

ESTUDIO HISTOLÓGICO DE LA OVOGÉNESIS Y MADURACIÓN OVÁRICA EN *OCTOPUS MIMUS* (CEPHALOPODA: OCTOPODIDAE) DE LA II REGIÓN DE CHILE

HISTOLOGICAL STUDY OF OOGENESIS AND OVARIAN MATURATION IN *OCTOPUS MIMUS* (CEPHALOPODA: OCTOPODIDAE) FROM THE COAST OF THE II REGION, CHILE

Alberto Olivares Paz, Mauricio Zamora Covarrubias,
Paola Portilla Reyes y Oscar Zúñiga Romero
Universidad de Antofagasta. Facultad Recursos del Mar. Departamento de Acuicultura.
Casilla 170. Antofagasta. Chile. [E-mail: aolivares@uantof.cl](mailto:aolivares@uantof.cl)

RESUMEN

Muestras de ovario de *Octopus mimus*, Gould, 1852, colectados en la costa de Antofagasta - Chile, fueron procesadas por técnica histológica corriente, para analizar la dinámica de la ovogénesis y la organización histológica general del ovario. Se determinó que en *Octopus mimus* la ovogénesis asociada al crecimiento y desarrollo folicular comprende 13 estadios intraováricos y que no existe sincronía interfolicular. La maduración del ovario comprende 9 estadios, los cuales, utilizados en complemento a las diferentes escalas macroscópicas de madurez sexual, permitirán predecir adecuadamente el ciclo reproductivo de esta especie. Finalizada la madurez morfológica, los ovocitos en estadio de metafase I son liberados al lumen ovárico y las estructuras foliculares remanentes dan origen al folículo postovulatorio. La madurez de los ovocitos es asincrónica, por lo que las hembras desovan durante varios días. El ovario forma ovocitos por una sola vez. El epitelio germinal no se renueva debido a que las ovogonias no proliferan, degenerando durante el estadio ovárico de vitelogénesis final. Después de la ovulación, el tejido trabecular ovárico se desorganiza totalmente, perdiendo definitivamente la función gametogénica.

Palabras *claves*: Ovogénesis, función ovárica, escalas de madurez, cefalopoda, *Octopus mimus*.

ABSTRACT

Ovarian samples of *Octopus mimus*, Gould, 1852, collected at the coast of Antofagasta, Chile, were processed by routine histological methods to analyze the general histology and dynamics of oogenesis. It was found that the oogenetic period corresponding to growth and follicular development comprises 13 intraovarian stages and that there is no interfollicular synchrony. Ovarian maturation consists of 9 stages, which when used together with the different macroscopic scales of sexual maturation, will allow appropriate prediction of the reproductive cycle for this species. After morphological maturity, the metaphase I oocytes are released to the ovarian lumen and the follicular remnants originate the post ovulatory follicle. Maturity of the oocytes is not synchronized, so that females ovulate during a few days. The ovary forms oocytes only once. The germinal epithelium is not renewed, since the oogonia do not proliferate and degenerate during final vitellogenesis ovarian stage. After ovulation the ovarian stroma is totally disrupted and therefore, the gametogenic function is lost.

Keywords: Oogenesis, ovarian function, maturation scales, cephalopoda, *Octopus mimus*.

INTRODUCCIÓN

El pulpo *Octopus mimus* Gould, 1852, recientemente redescrito, durante décadas fue confundido con *Octopus vulgaris* (GUERRA *et al.*, 1999). Habita la costa este de Sudamérica y es uno de los recursos más importantes de la pesquería bentónica artesanal del norte grande de Chile (SERNAPECA, 1998).

La mayoría de las especies, de la familia Octopodidae, se han adaptado con éxito al modo de vida bentónico (NESIS, 1975), lo cual en *Octopus mimus* se manifiesta por la capacidad de reproduc-

ción continua durante todo el año; aunque en algunas poblaciones la maduración y postura se producen con mayor intensidad entre otoño-invierno o invierno-primavera (CORTEZ *et al.*, 1995; OLIVARES, *et al.*, 1996). Además, las perturbaciones medioambientales cíclicas producidas por el evento llamado ENSO (El Niño South Oscillation), de efectos negativos para numerosas especies, favorecen el crecimiento y desarrollo del pulpo *O. mimus* (ARNTZ & FAHRBACH, 1996).

Al igual que la mayoría de los representantes del género *Octopus*, *O. mimus* es una especie

semélpara, de ciclo vital corto. Las hembras después del período reproductivo mueren, aparentemente por causas intrínsecas a la madurez sexual, como ocurre en muchas de las especies de cefalópodos (CORTEZ *et al.*, 1995; ZUNIGA *et al.*, 1995; WOODINSKY, 1977; O'DOR & WELLS, 1978). El proceso que controla la maduración sexual en los octópodos y su posterior envejecimiento es atribuido a la actividad de la glándula óptica, la cual además regula, entre otros aspectos fisiológicos del animal, el desove, la degeneración postreproductiva, la nidación, la inanición y las expectativas de vida (WELLS & WELLS, 1959, 1975; MANGOLD, 1983; KOUETA *et al.*, 1995). No obstante, se desconoce si la incapacidad de *Octopus mimus* para volver a reproducirse se produce por pérdida del potencial proliferativo de las células germinales o es una consecuencia del compromiso orgánico general asociado al envejecimiento del animal.

En cefalópodos la vitelogénesis marca el inicio de la maduración sexual y produce un acelerado crecimiento del ovario debido a la posterior acumulación del vitelo, culminando con la reproducción de la especie (BOYLE & CHEVIS, 1992). Las características de la maduración y de los cambios gonadales asociados al ciclo reproductivo de las especies frecuentemente se predicen empleando las escalas macroscópicas de madurez sexual, los índices gonádicos, los disgregados o esparcidos gonadales y el factor de condición (GUERRA 1975; JUANICO, 1983; BORGES & WALLACE, 1993; BOYLE & NGOILE, 1993), los cuales frecuentemente no concuerdan con la dinámica y el ciclo del funcionamiento gonadal. Paralelamente, ha sido reconocido que el análisis histológico permite conocer con exactitud las características de las funciones de las gónadas y estimar con confiabilidad las diferentes fases del ciclo gonádico y reproductivo de cualquier especie (QUAYLE & NEWKIRK, 1989; WEST, 1990). Actualmente las escalas macroscópicas de madurez sexual para *O. mimus* (ARANCIBIA 1989, OLIVARES *et al.*, 1994) no tienen el respaldo del estudio histológico del desarrollo del ovocito y el uso de ellas resulta ser limitado. Sin embargo, el uso conjunto de los métodos macro y microscópicos ha permitido determinar con precisión las distintas etapas del ciclo reproductivo de numerosas especies (GONOR, 1972).

El presente trabajo describe la anatomía microscópica del ovario de *O. mimus* y analiza las variaciones cualitativas de las fases de proliferación, crecimiento ovocitario y desarrollo folicular, en relación a la maduración sexual. Además proporciona los antecedentes histológicos de la dinámica del funcionamiento del ovario que permiten sustentar el uso de las escalas macroscópicas de madurez sexual.

MATERIALES Y MÉTODOS

Octopus mimus hembras de diferentes tamaños fueron capturados en el área costera de Coloso,

Antofagasta, Chile (Long. 70° 29'W; Lat. 23° 45'S) desde abril de 1994 a diciembre 1996. Un total de 134 ejemplares fueron capturados mediante buceo autónomo con "hooka" hasta una profundidad de 20 metros.

Cada animal fue pesado (peso húmedo total corporal, PT; peso eviscerado, PE.) y medido (longitud total, L.T.; longitud del manto, L.M.). Se disectó y pesó el sistema reproductor (S.R.), el ovario (O.) y el oviducto (Od). Se midió el diámetro de la glándula oviductal (D.G.Od) y se calcularon los índices gonadosomático (I.G.S.) y el de madurez (I.M.) (GUERRA, 1975; OLIVARES *et al.*, 1996).

De cada gónada se tomaron porciones del sector anterior, medio y posterior, las cuales fueron fijadas en líquido Bouin alcohólico, procesadas por método histológico de rutina e incluidas en parafina. Secciones de 5 µm fueron teñidas con Hematoxilina - Eosina, Hematoxilina - Eosina - Alcian Blue (pH 1.0) y método tricrómico de Arteta (HUMASON, 1979).

Se analizaron la organización citológica del ovario y las características del desarrollo folicular de acuerdo al crecimiento, vitelogénesis, atresia y ovulación.

RESULTADOS

Morfología e histología ovárica

El ovario de *Octopus mimus* tiene forma de saco, su extremo posterior está cerrado y su extremo anterior presenta una amplia abertura que continúa con dos conductos oviductales que corren paralelos entre sí, sobre la glándula digestiva. En cada oviducto, en su extremo más próximo al ovario se localiza la glándula oviductal.

La pared del ovario consta de una capa de tejido conectivo fibroso, con predominio de fibras colágenas sobre las elásticas. Entre las fibras se encuentran células con gránulos eosinófilos (amebocitos) y células musculares lisas. Numerosos vasos sanguíneos se encuentran en el tejido conectivo fibroso. Desde la pared del ovario emergen trabéculas de tejido conectivo, las cuales se subdividen sucesivamente en delgadas ramificaciones constituyendo el estroma ovárico. Internamente el ovario está tapizado por un epitelio simple, prismático bajo, con microvellosidades.

En el estroma ovárico se localizan las ovogonias, ovocitos y folículos primordiales. A medida que los folículos crecen, invaden la cavidad ovárica, permaneciendo unidos al parénquima por un pedúnculo multicelular, formando agrupaciones en forma de racimos e irrigados por numerosos vasos sanguíneos. En el ovario se pueden distinguir diferentes tipos de folículos, cuyas características principales de diferenciación corresponden al desarrollo del proceso de vitelogénesis (Fig. 1).

Ovocitos libres (O): Son los ovocitos que han sido liberados desde el folículo preovulatorio. Se encuentran sueltos en la cavidad ovárica, como también en la porción anterior del oviducto. Tienen gran tamaño (558 μm de ancho; 1.802,04 μm de largo); carecen de cubierta celular, pero están envueltos y protegidos por el corion (Fig. 15). En el extremo distal tienen un largo filamento coriónico acelular, el cual emplea la hembra para conformar las cuevas de huevos, durante la puesta.

Folículo Postovulatorio (Fpo): Después que el ovocito sale del folículo, el epitelio folicular da origen al folículo postovulatorio. Este folículo es de contornos irregulares y presenta un lumen estrellado, que contiene material fibrilar amorfo y cuerpos altamente basófilos. En la pared del folículo se encuentran fibras colágenas, vasos sanguíneos y zonas de agrupaciones irregulares de células foliculares, cuyos núcleos están picnóticos o en degeneración (Fig. 16).

Folículo atrésico (Fa): Los folículos atrésicos tienen el epitelio folicular desorganizado, siendo sustituido por tejido conectivo fibrilar con gran contenido de fibras colágenas. El corion se desorganiza y se disgrega en fragmentos residuales (Fig. 17). Folículos atrésicos se detectaron en 2 animales predesove y en un 70% de hembras postdesove. Solamente folículos vitelinos fueron observados en algún grado de atresia.

Estadios de madurez del ovario

Según la presencia de los diferentes tipos de células germinales y estadios del crecimiento folicular se han establecido los siguientes estadios de madurez para el ovario de *Octopus mimus*:

Estado I o de Proliferación: El epitelio germinativo presenta ovogonias, ovocitos I y folículos primordiales (Fig 2). Este estado se encontró sólo en individuos pequeños de 4 g de peso. El ovario es muy pequeño, siendo difícil de distinguirlo macroscópicamente. El saco ovárico no presenta diferenciación externa.

Estado II o de Folículogénesis: La línea germinal se caracteriza por la formación de los folículos primarios y secundarios, además es posible observar gonias, citos y folículos primordiales (Figs. 3 y 4). El ovario presenta una coloración blanca cristalina, su peso promedio es 0.90 \pm 0.50 g.

Estado III o de Formación Glandular: Comienzan a formarse los folículos glandulares para la posterior secreción de vitelo. También se encuentran los folículos anteriores, las ovogonias y ovocitos (Figs. 5 y 6). El ovario es pequeño y compacto; su color es blanco lechoso y pesa 3.48 \pm 1.50 g.

Estado IV o de Inicio de Vitelogénesis: Se inicia el proceso de vitelogénesis con la aparición de los folículos en inicio de vitelogénesis (Fig. 7). Además se observan numerosos folículos glandulares y en menor cantidad todas las estructuras que los anteceden, aunque las ovogonias y ovocitos no serían

funcionales, debido al aspecto picnótico de los núcleos. El peso del ovario registra un promedio de 11.87 \pm 3.00 g.

Estado V o Vitelinico: Caracterizado por la aparición de folículos vitelinos (Fig. 9). Se observan además todos los tipos de folículos precedentes pero no se distinguen ovocitos ni ovogonias. El ovario es de tamaño medio a grande y se notan los folículos, en forma de gránulos. El peso del ovario es 24.53 \pm 10.0 g.

Estado VI o de Final de Vitelogénesis: Comienza con la formación de los folículos vitelinos terminales (Fig. 11). Los folículos primarios y secundarios son escasos, a diferencia de los que tienen vitelo. El ovario pesa 93.94 \pm 37.1 g.

Estado VII o de Preovulación: Se inicia con la aparición de los folículos preovulatorios (Fig. 12). Además se pueden observar folículos vitelinos terminales. El ovario se encuentra lleno de folículos en diferentes grados de acumulación de vitelo, muestra una gran turgencia y su coloración es de una tonalidad blanquecina. Llega a alcanzar hasta un peso máximo de 400 g, pero el peso promedio es 249.0 \pm 40.0 g.

Estado VIII o de Ovulación: Comienza con la aparición de ovocitos libres en lumen del tejido ovárico, además es posible observar folículos preovulatorios. El ovario comienza a disminuir su volumen producto de la evacuación de los ovocitos. Macroscópicamente se pueden encontrar ovocitos libres al interior del ovario (Fig 14). El peso del ovario es 158.0 \pm 30.0 g.

Estado IX o de Postdesove: Se observan únicamente folículos postovulatorios (Fig. 18) y a veces es posible observar folículos atrésicos, con mayor frecuencia que en los estadios anteriores. Macroscópicamente, el ovario ya evacuado tiene un aspecto flácido, presenta un aspecto amarillado y su peso promedio es 9.26 \pm 5.8 g.

Las variaciones cualitativas de las células germinales y de los folículos asociadas a cada uno de los estadios de maduración del ovario aparecen detalladas en la Tabla 1 y la de los parámetros morfométricos y gravimétricos de las hembras en la Tabla 2.

DISCUSIÓN

La organización del sistema reproductivo de las hembras de *O. mimus* corresponde al tipo más simple establecido para los cefalópodos y es similar al descrito para otras especies del género *Octopus* (ARKHIPKIN, 1992; MORALES, 1973; BOYLE & CHEVIS, 1992).

En *Octopus mimus*, como en todas las especies semélparas, el inicio de la madurez sexual es un evento crítico debido a que desencadena procesos fisiológicos que culminan con la muerte del animal, después de su único período de reproducción. En concordancia con otras especies, los cambios

TABLA 1

Variaciones cualitativas de las células germinales y de los folículos asociadas a cada uno de los estadios de maduración del ovario de *Octopus mimus*.

Células germinales y folículos	Estadios de madurez sexual en hembra de <i>Octopus mimus</i>								
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
Ovogonias	Ab	Ab	Ab	E	E	Au	Au	Au	Au
Ovocitos I profase meiótica	Ab	Ab	Ab	E	E	Au	Au	Au	Au
Ovocitos I profase detenida	Ab	Ab	Ab	E	E	E	Au	Au	Au
Folículo Primordial	E	Ab	Ab	E	E	E	Au	Au	Au
Folículo Primario		Ab	Ab	Ab	E	E	Au	Au	Au
Folículo Secundario		Ab	Ab	Ab	Ab	E	Au	Au	Au
Folículo Glandular			E	Ab	Ab	Ab	E	Au	Au
Folículo Vitelogénico Inicial				E	Ab	Ab	E	Au	Au
Folículo Vitelogénico					Ab	Ab	E	E	Au
Folículo Vitelogénico Terminal						Ab	Ab	E	Au
Folículo Preovulatorio							Ab	Ab	Au
Ovocitos maduros libres								Ab	E
Folículos postovulatorios								Ab	Ab
Folículos atrésicos					E	E	E	E	E

I Proliferación, II Foliculogénesis, III Formación Glandular, IV Inicio de Vitelogénesis, V Vitelínico, VI Final de Vitelogénesis, VII Preovulación, VIII Ovulación, IX Postdesove. Au: ausentes, Ab: abundantes, E: escasos.

TABLA 2

Parámetros morfométricos y gravimétricos de las hembras de *Octopus mimus* asociados a los estadios de la maduración del ovario.

Estadios	PT. (g)	PE. (g)	LT. (cm)	LM. (cm)	RS.R. (g)	P.O. (g)	RG.Od. (g)	D.G.Od. (mm)
Proliferativo	4		5,7	1,5				
Foliculog.	450 ± 212	373 ± 183	46,5 ± 7,5	9,4 ± 2,1	1,1 ± 0,7	0,90 ± 0,5	0,03 ± 0,02	3,06 ± 1,3
Glandular	976 ± 198	813 ± 143	56,7 ± 7,5	12,7 ± 2,4	4,1 ± 1,7	3,48 ± 1,5	0,09 ± 0,04	5,59 ± 1,2
Inicio vitelog.	1196 ± 266	1105 ± 230	65,0 ± 8,9	14,1 ± 1,9	13,5 ± 3,4	11,87 ± 3,0	0,27 ± 0,03	8,48 ± 0,9
Vitelogénesis	1336 ± 283	1156 ± 269	67,8 ± 11,9	14,3 ± 1,3	24,0 ± 9,0	24,53 ± 10,0	0,44 ± 0,14	10,18 ± 1,8
Final vitelog.	1694 ± 219	1382 ± 254	71,5 ± 8,5	17,8 ± 1,9	89,7 ± 4,5	93,94 ± 37,1	1,00 ± 0,46	12,35 ± 1,8
Preovulatorio	1722 ± 303	1370 ± 275	72,0 ± 7,0	18,5 ± 1,0	256,0 ± 38,7	249,0 ± 40,0	1,87 ± 0,53	17,60 ± 2,3
Ovulatorio	1300 ± 475	1120 ± 230	71,0 ± 8,0	17,8 ± 1,6	183,0 ± 27,3	158,0 ± 30,0	1,34 ± 0,31	15,30 ± 1,0
Desovado	1098 ± 147	959 ± 115	73,1 ± 12,8	16,7 ± 1,6	15,1 ± 6,6	9,26 ± 5,8	0,67 ± 0,23	6,47 ± 3,9

PT: peso húmedo total corporal. RE.: peso eviscerado. L.T.: longitud total. L.M.: longitud del manto. P.S.R.: peso sistema reproductor. P.O.: peso del ovario. RG.Oci: peso de la glándula oviductal. D.G.Oci: diámetro de la glándula oviductal.

macroscópicos más notorios durante la maduración de *O. mimus* ocurren a nivel del ovario y de la glándula oviductal, las cuales aumentan su masa entre 300 y 20 veces respectivamente. Comúnmente se ha definido que la maduración en hembras es un largo proceso de desarrollo y crecimiento gonadal debido a la acumulación de vitelo (BOYLE, 1991; BOYLE & CHEVIS, 1991). Este proceso de almacenamiento de nutrientes se conoce como maduración vitelogénica, pero excluye otros aspectos importantes de la maduración del ovocito, como la gametogénesis referida a la diferenciación morfológica que ocurre desde ovogonia a ovocitos y la

maduración meiótica que comprende la reiniciación y finalización de la meiosis (PADILLA & OLIVARES, 1986). La ovogénesis es una compleja serie de eventos moleculares y celulares específicos que ocurren en el citoplasma y núcleo de las células germinales, concomitantes a la meiosis, las cuales están programadas para llevarse a cabo a distintos tiempos durante el curso de la ovogénesis en el ciclo de vida de una especie en particular (SCHUETZ, 1985). En *O. mimus* la madurez meiótica se inicia en animales muy jóvenes cuando en el ovario ocurre una intensa proliferación de células germinales, pero que no se manifiesta en el incremento de la

masa ovárica y por consiguiente queda enmascarada en las escalas de madurez sexual, bajo la denominación de inmaduro o muy inmaduro (Tabla 3). La proliferación de las células germinales se interrumpe al momento en que los ovocitos comienzan a acumular vitelo, lo que sugiere que la glándula óptica pierde la capacidad para producir un factor gonadotrópico, el cual ha sido mencionado como necesario para la proliferación de las ovogonias y mantención de la espermatogénesis en algunos cefalópodos. (DURCHON & RICHARD, 1967; WELLS & WELLS, 1972). Además, se ha establecido que la síntesis de vitelo está controlada por una gonadotropina secretada por la glándula óptica (O' DOR & WELLS, 1973). Es posible que la gonadotropina corresponda a dos moléculas, sintetizadas y secretadas desfasadamente durante la maduración sexual, una con propiedades para inducir la proliferación y otra para la síntesis de vitelo, como ocurre en vertebrados (LILEY *et al.*, 1986; STACEY *et al.*, 1984).

La ausencia de ovocitos inmaduros y células germinales parentales en las hembras maduras y durante el período de desove, evidencian que *Octopus mimus* tiene un único evento reproductivo y que el ovario no tiene el potencial para restablecer la función gametogénica, lo cual difiere con lo observado por ISHIYAMA *et al.* (1999) para la misma especie en las costas de Matarani, Arequipa, Perú. Por el contrario, en cefalópodos desovadores múltiples el ovario siempre tiene simultáneamente ovocitos en diferentes estadios de desarrollo y en consecuencia numerosas posturas durante su vida adulta (LEWIS & CHOAT, 1993; MOLTSCHANIWSKYJ, 1995), lo cual no fue constatado en *O. mimus*. Adicionalmente, hembras mantenidas en cautiverio han tenido sólo un ciclo reproductivo, al término del cual inevitablemente mueren, ratificando la condición de desovador total, que corresponde al tipo de estrategia reproductiva señalada para el género *Octopus* (NESIS, 1995).

Durante la maduración, los cambios morfológicos en los ovocitos de *Octopus mimus* son muy parecidos a los de otros cefalópodos (COWDEN, 1968; BOTTKE, 1974; BOYLE & CHEVIS, 1992). Un aspecto común es la proliferación de la células foliculares, las cuales se invaginan dentro de su respectivo ovocito en estado temprano del desarrollo folicular, pero en especies del género *Loligo* y *Eledone* las glándulas son muy numerosas y penetran profundamente en el ovocito (KNIPE & BEEMAN, 1978; BOYLE & KNOBLOCH, 1983; BOYLE & CHEVIS, 1992). Se ha constatado que las células foliculares son el sitio primario de la síntesis de vitelo durante la vitelogénesis secundaria (LANKESTER, 1875; LOYEZ, 1906; YUNG, 1930). Por otra parte, KONOPACKI (1933) reporta la presencia de lipoproteínas en los vasos sanguíneos situados fuera del epitelio folicular, en coincidencia con especies que producen el vitelo en órganos distantes y luego transportado vía sanguínea hacia los huevos (ARNOLD, 1971). Probablemente, las células foliculares secretoras y vasos sanguíneos en el epitelio de los folículos están involucrados en la síntesis y acumulación de vitelo en el ovario de *O. mimus*. Este estado del desarrollo folicular marca el inicio de la vitelogénesis, pero desafortunadamente no es detectable macroscópicamente y al igual que los estadios de proliferación y foliculogénesis queda enmascarado en la categoría de inmaduro. (Tabla 3).

El inicio de la vitelogénesis en *Octopus mimus* no es un proceso simultáneo en todos los ovocitos, debido a que existe una notoria asincronía en el desarrollo ovocitario. Ovocitos en inicio de vitelogénesis se encuentran en estadios posteriores del desarrollo del ovario y consecuentemente ovocitos de diferentes tamaños y grados de vitelogénesis están en los ovarios de las hembras vitelínicas y desovantes. Esta asincronía en el desarrollo folicular faculta a las hembras de *O. mimus* para tener un período de postura que puede prolongarse hasta por 20 días.

TABLA 3

Relación entre los estadios de madurez microscópicos del ovario y escalas macroscópicas de madurez sexual en *Octopus mimus*.

Microscópica	(M1)	(M2)	(I.M)	I.G.S
Proliferativo				
Foliculogénesis	Inmaduro	Muy inmaduro	Inmaduro (0,36 > m > 0,14)	0,20±0,08
Glandular	En vitelogénesis	Inmaduro	Inmaduro (0,36 > m > 0,14)	0,36 ± 0,15
Inicio vitelog.	Vitelogénesis	En maduración	Desarrollo prefreza (0,14 > m > 0,07)	0,99 ± 0,25
Vitelogénesis	Vitelogénesis	En maduración	Desarrollo prefreza (0,14 > m > 0,07)	1,84 ± 0,75
Final. vitelog.	Final. vitelog.	Maduro	Desarrollo prefreza (0,14 > m > 0,07)	6,49 ± 1,93
Preovulatorio	Final. vitelog.	Maduro	Maduro (0,07 > m > 0,01)	14,46 ± 1,97
Ovulatorio	Ovulando	Maduro	Desarrollo prefreza (0,14 > m > 0,07)	12,15 ± 1,78
Desovado	Desovado	Desovado	Postfreza (m > 0,36)	0,84 ± 0,46

M1: Macroscópica 1. Olivares *et al.*, 1994., M2: Macroscópica. 2. Arancibia, H, 1989. IM: índice de madurez. Guerra, A. 1975.
I.G.S.: Índice gónado-somático.

Durante la vitelogénesis los ovocitos aumentan considerablemente de tamaño, lo cual incide en la masa y volumen del ovario, crecimiento que en mayor o menor cuantía está representado en las escalas macroscópicas e índices de madurez sexual (Tabla 3).

La escasa cantidad de folículos atrésicos, en menos del 1 % de los animales, sugiere que el estado de condición de las hembras no se deteriora durante la maduración. La alta demanda energética para cubrir la síntesis de vitelo proviene de la ingesta normal de alimento y aun cuando proviniera de las reservas corporales no se producen alteraciones del estado de condición que comprometan la reproducción de la especie. Sin embargo, antes del desove la hembra suspende definitivamente su alimentación y consecuentemente el estado de condición decae notoriamente después de la postura de huevos, comprometiendo la vida de los animales (CORTEZ et al., 1995).

El término de la madurez vitelina coincide con la madurez morfológica de los ovocitos. No obstante, la primera maduración meiótica no ha concluido y los ovocitos inmaduros en estadio de metafase I son liberados al lumen del ovario. La meiosis se reanuda en los ovocitos fecundados y finaliza con la expulsión consecutiva de los polocitos I y II, hacia el espacio perivitelino en la zona del polo animal. Las envolturas secundarias del ovocito permanecen en el estroma ovárico formando los folículos postovulatorios. Este estado final del desarrollo ovocitario generalmente se identifica en las escalas macroscópicas de madurez sexual, aunque no siempre se corresponde con los indicadores gravimétricos (Tabla 3).

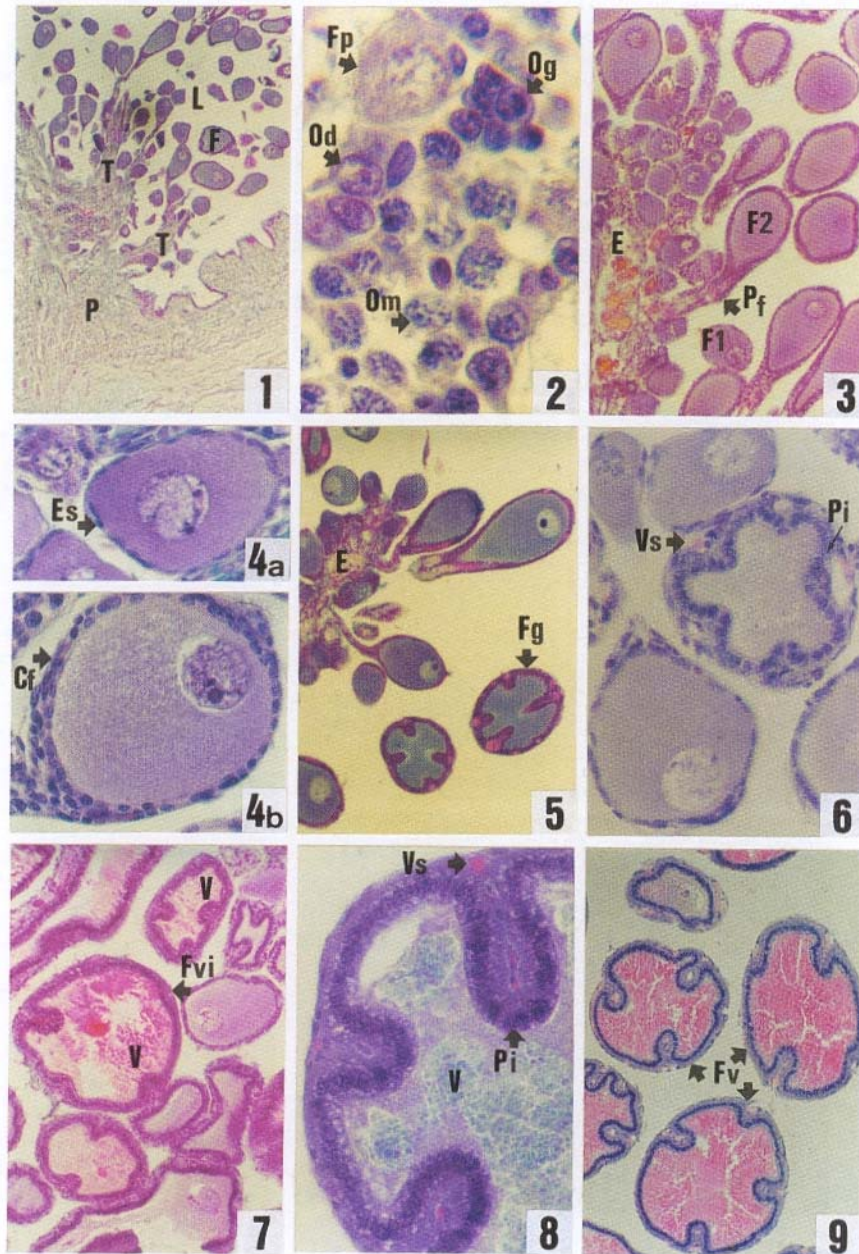
AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Dr. Eduardo Bustos-Obrégón por la gentileza y cordialidad brindadas en la corrección del Abstract. Al señor Eduardo Olivares por el montaje fotográfico. A la Universidad de Antofagasta que por medio de la dirección de investigación financia el Proyecto Específico D-008.

LITERATURA CITADA

- ARANCIBIA H 1989. Estudio de talla y peso de primera madurez sexual en el pulpo *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797. Informe final Sernap. 55 pp.
- ARKHIPKIN AI 1992. Reproductive system structure, development and function in cephalopods with a new general scale for maturity stages. **Journal Northwest Atlantic Fisheries Science** **12**: 63-74.
- ARNOLD JM 1971. Cephalopods. En: **Experimental embryology of marine and fresh water invertebrates** (ed. G. Reverberi), p. 265-311. Amsterdam: North-Holland Publ. Co.
- ARNTZ W & E FAHRBACH 1996. **El Niño: Experimento climático de la naturaleza**. Fondo de cultura económica. México. 311 pp.
- BORGES T & J WALLACE 1993. Some aspects of the fishery biology of the ommastrephid squid *Todarodes sagittatus* Lam. 1798. From the Northeast Atlantic. **Recent Advances in Fisheries Biology**. Okutani T, O'Dor, RK & Kubodera, T. (eds). Tokai University Press. pp. 25-36.
- BOTTKE W 1974 The fine structure of the ovarian follicle of *Alloteuthis subulata* Lam. (**Mollusca: Cephalopoda**). **Cell and Tissue Research** **150**: 463-479
- BOYLE PR & D KNOBLOCH. 1983. The female reproductive cycle of the octopus *Eledone cirrhosa*. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom** **63**: 71-83.
- BOYLE PR & D CHEVIS 1991. Changes in follicle cell epithelium in the onset of vitellogenesis in the octopus *Eledone cirrhosa*. **Bulletin of Marine Science** **49**: 373-378.
- BOYLE PR 1991. The UFAW handbook on the care and management of cephalopods in laboratory. 63 pp.
- BOYLE PR & D CHEVIS 1992. Egg development in the octopus *Eledone cirrhosa*. **Journal of Zoology** **227**: 623-638.
- BOYLE PR & MA NGOILE 1993. Assessment of maturity state and seasonality of reproduction in *Loligo forbesi* (Cephalopoda: Loliginidae) from Scottish waters. **Recent Advances in Fisheries Biology**. Okutani, T., O'Dor, R.K. & Kubodera, T. (eds). Tokai University Press. pp. 37-48.
- CORTEZ T, CASTRO BG & A GUERRA 1995. Reproduction and condition of female *Octopus mimus* (Mollusca: Cephalopoda). **Marine Biology** **123**: 505-510.
- COWDEN RR 1968. Cytological and cytochemical studies of oocyte development and development of the follicular epithelium in the squid *Loligo brevis*. **Acta Embryologiae et Morphologiae Experimentales** **10**: 160-173.
- DURCHON M & A RICHARD. 1967. Etude, en culture organo typique, du rôle endocrine di la glande optique dans la maturation ovarienne chez *Sepia officinalis* L. (Mollusque; Cephalopode). **Compte Rendur Hebdomadaire des Science de l'Académie des Sciences** (Ser. D) **264**: 1497-1500.
- GONOR JJ 1972. Gonad growth in the sea urchin, *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson) (Echinodermata: Echinoidea) and the assumptions of gonad index methods. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** **10**: 89-103.
- GUERRA A 1975. Determinación de las diferentes fases del desarrollo sexual de *Octopus vulgaris* Lamarck, mediante un índice de madurez. **Investigación Pesquera** **39**: 397-416.
- GUERRA A., CORTEZ T & F ROCHA 1999. Redescrípción del pulpo de los Changos, *Octopus mimus* Gould, 1852, del litoral chileno-peruano (Mollusca, Cephalopoda: Octopodidae). **Iberus**, **17** (2): 37-57.

- HUMASON GL 1979. Animal tissue techniques. Fourth edition, W. H. Freeman Co (ed.). San Francisco. 661 pp.
- ISHIYAMA V, SHIGA B & C TALLEDO 1999. Biología reproductiva del pulpo *Octopus mimus* (Mollusca: Cephalopoda) de la región de Matarani, Arequipa, Perú. **Revista Peruana de Biología 6 (1)**: 110-122.
- JUANICO M 1983. Squid maturity scales for populations analysis. FAO, **Fisheries Technical Paper 231**: 341-378.
- KNIPE JH. & RD BEEMAN 1978. Histological observations on oogenesis en *Loligo opalescens*. **Fishery Bulletin 169**: 22-33.
- KONOPACKI M 1933. Mikrometabilizm podczsa owagenezy o *Loligo vulgaris*. **Kosmos, Warsz. A 58**: 133-156.
- KOUETA N, BOUCAUD CAMOU E & AM RENOU 1995. Gonadotropic mitogenic activity of the optic gland of the cuttlefish *Sepia officinalis*. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 75(2)**: 391-404.
- LANKESTER RE 1875. On the developmental history of the mollusca. **Philosophical Transaction of the Royal Society of London 165:1-48**.
- LILEY N. R, FOSTIER A, BRETON B & ESP TAN 1986. Endocrine changes associated with spawning behavior and social stimuli in a wild population of rainbow trout (*Salmo gairdner*). **General and Comparative Endocrinology 62**: 157-167.
- LEWIS AR & JH CHOAT 1993 Spawning mode and reproductive output of the tropical cephalopod *Idiosepius pygmaeus*. **Canadian Journal of Fisheries Aquatic Sciences 50**: 20-28.
- LOYEZ M 1906. Recherches sur le développement ovarien des oeufs meroblastiques a vitellus nutritif abondant. **Archives of Anatomy and Microscopic Morphology Experimental 8**: 69-397.
- MANGOLD K 1983. Food, feeding, and growth in cephalopods. **Memoirs of the National Museum of Victoria 44**: 81-93.
- MOLTSCHANIWSKYJ NA 1995. Multiple spawning in the tropical squid *Photololigo sp.*: what is the cost in somatic growth? **Marine Biology 124**:127-135.
- MORALES E 1973. Contribución al estudio de la morfología, estructura y anatomía microscópica de la región visceral de *Pteroctopus tetracirrus* D. Ch. (Octopoda, Incirrata). **Investigaciones Pesqueras 37(2)**: 355-518.
- NESIS KN 1975. Ecological Evolution in Cephalopods. Fith meeting on Molluscs, Leningrad. **Malacological Review**. Volume 11: (1-2):
- NESIS KN 1995. Mating, spawning, and death in oceanic cephalopods: a review. **Ruthenica 6 (1)**: 23-64.
- O'DOR RK & MJ WELLS 1973. Yolk protein synthesis in the ovary of *Octopus vulgaris* and its control by the gland gonadotropin. **Journal of Experimental Biology 59**: 665-674.
- O'DOR RK & MJ WELLS 1978. Reproduction versus somatic growth: hormonal control in *Octopus vulgaris*. **Journal of Experimental Biology 77**: 15-31.
- OLIVARES A, ZÚÑIGA O & E RETAMALES 1994. Escala de Madurez Sexual de *Octopus* de la Segunda Región, Chile. **Estudios Oceanológicos 13**: 89-91.
- OLIVARES A, ZÚÑIGA O, CASTRO G, SEGURA C & J SÁNCHEZ. 1996. Bases biológicas para el manejo de *Octopus mimus* Reproducción y Crecimiento. **Estudios Oceanológicos 15**: 61-74.
- PADILLA M & G OLIVARES 1986. Evaluación de la madurez vitelogénica en oocitos extirpados de la almeja *Venus antiqua antiqua*. **Revista de Biología Marina (Valparaíso) 22 (1)**: 61-74.
- QUAYLE DB & GF NEWKIRK 1989. Farming bivalve molluscs: methods for study and development. En **Advances in World Aquaculture** vol. 1. The World Aquaculture Society. International Development Research Centre, Canada. 294 pp.
- SCHUETZ AW 1985. Local control mechanism during oogenesis and folliculogenesis. En **Developmental Biology**. Leon W. Browder (ed.). Plenum press. New York and London, pp. 3-73.
- SERNAPESCA.1998. Anuario Estadístico de Pesca. Servicio Nacional de Pesca, Ministerio de Economía, Fomento y Reconstrucción. 307 pp. Valparaíso, Chile.
- STACEY NE, MACKENZIE DS, MARCHANT TA, KYLE AL & RE PETER 1984. Endocrine changes during natural spawning in the white sucker, *Catostomus commersoni*. **General and Comparative Endocrinology 56**: 333-348.
- WELLS M & J WELLS 1959. Hormonal control in sexual maturity in *Octopus*. **Journal of Experimental Biology 36 (1)**: 1-33.
- WELLS, M & J WELLS 1972. Optic glands and the state of the testis in *Octopus*. **Marine Behavior and Physiology 1**:71-83.
- WELLS M. & J WELLS 1975. Optic gland implants and their effects on the gonad of *Octopus*. **Journal of Experimental Biology 62**: 579-588.
- WEST G 1990. Methods of assessing ovarian development in fishes: a review. **Australian Journal of Marine and Freshwater Research 41**:199-299.
- WOODINSKY J 1977. Hormonal inhibition of feeding and death in *Octopus*: control by optic gland secretion. **Science 198**: 948-951.
- YUNG KC 1930. Contributions l'étude citologique de l'ovogénese du développement et de quelque organes chez les cephalopodes. **Annales de l'Institut Océanographique 7**: 301-364.
- ZÚÑIGA O, OLIVARES A & E RETAMALES 1995. Desarrollo de tecnología para la producción masiva de juveniles de *Octopus mimus*. Informe final Proyecto FN.D.R. 56 pp.



Las figuras 1 a 18 corresponden a secciones de 5 μ m de ovario de *Octopus mimus*, procesadas por técnica histológica corriente.

Figura 1: Organización histológica del ovario. Pared (P); Trabécula (T); Folículo (F); Lúmen (L). Tinción: H-E. Aumento: 53x (1 cm = 200 μ m).

Figura 2: Estado I o de Proliferación. Ovogonias (Og); Ovocitos I en profase meiótica (Om); Ovocitos I en dictioteno (Od); Folículo primordial (Fp). Tinción: H-E. Aumento: 1.320x (1 cm = 7 μ m).

Figura 3: Estado II o de Foliculogénesis. Estroma (E); Folículo primario (F1); Folículo secundario (F2) unido al estroma ovárico por el pedúnculo de fijación (Pf). Tinción: H-E. Aumento: 132x (1 cm = 80 μ m). **Figura 4- a)** Folículo primario, limitado por un epitelio simple de células foliculares planas (Es). **b)** Folículo secundario, rodeado por un doble estrato de células foliculares (Cf). Tinción: Método Tricrómico de Arteta. Aumento: 528x (1 cm = 20 μ m). **Figura 5:** Estado III o de Formación Glandular. Folículo glandular, cortado transversalmente con los pliegues epiteliales proyectados al citoplasma del ovocito (Fg). Tinción: H-E. Aumento: 132x (1 cm = 80 μ m). **Figura 6:** Etapa temprana de la formación de un Folículo glandular. Pliegues intraepiteliales (Pi); alojando un vaso sanguíneo (Vs). Tinción: H-E. Aumento: 528x (1 cm = 20 μ m).

Figura 7: Estado IV o de Inicio de Vitelogénesis. Presencia de varios folículos en estadios iniciales de depósito de vitelo en el citoplasma del ovocito (Fvi); Granulaciones de vitelo (V). Tinción: H-E. Aumento: 132x (1 cm = 80 μ m). **Figura 8:** Porción de un Folículo vitelogénico inicial. Granulaciones de vitelo (V); Pliegues intraepiteliales (Pi); Vaso sanguíneo (Vs). Tinción: H-E. Aumento: 528x (1 cm = 20 μ m).

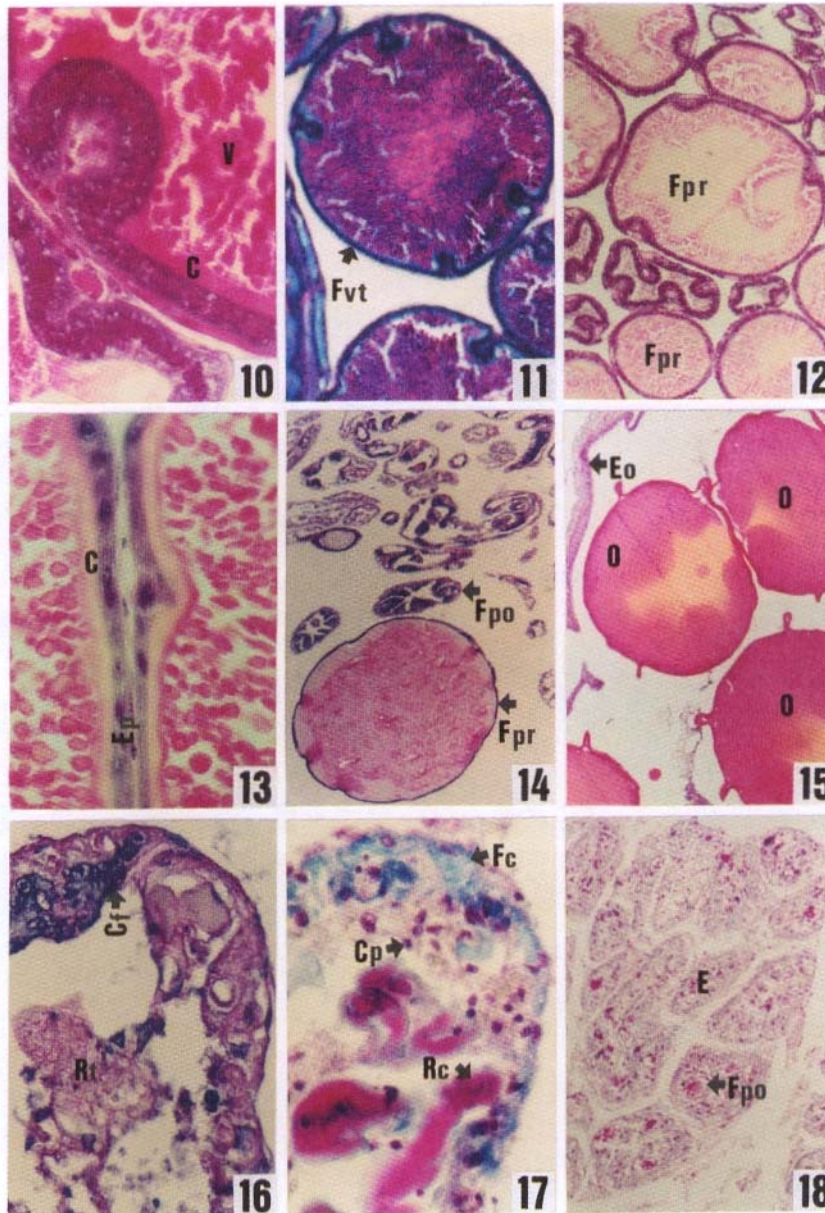


Figura 9: Estado V o Vitelogénico. Folículos vitelogénicos (Fv), cortados transversalmente con abundante cantidad de vitelo ocupando totalmente el citoplasma. Tinción: H-E. Aumento: 132x (1 cm = 80 µm). **Figura 10:** Porción cortical de un Folículo vitelogénico. Granulaciones de vitelo (V). Bajo las células foliculares destaca el corion (C), por su intensa acidofilia y aspecto homogéneo Tinción: H-E. Aumento: 528x (1 cm = 80 µm). **Figura 11:** Estado VI o Final de Vitelogénesis. Folículo vitelogénico terminal (Fvt). Desorganización parcial de las glándulas intraepiteliales. Tinción: Arteta. Aumento: 132x (1 cm = 80 µm).

Figura 12: Estado VII o de Preovulación. Secciones transversales de Folículos preovulatorios (Fpr), en diferentes sectores de su eje longitudinal. Tinción: H-E. Aumento: 53x (1 cm = 20 µm).

Figura 13: Porción externa de dos Folículos Preovulatorios. Desorganización completa de las glándulas intraepiteliales o un leve vestigio de ella. Epitelio folicular plano (Ep); Corion (C). Tinción: H-E. Aumento: 528x (1 cm = 80 µm). **Figura 14:** Estado VIII o de Ovulación. Folículo pre ovulatorio (Fpr); Folículo postovulatorio (Fpo). Tinción: H-E. Aumento: 132x (1 cm = 80 µm).

Figura 15: Porción de ovario con Ovocitos libres (O). Epitelio ovárico (Eo). Tinción: H-E. Aumento: 132x (1 cm = 80 µm). **Figura 16:** Porción de un Folículo postovulatorio; Restos Tisulares (Rt); conglomerado de Células Foliculares (Cf). Tinción: H-E. Aumento: 528x (1 cm = 80 µm).

Figura 17: Porción de un Folículo Atrésico; Residuos de corion (Rc); Fibras colágenas (Fc); Células picnóticas (Cp). Tinción: Arteta. Aumento: 528x (1 cm = 80 µm).

Figura 18: Estado IX o de Postdesove. Aspecto general de una porción de ovario desovado. Numerosas trabéculas (T) formadas por tejido conectivo. El Estroma (E) carece de células germinales, conteniendo solamente Folículos postovulatorios (Fpo). Tinción: H-E. Aumento: 52x (1 cm = 200 µm).