

# CAPÍTULO 9

## SISTEMA REPRODUCTOR DE LA HEMBRA

*Mirta Alicia Flamini*



## Índice del capítulo 9

Introducción

Ovarios

**Estructura general del ovario izquierdo**

**Zona parenquimatosa**

**Folículos ováricos**

Folículos primordiales

Folículos primarios

Folículos en crecimiento

Folículos preovulatorios

Folículos postovulatorios

Folículos atrésicos

**Glándulas tecales**

**Zona vascularizada**

Oviducto

**Infundíbulo**

**Mágnium**

**Istmo**

**Útero**

**Vagina**

Estructuras vestigiales

**Recuadro 9.1 ¿Por qué un solo ovario?**

**Recuadro 9.2 Estructura del huevo de las aves**

Bibliografía

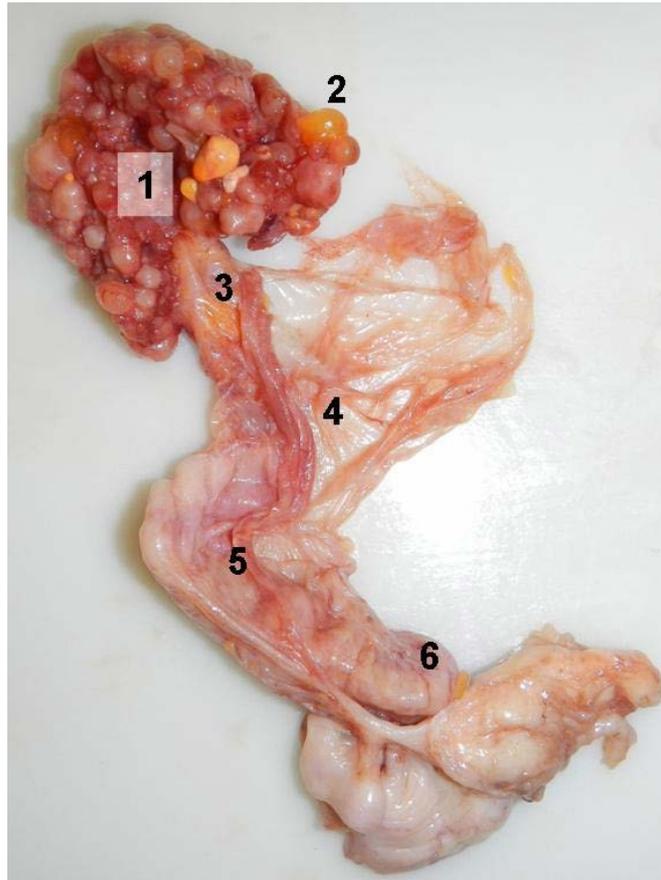
## Introducción

A diferencia de lo que ocurre en las restantes clases de vertebrados, que incluyen organismos ovíparos y vivíparos, todas las aves son ovíparas. El sistema reproductor de las hembras en las aves está adaptado para la fecundación interna y el posterior depósito de las envolturas que rodearán al individuo en desarrollo. En el huevo de las aves se acumulan las sustancias indispensables para la embriogénesis junto a una cubierta dura protectora que permite el transporte de los gases respiratorios (huevo cleidoico).

Las aves no poseen ciclos reproductivos similares a los ciclos estrales o menstruales de los mamíferos por lo que no existe sincronización entre la ovulación y la fecundación, lo que implica la presencia de estructuras en las que se almacenen los espermatozoides. Este es un hecho generalizado dentro de las aves y cumple una función adaptativa que permite la fecundación de las gametas femeninas producidas a lo largo del periodo de postura.

El **sistema reproductor** de la hembra, en las aves está formado por el **ovario** y el **oviducto** (Fig. 9.1). En la mayoría de las especies solo los órganos del lado izquierdo se desarrollan completamente. Existen excepciones como muchos falconiformes (familias Cathartidae, Accipritidae y Falconidae) y el kiwi, en los que maduran los órganos reproductores de ambos lados. Se ha encontrado que numerosas hembras de ciertas especies de gullas y palomas presentan desarrollo bilateral de sus órganos reproductores, mientras que algunas solo desarrollan los del lado izquierdo.

Luego del comienzo de la actividad reproductiva las características del ovario varían según el momento del año, ya que las aves tienen reproducción estacional.



**Figura 9.1.** Ovario y oviducto de gallina adulta en época no reproductiva. En el ovario (1) se observan varios folículos en desarrollo de diferente tamaño y coloración (2). Se señalan además el infundíbulo (3), el mágnum (4), el istmo (5) y el útero (6).

El oviducto aviar no es equivalente al oviducto de los mamíferos e incluye también a las porciones derivadas de los conductos de Müller que en los mamíferos forman el útero y la vagina. Este órgano es el sitio donde ocurre la fecundación, en él se forman las envolturas del huevo, incluyendo la albúmina y la cáscara y ocurren los primeros estadios de la embriogénesis.

## Ovarios

Como se mencionó, la mayoría de las especies de aves poseen un solo ovario funcional: el izquierdo. El proceso de desarrollo de ambos ovarios y la base molecular del escaso desarrollo del ovario derecho se presentan el Recuadro 1.

### **Recuadro 9.1**

#### **¿Por qué un solo ovario?**

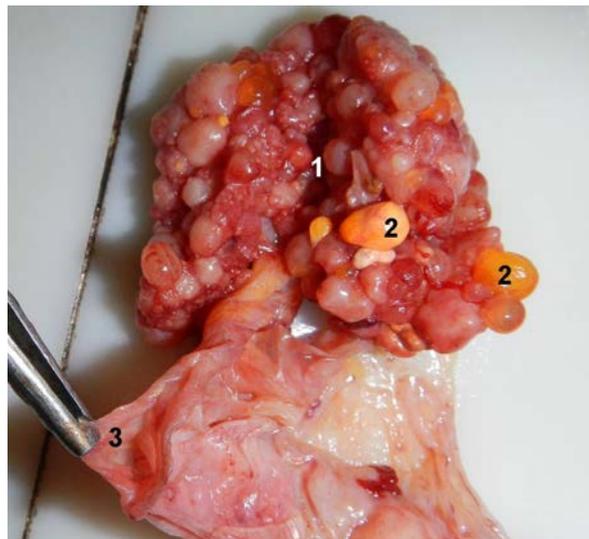
Como en todos los vertebrados, en el embrión de las aves se forman los esbozos pares de las gónadas indiferenciadas a las que llegan las células germinales primordiales. Durante las primeras etapas del desarrollo en el ovario derecho no se forman las estructuras que originarán al epitelio superficial. Las células germinales primordiales al no quedar incluidas en folículos degeneran y mueren. A medida que avanza el desarrollo, el ovario derecho disminuye su tamaño y queda reducido a tejido conectivo denso rodeado por un epitelio plano, pero conserva células intersticiales activas productoras de esteroides.

En el ovario izquierdo se desarrollan folículos que hasta el nacimiento se mantienen en estadio de folículos primordiales. Tal como ocurre en los mamíferos, y a diferencia de lo observado en teleósteos y anfibios, la formación de nuevas ovogonias en la hembra madura es muy baja o inexistente. Las ovogonias originan ovocitos I hasta poco después de la eclosión. Estos ovocitos I permanecen detenidos en la profase meiótica I y forman parte de folículos primordiales hasta la pubertad. La meiosis solo se reinicia por estímulo de las hormonas FSH y estradiol luego de la pubertad. Se ha observado que los embriones de gallina poseen 28.000 folículos en el día 9 de incubación, que estos aumentan a 680.000 en el día 17 para descender a 480.000 en la eclosión, debido a la atresia que se produce en los folículos antes del nacimiento. Solo unos 200-500 folículos alcanzan el estado de folículo preovulatorio. Se cree que en aves silvestres este número es aún menor.

En la involución de los órganos reproductores del lado derecho estaría involucrada la hormona antimülleriana. Esta hormona es producida por los testículos embrionarios de la mayoría de los vertebrados y provoca en ellos, la involución de las vías genitales femeninas. En las hembras de las aves, la hormona antimülleriana es producida por los ovarios, en especial por el ovario izquierdo, y provocaría la involución de los órganos del lado derecho. El

conducto de Müller izquierdo posee mayor concentración de receptores de estrógeno, probablemente esto lo haga más resistente a la involución.

Desde el nacimiento hasta la edad adulta, el ovario izquierdo de las aves cambia notablemente su aspecto. En el momento de la eclosión tiene forma ovalada y su superficie es lisa. Microscópicamente se pueden diferenciar en dos zonas, denominadas **zona cortical** y **zona medular**, esta última de posición central. Durante la primera semana de vida, la médula es proporcionalmente grande con respecto a la corteza, adquiere una gran vascularización y se denomina zona vasculosa. Mientras tanto en la corteza algunos folículos comienzan su desarrollo. A partir de la quinta semana la corteza (zona parenquimatosa) comienza a aumentar de tamaño. En esta edad, los folículos ováricos aún no pueden evidenciarse a simple vista. Después de las 16 semanas de vida los folículos son más grandes (de 1 mm de diámetro). A las 23 semanas los folículos tienen un diámetro de 2,5 mm y sobresalen claramente de la superficie ovárica. La zona vasculosa emite proyecciones hacia la zona parenquimatosa y como resultado de esto, los folículos mayores parecen “brotar” del parénquima ovárico sostenidos por un pedículo vascular y crecen hasta alcanzar un tamaño mayor que el del ovario que los contiene (Fig. 9.2).



**Figura 9.2.** Ovario y oviducto de una gallina adulta en época no reproductiva. Se observa el ovario con aspecto de racimo de uvas (1). Los folículos aún son pequeños y en algunos se puede observar acúmulo de vitelo de color amarillo (2). El segmento sujetado con la pinza corresponde al infundíbulo del oviducto (3).

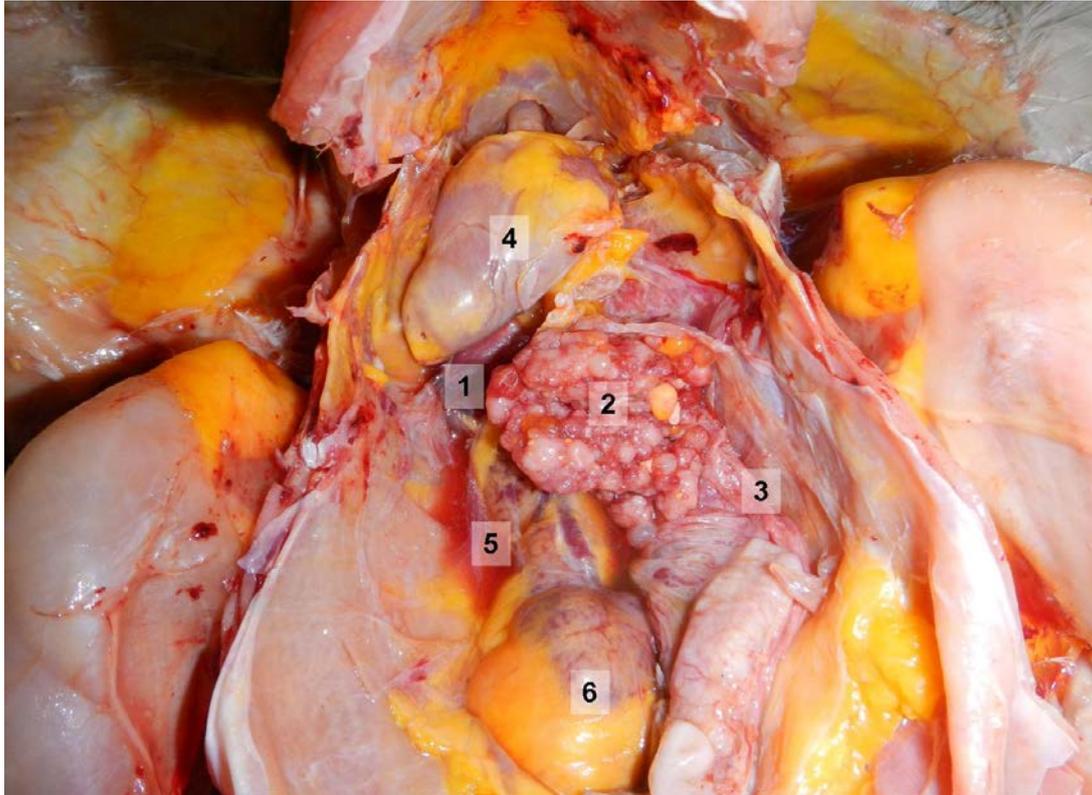
En las hembras adultas solo queda un vestigio microscópico del ovario derecho que sin embargo mantiene función endocrina, mientras que el órgano izquierdo alcanza su desarrollo completo.

En las aves, las gónadas en ambos sexos aumentan de tamaño solamente durante la etapa de reproducción, momento en que pueden incrementar su volumen y peso hasta más de diez veces. Esto fue interpretado por muchos autores como una adaptación al vuelo, evitando el peso excesivo de las gónadas en las etapas no reproductivas. En el animal sexualmente maduro existe una gran variación del tamaño gonadal relacionada con la edad.

### **Estructura general del ovario izquierdo**

El **ovario izquierdo** adulto se sitúa craneal y ventralmente a los riñones, a la izquierda de la columna vertebral y está fijado por el mesovario a la pared dorsal del abdomen. En las aves adultas en postura los surcos profundos (en número de 8-12) que separan a los folículos maduros le otorgan un aspecto similar al de un racimo de uvas (Fig. 9.3). Después de la fase de actividad reproductiva, el ovario se reduce de tamaño y su superficie se hace más lisa. En esta etapa de reposo, el ovario izquierdo de una gallina adulta tiene forma oval aplanada.

También se producen cambios ováricos a medida que la hembra envejece y disminuyen los niveles de postura. Los surcos van desapareciendo y la superficie se hace menos irregular, hasta que, en la gallina vieja, la superficie del ovario se vuelve lisa como en el animal juvenil. En el envejecimiento se observa un déficit de la selección y reclutamiento de folículos en cada ciclo de postura. El envejecimiento ovárico es muy variable según el grupo de aves, por ejemplo en galliformes hay una declinación rápida de la fertilidad que se asocia con un tiempo de vida breve, en cambio en los paseriformes la declinación de la actividad reproductiva suele ser gradual en relación con una vida media más larga.

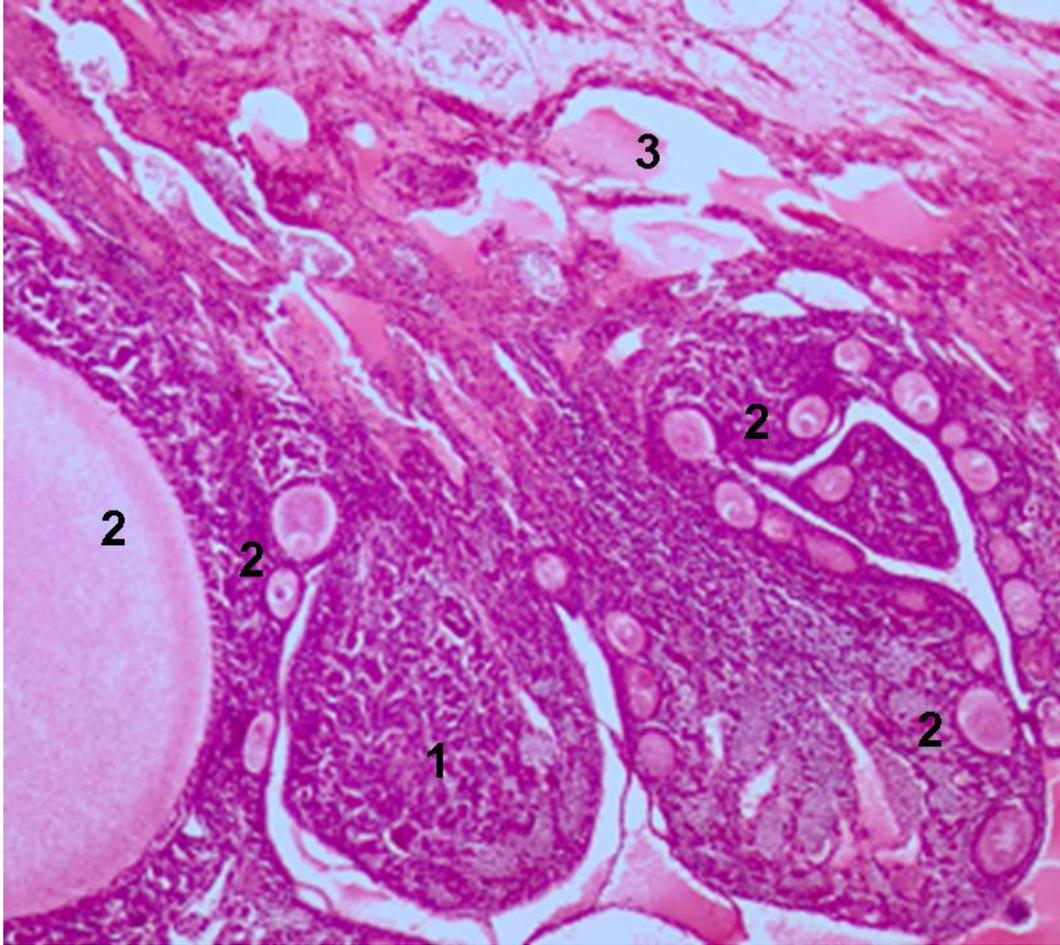


**Figura 9.3.** Ubicación anatómica del ovario de gallina. Se observa el ovario (1) con folículos de diversos tamaños (2). A la derecha del ovario se distingue el comienzo del infundíbulo (3). Arriba a la izquierda se aprecia la silueta cardíaca con su típica forma cónica (4). Un pequeño sector de los riñones (5) se observa cerca del estómago muscular (6).

Un hecho interesante ocurre en algunas aves como el hablador de la selva de la India (*Turdoides striatus*), estos pájaros gregarios presentan una forma de cría comunitaria en la que solo los ejemplares dominantes producen descendencia pero todos participan en el cuidado de los pichones. En estos animales las hembras colaboradoras poseen ovarios con un menor número de folículos; su tamaño es intermedio entre el de las hembras reproductoras en periodo de postura y el de las de las hembras en periodo no reproductivo. Los folículos de estas hembras no reproductoras son fuente de progesterona, hormona que induce la conducta de cuidados parentales.

La disposición y el tamaño de los folículos en las aves no permiten observar un límite preciso entre corteza y médula en el ovario. Los estudios embriológicos realizados sugieren que es apropiada la denominación de **zona parenquimatosa** para aquella que se corresponde con la corteza del ovario de

los mamíferos y **zona vasculosa** a la equivalente a la zona medular del ovario de los mamíferos (Fig. 9.4).



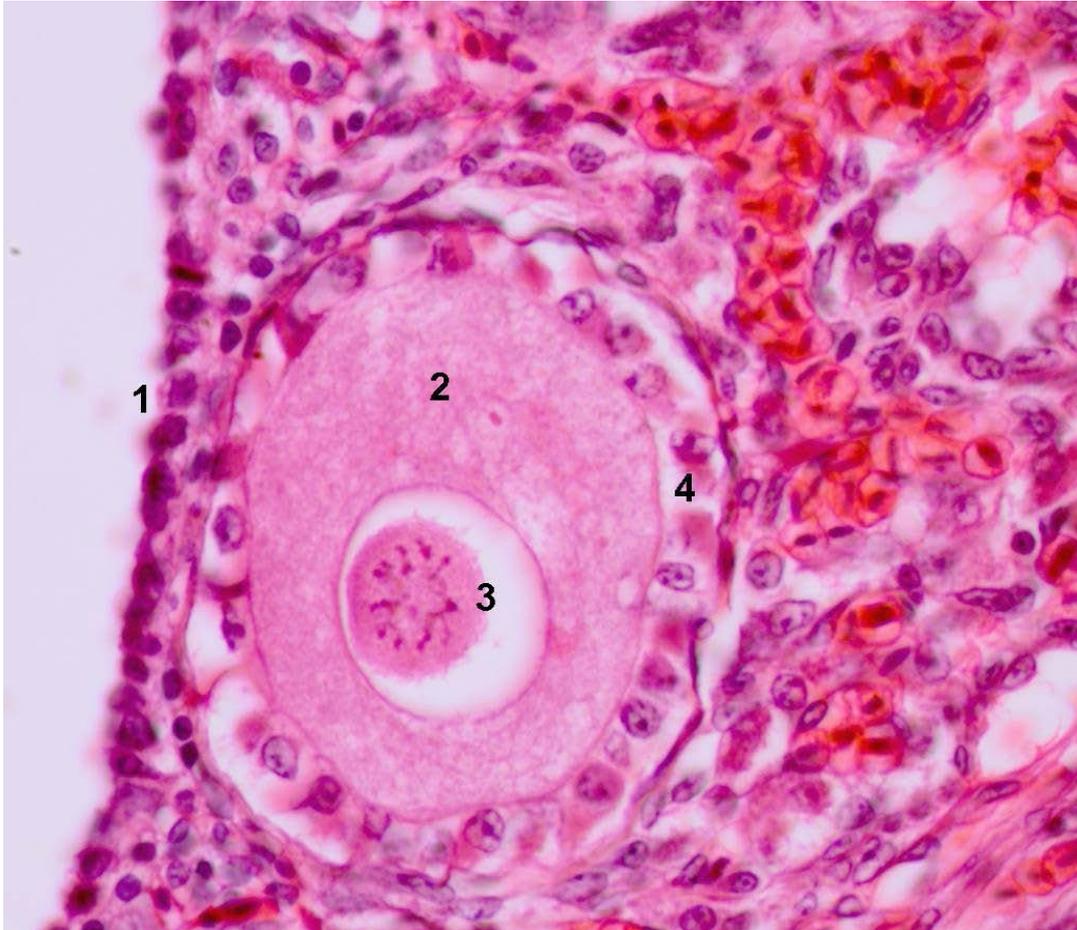
**Figura 9.4.** Ovario de gallina adulta en etapa no reproductiva. Coloración H-E. 4x. En la zona parenquimatosa ovárica (1) se pueden observar folículos en desarrollo (2). La zona vasculosa (3) tiene numerosos vasos sanguíneos de luz dilatada.

### **Zona parenquimatosa**

En la **zona parenquimatosa** se distinguen las siguientes estructuras: el **epitelio superficial**, el **estroma conjuntivo** que incluye células intersticiales endocrinas y los **folículos ováricos** en desarrollo.

El **epitelio superficial** consiste en una capa simple de células cúbicas que rodea completamente el ovario, excepto en la región del hilio (Fig. 9.5). Estas células se transforman en planas en los estadios preovulatorios como

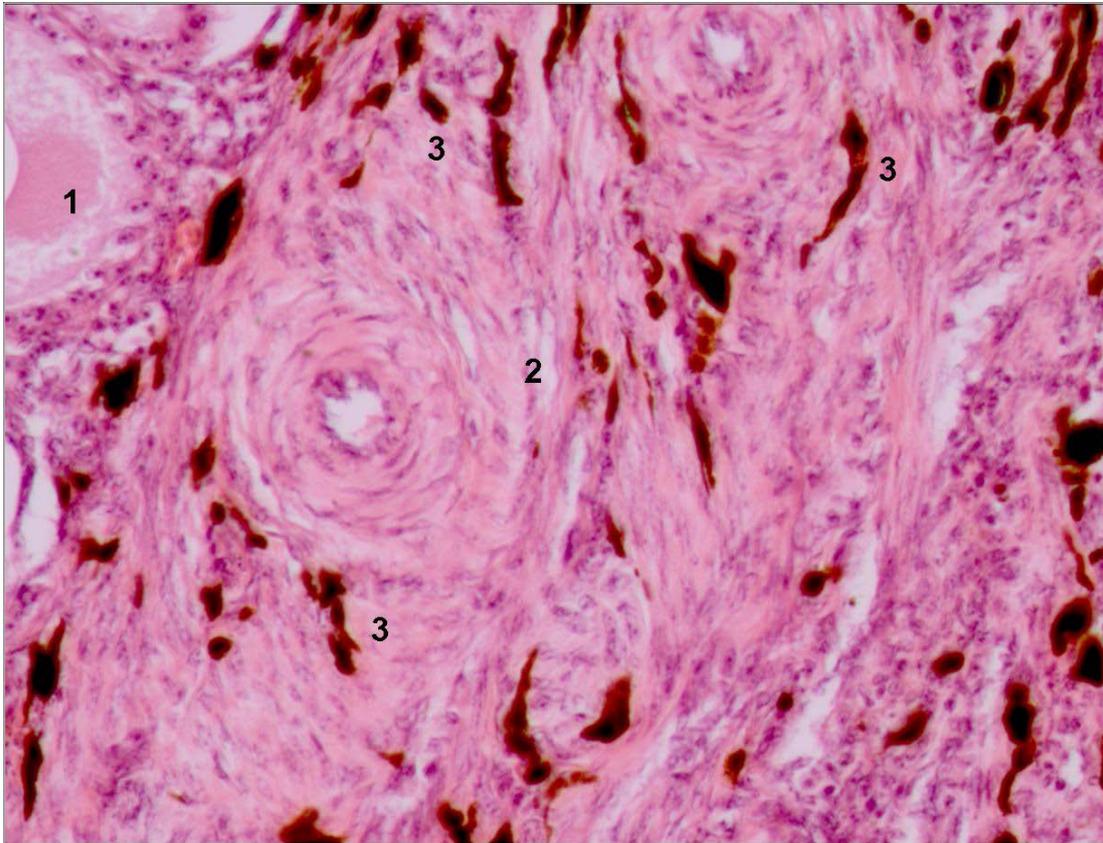
consecuencia del incremento de la superficie del ovario generada por los folículos maduros que sobresalen de la misma. Profundamente a este epitelio se encuentra una túnica formada por tejido conectivo denso, similar a la albugínea del ovario de los mamíferos.



**Figura 9.5.** Ovario de gallina adulta. Coloración H-E. 40x. El ovario está rodeado por un epitelio (1) formado por una sola capa de células cúbicas. El citoplasma del ovocito (2) se observa levemente vacuolado alrededor del núcleo (3). Nótese las células foliculares cúbicas que rodean al ovocito (4).

El **estroma conectivo** es un tejido conectivo muy vascularizado formado por una red de fibras colágenas dentro de la cual se encuentran fibroblastos, eosinófilos, linfocitos (en su gran mayoría T), macrófagos, células ganglionares, células cromafines y pigmentarias (Fig. 9.6). También se encuentran fibras nerviosas colinérgicas y adrenérgicas, que estarían involucradas en la regulación del desarrollo folicular y la ovulación. Otra estructura que se encuentra en el estroma es el *epooforo*, constituido por tubos tortuosos

revestidos por epitelio cúbico simple, tejido conectivo y músculo liso y que representan vestigios embrionarios.



**Figura 9.6.** Ovario de codorniz (*Coturnix coturnix*). Coloración H-E. 20x. Se observa una pequeña parte de un folículo de la zona parenquimatosa (1) y la zona vascular (2). Nótese la gran cantidad de pigmento (3) que se observa en el tejido conectivo.

Las **células intersticiales** se encuentran en grupos o formando nidos en la zona parenquimatosa, en la zona vascular y también en la teca folicular en donde originan la glándula tecal. Son células productoras de hormonas esteroides.

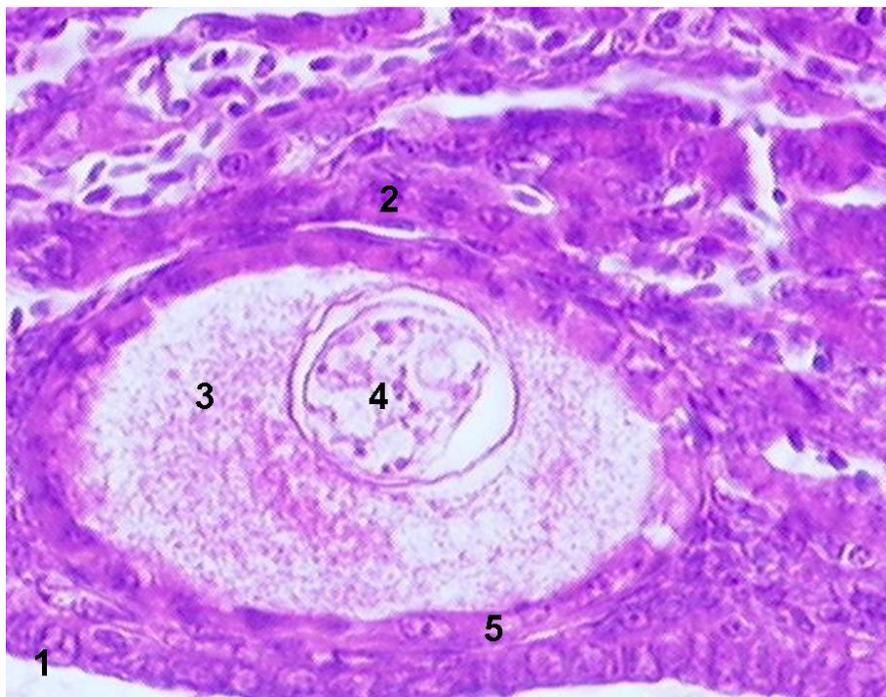
### **Folículos ováricos**

Los **folículos ováricos** están formados por el **epitelio folicular**, el **ovocito** y las **tecas** conectivas. A diferencia de lo que ocurre en los mamíferos, el epitelio folicular es siempre simple y no se desarrolla un antro folicular o cavidad

folicular. Por otra parte, durante la puesta todos los estadios foliculares se encuentran simultáneamente en el ovario.

El **epitelio folicular** está formado por una capa de células que, a lo largo del desarrollo folicular varían desde cúbicas y cilíndricas hasta adquirir un aspecto pseudoestratificado.

El **ovocito** en las aves alcanza un tamaño mucho mayor que el de los mamíferos. Su diámetro varía a lo largo del desarrollo entre 30 y 4000  $\mu\text{m}$ . Este aumento de tamaño se debe a la acumulación de sustancias de reserva, conocidas en conjunto como vitelo, que nutrirán al embrión a lo largo de su desarrollo. Observado a simple vista, el ovocito tiene un aspecto viscoso y su consistencia es la de un líquido en el que se encuentran suspendidos glóbulos y gránulos de diversos tamaños. El ovocito presenta un aspecto granular debido a este acúmulo de nutrientes (Fig. 9.7). En los huevos de gallina, el vitelo (yema) contiene casi un 50% de agua, un 33% de lípidos, un 16% de proteínas y un 1% de carbohidratos.



**Figura 9.7.** Corteza del ovario. Coloración H-E. 10x. Se observa el epitelio superficial (1) formado por células cúbicas. El folículo primario presenta un ovocito con citoplasma vacuolado (3), con zonas acidófilas y el núcleo de cromatina muy laxa (vesiculoso) (4). El epitelio folicular que lo rodea está constituido por células cúbicas (5).

En los ovocitos con un diámetro mayor a 200  $\mu\text{m}$  se puede observar, hacia un lado del núcleo, una masa granulosa de forma redondeada y más eosinófila que el resto del citoplasma; se ha denominado **cuerpo de Balbiani** y consiste en un acumulo de vacuolas de la yema, mitocondrias y componentes del complejo de Golgi. En estadios más avanzados el cuerpo de Balbiani desaparece y la mayor parte del citoplasma está ocupado por vitelo.

Los folículos ováricos en su desarrollo atraviesan por distintas etapas que se denominan: **folículo primordial**, **folículo primario**, **folículo en crecimiento** y **folículo preovulatorio**. Existen grandes diferencias con el desarrollo folicular en los mamíferos. En las aves los folículos aumentan de tamaño sin producirse estratificación de la granulosa folicular y no hay producción de líquido folicular por lo que el desarrollo se produce a expensas del incremento del tamaño del ovocito y en especial de su citoplasma debido al aumento de materiales nutricios. La mayor parte de estos materiales no se sintetizan en el ovocito sino que se producen en el hígado; son transportados por la sangre a las células foliculares y desde ellas son transferidos al ovocito. Dentro de estas sustancias se destaca la vitelogenina, proteína de origen hepático, que en el ovocito se modifica y origina fosvitina y lipovitelina, las principales proteínas del vitelo.

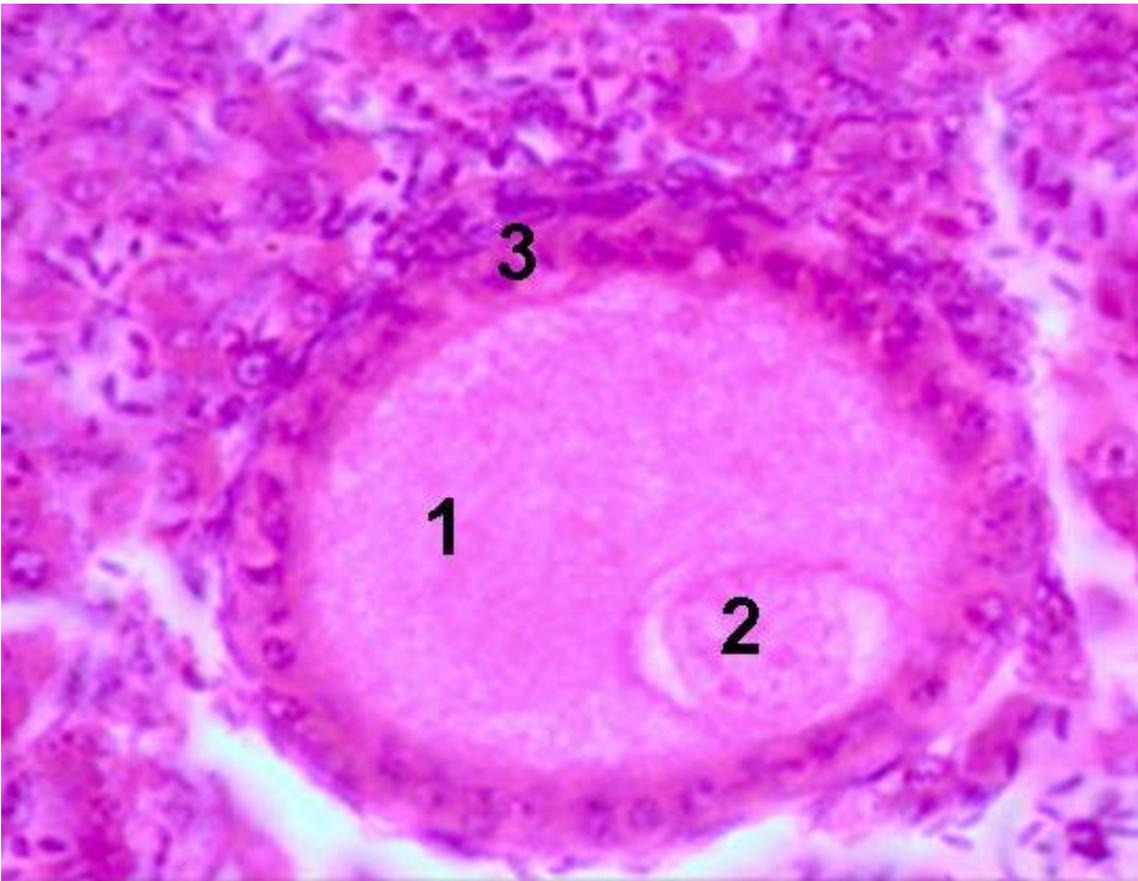
Dada la coincidencia parcial y la alta complejidad de las clasificaciones de los folículos ováricos que se encuentran en la literatura, en este libro se dividirán en folículos primordiales, primarios, en crecimiento y preovulatorios.

### Folículos primordiales

El ovocito posee un diámetro de 30-40  $\mu\text{m}$  y está rodeado por una capa de células planas o cúbicas bajas. En conjunto todo el folículo primordial puede alcanzar un diámetro de 80  $\mu\text{m}$ . El folículo primordial carece de teca que lo rodee. En este estadio el ovocito puede permanecer durante años en reposo meiótico I.

## Folículos primarios

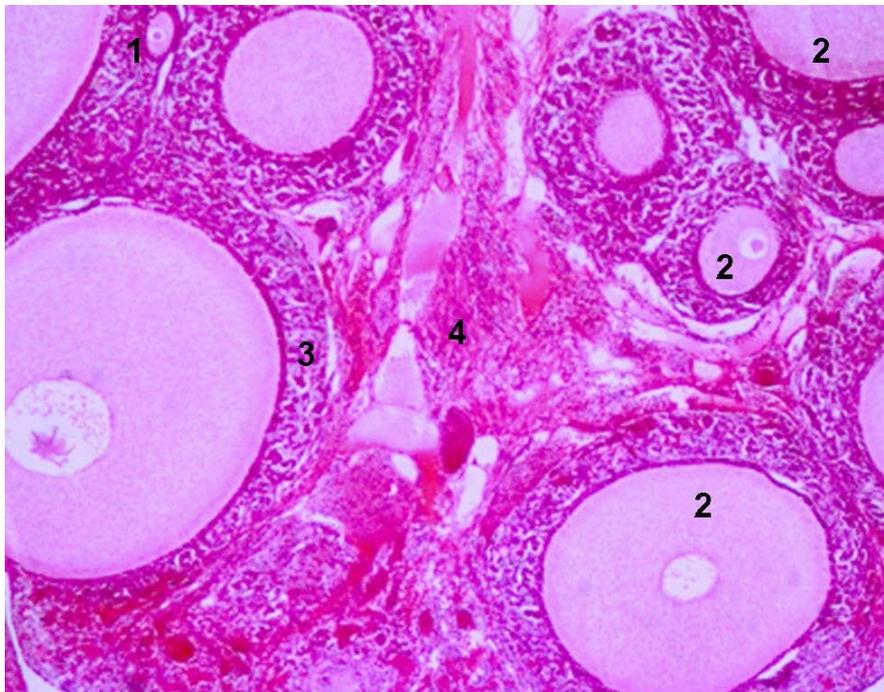
En cada temporada de postura algunos folículos primordiales son reclutados para continuar su desarrollo y pasar a constituirse en **folículos primarios**. Hasta el momento no se ha podido establecer en el ovario de las aves el papel de los distintos factores de crecimiento que se conocen que intervienen en el reclutamiento folicular en los mamíferos. Las células foliculares son cúbicas (Fig. 9.7 y 9.8) y su número aumenta acorde con el crecimiento del folículo. El ovocito crece y el conjunto llega a 1 mm de diámetro. El tejido conectivo que rodea al folículo forma una teca cuyas células poseen receptores para las gonadotrofinas hipofisarias.



**Figura 9.8.** Ovario de gallina. Coloración H-E. 40x. Se observa un folículo primario, donde se identifica el citoplasma del ovocito (1), el núcleo con cromatina laxa (2) y el epitelio folicular cúbico (3).

## Folículos en crecimiento

Los **folículos en crecimiento** se subdividen a su vez en folículos **previtelínicos** y **vitelínicos**. El **folículo previtelínico** alcanza un diámetro de hasta 5 mm. En este estadio el porcentaje de atresia es muy elevado (alrededor del 20% en la gallina). La membrana perivitelina interna (homóloga a la zona pelúcida de los mamíferos) se deposita entre el ovocito y el epitelio folicular. Por fuera de las células foliculares se diferencian las porciones externa e interna de la teca. Las células foliculares pasan de cúbicas a cilíndricas y proliferan, acompañando al crecimiento ovocitario. En algunos casos el aspecto del epitelio es pseudoestratificado (Fig. 9.9). La proliferación de estas células está regulada por la hormona FSH, el factor de crecimiento epidérmico, el péptido intestinal vasoactivo (VIP) presente en terminaciones nerviosas de la teca y el factor de diferenciación y crecimiento 9 (GDF9), este último sintetizado por el ovocito. Las células foliculares no poseen una actividad esteroidogénica significativa.



**Figura 9.9.** Ovario de gallina adulta. Coloración H-E. 10x. En la zona parenquimatosa se observan un folículo primario (1) y varios folículos en desarrollo de diferente tamaño (2). La teca folicular (3) se reconoce en el folículo de mayor tamaño. En la zona vasculosa (4) se pueden apreciar algunos vasos sanguíneos.

En cierto momento del desarrollo folicular las células foliculares poseen vesículas relacionadas con la captación de precursores del vitelo sintetizados por el hígado y que son transportados por el epitelio folicular hacia el ovocito mediante transcitosis. Los núcleos de las células foliculares se dirigen hacia el polo apical que se encuentra en contacto con el ovocito. La adquisición de estos rasgos en las células foliculares coincide con el inicio de la acumulación de vitelo en el ovocito y el inicio del subestadio **vitelínico**.

En este momento algunos folículos son seleccionados para continuar su desarrollo por un proceso complejo en el que intervienen mecanismos autocrinos, paracrinos y endocrinos con participación de miembros de la familia del TGF $\beta$  como la activina y de la hormona FSH. Estos folículos alcanzan unos 6 mm de diámetro en la gallina y se transforman en folículos preovulatorios. En ese momento se produce un cambio en la expresión de receptores y la hormona LH se convierte en el principal regulador del desarrollo folicular.

#### Folículos preovulatorios

El folículo ovárico continúa aumentando de tamaño y, como consecuencia, se va aislando progresivamente del resto del ovario hasta quedar suspendido solamente por el pedículo vascular, en el que penetran una o dos ramas arteriales. A partir de ese momento se denomina **folículo preovulatorio**. Este folículo llega, en la gallina, a pesar 18-20 g y medir algo más de 4 cm de diámetro. Es el periodo más corto del desarrollo folicular y dura en la gallina entre 6 y 11 días.

Las células foliculares sufren procesos de diferenciación. Las que contactan con el polo embrionario del ovocito tienen un índice de proliferación mucho mayor que el resto del epitelio folicular, mientras que las ubicadas en la región del polo vegetativo del ovocito son las que tienen una mayor síntesis de progesterona que induce la actividad secretoria del oviducto y las conductas parentales.

En las células foliculares desciende el número de receptores de la hormona FSH y se incrementa el número de los receptores de la hormona LH. A diferencia de lo que ocurre en los mamíferos, en las aves tanto las células foliculares como las de la teca de los folículos maduros son capaces de captar colesterol y utilizarlo para sintetizar esteroides. Sin embargo, los productos finales son distintos, ya que las células foliculares secretan progesterona y andrógenos, y las células de la teca estrógenos y andrógenos. La progesterona producida por las células foliculares puede liberarse a la circulación sanguínea o pasar a las células tecales. Las células de la teca interna convierten la progesterona en androstenediona que luego se modifica a estradiol en las células de la teca externa. Esta última hormona solo se produce en la teca externa porque es allí donde las células poseen aromatasa, enzima que cataliza la transformación androstenediona-estradiol.

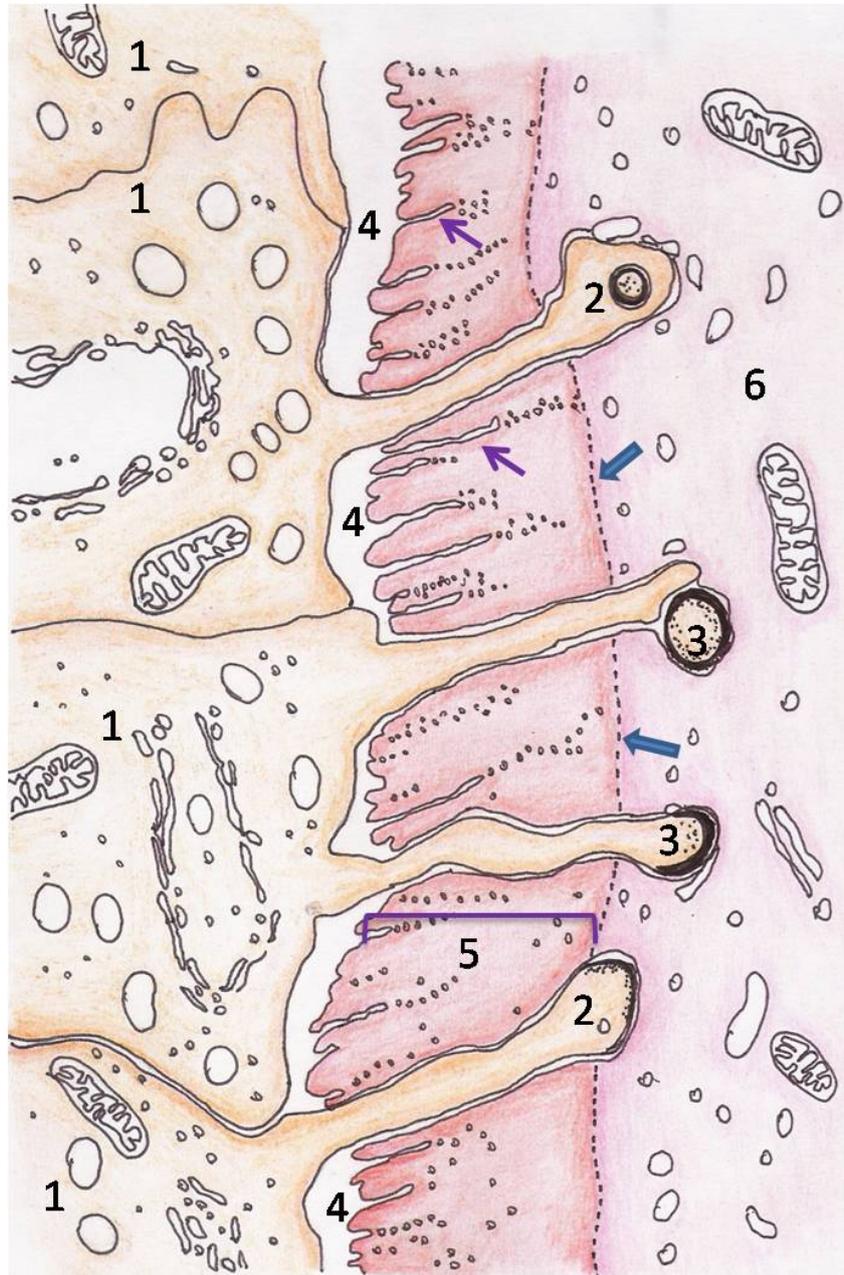
A nivel sistémico, el estadio de folículo preovulatorio coincide con una gran producción de vitelogenina y lipoproteínas de muy baja densidad en el hígado. El ovocito también acumula durante este estadio gran cantidad de transcritos primarios y ARNm que serán necesarios para los primeros momentos del desarrollo embrionario.

Al finalizar este estadio se produce la **ovulación**; como en la mayoría de los vertebrados se libera un ovocito secundario que, en el caso de las aves, será fecundado rápidamente (alrededor de 15-30 minutos posovulación). En los folículos maduros se produce progesterona. El área del estroma ovárico en que el folículo preovulatorio contacta con la superficie ovárica es el **estigma**, esta zona carece de vasos sanguíneos y allí se produce la ruptura de la pared ovárica durante la ovulación.

Los componentes que presenta el **folículo preovulatorio** son el **ovocito**, la **zona radiada**, la **membrana perivitelina interna**, el **epitelio folicular**, la **membrana basal** y las **tecas interna y externa**.

La **zona radiada** es la región más periférica del ovocito. Su apariencia, estriada cuando se observa con el microscopio óptico, se debe a la presencia de microvellosidades delgadas formadas por la membrana celular ovocitaria (Fig. 9.10). La importancia funcional de esta región radica en el gran aumento de la

superficie para intensificar los cambios metabólicos. Esta zona está delimitada externamente por la membrana plasmática del ovocito y la membrana perivitelina interna e internamente por un velo terminal laxo formado por microfilamentos.

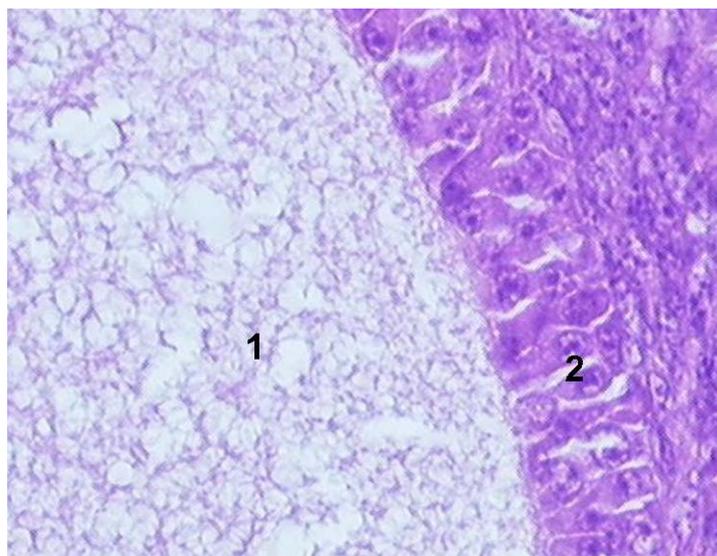


**Figura 9.10.** Representación esquemática de la zona radiada. Se indican las células foliculares (1), sus procesos extendidos (2), los transomas (3), la membrana perivitelina (4), la zona radiada (5) y la superficie ovocitaria (6). Las flechas color violeta señalan los canales picnóticos y las flechas azules el velo terminal.

La zona radiada presenta una gran actividad pinocítica evidenciada por la presencia de transomas. Las prolongaciones de las células foliculares atraviesan la membrana perivitelina y contactan con las microvellosidades del ovocito. En los folículos totalmente desarrollados, la zona radiada desaparece porque el citoplasma del ovocito se expande y en consecuencia su superficie se hace lisa.

La **membrana perivitelina interna** es una capa glicoproteica que se encuentra entre las células foliculares y la superficie del ovocito. Después de la ovulación permanece formando parte de las membranas del huevo. Es homóloga de la membrana pelúcida de los ovocitos de mamíferos, con una composición química muy similar. En la codorniz japonesa (*Coturnix coturnix*) se han encontrado 5 glicoproteínas Zp1, ZP2, ZP3, ZP4 y ZPD, pero a diferencia de lo que ocurre en los mamíferos, en las aves la glicoproteína que induce la reacción acrosómica es ZP1.

El **epitelio folicular** es cilíndrico o pseudoestratificado (Fig. 9.11). Las células poseen núcleos esféricos con un citoplasma eosinófilo que tiene inclusiones de lípidos y gránulos positivos a la técnica de PAS, estos materiales probablemente pasen a formar parte del vitelo del ovocito. Por fuera el epitelio está rodeado por una membrana basal.



**Figura 9.11.** Ovario de gallina. Coloración H-E. 40x. Se observa parte de un folículo en desarrollo donde se puede apreciar parte del citoplasma del ovocito (1) y el epitelio folicular pseudoestratificado (2).

Externamente se encuentran las **tecas foliculares**, que al igual que en los mamíferos son dos y que sólo se pueden diferenciar bien cuando el folículo alcanza 2 mm de diámetro. La **teca interna** es mucho más delgada que la teca externa. Consiste en una capa compacta de células con forma de huso, con unos pocos haces finos de fibras colágenas finas entre ellas. Algunos autores dividen la teca interna en 3 capas: una capa interna estrecha de fibras colágenas, una capa media formada especialmente por fibroblastos y una capa externa de células vacuoladas, presumiblemente células de la glándula tecal. La teca interna produce andrógenos en los folículos ováricos inmaduros y luego estrógenos en los folículos ováricos maduros, aunque la producción de estrógenos desciende cerca de la ovulación y en ese momento la progesterona pasa a ser el producto de secreción más abundante.

La **teca externa** es más gruesa que la interna. Está formada por tejido conectivo denso regular con fibras colágenas dispuestas en capas concéntricas a la circunferencia del folículo. Estas fibras se hacen más gruesas y más evidentes en la unión entre ambas tecas. Numerosos fibroblastos achatados se ubican entre las fibras y unas pocas fibras elásticas se esparcen por toda la capa. Existen fibras musculares lisas en la teca externa. También se encuentran grupos o redes de células vacuoladas que forman las glándulas tecales. Periféricamente la teca externa se continúa con el estroma intersticial del ovario.

Entre 4 y 6 horas luego del pico secretorio de hormona LH hipofisiaria se produce la **ovulación**. Alrededor de 2 horas antes de la ovulación finaliza la primera división meiótica en el ovocito y comienza la segunda división que se detendrá en metafase hasta la fecundación. Las microvellosidades de las células foliculares comienzan a separarse del ovocito y se acumula líquido entre la membrana plasmática y la membrana perivitelina para formar el espacio perivitelino.

La ruptura del folículo ocurre en la zona del estigma e intervienen distintos procesos como: activación de proteasas (incluidas colagenasas), reducción de la pared alrededor del folículo, contracción del músculo liso de la teca,

retracción del epitelio folicular con separación del ovocito y apoptosis del epitelio superficial en la región del estigma.

El ovocito no se libera rodeado de células foliculares como en los mamíferos, pero si se encuentra rodeado por la membrana perivitelina.

La progesterona, producida principalmente por las células foliculares, induce el pico de hormona LH que antecede en 4-6 horas a la ovulación.

### Folículos posovulatorios

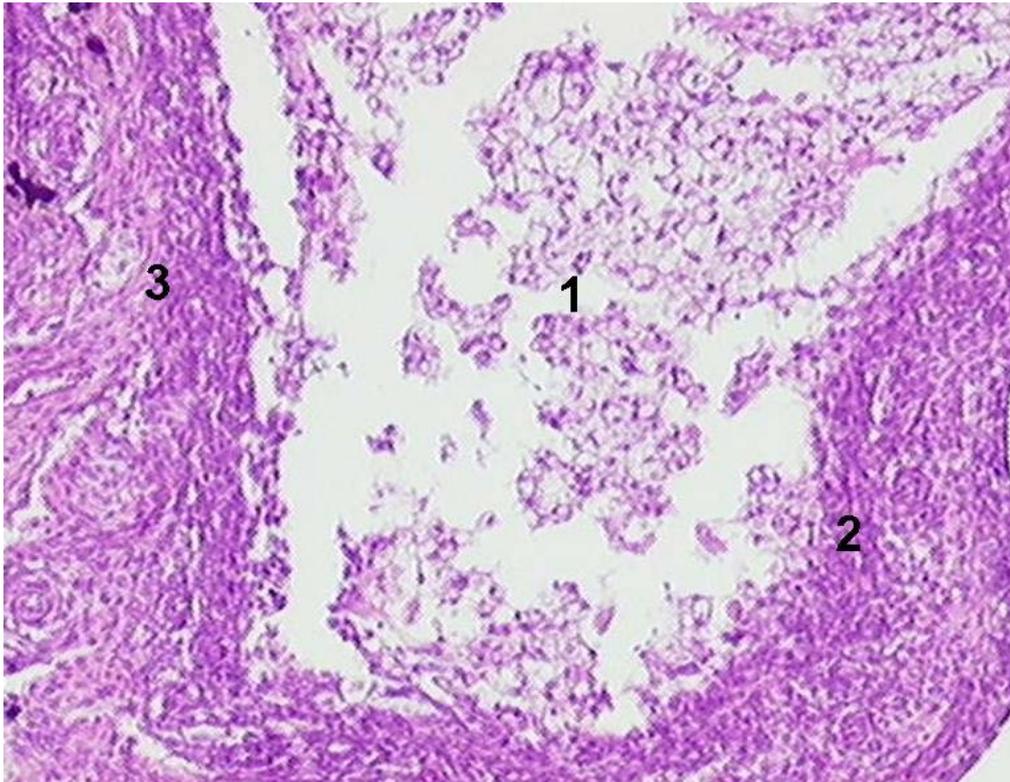
Estos folículos tienen como componentes a la teca y las células foliculares. Los folículos posovulatorios de las aves no son equivalentes a los cuerpos lúteos de los mamíferos, ya que la capacidad esteroideogénica se mantiene solo durante unos pocos días y luego los componentes del folículo se reabsorben. Estos folículos posovulatorios también producen relaxina cuya función en aves no se conoce.

### Folículos atrésicos

La **atresia** es el proceso de regresión que se produce en aquellos folículos ováricos que no llegan a ovular. Pese a que cuantitativamente la atresia folicular es más evidente en los mamíferos, este proceso se observa en otros vertebrados como las aves. La atresia ocurre principalmente en los folículos ováricos cuando culmina la postura y comienza la incubación de los huevos y en el inicio de la muda de las plumas.

La atresia en los mamíferos y las aves es morfológicamente distinta debido a las diferencias estructurales que existen entre los folículos ováricos, en especial por la presencia en las aves de una sola capa celular en el epitelio folicular y la gran cantidad de vitelo en el ovocito. En las aves la atresia no involucra un incremento masivo de la apoptosis en el epitelio folicular. Existen en las aves dos tipos de atresia: involutiva o sin estallido y con estallido.

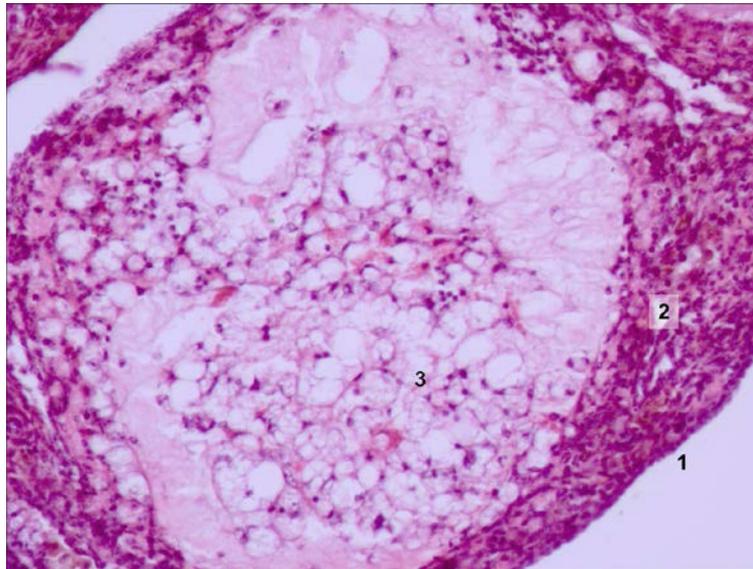
La **atresia involutiva** o **sin estallido** es la más frecuente y es el proceso típico que ocurre en los folículos previtelogénicos (Fig. 9.12). Este tipo de atresia está caracterizada por una reducción del tamaño del ovocito en el que el material lipídico se observa condensado. Las células foliculares se separan de la teca y se pliegan. No existe hipertrofia ni fibrosis de la teca. En los periodos no reproductivos es prácticamente el único tipo de atresia que se observa.



**Figura 9.12.** Ovario de galina adulta. Coloración H-E. 40x. Se aprecian células dispersas en el interior del folículo atrésico (1). La capa granulosa se encuentra engrosada por la proliferación de sus células (2). La teca (3) conserva su estructura intacta.

La **atresia con estallido** ocurre en folículos ováricos de gran tamaño. Hay ruptura de la pared folicular y escape de vitelo a la cavidad abdominal. Posteriormente, en algunas especies como la falsa perdiz *Nothura maculosa*, las células foliculares y la teca emiten proyecciones al interior del folículo. El ovocito muestra claros signos de degeneración y desorganización de su citoplasma y sus membranas (Fig. 9.13). El epitelio folicular se hipertrofia, los núcleos presentan picnosis y en su citoplasma se observan vacuolas, como resultado de la acumulación de lípidos. Las células de la teca interna se

vacuolizan e hipertrofian, mientras que la teca externa adquiere aspecto fibroso.



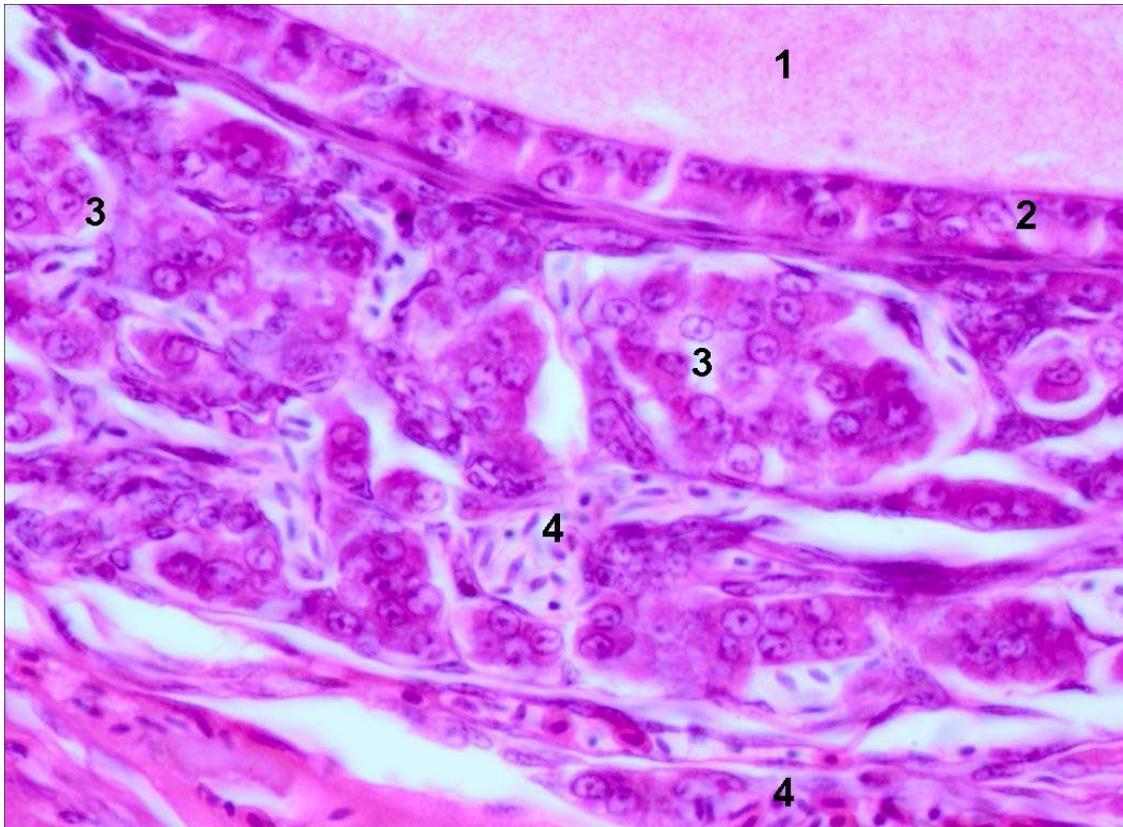
**Figura 9.13.** Ovario de codorniz adulta. Coloración H-E. 40x. Se observa el epitelio ovárico (1). En el centro de la figura se muestra un folículo atrésico rodeado por la teca folicular (2) y en el centro células de la capa de células foliculares (3) con cambios degenerativos y apoptosis.

### **Glándulas tecales**

Las **glándulas tecales** están formadas por grupos de células epiteliales esféricas u ovals bien definidos (Fig. 9.14). Estas agrupaciones celulares aparecen en ambas tecas pero en los folículos mayores, tienden a ser más visibles en la teca externa que en la teca interna. Cada glándula tecal está bien delimitada por una membrana basal periglandular. Existen dos tipos de células: las células que producen esteroides y las células de sostén (periféricas).

Las **células productoras de esteroides** forman la mayor parte de la glándula. Son irregulares en su forma. Poseen un núcleo oval o esférico ubicado en la parte apical de la célula. En su citoplasma contienen numerosas gotas lipídicas grandes. Poseen mitocondrias con crestas tubulares que normalmente forman grupos. El retículo endoplásmico liso es abundante, mientras que el retículo endoplásmico rugoso es escaso. Son células con polaridad manifiesta. La mayoría de las gotas de lípidos, las mitocondrias y el retículo endoplásmico liso

se ubican en el citoplasma basal, mientras que el complejo de Golgi y el retículo rugoso suelen ser apicales.

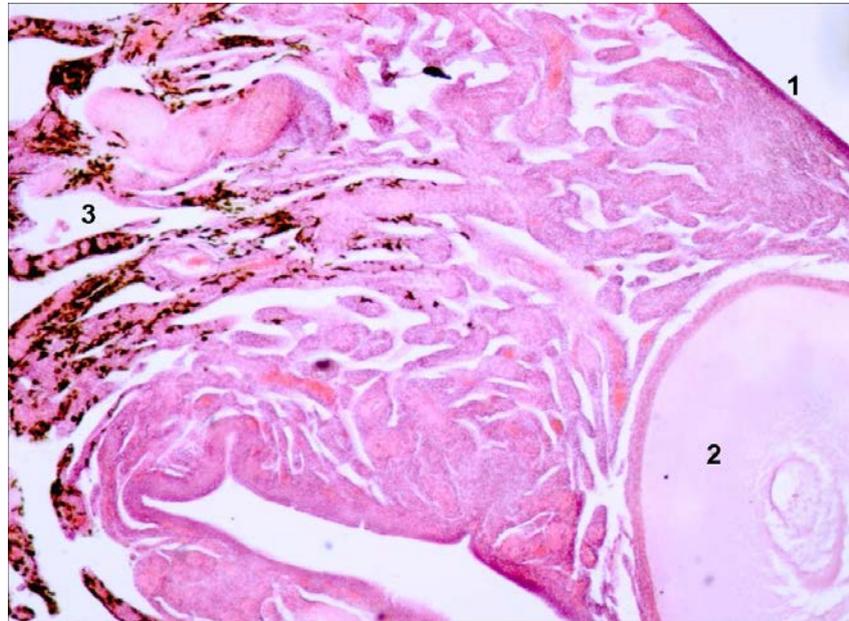


**Figura 9.14.** Ovario de gallina adulta. Coloración H-E. 40x. Se observa un pequeño sector del ovocito (1) y el epitelio folicular (2). En la teca se observa la glándula tecal pequeña (3). Se reconocen vasos sanguíneos con glóbulos rojos en su interior (4) en el estroma tecal.

Las **células de sostén** son aplanadas y se localizan en la periferia de la glándula tecal con su cara externa apoyada sobre la membrana basal periglandular. No presentan gotas de lípidos. Las mitocondrias son más pequeñas y sin crestas tubulares y el retículo endoplásmico liso es muy escaso.

## Zona vascularosa

La **zona vascularosa** posee tejido conectivo denso ricamente vascularizado e innervado (Fig. 9.15). En este tejido se observan fibras musculares lisas.



**Figura 9.15.** Ovario de ñandú adulta (*Rhea americana*). Coloración H-E. 10x. Se observa el epitelio superficial (1), parte de la zona parenquimatosa donde se destaca un folículo en desarrollo (2). La zona vascularosa presenta células pigmentaria en el tejido conectivo (3).

## Oviducto

El **oviducto** es el único órgano tubular del sistema reproductor de las hembras de las aves. Su tamaño varía a lo largo del año, siendo más largo durante la estación reproductiva. Se estima que su longitud es de unos 65-80 cm en la gallina, 75-90 cm en la pava y en la pata y alcanza el 1,5 m en el avestruz. En el ñandú (*Rhea americana*) la longitud el oviducto varía entre 1 m y 1,50 m.

La maduración del oviducto ocurre luego de la eclosión y está relacionada con el desarrollo ovárico. Las estructuras glandulares y los túbulos para el almacenamiento de espermatozoides que posee en su mucosa se desarrollan en la pubertad. El oviducto comienza un proceso de involución al final de la

temporada de puesta; en algunas especies se demostró que este proceso, en las regiones más cercanas al ovario, comienza antes de la última oviposición de la temporada.

El oviducto es el órgano en el que se forman las envolturas que constituyen en conjunto al huevo tal como la hembra lo deposita en el medio ambiente. La estructura detallada del huevo tras la oviposición puede consultarse en el Recuadro 9.2.

Las cinco regiones que conforman el oviducto son el **infundíbulo**, el **mágnium**, el **istmo**, el **útero** y la **vagina**. Además pueden diferenciarse dos regiones muy pequeñas pero con características morfofisiológicas relevantes: la **unión istmo-mágnium** y la **unión útero-vaginal**.

El **oviducto** posee una estructura organizada en tunicas que, desde su luz, son la **túnica mucosa**, la **túnica muscular** y la **túnica serosa**.

La **túnica mucosa** presenta pliegues que en general son longitudinales al eje mayor del órgano. La altura, el volumen y el color de los pliegues varían antes, durante y después del pasaje del huevo. Estos pliegues son indispensables para que la luz del órgano pueda incrementarse durante este pasaje. Esta túnica está constituida por un **epitelio cilíndrico simple** y una **lámina propia**. Desde el epitelio se originan invaginaciones tubulares que penetran en la lámina propia y forman glándulas o, en regiones específicas, estructuras para el almacenamiento de espermatozoides.

El **epitelio** posee células cilíndricas ciliadas y no ciliadas, estas últimas se dividen en mucosas y secretoras. En la época de postura el epitelio se invade de linfocitos intraepiteliales. Las células ciliadas son más abundantes en la porción inicial del infundíbulo y en la vagina. Las cilias se mueven hacia la cloaca y facilitan el transporte de los huevos. Dentro de las sustancias producidas por el epitelio del oviducto se encuentran las defensinas, sustancias antimicrobianas que intervienen en la inmunidad innata. Estas proteínas se sintetizan en especial en las regiones distales o caudales del oviducto y particularmente en el útero, donde son incorporadas a la cáscara del huevo.

La **lámina propia** posee tejido conectivo laxo con abundantes linfocitos T y B, células plasmáticas (productoras de inmunoglobulina A, M, Y y G), mastocitos y

macrófagos. Los linfocitos y células plasmáticas suelen ubicarse muy cerca de los epitelios luminal y glandular. En la misma ubicación se encuentran grandes linfocitos granulares, más abundantes en el mágnium y la vagina. Además de las células linfoideas aisladas se encuentran agregados linfoideos. Las inmunoglobulinas A y M son transportadas en el oviducto hacia el albumen del huevo y la Y alcanza el vitelo. El número de células relacionadas con la inmunidad se incrementa cuando las aves alcanzan la madurez sexual. Los nervios y las fibras elásticas son abundantes en la lámina propia, especialmente en las regiones en las que no se observan glándulas.

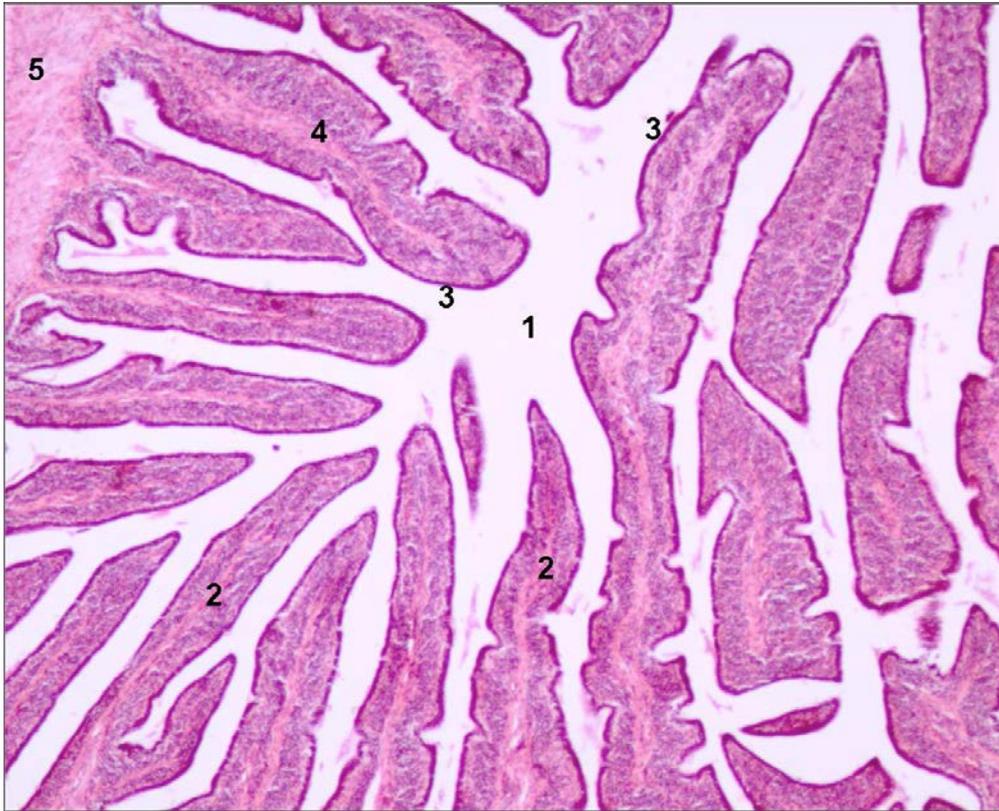
La **túnica muscular** varía en los distintos segmentos del oviducto y la **túnica serosa** muestra una estructura típica formada por una capa delgada de tejido conectivo laxo y por fuera un mesotelio en todas las porciones excepto en la vagina que presenta una túnica adventicia.

## **Infundíbulo**

El **infundíbulo** es la extensión craneal del oviducto. Anatómicamente puede dividirse en dos porciones: el **embudo** y el **cuello**, infundíbulo distal o porción chalacífera. En el **embudo** se captura al ovocito y se produce la fecundación. Su pared es muy delgada y su luz es amplia lo que permite que envuelva casi completamente al ovario en el momento de la ovulación. Presenta **fimbrias**, largas proyecciones que se dirigen hacia craneal para sujetar al huevo en el momento de la ovulación. Hacia caudal se estrecha para dar forma al cuello (Fig. 9.16).

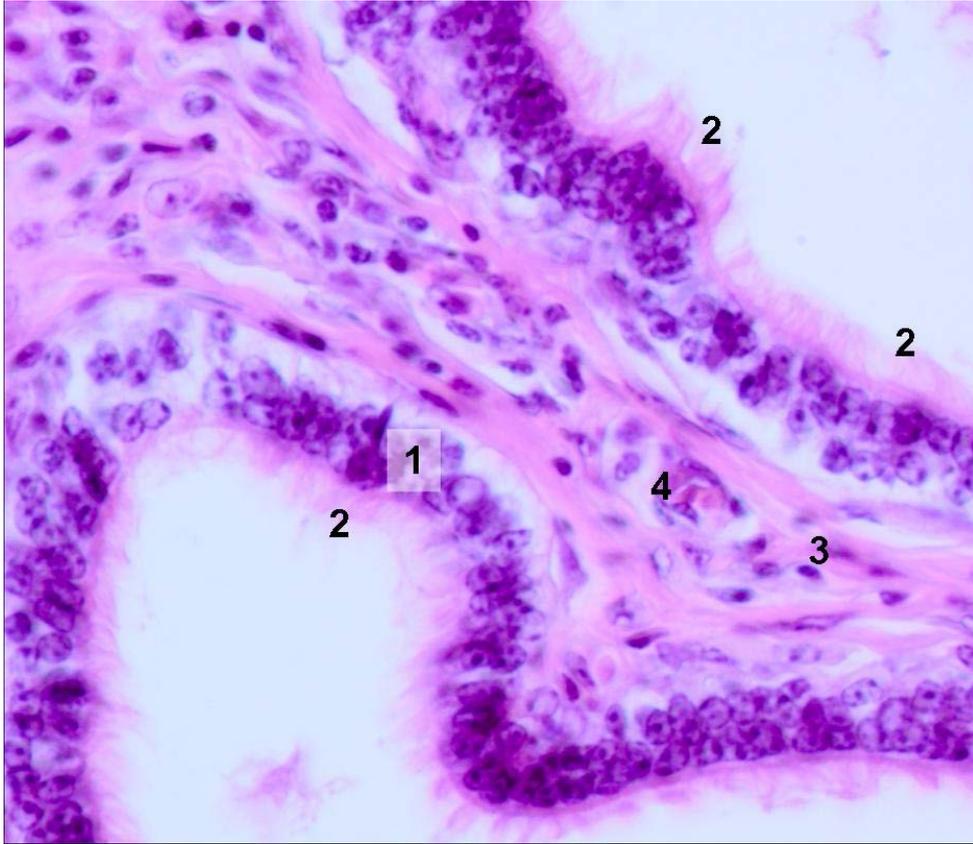
La **túnica mucosa** posee pliegues longitudinales bajos que van aumentando su altura a medida que se acerca al cuello. De los pliegues primarios surgen pliegues secundarios. A diferencia de la mayoría de los sectores del oviducto, el infundíbulo carece de glándulas (Fig. 9.16). El epitelio es cilíndrico simple con 3 tipos celulares: **células mucosas**, **células ciliadas** y **células secretoras**. Las **células mucosas**, son semejantes a las células caliciformes, son escasas en la región craneal y van aumentando en número hacia la región

caudal. El material que secretan es PAS positivo, azul alcian positivo y metacromático.



**Figura 9.16.** Infundíbulo de codorniz (*Coturnix coturnix*) adulta. Coloración H-E. 4x. Se observa la luz central del órgano (1) con pliegues de la túnica mucosa (2) que le otorgan un aspecto irregular. Cada pliegue está tapizado por un epitelio cilíndrico simple (3) que descansa en una lámina propia (4). Se observa además una porción de fibras musculares lisas pertenecientes a la túnica muscular (5). Nótese la ausencia de glándulas en la túnica mucosa.

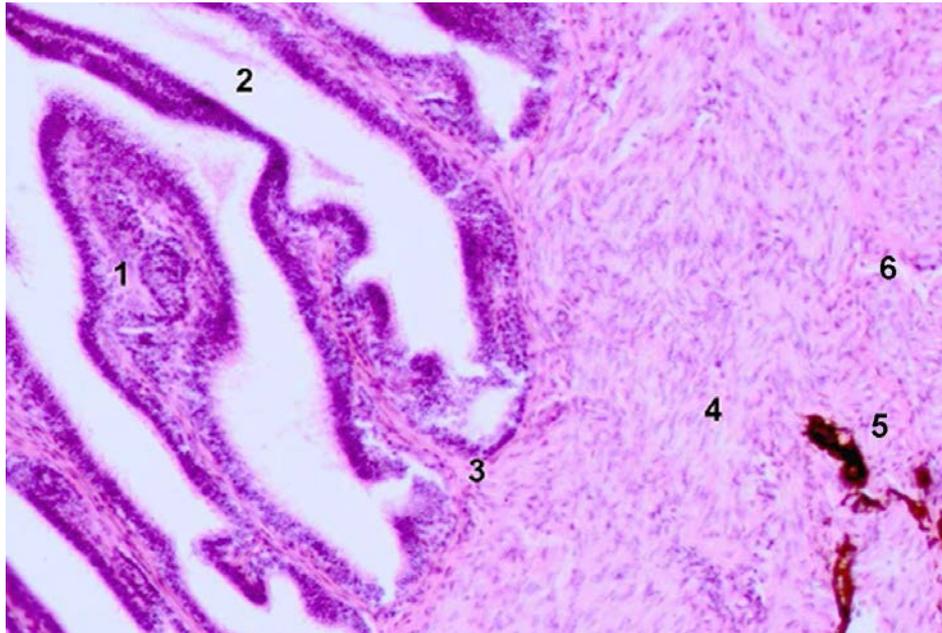
Las **células ciliadas** son más abundantes al inicio del órgano donde constituyen la casi totalidad del epitelio de las fimbrias; su número disminuye hacia el cuello. Estas células son cilíndricas altas y presentan núcleo basal o central. Sus cilias ayudan a movilizar el huevo en formación (Fig. 9.17). Las **células secretoras** se encuentran en el fondo de los pliegues de la túnica mucosa, son células cúbicas que se diferencian de las células mucosas porque presentan gránulos apicales pequeños y escasos. Estas células también se diferencian histoquímicamente de las células mucosas porque son PAS positivas, azul alcian negativas y ortocromáticas con el azul de toluidina.



**Figura 9.17.** Oviducto de codorniz (*Coturnix coturnix*) adulta. Coloración H-E. 40x. Se observa detalle del epitelio de la mucosa (1) formado en su mayoría por células ciliadas (2). El eje de tejido conectivo (3) presenta algunos vasos sanguíneos (4).

El **corion** o lámina propia es de tejido conjuntivo laxo con abundante tejido linfático difuso.

La **túnica muscular** presenta dos estratos, de disposición circular interna y longitudinal externa. Sin embargo en algunas aves estos estratos no están bien diferenciados sino que forman haces dispersos de fibras musculares lisas (Fig. 9.18). La **túnica serosa** está formada por el mesotelio peritoneal que apoya sobre tejido conjuntivo laxo.



**Figura 9.18.** Oviducto de codorniz (*Coturnix coturnix*) adulta. Coloración H-E. 10x. Los pliegues de la túnica mucosa (1) se extienden hacia la luz del infundíbulo (2). En el centro de cada pliegue se observa tejido conectivo (3). La túnica muscular presenta sus fibras dispuestas en dos capas con distintas direcciones: una capa circular interna (4) y una capa externa plexiforme (6). Se aprecian algunas células pigmentarias (5).

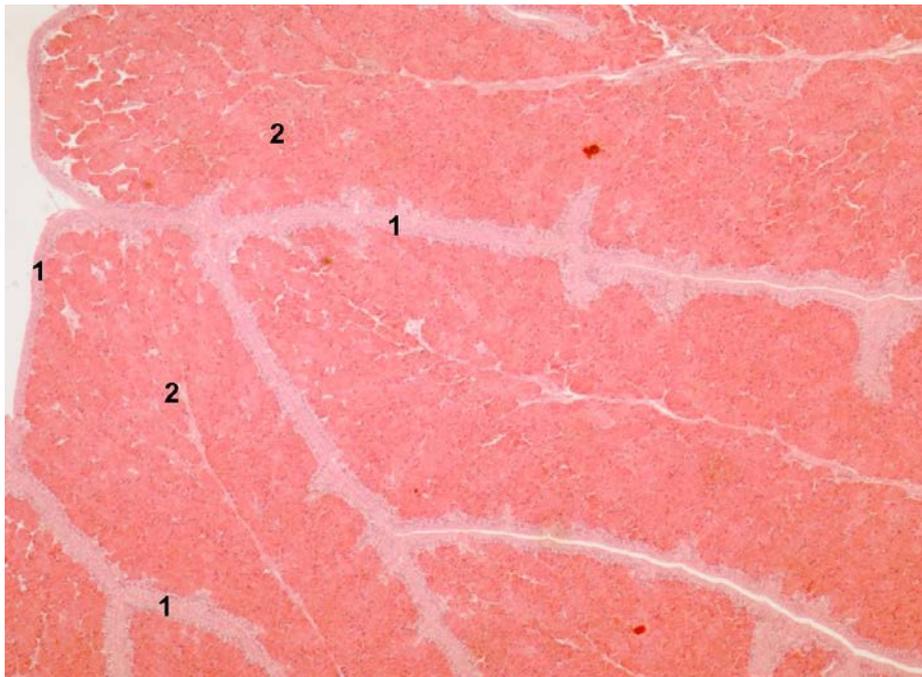
El  **cuello**  del infundíbulo es una porción corta y su luz estrecha se amplía cuando se continúa con el mágnium. Comparada el embudo la luz es más estrecha, las paredes son más gruesas y los pliegues de la túnica mucosa suelen ser mayores.

La  **túnica mucosa**  tiene un epitelio similar al del embudo, aunque las células mucosas son más abundantes. En la lámina propia se observan pequeñas glándulas tubulares que desembocan en el fondo de los pliegues. La función de las glándulas de este sector del oviducto es agregarle al huevo la  **membrana perivitelina externa**  compuesta por una sustancia similar a la albúmina. Esta membrana perivitelina externa impediría una polispermia excesiva. En las aves la polispermia es fisiológica aunque si el número de espermatozoides que penetran la membrana del ovocito es muy alto se produce muerte embrionaria. Para algunos autores en algunas aves este es también un sitio de acumulación de espermatozoides pero de menor cuantía que la unión útero-vaginal. La membrana perivitelina externa no debe confundirse con la membrana perivitelina interna de los folículos ováricos, formada por las células foliculares.

En la túnica muscular, las dos capas (longitudinal externa y circular interna) resultan más fáciles de identificar que en otras regiones. La túnica serosa no posee diferencias con la túnica serosa de la ampolla del infundíbulo.

## Mágnium

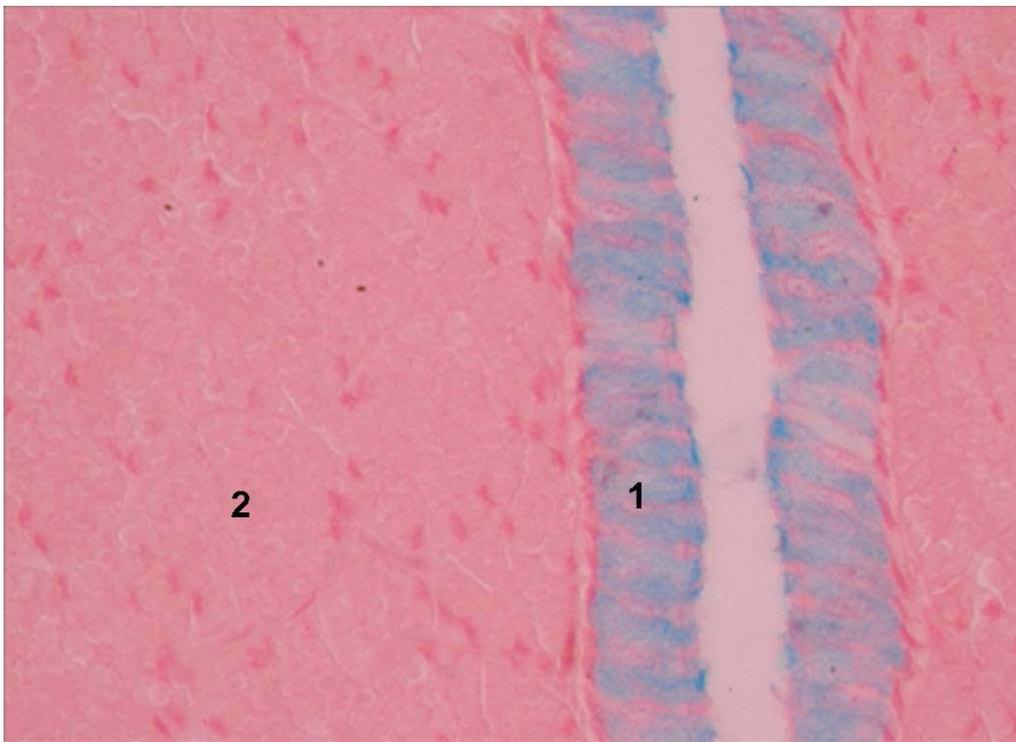
El **mágnium** se continúa con el infundíbulo sin que exista un límite preciso entre ambas regiones. Tiene aproximadamente 30 a 50 cm de longitud en la gallina, mientras que en el ñandú (*Rhea americana*) su longitud es de 53-73 cm. El **mágnium** (Fig. 9.19) recibe también otras denominaciones como glándula de la clara o glándula albuminífera.



**Figura 9.19.** Mágnium de gallina adulta. Coloración H-E. 4x. El epitelio superficial (1) forma profundas invaginaciones (criptas). La innumerable cantidad de glándulas (2) es el aspecto más sobresaliente de esta vista panorámica del órgano.

La **túnica mucosa** del mágnium presenta pliegues más anchos y altos que los del infundíbulo (Fig. 9.19). Los pliegues primarios se continúan con pliegues secundarios y pliegues terciarios. El epitelio es cilíndrico simple y está formado por células cilíndricas ciliadas y células mucosas (muy similares a las

caliciformes) en aproximadamente igual número (Fig. 9.20). Estas últimas células contienen un material PAS positivo y azul alcian positivo. Las células ciliadas poseen un núcleo de ubicación más apical que las células mucosas. Los cambios en el epitelio del mágnium fueron estudiados mediante microscopía electrónica de barrido y transmisión en gallinas ponedoras de la raza Isa Brown. Se pudo demostrar que en el momento de mayor secreción de albúmina, las células secretoras son prominentes y hacen una protuberancia hacia la superficie luminal, mientras que las células ciliadas, son más cortas durante este período. Luego del paso del huevo las células granulares pierden los gránulos secretorios.

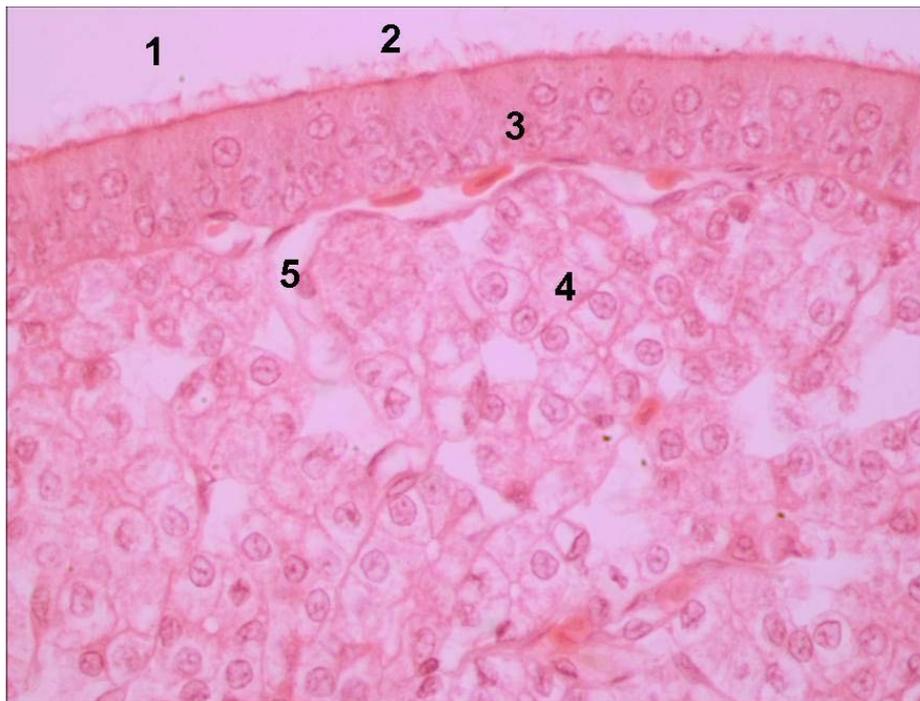


**Figura 9.20.** Mágnium de la gallina adulta. Coloración con azul alcian y contraste con rojo neutro. 10x. Se observa un detalle del epitelio superficial del mágnium coloreado con azul alcian. En este epitelio se encuentran células mucosas bien coloreadas y células ciliadas sin colorear. En el corion se aprecian glándulas tubulares (2) que dejan muy poco espacio ocupado por tejido conectivo.

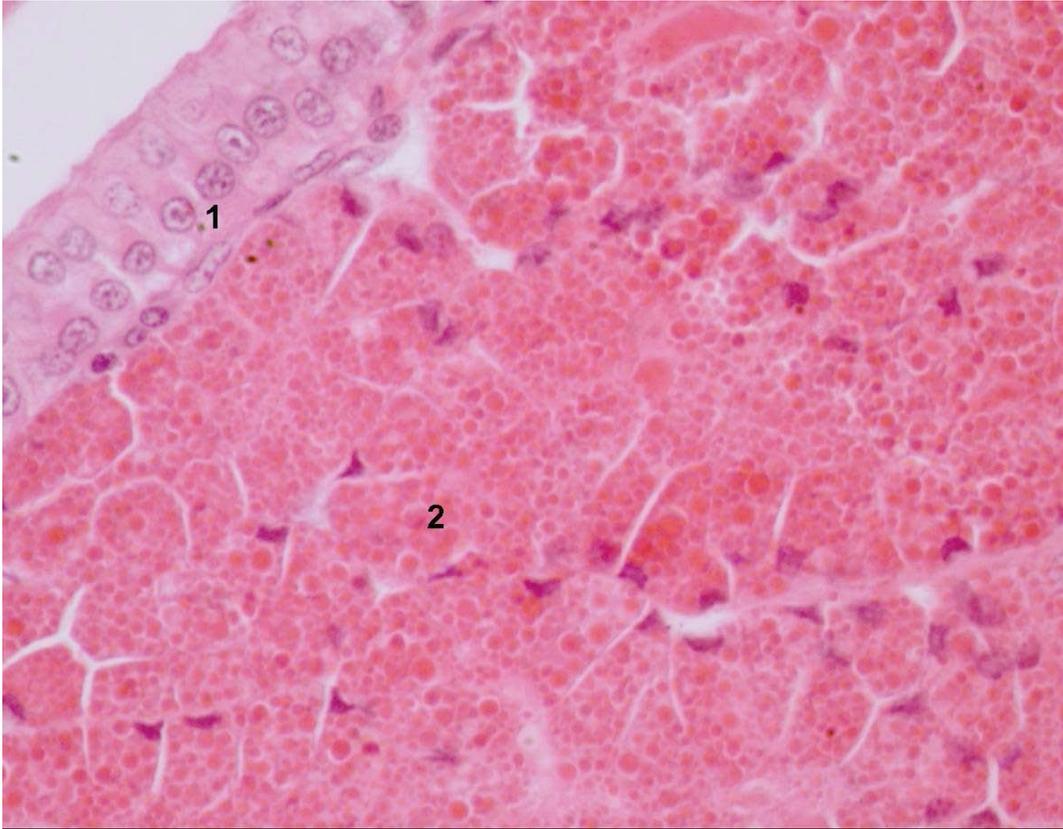
Las **glándulas** son abundantes y están tapizadas por un epitelio simple de células piramidales o cúbicas con gránulos eosinófilos que desplazan al núcleo hacia la región basal. Tras la secreción las células toman un aspecto espumoso

(Fig. 9.21). Cuando las glándulas se encuentran en etapa de secreción es muy difícil identificar los límites entre los adenómeros (Fig. 9.22). Con la microscopía electrónica se han encontrado 3 tipos de células formando parte de las glándulas: las **células A** son las que presentan gránulos electrodensos que varían en tamaño y son las productoras de ovoalbúmina, las **células B** que, a diferencia de las anteriores, poseen gránulos secretorios de contenido amorfo y producen la lisozima, una enzima que posee acción bactericida y las **células C**, que son más evidentes luego del pasaje del huevo y representarían células A en recuperación.

El corion de la mucosa está limitado al escaso tejido conectivo laxo presente entre los adenómeros glandulares. Este corion presenta, además, infiltración con tejido linfoide difuso.



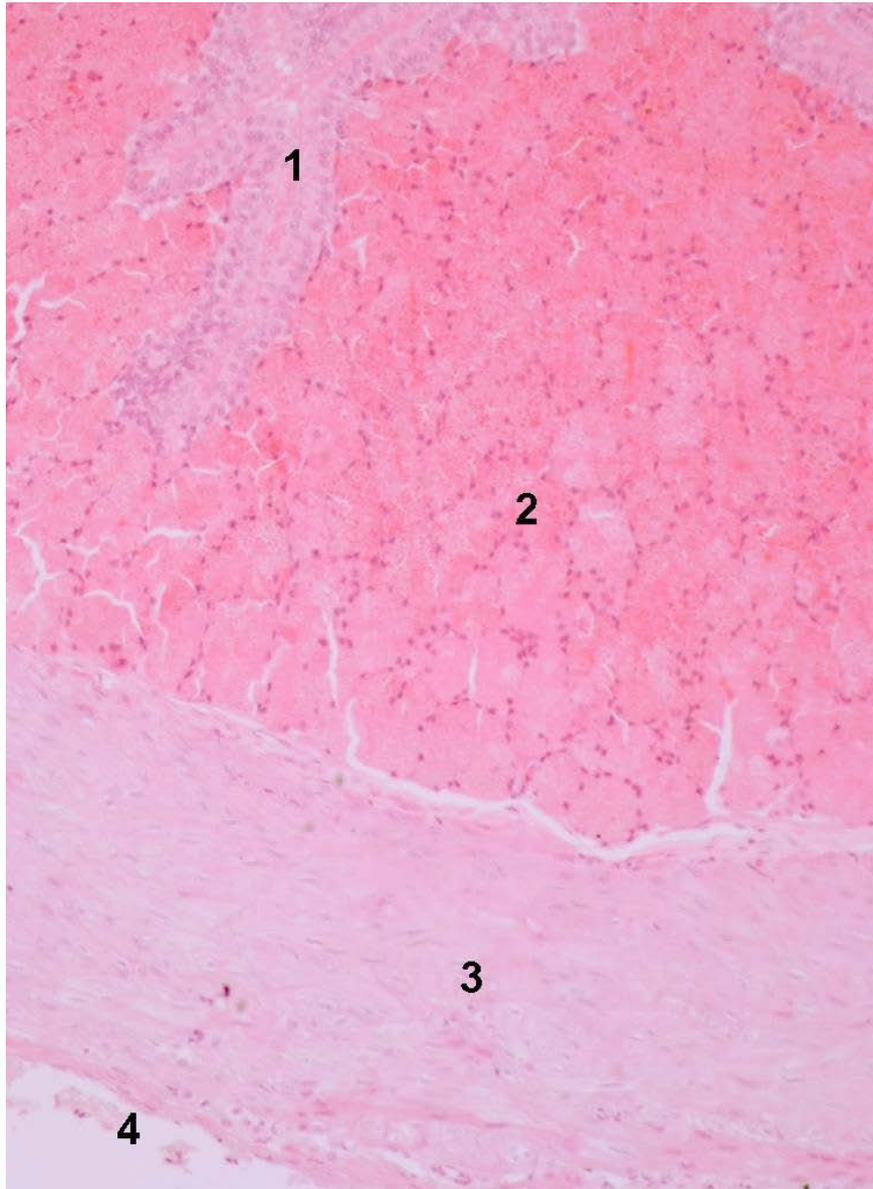
**Figura 9.21.** Mágnun de gallina adulta. Coloración H-E. 40x. En la imagen se puede apreciar la luz del órgano (1) tapizada por un epitelio ciliado (2). Nótese los núcleos a diferentes alturas de las células epiteliales (3). En el corion se observan adenómeros de las glándulas tubulares con células que presentan escasos gránulos (4), que sugiere estado de inactividad. Además se observan vasos sanguíneos de pequeño calibre (5).



**Figura 9.22.** Magnum de oviducto de gallina. Coloración H-E. 40x. Detalle del epitelio (1) en el que alternan células secretoras y ciliadas. Nótese la doble fila de núcleos. En el corion se observan detalles de las glándulas tubulares con abundantes gránulos eosinófilos que indican el estado de actividad de las glándulas (2).

La túnica **muscular** se diferencia claramente en dos capas: circular interna y longitudinal externa. Por fuera se observa una **túnica serosa** con la estructura típica de las otras regiones del oviducto (Fig. 9.23).

El huevo atraviesa el mágnium en 2 a 3 horas, la secreción en este sector es intensa y transcurre en un periodo corto de tiempo en comparación con otros sectores del oviducto. Las glándulas del mágnium producen la albúmina del huevo. Las proteínas principales que conforman la albúmina son la ovoalbúmina y la avidina. Esta última posee funciones antimicrobianas, antifúngicas como también inmunomoduladora. A medida que se desplaza hacia la cloaca el huevo sufre una rotación generada por los pliegues espiralados que posee el oviducto, la albúmina también rota y genera estructuras en forma de filamentos retorcidos que se denominan chalazas.



**Figura 9.23.** Mágnun de gallina. Coloración H-E. 10x. Se observa parte del epitelio (1) de la túnica mucosa y el corion con las glándulas tubulares (2). La túnica muscular presenta dos capas de fibras con diferentes direcciones (3) por fuera se reconoce una túnica serosa compuesta por tejido conectivo laxo y un mesotelio (4).

La **zona de unión mágnun-istmo** representa un estrechamiento del oviducto en la que se produce una capa denominada **perialbúmina** de naturaleza glicoproteica, positiva al azul alcian, de unos 60 a 190 nm de espesor. La ultraestructura de esta capa perialbuminar se ha estudiado en el huevo de la codorniz (*Coturnix coturnix*), es granular, fina y forma una lámina fenestrada. Presenta una superficie homogénea que sería fundamental para el posterior ensamblaje de la cáscara calcárea y para la adquisición de la forma de

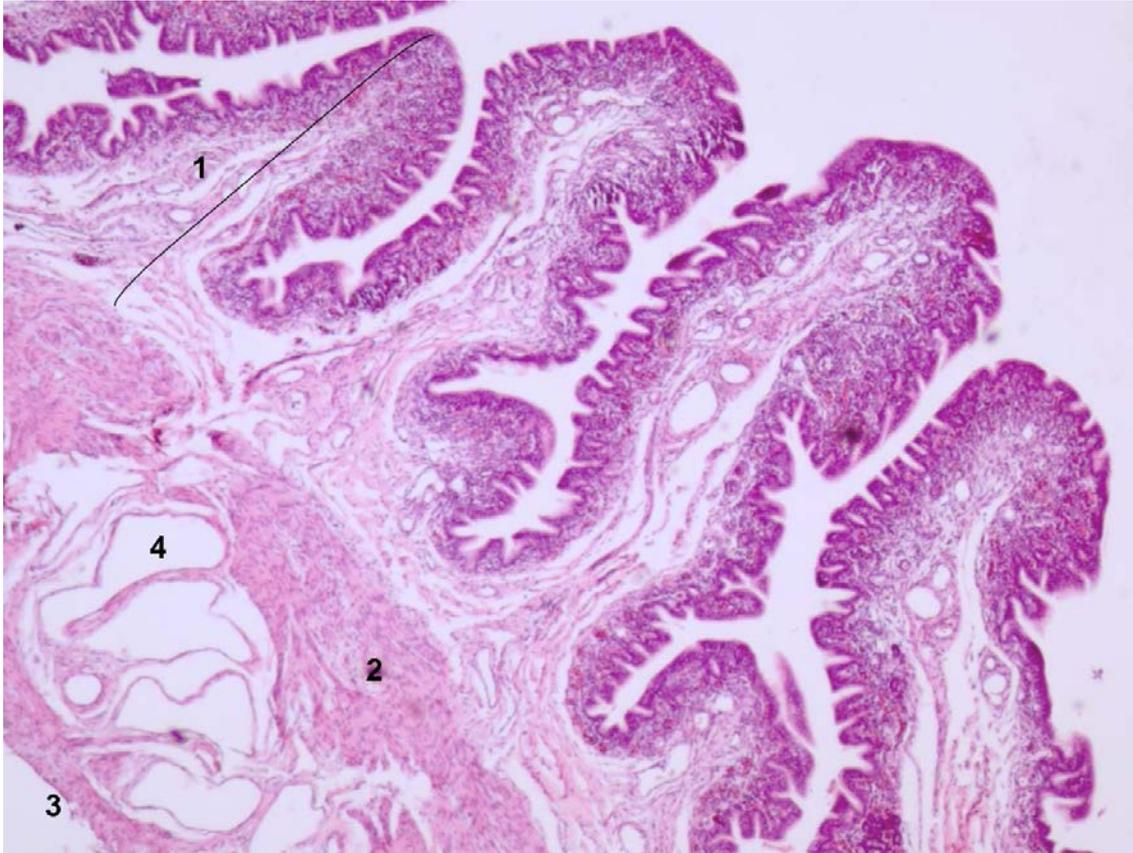
elipsoide elongado, típica del huevo de las aves. La túnica mucosa de este sector carece de glándulas. Su epitelio está formado por células ciliadas y células secretoras con gránulos azul alcian positivos en donde se acumula el material de secreción. En la codorniz (*Coturnix coturnix*) la secreción se estudió con detalle y se encontró que contiene un polisacárido y tres glicoproteínas diferentes.

## Istmo

El **istmo** es la continuación del mágnium. En la transición entre ambos sectores se produce un estrechamiento de su diámetro y un adelgazamiento de la pared. El límite entre ambos está constituido por una región aglandular, que macroscópicamente se observa como una línea blanca.

El istmo presenta una longitud de unos 8-10 cm en la gallina y 12 cm en la pava.

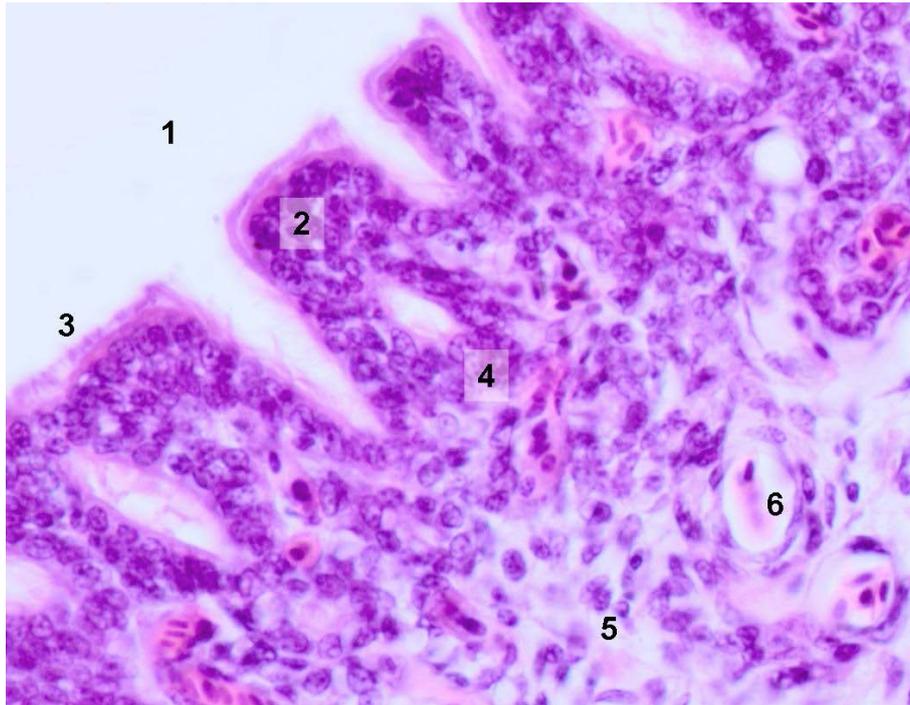
La **túnica mucosa** presenta pliegues más delgados que los del mágnium. En el ñandú (*Rhea americana*), los pliegues luminales forman un sistema ramificado de pliegues primarios, secundarios y terciarios que se adelgazan hacia la región caudal. Un rasgo característico de esta porción es la formación de criptas profundas donde desembocan las glándulas tubulares (Fig. 9.24). En el emú (*Dromaius novaehollandiae*) la túnica mucosa presenta la particularidad que sus pliegues están orientados en forma más oblicua que en otras especies. El **epitelio** superficial es cilíndrico simple y similar al epitelio superficial del mágnium. Consiste en células ciliadas y secretoras alternadas (Fig. 9.24). Las células ciliadas poseen el núcleo en la región apical y no muestran deformaciones por la acción de las células secretorias adyacentes. Las células secretorias producen un material mucoso, tienen gránulos apicales PAS y azul alcian positivos, más manifiestos que en otras partes del oviducto. Cuando se observa el epitelio con microscopía electrónica de transmisión se comprueba que las células secretoras presentan gránulos muy electrodensos.



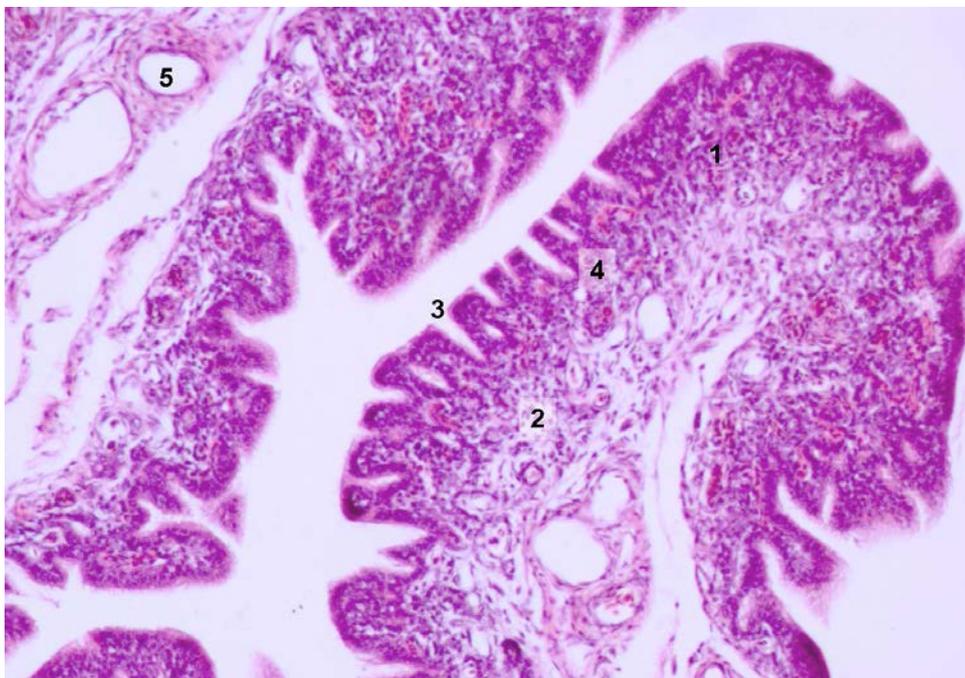
**Figura 9.24.** Isthmo de gallina adulta. Coloración H-E. 4x. Se puede apreciar la luz irregular por los pliegues que sobresalen hacia el interior del órgano. La mucosa (corchete) está tapizada por un epitelio y presenta un corion conjuntivo (1). Subyacente al corion se observa la túnica muscular (2). Finalmente la túnica serosa (3) delimita externamente al istmo. Es común observar vasos sanguíneos de luz amplia (4) entre las fibras musculares lisas.

En gallinas ponedoras se ha descrito un tercer tipo celular denominado mitocondrial. Estas células se caracterizan por presentar un gran número de mitocondrias que cuando el huevo se encuentra en la última porción del mágnium o el istmo sobresalen en la superficie luminal. Aún no hay datos sobre el papel que cumplen estas células, ni sobre los cambios ultraestructurales que puedan ocurrir en ellas a lo largo del ciclo reproductivo.

El corion conjuntivo presenta glándulas tubulares (Fig. 9.25 y 9.26). La **túnica muscular** es mucho más gruesa que la del mágnium, particularmente su capa interna. La **túnica serosa** no posee características diferenciales (Fig. 9.24).



**Figura 9.25.** Isthmo de gallina adulta. Coloración H-E. 40x. Detalle de la túnica mucosa donde se reconoce la luz del órgano (1) tapizada por un epitelio cilíndrico (2) con células ciliadas (3). Las glándulas (4) tubulares y cortas se encuentran en el corion (5). Se observan algunos vasos sanguíneos (6).



**Figura 9.26.** Isthmo de gallina adulta. Coloración H-E. 10x. Se observa un sector de los pliegues de la túnica mucosa (1) y el corion de tejido conectivo (2). El epitelio superficial (3) forma criptas en las que desembocan las glándulas tubulares (4). Se aprecian algunos vasos sanguíneos (5).

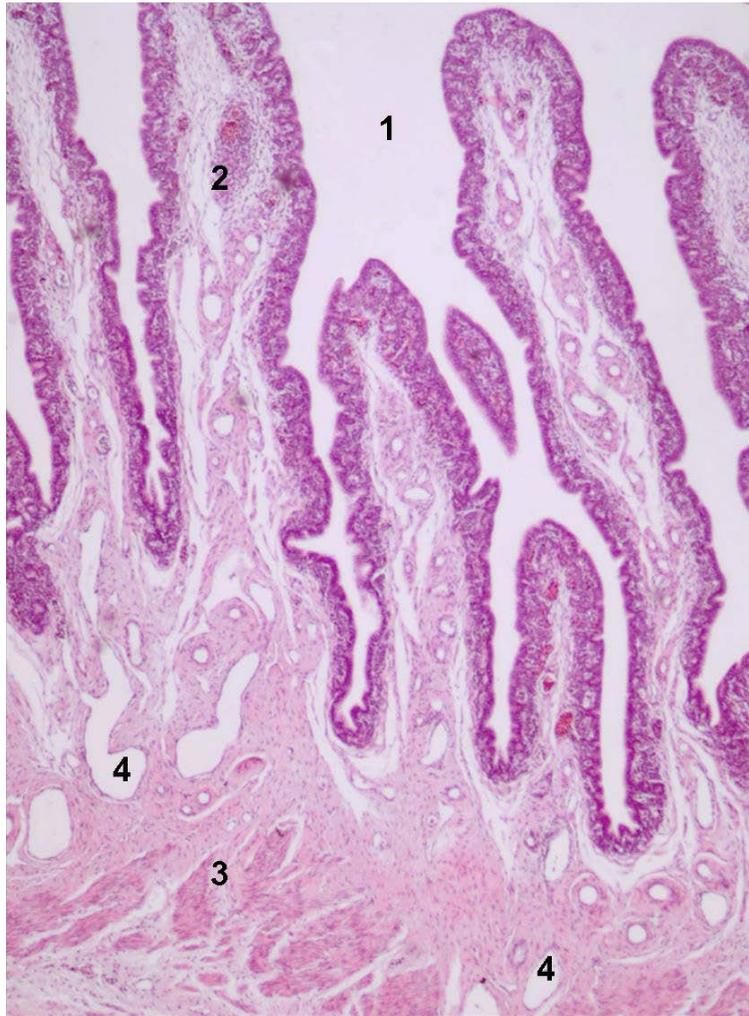
El huevo permanece aproximadamente 1 hora en el istmo. En cada porción de este órgano, las glándulas producen diferentes componentes del huevo. El sector craneal segrega las membranas testáceas interna y externa. En el sector caudal se forman los núcleos mamilares de la cáscara y comienza el depósito de calcio.

## Útero

El **útero** recibe otras denominaciones como glándula de la cáscara, glándula calcígera o glándula cascarógena. En los mamíferos, el útero es el órgano que alberga al embrión mientras que en las aves el desarrollo embrionario transcurre fuera del cuerpo de la hembra. El “útero” aviar es el lugar donde finaliza el depósito de las sales de calcio de la cáscara. Su aspecto externo se asemeja a una bolsa y su tamaño aproximado es de 11 cm de longitud en la gallina y de 9 a 10 cm en la pava.

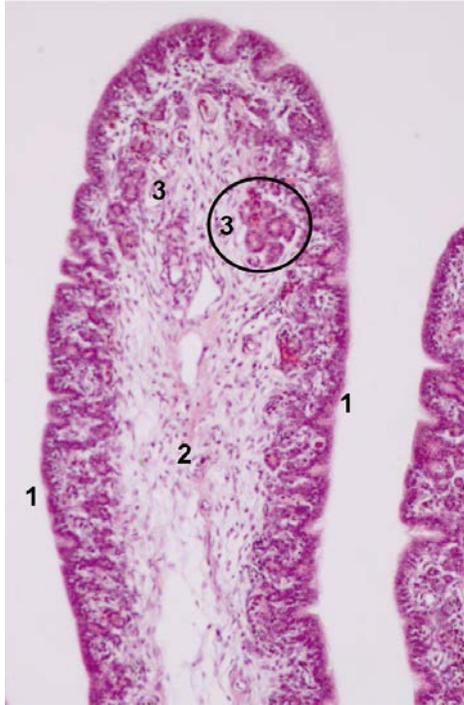
Este órgano presenta una luz amplia y su túnica mucosa forma pliegues (Fig. 9.27). Los pliegues primarios semejan hojas y de ellos surgen pliegues secundarios.

El **epitelio** de la túnica mucosa está formado por células cilíndricas de dos tipos: ciliadas y secretoras. Las **células ciliadas** presentan el núcleo hacia apical y además poseen algunos gránulos PAS positivos que aparecen cuando se segrega la matriz de la cáscara, pero desaparecen luego. Las **células secretoras** tienen un núcleo más basal, poseen gránulos PAS y azul alcian positivos que desaparecen hacia la unión con el istmo.

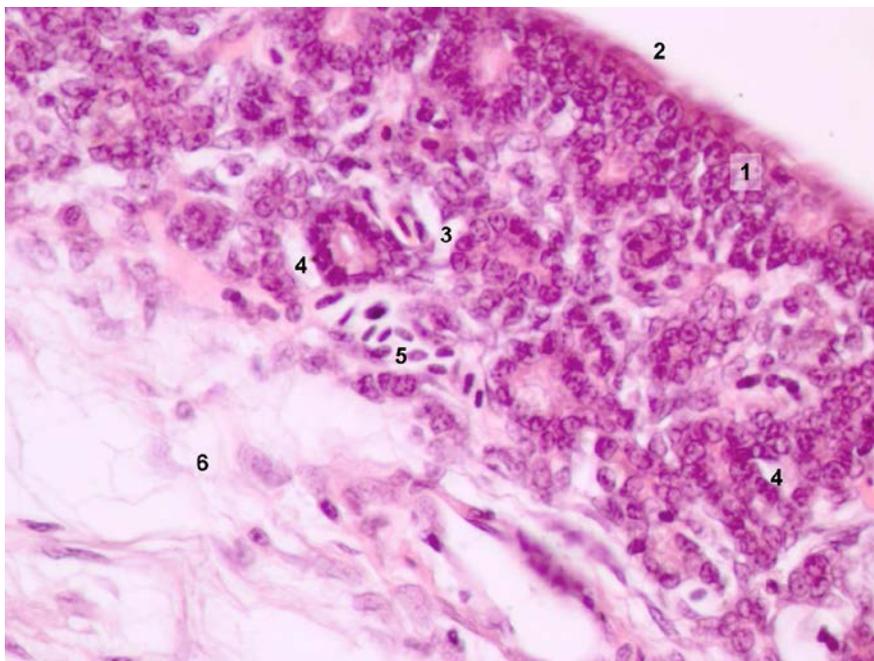


**Figura 9.27.** Útero de gallina adulta. Coloración H-E. 4x. La luz del órgano (1) adquiere un aspecto irregular debido a la presencia de pliegues de mayor longitud que los del istmo. La túnica mucosa (2) formada por el epitelio superficial y el corion conjuntivo. La túnica muscular (3) presenta fibras de disposición variable. Se aprecian algunos vasos sanguíneos de luz amplia (4).

La **lámina propia** se encuentra repleta de glándulas (Fig. 9.28 y 9.29). Las glándulas son tubulares ramificadas, menos voluminosas que las del istmo y el mágnium. Las células que las componen poseen un contenido finamente granular no acidófilo. Una característica ultraestructural de estas células es la gran complejidad de las microvellosidades de su superficie apical. Muchas de estas microvellosidades tienen terminaciones bulbosas que parecen formar parte del producto de secreción. Se cree que estas microvellosidades desempeñan un papel fundamental en la formación de la secreción fluida y acuosa, rica en iones calcio.



**Figura 9.28.** Útero de gallina adulta. Coloración H-E. 10x. Se aprecia parte de un pliegue de la túnica mucosa donde puede observarse el epitelio de revestimiento (1) y el tejido conectivo del corion (2). Se señala un grupo de glándulas tubulares con el número 3.



**Figura 9.29.** Útero de gallina adulta. Coloración H-E. 40x. Detalle de la túnica mucosa donde se puede observar el epitelio superficial (1) con algunas células ciliadas (2). En el corion (3) se distinguen cortes transversales de glándulas tubulares (4) y algunos vasos sanguíneos (5). En la región más profunda del corion se aprecia el tejido conectivo carente de glándulas (6).

Más externamente se observa una túnica muscular bien desarrollada, que posee una capa circular interna y una capa longitudinal externa gruesa. Por último se observa una túnica serosa típica.

En la gallina, el huevo pasa rápidamente a través de la región craneal del útero y permanece mayor tiempo, 18-20 horas, en la porción caudal para la formación de la cáscara. En los avestruces, durante el período comprendido entre dos oviposiciones consecutivas, el huevo en formación permanece durante 9 horas en el infundíbulo, mágnum e istmo y 39 horas en el útero y la vagina.

La **zona de unión útero-vaginal** en las aves no es una simple transición entre tales órganos sino que es una pequeña zona circular que incluye, en todas las especies estudiadas, estructuras especializadas que son los túbulos de almacenamiento de espermatozoides. Estos túbulos difieren en longitud y número entre distintas especies.

Las túnicas que forman la unión útero-vaginal son las mismas que las túnicas de la pared del útero, por lo que solamente se describirán las características diferenciales de la túnica mucosa. La **túnica mucosa** de esta región forma largos pliegues espiralados. Su epitelio es cilíndrico simple o pseudoestratificado y varía con la región y la especie. Posee células cilíndricas ciliadas, células cilíndricas no ciliadas y, cuando es pseudoestratificado, células basales. La lámina propia de la mucosa presenta invaginaciones que en la zona más cercana al útero forman glándulas cortas, pero que hacia la región caudal se transforman en los túbulos almacenadores de espermatozoides.

Los **túbulos almacenadores de espermatozoides** poseen una luz amplia y están tapizados por células cúbicas o cilíndricas bajas no ciliadas que poseen inclusiones de lípidos y glucógeno y muestran reacción positiva para la fosfatasa ácida. En cuanto a su ultraestructura estas células poseen microvellosidades cortas como también complejas interdigitaciones laterales con abundantes complejos de unión. Su citoesqueleto es rico en actina, lo que permitiría cambios en la morfología celular mediados por los nervios que se encuentran en la lámina propia; las células estimuladas adquirirían una forma prismática lo que favorecería la liberación de los espermatozoides acumulados. También en la liberación de los espermatozoides podría estar involucrado el

transporte de fluidos por las células tubulares, ya que estas contienen elevadas cantidades de acuaporina 3. Las células de estos túbulos no se consideran células glandulares por su escasa función secretora, aunque liberarían cierta cantidad de lípidos y carbohidratos para ser utilizados como fuente de energía por los espermatozoides residentes. Las moléculas de la superficie celular de los espermatozoides interactúan con las moléculas de la superficie de las células tubulares y de esta manera se seleccionan los espermatozoides viables. En las especies poliándricas (en las que una hembra se aparea con varios machos), las hembras almacenan en estos túbulos los espermatozoides provenientes de distintos apareamientos. En algunas especies de paseriformes alrededor del 80% de los huevos son fertilizados por las gametas del macho que copuló más recientemente, por lo que estos túbulos también serían importantes para seleccionar el origen de los espermatozoides que fecundan. En paseriformes se encontró que la variación de longitud de estos túbulos entre especies presenta una correlación positiva con la longitud de los espermatozoides.

La lámina propia de la zona de unión útero-vaginal presenta cerca de los túbulos almacenadores de espermatozoides abundantes nervios y tejido linfóide. El tejido linfóide se caracteriza por el predominio de células presentadoras de antígenos. La producción de sustancias inmunomoduladoras como  $TGF\beta$  contrarrestaría una reacción contra los espermatozoides acumulados y generaría un sitio inmunológicamente privilegiado. Las restantes características histológicas de la zona de unión útero-vaginal se asemejan a las del útero hacia la región craneal y a las de la vagina hacia la región caudal.

Luego de una inseminación, el espermatozoide queda retenido en los túbulos de esta región y forma una masa compacta en la que los espermatozoides permanecen viables por más de 21 días en la gallina, 8 días en el ñandú (*Rhea americana*) y 16 en el emú (*Dromaius novaehollandiae*). De esta manera es posible que baste un solo apareamiento para fecundar varios ovocitos. Los espermatozoides se almacenan inactivos en estos túbulos con un pH relativamente bajo y son liberados cuando el pH se eleva. Estas variaciones están reguladas por la acción de la anhidrasa carbónica, enzima que puede

liberar protones o iones bicarbonato (y por lo tanto descender o elevar el pH) según el tipo celular en el que actúe. En el epitelio de los túbulos se intercalan algunas células cromafines positivas a la serotonina, que regularían la movilidad del órgano lo que podría estar involucrado con la liberación de espermatozoides.

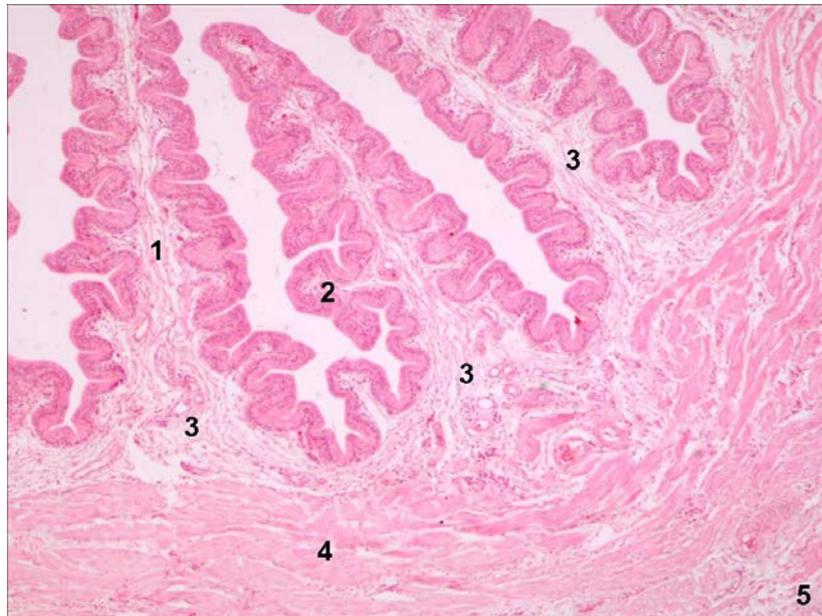
## **Vagina**

La **vagina** es un segmento angosto y corto y representa el segmento terminal del oviducto. Mide entre 6 a 13 cm de longitud en la gallina y 10 a 13 cm en el ñandú. En la pava la longitud de la vagina es menor que en otras especies de aves: 2,6 a 3,5 cm. La longitud total y peso también varían según el grado de actividad reproductiva. La vagina no es un conducto recto, sino que se encuentra plegado sobre sí mismo en forma de tirabuzón. Es un órgano de conducción del huevo. El huevo permanece en la vagina un corto tiempo (1 minuto) antes de la puesta. La vagina se comunica con la cloaca mediante el *ostium* cloacal.

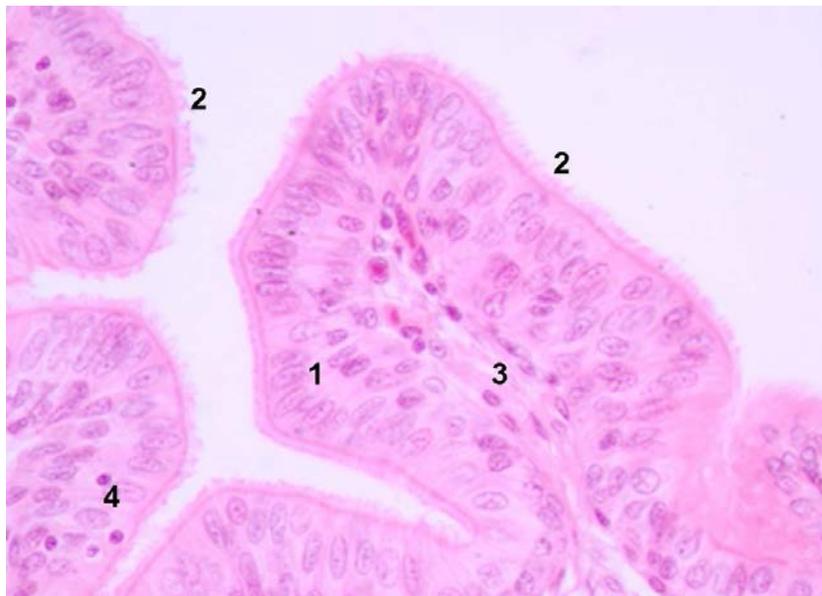
Las túnicas de la vagina son: **túnica mucosa**, **túnica muscular** y **túnica adventicia**. La **túnica mucosa** de la vagina presenta numerosos pliegues primarios altos, de los que se originan pliegues secundarios y terciarios (Fig. 9.30). En la gallina los pliegues son altos y angostos y su orientación es longitudinal. Sin embargo, la orientación de los pliegues varía, incluso en aves muy emparentadas como el ñandú y el emú, en el primero los pliegues son transversales y en segundo los pliegues vaginales son de orientación longitudinal y siguen un patrón extremadamente tortuoso. Como ocurre en los restantes sectores del oviducto los pliegues desaparecen cuando pasa el huevo.

El **epitelio** superficial está formado por **células ciliadas** y **secretoras** mucosas PAS positivas, las primeras son más abundantes (Fig. 9.30). La **lámina propia** no presenta glándulas y está muy desarrollado el tejido linfoide asociado. La vagina elimina prácticamente el 80% de los espermatozoides del semen y

selecciona los de mayor movilidad para ser acumulados en la unión útero-vaginal.



**Figura 9.30.** Vagina de gallina adulta. Coloración H-E. 4x. En esta imagen se pueden apreciar las diferentes túnicas de la vagina. Internamente la túnica mucosa presenta pliegues primarios (1) y pliegues secundarios (2). Nótese el eje de los pliegues y el corion conjuntivo carente de glándulas (3). A continuación la túnica muscular (4) y finalmente la túnica adventicia formada por tejido conectivo laxo (5).



**Figura 9.31.** Vagina de gallina adulta. Coloración H-E. 40x. Mucosa vaginal. Se puede observar el epitelio simple (1) con células ciliadas altas con núcleos ubicados en apical (2). La túnica mucosa se completa con un corion de tejido conectivo (3). Sobre el epitelio es posible observar algunos linfocitos (4) con núcleos característicos redondos y densos.

La túnica **muscular** es gruesa, en especial la capa circular interna (Figura 9.31). La contracción de esta túnica permite la expulsión del huevo. Por ser un órgano retroperitoneal, la vagina no se halla cubierta por una serosa sino por una capa de tejido conectivo muy laxo y elástico que forma una **túnica adventicia**.

## Estructuras vestigiales

La presencia de remanentes mesonéfricos en las cercanías de los órganos genitales se describió frecuentemente en las hembras de distintas aves. El epóforo se encuentra entre la glándula adrenal y el ovario, está constituido por numerosos túbulos. En algunos casos se ubica dentro de la cápsula adrenal y se diferencia en tejido interrenal o se ubica entre corteza y médula ovárica y se diferencia en tejido intersticial endocrino.

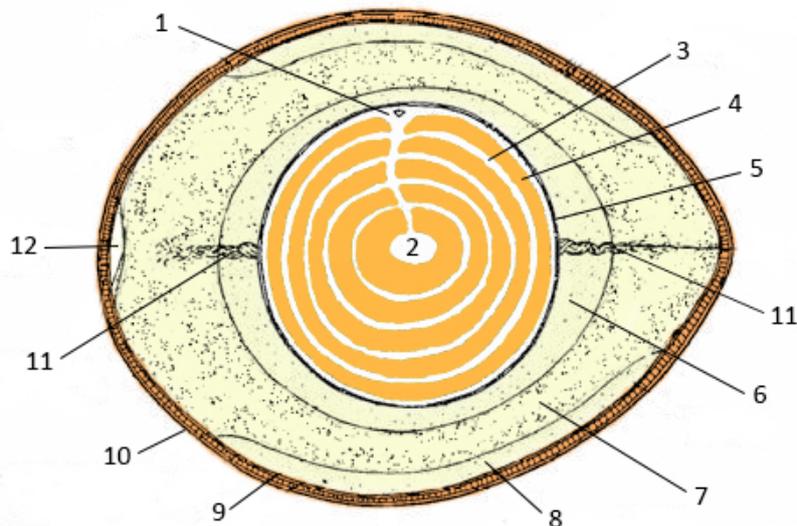
Algunos rudimentos del conducto de Wolff se encuentran corriendo paralelos al uréter en el ligamento del oviducto. Durante la etapa reproductiva responden a los andrógenos producidos por las hembras en postura y su tamaño puede incrementarse notoriamente.

### **Recuadro 9.2**

#### **Estructura del huevo de las aves**

Luego de la ovulación, el ovocito rodeado por la membrana perivitelina interna llega al oviducto. Cada sector de este órgano tiene una diferenciación y especialización para la producción de una serie de envolturas a lo largo de su trayecto llamadas "*cubiertas accesorias*". Finalizado el recorrido, culmina con la oviposición en el medio ambiente, donde será incubado. Las características que tiene el huevo no fecundado respecto del fecundado varían en algunos aspectos. A continuación se describe la estructura que presenta el huevo fecundado en el momento de la postura (Fig. 9.32).

Si se observa desde el exterior el huevo de las aves, independientemente de su tamaño, presenta dos extremos: uno romo y otro puntiagudo. Si se coloca el huevo con el extremo puntiagudo hacia la derecha del observador y se realiza una pequeña abertura en la parte más elevada de la cáscara, se podrá apreciar una estructura en forma de disco, de color blanquecino, que recibe el nombre de disco germinativo, cicatrícula, blastodisco o blastodermo. Esta se encuentra en la parte más elevada del ovocito y será el sitio donde se desarrollará el futuro embrión.



**Figura 9.32.** Estructura del huevo fecundado de gallina en un corte longitudinal. Se señalan el blastodisco (1), la latebra (2), el vitelo blanco (3) y amarillo (4), la membrana perivitelina (5), la albúmina líquida interna (6), la albúmina densa (7), la albúmina líquida externa (8), la cáscara o cascarón (9), la cutícula (10), las chalazas (11) y la cámara de aire (12).

El resto del ovocito está formado por vitelo que servirá de nutrición para el embrión en desarrollo. Al ojo desnudo el vitelo parece homogéneo; sin embargo cuando se examina con una lupa se distinguen dos tipos: vitelo amarillo y vitelo blanco. Por debajo del disco germinativo, se destaca una estructura en forma de botella denominada **latebra**. El extremo de la latebra más próximo al disco germinativo se expande formando el **núcleo de Pander**. Estas dos estructuras están formadas por vitelo blanco. El resto del vitelo también posee características particulares, ya que si se analiza con detalle, no

es homogéneo y presenta capas concéntricas de vitelo amarillo y vitelo blanco. Este vitelo se produce en el hígado y a lo largo de las 24 horas del día. Durante el día, el vitelo contiene mayor cantidad de lípidos, mientras que por la noche el vitelo posee mayor cantidad de proteínas. De ahí que el vitelo depositado durante el día tiene un color más amarillo y es de mayor espesor, mientras que el vitelo que se forma durante la noche es más blanquecino y de menor espesor.

En el infundíbulo se forma la **membrana perivitelina externa** que rodea a la cigota. En el mágnium, el huevo rota gracias a los pliegues de su pared. Es aquí donde se deposita la **albúmina**. La albúmina, al igual que el vitelo, es heterogénea, ya que se forma albúmina de diferentes densidades. Una albúmina líquida interna rodea la membrana perivitelina externa, luego se deposita una albúmina densa media y por último una albúmina fluida. Además, en la rotación del huevo a través del mágnium, se forman las **chalazas**, dos estructuras espirales filamentosas y muy retorcidas, compuestas por albúmina densa. Las chalazas tienen como función sostener la yema en su posición.

En el istmo, se agregan otras cubiertas accesorias que son las **membranas testáceas externa e interna**. Ambas membranas se encuentran fuertemente unidas en casi toda su extensión, con excepción del extremo romo del huevo donde se encuentran separadas y forman una cámara de aire. Una de las funciones de esta cámara de aire es equilibrar la presión externa e interna del huevo a medida que éste pierde agua por evaporación.

Externamente y adherida a las membranas testáceas se encuentra la **cáscara** o cascarón, de consistencia dura, formada por sales de calcio y aspecto poroso. Esta cáscara es fundamental para el embrión ya que permite un intercambio gaseoso entre las membranas vasculares del embrión y el medio externo, le provee calcio para la formación del esqueleto y sirve como protección.

La superficie externa del huevo se encuentra a menudo cubierta por una delgada estructura serosa, compuesta por proteínas, polisacáridos y lípidos, llamada **cutícula**. Esta cubierta puede estar distribuida en forma desigual en la superficie del huevo. Su función es actuar como una capa protectora contra la

evaporación del agua y la invasión microbiana. Cuando esta membrana está presente se forma en los últimos minutos antes de la oviposición.

Un hecho curioso de los huevos de las aves es su variada pigmentación. La coloración de los huevos puede variar entre especies muy relacionadas y aún entre individuos de la misma especie. Los pigmentos que forman parte del huevo de las aves se agregan en la parte externa de la cáscara y la cutícula durante las últimas horas previas a la oviposición. Los pigmentos más importantes son: una protoporfirina responsable de los colores cercanos al marrón y la biliverdina IX  $\alpha$  y los quelatos de zinc que dan colores verdes o azules. La hipótesis clásica para explicar la importancia de esta pigmentación fue propuesta en el siglo XIX por Alfred Wallace (el coautor de la teoría de la selección natural junto a Charles Darwin) y estaba relacionada con la protección. Según su hipótesis la función de la pigmentación es proteger al huevo de los depredadores, tal es así que las aves que ponen huevos en sitios protegidos o que por su tamaño protegen con mayor seguridad a su descendencia el color de los huevos es blanco. Sin embargo, desde hace tiempo se determinó que ésta no es la única función de la pigmentación del huevo. En algunos passeriformes, en los que los huevos tienen proporcionalmente menos calcio en su cáscara, los pigmentos tienen una función estructural que aumenta la resistencia del huevo. La termorregulación es otra función importante para algunas especies, ya que los pigmentos absorben o reflejan luz. Si la pigmentación aumenta la temperatura del huevo, mejora la incubación en climas fríos, pero puede llevar a temperaturas no compatibles con la vida del embrión en otros climas. Otros factores como la selección de machos, que elegirían preferencialmente hembras que ponen huevos de determinado color, podrían también intervenir en la diversidad de las coloraciones.

La dureza de la cáscara y la presencia de una cutícula que lo impermeabiliza son características especiales del huevo de las aves. Solamente los cocodrilos y en menor medida las tortugas, tienen entre los vertebrados actuales un huevo de características similares a los de las aves. Esto, sumado a los cuidados parentales que realizan las aves de los individuos recién nacidos, generan una

relación entre el número de crías vivas y el número de huevos mucho mayor al de otros animales ovíparos.

## Bibliografía

Abdel Mageed AM, Isobe N, Yoshimura Y (2009) Immunolocalization of avian b-defensins in the hen oviduct and their changes in the uterus during eggshell formation. *Reproduction* 138: 971-978.

Bakst MR (1998) Structure of the avian oviduct with emphasis on sperm storage in poultry. *The Journal of Experimental Zoology* 282: 618-626.

Bakst MR (2011) Role of the oviduct in maintaining sustained fertility in hens. *Journal of Animal Science* 89: 1323-1329.

Bakst MR, Bird DM (1987) Localization of oviductal sperm-storage tubules in the American kestrel (*Falco sparverius*). *The Auk* 104: 321-324.

Bayram GK, Liman N (2010) Localization of the progesterone receptor in chicken ovaries during post-hatching period. *Revue Medicines Veterinaires* 161:114-120.

Bharucha B, Geeta P (2010) Histological and histomorphometric study of gametogenesis in breeders and helpers of sub-tropical, co-operative breeder jungle babbler, *Turdoides striatus*. *Journal of Cell and Animal Biology* 4: 81-90.

Briskie JV, Montgomerie R (1993) Patterns of sperm storage in relation to sperm competition in passerine birds. *The Condor* 95: 442-454.

Claver J, Rosa JM, Lombardo DM, Soñez MC (2008) Histological seasonal changes in ovaries of spotted tinamous (*Nothura maculosa* Temminck, 1815) related to gonadotrope population. *International Journal of Morphology* 26: 353-361.

Claver J, von Lawzewitzch I (1982) Aparato reproductor de la gallina. Editorial Hemisferio Sur. Buenos Aires.

Chousalkar KK, Roberts JR (2008) Ultrastructural changes in the oviduct of the laying hen during the laying cycle. *Cell Tissue Research* 332: 349-358.

- Dalrymple JR, Macpherson JW, Friars G (1968) The Reproductive Tract of the Turkey Hen (A Biometrical Study). *Canadian Journal of Comparative Medicine* 32: 435-436.
- González-Morán MG (2011) Histological and stereological changes in growing and regressing chicken ovaries during development. *The Anatomical Record* 294: 893-904.
- Gupta SK, Gilbert AB, Walker MA (1988) Histological study of follicular atretia in the ovary of the domestic hen (*Gallus domesticus*). *Journal of Reproduction and Fertility* 82: 219-225.
- Holm S, Ruziwa SD, Dantzer V, Ridderstrale Y (2000) Carbonic anhydrase in the utero-vaginal function of immature and mature ostriches. *British Poultry Sciences* 41: 244-249.
- Johnson AL (2000) Reproduction in the Female en: Whittow GC (ed). *Sturkie's Avian Physiology*. Academic Press. Londres. Pág. 569-596.
- Johnson AL, Woods DC (2007) Ovarian Dynamics and Follicle Development en: Jamieson BGM (ed). *Reproductive Biology and Phylogeny of Birds*. Science Publishers Enfield, Jersey Plymouth. Pág .243-278.
- Johnson AL, Woods DC (2009) Dynamics of avian ovarian follicle development: Cellular mechanisms of granulosa cell differentiation. *General and Comparative Endocrinology* 163: 12–17.
- Mao KM, Sultna F, Howlider MAR, Iwasawa A, Yoshizaki N (2006) The magnum-isthmus junction of the fowl oviduct participates in the formation of the avian-type shell membrane. *Zoological Science* 23: 41-47.
- Parizzi RC, Santos JM, Oliveira MF, Maia MO, Sousa JA, Miglino MA, Santos TC (2008) Macroscopic and Microscopic Anatomy of the Oviduct in the Sexually Mature Rhea (*Rhea americana*). *Anatomy, Histology and Embryology* 37: 169-176.
- Tuohimaa P, Joensuu T, Isola J, Keinänen R, Kunnas T (1989) Development of progestin-specific response in the chicken oviduct. *International Journal of Developmental Biology* 33: 25-34.

- Reed RB Jr, Cope LA, Blackford JT (2011) Macroscopic anatomy of the reproductive tract of the reproductively quiescent female emu (*Dromaius novaehollandiae*). *Anatomy, Histology and Embryology* 40: 134-41.
- Rodler D, Sasanami T, Sinowatz F (2012) Assembly of the Inner Perivitelline Layer, a Homolog of the Mammalian Zona Pellucida: An Immunohistochemical and Ultrastructural Study. *Cells Tissues Organs* 195: 330-339.
- Samar ME, Avila RE, de Fabro SP (1983) Cytochemical study of the ovary cells in the chick embryo. *Folia Histochemica et Cytochemica* 21: 173-180.
- Sasanami T, Murata T, Ohtsuki M, Matsushima K, Hiyama G, Kansaku N, Mori M (2007) Induction of sperm acrosome reaction by perivitelline membrane glycoprotein ZP1 in Japanese quail (*Coturnix japonica*). *Reproduction* 133: 41-49.
- Sharaf A, Eid W, Abuel-Atta AA (2012) Morphological aspects of the ostrich infundibulum and magnum. *Bulgarian Journal of Veterinary Medicine* 15: 145-159.
- Wigley P, Barrow P and Schat KA (2008) The avian reproductive immune system en: Davison F, Kaspers B, Schat KA. (eds). *Avian Immunology* Academic Press. Londres. Pág. 289-298.
- Williams TD, Ames CE (2004) Top-down regression of the avian oviduct during late oviposition in a small passerine bird. *The Journal of Experimental Biology* 207: 263-268.