

Ovogénesis en invertebrados (ortópteros) y vertebrados (anfibios) (I).



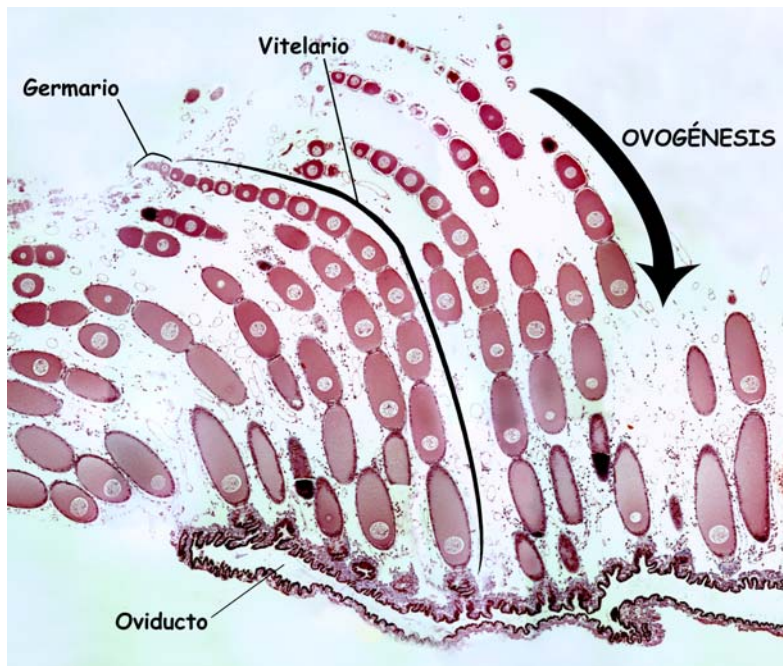
Secciones histológicas de ovario de saltamontes y de rana. Ovogénesis.

1. ORTÓPTEROS

APARATO GENITAL FEMENINO

El aparato genital femenino de ortóptero está diseñado por la evolución para recibir y almacenar gametos masculinos y producir huevos, además de para asegurar el encuentro de los dos tipos de células reproductivas recuperando en una célula el número cromosómico de la especie y posteriormente en el exterior de la hembra generar un individuo.

La estructura del aparato reproductor femenino de insectos es variable, ya que éste es uno de los más ampliamente diversificados. Los más típicos son los descritos a continuación. Los ovarios son dos y simétricos respecto de un eje longitudinal. Cada uno de ellos está formado por estructuras tubulares denominadas **ovariolas**, cuyo número es especie-específico. Éstas se arraciman confluyendo todas en un cáliz propio de cada ovario y éste en un oviducto lateral que converge con el del otro ovario y éste a su vez en uno común. Los oocitos en meiosis discurren por las ovariolas hasta el oviducto común, que desemboca en la **bursa copulatrix**, donde son puestos en contacto con el esperma, almacenado y alimentado en la **espermateca** en espermatóforos de cada cópula que haya realizado la hembra. Así, los huevos de una misma puesta probablemente son fecundados por distintos machos.



LA OVARIOLA

La ovariola es la unidad funcional del ovario y consiste, en su estructura típica, en el **filamento terminal**, **germario**, **vitelario** y **pedicelo**. Todo el ovario está inmerso en un tejido conjuntivo muy laxo. En el germario, por mitosis, se originan los oocitos primarios, que entran en el vitelario con sus células foliculares asociadas. El oocito debe almacenar nutrientes para el

Figura 1. Corte de un ovario de *Locusta migratoria* teñido con hematoxilina-eosina. Las ovariolas muestran una disposición polarizada en relación al proceso de ovogénesis, con el germario en la región apical y el vitelario orientado hacia la región basal, desembocando en los oviductos.

desarrollo, lo que implica que la velocidad de crecimiento sea elevada aunque esté determinada en última instancia por el tipo de ovariola.

Tipos de ovariolas

Existen diferentes tipos de ovarios en función de las células nutritivas. Se dice que un ovario es **panoístico** cuando no presenta células nutritivas especializadas. Las oogonias y los oocitos están rodeados por un **tejido prefolicular** muy abundante en el borde posterior del germario. Cuando los oocitos tempranos pasan al vitelario son rodeados por los núcleos prefoliculares, entre los que aparecen membranas celulares, de modo que el oocito queda rodeado de un **epitelio folicular**, compuesto por **células foliculares**, que se ocupan de producir vitelo y verterlo al oocito. Cada **folículo** (células foliculares y oocito) está separado de folículos adyacentes mediante un tapón de células foliculares modificadas, **tejido interfolicular**. Este tipo de ovariola es característica de órdenes primitivos de insectos (hemimetábolos) como el que nos ocupa, *Orthoptera* (Figura 2A). Otro tipo de ovario es el **meroístico**, propio de holometábolos. Son aquéllos que presentan células nutritivas o **trofocitos** desempeñando el papel de producir nutrientes para el oocito durante el desarrollo del embrión. Se pueden dividir en dos subtipos, **telotróficos** o **acrotróficos** y **politróficos**.

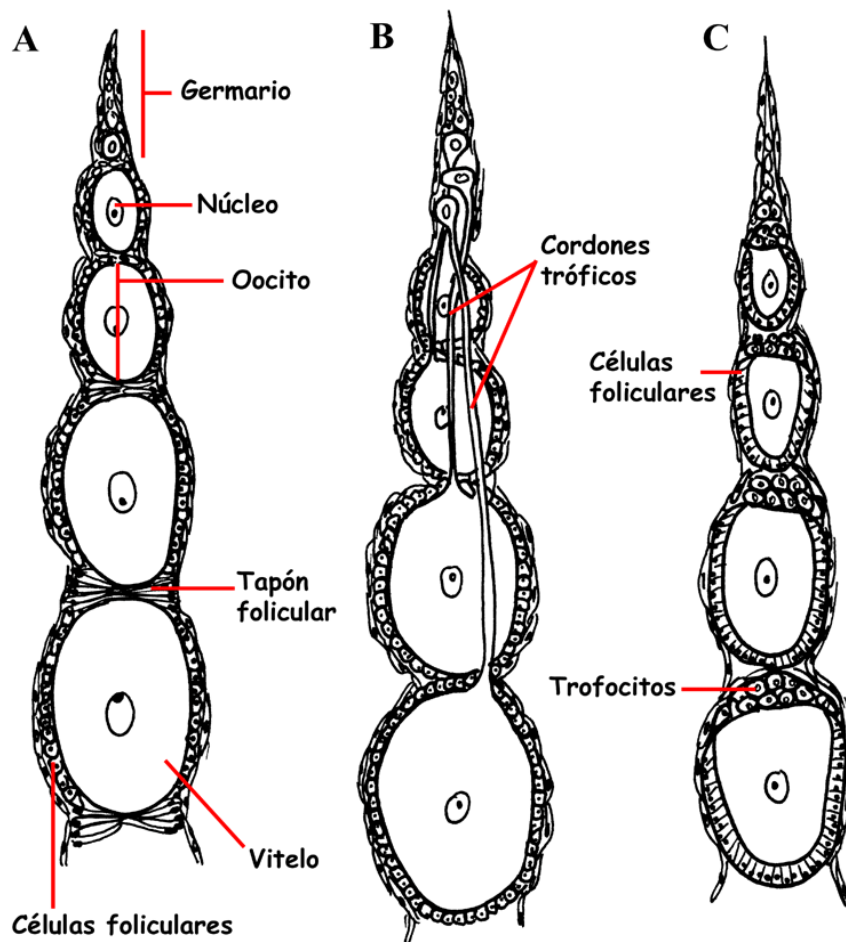


Figura 2. Reconstrucción esquemática de los distintos tipos de ovariolas en la que se señalan las principales estructuras. A.- Ovariola de ovario panoístico. B y C.- Ovariolas de ovario meroístico; telotrófico o acrotrófico (B) y politrófico (C).

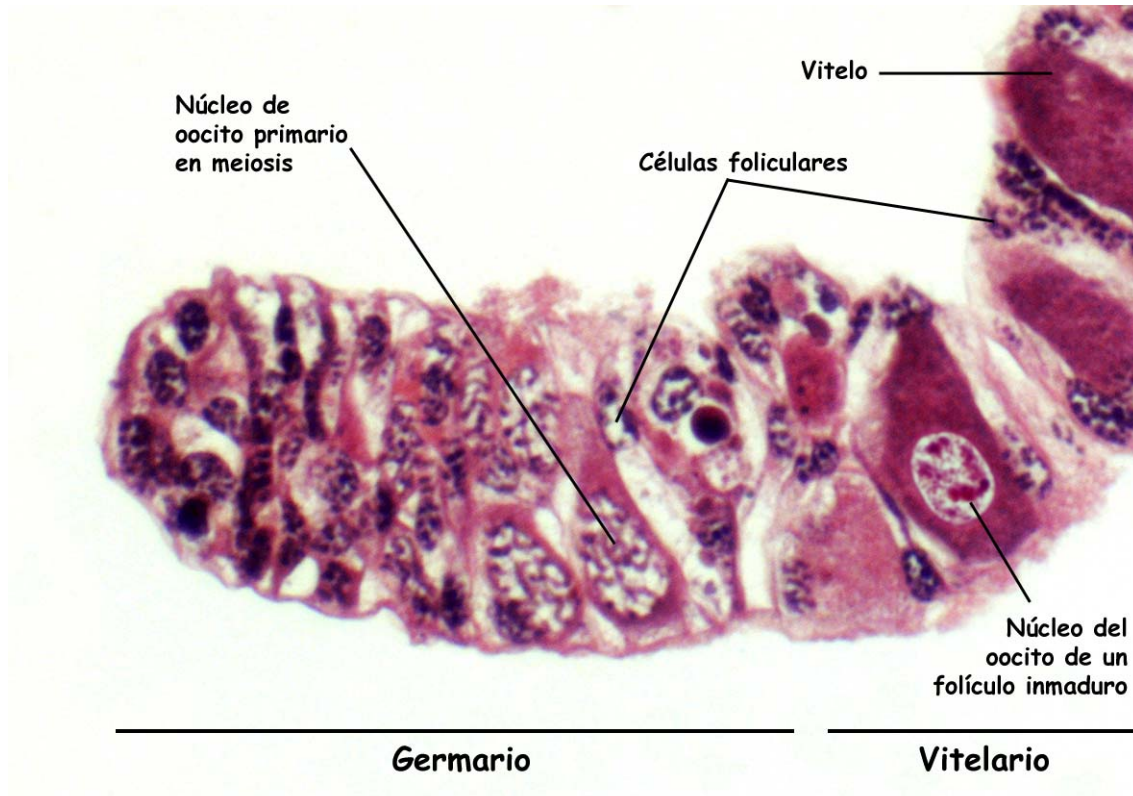


Figura 3. Detalle del germario en un corte de ovario de *Locusta migratoria* teñido con hematoxilina-eosina. Se pueden distinguir los oocitos primarios que aún están cursando la meiosis, rodeados de células foliculares planas, así como el inicio del vitelario, con folículos en los que el citoplasma del oocito es aún poco patente.

Los primeros (Figura 2B) presentan cordones citoplasmáticos entre el germario y el folículo hasta que se completa el desarrollo del oocito, son los **cordones tróficos**. El segundo subtipo es el politrófico (Figura 2C), en el que acompañan al oocito tanto trofocitos como células foliculares. Existen casos bien conocidos como el de *Drosophila* y sus cámaras ováricas, y otros más simples en dermápteros en los que sólo un trofocito acompaña al oocito y están ambos rodeados por células foliculares. Cuando el oocito está maduro, ha conseguido todo el vitelo necesario, las células nutricias degeneran y son reabsorbidas.

En las ovariolas de un ovario de tipo panoístico se puede observar cómo los folículos van creciendo paulatinamente de tamaño debido a la acumulación de vitelo procedente de las células foliculares por parte del oocito mediante pinocitosis. En consecuencia, el oolema presenta repliegues y microvellosidades que aumentan su superficie. Entre ambos tipos celulares existe una **membrana vitelina**, no apreciable al microscopio óptico, con dos tipos de componentes: los **cuerpos de la membrana vitelina** y el **materias granular**, secretado también por las células foliculares y que mantiene asociados a los primeros entre sí.

DESARROLLO DE LA PRÁCTICA

En la práctica se observarán secciones histológicas de ovarios de hembras de saltamontes (ejemplares joven y adulto) teñidas con trocrómico de Masson y con hematoxilina-eosina. En dichas secciones se observará la disposición de las ovariolas en el

ovario, así como la estructura y disposición de las células foliculares y del ovocito en las diferentes etapas de maduración.

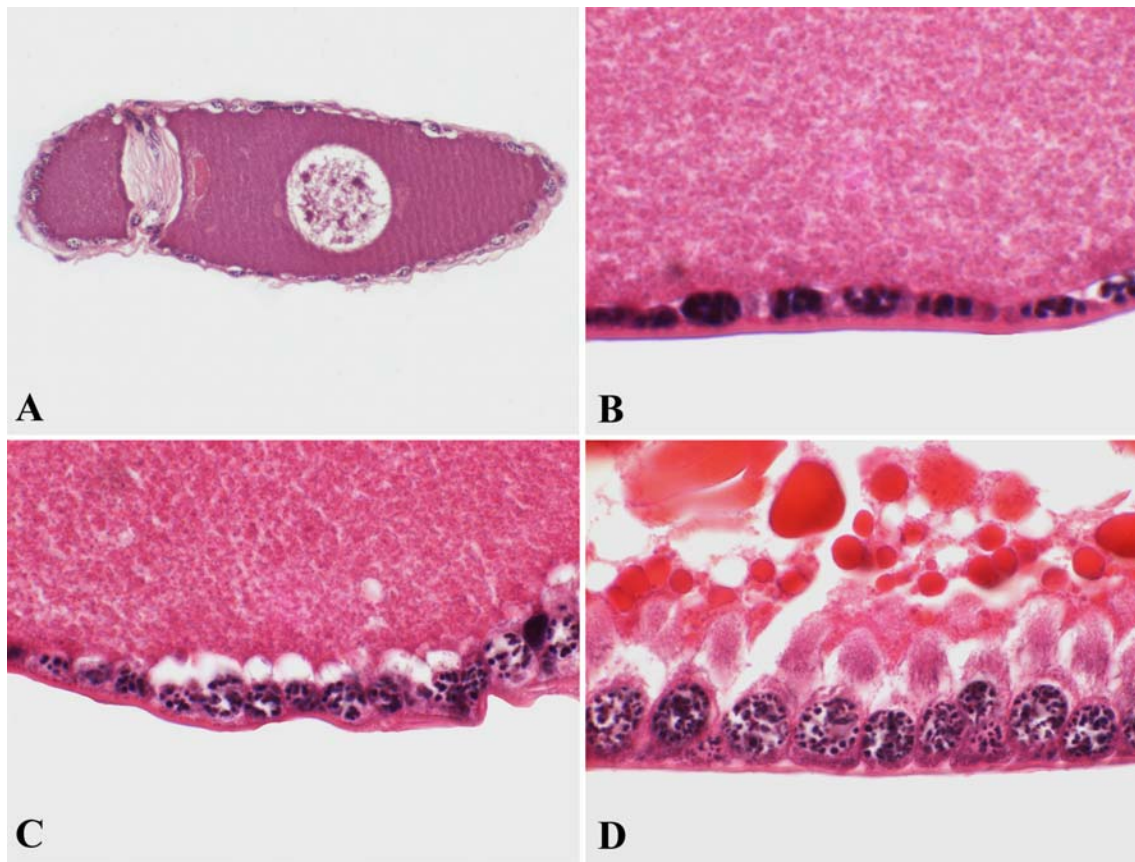


Figura 4. Fotografías de secciones de ovariola de saltamontes teñida con hematoxilina-eosina. A.- Folículo. Núcleo muy patente en el centro del oocito, rodeado éste de células foliculares. Obsérvese el tapón folicular a la izquierda que separa un oocito de otro. B.- Células foliculares de un oocito inmaduro, de morfología aplanada. C.- Células foliculares de un oocito más maduro, más altas que las anteriores. D.- Células foliculares de un oocito maduro, muy altas y desarrolladas. Obsérvese el vitelo en forma de plaquetas vitelinas.

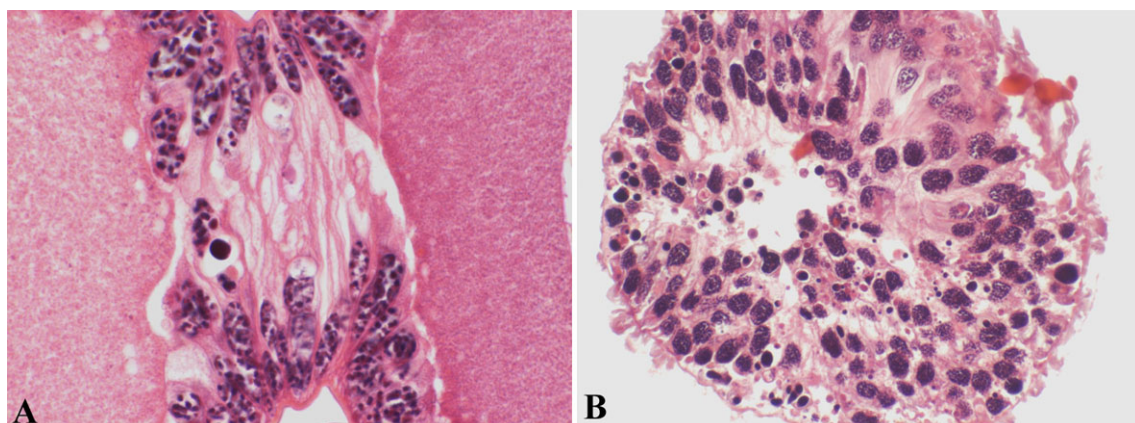


Figura 5. Fotografía de un tapón folicular (tinción con hematoxilina-eosina). A.- Sección longitudinal. B.- Sección transversal.

2. ANFIBIOS

APARATO GENITAL FEMENINO

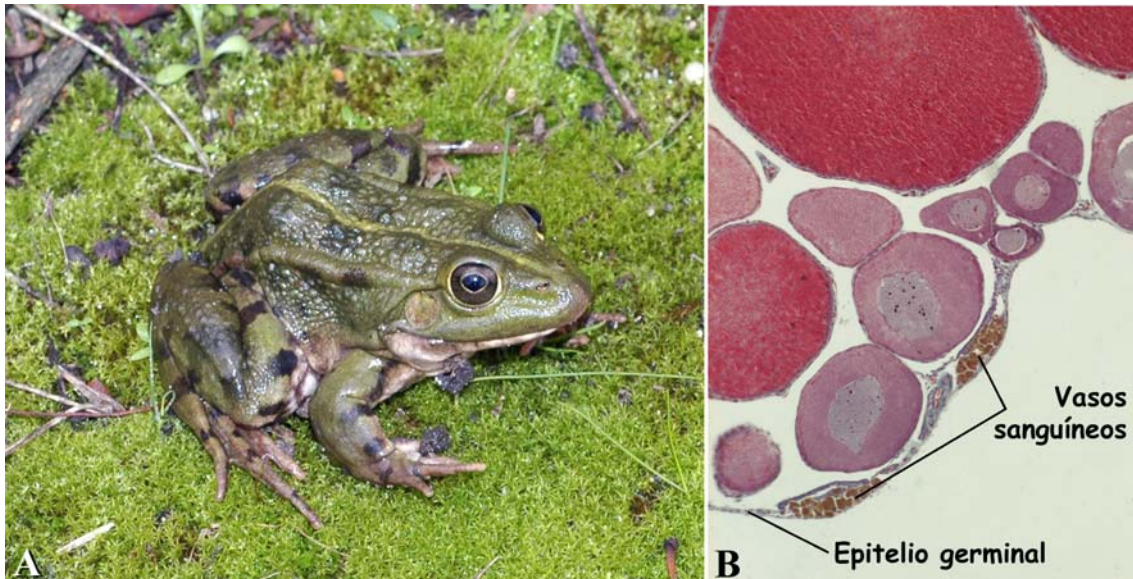
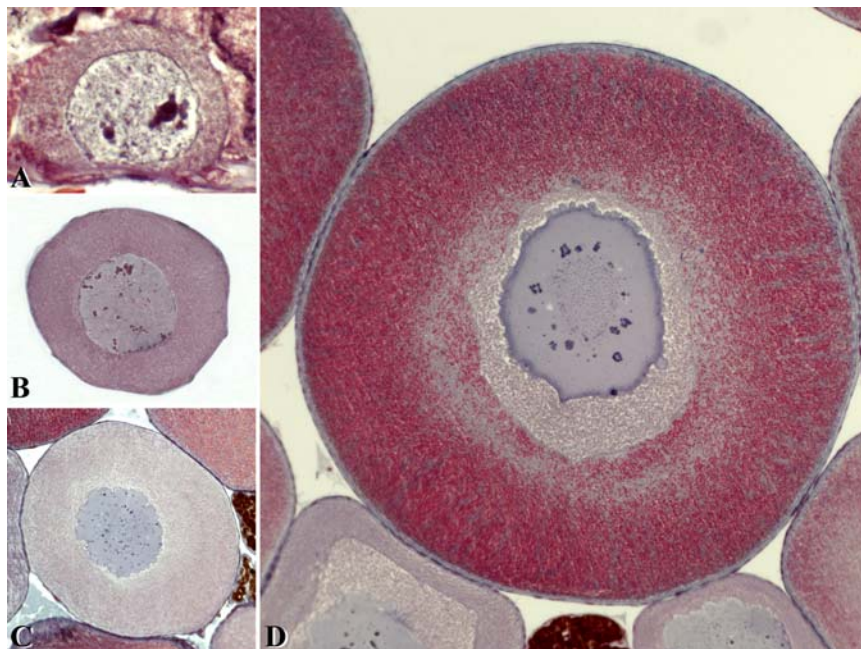


Figura 6. A.- Especie ejemplo de estudio de oogénesis en anfibios, *Rana perezi*. B.- Visión general de un corte de ovario de rana teñido con tricrómico de Masson, en el que se observan folículos en distintos estados de maduración, con los más tempranos en la periferia, además de vasos sanguíneos. Obsérvese el "epitelio germinal".

Al igual que en invertebrados, el **ovario** de anfibios está diseñado para producir los gametos femeninos que se caracterizarán esencialmente por la acumulación de **vitelo**, fundamental para las primeras etapas del desarrollo ontogénico del individuo una vez ha



tenido lugar la fecundación. Los ovarios de anfibios son, de nuevo, estructuras pares situadas en el abdomen del animal y presentan forma lobulada, en cuyo interior se localizan los folículos en distintos grados de maduración. Los folículos más tempranos se sitúan en la periferia del

Figura 7. Cortes de folículos teñidos con tricrómico de Masson en distintos estados de maduración. A.- Folículo muy temprano, con un oocito que posee muy poco vitelo y apenas dos nucleolos en el interior del núcleo. B.- Folículo más avanzado con algo más de vitelo, todavía homogéneo, y un mayor número de nucleolos en el núcleo. C.- Este folículo presenta ya diferenciación en su citoplasma, además de una envoltura nuclear festoneada de forma característica. Obsérvense los numerosos nucleolos. D.- Folículo muy maduro, con regiones diferenciadas claramente en su citoplasma, vitelo compactado en forma de plaquetas, envoltura nuclear festoneada y gran cantidad de nucleolos.

ovario, siendo de menor tamaño y con una cantidad pequeña de vitelo acumulado (Figura 6B). Estos folículos también se encuentran rodeados por células foliculares, con origen en el estroma, y que tendrán un papel menos importante en la producción de vitelo al interior del oocito, dado que ésta viene regulada hormonalmente desde el hígado vía sanguínea. A medida que los folículos maduran, se localizan más internamente en el ovario, acumulan mayor cantidad de vitelo y aumentan de tamaño (Figura 7). Las células foliculares que los rodean forman 2 ó 3 capas (Figura 8A), si bien su morfología no experimenta cambio alguno (continúan siendo planas igual que en los folículos más tempranos y a diferencia de ortópteros no forman tapones foliculares).

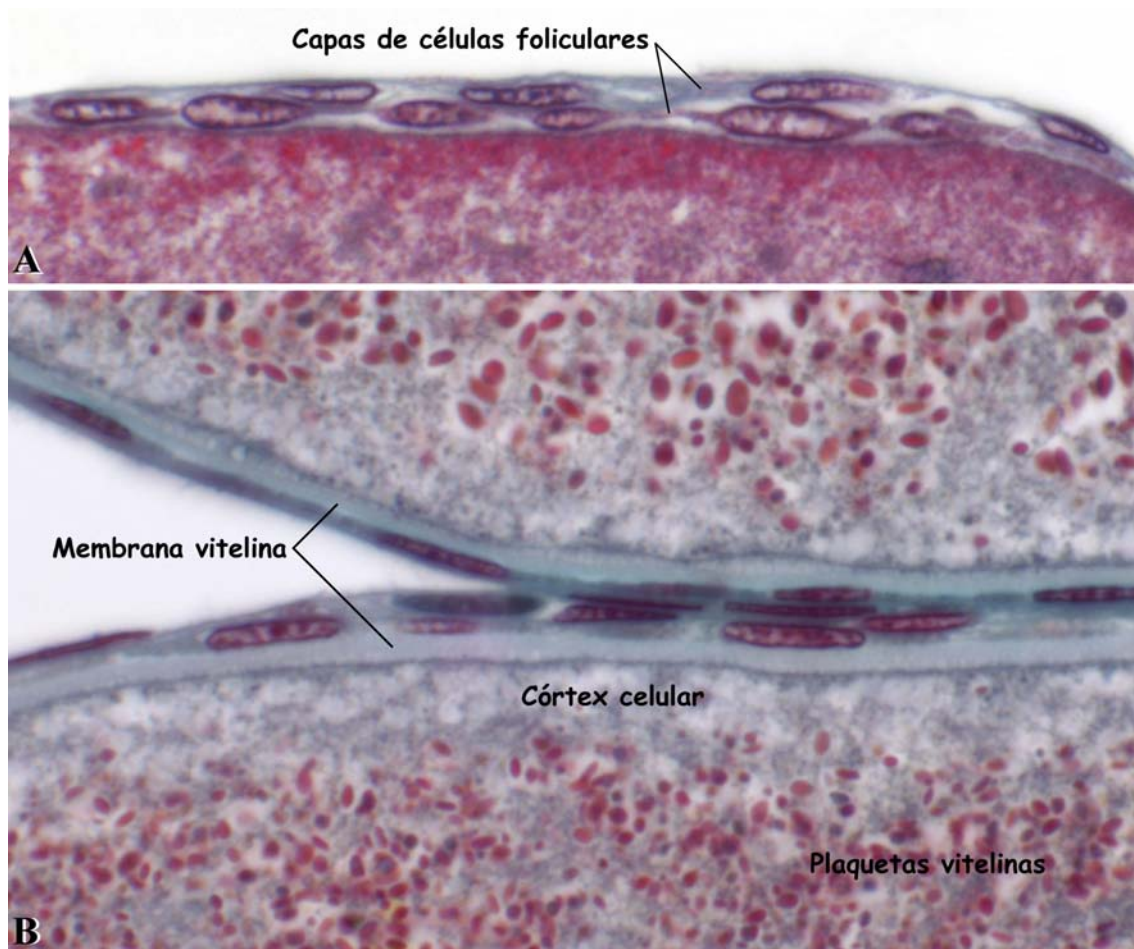


Figura 8. Detalle de la región periférica de folículos de rana en corte teñidos con tricrómico de Masson. **A.** - Obsérvense dos capas de células foliculares claramente diferenciadas y un vitelo parcialmente homogéneo en el interior del oocito. **B.** - En esta imagen se aprecian dos folículos adyacentes aparentemente en el mismo estado de maduración. Se observa diferenciación en el citoplasma y el vitelo, compactado en forma de plaquetas. Distínganse perfectamente la membrana vitelina entre el oocito y las capas de células foliculares.

Al mismo tiempo, el citoplasma del oocito se diferencia en tres regiones en función de la acumulación de orgánulos (Figura 9). Así, es posible observar una **región cortical** más externa, una **región medular** inmediatamente por debajo y una última región, más cercana al núcleo, que recibe el nombre de **citoplasma activo**.

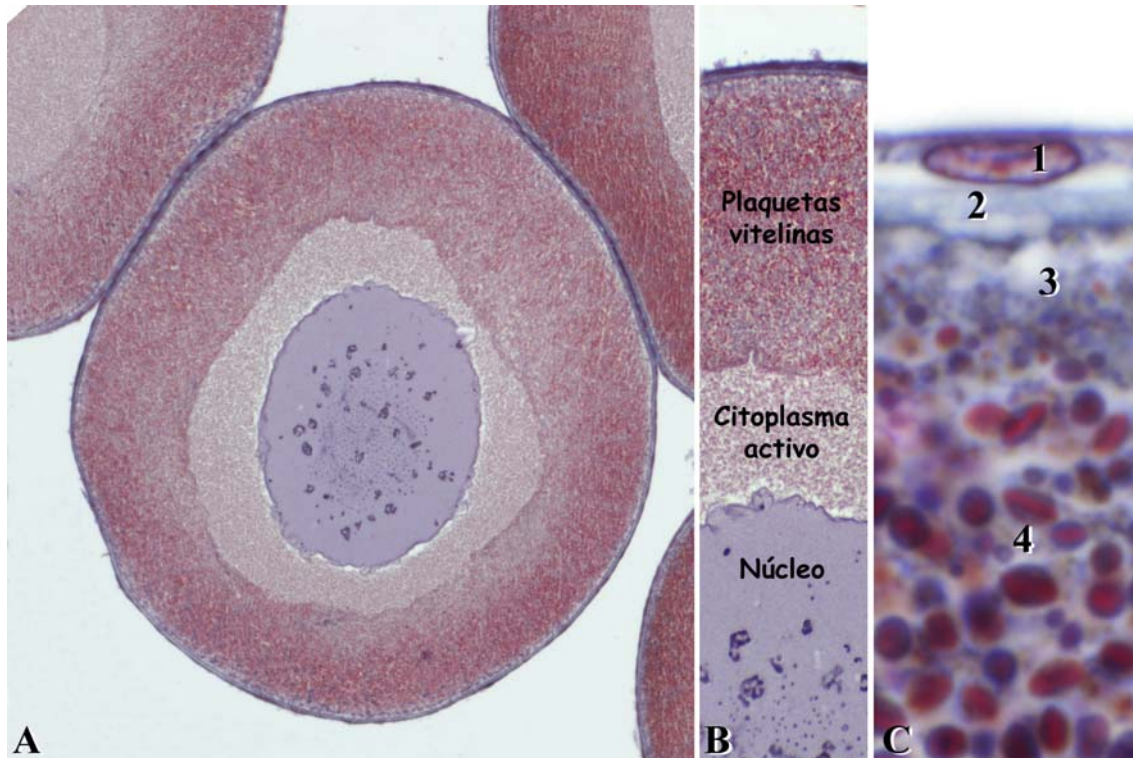


Figura 9. Reconstrucción fotográfica del corte de un folículo de rana maduro teñido con tricrómico de Masson. **A.-** Visión general. Obsérvese la diferenciación citoplasmática. **B.-** Detalle de (A) en el que se aprecian claramente tres zonas: i) plaquetas vitelinas; ii) citoplasma activo; iii) núcleo del oocito. **C.-** Detalle de (B) en el que se observan: 1) células foliculares; 2) membrana vitelina; 3) córtex celular; 4) plaquetas vitelinas.

Otra característica típica de los folículos de anfibios es que, a medida que el oocito madura, en su núcleo (clásicamente denominado **vesícula germinal**) se produce un fenómeno denominado **amplificación génica**, en el cual se transcriben masivamente los cistrones ribosomales, por lo que se pueden observar gran cantidad de **nucleolos extracromosómicos** dispersos por el núcleo (Figura 9A-B y 11A). Por contra, no se observan con esta tinción los cromosomas; estos cromosomas, clásicamente llamados **plumulados** ("*lampbrush chromosomes*"), se encuentran en el estadio meiótico de diplotene, muy decondensados, y son también característicos de anfibios.

Alcanzado cierto grado de maduración (cierto volumen de vitelo acumulado), el vitelo se compacta adoptando estructura paracristalina en forma de **plaquetas vitelinas** (Figura 10), si bien éstas presentan una morfología más regular y diferente a la observada en ortópteros, además de un tamaño menor.

El proceso de ovogénesis en anfibios dura aproximadamente unos tres años, siendo el último periodo en el que se produce el aumento más significativo de tamaño de los huevos, los cuales llegan a tener hasta unos 2-3 mm de diámetro en el momento de la puesta. Estos huevos son de tipo heterolecito y presentan una pigmentación diferencial característica que define dos polos: **animal** y **vegetal** (o **vegetativo**) (Figura 11B). Además de los folículos, en su estructura histológica el ovario presenta un fino epitelio que lo recubre, además de numerosos vasos sanguíneos de distinto calibre en su estroma.

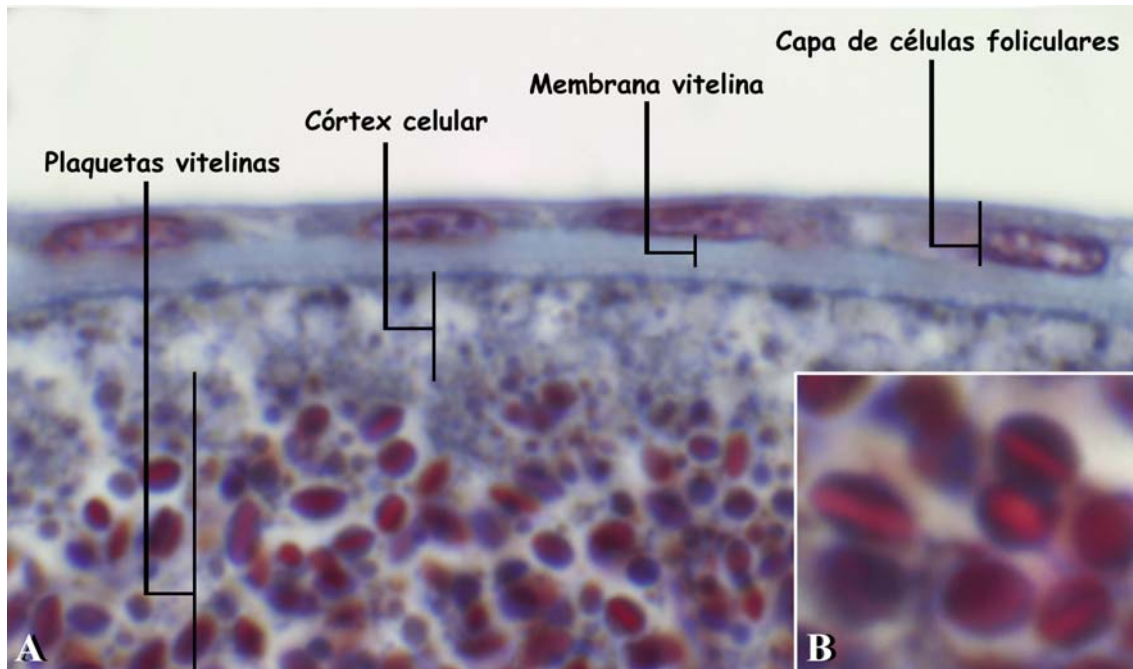


Figura 10. Detalle de la región periférica de un folículo de rana en corte teñido con tricrómico de Masson. **A.** - Diferénciense: i) capa de células foliculares; ii) membrana vitelina; iii) córtex celular; iv) vitelo compactado en plaquetas. **B.** - Detalle de (A) en el que se aprecian las plaquetas vitelinas de estructura paracrystalina. Obsérvese el cristal en el interior de éstas.

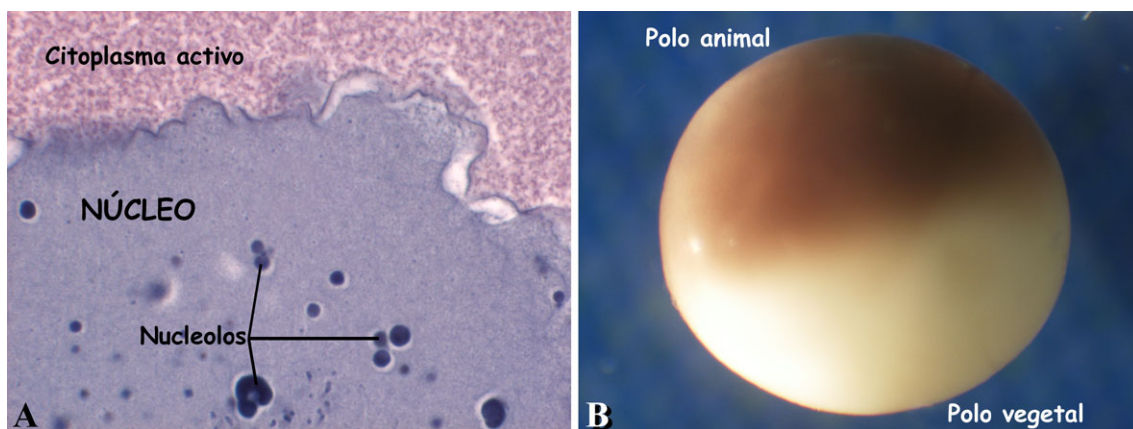


Figura 11. **A.** - Detalle del núcleo de un folículo maduro en corte de ovario de rana teñido con tricrómico de Masson. Obsérvese el límite festoneado y los nucleolos en el interior. **B.** - Huevo maduro de rana. La polarización del vitelo y los pigmentos es evidente.

DESARROLLO DE LA PRÁCTICA

En esta segunda parte se estudiarán secciones histológicas de ovario de rana teñidas con tricrómico de Masson. En estas preparaciones se analizará la disposición de los folículos dentro del ovario y el proceso de maduración de éstos, así como el consiguiente aumento de tamaño debido a la progresiva acumulación de vitelo que dará lugar finalmente a su compactación en forma de plaquetas vitelinas. Éstas se observarán con detalle con el fin de establecer diferencias con respecto a las encontradas en oocitos maduros de saltamontes. Igualmente se analizarán las diferencias morfológicas visibles en el citoplasma de los oocitos maduros de rana.

Cuestiones.

- 1.- Realizar un dibujo de una ovariola de saltamontes y señalar en él todos los elementos morfológicos estudiados en la práctica.
- 2.- Realizar un dibujo de un ovario de rana y señalar en él todos los elementos morfológicos estudiados en la práctica.