

Ultraestructura de la glándula androgénica, espermatogénesis y oogénesis de camarones marinos (Decapoda: Penaeidae)

J. Alfaro

Escuela de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica.

Abstract: The androgenic gland of *Penaeus vannamei* and *P. stylirostris* (open thelycum shrimps) is described. The gland is a cellular strand that appears associated to the vas deferens from the proximal region of the terminal ampula; however, a more detailed study is required to confirm its secretory nature. The spermatogenesis in *P. stylirostris* and *Trachypenaeus byrdi* (close thelycum) is synchronized, and the ultrastructural morphology of spermatogenic stages observed is different from that described for *Sicyonia ingentis*. *Penaeus stylirostris* spermatids gradually develop the spine in the descendent medial vas deferens, and *T. byrdi* spermatids seem to complete maturation in the female telica after copulation. Ultrastructural observations of *T. byrdi* oogenesis indicate that 5 - 10 μm oocytes are in previtellogenesis, separated by a thin membrane. At the beginning of primary vitellogenesis, oocytes measure 6 - 10 μm and follicle cells are not surrounding them. Oocytes at secondary vitellogenesis show a thin layer of follicle cells, a vitelline envelope, specializations like cortical cripts, ring vesicles cisterns and a microtubules network.

Key words: Shrimp, androgenic gland, spermatogenesis, oogenesis, *Penaeus*, *Trachypenaeus*.

La reproducción de camarones marinos de valor comercial es de gran importancia desde el punto de vista de pesquerías y manejo del recurso natural, así como para la propagación artificial en actividades de acuicultura.

El consumo del recurso ha ejercido una presión excesiva sobre las poblaciones naturales con la consecuente sobre-explotación del recurso camarero. En Costa Rica la pesca artesanal de camarón se inició alrededor de 1924 en la costa pacífica (Campos 1984). Las estadísticas de capturas indican que en los últimos años se ha sobre-explotado el recurso camarero (MAG 1984).

Complementariamente, la creciente demanda de camarones ha estimulado la inversión en el cultivo de algunas especies, y en la actualidad, esta actividad se encuentra altamente tecnificada en aspectos como maduración controlada, levante de larvas, engorde comercial, nutrición y patología (Wyban 1992). Con respecto a la reproducción controlada, ésta se practica a niveles comerciales pero aspectos básicos de la fisiología reproductiva en áreas como endocri-

nología, nutrición y morfología ultraestructural han sido estudiadas parcialmente. Un mejor entendimiento de estos aspectos con respecto a la producción de oocitos y espermias maduras de alta calidad permitirá realizar avances prácticos en la reproducción controlada de estos crustáceos.

El sistema reproductor masculino consiste de un par de testículos, compuestos por siete lóbulos cada uno. Los ductos deferentes comunican al exterior en gonoporos localizados en las coxas del quinto par de pereiópodos (King 1948). Los ductos deferentes se dividen en varias regiones denominadas: saco ciego próximo al testículo, ducto ascendente 2A, ducto descendente 2B, ducto distal y ampula terminal, donde se forma el espermátforo (Talbot *et al.* 1989). Las espermias maduras de camarones penneidos no son móviles y con un sólo proceso o espina (Clark *et al.* 1984). La glándula androgénica de crustáceos es la unidad encargada de la producción de hormonas que determinan la masculinidad; su localización y ultraestructura ha sido descrita para varios crustáceos

(Charniaux-Cotton *et al.* 1966), pero aparentemente no se ha descrito para camarones del género *Penaeus* (Sagi 1988, Taketomi *et al.* 1990).

El sistema reproductor femenino consiste en un par de ovarios lobulados y oviductos simples que desembocan en las coxas del tercer par de pereiópodos. La superficie externa ventral es una característica sexual secundaria para la fijación de espermátóforos y se denomina télico (King 1948). Esta estructura puede ser abierta o cerrada, dependiendo de la especie y está relacionada con diferencias importantes en los procesos de maduración ovárica, apareamiento y desove. La mayor parte del conocimiento sobre los mecanismos de fertilización en camarones marinos se ha generado de las especies de télico cerrado, *Sicyonia ingentis* y *P. aztecus* (Clark *et al.* 1980, 1981, Lynn y Clark 1987, Pillai y Clark 1987, 1988, Griffin *et al.* 1988).

El presente trabajo tiene como objetivo contribuir al conocimiento de la biología reproductiva en aspectos de morfología ultraestructural de camarones marinos de la familia Penaeidae. Los objetivos específicos son los siguientes: a) localizar y describir la glándula androgénica en los camarones de télico abierto, *P. vannamei* y *P. stylirostris*, b) comparar la espermatogénesis de *P. stylirostris* (télico abierto) y *Trachypenaeus byrdi* (télico cerrado), c) estudiar la oogénesis en *T. byrdi*.

MATERIAL Y METODOS

Glándulas androgénicas: Machos jóvenes (peso corporal= 11,9 g) de la especie *P. vannamei* se colectaron de estanques de cultivo comercial de la empresa ChomesMar S.A., Chomes, Puntarenas. Se transportaron en bolsas plásticas al Laboratorio de Acuicultura de la Universidad Nacional, donde se mantuvieron en sistema de recirculación y aireación constante hasta el momento de su disección. Machos adultos de *P. stylirostris* (peso corporal= 30 g) se colectaron del medio natural, según se especifica en el siguiente apartado.

El protocolo para montaje de microscopia de barrido (MEB) consistió en la disección en vivo del espécimen y remoción con pinzas de los ductos deferentes. Inmediatamente se sumergieron los ductos completos de *P. vannamei* en solución fijadora, preparada el mismo día. Los

ductos deferentes de *P. stylirostris* se seccionaron en piezas de 2X2 mm para mejor fijación. La solución empleada es la utilizada por Ro *et al.* (1990) para el sistema reproductor de camarones marinos y consiste en paraformaldehído (2,0%), glutaraldehído (2,5%) y sacarosa (5%) en amortiguador de cacodilato de sodio (0,1 M, pH= 7,6). La fijación se realizó durante 3 h a temperatura ambiente, seguida de 3 lavados en el amortiguador de cacodilato de sodio, posfijación en tetraóxido de osmio 1% en cacodilato 0,1 M durante 1 h. Seguidamente se realizaron lavados en amortiguador y agua destilada, gradiente de alcoholes y transición a acetato de amilo:alcohol (1:1) para secado por punto crítico con CO₂ y cobertura de 20 nm de oro con un cobertor iónico. Las muestras se examinaron con un microscopio de barrido Hitachi, S-570.

Espermatogénesis y oogénesis: Machos adultos de *P. stylirostris* y *T. byrdi* (peso corporal= 25 g), así como hembras con ovarios maduros de *T. byrdi* (peso corporal= 25 g) se colectaron alrededor de la Isla Chira, Golfo de Nicoya. Las capturas se realizaron con una red monofilamento (abertura de malla= 7,60 cm) de 212 m de longitud y 2,43 m de ancho, en lances de 20 min. A bordo, cada ejemplar se disectó en vivo y removió el tejido reproductor: testículos, ductos deferentes y ovarios e inmediatamente se procedió a seccionar el tejido en piezas de 2X2 mm, manteniendo el tejido sumergido en solución fijadora.

El procedimiento de fijación se indicó anteriormente. Las secciones de ductos deferentes de machos de *P. stylirostris* se procesaron para (MEB), secciones de testículos de *P. stylirostris* y *T. byrdi* se procesaron para microscopia de transmisión (MET), secciones de ductos deferentes masculinos y ovarios de *T. byrdi* se procesaron para MET.

El protocolo específico para MET consistió en gradiente de alcoholes, transición a óxido de propileno e inclusión en resina Spurr de dureza media. Secciones ultrafinas (90 - 100 nm) se obtuvieron con ultramicrotomo y se colectaron en rejillas de cobre de 300 "mesh". La tinción consistió en acetato de uranilo (1,0 g/ 25 mL etanol) y óxido de plomo. Las muestras se examinaron con un microscopio Hitachi, H-7000.

Complementariamente, una hembra con ovarios maduros de *T. byrdi* se transportó viva al Laboratorio de Acuicultura de la UNA, para

evaluar su desove, tamaño de huevos y larva nauplio I.

RESULTADOS

Glándula androgénica: La Figura 1 muestra una panorámica de la localización de la glándula androgénica en *P. vannamei* juveniles; la Figura 2 presenta un mejor detalle de esta estructura. La glándula es un cordón que se extiende desde la parte proximal del ámpula terminal y se proyecta unida al ducto deferente, que en juveniles de 12 g aún es indiferenciado.

Las Figuras 3 y 4 presentan micrografías de barrido y transmisión, respectivamente, de la glándula androgénica de *P. stylirostris* adulto. Estas observaciones indican que la glándula androgénica es también un cordón celular que se proyecta a lo largo del ducto deferente distal

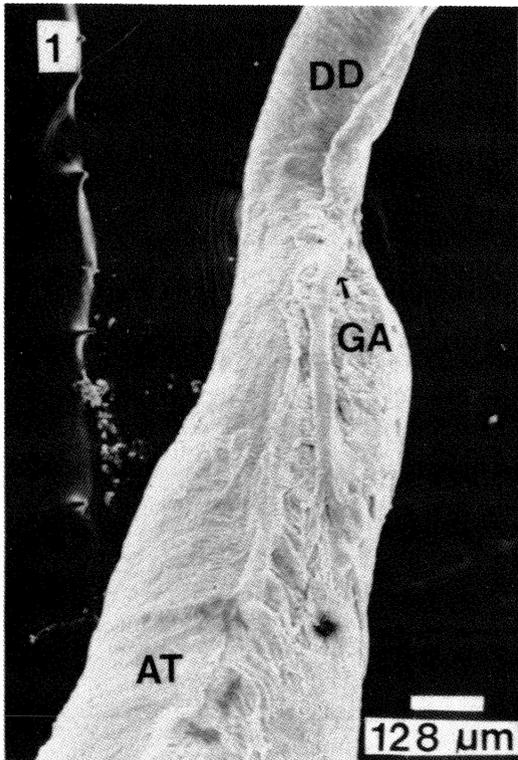


Fig. 1. Micrografía de barrido del ámpula terminal (AT) y ducto deferente (DD) de *Penaeus vannamei* juvenil (peso corporal= 11,9 g). Asociada al ámpula y ducto aparece la glándula androgénica (GA), que se extiende desde la región proximal del ámpula hasta la región media del ducto deferente no diferenciado.

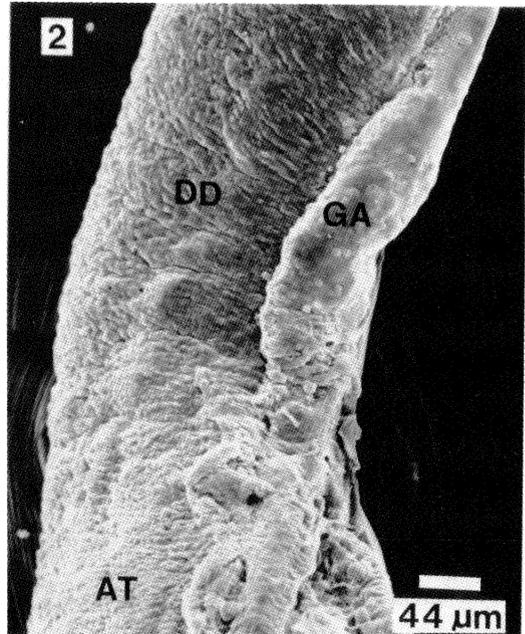


Fig. 2. Micrografía de barrido mostrando el detalle de la zona de unión entre el ámpula terminal (AT) y el ducto deferente (DD) de *Penaeus vannamei* juvenil. La glándula androgénica (GA) es un cordón celular y su mayor diámetro aparece en esta zona.

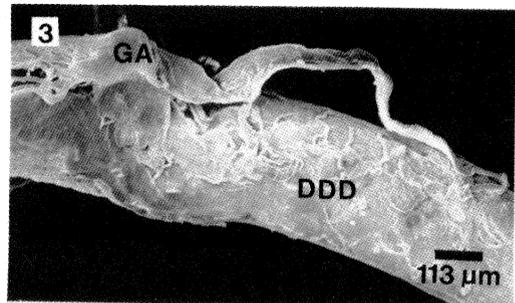


Fig. 3. Micrografía de barrido del ducto deferente distal (DDD) de *Penaeus stylirostris* adulto (peso corporal= 30 g). Se observa una sección de la glándula androgénica (GA).

hasta la zona distal del ducto medio descendente. Secciones ultrafinas transversales del cordón celular (Fig. 4) revelan por MET que la altura del cordón es de una célula de espesor y la anchura es de varias células.

Espermatogénesis: Las Figuras 5 y 6 muestran fases avanzadas del desarrollo de las espermátidas de *T. byrdi*. En los testículos, las espermátidas aparecen en estado sincronizado de

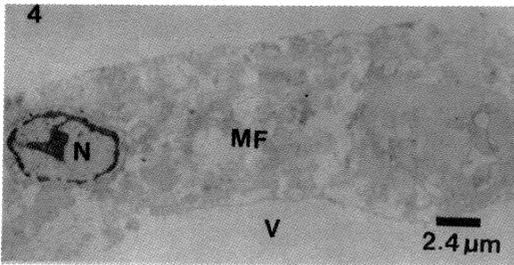


Fig. 4. Micrografía de transmisión de una sección transversal de la glándula androgénica (GA) de *Penaeus stylirostris* adulto. La sección transversal presenta pocas células, orientadas paralelamente a a superficie del ducto deferente distal, que se localiza hacia la parte ventral (V) de la micrografía. Las células aparecen inmersas en una matriz fibrosa (MF) de soporte. N: núcleo.

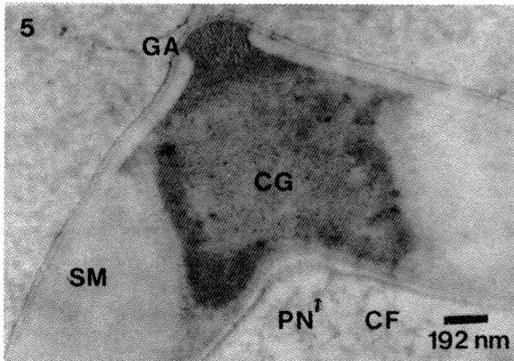


Fig. 5. Micrografía de transmisión de la sección anterior de una espermátida de testículo de *Trachypenaeus byrdi*. La cromatina fibrilar (CF) aparece separada del centro granular (CG) por una placa nuclear (PN). Lateralmente al centro granular se observan los sacos de membrana (SM) y en la región anterior aparece el gránulo anterior (GA), ambas secciones componentes del acrosoma.

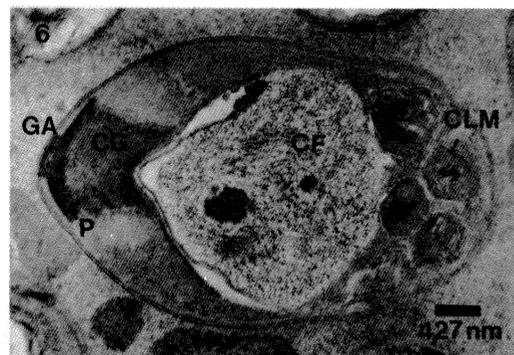


Figura 6. Micrografía de transmisión de una espermátida del ducto deferente distal de *Trachypenaeus byrdi*. El núcleo con cromatina fibrilar (CF) presenta cuerpos lamelares membranosos (CLM). Entre el gránulo anterior (GA) del acrosoma y el centro granular (CG) del subacrosoma se desarrolla una nueva región del subacrosoma, el platillo (P).

maduración (Fig. 5). Con base en las descripciones ultraestructurales de la espermatogénesis de *Sicyonia ingentis* (Shigekawa y Clark 1986), se identificaron regiones básicas de la espermátida. La cromatina aparece en estado fibrilar y el núcleo se orienta hacia la región posterior de la espermátida; la formación del acrosoma (sacos de membrana y gránulo anterior) y subacrosoma (centro granular) se inicia en la región anterior, correspondiendo a una espermátida 7 de *S. ingentis*. En el ducto deferente distal, las espermátidas aparecen con cuerpos lamelares membranosos y en el subacrosoma se distingue una nueva región, el platillo (Fig. 6). La polimerización de la espina no se observa en espermátidas del ducto distal ni de las ámpulas terminales.

Las Figuras 7, 8 y 9 presentan varias etapas de la maduración de espermátidas de *P. stylirostris*. En los testículos (Fig. 7), el desarrollo de las espermátidas es sincronizado; las espermátidas aparecen con cromatina en estado flocculento hacia la periferia del núcleo, la envoltura nuclear no aparece y el retículo endoplásmico rugoso aparece rodeando el núcleo. Esta descripción corresponde a un estado de espermátida 5 de *S. ingentis* (Shigekawa y Clark 1986); sin embargo, la morfología general de la espermátida es diferente. En el ducto deferente medio ascendente las espermátidas carecen de espina (Fig. 8) y en el ducto deferente medio descendente se observan espermátidas con polimerización gradual de la espina (Fig. 9).

Oogénesis: La Figura 10 muestra oocitos en fase previtelogénica (diámetro = 5 - 10 µm) de

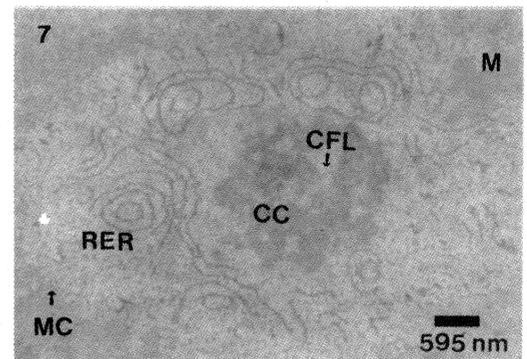


Figura 7. Micrografía de transmisión de una espermátida de testículo de *Penaeus stylirostris*. El retículo endoplásmico rugoso (RER) aparece orientado alrededor del núcleo, la cromatina se presenta en estado condensado (CC) y flocculenta (CFL), no existe membrana nuclear. M: mitocondria, MC: membrana celular.

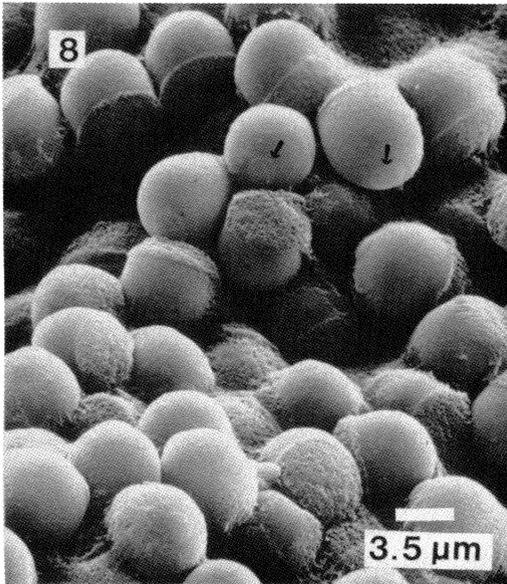


Figura 8. Micrografía de barrido de espermátidas del ducto deferente medio ascendente de *Penaeus stylirostris*. Se observan los primordios de espinas (flechas) en la zona anterior de las espermátidas.

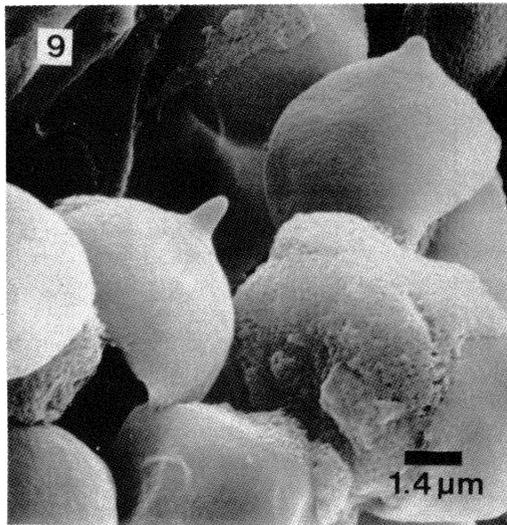


Figura 9. Micrografía de barrido de espermátidas del ducto deferente medio descendente de *Penaeus stylirostris*. Se observan espinas con diferente grado de polimerización.

T. byrdi. La proliferación del retículo endoplásmico rugoso y ribosomas indica que la célula se prepara para entrar en fase de síntesis proteica, específicamente glicoproteínas que formarán el vitelo primario. En esta fase previtelogénica no

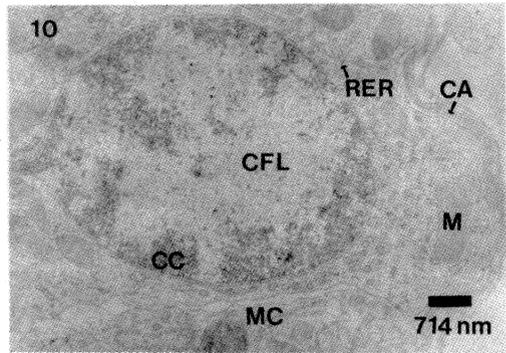


Fig. 10. Micrografía de transmisión de un oocito previtelogénico de *Trachypenaeus byrdi*. La cromatina se presenta en estado condensado (CC) en la periferia del núcleo y en estado floculento (CFL) hacia el centro. Numerosas mitocondrias (M) y retículo endoplásmico rugoso (RER) aparecen en el ooplasma, una fina capa acelular (CA) bordea los oocitos en este estado de desarrollo. MC: membrana celular.

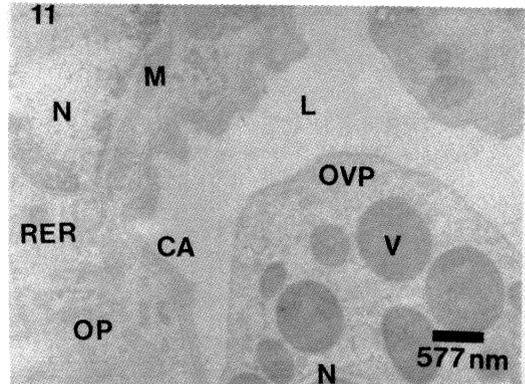


Fig. 11. Micrografía de transmisión de una sección de ovario de *Trachypenaeus byrdi*. Se observa el lumen (L) del ovario con oocitos en vitelogénesis primaria (OVP) y un oocito previtelogénico (OP) bordeado por una capa acelular (CA). M: mitocondria, N: núcleo, RER: retículo endoplásmico rugoso, V: glóbulo de vitelo.

aparecen células foliculares rodeando a cada oocito y una fina membrana de ca. 222 nm bordea el estrato de oocitos.

Los oocitos al inicio de la vitelogénesis primaria (diámetro = 6 - 10 μm) se caracterizan por una distribución homogénea de glóbulos de vitelo alrededor del núcleo. Estas observaciones indican que los oocitos maduran en el lumen del ovario; la periferia del lumen está bordeada por una fina capa acelular que separa oocitos previtelogénicos de oocitos vitelogénicos. Los oocitos al inicio de la vitelogénesis primaria carecen de un estrato periférico de células foliculares (Fig. 11).

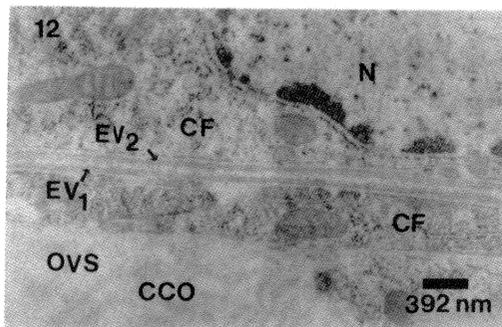


Fig. 12. Micrografía de transmisión de la periferia de un oocito en vitelogénesis secundaria (OVS) de *Trachypenaeus byrdi*. Se observa el oocito maduro con un estrato delgado de células foliculares (CF) y una envoltura vitelina (EV₁); al lado opuesto aparece otra envoltura vitelina (EV₂) y célula folicular de mayor tamaño, que corresponden a otro oocito. CCO: Cripta cortical; N: núcleo.

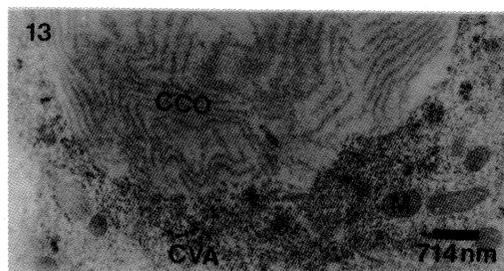


Fig. 13. Micrografía de transmisión de una sección interna de un oocito en vitelogénesis secundaria de *Trachypenaeus byrdi*. En el ooplasma aparece una cripta cortical (CCO), cisternas de vesículas de anillo (CVA) y mitocondrias (M). Las CVA son precursoras de la envoltura de eclosión y las criptas corticales contienen precursoras de la jalea.

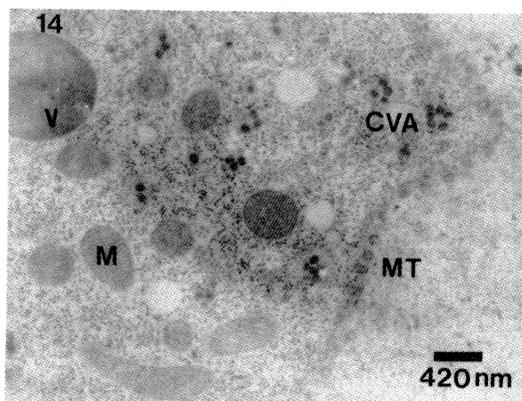


Fig. 14. Micrografía de transmisión de una sección de oocito en vitelogénesis secundaria de *Trachypenaeus byrdi*. Mitocondrias (M), cisternas de vesículas de anillo (CVA) y glóbulos de vitelo (V) aparecen limitados por una red de microtúbulos de 80 nm de diámetro.

Los oocitos en estado avanzado de vitelogénesis secundaria (Figs. 12, 13 y 14) presentan en la periferia un estrato simple de células foliculares (ancho = 0.5 - 1,0 μm) y una envoltura vitelina (ancho = 45 nm). Al lado opuesto de la envoltura vitelina aparece otra y una célula folicular de mayor tamaño (ancho = 2 μm) que rodea a otro oocito en estado más temprano de desarrollo (Fig. 12). En el ooplasma aparecen especializaciones: criptas corticales, que contienen precursoras de la jalea, que rodeará al huevo liberado al medio (Clark *et al.* 1980) y cisternas de vesículas de anillo, que contiene precursoras de la envoltura de eclosión (Pillai y Clark 1988). Es interesante señalar que el ooplasma del oocito maduro dispone de una red de microtúbulos (Fig. 14) que separa y posiblemente orienta la localización del vitelo, mitocondrias y cisternas de vesículas de anillo. El diámetro de los microtúbulos (80 nm) es mayor al diámetro normal de microtúbulos (24 nm, Junqueira *et al.* 1989).

El desove de la hembra con ovarios maduros fue inminente en horas de la noche del mismo día de su captura. Los huevos en estado de embrión de *T. byrdi* tienen un diámetro promedio de $305 \pm 19 \mu\text{m}$ y la larva nauplio I tiene una longitud total de $253 \pm 5 \mu\text{m}$.

DISCUSION

En forma general, el protocolo de fijación y procesamiento fue adecuado para preservar la estructura fina de los tejidos estudiados: testículos, ductos deferentes y ovarios.

La localización y descripción de la glándula androgénica en *P. vannamei* y *P. stylirostris* es a nuestro conocimiento el primer informe para camarones del género *Penaeus*. Esta glándula fue descubierta en *Orchestia gammarella* (Amphipoda) en 1954 y posteriormente otros crustáceos fueron evaluados (Charniaux-Cotton *et al.* 1966). La mayoría de las descripciones han sido hechas con anfípodos e isópodos y un número pequeño de decápodos aparecen en la literatura (Taketomi *et al.* 1990). Las descripciones anatómicas del sistema reproductor masculino de peneidos (King 1948, Talbot *et al.* 1989, Ro *et al.* 1990, Bauer y Cash 1991) y los estudios de glándulas androgénicas (Charniaux-Cotton *et al.* 1966, Sagi 1988, Taketomi *et al.* 1990) carecen de información específica sobre la glándula androgénica de *Penaeus*.

En *Lysmata seticaudata* (Decapoda: Natantia: Caridea) la glándula androgénica es una masa celular localizada en la parte terminal del ducto eyaculador (Charniaux-Cotton *et al.* 1966). En *Macrobrachium rosenbergii* (Decapoda: Natantia: Caridea) la glándula es una masa celular localizada en la parte proximal del ámpula terminal (Nagamine *et al.* 1980). La estructura de cordón celular extendiéndose a lo largo del ducto deferente de *P. vannamei* y *P. stylirostris* es diferente a las descripciones anteriores. Estudios más detallados sobre la ultraestructura de las células y la corroboración morfológica de su naturaleza secretora son necesarios para confirmar la identificación de este cordón celular como glándula androgénica.

Las observaciones ultraestructurales de la espermatogénesis indican que la polimerización de la espina ocurre en el ducto deferente medio descendente en la especie de télico abierto, *P. stylirostris*. Por el contrario, en *T. byrdi* (télico cerrado) la polimerización de la espina no parece ocurrir en el sistema reproductor masculino.

En *S. ingentis* (Shigekawa y Clark 1986) las espermátidas completan la polimerización de la espina y aparecen componentes del subacrosoma en el ducto deferente, en una región no especificada por los autores. En esta especie de télico cerrado, el subacrosoma experimenta cambios morfológicos en el télico de la hembra, durante su almacenamiento en los receptáculos seminales. Nuestras observaciones parecen indicar que *T. byrdi* completa la maduración del acrosoma (polimerización de la espina) y subacrosoma luego de la cópula, en el télico de la hembra.

La maduración completa de las espermátidas de *P. stylirostris* en el ducto deferente es concordante con su estrategia reproductiva, que requiere la transferencia de espermias maduras durante la cópula, para la pronta liberación y fertilización de huevos. Por el contrario, *T. byrdi* no parece completar la maduración de las espermátidas en el sistema reproductor masculino. Su estrategia reproductiva es diferente, permaneciendo el semen almacenado en los receptáculos seminales de la hembra mientras dura la maduración de los ovarios. Sin embargo, esto requiere de estudios más detallados.

La espermatogénesis en *P. stylirostris* y *T. byrdi* es sincronizada, mientras que en *S. ingentis* (Shigekawa y Clark 1986) no es sincronizada, presentando cada testículo las diferen-

tes fases de la espermatogénesis. La morfología ultraestructural de los estados observados de la espermatogénesis de *P. stylirostris* y *T. byrdi* es diferente a la descrita para *S. ingentis* (Shigekawa y Clark 1986).

Nuestras observaciones sobre ultraestructura de la oogénesis en *T. byrdi* contribuyen al conocimiento de este proceso en crustáceos. Los estudios realizados sobre ultraestructura del ovario (Adiyodi y Subramoniam 1983, Charniaux-Cotton 1985) y huevos (Clark *et al.* 1980, Pillai y Clark 1987, 1988) incluyen pocas especies de camarones peneidos.

La proliferación del retículo endoplásmico rugoso y ribosomas en oocitos previtelogénicos es una etapa importante para la activación de la vitelogénesis primaria. En esta fase los oocitos no son rodeados por células foliculares; al inicio de la vitelogénesis primaria, los oocitos se localizan en el lumen del ovario y aparecen libres, sin células foliculares a su alrededor, concordando con las observaciones de Tan-Fermin y Pudadera (1989) para *P. monodon*. Estos autores informan que oocitos primarios menores de 55 μm no presentan estrato de células foliculares. Adicionalmente, nuestras observaciones con microscopía electrónica sugieren que oocitos de 6 - 10 μm se encuentran en vitelogénesis primaria, contrario a lo informado para *P. monodon* (Tan-Fermin y Pudadera 1989) con microscopía de luz, en el sentido de que oocitos de 55 μm son previtelogénicos. Yano (1988), mediante microscopía de luz informa que oocitos menores de 88 μm , en *P. japonicus*, se encuentran en previtelogénesis. Estas aparentes contradicciones pueden deberse a diferencias entre especies o a que una mejor definición del proceso vitelogénico se logra con la microscopía electrónica.

Los oocitos en vitelogénesis secundaria presentan una cubierta de células foliculares, como se ha indicado para otros crustáceos (Charniaux-Cotton 1985). Las especializaciones observadas en oocitos maduros: criptas corticales y cisternas de vesículas de anillo, han sido informadas en huevos de *P. aztecus* (Clark *et al.* 1980) y de *S. ingentis* (Pillai y Clark 1988). Las criptas corticales son características de ovarios maduros de peneidos y son un indicador de desove inminente (Anderson *et al.* 1984). El tamaño de huevos desovados de *T. byrdi* (305 μm) es semejante al de otros peneidos, *P. duorarum* (230 - 330 μm , Gehring

1974), *P. monodon* (270 μm , Villaluz *et al.* 1969) y *P. vannamei* (262 μm , datos no publicados).

La red de microtúbulos observada en el ooplasma de oocitos maduros podría estar involucrada en el mecanismo celular para dar polaridad al huevo. Jagan y Zerbib (1984) describieron el desarrollo de microtúbulos de 150 nm en las células foliculares y su espacio extracelular de *Macrobrachium rosenbergii* y sugieren una función de transporte de vitelogenina. La red de microtúbulos intraoocito, en el presente estudio, no corresponde con las características señaladas por los autores anteriores.

AGRADECIMIENTOS

El autor desea expresar su sincero agradecimiento al personal de la UME, UCR y a JICA por la capacitación recibida en el campo de la microscopía electrónica. A la Lic. Sandra León, Decana de la FCEN, UNA por su apoyo; al proyecto: Pesquerías del camarón blanco (CONICIT - ECB, UNA) por la colaboración en la captura de especímenes. Al Biólogo Tito Aldave por su valiosa colaboración en el campo. A la Empresa ChomesMar S.A. por su apoyo en el suministro de animales de cultivo.

RESUMEN

Se describe la localización y ultraestructura de la glándula androgénica de los camarones de télico abierto, *Penaeus vannamei* y *P. stylirostris*. La glándula es un cordón celular que se extiende a lo largo del ducto deferente desde la región proximal del ápula terminal; sin embargo, la naturaleza secretora de esta estructura requiere confirmación. La espermatogénesis en *P. stylirostris* y *Trachypenaeus byrdi* (télico cerrado) es sincronizada y la morfología ultraestructural de los estados de espermatogénesis observados es diferente a la descrita para *Sicyonia ingentis*. Las espermátidas de *P. stylirostris* experimentan polimerización gradual de la espina en el ducto medio descendente y las de *T. byrdi* parecen completar su maduración en el télico de la hembra, luego de la cópula. Las observaciones ultraestructurales de la oogénesis en *T. byrdi* indican que oocitos de 5-10 μm están en previtelogénesis, separados de oocitos en viteloge-

nesis por una fina membrana. Al inicio de la vitelogénesis primaria los oocitos miden de 6-10 μm y carecen de células foliculares a su alrededor. Oocitos en vitelogénesis secundaria presentan un estrato delgado de células foliculares, envoltura vitelina, especializaciones internas como criptas corticales, cisternas de vesículas de anillo y red de microtúbulos.

REFERENCIAS

- Adiyodi, R. G. & T. Subramoniam. 1983. Arthropoda-Crustacea, p. 443-495. En K. G. Adiyodi & G. Adiyodi (eds.). Reproductive biology of invertebrates. Volumen 1: Oogenesis, oviposition, and oosorption. Wiley & Sons Ltd., New York.
- Anderson, S. L., E. S. Chang & W. H. Clark. 1984. Timing of postvitellogenic ovarian changes in the ridgeback prawn *Sicyonia ingentis* (Penaeidae) determined by ovarian biopsy. *Aquaculture* 42: 257-271.
- Bauer, R. T. & C. E. Cash. 1991. Spermatophore structure and anatomy of the ejaculatory duct in *Penaeus setiferus*, *P. duorarum*, and *P. aztecus* (Crustacea: Decapoda): homologies and functional significance. *Trans. Am. Microsc. Soc.* 110:144-162.
- Campos, J. A. 1984. Estudios sobre biología pesquera en el pacífico de Costa Rica: aplicación al manejo de recursos. EUNA, Heredia, Costa Rica. 88 p.
- Charniaux-Cotton, H. 1985. Vitellogenesis and its control in malacostracan crustacea. *Amer. Zool.* 25: 197-206.
- Charniaux-Cotton, H., C. Zerbib & J. J. Meusy. 1966. Monographie de la glande androgène des crustacés supérieurs. *Crustaceana* (Leiden) 10: 113-136.
- Clark, W. H., M. G. Kleve & A. I. Yudin. 1981. An acrosome reaction in natantian sperm. *J. Exp. Zool.* 218: 279-291.
- Clark, W. H., J. W. Lynn, A. I. Yudin & H. Persyn. 1980. Morphology of the cortical reaction in the eggs of *Penaeus aztecus*. *Biol. Bull.* 158: 175-186.
- Clark, W. H., A. I. Yudin, F. J. Griffin & K. Shigekawa. 1984. The control of gamete activation and fertilization in the marine penaeidae, *Sicyonia ingentis*, p. 459-472. En W. Engels (ed.). *Advances in invertebrate reproduction* 3. Elsevier, New York.
- Gehring, W. R. 1974. Maturational changes in the ovarian lipid spectrum of the pink shrimp, *Penaeus duorarum* Burkenroad. *Comp. Biochem. Physiol.* 49A: 511-524.
- Griffin, F. J., K. Shigekawa & W. H. Clark. 1988. Formation and structure of the acrosomal filament in the sperm of *Sicyonia ingentis*. *J. Exp. Zool.* 246: 94-102.

- Jugan, P. & C. Zerbib. 1984. Follicle cell tubular system in the prawn *Macrobrachium rosenbergii*: A route for exchange between haemolymph and vitellogenic oocytes? *Biol. Cell.* 51: 395-398.
- Junqueira, L. C., J. Carneiro & R. O. Kelley. 1989. Basic histology. Appleton & Lange, California. 514 p.
- King, J. E. 1948. A study of the reproductive organs of the common marine shrimp, *Penaeus setiferus* (Linnaeus). *Biol. Bull.* 94: 244-262.
- Lynn, J. W. & W. H. Clark. 1987. Physiological and biochemical investigation of the egg jelly release in *Penaeus aztecus*. *Biol. Bull.* 173: 451-460.
- MAG. 1984. Diagnóstico para un esquema de manejo pesquero. Ministerio de Agricultura y Ganadería, San José, Costa Rica. 101 p.
- Nagamine, C., A. W. Knight, A. Maggenti & G. Paxman. 1980. Effects of androgenic gland ablation on male primary and secondary sexual characteristics in the malaysian prawn, *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) (Decapoda, Palaemonidae), with first evidence of induced feminization in a nonhermaphroditic decapod. *Gen. Comp. Endocrinol.* 41: 423-441.
- Pillai, M. C. & W. H. Clark. 1987. Oocyte activation in the marine shrimp, *Sicyonia ingentis*. *J. Exp. Zool.* 244: 325-329.
- Pillai, M. C. & W. H. Clark. 1988. Hatching envelope formation in shrimp (*Sicyonia ingentis*) ova: origin and sequential exocytosis of cortical vesicles. *Tissue & Cell* 20: 941-952.
- Ro, S., P. Talbot, J. Leung-Trujillo & A. L. Lawrence. 1990. Structure and function of the vas deferens in the shrimp *Penaeus setiferus*: segments 1-3. *J. Crustacean Biol.* 10: 455-468.
- Sagi, A. 1988. The androgenic gland in crustacea -with emphasis on the cultured freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii*- a review. *Israeli J. Aquacult. (Bamidgeh)* 40: 107-112.
- Shigekawa, K. & W. H. Clark. 1986. Spermiogenesis in the marine shrimp, *Sicyonia ingentis*. *Develop. Growth and Differ.* 28: 95-112.
- Taketomi, Y., M. Murata & M. Miyawaki. 1990. Androgenic gland and secondary sexual characters in the crayfish *Procambarus clarkii*. *J. Crustacean Biol.* 10: 492-497.
- Talbot, P., D. Howard, J. Leung-Trujillo, T. W. Lee, W. Y. Li, H. Ro & A. L. Lawrence. 1989. Characterization of male reproductive tract degenerative syndrome in captive penaeid shrimp (*Penaeus setiferus*). *Aquaculture* 78: 365-377.
- Tan-Fermin, J. & R. Pudadera. 1989. Ovarian maturation stages of the wild giant tiger prawn, *Penaeus monodon* Fabricius. *Aquaculture* 77: 229-242.
- Villaluz, D. K., A. Villaluz, B. Ladrera, M. Sheik & A. Gonzaga. 1969. Reproduction, larval development and cultivation of sugpo (*Penaeus monodon* Fabricius). *Philipp. J. Sci.* 98: 205-236.
- Wyban, J. (ed.) 1992. Proceedings of the special session on shrimp farming. The World Aquaculture Society, Baton Rouge, Louisiana. 301 p.
- Yano, I. 1988. Oocyte development in the kuruma prawn *Penaeus japonicus*. *Mar. Biol.* 99: 547-553.