

## 4. Familia Channichthyidae

### 4.1 *Champscephalus esox*

#### 4.1.1 Anatomía de los ovarios

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

#### 4.1.2 Caracterización de la ovogénesis

##### **Fase de Crecimiento Primario**

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

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

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

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

### **Fase de Crecimiento Secundario**

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

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

células cúbicas con un núcleo voluminoso que conforma la granulosa.

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

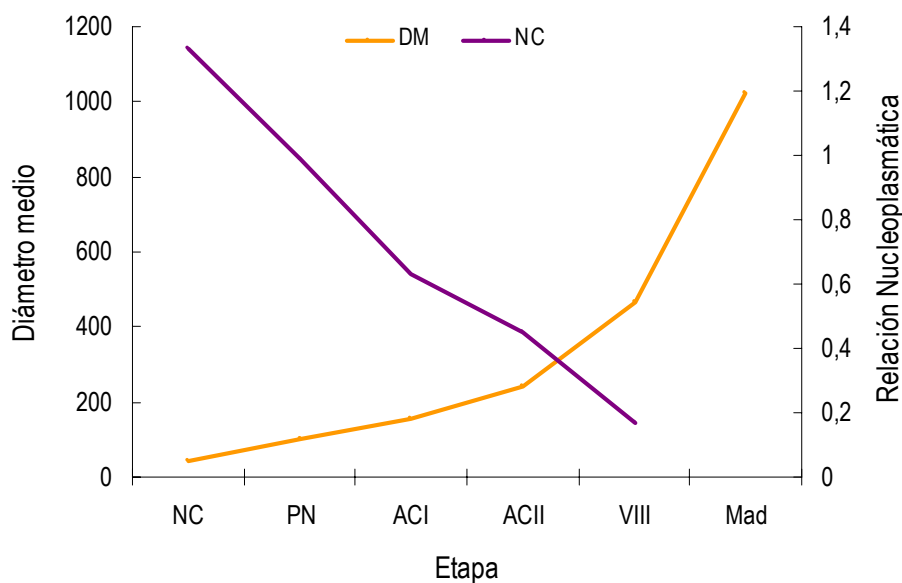
Etapa Madura (Mad): el vitelo se halla totalmente fusionado formando placas y la célula ha duplicado su tamaño. En la periferia se distingue una capa muy delgada de citoplasma muy rugoso que contiene algunos pequeños gránulos de vitelo sin fusionar. La zona radiata interna muestra un espesor mucho mayor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

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

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

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

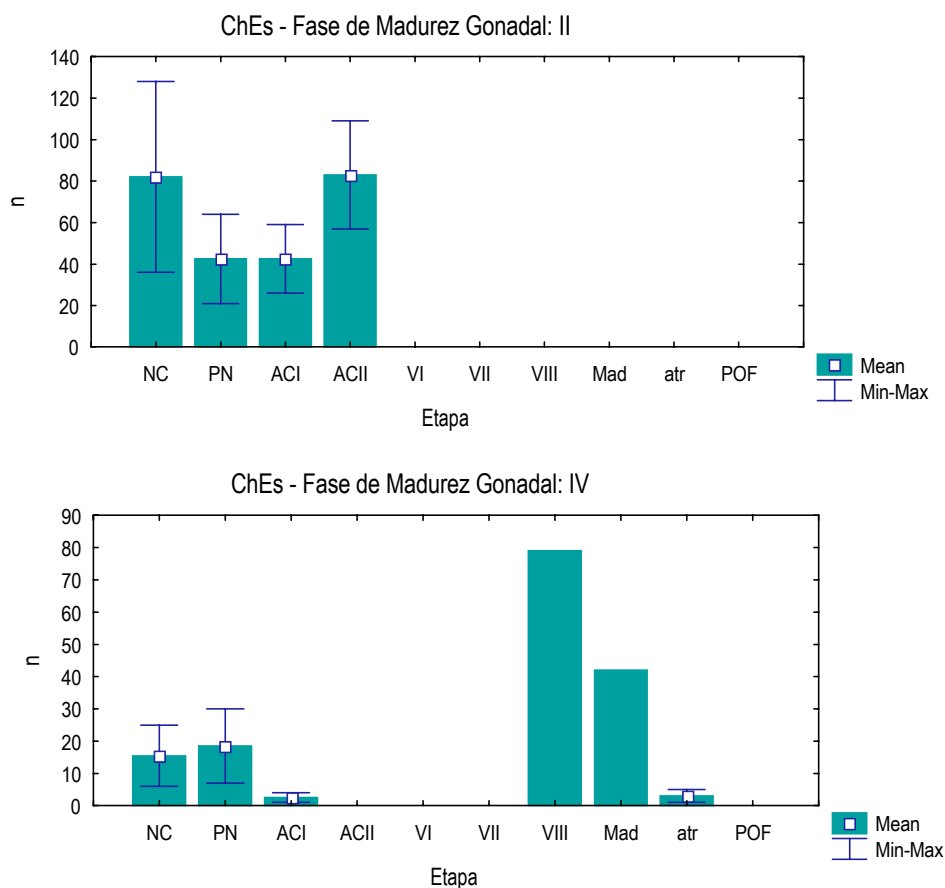
En la Figura 47 se muestran la relación entre los diámetros medios de los ovocitos en cada etapa y los valores del coeficiente nucleoplasmático.



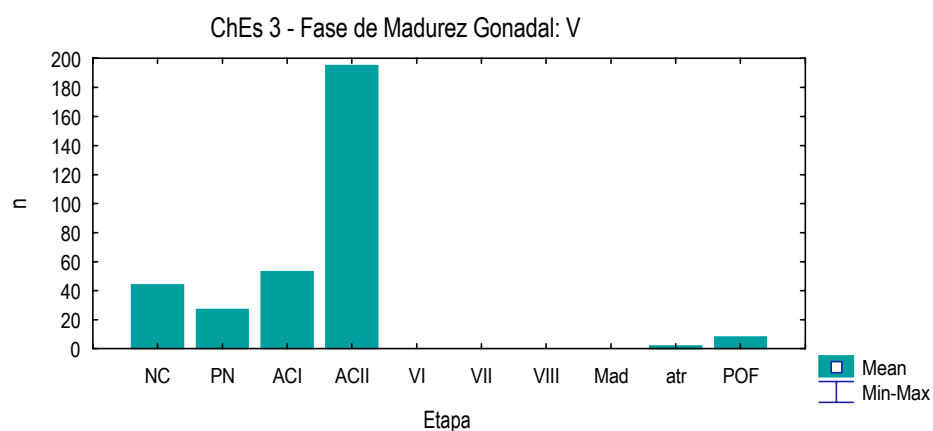
**Figura 47:** Evolución del diámetro medio de los ovocitos (DM) y de la Relación Nucleoplasmática (NC).

### 4.1.3 Madurez gonadal

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



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



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

#### 4.1.4 Fecundidad

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

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

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

## 4.2 *Cryodraco antarcticus*

### 4.2.1 Anatomía de los ovarios

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

### 4.2.2 Caracterización de la ovogénesis

#### **Fase de Crecimiento primario**

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

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

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

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

### **Fase de crecimiento Secundario**

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

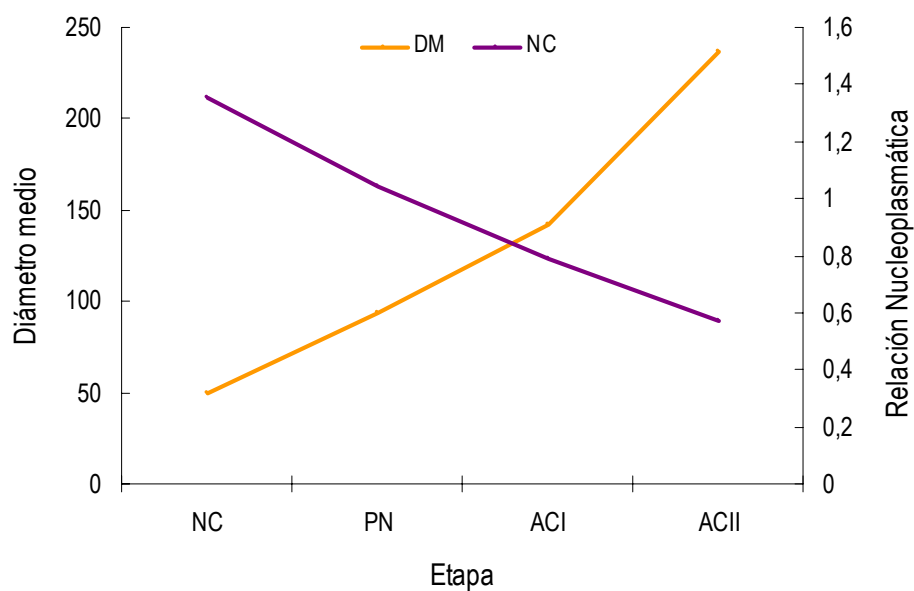
Etapa de Alvéolos Corticales II (ACII): los alvéolos corticales ocupan todo el ovocito, se observan inclusiones en el interior de los alvéolos de mayor tamaño, que son aquellos ubicados en el centro de la célula. El núcleo presenta de 13 a 21 nucleolos redondos ubicados en la periferia, y un carioplasma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

Por encima de todas estas capas se observa la zona radiata interna, muy delgada (2,15  $\mu\text{m}$ ) y luego la zona radiata



externa, más ancha (3,40  $\mu\text{m}$ ). El ovocito está rodeado por una fina capa de células alargadas.

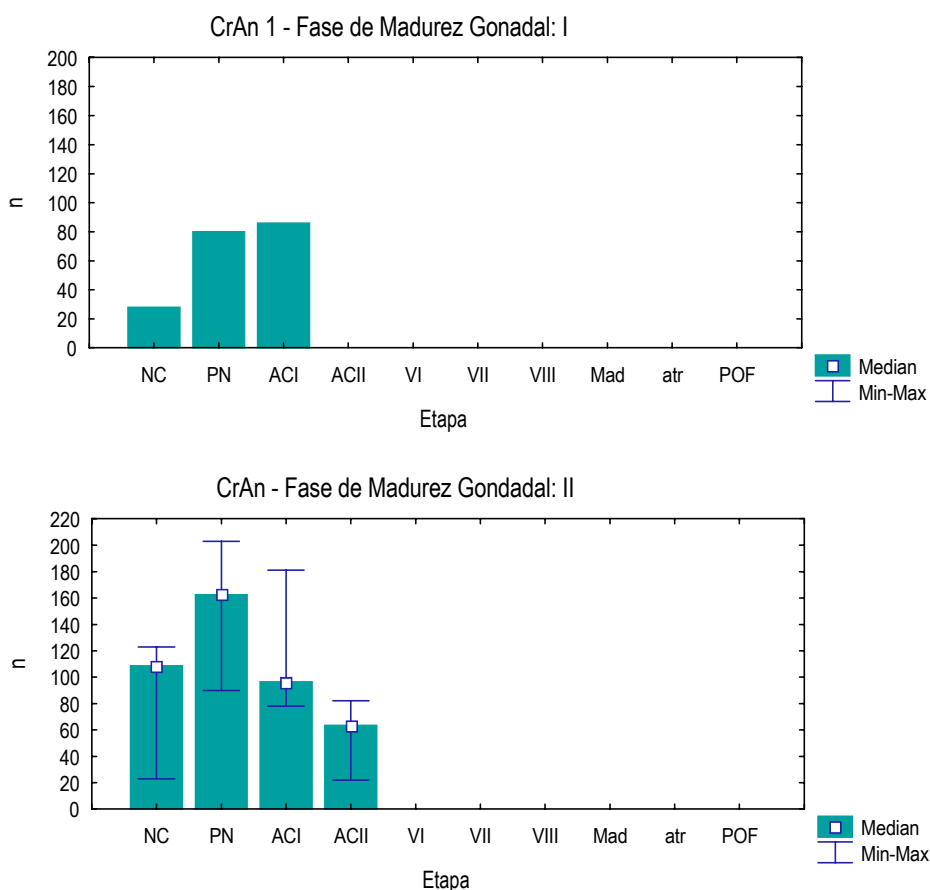
En la Figura 49 se pueden observar las variaciones del diámetro medio de los ovocitos en las distintas etapas y su relación con la variación del coeficiente nucleoplasmático.



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

### 4.2.3 Madurez gonadal

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



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

## 5. Familia Harpagiferidae

### 5.1 *Harpagifer spinosus*

#### 5.1.1 Anatomía de los ovarios

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

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

#### 5.1.2 Caracterización de la ovogénesis

##### **Fase de Crecimiento Primario**

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

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

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

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

### **Fase de Crecimiento Secundario**

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

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

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

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

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

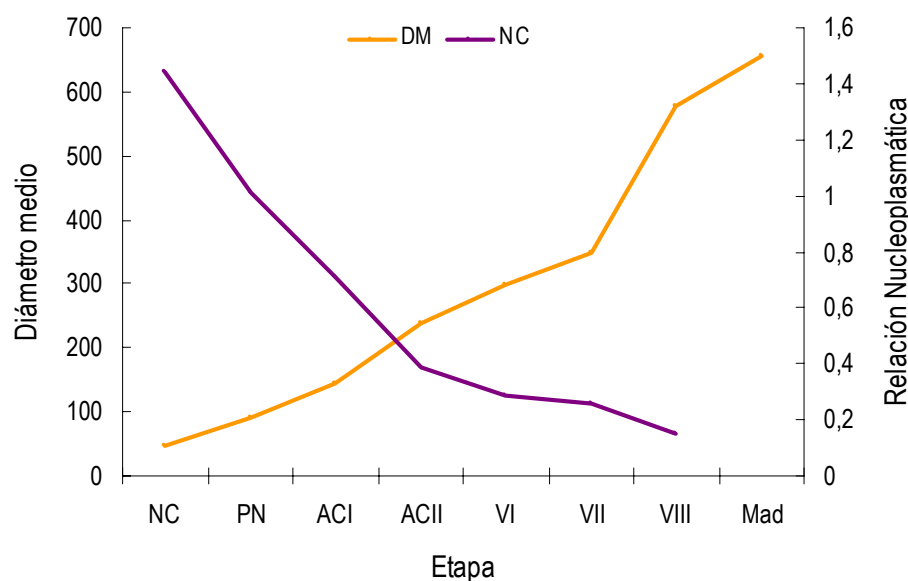
del centro de la célula y en su periferia todavía se observan nucleolos. La zona radiata interna se tiñe fuertemente de rojo con Mallory y es más ancha (9,59  $\mu\text{m}$ ) que la zona radiata externa (2,62  $\mu\text{m}$ ), que se tiñe de azul con el mismo colorante. La granulosa está formada por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

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

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

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

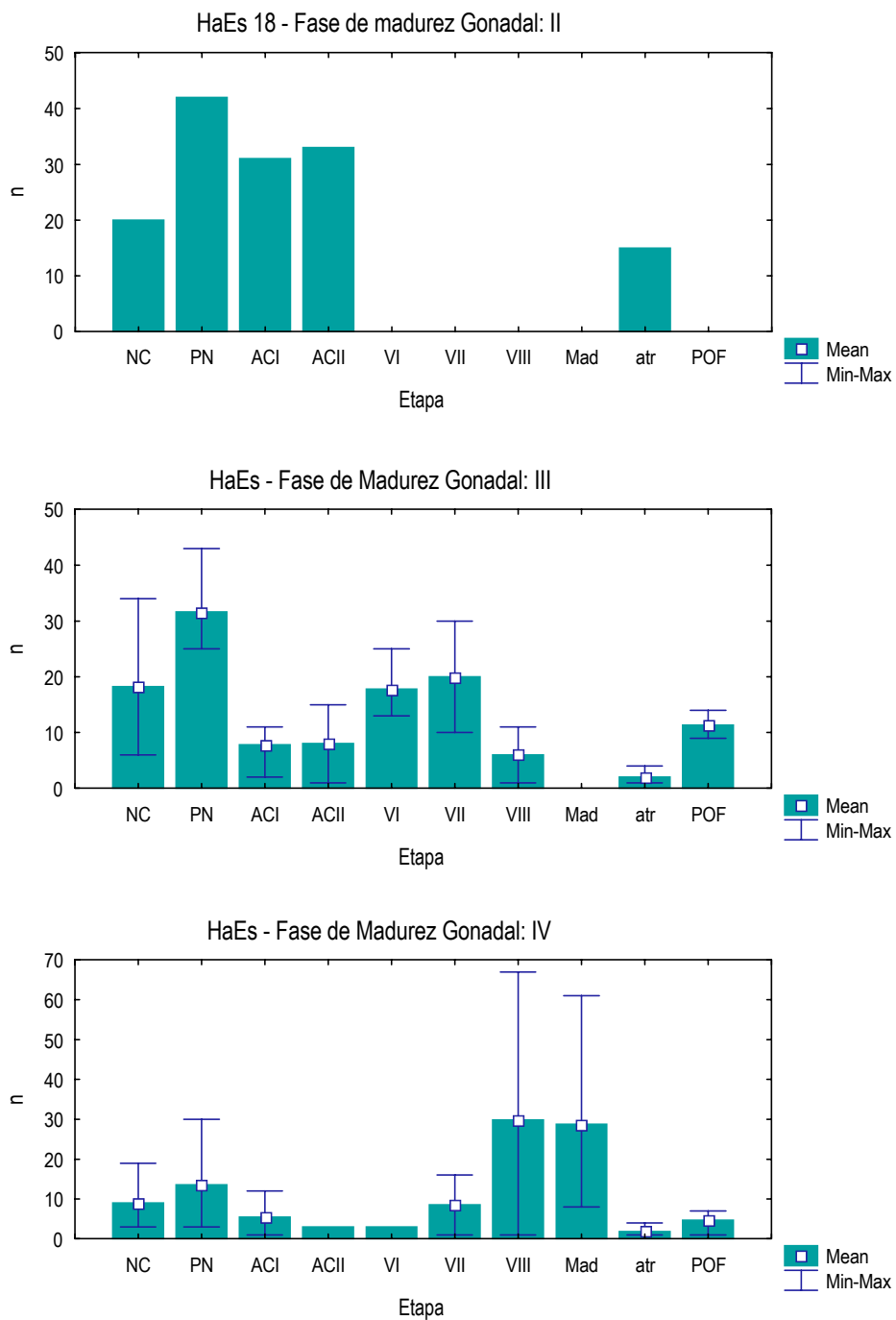
En la Figura 51 se muestran los diámetros medios de los ovocitos en las distintas etapas de desarrollo y los valores del cociente nucleoplasmático, que disminuyen a medida que avanza el grado de desarrollo de los ovocitos.



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

### 5.1.3 Madurez gonadal

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



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



## 5.1.4 Fecundidad

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

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

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

## 6. Síntesis de los resultados

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

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

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

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

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

Referencias:

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

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

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

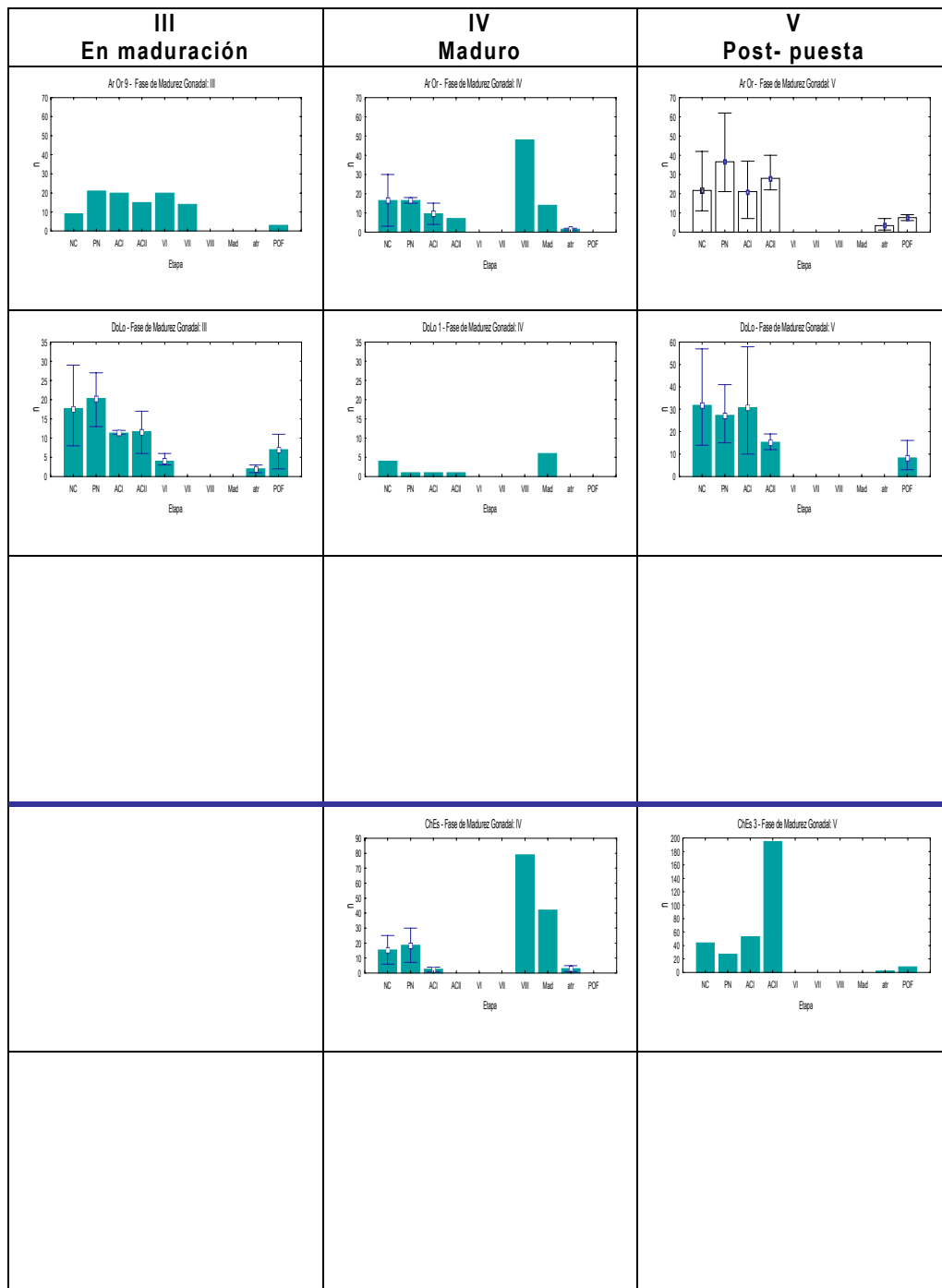


Tabla XVI (continuación).

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

III En maduración	IV Maduro	V Post- puesta

## **CAPÍTULO IV**

### **DISCUSIÓN**



## DISCUSIÓN

---

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

Jorge Luis Borges,  
"Las Versiones Homéricas".

### 1. Reproducción en Notothenioidei

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

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

### 1.1 *Anatomía de los ovarios*

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

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

## 1.2 Estrategias reproductivas y ovogénesis

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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



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

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

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

### 1.3 *Caracterización de la ovogénesis*

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

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

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

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

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

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

#### 1.4 *Madurez sexual*

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

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

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

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

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

## 2. Familia Artedidraconidae

### 2.1 *Artedidraco orianae*

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

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

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

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

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

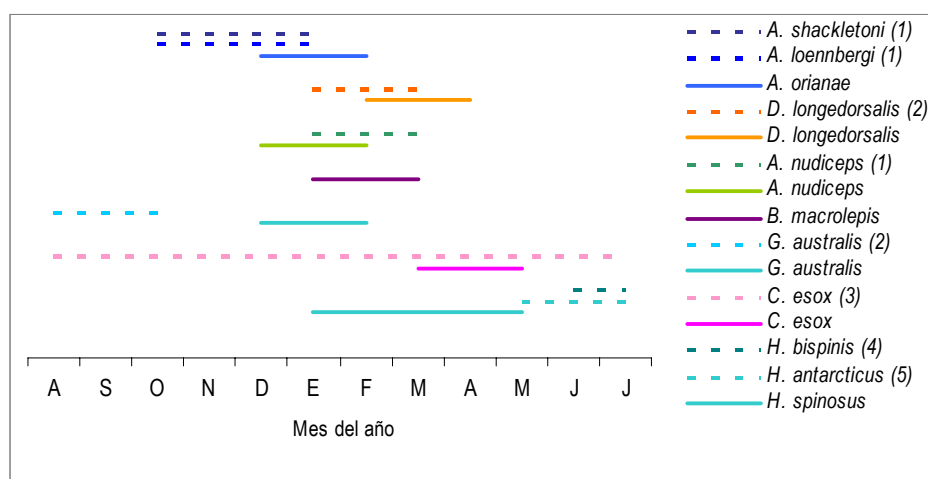
Los ejemplares estudiados en el presente trabajo fueron capturados en el mes de febrero, en la Bahía Halley y en el Cabo Noruega, y la mitad de ellos se encontraron en fases IV y V de madurez gonadal lo que señalaría que la puesta podría producirse durante el verano austral (Tablas XV, XVI). Según Ekau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

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

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



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



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

## 2.2 *Dolloidraco longedorsalis*

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

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

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

### 2.3 *Pogonophryne marmorata*

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

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

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

### 3. Familia Bathydraconidae

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

#### 3.1 *Akarotaxis nudiceps*

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

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

### 3.2 *Bathyraco macrolepis*

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

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

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

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

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

### 3.3 *Gerlachea australis*

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

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

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

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

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

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

#### 4. Familia Channichthyidae

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

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

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



#### 4.1 *Champscephalus esox*

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

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

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

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

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

#### 4.1 *Cryodraco antarcticus*

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

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

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

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

## 5. Familia Harpagiferidae

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

### 5.1 *Harpagifer spinosus*

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

## 6. Estrategias reproductivas

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

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

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

## **7. Radiación en Notothenioidei**

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

Ramón Margalef, 1974.

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

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

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

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

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

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

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

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

**CAPÍTULO V**  
**CONCLUSIONES**



## CONCLUSIONES

---

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

## **BIBLIOGRAFÍA**

---

**BIBLIOGRAFÍA**

---

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

## **APÉNDICES**

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

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

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



Tabla AI (continuación)

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

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

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

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

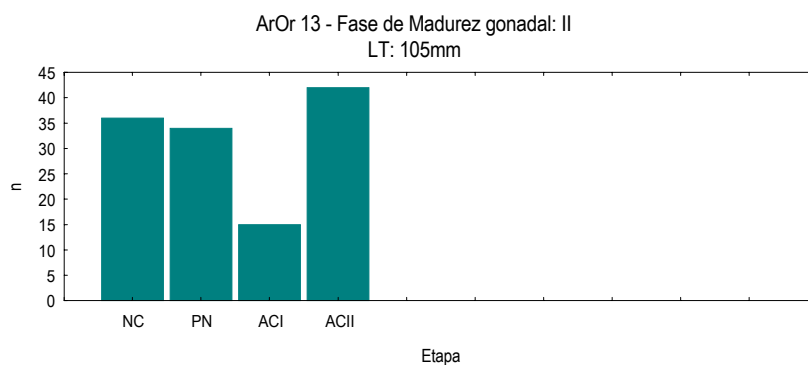
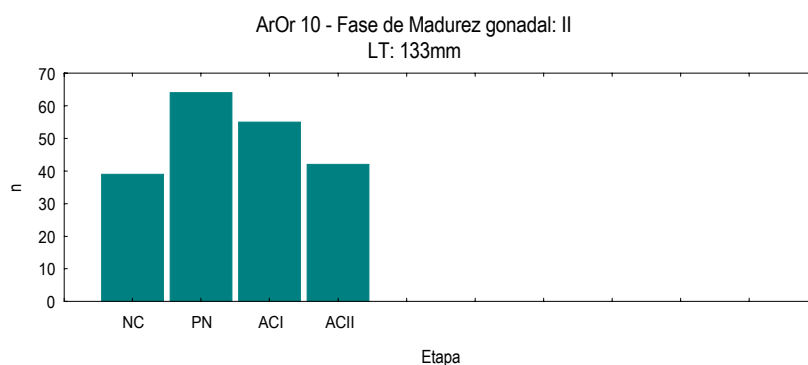
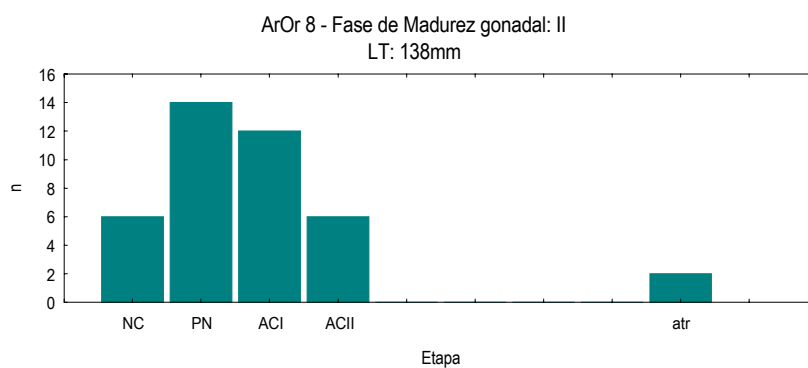
Apéndice II (continuación): Familia Bathydraconidae.

<b>Etapa / diámetro</b>	<b><i>Akarotaxis nudiceps</i></b>	<b><i>Bathydraco macrolepis</i></b>	<b><i>Gerlachea australis</i></b>
NC	Media	68,87	71,33
	Mín.	26,83	26,97
	Máx.	178,35	122,90
	D.E	32,67	17,53
	N/C	0,93	1,08
PN	Media	101,23	98,71
	Mín.	32,74	43,49
	Máx.	196,64	168,10
	D.E	39,62	33,69
	N/C	0,82	0,88
ACI	Media	164,85	154,35
	Mín.	92,56	28,21
	Máx.	255,21	358,60
	D.E	42,85	61,48
	N/C	0,61	0,62
ACII	Media	270,61	254,75
	Mín.	96,81	79,16
	Máx.	434,46	297,37
	D.E	72,73	43,86
	N/C	0,46	0,48
VI	Media	-	444,84
	Mín.	-	444,84
	Máx.	-	444,84
	D.E	-	-
	N/C	-	0,43
VII	Media	-	420,84
	Mín.	-	235,65
	Máx.	-	531,74
	D.E	-	161,42
	N/C	-	0,21
VIII	Media	-	749,66
	Mín.	-	396,57
	Máx.	-	1231,93
	D.E	-	235,73
	N/C	-	0,11
Mad	Media	-	850,68
	Mín.	-	376,64
	Máx.	-	1270,75
	D.E	-	201,29
			188,85

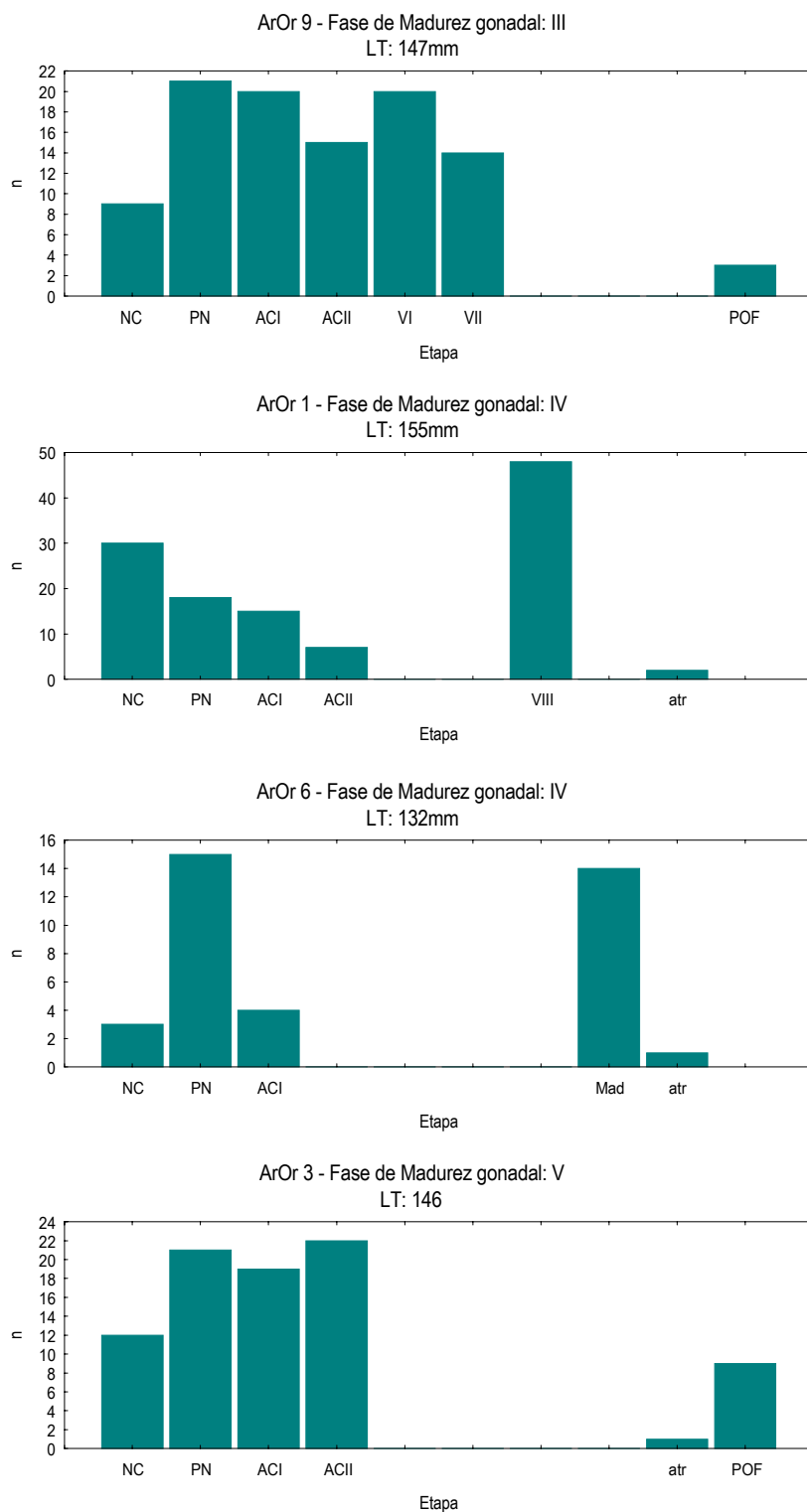
Tabla All (continuación): Familias Channichthyidae y Harpagiferidae.

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

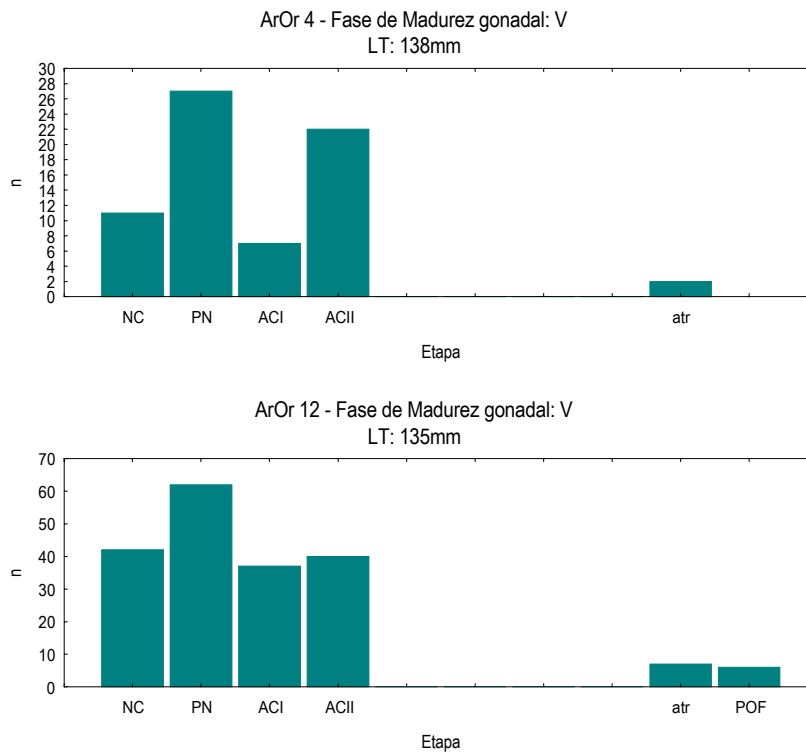
**Apéndice III:** En las figuras A1-A9 se grafican las frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de desarrollo, por ejemplar, indicando la fase de madurez gonadal. Los gráficos están ordenados por fase de madurez gonadal creciente.



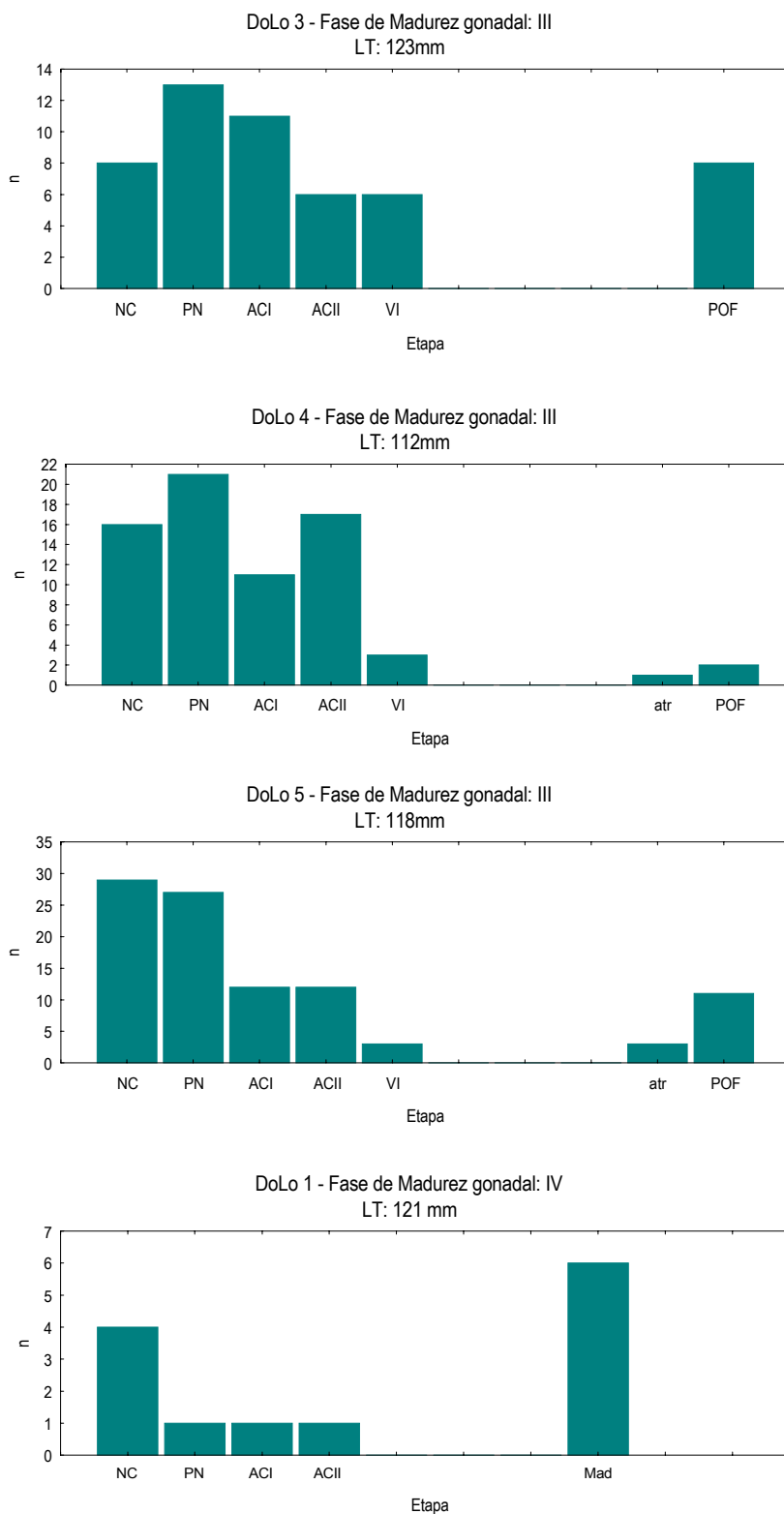
**Figura A1:** *Artedidraco orianae*. Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de desarrollo y fase de madurez gonadal, por ejemplar.



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

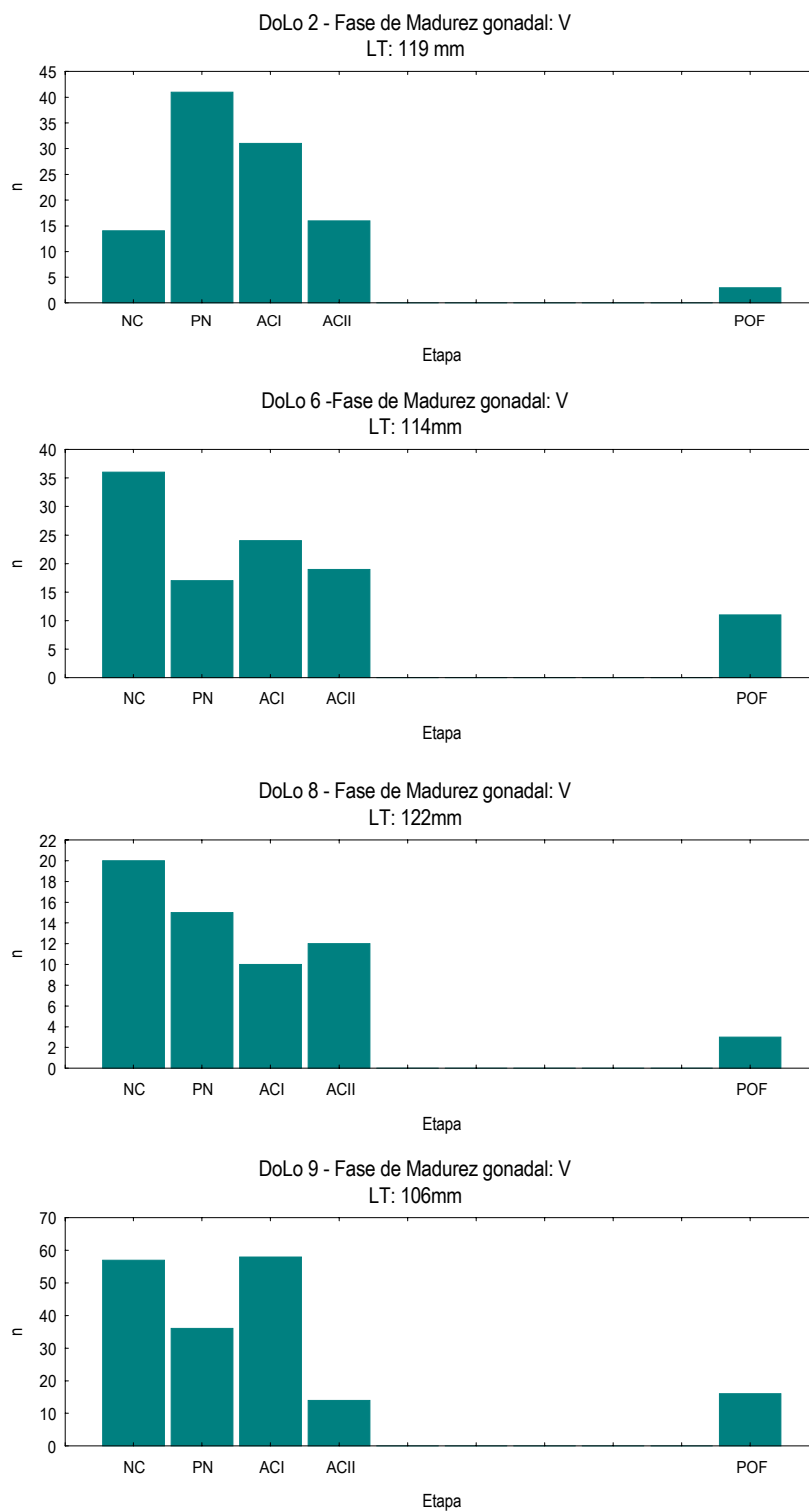


**Figura A1** (continuación): *Artedidraco orianae*. Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de desarrollo y fase de madurez gonadal, por ejemplar.

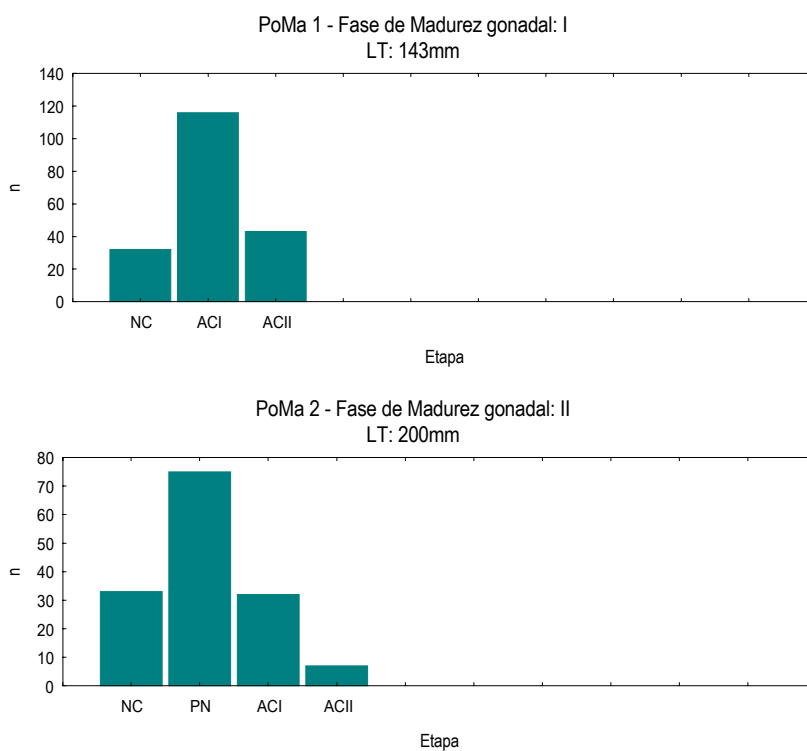


**Figura A2:** *Dolloidraco longedorsalis*. Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de desarrollo y fase de madurez gonadal, por ejemplar.

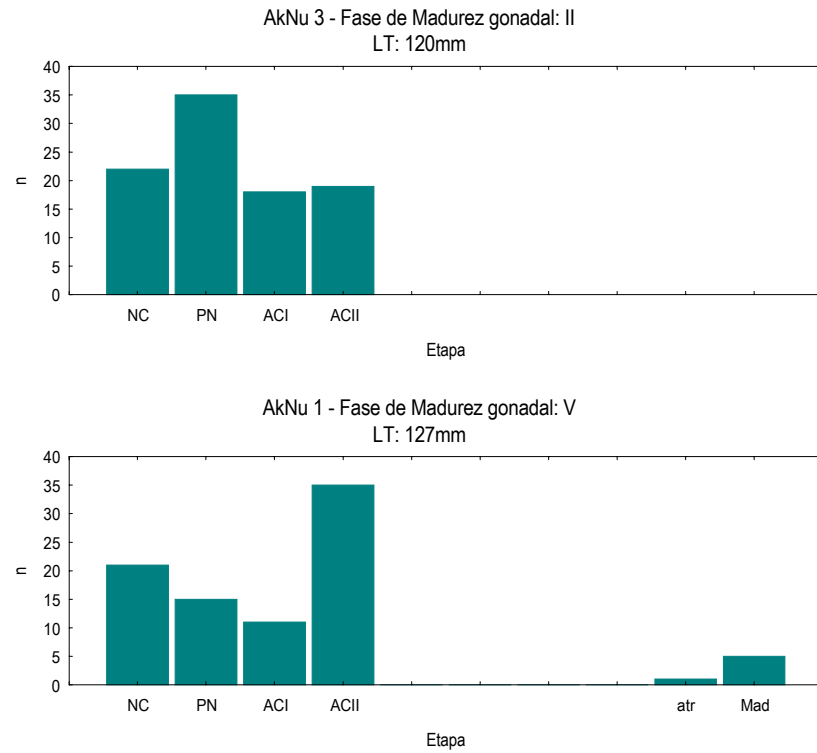




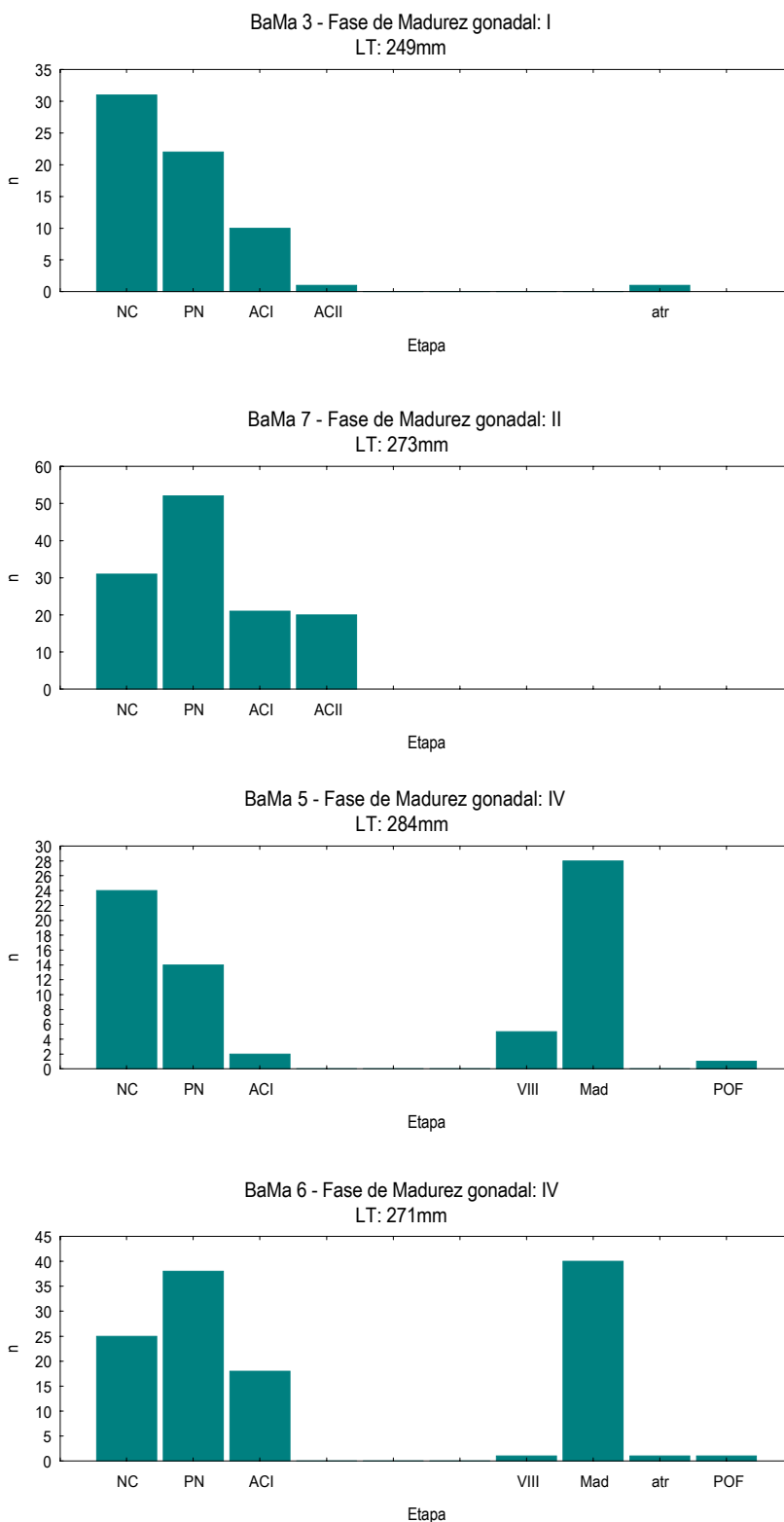
**Figura A2** (continuación): *Dolloidraco longedorsalis*. Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de desarrollo y fase de madurez gonadal, por ejemplar.



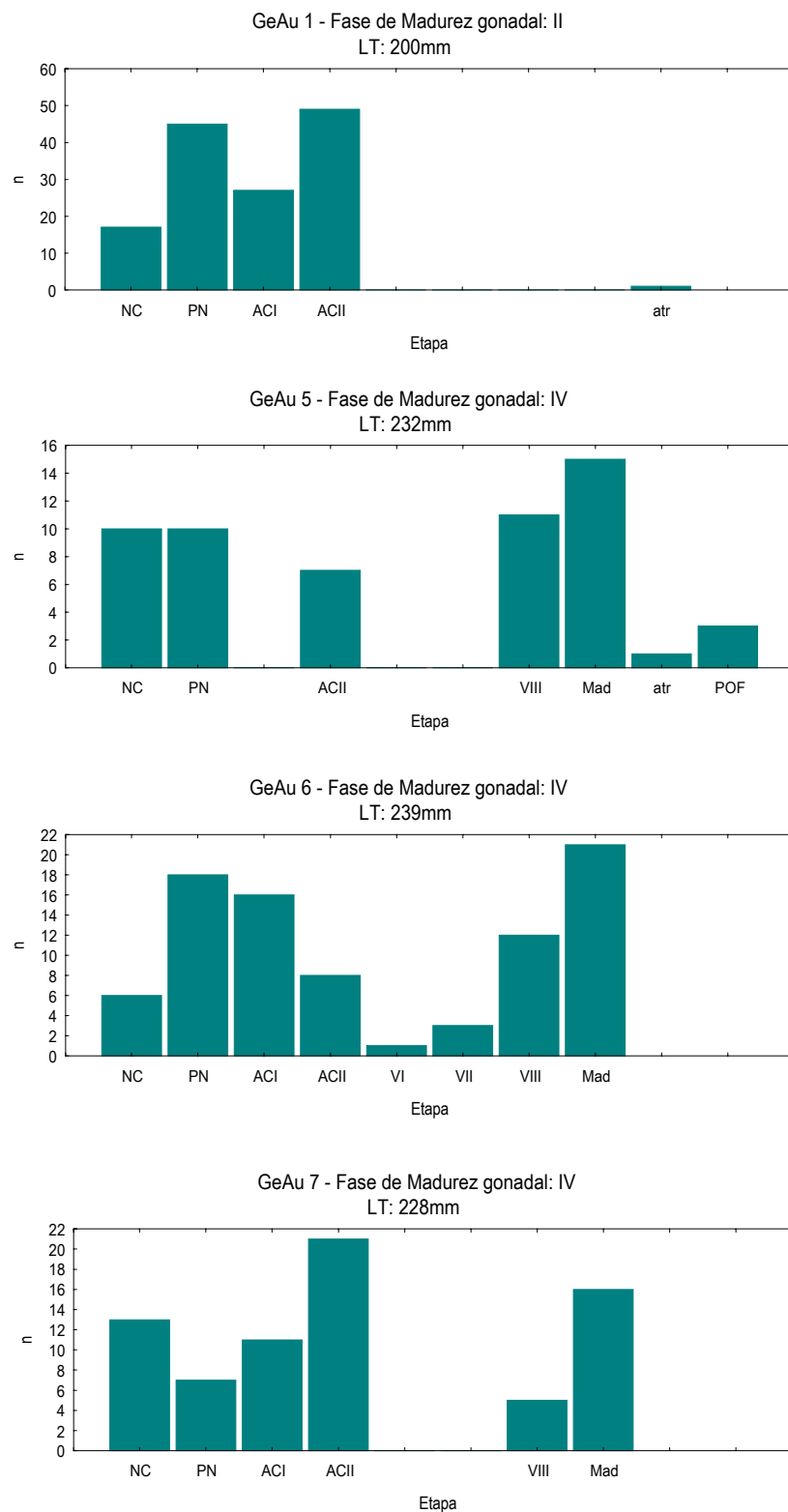
**Figura A3:** *Pogonophryne marmorata*. Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de desarrollo y fase de madurez gonadal, por ejemplar.



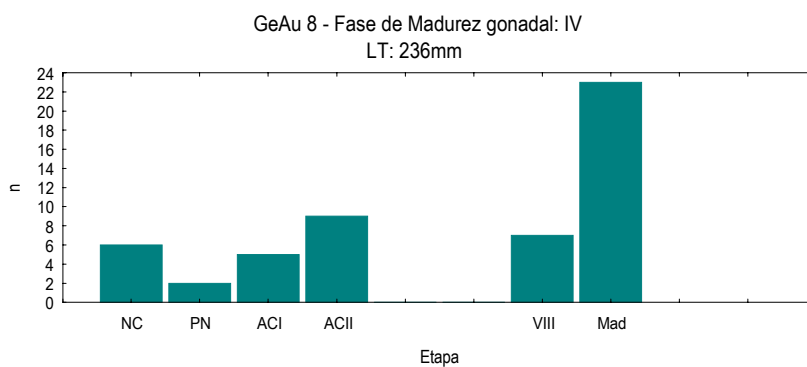
**Figura A4:** Akarotaxis nudiceps. Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de desarrollo y fase de madurez gonadal, por ejemplar.



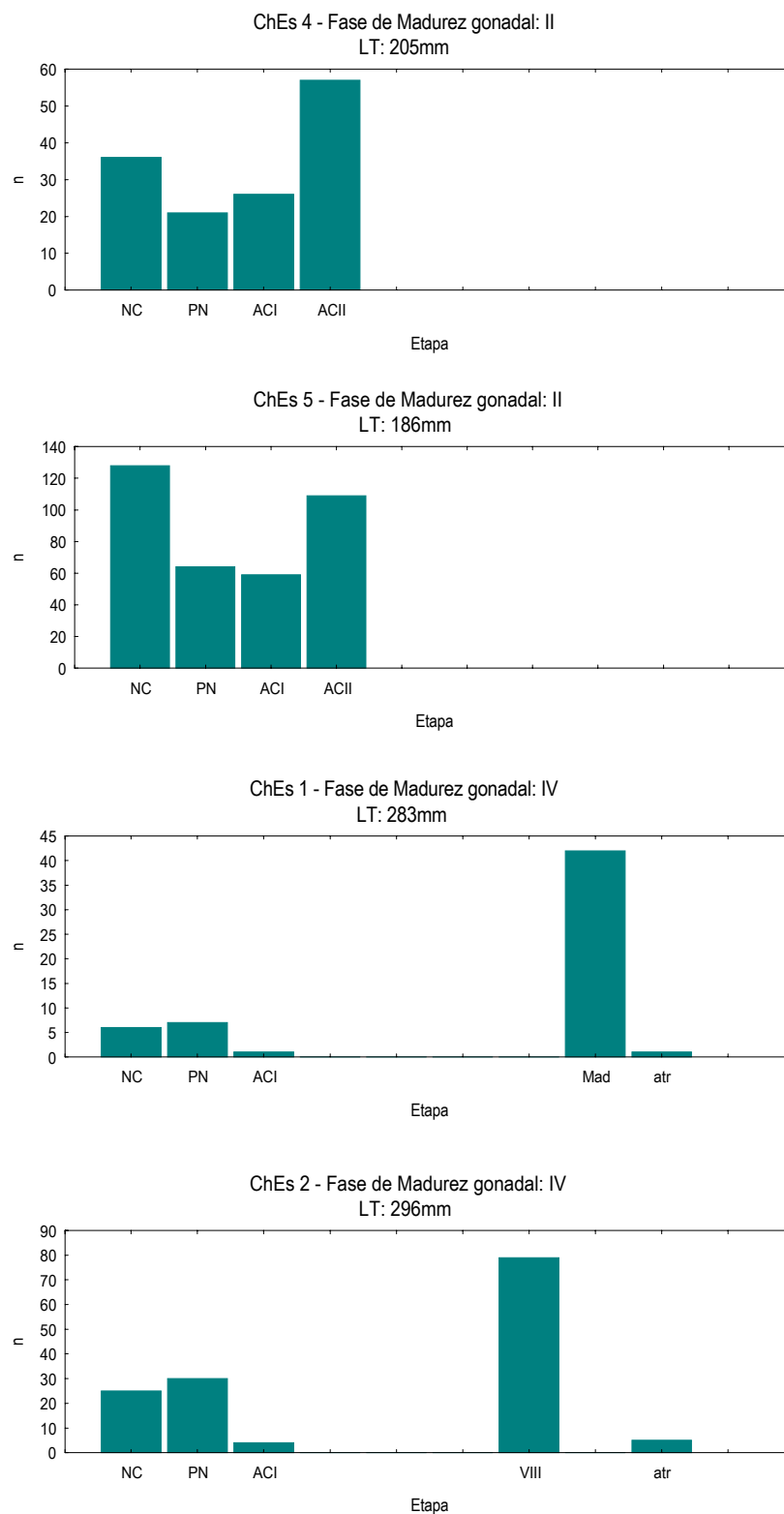
**Figura A5:** *Bathyraco macrolepis*. Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de desarrollo y fase de madurez gonadal, por ejemplar.



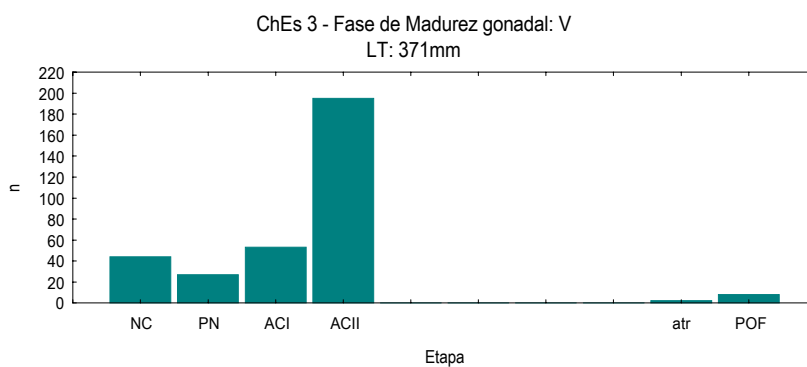
**Figura A6:** *Gerlachea australis*. Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de desarrollo y fase de madurez gonadal, por ejemplar.



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

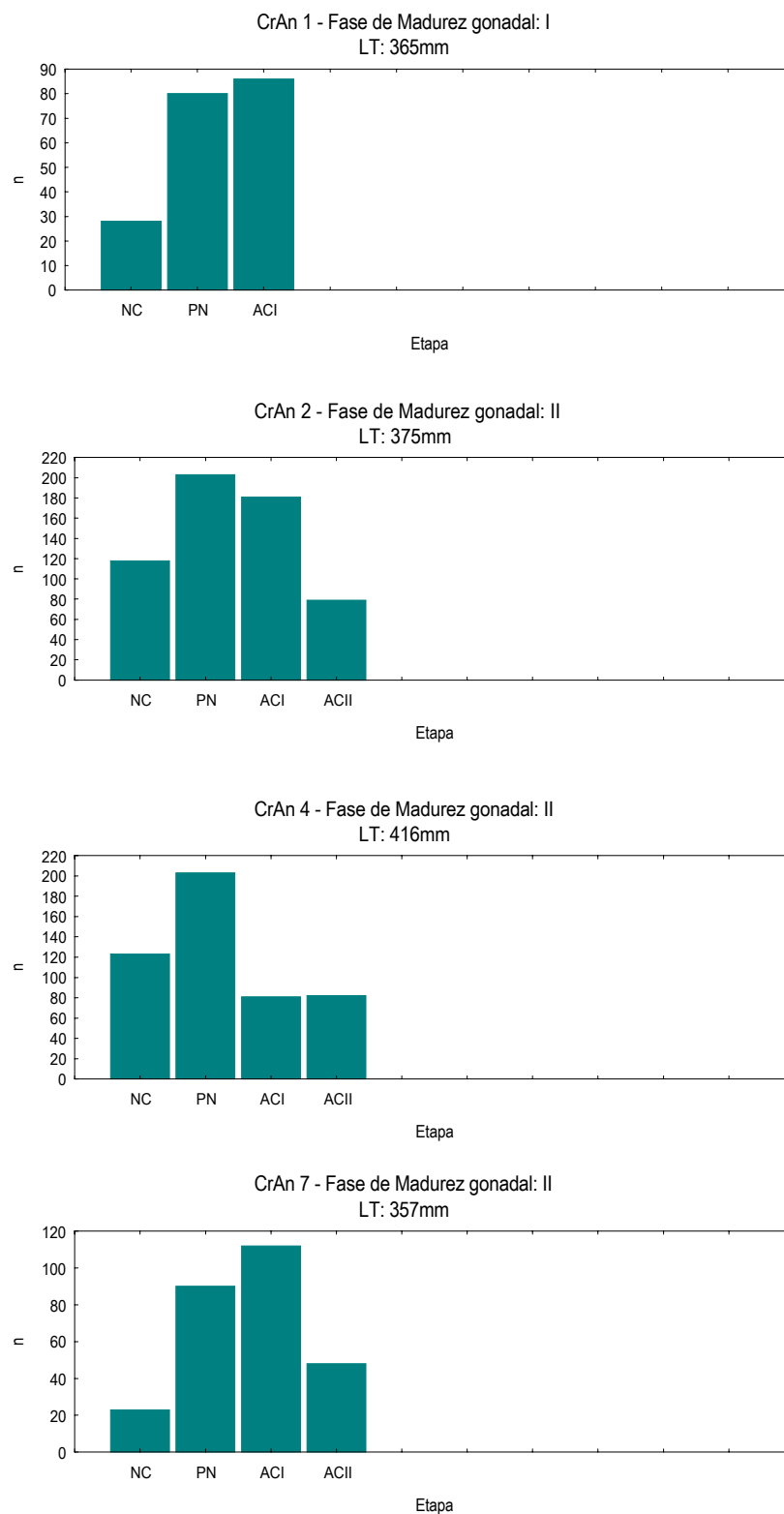


**Figura A7:** *Champsocephalus esox*. Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de desarrollo y fase de madurez gonadal, por ejemplar.

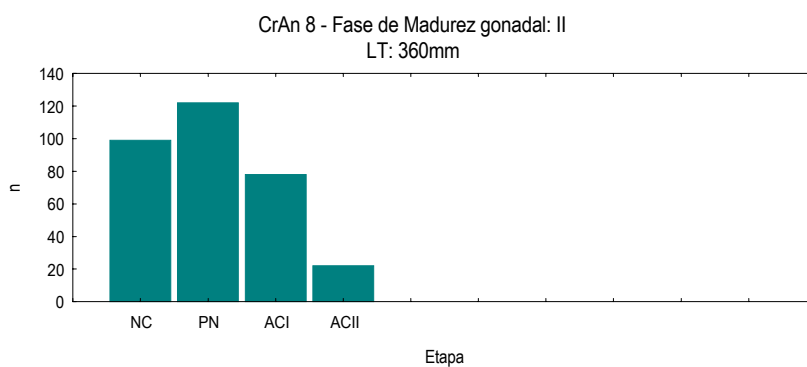


**Figura A7** (continuación): *Champsocephalus esox*. Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de desarrollo y fase de madurez gonadal, por ejemplar.

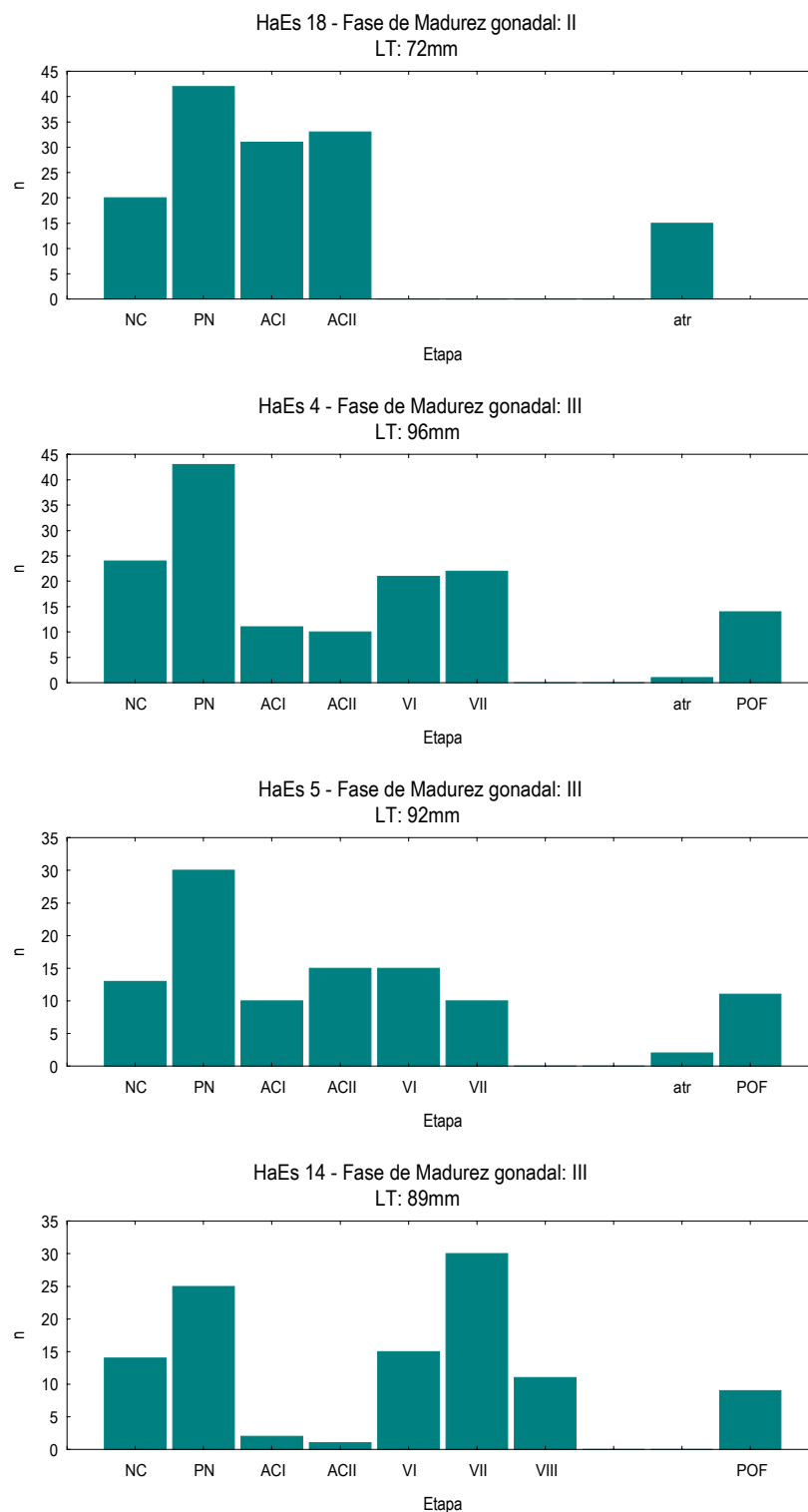




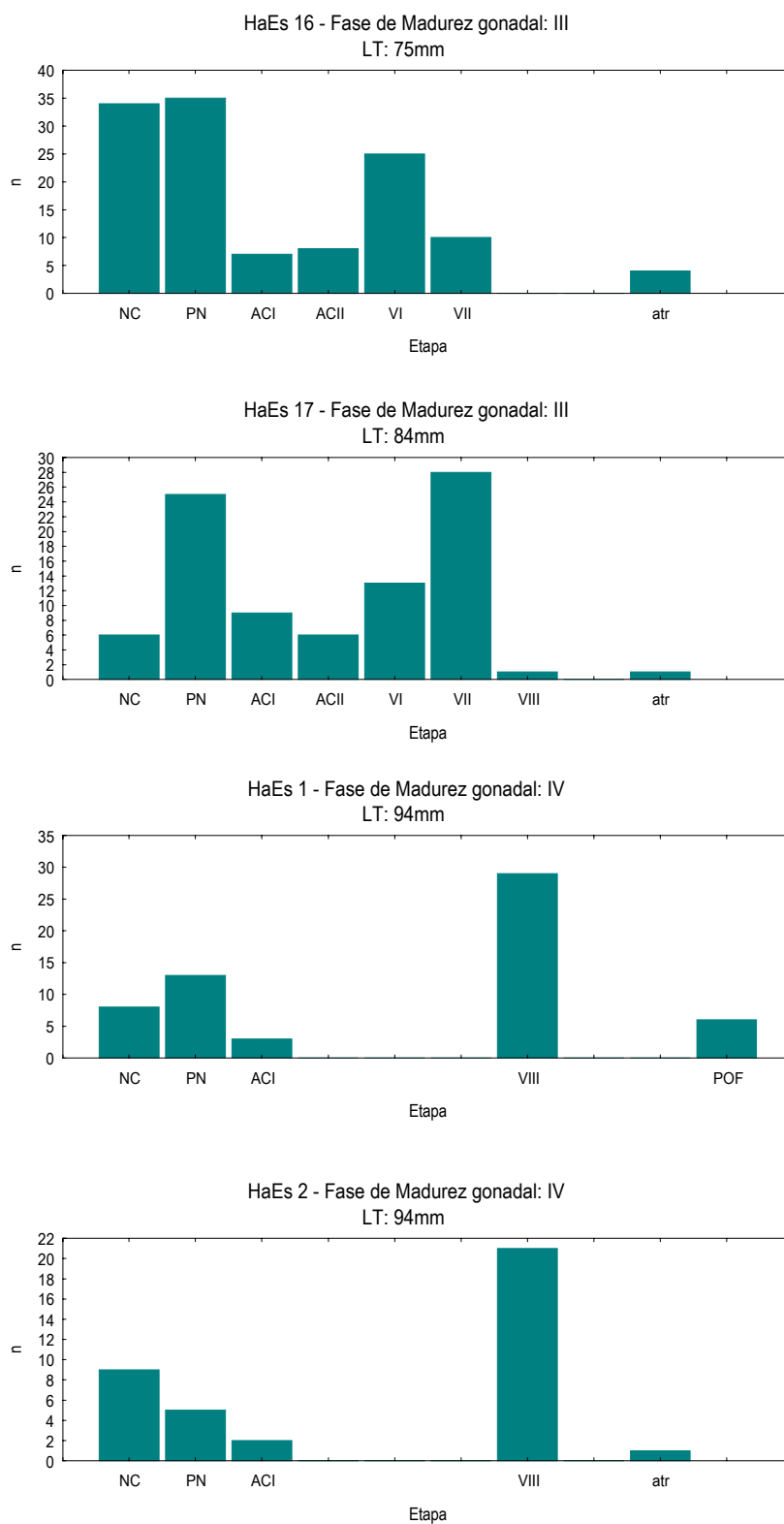
**Figura A8:** *Cryodraco antarcticus*. Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de desarrollo y fase de madurez gonadal, por ejemplar.



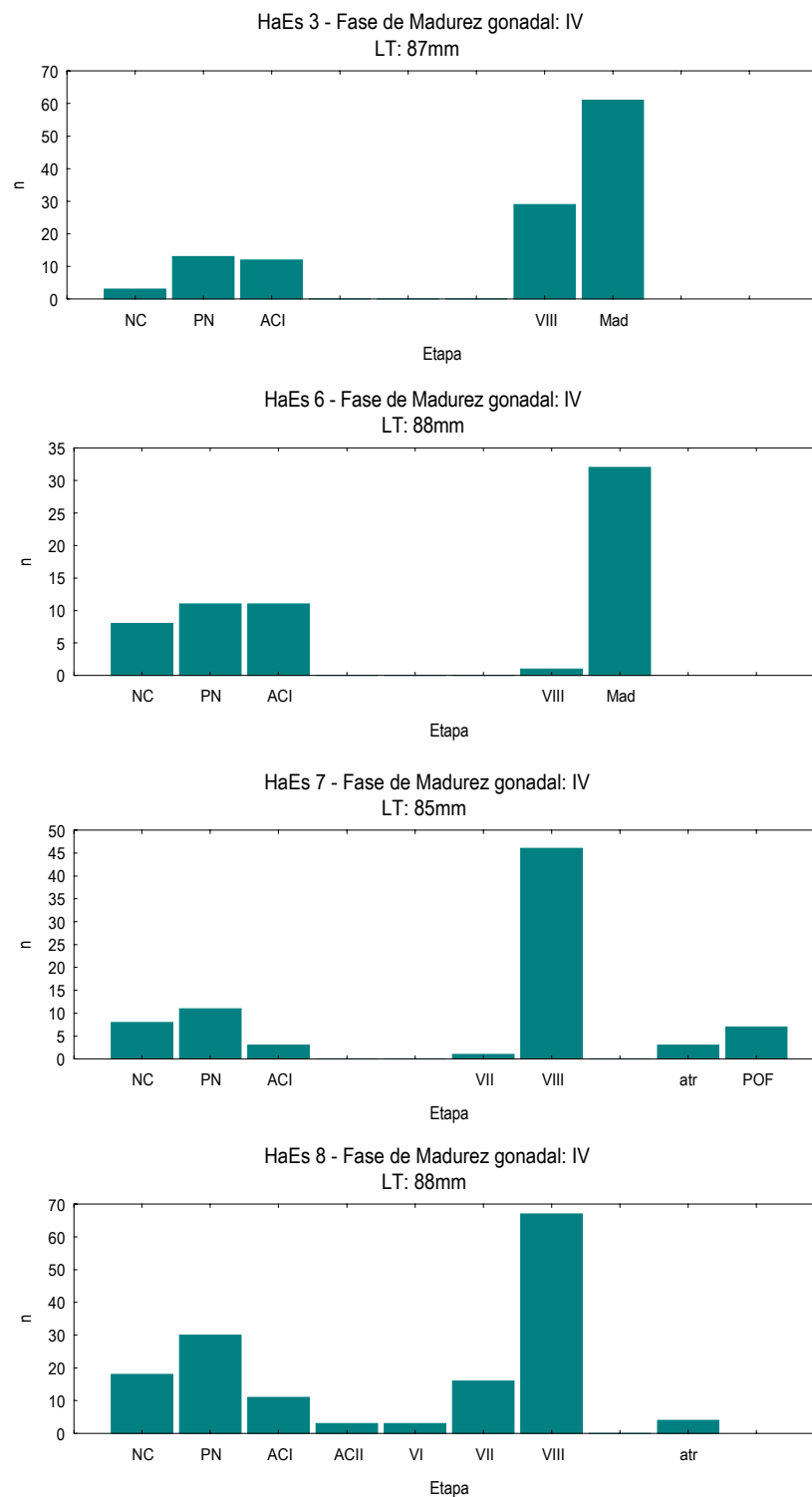
**Figura A8** (continuación): *Cryodraco antarcticus*. Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de desarrollo y fase de madurez gonadal, por ejemplar.



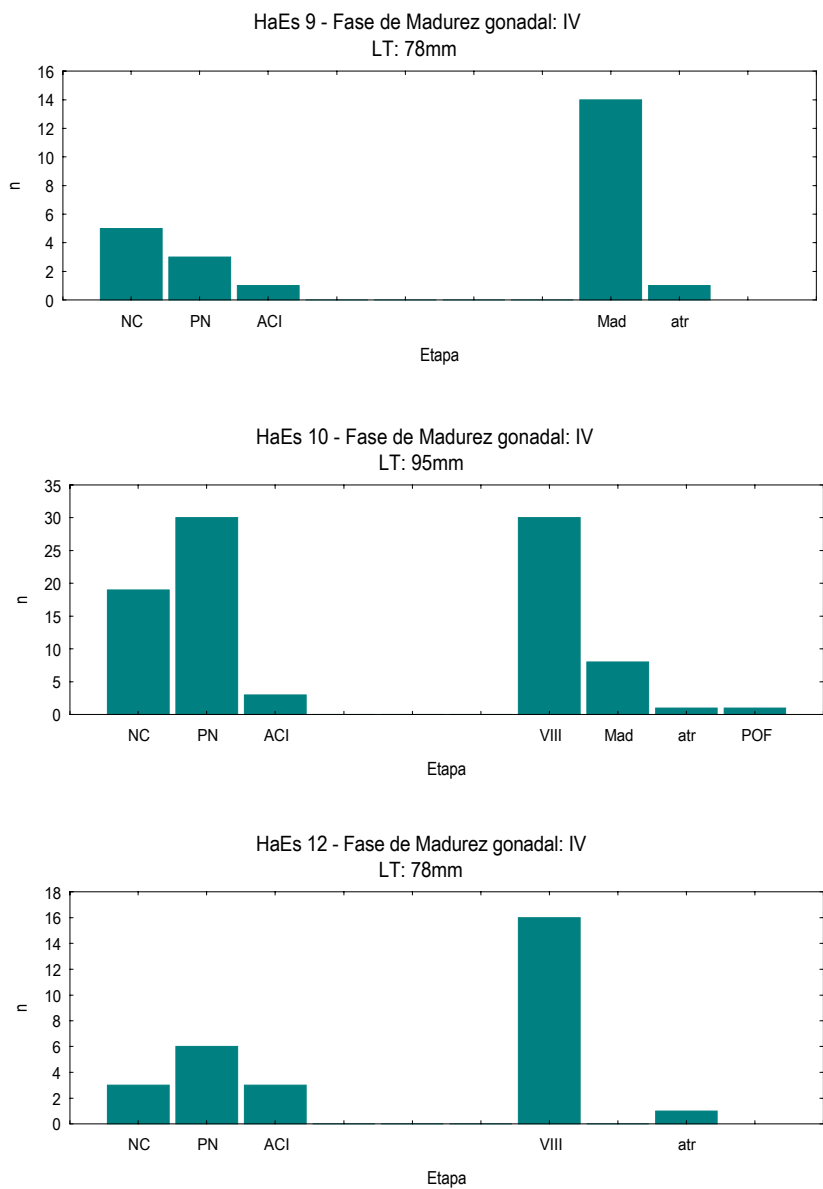
**Figura A9:** *Harpagifer spinosus*. Frecuencias de los ovocitos en las distintas etapas de desarrollo y fase de madurez gonadal, por ejemplar.



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



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



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