

Cambios nucleares durante la espermatogénesis de Murex brandaris
(Mollusca Gastrópoda)

M.J. Amor

Departament de Morfologia Microscòpica. Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona, Avda. Diagonal 645, 08028 Barcelona.

Abstract

Nuclear changes during Murex brandaris spermatogenesis

Murex brandaris presents two kinds of spermatogenesis: Typical spermatogenesis, originating fecundant cells called eupyrene spermatozoa, and atypical spermatogenesis, arising in anucleated and abnormal cells called apyrene spermatozoa. In both cases, there are remarkable changes in the nuclear morphology.

In early stages of typical spermatogenesis, the nucleus is round and the chromatin appears as drops of high electrdensity, decreasing it in Primary Spermatocytes, while sinaptinematical complexes formation takes place.

A round nucleus, with granular and periferically chromatin is shown in early spermatids, while centriole invaginates it, to form the axonematic duct. In late stages of spermiogenesis, the chromatin becomes lamellar and begins to condense at the same time that the nucleus elongates and twists appearing very long and condensed in mature spermatozoa.

At the beginning of atypical spermatogenesis, the chromatin appears electrodense, placed periferically, becoming progressively vesiculous, and degenerating at the end of this stage.

Introducción

Murex brandaris por ser Prosobranquio Neogasterópodo, presenta dos tipos de líneas espermatogénéticas: la línea típica, que dará lugar a los espermatozoides fecundantes, denominados eupirenos, y la línea atípica que culminará con la formación de espermatozoides apirenos, cuya función es todavía tema de discusión por los especialistas en la materia. El núcleo de ambas líneas germinales presenta notables cambios a lo largo del proceso de espermatogénesis.

La línea típica (eupirénica) de este grupo fue estudiada inicialmente con microscopía óptica por SCHITZ (1920) en Murex trunculus, Aporrhais, Ceritium, Turritella, Bittium, describiendo formas sincitiales (1) en las primeras fases de la espermatogénesis. Los núcleos presentan la cromatina

(1) Se conserva la nomenclatura original.

dispuesta perifericamente, y posteriormente se condensa adquiriendo finalmente un típico aspecto picnótico.

Descripciones similares las hallamos en los trabajos de CAPUIS(1941-1942) en Murex trunculus y Murex brandaris, en cuyas gonias describe un patrón de distribución de la cromatina a modo de grandes masas.

La microscopía electrónica confirma la presencia de poliplastos (es decir agregados celulares relacionados por puentes citoplasmáticos) hasta muy avanzada la espermiogénesis (BUCKLAND NICKS et al 1976,1983). Se ha descrito la presencia de complejos sinaptonémicos en los espermatozoides de 1er orden, con un patrón de cromatina más difuso que el presentado en la fase anterior (TUZET-GALANGAU 1967, GALANGAU 1969, WALKER 1969)

Las espermátidas jóvenes tienen una típica distribución perinuclear de la cromatina en un núcleo exageradamente redondeado (YASUZUMI-TANAKA 1958, KAYE 1958, GALANGAU 1969, BUCKLAND NICKS et al 1976,1983). En este núcleo hay una mayor densificación cromatínica en la región próxima al complejo de Golgi (BUCKLAND NICKS et al 1976,1983) sufriendo una posterior invaginación en esta zona que será asiento del centriolo que dará lugar al axonema (WALKER 1969, GALANGAU 1969, BUCKLAND NICKS et al 1976,1983).

En fases más avanzadas la cromatina adquiere disposición laminar (YASUZUMI-TANAKA 1958, WALKER 1969,1971,1976, GALANGAU 1969, BUCKLAND NICKS et al 1976,1983). Esta condensación puede iniciarse de manera centrífuga y centrípeta simultaneamente culminando en la formación de láminas concéntricas(BUCKLAND NICKS et al 1983). Además WALKER (1969) y BUCKLAND NICKS et al (1976,1983), describen formaciones microtubulares hasta muy avanzada la espermiogénesis.

La espermatogénesis atípica de Murex brandaris pertenece al tipo apirénico, sin tener lugar ninguna división de maduración durante el proceso (FAIN MAUREL 1966).

Los cambios nucleares que se dan en este tipo de espermatozoides han sido discutidos desde hace tiempo, clasificándose las células resultantes según si presentan o no cromatina en: espermatozoides oligopirenos y espermatozoides apirenos.

Inicialmente algunos autores habían descrito divisiones meióticas en ellos (STEPHAN 1903) pero posteriormente se comprobó su ausencia (REINKE 1912-1914, SCHITZ 1920, FADDA 1924, CAPUIS 1941-42, POLLISTER-POLLISTER 1943, BATTAGLIA 1954) aunque a veces, las células que originarán es

te tipo de espermatozoides presentan un aumento de tamaño (BATTAGLIA 1954)

REINKE (1914) denomina espermatoblastos a las células iniciales, considerándolas totalmente diferentes de las gonias típicas. Todos los autores coinciden en constatar inicialmente la vacuolización cromatínica con la formación de unos cuerpos cromatínicos designados con el nombre de cariomeritos por REINKE (1914). Finalmente hay la total degeneración de la cromatina.

Estos datos son confirmados en microscopía electrónica especificando la característica disposición perinuclear de la cromatina que presenta gran electrodensidad (YASUZUMI-TANAKA 1958, BUCKLAND NICKS et al 1982). Este último autor cita la presencia, hasta las fases finales, de un corpúsculo cromatínico altamente picnótico, apareciendo al final del proceso unos gránulos PAS +, cuyo origen está en discusión (FADDA 1924, YASUZUMI et al 1958, 1959, 1960, 1962, 1966, 1967, 1974, BULNHEIM 1962, DUPOUY 1966, BUCKLAND NICKS et al 1982).

Materiales y métodos

Se ha llevado a cabo el estudio de la gónada masculina de Murex brandaris procedentes de la costa mediterránea. Extraído el testículo por disección se ha procesado de la siguiente manera:

1.- Microscopía óptica: Extensiones fijadas con metanol se han sometido a la técnica del PAS. Así mismo han sido teñidas extensiones con la técnica Diff-Quick.

Fragmentos de gónada fijados con formol han sido previamente incluidos en parafina y los cortes han sido teñidos rutinariamente con hematoxilina-eosina y hematoxilina férrica picrofucsina.

2.- Microscopía electrónica: Diminutos fragmentos de gónada han sido pre-fijados en glutaraldehído-paraformaldehído tamponado con solución Sörensen, ajustando el pH entre 7'2-7'4, y oscilando el tiempo de fijación entre 1'5-2 horas, todo ello realizado a 4°C.

Tras un lavado con la solución tampón empleada se ha procedido a una postfijación con tetróxido de ósmio al 1-2% en solución tampón durante 1'5-2 horas, lavándolo a continuación con la misma solución tampón y procediendo seguidamente a la deshidratación con acetona a fin de proceder a incluir en plástico, utilizando en este caso la resina Spurr.

Tras la observación de cortes semifinos teñidos con Azul de Metileno 1% - borax, se ha seleccionado la zona a piramidar, y con un ultramicrotomo REICHERT OMU, se han obtenido cortes ultrafinos de unos 300 Å de grosor. El contrastado habitual de dichos cortes ha sido con acetato de uranilo seguido de citrato de plomo. Las observaciones ultraestructurales se han efectuado con un microscopio PHILIPS 200 del Servicio de Microscopía Electrónica de la Universidad de Barcelona.

Observaciones y resultados

Los estadios iniciales de la Espermatogénesis típica de Murex brandaris en microscopía óptica revelan la presencia de poliplastos confirmándose su presencia en microscopía electrónica, donde pueden observarse puentes intercelulares. (Fig. 1) En dichos poliplastos o cistos, los núcleos parecen situarse en planos diferentes, ya que en un mismo citoplasma presentan diferentes tamaños. La morfología nuclear de la gonias varía de formas redondeadas a ovaladas, observándose en muy pocas ocasiones formas arriñonadas. El tamaño nuclear oscila entre valores de 4-4'5 μ de diámetro y la cromatina aparece dispuesta en masas electrodensas más o menos irregulares, si bien hay una franja de cromatina perinuclear bien definida. (Fig. 1). En muchas ocasiones es posible observar un nucléolo.

En los espermatoцитos de 1er orden, las células continúan formando poliplastos, apreciándose un incremento en el tamaño nuclear que presenta ahora valores superiores a 5 μ . La cromatina aparece más difusa apareciendo los típicos complejos sinaptonémicos. (Fig. 2). Dichos complejos, que presentan una longitud media de 1 μ , constan como es habitual de un elemento central y dos laterales de 0'14 μ de grosor, pudiéndose apreciar las diversas fases del desarrollo de dichos elementos (Fig.). La distribución de la cromatina no se visualiza de una manera uniforme, parece más bien iniciarse unilateralmente. Su distribución no es homogénea, y no se llegan a apreciar los "puffy" de SOTELLO.

Como cita WALKER, M.: (1969) es bastante difícil conseguir imágenes suficientes de espermatoцитos de 2º orden, debido a la brevedad de dicha fase, como para poder hacer las valoraciones pertinentes.

En la espermiogénesis es donde el núcleo registra mayores cambios morfológicos. En las fases iniciales, persisten los poliplastos que durarán hasta el final de la espermiogénesis.

Inicialmente, puede apreciarse la típica reducción de volumen nuclear, que alcanza valores inferiores a 3μ .

Dada la complejidad de esta etapa, la subdividiremos en 5 fases:

FASE I: Espermátida recién formada: El núcleo presenta forma redonda y la cromatina aparece bajo forma granular, repartida homogéneamente por el carioplasma, pudiéndose apreciar en algunos casos restos cromatínicos aún condensados, que desaparecen conforme avanza dicha fase.

A medida que avanza este estadio la cromatina pierde su homogeneidad situándose en la periferia nuclear. Su distribución no es del todo regular, apreciándose un acúmulo de la misma en la región vecina al Golgi y al condrioma. En ocasiones, es visible un nucléolo, que desaparecerá en la fase siguiente.

La FASE II de la espermiogénesis viene caracterizada por una invaginación nuclear producida por el centriolo y que tiene lugar en la zona donde hay más acúmulo de cromatina. Esta invaginación da lugar a un conducto intranuclear donde se ubicará el axonema originado a partir del centriolo. El volumen nuclear es semejante al de la fase anterior. (Fig. 3).

En la FASE III la cromatina pierde su posición perinuclear condensándose primero en delicadas fibras que enseguida se disponen en láminas, delgadas al principio, que gradualmente se van engrosando debido posiblemente, a la aposición de láminas contiguas. (Fig. 4). Ya no se observan poliplastos.

Aunque inicialmente el tamaño nuclear es similar al de la fase anterior, al término de esta etapa el núcleo inicia un alargamiento que viene acompañado por un incremento en longitud del canal axonemático. El tamaño nuclear al final de esta etapa es de $4\mu \times 1'6\mu$ (Fig. 5).

En la FASE IV, la cromatina adquiere disposición helicoidal sobre el eje principal de la cabeza de la espermátida. Las láminas cromatínicas han incrementada en diámetro y tienden a soldarse formando masas opacas. Esta condensación cromatínica no parece producirse homogéneamente, sino de una manera centrípeta y centrífuga a la vez, y conforme la condensación avanza, aparecen puntos de fusión en las regiones intermedias de la cabeza de la espermátida. (Fig. 6). El núcleo incrementa en longitud a la vez que disminuye en diámetro alcanzando valores de $4\mu \times 1'2\mu$.

En la FASE V se incrementa ostensiblemente la rotación nuclear que facilita la condensación cromatínica, muy patente en esta fase. Esta rotación va acompañada de un alargamiento del núcleo encontrando valores muy

dispares entre los de las primeras fases y de las últimas, ya que en el inicio el diámetro nuclear tiene valores de 0'8-1 μ , no superando valores de 0'6 μ en las fases finales. La longitud en los últimos estadios es de 5 μ .

La condensación de la cromatina está muy incrementada, como ya hemos citado anteriormente, y en cortes transversales se puede apreciar que esta condensación tiene lugar formando láminas concéntricas semejantes a las de la vaina de mielina.(Fig. 7).

En el espermatozoide maduro la cromatina aparece totalmente condensada, muy electrodensa y su distribución no es equitativa a lo largo de todo el eje nuclear, ya que en la zona confluyente con la pieza media puede apreciarse, en cortes transversales, menor acúmulo de la misma. En cortes transversales se observan agrupaciones microtubulares.(Fig. 8).

Los valores tanto de longitud como de diámetro ya no varían respecto a la etapa anterior.

En la Espermatogénesis atípica las células que originarán espermatozoides apirenos que llamaremos espermatoblastos (REINKE 1912) poseen núcleos de considerable tamaño (6-7 μ), con forma arriñonada u ovalada, con la cromatina dispuesta en masas de muy elevada electrodensidad, bastante acumulada en la periferia. Estos núcleos parecen dividirse sin replicación cromosómica ya que queda reducido a un valor mitad del anterior (2'5 μ), pudiéndose visualizar imágenes de mitosis anormales.

Dichos núcleos presentan la cromatina muy condensada en la periferia que poco a poco se vacuoliza dando lugar a los típicos cariomeritos (Fig9) En todo este proceso, es notoria la presencia de un único gránulo de cromatina altamente electrodensa, que permanece hasta la total degeneración nuclear (Fig. 10). Los cariomeritos también desaparecen y simultáneamente se originan unos gránulos inicialmente de contorno irregular que progresivamente adquieren forma esférica siendo bastante electrodensos (Fig. 11). Su tamaño oscila entre 1-1'5 μ y se hallan rodeados por una doble membrana. Son PAS +, y se conservan en el espermatozoide maduro.

Discusión y conclusiones

En el inicio de la espermatogénesis típica de Murex brandaris aparecen formaciones poliplásticas que durarán hasta fases muy avanzadas de la es-

permiogénesis. Estos datos coinciden con las observaciones realizadas en microscopía óptica por SCHITZ (1920) y CAPUIS (1943), y en microscopía electrónica por BUCKLAND NICKS et al (1976,1983).

El núcleo de las gonias presenta forma redondeada con la cromatina dispuesta en masas de elevada electrodensidad, recordándonos las descripciones de CAPUIS (1941-42). En los espermatoцитos de 1er orden se aprecia la formación de complejos sinaptonémicos, semejantes a los descritos por TUZET-GALANGAU (1967) WALKER (1969) y GALANGAU (1969). No se aprecia una distribución regular de la cromatina a lo largo del complejo, coincidiendo con las imágenes de TUZET-GALANGAU(1967) GALANGAU(1969) aunque, a diferencia de dichas observaciones, no se aprecian los "puffy" de SOTELO.

A pesar de encontrar bastantes imágenes de meiosis, no se han logrado suficientes imágenes de espermatoцитos de 2º orden (WALKER 1969) quizá debido a la brevedad de esta fase.

En la espermiogénesis, no se detectan las formaciones microtubulares citadas por WALKER en Nucella (1969) y BUCKLAND NICKS et al en Littorina y Fusitron oregonensis (1976,1983) aunque no se descarta su existencia, y el hecho de no visualizarlas puede ser debido a un problema técnico en la fijación. El hecho de visualizarse microtúbulos en cortes transversales de espermatozoides maduros, podría confirmar este hecho.

Las primeras fases de esta etapa, presentan un núcleo redondeado coincidiendo con las imágenes de SCHITZ(1920),CAPUIS(1941-42), YASUZUMI et al (1958), BUCKLAND NICKS et al (1976, 1983). Esta cromatina no se distribuye de manera regular en la periferia del núcleo, sino que forma un acúmulo en la zona Golgiana, que coincide con la zona mitocondrial, tal como señala BUCKLAND NICKS et al (1983). En esta zona es donde más adelante se producirá una invaginación provocada por el centriolo, dando lugar a un canal intranuclear que tiene por misión alojar el axonema formado a partir del centriolo. Este hecho, ya citado por SCHITZ (1920) fue confirmado por GALANGAU(1969), WALKER(1969), BUCKLAND NICKS et al (1976,1983). El hecho de producirse la invaginación nuclear en la zona donde se encuentra mayor acúmulo de cromatina coincidiendo con la zona mitocondrial, podría sugerir una mayor información para este proceso, así como una fuente de energía para realizarlo.

En fases más avanzadas, la cromatina, en principio granular, adquiere disposición laminar, como señalan WALKER(1969,1971,1976), GALANGAU(1969),

BUCKLAND NICKS et al(1976,1983).

Posteriormente, el núcleo gira sobre su eje principal así como también lo hacen las láminas de cromatina que comienzan a condensarse, de manera semejante a la descrita por YASUZUMI-TANAKA (1958), WALKER (1969) BUCKLAND NICKS et al(1976,1983). Esta condensación tiene lugar simultáneamente, de una manera centrípeta y centrífuga desapareciendo a la vez las formaciones císticas, como cita BUCKLAND NICKS et al (1976,1983).

El núcleo, cada vez más condensado, se alarga progresivamente y disminuye en diámetro comenzando a aparecer puntos de fusión cromatínica en las zonas intermedias. La cromatina ya condensada, se dispone en formaciones circulares concéntricas visualizables en cortes transversales.

En el espermatozoide maduro, la cromatina aparece totalmente condensada, con elevada electrodensidad, como citan SCHITZ(1920),WALKER(1969), GALANGAU(1969),BUCKLAND NICKS et al(1976,1983).

La espermatogénesis atípica de Murex brandaris corresponde al tipo clasificado por FAIN MAUREL (1966) como "sin ningún tipo de división de maduración" pasando directamente el espermatocito a espermatozoide pudiendo decir que este proceso se reduce a una mera espermiogénesis. A estas conclusiones habían llegado ya REINKE (1914) y SCHITZ (1920).

Los espermatozoides apirenos, no se originan al parecer de gonias normales, como ya señaló REINKE (1914), sino de unas células de núcleo mucho mayor, como indicó BATTAGLIA (1954), de forma arriñonada, y masas cromatínicas de alta electrodensidad, así como un borde cromatínico periférico muy electrodenso. Hechos semejantes son hallados por BUCKLAND NICKS et al (1982) en el espermatozoide "carrier" de Fusitron oregonensis.

Estas células, parecen dividirse de forma anómala, ya que el núcleo queda reducido a la mitad. La cromatina, muy electrodensa, adopta disposición periférica, como señala YASUZUMI-TANAKA (1958), BUCKLAND NICKS et al (1982) y comienza a vacuolizarse dando lugar a unos cuerpos cromatínicos denominados "cariomeritos" por REINKE (1912).

Puede detectarse la presencia de un gránulo cromatínico altamente electrodenso, que recuerda las imágenes citadas por BUCKLAND NICKS et al (1982). Dicho gránulo cromatínico persiste hasta las últimas fases de la degeneración nuclear.

Conforme va desapareciendo la cromatina, aparecen unos cuerpos densos PAS +, inicialmente de forma irregular, que posteriormente adoptan forma redondeada, cubiertos por una doble membrana que por su morfología po-

drían equipararse a los "yolk bodies" citados por REINKE (1912) y descritos posteriormente por YASUZUMI et al (1958,1959,1962,1966,1967,1974), BULNHEIM(1962), BUCKLAND NICKS(1982) aunque, a diferencia de los citados por este último autor, en Murex brandaris permanecen hasta el final de la espermatogénesis atípica.

Bibliografía

- BACCETTI, B., y AFZELIUS, B.A. (1976). "The Biology of sperm cells". J.Karger. New York. pp. 46-47.
- BUCKLAND NICKS, J.A. (1973). The fine structure of the spermatozoon of Littorina (Gastropoda Prosobranchia) with special reference to sperm motility. Z. Zellforsch. 144, 11-29.
- BUCKLAND NICKS, J.A. y CHIA, F.S. (1976) Spermatogenesis of a marine snail, Littorina sitkana. Cell Tiss.Res. 170, 455-475.
- BUCKLAND NICKS, J., WILLIAMS, D., CHIA, F.S. y FONTAINE, A. (1982). Studies on the polymorphic spermatozoa of a marine snail. I. Genesis of the apyrene sperm. Biol. Cell. 44, 305-314.
- BUCKLAND NICKS, J., WILLIAMS, D., CHIA, F.S., y FONTAINE, A. (1983). Studies on the polymorphic spermatozoa of a marine snail. 2. Genesis of the eupyrene sperm. Gamete Research. 7.19-37.
- BULNHEIM, H.P. (1962). Untersuchungen zum spermatozoen dimorphismus von Opalia crenimarginata (Gastropoda Prosobranchia). Z. Zellforsch. 56, 300-343.
- BULNHEIM, H.P. (1962). Elektromikroskopische untersuchungen zur feinstruktur der atypischen un typischen spermatozoen von Opalia crenimarginata (Gastropoda Prosobranchia). Z. Zelloforsch. 56, 371-386
- CAPUIS, G. (1942): Osservazioni sulla gametogenesi dei Murex Atti del Reale Istituto Veneto di Scienze, lettere ed art. T.C.I. PII. pp. 60-67.
- DUPOUY, M.J., TUZET, O., y GALANGAU, V. (1966): Cytologie. Ultrastructure de la spermatida atypique dans la lignée apyrene de la Columbella rustica L. (Gastropoda Prosobranchia. C.R.Acad.Sc.Paris.t262.Serie D pp. 2251-2254.
- FADDA, (1924). Origine sulluppo e funzione degli psudospermatozoidi Murex trunculus. R. Comit. Taless. it. Venezia, 112, 3-16.

- FAIN MAUREL, M. (1966). Acquisitios recentes sur les spermatogènes atypiques. *Ann. Biol. T.V.F.* 11-12. pp. 514-563.
- GALANGAU, V. (1969). Tesis Doctoral.
- KAYE, J.S. (1958). Changes in the fine structure of mitochondria during spermatogenesis. *J. Morphology*. V. 102, pp. 347-369.
- POLLISTER, A. y POLLISTER, P. (1943). The relation between centriole and centrosome in atypical spermatogenesis of Viviparid snails. *Ann. of the New York Acad. of Sciences*. V. XLV 1, 1-48.
- REINKE, E.E. (1912). A preliminary account of the development of the apyrene spermatozoa in Strombus and of the nurse cells in Littorina. *Biological Bulletin*. V. XXII, nº 6, 319-327.
- REINKE, E.E. (1914). The development of the apyrene spermatozoa of Strombus bituberculatus. *Carnegie Inst. Public.* 183, 195-239.
- SCHITZ, V. (1920). Sur la spermatogenese chez Murex trunculus L. Aporrhais pes pelicani, L. Fusus sp, et Nassa reticulata L. *Arch. Zool. Exp. Gen.* T.59, 477-508.
- SCHITZ, V. (1920). Sur la spermatogenese chez Ceritium vulgatum Brug, Turritella triplicata, Broschi (Mediterranea Monterosata) et Bittium reticulatum Da Costa. *Arch. Zool. Exp. Gen.* T.58, 489-520.
- STEPHAN, M.P. (1903 a). Le development des spermies apyrenes de Murex brandaris. *C.R.Soc.Biol. Paris*. V.55, 810-811.
- TUZET, O. y GALANGAU, V. (1967). Les chromosomes meiotiques des Mollusques: Columbella rustica, Murex trunculus et Agriolimax agrestis. *C.R.Acad.Sci.Paris* 264, Serie D. 2913-2915.
- WALKER, M.H. (1969). Some unusual features of the sperm of Nucella lapillus L. *Comparative spermatology*. *Accademia Nazionale Lincei*. Reprint from *Quaderno* 137. 883-896.
- WALKER, M.H. (1971). Studies on the arrangement of nucleoprotein in elongate sperm heads. *Chromosoma*, 34, 340-354.
- WALKER, M., y Mac GREGOR, H. (1974). Chromosomes in elongate sperm heads. Reprinted from *Chromosomas today*. V.5, Proceedings of the Leiden Chromosome conference. Published 1976, by John Wiley and sons New York. Israel Universities press. Jerusalem.
- YASUZUMI, G. y TANAKA, H. (1958). Spermatogenesis in animals as revealed by electron microscopy. VI. Researches on the spermatozoon dimorphism in a pond snail Cipangopaludina malleata. *J. Biophys. Biochem. Cytol.* V. 4, nº 5, 621-637.
- YASUZUMI, G., TANAKA, H., TEZUKA, O. y NAKANO, S. (1959). The ultrastructure of organules appearing in spermatids and nutritive cells of Cipangopaludina malleata. *Z. Zellforsch.* 50, 632-643.

YASUZUMI, G., ISHIDA, H., NAKANO, S. y YAMAMOTO, H. (1960). Spermatogense des animaux revele par le microscope electronique. J. Ult. Res. 3, 484-494.

YASUZUMI, G., NAKANO, S. y MATUZALI, W. (1962). Elektronenmikroskopische unkrsuchungen über die spermatogenese. XI. Über die spermiogenese der atypischen spermatiden von Melania libertira Gould. Z. Zellforsch. 157, 4, 495-511.

YASUZUMI, G., FUKI, H., YOSHIDA, M., y MATSUZAKI, W. (1966). Electron microscope studies on atypical spermatids of Cipangopaludina malleata Reeve. Sixth International Congress for electron microscopy. Kyoto.

YASUZUMI, G., LEE, K.J., FUKI, H., y YOSHIDA, M. (1967). Spermatogenesis in animals as revealed by electron microscopy. Z. Zellforsch. 80 353-369.

YASUZUMI, G. (1974). Electron microscope studies on spermiogenesis in various animal species. Int. Rev. Cytol. 37, 53-119.

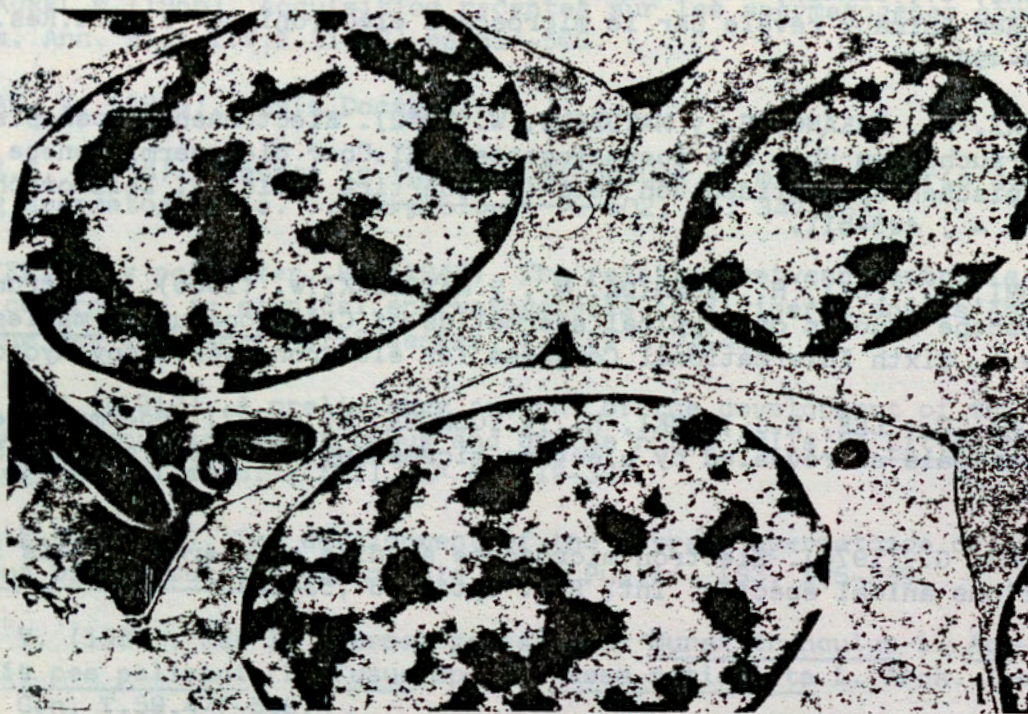


Fig. 1: Gonias mostrando la cromatina dispuesta en masas electro-densas, con acúmulos de la misma en la periferia y un puente intercelular. (flecha). 15.675 X.



Fig. 2: Detalle de un complejo sinaptonémico de un espermatocito de 1er orden. Se observan los típicos elementos laterales y el central (flecha). 73.288 X.

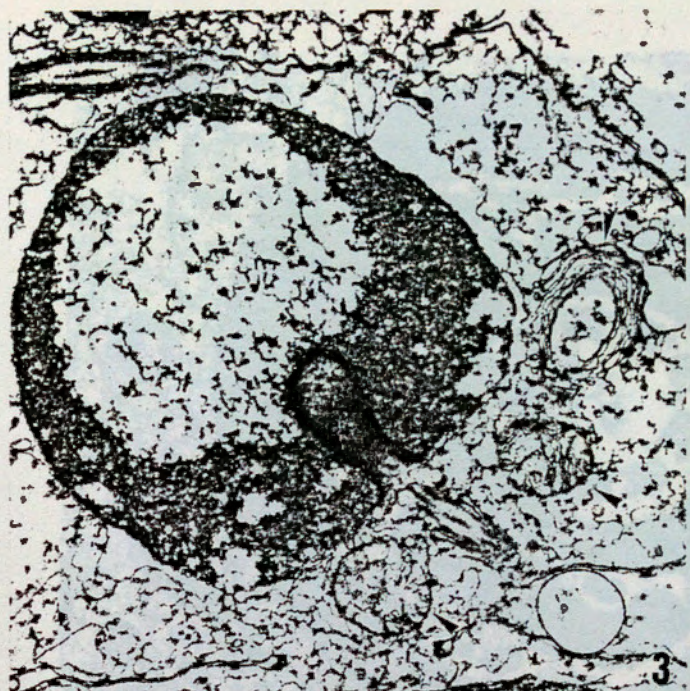


Fig.3:Espermátida FaseII:Obsérvese la cromatina dispuesta perinuclearmente, así como la invaginación sufrida donde hay mayor acúmulo de la misma coincidiendo con la región golgiana y mitocondrial(flechas). 38400 X.



Fig.5:Etapa final de la FASE III, iniciándose el alargamiento nuclear. 20400 X.

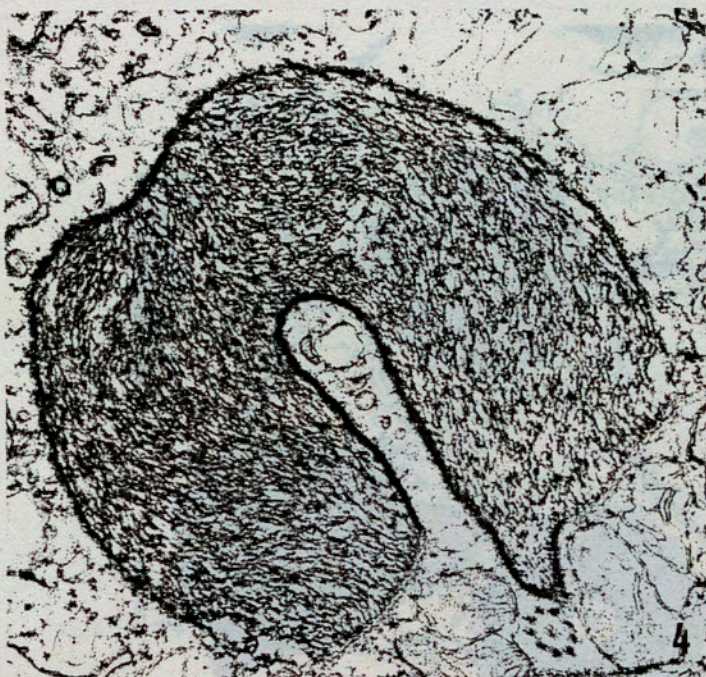


Fig.4:Fase III de la espermiogénesis. La cromatina adquiere disposición laminar. 26250 X.



Fig.6:Corte transversal de una espermátida en la Fase IV: obsérvese el inicio de condensación cromatínica (flechas) así como la disposición helicoidal de la misma. 35.750 X.

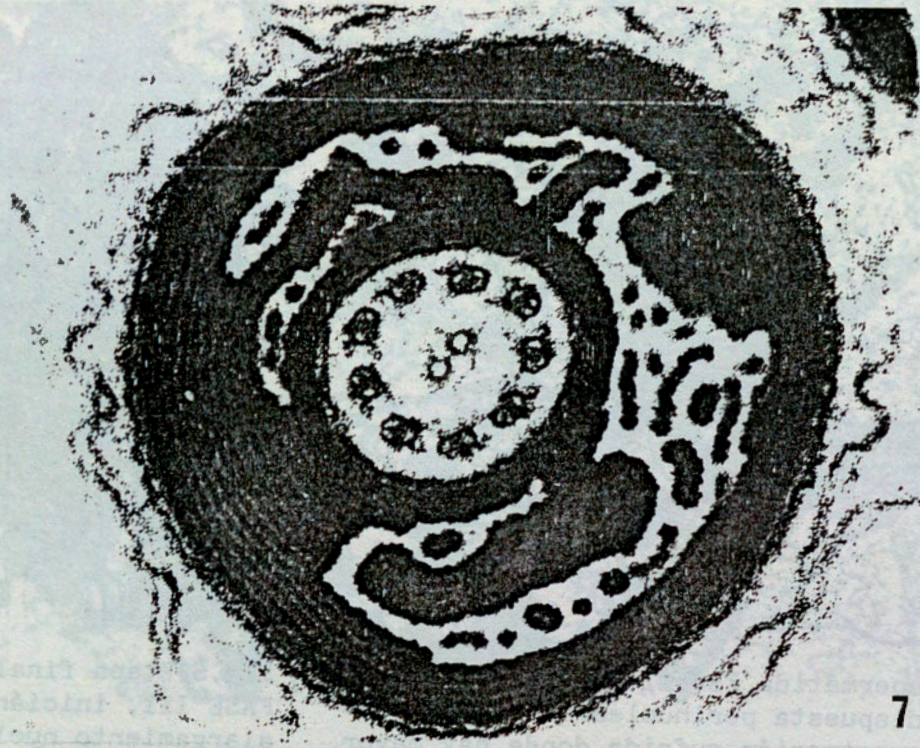


Fig.7: Fase V de la espermiogénesis apreciándose el incremento de condensación cromatínica, con disposición en láminas concéntricas. 149.400 X.



Fig.8: Espermatozoides cortados transversalmente. Puede apreciarse la total condensación de la cromatina, así como la presencia de microtúbulos. (flechas). 58500 X.

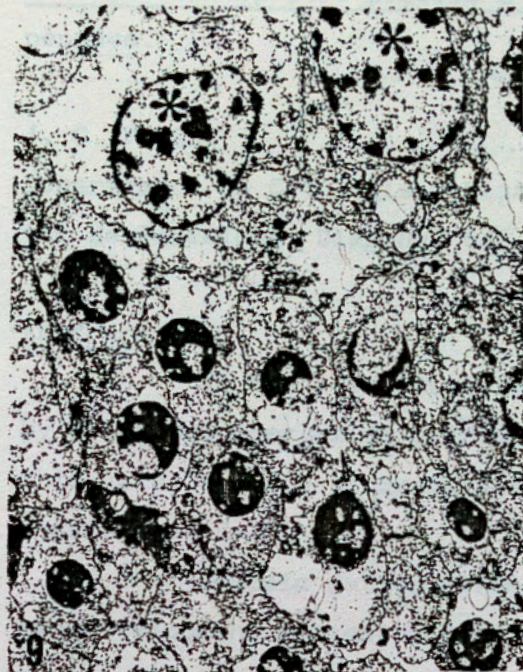


Fig.9: Aspecto general del inicio de la espermatogénesis atípica, con la presencia de espermatoblastos (asterisco) e inicio de vacuolización nuclear. 3.500 X.

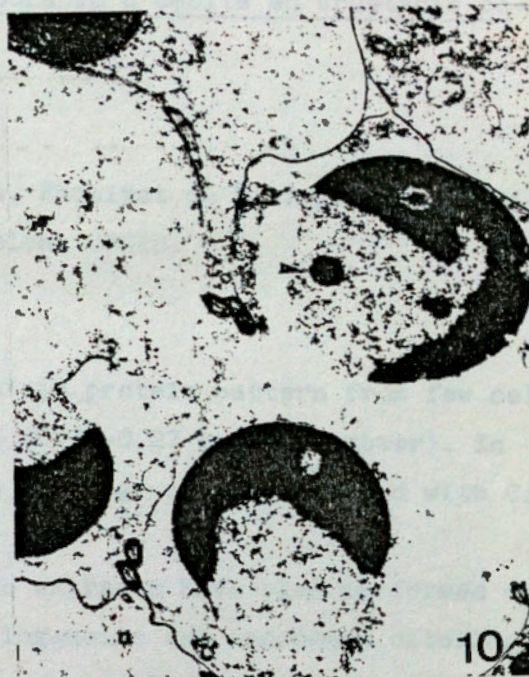


Fig.10: Cariomeritos presentando un gránulo redondeado de cromatina.(flecha) 11.900 X.

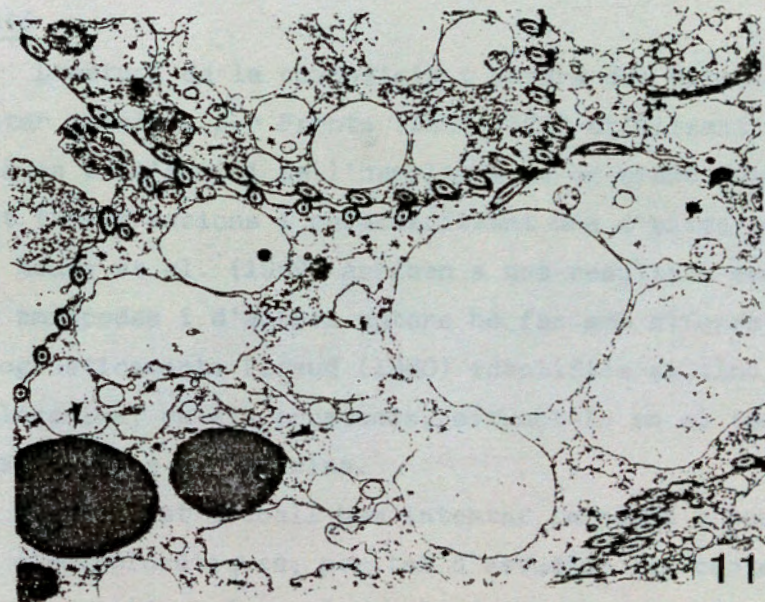


Fig. 11: Fases finales de la espermatogénesis apirrena donde puede apreciarse la presencia de gránulos densos.(flechas) 11.600 X.



Fig. 9. Aspecto general del núcleo de un gránulo redondeado de cromatina en la espermatogénesis atípica, con la presencia de espesamientos (flechas) en las fibras de cromatina y en las fibras de nucleosoma. X 3.500.



Fig. 10. Aspecto general del núcleo de un gránulo redondeado de cromatina en la espermatogénesis atípica, con la presencia de espesamientos (flechas) en las fibras de cromatina y en las fibras de nucleosoma. X 3.500.