

Ultraestructura de las láminas anilladas en oocitos de Hemidiaptomus  
roubaui (Copepoda, Calanoida)

E. Ribes

Dpt. Morfologia Microscòpica. Fac. Biologia. Universitat de Barcelona.  
Avda. Diagonal, 637-647. 08028 Barcelona. Spain.

Abstract

Ultrastructure of the annulate lamellae in oocytes of Hemidiaptomus  
roubaui (Copepoda, Calanoida).

In the oocytes of H. roubaui, preferably during the phases of pre-vitelogenesis and primary vitelogenesis, a series of annulate lamellae appear in the cytoplasm constituted by groups of from 2 to 11 flat sacules which are slightly curved, always smooth, and arranged parallelly one on top of the other.

The ringed laminae are normally to be found in the area around the nucleus in the oocytes during previtelogenesis, and migrate towards the central area of the cytoplasm and even reach the cortical area of same as vitelogenesis proceeds.

The sacules vary in length (2  $\mu\text{m}$  on average) and have an average width of 45 nm. Each sacule is separated from its neighbour by a quite regular space, 85 nm in width. These sacules periodically present areas at intervals of around 100 to 200 nm in which the membranes collapse and form interruptions 50 nm in diameter with an octagonal shape.

The pairs of membranes of the sacules frequently present some vesicle-like dilatations at their distal end which are very similar to the vesicles of the endoplasmic reticulum precursors to type I yolk.

Introducción

En el citoplasma y en el núcleo de células germinales en desarrollo de muchas especies de organismos, se han observado unas estructuras formadas por múltiples capas de sáculos membranosos con una morfología que recuerda enormemente a la de la envoltura nuclear. Estas estructuras denominadas "láminas anilladas" (1) (SWIFT, 1956), tienen complejos de poro que morfológicamente son idénticos a los poros de la envoltura nuclear.

Las primeras observaciones llevadas a cabo sobre tales estructuras se realizaron en células germinales femeninas. McCULLOCH (1952), estudiando los oocitos y el huevo fecundado de Arbacia, describe a las láminas anilladas como "elementos fibrilares en disposición paralela". En 1955 AFZELIUS las describe como fragmentos de envoltura nuclear, en oocitos de diversas especies de erizos de mar, dándoles el nombre de "cisternae fenestratae". KEMP (1956) observa formaciones similares en los

oocitos de Rana. REBHUN (1956) las denomina "periodic lamellae" al describirlas en oocitos de Spisula y Otala. SWIFT (1956) al observarlas en el páncreas del anfibio Ambystoma, en espermátidas de rata y en oocitos de Otala y Spisula, denomina a dichas estructuras "annulate lamellae".

(1) La denominación de "annulate lamellae" (láminas anilladas) es la más utilizada en los trabajos recientes, si bien se han usado otros términos para referirse a estas estructuras, tales como:

"cisternae fenestratae"	(PALADE, 1955; SCHULZ, 1957).
"fenestrated membranes"	(WESSEL & BERNHARD, 1957)
"fenestrated lamellae"	(PASTEELS et al., 1958)
"secondary membranes"	(MERRIAM, 1959)
"periodic lamellae"	(REBHUN, 1961)
"pitted membranes"	(BALINSKY & DEVIS, 1963)

Durante estos últimos veinticuatro años, han ido apareciendo un buen número de artículos sobre la presencia, morfología, distribución y función de las láminas anilladas en células germinales de muy diversas especies, tanto en invertebrados como en vertebrados (KESSEL, 1968d y 1983b; BRUSLÉ (1971 y 1972). Concretamente en los crustáceos se han descrito láminas anilladas en un número reducido de especies: Artemia (ANTEUNIS, 1964); Orchestia gammarella (MEUSY, 1968) y Streptocephalus torvicornis (GARREAU DE LOUBRESSE, 1970).

Se han observado de forma esporádica, láminas anilladas en el citoplasma de varios tipos de células somáticas: DALTON & FELIX (1954), las describen en las células epiteliales del epídimo de ratón; HERNBON (1964) en las células de Purkinje del cerebelo de animales sometidos a un estado de anoxia; ANCLA & DE BRUX (1965) las encuentran en células del epitelio bronquial; BEAULATON (1968) en células secretoras de la glándula protorácica del gusano de seda; BUCANA et al. (1971) en células de la glándula pineal. Se han observado también láminas anilladas en varios tipos de células cancerígenas (WESSEL & BERNHARD, 1957; EPSTEIN, 1957; ROBERTS et al., 1970; AINSWORTH et al., 1976; ...). Todos los tipos celulares en que se han observado láminas anilladas tienen un común denominador, el de presentar una elevada actividad metabólica.

También se han descrito láminas anilladas en diversos grupos de

protozoos como los foraminíferos y radiolarios (FEBVRE-CHEVALLIER & LECHER, 1971) y los peridínidos (GREUET, 1973).

### Material y métodos

Hemidiaptomus roubaui es un copépodo calanoide planctónico de agua dulce, que vive en aguas temporales, generalmente limpias y poco mineralizadas. Los ejemplares utilizados para este estudio proceden de los Estanys de Capmany (Girona), que se encuentran sobre pizarras y esquistos.

Para el estudio al microscopio electrónico se fijaron animales fragmentados o se hizo la disección del aparato reproductor de los mismos; operación que se realizó en el mismo líquido de fijación.

Como método de fijación se utilizó el de la "fijación doble", o sea una previa fijación con una mezcla de paraformaldehído-glutaraldehído (KARNOVSKY, 1965) tamponada con fosfato 0.2 M (ph 7.4) a 4°C durante 3 h. Después de un lavado con tampón fosfato 0.2 M se procedió a una post-fijación de 1 h con tetraóxido de osmio al 2 % en el mismo tampón y a temperatura ambiente. Tras una deshidratación progresiva con etanol y utilizando el óxido de propileno como líquido intermediario, se procedió a la inclusión en resina spurr (1969). Los cortes ultrafinos se contrastaron con acetato de uranilo y citrato de plomo (REYNOLDS, 1963), siendo observados en un microscopio electrónico PHILIPS CM-200 del Servei de Microscòpia Electrònica de la Universitat de Barcelona.

### Observaciones

En los oocitos de H. roubaui, preferentemente durante las fases de previtelogénesis y vitelogénesis primaria, aparecen en el citoplasma láminas anilladas constituidas por grupos de sáculos aplanados y ligeramente arqueados, siempre lisos, dispuestos paralelamente unos encima de los otros. De 2 a 11 es el número habitual de sáculos que se disponen paralelamente en la formación de las láminas anilladas.

Las láminas anilladas se hallan en las proximidades del núcleo en los oocitos en previtelogénesis, desplazándose hacia la zona media del citoplasma e incluso alcanzando la zona cortical del mismo (ectoplasma) a medida que avanza el proceso de la vitelogénesis (Figs. 1, 2, 3).

Los sáculos que constituyen las láminas anilladas tienen una longitud variable (2  $\mu$ m por término medio) y una anchura media de 45 nm (Figs. 1,4). Cada unidad laminar (sáculo) está separada de la contigua

por un espacio muy regular de 85 nm de anchura. Estos sáculos periódicamente a intervalos del orden de los 100 a 200 nm zonas en que las membranas se colapsan y forman poros o interrupciones de 50 nm de diámetro con un perfil octogonal (Fig. 5). En el interior de los poros se aprecia un material electrodensito similar al que se halla en las estrechas franjas de citoplasma situadas entre los sáculos. El perfil octogonal que adoptan los poros presentes en las láminas anilladas y la textura del material osmiófilo, denso a los electrones, contenido en el interior de los mismos, recuerda respectivamente a los poros y a los anillos del poro de la envoltura nuclear (Figs. 2, 4, 5).

Los pares de membranas de los sáculos muestran frecuentemente en su extremo distal, unas dilataciones, a modo de vesículas que tienen un gran parecido a las vesículas de retículo endoplasmático precursoras del vitelo tipo I (Figs. 2, 4, 5, 6). El contenido de las dilataciones distales de las láminas anilladas: material fibroso y gránulos electrodensos de 35-45 nm de diámetro, es semejante al de las vesículas endoplasmáticas presentes en el citoplasma de los oocitos en vitelogenénesis (Fig. 2).

Teniendo en cuenta la similitud estructural existente entre las láminas anilladas y la envoltura nuclear, así como su proximidad espacial, se puede formular la hipótesis de que las láminas anilladas se originan a partir de la envoltura nuclear, aunque no se ha observado hasta el presente la existencia de protusiones o evaginaciones de la envoltura nuclear que llegado el momento se colapsarían por su base, dejando en libertad en el citoplasma un fragmento de membrana nuclear. (Fig. 3).

### Discusión

Los sáculos que forman las láminas anilladas pueden estar apilados formando grupos de un número variable de unidades laminares, que oscila de 2 a 11 en H. roubaui hasta 30 ó 40 unidades en otras especies. Cada unidad está separada de la contigua por un espacio bastante regular de varias decenas de nm de anchura. La variabilidad entre los grupos o apilamiento de láminas anilladas no es debida sólo a diferencias cuantitativas en el número de sáculos apilados, sino también a otros aspectos como la configuración rectilínea o circular que adoptan los sáculos, presencia o ausencia de continuidad terminal con el retículo

endoplasmático, formación de vesículas terminales, presencia de ribosomas en sus superficies, o bien la posible localización de material electrodensito entre los sáculos.

#### Situación de las láminas anilladas

En H. roubaui, las láminas anilladas se sitúan frecuentemente en el citoplasma a una cierta distancia del núcleo, sin presentar una visible continuidad con la envoltura nuclear, y a medida que avanza la vitelogenénesis se van desplazando hacia una zona más cortical del citoplasma. En otras especies las láminas anilladas ocupan una posición yuxtannuclear y la envoltura nuclear forma el sáculo más interno del grupo de unidades laminares; también pueden hallarse en el interior del nucleoplasma junto a la envoltura nuclear (KESSEL, 1965, 1968b, 1983a; OLLERICH & CARLSSON, 1970; GARREAU DE LOUBRESSE, 1970; GULYAS, 1971; BILINSKY & KLAG, 1985) siendo esta última situación la menos frecuente.

#### Composición de las láminas anilladas

Las pruebas citoquímicas revelan que estas estructuras contienen ARN en altas concentraciones. REBHUN (1956, 1961), SWIFT (1956) y RUTHMANN (1958) fueron de los primeros en señalar la basofilia de las láminas anilladas y sugerir la presencia de ARN.

Otras técnicas consistentes en poner de manifiesto la actividad enzimática en cortes ultrafinos, revelan la existencia de una elevada actividad ATP-asa asociada a los poros de las láminas anilladas (SCHEER & FRANKE, 1969). DVOROK et al., (1975) al estudiar citoquímicamente el huevo de rata encuentra en sus láminas anilladas una elevada cantidad de proteínas y escasa cantidad de ARN que considera ribosomas.

SMITH & BERLIN (1977), mediante digestión enzimática con proteínas, pone de manifiesto la presencia de proteínas en el material interlaminar. GWYNN et al. (1971) encontraron incorporación de timidina tritiada en las láminas anilladas del oocito de un serpúlido, mientras que SÖDERSTRÖM (1981) no encuentra marcaje significativo en tales estructuras al ser cultivadas en presencia de uridina H3 y en aminoácidos marcados.

El componente ARN está aparentemente localizado en el material denso del interior de los poros y en el material electrodensito que habitualmente acompaña a las láminas anilladas y que incluso en algunos casos, parece estar relacionado con la formación y desarrollo de estas estructuras.

En el caso de H. roubaui se observa un material electrodensito de textura parecida al del "nuage" en el interior de los poros de las láminas anilladas y en las franjas de citoplasma situadas entre los saculos laminares de dichas estructuras

#### Origen de las láminas anilladas

Mientras una mayoría de autores opinan que las láminas anilladas se forman a partir de la envoltura nuclear (SWIFT, 1956; KESSEL, 1963, 1964; HSU, 1967; DURFORT, 1973, 1974), otros autores consideran que su formación está relacionada con estructuras citoplasmáticas de tipo vesicular, tales como retículo endoplasmático rugoso y liso, vesículas del complejo de Golgi: DHAINAUT (1973a), SCHEER & FRANKE (1972), CARDOSO (1974), DURFORT (1976b) suponen un posible origen de las láminas anilladas a partir del retículo endoplasmático rugoso; en cambio otros autores como GREUET (1973) abogan por un origen a partir del retículo endoplasmático liso. MAUL (1970) sugiere que las láminas anilladas proceden del complejo de Golgi en células de melanomas humanos.

Por último, en otros estudios DHAINAUT & RICHARD (1972), GULYAS (1971), KESSEL (1968a, c, 1983b), KESSEL & BEAMS (1969) creen que un material electrodensito de textura parecida al del "cemento intermitocondrial" o al "nuage" sería el responsable de inducir la diferenciación de láminas anilladas a partir del retículo endoplasmático.

En los oocitos de H. roubaui no se han obtenido hasta el presente imágenes que nos permitan formular una hipótesis razonada sobre el posible origen de estas estructuras laminares. No obstante, dada la similitud estructural existente entre las láminas anilladas y la envoltura nuclear, así como su proximidad espacial, puede existir una estrecha relación de filiación entre ambas estructuras.

#### Función de las láminas anilladas

Respecto a la función de las láminas anilladas, durante estos últimos años se han formulado varias hipótesis, que se citan a continuación.

1. Intercambio de material entre el núcleo y el citoplasma a través de las láminas anilladas. Esta hipótesis está sostenida por el hecho de que los poros de la envoltura nuclear se consideran como una modificación que permite la transferencia de grandes complejos moleculares entre el núcleo y el citoplasma. En contra, estas lá-

minas no parecen ser el vehículo adecuado para la transferencia de ribonucleoproteínas del núcleo al citoplasma, dado que sólo se detecta la presencia de ARN una vez formados los complejos de poro. Esta diferenciación tiene lugar según KESSEL en el citoplasma, algún tiempo después de la separación de los sáculos en desarrollo de la envoltura nuclear.

2. Formación de la envoltura nuclear. Esta hipótesis está apoyada por las observaciones de HU (1971) en células B 16 de Melanoma y de SPINDLER & HEMLEBEN (1982) en gametos de una especie de foraminífero.
3. Biogénesis mitocondrial. BABBAGE & KING (1970) observan láminas anilladas en la periferia del huevo de Spirorbis relacionándolas con procesos de génesis mitocondrial. La contribución de las láminas anilladas a la formación de "cemento" intermitocondrial en los ciprínidos propuesta por varios autores es otro dato que apoya la biogénesis mitocondrial a partir de láminas anilladas.
4. Producción de esteroides. NAGANO (1966) sugirió que las láminas anilladas podrían participar en la producción de esteroides en células de Sertoli.
5. Síntesis de enzimas específicos. BENZO (1972) observa que en células hepáticas de embrión de pollo las láminas anilladas parecen estar implicadas en la elaboración del enzima microsomal UDP-glucuroniltransferasa.
6. Síntesis y polimerización de la tubulina. KRISHAN et al. (1968); DEBRABANDER & BORGES, (1975); CHEMNITZ et al., (1977); SHIMADA & NOBUO, (1982); KESSEL & KATOW, (1984).  
Uno de los primeros trabajos que apoyan esta hipótesis es el de DEBRABANDER & BORGES (1975), quienes al estudiar cultivos de células con antitubulina observaron cómo se incrementaba el desarrollo de las láminas anilladas, sugiriendo que estas estructuras podrían ser lugares de síntesis y polimerización de tubulina. Esta función ya había sido propuesta por FRANKE et al., (1972) y por DALES et al., (1973) para los poros de la envoltura nuclear.
7. Procesado y activación del material informacional almacenado en los cuerpos fibrogranulares, "fibrogranular bodies" (KESSEL & BEAMS, 1969; KESSEL, 1981). Según estos autores, las láminas anilladas serían "centros metabólicos" muy activos, que proveerían de material

informativa ("informational ARN-protein material") al retículo endoplasmático para la vía de la biosíntesis de proteínas específicamente necesarias en ciertos momentos de la diferenciación y crecimiento del oocito.

Para WISCHITZER (1970a) las láminas anilladas serían la respuesta morfológica a una elevada concentración de proteínas en el citoplasma.

8. Procesado y ensamblaje de polirribosomas funcionales (KESSEL, 1981 b).
9. Síntesis de las plaquetas vitelinas. En los oocitos de H. roubaui las láminas anilladas aparecen fundamentalmente en la fase de previtelogénesis, así como durante la vitelogénesis primaria, y morfológicamente se caracterizan por presentar a nivel de las zonas distales de los sáculos unas dilataciones, a modo de vesículas, llenas de un contenido filamentososo y gránulos electrodensos de gran similitud morfológica con el contenido de las vesículas endoplasmáticas precursoras del vitelo tipo I. Todo ello hace suponer que las láminas anilladas pueden desempeñar un importante papel en la síntesis y empaquetamiento del vitelo proteico. La participación de las láminas anilladas en la vitelogénesis oocitaria ha sido considerada también por otros autores: BALINSKY & DEVIS (1963), SENTEIN & HUMEAU (1966), DURFORT (1973) y en la síntesis de ciertas proteínas durante el curso de la embriogénesis (ANDERSON, 1969).

#### Conclusiones

- En H. roubaui las láminas anilladas aparecen fundamentalmente en las fases de previtelogénesis y vitelogénesis primaria, situándose en el citoplasma a una cierta distancia del núcleo.
- Los sáculos que forman las láminas anilladas están apilados formando grupos de un número variable de unidades laminares, que oscila de 2 a 11. Morfológicamente los sáculos en H. roubaui se caracterizan por presentar a nivel de las zonas distales unas dilataciones a modo de vesículas, llenas de un contenido filamentososo y gránulos electrodensos de gran similitud morfológica con el contenido de las vacuolas endoplasmáticas precursoras del vitelo tipo I.
- Las láminas anilladas desempeñan un importante papel en la síntesis



y empaquetamiento del vitelo proteico endógeno.

### Bibliografía

- AFZELIUS B.A. (1955). The ultrastructure of the nuclear membrane of the sea urchin oocyte as studied with the electron microscope. Exp. Cell. Res. 8, 147-158.
- AINSWORTH A., CLARK W., MASTRAGNDO M. & CONGER K. (1976). Cancer 37, 1928-1936.
- ANCLA M. & DE BRUX J. (1965). Occurrence of intranuclear tubular structures in the human endometrium during the secretory phase, and of annulate lamellae in human hyperestrogenic states. Obstet. Gynecol. N.Y. 26, 23-33.
- ANDERSON E. (1969). Oocyte-follicle cell differentiation in two species of Amphineurans (Mollusca), Mopalia muscosa and Chaetopleura apiculata. J. Morph. 129, 89-126.
- ANTEUNIS A. (1964). Les membranes annelées dans l'oeuf d'Artemia salina. Étude de microscopie électronique. Bull. Assoc. Anatomistes, 49th Reunion, Madrid. 168.
- BABBAGE P.C. & KING P.E. (1970). Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat. 107, 15-22.
- BALINSKY B.I. & DEVIS R.J. (1963). Origin and differentiation of cytoplasmic structures in the oocytes of Xenopus laevis. Acta embr. et Morph. Exp. 6, 55-108.
- BEAULATON J. (1968). Modifications ultrastructurales des cellules sécrétrices de la glande prothoracique de vers à soie, au cours des deux derniers âges larvaires. III. Les lamelles annelées et leur dégradation. J. Microsc. 7, 895-906.
- BENZO C.A. (1972). Anat. Rec. 174. 399-405.
- BILINSKI S. & KLAG J. (1985). Formation of intranuclear annulate lamellae in oocytes of Acerentomon species (Protura). Cytobios, 43, 97-100.
- BRUSLÉ J. (1971). Les infrastructures germinales mâles précoces (gonocytes, spermatogonies et spermatocytes I). Ann. Biol. 10, 353-402.
- BRUSLÉ J. (1972). Les infrastructures germinales femelles précoces (gonocytes, ovogonies et ovocytes I). Ann. Biol. 9, 505-571.
- BUCANA C.D., NADAKAVUKAREN M.J. & FREHN J.L. (1971). Annulate lamellae in hamster pineal gland. Tissue & Cell 3 (3), 405-412.
- CHEMNITZ J., SALMBERG K. & BIERRING F. (1977). Observations on the association of annulate lamellae with vinblastine-induced paracrystals in tumour cells in vitro. Virchows Arch. Sbt. B. Cell Pathol. 24, 147-156.
- DALES S., HSU K. & NAGAYAMA A. (1973). The fine structure and immunological labeling of the achromatic mitotic apparatus after disruption of cell membranes. J. Cell Biol. 59, 643-660.
- DALTON A.J. & FILIX M.D. (1954). Cytological and cytochemical characteristics of the Golgi substance of epithelial cells of the epididy-

- mus in situ, in homogenates and after isolation. Am. J. Anat. 94, 171.
- DE BRABANDER M. & BORGERS M. (1975). The formation of annulated lamellae induced by the desintegration of microtubules. J. Cell Sci. 19, 331-340.
- DHAINAUT A. Mode de formation des lamelles annelées résultant de l'évolution, en condition anormonale, des ovocytes de Nereis diversicolor (Annélide Polychète). Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat. 137, 481-492.
- DHAINAUT A. & RICHARD A. (1972). C. R. Acad. Sci. Paris 275, 417-420.
- DURFORT M. (1973). Sur la formation des lamelles annelées dans les ovocytes de Mytilus edulis L. C. R. Acad. Sci. Paris 276, 3175-3178.
- DURFORT M. (1974). Ultraestructura de las láminas anilladas en ovocitos de mejillón (Mytilus edulis L.). Miscellanea Alcobé, 135-140.
- DVOROK M. (1975). Z. Mikrosk. Anat. Forsch. Leipzig 89 (5-S), 915-921.
- EPSTEIN M.A. (1957). The fine structure of the cells in mouse Sarcoma 37 ascitic fluids. J. Biophys. Biochem. Cytol. 3, 567-576.
- FEBVRE-CHEVALIER C. & LÉCHER P. (1971). Étude ultrastructurale des lamelles annelées intracytoplasmiques chez les Foraminifères et les Radiolaires Phaeodariés. C. R. Acad. Sci. Paris, Sér. D. 272, 1264-1267.
- FRANKE W.W., SCHEER V. & FRITSCH H. (1972). Intranuclear and cytoplasmic annulate lamellae in plant cells. J. Cell Biol. 53, 823-827.
- GARREAU DE LOUBRESSE N. (1970). Apparition de corps lamellaires au voisinage du nucléole, dans les spermatides de Streptocephalus torvicornis W. (Crustacé Phyllopoode). C. R. Acad. Sci. Paris 270, 116-119.
- GREUET Cl. (1973). Intervention des lamelles annelées dans la formation de couches squeletiques au niveau de la capsule périnucléaire de Peridiniens Warnowiidae. Protistologica 8, 155.
- GULYAS B.J. (1971). J. Ultrastruct. Res. 35, 112-126.
- GWYNN J., BARTON R. & JONES P. (1971). Formation and function of cytoplasmic annulate lamellae in the eggs of Pomatoceros triqueter. Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat. 112, 390-395.
- HSU W.S. (1967). The origin of annulate lamellae in the oocyte of the Ascidian Boltenia villosa. Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat. 82, 376-390.
- HU F. (1971). Ultrastructural changes in the cell cycle of cultured melanoma cells. Anat. Rec. 170, 41-56.
- KARNOVSKY M.J. (1965). A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolarity for use in electron microscopy. J. Cell. Biol. 27, 137-138.
- KEMP N.E. (1956). Electron microscopy of growing oocytes of Rana pipiens. J. Biophys. Biochem. Cytol. 2, 281-292.
- KESSEL R.G. (1963). Electron microscope studies on the origin of annulate lamellae in oocytes of Necturus. J. Cell Biol. 19, 391-414.
- KESSEL R.G. (1964). Electron microscope studies on oocytes of an echi-

- noderm, Thyome briaseus, with special reference to the origin and structure of the annulate lamellae. J. Ultrastruct. Res. 10, 498-514.
- KESSEL R.G. (1965). Intranuclear and cytoplasmic annulate lamellae in tunicate oocytes. J. Cell Biol. 24, 471-488.
- KESSEL R.G. (1968a). An electron microscope study of differentiation and growth in oocytes of Ophiodesma panamensis. J. Ultrastruct. Res. 22, 63-89.
- KESSEL R.G. (1968b). Annulate lamellae. J. Ultrastruct. Res. Suppl. 10, 1-82.
- KESSEL R.G. (1968c). Fine structure of annulate lamellae. J. Cell. Biol. 36, 658-664.
- KESSEL R.G. (1981a). Annulate lamellae and polyribosomes in young oocytes of the rainbow trout, Salmo gairdneri. J. Submicrosc. Cytol. 13, 231-252.
- KESSEL R.G. (1981b). Origin, differentiation, distribution and possible functional role of annulate lamellae during spermatogenesis in Drosophila melanogaster. J. Ultrastruct. Res. 75, 72-96.
- KESSEL R.G. (1983a). Intranuclear membranes (vesicles, lamellae, annulate lamellae) in oocytes of the ascidian Styela partita. J. Submicrosc. Cytol. 15(3), 773-785.
- KESSEL R.G. (1983b). The structure and function of annulate lamellae: porous cytoplasmic and intranuclear membranes. Intern. Review Cytol. 82, 181-303.
- KESSEL R.G. & BEAMS H.W. (1969). Annulate lamellae and "yolk nuclei" in oocytes of the Dragonfly, Libellula pulchella. J. Cell Biol. 42, 185-201.
- KESSEL R.G. & KATOW H. (1984). Effects of prolonged antitubulin culture on annulate lamellae in mouse L929 fibroblasts. J. Morph. 179, 291-304.
- KRISHAN A., HSU D. & HUTCHINS P. (1968). Hypertrophy of granular endoplasmic reticulum and annulate lamellae in Earle's L cells exposed to vinblastine sulfate. J. Cell. Biol. 39, 211-216.
- MAUL G.G. (1970). On the relationship between the Golgi Apparatus and Annulate Lamellae. J. Ultrastruct. Res. 30, 368.
- MCCULLOCH D. (1952). Note on the origin of the cortical granules in Arbacia punctulata eggs. Exp. Cell Res. 3, 505.
- MERRIAM R.W. (1959). The origin and fate of annulate lamellae in maturing sand dollar eggs. J. Biophys. Biochem. Cytol. 5, 117-121.
- NAGANO T. (1966). Z. Zellsforsch. Mikrosk. Anat. 73, 89-106.
- OLLERICH D.A. & CARLSSON E.C. (1970). Ultrastructure of intranuclear annulate lamellae in giant cells of rat placenta. J. Ultrastruct. Res. 30, 411.
- PALADE G.Z. (1955). Studies on the endoplasmic reticulum. II. Simple dispositions in cells in situ. J. Biophys. Biochem. Cytol. 1, 567-582.
- PASTEELS J.J., CASTINAUX P. & VAN DER MURSSCHE G. (1958). Cytochemical

- localizations and ultrastructure in the fertilized unsegmented egg of *Paracentrotus lividus*. J. Biophys. Biochem. Cytol. 4, 575-578.
- REBHUN L.I. (1956). Electron microscopy of basophilic structures of some invertebrate oocytes. I. Periodic lamellae and the nuclear membrane. J. Biophys. Biochem. Cytol. 2, 93-104
- REBHUN L.I. (1961). Some electron microscope observations on membranous basophilic elements of invertebrate eggs. J. Ultrastruct. Res. 5, 208-225.
- REYNOLDS E.S. (1963). The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. J. Cell Biol. 17, 208-212.
- ROBERTS D.K., MARSHALL R.B. & WARTHON J. (1970). Cancer 25, 947-958.
- RUTHMANN A. (1958). Basophilic lamellar systems in the crayfish spermatocyte. J. Biophys. Biochem. Cytol. 4, 267-274.
- SCHEER U. & FRANKE W. (1969). J. Cell Biol. 42, 519-533.
- SCHULZ H. (1957). Elektronenmikroskopische Untersuchungen eines Mammakarzinoms der Ratte. Oncologia 10, 307-319.
- SENTEIN P. & HUMEAU C. (1966). Contribution à l'étude des lamelles anne-  
lées de l'ovocyte de *Triturus helveticus* Raz. Bull. Soc. Zool. Fr. 91, 407-411.
- SHIMADA Y. & NOBUO E. (1982). J. Fac. Sci. Univ. Tokyo Sect. IV Zool. 15/2, 255-272.
- SMITH F. & BERLIN J.D. (1977). Cell Tissue Res. 176, 235-242.
- SÖDERSTRÖM K.O. (1981). Z. Mikrosk. Anat. Forsch. Leipzig 95, 845-854.
- SPINDLER M. & HEMLEBEN Ch. (1982). J. Ultrastruct. Res. 81, 341-350.
- SPURR A.R. (1969). A low viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy. J. Ultrastruct. Res. 26, 31-43.
- SWIFT H. (1956). The fine structure of annulate lamellae. J. Biophys. Biochem. Cytol. suppl. 2, 415-418.
- WESSEL W. & BERNHARD W. (1957). Vergleichende elektronenmikroskopische Untersuchung von Ehrlich- and Yoshida- Ascitestumorzellen. Z. Zrebsforsch. 62, 140-162.
- WISCHNITZER S. (1970). The annulate lamellae of Salamander oocytes: morphological and functional aspects. Wilhelm Roux' Archiv. 164, 279-292.

#### Explicación de las figuras

- Fig. 1. Zona cortical de un oocito, donde se observan acúmulos de láminas anilladas (LA) situadas cerca de la membrana plasmática. M: Mitocondria. (x 12.160).
- Fig. 2. Detalle de la fotografía anterior. Los sáculos que constituyen las láminas anilladas presentan una longitud variable y muestran frecuentemente en sus extremos unas dilataciones a modo de vesículas con un contenido granular electrodensó (flechas) (x 27.200).
- Fig. 3. Zona perinuclear de un oocito en vitelogénesis primaria: en

las proximidades del núcleo se observa un sistema de láminas anilladas (LA), constituidas por cuatro sáculos. En: Envoltura nuclear; N: Núcleo; ng: nuage. (x 47.040).

Fig. 4,5. Sistemas de láminas anilladas en la región central del citoplasma. Ve: Vesícula endoplasmática. (Fig. 4: x 20.800; Fig. 5: x 47.040).

Fig. 6. Sistema de láminas anilladas muy desarrollado, constituido por once sáculos, que presentan a intervalos fijos, poros electrodensos así como dilataciones tanto en los extremos (flecha) como en la zona media (\*) (x 47.040).

