



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

UNIDAD IZTAPALAPA

Estudio histológico y endocrino de los Cíclidos Neotropicales,
Tenguayaca, *Petenia splendida* y la Mojarra Pinta, *Parachromis*
(*Cichlasoma*) *managuensis* del Sudeste de México

T E S I S

Que para obtener el grado de:

Doctor en Ciencias Biológicas

P R E S E N T A :

Martha Hilda Pérez Vega

DIRECTOR DE TESIS: Dr. José Luis Arredondo Figueroa

ASESORES: Dr. Efraín Mercado Pichardo

Dr. Abraham Kobelkowsky Díaz

Dr. Andrés Reséndez Medina†

Julio 2006



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

UNIDAD IZTAPALAPA

Estudio histológico y endocrino de los Cíclidos Neotropicales,
Tenguayaca, *Petenia splendida* y la Mojarra Pinta, *Parachromis*
(*Cichlasoma*) *managuensis* del Sudeste de México.

TESIS

Que para obtener el grado de
Doctor en Ciencias Biológicas
PRESENTA

Martha Hilda Pérez Vega

DIRECTOR DE TESIS: Dr. José Luis Arredondo Figueroa.

**ASESORES: Dr. Efraín Mercado Pichardo
Dr. Abraham Kobelkowsky Díaz
Dr. Andrés Reséndez Medina✚**

Julio 2006

“El Doctorado en Ciencias Biológicas De la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al Programa Nacional de Posgrados con la categoría de alto nivel de Conacyt y además cuenta con apoyo del mismo Consejo, con el convenio PFP-20-93”

El presente trabajo se desarrolló en el laboratorio de laboratorio de Fisiendocrinología de la Adaptación y la Reproducción de la Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa. Y en el laboratorio de Biología de la Reproducción de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México.

El proyecto de investigación forma parte de los trabajos que se realizan en la División Académica de Ciencias Agropecuarias, de la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.

El proyecto fue financiado por Conacyt y el gobierno del Estado de Tabasco en el marco de Fondos Mixtos.

La alumna recibió la beca PROMEP.

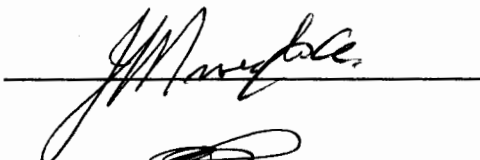
Para la realización de los estudios de Doctorado en Ciencias Biológicas se contó con el permiso de la DACA-UJAT.

El jurado designado por la las Divisiones de Ciencias Biológicas y de la Salud de las Unidades Iztapalapa y Xochimilco aprobó la Tesis que presentó

Pérez Vega Martha Hilda

Miembros del Jurado

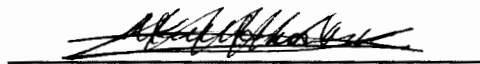
Director: Dr. José Luis Arredondo Figueroa



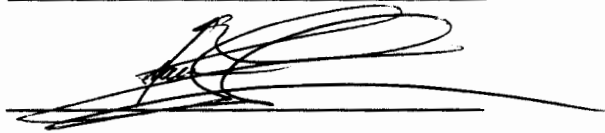
Asesor: Dr. Efraín Mercado Pichardo



Asesor: Dr. Abraham Kobelkowsky Díaz



Sinodal: Dr. Margarito Tapia García



Sinodal: José Luis Gómez Marquez



Agradecimientos:

Los conocimientos y experiencia que se adquieren al realizar un Doctorado son producto del apoyo de muchas personas y de sus instituciones, mi agradecimiento infinito para todos.

Dr. José Luis Arredondo por su valiosa dirección y apoyo constante.

M. V. Z. Carlos Romero Ramírez.

Dra. Maria del Carmen Uribe Aranzabal.

Dr. Andrés Resendez Medina.

Dr. Efraín Mercado Pichardo.

M. en C. Gabriela López.

M. en C. Mario García Lorenzana.

Biol. Verónica Lona Díaz.

Dr. Tomas Morato Cartagena.

Dr. Abraham Kobelkowky Díaz.

Dr. José Luis Gómez Márquez.

Dr. Margarito Tapia García.

Dra. Bertha Peña Mendoza.

Dra. Minerva Muñoz Gutierrez.

M. en C. Miguel O. Chávez Lomelí.

Resumen

De la diversa fauna ictiológica del país, *Petenia splendida* y *Parachromis managuensis* son dos especies de agua dulce que tienen importancia alimenticia y comercial en el Sureste mexicano. La primera, nativa, ha sufrido una disminución drástica en las pesquerías y la segunda, introducida, ha desplazado a las especies locales. Este proyecto abordó aspectos no conocidos, la endocrinología e histología de la reproducción, de estos peces. A través del estudio histológico sobre la maduración gonádica se constató que ambas especies son sincrónicas, con picos de reproducción en los meses de abril-mayo y agosto-septiembre. Las hembras presentan dos ovarios de tipo sacular y una ovogénesis que se puede dividir en seis etapas durante la previtelogénesis y vitelogénesis, basándose en la presencia, ausencia o cambios de los componentes foliculares y sus dimensiones; *P. splendida* con ovogonias de 20 μm hasta alcanzar el ovocito maduro 1300 μm , y en el caso de *C. managuense* de 30 μm a 1500 μm , la cual presenta un mayor número de etapas foliculares desde el inicio de la maduración gonádica. El testículo de ambos machos es de estructura lobular con espermatogonias no restringidas en la periferia, la actividad espermatogénica se ha dividido en tres etapas activación, maduración y regresión; caracterizadas por la proliferación de espermatocitos, espermátidas y espermatozoides así como la posición del quiste en el testículo. La técnica utilizada en la preparación de los cortes histológicos fue: fijación, deshidratación, inclusión, corte y tinción en H-E. La cuantificación de 17β -Estradiol ($17\beta\text{E}_2$), Progesterona (P_4), 17α Hidroxiprogesterona ($17\alpha\text{HP}_4$) y Testosterona (T) se realizó por radionmunoanálisis, estas hormonas se utilizaron como indicadores del desarrollo y maduración de las gónadas. Se obtuvo la descripción detallada del desarrollo gametogénico de *Petenia splendida* y *Parachromis managuensis* en ambos sexos. Se establecieron los estados foliculares (seis estadios). Se identificaron las diferentes poblaciones de ovocitos durante el desarrollo gonádico en función de la talla. Se encontró que *P. managuensis* presenta más variedad de folículos desde las etapas tempranas que *P. splendida*. Los machos fueron divididos en cuatro etapas. El desarrollo espermatogénico fue similar en las dos especies. Se estableció el perfil de 4 hormonas circulantes en plasma de éstos cíclidos durante el desarrollo gonadal. ($17\beta\text{E}_2$, P_4 , $17\alpha\text{HP}_4$, y T). El $17\beta\text{E}_2$ sanguíneo con concentraciones elevadas al inicio del crecimiento gonádico de 1.5 ng/ml disminuyó al llegar la maduración. La P_4 osciló alrededor de 5 ng/ml a lo largo del desarrollo. La $17\alpha\text{HP}_4$ que es el predecesor 17α 20β dihidroxip P_4 , hormona inductora de la madurez, se elevó al final del crecimiento. Las concentraciones de las mismas hormonas fueron ligeramente mayores en *P. managuensis* que en *P. splendida*. Los niveles de testosterona fluctuaron alrededor de 0.5 ng/ml para las dos especies, siendo similares a otros cíclidos.

Abstract

Petenia splendida and *Parachromis managuensis* are two fresh water fish species with high nutritional and economical impacts through out the Southeast of Mexico. *Petenia splendida*, a Mexican native species, had drastically reduced its population size due mainly to over fishing. *Parachromis managuensis*, in the other hand, is an introduced fish that has successfully displaced local fishery. The aim of this thesis was to study the reproductive characteristics of both species and sexes, from an endocrinal and histological perspective. The histological results of both fishes showed synchronized gonad maturation with reproductive peaks during april-may and august-september. The females had two secular ovaries with one ovogenesis subdivided into six phases, including pre-vitelogenesis and vitelogenesis. The classification was made according to the changes observed in the composition and dimensions of the follicles. For instance, *P. splendida* showed 20 μm diameter oogonias and 1300 μm diameter mature oocytes, whereas *P. managuensis* showed oogonias and oocytes with 30 μm and 1500 μm in diameter respectively. *P. managuensis* showed the presence of more small follicles during the early folliculogenesis than *P. splendida*. The males, from both species, had a lobular structure with non-restricted peripheral spermatogonia, a spermatogenesis process divided in four phases and characterized by proliferative spermatocytes, spermatids and spermatozoa and the position of testicular cyst. The spermatogenesis process was similar for both species. Histological characteristics were recorded using Eosin-Haematoxylin. The endocrinal results were obtained by measuring 17 β -Estradiol, Progesterone, 17 α -Hydroxyprogesterone and testosterone via radioimmunoassay. The concentration of 17 β -Estradiol was high at the beginning of the gonadic development (1.5 ng/ml) and decrease towards sexual maturation. The levels of Progesterone were around 5 ng/ml trough out the development. The levels of 17 α -Hydroxyprogesterone increased towards the end of growth. The hormone levels in *P. managuensis* were slightly higher than those observed in *P. splendida*. Whereas the levels testosterona (~ 0.5 ng/ml) were similar for both fish.

CONTENIDO

RESUMEN

ABSTRACT

INTRODUCCIÓN

1

Descripción general de la familia Cichlidae

3

Distribución.

3

Hábitat.

4

Descripción de las especies objeto de estudio.

5

Estudios histológicos y endocrinológicos de algunos Cíclidos.

8

MARCO TEÓRICO

11

Aspectos generales sobre la reproducción de los Teleósteos.

11

Descripción histológica de las gónadas de los peces

Teleósteos.

12

Estructura general de las gónadas.

12

El ovario.

15

 Desarrollo del ovario.

16

 El testículo.

20

 Desarrollo del testículo.

21

Bases endocrinas de los Teleósteos.

24

 Regulación de la función reproductiva.

24

 Influencia del medio ambiente

25

 El papel de las hormonas en la reproducción en Teleósteos.

26

 Otras hormonas hipofisiarias.

29

 Hormonas esteroides sexuales.

30

JUSTIFICACIÓN

35

HIPÓTESIS

37

OBJETIVOS

38

MATERIALES Y MÉTODOS

39

Trabajo de campo.

39

 Zonas de estudio.

39

Colecta de peces.	41
Colecta del suero sanguíneo.	42
Trabajo de laboratorio.	42
Determinación de hormonas.	43
Características de los antisueros.	45
Ensayo de radioinmunoanálisis.	46
Análisis estadísticos.	47
RESULTADOS	49
Índice gonadosomático (IGS).	49
Descripción histológica.	52
Descripción general de los ovarios de ambas especies.	52
Descripción del desarrollo ovárico de <i>Petenia splendida</i> .	53
Cambios en las poblaciones de folículos y clasificación macroscópica y microscópica durante la ovogénesis.	60
Descripción del desarrollo ovárico de <i>P. (C.) managuensis</i> .	63
Cambios en las poblaciones de folículos y clasificación macroscópica y microscópica durante la ovogénesis.	68
Descripción general de los testículos de ambas especies.	71
Descripción de la espermatogénesis de la <i>P. splendida</i> .	71
Descripción de la espermatogénesis de <i>P. (C.) managuensis</i> .	76
Endocrinología.	80
17 β Estradiol.	80
Progesterona.	81
17 α Hidroxiprogesterona.	83
Testosterona.	84
DISCUSIÓN	86
CONCLUSIONES	95
BIBLIOGRAFÍA	97

INTRODUCCIÓN

En México las especies de peces que pertenecen a la familia de los Cíclidos están representadas por 11 géneros con distribución Neotropical y en nuestro país incluyen alrededor de 48 especies nativas (Miller, 2005).

Este estudio esta enfocado sobre dos Cíclidos nearticos, que tienen gran importancia regional en el sureste de México, la tenguayaca, *Petenia splendida* (Gunther, 1862) y la mojarra pinta *Parachromis managuensis* (Gunther, 1867). La primera es una especie nativa que se encuentra distribuida desde la costa del Golfo de México llegando a Guatemala y Belice. Es un pez muy apreciado en la alimentación y por lo tanto de importancia comercial.

Como muchas especies tropicales, se reproduce todo el año, con dos picos de reproducción, el primero en la época de mayor calor que corresponde a abril y mayo y el segundo en la época de lluvias que abarca los meses de agosto y septiembre. (Chávez *et al.*, 1989). Las poblaciones de la tenguayaca en los últimos 20 años se han reducido drásticamente y actualmente existen zonas donde ya no se captura, entre los distintos factores que han contribuido a esta situación, podemos mencionar los siguientes: cambios hidráulicos que han alterado las zonas de reproducción, ya que esta especie coloca sus huevos en nidos construidos sobre taludes de más de 1 metro de profundidad los cuales han

INTRODUCCIÓN

sido modificados, además de una sobreexplotación ya que no existe una regulación de su captura (Noiset y Micha, 1996), aunado a esto, está la introducción de especies exóticas que compiten por alimentación y hábitat como la tilapia (especies del género *Oreochromis* y la mojarra pinta, *Parachromis managuensis*).

La mojarra pinta, *P. managuensis*, ha adquirido importancia debido a que ocupa actualmente uno de los primeros lugares en los volúmenes de captura de las sociedades cooperativas pesqueras de Tabasco, lo que indica que desde su introducción aparentemente accidental a las aguas nacionales aproximadamente hace 25 años, se ha adaptado y establecido, desplazando a los peces nativos ya que es una especie carnívora agresiva, a tal grado que ha sido utilizada para controlar la producción de crías en los cultivos de tilapia (Gunther, 1983).

De estas dos especies americanas, prácticamente no se han realizado trabajos sobre su biología de la reproducción, ni de la regulación endocrina subyacente para conocer su ciclo y poder disponer de elementos que nos lleven a un conocimiento de la reproducción, necesario para el control de las poblaciones, para propósito de manejo o bien de cultivo.

Descripción general de la familia Cichlidae

Los cíclidos tienen una forma parecida a los Perciformes, son de tallas de pequeñas a medianas, aunque también existen formas alargadas o altas. Presentan una sola aleta dorsal con una espina, poseen cuatro branquias, de seis a ocho radios branquiostegales, un solo orificio nasal de cada lado, carecen de dientes en los palatinos y su línea lateral se interrumpe para continuar en una zona más baja hacia la aleta caudal. Algunas especies de Cíclidos presentan características primitivas que son útiles para explicar sus relaciones filogenéticas y así entender su distribución, los caracteres primitivos son: veinticuatro vértebras, diez torácicas, catorce caudales, tres espinas en la aleta anal, dientes y tubo digestivo. Por lo anterior, se relaciona con algunas formas fósiles del género brasileño *Acara* y éste último con el género africano *Paratilapia*, ambos géneros con especies vivientes. Se considera por lo tanto que la evolución de las especies centroamericanas se originó de sur a norte (Miller, 1966; Díaz Pardo, 1973).

Distribución

El mapa de distribución geográfica de los Cíclidos muestra que se localizan en tres grandes regiones actualmente aisladas: América, África y Asia. En América, se les encuentra desde el sur de Estados Unidos principalmente Texas, América Central,

INTRODUCCIÓN

incluyendo Cuba y Haití, hasta la parte norte de Argentina. En Asia se localiza de norte a sur, incluyendo Madagascar, Siria, el Sur de la India y Ceilán. Se conocen alrededor de 160 géneros con más de 900 especies descritas. En América se calculan 200 especies, de las cuales 100 pertenecen a Centroamérica y México, agrupadas en 25 géneros (Danko, 1997; Miller, 1966).

Hábitat

Es una familia adaptada a diversos ambientes y soportar condiciones extremas como pueden ser aguas saladas, tal es el caso *Cichlasoma urophthalmus* que tolera aguas salobres, y *Etilapia suratiensis*, *E. maculatus*, *Hemichromis bimaculatus* y que pueden vivir en aguas marinas. Así también, en aguas altamente alcalinas con altos valores de carbonatos y pH de 10 pueden vivir especies como *Sarotherodon alcalicus grahami* y *S. alcalicus alcalicus*. Esta última especie, habita en aguas termales con temperaturas de 40 °C. Igualmente algunos Cíclidos pueden vivir en aguas casi sin oxígeno disuelto (Staeck, 1978). Esta variedad de ambientes los ha llevado a una especialización que todavía no termina. Un ejemplo es *Cichlasoma citrinellum* que ha sido ampliamente estudiada (Meyer, 1990). Para poder identificar correctamente a estas especies, se requiere de un profundo trabajo taxonómico y genético, ya que existen sinonimias y formas aún no descritas (Sturmbauer *et al.*, 1992; Macaranas, 1997; Wilson, 2000; Baras, 2000; Miller, 2005).

INTRODUCCIÓN

Descripción de las especies objeto de estudio.

Tenguayaca *Petenia splendida*, Gunther, 1862.

Nombre común: Tenguayaca.



Figura 1. Fotografía de un adulto maduro de la Tenguayaca *Petenia splendida*.

Presenta una boca grande y protráctil; su cuerpo es ligeramente aplanado lateralmente, se caracteriza por presentar una coloración amarilla, plateada y rosa en los costados y en el vientre. Presenta de seis a siete bandas verticales negras sobre los costados, con una mancha ocular negra en el opérculo y otra en la base del pedúnculo caudal rodeadas de una banda blanca, así también pequeñas manchas negras sobre los opérculos (Chávez *et al.*, 1989) (Figura 1).

INTRODUCCIÓN

Es desovadora de sustrato a diferencia de *Cichlasoma*, se reproduce preferentemente en zonas con una profundidad mayor al metro, la talla de primera madurez es de 14 cm, para ambos sexos. El desove de la hembra va de 200 a 2,500 huevos por puesta, de acuerdo a la talla y el peso de la hembra. Es omnívora con tendencia a carnívora, es moderadamente agresiva y puede convivir con otras especies (Reséndez *et al.*, 1983).

Distribución

La tenguayaca es un pez neotropical de América Central, de México y de la zona de los Petenes en Guatemala. Se localiza desde sureste de los Estados Unidos de América, hasta Belice. Se considera que esta relacionada con el género *Caquetaia* originario de Sudamérica. Actualmente se estudia la osteología de éste género para corroborar su ubicación taxonómica considerando que podría ser un subgénero de *Petenia* (Danko, 1997). Acerca del manejo de la tenguayaca se ha obtenido su reproducción en cautiverio y se ha observado que acepta alimento balanceado. La información publicada sobre esta especie, ha sido dirigida sobre los aspectos biológicos generales (Reséndez *et al.*, 1981; Chávez *et al.* Noiset *et al.*, 1996).

Mojarra Pinta, *Parachromis (Cichlasoma) managuensis*, (Gunther, 1867).

Nombre común: Pinta, Jaguar guapote, Tigre del guapote y Guapote.



Figura 2. Fotografía de un adulto maduro de la Mojarra Pinta *Parachromis managuensis*.

Se distingue por su boca grande y oblicua, tiene múltiples puntos negro-púrpura y manchas en su cuerpo y aletas, con 6 a 7 bandas negras en los costados. Su dorso es verdoso y su vientre amarillo. La aleta dorsal presenta de 17 a 18 espinas y de 10 a 12 radios, la aleta anal tiene de 6 a 8 espinas y de 11 a 12 radios (Page y Burr, 1991). Se reportado que alcanza tallas entre 50 y 63 cm (Barlow, 1976; Marsh *et al.*, 1989; Sakurai *et al.*, 1992) (Figura 2).

Distribución

La mojarra Pinta es nativa de la Costa Atlántica de América Central del Río Uliua, Honduras, El Río Matina en Costa Rica y en Nicaragua. Ha sido introducida a Florida (Gestring *et al.*, 1997). Y por supuesto se encuentra en el Sureste de México.

Es una especie con tolerancia a un amplio intervalo de temperatura, Shafland (1996), reporta hasta 12 °C lo que permitiría extender su hábitat, hasta zonas más frías. Es desovadora de sustrato, lodos, rocas y sobre maleza. Su talla de primera madurez es de 11 cm para las hembras y 13 cm para los machos; la freza va de 500 a 5,000 huevos según el peso de la hembra. Es una especie carnívora altamente agresiva, las investigaciones sobre ésta mojarra son sobre la descripción de su biología general (Carrillo 1991), ensayos de producción y como control de otras especies (; Barlow, 1976; Dunseth *et al.*, 1978; Ghunter, 1983; Gestring *et al.*, 1997).

Estudios histológicos y endocrinos de algunos Cíclidos.

No existen estudios publicados sobre la reproducción de la tenguayaca, *P. splendida* y la mojarra pinta *P. managuensis*, particularmente del desarrollo

INTRODUCCIÓN

gonádico y las hormonas sexuales que intervienen en el proceso de madurez. Sin embargo, se encontró información sobre algunas especies de la familia, abordando la reproducción en los aspectos gametogénicos y de esteroides sexuales.

Sobre la descripción histológica del proceso gonadal, los primeros trabajos fueron realizados por Hyder (1970) y Yaron (1971) con *Tilapia nigra* y *Oreochromis niloticus*, respectivamente. Acerca del control hormonal en la reproducción, se han realizado trabajos de identificación de hormonas desde el año de 1965 por Blum, quien relacionó la conducta reproductiva con la prolactina y las hormonas folículo estimulante (FSH), y leutinizante (LH) en *Symphysodon aequifasciata*. Otros Cíclidos como la tilapia azul (*Oreochromis aureus*), han sido estudiados, en cuanto a la presencia y cuantificación de las hormonas sexuales más importantes como la estrona, la testosterona, la 17- α hidroxiprogesterona, y el estradiol en plasma y gónadas (Katz, 1971; Katz, 1974; Terkatin-Shimony *et al.*, 1980 Cornish 1998). Bogomolnaya y colaboradores en 1984, analizaron *in vitro*, la regulación en la producción de estradiol gonádico en *Oreochromis mossambicus* igual que en *Oreochromis niloticus*, que son especies incubadoras bucales en donde se han realizado la mayoría de los trabajos endocrinos y gonádicos de esta familia, teniendo como objetivo encontrar la asociación de los niveles hormonales en el proceso de premaduración, maduración, postmaduración, además de la relación de las hormonas con el proceso de incubación y cuidado de la progenie (Babiker *et al.*, 1979; Tacon, 1996; Hines *et al.*, 1999 Tacon, 2000).

INTRODUCCIÓN

Otro tema estudiado en esta familia relacionado con la reproducción es el etológico, debido a que estas especies tienen un comportamiento muy estructurado en cuanto a su conducta reproductiva. Se ha inventariado una serie de patrones de coloración y movimientos de expresión como despliegues de aletas, formación de pareja y el cuidado de la progenie que incluye; cortejo, agresividad territorial, formación de nido, puesta y cuidados paternos. Asociado también a la conducta, se presentan patrones de coloración exclusivos del periodo de reproducción. En algunos cíclidos este dimorfismo sexual, va acompañado en algunas especies con el engrosamiento de la zona frontal y hipertrofia de la papila genital, y van acompañadas de actividades distintas desde el cortejo hasta el cuidado de la progenie (Pérez, 1983).

MARCO TEÓRICO

Aspectos generales sobre la reproducción de los Teleósteos.

La gran diversidad de peces Teleósteos marinos, salobres o de aguas dulces, se manifiesta con la amplia variedad de estrategias reproductivas. Sin embargo, aun cuando se han estudiado pocas especies en relación al número total registrado que fluctúa alrededor de 24 618 especies (Nelson, 1994), se puede decir que la mayoría de estos peces, al igual que el resto de los vertebrados, se reproducen de manera sexual. Son gonocóricos o sea dioicos. La producción de óvulos y espermatozoides se realiza en individuos separados y no hay cambio de sexo después de adquirir su apariencia física. En las especies ovíparas de fecundación externa (que son la mayoría), los gametos maduros son expulsados tanto por el macho como la hembra al medio, realizándose la fecundación y dando así origen a nuevas generaciones.

Sobre éste modelo general, se presenta una gran variedad de tipos de reproducción, fecundación interna, viviparidad, así como hermafroditismo sincrónico o sucesivo; intersexualismo protrándrico y protogínio hasta la ginogénesis que se reporta para *Poecilia formosa* de la familia Poeciliidae. Estas diferencias del modelo general son las menos frecuentes hasta ahora reportadas.

Descripción histológica de las gónadas de los peces Teleósteos.

Estructura general de las gónadas.

Las gónadas están compuestas de células germinales como son los espermatozoides y los ovocitos, de células somáticas que alimentan sirven de sostén comunican y regulan el desarrollo de las células germinales, en la mayoría de los Teleósteos las gónadas son pareadas alargadas y adheridas a la parte dorsal del mesenterio en la región posterior del cuerpo. La pared de la gónada se extiende hacia atrás formando los conductos, ya sea el oviducto o conducto espermático, que terminan en el poro genital. En las especies vivíparas la gónada tiene funciones de útero. El origen embrionario de las gónadas de este grupo, a diferencia de los elasmobranquios y tetrápodos, es a partir de un primordio simple o doble que se desarrolla de un epitelio peritoneal y que corresponde únicamente al cortex de los demás vertebrados (Takashima y Hibiya, 1997).

Por lo que toca a los patrones de desarrollo gonádico, existen distintas modalidades según el número de puestas por ciclo que presenta cada especie, entre los que podemos encontrar:

1. **Tipo sincrónico.** En este grupo tenemos dos variedades, los sincrónicos estrictos donde se encontrarán solo dos poblaciones de ovocitos en diferente grado de desarrollo; los más avanzados serán reclutados para la próxima puesta y

la población de ovocitos inmaduros, los cuales posteriormente podrán estar en etapa de crecimiento inicial según la periodicidad reproductiva, y los sincrónicos por grupos, que son especies con tres o más poblaciones de ovocitos en distinto grado de madurez.

Además de los Salmónidos, que es un grupo representativo de este patrón, que presenta organismos donde la producción de huevos es un evento anual, como en el caso del salmón *Salmo trutta*, o con una puesta única en las especies tales como *Oncorhynchus kisutch* y *O. gorbuscha* (Dye, 1986). También tenemos representantes de la familia Cichlidae como *O. niloticus*, (Tacon *et al.*, 1996).

2. **Tipo Asincrónico.** Se distingue del anterior por reclutar en cada puesta poblaciones heterogéneas de gametos, por lo que a nivel histológico se podrán encontrar todos los estados de madurez de los óvulos. Es característico de organismos con reproducción continua para un periodo estacional o ciclo reproductivo largo.

Para Tyler y Sumpter (1996), estos dos tipos de desarrollo son los extremos de un continuo que pueden presentar los peces.

Otro grupo que tiene una estrategia de reproducción bien establecida son los peces vivíparos del grupo de los Osteíctios si bien Contreras en (2005) presenta una lista de once familias, las mas características son; Anablepinae, Goodeidae y

los Poeciliinae, las dos últimas familias bien representadas en el sureste de México.

La viviparidad ha evolucionado en cinco de los principales grupos de peces. De la 25 000 a 28 000 especie de Osteíctios, cerca de 510 son vivíparos.

La transición a la viviparidad está marcada por el establecimiento de nuevas relaciones materno-embrionarias, que implican modificaciones en los procesos tróficos, osmoregulatorios, excretorios, endocrinológicos e inmunológicos.

Existen dos estados para la evolución de la viviparidad y el establecimiento de nuevas relaciones materno- embrionarias: la lecitotrofia y la matrotrofia.

El estado de lecitotrofia implica la retención del huevo en el tracto reproductivo de la hembra y una forma no especializada de viviparidad lecitotrofica, dependiendo del embrión solamente de su reserva de vitelo para su nutrición como lo hace el embrión de ovíparos.

La transición de oviparidad a viviparidad lecitotrófica implica cambios sustantivos en la morfología, endocrinología y fisiología del sistema reproductor femenino, pero es acompañada de pequeños cambios en la estructura y función del embrión, tendiendo el embrión hacia una autonomía metabólica (Wourms, 2005).

El Ovario.

El ovario de los Teleósteos es de tipo cistovárico, con un lumen (ovocele) en donde los ovocitos maduros son conducidos durante la ovulación y son liberados a través del oviducto y gonoporo. En el tipo gimnovárico (ovario desnudo), el oviducto esta reabsorbido y el óvulo cae en la cavidad del cuerpo. En los salmónidos se presenta la regresión del oviducto, caen los óvulos en la cavidad del cuerpo y después son recuperados y conectados al poro genital por medio de un remanente de gonoducto en forma de embudo (Hoar, 1983).

La pared del ovario esta constituida de una cápsula de tejido conjuntivo y de músculo liso, las células germinales se encuentran en las lamelas ovígeras con tejido conjuntivo de colágeno elástico y ricamente vascularizado. El folículo ovárico es la unidad del ovario, en la mayoría de las especies los ovocitos se encuentran en el centro rodeados de una envoltura acelular, envoltura vitelina conocida como zona radiada, pelucida o corion, esta envoltura esta rodeada a su vez por las células foliculares. Al interior se encuentra la monocapa de células de la granulosa y hacia el exterior la capa de la teca. Una membrana de basamento separa éstas dos capas. Se sugiere que la capa de la granulosa esta compuesta de una población homogénea de células aunque contiene la célula micropolar (acceso del espermatozoide). La teca es más heterogénea y está compuesta de capilares fibroblastos y otras estructuras especiales. Los microvellos tanto del ovocito como de la granulosa, pasan por el corion. Este canal de unión esta constituido por un

continuo del citoplasma entre las células, pudiendo funcionar en el intercambio directo de nutrientes o factores que controlan el desarrollo del ovocito. Entre la teca y la granulosa se presenta esta misma conexión.

El ovario en los Teleósteos contrario al de los vertebrados superiores, contiene una población de ovogonias no diferenciadas que son renovadas por división mitótica a lo largo de toda la vida de los peces (Legendre y Jalabert, 1988).

Desarrollo del ovario.

Para indicar el grado de desarrollo ovárico existe una terminología común que se puede aplicar a la mayoría de las especies. Esta clasificación, de acuerdo con Wallace y Selman (1990), incluye las siguientes fases del crecimiento: cromatina-núcleolar, perinuclear, alvéolo cortical, vitelogénesis, maduración y ovulación, las cuales se explican a continuación.

1. **Fase de cromatina-núcleolar.** Se presentan varios estados de la profase de la primera división meiótica (estados de leptótico a páquitenos) donde aparece una importante síntesis de ácido ribonucleico (ARN). Al microscopio se pueden distinguir los cromosomas condensados, después se da la replicación y se forma el complejo sineptonemal, que después en configuración diplotena se observan los cromosomas "plumosos" distribuidos en el núcleo. Ciertas ultraestructuras comienzan a formarse como el complejo de Golgi y el cuerpo vitelino Balbiano.

2. **Fase perinuclear.** El crecimiento normal del ovocito está fuertemente marcado por la migración de múltiples nucléolos a la periferia del nucleoplasma. La meiosis es detenida en el estado diploténico, aunque la diferenciación de la pared folicular continúa. En esta etapa algunas vacuolas se hacen presentes. Se produce una gran cantidad de ARN ribosomal y los cuerpos plasmáticos se hacen más evidentes. El cuerpo Balbiano que había producido importantes componentes para el crecimiento del ovocito, va desapareciendo.

3. **Fase de alvéolo cortical.** Esta estructura se presenta marcadamente en el citoplasma, se observa gotas de aceite que rodean a la vesícula germinal. Un evento importante en esta fase es la formación de micro vellosidades y de la envoltura vitelina, se van desarrollando las capas foliculares, se presenta el estado previtelogénesis o vitelogénesis endógena durante la cual la talla aumenta por la acumulación centrípeta de vesículas de residuos glicoprotéicos, la basofilia del citoplasma aumenta como evidente etapa precedente a la vitelogénesis, aunque hay especies donde se adelanta o atrasa este proceso.

4. **Fase vitelogénica.** Aquí se incrementa la complejidad de la pared folicular, se desarrollan las envolturas vitelinas, formando capas que han sido clasificadas como Z1, Z2, y Z3, mismas que van a presentar una comunicación con la pared folicular a través de micro túbulos que servirán en el paso de las hormonas esteroides producidas por la teca y la granulosa. Se caracteriza por la

acumulación centrífuga de vitelina, grandes moléculas fosfolipoprotéicas sintetizadas por el hígado y circulando por sangre, éstos glóbulos de vitelo "empujan" a las vesículas glicoprotéicas hacia la periferia del citoplasma, las cuales darán protección al embrión dentro del huevo. En varias especies esta etapa presenta el inicio de la migración de la vesícula germinal al polo animal (Figura 3).

5. **Fase de maduración.** Está usualmente marcada por la reanudación de la migración de la vesícula germinal que al llegar al polo animal se disuelve, así como por la continuación y terminación de la primera división meiótica. Se presenta una importante interacción de las capas foliculares con el ovocito respecto a las hormonas sexuales. La esteroidogénesis en las células foliculares se observa por la gran cantidad de 3β -HSDH (hidroxiesteroide- deshidrogenasa) presente en la teca, la granulosa y en las intersticiales. En especies marinas se presenta un mayor crecimiento del ovocito debido a la hidratación que se produce.

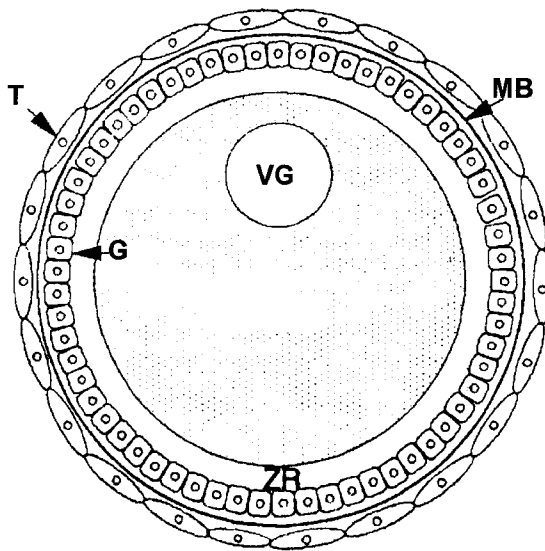


Figura 3. Diagrama general de un folículo que ha alcanzado su mayor crecimiento. El ovocito esta rodeado por la zona radiada (ZR), que es una capa acelular, la cual esta cubierta por la capa de la granulosa (G). Se mantiene comunicación entre el ovocito y la granulosa, a través de canales que se localizan en la zona radiada. La capa folicular externa es la teca (T) y esta separada de la granulosa por la membrana basáltica. Tomada de Redding y Patiño (1993).

6. **Ovulación.** Esta fase está considerada como la expulsión del ovocito maduro, presentándose un rompimiento folicular con una importante actividad hormonal en esta fase, al igual que en la de maduración.

Durante todo el proceso se presenta la atresia folicular, con más frecuencia en las últimas etapas de maduración. Las células de la granulosa muestran una actividad fagocítica, no se conocen los mecanismos de esta atresia en teleósteos aunque se considera que se debe a una inadecuada vascularización que reduce el aporte de nutrientes al folículo (Hoar, 1983).

El testículo.

Sobre la clasificación de la morfología del testículo se han realizado una serie de modificaciones. En un principio se les denominó restringidos y no restringidos, con base en la localización de las espermatogonias (Grier, 1981); tomado de Nagahama (1983) (figura 4).

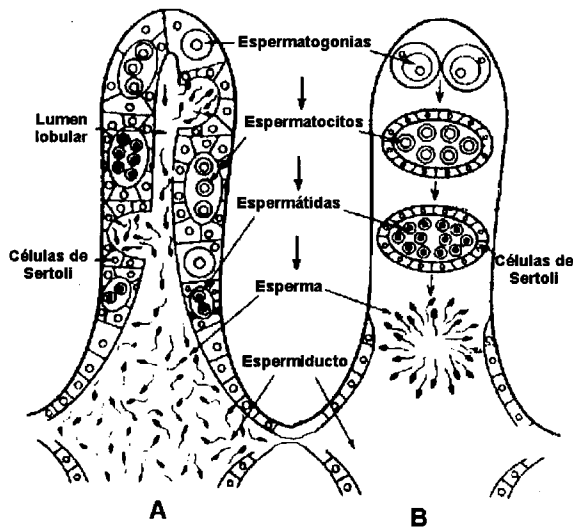


Figura 4. Tipos de testículos: A. lobular y B. tubular. A. Lóbulo hueco con células germinales en el epitelio y células de Sertoli, la espermiación ocurre dentro del lumen del lóbulo. B. túbulo con un orden progresivo de la espermatogénesis, con espermatogonias en la parte apical, las cuales van madurando hacia el conducto eferente y se conoce como lóbulo restringido. En estos no hay lumen. Tomado de Nagahama (1983).

Posteriormente como tubulares o lobulares, basándose en la presencia o ausencia de lumen y características filogenéticas (Billard, 1986; Callard, 1991; Grier, 1993).

En trabajos posteriores la descripción del testículo se realizó considerando de una manera importante la interacción de las células de Sertoli con las células germinales en sus distintas etapas además, Grier en 1993 agrega un carácter de anastomosamiento. (Loir *et al.*, 1995)

La morfología de la zona germinal difiere según el orden al que pertenecen, debido a la dinámica de la reproducción del grupo. El epitelio germinal esta localizado dentro de una estructura alargada llamada lóbulo que termina en la llamada zona albugínea, o en forma de túbulos distintos de los amniotas. Dentro de los peces Teleósteos solo los Ateriniformes y Perciformes presentan formas anastomosadas. En el testículo lobular los espermatoцитos se desarrollan en el ciego del lóbulo, y van separándose con el proceso de la espermatogénesis liberando al espermatozoide en el sistema eferente. En el testículo anastomosado como el de Poecilidos los espermatoцитos sólo se encuentran en la pared del túbulo el cual tiene un evidente lumen y el cisto esta en contacto con la membrana basal únicamente por un solo lado, en la espermiación los cistos se abren liberando a los espermatozoides en el lumen (Figuras 5 y 6).

Desarrollo del testículo.

El desarrollo testicular o espermatogénesis, puede ser dividido en tres fases generales: meiosis, espermiogénesis y espermiación. A diferencia de los ovocitos

los espermatocitos no crecen durante la meiosis. Durante la espermatogénesis la evolución de las células germinales esta sincronizada al interior del cisto. Las espermatogonias están inicialmente aisladas y envueltas en algunas células somáticas, que van formando el cisto, se presentan algunas divisiones mitóticas, se forman los espermatocitos primarios, después de la segunda división de la meiosis las espermátidas, ocurriendo una serie de cambios citológicos, finalmente se da diferenciación en espermatozoide. La emisión de espermias se da en el plasma seminal en las especies de fecundación externa o se agrupa en espermátforo en especies de fecundación interna. La espermatogénesis involucra una serie de cambios que inician con una proliferación de espermatogonias por división mitótica. Posteriormente, se observa la formación de espermatocitos primarios que van migrando de la zona basal a regiones apicales del lóbulo. Después de la reducción cromosómica en la primera división meiótica, se forman los espermatocitos secundarios los cuales pueden ser distinguidos de los primarios en algunas especies por la desaparición de la asociación mitocondria-material granular. La división del espermatocito secundario forma las espermátidas, que a diferencia de la meiosis en hembras, en machos es continua, siendo un proceso ininterrumpido. En esta etapa se realiza la mayor parte de transformaciones de la espermiogénesis, con una serie de cambios de forma celular y organización flagelar que finalizará en la formación del espermatozoide (Grier, 1998).

La espermiación describe la última etapa del ciclo, donde los espermatozoides son liberados de la envoltura de las células de Sertoli y son llevados a los ductos eferentes.

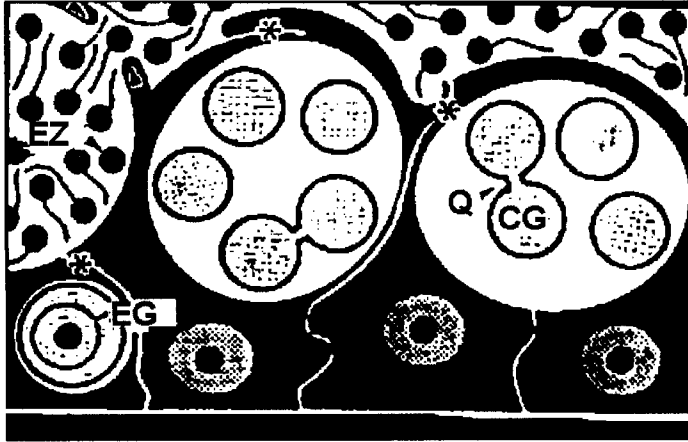


Figura 5. Esquema de la zona continua del epitelio germinal de peces machos Teleósteos. Donde se observan las espermatogonias (EG), rodeadas de células de Sertoli, las cuales siempre se encontrarán en la periferia de los cistos. Durante la espermiación, los cistos (Q) se abren y el esperma (EZ) sale al lumen del compartimiento germinal. Tomado de Grier (1993).

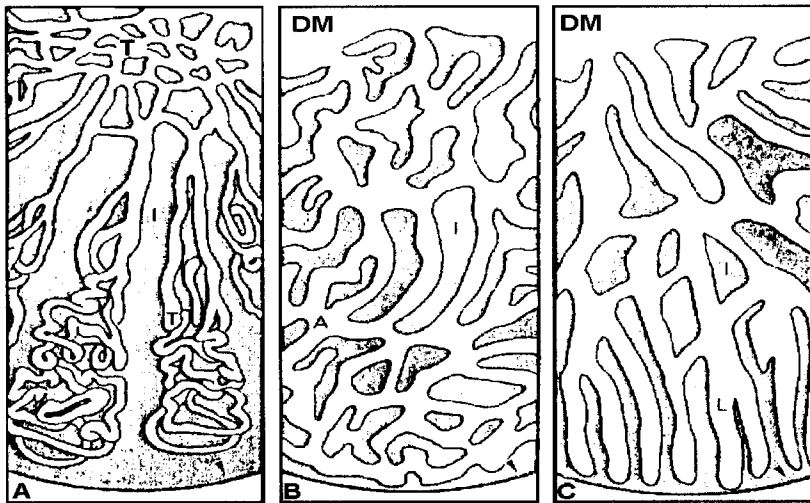


Figura 6. Esquema de la estructura de diferentes tipos de testículos. A. Tipo tubular de un mamífero, el cual tiene salida en la zona terminal (T). B. Tipo tubular anastomosado, el cual lo presentan algunos peces Teleósteos. Su estructura es semejante a la anterior, el cual drena en el ducto medio (DM). C. Tipo lobular característico de la mayoría de los peces Teleósteos, con terminaciones lobulares en la periferia, el esperma es desalojado en el ducto medio (DM). Tomado de Grier (1993).

Bases endocrinas de la reproducción de los Teleósteos.

Regulación de la función reproductiva.

La reproducción en los Teleósteos es un fenómeno cíclico concatenado entre factores ambientales y endocrinos. De Vlaming (1974), establece que en la mayoría de los animales la reproducción esta precedida por un periodo de condiciones del medio favorables para la sobrevivencia y permanencia de la especie.

Influencia del medio ambiente.

Entre los factores externos más importantes que determinan el ciclo sexual, está la temperatura particularmente para la ovulación y fecundación de numerosas especies en especial las que se reproducen en primavera-verano, como es el caso de diferentes especies de Cyprinidos y Cíclidos (Jalabert, *et al.*, 1973; Kime, 1983). Para los peces de aguas frías no se presenta una acción directa de la temperatura sino hasta el desarrollo embrionario (Billard, 1978). Otro factor ambiental importante es el fotoperiodo, varios autores señalan que la pinial o los ojos son la vía de entrada de esta información. Los organismos que habitan en las zonas frías y templadas, el fotoperiodo es el factor ambiental mas importante que regula su reproducción, (Legendre *et al.*, 1988). Podemos mencionar de manera general, que se ha encontrado que en días largos o con luz continua durante el inicio del ciclo reproductivo, se reduce el tiempo de maduración y desove. Mientras que para el mismo fotoperiodo, pero después de solsticio de verano este proceso se retrasa. Las especies que se reproducen en fotoperiodos largos durante el ciclo primavera-verano y que están relacionadas con altas temperaturas, estimulan la recrudescencia gonadal. La manipulación del ciclo fototérmico, es utilizada para reducir el tiempo del ciclo reproductivo y así aumentar el numero de eventos de desove (Bromage *et al.*, 1988). Sin embargo, la acción del fotoperiodo y de la temperatura depende del estado gonádico, específicamente del estado que alcance el ovocito.

La disponibilidad de alimento es un factor determinante en el proceso reproductivo en las zonas tropicales al inicio de la primavera se presenta el "bloom" de microorganismos que estimulan la reproducción de peces y otros organismos lo cual esta muy relacionado con las estaciones del año, con las épocas de lluvia. Las condiciones de la puesta como el tipo de sustrato y la estructura de la población, son otros factores que intervienen en la actividad reproductiva, este último es muy evidente en las especies territoriales. Así por ejemplo, en algunos Cyprinidos la presencia de machos estimula la ovulación, pero se ha encontrado que en la carpa *Cyprinus carpio* las densidades elevadas reducen su fecundidad aunque la presencia de hembras grávidas parece que provoca el incremento del volumen de espermias emitidos, así como el nivel de gonadotropinas en la sangre de los machos (Weil, *et al.*, 1986).

El papel de las hormonas en la reproducción en Teleósteos.

Las investigaciones sobre la regulación neuroendócrina de la reproducción de Teleósteos son relativamente recientes. A partir de los años setenta, éstas se han realizado en alrededor de 50 especies de las miles que existen, enfocándose principalmente en organismos de zonas templadas y frías siendo el grupo de los Salmónidos el más estudiado.

Se conoce que los cambios estacionales tienen una importante influencia sobre el sistema endocrino, particularmente en el ciclo reproductivo. Sin embargo, la

información generada en el primer nivel de interacción, conocido como **medio externo-cerebro** es limitada. Se conoce más acerca del siguiente nivel que es la relación **hipotálamo-hipófisis- gonádicas**, del control de la vitelogénesis, la maduración del ovocito y la ovulación.

La neurosecreción de las células del hipotálamo produce la liberación o inhibición de factores que pasan bajo conexiones neuronales entre el hipotálamo y la pituitaria, ejerciendo un control en la secreción celular de las gonatofinas (GtHs), siendo la GtHI equivalente a la hormona folículo estimulante (FSH) y la GtHII, equivalente a la hormona leutinizante (LH) en mamíferos. Las hormonas hipotalámicas incluyen la liberadora de las gonadotrofinas (GnRH) y la inhibidora (GnIF). A través de ensayos en laboratorio que activan o desactivan al hipotálamo, se ha podido demostrar la presencia de las hormonas liberadoras de las gonadotrofinas que actúan en la hipófisis, liberando las gonadotrofinas.

La estructura primaria de la GnRH en peces fue determinada en el Salmónido *Oncorhynchus keta* por Shenwood *et al.*, en 1983 y difiere a la de los mamíferos en los aminoácidos de las posiciones 7 y 8. Se ha identificado otra GnRH, liberadora de gonadotrofina en lamprea, que presenta cuatro diferentes aminoácidos con respecto a la de los Salmónido. En algunas especies se han encontrado hasta tres formas distintas de GnRH en el cerebro, pero sólo se ha encontrado una forma en la hipófisis, que esta involucrada en la secreción de GtHII.

La Dopamina (DA), es una monoamina neuroendocrina que actúa como inhibidor de la liberación de la GtHII en la mayoría de los Teleósteos estudiados. Se ha comprobado que la DA actúa directamente a nivel basal bloqueando la estimulación de la GnRH sobre la liberación de GtH, impidiendo la ovulación en casi todas las especies a excepción de *Micropogonias undulatus* de la Familia Sciaenidae (Peter y Yu,1997) (Figura 7).

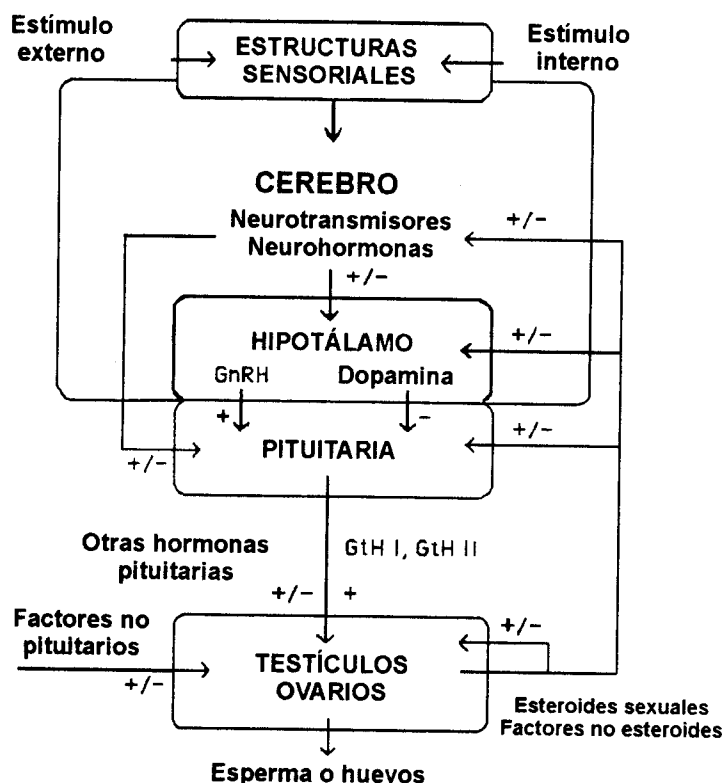


Figura 7. Representación del eje Hipotálamo-Hipófisis-Gónadas. Los estímulos internos o externos se dirigen al cerebro que a través de neurotransmisores y neurohormonas provocan la secreción de las hormonas hipotálamicas (GnRH y la GRHI). Las hormonas de la hipófisis la GtHI y la GtHII son liberadas por la GnRH o inhibidas por la Dopamina, las GtHs estimulan la gametogénesis y esteroidogénesis en el ovario y testículo respectivamente. Otros factores pueden estimular o inhibir la función gonadal. Tomado de Redding y Patiño (1993)

La utilización de técnicas inmunocitológicas combinadas con las histofisiológicas, han permitido identificar las células secretoras de GtH. Se han podido aislar la GtHI y GtHII en numerosas especies de Teleósteos de las familias de Salmónidos, Cyprinidos y Cíclidos, estas hormonas son químicamente diferentes entre ellas y homologas a la FSH y a la LH de otros vertebrados.

Las GtHs actúan ya sea directamente o a través de las hormonas esteroides sobre la mayoría de las etapas del desarrollo de las gónadas de machos y hembras. En los machos estimulan el desarrollo completo del testículo y de la espermiación, en las hembras inducen la vitelogénesis endógena e indirectamente la vitelogénesis exógena, ya que estimulan la síntesis y secreción de estrógenos, los que actúan en la producción y secreción de vitelogenina por el hígado. También, se ha encontrado que estimulan la maduración final.

La presencia de GtHI aumenta durante el desarrollo de la vitelogénesis y espermatogénesis y disminuye en el momento de la maduración final y ovulación. Contrariamente, es en éstas últimas etapas cuando se elevan los niveles de la GtHII. Se ha podido demostrar que las dos hormonas (GtHI y GtHII) participan en la acción esteroideogénica.

Otras hormonas hipofisarias.

En los peces la hormona adrenocorticotrofa (ACTH) es capaz de influir en la

maduración del ovocito y controlar la secreción de corticoesteroides, que pueden aumentar la eficiencia de las gonadotrofinas. Bajo la acción de diversos estímulos tales como la temperatura, el fotoperíodo y el estrés, se presenta un aumento en la concentración de corticoesteroides, junto con algunas proteínas plasmáticas que pueden influir en la maduración del ovocito (Goetz, 1983).

La prolactina probablemente inhibe el desarrollo gonadal, esto ha sido comprobado en especies de las familias Cyprinidae y Heteropneustidae *Notemigonus crysoleucas* y *Heteropneustes fossilis* respectivamente. La hormona estimulante de la tiroides (TSH), puede influir directamente en la activación gonadal o indirectamente vía la tiroides (Abraham, 1988). La hormona somatotrófica (STH o mejor conocida como la hormona del crecimiento (GH), actúa sinergeticamente con la GtH en *Fundulus heteroclitus* (Familia Fundulidae) y con *O. mossambicus* (Kevin, 2001) y se considera que juega un papel metabólico ligado a la vitelogénesis en el vivíparo *Poecilia latipinna* de la Familia Poeciliidae.

Hormonas esteroides sexuales.

Las gónadas presentan simultáneamente dos funciones fundamentales: una que corresponde a la producción de espermatozoides y óvulos y otra endocrina que tiene que ver con la síntesis y liberación de esteroides sexuales como los andrógenos, estrógenos, progestágenos y corticoesteroides.

Andrógenos. Al igual que en los demás vertebrado, en el testículo y plasma de los Teleósteos se encuentra la testosterona (T). Sin embargo, existen muchos otros andrógenos que intervienen de manera principal o secundaria en la activación inicial y final de la espermatogénesis, tales hormonas son, la 11 hidroxandrostenediona (OHA) y especialmente la 11-ketotestosterona (11KT), la cual también se encuentra en hembras. Otros andrógenos han sido también aislados como 11 α hidroxitestosterona (OHT), 11 Ketoandrostenediona (11KA) y la dehidroépiandrostenediona. Se requiere aun de muchos estudios para conocer la dinámica e importancia en el proceso gametogénico de cada una de estas hormonas. Los andrógenos en testículo pueden conjugarse principalmente por glucoronidación. Estas hormonas conjugadas juegan un papel importante en la reproducción de ciertas especies ya que se considera que actúan como feromonas. Borg, 1994) (Figura 8).

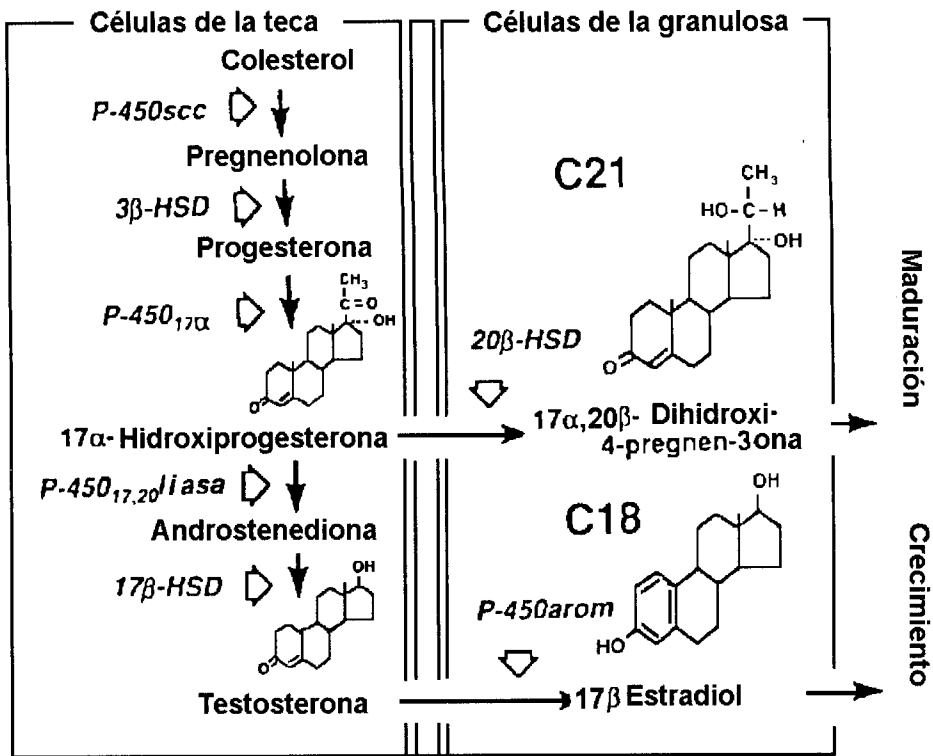


Figura 9. Representación esquemática de la biosíntesis que realiza el folículo del ovocito en sus fases de crecimiento y maduración, muestra la síntesis del 17 β estradiol que induce el crecimiento y de la 17 α, 20 β dihidroxiprogesterona, responsable de la maduración de los ovocitos, donde participan el citocromo P450 y 17 β HSD, a partir del colesterol. Tomado de Nagahama *et al.*, (1995).

Las células de la teca son estimuladas en la biosíntesis de la testosterona a partir de colesterol, y este pasa a las células de la granulosa donde se efectúa la aromatización a estradiol. Por el sistema vascular se transporta el estradiol y actúa en el hígado para la producción de vitelogenina que es incorporada al ovocito por pinocitosis; el estradiol disminuye cuando termina la vitelogénesis (Figura 10).

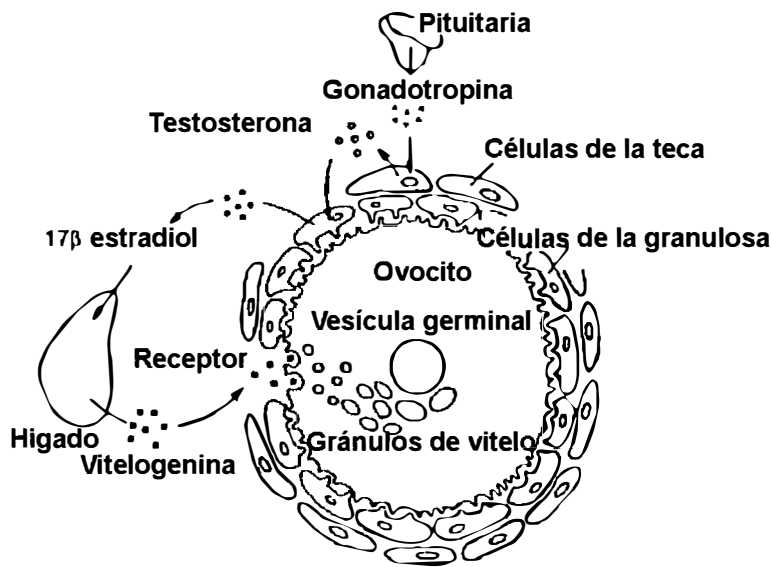


Figura 10. Esquema de la regulación de la vitelogenesis en peces Teleosteos. Donde se muestra la importancia del Hígado en la elaboración de la vitelogenina. Tomado de Nagahama *et al.*, (1995).

La maduración gonádica de las hembras de los Teleosteos esta controlado por los estrógenos en la primera etapa de desarrollo folicular y en la segunda, por algún progestágeno que en las especies de peces estudiadas no es la progesterona como sucede en los mamíferos. La hormona 17α , 20β dihidroxi 4 pregnen 3 ona, ha sido reportada en la mayoría de trabajos como inductora de la maduración final. Sin embargo, sobre los progestágenos se ha descubierto en los últimos años, que la gónada produce una variedad de hormonas no clásicas inductoras de la maduración, que requieren de amplias investigaciones, el modelo que se ha seguido para interpretar los resultados hormonales han sido con base a los perfiles de dos salmónidos que tiene características atípicas por lo que no deben considerarse como base de interpretación para los otros grupos. (Kime, 1993).

JUSTIFICACIÓN

Los cíclidos nativos del sureste de México, realmente han sido poco estudiados a pesar de su importancia alimenticia y ecológica, ya que estas especies son consumidas por la población regional desde hace cientos de años por lo que tienen además una importancia cultural. Actualmente, estos peces han sido sometidos a una presión ambiental por parte del hombre, ya que se ha modificado su hábitat, se ha incrementado la contaminación de las aguas, se han introducido especies exóticas agresivas como la tilapia y la mojarra pinta, como resultado en los últimos veinte años, las pesquerías de las mojarras nativas han transformado la estructura de la captura, siendo las especies introducidas las que se capturan en mayor proporción.

En las zonas bajas del sureste del país los organismos acuáticos se protegen de manera natural internándose en terrenos inundables durante la época de lluvias (época de inundaciones) zonas inaccesibles a los pescadores y donde pueden reproducirse los organismos. No obstante lo anterior en el Estado de Tabasco el número de cuerpos de agua donde ya no se capturan varias especies nativas va en aumento.

Por otra parte, la mojarra pinta, ha colonizado y desplazado a las poblaciones de peces nativos y debido a sus características de territorialidad , agresividad y a su

JUSTIFICACIÓN

capacidad de adaptación ha ido colonizando los diversos hábitat. Es por esta razón, que adentrarse en el conocimiento de la reproducción de éstas especies, permitirá entender mejor su dinámica reproductiva y buscar con ello las posibilidades de realizar por un lado un control y manejo de las poblaciones y por otra parte realizar el cultivo con el objetivo de hacer sostenible su explotación.

HIPÓTESIS

Si se conoce el cambio morfológico del ovocito en sus diferentes etapas de desarrollo y maduración, así como su asociación con los perfiles hormonales de cada especie, podremos entonces identificar las dinámicas distintas que utilizan estos peces como parte de sus estrategias reproductivas, así comprender el éxito de la pinta y la reducción de la tenguayaca.

OBJETIVOS

General.

Establecer la asociación entre los cambios morfológicos y los niveles de hormonas sexuales durante el desarrollo y maduración gonádica, de *Petenia splendida* y de *Parachromis managuensis*, como parte de sus estrategias reproductivas.

Particulares.

- a) Establecer las etapas de maduración gonadal por medio del estudio morfológico tanto del ovario como de los testículos de ambas especies.
- b) Establecer el perfil endocrino de los estados de madurez fisiológica de las hormonas 17β estradiol, 17α hidroxiprogesterona, progesterona y testosterona en ambas especies de cíclidos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Trabajo de campo.

Zonas de estudio.

La colecta de organismos se realizó en dos zonas:

1. Zona centro.- En los Camellones Chontales y la Laguna de las Ilusiones. Los Camellones Chontales se localizan dentro de la Cuenca del Río Grijalva-Villahermosa, pertenece al Municipio de Nacajuca, a 30 km de Villahermosa, Tabasco; éstos se comunican directamente con la laguna del Horizonte y varias áreas inundadas aledañas. La Laguna de las Ilusiones se ubica en el Municipio del Centro, su recambio y nivel de agua están regulados artificialmente.
2. Zona costera.- Los Pantanos de Centla. Se ubican en el municipio de Centla, dentro del área protegida conocida como Reserva de la Biosfera. La localidad de colecta se ubica en el área de Tres Brazos, cerca de la confluencia de los ríos Grijalva y Usumacinta. Se localiza a 170 km de la ciudad de Villahermosa (West *et al.*, 1976), (Figura 11).

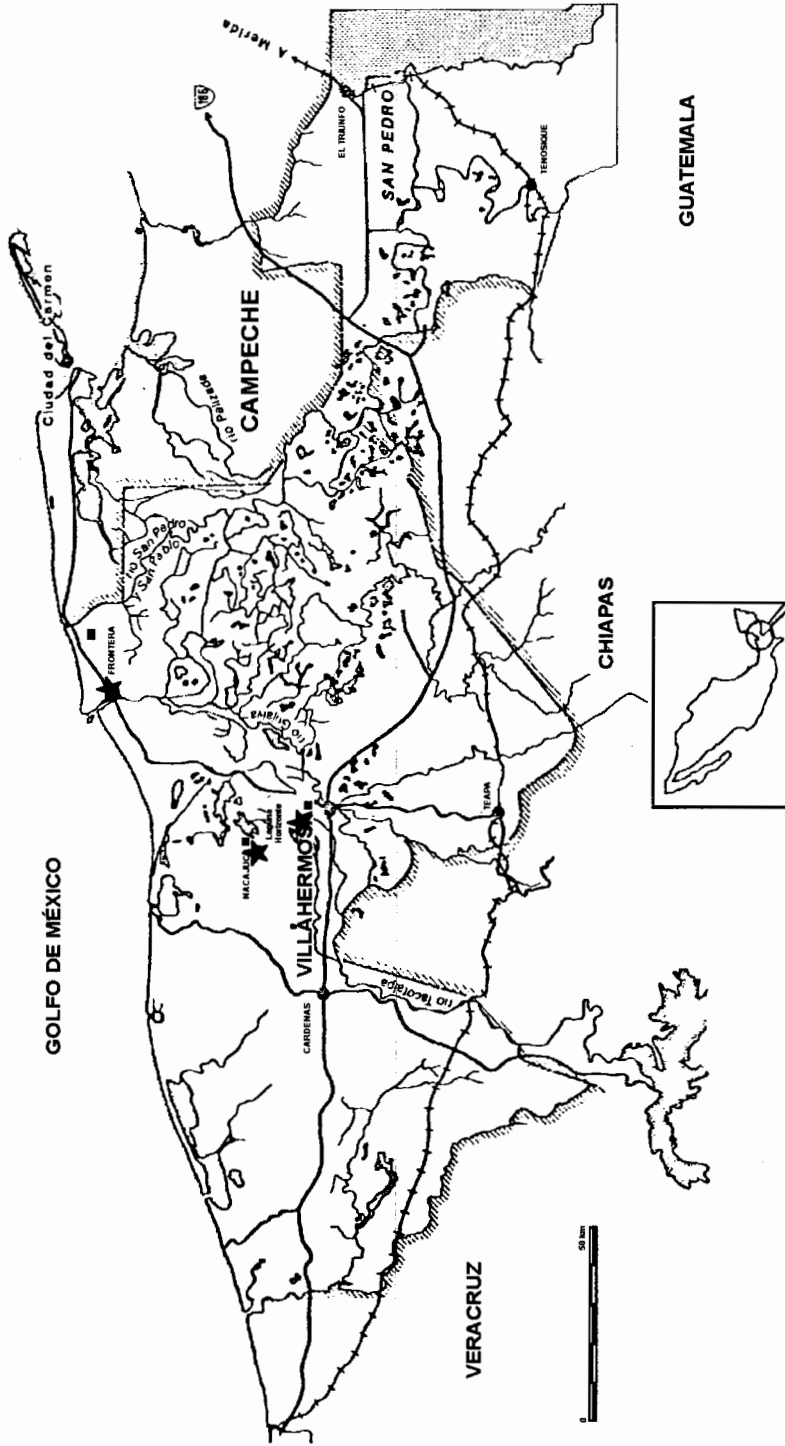


Figura 11. Mapa del Estado de Tabasco, donde se muestran con★ las estaciones de colecta.

Colecta de peces.

Con el fin de obtener un número suficiente de peces por arriba de su talla de primera madurez, se recurrió a la pesca con chinchorro y redes agalleras de abertura de malla progresivamente mayor de 3 pulgadas. Igualmente se utilizó un equipo de pesca eléctrica al inicio del proyecto.

Los peces colectados; 179 hembras y 176 macho de tenguayaca , 64 hembras y 109 machos de pinta fueron medidos y pesados con un ictiómetro y con una balanza marca Ohaus con una sensibilidad de 0.1 g, después se extrajo la muestra sanguínea y posteriormente por medio de una disección longitudinal de la parte ventral del pez se extrajeron las gónadas determinando el sexo y estado de madurez de acuerdo a la escala de Nikolsky (1963). Los parámetros registrados fueron longitud total, peso total, y peso de la gónada también, se calculó el índice gonadosomático (IGS) de las hembras a partir de la fórmula: peso de la gónada /peso total × 100 (Rodríguez, 1985).

Las gónadas fueron etiquetadas por sexo, especie y madurez; se fijaron inmediatamente de su extracción por 24 horas en una solución de Bouin con fijador de Sambon modificada por Pedro Castel, después permanecieron en alcohol al 70% hasta su proceso histológico (Presnell y Schreibman, 1997).

Colecta del suero sanguíneo.

Se colectó entre 0.3 y 3.0 ml de sangre por venopunción de la vena caudal, con jeringas y agujas heparinizadas (calibre 22 o 21). Después de colectadas, las muestras fueron centrifugadas a 1000 G. durante 15 minutos y el suero se separó con pipeta Pasteur. Las muestras se conservaron en refrigeración durante el transporte y posteriormente fueron congeladas a -20°C hasta la determinación de las hormonas.

Trabajo de laboratorio.

El análisis microscópico morfológico de las gónadas, se realizó mediante técnicas histológicas convencionales, la tinción utilizada fue de Hematoxilina-eosina de Harris, que contrasta fuertemente el núcleo del citoplasma según su composición bioquímica, los principales procedimientos de la técnica se describe a continuación:

1. Los tejidos de las gónadas se lavaron en alcohol al 70% hasta desaparecer el color amarillo del Bouin.
2. Se deshidrataron en alcoholes por duplicado del 70%, 80%, 90%, 96% y 100% durante dos horas en cada uno.
3. El tejido se aclaró con soluciones de alcohol absoluto, Xilol, Xilol I y Xilol II, (2 horas en cada solvente).

4.-Se realizó la inclusión en Paraplast I (durante 2 horas) y Paraplast II (durante 12 horas en todos los estados de madurez gonádica, excepto en los machos que fueron incluidas sólo 2 horas). El tipo de Paraplast usado, fue de 56 °C de punto de fusión.

4. Se efectuaron cortes seriados de la región anterior, media y posterior de la gónada a los primeros organismos, para poder definir su tipo de desarrollo. El trabajo posterior fue realizado en la región media. El espesor de los cortes fue de 5 a 7 μm .

5. El premontaje se realizó en Gelatina al 1%.

6. Se aplicó la tinción Hematoxilina de Harris y Eosina amarillenta (H-E).

7. Los cortes se montaron en resina sintética (Entellan).

8. La medición y conteo de los folículos, se realizó en un microscopio óptico Zeiss, con el aditamento Axiofoto y un analizador de imagen, Sistema Analítico de Medidas (SAM), modelo Optomax-V.

Determinación de hormonas.

Esta se realizó mediante un radioinmunoanálisis (RIA), con anticuerpos de alta especificidad para cada hormona, producidos en el laboratorio de Fisiendocrinología de la Adaptación y la Reproducción de la UAM Iztapalapa, según descripción de Herrera *et al.* (1993).

MATERIALES Y MÉTODOS

El suero fue descongelado y vuelto a centrifugar durante 10 min a 1 000 G para separar el fibrinógeno que podría interferir en la medición de volúmenes exactos. Debido al alto contenido de lípidos no polares en el suero de estos peces y que interfieren con la extracción y medición de las hormonas esteroides, fue necesario excluirlos mediante una cromatografía en mini-columna de fase reversa y para lograr esto, se midieron 200 μ l de suero, se agregaron 100 μ l de agua destilada y agregaron a cartuchos Sep-Pack C18 (Waters). El cartucho se eluyó primeramente con 1 ml de agua destilada que se recuperó en un tubo de ensayo, al que se le agregó 1 ml de solución amortiguadora de fosfatos 0.2 M pH 7.0. De estos 2 ml, se midieron triplicados de 500 μ l para la cuantificación de 17 β -estradiol (17 β E₂). El cartucho se lavó con 4 ml de agua destilada, la cual fue desechada, seguida de una elución con 6 ml de metanol, que se recuperó en un tubo de ensayo. El metanol fue evaporado hasta sequedad en un baño con agua a 45 °C y corriente de aire continuo. Los residuos, adheridos al tubo se suspendieron con 5 ml de solución amortiguadora de fosfatos 0.1M pH 7.0 (adicionada con 8.8 g de NaCl y un gramo de gelatina por litro y denominado GPBS), agitando vigorosamente el tubo en un vórtex para desprender los residuos de las paredes. De esta suspensión se midieron también alícuotas de 500 μ l por triplicado para la determinación de progesterona (P₄) y de 17 α -hidroxi progesterona (17OHP₄). Alícuotas triplicadas para la determinación de testosterona (T), se midieron de la misma suspensión

MATERIALES Y MÉTODOS

Las pérdidas durante el procedimiento fueron calculadas por separado, con sueros agregados con hormonas tritiadas: $17\beta E_2$ (28000 cpm de $^3H-17\beta E_2$, con actividad específica (AE) de 136 Ci/mmol.), Progesterona (30000 cpm de $^3H-P_4$, AE 115.0Ci/mmol, $17\alpha OHP_4$ (44000 cpm de $^3H-OHP_4$, AE 67.0Ci/mmol,) y Testosterona (45000 cpm de ^3H-T , AE 68Ci/mmol.). El porcentaje de recuperación promedio fue de 64%; 64%, 69% y 60% para cada una de las hormonas respectivamente.

Características de los antisueros.

El anticuerpo anti- $17\beta E_2$ fue usado a una dilución de 1:1200, tiene reactividad de 50, 3.8, 0.1, 0.01, y menor de 0.001 % de unión para estrona, estriol, androstendiona, 17α -Estradiol y Progesterona respectivamente. La curva estándar se elaboró con 7 concentraciones, de 2.5 a 640 pg/tubo, permitiendo detectar valores entre 0.15 a 20 ng/ml de suero.

El anticuerpo anti- P_4 se uso a dilución 1:150, tiene reacciones cruzadas al 50% de unión de 4.4% para pregnenolona, 4.4% para 3^a 5α -epi-pregnanolona, y no reacciona con 17β -estradiol, 5α -pregnanolona, testosterona y cortisol. La curva estándar se preparó con 8 concentraciones (0.0125 a 0.80 ng/tubo) adecuada para detectar valores de 1.0 a 60 ng/ml en suero.

MATERIALES Y MÉTODOS

El anticuerpo de $17\alpha\text{OHP}_4$ fue usado a dilución de 1:6000. La curva estándar se construyó con 7 concentraciones (2 a 128 pg/tubo) siendo útil, dada su sensibilidad, para la detección de esta hormona desde menos de 1 y hasta 10 ng/ml de suero.

Las soluciones estándar de cada hormona se prepararon a partir de una solución inicial con 1.0 mg/10ml de metanol, verificada su concentración por absorción UV a 280 nm para $17\beta\text{E}_2$ y 240nm para T, P_4 y 17OHP_4 . A partir de ella se hicieron diluciones para obtener estándares del orden de picogramos por ml de buffer GPBS (pg/ml) en el montaje del radioinmunoanálisis.

Ensayo de radioinmunoanálisis.

Una vez obtenidas las soluciones estándar para el radioinmunoanálisis y las muestras problema preparadas según procesamiento descrito, se procedió a realizar el análisis de la siguiente manera:

Se usaron tubos de ensayo de 100 x 8 mm, se agregaron, por triplicado, los reactivos en el siguiente orden: estándares, alícuotas del extracto purificado del suero problema, hormona radiactiva y el anticuerpo respectivo, según la hormona a determinar. Se prepararon blancos reactivos sin anticuerpo y sus respectivos controles para el cálculo de pérdidas por el procedimiento de purificación. El 100%

MATERIALES Y MÉTODOS

de masa cero, reactividad Ag-Ac sin competencia de estándar es fundamental en el procedimiento del RIA como se muestra en la Tabla 1. Se dejaron reaccionar a 4 C durante 24 horas. Se agregaron 200 μ l de una suspensión de carbón dextrán, mezclaron en vortex y centrifugaron durante 15 minutos a 2,500 G. El sobrenadante fue decantado a viales de conteo, se les agregó 5 ml de una solución de centelleo compuesta por PPO, POPOP y Tolueno RA y dejaron reposar de 18 a 24 horas a temperatura ambiente, y finalmente, se midió el contenido radioactivo en un contador de centelleo líquido.

Tabla 1. Volúmenes por triplicado en microlitros utilizadas en el ensayo.

	Cuentas totales	Unión Inespecífica	Cero	Estándar	Problema
GPBS	800	600	500		
Estándar				500	500
Anticuerpo			100	100	100
Marca	100	100	100	100	100

Análisis estadísticos.

Se realizó un análisis estadístico paramétrico general de los datos. Además, un análisis de frecuencias. La comparación del IGS, la talla del ovocito y la concentración de hormonas fue realizada mediante una prueba de Kruskal-Wallis,

una prueba de análisis de varianza de una sola vía (ANDEVA), con prueba significativa de Tukey's para diferencias mínimas significativas, utilizando el programa de Software Statistica.

RESULTADOS

Índice gonadosomático (IGS).

El análisis sobre el índice gonadosomático (IGS) de las hembras de tenguayaca presentó un valor mínimo de 0.4% y un máximo de 16.29%. El 50% de las hembras se ubicaron en un índice por debajo del 2.09%. En el análisis de cajas, con la prueba de Kruskal-Wallis, se observa claramente el aumento en el desarrollo gonádico entre cada estadio, y se observaron diferencias significativas entre los distintos estados de madurez. En ésta estructura, las hembras en estado II y IV presentan el valor de la mediana aproximadamente en el cuarto cuartil de toda la muestra (Figura 12a).

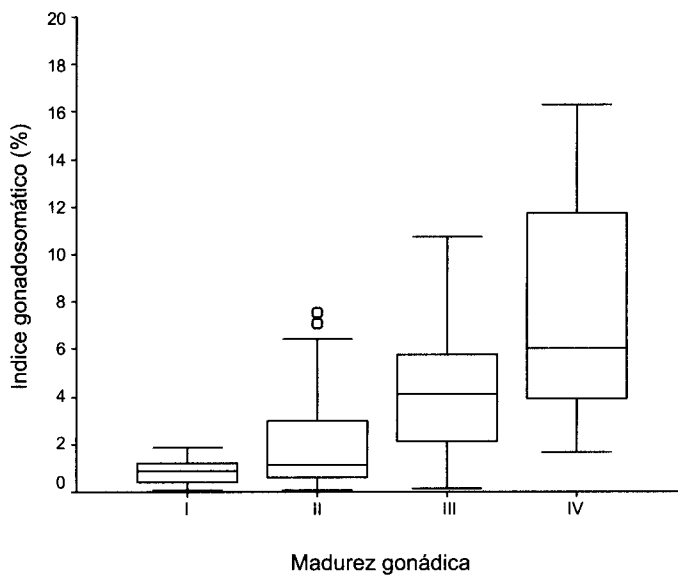


Figura 12a.- IGS por estadio para hembras de tenguayaca ($H=72.15$; $p<0.05$).

RESULTADOS

En los machos de la tenguayaca, también el IGS fue diferente en los tres estadios al utilizar la prueba de Kruskal-Wallis ($H=13.16$; $p<0.001$), en los tres estadios se observa una dispersión de valores, particularmente en el estadio I (Figura 12b).

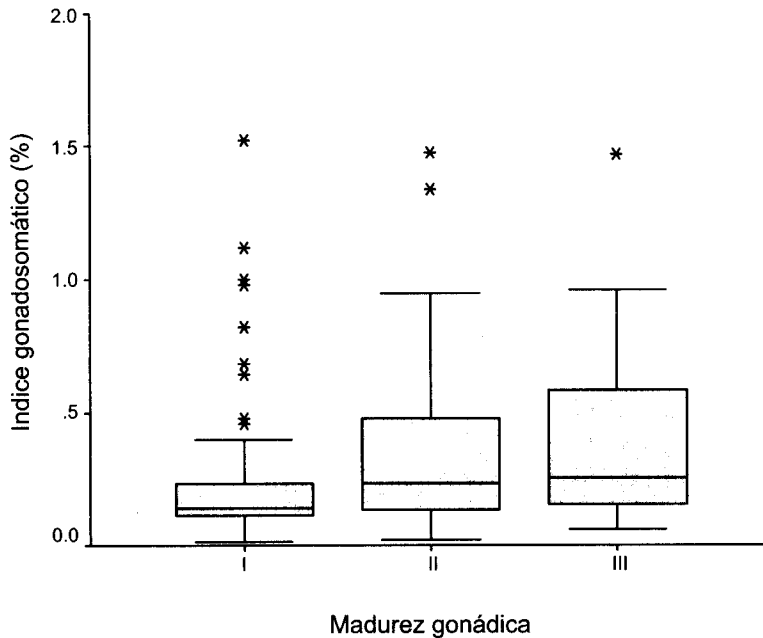


Figura 12b. IGS por estadio para machos de Tenguayaca ($H=13.16$; $p<0.001$).

En el caso de las hembras de mojarra pinta, el menor valor de IGS fue de 0.1% y el máximo de 8.63%; el 50% de la población de hembras analizada en este estudio presentó un IGS por debajo de 1.64%. En este caso, se encontró que los estadios I y II no presentaron diferencias significativas entre ambos (prueba de t de student con varianzas diferentes = 0.1617; $p \geq 0.8793$), por lo tanto, sólo se graficaron los estadios II, III y IV; (Figura 13a).

RESULTADOS

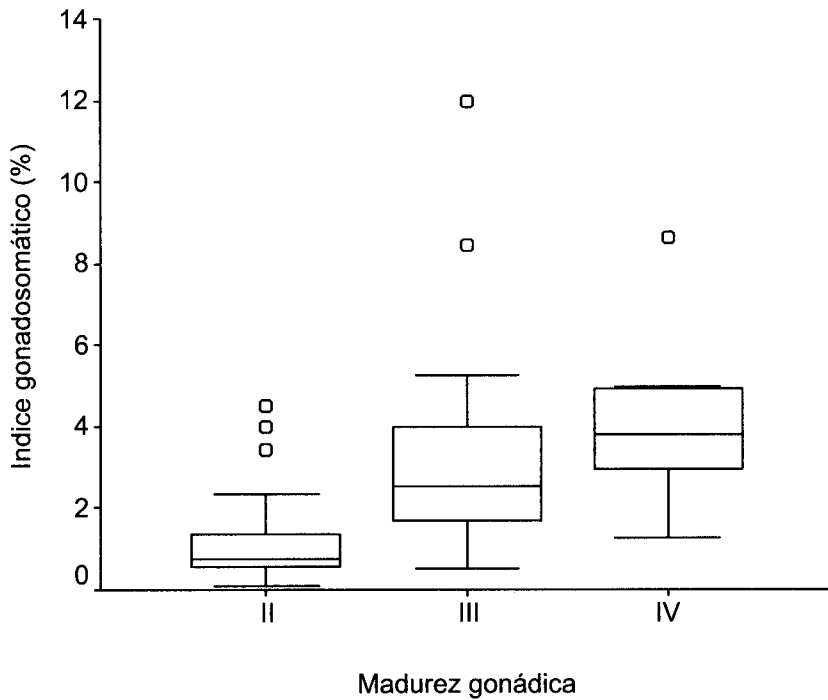


Figura 13a. Resultados del IGS de las hembras de mojarra pinta, en relación a la madurez gonádica.

En el caso de los machos de la mojarra pinta se obtuvieron los mismos resultados que en la hembra, ya que no se encontraron diferencias entre los estadios de madurez I y II (prueba de t de student con varianzas diferentes = -1.509; $p \geq 0.1357$) (Figura 13b).

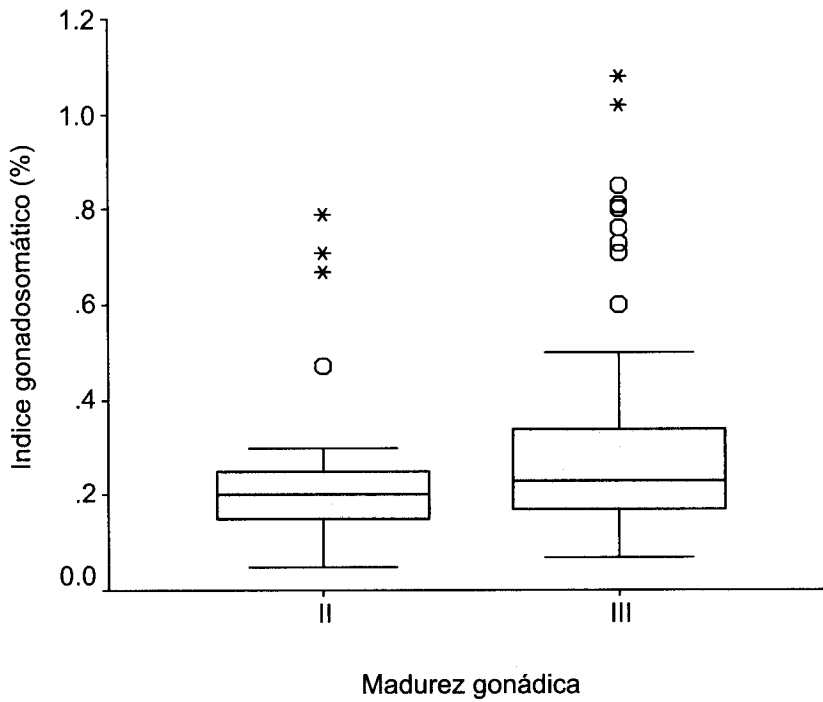


Figura 13b. IGS por estadio para machos de mojarra pinta.

Descripción histológica.

Descripción general de los ovarios de ambas especies.

El ovario de estas especies de cíclidos es muy similar, ambas presentan un par de bolsas bilaterales alargadas en la parte dorsal de la cavidad abdominal. Los ovarios se encuentran rodeados de fibras de tejido conectivo (túnica albugínea), contiguos al mesovario, son de tipo sacular, con un lumen interno en el cual se proyectan numerosas lamelas ovígeras la pared esta compuesta del epitelio germinal sostenido por tejido conectivo (estroma), el cual contiene una gran cantidad de fibroblastos, adipocitos, células linfáticas y fibras de colágeno, estando

RESULTADOS

bien irrigados por vasos sanguíneos. El folículo contiene al ovocito y a la capa de la granulosa.

Descripción del desarrollo ovárico de P. splendida.

El diámetro de los ovocitos presenta promedio de 20 μm , la forma es básicamente esférica, con su núcleo central y citoplasma hialino homogéneo, lo encontramos en toda gónada al inicio de la maduración (Figura 14).

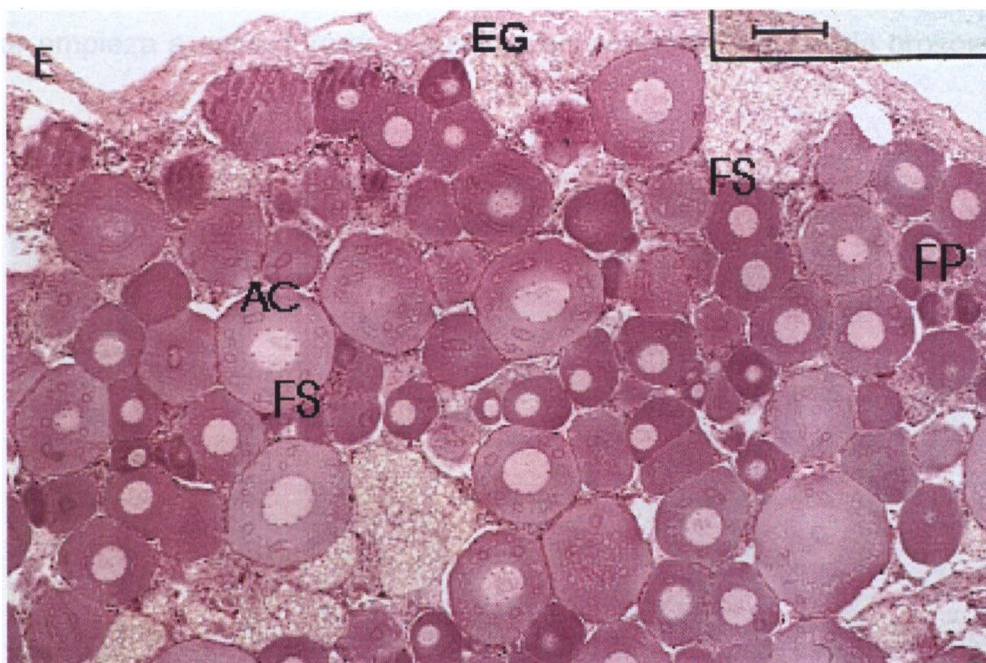


Figura 14. Sección transversal del ovario en estadio I de *P. splendida*, muestra una amplia cantidad de ovocitos en los primeros estadios, donde se muestran los folículos primario (FP), los folículo secundario (FS), el estroma (E), el epitelio germinal (EG) y el inicio del alvéolo cortical (AC). Barra: 100 μm . Aumento 10X.

RESULTADOS

1. Folículo primario. En esta etapa los ovocitos han iniciado el crecimiento alcanzando los 83 μm de promedio del diámetro la forma del ovocito, aun cuando continúa siendo redonda, puede presentar un ligero alargamiento. En el núcleo se pueden distinguir manchas cromosómicas que pueden corresponden a los cromosomas plumosos; se observan claramente los nucléolos de color oscuro, presentes en distintas cantidades y distribuidos en todo el nucleosoma. En esta etapa el citoplasma es fuertemente basófilo, reacciona con la hematoxilina; se aprecia una composición densa y homogénea y en algunos ovocitos se pueden ver cerca del núcleo granulaciones que corresponden al cuerpo Balbiano. La zona folicular empieza a estructurarse y alcanza en promedio 1.2 μm de grosor (Figura 15).

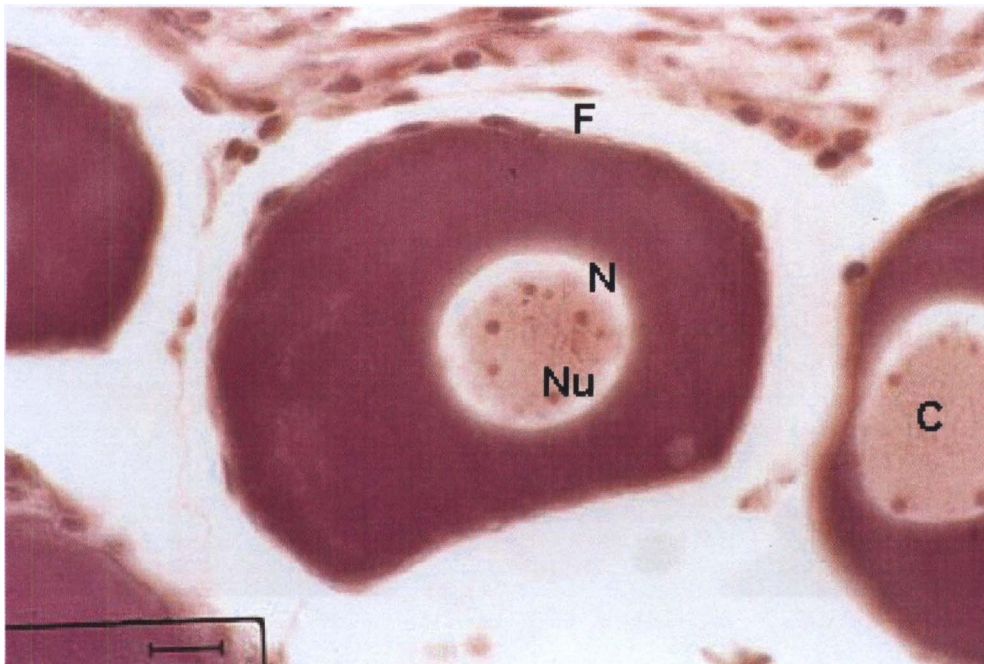


Figura 15. En esta fotografía, se observa un folículo incipiente (F), con un núcleo redondeado (N), los nucleolos en el centro del núcleo (Nu) y una cromatina condensada. Barra: 50 μm . Aumento 20X.

2. Folículo secundario. Se presenta un evidente aumento del tamaño folicular, el diámetro promedio es de 216 μm . En el núcleo se encuentra una distribución claramente periférica de los nucleolos y continúa observándose el material cromosómico. El citoplasma, que ha incrementado su superficie, se observa menos denso y comienza a presentar granulaciones y espacios vacuolares, disminuye la basofilia. Para esta etapa se distingue la capa folicular que presenta células de la granulosa de tipo epitelio simple cúbico. Las células de la teca son aplanadas con grosor promedio de 4 μm (Figura 16).

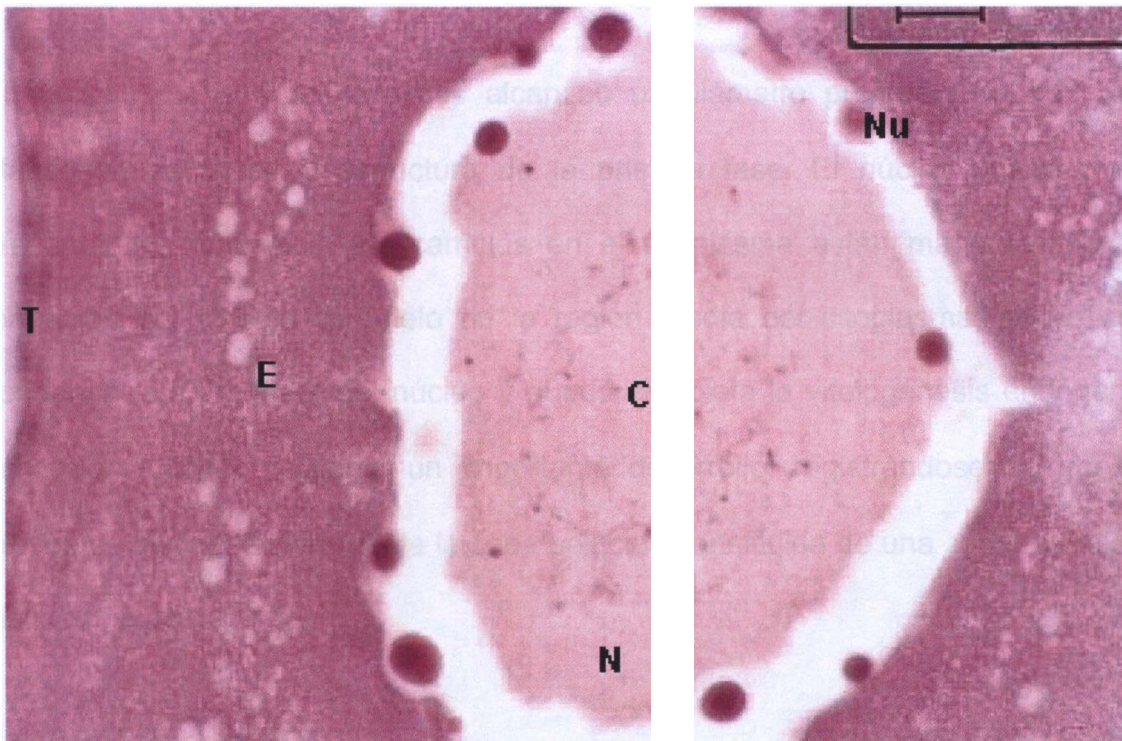


Figura 16. Ampliación de un folículo secundario donde se muestran el núcleo (N), la cromatina en el centro (C), los nucleolos en la periferia (Nu) y fuera del núcleo los espacios vacuolares (E) y una incipiente teca (T). Barra: 10 μm . Aumento 100X.

3. Folículo terciario temprano y tardío. En este periodo se presentan procesos consecutivos para la misma etapa, los cuales es posible dividir en dos fases. En la fase temprana el ovocito alcanza los 315 μm de diámetro; es la etapa donde la forma esférica es más constante, el citoplasma muestra apariencia continua y compacta. En el núcleo se observan los nucléolos en la periferia. El citoplasma presenta una zonificación de material que se manifiesta por el contraste de tonos y los diferentes tamaños de partículas que se van presentando, como son vacuolas y gotas de aceite que indica que se está iniciando la vitelogénesis endógena (Figura 17).

En la fase tardía éstos ovocitos alcanzan un diámetro promedio de 458 μm . Mantienen su forma y estructura de la primera fase. El núcleo puede o no presentar los nucléolos, los cambios en el citoplasma están marcados por la formación del alvéolo de vítelo en la región media del citoplasma; se ve una condensación alrededor del núcleo y queda completa la vitelogénesis endógena. La región folicular presenta un importante desarrollo, registrándose 11 μm de grosor, se distingue claramente la zona pelúcida constituida de una zona radiada y hialina (Figura 18).

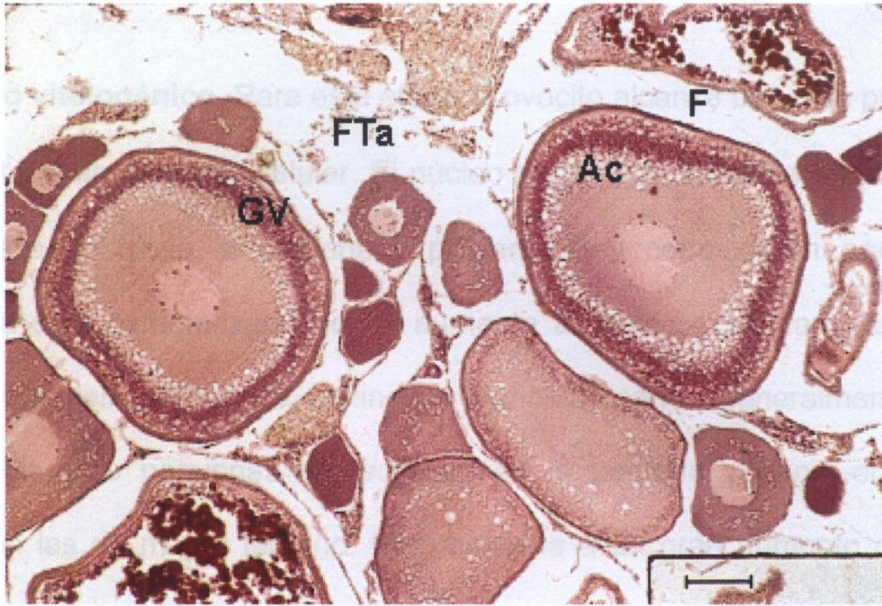


Figura 17. En esta imagen se observan los folículos terciarios en estado temprano (FTa), donde se delimita claramente el folículo (F), se presentan además, numerosos gránulos vitelinos (GV) y la banda del alvéolo cortical (Ac). Barra: 50 μ m. Aumento 20X.

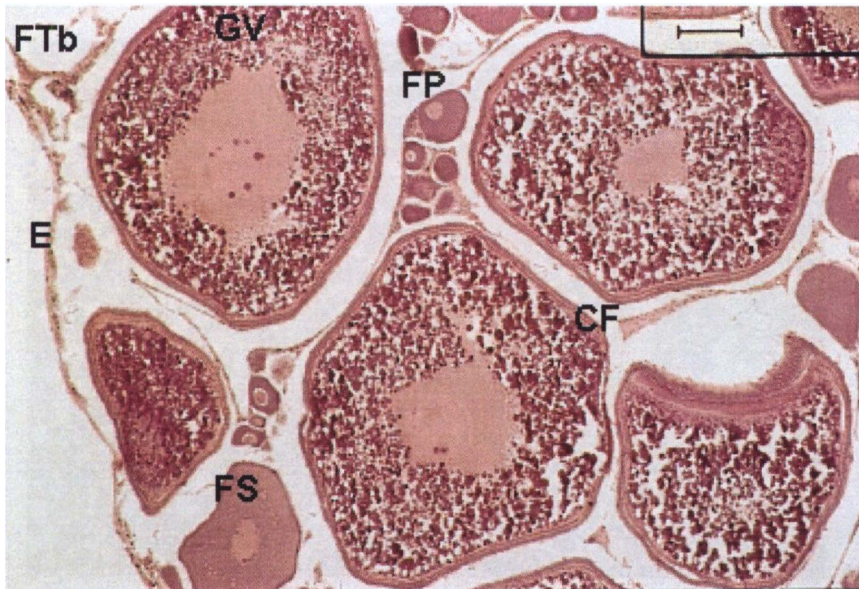


Figura 18. En este corte se observa el folículo terciario con vitelogénesis tardía (FTb); desaparecen los nucleolos y se pierde la membrana nuclear, aumentan los gránulos de vitelo (GV). Además, se encuentran folículos primarios (FP), folículos secundarios (FS), una capa folicular engrosada (CF) y se observa una delgada capa de epitelio (E). Barra: 50 μ m. Aumento 20X.

RESULTADOS

4. Folículo vitelogénico. Para esta etapa el ovocito alcanza una talla promedio de hasta 628 μm de diámetro celular. El núcleo ha perdido su ubicación central y se va desplazando hacia la periferia y presenta una composición granulosa. El citoplasma está caracterizado por el aumento abundante de plaquetas vitelinas provenientes del exterior, se distinguen varios tamaños generalmente de tipo esférico, las más pequeñas se localizan en la periferia y hacia el centro se encuentran las de mayor tamaño. Esto conlleva a un gran aumento del tamaño celular; la talla de estas plaquetas vitelinas es de 23 μm . Se observa también un aumento considerable del folículo, encontrando en promedio un grosor de 15 μm (Figura 19).



Figura 19. En esta fotografía se observa el folículo vitelogénico (FV), se inicia la migración de la vesícula germinal (VG). Se distingue bien la teca (T) de la granulosa (CG), los granulos de vitelo (GV) y las vacuolas vitelinas (VV). Barra 25 μm . Aumento 40X.

5.-. Folículo maduro. La diferencia para esta etapa con respecto a la precedente es principalmente el tamaño del ovocito que alcanza un promedio en su diámetro de 1300 μm . Se encuentra a la vesícula germinal en la periferia de la zona pelúcida hacia la granulosa. En el citoplasma se observan las plaquetas vitelinas separadas, ocupando todo el cuerpo celular. El folículo presenta una zona pelúcida muy gruesa con una clara ácidofilia; las células de la granulosa y de la teca alcanzan su mayor tamaño de tal forma que el epitelio folicular registra un promedio de grosor de 30 μm . Es la etapa final donde se encuentra listo el ovocito para salir del folículo (Figura 20).

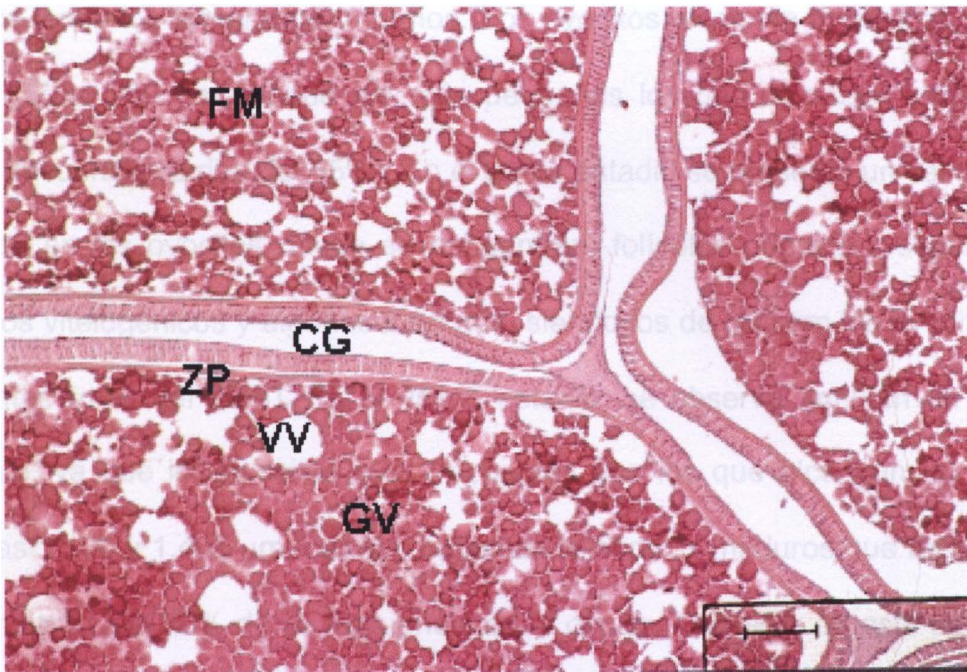


Figura 20. En este corte, se observa sólo una fracción del folículo maduro (FM), debido a que alcanza su máximo diámetro. Se delimitan claramente las partes que conforman al folículo, la capa de la granulosa (CG), la teca y se distingue muy bien la zona pelúcida (ZP), además se observan claramente las vacuolas vitelinas (VV) y los gránulos de vitelo (GV). Barra 25 μm . Aumento 40X.

RESULTADOS

Cambios en las poblaciones de folículos y clasificación macroscópica y microscópica durante la ovogénesis.

Las poblaciones foliculares observadas en los cuatro estadios clasificados a nivel macroscópico y microscópico muestran los siguientes resultados. De acuerdo al tamaño de los ovocitos en el primer estadio de desarrollo ovárico, se observan folículos primarios y secundarios, con diámetros que van desde 100 a 300 micras, siendo los de 100 μm los que alcanzan una frecuencia en este estado del 90%. En el segundo estadio además de los dos tipos foliculares anteriores encontramos folículos terciarios tempranos y tardíos. Los ovocitos alcanzan diámetros que van desde 100 a 700 μm , siendo los más pequeños los que alcanzan todavía una mayor frecuencia (arriba del 45%). En el tercer estadio se presenta un cambio muy marcado en los ovocitos donde se encuentran; folículos primarios, secundarios, terciarios vitelogénicos y algunos maduros, siendo los de 800 μm los ovocitos más frecuentes (más del 20%). En el último estadio, se observa también un cambio aparente, ya que los ovocitos más frecuentes son los que alcanzan un tamaño entre las 1,100 y 1,400 μm , correspondientes a folículos maduros que representan en suma más del 80% de su frecuencia en el ovario. También, en este estadio es posible encontrar folículos primarios que indican que el proceso de ovogénesis continúa. (Tabla 2 y Figura 21).

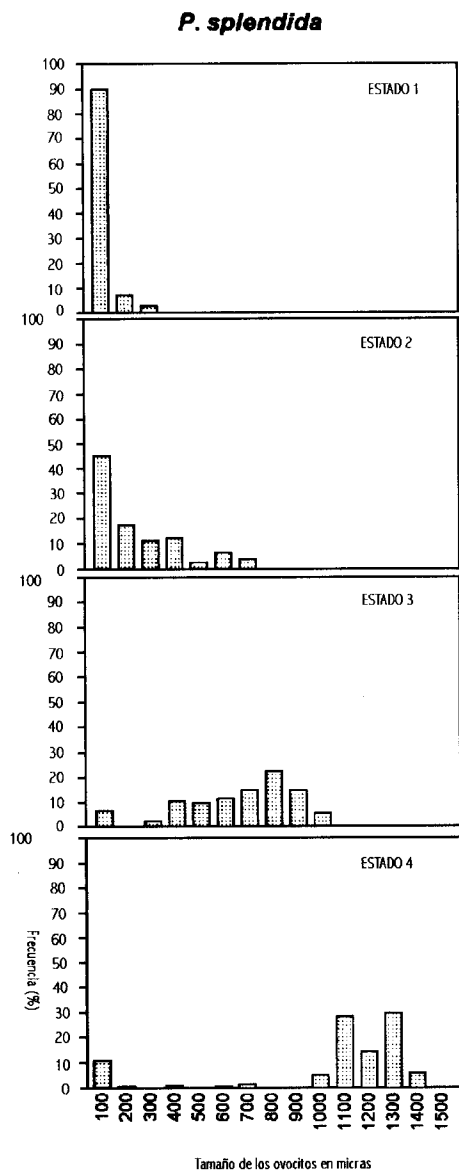


Figura 21. Tamaño de los ovocitos con respecto al estado de desarrollo gonadal de la tenguayaca.

RESULTADOS

Tabla 2. Características macro y microscópicas del desarrollo de los ovarios de *P. splendida*.

Clasificación de los ovarios de acuerdo a la escala de Nikolsky (1963), modifica utilizando cuatro estadios.	IGS (%).	Tamaño promedio del ovocito (μm).	Estado del ovocito.	Apariencia microscópica.
Estadio I: Gónadas pequeñas, no se distinguen por ovocitos y las gónadas presentan una coloración amarilla pálido.	0.856 \pm 0.55 ^a (n = 16)	66.37 \pm 39.16 ^a (n = 180)	Ovogonias, hileras de cromatina. Estados nucleolar y perinucleolar.	Folículos primarios y folículos secundarios.
Estadio II: Los ovocitos se observan claramente y se incrementa el tamaño y volumen del ovario.	1.9 \pm 1.84 ^a (n = 81)	206.30 \pm 181.48 ^b (n = 200)	Estado de alveolo cortical con vitelogénesis endógena.	Folículos primarios, secundarios y terciarios.
Estadio III: Incrementa el tamaño y volumen del ovario el cual presenta una coloración amarillo intenso.	4.24 \pm 2.4 ^b (n = 57)	608.85 \pm 285.18 ^c (n = 120)	Vitelogénesis endógena temprana y tardía.	Folículos primarios, terciarios, folículos maduros.
Estadio IV: Ovarios maduros, alcanzando su peso y tamaño máximo, con una coloración anaranjada. Por una simple presión abdominal se liberan los ovocitos.	7.53 \pm 4.58 ^c (n = 23)	1014.20 \pm 376.87 ^d (n = 129)	Maduración y migración de la vesicular germinal.	Folículos primarios y maduros.

^{a, b} Los valores medios de las columnas con diferentes letras, indican que presentan diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$), en el IGS y en el tamaño promedio de los ovocitos.

n = tamaño de la muestra.

Descripción del desarrollo ovárico de P. managuensis.

Los ovocitos al inicio de la maduración tienen un diámetro promedio de 39.7 μm , con un epitelio bien vascularizado entre las membranas celulares, los ovocitos son de forma esférica, con su núcleo central muy bien definido y un citoplasma denso y homogéneo. Se localizan en distintas partes del estroma a lo largo de la gónada.

1-. Folículo primario. En esta etapa, los ovocitos ya han alcanzado un crecimiento de 69.1 μm de promedio en el diámetro. La forma del ovocito es redonda y se observan pocas células en esta etapa. En algunos casos, se distinguen los cromosomas que pudieran estar en estado diploteno. Se observan claramente los nucléolos con un tono claro brillante en diferente número y distribución por núcleo celular. El citoplasma es fuertemente basófilo, también se aprecia una composición muy densa y homogénea. La zona folicular inicia su crecimiento y alcanza en promedio 1.84 μm de grosor (Figura 22).

2. Folículo secundario. Se presenta un importante crecimiento celular, el diámetro promedio es de 231.2 μm . En el núcleo existe una distribución claramente periférica de los nucléolos, y continúa observándose el material cromosómico. El citoplasma continúa denso y se observa aún uniforme. Para esta etapa se distingue en la región folicular la zona pelúcida, con una banda radiada bien estructurada, también se presentan células de la granulosa de tipo epitelio

RESULTADOS

simple cúbico. Las células de la teca se distinguen fácilmente. Ya en esta etapa se encuentran gotas de vítelo en algunos ovocitos, principalmente en los mayores de 180 μm de diámetro promedio (Figura 22).

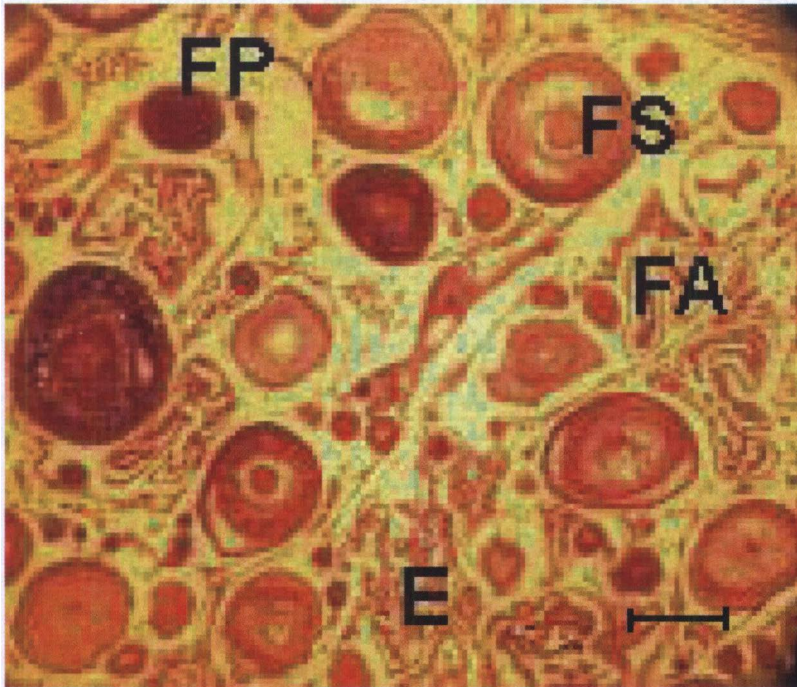


Figura 22. Sección transversal de la gónada de la pinta. Se observan folículos primarios (FP), folículos secundarios (FS) y folículos atrésicos (FA), con sus núcleos grandes y nucleolos en todo el nucleosoma, rodeándolo vasos sanguíneos, el estroma. Barra: 100 μm . Aumento 10X.

3. Folículo terciario. En esta etapa se presenta un crecimiento muy importante del ovocito, alcanzando el doble de talla que en el estadio anterior, 755.5 μm de diámetro. La forma celular es redondeada. El núcleo en esta especie es grande, de un promedio de 58 μm de diámetro, con nucléolos grandes de una apariencia iridiscente, cerca de la periferia. El citoplasma presenta una zonificación de las

RESULTADOS

partículas que se van formando al interior, y de las que van entrando del exterior. En una primera fase se observa la formación del alvéolo cortical, que es la vitelogénesis endógena, con presencia de vacuolas. También existen ovocitos que además del vitelo endógeno, presentan una banda ligeramente ácida en la periferia exterior. En apariencia se presentan ambos procesos al mismo tiempo, o el inicio de la vitelogénesis exógena aún concluyendo la vitelogénesis endógena.

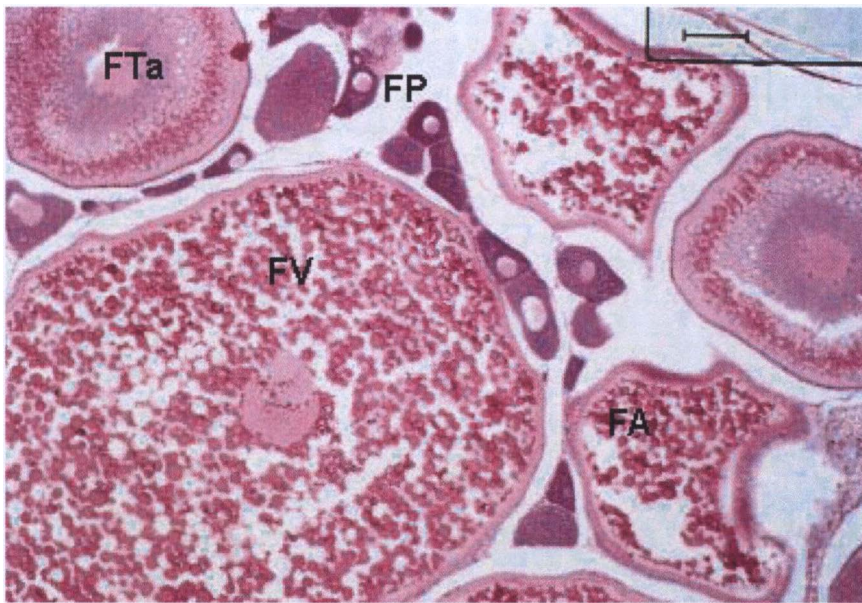


Figura 23. En esta imagen se puede apreciar una variedad de folículos en distinto estado de desarrollo: Folículos primarios (FP), Folículo terciario (FTa) donde aparecen los granulos de vitelo en la parte periférica; folículo vitelogénico (FV) con su núcleo central bien definido y la presencia de Folículos atrésicos (FA). Barra: 50 μm . Aumento 20X.

4. Folículo vitelogénico. En este período el ovocito alcanza una talla de hasta 975 μm de diámetro celular. El núcleo ha iniciado la migración hacia la periferia observándose que pierde su definición nuclear. El citoplasma está caracterizado por el aumento abundante de plaquetas vitelinas que van ocupando más espacios.

RESULTADOS

Se distinguen varios tamaños de estas plaquetas y su forma no es completamente esférica, se aprecian ligeras formas poliédricas, las más pequeñas se localizan en la periferia y hacia el centro se encuentran las de mayor tamaño de 26.45 μm de diámetro, la zona pelucida está claramente estriada y presenta un grosor de 7.24 μm (Figura 24).

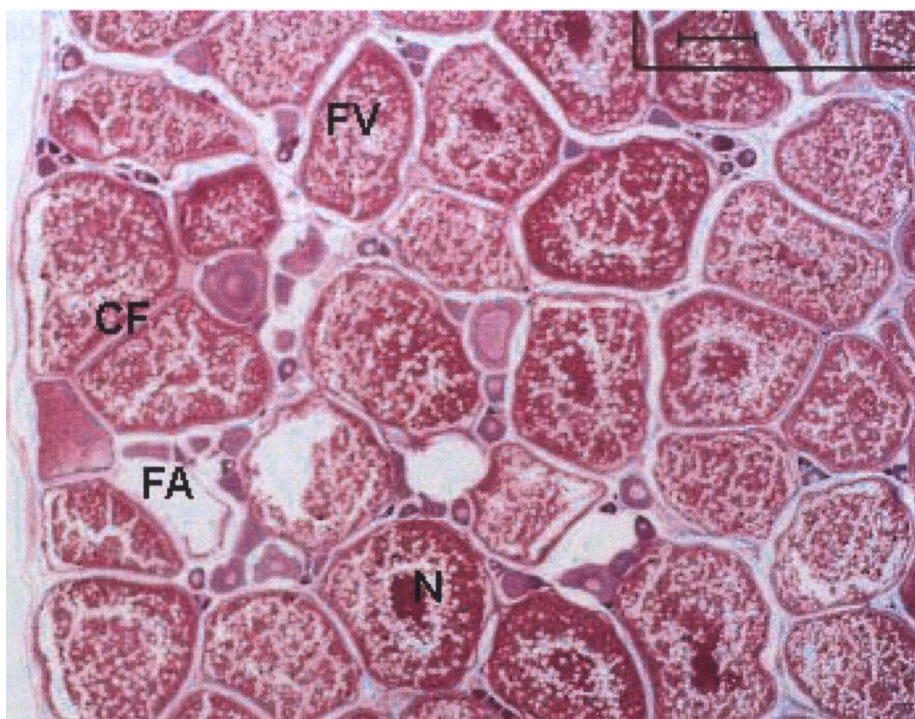


Figura 24. Se puede apreciar, que en esta sección de la gónada, se encuentran en estado vitelogénico una gran cantidad de folículos (FV), con un engrosamiento de la capa folicular (CF) y la presencia de un núcleo bien definido y central (N). Barra: 100 μm . Aumento 10X.

5. Folículo maduro. A nivel morfológico éste folículo es muy parecido al anterior, aunque son dos las características que lo diferencian; primero el tamaño del

RESULTADOS

ovocito que alcanza un promedio de diámetro de 1398.7 μm y segundo la vesícula germinal se encuentra en la periferia del ovocito hacia el polo animal. En el citoplasma se observan las plaquetas vitelinas muy separadas ocupando todo el cuerpo celular. El folículo presenta una zona pelúcida muy gruesa con una clara ácidofilia; las células de la granulosa presentan un alargamiento, la teca alcanza su mayor tamaño de tal forma que el folículo registra un grosor promedio de 33 μm . Es la etapa final donde se encuentra listo el ovocito para salir del folículo (Figura 25).

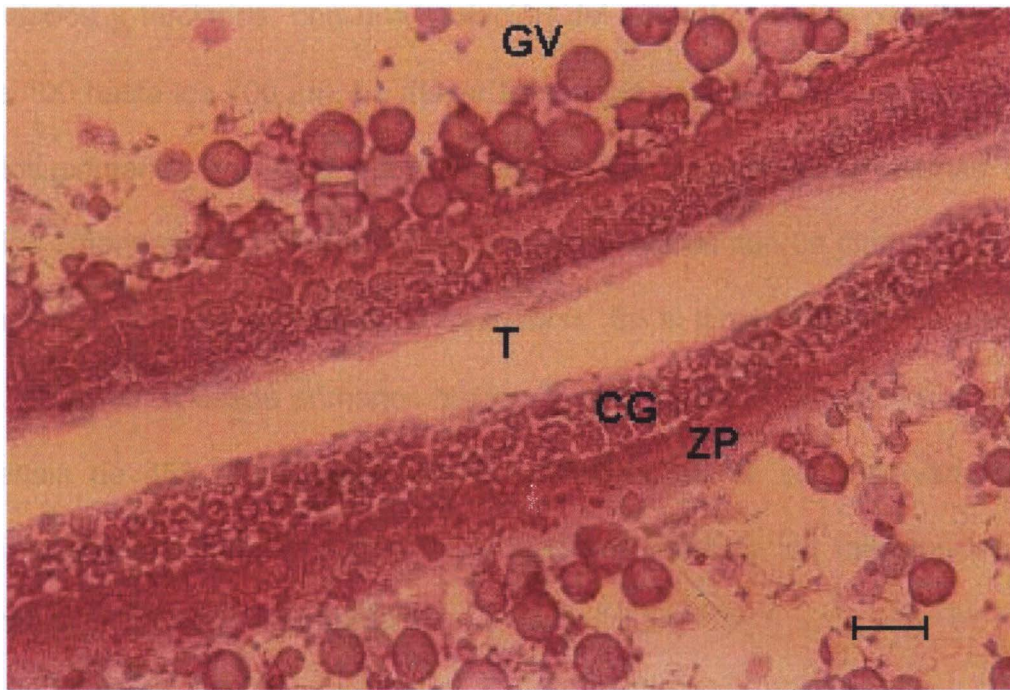


Figura 25. Sección ampliada de la capa folicular de dos folículos maduros separados por el espacio interfolicular. Se aprecia la capa de la teca (T), con sus núcleos, la capa de la granulosa (CG) con un epitelio pseudoestratificado, la zona pelúcida (ZP) y los gránulos de vitelo (GV). Barra: 10 μm . Aumento 100X.

RESULTADOS

Cambios en las poblaciones de folículos y clasificación macroscópica y microscópica durante la ovogénesis.

El análisis de las poblaciones foliculares encontradas en cada uno de los cuatro estadios de madurez clasificados macroscópicamente, muestra el avance de cada población en los distintos estadios, ya que se encuentran por lo menos tres estadios microscópicos diferentes para cada estadios macroscópicos.

En el primer estadio de madurez gonádica se encuentran folículos primarios, secundarios y terciarios, con una variación del diámetro de los ovocitos que va desde 100 hasta los 700 μm . La mayor frecuencia se encuentra representada por folículos primarios con más del 70%. En el segundo estadio además de los folículos anteriores, se presentan folículos vitelogénicos con un diámetro de 500 a 700 μm que alcanzan el 50% de la frecuencia. En el tercer estadio se presentan todos los folículos desde primarios hasta vitelogénicos de 900 μm , éstos con una frecuencia de 45%. Finalmente, en el último estado IV se observan folículos primarios, secundarios, vitelogénicos y maduros faltando los folículos terciarios tempranos. (Tabla 3 y Figura 26).

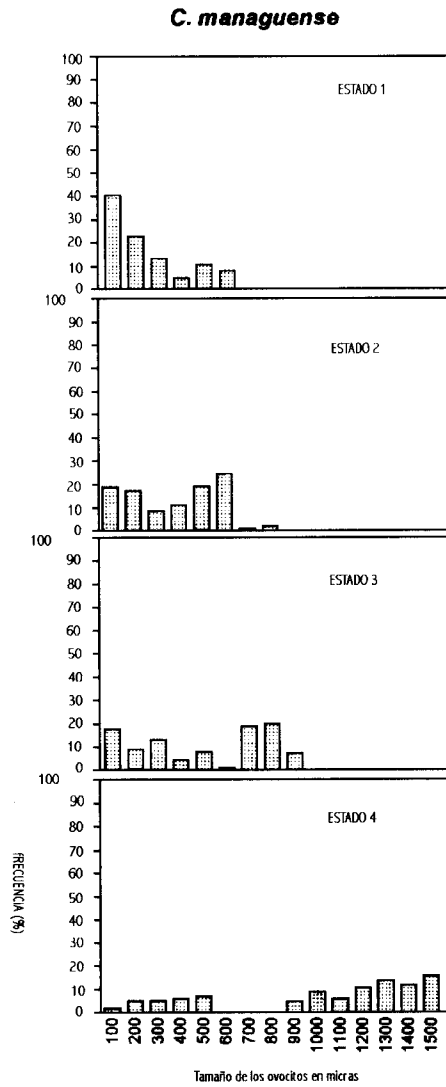


Figura 26. Tamaño de los ovocitos con respecto al estado de desarrollo gonadal de la mojarra pinta.

RESULTADOS

Tabla 3. Características macro y microscópicas del desarrollo de las gónadas de *P. managuensis*.

Clasificación de los ovarios de acuerdo a la escala de Nikolsky (1963) Modifica utilizando cuatro estadios .	IGS (%).	Tamaño de los ovocitos (μm)	Estado del ovocito	Apariencia microscópica.
Estadio I: Las gónadas son pequeñas, no se distinguen fácilmente los ovocitos y las gónadas presentan un color amarillo pálido.	1.51 ± 2.0^a (n = 4)	196.63 ± 166.98^a (n = 234)	Ovogonias, hileras de cromatina. Estados nucleolar y perinucleolar.	Folículos primarios, secundarios y terciarios.
Estadio II: Se observan los ovocitos de manera clara y se incrementa el tamaño y el volumen del ovario.	1.11 ± 0.9^a (n = 29)	348.08 ± 200.79^b (n = 212)	Estado de alveolo cortical con vitelogénesis endógena.	Folículos primarios, secundarios y terciarios en estado temprano y tardío.
Estadioll I: Se incrementa el tamaño y el volumen del ovario y éste presenta una coloración amarillo intenso.	3.47 ± 2.82^{ab} (n = 18)	456.60 ± 280.68^c (n = 175)	Vitelogénesis temprana y tardía y vitelogénesis exógena.	Folículos primarios, secundarios y vitelogénicos.
Estadio IV: Los ovarios maduros alcanzan su peso y tamaño máximo, presentan además una coloración ocre. Con una ligera presión abdominal la hembra expulsa los ovocitos.	4.11 ± 2.12^b (n = 9)	983.12 ± 442.10^d (n = 100)	Maduración y migración de la vesícula seminal.	Se presentan folículos primarios secundarios, folículos vitelogénicos avanzados y maduros.

^{a, b} Los valores medios de las columnas con diferentes letras, indican que presentan diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$), en el IGS y en el tamaño promedio de los ovocitos, n = tamaño de la muestra.

RESULTADOS

Descripción general de los testículos de ambas especies.

Como la mayoría de teleósteos, las dos especies de cíclidos estudiadas presentan testículos de tipo lobular, los cuales se encuentran localizados a lo largo de la cavidad abdominal, son estructuras pareadas unidas por una delgada membrana de tejido conectivo, aunque es característico de este tipo encontrar espermatogonias a lo largo del lóbulo, en estas especies los quistes presentan una relativa zonificación, con células germinales menos maduras en la periferia y cistos con células maduras hacia la zona luminal. El grosor de esta zona germinal da información sobre el grado de madurez de la gónada. Los cistos en la etapa final de espermiación se abren o se rompen y se pierde la estructura lóbulo-cisto, así los espermatozoides se dirigen al conducto eferente. En reposo la gónada presenta una coloración transparente y es blanca durante el período de maduración.

Descripción de la espermatogénesis de la P. splendida.

El desarrollo de la espermatogénesis de la tenguayaca se puede dividir en cuatro fases:

1. Etapa temprana. En la periferia de la gónada se encuentran abundantes células de tipo espermatogonia en división y proliferación. Su núcleo es grande y se distingue el material cromosómico, el citoplasma es hialino, el tamaño en esa etapa es de 14 μm de diámetro en promedio. Hacia el interior del testículo se

RESULTADOS

presentan casi todos los estadios celulares de la espermatogénesis, aunque en menores proporciones que en las etapas posteriores.

El arreglo y desarrollo es más al interior del cistos que hacia el conjunto de la gónada. En esta fase no se observan claramente las estructuras íterlobulares (cistos) que son pequeñas con un diámetro promedio de 47 μm particularmente en la periferia. El tejido en su conjunto se observa compacto; las células intersticiales son pocas entre cada cisto (Figura 27).

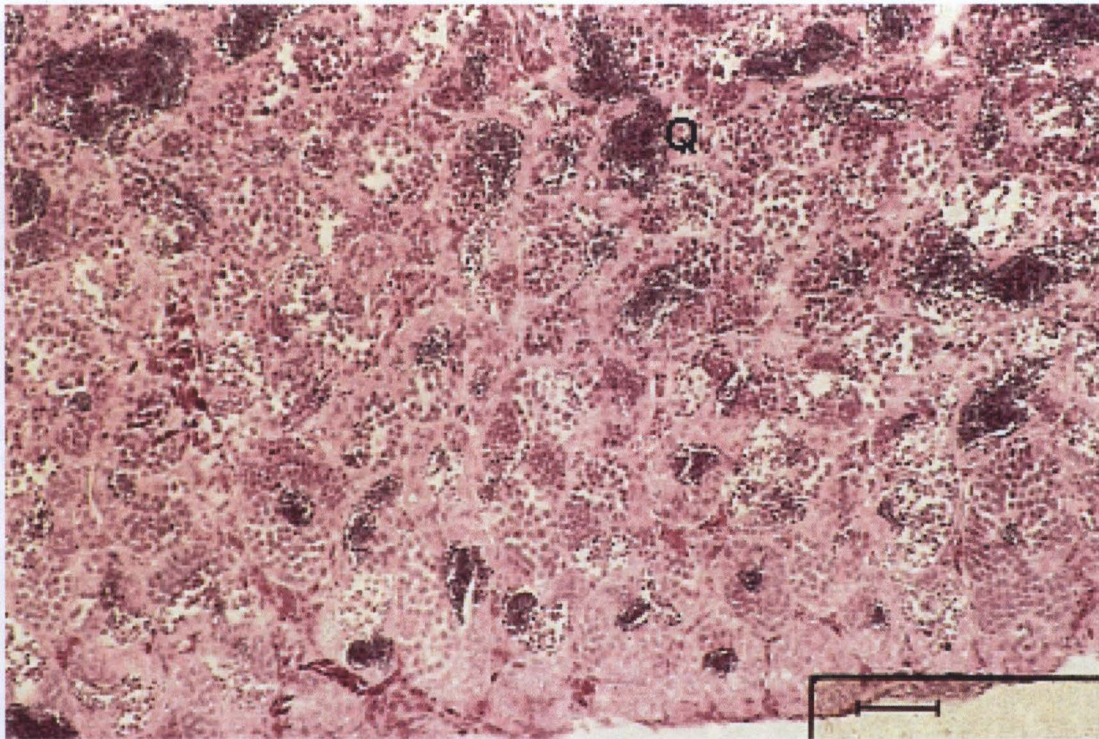


Figura 27. En la fotografía se observan la zona de espermatogonias cerca del epitelio que corresponde a la parte más gruesa. Están delimitados los lóbulos y sus cistos (Q). Cada cisto presenta el mismo grado de madurez celular. Barra: 100 μm . Aumento 10X.

RESULTADOS

2. Etapa media. En la periferia del testículo se encuentran menor número de espermatogonias, las cuales han reducido sus dimensiones a $12\ \mu\text{m}$ de diámetro en promedio. El núcleo es más pequeño y aún se distingue el material cromosómico. El citoplasma se ve reducido en preparación al cambio a espermatocitos. Hacia el interior de la gónada se reconoce un cambio en la definición de los cistos, ahora claramente delimitados y en su tamaño alcanzan un diámetro de $71\ \mu\text{m}$ en promedio. Los espermatocitos que se desarrollan en los cistos del interior del testículo se encuentran organizados en filas y así también los cistos de espermatidas, que se presentan como cúmulo en forma de remolino lo que hace que los lóbulos vayan creciendo (Figura 28).

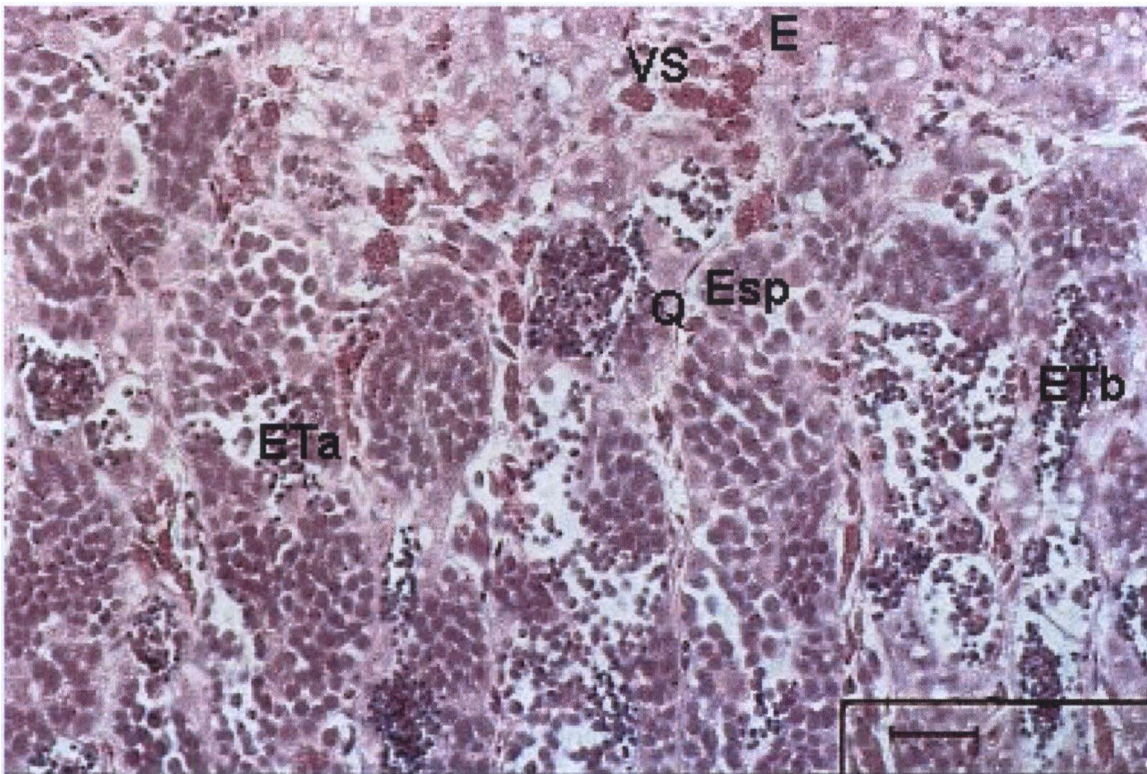


Figura 28. Podemos observar los distintos estadios de la espermatogénesis. Los cistos (Q), espermatocitos primarios (Esp), espermatidas tempranas y tardías (ETa y ETb) también se observan algunos vasos sanguíneos (VS). Barra: $50\ \mu\text{m}$. Aumento 20X.

RESULTADOS

3. Etapa tardía. Las espermatogonias en esta etapa van a ser muy pocas con relación al resto de tipos celulares, pero conservan las características del período anterior. Los cistos con espermátidas tempranas y tardías se pueden distinguir claramente por la coloración intensa, así también se observan tanto espermatozoides listos para salir del cisto y del lóbulo, como grupos de éstos que se encuentran en tejido conjuntivo dirigiéndose a la luz del espermiducto. Se aprecia una gran cantidad de espacios intersticiales entre cada cisto. Las células más abundantes son las espermátidas tardías y los espermatozoides, que presentan las siguientes dimensiones promedio: 1 y 0.7 μm de diámetro respectivamente (Figura 29).

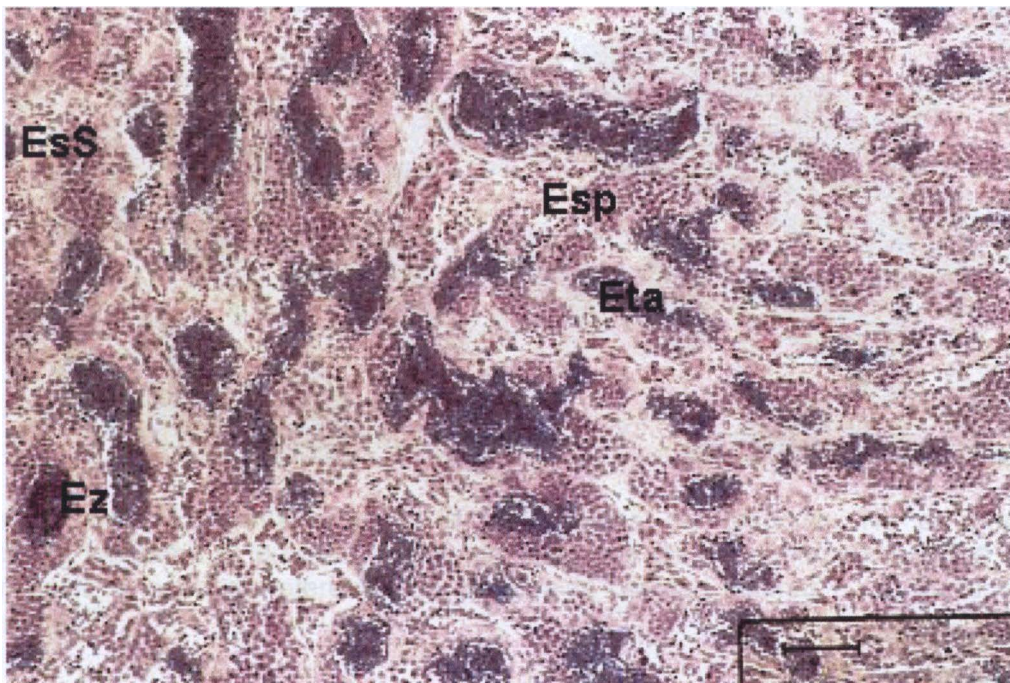


Figura 29. En esta etapa se pierde la estructura del lóbulo y la espermatogénesis se encamina hacia la zona luminal. Se pueden observar paquetes de espermatozoides (Ez), que se dirigen hacia la zona luminal. Se presentan las espermátidas tempranas (Eta), así como espermatoцитos primarios (Esp) y espermatoцитos secundarios (EsS). Barra: 50 μm . Aumento 20X.

RESULTADOS

4. Etapa final. Muy cerca de la periferia se localizan a las pocas espermatogonias que se han producido de las células germinales. Los grupos intermedios van a ser escasos y al interior de la gónada se ha perdido la estructura de cistos y se van a observar grandes cúmulos de espermatozoides en la luz del conducto como entre el tejido conjuntivo cercano a este conducto (Figura 30).

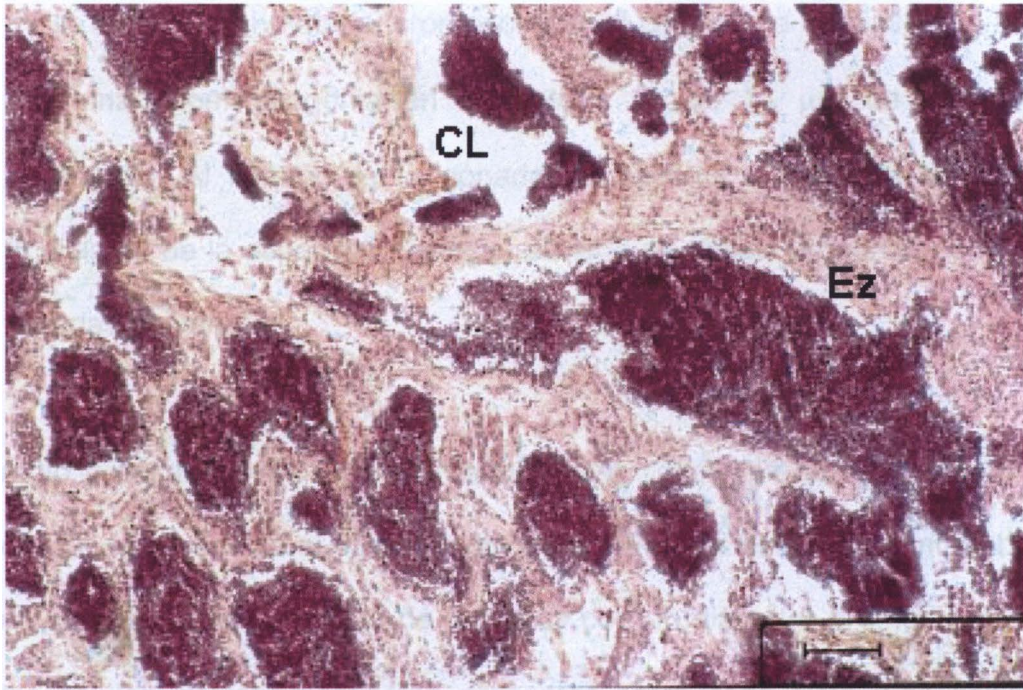


Figura 30. Esta fotografía muestra la zona media del testículo. No se presentan estructuras lobulares ni quistes, solamente cordones de espermatozoides (Ez) que se dirigen hacia el conducto eferente. Se observa la cavidad luminal (CL). Barra: 25 μ m. Aumento 40X.

Las asociaciones celulares que se encuentran en el análisis histológico para cada estadio clasificado de manera macroscópica, están presentes en las cuatro etapas (I - IV). Sin embargo las proporciones y sobre todo la organización del lóbulo de

estos grupos es muy distinta entre cada estadio, participando muy activamente las células no gaméticas que alimentan y sostienen a la gónada.

Descripción de la espermatogénesis de P. managuensis.

- 1. Etapa temprana.** En la periferia de la gónada se encuentran abundantes espermatogonias en estado de división y proliferación. Su núcleo es grande y se distingue el material cromosómico; el citoplasma es hialino, el tamaño de una espermatogonia en esa etapa es de 11 μm de diámetro en promedio. Al interior de la gónada se observa la mayoría de los tipos celulares de la espermatogénesis, aunque en menor proporción que en las etapas posteriores.

El arreglo y desarrollo es más al interior de los cistos que en el conjunto de la gónada. En esta especie si se observan claramente las estructuras interlobulares (cistos) que presentan variedad de tamaños con un diámetro promedio de 43.51 μm ; las células intersticiales están presentes entre cada cisto. Las células de Sertoli son distinguibles (Figura 31).

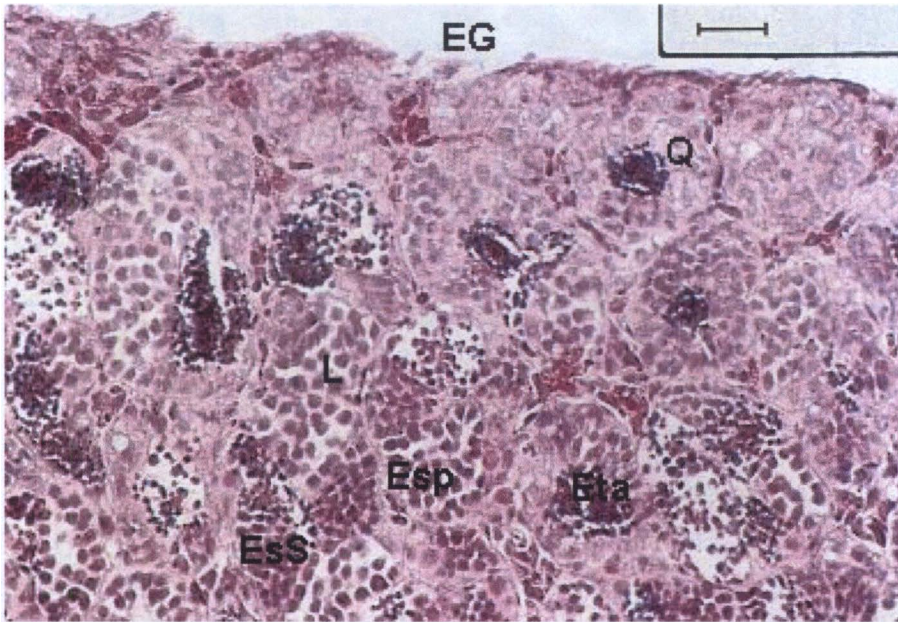


Figura 31. Corte transversal de testículo de *P. managuensis* en etapa temprana. En la imagen se aprecia claramente la delimitación de lóbulos y cistos (Q), encontrando diferentes estadios de la espermatogénesis. Se marca el epitelio germinal (EG), espermatoцитos primarios (Esp), espermatoцитos secundarios (EsS) y espermátidas tempranas y tardías (Eta). Barra: 50 μm . Aumento 20X.

2. Etapa media. En la periferia de la gónada se encuentra un menor número de cistos con espermatoгонias; el diámetro promedio fue de 10.76 μm . El núcleo es más pequeño. Hacia el interior de la gónada los cistos y lóbulos están bien definidos y delimitados, alcanzando un tamaño de 51.3 μm de diámetro en promedio. Los espermatoцитos que se desarrollan en los cistos del interior de la gónada se encuentran organizados en filas y así también los cistos de espermátidas que se presentan como remolinos. Se observa como un tipo de compartimentos o segmentos a lo largo de la gónada. Las células intersticiales aumentan considerablemente su número, las células de Sertoli presentan un grosor de 6 μm (Figura 32).

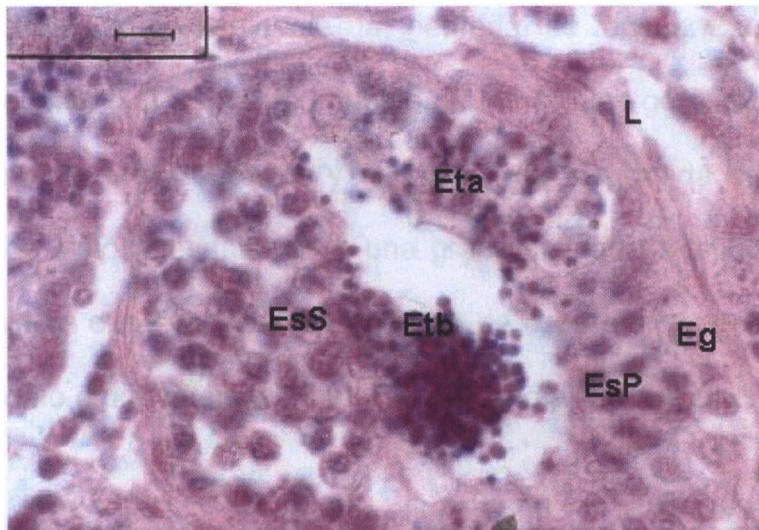


Figura 32. Corte transversal de testículo de *P. managuensis* en etapa media. En la imagen se aprecia los lóbulos (L) y algunos . En el tejido general de la gónada una clara separación entre lóbulos y cistos. Se aprecian espermatogonías (Eg), espermatocitos primarios (EsP), espermatocitos secundarios (EsS), espermatídas tempranas (Eta) y espermatídas tardías (Etb). Barra: 25 μ m. Aumento 40X.

3. Etapa tardía. Las espermatogonias en esta etapa están poco representadas en relación al resto de los otros tipos de células gaméticas. Los cistos con espermatídas tempranas y tardías se pueden distinguir claramente por la forma y coloración. Se presentan zonas de la gónada que tienen el mismo desarrollo; de igual manera se puede observar a los espermatozoides listos para salir de los cistos y del lóbulo, así como grupos de éstos que se encuentra en tejido conjuntivo que se dirigen a la luz del espermiducto. Se aprecia una gran cantidad de espacios intersticiales y sobre todo continúa esa segmentación y gran vascularización por zonas lobulares, distinta en el caso de los machos de tenguyaca. Para esta fase se encuentran importantes regiones de espermatocitos, espermatídas tardías y espermatozoides (Figura 33).

RESULTADOS

4. Etapa final. Muy cerca de la periferia se encuentran a las pocas espermatogonias que se han producido de las células germinales. Los grupos intermedios van a ser escasos y al interior de la gónada se ha perdido la estructura de cisto, presentándose una gran cantidad de tejido conectivo. Así mismo se van a observar grandes cúmulos de espermatozoides tanto en la luz del tejido como entre el tejido conjuntivo cercano a este conducto (Figura 33).

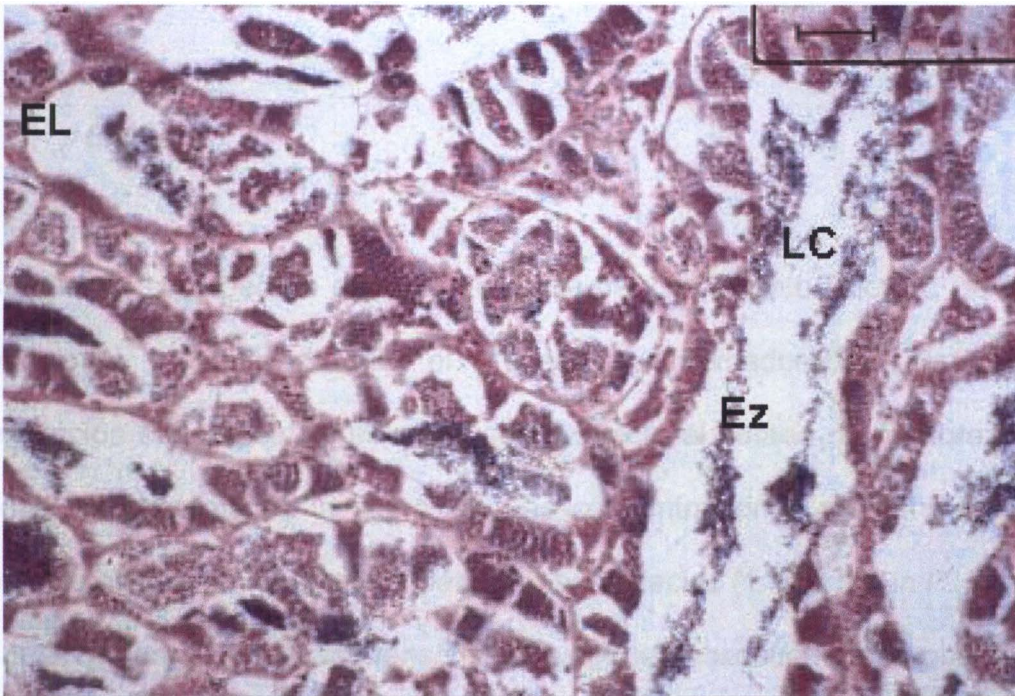


Figura 33. Corte transversal de testículo de *P. managuensis* en etapa es posible observar los espermatozoides (Ez) ya formados que se dirigen hacia el conducto luminal (LC) y existen espacios lobulares vacíos (EL) como término del proceso de maduración. Barra: 100 μ m. Aumento 10X.

Aunque se observan la mayoría de los estados celulares en los cuatro grupos, es posible distinguir una transformación importante a partir del estadio II, tanto en la

organización de gametos como en la estructura del tejido que sostiene a éstas células sexuales.

Endocrinología

En la literatura científica revisada, no se encontraron estudios hormonales de las dos especies aquí investigadas. Se generó información de los perfiles hormonales para cada etapa del desarrollo gonádico que a continuación se describen.

17 β Estradiol.

El estradiol es considerado como la hormona del crecimiento folicular, por lo que se encuentra presente durante el proceso de premaduración gonádica. La concentración sanguínea de estradiol con respecto al estado de madurez de las gónadas, se presenta en la figura 34. Las concentraciones más elevadas ($P < 0.05$) se detectaron en el estadio I para ambas especies (1.54 ± 2.8 in *P. splendida* y 1.7 ± 2.1 ng/ml in *P. managuensis* y en estados subsecuentes se observó una disminución abrupta en *P. managuensis* que alcanzó 0.08 ng/ml y en estados posteriores se reducen las concentraciones. Este comportamiento es más evidente para la pinta en la que se observa una caída abrupta de los valores de estradiol. Se muestrearon 12 organismos para cada estadio.

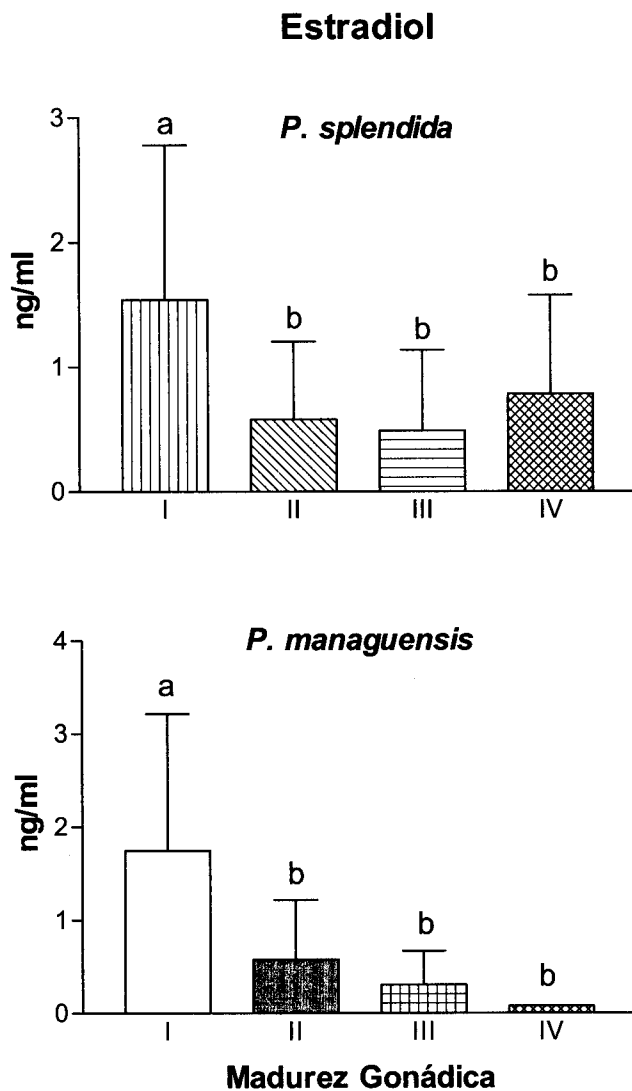


Figura 34. Concentración del estradiol en las diferentes etapas de madurez gonádica para ambas especies de cíclidos. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$).

Progesterona.

Esta hormona no tiene en peces la función primordial que tiene en mamíferos. Sin embargo es precursora de otros progestagenos de maduración ovárica en los teleósteos. Este esteroide presentó concentraciones semejantes en ambas

RESULTADOS

especies durante la maduración gonádica, solo se presentó un descenso ($p \leq 0.05$), en la última etapa (IV). La concentración media en *P. splendida* fue mayor ($p \leq 0.05$) que en *P. managuensis* (6.68 ± 2.8 vs. 4.9 ± 2.1 ng/ml respectivamente). El descenso en la última etapa de maduración puede ser reflejo de su transformación hacia los otros progestagenos de maduración (Figura 35).

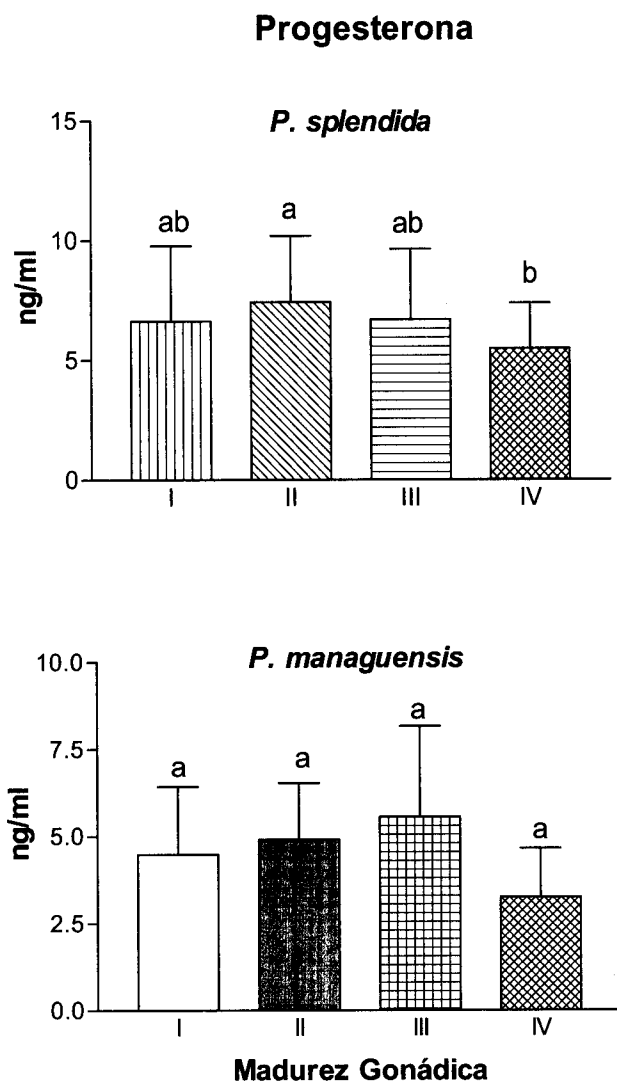


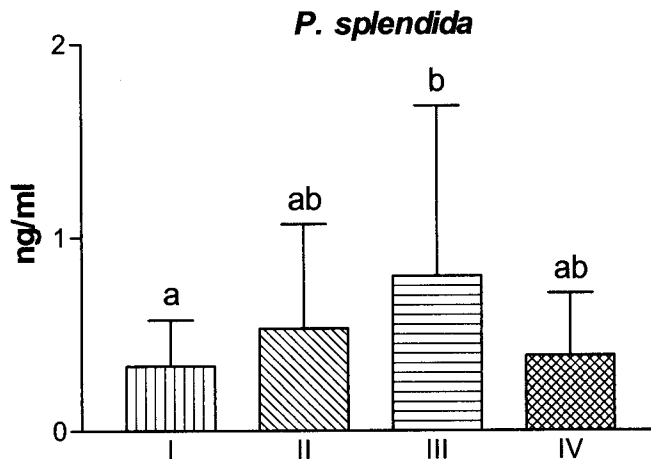
Figura 35. Concentración de la progesterona en las diferentes etapas de madurez gonádica para ambas especies de Cíclidos. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$).

RESULTADOS

17 α Hidroxiprogesterona.

Esta hormona es el metabolito precursor inmediato de una de las hormonas de maduración, la 17 α , 20 β dihidroxiprogesterona reportada entre las especies de salmónidos (Nagahama, 1998). Durante la maduración gonadal la 17 α Hidroxiprogesterona mostró diferentes perfiles entre las dos especies. En *P. splendida* se observó un incremento gradual de los valores hasta el estado III, disminuyendo ($p \leq 0.05$) posteriormente en el último estadio.

17-Hidroxiprogesterona



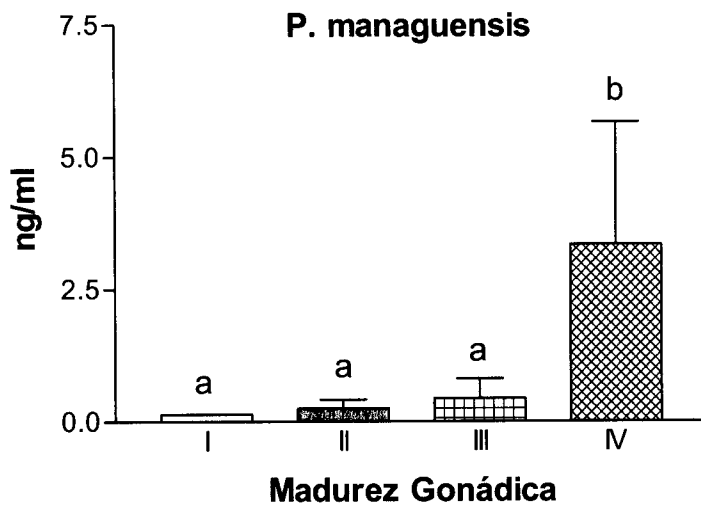


Figura 36. Concentración de la hidroxiprogesterona en las diferentes etapas de madurez gonádica para ambas especies de Cíclidos. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$).

En *P. managuensis* los resultados muestran claramente una baja concentración en los tres primeros estados. Mientras que en la última etapa hay un aumento ($p \leq 0.05$). (Figura 36).

Testosterona.

A lo largo de los muestreos no se capturaron machos con un desarrollo gonadal de IV, es decir aquellos organismos que presentan expulsión del esperma mediante una ligera presión abdominal. Los valores de la testosterona registrados en ambas especies fueron constantes y por debajo de 1 ng/ml en los diferentes

RESULTADOS

estados de madurez. No obstante se observa una tendencia ascendente en *P. splendida* al acercarse a la madurez (Fig. 37).

Madurez Gonádica

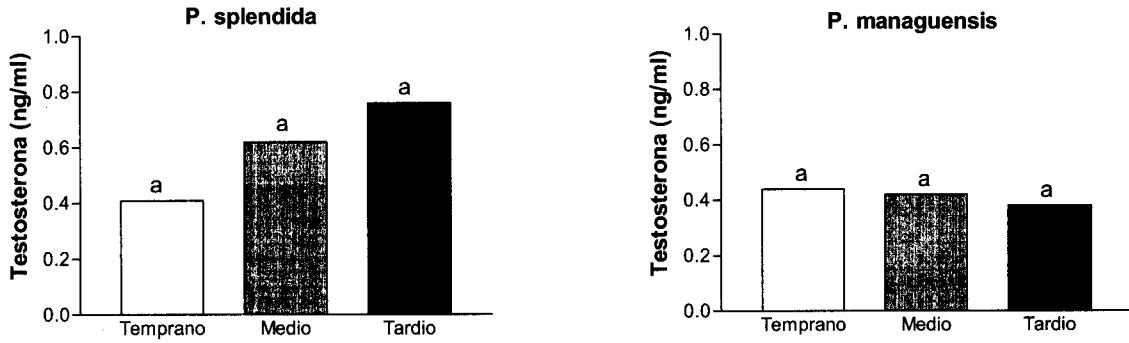


Figura 37. Concentración de la testosterona en las tres primeras etapas de madurez gonádica para ambas especies de Cíclidos. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$).

DISCUSIÓN

En este trabajo se describen por primera vez los cambios histológicos del desarrollo ovárico y de la espermatogénesis de dos Cíclidos nativos de la región Neotropical de México, conocidos localmente como la tenguayaca, *P. splendida* y la mojarra pinta *P. managuensis*, respectivamente. Así mismo, se presentan los perfiles endocrinos asociados con este proceso, lo que permitió establecer los aspectos particulares de la biología reproductiva de estas especies y su posible aplicación para propósitos de manejo y conservación de sus poblaciones o bien de su cultivo.

Al confrontar el índice gonadosomático (IGS) con el desarrollo folicular en la gónada de las hembras en las dos especies (Tablas 2 y 3), se confirma la importancia que tiene este índice como un indicador del grado de madurez, lo que ya había sido apuntado anteriormente por Jones y Miranda (1997), quienes mencionaron que el IGS ofrece una información sencilla y útil sobre el progreso de la madurez de las gónadas en Teleósteos. Sin embargo, a pesar de su utilidad práctica, es imposible poder precisar con exactitud el proceso de maduración ovárico, ya que a nivel microscópico el desarrollo folicular presenta estados que no se pueden detectar a simple vista, razón por la cual, además del estudio macroscópico se hace fundamental realizar el análisis microscópico detallado de las gónadas.

Las dos especies de cíclidos estudiadas, mostraron diferencias en los valores de IGS en los estados de madurez gonádica; la mayoría de la población analizada presentó una frecuencia del IGS entre el 1 y el 2%, estos resultados son parecidos a los reportados en otras especies de Teleósteos (Jones y Miranda, 1997). Comparando las gráficas de las hembras se observa que la tenguayaca presenta una elevada madurez en la última etapa en comparación con la pinta. Lo anterior se puede explicar debido a que la mojarra pinta en estadio (IV) presenta folículos en distintos grado de madurez, mientras que en la tenguayaca se encuentran solo folículos maduros y primarios, siendo la mojarra pinta claramente sincrónica por grupos con desoves múltiples; en contraste la tenguayaca que corresponde a una especie sincrónica simple.

La determinación de la madurez gonádica utilizando parte de la escala de Nikolsky (1963), permitió establecer una diferencia entre los distintos grados de desarrollo, a través de la simple observación visual, ajustándose a una correcta descripción de las características morfológicas externas de las especies estudiadas. Aún cuando esta escala ha sido de utilidad práctica, no se descarta la posibilidad de aplicar otras escalas, como por ejemplo la escala universal propuesta por Rastrelliger, la cual es citada por Holden y Rait (1975), y que al parecer se adapta mejor a la descripción de los estadios de madurez gonádica obtenidos en el presente trabajo para ambas especies.

El patrón de desarrollo de los ovocitos observado en los cortes histológicos en estos dos cíclidos es similar a la mayoría de los teleósteos (Wallas y Selman, 1981; Selman y Wallas, 1989; Tyler y Sumpter, 1996). En particular el trabajo realizado por Coward y Bromage (1998), en *Tilapia zillii*, muestra la gran semejanza que presentan los estados foliculares de éste Cíclido, con respecto a los observados en la tenguayaca y en la mojarra pinta. Que no sólo se asemejó al desarrollo gonádico de la familia Cichlidae, sino que al parecer existe una similitud con especies de otros grupos de Teleósteos, como es el caso del pez de la familia Syngnathidae, *Syngnathus scovelli* estudiada por Begolvac y Wallas (1988). Esta situación permite sugerir la existencia de un patrón de desarrollo folicular anterior que se conserva en diferentes grupos de peces aun cuando en otros aspectos se presenten diferencias importantes al interior de una familia.

Aun cuando se encontró una gran similitud histológica entre las dos especies estudiadas, se observaron algunas diferencias. Así por ejemplo, en algunos cortes histológicos de tenguayaca fue posible apreciar una estructura granular a un lado del núcleo, lo que probablemente pudiera corresponder al cuerpo Balbiano. Este cuerpo ha sido descrito en otras especies como la *Tilapia zillii* por Coward y Bromage, (1998) y también en *Syngnathus scovelli* por Begolvac y Wallace (1988). No obstante, para poder confirmar este hecho, es necesario aplicar técnicas de microscopía electrónica. En el caso de la mojarra pinta, no se observó esta estructura. Otra diferencia radica en la estructura de la granulosa, ya que en la mojarra pinta, la granulosa está compuesta de un epitelio simple

pseudoestratificado, mientras que en la tenguayaca, está formada por un epitelio simple.

En cuanto a la conformación de poblaciones de los folículos, si se presentan diferencias importantes. Así por ejemplo, en el estadio I en la mojarra pinta, se observan desde folículos primarios hasta folículos vitelogénicos, mientras que para el mismo estado en la tenguayaca, solo se presentan folículos primarios y secundarios (Tablas 2 y 3). En el estado I la mojarra pinta presentó una amplia variabilidad de folículos, mientras que en la tenguayaca se registraron solo folículos maduros y primarios. Lo anterior permite considerar que la mojarra pinta, podría realizar un mayor número de puestas en un ciclo anual, que la tenguayaca, lo que explicaría junto con su comportamiento agresivo y territorial, que en relativamente pocos años haya podido colonizar las cuencas del Sureste de México, ocupando espacios que le correspondían a otros cíclidos nativos.

Ambas especies pueden ser consideradas como sincrónicas, sin embargo, la composición de los folículos en el último estadio (IV), permite marcar una diferencia. Algunos autores describen que en ciertos cíclidos como la tilapia del Nilo (*O. niloticus*) su reproducción es sincrónica por grupos donde se presentan dos o tres poblaciones de folículos en las etapas finales de madurez, y van siendo expulsados por grupos (Tacon *et al.*, 1996); García y Phillip (1986), determinaron que la tilapia azul (*O. aureus*) es una especie asincrónica con una maduración bimodal, coincidiendo con las observaciones realizadas previamente por Peters

(1983). Los resultados obtenidos en este estudio indican que la sincronía por grupos de mojarra pinta es evidente, ya que al final de la maduración es posible encontrar varios estados foliculares como en la tilapia del Nilo; mientras que la presencia de dos tipos de folículos primarios y maduros en la tenguayaca, la ubica como una especie sincrónica.

En el caso de los machos, ambas especies presentaron el mismo patrón lobular no restringido de la espermatogénesis. No obstante, se aprecia una mayor vascularización gonadal en el macho de la mojarra pinta, que en el de la tenguayaca. La dinámica del lóbulo en el proceso de maduración es notoria en la mojarra pinta, ya que desaparecen los cistos y el tejido tiene una apariencia discontinua.

El estradiol en ambas especies presentó valores elevados durante la primera etapa de maduración del ovocito (I), y disminuyó en los estados posteriores. Hasta donde sabemos, este perfil no ha sido descrito anteriormente en otros Teleósteos. Es conocido que el estradiol es elaborado principalmente en la granulosa (Yaron, 1971; Nagahama *et al.*, 1995; Peter y Yu, 1997). Cuando se comparan las concentraciones del estradiol y la estructura folicular en ambas especies, se observa que cuando se registran los máximos niveles de estradiol, el folículo incluyendo la granulosa aún se encuentra en proceso de formación. Una posible explicación de esta discrepancia, puede ser la talla de los organismos analizados (20 cm) que puede incluir a hembras maduras recién desovadas o iniciando la

recrudescencia. Kishida y Speaker (1996), encontraron concentraciones de 1 ng/ml en la tilapia de Java (*Oreochromis mossambicus*) recrudesciente. Smith et al. (1987), encontraron en experimentos realizados con la misma especie, que después del desove cuando el cigoto es removido o bien la hembra come los huevos después de la puesta y por lo tanto no se presenta cuidado materno, se registra un pico de estradiol. Otra situación que puede explicar estos altos niveles de estradiol, es que en el estadio I la mojarra pinta, presenta diferentes grados de madurez folicular y probablemente haya una capacidad esteroidogénica. Sin embargo, en la tenguayaca, la presencia de folículos primarios y secundarios limita esta capacidad. Otros estudios indicaron que las incipientes células de la granulosa podrían tener la capacidad para producir estradiol (Ijiri et al., 1995), lo que podría suceder en la tenguayaca. En todo caso la actividad vitelogénica no puede ser explicada con bajos niveles de estradiol; sin embargo, este hallazgo deberá ser corroborado en futuras investigaciones.

Por otra parte, los valores de estradiol en los cíclidos presentan una amplia variación, Toguyeni et al., (1996) reportaron valores de 10 ng/ml de estradiol en la Tilapia del Nilo, *O. niloticus* y Coward y Bromage (1998), 40 ng/ml en la tilapia *zillii*; en el otro extremo, Smith (1988), registró en la Tilapia de Java, *O. mossambicus* concentraciones de 0.025 a 0.70 ng/ml. Los valores encontrados en este estudio se encuentran cercanos a los de la tilapia de Java (1.54 ± 2.8 en *P. splendida* y 1.7 ± 2.1 ng/ml en *P. managuensis*).

El comportamiento de la progesterona en las especies estudiadas, mostró una tendencia a mantener concentraciones entre 4 y 6 veces más altas que los picos reportados en otros Cíclidos durante todos los estados de desarrollo gonadal. Aunque la progesterona es precursor de hormonas esteroides, la concentración circulante en el plasma es en general baja o no detectable en la mayoría de los Teleósteos (Kime, 1993). Las altas concentraciones aquí encontradas sugieren un papel significativo de esta hormona en los Cíclidos estudiados. En especies como la Tilapia de Java *O. mossambicus* (Smith y Haley, 1998), se describió un pico en la progesterona diez días después del desove, que es equivalente al estadio II en la tenguayaca.

La 17- α -hidroxiprogesterona es considerada el precursor inmediato de la 17 α , 20 β , dihidroxiprogesterona, hormona conocida como la inductora de la maduración final (Nagahama *et al.*, 1995; Nagahama, 1997). Además, está documentado que estas dos hormonas presentan perfiles similares en la familia Cyprinidae (Shimzu *et al.*, 1985) y por esta razón, la 17- α -hidroxiprogesterona puede ser considerada como un indicador de la maduración del ovocito.

Después de la disminución de los niveles de estradiol, la pituitaria secreta la hormona gonadotropina II, la cual induce la síntesis de la 17- α -hidroxiprogesterona, en la Teca. Los resultados muestran que se presenta una relación entre los ovocitos que ya completaron su vitelogénesis y en proceso de maduración, con bajos niveles de estradiol y altos niveles de 17- α -

hidroxiprogesterona, en el estado 3/4 de la tenguayaca, y el estado IV de la mojarra pinta. La secreción de la 17- α -hidroxiprogesterona, es parte de la estrategia reproductiva propia de cada especie, así por ejemplo en la tenguayaca, el aumento de esta hormona es lento y sostenido a través del tiempo y en contraste en la mojarra pinta, es abrupto y agudo. Este aspecto apoya la hipótesis que explica la ventaja que tiene esta última especie sobre la primera, aspecto que ya fue discutido anteriormente en esta misma sección.

Aunque no se capturaron machos maduros en ninguna de las dos especies, los niveles de testosterona mostraron una asociación con la peculiaridad del desarrollo testicular de cada especie; la tendencia de los niveles de testosterona a elevarse conforme avanza la madurez gonadal en el caso de *P. splendida* puede estar asociada al mantenimiento de la integridad de los cistos y por ende la de las células de Sertoli, responsables de la síntesis de testosterona. De la misma manera la tendencia a disminuir de la concentración de testosterona en *P. managuensis* puede explicarse por el rompimiento de lóbulos y cistos durante la maduración gonadal de esta especie. Los valores aquí registrados son semejantes a los reportados para *O. mossambicus*, los reportados por Mylonas (1997 a y b) para el robalo rayado, *Morone chrysops* que van de 0.6-0.8 ng/ml. Es importante mencionar que las concentraciones de testosterona en éstas dos especies de cíclidos son bajas en comparación con otras especies de peces, por ejemplo, en el caso de la trucha *Oncorhynchus mykiss* (Cardwell et al., 1996) los valores de

testosterona se registraron en un rango de menos de 1 ng/ml a decenas, a diferencia de esto en otros peces se registran cientos de ng/ml, como en el Esturión *Acipenser gueldenstaedti* en el que Bukovskaya *et al.* (1997), registraron de de 27 a 245 ng/ml. Por lo que podemos afirmar que así como hay diversidad de peces, así es de diverso el perfil hormonal en todos sus aspectos.

La información obtenida en este estudio, es un primer acercamiento al proceso interno de la reproducción de estas especies ya que se ofrecen elementos para plantear nuevos estudios que abran el panorama fisiológico endocrino. Estos resultados permiten implementar ensayos de inducción a la maduración, así como de reversión sexual para obtener poblaciones 100% machos para ser utilizados en cultivos. Como se analizó en los resultados las hembras de tenguyaca presentan un mayor IGS que provoca un gasto de energía invertida en el crecimiento gonádico, su talla es menor, por lo que el cultivo de machos es mas rentable. Por otra parte, también los datos ayudan a explicar la adaptación que ha tenido la introducción de la mojarra *P. managuensis* en el Sistema Grijalva Usumacinta.

CONCLUSIONES

El índice gonadosomático (IGS), representó una indicador útil en la descripción de la madurez ovárica en ambas especies junto con el análisis microscopico de los ovocitos.

La escala de madurez gonádica de Nikolsky, resulto ser eficaz para el reconocimiento de los diferentes estados de madurez; no obstante las diferencias observadas entre ambas especies con respecto al IGS y los estadios de madurez pueden ser mejor visualizadas con la escala de Rastrelliger para organismos desovadores parciales.

En cuanto al desarrollo gonádico de las hembras, si bien podemos concluir de manera general que ambas tienen una madurez gonádica similar a otros Cíclidos, también podemos concluir que si se presentó una diferencia estructural, ya que la tenguayaca posee una capa granulosa folicular formada por epitelio simple, en cambio la mojarra pinta presenta una capa granulosa constituida por un epitelio pseudoestratificado.

En cuanto al desarrollo ovárico, las dos especies son sincrónicas. Sin embargo, a la tenguayaca se le puede considerar como sincrónica simple y a la mojarra pinta como sincrónica por grupos con desoves múltiples. Esta dinámica de maduración, le proporciona a la mojarra pinta ventajas en su estrategia reproductiva.

CONCLUSIONES

Los machos de ambas especies presentaron el mismo patrón de espermatogénesis, sin embargo, la mojarra pinta presenta una mayor vascularización gonadal, en donde el tejido muestra una apariencia discontinua.

Sobre los esteroides estudiados podemos concluir, que los valores registrados se encuentran dentro del intervalo inferior reportado en la bibliografía de peces Teleósteos y en particular los valores son similares a los reportados en los cíclidos africanos.

El estradiol presentó un perfil no reportado anteriormente en otros cíclidos, por lo que es la primera vez que se describe. Sus elevados valores registrados en el estado I puede obedecer a la presencia de hembras recrudescientes, aspecto que deberá ser corroborado en futuras investigaciones.

Los valores de progesterona fueron entre cuatro y seis veces más elevados que los reportados en otros peces Teleósteos, lo que sugiere el papel significativo que tiene esta hormona en el proceso de maduración ovárica y en su estrategia reproductiva.

BIBLIOGRAFÍA

- Abraham, M. 1988. Recent Trends in research on induce spawning of fish in aquaculture. *Journal Appliqué Ichthyology* **4**: 49-64.
- Babiker, M. M. and Ibrahim, H. 1979. Studies on the biology of reproduction in the cichlid *Tilapia nilotica* (L): effects of steroid a tropic hormones on ovulation and ovarian hydration. *Journal of Fish Biology* **15**: 21-30.
- Baras E., Prignin C., Gohoungou, J. and Mélard C. 2000. Phenotypic sex differentiation of blue tilapia under constant and fluctuating thermal regimes and its adaptive and evolutionary implications. *Journal of Fish Biology*. **57**: 210-223.
- Barlow, G. W. 1976. The Midas cichlid in Nicaragua. In: Thorson, T.B. (Ed.). *Investigation on the Ichthyofauna of Nicaraguan Lakes*. School of Life Sciences, University of Nebraska, Lincoln. pp. 333-358.
- Baroiller, J. F., Guiguen, J. and Fostier, A. 1999. Endocrine and environment of sex differentiation in fish. *CMLS Cellular and Molecular Life Sciences* **55**: 910-931.
- Begolvac, P. C. and Wallace, R. A. 1988. Stages of oocyte development in the Pipefish, *Syngnathus scovelli*. *Journal of Morphology* **197**: 353-369.
- Bromage, N. R. and Cumaranatunga, R. 1988. Egg production in the rainbow trout. *Recent Advances in Aquaculture* **3**: 63-138.
- Billard, R. 1986. Spermatogenesis and spermatology of some teleost fish species. *Reproduction Nutrition Development* **26**: 877-920.
- Billard R., Breton, B., Fostier, A., Jalabert, B. and Weil, C. 1978. Endocrine control of the teleost reproductive cycle and its relation to external factors, Salmonid and Cyprinid models. pp 37-48. In: Gaillard, P. J. and Boer, H. H. (Eds.). *Comparative endocrinology*. Elsevier, North-Holland Biomedical Press Amsterdam.
- Blum, V. and Fiedler K. 1965. Hormonal Control of Reproductive Behavior in Some Cichlid Fish. *General and Comparative Endocrinology* **5**: 186-196.
- Bogomolnaya, A. and Yaron, Z. 1984. Stimulation *in vitro* of estradiol secretion by the ovary of a Cichlid. *General and Comparative Endocrinology* **53**: 187-196.
- Borg, B. 1994. Androgens in teleost fishes. *Comparative Biochemical and Physiology* **109** : 219-245.
- Bukovskaya, O., Lambert, J. G. D. and Kime, D. 1997. *In vitro* steroidogenesis by gonads of the Russian sturgeon, *Acipenser guldenstaedti* Brandt. *Fish Physiology and Biochemistry* **16**: 345-353.

BIBLIOGRAFÍA

- Callard, G. V. 1991. Spermatogenesis. pp. 303-34. In: *Vertebrate Endocrinology: Fundamentals and biomedical implication*. VII 4^a. Academic Press, San Diego.
- Contreras-Balderas, S. 2005 Fish viviparity: diversity, biogeography, and conservation. 31-39 In: Uribe, M. C. y Grier, H. J. eds. *Viviparus Fish*. New Life Publications, Homestead, Florida; EUA.
- Cardwell, J. R., Sorensen, P. W. Van del Kraak, G. J. and Liley, N. R. 1996. Effect of dominance status on sex hormone levels in laboratory and wild-spawning male trout. *General and Comparative Endocrinology* **101**: 333-341.
- Carolsfeld, J., Scott, A. P., Collins, P. M. and Sherwood, N. M. 1996. Reproductive steroids during maturation in a primitive Teleost, the Pacific Herring (*Clupea harengus pallasii*). *General and Comparative Endocrinology* **103**: 331-348.
- Carrillo, C. E. 1991 *Análisis de la pesca ribereña de 3 especies de cíclidos nativos Cichlasoma synspilum, C. urophthalmus y C. motaguense, de importancia comercial en el Municipio de Jonuta, Tabasco, México*. Tesis Profesional. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, Villahermosa, Tabasco. pp. 60.
- Cornish, D. A. 1998. Seasonal steroid hormone profiles in plasma and gonads of the tilapia, *Oreochromis mossambicus*, *Water S. A.* **24** (3): 257-262.
- Coward, K., and Bromage, N. R. 1998. Histological classification of growth and the dynamic of ovarian recrudescence in *Tilapia zillii*. *Journal of Fish Biology* **53**: 285-302
- Chávez, L. M. O., Devresse, B., Hernández, A., Pérez, M. H., Mendoza, E. A., y Gómez, M. 1987. Valorización de especies piscícolas en el Estado de Tabasco. Memorias del Simposio Internacional sobre la Ecología y Conservación del Delta de los Ríos Usumacinta y Grijalva. BREHM Fund., World Wildlife Dound., Gob. Del Estado de Tabasco. Villahermosa. Tab. pp. 549-562.
- Chávez, L. M. O., Mattheeuws, A. E., y Pérez V. M. H. 1989. *Biología de los Peces del Río San Pedro. En vista de determinar su potencial para la piscicultura*. INIREB-FUCID. pp. 222.
- Danko, D., 1997. Care and breeding of the Red Bay Snook, *Petenia splendida* <http://www.ciclidae.com-articles-ao62.html>. Febrero-2005
- De Vlaming, V. L. 1974. Environmental and endocrine control of teleost reproduction. pp. 13-83. In: Schreck, C. B. (Ed.). *Control of sex in fish*. Extension Division Virginia Polytechnic Institute and State University, Blacksburg, Virginia.
- Díaz, P. E. 1973. Concepto sobre el origen y distribución de los Cíclidos. *Ciencia* pp. 9-14.

BIBLIOGRAFÍA

- Dunseth, D. R. and Bayne, D. R. 1978. Recruitment control and production of *Tilapia aurea* (Steindachner), with the predator, *Cichlasoma managuense* (Günther). *Aquaculture* **14**: 383-390.
- Dye, H. M., Sumpter, J. P.; Fagerlund, U. H. M. and Donaldson, E. M. 1986. Changes in reproductive parameters during the spawning migration of pink salmon *Oncorhynchus gorbusha*. *Journal of Fish Biology* **29**: 167-176.
- García, T. y Phillip, P. 1986. Desarrollo de los ovocitos en la tilapia *Oreochromis aureus*. *Investigaciones Marinas* **7**: 63-70.
- Garrido, M. F. 1985. Catálogo de especies de importancia comercial en el Estado de Tabasco, artes y métodos de captura. Secretaria de Desarrollo, Gob. Del Edo. De Tabasco. México. pp. 357.
- Gestring, K. and Shaffland, P. 1997. Selected life history attributes of the exotic jaguar guapote (*Cichlasoma managuense*) in Florida. *Florida Scientist* **60**(3): 137-142.
- Grier, H. J., 1981. Cellular organization of the testis and spermatogenesis in fish. *American Zoology* **21**: 345-357.
- Grier, H. J. 1993. Comparative organization of Sertoli cells including the Sertoli cell barrier. pp. 704-739. In: Russell, L., D. and Griswold, M. D. (Eds.) *The Sertoli Cell*. Clearwater, FL Cache River Press.
- Grier, H., J. and Taylor, R. G. 1998. Testicular maturation and regression in the common snook. *Journal of Fish Biology* **53**: 521-542.
- Goetz, F. W. 1983. Hormonal control of oocyte final maturation and ovulation in fishes. pp. 117-170. In: Hoar, W. S. Randall, D. J. and Donaldson, E. M. (Eds.). *Fish physiology, Vol. IX part B, Behavior and fertility control*, Acad. Press.
- Günther, J. 1983. Desarrollo del comportamiento agresivo en el guapote tigre (*Cichlasoma managuense*, Cichlidae) en relación con el crecimiento y la coloración de juveniles en cultivo intensivo. *Uniciencia* **5**: 3-21
- Herrera, D. M. del R., Luna, M. M. y Romero, R. C. 1993. Obtención de anticuerpos contra progesterona y estradiol, estandarización del radioinmunoanálisis y validación en sueros de rumiantes. *Veterinaria, Mexico*. **24**: 223-230.
- Hines, G. A., Boots, L. R., Wibbels, T. and Watts, S. 1999. Steroid levels and steroid metabolism in relation to early gonadal development in the Tilapia *Oreochromis niloticus* (Teleostei: Cyprinoidei). *General and Comparative Endocrinology* **114**: 235-248.
- Hoar, W. S., 1983. Reproduction. pp. 1-72. In: *Fish Physiology; Vol III*. Academic Press. New York.

- Holden, M.J. y D.F.S. Raitt (Ed.) (1975). Manual de ciencia pesquera. Parte 2. Métodos para investigar los recursos y su aplicación. Doc. Téc. FAO. Pesca, (115) Rev. 1. 211
- Hyder, M. 1970. Histological Studies on the Testes of Pond Specimens of *Tilapia nigra* (Gunther) (Pisces: Cichlidae) and their implications of the Pituitary-Testis Relationship. *General and Comparative Endocrinology* **14**:198-211.
- Ijir, S., Kazeto, Y., Takeda, N., Chiba, H., Adachi, S. and Yamaguchi, K. 1995. Changes in serum steroid hormones and steroidogenic ability of ovarian follicles during artificial maturation of cultivated Japanese eel, *Anguilla japonica*. *Aquaculture* **135**, 3-16.
- Jalabert, B., Bry, C., Szollosi, D. et Fostier, A., 1973. Etude comparée de l'action des hormones hypophysaires sur la maturation in vitro des oocytes de la truite et du carassin (poisson téléostéens). *Annals of Biology Animal Biochemistry and Biophysics* **13**: 59-72.
- Jones, G. D. and Miranda, L. E. 1997. Ovarian weight as an index of fecundity, maturity, and spawning periodicity. *Journal of Fish Biology* **50**: 150-156.
- Katz, Y., Eckstein, B., Ikan, R. and Gottlieb, R. 1971. Estrone and Estradiol-17 β in the ovaries of *Tilapia aurea* (Teleostei, Cichlidae). *Comparative Biochemistry and Physiology* **40B**: 1005-1009.
- Katz, Y. and Eckstein, B. 1974. Changes in Steroid Concentration in Blood of Female *Tilapia aurea* (Teleostei, Cichlidae) During Initiation of Spawning. *Endocrinology* **95**: 963-965.
- Kevin, P., Ng, J., Datuin, P. and Howard, A. B. 2001. Effects of estrogens *in vitro* and *in vivo* on cartilage growth in the Tilapia (*Oreochromis mossambicus*). *General and Comparative Endocrinology* **121**: 295-304.
- Kime, D. E. and Hyder, M. 1983 The Effect of Temperature and Gonadotropin on Testicular Steroidogenesis in *Sarotherodon* (*Tilapia*) *mossambicus* *in vitro*. *General Comparative Endocrinology* **50**:105-115.
- Kime, D. E. 1993. 'Classical' and 'non classical' reproductive steroids. Fish in reviews. *Fish Biology and Fisheries* **3**, 160-180.
- Kishida, M. and Specker, J. L. 1993. Vitellogenin in tilapia (*Oreochromis mossambicus*): Induction of two forms by estradiol, quantification in the plasma, and characterization in plasma and mucus. *Fish Physiology and Biochemistry* **12**, 171-182.
- Legendre, M avec Jalabert, B. 1988 Physiologie de la reproduction in; Biologie et écologie des poissons d'eau douce africains Ets. C. LEVEQUE M.N. BRUTON, G.W. SSENATONGO, Collection Travaux et Documents n° 216, Paris, 8, pp153-187

- Loir, M, Sourdain, P., Mendis-Handagama Shandrina M.L.C. avec Jégou Bernard. 1995 Cell-Cell Interactions in the Testis of Teleosts and Elasmobranchs *Microscopy Research and Technique* **32**: 533-552.
- Macaranas J. M., Mather P. B., Lal, S. N., Vereivalu, T., Lagibalavu, M., and Capra, M. F. 1997 Genotype and environment: A comparative evaluation of four tilapia stocks in Fiji. *Aquaculture* **150**:11-24.
- Marsh, P. C., Burke, T. A., DeMarais, B. D. and Douglas, M.E. 1989. First North American Record of *Cichlasoma managuense* (Pisces: Cichlidae). *The Great Basin Naturalist*. **49**(3): 387-389.
- Meyer, A. 1990. Ecological and evolutionary aspects of the trophic polymorphism in *Cichlasoma citrinellum* (Pisces: Cichlidae) *Biological Journal of the Linnean Society* **39**: 279-299.
- Miller, R. R. 1966. Geographic distribution of Central American freshwater fishes *Copeia*. **(4)**; 740-807.
- Miller, R.R. 2005. Freshwater fishes of Mexico. University of Chicago Press. Chicago, pp. 490.
- Mylonas, C. C., Scott, A. P. and Zohar, Y. 1997a. Plasma gonadotropin II, sex steroid and thyroid hormones in wild Stripped Bass (*Morone saxatilis*) during spermiation and final oocyte maturation. *General and Comparative Endocrinology*. **108**: 223-236.
- Mylonas, C.C., Magnus, Y., Klebanov, A., Gissis J. and Zohar, Y. 1997b. Reproductive biology and endocrine regulation of final oocyte maturation of captive White Bass. *Journal of Fish Biology*. **51**:234-250.
- Nagahama, Y. 1983. The Functional Morphology of Teleost Gonads pp 223-275 *In: Fish Physiology; Vol III*. Academic Press. New York.
- Nagahama, Y. 1997. 17α 20β -Dihydroxy-4-pregnen-3-one, a maturation-inducing hormone in fish oocyte: Mechanisms of synthesis and action. *Steroids* **62**: 190-197.
- Nagahama, Y., Yoshikuni, M., Yamashita, M., Tokumoto, T. and Katsu, Y. 1995. Regulation of oocyte growth and maturation in Fish. *Current Topics in Developmental Biology*. **30**: 103-145.
- Nelson, J.S. 1994. Fishes of the world. John Wiley and Sons. New York. pp 587
- Nikolsky, G. 1963. The ecology of fishes. Academic Press, London, pp. 352.
- Noiset, J. L. and Micha, J. C. I. 1996. Age and growth of *Petenia splendida* Günther, in the San Pedro River (Southern Mexico). pp. 455-462. *In: Cows, I. G. (Ed.) Stock Assessment in inland Fisheries*. London; Fishing News Books.

- Page, L. M., and Burr B. M. 199. A Field Guide to Freshwater Fishes North America North of Mexico. Peterson Field Guide Series. Houghton Mifflin and Company. Boston. pp. 432.
- Pérez, M. H., 1983. Etude des caracteristiques biologiques principaux (notament comportamentales) de trois especes de poissons tropicaux du fleve Sn. Pedro, México. Tesis M. C. Univ. Catholique du Lovaine, Belgium. pp.89.
- Peters, H. M. 1983. Fecundity, egg weight and oocyte development in tilapias (Cichlidae Teleostei). *ICLARM Traslation*, 2:1-28.
- Peter, R. E. and Yu, K. L. 1997. Neuroendocrine regulation of ovulation in fishes: basic and applied aspects. Review *Fish Biology and Fisheries* 7: 173-197.
- Presnell, J. K. and Schreibman, M. P. 1997. *Animal tissue techniques*. First Edition, Johns Hopkins. p. 28.
- Redding, M., and Patiño R. 1993. Reproductive Physiology pp. 217-234 *In: The Physiology of Fish*. CRC Press. Inc. New York.
- Reséndez, M. A. 1981. Estudio de los peces de la Laguna de Términos Campeche, México *Biotica* 64: 345-430.
- Reséndez, M. A. y Salvadores, B. M. L. 1983. Contribución al conocimiento de la biología del pejelagarto *Lepisosteus tropicus* (Gill) y la Tenguayaca *Petenia splendida* (Günther), del estado de Tabasco. *Biotica* 8: 413-426.
- Rodríguez G. M. 1992. Técnicas de evaluación cuantitativa de la madurez gonádica en peces. México D. F. AGT. pp. 97.
- Sakurai, A., Sakamoto, Y., and Mori, F. 1992. Aquarium Fish of the World. Chronicle Books. San Francisco. pp 288.
- Selman, K. and Wallace, R. A. 1989. Cellular aspects of oocyte growth in Teleosts. *Zoological Science* 6: 211-231.
- Shafland P. L. 1996. Exotic fishes of Florida-1994. *Reviews in Fisheries Science* 4(2): 101-122.
- Sherwood, N., Eiden, F., Brownstein, M; Spiess, J. River, J. and Vale, W. 1983. Characterization of the teleost GnRH. *Proc. Natl. Acad. Sci. UAS*. 80:2794-2798.
- Shimizu, A., Aida, K. and Hanyu, I. 1985. Endocrinology profiles during the short reproductive cycle of an Autumn-spawning bitterling *Acheilognathus rhombea*. *General and Comparative Endocrinology* 60: 361-371.
- Smith, J. C. and Haley, S. R. 1987. Evidence of steroidogenesis in postovulatory follicles of the tilapia, *Oreochromis mossambicus*. *Cell Tissue Research* 247: 675-687.

- Smith, J. C. and Haley, S. R. 1988. Steroids profiles of the females Tilapia, *Oreochromis mossambicus* and correlation with Oocyte Growth and Mouthbrooding Behavior. *General and comparative Endocrinology* **69**: 88-98.
- Staeck, W. 1978 Ein neuer Cichlide aus dem siii dlichen Tangaanikasee *Lamprologus nkambae* sp. (Piscis Cichilae. *Rev. Zool. Art.* **94** 1-11-14.
- Sturmbauer, C. and Meyer, A., 1992. Genetic divergence, speciation and morphological stasis in a lineage of African cichlid fishes. *Nature* **358**: 578-581.
- Tacon, P., Baroiller, J. F., Le Bail, P., Prunet, P. and Jalabert, B. 2000. Effect of Egg Deprivation on Sex Steroids, Gonadotropin, Prolactin, and Growth Hormone Profiles during the Reproductive Cycle of the Mouthbrooding Cichlid Fish *Oreochromis niloticus*. *General Comparative Endocrinology* **117**: 54-65.
- Tacon, P., Ndiaye, P., Cauty, C., Le Menn, F. and Jalabert, B. 1996. Relationships between the expression of maternal behavior and ovarian development in the mouthbrooding cichlid fish *Oreochromis niloticus*. *Aquaculture* **146**: 261-275.
- Takashima, F. y Hibiya, T., 1997. An atlas of fish histology. Gustav Fischer Verlag.
- Terkatin-Shimony A., Ilan Z., Yaron Z. y Johnson, D. W. 1980. Relationship between temperature, ovarian recrudescence, and plasma Cortisol level in *Tilapia aurea* (Cichlidae, Teleostei). *General and Comparative Endocrinology* **40**, 143-148.
- Toguyeni, A., Baroller, J. F., Fostier, A., Le Bai, I. P. Y., Kühn, E. R., Mol, K. A. and Fauconneau, B. 1996. Consequences of food restriction on short term growth variation and on plasma circulating hormones in *Oreochromis niloticus* in relation to sex. *General Comparative of Endocrinology* **103**: 167-175.
- Tyler, C. R. and Sumpter J. P. 1996. Oocyte growth and development in Teleosts. *Review in Fish Biology and Fisheries* **6**: 287-318.
- Wallace R. A. and Selman K. 1981. Cellular and dynamic aspects of oocyte growth in Teleosts. *American Zoology* **21**: 325-243.
- Wallace, R. A. and Selman, K., 1990. Ultrastructural aspects of oogenesis and oocyte growth in fish. *Journal Electronic Microscopy* **16**: 175-20.
- Weil, C., Fostier, A. y Billard, R., 1986. Induced spawning (ovulation and spermiation) in carp and related species. pp. 119-137. *In*: Billard et Marcell (Eds.), *Aquaculture of Cyprinids*, INRA, Paris.
- West, R. C., Psuty, N.P. y Thom, B. G. 1985. Las tierras bajas de Tabasco, en el sureste de México 2ª Biblioteca Básica Tabasqueña, Gob de Estado de Tabasco. 409 pp.
- West, R. C., Psuty, N.P. y Thom, B. G. 1985. Las tierras bajas de Tabasco, en el sureste de México 2ª Biblioteca Básica Tabasqueña, Gob de Estado de Tabasco. pp 409.

BIBLIOGRAFÍA

- Wilson P. J., Wood C. M., Maina J. N. and White B. N. 2000 Genetic structure of Lake Magadi tilapia populations. *Journal of Fish Biology*. **56**: 590-603.
- Wourms, J. 2005. Functional morphology, development, and evolution of trophotaeneae. In: Uribe, M.C. y Grier, H.J. eds. *Viviparus Fish*. New Life Publications, Homestead, Florida EUA.
- Yaron, Z. 1971. Observation on the granulosa cells of *Acanthobrama terrae-sanctae* and *Tilapia nilotica* (Teleostei). *General and Comparative Endocrinology* **17**: 247-252.