

MORFOFISIOLOGIA DA REPRODUÇÃO DAS AVES: DESENVOLVIMENTO EMBRIONÁRIO, ANATOMIA E HISTOLOGIA DO SISTEMA REPRODUTOR

[*Morphophysiology of avian reproduction I: Embryonic development, anatomy and histology of the reproductive system*]

Mychel Raony Paiva Teixeira Morais¹, Ana Luiza Malhado Cazaux de Souza Velho¹; Sérvulo Eduardo Soares Dantas¹; José Domingues Fontenele-Neto^{2*}.

¹ Universidade Federal Rural do Semi-Árido (UFERSA), Programa de Pós-graduação em Ciência Animal, Mossoró-RN, Brasil.

² Universidade Federal Rural do Semi-Árido, Departamento de Ciências Animais, Mossoró-RN, Brasil.

Resumo - As aves domésticas e silvestres compartilham características anatômicas e histológicas similares do sistema reprodutor, embora haja diversas adaptações comportamentais e morfológicas que as aves desenvolvem para facilitar sua reprodução em habitats distintos. Em geral, os órgãos genitais das aves são adaptados ao seu modo de reprodução (ovoviviparidade), uma característica peculiar importante para a sobrevivência e reprodução destes animais, principalmente para as aves silvestres. As fêmeas se destacam por apresentarem apenas um ovário esquerdo funcional, devido a um processo de regressão gonadal que ocorre durante o desenvolvimento embrionário. A maioria dos machos geralmente apresenta dois testículos intra-abdominais ligeiramente assimétricos, um par de epidídimos e um par de ductos deferentes, sendo desprovidos de glândulas anexas e, geralmente, não possuem órgão copulador. Mudanças morfológicas no sistema reprodutor podem acontecer de acordo com a fase do ciclo reprodutivo, um evento complexo regulado por uma série de interações entre o sistema neuroendócrino e fatores ambientais. Nesta revisão será feita uma abordagem sobre os aspectos morfológicos do sistema reprodutor masculino e feminino das aves, enfatizando sua diferenciação embrionária, bem como sua anatomia e organização histológica dos órgãos reprodutivos.

Palavras-chave: Morfologia, assimetria gonadal, histologia.

Abstract - The domestic and wild birds share similar anatomical and histological features of the reproductive system, although there are several behavioral and morphological adaptations that the birds develop to facility their reproduction in distinct habitat. In general, the birds reproductive organs are adapted to their reproduction pattern (the ovoviviparity), a peculiar characteristic that is important to the survival and reproduction of these animals, especially for wild birds. The females stand out because they had only one functional left ovary due to a gonadal regression process that occurs during the embryonic development. The most males have only two intra-abdominal asymmetric testes, a pair of epididymis and a pair of deferent ducts, and are devoid of accessory glands and do not usually have copulatory organ. Morphological changes of the reproductive system can occur according to the phase of the reproductive cycle, a complex event regulated by a series of interactions between the neuroendocrine system and environmental factors such as photoperiod. This review will focus on the morphology of the reproductive system of male and female birds, dealing with embryonic differentiation, anatomy and histological organization.

Keywords: Morphology, gonadal asymmetry, histology.

INTRODUÇÃO

O sistema reprodutor das aves é morfológicamente semelhante entre as espécies domésticas e selvagens, apesar de existir uma ampla variedade de hábitos reprodutivos e adaptações comportamentais e morfológicas, principalmente entre as espécies silvestres (Johnson, 2006). Diversos aspectos

morfológicos do sistema reprodutor masculino (Smith & Sinclair, 2001; Bacha & Bacha, 2003; Johnson, 2006; Samuelson, 2007; Aire, 2007) e feminino (Samuelson, 2007; Parizzi et al., 2008; Reed-Jr et al., 2011) demonstram que o aparelho reprodutor das aves se desenvolve adaptado ao seu modo de reprodução: a ovoviviparidade (Johnson, 2006). Características marcantes como a ausência do

* Autor para correspondência: fontenele-neto@ufersa.edu.br

ovário direito nas fêmeas (Smith & Sinclair, 2004) e modificações morfológicas do sistema reprodutor ao longo do ciclo reprodutivo (Baraldi-Artoni et al., 1999; Baraldi-Artoni et al., 2007) são particularidades importantes observadas nas aves.

Os estudos morfofisiológicos sobre a reprodução das aves são relevantes por permitir um esclarecimento sobre a dinâmica reprodutiva, tanto de aves domésticas quanto silvestres. Com o propósito de facilitar o entendimento da morfofisiologia reprodutiva das aves, esta revisão fará uma abordagem detalhada sobre os aspectos anatômicos e histológicos do sistema reprodutor masculino e feminino das aves.

DIFERENCIAÇÃO DO SISTEMA REPRODUTOR DAS AVES

A determinação sexual nas aves é essencialmente genética, na qual o sexo é determinado no momento da fertilização pela herança de cromossomos sexuais distintos. Cada indivíduo apresenta dois cromossomos sexuais, o Z e o W (cromossomo sexual exclusivamente feminino), os quais se combinam após a fecundação para formar dois genótipos sexuais: o ZZ nos machos e o ZW nas fêmeas. O cromossomo W é o fator determinante primário para a diferenciação sexual nas aves porque ele carrega genes que serão expressos para determinar que o embrião desenvolva gônadas e órgãos sexuais femininos (Smith & Sinclair, 2001; Gilbert, 2003; Smith & Sinclair, 2004).

O desenvolvimento gonadal nas galinhas é um evento morfológicamente conservado, servindo como um bom modelo para outras aves (Smith & Sinclair, 2004). De acordo com o modelo proposto por Hamburger e Hamilton (1951), o desenvolvimento gonadal ocorre, aproximadamente, entre os estágios 20HH e 23HH, i.e., por entre o 3º e 4º dia de desenvolvimento embrionário. Assim como nos mamíferos, as gônadas primordiais se desenvolvem a partir do mesoderma intermediário, na superfície ventromedial dos rins embrionários. Cada gônada primordial é formada por um epitélio externo que corresponde ao córtex, e por cordões celulares medulares derivados do epitélio cortical (Gilbert, 2003; McGeady et al., 2006).

A diferenciação gonadal ocorre efetivamente por entre o 6º e 7º dia, aproximadamente o estágio 29-30HH, quando ocorre a migração das células germinativas primordiais (CGP) produzidas no epiblasto, para as gônadas primordiais (Gilbert,

2003; Smith & Sinclair, 2004). Semelhante ao observado em mamíferos, as CGP migram a partir do saco vitelínico para as gônadas indiferenciadas por quimiotaxia, porém, nas aves, a migração ocorre pela corrente sanguínea até alcançarem as gônadas primordiais. De acordo com o genótipo, as CGPs que carreguem os cromossomos ZZ, estimularão o desenvolvimento das gônadas masculinas, enquanto as ZW estimularão a formação do ovário esquerdo. No embrião ZZ (macho), os túbulos seminíferos se desenvolvem a partir dos cordões medulares em ambas as gônadas primordiais. No embrião ZW (fêmea), as células somáticas do epitélio cortical e as células germinativas proliferarão para formar os folículos ovarianos primordiais (Gilbert, 2003, Smith & Sinclair, 2004; McGeady et al., 2006).

Este evento envolve a expressão de uma série de genes sexuais e somáticos específicos, tais como SOX9, AMH, WT4, WT1, SF1, DAX1. Estes genes são expressos num padrão altamente específico, e conservado, durante o desenvolvimento gonadal. Por exemplo: SF1, junto com outros genes como o WT1 e o LHX9, tem um papel inicial importante no desenvolvimento gonadal, por estimular a formação da gônada primordial em ambos os sexos. No entanto, após o início da diferenciação gonadal, a expressão de SF1 aumenta no ovário em desenvolvimento em comparação ao testículo; O SOX9 é expresso somente nos machos, nas células de Sertoli do testículo em desenvolvimento; DAX1, DMRT1 e AMH são expressos em ambas as gônadas em desenvolvimento, porém em padrões dimórficos: por exemplo, embora expresso por ambos os sexos, o nível de expressão do AMH é maior nos machos do que nas fêmeas; FOXL2, ASW e FET-1 são genes expressos somente nos ovários em desenvolvimento (Smith & Sinclair, 2001; Morrish & Sinclair, 2002; Gilbert, 2003; Smith & Sinclair, 2004; McGeady et al., 2006). Após a diferenciação gonadal, o restante do sistema reprodutor se desenvolve mediante a estimulação de hormônios esteroides secretados pela gônada diferenciada. Nos machos, os ductos de Wolf ou mesonefricos darão origem ao trato reprodutor masculino, e nas fêmeas, o trato reprodutor feminino se desenvolve a partir dos ductos de Muller ou paramesonefricos (Gilbert, 2003; McGeady et al., 2006).

As aves apresentam uma diferença marcante durante a diferenciação gonadal: é comum o desenvolvimento de uma assimetria gonadal em ambos os sexos, onde a gônada esquerda é, geralmente, maior do que a direita (Smith & Sinclair, 2001; Calhim & Birkhead, 2009; Frey & Goymann, 2009). Nas fêmeas é comum um padrão de assimetria gonadal extrema decorrente de uma falha

durante o desenvolvimento dos ovários: somente o ovário esquerdo e o oviduto associado se desenvolvem e se tornam funcionais (Morrish & Sinclair, 2002; Smith & Sinclair, 2004; Johnson, 2006), embora algumas vezes se encontre aves com os dois ovários normais, como o Kiwi (*Apteryx* spp.) (Sales 2005). A assimetria gonadal nas aves envolve a expressão de genes específicos e a produção de hormônios sexuais, que atuam de modo ainda não totalmente esclarecido. Estudos têm estabelecido que esta particularidade se deve, principalmente, à ação direta de estrógeno e do hormônio anti-Mülleriano (AMH). O AMH é um hormônio glicoproteico que age causando a regressão dos ductos de Müller durante o desenvolvimento embrionário (Bahr & Johnson, 1991; Proudman, 2004; Johnson et al., 2008). Nas aves, o AMH é produzido durante o desenvolvimento gonadal em ambos os sexos. Nas fêmeas, o AMH é produzido e secretado pelo próprio ovário num padrão altamente regulado (Smith & Sinclair, 2004; Oréal et al., 2008 Johnson et al., 2009). O AMH é produzido inicialmente pelas células dos cordões medulares da gônada primordial.

Após a diferenciação ovariana ter sido iniciada, observa-se um acúmulo de células expressando AMH na região justacortical do ovário embrionário esquerdo. Após a formação dos folículos ovarianos, a principal fonte de AMH são as células foliculares (Oréal et al., 2008 Johnson et al., 2009). O AMH está relacionado com a assimetria gonadal extrema nas fêmeas por provocar a regressão do ovário direito e do ducto de Müller associado. Aparentemente, esta ação do AMH é bloqueada pela ligação do estrógeno a receptores nucleares específicos ($RE\alpha$), produzidos em grandes quantidades pelas células do ovário e oviduto esquerdos, o que os protege do processo de regressão causado pelo AMH, permitindo que somente estes órgãos se desenvolvam e se estabeleçam funcionalmente (Figura 1) (Bahr & Johnson, 1991; Proudman, 2004; Smith & Sinclair, 2004; Johnson et al., 2008).

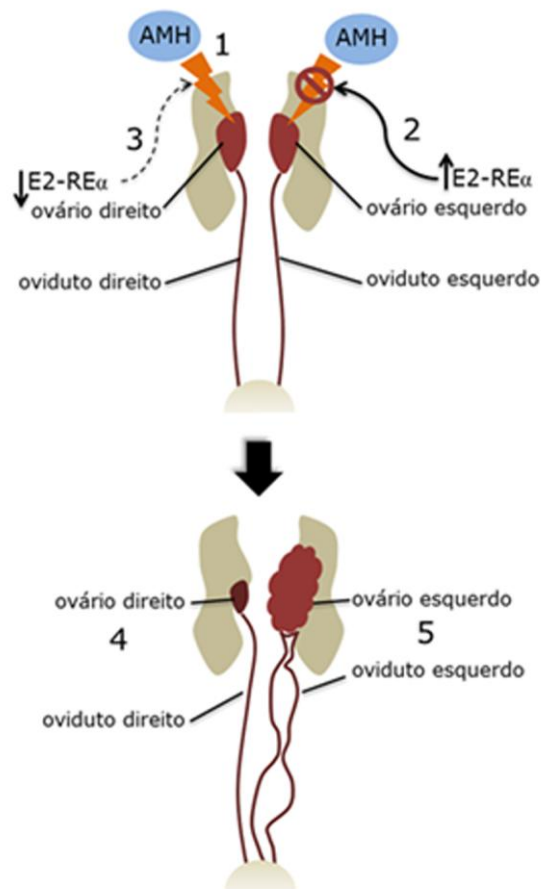


Figura 1. Representação esquemática do desenvolvimento embrionário do sistema reprodutor feminino das aves. (1) O hormônio anti-Mülleriano (AMH) produzido e secretado pelos ovários em desenvolvimento das aves age sobre ambos os ovários e ovidutos induzindo suas células a apoptose, o que ocasionaria regressão de ambas as gônadas e genitália tubular, no entanto, o estrógeno (E2) ao se ligar a receptores nucleares α ($RE\alpha$) cria um complexo molecular que inibe a ação supressora

do AMH. Deste modo, (2) a alta concentração de complexo E2-RE α presente no ovário esquerdo bloqueia a regressão causada pelo AMH, enquanto que a (3) pouca quantidade do complexo E2-RE α no ovário direito não é suficiente para bloquear o AMH, o que resulta em (4) atrofia do ovário e oviduto direitos, ao passo que (5) o ovário e o oviduto esquerdos se desenvolvem normalmente e tornam-se funcionais.

Esta expressão diferencial de RE α nas células ovarianas se deve a um mecanismo gênico complexo que envolve a expressão de genes específicos pelo ovário esquerdo, tais como o PITX2 que suprime indiretamente a expressão de RE α e inibe a proliferação celular no ovário direito (Ishimaru et al., 2008). O estrógeno é crítico para a diferenciação gonadal feminina nas aves porque estimula a proliferação das células do córtex da gônada primordial, marcando a formação do ovário no embrião (Smith & Sinclair, 2001).

ANATOMIA E HISTOLOGIA DO SISTEMA REPRODUTOR MASCULINO DAS AVES

As aves apresentam um sistema reprodutor masculino formado por dois testículos localizados no interior da cavidade abdominal aderidos à parede corporal por uma prega derivada do peritônio chamada mesórquio; um par de pequenos epidídimos e um par de ductos deferentes, fixados à parede dorsal do corpo, desembocando num pequeno falo na região dorsolateral da cloaca, na maioria das espécies (Figura 2) (Bacha & Bacha, 2003; Johnson, 2006).

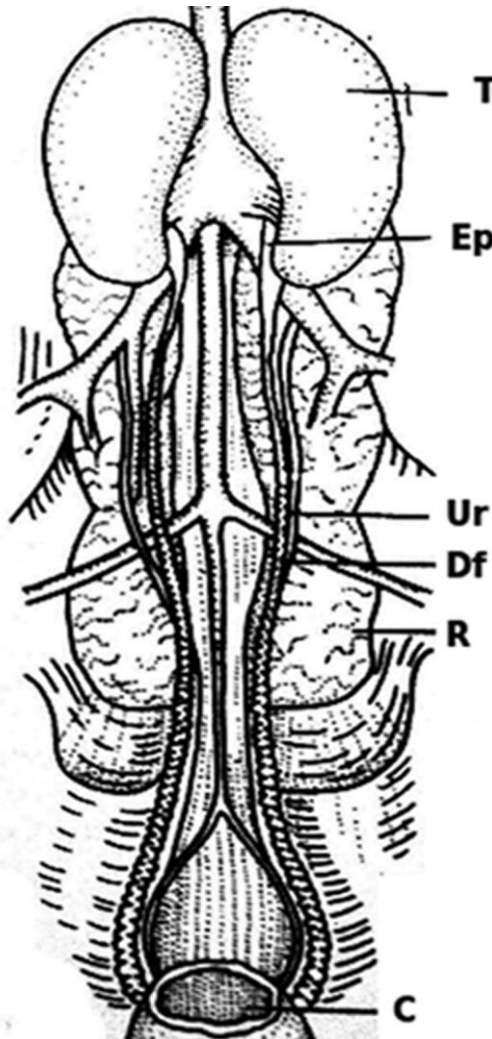


Figura 2. O sistema reprodutor masculino das aves é formado por dois testículos (T) intra-abdominais localizados craniais aos rins (R). Cada testículo está associado a um epidídimo (Ep), o qual é contínuo com um ducto deferente (Df) longo e pregueado, localizado ao lado do ureter (U), que desemboca na cloaca (C). Fonte: Adaptado de Cupps, 1991.

Morfologia dos testículos das aves

Os testículos das aves são grandes e ligeiramente assimétricos, onde geralmente o testículo esquerdo é maior que o direito (Bacha & Bacha, 2003; Johnson, 2006). O cacal-preto africano (*Centropus grillii*), é uma exceção a essa regra, destacando-se por apresentar o testículo esquerdo vestigial ou ausente, enquanto o testículo direito tem dimensões normais (Frey & Goymann, 2009). Externamente, os testículos são envolvidos por uma cápsula desprovida de septos, formada por três camadas: uma túnica serosa externa formada por mesotélio derivado do peritônio; uma camada média de tecido conjuntivo, chamada túnica albugínea, formada principalmente por células mióides em algumas aves, como codornas, galo, peru e pato, e desprovida de septos (diferente do observado nos mamíferos); e uma camada interna de tecido conjuntivo frouxo e pequenos vasos sanguíneos, chamada túnica vasculosa ou túnica vascular (Bacha & Bacha, 2003; Samuelson, 2007; Aire & Ozegbe, 2007). Histologicamente, os testículos são formados por uma grande massa de túbulos seminíferos, revestidos internamente por células de Sertoli e células germinativas; e por um delicado estroma intersticial contendo vasos sanguíneos e linfáticos, e células de Leydig (Johnson, 2006).

É comum a ocorrência de mudanças histológicas de acordo com a idade do macho, principalmente no que diz respeito aos túbulos seminíferos. Por exemplo: pintos jovens imaturos (1-2 meses de idade) têm os túbulos seminíferos dos testículos formados apenas por uma camada simples de células de Sertoli e espermatogônias. À medida que o animal amadurece, o epitélio seminífero torna-se estratificado, e todos os estágios celulares da espermatogênese podem ser observados nos pintos maduros (12 meses de idade). Outra mudança notória é a redução da quantidade de tecido intersticial ao longo do amadurecimento sexual (González-Morán, 2008).

As células de Sertoli se estendem a partir da lâmina basal para o lúmen dos túbulos seminíferos, ocupando grande parte do volume do epitélio seminífero. Elas apresentam um núcleo ovoide, muitas vezes irregular e com aspecto piramidal, e um citoplasma preenchido com polirribossomos, retículo endoplasmático rugoso associado ao complexo de Golgi e vesículas, retículo endoplasmático liso, mitocôndrias e um citoesqueleto bem desenvolvido, estando unidas às células de Sertoli adjacentes por meio de junções intercelulares, importantes por

formar uma barreira hematotesticular (Cooksey & Rothwell, 1973; Samuelson, 2007). As células de Sertoli desempenham um papel fisiológico importante nos testículos como proteção, sustentação e nutrição das células germinativas. Estudos *in vitro* mostraram que essas células de Sertoli, ainda imaturas são morfologicamente semelhantes às dos mamíferos, conservam expressão do hormônio anti-Mülleriano e expressam outras enzimas envolvidas no processo de esteroidogênese, como a 3 β -hidroxiesteroide desidrogenase (Guibert et al., 1982). Em galos domésticos, as células de Sertoli continuam se proliferando até aproximadamente 08 semanas após a eclosão do ovo, mesma época na qual aparecem os espermatócitos primários nos túbulos seminíferos, sugerindo que o término do período de replicação das células de Sertoli coincide com o começo da meiose (Bozkurt et al., 2007).

Os túbulos seminíferos das aves sexualmente maduras apresentam uma dinâmica cíclica dividida em fases distintas de acordo com as alterações anatômicas e histológicas observadas no testículo ao longo do ano. Em zonas temperadas, o ciclo testicular anual das aves é dividido em dois estágios distintos: um estágio recrudescente (desde o fim do outono até o começo da primavera) e um estágio de regressivo (desde final da primavera até o começo do outono). O estágio recrudescente é caracterizado por aumento do tamanho dos testículos e do volume dos túbulos, o que reflete uma condição de atividade espermatogênica, quando os machos estão em fase de reprodução. Ao final desse período observa-se uma redução do peso e do volume testicular, levando a uma condição de quiescência reprodutiva, que caracteriza o estágio regressivo. De acordo com a observação das mudanças histológicas do epitélio seminífero, o ciclo testicular das aves é dividido em quatro fases distintas: fase de recrudescência, quando se observam espermatogônias dispostas em camadas e alguns espermatócitos em início de meiose; fase de proliferação ou de reprodução (fase ativa), quando ocorre o processo completo de espermatogênese, observando espermatogônias primárias, espermatócitos em diferentes estágios da meiose, muitas espermátides alongadas, e vários espermatozoides no lúmen dos túbulos; fase de regressão, que se caracteriza pela involução do epitélio seminífero, onde se observam células germinativas e espermatozoides no lúmen tubular; e fase de descanso, caracterizada pela recuperação do epitélio seminífero e ausência de espermatozoides (Baraldi-Artoni et al., 1997; Baraldi-Artoni et al., 1999; Baraldi-Artoni et al., 2007).

O tecido peritubular dos testículos é formado por células mióides que se organizam em camadas ao redor dos túbulos seminíferos, e por tecido intersticial, que consiste em tecido conjuntivo frouxo, fibroblastos, pequenos vasos sanguíneos e linfáticos, e células de Leydig (Aire, 1997; Aire & Ozegbe, 2007; Ozegbe et al., 2008). As células de Leydig são poligonais e se arranjam em pequenos grupos ao redor dos vasos sanguíneos. Elas possuem um grande núcleo esférico e excêntrico, com cromatina irregular e nucléolo proeminente, e um citoplasma rico em retículo endoplasmático liso e mitocôndrias, com aspecto vacuolizado, devido a grande quantidade de inclusões lipídicas. Na maioria das aves, essas células são pouco numerosas devido à escassez de tecido estromal entre os túbulos seminíferos. Estas células são altamente especializadas em produzir hormônios esteroides, neste caso, testosterona, a qual é importante para a fisiologia testicular (Nicholls & Graham, 1972; Rothwell, 1973; Balthazart et al., 2003; Samuelson, 2007).

Morfologia do epidídimo e ducto deferente das aves

Os órgãos genitais tubulares das aves são relativamente pouco desenvolvidos (Johnson, 2006). Justaposto a cada testículo, há uma pequena estrutura tubular chamada epidídimo. O epidídimo é um órgão pequeno e complexo que compreende um labirinto de ductos, incluindo a rete testis, túbulos eferentes, túbulos conectores (uma rede de ductos curtos que conectam os túbulos eferentes aos túbulos epididimários) e os túbulos epididimários, que por fim, se conectam, na sua porção distal, ao ducto deferente (Bacha & Bacha, 2003; Johnson, 2006; Aire, 2007; Aire et al., 2008). Nas aves observa-se uma variação morfológica do epidídimo entre as espécies e de acordo com o estágio de atividade reprodutiva (Aire, 2000; Aire & Soley, 2000; Aire 2002a; Aire et al., 2008; Ozegbe et al., 2010).

Animais sexualmente maduros em atividade sexual apresentaram túbulos eferentes revestidos por um epitélio cúbico ou cilíndrico com poucas células ciliadas e túbulos conectores e epididimários revestidos por um epitélio cilíndrico com microvilosidades apicais. Em animais em estágio de inatividade sexual, podem ser observados túbulos epididimários atrofiados, caracterizados por atrofia epitelial, redução do diâmetro do lúmen e cessação da atividade funcional e secretória do epitélio. Apesar disso, a organização ultraestrutural das células epiteliais não se altera (Aire, 2002a; Aire, 2002b). As aves apresentam um par de ductos deferentes longos e pregueados, que desembocam em um pequeno falo na cloaca (Bacha & Bacha,

2003; Johnson, 2006). Cada ducto deferente é formado por um conjunto de pequenos túbulos revestido por um epitélio pseudoestratificado que varia de cilíndrico a cúbico, podendo apresentar ou não projeções apicais. Ao redor dos túbulos, encontram-se células mióides, tecido conjuntivo rico tecido muscular liso (tecido fibro-muscular) e vasos sanguíneos (Tingari, 1971; Bacha & Bacha, 2003; Viegas, 2004).

Os ductos deferentes também sofrem modificações morfológicas de acordo com a atividade sexual do animal. Em codornas (*Coturnix coturnix japonica*) de variedade italiana observa-se uma variação no padrão morfológico e histomorfométrico nos ductos deferentes ao longo do ano: no período de quiescência reprodutiva, os túbulos são relativamente involuídos; no período de atividade sexual, os túbulos apresentam um lúmen amplo e preenchido por espermatozoides, permitindo uma maior capacidade de reserva e transporte de sêmen ao longo dos ductos deferentes (Viegas, 2004; Viegas et al., 2006).

De modo geral, as aves são desprovidas de glândulas sexuais acessórias e de pênis. As codornas possuem uma glândula localizada no interior da cloaca, a glândula cloacal, a qual, estimulada por andrógenos (principalmente testosterona) produz uma secreção espumosa que é depositada na cloaca da fêmea no momento do acasalamento. Algumas espécies de aves, tais como gansos e patos, possuem um órgão copulador espiralado bem desenvolvido denominado pseudopênis, o qual conduz o sêmen através de um sulco espiral. Galos e perus possuem um pequeno pênis na região ventral da cloaca, o qual fica erétil no momento da cópula. As aves não possuem saco escrotal como a maioria dos mamíferos. Algumas espécies como, por exemplo, os pássaros canoros, apresentam uma estrutura chamada globo seminal: uma dilatação distal e alongada do ducto deferente que, quando preenchido por espermatozoides por volta da época de acasalamento, dilata-se para ambos os lados da cloaca, assemelhando-se a um saco escrotal (Johnson, 2006).

ANATOMIA E HISTOLOGIA DO SISTEMA REPRODUTOR FEMININO DAS AVES

De modo geral, o sistema reprodutor feminino das aves é formado somente por um ovário esquerdo e por um oviduto associado, terminando numa cloaca (Johnson, 2006; Samuelson, 2007).

Morfologia do ovário das aves

O ovário funcional localiza-se anterior ao rim e posterior ao pulmão, fixado à parede dorsal do corpo. Após a diferenciação sexual, o ovário apresenta uma medula, formada por tecido conjuntivo, nervos e uma rede vascular, e um córtex onde se observam folículos ovarianos em diferentes estágios de desenvolvimento. O córtex ovariano está envolto por um epitélio cúbico ou pavimentoso simples, conhecido como epitélio germinativo, que se apoia numa camada de tecido conjuntivo, a túnica albugínea (Giles et al., 2006; Johnson, 2006; Samuelson, 2007; Civinini et al., 2010).

As células do epitélio germinativo do ovário podem se dividir por mitose de forma controlada (Giles et al., 2006) para contribuir nos processos de reparo tecidual durante a ovulação e regressão de folículos ovarianos (Gaytán et al., 2005). Anos atrás, foi sugerido que parte do tecido estromal do córtex ovariano de galinha, incluindo as glândulas tecais e células epiteliais secretoras de hormônios esteroides,

era formado a partir do epitélio germinativo que reveste as criptas corticais do ovário, contribuindo para a regeneração do estroma ovariano parafolicular (Dahl, 1972).

O ovário funcional (Figura 3) apresenta grandes folículos ovarianos salientes na superfície do ovário, suspensos por meio do pedúnculo folicular, formado por tecido conjuntivo frouxo, músculo liso e vasos sanguíneos. O folículo ovariano consiste de um oócito em crescimento formado por vitelo e uma vesícula germinativa, além de uma parede folicular formada por uma membrana perivitelínica, uma membrana granulosa (ou camada granulosa), por uma teca interna e uma teca externa (Bacha & Bacha, 2003; Johnson, 2006; Reed-Jr et al., 2011). A vesícula germinativa consiste num aglomerado de organelas localizado na superfície do oócito, funcionando como um centro metabólico do oócito importante por regular a dinâmica funcional e o crescimento dos folículos ovarianos (Yoshimura & Bahr, 1995).

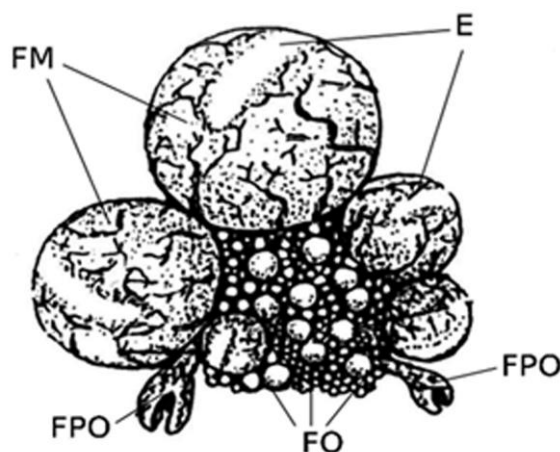


Figura 3. O ovário funcional de uma ave caracteriza-se pela presença de folículos ovarianos maduros (FM) salientes na superfície do ovário, nos quais se pode observar um estigma avascular (E) onde ocorre o rompimento da parede do folículo durante a ovulação. É possível observar também folículos ovarianos (FO) em diferentes estágios de desenvolvimento e folículos pós-ovulatórios (FPO) na superfície ovariana. Fonte: Adaptado de CUPPS (1991).

Os folículos ovarianos imaturos são pequenos e consistem num oócito rodeado por células foliculares achatadas. À medida que esses folículos se desenvolvem, eles chegam a atingir proporções gigantescas devido à capacidade do oócito expandir seu citoplasma com uma imensa inclusão lipídica, o vitelo (Samuelson, 2007). Os precursores vitelogênicos são produzidos inicialmente no fígado sob a regulação de gonadotrofinas e hormônios esteroides, e em seguida são transportados, via corrente sanguínea, até o ovário, onde serão usados

para a produção do vitelo (Johnson, 2000). A composição do ooplasma do oócito varia durante o desenvolvimento do folículo ovariano. Folículos imaturos apresentam acúmulos densos de mitocôndrias e vesículas do Golgi no ooplasma, chamados de corpúsculos vitelínicos de Balbiani, comum nos folículos de avestruz (*Struthio camelus*) (Madekurozwa & Kimaro, 2008a). Nos folículos vitelogênicos surgem os grânulos corticais que se localizam ao lado do núcleo do oócito, durante o

amadurecimento destes folículos (Johnson, 2006; Parizzi et al., 2007; Wang et al., 2008).

Os folículos ovarianos são classificados em imaturos (ou primordiais), pré-vitelogênicos (ou primários), vitelogênicos (ou secundários) e maduros (ou pré-ovulatórios). Nas aves, os folículos pré-ovulatórios são numerados de acordo com seu tamanho, onde o folículo F1 é o maior e mais próximo de ovular, seguido pelo F2, F3, F4 e F5, respectivamente. Durante o crescimento folicular, o núcleo do oócito ocupa uma posição excêntrica dentro do vitelo, acima da superfície da gema e abaixo da membrana perivitelínica que envolve o oócito. A membrana perivitelínica é uma camada proteica produzida pelas células da granulosa, surgindo nos folículos vitelogênicos durante o estágio de amadurecimento. As células da granulosa envolvem a camada perivitelínica e emitem projeções citoplasmáticas que penetram nessa membrana, entrando em contato com o vitelo, formando a zona radiata (Johnson, 2006; Parizzi et al., 2007; Wang et al., 2008)

Envolvendo a camada granulosa, o tecido conjuntivo do estroma cortical ovariano se organiza em duas camadas bem vascularizadas e inervadas, a teca interna e a teca externa. A teca interna é formada por uma camada de células fusiformes, enquanto que a teca externa consiste num grupo de células intersticiais luteínicas (ou pálidas), que podem ser encontradas agrupadas pelo córtex e pela medula ovariana (Bacha & Bacha, 2003). Folículos pré-ovulatórios apresentam uma faixa de colágeno na superfície meridional do folículo, o estigma ovariano, local por onde ocorre a ovulação e que se encontra rompido nos folículos atresícos (Parizzi et al., 2007).

Após a ovulação são formadas estruturas chamadas folículos pós-ovulatórios que consistem de células em arranjo epitelióide, com citoplasma vacuolizado, preenchido por gordura e com núcleo picnótico. Estes folículos produzem progesterona durante um curto período de tempo, permanecendo funcionais até que ocorra a oviposição, sendo em seguida reabsorvidos. Ainda não se definiu ao certo qual a principal função desses folículos para a fisiologia reprodutiva das aves. Diferente do que ocorre nos mamíferos, no ovário das aves não se forma nenhuma estrutura análoga ao corpo lúteo, uma vez que as aves não ficam gestantes, dispensando a

necessidade de um corpo lúteo funcional (Johnson, 2000; Bacha & Bacha, 2003; Johnson, 2006; Samuelson, 2007).

Os folículos ovarianos que não ovulam ou que não completam seu desenvolvimento sofrem um processo de atresia folicular, o qual pode ocorrer em todos os estágios do crescimento folicular. Nas aves existem duas formas de atresia folicular: atresia folicular do tipo 1, onde o folículo é invadido por uma massa hialinizada; atresia folicular tipo 2 onde as células da granulosa e da teca interna proliferam e penetram no folículo formando camadas irregulares ao redor do oócito (Bacha & Bacha, 2003; Madekurozwa & Kimaro, 2006; Parizzi et al., 2007).

A atresia folicular do tipo 2 é a mais comum, sendo dividida em quatro fases de acordo com as modificações morfológicas que o folículo sofre: fase inicial, onde se observa um acúmulo de vesículas lipídicas perinucleares nas células da granulosa; fase intermediária, onde ocorre desintegração e condensação das vesículas vitelogênicas e o citoplasma e o núcleo ficam condensados; fase avançada, quando a área ocupada pelo oócito é invadida por células da granulosa em degeneração, a teca interna torna-se delicada e se observa grande acúmulo de lipídeos nas células da teca e da granulosa; e fase terminal, quando as células da granulosa estão em estágio avançado de degeneração com acúmulo de lipídeos no citoplasma e com núcleo picnótico, os desmossomos não são mais observados entre as células da granulosa, células fagocitárias estão presentes nos folículos em atresia, lâmina basal descontínua, teca em degeneração e o folículo é invadido por células do estroma ovariano (Madekurozwa & Kimaro, 2008b).

Morfologia do oviduto das aves

O oviduto é um tubo muscular espiralado se entende desde o ovário esquerdo até a cloaca. Este órgão é dividido em cinco regiões funcionais, distintas anatômica e histologicamente: o infundíbulo, o magno, o istmo, o útero e a vagina (Figura 4). O oviduto é sustentado no interior da cavidade abdominal por três ligamentos: o ligamento cranial do infundíbulo, o mesoviduto ventral e o mesoviduto dorsal (Parizzi et al., 2008).

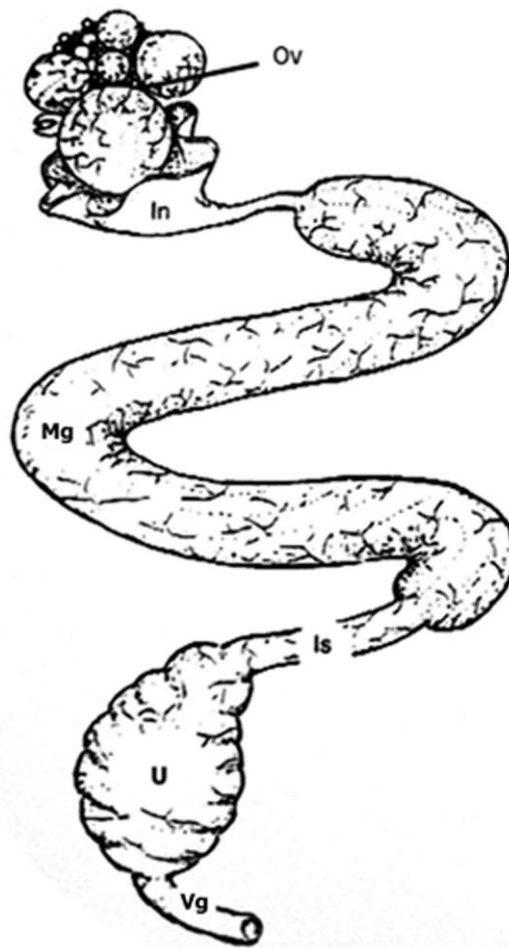


Figura 4. O oviduto estende-se desde o ovário (Ov) até a região cloacal, sendo dividido em cinco regiões morfológicas distintas: infundíbulo (In), magno (Mg), istmo (Is), útero (U) e vagina (Vg). Fonte: Adaptado de Cupps, 1991.

O oviduto é um órgão bem vascularizado e apresenta uma parede formada por uma mucosa com inúmeras pregas seguida de uma própria-submucosa, uma camada muscular e uma camada serosa externa. A mucosa do oviduto é revestida por um epitélio com células ciliadas e células secretoras apoiadas sobre uma lâmina própria rica em capilares sanguíneos. A própria-submucosa alberga artéria e veias, e as glândulas ovidutais envolvidas na produção das membranas envoltórias do ovo. A camada muscular é formada por fibras musculares lisas dispostas geralmente em duas camadas: uma circular interna e uma longitudinal externa. A espessura da camada muscular varia de acordo com os diferentes segmentos do oviduto. A serosa é formada por um epitélio simples pavimentoso (mesotélio) apoiado sobre uma delicada camada de tecido conjuntivo frouxo (Bacha & Bacha, 2003; Johnson, 2006; Samuelson, 2007; Parizzi et al., 2008; Reed-Jr et al., 2011).

O infundíbulo é morfológicamente semelhante a um funil com fímbrias, e está envolvido na captação do oócito ovulado pelo ovário e posteriormente servirá como local onde ocorrerá a fecundação. O infundíbulo é aglandular, exceto na região posterior mais estreita, conhecida como região calazífera, onde uma secreção mucosa forma uma camada perivitelínica mais espessa e provavelmente contribuem para a formação da calaza ou chalaza do ovo, servindo também como um local de armazenamento de espermatozoides (Bacha & Bacha, 2003; Proudman, 2004; Johnson, 2006; Samuelson, 2007; Parizzi et al., 2008; Jung et al., 2011; Reed-Jr et al., 2011).

O magno produz e secreta os componentes proteicos do albúmen e tem sua atividade controlada por hormônios esteroides sexuais, como a progesterona. O istmo produz as membranas da casca ao redor do ovo em desenvolvimento, responsáveis por dar forma ao ovo e servir como um suporte estrutural

para a deposição da casca. O útero produz a casca mineralizada do ovo, sendo, por isso, chamado de “glândula da casca”. O útero tem ainda como tarefa produzir a pigmentação da casca do ovo e a cutícula, a qual última é depositada após a formação completa da casca, pouco antes da postura do ovo. A vagina serve como uma passagem para o ovo recém-formado, e funciona como barreira natural seletiva e local de armazenagem para espermatozóides em glândulas tubulares na região de junção entre a vagina e o útero, as “glândulas hospedeiras de espermatozóides” (Bacha & Bacha, 2003; Proudman, 2004; Johnson, 2006; Samuelson, 2007; Parizzi et al., 2008; Jung et al., 2011; Reed-Jr et al., 2011).

Ambos, machos e fêmeas, apresentam um segmento final comum do sistema reprodutor: a cloaca. Esta porção final do trato reprodutivo das aves é um orifício comum ao trato digestório, excretor e reprodutor, a qual é subdividida em três câmaras: o coprodeu (porção mais cranial) urodeu e proctodeu (bem desenvolvido em fêmea de avestruz). A cloaca está presente tanto em machos, quanto em fêmeas. Sua mucosa apresenta pequenas pregas luminais, e é revestida por um epitélio estratificado pavimentoso, no qual o grau de queratinização aumenta à medida que se direciona para o orifício cloacal externo. O epitélio da mucosa cloacal apoia-se sobre uma delicada lâmina própria formada por tecido conjuntivo frouxo e pequenos vasos sanguíneos, onde frequentemente é possível se observar tecido linfóide organizado em nódulos linfáticos. Envolvendo a camada mucosa, existe uma camada bem desenvolvida de tecido muscular estriado esquelético, formada por fibras musculares dispostas circular ou obliquamente, separadas por delicados feixes de colágeno (Samuelson, 2007; Reed-Jr; Cope & Blackford, 2011).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os estudos morfológicos sobre o sistema reprodutor das aves, principalmente das espécies silvestres, ainda são insuficientes, visto haver uma ampla variedade de espécies selvagens, e adaptações morfológicas que as aves desenvolvem. As aves apresentam um sistema reprodutor que está anatomicamente organizado de modo a adaptar-se a sua fisiologia reprodutiva. Essas variações têm uma função importante em determinar a fisiologia reprodutiva das aves, em regiões que oferecem condições particulares para a sua reprodução. Os estudos sobre as variações morfológicas entre as espécies silvestres são importantes porque, através destas modificações sazonais (em sua maioria), é

possível verificar a dinâmica reprodutiva de acordo com a morfologia das gônadas (aves em fase de espermatogênese ou foliculogênese, por exemplo), sendo possível determinar as épocas de reprodução de determinadas espécies em regiões distintas, permitindo também um esclarecimento sobre aspectos comportamentais da reprodução.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aire, T.A. 1997. The structure of the interstitial tissue of the active and resting avian testis. *Onderstepoort. J. Vet. Res.* 64: 291-299.
- Aire, T.A. & Ozegebe, P.C. 2007. The testicular capsule and peritubular tissue of birds: morphometry, histology, ultrastructure and immunohistochemistry. *J. Anat.* 210: 731-740.
- Aire, T.A. & Soley, J.T. 2000. The surface features of the epithelial lining of the ducts of the epididymis of the ostrich (*Struthio camelus*). *Anat. Histol. Embryol.* 29: 119-126.
- Aire, T.A. 2000. Aspects of the functional morphology of the ductus epididymidis in domestic anseriform and galliform birds. *Anat. Histol. Embryol.* 29: 179-191.
- Aire, T.A. 2002a. Cyclical reproductive changes in the non-ciliated epithelia of the epididymis of birds. *Anat. Histol. Embryol.* 31: 113-118.
- Aire, T.A. 2002b. Morphological changes in the efferent ducts during the main phases of the reproductive cycle in birds. *J. Morphol.* 253: 64-75.
- Aire, T.A. 2007. *Anatomy of the testis and male reproductive tract*, p. 37-113. In: Jamieson, B.G.M. (ed.) *Reproductive Biology and Phylogeny of Birds*. Vol. 6A. : Science Publishers Inc. Plymouth, UK, New Hampshire, USA.
- Aire, T.A., Ozegebe, P.C., Soley, J.T. & Madekurozwa, M.C. 2008. Structural and immunohistochemical features of the epididymal duct unit of the ostrich (*Struthio camelus*). *Anat. Histol. Embryol.* 37: 296-302.
- Bacha, W.J. & Bacha, L.M. 2003. *Atlas Colorido de Histologia Veterinária*. 2ª ed. Editora Roca, São Paulo. 320p.
- Bahr, J.M. & Johnson, P.A. 1991. *Reproduction in poultry*, p. 555-575. In: Cupps P.T. (ed.) *Reproduction in domestic animals*. 3ª ed. Academic Press, New York.
- Balthazart, J., Baillien, M., Charlier, T.D., Cornil, C.A. & Ball, G.F. 2003. The neuroendocrinology of reproductive behavior in Japanese quail. *Domest. Anim. Endocrin.* 25: 69-82.
- Baraldi-Artoni, S.M.B., Bottino, F., Oliveira, D., Sobue Franco, V., Amoroso, L., Orsi, A.M. & Cruz, C. 2007. Morphometric study of *Rynchotus rufescens* testis throughout the year. *Braz. J. Biol.* 67(2): 363-367.
- Baraldi-Artoni, S.M.B., Orsi, A.M., Lamano-Carvalho, T.L. & Lopes, R.A. 1997. The annual testicular cycle of the domestic quail (*Coturnix coturnix japonica*). *Anat. Histol. Embryol.* 26: 337-339.
- Baraldi-Artoni, S.M.B., Orsi, A.M., Lamano-Carvalho, T.L., Vicentini, C.A. & Stefanini, M.A. 1999. Seasonal morphology of

- the domestic quail (*Coturnix coturnix japonica*) Testis. *Anat. Histol. Embryol.* 28: 217-220.
- Barua, A., Yoshimura, Y. & Tamura, T. 1998. Localization of macrophages in the ovarian follicles during the follicular growth and postovulatory regression in chicken, *Gallus domesticus*. *Poultry Sci.* 77: 1417-1421.
- Bozkurt, H.H., Aktas, A., Ulkay, M.B. & Firat, U.B. 2007. Sertoli cell proliferation during the post hatching period in domestic fowl. *J. Vet. Sci.* 8(3): 219-222.
- Calhim, S. & Birkhead, T.R. 2009. Intraspecific variation in testis asymmetry in birds: evidence for naturally occurring compensation. *Proc. R. Soc. B.* 276: 2279-2284.
- Civinini, A., Chimenti, C. & Gallo, V.P. 2010. Immunohistochemical localization of oestrogen receptor alpha in the various cell categories of chick embryo ovary. *Anat. Histol. Embryol.* 39: 546-554.
- Cooksey, E.J. & Rothwell, B. 1973. The ultrastructure of the Sertoli cell and its differentiation in the domestic fowl (*Gallus domesticus*). *J. Anat.* 114(3): 329-345.
- Cupps, P.T. 1991. *Reproductions in Domestic Animals*. 4^a ed. Harcourt College Press, Orlando, Flórida. 623p.
- Dahl, E. 1972. Studies of the fine structure of ovarian interstitial tissue: The postnatal evolution of the thecal gland in the domestic fowl. *Z. Zellforsch.* 135: 553-561.
- Frey, R. & Goymann, W. 2009. A single functional testis and long deferent duct papillae: the peculiar male reproductive tract of the classically polyandrous, sex-role reversed Black Coucal (*Centropus grillii*). *J. Ornithol.* 150: 827-838.
- Gaytán, M., Sánchez, M.A., Morales, C., Bellido, C., Millán, Y., Martín de Las Mulas, J., Sánchez-Criado, J.E. & Gaytán, F. 2005. Cyclic changes in the ovarian surface epithelium in the rat. *Reproduction.* 129: 311-321.
- Gilbert, S.F. 2003. *Developmental Biology*. 7^a ed. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, USA. 838p.
- Giles, J.R., Olson, L.M. & Johnson, P.A. 2006. Characterization of ovarian surface epithelial cells from the hen: a unique model for ovarian cancer. *Exp. Biol. Med.* 231: 1718-1725.
- González-Morán, M.G., Guerra-Araiza, C., Campos, M.G. & Camacho-Arroyo, I. 2008. Histological and sex steroid hormone receptor changes in testes of immature, mature, and aged chickens. *Domest. Anim. Endocrin.* 35: 371-379.
- Guibert, E., Brière, S., Pelletier, R., Brillard, J.P. & Froment, P. 1982. Characterization of chicken Sertoli cells in vitro. *Poult. Sci.* 61(3): 531-539.
- Hamburger, V. & Hamilton, H. L. 1992. A series of normal stages in the development of the chick embryo. 1951. *Developmental Dynamics.* 195(4): 231-272.
- Ishimaru, Y., Komatsu, T., Kasahara, M., Katoh-Fukui, Y., Ogawa, H., Toyama, Y., Maekawa, M., Toshimori, K., Chandraratna, R.A.S., Morohashi, K. & Yoshioka, H. 2008. Mechanism of asymmetric ovarian development in chick embryos. *Development.* 135: 677-685.
- Johnson, A.L. 2000. *Reproduction in the female*, p. 569-591. In: Whittow, G.C. (ed.) *Sturkie's Avian Physiology*. 5^a ed. Academic Press, San Diego, Califórnia.
- Johnson, P.A. 2006. *Reprodução de Aves*, p. 691-701. In: Reece, W.O. Dukes, *Fisiologia dos Animais Domésticos*. 12^a ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro.
- Johnson, P.A., Kent, T.R., Urick, M.E. & Giles, J.R. 2008. Expression and regulation of anti-Mullerian hormone in an oviparous species, the hen. *Biol. Reprod.* 78: 13-19.
- Johnson, P.A., Kent, T.R., Urick, M.E., Trevino, L.S. & Giles, J.R. 2009. Expression of anti-Mullerian hormone in hens selected for different ovulation rates. *Reproduction.* 137: 857-863.
- Jung, J.G., Lim, W., Park, T.S., Kim, J.N., Han, B.K., Song, G. & Han, J.Y. 2011. Structural and histological characterization of oviductal magnum and lectin-binding patterns in *Gallus domesticus*. *Reprod. Biol. Endocrin.* 9(62): doi:10.1186/1477-7827-9-62.
- Madekurozwa, M.-C. & Kimaro, W.H. 2006. A morphological and immunohistochemical study of healthy and atretic follicles in the ovary of the sexually immature ostrich (*Struthio camelus*). *Anat. Histol. Embryol.* 35: 253-258.
- Madekurozwa, M.-C. & Kimaro, W.H. 2008a. An ultrastructural characterization of the ooplasm in ovarian follicles of the immature ostrich (*Struthio camelus*). *Anat. Histol. Embryol.* 37: 214-218.
- Madekurozwa, M.-C. & Kimaro, W.H. 2008b. Ultrastructural features of atretic follicles in the sexually immature ostrich (*Struthio camelus*). *Anat. Histol. Embryol.* 37: 309-313.
- McGeady, T.A., Quinn, P.J., Fitzpatrick, E.S. & Ryan, M.T. 2006. *Veterinary Embryology*. Blackwell Publishing, Oxford. 392p.
- Morrish, B.C. & Sinclair, A.H. 2002. Vertebrate sex determination: many means to an end. *Reproduction.* 124: 447-457.
- Nicholls, T.J. & Graham, G.P. 1972. Observations of the ultrastructure and differentiation of Leydig cells in the testis of Japanese Quail (*Coturnix coturnix japonica*). *Biol. Reprod.* 6: 179-192.
- Oréal, E., Mazaud, S., Picard, J.F., Magre, S. & Carré-Eusebe, D. 2002. Different Patterns of Anti-Mullerian Hormone Expression, as Related to DMRT1, SF-1, WT1, GATA-4, Wnt-4, and Lhx9 Expression, in the Chick Differentiating Gonads. *Developmental Dynamics.* 225:221-232.
- Ozegbe, P.C., Kimaro, W., Madekurozwa, M.-C., Soley, J.T. & Aire, T.A. 2010. The excurrent ducts of the testis of the emu (*Dromaius novaehollandiae*) and ostrich (*Struthio camelus*): microstereology of the epididymis and immunohistochemistry of its cytoskeletal systems. *Anat. Histol. Embryol.* 39: 07-16.
- Ozegbe, P.C., Aire, T.A., Madekurozwa, M.-C. & Soley, J.T. 2008. Morphological and immunohistochemical study of testicular capsule and peritubular tissue of emu (*Dromaius novaehollandiae*) and ostrich (*Struthio camelus*). *Cell Tissue Res.* 332: 151-158.

- Parizzi, R.C., Miglino, M.A., Maia, M.O., Souza, J.A., Santos, J.M., Oliveira, M.F. & Santos, T.C. 2007. Morfologia do ovário da ema (*Rhea americana*). *Pesq. Vet. Bras.* 27(3): 89-94.
- Parizzi, R.C., Santos, J.M., Oliveira, M.F., Maia, M.O., Sousa, J.A., Miglino, M.A., Santos, T.C. 2008. Macroscopic and microscopic anatomy of the oviduct in the sexually mature rhea (*Rhea americana*). *Anat. Histol. Embryol.* 37: 169-176.
- Proudman, J.A. 2004. *Reprodução em Aves: Machos e Fêmeas - Reprodução da Fêmea*, p.242-255. In: Hafez, B. Reprodução animal. Manole, Barueri, SP.
- Reed-Jr, R.B., Cope, L.A. & Blackford, T. 2011. Macroscopic anatomy of the reproductive tract of the reproductively quiescent female emu (*Dromaius novaehollandiae*). *Anat. Histol. Embryol.* 40: 134-141.
- Rothwell, B. 1973. The ultrastructure of Leydig cells in the testis of the domestic fowl. *J. Anat.* 116(2): 245-253.
- Sales, J. 2005. The endangered kiwi: a review. *Folia Zool.* 54: 1-20.
- Samuelson, D.A. 2007. *Textbook of Veterinary Histology*. Saunders, St. Louis, Missouri. 546p.
- Smith, C.A. & Sinclair, A.H. 2001. Sex determination in the chicken embryo. *J. Exp. Zool.* 290: 691-699.
- Smith, C.A. & Sinclair, A.H. 2004. Sex determination: insights from the chicken. *BioEssays*, 26: 120-132.
- Tingari, M.D. 1971. On the structure of the epididymal region and ductus deferens of the domestic fowl (*Gallus domesticus*). *J. Anat.* 109: 423-435.
- Viegas, K.A.S. 2004. *Contribuição ao estudo morfológico do ducto deferente de codorna doméstica (*Coturnix coturnix*) da variedade italiana: estrutura, histofisiologia e possíveis variações sazonais ao longo do ano*. 2004. Dissertação de mestrado, Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia, USP, São Paulo. 242p.
- Viegas, K.A.S., Orsi, A.M., Simões, K. 2006. Estudo morfológico e histomorfométrico sobre variações sazonais do ducto deferente de codorna de variedade italiana. *Braz. J. Vet. Res. Anim. Sci.* 43(5): 605-612.
- Wang, T., Peng, K.-M., Li, J.-L., Song, H., Li, S.-H., Wei, L. & Wang, J.-X. 2008. Ultrastructure and melatonin 1a receptor distribution in the ovaries of African ostrich chicks. *Cytotechnology*, 56: 187-195.
- Yoshimura, Y. & Bahr, J.M. 1995. Atretic changes of follicular wall caused by destruction of the germinal disc region of an immature preovulatory follicle in the chicken: an electron microscope study. *J. Reprod. Fertil.* 105: 147-151.