

Libros de **Cátedra**

Manual de reproducción de animales de producción y compañía

María Alejandra Stornelli
Rodolfo Luzbel de la Sota
(coordinadores)

FACULTAD DE
CIENCIAS VETERINARIAS

n
naturales



UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA

CAPÍTULO 7

Organización y endocrinología del aparato reproductor masculino

Romina Nuñez Favre

Testículos

Los testículos son órganos pares, extra abdominales, que se encuentran dentro de una estructura cutánea en forma de saco denominada escroto, el cual tiene la función de proteger, sostener y mantener la temperatura adecuada para la espermatogénesis (Senger 2003). En los gatos, los testículos se encuentran descendidos en el escroto al nacimiento, aunque permanecen móviles a través del canal inguinal hasta la pubertad (7-10 meses de edad). Se encuentran ubicados en la región perineal, ventral al ano (Johnston y col. 2001). En los gatos adultos son estructuras esféricas a ovoideas con una medida aproximada de 1,5 x 1,0 x 1,0 cm y un peso promedio de 1,17 gramos (Johnston y col. 2001, Franca y Godinho 2003). Recientemente se ha documentado la estacionalidad reproductiva en el gato doméstico. Si bien el gato doméstico presenta una producción espermática continua a lo largo del año, se evidencia una mejora de la calidad seminal durante los meses que presentan mayor cantidad de horas luz diaria, en coincidencia con la estación reproductiva de la hembra. Estas variaciones estacionales son acompañadas por cambios a nivel testicular, encontrándose los

mayores volúmenes y pesos testiculares durante los meses de primavera-verano (Kirkpatrick 1985, Praderio y col. 2012).

Los testículos se definen como una glándula mixta o de doble secreción, poseen una secreción exócrina o citócrina, es decir excretan células o espermatozoides y una secreción endócrina, en relación a la producción hormonal. Las células de Leydig (intersticiales) secretan testosterona (T_2) en respuesta a la estimulación de la hormona luteinizante (LH). Las células de Sertoli sintetizan y secretan inhibina y activina, dos hormonas proteicas que, junto con T_2 , ejercen un feedback negativo sobre el eje hipotálamo-hipofisario-gonadal controlando de esta forma la secreción de gonadotropinas LH y FSH (hormona folículo estimulante) y consecuentemente la producción espermática.

Dentro del escroto, los testículos están rodeados por la túnica vaginal, formada por una evaginación del peritoneo, cubiertos a su vez, por una evaginación de la fascia abdominal, la fascia espermática. La túnica vaginal está formada por dos capas u hojas: la parietal (externa) y la visceral (interna); esta última se refleja en la cara posterior del órgano, el tejido conjuntivo de esta capa se continúa con una cápsula conjuntiva densa, la túnica albugínea, que cubre al testículo. La túnica albugínea envía proyecciones hacia el parénquima testicular, que se unen en el mediastino testicular, dejando a su paso septos de tejido conjuntivo que forma los lóbulos testiculares, los cuales contienen a los túbulos seminíferos. Entre los septos de tejido conjuntivo queda formado el *compartimento intersticial*: conformado por vasos sanguíneos y linfáticos, nervios, células propias del tejido conjuntivo y células intersticiales de Leydig (Senger 2003).

Los túbulos seminíferos están formados por una porción tortuosa donde se lleva a cabo la espermatogénesis, y una porción recta la cual se conecta con los túbulos rectos de la rete testis (en el mediastino testicular); los que continúan como conductos aferentes transportando a los espermatozoides junto con el fluido testicular hacia el epidídimo (Senger 2003). Los túbulos seminíferos están compuestos por una membrana basal sobre la que apoya el epitelio seminal o seminífero. El epitelio seminífero consta de dos grupos celulares: las células de Sertoli y las células germinativas o hilera seminal.

Las células de Sertoli son las únicas células somáticas del epitelio seminífero, fueron descritas por primera vez en 1865 por Enrico Sertoli y desde entonces muchos científicos han estudiado su función en la espermatogénesis (Griswold 1998). Durante la formación testicular embrionaria, las células de Sertoli secuestran a las células germinales dentro de los recientemente formados túbulos seminíferos. Una vez formado el testículo, tanto las células de Sertoli como las células germinales experimentan una rápida proliferación celular hasta la pubertad. En este momento, cesan las mitosis de las células de Sertoli, se forman los complejos de unión entre células adyacentes y las células germinales comienzan su diferenciación a espermatozoides (Griswold 1998).

Las células de Sertoli se encuentran apoyadas sobre la membrana basal del túbulo y son las encargadas de proveer sostén y nutrición a las células germinales en desarrollo, fagocitar

las células germinales defectuosas y cuerpos residuales y liberar a las espermátides maduras mediante la espermiación. Además, sintetizan gran cantidad de proteínas y hormonas que regulan, en respuesta a hormonas hipofisarias, las divisiones mitóticas creando un microambiente adecuado para la espermatogénesis (Johnson y col. 2008). Dentro de las proteínas y hormonas sintetizadas por las células de Sertoli se encuentran:

- Proteína fijadora de andrógenos, mantiene las concentraciones de testosterona intratesticular necesarias para la espermatogénesis.
- Glicoproteínas sulfatadas, relacionadas con la adquisición de fertilidad y que proveen un efecto detergente que permite a las células y fluidos moverse a través del sistema tubular.
- Transferrina, proteína transportadora de hierro necesario para la espermatogénesis.
- Inhibina, hormona supresora de FSH.
- Estrógenos, necesarios para la normal espermatogénesis.

Las células de Sertoli son resistentes al calor, la radiación ionizante y a diferentes agentes tóxicos. Están fuertemente unidas en su superficie lateral con las adyacentes a través de complejos de unión (tight junctions). Los complejos de unión separan al epitelio germinal en dos compartimentos: el *compartimento basal*, que aloja a las espermatogonias y a los espermatocitos primarios recientemente formados, y el *compartimento adluminal*, donde se alojan los espermatocitos primarios, secundarios y las espermátides durante su diferenciación (Johnston y col. 2001). Estos complejos de unión de las células de Sertoli forman parte de la *barrera hemato-testicular*. El otro componente de esta barrera es la lamina propia de los túbulos seminíferos, la cual está formada por la membrana basal del túbulo y, por fuera de la misma y dependiendo de la especie, una o más capas de células mioideas contráctiles que poseen ciclos rítmicos de contracción y relajación los cuales facilitan el movimiento de los espermatozoides hacia la rete testis y conductos eferentes. En carneros, las células mioideas están tan especializadas que su citoplasma se encuentra casi totalmente ocupado por filamentos contráctiles (Bustos-Obregon 1976).

La función principal de la *barrera hemato-testicular* es la de proteger a los espermatozoides en desarrollo de posibles agentes nocivos, debido a que solo están expuestos a moléculas que pasan a través de ella. Así mismo evita las reacciones autoinmunes contra las células germinales en desarrollo, debido a que previene que moléculas de alto peso molecular como inmunoglobulinas y células del sistema inmune (macrófagos y linfocitos) lleguen hasta el compartimento adluminal. Esta función es de gran importancia debido a que las células de la hilera seminal son inmunológicamente diferentes a otras células del cuerpo debido a que expresan antígenos de superficie particulares después de haber atravesado la primera meiosis (Johnston y col. 2001, Senger 2003, Johnson y col. 2008).

La cantidad de células germinales que alberga cada célula de Sertoli depende de la especie, pero permanece constante para esa especie. En el gato doméstico, por ejemplo, se han observado alrededor de 30 millones de células de Sertoli por gramo de testículo y cada célula alberga entre 8 y 10 células germinales (Franca y Godinho 2003).

Estructura histológica de los túbulos seminíferos

Los túbulos seminíferos están rodeados una o más capas de células mioides contráctiles. Interiormente a la capa celular descrita, se encuentra la membrana basal. El revestimiento del túbulo seminífero en el macho adulto es un complejo epitelio estratificado, denominado epitelio seminal. Como se mencionara anteriormente, este epitelio seminal consta de dos grupos de células: las células de Sertoli y las células espermatogénicas (Foto 1).

Las células de Sertoli apoyan sobre la membrana basal y se extienden a lo largo de todo el espesor del epitelio hasta su superficie libre. Forman una capa continua de células fuertemente unidas a través de los complejos de unión. En el gato doméstico adulto se han observado entre 12 y 14 células de Sertoli en un corte transversal de un túbulo seminífero (Nuñez Favre 2013). Poseen una forma compleja debido a que se adaptan a los contornos irregulares y cambiantes de las células germinales rodeándolas durante toda su diferenciación. El núcleo es grande, alrededor de 12 μm y de cromatina laxa, presenta una forma variable pudiendo ser oval, triangular o redondeado. El nucléolo es voluminoso. El citoplasma es pálido, más o menos piramidal, ocupa la totalidad de la pared del túbulo extendiéndose hasta la luz del mismo (Foto 2). Al microscopio electrónico pueden observarse mitocondrias alargadas y finas, paralelas al eje mayor de la célula, siendo más abundantes en la región media y apical. Cerca de la base se encuentran gotas de lípidos y lipofuccina. Ocasionalmente se encuentran gotas de glucógeno. El retículo endoplásmico rugoso (RER) es escaso, pero el retículo endoplásmico liso (REL) forma redes continuas, que pueden aparecer rodeando a las gotas de lípidos. El aparato de Golgi está bien desarrollado y existe una amplia variedad de lisosomas que pueden presentar pigmentos lipocromos. El citoesqueleto está bien desarrollado, existiendo filamentos intermedios en la zona perinuclear (Johnson y col. 2008)

Las espermatogonias pueden observarse cerca de la membrana basal. Tienen un tamaño de 12 μm , su núcleo es esférico, ocasionalmente elipsoidal y de 6,5 μm , presentando 1 o 2 nucléolos adheridos a la membrana nuclear. El citoplasma es homogéneo y pálido. Las espermatogonias atraviesan varias divisiones mitóticas para dar lugar a espermatogonias tipo B, las cuales se diferencian de las A porque su núcleo posee grumos de cromatina más gruesos y un nucléolo central. La división mitótica de las espermatogonias B dan origen a espermatoцитos primarios.

Los espermatoцитos primarios se parecen al principio a las espermatogonias que les dieron origen, pero a medida que se alejan de la membrana basal su citoplasma aumenta de tamaño. Casi inmediatamente después de su nacimiento, los espermatoцитos primarios entran en una larga meiosis, en ese momento se puede ver su núcleo grande con los cromosomas en diferentes estadios de condensación y citoplasma acidófilo. Se reconocen estadios diferentes de espermatoцитos primarios en *profase I*:

Preleptoténico: se observa el núcleo en interfase.

Leptoténico: la cromatina comienza a organizarse en cromosomas filamentosos finos.

Zigoténico: los cromosomas homólogos, que se han duplicado durante la interfase precedente, comienzan a juntarse por medio de la formación de complejos sinaptonémicos, proceso que se denomina sinapsis. Los cromosomas, son fácilmente visibles por su mayor enrollamiento que intensifica la tinción.

Paquiténico: se completa el emparejamiento de los cromosomas para formar los bivalentes o tétradas, continúa el proceso de acortamiento y enrollamiento, con lo que se forman cordones cromosómicos más gruesos. Los cromosomas duplicados pueden observarse ya como díadas o cromátidas hermanas que se mantienen unidas por sus centrómeros. Cada elemento paquiténico está formado por cuatro cromátidas. En esta fase tiene lugar la recombinación (crossing-over), en la cual las cromátidas de los cromosomas emparejados se intercambian mutuamente.

Diploténico: los cromosomas completan su acortamiento y desaparecen los complejos sinaptonémicos.

Estos estadios de la profase meiótica son extremadamente largos; en el gato doméstico, se ha observado que la vida media de un espermatocito primario es de aproximadamente 16 días (Franca y Godinho 2003). Por eso en cortes transversales de túbulos seminíferos pueden observarse varios espermatocitos en diferentes estadios de la profase. Durante la *metafase I* las tétradas se disponen en la placa ecuatorial y desaparece la membrana nuclear. En *anafase I* los centrómeros de cada par homólogo de cromosomas se desplazan hacia los polos opuestos del espermatocito, llevando con ellos a ambas cromátidas, es decir un cromosoma entero. Durante la *telofase I* la envoltura nuclear se reconstruye alrededor de los cromosomas. La *anafase I* y la *telofase I* terminan muy rápidamente, formando espermatocitos secundarios conteniendo la mitad del número de cromosomas (duplicados). Estos espermatocitos son células con núcleo esférico y laxo, de aproximadamente 8 μm de diámetro. Se observan muy pocas veces en los cortes histológicos porque permanecen muy poco tiempo en este estadio (aproximadamente 1,8 días) (Franca y Godinho 2003). Los espermatocitos secundarios comienzan rápidamente la segunda fase de la división meiótica con una corta *profase II* y *metafase II*. Durante la *anafase II* los centrómeros se dividen, como en la mitosis, permitiendo que las cromátidas hermanas se desplacen hacia polos opuestos de la célula. Al finalizar la meiosis en la *telofase II*, se forman espermátidas con una dotación haploide de cromosomas (Senger 2003, Hess y de Franca 2008). En un primer momento las espermátidas son células redondeadas pequeñas, con cierto desarrollo del aparato de Golgi y extenso REL. Su núcleo es un poco más pequeño que el de los espermatocitos secundarios (5-6 μm de diámetro) y de cromatina pálida. Estas células continuarán su diferenciación hacia espermátidas maduras durante aproximadamente 14 días (Franca y Godinho 2003).

En el *compartimento intersticial*, espacio comprendido entre los túbulos seminíferos, se observan células mioides rodeando a los túbulos seminíferos, vasos sanguíneos y linfáticos, nervios, células propias del tejido conjuntivo y células intersticiales de Leydig. Éstas son

particularmente importantes ya que, en respuesta a la estimulación de la hormona luteinizante (LH), sintetizan y secretan testosterona, la cual difunde hacia los túbulos seminíferos y junto con la hormona folículo estimulante (FSH), dirigen la espermatogénesis. En mamíferos, las células de Leydig están representadas por dos generaciones celulares: la primera generación, se desarrolla durante la vida fetal, su producción de testosterona es responsable de la diferenciación de los conductos de Wolffian en órganos reproductivos masculinos y la conversión de testosterona en dihidrotestosterona responsable de la masculinización del sistema urogenital masculino. La segunda generación de células de Leydig aparece durante la pubertad, a través de una división y diferenciación de las fetales. Las células de Leydig adultas, a diferencia de las fetales poseen receptores para LH y la testosterona que producen establece el inicio de la espermatogénesis y el mantenimiento de la función reproductiva del macho. Estas células normalmente no proliferan pero pueden regenerarse si ocurre destrucción de la población celular (Benton y col. 1995, Habert y col. 2001, Chen y col. 2009). Al microscopio de luz las células de Leydig adultas tienen forma poliédrica. El núcleo es redondeado, grande con la eucromatina condensada y presenta uno o dos nucléolos. El citoplasma es abundante, presenta un retículo endoplásmico liso y un aparato de Golgi muy desarrollados, abundantes mitocondrias e inclusiones lipídicas (Mendis-Handagama y Ariyaratne 2001, Haider 2004, Chen y col. 2009).

Espermatogénesis

La espermatogénesis comprende la serie de fenómenos por los cuales las espermatogonias se transforman en espermatozoides. Es un proceso altamente ordenado, que se lleva a cabo en los túbulos seminíferos. En el transcurso de esta tan especializada diferenciación celular ocurren lesiones, las cuales son marcadas y envían señales que detienen la progresión del ciclo celular para dar tiempo a la reparación de la misma con la apoptosis como una posible alternativa. Debido a que el proceso espermatogénico implica una elevada tasa de proliferación celular, las apoptosis son muy frecuentes. Es así que en ciertas especies, como ratas, conejos y más recientemente en gatos, en las cuales el proceso espermatogénico se ha estudiado con mayor detalle, se ha podido identificar que la muerte celular ocurre en estadios específicos del ciclo del epitelio seminífero, los cuales coinciden con aquellos estadios en los cuales la segunda, tercera y cuarta generación de espermatogonias atraviesan la mitosis. En cuanto al tipo celular, las apoptosis se han observado con mayor frecuencia en las espermatogonias, seguidas por los espermatocitos primarios en zigotene y en metafase I (Blanco-Rodríguez 2002).

Para su mejor estudio el proceso espermatogénico puede dividirse en tres fases. En la *primera fase o fase de proliferación o espermatocitogénesis*, las espermatogonias más

primitivas o tipo A_0 (también llamadas stem cells) proliferan por divisiones mitóticas dando lugar a otras espermatogonias A_0 o de reserva que permitirán que la espermatogénesis se mantenga por años, y a espermatogonias que continuarán dividiéndose mitóticamente dando lugar a varias generaciones espermatogonias A, cada una un poco más diferenciada que la precedente (espermatogonias A_1, A_2, A_3, A_4). El número de divisiones mitóticas a las cuales se somete una espermatogonia es característico de cada especie, en el gato doméstico se ha identificado que una espermatogonia A atraviesa seis divisiones mitóticas para dar origen a una espermatogonia B (Blanco-Rodríguez 2002). Es importante destacar que estas espermatogonias son resistentes a la radiación e injurias tóxicas. Las espermatogonias B continúan su diferenciación, y luego de una nueva mitosis, darán origen a espermátocitos primarios que entrarán en la *segunda fase de la espermatogénesis o meiosis*. Durante esta fase la diversidad genética es garantizada debido a la replicación y recombinación del ADN que ocurre durante la primera parte de la meiosis (meiosis I) dando lugar a la formación de espermátocitos secundarios los cuales rápidamente completan la segunda parte de la meiosis (meiosis II) generando espermátides con número haploide de cromosomas. La *tercera fase de la espermatogénesis, fase de diferenciación ó espermiogénesis*, es una etapa en la cual ya no se producen divisiones celulares, sin embargo en esta etapa una espermátide esférica indiferenciada sufre una serie de transformaciones que concluirán con la formación de un espermatozoide altamente diferenciado con la capacidad de moverse en el tracto genital femenino y fecundar al oocito (Hess y de Franca 2008). La diferenciación consiste en cuatro fases o etapas: la fase del Golgi, la fase de capuchón, la fase acrosómica y la fase de maduración.

Fase de Golgi: la espermátide recientemente formada tiene una forma esférica con un aparato de Golgi muy desarrollado, el cual dará origen al acrosoma. Dentro del aparato de Golgi se forman pequeños gránulos proacrosómicos (material enzimático), dentro de una vesícula acrosómica. Estos gránulos comienzan a fusionarse en una única vesícula acrosómica, la cual se adhiere a la cara externa de la membrana nuclear. El lugar de esta adherencia señala el futuro extremo anterior del núcleo del espermatozoide. Los centriolos migran hacia el polo opuesto del núcleo, dando origen al axonema (centriolo distal) y a su anclaje nuclear (centriolo proximal).

Fase de capuchón: la membrana de la vesícula acrosómica va aumentando su superficie de contacto con la envoltura nuclear llegando a cubrir 1/3 de la superficie nuclear, formando como un capuchón. El gránulo acrosómico permanece en el polo del núcleo. El axonema comienza a sobresalir de la espermátide.

Fase acrosómica: el acrosoma continúa estirándose hasta cubrir los 2/3 del núcleo. El núcleo comienza a condensar su cromatina formando gránulos y a elongarse cambiando la forma de la espermátide. Los microtúbulos se ubican en la mitad caudal del núcleo formando una estructura denominada machete. Se forma el cuello, a partir del centriolo proximal y el annulus, límite entre la pieza intermedia y la principal de cola. Las espermátides se

encuentran fuertemente arraigadas a las células de Sertoli con sus colas protruyendo hacia la luz del túbulo.

Fase de maduración: las mitocondrias migran y se anclan alrededor del flagelo formando una espiral, definiendo la pieza intermedia. El capuchón postnuclear se forma a partir de los microtúbulos del machete. El annulus forma el límite entre la pieza intermedia y la principal. Se termina de condensar la cromatina nuclear adquiriendo la forma característica de cada especie. Las fallas en la condensación del núcleo aparecen como áreas claras, visibles con el microscopio de luz en forma de vacuolas nucleares. Como cualquier célula del cuerpo el espermatozoide está rodeado por membrana plasmática, cuya integridad es importante para la sobrevivencia y funcionalidad del espermatozoide.

Una vez finalizada la diferenciación, los espermatozoides recientemente formados son liberados por la célula de Sertoli, proceso que se denomina espermiación (Fawcett 1987, Senger 2003, Hess y de Franca 2008).

A excepción de las células más indiferenciadas, es decir las espermatogonias A_0 , el resto de las células germinales presentan citocinesis incompleta, es decir las células hijas se encuentran unidas mediante puentes citoplasmáticos. De esta forma grupos de espermatogonias, espermatocitos, o espermatides están conectados por puentes celulares, de forma que cada uno de los grupos celulares comparte el citoplasma. El número exacto de células germinales interconectadas por puentes celulares podrían ser alrededor de 50, se cree que estos puentes contribuirían a sincronizar el desarrollo de ese grupo celular. Este sincitio celular se rompe en cuanto las espermatides maduras son liberadas por las células de Sertoli (Senger 2003, Hess y de Franca 2008).

Morfología y estructura espermática

Los espermatozoides de mamíferos pueden dividirse en general en dos sub-unidades primarias: la cabeza y la cola, ambas rodeadas por la membrana plasmática. Las organelas principales de la cabeza son el núcleo y el acrosoma, que cubre las 2/3 partes del núcleo y se ubica en el ápice del mismo. La unión entre la cabeza y cola se realiza a través del cuello. La cola, puede dividirse a su vez en tres segmentos: la porción o pieza intermedia, la porción principal y la porción terminal. (Foto 3). Los espermatozoides de los mamíferos varían en tamaño dependiendo de la especie, en la tabla 1 se muestran algunos ejemplos.

Especie	Cabeza	Pieza intermedia	Largo Total
Bos taurus	6,8	9,8	53,5
Capra ibex	8,5	20	70
Canis familiaris	5,6	-	55,3
Equus caballus	7,0	9,8	60,6
Felis catus	4,8	8,3	59,3
Homo sapiens	6,1	4,7	58,4
Ovis aries	8,2	14	65
Sus scrofa	8,5	10	54,6

Cabeza: su forma es característica de cada especie. El *acrosoma* también varía con la especie, es muy pequeño en gatos y caballos. Posterior al acrosoma existe un segmento bien definido denominado segmento ecuatorial por la forma de luna que posee en el toro y en el conejo. El acrosoma posee varias enzimas hidrolíticas como hialuronidasas, proacrosina, acrosina, esterasas, neuraminidasas, fosfatasas ácidas, proteinasas ácidas, colagenasas, entre otras. Durante la fertilización, estas enzimas son liberadas gracias a la reacción acrosómica. En este momento se producen puntos de fusión entre la membrana acrosomal externa y la membrana plasmática creándose así poros por donde el contenido enzimático escapa. La reacción enzimática inicial aparentemente se produciría en el borde anterior del segmento ecuatorial antes que en el ápice del acrosoma. El *núcleo* se caracteriza por una condensación muy alta de cromatina y tiene una forma característica de acuerdo a la constitución genética de la especie. La cromatina está compuesta por ADN altamente comprimido mediante puentes cisteína-protamina. Este ADN altamente compactado se mantiene inactivo hasta que las protaminas son desplazadas horas después de que el espermatozoide ingresa al oocito (Bedford y Hoskins 1990). El cuello, comprende la unión de la cola con la cabeza del espermatozoide, la cual se realiza entre el plato basal que ocupa la fosa de implantación y el capitulum que forma la porción anterior de la pieza de conexión de la cola, a partir del cual se extienden 9 columnas densas segmentadas, de 1-1,5 μm de largo, que se prolongan caudalmente con las 9 fibrillas densas del flagelo. El centríolo proximal persiste en el espermatozoide maduro y se ubica en forma transversal, inmediatamente por debajo de la superficie articular del capitel, quedando incluido en las 9 columnas; mientras que el centríolo

distal generalmente desaparece en la formación de la pieza de conexión (Fawcett y Phillips 1969, Bedford y Hoskins 1990).

La primera porción de la **cola** es la *pieza intermedia*. Ésta está formada por el axonema constituido por nueve microtúbulos dobles organizados en un círculo rodeando a un par central y por 9 fibras densas externamente a ellos. El axonema oficia de motor para los movimientos de la cola del espermatozoide, mientras que las fibras densas, le otorgan firmeza. La porción intermedia se caracteriza por poseer una vaina de mitocondrias organizadas helicoidalmente alrededor de las fibras densas. La longitud de esta vaina mitocondrial depende de la especie y terminan en el annulus, definiendo el comienzo de la pieza principal. La *pieza principal* se caracteriza por la presencia de una vaina fibrosa integrada por dos columnas continuas unidas entre sí por las llamadas “costillas”, dispuestas circunferencialmente. Las fibras densas que se encontraban en la pieza intermedia se continúan en esta porción, excepto dos. Estas fibras densas van adelgazándose progresivamente hacia distal. En la *porción terminal* de la cola, desaparecen la vaina fibrosa y las fibras densas, quedando constituida solamente por el axonema con los dobletes de microtúbulos desordenados rodeados por la membrana plasmática (Bedford y Hoskins 1990).

Ciclo del epitelio seminífero

Así como se mencionó anteriormente, las espermatogonias se sitúan en la base del túbulo seminífero y a medida que van diferenciándose se ubican en niveles más altos acercándose a la luz del túbulo. Las células que conforman el epitelio seminífero no están distribuidas al azar, sino que forman combinaciones o asociaciones celulares propias de cada especie. En los felinos y equinos se han identificado 8 asociaciones celulares, mientras que en el ratón se han identificado 12 asociaciones celulares, en la rata 14 y en humanos 6 (Johnson y col. 2000, Franca y Godinho 2003, Hess y de Franca 2008). La asociación particular dada entre espermatogonias, espermatoцитos y espermátides a lo largo del túbulo seminífero varía con el tiempo y pasa sucesivamente por las ocho asociaciones para luego repetirse la serie. El **ciclo del epitelio seminífero** se define como “la serie de cambios que tienen lugar en un área determinada del epitelio seminífero entre dos apariciones de la misma asociación celular”(Leblond y Clermont 1952).

El tiempo requerido entre estas dos apariciones es la **duración del ciclo del epitelio seminífero** y es única para cada especie (Senger 2003, Hess y de Franca 2008). La duración del ciclo del epitelio seminífero en el gato es de 10,4 días, y considerando que son necesarios 4,5 ciclos para completar el proceso espermatogénico, la duración de la espermatogénesis en el gato es de 46,8 días. Es decir que una espermatogonia necesita 46,8 días (4,5 ciclos de 10,4 días cada uno) para completar su diferenciación y ser liberada en forma de espermatozoide

maduro hacia el epidídimo (Franca y Godinho 2003). En el bovino, en cambio la espermatogénesis dura 61 días (4,5 ciclos del epitelio seminífero de 13,5 días cada uno) (Senger 2003). En los caninos, la duración del ciclo espermatogénico es de $13,6 \pm 0,7$ días y son necesarios 4,5 ciclos espermatogénicos para completar la espermatogénesis, por lo que la espermatogénesis dura 62 días (Johnston y col. 2001).

Bibliografía

- Bedford, J. M. y Hoskins, D. D. (1990). "The mammalian spermatozoon: morphology, biochemistry and physiology". En *Marshall's physiology of reproduction*. (pp. 379-568). Edinburgh: Churchill-Livingstone.
- Benton, L.; Shan, L. X. y Hardy, M. P. (1995). "Differentiation of adult Leydig cells." *J Steroid Biochem Mol Biol* 53 (1-6), pp. 61-68.
- Blanco-Rodriguez, J. (2002). "DNA replication and germ cell apoptosis during spermatogenesis in the cat." *J Androl* 23 (4), pp. 484-490.
- Bustos-Obregon, E. (1976). "Ultrastructure and function of the lamina propria of mammalian seminiferous tubules." *Andrologia* 8 (3), pp. 179-185.
- Chen, H.; Ge, R. S. y Zirkin, B. R. (2009). "Leydig cells: From stem cells to aging." *Mol Cell Endocrinol* 306 (1-2), pp. 9-16.
- Fawcett, D. W. (1987). *Tratado de Histología*. (Herranz Rodriguez, G.). (11^o). Madrid: Interamericana McGraw-Hill.
- Fawcett, D. W. y Phillips, D. M. (1969). "The fine structure and development of the neck region of the mammalian spermatozoon." *Anat Rec* 165 (2), pp. 153-164.
- Franca, L. R. y Godinho, C. L. (2003). "Testis morphometry, seminiferous epithelium cycle length, and daily sperm production in domestic cats (*Felis catus*)." *Biol Reprod* 68 (5), pp. 1554-1561.
- Griswold, M. D. (1998). "The central role of Sertoli cells in spermatogenesis." *Semin Cell Dev Biol* 9 (4), pp. 411-416.
- Habert, R.; Lejeune, H. y Saez, J. M. (2001). "Origin, differentiation and regulation of fetal and adult Leydig cells." *Mol Cell Endocrinol* 179 (1-2), pp. 47-74.
- Haider, S. G. (2004). "Cell biology of Leydig cells in the testis." *Int Rev Cytol* 233 181-241.
- Hess, R. y de Franca, L. (2008). "Spermatogenesis and Cycle of the Seminiferous Epithelium". En *Molecular Mechanisms in Spermatogenesis*. (pp. 1-15). Texas, USA.: Landes Bioscience and Springer Science+Business Media, LLC.
- Johnson, L.; Thompson, D. L., Jr. y Varner, D. D. (2008). "Role of Sertoli cell number and function on regulation of spermatogenesis." *Anim Reprod Sci* 105 (1-2), pp. 23-51.
- Johnson, L.; Varner, D. D.; Roberts, M. E.; Smith, T. L.; Keillor, G. E. y Scrutchfield, W. L. (2000). "Efficiency of spermatogenesis: a comparative approach." *Anim Reprod Sci* 60-61 471-480.
- Johnston, S. D.; Root Kustritz, M. y Olson, P. (2001). *Canine and Feline Theriogenology*. (1st.). Philadelphia: W.B. Saunders Company.
- Kirkpatrick, J. (1985). "Seasonal testosterone levels, testosterone clearance, and testicular weights in male domestic cats." *Canadian Journal of Zoology*. 63 (6), pp. 1285-1287.

- Leblond, C. P. y Clermont, Y. (1952). "Definition of the stages of the cycle of the seminiferous epithelium in the rat." *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 55 548-573.
- Mendis-Handagama, S. M. y Ariyaratne, H. B. (2001). "Differentiation of the adult Leydig cell population in the postnatal testis." *Biol Reprod* 65 (3), pp. 660-671.
- Núñez Favre, R. (2013). *Efecto del fotoperíodo y de la administración de melatonina sobre la producción espermática en el gato doméstico (Felis silvestris catus)*. Doctor en Ciencias Veterinarias, Facultad de Ciencias Veterinarias. Universidad Nacional de La Plata. pp. 78.
- Praderio, R.; Bonaura, M. C.; Núñez Favre, R. y Stornelli, M. A. (2012). "Estacionalidad reproductiva en el gato doméstico". En Morfológicas, S. A. d. C. *XIV Congreso de Ciencias Morfológicas Argentina*:
- Senger, P. L. (2003). *Pathways to Pregnancy and Parturition*. (Second Edition). Washington: Current Conceptions, Inc.

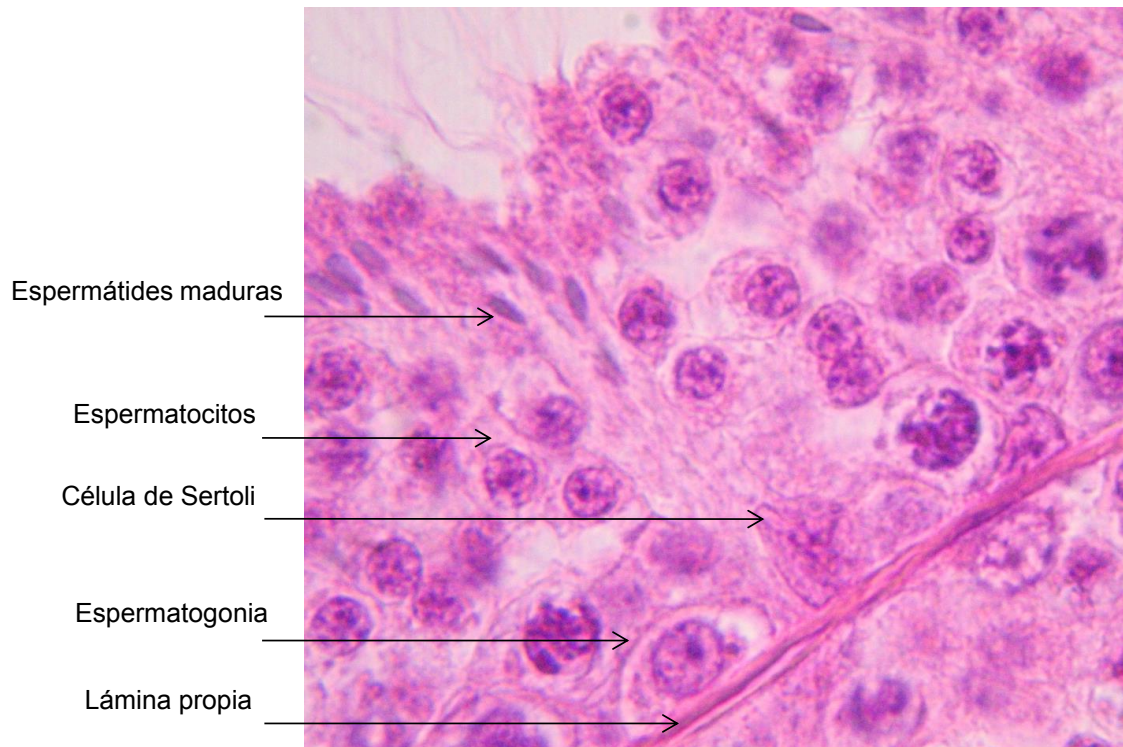


Foto 1: Fotomicrografía de parte de un túbulo seminífero de gato adulto en la cual puede observarse la organización del epitelio seminífero (40x).

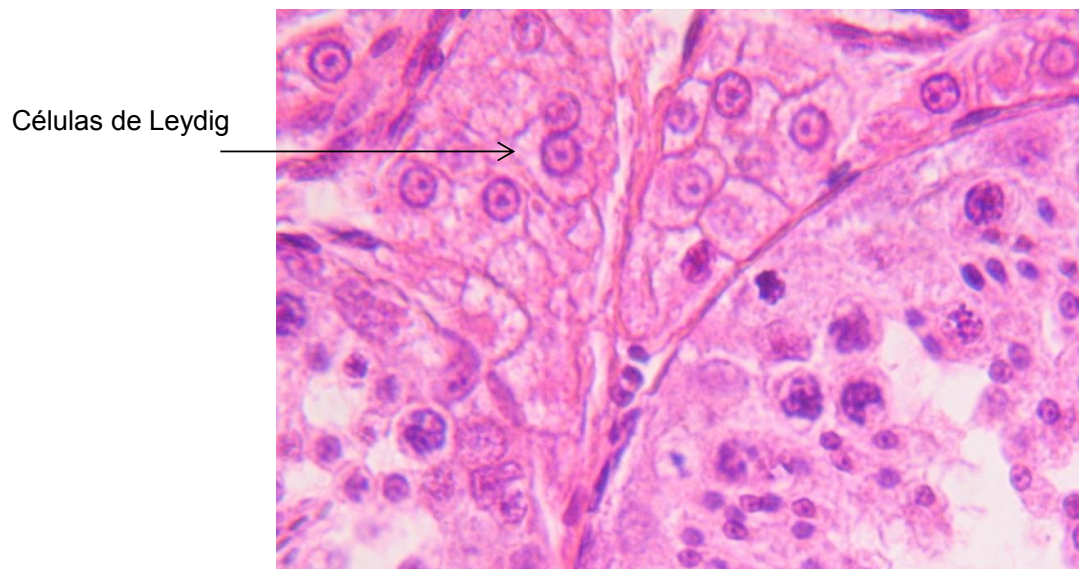


Foto 2: Fotomicrografía que muestra el tejido intersticial testicular de un gato adulto donde puede observarse gran cantidad de células de Leydig (40x).

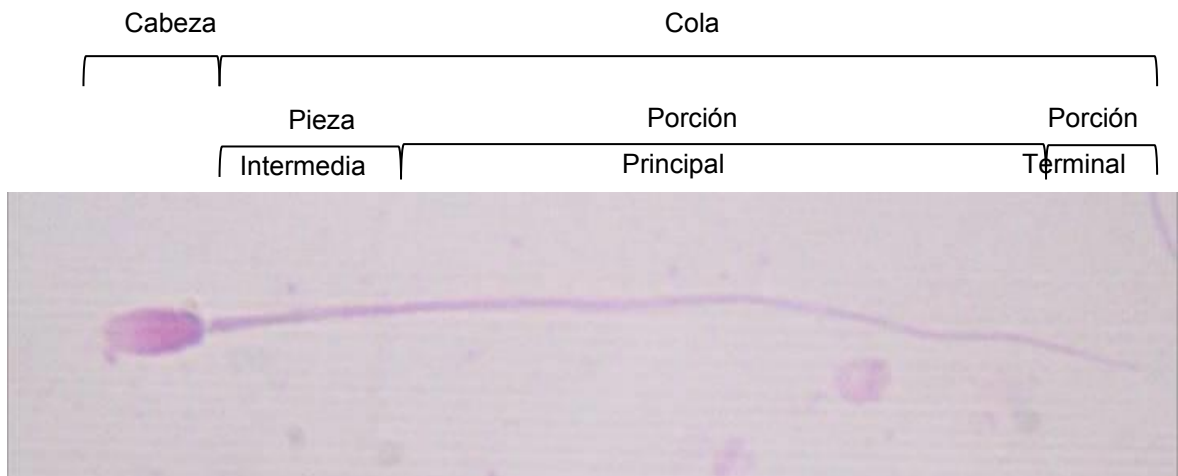


Foto 3: Fotomicrografía de un espermatozoide felino con morfología normal para mostrar las partes del mismo (100x).