

Universidade Estadual Paulista
Centro de Aqüicultura da UNESP-CAUNESP
Campus - Jaboticabal

Aspectos morfofuncionais das células de Sertoli de
peixes teleósteos

Diogo Mitsuiki
Zootecnista

Jaboticabal-SP
Abril-2002

Universidade Estadual Paulista
Centro de Aqüicultura da UNESP-CAUNESP
Programa de Pós-graduação em Aqüicultura

Aspectos morfofuncionais das células de Sertoli de
peixes teleósteos

Diogo Mitsuki
Orientadora: Prof^ª Dr^ª Laura Satiko Okada Nakaghi

Dissertação apresentada
como parte das exigências
para obtenção do título de
Mestre em Aqüicultura.

Jaboticabal-SP
Abril-2002

Agradecimentos

- À Deus, por me permitir vencer mais uma etapa da minha vida.
- À meus pais, pelo apoio constante as incursões que realizo na minha vida.
- À meus avós, pelo apoio, pelas lições de vida e conselhos a mim passados.
- À minha namorada, Satomi, por me trazer alegria, luz, paz e palavras de apoio, sempre que necessitei e me dar a satisfação de fazer parte da minha vida.
- A minha orientadora, Profa Dra Laura Satiko Okada Nakaghi, pela sua orientação e lições de vida a mim dedicadas.
- À Zootecnista Dra Cristina Ribeiro Dias Koberstein, conhecimento transmitidos e pelo tempo a mim dispensado.
- Ao histotécnico Sr. Orandi Mateus, pelo apoio nas pesquisas realizadas no Departamento de Morfologia e Fisiologia Animal.
- À banca examinadora, Prof. Dr. Carlos Alberto Vicentini e Prof. Dr Sérgio Fonseca Zaiden, pelas valiosas contribuições nesta dissertação.
- Aos colegas do Departamento de Morfologia e Fisiologia Animal Atomu Furusawa, Carla Fredrichsen Moya, Wanessa Kelly Batista, Luciana Nakaghi Ganeco, Karina Ribeiro Dias e Patrícia Hoshino pela agradável convivência.

- Aos amigos de república Rafael, Tiago, Marcelo, Daniel, Edson, Marcos, Djalma e Marcel pelos momentos de diversão proporcionados em Jaboticabal.
- Ao CNPq, pela bolsa concedida.
- Ao CAUNESP, pelo apoio na condução do curso de Mestrado.
- À todos os funcionários e professores do CAUNESP e do Departamento de Morfologia e Fisiologia Animal, pelos serviços prestados e alegre convívio.
- À todos os meus amigos, aqui não citados, mas que sempre serão lembrados, e guardados no coração, pelos momentos divertidos e prazerosos proporcionados na convivência em Jaboticabal.

Índice

1. Resumo.....	1
2. Abstract.....	2
3. Introdução	
3.1 Um breve histórico.....	3
3.2 A célula de Sertoli.....	5
4. Origem e proliferação.....	11
5. Importância.....	13
6. Morfologia.....	14
7. Funções.....	21
8. Terminologia.....	28
9. Interações entre as células de Sertoli e outras células do testículo....	31
10. Discussão e Conclusão.....	33
11. Referências bibliográficas.....	35

1. Resumo

A literatura foi revisada em relação à célula de Sertoli de peixes teleósteos, levando em conta seus aspectos morfofuncionais, sua importância, a terminologia e a interação entre ela e outras células do testículo.

No universo de 76 trabalhos pesquisados, foi notado que as células de Sertoli têm função de fagocitose, nutrição das células germinativas, esteroidogênese, participa na formação do cisto de células germinativas, e na formação da barreira hemotesticular. Além dessas funções, nos peixes teleósteos com fertilização interna a célula de Sertoli participa na formação dos ductos eferentes e das estruturas especializadas para levar grupos de espermatozoides para dentro do oviduto.

A despeito da diferença entre a morfologia e a localização das células de Sertoli de mamíferos, a célula encontrada nos teleósteos foi considerada homóloga à mesma, devido à similaridade de funções.

2. Abstract

The literature was reviewed around the Sertoli cells in teleost fish, regarding their morphological and functional aspects, importance, terminology and interaction with other testis cells.

In the 76 reports searched, it was observed that the Sertoli cells have these functions: phagocytose, nutrition of germinative cells, take part in development of germinative cists, development of the hemotesticular barrier and efferent ducts, and formation of the specialized structures to carry the cluster of sperm in the female oviduct of teleost species that have internal fertilization.

In spite of the morphological differences and localization of the Sertoli cells of mammals, the cell found in the teleost was considered homologs to this one, because its similarity in functions.

3. Introdução

3.1 Breve histórico sobre célula de Sertoli

A primeira descrição de uma célula de Sertoli foi feita por Enrico Sertoli, em 1865, com uma cuidadosa e lenta impregnação de cloreto de mercúrio em testículos humanos, que, usando um microscópio de luz composto, com lentes acromáticas, descreveu células colunares com processos ramificados, onde as células germinativas eram fechadas em túbulos seminíferos. Sertoli denominou esta célula como *cellule ramificate*. Esta descrição das células feita por Sertoli levou-o a acreditar que, embora, estas células não produzissem espermatozoides, sua função era ligada à formação de células germinativas (PUDNEY, 1993).

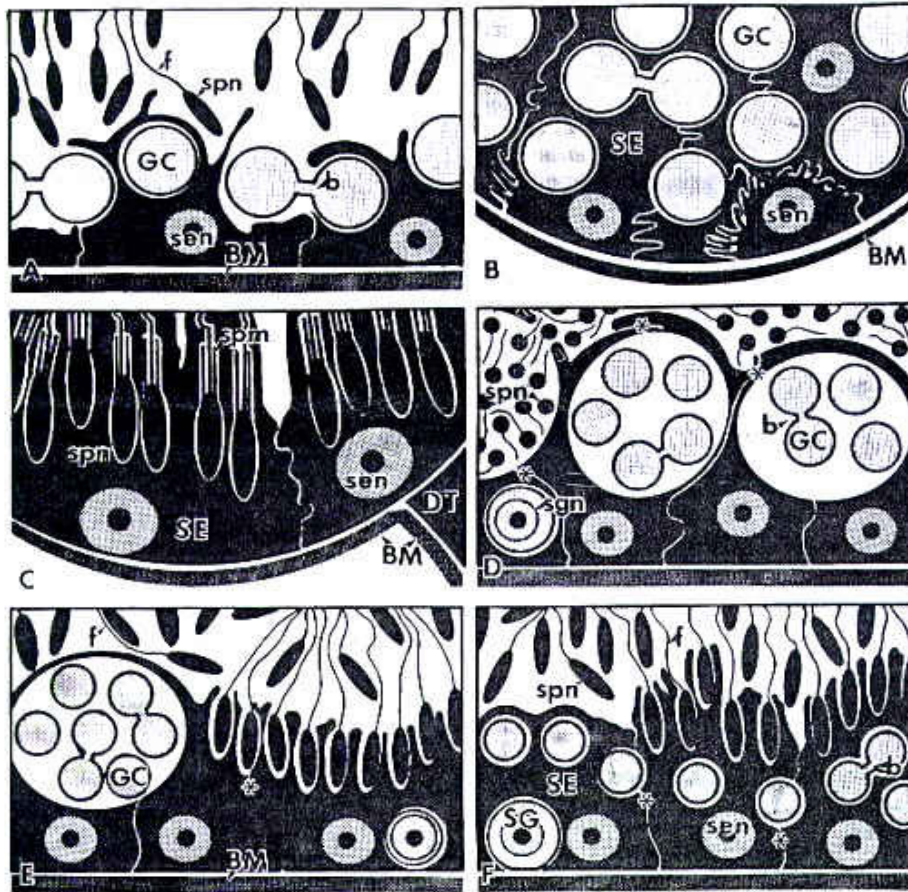
No final do século 19, as observações histológicas foram facilitadas pelo aumento do poder de resolução dos microscópios, além da melhoria nos métodos de preparação dos tecidos para histologia. Esses avanços, juntamente com o desenvolvimento de melhores técnicas de coloração, auxiliaram muito no progresso da análise de tecidos. Esses fatos produziram muitos estudos em relação à morfologia estrutural dos testículos de muitos vertebrados e incluíram observações mais apuradas nas relações estruturais entre as células de Sertoli e as células germinativas. Os pesquisadores começaram a constatar, no final do século 19, que as células de Sertoli tinham um papel de suporte e nutrição relacionado com as células germinativas. Já no início do século 20, com a melhoria nas técnicas de coloração e fixação e com microscópios de melhor resolução, os estudos em relação à célula de Sertoli progrediram rapidamente em muitas espécies de vertebrados. Mas devido a sua resolução limitada, esses estudos se limitavam a descrições citológicas superficiais das células de Sertoli (PUDNEY, 1993).

Com o advento do microscópio eletrônico, em 1940, e a conseqüente melhora nas técnicas de fixação dos tecidos para microscopia eletrônica, surgiram vários estudos ultra-estruturais relacionando as mudanças citológicas

das células de Sertoli com o desenvolvimento e a maturação das células germinativas. No caso de vertebrados não mamíferos, foram realizados estudos para identificação das células somáticas no epitélio germinativo e das suas características para estabelecer a analogia ou a homologia com as células de Sertoli em mamíferos. Em 1899, Peter descreveu pela primeira vez a presença de células “nurse” (Sertoli) em um teleósteo e sugeriu uma função trófica a elas, sendo o primeiro relato de célula de Sertoli em anamniotas (PUDNEY, 1993).

3.2 A célula de Sertoli

O epitélio germinativo caracteriza-se como uma estrutura tripartida constituída de membrana basal acelular, células de Sertoli e células germinativas (Figura 1). Em todos os cordatos, as células de Sertoli pertencem ao compartimento germinativo e exercem funções de fagocitose das células germinativas degeneradas e de corpos residuais, além de formar uma barreira testicular (GRIER, 1993).

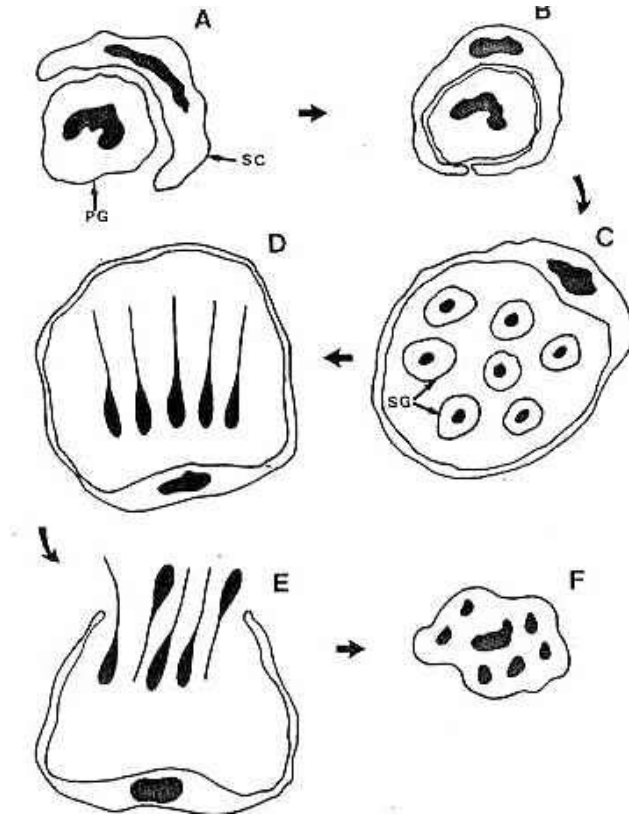


Adaptado – Grier, 1993.

Figura 1 – Esquemas de epitélios germinativos tripartidos de vários cordatos: A-Urocordatos; B-Agnata; C-Condricties; D-Teleósteos; E-Anuros Anfíbios; F-Amniotas. (b) pontes citoplasmáticas; (BM) membrana basal; (DT) ducto; (GC) células germinativas; (SE) célula de Sertoli; (SG) espermatogônia; (sen) núcleo da célula de Sertoli; (sgn) núcleo da espermatogônia; (spn) peça média do espermatozóide; (f) flagelos; (spn) núcleo do espermatozóide.

Há uma grande diferença entre as células de Sertoli nas espécies em geral. Para uma melhor compreensão, dividiram-se os cordatos em dois grupos, **os anamniotas, que constituem os grupos dos Cyclostomata, Condricties, Teleostei e Amphibia, e os amniotas, que envolvem Mamíferos, Aves e Reptilia.**

Em anamniotas, a unidade de espermatogênese é um espermatocisto, usualmente referido como um cisto. O desenvolvimento desse cisto começa quando uma espermatogônia primária torna-se associada a uma célula somática, a qual envolve completamente a célula germinativa com seus finos processos citoplasmáticos (Figura 2). Durante a espermatogênese, todas as células germinativas dentro dos cistos estão na mesma fase de desenvolvimento, como descrito por vários autores (GRIER et al., 1978; FLORES e BURNS, 1993; GURAYA, 1994; ANDRADE et al., 2001).

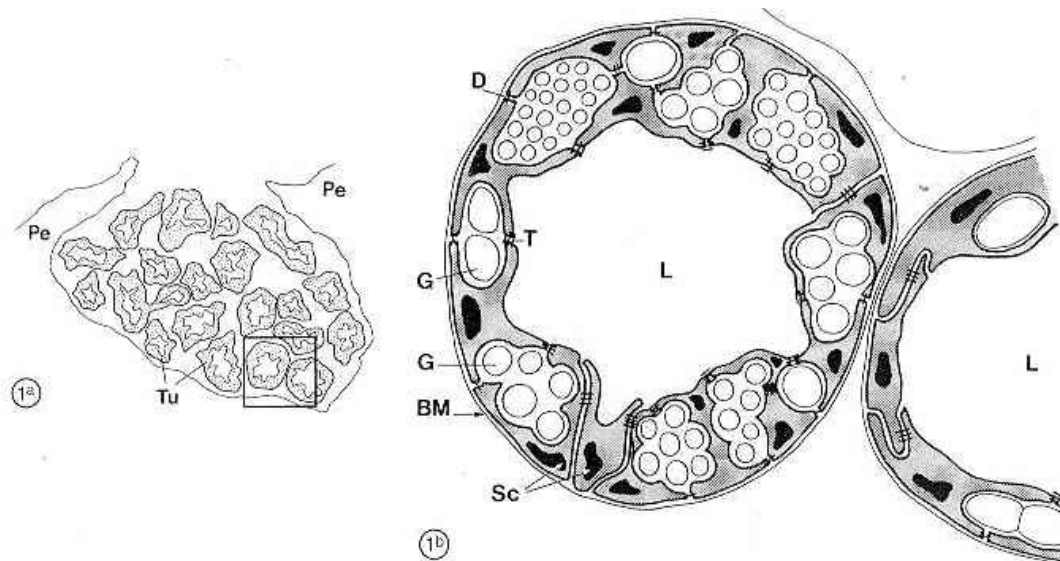


Adaptado – Pudney, 1993

Figura 2 – Esquema da formação de um cisto em anamniotas. (SC) célula de Sertoli; (PG) espermatogônia primária; (SG) espermatogônia secundária.

Na maioria dos anamniotas, as células somáticas são usualmente degeneradas e são absorvidas ou lançadas nos ductos espermáticos. Portanto as células somáticas não representam uma população permanente de células dentro do compartimento seminífero e precisam ser continuamente repostas por recrutamento de um grupo de precursores presentes nos testículos (Figura 2).

Em peixes teleósteos, que fazem parte do grupo dos anamniotas, pode-se notar que a espermatogênese ocorre totalmente encerrada dentro de cistos, nos seus testículos, como é ilustrado na Figura 3, mas, além desse tipo de espermatogênese, existe um outro tipo, denominado semicístico, no qual o processo de desenvolvimento das células germinativas não é totalmente completado dentro dos cistos, que se abrem antes do final da espermatogênese, e esta é completada no lúmen do túbulo seminífero (MATTEI et al., 1993).

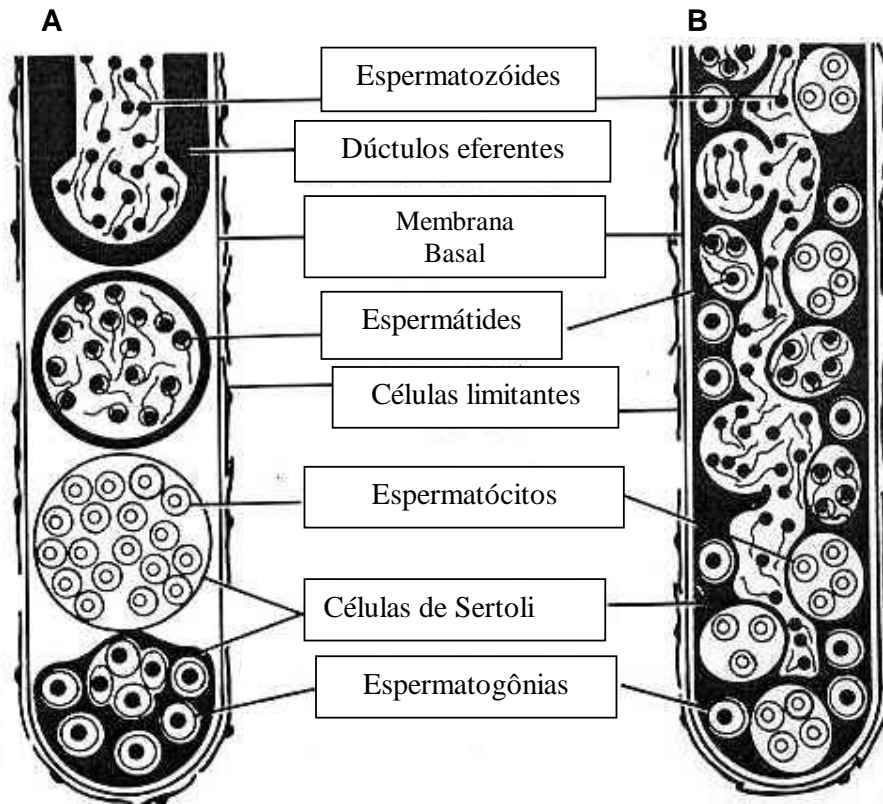


Adaptado – Parmentier et al., 1985.

Figura 3 – 1^a Esquema representando um corte transversal de um testículo de peixe teleósteo; 1^b Detalhe do corte transversal. (Tu) túbulo testicular; (Pe) peritônio; (Sc) célula de Sertoli; (G) células germinativas; (BM) membrana basal; (L) lúmen; (T) junções fixas; (D) desmossomos.

Além disso, ainda há ocorrência de dois tipos testiculares distintos, levando-se em consideração a distribuição de espermatogônias ao longo do testículo. São estes, o tipo testicular espermatogial restrito, cujas

espermatogônias estão confinadas ao final distal do túbulo (Figura 4A) e o tipo testicular espermatogonial irrestrito, cujas espermatogônias estão distribuídas ao longo do túbulo seminífero (Figura 4B) (GRIER et al., 1980).



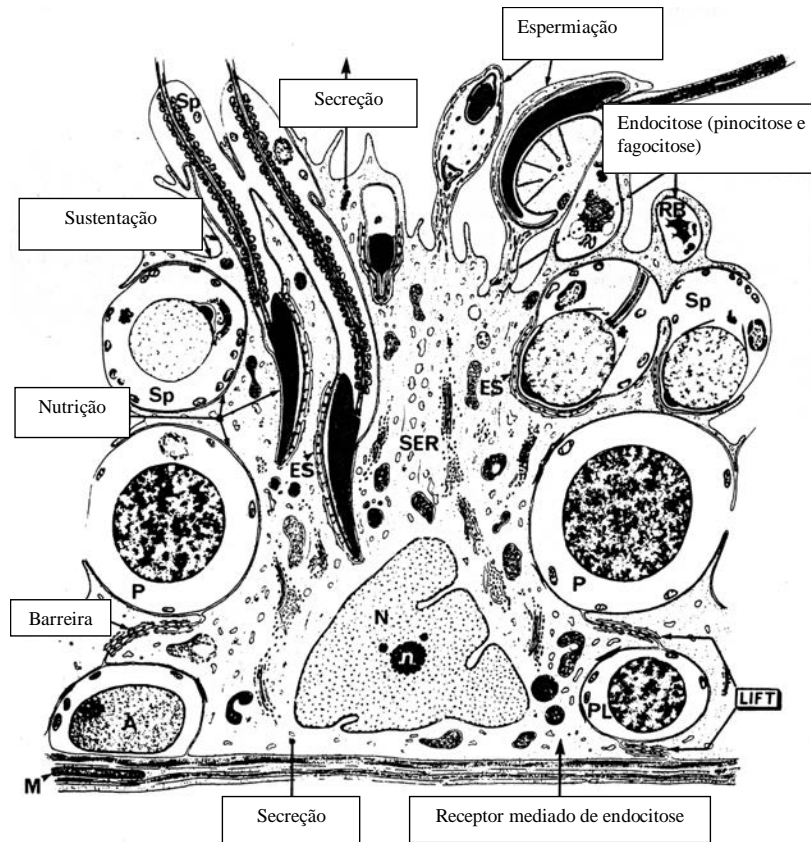
Adaptado – Grier et al., 1980

Figura 4 – Esquema dos dois tipos testiculares de peixes teleósteos, de acordo com a distribuição das espermatogônias: (A) tipo testicular espermatogonial restrito; (B) tipo testicular espermatogonial irrestrito.

Nos amniotas a célula de Sertoli é totalmente diferente da achada nos anamniotas, pois não formam cistos de espermatogênese, onde as células germinativas se desenvolvem até o momento da espermição. As células de Sertoli não passam por degeneração têm uma população estável e permanente, e estão sempre associadas às células germinativas, em contraste com os anamniotas, cujas células somáticas (Sertoli) formam cistos e ocorre o desenvolvimento sincrônico das células germinativas.

As células germinativas imaturas (espermatogônias) estão localizadas na base do epitélio, enquanto espermatócitos e espermatídes ocorrem em níveis sucessivamente mais altos. O espermatozóide situa-se no lúmen dos

túbulos, onde são lançados. Esse padrão de espermatogênese resulta numa distinta estratificação de células germinativas que estão associadas com diferentes regiões das células de Sertoli (Figura 5).



Adaptado – Clermont, 1993.

Figura 5 – Esquema representando a célula de Sertoli em amniotas e sua interação com as células germinativas. (N) núcleo da célula de Sertoli; (n) nucléolo da célula de Sertoli; (SER) célula de Sertoli; (A) espermatogônia; (PI) espermatócito pré-leptoteno; (P) espermatócito em paquíteno; (Sp) espermatídes; (ES) especializações ectoplasmáticas; (RB) corpos residuais; (M) célula mióide.

Pode-se notar que a variação em relação à célula de Sertoli é realmente grande, e ela existe mesmo no grupo dos amniotas e dos anamniotas, mas a despeito dessas diferenças, existe similaridade citológica suficiente para proclamar uma analogia entre as duas células (PUDNEY, 1993).

A similaridade entre as células de Sertoli dos dois grupos (anamniotas e amniotas) pode ser denotada por várias características morfológicas e funcionais, como numerosos lisossomos primários, vacúolos autofágicos e

heterofágicos (fagocitose e digestão das células germinativas), grande quantidade de retículo endoplasmático liso (sugere síntese de esteróides), presente tanto em amniotas como em anamniotas.

A falta de estabelecimento de uma nomenclatura e a grande variedade de informações referentes às células de Sertoli motivaram o desenvolvimento do presente trabalho, cujo objetivo foi realizar uma revisão bibliográfica sobre a morfofisiologia da célula de Sertoli em testículos de peixes teleósteos e com isso caracterizar sua morfologia e padronizar a sua terminologia, pois nota-se a grande importância do conhecimento histológico dentro do amplo sentido da fisiologia no processo reprodutivo e conseqüentemente contribuir no aprimoramento da **Aqüicultura** e também mostrar as potencialidades para novos trabalhos.

4. Origem e Proliferação

A célula de Sertoli é amplamente estudada em mamíferos, e origina-se na camada cortical do mesonéfron, em sua região ventromedial, destinada a formar a gônada.

As células ancestrais, com o seu crescimento proliferativo, tornam-se precursoras das células de Sertoli (células indiferenciadas mesenquimais na crista gonadal). Com a diferenciação gonadal e a agregação de eventos como desaparecimento da desmina, polarização de suas organelas e junções basolaterais, elas se tornam células de Sertoli diferenciadas, que são células epiteliais agregadas no estroma gonadal. A agregação do fuso e a reorganização nos fios se dão pelo início da produção de colágeno tipo I e estabilização dos fios via membrana basal e colágeno tipo III, pelo desaparecimento da citoqueratina PKK2, pelas mudanças na composição do carboidrato e pelo gradual decréscimo da fosfatase alcalina, formando as células de Sertoli maduras nos fios testiculares fetais (PELLINIEMI et al., 1993).

Isso ocorre somente no início do desenvolvimento fetal em amniotas, já que foi citado anteriormente que a população de células de Sertoli possui número permanente, não havendo aumento nem degeneração destas células durante o ciclo de vida.

Em teleósteos (anamniotas), a diferenciação é distinta, nestes ocorre uma constante reposição das células de Sertoli, pois há degeneração e incorporação das mesmas nos ductulos eferentes e nos túbulos seminíferos em algumas espécies de teleósteos de testículo do tipo espermatogonial restrito (*Ameba splendens*, *Xenotoca eiseni*, *Atoenobius toweri* e *Characoden lateralis*-GRIER et al., 1978; *Poecilia reticulata*-GRIER et al., 1980; *Horaichthys setnai*-GRIER, 1984; *Alburnus alburnus*, *Leuciscus cephalus*, *Vimba vimba*-LAHSTEINER et al., 1994), existindo uma necessidade constante de produção de novas células para cada ciclo reprodutivo.

Tanto em teleósteos, como em amniotas, as células de Sertoli parecem originar-se de células precursoras semelhantes às células mesenquimais que estão presentes no tecido conjuntivo interlobular, mas há necessidade de mais estudos, já que a origem da célula de Sertoli, em teleósteos, não está elucidada até o momento (PUDNEY, 1993).

Grandi e Colombo (1997), estudando as células germinativas primordiais, observaram que as células de Sertoli se originam, em enguias européias, das células somáticas que envolvem as células germinativas primordiais, que são as mesmas que dão origem também às células foliculares, e ainda sugerem contribuição para a formação da lâmina basal, assim como observado por Flores e Burns (1993), que também consideram como a origem da célula de Sertoli as células que amparam as células germinativas, mostrando uma similaridade com as células de suporte das oogônias. Esses autores ainda sugerem que a direção do desenvolvimento de tal célula germinativa pode, por sua vez, depender do destino da célula de suporte que a envolve e se esta vai desenvolver-se em célula folicular ou de Sertoli.

5. Importância

A sua importância pode ser denotada, levando-se em consideração todas as suas funções e características, que incluem a manutenção do ambiente dos cistos para promover o desenvolvimento sincrônico das células germinativas, como descrito por Hann (1927), Grier et al. (1978), Guraya (1994), Quagio-Grassiotto e Carvalho (1999), Andrade et al. (2001), fagocitose de corpos residuais e excesso de citoplasma formado com o desenvolvimento das espermatídes (GRIER, 1976; GRIER et al., 1978; SPRANDO e RUSSEL, 1988; SILVA e GODINHO, 1989a), síntese de esteróides (NICHOLLS e GRAHAM, 1972; GRESIK et al., 1973; GRIER e LINTON, 1977; GRIER et al., 1989; VAN VUREY e SOLEY, 1990; GURAYA, 1994; ANDRADE et al., 2001) e nutrição das células germinativas (NICHOLLS e GRAHAM, 1972; GRESIK et al., 1973; GRIER, 1975; GRIER et al., 1980). Em algumas espécies de peixes teleósteos com testículo do tipo espermatogonial restrito, ela pode entrar na formação do ductulos eferentes, como foi observado por Grier et al. (1981), Grier (1975), Grier et al. (1980), Grier (1984), Selman e Wallace (1986).

Em Ateriniformes, as células de Sertoli atuam na formação do espermatozéugmata e do espermatóforo, que são estruturas especializadas na condução dos espermatozoides para dentro do oviduto da fêmea (GRIER et al., 1981; BURNS et al., 1995).

Além disso, a célula de Sertoli ainda participa da formação da barreira hemotesticular, que são especializações, como as junções fixas e os desmosomas, que ocorrem entre as membranas de células de Sertoli adjacentes (ABRAHAM et al., 1980; MARCALLOU e SZÖLLÖSI, 1980; PARMENTIER et al., 1985).

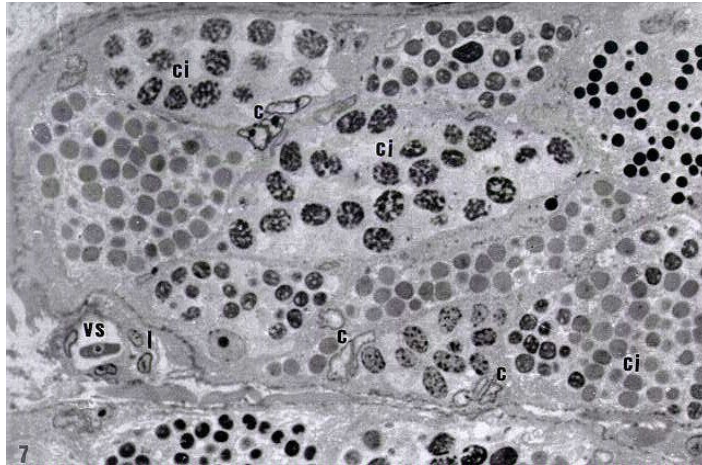
Reforçando a sua importância nos teleósteos, ela é fundamental para a realização da espermatogênese e da espermiogênese, pois sem ela não se constituiria o cisto e o tecido germinativo.

6. Morfologia

A célula de Sertoli em teleósteos sempre está associada a células germinativas, envolvendo-as individualmente, como ocorre com as espermatogônias e (ou) formando cistos, como é observado em espermatócitos e espermátides (GRIER, 1975; GRIER e LINTON, 1977; GRIER et al., 1978; SELMAN e WALLACE, 1986; SILVA e GODINHO, 1989a; QUAGIO-GRASSIOTO e CARVALHO, 1999; ANDRADE et al., 2001), como pode-se observar na Figura 6.

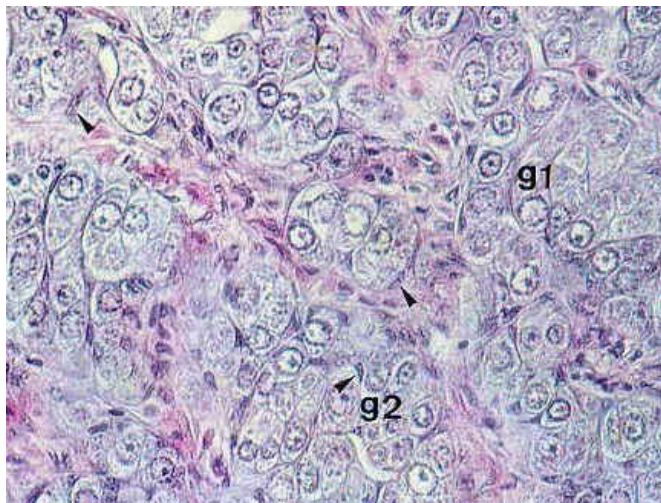
Geralmente uma única célula de Sertoli envolve os grupos de células germinativas, mas Loir et al. (1995) e Pudney (1995), citados por Andrade et al. (2001), descrevem que uma ou duas células de Sertoli podem envolver as células germinativas.

Na célula de Sertoli pode-se notar a presença de um núcleo que varia de forma triangular, fusiforme, ovalado, achatado ou sem formas definidas (Figura 6, 7 e 8), e que tem geralmente heterocromatina na periferia da membrana nuclear (Figura 9) (NICHOLLS e GRAHAM, 1972; ABRAHAM et al., 1980; SELMAN e WALLACE, 1986; BORGES FILHO, 1987; FLORES e BURNS, 1993; MITSUIKI, 1997; ALTHAMMER, 1999; ROMAGOSA et al., 1999). O nucléolo é geralmente proeminente e único, com posição excêntrica ou central, e em raras ocasiões podem ser observados dois nucléolos proeminentes (GRIER, 1975; VAN VUREY e SOLEY, 1990; ZAIDEN, 2000) (Figura 9).



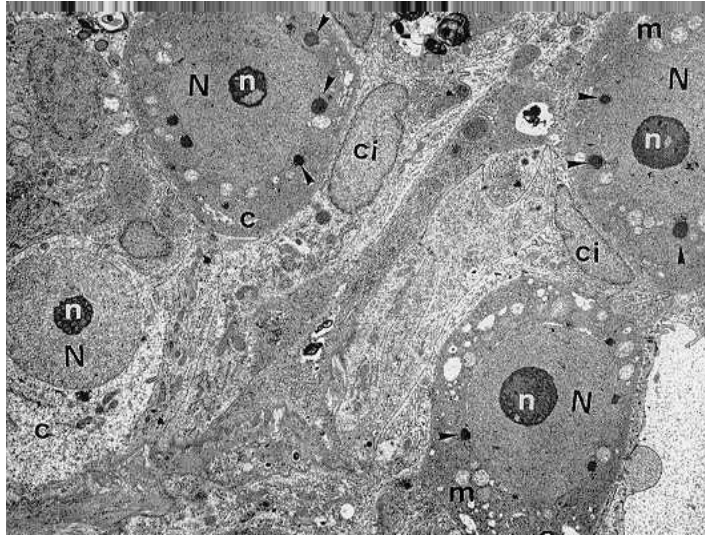
Adaptado - Althammer, 1999

Figura 6 – Fotomicrografia do corte transversal do testículo de piracanjuba, mostrando os cistos (ci) no interior do lóbulo e os núcleos das células de Sertoli (c) com vários formatos (triangular, bastonete, irregular). Vasos sanguíneos (vs); Células de Leydig (l). Coloração: Azul de Toluidina. Obj: 63x. Ampliação: 378x.



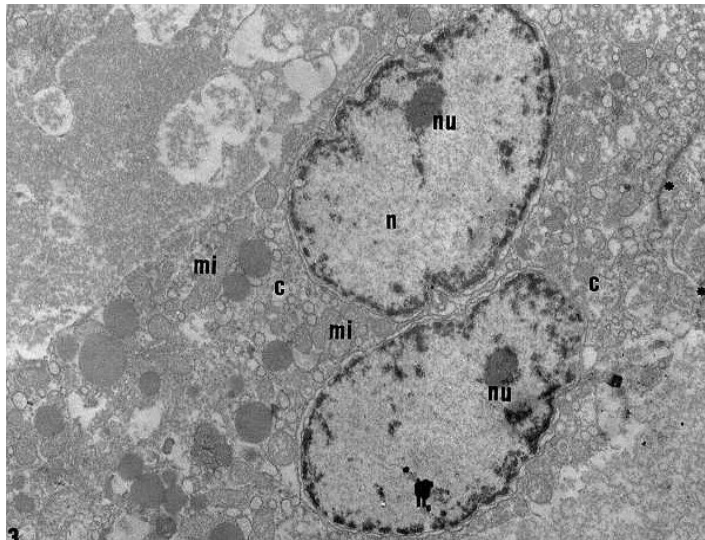
Adaptado - Zaiden, 2000.

Figura 7 – Fotomicrografia de corte transversal de testículo de piraputanga no estágio de repouso, com células de Sertoli (ponta da seta) em formato de bastonete e vírgula, envolvendo espermatogônias primárias (g1) e espermatogônias secundárias (g2). Coloração: HE. Obj: 20x



Adaptado - Zaiden, 2000.

Figura 8 – Elétron-micrografia de fragmento de testículo de piraputanga com espermatogônias primárias associadas às células de Sertoli, que tem núcleo (ci) com formato de bastonete e de vírgula. Núcleo da espermatogônia primária (N); Nucléolo (n); Citoplasma da espermatogônia (c); Mitocôndrias (m); Nuages (ponta da seta). Aumento: 4200x.



Adaptado - Althammer 1999

Figura 9 – Elétron-micrografia de transmissão em testículo de piracanjuba, com duas células de Sertoli (c), evidenciando o seu núcleo (n) e nucléolo (nu), mitocôndrias (mi). Aumento: 11000x.

Cecílio e Agostinho (1991) descreveram em *Hypophthalmus edentatus* as células císticas tendo um formato de vírgula, passando, com o desenvolvimento das células germinativas, para um formato de bastonete curvo.

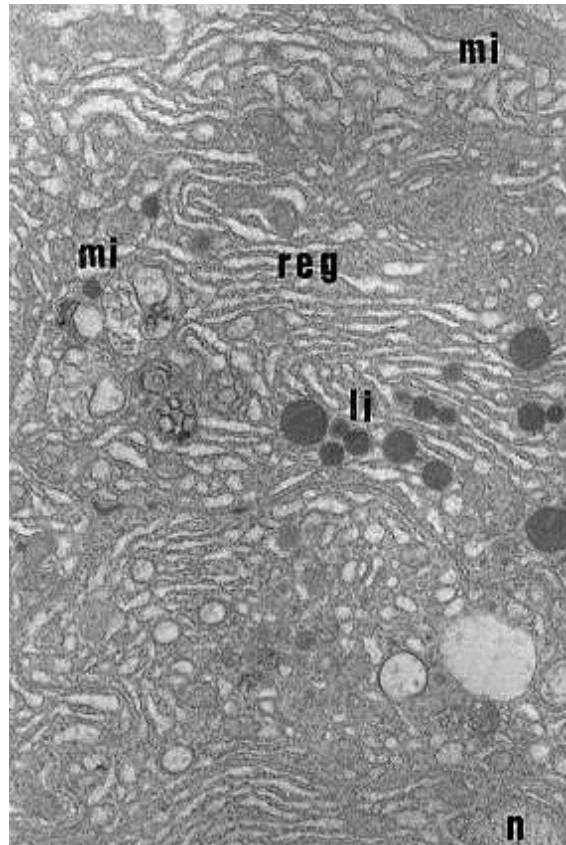
Os núcleos das células de Sertoli se modificam durante o desenvolvimento das células germinativas dentro dos cistos, tornando-se cada vez mais alongados (AGOSTINHO et al., 1987; CECÍLIO e AGOSTINHO, 1991; MITSUIKI, 1997; ZAIDEN, 1997; ZAIDEN, 2000).

Em *Cymatogaster aggregata*, as células germinativas também estão sempre associadas a células de Sertoli que formam cistos (exceto em espermatogônias primárias) e dentro de cada um destes há um número de células germinativas que varia entre 150 e 600 células. Juntamente com o desenvolvimento das células germinativas, as células de Sertoli passam por mudanças morfológicas, tais como mudanças no formato de seu núcleo, que passa de irregular a oval, e são reconhecidos 5 estágios: pré-cisto, cisto primário, espermatíde tardia, espermatozóide maduro e espermatóforo (GARDINER, 1978).

Em godeídeos (*Ameba splendens*, *Xenotoca eiseni*, *Ataenobius toweri*, *Characoden lateralis*), entre o início da formação do cisto e a hora em que a espermiogênese já está bem avançada, o tamanho da célula de Sertoli não se altera significativamente. Entretanto, quando os corpos residuais são desprendidos e ocorre a sua fagocitose pelas células de Sertoli, sua morfologia muda, tornando-se semelhante à das células colunares que compreendem o seu sistema de ductulos eferentes (GRIER et al., 1978).

O citoplasma das células de Sertoli é escasso, e seus finos prolongamentos envolvem as células e os cistos germinativos. Neste observam-se, ultra-estruturalmente, mitocôndrias alongadas com cristas tubulares, fileiras de retículo endoplasmático rugoso, gotas de lipídeos (Figura 10), cisternas de retículo endoplasmático liso, ribossomos, polirribossomos

livres e grânulos de glicogênio, complexo de Golgi e feixes de microfilamentos. Podem-se observar vacúolos contendo corpos residuais e células germinativas degeneradas (NICHOLLS e GRAHAM, 1972; GRESIK et al., 1973; GRIER, 1976; GRIER e LINTON, 1977; GRIER et al., 1978; ABRAHAM et al., 1980; BORGES FILHO, 1987; GRIER et al., 1989; SILVA e GODINHO, 1989a; ANDRADE et al., 2001).



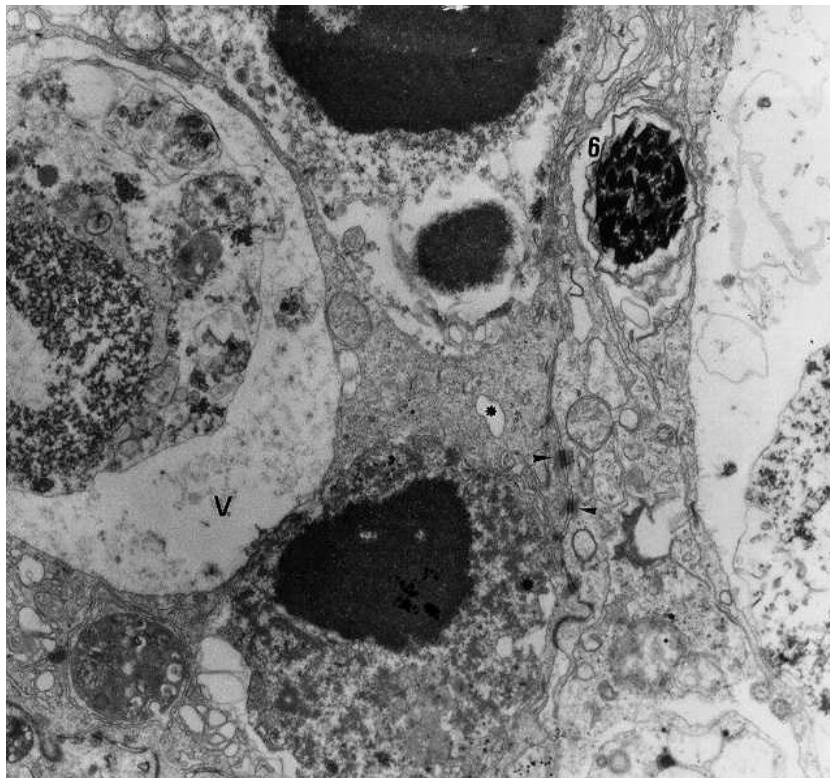
Adaptado - Althammer, 1999

Figura 10 – Elétron-micrografia de transmissão do testículo de piracanjuba, evidenciando o citoplasma da célula de Sertoli com retículo endoplasmático rugoso (reg), gotas de lipídeos (li), mitocôndrias (mi) e núcleo (n). Aumento: 10080x.

Para Van der Hurk et al. (1975), o citoplasma das células de Sertoli é dividido em três partes, a zona basal tem a presença de um núcleo arredondado ou oval e com retículo endoplasmático liso, na zona média há a presença de retículo endoplasmático rugoso, mitocôndria com cristas lamelares, cisterna de Golgi e algumas vesículas granuladas. A zona apical

alcança até a parte média das células espermáticas, consistindo de material floculoso.

Entre as áreas de contato de células de Sertoli vizinhas não se formam especializações de membranas em cistos de espermatogônias e espermatócitos primários, até a fase em que ocorrem os complexos sinaptonêmicos. A partir desta fase, ocorrem desmossomas e junções de oclusões entre estas áreas de contato (Figura 11) (ABRAHAM et al., 1980; MARCALLOU e SZÖLLÖSI, 1980; BERGMANN et al., 1984; PARMENTIER et al., 1985; SILVA e GODINHO, 1989b; ALTHAMMER, 1999; ANDRADE et al., 2001).



Adaptado - Borges Filho, 1987

Figura 11 – Elétron-micrografia do citoplasmas das células de Sertoli de *Prochilodus scrofa*, evidenciando processos fagocitários (v) e desmossomas (ponta das setas). Aumento: 14700x

Na Tabela I, pode-se ver um resumo do levantamento bibliográfico quanto à morfologia da célula de Sertoli durante este estudo.

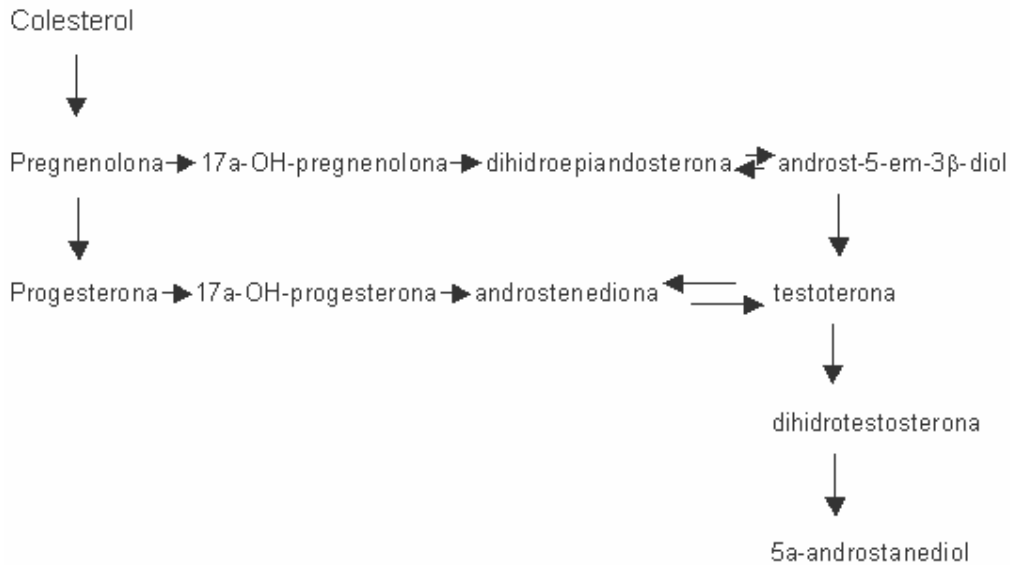
Tabela I – Morfologia estrutural e ultra-estrutural da célula de Sertoli:

<p>Núcleo que varia de forma (triangular, fusiforme, ovalado, achatado ou sem formas definidas), e que tem geralmente cromatina condensada na periferia da membrana nuclear, nucléolo proeminente e único, posição excêntrica ou central, e em raras ocasiões podem ser observados dois nucléolos proeminentes.</p>	Nicholls e Graham, 1972 (<i>Ciclosoma nigrofasciatum</i>).
	Grier, 1975 (<i>Poecilia reticulata</i>).
	Gardiner, 1978, (<i>Cymatogaster aggregata</i>).
	Abraham et al., 1980 (<i>Aphanis dispar</i>).
	Selman e Wallace, 1986 (<i>Fundulus heteroclitus</i>).
	Borges Filho, 1987 (<i>Prochilodus scrofa</i>).
	Van Vurey e Soley, 1990 (<i>Tilápia rendalli</i>).
	Flores e Burns, 1993 (<i>Xiphorus maculatus</i> e <i>X. nigrensis</i>).
	Mitsuiki, 1997 (<i>Colossoma macropomum</i>).
	Althammer, 1999 (<i>Brycon orbgyanus</i>).
	Romagosa et al. 1999 (<i>Brycon cephalus</i>).
Zaiden, 2000 (<i>Brycon hillari</i>).	
<p>Núcleos das células de Sertoli se modificam durante o desenvolvimento das células germinativas dentro dos cistos, tornando-se cada vez mais alongados.</p>	Agostinho et al., 1987 (<i>Rhinelepis aspera</i>).
	Cecilio e Agostinho, 1991 (<i>Hypophthalmus edentatus</i>).
	Mitsuiki, 1997 (<i>Colossoma macropomum</i>).
	Zaiden, 1997 (<i>Brycon orbignyanus</i>)
Zaiden, 2000 (<i>Brycon hilarii</i>)	
<p>Citoplasma das células de Sertoli escasso com finos prolongamentos envolvendo as células e os cistos germinativos. Ultra-estruturalmente observam-se mitocôndrias alongadas com cristas tubulares, sistemas de retículo endoplasmático liso, fileiras de retículo endoplasmático rugoso, ribossomos, polirribossomos livres e grânulos de glicogênio, complexo de Golgi, feixes de microfilamentos e vacúolos contendo corpos residuais e células germinativas degeneradas.</p>	Nicholls e Graham, 1972 (<i>Ciclosoma nigrofasciatum</i>).
	Gresik et al., 1973 (<i>Oryzias latipes</i>).
	Grier, 1976 (<i>Oryzias latipes</i>).
	Grier e Linton, 1977 (<i>Esox lucius</i>).
	Grier et al., 1978 (<i>Godeideos</i>).
	Abraham et al., 1980 (<i>Aphanis dispar</i>).
	Borges Filho, 1987 (<i>Prochilodus scrofa</i>).
	Grier et al., 1989 (<i>Esox lucius</i> e <i>E. Niger</i>).
	Silva e Godinho, 1989 (a) (<i>Oreochromis niloticus</i>).
	Andrade et al., 2001 (<i>Bryconops affinis</i>).
<p>Áreas de contato entre células germinativas e células de Sertoli vizinhas não formam especializações de membranas em cistos de espermatogônias e espermatócitos primários. Somente em cistos de espermatídes e espermatozóides elas ocorrem, aparecendo desmossomas e junções de oclusão entre estas áreas de contato.</p>	Abraham et al, 1980 (<i>Aphanis dispar</i>).
	Marcallou e Szöllösi, 1980 (<i>Poecilia reticulata</i>).
	Bergmann et al., 1984, (<i>Poecilia reticulata</i> e <i>Ameba splendens</i>).
	Parmentier et al., 1985 (<i>Cyprinus carpio</i>).
	Silva e Godinho, 1989 (b) (<i>Oreochromis niloticus</i>).
	Althammer, 1999 (<i>Brycon orbgnyanus</i>).
	Andrade et al., 2001 (<i>Bryconops affinis</i>).

7. Funções

Várias funções são atribuídas às células de Sertoli dos peixes teleósteos, levando-se em conta sua morfologia, assim como síntese de esteróides, fagocitose, nutrição, formação de cistos e de ductulos eferentes.

Quanto à síntese de esteróides, em mamíferos, o indicativo de que ocorre a produção de esteróides nas células de Sertoli são as suas características morfológicas, como a presença de gotas de lipídeos contendo colesterol, grande quantidade de retículo endoplasmático liso e numerosas mitocôndrias, segundo Dorrington e Khan (1993), e a produção de esteróides andrógenos se dá de acordo com o seguinte esquema:



Esses autores ainda afirmaram que a célula de Sertoli também participa da biossíntese de estrógenos, junto com as células de Leydig, em ratos imaturos, envolvendo ações de LH e FSH, e isso leva ao modelo de síntese de estrógeno de dois tipos celulares e duas gonadotropinas, propondo que a testosterona formada pelas células de Leydig, sob a influência de LH, é utilizada pelas células de Sertoli como um substrato para a aromatização na presença de FSH.

Nos peixes teleósteos, o indicativo de que a célula de Sertoli participa da síntese de esteróides é a presença de organelas como retículo endoplasmático liso, mitocôndrias com cristas tubulares e lipídeos citoplasmáticos (NICHOLLS e GRAHAM, 1972; GRESIK et al., 1973; VAN DER HURK et al., 1975; GRIER e LINTON, 1977; GRIER et al., 1989; VAN VUREY E SOLEY, 1990; GURAYA, 1994; ANDRADE et al. 2001).

Van der Hurk et al. (1978) detectaram, por métodos citoquímicos, em *Salmo gairdneri*, atividade esteroidogênica potencial das células de Sertoli ao final da maturação, quando as células de Leydig estão inativas.

Os testículos de *Glossogobius olivaceus* têm uma estrutura única, na qual o tecido glandular, composto de uma massa de células homólogas à célula de Leydig, é envolvido pelo tecido seminífero (células germinativas mais células císticas). Nesta espécie de teleósteo foi constatado que grande quantidade de esteróide é sintetizada no tecido glandular, mas o tecido seminífero também participa na produção de esteróide. A habilidade do tecido seminífero de metabolizar esteróides pode ser devida à contaminação, na preparação da cultura de tecido, por tecido glandular, já que pequenas quantidades de tecido glandular entremeam-se nos lóbulos seminíferos, mas a possibilidade do tecido seminífero metabolizar esteróides não deve ser descartada, devido à presença de retículo endoplasmático liso nas células císticas (ASAHINA et al., 1985).

A fagocitose pode ser notada pela presença de vacúolos contendo corpos residuais e células germinativas degeneradas em seu citoplasma, como foi observado por Nicholls e Graham (1972), Grier (1976), Grier et al. (1978), Sprando e Russel (1988), Silva e Godinho (1989) (a). Billard (1983) (a) notou atividade fagocitária das células de Sertoli, pois detectou fragmentos de espermátides dentro de seu citoplasma. Van der Hurk et al. (1978), nos períodos de involução testicular, observaram as protusões de células de Sertoli invadindo o lúmen dos túbulos seminíferos e envolvendo grupos de espermatozóides.

A presença de grânulos de glicogênio e vacúolos digestivos com atividade presumidamente lisossômica no seu citoplasma foi notada por Nicholls e Graham (1972), Gresik et al. (1973), Grier (1975) e Grier et al. (1980), e pode ser sugerida a função de nutrição destas células, pois com a glicogenólise podem fornecer metabólitos às células germinativas associadas às células de Sertoli. Moser (1967), estudando gônadas de *Sebastes paucispinis*, observou grandes grânulos basófilos contendo carboidratos, denotando também a mesma função nutritiva nas células, e descreveu-as como células limitantes do túbulo, consideradas equivalentes à célula de Sertoli.

Células de Sertoli envolvendo espermatogônias e os grupos de outras células germinativas mostram que esta leva à formação de cistos, nos quais há um desenvolvimento sincrônico das células germinativas, como observado por Grier et al. (1978), Flores e Burns (1993), Guraya (1994), Andrade et al. (2001) e Vicentini et al. (2002).

Quagio-Grassiotto e Carvalho (1999) descrevem que a célula de Sertoli forma os cistos das células germinativas em *Sorubim lima*, mas estas nem sempre estão na mesma fase de desenvolvimento, devido a sua característica assincrônica, levando à coexistência de espermatócitos II e espermátides no mesmo cisto.

Em algumas espécies de peixes de fecundação interna, pode-se atribuir a função de formação de ductulos eferentes, já que foi notada a presença de células derivadas das células de Sertoli recobrimo os mesmos (GRIER, 1975; GRIER et al., 1980; GRIER, 1984; SELMAN e WALLACE, 1986).

A barreira hemotesticular também é citada como uma das funções da célula de Sertoli. Utilizando técnicas de injeção de traçadores como HRP ou proteínas como clones de hibridoma WCS-3 ou WCS-29, foi detectada a presença de junções de oclusão e desmossomas, que são especializações de membranas das células de Sertoli, e indicam a formação da barreira

hemotesticular em peixes, que geralmente se dá em cistos de espermatídes em estágio avançado e em cistos de espermatozóides maduros (ABRAHAM et al., 1980; PARMENTIER et al., 1985). A importância desta tem sido sugerida como a de prevenir a formação de anticorpos antiespermatozóides e assim prevenir danos autoimunes nos testículos, e por criar um meio no qual as células germinativas masculinas possam se diferenciar (MARCALLOU e SZÖLLÖSI, 1980).

Nos teleósteos *Poecilia reticulata* e *Ameba splendens*, constatou-se que, quando o tecido testicular contendo cistos com espermatogônias e espermatócitos é fixado em fixador hipertônico, ocorre um encolhimento dos mesmos, mas quando são colocadas amostras contendo cistos com espermatídes e espermatozóides, o mesmo não ocorre, levando à conclusão que a barreira hemotesticular só age quando há células haplóides dentro dos cistos, e as junções intercelulares das células de Sertoli só aparecem quando a meiose é completada (BERGMANN et al., 1984).

Steyn e Van Vurey (1986), estudando a diferença de características químicas e de concentração entre o plasma sanguíneo e o plasma seminal, sugeriram que essa diferença se dá pela ação da barreira hemotesticular formada pelas células de Sertoli, que converte o plasma sanguíneo em plasma seminal em *Clarias gariepinus*.

Grier (1993), com relação ao termo barreira hemotesticular, contesta essa denominação, pois a barreira nos peixes forma-se entre as células de Sertoli e não inclui a participação de células endoteliais dos vasos sanguíneos ou de células limitantes. Sugere como mais apropriado o termo barreira de Sertoli, já que há participação somente da referida célula.

A formação dos espermatóforos e do espermatozeugmata também é citada como função da célula de Sertoli em peixes de fecundação interna. Os espermatóforos são formados dentro dos espermatozocistos, e as paredes destas estruturas são derivadas da secreção das células de Sertoli. A secreção é

formada quando começa uma diferenciação das células de Sertoli durante o desenvolvimento das células germinativas, seguida da liberação dos corpos residuais. As mesmas tornam-se células hipertrofiadas, ficando num formato progressivamente cuboidal e eventualmente colunar. O seu núcleo aumenta de tamanho, há uma grande proliferação de retículo endoplasmático e fica evidente um proeminente complexo de Golgi. A esta altura do desenvolvimento, as células de Sertoli parecem secretar vesículas que liberam o seu conteúdo no lúmen do cisto, e as secreções contidas nestas vesículas presumidamente agrupam e formam a cápsula do espermátóforo que envolve os espermatozóides (PUDNEY, 1993).

A única espécie de peixes teleósteos que produz o espermátóforo verdadeiro é o *Horaichthys setnai* (GRIER et al., 1981), mas Grier e Collete (1987) descreveram que algumas espécies do gênero *Zenarchopterus* (*Z. kamperi*, *Z. cudovittatus* e *Z. rasori*) também formam espermátóforo, mas um espermátóforo secundário, já que este deriva do espermatozeugmata que é formado na parte anterior do testículo e migra para a parte posterior do testículo, passando por todo comprimento do testículo e sofrendo alterações histoquímicas e estruturais, resultando numa massa de espermatozóides encapsulada ou espermátóforo.

Os espermatozeugmatas também são formados dentro dos cistos espermatogênicos e iniciam a sua formação nas fases primitivas da espermatogênese, nas quais as células de Sertoli são achatadas e indiferenciadas. Com a maturação das células germinativas, entretanto, há uma hipertrofia, e as células de Sertoli gradualmente adquirem uma aparência colunar. Durante a espermiogênese, as espermátides se alinham por si só, ficando adjacentes ao citoplasma apical das células de Sertoli para formar o espermatozeugmata. As células de Sertoli reagem produzindo inúmeros processos semelhantes a dedos, que se insinuam entre as cabeças dos espermatozóides. Essas projeções servem para ancorar os espermatozóides na margem luminal dos cistos que migram dos túbulos seminíferos para os ductos eferentes, enquanto as células de Sertoli fazem contato direto com as

células do ducto eferente, a espermição ocorre e o conteúdo do espermatozeugmata é liberado (PUDNEY, 1993).

Existem variações entre os Poecilídeos e os Godeídeos quanto à morfologia da estrutura dos espermatozeugmatas. Na primeira família, os núcleos das espermátides ou dos espermatozóides estão orientados para a periferia do cisto espermatogênico, e na segunda família ocorre o oposto, pois os flagelos das espermátides e espermatozóides estão orientados para a periferia do cisto espermatogênico (GRIER et al., 1978).

Grier et al. (1981) estudaram a estrutura testicular de três espécies de teleósteos com gonopódio tubular, portanto com fecundação interna e cuja estrutura testicular permitiu a classificação em tipo espermatogonial restrito. Observaram a formação parcial de espermatozeugmata em *Anableps dowi*, mas em *A. anableps* e *Jenynsia lineata*, os espermatozóides ficavam livres nos ductos eferentes. Esses relatos levam a crer que nem todas as espécies que realizam fertilização interna têm especializações para levar grupos de espermatozóides para o interior do oviduto.

Nos Glandulocaudineos há fertilização interna em 27 espécies, e o empacotamento dos espermatozóides é evidente em 3 gêneros de *Xnurobryconi* e 2 gêneros de *Glandulocaudni*. Em nenhum dos casos os pacotes eram cobertos por célula somática ou material acelular, e por isso foram classificados como espermatozeugmata (BURNS et al., 1995).

Na tabela II, pode-se observar um resumo das diferentes funções das células de Sertoli e seus respectivos autores, encontrados durante o desenvolvimento desta pesquisa:

Tabela II – Funções atribuídas às células de Sertoli em peixes teleósteos e seus respectivos autores.

Síntese de esteróides: presença de retículo endoplasmático liso, mitocôndrias com cristas tubulares e lipídeos citoplasmáticos. Observada atividade esteroidogênica potencial das células de Sertoli ao final da maturação, quando as células de Leydig estão inativas.	Nicholls e Graham, 1972 (<i>Ciclosoma nigrofasciatum</i>).
	Gresik et al., 1973 (<i>Oryzias latipes</i>).
	Van der Hurk et al., 1975 (<i>Mollienisia latipinna</i>).
	Grier e Linton, 1977 (<i>Esox lucius</i>).
	Grier et al., 1989 (<i>Esox lucius</i> e <i>E. Niger</i>).
	Van Vurey e Soley, 1990 (<i>Tilapia rendalli</i>).
	Guraya, 1994.
	Andrade et al., 2001 (<i>Bryconops affinis</i>).
Van der Hurk et al., 1978 (<i>Salmo gairdneri</i>).	
Fagocitose: presença de vacúolos contendo corpos residuais, células germinativas degeneradas em seu citoplasma, fragmentos de espermatídes dentro de seu citoplasma, protusões de células de Sertoli invadindo o lúmen dos túbulos seminíferos e envolvendo grupos de espermatozóides.	Nicholls e Graham, 1972 (<i>Ciclosoma nigrofasciatum</i>).
	Grier, 1976 (<i>Oryzias latipes</i>).
	Grier et al., 1978 (Godeídeos).
	Sprando e Russel, 1988 (<i>Lepomis macrochirus</i>).
	Silva e Godinho, 1989 (a) (<i>Oreochromis niloticus</i>).
	Billard, 1983 (b) (<i>Salmo trutta fario</i>).
	Van der Hurk et al., 1978 (<i>Salmo gairdneri</i>).
Nutrição: presença de grânulos de glicogênio e vacúolos digestivos com atividade presumidamente lisossômica e grandes grânulos basófilos contendo carboidratos no seu citoplasma.	Moser, 1967 (<i>Sebastodes paucispinis</i>).
	Nicholls e Graham, 1972 (<i>Ciclosoma nigrofasciatum</i>).
	Gresik et al., 1973 (<i>Oryzias latipes</i>).
	Grier, 1975 (<i>Poecilia latipinna</i>).
	Grier et al., 1980 (<i>Poecilia latipinna</i>).
Formação de cistos: presença das células de Sertoli envolvendo espermatogônias e grupos de outras células germinativas sugerem que esta leva à formação de cistos.	Grier et al., 1978 (Godeídeos).
	Flores e Burns, 1993 (<i>Xiphorus maculatus</i> e <i>X. nigrensis</i>).
	Guraya, 1994.
	Quagio-Grassioto e Carvalho, 1999 (<i>Sorubim lima</i>).
	Andrade et al., 2001 (<i>Bryconops affinis</i>).
Formação do ducto eferente: presença de células derivadas das células de Sertoli recobrimo os ductulos eferentes, em peixes de fertilização interna.	Grier, 1975 (<i>Poecilia latipinna</i>).
	Grier et al., 1980 (<i>Poecilia latipinna</i>).
	Grier, 1984 (<i>Horaichthys setna</i>).
	Selman e Wallace, 1986 (<i>Fundulus heteroclitus</i>).
Barreira hemotesticular: presença de junções de oclusão e desmossomas, que são especializações de membranas das células císticas. Ocorre em cistos de espermatídes e espermatozóides maduros.	Abraham et al., 1980 (<i>Aphanis dispar</i>).
	Marcallou e Szöllösi, 1980 (<i>Poecilia reticulata</i>).
	Bergmann et al., 1984 (<i>Poecilia reticulata</i> e <i>Ameca splendens</i>).
	Parmentier et al., 1985 (<i>Cyprinus carpio</i>).
	Steyn e Van Vurey, 1986 (<i>Clarias gariepinus</i>).
	Grier, 1993.
Formação dos espermatóforos e do espermatozeugmata: ocorre em peixes de fertilização interna.	Grier et al., 1981 (<i>Anableps anableps</i> , <i>A. dowi</i> , <i>Jenynsia lineata</i>).
	Pudney, 1993.
	Burns et al, 1995 (Glandulocaudíneos).

8. Terminologia

Nicholls e Graham (1972), estudando o testículo de *Cichlossoma nigrofasciatum*, denominaram as células que envolvem os cistos de células germinativas como células limitantes do lóbulo e notaram homologia com as células de Sertoli de mamíferos e aves devido a funções como fagocitose, envolvimento de espermatídes (possível função de nutrição) e provável produção de esteróides.

Já Gresik et al. (1973), estudando a ultra-estrutura das células de Sertoli em *Oryzias latipes*, notaram também a homologia com as células de Sertoli de mamíferos, e usaram o próprio termo célula de Sertoli para a sua denominação, por sua similaridade na citologia, nas relações com os elementos germinativos e intersticiais e em algumas das características inferidas para a célula estudada.

Grier (1975) destaca que o ponto crucial para estabelecer a homologia entre testículos de diferentes teleósteos e os mamíferos, que tem sido obscurecida há muito tempo, encontra-se no estabelecimento de funções similares, além do exame por métodos histoquímicos especializados. Devido a funções comuns, como a fagocitose de corpos residuais descartados pelas espermatídes e sua ingestão e degeneração, as células de Sertoli de mamíferos parecem ser homólogas às células de Sertoli dos poecilídeos.

Com o estudo dos tipos celulares em testículos de *Esox niger* e *E. lucius*, Grier et al. (1989) descrevem como as verdadeiras células limitantes as que têm características de células mióides contráteis e utilizam o termo célula de Sertoli para denominar as células que envolvem os cistos de células germinativas.

Na visão ortodoxa, em que um nome idêntico não deve ser dado a duas estruturas biológicas diferentes, se a homologia não estiver estabelecida, além de duvidosa, não é muito aceita. Na biologia moderna, a analogia de funções

pode ser determinante para o nome dado a uma estrutura, e por isso o termo célula de Sertoli é admissível para as células somáticas de gônadas de diferentes filos, sempre que uma única parte das funções das células de Sertoli de mamíferos for representada (ABRAHAM, 1991).

Na literatura consultada há uma grande variação quanto à terminologia da célula de Sertoli, mas a grande maioria (27) utilizou o termo célula de Sertoli em peixes teleósteos.

Esse termo foi também adotado nesta pesquisa após esta revisão, por notar-se que nos teleósteos existe grande homologia com as funções das células de Sertoli dos mamíferos, apesar de sua morfologia e localização serem bem diferentes.

Durante esta revisão puderam-se observar vários termos para descrever a célula de Sertoli. Na tabela III estão sumarizados os diferentes termos verificados durante este estudo.

Tabela III – Terminologia usada para célula de Sertoli, e seus respectivos autores.

Célula de Sertoli	Billard et al., 1972	Billard, 1983 (a)	Grier, 1992
	Gresik et al., 1973	Billard, 1984	Fraile et al., 1992
	Grier, 1975	Grier, 1984	Matos et al., 1993
	Grier, 1976	Parmentier et al., 1985	Arenas et al., 1995
	Gardiner, 1978	Cruz-Landim e Cruz-Höfling, 1987	Grier, 1995
	Grier et al., 1978	Sprando e Russel, 1988	Medeiros Neto et al., 1995
	Van der Hurk et al., 1978	Grier et al., 1989	Grier e Taylor, 1998
	Grier et al. 1980	Silva e Godinho, 1989 (a)	Quagio-Grassiotto e Carvalho, 1999
	Grier et al., 1981	Abraham, 1991	Vicentini et al., 2002
Célula cística	Billard, 1983 (b)	Agostinho et al., 1987	Mitsuiki et al., 1997
	Asahina et al., 1985	Silveira et al., 1990	Nakaghi et al., 1998
	Selman e Wallace, 1986	Cecílio e Agostinho, 1991	Althammer, 1999
	Sprando e Russel, 1987	Zaiden, 1997	Romagosa et al., 1999
Células císticas ou de Sertoli	Romagosa, 1998	Amaral, 1999	Zaiden, 2000
Células foliculares	Stanley et al., 1965.		
Células limitantes do lóbulo	Nicholls e Graham, 1972	Nagahama et al., 1978	Shrestha e Khana, 1978
Células limitantes do túbulo	Moser, 1967.		
Célula companheira	Ruby e McMillan, 1975.		

9. Interações entre as células de Sertoli e outras células do testículo

Em teleósteos foi encontrada a maioria das descrições de interações das células em estudo com as células germinativas. As células de Sertoli fornecem nutrientes, via transferência de metabólitos dos depósitos de glicogênio para o lúmen dos cistos germinativos (NICHOLLS e GRAHAM, 1972; GRESIK et al., 1973; GRIER, 1975; GRIER et al., 1980; LAHSTEINER e PATZNER, 1990), promovem o desenvolvimento sincrônico das células germinativas, criando um ambiente favorável a essa condição (GRIER et al., 1978; FLORES e BURNS, 1993; GURAYA, 1994; QUAGIO-GRASSIOTO e CARVALHO, 1999; ANDRADE et al., 2001), tem função de fagocitose do excesso citoplasmático das células germinativas (NICHOLLS e GRAHAM, 1972; GRIER, 1976; GRIER et al., 1978; BILLARD, 1983a; SPRANDO e RUSSEL, 1988; SILVA e GODINHO, 1989a), secretam hormônios, como 3α -HSD e dela-4-3-oxoC19, para seu completo desenvolvimento (NICHOLLS e GRAHAM, 1972; GRESIK et al., 1973; VAN DER HURK, 1975; GRIER, 1975; GRIER e LINTON, 1977; YEUNG et al., 1985; GRIER et al., 1989; VAN VUREY e SOLEY, 1990; GURAYA, 1994, GRIER e TAYLOR, 1998; ANDRADE et al., 2001), promovem a formação de barreiras para impedir a entrada de macromoléculas, por meio de estruturas especializadas como desmossomas e junções fixas (ABRAHAM et al., 1980; MARCALLOU e SZÖLLÖSI 1980; BERGMANN et al., 1984; PARMENTIER et al., 1985; STEYN e VAN VUREY, 1986; SILVA e GODINHO, 1989b).

As interações acima citadas ocorrem tanto em peixes teleósteos de tipo testicular espermatogonial irrestrito como nos espermatogoniais restritos.

Para os peixes teleósteos com tipo testicular espermatogonial restrito, existem interações das células de Sertoli com as células germinativas específicas, com as células de Sertoli participando na formação de células dos ductulos eferentes, devido a modificações morfológicas que ocorrem com as células de Sertoli após o rompimento dos cistos no processo de

espermiogênese, e sua incorporação aos ductulos (GRIER, 1975; GRIER et al., 1980; GRIER, 1984; SELMAN e WALLACE, 1986) e o auxílio na formação de estruturas especializadas em levar grupos de espermatozóides para dentro do oviduto (espermatóforos e espermatozeugmata) (GRIER, 1973; GRIER, 1975; GRIER et al., 1981; BURNS et al., 1995).

10. Discussão e conclusão

Este estudo sobre a célula de Sertoli permitiu verificar a grande variedade de funções e de morfologia desta célula nos teleósteos. Algumas funções, como a formação de estruturas especializadas para conduzir o espermatozóide para o oviduto, foram citadas em algumas espécies de fertilização interna (*Anableps dowi*) notadas por Grier et al. (1981), bem como a produção de esteróides exercida por *Esox lucius* (GRIER et al., 1989). Em *Aphanius dispar*, *Cyprinus carpio* e *Clarias gariepinus*, pode-se observar ainda a formação de barreira hemotesticular (ABRAHAM et al., 1980; PARMENTIER et al., 1985; STEYN e VAN VUREY, 1986).

As funções como fagocitose de corpos residuais e a formação de cistos foram notadas na grande maioria das espécies observadas neste estudo (NICHOLLS e GRAHAM, 1972; SILVA e GODINHO, 1989 (a); QUAGIO-GRASSIOTO e CARVALHO, 1999; ANDRADE et al., 2001).

A morfologia da célula de Sertoli nos peixes teleósteos mostrou uma grande variedade, tanto na forma de sua célula como na forma de seu núcleo, embora se tenha notado uma similaridade de funções exercidas pelas células de Sertoli, tais como fagocitose de corpos residuais e formação de cistos de células germinativas entre as espécies de peixes teleósteos observadas.

Nos teleósteos, ainda há uma certa carência de estudos específicos da célula de Sertoli, pois a maioria dos estudos tem sido conduzida em mamíferos, e mesmo nos teleósteos, estudos específicos com a célula de Sertoli são poucos, já que estes estão sempre relacionados ou com a dinâmica da espermatogênese e da espermiogênese ou com a morfologia testicular. Segundo revisão da célula de Sertoli feita por Russel e Griswold (1993), do universo de 3.600 publicações relacionadas com a célula, somente uma pequena parte, em torno de 70, foi relacionada com os teleósteos. Nesta pesquisa foi possível relacionar 76 trabalhos.

Pôde-se mostrar neste estudo que há grande analogia de funções entre a célula de Sertoli em peixes e a célula de mamíferos. Se na biologia moderna a analogia de funções é determinante para o nome de uma dada estrutura, e sempre que uma das funções da célula de Sertoli de mamífero for representada, será admissível o uso do termo célula de Sertoli, como afirmado por Abraham (1991), recomenda-se a sua padronização para célula de Sertoli, evitando-se assim controvérsias com o termo célula cística, pois este último termo é auto-explicativo somente para peixes. As revisões de Russel e Griswold (1993) e de renomados autores, entre eles Grier, também justificam esta conclusão.

11. Referências bibliográficas

- Abraham, M. The male germ cell protective barrier along phylogenesis. *Intern. Review Citol.* 130: 111-190, 1991.
- Abraham, M.; Rahamim, E.; Tibika, H.; Golenser, E. The blood testis barrier in *Aphanius dispar* (Teleostei). *Cell Tissue Res.* 211: 207-214, 1980.
- Agostinho, A. A.; Barbieri, M. C.; Agostinho, C. S.; Barbieri, G., Biologia reprodutiva de *Rhinelepis aspera* (Agassiz, 1829) (Teleostei, Loricariidae) no rio Paranapanema. I. Estrutura dos testículos e escala de maturidade. *Rev. Bras. Biol.*, 47 (3): 309-317, 1987.
- Althammer, B. *Avaliação ultraestrutural das células do interstício e císticas do testículo da piracanjuba **Brycon orbignyanus** (Valenciennes, 1849) (Pisces, Characidae), durante o ciclo sexual.* Jaboticabal, Centro de Aqüicultura da UNESP. 1999. 75p. il. Dissertação (Mestre em Aqüicultura). CAUNESP.
- Amaral, A. do A. *Ciclo reprodutivo anual em machos de **Leporinus macrocephalus** (Garavelo e Britski, 1988) (Pisces, Characiformes, Anostomidae).* Jaboticabal, 1999. 64p. Dissertação (Mestrado em Aqüicultura), Universidade Estadual Paulista.
- Andrade, R. F.; Bazolli, N.; Rizzo, E.; Sato, Y. Continuous gametogenesis in the neotropical freshwater teleost, *Bryconops affinis* (Pisces: Characidae). *Tiss. Cell.* 33 (5): 524-532, 2001.
- Arenas, M. I.; Fraile, B.; Miguel, M. P.; Paniagua, R. Cytoskeleton in Sertoli cells of mosquito fish (*Gambusia affinis holbrooki*). *Anat Rec.*, 241: 225-234, 1995.
- Asahina, K.; Suzuki, K.; Aida, K.; Hibiya, T.; Tamaoki, B. Relationship between the structures and steroidogenic functions of testes of the urohaze-goby (*Glossogobius olivaceus*). *Gen. Comp. End.* 57: 281-292, 1985.
- Bergmann, M.; Schindelmeiser, J.; Greven, H. The blood-testis barrier in vertebrates having different testicular organization. *Cell Tiss. Res.*, 238: 145-150, 1984.
- Billard, R. (a). Spermogenesis in the rainbow trout (*Salmo gairdneri*). An ultrastructural study. *Cell Tissue Res.*, 233: 265-284, 1983.

- Billard, R. (b). A quantitative analysis of spermatogenesis in the trout, *Salmo trutta fario*. *Cell Tissue Res.*, 230: 495-502. 1983.
- Billard, R. Ultrastructural changes in the spermatogonia and spermatocytes of *Poecilia reticulata* during spermatogenesis. *Cell Tissue Res.*, 237: 219-226, 1984.
- Billard, R.; Jalabert, B.; Breton, B. Les cellules de Sertoli des poissons téléostéens. I – Étude ultrastructurale. *Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys.* 12 (1): 19-32, 1972.
- Borges Filho, O. F., *Caracterização dos estádios de maturação e correlação com avaliações histoquímico-enzimáticas e ultraestruturais das células endócrinas testiculares, durante o ciclo reprodutivo do Prochilodus scrofa - Steindachener, 1881*, São Paulo, Universidade de São Paulo, 1987, 233p. il. Tese (Dout. Ciências-Fisiologia). USP.
- Burns, J. R.; Weitzman, S. H.; Grier, H. J.; Menezes, N. A. Internal fertilization, testis and sperm morphology in glandulocaudine fishes (Teleostei: Characidae: Glandulocaudinae). *J. Morph.*, 224: 131-145, 1995.
- Cecílio, E. B. e Agostinho, A. A. Biologia reprodutiva de *Hypophthalmus edentatus* (Spix, 1829) (Osteichthyes, Siluriformes) no reservatório de Itaipu-PR. I. Estrutura dos testículos e escala de maturidade. *Unimar*, 13 (2): 195-209, 1991.
- Clermont, Y. Introduction to the Sertoli cells. In: Russell, L. D.; Griswold, M. D. (ed.). *The Sertoli cell*. Clearwater: Cache River Press, 1993. xxii-xxv.
- Cruz-Landim, C. e Cruz-Höfling, M. A. Aspectos da espermatogênese de tucunaré, *Cichla ocellaris* Schneider, 1801 (Teleostei: Cichlidae). *Acta Amaz.* 16-17: 65-72, 1987.
- Dorrington, J. H. and Khan, S. A. Steroid production, metabolism and release by Sertoli cells. In: Russell, L. D.; Griswold, M. D. (ed.). *The Sertoli cell*. Clearwater: Cache River Press, 1993. 537-549.
- Flores, J. A. and Burns, J. R. Ultrastructural study of embryonic and early adult germ cells, and their support cells, in both sexes of *Xiphophorus* (Teleostei: Poeciliidae). *Cell Tissue Res.*, 271: 263-270, 1993.

- Fraile, B.; Sáez, F. J.; Vicentini, C. A.; Miguel, M. P.; Paniagua, R. The testicular cycle of *Gambusia affinis holbrooki* (Teleostei: Poeciliidae). *J. Zool. Lond.*, 228: 115-126, 1992.
- Gardiner, D. M. The origin and fate of spermatophores in the viviparous teleost *Cymatogaster aggregata* (Perciformes: Embiotocidae). *J. Morph.*, 155: 157, 172, 1978.
- Grandi, G. and Colombo G. Development and early differentiation of gonad in the European eel (*Anguilla anguilla* L., Anguilliformes, Teleostei): A cytological and ultrastructural study. *J. Morph.*, 231: 195-216, 1997.
- Gresik, E. W.; Quirk, J.G.; Hamilton, J. B. Fine structure of Sertoli cell of the testis of the teleost *Oryzias latipes*. *Gen. Comp. End.* 21: 341-352, 1973.
- Grier, H. J. Ultrastructure of the testis in the teleost *Poecilia latipinna*: Spermiogenesis with reference to the intercentriolar lamellated body. *J. Ultrastrut. Res.*, 45: 82-92, 1973.
- Grier, H. J. Aspects of germinal cyst and sperm development in *Poecilia latipinna* (Teleostei: Poeciliidae). *J. Morph.*, 146: 229-250, 1975.
- Grier, H. J. Sperm development in the teleost *Oryzias latipes*. *Cell Tiss. Res.*, 168: 419-431, 1976.
- Grier, H. J. Testis structure and formation of spermatophores in the atherinomorph teleost *Horaichthys setnai*. *Copeia*, 4: 833-839, 1984.
- Grier, H. J. Chordate testis: the extracellular matrix hypothesis. *J. Exp. Zool.*, 261: 151-160, 1992.
- Grier, H. J. Comparative Organization of Sertoli cell including the Sertoli cell barrier. In: Russell, L. D.; Griswold, M. D. (ed.). *The Sertoli cell*. Clearwater: Cache River Press, 1993. 703-739.
- Grier, H. J. Colloidal sperm-packing in mouthbrooding tilapiine fishes. *Copeia*, 4: 966-970, 1995.
- Grier, H. J. and Collete, B. B. Unique spermatozeugmata in testes of halfbeaks of the genus *Zenarchopterus* (Teleostei; Hemiramphidae). *Copeia*, 2: 300-311, 1987.
- Grier, H. J. and Linton, J. R. Ultrastructural identification of the Sertoli cell in the testis of northern pike, *Esox lucius*. *Am. J. Anat.*, 149: 283-288, 1977.

- Grier, H. J. and Taylor, R. G. Testicular maturation and regression in the common snook. *J. Fish Biol.*, 53: 521-542, 1998.
- Grier, H. J.; Burns, J. R.; Flores, J. A. Testis structure in the three species of teleost with tubular gonopodia. *Copeia*, 4: 797-801, 1981.
- Grier, H. J.; Fitzsimons, J. M.; Linton, J. R. Structure and ultrastructure of the testis and sperm formation in Goodeid teleost. *J. Morph.*, 156: 419-438, 1978.
- Grier, H. J.; Horner, J.; Mahesh, V. B. The morphology of enclosed testicular tubules in a teleost fish, *Poecilia latipinna*. *Trans. Amer. Micros. Soc.*, 99 (3): 268-276, 1980.
- Grier, H. J.; Van der Hurk, R; Billard, R. Cytological identification of cell types in the testis of *Esox lucius* and *E. niger*. *Cell Tissue Res.*, 257: 491-496, 1989.
- Grier, H.J.; Linton, J. R.; Leatherland, J. F.; Vlaming, V. L. Structural evidence for two different testicular types in teleost fishes. *Am. J. Anat.*, 159: 331-345, 1980.
- Guraya, S. S. Gonadal development and production of gamete in fish. *Proc. Indian Nat. Sci Acad.* 1: 15-32, 1994.
- Hann, H. W. The history of the germ cells of *Cottus bairdii girard*. *J. Morph.*, 43 (2): 427-497, 1927.
- Lahnsteiner, F. and Patzner, R. A. Potential steroid producing cells in the testis of *Salaria (= Blennius) pavo* (Teleostei, Blenniidae): Leydig cells, Sertoli cells and testicular cell clusters. *Zool. Anz.* 225: 87-100, 1990.
- Lahnsteiner, F.; Patzner, R. A.; Weismann. Testicular main ducts and spermatic ducts in some cyprinid fishes. I. Morphology, fine structure and histochemistry. *J. Fish Biol.* 44: 937-951, 1994.
- Matos, E.; Matos, P.; Oliveira, E.; Azevedo, C. Ultraestrutura do espermatozóide do pacu *Metynnis masculatus* Kner, 1860 (Pisces, Teleostei do rio Amazonas. *Rev. Bras. Ciên. Morfol.* 10 (1): 7-10. 1993.
- Mattei, X.; Siau, Y.; Thiaw, O. T.; Thiam, D. Peculiarities in the organization of testis of *Ophidion* sp. (Pisces, Telestei). Evidence for two types of the spermatogenesis in teleost fish. *J. Fish Biol.* 43: 931-937, 1993.
- Medeiros Neto, A. A.; Vieira, V. L. A.; Padovan, I. P.; Santos, A. J. G.; Lima, P. F. Organização celular do testículo do espermatozóide de tambaqui,

- Colossoma macropomum* (Cuvier, 1818). In: IX CONGRESSO BRASILEIRO DE ENGENHARIA DE PESCA, 1995, São Luís. Anais...São Luís: AEP-FAEP/BR, 1995. p. 43.
- Marcallou, C. and Szöllösi, A. The “blood-testis” barrier in a nematode and a fish: a generalizable concept. *J. Ultrastruc. Res.*, 70: 128-136, 1980.
- Mitsuiki, D. *Análise estrutural das células císticas e intersticiais do testículo de tambaqui **Colossoma macropomum** (Cuvier, 1881) (Pisces: Characidae), durante o ciclo reprodutivo.* Jaboticabal. FCAV-UNESP. 1997. 75p il. Trabalho de graduação (Zootecnia). FCAV-UNESP.
- Mitsuiki, D.; Leme dos Santos, H. S.; Mateus, O.; Lima, R. V. A. Morphological and morphometric characterization of interstitial and cystic cell of tambaqui, *Colossoma macropomum* (Cuvier, 1818) (Pisces: Characidae) testis, during reproductive cycle. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM OF BIOLOGY OF TROPICAL FISHES, 1997, Manaus. Abstracts...Manaus: ISBTF, 1997, p. 148.
- Moser, H. G. Seasonal histological changes in the gonads of *Sebastes paucispinis* Ayres, an ovoviviparous teleost (family Scorpaenidae). *J. Morph.* 123, 329-354, 1967.
- Nagahama, Y.; Clarke, W. C.; Hoar, W. S. Ultrastructure of putative steroid-producing cells in the gonads of coho (*Oncorhynchus kisutch*) and pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*). *Can. J. Zool.*, 56: 2508-2519: 1978.
- Nakaghi, L. S. O.; Mitsuiki, D.; Leme dos Santos, H. S.; Mateus, O.; Vasques, L. H. Morfometria do tecido intersticial e das células císticas intralobulares do testículo de “tambaqui” *Colossoma macropomum*. In: AQUICULTURA 98, 1998, Recife. Resumos....Recife: ABRAq, 1998. p. 217.
- Nicholls, T. J. and Graham, G. P. The ultrastructure of lobule boundary cell and Leydig cell homologs in the testis of a cichlid fish, *Cichlossoma nigrofasciatum*. *Gen. Com. End.* 19: 133-146, 1972.
- Parmentier, H. K.; Van der Boogaart, J. G. M.; Timmermans, L. P. M. Physiological compartmentation in gonadal tissue of the common carp (*Cyprinus carpio* L.) – A study with horseradish peroxidase and monoclonal antibodies. *Cell Tiss. Res.*, 242: 75-81, 1985.

- Pelliniemi, L. J.; Fröjdman, K.; Paranko, J. Embryological and prenatal development and function of Sertoli cell. In: Russell, L. D.; Griswold, M. D. (ed.). *The Sertoli cell*. Clearwater: Cache River Press, 1993. 87-114.
- Pudney, J. Comparative cytology of the non-mammalian vertebrate Sertoli cell. In: Russell, L. D.; Griswold, M. D. (ed.). *The Sertoli cell*. Clearwater: Cache River Press, 1993. 610-657.
- Quagio-Grassioto, I. and Carvalho E. D. The ultrastructure of *Sorubim lima* (Teleostei, Siluriformes, Pimelodidae) spermatogenesis: premeiotic and meiotic periods. *Tiss. Cell.* 61: 561-567, 1999.
- Romagosa, E. *Desenvolvimento gonadal (morfologia; ultra-estrutura) e indução de reprodução do matrinxã, **Brycon cephalus** (Günther, 1869) em cativeiro Vale do Ribeira, São Paulo*. São Carlos, 1998. 218p. Tese (Doutorado) Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de São Carlos.
- Romagosa, E.; Narahara, M. Y.; Borella, M. I.; Pariera, S. F.; Fenerich-Verani, N. Ultrastructure of the germ cells in the testis of matrinxã, *Brycon cephalus* (Teleostei, Characidae). *Tiss. Cell.* 31 (6): 540-544, 1999.
- Ruby, S. M. and McMillan, D. B. The interstitial origin of germinal cells in the testis of stickleback. *J. Morph.*, 145: 295-318, 1975.
- Russell, L. D and Griswold, M. D. *The Sertoli Cell*. Clearwater: Cache River Press, 1993.
- Selman, K. and Wallace, R. A. Gametogenesis in *Fundulus heteroclitus*. *Amer. Zool.*, 26: 173-192, 1986.
- Shrestha, T. K. and Khana, S. S. Seasonal changes in the testis of a hill stream teleost, *Garra gotyla* (Gray). *Acta Anat.* 100: 210-220, 1978.
- Silva, M. e Godinho, H. P. (a). A célula de Sertoli de *Oreochromis niloticus* (Peixe, Teleósteo). *Rev. Bras. Ciên. Morfol.* 6(1): 3-8, 1989.
- Silva, M. e Godinho, H. P. (b) Barreira hemotesticular em *Oreochromis niloticus* (Peixe, Teleósteo). *Rev. Bras. Ciên. Morfol.* 6(1): 9-13, 1989.
- Silveira, H.; Rodríguez, P.; Azevedo, C. Fine structure of the spermatogenesis of *Blennius pholis* (Pisces, Blenniidae). *J. Submicrosc. Cytol. Pathol.* 22(1): 103-108, 1990.

- Sprando, R. L. and Russel, L. D. A comparative study of Sertoli cell ectoplasmatic specialization in selected non-mammalian vertebrates. *Tiss Cell*. 19(4): 479-493, 1987.
- Sprando, R. L. and Russel, L. D. Spermiogenesis in the bluegill (*Lepomis macrochirus*): A study of cytoplasmatic events including cell volume changes and cytoplasmatic elimination. *J. Morph.*, 198: 165-177, 1988.
- Stanley, H.; Chieffi, G.; Botte, V. Histological and histochemical observations on the testis of *Gobius paganellus*. *Z. Zellforschung*. 65: 350-362, 1965.
- Steyn, G. J. and Van Vurey, J. H. J. The role of the blood-testis barrier in the chemical composition of the seminal plasma of the freshwater teleost *Clarias gariepinus*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 83A. (3): 421-425, 1986.
- Van der Hurk, R.; Peute, J.; Vermeij, J. A. J. Morphological and enzyme cytochemical aspects of the testis and vas deferents of the rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Cell Tiss. Res.*, 186: 309-325, 1978.
- Van der Hurk, R.; Peute, J.; Meek, J.; Van Oordt, P.G.W.J. The Sertoli cell in the testis of the black molly (*Mollienisia latipinna*). *J. Endocrinol.* 64: 39-40, 1975.
- Van Vurey, J. H. J. e Soley, J. T. Some ultrastructural observations of Leydig and Sertoli cells in the testis of tilapia *Tilapia rendalli* following induced testicular recrudescence. *J. Morph.*, 206: 57-63, 1990.
- Vicentini, C. A.; Franceschini-Vicentini, I. B.; Benetti, E. J.; Orsi, A. M. Testicular ultrastructure and morphology of the seminal pathway in *Prochilodus scrofa*. *J. Submicrosc. Cytol. Pathol.* 33(3): 357-362, 2002.
- Yeung, S. B.; Adal, M. N.; Hui, S. W. B.; S. T. H. The ultrastructural and biosynthetic characteristics of steroidogenic cells in the gonad of *Monopterus albus* (Teleostei) during natural reversal. *Cell Tiss. Res.* 239: 383-394, 1985.
- Zaiden, S.F. *Estrutura testicular da piracajuba **Brycon orbignyanus** (Valenciennes, 1849)(Pisces, Characidae), nos vários estádios do ciclo sexual*. Jaboticabal, Centro de Aquicultura da UNESP, 1997. 71p. il. Dissertação (Mest. em Aqüicultura). CAUNESP.

Zaiden, S.F. Morfologia gonadal e metabolismo energético da piraputanga **Brycon hilarii** (Cuvier e Valenciennes, 1849) (Pisces, Characidae), em cativeiro, durante o ciclo reprodutivo anual. Jaboticabal, Centro de Aqüicultura da UNESP, 2000 152p. il. Tese (Doutor em Aqüicultura). CAUNESP.