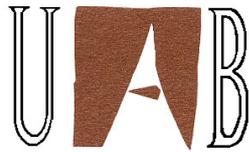


ESTUDIO SOBRE LA REPRODUCCIÓN
DE NOTOTHENIOIDEI
(PISCES: PERCIFORMES)
DEL OCÉANO AUSTRAL.



Silvina Van der Molen
2003





**ESTUDIO SOBRE LA REPRODUCCIÓN
DE NOTOTHENIOIDEI
(PISCES: PERCIFORMES)
DEL OCEÁNO AUSTRAL.**

**SILVINA VAN DER MOLEN
2003**

A mis nonos y abuelos:
Amelia, Armando, Hilario, Pilar,
Isabel y Claridad.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer en primer lugar al Dr. Jesús Matallanas por darme la oportunidad, sin conocerme, de hacer este trabajo. También le agradezco, su constante apoyo, su guía y su confianza.

Agradezco al Dr. J.C. Hureau, Dr. G. Duhamel, Sr. X. Gregorio y Sr. M. Pruvost, del Museo Nacional de Ciencias Naturales de París por su ayuda en la obtención del material de estudio y bibliográfico.

Gracias a la Dra. Margarida Casadevall y a la Dra. Marta Muñoz por su inestimable ayuda y sus consejos, por los momentos dedicados a descifrar las imágenes del microscopio y por los buenos ratos que pasé con ellas.

Muchísimas gracias a “las chicas de Girona”: María, Sandra y Gemma, por la confianza que me brindaron haciéndome sentir como en casa.

Agradezco a Pilar Lurbe por brindarme su ayuda con la burocracia universitaria y por su compañía en los muchos días deshabitados de nuestra Unitat.

Agradezco a Josep Graells por sus lecciones de histología, por el tiempo que dedicó a enseñarme y por su buen humor.

Gracias a Salva por su colaboración con las imágenes, la edición y la impresión.

Gracias a toda la peña que me brindó su cariño y pasó a ser mi familia en Barcelona. Especialmente gracias a Vir, Ale, Mari y Jerónimo.

Gracias Clau, por estar ahí.

A Marienza y Albert, por su amistad, por todos los dinars de estos años, por escucharme y acompañarme, gracias.

A Cesc, gracias por los tallats de las mañanas y tot aixó.

A Miquel Hernández, por su apoyo constante, su interés y su afecto, muchas gracias.

De aquel lado del Atlántico, gracias:

A Guillermo Caille, quiero agradecer especialmente a mi mentor en los avatares de la investigación científica, por sus preciosos consejos y por su amistad.

Agradezco sinceramente al Dr. Néstor Ciocco, por su perpetuo respaldo, su estímulo y su entusiasmo.

A Sussy, es imposible Ma, enumerar todas las cosas que tengo para agradecerte, pero sobre todo tu apoyo incondicional a todas mis aventuras, y tus abrazos.

Gracias Julio, por el banque.

A Hector, gracias Pa, por tu aliento y tus mimos a distancia.

Gracias Techy, por tu dulzura y tu fuerza.

A Leo, gracias por incluirme en las tarjetas de cumpleaños y sobre todo, por ser mi faro allende el mar.

A Sir Gerard de L'Tropé de Sistemé, en calidad de "inspirador último de esta obra", arigato brother.

A mi familia patagónica, Sonia, Raúl y Fofó, por abrigarme en el sur.

A Vero, Edison & Cía., gracias por tantas e inolvidables risas y abrazos.

A Any, Jorge, Luis y Pato, gracias por las charlas, por ser mi refugio.

Finalmente quiero agradecerle por sus mordaces comentarios y su infinita ayuda en todo el trabajo, por esta experiencia compartida y por lo que vendrá, a Rolo.

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	vii
ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS	vx
ABREVIATURAS	xviii
CAPITULO I	1
INTRODUCCIÓN	3
1. La Antártida	5
1.1 Historia de las investigaciones científicas en la Antártida	5
1.2 Historia geológica del Continente Antártico	19
1.2.1 Historia climática del Continente Antártico	24
1.3 El Océano Austral	28
1.3.1 Circulación de las masas de agua	33
1.3.2 Mar de Weddell	37
1.4 Estacionalidad	41
1.4.1 Fluctuación de las capas de hielo	42
1.4.2 Producción Primaria	45
1.5 Ecosistema marino antártico	48
2. Ictiofauna Antártica	55
2.1 Suborden Notothenioidei	57
2.2 Biogeografía	60
2.3 Origen y diversificación del Suborden Notothenioidei	67
2.4 Biología	71
2.4.1 Adaptación al frío	72
2.5 Familias estudiadas	74
2.5.1 Familia Artedidraconidae	74
2.5.2 Familia Bathydraconidae	78

2.5.3 Familia Channichthyidae	81
2.5.4 Familia Harpagiferidae	85
3. Importancia del estudio de la reproducción en Notothenioidei	87
4. Objetivos	89
CAPITULO II	91
MATERIALES Y MÉTODOS	91
1. Material	93
1.1 Procedencia de los ejemplares	93
1.2 Identificación de las especies	94
1.3 Extracción y conservación de las gónadas	95
1.4 Composición de la muestra	95
2. Métodos	97
2.1 Consideraciones generales	97
2.2 Análisis histológico	98
2.3 Caracterización de la ovogénesis	102
2.3.1 Distribución de frecuencias de los ovocitos	106
2.3.2 Distribución topográfica de los ovocitos en el ovario	107
2.4 Madurez Gonadal	110
2.5 Fecundidad	112
2.5.1 Cálculo de la fecundidad	113
2.6 Comparación de metodologías	115
2.7 Terminología.	116

CAPITULO III	117
RESULTADOS	119
1. Caracterización de la ovogénesis	120
1.1 Distribución de frecuencias de los ovocitos	120
1.2 Distribución topográfica de los ovocitos en el ovario	125
1.3 Comparación de metodologías	128
2. Familia Artedidraconidae	131
2.1 <i>Artedidraco orianae</i>	131
2.1.1 Anatomía de los ovarios	131
2.1.2 Caracterización de la ovogénesis	131
2.1.3 Madurez Gonadal	137
2.1.4 Fecundidad	139
2.2 <i>Dolloidraco longedorsalis</i>	140
2.2.1 Anatomía de los ovarios	140
2.2.2 Caracterización de la ovogénesis	140
2.2.3 Madurez Gonadal	144
2.3 <i>Pogonophryne marmorata</i>	146
2.3.1 Anatomía de los ovarios	146
2.3.2 Caracterización de la ovogénesis	146
2.3.3 Madurez Gonadal	149
3. Familia Bathydraconidae	150
3.1 <i>Akarotaxis nudiceps</i>	150
3.1.1 Anatomía de los ovarios	150
3.1.2 Caracterización de la ovogénesis	150
3.1.3 Madurez Gonadal	153

3.2 <i>Bathyraco macrolepis</i>	154
3.2.1 Anatomía de los ovarios	154
3.2.2 Caracterización de la ovogénesis	154
3.2.3 Madurez Gonadal	158
3.3 <i>Gerlachea australis</i>	160
3.3.1 Anatomía de los ovarios	160
3.3.2 Caracterización de la ovogénesis	160
3.3.3 Madurez Gonadal	165
3.3.4 Fecundidad	166
4. Familia Channichthyidae	167
4.1 <i>Champocephalus esox</i>	167
4.1.1 Anatomía de los ovarios	167
4.1.2 Caracterización de la ovogénesis	167
4.1.3 Madurez Gonadal	171
4.1.4 Fecundidad	172
4.2 <i>Cryodraco antarcticus</i>	173
4.2.1 Anatomía de los ovarios	173
4.2.2 Caracterización de la ovogénesis	173
4.2.3 Madurez Gonadal	176
5. Familia Harpagiferidae	177
5.1 <i>Harpagifer spinosus</i>	177
5.1.1 Anatomía de los ovarios	177
5.1.2 Caracterización de la ovogénesis	177
5.1.3 Madurez Gonadal	181
5.1.4 Fecundidad	183
6. Síntesis de los resultados	184

CAPITULO IV	191
DISCUSIÓN	193
1. Reproducción en Notothenioidei	193
1.1 Anatomía de los ovarios	194
1.2 Estrategias reproductivas y ovogénesis	195
1.3 Caracterización de la ovogénesis	202
1.4 Madurez sexual	204
2. Familia Artedidraconidae	207
2.1 <i>Artedidraco orianae</i>	207
2.2 <i>Dolloidraco longedorsalis</i>	210
2.3 <i>Pogonophryne marmorata</i>	211
3. Familia Bathydraconidae	212
3.1 <i>Akarotaxis nudiceps</i>	212
3.2 <i>Bathydraco macrolepis</i>	213
3.3 <i>Gerlachea australis</i>	214
4. Familia Channichthyidae	216
4.1 <i>Champscephalus esox</i>	217
4.2 <i>Cryodraco antarcticus</i>	218
5. Familia Harpagiferidae	220
5.1 <i>Harpagifer spinosus</i>	220
6. Estrategias reproductivas	223
7. Radiación en Notothenioidei	228

CAPITULO V	233
CONCLUSIONES	235
BIBLIOGRAFÍA	241
APÉNDICES	259
Apéndice I	261
Apéndice II	263
Apéndice III	267

FIGURAS

1. Mapa de la Terra Australis	6
2. Factoría Ballenera	11
3. Bases Antárticas, año 1957	17
4. Configuración de las masas continentales	22
5. Principales acontecimientos climáticos	25
6. Continente Antártico e islas asociadas	29
7. Posición del Frente Polar Antártico	30
8. Principales cuencas oceánicas	32
9. Circulación superficial	34
10. Esquema las corrientes en la columna de agua	37
11. Circulación en el Mar de Weddell	39
12. Costa del Mar de Weddell	40
13. Extensión de los hielos, variación estacional	42
14. Foto de una polinia	43
15. Variación de la radiación y la clorofila	46
16. Zonas pelágicas del Océano Austral	48
17. Cadena trófica	49
18. <i>Euphausia superba</i>	50
19. Distribución geográfica del "krill"	51
20. Divisiones geográficas clásicas del Océano Austral	62
21. Zonas ecológicas del Océano Austral	65
22. Cladograma: Suborden Notothenioidei	68
23. <i>Artedidraco orianae</i>	76
24. <i>Dolloidraco longedorsalis</i>	77
25. <i>Pogonophryne marmorata</i>	78
26. <i>Akarotaxis nudiceps</i>	80
27. <i>Bathhydraco macrolepis</i>	80
28. <i>Gerlachea australis</i>	81
29. <i>Champscephalus esox</i>	83

30. <i>Cryodraco antarcticus</i>	84
31. <i>Harpagifer spinosus</i>	86
32. Ubicación geográfica de las localidades de captura	94
33. Estadísticos descriptivos	121
34. Comparación de metodologías	129
35. <i>A. oriana</i> : Diámetro medio- N/C	136
36. <i>A. oriana</i> : Madurez gonadal	137
37. <i>D. longedorsalis</i> : Diámetro medio- N/C	143
38. <i>D. longedorsalis</i> : Madurez gonadal	144
39. <i>P. marmorata</i> : Diámetro medio- N/C	148
40. <i>P. marmorata</i> : Madurez gonadal	149
41. <i>A. nudiceps</i> : Diámetro medio- N/C	152
42. <i>A. nudiceps</i> : Madurez gonadal	153
43. <i>B. macrolepis</i> : Diámetro medio- N/C	157
44. <i>B. macrolepis</i> : Madurez gonadal	158
45. <i>G. australis</i> : Diámetro medio- N/C	164
46. <i>G. australis</i> : Madurez gonadal	165
47. <i>C. esox</i> : Diámetro medio- N/C	170
48. <i>C. esox</i> : Madurez gonadal	171
49. <i>C. antarcticus</i> : Diámetro medio- N/C	175
50. <i>C. antarcticus</i> : Madurez gonadal	176
51. <i>H. spinosus</i> : Diámetro medio- N/C	181
52. <i>H. spinosus</i> : Madurez gonadal	182
53. Temporadas de desove	209

TABLAS

I.	Expediciones a la Antártida	13
II.	Escala geológica, principales acontecimientos	20
III.	Familias del Suborden Notothenioidei	58
IV.	Localidades y fechas de captura	93
V.	Composición de la muestra	96
VI.	Fases de Madurez gonadal	111
VII.	Terminología	116
VIII.	Número de ovocitos analizados	119
IX.	Distribución topográfica de los ovocitos en el ovario	126
X.	Comparación de metodologías	128
XI.	<i>A. orianae</i> : fecundidad absoluta	139
XII.	<i>G. australis</i> : fecundidad absoluta	166
XIII.	<i>C. esox</i> : fecundidad absoluta	172
XIV.	<i>H. spinosus</i> : fecundidad absoluta	183
XV.	Síntesis de los resultados	185
XVI.	Síntesis de los resultados: madurez gonadal	186

ABREVIATURAS

CPA: Círculo Polar Antártico

m.a: millones de años

FPA: Frente Polar Antártico

CCA: Corriente Circumpolar Antártica

DA: Divergencia Antártica

LT: Longitud total

HE: Hematoxilina - Eosina

FCP: Fase de Crecimiento Primario

FCS: Fase de Crecimiento Secundario

N/C: Relación nucleoplasmática

NC: Etapa nucleocromatínica

PN: Etapa Peri Nuclear

ACI: Etapa de Alvéolos Corticales I

ACII: Etapa de Alvéolos Corticales II

VI: Etapa de Vitelo I

VII: Etapa de Vitelo II

VIII: Etapa de Vitelo III

Mad: Etapa Madura

atr: Atrésicos

POF: Folículos post-ovulatorios

ZR: Zona radiata

CAPÍTULO I
INTRODUCCIÓN

INTRODUCCIÓN

*...Decir que el pez está hecho para el agua me parece mucho menos
que decir que el pez está hecho en el agua y por el agua;
porque esto último expresa con mucha mayor claridad
lo que en lo primero no está más que oscuramente oculto:
que la existencia del pez sólo es posible
en las condiciones de un elemento que llamamos agua,
no sólo para estar en él, sino también para desarrollarse en él.*

Goethe.

Esta tesis versa sobre aspectos de la biología reproductiva de algunas especies pertenecientes al suborden Notothenioidei. Cinco familias de este suborden dominan en abundancia y diversidad la ictiofauna adulta del Océano Austral, y sus larvas son un componente importante del ictioplancton de las aguas costeras.

El continente antártico es una de las regiones del planeta que más rigurosidad despliega en cuanto a condiciones ambientales. Por ejemplo, la temperatura más baja jamás consignada en nuestro planeta es de $-89,6^{\circ}\text{C}$ que se ha registrado en la estación rusa de Vostok, en el polo sur geomagnético. Es debido a estas características y a su extrema posición geográfica que la Antártida, desde la antigüedad hasta nuestros días, despierta una curiosidad especial en diversas disciplinas. El interés en esta región ha incluido aspectos tan disímiles como... descubrimientos científicos y geográficos, expediciones de aventureros, explotación comercial de los

recursos, estrategias políticas y militares y, más recientemente, turismo, manejo de recursos ambientales y conservación.

Las primeras crónicas acerca de la Antártida surgen de una combinación de exploraciones, descubrimientos geográficos, actividades económicas y científicas. Para comprender las peculiaridades de esta región y los avatares de dichas exploraciones, a continuación se ha realizado un breve resumen acerca de la historia de la investigación en la Antártida y del marco geológico y climático de este continente.

Con el fin de acercarnos a un entendimiento de la biología de los peces que habitan esta región, también es preciso entender la dinámica de las aguas que la circundan y situarse en la complejidad de sus ecosistemas; así como profundizar en las características biogeográficas, origen y diversificación del grupo íctico que domina estas aguas. En los siguientes apartados del presente capítulo, estos temas se tratarán con detalle.

1. La Antártida

*Ya hemos agotado billones de estíos
Quedan billones por delante y billones después
¿Quién justificará estas incansables expediciones?
¿Quién contará el secreto de la impasible Tierra?*

Walt Whitman.

*“Porque nosotros deseamos saber las tierras y
poblaciones que hay de la otra parte de dicho Estrecho
y entender los secretos que hay en aquella tierra...”*

Doña Juana, hija de Carlos V, 1555.

1.1 Historia de la Investigación Científica en la Antártida

La idea de la existencia de un gran continente austral data del siglo VI a.C.; en la antigua Grecia se postulaba que desde el punto de vista de la simetría debería existir una gran masa continental en el Hemisferio Sur, para balancear las masas de tierra del norte. Ptolomeo, en el año 150 de nuestra era, consideró la existencia de un continente de grandes dimensiones, la “terra incognita”, unida a África y Asia.

En los mapas del siglo XVI aun se constataba la presencia de la “Terra Australis Incognita” unida a Asia, África y América del Sur, aunque numerosas expediciones habían navegado al sur de África y de Sudamérica (Figura 1).

Las expediciones a tierras australes comienzan a sucederse a partir de finales del siglo XV. Luego del descubrimiento de América, el gran objetivo de los países de Europa era descubrir una ruta que condujera a las fabulosas riquezas de Oriente. La competencia por encontrar dichas

rutas y por anexar nuevas tierras a sus imperios, desatada entre España y Portugal, fue particularmente fructífera en cuanto a expediciones se refiere. En el año 1494, las coronas española y portuguesa suscriben el Tratado de Tordesillas, y esta partición de tierras genera numerosas expediciones que buscan un paso hacia los mares del Sur.



Figura 1: Mapa, confeccionado por el cartógrafo alemán Ortelius en 1531, donde se muestra la ubicación de la “Terra Australis Incógnita” (tomado de www.70south.com).

Las primeras crónicas de los mares del Sur comienzan con el viaje alrededor del globo que llevó a cabo Fernando de Magallanes en 1520, descubriendo el estrecho que lleva su nombre y las tierras más australes jamás avistadas, a las que

denominó Tierra del Fuego, debido a las fogatas que divisaron en sus costas. Durante siglos estas tierras aparecieron en los mapas como Terra Magallánica o Terra Australis, ya que los cartógrafos de la época creyeron ver en este descubrimiento el ansiado continente desconocido. Dichas crónicas se continúan luego con las del viaje del San Lesmes en 1555, comandado por el gallego Francisco Hoces, quién navegó hasta la latitud de 55°S, al sur de la Tierra del Fuego, pasando por el estrecho de Le Maire y que descubrió aguas libres: el pasaje que conectaba el océano Atlántico con el Pacífico. El mismo pasaje fue transitado en el año 1578 por Francis Drake y dado lo avanzado de la industria cartográfica inglesa, este pasaje lleva su nombre, así como muchos otros accidentes geográficos llevan también nombres ingleses.

Las crónicas acerca del descubridor de tierras típicamente antárticas son contradictorias. Existe una versión que dice que en marzo de 1603 Gabriel de Castilla llegó a los 64° de latitud Sur, en una expedición que partió del Callao, donde “tuvieron mucha nieve”, avistando las actualmente llamadas islas Shetland del Sur. Otra versión cuenta que el holandés Dirck Cherritsz, en el año 1599, fue el primero en llegar a esas latitudes (Pinochet de la Barra, 1993).

Durante el siglo XVI varias expediciones españolas, como la dirigida por Pedro Fernández de Quirós, llegaron a altas latitudes y bautizaron con nombres peninsulares cientos de islas (Capdevila, 1991).

Si bien en el transcurso del siglo XVII no hubo grandes acontecimientos en lo que a descubrimientos antárticos se

refiere, en el siglo XVIII se retornó a la sucesión de descubrimientos de épocas anteriores. En el año 1756 el marino castellano Gregorio Jerez, luego de ser arrastrado por un temporal al sur del Cabo de Hornos, se encuentra frente a una isla que denomina San Pedro, actualmente conocida como isla Georgia del Sur. En otra expedición española, la de la fragata "Aurora" en 1762, fueron avistadas las islas Aurora, las cuales fueron rebautizadas por James Weddell en 1825 como Shag Rocks (islas Cormorán) (Capdevila, 1991). Entre los años 1771 y 1773 diversas expediciones francesas, orientadas principalmente hacia el océano Índico sur, descubrieron las islas Kerguelen, Crozet y Príncipe Eduardo.

La revolución industrial en Europa hizo aumentar la demanda de recursos, lo que condujo a una explotación de los recursos marinos de forma exhaustiva, principalmente pieles y aceites (Navarro *et al.*, 1998); impelidas por esta demanda y alentadas por los descubrimientos anteriores, las naciones acostumbradas a dominar los mares, como Inglaterra y Holanda, se embarcaron en nuevas expediciones. Así, en el año 1775, James Cook redescubre las islas Georgias del Sur bautizándolas Tierra de Sandwich, creyendo que se trataba del continente austral, pero luego se verá que se trataba sólo de islas (Pinochet de la Barra, 1993). El único desembarco de esta expedición en tierras antárticas fue precisamente en las islas Georgias del Sur:

"..My first care , after the ship was moored, was to send a boat and people a-fishing; in the mean time, some of the gentlemen killed a

seal (out of the many that were upon a rock), which made us fresh meal..”¹

Fueron estos reportes de Cook, publicados en “*A voyage towards the South Pole and Round the World*” en 1777, acerca de la presencia de focas y elefantes marinos en las islas Georgias del Sur los que dieron lugar a la primera fase de explotación comercial de recursos antárticos y, ligado a esta actividad, el comienzo de la exploración de la Antártida. Las explotaciones se basaban principalmente en la caza de lobos y elefantes marinos, pingüinos y ballenas, y las bases de operaciones estratégicas eran las islas Georgias del Sur e islas Malvinas (Delasa, 1998).

Otra importante expedición fue la del español Malaspina, a bordo del “*Atrevida*” entre los años 1789 y 1794, que continuó la búsqueda de islas de la zona que llamaban “borde antártico”, con el fin de inventariar las posesiones españolas y evaluar las posibilidades económicas de la región (Palomo, 1990).

A principios del siglo XIX se realizaron descubrimientos geográficos importantes, tal es el caso de las islas Shetland y la Península Antártica. Un acontecimiento que cabe destacar es el ocurrido al barco español *San Telmo*, que salió del puerto de Cádiz en 1818 junto a otros tres barcos con rumbo a Lima, con la intención de sofocar movimientos independentistas. Una tormenta sorprendió a este navío al doblar el cabo de Hornos,

¹ “...Mi primera preocupación, luego de amarrar el barco, fue mandar un bote con gente a pescar; mientras tanto, algunos de los hombres mataron una foca (una de las muchas que había sobre las rocas), lo cual nos procuró alimento fresco...”

desviándolo de su rumbo y haciéndolo naufragar en una isla a una latitud de 62°S. Tiempo después llegaría a esta isla un capitán inglés, William Smith, quien encontró restos del naufragio y tomó posesión de la misma en nombre de Inglaterra bautizándola Isla Livingston (Shetland del Sur); este es el primer naufragio que se conoce en la Antártida (Palomo, 1990).

Debido a la feroz competencia desatada por los potenciales recursos de la zona, la carrera por la conquista del Continente Antártico dio lugar a importantes acontecimientos.

La costa de la Península Antártica fue explorada tempranamente por James Weddell, Edward Bransfield, Nathaniel Palmer y George Powell. Estos últimos descubrieron las islas Orcadas del Sur en el año 1821 y James Weddell, entre 1822 y 1834, llegó hasta los 74°15'S, en el mar que actualmente lleva su nombre. A finales de este siglo, el reporte hecho por J.C. Ross acerca de la presencia de ballenas francas, generó el emprendimiento de diversas campañas exploratorias a aguas antárticas por parte de balleneros escoceses, noruegos y alemanes. Durante el siglo XIX y debido al gran interés comercial despertado a partir de la caza de focas y ballenas, los avances en la investigación biológica de la Antártida cobraron impulso. Uno de los picos en la cacería de focas que se llevaban a cabo en las islas subantárticas fue durante los años 1800-1801 y con él coinciden las primeras referencias acerca de los peces en esa zona, que datan del año 1800 (Headland, 1990) refiriéndose a lo que pescaban los cazadores para tener provisiones frescas durante sus travesías (Figura 2).

A principios del siglo XIX, las ciencias naturales tienen un importante auge y los grandes museos naturalistas están en su apogeo. Estos hechos generaron la competencia entre los distintos países por poseer las mejores colecciones, que dieron



Figura 2: Factoría ballenera en Puerto Foster (tomado de Palomo, 1990).

lugar a expediciones científicas. Las primeras colecciones de peces antárticos se configuraron durante cuatro expediciones realizadas en el período comprendido entre los años 1819 y 1843 por Rusia, Francia, Estados Unidos e Inglaterra, con fines de exploración geográfica y de observación astronómica, aunque llevaban aparejado mucho interés por cualquier otro tipo de descubrimiento. Bellingshausen a cargo de la expedición rusa, circunnavegó el continente antártico entre 1819 y 1821; la expedición naval francesa (1837-1840) dirigida por Dumont D'Urville exploró los sectores Atlántico, Pacífico e Índico del Océano Austral, descubriendo la Tierra de Adelia; la expedición de los Estados Unidos, guiada por Charles Wilkes entre 1838 y 1842, navegó 2.400 kilómetros bordeando la zona este de la banquisa de la Antártida y, por último, la expedición naval británica dirigida por James Clark Ross, exploró el área del ahora llamado mar de Ross en 1841, descubriendo la plataforma de hielo de Ross y la Tierra de Victoria. En todas

estas expediciones, con mayor o menor éxito, se conformaron valiosas colecciones.

Las primeras descripciones de peces de la Antártida, fueron llevadas a cabo por Richardson (1844), a partir de especímenes obtenidos durante las expediciones británicas de los buques "Erebus" y "Terror" (1839-1843) (Andriashev, 1965). Otro aporte importante al conocimiento de la ictiofauna se realizó durante la expedición del H.M.S Challenger en 1874, en las islas Príncipe Edward y Kerguelen, donde se describieron 13 nuevas especies. En los años 1882 y 1883, la Expedición Alemana Internacional del Año Polar a las islas Georgias del Sur conformó una extensa colección, con la descripción de cuatro especies nuevas.

Un cambio significativo en la forma de explorar la Antártida se produjo luego de la resolución del Congreso Geográfico Internacional, celebrado en Londres en 1895, donde se resaltó unánimemente la importancia de la exploración científica de la Antártida. La consecuencia de esta recomendación para la ictiología y las otras ramas de la biología fue el surgimiento de una abundante y diversa cantidad de investigaciones del Océano Austral (Tabla I). En este sentido, el continente Antártico entraba formalmente en la agenda científica.

El período comprendido entre los años 1895 y 1915 fue denominado "Era Heroica", debido al gran desarrollo de la exploración geográfica y de los estudios científicos en la Antártida. En el año 1899 se produjo la primera invernada al sur del Círculo Polar Antártico (CPA), llevada a cabo por la

Expedición Antártica Belga, comandada por Adrien Gerlache; durante esta expedición se obtuvieron nuevas especies de peces, pescados con trampas colocadas debajo del hielo.

Tabla I: Expediciones más importantes durante la “Era Heroica” (tomado y modificado de Hanson y Gordon, 1998) Exp.: expedición.

Expedición	Barco	Fecha	Capitán
Exp. Antártica Belga	Belgica	1897-99	de Gerlache
Exp. Antártica Británica	Southern Cross	1898-1900	Borchgrevink
Exp. Alemana al Polo Sur	Gauss	1901-03	von Drygalski
Exp. Sueca al Polo Sur	Antarctic	1901-04	Nordenskjöld
Exp. Antártica Nacional Británica	Discovery	1901-04	Scott
Exp. Antártica Nacional Escocesa	Scotia	1902-04	Bruce
Exp. Antártica Francesa	Français	1903-05	Charcot
Exp. Antártica Británica	Nimrod	1907-09	Shackleton
Exp. Antártica Francesa	Pourquoi Pas?	1908-10	Charcot
Exp. Antártica Noruega	Fram	1910-12	Amundsen
Exp. Antártica Japonesa	Kainan Mara	1910-12	Shirase
Exp. Antártica Británica	Terra Nova	1910-13	Scott
Exp. Antártica Alemana	Deutschland	1911-12	Filchner
Exp. Antártica Australiana	Aurora	1911-14	Mawson
Exp. Trans-Antártica Imperial	Endurance	1914-16	Shackleton

Uno de los primeros escritos que reúne los conocimientos ictiológicos del Océano Austral hasta el año 1904 es la “*Carte des Trente Points de l’Antarctique et de la zone Subantarctique où des poissons ont été observés d’une manière précise*” escrita por Dollo (1904), con el material recolectado en la campaña belga. Entre los años 1898 y 1914, se realizaron numerosos reportes ictiológicos sobre la base de colecciones de diversas expediciones de Alemania, Gran Bretaña, Suecia, Escocia,

Francia y Australia, pero este trabajo expedicionario se vio interrumpido por el comienzo de la Primera Guerra Mundial. La base del conocimiento actual sobre los peces antárticos se debe en gran parte a los trabajos de Boulenger (1902), Lönnberg (1905) y Regan (1914, 1916), generados durante dichas expediciones. En resumen, durante la "Era Heroica" se describieron 63 nuevas especies de peces, además, se produjo el primer descubrimiento de peces fósiles en las islas Snowhill y Seymour, por una expedición sueca en los años 1901-1903.

A principios del siglo XX la mayor parte de la caza de ballenas se realizaba en el Mar de Escocia y alrededor de la Península Antártica, estableciéndose factorías balleneras en las islas Georgias del Sur y Shetland del Sur en los años 1904 y 1905. Fue también durante estos años cuando se establecieron las primeras bases antárticas permanentes. Escocia instaló la primera base meteorológica en la isla Laurie del archipiélago Orcadas del Sur y, a raíz de un convenio internacional, Argentina la mantiene en funcionamiento desde entonces. Esta base de la isla Laurie constituye el asentamiento permanente más antiguo de la Antártida y durante alrededor de 40 años Argentina fue el único ocupante permanente del Continente Antártico. En el año 1917, el gobierno británico estableció el Comité Interdepartamental de Investigación en las islas Malvinas, con el fin de evaluar el manejo racional de la industria ballenera y adicionalmente estudiar los aspectos biológicos de la región. Este fue el comienzo de las campañas "Discovery", financiadas por medio de un impuesto a la producción de aceite de ballena, que se continuaron hasta el

comienzo de la Segunda Guerra Mundial generando un cúmulo importante de información, tanto biológica como oceanográfica. El fruto de estas campañas puede constatarse en una serie de monografías sobre ictiología realizadas por Norman (1938) y en los estudios acerca de los límites biológicos del Océano Austral realizados entre los años 1925 y 1927.

Una vez establecida la industria ballenera y viendo que no sería rentable a largo plazo, se consideró la potencialidad de las pesquerías. De este modo, a mediados del siglo XX, el gobierno de Noruega encomendó al ictiólogo Steinar Olsen estudiar la posibilidad de establecer pesquerías comerciales en las cercanías de las islas Georgias del Sur, donde estaban ubicados los asentamientos balleneros. Sin embargo, luego de diversas pruebas se estimó que tal emprendimiento no sería rentable. A pesar del fracaso del intento pesquero, los trabajos de Olsen (1954, 1955) sobre *Notothenia rossi*, *Chaenocephalus aceratus*, *Champscephalus gunnari* y *Pseudochaenichthys georgianus*, fueron los primeros estudios sobre la biología de las especies de peces que habitan el océano Austral (Andriashev, 1965; Headland, 1990). En este contexto surgieron también las primeras aproximaciones a la zoogeografía y taxonomía de los Notothenioidei, realizadas por Nybelin (1947, 1951). Poco después comenzaron a estudiarse aspectos fisiológicos, como la resistencia al congelamiento, el metabolismo y la respiración (Walvig, 1958) y fue descubierta la ausencia de hemoglobina y eritrocitos en la sangre de los Channichthyidae (Ruud, 1954). La Unión Soviética también realizó estudios ictiológicos a partir de 1955, utilizando los barcos balleneros para realizar

expediciones biológicas: los resultados obtenidos fueron importantes colecciones de peces de la Antártida y regiones adyacentes, océano abierto y continental y plataformas insulares, las cuales fueron estudiadas por Andriashev (1965).

En la década del '50 comenzaron las investigaciones internacionales en el océano Austral, que se incrementaron, aunque desorganizadamente, hasta el año 1957, cuando se celebró el Año Geofísico Internacional. A pesar de la existencia de conflictos políticos entre varios de los países participantes, principalmente en cuestiones de superposición de los reclamos de territorio antártico, el éxito de esta reunión se basó en formular una serie de reglamentaciones para las diversas tareas llevadas a cabo en la Antártida. Durante el Año Geofísico Internacional, había 55 estaciones científicas establecidas en la Antártida y los diversos países cooperaban libremente (Figura 3).

Con el fin de consolidar los avances hechos por la ciencia internacional, se creó el Comité Científico de Investigaciones Antárticas (SCAR, en sus siglas en inglés) cuya tarea fue reunir a todos los científicos de países que investigaran activamente en la Antártida para promover el desarrollo de la ciencia antártica desde distintas disciplinas.

A partir de las acciones realizadas por este comité, en diciembre de 1959, 12 naciones firmaron el Tratado Antártico, con el fin de garantizar una libre actividad científica y de cooperación entre las naciones miembro y legislar las actividades desarrolladas en la Antártida.

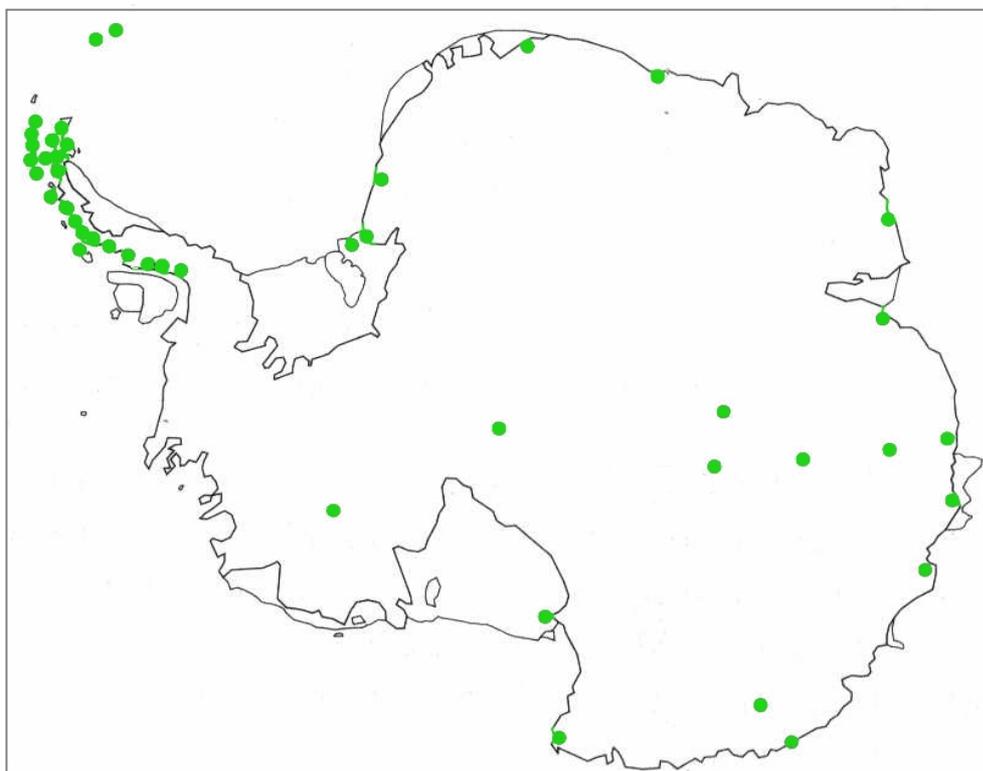


Figura 3: Ubicación de las bases antárticas de invierno que operaban en el año 1957, durante el Año Geofísico Internacional (tomado de Hanson y Gordon, 1998).

Actualmente, el Tratado Antártico está integrado por 30 países, y durante los últimos 40 años este acuerdo fue el marco de todas las actividades pacíficas de cooperación científica realizadas en la Antártida, cuyo objetivo primordial era la protección ambiental. Durante las décadas de 1970 y 1980, debido al gran avance tecnológico asociado a la guerra fría, las especulaciones acerca de los recursos antárticos fueron en aumento, especialmente aquellas referidas a la explotación de krill y peces en el Océano Austral, como así también la explotación de potenciales fuentes minerales tanto en el continente como en la plataforma continental y, además, la

aparición del turismo antártico. Durante los últimos años, el Protocolo de Protección Ambiental brinda las bases para adoptar las medidas necesarias de protección ambiental y manejo, cuyas bases postulan que la Antártida se convierta en una reserva natural.

La distancia geográfica y su inaccesibilidad hacen que este continente se constituya en un laboratorio natural que supone un desafío a la investigación científica en todos sus aspectos.

1.2 Historia geológica del Continente Antártico

La evolución de la fauna marina antártica está íntimamente relacionada con la tectónica y la historia climática de la región (Eastman y Clarke, 1998). Para un mayor entendimiento de dichos procesos, a continuación se detallan los principales acontecimientos geológicos que involucran al Continente Antártico.

Si bien en la actualidad la Antártida está cubierta por una única capa de hielo, las rocas subyacentes comprenden dos bloques con una historia tectónica diferente: por un lado, la Antártida Este y, por otro lado, la Antártida Oeste, que a su vez incluye a la Península Antártica (Eastman y Clarke, 1998).

Durante el Paleozoico tardío existió un supercontinente, Pangea, y un único océano, Panthalassa, que posteriormente daría lugar al océano Pacífico. Los procesos de deriva continental que darían lugar a la configuración actual de los continentes, comenzaron hace aproximadamente 200 millones de años (m.a.) (Tabla II), a mediados del Mesozoico, cuando el supercontinente Pangea se dividió en dos grandes masas continentales: Laurasia en el Hemisferio Norte y Gondwana en el Hemisferio Sur, separadas por el mar Tethys. Gondwana oriental comprendía las actuales Antártida, Australia e India, mientras que la parte occidental incluía África y América del Sur. En este punto existían dos ambientes someros diferenciados: uno en la costa de Sudamérica y Sudoeste de la Antártida, hacia el océano Pacífico y el otro al Noreste de la

Tabla II: Escala geológica con los principales eventos ocurridos en la Antártida.
m.a: edad absoluta en millones de años.

ma	Edad		Evento	
0,1	Cuaternario	Holoceno	Calentamiento general, retroceso de los glaciares, expansión de la banquisa	
		Pleistoceno	Fluctuaciones menores de la banquisa	
2	Cenozoico	Plioceno	Tardío	Estabilidad relativa de las capas de hielo
			Temprano	La banquisa de la zona oeste de la Antártida se termina de formar
5	Terciario	Mioceno	Tardío	Comienza a formarse la banquisa de la zona oeste de la Antártida Ambientes internos áridos - Breve período templado La banquisa de la zona este de la Antártida se termina de formar
			Medio	Se desarrolla completamente la CCA. Formación del FPA Establecimiento de condiciones de aguas profundas en el Pasaje de Drake Período de Glaciaciones – Formación de hielo en la zona este de la Antártida Formación incipiente del Pasaje de Drake
25	Oligoceno	Temprano	Comienza la circulación oceánica alrededor de la Antártida (aguas superficiales e intermedias). Separación final entre Antártida y Australia. Condiciones de aguas profundas entre ambas masas continentales.	
		Tardío	Comienza a formarse la banquisa de la zona este de la Antártida	
38	Eoceno	Tardío	Glaciares de marea en la zona este de la Antártida Presencia de glaciares en las islas Georgias del Sur - Enfriamiento general Período cálido en la Península Antártica	
		Medio	No existe separación profunda entre Sudamérica y Antártida. Intercambio de fauna de aguas someras.	
55	Paleoceno	Temprano		Desmembramiento final de Gondwana: Australia comienza a separarse de Antártida. La Antártida toma su posición actual.
		Tardío		
60	65	Paleoceno		
65				Temprano
120	Mesozoico	Cretácico	Sudamérica se separa de África – Formación del Océano Atlántico Intercambio de fauna entre el océano Pacífico y la zona del Mar de Weddell. Clima templado	
170		Jurásico	Comienza la fragmentación de Pangea: Laurasia y Gondwana	
215		Triásico		

Antártida y Australia, que conforman el margen sur del mar de Tethys (Kennett, 1982; Eastman y Clarke, 1998).

A fines del período Jurásico (hace aproximadamente 135 m.a.) al separarse Sudamérica de África, se formó el océano Atlántico Sur, India derivó hacia Asia, y Australia y Antártida, que aun permanecían conectadas, sufrieron una traslación hacia mayores latitudes (Figura 4). Los intercambios de fauna entre el océano Pacífico y la zona del Mar de Weddell podrían haber comenzado durante este período (Eastman y Clarke, 1998). Entre finales del Paleoceno y principios del Eoceno, hace aproximadamente 56,6 m.a. Antártida y Australia comienzan a separarse (Figura 4) (Kennett, 1982; Zinsmeister, 1982). El continente antártico deriva hasta su posición actual y la parte sur de los océanos Pacífico y Atlántico se hallan conectados por aguas poco profundas.

A principios del Eoceno (55 m.a.), todavía no existía una separación profunda entre Sudamérica y Antártida Oeste (Península Antártica), es decir, que las cuencas profundas del Mar de Weddell y las del océano Pacífico todavía no estaban comunicadas durante este período (Eastman y Clarke, 1998). Aunque existe evidencia acerca de intercambio de fauna de aguas someras, las cuencas profundas del océano Atlántico y Pacífico permanecían separadas (Crossley, 1995).

A comienzos del Oligoceno, hace aproximadamente 37-38 m.a., se produce la separación final entre Australia y Antártida y se generan condiciones de aguas profundas entre ambas masas continentales (Kennett, 1977; Zinsmeister, 1982). Es en este período cuando comienza a formarse la Corriente

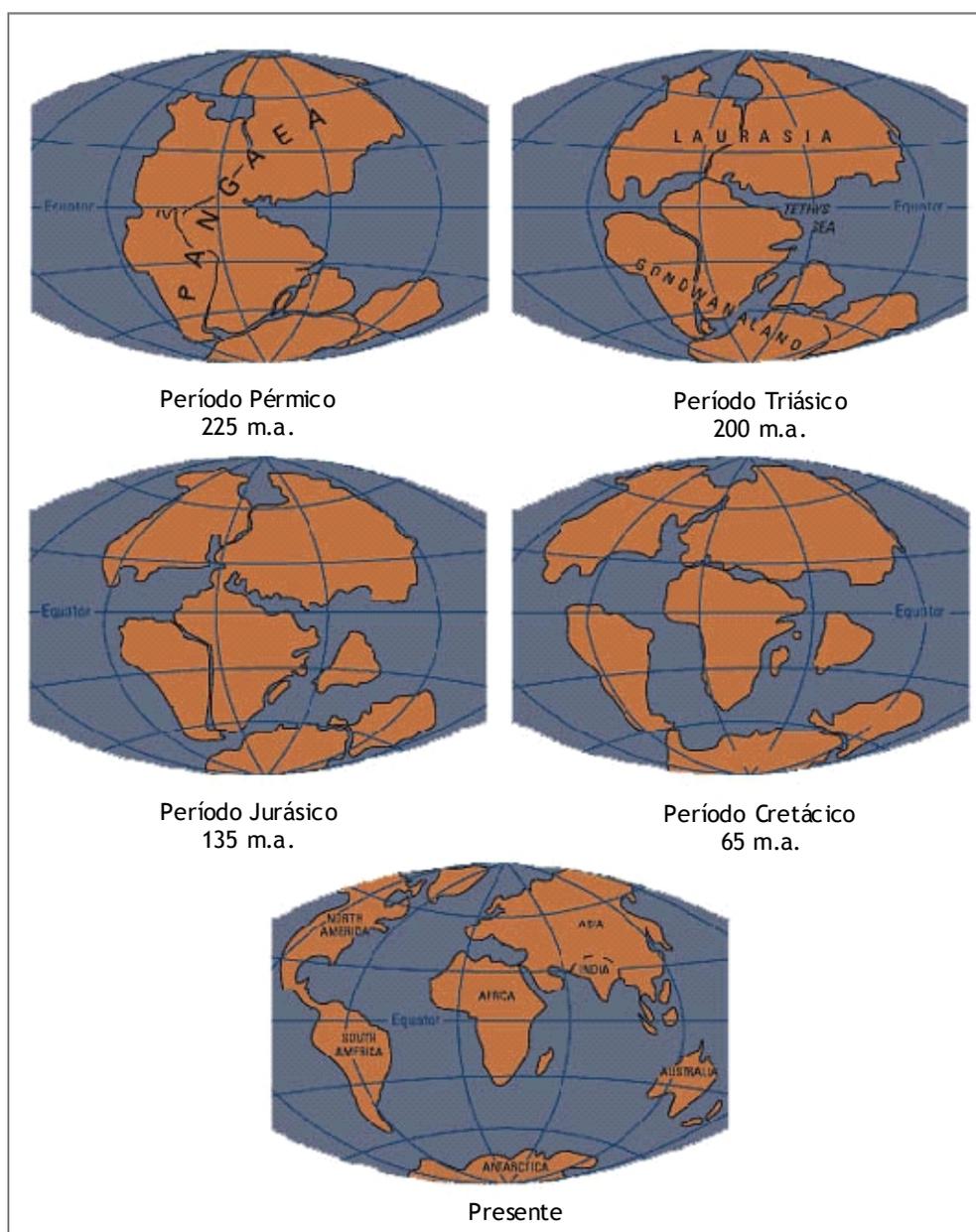


Figura 4: Deriva continental. Configuración de las masas continentales a lo largo de la historia geológica.

Circumpolar Antártica, aunque debido a la falta de profundidad en determinados puntos, como el paso entre Antártida y Sudamérica, la CCA sólo incluía en ese entonces

masas de agua superficiales e intermedias (Kennett, 1982). El paso entre Antártida y Sudamérica, es decir, entre el extremo norte de la Península Antártica y Tierra del Fuego, comienza a abrirse hace 30 m.a. (Loeb *et al.*, 1993) y aparece el Pasaje de Drake.

Por último, a fines del Oligoceno y principios del Mioceno, entre 22 y 25 m.a. (aproximadamente 23,5 m.a.), se establecen las condiciones de aguas profundas en el pasaje de Drake (Zinsmeister, 1982) lo que marcó el desmembramiento final de Gondwana y el aislamiento del continente antártico. Este acontecimiento es uno de los fenómenos geológicos más importantes en la historia biológica, climatológica y oceanográfica, puesto que marcó el comienzo de las condiciones actuales de la Antártida.

Durante este período se produjo un intercambio de fauna entre el océano Pacífico, previamente aislado, y el Mar de Weddell. Este suceso junto con el aislamiento oceanográfico debido al establecimiento de la CCA y la formación del Frente Polar, redujo el intercambio de fauna entre el Sur de Sudamérica y Antártida Oeste (Eastman y Clarke, 1998).

1.2.1 *Historia climática del Continente Antártico*

A medida que se establecieron las posiciones actuales de los continentes, el clima y la circulación oceánica se fueron modificando.

A fines del Cretácico hubo un aumento de la salinidad y un aumento global del nivel del mar, en esta época la temperatura de la capa superficial del agua de mar oscilaba entre los 12°C y los 14°C (Eastman y Clarke, 1998) (Figura 5). Durante el Paleoceno y hasta mediados del Eoceno se mantuvieron estas temperaturas, con períodos de mayor calentamiento que llevaron las temperaturas superficiales hasta los 16°C y 20°C (Eastman y Clarke, 1998). A partir de esta época comienza un período de enfriamiento que conduce a las primeras glaciaciones y, consecuentemente, a la formación de las primeras capas de hielo (Loeb *et al.*, 1993; Harwood *et al.*, 2000). En el límite, entre finales del Eoceno y principios del Oligoceno, se produjo un descenso abrupto de las temperaturas que llegó hasta los 5°C-7°C (Zinsmeister, 1982; Loeb *et al.*, 1993); es en esta época cuando se evidencia la primera expansión del hielo, aunque Eastman (1993) considera las temperaturas durante este período frías más que polares.

A partir de entonces el paleoclima del Cenozoico tardío muestra, con excepción de un intervalo templado a mediados del Mioceno (23-16 m.a) en el que las temperaturas superficiales llegaron a los 10°C (Eastman y Clarke, 1998), un enfriamiento progresivo (Shackleton y Kennett, 1975) que continúa hasta nuestros días. Durante este período de

aproximadamente 50 m.a, la temperatura del agua de mar disminuyó desde 15°C a menos de 0°C, siendo los períodos de enfriamiento más bruscos los producidos entre los -40 y -35 m.a. y los -4 y -5 m.a. (Zinsmeister, 1982). Un breve aumento de las temperaturas, de entre 1°C y 2°C, tuvo lugar entre los

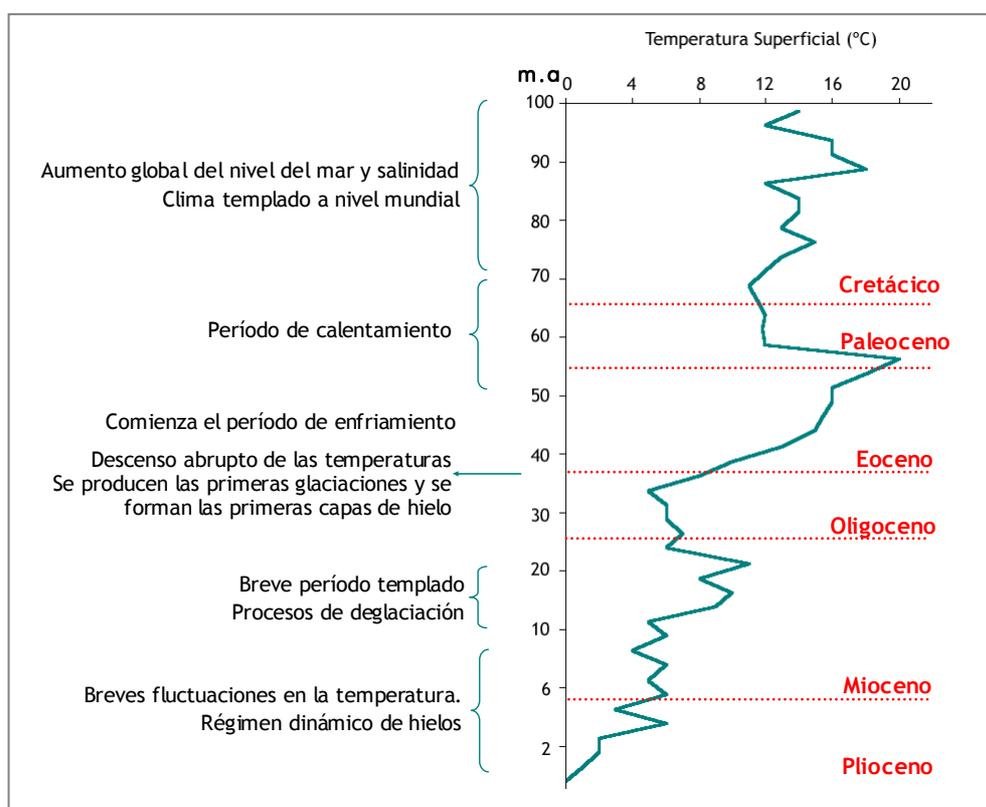


Figura 5: Fluctuación de la temperatura superficial y principales acontecimientos climáticos a lo largo del tiempo (m.a.: millones de años).

-4,5 y -4,1 m.a., lo que generó fenómenos de deglaciación y un aumento del nivel del mar. Estos breves períodos de calentamiento que tuvieron lugar durante el Plioceno,

produjeron una migración de fauna, tanto oceánica como bentónica hacia el sur. Luego, a mediados del Plioceno, hace 2,6 m.a., se registra otro enfriamiento que propicia un retorno a las condiciones anteriores (Harwood *et al.*, 2000). A mediados del Holoceno se produjo un período de calentamiento relativo y hace aproximadamente 11.000 años se establecen las condiciones estacionales de mar abierto que se observan hoy en día (Pudsey y Evans, 2001).

Las temperaturas del fondo marino han sido inferiores a 5°C durante los últimos 12 m.a; actualmente la temperatura de las aguas de plataforma es de alrededor de -1,8 °C. Durante la última fase del Oligoceno comenzó a formarse una corriente de aguas profundas que rodeó a la Antártida y que provocó el aislamiento térmico del continente (Kennett, 1980). Una vez que la Antártida quedó totalmente aislada debido a la profundización del pasaje de Drake, hace 23,5 m.a., la Corriente Circumpolar Antártica (CCA) tuvo pleno desarrollo. La formación de esta corriente, que une los océanos Atlántico, Pacífico e Índico, tuvo como consecuencia inmediata un rápido enfriamiento de las aguas y la formación del Frente Polar Antártico (FPA).

Loeb *et al.* (1993) sostienen que el hielo se formó tempranamente en latitudes altas, hace aproximadamente 38 m.a. Aunque la teoría convencional argumenta que, debido a la escasez de precipitaciones, no se formaron capas de hielo hasta mediados del Mioceno (14 m.a) (Kenett, 1980), los últimos análisis realizados sugieren la existencia de un régimen dinámico de hielos, entre -37 y -5 m.a. (Webb, 1990). Esto no

implica que las capas de hielo fueran permanentes y, por lo tanto, impidieran la vida en el continente antártico.

El avance de la glaciación se produjo entre el Eoceno y el Oligoceno (Eastman y Clarke, 1998) y las capas de hielo se mantuvieron estables durante el Mioceno y Plioceno (Harwood *et al.*, 2000). Desde mediados del Mioceno, durante los últimos 14 m.a., se han observado aumentos y retrocesos del hielo con períodos de 1 a 3 m.a. y la última expansión del hielo comenzó hace 2,6 m.a, durante el período de enfriamiento global (Harwood *et al.*, 2000).

Previamente a la formación del hielo, la plataforma continental era menos profunda, lo que implica una mayor disponibilidad de ambientes someros y mayor diversidad faunística. Al extenderse las capas de hielo hasta el borde de la plataforma continental, se redujeron los hábitats disponibles para organismos de plataforma, lo cual habría provocado la extinción de algunas especies, como así también la búsqueda de refugios sin hielo y la migración hacia hábitats más profundos (Eastman y Clarke, 1998).

1.3 El Océano Austral

*“Un mar que durante el verano,
desde la superficie hasta una profundidad de 1.450 metros,
muestra una temperatura menor a cero grados centígrados
merece ser llamado Antártico”*

Lönnberg (1905).

El continente Antártico, la región más meridional de la tierra, despliega una serie de características únicas y distintivas. La mayor parte de la masa terrestre de este continente se halla ubicada al sur del Círculo Polar Antártico ($66^{\circ}33'S$), sólo sobrepasan esta latitud el extremo norte de la Península Antártica y algunas islas, tales como las islas Kerguelen y Crozet en el sector Índico del Océano Austral y las islas Orcadas y Georgias del Sur en el sector Atlántico, entre otras (Figura 6).

El continente Antártico y los grupos de islas asociadas del océano Austral se encuentran aislados de las otras tierras en el Hemisferio Sur por una gran distancia y por el límite térmico circumpolar, el Frente Polar Antártico (FPA), que se desarrolla entre los 54° y 62° de latitud Sur y representa un brusco cambio de la temperatura (Figura 7).

El FPA o Convergencia Antártica, en su antiguo nombre, fue descrito por primera vez por Meinardus en el año 1923 (DeWitt, 1971), aunque en años anteriores Lönnberg (1905) y Regan (1914) habían reconocido la existencia de un límite natural en la isoterma de los $6^{\circ}C$, que coincide con el FPA.

Posteriormente Norman (1938) asoció el límite norte de la Zona Antártica con el FPA.

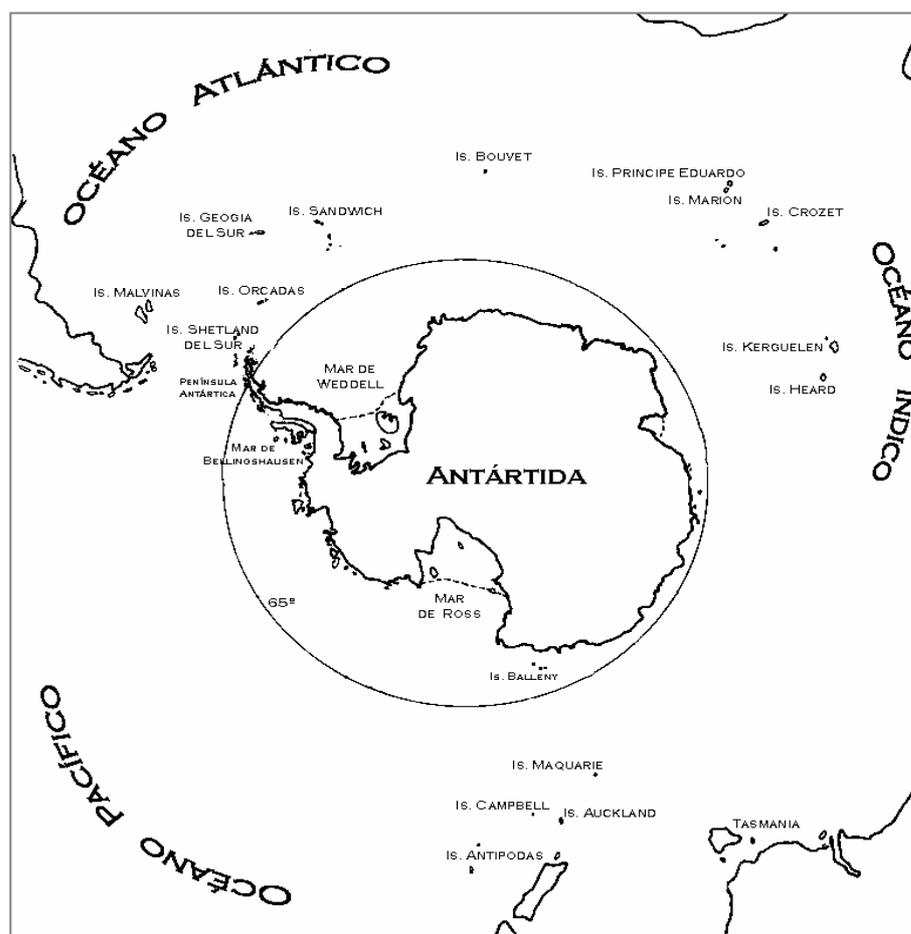


Figura 6: Continente Antártico e islas asociadas.

El Océano Austral está formado por el extremo sur de los océanos Pacífico, Atlántico e Índico, constituyendo un anillo que rodea la Antártida. Como la circulación de este océano es en su mayor parte circumpolar y por lo tanto difiere de los giros anticiclónicos que definen la circulación en el resto de los océanos, geográficamente se lo considera un océano separado.

El límite sur de este océano es el continente Antártico y se extiende hacia el norte hasta la Convergencia Subtropical (40°S).

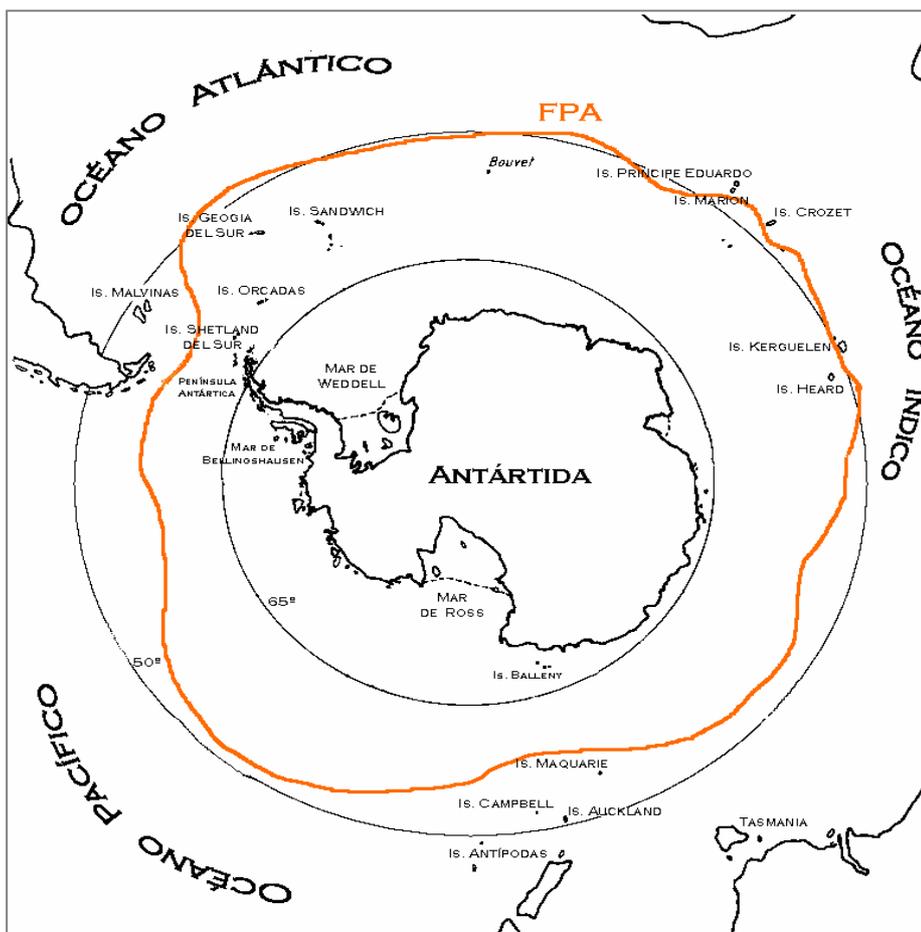


Figura 7: Posición del Frente Polar Antártico (FPA).

Este frente conforma el límite norte del área subantártica y exhibe gradientes horizontales muy marcados en cuanto a algunos parámetros, por ejemplo, la temperatura superficial, aunque no en toda su extensión; por lo cual algunos autores no lo consideran un límite preciso. En algunos casos, se toma al Frente Polar Antártico como límite norte y se diferencia entre

océano Austral y océano Antártico, considerando “antártico” todo aquello al sur del Frente Polar Antártico y “subantártica” la región comprendida entre este frente y la Convergencia Subtropical (Lutjeharms, 1990).

La Antártida está rodeada por una plataforma continental con una profundidad promedio de 500 metros y es más profunda que la mayoría de las plataformas continentales debido a la presión ejercida por el hielo (Adie, 1964; Andriashev, 1965; Rutford *et al.*, 1968), fenómeno conocido como depresión isostática (Foster, 1984). La plataforma se extiende paralelamente a la costa con una amplitud de aproximadamente 200 kilómetros. La topografía de la misma se ve interrumpida por fosos entre la costa y el talud. A pesar de su extensión, se considera una plataforma muy estrecha debido a que los hielos ocupan la mayor parte de su superficie, dejando libre el 3-5% del área al sur del FPA, excepto en los mares de Weddell, Ross y Bellingshausen (Hempel, 1985). Desde la parte más externa de la plataforma se extiende el talud continental hasta profundidades que oscilan entre los 3.000 y 5.000 metros y, de allí en más, se encuentran las llanuras abisales (Hanson y Gordon, 1998).

Desde el punto de vista topográfico cabe señalar la existencia de tres cuencas principales, separadas por cordilleras submarinas que rodean al continente y que influyen en la circulación de las masas de agua. Estas son la cuenca Weddell-Crozet (Atlántico-Índico), la cuenca Índica Sur y la cuenca Pacífica Sudeste; estas cuencas están parcialmente acotadas por el sistema Península Antártica- Arco de Escocia, la cordillera

del Sudeste de la India y la meseta Kerguelen, y el puente entre el continente antártico y la cordillera del Pacífico. Las cordilleras y mesetas restringen el flujo de las aguas de fondo entre cuencas y desvían las corrientes superficiales (Foster, 1984) (Figura 8).

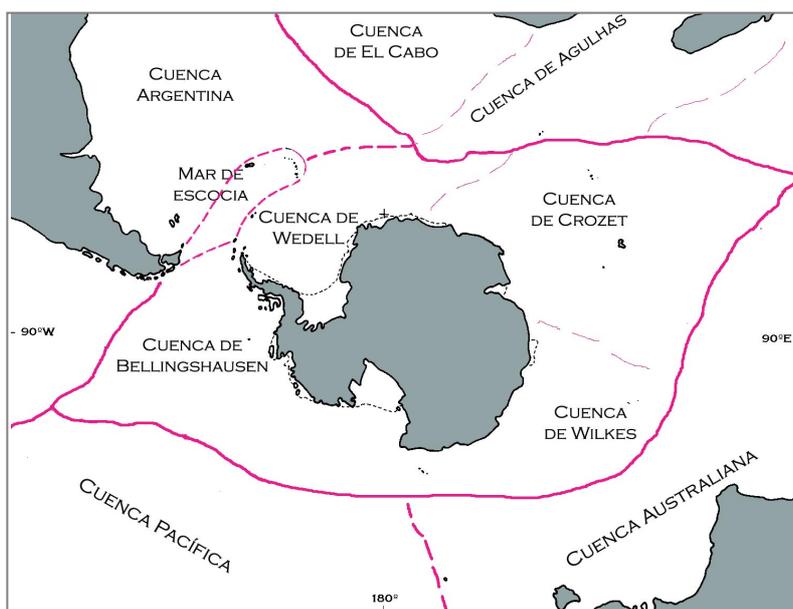


Figura 8: Principales cuencas oceánicas (tomado y modificado de Kennett, 1982).

Uno de los aspectos hidrográficos más distintivos del Océano Austral es la presencia de marcados frentes que determinan, en gran medida, las características superficiales de este océano. Asimismo los accidentes geográficos condicionan ampliamente los diversos frentes: por ejemplo, la posición del FPA es aproximadamente estable y su posición está relacionada con las cordilleras submarinas, que corren paralelamente a la costa, excepto en el sector Pacífico del Océano Austral. La

batimetría y la topografía costera también determinan la ubicación de varios de los grandes giros, como es el caso de Weddell y Ross. En el pasaje de Drake la CCA está altamente acotada, una parte del Giro de Weddell es desviado hacia el norte por la Península Antártica, uniéndose en las cercanías de las islas Shetland a la CCA. La mayor parte de la energía cinética de la circulación superficial es en forma de remolinos, la distribución de estos remolinos no es homogénea geográficamente si bien está concentrada en ciertas regiones. En el área de la CCA estas regiones coinciden con la parte central de la corriente, principalmente donde la misma encuentra accidentes topográficos. El carácter de estas corrientes, es decir, la tendencia a la formación de meandros, tiene una influencia significativa en la distribución de los organismos.

1.3.1 *Circulación de las masas de agua*

Las corrientes en el Océano Austral pueden dividirse en dos categorías: la advección horizontal en las capas superficiales y el régimen a profundidad; estos dos tipos de corrientes son componentes del mismo movimiento de masas de agua.

Los patrones de circulación de las aguas superficiales reflejan la forma más o menos simétrica del continente y no sólo están influenciados por las diferencias de temperatura y la salinidad de las masas de agua, sino también por la circulación

atmosférica alrededor del continente. Los vientos provenientes del oeste producen una importante corriente hacia el este, la Corriente Circumpolar Antártica (CCA), que corre entre la Divergencia Antártica y el FPA (Figura 9). Toda esta zona, tanto los frentes como la CCA, es conocida actualmente como Zona del Frente Polar (Hanson y Gordon, 1998).

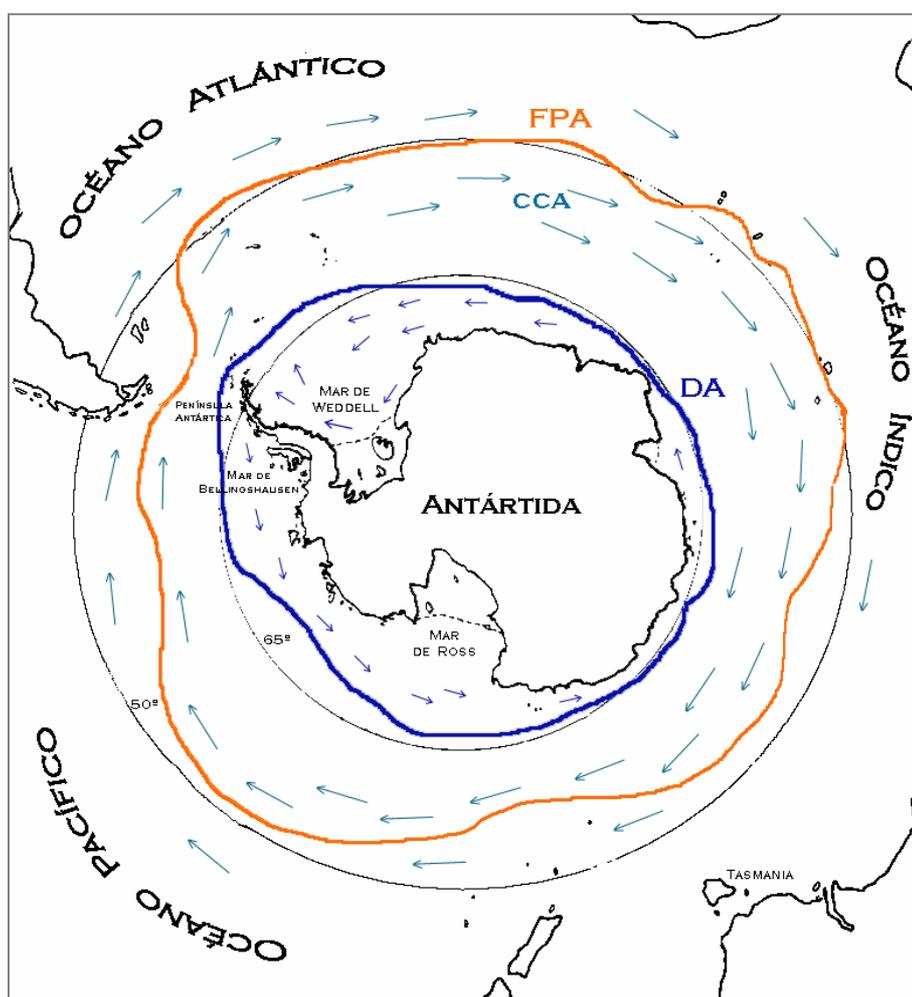


Figura 9: Circulación superficial en el Océano Austral. FPA: Frente Polar Antártico, DA: Divergencia Antártica, CCA: Corriente Circumpolar Antártica.

El efecto de la rotación de la Tierra sumado a la fricción produce un desvío de las aguas hacia la derecha de la dirección del viento en el Hemisferio Norte y hacia la izquierda en el Hemisferio Sur, efecto conocido como transporte de Ekman (Pedlosky, 1979).

En la CCA, el transporte de Ekman produce una tendencia de la circulación de las aguas superficiales hacia el noreste, alejándolas del continente. En las cercanías del continente, por el contrario, debido a los vientos de componente este, se forma una corriente costera que corre hacia el sudoeste, es decir, hacia el continente. La frontera entre estas dos corrientes superficiales, la Corriente Antártica Costera y la CCA, se conoce como Divergencia Antártica (Kennett, 1982). La Divergencia Antártica se ubica cerca del límite de las banquisas en invierno; en esta zona se produce el afloramiento de las masas de Agua Circumpolar Profunda, que está formada, en su mayor parte, por agua profunda del Atlántico Norte, llevando a la superficie gran cantidad de nutrientes.

El Agua Circumpolar Profunda contribuye a la formación de las masas de Agua Superficial Antártica y Agua Antártica de Fondo. El Agua Superficial Antártica (o Agua de Invierno) ocupa los primeros 200 m de la columna de agua, entre el talud y el FPA, esta masa de agua tiene una temperatura inferior a los 1°C (en invierno) y fluye hacia el Norte (Figura 10), desde el continente hacia el FPA. Este frente se ubica donde el agua subsuperficial intercepta a la isobata de 200 m (Lutjeharms, 1990), en el FPA el Agua Superficial Antártica se hunde a

profundidades mayores a los 1000 m, debajo del Agua Subantártica Superficial que es más cálida y de menor densidad ($\sim 2^{\circ}\text{C}$ en invierno) y contribuye a formar el Agua Subantártica Intermedia, que se extiende hasta la Convergencia Subtropical ($\sim 40^{\circ}\text{S}$), donde la temperatura del agua pasa de los $10,6^{\circ}\text{C}$ a los $17,9^{\circ}\text{C}$.

El Agua Antártica de Fondo se produce como resultado de la formación anual de hielo en las capas superficiales, y la mayor contribución a la formación de estas aguas se genera en el mar de Weddell (Lutjeharms, 1990). A medida que el agua se congela para dar lugar a las banquisas de hielo, el agua circundante se carga de sal, aumentando su densidad; este agua fría (siempre a menos de 1°C), densa y altamente salina, fluye alejándose de la plataforma continental y baja por el borde del talud, ocupando el fondo del Océano Austral, por debajo del Agua Circumpolar Profunda. El Agua Antártica de Fondo alcanza los 50°N en el Océano Pacífico y 45°N en el Océano Atlántico (Kennett, 1982).

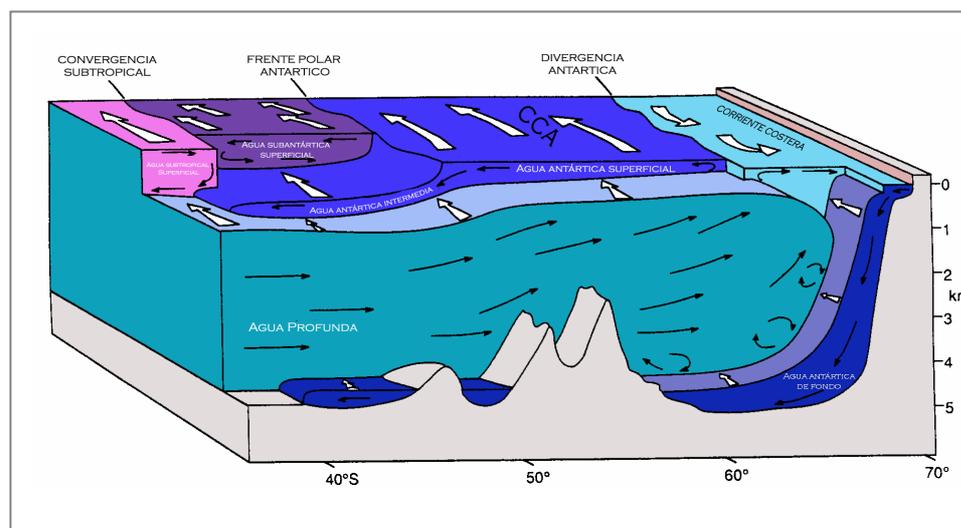


Figura 10: Esquema que representa una sección transversal de la columna de agua en el Océano Austral y muestra las distintas masas de agua, corrientes y frentes. CCA: Corriente Circumpolar Antártica.

1.3.2 Mar de Weddell

La mayor parte de la plataforma continental del mar de Weddell, se sitúa entre los 74°S y 78°S. El extremo este de su plataforma es muy angosto, con una extensión máxima de 90 kilómetros, mientras que la plataforma sur es más ancha extendiéndose entre 200 y 400 kilómetros (Loeb *et al.*, 1993). La profundidad de la plataforma oscila entre los 200 y los 500 metros, aunque en las zonas del borde del talud, debido al peso del hielo continental, la profundidad ronda entre los 500 y 600 metros. Las áreas someras están generalmente cubiertas de hielo, el cual forma la línea de costa en la parte este y sur del mar de Weddell.

La hidrografía está dominada por el Giro de Weddell, producido por vientos con circulación horaria; la circulación del Giro involucra a toda la columna de agua y depende, en gran medida, de la topografía (Figura 11).

El Giro de Weddell cubre la cuenca de Weddell y es un componente muy importante de la circulación del Océano Austral; es aquí donde se genera la mayor parte del agua profunda de los océanos (Lutjeharms, 1990). Como parte del Giro de Weddell, fluye una corriente costera a lo largo de la plataforma de hielo hacia el sudoeste. Al norte de la bahía de Halley (75°S) esta corriente se divide en dos ramas: la rama del talud y la rama costera; ésta última fluye a lo largo del borde del hielo y de la Fosa de Filchner, hacia el sur, mientras que la rama del talud rodea la cuenca, fluyendo hacia el norte al borde del talud y se dirige hacia el mar abierto donde se funde con la CCA en la Confluencia Weddell-Escocia. Una pequeña parte de esta corriente se desvía bordeando el extremo norte de la Península Antártica y entra al estrecho de Bransfield (Ekau, 1991).

En el mar de Weddell la temperatura del agua es aproximadamente de $-1,8^{\circ}\text{C}$, aunque en verano se forma una capa superficial que ocupa los primeros 50-100 metros de la columna de agua con temperaturas algo mayores ($>0^{\circ}\text{C}$) (Loeb *et al.*, 1993).

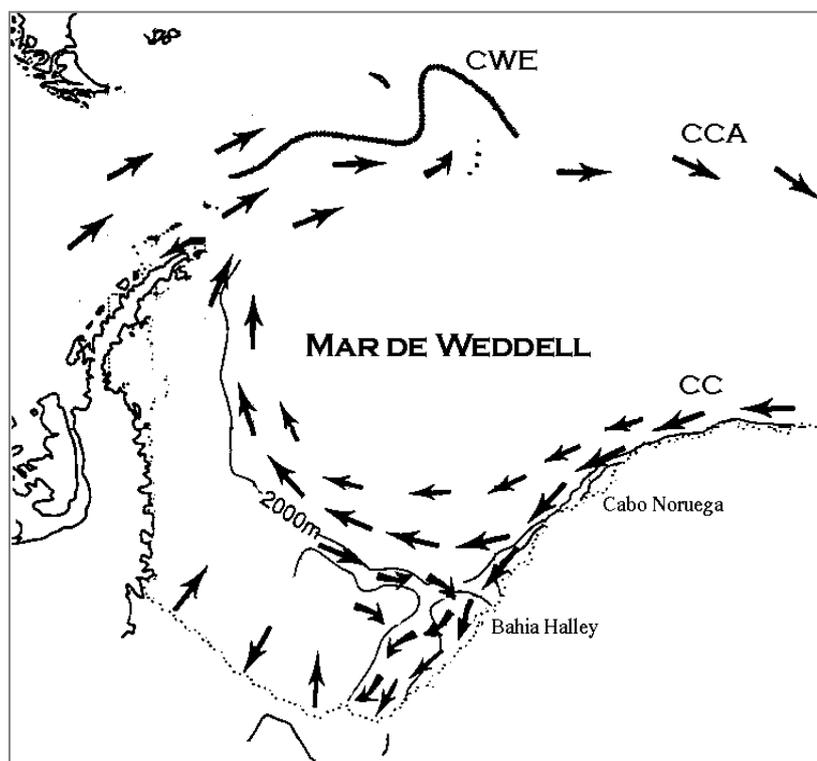


Figura 11: Circulación en el Mar de Weddell (giro de Weddell). CCA: Corriente Circumpolar Antártica; CC: Corriente costera; CWE: Confluencia Weddell-Escocia (tomado y modificado de Loeb *et al.*, 1993).

La costa está casi enteramente bordeada por plataformas de hielo continental y glaciares, restringiendo de esta forma los hábitats costeros (Figura 12). Existen zonas de hielo permanente en la parte oeste del Giro y en invierno el hielo cubre toda el área, excepto pequeñas zonas donde el viento o los afloramientos permiten el desarrollo de polinias, que son zonas libre de hielo (Lutjeharms, 1990).

El avance y retroceso del hielo, en el mar de Weddell está ampliamente influenciado por la circulación atmosférica y

oceanográfica y no progresa en una simple dirección sur-norte, sino de forma irregular (Foster, 1984).



Figura 12: Vista de la costa del Mar de Weddell.

1.4 Estacionalidad

*...sueño el sur
inmensa luna
cielo al revés...*

Pino Solanas y Astor Piazzola,
"Vuelvo al Sur".

Una de las consecuencias de la ubicación polar del Océano Austral es la marcada fluctuación en la temperatura del aire y la insolación, lo que genera un régimen estacional tanto en los procesos físicos como en los biológicos.

La mayor parte de las aguas tienen temperaturas inferiores a 0°C y muestran muy poca oscilación entre el verano y el invierno: al sur de los 60°S existen 2°C de diferencia entre el mes más cálido y el mes más frío; cerca de la plataforma continental, la temperatura del agua es igual o menor al punto de congelamiento del agua de mar (-1,86°C) (Kennett, 1982). A pesar de la alta estabilidad de la temperatura en la columna de agua, existe una marcada estacionalidad en cuanto a la formación de capas de hielo y períodos de luz (Eastman, 1993).

1.4.1 *Fluctuación de las capas de hielo*

La formación de la cubierta de hielo o banquisa es el factor ambiental más importante en la biología de la mayor parte del Océano Austral (El Sayed, 1985).

La extensión de las capas de hielo difiere ampliamente entre verano e invierno; cada año se derrite y se vuelve a congelar aproximadamente un 80% de la cubierta de hielo (Loeb *et al.*, 1993). La menor extensión ocurre en el verano austral, durante febrero y marzo ($3,5 \times 10^6$ km²) y llega a un máximo en invierno entre los meses de agosto y octubre (19×10^6 km²) (Figura 13) (Hanson y Gordon, 1998).

La interfase que se forma entre el hielo y el mar, en la zona marginal de la capa de hielo se extiende por 100-200 kilómetros, esta zona marginal se mueve junto a la ubicación regional del borde de la capa de hielo. Durante los años normales, el hielo cubre más de la mitad del área al sur del FPA (El Sayed, 1985), aunque las variaciones interanuales son considerables.

Las únicas zonas con hielo perenne, además del que se encuentra a lo largo de toda la costa, se encuentran en el mar de Weddell y en el mar de Bellingshausen.

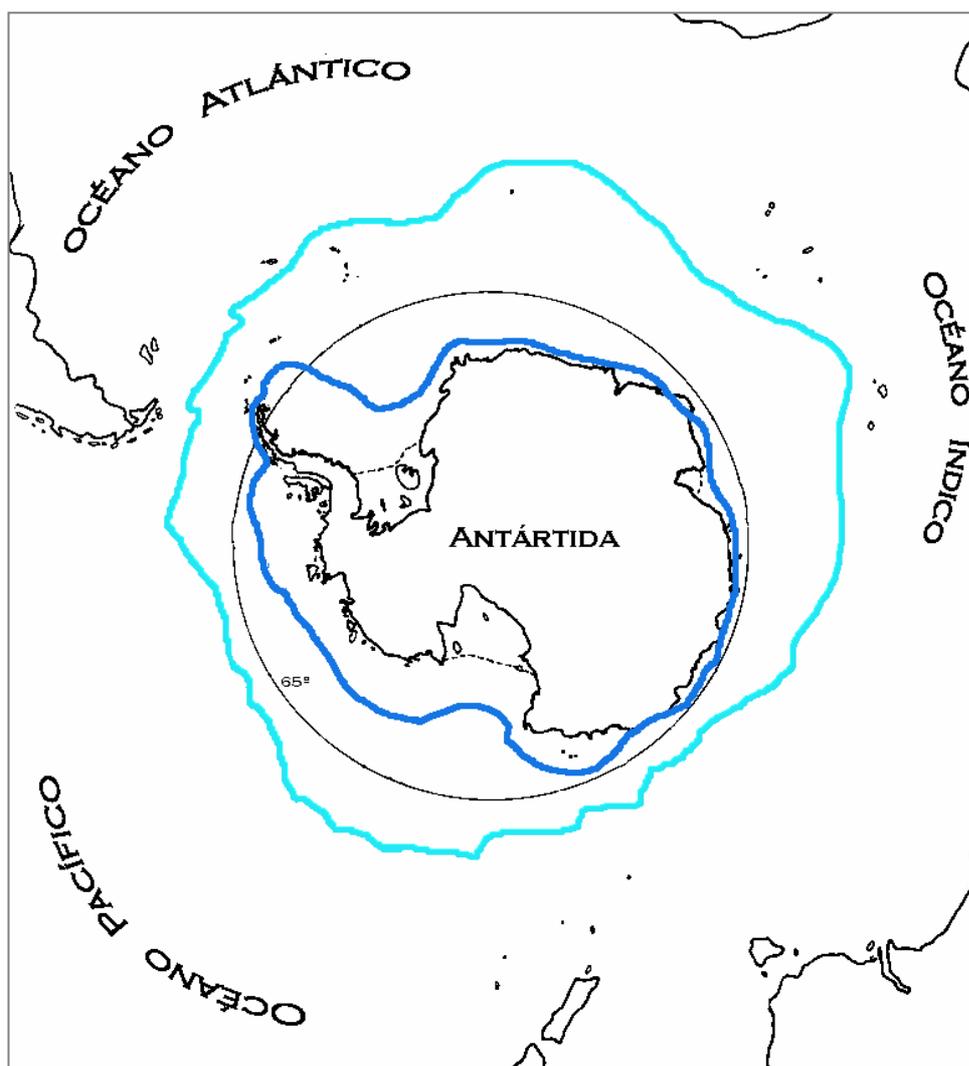


Figura 13: Extensión promedio máxima (mes de septiembre, trazo celeste) y mínima (mes de febrero, trazo azul) de los hielos (tomado y modificado de Phillpot, 1985 y Lutjeharms, 1990).

No todo el tiempo la capa de hielo es uniforme, se mueve continuamente produciendo flujos de calor. Los vientos catabáticos, que son extremadamente fuertes en algunas localidades, empujan las capas de hielo alejándolas de la costa y en las zonas intermedias que quedan libres de hielo, éste vuelve a formarse rápidamente; este proceso es constante y genera, en dichas zonas, contacto entre el agua y la atmósfera. Estas zonas libres de hielo, llamadas polinias (Figura 14), pueden permanecer toda la temporada e inclusive pueden desarrollarse en el mismo sitio durante varios años consecutivos. Se cree que estas polinias son sostenidas por chimeneas de convección profunda (Lutjeharms, 1990).



Figura 14: Foto de una polinia.

La reducción de la penetración de la luz y el aumento del albedo de la superficie congelada del océano, tienen como efecto la disminución de la temperatura, y este hecho lleva asociado un recrudecimiento de la estacionalidad del medio marino (Hanson y Gordon, 1998).

1.4.2 *Producción Primaria*

Durante muchos años se sostuvo que las aguas antárticas eran las más productivas del planeta, dada la gran abundancia de nutrientes existente. Sin embargo, estudios recientes indican que la supuesta riqueza del Océano Austral es una exageración basada en un sesgo en el muestreo, tanto temporal como espacial: las mediciones de productividad se realizaban en estaciones costeras, en los bordes del hielo y en áreas cercanas a las islas antárticas y subantárticas y, generalmente, sólo en épocas estivales. La mayor parte del Océano Austral tiene valores de producción de $0,1 \text{ gCm}^{-2}\text{día}^{-1}$, que no superan a otras áreas oceánicas oligotróficas (Eastman, 1993).

Aunque las aguas del antártico exhiben poca variación estacional en lo que se refiere a la temperatura, existe una marcada estacionalidad en cuanto a la formación de capas de hielo y períodos de luz; y dada la íntima relación entre estos factores y la producción primaria, ésta también presenta una marcada estacionalidad.

Con la formación del hielo marino durante el invierno austral, el área de mar abierto se reduce aproximadamente a la mitad, lo cual provoca una reducción en el intercambio entre la atmósfera y el mar, de vital importancia en los ciclos biogeoquímicos. El hielo, la nieve acumulada y las comunidades bacterianas que viven en el hielo reducen la disponibilidad de luz, lo cual limita la actividad fotosintética, afectando de este modo la producción primaria (Clarke, 1985).

La llegada de la primavera, el alargamiento de los días y la retirada gradual de los hielos hace que aumente la radiación solar y su penetración en la columna de agua. A este hecho se le suma un aumento en la estabilidad de la columna de agua, lo cual provoca, entre los meses de diciembre y enero, un pico máximo de fitoplancton, principalmente en las zonas costeras, que disminuye hacia febrero debido a la pérdida de estabilidad de la columna de agua (Figura 15), aunque estos patrones pueden verse retrasados por la persistencia del hielo. En mar abierto parece ser que el patrón estacional es de menor duración y más tardío a latitudes mayores (Clarke, 1988).

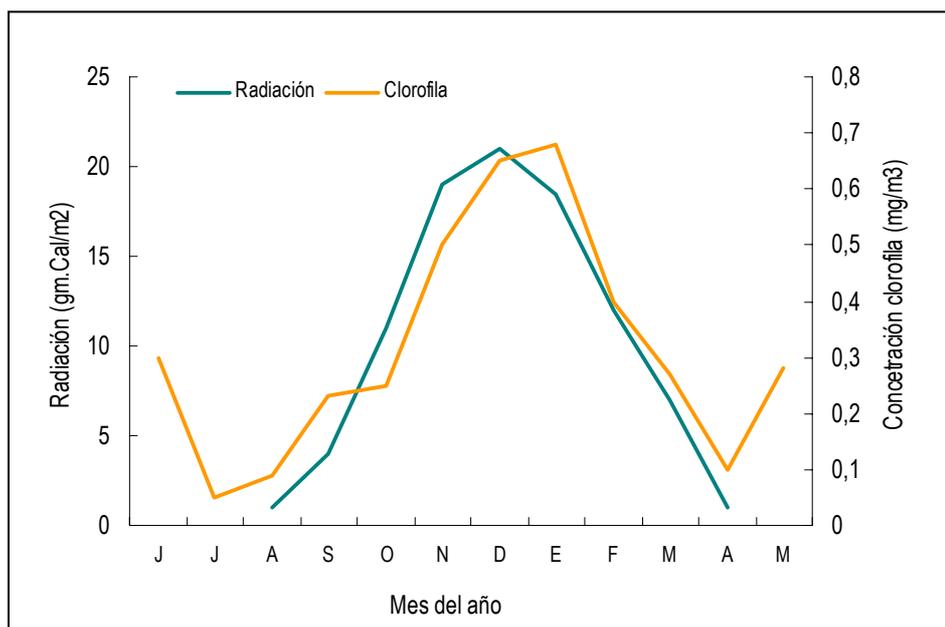


Figura 15: Variación mensual de la radiación, comparada con la variación mensual de la concentración de clorofila en superficie (tomado y modificado de El-Sayed, 1985).

En el Océano Austral, la estacionalidad de la producción primaria tiene un efecto muy importante en los ciclos de la producción secundaria, tanto en el plancton como en el bentos. Esto es porque, como en cualquier sistema biológico, la abundancia de los organismos heterótrofos depende directamente de la abundancia de los productores primarios.

1.5 Ecosistema marino antártico

El ecosistema marino antártico está controlado fundamentalmente por las corrientes oceánicas que rodean al continente (Figuras 9 y 10), junto con los efectos de los pulsos estacionales de la formación y rotura del hielo marino (Laws, 1985).

La Antártida y las aguas que la circundan constituyen el mayor sistema biológico homogéneo del planeta (Balguerías, 1993). Este ecosistema se caracteriza por presentar una baja diversidad de organismos altamente especializados. Por ejemplo, si tenemos en cuenta los vertebrados superiores, la avifauna está representada casi exclusivamente por especies de aves marinas endémicas (Carrascal, 1993) de las cuáles los pingüinos constituyen aproximadamente el 90% de la biomasa (Croxall, 1984).

La mayor parte de los organismos marinos se encuentran en las plataformas insulares y continentales, aunque las franjas costeras están prácticamente despobladas de organismos sésiles debido al efecto abrasivo de los hielos (Balguerías, 1993).

Pueden diferenciarse tres zonas pelágicas en el Océano Austral: la zona libre de hielo en mar abierto, rica en nutrientes pero relativamente pobre en producción primaria; la zona de hielo marino estacional, rica en fitoplancton, zooplancton y producción primaria, y la zona de hielo permanente, rica en depredadores bentónicos y peces (Hureau, 1994) (Figura 16).

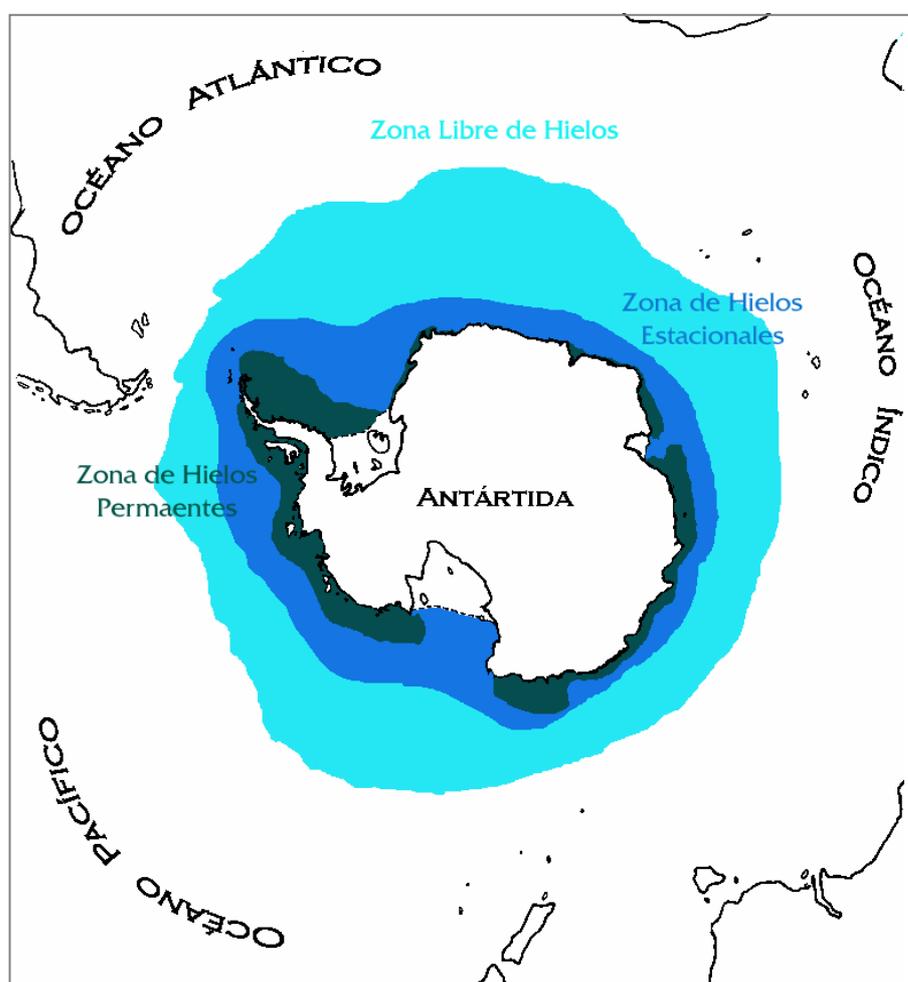


Figura 16: Zonas pelágicas del Océano Austral, según Hureau, 1994.

En el centro del ecosistema marino antártico se encuentra el fitoplancton, que forma el primer nivel de la trama alimentaria marina (Figura 17) y, que de una u otra forma, es la base de la alimentación de las demás especies (Hanson y Gordon, 1998).

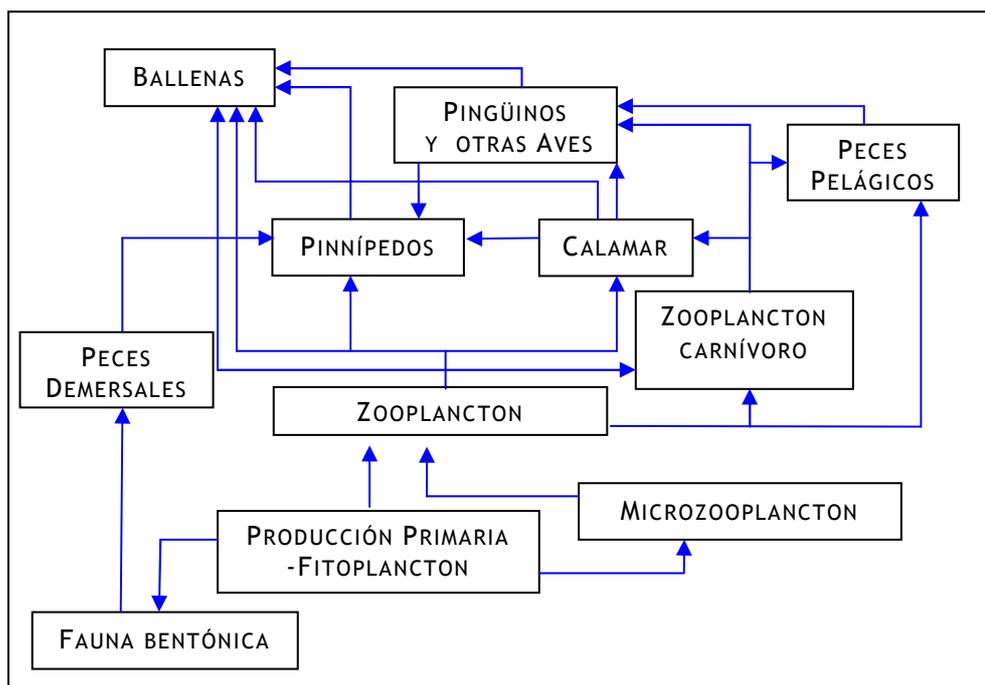


Figura 17: Representación esquemática simplificada de la cadena trófica en el Océano Austral (Tomado y modificado de Clarke, 1985).

Sustentados por los pulsos de producción primaria, proliferan los productores secundarios, que están constituidos por el zooplancton. La gran dependencia del fitoplancton hace que la distribución y abundancia del zooplancton siga, con cierto retardo, los mismos ciclos que la producción primaria.

El zooplancton herbívoro consiste, principalmente, en larvas y distintas etapas juveniles de crustáceos pelágicos, como Copépodos y Eufausiáceos. El zooplancton carnívoro está dominado por Copépodos, Quetognatos y Poliquetos pelágicos, también las larvas de algunos peces están presentes en esta categoría. En términos de biomasa los más importantes

son los Copépodos y los Eufausiáceos, ambos Crustáceos pelágicos (Laws, 1985).

Entre las distintas especies de Eufausiáceos, *Euphausia superba* es el componente más importante de la dieta de los depredadores de los niveles superiores. Esta especie es una de las cuatro, de distribución netamente antártica, que se engloban dentro de lo que se conoce como “krill” (Figura 18) (Balguerías, 1993).



Figura 18: “Krill” *Euphausia superba*.

Las poblaciones de “krill” constituyen una parte muy significativa del ecosistema antártico, ya que muchas especies se alimentan exclusivamente de este crustáceo durante su época de cría (Everson, 1977; Laws, 1985). A pesar de que la distribución del “krill” (Figura 19) es circumpolar, existen zonas en el mar de Weddell y en la región de la confluencia

Weddell-Escocia donde las agregaciones son particularmente densas (Everson, 1977).

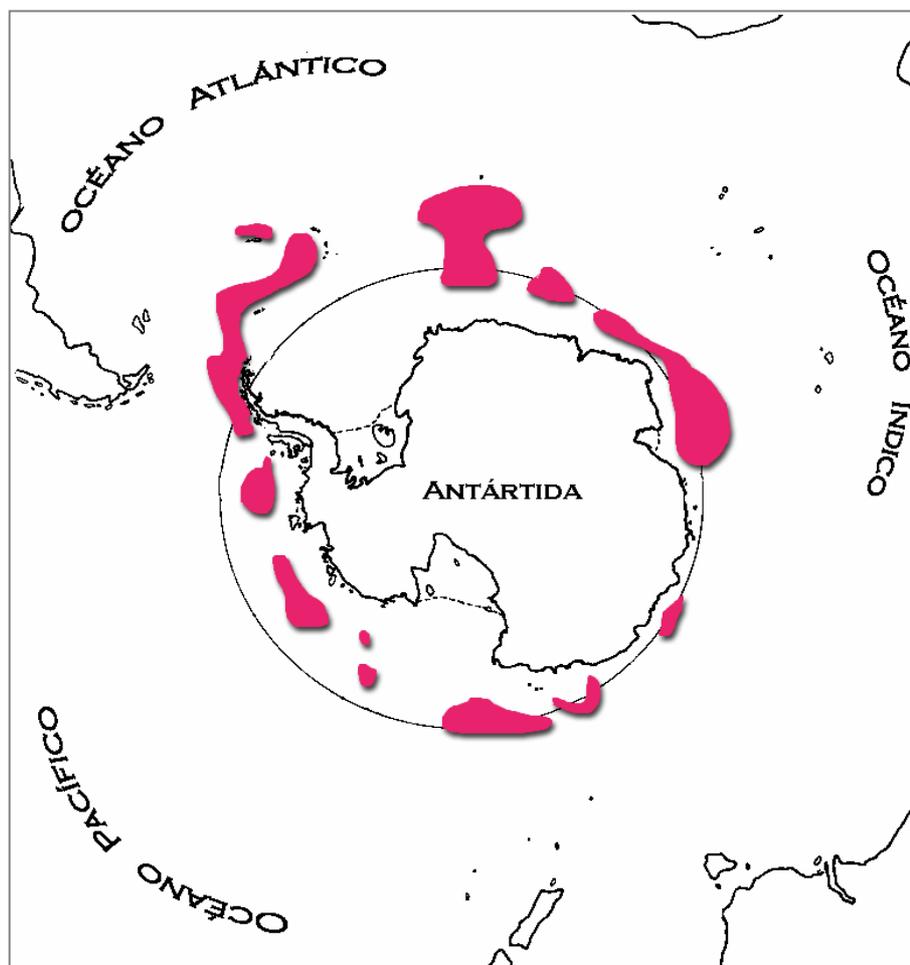


Figura 19: Distribución de las regiones con mayores concentraciones de "krill" (tomado y modificado de Everson y Miller, 1994).

No es posible realizar una clara división entre los animales pelágicos que constituyen el plancton y aquellos que forman parte del siguiente nivel trófico, dado que muchas especies nectónicas de Cefalópodos y peces permanecen durante las primeras fases de su ciclo de vida en el plancton.

En el Océano Austral el zooplancton es el principal alimento de muchas especies de Cefalópodos, peces, Aves y Mamíferos.

Siguiendo un esquema muy simple de cadena alimentaria (Figura 17), encontramos a los Cefalópodos: en el Océano Austral, el grupo más importante de cefalópodos lo representan los calamares (Clarke, 1985), que constituyen la base de la dieta de cachalotes, peces, aves marinas y focas.

Dadas sus características oceanográficas, el océano que rodea a la Antártida no tiene la capacidad de albergar a un número muy elevado de especies de peces. La reducción de los hábitats costeros por los efectos abrasivos del hielo, la gran profundidad de la plataforma causado por el efecto isostático, y el límite que impone el FPA son algunas de las causas de esta restricción. De las 26.000 especies de peces que se conocen (Eschmeyer, 1998), sólo aproximadamente 300 están representadas en el Océano Austral, al sur del FPA (Eastman y Eakin, 2000). Además de su importancia como depredadores de "krill", a su vez, los peces son consumidos por Aves y Mamíferos (North y White, 1987).

La vida de las aves en la Antártida está altamente influida por la naturaleza de los vientos y la cobertura de hielo del continente, dado que existen muy pocos lugares libres de hielo adecuados para la nidificación. Por estas razones las aves de la Antártida son casi exclusivamente marinas, y la mayor parte de sus distribuciones son subantárticas (Croxall, 1984). Las principales especies de aves marinas antárticas están representadas por pingüinos, petreles, gaviotas, albatros, skuas y cormoranes. La mayoría son consumidores secundarios, que ocupan el tercer nivel trófico en la cadena alimentaria puesto que dependen del zooplancton,

principalmente del “krill”. Igualmente, algunas especies se alimentan total o parcialmente de consumidores terciarios como los peces y calamares. Además, los petreles gigantes y los skuas basan su dieta en pequeñas aves, crías de pingüinos y carroña (Everson, 1977; Croxall, 1984; Laws, 1985).

La mayoría de las focas y ballenas se alimentan de krill, aunque también se alimentan de consumidores de krill, como peces, calamares, pingüinos, inclusive de otras focas y ballenas (Laws, 1985). Sin tener en cuenta a los humanos, algunos de los mamíferos marinos antárticos como es el caso de la foca leopardo, estarían en el último nivel de esta cadena alimentaria (Carrascal, 1993)(Figura 17).

A pesar de que la Antártida permanece siendo única desde el punto de vista de su valor científico, ecológico y ambiental, ya no es ese continente inaccesible con el que soñaban los primeros exploradores. En la actualidad se la considera una de las regiones con más interés en términos de investigación científica, puesto que representa un foco donde estudiar la dinámica de sistemas físicos y biológicos, y la forma en que éstos han evolucionado. Para adentrarse en la dinámica de los sistemas biológicos, en especial de la fauna íctica, a continuación se hará una breve reseña acerca de su distribución, su origen y diversificación, y sus adaptaciones.

2. Ictiofauna antártica

*“¡Cómo! ¡Tanta palabrería por un solo pez!
Realmente compadezco al autor, si tiene la obligación
de decir otro tanto de cada una de las especies
que viven en estas aguas.”*

Del Jeque El Manhdi al leer el texto científico de
Geoffroy Saint-Hilaire sobre la descripción de un pez del Nilo.

En lo que se refiere a la diversidad taxonómica, la fauna íctica antártica contiene 313 especies representadas en 50 familias (Eastman y Eakin, 2000); esto significa que, aunque el Océano Austral representa el 10% de la superficie total de los océanos, solamente contiene al 1% de la fauna íctica, dado que según Eschmeyer (1998) existen aproximadamente 26.000 especies válidas.

Así, la fauna íctica antártica es mucho menos diversa en los taxa superiores de lo que cabría esperar dada la gran diversidad morfológica y ecológica que presenta (Kock y Kellerman, 1991; Eastman, 1993; Eastman y Clarke, 1998).

Hasta hace poco tiempo se consideraba que los Notothenioidi constituían el grupo con mayor número de especies en el océano Austral. Sin embargo, en el año 1998 el número de especies descritas de la familia Liparidae (Scorpaeniformes) casi duplicaba el de las de Notothenioidi (Andriashev y Stein, 1998). Desde esa fecha, el número de especies de representantes de la familia Liparidae descritas no ha hecho más que aumentar (Matallanas, 1998, 1999; Matallanas y Pequeño, 2000a,b), mientras que los Notothenioidi

constituyen un grupo taxonómicamente mejor conocido. La familia Liparidae junto con el suborden Notothenioidei son linajes no emparentados, y conforman el mayor componente de la ictiofauna de la plataforma y la parte superior del talud (Eastman y Clarke, 1998; Eastman y Eakin, 2000). Aunque la familia Liparidae es la que agrupa mayor número de especies, en lo que respecta a la abundancia y la biomasa, las familias del suborden Notothenioidei suman un 95% (Eastman, 2000).

Además, la fauna íctica es altamente endémica, con el 88% de las especies confinadas a la región antártica, al sur del FPA; alrededor del 70% de los órdenes y el 95% de las especies son endémicas (Kulesz, 1998) y si sólo se considera al suborden Notothenioidei, entonces el endemismo es del 85% para géneros y del 97% para las especies (Andriashev, 1987).

2.1 Suborden Notothenioidei

El suborden Notothenioidei incluye 8 familias (Balushkin, 1992) y 122 especies (Tabla III) (Eastman, 2000; Eastman y Eakin, 2000); la mayoría de estas especies (96) están confinadas a la región antártica (Eastman y Eakin, 2000). En las zonas de plataforma, con temperaturas del agua inferiores a 0°C y en el talud, el 46% de la ictiofauna está representada por Notothenioidei, que ocupan la mayoría de los hábitats bentónicos y de la columna de agua, sumando entre el 90 y el 95% de la biomasa (Kock, 1985; Ekau, 1990; Eastman, 2000).

Las cinco familias de este suborden que dominan en número de especies y biomasa son: Nototheniidae, Harpagiferidae, Channichthyidae, Artedidraconidae y Bathydraconidae. Por ejemplo, en la zona sur y este del Mar de Weddell, el 94% de los individuos capturados pertenece a la familia Nototheniidae (Kock, 1985). Este grado de saturación del hábitat por un solo grupo taxonómico puede atribuirse al hecho de que todos los Notothenioidei ocupan nichos que en aguas templadas o tropicales están ocupados por varios grupos taxonómicos de peces (Eastman, 2000).

Tabla III: Familias del suborden Notothenioidei, con algunas especies representativas (tomado y modificado de Balushkin, 1992).

Familia	Especies
Bovichthyidae	<i>Bovichtus chilensis</i> * <i>Cottoperca gobio</i>
Pseudaphritidae	<i>Seudaphritis urvillii</i>
Eleginopsidae	<i>Eleginops maclovinus</i>
Nototheniidae	<i>Notothenia rossi</i> <i>Pleurogramma antarcticum</i>
Harpagiferidae	<i>Harpagifer spinosus</i> <i>H. antarcticus</i>
Artedidraconidae	<i>Artedidracono orianae</i> <i>Dolloidracono longedorsalis</i>
Bathydraconidae	<i>Bathydraco marri</i> <i>Akarotaxis nudiceps</i>
Channichthyidae	<i>Cryodraco antarcticus</i> <i>Dacodraco hunteri</i>

* *B. chilensis* Regan, 1913 ha sido redescrita, invalidándose *B. elongatus* Hureau y Tomo, 1977, por estar hecha su descripción en base a juveniles de *B. chilensis* (Bravo *et al.*, 1999).

Un simple recuento del número de especies no describe adecuadamente la radiación de este grupo. Además de la diversificación filética, los Notothenioidei han experimentado diversificaciones a nivel morfológico y ecológico (Clarke y Johnston, 1996; Eastman y Clarke, 1998). Este suborden ha sufrido una diversificación centrada en la alteración de la flotabilidad y en los cambios morfológicos asociados con la natación, como la fusión de elementos del esqueleto caudal (Andersen, 1984; Anderson, 1990; Eastman, 1993). Aunque no

poseen vejiga gaseosa, algunos grupos se han apartado del hábitat ancestral bentónico hacia un hábitat pelágico o parcialmente pelágico (Andersen, 1984). Las formas secundariamente pelágicas comprenden un gran número de miembros de las familias Nototheniidae, Channichthyidae, Bathydraconidae e incluso Harpagiferidae, las cuales pasan sus primeros años de vida entre dos aguas asociados a los movimientos del hielo o a las agregaciones de "krill", o están adaptadas a vivir en la zona pelágica durante toda su vida, como es el caso de *Pleuragramma antarcticum* (Kock, 1985).

Este grupo es uno de los elementos clave en las redes tróficas, como depredadores de "krill" y presas de mamíferos marinos, aves y, posiblemente, de calamares (North y White, 1987).

Dado que los Notothenioidei dominan la ictiofauna del océano Austral, es de especial interés dilucidar los procesos de evolución y diversificación que ha sufrido este grupo; al respecto es de suma importancia el estudio de su biogeografía.

2.2 Biogeografía

La biogeografía es definida por Futuyma (1998) como la ciencia que busca explicar la distribución geográfica de las especies; según Margalef (1974) la biogeografía es el estudio de los fenómenos biológicos en su manifestación espacial. Para un estudio adecuado acerca de los patrones de distribución de las especies es preciso tener en cuenta tanto factores geográficos como históricos (Ridley, 1996). Las distribuciones geográficas son afectadas generalmente por el clima, tanto pasado como presente, y por procesos de vicarianza y dispersión (Bargelloni *et al.*, 2000b). Por ejemplo, la distribución de especies emparentadas de la familia Gobiidae (Perciformes), presentes a uno y otro lado del istmo de Panamá, es un caso de vicarianza. Esta barrera surgió en el Plioceno, separando las poblaciones del Pacífico este de las del mar Caribe, las cuales se convirtieron en diferentes especies, mediante lo que se conoce como modelo de aislamiento alopátrico. De esta manera, el rango de distribución actual de las especies es el resultado final de la acción de dichos factores sumados a lo largo del tiempo.

Diversos autores, basándose en la distribución, origen y dispersión de las especies costeras y demersales, dividen clásicamente al Océano Austral en la subregión Glacial, que incluye a los distritos Antárticos Este y Oeste y las islas Georgias del Sur, y la subregión de las islas Kerguelen (Figura 20) (Regan, 1914; Nybelin, 1947; Andriashev, 1965; Kock, 1985). Andriashev (1987) reconoce cinco unidades faunísticas dentro de este esquema:

1) El Distrito Antártico Este comprende las aguas de plataforma de la mayor parte del continente excepto la Península Antártica, esta región incluye pocas islas, las áreas de plataforma están limitadas por la cubierta de hielo y casi no existe fauna litoral. En general, la temperatura de las aguas es mucho más baja que en las demás regiones. Kock (1985) denomina a esta división Distrito Antártico Mayor y no incluye en ella al mar de Weddell.

2) El Distrito Antártico Oeste incluye la Península Antártica, el mar de Bellingshausen y las islas Shetland y Orcadas del Sur. La temperatura del agua en esta provincia es un poco más alta y la composición faunística es considerada intermedia entre el Distrito Este y la Provincia de las islas Georgias del Sur. El límite entre los distritos Este y Oeste es difícil de definir dada la escasa información acerca de las especies del mar de Weddell (Ekau, 1990). Esta área se correspondería con el Distrito Antártico Menor según Kock (1985). Ambos distritos, el Antártico Mayor y el Menor, contienen el 65% de las especies consideradas circumantárticas.

3) La Provincia de las islas Georgias del Sur incluye también a las islas Sandwich y Bouvet, se considera una zona de transición entre la Patagonia y la Antártida, y el punto de entrada de especies que provienen de regiones más al norte. Entre el 30 y el 40% de las especies en esta zona son endémicas; son áreas libres de hielos, de poca profundidad y con temperaturas de las aguas superiores a 0°C (Kock, 1985).

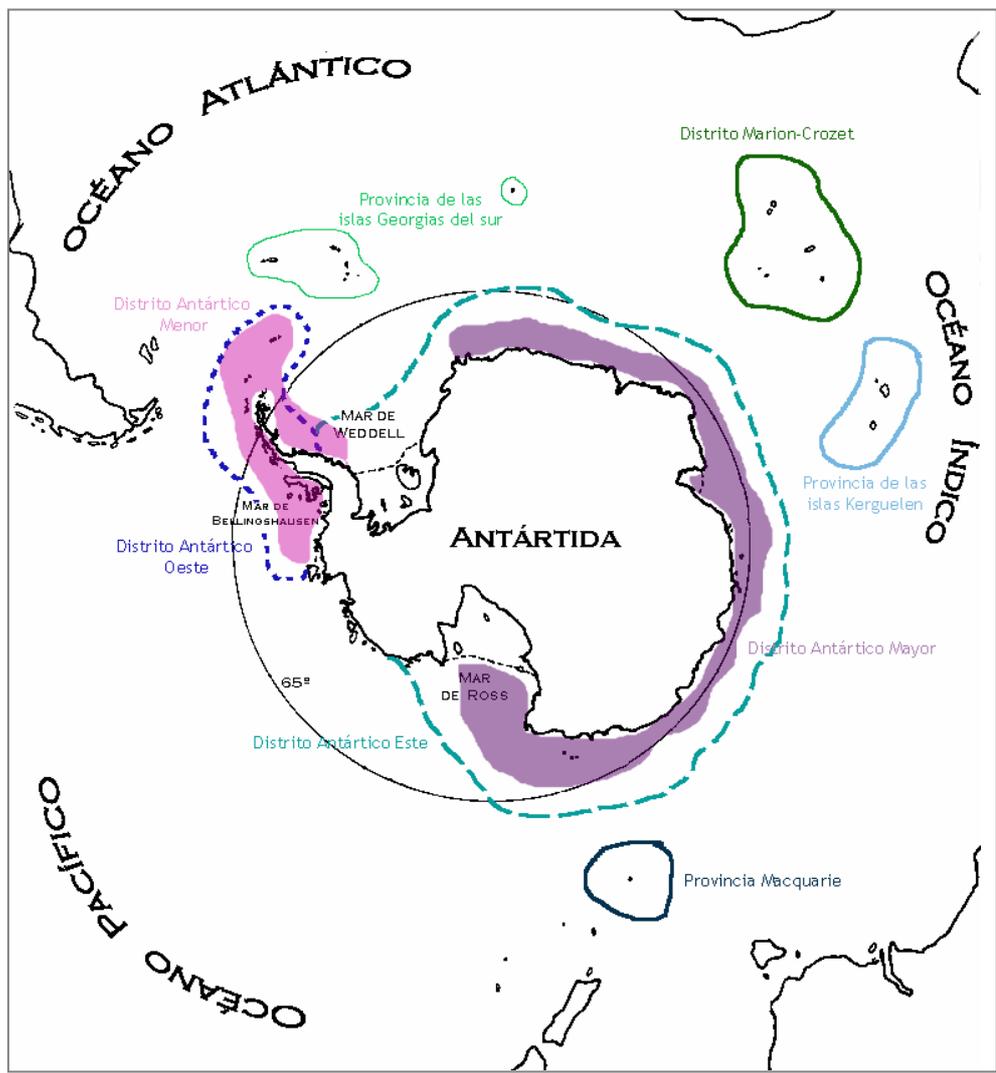


Figura 20: Divisiones zoogeográficas clásicas del Océano Austral (tomado de Andriashev, 1965, con modificaciones).

4) La subregión de las islas Kerguelen incluye a diversas islas del Océano Austral. Aquellas ubicadas en el sector Índico, forman la Provincia de Islas Kerguelen, Heard y Skiff y, por último, la Provincia Macquarie que incluye a las islas Macquarie, Auckland y Campbell. La mayoría de las islas de esta región están ubicadas al norte del FPA, es decir, están

consideradas como subantárticas y presentan una mayor afinidad con las Islas Georgias del Sur que con el continente. Las temperaturas de las aguas oscilan entre los 3°C y los 6°C y son áreas libres de hielo (Kock, 1985). En esta subregión se encuentra fauna litoral y sublitoral, y abundan los bosques de *Macrocystis* (DeWitt, 1971), que juegan un papel importante en la distribución de varias especies de Notothenioidei, por ejemplo de *Harpagifer bispinis* (Moreno y Jara, 1984). Gran parte de la ictiofauna es endémica y muestra gran afinidad con la fauna de la Provincia Oeste, debido a la dispersión de huevos o larvas desde la región de Escocia por medio de la CA (DeWitt, 1971). Algunos ejemplos de estos procesos de dispersión pueden consultarse en Matallanas (1997).

5) Por último, Andriashev (1987) define al Distrito Marion-Crozet, que abarca las islas Príncipe Eduardo, Marion, Crozet, Kara Dag y Lena, con características subantárticas.

Sin embargo, estas divisiones no son satisfactorias desde un punto de vista ecológico, dado que no toman en cuenta los peces pelágicos, la extensión de los hielos y la distribución del plancton (Hureau, 1994). En este contexto parece conveniente seguir las divisiones propuestas por Hureau (1994) que toma las divisiones hechas por Kock (1992) y las modifica ligeramente. De este modo el Océano Austral queda dividido en tres grandes zonas ecológicas, de sur a norte: la zona Alta de la Antártida, la zona de Hielos Estacionales y la zona Libre de Hielos (Figura 21).

La zona de la Alta Antártida es la región adyacente al continente, que está cubierta de hielo permanente la

mayor parte del año. Esta zona abarca todas las costas del continente Antártico, la mayor parte de la plataforma continental y las islas Peter y Balleny (Hureau, 1994).

El límite norte de la zona de Hielos Estacionales coincide con el límite norte de los hielos en invierno y limita al sur con el límite norte de los hielos en verano. Esta zona intermedia abarca la Divergencia Antártica y en algunas regiones se extiende muy cerca del continente (Kock, 1992). Constituye la zona más productiva desde el punto de vista ecológico, con grandes concentraciones de “krill” en el plancton. Las islas Shetland del Sur, Orcadas del Sur y Sandwich del Sur quedan ubicadas dentro de esta división.

Por último, la zona Libre de Hielos se extiende entre la Convergencia subtropical y el límite norte de los hielos en invierno. Esta región se caracteriza por la presencia de peces meso y batipelágicos y de fauna costera (Hureau, 1994). En esta región quedan agrupadas el resto de islas llamadas subantárticas.

La región magallánica y las islas Malvinas constituyen la Provincia Magallánica, que puede incluirse en la zona Libre de Hielos si se tiene en cuenta la composición de la fauna y la posición de la Convergencia subtropical (Hureau, 1994).

De todos modos, diversos estudios acerca de la diversificación de los Notothenioidei (Hureau, 1994; Bargelloni *et al.*, 2000b) muestran que los sucesos de

especiación ocurrieron repetidamente a través de las zonas ecológicas.

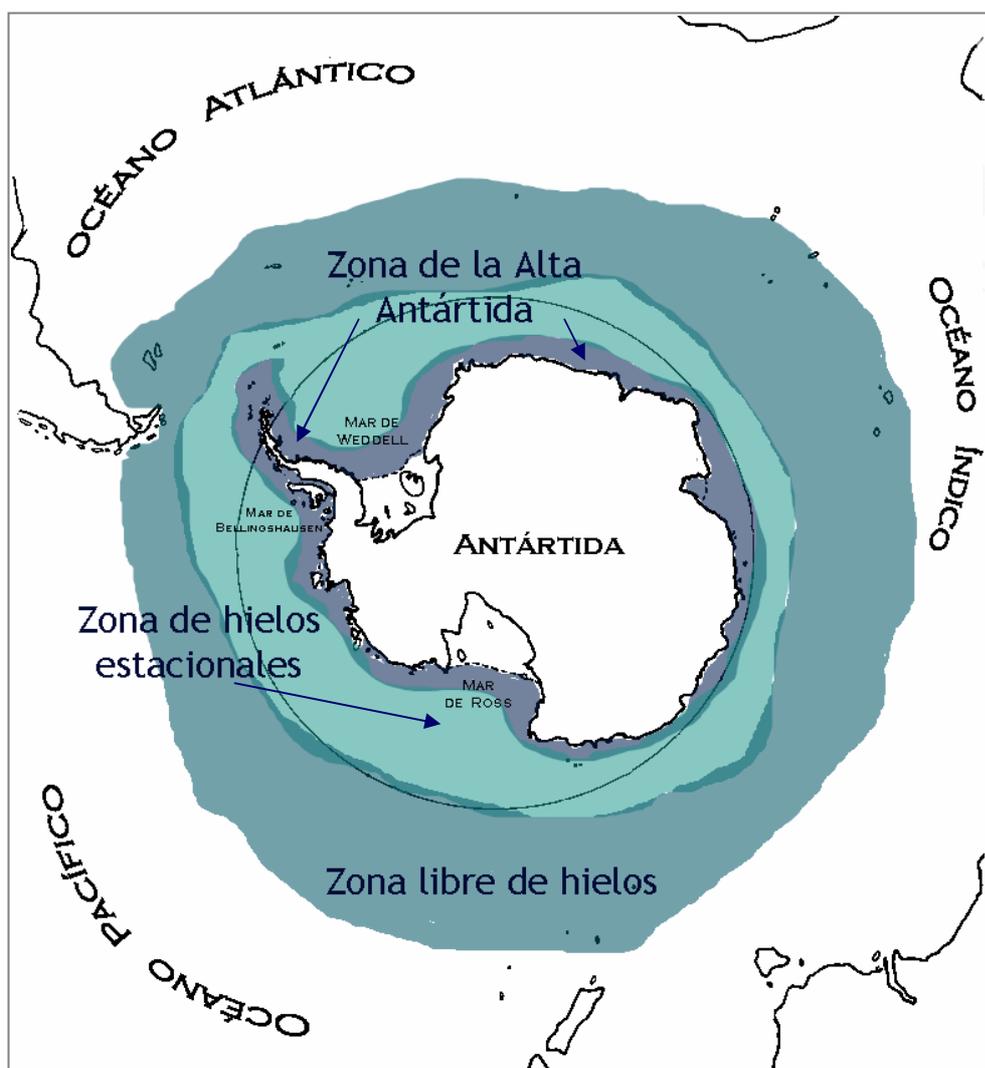


Figura 21: Zonas ecológicas, según Hureau (1994).

Desde un punto de vista más dinámico se tiende a ver las distribuciones geográficas como el resultado de un equilibrio entre velocidad de dispersión o dilatación de las áreas y velocidad de especiación, teniendo en cuenta que

ambos procesos se desarrollan sobre un espacio heterogéneo (Margalef, 1974). En el caso del grupo que nos ocupa, son muchas las preguntas que quedan por contestar acerca de los procesos de especiación y dispersión. Hasta el momento la falta de un conocimiento preciso de la filogenia de este grupo ha obstruido el entendimiento de los patrones tanto de distribución geográfica como de especiación (Bargelloni *et al.*, 2000b).

2.3 Origen y diversificación del Suborden Notothenioidei

La fragmentación de Gondwana y el posterior desarrollo de los patrones oceanográficos alrededor de la Antártida influenciaron, en gran medida, la composición de la fauna ictica (Eastman, 1995). En este contexto, el desarrollo de los Notothenioidei como una rama separada dentro del orden Perciformes tuvo lugar hacia fines del Cretácico y durante el Eoceno (Balushkin, 2000).

Según Eastman (1993) el “stock” ancestral de los Notothenioidei se escindió en dos grupos (o clados): la familia Bovichthyidae y el resto de los Notothenioidei (Figura 22). Esta divergencia filética está relacionada con eventos de vicarianza causados por la fragmentación de Gondwana y el aislamiento y enfriamiento de la Antártida (Eastman, 1993), y con la adquisición de las proteínas anticongelantes (Bargelloni *et al.*, 1994).

La familia Bovichthyidae, algunas especies de la familia Nototheniidae y, posiblemente, el clado de Harpagiferidae, hayan divergido antes del aislamiento de la Antártida, durante el período inicial del enfriamiento climático, dado que estos grupos contienen especies tanto antárticas como no antárticas (Eastman, 1993; Clarke y Johnston, 1996).

La mayor divergencia filética tuvo lugar probablemente hace entre 25 y 2 m.a, luego del aislamiento de la Antártida y la formación del Océano Austral (Eastman, 1993). Este aislamiento redujo la migración y permitió la evolución de linajes locales (Gon y Heemstra, 1990; Eastman, 1997, 2000).

Sin embargo según Stankovic *et al.* (2002) y Bargelloni *et al.* (1994, 2000b) la divergencia entre las especies antárticas y las subantárticas tuvo lugar posteriormente a la formación del FPA.

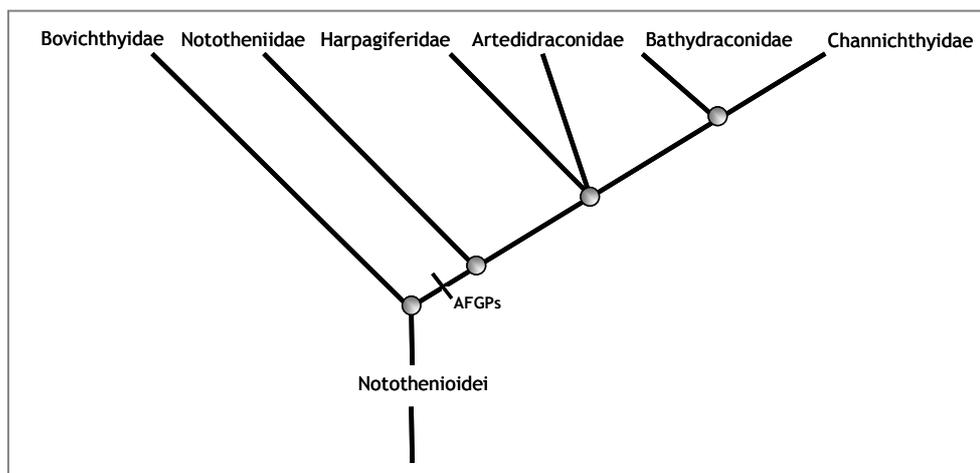


Figura 22: Cladograma que muestra las relaciones entre las familias del suborden Notothenioidei (modificado a partir de Eastman, 1993). AFGPs: proteínas anticongelantes.

La fragmentación de Gondwana, la separación de Australia de la Antártida y la formación del FPA, pueden tomarse como eventos vicariantes que llevaron a la especiación de algunos grupos dando lugar a las especies antárticas; no obstante, el caso de aquellas que tienen distribución no antártica, no puede explicarse por estos mismos mecanismos (Bargelloni y Lecointre, 1998; Bargelloni *et al.*, 2000a).

Según estudios basados en secuencias de ADN mitocondrial (16s y 12s ARNr) y nuclear (28s ARNr), la

radiación de las cinco familias con proteínas anticongelantes tuvo lugar hace entre 15 y 5 m.a. (Bargelloni *et al.*, 1994; Bargelloni y Lecointre, 1998; Eastman, 2000). Siguiendo la distribución de las proteínas anticongelantes en el cladograma (Figura 22), se puede conjeturar que las mismas aparecieron sólo una vez durante la radiación de los Notothenioidei, luego de la separación de los Bovichthyidae y que este suceso está asociado al enfriamiento del Océano Austral (Clarke y Johnston, 1996). Según diversos estudios (Bargelloni *et al.*, 1994; Cheng, 1998), la aparición de las proteínas anticongelantes no se produjo hasta hace aproximadamente 11 m.a., cuando el Océano Austral tuvo temperaturas polares. En el caso de las familias Channichthyidae y Artedidraconidae, según las estimas de tiempo de divergencia, la diversificación puede haber ocurrido en épocas más recientes, entre los 8 y los 2 m.a. (Bargelloni *et al.*, 2000a).

Diversos estudios en biología molecular (Bargelloni *et al.*, 1994; Ritchie *et al.*, 1996; Bargelloni *et al.*, 2000a,b) sugieren que no existe una tendencia simple de adaptación progresiva a condiciones climáticas cada vez más frías, sino que los patrones de diversificación son recurrentes, dándole mayor importancia a sucesos de dispersión que a factores ecológicos. Según Hureau (1994) los eventos de especiación pueden haber ocurrido repetidamente a través de las distintas zonas ecológicas, lo cual indica que los sucesos históricos y las características geográficas fueron importantes factores que influyeron en estos procesos.

La ictiofauna moderna de la plataforma continental y del talud de la Antártida está dominada en número de especies por la familia Liparidae y el suborden Notothenioidei (Eastman, 1993; Andriashev y Stein, 1998). Se puede asumir que los Notothenioidei han evolucionado de un “stock” demersal perciforme que, una vez que la fauna del Terciario temprano se extinguió, sufrió una radiación hasta producir la fauna que observamos actualmente (Eastman y Clarke, 1998; Balushkin, 2000). Las repetidas transiciones entre la zona de la Alta Antártida y la zona Libre de Hielos sugieren que los Notothenioidei tienen una alta plasticidad ecológica (Balushkin, 2000; Bargelloni *et al.*, 2000b). La diversificación de este grupo se vio favorecida por el aislamiento oceanográfico y térmico de la Antártida, por la ausencia de competidores de otros grupos (Balushkin, 2000) y por la creciente productividad del Océano Austral que comenzó hace aproximadamente 22 m.a. (Lutjeharms, 1990; Eastman, 2000).

2.4 Biología

Los procesos de radiación adaptativa y el éxito de los Notothenioidei en condiciones de temperaturas extremas están relacionados con una variedad de especializaciones que les permiten realizar actividades bioquímicas y fisiológicas a temperaturas cercanas a los -2°C (Eastman, 1993; Balushkin, 2000).

La mayoría de los Notothenioidei son peces bentónicos, confinados a profundidades menores a los 1000 metros, aunque el rango de profundidad varía entre las distintas especies (DeWitt, 1971). En la plataforma continental del Océano Austral ocupan todos los hábitats bentónicos y de la columna de agua (Andriashev, 1965; DeWitt, 1971; Eastman y Clarke, 1998). La ictiofauna antártica está dominada por especies de pequeña talla, aproximadamente la mitad de las especies alcanzan los 25 cm y sólo una docena de especies crecen más de 50 cm. Por ejemplo, la talla media para la familia Harpagiferidae es de 15 cm y para Channichthyidae, que agrupa a las especies de mayor tamaño, es de 43 cm (Andriashev, 1965). Los peces pertenecientes a este suborden no poseen vejiga gaseosa y, generalmente, se alimentan en las cercanías del sustrato. La mayoría de las especies desova en el fondo marino aunque las larvas y los juveniles frecuentemente son pelágicos. Los Notothenioidei muestran una amplia diversidad morfológica y ecológica (Andriashev, 1965; Eastman, 1993).

A bajas temperaturas, las tasas de difusión molecular y la velocidad de las reacciones enzimáticas pueden disminuir considerablemente y, en ausencia de mecanismos compensatorios, los procesos fisiológicos en los organismos ectotérmicos antárticos se producen más lentamente que en los de ambientes templados o tropicales (Wohlschlag, 1960; Somero, 1990). Las características biológicas más destacadas de estos organismos son su bajo metabolismo, una madurez tardía, huevos de gran tamaño y una baja fecundidad (Everson, 1977; North y White, 1987; Kock y Kellerman, 1991; Hubold, 1992; Eastman, 1993; Van der Molen y Matallanas 2003).

Algunas de las adaptaciones más notables son la presencia de proteínas anticongelantes y la disminución de hemoglobina en la sangre, el caso más extremo lo muestran los representantes de la familia Channichthyidae que carecen en absoluto del pigmento respiratorio.

2.4.1 *Adaptación al frío*

Los Notothenioidei habitan las aguas más frías y más estables del océano. Además de las bajas temperaturas del agua, su extremada estabilidad parece haber influenciado profundamente las características de estos peces, permitiéndoles desarrollar un grado extraordinario de estenotermia (Wohlschlag 1960; Everson, 1984; Somero *et al.*, 1998). Algunas de las especies de este suborden soportan el rango térmico más restringido que se conoce entre los animales

(Somero *et al.*, 1998). Las adaptaciones al frío de varios sistemas son la mayor característica del desarrollo evolutivo de estas especies (Clarke y Johnston, 1996).

Estas adaptaciones, entre las más notables la presencia de péptidos y glicopéptidos anticongelantes (AFGPs en sus siglas en inglés), facilitan las funciones metabólicas en temperaturas cercanas al punto de congelamiento (DeVries, 1978). El mecanismo de funcionamiento de los AFGPs es el de adsorción-inhibición; estas moléculas anticongelantes se unen a los cristales de hielo, e inhiben su crecimiento (Cheng, 1998).

Otro aspecto, posiblemente relacionado con los AFGPs, es que las especies que las presentan también poseen riñones aglomerulares (Eastman y DeVries, 1986; Eastman, 1990). En los riñones aglomerulares la orina se produce por secreción tubular; las moléculas pequeñas como los AFGPs, entonces, son retenidas. Como no existe filtración glomerular, tampoco se requiere de un gasto de energía para reabsorber las glicoproteínas u otras proteínas sanguíneas, por lo tanto el costo metabólico de la osmorregulación en los peces antárticos es considerablemente menor que en otros teleósteos (Dobbs *et al.*, 1974).

2.5 Familias estudiadas

2.5.1 Familia *Artedidraconidae*

Esta familia comprende 4 géneros y 24 especies de peces bentónicos de pequeña a mediana talla (Eakin, 1990; Eastman y Eakin, 1999). Antiguamente se incluía a las especies que conforman esta familia dentro de la familia Harpagiferidae, pero actualmente se las considera dos familias distintas. Andriashev (1965) estableció dos grupos distintos, el primero agrupando a los géneros *Artedidraco*, *Dolloidraco*, *Histiodraco* y *Pogonophryne*, separando en un segundo grupo al género *Harpagifer*; posteriormente Eakin (1981) elevó esta división al rango de familia. Varios rasgos morfológicos garantizan la separación de estos taxa, por ejemplo la presencia de barbilla mentoniana y de espinas en el hueso opercular, ausentes en *Harpagifer* (Hureau, 1986). Sumado a esto, la evidencia molecular sugiere que la familia *Artedidraconidae* es un grupo monofilético (Ritchie *et al.*, 1996).

Como grupo son probablemente los nototénidos más sedentarios, puesto que permanecen la mayor parte del tiempo sobre el sustrato, inmóviles. Alcanzan una talla máxima entre 100 - 340 mm (Eakin, 1990; Eastman y Eakin, 1999).

Su distribución se restringe a la plataforma continental y talud antárticos, aunque una especie *Artedidraco mirus* se considera endémica de las islas Georgias del Sur (Eakin, 1990). La mayoría de las especies viven en profundidades menores a

los 800 metros y las larvas, generalmente, se encuentran en aguas superficiales (Kellerman, 1989).

Estudios sobre la biología trófica de varias especies de esta familia revelan que tienen hábitos alimentarios similares, son todos predadores sedentarios que se alimentan de presas que se mueven activamente cerca del fondo las cuales son atraídas por su barbilla mentoniana. Su dieta se basa principalmente en anfípodos, poliquetos, isópodos y misidáceos (Wyansky y Targett, 1981; Olaso *et al.*, 2000). Los nichos tróficos de los géneros de esta familia parecen no superponerse en cuanto al rango de tallas y el tipo de presas (Olaso *et al.*, 2000).

Las especies de esta familia estudiadas en el presente trabajo son:

- *Artedidraco orianae* Regan, 1914
- *Dolloidraco longedorsalis* Roule, 1913
- *Pogonophryne marmorata* Norman, 1938

Artedidraco orianae (Figura 23) se distribuye en la región Este de la Antártida, en el Mar de Ross y Mar de Weddell, es una especie de distribución costera continental que tiene un rango de profundidad entre los 82 y los 800 metros. Su dieta se basa principalmente en anfípodos y poliquetos y alcanza una talla máxima de 151 mm (Eakin, 1990).

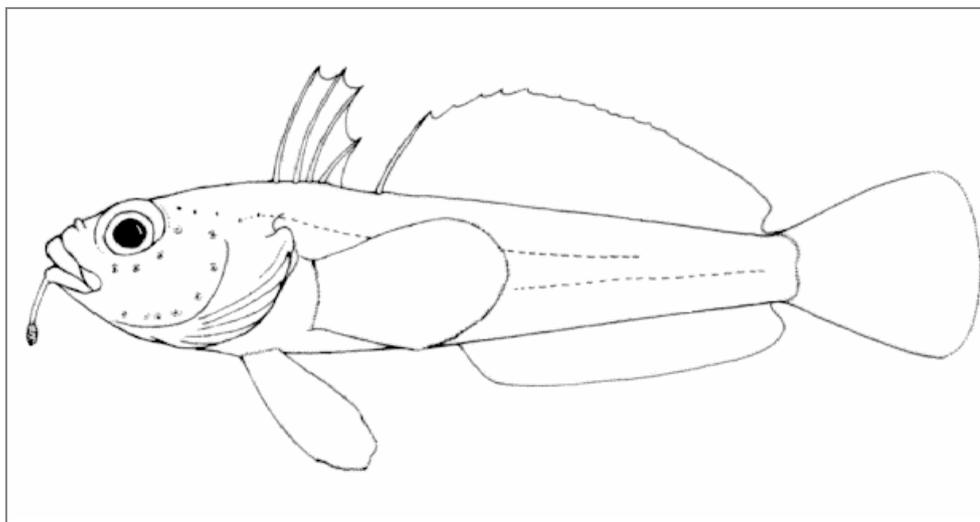


Figura 23: *Artedidraco orianae*.

Dolloidraco longedorsalis (Figura 24): esta especie muestra una distribución circum-antártica, encontrándose en el Mar de Weddell, Mar de Ross, Tierra de Graham y Tierra de Queen Mary, en las zonas sublitorales y plataforma continental a profundidades entre 200 y 1145 metros. En el Mar de Weddell la máxima abundancia de esta especie se encuentra entre los 400 y los 500 metros de profundidad (Ekau, 1990), mientras que, en el Mar de Ross se halla entre los 560 y 1100 metros (Eastman y Hubold, 1999).

El ítem más importante en su dieta son los poliquetos, aunque también ingieren anfípodos e isópodos; alcanza una talla máxima de 137 mm (Eakin, 1990).

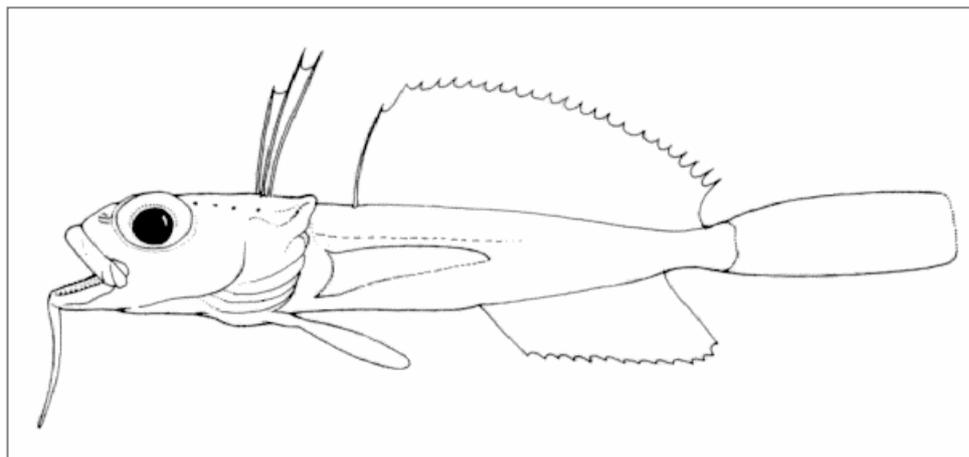


Figura 24: *Dolloidraco longedorsalis*.

Pogonophryne marmorata (Figura 25) se distribuye en la zona este de la Antártida, en el Mar de Ross, Mar de Davis y Tierra de Queen Maud, también en las Islas Shetland del Sur y Orcadas del Sur a profundidades entre los 140 y los 1405 metros. En el Mar de Weddell su máxima abundancia se encuentra entre los 400 y los 500 metros (Ekau, 1990).

Los estudios de dieta muestran que *P.marmorata* se alimenta principalmente de misidáceos, isópodos y anfípodos. La talla máxima es de 210 mm (Ekau, 1990).

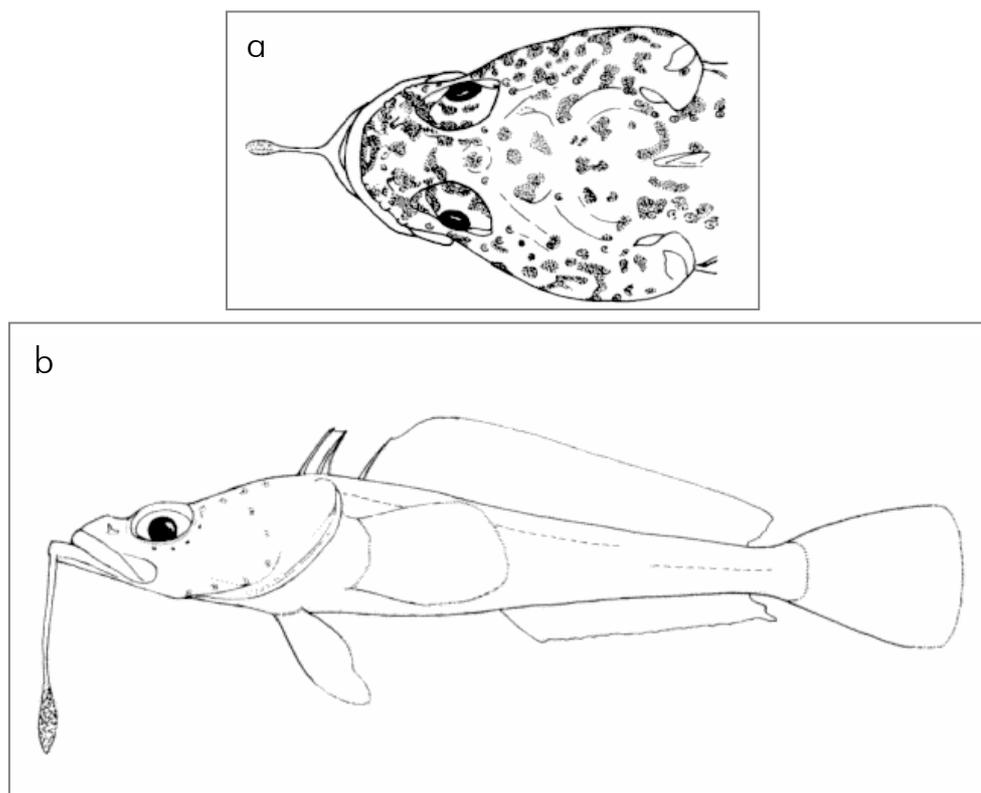


Figura 25: *Pogonophryne marmorata*: a, detalle vista dorsal; b, vista lateral.

2.5.2 *Familia Bathydraconidae*

Esta familia comprende 10 géneros y 15 especies de pequeños peces endémicos del Océano Austral. La mayoría de las especies se encuentra sobre la plataforma continental de la Antártida y el talud, pero se sabe de algunas que habitan las cercanías de islas antárticas y subantárticas (Gon, 1990). Generalmente se los encuentra en las regiones más profundas de la plataforma continental antártica; en la zona del Mar de

Weddell presentan las mayores densidades alrededor de los 450 metros, en la región más alta de la plataforma (Ekau, 1990).

Según Eastman (1993) esta es la única familia del suborden Notothenioidei que no tiene representantes al norte del FPA, sin embargo Balushkin (1992) refiere que *Bathyraco joannae* ha colonizado secundariamente las aguas del extremo sur de Sudamérica.

A pesar de que las larvas son pelágicas (Kellerman, 1990) la mayoría de los adultos son probablemente bentónicos (Eastman, 1993).

En el caso de la familia Bathydraconidae, se han estudiado las siguientes especies:

- *Akarotaxis nudiceps* Waite, 1916
- *Bathyraco macrolepis* Boulenger, 1907
- *Gerlachea australis* Dollo, 1900

Akarotaxis nudiceps (Figura 26) se distribuye en la plataforma continental antártica y en el Oeste de la Tierra de Adelaide en la Península Antártica, en profundidades entre los 371 y 915 m (Gon, 1990). Se desconoce información acerca de su biología, su talla máxima es de 130 mm y su rango de distribución en profundidad es de 371-915 m (Gon, 1990).

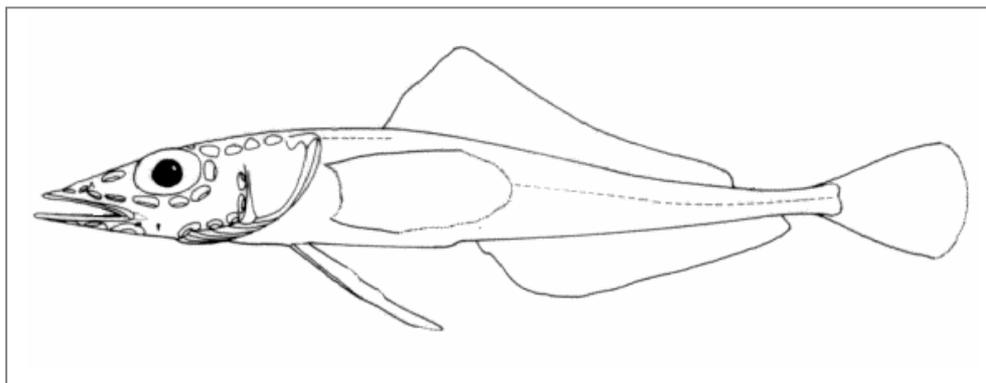


Figura 26: *Akarotaxis nudiceps*.

Bathyraco macrolepis (Figura 27) se encuentra en la plataforma continental y en el talud de la Antártida, probablemente, con distribución circum-antártica; presenta una distribución batimétrica disjunta entre los 450 y 950 metros y entre los 1750 y los 2100 metros, aunque debido a la falta de información acerca de esta especie esta apreciación puede deberse a un error de muestreo. Alcanza una talla de 250 mm (Gon, 1990).

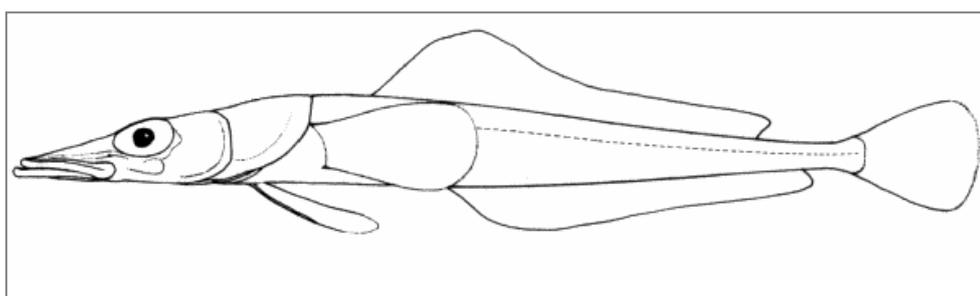


Figura 27: *Bathyraco macrolepis*.

Gerlachea australis (Figura 28) se encuentra en la Península Antártica, la isla Elefante y la plataforma continental de la Antártida, en un rango de profundidad entre los 200 y 670 metros (Gon, 1990).

Esta especie desova en otoño o principios de invierno y las larvas eclosionan posiblemente durante la primavera (Gon, 1990), en el Mar de Weddell la población reproductora está representada por especímenes de 200 mm (Kock *et al.*, 1985). Su dieta se basa en crustáceos pelágicos. Alcanza una talla de 240 mm (Gon, 1990).

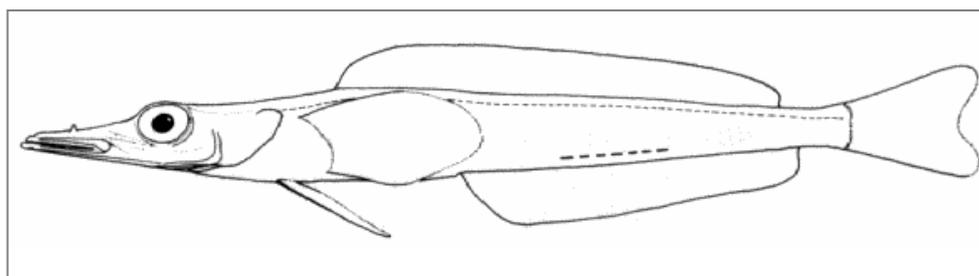


Figura 28: *Gerlachea australis*.

2.5.3 Familia Channichthyidae

Son los llamados peces de hielo, los únicos dentro de los vertebrados en los que la ausencia de hemoglobina en la sangre es total (Ruud, 1954; Andriashev, 1965; Iwami y Kock, 1990; Eastman, 1999). La falta de eritrocitos reduce la viscosidad de la sangre, que aumenta considerablemente a bajas

temperaturas, dificultando la circulación (Ruud, 1954; Andriashev, 1987). Las especies de esta familia han desarrollado modificaciones fisiológicas y adaptaciones compensatorias a la baja capacidad de la sangre de transportar oxígeno, de diversas formas: la vascularización de la piel cubre todo el cuerpo, la mayor parte del intercambio gaseoso se produce no a través de las branquias, sino a través de la piel de todo el cuerpo, particularmente, en la cavidad bucal y en las aletas, y el volumen sanguíneo del corazón es hasta 3 veces mayor que en otros grupos de peces (Andriashev, 1987).

Es una familia endémica de la Antártida, sólo una especie, *Champscephalus esox*, se encuentra en la región sur de Patagonia. Componen esta familia 11 géneros y 15 o 16 especies (Fischer y Hureau, 1985).

La mayoría de las especies viven en profundidades menores a los 800 metros. Es la familia con mayores tallas dentro de los *Notothenioidei*, algunos de sus representantes pueden alcanzar los 750 mm (Iwami y Kock, 1990).

Son principalmente peces bentónicos, pero muestran una activa migración vertical para capturar presas pelágicas. Se alimentan básicamente de "krill", *Euphausia superba* y *E. crystallorophias*, y es posible que la evolución y diversificación de esta familia esté asociada a este recurso alimentario (Eastman, 1993). Su cuerpo está débilmente osificado, con la mayor parte del cráneo y cintura pectoral compuestas de cartílago (Eastman, 1990, 1999) y no poseen vejiga gaseosa al igual que los demás representantes del suborden

Notothenioidei. Las larvas parecen ser pelágicas, algunas por períodos de hasta un año (Kellerman, 1989).

Las especies de esta familia que fueron estudiadas se detallan a continuación:

- *Champscephalus esox* Günther, 1861
- *Cryodraco antarcticus* Dollo, 1900

Champscephalus esox (Figura 29) se distribuye en la zona sur de Patagonia, islas Malvinas, estrecho de Magallanes y, raramente, en las islas Georgias del Sur, con un rango de profundidad entre los 50 y 250 metros. Esta especie se explota comercialmente y alcanza una talla de 350 mm (Iwami y Kock, 1990).

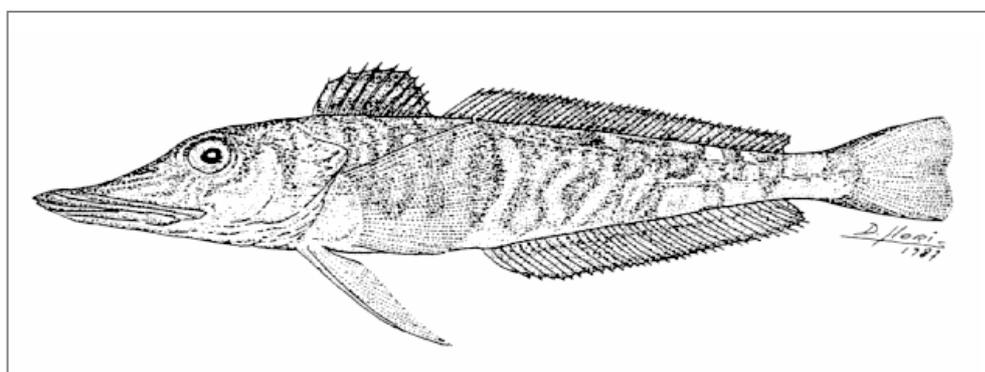


Figura 29: *Champscephalus esox*.

Cryodraco antarcticus (Figura 30): esta especie posee una distribución circum-antártica en la plataforma continental en profundidades entre los 250 y 800 metros (Iwami y Kock, 1990).

La biología reproductiva de esta especie prácticamente se desconoce (Iwami y Kock, 1990). En el Mar de Weddell el desove tendría lugar a fines del verano y la eclosión se produciría durante el invierno o primavera (Kock y Jones, 2002).

Su dieta se basa principalmente en eufausiáceos, misidáceos y peces (Kock *et al.*, 1994). Alcanzan tallas de 650 mm y muestran un marcado dimorfismo sexual en cuanto a la talla. Por ejemplo, en el estudio realizado por Kock y Jones (2002), todos los individuos de más de 490 mm de LT eran hembras.

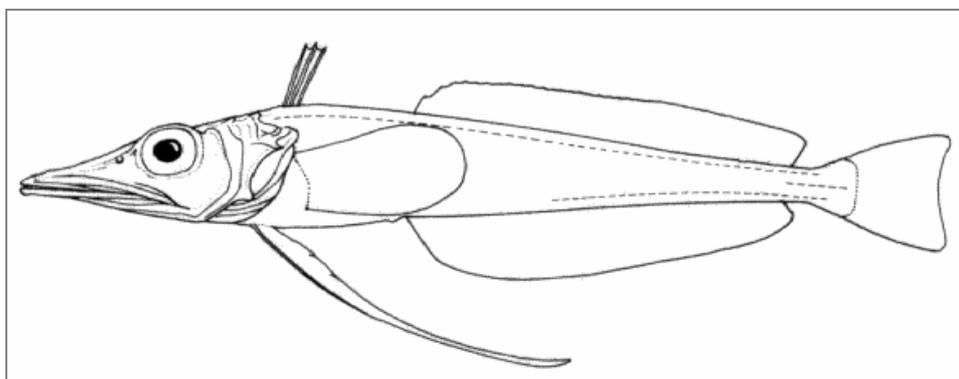


Figura 30: *Cryodraco antarcticus*.

2.5.4 Familia *Harpagiferidae*

Esta familia contiene un sólo género, *Harpagifer*, con 6 especies (Hureau, 1990). Comprende ejemplares de pequeña talla (70 a 100 mm), bentónicos, que se alimentan de pequeños crustáceos (Hureau, 1990; Duarte y Moreno, 1981). Muestran un crecimiento lento, maduran entre los 3 y 5 años, con tallas superiores a los 75 mm LT (North y White, 1987). Los huevos son bentónicos (Hureau *et al.*, 1978) y las larvas tienen una larga fase pelágica (Kock y Kellerman, 1991). Los adultos habitan aguas costeras y pozas de marea, en algunos casos, bajo las rocas (Eastman, 1993). Aunque se ha registrado su presencia en zonas más profundas, por ejemplo, Matallanas (1990) reporta la presencia de *H.georgianus* en la isla Shetland del Sur a 352-412 metros, la mayor profundidad registrada para esta familia.

Los representantes de esta familia se encuentran en ambas regiones antártica y subantártica, más asociados a las islas subantárticas que a los márgenes continentales (Eastman, 1993), solo una especie, *H. antarcticus*, se distribuye en la zona de la Península Antártica y otra especie, *H. bispinis*, en el extremo sur de Sudamérica (Hureau, 1990). Según el trabajo de Lloris *et al.* (1996) donde se discuten distintos aspectos taxonómicos y zoogeográficos de este género, la distribución de *Harpagifer* también abarca las islas Malvinas.

En el caso de *H. antarcticus* se sabe que es una especie longeva, de crecimiento lento y que, posiblemente, muestra cuidados parentales (Daniels, 1979; Kock, 1985).

La única especie estudiada de esta familia fue *Harpagifer spinosus* Hureau, Louis, Tomo y Ozouf, 1980

Harpagifer spinosus (Figura 31) se encuentra en aguas a profundidades entre los 80 y 180 metros en las cercanías de las islas Crozet y Kerguelen (Hureau, 1990); Matallanas (1997) señala también la presencia de esta especie en las islas Orcadas del Sur. Alcanza una talla máxima de 80 mm (Hureau, 1990), no se tiene conocimiento acerca de su biología.

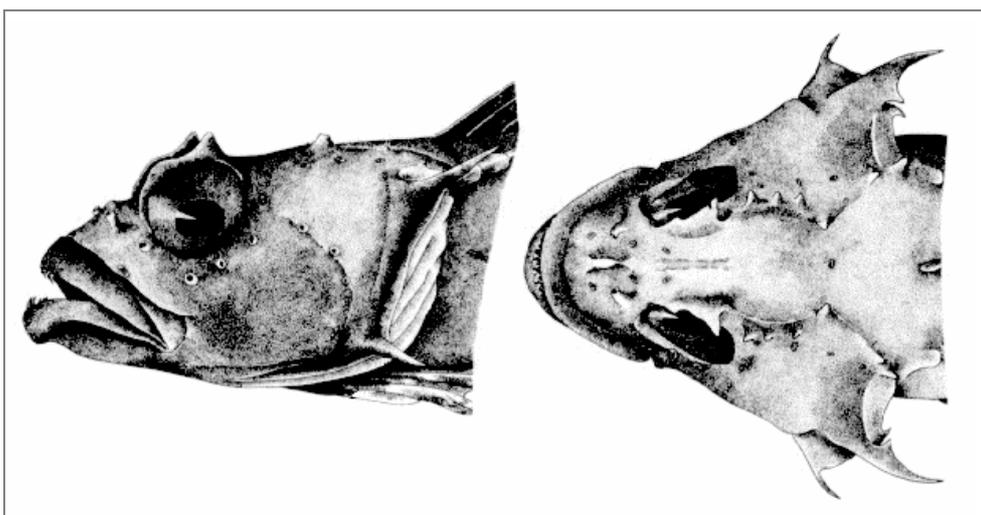


Figura 31: *Harpagifer spinosus* (detalle vista lateral y dorsal).

3. Importancia del estudio de la reproducción en Notothenioidei.

Como se ha explicado anteriormente, las temperaturas de las aguas del Océano Antártico exhiben poca variación estacional. A pesar de la alta estabilidad de la temperatura en la columna de agua, cercana al punto de congelación del agua de mar, existe una marcada estacionalidad en otros factores como la formación de capas de hielo y períodos de luz, y sujeta a estos cambios, una extrema estacionalidad en la producción primaria.

Las aguas de plataforma y talud están dominadas, en términos de biomasa y diversidad, por un solo suborden endémico: Notothenioidei. Como en la mayoría de los vertebrados, la reproducción de los peces es un fenómeno cíclico. En los teleósteos en general, esta periodicidad es anual y se rige por las variaciones estacionales de las condiciones ambientales. Se ha sugerido, como norma general, un acoplamiento espacio-temporal de los ciclos reproductivos con los ciclos de producción primaria. Sin embargo, algunas de las especies antárticas parecen desviarse de este criterio. El desacoplamiento de los ciclos reproductivos con las fluctuaciones temporales de la producción primaria podría representar una ventaja evolutiva para algunas especies, dado que su éxito reproductivo constituiría un suceso independiente de las variaciones anuales (North y White, 1987).

Para una comprensión de la biología de los peces que viven en las peculiares condiciones que impone el Océano Austral, es de gran interés el estudio de sus adaptaciones. En los Notothenioidei, la reproducción parece ser un parámetro

clave de estas adaptaciones (Kock y Kellerman, 1991). Dado que han experimentado una gran radiación adaptativa, es de suma importancia apreciar si las estrategias reproductivas que presentan sufrieron también cambios a lo largo de su historia evolutiva. Es decir, examinar si los parámetros que describen la biología reproductiva de las especies, presentan alguna particularidad relacionada con el resto de las adaptaciones que presenta este grupo.

Dada la gran crisis a nivel mundial a la que se enfrenta la industria pesquera en estos últimos años, la vasta reserva íctica de los mares de la Antártida convierte a esta región en un importante foco de interés comercial. Actualmente muchas especies del suborden Notothenioidei son explotadas comercialmente. Algunos estudios preliminares mostraron que los recursos ícticos parecen ser limitados y altamente vulnerables a una explotación intensa (Kock y Köster, 1990). Para ambos sectores del Océano Austral, el Océano Atlántico e Índico, existe una urgente necesidad de conocer el estado de las poblaciones de manera que puedan adoptarse medidas de manejo adecuadas.

El ciclo de vida de dichas especies puede reconstruirse describiendo las etapas que componen la ovogénesis y la maduración sexual, las características del desove y la fecundidad, proporcionando así conocimientos básicos sobre su biología. Disponer de información de esta clase es de radical importancia a la hora de planificar actividades pesqueras en la Antártida.

3. Objetivos

Los objetivos generales de la presente tesis se pueden resumir en dos ítems:

Primero. - Caracterización de las particularidades del ciclo reproductivo de las siguientes nueve especies de Nototenioides: *Artedidraco orianae*, *Pogonophryne marmorata*, *Dolloidraco longedorsalis*, *Bathhydraco macrolepis*, *Gerlachea australis*, *Akarotaxis nudiceps*, *Champocephalus esox*, *Cryodraco antarcticus* y *Harpagifer spinosus*.

Segundo. - Estudio y discusión de las relaciones entre las estrategias reproductivas de las diferentes especies y las peculiaridades ambientales que presenta el océano Austral.

Para la realización de dichos objetivos generales, se deben llevar a cabo los siguientes objetivos particulares, para cada una de las especies:

- Caracterización de los ciclos de ovogénesis
- Estudio del proceso de maduración gonadal
- Análisis de los parámetros de la fecundidad

CAPÍTULO II
MATERIALES Y MÉTODOS

1. MATERIAL

1.1 Procedencia de los ejemplares.

Los ejemplares estudiados en el presente trabajo fueron colectados en diversas campañas realizadas en el Océano Austral entre los años 1974 y 1989. A continuación, en la Tabla IV, se detallan las localidades y fechas de captura y en la Figura 32 se muestra la ubicación geográfica de las localidades; en el Apéndice I se presenta información más detallada acerca de las campañas.

Tabla IV: Localidades y fechas de captura de los ejemplares estudiados.

Especie	Código	Localidad	Fecha
<i>Artedidraco orianae</i>	ArOr	Bahía Halley y Cabo Noruega	Febrero
<i>Dolloidraco longedorsalis</i>	DoLo	Bahía Halley	Enero-Febrero
<i>Pogonophryne marmorata</i>	PoMa	Bahía Halley	Febrero
<i>Akarotaxis nudiceps</i>	AkNu	Cabo Noruega	Enero-Febrero
<i>Bathyraco macrolepis</i>	BaMa	Bahía Halley y Cabo Noruega	Febrero
<i>Gerlachea australis</i>	GeAu	Bahía Halley	Enero-Febrero
<i>Champscephalus esox</i>	ChEs	Canal de Beagle	Marzo
<i>Cryodraco antarcticus</i>	CrAn	Bahía Halley	Febrero
<i>Harpagifer spinosus</i>	HaEs	Islas Crozet	Febrero-Abril

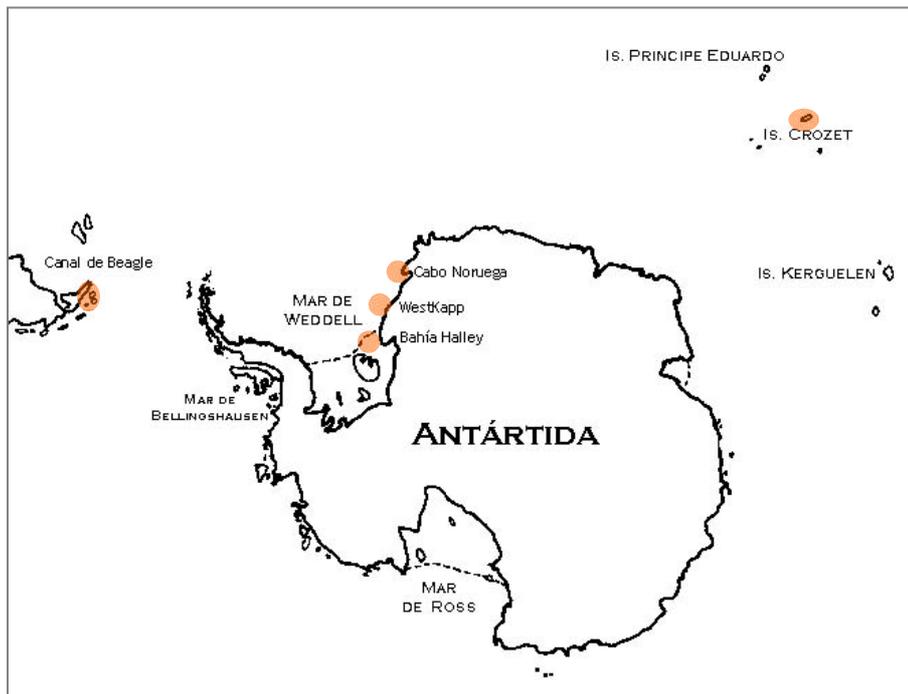


Figura 32: Ubicación de las localidades donde se realizaron las capturas de los especímenes estudiados.

1.2 Identificación de las especies.

Previamente a realizar la disección de los ejemplares para la extracción de sus gónadas, se procedió a la clasificación rigurosa de todos y cada uno de ellos. En este proceso se han utilizado distintas fuentes bibliográficas, aunque únicamente se reseñan las más destacadas. Así, para la clasificación hasta nivel de familia (Artedidraconidae, Bathydraconidae, Channichthyidae, Harpagiferidae), se ha seguido a Gon y Heemstra (1990). Una vez dentro de cada familia, los ejemplares han sido determinados hasta nivel específico

siguiendo a los autores que, en cada caso, a continuación se citan. Artedidraconidae (Eakin, 1990); debido a que los Artedidraconidae constituyen la familia de Notothenioidei menos conocida taxonómicamente (se han descrito varias especies nuevas en los últimos años y otras han sido invalidadas), se han consultado numerosos trabajos, entre los cuales cabe destacar el de Balushkin y Eakin (1998). Bathydraconidae (Gon, 1990; Skóra, 1995); Channichthyidae (Iwami y Kock, 1990; Balushkin, 1996); Harpagiferidae (Hureau, 1990).

1.3 Extracción y conservación de las gónadas.

Una vez extraídas, las gónadas fueron fijadas en una solución de formaldehído al 10% y luego conservadas en etanol al 70%.

1.4 Composición de la muestra

En la Tabla V se detalla la composición de la muestra, en cuanto a familias, especies, número de ejemplares estudiados por especie y los rangos de tallas de dichos ejemplares.

Tabla V: Composición de la muestra..

Familia	Especie	N	Rango de tallas (mm)
Arteidraconidae	<i>A. oriana</i>	9	105 - 155
	<i>D. longedorsalis</i>	8	106 - 123
	<i>P. marmorata</i>	2	143 - 157
Bathydraconidae	<i>A. nudiceps</i>	2	120 - 127
	<i>B. macrolepis</i>	5	249 - 284
	<i>G. australis</i>	5	200 - 239
Channichthyidae	<i>C. esox</i>	5	186 - 371
	<i>C. antarcticus</i>	5	357 - 416
Harpagiferidae	<i>H. spinosus</i>	15	72 - 96

En la revisión realizada por West (1990) acerca del desarrollo ovárico en teleósteos, se sugiere que no existen diferencias entre los ovarios izquierdo y derecho en cuanto al tamaño promedio de los ovocitos y a la distribución de frecuencia de tallas. Con el fin de descartar un posible sesgo en la muestra, se tomaron submuestras al azar de cada uno de los ovarios, para cada especie, y se realizó un estudio preliminar de la distribución de tallas de los ovocitos en los ovarios. Dado que no se encontraron diferencias significativas en la distribución de tallas de los ovocitos entre los ovarios derecho e izquierdo, se maximizó el aprovechamiento del material estudiando distintos parámetros reproductivos y aplicando diferentes análisis sobre cada uno de los ovarios.

2. MÉTODOS

2.1 Consideraciones generales

Dado que se han relevado distintos aspectos relacionados con el ciclo reproductivo y a fin de facilitar la lectura de este apartado, a continuación se presenta un resumen de la metodología utilizada.

Con el fin de caracterizar el aparato reproductor de los especímenes estudiados, en primer lugar se llevó a cabo una descripción de la anatomía externa de las gónadas; luego de este examen macroscópico, se separaron los ovarios. Uno de ellos, el izquierdo, fue sometido a distintos protocolos de inclusión y tinción para su análisis histológico. Este análisis comprendió la identificación de las distintas etapas de la ovogénesis, conteo y estimación del diámetro medio de los ovocitos y la estimación del grado de madurez a partir del estadio de desarrollo y morfología de los ovocitos. El ovario derecho fue utilizado para el cálculo de la fecundidad. La información obtenida independientemente a partir de ambos procedimientos es complementaria, y será la base de la discusión acerca del tipo de estrategia reproductiva adoptado por las especies.

2.2 Análisis histológico

*Hay un hombre escondido,
Mira con un solo ojo
de cíclope eficiente,
son minúsculas cosas,
sangre,
gotas de agua,
mira
y escribe o cuenta,
allí en la gota
circula el universo...*

Pablo Neruda.

Luego de la observación macroscópica, los restos de tejido mesentérico que rodeaban los ovarios fueron desprendidos manualmente con pinzas, bajo lupa binocular cuando fue necesario. Las gónadas se pesaron (peso total = pg) en una balanza *Sartorius analytic* con precisión de 0,0001g. Posteriormente se separaron ambos lóbulos. Para describir las diferentes etapas de maduración de los ovocitos, se procedió de la siguiente manera: el ovario izquierdo fue seccionado en tres porciones: anterior, media y posterior. A cada una de las submuestras, (que comprendió una sección transversal completa del ovario) se aplicó el protocolo de análisis histológico que se detalla a continuación.

Deshidratación

Se deshidrataron las muestras en series crecientes en gradación de alcoholes. Inmediatamente después de la deshidratación siguió un aclarado con xilol.

Inclusión en parafina

Se realizaron 3 inclusiones sucesivas en parafina (temperatura de fusión 60°C). Los procesos de deshidratación, aclarado e inclusión en parafina se llevaron a cabo utilizando un procesador de tejidos automático (Shandon Citadel Tissue Processor, modelo *Citadel 1000*).

Elaboración de los bloques

Finalizada la inclusión se procedió a la elaboración de los bloques, teniendo especial cuidado en la orientación de la pieza dentro de cada bloque. Cada bloque fue debidamente rotulado hasta su posterior corte en micrótomos.

Obtención de los cortes al micrótomos

Los cortes de los bloques fueron realizados en un micrótomos marca *Microm*, modelo *HM 330*. Las gónadas maduras se fragmentan con mayor facilidad que aquellas poco maduras, las cuales permiten realizar cortes más finos. Consecuentemente, el grosor de los bloques osciló entre los 5 y los 16 μm , dependiendo de la consistencia de cada tejido. Una vez realizados los cortes, estos se pasaron a un baño de agua destilada a 45°C hasta que se observó que los cortes estuvieran totalmente estirados. Luego se recogieron sobre un portaobjetos previamente tratado con *Poly-L-Lysine* (Merck). El tratamiento de los portaobjetos con este producto asegura una buena adhesión del corte al mismo. Las preparaciones así obtenidas fueron secadas en estufa a 37-40°C durante 12-18 h y luego almacenadas.

Desparafinado de los cortes

El desparafinado consiste en baños sucesivos de xilol, alcoholes de diversas gradaciones y finalmente agua destilada. Una vez superada la fase del desparafinado (o hidratación), se procedió a realizar las tinciones.

Tinción de los cortes

Con el fin de distinguir las distintas estructuras que se manifiestan a lo largo del desarrollo del ovocito y las variaciones en su composición, se realizaron tres tipos de tinciones diferentes:

Tinción con Hematoxilina-Eosina: es una de las coloraciones más usadas ya que permite distinguir estructuras generales, separando las mismas por las características ácidas o básicas de los diferentes tejidos (Hinton, 1990). Esta coloración se utilizó como tinte general.

Coloración tricrómica de Mallory: esta coloración fue empleada para diferenciar entre estructuras citoplasmáticas y material intercelular; se siguió el protocolo sugerido por Humanson (1979).

Reacción del Ácido Peryódico-Schiff: uno de los tintes más comúnmente utilizados para la demostración de mucopolisacáridos neutros es la técnica de P.A.S o reacción del Ácido Peryódico-Schiff (Martoja y Martoja, 1970).

Deshidratación y montaje

Los cortes teñidos fueron deshidratados en series crecientes de alcoholes y aclarados con xilol. Luego de deshidratadas, las preparaciones fueron montadas empleando el medio de montaje *Merckcoglas* (Merck).

La observación preliminar de las preparaciones se efectuó mediante un microscopio óptico *Leitz*.

2.3 Caracterización de la ovogénesis

Para realizar la caracterización de la ovogénesis en las distintas especies se realizó una descripción de los acontecimientos que tienen lugar en las células a lo largo de la misma.

El desarrollo de los ovocitos a lo largo del ciclo reproductivo suele dividirse en distintas etapas o estadios según la morfología que presentan. En general suelen dividirse en dos grandes fases: Fase de Crecimiento Primario y Fase de Crecimiento Secundario. La Fase de Crecimiento Primario incluye a las oogonias, y las etapas nucleocromatínica y perinuclear. La Fase de Crecimiento Secundario contiene a las etapas de alvéolos corticales y las etapas vitelogénicas y por último la etapa de madurez. Para describir la morfología de los ovocitos y así poder caracterizar los distintos estadios del desarrollo, se tuvieron en cuenta las siguientes estructuras:

Ovocito: se consideró su tamaño (diámetro medio), su forma general y su ubicación topográfica en el ovario.

Núcleo: se consideró su tamaño (diámetro medio), su forma general (esférica, irregular, elipsoide) y su ubicación en la célula (central, desplazado hacia uno de los polos).

Membrana nuclear: se consignó la forma de la misma.

Nucleolos: se consideró su cantidad, su ubicación en el núcleo (periféricos, centrales) y su forma (esférica, estrellada).

Citoplasma: se tuvo en cuenta su apariencia (granulado, liso, etc.).

Alvéolos corticales: se consignó su cantidad, su ubicación (perinucleares, periféricos) y su tamaño (diámetro).

Gránulos de vitelo: se consideró su cantidad, su ubicación (periféricos, rodeando al núcleo, ocupando toda la célula) y su tamaño (diámetro).

Zona radiada: se midió su espesor y se observó la presencia de estriaciones y capas.

Granulosa: se consignó su espesor y la forma de las células que la constituían.

Sobre la base del estado de cada una de estas estructuras, que se manifiestan diferencialmente en el ovocito según su grado de desarrollo, se definieron las etapas de la ovogénesis para cada especie. Asimismo, la afinidad de dichas estructuras por los colorantes utilizados varía a lo largo del desarrollo, lo que resulta de gran utilidad a la hora de caracterizar las etapas. Por ejemplo, para determinar el comienzo de la Fase de Crecimiento Secundario, se utiliza la reacción de PAS, ya que con esta se tiñen los polisacáridos de los alvéolos corticales (Khoo, 1979).

Se definieron, de forma general, los siguientes estadios de desarrollo de los ovocitos siguiendo la clasificación de Mayer *et al.* (1988) y observaciones propias:

Fase de Crecimiento Primario

Oogonias: células pequeñas, redondeadas, con un alto coeficiente nucleoplasmático. Generalmente se encuentran agrupadas.

Etapa Nucleocromatínica (NC): los ovocitos primarios contienen un gran núcleo central con un bajo número de nucleolos.

Etapa Perinuclear (PN): los ovocitos en esta fase, aumentan de tamaño y el coeficiente nucleoplasmático, en general, decrece. El núcleo tiene posición central y se observan numerosos nucleolos en su periferia.

Fase de Crecimiento Secundario

Etapa de Alvéolos Corticales I (ACI): el tamaño celular sigue aumentando y se distinguen los primeros alvéolos corticales (AC) en la zona cortical externa.

Etapa de Alvéolos Corticales II (ACII): los AC aumentan en tamaño y número, ocupando la mayor parte de la célula. Comienza a distinguirse la zona radiata (ZR).

Etapa de Vitelo I (VI): en la zona cortical externa se observan los primeros gránulos de vitelo de pequeño tamaño, entremezclados con los AC. La ZR se hace más prominente.

Etapa de Vitelo II (VII): el núcleo permanece en posición central, y los gránulos de vitelo se han multiplicado y aumentado su tamaño, ocupando extensamente la zona cortical externa. Se diferencian dos capas en la ZR.

Etapa de Vitelo III (VIII): el coeficiente nucleoplasmático es muy bajo, los gránulos de vitelo comienzan a fusionarse en

la zona central. El núcleo comienza a desplazarse hacia el polo animal. En ambas capas de la ZR se distinguen claramente las estriaciones.

Etapa Madura (Mad): los gránulos de vitelo se hallan totalmente fusionados, formando placas; el núcleo se disuelve, y el tamaño del ovocito aumenta considerablemente.

Atrésicos (atr): células que degeneran y son absorbidas, la ZR toma una forma convoluta y comienza a quebrarse, las células de la granulosa proliferan e invaden el ovocito.

Folículos post-ovulatorios (POF): una vez producida la ovulación, la capa folicular se colapsa y permanece en el ovario como un folículo post-ovulatorio. Las capas foliculares se pliegan y las células de la granulosa se elongan, tomando el conjunto una forma muy irregular con el interior vacío.

Además, se calculó la Relación Nucleoplasmática (NC), que da una noción del crecimiento del núcleo con respecto al de la célula. El cálculo se realizó de acuerdo al siguiente cociente:

$$NC = \frac{V_N}{V_C - V_N}$$

donde V_N es el volumen del núcleo y V_C el volumen celular.

2.3.1 Distribución de frecuencias de los ovocitos

El análisis de la distribución de frecuencias del diámetro de los ovocitos permite establecer los distintos patrones de desarrollo de los ovocitos (Forberg, 1982; DeVlaming, 1983; West, 1990) y también definir el estadio de madurez gonadal (ver sección 2.4). En consecuencia, se estudiaron los diámetros de los ovocitos en cada etapa y la distribución de frecuencias de los mismos en cada ovario.

Con el fin de descartar variaciones debido a las deformaciones propias del procesamiento histológico, el diámetro de los ovocitos se obtuvo como el promedio de los diámetros máximo y mínimo (Foucher y Beamish, 1980; Hay *et al.*, 1987), tomados en planos perpendiculares. Se midieron de esta forma aquellos ovocitos que hubieran sido seccionados a través del núcleo. Debido a la disolución del núcleo durante la etapa Madura, los ovocitos en esta fase fueron medidos teniendo en cuenta los posibles errores de medición.

Las mediciones de los ovocitos se realizaron mediante un analizador de imágenes *Leica Q500 Mc* (v01.02-1995) para entorno Windows (Microsoft). Para realizar las mediciones se analizó un mínimo de 150 ovocitos por especie; en total se analizaron aproximadamente 7.000 ovocitos (ver Tabla VIII, en el capítulo de Resultados).

De cada ovocito se consignó su diámetro y se le asignó una de las ocho etapas de desarrollo según las características citológicas descritas anteriormente (véase sección 2.3).

Debido al amplio rango de diámetros que mostraron los ovocitos, el solapamiento de los mismos entre las distintas etapas de desarrollo y el posible encogimiento debido a la fijación, la asignación de las etapas se basó en la apariencia histológica y en la estructura de la célula, más que en el diámetro del ovocito.

Con el fin de evaluar *a posteriori* si existen diferencias en el diámetro de los ovocitos, se calculó una prueba t de Student para muestras independientes entre las etapas de desarrollo.

2.3.2 *Distribución topográfica de los ovocitos en el ovario*

Para comprobar si la distribución de los ovocitos en los distintos estadios de desarrollo es uniforme a través del ovario, se comparó la distribución de frecuencias de los ovocitos en cada submuestra, tanto en sentido longitudinal como transversal.

De cada ovocito estudiado se consignó su ubicación en el ovario. Para el caso del estudio de la existencia de variación en el eje antero-posterior, se consignaron tres posiciones: anterior (A), media (M) y posterior (P). La muestra de cada ovario destinada a la medición bajo microscopio estuvo formada por *un corte* de la parte anterior, otro de la parte media, y otro de la parte posterior.

Con respecto a la ubicación transversal, *todos los ovocitos de cada corte* fueron medidos, consignándose si pertenecían a la periferia (p), la parte media (m) o el centro del ovario (c).

Las diferencias en las distribuciones de frecuencias de los ovocitos en distintos estadios de desarrollo en función de su posición antero-posterior y transversal se evaluaron mediante pruebas de Kolmogorov-Smirnov (Sokal y Rohlf, 1997). Éste es un test no paramétrico aplicable a distribuciones de frecuencias continuas y que en muchos casos posee mayor potencia que el test del chi-cuadrado para bondad de ajuste. El test está basado en las diferencias entre las frecuencias acumulativas observadas y esperadas. Estas diferencias se expresan como diferencias entre las frecuencias acumulativas relativas, pudiéndose encontrar valores críticos tabulados y decidir si la diferencia máxima entre la distribución de frecuencias acumulativas observadas y esperadas es significativa (Sokal y Rohlf, 1997).

Aunque el test de Kolmogorov-Smirnov supone variables distribuidas de forma continua, se utiliza a menudo en el caso de variables discretas porque en estos casos el error de Tipo I no es mayor que el que se produce utilizando las tablas de Kolmogorov-Smirnov (Sokal y Rohlf, 1997). Además, el test resulta especialmente ventajoso con muestras de pequeño tamaño, ya que no es necesario agrupar clases. Este ítem tiene particular importancia en la muestra presentada aquí, dada la elevada fragmentación del diseño impuesta por los numerosos estadios de madurez.

Para evitar las diferencias en el patrón de distribución de los ovocitos en la topología del ovario provocadas por los diferentes estadios de madurez, y diferencias inter-específicas, las comparaciones de Kolmogorov-Smirnov fueron realizadas agrupando ejemplares de la misma especie y del mismo estadio de madurez.

2.4 Madurez gonadal

La determinación de la madurez gonadal es de suma importancia para el conocimiento de la biología reproductiva de una población. Así, la información obtenida de este modo puede emplearse para establecer la edad y talla en la que los peces alcanzan la madurez sexual, el momento y el lugar del desove y la duración del ciclo reproductivo.

A fin de establecer el grado de madurez gonadal de los ejemplares estudiados, se llevó a cabo un examen macroscópico de las gónadas. Para ello se observaron las gónadas a simple vista o bajo lupa binocular y se consignó su forma general, coloración, consistencia, vascularización superficial y espesor y transparencia de la pared (factores, estos últimos estimados indirectamente a partir de la posibilidad de observar los ovocitos a través de la misma).

Existe cierta controversia acerca de la precisión de las clasificaciones basadas solamente en la apariencia externa de los órganos sexuales (West, 1990) y también en cuanto a las etapas que deberían componer las mismas. Por ejemplo, mientras que Qasim (1973) sugiere que no es posible proponer una escala generalizada, Treasurer y Holliday (1981) consideran mínima la variación en el desarrollo de las gónadas y sugieren que debería reducirse el número de escalas de madurez propuestas para teleósteos. Para no incurrir en errores, se establecieron las etapas de madurez gonadal

teniendo en cuenta conjuntamente los aspectos macroscópicos y aquellos proporcionados por el análisis histológico, considerando además la información aportada por el estudio de la distribución de frecuencias de los ovocitos.

Los diferentes estadios de madurez gonadal se establecieron, entonces, teniendo en cuenta la distribución de los ovocitos en las distintas etapas y según la siguiente clasificación (Tabla VI), basada en la propuesta por Everson (1977) y Kock y Kellerman (1991)

Tabla VI: Breve caracterización de cada una de las Fases de Madurez Gonadal:

	Fase	Descripción macroscópica	Descripción histológica
I	Inmaduro	Ovarios pequeños, sin ovocitos visibles	Presencia de oogonias y ovocitos en etapas de NC y PN
II	En desarrollo	Ovarios más grandes, granuloso. Ovocitos muy pequeños, visibles a la lupa.	Ovocitos en NC, PN, ACI y ACII
III	En maduración	Ovarios grandes, ovocitos visibles a simple vista	Ovocitos en todas las etapas de desarrollo, POF ausentes
IV	Maduro	Ovarios grandes de consistencia granular, ovocitos grandes, visibles.	Ovocitos en las últimas etapas de desarrollo en su mayoría, presente una segunda camada de ovocitos en FCP
V	Post-puesta	Ovarios flácidos.	Ovocitos en las primeras etapas de desarrollo, laminillas ováricas irregulares, presencia de POF

2.5 Fecundidad

Una vez pesadas las gónadas, el ovario izquierdo se destinó al análisis histológico (tal como se detalla en el apartado 2.3) y el ovario derecho se utilizó para el estudio de la fecundidad. La fecundidad puede definirse de manera sencilla como el número de ovocitos producidos por una hembra en un año (Bagenal, 1973).

Para el cálculo de la fecundidad se siguió el método gravimétrico (Bagenal, 1978; Lisovenko y Zakharov, 1988). De cada ovario se obtuvieron tres submuestras, correspondiendo aproximadamente al 10% del peso total de la gónada (Cowx, 1990), una de la parte anterior, otra de la media y otra de la parte posterior. Se pesó cada una de las submuestras con una balanza *Sartorius analytic* con precisión de 0,0001 g.

Para la disgregación de las gónadas se sumergió a las mismas en líquido de Gilson, modificado por Simpson (1951), el cual ha sido utilizado por diversos autores en un amplio espectro de especies (Bagenal, 1978). Este líquido se compone de:

Alcohol 60°	100 ml
Agua destilada	880 ml
Ácido nítrico al 80%	15 ml
Ácido acético glacial	18 ml
Cloruro mercúrico	20 mg

Los frascos conteniendo las submuestras fueron agitados periódicamente a fin de facilitar la penetración del líquido en los tejidos para disgregar totalmente los ovocitos. El tiempo necesario aproximado para la total disgregación fue de 3 meses.

Una vez disgregadas las submuestras se procedió a filtrarlas, para lo cual se dispuso de un juego de filtros de diámetro de poro de 125 a 2000 μm , colocando los de mayor diámetro en la parte superior. Se pasó la submuestra al primer filtro de la columna y se sometió a la misma a un lavado suave con agua para eliminar los restos de estroma ovárico y para que los ovocitos fueran descendiendo hasta quedar retenidos en el filtro correspondiente a su diámetro. Una vez realizado el filtrado se separaron los ovocitos según su diámetro y se procedió al conteo de los mismos.

El conteo de los ovocitos se realizó manualmente bajo lupa binocular. Se consideraron los ovarios en fases de madurez gonadal de III en adelante, ya que se considera que éstos serían los ovarios prontos a desovar en la temporada estudiada.

2.5.1 *Cálculo de la Fecundidad*

La fecundidad individual o absoluta (F), también llamada fecundidad potencial por Kock (1989) se define como el número de ovocitos producidos por una hembra en un año, lo que

equivale al número de ovocitos maduros presentes en el ovario en el momento inmediatamente anterior al desove (Bagenal, 1973). El término potencial asignado a la fecundidad se refiere al hecho de que un porcentaje de los ovocitos maduros no serán desovados y se convertirán en atrésicos durante el período de post-puesta (Kock, 1989). Para calcularla se utiliza la fórmula:

$$F = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \frac{PG \cdot n_i}{b_i}$$

donde N es el número de submuestras, PG es el peso total de las gónadas, b_i es el peso de la submuestra i y n_i es el número de ovocitos vitelogénicos en la submuestra i .

2.6 Comparación de metodologías

La fijación de los ovarios ocasiona cambios en la talla de los ovocitos, además el procesamiento histológico produce encogimiento de los ovocitos así como también considerables distorsiones en aquellos que se hallan en etapas avanzadas de madurez (West, 1990).

Con el fin de comparar las distribuciones de frecuencias de tallas de los ovocitos obtenidas a partir del análisis histológico y a partir del estudio de fecundidad, se compararon ambos resultados mediante una prueba de Kolmogorov-Smirnov. Esta prueba no paramétrica se basa en las diferencias absolutas entre las distribuciones de frecuencias acumuladas de ambas muestras y examina las diferencias en la forma de las distribuciones (Sokal y Rohlf, 1997).

2.7 Terminología

Existe gran controversia en la literatura con respecto a los términos utilizados tanto en las descripciones a nivel histológico como macroscópico de las distintas etapas de desarrollo de los ovocitos y del ovario. Algunos autores incluyen en sus trabajos tablas con vocablos análogos a fin de minimizar las confusiones (Forberg, 1982; Mayer *et al.*, 1988). Con la intención de simplificar la lectura del presente manuscrito y para posibilitar comparaciones, en la Tabla VII se detallan algunos de los términos y abreviaturas usados.

Tabla VII: Terminología utilizada en este estudio y términos análogos usados por otros autores.

Terminología utilizada	Terminología análoga
Fase de Crecimiento Primario (FCP)	Previtelogénesis Período de crecimiento lento Fase de crecimiento protoplasmático
Fase de Crecimiento Secundario (FCS)	Vitelogénesis Período de crecimiento rápido. Fase de crecimiento trofoplasmático
Zona Radiata (ZR)	Zona Pelúcida (Guraya, 1978) Corion (Balinsky, 1970) Membrana vitelina (Selman y Wallace, 1989) Envoltura primaria (Wourms, 1997)
Alvéolos corticales	Vesículas vitelinas (Wallace y Selman, 1981; Macchi y Barrera Oro, 1995) Vitelo intravesicular Vacuolas Gránulos corticales Cuerpos esféricos
Gránulos de vitelo	Esferas vitelinas Cuerpos vitelinos Vitelo extravascular Glóbulos de vitelo (Macchi y Barrera Oro, 1995)

CAPÍTULO III
RESULTADOS

RESULTADOS

En este apartado se exponen los resultados obtenidos en los distintos análisis realizados. En un principio se considerarán los aspectos generales acerca de la caracterización de la ovogénesis y luego, se enunciarán los resultados especie por especie. En este último caso, los resultados enunciados se han expuesto en tres niveles: primero, se agruparon los resultados por grado de madurez gonadal; segundo, se realizó una síntesis de dichos resultados, y por último en los Apéndices II y III se detallan los resultados obtenidos por individuo.

Para cada especie se brinda una breve descripción de las gónadas y se caracterizan los distintos estadios de la ovogénesis en base a las observaciones y mediciones realizadas a partir del material histológico. Luego se exponen los resultados del análisis de frecuencia de los ovocitos en los diversos estadios de desarrollo y la asignación de las distintas fases de madurez. Por último, en aquellos casos en que fue posible, se describen los resultados obtenidos en el estudio de fecundidad.

1. Caracterización de la ovogénesis

1.1 Distribución de frecuencias de los ovocitos

Se analizaron 7.021 ovocitos en total; su distribución por especie y por etapa de desarrollo se detalla en la Tabla VIII.

Tabla VIII: Número de ovocitos estudiados en cada etapa, por especie.

Especie / Etapa	NC	PN	ACI	ACII	VI	VII	VIII	Mad	Total
<i>A. orianae</i>	188	276	184	196	20	14	48	14	940
<i>D. longedorsalis</i>	184	171	158	97	12	-	-	6	628
<i>P. marmorata</i>	65	191	75	7	-	-	-	-	338
<i>A. nudiceps</i>	43	50	29	54	-	-	-	-	176
<i>B. macrolepis</i>	111	126	51	21	-	-	6	68	383
<i>G. australis</i>	52	82	59	94	1	3	35	75	401
<i>C. esox</i>	239	149	143	361	-	-	79	42	1013
<i>C. antarcticus</i>	391	698	538	231	-	-	-	-	1858
<i>H. spinosus</i>	192	322	119	76	92	117	251	115	1284
Totales	1465	2065	1356	1137	125	134	419	320	7021

Los resultados de la prueba t de Student mostraron que, en la mayoría de los casos (93%), las medias de los diámetros de los ovocitos en cada etapa difieren significativamente ($p < 0,001$). No hubo diferencias significativas entre las medias de las tallas de los ovocitos entre la etapa de Vitelo III (VIII) y la etapa Madura en *Artedidraco orianae* y *Bathhydraco macrolepis* y entre la etapa de Vitelo I (VI) y la etapa de Vitelo II (VII) en *Gerlachea australis*.

En la Figura 33(a-i), se puede observar la comparación de los valores de los estadísticos descriptivos del diámetro de los ovocitos entre las distintas etapas, por especie.

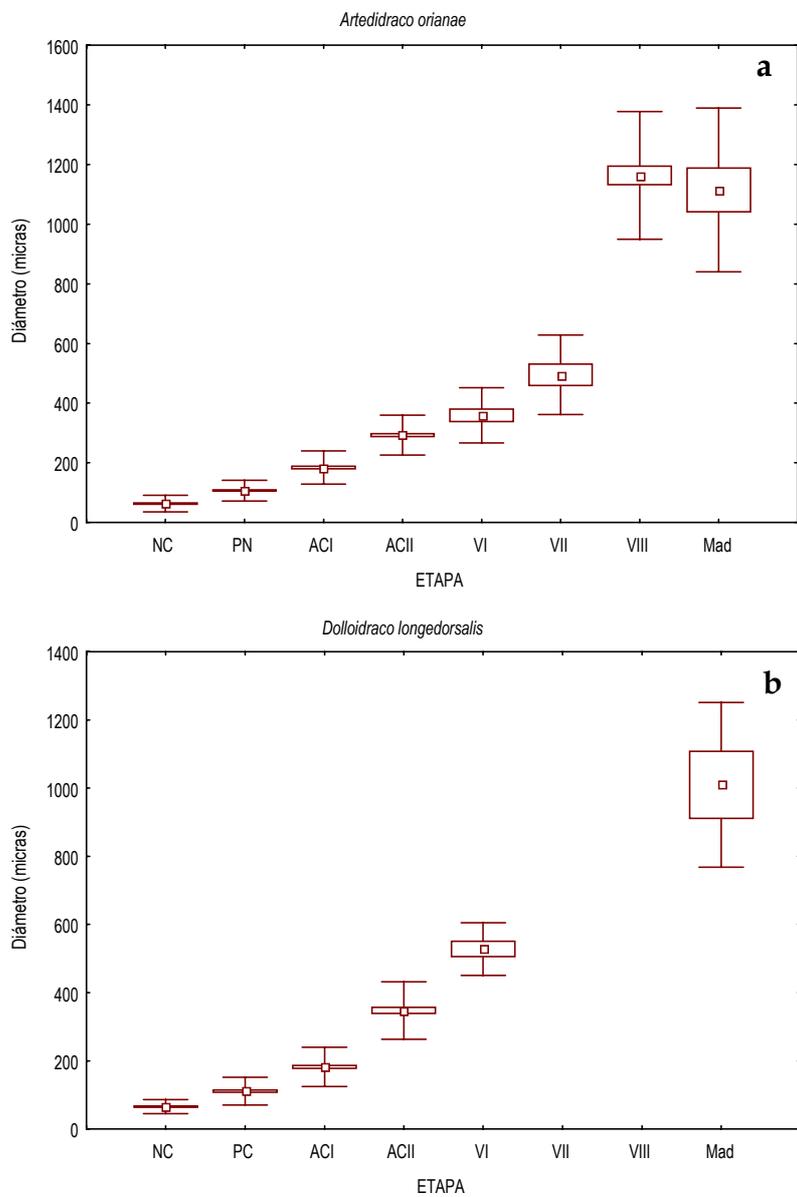


Figura 33 a, b: Comparación de los estadísticos descriptivos básicos del diámetro de los ovocitos en cada etapa. a: *Artedidraco oriana*; b: *Dolloidraco longedorsalis*; cubo: media, caja: error estándar, llave: desvío estándar.

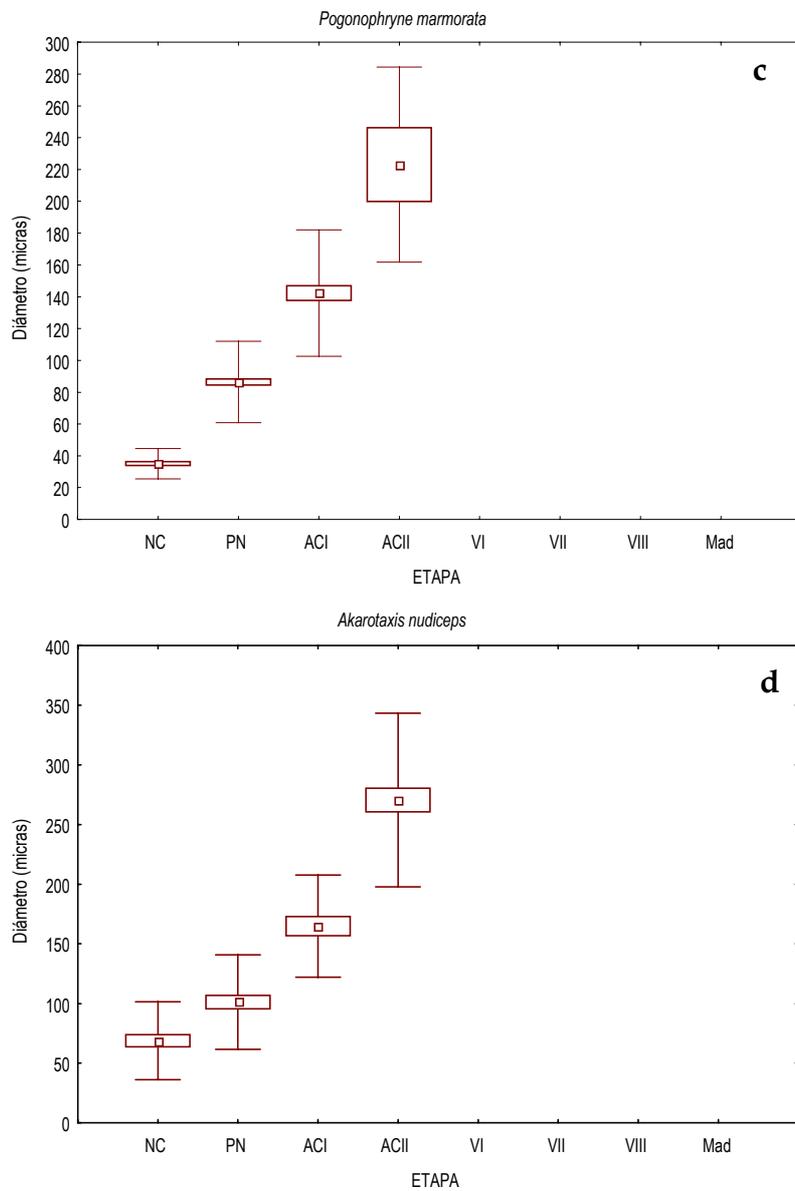


Figura 33 c, d: Comparación de los estadísticos descriptivos básicos del diámetro de los ovocitos en cada etapa. c: *Pogonophryne marmorata*; d: *Akarotaxis nudiceps*; cubo: media, caja: error estándar, llave: desvío estándar.

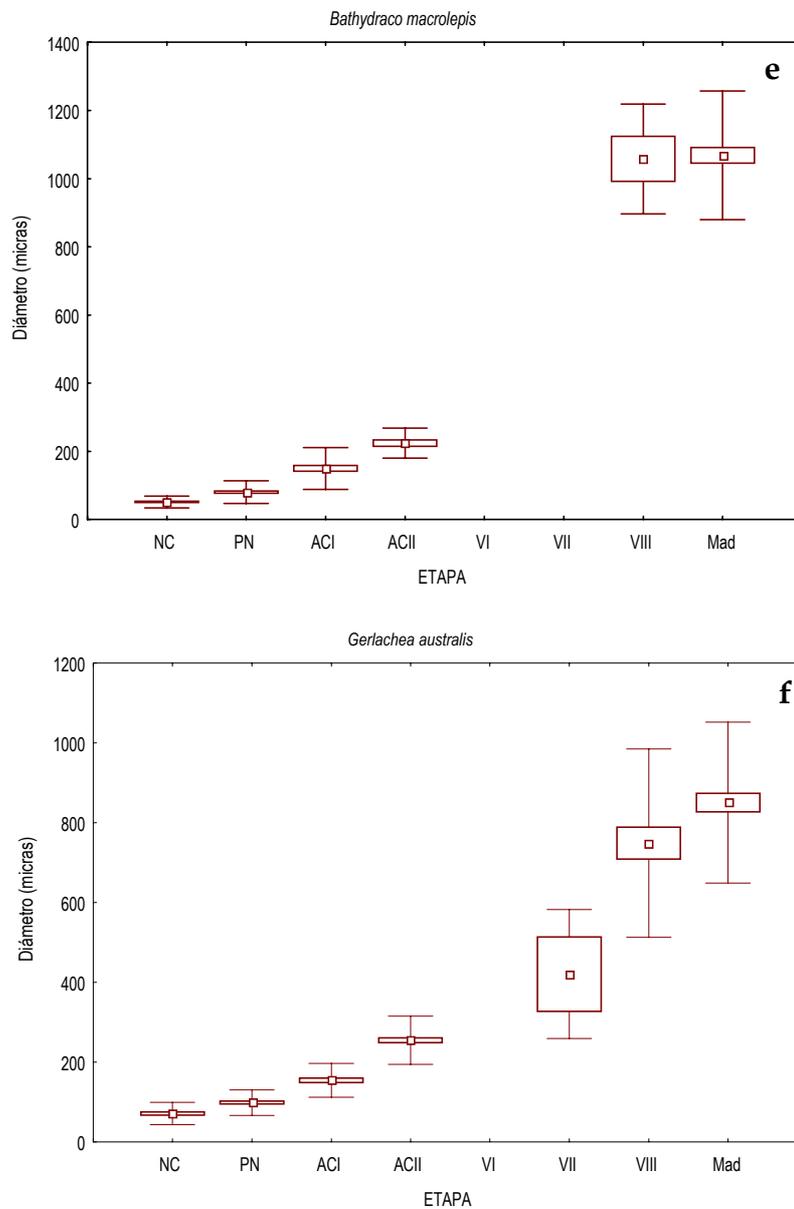


Figura 33 e, f: Comparación de los estadísticos descriptivos básicos del diámetro de los ovocitos en cada etapa. e: *Bathyraco macrolepis*; f: *Gerlachea australis*; cubo: media, caja: error estándar, llave: desvío estándar.

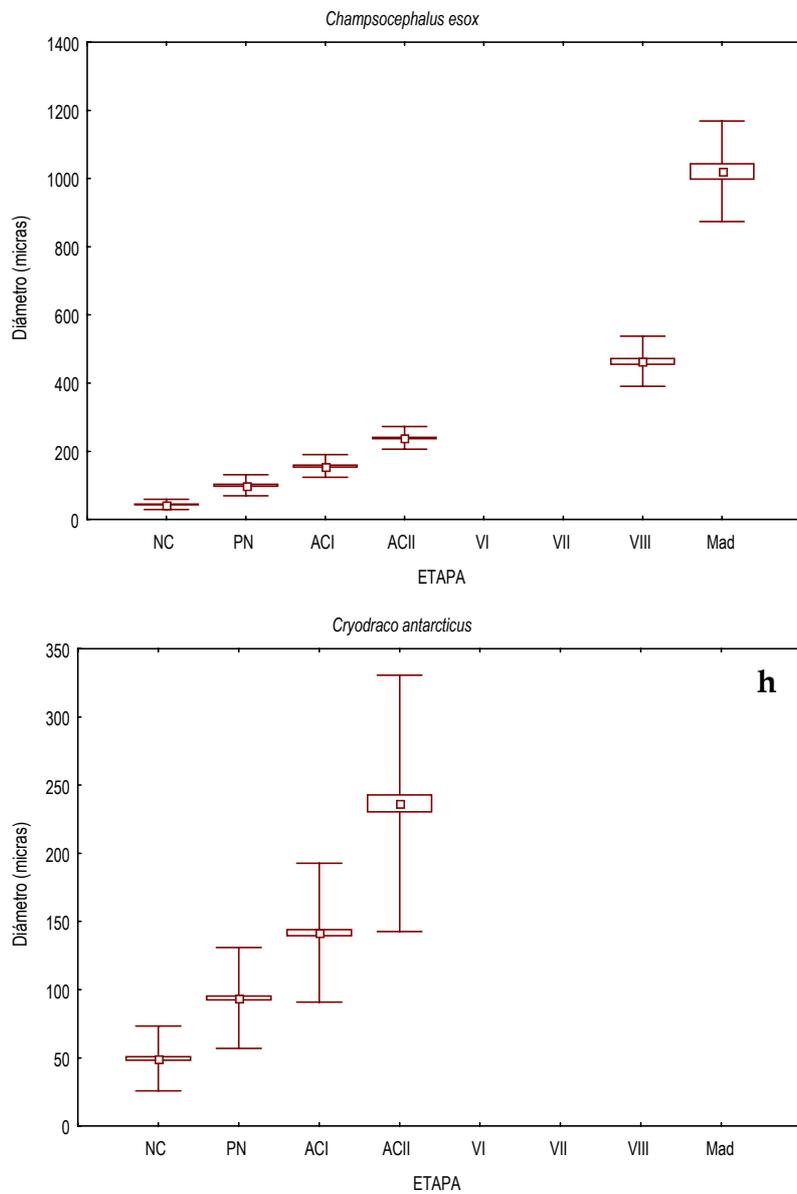


Figura 33 g, h: Comparación de los estadísticos descriptivos básicos del diámetro de los ovocitos en cada etapa, g: *Champsocephalus esox*; h: *Cryodraco antarcticus*; cubo: media, caja: error estándar, llave: desvío estándar.

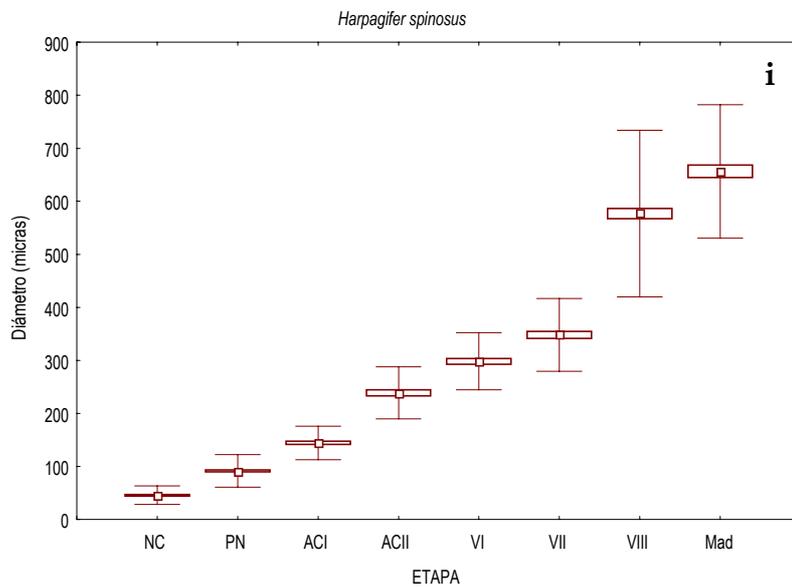


Figura 33 i: Comparación de los estadísticos descriptivos básicos del diámetro de los ovocitos en cada etapa. i: *Harpagifer spinosus*; cubo: media, caja: error estándar, llave: desvío estándar.

1.2 Distribución topográfica de los ovocitos en el ovario

Bien en función del eje antero-posterior, bien en función del eje transversal, todos los conjuntos especie-estadio de madurez ovárica mostraron diferencias significativas en la distribución de frecuencias de los ovocitos en distintas etapas (Tabla IX).

Tabla IX: Resultados de las comparaciones Kolmogorov-Smirnov de distribución de frecuencias de ovocitos en función de la ubicación a lo largo del eje antero-posterior (A, anterior; M, medio; P, posterior) y transversal (c, centro; m, medio; p, periferia). *: $p < 0,05$; ns: no significativo; en blanco: no es posible realizar la comparación. AkNu, *A. nudiceps*; ArOr, *A. orianae*; BaMa, *B. macrolepis*; ChEs, *C. esox*; DoLo, *D. longedorsalis*; GeAu, *G. australis*; HaEs, *H. spinosus*.

especie	estadio de madurez	Ubicación Transversal			Ubicación Antero-Posterior		
		c vs m	c vs p	m vs p	Anterior vs Medio	Anterior vs Posterior	Medio vs Posterior
AkNu	II	ns	ns	*			
	V	*	*	ns			
ArOr	II	ns	ns	ns			ns
	III	ns	*	*			
	IV	*	*	*	*	*	*
	V	ns	*	*	*	*	*
BaMa	I	ns	*	ns			
	II	*	*	*			
	IV	ns	*	*			*
ChEs	II	*	*	*	*	*	*
	IV	*	ns	*	*	*	*
	V	ns	*	*	*		
CrAn	I	*	*	ns			
	II	ns	*	*	*	*	*
DoLo	III	ns	*	*	*	*	*
	IV	ns	*	ns			
	V	*	*	ns	ns	*	*
GeAu	II	ns	ns	ns			
	IV	*	ns	*		*	
HaEs	II	*	ns	ns			
	III	*	ns	*	*	*	*
	IV	ns	ns	ns	*	*	*
PoMa	I	*	ns	*		ns	
	II	*	*	*	ns	ns	ns

Como puede observarse en esta tabla, parece existir una tendencia clara en diferentes especies y estadios de madurez a una estratificación antero-posterior, salvo para el caso de *P. marmorata* (II), donde las diferencias en este eje fueron no significativas. En muchos casos el análisis no pudo llevarse a

cabo dado que el tamaño del ovario impedía una separación entre las regiones anterior, media y posterior.

En lo que respecta al eje transversal, no existe un patrón claro, aunque las diferencias son frecuentes. Salvo para *A. oriana* (II), *G. australis* (II) y *H. spinosus* (IV), todas las comparaciones restantes presentaron alguna diferencia significativa entre las regiones transversales del ovario, sin que parezca existir una preferencia clara por regiones centrales, medias, o periféricas.

Este patrón de diferencias en la distribución de ovocitos a través de la topología del ovario se evidencia complejo, y determina, de alguna manera, la metodología correcta a seguir para tener una muestra sin sesgos tanto en el presente estudio como en trabajos futuros. Así, un análisis correcto de la ovogénesis debería centrarse en muestras tomadas al azar de diferentes regiones del ovario, con el fin de evitar regiones en las cuales determinadas morfologías celulares estén sub-representadas.

En lo subsiguiente, el análisis de la ovogénesis se centrará, para cada ejemplar, en una muestra de ovocitos (entre 20 y 80) tomada aleatoriamente de diferentes regiones del ovario, con el fin de estimar el estadio de madurez y otros atributos cito-morfológicos de la manera menos desviada estadísticamente.

1.3 Comparación de metodologías.

Al comparar las distribuciones de frecuencias de tallas de los ovocitos obtenidas mediante el análisis histológico y a partir del estudio de fecundidad, mediante una prueba de Kolmogorov-Smirnov, se obtuvieron los resultados que se muestran en la Tabla X y la Figura 34.

En el análisis histológico se midió menor cantidad de ovocitos que en el estudio de fecundidad debido al diseño intrínseco de cada una de las técnicas. Por ello se escogió el test de Kolmogorov-Smirnov para comparar ambas distribuciones de frecuencia, ya que esta prueba estima las diferencias en la forma de las distribuciones, a pesar de las diferencias en el tamaño de la muestra.

Tabla X: Valores de la prueba Kolmogorov-Smirnov. F: a partir del estudio de Fecundidad, M: a partir del estudio histológico.

Rango tallas (μm)	D	Nivel de significación	Media F	Media M
200-1400 (rango total)	0,131	$p < 0,001$	708,47	600,05
200-400	0,000	$p < 0,01$	319,71	330,18
600-1000	0,038	$p > 0,05$	416,28	412,94
1250-1400	0,165	$p > 0,05$	1299,99	1275,00

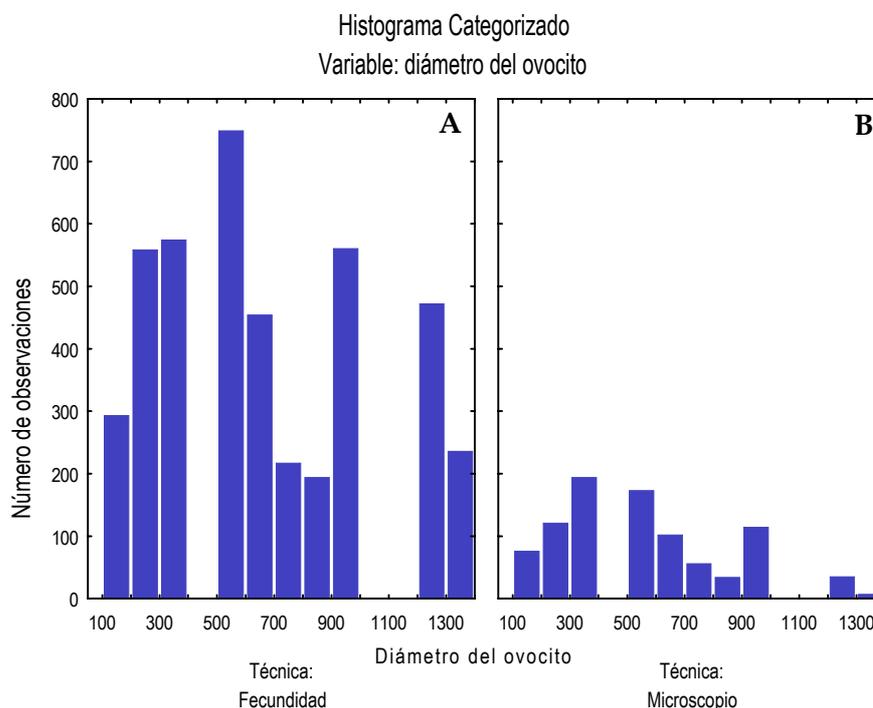


Figura 34: Distribución de las frecuencias de tallas de los ovocitos. **A:** basado en el estudio de Fecundidad, **B:** a partir del estudio histológico.

Al comparar todos los rangos de diámetros estudiados las diferencias entre ambas metodologías fueron significativas. Al analizar los grupos de rangos por separado, los resultados variaron (Tabla X). En el caso de las tallas pequeñas las diferencias también fueron significativas, pero en el caso de tallas mayores a 600 μm no hubo diferencias en las distribuciones de frecuencias entre ambas técnicas.

Aunque la probabilidad de seccionar a un ovocito es proporcional a su diámetro y por lo tanto los ovocitos más grandes tienden a estar sobrestimados y los ovocitos pequeños

subestimados (Foucher y Beamish, 1980), en el presente estudio se midieron, en general, mayor cantidad de ovocitos en las primeras etapas de desarrollo que no en las de mayor madurez. Esto es debido a que en un corte, la probabilidad de encontrar un ovocito en determinada etapa de madurez es inversamente proporcional a su talla.

Las diferencias significativas entre ambas distribuciones se deben principalmente a las diferencias en las distribuciones de las tallas pequeñas, esto indica que en ambas o alguna de las metodologías existe un sesgo al estudiar ovocitos de pequeña talla. Este factor ha de tenerse en cuenta al analizar ejemplares con tallas de ovocitos pequeñas. En el caso de tallas mayores a los 600 μm , al no haber habido diferencias significativas, asumimos igual idoneidad en cuanto a las metodologías para estudiar las distribuciones de frecuencias de tallas. De todas maneras, para asignar los estadios de madurez gonadal, como ya se explicó en el apartado de metodología, se siguieron criterios histológicos y de la estructura celular.

2. Familia Artedidraconidae

2.1 *Artedidraco orianae*

2.1.1 Anatomía de los ovarios

Esta especie presenta dos ovarios que se sitúan en la parte mediodorsal de la cavidad abdominal. Ambos ovarios presentan una sección más o menos triangular y el derecho es, por lo general, más pequeño que el izquierdo. Los ovarios se hallan unidos entre sí por tejido mesentérico, que funde en la parte posterior dando lugar al oviducto. La pared ovárica presenta dos capas musculares bien diferenciadas, una externa de tejido muscular longitudinal y una interna de tejido muscular circular y se halla profusamente irrigada por vasos sanguíneos.

Los ovarios de esta especie son de tipo cistovárico (Connaughton y Katsumi, 1998), es decir, la cavidad central u ovocele se continúa posteriormente con el oviducto. Los pliegues ováricos, conteniendo ovocitos en distinto estadio de desarrollo, llenan dicha cavidad.

2.1.2 Caracterización de la ovogénesis

Fase de crecimiento Primario

Oogonias: las oogonias son pequeñas células de forma redondeada con un núcleo grande que ocupa la mayor parte del volumen celular, haciendo casi indistinguible el citoplasma,

que se tiñe débilmente con HE. Las oogonias generalmente están agrupadas (entre 3 y 15 células) ubicándose en las crestas de los pliegues ováricos (Lámina 1A).

Etapa Nucleocromatínica (NC): los ovocitos en esta etapa muestran un citoplasma más o menos liso, con menor afinidad por HE que el núcleo. El núcleo es grande, con varios nucleolos altamente basófilos, distribuidos al azar.

Etapa Perinuclear (PN): el citoplasma de los ovocitos en etapa perinuclear es liso en su mayor parte, aunque presenta un aspecto más granuloso en la zona cortical (Lámina 1B). El núcleo se ubica en la parte central de la célula y en su periferia presenta de 25 a 34 nucleolos. Éstos son esféricos y muestran una coloración roja intensa al ser tratados con tricrómico de Mallory. La envoltura del ovocito está compuesta por una capa simple de células de la granulosa de forma alargada, con núcleos altamente basófilos.

Fase de Crecimiento Secundario

Etapa de Alvéolos Corticales I (ACI): el tamaño de la célula aumenta considerablemente. El citoplasma se torna menos basófilo y la zona que rodea al núcleo conforma un anillo de distinta afinidad que el resto de la célula. El núcleo se encuentra en posición central y presenta numerosos nucleolos, con forma de semiesferas, en su periferia. Comienzan a diferenciarse pequeños alvéolos corticales en la zona cortical de la célula, formando 2 o 3 capas (Lamina 1A,C). Por debajo de la capa de células de la granulosa comienza a

distinguirse una fina zona estriada que se tiñe débilmente con HE, con un espesor medio de 5,48 μm .

Etapa de Alvéolos Corticales II (ACII): el citoplasma de los ovocitos en esta etapa se reduce a una fina zona perinuclear con afinidad distinta a la del resto de la célula y a otra banda, también muy delgada, justo por debajo de la membrana celular, de aspecto muy granuloso y débilmente basófilo. En medio de estas dos bandas estrechas se aprecian los alvéolos corticales llenando toda la célula, los de mayor tamaño se encuentran hacia el centro y los más pequeños hacia la periferia. La apariencia de los alvéolos corticales es de vacuolas vacías con inclusiones en su interior que muestran una coloración azul-celeste con Mallory (Lámina 1C,D). El núcleo es redondo y se mantiene en posición central, la membrana nuclear es más o menos festoneada. Se pueden contar entre 17 y 26 nucleolos de forma elongada en la periferia del núcleo. Las células de la granulosa forman una capa simple con núcleos voluminosos y por encima se aprecia una fina capa de células foliculares, basófilas y alargadas. La zona radiata se distingue claramente por debajo de la granulosa y se aprecian dos zonas, una más interna, delgada (espesor medio 3,11 μm) y de color rojizo con el tricrómico de Mallory y una más externa, ancha (espesor medio 5,37 μm) con coloración azul-celeste con el mismo colorante (Lámina 1D).

Etapa de Vitelo I (VI): en los ovocitos en esta etapa el citoplasma se reduce a una banda en la periferia de la célula, de aspecto muy granuloso, y a una zona muy estrecha en la periferia del núcleo. Se aprecian pequeños gránulos de vitelo

(de coloración naranja con Mallory) en la zona cortical de la célula y otros de mayor tamaño hacia el centro, los gránulos de vitelo de mayor tamaño que se encuentran en el centro de la célula se hallan intercalados con los alvéolos corticales (Lámina 1E). En el fino anillo de citoplasma que rodea al núcleo también pueden distinguirse gránulos de vitelo muy pequeños. La zona radiata se hace más ancha.

Etapa de Vitelo II (VII): el tamaño del ovocito sigue en aumento debido a la acumulación de vitelo. El citoplasma se reduce a una fina banda que rodea al núcleo y presenta un aspecto granuloso. El núcleo se encuentra en el centro del ovocito y presenta de 12 a 16 nucleolos de forma redondeada (Lámina 1B). Se observan gránulos de vitelo de gran tamaño en la zona central, flanqueados por bandas de gránulos de menor tamaño tanto hacia la periferia como hacia el núcleo. Entre los gránulos de vitelo de posición central todavía pueden apreciarse algunos alvéolos corticales. Se aprecia un ensanchamiento de la zona radiata interna (Lámina 1D), que alcanza un espesor medio de 5,03 μm .

Etapa de Vitelo III (VIII): los gránulos de vitelo ocupan toda la célula y comienzan a fusionarse en la región central (presentan una coloración naranja con Mallory y de color rosa con HE). Formando una capa muy fina, justo por debajo de la envoltura celular, pueden observarse alvéolos corticales muy pequeños. Se nota un considerable aumento del tamaño del ovocito, el núcleo toma una forma estrellada y comienza su migración hacia el polo animal (Lamina 1F), se observan en su periferia nucleolos basófilos. La zona radiata aumenta su

grosor (23,06 μm) y presenta dos bandas bien diferenciadas: la zona radiata interna (roja con Mallory) ancha y la zona radiata externa (azul-celeste con Mallory) más delgada; las estriaciones se aprecian claramente en ambas. Las células de la granulosa, con un núcleo voluminoso, basófilo, se disponen formando una capa simple por debajo de una capa muy delgada de células foliculares.

Etapa Madura (Mad): los gránulos de vitelo, altamente eosinófilos, se encuentran totalmente fusionados formando plaquetas que ocupan todo el ovocito, el núcleo no se distingue. El citoplasma se reduce a una capa muy delgada con restos de alvéolos corticales en la zona cortical. La zona radiata no muestra diferencias con respecto a la etapa anterior, presentando un grosor medio de 23,43 μm .

Atrésicos (atr): el núcleo se degrada por completo, la zona radiata se observa fragmentada en varios puntos, formando involuciones. Las células foliculares proliferan e invaden el ovocito por las zonas fragmentadas de la zona radiata. En algunos ovocitos atrésicos se encuentran gránulos de vitelo dispersos en la célula, intercalados con material celular de diverso origen.

Folículos post-ovulatorios (POF): éstos presentan diversas formas, todas ellas de formatos irregulares. En general se observan células de la granulosa más anchas de lo habitual, constituyendo una capa invaginada y el interior del folículo se presenta vacío (Lámina 1C).

Como puede apreciarse en la Figura 35 la relación nucleoplasmática (N/C) va disminuyendo a medida que el ovocito va desarrollándose. El crecimiento más marcado en el tamaño de los ovocitos se produce entre las etapas VII y VIII debido a la incorporación de vitelo. En el Apéndice II se detallan los valores de los diámetros medios de los ovocitos en cada etapa.

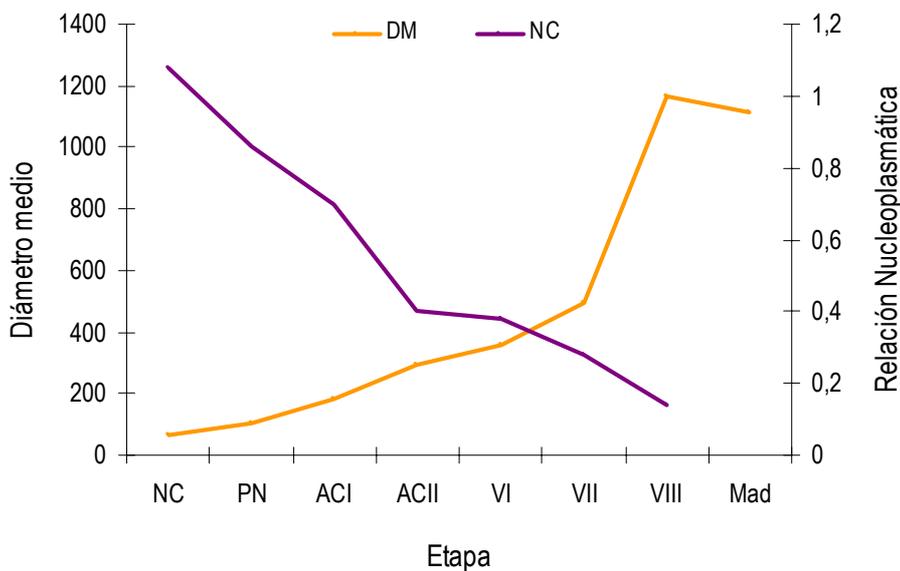


Figura 35: Evolución del diámetro medio de los ovocitos (DM) y de la Relación Nucleoplasmática (N/C).

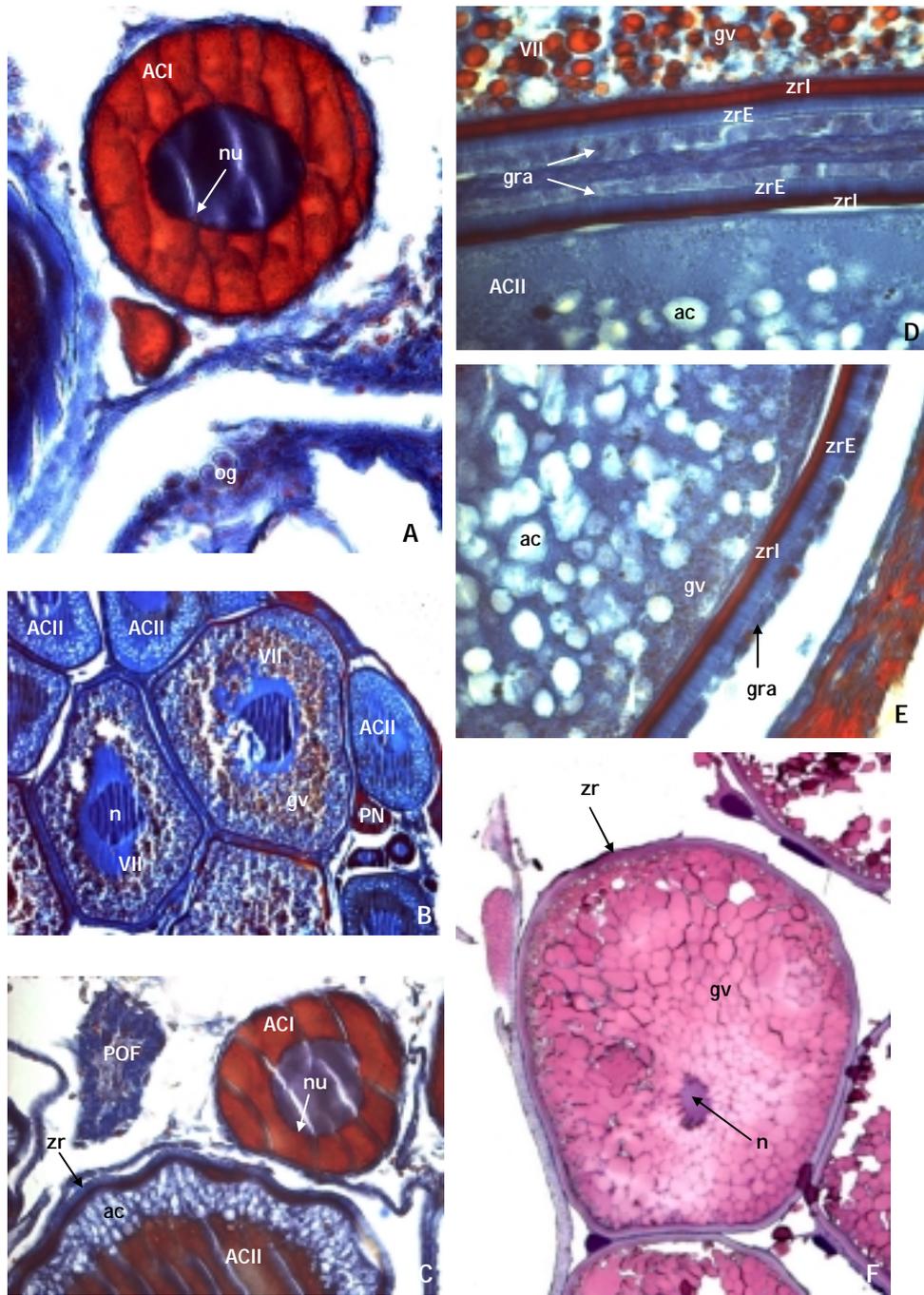


Lámina 1: Ovogénesis en *Artedidraco oriana*. **A:** detalle de un grupo de oogonias y un ovocito en ACI (400x); **B:** ovocitos en distintos estadios (400x); **C:** detalle de POF y de ovocitos en ACI y ACII (400x); **D:** ovocitos en ACII y VII, se observa la zona radiata y la granulosa de ambos (1000x); **E:** ovocito en VI, detalle de los gránulos de vitelo y zona radiata (1000x); **F:** ovocito en VIII, se observa la fusión de los gránulos de vitelo y el desplazamiento del núcleo (100x). n: núcleo, nu: nucleolo, og: oogonias, ac: alvéolos corticales, gv: gránulos de vitelo, zr: zona radiata, zrE: zona radiata externa, zrI: zona radiata interna, gra: granulosa.

2.1.3 Madurez gonadal

Los diversos estadios de madurez gonadal se asignaron teniendo en cuenta la apariencia del ovario, así como la distribución de frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de desarrollo obtenidas en base a la observación al microscopio, como ya se explicó en el apartado 2.4 del capítulo de Metodología.

En la Figura 36 se presentan las distribuciones de frecuencias promedio de los ovocitos en las distintas etapas de la ovogénesis, para cada una de las fases de madurez gonadal. Las distribuciones de frecuencia de los ovocitos en las distintas etapas, por individuo, se encuentran detalladas en el Apéndice III (Figura A1).

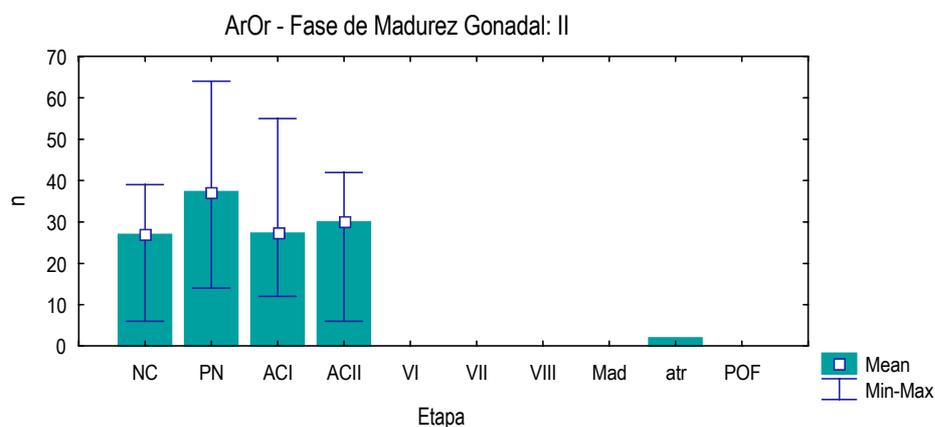


Figura 36: Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de la ovogénesis, para cada fase de madurez gonadal.

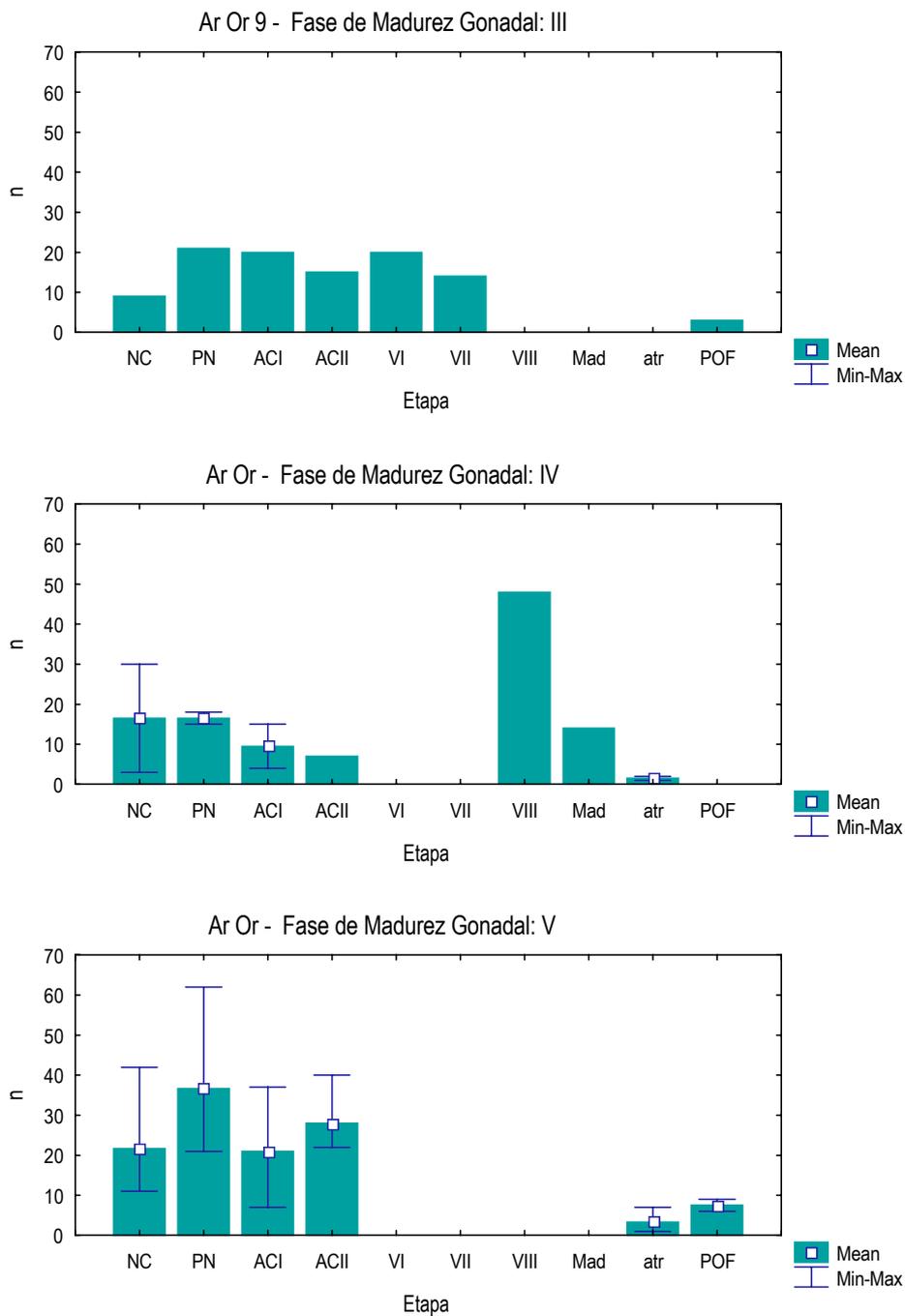


Figura 36 (continuación): Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de la ovogénesis, para cada fase de madurez gonadal.

2.1.4 Fecundidad

La tabla XI muestra los valores de fecundidad absoluta de los ejemplares de *Artedidraco orianae* estudiados.

Tabla XI: Fecundidad absoluta (Fa) en *A.orianae*.

Ejemplar	LT(mm)	Madurez	Fa
ArOr 1	155	IV	361,96
ArOr 6	132	IV	206,18
ArOr 9	147	III	482,52

2.2 *Dolloidraco longedorsalis*

2.2.1 Anatomía de los ovarios

Los ovarios de *Dolloidraco longedorsalis* son pares, unidos en su parte posterior de la cual parte el oviducto. Los ovarios tienen una sección más o menos triangular en estadios inmaduros y esférica en estadios más avanzados (Lámina 2A). La pared ovárica presenta dos capas musculares, una interna circular y una externa longitudinal, numerosos vasos sanguíneos atraviesan la pared.

Los ovarios de esta especie son de tipo cistovárico (Connaughton y Katsumi, 1998), es decir, la cavidad central u ovocele se continúa posteriormente con el oviducto. Los pliegues ováricos, en los estadios maduros, llenan dicha cavidad.

2.2.2 Caracterización de la ovogénesis

Fase de Crecimiento Primario

Oogonias: las oogonias forman grupos de 5 a 14 células de forma ovoide, con un gran núcleo que ocupa casi toda la célula (Lámina 2B,D).

Etapa Nucleocromatínica (NC): los ovocitos en esta etapa muestran un citoplasma homogéneo, basófilo, un núcleo de gran tamaño con numerosos nucleolos distribuidos al azar.

Etapa Perinuclear (PN): el citoplasma basófilo presenta un aspecto homogéneo en la zona central de los ovocitos

mientras que en la periferia se observa más granuloso. El núcleo se ubica en la zona central y presenta entre 40 y 57 nucleolos de forma esférica, altamente basófilos (Lámina 2A,E). Las células que componen la granulosa son alargadas y con un gran núcleo basófilo y se disponen de forma más o menos continua alrededor del ovocito.

Fase de Crecimiento Secundario

Etapa de Alvéolos Corticales I (ACI): en esta fase se observa la aparición de los alvéolos corticales, que forman una corona de varias hileras en la parte media externa del ovocito. El citoplasma presenta una apariencia homogénea (Lámina 2D,E). El núcleo tiene posición central y los nucleolos redondos se encuentran en su periferia. Comienza a distinguirse una zona estriada, con un grosor medio de 6 μm , por debajo de las células de la granulosa, que se presentan más voluminosas que en la etapa anterior.

Etapa de Alvéolos Corticales II (ACII): la delgada banda de citoplasma que rodea al núcleo muestra distinta afinidad que el resto del citoplasma en la célula. Se aprecia un incremento en el tamaño general de la célula. Los nucleolos son redondos, se encuentran en número de 40 a 50 en la periferia de un núcleo grande, central, con carioplasma más o menos liso (Lámina 2B,E). Los alvéolos corticales están dispuestos en 4 a 6 hileras formando un anillo en la parte central, los de mayor tamaño se ubican hacia la periferia y los más pequeños hacia el núcleo. Los alvéolos corticales son PAS+ observándose inclusiones en su interior. El citoplasma

por debajo de la zona radiata presenta un aspecto compacto y denso. En la zona radiata pueden distinguirse dos fases: la zona radiata interna con más afinidad por HE y más estrecha (4,19 μm) y la zona radiata externa, de mayor espesor (6,88 μm) y que se tiñe débilmente, las estriaciones de ambas se distinguen claramente (Lámina 2B). La capa de granulosa está compuesta por células alargadas que forman una capa simple.

Etapa de Vitelo I (VI): el tamaño del ovocito aumenta considerablemente en esta fase. Comienzan a vislumbrarse gránulos de vitelo muy pequeños, altamente eosinófilos. Los de menor tamaño se concentran en gran número en la periferia, por debajo de la zona radiata, mientras que los de mayor tamaño se encuentran en la zona central, aunque más dispersos, entre los alvéolos corticales. La banda de citoplasma perinuclear presenta una afinidad distinta. El núcleo es grande y central y presenta numerosos nucleolos periféricos. La zona radiata interna es más ancha que en la etapa anterior y la zona radiata externa se va adelgazando (Lamina 2C).

Etapa Madura (Mad): los gránulos de vitelo (de color rosa intenso con HE) se hallan fusionados, formando placas, quedando una capa extremadamente delgada de citoplasma en la periferia de la célula, que contiene algunos gránulos de vitelo y alvéolos corticales muy pequeños. La zona radiata externa es muy delgada, ambas zonas, la externa y la interna tienen un grosor medio de 28,8 μm . Las células de la granulosa forman una capa continua de células elongadas.

Atrésicos (atr): la célula toma forma irregular, la zona radiata se halla fragmentada en varios puntos, su margen es

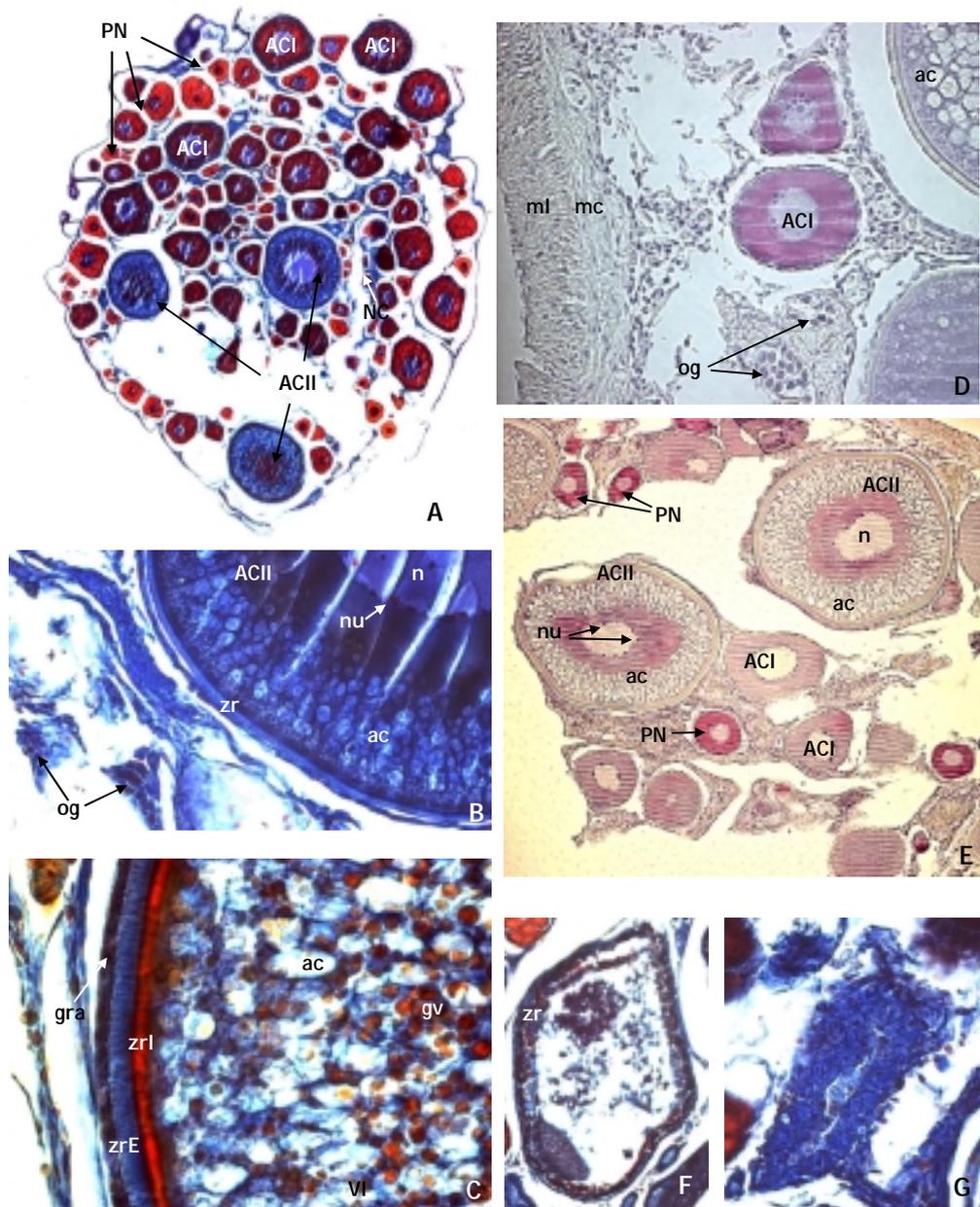


Lámina 2: Ovogénesis en *Dolloidraco longedorsalis*. **A:** sección transversal del ovario, ovocitos en distintos estadios (50x); **B:** detalle de un ovocito en ACII y de un grupo de oogonias (400x); **C:** detalle un ovocito en VI (400x); **D:** ovocitos en distintas etapas, oogonias y pared del ovario (400x); **E:** ovocitos en distintos estadios (100x); **F:** ovocito atrésico (400x); **G:** POF (100x). n: núcleo, nu: nucleolo, og: oogonias, ac: alvéolos corticales, gv: gránulos de vitelo, zr: zona radiata, zrE: zona radiata externa, zrl: zona radiata interna, gra: granulosa, ml: capa muscular longitudinal, mc: capa muscular circular.

festoneado y algunas células de la granulosa han sido invaginadas. La coloración de las estructuras es similar a otros estadios de desarrollo (Lámina 2F).

Folículos post-ovulatorios (POF): las células de la granulosa tienen núcleo picnótico y citoplasma traslúcido. Se hallan dispuestas irregularmente, formando pliegues; el interior del folículo está vacío (Lámina 2G).

En la Figura 37 se observa la evolución de los valores de la relación nucleoplasmática (N/C), que va disminuyendo a medida que el ovocito va desarrollándose, así como el diámetro medio de los ovocitos en cada etapa.

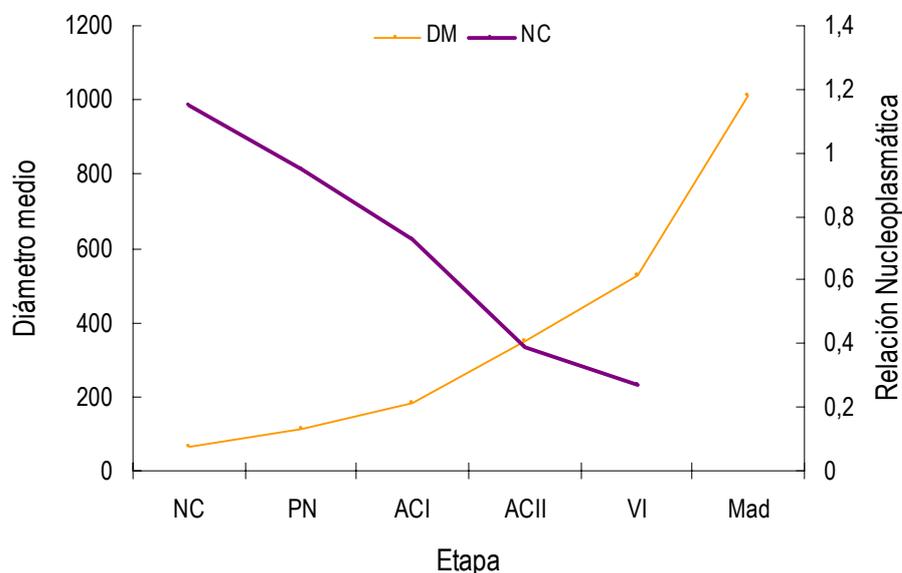


Figura 37: Evolución del diámetro medio de los ovocitos (DM) y de la Relación Nucleoplasmática (N/C).

2.2.3 Madurez gonadal

Los diversos estadios de madurez gonadal se asignaron teniendo en cuenta la apariencia del ovario, así como la distribución de frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de desarrollo obtenidas en base a la observación al microscopio.

En la Figura 38 se presentan las distribuciones de frecuencias promedio de los ovocitos en las distintas etapas de la ovogénesis, para cada una de las fases de madurez gonadal. Las distribuciones de frecuencia de los ovocitos en las distintas etapas por individuo se encuentran detalladas en el Apéndice III (Figura A2).

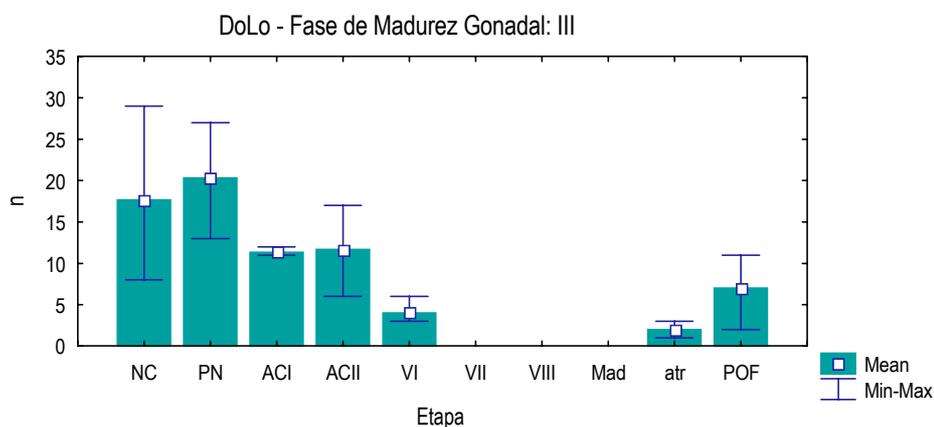


Figura 38: Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de la ovogénesis, para cada fase de madurez gonadal.

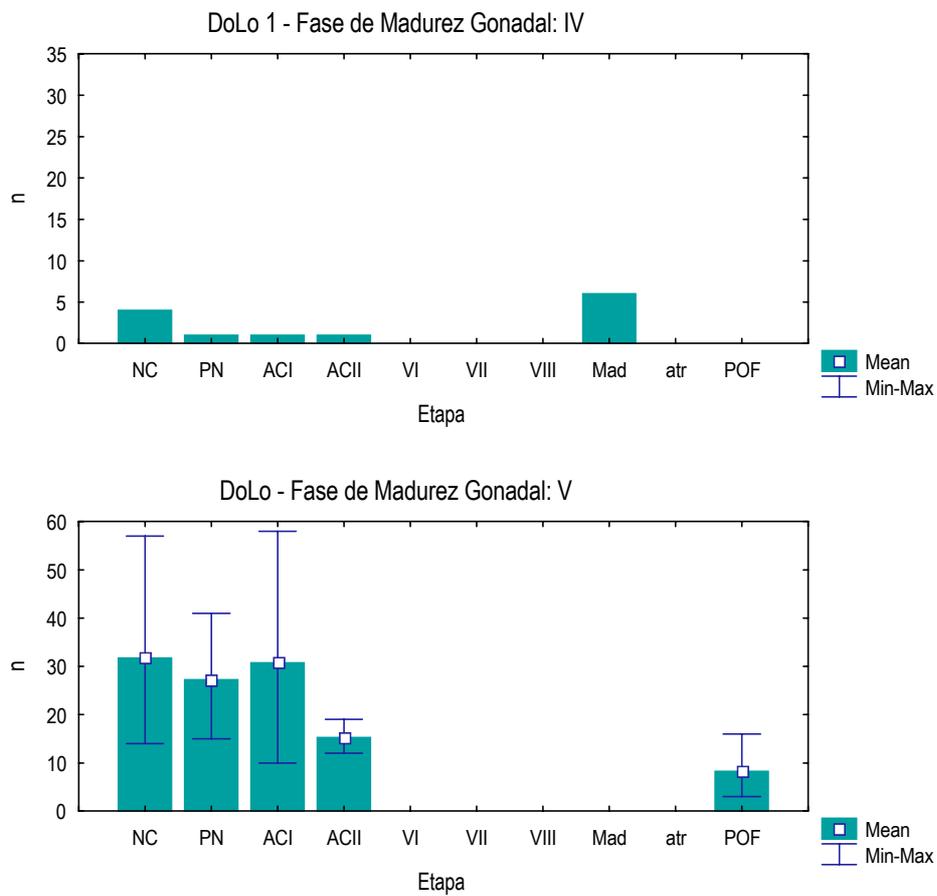


Figura 38 (continuación): Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de la ovogénesis, para cada fase de madurez gonadal.

2.3 *Pogonophryne marmorata*

2.3.1 Anatomía de los ovarios

Esta especie presenta dos ovarios coalescentes en su parte posterior, de la que parte el oviducto, que es único. Los ovarios son filiformes con sección plana, de color anaranjado claro. Ha de tenerse en cuenta que los ejemplares estudiados estaban inmaduros, de allí su forma y coloración.

Los ovarios son de tipo cistovárico, con el ovocele en el centro (Connaughton y Katsumi, 1998).

2.3.2 Caracterización de la ovogénesis

Fase de Crecimiento Primario

Oogonias: las oogonias se hallan agrupadas formando 'nidos' de 4 a 12 células. Poseen un núcleo prominente, central, altamente basófilo, con nucleolos apenas distinguibles, dispersos, poco numerosos (Lámina 3B,D).

Etapa Nucleocromatínica (NC): en los ovocitos nucleocromatínicos el citoplasma presenta un aspecto homogéneo y se tiñe de violeta con HE (Lámina 3C). El núcleo tiene posición central, es esférico y el carioplasma muestra cierta rugosidad. Se denota la presencia de numerosos nucleolos dispersos por el núcleo. Envolviendo a la célula se distingue una fina capa de células de la granulosa, que poseen núcleos altamente basófilos.

Etapa Perinuclear (PN): el ovocito aumenta de tamaño, el citoplasma se mantiene homogéneo, aunque muestra cierta rugosidad en la zona cortical. El núcleo central presenta numerosos nucleolos redondos en la periferia (Lámina 3B,C). Persiste la capa simple de células de la granulosa.

Fase de Crecimiento Secundario

Etapa de Alvéolos Corticales I (ACI): continúa el aumento de tamaño de la célula, se nota un incremento en la rugosidad del citoplasma hacia la periferia y también puede observarse que una banda muy delgada de citoplasma que rodea al núcleo presenta una afinidad diferente. El núcleo sigue en posición central y presenta de 32 a 42 nucleolos esféricos en posición periférica; la membrana nuclear se muestra más o menos lisa. En la región media externa del citoplasma se distingue una corona de alvéolos corticales pequeños (Lámina 3B,C). Las células de la granulosa son aplanadas con núcleo elongado altamente basófilo y se disponen en una sola capa. Por debajo de la granulosa se observa una zona levemente estriada, acelular, que se tiñe débilmente.

Etapa de Alvéolos Corticales II (ACII): los alvéolos corticales ocupan la mayor parte de la célula, el citoplasma queda reducido a una banda cortical de alta rugosidad, conteniendo muchos alvéolos corticales pequeños y un fino anillo perinuclear. Debido a la incorporación de los alvéolos corticales el ovocito aumenta su tamaño. El núcleo se presenta liso con numerosos nucleolos periféricos, de forma redondeada que se tiñen de rojo intenso con el tricrómico de Mallory. La

zona radiata presenta una parte interna muy estrecha ($2,21 \mu\text{m}$) y una zona externa, más ancha ($3,09 \mu\text{m}$) y con estriaciones más evidentes.

En la Figura 39 se observa la variación del diámetro medio de los ovocitos en cada etapa y la relación nucleoplasmática, también para cada etapa.

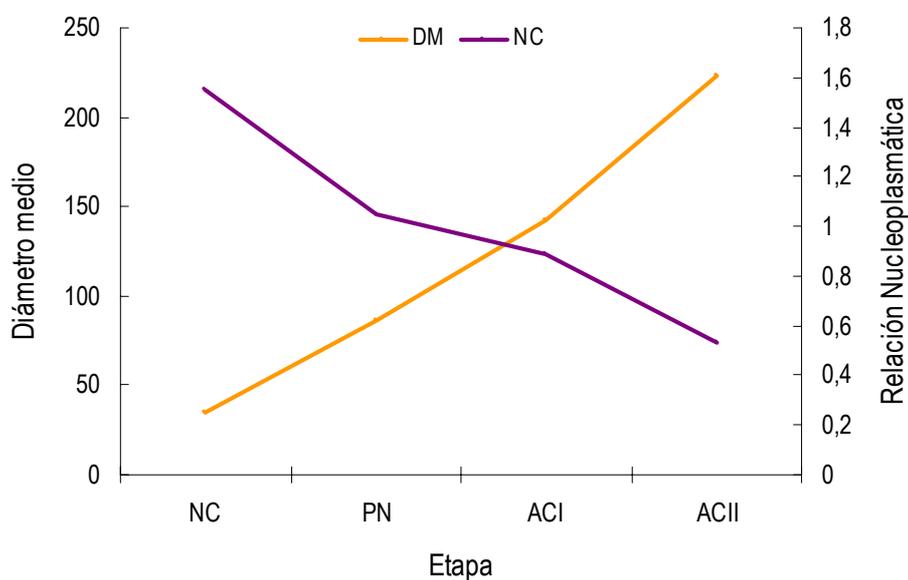


Figura 39: Evolución del diámetro medio de los ovocitos (DM) y de la Relación Nucleoplasmática (N/C).

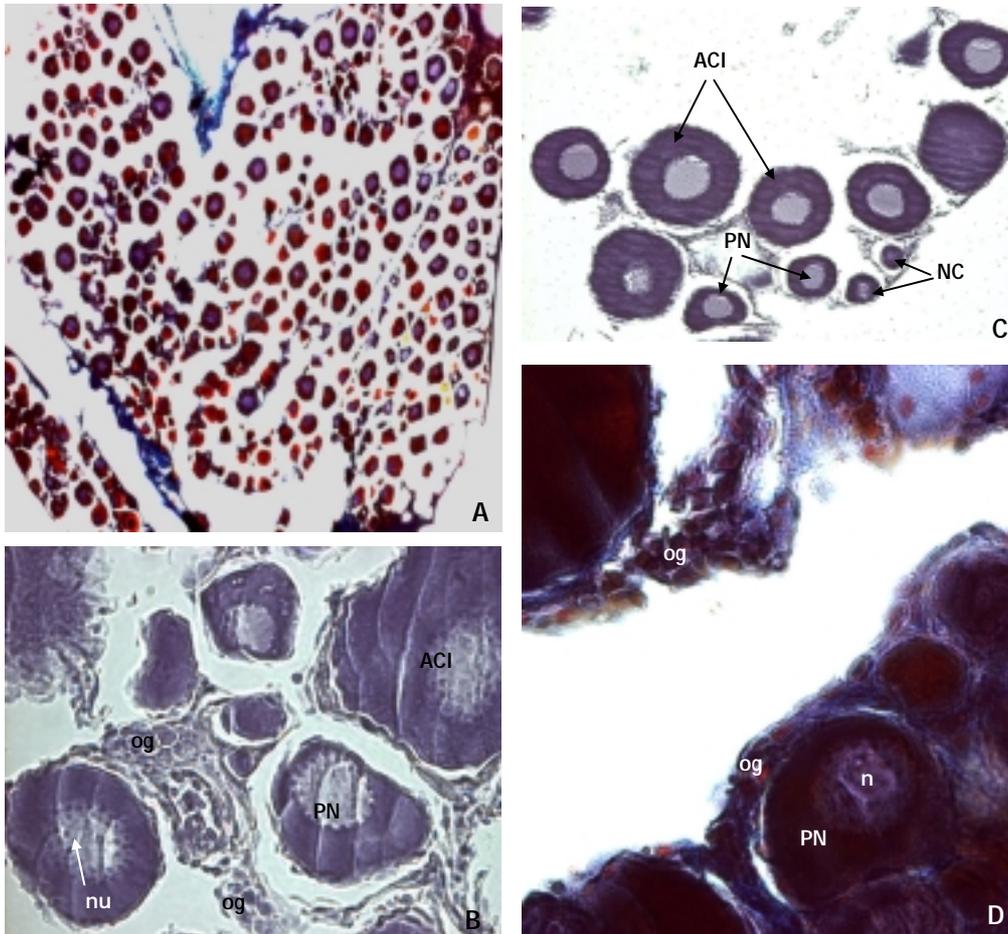


Lámina 3: Ovogénesis en *Pogonophryne marmorata*. **A:** sección longitudinal del ovario (25x); **B:** ovocitos en distintos estadios y oogonias (400x); **C:** ovocitos en distintas etapas (100x); **D:** ovocitos en PN y oogonias (400x). n: núcleo, nu: nucleolo, og: oogonias.

2.3.3 Madurez gonadal

Las asignaciones de madurez gonadal se basaron en la apariencia y cantidad de los ovocitos en cada etapa, observados al microscopio. En la Figura 40 se presentan las distribuciones de frecuencias promedio de los ovocitos en las distintas etapas de la ovogénesis, para cada una de las fases de madurez gonadal. Las distribuciones de frecuencia de los ovocitos en las distintas etapas por individuo se encuentran detalladas en el Apéndice III (Figura A3).

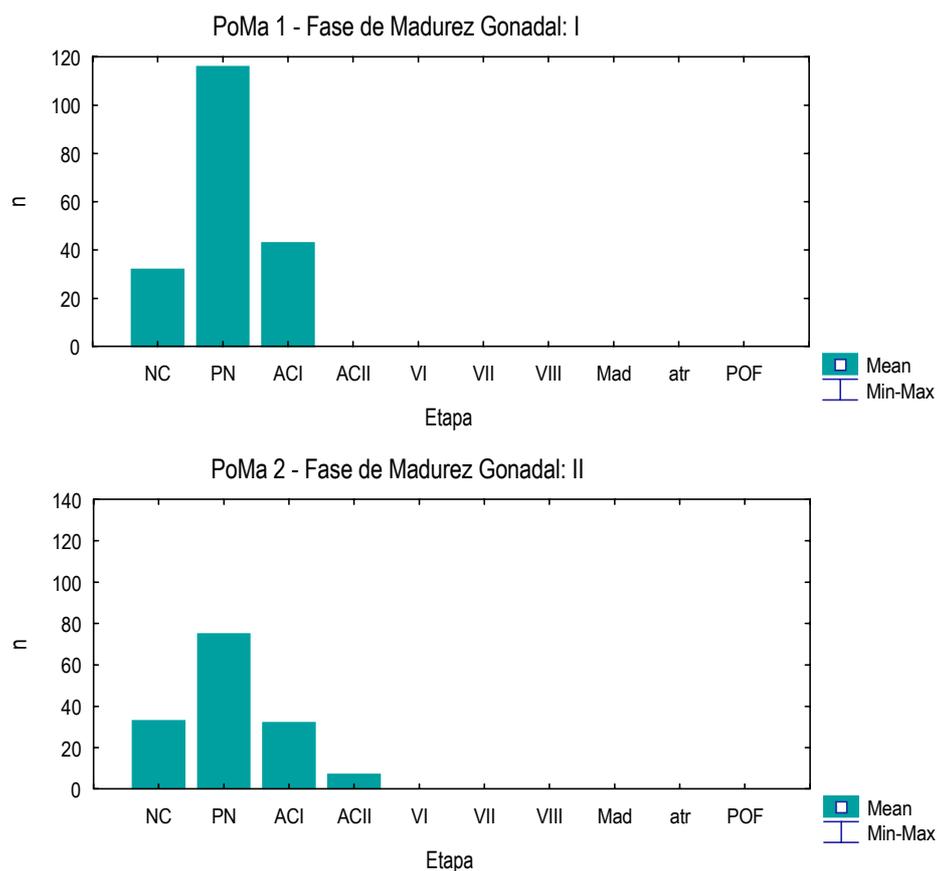


Figura 40: Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de la ovogénesis, para cada fase de madurez gonadal.

3. Familia Bathydraconidae

3.1 Akarotaxis nudiceps

3.1.1 Anatomía de los ovarios

Los ovarios se ubican en la región medio dorsal de la cavidad abdominal. Éstos se hallan unidos en la parte posterior, ambos son de tamaño similar. La forma es redondeada y presentan sección ovalada. El ovario es de tipo cistovárico. La pared está compuesta por dos capas musculares, una externa longitudinal y una interna circular.

3.1.2 Caracterización de la ovogénesis

Fase de Crecimiento Primario

Oogonias: las oogonias son células que se hallan agrupadas, presentan un gran núcleo y una delgada capa de citoplasma, que es homogénea, basófila.

Etapa Nucleocromatínica (NC): el citoplasma de los ovocitos en esta etapa es de apariencia lisa, el núcleo es central, de gran tamaño y con numerosos nucleolos distribuidos al azar. La granulosa está formada por una fina capa de células alargadas (Lámina 4A).

Etapa Perinuclear (PN): el ovocito aumenta su volumen, posee un gran núcleo central con nucleolos (de 17 a 23) en la periferia y el citoplasma presenta una mayor rugosidad hacia la zona cortical (Lámina 4A,B).

Fase de Crecimiento Secundario

Etapa de Alvéolos Corticales I (ACI): en los ovocitos en esta etapa el citoplasma presenta una banda alrededor del núcleo con distinta afinidad que el resto; el núcleo tiene posición central, el carioplasma se presenta homogéneo y posee entre 21 y 30 nucleolos en su periferia. En esta etapa los nucleolos muestran una forma de semiesfera y son altamente basófilos. Comienzan a distinguirse entre 2 y 4 hileras de alvéolos corticales muy pequeños en la zona cortical media. Por debajo de las células de la granulosa comienza a esbozarse la zona radiata, que se tiñe débilmente con el tricrómico de Mallory.

Etapa de Alvéolos Corticales II (ACII): aumenta el tamaño celular, el núcleo se mantiene en posición central y conserva su forma esférica (Lámina 4B). Los nucleolos, entre 14 y 21, se muestran altamente basófilos, su posición sigue siendo periférica, y aunque existen 3 o 4 de muy pequeño tamaño en el centro del núcleo, su forma se mantiene igual que en la etapa anterior (Lámina 4 B,C). Los alvéolos corticales ocupan la mayor parte del ovocito; los de mayor tamaño poseen inclusiones en su interior, ubicándose en la zona central, y los de menor tamaño se encuentran hacia la zona cortical. El citoplasma se reduce a una zona perinuclear densa, poco granulada y al área cortical externa, entre los alvéolos corticales más pequeños y la zona radiata, donde exhibe una apariencia altamente granular (Lámina 4B-E). La zona de contacto con la zona radiata presenta estriaciones. La zona radiata interna es muy estrecha (3,53 μm), altamente basófila

mientras que la zona radiata externa es más ancha (7,11 μm), las estriaciones son muy evidentes y se tiñe débilmente. La granulosa está formada por células más o menos alargadas, con un gran núcleo basófilo, dispuestas en una sola capa. Por encima de esta capa se distingue el folículo formado por una fina hilera de células delgadas y aplanadas (Lámina4E).

Folículos post-ovulatorios (POF): las células de la granulosa se encogen y la capa folicular se pliega, dando al folículo una forma muy irregular. El lumen es muy reducido y contiene un poco de material granular (Lámina 4D).

Como se observa en la Figura 41 el cociente nucleoplasmático decrece al avanzar el estadio de desarrollo de la célula.

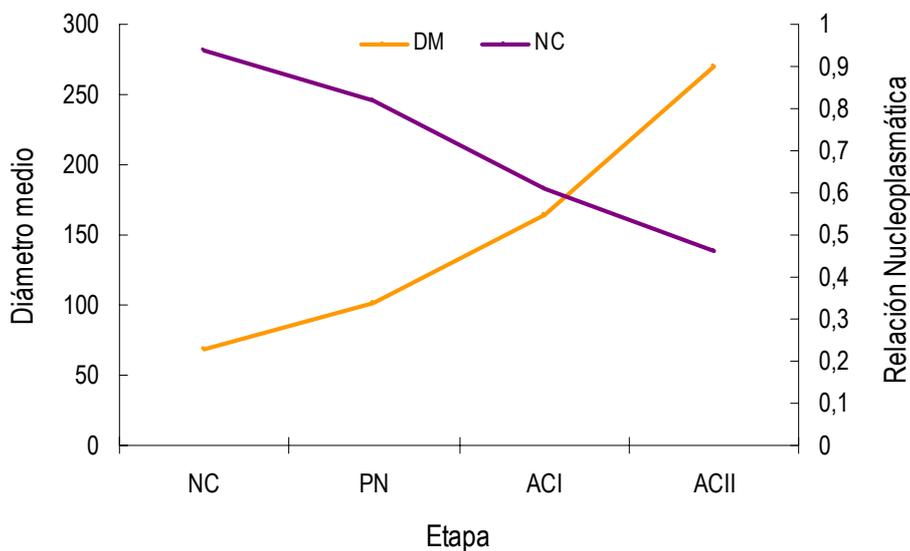


Figura 41: Evolución del diámetro medio de los ovocitos (DM) y de la Relación Nucleoplasmática (NC).

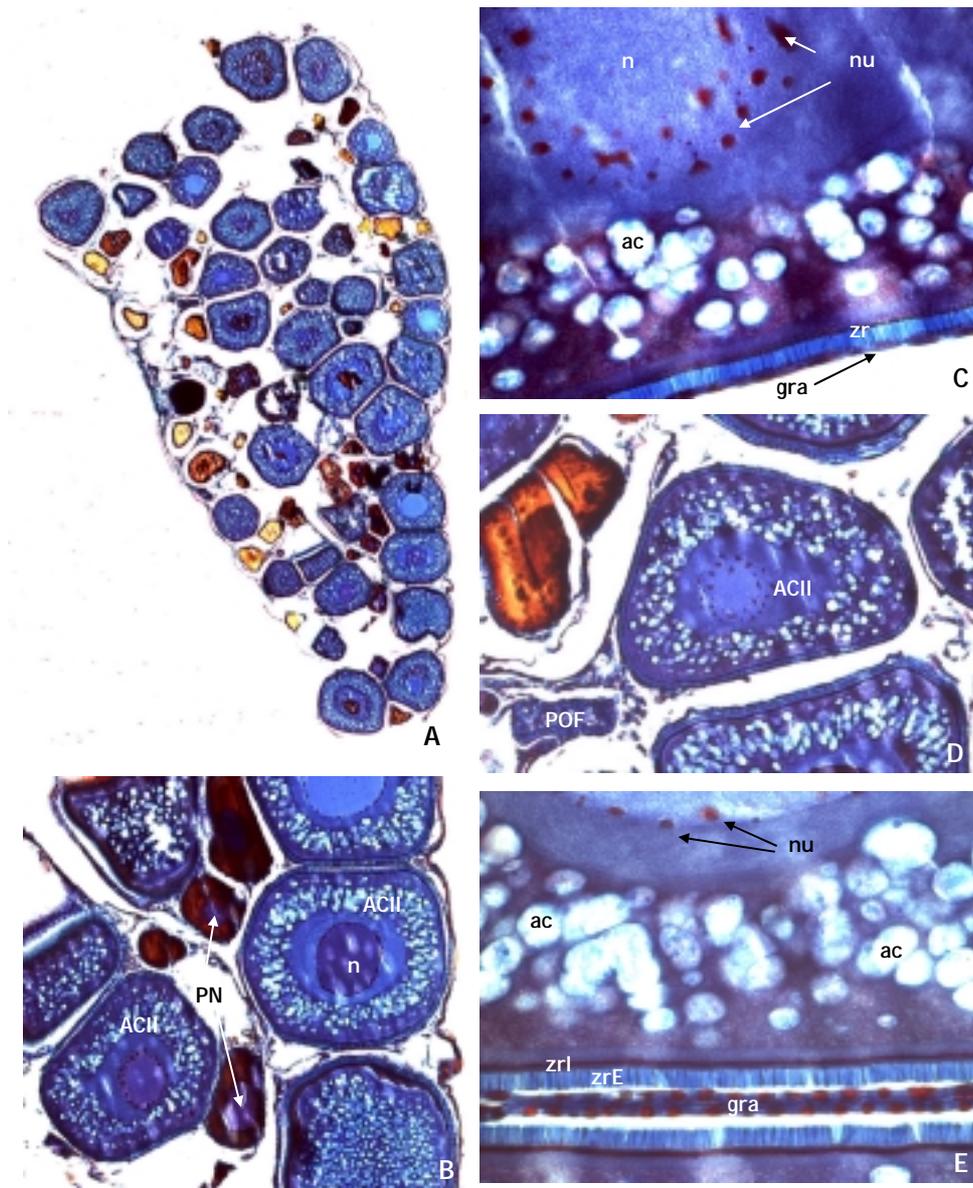


Lámina 4: Primeras etapas de la ovogénesis en *Akarotaxis nudiceps*. **A:** sección longitudinal del ovario (25x); **B:** ovocitos en distintos estadios, posición del núcleo y nucleolos en ovocitos en ACII (400x); **C:** detalle de alvéolos corticales y nucleolos en un ovocito en ACII (1000x); **D:** detalle de un POF y ovocitos en (100x); **E:** ovocito en ACII, detalle de alvéolos corticales y zona radiata (1000x); n: núcleo, nu: nucleolo, ac: alvéolos corticales, zr: zona radiata, zrE: zona radiata externa, zrl: zona radiata interna, gra: granulosa.

3.1.3 Madurez gonadal

Al ejemplar AkNu 3 se le asignó la etapa de madurez II (Inmaduro en desarrollo) y al ejemplar AkNu 1 la etapa de madurez V (post-puesta). En la Figura 42 se muestran las distribuciones de frecuencias promedio de los ovocitos en los distintos estadios de desarrollo, en las cuales se basaron tales asignaciones. En el Apéndice III (Figura A4) se detallan las distribuciones de frecuencias por individuo.

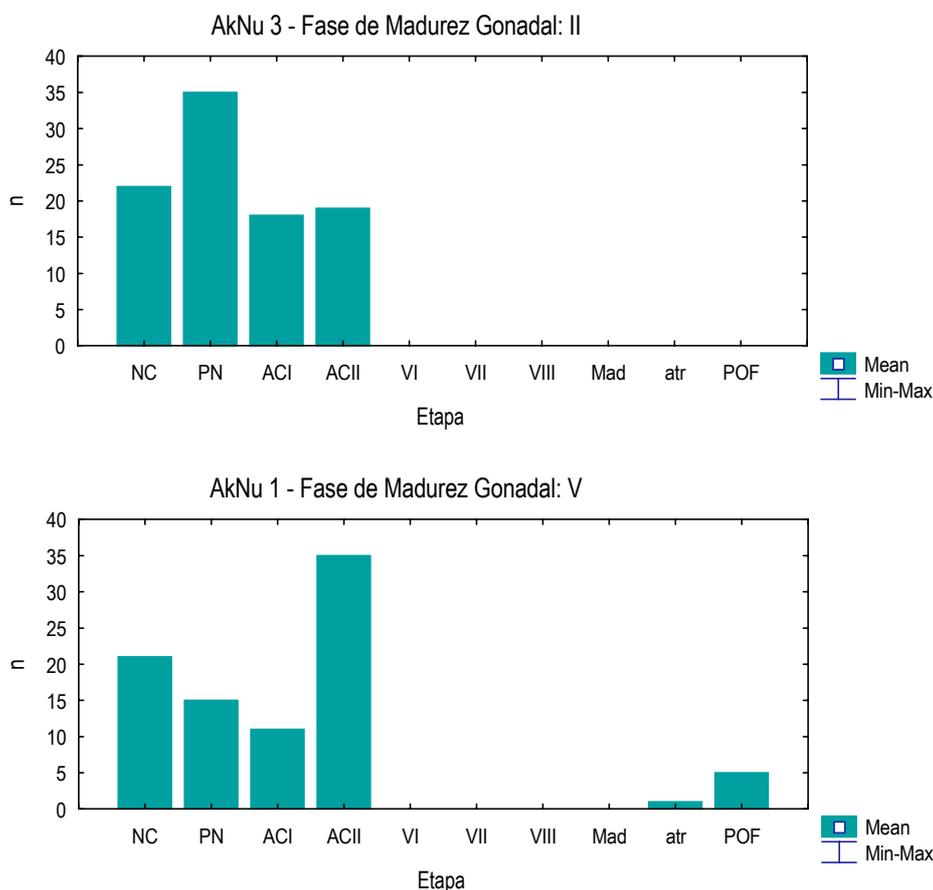


Figura 42: Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de la ovogénesis, para cada fase de madurez gonadal.

3.2 *Bathyraco macrolepis*

3.2.1 Anatomía de los ovarios

Los ovarios de esta especie son de tipo cistovárico (Connaughton y Katsumi, 1998), y los pliegues ováricos llenan el ovocele en los estadios avanzados de madurez. Hay dos ovarios y, en general, el izquierdo es de menor tamaño que el derecho. Ambos ovarios están unidos en la parte posterior de donde nace el oviducto. En estadios de madurez temprana la sección de los ovarios tiene forma irregular y a medida que avanza en su desarrollo, adquiere forma más o menos triangular. En el caso de los ovarios maduros ocupan toda la cavidad abdominal, hasta la cavidad pericárdica.

3.2.2 Caracterización de la ovogénesis

Fase de Crecimiento Primario

Oogonias: las oogonias son células redondeadas con un núcleo muy grande ocupando la mayor parte de la célula, el citoplasma se observa sin granulaciones, se distinguen escasos nucleolos en el centro del núcleo. Las células están dispuestas en grupos de 5 a 7 en los bordes internos de las laminillas ováricas.

Etapa Nucleocromatínica (NC): los ovocitos en esta etapa mantienen su forma esférica, el citoplasma no presenta granulaciones y es ligeramente basófilo. El núcleo, de posición

central, muestra una forma levemente ovalada y se observan en su interior varios nucleolos distribuidos al azar (Lámina 5A).

Etapa Perinuclear (PN): el citoplasma de los ovocitos en fase perinuclear tiene menor afinidad por la Hematoxilina, y es en general liso aunque en la zona cortical se muestra más rugoso. El núcleo es central y voluminoso y presenta entre 18 y 31 nucleolos altamente basófilos, de forma arriñonada, en la periferia. Se observan células aplanadas formando la capa de granulosa (Lámina 5A,B).

Fase de Crecimiento Secundario

Etapa de Alvéolos Corticales I (ACI): el ovocito aumenta de tamaño y en su zona cortical media aparecen los primeros alvéolos corticales, que son de forma redonda y pequeños. La fina banda de citoplasma que rodea al núcleo muestra una apariencia más densa y es altamente basófilo, mientras que el resto tiene un aspecto liso y es menos basófilo. Los nucleolos semiesféricos se disponen en la periferia del núcleo, que mantiene su posición central. Por debajo de la capa de granulosa se comienzan a distinguir las estriaciones de la zona radiata, que presenta un espesor medio de 7,38 μm (Lámina 5A,B).

Etapa de Alvéolos Corticales II (ACII): se aprecia un aumento en el volumen celular y en el número y tamaño de los alvéolos corticales. Los alvéolos de mayor tamaño se encuentran en el centro de la célula y hacia la periferia se ubican los más pequeños. En la zona cortical externa, por fuera de los alvéolos corticales, el citoplasma tiene un aspecto

altamente granuloso y levemente basófilo, mientras que en la zona perinuclear muestra una mayor basofilia y una apariencia más densa. En la periferia del núcleo se observan numerosos nucleolos (entre 21 y 32) de forma elongada, la membrana nuclear se muestra festoneada y el carioplasma liso (Lámina 5A,B). La zona radiata puede diferenciarse en una parte interna, con elevada afinidad por HE, y una zona externa (grosor medio 8,11 μm). Las células que conforman la granulosa son cúbicas con núcleos altamente basófilos.

Etapa de Vitelo III (VIII): los ovocitos en esta etapa presentan un núcleo de forma irregular y desplazado del centro, con muchos nucleolos redondos en la periferia (de 18 a 31) y numerosas inclusiones altamente basófilas distribuidas al azar en el carioplasma. La mayoría de los gránulos de vitelo, altamente eosinófilos, se hallan fusionados centralmente (Lámina 5C). En la zona cortical externa se observan algunos alvéolos corticales muy pequeños. La zona radiata interna, más ancha (26,07 μm), presenta elevada afinidad por la eosina, mientras que la zona radiata externa, más delgada (5,12 μm), es más basófila y muestra estriaciones más evidentes. Las células de la granulosa forman una sola capa, de aspecto aplanado.

Etapa Madura (Mad): los gránulos de vitelo, eosinófilos, se hallan totalmente fusionados y el núcleo se ha desintegrado. La zona radiata se muestra igual que en la etapa anterior, pero se distinguen con mayor claridad las estriaciones (espesor medio 28,64 μm) (Lámina 5D).

Atrésicos (atr): las células de granulosa invaden el ovocito por las regiones fragmentadas de la zona radiata, la

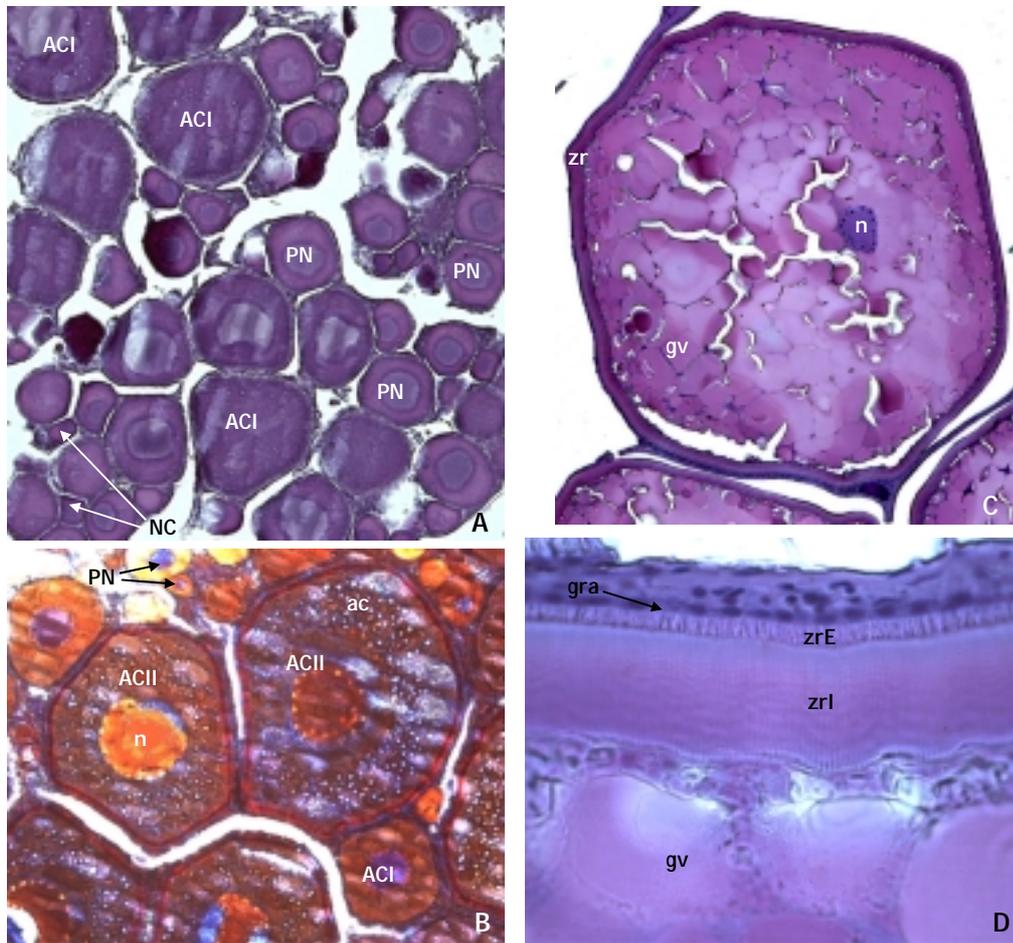


Lámina 5: Ovogénesis en *Bathyraco macrolepis*. **A:** ovocitos en distintas etapas (100x); **B:** ovocitos en distintos estadios (100x); **C:** ovocito en VIII, se observa la fusión de los gránulos de vitelo y el desplazamiento del núcleo (50x); **D:** detalle de la zona radiata en un ovocito en Mad (1000x).n: núcleo, nu: nucleolo, ac: alvéolos corticales, gv: gránulos de vitelo, zr: zona radiata, zrE: zona radiata externa, zrl: zona radiata interna, gra: granulosa.

coloración del conjunto difiere mucho de un ovocito normal. El interior de la célula tiene distinta afinidad y granulosidad variada.

Como puede observarse en la Figura 43, el coeficiente nucleoplasmático disminuye a medida que aumenta el volumen celular, es decir, a medida que el ovocito adquiere mayor grado de madurez.

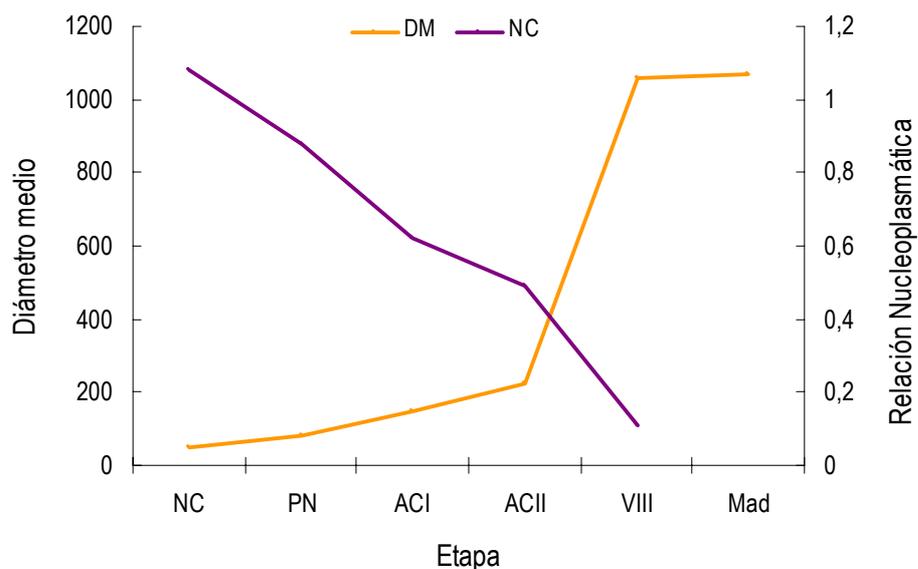


Figura 43: Evolución del diámetro medio de los ovocitos (DM) y de la Relación Nucleoplasmática (NC).

3.2.3 Madurez gonadal

En la Figura 44 se presentan las distribuciones de frecuencias promedio de los ovocitos en las distintas etapas de la ovogénesis, para cada una de las fases de madurez gonadal. Las distribuciones de frecuencia de los ovocitos en las distintas etapas, por individuo, se encuentran detalladas en el Apéndice III (Figura A5).

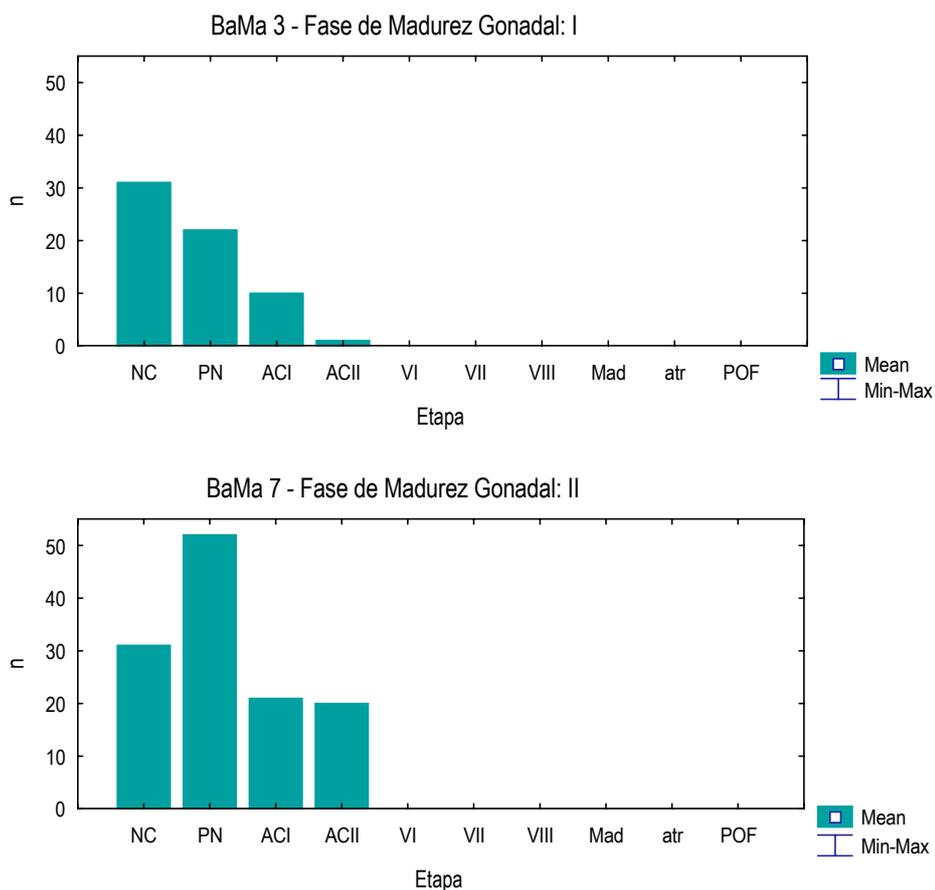


Figura 44: Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de la ovogénesis, para cada fase de madurez gonadal.

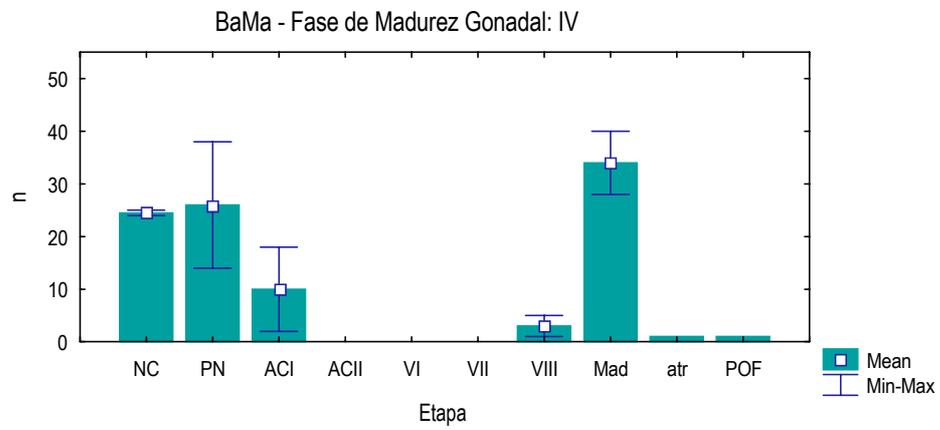


Figura 44 (continuación): Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de la ovogénesis, para cada fase de madurez gonadal.

3.3 *Gerlachea australis*

3.3.1 Anatomía de los ovarios

Los dos ovarios son de tipo cistovárico (Connaughton y Katsumi, 1998), y se ubican dorsalmente con relación al tubo digestivo. Tienen forma subcilíndrica (Lámina 6A) y se unen en su parte posterior. La pared está compuesta por una capa muscular longitudinal externamente y una capa muscular circular en la cara interna, intercalados en la pared se encuentran numerosos vasos sanguíneos.

3.3.2 Caracterización de la ovogénesis

Fase de Crecimiento Primario

Oogonias: las oogonias son pequeñas células redondeadas, con un núcleo esférico y muy voluminoso, altamente picnótico. Se hallan ubicadas en los bordes de las laminillas ováricas en grupos de 5 a 9 células (Lámina 6F).

Etapa Nucleocromatínica (NC): los ovocitos en etapa nucleocromatínica tienen forma esférica, presentan un citoplasma más o menos liso, basófilo, con granulaciones en la periferia y un gran núcleo central con escasos nucleolos. La envoltura está constituida por una capa simple de células (Lámina 6B).

Etapa Perinuclear (PN): los ovocitos exhiben un citoplasma menos basófilo, con mayores granulaciones en la zona cortical (Lámina 6A,B,E). El núcleo, con un carioplasma

de aspecto granuloso, mantiene su posición central y los nucleolos, de color rojo intenso con Mallory, tienen forma de media luna y se encuentran en la periferia en números de 19 a 37. La granulosa está compuesta por una capa simple de células aplanadas, con núcleo voluminoso.

Fase de Crecimiento Secundario

Etapa de Alvéolos Corticales I (ACI): aparecen pequeños alvéolos corticales, PAS+, que se ubican en la zona media de la célula. En esta etapa los ovocitos muestran un citoplasma con granulaciones en la periferia, por fuera de los alvéolos corticales y una zona muy densa, altamente basófila, rodeando al núcleo (Lámina 6A,B). El núcleo es grande y de posición central, con nucleolos redondos en su periferia. Comienza a esbozarse la zona radiata por debajo de la capa de la granulosa.

Etapa de Alvéolos Corticales II (ACII): se observan grandes alvéolos corticales llenando toda la célula, ubicándose los de mayor tamaño hacia el núcleo y los más pequeños hacia la periferia (Lámina 6A-C). El citoplasma de los ovocitos en esta etapa se muestra principalmente como una banda densa que rodea al núcleo y una delgada zona en la periferia, altamente granulada. El núcleo conserva su posición central y los nucleolos, en número de 7 a 13, se ubican adyacentes a la membrana nuclear. La zona radiata interna es más ancha que la zona radiata externa y ambas se diferencian claramente (espesor medio 6,05 μm). La granulosa está compuesta por células aplanadas, con un núcleo basófilo, ovoide (Lámina 6C).

Etapa de Vitelo I (VI): en la zona periférica de los ovocitos en esta etapa aparecen los primeros gránulos de vitelo, cuyo tamaño va aumentando a medida que se acercan al núcleo. Estos gránulos se hallan intercalados con los alvéolos corticales que todavía ocupan la mayor parte de la célula. El citoplasma, por afuera de los alvéolos corticales y en la zona donde aparecen los gránulos de vitelo, tiene un aspecto muy rugoso, mientras que en la zona perinuclear se presenta liso pero más denso y con mayor afinidad por HE. El núcleo es central y de gran tamaño, con un carioplasma débilmente basófilo más o menos liso, que presenta un anillo central de pequeñas inclusiones esféricas, altamente basófilas. Los nucleolos se ubican en la periferia. La zona radiata permanece sin cambios importantes (9,88 μm).

Etapa de Vitelo II (VII): los gránulos de vitelo, de mayores dimensiones que en VI ocupan la mayor parte de la célula ubicándose principalmente en la zona central, dejando a los escasos alvéolos corticales en la periferia. El núcleo sigue en su posición central con los nucleolos en su periferia. La zona radiata se tiñe fuertemente de rojo con Mallory y la granulosa forma una sola capa de células con un gran núcleo (Lámina 6A).

Etapa de Vitelo III (VIII): el núcleo se halla desplazado de su posición central y adquiere una forma estrellada, los nucleolos se ubican en la periferia y se distinguen en el carioplasma numerosas inclusiones basófilas, distribuidas uniformemente. Los gránulos de vitelo, altamente eosinófilos, son de mayor tamaño haciendo que el volumen celular

aumente. Éstos comienzan a fusionarse hacia el centro del ovocito y en la periferia todavía se distinguen pequeños alvéolos corticales (Lámina 6D). La zona radiata interna, de color rojo con Mallory, ha aumentado su grosor (9,11 μm), mientras que la zona radiata externa, de color azul claro con Mallory, es muy delgada (2,19 μm) y sus estriaciones son mayores. Las células de la granulosa adquieren forma más o menos cúbica con un gran núcleo central y conforman una capa simple que rodea al ovocito.

Etapa Madura (Mad): el volumen del ovocito sigue aumentando y los gránulos de vitelo se encuentran totalmente fusionados, formando placas o láminas y el núcleo se ha desintegrado. La zona radiata presenta la misma estructura que en VIII, pero se adelgaza (grosor medio 12,84 μm) y las células de la granulosa se presentan más aplanadas (Lámina 6C).

Atrésicos (atr): se observa la zona radiata fragmentada en varios puntos y las células de la granulosa presentan un aspecto irregular. En el interior se diferencian gránulos de vitelo y otra materia granulada no identificada (Lámina 6F).

Folículos post-ovulatorios (POF): se observa una estructura muy replegada, la capa de granulosa está formada por células más anchas de lo habitual y el interior del folículo presenta material granulado (Lámina 6E).

En la Figura 45 se muestran las variaciones de los valores del diámetro medio de los ovocitos en cada etapa de la ovogénesis y la relación nucleoplasmática obtenida también para cada etapa. Obsérvese que el aumento de tamaño más notable es a partir de la etapa de Vitelo III (VIII), cuando se produce el mayor acopio de vitelo por parte de la célula.

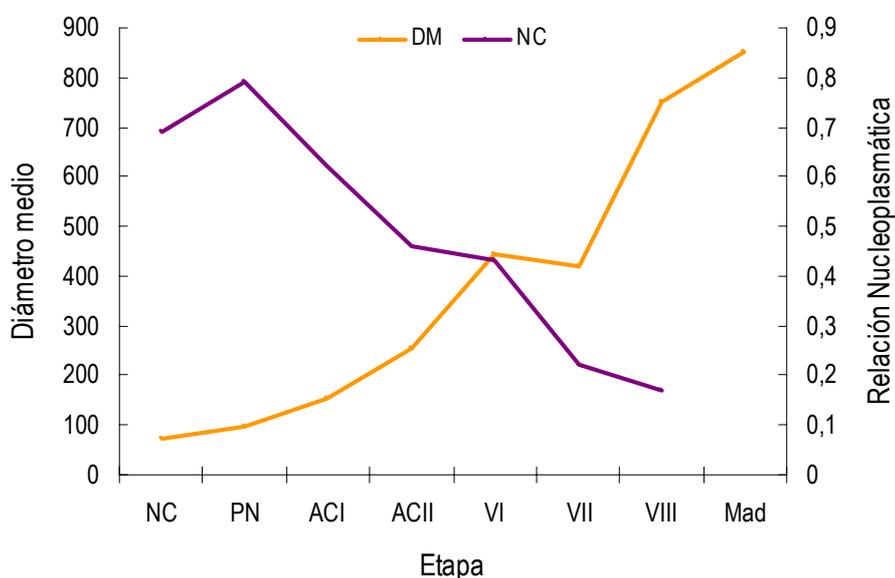


Figura 45: Evolución del diámetro medio de los ovocitos (DM) y de la Relación Nucleoplasmática (NC).

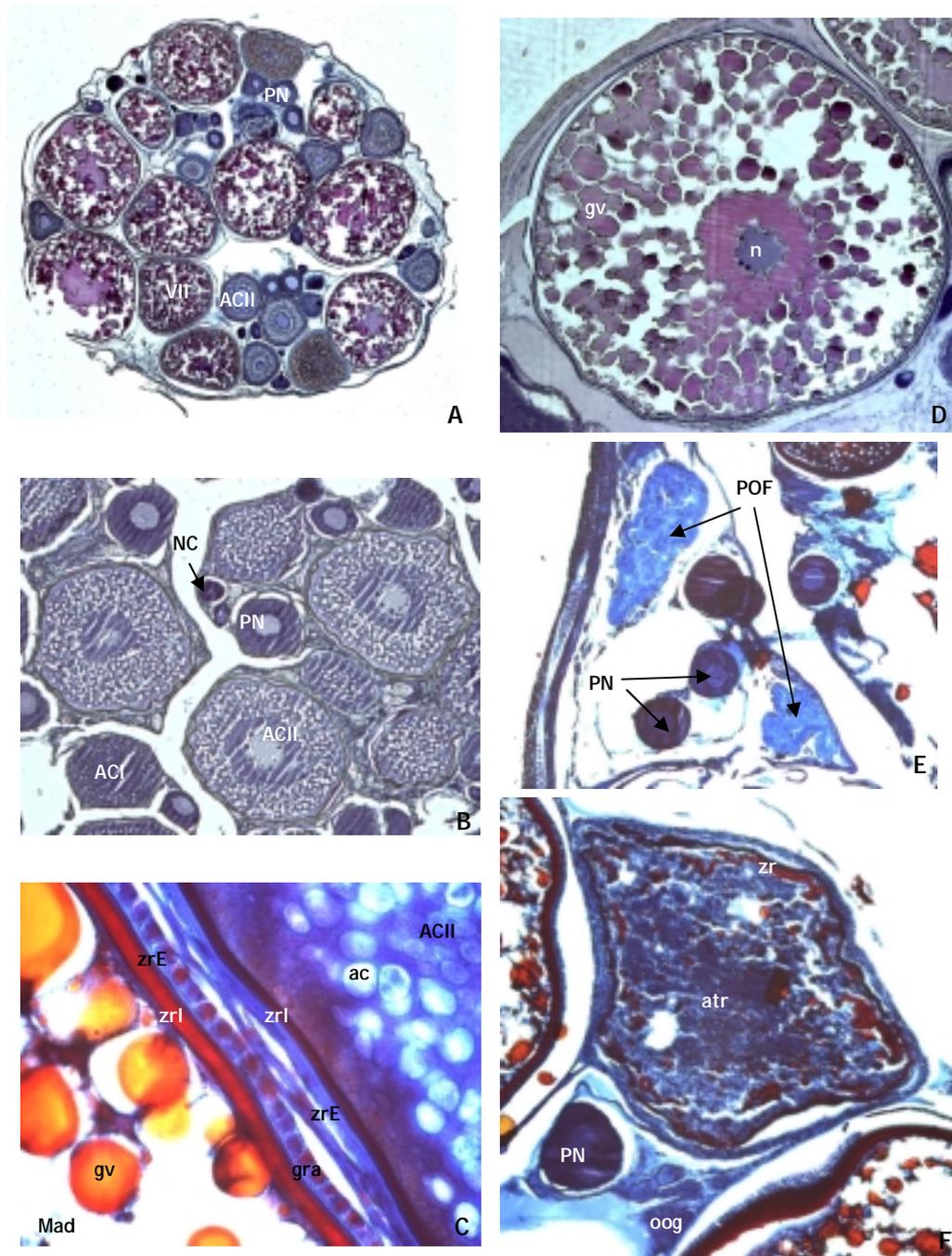


Lámina 6: Ovogénesis en *Gerlachea australis*. **A:** sección transversal de un ovario en fase de madurez IV, con ovocitos en distintos estadios (25x); **B:** ovocitos en distintos estadios (50x); **C:** detalle de la zona radiata de ovocitos en ACII y Mad (1000x); **D:** ovocito en VIII (50x); **E:** POF y ovocitos en PN (100x); **F:** ovocito atrésico y oogonias (100x).n: núcleo, og: oogonias, ac: alvéolos corticales, gv: gránulos de vitelo, zr: zona radiata, zrE: zona radiata externa, zrl: zona radiata interna, gra: granulosa.

3.3.3 Madurez gonadal

En la Figura 46 se presentan las distribuciones de frecuencias promedio de los ovocitos en las distintas etapas de la ovogénesis, para cada una de las fases de madurez gonadal. Las distribuciones de frecuencia de los ovocitos en las distintas etapas, por individuo, se encuentran detalladas en el Apéndice III (Figura A6).

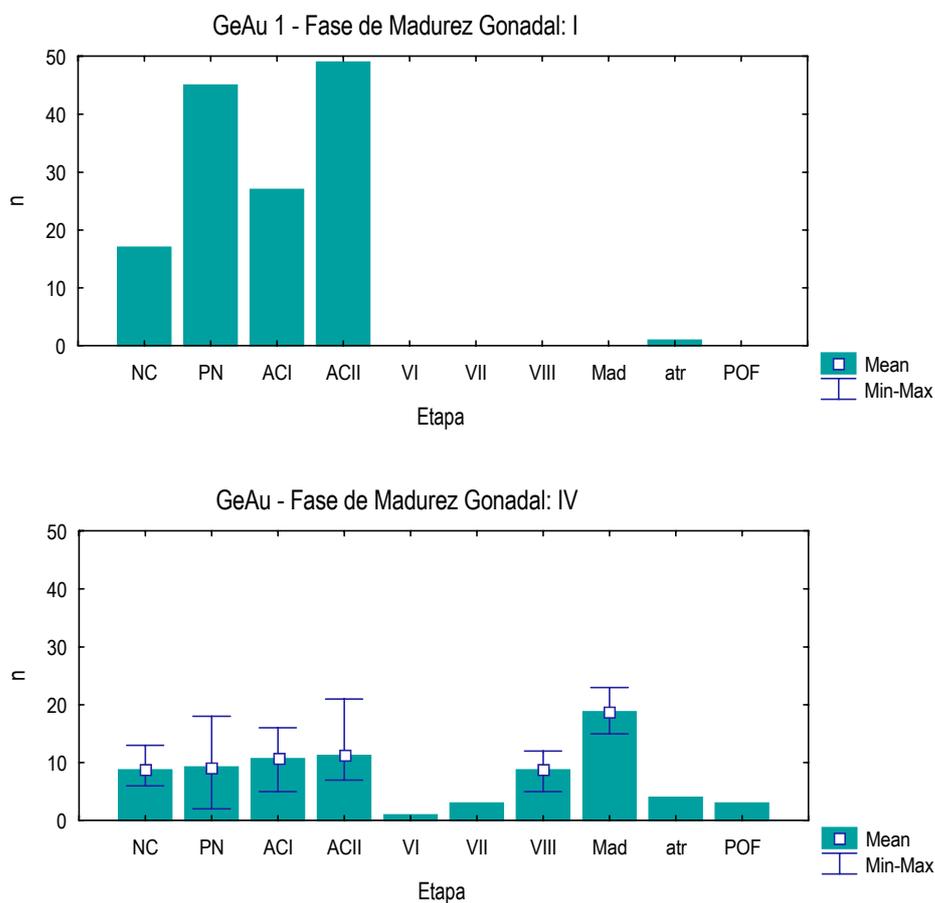


Figura 46: Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de la ovogénesis, para cada fase de madurez gonadal.

3.3.4 Fecundidad

En la Tabla XII se muestran los valores de Fecundidad absoluta de los ejemplares de *Gerlachea australis* estudiados.

Tabla XII: Fecundidad absoluta (Fa) en *G. australis*.

Ejemplar	LT (mm)	Madurez	Fa
GeAu 5	232	IV	651,93
GeAu 6	239	IV	461,31
GeAu 7	228	IV	561,48
GeAu 8	236	IV	716,22

4. Familia Channichthyidae

4.1 *Champscephalus esox*

4.1.1 Anatomía de los ovarios

Champscephalus esox tiene dos ovarios de tipo cistovárico, con los pliegues ováricos llenando el ovocele. Ambos ovarios coalescen en su parte posterior y comparten un único oviducto. Se ubican en la parte dorsal de la cavidad abdominal. La pared ovárica presenta dos capas musculares, una interna circular y una externa longitudinal (Lámina 7A).

4.1.2 Caracterización de la ovogénesis

Fase de Crecimiento Primario

Oogonias: las oogonias son pequeñas células con un núcleo de gran tamaño que se hallan agrupadas de 5 a 13, formando una especie de 'nido' en los bordes de las laminillas ováricas (Lámina 7C).

Etapa Nucleocromatínica (NC): la forma general de los ovocitos en esta etapa es esférica, con un citoplasma altamente basófilo de aspecto liso. El núcleo es grande y central, presentando un carioplasma más o menos rugoso con unos pocos nucleolos pequeños y redondos distribuidos al azar (Lámina 7C).

Etapa Perinuclear (PN): el citoplasma del ovocito en la etapa perinuclear muestra menor afinidad por HE,

presentándose de colores menos intensos, con una banda más oscura y densa rodeando al núcleo y con mayor rugosidad en la zona cortical. El núcleo se mantiene en posición central con numerosos nucleolos ubicados en su periferia. Rodeando al ovocito se observa una capa simple de células aplanadas (Lámina 7B).

Fase de Crecimiento Secundario

Etapa de Alvéolos Corticales I (ACI): el ovocito en esta etapa mantiene su forma esférica, con un núcleo central con nucleolos periféricos. Se observa la presencia de un fino anillo de alvéolos corticales de pequeño tamaño en la zona cortical media externa. La apariencia del citoplasma difiere entre una zona perinuclear más densa y oscura y otra zona cortical menos densa y muy rugosa. Por debajo de una fina capa de células de la granulosa comienza a distinguirse una zona estriada, que se tiñe de azul con Mallory (Lámina 7B).

Etapa de Alvéolos Corticales II (ACII): se aprecia un aumento en el tamaño del ovocito, así como también de los alvéolos corticales, PAS+, que ocupan toda la célula y se ubican los de mayor tamaño hacia el centro y los menores en la zona cortical (Lámina 7B,D). El citoplasma es más denso y altamente basófilo alrededor del núcleo. El núcleo muestra un carioplasma liso y numerosos nucleolos en la periferia. La zona radiata presenta dos áreas bien diferenciadas, una interna más delgada (2,34 μm) que se tiñe de rojo con Mallory y una externa más ancha (3,96 μm) que se tiñe de azul con el mismo colorante. Por afuera de la zona radiata se aprecia una capa de

células cúbicas con un núcleo voluminoso que conforma la granulosa.

Etapa de Vitelo III (VIII): el ovocito en esta etapa está ocupado totalmente por gránulos de vitelo. Éstos comienzan a fusionarse en la zona central, donde se ubican los gránulos de mayor tamaño, que son altamente eosinófilos. En la periferia quedan algunos alvéolos corticales, entremezclados con los gránulos de vitelo de menor tamaño. El núcleo está desplazado del centro de la célula y adquiere una forma irregular, los nucleolos se ubican justo por debajo de la membrana nuclear. Se observan estriaciones en la zona más externa del citoplasma que se continúan con la zona radiata interna, más ancha (7,98 μm) y luego con la zona radiata externa, más delgada (3,15 μm) y con estriaciones muy marcadas. Por encima de esta última se ubica una capa de células de la granulosa, cúbicas con un gran núcleo basófilo (Lámina 7E).

Etapa Madura (Mad): el vitelo se halla totalmente fusionado formando placas y la célula ha duplicado su tamaño. En la periferia se distingue una capa muy delgada de citoplasma muy rugoso que contiene algunos pequeños gránulos de vitelo sin fusionar. La zona radiata interna muestra un espesor mucho mayor (30,17 μm) que la zona radiata externa (2,42 μm) y la capa de granulosa presenta grandes células cúbicas, un poco más aplanadas que en VIII (Lámina 7F).

Atrésicos (atr): en los ovocitos en proceso de atresia se aprecia la fragmentación de la zona radiata en varios puntos. Las células que formaban la envoltura del ovocito invaden su

interior y también se aprecia un cambio de las afinidades de las diferentes estructuras. En el interior del ovocito atrésico se observan algunos gránulos de vitelo y alvéolos corticales dispersos.

Folículos post-ovulatorios (POF): los folículos post-ovulatorios presentan una forma muy enrollada, con un pequeño lumen conteniendo material granulado. Las células de la granulosa tienen forma irregular y un núcleo excéntrico (Lámina 7D).

En la Figura 47 se muestran la relación entre los diámetros medios de los ovocitos en cada etapa y los valores del coeficiente nucleoplasmático.

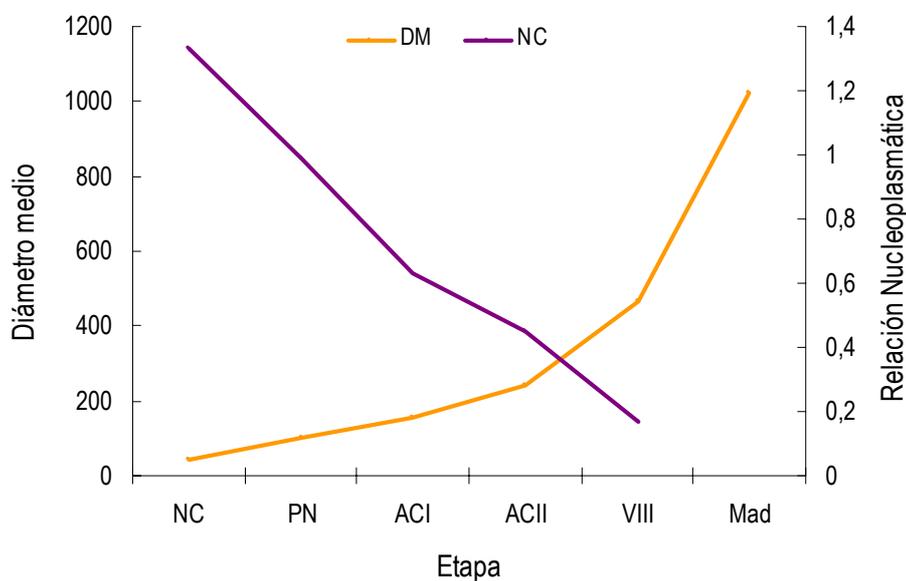


Figura 47: Evolución del diámetro medio de los ovocitos (DM) y de la Relación Nucleoplasmática (NC).

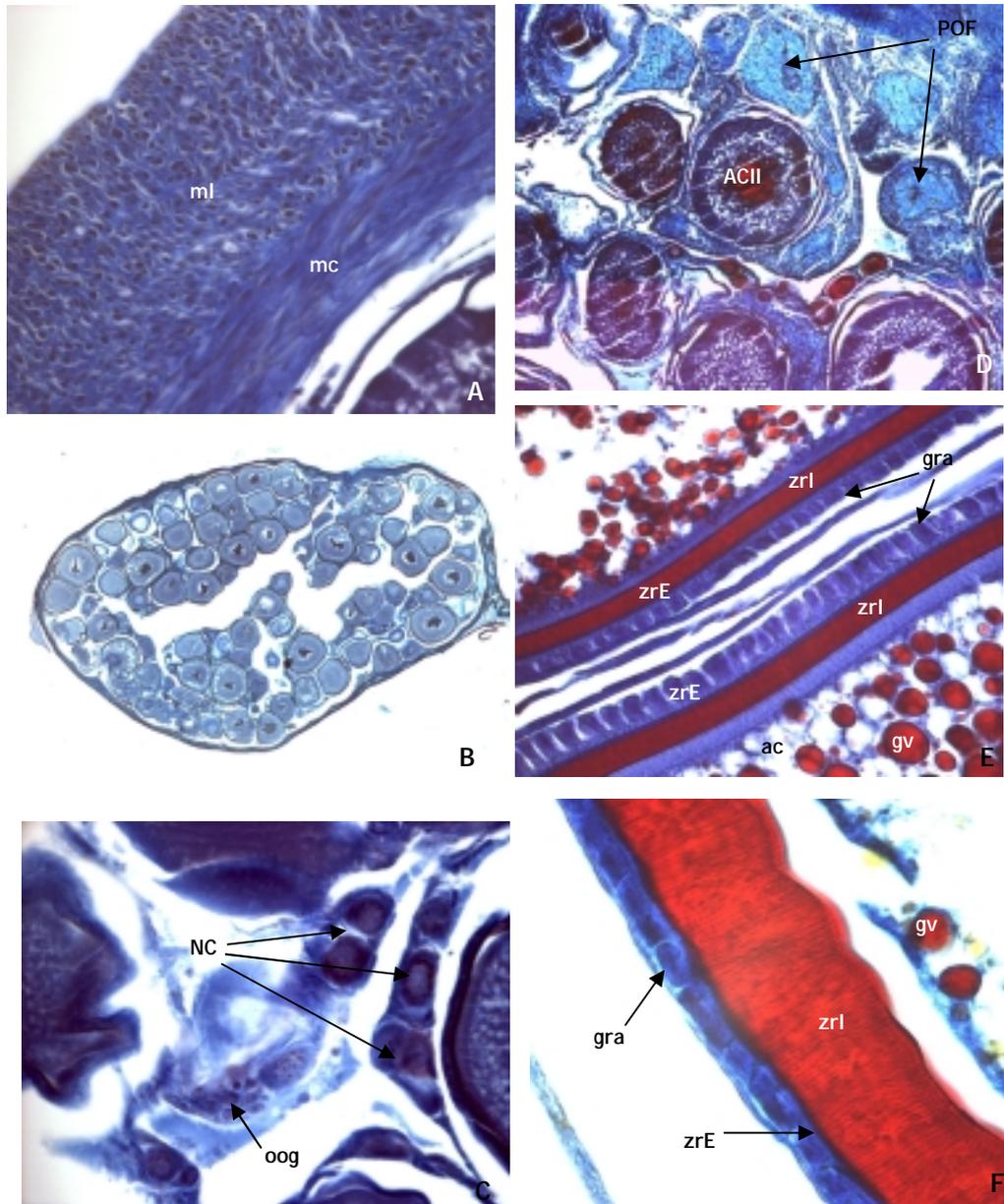


Lámina 7: Ovogénesis en *Champsocephalus esox*. **A:** corte transversal de la pared del ovario (400x); **B:** sección transversal del ovario (25x); **C:** oogonias y ovocitos en NC (400x); **D:** ovocitos distintos estadios y POF (100x); **E:** detalle de la zona radiata de ovocitos en VIII (1000x); **F:** zona radiata de un ovocito en Mad (1000x). og: oogonias, gv: gránulos de vitelo, zr: zona radiata, zrE: zona radiata externa, zrI: zona radiata interna, gra: granulosa, ml: capa muscular longitudinal, mc: capa muscular circular.

4.1.3 Madurez gonadal

En la Figura 48 se presentan las distribuciones de frecuencias promedio de los ovocitos en las distintas etapas de la ovogénesis, para cada una de las fases de madurez gonadal. Las distribuciones de frecuencia de los ovocitos en las distintas etapas por individuo se encuentran detalladas en el Apéndice III (Figura A7).

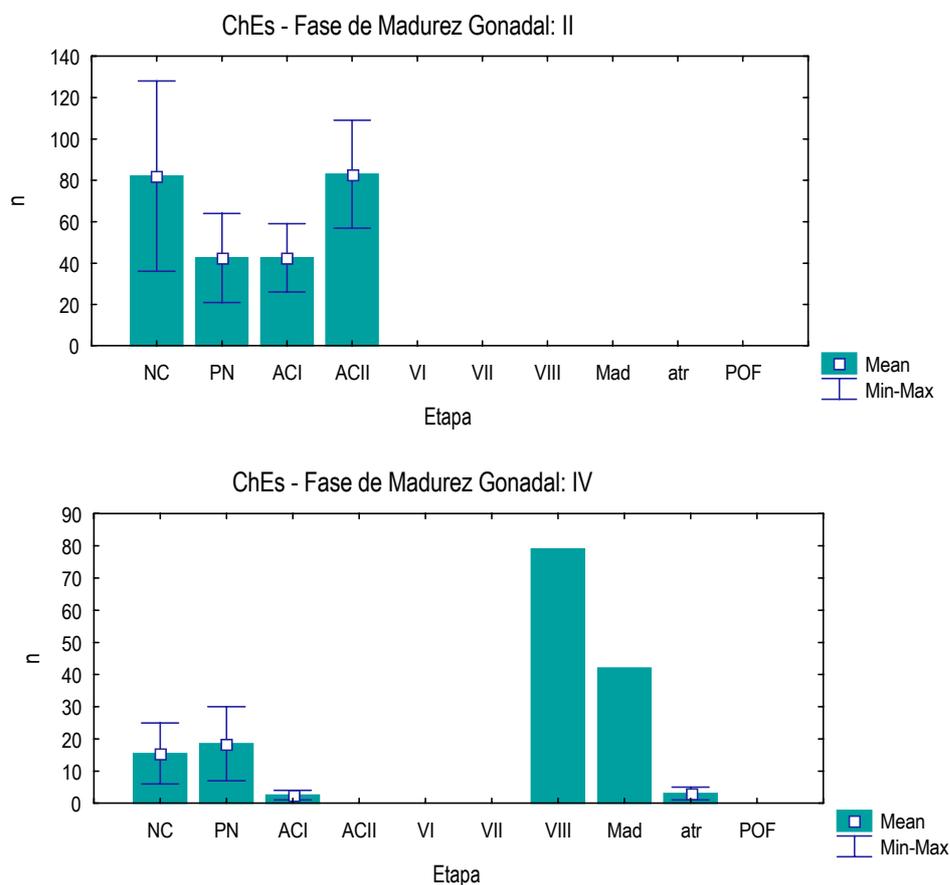


Figura 48: Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de la ovogénesis, para cada fase de madurez gonadal.

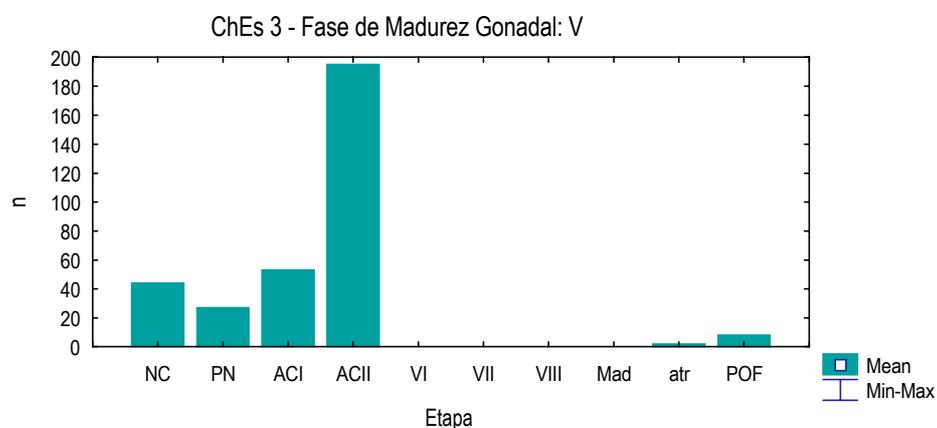


Figura 48 (continuación): Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de la ovogénesis, para cada fase de madurez gonadal.

4.1.4 Fecundidad

La Tabla XIII muestra los valores de fecundidad absoluta obtenidos para *Champocephalus esox*.

Tabla XIII: Fecundidad absoluta (Fa) en *C. esox*.

Ejemplar	LT (mm)	Madurez	Fa
ChEs 1	283	IV	8827,07
ChEs 2	296	IV	9159,30

4.2 *Cryodraco antarcticus*

4.2.1 Anatomía de los ovarios

Los dos ovarios se ubican dorsalmente con relación al tubo digestivo. Son del mismo tamaño y tienen forma de saco. Los ovarios están unidos en su parte posterior dando lugar a un único oviducto. La pared del ovario presenta una capa interior de tejido muscular circular y otra exterior de tejido muscular longitudinal.

4.2.2 Caracterización de la ovogénesis

Fase de Crecimiento primario

Oogonias: se encuentran agrupadas de 8 a 15 células pequeñas, de forma ovalada, con un núcleo voluminoso que ocupa casi toda la célula. Estos 'nidos' de oogonias se encuentran ubicados en los bordes de las laminillas ováricas (Lámina 8B).

Etapa Nucleocromatínica (NC): los ovocitos en etapa nucleocromatínica presentan un gran núcleo con varios nucleolos dispuestos al azar en un carioplasma liso y una fina capa de citoplasma más o menos liso, basófilo (Lámina 8A-C).

Etapa Perinuclear (PN): el citoplasma de los ovocitos en esta etapa muestra un anillo perinuclear muy diferenciado, basófilo, una región media más o menos lisa y altamente basófila y una zona cortical rugosa (Lámina 8B,C). El núcleo es grande y central, presenta una membrana nuclear festoneada y

pegados a ésta, numerosos nucleolos muy pequeños y redondos (Lámina 8B).

Fase de crecimiento Secundario

Etapa de Alvéolos Corticales I (ACI): el ovocito aumenta de tamaño y aparecen en su zona media externa numerosos alvéolos corticales que van aumentando de volumen a medida que se acercan a la región central. Los nucleolos se tiñen fuertemente de rojo con Mallory y se hallan en la periferia del núcleo. Por debajo de la capa de células que conforman la granulosa, comienza a diferenciarse una zona estriada, que luego dará lugar a la zona radiata (Lámina 8D).

Etapa de Alvéolos Corticales II (ACII): los alvéolos corticales ocupan todo el ovocito, se observan inclusiones en el interior de los alvéolos de mayor tamaño, que son aquellos ubicados en el centro de la célula. El núcleo presenta de 13 a 21 nucleolos redondos ubicados en la periferia, y un carioplasma con inclusiones muy pequeñas distribuidas uniformemente (Lámina 8B,D-F). El citoplasma presenta una zona más densa alrededor del núcleo y por fuera de los alvéolos corticales, en la región cortical media externa, aparece una banda más o menos lisa, que se continúa con una capa muy delgada y altamente rugosa, siguiéndose de una zona con estriaciones muy juntas y altamente basófila que da lugar a una serie de digitaciones levemente basófilas y luego una capa de citoplasma más o menos liso levemente basófilo (Lámina 8E,F)

Por encima de todas estas capas se observa la zona radiata interna, muy delgada (2,15 μm) y luego la zona radiata

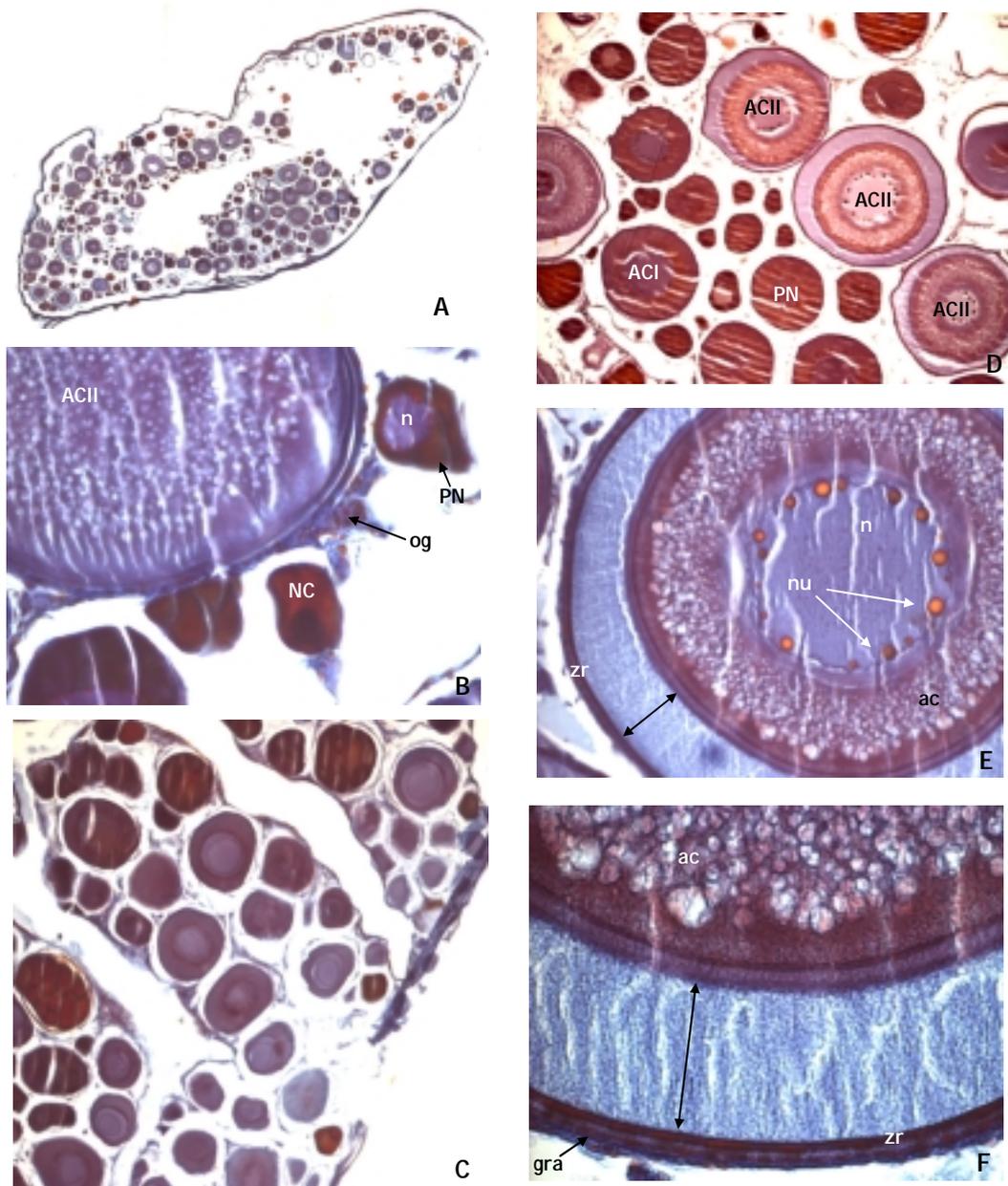


Lámina 8: Ovogénesis en *Cryodraco antarcticus*. **A:** sección longitudinal del ovario (25x); **B:** oogonias y ovocitos en distintos estadios (400x); **C:** ovocitos en distintas etapas de Fase de Crecimiento Primario (100x); **D:** ovocitos en PN, ACI y ACII (100x); **E:** ovocito en ACII, detalle de la banda de citoplasma que rodea a los alvéolos corticales (400x); **F:** ovocito en ACII, se observa dicha banda de citoplasma con mayor aumento (1000x).n: núcleo, nu: nucleolo, og: oogonias, ac: alvéolos corticales, zr: zona radiata, gra: granulosa, flechas con dos puntas: banda de citoplasma que rodea a los alvéolos corticales.

externa, más ancha (3,40 μm). El ovocito está rodeado por una fina capa de células alargadas.

En la Figura 49 se pueden observar las variaciones del diámetro medio de los ovocitos en las distintas etapas y su relación con la variación del coeficiente nucleoplasmático.

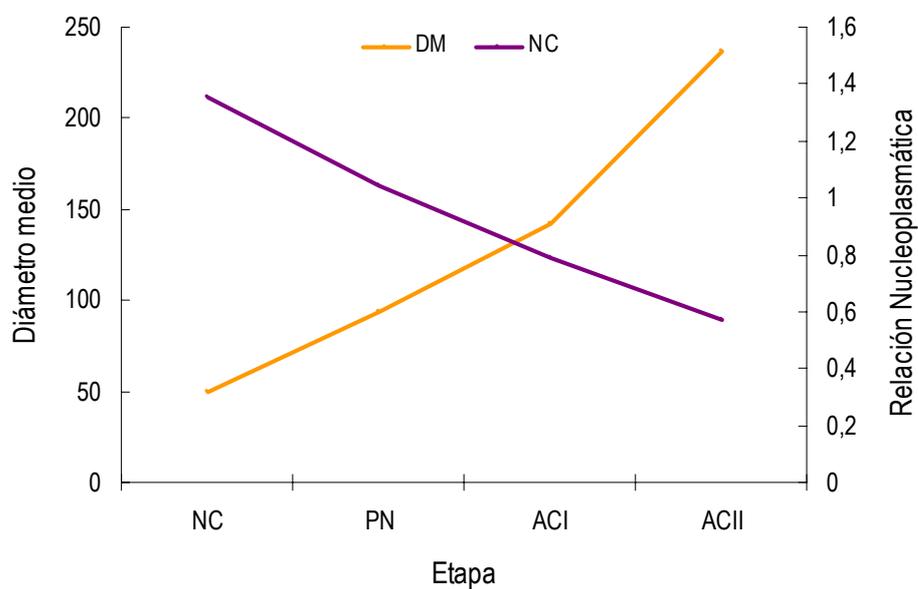


Figura 49: Evolución del diámetro medio de los ovocitos (DM) y de la Relación Nucleoplasmática (NC).

4.2.3 Madurez gonadal

Los ejemplares estudiados de esta especie presentaron fases de madurez gonadal I y II, a continuación en la Figura 50, se detallan las fases de madurez y las distribuciones de frecuencias promedio de los ovocitos en las distintas etapas de desarrollo. Las distribuciones de frecuencia de los ovocitos en las distintas etapas, por individuo, se encuentran detalladas en el Apéndice III (Figura A8).

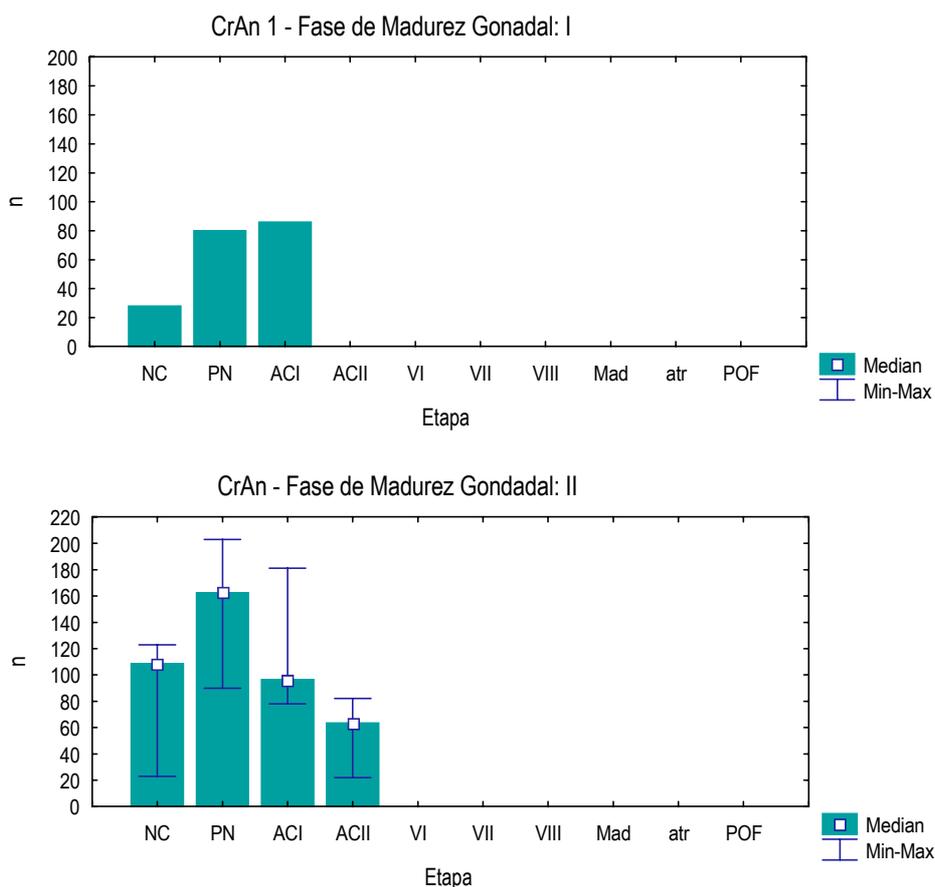


Figura 50: Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de la ovogénesis, para cada fase de madurez gonadal.

5. Familia Harpagiferidae

5.1 *Harpagifer spinosus*

5.1.1 Anatomía de los ovarios

Los dos ovarios se ubican en la región medio dorsal de la cavidad abdominal; entre ellos, en el caso de los ovarios maduros, se encaja el estómago. Tienen forma de saco más o menos irregular en los estadios tempranos de madurez (Lámina 9A), y adquieren una forma más redondeada en las fases avanzadas. Ambos ovarios están unidos en su extremo posterior y dan lugar al oviducto común.

Los ovarios son de tipo cistovárico (Connaughton y Katsumi, 1998), es decir, que poseen un lumen en el centro que está repleto de laminillas ováricas. La pared de los mismos, al igual que en las demás familias de este suborden, presenta una capa muscular circular interna y una longitudinal externa.

5.1.2 Caracterización de la ovogénesis

Fase de Crecimiento Primario

Oogonias: son células pequeñas en grupos de 8 a 11 que se hallan ubicadas en los espacios entre los ovocitos más desarrollados, poseen un núcleo grande y un citoplasma débilmente basófilo (Lámina 9B).

Etapa Nucleocromatínica (NC): los ovocitos en esta etapa tienen forma esférica, con un citoplasma más o menos liso y un

núcleo voluminoso con pocos nucleolos, pequeños distribuidos de forma aleatoria en el carioplasma (Lámina 9D).

Etapa Perinuclear (PN): los ovocitos perinucleares mantienen la forma esférica. La mayor parte de los núcleos presentan una forma ovalada y todos poseen numerosos nucleolos esféricos que se ubican en la periferia (Lámina 9D,F). La cubierta del ovocito está conformada por una capa simple de células alargadas.

Fase de Crecimiento Secundario

Etapa de Alvéolos Corticales I (ACI): la fina capa de citoplasma que rodea el núcleo de estos ovocitos es más densa y se tiñe más intensamente que el resto. El núcleo presenta un carioplasma más o menos liso y un promedio de 28 nucleolos en su periferia. En la zona cortical media externa se observa un anillo de 3 a 4 hileras de pequeños alvéolos corticales. Debajo de la granulosa, compuesta por una capa simple de células aplanadas comienza a diferenciarse una zona estriada, aunque no muy precisa.

Etapa de Alvéolos Corticales II (ACII): los ovocitos en esta etapa han aumentado de tamaño y los alvéolos corticales ocupan toda la célula (Lámina 9B,C). Los de mayor diámetro se ubican en la zona central y hacia la periferia se observan los más pequeños. La banda de citoplasma que rodea al núcleo es más gruesa que en ACI. En la zona radiata, con un grosor medio de 4,74 μm , se diferencian la zona externa de la interna, ambas claramente estriadas (Lámina 9C).

Etapa de Vitelo I (VI): en la periferia de la célula comienzan a aparecer gránulos de vitelo redondos, muy pequeños y eosinófilos. Se encuentra de manera intercalada con los alvéolos corticales y los gránulos de mayor tamaño se ubican en la zona más cercana al núcleo. Persiste la banda de citoplasma que rodea al núcleo y se distingue también otra capa fina de citoplasma basófilo justo por debajo de la zona radiata. La membrana nucleica tiene apariencia festoneada y los nucleolos se ubican adyacentes a ella. La zona radiata se diferencia en una zona interna más delgada (2,53 μm) y una zona externa más ancha (3,07 μm) (Lámina 9E).

Etapa de Vitelo II (VII): sigue aumentando el volumen celular y el tamaño de los gránulos de vitelo que van ocupando todo el espacio, los de mayor tamaño ubicándose cerca del núcleo. Casi no se observan alvéolos corticales, los pocos que quedan se encuentran en la zona cortical externa y son muy pequeños. El núcleo mantiene su posición central con nucleolos periféricos. La zona radiata interna y la zona radiata externa poseen casi en mismo espesor (grosor medio 4,03 y 4,11 μm respectivamente). Por fuera se observa una fina capa de células aplanadas con un núcleo prominente (Lámina 9D).

Etapa de Vitelo III (VIII): los gránulos de vitelo de la región central se hallan fusionados formando placas, mientras que en la zona cortical se encuentran gránulos de vitelo de menor tamaño, redondos, intercalados con algunos alvéolos corticales. El citoplasma de los ovocitos en esta etapa es muy escaso y se reduce a la región perinuclear y a una fina capa cortical. El núcleo tiene forma irregular, se halla desplazado

del centro de la célula y en su periferia todavía se observan nucleolos. La zona radiata interna se tiñe fuertemente de rojo con Mallory y es más ancha (9,59 μm) que la zona radiata externa (2,62 μm), que se tiñe de azul con el mismo colorante. La granulosa está formada por una capa de células aplanadas.

Etapa Madura (Mad): el núcleo se ha desintegrado en estos ovocitos y los gránulos de vitelo se hallan fusionados formando placas. La zona radiata interna es muy ancha (9,75 μm) y la zona radiata externa muy delgada (1,98 μm), las células de la granulosa se muestran más aplanadas que en VIII.

Atrésicos (atr): el ovocito adquiere una forma irregular, la zona radiata se presenta fragmentada en varios puntos y las células de la granulosa invaden el ovocito. En el interior se observa material de distinta granulometría y diversa afinidad y en algunos casos se observan gránulos de vitelo.

Folículos post-ovulatorios (POF): el folículo tiene una forma muy enrollada, con el lumen con material granular. Las células de la granulosa se presentan más anchas, con el núcleo picnótico, excéntrico (Lámina 9F).

En la Figura 51 se muestran los diámetros medios de los ovocitos en las distintas etapas de desarrollo y los valores del cociente nucleoplasmático, que disminuyen a medida que avanza el grado de desarrollo de los ovocitos.

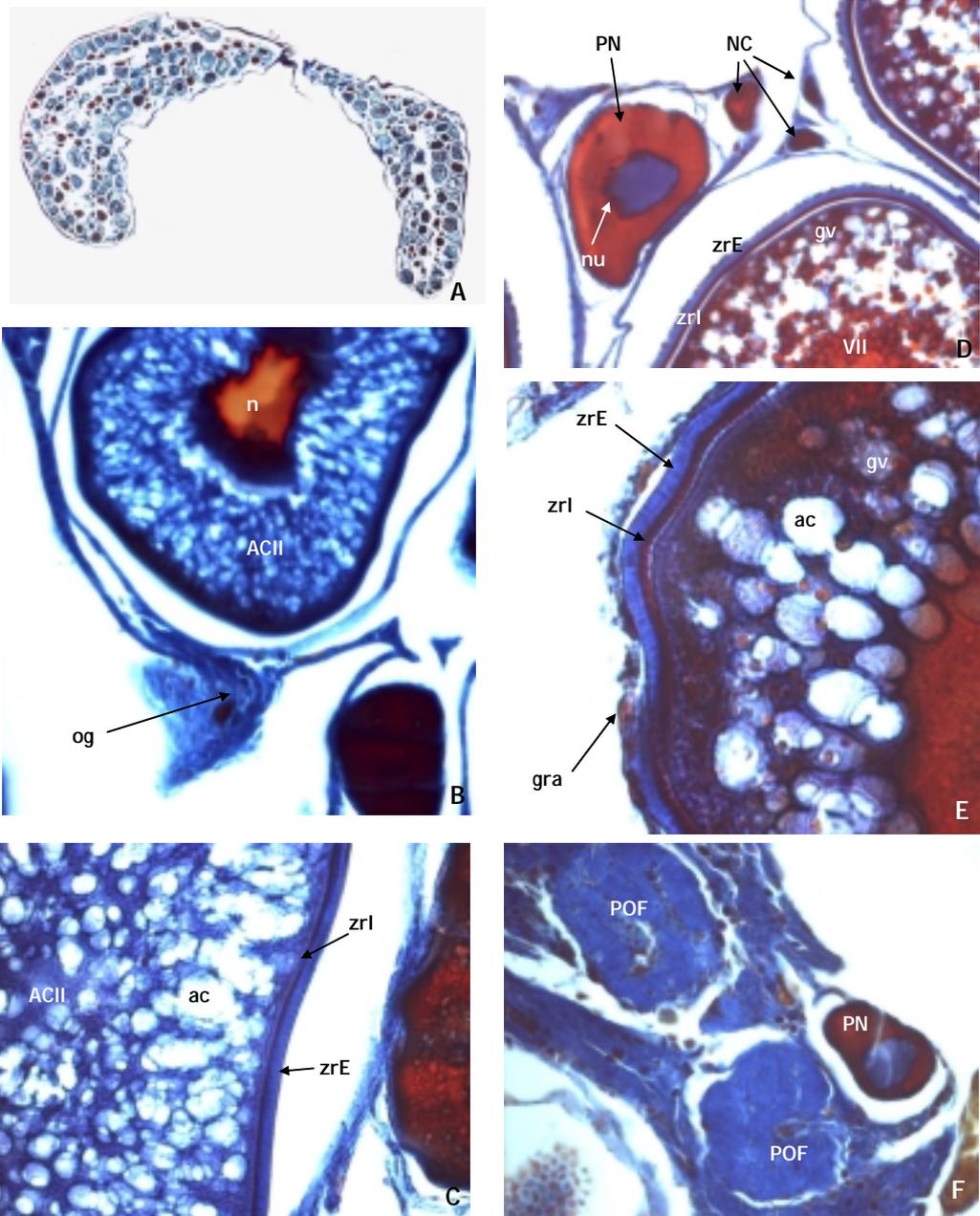


Lámina 9: Ovogénesis en *Harpagifer spinosus*. **A:** sección transversal del ovario en fase de madurez gonadal II (25x); **B:** oogonias y ovocitos en distintos estadios (400x); **C:** detalle de alvéolos corticales y zona radiata en ovocito en ACII (1000x); **D:** ovocitos en PN, NC y VII (400x); **E:** ovocito en VI, detalle de la zona radiata y gránulos de vitelo (1000x); **F:** POF (400x).n: núcleo, nu: nucleolo, og: oogonias, ac: alvéolos corticales, gv: gránulos de vitelo, zr: zona radiata, zrE: zona radiata externa, zrl: zona radiata interna, gra: granulosa.

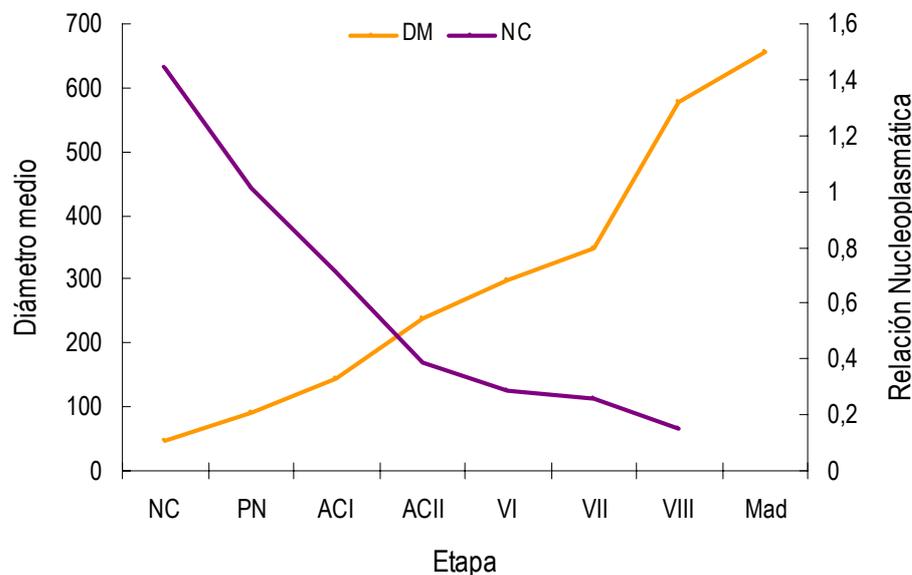


Figura 51: Evolución del diámetro medio de los ovocitos (DM) y de la Relación Nucleoplasmática (NC).

5.1.3 Madurez gonadal

En la Figura 52 se presentan las distribuciones de frecuencias promedio de los ovocitos en las distintas etapas de la ovogénesis, para cada una de las fases de madurez gonadal. Las distribuciones de frecuencia de los ovocitos en las distintas etapas, por individuo, se encuentran detalladas en el Apéndice III (Figura A9).

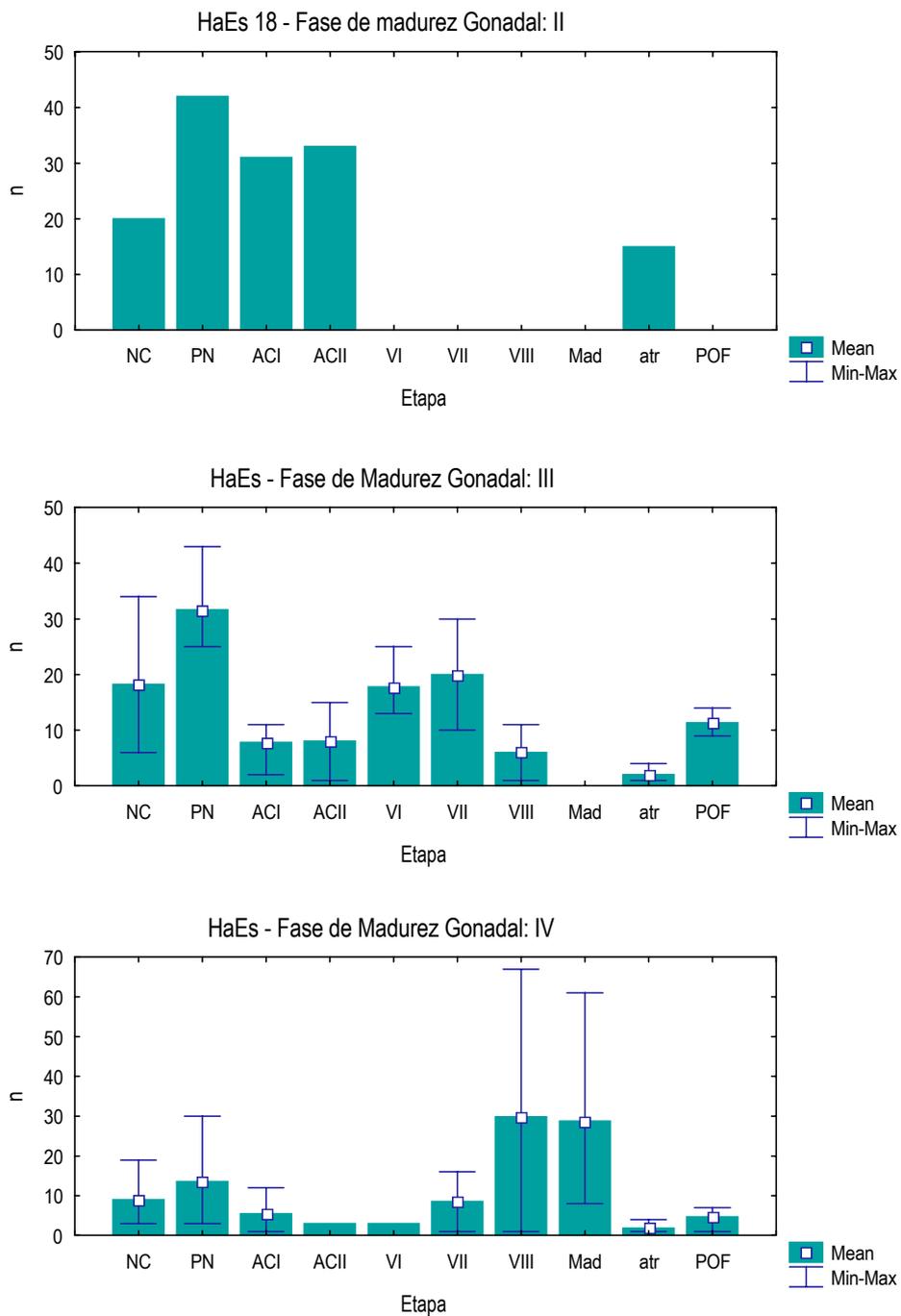


Figura 52: Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de la ovogénesis, para cada fase de madurez gonadal.

5.1.4 Fecundidad

En la Tabla XIV se muestran los valores de fecundidad absoluta de los ejemplares de *Harpagifer spinosus* estudiados.

Tabla XIV: Fecundidad absoluta (Fa) en *H. spinosus*.

Ejemplar	LT (mm)	Madurez	Fa
HaEs 1	94	IV	1424,94
HaEs 2	94	IV	1413,52
HaEs 3	87	IV	1395,09
HaEs 4	96	III	1192,52
HaEs 5	92	III	1504,70
HaEs 6	88	IV	1122,64
HaEs 7	85	IV	1106,16
HaEs 8	88	III	1259,26
HaEs 9	78	IV	960,79
HaEs 10	95	IV	1313,30
HaEs 12	78	IV	743,99
HaEs 14	89	III	1040,68
HaEs 17	84	III	1365,13

6. Síntesis de los resultados

En las Tabla XV y XVI se resumen los resultados obtenidos en el presente estudio. Como se puede apreciar en la Tabla XV, teniendo en cuenta el conjunto de las especies estudiadas se analizaron todas las etapas que componen el proceso de la ovogénesis, obteniéndose de esta manera, una visión pormenorizada acerca de dicho proceso en *Notothenioidei*.

Con respecto a la temporada de desove, las especies que se distribuyen en la zona de la Alta Antártida, es decir aquellas capturadas en el Mar de Weddell, presentarían una temporada de desove acotada al verano austral. En cambio en la zona Libre de Hielos, como es el caso de *H. spinosus*, la temporada de desove es más extensa, y *C. esox* que se distribuye en la Zona Magallánica, parece presentar una estrategia diferente al resto.

En la Tabla XVI se presentan los gráficos de las distribuciones de frecuencias promedio por especie de los ovocitos en cada etapa de la ovogénesis, para cada fase de madurez gonadal.

Tabla XV: Caracterización de la muestra y resumen de los resultados obtenidos. Fam: familia; ART: Artedidraconidae; BAT: Bathydraconidae; CHA: Channichthyidae; HAR: Harpagiferidae; TL: longitud total (en mm); TL max.: Longitud total máxima; F.a: Fecundidad absoluta (media); Loc: Localidad de captura; BH: Bahía Halley; CN: Cabo Noruega; CB: Canal Beagle; IC: Islas Crozet; Desove (lit): temporada de desove propuestas por otros autores.

Fam	Especie	Código	TL	TL máx.	F.a.	Loc.	Fecha	Madurez gonadal	Desove	Desove (lit)
ART.	<i>Artedidraco oriana</i>	ArOr	105-155	151 (1)	350	BH-CN	Febrero	II-III-IV-V	Verano	Verano (a)
	<i>Dolloidraco longedorsalis</i>	DoLo	106-123	137 (1)	-	BH	Enero - Febrero	III-IV-V	Verano	Verano (b)
	<i>Pogonophryne marmorata</i>	PoMa	143-157	210 (2)	-	BH	Febrero	I-II	-	Invierno (b)
BAT.	<i>Akarotaxis nudiceps</i>	AkNu	120-127	130 (3)	-	CN	Enero - Febrero	II-V	Verano	Verano (a)
	<i>Bathydraco macrolepis</i>	BaMa	249-284	250 (3)	-	BH-CN	Febrero	I-II-IV	Verano	-
	<i>Gerlachea australis</i>	GeAu	200-239	240 (3)	597	BH	Enero - Febrero	II-IV	Verano	Primavera (b)
CHA.	<i>Champocephalus esox</i>	ChEs	186-371	350 (4)	8990	CB	Marzo	II-IV-V	Otoño	Todo el año (c)
	<i>Cryodraco antarcticus</i>	CrAn	357-416	570 (4)	-	BH	Febrero	I-II	-	Otoño (d)
HAR.	<i>Harpagifer spinosus</i>	HaEs	72-96	80 (5)	1218	IC	Febrero	III	Verano	Invierno (e)
			84-92				Abril			

Referencias:

- Talla máxima: (1) Eakin, 1990; (2) Ekau, 1990; (3) Gon, 1990; (4) Iwami y Kock, 1990; (5) Hureau, 1990.
- Temporada de desove: (a) Ekau, 1991; (b) Duhamel *et al.*, 1993; (c) Calvo *et al.*, 1999; (d) Kock y Jones (2002); (e) Daniels, 1978; White y Burren, 1992.

Tabla XVI: Distribución de frecuencias promedio de los ovocitos en cada etapa de la ovogénesis, para cada fase de madurez gonadal, por especie. Llave: valor mínimo-máximo; cuadrado: media.

Familia	Especie / Fase de Madurez Gonadal	I Inmaduro	II En desarrollo
ARTEDIDRACONIDAE	ArOr <i>Artedidraco orianae</i>		<p>ArOr - Fase de Madurez Gonadal II</p>
	DoLo <i>Dolloidraco longedorsalis</i>		
	PoMa <i>Pogonophryne marmorata</i>	<p>PoMa 1 - Fase de Madurez Gonadal I</p>	<p>PoMa 2 - Fase de Madurez Gonadal II</p>
CHANNICHTHYIDAE	ChEs <i>Champocephalus esox</i>		<p>ChEs - Fase de Madurez Gonadal II</p>
	CrAn <i>Cryodraco antarcticus</i>	<p>CrAn 1 - Fase de Madurez Gonadal I</p>	<p>CrAn - Fase de Madurez Gonadal II</p>

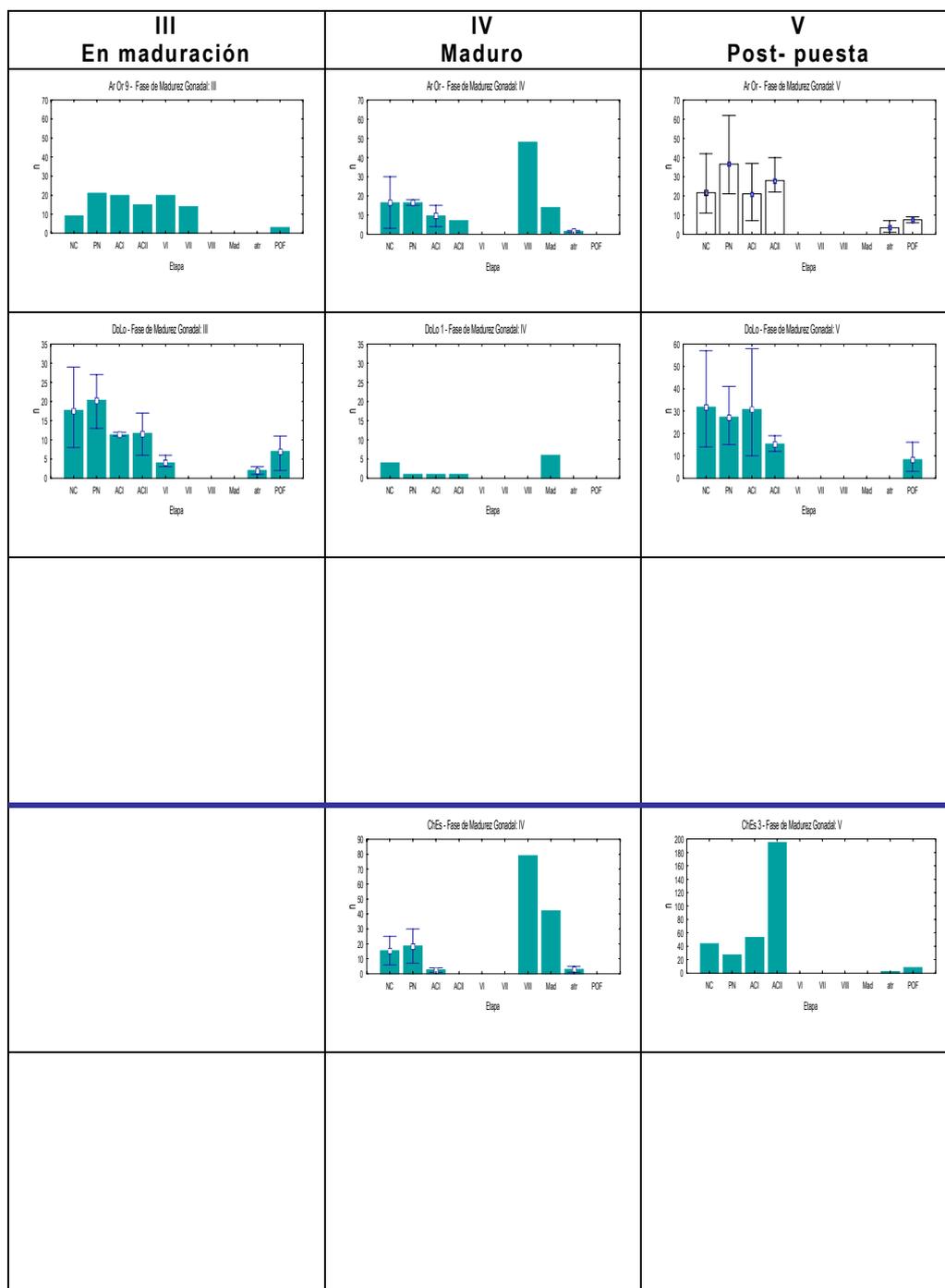


Tabla XVI (continuación).

Familia	Especie / Fase de Madurez Gonadal	I Inmaduro	II En desarrollo
BATHYDRACONIDAE	AkNu <i>Akarotaxis nudiceps</i>		
	BaMa <i>Bathyraco macrolepis</i>		
	GeAu <i>Gerlachea australis</i>		
HARPAGIFERIDAE	HaEs <i>Harpagifer spinosus</i>		

III En maduración	IV Maduro	V Post- puesta

CAPÍTULO IV

DISCUSIÓN

DISCUSIÓN

*El concepto de texto definitivo
no corresponde sino
a la religión o al cansancio.*

Jorge Luis Borges,
"Las Versiones Homéricas".

1. Reproducción en Notothenioidei

La evolución de los Notothenioidei está asociada a una serie de especializaciones relacionadas con las bajas temperaturas y factores tróficos (Andriashev, 1965; Everson, 1984; Kock y Kellerman, 1991; Clarke y Johnston, 1996). A pesar de las numerosas adaptaciones que muestran los peces antárticos, los resultados obtenidos aquí en lo referente a la biología reproductiva, no presentan grandes diferencias con respecto a especies de aguas templadas.

En los siguientes apartados se discuten diferentes aspectos referentes a la biología reproductiva de las especies estudiadas. En primer lugar se examinan las características anatómicas de los ovarios, siguiendo con las particularidades del proceso de ovogénesis y madurez sexual. Luego se analizan los resultados especie por especie, y por último se discuten las estrategias reproductivas y el significado evolutivo de las mismas.

1.1 *Anatomía de los ovarios*

La pared del ovario está compuesta por una capa de tejido conjuntivo y debajo de ésta se encuentra una pared muscular dispuesta en subcapas: la externa de tejido muscular longitudinal y la interna de tejido muscular circular. La pared se ramifica internamente, dando lugar a las laminillas; éstas desembocan en una luz o lumen ovárico, que se ve obturado cuando el ovario está maduro. Los ovocitos se disponen en el estroma de las laminillas, por debajo del epitelio. Los ovarios son pares, ambos se unen en la parte posterior, y la cavidad ovárica se continúa en el oviducto. Los ovarios se ubican en la parte media dorsal y están suspendidos por medio de tejidos mesentéricos, en estrecha relación con el aparato excretor. Los ovocitos maduros son ovulados al lumen ovárico y luego pasan al oviducto para ser liberados al exterior. Cuando los ovarios están inmaduros la sección de los mismos es más o menos triangular y a medida que se desarrollan, la sección se torna cilíndrica y aumentan considerablemente el volumen llegando a desplazar al digestivo.

Resumiendo, en cuanto a la anatomía de las gónadas, las especies estudiadas presentan ovarios de tipo cistovárico, que es el que presentan la mayoría de los teleósteos, excepto las familias Salmonidae y Anguillidae (Hoar, 1969; Connaughton y Katsumi, 1998).

1.2 Estrategias reproductivas y ovogénesis

Las características específicas de la ovogénesis están íntimamente relacionadas con el tipo y temporada de desove, el tiempo que los huevos tardan en eclosionar, la duración de la etapa larvaria, las condiciones de alimentación de las larvas y los adultos y demás adaptaciones biológicas (Shandikov y Faleeva, 1992). Así, los mecanismos de crecimiento del ovocito son similares para la mayoría de los teleósteos, y la mayor diversidad se encuentra en el tiempo que duran los diferentes eventos (Wallace y Selman, 1981).

Según diversos autores, a diferencia de lo que ocurre en especies de latitudes menores, en Notothenioidei el proceso de acumulación de vitelo dura más tiempo (Permitin, 1973; Everson, 1984; Kock, 1985; Duhamel, 1987; Shandikov y Faleeva, 1992; Duhamel *et al.*, 1993) y una de las características de su ciclo sexual, es la presencia constante en los ovarios, de ovocitos en las primeras fases de la ovogénesis, tal como se observó en este trabajo.

Los ejemplares de las familias analizadas en el presente estudio, exhiben también las características reproductivas generales que, en diversos trabajos (Marshall, 1953; DeWitt, 1971; Andriashev, 1965, 1987; North y White, 1987; Shandikov y Faleeva, 1992) se han descrito como rasgos comunes en los Notothenioidei: baja fecundidad y huevos comparativamente grandes, con abundante vitelo y, generalmente, demersales.

Un aspecto importante que sirve para caracterizar las diferentes estrategias reproductivas es la dinámica del

desarrollo de los ovocitos en el ovario (de Vlaming, 1983). A este respecto, Wallace y Selman (1981), basándose en el trabajo de Marza (1938), clasifican el ritmo de maduración de los ovarios en tres categorías: sincrónicos, grupos sincrónicos y asincrónicos. Sincrónicos son aquellos ovarios en los cuales todos los ovocitos se desarrollan y son desovados al unísono (tales ovarios serían característicos de especies semélparas); grupos sincrónicos son los ovarios en los cuales al menos dos grupos de tallas están presentes en el ovario al mismo tiempo durante el ciclo reproductivo; y asincrónicos, aquellos ovarios en los que se encuentran ovocitos en todas las etapas de desarrollo al mismo tiempo. Algunos autores también utilizan el término isocrónico para designar el desarrollo al unísono de cada cohorte de ovocitos en el ovario (Hunter *et al.*, 1995)

En la mayoría de las especies estudiadas (por ejemplo, en *A. orianae*, *B. macrolepis*, *G. australis* y *H. spinosus*, figuras 36, 44, 46 y 52) se observan dos generaciones de ovocitos presentes simultáneamente en el ovario, una cohorte en estado de vitelogénesis y otra con ovocitos en distintos estadios de previtelogénesis. Se observó también que los ovocitos que serán desovados en la presente temporada, es decir, aquellos que se encuentran en proceso de vitelogénesis, se desarrollan sincrónicamente. En los Notothenioidei, el desarrollo sincrónico de los ovocitos ha sido también observado por Duhamel *et al.* (1993) en las familias Nototheniidae, Artedidraconidae, Bathydraconidae y Channichthyidae.

En el caso de Notothenioidei, según las observaciones realizadas en el presente estudio (ver gráficos del apartado

Madurez gonadal, en el capítulo de Resultados) y aquellas reportadas por diversos estudios (Shandikov y Faleeva, 1992; Duhamel *et al.*, 1993, entre otros), los ovarios pertenecerían a la categoría de grupos sincrónicos.

Otro aspecto importante para caracterizar la estrategia reproductiva de una especie es cómo se produce el reclutamiento de los ovocitos. Entre los teleósteos con ovarios de tipo grupos sincrónicos, existen muchas variantes en cuanto a estrategias de reclutamiento (Wallace y Selman, 1981; de Vlaming, 1983). Everson (1970) y Kock y Kellerman (1991) sugieren que, en Notothenioidei, los ovocitos previtelogénicos y aquellos en las primeras etapas de vitelogénesis, conforman el "stock" de reserva para la siguiente temporada reproductiva.

Un hecho que llama la atención en los ovarios maduros de la muestra estudiada (Etapa IV de Madurez Gonadal), es que en la distribución de ovocitos se observa un hiato entre la cohorte en desarrollo y aquellos ovocitos vitelogénicos, es decir, casi no se observan ovocitos en las primeras etapas de vitelogénesis (etapas VI y VII), como puede apreciarse en la Tabla VIII. Esto indicaría que los ovocitos menos desarrollados no son incorporados a la cohorte de ovocitos vitelogénicos que serán desovados en la presente temporada reproductiva.

De esta manera, dadas las observaciones realizadas en el presente estudio, la cohorte menos desarrollada, siempre presente en el ovario, está compuesta por ovocitos previtelogénicos y aquellos en las etapas ACI y ACII. Este grupo de ovocitos conformaría el "stock" de reserva para la siguiente puesta. Estas observaciones no coinciden con lo

expuesto por otros autores, que en diversos estudios sobre la reproducción de Notothenioidei (Everson, 1970, 1984, 1994; Kock y Kellerman, 1991) sostienen que existen dos grupos diferenciados de ovocitos vitelogénicos en el ovario maduro. Según estos autores la presencia de ovocitos vitelogénicos es constante a lo largo de todo el período reproductivo, y la vitelogénesis tendría lugar durante la mayor parte del año en ambos grupos de ovocitos

La vitelogénesis comprende el período del desarrollo ovárico en el que las proteínas extraováricas son captadas, procesadas y empaquetadas en el ovocito. En la mayoría de los teleósteos un precursor derivado del plasma hepático, la vitelogenina, es el principal precursor del vitelo. La duración de este proceso depende, en gran medida, del patrón de desarrollo ovárico (Wallace y Selman, 1981; Tyler y Sumpter, 1996).

Everson (1977, 1984) sugiere que el desarrollo de los ovocitos maduros, es decir el proceso de vitelogénesis, en Notothenioidei dura dos años. La hipótesis de que el desarrollo de los ovocitos dura más de un año se ve sustentada por las diferencias encontradas entre la talla de primera madurez y la talla del primer desove. Por ejemplo, estas diferencias reflejan un año de crecimiento en *Pleuragramma antarcticum* (Nototheniidae) (Hubold y Tomo, 1989) y probablemente también en otras especies relacionadas; es decir que las hembras no desovarían el año en que alcanzan la madurez sexual (Duhamel *et al.*, 1993; Everson, 1994).

Según estos autores, el proceso de vitelogénesis en los peces antárticos, aunque de mayor duración comparado con especies de aguas templadas (Everson, 1977; Si'yanova, 1981; Duhamel *et al.*, 1993; Fusco *et al.*, 1997), tiene distinta duración según las distintas especies. En el caso de *Champscephalus gunnari* el proceso de vitelogénesis se completa en menos de un año, en *Champscephalus aceratus* tarda alrededor de dos años (Everson *et al.*, 1996) y en *Notothenia coriiceps* podría durar hasta 3-4 años (Everson, 1994). El proceso de vitelogénesis puede realizarse durante la mayor parte del año en ambas cohortes, a pesar de que la mayor cantidad se incorpore en los ovocitos de mayor talla durante los meses previos al desove (Everson, 1977). Según Everson (1984) la cohorte de ovocitos de reserva sería la destinada a llegar al completo desarrollo cuando las condiciones fueran favorables; y podría existir un vínculo con la estacionalidad ambiental que permitiría esta acumulación más rápida justo antes del desove. En sustento de esta interpretación, Kock y Kellerman (1991) observaron que en algunas especies, como *Notothenia rossii* y *Gobionotothen gibberifrons*, la última etapa de maduración tuvo lugar cuando existió disponibilidad de alimento.

Una rápida acumulación de vitelo en los meses previos al desove, así como la estacionalidad de dicho proceso y su vinculación a fenómenos ambientales es común a muchas especies de peces (de Vlaming, 1983; Jobling, 1995; Nash, 1998), no es una característica única de la ictiofauna antártica. No está muy claro cuál sería la ventaja adaptativa en que la acumulación de vitelo dure más de un año. Al contrario,

parece costoso, desde un punto de vista energético, para especies que viven en ambientes con marcada estacionalidad.

La ovulación y el desove son dos sucesos distintos y están controlados por mecanismos diferentes. Muchas veces es difícil distinguir si los huevos de una puesta corresponden a un único suceso de ovulación o son producto de ovulaciones múltiples (de Vlaming, 1983). También es engañosa la terminología utilizada para describir los tipos de desove; por ejemplo, desove fraccionado y desove múltiple se utilizan frecuentemente como sinónimos. El concepto de desove múltiple se aplica generalmente a especies en las cuales la hembra desova más de una vez en la temporada reproductiva. En cambio el término de desove fraccionado se refiere a especies que desovan porciones de una misma cohorte a intervalos relativamente cortos (de Valming, 1983).

Everson (1970) sugiere que la presencia constante de ovocitos vitelogénicos en los ovarios, permite desoves anuales a pesar de que la vitelogénesis dure más de un año. Duhamel *et al.* (1993) también sugiere que los desoves serían anuales; añadiendo que, dada la presencia de una sola generación de ovocitos del mismo tamaño y la existencia de una marcada diferencia en cuanto al grado de desarrollo entre las cohortes, probablemente los huevos sean liberados de una sola vez. Asimismo, en la recopilación acerca de la reproducción en *Notothenioidei* realizada por Kock y Kellerman (1991) se indica que la puesta es única y que la temporada de desove, para la mayoría de las especies, tiene lugar durante un breve período, de 2 a 4 semanas. Asimismo, en *Champscephalus aceratus* y

posiblemente *C. gunnari* el período de desove podría extenderse a varios meses (Kock *et al.*, 2000), y Faleeva y Gerasimchuk (1990) proponen un período de desove en un período extendido para *Pleuragramma antarcticum*.

No obstante, los datos obtenidos en el presente estudio no permiten aseverar dichas conjeturas. En las especies estudiadas la puesta involucraría solamente al grupo de ovocitos más desarrollados. Sin embargo, la distribución de frecuencias de ovocitos en los ovarios no parece indicar una puesta única. Dada la presencia conjunta, en ovarios maduros, de ovocitos vitelogénicos (VIII) y folículos post-ovulatorios (POF), como es el caso de *A. orianae* y *G. australis*, es posible que estas especies realicen una puesta fraccionada. En lo referente a la duración del período de puesta, el reducido rango de tallas de los ovocitos vitelogénicos, permite suponer un período de desove acotado en el tiempo.

En definitiva, los ejemplares estudiados muestran las características generales ya descritas para Notothenioidae: una baja fecundidad, huevos de gran tamaño y con abundante vitelo. En cuanto al proceso de reclutamiento de los ovocitos, se pueden clasificar a los ovarios como grupo sincrónicos, dada la presencia constante en los ovarios, de dos generaciones de ovocitos en distinto grado de desarrollo. Sin embargo, en cuanto a las hipótesis de una vitelogénesis prolongada, las observaciones realizadas en el presente estudio no lo confirman.

1.3 *Caracterización de la ovogénesis*

Durante la Fase de Crecimiento Primario, muchos teleósteos presentan en los ovocitos grandes agregaciones de material basófilo en la región de citoplasma que rodea al núcleo (Guraya, 1963; Wallace y Selman, 1981). Estas agregaciones, llamadas cuerpos de Balbiani, parecen provenir del núcleo y contener ribonucleoprotínas (Guraya, 1963). A pesar de que los cuerpos de Balbiani se conocen desde hace décadas, su función no ha sido esclarecida. Algunos estudios sugieren que los cuerpos de Balbiani actuarían como centros para la formación, multiplicación y acumulación de materiales necesarios en las etapas previas a la acumulación de vitelo (Guraya, 1979).

Aunque Fusco *et al.* (1997) y Motta (1999) describen la presencia de cuerpos de Balbiani en algunos representantes de las familias Nototheniidae y Channichthyidae, y Shandikov y Faleeva (1992) encontraron que ciertas estructuras circumnucleares eran frecuentes en los ovocitos de Notothenioidei, en las especies estudiadas aquí no se han observado este tipo de estructuras. No obstante, se ha observado una zona perinuclear basófila, de diferente afinidad y apariencia que el resto del citoplasma, en los comienzos de la Fase de Crecimiento Secundario (Lámina 4 B,C). Según Casadevall *et al.* (1993), en su trabajo en Ophidiiformes, en estas zonas tienen lugar fenómenos de extrusión nuclear (salida de ARNm y ARNr) relacionados con la síntesis de reservas citoplasmáticas durante la vitelogénesis.

Los alvéolos corticales son las primeras estructuras citoplasmáticas distinguibles con el microscopio óptico (Wallace y Selman, 1981; Selman y Wallace, 1989); estas estructuras contienen mucopolisacáridos y proteínas. Durante la fertilización, los alvéolos corticales vuelcan su contenido al espacio perivitelino, lo que provoca un endurecimiento de las envolturas del ovocito luego de la ovulación, y evitan la poliespermia (Guraya *et al.*, 1975; Tyler y Sumpter, 1996). Varios estudios comparativos revelan que la formación inicial de alvéolos corticales en la zona periférica del ovocito es característica de Cottoidei, Clupeidae, Cyprinidae, Sauridae, Coregonidae, Gadidae y Nototheniidae (Butskaya y Faleeva, 1987; Zubina, 1996), aunque los patrones de formación de estas estructuras son similares en la mayoría de las especies (Wallace y Selman, 1981; de Vlaming, 1983).

La fase que contiene más información, en cuanto a la caracterización de los patrones de formación de las distintas estructuras celulares, es la Fase de Crecimiento Secundario, incluyendo las etapas de formación de AC, y el comienzo de la vitelogénesis. El análisis histológico de los cambios morfológicos en los ovocitos de las especies estudiadas demostró un patrón similar en cuanto al orden y dirección de la formación de las diversas estructuras en el citoplasma (i.e: alvéolos corticales, gránulos de vitelo). En los ovocitos de todas las especies estudiadas los alvéolos corticales aparecen en la zona periférica de la célula, formando una corona de 3-4 hileras que, debido al aumento en tamaño y número, gradualmente ocupan todo el ovocito, siguiendo una dirección

centrípeta. Butskaya y Faleeva (1987) encontraron, para diferentes especies de la familia Nototheniidae, patrones similares a los descritos anteriormente.

En concordancia con otros estudios realizados en Notothenioidei (para más detalles consultar Everson, 1984; Kock, 1985; Kock y Kellerman, 1991) no se observó en ningún caso la presencia de gotas lipídicas en los ovocitos. Estas evidencias sumadas al espesor del corion y la abundancia del vitelo, indicarían que los ovocitos son depositados en el fondo (demersales) o que flotan libremente en las proximidades del sustrato (bentopelágicos). Esto, según Kock (1985), los protegería de la baja salinidad de las aguas superficiales y de la destrucción por deriva o por el hielo de la superficie.

1.4 *Madurez sexual*

La escala de madurez gonadal de cinco etapas utilizada en el presente estudio es equivalente a la formulada para las familias Nototheniidae y Channichthyidae por Everson (1977) y Kock y Kellerman (1991). Para clasificar a los ejemplares en el presente trabajo se hace referencia a la madurez gonadal, indicando en qué estadio se hallan los ejemplares, más allá del hecho que sean desovantes por primera vez o ya hayan desovado anteriormente. Este criterio es el que parece más adecuado, para evitar confusiones.

El término madurez se utiliza con cierta ambigüedad para denotar dos estadios diferentes del ciclo de vida: la madurez

sexual, muchas veces llamada edad o talla de primera madurez, que se alcanza una sola vez en la vida, y la madurez de desove generalmente alcanzada una vez por temporada reproductiva. Por ejemplo, la diferencia entre la talla de primera madurez y la talla del primer desove, refleja un año de crecimiento en *Pleurogramma antarcticum* y probablemente en otras especies (Duhamel *et al.*, 1993). Para clasificar a un individuo como sexualmente maduro, diversos autores siguen diferentes criterios (para más detalles consultar Kock y Kellerman, 1991) y esta confusión de términos y criterios lleva a errores a la hora de comparar las tallas dadas en diferentes estudios.

Se considera a las especies del suborden Notothenioidei como longevas, con desarrollo lento y que alcanzan la madurez sexual a edades tardías (Kock y Kellerman, 1991). Como se ha comentado anteriormente, las especies de pequeña talla dominan la ictiofauna antártica, y éstas, por ejemplo *Notothenia larseni* y *Trematomus hansonii*, muestran edades máximas de 10 años. En el caso de *Harpagifer bispinis*, otra de las especies encuadradas dentro de las de pequeña talla, la edad máxima ha sido estimada en 9 años (Daniels, 1978). En cambio *Dissostichus eleginoides*, una de las especies que presenta las mayores tallas, alcanza una edad comprendida entre los 20 y 22 años. En el caso de algunos representantes de la familia Channichthyidae, como *Champscephalus aceratus*, *C. gunnari* y *Pseudochaenichthys geogianus*, las edades máximas se hallan entre los 13 y los 15 años (Kock, 1985). La edad de primera madurez sexual, en la mayoría de las especies costeras principalmente Nototheniidae y Channichthyidae, es alcanzada entre los 5 y 7 años (Kock,

1985). La primera madurez sexual se da con una talla de entre el 55 y el 80% de la máxima que alcanza la especie, según Kock y Kellerman (1991) y Kock y Everson (1998); y entre el 60 y el 75% de la misma según Duhamel *et al.* (1993). La talla del primer desove (con relación a la talla de primera madurez) es similar en todas las poblaciones (Kock y Kellerman, 1991).

2. Familia Artedidraconidae

2.1 *Artedidraco orianae*

No hay información contrastable acerca de las particularidades de los distintos estadios de la ovogénesis en *Artedidraco orianae*, en la literatura. En el presente trabajo, se ha estudiado cada una de las etapas y no se ha observado ninguna característica distintiva con respecto a las demás especies. Por ejemplo, la estructura interna del ovocito en las diferentes etapas analizadas es similar al resto de las especies estudiadas.

Se han observado procesos de atresia, tanto en estadios vitelogénicos como en previtelogénicos. Este no es un hecho poco común, dado que según Hunter y Macewicz (1985) y Rideout *et al.* (2000), aunque los procesos de atresia están asociados a la fase posterior al desove, ocasionalmente afectan a ovocitos durante la maduración, en las diferentes etapas de desarrollo. Una de las explicaciones a este suceso es que la presencia de ovocitos atrésicos en ovarios inmaduros, pueda estar indicando sucesos de estrés ambiental (Ball, 1960 en Wallace y Selman, 1981).

Se ha observado una clara diferencia entre los ovocitos en desarrollo y aquellos vitelogénicos, es decir existe un hiato entre ambas cohortes. La separación de las cohortes se debe a la ausencia, en los ovarios maduros, de ovocitos en los primeros estadios de vitelogénesis.

Con respecto a la madurez de los ovarios, establecida a partir de la distribución de los ovocitos en las distintas etapas,

la dificultad para establecer las diferencias entre ovarios en fase II y V se debe a la rápida absorción de los POF.

Los ejemplares estudiados en el presente trabajo fueron capturados en el mes de febrero, en la Bahía Halley y en el Cabo Noruega, y la mitad de ellos se encontraron en fases IV y V de madurez gonadal lo que señalaría que la puesta podría producirse durante el verano austral (Tablas XV, XVI). Según Ekau (1991), las poblaciones de *Artedidraco shackletoni* y *A. loennbergi* de la Bahía Gould y sur de Vestkapp (Mar de Weddell) desovan a fines de primavera - principios de verano. Se han encontrado similares resultados para *A. scottsbergi* en la misma región y el único ejemplar estudiado de *A. oriana*e (140 mm LT) estaba en fase V durante el verano austral (Duhamel *et al.*, 1993). Los resultados presentados en esta memoria, conjuntamente con lo citado previamente, estarían indicando que las especies de este género tienen puesta estival en el Mar de Weddell (Figura 53).

En su trabajo sobre reproducción de peces colectados en el Mar de Weddell durante el verano austral, Duhamel *et al.* (1993) reportan que un individuo de *A. oriana*e con talla de 140 mm se encontraba en fase de descanso (V). La talla de primera madurez de *A. oriana*e no ha sido aún establecida. Los individuos que estaban en fase III y IV de madurez gonadal, presentaron tallas (LT) entre 132 y 155 mm. Estos resultados indicarían que la talla de primera madurez sería alcanzada a partir de 130 mm.

La fecundidad absoluta estuvo comprendida entre 206 y 482 huevos por hembra. Otras especies de este género tienen

una fecundidad absoluta similar (Ekau, 1991; Duhamel *et al.*, 1993). Esta baja fecundidad absoluta podría estar indicando la existencia de cuidados parentales. Este tipo de comportamiento se ha observado en varias especies del género *Harpagifer* (Daniels, 1978; 1979) que ocupan nichos ecológicos subantárticos similares a los ocupados por *A. orianae* en regiones antárticas (Duhamel *et al.*, 1993). En relación a esto, también se han descrito cuidados parentales en representantes de la familia Zoarcidae de la Patagonia (Gosztonyi, 1984; Matallanas *et al.*, 1991).

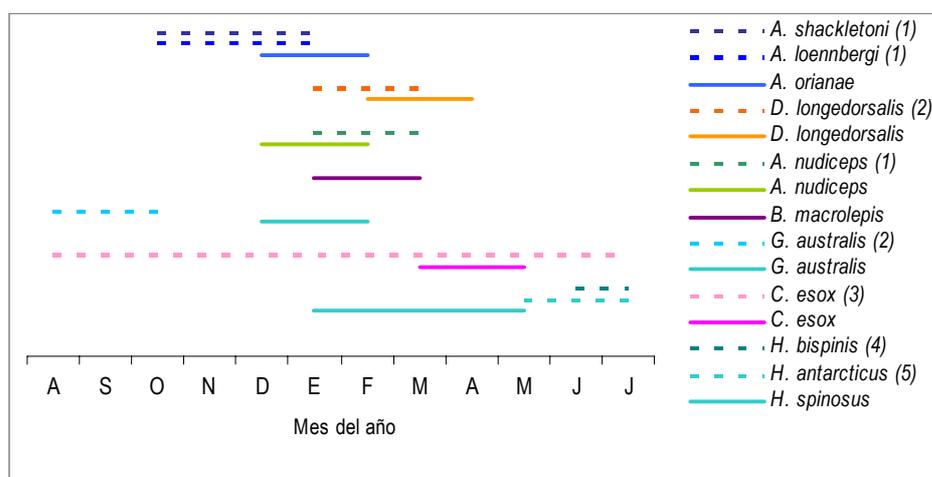


Figura 53: Períodos de desove estimados para las distintas especies estudiadas en el presente trabajo (línea continua), comparadas con aquellas que figuran en la literatura (línea punteada). (1) Ekau, 1991- Mar de Weddell; (2) Duhamel *et al.*, 1993 - Mar de Weddell; (3) Calvo *et al.*, 1999 - Canal de Beagle; (4) Daniels, 1978 - Arthur Harbor (Península Antártica); (5) White y Burren, 1992 - Islas Orcadas del Sur.

2.2 *Dolloidraco longedorsalis*

Los ejemplares de *Dolloidraco longedorsalis* estudiados estaban en fases de madurez III a V, en el mes de febrero en la Bahía Halley (Mar de Weddell), lo que indica que la puesta se produciría durante el verano austral (Tablas XV, XVI). Esto coincide con lo expuesto por Duhamel *et al.* (1993), que sobre la base de las variaciones del índice gonadosomático (GSI), establece un período de desove a fines de verano en el Mar de Weddell (Figura 53).

La talla de primera madurez para esta especie está establecida a partir de los 106 mm LT (Duhamel *et al.*, 1993); Kock y Kellerman (1991) sitúan esta talla alrededor del 80% de la talla máxima, que es de 137 mm (Eakin, 1990). De esta manera, los ejemplares analizados en el presente estudio que se hallaron en fase III presentando tallas entre los 112 y 118 mm, es probable que ya hubieran desovado en años anteriores.

En el caso de los especímenes en fase IV de maduración gonadal, la cohorte de ovocitos que representa el stock de reserva se diferencia claramente de los ovocitos a punto de ser desovados (Figura 38). El desarrollo de los ovocitos a lo largo de todo el proceso de ovogénesis no presentó ninguna particularidad distintiva.

2.3 *Pogonophryne marmorata*

Los ejemplares de *Pogonophryne marmorata* estudiados eran inmaduros, es decir que sólo pudieron estudiarse las primeras etapas de la ovogénesis. Éstas mostraron el patrón general del resto de las especies estudiadas. Los ejemplares fueron capturados en la Bahía de Halley en el mes de febrero (Tabla XV), y aunque no hay estudios realizados sobre esta especie, otras del género tales como *P. mentella* y *P. scotti*, son consideradas desovantes invernales en el Mar de Weddell (Duhamel *et al.*, 1993).

En cuanto a la distribución de los ovocitos en el ovario, fue la única especie estudiada en la que no se evidenciaron diferencias significativas a lo largo del eje antero-posterior. Esto podría estar relacionado con el grado de madurez que presentaron los especímenes estudiados, al tratarse de ejemplares inmaduros, no se detectaría una estratificación de los ovocitos en los distintos estadios.

Las diferencias en cuanto a la distribución topográfica de los ovocitos en el ovario, influye tanto en las consideraciones teóricas como prácticas. Con respecto a la discusión teórica, podría establecerse una clasificación en base a la estratificación de los ovocitos de distinto grado de desarrollo en los ovarios según la fase de madurez gonadal. En lo concerniente a aspectos prácticos, si el diseño experimental no tiene en cuenta la estratificación de los ovocitos en distintas etapas en el ovario, puede llevar a errores en la interpretación de los resultados.

3. Familia Bathydraconidae

La temporada de desove de varias especies de esta familia por ejemplo, *Racovitzia glacialis*, *Gerlachea australis* y *Bathydraco marri*, tiene lugar entre el otoño y principios de la primavera austral, en el mar de Weddell (Duhamel *et al.*, 1993). La fecundidad absoluta de los representantes de esta familia está comprendida entre 1.000 y 2.000 huevos (Permitin, 1973; Ekau, 1991).

3.1 *Akarotaxis nudiceps*

Los ejemplares de *Akarotaxis nudiceps* estudiados fueron capturados en Cabo Noruega, Mar de Weddell, durante los meses de enero y febrero. Presentaron estadios de madurez gonadal II y V (Tablas XV, XVI). Según Everson *et al.* (1996) cualquier ejemplar en fase II puede ser tanto juvenil inmaduro como sexualmente maduro. La talla máxima para esta especie está establecida en los 130 mm (Gon, 1990). Considerando que los folículos post-ovulatorios son difíciles de observar dada su rápida absorción, y teniendo en cuenta la talla de los ejemplares estudiados (120 y 127 mm LT) puede asumirse que ambos estuvieran en periodo de post-puesta. Ekau (1991) estima que la temporada de desove de *A. nudiceps* en el Mar de Weddell, es durante el verano. Esto coincidiría con la hipótesis de individuos en post-puesta y la consiguiente temporada estival de desove para *A. nudiceps* (Figura 53).

Con respecto al desarrollo de los ovocitos, sólo se pudieron estudiar las primeras fases de la ovogénesis. Se han observado ovocitos en procesos de atresia, y aunque suelen ser más frecuentes en ovarios más desarrollados, no es un fenómeno aislado en teleósteos (Hunter y Macewicz, 1985; Rideout *et al.*, 2000).

3.2 *Bathyraco macrolepis*

Los ejemplares estudiados fueron capturados en Bahía Halley y Cabo Noruega, durante el mes de febrero. Acerca de *Bathyraco macrolepis*, existe muy poca información en la literatura.

Los especímenes presentaron estadios de maduración I, II y IV (Tablas XV, XVI). Cualquiera de ellos en etapa II, puede ser tanto juvenil inmaduro como sexualmente maduro, pero es improbable que desove durante la temporada en que fue capturado (Everson *et al.*, 1996). Teniendo en cuenta los ejemplares en fase de maduración (IV) se podría suponer una época de desove durante el verano austral (Figura 53).

Los ovarios de los especímenes en estadio IV presentaron dos cohortes de ovocitos bien diferenciadas: ovocitos en las etapas NC, PN y ACI, que representarían el grupo de reserva para la próxima puesta y ovocitos en etapas VIII y Mad, que serían los desovados en la presente temporada.

Dado el bajo número de ejemplares analizados no pudo establecerse la talla de primera madurez, pero los de tallas

comprendidas entre 271 y 284 mm estaban en estadio IV y el único individuo considerado inmaduro medía 249 mm.

3.3 *Gerlachea australis*

Los ejemplares estudiados fueron colectados en la Bahía de Halley (Mar de Weddell) durante los meses de enero y febrero.

El análisis de la madurez gonadal dio como resultados que la mayoría de los ejemplares se encontraban en estadio IV (entre 228 y 236 mm) y uno de los ejemplares presentó estadio II y dada su talla (200 mm) se lo consideró inmaduro (Tablas XV, XVI).

En base al tamaño de los ovocitos, Duhamel *et al.* (1993) ha propuesto que el desove de esta especie tendría lugar a fines del invierno o principios de primavera. Sin embargo, los resultados obtenidos en el presente estudio permiten inferir una época de puesta más tardía, hacia principios de verano (Figura 53). Kellerman (1990) estima que la época de eclosión de las larvas de esta especie es a fines del invierno - principios de primavera. Como el tiempo de incubación se estima en 3 a 5 meses (Kock, 1985; Kock y Kellerman, 1991), se corroboraría la hipótesis, sobre la base de los resultados del presente trabajo, de un desove estival.

Con respecto a la fecundidad, los análisis realizados (F.a. entre 461 y 716) situarían a esta especie entre las de baja fecundidad, el único dato contrastable es el citado por Duhamel

et al. (1993), basándose en un solo individuo de (LT = 245 mm) que da como fecundidad absoluta 1.143.

Dado el bajo número de ejemplares estudiados no pudo establecerse la talla de primera madurez, pero los de tallas comprendidas entre 228 y 236 mm de LT estaban en el estadio IV.

4. Familia Channichthyidae

Los peces de hielo presentan varias características únicas, y generalmente se los denomina de sangre blanca debido a la falta de hemoglobina. Hay varios estudios sobre la reproducción de algunos representantes de esta familia (Permitin, 1973; Lyubimova, 1979; Kock, 1989; Shandikov y Faleeva, 1992), principalmente de *Champocephalus gunnari*, dada su importancia comercial. Según Everson *et al.* (1996) el crecimiento de los ovocitos es sincrónico y éstos son desovados una sola vez al año.

La temporada de desove varía según la localidad (Kock, 1989) y, en común con otros muchos teleósteos, los ejemplares que se reproducen por primera vez desovan más tarde que aquellos que ya lo han hecho otras veces (Lisovenko y Sil'ynova, 1979). La temporada de desove de diversas especies de esta familia, en el Mar de Weddell, está comprendida entre el verano y principios de otoño (Duhamel *et al.*, 1993).

Cabe destacar que dentro de esta familia existe una especie, *Champocephalus esox*, de distribución restringida a la Provincia Magallánica, cuyas características reproductivas han sido estudiadas por Calvo *et al.* (1999).

4.1 *Champscephalus esox*

Los ejemplares de *Champscephalus esox* estudiados fueron capturados en el Canal de Beagle y el Cabo de Hornos, durante el mes de marzo. Presentaron estadios de madurez gonadal II (TL entre 186 y 205 mm), IV (TL entre 283 y 296 mm) y V (TL= 371 mm). En este caso, teniendo en cuenta las tallas, no hubo dudas al separar juveniles de aquellos en etapa de reposo; los ejemplares en estadio II se consideraron juveniles (Tabla XV).

En el caso de los ejemplares estudiados, aquellos en etapas de madurez IV, estarían a punto de desovar, indicando una temporada de desove durante el otoño austral. Sin embargo, según Calvo *et al.* (1999) la población de *C. esox* del Canal del Beagle presenta una temporada de desove extendida a lo largo del año, con una sola puesta anual (Figura 53). Esto muestra una clara diferencia de lo que ocurre en otros representantes del suborden; la mayoría de las especies de la familia Channichthyidae, y en general todos los Notothenioidei, presentan temporadas de desove de menos de cuatro meses (Kock, 1985; North y White, 1987). Esto se debe a las diferentes condiciones ambientales en uno y otro hábitat.

Se encontró una clara separación entre los ovocitos vitelogénicos y aquellos en etapas tempranas de desarrollo (ovocitos en etapas NC, PN y AC), llamados ovocitos de reserva o stock de reserva. Según Calvo *et al.* (1999) esta clara separación se debe a los procesos de atresia que tienen lugar en los ovocitos en desarrollo, aunque no está muy claro a que se debe esta suposición. Teniendo en cuenta la separación tan

marcada de ambos grupos de ovocitos, la ausencia de ovocitos en estadios tempranos de vitelogénesis, y la presencia de POF en ovarios sin ovocitos vitelogénicos, una puesta única durante la temporada de desove parecería ser la hipótesis más razonable.

En la familia Channichthyidae la fecundidad es relativamente baja, generalmente no excede los 35.000 huevos (Kock *et al.*, 1985; Kock y Kellerman, 1991) y está relacionada con la talla (Kock, 1979). En el presente trabajo sobre *C. esox*, la fecundidad absoluta estuvo comprendida entre 8.827 y 9.159 huevos, resultados que se asemejan a los encontrados por Calvo *et al* (1999).

4.1 *Cryodraco antarcticus*

Los ejemplares de *Cryodraco antarcticus* estudiados en el presente trabajo fueron capturados en Cabo Noruega (Mar de Weddell) durante el mes de febrero (Tabla XV).

Ninguno de ellos presentó ovocitos vitelogénicos, es decir que no se pudieron estudiar todas las etapas de la ovogénesis. La mayoría de los ejemplares se hallaron en estadio II de desarrollo gonadal, y como la talla de primera madurez no está establecida para esta especie, es muy difícil aventurar si dichos ejemplares son inmaduros o ya desovaron alguna vez. Sin embargo, en un estudio realizado por Kock y Jones (2002) el ejemplar maduro más pequeño presentó una

talla de 460 mm, por lo que se podría conjeturar que los ejemplares estudiados aquí, dada su talla, son inmaduros.

Un detalle que merece la pena señalar es que los ovocitos en ACII presentaron una apariencia diferente del resto. La mayoría de los ovocitos en esta etapa presentó en la región periférica, por fuera de los alvéolos corticales, una banda de citoplasma más o menos liso (Lámina 8 D,E,F). Esta banda levemente basófila se muestra acotada entre una región muy estrecha con estriaciones muy evidentes hacia el interior y la zona radiata hacia el exterior. Se puede conjeturar que esta estructura posea alguna función aislante o protectora o, dado que otros representantes de esta familia tienen desoves batipelágicos (Lyubimova, 1979), podría estar relacionada con la flotabilidad de los huevos. Sin embargo, no se ha encontrado una explicación convincente para la apariencia de estos ovocitos.

5. Familia Harpagiferidae

El uso de nidos para la incubación de los huevos, por parte de *Harpagifer*, fue descrito por primera vez por Marshall (1964), posteriormente este tipo de comportamiento fue reportado detalladamente en otros estudios, enfocados a distintas especies de este género (Daniels, 1978, 1983; White y Burren, 1992). La temporada de desove para algunos representantes de esta familia, como es el caso de *H. antarcticus*, tiene lugar a durante el invierno austral (White y Burren, 1992).

5.1 *Harpagifer spinosus*

Los ejemplares de *Harpagifer spinosus* estudiados fueron capturados en las Islas Crozet, durante los meses de febrero y abril.

La mayoría de los ejemplares capturados durante el mes de abril presentaron estadio de madurez gonadal IV, de modo que estarían prontos a desovar. Aquellos capturados en el mes de febrero, en cambio, mostraron estadio de madurez gonadal III, con numerosa presencia de POF (Tablas XV, XVI).

En los ejemplares capturados en febrero, la presencia simultánea en el ovario de POF y de ovocitos en etapas vitelogénicas, sugiere que la puesta podría realizarse de forma fraccionada. Además teniendo en cuenta que en el mes de abril se encontraron ejemplares próximos a desovar, se podría

conjeturar que la temporada de desove de *H. spinosus* se extiende por un período de varios meses, de enero a abril o mayo.

La duración estimada del período de puesta muestra ciertas diferencias con lo observado en otras localidades, en otras especies de este género (Figura 53). Por ejemplo, la época de desove en las poblaciones de *Harpagifer antarcticus* de las Islas Orcadas del Sur, está comprendida entre los meses de mayo y julio (White y Burren, 1992) y la de *H. bispinis*, en Arthur Harbor (Península Antártica) tiene lugar en junio (Daniels, 1978). Aunque North y White (1987) detallan una época de desove que abarca todo el año para *H. bispinis*. Igualmente, la diferencia entre localidades con respecto a los períodos de desove es un fenómeno corriente en la fauna íctica antártica (Kock y Kellerman, 1991).

El recuento de los ovocitos maduros, en ovarios prontos a desovar, dio como resultado una fecundidad absoluta comprendida entre 743 y 1.504 ovocitos, con un promedio de 1.218. No hay datos disponibles al respecto en la literatura para *H. spinosus*, pero en *H. antarcticus* la fecundidad absoluta está comprendida entre 1.113 y 1.522 (White y Burren, 1992).

La fecundidad de esta especie se puede considerar intermedia, entre las especies que ponen gran cantidad de huevos muy pequeños y aquellas que desovan sólo unas centenas de huevos de gran tamaño, como es el caso de *A. orianae*. Dada la baja fecundidad y el tamaño de los ovocitos (consultar Apéndice II), se puede relacionar dichas características con el desarrollo de cuidados parentales. Los

comportamientos de cuidados parentales que manifiestan los representantes de esta familia se caracterizan por la construcción de nidos en el sustrato (Daniels, 1978) y, coincidiendo con los resultados obtenidos en el presente trabajo, según Jobling (1995) las especies de peces que construyen nidos presentan, en general, una fecundidad moderada. Este tipo de comportamiento tiene ventajas selectivas entre las especies que desovan relativamente pocos huevos, ya que ofrece protección contra los depredadores y evitan la contaminación por diversos agentes infecciosos (White y Burren, 1992).

El cuidado parental ha sido descrito en poblaciones de *H.bispinis* de Arthur Harbor, en la Península Antártica (Daniels 1978, 1983) y también en poblaciones de *H.antarcticus* de las Islas Orcadas del Sur (White y Burren, 1992), tanto la hembra como el macho cuidan de los huevos. Depositán los huevos en nidos, que son construidos generalmente sobre el fondo marino o en cavidades, bajo rocas (Daniels, 1978, 1983; White y Burren, 1992).

Con respecto a las tallas de los ovocitos observadas en *H. spinosus*, éstas son similares a las reportadas por Daniels (1978) para *H. bispinis* y menores que las observadas por White y Burren (1992) en *H. antarcticus*. Estas diferencias, además de una posible variación interespecífica, podrían tener una explicación en errores de muestreo, tal como señalan White y Burren (1992) refiriéndose a las observaciones de Daniels (1978).

6. Estrategias reproductivas

La mayoría de los teleósteos manifiestan ritmos reproductivos anuales y en muchos casos éstos están sincronizados o controlados por factores ambientales. Por ejemplo, un fotoperíodo corto estimula el comienzo de la ovogénesis en *Enneacanthus obesus* (Centrarchidae) (de Vlaming, 1983), en cambio, en otras especies la estimulación sucede cuando el fotoperíodo se alarga, como es el caso de *Cyprinus carpio* (Cyprinidae) (Jobling, 1995).

El Océano Austral es muy estable en cuanto a la temperatura, pero muestra una marcada estacionalidad con respecto a la radiación solar y los ciclos de producción. Estas características han hecho suponer que los organismos marinos antárticos tienen tasas de crecimiento bajas y estacionales (Clarke, 1988). No obstante los mecanismos por los cuales las bajas temperaturas y la disponibilidad de alimento se combinan para influenciar o controlar el crecimiento no son claras (Clarke y Johnston, 1996).

Según algunos autores (e.g. White, 1977), los ciclos reproductivos parecen estar altamente ligados al ciclo de producción del océano Austral, de modo que las primeras etapas de desarrollo de los organismos tengan lugar durante el período de producción más elevada. Asimismo, es de esperar que el ciclo estacional de producción dicte las épocas de desove y por lo tanto el tiempo de eclosión de las larvas, dado que éstas se alimentan principalmente del plancton (North y White, 1987). Siguiendo este criterio se esperaría que las especies

desoven durante el invierno austral para que sus larvas tengan alta disponibilidad de alimento al eclosionar, en primavera o verano (Yefremenko, 1983); teniendo en cuenta que el pico de abundancia del zooplancton se da durante el verano austral, entre los meses de noviembre y febrero (Marshall, 1953; Everson, 1984; North y White, 1987).

Los ciclos reproductivos de algunas especies como es el caso de *Notothenia angustifrons*, están asociados a los picos de producción del plancton (North y White, 1987). Sin embargo, algunas de las especies antárticas parecen desviarse de este criterio (Figura 53), como es el caso de aquellas en que la eclosión se produce en otoño, por ejemplo *D. longedorsalis*. El desacoplamiento de los ciclos reproductivos con las fluctuaciones temporales de la producción primaria podría representar una ventaja evolutiva para algunas especies, dado que su éxito reproductivo constituiría un suceso independiente de las variaciones anuales de aquella (North y White, 1987). Por ejemplo, la competencia interespecífica se vería reducida por la segregación trófica de las distintas etapas larvarias y por la separación temporal de los períodos de eclosión (North, 1991, 2001).

En el caso de los adultos el ciclo reproductivo puede no estar severamente restringido por las condiciones alimentarias, pero está condicionado a producir larvas que sean lo suficientemente grandes para alimentarse del microzooplancton que es abundante durante la primavera (Kock, 1985; North y White, 1987).

Según Kock y Kellerman (1991) se pueden diferenciar tres estrategias reproductivas entre las especies que habitan las regiones costeras de la Antártida. El primer grupo incluye a las especies que desovan pocos huevos de gran tamaño, esto implica que las larvas tendrán mayor tamaño al eclosionar y un grado de desarrollo más avanzado. El gran tamaño de las larvas se traduce en un menor requerimiento de alimento (Marshall, 1953), mayores probabilidades de nadar y menor competencia intraespecífica. En estas especies el desarrollo larvario sería independiente del ciclo estacional de la producción de zooplancton. La época de desove de este grupo tendría lugar entre verano y fines de otoño (North, 2001). El segundo grupo lo conformarían aquellas especies que desovan un mayor número de pequeños huevos, generalmente entre otoño e invierno. La eclosión tendría lugar durante la primavera, resultando en pequeñas larvas pelágicas (North, 2001); las mismas presentan menor grado de desarrollo al eclosionar y son vulnerables a efectos denso-dependientes. A pesar de que la mortalidad de estas larvas es mayor, esto se ve compensado por una mayor fecundidad. Por último, el tercer caso agruparía a las especies que desovan un gran número de pequeños huevos, entre el invierno y la primavera austral; las larvas de estas especies eclosionarían durante la primavera y el verano.

La mayoría de las especies estudiadas en el presente trabajo, presentaron una baja fecundidad y temporada de desove estival (Tabla VX). Nos encontraríamos, entonces, ante especies que presentan la primera de las estrategias

reproductivas citadas por Kock (1985) y Kock y Kellerman (1991). Según North (2001) en estas especies, en las cuales la eclosión se produce en invierno, las larvas son de gran tamaño, con un crecimiento más lento que aquellas que eclosionan durante el verano, y presentan juveniles que se desarrollan en regiones pelágicas o bentopelágicas. Por ejemplo, en esta agrupación se incluirían *B. macrolepis*, *A. oriana* y *G. australis*.

En el caso de *Harpagifer spinosus*, una especie que se distribuye en las islas subantárticas, se observa una estrategia ligeramente distinta a la del resto de las especies estudiadas. La temporada de desove para esta especie estaría más extendida en el tiempo: entre el verano y el otoño austral; presenta también, como las demás especies una baja fecundidad, pero a diferencia de las anteriores los huevos son de pequeño tamaño. Podríamos encuadrar a esta especie dentro del segundo grupo que proponen Kock y Kellerman (1991). La baja fecundidad y el pequeño tamaño de los huevos, en el contexto de estrategias reproductivas plantearían problemas de supervivencia, sin embargo esta especie parece presentar comportamientos de cuidados parentales, lo que contrarrestaría una alta mortalidad durante los primeros estadios de vida. De acuerdo con Potts (1984) la producción de huevos demersales es un paso fundamental en la evolución del cuidado parental en peces. Este comportamiento, observado en algunas especies de *Harpagifer* es también

común en muchos Zoarcidae australes (Matallanas *et al.*, 1991).

A pesar de que la clasificación hecha por Kock y Kellerman (1991) se centra en las especies que habitan las zonas costeras de la Antártida e islas asociadas, la tercera categoría es en la que se podría incluir a *C. esox*. Esta especie, que se distribuye en la zona Magallánica, posee huevos de pequeño tamaño y una fecundidad relativamente alta comparada con las demás especies estudiadas. Aunque para esta especie la temporada de desove se considera extendida a lo largo del año (Calvo *et al.*, 1999) y no acotada a una temporada.

Algunos autores sugieren que, entre los teleósteos que habitan en aguas frías, existe una tendencia evolutiva hacia huevos de mayor tamaño (Marshall, 1953; Duarte y Alcaraz, 1989; Balon, 1990). Según Ekau (1991) podría expresarse este hecho, en el caso de los Notothenioidei, como una tendencia desde una estrategia *r* hacia una estrategia *K*. Esta tendencia evolutiva, tanto en lo referente a estrategias reproductivas como en aspectos morfológicos (Iwami, 1985) y fisiológicos (Wells *et al.*, 1980), se ve reflejada dentro del suborden Notothenioidei desde la familia Nototheniidae a la familia Channichthyidae; las familias Artedidraconidae, Harpagiferidae y Bathydraconidae estarían agrupadas entre estas dos familias (Ekau, 1991).

7. Radiación en Notothenioidei

La evolución es un juego del que no se conserva más registro que la acumulación de los aciertos precedentes.

Ramón Margalef, 1974.

A pesar de que las bajas temperaturas han tenido un papel predominante en la evolución de la fauna íctica antártica actual, otros factores, como el aislamiento, la reducción del hábitat y los ciclos climáticos han sido importantes (Andriashev, 1965; DeWitt, 1971; Clarke y Johnston, 1996; Balushkin, 2000). Entre las distintas regiones biogeográficas, el Océano Austral presenta la particularidad de tener un límite claro, el FPA, que lo aísla del resto.

En la Antártida no hay lagos, ríos, deltas ni estuarios y los hábitats intermareales o de aguas someras y las zonas epipelágicas están casi deshabitadas. Es por esta razón que la mayoría de las especies se concentran en las zonas de plataforma y talud (Andriashev, 1965; Eastman, 1997). Numerosos estudios acerca de la evolución de este grupo (Eastman, 1995; Eastman y Clarke, 1998; Eastman y McCune, 2000) ponen énfasis en la situación de aislamiento de los hábitats antárticos, señalando que se los puede considerar como sitios de evolución insular, comparando las radiaciones que tuvieron lugar en los Notothenioidei con aquellas ocurridas en los antiguos lagos del este de África o en el lago Baikal (Rusia). Según estos autores, se podría considerar a los Notothenioidei como “species flocks”. “Species flocks” (su

traducción literal sería rebaño de especies) es el arreglo de numerosas especies cercanas filogenéticamente, que han evolucionado de forma rápida en un área relativamente restringida, de la cual todas las especies son endémicas (Greenwood, 1984).

Evidencias provenientes de trabajos de biología molecular y de morfología demuestran que los Notothenioidei han sufrido una importante radiación adaptativa en las aguas someras que rodean al continente Antártico (Andriashev, 1987; Bargelloni *et al.*, 1994; Clarke y Johnston, 1996; Ritchie *et al.*, 1996; Balushkin, 2000; Eastman y McCune, 2000). Se entiende por radiación adaptativa a la evolución de la diversidad ecológica y fenotípica que tiene lugar dentro de un linaje (Schluter, 2000). Incluye la diferenciación a partir de un único ancestro en un conjunto de especies que habitan una variedad de ambientes y que difieren en los rasgos morfológicos y fisiológicos utilizados para explotar dichos ambientes. La continua expansión a nuevos hábitats es la característica fundamental más evidente de todas las radiaciones adaptativas (Schluter, 2000).

En el caso de los Notothenioidei, el total aislamiento del continente antártico y sus aguas circundantes, debido a procesos geológicos y a un abrupto descenso de la temperatura, fueron el punto de partida para la colonización de nuevos hábitats, conduciendo a dichos procesos de radiación adaptativa. El resultado de estos procesos evolutivos es un grupo que se ha diversificado ecológicamente para ocupar todos los nichos de la columna de agua.

Dado que los peces antárticos viven en un ambiente extremo desde el punto de vista humano, hay una tendencia natural a considerar varios aspectos de su biología como adaptaciones a ese hábitat (Eastman, 1995). Sin embargo la adaptación al frío y a la extrema estacionalidad del ambiente antártico no produjo alteraciones de la forma básica del cuerpo de los Perciformes (Balushkin, 2000). Aunque algunos de los rasgos que presentan los Notothenioidei son características de organismos que viven en ambientes extremos, como por ejemplo la adquisición de proteínas anticongelantes; la mayoría de las adaptaciones a nivel celular, tisular o de órganos pueden encontrarse en otros linajes que habitan latitudes similares. Estas características, en concordancia con la falta de otras especializaciones significativas, apoyan la hipótesis (Eastman, 1995; Fusco *et al.*, 1997; Balushkin, 2000) de que la evolución en Notothenioidei ocurrió principalmente mediante diversificación ecológica.

Las diferencias en las estrategias reproductivas que presenta este grupo se basan principalmente en el aprovechamiento diferencial de los recursos, ya sean espaciales y temporales o tróficos. Es decir que, a pesar de la alta diversidad fenotípica que muestra este grupo en lo referente a estrategias reproductivas, los Notothenioidei no han desarrollado adaptaciones específicas en este sentido, que los distinguan de otros grupos de teleósteos.

En el futuro, deberían profundizarse los estudios acerca de la biología reproductiva de los peces que habitan la Antártida, principalmente en lo referente a aspectos de fecundidad, áreas y épocas de desove, y tallas de primera madurez. Este tipo de información es crucial para completar el conocimiento de la dinámica de los ecosistemas antárticos y de vital importancia a la hora de planificar actividades extractivas en la Antártida.

CAPÍTULO V
CONCLUSIONES

CONCLUSIONES

◇ *Artedidraco orianae* presenta una baja fecundidad absoluta. La escasa fecundidad y el tamaño de los ovocitos, podrían estar asociados a comportamientos de cuidados parentales. La época de puesta de esta especie en el Mar de Weddell tiene lugar durante el verano austral.

◇ La época de puesta de *Dolloidraco longedorsalis* ocurre en verano, en el Mar de Weddell.

◇ La época de desove de *Bathydraco macrolepis* es durante el verano, en el Mar de Weddell.

◇ *Gerlachea australis* es una especie de baja fecundidad; en el Mar de Weddell, la época de desove de esta especie tiene lugar durante el verano austral.

◇ *Champocephalus esox* fue la especie con mayor fecundidad absoluta estudiada en la presente memoria.

◇ En la especie *Cryodraco antarcticus*, los ovocitos que se encuentran a comienzos de la Fase de Crecimiento Secundario, presentan una cubierta ovocitaria especial. Esta estructura podría estar relacionada con funciones aislantes, protectoras o de flotabilidad.

◆ *Harpagifer spinosus* es una especie con una baja fecundidad absoluta. Probablemente esta especie presente comportamientos de cuidados parentales. La época de desove de *H. spinosus*, en las islas Crozet, tiene lugar entre el verano y el otoño austral.

◆ Los *Notothenioidei* estudiados presentan dos ovarios de tipo cistovárico, que comparten un oviducto en común.

◆ La distribución topográfica de los ovocitos en el ovario, a lo largo del ciclo reproductivo, no muestra un patrón claro.

◆ La dinámica del desarrollo de los ovocitos en el ovario muestra que estos pertenecen a la categoría de grupos sincrónicos.

◆ La ovogénesis en los *Notothenioidei* muestra patrones característicos, aunque no distintivos, como la presencia de ovocitos en Fase de Crecimiento Primario durante todo el ciclo reproductivo.

◆ Los ovarios presentan simultáneamente dos generaciones de ovocitos. Una cohorte agrupa a ovocitos en las últimas etapas de vitelogénesis y la otra a ovocitos en previtelogénesis y AC.

◆ La cohorte de ovocitos que serán desovados en la presente temporada se diferencia claramente de aquella que será

desovada en la siguiente temporada reproductiva, siendo el desarrollo de los ovocitos, dentro de cada cohorte, sincrónico.

◊ En los ovarios maduros, se observa un hiato entre ambas cohortes de ovocitos, debido a la ausencia de ovocitos en las primeras etapas de vitelogénesis.

◊ Los ovocitos que se encuentran a comienzos de la Fase de Crecimiento Secundario presentan una zona perinuclear de diferente afinidad y apariencia que el resto del citoplasma.

◊ El patrón de los cambios morfológicos que tienen lugar durante el desarrollo de los ovocitos es similar en todas las especies estudiadas. Durante la formación de alvéolos corticales éstos se disponen en la zona periférica de la célula formando una corona, y crecen de manera centripeta.

◊ Los ovocitos no presentan gotas lipídicas, esta evidencia sumada al espesor de la zona radiata, lleva a la conclusión de que los huevos son demersales.

◊ Las especies estudiadas presentaron, en general, baja fecundidad y huevos relativamente grandes.

◊ Las estrategias reproductivas de las especies estudiadas parecen no estar acopladas de manera lineal con el ciclo de producción del océano Austral, como se ha sugerido para muchas especies que habitan esta región.

◊ El presente estudio histológico muestra que los procesos que comprenden la ovogénesis en las nueve especies de Notothenioidei estudiadas no presentan un caso adaptativo especial, sino que se encuadran en otros ya conocidos entre los teleósteos.

BIBLIOGRAFÍA

BIBLIOGRAFÍA

- ADIE, R.J. 1964. Geological history. En Priestley, R., Adie, R.J. y Robin, G. (editores): *Antarctica Research: A review of British Scientific Achievement in Antarctica*. London: Butterworths, 118-162.
- ANDERSEN, N.C. 1984. Genera and subfamilies of the family Nototheniidae (Pisces, Perciformes) from the Antarctic and Subantarctic. *Steenstrupia* 10(1): 1-34.
- ANDERSON, M.E. 1990. The Origin and Evolution of the Antarctic Ichthyofauna. En Gon, O. y Heemstra, P.C. (editores): *Fishes of the Southern Ocean*. Grahamstown: J.L.B. Smith Institute of Ichthyology, 28-33.
- ANDRIASHEV, A.P. 1965. A general review of the Antarctic fish fauna. En van Oye, P. y van Mieghen, J. (editores): *Biogeography and ecology in Antarctica*. The Hague: Junk, 491-550.
- ANDRIASHEV, A.P. 1987. A general review of the Antarctic bottom fish fauna. En Kullander, S.O. y Fernholm, B. (editores): *Proceedings of the fifth Congress of European Ichthyologists*. Stockholm: Swedish Museum of Natural History, 357-372.
- ANDRIASHEV, A.P. Y STEIN, D.L. 1998. Review of the snailfish genus *Careproctus* (Liparidae, Scorpaeniformes) in Antarctic and adjacent waters. *Natural History Museum of Los Angeles Contributions Science*, 470: 1-63.
- BAGENAL, T.B. 1973. Fish fecundity and its relations with stock and recruitment. *Rapports P.V Reunion du Conseil International pur l'Exploration del Mer*, 164: 186-198.
- BAGENAL, T.B. 1978. Aspects of fish fecundity. En Gerking, S.D. (editor): *Ecology of freshwater fish production*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 75-101.
- BALGUERÍAS, E. 1993. La vida en los mares antárticos. En *Investigación española en la Antártida*. Santander: Comisión Interministerial de Ciencia y Tecnología, 41-55.
- BALINSKY, B.J. 1970. *An Introduction to embryology*. London: W. B. Saunders.
- BALL, J.N. 1960. Reproduction in female bony fishes. *Symposium of the Zoological Society of London*, 105-135.

- BALON, E.K. 1990. Epigenesis of an epigeneticist: the development of some alternative concepts on the early ontogeny and evolution of fishes. *Guelph Ichthyology Review*, 11-48.
- BALUSHKIN, A.V. 1992. Classification, phylogenetic relationships, and origins of the families of the suborder Notothenioidei (Perciformes). *Journal of Ichthyology*, 32(2): 90-110.
- BALUSHKIN, A.V. 1996. Similarity of fish of the family Channichthyidae (Notothenioidei, Perciformes), with remarks on the species composition of the family and description of a new species. *Journal of Ichthyology*, 36(1): 1-10.
- BALUSHKIN, A.V. 2000. Morphology, classification, and evolution of Notothenioid fishes of the Southern Ocean (Notothenioidei, Perciformes). *Journal of Ichthyology*, 40 (1- suppl.): 74-109.
- BALUSHKIN, A.V. Y EAKIN, R.R. 1998. A new toad plunderfish *Pogonophryne fusca* sp. nova (Fam. Artedidraconidae: Notothenioidei) with notes on species composition and species groups in the genus *Pogonophryne* Regan. *Journal of Ichthyology*, 38(8): 598-603.
- BARGELLONI, L., RITCHIE, P.A., PATARNELLO, T., BATTAGLIA, B., LAMBERT, D.M. Y MEYER, A. 1994. Molecular evolution at subzero temperatures: mitochondrial and nuclear phylogenies of fishes from Antarctica (Suborder Notothenioidei), and the evolution of antifreeze glycopeptides. *Marine Biology and Evolution*, 11 (6): 854-863.
- BARGELLONI, L. Y LECOINTRE, G. 1998. Four years in Notothenioid Systematics: a molecular perspective. En di Prisco, G., Pisano, E. y Clarke, A. (editores): *Fishes of Antarctica. A biological overview*. Milano: Springer, 259-273.
- BAREGELLONI, L., ZANE, L., DEROME, N., LECOINTRE, G. Y PATARNELLO, T. 2000a. Molecular zoogeography of Antarctic euphysiids and notothenioids: from species phylogenies to intraspecific patterns of genetic variation. *Antarctic Science*, 12 (3): 259-268.
- BARGELLONI, L., MARCATO, S., ZANE, L. Y PATARNELLO, T. 2000b. Mitochondrial Phylogeny of Notothenioids: A molecular approach to Antarctic fish evolution and biogeography. *Systematical Biology*, 49 (1): 114-129.

- BOULENGER, G.A. 1902. Pisces. *Report of the Collections of Natural History of the Antarctic Region. Voyage "Southern Cross"*. London: British Museum of Natural History, 174-189.
- BRAVO, R., LLORIS, D., PEQUEÑO, G., Y RUCABADO, J. 1999. Revisión de las distintas especies del género *Bovichtus* (Perciformes, Bovichtidae) citadas para el cono sur americano y península Antártica. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 34(2): 123-137.
- BUTSKAYA, N.A. Y FALEEVA, T.I. 1987. Seasonal changes in the gonads and fecundity on antarctic fishes *Trematomus bernacchii*, *Trematomus hansonii* and *Pagothenia borchgrevinki* (Nototheniidae). *Journal of Ichthyology*, 27 (3): 27-36.
- CALVO, J., MORRICONI, E. Y RAE, G.A. 1999. Reproductive biology of the icefish *Chamsocephalus esox* (Günther, 1861) (Channichthyidae). *Antarctic Science*, 11 (2): 140-149.
- CAPDEVILA, R. 1991. Presencia de España en la Antártida en el siglo XVIII. Puerto de la Cruz: Comisión Interministerial de Ciencia y Tecnología, 305-310.
- CARRASCAL, L.M. 1993. Diversidad biológica y papel ecológico de los vertebrados superiores antárticos. En: *Investigación Española en la Antártida*. Santander: Comisión Interministerial de Ciencia y Tecnología, 57-66.
- CASADEVALL, M., BONET, S. Y MATALLANAS, J. 1993. Description of different stages of oogenesis in *Ophidion barbatum* (Pisces, Ophidiidae). *Environmental Biology*, 36: 127-133.
- CHENG, C.C. 1998. Origin and mechanism of evolution of antifreeze glycoproteins in polar fishes. En di Prisco, G., Pisano, E. y Clarke, A. (editores): *Fishes of Antarctica: a biological overview*. Milano: Springer, 311-338.
- CLARKE, A. 1985. Food webs and interactions: an overview of the Antarctic ecosystem. En Bonner, W.N. y Dalton, D.H.W. (editores): *Key Environments: Antarctica*. Oxford: Pergamon Press, 329-352.
- CLARKE, A. 1988. Seasonality in the Antarctic marine environment. *Comparative Biochemistry Physiology*, 90B (3): 461-473.
- CLARKE, A. Y JOHNSTON, I.A. 1996. Evolution and adaptative radiation of Antarctic fishes. *Trends in Ecology and Evolution*, 11 (5): 212-218.

- CONNAUGHTON, M.A. Y KATSUMI, A. 1998. Female reproductive system, Fish. En Knobil, E. y Neill, J.D. (editores): *Encyclopedia of reproduction*. London: Academic Press, 193-204.
- COWX, I.G. 1990. The reproductive tactics of roach, *Rutilus rutilus* (L.) and dace, *Leuciscus leuciscus* (L.) populations in the rivers Exe and Culm, England. *Polskie Archiwum Hydrobiologii*, 37 (1-2): 193-208.
- CROSSLEY, L. 1995. *Explore Antarctica*. Melbourne: Cambridge University Press, 1-112.
- CROXALL, J.P. 1984. Seabirds. En Laws, R.M. (editor): *Antarctic Ecology*. London: Academic Press, 533-616.
- DANIELS, R.A. 1978. Nesting behaviour of *Harpagifer bispinis* in Arthur Harbour, Antarctic Peninsula. *Journal of Fish Biology*, 12: 465-474.
- DANIELS, R.A. 1979. Nest guard replacement in the Antarctic fish *Harpagifer bispinis*: possible altruistic behaviour. *Science*, 205: 831-833.
- DANIELS, R.A. 1983. Demographic characteristics of an Antarctic plunderfish, *Harpagifer bispinis antarcticus*. *Marine Ecology Progress Series*, 13: 181-187.
- DE VLAMING, V. 1983. Oocyte development patterns and hormonal involvements among Teleosts. En Rankin, J.C., Pitcher, J.J. y Duggan, R. (editores): *Control processes in fish physiology*. London: Croom Helm, 176-199.
- DELASA, L.I. 1998. Sociedades humanas y transformaciones ambientales en la Patagonia. En Godoy Manríquez, C.J. (editor): *El gran libro de la Patagonia Argentina*. Buenos Aires: Editorial Planeta, 631-635.
- DEVRIES, A.L. 1978. The physiology and biochemistry of low temperature adaptations in polar marine ectotherms. En McWhinnie, M.A. (editor): *Polar Research. To the Present and the Future*. Boulder: Westview Press, 175-202.
- DEWITT, H.H. 1971. Coastal and deep-water benthic fishes of the Antarctic. *Antarctic Map Folio Series*, 15: 1-10.
- DOBBS, G.H., YUAN, L., Y DEVRIES, A.L. 1974. Agglomerulism in Antarctic fish. *Science*, 185: 793-794.
- DOLLO, L. 1904. Poissons. En *Expédition Antarctique Belge 1897-1899, Resultats du voyage du S. Y. "Belgica"*, Zoologie. Antwerpen, 1- 240.

- DUARTE, W.E. Y MORENO, C.A. 1981. The specialized diet of *Harpagifer bispinis*: its effect on the diversity of antarctic intertidal amphipods. *Hydrobiologia*, 80 (3): 241-250.
- DUARTE, C.M. Y ALCARAZ, M. 1989. To produce many small or few large eggs: a size-dependent reproductive tactic of fish. *Oecologia*, 80: 401-404.
- DUHAMEL, G. 1987. Reproduction des Nototheniidae et Channichthyidae des Iles Kerguelen. *CNFRA*, 57: 91-107.
- DUHAMEL, G., KOCK, K.-H., BALGUERÍAS, E. Y HUREAU, J.C. 1993. Reproduction in fish of the Weddell Sea. *Polar Biology*, 13: 193-200.
- EAKIN, R.R. 1981. Osteology and relationships of the fishes of the Antarctic family Harpagiferidae (Pisces, Notothenioidei). *Antarctic Research Series, Biology of the Antarctic Seas IX*, 31: 81-147.
- EAKIN, R.R. 1990. Artedidraconidae. En Gon, O. y Heemstra, P.C. (editores): *Fishes of the Southern Ocean*. Grahamstown: J.L.B. Smith Institute of Ichthyology, 332-356.
- EASTMAN, J.T. 1990. The biology and physiological ecology of Notothenioid fishes. En Gon, O. y Heemstra, P.C.: *Fishes of the Southern Ocean*. Grahamstown: J.L.B. Smith Institute of Ichthyology, 34-51.
- EASTMAN, J.T. 1993. *Antarctic fish biology. Evolution in an unique environment*. San Diego: Academic Press, 1-322.
- EASTMAN, J.T. 1995. The evolution of Antarctic fishes: questions for considerations and avenues for research. *Cybium*, 19(4): 371-389.
- EASTMAN, J.T. 1997. Comparision of the Antarctic and Arctic fish faunas. *Cybium*, 21(4): 335-352.
- EASTMAN, J.T. 1999. Aspects of the biology of the icefish *Dadodraco hunteri* (Notothenioidei, Channichthyidae) in the Ross Sea, Antarctica. *Polar Biology*, 21 (3): 194-196.
- EASTMAN, J.T. 2000. Antarctic notothenioid fishes as subjects for research in evolutionary biology. *Antarctic Science*, 12 (3): 276-287.
- EASTMAN, J.T. Y DEVRIES, A.L. 1986. Renal glomerular evolution in Antarctic notothenioid fishes. *Journal of Fish Biology*, 29: 649-662.
- EASTMAN, J.T. Y CLARKE, A. 1998. A comparison of adative radiations of Antarctic fish with those of non-antarctic fish. En di Prisco, G., Pisano,

- E. y Clarke, A. (editores): *Fishes of Antarctica. A biological overview*. Milano: Springer, 3-28.
- EASTMAN, J.T. Y EAKIN, R.R. 1999. Fishes of the genus *Artedidraco* (Pisces, Artedidraconidae) from the Ross Sea, Antarctica, with the description of a new species and colour morph. *Antarctic Science*, 11 (1): 13-22.
- EASTMAN, J.T. Y HUBOLD, G. 1999. The fish fauna of the Ross Sea, Antarctica. *Antarctic Science*, 11 (3): 293-304.
- EASTMAN, J.T. Y EAKIN, R.R. 2000. An updated species list for notothenioid fish (Perciformes; Notothenioidei), with comments on Antarctic species. *Archive of Fishery and Marine Research*, 48 (1): 11-20.
- EASTMAN, J.T. Y MCCUNE, A.R. 2000. Fishes of the Antarctic Continental Shelf: evolution of a marine species flock? *Journal of Fish Biology*, 57 (A): 84-102.
- EKAU, W. 1990. Demersal fish fauna of the Weddell Sea, Antarctica. *Antarctic Science*, 2 (2): 129-137.
- EKAU, W. 1991. Reproduction in high Antarctic fish (Notothenioidei). *Meeresforschung*, 33: 159-167.
- EL-SAYED, S.Z. 1985. Plankton of the Antarctic seas. En Bonner, W.N. y Walton, D.W.H. (editores): *Key Environments: Antarctica*. Oxford: Pergamon Press, 135-153.
- ESCHMEYER, W.N. 1998. *Catalog of Fishes*. San Francisco: California Academy of Sciences, 1-12.
- EVERSON, I. 1970. Reproduction in *Notothenia neglecta* Nybelin. *British Antarctic Survey Bulletin*, 23: 81-92.
- EVERSON, I. 1977. *The living resources of the Southern Ocean*. Rome: FAO, 1-156.
- EVERSON, I. 1984. Fish Biology. En Laws, R.M. (editor): *Antarctic ecology*. London: Academic Press, 491-532.
- EVERSON, I. 1994. Timescale of ovarian maturation in *Notothenia coriiceps*; evidence for a prolonged adolescent phase. *Journal of Fish Biology*, 44: 997-1004.
- EVERSON, I. Y MILLER, D.G.M. 1994. Krill mesoscale distribution and abundance: results and implications of research during the BIOMASS

- Programme. En El-Sayed, S.Z. (editor): *The Southern Ocean Ecology: The BIOMASS perspective*. Cambridge: Cambridge University Press, 399.
- EVERSON, I., KOCK, K.-H. Y PARKES, G. 1996. Ovarian development associated with first maturity in three Antarctic channichthyid species. *Journal of Fish biology*, 49 (5): 1019-1026.
- FALEEVA, T.I. Y GERASIMCHUK, V.V. 1990. Features of reproduction in the Antarctic sidestrip, *Pleuragramma antarcticum* (Nototheniidae). *Journal of Ichthyology*, 30 (5): 67-79.
- FISCHER, W. Y HUREAU, J.C. 1985. FAO species identification sheets for fishery purposes. Southern Ocean (Fishing areas 48, 58 and 88 - CCAMLR Convention Area). Rome: FAO, 233-470.
- FORBERG, K.G. 1982. A histological study of development of oocytes in capelin, *Mallotus villosus villosus* (Müller). *Journal of Fish Biology*, 20: 143-154.
- FOSTER, T.D. 1984. The marine environment. En Laws, R.M. (editor): *Antarctic ecology*. London: Academic Press, 345-371.
- FOUCHER, R.P. Y BEAMISH, R.J. 1980. Production of nonviable oocytes by pacific hake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37: 41-48.
- FUSCO, S., FILOSA, S. Y MOTTA, C. 1997. Previtellogenesis in antarctic fishes: comparison with temperate species. *Italian Journal of Zoology*, 64: 209-214.
- FUTUYMA, D.J. 1998. *Evolutionary biology*. Sinauer Associates, 201-226.
- GON, O. 1990. Bathydraconidae. En Gon, O. y Heemstra, P.C. (editores): *Fishes of the Southern Ocean*. Grahamstown: J.L.B. Smith Institute of Ichthyology, 364-380.
- GON, O. Y HEEMSTRA, P.C. 1990. Introduction to the systematic section. En Gon, O. and Heemstra, P.C. (editores): *Fishes of the Southern Ocean*. Grahamstown: J.L.B Smith Institute of Ichthyology, 70-76.
- GOSZTONYI, A.E. 1984. Tooth replacemnt in South American Zoarcidae (Pisces: Teleostei). *Physis, Sección A*, 42 (102): 63-69.
- GREENWOOD, P.H. 1984. What is a species flock? En Echelle, A.A. y Kornfield, I. (editores): *Evolution of species flocks*. Orono, Maine: Orono Press, 13-19.

- GURAYA, S.S. 1963. Histochemical studies on the yolk-nucleus in fish oogenesis. *Zeits. Zellforschung*, 60: 659-666.
- GURAYA, S.S. 1978. Maturation of the follicular wall of non-mammalian vertebrates. En Jones, R.E. (editor): *The vertebrate ovary. Comparative biology and evolution*. New York: Plenum Press, 274-283.
- GURAYA, S.S. 1979. Recent advances in the morphology, cytochemistry and function of Balbiani's vitelline body in animal oocytes. *International Review of Cytology*, 59: 249-321.
- GURAYA, S.S., KAUR, R. Y SAXENA, P.K. 1975. Morphology of ovarian changes during the reproductive cycle of the fish, *Mystus tengara* (Ham.). *Acta Anatomica*, 91: 222-260.
- HANSON, J.D. Y GORDON, J.E. 1998. *Antarctic Environments and Resources: a geographic perspective*. New York: Longman, 1-402.
- HARWODD, D.M., MCMINN, A. Y QUILTY, P.G. 2000. Diatom biostratigraphy and age of the Pliocene Sorsdal Formation, vestfold Hills, East Antarctica. *Antarctic Science*, 12 (4): 443-462.
- HAY, D.E., OUTRAM, D.N., MCKEOWN, B.A. Y HURLBURT, M. 1987. Ovarian development and oocyte diameter as maturation criteria in pacific herring (*Clupea harengus pallasii*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 44: 1496-1502.
- HEADLAND, R.K. 1990. A historical review of Antarctic ichthyology. En Gon, O. y Heemstra, P.C. (editores): *Fishes of the Southern Ocean*. Grahamstown: J.L.B Smith Institute of Ichthyology, 1-5.
- HEMPEL, G. 1985. On the biology of polar seas, particularly the Southern Ocean. En Gray, J.S. y Christiansen, M.E. (editores): *Marine biology of Polar Regions and effects of stress on marine organisms*. Chichester: John Wiley & Sons, 3-33.
- HINTON, D.E. 1990. Histological techniques. En Schreck, C.B. y Moyle, P.B. (editores): *Methods for fish biology*. American Fisheries Society, 191-211.
- HOAR, W.S. 1969. Reproduction. En Hoar, W.S. y Randall, D.J. (editores): *Fish physiology*. London: Academic Press, 1-72.
- HUBOLD, G. 1992. Ecology of Weddell Sea fishes. *Ber. Polarforschung*, 10: 31-57.

- HUBOLD, G. Y TOMO, A.P. 1989. Age and growth of Antarctic silverfish *Pleuragramma antarcticum* Boulenger, 1902, from the southern Weddell Sea and Antarctic Peninsula. *Polar Biology*, 9: 205-212.
- HUMANSON, G.L. 1979. *Animal tissue techniques*. Cuarta edición. San Francisco: W.H. Freeman & Company, 1-655.
- HUNTER, J.R. Y MACEWICZ, B.J. 1985. Measurement of spawning frequency in multiple spawning fishes. *NOAA Technical Report*, NMFS 36: 79-94.
- HUNTER, J.R., LO, N.C.H. Y LEONG, R.J.H. 1995. Batch fecundity in multiple spawning fishes. *NOAA Technical Report*, NMFS 36: 67-77.
- HUREAU, J.C. 1986. Relations phylogenetiques au sein des Notothenioidei. *Oceanis*, 12(5): 367-376.
- HUREAU, J.C. 1990. Harpagiferidae. En Gon, O. y Heemstra, P.C. (editores): *Fishes of the Southern Ocean*. Grahamstown: J.L.B. Smith Institute of Ichthyology, 350-363.
- HUREAU, J.C. 1994. The significance of fish in the marine antarctic ecosystem. *Polar Biology*, 14: 307-313.
- HUREAU, J.C., LOUIS, J., TOMO, A., Y OZOUF-COSTAZ, C. 1978. Application de l'analyse canonique discriminante à la révision du genre *Harpagifer*. *Vie et Milieu*, 28-29 (2 AB): 287-306.
- IWAMI, T. 1985. Osteology and relationships of the family Channichthyidae. *Memories of the National Institute of Polar Research, Serie E, Biological and Medical Sciences*, 3: 61-69.
- IWAMI, T. Y KOCK, K.-H. 1990. Channichthyidae. En Gon, O. y Heemstra, P.C. (editores): *Fishes of the Southern Ocean*. Grahamstown: J.L.B. Smith Institute of Ichthyology, 381-399.
- JOBLING, M. 1995. *Environmental biology of Fishes*. London: Chapman & Hall, 1-391.
- KELLERMANN, A. 1989. The larval fish community in the seasonal pack-ice cover and its seasonal and interannual variability. *Arch. FischWiss.*, 39 (1): 81-109.
- KELLERMANN, A. 1990. Catalogue of early life stages of Antarctic notothenioid fishes. *Ber. Polarforschung*, 67: 45-136.

- KENNETT, J.P. 1977. Cenozoic evolution of Antarctic glaciation, the Circum-Antarctic Ocean and their impact on global paleoceanography. *Journal of Geophysical Research*, 82 (27): 3843-3860.
- KENNETT, J.P. 1980. Paleoceanographic and biogeographic evolution of the Southern Ocean during the Cenozoic, and Cenozoic microfossil datums. *Paleogeography, Paleoclimate and Paleoecology*, 31: 123-152.
- KENNETT, J.P. 1982. *Marine Geology*. New Jersey: Prentice Hall, Inc., 1-813.
- KHOO, K.H. 1979. The histochemistry and endocrine control of vitellogenesis in goldfish ovaries. *Canadian Journal of Zoology*, 57: 617-626.
- KOCK, K.-H. 1979. On the fecundity of *Champscephalus gunnari* Lönnberg, 1905 and *Chaenocephalus aceratus* (Lönnberg, 1906) (Pisces, Channichthyidae) off South Georgia Island. *Meeresforschung*, 27 (3):177-185.
- KOCK, K.-H. 1985. Marine habitats - Antarctic fish. En Bonner, W.N. y Dalton, D.H.W. (editores): *Key Environments: Antarctica*. Oxford: Pergamon Press, 173-192.
- KOCK, K.-H. 1989. Reproduction in fish around Elephant Island. *Arch. FischWiss.* 39 (1): 171-210.
- KOCK, K.-H. 1992. *Antarctic fish and fisheries*. Cambridge: Cambridge University Press, 1-359.
- KOCK, K.-H., DUHAMEL, G. Y HUREAU, J.C. 1985. Biology and status of exploited Antarctic fish stocks: a review. *BIOMASS Science Series*, 6: 1-143.
- KOCK, K.-H. Y KÖSTER, F. 1990. The state of exploited fish stocks in the Atlantic sector of the Southern Ocean. En Kerry, K.R. y Hempel, G. (editores): *Antarctic ecosystems. Ecological change and conservation*. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 308-322.
- KOCK, K.-H. Y KELELRMAN, A. 1991. Review: reproduction in Antarctic notothenioid fish. *Antarctic Science*, 3 (2): 125-150.
- KOCK, K.-H., WILHEMS, S., EVERSON, I., Y GROGER, J. 1994. Variations in the diet composition and feeding intensity of mackerel icefish *Champscephalus gunnari* at South Georgia (Antarctic). *Marine Ecology Progress Series*, 108: 43-57.

- KOCK, K.-H. Y EVERSON, I. 1998. Age, growth and maximum size of Antarctic Notothenioid fish - Revisited. En di Prisco, G., Pisano, E., y Clarke, A. (editores): *Fishes of Antarctica. A biological overview*. Milano: Springer, 29-40.
- KOCK, K.-H., JONES, C.D., Y WILHEMS, S. 2000. Biological characteristic of antarctic fish stoks in the southern Scotia Arc region. *CCAMLR Science* 7: 1-41.
- KOCK, K.-H. Y JONES, C.D. 2002. The biology of the icefish *Cryodraco antarcticus* Dollo, 1900 (Pisces, Channichthyidae) in the Southern Scotia Arc (Antarctica). *Polar Biology* 25 (6): 416-424.
- KULESZ, J. 1998. Fishes of the West Antarctic. A review. *Polskie Archiwum Hydrobiologii*, 45 (1): 103-129.
- LAWS, R.M. 1985. The ecology of the Southern Ocean. *American Scientist*, 73: 26-40.
- LISOVENKO, L.A. Y SIL'YANOVA, Z.S. 1979. The fecundity of some species of the family Nototheniidae in the Atlantic Sector of the Southern Ocean. *Journal of Ichthyology*, 19 (2): 79-85.
- LISOVENKO, L.A. Y ZAKHAROV, G.P. 1988. On the fecundity of the striped pike glassfish, *Champscephalus gunnari*, in the region of South Georgia Island. *Journal of Ichthyology*, 27: 131-134.
- LLORIS, D., PEQUEÑO, G., RUCABADO, J., Y LAMILLA, J. 1996. El género *Harpagifer* Richardson, 1844, en el extremo sur de América (Pisces, Harpagiferidae). *Serie Científica INACH*, 46: 41-58.
- LOEB, V.J., KELLERMANN, A., KOUBBI, P., NORTH, A.W. Y WHITE, M.G. 1993. Antarctic larval fish assemblages: a review. *Bulletin of Marine Science*, 53 (2): 416-449.
- LÖNNBERG, A.J.E. 1905. *The fishes of the Swedish South Polar Expedition*. Stockholm: Lithographisches Institute des Generalstabs, 1-69.
- LUTJEHARMS, J.R.E. 1990. The Oceanography and Fish distribution of the Southern Ocean. En Gon, O. y Heemstra, P.C. (editores): *Fishes of the Southern Ocean*. Grahamstown: J.L.Smith Institute of Ichthyology, 6-27.
- LYUBIMOVA, T.G. 1979. Principales caractéristiques biologiques de trois especes de Chaenichthyidae de la Mer du Skotia. *Trudy VNIRO*, 1-10.

- MACCHI, G.J. Y BARRERA-ORO, E. 1995. Histological study on the ovarian development of mackerel icefish (*Champsocephalus gunnari*) from the South Georgia Islands. *CCAMLR Science*, 2: 35-49.
- MARGALEF, R. 1974. *Ecología*. Barcelona: Ediciones Omega, S.A., 1-951.
- MARSHALL, N.B. 1953. Egg size in arctic, Antarctic and deep-sea fishes. *Evolution*, 7: 328-341.
- MARSHALL, N.B. 1964. Fishes. En Priestley, R., Adie, R.J., and Robin, G. (editores): *Antarctic Research*. London: Butterworths, 206-218.
- MARTOJA, R. Y MARTOJA, P. M. 1970. *Técnicas de histología animal*. Barcelona: Ediciones Toray, S.A., 1-355.
- MARZA, V.D. 1938. *Histophysiologie de l'ovogenèse*. Paris: Hermann, 1- 81.
- MATALLANAS, J. 1990. Peces capturados durante la campaña "Antártida 8611". En Castellví, J. (editor): *Actas del Primer Simposium Español de Estudios Antárticos*. Madrid: Comisión Interministerial de Ciencia y Tecnología, 48-52.
- MATALLANAS, J. 1997. Sobre algunos peces con interés biogeográfico de las Islas Orcadas del Sur. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Biología)* 93(1-4): 87-92.
- MATALLANAS, J. 1998. Description of *Careproctus guillemi* n. sp. (Pisces: Scorpaeniformes) from Weddell Sea. *Journal of Fish Biology*, 52: 380-385.
- MATALLANAS, J. 1999. New and rare snailfish genus *Paraliparis* from the Weddell Sea with the description of two new species. *Journal of Fish Biology*, 54: 1017-1028.
- MATALLANAS, J., RUCABADO, J., LLORIS, D. Y OLIVAR, M.P. 1991. Early stages of development and reproductive biology of the South-American eelpout *Austrolycus depressiceps* Reagan, 1913 (Teleostei: Zoarcidae). *Scientia Marina*, 54 (3): 257-261.
- MATALLANAS, J. Y PEQUEÑO, G. 2000a. Description of *Careproctus patagonicus* sp. nov. and *C. magellanicus* sp. nov. (Pisces: Scorpaeniformes) from the lower slope of the Drake Passage. *Journal of Fish Biology*, 56: 519-527.
- MATALLANAS, J. Y PEQUEÑO, G. 2000b. A new snailfish species, *Paraliparis orcadensis* sp. nov. (Pisces: Scorpaeniformes) from the Scotia Sea (Southern Ocean). *Polar Biology*, 23: 298-300.

- MAYER, I., SHACKLEY, S.E. Y RYLAND, J.S. 1988. Aspects of the reproductive biology of the bass, *Dicentrarchus labrax* L. I. A histological and histochemical study of oocyte development. *Journal of Fish Biology*, 33: 609-622.
- MORENO, C.A. Y JARA, H.F. 1984. Ecological studies on fish fauna associated with *Macrosystis pyrifera* belts in the South of Fuegian Islands. *Marine Ecology Progress Series*, 15: 99-107.
- MOTTA, C. 1999. Oogenesis in Antarctic bony fishes. *Newsletter of the Italian Biological Research in Antarctica*, 71-75.
- NAVARRO FLORIA, P., NICOLETTI, M.A. Y APOLONIO, R. 1998. Historia de la Patagonia. En Godoy Manríquez, C.J. (editor): *El gran libro de la Patagonia Argentina*. Buenos Aires: Editorial Planeta, 17-220.
- NASH, J.P. 1998. Seasonal Reproduction, Fish. En Knobil, E. y Neill, J.D (editores): *Encyclopedia of Reproduction*. San Diego: Academic press, 329-340.
- NORMAN, J.R. 1938. Coast Fishes. Part III. *Discovery Reports*, 181-104.
- NORTH, A.W. 1991. Review of the early life history of Antarctic notothenioid fish. En di Prisco, G., Maresca, B. y Tota, B. (editores): *Biology of Antarctic Fish*. Berlin: Springer, 70-86.
- NORTH, A.W. 2001. Early life history strategies of notothenioids at South Georgia. *Journal of Fish Biology*, 58 (2): 496-505.
- NORTH, A.W. Y WHITE, M.G. 1987. Reproductive strategies of antarctic fish. Stockholm: *Proceedings of the V Congress european of Ichthyology*, 381-390.
- NYBELIN, O. 1947. Antarctic fishes. *Science Research Norwegian Antarctic Expedition 1927-1928*, 26: 1-76.
- NYBELIN, O. 1951. Subantarctic and Antarctic fishes. *Science Research Bratteg Expedition 1947-48*, 2: 1-32.
- OLASO, I., RAUSCHERT, M., Y DE BROYER, C. 2000. Trophic ecology of the family Artedidraconidae (Pisces: Osteichthyes) and its impact on the eastern Weddel Sea benthic system. *Marine Ecology Progress Series*, 194: 143-158.
- OLSEN, S. 1954. South Gerogian Cod, *Notothenia rossi marmorata* Fischer. *Norsk Hvalfangst-Tidende*, 43(7): 373-382.

- OLSEN, S. 1955. A contribution to the systematics and biology of Chaenichthyid fishes from South Georgia. *Nytt. Magaz. for Zoology*, 3: 79-93.
- PALOMO, C. 1990. Acercamiento histórico. Un viaje a la Antártida. *Primera expedición científico-pesquera Española*. Madrid: Instituto Español de Oceanografía, 13-25.
- PEDLOSKY, J. 1979. *Geophysical fluid dynamics*. New York: Springer-Verlag, 1-710.
- PERMITIN, Y.Y. 1973. Fecundity and reproductive biology of icefish (Chaenichthidae), fish of the family Muraenolepidae and dragonfish (Bathydraconidae) of the Scotia Sea (Antarctica). *Journal of Ichthyology*, 13: 204-215.
- PHILLPOT, H.R. 1985. Physical Oceanography - Climate. En Walton, D.W.H. y Bonner, W.N. (editores): *Key Environmets: Antarctica*. Oxford: Pergamon Press, Ltd., 23-38.
- PINOCHET DE LA BARRA, O. 1993. El continente antártico: ese recién llegado del siglo XX. Santander: Comisión Interministerial de Ciencia y Tecnología, 7-16.
- POTTS, G.W. 1984. Parental behaviour in temperate marine teleost with special reference to the development of nest structures. En Potts, G.W. y Wootton, R.J. (editores): *Fish reproduction: strategies and tactics*. London: Academic Press, 223-244.
- PUDSEY, C.J. Y EVANS, J. 2001. First survey of Antarctic sub-ice shelf sediments reveals mid-Holocene ice shelf retreat. *Geology*, 29 (9): 787-790.
- QASIM, S.Z. 1973. An appraisal of the studies on maturation and spawning in marine teleosts from the Indian waters. *Indian Journal of Fisheries*, 20: 166-181.
- REGAN, C.T. 1914. Fishes. British Antarctic ("Terra Nova") Expedition, 1910. *Natural History Reports of Zoology*. London: British Museum of Natural History, 1-54.
- REGAN, C.T. 1916. Larval and postlarval fishes. British Antarctic ("Terra Nova") Expedition, 1910. *Natural History Reports of Zoology*. London: British Museum of Natural History, 125-156.

- RICHARDSON, J. 1844. Ichthyology of the voyage of H. M. S "Erebus" and "Terror". En Richardson, J. y Gray, J.E. (editores): *The zoology of the voyage of H.M.S. "Erebus" and "Terror" 1839-43*, 1-139.
- RIDEOUT, R.M., BURTON, M.P.M. Y ROSE, G.A. 2000. Observations on mass atresia and skipped spawning in northern Atlantic cod, from Smith Sound, Newfoundland. *Journal of Fish Biology*, 57: 1429-1440.
- RIDLEY, M. 1996. *Evolution*. Cambridge: Blackwell Science, 508-533.
- RITCHIE, P.A., BARGELLONI, L., MEYER, A., TAYLOR, J.A., MCDONALD, J.A. Y LAMBERT, D.M. 1996. Mitochondrial phylogeny of trematomid fishes (Nototheniidae, Perciformes) and the evolution of antarctic fish. *Molecular Phylogeny Evolution*, 5 (2): 383-390.
- RUTFORD, R.H., CRADDOCK, C., Y BASTIEN, T.W. 1968. Late tertiary glaciation and sea-level changes in Antarctica. *Paleogeography, Paleoclimatology and Paleoecology*, 5: 15-39.
- RUUD, J.T. 1954. Vertebrates without erythrocytes and blood pigment. *Nature*, 173 (4410): 848-850.
- SCHLUTER, D. 2000. *The ecology of adaptative radiation*. Oford: Oxford University Press, 1-287.
- SELMAN, K. Y WALLACE, R.A. 1989. Cellular aspects of oocyte growth in Teleosts. *Zoological Science*, 6: 211-231.
- SHACKLETON, N.J. Y KENNETT, J.P. 1975. Paleotemperature history of the Cenozoic and the initiation of the Antarctic glaciation: oxygen and carbon isotope analyses in DSPD sites 277, 279 and 281. *Initial Reports of the deep sea drilling project*. Washington, D.C.: U.S. Government Printing Office, 1-743.
- SHANDIKOV, G.A. Y FALEEVA, T.I. 1992. Features of gametogenesis and sexual cycles of six notothenioid fishes from East Antarctica. *Polar Biology*, 11: 615-621.
- SIL'YANOVA, Z.S. 1981. Oogenesis and stages of maturity of fishes of the family Nototheniidae. *Journal of Ichthyology*, 21 (4): 81-89.
- SIMPSON, A.C. 1951. The fecundity of the plaice. *Fishery Investigation, Ser. 2*, 17 (5): 27.

- SKÓRA, K.E. 1995. *Acanthodraco dewitti* gen. et sp. n. (Pisces, Bathydraconidae) from Admiralty Bay (King George Island, South Shetlands Islands, Antarctica). *Archive of Fishery and Marine Research*, 42(3): 283-289.
- SOKAL, R.R. Y ROHLF, F.J. 1997. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. Tercera edición. New York: W.H. Freeman & Company, 1-887.
- SOMERO, G.N. 1990. Life at low volume change: hydrostatic pressure as a selective factor in the aquatic environment. *American Zoologist*, 30: 123-135.
- SOMERO, G.N., FIELDS, P.A., HOFMAN, G.E., WEINSTEIN, R.B. Y KAWALL, H. 1998. Cold adaptation and stenothermy in Antarctic Notothenioid fishes: what has been gained and what has been lost? En di Prisco, G., Pisano, E. y Clarke, A. (editores): *Fishes of Antarctica. A biological overview*. Milano: Springer, 97-109.
- STANKOVIC, A., SPALIK, K., KAMLER, E., BORSUK, P. Y WEGLENSKI, P. 2002. Recent origin of sub-antarctic notothenioids. *Polar Biology*, 25 (3): 203-205.
- TREASURER, J.W. Y HOLLIDAY, F.G.T. 1981. Some aspects of the reproductive biology of perch *Perca fluviatilis* L. A histological of the reproductive cycle. *Journal of Fish Biology*, 18: 359-376.
- TYLER, C.R. Y SUMPTER, J.P. 1996. Oocyte growth and development in teleosts. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 6: 287-318.
- VAN DER MOLEN, S. Y MATALLANAS, J. 2003. Oogenesis in *Artedidraco orianae* (Perciformes: Artedidraconidae) from the Weddell Sea, Antarctica. *Journal of Fish Biology*, en prensa.
- WALLACE, R.A. Y SELMAN, K. 1981. Cellular and dynamic aspects of oocyte growth in Teleosts. *American Zoologist*, 21 (2): 325-343.
- WALVIG, F. 1958. Blood and parenchymal cells in the spleen of the icefish, *Chaenocephalus aceratus* (Lonnberg). *Nytt. Mag. Zool.*, 6: 111-120.
- WEBB, P. 1990. The Cenozoic history of Antarctica and its global impact. *Antarctic Science*, 2 (1): 3-21.
- WELLS, R.M.G., ASHBY, M.D., DUNCAN, S.J. Y MACDONALD, J.A. 1980. Comparative study of erythrocytes and haemoglobins in nototheniid fishes from Antarctica. *Journal of Fish Biology*, 17: 517-527.

- WEST, G. 1990. Methods for assessing ovarian development in fishes: a review. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 41: 199-222.
- WHITE, M.G. 1977. Ecological adaptations by Antarctic poikilotherms to the polar marine environment. En Lano, G.A. (editor): *Adaptations within Antarctic Ecosystems*. Washington, DC: The Smithsonian Institute, 197-208.
- WHITE, M.G. Y BURREN, P.J. 1992. Reproduction and larval growth of *Harpagifer antarcticus* Nybelin (Pisces, Notothenioidei). *Antarctic Science*, 4 (4): 421-430.
- WOHLSCHLAG, D.E. 1960. Metabolism of an antarctic fish and the phenomenon of cold adaptation. *Ecology*, 41(2): 287-292.
- WOURMS, J.P. 1997. The rise of fish embryology in the nineteenth century. *American Zoologist*, 37 (3): 269-310.
- WYANSKI, D.M. Y TARGETT, T.E. 1981. Feeding biology of fishes in the endemic Antarctic Harpagiferidae. *Copeia*, 3: 686-693.
- YEFREMENKO, V.N. 1983. Atlas of fish larvae of the Southern Ocean. *Cybium*, 7 (2): 1-74.
- ZINSMEISTER, W.J. 1982. Late Cretaceous-early Tertiary molluscan biogeography of the southern circum-Pacific. *Journal of Palaeontology*, 56 (1): 84-102.
- ZUBINA, L.V. 1996. Oocyte morphology in some Cottoidei from Lake Baikal. *Journal of Ichthyology*, 36 (6): 459-464.

APÉNDICES

Apéndice I: A continuación se presenta la tabla AI, donde se detalla las características de las campañas.

Tabla AI: Información detallada acerca de las campañas en las que se realizaron las capturas de los ejemplares estudiados. LS: longitud estándar (mm); LT: longitud total (mm); Prof: profundidad de captura (m); Lat: latitud sur; Long: longitud oeste. Casilleros con guión: información no disponible.

Familia	Ejemplar	LS	LT	Fecha	Localidad	Prof	Lat	Long
Artedidraconidae	ArOr 1	121	155	02/02/89	Bahía Halley	516	74°40'	29°37'
	ArOr 3	111	146	02/89	Bahía Halley	516	74°40'	29°37'
	ArOr 4	110	138	02/02/89	Bahía Halley	516	74°40'	29°37'
	ArOr 6	102	132	02/89	Bahía Halley	517	74°40'	29°37'
	ArOr 8	106	138	02/89	Cabo Noruega	412	74°40'	13°17'
	ArOr 9	115	147	02/89	Cabo Noruega	412	74°40'	13°17'
	ArOr 10	105	133	02/89	Cabo Noruega	412	74°40'	13°17'
	ArOr 12	105	135	19/02/89	Cabo Noruega	402	71°39'	12°21'
	ArOr 13	78	105	02/89	Cabo Noruega	402	71°39'	12°21'
	DoLo 1	91	121	01/02/89	Bahía Halley	453	75°04'	28°00'
	DoLo 2	89	119	31/01/89	Bahía Halley	407	75°09'	27°35'
	DoLo 3	94	123	28/01/89	Bahía Halley	570	75°16'	25°58'
	DoLo 4	88	112	01/02/89	Bahía Halley	453	75°04'	28°00'
DoLo 5	89	118	28/01/89	Bahía Halley	570	75°16'	25°58'	
DoLo 6	84	114	28/01/89	Bahía Halley	506	74°15'	26°13'	
DoLo 8	92	122	31/01/89	Bahía Halley	407	75°09'	27°35'	
DoLo 9	78	106	18/02/89	Cabo Noruega	609	71°32'	12°27'	
PoMa 1	119	143	02/89	Bahía Halley	602	74°39'	29°32'	
PoMa 2	130	157	02/89	Bahía Halley	602	74°39'	29°32'	
Bathydraconiidae	AkNu 1	110	127	01/89	Cabo Noruega	609	71°32'	12°27'
	AkNu 3	103	120	18/02/89	Cabo Noruega	609	71°32'	12°27'
	BaMa 3	220	249	07/02/89	Bahía Halley	2000	74°09'	29°41'
	BaMa 4	245	279	07/02/89	Bahía Halley	2000	74°09'	29°41'
	BaMa 5	250	284	07/02/89	Bahía Halley	2000	74°09'	29°41'
	BaMa 6	238	271	21/02/89	Cabo Noruega	2025	71°09'	13°48'
	BaMa 7	239	273	06/02/89	Bahía Halley	1153	74°30'	29°20'
	GeAu 1	176	200	31/01/89	Bahía Halley	453	75°04'	28°00'
	GeAu 5	216	232	01/02/89	Bahía Halley	453	75°04'	28°00'
	GeAu 6	210	239	01/02/89	Bahía Halley	453	75°04'	28°00'
GeAu 7	200	228	01/02/89	Bahía Halley	404	75°09'	27°33'	
GeAu 8	219	236	09/02/89	Bahía Halley	466	74°40'	29°36'	

Tabla A1 (continuación)

Familia	Ejemplar	LS	LT	Fecha	Localidad	Prof	Lat	Long
Channichthyidae	ChEs 1	256	283	02/03/88	Canal de Beagle	-	-	-
	ChEs 2	265	296	02/03/88	Canal de Beagle	-	-	-
	ChEs 3	343	371	02/03/88	Canal de Beagle	-	-	-
	ChEs 4	172	205	01/03/83	Canal de Beagle	-	-	-
	ChEs 5	159	186	01/03/83	Canal de Beagle	-	-	-
	CrAn 1	327	365	01/02/89	Cabo Noruega	412	71°12'	13°17'
	CrAn 2	332	375	01/02/89	Cabo Noruega	412	71°12'	13°17'
	CrAn 4	385	416	19/02/89	Cabo Noruega	531	71°06'	12°42'
	CrAn 7	315	357	20/02/89	Cabo Noruega	412	71°12'	13°17'
	CrAn 8	317	360	19/02/89	Cabo Noruega	531	71°06'	12°42'
Harpagiferidae	HaEs 1	78	94	04/75	Is. Crozet	-	46°27'	52° 00'
	HaEs 2	76	94	04/76	Is. Crozet	-	46°27'	52°00'
	HaEs 3	71	87	04/74	Is. Crozet	-	46°27'	53° 00'
	HaEs 4	80	96	02/82	Is. Crozet	-	46°27'	52°00'
	HaEs 5	77	92	02/82	Is. Crozet	-	46°27'	54° 00'
	HaEs 6	74	88	21/04/76	Is. Crozet	-	46°27'	52°00'
	HaEs 7	70	85	21/04/76	Is. Crozet	-	46°27'	55° 00'
	HaEs 8	73	88	02/82	Is. Crozet	-	46°27'	52°00'
	HaEs 9	64	78	21/04/76	Is. Crozet	-	46°27'	56° 00'
	HaEs 10	79	95	21/04/76	Is. Crozet	-	46°27'	52°00'
	HaEs 12	64	78	21/04/76	Is. Crozet	-	46°27'	57° 00'
	HaEs 14	73	89	02/82	Is. Crozet	-	46°27'	52°00'
	HaEs 16	62	75	04/78	Is. Crozet	-	46°27'	58° 00'
	HaEs 17	70	84	02/82	Is. Crozet	-	46°27'	52°00'
	HaEs 18	59	72	04/74	Is. Crozet	-	46°27'	59° 00'

Apéndice II: A continuación se presenta la tabla AII, con los resultados obtenidos en la caracterización de los ovocitos en las distintas etapas de la ovogénesis.

Tabla AII: Familia Artedidraconidae. Valores del diámetro de los ovocitos en las distintas etapas, por especie. Medidas en micras. Mín.: valor mínimo; Máx.: valor máximo; D.E: desvío estándar; N/C: relación nucleoplasmática. Etapas: NC: nucleocromatínica, PN: perinuclear, ACI: alvéolos corticales I, ACII: alvéolos corticales II, VI: vitelo I, VII: vitelo II, VIII: vitelo III, Mad: maduro. Casilleros con guión: información no disponible.

Etapas / diámetro	<i>Artedidraconidae</i> <i>oriana</i>	<i>Dolloidraconidae</i> <i>longedorsalis</i>	<i>Pogonophryne</i> <i>marmorata</i>	
NC	Media	63,42	65,61	35,05
	Mín.	20,45	21,83	14,90
	Máx.	222,15	166,39	54,97
	D.E	27,76	20,70	9,47
	N/C	1,07	1,15	1,55
PN	Media	107,00	110,99	86,39
	Mín.	32,67	44,94	29,58
	Máx.	229,47	302,26	167,46
	D.E	34,72	40,86	25,54
	N/C	0,86	0,94	1,04
ACI	Media	184,21	182,24	142,31
	Mín.	24,74	41,81	36,30
	Máx.	349,87	377,27	296,55
	D.E	57,57	57,19	39,84
	N/C	0,69	0,73	0,89
ACII	Media	293,00	347,95	223,10
	Mín.	88,60	38,69	140,11
	Máx.	470,55	524,30	311,90
	D.E	66,70	84,21	61,27
	N/C	0,40	0,39	0,52
VI	Media	359,06	528,38	-
	Mín.	182,14	402,98	-
	Máx.	536,38	620,78	-
	D.E	92,44	77,24	-
	N/C	0,38	0,27	-
VII	Media	495,16	-	-
	Mín.	242,16	-	-
	Máx.	666,15	-	-
	D.E	133,48	-	-
	N/C	0,28	-	-
VIII	Media	1163,52	-	-
	Mín.	662,60	-	-
	Máx.	1442,34	-	-
	D.E	213,91	-	-
	N/C	0,14	-	-
Mad	Media	1115,16	1009,82	-
	Mín.	679,85	754,00	-
	Máx.	1631,96	1304,06	-
	D.E	274,38	241,37	-

Apéndice II (continuación): Familia Bathydraconidae.

Etapa / diámetro	<i>Akarotaxis nudiceps</i>	<i>Bathydraco macrolepis</i>	<i>Gerlachea australis</i>
NC	Media	68,87	71,33
	Mín.	26,83	26,97
	Máx.	178,35	122,90
	D.E	32,67	17,53
	N/C	0,93	1,08
PN	Media	101,23	98,71
	Mín.	32,74	43,49
	Máx.	196,64	168,10
	D.E	39,62	33,69
	N/C	0,82	0,88
ACI	Media	164,85	154,35
	Mín.	92,56	28,21
	Máx.	255,21	358,60
	D.E	42,85	61,48
	N/C	0,61	0,62
ACII	Media	270,61	254,75
	Mín.	96,81	79,16
	Máx.	434,46	297,37
	D.E	72,73	43,86
	N/C	0,46	0,48
VI	Media	-	444,84
	Mín.	-	444,84
	Máx.	-	444,84
	D.E	-	-
	N/C	-	0,43
VII	Media	-	420,84
	Mín.	-	235,65
	Máx.	-	531,74
	D.E	-	161,42
	N/C	-	0,21
VIII	Media	-	749,66
	Mín.	-	396,57
	Máx.	-	1231,93
	D.E	-	235,73
	N/C	-	0,11
Mad	Media	-	850,68
	Mín.	-	376,64
	Máx.	-	1270,75
	D.E	-	201,29

Tabla All (continuación): Familias Channichthyidae y Harpagiferidae.

Etapa / diámetro		<i>Champocephalus</i> <i>esox</i>	<i>Criodraco</i> <i>antarcticus</i>	<i>Harpagifer</i> <i>spinosus</i>
NC	Media	44,34	493,54	45,64
	Mín.	16,37	11,81	19,61
	Máx.	106,54	291,21	123,14
	D.E	14,85	23,82	17,41
	N/C	1,33	1,35	1,44
PN	Media	100,43	93,89	91,65
	Mín.	41,09	21,78	22,47
	Máx.	245,05	228,71	215,89
	D.E	30,78	36,93	30,65
	N/C	0,99	1,03	1,01
ACI	Media	156,75	141,75	144,47
	Mín.	84,36	41,30	48,80
	Máx.	290,70	301,78	217,72
	D.E	33,22	51,00	31,56
	N/C	0,63	0,79	0,71
ACII	Media	234,28	236,66	238,64
	Mín.	145,18	87,82	155,45
	Máx.	327,29	515,41	338,72
	D.E	33,55	94,03	49,02
	N/C	0,45	0,57	0,39
VI	Media	-	-	298,10
	Mín.	-	-	158,63
	Máx.	-	-	414,91
	D.E	-	-	53,94
	N/C	-	-	0,28
VII	Media	-	-	348,08
	Mín.	-	-	99,45
	Máx.	-	-	508,40
	D.E	-	-	68,72
	N/C	-	-	0,26
VIII	Media	463,81	-	576,76
	Mín.	289,06	-	230,31
	Máx.	613,95	-	905,90
	D.E	73,45	-	157,15
	N/C	0,17	-	0,14
Mad	Media	1021,28	-	656,44
	Mín.	616,27	-	313,53
	Máx.	1194,37	-	958,76
	D.E	147,43	-	125,80

Apéndice III: En las figuras A1-A9 se grafican las frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de desarrollo, por ejemplar, indicando la fase de madurez gonadal. Los gráficos están ordenados por fase de madurez gonadal creciente.

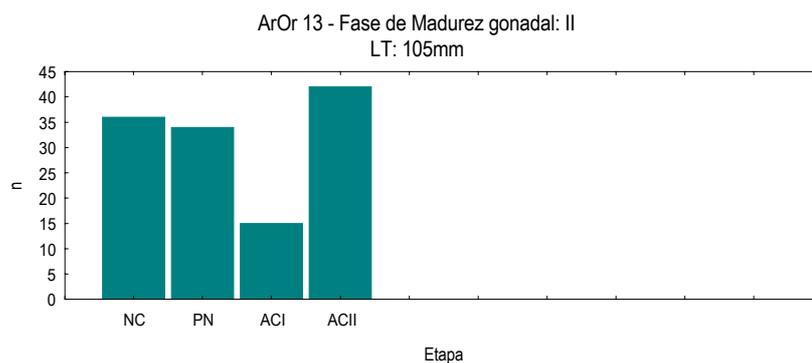
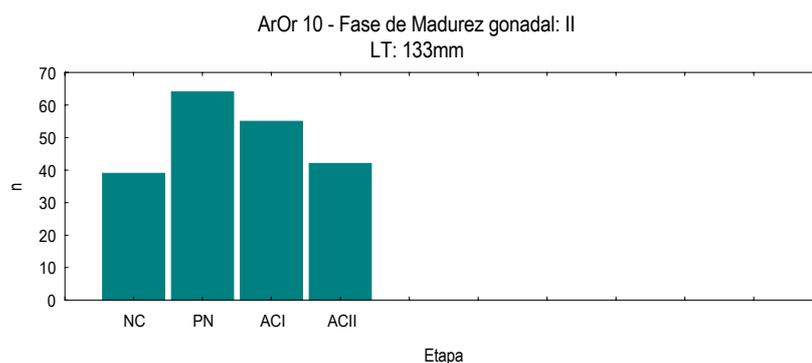
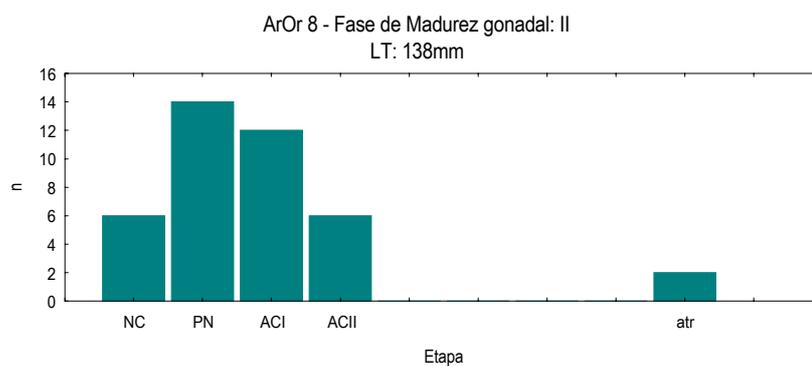


Figura A1: *Artedidraco orianae*. Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de desarrollo y fase de madurez gonadal, por ejemplar.

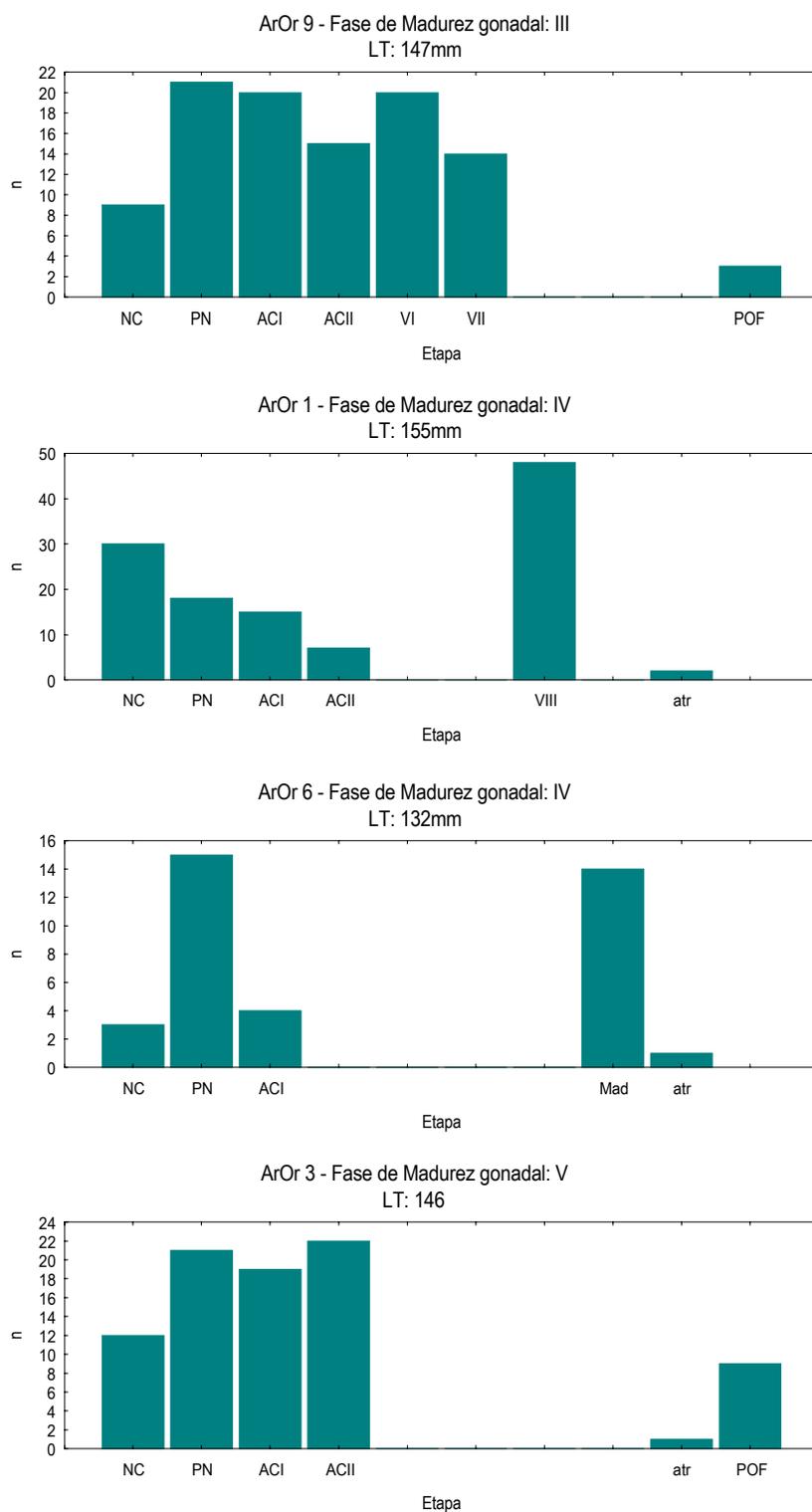


Figura A1 (continuación): *Artedidraco orianae*. Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de desarrollo y fase de madurez gonadal, por ejemplar.

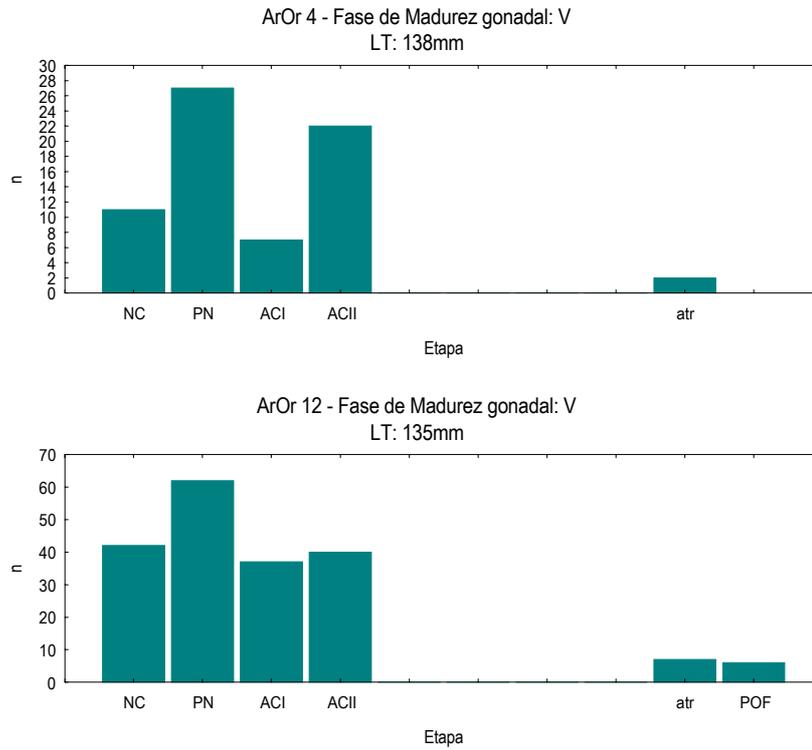


Figura A1 (continuación): *Artedidraco orianae*. Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de desarrollo y fase de madurez gonadal, por ejemplar.

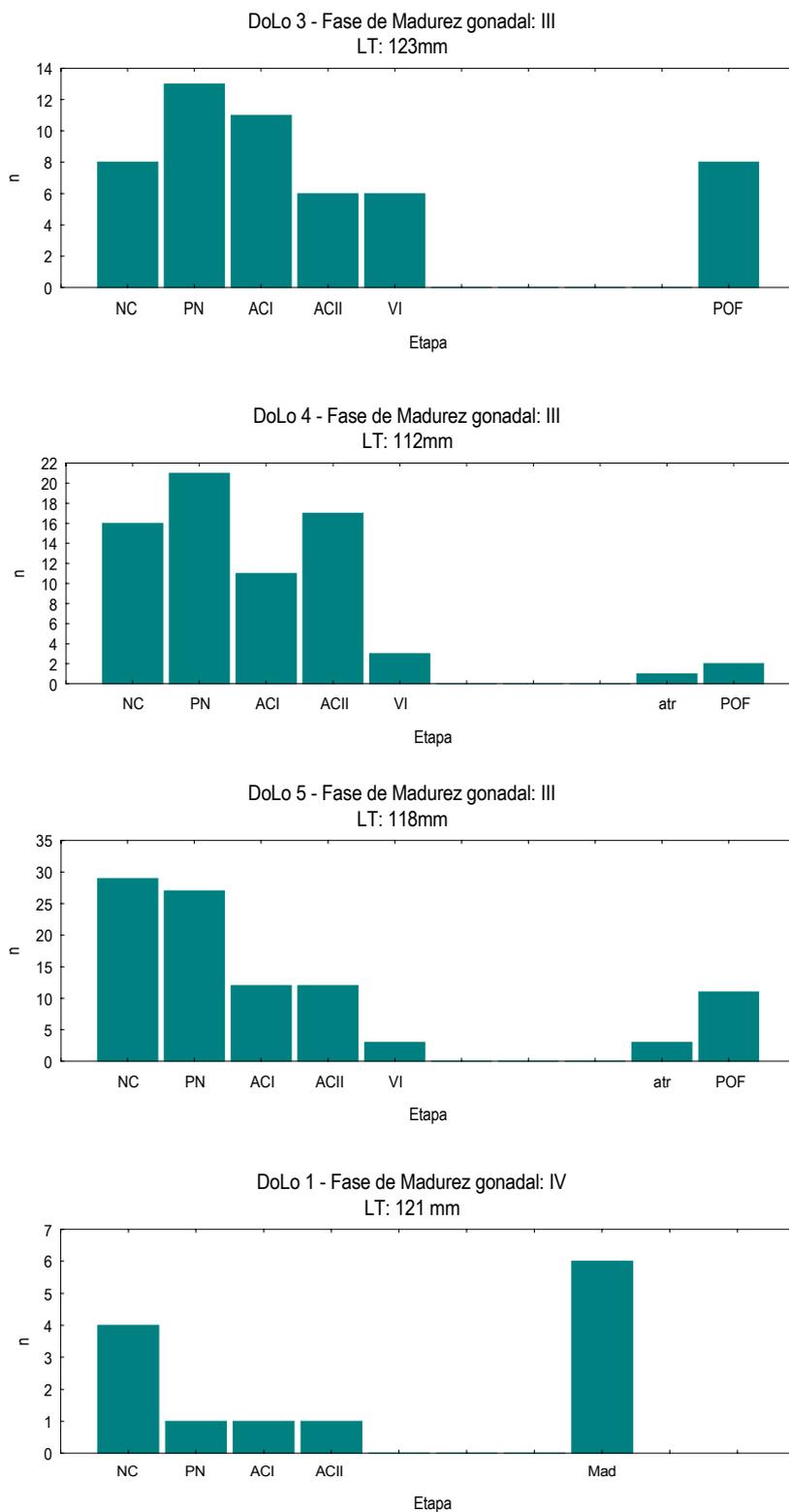


Figura A2: *Dolloidraco longedorsalis*. Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de desarrollo y fase de madurez gonadal, por ejemplar.

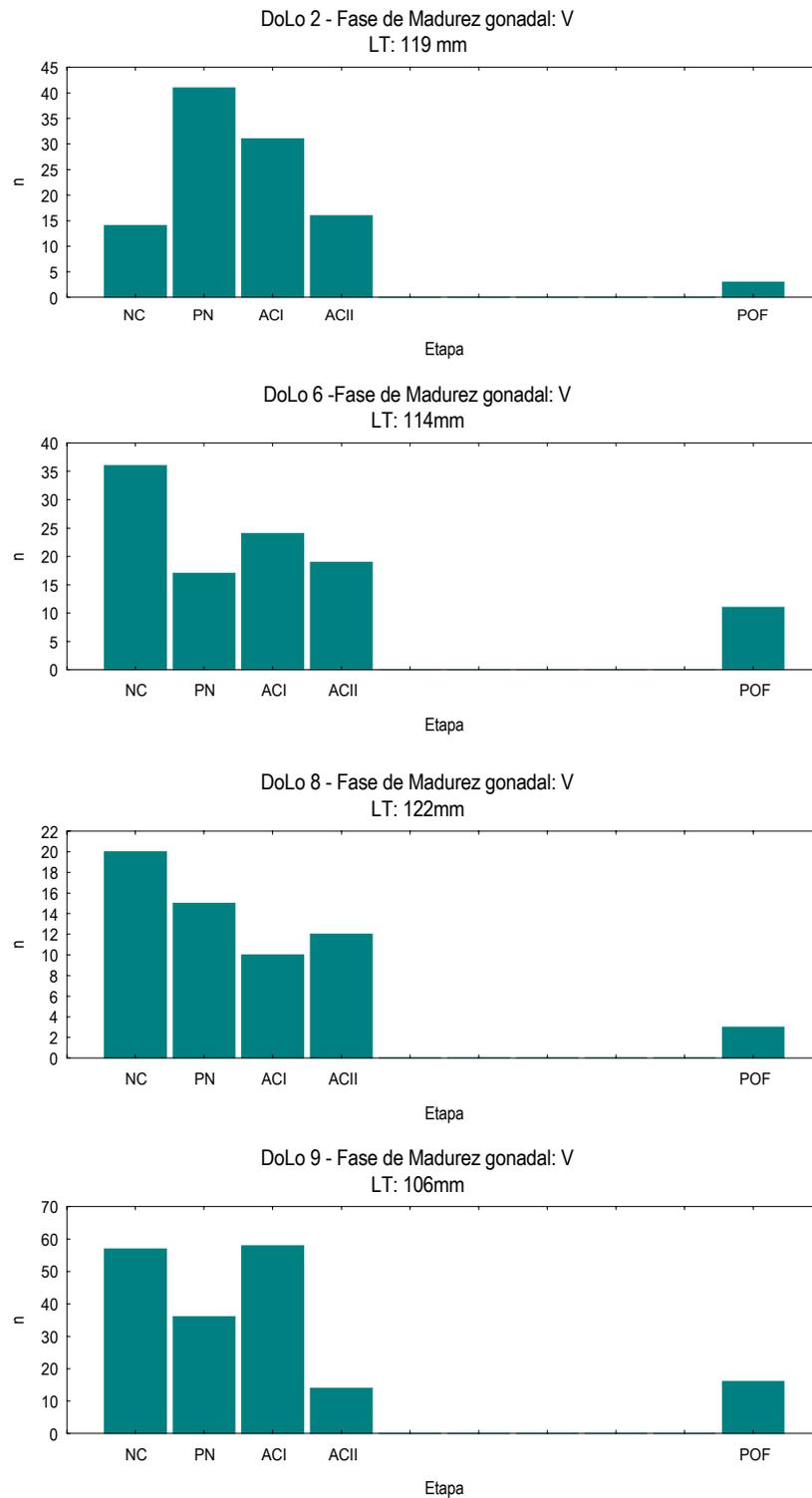


Figura A2 (continuación): *Dolloidraco longedorsalis*. Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de desarrollo y fase de madurez gonadal, por ejemplar.

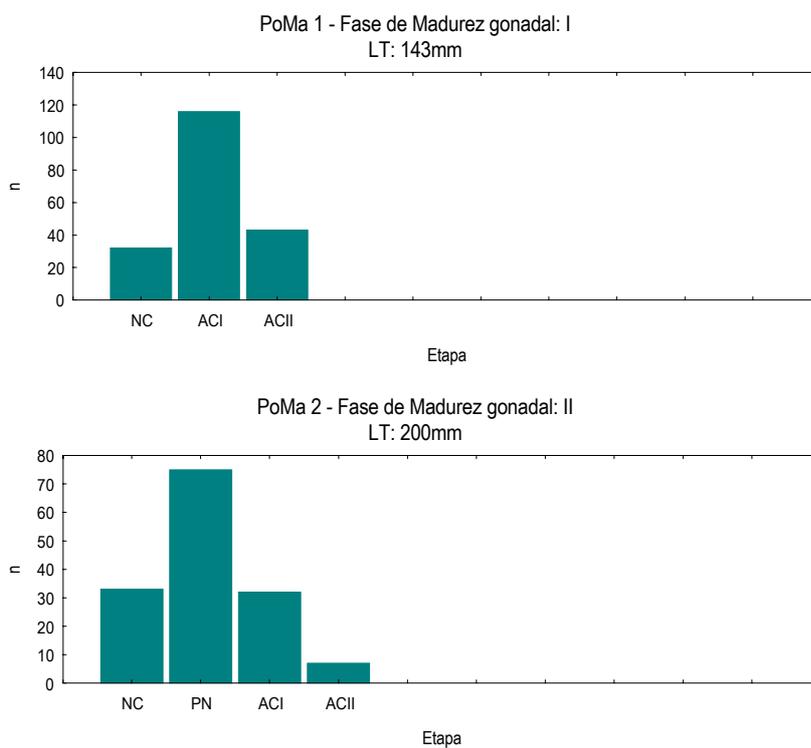


Figura A3: *Pogonophryne marmorata*. Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de desarrollo y fase de madurez gonadal, por ejemplar.

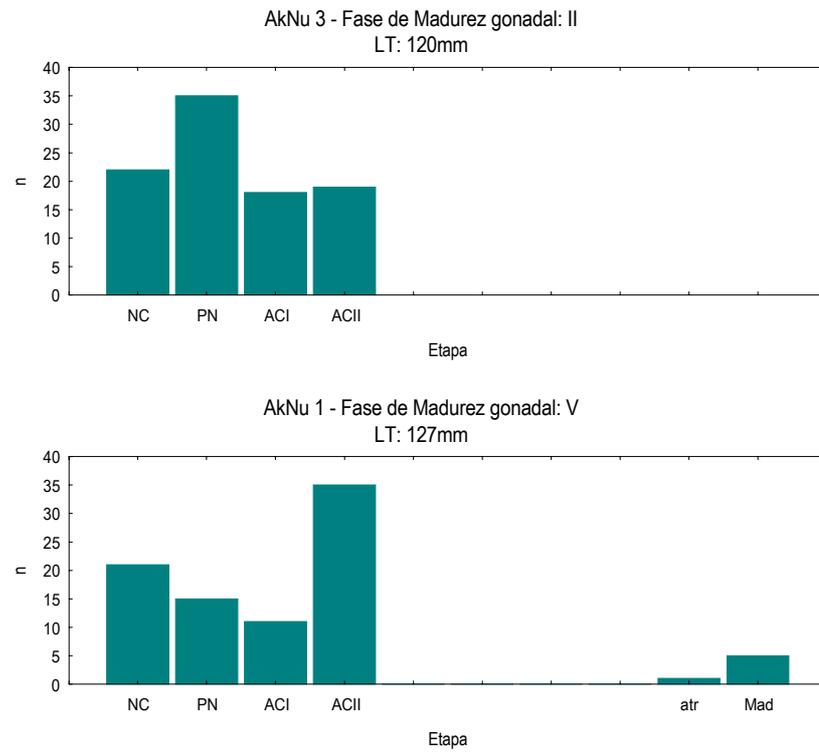


Figura A4: Akarotaxis nudiceps. Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de desarrollo y fase de madurez gonadal, por ejemplar.

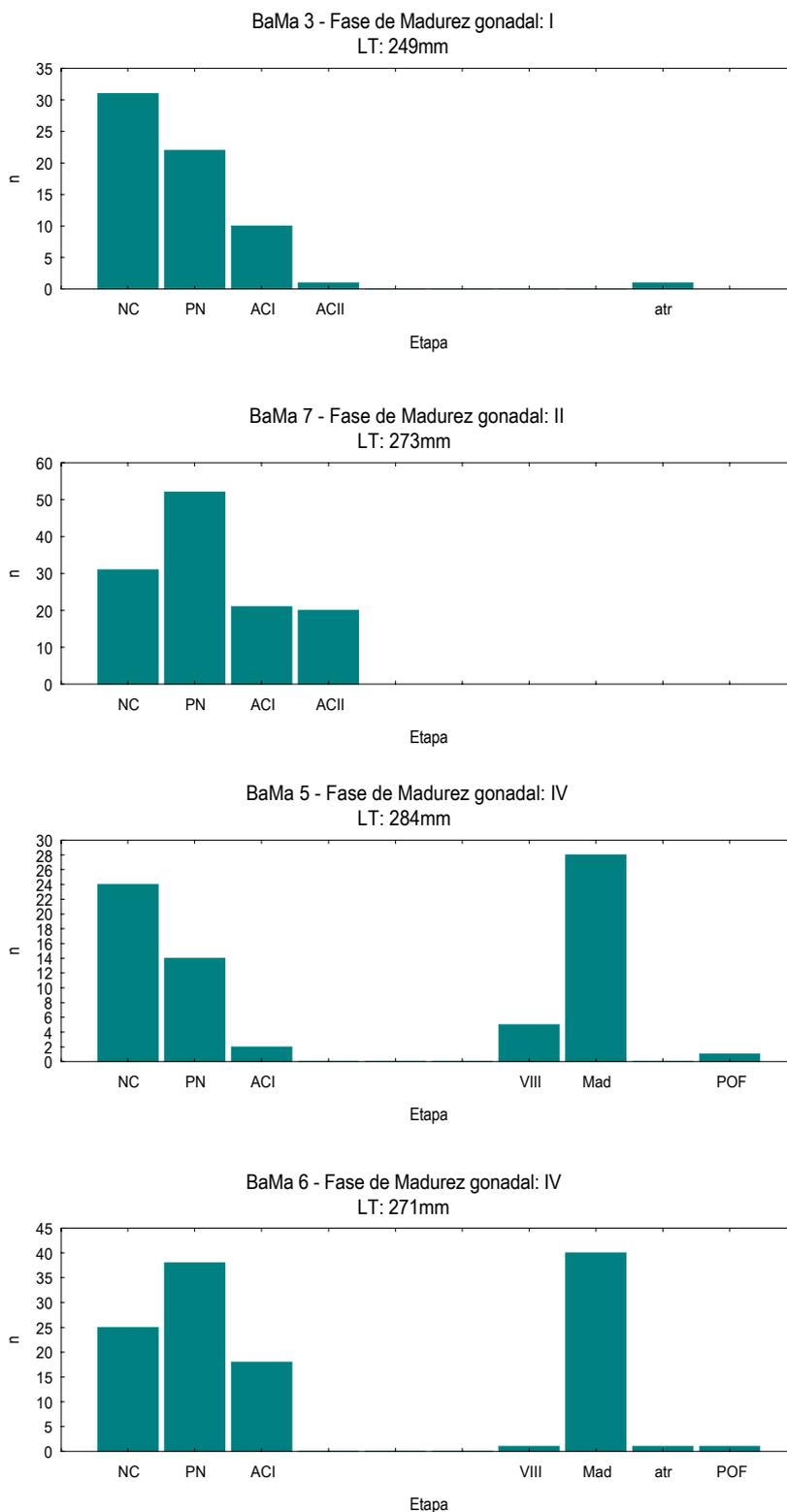


Figura A5: *Bathyraco macrolepis*. Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de desarrollo y fase de madurez gonadal, por ejemplar.

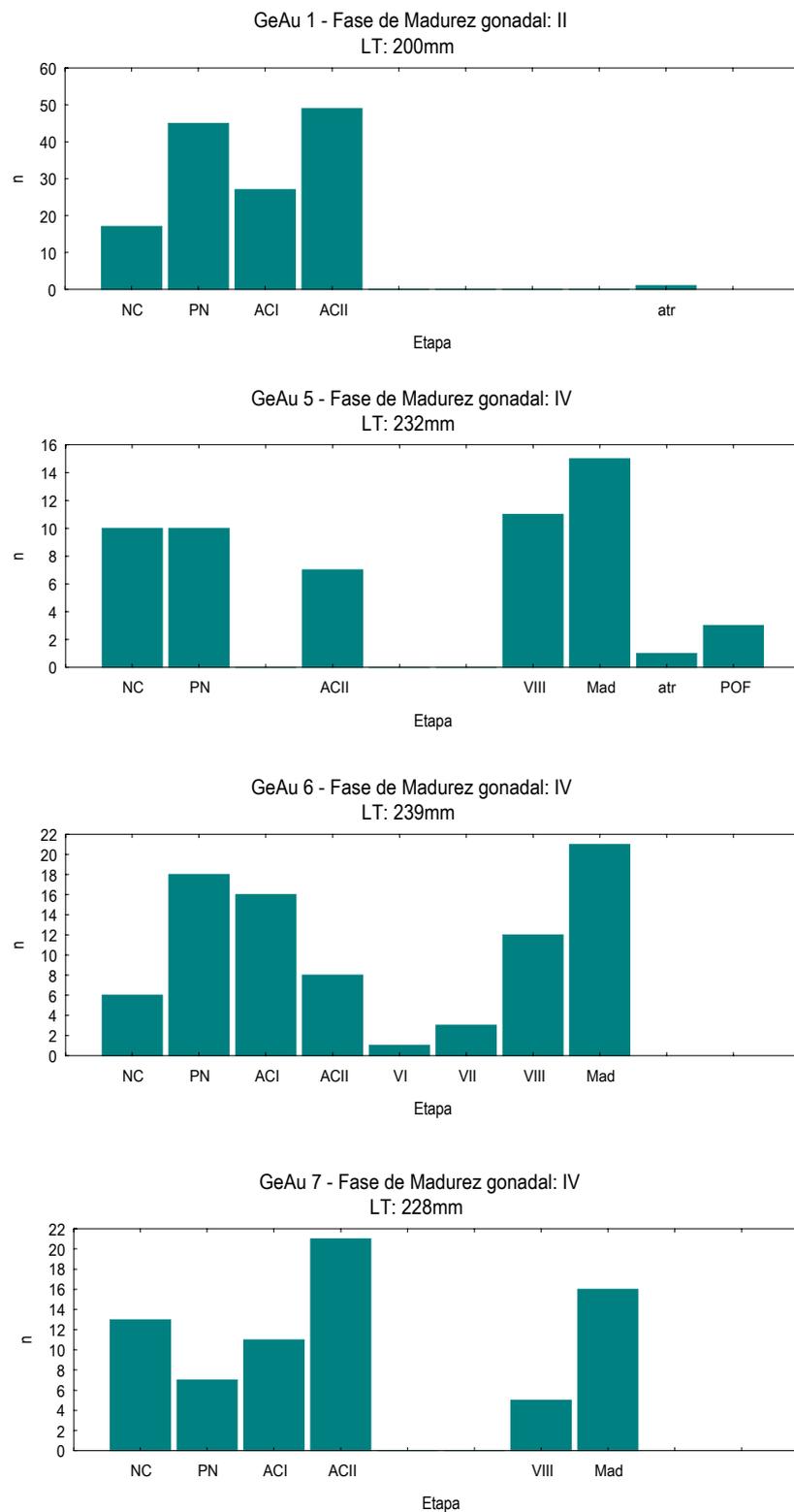


Figura A6: *Gerlachea australis*. Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de desarrollo y fase de madurez gonadal, por ejemplar.

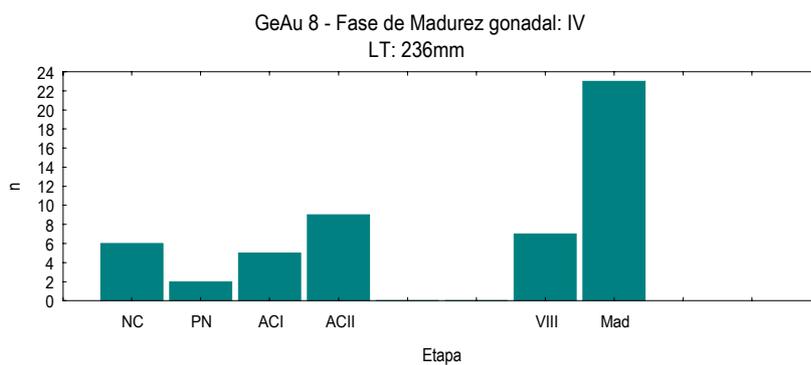


Figura A6 (continuación): *Gerlachea australis*. Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de desarrollo y fase de madurez gonadal, por ejemplar.

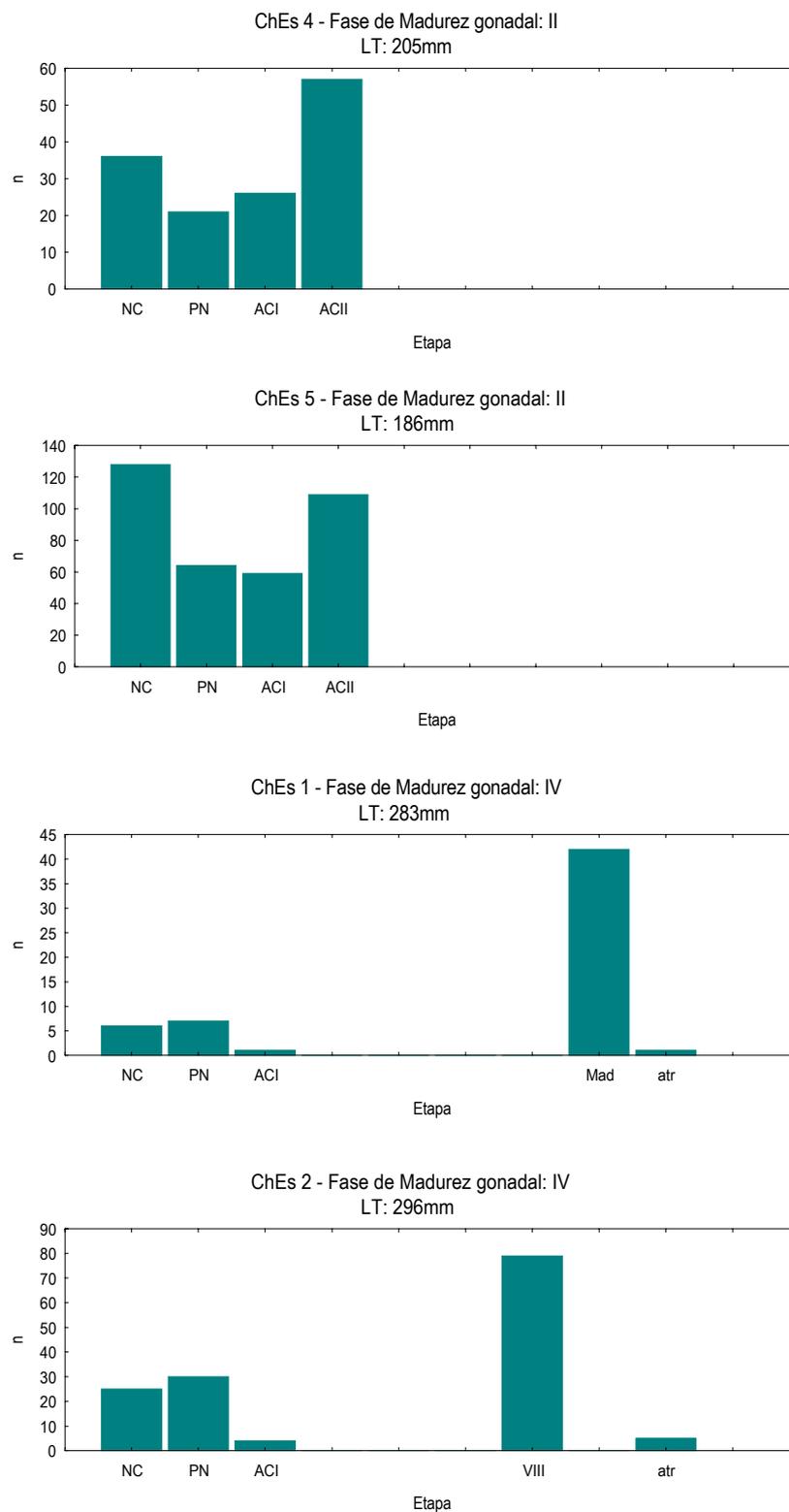


Figura A7: *Champsocephalus esox*. Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de desarrollo y fase de madurez gonadal, por ejemplar.

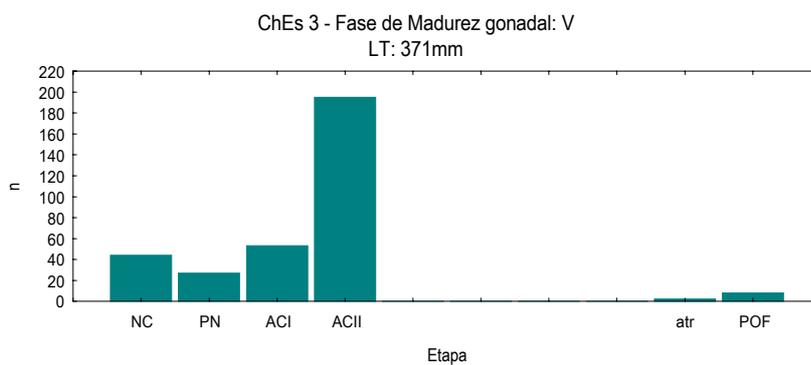


Figura A7 (continuación): *Champsocephalus esox*. Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de desarrollo y fase de madurez gonadal, por ejemplar.

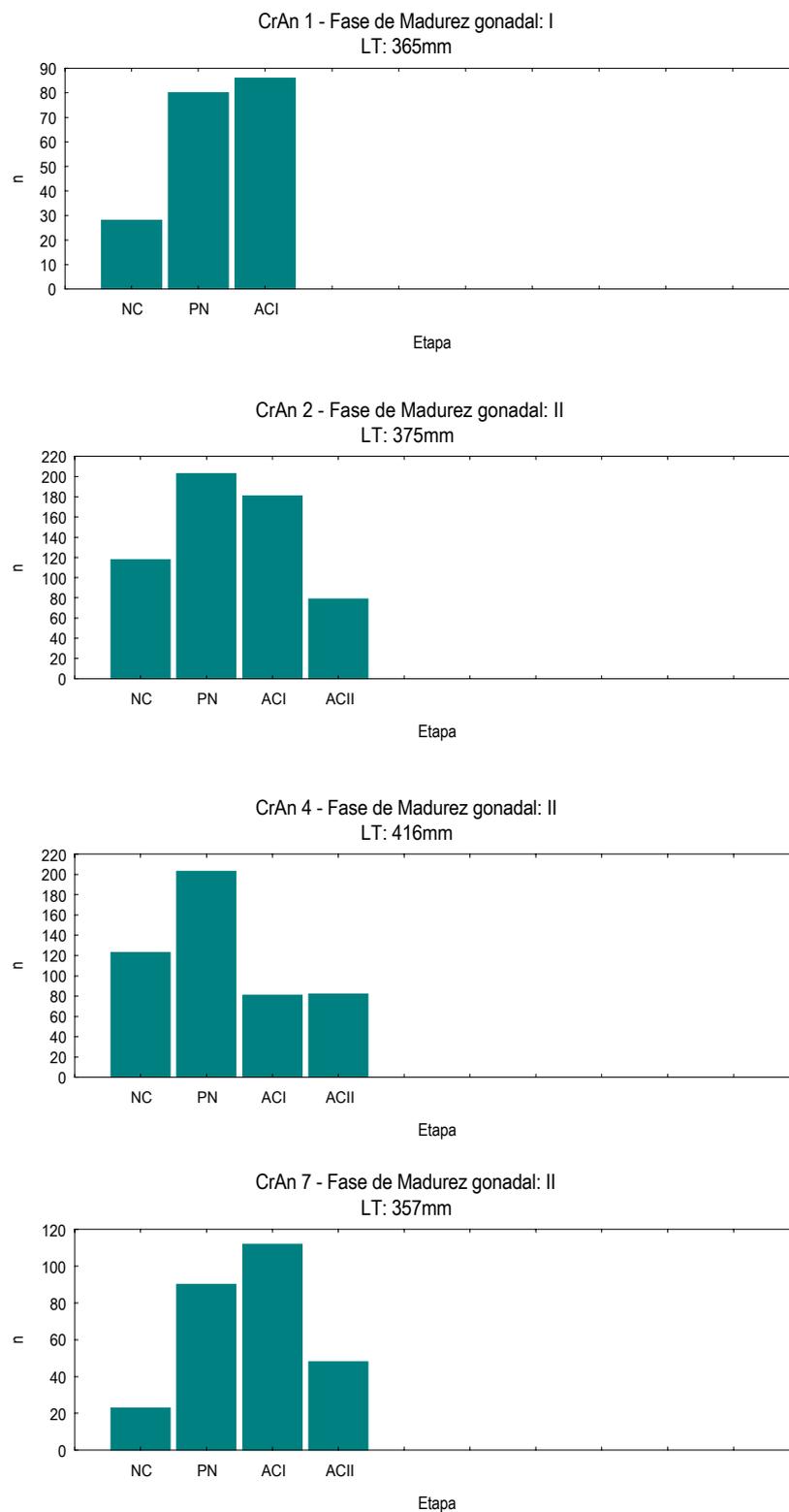


Figura A8: *Cryodraco antarcticus*. Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de desarrollo y fase de madurez gonadal, por ejemplar.

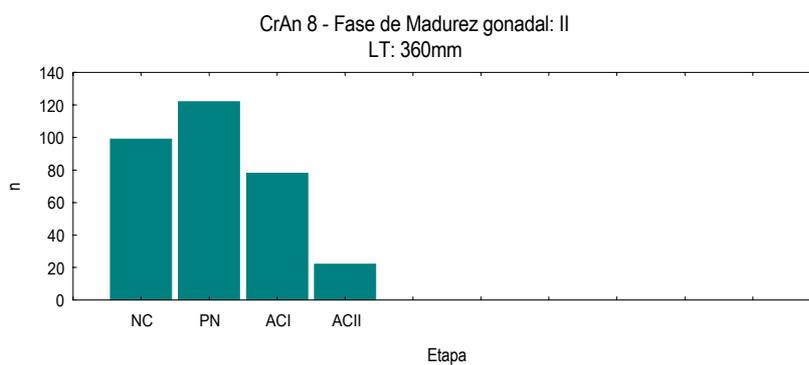


Figura A8 (continuación): *Cryodraco antarcticus*. Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de desarrollo y fase de madurez gonadal, por ejemplar.

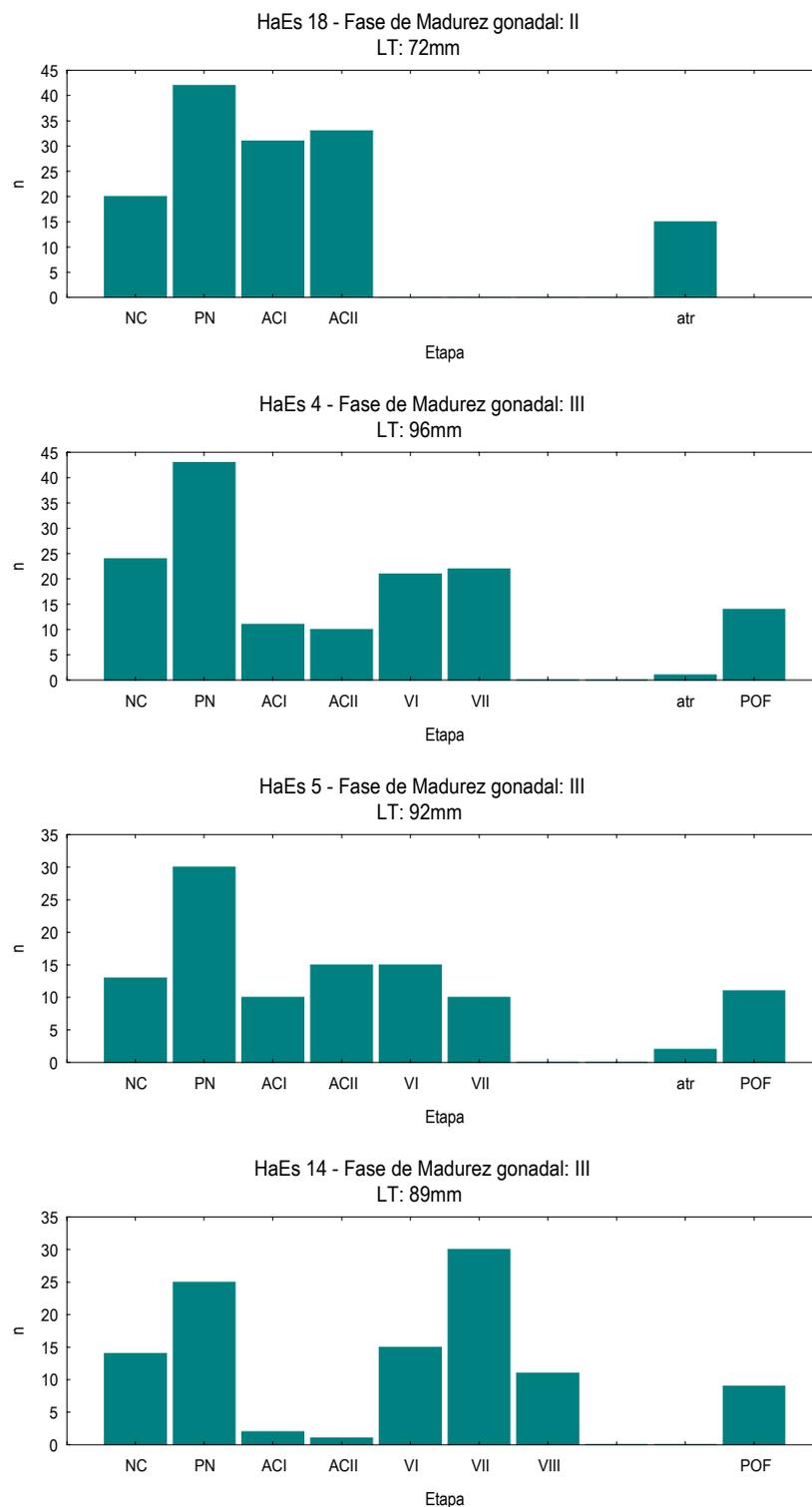


Figura A9: *Harpagifer spinosus*. Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de desarrollo y fase de madurez gonadal, por ejemplar.

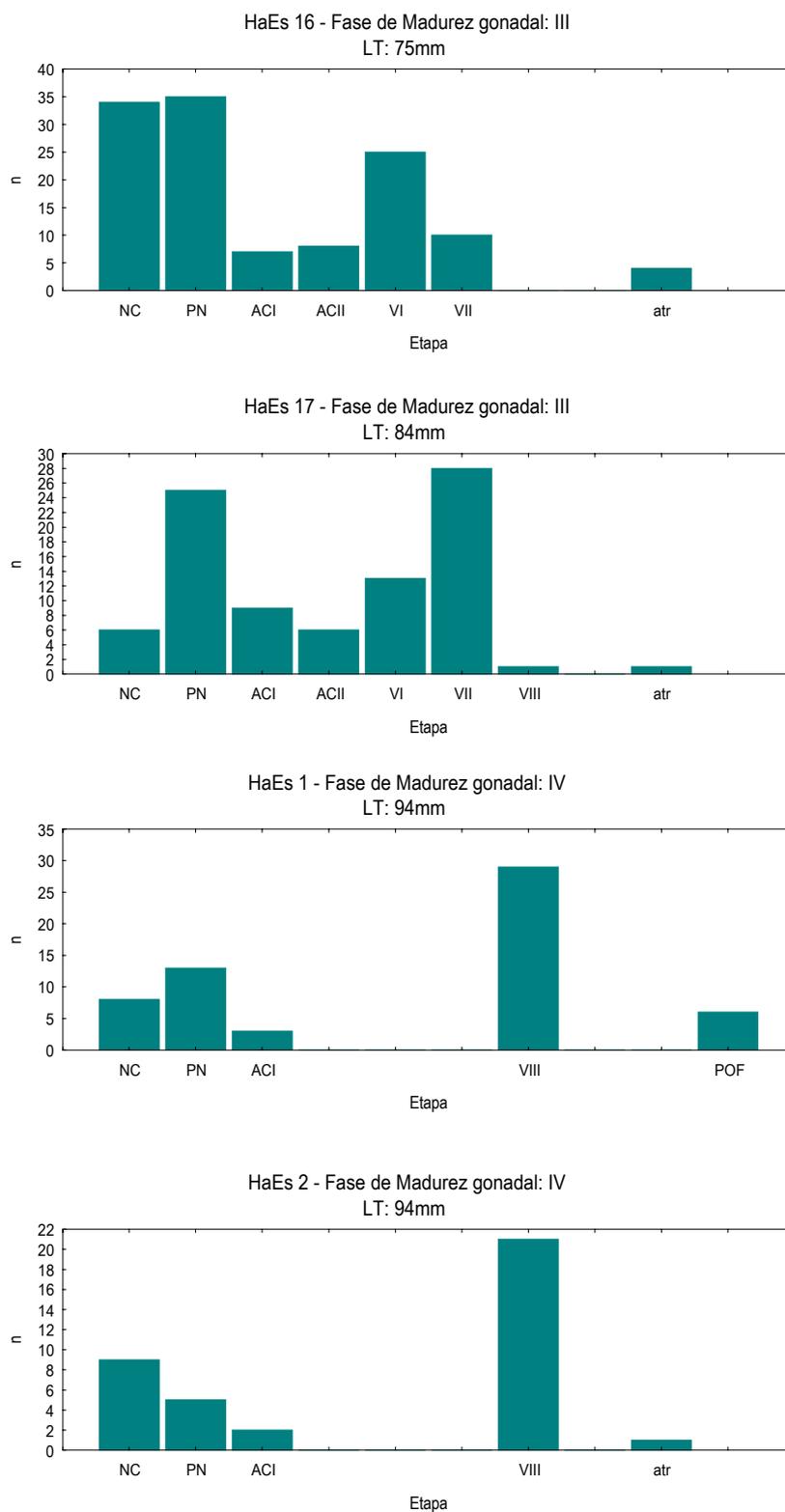


Figura A9 (continuación): *Harpagifer spinosus*. Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de desarrollo y fase de madurez gonadal, por ejemplar.

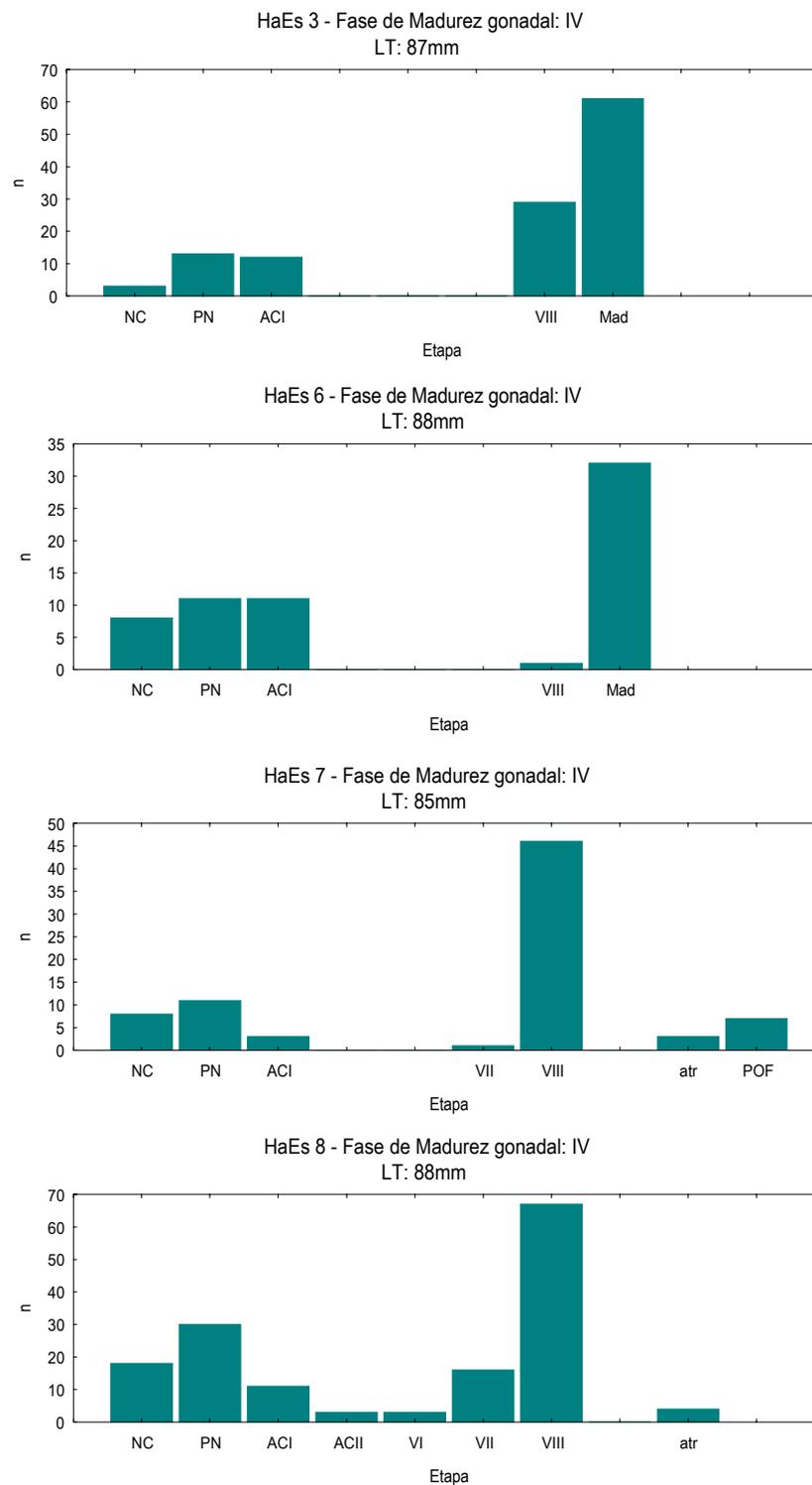


Figura A9 (continuación): *Harpagifer spinosus*. Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de desarrollo y fase de madurez gonadal, por ejemplar.

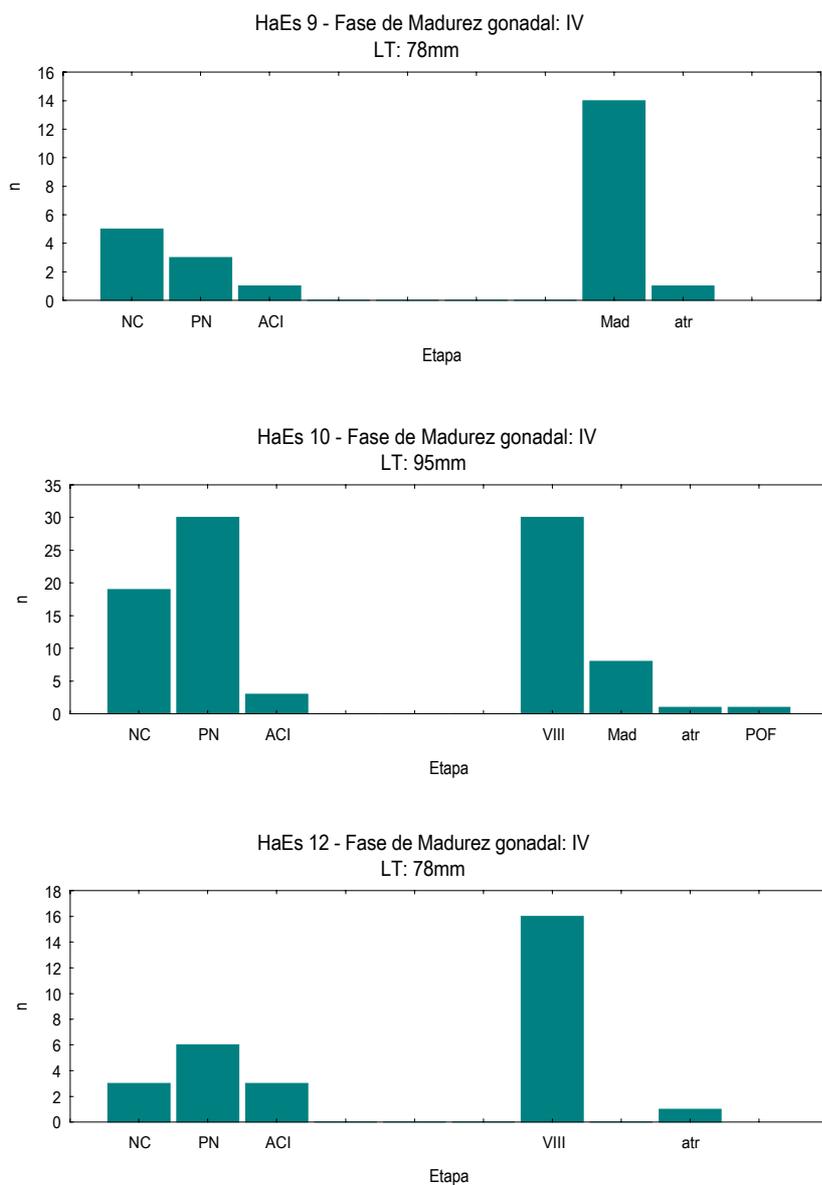


Figura A9 (continuación): *Harpagifer spinosus*. Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de desarrollo y fase de madurez gonadal, por ejemplar.