

REPRODUCCIÓN DE PECES CARTILAGINOSOS. UNA REVISIÓN DE ALGUNAS ADAPTACIONES REPRODUCTIVAS

REPRODUCTION IN CARTILAGINOUS FISH. A REVIEW OF SOME REPRODUCTIVE ADAPTATIONS

Elena J. GALÍNDEZ

Laboratorio de Citología, Histología y Embriología Animal, Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia, Universidad Nacional del Sur. INBIOSUR-CONICET.

RESUMEN.

En este trabajo se presenta una revisión sucinta de la morfología de algunas especializaciones reproductivas de Condrictios, que han contribuido a la supervivencia del grupo desde sus orígenes. La importancia biológica y comercial de esos animales, así como el evidente decline de las poblaciones naturales, hace necesaria la generación de todos los conocimientos posibles sobre su historia de vida. Dentro de este contexto se exponen las diferencias de los distintos modelos madurativos del testículo cístico, de los conductos espermáticos y de las glándulas anexas. Asimismo, se detalla la microestructura ovárica y la foliculogénesis, así como de la glándula oviductal, haciendo referencia a las particularidades presentes. Finalmente, se exponen las diferentes modalidades que conllevan al desarrollo de los embriones y se pormenoriza la estructura uterina.

Palabras claves: reproducción, chondrichthyes, histología.

ABSTRACT.

This paper presents a brief review of some reproductive specializations of chondrichthyan, which have contributed to the survival of the group since its origin. Biological and commercial importance of these animals, and the apparent decline of natural populations, requires the generation of all possible knowledge of his life story. Within this context the differences in the various models of cystic maturation, of sperm ducts and glands were exposed. Also, the ovary and folliculogenesis microstructure are detailed, as well as the oviductal gland architecture. Finally, the different modalities that lead to the development of embryos and uterine structure are exposed.

Keywords: reproduction, chondrichthyes, histology.

Recibido junio 29, 2015 - Aceptado agosto 23, 2015

INTRODUCCIÓN

Dentro del clado de los vertebrados, los Condrictios son un grupo basal. Aparecieron hace aproximadamente 400 millones de años, sobreviviendo a extinciones masivas, sin prácticamente cambios sustanciales (1). Esta capacidad de adaptación está basada, en parte, en un modelo reproductor básico, sencillo y fácilmente adaptable.

Con el desarrollo de los Gnatostomados, probablemente durante el período Silúrico, los animales dieron un salto “de calidad”. Se originaron modificaciones que implicaron una ventaja adaptativa cuyos resultados se ven hasta la actualidad. La prosperidad del grupo tiene dos grandes pilares. Por un lado, la transformación del primer arco branquial, que dio origen a las mandíbulas (2), lo cual tuvo como consecuencia la mayor eficiencia en la obtención y procesamiento del alimento. Por el otro, el desarrollo de la reproducción interna, desde al menos los Placodermos, lo cual implicó la producción de crías más preparadas para el uso de su ambiente (3). Sin embargo, éste no fue el único modelo reproductor y durante la aparición y radiación de los peces óseos, se consolidó otra metodología que apela a la producción fuera del cuerpo materno de un número mayor de crías más expuestas al medio. Ambos mecanismos coexisten exitosamente en la actualidad. Pese a ello, la reproducción interna es el mecanismo reproductor general de la mayoría de los vertebrados.

La reproducción interna requiere especializaciones morfofuncionales variadas, tanto de machos como de hembras. En principio, debe existir alguna forma de transferencia de gametas, independientemente del medio, que tienda a maximizar la probabilidad de fecundación, minimizar el costo energético de su producción y eventualmente, favorecer su reserva para ser utilizadas

en el momento adecuado. Además, está la regulación del desarrollo embrionario/fetal. Éste se lleva a cabo, total o parcialmente, en el interior del aparato reproductor de la hembra y como resultado, produce camadas completamente funcionales.

Pese a todas las ventajas implícitas en el modelo “interno”, las mismas características que definen al proceso, son también la causa de la declinación mundial de las poblaciones de tiburones, rayas y quimeras (4). Una consecuencia directa es la producción, en cada ciclo reproductor, de pocos animales a través de un período de gestación extenso, los cuales tienen un crecimiento postnatal lento y una edad de primera madurez tardía (5). Con estas características de historia de vida, el mantenimiento de las poblaciones naturales tiene un equilibrio delicado. La pesca excesiva de animales en edades críticas, ha causado un descenso de aproximadamente el 50% de las poblaciones naturales e incluso extinciones a niveles locales (6).

Considerando la importancia biológica, ecológica y económica de los peces cartilaginosos, el estudio de su historia de vida desde diferentes ángulos y sobre todo el análisis de la morfofisiología reproductiva, brinda herramientas invaluable para ampliar el conocimiento de las especies y proveer información básica para la elaboración de políticas de manejo del recurso (7).

Fecundación interna

La fecundación interna es una adaptación eficiente para optimizar el acercamiento de las gametas y está presente en muchísimos grupos animales, no solo en los vertebrados. Los condrictios solucionan el problema de hacer llegar las gametas masculinas a la hembra con una modificación de las aletas pélvicas, los claspers o mixopterigios (Fig. 1). Las aletas pélvicas, al enrollarse sobre el



Figura 1. Imagen macroscópica de los claspers de *S. acuta*. Se nota claramente que es un animal maduro ya que los claspers sobrepasan largamente las aletas pélvicas.

eje longitudinal, generan un canal por el cual circula el semen durante la fecundación. Asimismo, paralela al eje mayor del clasper se encuentra una glándula tubular compuesta de secreción mucosa rica en aminoácidos como el triptófano y en ácidos grasos, conocida como glándula de los claspers (Fig. 2).

Se cree que esta glándula tiene actividad antimicrobiana y antiparasitaria y su secreción también actuaría como lubricante (8). Durante la cópula, hacia el extremo distal el clasper se abre y expone unos ganchos termina-

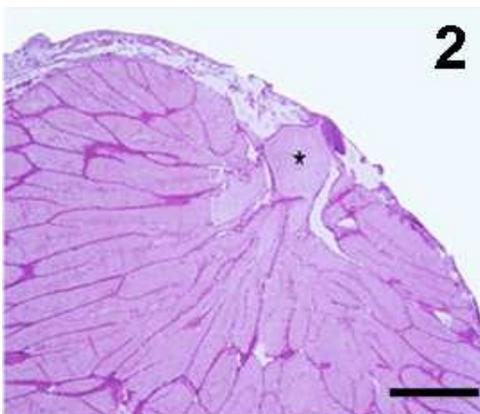


Figura 2. Glándula de los claspers de *S. bonapartii*. El asterisco muestra la cisterna central. Escala= 300 μ m. Coloración: Hematoxilina-Eosina.

les que sirven para anclar a la hembra y mantener abierta la cloaca (Rifiodon). El macho inserta uno (rara vez dos) claspers en la cloaca de la hembra y deposita esperma semilíquido o agregado (spermatozeugmata). Para que esta función sea efectiva, el clasper debe tener cierta rigidez. De hecho, en los machos, el primer carácter macroscópico que indica el inicio de la maduración sexual es el alargamiento de los claspers. En animales inmaduros estas estructuras no sobrepasan las aletas pélvicas y a medida que avanza la maduración crecen hasta sobrepasarlas largamente. Este proceso es gradual, sin embargo la calcificación de los claspers es un proceso exponencial (9). En los Holocéfalos, además de los claspers habituales, existen unos “claspers prepélvicos” que se insertan en aberturas especiales de la hembra, para fijarlos durante la cópula (10). Luego del apareamiento y dependiendo de la especie, la fecundación puede ocurrir inmediatamente o puede ser un proceso diferido. En este último caso, es la hembra la que mantiene una reserva espermática.

Órganos productores de gametas: testículos y ovarios

Las gónadas de estos peces, tanto femeninas como masculinas, están estrechamente asociadas con un órgano linfomieloide, exclusivo de condriictios, llamado órgano epigonal (Fig. 3). En ambos sexos, hasta el inicio de la madurez sexual, el órgano epigonal ocupa todo el espacio que posteriormente será gonadal. A medida que la gónada se diferencia y crece, el tejido linfomieloide se reduce (11).

Testículos

Los testículos de los condriictios son órganos pares y simétricos ubicados en la cavidad abdominal, suspendidos de la pared dorsal por el mesorquio y ventral-

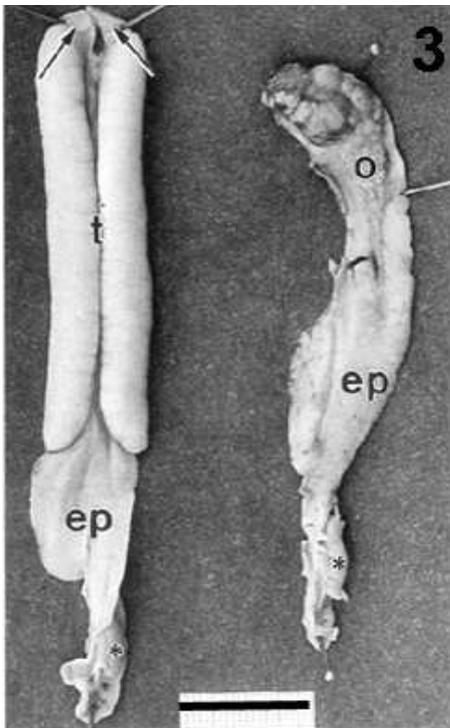


Figura 3. Imagen macroscópica de los testículos y ovarios de ejemplares maduros de *Mustelus schmitti*. O: ovario; t: testículo; ep: órgano epigonal; las flechas indican pequeños acúmulos anteriores de tejido linfomieloide en los machos. Escala: 2 cm.

mente, cubiertos por el hígado. La actividad espermatogénica es un fenómeno estacional que sigue un ciclo específico. El inicio de la actividad sexual se define en base a parámetros morfológicos específicos y con ello se estima la “talla de primera madurez”, que es la talla que tiene el animal cuando ingresa a la población sexualmente activa. Este indicador de “edad”, que se emplea para ambos sexos, se estima en función de datos apreciables a simple vista, tales como el largo y la consistencia de los claspers en los machos y la presencia de huevos vitelogénicos en las hembras. Dicha metodología, pese a ser usada habitualmente, no es precisa y cada vez más se propone que la estimación se haga en base a características histológicas, ya que se corre en riesgo de subestimar la población reproductiva (9).

En el testículo de los condriictios existen dos estructuras constantes: la túnica albugínea y los “cistos” o

“espermatozoides” testiculares. La primera es similar a la de otros vertebrados y comprende un tejido conectivo denso, infiltrado con fibras musculares lisas y recubierto externamente por un epitelio simple plano o cuboidal, con o sin cilias.

Con respecto a la segunda, es necesario recordar que el testículo de los anamniotas no sigue el mismo modelo estructural que el de los amniotas. En estos últimos, cada testículo está conformado por una serie de túbulos seminíferos más o menos enrollados y tapizados por un epitelio estratificado especial, denominado epitelio seminífero. Dicho epitelio comprende dos tipos celulares distintos: las células espermatogénicas y las de Sertoli y desde la membrana basal hasta la luz del túbulo, pueden encontrarse las diferentes etapas de la espermatogénesis y la espermiogénesis. Por fuera de cada túbulo se observan fibras conectivas y células mioides.

Los anamniotas, en cambio, no poseen túbulos seminíferos sino estructuras saculares denominadas cistos o ampollas. Cada cisto se origina a partir de una célula primordial espermática (espermatozoides) y una o dos células epiteliales (12). A medida que avanza la diferenciación celular, los espermatozoides se dividen y se transforman en espermatogonias y las células epiteliales se convierten en células de Sertoli (Fig 4). Simultá-

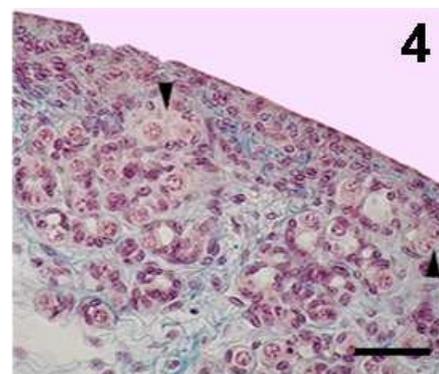


Figura 4. Magnificación media de la zona germinal del testículo de *A. platana*. Las cabezas de flecha indican los nidos de espermatogonias. Escala= 50 µm. Coloración: Tricrómico de Masson.

neamente, se deposita alrededor de ellos una membrana basal quedando así definido el cisto. El proceso espermatogénico ocurre dentro del cisto y van sucediéndose los diferentes estadios intermedios (espermatoцитos I y II) al mismo tiempo que incrementan su número (Fig. 5). Durante la espermiogénesis final, todo el cisto quedará ocupado por espermatozoides maduros, todos de la misma cohorte, originada en un espermatoblasto (Fig. 6) (13).

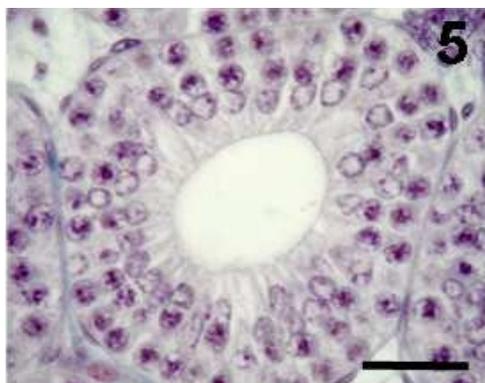


Figura 5. Cisto conteniendo espermatoцитos primarios de *S. bonapartii*. Algunas células muestran figuras meióticas. Escala= 75 μ m. Coloración: Tricrómico de Masson.



Figura 6. Magnificación media de espermatoцитos con células en diferentes grados de diferenciación en el testículo de *S. bonapartii*. Escala = 75 μ m. Coloración: Tricrómico de Masson.

En los amniotas, las células mioides contribuyen con su contracción a la liberación de los espermatozoides, a medida que se van produciendo. En los anamniotas, son los cistos completos los que migran desde la zona germinativa donde se producen, hasta la zona donde se abren a los conductos intratesticulares. Según el modelo

de migración de estos cistos, en Condrictios se encuentran tres “patrones de organización testicular” (12).

El modelo diamétrico, en el cual la diferenciación ocurre desde una zona germinal medial, avanzando hacia la zona opuesta (hacia la pared corporal) donde se localizan los conductos. Este modelo se encuentra en tiburones Carchariniformes (Fig. 7).

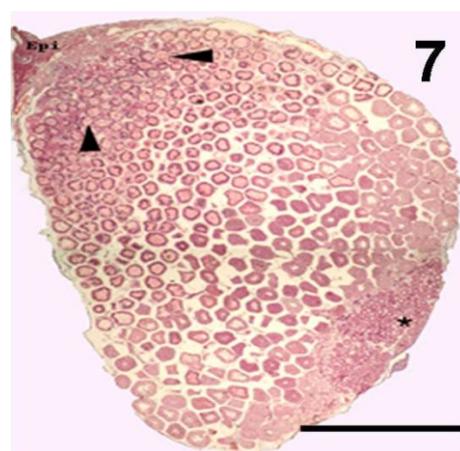


Figura 7. Baja magnificación del testículo de *M. schmitti*. Las cabezas de flecha indican la ubicación de los cistos con espermatozoides. Escala = 7,5 mm. Coloración: Hematoxilina-Eosina.

El modelo radial, que es aquel donde, dentro del testículo, existen varias zonas germinales distribuidas al azar y cada una de ellas generan una onda radial de cistos. Los tiburones Lamniformes tienen este esquema.

El modelo compuesto, típico de los Rajiformes, es una mezcla de los anteriores. Este tipo testicular se ve favorecido por la existencia de numerosos lóbulos en los cuales, la túnica albugínea emite tabiques que parcelan el parénquima testicular. En este caso, en cada lóbulo existe una zona germinal que origina los cistos y la onda avanza abriéndose como un abanico hacia la región dorsal (Fig. 8).

Por último, independientemente del modelo de organización que tenga el testículo, en el tejido intersticial se encuentran conductos intratesticulares con epitelio cilíndrico simple o pseudoestratificado, con cilios o



Figura 8. Imagen macroscópica del testículo de *S. bonapartii*. El óvalo delinea un lóbulo testicular; las flechas dentro del óvalo indican la dirección de la onda madurativa, en tanto que los asteriscos marcan el límite entre espermatogénesis y espermiogénesis; las flechas superiores marcan el órgano epigonal; ZG: zona germinal; ZD: zona de degeneración. Escala=7,5 mm. Coloración: Tricrómico de Masson.

estereocilios, que desembocan en los conductos eferentes y entremezclados con las células conectivas, algunas pocas células de Leydig (14).

Ovarios

Los ovarios de los peces cartilaginosos son estructuralmente bastante homogéneos a través de la Clase. En su origen son órganos pares pero, en los tiburones, suele haber uno solo funcional y se presenta así una asimetría que no existe en machos (15). Las rayas, por el contrario, poseen ambos ovarios funcionales. Estos órganos son una colección de folículos en diferentes estados de maduración, inmersos en un estroma conectivo (Fig. 9). En animales inmaduros, el tejido ovárico no se diferencia aún o está formado por folículos no vitelogénicos. El inicio de la actividad reproductiva está marcado por la incorporación del vitelo en el ooplasma.

La foliculogénesis es similar en todos los Vertebrados (15), aunque en los Condrictios tiene algunas

particularidades. Las células germinales indiferenciadas se encuentran aisladas en el estroma preovárico y comienzan su diferenciación formando “nidos” de células germinales primitivas, asociadas a células prefoliculares de linaje epitelial (16-17). Finalmente, cada ovogonia se asocia con una o dos células foliculares y forman el folículo primordial. Como particularidad, los folículos primordiales (Fig. 10) ya muestran, en etapas muy tempranas, el inicio del depósito de glucoproteínas y proteoglucanos que constituyen la zona pelúcida (17-18). Cuando ésta envuelve completamente al ovocito, comienza el crecimiento en número y tamaño de las células foliculares. En este momento, el folículo aumenta su tamaño debido, por un lado al incremento del número de organelas y por el otro, a la expansión nuclear en respuesta a los fenómenos que ocurren durante la

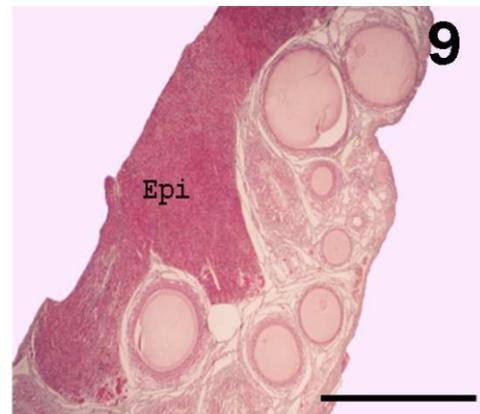


Figura 9. Ovario en desarrollo de *M. schmitti*. Se aprecia la colección de folículos de diferente tamaño pero todos ellos sin vitelo. Epi: órgano epigonal. Escala=3 mm.

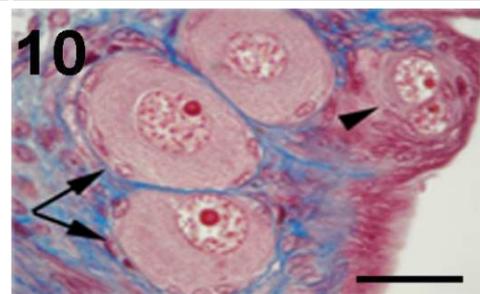


Figura 10. Alta magnificación de nidos de ovogonias (cabeza de flecha) y folículos primordiales incipientes (flechas) en *M. schmitti*. Escala=20 µm. Coloración: Tricrómico de Masson.

Profase I. De hecho, no es raro observar la presencia de cromosomas en cepillo (*lampbrush chromosomes*) como evidencia del período de arresto meiótico o diploteno. El epitelio folicular pasa de simple a estratificado (en rayas) o las células incrementan su altura pero no se estratifican (en tiburones). La granulosa muestra, en todos los grupos, distintos tipos celulares. Las rayas son las que presentan la mayor diversidad con tres o cuatro tipos celulares distintos (Fig. 11) (19), en tanto que los tiburones solo exhiben dos tipos morfológicos (Fig. 12) (17). Independientemente de la variabilidad celular, cuando el folículo supera los 1,0-2,5 mm de diámetro, comienza la acumulación de vitelo (17). Los precursores vitelinos (vitelogenina) provienen principalmente del

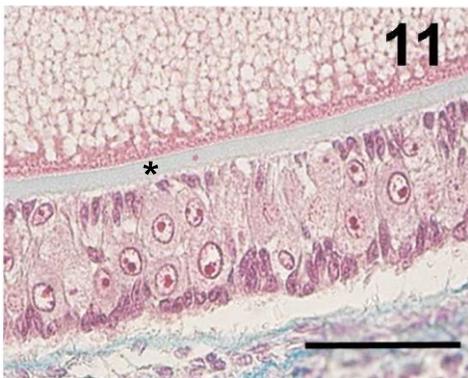


Figura 11. Folículo en desarrollo en el inicio de la vitelogénesis de *S. acuta*. El asterisco se ubica en medio de la zona pelúcida. Nótese la estratificación de la granulosa. Escala= 200 μ m. Coloración: Tricrómico de Masson.

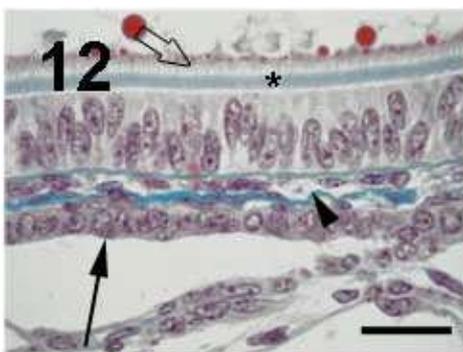


Figura 12. Alta magnificación de la cubierta folicular de un ovocito vitelogénico en *M. schmitti*. Asterisco: zona pelúcida; cabeza de flecha: lecho vascular de la teca interna; flecha: teca externa glandular; flecha delineada: puentes intercelulares (*bridges*). Escala= 40 μ m. Coloración: Tricrómico de Masson.

hígado, son llevados por la sangre hasta un seno vascular que rodea cada folículo y de allí son trasladados, a través de las células foliculares, hacia el ooplasma (Fig. 13). Este mecanismo requiere una gran superficie de intercambio entre el ovocito y las células de la granulosa y debe llevarse a cabo, atravesando la zona pelúcida. El aumento de las superficies de contacto se evidencia claramente por el plegamiento cerrado del oolema que, con el microscopio, se observa como un grueso borde refringente (Fig. 12) (17). La zona pelúcida, que alcanza su máximo espesor justo antes de la incorporación de vitelo (el mayor espesor de todos los vertebrados), muestra una textura heterogénea que se ha asimilado a un "corcho". Esto permite que las células foliculares contacten el oolema, a través de proyecciones citoplasmáticas que atraviesan la zona pelúcida y que se denominan "puentes intercelulares" (20). Desde el inicio de la acumulación vitelina, el folículo crece abruptamente y las células de la granulosa, ya sea que formen una o varias capas, acompañan este crecimiento y sufren un ensanchamiento. La talla de ovulación es específica y puede variar desde pocos milímetros a varios centímetros (17).

El desarrollo folicular es, como la espermatogénesis, un fenómeno estacional y los ciclos pueden ser anuales,

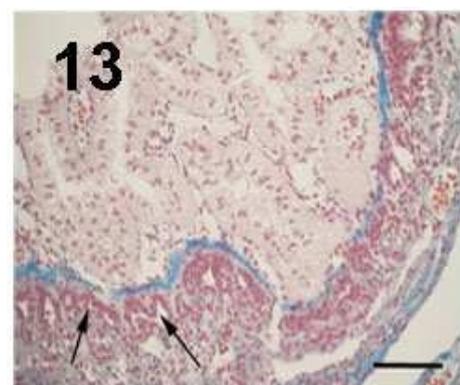


Figura 13. Cuerpo lúteo en *M. schmitti*. Las flechas indican la hipertrofia de la teca externa de naturaleza glandular. Escala= 200 μ m. Coloración: Tricrómico de Masson.

bianuales o mayores (21). Cada hembra inicia la incorporación de vitelo de muchos más folículos que los que van a ovularse y, consecuentemente, hay un elevado porcentaje de atresia folicular. Pese a ello, cada temporada de cría, la hembra libera los folículos, de a uno por vez, hacia el/los ostium.

Luego de la ovulación, en el ovario de los peces cartilagosos, tiene lugar un fenómeno que está muy bien estudiado en los mamíferos. Los restos de la granulosa infiltran, junto con conectivo, el espacio que dejó el folículo y forman un "cuerpo lúteo" (22-23). Las células luteínicas son muy similares a las mamalianas, se disponen en cordones más o menos ramificados y arciformes (Fig. 14) (17). El cuerpo lúteo tiene poca representación y duración en las especies que depositan huevos en el medio (rayas y quimeras), pero en los animales que gestan los embriones en el seno materno (muchos tiburones), las estructuras luteínicas se mantienen por más tiempo.



Figura 14. Cubierta folicular de un folículo en vitelogénesis de *M. schmitti*. Las flechas indican los gránulos intracitoplasmáticos (en tránsito) de vitelogenina. Escala= 40 μ m. Coloración: Técnica de Sudan B.

Órganos conductores de gametas y glándulas accesorias

Machos

El sistema de conductos masculinos es par y se inicia en los conductos intratesticulares, se continúa con los conductos eferentes, el epidídimo y el conducto deferente que finaliza en los claspers (24-25). Durante

todo el recorrido el epitelio luminal es cilíndrico simple o pseudoestratificado y presenta cilios o estereocilios (8) (Fig. 15). Asimismo, desde los conductos eferentes hasta el deferente, la pared es fina, de tejido conectivo laxo y con infiltración de fibras musculares lisas. Las glándulas anexas de estos peces son: las glándulas de Leydig, las alcalinas y las vesículas seminales (25). Estas últimas son ensanchamientos del conducto deferente y presentan una mucosa sumamente plegada (Fig. 16), tapizada por epitelio cilíndrico simple con estereocilios. En la luz de la vesícula, se forman los agregados espermáticos (espermatozeugmata) (26-27). Estos acúmulos existen en diferentes grados de cohesión (desde semen casi líquido, hasta paquetes espermáticos). La matriz que aglutina los espermatozoides es producida, en parte, por las glándulas de Leydig (26). Éstas son derivadas del riñón anterior (mesonefros), corren paralelas al

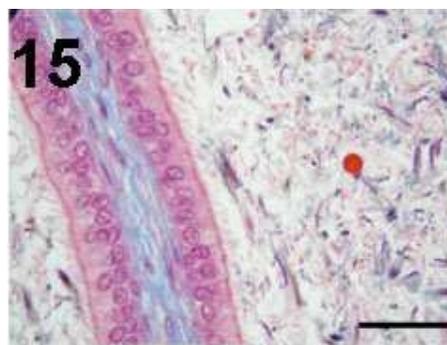


Figura 15. Detalle de la mucosa del epidídimo de *S. acuta*. Escala= 40 μ m. Coloración: Tricrómico de Masson.

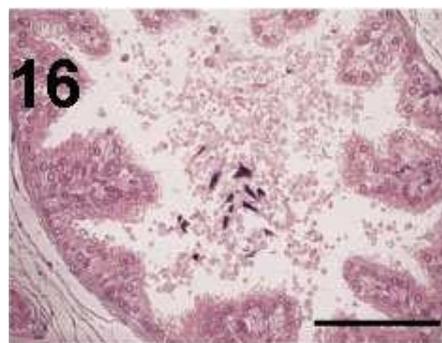


Figura 16. Vista general de la vesícula seminal de *S. acuta*. Se observa la mucosa formando pliegues característicos. Escala= 2 mm. Coloración: Hematoxilina-Eosina.

epidídimo y producen una secreción lechosa que forma la matriz y colabora con el desarrollo de la motilidad espermática. Por su parte, las glándulas alcalinas o de Marshall, producen secreciones fuertemente alcalinas ($\text{pH} > 9$) y se sugiere que actuarían en forma similar a las glándulas de Cowper de los mamíferos, neutralizando la orina.

Hembras: zonación del oviducto

Ostium

Después de la ovulación, el folículo es captado por el inicio del oviducto. El ostium es una estructura infundibular, simple o bilateral, tapizada por epitelio cilíndrico simple con células secretoras y glandulares alternas (26). El trayecto descendente sigue por el denominado oviducto anterior. La mucosa de este último es similar aunque más plegada (Fig. 17) (28). Dado que en el siguiente tramo del oviducto se produce la formación del huevo, es muy probable que la fecundación tenga lugar en este corto trayecto.

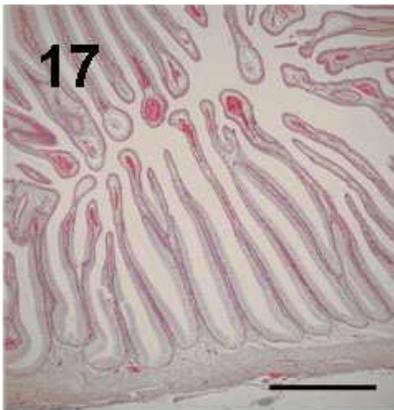


Figura 17. Vista general del oviducto de *S. acuta*. Se aprecia la mucosa que emite pliegues muy largos que ocupan casi toda la luz del órgano. Escala = 250 μm . Coloración: Tricrómico de Masson.

Glándula oviductal

Los peces cartilaginosos producen huevos. Éstos pueden ser depositados en el medio al inicio de la embriogénesis o pueden permanecer en el seno

materno durante la misma. En cualquier caso, existe una constante (con una sola excepción conocida: la familia Narcinidae) que es la formación de una cubierta protectora (o envolturas terciarias) por parte de una zona especializada del oviducto llamada glándula oviductal u oviducal (29). Esta glándula se ensancha durante el período de maduración sexual y suele usarse como carácter morfológico complementario en la determinación del estado madurativo de la hembra.

Esencialmente tiene una zona productora de glucosaminoglicanos y otra de proteínas de la familia de los colágenos (30). En 1998 se estandarizó la nomenclatura para las diferentes regiones morfofuncionales de la mucosa glandular (Fig. 18), la cual está revestida por epitelio cilíndrico simple ciliado. En sentido anteroposterior (Fig. 19) se reconocen una zona “club”, de

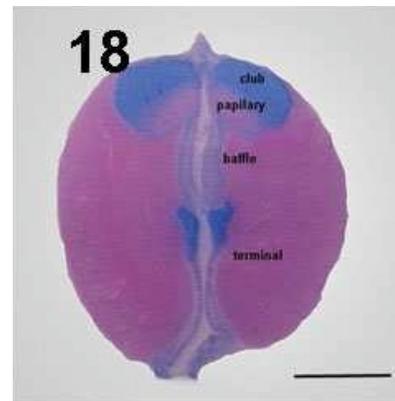


Figura 18. Vista general de la glándula oviductal de *S. acuta*. De anterior a posterior se indican las cuatro zonas morfofuncionales. Escala = 1,5 cm. Coloración: Azul Alcian pH 2,5 contraste con Rojo nuclear.

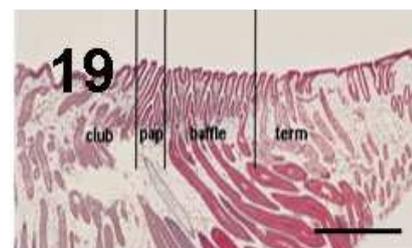


Figura 19. Detalle de los diferentes patrones de plegamiento y glandulares de la glándula oviductal de *S. bonapartii*. De izquierda a derecha se indican las cuatro zonas morfofuncionales. Escala = 0,75 cm. Coloración: Tricrómico de Masson.

pliegues cortos similares a una “maza” y con glándulas mucosas cortas, una zona “papillary”, con pliegues más largos y glándulas tubulares simples, largas, también mucosas y que hacia distal, secretan una glucoproteína ácida en unos pocos adenómeros (31). El conjunto de estas regiones secretoras de moco generan una envoltura ligera y lubricante en la que se mueve el huevo. Una zona “baffle” donde existe un sistema de pliegues de la mucosa largos y cortos alternados y que sirven de guía para la extrusión y polimerización de láminas proteicas que, al superponerse en forma ortogonal, forman el cuerpo de la cápsula (Fig. 20) (30). Finalmente, una zona “terminal”, no plegada, con glándulas tubulares mixtas que producen las ornamentaciones de las cápsulas y con otros túbulos, no glandulares, donde se produce la reserva espermática, si es que la especie tiene esa característica (32-33). Dada la compleja morfología de esta glándula, resulta claro que está mucho mejor representada en los peces que depositan sus huevos en el ambiente. Aquellos animales que no lo hacen, suelen tener una glándula pequeña pero funcional. La mucosa de la glándula oviductal se continúa con el útero. En algunas especies existe un esfínter más o menos desarrollado en el punto de transición.

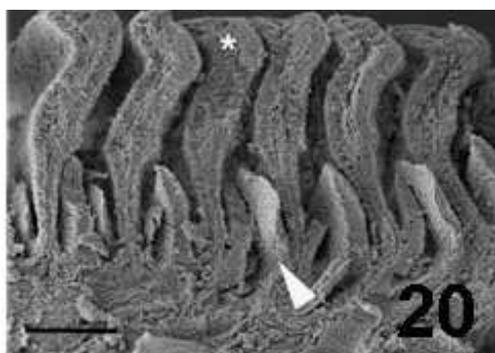


Figura 20. Imagen de MEB de la zona “baffle” de la glándula oviductal de *S. bonapartii*. Asterisco: indica los pliegues mayores (“plates”) y cabeza de flecha los menores (“spinnerets”). Escala= 100 μ m.

Útero

Los condrictios tienen un sistema reproductor adaptado a la fecundación interna y a la producción de huevos pero es el manejo que hacen de los mismos, lo que define cada tipo de adaptación reproductiva. En principio se observa una gran división, basada en el tipo de nutrición que recibe el embrión en desarrollo. Se definen especies “lecitotróficas”, aquellas donde el desarrollo del embrión es sustentado por el vitelo producido por la madre y acumulado en el huevo, durante la ovogénesis y especies “matrotróficas”, que son aquellas en las cuales el desarrollo embrionario es suplementado en diferentes grados o completamente sostenido por la madre (24). Las especies lecitotróficas son las que se conocen como ovíparas y en algunos casos, ovovivíparas. Las rayas (excepto las “mantas” y “chuchos”) y los Holocéfalos (quimeras, peces gallo o elefante) son los representantes por excelencia. Los animales que muestran el lecitotrofismo como estrategia reproductiva producen camadas numerosas de huevos que son puestos en forma estacional y con períodos de interpuesta que abarcan de 1 a 3 años (21). Normalmente, estos huevos poseen estructuras accesorias de la cubierta, como “filamentos” (*hairs*) y “cuernos” (*horns*), que sirven para que se adhieran a la arena o la vegetación y puedan completar su ciclo sin trasladarse. Cuando quedan asentados en su locación definitiva, no es raro que sean el blanco de depredadores (34). Una variante de este modelo evita la depredación sobre los huevos (a costa del número de los mismos) y es la retención de los mismos en el interior del cuerpo de la madre y su ruptura en el momento de la parición. Esta estrategia la muestran algunos pequeños tiburones como *Scyliorhinus canicula*. La arquitectura uterina de estos animales no es simple. La mucosa de los animales

gestantes se encuentra no sólo plegada (Fig. 21) sino altamente vascularizada. Pese a que no existe aporte materno de nutrientes, la cercanía de los capilares uterinos a la superficie libre indica que participan activamente en el aporte de oxígeno y electrolitos (Fig. 22) (35).

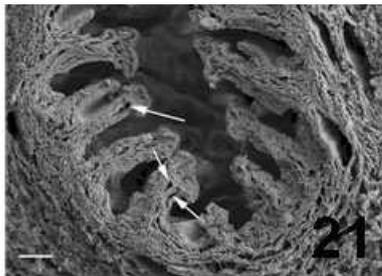


Figura 21. Imagen de MEB de la mucosa uterina de *S. bonapartii*. La flecha indica los lechos vasculares subepiteliales. Escala= 100 μ m.

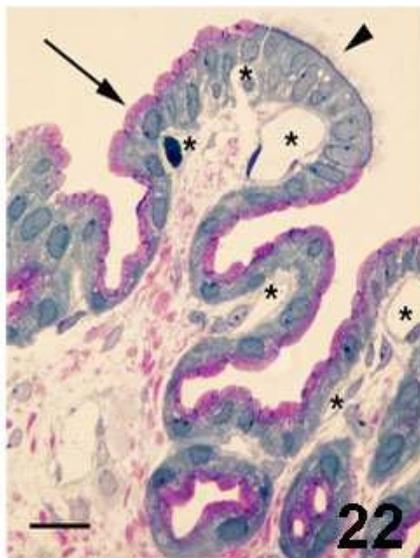


Figura 22. Alta magnificación de un pliegue de la mucosa uterina de *S. bonapartii*. Las flechas marcan las células no ciliadas con borde glandular; las cabezas de flecha indican las células ciliadas y los asteriscos se ubican sobre diferentes vasos sanguíneos subepiteliales. Escala= 20 μ m. Coloración: Azul de metileno-Azur II- Fucsina básica.

La mayoría de los tiburones (Selacios), las “mantas” y “chuchos” (Myliobatiformes) muestran diferentes grados de matrotrofismo. Se reconocen cuatro grandes variantes de éste: el histotrofismo, la oofagia, la adelfofagia y el matrotrofismo propiamente dicho con o sin formación de placenta (24).

La histotrofia es una adaptación característica de los Myliobatiformes. En este caso los embriones se desarrollan libremente en el interior del útero, sin estar contenidos en ningún tipo de cápsula y se nutren a partir de secreciones producidas por regiones especializadas del epitelio uterino denominadas trofonemata (36), ricas en grasas y denominadas “leche uterina”.

La oofagia consiste en la alimentación de los embriones en crecimiento a partir de huevos producidos por la hembra. Estos mismos son infértiles o tienen el desarrollo detenido. El aporte materno es continuo durante toda la gestación y es característico de los Lamniformes (1, 37).

La adelfofagia o canibalismo intrauterino es una adaptación extrema, que a simple vista es un gasto energético excesivo y que está restringida a pocas especies (*Carcharias taurus*). En este caso, el embrión más grande se alimenta de sus hermanos, cuyo desarrollo está detenido (38).

El matrotrofismo propiamente dicho, es una categoría muy diversa. El nombre hace referencia a que el desarrollo de los embriones es sostenido por el aporte materno. La forma de evidenciar claramente la existencia de suplementos maternales es a través del estudio del peso seco y húmedo de huevos y embriones a término (39). Si al final de la gestación el peso del embrión es muy superior al del huevo, este incremento no puede deberse solamente a la incorporación de agua a los tejidos en formación (40). En un extremo del espectro se observan especies donde la intervención materna es mínima y ocurre solo al final de la gestación. En el otro, se desarrolla una especialización de la mucosa uterina, altamente vascularizada, que se une a los tejidos embrionarios, a través de un “cordón umbilical” formado

por el saco vitelino (24). Así, la sangre materna y la fetal se yuxtaponen separadas solamente por un delgado epitelio y una lámina propia. Este modelo está muy expandido y *Mustelus canis* es una especie característica que lo presenta.

Existe una gran variedad de adaptaciones intermedias del matrotrofismo. El gatuzo común, *Mustelus schmitti*, es un claro representante de la misma y durante la gestación, los fetos se encuentran en cámaras uterinas individuales y envueltos en una delgada cápsula producida por la glándula oviductal (Fig. 23). En

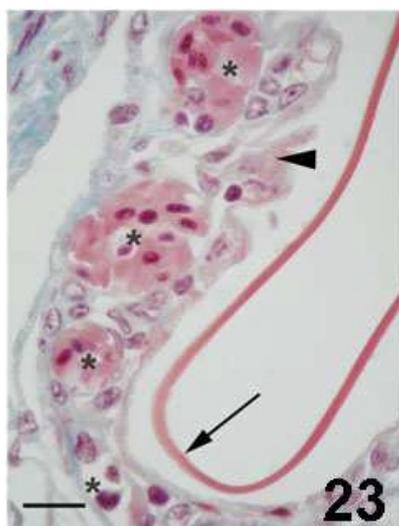


Figura 23. Detalle de una vellosidad uterina que envuelve a una cápsula embrionaria durante la gestación en *M. schmitti*. La flecha indica la cápsula que envuelve directamente al embrión; la cabeza de flecha muestra la secreción holocrina de las células que conforman la vellosidad y los asteriscos, los lechos capilares subepiteliales. Escala= 30 μ m. Coloración: Tricrómico de Masson.

esta especie se observa que el epitelio uterino se pliega y ramifica y envuelve a cada uno de los “huevos” y se adosa completamente a la pared. Estas vellosidades uterinas están tapizadas por un epitelio biestratificado, cuyas células superficiales sufren apoptosis y se transforman ellas mismas en una secreción que difunde a través de la cubierta. En la base de las vellosidades, por otra parte, el epitelio uterino es estratificado cúbico y se observa el vertido de las secreciones en el líquido uteri-

no, en forma apocrina (Fig. 24) (41). Otra característica específica de este tipo de útero sujeto a una variación amplia en el volumen del órgano, según la hembra esté gestando o no, es la existencia de tres capas musculares definidas en la pared del órgano (41). Una interna y otra externa, ortogonales y de músculo liso y una muy amplia capa media, de estructura reticular, cuyas trabéculas están formadas por tejido muscular liso y tejido conectivo. Esta red casi no se aprecia en el útero no dilatado, pero alcanza su máxima expresión durante la gestación.

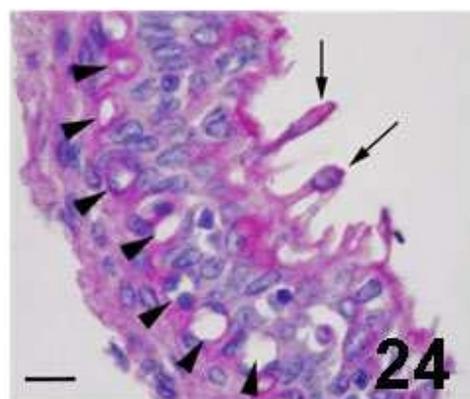


Figura 24. Detalle de la base de las vellosidades uterinas en *M. schmitti*. Se observa que el epitelio es estratificado y que produce una secreción apocrina (flecha). Los asteriscos indican los capilares subepiteliales. Escala= 20 μ m. Coloración: técnica de PAS.

Seno urogenital

El seno urogenital sexos se caracteriza por tener paredes gruesas, fibrosas, con fibras musculares dispuestas en forma plexiforme y revestido internamente por epidermis. Si bien su principal función es la de conectar el sistema reproductor con el exterior, existen casos donde la gestación se lleva a cabo en dicha locación (42.)

Este breve resumen de las diferentes adaptaciones reproductivas de los peces cartilaginosos pone en evidencia la diversidad de formas con que la naturaleza afronta el problema de la reproducción eficiente. Pese a

la importancia tanto evolutiva como ecológica y comercial de estos organismos, los conocimientos de los aspectos morfofuncionales de su reproducción son fragmentarios y reducidos a pocas especies. La presión pesquera ejercida sobre el conjunto de los condriictios los ha llevado a una reducción crítica de su biomasa llegando, en algunos casos, a un estado de "extinción comercial" (43). Toda la información que se pueda

obtener a través de estos estudios es clave para la implementación de planes de manejo y políticas de conservación.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue realizado mediante un subsidio PGI-UNS n° 24/B173. La autora agradece la colaboración de Díaz Andrade, MC; Moya, AC; Wehitt, A y Estecondo S.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Musick J, Ellis J (2005) Reproductive evolution of Chondrichthyes. En: Reproductive Biology and phylogeny of Chondrichthyes: sharks, rays and chimaeras, Hamlett E (ed). Science Publishers, Enfield, USA, pp. 45-71.
2. Gallegó Castejón L (2006) Los Cordados. Origen y Diversificación. Editorial Club Universitario, Alicante, España.
3. Long J, Trinajstić K, Johanson Z (2009) Devonian Arthrodire embryos and the origin of internal fertilization in vertebrates, *Nature* 457: 1124-1127.
4. Lucifora L, García V, Menni R, Worm B (2012) Spatial patterns in the diversity of sharks, rays and chimaeras (Chondrichthyes) in the southwest Atlantic. *Biodivers Conserv* 21: 407-418.
5. Hoenig JM, Gruber SH (1990) Life-history patterns in the elasmobranchs: implications for fisheries management, Pratt HL, Gruber, SH, Taniuchi T (eds). NOAA Tech Report NMFS, 90, Silver Spring, USA, pp. 1-16.
6. Massa A, Hozbor N (2011) Evolución de las estimaciones de abundancia de los peces cartilagosos demersales de mayor valor comercial del Atlántico Sudoccidental, capturados entre 34° y 41° S, a profundidades menores de 50 m, En: Contribuciones sobre biología, pesca y comercialización de tiburones en la Argentina. Aportes para la elaboración del Plan de Acción Nacional, Contrib 1711, INIDEP, Mar del Plata, Argentina, pp. 193-205.
7. Huveneers C, Walker T, Otway N, Harcourt R (2007) Reproductive synchrony of three sympatric species of wobbegong shark (genus *Orectolobus*) in New South Wales, Australia: Reproductive parameter estimates necessary for population modeling. *Mar Freshwater Res* 58: 765-777.
8. Piercy A, Gelsleichter J, Snelson FF (2006) Morphological changes in the clasper gland of the Atlantic stingray *Dasyatis albina* associated with the seasonal reproductive cycle. *J Morphol* 267: 109-114.
9. Díaz Andrade MC, Moya AC, Galíndez EJ, López Cazorla A, Estecondo S (2010) Dynamics of the growth and development of the claspers in *Sympterygia bonapartii* (Chondrichthyes, Rajidae) from Bahía Blanca estuary, Argentina. XII Congreso y 9nas Jornadas de Educación de la Soc. de Ciencias Morfológicas de La Plata, La Plata, septiembre 16-17, pp. 20.
10. Leigh Sharpe WH (1922) The comparative morphology of the secondary sexual characters of Holocephali and elasmobranch fishes. The claspers, clasper siphons, and clasper glands. *J Morphol* 36: 199-220
11. Galíndez EJ, Aggio MC (1996) Análisis morfométrico del complejo linfomieloide de *Mustelus schmitti* (Chondrichthyes, Triakidae). *Iheringia, Ser Zool* 80: 165-142.
12. Pratt HL (1988) Elasmobranch gonad structure: a description and survey. *Copeia* 1988: 719-729.
13. Pierantoni R, Cobellis G, Meccariello R, Cacciola G, Chianese R, Chioccarelli T, Fasano S (2009) Testicular gonadotropin-releasing hormone activity, progression of spermatogenesis, and sperm transport in vertebrates. *Ann NY Acad Sci* 1163: 279-291.
14. Prisco M, Liguoro A, D'Onghia B, Ricchiari L, Andreuccetti P, Angelini F (2002) Fine structure of Leydig and Sertoli cells in the testis of immature and mature spotted ray *Torpedo marmorata*. *Mol Reprod Develop* 63: 192-201.
15. McMillan D (2007) Fish Histology. Female Reproductive System. Springer, The Netherlands, pp. 586.
16. Prisco M, Ricchiari L, Andreuccetti P (2001) An ultrastructural study of germ cells during ovarian differentiation in *Torpedo marmorata*, *Anat Rec* 263: 239-247.
17. Galíndez EJ, Díaz Andrade MC, Estecondo S (2014) Morphological indicators of initial reproductive commitment in *Mustelus schmitti* (Springer 1939) (Chondrichthyes, Triakidae): folliculogenesis and ovarian structure over the life cycle. *Braz J Biol* 74: 154-163.
18. Wehitt A, Di Giacomo E, Galíndez EJ (2015) The Female Reproductive System of *Zearaja chilensis* (Guichenot, 1848) (Chondrichthyes, Rajidae). Gametogenesis and Microscopic Validation of Maturity Criteria. *Int J Morphol* 33: 309-317.
19. Díaz Andrade MC, Galíndez EJ, Estecondo S (2009) The ovary of the bignose fanskate *Sympterygia acuta* Garman, 1877 (Chondrichthyes, Rajidae) in the Bahía Blanca estuary, Argentina: morphology and reproductive features. *Braz J Biol* 69: 405-413.
20. Barone M, De Ranieri ED, Fabiani E, Pirone A, Serena EF (2007) Gametogenesis and maturity stages scale of *Raja asterias* Delaroche, 1809 (Chondrichthyes, Rajidae) from the South Ligurian Sea. *Hydrobiologia* 580: 245-254.
21. Colonello JH, Lucifora LO, Massa AM (2006) Reproduction of the angular angel shark (*Squatina guggenheim*): geographic differences, reproductive cycle and sexual dimorphism. *ICES J Marine Sci* 64: 131-140.
22. Hisaw Jr FL, Hisaw FL (1959) Corpora lutea of elasmobranch fishes. *Anat Rec* 135: 269-277.

23. Callard IP, Fileti LA, Perez LE, Sorbera LA, Giannoukos G, Klosterman LL, Tsang P, McCracken JA (1992) Role of the corpus luteum and progesterone in the evolution of vertebrate viviparity. *Amer Zool* 32: 264-275.
24. Hamlett W (2005) *Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyes: Sharks, batoids and chimaeras*, Science Publishers, Enfield, USA.
25. Friedman MHF (2011) The function of the claspers and claspers glandes in the skate. *J Biol Board Canada* 1: 261-268.
26. Hamlett WC, Hysell MK, Rozycki T, Brunette N, Tumilty K, Henderson A, Dunne J (1999) Sperm aggregation and spermatozeugmata in the male genital ducts in the clearnose skate *Raja eglanteria*. *Proc 5th Indo-Pac, Fish Conf, Soc Fr Ichtyol*: 281-291.
27. Reardon MB, Walker TL, Hamlett WC (2002) Microanatomy of spermatophore formation and male genital ducts in the holocephalan, *Callorhynchus milii*. *Mar Freshwater Res* 53: 591-600.
28. Galíndez EJ, Estecondo S (2008) Histological remarks of the oviduct and the oviducal gland of *Sympterygia acuta* Garman, 1877. *Braz J Biol* 68: 359-365
29. Hamlett WC, Knight DP, Koob TJ, Jezior M, Luong T, Rozycki T, Brunette N, Hysell MK (1998) Survey of oviducal gland structure and function in elasmobranchs. *J Exp Zool* 282: 399-420.
30. Knight DP, Feng D, Murray S (1996) Structure and function of the selachians egg case. *Biol Rev* 71: 81-111.
31. Galíndez EJ, Avaca MS, Díaz Andrade MC, Estecondo S (2010) Morphological study of the oviducal gland in the smallnose fanskate *Sympterygia bonapartii* (Müller & Henle, 1841) (Chondrichthyes, Rajidae). *Braz J Biol* 70: 631-637.
32. Hamlett WC, Musick JA, Hysell CK, Sever DM (2002) Uterine epithelial-sperm interaction, endometrial cycle and sperm storage in the terminal zone of the oviducal gland in the placental smoothhound, *Mustelus canis*. *J Exp Zool* 292: 139-144.
33. Holt WV, Lloyd RE (2010) Sperm storage in the vertebrate female reproductive tract: how does it work so well? *Theriogenology* 73: 713-722.
34. Bor PHF, Santos MB (2003) Findings of elasmobranch eggs in the stomach of sperm whales and other marine organisms. *J Mar Biol Ass UK* 83: 1351-1353.
35. Hamlett WC, Hysell MK (1998) Uterine specializations in elasmobranchs. *J Exp Zool* 282: 438-459
36. Colonello E, Christiansen HE, Cousseau MB, Macchi, GJ (2013). Uterine dynamics of the southern eagle ray *Myliobatis goodei* (Chondrichthyes: Myliobatidae) from the southwest Atlantic ocean. *Ital J Zool*: 1-8.
37. Wourms JP (1981) The maternal-fetal relationship in fishes. *Am Zool* 21: 473-515.
38. Gilmore RG, Dodrill JW, Linley PA (1983). Reproduction and embryonic development of the sand tiger shark *Odontaspis taurus* (Rafinesque). *Fish Bull* 81: 201-226.
39. Guallart J, Vicent JJ (2001) Changes in composition during embryo development of the gulper shark, *Centrophorus granulosus* (Elasmobranchii, Centrophoridae): an assessment of maternal-embryonic nutritional relationships. *Environ Biol Fish* 61: 135-150.
40. Ranzi S (1932) Le base fisio-morphologiche dello sviluppo embrionale dei Selaci. Parte I. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli* 12: 209-290.
41. Galíndez EJ, Díaz Andrade MC, Moya AC, Estecondo S (2010) Morphological changes in the pregnant uterus of the smooth hound dogfish *Mustelus schmitti* Springer, 1939 (Gatuzo) (Chondrichthyes, Triakidae). Microscopic study and phylogenetic reproductive implications. *Int J Morphol* 28: 1003-1010.
42. Sunye PS, Vooren CM (1997) On cloacal gestation in angel sharks from southern Brazil. *J Fish Biol* 50: 86-94.
43. Oddone MC, Paesch L, Norbis W (2005) Reproductive biology and seasonal distribution of *Mustelus schmitti* (Elasmobranchii: Triakidae) in the Rio de la Plata oceanic front south-western Atlantic. *J Mar Bio Ass UK* 85: 1193-1198.