

CAPÍTULO 10

SISTEMA REPRODUCTOR DEL MACHO

MÓNICA DIESSLER Y CLAUDIO BARBEITO



Índice del capítulo 10

Introducción

Testículos

Control hormonal de la función testicular

Vías de conducción intratesticular

Epidídimos

Conductos deferentes

Conductos eyaculadores

Órganos copuladores

Cuerpos paravasculares cloacales

Falo intromitente

Falo no intromitente

Mecanismo de erección

Semen y eyaculado

Recuadro 10.1. Falo y morfología vaginal

Bibliografía

Introducción

El sistema reproductor del macho de las aves está formado por un par de testículos, cada uno de los cuales desemboca en un epidídimo corto al que continúa un conducto deferente muy contorneado (Fig. 10.1). Estos conductos desembocan en el urodeo de la cloaca. Dentro de la cloaca se encuentra el órgano copulador. A diferencia de lo que ocurre en los mamíferos, el sistema reproductor del macho de las aves carece de glándulas anexas.

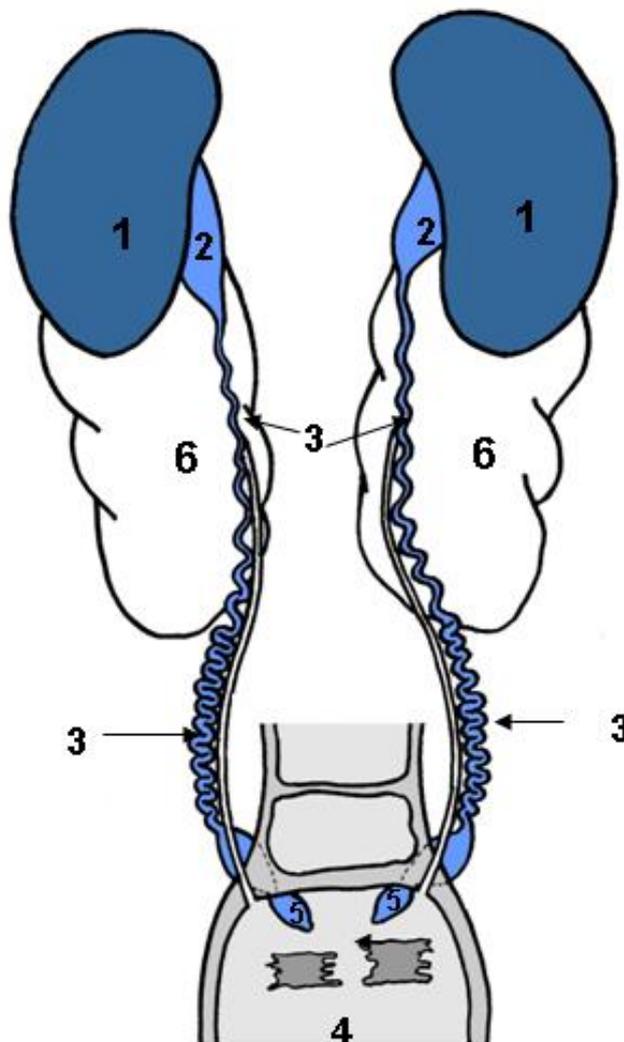


Figura 10.1. Sistema reproductor del macho. Testículos (1), epidídimos (2), conductos deferentes (3), urodeo (4, observado en un corte horizontal de la pared cloacal, a la altura de la desembocadura de los uréteres), conductos eyaculadores (5). Además se observan los riñones (6).

Testículos

Los **testículos** son órganos ovales y aplanados que no descienden como en los mamíferos y, por lo tanto, son intraabdominales. Quedan unidos a la pared dorsal del abdomen mediante un corto ligamento de tejido conectivo denominado mesorquio. Están en contacto con la pared abdominal dorsal, en posición retroperitoneal. A diferencia de lo que ocurre en mamíferos, los testículos aviares no requieren de una temperatura diferente a la temperatura corporal para su funcionamiento normal; la espermatogénesis ocurre a una temperatura entre 40-41°C. El tamaño de estos órganos disminuye notablemente fuera de la estación reproductiva.

El **estroma testicular** está formado por una **cápsula** conectiva (Fig. 10.2), más delgada que la homóloga de los mamíferos (excepto en el avestruz en que es muy gruesa), que posee tres tunicas: serosa, albugínea y vasculosa. La túnica serosa está revestida por un mesotelio plano con algunas células cuboideas y una delgada capa de tejido conectivo. La túnica albugínea posee fibras colágenas más gruesas pero menos abundantes que las de los mamíferos. Se observan además fibroblastos, fibras elásticas, numerosas fibras musculares lisas, arterias y venas. La túnica vasculosa posee tejido conectivo laxo rico en vasos sanguíneos y nervios. Desde la cápsula parten **trabéculas** muy delgadas de tejido conectivo que se continúan con el escaso tejido conectivo intersticial, sin dividir completamente al órgano. La contracción de la musculatura de la cápsula y de los túbulos seminíferos facilitaría el transporte del fluido testicular. Las aves producen mayor cantidad de fluido seminal y de espermatozoides que los mamíferos, lo que explicaría la necesidad de un mayor poder contráctil para su transporte.

El **parénquima testicular** está constituido por los **túbulos seminíferos**, las **células intersticiales** y las **vías de conducción** del fluido testicular.

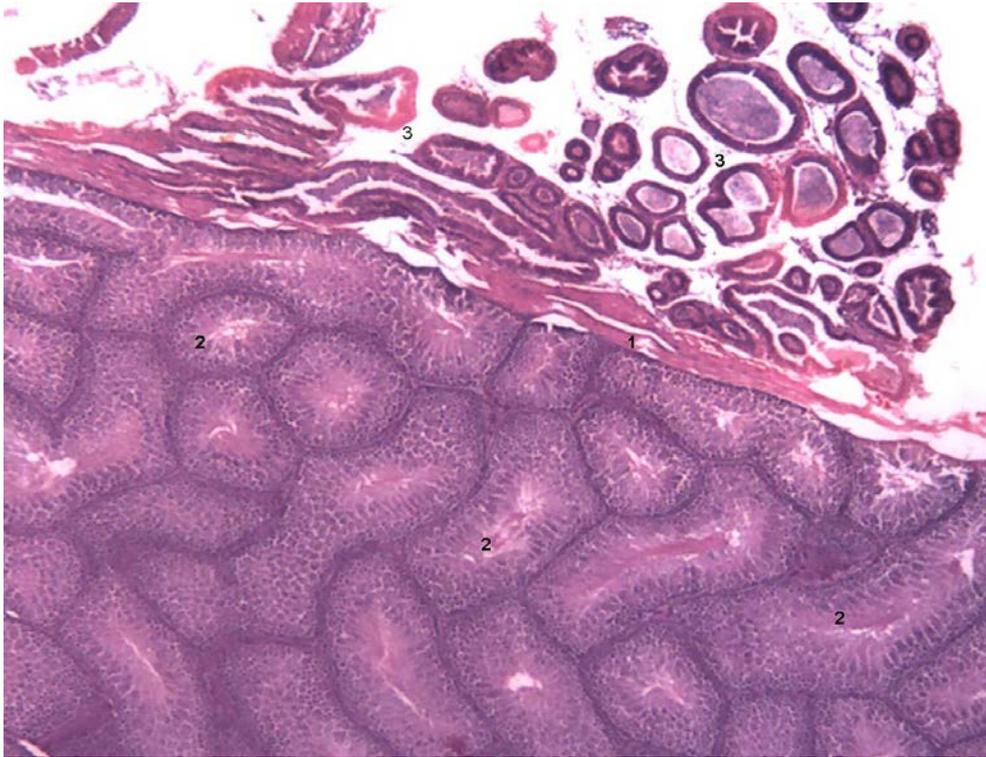


Figura 10.2. Corte de testículo y epidídimo de la codorniz adulta (*Coturnix coturnix japonica*). Coloración H-E. 100x. Se reconocen la cápsula (1) y los túbulos seminíferos del testículo (2). Obsérvese el escaso desarrollo del tejido intersticial que separa los túbulos seminíferos. Por fuera de la cápsula se encuentra el epidídimo (3).

Los **túbulos seminíferos** (Fig. 10.2-10.5) son estructuras enrolladas, tapizadas por un epitelio estratificado muy característico: el **epitelio seminífero** (Fig.10.3). Este epitelio apoya en una lámina basal rodeada por una lámina de fibrillas delgadas de colágeno que falta en algunas especies. Por fuera, se encuentran varias capas de miofibroblastos elongados y contráctiles, separados entre sí por material amorfo (Fig. 10.5). Externamente se encuentran vasos linfáticos y sanguíneos. Los miofibroblastos producen factores paracrinos que atraviesan la lámina basal y actúan sobre las células de Sertoli.

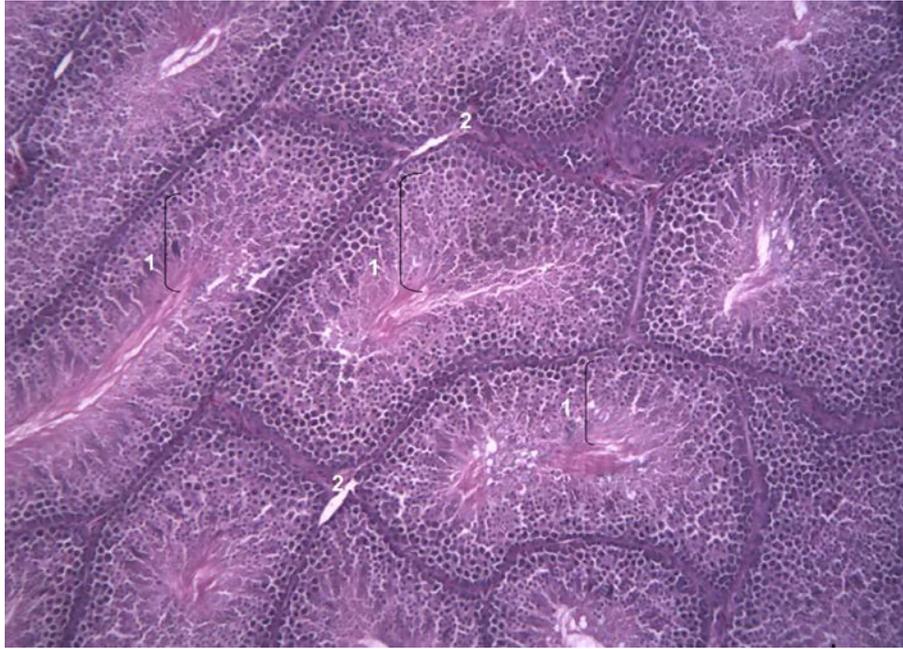


Figura 10.3. Corte de testículo de la codorniz adulta (*Coturnix coturnix japonica*). Coloración H-E. 400x. Se reconoce el epitelio seminífero (1) y el escaso tejido intersticial (2).

A diferencia de lo que ocurre en los mamíferos, los túbulos seminíferos no poseen un extremo ciego y forman una red con comunicación entre ellos, lo que determina la ausencia de división del órgano en lobulillos mediante septos, como ocurre en los mamíferos (Fig. 10.4).

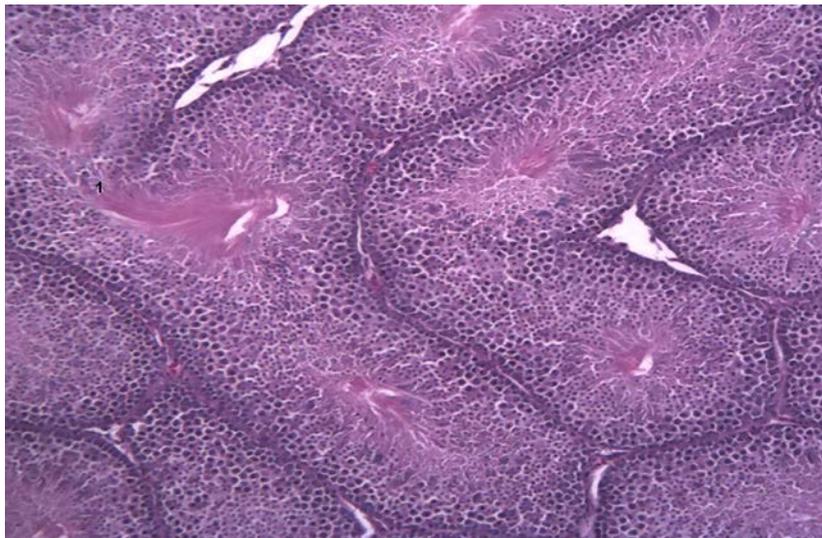


Figura 10.4. Corte de testículo de la codorniz adulta (*Coturnix coturnix japonica*). Coloración H-E. 400x. Se observa la ramificación característica de los túbulos seminíferos de las aves que se anastomosan sin formar extremos ciegos (1).

El **epitelio seminífero** (Fig. 10.5) está constituido por **células de Sertoli** y **células de la hilera germinal**. Las **células de Sertoli** (sustentaculares o de sostén) son piramidales y ocupan toda la altura del epitelio. Sus límites celulares son difíciles de observar debido a sus numerosas prolongaciones citoplasmáticas que contactan con las de células vecinas. El núcleo se localiza en la región basal, inmediatamente por encima del núcleo de las espermatogonias; es grande, de forma irregular, eucromático y contiene un gran nucléolo. El citoplasma posee numerosas mitocondrias apicales al núcleo, vesículas endocíticas, pequeñas inclusiones lipídicas y abundantes lisosomas. Como en los mamíferos, la membrana plasmática de estas células posee invaginaciones que albergan a los últimos estadios de las células de la hilera germinal. Las células de Sertoli desarrollan medios de unión entre sí y con las células de la hilera germinativa, que incluyen: nexos, uniones ocluyentes y uniones adherentes. Estas uniones difieren en los distintos sectores del epitelio seminífero. Por encima de las espermatogonias son muy numerosas las uniones ocluyentes entre células de Sertoli, de manera que se forma una **barrera hematotesticular**, que separa al túbulo en dos **compartimentos: basal y adluminal**.

Las funciones de las células de Sertoli son similares a las que poseen en los mamíferos. Estas funciones comprenden la síntesis de hormonas, incluidas la activina y la inhibina, y la producción de la proteína fijadora de andrógenos. Durante la vida prenatal estas células sintetizan la hormona antimülleriana que induce la involución de los conductos de Müller durante el desarrollo del sistema genital masculino. También son capaces de modificar esteroides y convierten la progesterona en andrógenos. Las funciones de las células de Sertoli como nodrizas para las células de la hilera germinal, su participación en la formación de la barrera hematotesticular y en la fagocitosis de los restos citoplasmáticos de los espermatozoides durante la espermiación, descritas en los mamíferos, también se han comprobado en las aves.

Las **células de la hilera germinal** (Fig. 10.5) son las mismas que las halladas en los mamíferos: **espermatogonias**, **espermatocitos I**, **espermatocitos II**, **espermátides** y **espermatozoides**. Las células de la hilera germinal presentan

una morfología muy similar en aves y mamíferos. Existen espermatogonias tipo A y B, que se multiplican por mitosis. Las **espermatogonias de tipo A** se subdividen en A oscuras y A pálidas; las primeras funcionan como células madre. En algunas especies, mediante la utilización de microscopía electrónica de transmisión, se encontró un mayor número de generaciones de espermatogonias. Las **espermatogonias tipo B** realizan mitosis y luego se diferencian a espermatocitos I. Los **espermaticitos I** (Fig. 10.5) se dividen mediante la larga meiosis I para formar dos **espermaticitos II**, más pequeños y difíciles de visualizar debido a que rápidamente inician la meiosis II y originan espermátides.

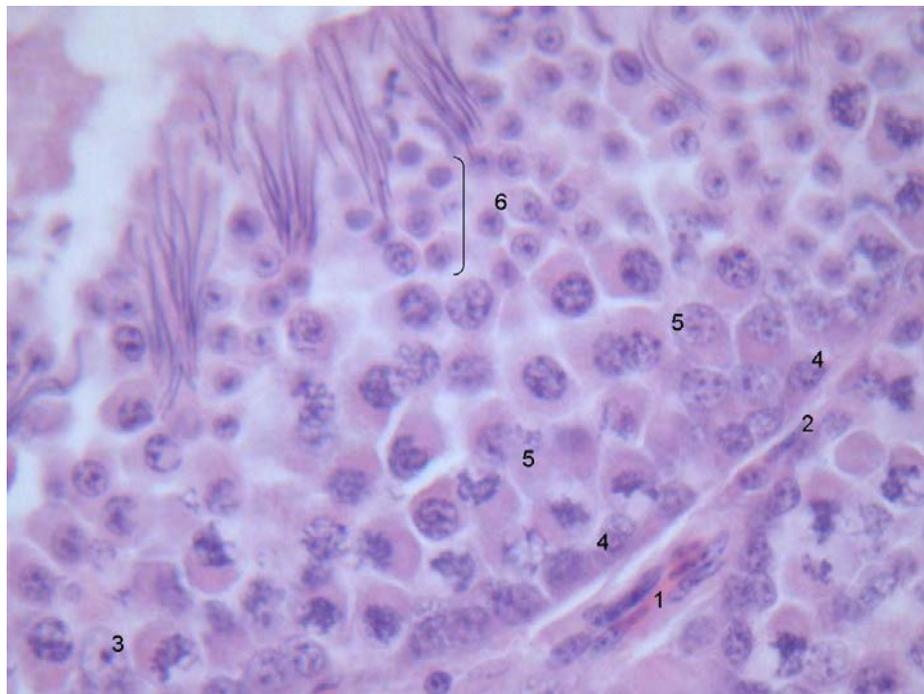


Figura 10.5. Corte de testículo de la codorniz adulta (*Coturnix coturnix japonica*). Coloración H-E. 1000x. Se observa un vaso sanguíneo en el tejido intersticial (1) y una célula miofibroblástica por fuera del túbulo seminífero (2). Dentro del túbulo seminífero se encuentran distintos tipos celulares: células de Sertoli (3), espermatogonias (4), espermatocitos I (5) y espermátides (6). También se aprecian colas de espermátides y espermatozoides.

Las **espermátides** (Fig. 10.5) se transforman en espermatozoides como consecuencia de un proceso de diferenciación, conocido como **espermiogénesis**. Las espermátides son las células con núcleo más pequeño en la hilera germinal. La espermiogénesis es similar a la que ocurre en los

mamíferos pero más rápida. En la mayoría de los mamíferos, en un corte transversal de un túbulo seminífero se encuentra siempre la misma asociación de células de la hilera germinal, el total de asociaciones posibles se denomina ciclo del epitelio seminífero. En los primates, en cambio, existen varias asociaciones en un mismo corte, algo similar ocurre en las aves.

La duración general de la espermatogénesis en las aves es menor que en los mamíferos, se extiende solo entre 10 y 15 días. Esto permite producir espermatozoides maduros en poco tiempo y por lo tanto se puedan producir muchas copulas fértiles por día durante la temporada reproductiva. Fuera de la estación reproductiva en los túbulos seminíferos solo se encuentran células de Sertoli, espermatogonias y algunos espermatocitos, muchos de estos últimos con cambios degenerativos. En algunos casos, la luz de los túbulos se oblitera. En los animales prepuberales la cantidad de tejido conjuntivo intersticial es relativamente mayor y los túbulos seminíferos poseen un epitelio formado especialmente por células de Sertoli y espermatogonias, mucho más bajo que el de los animales sexualmente maduros (Fig.10.6).

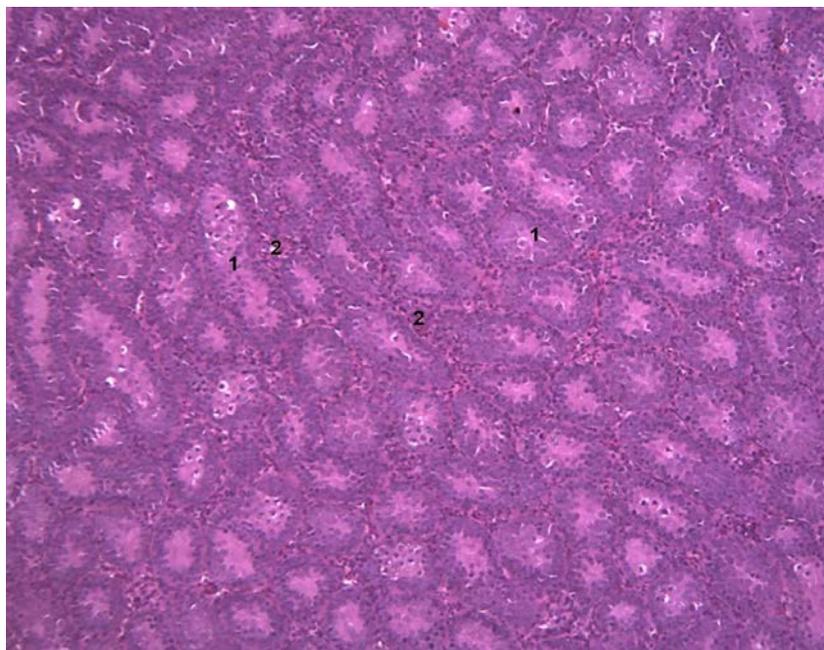


Figura 10.6. Corte de testículo de la codorniz prepuberal (*Coturnix coturnix japonica*). Coloración H-E. 100x. Se observan los túbulos seminíferos (1) caracterizados por un epitelio bajo y una luz obliterada. El tejido intersticial (2) es más abundante que en los animales maduros.

Los **espermatozoides** de las aves son células elongadas y flageladas, con tres partes reconocibles: cabeza, pieza media y cola. Algunas de sus características, como la forma y longitud celular, particularidades del acrosoma, de los centríolos, longitud del flagelo, son de interés tanto para estudios filogenéticos y taxonómicos como para investigaciones de aspectos vinculados a la tecnología de la reproducción (e.g. criopreservación e inseminación artificial).

Desde el punto de vista morfológico, en las aves se reconocen dos tipos de espermatozoides (Fig. 10.7). El tipo de espermatozoide propio de las **paseriformes** presenta conformación espiral y una característica membrana ondulante que se extiende en toda la longitud de la célula. Esta membrana está formada por elementos microtubulares y una espiral formada por mitocondrias fusionadas. Estas gametas miden, en promedio, 300-400 μm de largo. El acrosoma está muy desarrollado, en cambio el núcleo es corto (3-5 μm de longitud). No se observa unión entre la pieza media y el flagelo.

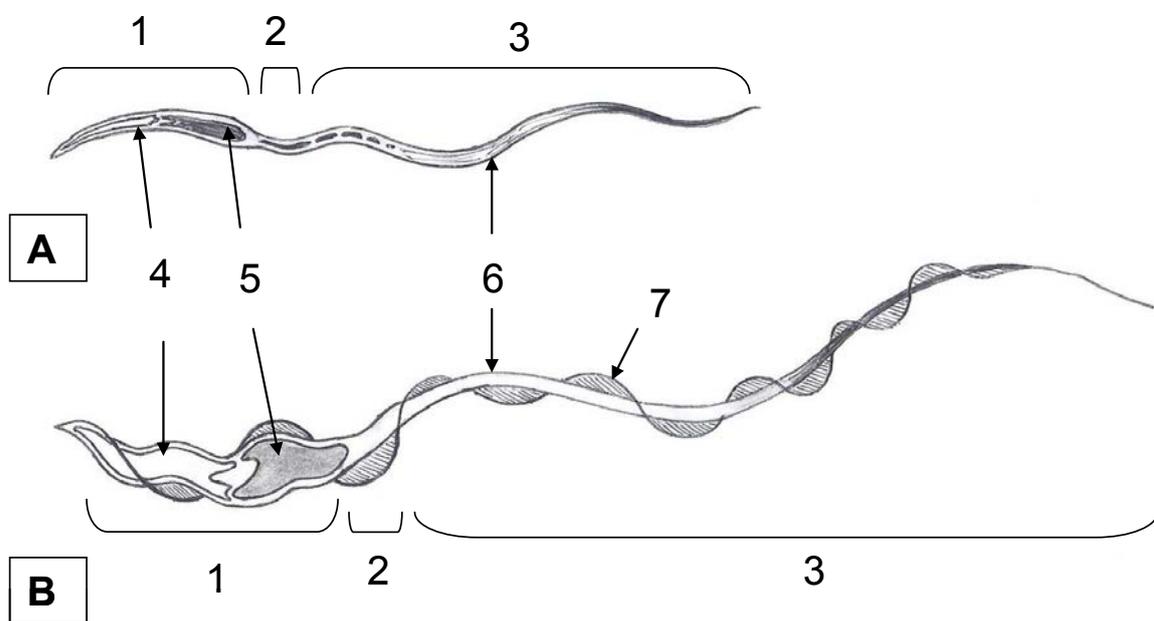


Figura 10.7. Espermatozoides de las aves. **A.** Espermatozoide de tipo saurópido, característico de las aves no-paseriformes. **B.** Espermatozoide característico de las aves paseriformes. En ambos tipos se señala: cabeza (1), cuello (2), cola (3), acrosoma (4), núcleo (5), flagelo (6), membrana ondulante (7).

En las aves no paseriformes, incluidas las paleognatas, los espermatozoides son vermiformes, planos y elongados, de tipo “**saurópsido**” (similares a los de los reptiles). Su longitud total es muy variable aun entre aves del mismo orden, como las galliformes, en las que la longitud varía desde 75-90 μm en gallos y pavos hasta 100-250 μm en las codornices común y japonesa, respectivamente. Sus núcleos miden aproximadamente entre 6 y 21 μm de largo y 0,5 μm de diámetro y presentan una amplia curvatura. En ciertas especies como las grullas aparecen con frecuencia núcleos con cromatina poco condensada lo que les otorga a los espermatozoides diferentes formas y tamaños. En el espacio subacrosómico existe un material electrondenso que se organiza de manera discreta, con forma cilíndrica, denominado *perforatorium*. Esta estructura también se reconoce en algunos mamíferos como ciertos roedores histricomorfos como el cobayo. En la mayoría de las especies el *perforatorium* llega a formar un canal que deprime el núcleo en tanto que en otras, como el emú, no altera la morfología nuclear. Aunque en la mayoría de los grupos se encuentran los centriolos proximal y distal (este último de mayor longitud), especies como el gallo de Guinea (*Numida meleagris*) solo presentan el centriolo distal. La longitud de la pieza media es variable (4 a 150 μm) así como el porcentaje de la longitud total que representa, o la cantidad y características de las mitocondrias que contiene (entre 2 y 30). El flagelo posee la típica disposición de microtúbulos 9+2, y la vaina fibrosa está poco desarrollada.

Los espermatozoides son liberados a la luz de los túbulos y pasan a formar parte del fluido testicular junto a diversas secreciones del túbulo seminífero. Este fluido se modificará, a lo largo de distintas vías de transporte para convertirse en el semen.

El **intersticio testicular** está formado por tejido conectivo laxo en el que se observan abundantes nervios amielínicos y vasos sanguíneos y linfáticos. Su componente más destacado son las **células intersticiales de Leydig** (Fig. 10.8). Se trata de células poliédricas u ovals, con un gran núcleo eucromático y nucléolo evidente. Algunas de ellas poseen numerosas vacuolas que contienen colesterol o esteroides derivados de este, un retículo endoplásmico

liso muy desarrollado y numerosas mitocondrias. Como en los mamíferos, su función es la secreción de andrógenos, en especial testosterona.

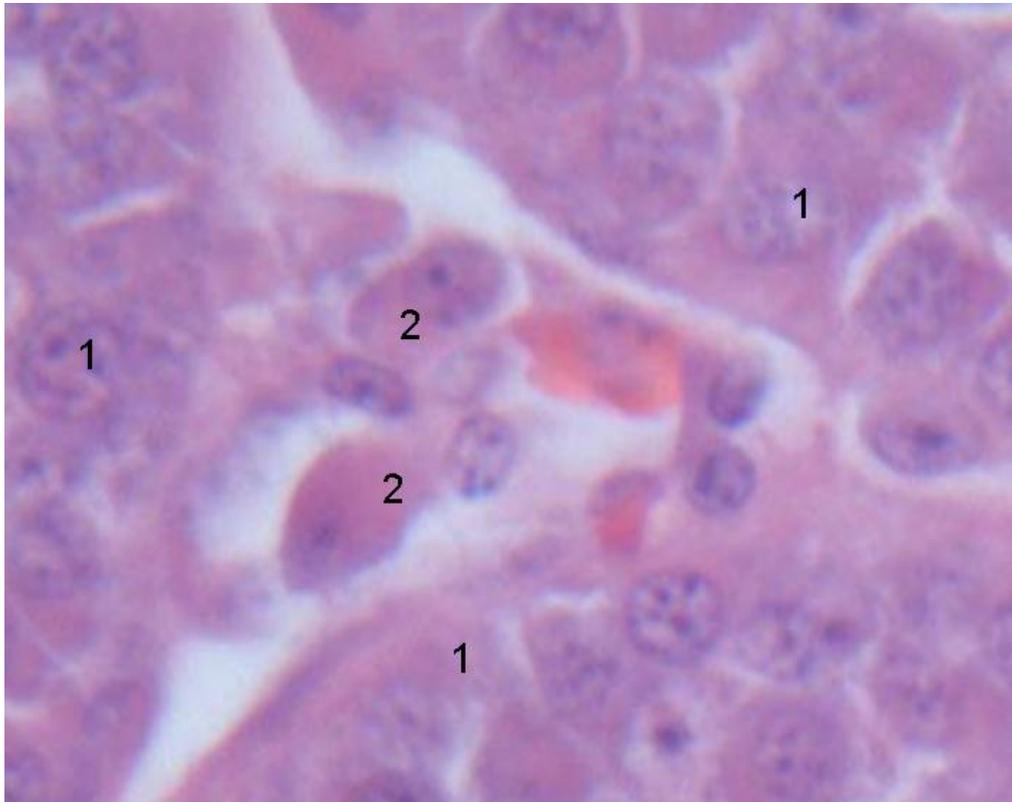


Figura 10.8. Corte de testículo de la codorniz adulta (*Coturnix coturnix japonica*). Coloración H-E. 1000x. Se observa el intersticio entre tres túbulos seminíferos (1). En dicho intersticio se reconocen las células de Leydig (2) y vasos sanguíneos.

Control hormonal de la función testicular

Como ocurre en los mamíferos, las gonadotropinas hipofisarias, hormonas foliculoestimulante (FSH) y luteinizante (LH), regulan la producción de espermatozoides y de andrógenos en las aves. Ambas gonadotropinas son reguladas por la concentración de hormonas esteroideas sexuales y de la hormona liberadora de gonadotropinas (GnRH) producida por el hipotálamo. A su vez, la producción de GnRH depende de las horas luz, lo que explica los cambios estacionales que presentan los testículos de las aves.

La hormona LH produce incremento del tamaño y de la actividad secretoria de las células intersticiales de Leydig y constituye el principal estímulo para estas células. Esta hormona induce la expresión de las enzimas involucradas en la síntesis de testosterona. La hormona FSH estimula la espermatogénesis, proceso que requiere además de testosterona.

La testosterona tiene diversas funciones, entre ellas la de inducir la aparición de los caracteres sexuales secundarios (cresta del gallo, cola del pavo real, etc.) y el desarrollo de las vías de conducción del sistema genital. En el testículo la testosterona difunde localmente y alcanza los túbulos seminíferos en los que se une a la proteína fijadora de andrógenos y contribuye a estimular la espermatogénesis.

Las acciones de la activina y la inhibina han sido poco estudiadas en las aves. Los trabajos realizados demuestran que, al igual que en los mamíferos, estas hormonas participan en la regulación del eje hipotálamo-hipofisario-gonadal. La activina estimula la liberación de gonadotrofinas, en tanto que la inhibina tiene una acción antagónica. En los estudios en que se neutralizó la acción de la inhibina en gallos se adelantó la pubertad y se retrasó la aparición de los cambios testiculares generados por el envejecimiento.

Vías de conducción intratesticulares

Las vías de conducción intratesticulares incluyen los **tubos rectos** y la **rete testis**. Los túbulos seminíferos se continúan con los **tubos rectos** que desembocan en la **rete testis**, a partir de la cual se originan los conductillos eferentes que emergen del testículo y alcanzan el epidídimo.

Los **tubos rectos** están revestidos solo por células de Sertoli; son de forma piramidal y altas en el gallo pero cúbicas en otras aves como el gallo de Guinea (*Numida meleagris*). Estas células poseen abundantes gotas de lípidos en su citoplasma.

La **rete testis** es una red de canales irregulares, de aspecto cavernoso, incluida en tejido conectivo denso, situada en el borde medial del testículo. En

algunas especies la luz permanece ocluida fuera de la época reproductiva. La *rete testis* puede dividirse en tres porciones: intratesticular, intracapsular -o intratunical y extratesticular. La porción intratesticular por lo general está poco desarrollada e inclusive falta en algunas aves. La porción intracapsular se sitúa en el espesor de la cápsula testicular y la porción extratesticular se localiza en la cabeza del epidídimo. El epitelio que reviste a la *rete testis* es plano simple o cuboideo. Las numerosas vesículas que poseen sus células sugieren una intensa actividad secretoria. El polo apical de estas células presenta microvellosidades pequeñas y una única cilia. Estas células poseen una gran actividad de reabsorción de fluidos y la cilia podría actuar como quimiorreceptora o receptora de presión. Sin embargo, no se han realizado estudios que prueben estas funciones. En el inicio de la *rete testis* pueden encontrarse algunas espermatogonias intercaladas entre las células epiteliales de revestimiento. También se observan linfocitos intraepiteliales. Los canales de la *rete testis* están separados por tejido conectivo muy vascularizado e innervado, con abundantes vasos linfáticos, macrófagos y miofibroblastos que actuarían en el transporte del fluido testicular. En el interior de los canales se observan espermatozoides, macrófagos, células descamadas de la hilera germinal y abundante fluido testicular.

La *rete testis* desemboca en los conductillos eferentes que, ya fuera del testículo, constituyen la cabeza del epidídimo. La transición entre el epitelio plano o cuboide de la *rete testis* y el epitelio cilíndrico de los conductillos eferentes es brusca. Los **conductillos eferentes** son muy contorneados y numerosos (unos 70 en el gallo). Suelen reunirse en pequeños grupos para desembocar, en conjunto, en el conducto epididimario, mediante conductos de conexión. En las galliformes están muy desarrollados y el conjunto de los conductillos eferentes ocupa alrededor de un 50% del volumen epididimario; en otras aves su desarrollo es menor.

Los **conductillos eferentes** poseen el mayor diámetro dentro de las vías conductoras del sistema genital del macho. Pueden dividirse en dos segmentos: segmento proximal y segmento distal. Su pared está constituida solo por una túnica mucosa que, hacia el interior de la luz, forma pliegues

sostenidos por un delgado eje conectivo. Estos pliegues no se observan en el segmento distal. El epitelio es cilíndrico con células ciliadas, y células no ciliadas; además se encuentran linfocitos intraepiteliales. Este es el único sector de las vías de conducción del sistema reproductor masculino que presenta células ciliadas. Hacia el segmento distal se incrementa la proporción de células ciliadas.

En los conductillos eferentes, las **células no ciliadas** poseen un núcleo oval o redondeado ubicado en su mitad basal. Entre el núcleo y la membrana apical se observan abundantes mitocondrias alargadas. Las células no ciliadas presentan microvellosidades en su porción apical y su citoplasma es más oscuro que el de las células ciliadas. Estas células muestran signos claros de actividad endocítica, ya que se observan en ellos cuerpos densos de origen lisosomal, cuerpos multivesiculares y diversas vesículas endocíticas. Estas características relacionadas con la endocitosis son mucho menos manifiestas en las células del segmento distal que carecen de los cuerpos densos y de evidencias de un sistema endocítico bien desarrollado. En la región basal de las células no ciliadas del segmento distal se pueden encontrar numerosas inclusiones lipídicas. Por su capacidad absorptiva, estas células modifican la composición del fluido cuando este atraviesa los conductillos eferentes.

La mayoría de las **células ciliadas** de los conductillos eferentes poseen un núcleo oval, pero generalmente indentado, eucromático ubicado en la mitad apical. El núcleo es más grande y posee una posición más apical que el de las células no ciliadas. Las células ciliadas son similares en los segmentos proximal y distal. En su polo apical, entre las cilias, se observan microvellosidades cortas de distribución uniforme. Las células ciliadas poseen una menor cantidad de mitocondrias que las células no ciliadas y se ubican en el sector apical. Su sistema endocítico está poco desarrollado, por lo que su acción principal sería facilitar el transporte dentro de la luz del conductillo mediante el movimiento ciliar. Sin embargo, ambos tipos celulares expresan acuaporinas en el dominio apical de su membrana. La posición diferente de los núcleos y la presencia de linfocitos intraepiteliales genera un aspecto pseudoestratificado para este epitelio, sin embargo todas las células epiteliales

contactan con la luz. El tejido conectivo es abundante, rico en fibras colágenas y contiene algunas fibras elásticas y musculares lisas que forman una capa definida en muchas especies.

Los conductos de conexión entre los conductillos eferentes y el conducto epididimario presentan una morfología similar a los conductillos eferentes pero su epitelio es pseudoestratificado, idéntico al epitelio del epidídimo.

Desde el punto de vista funcional, en los conductillos eferentes se produce la mayor reabsorción del fluido testicular, llevada a cabo fundamentalmente por las células no ciliadas. Este proceso no implica únicamente la captación de agua sino también la reabsorción de proteínas específicas secretadas en los túbulos seminíferos. Por otra parte, se ha detectado fosfatasa alcalina en las células epiteliales de la *rete testis* y los conductillos eferentes de numerosas especies de aves. Esta observación, sumada a la presencia de un moderado desarrollo de las organelas relacionadas con la secreción proteica, ha llevado a algunos autores a proponer que estos dos sectores de las vías de conducción del líquido testicular serían los equivalentes funcionales de la próstata de los mamíferos.

Epidídimos

Los **epidídimos** discurren por la región dorso medial de cada testículo y, a diferencia de lo que ocurre en estos conductos en los mamíferos, no se identifican regiones anatómicas. Poseen un diámetro en el gallo de 300 a 4000 μm , que aumenta hacia el extremo caudal. Son notablemente menos tortuosos y, por lo tanto, más cortos que en los mamíferos. Están recubiertos por una cápsula que es una extensión de la cápsula del testículo.

Se distingue en su estructura histológica un **epitelio pseudoestratificado** (Fig. 10.9) con células cilíndricas altas y células basales que apoyan sobre una lámina basal y un **tejido periductal**. Las **células cilíndricas altas** poseen

microvellosidades que, a diferencia de lo que ocurre en los mamíferos, son más cortas que las de los conductillos eferentes. En el dominio apical de la membrana se expresan varias formas de acuaporinas. Ambas características permiten especular que, pese a su escasa longitud, el epidídimo posee función de absorción de fluidos como en los mamíferos. Sin embargo, a diferencia de lo que ocurre en los mamíferos, en las aves el epidídimo no es un órgano de almacenamiento de espermatozoides. En sus células también se encuentran bien desarrolladas las organelas relacionadas con la secreción proteica (retículo endoplásmico rugoso, complejo de Golgi y vesículas secretorias). La composición química específica de estas secreciones no se conoce.

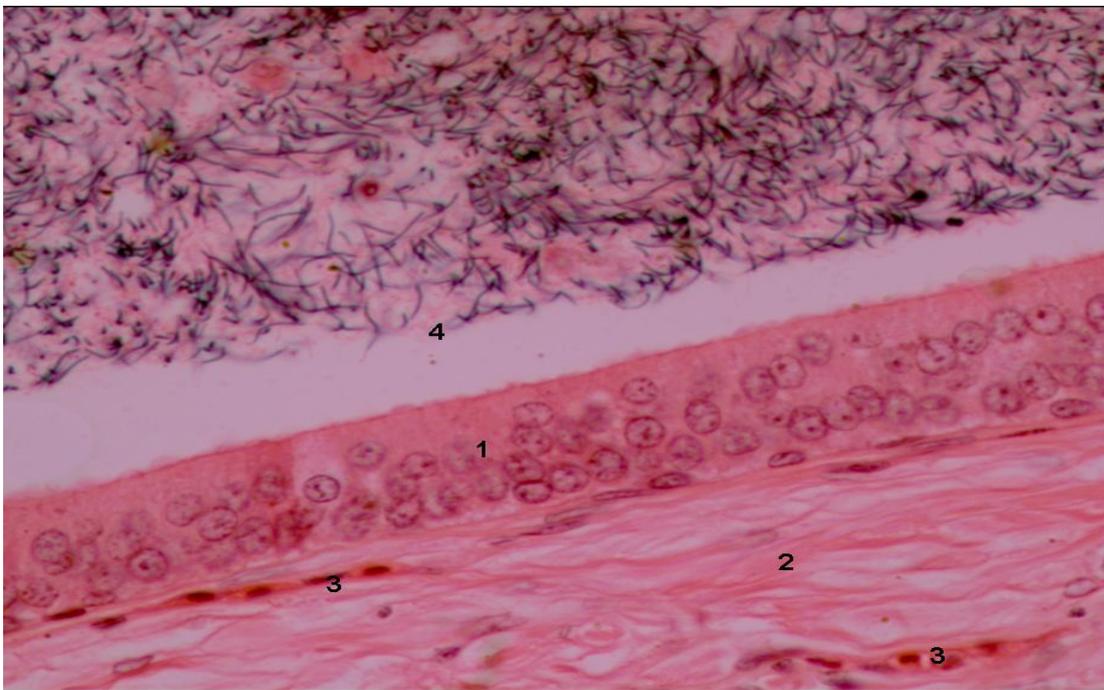


Figura 10.9. Corte de epidídimo de la codorniz adulta (*Coturnix coturnix japonica*). Coloración H-E. 400X. Se observa la pared epididimaria formada por el epitelio pseudoestratificado (1) y el tejido conectivo periductal (2) que posee abundantes vasos sanguíneos (3). En la luz del órgano (4) se encuentran abundantes espermatozoides.

Las **células basales**, que ya aparecen en el epitelio de los conductos de conexión, se hacen más numerosas hacia el conducto deferente. Poseen forma cúbica y un núcleo esférico. Actúan como células progenitoras de las células cilíndricas.

Dada la dificultad que reviste el reconocimiento de las tunicas histológicas típicas en el epidídimo, se considera la existencia de un **tejido periductal** (Fig. 10.9), que rodea al epitelio del conducto y se continúa con el tejido conectivo que relaciona las distintas porciones del conducto entre sí. El tejido periductal incluye un tejido conectivo muy delgado compuesto por una o dos capas de fibroblastos perfundidos por una importante red capilar y más de diez capas concéntricas de células musculares lisas. Por fuera se encuentra el tejido conectivo que une a las distintas partes del conducto entre sí.

Desde el extremo craneal del epidídimo surge un apéndice, el **paradídimo**, que se introduce en la cápsula de la glándula adrenal. Está constituido por el extremo ciego del conducto de Wolff y por vestigios de túbulos mesonéfricos. El paradídimo se encuentra muy desarrollado en el avestruz.

Conductos deferentes

Los **conductos deferentes** son conductos contorneados que se continúan desde el epidídimo ipsilateral sin límite de demarcación neto. A lo largo de su trayecto, que acompaña al de los uréteres, su diámetro (en el gallo) aumenta desde 0,4 mm en su inicio hasta casi 1 mm en su desembocadura cloacal.

La pared de estos conductos está formada por tres tunicas: **túnica mucosa**, **túnica muscular** y **túnica adventicia**. La **túnica mucosa** se observa plegada por la contracción de la gruesa capa muscular. Esta túnica posee un epitelio similar al epitelio del epidídimo y apoya en un escaso tejido conectivo laxo. Por fuera de ella se observa una **túnica muscular** gruesa, con fibras que se disponen de manera concéntrica a la luz, rodeada por tejido conectivo denso que forma la **túnica adventicia**.

En la mayoría de las aves la porción terminal del conducto deferente es recta y culmina en el **conducto eyaculador** o receptáculo del conducto deferente, caracterizado por su pared engrosada y su forma de barril o huso. Este receptáculo desemboca en una papila en el urodeo. En esta región el epitelio forma criptas. En las paseriformes caudalmente al conducto eyaculador y por

fuera de la cloaca se encuentra el **glomus seminal**, una estructura esférica tubular y altamente plegada, rodeada de una cápsula conjuntiva. Este **glomus** seminal se localiza cerca de la piel, formando dilataciones utilizadas para el reconocimiento del sexo ya que pueden ser palpadas en situación dorsolateral a la cloaca. No presenta homología con ninguna estructura de los mamíferos y su función es el almacenamiento de espermatozoides.

Conductos eyaculadores

Cada conducto deferente penetra en la pared de la cloaca y culmina en un **conducto eyaculador** que protruye en el urodeo, cerca de la desembocadura de los uréteres (en el límite entre el urodeo y coprodeo) (Fig. 10.10).

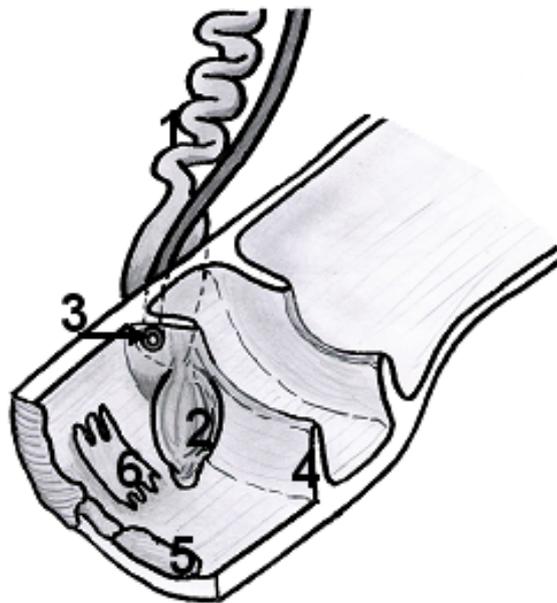


Figura 10.10. Órgano copulador en *Gallus gallus*. Se observa la desembocadura del conducto deferente (1) en la cloaca mediante el conducto eyaculador (2) muy cerca de la desembocadura del uréter (3). También se muestran las estructuras eréctiles como el anillo eréctil (4), el cuerpo fálico central o cuerpo blanco (5) y uno de los cuerpos fálicos laterales o pliegues redondos (6). En el caso de las estructuras pares solo se esquematizan las estructuras del lado izquierdo.

Los conductos eyaculadores tienen forma cónica y se originan de un anillo de tejido eréctil ubicado en el límite entre el urodeo y el coprodeo. Estos conductos están revestidos internamente por un epitelio pseudoestratificado; en su porción terminal presenta un epitelio cilíndrico bajo con células secretoras de mucus. Poseen una red de arteriolas y senos venosos incluidos en el tejido conectivo de la submucosa que constituyen un tejido eréctil que se llena de sangre antes de la cópula.

Órganos copuladores (Mónica Diessler, Claudio Barbeito y Norma González)

La mayoría de las aves, a diferencia de las restantes clases de animales con fecundación interna, carecen de órganos para transferir el semen al cuerpo de la hembra. En estas aves la cópula y la transferencia de esperma ocurren por yuxtaposición de las cloacas protruidas del macho y de la hembra (beso cloacal). El contacto cloacal puede verse favorecido por modificaciones de la cloaca, como las protuberancias cloacales de los passeriformes en las que se alojan los *glomi* seminales.

La presencia de un falo verdadero solo se ha encontrado en un 3 % de las especies de aves actuales: paleognatas (avestruces, ñandúes, emús, kiwis, casuarios e inambúes o perdices) y en las galliformes y anseriformes. La longitud de este órgano es variable, desde 1,25 cm a más de 40 cm. Los falos aviares han sido clasificados en dos tipos funcionales: **intromitentes** y no **intromitentes**; los primeros se introducen en la cloaca de las hembras durante la cópula y los segundos no ingresan en la cloaca de la hembra y depositan el esperma directamente en los genitales externos. La mayoría de las especies aviares cuyos falos son intromitentes pertenecen a las paleognatas y a un orden de neognatas, los anseriformes.

Con excepción de los grupos antes mencionados, el falo se perdió en la evolución de las aves aunque se ha encontrado un **seudofalo**, no homólogo al falo verdadero, en un reducido número de especies aviares. Solo hay evidencia

de la presencia de un seudofalo en los loros del género *Coracopsis*, en dos especies de tejedores del género *Bubalornis* y en algunas especies de ratonas australianas del género *Malurus*. En los loros se trata de una estructura de la cloaca altamente vascularizada que llega a medir 50mm. Su erección estaría mediada por repleción sanguínea. De acuerdo a lo observado en la cópula el seudofalo protruye de la cloaca e ingresa por completo en la cloaca de la hembra. En las especies de paserinos mencionadas, el seudofalo es una estructura externa, situada lateralmente a la cloaca y está formado por tejido cartilaginoso o por tejido conectivo. La funcionalidad de los seudofalos de estas especies es poco conocida.

Cuerpos paracloacales vasculares

En las aves con falos verdaderos, entre la musculatura de la cloaca y la pared abdominal y a lo largo de la porción terminal de los conductos deferentes, se encuentran los **cuerpos paracloacales vasculares** que producen un fluido similar a la linfa.

Los cuerpos paracloacales vasculares en el gallo están rodeados por una cápsula de tejido conectivo y son de forma ovoide. Están revestidos internamente por un epitelio pseudoestratificado que posee células caliciformes y glándulas secretoras de mucus que se extienden a la submucosa. Estos cuerpos presentan numerosos capilares que reciben sangre de la arteria pudenda. Los estudios realizados en el gallo mostraron que estos capilares son de tipo fenestrado, se disponen en manojos y están separados entre sí por cantidades variables de fibras colágenas y fibroblastos. En yuxtaposición a estos capilares sanguíneos, existen canales linfáticos revestidos por células endoteliales cuya lámina basal puede ser reducida o estar ausente. Las regiones de los capilares y los canales linfáticos se consideran los sitios en donde ocurre el ultrafiltrado de la sangre que da origen a un líquido similar a la linfa. Este líquido finalmente es transportado a los tejidos eréctiles del falo (véase erección del falo más adelante).

Falos intromitentes

A continuación se describen las características generales del falo de las paleognatas; la organización del falo de los anseriformes puede consultarse en el Recuadro 10.1.

Los **falos intromitentes** están compuestos por una **porción fija** y una **porción libre** que constituye el cuerpo. La **porción fija** es eréctil y se localiza en el piso del proctodeo; está cubierta por un epitelio pseudoestratificado secretor y presenta un tejido fibroso con abundantes fibras colágenas dispuestas de forma irregular entre las cuales hay espacios linfáticos. La **porción libre** es cónica o tubular y presenta un surco eyaculatorio, de posición ventral, por donde transcurre el semen durante la eyaculación. En la erección, el tejido eréctil de los labios de este surco produce su aproximación por lo que el surco se cierra y previene el derrame de esperma. La porción libre del falo está revestida por un epitelio estratificado no cornificado excepto en el surco eyaculatorio donde el epitelio es pseudoestratificado. Por dentro del epitelio se encuentra directamente una capa de fibras colágenas, de disposición concéntrica en el avestruz. Más internamente se encuentran dos cuerpos fibrolinfáticos fusionados formados por abundantes fibras elásticas y que contienen canales tapizados por endotelio por los que circula linfa. Estos canales son continuos con los espacios linfáticos de la porción fija del falo. En estado flácido, la porción libre del falo permanece alojada en una bolsa del proctodeo.

Falos no intromitentes

Los **falos no intromitentes** han sido estudiados en diversas especies silvestres y también en especies domésticas como el gallo y el pavo. El falo del gallo posee cuatro componentes:

- 1) un cuerpo fálico central (cuerpo blanco) flanqueado por dos cuerpos fállicos laterales (pliegues redondos) (Fig. 10.10),

- 2) los pliegues linfáticos en la pared del proctodeo que alojan canales linfáticos comunicados con canales similares en los cuerpos paracloacales vasculares,
- 3) los canales linfáticos de los cuerpos paracloacales vasculares,
- 4) los músculos del falo.

Los tres primeros componentes del falo están revestidos internamente por epitelio seudoestratificado con células caliciformes y externamente por epitelio plano estratificado. Por debajo de este último epitelio el tejido conectivo es escaso y contiene fibras musculares del músculo retractor del falo.

Durante la cópula los cuerpos fálcos y los pliegues linfáticos se llenan de linfa y se reúnen en la línea media del falo formando así un surco de posición media que recibe el semen durante la eyaculación.

Mecanismo de erección

A diferencia de lo que ocurre en otros amniotas, el mecanismo de erección del falo aviar no depende de la repleción sanguínea sino de la repleción linfática. Las investigaciones realizadas muestran que, al menos en las especies estudiadas, el líquido similar a la linfa producido por ultrafiltrado en los cuerpos paracloacales vasculares, es transportado inicialmente a los espacios linfáticos en la base del falo y desde allí hacia los cuerpos fibrolinfáticos de la porción libre. La linfa circula por este sistema continuo de canales impulsada por las contracciones de la musculatura del esfínter cloacal. Cuando el esfínter cloacal se relaja, este fluido se dirige en sentido opuesto y vuelve a la circulación general por vasos linfáticos; en ese momento el falo se torna flácido.

Recuadro 10.1

Falo y morfología vaginal

El falo intromitente de los anseriformes es un cuerpo retorcido en espiral que se ubica hacia un lado de la cloaca y presenta una base y una porción libre. En

reposo se encuentra enrollado e invertido dentro de un saco peritoneal en la pared ventral de la cloaca. En su superficie presenta una gotera seminal ventral, sus labios lo forman los cuerpos fibroelásticos que siguen igualmente un trayecto espiral. Durante la cópula la gotera se cierra y se convierte en un conducto. La mucosa que lo reviste externamente está formada por un epitelio plano estratificado cornificado que presenta rugosidades llamadas espinas y crestas, que evitarían la salida del falo de la cloaca de la hembra durante la eyaculación.

En las aves acuáticas, los machos no tienen erección antes de copular. La introducción del falo en la hembra ocurre por su eversión. Los penes eréctiles de mamíferos y tortugas son rígidos por la presencia de capas axiales de fibras de colágeno inextensibles que rodean a los cuerpos cavernosos. En las aves acuáticas, en cambio, el falo es flexible cuando está evertido. La eversión completa es explosiva (en situaciones experimentales -fuera de la hembra- ocurre en 0.34 segundos), lo que posibilita la inseminación en un corto lapso de tiempo. La reversión comienza menos de 1 segundo post eyaculación. La punta del falo se invierte y los músculos cloacales se contraen de manera pulsátil y llevan el falo hacia el interior del saco fálico.

En las hembras, la morfología vaginal contorneada y opuesta en su giro al del falo, presenta barreras físicas y mecánicas para la eversión total del falo y habría coevolucionado con el tamaño del falo en varias especies de patos. Una hipótesis, entre las propuestas por diferentes autores, sugiere que la anatomía genital habría evolucionado en el marco de un amplio conflicto sexual entre las preferencias de apareamiento de las hembras y las acciones coercitivas de los machos. Así, la morfología vaginal tendría una función antagonista, más en conflicto que en armonía con el espiral del falo del pato, que restringiría su introducción forzada al obstruir su eversión completa y evitar que el semen sea depositado donde podría ser fecundante (Fig. 10.11). Durante la cópula receptiva, en cambio, la introducción completa del falo se ve facilitada por la contracción y relajación de los músculos cloacales de la hembra, de la manera similar a lo que ocurre durante la puesta de los huevos.

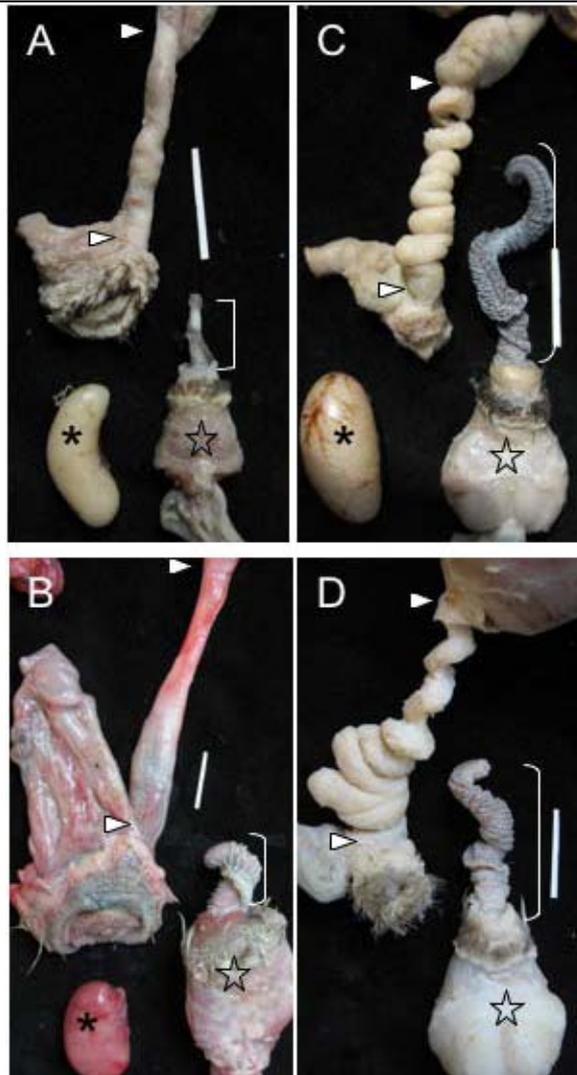


Figura 10.11. Ejemplo de covariación genital en anseriformes. (A) Pato arlequín (*Histrionicus histrionicus*) y (B) ganso-cisne (*Anser cygnoides*), dos especies con un falo corto y sin cópulas forzadas, en las que las hembras tienen vaginas simples. (C) Pato de cola larga (*Clangula hyemalis*) y (D) ánade real (*Anas platyrhynchos*), dos especies con falos largos y alta frecuencia de cópulas forzadas, especies en las que las hembras tienen vaginas muy complejas (barra= 2 cm).]: falo, *: testículos, ☆: base muscular del falo, ▷: límites superior e inferior de la vagina.

El desarrollo de falos de mayor longitud y ornamentación, característico de algunas especies como el pato de laguna (*Oxyura vittata*), se relacionaría con la posibilidad de éxito reproductivo aun copulando en el agua, o compitiendo con otros machos (competencia espermática del semen en el oviducto). En especies como los gansos, que por lo general no se aparean con otras hembras fuera de su pareja, el falo suele ser mucho más corto.

Semen y eyaculado

Los espermatozoides son transportados, desde los testículos hasta los conductos deferentes, mediante el líquido seminal. La composición de este líquido incluye Na^+ , K^+ , Cl^- , Ca^{+2} y varios aminoácidos libres, entre ellos glutamato. Este último contribuiría a la motilidad de los espermatozoides. A diferencia del líquido seminal de los mamíferos, en las aves no se ha encontrado fructosa.

En los machos de diversas especies domésticas se ha confirmado que el semen, en el momento de la eyaculación, se mezcla con fluidos reproductivos adicionales. Así por ejemplo, en el gallo los pliegues linfáticos producen un líquido que se une al semen en el surco eyaculatorio. En otras especies domésticas como la codorniz y el pavo se ha encontrado un líquido de aspecto espumoso. La composición, sitios de formación y funciones de estos fluidos son poco conocidas y se encuentran en investigación tanto en especies domésticas como silvestres.

El volumen y el número de espermatozoides por eyaculado varía de manera considerable en relación a factores como el estado fisiológico del individuo, la especie y raza y las condiciones de recolección (interrupción de la cópula, masaje abdominal, etc.). El volumen del eyaculado en el gallo presenta una gran variación según la raza y puede oscilar entre 0,2 y 1,5 ml. En la misma especie el número de espermatozoides oscila entre $1 \cdot 10^4$ y $1 \cdot 10^5$ por ml.

Bibliografía

Aire TA (1980) The ductuli efferentes of the epididymal region of birds. *Journal of Anatomy* 130: 707-723.

Aire TA (1982) The *rete testis* of birds. *Journal of Anatomy* 135: 97-110.

Aire TA (2006) Anatomy of the Testis and Male Reproductive Tracts en: Jamieson BGM (ed). *Reproductive biology and phylogeny of birds. Part A.* Science Publishers. Enfield (NH), Jersey, Plymouth. Pág. 37-114.

Aire TA (2006) Spermatogenesis and Testicular Cycles en: Jamieson BGM (ed) *Reproductive biology and phylogeny of birds. Part A.* Science Publishers. Enfield (NH), Jersey, Plymouth. Pág. 279-348.

Aire TA, Aveni JS, Olowo-Okorun MO (1979) The structure of the excurrent ducts of the testis of the guinea fowl (*Numida meleagris*). *Journal of Anatomy* 129: 633-643.

Aire TA, Ozegbe PC (2007) The testicular capsule and peritubular tissue of birds: morphometry, histology, ultrastructure and immunohistochemistry. *Journal of Anatomy* 210: 731-740.

Baccetti B, Burrini AG, Falchetti E (1991) Spermatozoa and relationships in Palaeognath birds. *Biology of the Cell* 71: 209-16.

Barker SGE, Kendall MD (1984) A study of the *rete testis* epithelium in several wild birds. *Journal of anatomy* 138: 139-152.

Baskt MR, Akuffo V, Trefil P, Brillard JP (2007) Morphological and histochemical characterization of the seminiferous epithelial and Leydig cell of the turkey. *Animal Reproduction Science* 97: 303-313.

Bellamy SJ, Kendall MD (1985) The ultrastructure of the epithelium od the ductuli efferentes testis in the common starling (*Sturnus vulgaris*). *Journal of Anatomy* 140: 189-203.

Brennan PRL, Prum RO, Mc Cracken KG, Sorenson MD, Wilson RE, Birkhead TR (2007) Coevolution of male and female genital morphology in waterfowl. *PlosOne* 2 (5): e418. doi:10.1371/journal.pone.0000418

Brennan PRL, Birkhead TR, ZyskowskiK, van der Waag J, Prum RO (2008) Independent evolutionary reductions of the phallus in basal birds. *Journal of Avian Biology* 39: 487-492.

Brennan PRL, Prum RO (2012) The limits of sexual conflict in the narrow sense: new insights from waterfowl biology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 367: 2324-2338.

Briskie JV, Montgomerie R (1997) Sexual selection and the intromitent organs of birds. *Journal of Avian Biology* 28:73-86.

Fujihara N (1992) Accesory reproductive fluids and organs in male domestic birds. *World's Poultry Science Journal* 48: 39-56.

Gunawardana VK, Scott MGAD (1978) On the structure of the vascular body in the domestic fowl. *Journal of Anatomy* 127: 447-457.

Hodges RD (1974) *The histology of the fowl*. Academic Press. Londres.

- Humphreys PN (1972) Brief observations on the semen and spermatozoa of certain passerine and non-passerine birds. *Journal of Reproduction and Fertility* 29: 327-336.
- Jamieson BGM, Ausio J, Justine JL. (Eds) (1995) *Advances in Spermatozoal Phylogeny and Taxonomy*. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle 166: 1-565.
- Jamieson BG, Koehler L, Todd BJ (1995) Spermatozoal ultrastructure in three species of parrots (Aves, Psittaciformes) and its phylogenetic implications. *The Anatomical Record* 241: 461-468.
- Jamieson BGM (2006) Avian Spermatozoa: Structure and Phylogeny en: Jamieson BGM (ed) *Reproductive biology and phylogeny of birds*. Part A. Science Publishers. Enfield (NH), Jersey, Plymouth. Pág. 349-512.
- Korn N, Thurston RJ, Pooser BP, Scott TR (2000) Ultrastructure of spermatozoa from Japanese Quail. *Poultry Science* 79: 407-414.
- Lüpold S, Calhim S, Immler S, Birkhead TR (2009) Sperm morphology and sperm velocity in passerine birds. *Proceedings of the Royal Society* 276: 1175-1181.
- McCracken KG (2000) The 20-cm spiny penis of the Argentine Lake Duck (*Oxyura vittata*). *The Auk* 117: 820-825.
- Montgomerie R, Briskie J (2006) Anatomy and Evolution of Copulatory Structures en: Jamieson BGM (ed) *Reproductive biology and phylogeny of birds*. Part A. Science Publishers. Enfield (NH), Jersey, Plymouth. Pág. 349-512.
- Ozegebe PC, Mimaro W, Madekurozwa MC, Soley JT, Aire TA (2010) The excurrent ducts of the testis of the emu (*Dromaius novaehollandiae*) and ostrich (*Struthio camelus*). Microstereology of the epididymis and immunohistochemistry of its cytoskeletal systems. *Anatomia, Histologia, Embryologia* 39: 7-16.
- Phillips DM, Asa CS, Stover J (1987) Ultrastructure of spermatozoa of the white-naped crane. *Journal of Submicroscopic Cytology* 19: 489-494.
- Phillips DM, Asa CS (1989) Development of spermatozoa in the rhea. *The Anatomical Record* 223: 276-282.

- Simões K, Orsi AM, Artoni SM (2012) Ultrastructure of the Spermatozoa of the domestic duck (*Anas platyrhynchos* sp.) Anatomia Histologia Embryologia 41: 202-8.
- Soley JT (1993) Ultrastructure of ostrich (*Struthio camelus*) spermatozoa: I. Transmission electron microscopy. Onderstepoort Journal of Veterinary Research 60: 119-130.
- Thurston RJ, Korn N (2000) Spermiogenesis in commercial poultry species: anatomy and control. Poultry Science 79: 1650-1668.
- Thurston RJ, Hess RA, Hughes BL, Froman DP (1982) Ultrastructure of the guinea fowl (*Numidia meleagris*) spermatozoon. Poultry Science 61 (8): 1738-1743.
- Lovell TM, Knight PG, Groome NP, Gladwell RT (2000) Measurement of Dimeric Inhibins and Effects of Active Immunization against Inhibin α -Subunit on Plasma Hormones and Testis Morphology in the Developing Cockerel. Biology of Reproduction 63: 213-221.
- Zaniboni L, Akuffo V, Baskin MR (2004) Aquaporins are observed in the duct epithelia of the epididymal region on the large white turkey. Poultry Science 83: 1917-1920.
- Zhang Y, Ren Z (2011) Anatomic study on the main male reproductive organs of ostrich. Global Journal of Health Science 3: 181-184.