

HISTORIA DE LAS PLACENTAS Y SU RELACIÓN CON LA MORFOLOGÍA

Dr. CLAUDIO G. BARBEITO

Facultad de Ciencias Veterinarias.

Universidad Nacional de La Plata. 60 y 118. La Plata. Buenos Aires. Argentina.

CONICET.

E-mail: barbeito@fcv.unlp.edu.ar

INTRODUCCIÓN

La lectura de los textos de biología, embriología e histología más utilizados nos acerca a diversas definiciones de placenta; las que se presentan a continuación son algunas de las más frecuentes:

- Órgano membranoso vascularizado que se desarrolla en el interior del útero de hembras preñadas y rodea al feto.
- Órgano temporario en donde intervienen las membranas fetales y el endometrio.
- Órgano que resulta de la yuxtaposición o fusión de tejidos maternos y embrionarios para intercambios fisiológicos.

Las definiciones anteriores expresan solo parcialmente qué es una placenta. El componente materno de la placenta mayoritariamente corresponde al útero y, en menor proporción al ovario. Adicionalmente, las funciones de la placenta incluyen aspectos endocrinológicos e inmunológicos que complementan a los intercambios fisiológicos que ocurren en este órgano.

A continuación, se propone una definición más completa de placenta:

La placenta es un órgano transitorio formado por tejidos embrionarios (o fetales) y maternos que permite intercambios fisiológicos y minimiza las posibilidades de rechazo del embrión por el sistema inmune materno para lograr el desarrollo y crecimiento del nuevo individuo en las primeras etapas de su ontogenia.

De esta definición surgen algunos aspectos muy interesantes. La placenta es un órgano transitorio, pero es indispensable para la vida durante la etapa de la ontogenia en que se encuentra presente. Esta importancia se debe a sus múltiples funciones que le permiten reemplazar durante la vida prenatal de manera total o parcial a los sistemas digestivo, respiratorio, excretor, endocrino e inmune. Además, de la definición se desprende que la placenta es un órgano mixto, formado por tejidos maternos y embrionarios o fetales, según el momento en que se estudie el órgano. Esta característica es sorprendente; nos encontramos con una estructura a cuya formación aportan componentes dos individuos distintos. En algunos casos, como en los rumiantes y en algunos otros marsupiales, se llega al extremo de la fusión de células maternas y fetales.

Por lo general el término placenta se asocia a los mamíferos y más específicamente a los euterios; pero su presencia no se limita a esta clase de animales. Así, varios grupos de vertebrados desarrollaron placentas durante su evolución e inclusive existen artrópodos y algunos otros invertebrados con placentas.

La placentación ha sido una de las adaptaciones más frecuentes asociadas a la viviparidad, es decir a la reproducción mediante el nacimiento de crías vivas. Las reconstrucciones filogenéticas muestran que, a lo largo de la evolución de los vertebrados, la viviparidad ha surgido de manera independiente en diversas ocasiones en todas las clases excepto en aves. En las clases de vertebrados que poseen miembros vivíparos, excepto en los anfibios, entre las adaptaciones a la viviparidad se encuentra el desarrollo de una placenta. Por lo tanto, en vertebrados las placentas han surgido en las siguientes clases: Chondrichthyes, Osteichthyes, Reptilia y Mammalia.

El origen independiente de la viviparidad y la placentación son ejemplos de evolución convergente. Estos procesos generan ventajas adaptativas ya que no se conocen casos en que la placentación haya sido remplazada por otras formas de nutrición.

PECES

En los peces la viviparidad se desarrolló en numerosas ocasiones tanto en los osteictios como en los condriictios. Sin embargo, la viviparidad en estos animales no siempre está asociada a la formación de una placenta. Existen casos de oofagia o de canibalismo prenatal, en los que los embriones se alimentan de los huevos no eclosionados o de sus propios hermanos. En otros peces el saco vitelino posee un gran tamaño y almacena cantidades importantes de vitelo, a partir del cual se nutre el embrión. Este tipo de nutrición se denomina lecitotrópica y, si bien se produce en el interior de la madre, no implica el contacto entre el saco vitelino y los tejidos maternos y por lo tanto no se forma una placenta.

La variedad de los mecanismos de nutrición embrionaria en los peces incluye a la placentación, que puede ocurrir por mecanismos muy diferentes y por lo tanto involucrar estructuras muy diversas.

En los condriictios estudiados hasta el momento, hay contacto entre el oviducto materno y alguna estructura embrionaria. Los osteictios se diferencian del resto de los vertebrados por que no se desarrollan los conductos de Müller, por lo tanto sus conductos genitales femeninos, denominados gonoductos, se forman en el interior del ovario hueco y no son homólogos de los presentes en los restantes vertebrados. La porción materna de la placenta puede derivar de la pared de este gonoducto (placenta luminal, Fig. 1) o del folículo ovárico (placenta intrafolicular, Fig. 2); algunos autores denominanseudoplacenta a esta última variedad.

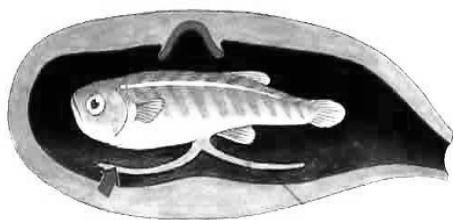


Figura 1. Placentación luminal.

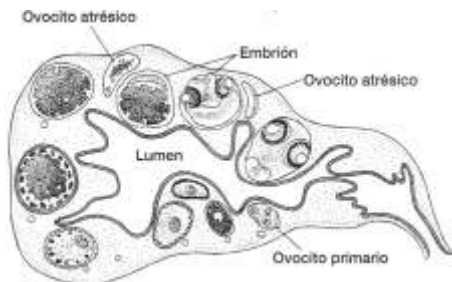


Figura 2. Placentación intrafolicular.

Los peces presentan como único anexo embrionario al saco vitelino que está conectado con el intestino. Sin embargo, han evolucionado de diversas adaptaciones morfológicas embrionarias para aumentar la superficie de contacto: en las branquias, la cavidad bucal, el pericardio (en este caso se forma una proyección que cubre al embrión y funciona como un pseudoamnios), la piel o el intestino. Dentro de las adaptaciones intestinales una de las que aparece en más especies es la trofotenia, que consiste en una larga evaginación del intestino caudal, tapizado por un delgado epitelio absorbente (Fig. 3).



Figura 3. Trofotenia. Según McMillan (2007).

En los condriictios es frecuente que el saco vitelino presente evaginaciones que se interdigitan con la pared del oviducto, también plegada (Fig. 4).

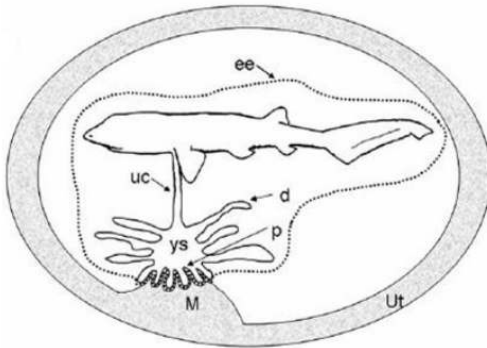


Figura 4. Placenta vitelina de tiburón. Según Haines *et al.* (2006).

M. Zona de contacto materno,
Ut. Pared uterina,
ys. Saco vitelino,
p y d. Porciones proximal y distal del
saco vitelino respectivamente,
uc. Cordón umbilical,
ee. Envoltura del huevo.

La barrera placentaria, que separa la sangre materna y embrionaria, está formada por las mismas capas que en los mamíferos: endotelio embrionario, tejido conjuntivo embrionario, epitelio del saco vitelino, epitelio uterino (u oviductal), tejido conjuntivo materno y endotelio materno. En general se mantiene la cubierta del huevo entre ambos epitelios. Pese a que no hay pérdida de capas de la barrera placentaria, el epitelio se aplana y el tejido conjuntivo es muy delgado en las zonas de contacto materno-embionario. Estas adaptaciones morfológicas favorecen los intercambios fisiológicos y han surgido durante la filogenia de manera independiente en distintos grupos placentados. Numerosos tiburones y rayas presentan placenta; entre las especies más estudiadas se encuentran los tiburones *Rhizoprionodon terraenovae*, *Mustela canis* (que se encuentra en el mar argentino) y *Scoliodon laticaudatus*.

Las placentas de los osteictios poseen un amplio grado de variedades morfológicas. En muchos géneros, por ejemplo *Ameca*, aparece una trofotenia que aumenta la superficie de contacto del embrión con la pared del gonoducto materno. En otros casos como *Jenynsia lineata*, el overito u orillero, común en Argentina, la pared del gonoducto presenta evaginaciones que toman contacto con el intestino o las branquias del embrión. Muchos grupos de osteictios presentan placentación intrafolicular, entre ellos el pequeño pez del norte de Sudamérica, *Poecilia reticulata*, es uno de los más estudiados. En estos casos es frecuente que el saco vitelino alcance un gran desarrollo para aumentar la superficie de contacto con el epitelio folicular, esto ocurre por ejemplo en *Anableps*. En otros casos los pliegues del

saco vitelino recubren la cabeza del feto, recordando a un saco amniótico, como se observa en *Heterandria*. La placentación parece haber aparecido en etapas tempranas de la filogenia de los peces, ya en el celacanto *Latimeria chalumnae*, se observa una placentación luminal en la que el desarrollo del embrión ocurre en la luz del gonoducto.

REPTILES

En los reptiles la viviparidad apareció en forma independiente por lo menos cien veces entre los Squamata, pero hasta el momento no se han encontrado especies vivíparas de tortugas o cocodrilos. Muchos de los taxa vivíparas de Squamata poseen placenta. Por otra parte, existen evidencias de la viviparidad y el posible desarrollo de placentas en el grupo extinto de los ictiosaurios. Los reptiles presentan los mismos anexos embrionarios que los mamíferos y en ambos grupos la porción embrionaria de la placenta puede originarse por la fusión del corion con el alantoides (placenta corioalantoidea) o con el saco vitelino (placenta coriovitelina). El corion es el anexo embrionario más externo y contacta con los tejidos maternos, pero este anexo no origina vasos sanguíneos los que son aportados por otros anexos como el alantoides o el saco vitelino.

A diferencia de lo que ocurre en los mamíferos en los que las membranas coriovitelines son por lo general vascularizadas, en los reptiles se forma una onfalopleura bilaminar por fusión de los epitelios del trofoblasto y del saco vitelino, sin que se interponga una capa de mesodermo vascularizado entre ellos. El mesodermo vascularizado solamente aparece como un anillo rodeando el vitelo en el polo abembrionario y no penetra en el resto de la membrana. En los grupos ovíparos, esta onfalopleura que contacta con la cáscara del huevo participaría en la respiración y la nutrición histiotrófica previa a la ovoposición. En algunos géneros vivíparos como *Pseudemoia* esta membrana se forma tras la desaparición de la cubierta del huevo y toma contacto con el útero lo que permite el pasaje de nutrientes (Fig. 5).

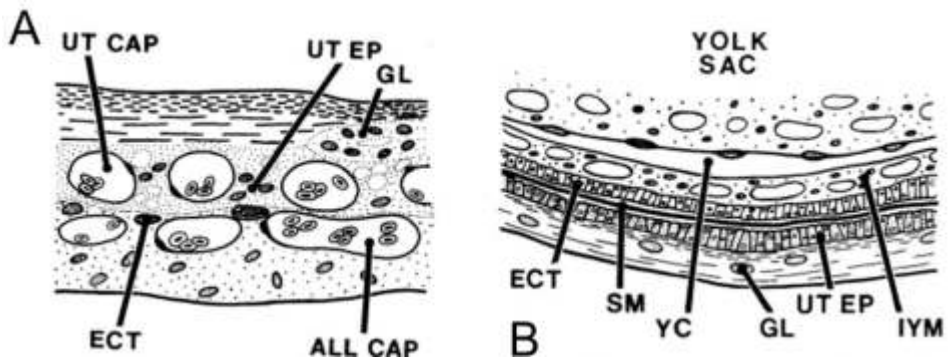


Figura 5. Placenta de *Eulamprus sp.* (modificada de Weekes, 1927 por Stewart y Thompson, 2000).

A. Placenta corioalantoidea. (CA. Capilar alantoideo, EC. Ectodermo coriónico, GL. Glándula uterina, CU. Capilar uterino, EU. Epitelio uterino). B. Onfaloplacenta. (E. Ectodermo de la onfaloplacenta bilaminar, GL. Glándula uterina, MVA. Masa vitelina aislada, CH. Cubierta del huevo, EU. Epitelio uterino, ES. Espacio o hendidura vitelina).

Al igual que en aves y mamíferos, en los reptiles existe una membrana corioalantoidea bien vascularizada que es fundamental para los procesos de intercambios. En los grupos placentados esta membrana toma contacto con los tejidos maternos, para facilitar este contacto aparecen modificaciones en el trofoectodermo o trofoblasto del corion y en el epitelio uterino, que recuerdan a algunas de las encontradas en los mamíferos. Por ejemplo, se encuentran células binucleadas en el trofoectodermo de algunas especies y en otras el epitelio uterino puede transformarse en un sincicio.

En algunos reptiles como el camaleón de Jackson o de tres cuernos, *Chamaeleon jacksonii*, la nutrición matrotrofica vía placentaria es posterior a la nutrición lecitotrofica. En otros como la lagartija de Tasmania *Pseudomoia*, la adquisición de nutrientes durante la vida prenatal es exclusivamente matrotrofica. Este último género desarrolla una placenta coriovitelina con onfalopleura en el polo abembrionario y una placenta corioalantoidea en el polo embrionario. La combinación de ambos tipos de placentas es frecuente en Squamata y es denominada placentación onfaloalantoica, aparece no solo en lagartos sino también en algunas serpientes como las víboras jarreteras, *Thamnophis radix* y *T. sirtalis* de América del Norte.

Algunas familias de lagartijas como Scincidae poseen muchos miembros placentados, por ejemplo en el eslizón tridáctilo, *Chalcides chalcides*, una pequeña lagartija italiana de miembros muy cortos, en esta especie la placenta presenta componentes corioalantoideos como coriovitelinos. En los placentomas del escindido mejicano Mabuya existen columnas de células del epitelio coriónico que penetran en el tejido materno y contactan con los vasos sanguíneos uterinos. En estas lagartijas la placenta coriovitelina basada en una onfalopleura bilaminar no se forma ya que la membrana desaparece antes de adquirir importancia funcional.

En las serpientes pueden formarse ambos tipos de placenta; pero, a diferencia de lo observado en lagartos, la membrana del huevo persiste durante toda la gestación.

MAMÍFEROS

MARSUPIALES (METATERIOS)

Al igual que en los reptiles, la placenta de los mamíferos está formada por un componente materno derivado del endometrio uterino y un componente embrionario-fetal derivado del corion, que se une a otros anexos como el saco vitelino o el alantoides. Pese a que se pueden encontrar muchas semejanzas entre las placentas de los reptiles y de los mamíferos, estas son analogías. Los mamíferos se han originado a partir de reptiles lecitotrofos ovíparos, esto parece evidente porque los mamíferos más primitivos, los prototerios (monotremas), son ovíparos. En cambio los metaterios (marsupiales) son organismos matrotrofos y vivíparos, que desarrollan una placenta para nutrir al embrión durante su corta vida prenatal. Recordemos que estos organismos nacen en un estado de desarrollo temprano y que completan en el interior del marsupio las etapas ontogénicas necesarias para poder vivir en forma libre.

En la mayoría de los marsupiales la placenta es coriovitelina, con formación de una onfalopleura bilaminar o trilaminar. La onfalopleura bilaminar permite el pasaje de nutrientes provenientes de las secreciones uterinas y restos celulares (nutrición histiotrófica), en cambio en la onfaloplacenta trilaminar la nutrición es hemotrópica (a partir de la sangre materna) (Fig. 6).

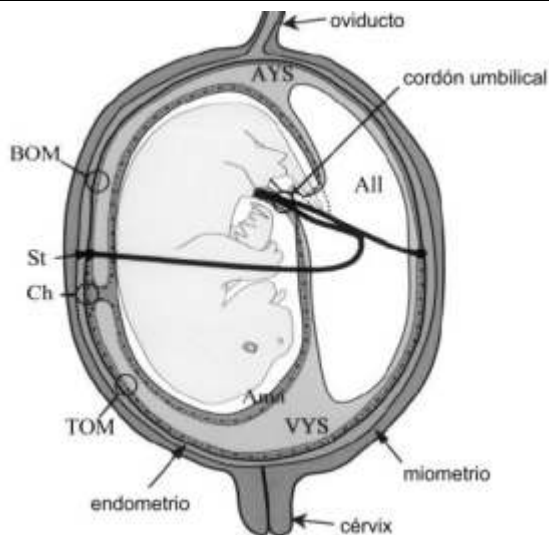


Figura 6. Dibujo esquemático de un feto marsupial con sus membranas fetales y el útero (modificado de Freyer *et al.*, 2002).

All. Alantoides,
Amn. Amnios,
AYS. Saco vitelino avascular,
BOM. Onfalopleura bilaminar (saco vitelino),
Ch. Corion,
TOM. Onfalopleura trilaminar (saco vitelino),
St. Seno terminal,
VYS. Saco vitelino vascular.

Sin embargo, en los Peramelidos, grupo conocido vulgarmente como bandicoots y que ha sido popularizado recientemente por un videojuego, se desarrolla una placenta corioalantoidea con una fusión sincicial del epitelio uterino y el trofoblasto semejante a la observada en rumiantes.

EUTERIOS

Al igual que ocurre en los marsupiales, en los euterios la presencia de placenta es una característica que no posee excepciones. Sin embargo, a diferencia, de lo que se observa en metaterios la variedad más común de placenta en este grupo es la corioalantoidea. Si bien en muchos euterios aparece durante los primeros estadios una placenta coriovitelina y en los roedores existe una placenta vitelina invertida, la placenta corioalantoidea es la variedad definitiva en todos los miembros de esta subclase. Recordemos que el corion de los euterios, como el de otros amniotas, es avascular y debe fusionarse al saco vitelino o al alantoides para vascularizarse, formando membranas coriovitelinas o corioalantoideas. El corion para aumentar la superficie de contacto presenta evaginaciones llamadas vellosidades coriales; estas regiones de corion con vellosidades constituyen el corion vellosa o frondoso y son el sitio en los que ocurre la nutrición hemotrofa del nuevo individuo. En este tipo de nutrición los nutrientes son incorporados desde la sangre materna. Sin embargo, en muchas especies el corion posee zonas carentes de vellosidades (que forman el corion liso) que también contactan con el útero pero en donde las células del anexo fetal incorporan nutrientes provenientes de detritus celulares o de la secreción de las glándulas uterinas. Este último tipo de nutrición histiotrofa, como es evidente, es el único tipo de nutrición posible hasta que se desarrolla la vasculatura fetal.

Existe consenso en considerar que el ancestro de todos los euterios fue placentado y que este órgano se mantuvo a lo largo de la evolución del grupo; sin embargo la divergencia morfológica y funcional que ha alcanzado la placenta dentro de esta subclase de mamíferos no es comparable a la observada en ningún otro grupo de animales. Tal diversidad ha llevado a la construcción de numerosas clasificaciones, las más utilizadas toman los siguientes criterios: el origen de las vellosidades, la

distribución de las vellosidades, la morfología de las vellosidades, la pérdida de tejidos maternos en el parto (criterio obstétrico) y la estructura de la barrera placentaria.

Diversidad de las placentas en euterios

Como recién se mencionó, las placentas de las distintas especies de euterios tienen diferencias en aspectos tales como la distribución y la forma de las vellosidades coriónicas y la intimidad de la relación entre los anexos embrionarios y el endometrio.

En las placentas humana, bovina y equina las vellosidades coriónicas poseen una morfología digitiforme semejante a la de las vellosidades intestinales; estas placentas se denominan vellosas. En otros mamíferos las vellosidades tienen forma de cresta, es el caso de la placenta rugosa de la cerda. En la gata estas estructuras son laminares, mientras que en la perra, rata y ratón su disposición es muy irregular y se las clasifica como laberínticas.

Las placentas también se clasifican de acuerdo a la distribución de las vellosidades coriónicas (clasificación anatómica o de Strahl, Fig. 7); según este criterio cada tipo de placenta posee una apariencia anatómica distintiva que puede ser: difusa, cotiledonaria, zonal y discoidea.

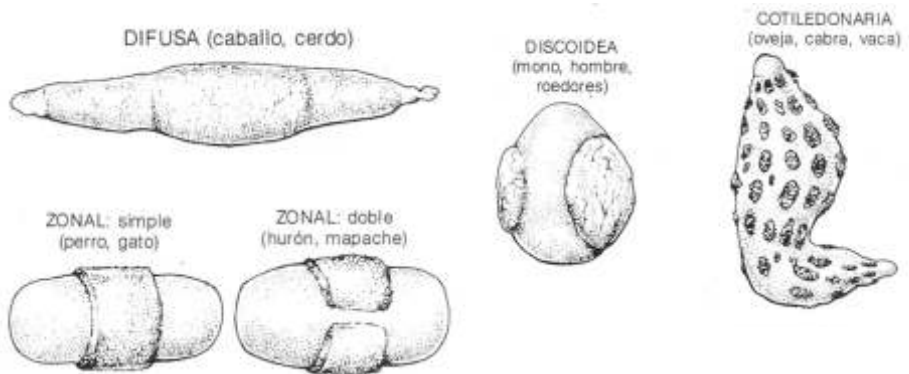


Figura 7. Clasificación anatómica de Strahl.

Las placentas difusas poseen una distribución uniforme de las vellosidades coriónicas, que cubren toda la superficie del corion. En los suínos, los equinos, los cetáceos y los camélidos se encuentran este tipo de placenta. En el cerdo, existen apéndices necróticos lisos terminales, la falta de vellosidades en los extremos del saco coriónico hace que a esta placenta se la denomine semidifusa. En la placenta equina existen numerosas microzonas ricas en vellosidades coriónicas, estas regiones son conocidas como microcotiledones.

Los ruminantes, excepto muy pocas especies como *Tragulus javanicus* (ciervo ratón), poseen una placenta cotiledonaria, en donde las vellosidades coriónicas forman estructuras discretas denominadas cotiledones (foto búfalo). El cotiledón se define como la unidad placentaria de origen coriónico, conformado por abundantes vasos sanguíneos y tejido conectivo (Fig. 8).

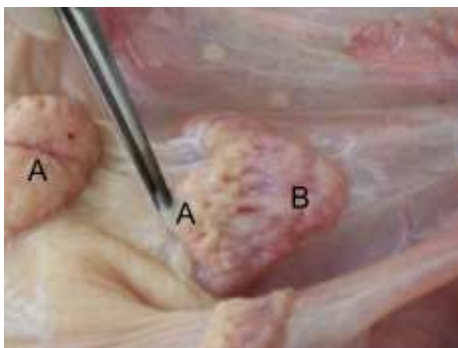
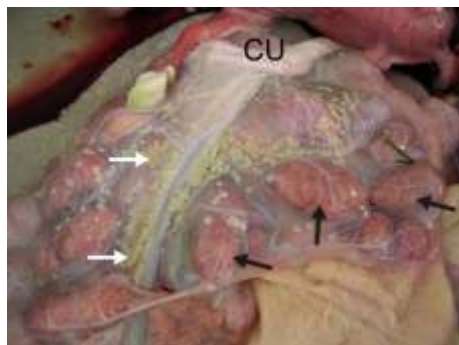


Figura 8. Placentoma de bovino.
A. Carúncula,
B. Cotiledón.
(Gentileza del CEDIVE –Centro de Diagnóstico e Investigaciones Veterinarias. FCV. UNLP.)

Los cotiledones pueden ser numerosos, encontrándose alrededor de 100 en las especies multicotiledonarias como la vaca, la oveja, la cabra y la jirafa (en donde se pueden observar hasta 180 cotiledones) o un número mucho menor (3-12) en la mayoría de los cérvidos que se clasifican como oligocotiledonarios. La unión de un cotiledón aportado por el feto y la carúncula materna, región aglandular del endometrio, se denomina placentoma. Durante la histogénesis de los placentomas, existen procesos de inducción recíproca que determinan que las vellosidades coriónicas se interdigiten en forma exacta con el tejido caruncular. Los placentomas poseen distinta morfología según la especie; así, en la vaca son convexos, en la oveja cóncavos y en la cabra poseen forma de cresta. Durante la gestación, los cotiledones aumentan su diámetro; en la vaca, hacia el final de la gestación pueden llegar a medir 5 a 6 centímetros de diámetro (Fig. 9).

Figura 9. Placenta cotiledonaria de bovino. Flechas negras señalan placentomas. Flechas blancas señalan placas amnióticas. CU. Cordón umbilical. (Gentileza del CEDIVE –Centro de Diagnóstico e Investigaciones Veterinarias. FCV.



En las placentas zonales o en cinturón las vellosidades coriónicas se disponen como un anillo. Este tipo de placenta se encuentra, por ejemplo en los elefantes, en los sirénidos y en la mayoría de los carnívoros. La placenta zonal de los carnívoros domésticos, como el perro y el gato, tiene una zona central de vellosidades coriónicas en forma de anillo completo; en algunos mustélidos como el hurón y en algunos prociónidos como el mapache este anillo es incompleto y las vellosidades se distribuyen como dos herraduras que no alcanzan la región media (placenta zonal doble). Alrededor de la zona central se encuentra una zona pigmentada constituida por hematomas que actúan como fuente de

hierro. La aparición de hematomas placentarios como reservorio de hierro para la eritropoyesis fetal se observa en placentas de distintas especies.

La placenta discoide se encuentra en xenartros, insectívoros, quirópteros, roedores, monos y hombre. Está constituida por uno o dos (en algunos monos) discos con vellosidades coriónicas (Fig. 10).



Figura 10. Placenta discoidea de rata (Gentileza de María del Carmen Díaz UNCPBA)

De este tipo de placenta deriva el nombre del órgano. En la antigua Roma se llamaba placenta a una torta chata, nombre que derivaba del término griego *plagaos*, la forma de esta torta recordaba a la de la placenta humana.

La clasificación histológica (de Grosser) de las placentas se basa en la barrera placentaria que separa la sangre fetal de la sangre materna (Fig. 11).

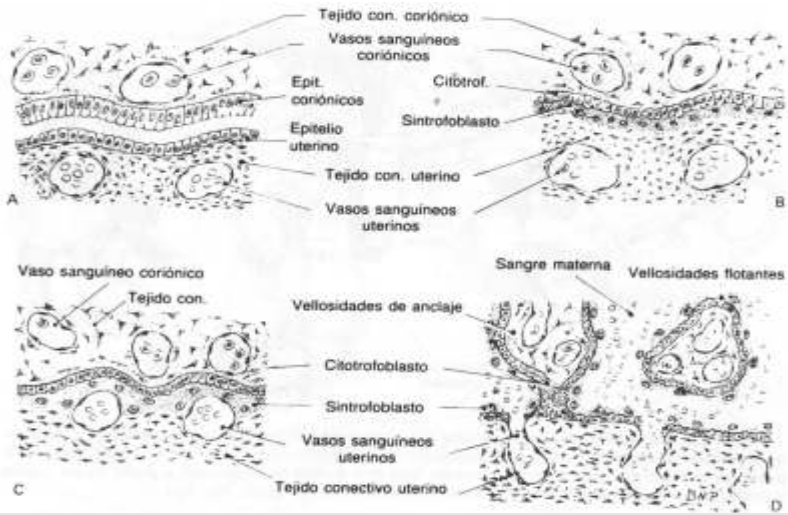


Figura 11. Clasificación histológica de Grosser. Tomada de Carlson, B. (1990) "Embriología básica de Patten". Interamericana. Mc Graw Hill. México.

Una barrera placentaria completa está formada desde la sangre materna hasta la fetal por: endotelio materno, tejido conectivo endometrial, epitelio uterino, trofoblasto (epitelio coriónico), mesénquima corioalantoideo (o corio vitelino) endotelio de los vasos fetales. Existen diversas adaptaciones morfológicas para disminuir el espesor de esta barrera, por ejemplo un gran adelgazamiento de los tejidos conectivos, por ejemplo en los camélidos, pese a que la placenta es epitelio coriario, hay un contacto directo entre la lámina basal de los vasos fetales y el trofoblasto. Además algunas capas maternas pueden faltar y este es el criterio utilizado para la clasificación. En la nomenclatura empleada para designar estos tipos de placenta, el tejido materno es indicado por el prefijo y el tejido embrionario por el sufijo.

La placenta epitelio coriario mantiene la totalidad de las capas mencionadas. La placenta epitelio coriario se encuentra en la cerda, la yegua, los camélidos, los lemúridos, los cetáceos. En general, estas placentas son también difusas y sus vellosidades ocupan una gran proporción de la superficie total del corion. La falta de una interacción más estrecha entre los componentes embrionarios y maternos es compensada por el gran tamaño de la superficie de contacto.

Los rumiantes también poseen una placenta epitelio coriario; sin embargo, durante muchas décadas se consideró esta placenta de tipo sindesmocorial, debido a la pérdida del epitelio materno. Actualmente se sabe que parte del epitelio uterino se fusiona con algunas células trofoblásticas y forman sincitios que tienen un doble origen: materno y fetal. Como consecuencia de esta fusión celular a esta variedad de placenta epitelio coriario se la denomina sinepitelio coriario. En el trofoblasto de la placenta de los rumiantes aparecen células gigantes que frecuentemente son binucleadas (células gigantes binucleadas o diplocariocitos) y que constituyen cerca del 20 % de la placenta fetal. Durante el desarrollo, migran desde el epitelio coriónico y alcanzan el epitelio endometrial con el que pueden fusionarse. Las células gigantes no poseen, como el resto del trofoblasto, función absorptiva si no que secretan hormonas proteicas y esteroides, tal como se deduce de su ultraestructura. Como resultado de la fusión, estas células presentan una superficie no polarizada expuesta a los vasos maternos y fetales, de esa manera pueden liberar sus secreciones en ambos sentidos.

En la placenta endotelio coriario desaparecen el epitelio y el tejido conectivo endometrial, los capilares maternos están directamente expuestos al trofoblasto que los envuelve (Fig. 12).

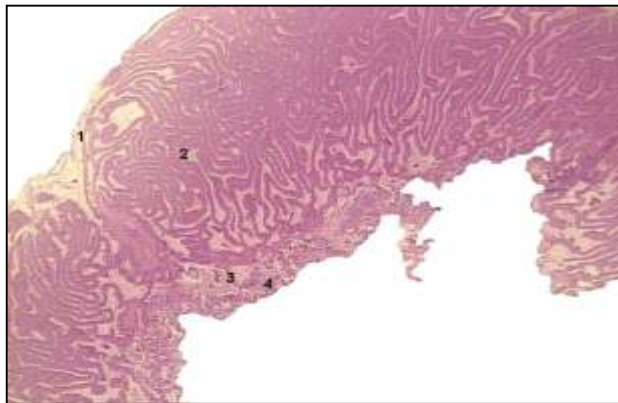


Figura 12. Placenta de gata. 1. Membrana corioalantoidea. 2. Zona laminar. 3. Zona de unión o

En algunas especies como la gata, persisten unas células especiales del tejido conectivo materno que son las células deciduales que no se encuentran en otros carnívoros (Fig. 13).

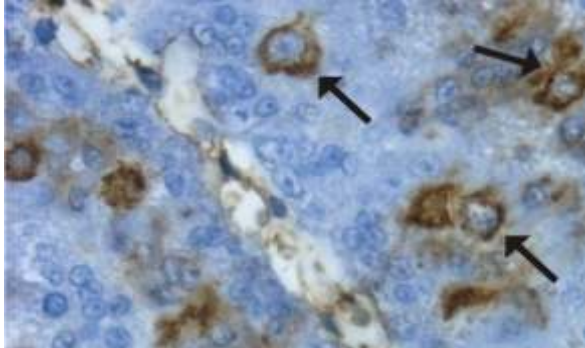


Figura 13. Placenta de gata. Inmunohistoquímica antivimentina. 400X. Las flechas señalan células deciduales.

En general, en estas placentas se encuentra un trofoblasto sincitial sin límites celulares y en contacto con los vasos maternos y un citotrofoblasto con límites celulares precisos. Los carnívoros (excepto las hienas), los elefantes y los sirénidos poseen placenta endoteliocorial.

La placenta hemocorial se caracteriza por el contacto directo del epitelio coriónico con el lecho sanguíneo materno. Este tipo de placenta también posee sincitio y citotrofoblasto. La placenta hemocorial se encuentra en algunos quirópteros, xenartros, insectívoros, roedores, monos y también en el hombre. En muchos casos, algunas células trofoblásticas invaden a los vasos maternos y alcanzan la circulación, esto se observa en la placenta humana. El número de capas de trofoblasto que separan ambas sangres es variable, por ejemplo en la placenta del hombre y de los roedores histricomorfos (vizcacha, cobayo, chinchilla, carpincho, etc.) es única (placenta monohemocorial), mientras que en la rata y ratón las capas de trofoblasto son tres (placenta trihemocorial) y en el conejo son dos (placenta monohemocorial). Esta característica hace que la placenta de los histricomorfos sea un modelo más comparable a la humana que la de otros roedores. En los histricomorfos la placenta también adquiere una estructura lobular típica que la hace distinta a la de otros roedores (Fig. 14).

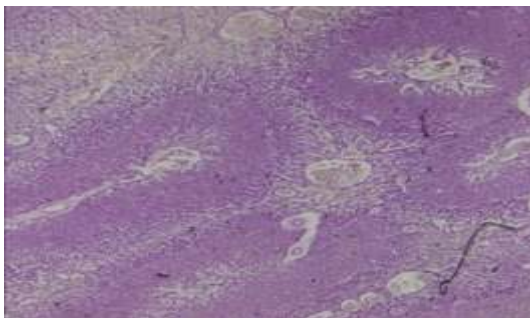


Figura 14. Placenta de vizcacha. Presencia de lóbulos de laberinto separados por espongiotrofoblasto. Hematoxilina-Eosina

El tejido conectivo del endometrio puede reaccionar frente a la implantación modificándose, estos cambios se denominan reacción decidual y son particularmente evidentes en la placenta de los roedores y de muchos primates (Fig. 15). En general una reacción decidual importante se acompaña de la eliminación de componentes maternos durante el parto.

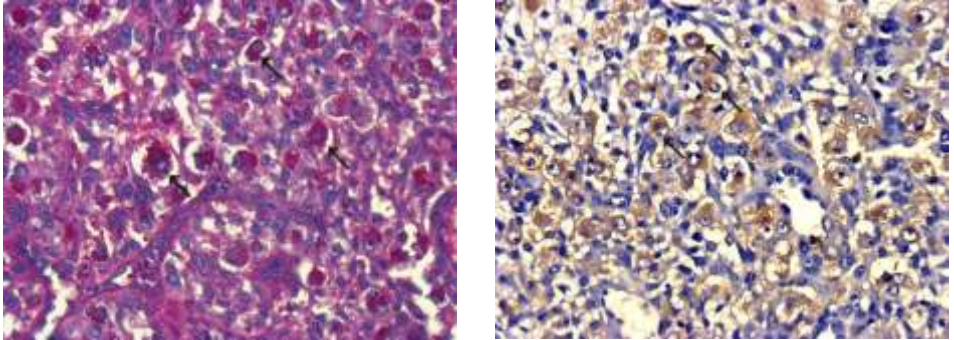


Figura 15. Decidua de placenta de ratón. A. PAS-Hematoxilina. B. Lectinohistoquímica (lectina DBA). En ambas imágenes las flechas señalan células NK uterinas.

Evolución de las placentas de los euterios

Cuando se estudian en forma comparativa las placentas de distintos mamíferos euterios se encuentran una cantidad notable de casos excepcionales y sobresalen dos apreciaciones:

- Las placentas en animales filogenéticamente relacionados pueden tener notables diferencias funcionales y estructurales. Por ejemplo, la placenta de los lemures es epiteliocorial y difusa como la de equinos y suinos y no hemocorial y discoidea como en otros primates. Por otra parte la placenta de la hiena es hemocorial y no endoteliocorial como en la mayoría de los carnívoros.
- Animales no relacionados pueden poseer características semejantes en sus placentas. Por ejemplo, el trofoblasto de los rumiantes, humanos y móridos produce lactógeno placentario. Las células deciduales se encuentran en la gata, en muchos roedores y en los primates.

Estas apreciaciones nos hablan de divergencias y convergencias muy notables durante la filogenia del órgano. Los desarrollos convergentes en la evolución de las placentas no quedan limitados a los euterios al tiempo que se manifiestan en distintos niveles, por ejemplo la interleuquina 1, una sustancia que es fundamental para la placentación en los euterios, también es importante para el proceso en los tiburones.

A partir de la diversidad placentaria parece difícil especular cómo debe haber sido la placenta primitiva de los euterios. Los primeros científicos que se ocuparon del tema supusieron que debía tener una barrera placentaria completa. Sin embargo, los estudios taxonómicos realizados en los últimos años descartan la posibilidad de que la placenta epiteliocorial haya sido la primera en aparecer en los euterios. No existe consenso entre los expertos con respecto a si la placenta ancestral de los euterios fue hemocorial o endoteliocorial, aunque son más numerosas las opiniones que apoyan a la primera de estas opciones. Algunos autores proponen que la permanencia de un mayor número de capas en la barrera es una adaptación que permite una mayor tolerancia al *conceptus* y que resulta importante en especies de gestación prolongada con crías nidífugas como los rumiantes o los equinos. Sin embargo,

algunos animales de preñez muy prolongada como el elefante poseen placenta endoteliochorial y en los roedores, los histicomorfos de gestaciones muy largas poseen un número menor de capas de trofoblasto que los mórudos, como la rata y el ratón, cuyas crías son nidícolas.

Perspectivas futuras

Ciertos aspectos de la biología placentaria tienen importancia en la práctica biomédica y en la biotecnología. Entre muchos otros ejemplos, se puede mencionar el creciente interés en el estudio de la placentación cuando el *conceptus* es producto de una clonación. En estos casos no solo se encontraron diversas lesiones en el órgano sino también cambios morfológicos, por ejemplo los placentomas de los bovinos clonados son mas grandes y menos numerosos que en otras placentas. Por otra parte, las características morfológicas y fisiológicas de las placentas permiten explicar algunos aspectos de la patología placentaria comparada. En la gata, aunque no en la perra, el tejido conectivo uterino aporta células deciduales a la placenta. Estas células se han relacionado en distintas especies con procesos de inmunosupresión, pero también con el control de la invasión trofoblástica. No es extraño, entonces, que la perra pueda padecer una enfermedad reproductiva conocida como subinvolución de los sitios de implantación, en la que el tejido trofoblástico persiste e invade el endometrio después del parto. Esta alteración no se encuentra en las gatas, probablemente por el control que ejercen las células deciduales sobre la invasión trofoblástica.

También la biología teórica ha encontrado durante los últimos años en la placenta un órgano que permite plantear hipótesis muy interesantes. Algunos autores se preguntan: ¿Es la alta incidencia de cáncer en euterios una consecuencia secundaria indeseable de la placentación? Los mecanismos de evasión de la respuesta inmune que poseen las células tumorales recuerdan en muchos aspectos a los que ocurren para impedir el rechazo del *conceptus* durante la preñez. Tal vez la ventaja evolutiva que representan estos mecanismos especiales en el programa del desarrollo de los euterios tenga como consecuencia indeseable que en estos mamíferos resulte más difícil eliminar células anómalas que tengan posteriormente una transformación tumoral.

Otro modelo teórico en el que está involucrada la placenta es “*the viviparity-driven conflict hypothesis*”, propuesto por David y Jeanne Zeh. Según este modelo, la poliandria habría sido ancestral en los euterios, en ese caso las características del trofoblasto de los blastocistos provenientes de los distintos machos tendrían una fuerza evolutiva muy grande al permitir o no la implantación. Si varios machos fecundan, en un breve lapso, a la misma hembra se formarán simultáneamente distintos embriones y las moléculas de la superficie celular relacionadas con la compatibilidad serán distintas en estos embriones ya que sus padres son distintos. Algunos machos aportarán antígenos de superficie de mayor compatibilidad con los de la hembra y ellos dejarán más descendencia. Esas mismas características de compatibilidad de las moléculas paternas expresadas en el trofoblasto pueden actuar como un mecanismo de aislamiento reproductivo poscigótico responsable de la tasa de evolución acelerada que caracteriza a los euterios.

Por último, dentro de las especulaciones de la biología teórica sobre la placenta, se ha propuesto una relación entre la invasividad placentaria y la alometría en el crecimiento craneal.

El estudio comparativo de las placentas resulta fundamental para el progreso de la biotecnología y de la medicina, sin embargo no deben menospreciarse las implicancias que puede tener para comprender aspectos muy variados de la biología. Ningún órgano posee tanta variedad morfológica y molecular, tampoco existe estructura alguna con tantas y tan variadas funciones, por lo tanto las palabras precedentes no sean más que un breve bosquejo de lo que hoy se conoce sobre la morfología y la filogenia placentaria.

REFERENCIAS

1. Allen WR, Mathias S, Wooding FBP, van Aarde RJ. (2003). Placentation in the African elephant (*Loxodonta africana*): II Morphological changes in the uterus and placenta throughout gestation. *Placenta*; 24:598–617.
2. Amoroso EC. (1968). The evolution of viviparity. *Proc Roy Soc Med*; 61:1188-1200.
3. Björkman N. (1973). Fine structure of the fetal-maternal area of exchange in the epitheliochorial and endotheliochorial types of placentation. *Acta Anat*; 86;1-22.
4. Blanco P, Gobello C, Barbeito CG. (2008). Placentación y endocrinología de la gestación en: Gobello C, Manual de Fisiología reproductiva veterinaria. Ed UNLP. La Plata. Buenos Aires. Argentina. En prensa.
5. Carter AM, Mess A. (2007). Evolution of the placenta in eutherian mammals. *Placenta*; 28:258-262.
6. Carter AM, Miglino M, Ambrosio C, Santos T, Rosas, d' Afonseca Neto J, Lazzarini S,
7. Carvalho A, da Silva V. (2008). Placentation in the amazonian manatee (*Trichechus inunguis*) *Reprod Fert Develop*; 20: 537–545.
8. Cross JC, Baczyk D, Dobric N, Hemberger M, Hughes M, Simmons DG. (2003). Genes, development and evolution of the placenta. *Placenta*; 24:123–130.
9. Elliot MG, Crespi BJ. (2008). Placental invasiveness and brain-body allometry in eutherian Mammals. *J Evol Biol*; 21:1763-1778.
10. Enders AC, Carter AM. (2004). What can comparative studies of placental structure tell us?. *Placenta*. 25, SupplA, *Trophoblast Res*, 18; S3–S9.
11. Enders AC, Carter AM. (2006). Comparative placentation: some interesting modifications for histotrophic nutrition – A review. *Placenta 27 SupplA*; 11-16.
12. Fernández PE, Barbeito CG, Portiansky EL, Gimeno E. (2000). Intermediate filament proteins expression and sugar moieties of the normal canine placenta. *Histol Histopathol*; 15:1-6.
13. Fernández PE, Portiansky EL, Barbeito CG, Gimeno EJ. (1998) Characterization of cytotrophoblastic cells present in subinvolved placental sites of the bitch. *Histol Histopathol*; 13: 995-1000.
14. Freyer C, Zeller U, Renfree MB. (2003). The marsupial placenta: A phylogenetic analysis. *J Exp Zool* 299A; 59–77
15. Grier HJ, Uribe MC. (2005). Viviparous fishes. New Life Publications, Hornstead, Florida, USA.
16. Haines AN, Flajnik MF, Wourms JP. (2006). Histology and immunology of the placenta in the Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae*. *Placenta*. 27:1114-1123.
17. Hayakawa S. (2006). No cancer in cancers: Evolutionary trade-off between successful viviparity and tumor escape from the adaptative immune system. *Med hypotheses*; 66:888-897.
18. Leal F, Ramírez Pinilla P. (2008). Morphological variation in the allantoplacenta within the genus *Mabuya* (Squamata: Scincidae). *Anat Rec*; 291:1124–1139.
19. Leiser R, Kaufmann P. (1994). Placental structure: in a comparative aspect. *Exp Clin Endocrinol*; 102:122-134.
20. Leiser R, Koob B. (1993). Development and characteristics of placentation in a carnivore, the domestic cat. *J Exp Zool*; 266:642-656.
21. Leiser R, Pfarrer C, Abd-Elnaeim M, Dantzer V. (1998). Feto-maternal anchorage in epitheliochorial and endotheliochorial placental types studied by histology and microvascular corrosion casts. *Trophoblast Res*; 12:21–39.
22. McMillan D. (2007). *Fish Histology. Female Reproductive Systems*. Springer. Canada.
23. Mess A. (2003). Evolutionary transformations of chorioallantoic placental characters in rodentia with special reference to hystricognath species. *J Exp Zool Part B* 2003; 299:78–98.
24. Miglino M, Pereira F, Visintin J, Garcia J, Meirelles F, Rumpfê R, Ambrosio C, Papa P, Santos T, Carvalho A, Leiser R, Carter AM. (2007). Placentation in cloned cattle: Structure and microvascular architecture. *Theriogenology*; 68:604–617.
25. Miglino MA, Carter AM, dos Santos Ferraz RH, Fernandes Machado MR. (2002). Placentation in the capybara (*Hydrochaerus hydrochaeris*), agouti. (*Dasyprocta aguti*) and paca (*Agouti paca*). *Placenta*; 23:416–428.

26. Plaul SE, Andrés Laube PF, Barbeito CG. (2008). Fisiología reproductiva de los peces en: Gobello C, Manual de Fisiología reproductiva veterinaria. Ed UNLP. La Plata. Buenos Aires. Argentina. En prensa.
27. Reznick DN, Mateos M, Springer MS. (2002). Independent origins and rapid evolution of the placenta in the fish genus *Poeciliopsis*. *Science*; 298:1018–1020.
28. Rossant J, Cross JC. (2001). Placental development: lessons from mouse mutants. *Nat Rev Genet* 2; 538–548.
29. Schindler J. (2003). Scavenger receptors facilitate protein transport in the trophoblast placenta of the goodeid fish, *Ameiobela splendens* (Teleostei: Atheriniformes). *J Exp Zool* 299A: 197–212.
30. Schlafer DH, Fisher PJ, Davies CJ. (2000). The bovine placenta before and after birth: placental development and function in health and disease. *Anim Repr Sci*; 60–61:145–160.
31. Skov P, Sorensen TF, Ramlov H, Steffensen JF. (2007). Vascular arrangement and ultrastructure of the european *Eelpout zoarces viviparus* ovary: implications for maternal–embryonic exchange. *Anat Rec* 290;1500–1507
32. Stewart JR, Thompson MB. (2000). Evolution of placentation among squamate reptiles: recent research and future directions. *Comp Bioch Physiol Part A* 127:411–431.
33. Vogel P. (2005). The current molecular phylogeny of eutherian mammals. Challenges previous interpretations of placental evolution. *Placenta*; 26:591–596.
34. Wooding FBP, Flint APF. (1994). Placentation. En: Lamming GE, ed. *Marshall's Physiology of reproduction*, Part I. Chapman and Hall London, pp. 233–460.
35. Wooding P, Burton G. (2008). *Comparative placentation structures, functions and evolution*. Springer. Germany.
36. Zeh D, Zeh J. (2000). Reproductive mode and speciation. The viviparity-driven conflict hypothesis. *Bioessays*; 22:938–946