

Capítulo 14

Aparato genital femenino en los peces

Gustavo J Macchi y Alcira O Díaz

Introducción

El aparato reproductor de las hembras está compuesto por los ovarios de tipo sacular y un oviducto. Los ovarios, localizados debajo de la vejiga natatoria, están suspendidos de la pared dorsal por una delgada membrana peritoneal llamada mesovario.

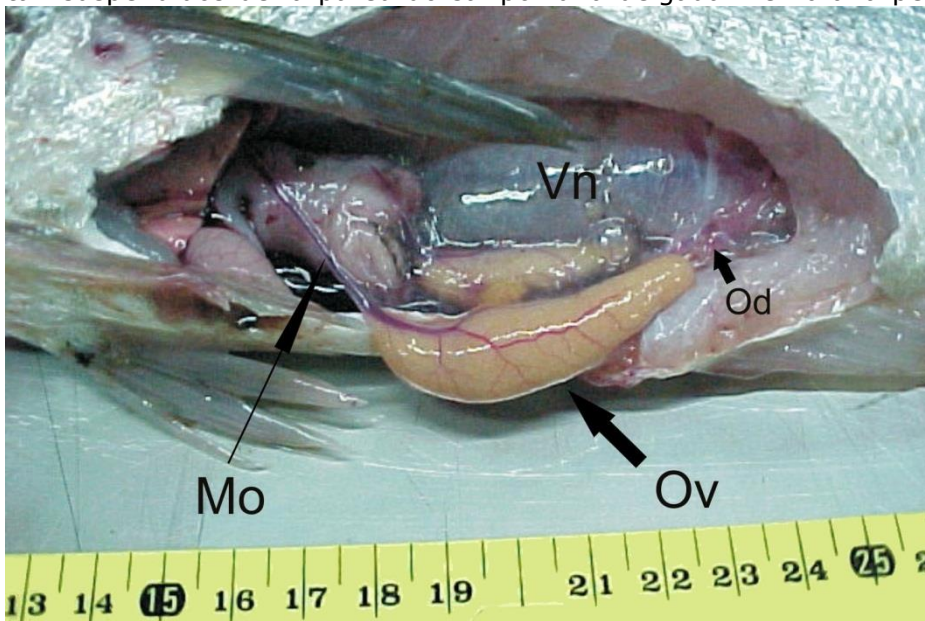


Fig. 1. Ovarios de merluza (Ov) en la cavidad abdominal. Mo: mesovario, Vn: vejiga natatoria, Od: oviducto.

Ambos lóbulos están unidos en la parte posterior y desembocan en un corto y amplio oviducto que se abre al poro genital, anterior

al ducto urinario (Fig. 1). Los vasos sanguíneos, los ductos linfáticos y los nervios

entran al ovario rostralmente a través del mesovario y continúan caudalmente por la pared ovárica o túnica albugínea.

La túnica albugínea (Fig. 2) está rodeada por un epitelio escamoso, debajo del cual se pueden observar fibras de colágeno y tejido muscular liso, dispuesto en forma circular y longitudinal (M). Desde la parte interna de la pared ovárica se extienden septos (S) hacia el lumen central (L), los cuales soportan los pliegues o crestas ovígeras (C).

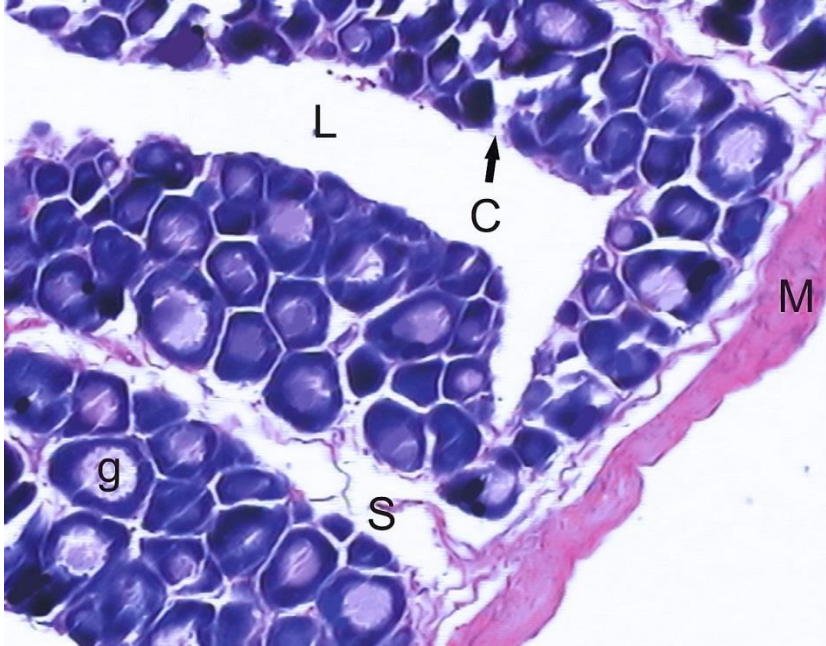


Fig. 2. Corte de ovario de merluza. C: crestas gonadales, g: células germinales, L: lumen, M: túnica muscular, S: septos. H/E. X 100.

La superficie interna de la pared del ovario y la superficie de los pliegues ovígeros están cubiertas por un epitelio escamoso. Las paredes de las crestas contienen vasos sanguíneos, tejido conectivo, el epitelio folicular y las células germinales (g). De acuerdo con el tipo

de ovulación que presentan los teleósteos, los ovarios pueden clasificarse en dos categorías: de tipo

cistovárico, cuando los ovocitos son liberados en el lumen del ovario y de tipo gymnovárico, cuando la ovulación tiene lugar en la cavidad corporal.

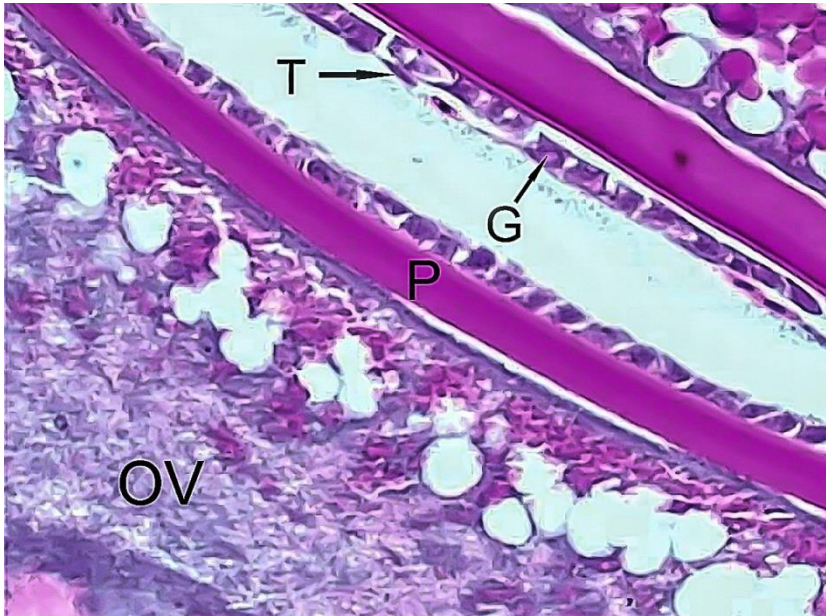


Fig. 3. Detalle de un folículo ovárico. G: células granulosa, OV: ovocito, P: membrana pelúcida, T: células tecales. H/E. X 400.

La mayoría de los teleósteos presentan cistovario. El gymnovario es característico de algunos grupos, como los salmónidos, en donde los ovocitos se liberan a la cavidad celómica, para luego alcanzar el exterior por medio de los oviductos.

En ambos tipos de ovarios, los ovocitos ovulados están sumergidos en un fluido, que tiene funciones de preservación, lubricación durante el desove, aglutinación y promoción de la movilidad del esperma. El epitelio de la pared celómica pue-

de ovulación que presentan los teleósteos, los ovarios pueden clasificarse en dos categorías: de tipo cistovárico, cuando los ovocitos son liberados en el lumen del ovario y de tipo gymnovárico, cuando la ovulación tiene lugar en la cavidad corporal.

de sintetizar y secretar al fluido celómico, en tanto que la cubierta epitelial interna de la pared ovárica es parcialmente responsable de sintetizar y secretar el fluido ovárico.

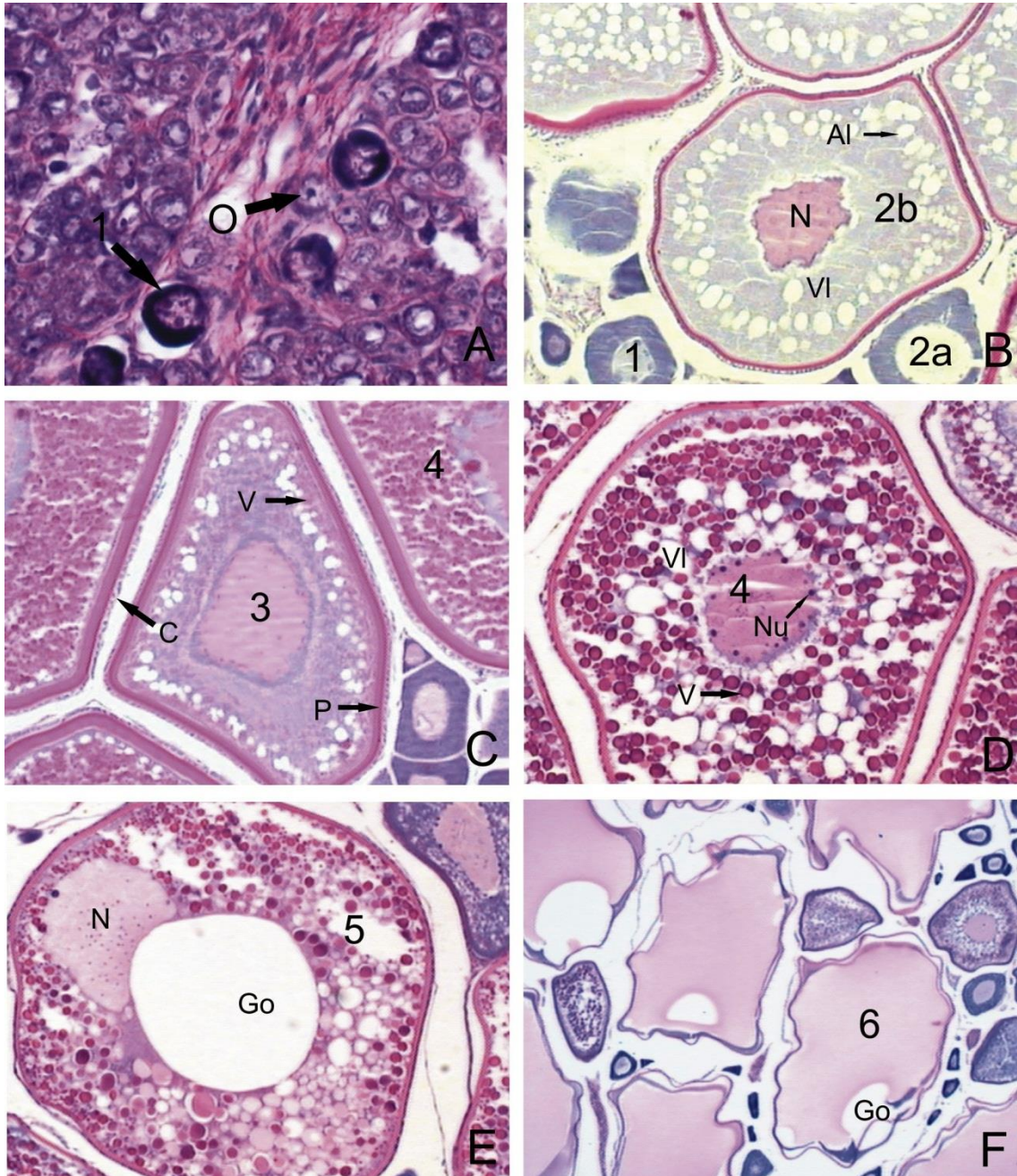


Fig. 4. Proceso de maduración ovárica en merluza común. **A:** O. Ovogonias, 1: Ovocitos previtelogénicos en crecimiento primario. X 400. **B:** 1: Ovocitos previtelogénicos, 2: ovocitos con alvéolos corticales (Al), N: núcleo, VI: vesículas de vitelo ricas en lípidos. X 250. **C:** 3: Ovocitos en comienzo de vitelogénesis, 4: ovocitos vitelados, C: células foliculares, P: membrana pelúcida, V: glóbulos de vitelo ricos en sustancias proteicas X 250. **D:** 4: Ovocitos vitelados, Nu: nucleolo, V: glóbulos de vitelo, VI: vitelo lipídico. X 100. **E:** 5: Ovocitos en migración de núcleo, Go: gota oleosa, N: núcleo desplazado. X 100. **F:** 6: Ovocitos totalmente hidratados. Go: gota oleosa. El núcleo se ha desintegrado X 40.

La unidad anatómica y funcional del ovario es el folículo ovárico (Fig. 3). Este consta de un ovocito central (OV) y una cubierta de vitelo, llamada membrana pelúcida (P), que se rodea de las células foliculares. Las células del folículo constan de

una capa interna llamada granulosa (G) y una capa externa de células tecales (T). Entre ambos estratos se ubica una membrana basal. Microvellosidades provenientes, tanto de la capa granulosa como del ovocito, penetran por medio de poros a la membrana pelúcida. Ambas microvellosidades contactan a través de uniones *gap* que permiten continuidad citoplasmática e intercambio entre el ovocito y las células de la granulosa. En esta última se encuentran las células que forman el *micropyllo*; orificio en la cubierta de vitelo de los ovocitos ovulados (corion), que permite el acceso del espermatozoide a la superficie del óvulo durante la fertilización.

Las células de la granulosa tienen función nutricia, de síntesis y secreción de componentes membranosos de los ovocitos, de actividad fagocitaria durante la reabsorción de ovocitos (atresia) y, probablemente, de síntesis de esteroides.

La membrana pelúcida, en particular, presenta tres zonas: la más externa al ovocito (Z1) se origina de las células de la granulosa. Las otras dos (Z2 y Z3), generalmente provienen del ovocito. Esta estructura posteriormente constituye el corion del huevo. La capa más externa del corion, en presencia de los iones calcio y magnesio del agua de mar, puede desarrollar propiedades adhesivas en los huevos de algunas especies. La membrana pelúcida está compuesta de cuatro proteínas principales. Cada una tiene una composición de aminoácidos, caracterizada por un alto contenido de prolina y de ácido glutámico, y de un bajo contenido de cisteína. La composición de aminoácidos en diversos teleósteos sugiere que las proteínas, aunque presentan algunas diferencias, se parecen entre sí. La inyección de 17-beta estradiol induce la síntesis de los componentes principales y realiza el control de la regulación fisiológica de la membrana pelúcida en varias especies de teleósteos (salmón del Atlántico, trucha arco iris). Por otro lado, tres de las proteínas de la membrana pelúcida se han detectado en el plasma de los peces tratados con el 17-beta estradiol, demostrando que la síntesis no está restringida al ovario.

Recientemente, se ha identificado el gene de la proteína de la membrana pelúcida, que es homólogo al gene de esta misma estructura en mamíferos. Esto, unido a otras características comunes entre ambos, ha llevado a sugerir un ancestro común para algunas proteínas de la zona pelúcida de mamíferos y de los teleósteos.

El control del sexo en los teleósteos parece ser bastante lábil, diferenciándose de los mamíferos en los que el tratamiento hormonal no posibilita la reversión sexual. La mayoría de las especies son gonocoristas, es decir que los individuos se comportan como machos o hembras a lo largo de su vida, aunque el hermafroditismo funcional puede darse. Aún en los gonocoristas se definen dos tipos: indiferenciados, en los cuales la gónada desarrolla primero una estructura tipo ovario, que luego dará lugar al testículo o al ovario, y diferenciados, en las especies en donde la gónada desarrolla directamente ovarios o testículos.

Estudios ultraestructurales de células germinales tempranas en adultos y en embriones de ambos sexos, muestran la presencia de células germinales que parecen ser indiferenciadas y morfológicamente similares, tanto para machos como para hembras. Los ovarios de una hembra adulta que reciben un injerto de testículo, desarrollan espermatozoides maduros, indicando que las células germinales que están presentes son capaces de diferenciarse bajo influencia de secreciones testiculares.

Asimismo, el tratamiento de un macho con estrógenos induce el desarrollo de ovocitos en los testículos. Estos resultados sugieren que las gónadas adultas pueden retener células germinales indiferenciadas que no están determinadas sexualmente, y ser la explicación apropiada para las gónadas hermafroditas, y para la reversión sexual observada en algunos teleósteos.

Durante el proceso de maduración ovárica, las células germinales pasan por diferentes estadios de crecimiento, los cuales en general presentan características similares para las distintas especies de teleósteos. Para describir la secuencia de

desarrollo de las células reproductoras y los estadios de madurez gonadal, se eligió como ejemplo a la merluza común (*Merluccius hubbsi*). Esta es una especie demersal que presenta un mecanismo de puesta parcial o por camadas, al igual que la mayoría de los peces teleósteos que habitan aguas templadas y templado-frías.

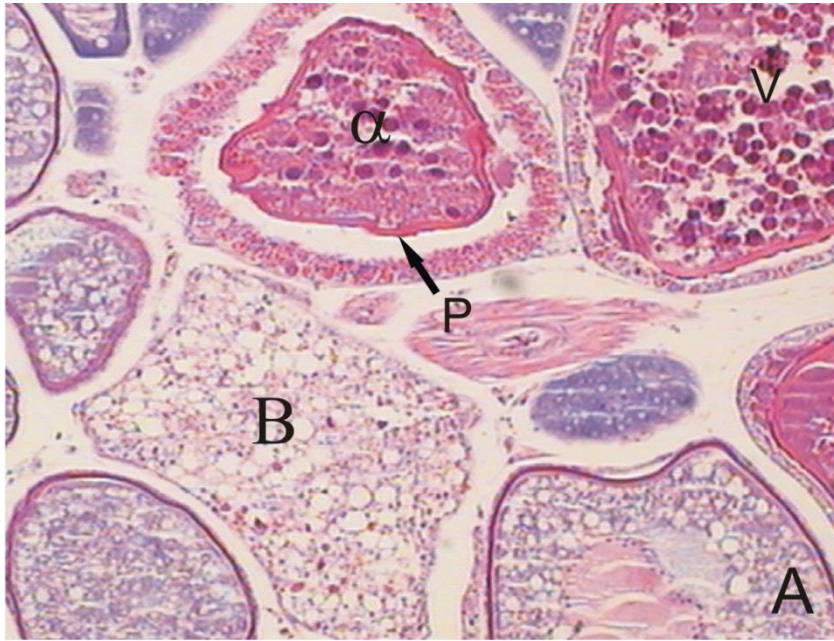


Fig. 5-A y B: Fases de atresia ovocitaria. **A:** alfa (α) y beta (β), **B:** gama-delta (δ). X 100.

Fases de crecimiento ovocitario

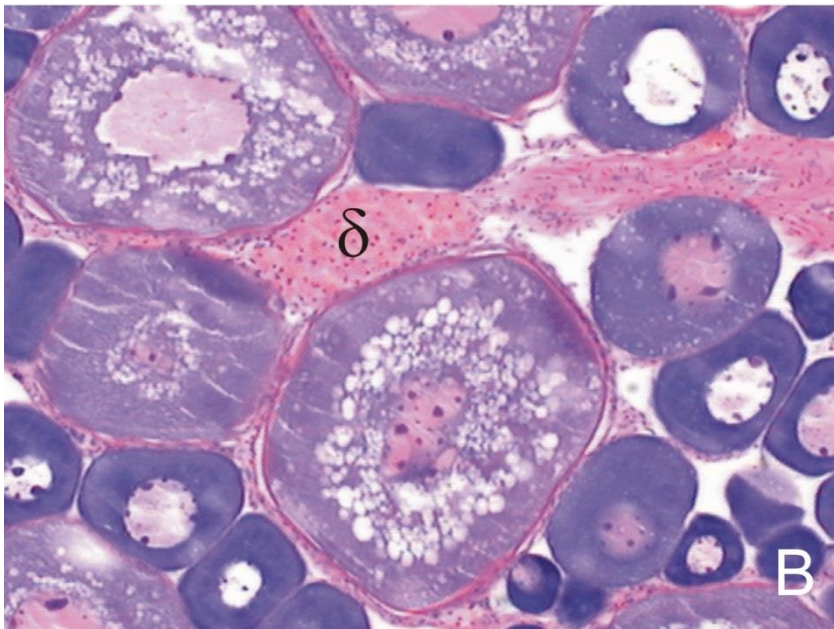
• **Crecimiento primario**

Ovogonias (o) (Fig. 4-A):

Estas células se encuentran constituyendo nidos proliferativos entre las crestas ovígeras. Son elementos pequeños, con un diámetro menor de 15 μm . Presentan un citoplasma débilmente basófilo, formando una estrecha banda alrededor del núcleo. Este último es isodiamétrico, con una trama cromática laxa y un único nucléolo en posición central.

Ovocitos previtelogénicos (1) (Fig. 4-A y B):

Presentan un tamaño que oscila entre 15 y 80 μm , con un citoplasma fuertemente basófilo. El núcleo (N) es isodiamétrico con un



número variable de nucléolos ubicados hacia la periferia. El tamaño del núcleo es aproximadamente el 50% del diámetro total del ovocito (núcleo/citoplasma = 0,5). La estructura fina o ultraestructura de los ovocitos en la fase de crecimiento, se caracteriza por la aparición de una importante ondulación de la cubierta nuclear, con abundantes poros nucleares, la presencia de numerosos nucléolos periféricos y organelos citoplasmáticos: ribosomas, mitocondrias y dictiosomas. Cerca de la cubierta nuclear y asociado en general con las mitocondrias, se ubica el material denso que caracteriza a las células germinales, conocido con el nombre de *nube*.

- **Crecimiento secundario**

Ovocitos en estadio de formación de alvéolos corticales (2) (Fig. 4-B).

Los que se encuentran en un estadio de vitelogénesis incipiente (2a) tienen un tamaño que oscila entre 60 y 140 μm . La relación núcleo/citoplasma es similar al estadio anterior. Presentan un citoplasma basófilo con pequeñas vesículas. En esta fase, se distinguen las células foliculares, que son aplanadas, de núcleos elongados y con cromatina densa.

Los que presentan un desarrollo más avanzado (2b) tienen mayor diámetro que los anteriores tipos ovocitarios (150-210 μm) y la relación núcleo/citoplasma es menor (aproximadamente 0,4). Juntamente con los alvéolos, en algunas especies se desarrollan también las vacuolas lipídicas (VI), que ocupan una amplia superficie del citoplasma. Se observa un incremento en altura de las células foliculares.

Ovocitos en comienzo de vitelogénesis (3) (Fig. 4-C).

El tamaño de estos ovocitos oscila entre 180 y 270 μm , con una relación núcleo/citoplasma entre 0,3 y 0,35 μm . Presentan un citoplasma basófilo en la zona perinuclear, la parte más externa del mismo con grandes acúmulos de alvéolos corticales. Entre estos alvéolos se observan gránulos eosinófilos, correspondientes a los glóbulos de vitelo (V), cuya composición es rica en sustancias proteicas. En esta fase ya se distinguen perfectamente la membrana pelúcida (P) y las células foliculares (C).

Ovocitos en estadio de vitelogénesis avanzada (4) (Fig. 4-C y D).

Su tamaño varía entre 300 y 500 μm y la relación núcleo/citoplasma alcanza el valor mínimo (0,2 - 0,25). El citoplasma se presenta cargado de glóbulos de vitelo (Fig. 4-D 3C, flecha), los alvéolos y vesículas lipídicas incrementan su tamaño. El núcleo se caracteriza por tener un contorno muy irregular. Las células foliculares se disponen uniformemente en un estrato con núcleos elongados.

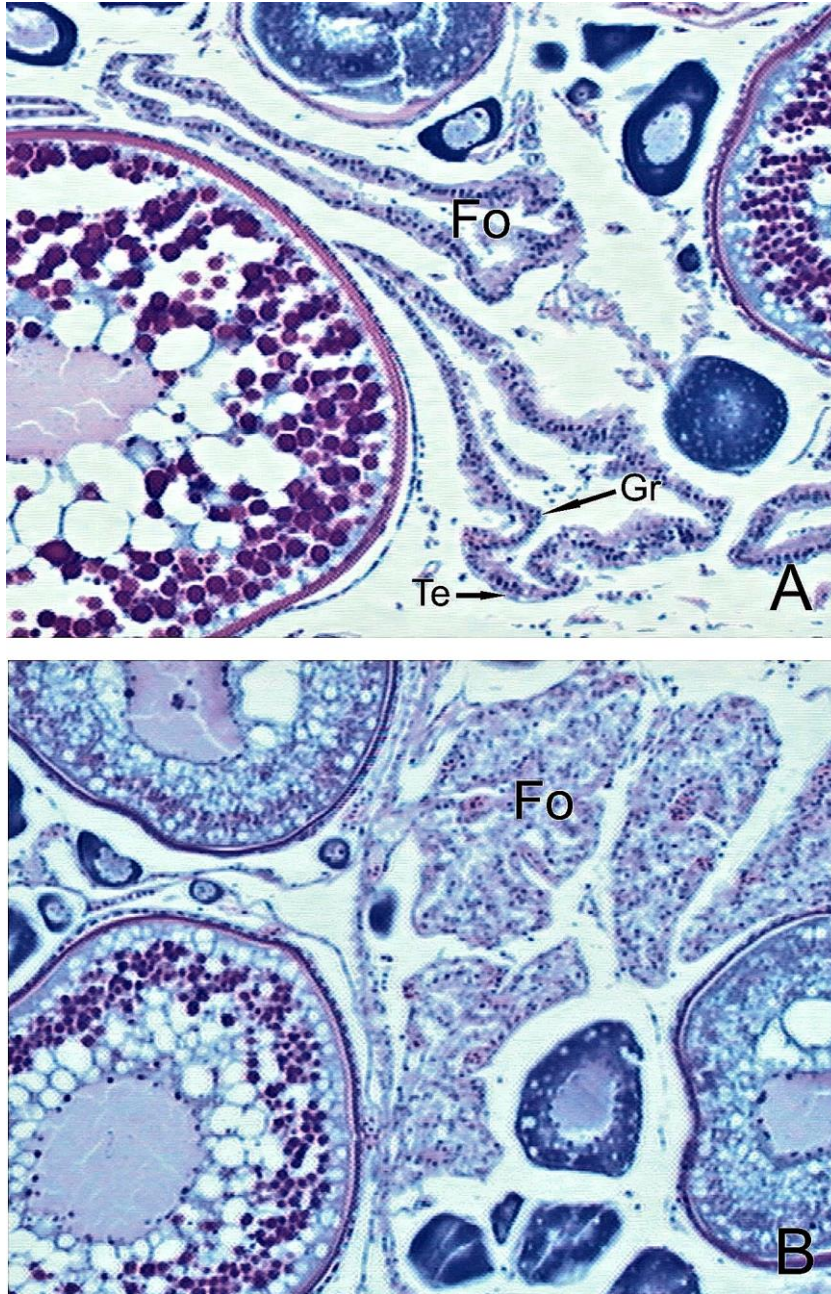
Ovocitos en estadio de hidratación (5 y 6) (Fig. 4-D, E y F).

Su tamaño en el corte histológico es cercano a los 700 μm . Estos ovocitos se caracterizan por presentar su citoplasma hidratado, las vesículas lipídicas se unen dando origen a la gota oleosa (Go). Las células foliculares se aplanan debido al incremento en tamaño del ovocito. A comienzos de la hidratación, se produce el desplazamiento del núcleo (N) hacia el polo animal (Fig. 4-E), posteriormente la membrana nuclear se desintegra, el vitelo pierde su estructura granular y adquiere una coloración débilmente eosinófila (Fig. 4-F).

Fases de atresia ovocitaria

La clasificación de las fases de atresia fue establecida en base a la descripción realizada para la anchoíta del Mar del Norte *Engraulis mordax* donde se diferenciaron cuatro estadios (alfa, beta, gama y delta). En merluza común se reconocen tres fases:

1. *Alfa* (Fig. 5-A, α). Durante este estadio se reabsorbe la totalidad del ovocito. Este proceso comienza con la desintegración del núcleo, el cual adquiere contornos irregulares. Posteriormente los gránulos de vitelo (V) entran en licuefacción. Se produce la ruptura de la membrana pelúcida (P) y el ovocito es invadido por las células foliculares que fagocitan los restos citoplasmáticos.
2. *Beta* (Fig. 5-A, β). En esta etapa se produce la reabsorción total del ovocito, quedando únicamente las células de la granulosa. Éstas constituyen una estructura compacta, de menor tamaño que en la fase anterior. Una característica de este estadio es la presencia de cavidades entre las células foliculares, lo que da



un aspecto vacuolado a estas formaciones. También es común observar abundantes vasos sanguíneos entre los elementos de la granulosa.

3. *Gamma y Delta* (Fig. 5-B, δ). Son más pequeñas que las anteriores y están constituidas por células de la granulosa, conteniendo material floculento pigmentado de coloración amarilla. A diferencia de las otras fases, pueden permanecer durante mucho tiempo antes de ser totalmente reabsorbidas.

Fig. 6. Folículos postovulatorios (Fo) en distinto grado de reabsorción. **A:** reciente y **B:** más de 24 hs, Gr: granulosa, Te: teca folicular. H/E. X 250.

4. *Folículos postovulatorios* (Fig. 6-A y B). Son formaciones derivadas del desove, conformadas por la teca folicular (T) y la granulosa (Gr). Se trata de remanentes transitorios que varían en los tiempos de reabsorción para

las diferentes especies. Durante el proceso involutivo, las células de la granulosa invaden el lumen folicular y el epitelio entra en degradación. Desde la formación de los folículos, en el momento de la expulsión ovocitaria, hasta la reabsorción de estas estructuras, se observan diferentes fases necrobióticas, las cuales pueden ser relacionadas con el tiempo transcurrido desde la puesta.

Las células foliculares muestran las características ultraestructurales de aquellas que producen proteínas. Las células tecales suelen aparecer al final de la previtelogénesis y, cuando todavía no ha comenzado la formación de vitelo, la estructura fina se asemeja a la de los fibroblastos (lisa dorada). En algunas especies de teleósteos (trucha arco iris, pez dorado), se han observado células tecales con características ultraestructurales similares a las de las células esteroidogénicas (abundante R.E. liso, grandes mitocondrias con crestas tubulares y matriz densa).