



Investigaciones Marinas

ISSN: 0716-1069

spalma@ucv.cl

Pontificia Universidad Católica de Valparaíso
Chile

Elorza, Alvaro; Dupré, Enrique
Arquitectura del ovario de la langosta de Juan Fernández, *Jasus frontalis*
Investigaciones Marinas, vol. 28, 2000, pp. 175-194
Pontificia Universidad Católica de Valparaíso
Valparaíso, Chile

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=45614441013>

- ▶ Cómo citar el artículo
- ▶ Número completo
- ▶ Más información del artículo
- ▶ Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal
Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

Arquitectura del ovario de la langosta de Juan Fernández, *Jasus frontalis*

Alvaro Elorza¹ y Enrique Dupré²

¹Departamento de Biología Celular y Molecular, Pontificia Universidad Católica de Chile

²Depto. Biología Marina, Universidad Católica del Norte, Sede Coquimbo,

Casilla 117 Coquimbo, Chile

edupre@socompa.ucn.cl

Recibido: 16 marzo 1999; versión corregida: 30 julio 1999; aceptado: 20 octubre 1999

RESUMEN: Estudios anteriores han demostrado que la aplicación de hormonas exógenas estimulan el proceso de maduración ovárica en camarones y cangrejos. Sin embargo, previamente es necesario conocer la dinámica del proceso de maduración ovárica y caracterizar los diferentes estados por los cuales atraviesan los ovocitos en su maduración. En este estudio se caracteriza la morfología y estructura fina de las etapas de la maduración del ovario y su dinámica en la langosta espinosa *Jasus frontalis*, utilizando microscopía de luz y electrónica de barrido.

El ovario presenta una capa externa de tejido conjuntivo laxo y una gruesa pared muscular que origina tabiques musculares internos y extensiones filiformes. Las primeras atraviesan el ovario de pared a pared y las segundas se extienden hasta los folículos. Tanto en la pared muscular como en las extensiones se observaron numerosos vasos hemolinfáticos. En la región central de cada ovario y sostenido principalmente por tabiques musculares, se ubica un cordón germinativo ramificado, donde se encuentran ovogonias y ovocitos previtelogénicos. Se observó una zona de proliferación de este cordón en una zona cercana a la unión ovario-oviducto. Durante la maduración, los ovocitos se rodean de células foliculares, aumentan de tamaño y se desplazan hacia la periferia, donde forman folículos individuales. A medida que el ovario madura, hay un aumento progresivo de fibras colágenas que rodean a los folículos. La disposición entrecruzada de los haces musculares de la pared ovárica y extensiones, sugiere que éstos tienen una activa participación en el proceso de ovulación, concomitante con la acción de una collagenasa que hidrolizaría las fibras colágenas del folículo. A diferencia de las langostas *Homaridae*, esta especie ovula y desova casi simultáneamente, sin embargo la estructura ovárica en general es similar a las langostas de los géneros *Homarus* y *Palinurus* y camarones.

Palabras claves: estructura ovárica, ovario maduro e inmaduro, langosta de Juan Fernández, *Jasus frontalis*.

Ovary architecture of the Juan Fernández spiny rock lobster, *Jasus frontalis*

ABSTRACT: The injection of exogenous hormones has been proofed to stimulate the ovary maturation process in different species. However, previously it is necessary to know the dynamics of the process of ovary maturation, and to characterize the different stages of it. The present study characterizes the ovary maturation process of the spiny rock lobster *Jasus frontalis* using light and scanning electron microscopy. The ovary of this species is distinguished by having an external layer of loose connective tissue and a strong muscular wall with inner muscular partitions and filamentous extensions that reach the basal lamina of the follicles. It has an unusually well developed system of hemolymphatic vessels within the muscular wall and extensions of it, and produces extensive amounts of collagen fibers throughout the ovary as maturation of oocytes progresses.

The inner epithelium of the ovary is modified for various functions in its different regions, serving a germinative function within the ovary, and a secretory function near to, and within the oviduct. Along the core of the ovary a germinative cord is extended, with oogonia and previtelogenic oocytes. From this cord, extensions to the ovary wall arise, containing vitellogenic and mature oocytes. It determines a proliferation zone near to the connection with the oviduct. The organization of a network of criss-crossed muscular fibers of the wall and the extensions, suggests an active participation of the muscular wall in the oocytes extrusion from the ovarian follicles, and a posterior efficient translocation of the oocytes to the oviduct. A concomitant action of a collagenase to hydrolyze the collagen fibres of the mature follicles during the ovulation is suggested. Unlike homarid lobsters, this species ovulates and spawns almost simultaneously, but it has numerous features in common with the *Palinuridae* family and other crustaceans.

Key words: ovary structure, mature and immature ovary, spiny rock lobster, *Jasus frontalis*.

INTRODUCCIÓN

El ovario de los crustáceos decápodos está rodeado generalmente por una cápsula o pared de tejido conjuntivo, además de un epitelio germinal ubicado por debajo de éste y del cual surgen y se desarrollan las ovogonias. En camarones peneidos (King, 1948; Bell y Lightner, 1988) y en algunas langostas del género *Homarus* (Aiken y Waddy, 1980) se ha descrito que la pared del ovario está compuesta por tres capas: la más externa corresponde a tejido epitelial; la intermedia, es una gruesa capa de tejido conjuntivo (que puede estar formado por una o varias capas) con vasos y senos hemolinfáticos; y la tercera o interna, de tejido epitelial germinativo. Este epitelio germinativo, del cual surgen las ovogonias, no se distribuye uniformemente sobre la pared interna del ovario, sino que está confinado a ciertas áreas muy bien definidas, las que han sido llamadas zonas de proliferación.

En *Callinectes sapidus* (Adiyodi y Subramonian, 1983 *fide* Krol *et al.*, 1992) y camarones *peneidos* (Bell y Lightner, 1988), protuberancias o procesos de tejido conjuntivo separan al ovario en subunidades, denominadas nódulos, cistos o folículos, los que también se encuentran rodeados por una fina capa de tejido conjuntivo y células foliculares. Cada uno de estos cistos se encuentra conectado a la cavidad central del ovario o lumen. Dentro de cada cisto la maduración o desarrollo de los ovocitos ocurre hacia la periferia (Bell y Lightner, 1988). Esto es, los ovocitos inmaduros están en el centro del folículo, y los que se están desarrollando en la periferia.

En las langostas homárides el tejido conectivo y el epitelio germinal de la pared del ovario, forman pliegues hacia el interior del ovario recorriéndolo en toda su extensión. Las ovogonias y ovocitos, rodeados por una sola capa de células foliculares cúbicas, se desarrollan desde el epitelio germinal hacia la periferia del ovario. Sin embargo, un estudio más detallado realizado por Talbot (1981a) en la langosta *Homarus americanus* señala que la pared del ovario está compuesta por una capa muscular externa, separada del epitelio germinativo por una gruesa lámina de tejido conjuntivo. Esta capa muscular que contiene vasos y senos hemolinfáticos rodea a cada uno de los ovocitos formando un folículo con un solo ovocito que está rodeado de células foliculares. Esta musculatura en la langosta es poco común, ya que no es estriada ni lisa como la de mamíferos, y sus células presentan una gran canti-

dad de microtúbulos (Talbot, 1981a).

El epitelio germinal se ubica periférica o centralmente en los ovarios de la mayoría de los crustáceos decápodos; sin embargo, éste puede variar su posición en las distintas especies, debido a la presión ejercida por el crecimiento de la gran cantidad de ovocitos que se están produciendo. Ejemplos de zonas proliferativas en posición media y ventral en la pared del ovario ocurre en los camarones peneidos *Penaeus setiferus* y *P. stylirostris* (King, 1948; Bell y Lightner, 1988); en posición lateral y ventral, en *P. indicus* (Subrahmanyam, 1963 *fide* Krol *et al.*, 1992); en posición central, en el cangrejo *Ranina ranina* (Minagawa *et al.*, 1993) y en la mayoría de los cangrejos braquíuros (Adiyodi y Subramonian, 1983 *fide* Krol *et al.*, 1992). En la langosta espinosa *Panulirus argus*, nidos de ovogonias están cerca de extensiones de la pared del ovario, y en *Homarus americanus* y *P. vannamei*, folículos inmaduros están localizados cerca del lumen del ovario (Talbot, 1981c). La cavidad central del ovario o lumen, no es evidente en la mayoría de los crustáceos, sin embargo, ha sido observado en *P. stylirostris*, *P. vannamei* y *Ranina ranina* (Bell y Lightner, 1988; Minagawa *et al.*, 1993).

Debido a la alta variedad en la organización de la morfología del ovario de los crustáceos, el presente estudio describe, a microscopía óptica y electrónica de barrido, la conformación y modo en que se distribuyen los elementos constituyentes del ovario de la langosta *Jasus frontalis*, tanto en estados de inmadurez como de madurez y durante la emisión de ovocitos al exterior.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los ejemplares de *Jasus frontalis* fueron capturados en la isla Robinson Crusoe, archipiélago de Juan Fernández (33°40' S; 78°30' W). Se seleccionaron 10 hembras en distintas etapas del ciclo de muda (Elorza y Dupré, 1996), y 12 hembras ovígeras con huevos próximos a eclosionar. Estas langostas se trasladaron a la Universidad Católica del Norte, sede Coquimbo y se mantuvieron en una piscina, con aireación y circulación constante de agua de mar microfiltrada, fotoperíodo natural y temperatura ambiente que varió entre 15,3°C y 18,9°C. Los animales se alimentaron con 0,3 g de pescados y moluscos bivalvos frescos por cada gramo de peso corporal. La piscina se limpió y cambió el 70% de agua semanalmente.

Para la descripción de la arquitectura del ovario y ovocitos en desarrollo, se obtuvieron ovarios en distintas etapas del ciclo de muda o del ciclo gonadal (ovarios inmaduros, maduros y desovados), los que fueron procesados para microscopía de luz, electrónica de barrido (MEB) y microscopía correlativa.

Para microscopía óptica, distintas zonas del ovario (anterior, media, posterior y unión ovario-oviducto) se fijaron en Bouin-Hollande durante 24 horas y luego se siguió la técnica histológica corriente (Lesson y Lesson, 1981). Cada porción ovárica fue incluida en parafina (Merck punto fusión 57-60°C), cortada a 7 mm y teñida con hematoxilina-eosina y tinción tricrómica de Mallory. Las preparaciones histológicas fueron observadas y fotografiadas con un equipo Nikon FX-35A anexado a un microscopio Alphaphot. Para MEB, pequeñas porciones de ovario fueron fijadas en glutaraldehido al 2% en agua de mar durante 6 horas y luego deshidratadas gradualmente en etanol. Una vez en etanol absoluto, las muestras fueron secadas a punto crítico en un aparato Samdri PVT-3, cubiertas con oro en una metaladora Jeol y observadas en un microscopio electrónico de barrido Jeol JSM-T300.

Para microscopía correlativa, se montaron secciones ováricas de 7 mm incluidas en parafina sobre un portaobjetos y se desparafinaron con xilol durante 10 min, y luego con etanol absoluto dos veces durante 15 min. Posteriormente, se cubrieron con una capa de oro en una metaladora Jeol, sin necesidad de realizar punto crítico y fueron analizadas con microscopio electrónico de barrido.

RESULTADOS

Aspectos generales del ovario

El ovario maduro de *Jasus frontalis* es un órgano par ubicado en posición dorsal sobre el tubo digestivo y por debajo del corazón. Se extiende desde la región anterior del cefalotórax hasta el primer segmento abdominal. Está formado por dos ovarios cilíndricos paralelos, cuyos extremos anteriores se caracterizan por ser más prominentes que el resto de las zonas. Ambos ovarios se comunican por un puente transversal ubicado delante del corazón, en forma de H (Fig. 1). A la altura del corazón, cada ovario presenta un asa látero-ventral, de cuyo vértice surge un oviducto que desciende directamente hasta el gonoporo ubicado en la coxa del tercer par de pereiópodos.

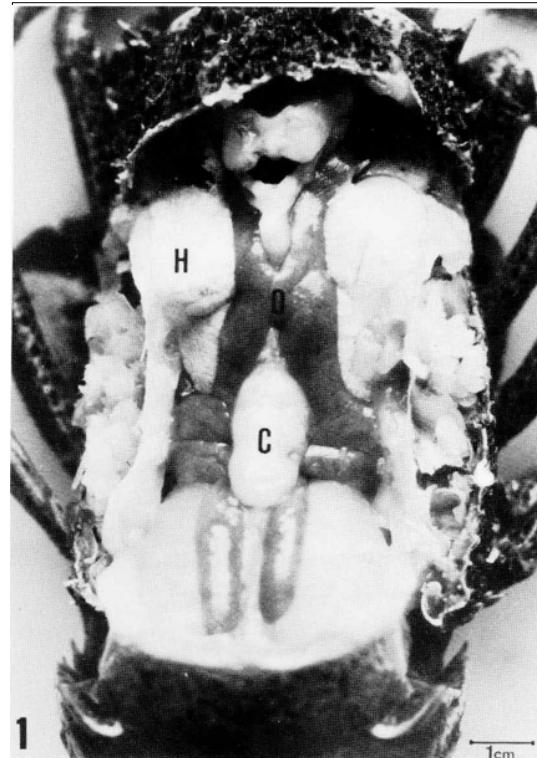


Figura 1. Hembra de *Jasus frontalis* en vista dorsal. Se extrajo el caparazón dorsal para mostrar el ovario bilobulado (O), hepatopáncreas (H) y corazón (C).

Figure 1. Dorsal view of females lobster, *Jasus frontalis*. The dorsal region of the carapace was removed to show the ovary (o), hepatopancreas (H) and heart (C).

Cada ovario está formado por una pared ovárica formada por dos capas, extensiones musculares que surgen desde la pared ovárica y se dirigen hacia el interior de este órgano, y un cordón central, que presenta numerosas ramificaciones hacia la periferia del ovario, formado por un epitelio germinativo sustentado por una gruesa lámina basal. Al interior de este cordón se encuentran las ovogonias y ovocitos previtelogénicos y en sus ramificaciones, los ovocitos vitelogénicos primarios, secundarios y maduros. Estos últimos son los más distales, y se observan en la periferia del ovario formando folículos individuales. En la Figura 2 se resumen esquemáticamente las principales características de la organización estructural del ovario de *J. frontalis*, tanto maduro como inmaduro.

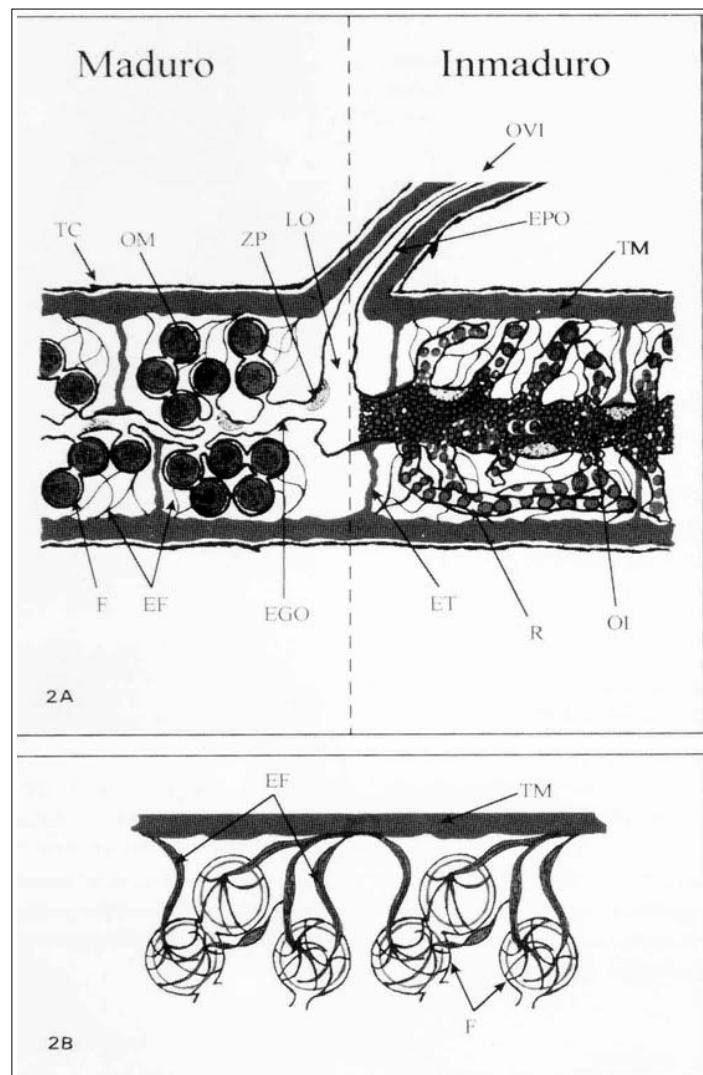


Figura 2. Representación esquemática de la organización del ovario de *Jasus frontalis*. A: Esquema de un ovario maduro e inmaduro mostrando las principales estructuras de cada estado. Extensiones filamentosa (EF); extensiones tipo tabique (ET); cordón germinativo central (CC); ramificaciones del cordón central (R); pared ovárica (PO); folículos (F); zonas de proliferación (ZP); oviducto (OVI); ovocitos inmaduros (OI); ovocitos maduros (OM); tejido conjuntivo (TC); tejido muscular (TM); epitelio del oviducto (EPO); epitelio germinativo del ovario (EGO); lumen del oviducto y del ovario (LO). B: Detalle de extensiones musculares filamentosas (EF) originadas en la pared muscular (TM) y su asociación con los folículos maduros (F).

Figure 2. Schematic representation of the structural organization of the ovary of *Jasus frontalis*. A: Schema of a mature and immature ovary showing the main structures of each stage. Filament extensions (EF); partition-wall-like extensions; germinal cord (CC); extensions of the germinal cord (R); ovary wall; follicles (F); proliferation zone (ZP); oviduct (OV); mature (OM) and immature (OI) oocytes; conjunctive tissue (TC); Muscle tissue (TM); epithelium of the oviduct (EPO); germinal epithelium of the ovary (EGO); lumen of the oviduct (LO). B: Details of the filamentous muscle extensions (EF) originated from the muscle ovary wall (TM) and association with matures follicles (F).

Pared ovárica

La pared ovárica que reviste al ovario en su totalidad, es una capa transparente y relativamente gruesa, se distingue claramente en cortes de ovarios frescos. Está compuesta por dos capas. La primera y más externa, es una fina capa de tejido conjuntivo laxo que al tratarse con tinción de Mallory se distingue de color rojo, contrastando con la capa inferior que se tiñe de color azul (Fig. 3a). Bajo la capa de tejido conjuntivo se encuentra la segunda capa, la más gruesa e interna, compuesta por fibras musculares similares a las estriadas (Figs. 3a y 3b). Entre las largas y delgadas células musculares de núcleos ovalados (Fig. 3b), se encuentra una red de fibras de colágeno (Fig. 3c) que rodean a cada una de las células a modo de lámina basal. Con microscopía electrónica de barrido, se observó una musculatura de aspecto rugoso y con pliegues (Fig. 3d) en forma de estrías, cuyas fibras paralelas forman haces claramente definidos que corren en diversas direcciones (Fig. 3e). Algo notable de estas células musculares es que no presentan ningún patrón de estriación, que es característico de la musculatura de los crustáceos, asemejándose mucho a la musculatura lisa de los vertebrados (Figs. 3 y 4a).

Extensiones de la pared ovárica

De la zona muscular de la pared ovárica surgen dos tipos de extensiones. El primero corresponde a gruesos tabiques musculares (Figs. 4a y 4b) que nacen en forma periódica desde la pared (Fig. 4b), constituyendo un verdadero esqueleto interno del ovario, ya que lo atraviesan de lado a lado (Fig. 4c) o se adhieren a la lámina basal del cordón central y a las ramificaciones de éste (Fig. 4d), de manera que sostienen y mantienen a dichas estructuras en su correcta posición dentro del ovario. El segundo tipo de extensiones musculares que nacen desde la pared ovárica y terminan en la superficie externa de los folículos, corresponden a proyecciones filamentosas (Fig. 5a) formadas por finos manojos de haces musculares (Fig. 5c), que observados al microscopio electrónico presentan una superficie rugosa con pliegues (Fig. 5a), sugiriendo una alta contractibilidad. Este tipo de filamentos constituye uno de los mayores componentes del ovario, ya que se distribuyen por la totalidad de éste, recubriendo y sosteniendo a cada uno de los folículos presentes (Fig. 5b).

Dentro de la capa de tejido muscular de la pared del ovario y de sus extensiones tipo tabique se ob-

servan vasos hemolinfáticos (Fig. 6). Estos son imperceptibles en ovarios en desarrollo o maduros, sin embargo, son fácilmente visibles en ovarios desovados (Fig. 6a y b), debido a que la musculatura no está sometida a tensión. El tamaño de estos vasos varía entre 25 y 35 mm de diámetro; no obstante, pueden encontrarse algunos de hasta 180 mm de diámetro (Fig. 6c) entre la musculatura de la pared ovárica, los cuales se introducen y ramifican dentro del ovario por medio de las extensiones tipo tabique para llegar a formar los pequeños vasos (25-35 mm). La hemolína dentro de los vasos se observa levemente acidófila y de textura granular (Fig. 6c). No se encontraron senos hemolinfáticos.

Unión ovario-oviducto, cordón central y epitelio germinativo

La unión ovario-oviducto (Fig. 7a) se encuentra ubicada en la parte media posterior del ovario, y es la única zona donde la pared ovárica está compuesta por tres capas: una fina capa de tejido conjuntivo, una cubierta de tejido muscular, que a este nivel es mucho más gruesa que la que normalmente cubre al resto del ovario, y un epitelio cilíndrico monoestratificado que está revistiendo la cavidad luminal (Figs. 7b y 7c).

En un corte transversal del oviducto, previo a su entrada en el ovario, se observa que la pared de éste presenta numerosas proyecciones o pliegues hacia el interior (Figs. 7b y d) constituidas por una gruesa lámina basal sobre la cual yace un epitelio simple cilíndrico secretor (Fig. 7d). Hacia el interior del ovario, se transforma en epitelio germinativo (Fig. 8). Este último constituye un verdadero tubo o cordón interno, que recorre longitudinalmente la totalidad del ovario por el centro de éste (Fig. 3). Desde él se despliegan numerosas ramificaciones que se dirigen hacia la periferia del ovario; algunas son de gran longitud y pueden llegar hasta la pared ovárica, devolverse y alcanzar nuevamente el centro del ovario, permaneciendo adyacentes al cordón central (Fig. 3). Este epitelio del cordón central sólo produce ovogonias en lugares muy bien definidos denominados zonas de proliferación (Figs. 7c, 8 y 9). Una de aquellas se encuentra al inicio del epitelio germinativo en la zona adyacente al lugar donde ocurre la transformación desde un epitelio cilíndrico simple a un epitelio germinativo (Fig. 7c). Las zonas de proliferación sólo se encuentran en el cordón central (no en las ramificaciones) al igual que las ovogonias, los ovocitos previtelogénicos y las células foliculares.

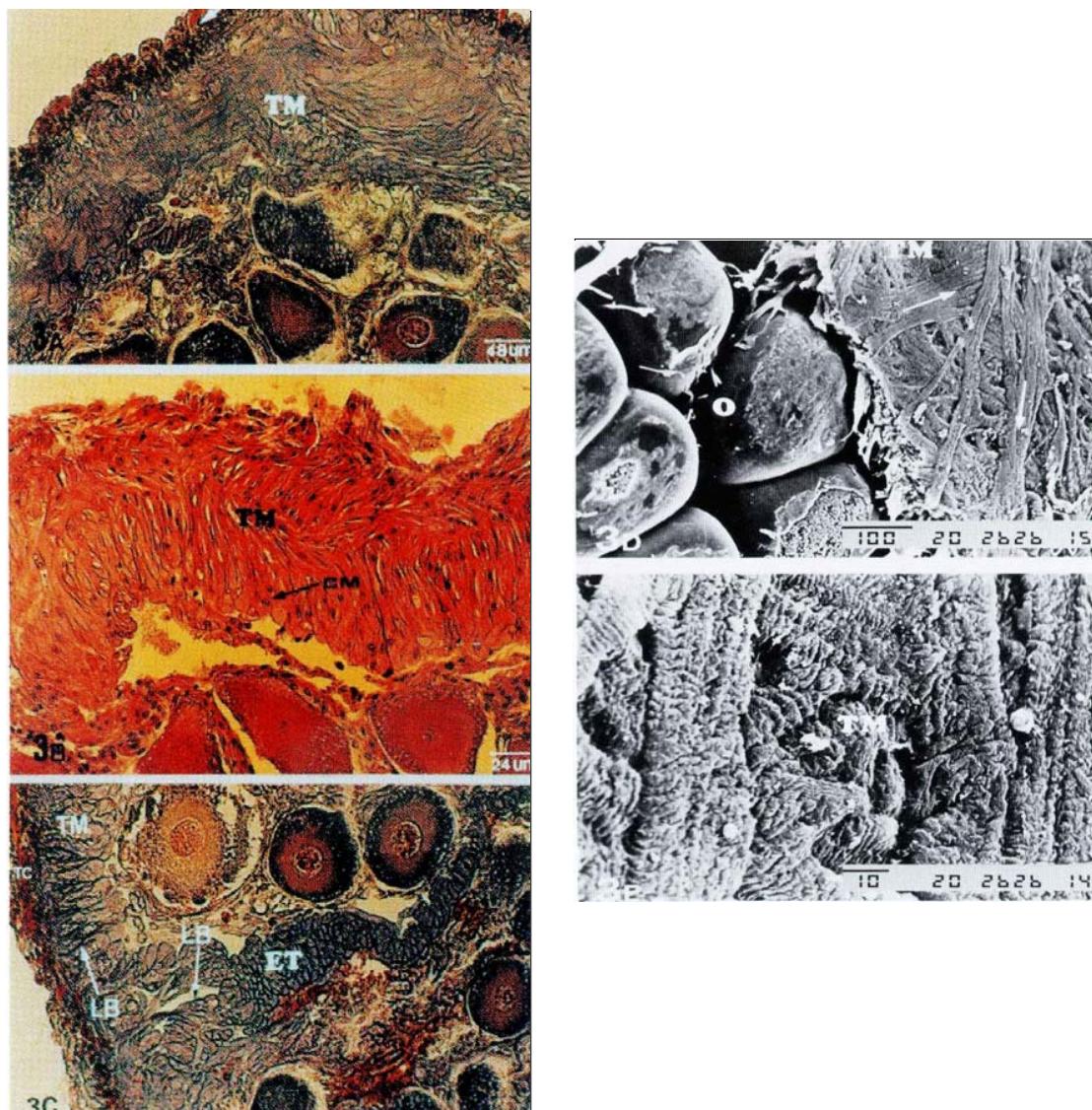


Figura 3. Pared ovárica. A: Cortes transversales. Se observa la fina capa de tejido conectivo (TC) por sobre la gruesa cubierta de tejido muscular (TM). Tinción Mallory. B: Cortes transversales. Detalle de las células musculares (CM). Tinción H-E. C: Cortes transversales. Se observa la gruesa lámina basal (LM) que recubre cada una de las células musculares que conforman tanto la pared ovárica como sus extensiones musculares tipo tabique (ET). Tinción Mallory. D: Fotografía en microscopía electrónica de barrido. Se observa el tejido muscular (TM) con haces de fibras musculares que corren en diversas direcciones (flechas). Ovocito en maduración (O). E: Detalle de los pliegues de la superficie del tejido muscular (TM).

Figure 3. Ovary wall. A: Transversal sections. Observe the connective tissue layer (TC) over the thick muscle wall (TM). Mallory's dye. B: Transversal sections. Details of the muscle cells (CM). H-E dye. C: Transversal sections. Observe the thick basal lamina (LM) that cover each muscular cell conforming the ovarian wall and the muscular extension partition-wall-like (ET). Mallory's dye. D: Scanning electron microscopy micrographie. Observe the muscular tissue (TM) with many crossing muscular fibers (arrows). Maturing oocyte (O). E: Details of the folds of the muscular tissue surface (TM).

En un ovario inmaduro, el cordón central está lleno de ovogonias y ovocitos previtelogénicos, por lo cual no se observa su lumen central (Fig. 10a). A medida que los ovocitos se desarrollan, se desplazan desde el cordón central hacia la periferia del ovario a través de sus ramificaciones, por lo cual se observó una disminución de ovogonias y ovocitos pre-vitelogénicos presentes en el cordón central. En ovarios maduros, el cordón central estaba vacío (Figs. 10b y 10c) y pasa a constituir el lumen del ovario (Figs. 10b y 10c), que está revestido por un epitelio germinativo monoestratificado discontinuo (Fig. 10b), excepto en las zonas de proliferación donde presenta ovogonias y ovocitos previtelogénicos.

Folículos ováricos

Los folículos ováricos se ubican en la periferia del ovario (Figs. 4b y 6c); están formados por un solo ovocito central rodeado por células foliculares aplastadas (Figs. 11 y 12a) asentadas en una gruesa lámina basal (Fig. 11a), que se continúa en cada folículo uniéndolos (Fig. 11c). Por fuera de la lámina basal, se observan adheridos los extremos distales de los filamentos musculares (Figs. 11a y 11c). En los ovarios inmaduros, en el extremo proximal de cada una de las ramificaciones del cordón central, se observó que las ovogonias y ovocitos previtelogénicos se encuentran rodeados por células foliculares que se originan en gran cantidad en el epitelio germinativo (Figs. 12a y 12b). A medida que las ovogonias entran en la ovogénesis, los ovocitos pre-vitelogénicos, junto con algunas células foliculares, van siendo desplazados linealmente hacia el extremo distal de la ramificación y hacia la periferia del ovario (Fig. 12 b). Debido al crecimiento de los ovocitos, la alineación se pierde y se transforman en estructuras similares a racimos de uva, ya que los folículos contienen un solo ovocito en su interior y se unen a los otros a través de la lámina basal de cada una de las ramificaciones conectadas al cordón central. Los folículos se constituyen sólo cuando los ovocitos alcanzan el tamaño suficiente para deformar y estrangular el epitelio germinativo y lámina basal de las ramificaciones. Debido a esto, en los ovarios inmaduros, donde la mayoría de los ovocitos no superan los 100 mm, los folículos como tal no existen.

Estructura ovárica post-ovulación y desove

La estructura ovárica se modifica durante la ovulación y después del desove. La ovulación consiste en

la liberación de los ovocitos maduros desde los folículos en los cuales se han desarrollado, en cambio el desove consiste en la extrusión hacia fuera del organismo de aquellos ovocitos que se encuentran libres en el lumen del ovario, a través del oviducto. A medida que el ovario va madurando, la lámina basal tanto del epitelio germinativo como del tejido muscular comienza a ser cada vez más rica en fibras colágenas. Al teñir con Mallory no se observan en cortes de ovario inmaduro (Fig. 13a), en cambio se tiñen de azul intenso en cortes de ovarios maduros (Figs. 3c, 13b y 13c).

En ovarios maduros o de completa madurez, no se observan ovocitos libres en el lumen, sino sólo dentro de sus respectivos folículos (Figs. 13b y 13c). Cuando ocurre la ovulación y el desove, los ovocitos maduros son liberados de los folículos y expulsados a través del lumen central del ovario y del oviducto (Fig. 14a), junto a los cuales también se expulsan al exterior ovocitos previtelogénicos y vitelogénicos (Figs. 14b y 14c). La fuerza de arrastre que producen los ovocitos al ser desovados, causa una desorganización estructural total del ovario (Fig. 15), quedando sólo las zonas de proliferación del epitelio germinativo unidas a los tabiques de la pared del ovario, folículos vacíos (Figs. 15b y 15c) y unos pocos ovocitos atrapados dentro del ovario. En un ovario desovado se puede observar claramente tanto la unión como la estrangulación del epitelio germinativo entre los distintos folículos que ya han liberado a sus ovocitos (Fig. 15c).

DISCUSIÓN

La organización estructural del ovario de *Jasus frontalis* es relativamente simple en diseño y similar a la descrita para otros crustáceos decápodos, especialmente langostas del género *Homarus* (Talbot, 1981a); no obstante, existen algunas consideraciones importantes al respecto.

El ovario de *J. frontalis* está rodeado totalmente por una pared constituida por dos capas, la más externa es una fina capa de tejido conjuntivo laxo. A pesar que estudios realizados en *H. americanus* por Schade y Shivers (1980), indican que la totalidad del ovario está encapsulado por una delgada cubierta de aproximadamente 1mm de tejido conjuntivo (al igual que en presente estudio), Talbot (1981a) no observó la presencia de ningún tipo de tejido sobre la capa de musculatura, e incluso señala que la carencia de ésta es una característica de esta espe-

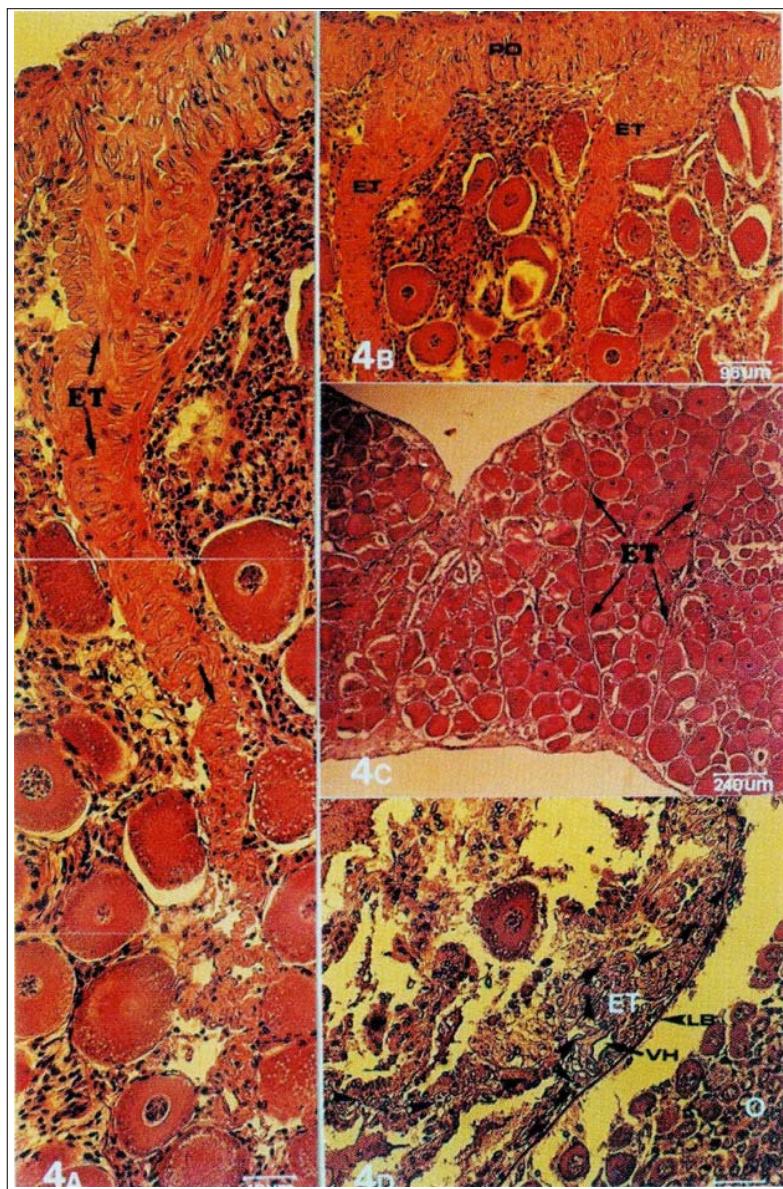


Figura 4. Cortes longitudinales de ovario en maduración que muestran las extensiones tipo tabique (ET). Tinción H-E. A: Origen de una extensión desde la pared ovárica. La pared y las extensiones tipo tabique presentan musculatura transversal y longitudinal. B: extensiones tipo tabique nacen en forma periódica desde la pared ovárica (PO). C: Corte longitudinal lateral. Extensiones (ET) atravesando el ovario de lado a lado. D: Detalle de extensión adhiriéndose a la lámina basal (LB) del cordón central (puntas de flechas). Vaso hemolinfático (VH) presente en la extensión. Ovocitos en vitelogenesis (O).

Figure 4. Longitudinal section of the maturing ovary showing partition-wall-like extensions (ET). H-E dye. A: Proximal end of a extension from the ovary wall. The wall and the partition-wall-like extensions present a transversal and longitudinal muscle. B: partition-wall -like extensions growing from the ovary wall (PO). C: Longitudinal-lateral section. Extensions cross side to side the ovary. D: Details of the adhesion of the the extensions to the basal lamina (LB) of the central cord (arrow heads); Hemolymphatic vessel (VH) of the extension. Vitellogenetic oocytes (O).

cie. En *J. frontalis*, la cubierta de tejido conjuntivo es sumamente delgada y lábil, por lo que fácilmente se puede desprender de la cubierta muscular al procesar las muestras con distintas técnicas. A MEB, no se observó dicha cubierta, observándose sólo la cubierta de musculatura (Fig. 3d); sin embargo con microscopía de luz, se puede observar en muestras teñidas con Mallory (Fig. 3a). Los camarones *P. stylirostris* (Bell y Lightner, 1988), *P. setiferus* (King, 1948), *P. vannamei* (Krol *et al.*, 1992) y el cangrejo *Ranina ranina* (Minagawa *et al.*, 1993); aunque también poseen tejido conjuntivo alrededor de sus ovario, éste es principalmente de carácter fibrilar, cum-

pliendo funciones homólogas a la segunda cubierta de la pared ovárica de *J. frontalis* compuesta por tejido muscular.

La rugosidad que presentan los finos haces musculares de la pared ovárica junto a la disposición de estos en sentidos longitudinal, oblicuo y circular sugieren que la pared puede realizar una amplia variedad de movimientos contráctiles. Este tipo de musculatura ovárica, que es distinta a cualquier otro tipo de músculo encontrado en crustáceos, incluyendo a los voluntarios, al igual que la descrita para *H americanus* (Talbot, 1981a), se caracteriza por no ser estriada y morfológicamente semejante a la mus-

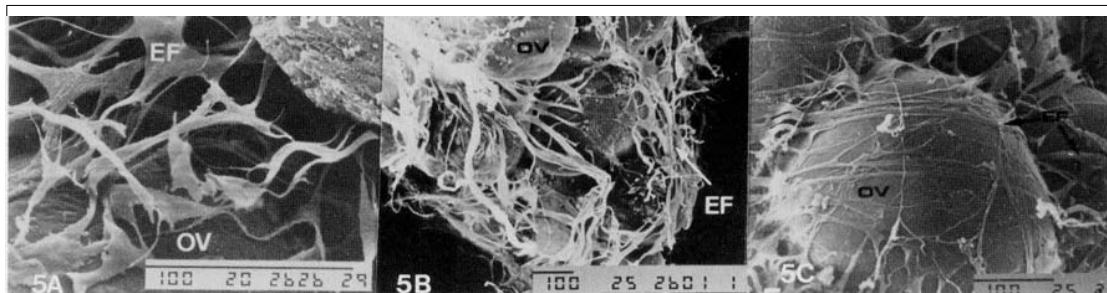


Figura 5. Extensiones tipo filamentos vistos en microscopio electrónico de barrido (MEB). A: Extensiones filamentosas (EF) nacen desde la pared ovárica (PO); ovocito (OV). B: Extensiones filamentosas (EF) rodean cada uno de los ovocitos (OV) presentes en el ovario. C: Numerosas extensiones filamentosas (EF) se adhieren a la lámina basal que recubre a los ovocitos (OV).

Figure 5. Scanning electronic microscopy of filament-like extensions (MEB). A: Filament-like extensions (EF) growing from the ovary wall (PO); oocyte (OV). B: The filament-like extensions (EF) surrounding each oocyte (OV) of the ovary. C: Numerous filament-like extensions (EF) adhered to the basal lamina that cover the oocyte (OV).

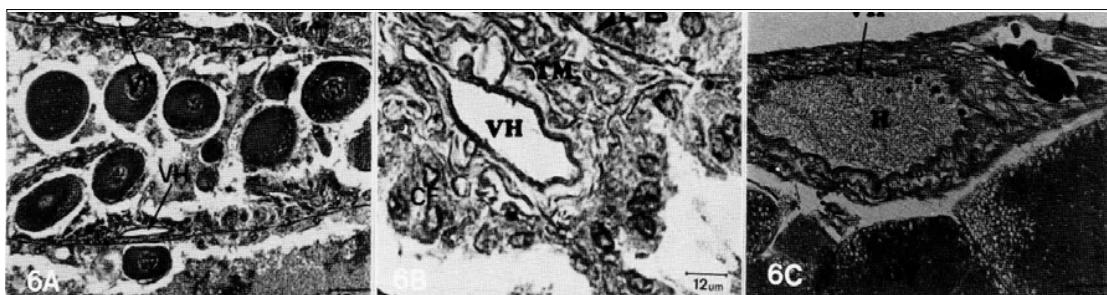


Figura 6. Cortes transversales a través de vasos hemolinfáticos (VH). Tinción H-E. A: Extensión tipo tabique de ovario desovado. B: Tabique muscular (TM) asociado a lámina basal (LB) del cordón central y células folículares (CF). C: Pared ovárica. Hemolímpfa (H); ovocitos (OV).

Figure 6. Transversal sections through the hemolymphatic vessels (VH). Stained with H-E. A: Partition-wall-like extension of the spawned ovary. B: Muscular partition-wall (TM) associated to the basal lamina (LB) of the central cord and follicular cells (CF). C: Ovary wall showing hemolymph (H) and oocytes (OV).

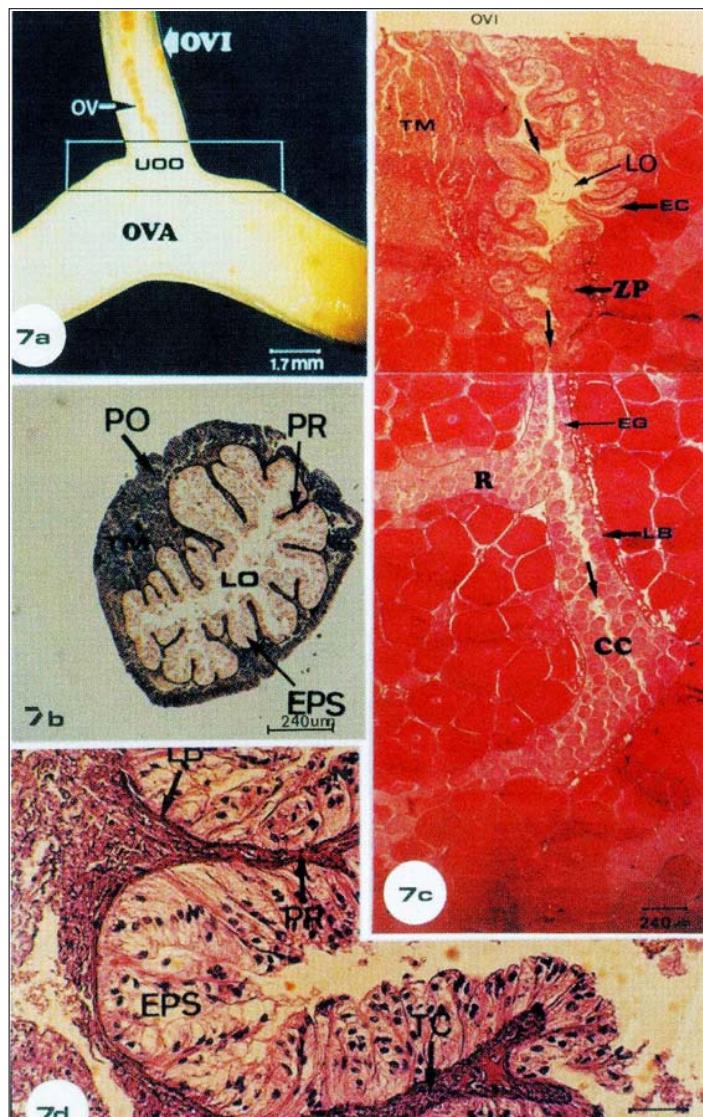


Figura 7. Características de la unión ovario-oviducto. A: Ovario (OVA) recién desovado observado con microscopio de luz. Se observan ovocitos (OV) en el interior del oviducto (OVI). Unión Ovario-Oviducto (UOO). B: Corte transversal del oviducto a la salida del ovario. Pared del oviducto (PO); tejido muscular (TM); lumen oviducto (LO); proyecciones de la pared del oviducto (PR); epitelio cilíndrico simple secretor (EPS). Tinción Mallory. C: Corte transversal de ovario en desarrollo. El oviducto (OVI) que se interna hacia el centro del ovario (flechas), se continúa con el cordón central (CC). Nótese la gruesa cubierta de tejido muscular (TM) presente en la unión ovario-oviducto; lumen oviducto (LO); epitelio cilíndrico secretor del oviducto (EC); zona de proliferación (ZP); epitelio germinativo (EG); lámina basal (LB); ramificación del cordón central (R). Tinción H-E. D: Detalle del epitelio cilíndrico secretor (EPS) y de las proyecciones (PR) del oviducto, las cuales son ricas en tejido conectivo fibroso (TC). Tinción H-E.

Figure 7. Ovary-oviduct junction. A: Light microscopy micrograph of a recently spawned ovary (OVA). Note the oocytes (OV) inside of the oviduct (OVI). Ovary-oviduct junction (UOO). B: Transversal section of the ovary-oviduct junction. Ovary wall (PO); Muscular tissue (TM); lumen of the oviduct (LO); projections from the wall oviduct (PR); cilindric epithelium simple secretor (EPS). Stained with Mallory. C: Transversal section of the developing ovary. The oviduct (OVI) continue with the central cord (CC) inside the ovary (arrows). Note the thick muscular layer (TM) in the ovary-oviduct junction; lumen of the oviduct (LO); secretory cilindric epithelium of the oviduct (EC); proliferation zone (ZP); germinative epithelium (EG); basal lamina (LB); ramification of the central cord (R). Stained with H-E. D: Detail of the secretory cilindric epithelium (EPS) and the projections (PR) of the oviduct with fibrous connective tissue (TC). Stained with H-E.

culatura lisa de los mamíferos. Sin embargo, difiere por presentar gran cantidad de microtúbulos citoplasmáticos que están implicados en la contracción (Talbot, 1981a).

De la pared ovárica surgen dos tipos de extensiones hacia el interior del ovario, formadas también por células musculares de las mismas características que las células de la pared; las más abundantes son las extensiones tipo filamento, que forman una verdadera red dentro del ovario sujetando a cada uno de los folículos, ya que se insertan en la lámina basal de éstos. Este tipo de extensiones también se encuentra en *H. americanus* (Talbot, 1981a) donde se determinó que están formadas, tanto por células musculares con las mismas características morfológicas y estructurales que las que se encuentran en la pared ovárica, como por vasos linfáticos. Ambos elementos pueden internarse hacia el interior del ovario para permitir una nutrición e intercambio gaseoso. Sin embargo, en *J. frontalis* existen además, las extensiones tipo tabique, que son muy gruesas, poco abundantes y de características

muy similares a la pared ovárica, las cuales constituyen una especie de esqueleto interno del ovario, adhiriéndose a la lámina basal del cordón central o ramificaciones de éste. Son éstas las que soportan, en conjunto con la pared, la gran presión interna ejercida por los ovocitos dentro del ovario, cuando éstos aumentan de volumen durante la maduración.

La morfología del tejido muscular presente en el ovario de *J. frontalis* sugiere, al igual que en *H. americanus* (Talbot, 1981a), que éste participaría tanto en el proceso de ovulación como en el transporte de los ovocitos desde el lumen central hacia el oviducto. La ovulación se facilitaría por la contracción de las extensiones tipo filamento que se insertan en los folículos, permitiendo su salida hacia el lumen. El transporte de los ovocitos en el lumen sería realizado por contracciones de las extensiones tipo tabique y la musculatura de la pared ovárica. Estos dos tipos de movimientos contráctiles serían importantes en la regulación del flujo de la hemolinfa hacia los distintos tipos de ovocitos o en la restricción del flujo hacia los ovocitos en proceso de de-

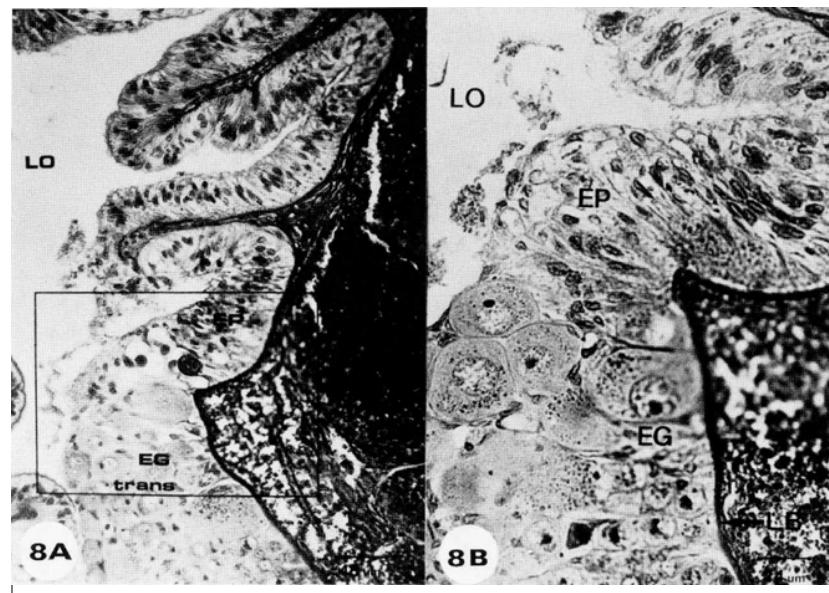


Figura 8. Corte longitudinal en unión ovario-oviducto. Tinción H-E. A: Transformación del epitelio cilíndrico (EP) que reviste el lumen del oviducto (LO) en epitelio germinal (EG) del ovario. B: Detalle de la transformación enmarcada anteriormente. Epitelio cilíndrico simple (EP); epitelio germinativo (EG); lámina basal (LB); lumen ovárico (LO).

Figure 8. Longitudinal section of the ovary-oviduct junction stained with H-E. A: Transformation of the cylindrical epithelium (EP), that covers the oviduct lumen (LO), into germinative epithelium (EG) of the ovary. B: Detail of the transformation framed before. Simple cilidric epithelium (EP); germinative epithelium (EG); basal lamina (LB); ovary's lumen (LO).



Figura 9. Corte longitudinal en unión ovario-oviducto. Se observan epitelios cilíndrico simple y (EP) y cilíndrico secretor (EPS) en ápice de proyecciones (PR). Zona de proliferación (ZP); lumen ovárico (LO).

Figure 9. Longitudinal section of the ovary-oviduct junction. Observe the single cilindric epithelium (EP) and cilindric secretor (EPS) in the top of the projections (PR). Proliferation zone (ZP); ovary's lumen (LO).

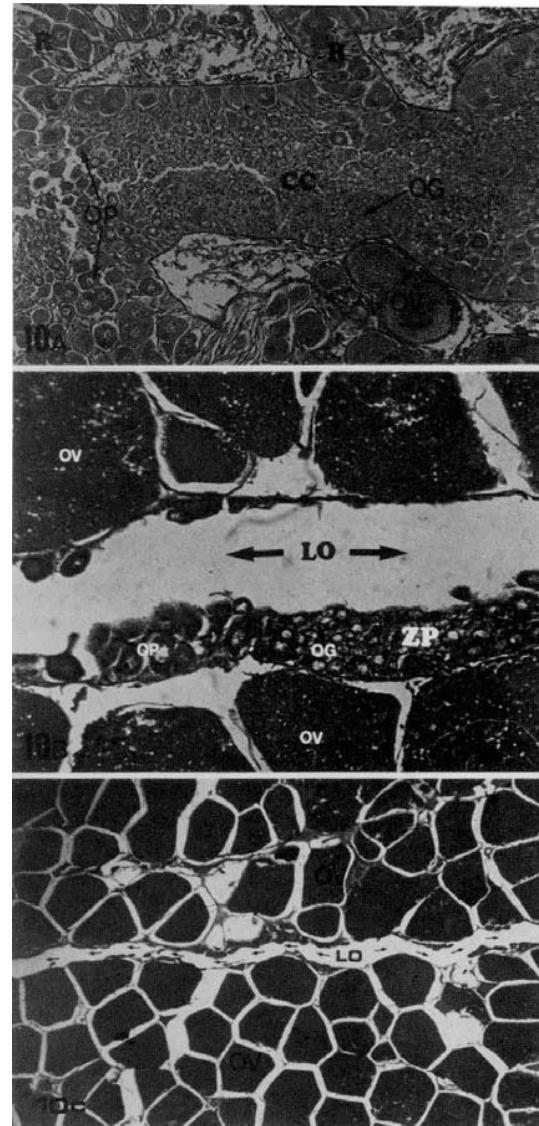


Figura 10. Corte longitudinal a través de ovarios maduros e inmaduros. Formación del lumen central del ovario. Tinción H-E. A: Cordón central (CC) de ovario inmaduro repleto de ovogonias (OG) y ovocitos previtelogénicos (OP), por lo que el lumen central no es aún evidente. Dentro de las ramificaciones (R) del cordón central se observan los ovocitos vitellogénicos (OV). B: Cordón central del ovario maduro, se observa el lumen central del ovario (LO) y algunas zonas de proliferación (ZP); ovogonias (OG) y ovocitos previtelogénicos (OP). Por fuera del lumen se observan algunos ovocitos vitellogénicos (OV). C: Vista general del lumen central (LO) de un ovario maduro y de los ovocitos vitellogénicos (OV).

Figure 10. Longitudinal section through the mature and immature ovaries. Formation of the central lumen of the ovary. Stained with H-E. A: Central cord (CC) of immature ovary full of oogony (OG) and previtellogenic oocytes (OP). That is why the central lumen is not evident yet. Vitellogenic oocyte (OV) are observed within the ramification (R) of the central cord. B: Central cord of the mature ovary. Note the central lumen of the ovary (LO) and some proliferation zones (ZP); oogonias (OG) and previtellogenic oocytes (OP). Note outside the lumen vitellogenic oocytes (OV). C: General view of the central lumen (LO) of the mature ovary and vitellogenic oocyte (OV).

generación, como lo sugiere Talbot (1981a).

Los vasos y senos hemolinfáticos en la pared ovárica se han descrito con anterioridad en *H. americanus*. Herrick (1911 *fide* Talbot, 1981a) señaló que los hemocitos pueden abandonar los vasos y llegar a la zona folicular del ovario a través de los senos hemolinfáticos, sin embargo en *J. frontalis*, estos últimos no se observaron. No obstante, la gran cantidad de vasos hemolinfáticos encontrados dentro de la zona folicular, tabiques y pared ovárica (Figs. 6b y 6c) podría indicar que el movimiento de la hemolinfáica se realizaría en gran medida intravascular. Sin embargo, no se descarta la existencia de senos ya que para otras especies de decápodos (Meusy y Payen, 1988; Krol *et al.*, 1992) se ha señalado que cualquier cavidad intra-ovárica podría actuar como tal.

El ovario de la langosta *H. americanus* (Talbot, 1981a), se caracteriza por la escasa cantidad de tejido conjuntivo, manifestado principalmente en la lámina basal, la cual está presente tanto en las células musculares como en el epitelio germinativo. En *J. frontalis* ocurre lo mismo, sin embargo, una característica importante de la lámina basal es que a medida que el ovario madura, ésta se va enriqueciendo con fibras colágenas (Figs. 13a y 13c), las cuales darían al ovario una mayor resistencia para soportar el crecimiento de los ovocitos y el aumento de la presión interna que esto genera.

Experimentos realizados *in vitro* para entender el proceso de ovulación en *H. americanus* (Talbot, 1981b), demostraron que sólo la enzima colagenasa era capaz de producir la ovulación *in vitro* de una manera dosis-dependiente. Mediante el análisis de los ovocitos tratados con colagenasa a microscopía electrónica de transmisión (MET), se demostró que ésta efectivamente removía la gruesa lámina basal de los folículos y permitía la formación de un sitio de ruptura del folículo, por donde saldría el ovocito. La colagenasa que también es importante en la ovulación de los mamíferos, se encontró en fluido folicular de ratas, donde puede degradar la matriz de la teca externa de los folículos que es rica en colágeno y producir el rompimiento de la lámina basal en el sitio donde se producirá de ruptura del folículo (Ichikawa *et al.*, 1983a, 1983b). En *J. frontalis* se determinó la existencia de gran cantidad de fibras colágenas en los folículos (además de las extensiones de la pared), los cuales están conectados entre sí, y no en forma individual como en mamíferos, por lo cual se podría sugerir que la conexión entre ellos podría corresponder al sitio de

ruptura por el cual los ovocitos serían desalojados durante la ovulación. Sitios de ruptura previamente definidos han sido propuestos por Talbot (1981b), en *H. americanus*, en base a la acumulación de fibras colágenas en sitios determinados de los folículos. La acción de la colagenasa sería principalmente ablandar el folículo, mediante la destrucción de las fibras de colágeno, que facilitarían la extrusión del ovocito desde el interior del folículo.

Según Talbot (1989), cuando los ovocitos de *H. americanus* fueron tratados con colagenasa y vistos con un microscopio de contraste de fases durante la ovulación *in vitro*, la pared del folículo estaba claramente contraída y el ovocito era presionado a salir del folículo, a través del sitio de ruptura producido por la colagenasa. En animales que tienen folículos muy sólidos y fuertes, el ovocito generalmente se deforma al pasar por el sitio de ruptura (Schroeder y Talbot, 1985). Tanto *H. americanus* como *J. frontalis*, poseen un fuerte y sólido folículo que probablemente no permite el escape del ovocito a través del sitio de ruptura a pesar de la acción de la colagenasa; por lo cual, la contracción de la pared folicular mediante las extensiones tipo filamentosas, es importante para garantizar la extrusión del ovocito desde el folículo.

La presencia del epitelio cilíndrico secretor que reviste el lumen interno del oviducto en *J. frontalis* sugiere una función secretora para generar un fluido lubricante que facilite el paso de los ovocitos a través de oviducto. A este respecto King (1948) señala que en el camarón *P. setiferus* la función de este epitelio es lubricación durante el desove. Lo mismo sugiere Talbot (1989) señalando que en *H. americanus* que no se agrega ninguna cubierta adicional a los ovocitos mientras pasan por el oviducto, más aún, los ovocitos maduros son ultraestructuralmente idénticos tanto en el ovario como inmediatamente después de su salida por el gonoporo.

En la mayoría de las especies de decápodos se ha señalado que el lumen central no es evidente (Krol *et al.*, 1992), y esto se podría explicar porque los ovarios que no han alcanzado su completa maduración, el lumen central está enmascarado, pues contiene numerosas ovogonias y ovocitos previtelogénicos, como es el caso de *J. frontalis*. Al respecto, Bell y Lightner (1988) indican que en *P. stylirostris* y *P. vannamei*, las ovogonias localizadas en la zona de proliferación ubicada en la pared medio-ventral del ovario, a medida que van madurando se desplazan hacia los cistos (también llama-

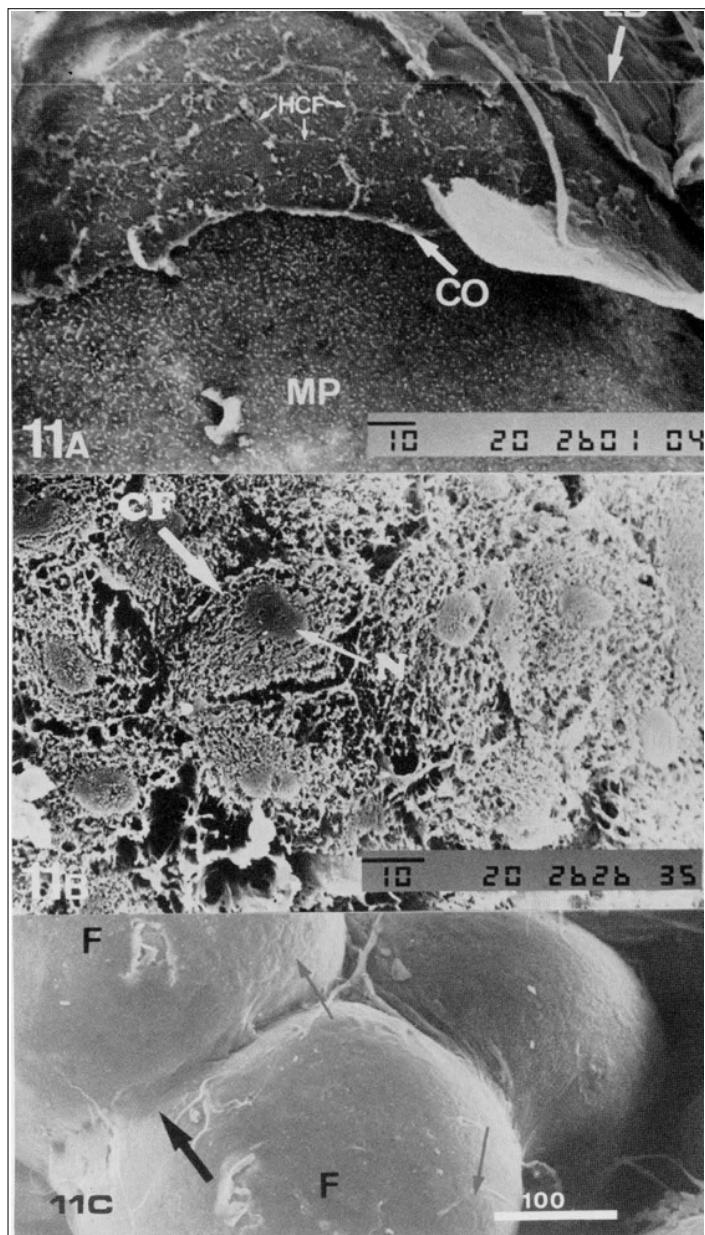


Figura 11. Folículo maduro visto al MEB. A: Folículo abierto. Se observa la membrana plasmática (MP) del ovocito maduro; restos de células foliculares (HCF) sobre el corion (CO) y la lámina Basal (LB), sobre la cual se adhieren las extensiones filamentosas (EF). B: Visión con microscopía correlativa. Detalle de las células foliculares (CF), con sus nucleos (N) recubriendo el corion. C: Ovocitos maduros. Detalle de la unión de los folículos (F) a través de la lámina basal que los recubre (Flecha gruesa).

Figure 11. Scanning electronic microscopy micrographie of the mature follicle. A: Open follicle. Observe the plasmatic membrane (MP) of the mature oocyte; follicular cell remaining (HCF) over the chorion (CO) and basal lamina (LB), over which the filament-like extensions adhere (EF). B: Correlative microscopy view. Detail of the células foliculares (CF), with the nuclei (N), covering the chorion. C: Mature oocytes. Detail of the follicles junction (F) through the basal lamina that cover them (wide arrow).

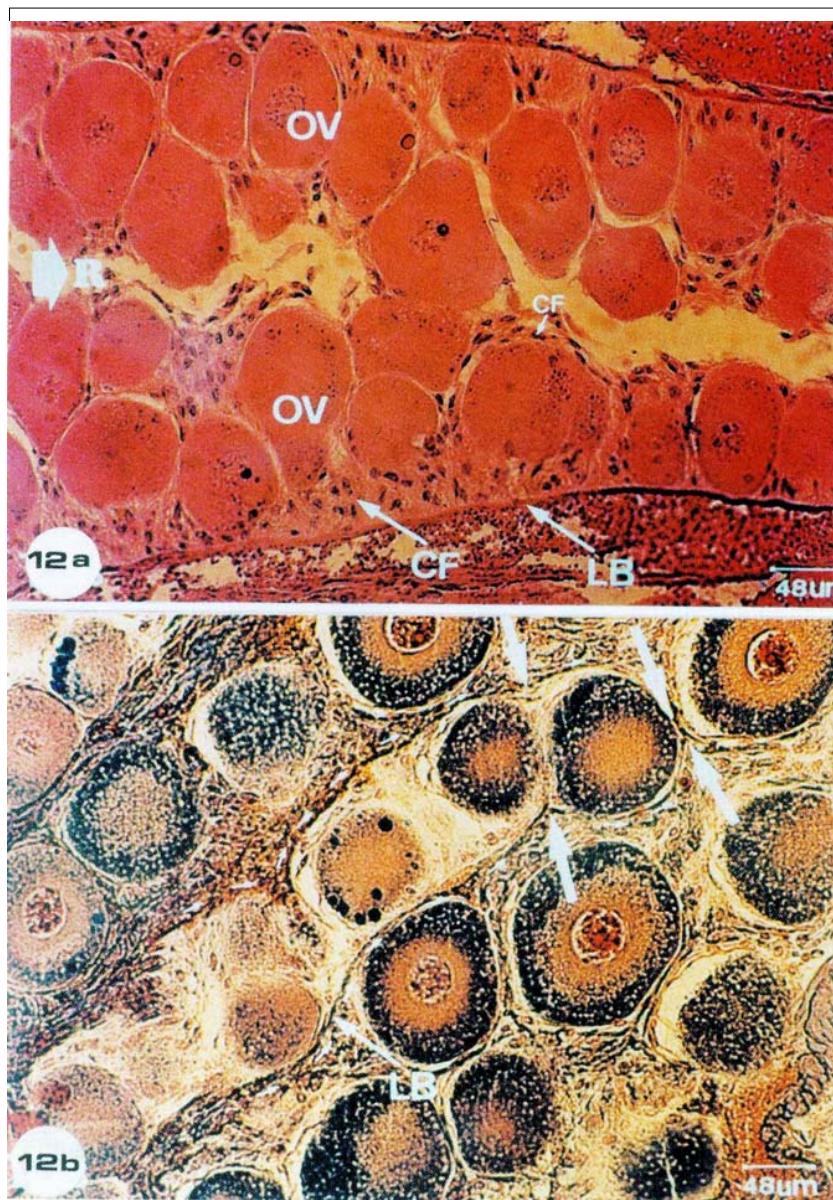


Figura 12. Corte longitudinal a través de ovarios en desarrollo. A: Ramificación del epitelio germinativo con ovocitos vitelogenéticos (OV) rodeados por las células foliculares (CF). Lámina basal (LB). Tinción H-E. B: Ovario con ovocitos en vitelogenésis. El vitelo se observa en color azul. El contorno de las ramificaciones (flechas pequeñas) del cordón germinal se estrangula (flechas gruesas) por el crecimiento de los ovocitos. Una de ellas recién comienza, en cambio, la otra está más avanzada; lámina basal (LB) de la ramificación. Tinción Mallory.

Figure 12. Longitudinal section of the developing ovary. A: Ramification of the germinative epithelium with vitellogenic oocytes (OV) surrounded by follicular cells (CF). Basal lamina (LB). Stained with H-E. B: Ovary with oocytes in vitellogenesis. The vitellum stain in blue. The growing of the oocytes inside the ramification of the germinal cord (little arrows) expand it (wide arrows). Basal lamina (LB) of the ramification. Stained with Mallory.

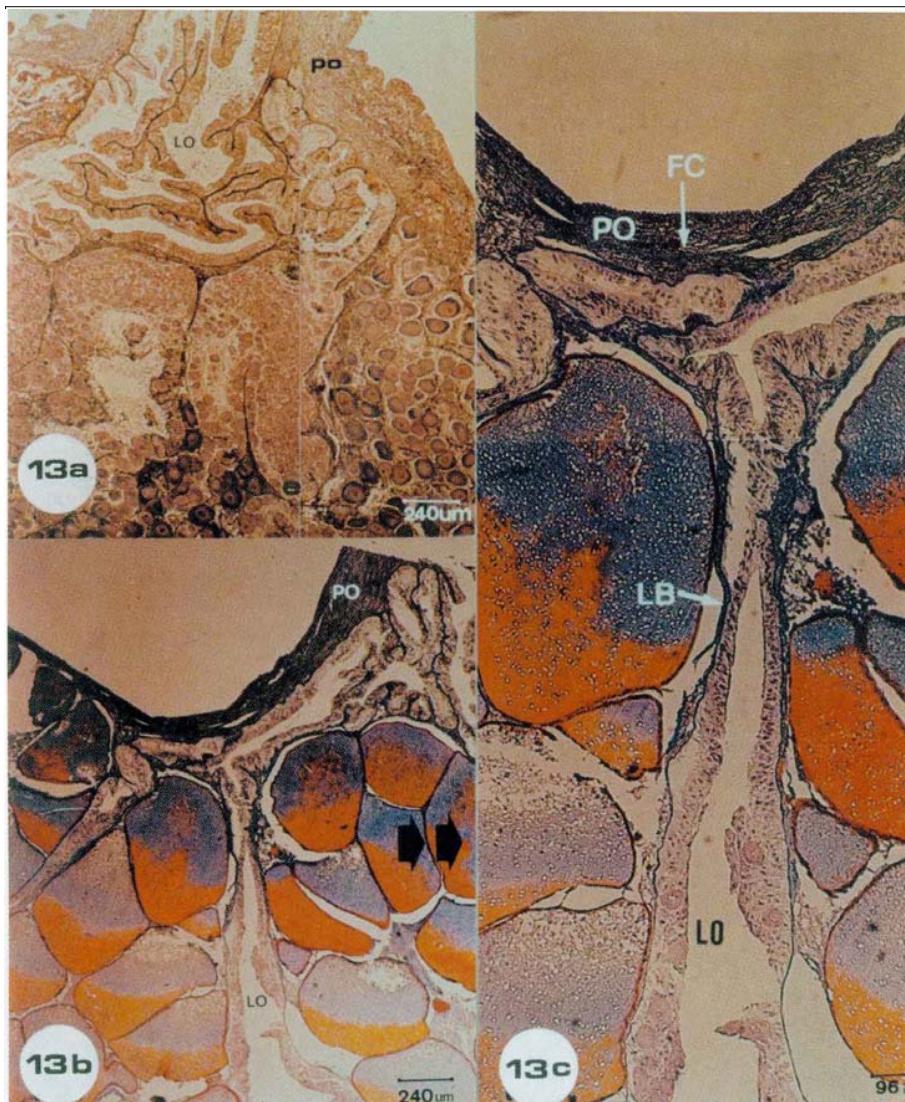


Figura 13. Cortes transversales de ovario teñidos con Mallory: generación de fibras colágenas en lámina basal (LB). A: Ovario inmaduro. No se observan fibras colágenas en la pared ovárica (PO). Lumen del oviducto (LO). B: Ovario maduro. La lámina basal es rica en fibras de colágeno que se tiñen de color azul intenso. Pared ovárica (PO); lumen ovárico (LO). C: Detalle de la fotografía anterior, donde se observa claramente el color azul de las fibras de colágeno (FC) tanto en la lámina basal (LB) como de la pared ovárica (PO).

Figure 13. Transversal sections of the ovary stained with Mallory; production of collagen fibers in the basal lamina (LB). A: Immature ovary. There is no collagen fibers within the ovary wall (PO). Lumen of the oviduct (LO). B: Mature ovary. The basal lamina present collagen fibers, which stain of blue colour. Ovary wall (PO); lumen of the ovary (LO). C: Detail of the 13B picture, showing blue colour of collagen fibers (FC) both in the basal lamina (LB) as the ovary wall (PO).

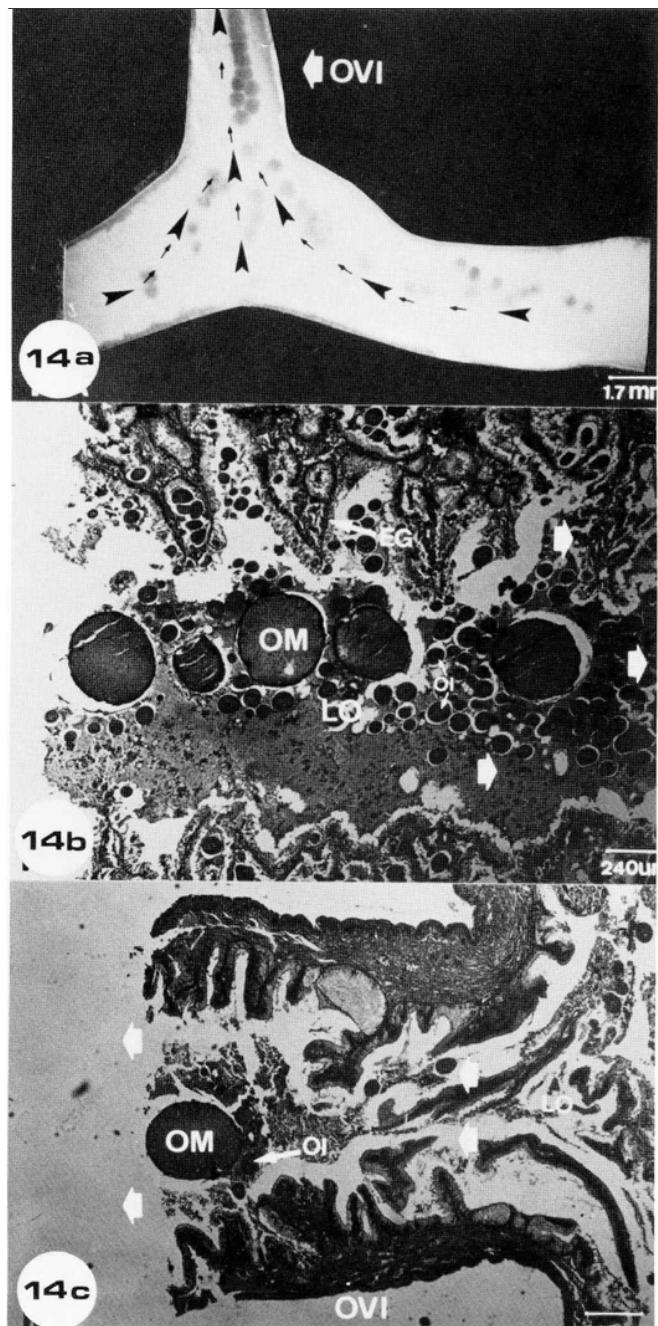


Figura 14. Ovario recientemente desovado. A: Unión ovario-oviducto *in toto* vista con microscopio de luz. Ovocitos que están siendo desplazados (flechas) desde el lumen central del ovario hacia el oviducto (OVI). B: Corte longitudinal a nivel del lumen ovárico. Durante el proceso de desove, numerosos ovocitos inmaduros (OI) son expulsados junto con los ovocitos maduros (OM) moviéndose en dirección de las flechas. Epitelio germinativo (EG). Tinción H-E. C: Corte longitudinal a nivel del oviducto; salida de ovocito maduros (OM) a través del oviducto (OVI) junto a ovocitos inmaduros (OI); lumen de oviducto (LO). Tinción H-E.

Figure 14. Recently spawned ovary. A: Ovary-oviduct junction *in toto* viewed by light microscope. Oocyte displacing (arrows) from the central lumen of the ovary to the oviduct (OVI). B: Longitudinal section of the ovary lumen. During the spawning process, numerous immature oocyte (OI) are expelled together with mature oocytes (OM) toward the arrows sense. Germinal epithelium (EG). Stained with H-E. C: Longitudinal section at oviduct level; mature oocyte (OM) displacing through the oviduct (OVI) with immature oocytes (OI); lumen of the oviduct (LO). Stained with H-E.

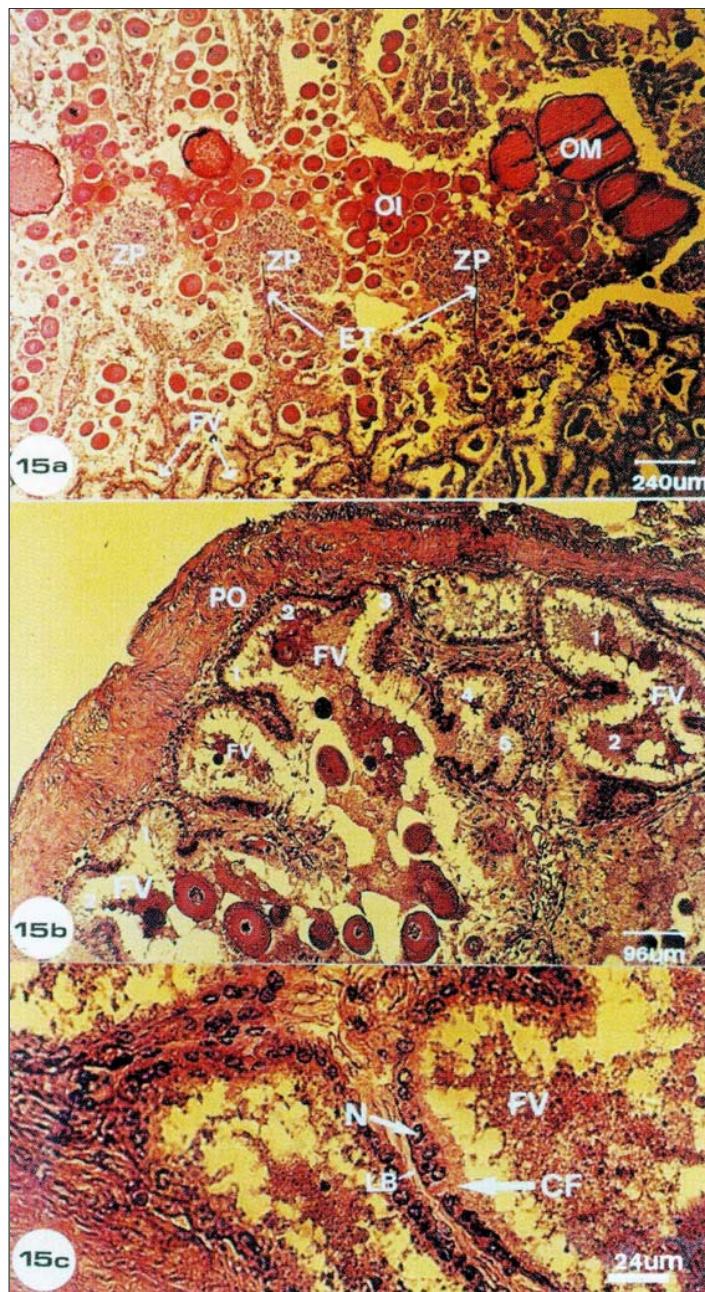


Figura 15. Cortes longitudinales de ovario post-desove. Tinción H-E. A: Corte longitudinal a través del lumen ovárico. Se observan ovocitos tanto maduros (OM) como inmaduros (OI), algunas zonas de proliferación (ZP) asociadas a extensiones tipo tabique (ET) y folículos vacíos (FV). B: Se observan distintos folículos vacíos (FV) próximos a la pared ovárica (PO) y pares de folículos unidos entre si (números blancos). C: Detalle de foto anterior que muestra las células foliculares (CF) que forman un epitelio monoestratificado cúbico. Núcleo de las células foliculares (N); lámina basal (LB); folículo vacío (FV).

Figure 15. Longitudinal section of the post-spawning ovary. Stained with H-E. A: Longitudinal section of the lumen of the ovary. Note the mature oocytes (OM), immature oocytes (OI) and some proliferation zones (ZP) associated to partition-wall-like extensions (ET) and empty follicles (FV). B: Different empty follicles (FV) close to the ovary wall (PO) and adjacent follicles joined (white numbers). C: Detail of the before picture showing the follicular cells (CF) that conform a monostratified epithelium; nucleus of the follicular cells (N); basal lamina (LB); ovarian follicle (FV).

dos folículos), pasando por la cavidad ovárica debido a que está unida a cada uno de los cistos. Lo mismo se observó en *P. setiferus* (King, 1948) y en el cangrejo *R. ranina* (Minagawa *et al.*, 1993). En este último, la cavidad ovárica está localizada longitudinalmente en el centro (al igual que los ovarios maduros de *J. frontalis*), ocasionalmente con un lumen vacío y con ovogonias y ovocitos previtelogénicos localizados en el parénquima ovárico (epitelio germinal) a lo largo de ambos lados de la cavidad, para formar las zonas de proliferación.

En *H. americanus* se ha señalado que los folículos inmaduros con ovogonias y ovocitos previtelogénicos, se encuentran localizados cerca del lumen del ovario, pero no en su interior (Talbot, 1981a), en cambio en la langosta espinosa *Panulirus argus* (Krol *et al.*, 1992), los nidos de ovogonias están cerca de las extensiones de la pared dentro del lumen ovárico, similar a lo encontrado en *J. frontalis*.

Es importante señalar que en *J. frontalis* el epitelio que está dentro del oviducto se continúa dentro del ovario para constituir el cordón central y sus ramificaciones, las cuales mantienen en su interior a cada uno de los ovocitos presentes en el ovario, y que posteriormente constituirán los folículos. En *J. frontalis* cada folículo está constituido por un solo ovocito más la cubierta de células foliculares y la lámina basal. Esto no ocurre así en otras especies, como en *P. stylirostris*, *P. setiferus* y *P. vannamei* (Bell y Lightner, 1988; King, 1948), los folículos denominados también cistos, corresponden a una especie de saco con un lumen central, donde se encuentran los ovocitos. Dentro del folículo, la maduración de los ovocitos ocurre desde el centro hacia la periferia, lugar donde están los ovocitos vitelogénicos con su respectiva capa de células foliculares. Como se dijo anteriormente para estos camarones, cada folículo está conectado al lumen central del ovario, para que ocurra el desove. En *J. frontalis*, los folículos también están conectados con el lumen central del ovario y se distribuyen entre la pared y su lumen central. En esta especie no existen folículos inmaduros, pues los ovocitos que no han alcanzado cierta madurez, se encuentran dentro de las ramificaciones rodeados por células foliculares, sin llegar a formar un folículo individual.

Así también, Talbot (1981a) describe para *H. americanus* folículos intermedios y pequeños adyacentes a los folículos maduros y cercanos al lumen del ovario; y los folículos maduros están separados unos de otros, aislados del lumen central. En *J.*

frontalis, los folículos no son unidades aisladas dentro del ovario, ya que se forman a partir de ovocitos que se encuentran dentro de las ramificaciones, que al crecer deforman las ramificaciones para formar estructuras similares a racimos de uva. La continuidad del epitelio germinativo dentro del ovario y la continuidad de un folículo con otro, se observa muy bien en ovarios recién desovados, pues los folículos están vacíos. Este hecho permite además visualizar claramente la células foliculares, las que corresponden a células epiteliales cúbicas, que probablemente surgen de otra transformación del epitelio germinativo, pero esta vez, dentro del ovario. En *H. americanus* se ha descrito una semejanza estructural entre las células foliculares y las epiteliales, especialmente en aquellas que rodean a los folículos inmaduros (Talbot, 1981a), y en *P. setiferus*, King (1948) indica que las células foliculares surgen aparentemente del epitelio germinal.

Las células foliculares pueden jugar un rol importante en el proceso de vitelogénesis específicamente en la producción de vitelo. Adiyodi y Subramonian (1983 *fide* Krol *et al.*, 1992) señalaron que la foliculogénesis (proceso donde las células foliculares llegan a rodear los ovocitos), es un prerequisito para la absorción de vitelogenina desde el exterior del ovocito. Yano y Chinzei (1987) encontraron que en el camarón *P. japonicus*, la vitelogenina puede sintetizarse en las células foliculares, secretada hacia la hemolinfa y luego absorbida por los ovocitos. En *Palaemon serratus*, cuando ocurre la síntesis de proteínas de vitelo, el corion comienza a formarse sugiriendo que la células foliculares pueden estar involucradas en su desarrollo (Papathanassiou y King, 1984 *fide* Krol *et al.*, 1992). En la langosta *H. americanus*, Talbot (1981c) demuestra que las células foliculares son multifuncionales y participan activamente en la formación del corion.

De acuerdo con Aiken y Waddy (1980), la ovulación en langostas puede preceder al desove por varias semanas, donde los ovarios maduros pueden contener numerosos ovocitos maduros en el lumen, sugiriendo que esto es ventajoso, ya que la hembra estaría preparada para el desove cuando las condiciones ambientales sean adecuadas. Sin embargo, en *J. frontalis* la ovulación ocurriría casi simultáneamente con el desove. Esta observación se basa en que langostas en estado D3 del ciclo de muda (Elorza y Dupré, 1996), es decir, a pocos días de mudar y, por lo tanto desovar, no presentan ningún ovocito maduro en el lumen, sino en sus respectivos

folículos. La ovulación se facilita principalmente por la contracción de las extensiones tipo filamentos y el desove por la cubierta de musculatura que rodea al ovario, la cual mediante movimientos contráctiles en distintas direcciones, conduce a los ovocitos a través del lumen central y el oviducto, hasta que salgan por el gonoporo (Talbot, 1989). En las especies que carecen de musculatura en sus ovarios, como *P. setiferus* (King, 1948), *P. stylirostris* y *P. vannamei* (Bell y Lightner, 1988), el desove ocurre posiblemente mediante contracciones coordinadas de los músculoscefalotorácicos y abdominales, que rodean al ovario. Es probable que la presión aplicada cause el movimiento de los ovocitos hacia el oviducto (King, 1948; Bell y Lightner, 1988).

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen el financiamiento del proyecto FONDECYT 194-1121 otorgado al Prof. Enrique Dupré, para la realización de este estudio

REFERENCIAS

- Adiyodi, K. y R. Adiyodi. 1970.** Endocrine control of reproduction in Decapod Crustacea. *Biol. Rev.*, 45: 121-165.
- Aiken, D y S. Waddy. 1980.** Reproductive biology. En: J.S. Cobb y B.F. Phillips (eds.). *The Biology and Management of Lobsters*. Academic Press, New York, pp. 215-273.
- Bell, T. y D. Lightner. 1988.** A handbook of normal penaeid shrimp histology. Allen Press, Inc., Lawrence, Kansas, 87 pp.
- Elorza, A. y E. Dupré. 1996.** Determinación de los estados del ciclo de muda en la langosta de Juan Fernández *Jasus frontalis* (Milne Edwards, 1837). *Invest. Mar.*, Valparaíso, 24: 67-76.
- Ichikawa, S., M. Ohta, H. Morioka y S. Muroa. 1983a.** Blockage of ovulation in the explanted hamster ovary by a collagenase inhibitor. *J. Reprod. Fert.*, 68: 17-19.
- Ichikawa, S., H. Morioka, M. Ohta, K. Oada y S. Muroa. 1983b.** Effect of various proteinase inhibitors on ovulation of explanted hamster ovaries. *J. Reprod. Fert.*, 68: 407-412.
- King, J. 1948.** A study of the reproductive organs of the common marine shrimp, *Penaeus setiferus* (Linnaeus). *Biol. Bull.*, 94: 244-262.
- Krol, R., W. Hawkins y M. Overstreet. 1992.** Reproductive Components. En: F. Harrison y A. Humes (eds.). *Decapod Crustacea Microscopic anatomy of invertebrates*. pp. 295-343.
- Lesson, C. y T. Lesson. 1981.** *Histología*. 3^a Edición. Ed. Interamericana. México, 562 pp.
- Meusy, J. y G. Payen. 1988.** Female reproduction in Malacostracan Crustacea. *Zool. Sci.*, 5: 217-265.
- Minagawa, M., J. Chiu, M. Kudo, F. Ito y F. Takashima. 1993.** Female reproductive biology and oocyte development of the red frog crab, *Ranina ranina*, off Hachijojima, Izu islands, Japan. *Mar. Biol.*, 115: 613-623.
- Schade, M. y R. Shivers. 1980.** Structural modulation of the surface and cytoplasm of oocytes during vitellogenesis in the lobster *Homarus americanus*. An electron microscope-protein tracer study. *J. Morph.*, 163: 13-26.
- Schroeder, P. y P. Talbot. 1985.** Ovulation in the animal kingdom: a review with emphasis on the role of contractile processes. *Gamete Res.*, 11: 191-221.
- Talbot, P. 1981a.** The ovary of the lobster, *Homarus americanus*. I. Architecture of the mature ovary. *J. Ultrastruct. Res.*, 76: 235-248.
- Talbot, P. 1981b.** Collagenase solutions induce in vitro ovulation in lobsters (*Homarus americanus*). *J. Exp. Biol.*, 216: 181-185.
- Talbot, P. 1981c.** The ovary of the lobster, *Homarus americanus*. II. Structure of the mature follicle and origin of the corion. *J. Ultrastruct. Res.*, 76: 249-262.
- Talbot, P. 1989.** Ovulation, attachment and retention of lobster eggs. *J. Crust. Biol.*, 10: 455-468.
- Yano, I. y Y. Chinzei, 1987.** Ovary is the site of vitellogenin synthesis in kumura prawn, *Penaeus japonicus*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 86B(2): 213-218.