
**DESARROLLO Y MICROANATOMÍA DEL OVARIO DE *Mustelus schmitt*
(CHONDRICHTHYES, TRIAKIDAE) A TRAVÉS DEL CICLO REPRODUCTIVO**

**THE OVARY OF *Mustelus schmitti* (CHONDRICHTHYES, TRIAKIDAE): MICROANATOMY AND
DEVELOPMENT THROUGH THE REPRODUCTIVE CYCLE**

Elena Juana GALÍNDEZ¹; Juan Manuel PISCICELLI¹; Anahí WEHITT¹; Sabrina FUENTES¹; María Constanza DÍAZ
ANDRADE^{1,2} y Silvia ESTECONDO¹

1-Laboratorio de Histología Animal, Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, 8000, Argentina. 2-CONICET.

e-mail: galindez@criba.edu.ar

RESUMEN. En este trabajo se describe la evolución estructural del ovario de *Mustelus schmitti* (gatuso) a lo largo del ciclo reproductivo. Se consideraron 3 estadios madurativos macroscópicos y se analizaron la población folicular en cada uno de ellos y las características del estroma. En el ovario inmaduro (estadio I) sólo se encuentran los estadios iniciales de la foliculogénesis. En los individuos juveniles (estadio II) empiezan a apreciarse signos de atresia folicular y en la madurez sexual (estadios III) se reconocen además, folículos vitelados y cuerpos lúteos. Las ovogonias se encuentran en todas las etapas del desarrollo. Esta información es la primera, de carácter morfológico, referida al ovario del gatuso.

Palabras clave: microanatomía, ovario, *Mustelus Schmitti*.

ABSTRACT. This work is the first approach to the ovary microanatomy of *Mustelus schmitti* (gatuso) through their reproductive cycle, including the follicular population and the characteristics of the stroma. Three macroscopic stages of sexual maturity were considered. The ovaries of immature females show only the early phases of foliculogenesis. In young animals there are the first indications of follicular atresia and in mature ones all follicular stages are present as well as *corpora lutea*. The ovogonias are present through the entire reproductive cycle.

Keywords : microanatomy, ovary, *Mustelus schmitti*.

INTRODUCCIÓN

La importancia biológica y comercial de los peces cartilaginosos es indiscutible. Por un lado son los gnatostomados más antiguos que han perdurado exitosamente, con las implicaciones evolutivas que eso conlleva. Por otra parte, constituyen un recurso pesquero cuya captura mundial se ha incrementado exponencialmente, tanto en forma industrial como artesanal (1,2), lo que ha llevado a que algunas poblaciones disminuyeran su tamaño, incluso hasta el punto de la extinción (3). Esta situación pone en riesgo el estudio de la biología reproductiva de dichas especies en todos sus aspectos y esta información es crítica a la hora de elaborar medidas apropiadas de manejo de los *stocks* (4).

Los Condrictios comprenden a los tiburones, las rayas y las quimeras. Desde su aparición en el Paleozoico hasta la actualidad han sufrido pocos cambios morfofuncionales; sin embargo, las adaptaciones reproductivas contribuyeron al éxito del grupo (5,6). Dentro del clado existen especies ovíparas y vivíparas. Si bien la oviparidad es la forma de reproducción seguida por la mayoría de las rayas, las quimeras y algunos tiburones, la viviparidad pareciera ser el modelo reproductivo plesiomórfico en los gnatostomados (7,8) y es el patrón adoptado por la mayoría de los tiburones y los Myliobatiformes. En algunas especies vivíparas, los embriones crecen y se desarrollan utilizando solamente el vitelo acumulado en el huevo. Un ejemplo de este tipo de viviparidad lecitotrófica lo constituye *Scyliorhinus canicula* (9). En el otro extremo están aquellas especies que desarrollan

una placenta funcional análoga a la epiteliocorial de los mamíferos euterios, denominada placenta vitelina, que sustenta el crecimiento embrionario una vez agotado el soporte vitelino. *Mustelus canis* (10), *Prionace glauca* (11) y *Rhizoprionodon terraenovae* (6) son algunos ejemplos de especies con viviparidad matrotrofica. Entre estos extremos existen diversas variaciones del modelo matrotrofico, como son la adelfofagia o canibalismo uterino (*Carcharias taurus*), la oofagia (*Gollum attenuatus*), la presencia de análogos placentarios denominados *trophonemata*, típicos de los Myliobatiformes (12) y el matrotrofismo moderado sin placentación (*Mustelus antarcticus*) (13,14).

Si bien el amplio espectro de adaptaciones reproductivas de estas especies ha contribuido notablemente a su adaptación y supervivencia, también ha resultado en organismos que tienen un crecimiento lento, una madurez tardía y un bajo número de crías. Estas características hacen que las poblaciones afectadas por una intensa presión pesquera, tengan una recuperación muy lenta (15).

En la Argentina, el gatuso, *M. schmitti*, es el tiburón sobre el que se ejerce la mayor captura. Los datos existentes indican un incremento anual de la captura y tallas cada vez menores en los ejemplares (16). Esta información es la que ha permitido a la IUCN clasificar a *M. schmitti* como especie "en peligro". El gatuso es un pequeño tiburón endémico del Atlántico sudoccidental, cuya distribución se extiende desde Río de Janeiro (22° 27'S) hasta la Patagonia (47°45'S). Habita en aguas costeras y hasta los 140 m de profundidad y es de hábito bento-demersal (17). Es una especie de ciclo anual de entre 10 y 12 meses de

gestación, que pare entre 1 y 13 crías, con una talla al nacimiento de alrededor de 22 - 24 cm de largo total (18). Durante la gestación, cada uno de los embriones se aloja en un compartimiento uterino específico y si bien es aplacentario, el crecimiento embrionario y la evidencia histológica sugieren un cierto grado de matrotrofismo (14).

Pese a la importancia de los condriictos, la información no ecológica sobre su biología reproductiva y particularmente los conocimientos sobre la morfofisiología reproductiva, son escasos y están restringidos a unas pocas especies. El objetivo del presente trabajo es analizar la microanatomía ovárica del gatuso a lo largo de su ciclo de vida como un aporte más al conocimiento global sobre su biología reproductiva.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se trabajó con ejemplares provenientes de la zona interna del Estuario de Bahía Blanca (38°45' - 39°45' S; 61°30' - 62°30' W), obtenidos durante los meses de abril a noviembre de los años 2007 y 2008. La captura se realizó con línea de dos anzuelos para pesca variada, en estoa, y a profundidades no mayores de 10 m. Una vez a bordo, los animales se midieron, se sexaron y se sacrificaron inmediatamente por trauma craneal. A cada uno de ellos se le asignó un estadio de madurez en base a los criterios empleados habitualmente (19). El aparato genital de las hembras fue aislado y se realizaron observaciones sobre el grado de desarrollo de los ovarios, las glándulas oviducuales y los úteros. Se fijaron porciones de las gónadas en mezcla de Bouin en agua de mar y se

procesaron según técnicas histológicas de rutina. Se realizaron cortes de entre 4 y 6 micrómetros que se colorearon con hematoxilina-eosina y tricómico de Masson. Las observaciones y fotografía se realizaron con un microscopio Olympus BX 51 equipado con una cámara Olympus Camedia C-7070.

En la tabla 1 se resumen las características macroscópicas diferenciales de cada uno de los estadios madurativos de las hembras.

En los ejemplares de estadio I (inmaduros, Fig. 1) el ovario no se diferencia macroscópicamente. La glándula oviductal es un leve engrosamiento del oviducto anterior y el útero se presenta filiforme y transparente. Todo el espacio, que luego comprenderá el ovario en los ejemplares maduros, está ocupado por el órgano epigonal. El desarrollo ovárico comienza cranealmente y envolviendo el mismo se observa un epitelio simple plano ó cúbico con cilios cortos y escasos y un corion de conectivo relativamente denso. El inicio del desarrollo ovárico se evidencia por la presencia de folículos primordiales y primarios, escasos y profundos (Fig. 2) y numerosos nidos de ovogonias ubicados inmediatamente por debajo de la túnica albugínea (Fig. 3). Los folículos en formación están separados por tejido conectivo laxo vascularizado. Si bien el inicio del desarrollo se observa tanto en el lado derecho como en el izquierdo, el proceso sólo avanza en el lado izquierdo, resultando un solo ovario funcional en los animales maduros.

En las hembras en proceso de maduración (estadio II, Fig. 4), el ovario izquierdo comienza a diferenciarse macroscópicamente en la región craneal y se observa la presencia de folículos de distinto tamaño,

transparentes o blanquecinos. El órgano epigonal va retrayéndose hacia la zona caudal y en la región que comparte con el ovario está separado del tejido gonadal por un delgado lecho vascular (Fig. 5). La población folicular aumenta en número y grado de desarrollo pudiéndose apreciar nidos de ovogonias

(Fig. 5), folículos primordiales, primarios y secundarios, donde la capa folicular se torna alta y la zona pelúcida gruesa y continua (Fig. 6). En ningún caso hay indicios de vitelogénesis, pero si, se aprecian ambas tecas. En este estadio existe un importante número de folículos atrésicos (Fig. 7).

Estadio	Talla aproximada	Ovario	Org. epigonal	Folículos
I (inmaduros)	22 - 57 cm	Indiferenciado	Se extiende desde el último basibranquial hasta la glándula rectal	No se diferencian macroscópicamente
II (en maduración)	42 - 68 cm	Comienza a diferenciarse cranealmente	Comienza a retraerse hacia caudal	Pequeños, translúcidos o blanquecinos
III (maduros)	58 - 90 cm	Ocupa toda la zona craneal	Continúa retrayéndose caudalmente	De tamaños variados, translúcidos, blanquecinos y amarillos

Tabla 1. Resumen de las características macroscópicas utilizadas habitualmente para determinar el estadio de madurez sexual de las hembras de *M. schmitti*.

Los animales sexualmente maduros tienen un ovario grande que abarca totalmente la región craneal de la cavidad corporal en posición dorsal respecto del hígado (Fig. 8). El órgano epigonal se restringe a la zona media y caudal, extendiéndose hasta la glándula rectal. El epitelio ovárico es simple cúbico con numerosas cilias y existe evidencia de cavitaciones y repliegues basolaterales en las células epiteliales (Fig. 9). La túnica albugínea es más gruesa que en los

estadios anteriores y además de un entramado grueso de fibras colágenas, se observan células musculares lisas longitudinales aisladas (Fig. 9). La población folicular comprende todos los estadios siendo los más notorios por su tamaño los folículos vitelogénicos, que se reconocen, no sólo por la presencia de placas vitelinas, sino también por el adelgazamiento de la zona pelúcida y la disminución de la altura de las células foliculares (Fig. 10). El espacio entre los

folículos está ocupado por tejido conectivo sumamente laxo, con numerosos vasos de paredes delgadas y células mieloides ocasionales (Fig. 11). El tejido linfomieloide adyacente al ovario está separado por un delgado epitelio simple plano y, en algunas

ocasiones, un estrecho lecho vascular (Fig. 12). Además de la población folicular mencionada, se encuentran nidos de ovogonias (Fig. 13), folículos atrésicos (Fig. 14) y cuerpos lúteos (Fig. 15).

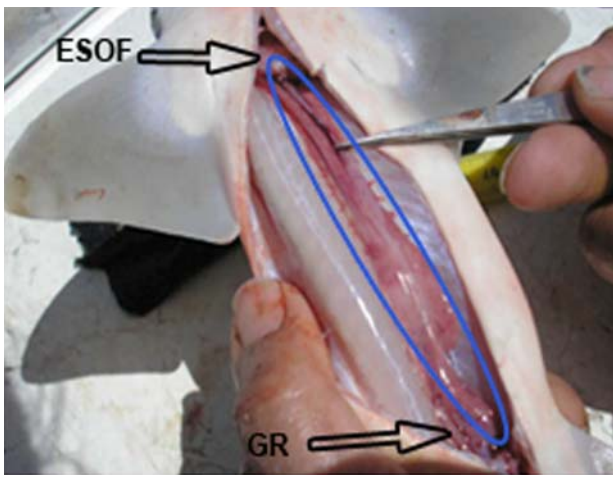


Figura 1. Vista general de la anatomía del sistema reproductor de una hembra estadio I. El óvalo marca el conjunto de órgano epigonal y ovario. GR: glándula rectal; Esóf: esófago.

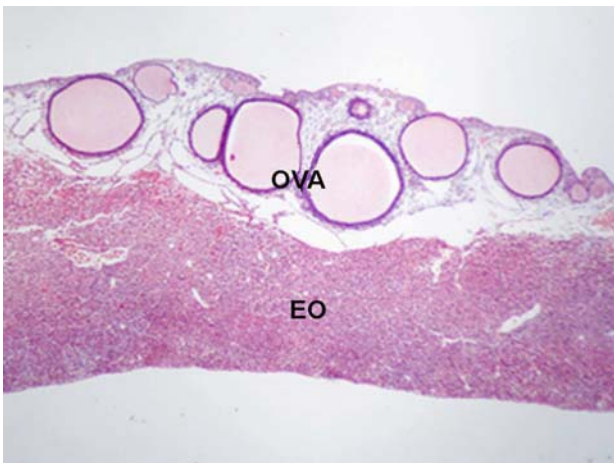


Figura 2. Baja magnificación del ovario en diferenciación en un ejemplar de estadio I. Nótese el ovario que comienza a diferenciarse (OVA) y su relación con el órgano epigonal (EO). Coloración: Hematoxilina-eosina.

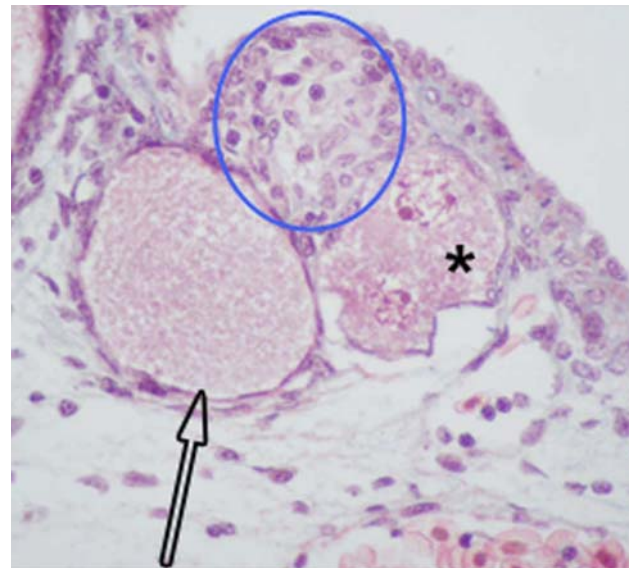


Figura 3. Epitelio ovárico y células germinales indiferenciadas (círculo), se aprecian también ovogonias en división (asterisco) y un folículo primordial temprano (flecha). Coloración: Hematoxilina-eosina.

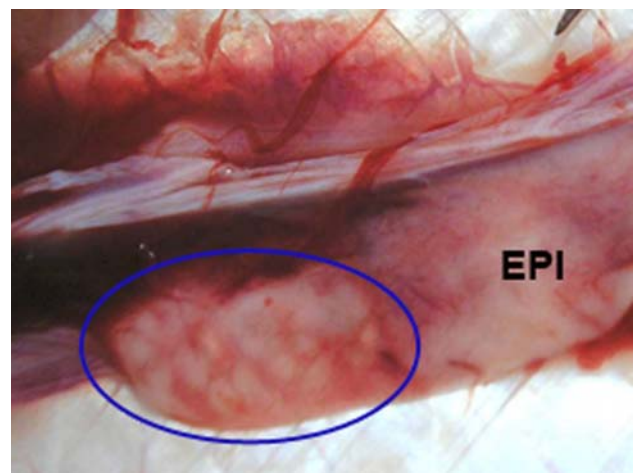


Figura 4. Vista general de la anatomía del ovario de una hembra estadio II. Se aprecia el desarrollo del ovario por la presencia de numerosos folículos blanquecinos y translúcidos (óvalo). EPI: Órgano epigonal

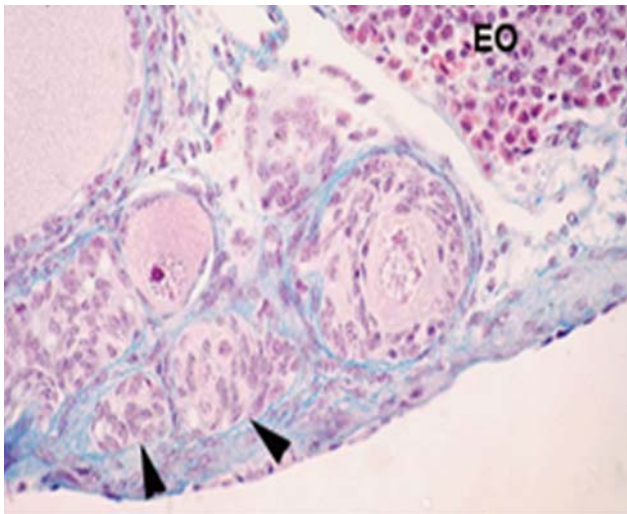


Figura 5. Estadios iniciales de la ovogénesis y la foliculogénesis en el ovario de una hembra estadio II. Se aprecian nidos de oogonias (punta de flecha), pequeños folículos primordiales reconocibles por el notorio nucléolo y el lecho vascular (flecha) que separa el ovario del órgano epigonal (EO). Coloración: Tricrómico de Masson.

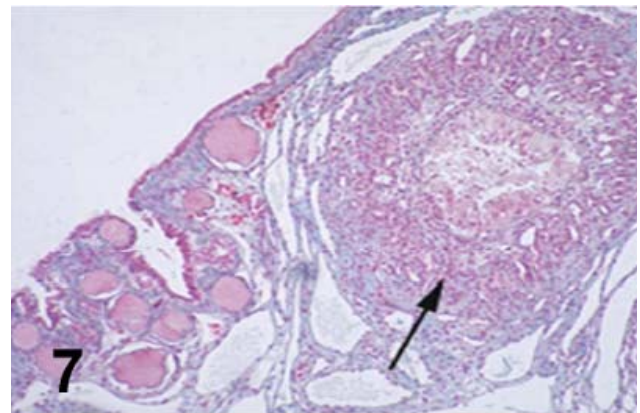


Figura 7. Folículo atrésico avanzado en una hembra estadio II (Flecha). Coloración: Tricrómico de Masson.

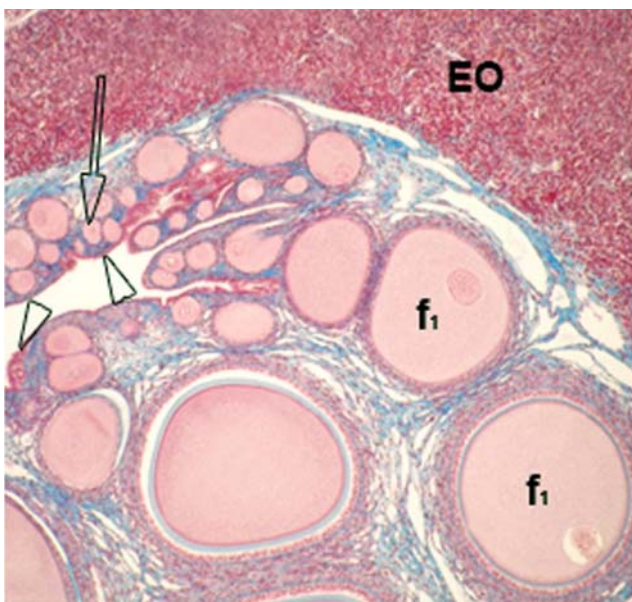


Figura 6. Ovario de una hembra estadio II. Se aprecian folículos en diferentes estadios de maduración así como los repliegues superficiales (cabeza de flecha). Nótese los numerosos folículos en distintos estadios madurativos: primordiales (flecha) y primarios (f_1); EO: órgano epigonal. Coloración: Tricrómico de Masson.

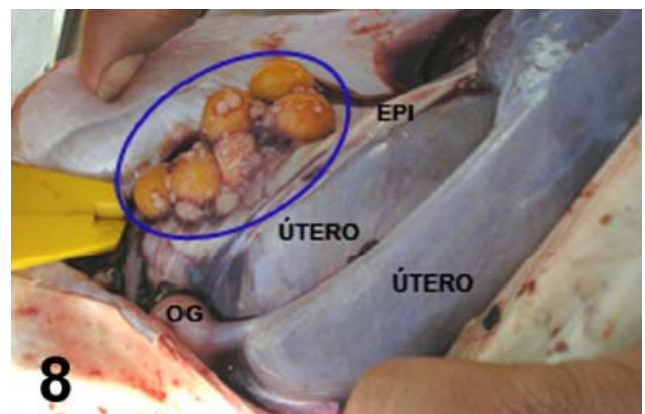


Figura 8. Vista general de la anatomía del ovario de una hembra estadio III, preñada. Se aprecia el desarrollo ovárico con múltiples folículos no vitelogénicos y grandes folículos con vitelo (óvalo). EPI: órgano epigonal, OG: glándula oviductal.

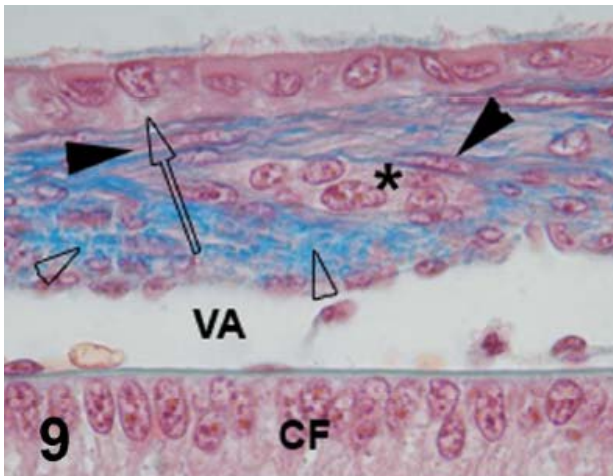


Figura 9. Detalle del epitelio ovárico ciliado en una hembra estadio III. Se observan los pliegues basolaterales (flecha), las fibras colágenas (punta de flecha delineada) y musculares lisas (punta de flecha negra) que conforman la túnica albugínea, un nido de oogonias (asterisco) y un desarrollado seno vascular (VA). Hacia abajo se observan las células foliculares (CF) de un folículo en desarrollo adyacente. Coloración: Tricrómico de Masson.

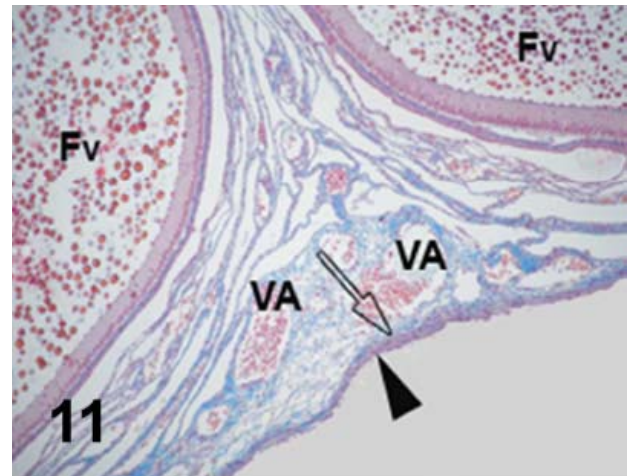


Figura 11. Magnificación media del ovario de una hembra sexualmente madura. Dominan la imagen dos folículos vitelogénicos cuyo citoplasma está ocupado por placas vitelinas (Fv) y el tejido conectivo vascularizado que hay entre ellos (VA). Punta de flecha: epitelio ovárico; flecha: albugínea. Coloración: Tricrómico de Masson.

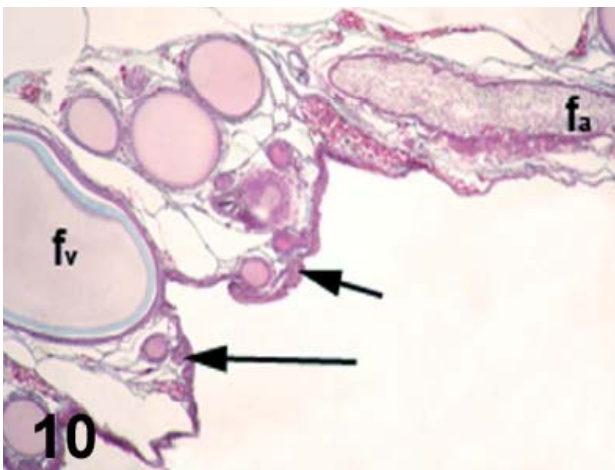


Figura 10. Baja magnificación del ovario de una hembra sexualmente madura. Se aprecian folículos primordiales por debajo del epitelio (flecha), folículos vitelogénicos en las primeras etapas (fv) y un folículo atrésico (fa). Coloración: Tricrómico de Masson.

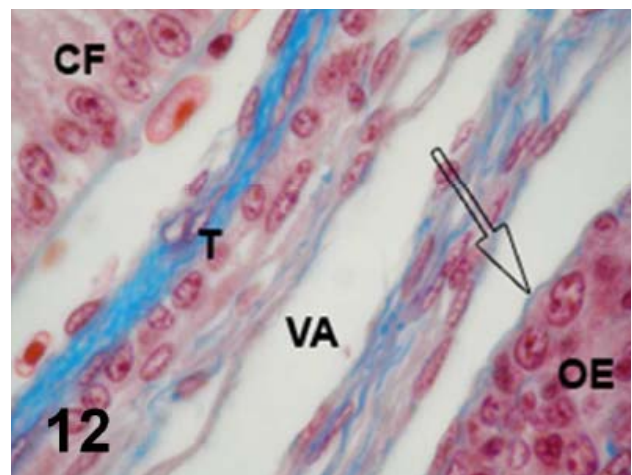


Figura 12. Alta magnificación de las cubiertas foliculares de un folículo vitelogénico, la flecha denota el delgado límite que separa el tejido mielóide del ovárico. CF: células foliculares; T: tecas; VA: vasculatura; OE: órgano epigonal. Coloración: Tricrómico de Masson.

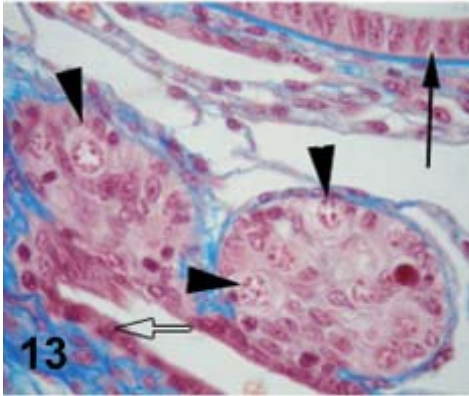


Figura 13. Nidos de oogonias (punta de flecha) en el ovario de un ejemplar estadio III. Flecha negra: folículo primario; flecha delineada: epitelio ovárico de un repliegue superficial. Coloración: Tricrómico de Masson.

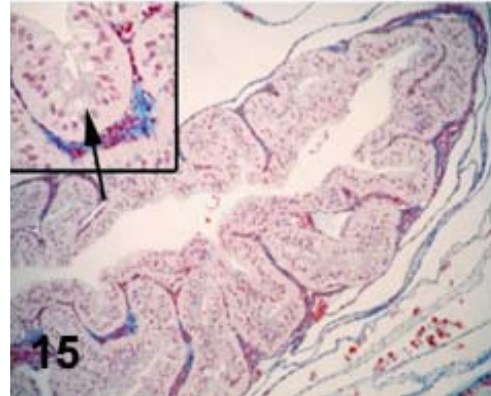


Figura 15. Cuerpo lúteo, en el inserto se aprecia el detalle de las células luteínicas. Coloración: Tricrómico de Masson.

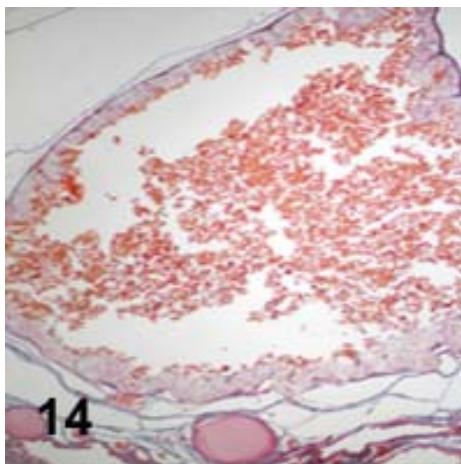


Figura 14. Folículo atrésico en una hembra estadio III. Coloración: Tricrómico de Masson.

DISCUSIÓN

La anatomía del tracto reproductor de *M. schmitti* concuerda en líneas generales con la de otras especies de tiburones vivíparos (20). La estructura ovárica del gatuso, en la que coexisten folículos en distintas etapas del desarrollo contenidos debajo de un epitelio

simple y una túnica albugínea bien desarrollada, se encuadra dentro del modelo de "ovario externo" y es típico de los miembros de las familias Carcharinidae y Sphirnididae (21). Asimismo, la asimetría ovárica es habitual en los tiburones vivíparos. En *M. schmitti* el ovario funcional es el izquierdo, a diferencia de lo observado en otros miembros del género (10,13). La asociación entre el ovario y el órgano epigonal está presente en todos los peces cartilagosos. Esta estructura es un órgano linfomieloide, exclusivo de los condrictios y especializado en la producción de granulocitos y linfocitos (22). Pese a su nombre, la posición del mismo varía entre las especies, pero siempre está en íntima asociación con la gónada, con quien guarda una relación inversa de desarrollo.

Los criterios de madurez sexual habitualmente utilizados en la determinación del estadio madurativo de las hembras, emplean observaciones macroscópicas que pueden realizarse fácilmente a bordo. Los criterios habituales adoptan como pauta primaria, la presencia o no de huevos visibles a ojo

desnudo y, de estarlo, el hecho de verse éstos vitelados (amarillos) o no (blanquecinos o translúcidos) (19,23). A ello se le suma, posteriormente, el grado de desarrollo del resto del tracto genital, permitiendo así la diferenciación de estadios intermedios. En las observaciones realizadas en este trabajo concuerdan la microscopía ovárica con la macroscopía, ya que en ninguno de los ejemplares categorizados como de estadio II se encontraron indicios de vitelogénesis. Este no es el caso de otros condriictios. En la raya *S. acuta*, se observó que en hembras en desarrollo, por debajo de la talla de primera madurez, había signos claros de vitelogénesis incipiente. Esto hace pensar que en esta raya, el compromiso con la actividad reproductiva se inicia antes de que se evidencie macroscópicamente, por lo que podría haber una subestimación del potencial reproductivo del recurso (24).

Durante la vida fetal, el tejido ovárico embrionario es invadido por células germinales primitivas provenientes del saco vitelino que posteriormente se dividirán y transformarán en ovogonias (20). Si bien en este trabajo no se analizaron embriones, en individuos inmaduros el ovario incipiente se caracteriza por la presencia de nidos de ovogonias, folículos primordiales y primarios. La presencia de células meióticas tempranas como las ovogonias observadas en todos los gatusos analizados, independientemente de su estadio de madurez sexual, no es frecuente. En algunas especies de condriictios, las ovogonias sólo se encuentran en embriones y neonatos y esto suele asociarse a un bajo potencial reproductivo (25,26). Contrariamente, *M. schmitti* exhibe nidos de ovogonias incluso en

hembras gestantes, lo cual podría indicar que la capacidad reproductiva de la especie no es tan limitada.

El ovario de las hembras en maduración (estadio II), constituye un estado de transición y como tal es difuso y continuo.

En los animales sexualmente maduros el ovario exhibe toda la gama de estadios foliculares siendo los folículos vitelados los de mayor tamaño. La foliculogénesis en los condriictios es similar, en líneas generales, a las de los demás vertebrados (27). En esta especie, la estratificación de la capa folicular sólo perdura hasta el inicio de la vitelogénesis, característica que es compartida por otras especies del género (13,27). Por el contrario, los Rájidos y Torpediniformes muestran estratificación e incluso la presencia de distintos tipos celulares foliculares que perduran hasta la ovulación (24,26). En esta etapa madurativa, el ovario de *M. schmitti* tiene una cantidad variable de cuerpos lúteos. Siendo el gatuso una especie vivípara con cierto grado de matrotrofismo (14), la presencia de dichas estructuras sería clave para sustentar la gestación. Existe evidencia de la función esteroidogénica de los cuerpos lúteos en condriictios (12). Las especies ovíparas los presentan en forma efímera, en tanto que en las especies vivíparas matrotroficas tienen una mayor permanencia (28).

Los folículos atrésicos resultan de la involución folicular en cualquier etapa de su desarrollo. En los condriictios la frecuencia de dicho proceso es alta (28) pero no existe ningún estudio cuantitativo del mismo. En los ejemplares analizados, la evidencia de atresia se presenta en hembras a partir del estadio II de

maduración y puede observarse en folículos en cualquier etapa de desarrollo. El mecanismo por el cual se desencadena este proceso en los peces cartilagosos es desconocido y algunos estudios indican que no existiría correlación aparente con los eventos reproductivos (28). Independientemente de los fenómenos de autocontrol de la viabilidad folicular, quizás la atresia podría contribuir a regular la frecuencia de la ovulación y a mantener constantes las cohortes foliculares durante el ciclo reproductivo.

El conocimiento de todas las facetas de la biología reproductiva en peces, es esencial para delinear políticas de manejo adecuadas y el género *Mustelus* presenta características que, bajo un manejo adecuado,

lo hacen susceptible de una explotación sustentable (16). Por otra parte, las observaciones aquí presentadas constituyen las primeras aproximaciones morfológicas sobre el ovario y su desarrollo en una especie de gran importancia económica para el país, así como sobre un miembro de un género problemático desde el punto de vista de la taxonomía y la sistemática (29).

AGRADECIMIENTOS

Se agradece la colaboración de la Prefectura Bahía Blanca en la realización de los muestreos. Trabajo subsidiado por SGCyT-UNS, PGI 24/B140.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Miranda L, Vooren C. (2003). Captura e esforço da pesca de elasmobrânquios demersais no sul do Brasil nos anos de 1975 a 1997. *Frente Marítimo*; 19(B):217-231.
2. Dulvy N, Ellis J, Goodwin N, Grant A, Reynolds J, Jennings S. (2004). Methods of assessing extinction risk in marine fishes. *Fish and Fisheries*; 5:255-276.
3. Baum J, Myers R, Kehler D, Worm B, Harley S, Doherty P. (2003). Collapse and conservation of shark populations in the northwest Atlantic. *Science*; 299:389-392.
4. Huveneers C, Walker T, Otway N, Harcourt R. (2007). Reproductive synchrony of three sympatric species of wobbegong shark (genus *Orectolobus*) in New South Wales, Australia: reproductive parameter estimates necessary for population modeling. *Mar. Freshwater Res.*; 58:765-777.
5. Wourms J. (1981). Viviparity: The maternal-fetal relationship in fishes. *Am. Zool.*; 21: 473-515.
6. Haines A, Flajnik M, Wourms J. (2006). Histology and immunology of the placenta in the Atlantic sharp nose shark, *Rhizoprionodon terraenovae*. *Placenta*; 27:1114-1123.
7. Musick J, Ellis J. (2005). Reproductive evolution of chondrichthyes. En *Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyes: sharks, rays and chimaeras*, Hamlett WC (ed.), Science Publishers, Enfield, USA, pp: 45-71.
8. Long J, Trinajstić K, Johanson Z. (2009). Devonian arthrodire embryos and the origin of internal fertilization in vertebrates. *Nature*; 457:1124-1127.
9. Henderson A, Casey A. (2001). Reproduction and growth in the lesser-spotted dogfish *Scyliorhinus canicula* (Elasmobranchii: Scyliorhinidae), from the west coast of Ireland. *Can. Biol. Mar.*; 42: 397-405.
10. TeWinkel LE. (1950). Notes on ovulation, ova and early development in the smooth dogfish, *Mustelus canis*. *Biol. Bull.*; 99:474-486.
11. Otake T, Mizue K. (1985). The fine structure of the placenta of the blue shark *Prionace glauca*. *Jap. J. Ichthyol.*; 32: 52-59.
12. Hamlett W. (2005). *Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyes: Sharks, batoids and chimaeras*. Science Publishers, Enfield, USA.
13. Storie M, Walker T, Laurenson L, Hamlett W. (2009). Gestational morphogenesis of the uterine epithelium of the gummy shark (*Mustelus antarcticus*). *J. Morphol.*; 270:319-369.
14. Galíndez EJ, Díaz Andrade MC, Moya AC, Estecondo S. (2010). Morphological changes in the pregnant uterus of the smooth hound dogfish *Mustelus schmitti* Springer, 1939 (Gatuzo) (Chondrichthyes, Triakidae). Microscopic study and phylogenetic reproductive implications, *Int. J. Morphol.*; 28:1003-1010.
15. Hoenig JM, Gruber SH. (1990). Life-story patterns in the elasmobranchs: implications for fisheries management. En *Elasmobranchs as living resources: advances in the biology, ecology, systematic, and the status of the fisheries*, Pratt HL, Gruber SH, Taniuchi, T (eds.), NOAA Tech. Rep. NMFS, USA, 90, pp. 1-16.
16. Cortés F, Massa A. (2006). Aspectos reproductivos del gatuzo (*Mustelus schmitti*), Inf. Tco. n°: 81. INIDEP, Mar del Plata, Argentina.
17. Oddone M, Paesch L, Norbis W. (2005). Reproductive biology and seasonal distribution of *Mustelus schmitti* (Elasmobranchii: Triakidae) in the Rio de La Plata oceanic front, south-western Atlantic. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*; 85:1193-1198.
18. Cousseau B, Perrotta R. (2000). *Peces marinos de Argentina: Biología, distribución, pesca*. INIDEP, Mar del Plata, Argentina.
19. Baccini JM, Chiamonte GE. (2002). Biología de la raya *Psammodon extenta* (Garman, 1913) (Batoidea: Rajidae). *Rev. Chilena Hist. Nat.*; 75:179-188.
20. McMillan D. (2007). *Fish histology. Female reproductive system*. Springer, The Netherlands.
21. Pratt Jr. HL. (1988). Elasmobranch gonad structure: a description and survey. *Copeia*; 1988:719-729.
22. Galíndez EJ, Aggío MC. (2002). The granulopoietic organs of the narrow nose smooth hound *Mustelus schmitti* (Chondrichthyes Triakidae). A light and electron microscopic study. *Rev. Chil. Anat.*; 20:49-54.
23. Stehmann M. (2002). Proposal of maturity stages scale for oviparous and viviparous cartilaginous fishes (Pisces, Chondrichthyes). *Arch. Fishery Mar. Res.*; 50:23-482.
24. Díaz Andrade MC, Galíndez EJ, Estecondo S. (2009). The ovary of the big nose fanskate *Sympterygia acuta* Garman, 1877 (Chondrichthyes, Rajidae) in the Bahía Blanca estuary, Argentina: morphology and reproductive features. *Braz. J. Biol.*; 69: 405-413.
25. Koob TJ, Callard IP. (1991). Reproduction in female elasmobranchs. En *Comparative physiology*, Kinne, RKH. (ed.), Karger, Basel, Switzerland, pp: 155-209.
26. Prisco M, Ricchiari L, Andreuccetti P. (2001). An Ultrastructural study of germ cells during ovarian differentiation in *Torpedo marmorata*. *Anat. Rec.*; 263:239-247.
27. Guraya SS. (1978). Maturation of the follicular wall of nonmammalian vertebrates. En *The vertebrate ovary: comparative biology and evolution*, Jones RE (ed.), Plenum Press, London, England, pp. 261-329.
28. Hamlett WC, Koob TJ. (1999). Female reproductive system. En *Sharks, skates and rays: the biology of elasmobranch fishes*. Hamlett WC (ed.). The John Hopkins Univ. Press, Baltimore, USA, pp. 398-443.
29. López J, Ryburn J, Fredigo O, Naylor G. (2006). Phylogeny of sharks of the family Triakidae (Carchariniformes) and its implications for the evolution of carchariniform placental viviparity. *Molec. Phylog. Evol.*; 40:50-60.