

# Evolución de la ultraestructura del aparato de Golgi durante la meiosis y la espermiogénesis en el hamster (*Mesocricetus auratus*)

por

Francisco Ureña\* y Jollyanna Malavasi\*

(Recibido para su publicación el 18 de mayo de 1978)

**Abstract:** During meiosis and espermiogencsis the Golgi apparatus shows the greatest morphological and physiological changes. During the second meiotic division it appears as a very large organcle, formed by prominent dictyosomes and by two types of vesicles: one in the external part of the body with diameters that range from 40-100 nm, and the other in the central part of the organelle, larger in size, from 200 to 500 nm. The acrosome, once formed, is spheric (1600 nm in diameter) with the glycoproteins forming a round and dense body occupying its central zone. Later the acrosome moves against the nuclear membrane. These morphological changes occur within a very short time, while the spermatid practically continues occupying the same position in the cellular association of the seminiferous tubule.

La organela llamada aparato de Golgi fue descubierta en 1898 por Camillo Golgi, cuando trabajaba con células de Purkinje y la describió como una malla que rodeaba el núcleo de las células nerviosas, dándole el nombre de "Aparato reticular interno" (Golgi, 1898a, 1898b, 1899).

Con microscopía de luz, sobre todo con la técnica de contraste de fase, se describió parte de su morfología y su función (Pollister, 1939; Adamston, 1959; Dalton y Félix, 1953, 1954; Beams y Thamisian, 1953; Rose, 1961). Así, mediante la microscopía óptica fue descrito como un cuerpo formado por canales, vesículas, vacuolas y filamentos.

Por medio de los estudios de ultraestructura, se hizo una mejor descripción de sus componentes, quedando establecido que la estructura fina básica no presenta patrón fijo, sino que depende del tipo de células y del estado funcional de éstas. Sin embargo, la mayoría de los trabajos fueron dirigidos a una descripción de la morfología del Golgi en un estado determinado de la célula.

El concepto clásico en relación con la complejidad del Golgi, quedó establecido con los trabajos de Dalton, (1952); Beams *et al.*, (1952, 1953), Dalton y Félix, (1953, 1954, 1956), Sjöstrand y Hanzon, (1954a, 1954b). La relación del aparato de Golgi con el acrosoma durante la formación de los gametos masculinos fue uno de los primeros fenómenos más ampliamente estudiados (Gatenby y Beams, 1935; Clemont y Leblond, 1955a, 1955b; Burgos y Fawcett, 1955; Brökelman,

---

\* Unidad de Microscopía Electrónica y Departamento de Fisiología, Universidad de Costa Rica.

1963; Fawcett, 1966; Porter y Boneville, 1968). Estos autores describieron a nivel de microscopía electrónica la relación entre el origen del acrosoma y el aparato de Golgi, a la vez que describieron la presencia de gránulos secretores en la zona central del Golgi (gránulos pre-acrosómicos).

Susi *et al.* (1971), en un estudio sobre estructura fina del aparato de Golgi en espermátides de rata, indican que el material producido en el retículo endoplasmático, podría ser transferido en pequeñas vesículas a los dictiosomas y una vez completada la síntesis de glicoproteínas dentro de los sáculos golgianos, son transferidas a las vesículas "preacrosómicas".

El objeto del presente trabajo es describir las transformaciones ultraestructurales del aparato de Golgi durante la meiosis y los primeros estadios de la espermiogénesis en el hamster.

## MATERIAL Y METODOS

**Microscopía electrónica:** Pequeñas piezas de testículo de hamster dorado (*Mesocricetus auratus*), fueron cortadas con navajilla sobre una pequeña cantidad de fijador. El tejido se fijó primero con una solución de glutaraldehído al 2,5% en un amortiguador de fosfatos 0,1 M y pH 7,00 por dos horas en el refrigerador. Después de lavadas las piezas de tejido con amortiguador, se sometieron a una segunda fijación con una solución de tetraóxido de osmio al 2% en amortiguador de fosfatos. Las piezas fueron embebidas en resina Taab (fórmula Spurr) y cortadas en secciones de color plateado con los ultramicrotomos LKB 8800 y Sorvall MT2-B y teñidas con acetato de uranilo (solución saturada en agua) y con citrato de plomo. Fueron examinadas en un Microscopio Electrónico modelo Hitachi HU-12A.

**Estadios de la meiosis y de la espermiogénesis:** Los estadios de la meiosis fueron localizados de acuerdo con el método usado por Solari (1969) y por Ureña y Solari (1970). Cada sección transversal de un tubo seminífero fue examinada con el microscopio electrónico y el correspondiente estadio de la espermatogénesis y espermiogénesis fue determinado de acuerdo con las asociaciones celulares, utilizando la técnica de descripción de asociaciones celulares durante los ciclos espermatogénicos, descrita por Leblond y Clermont (1952) y Clermont y Perey (1967). Algunos tubos se cortaron seriadamente para observar tridimensionalmente la ultraestructura del aparato de Golgi.

## RESULTADOS

**Observaciones durante la meiosis:** Durante el proceso de la meiosis, el aparato de Golgi, va aumentando de tamaño hasta adquirir su máxima expresión entre el final de la meiosis y los primeros estadios de la espermiogénesis (Figs. 1, 4, 5). En las células en división, se le observa formado por prominentes dictiosomas y dos tipos principales de vesículas (externas e internas). Las externas de 40-100 nm de diámetro, en gran número, se localizan entre las membranas del retículo endoplasmático adyacente al Golgi (donde se forman), y los dictiosomas (Figs. 1, 2). Las vesículas internas, llamadas "pre-acrosómicas", de mayor diámetro (200-500 nm), se localizan en la zona central del Golgi entre los dictiosomas y la membrana nuclear (Figs. 1, 2). Entre las vesículas internas no hay continuidad física; en su interior se observa el material glicoproteico en forma de esferas muy densas (Figs. 2, 3).

### Observaciones durante la espermiogénesis

**Estadios tempranos de la espermiogénesis:** Al finalizar la meiosis, el aparato de Golgi se identifica como una organela en la que sobresalen varias vesículas internas (promedio de cuatro) que han aumentado en tamaño, sin continuidad física entre ellas y acompañadas de otras vesículas pequeñas. Las vesículas grandes en la zona central del Golgi, contienen la mayor parte del material glicoproteico (Figs. 2, 3) y se encuentran separadas del núcleo de la espermatíde.

**Formación de la vesícula acrosómica:** En las primeras fases de la espermiogénesis, en la zona central del Golgi se observan dos o tres vesículas principales, de forma esférica y de membrana lisa, con un diámetro promedio de 850 nm (Figs. 3, 4) con cuerpos densos y esféricos de material glicoproteico en su interior. Estas vesículas se localizan muy cerca una de la otra y en algunos casos se observa continuidad física entre ellas. El aumento de tamaño de estas vesículas "pre-acrosómicas", se debe a que cuando se fusionan, hay un paso de material glicoproteico de una de ellas a la otra (Figs. 3, 4); la que queda con el material continúa aumentando de tamaño, y la otra deja su forma esférica para tomar una forma irregular que progresivamente disminuye su volumen. Una vez fusionadas la mayoría de las vesículas, quedan dos principales (Figs. 5, 6) junto a muchas de tamaño muy reducido. Posteriormente las dos vesículas "pre-acrosómicas" se fusionan en una sola de gran tamaño (1.000 nm de diámetro promedio) que constituye la "vesícula-acrosómica" (acrosoma) (Fig. 7).

**Migración de la vesícula acrosómica:** La vesícula acrosómica, una vez formada, es esférica, con el gránulo acrosómico ocupando su zona central (Figs. 5, 6). Esta se mueve hasta ponerse en contacto con la membrana nuclear, formando así el acrosoma. En la zona de apoyo se observa una cavidad en el núcleo (Figs. 5, 6). Cuando hace contacto con la membrana nuclear, modifica rápidamente su forma esférica, a una forma ovalada, tanto en cuanto a la vesícula como al gránulo acrosómico se refiere, al mismo tiempo que el gránulo acrosómico se mueve y se apoya sobre las membranas que protegen al núcleo celular (Fig. 7). Una vez formado el acrosoma, su tamaño continúa aumentando hasta llegar a duplicar el volumen total del Golgi; en este estado de evolución todavía se observan vesículas pequeñas, que conservan material "pre-acrosómico" lo que indica que no todo el material glicoproteico sintetizado es usado para la formación del acrosoma (Figs. 4, 5, 7). Una vez que el acrosoma se apoya sobre el núcleo, el material glicoproteico se desplaza sobre este, formando así el "capuchón" del futuro espermatozoide.

### DISCUSION

Uno de los aspectos del aparato de Golgi en que más se ha trabajado, y uno de los mejor conocidos en la actualidad, es el relacionado con la formación del capuchón o acrosoma, que protege la cabeza de los espermatozoides. Las primeras observaciones sobre las secreciones de cierto tipo de gránulos fueron realizadas en los tejidos reproductores, durante la formación de gametos masculinos (Gatenby y Beams, 1935; Clermont y Leblond 1955a, 1955b).

En relación con el origen del llamado "gránulo-acrosómico" varias investigaciones demostraron, que era secretado en el aparato de Golgi, quedando sin aclarar el mecanismo de secreción de los gránulos y el papel de estos en la formación del acrosoma (Clermont y Leblond, 1955a, 1955b; Burgos y Fawcett, 1955; Fawcett, 1966).

Susi *et al.* (1971), trabajando sobre la diferenciación del aparato de Golgi, durante la espermiogénesis en la rata, obtuvieron información que les permitió elaborar una explicación teórica, en relación con el origen del acrosoma. Así, estos autores formularon la hipótesis de que las "vesículas pre-acrosómicas" formadas en los dictiosomas son los precursores de la "vesícula acrosómica" (acrosoma). Nuestras observaciones sobre ultraestructura y comportamiento del aparato de Golgi durante la meiosis y espermiogénesis en el hamster, confirman la hipótesis de Susi *et al.* (1971) en lo referente al origen del acrosoma.

En conclusión, las vesículas "pre-acrosómicas" formadas al final de la segunda división meiótica, se fusionan en las primeras etapas de la espermiogénesis, dando origen a una vesícula grande, que contiene la mayor cantidad de las glicoproteínas (cuerpo esférico y muy denso, que ocupa el centro de la vesícula acrosómica) que recibe el nombre de acrosoma. Estos resultados concuerdan con las observaciones sobre la formación y crecimiento del acrosoma en otras especies, como rata, ratón y gato (Burgos y Fawcett, 1955; Susi *et al.* 1971).

Los resultados obtenidos sobre los cambios ultraestructurales del aparato de Golgi, durante la diferenciación celular en la meiosis y espermiogénesis, amplían los trabajos de investigación que lo describen como una organela sumamente dinámica, que modifica su morfología continuamente en forma paralela a los cambios celulares que sufren otras organelas. Existiendo una relación directa entre el estado funcional y metabólico de la célula y la morfología del Golgi (Beams y Kessel, 1968; Wise y Flickinger, 1970; Susi *et al.*, 1971; Ehrenreich *et al.*, 1973; Marshall, 1974; Hawkins, 1974).

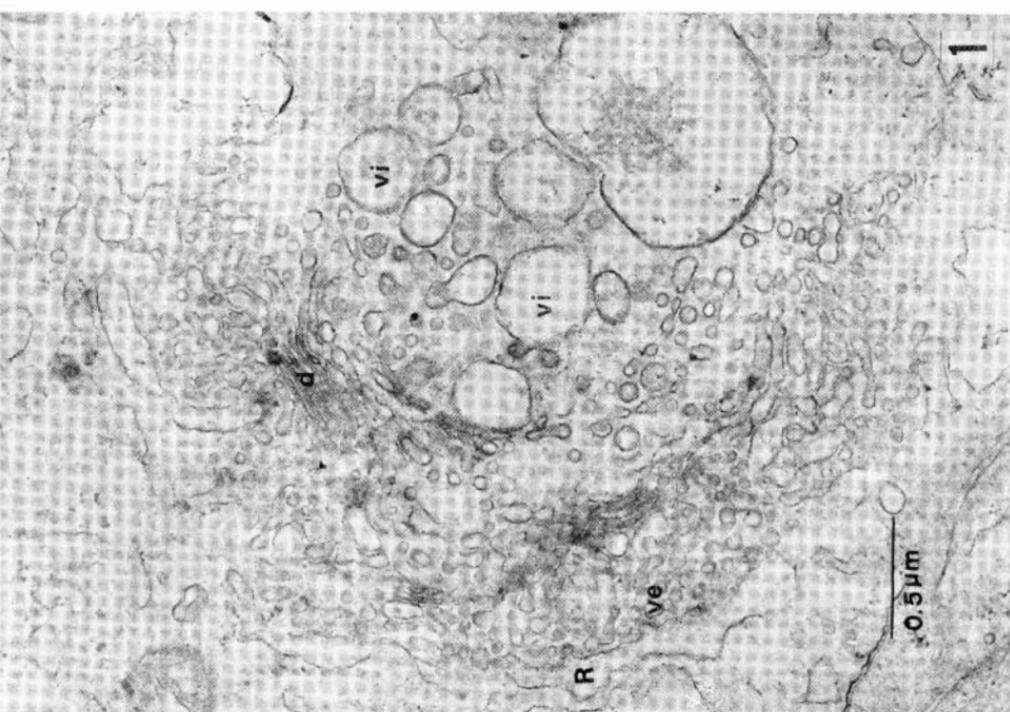
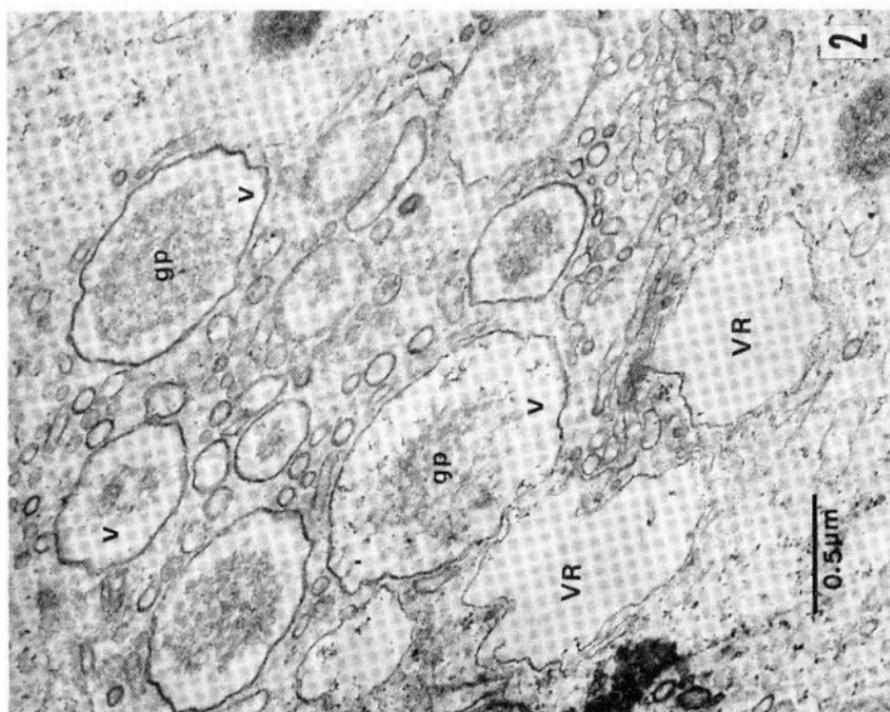
### AGRADECIMIENTO

Esta investigación fue realizada en la Unidad de Microscopía Electrónica de la Universidad de Costa Rica, establecida con el apoyo de la Agencia Japonesa de Cooperación Internacional (JICA) del Gobierno del Japón, y financiada por el Centro de Docencia e investigación de la Caja Costarricense de Seguro Social y por la Vicerrectoría de Investigación de la Universidad de Costa Rica. Deseamos dejar constancia de agradecimiento a los Drs. Y. Kozuka; T. Fukuoka y al señor R. Bolaños por el consejo técnico recibido en el desarrollo de esta investigación.

---

Fig. 1. Micrografía Electrónica de un aparato de Golgi de una espermátide muy joven de hamster (*Mesocricetus auratus*). R: retículo endoplasmático; ve: vesículas externas; vi: vesículas internas; d: dictiosomas.

Fig. 2. Micrografía electrónica de la zona interna de un aparato de Golgi de una espermátide muy joven de hamster. VR: vesícula residual; v: vesículas; gp: gránulos pre-acrosómicos.



## RESUMEN

Las transformaciones ultraestructurales del aparato de Golgi fueron estudiadas durante la meiosis y la espermiogénesis, período en el cual sufre la mayor variación morfológica y fisiológica. Durante la meiosis se presenta como una organela de gran tamaño, formada por dictiosomas y dos tipos de vesículas: unas en la zona central (200-500 nm de diámetro) y otras, en la parte externa (40-100 nm de diámetro).

Durante la espermiogénesis temprana, las vesículas de la zona central se fusionan, dando como resultado la formación de una vesícula grande (acrosoma), que contiene en su interior un cuerpo esférico muy denso formado por glicoproteínas. Una vez formado el acrosoma éste se mueve y se apoya sobre la membrana nuclear, formando así el capuchón del espermatozoide.

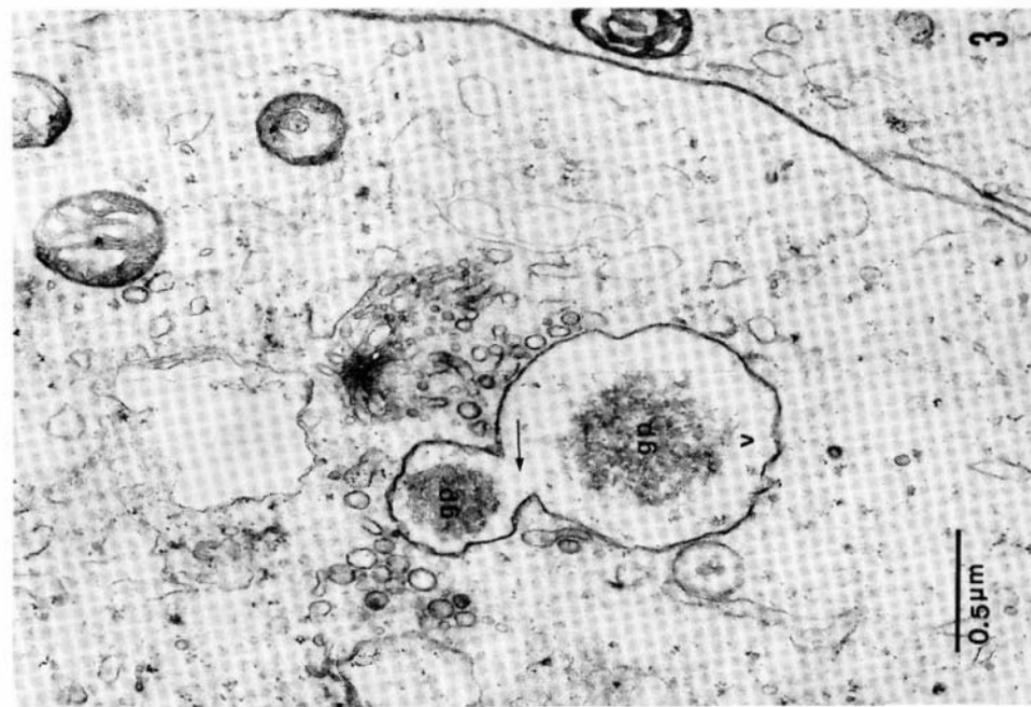
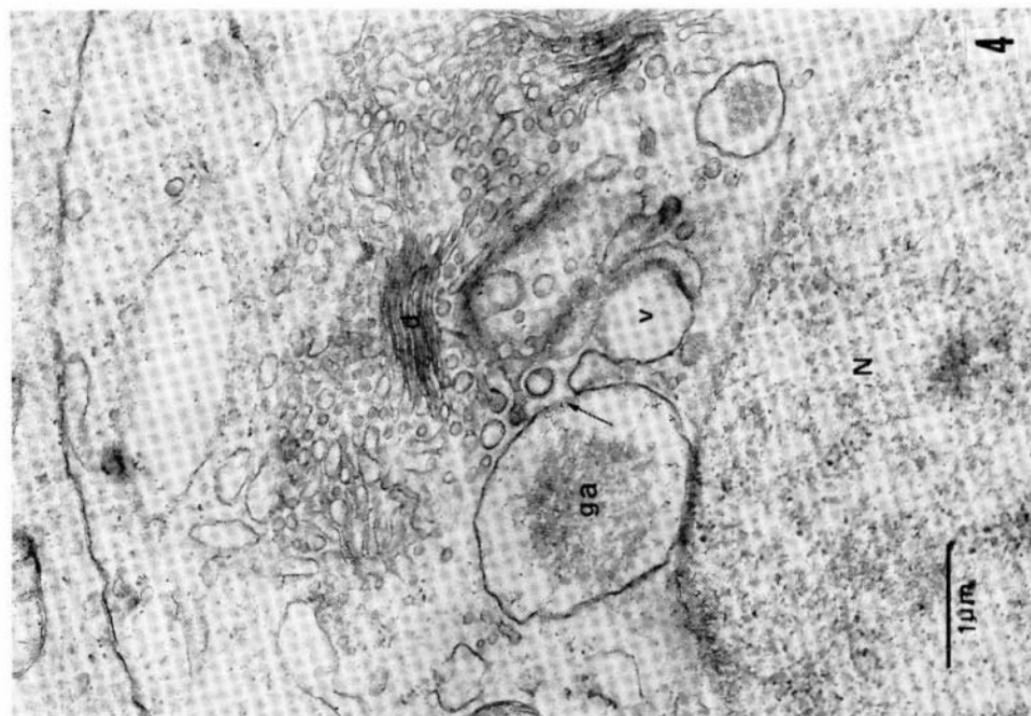
## REFERENCIAS

- Adamston, F. B.  
1959. Reaction of the Golgi apparatus of the intestinal cells of the rat to the ingestion of a neutral factor fattyacid. *Morphology*, 105: 293-315.
- Beams, H. W., & R. G. Kessel  
1968. The Golgi apparatus: structure and function. *Int. Rev. Cytol.*, 23: 209-276.
- Beams, H. W., A. W. Sedar, & T. C. Evans  
1953. Studies on the neurons of the grasshopper with special reference to the Golgi bodies, mitochondria and neurofibrillae. *Cellule*, 55: 293-305.
- Beams, H. W., V. L. van Breeman, D. M. New Fang, & T. C. Evans  
1952. A correlated study on spinal ganglion cells and associated nerve fibers with the light and electron microscopes. *Comp. Neurol.*, 96: 249-281.
- Beams, H. W., & T. N. Tahmisian  
1953. Phase contrast and electron microscope studies on the Golgi bodies and mitochondria of the germ cells of *Helix aspera*. *Cytologia*, 18: 157-166.
- Brökelman, J.  
1963. Fine structure of germ cells and Sertoli cells during the cycle of the seminiferous epithelium of the rat. *Z. Zellforsch.*, 59: 820-850.
- Burgos, M. H., & D. W. Fawcett  
1955. Differentiation of the spermatids in the cat (*Felis domesticus*). *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, 1: 287-300.

---

Fig. 3. Micrografía electrónica de una espermátide de hamster. La flecha indica la zona de fusión de dos vesículas pre-acrosómicas de la zona interna del aparato de Golgi. v: vesícula; gp: gránulo pre-acrosómico.

Fig. 4. Micrografía electrónica de un aparato de Golgi en una espermátide de hamster. d: dictiosomas; v: vesícula; ga: gránulo acrosómico; N: núcleo. La flecha indica la zona de fusión de dos vesículas.



**Clermont, Y., & C. P. Leblond**

1955a. Presence of carbohydrates in the acrosome of guinea pig spermatozoon. *Exp. Cell Res.*, 8: 453-458.

**Clermont, Y., & C. P. Leblond**

1955b. Spermiogenesis of man, monkey, ram and other mammals as shown by the periodic acid Schiff technique. *Amer. J. Anat.*, 92: 277-305.

**Clermont, Y., & B. Perey**

1967. The stages of the cycle of the seminiferous epithelium of the rat. *Rev. Canad. Biol.*, 16: 451-462.

**Dalton, A. J.**

1952. A study of the Golgi material of hepatic and intestinal cells with the electron microscope. *Z. Zellforsch.*, 36: 522-540.

**Dalton, A. J., & M. Felix**

1953. Studies on the Golgi substances of the epithelial cells of the epididymis and duodenum of the mouse. *Amer. J. Anat.*, 92: 277-305.

**Dalton, A. J., & M. Felix**

1954. Cytologic and cytochemical characteristics of the Golgi substances of epithelial cells of the epididymis in situ in homogenates and after isolation. *Amer. J. Anat.*, 94: 171-207.

**Dalton, A. J., & M. Felix**

1956. A comparative study of the Golgi complex. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, 2: 74-84.

**Ehrenreich, I. H., J. J. M. Bergeron, P. Siekevitz, & G. E. Palade**

1973. Golgi fractions prepared from rat liver homogenates. *J. Cell Biol.*, 59: 45-72.

**Fawcett, D. W.**

1966. *An atlas of fine structure. The Cell: its organelles and inclusions.* Sanders, Philadelphia. 448 p.

**Gatenby, J. B., & H. W. Beams**

1935. The cytoplasmic inclusions in the spermatogenesis of man. *Quart. J. Microsc. Sci.*, 78: 1-29.

**Golgi, C.**

1898a. Sur la structure des cellules nerveuses. *Arch. Ital. Biol.*, 30: 60-71.

**Golgi, C.**

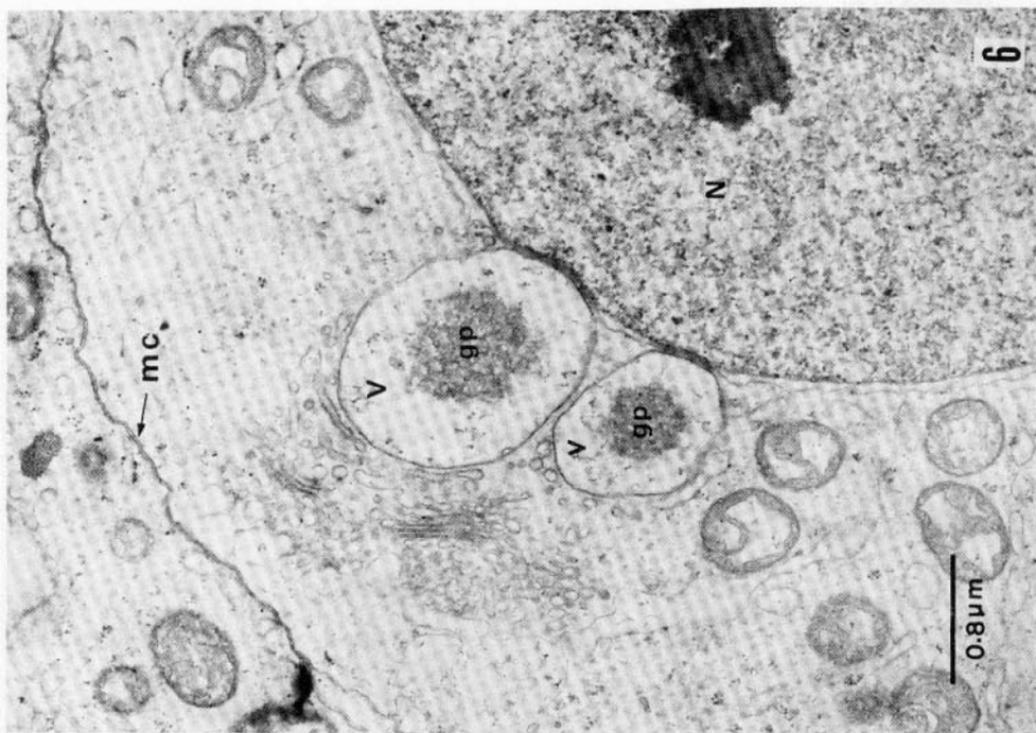
1898b. Sur la structure des cellules nerveuses des ganglions spinaux. *Arch. Ital. Biol.*, 30: 278-286.

**Golgi, C.**

1899. De nouveau sur la structure des cellules nerveuses des ganglions spinaux. *Arch. Ital. Biol.*, 31: 273-280.

Fig. 5. Micrografía electrónica de una espermátide de hamster. R: retículo endoplasmático; ve: vesícula externa; vi: vesícula interna; ga: gránulo acrosómico; d: dictiosomas.

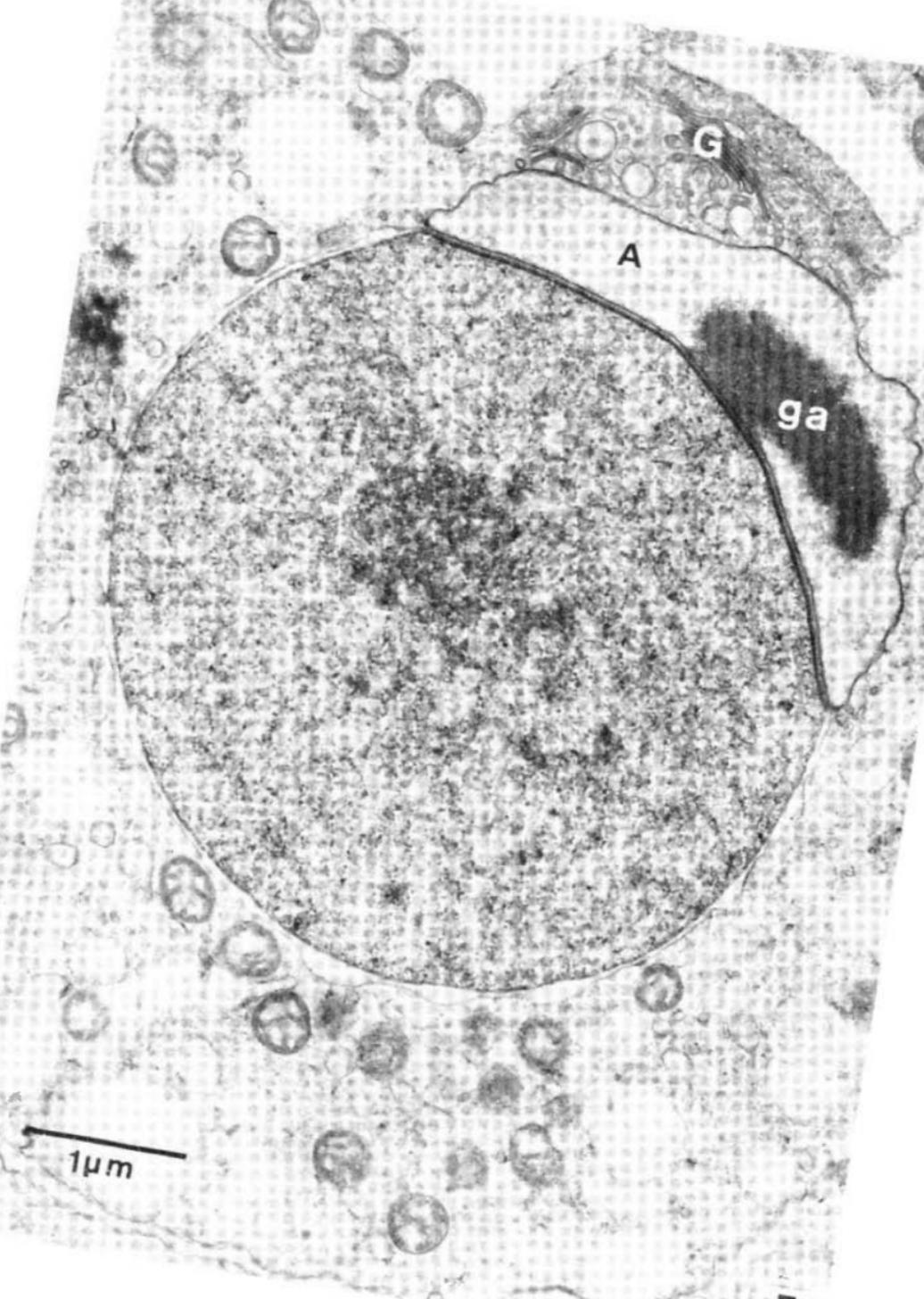
Fig. 6. Micrografía electrónica de una espermátide de hamster. mc: membrana citoplasmática; V: vesículas; gp: gránulo pre-acrosómico; N: Núcleo.



- Hawkins, E. K.  
1974. Growth and differentiation of the Golgi apparatus in the red alga, *Callithamnion roseum*. *J. Cell Sc.*, 14: 633-655.
- Leblond, C. P., & Y. Clermont  
1952. Definition of the stages of the cycle of the seminiferous epithelium in the rat. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 55: 548-573.
- Marshall, A. T.  
1974. Golgi body function and mucocomplex secretion in the Malpighian tubules of cercopoid larvae (Insecta: Homoptera). *J. Ultrastr. Res.*, 47: 95-105.
- Pollister, A. W.  
1939. The structure of the Golgi apparatus in the tissue of Amphibia. *Quart. J. Microsc. Sci.*, 81: 235-271.
- Porter, K., & M. A. Bonneville  
1968. *Fine structure of cells and tissue*. 3a ed. Lea and Febiger, Philadelphia. 470 p.
- Rose, G. G.  
1961. The Golgi complex and melanin elaboration of human melanomas in tissue culture. *Cancer Res.*, 21: 1455-1460.
- Sjöstrand, F. S., & V. Hanzon  
1954a. Membrane structures of cytoplasm and mitochondria in exocrine cells of mouse pancreas as revealed by high resolution electron microscopy. *Exp. Cell Res.*, 7: 393-414.
- Sjöstrand, F. S., & V. Hanzon  
1954b. Ultrastructure of Golgi apparatus of exocrine cells of mouse pancreas. *Exp. Cell Res.*, 7: 415-429.
- Solari, A. J.  
1969. Evolution of the ultrastructure of the sex chromosomes (sex vesicle) during meiotic prophase in mouse spermatocytes. *J. Ultrastr. Res.*, 27: 289-305.
- Susi, F. R., C. P. Leblond, & Y. Clermont  
1971. Changes in the Golgi apparatus during spermiogenesis in the rat. *Amer. J. Anat.*, 130: 251-268.
- Ureña, F., & A. J. Solari  
1970. Three dimensional reconstruction of the X-Y pair during pachytene in the rat (*Rattus norvegicus*). *Chromosoma (Berl.)*, 30: 258-268.
- Wise, G. W., & C. J. Flickinger  
1970. Cytochemical staining of the Golgi apparatus in *Amoeba proteus*. *J. Cell Biol.*, 46: 620-626.

---

Fig. 7. Micrografía electrónica de una espermátide de hamster. G: Golgi; A: acrosoma; ga: gránulo acrosómico.



G

A

ga

1µm

Fig. 8. Fotografía de un modelo sobre la evolución del aparato de Golgi, durante la meiosis y la espermiogénesis en hamster.

