

## **Un modelo descriptivo del sistema reproductor hembra del coipo (*Myocastor coypus*) I: el ovario** (A descriptive model of the female reproductive system of coypu (*Myocastor coypus*) I: the ovary)

**Felipe, A. E. y Masson, P.G.** Area de Ciencias Morfológicas, Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires, 7000 Tandil, R. Argentina; [aefelipe@vet.unicen.edu.ar](mailto:aefelipe@vet.unicen.edu.ar)

### **Resumen**

El coipo (*Myocastor coypus*) es un roedor de amplia utilización como especie peletera a escala mundial. Los ambientes naturales ocupados por el coipo son los acuático-continentales, si bien la especie ha demostrado gran adaptabilidad a diferentes ambientes y regiones geográficas. A partir de su liberación accidental de granjas de cría, se localizan poblaciones naturalizadas en Inglaterra, EEUU, países del Este europeo, Kenia e Israel. El objetivo de este trabajo fue caracterizar la anatomía e histología del ovario del coipo en la madurez sexual. Los órganos se procesaron con técnicas de rutina, se cortaron en forma seriada cada 5  $\mu\text{m}$  y se colorearon con hematoxilina de Harris y eosina, tricrómica de Masson, tricrómica de van Gieson, impregnación argéntica, orceína y ácido peryódico-reactivo de Schiff. Los ovarios se ubicaron en proximidad del polo caudal del riñón, presentaron forma ovoidal y color cremoso blanquecino y estuvieron sostenidos por el mesovario, insertado a lo largo de su diámetro mayor. Las fimbrias oviductales rodearon parcialmente al ovario. El tamaño medio de los ovarios fue de  $0.81 \pm 0.16 \times 0.40 \pm 0.06 \times 0.42 \pm 0.07$  cm. En la mayoría de las hembras la superficie ovárica fue lisa, pero en algunos animales se observó un aspecto superficial ligeramente lobulado. El epitelio de revestimiento fue una capa simple de células planas o cúbicas con núcleos ovales o redondos y citoplasma acidófilo. Las células superficiales variaron en altura desde 6 a 10  $\mu\text{m}$ , siendo su altura media de  $7.96 \pm 1.34 \mu\text{m}$ . Todos los elementos del ovario se encontraron en una malla de tejido conectivo con abundantes células estromáticas. El aspecto general de estas células fue fusiforme con núcleos ovales o planos. La túnica albugínea (de  $36.59 \pm 4.99 \mu\text{m}$  de ancho), bien desarrollada, presentó dos capas. La externa constituida por fibras conectivas, orientadas en forma perpendicular a la superficie; la capa interna conformada por tejido conectivo en disposición plexiforme, en el cual las fibras se orientaron en todas direcciones. Se observaron también fibras elásticas y argentófilas. En los ejemplares estudiados fue posible identificar todos los tipos foliculares y determinar la presencia de distintos grados de atresia correspondientes a folículos en diferentes etapas de desarrollo. Los folículos en crecimiento (secundarios) atrésicos se caracterizaron por el engrosamiento de la zona pelúcida, la vacuolización citoplasmática de células foliculares, picnosis, vacuolización de la teca interna y tejido conectivo de sustitución. Con respecto a las estructuras consideradas como cuerpos lúteos, pudieron establecerse y caracterizarse tres grados de desarrollo de los mismos (inicial, medio y maduro) así como determinarse diferentes estadios de regresión o atresia. Todos los ovarios del coipo contuvieron cuerpos lúteos accesorios. Los mismos se diferenciaron de los verdaderos por su menor tamaño y la persistencia de un remanente ovocitario con una zona pelúcida degenerada. El diámetro medio de

estas estructuras fue de  $273.44 \pm 78.22 \mu\text{m}$ . Las observaciones presentadas en este trabajo indican que el ovario de coipos sexualmente maduros es semejante al de otros mamíferos como la chinchilla (*Chinchilla laniger*), el cobayo (*Cavia* sp.), la casiragua (*Proechimys guairae*), el carpincho (*Hydrochoerus hydrochaeris*), la mara (*Dolichotis patagonum*), el aguti (*Dasyprocta aguti*), el puercoespín africano austral (*Hystrix africae australis*) y el puercoespín africano común (*Atherurus africanus*).

**Palabras claves:** *Myocastor coypus*, coipo, ovario, histología, anatomía.

### Abstract

In the present investigation mature females of coypu (*Myocastor coypus*) were used to determine the anatomic and histomorphologic features of the ovaries. As in all mammals, the ovary was suspended from the dorsal wall of the peritoneal cavity by the mesovarium. In the studied animals, the mesovarium did not form a bursa. The ovary of the coypu is similar to the ovary of other adult hystricomorph rodents: it is generally ovoid and positioned near the posterior pole of the kidney. The fimbria is prominent and partially invest the ovary. In most ovaries observed, the ovarian surface was smooth but in several of them it was possible to observe a surface so lobulated as in the myomorph rodents. The ovary of the sexually mature coypu was composed of follicles at different development stages, corpus luteum, accessory corpus luteum, interstitial tissue, connective tissue, and a very well developed vascular system. The interstitial tissue in the coypu was sparse. The hypertrophied interstitial gland cells form discrete masses of various sizes, which are distributed in the stroma. Atretic follicles frequently occurred as accessory corpora lutea. We noticed in the studied ovaries that luteinization of the granulosa and/or thecal cells was a frequent phenomenon in the secondary atretic follicles. No immature extraovarian tubules were observed. In several aspects, this study confirms the observations made by other authors, including the abundant interstitial tissue, the follicles at different stages of development, sparsed in the cortex, the distribution of the connective tissue around the follicles, and the abundance of corpora lutea.

**Key words:** *Myocastor coypus*, coypu, ovary, histology, anatomy.

### INTRODUCCIÓN

El coipo (*Myocastor coypus*) es un roedor neotropical del Suborden *Hystriomorpha*. Este suborden abarca a los puerco-espines del Viejo Mundo (*Hystricidae*), las ratas de los bambúes (*Thyomyidae*) y las ratas topos (*Bathyergidae*) de África, y los cuises, vizcachas, tuco-tucos, chinchillas y hutías, entre otros, de Sudamérica y el Caribe.

El coipo es criado en condiciones zootécnicas con finalidades económicas y primordialmente para la producción de pieles finas desde el siglo pasado en la Argentina (Godoy, 1975) y desde las primeras décadas de este siglo en el ámbito internacional (García Mata, 1985). Junto con el visón y el zorro, constituye una de las especies más importantes de la Argentina en lo referente a producción y

exportación de pieles, representando un 48,5% del total. Además de la explotación como especie peletera, se utiliza también su carne para consumo (carne fresca, paté y escabeche de nutria) (Faverin y cols., 1997).

Los estudios sobre aspectos reproductivos de las hembras del coipo han sido desarrollados tanto en animales provenientes de criaderos (Newson, 1966; Bura, 1992; Iudica y Alberio, 1995) como de poblaciones silvestres (Willner y cols., 1979). La continuación de esas investigaciones requiere de datos histomorfológicos detallados de los órganos componentes del aparato reproductor hembra. En este trabajo se realiza la caracterización anatómica e histológica del ovario del coipo, presentándose una revisión de estudios previos (Felipe y cols., 1999 y 2000) y nueva información.

## **MARCO TEÓRICO**

Una de las funciones del ovario es la gametogénesis. Esta, en sus aspectos morfológicos, incluye dos procesos: la ovogénesis y la foliculogénesis. Ambos comienzan durante la vida fetal y se prolongan hasta la senectud (Rivera, 1993). La foliculogénesis, definida como la formación de folículos maduros (graafianos) a partir de los folículos primordiales (Spicer y Echterkamp, 1986), presenta etapas sucesivas en las cuales los folículos primordiales se convierten en preantrales (primarios o secundarios) y antrales, siguiendo luego la atresia o la ovulación (Ireland y Roche, 1983). Se sabe que un escaso porcentaje de los folículos antrales alcanzará la fase preovulatoria, mientras que el resto sufrirá un proceso de regresión y atresia. Este proceso puede verificarse en cualquier estadio de desarrollo (Ryan, 1981; Greenwald y Terranova, 1988). Si ocurre la ovulación, las paredes foliculares se colapsan y la cavidad antral puede o no llenarse de sangre. Las células de la granulosa y de la teca interna presentan una serie de cambios que conducen a la formación de un cuerpo lúteo. El proceso por el cual la granulosa y las células tecales se convierten en células luteínicas se denomina luteinización. La hipertrofia y la hiperplasia son factores necesarios en ese proceso. El destino del cuerpo lúteo depende de la presencia o no de fecundación e implantación. Si no ocurre la fecundación, el cuerpo lúteo cíclico entra en regresión, dando lugar a un cuerpo albicans. Si hay fertilización el cuerpo lúteo pasa a ser considerado como "verdadero" manteniéndose activo una cantidad de tiempo variable durante la gestación.

Durante el proceso de atresia en folículos anovulatorios, las células de la teca interna pueden sufrir hipertrofia y cambios parecidos a los de las células luteínicas. En este estadio, el folículo atrésico puede convertirse en una glándula temporal o un "folículo luteinizado no roto" (di Zerega y Hodgen, 1981; Driancourt y Cahill, 1984). Este tipo de estructuras puede dar lugar al tejido intersticial ovárico, que consiste en células especializadas con apariencia secretoria dentro del estroma de la gónada y ha sido descrito para varias especies de mamíferos (Brambell, 1956).

Los componentes ováricos, en especial los comprendidos en el desarrollo folicular, requieren de la utilización de una terminología común para su descripción. Una nomenclatura estandarizada facilita la comparación de resultados referidos al desarrollo del ovario y al crecimiento folicular bajo condiciones normales o

experimentales. Existen varias clasificaciones de los folículos que utilizan denominaciones diversas para los tipos foliculares mediante la aplicación de diferentes criterios (Peters y Borum, 1961; Nicosia y cols., 1975; Spicer y Echterkamp, 1986; Greenwald y Terranova, 1988). En 1992 el International Committee on Veterinary Histological Nomenclature acordó la clasificación de los folículos como primordiales, primarios, secundarios, terciarios y preovulatorios (Nomina Histologica Veterinaria, 1994). Series tipológicas estandarizadas fueron desarrolladas para ratones de laboratorio, comprendiendo todas las etapas de la vida reproductiva (Pedersen y Peters, 1968; Teilmann, 2005), para ovinos (Lundy y cols., 1999), marsupiales y para el ovario humano (Peters y McNatty, 1980; Bukovsky y cols., 2004). Las dos últimas se basaron tanto en las denominaciones como en los criterios preestablecidos por el trabajo de Pedersen y Peters (1968).

## OBJETIVOS DEL TRABAJO

Este trabajo se orienta a presentar un modelo descriptivo del ovario del coipo en la madurez sexual. Dicho modelo involucra aspectos anatómicos, la histología general del órgano y la histoarquitectura de los diferentes tipos foliculares, cuerpos lúteos y estructuras en atresia.

## MATERIALES Y METODOS

### Animales

Se emplearon 34 hembras vírgenes y sexualmente maduras de *Myocastor coypus*, provenientes de criaderos con sistema a corral y destinadas a zafra. Su edad fue de  $8 \pm 1.3$  meses y su peso de  $4.61 \pm 0.14$  kg. Mediante muestreo colpocitológico se determinó la etapa del ciclo estral en la que se encontraban a fin de que las muestras utilizadas para este estudio representaran a animales en diferentes momentos del mismo.

### Obtención y procesamiento de muestras

Los ovarios se fijaron en líquido de Bouin (Martoja y Martoja-Pierson, 1970), y se procesaron con técnica de rutina hasta su inclusión en parafina (Histoplast). Se efectuaron cortes seriados de 5  $\mu$ m.

### Técnicas histológicas:

Las técnicas de coloración aplicadas a los cortes y el objetivo por el cual se las utilizó se presentan en la Tabla 1.

### Criterios de análisis de la histoarquitectura general del ovario

Se analizaron los componentes ováricos generales: epitelio de revestimiento, corteza y médula. Se puso especial atención al grado de desarrollo folicular (Yenikoye y cols., 1989; Clement, 1992) para clasificar a los folículos y sus derivados. Esta clasificación fue realizada sobre la base de las denominaciones clásicas: folículos primordiales, folículos primarios, folículos en crecimiento o secundarios, vesiculares o terciarios,

preovulatorios, maduros o graafianos, atrésicos, cuerpos lúteos verdaderos y accesorios, y cuerpos albicans (Nomina Histologica Veterinaria, 1994).

**Tabla 1: Técnicas de tinción aplicadas a ovarios de *Myocastor coypus*.**

Técnica de tinción	Finalidad
Hematoxilina de Harris y eosina (1)	Análisis de histoarquitectura general
Tricrómica de Masson (2)	Análisis de histoarquitectura y diferenciación de fibras colágenas.
Tricrómica de van Gieson (2)	Identificación de fibras colágenas
Impregnación argéntica (3)	Identificación de fibras reticulares
Orceína (1)	Identificación de fibras elásticas
ácido peryódico-reactivo de Schiff (1)	Positividad del líquido folicular para identificar vacuolas, localización de membrana basal folicular y zona pelúcida.

(1) Prophet y cols., 1995; (2) Lynch y cols., 1980; (3) Martoja y Martoja-Pierson, 1970.

### **Características cuali y cuantitativas para la clasificación de los folículos:**

Se consideraron como características definitorias de los tipos foliculares, las aplicadas por Pedersen y Peters (1968) en su trabajo original, a saber: tamaño del ovocito en folículos en distintos estadios de desarrollo (ovocitos pequeños, en crecimiento y grandes), tamaño del folículo definido por el número de células constituyentes de la envoltura folicular (folículos pequeños, medianos y grandes) y la morfología del folículo (número de capas de células foliculares, presencia de vacuolas, presencia de la cavidad antral y del cúmulus oophorus). Para los ovocitos se determinó el tamaño medio del núcleo (Rodríguez y cols., 1987). Como características complementarias para el análisis tipológico se consideraron: la forma y tamaño de las células foliculares, el tamaño folicular como media de dos diámetros, la presencia y el grosor de la zona pelúcida, tamaño de la cavidad antral y la presencia y diferenciación de las tecas interna y externa.

En el caso de los folículos de hasta cuatro capas de células foliculares, el número medio de éstas se estimó por el conteo del total de las mismas en la sección mayor de cada folículo conteniendo el núcleo del ovocito. Para folículos con más de cuatro capas de células foliculares el conteo se efectivizó en la sección que contuviera al mayor diámetro del antro folicular, utilizándose para ello una cuadrícula de tamaño predeterminado aplicando la técnica descripta por Yenikoye y cols. (1989).

### **Elaboración de la serie tipológica:**

Para lograr una serie tipológica folicular que, además de concordar con los hallazgos empíricos fuera asimilable a la de Pedersen y Peters (1968), se realizaron la combinación de los criterios mencionados a partir de la observación de los cortes seriados de un mismo y diferentes ovarios. Inicialmente se efectuó el análisis de 306 cortes seriados de 4 ovarios de animales en diferentes etapas del ciclo estral para establecer una serie tipológica provisional. La misma fue contrastada, complementada y modificada con el análisis seriado de los demás ovarios.



## Estructuras en atresia o luteinización

Para la identificación, caracterización y clasificación de las estructuras foliculares en atresia y luteinización, así como para los cuerpos lúteos, se utilizaron criterios aplicados en estudios similares en otras especies, principalmente de roedores de laboratorio e histriomorfos (Guraya, 1968 y 1978; Seth y Prasad, 1969; Breed, 1969; Breed y Clarke, 1970; Harman y Talbert, 1970; Peluso y cols., 1977; Clement, 1992). A partir del análisis de una serie de cortes ováricos de diferentes animales, se determinaron las principales categorías foliculares en atresia y/o luteinización, y los grados de desarrollo o atresia en cuerpos lúteos. El análisis simultáneo de secciones seriadas (Guraya, 1968) permitió seguir el proceso de atresia en los folículos mayores. Con este modelo general provisorio se analizaron los demás cortes seriados para corroborar, modificar o enriquecer los resultados iniciales. La atresia se reconoció en folículos primordiales y primarios por alteración del ovocito; en folículos en crecimiento con más de 2 capas de células foliculares a multilaminares sin vacuolas de líquido folicular, por la alteración del ovocito más la presencia de núcleos picnóticos en la granulosa y/o la disolución de algunas de estas células; y en folículos preantrales y antrales por los criterios anteriores más la presencia de células granulosas con núcleo picnótico flotando en la cavidad antral (Peters y McNatty, 1980; Clement, 1992).

## Anatomía del ovario del coipo

Los ovarios del coipo están ubicados en proximidad del polo caudal del riñón, presentan forma ovoidal y color cremoso blanquecino. Están sostenidos por el mesovario, que se inserta a lo largo de su diámetro mayor. Las fimbrias oviductales rodean parcialmente al ovario. Los vasos sanguíneos ingresan por el hilio, localizado en la superficie media del órgano. Es notorio el acúmulo de grasa en el mesovario. Los parámetros morfométricos del ovario de indican en la Tabla 2.

**Tabla 2: Parámetros anatómicos de los ovarios de *Myocastor coypus*.**

Parámetros	Diámetros (mm)						Peso medio (g)
	cefalocaudal		lateromedial		ventrodorsal		
	derecho	izquierdo	derecho	izquierdo	derecho	izquierdo	
ovario	0.81	0.84	0.40	0.40	0.42	0.41	0.11
	±0.16	±0.16	±0.06	±0.05	±0.06	±0.05	±0,03

En la mayoría de las hembras la superficie ovárica es lisa, pero en algunos animales se observa un aspecto superficial ligeramente lobulado.

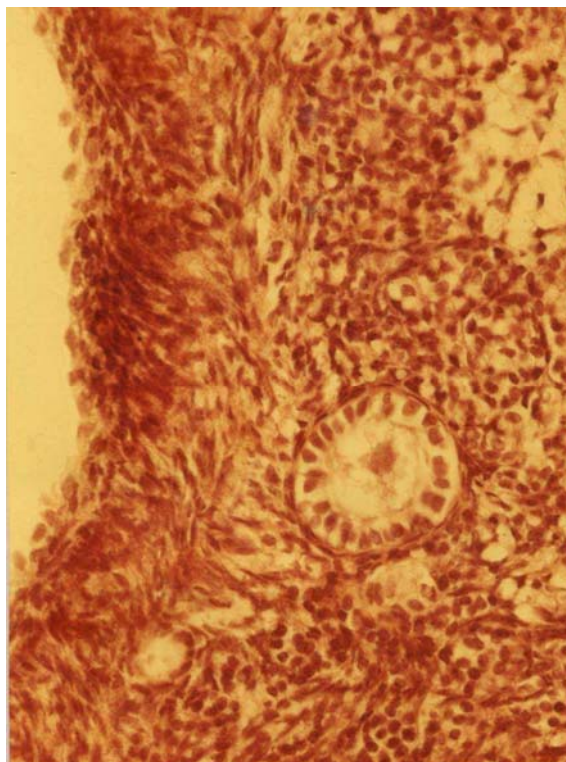
## Histoarquitectura del ovario

El ovario está cubierto por un epitelio de revestimiento. Topográficamente muestra dos zonas claramente diferenciadas: una externa, o corteza, y una interna, o médula.

### Epitelio de revestimiento

El epitelio de revestimiento es una capa simple de células planas o cúbicas con núcleos ovales o redondos y citoplasma acidófilo. Las células superficiales varían en altura desde 6 a 10  $\mu\text{m}$ , siendo su altura media de  $7.96 \pm 1.34\mu\text{m}$ , y sus núcleos varían de 4 a 6  $\mu\text{m}$  de diámetro.

Figura 1: Túnica albugínea ovárica y folículo primario (con una capa periférica de células foliculares).



### Estroma ovárico

Todos los elementos del ovario se encuentran en una malla de tejido conectivo con abundantes células estromáticas. El aspecto general de las células es fusiforme con núcleos ovales o planos. La túnica albugínea (de  $36.59 \pm 4.99 \mu\text{m}$  de ancho), está bien desarrollada, presentando dos capas (Figuras 1 y 2). La capa externa está constituida por fibras conectivas, orientadas en forma perpendicular a la superficie; la capa interna está conformada por tejido conectivo en disposición plexiforme, en el cual las fibras se orientan en todas direcciones. Se observan también fibras elásticas y argentófilas.

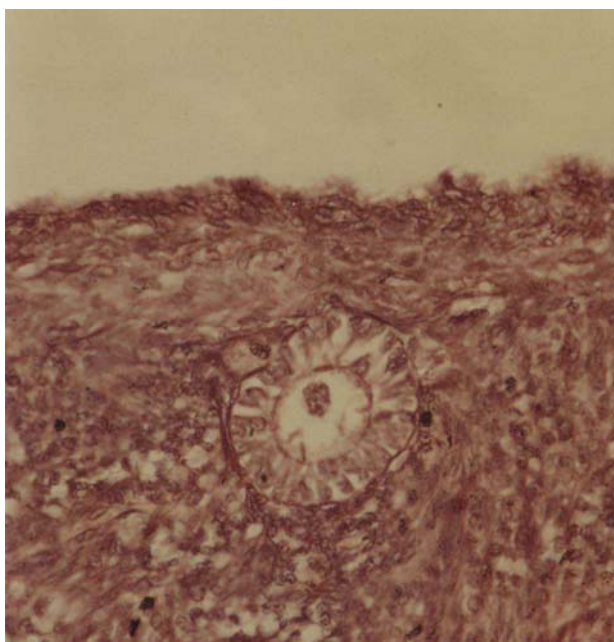


Figura 2: Túnica albugínea ovárica y folículo secundario con comienzos de la diferenciación de dos capas celulares.



En el tejido conectivo interfolicular, las células son fusiformes con escaso citoplasma y núcleo oval. Las células están inmersas en un retículo de fibras colágenas y argénticas (Figura 3). Entre el tejido conectivo interfolicular se observan bandas de músculo liso, rodeando los folículos. En el centro del órgano, la médula ovárica presenta una abundante vascularización. Las fibras colágenas prevalecen en este sector, agrupadas en bandas gruesas y enrolladas, con escasas células. Comparativamente, el estroma cortical tiene aspecto más celular que el medular.

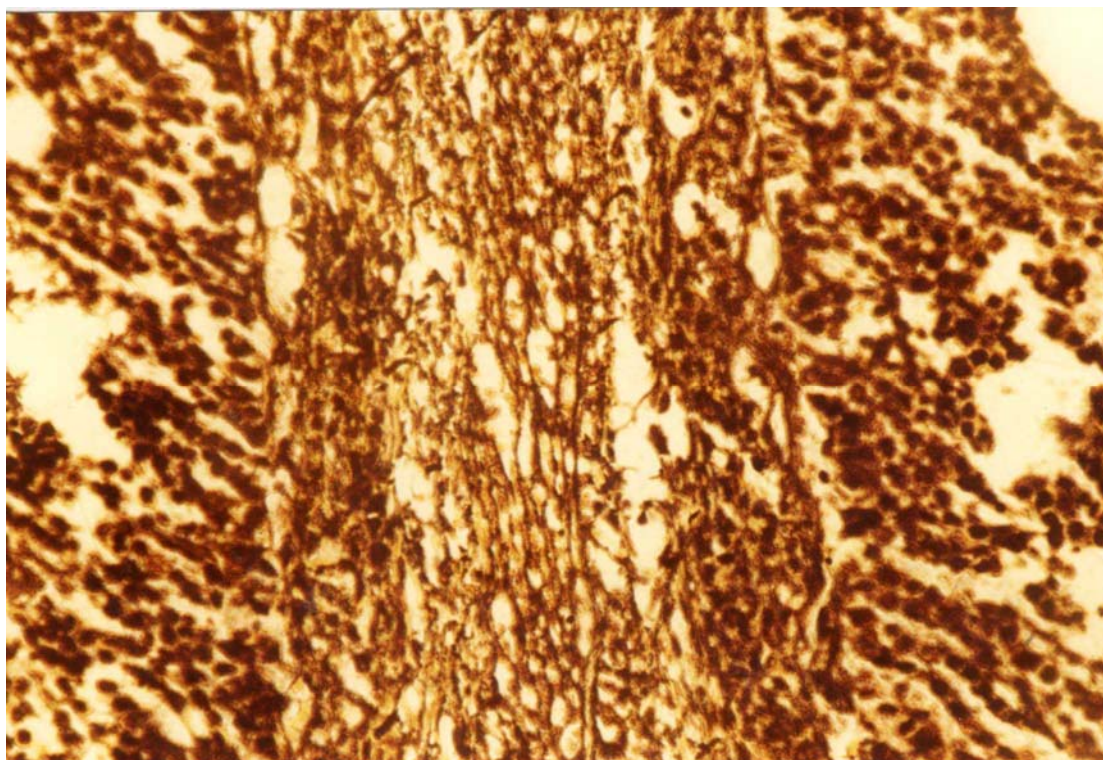


Figura 3: Impregnación argéntica del espacio comprendido entre dos folículos.

### Caracterización morfológica de los folículos

Los parámetros morfométricos estimados para las estructuras foliculares se muestran en la Tabla 3 y un resumen de sus características histoquímicas, en la Tabla 4.

**Tabla 3: Parámetros morfométricos de los tipos foliculares del ovario de *Myocastor coypus*. Los rangos se muestran entre paréntesis.**

Tipo folicular (1)	Nro. De capas de células granulosas	Diámetro folicular medio (µm)	Diámetro medio del ovocito (µm)	Diámetro medio del núcleo del ovocito (µm)	Diámetro medio de las células foliculares (µm)
Folículos primordiales	1	35.75 ±3.87 (26-45)	28.87 ±3.44 (24-38)	12.27± 1.77 (9-17)	4.15 ±0.84 (4-7)
Folículos primarios	1	56.80± 15.75 (38-100)	41.13 ±9.53 (25-54)	16.77 ±2.45 (10-25)	9.93± 2.68 ( 7-12)
Folículos secundarios	2	93.43 ±27.30 (68-100)	55.08 ±11.00 (40-65)	18.13 ±4.30 (11-25)	9.96 ±2.04 (10-14)



sin vacuolas	3	114.28±23.30 (100-211)	60.44 ±8.67 (74-88)	23.27± 4.67 (21-30)	10.25 ±2.33 (10-15)
	4 - 7	179.90±31.58 (150-250)	74.53 ±10.67 (66-70)	27.10 ±4.68 (24-33)	10.37 ±2.46 (10-15)
Folículos secundarios con vacuolas	8	343.73±170.9 (200-620)	80.70 ±7.68 (73-95)	27.82 ±2.85 (23-32)	10.36 ±2.59 (11-15)
Folículos terciarios o vesiculares	11	750 ±53.45 (700-800)	81.80± 3.18 (74-95)	27.66 ±3.26 (23-33)	10.35 ±2.70 (11-15)
Folículos maduros o graafianos	5 - 10	1225± 128.17 (1050-1450)	81.86 ±3.06 (80-95)	28 ±3.07 (25-33)	10.36± 3.00 (11-15)

(1) designados de acuerdo con la Nomina Histologica Veterinaria (1994).

**Tabla 4: Características de la distribución de fibras reticulares, elásticas, material PAS positivo y glucógeno en los diferentes tipos foliculares en *Myocastor coypus*.**

Estructura	Fibras reticulares	Fibras elásticas	Material PAS positivo	Glucógeno
Folículos primordiales	No observado	No observado	No observado	No observado
Folículos primarios	No observado	No observado	No observado	No observado
Folículos secundarios	En la periferia del folículo.	Localizadas en la periferia de los folículos, principalmente en la teca externa.	En el tejido conectivo de las tecas, en vacuoles de Call-Exner, en la zona pelúcida y en la membrana basal de la granulosa.	En pocas células granulosas, abundante en las células del cumulus, en el ovocito.
Folículos terciarios o vesiculares	Abundante en las tecas.	Localizadas en la periferia de los folículos, principalmente en la teca externa.	En la membrana basal de la granulosa, en la zona pelúcida, en el líquido folicular y en el tejido intercelular de las tecas.	Abundante en las células del cumulus y en el ovocito.
Folículos maduros o graafianos	Abundante en las tecas.	Abundante en las tecas.	En el ovocito, en la zona pelúcida, en la membrana basal de la granulosa y en en el tejido conectivo de las tecas.	Abundante en el ovocito. Escaso en las granulosas.

### Folículos primordiales

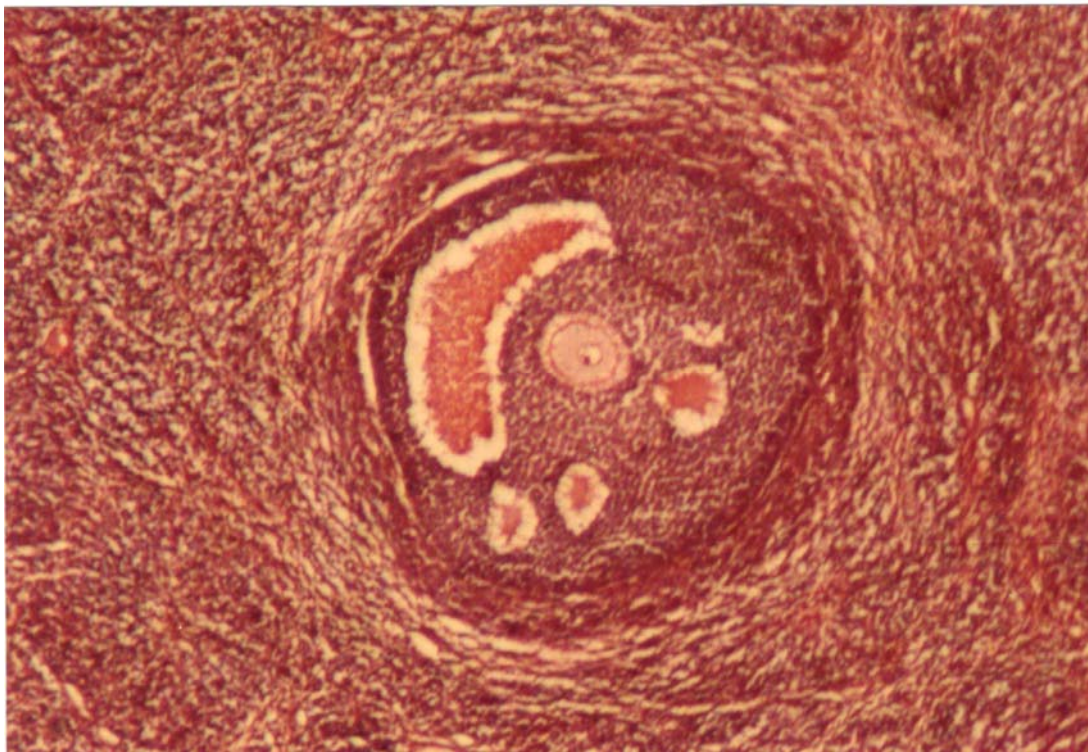
Los folículos primordiales se observan dispersos o en pequeños grupos debajo de la albugínea. El núcleo del ovocito es esférico y ubicado en el centro de la célula. Las células foliculares que rodean al ovocito son de tipo escamoso, con núcleos ligeramente ovales. Las células foliculares periféricas varían en número de 4 a 14, con una media de  $9.66 \pm 2.83$ .

### Folículos primarios

Los folículos primarios se localizan dispersos en proximidad de la albugínea (Figura 1) y presentan una capa de células foliculares cúbicas o cilíndricas, con núcleos ovales. Esta monocapa está conformada por 14 a 41 células (con una media de  $22.52 \pm 7.8$ ), cuya altura varía de 6 a 15  $\mu\text{m}$ .

### Folículos secundarios

Los folículos secundarios, o en crecimiento, muestran distintos estadios de desarrollo, caracterizados por un incremento en el número de capas de células foliculares. Para la caracterización histológica se establecieron dos tipos de folículos secundarios: sin y con vacuolas de Call-Exner (Tabla 3). El primer tipo corresponde a folículos con 2 a 7 capas concéntricas de células foliculares y un diámetro que varía entre 57 y 265  $\mu\text{m}$ . Otras características de este grupo de folículos se presentan en la Tabla 2, en la cual se los ha subdividido según el número de capas de células. Los folículos secundarios con vacuolas presentan de 8 a 14 capas concéntricas de células foliculares (Figura 4).



*Figura 4: Folículo secundario con vacuolas.*

Las células foliculares (o granulosa) presentaron, en ambos grupos de folículos, forma poligonal y núcleos redondeados, excepto la capa más periférica, la cual mostró células cilíndricas y núcleos ovoidales. El grosor de la zona pelúcida de los folículos secundarios fue de 2 a 5  $\mu\text{m}$  (con una media de  $2.89 \pm 1\mu\text{m}$ ). Las tecas están poco diferenciadas en folículos con 2 capas de células granulosa. En la Tabla 5 se presentan las características de la teca interna según el grado de desarrollo de los

folículos secundarios. En todos los casos, la teca externa fue difícil de diferenciar y medir debido a su continuidad con el tejido estromático circundante.

**Tabla 5: Características de la teca interna.**

Folículo secundario	Número de capas granulosas	Teca interna	
		Capas de células	Grosor medio ( $\mu\text{m}$ )
Sin vacuolas	2	1	$7.8 \pm 1.89$
	3	1 a 2	$12.2 \pm 2.28$
	4-7	3 a 5	$15.64 \pm 4.9$
Con vacuolas	8 o más	5 a 7	$38.11 \pm 13.63$

### Folículos terciarios

Los folículos terciarios son grandes estructuras con una bien desarrollada cavidad folicular, cuyo contenido muestra reacción PAS positiva (Tabla 4). La cavidad antral comienza a formarse en folículos con diámetros superiores a  $567 \pm 125.79 \mu\text{m}$  (Tabla 3).

En este grupo folicular, el ovocito se localiza en el cumulus oophorus. Las células de éste que se ubican adosadas a la zona pelúcida muestran forma cilíndrica y proyecciones citoplasmáticas que las conectan con el ovocito. El tamaño de dichas células es de  $9.53 \pm 1.18 \mu\text{m}$ . La pared folicular está constituida por 11 capas de células granulosas con forma poliédrica y núcleos redondeados, a excepción de las células adosadas a la membrana basal, que son cilíndricas y con núcleos ovoidales. En ningún caso se observan capilares ni fibras reticulares en la capa granulosa.

Por fuera de la membrana basal se destacan dos tecas bien desarrolladas. La teca interna, con un grosor de  $50.2 \pm 3.66 \mu\text{m}$ , posee de 7 a 10 capas de células. Estas células presentan forma poligonal (diámetro promedio de  $11.15 \pm 7.73 \mu\text{m}$ ), citoplasma eosinofílico, núcleo redondo y en posición central con un diámetro de  $7.3 \pm 2.53 \mu\text{m}$ . Entre las células se observan numerosos capilares sanguíneos. La teca externa se presenta constituida por abundantes fibras colágenas y elásticas, con escasos fibroblastos.

### Folículos preovulatorios

En la Tabla 2 se muestran algunos parámetros morfométricos de los folículos preovulatorios. Las células granulosas tienen forma redondeada y núcleos redondos o ligeramente ovoidales. El ovocito presenta un núcleo esférico central con un nucléolo bien distinguible. El cúmulus oophorus, con 11 a 16 capas celulares, se observa como una prominencia en la cavidad antral. El antro folicular tiene un diámetro medio de  $1016.25 \pm 164.05 \mu\text{m}$ . Las tecas conservan las características señaladas para los folículos terciarios.



### Serie tipológica folicular

Los ovocitos del coipo correspondientes a folículos en diferentes estadios de desarrollo se consideraron, acorde a su tamaño, como: ovocitos pequeños, aquellos cuyo diámetro no superara las 37  $\mu\text{m}$ ; ovocitos en crecimiento, aquellos cuyo diámetro estuviera comprendido entre 38 y 66  $\mu\text{m}$ ; y ovocitos grandes, los que presentaron un diámetro igual o superior a 67  $\mu\text{m}$ . Los valores señalados para el diámetro de cada tipo de ovocito fueron considerados en conjunto con las demás características definitorias.

Con respecto a los folículos, se los clasificó a partir del número de células foliculares que presentaron en la sección mayor en: pequeños, a aquellos folículos con menos de 16 células foliculares, medianos 17 a 150 células foliculares, y grandes, con más de 151 células foliculares. Esta característica se analizó en conjunto con la morfología folicular.

Tomando como base lo indicado en párrafos anteriores y la tipología de Pedersen y Peters (1968) se logró la serie tipológica folicular presentada en la Tabla 6.

**Tabla 6: Serie tipológica folicular para *Myocastor coypus* en la madurez sexual (valores expresados como  $x \pm \text{d.e.}$ ).**

Folículo	Tipo	Descripción
Pequeños	1	No observados en el coipo, se corresponderían con los ovocitos pequeños sin células foliculares asociadas descriptos por Pedersen y Peters (1968) en ratón.
	2	Folículos con un ovocito pequeño ( $29,77 \pm 3,17 \mu\text{m}$ de diámetro), al cual se encuentran asociadas escasas células foliculares ( $7,6 \pm 3,2$ ). Estas no conforman un anillo completo o capa en torno al ovocito.
	3 a	Integrado por folículos que presentan un anillo completo de células foliculares (monocapa) rodeando a un ovocito pequeño ( $33,85 \pm 3,4 \mu\text{m}$ de diámetro). El número de células foliculares es de $14,9 \pm 1,6$ en la sección transversal mayor.
Medianos	3 b	Folículos con un anillo completo de células foliculares rodeando a un ovocito en crecimiento con un diámetro de $43,99 \pm 6,6 \mu\text{m}$ . En la sección mayor se contabilizan $25 \pm 7,7$ células foliculares.
	4	Folículos conformados por dos capas completas de células foliculares que rodean a un ovocito en crecimiento ( $53,12 \pm 8,8 \mu\text{m}$ de diámetro). En la sección mayor se presentan $58,95 \pm 16,6$ células foliculares.
	5 a	Estadio intermedio entre los folículos de mediano y gran tamaño. El ovocito presenta un diámetro de $58,2 \pm 8,7 \mu\text{m}$ . Este tipo folicular está representado por estructuras que presentan $95,54 \pm 27,7$ células foliculares en la sección mayor, distribuidas en tres capas.
Grandes	5b	Folículos compuestos por un ovocito grande ( $74,58 \pm 8,43 \mu\text{m}$ de diámetro), rodeado por 4 a 6 capas de células foliculares. En la sección mayor presentan $265,75 \pm 60,7$ células foliculares. No se observan acúmulos de líquido folicular.
	6	Folículos que contienen un ovocito grande ( $78,88 \pm 7,55 \mu\text{m}$ de diámetro), rodeado por 7 o más capas de células foliculares. Entre las células se presentan vacuolas dispersas de líquido folicular. En la sección mayor se observan $755,6 \pm 368,72$ células foliculares.

<b>7</b>	Folículos que ya presentan una cavidad repleta de líquido folicular (antro) y un ovocito grande de $80,98 \pm 1,65 \mu\text{m}$ de diámetro. Contiene $1236,9 \pm 298,4$ células foliculares en la sección mayor, dispuestas en 7 o más capas, hasta un máximo de 11. El cumulus oöphorus está formado presentando un aspecto de saliente "redondeada y baja" (semiesférico) en un área de la pared folicular.
<b>8</b>	Folículos que muestran una cavidad antral bien desarrollada y un cúmulus oophorus bien formado (3/4 de esfera), no habiéndose observado la presencia de un "tallo". Este tipo folicular podría representar un estadio preovulatorio. El ovocito presenta un diámetro de $81,75 \pm 1,76 \mu\text{m}$ y un número medio de células foliculares de $1339 \pm 134,62$ .

El número máximo de capas foliculares encontrado fue de 11. No obstante, en los folículos tipo 8 fue menor el grosor de la capa granulosa, pudiendo observarse en la misma 5 líneas celulares en algunos casos, posiblemente como consecuencia de la dilatación provocada por el acúmulo de líquido folicular.

#### Caracterización complementaria de la serie tipológica:

Una caracterización complementaria de la serie tipológica folicular se presenta en la Tabla 7.

**Tabla 7: Características complementarias de la serie tipológica folicular de *Myocastor coypus* en la madurez sexual. Todos los valores expresados como la  $x \pm \text{d.e.}$**

folículo	tipo	sub tipo	tamaño medio folicular ( $\mu\text{m}$ )	forma de las células foliculares	tamaño medio de las células foliculares ( $\mu\text{m}$ )	diámetro medio del antro ( $\mu$ )	grosor zona pelúcida ( $\mu\text{m}$ )	Presen- cia de tecas
pequeño	2	-	$37,24 \pm 3,8$	plana	$4,29 \pm 1,25$	*	**	No
	3	a	$46,2 \pm 4,25$	cúbicas bajas	$6,1 \pm 0,7$	*	**	No
mediano	3	b	$67,4 \pm 15$	cúbicas altas o columnares	$9,9 \pm 2,3$	*	**	No
	4	-	$93,55 \pm 9,6$	ovoidales	$11,54 \pm 2$	*	**	no
	5	a	$106,13 \pm 14,2$	ovoidales	$11,47 \pm 2,8$	*	$1,41 \pm 0,5$	no
grande	5	b	$171,98 \pm 33$	ovoidales	$11,29 \pm 1,4$	*	$2,48 \pm 0,55$	si
	6		$367,34 \pm 176$	ovoidales	$12,05 \pm 1,8$	*	$2,9 \pm 0,44$	si
	7		$1085 \pm 128,86$	ovoidales	$12,4 \pm 1,7$	$878,4 \pm 134,7$	$10 \pm 1,53$	si
	8		$1231,56 \pm 100$	ovoidales	$12,66 \pm 1,22$	$1041,3 \pm 118,64$	$11,9 \pm 1,5$	si

\* antro ausente

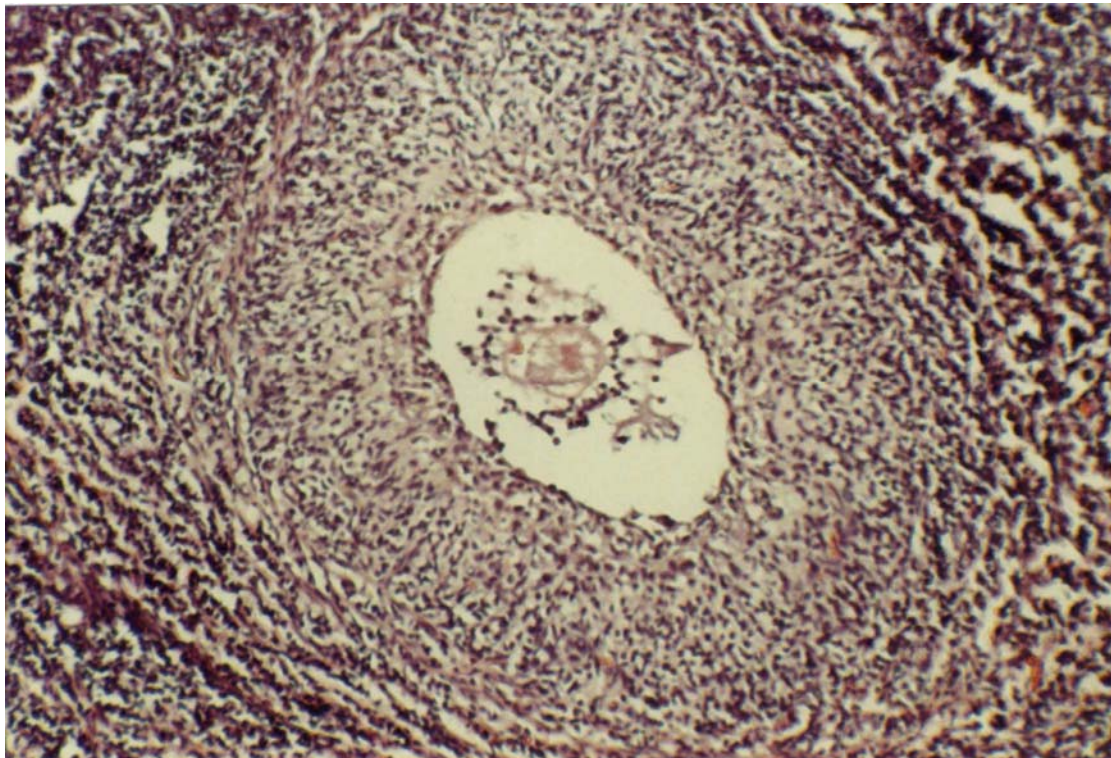
\*\* no observable al microscopio óptico

La zona pelúcida comenzó a ser observable al microscopio óptico en torno a ovocitos correspondientes a folículos de tipo 5a. Su grosor medio se presenta en la Tabla 7.

Con referencia a la presencia de las tecas, un acompañamiento estromático similar en su disposición a las mismas, comenzó a ser distinguible en folículos tipo 3b, siendo claramente diferenciables entre si ambas tecas a partir de los folículos tipo 5b.

#### **Atresia folicular:**

En los ejemplares estudiados fue posible determinar la presencia de distintos grados de atresia correspondientes a folículos en diferentes etapas de desarrollo. Los folículos en crecimiento (secundarios) atrésicos se caracterizan por el engrosamiento de la zona pelúcida, la vacuolización citoplasmática de células foliculares, picnosis, vacuolización de la teca interna y tejido conectivo de sustitución (Figura 5).



*Figura 5: Folículo atrésico. Se observa el interior folicular invadido por células.*

La atresia observada en los folículos maduros o terciarios (antrales) resulta ser de dos tipos: obliterativa y quística. En la primera, los folículos muestran la granulosa y la teca interna replegadas, hipertrofiadas y ocupando la totalidad del antra. En los clasificados como en atresia quística la granulosa presenta un adelgazamiento notorio y procesos de exfoliación focal, mientras que la teca muestra indicios de luteinización y de hialinización en torno al antra. La membrana basal está engrosada y eosinofílica. Una particularidad de los folículos atrésicos quísticos es la epitelización de la granulosa.



En los folículos en avanzado grado de atresia obliterativa la disposición de las fibras argentófilas se caracteriza por estar éstas rodeando a los mismos, conformando haces gruesos coloreados de castaño oscuro (tinción por impregnación argéntica). De los haces parten ramificaciones que alcanzan el centro de la estructura. En los folículos con atresia quística, las fibras argentófilas periféricas son similares a las anteriores pero con menor número de ramificaciones hacia el interior, siendo, las que alcanzan los bordes de la cavidad, delgadas y poco coloreadas (color castaño débil). Tanto en los folículos atrésicos multilaminares como antrales se destaca la persistencia de la zona pelúcida colapsada como una banda retorcida y PAS positiva en el centro de la estructura. Algunas características histoquímicas de los folículos atrésicos se muestran en la Tabla 4.

### Fenómenos de luteinización en folículos atrésicos

En folículos preantrales multilaminares y con antro pequeño es posible observar ciertas características que demuestran la presencia de fenómenos de luteinización de las células de la teca interna, tales como marcadas hipertrofia e hiperplasia, límites celulares bien definidos, citoplasmas con apariencia granular y núcleos vesiculares.

### Cuerpos lúteos: desarrollo y regresión

Con respecto a las estructuras consideradas como cuerpos lúteos, pudieron establecerse y caracterizarse tres grados de desarrollo de los mismos (inicial, medio y maduro) así como determinarse diferentes estadios de regresión o atresia. La tabla 8 muestra las características histológicas de los cuerpos lúteos en desarrollo.

**Tabla 8: Características histológicas de los cuerpos lúteos en desarrollo en ovarios de *Myocastor coypus* en la madurez sexual.**

Grado de desarrollo	Características observadas
Inicial	<ul style="list-style-type: none"> <li>* plegamiento parietal: pliegues con estroma central y vasos sanguíneos rodeados de células tecales y granulosa.</li> <li>* cavidad residual central con líquido folicular y células picnóticas.</li> <li>* células grandes, citoplasma eosinófilo, núcleos espaciados, ovales, vesiculares, escasa picnosis.</li> <li>* células más contraídas, núcleos espacia- dos, picnosis en granulosa.</li> </ul>
Medio	<ul style="list-style-type: none"> <li>* células granulosa hipertróficas e hiperplásicas (granulosoluteocitos).</li> <li>* células tecales hipertróficas e hiperplásicas (tecaluteocitos)</li> <li>* núcleos vesiculares o picnóticos de forma y tamaño irregulares, citoplasma débilmente eosinófilo.</li> <li>* vasos sanguíneos prominentes.</li> </ul>
Maduro	<ul style="list-style-type: none"> <li>* células luteales tendiendo a límites angulares.</li> <li>* núcleos vesiculares centrales.</li> <li>* citoplasma escasamente eosinófilo.</li> </ul>

En contraste con las células granulosas de los folículos antrales, cuyo diámetro medio fue de  $12,36 \pm 2,0 \mu\text{m}$ , las células granulosas luteinizadas del cuerpo lúteo (células granuloluteínicas) resultan ser más grandes, con un diámetro de  $18,8 \pm 3,03 \mu\text{m}$ , con forma poligonal, citoplasma abundante, débilmente eosinófilo y con numerosas granulaciones pequeñas. Sus núcleos se observan esféricos y con uno o dos nucléolos bien distinguibles. Las células tecaluteínicas (con diámetro de  $19,50 \pm 3,20 \mu\text{m}$ ), se presentan de formas más ovoidales que las granulosas, con tinción más oscura y mayor abundancia de granulaciones citoplasmáticas, y núcleos ovoides y vesiculares. En general, todos los cuerpos lúteos en desarrollo o de apariencia "madura" presentan una tinción homogénea, células con límites bien definidos, citoplasma granuloso y núcleos bien destacados. Algunas características histoquímicas de los cuerpos lúteos se muestran en la Tabla 4.

La Tabla 9 muestra las características histológicas correspondientes a los diferentes grados de regresión o atresia determinados para los cuerpos lúteos presentes en los ovarios estudiados. En la mayoría de los casos las estructuras no poseen tinción homogénea, con áreas celulares de límites poco definidos. Sus células presentan el citoplasma con diversos grados de vacuolización, pérdida de su apariencia granular y gran disparidad en la apariencia nuclear (áreas de picnosis y áreas con núcleos normales dispersas).

**Tabla 9: Características histológicas de los cuerpos lúteos clasificados como en regresión en ovarios de *Myocastor coypus* durante la madurez sexual.**

Grado de atresia	Características observadas
Inicial	* signos de degeneración celular * picnosis * tamaños y formas celulares variables * vacuolización citoplasmática * tinción oscura del citoplasma
Media	* pérdida de límites celulares * disminución del tamaño * invasión leucocitaria
Avanzada	* aumento de tejido conectivo

**Tabla 10: Características de la distribución de fibras reticulares, elásticas, material PAS positivo y glucógeno en folículos atrésicos y cuerpos lúteos en *Myocastor coypus*.**

Estructura	Fibras reticulares	Fibras elásticas	Material PAS positivo	Glucógeno
Folículos atrésicos	Entre las células granulosas y las células de las tecas.	Escasas en la granulosa, abundante en las tecas.	En restos del ovocito, en la zona pelúcida, en el líquido folicular, en la membrana hialina y entre las células granulosas.	En la zona externa de la capa granulosa.
Cuerpos lúteos tempranos	Abundante en la periferia y en las trabéculas. Escasas en el centro.	Abundante en las tecas.	En la cavidad central con líquido folicular, en las trabéculas conectivas y en la membrana hialina.	En las células periféricas al lumen central y en las trabéculas.

Cuerpos lúteos medios	Trama abundante.	Sin cambios.	En la zona central de tejido conectivo y entre este tejido rodeando las células luteales.	En las células periféricas al tejido conectivo central y en las trabéculas.
Cuerpos lúteos maduros	Trama abundante.	Sin cambios.	En el tejido conectivo entre las células luteales.	En el tejido conectivo central, en las trabéculas y en los tecaluteocitos.

### Cuerpos lúteos accesorios:

Todos los ovarios del coipo contienen algunos cuerpos lúteos accesorios. Los mismos se pueden diferenciar de los verdaderos por su menor tamaño y la persistencia de un remanente ovocitario con una zona pelúcida degenerada. El diámetro medio de estas estructuras es de  $273.44 \pm 78.22 \mu\text{m}$ . El cuerpo lúteo accesorio identificado como de mayor tamaño fue de  $450 \mu\text{m}$  de diámetro.

### Otros componentes ováricos

#### Tejido intersticial:

En todos los ovarios analizados se observaron islotes de tejido intersticial con características secretorias (Figura 6). Los mismos se componen de células poliédricas u ovoidales con diámetros de  $12.80 \pm 1.81 \times 9.16 \pm 1.7 \mu\text{m}$  y núcleos redondos u ovoidales de  $6.09 \pm 1.33 \mu\text{m}$  de diámetro. Sus citoplasmas eosinofílicos, presentan aspecto vacuolado y granular. Todos los agrupamientos de células intersticiales presentan una extensa vascularización y están rodeados por tejido conectivo fibroso. No se detecta la presencia de glucógeno ni sustancias PAS positivas en este tipo de tejido.

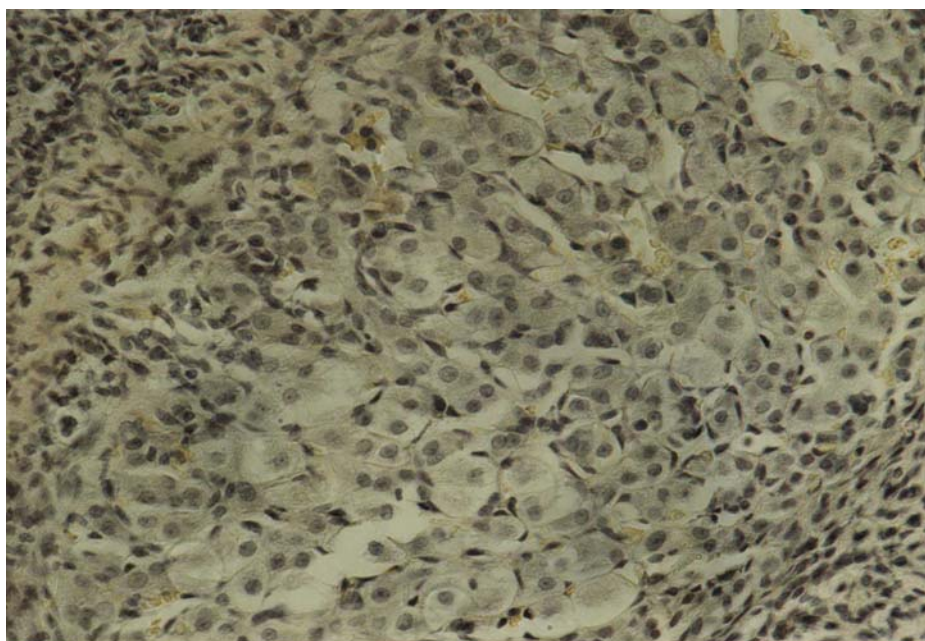


Figura 6: Tejido intersticial del ovario.



### **Rete ovarii:**

En los ovarios del coipo se observan escasos remanentes de la rete ovarii. Los mismos, con forma de cortos túbulos, se localizan en el tejido conectivo próximo al polo caudal de cada ovario. Cada túbulo está cubierto por un epitelio simple cilíndrico o con aspecto pseudoestratificado en algunas partes, rodeados por tejido conectivo laxo.

### **DISCUSIÓN**

El ovario de los roedores histricomorfos presenta una amplia variación interespecífica (Weir y Rowlands, 1974). Las observaciones presentadas en este trabajo indican que el ovario de coipos sexualmente maduros es semejante al de otros mamíferos como la chinchilla (*Chinchilla laniger*), el cobayo (*Cavia* sp.), la casiragua (*Proechimys guairae*), el carpincho (*Hydrochoerus hydrochaeris*), la mara (*Dolichotis patagonum*) (Weir y Rowlands, 1974), el aguti (*Dasyprocta aguti*) (Almeida y cols., 2003), el puercoespín africano austral (*Hystrix africaeaustralis*) (Van Aarde y Skinner, 1986) y el puercoespín africano común (*Atherurus africanus*) (Jori y cols., 2001). Así, se encuentra sostenido por el mesovario de la pared dorsal de la cavidad peritoneal. Este mesovario no forma una bolsa (*bursa ovarica*), a diferencia de lo observado en la chinchilla (Weir, 1966), el cobayo y la casiragua (Weir y Rowlands, 1974). La fimbria oviductal del coipo fue prominente como en el carpincho y la mara (Weir y Rowlands, 1974). La abundante acumulación de grasa en el mesovario fue semejante a la reportada para la chinchilla, el cuis (*Galea musteloides*) y el tuco-tuco (*Ctenomys talarum*) (Weir y Rowlands, 1974). En la mayoría de los histricomorfos, como en el coipo, la superficie ovárica es lisa y recubierta por un epitelio simple. La disposición del músculo liso en capas concéntricas en torno a los folículos fue descrita por Carrera y cols. (1997). Estos autores indicaron que tales capas musculares, alternan con tejido conectivo de tipo laxo.

Los cuerpos lúteos maduros presentaron una conformación histológica típica, estando formados por los dos tipos de células esteroideogénicas descritas en otros animales: las células luteales grandes y las pequeñas (Auletta y Flint, 1988). Las primeras derivan de las células de la granulosa y las segundas de las células tecales (Hansel y Dowd, 1986), correspondiéndose con la denominación de granuloluteocitos y tecaluteocitos, respectivamente (Nomina Histologica, 1994). El mayor tamaño de las áreas ocupadas por los granuloluteocitos indicaría que el tejido de los cuerpos lúteos se agrandaría, principalmente, por la hipertrofia de las células luteínicas derivadas de la granulosa, en forma similar a lo reportado por Hansel y col (1973) en otras especies. Las características de los cuerpos lúteos en regresión, coincidieron básicamente con las señaladas por otros autores (Breed, 1969; Breed y Clarke, 1970; Boos, 1988), siendo un fenómeno común la vacuolización citoplasmática y la pérdida de límites celulares.

Mossman y Duke (1973), concluyeron de sus estudios que el tejido glandular intersticial se observa en todos los ovarios mamíferos con diferente grado de agrupamiento. El origen más frecuente en la vida posnatal sería la teca interna de los folículos atrésicos (Guraya, 1978). La atresia folicular se asocia así con diversos procesos morfológicos, bioquímicos e histológicos que varían mucho con la etapa de

crecimiento del folículo y con la especie. Como consecuencia de estos procesos, y en algunos casos, la atresia de una estructura folicular suele dejar como remanente células tecales que actúan como células glandulares intersticiales con características de tejido esteroideogénico (Motta y Van Blerkom, 1979; Familiari y cols., 1991).

Los fenómenos de luteinización que describimos en folículos en atresia permitirían aproximar que uno de los orígenes del tejido intersticial en el coipo sería semejante al señalado para otras especies, proviniendo tanto de células granulosa como tecales (Carithers y Green, 1972; Brook y Clarke, 1989).

Las características citológicas observadas en el tejido intersticial del coipo, coinciden con las descritas por otros autores para especies de laboratorio o domésticas como el ratón (Seth y Prasad, 1969), la rata (Al Mehdi, 1979), el conejo y el gato (Motta y cols., 1971; Mori y Matsumoto, 1973), y para otros roedores histriomorfos como el acouchi (Weir, 1971a), el cuis (Weir y Rowlands, 1974) y el cobayo (Agrawal y Laloraya, 1978). Su distribución en el estroma interfolicular en pequeños grupos fácilmente diferenciables, es semejante a lo informado para histriomorfos como la viscacha de llanura (*Lagostomus maximus*) (Weir, 1971b), el agouti (Weir, 1971c), la chinchilla, el degu, el tucu-tucu y la casiragua (Weir y Rowlands, 1974).

Este estudio preliminar de las estructuras ováricas presentes en coipos sexualmente maduros muestra semejanzas con la morfología del ovario de otras especies, no obstante son necesarios futuros trabajos para poder correlacionar la presencia de dichas estructuras con la fisiología reproductiva de este histriomorfo.

## REFERENCIAS

1. Agrawal, P. y Laloraya, M.M. (1978). Comparative histochemical study of the enzyme changes in the ovary and uterus of mammals with special references to steroidogenesis. *Acta Anat.* 102, 276-293.
2. Al-Mehdi, M.I.A. (1979). Fine structure and origin of interstitial tissue in the ovary of the pregnant rat. *Acta Anat.* 103, 245-251.
3. Almeida, M.M.; Carvalho, M.A.; Cavalcante, M.F.; Miglino, M.A. y Menezes, D.J. y cols. (2003). Estudio morfológico e morfométrico do ovario de cutias (*Dasyprocta aguti*). *Brazilian J. Veter. Res. and Anim Sci.* 40, 55-62.
4. Auletta, F.J. y Flint, A.P.F. (1988). Mechanisms controlling corpus luteum function in sheep, cows, nonhuman primates, and women specially in relation to the time of luteolysis. *Endocr. Reviews*, 9, 88-105.
5. Boos, A. (1988). Enzyme histochemistry of bovine luteinized follicular cysts and corpora lutea of estrous cycle. *Zuchthyg.* 23, 65-77.
6. Brambell, F.W.R. (1956). Ovarian changes. In: *Marshall's Physiology of Reproduction*, vol.1, part.1, pp. 397-542. Ed. A. S. Parkes, Longmans Green and Co., London.
7. Breed, W.G. (1969). Oestrus and ovarian histology in the lactating vole (*Microtus agrestis*). *J. Reprod. Fert.* 18, 33-42.
8. Breed, W.G. y Clarke, J.R. (1970). Ovarian changes during pregnancy and pseudopregnancy in the vole, *Microtus agrestis*. *J. Reprod. Fert.* 23, 447-456.

9. Brook, F.A. y Clarke, J.R. (1989). Ovarian interstitial tissue of the wood mouse *Apodemus sylvaticus*. *J. Reprod. Fert.* 85, 251-260.
10. Bukovsky, A.; Caudle, M.R.; Svetlikova, M. y Upadhyaya, N.B. (2004). Origin of germ cells and formation of new primary follicles in adult human ovaries. *Reprod. Biol. Endocrinol.* 2, 2:20. <http://www.rbej.com/content/2/1/20>
11. Bura, M., Dumitrescu, I., Botarel, S., y Sincai, M. (1992). Observatii asupra structurii microscopice a ovarului de nutrie. *Lucr. Stiin. Zootech.* 25, 53-54.
12. Carrera, H.M.; Alonso, C.R.; Romero, F. C. e Idiart, J.R. (1997). Descripción del sistema de fibras de colágeno y del sistema de fibras elásticas en el ovario del coipo (*Myocastor coypus*). XII Jornadas Argentinas de Mastozoología, Mendoza, p. 31.
13. Carithers, J.R. y Green, J.A. (1972). Ultrastructure of rat ovarian interstitial cells. II: Response to gonadotrophin. *J. Ultrastr. Res.* 39, 251-261.
14. Clement, P.B. (1992). Ovary. In: *Histology for Pathologists*. Ed. By S.S. Sternberg, Raven press. Ltd., New York, 765-795.
15. di Zerega, G.S. y Hodgen, G.D. (1981). Folliculogenesis in the primate ovarian cycle. *Endocr. Rev.* 2, 27-49.
16. Driancourt, M.A. y Cahill, L.P. (1984). Preovulatory follicular events in sheep. *J. Reprod. Fert.* 71, 205-211.
17. Familiari, G., Vizza, E., Miani, A. y Motta, P.M. (1991). Ultrastructural and functional development of the theca interna. In: *Ultrastructure of the ovary*. Ed. by G.Familiari, S. Makabe, P.M. Motta, Kluwer Acad. Publ., 114-128.
18. Faverin, C., Hozbor, F.A. y Calvo, J.A. (1997). Curso Producción de nutrias. INIA "Las Brujas", Montevideo, R. O. del Uruguay, 13 1l 17 de octubre, 1-3.
19. Felipe, A.; Cabodevila, J. y Callejas, S. (1999). Anatomicohistological characteristics of the ovary of the coypu (*Myocastor coypus*). *Anat. Histol. Embryol.* 28, 89-95.
20. Felipe, A., Teruel, M., Callejas, S. y Cabodevila, J. (2000). Typological series for ovarian follicles of sexually mature *Myocastor coypus* (coypu). *Biocell*, 24, 97-106.
21. García Mata, R. (1985). Producción en cautividad de pelíferos. I Jor. Prod. Nutr., Sta. Fe, 20-21.
22. Greenwald, G.S. y Terranova, P.F. (1988). Follicular selection and its control. In: Knobil, E., Neill, J. *The physiology of reproduction*. Raven Press Ltd., New York, 387-445.
23. Godoy, J.C. (1975). Contribución a la bibliografía sobre la nutria. Primer Congreso Argentino de Producción Nutriera, Separata 6, Fasc. 1, 74-104.
24. Guraya, S.S. (1968). A histochemical study of pre-ovulatory and post-ovulatory follicles in the rabbit ovary. *J. Reprod. Fert.* 15, 381-387.
25. Guraya, S.S. (1978). Recent advances in the morphology, histochemistry, biochemistry and physiology of interstitial gland cells of the mammalian ovary. *Int. Rev. Cytol.* 55, 171-245.
26. Hansel, W., Concannon, P.W. y Lukaszewska, J.H. (1973). Corpora lutea of large domestic animals. *Biol. Reprod.*, 8, 222- 230
27. Hansel, W. y Dowd, J.P. (1986). New concepts of the control of corpus luteum function. *J. Reprod. Fert.*, 78, 755-768.
28. Harman, S.M. y Talbert, G.B. (1970). The effect of maternal age on ovulation, corpora lutea of pregnancy and implantation failure in mice. *J. Reprod.Fert.*, 23, 33-39.



29. Iudica, C.E. y Alberio, R.H. (1995). Preliminary study of the sexual cycle of the South-American nutria (*Myocastor coypus*) by the method of exfoliative colpocytology, *Scientifur*, 19 (1), 33-42.
30. Jori, F.; López-Béjar, M. y Houben, P. (1998). The biology and use of the african brush-tailed porcupine (*Atherurus africanus*, Gray, 1842) as a food animal. A review. *Biodiversity and Conservation* 7, 1417-1426.
31. Lundy, T.; Smith, P.; O'Connell, A.; Hudson, N.L. y McNatty, K.P. (1999). Populations of granulosa cells in small follicles of the sheep ovary. *J. Reprod. Fertil.* 115, 251-262.
32. Lynch, M.J.; Raphael, S.S.; Mellor, L.D.; Spare, P.D. y Inwood, M.J.H. (1972). *Medical Laboratory Technology*, Sanders Co., Philadelphia.
33. Martoja, R. y Martoja-Pierson, M. (1970). *Técnicas de histología animal*. Ed. Toray-Masson, Barcelona.
34. Mori, H. y Matsumoto, K. (1973). Development of the secondary interstitial gland in the rabbit ovary. *J. Anat.* 116, 417-430.
35. Mossman, H.W. y Duke, K.L. (1973). *Comparative Morphology of the Mammalian Ovary*. Wisconsin Univ. Press, Madison, pp. 298, 349-350.
36. Motta, P.M., Nesci, E., y Fumagalli, L. (1971). The fine structure and cyclic morphologic changes of the interstitial cells in the mammalian ovary. *Archs. Anat. Histol. Embryol.* 54, 43-58.
37. Motta, P. M. y Van Blerkom, J. (1979). Structure and ultrastructure of ovarian follicles. In: Hafez, E.S.E. (ed.), *Human ovulation*. Amsterdam, Elsevier/North-Holland, pp. 17-38.
38. Newson, R. (1966). Reproduction in the feral coypu (*Myocastor coypus*). In: *Comparative Biology of Reproduction in Mammals*. I. Rowlands (ed.), pp. 323-334.
39. Nicosia, S.V.; Evangelista, Y. y Batta, S.K. (1975). Rabbit ovarian follicles. I- Isolation technique and characterization at different stages of development. *Biol. of Reprod.*, 22:1040-1046.
40. *Nomina Histologica* (1994). Revised Second Edition 1992 (Belgium), ed. By W.A.V.A., U.S.A.
41. Pedersen, T. y Peters, H. (1968). Proposal for a classification of oocytes and follicles in the mouse ovary. *J. Reprod. Fert.* 17, 555-557.
42. Peluso, J.J., Steger, R.W. y Hafez, E.S.E. (1977) Sequential changes associated with the degeneration of preovulatory rat follicles. *J. Reprod. Fertil.* 49, 215-218.
43. Peters, H. y Borum, K. (1961). The development of mouse ovaries after low dose irradiation at birth. *Int. J. Radiat. Biol.*, 3:1,1961. Op. Cit. por Pedersen y Peters, 1968.
44. Peters, H. y McNatty, K.P. (1980). *The ovary*. Granada Publishing, London, 98-106.
45. Prophet, E.B., Mills, B. Arrington, J.B. y Jobin, L.H. (1995). *Métodos Histotecnológicos*, Inst. Patol. FFAA-EEUU (A.F.I.P.), Washington.
46. Rivera, G. (1993). Regulación neuroendócrina de la función ovárica. In: *Transferencia de embriones y biotecnología de la reproducción en la especie bovina*. G.A.Palma y G. Brem, Ed. Hemisferio Sur. 43-63.
47. Rodríguez, J. M.; Gosalvez, L. F.; DÍAZ, P. y Gómez, S. (1987). Evolución de la población de folículos antrales de la coneja en torno al parto. *Inv. Agrar.: Prod. Sanid. Anim.*, 2 (1):65-76.

48. Ryan, R.J. (1981). Follicular atresia: some speculations of biochemical markers and mechanisms. In: Schwartz, N.B., Hunzrckev-Dunn, M. Dynamics of ovarian function. Raven Press. New York, 1-11.
49. Seth, P. y Prasad, M.R.N. (1969). Reproductive cycle of the female five-striped indian palm squirrel, *Funambulus pennanti* (Wroughton). J. Reprod. Fert. 20, 211-222.
50. Spicer, L.J. y Echterkamp, S.E. (1986). Ovarian follicular growth, function and turnover in cattle: A review. J. Anim. Sci., 62, 428-451.
51. Teilmann, S.C. (2005). Differential expression and localisation of connexin-37 and connexin-43 in follicles of different stages in the 4-week-old mouse ovary. Mol. Cell. Endocrinol. 234, 27-35.
52. Van Aarde, R.J. y Skinner, J.D. (1986). Functional anatomy of the ovaries of pregnant and lactating Cape porcupine, *Hystrix africae australis*. Journal of Reproduction and Fertility 76, 553-559.
53. Weir, B.J. (1966). Aspects of reproduction in chinchilla. J. Reprod. Fert. 12, 410-411.
54. Weir, B. J. y Rowlands, J. W. (1974). Functional anatomy of the hystricomorph ovary. Symp. Zool. Soc. Lond. 34, 303-332.
55. Weir, B. J. (1971a). Some observations on reproduction in the female green acouchi, *Myoprocta pratti*. J. Reprod. Fert. 24, 193-201.
56. Weir, B. J. (1971b). The reproductive organs of the female plains viscacha, *Lagostomus maximus*. J. Reprod. Fert. 25, 365-373.
57. Weir, B. J., (1971c). Some observations on reproduction in the female agouti, *Dasyprocta aguti*. J. Reprod. Fert. 24, 203-211.
58. Willner, G. R., Chapman, J. A. and Pursley, D. (1979). Reproduction, physiological responses, food habits, and abundance of nutria on Maryland marshes. Wildlife Monograph 65.
59. Yenikoye, A.; Mariana, J.C. y Celeux, G. (1989). Follicular growth during the oestrous cycle in Peul sheep. Animal Reprod. Sci., 21, 201-211.

Trabajo recibido el 16/10/2005, nº de referencia 120509\_RED VET. Enviado por su autor principal, [aefelipe](#), miembro de la Comunidad Virtual Veterinaria.org. Publicado en [REDVET®](#) el 01/11/05.

[Revista Electrónica de Veterinaria REDVET®](#), ISSN 1695-7504 - [Veterinaria.org®](#) - [Comunidad Virtual Veterinaria.org®](#) - Veterinaria Organización S.L.®

Se autoriza la difusión y reenvío de esta publicación electrónica en su totalidad o parcialmente, siempre que se cite la fuente, enlace con Veterinaria.org - [www.veterinaria.org](#) y [REDVET®](#) [www.veterinaria.org/revistas/redvet](#) y se cumplan los requisitos indicados en [Copyright](#) 1996-2005