

EL ENIGMA DE LAS CÉLULAS RODLETS

THE RODLETS CELLS MYSTERY

Silvia E. PLAUL

Cátedra de Histología y Embriología, Facultad de Ciencias Veterinarias UNLP. Buenos Aires. Argentina.

e-mail: splaul@museo.fcnym.unlp.edu.ar

RESUMEN. Las células *rodlets* son un grupo celular encontrado en una gran variedad de tejidos en peces de agua dulce y marinos. Fueron descubiertas en 1892 y consideradas en ese momento como un estadio parasitario. Algunos años más tarde, en 1906, un estudio independiente, las identificó como células glandulares y, por lo tanto, de naturaleza endógena. Ambas hipótesis sobre su origen, la exógena y endógena, convivieron durante casi un siglo. La estructura de estas células con características morfológicas únicas y su distribución inusual llevó a numerosos estudios e interpretaciones que especularon sobre su naturaleza y función. Durante muchos años se ha dudado si estas células son estadios del ciclo de algún protozoo parásito, células secretoras o derivados de células san guíneas. La primera de estas hipótesis en los últimos años ha sido descartada, en cambio la última, con diferentes modificaciones, ha sido adoptada en muchos estudios. Esta revisión tiene como objetivo resumir la principal información sobre estas células que se posee en la actualidad.

Palabras clave: células *rodlets*, teleósteos, célula secretora, célula sanguínea.

ABSTRACT. *Rodlets* cells are a cell group found in a variety of tissues in freshwater and marine fishes. Were discovered in 1892 and at that time considered as a parasitic stage. Some years later, in 1906, an independent study, identified as glandular cells and hence endogenous. Both hypotheses about their origin, exogenous and endogenous, lived for nearly a century. The structure of these cells with unique morphological characteristics and its unusual distribution led to numerous studies and interpretations that speculated about the nature and function. For many years it has been doubted whether these cells are stages of a protozoan parasite cycle, secretory cells or cells derived from blood. The first hypothesis in recent years has been discarded, whereas the latter, with various modifications, has been adopted in many studies. This review aims to summarize the main information on these cells are controversial today.

KEY WORDS: *rodlets* cells, teleosts, secretory cell, blood cell.

INTRODUCCIÓN

Las células *rodlets* (CRs) son un tipo celular encontrado exclusivamente en los órganos de varias familias de teleósteos. Fueron descubiertas en 1892 (Thélohan, 1892), siendo consideradas en ese momento como un estado parasitario. Más de un siglo después, investigadores especialistas en histología y patología de peces aún tratan de determinar el origen y la función de estas curiosas células. Su característica distintiva es la presencia de una cápsula gruesa y sobre todo, de unas inclusiones llamativas en forma de palillos (*rodlets* en inglés), las que dieron origen a su nombre.

Estas células se han encontrado en una gran variedad de tejidos de peces, tanto de agua dulce como marinos, provenientes de diferentes regiones geográficas (Leino, 1974, 1982, 2001a; Morrison y Odense, 1978; Barber *et al.*, 1979; Bielek y Viehberger, 1983; Smith *et al.*, 1995a, b; Della Salda *et al.*, 1998; Dezfuli *et al.*, 1998, 2000, 2002, 2003a, b; Manera *et al.*, 2001). Pero también están ausentes en varias especies de peces, ya sea en condiciones normales como patológicas (Fishelson y Becker, 1999).

Las RCs se han encontrado principalmente en los epitelios, incluyendo endotelios y mesotelios, pero también en la sangre, órganos hematopoyéticos y tejidos conectivos (Manera y Dezfuli, 2004).

Los órganos y tejidos en los que se han hallado son:

- Branquias (Leino, 1974, 2001a; Barber *et al.*, 1979; Dezfuli *et al.*, 2003a).
- Intestino (Paterson y Desser, 1981; Smith *et al.*, 1995a, b; Dezfuli *et al.*, 1998, 2003b; Bielek, 2002).
- Piel (Iger y Abraham, 1997).
- Cavidad nasal (Plaul y Montes obs. pers.).

- Túbulos renales (Leino, 1996, 2001a; Della Salda *et al.*, 1998; Fishelson y Becker, 1999; Bielek, 2002; Kramer y Potter, 2002).

- Conductos biliares (Plaul, Barbeito y Díaz, obs. pers.).

- Mesotelios y endotelios (Dezfuli *et al.*, 2000).

- Asociados a los endotelios (Smith *et al.*, 1995a, b; Koponen y Myers, 2000; Manera *et al.*, 2001), a lo largo de los vasos sanguíneos (Flood *et al.*, 1975, Plaul *et al.*, 2008), bulbo arterioso (Flood *et al.*, 1975), vena porta renal (Imagawa *et al.*, 1990) y vasos sanguíneos del riñón, corazón y mesenterio (Smith *et al.*, 1995a, b).

La naturaleza propuesta para estas células ha variado desde estados parasitarios (Laibach, 1937; Hale, 1965; Bannister, 1966; Mayberry *et al.*, 1979; Grünberg y Hager, 1978; Barber *et al.*, 1979; Mourier, 1970; Viehberger y Bielek, 1982; Bielek y Viehberger, 1983; Richards *et al.*, 1994; Fishelson y Becker, 1999), células secretoras (Al-Hussaini, 1949; Vickers, 1962; Desser y Lester, 1975; Leino, 1974; 1982; 1996; Matthey *et al.*, 1979; Bielek y Viehberger, 1983; Cenini, 1984; Della Salda *et al.*, 1998; Bielek, 2005; Mendonça *et al.*, 2005), células sensoriales (Wilson y Westerman, 1967), células sanguíneas o del sistema inmune (Duthie, 1939; Catton, 1951; Bullock, 1963; Balabanova y Matey, 1987; Leino, 1982; 1996; Imagawa *et al.*, 1990; Bielek, 2002; 2005; Dezfuli *et al.*, 2000; 2003a, b; Manera y Dezfuli, 2004; Reite, 2005) hasta células involucradas en el transporte de iones y la osmorregulación (Morrison y Odense, 1978; Matthey *et al.*, 1979).

Tampoco hay acuerdo en referencia a la presencia de uniones celulares en las CRs o a las características de su ciclo secretor, tales como el modo de descarga y la posible solubilidad de los *rodlets* (Bielek 2005).

En los últimos años, se han realizado numerosos estudios que demuestran un incremento en su número en diferentes condiciones como lesiones, infecciones parasitarias, intoxicaciones o diversas influencias del medio ambiente (Bielek, 2008). Por lo tanto, varios autores sugieren que la presencia de estas células podría ser utilizada como un posible biomarcador

para el estrés ambiental (Smith *et al.*, 1995b; Dezfuli *et al.*, 2003b; Manera y Dezfuli, 2004).

Estructura de las células rodlets

Cuando observamos cortes histológicos al microscopio óptico de algunos órganos de peces, es frecuente, sobre todo en los epitelios (Fig. 1, 2), encontrar CRs maduras.

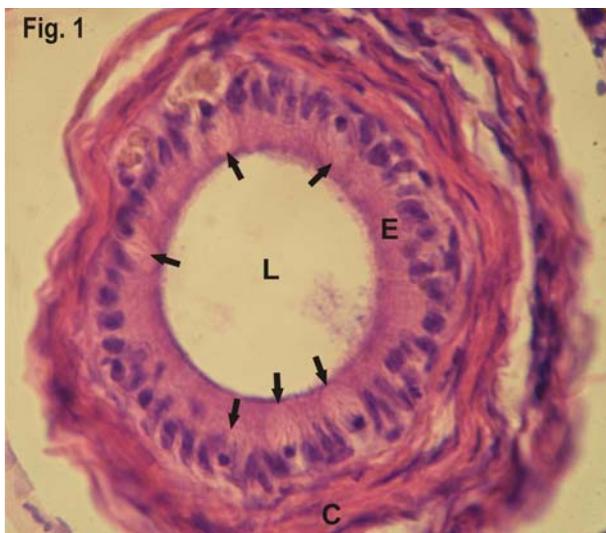


Figura 1. Conducto biliar de carpa (*Cyprinus carpio*) mostrando las células rodlets (flechas) entre las células epiteliales. E: epitelio, C: tejido conjuntivo, L: luz del conducto. H-E 10X.

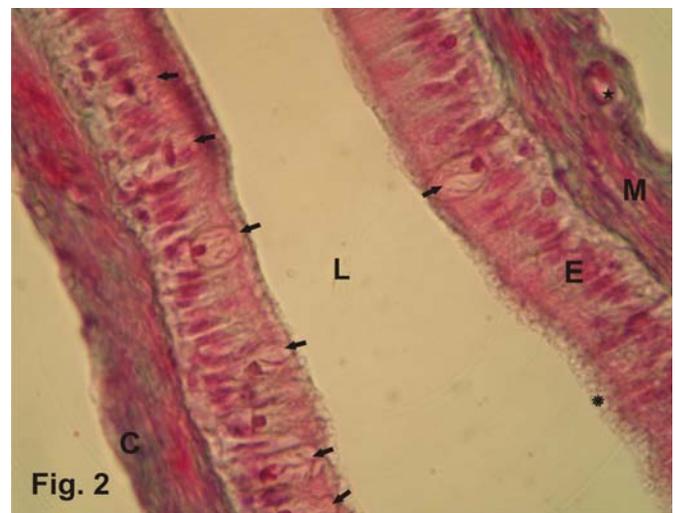


Figura 2. Conducto biliar de dorado (*Salminus brasiliensis*) de gran calibre, en el cual se observan las células rodlets (flechas). E: epitelio, C: tejido conjuntivo, M: haces de fibras musculares, L: luz del conducto. * : c a p i l a r. * : microvellosidades. Tricrómico de Masson 40X.

Estado maduro (Fig. 3)

En éste estado las células generalmente contactan con la superficial epitelial o se encuentran cerca de ella, son de forma ovoidea (Imagawa *et al.*, 1990; Manera y Dezfuli, 2004), con un tamaño que van de los $15,0 \pm 1,1$ de largo y $4,2 \pm 0,8$ μm de ancho (Mendoza *et al.*, 2005). Se encuentran rodeadas por una cápsula fibrosa gruesa, que es interna a la membrana plasmática, probablemente producto de la síntesis celular (Manera y Dezfuli, 2004; Bielek, 2005).

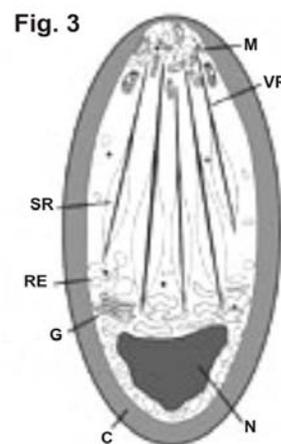


Figura 3. Esquema que muestra la estructura normal de una célula rodlet madura. M: mitocondrias, VR: varilla densa del rodlet, SR: saco del rodlet, RE: retículo endoplásmico, G: aparato de Golgi, N: núcleo, C: cápsula. (Según Schmachtenberg, 2007).

Presentan un gran núcleo eucromático de posición basal (Imagawa *et al.*, 1990; Manera y Dezfuli, 2004; Bielek, 2005). El citoplasma es levemente acidófilo y se caracteriza por la presencia de inclusiones, visibles al microscopio óptico, que tienen forma de maza o clava denominadas *rodlets* (Imagawa *et al.*, 1990; Manera y Dezfuli, 2004; Bielek, 2005). Una característica constante de las CRs es su polarización, debido a que el núcleo siempre se ubica en el polo opuesto al sitio en donde se encuentran los *rodlets*.

La observación con microscopía electrónica demostró que los *rodlets* (Fig. 4) presentan una parte ancha externa en forma de saco o halo que se orienta hacia el núcleo, y una varilla densa central que mira hacia el ápice de la célula (Dezfuli *et al.*, 1998, 2003b; Bielek, 2005), numerosos investigadores (Bullock, 1963; Hale, 1965; Bannister, 1966; Fearnhead y Fabian, 1971; Leino, 1974) han observado que en éste sector la cápsula desaparece formando una abertura citoplasmática. Más recientemente, se observó que el citoplasma de la parte apical de la célula forma proyecciones a modo de corona (Grünberg y Hager, 1978; Smith *et al.*, 1995b; Fishelson y Becker, 1999), similares a microvellosidades, que pueden tener un mayor (intestino) o menor (branquias) desarrollo (Bielek, 2005).

Las mitocondrias, pequeñas y numerosas, se hallan concentradas en el ápice de la célula (Leino, 1974; Bielek, 2005), presentan crestas en forma de placa similares a las encontradas en las mitocondrias de las células epiteliales (Mazon *et al.*, 2007).

Un par de centríolos se ubican en el ápice de la célula. Se han descrito áreas densas inmediatamente por dentro de la membrana plasmática, estas son

similares a las placas densas del músculo liso (Leino, 1974).

El retículo endoplásmico forma extensas lagunas que rodean a las organelas tanto basal como apicalmente (Bielek, 2005), encontrándose entre el halo de los *rodlets*, vacuolas y vesículas de superficie lisa (Leino, 1974). El complejo de Golgi es supranuclear y frecuentemente se hallan *rodlets* con halos inmaduros asociados a él, diferenciándose de los maduros por su mayor diámetro, su forma irregular y por poseer una varilla muy pequeña o ausente (Leino, 1974).

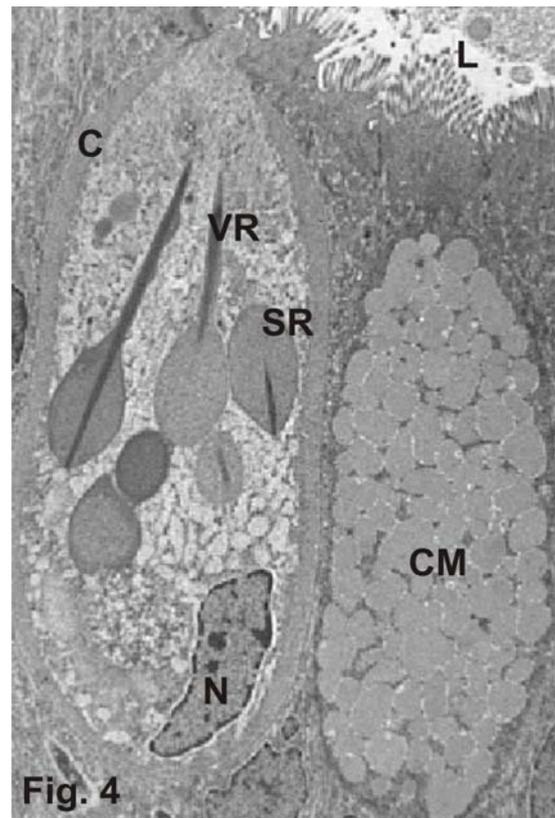


Figura 4. Microscopía electrónica de transmisión de una célula rodlet madura intercalada entre las células del epitelio intestinal. VR: varilla densa del rodlet, SR: saco del rodlet, N: núcleo, C: cápsula, CM: célula mucosa, L: luz. (web.unife.it/convegna/acanthocephala-parasites-of-fish/files/rodlet.htm).

La composición exacta de los *rodlets* se desconoce. Leino (1982) y Morrison y Odense (1978) reportaron que contienen mucopolisacáridos neutros o alcalinos, glicoproteínas o lípidos. Morrison y Odense (1978), Leino (1982) utilizaron métodos citoquímicos para la detección de ADN o ARN, con resultados negativos pero Barber y Mills Westermann (1986a, b), sobre la base de la hibridación in situ, sugirieron que los *rodlets* son de origen endógeno y que las varillas, contienen ADN en una conformación inusual ya que resultan Feulgen negativo. Barber y Mills Westermann (1986a, b), así como Fishelson y Becker (1999) han postulado que las varillas son la consecuencia de la transformación de células patológicas, por ejemplo en una infección por virus (Bielek, 2002), actualmente no existen pruebas que lo confirmen.

Plaul, Barbeito y Díaz (obs. pers.) (Fig. 5) han observado la positividad de la cápsula a la tinción de PAS.

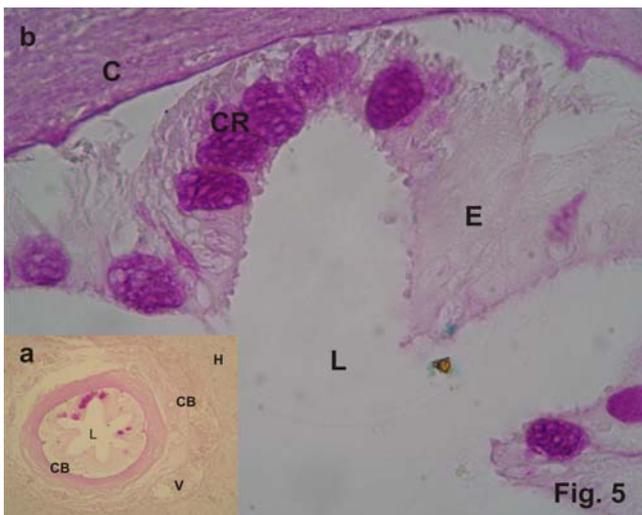


Figura 5. Técnica de PAS mostrando la positividad de la cápsula de las células *rodlets* (CR) en un conducto biliar de dorado (*Salminus brasiliensis*) de gran calibre. a) 4X y b) 10X. CB: conducto biliar, H: hígado, V: vena, L: luz del conducto, E: epitelio, C: tejido conjuntivo.

Los *rodlets* resultaron positivos a residuos de galactopiranosil y N-acetil D-galactosamina (Imagawa *et al.*, 1990; Plaul, Barbeito y Díaz, obs. pers.) (Fig. 6).



Figura 6. Conducto biliar de carpa (*Cyprinus carpio*) en donde se observa la intensa reactividad con la lectina SBA en el extremo superior e inferior del epitelio y en las células *rodlets* (flechas) 40X. L: luz del conducto, E: epitelio, C: tejido conjuntivo.

Imagawa *et al.* (1990) sugirieron que los *rodlets* son ricos en estos residuos de sacáridos, pero nosotros hemos observado que en *C. carpio*, se marcan con esta lectina tanto los *rodlets* como la periferia celular, por lo tanto, posiblemente estas estructuras tengan una membrana rica en sacáridos (Fig. 7).

Proceso de secreción

Varios investigadores (Leino, 1974; Dessler y Lester, 1975; Flood *et al.*, 1975; Barber *et al.*, 1979) asumen que el desarrollo de los *rodlets* sigue la vía secretora clásica, con hipertrofia del RER (Bielek, 2005), y del aparato de Golgi. Se han observado lagunas confluentes de RE perdiendo sus ribosomas, lo que demostraría que las abundantes vesículas citoplasmáticas serían derivadas del RER (Bielek, 2005).

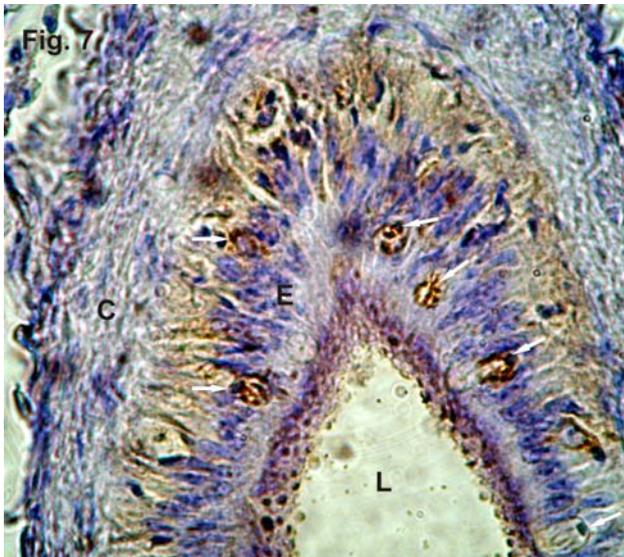


Figura 7. Conducto biliar de carpa (*Cyprinus carpio*) mostrando una intensa reacción positiva de las células rodlets (flechas) a la lectina DBA. 40X L: luz del conducto, E: epitelio, C: tejido conjuntivo.

Hay dos opiniones que explicarían la forma de descarga de los *rodlets*, por un lado Bannister (1966), Richards *et al.* (1994) y Smith *et al.* (1995b;) proponen que el aumento del RE lleva a un aumento de la presión citoplasmática provocando la liberación de los *rodlets*. Por otro lado, Leino en 1974 propone la contracción activa de la cápsula fibrilar. Según este investigador la contracción de la cápsula sería la que proporciona la fuerza necesaria para impulsar a los sacos de los *rodlets*, mitocondrias y otros componentes citoplasmáticos hacia la luz, a esta propuesta se adherieron Desser y Lester (1975); Barber *et al.* (1979); Matthey *et al.* (1979; 2001); Kramer y Potter (2002). Las proyecciones citoplasmáticas en la zona apical de la célula, semejantes microvellosidades, se supone que tendrían una función durante la expulsión de los *rodlets* (Grünberg y Hager, 1978; Bielek, 2005).

A su vez, Dezfuli *et al.* (2000) observaron que las CRs que se localizan en los epitelios liberan su contenido hacia la luz por la parte apical pero las CRs que se encuentran en las zonas intersticiales del páncreas, hígado y cavidad del cuerpo se abren lateralmente.

Recientemente, Schmachtenberg (2007) filmó el proceso de descarga de las CRs, allí se observa que el proceso comienza con transformaciones intracelulares y termina en menos de un segundo con la expulsión de los *rodlets* sin contracción celular. También se ha observado que los *rodlets* luego de su expulsión, persisten al menos 12 horas, lo que apoya las hipótesis actuales de su lenta disolución, aunque la comprensión del modo de degradación de estas estructuras aún necesita más estudios (Bielek, 2008).

Leino (1974) y Bielek (2005), además han diferenciado y descrito estas células en varios estadios, que han denominado: inmaduros, inmaduros avanzados y en degeneración.

Estado inmaduro

Las CRs inmaduras se encuentran cerca de la membrana basal y no son fáciles de distinguir de otras células epiteliales indiferenciadas. La observación con el microscopio electrónico de estas células permitió diferenciar una zona marginal libre de organelas, de aspecto microfibrilar, debajo de la membrana, lo que Leino (1974) y Bielek (2005) suponen es un primer vestigio de la cápsula fibrosa. La forma del núcleo es variable dependiendo de la especie, puede ser basal, ovoide o en forma de U, la distribución de la heterocromatina es periférica y dispersa en el nucleoplasma. El nucléolo es voluminoso. Los centríolos, el aparato de Golgi y las

vacuolas asociadas se hallan en posición supranuclear. Las mitocondrias son abundantes y se encuentran dispersas por toda la matriz citoplasmática. Las cisternas del RER muestran dilataciones vesiculares que comienzan a perder los ribosomas y penetran en la parte lateral pero fundamentalmente en la base de la cápsula en formación, en la región apical hay pequeñas dilataciones vesiculares que se invaginan hacia las mitocondrias, haciendo que éstas adopten forma de media luna. Durante este estadio, ya comienzan a formarse los sacos de los *rodlets*, conteniendo en su interior un material relativamente homogéneo. También se han observado desmosomas que las unen con las células vecinas.

Estado inmaduro avanzado

De manera progresiva las cisternas del RER y del Golgi se van haciendo prominentes. Aparentemente los *rodlets* se forman a partir de pequeñas evaginaciones del RE, las cuales van aumentando de tamaño y densidad. Sus varillas se extienden desde las mitocondrias y vacuolas que se encuentran en el ápice de la célula hasta el área del aparato de Golgi e incluso pueden llegar hasta la membrana nuclear. A medida que aumenta el desarrollo de los sacos, el Golgi comienza su dislocación desde la posición supranuclear hacia la parte basal, y el núcleo adopta una forma bipartita o irregular.

Estado degenerativo

Las células que se encuentran en es estado pueden observarse comprimidas con un aumento de la densidad citoplasmática, aspecto que recuerda a células apoptóticas. Las cisternas del RE y del aparato de Golgi se reducen. El número de sacos varía pero se observan hinchados y con un contenido claro.

Historia del conocimiento sobre las células *rodlets* e hipótesis sobre su origen

Las CRs fueron observadas por primera vez en 1892 por un estudiante de medicina francés, Prosper Thélohan, quien interpretó a éstas células como un parásito desconocido (Leino, 1974; Manera y Dezfuli, 2004; Schmachtenberg, 2007; Mazon *et al.*, 2007). En 1895, cuando su compatriota Gustave-Edouard Laguesse, estudiando el páncreas intrahepático de un osteictio perciforme observó a estas células, que se caracterizaban por su pared gruesa e inclusiones citoplasmáticas, sugirió que serían protozoos parásitos, bautizándolas *Rhabdospora thelohani*. Una década después, en 1906, la alemana Marianne Plehn, pionera en ictiopatología, describió en varios órganos de la carpa (*Cyprinus carpio*) unas células que se encontraban en varios epitelios y endotelios, que en su texto denominó *stäebchen drüsenzellen*, lo que significa células glandulares con forma de palillos. Al publicar estos resultados, tanto Plehn como Laguesse se dieron cuenta que estaban estudiando a la misma célula, abriendo un debate público, sin llegar a un acuerdo (Schmachtenberg, 2007). De esta manera, surgieron dos hipótesis acerca de las CRs, la exógena y endógena.

Hipótesis exógena

La hipótesis exógena, las postula como parásitos (Laibach, 1937; Hale, 1965; Bannister, 1966; Mayberry *et al.*, 1979; Grünberg y Hager, 1978; Barber *et al.*, 1979; Mourier, 1970; Viehberger y Bielek, 1982; Bielek y Viehberger, 1983; Richards *et al.*, 1994; Fishelson y Becker, 1999). Sobre la base de observaciones al microscopio electrónico Mayberry *et al.* (1979) confirmaron que *R. thelohani* era un esporozoo

parásito del Phylum Apicomplexa. Estos investigadores dicen haber logrado aislar al protozoo, mediante disección, de la pared estomacal del teleosteo *Borostomias antarcticus* y reconocieron en la parte superior de la célula un complejo apical que les pareció similar al de los apicomplejos. Manera y Dezfuli (2004) cuestionaron el modo de reconocer y aislar a *R. thelohani* de un tejido fijado en formol entre otras células epiteliales. Paterson y Dessler (1981) rechazaron la idea de un protozoo parásito debido a varias características, como por ejemplo que el reconocimiento del complejo apical sería el resultado de una interpretación errónea, además por la presencia de CRs entre las células epiteliales y no en localizaciones intracelulares y la existencia de complejos de unión con otras células del tejido. Por otra parte, Fujioka y Aikawa (2002) observaron que su desplazamiento iba desde la membrana basal hacia la luz y no en sentido contrario como ocurre en los protozoos apicomplejos.

El único argumento que podría sustentar esta hipótesis, es que las CRs varían en el número o están completamente ausentes en diferentes individuos de la misma especie, y que se pueden encontrar en distintos tejidos de individuos de la misma especie (Manera y Dezfuli, 2004).

Hipótesis endógena

Esta hipótesis propuesta por Plehn, se refiere a las CRs como componentes normales de los tejidos de los peces. Los argumentos a favor de esta hipótesis son: su amplia distribución en los tejidos (Flood *et al.*, 1975); la presencia en éstas células de una cápsula contráctil (Leino, 2002); que los *rodlets* no son similares ni a organelas ni a una etapa del ciclo vital de ningún protozoo y que su número y posición

varían de acuerdo al estado de madurez de la célula (Manera y Dezfuli, 2004), que las mitocondrias de la región apical presentan crestas similares a las de las células epiteliales u otras células del mismo organismo (Mazon *et al.*, 2007) y a la migración de éstas células de las regiones basales e intermedias del epitelio hacia la luz (Manera y Dezfuli, 2004), sugiriendo una función secretora (Smith *et al.*, 1995a, b). Además se han hallado CRs en embriones y peces recién eclosionados libres de patógenos (Leino, 1974; Calzada *et al.*, 1998; Kramer y Potter, 2003); y hay registros de su incremento en infecciones por protozoos (Leino, 1996, 2001c; Dezfuli *et al.*, 2004) y metazoos parásitos (Dezfuli *et al.*, 1998, 2000, 2003a; Reite, 1998).

Hipótesis mixta

En 1999 Fishelson y Becker, además de proponer que serían coccidios parásitos desconocidos con un ciclo reproductivo especializado; también propusieron que las células *rodlets* serían leucocitos y por lo tanto de origen endógeno, pero las inclusiones serían simbiontes que fueron incorporadas por estas células sanguíneas durante la evolución.

Aunque han transcurrido más de cien años desde su descubrimiento, las CRs siguen siendo un misterio. Actualmente la mayoría de los investigadores ya no postulan un origen parasitario, sino uno endógeno, pero todavía el sitio u órgano de formación permanece desconocido al igual que su función (Leino, 1996; Manera y Dezfuli, 2004).

Posibles funciones de las células *rodlets*

Desde que se postuló la hipótesis del origen endógeno, se han sugerido diversas funciones para las CRs:

- Células secretoras asociadas a los epitelios (Desser y Lester, 1975; Leino, 1974; 1982; 1996; Matthey *et al.*, 1979; Bielek y Vichberger, 1983; Cenini, 1984; Della Salda *et al.*, 1998; Dezfuli *et al.*, 1998; Bielek, 2005; Mendonça *et al.*, 2005).

- Células mucosas modificadas o aberrantes (Al-Hussaini, 1949; Vickers, 1962).

- Células sensoriales (Wilson y Westerman, 1967).

- Leucocitos granulocitos (Duthie, 1939; Catton, 1951; Bullock, 1963).

- Células involucradas en la inmunidad innata y la respuesta inflamatoria (Balabanova y Matey, 1987; Leino, 1982; 1996; Imagawa *et al.*, 1990; Bielek, 2002; 2005; Dezfuli *et al.*, 2003a; Manera y Dezfuli, 2004; Reite, 2005).

- Células involucradas en el transporte de iones y la osmorregulación (Morrison y Odense, 1978; Matthey *et al.*, 1979).

La primera sugerencia con respecto a la fisiología de estas células fue su función secretora. Leino (1996) observó que las CRs proliferaban frente a una injuria y sugirió que secretarían una sustancia antibiótica a nivel epitelial. Al parecer esta secreción sería de naturaleza enzimática o proteica, que ayudaría a la eliminación de los agentes patógenos (Leino, 1982, 1996, 2001b; Meyers *et al.*, 1977; Mitchell *et al.*, 1985; Palenzuela *et al.*, 1999). También se propuso que la expulsión de los *rodlets* ante una situación de estrés, tendría una función protectora contra las sustancias exógenas (Leino, 1996; Iger y Abraham, 1997).

Leino, 1974; 2001c; Fearnhead y Fabian, 1971; Iger y Abraham, 1997) han observado que en los peces expuestos a diferentes factores estresantes como sustancias tóxicas, hacinamiento o cambios abruptos

en las condiciones ambientales, hay un incremento en el número de CRs, por lo que su presencia podría ser utilizada como biomarcador.

Duthie (1939) describió a las CRs como leucocitos granulocitos o células derivadas de un precursor sanguíneo. Posteriormente, se ha observado que comparten características con los leucocitos como la localización marginal en la luz de los vasos sanguíneos (Fig. 8, 9, 10) (Smith *et al.*, 1995a, b; Plaul *et al.*, 2008), agregación en el lugar de infección por parásitos (Leino, 1996; Reite, 1997; Dezfuli *et al.*, 1998; 2000; 2003a; 2004; Plaul y Montes, obs. pers.) o por bioensayos experimentales (Iger y Abraham, 1997; Manera *et al.*, 2001). Dezfuli *et al.*, 2003b). Smith *et al.* (1995b) y Fishelson y Becker (1999) sugirieron que podrían anclarse por medio de proyecciones citoplasmáticas (microvellosidades que presentan en su superficie apical) entre dos células endoteliales. También Reite (1997) sugiere que actuarían en los tejidos de manera similar a las células eosinófilas granulares frente a un daño epitelial (Fig. 11), e incluso Leknes (2001) observó que había una estrecha asociación de las CRs con los eosinófilos granulares en el bulbo arterial de poecílicos.

Es importante destacar que las CRs son las únicas células que comparten características estructurales y fisiológicas con leucocitos así como con las células del epitelio secretor (Manera y Dezfuli, 2004).

PERSPECTIVAS FUTURAS

En los últimos años los ictiopatólogos ya no discuten si las CRs son parásitos o parte de la población celular, sino que han llegado a la conclusión de que estas células son de naturaleza endógena y los

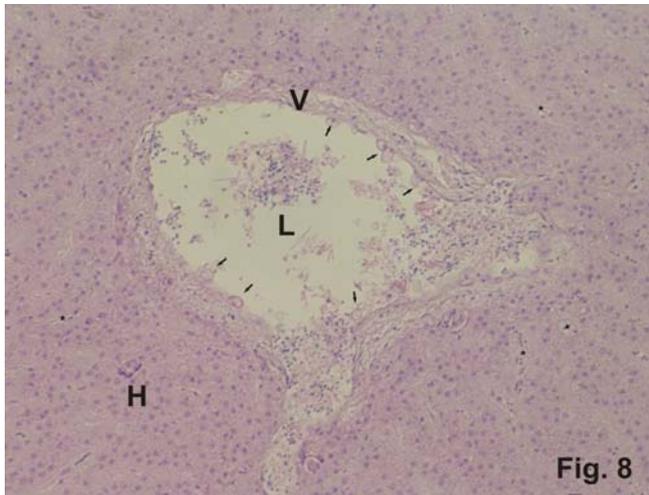


Figura 8. 10X Vista de un vaso sanguíneo de gran calibre en el hígado de carpa herbívora (*Ctenopharyngodon idella*), en donde se observa la localización marginal de las células rodlets (CR) (flechas). H: hígado, V: vena, L: luz del vaso sanguíneo, C: tejido conjuntivo, ★: sinusoides hepáticos. H-E.

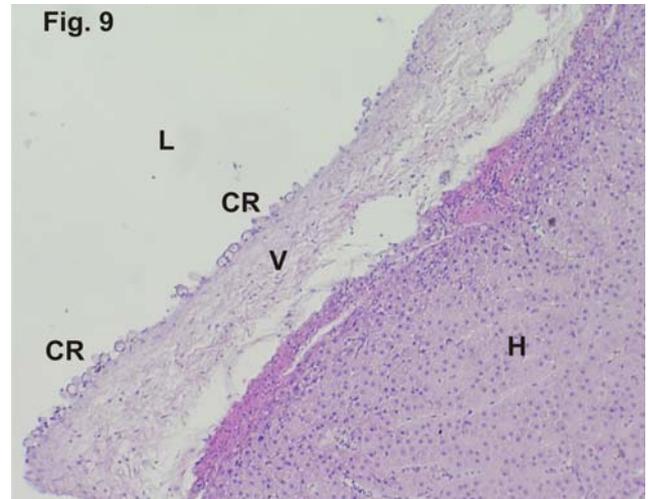


Figura 9. 40X Vista de un vaso sanguíneo de gran calibre en el hígado de carpa herbívora (*Ctenopharyngodon idella*), en donde se observa la localización marginal de las células rodlets (CR) (flechas). H: hígado, V: vena, L: luz del vaso sanguíneo, C: tejido conjuntivo, ★: sinusoides hepáticos. H-E.

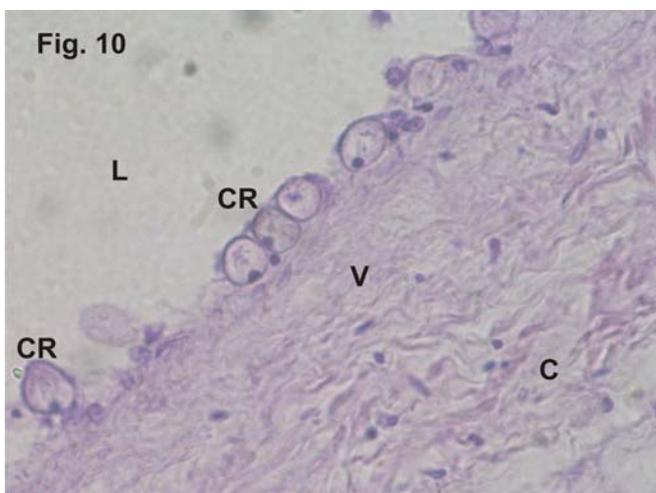


Figura 10. 100X Vista de un vaso sanguíneo de gran calibre en el hígado de carpa herbívora (*Ctenopharyngodon idella*), en donde se observa la localización marginal de las células rodlets (CR) (flechas). H: hígado, V: vena, L: luz del vaso sanguíneo, C: tejido conjuntivo, ★: sinusoides hepáticos. H-E.

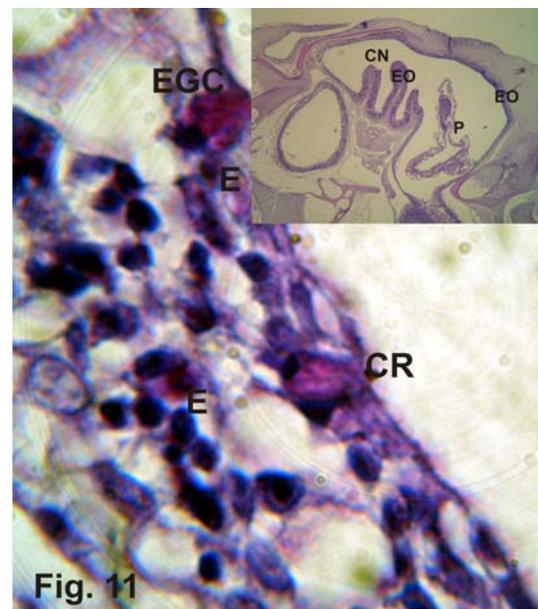


Figura 11. Cavidad nasal (CN) en una lisa (*Mugil liza*) parasitada por un Lernopodidae (crustáceo ectoparásito). En el extremo superior a 4X mostrando el parásito (P) y a 100X mostrando la reacción del epitelio olfatorio (EO). E: eritrocito, EGC: célula eosinófila granular, CR: célula rodlet. H-E.

estudios realizados en diferentes vertebrados indican que son exclusivas de los peces. Pero todavía el enigma sobre su origen y la función que ellas cumplen aún siguen sin resolverse. Aparentemente, actuarían como células inflamatorias durante las infecciones parasitarias o lesiones producidas por diversos agentes. Debido a esta sugerencia hay un creciente interés en el estudio de estas células como biomarcadores a la exposición de los contaminantes o factores de estrés ambiental.

Lo que resulta curioso y desconcertante son sus características morfológicas, como la presencia de una cápsula gruesa o la aparición de complejos de unión, las cuales son contrarias al patrón que presentan las

células sanguíneas con función defensiva de cualquier otro vertebrado. También persiste una contradicción en la afirmación de que las CRs son un componente normal de los tejidos de los peces, debido a que, en algunas especies no se han hallado ni en condiciones normales ni en condiciones patológicas.

Por lo expresado anteriormente hay aspectos sobre estas células que necesitan ser estudiados desde diferentes campos, como la embriología y la biología molecular; y con diferentes técnicas como la inmunohistoquímica. Todos estos estudios podrían contribuir significativamente a nuestro conocimiento acerca de las CRs en los teleósteos y disminuir los enigmas que las rodean.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Al-Hussaini AH. (1949). On the functional morphology of the alimentary tract of some fish in relation to differences in their feeding habits: Cytology and Physiology. *Quart J micr Sci.* 90: 323-354.
2. Balabanova LV, Matey VE. (1987). The ultrastructure of rodlet cells from different organs in the carp and brook trout. *Tsitologiya* 29: 766-770.
3. Bannister LH. (1966). Is *Rhabdospom thelohani* (Laguesse) a sporozoan parasite or a tissue cell of lower vertebrates? *Parasitol.* 56: 633-638.
4. Barber DL, Mills Westermann JE, Jensen DN. (1979). New observations on the rodlet cell (*Rhabdospora thelohani*) in the white sucker (*Catostomus commersoni*) (Laépède): LM and EM studies. *J Fish Biol.* 14: 277-284.
5. Barber DL, Mills Westermann JE. (1986a). Comparison of the DNA of nuclei of rodlet cells and other cells in the chub *Semotilus atromaculatus*: hybridisation in situ. *Can J Zool.* 64: 801-804.
6. Barber DL, Mills Westermann JE. (1986b). The rodlet cell of *Semotilus atromaculatus* and *Catostomus commersoni* (Teleostei): studies on its identity using histochemistry and DNase I-gold, RNase A-gold, and S1 nuclease gold labelling techniques. *Can J Zool.* 64: 804-813.
7. Bielek E, Viehberger G. (1983). New aspects on the 'rodlet cell' in teleosts. *J Submicrosc Cytol Pathol.* 15: 681-694.
8. Bielek E. (2002). Rodlet cells in teleosts: new ultrastructural observations on the distribution of the cores in trout (*Oncorhynchus mykiss*, *Salmo trutta* L.). *J Submicrosc Cytol Pathol.* 34: 271-278.
9. Bielek E. (2005). Development of the endoplasmic reticulum in the rodlet cell of two teleost species. *Anat Rec.* 283A: 239-249.
10. Bielek E. (2008). Membrane transformations in degenerating rodlet cells in fishes of two teleostean families (Salmonidae, Cyprinidae). *Anat Rec.* 291:1693-1706.
11. Bullock WL. (1963). Intestinal histology of some salmonid fishes with particular reference to the histopathology of acanthocephalan infections. *J Morphol.* 112: 23-35.
12. Bullock WL. (1967). The intestinal histology of the mosquito fish, *Gambusia affinis* (Baird & Girard). *Acta Zool. (Stockolm)* 48: 1-17.
13. Calzada A, Medina A, González De Canales ML. (1998). Fine structure of the intestine development in cultured sea bream larvae. *J Fish Biol.* 53: 340-365.
14. Catton WT. (1951). Blood cell formation in certain teleost fishes. *Blood* 6: 39-60.
15. Cenini P. (1984). The ultrastructure of leucocytes in carp (*Cyprinus carpio*). *J Zool. (London)* 204: 509-520.
16. Della Salda L, Manera M, Biavati S. (1998). Ultrastructural features of associated rodlet cells in renal epithelium *Sparus aurata* L. *J Submicrosc Cytol Pathol.* 30: 189-192.
17. Desser SS, Lester R. (1975). An ultrastructural study of the enigmatic "rodlet cells" in the white sucker, *Catostomus commersoni* (Lacépède) (Pisces: Catostomidae). *Can J Zool.* 53: 1483-1494.
18. Dezfuli BS, Capuano S, Manera M. (1998). A description of rodlet cells from the alimentary canal of *Anguilla anguilla* and their relationship with parasitic helminths. *J Fish Biol.* 53: 1084-1095.
19. Dezfuli BS, Simoni E, Rossi R, Manera M. (2000). Rodlet cells and other inflammatory cells of *Phoxinus phoxinus* infected with *Raphidascaris acus* (Nematoda). *Dis Aquat Org.* 43: 61-69.
20. Dezfuli BS, Giari L, Simoni E, Bosi G, Manera M. (2002). Histopathology, immunohistochemistry and ultrastructure of the intestine of *Leuciscus cephalus* naturally infected with *Pomphorhynchus laevis* (Acanthocephala). *J Fish Dis.* 25: 7-14.
21. Dezfuli BS, Giari L, Konecny R, Jaeger P, Manera M. (2003a). Immunohistochemistry, ultrastructure and pathology of gills of *Abramis brama* from Lake Mondsee, Austria, infected with *Ergasilus sieboldi* (Copepoda). *Dis Aquat Org.* 53: 257-262.
22. Dezfuli BS, Giari L, Simoni E, Palazzi D, Manera M. (2003b). Alteration of rodlet cells in chub caused by the herbicide Stam1 M-4 (Propanil). *J Fish Biol.* 63: 232-239.
23. Dezfuli BS, Giari L, Simoni E, Shinn AP, Bosi G. (2004). Immunohistochemistry, histopathology and ultrastructure of *Gasterosteus aculeatus* (L.) tissues infected with *Glugea anomala* (Moniez 1887). *Dis Aquat Org.* 58: 193-202.
24. Dornesco GT, Santa V. (1963). La structure des aortes et des vaisseaux sanguins de la carpe (*Cyprinus carpio* L.). *Anat Anz.* 113: 136-145.
25. Duthie ES. (1939). The origin, development, and function of the blood cells in certain marine teleosts. *I Morphol J Anat.* 73: 396-412.
26. Fearnhead EA, Fabian BL. (1971). The ultrastructure of the gill of *Monodactylus argenteus* (an euryhaline teleost fish) with particular reference to morphological changes associated with changes in salinity. *S Afr Ass Mar Biol Res., Oceanogr Res Inst. Investigational Report* 26: 1-39.
27. Fishelson L, Becker K. (1999). Rodlet cells in the head and trunk kidney of the domestic carp (*Cyprinus carpio*): enigmatic gland cells or coccidian parasites? *Naturwissenschaften* 86: 400-403.
28. Flood MT, Nigrelli RF, Gennaro JF Jr. (1975). Some aspects of the ultrastructure of the 'Stäbchendrüsenzellen', a peculiar cell associated with the endothelium of the bulbous arteriosus and with other fish tissue. *J Fish Biol.* 7: 129-138.
29. Fujioka H, Aikawa M. (2002). Structure and life cycle. In *Malaria Immunology*, Perlmann, P., Troye-Blomberg, M. (eds). *Chem Immunol Basel, Karger.* Vol 80 pp. 1-26.
30. Grünberg GW, Hager G. (1978). Zur ultrastruktur der 'Stäbchendrüsenzellen' (rodlet cells, pear-shaped cells) im bulbous arteriosus des Karpfen, *Cyprinus carpio* L. (Pisces: Cyprinidae). *Anat Anz.* 134: 277-290.
31. Hale PA. (1965). The morphology and histology of the digestive systems of two freshwater teleosts, *Poecilia reticulata* and *Gasterosteus aculeatus*. *J Zool.* 146: 132-149.
32. Iger Y, Abraham M. (1997). Rodlet cells in the epidermis of fish exposed to stressors. *Tiss Cell* 29: 431-438.

33. Imagawa T, Hashimoto Y, Kon Y, Sugimura M. (1990). Lectin histochemistry as special markers for rodlet cells in carp, *Cyprinus carpio* L. J Fish Dis. 13: 537-540.
34. Koponen K, Myers MS. (2000). Seasonal changes in intra- and interorgan occurrence of rodlet cells in freshwater bream. J Fish Biol. 56: 250-263.
35. Kramer CR, Potter H. (2002). Ultrastructural observations on rodlet-cell development in the head kidney of the southern platyfish, *Xiphophorus maculatus* (Teleostei: Poeciliidae). Can J Zool. 80: 1422-1436.
36. Kramer CR, Potter H. (2003). Rodlet cells in the posterior intestine of embryos and neonates of two poeciliid species. J Fish Biol. 62: 1211-1216.
37. Laibach E. (1937). Das Geruchsorgan des Aals (*Anguilla vulgaris*) in seinen verschiedenen Entwicklungsstadien. Zool Jb Abt Anat Ontog. 63: 37-72.
38. Leino RL. (1974). Ultrastructure of immature, developing and secretory rodlet cells in fish. Cell Tiss Res. 155: 367-381.
39. Leino RL. (1982). Rodlet cells in the gill and intestine of *Catostomus commersoni* and *Perca flavescens*: a comparison of their light and electron microscopic cytochemistry with that of mucous and granular cells. Can J Zool. 60: 2768-2782.
40. Leino RL. (1996). Reaction of rodlet cells to a myxosporean infection in kidney of the bluegill, *Lepomis macrochirus*. Can J Zool. 74: 217-225.
41. Leino RL. (2001a). Phylogenetic differences in tissue distribution of rodlet cells. First Int Rodlet Cell Workshop. June 14-16, Ferrara, Italy, p. 1.
42. Leino RL. (2001b). Formation and release of the secretory product in rodlet cells. First Int Rodlet Cell Workshop. June 14-16, Ferrara, Italy, p. 6.
43. Leino RL. (2001c). Seasonal increases of rodlet cells and other cell-types in Percid gills: association with parasitic infections. First Int Rodlet Cell Workshop. June 14-16, Ferrara, Italy, p. 10.
44. Leino RL. (2002). The contractile mechanism and "holocrine" secretion in teleost rodlet cells. 53rd Annual Proceeding of the Scandinavian Society for Electron Microscopy, June 12-15, Tampere, Finland, pp. 74-76.
45. Leknes IL. (2001). Rodlet cells and granulated leucocytes in the bulbous arteriosus of swordtail, *Xiphophorus helleri* L. and platy, *Xiphophorus maculatus* L. (Poeciliidae: Teleostei). Fish Shellfish Immun. 11: 433-436.
46. Manera M, Simoni E, Dezfuli BS. (2001). The effect of dexamethasone on the occurrence and ultrastructure of rodlet cells in goldfish. J Fish Biol. 59: 1239-1248.
47. Manera M, Dezfuli BS. (2004). Rodlet cells in teleosts: a new insight into their nature and functions. J Fish Biol. 65: 597-619.
48. Matthey DL, Morgan M, Wright DE. (1979). Distribution and development of rodlet cells in the gills and pseudobranch of the bass, *Dicentrarchus labrax* (L.). J Fish Biol. 15: 363-370.
49. Mayberry LF, Marchiondo AA, Ubelaker JE, Kazic D. (1979). *Rhabdospora thelohani* Laguesse, 1895 (Apicomplexa): new host and geographic records with taxonomic consideration. J Protozool. 26: 168-178.
50. Mazon AF, Huising MO, Tavernier-Thiele AJ, Bastiaans J, Verburgvan Kemenade BML. (2007). The first appearance of rodlet cells in carp (*Cyprinus carpio* L.) ontogeny and their possible roles during stress and parasite infection. Fish Shellfish Immun. 22:27-37.
51. Mendoça I, Matos E, Rodrigues G, Matos P, Casal G, Azevedo C. (2005). Rodlet cells from the gills and kidneys of two Brazilian freshwater fishes: an ultrastructural study. Braz J morphol Sci. 22(4): 187-192.
52. Meyers TR, Sawyer TK, MacLean S. (1977). *Henneguya* sp. (Cnidospora: Myxosporida) Parasitic in the heart of the bluefish, *Pomatomus saltatrix*. J Parasitol. 63: 890-896.
53. Mitchell LG, Seymour CL, Gamble JM. (1985). Light and electron microscopy of *Myxobolus hendricksoni* sp. nov. (Myxozoa: Myxobolidae) infecting the brain of the fathead minnow, *Pimephales promelas* Rafinesque. J Fish Dis. 8: 75-89.
54. Morrison CM, Odense PH. (1978). Distribution and morphology of the rodlet cell in fish. J Fish Res Bd Can. 35: 101-116.
55. Mourier JP. (1970). Structure fine de *Rhabdospora thelohani* Henneguy, protiste parasite de *Gasterosteus aculeatus* L. Z Parasitenk. 34: 198-206.
56. Palenzuela O, Álvarez-Pellitero P, Sitjà-Bobadilla A. (1999). Glomerular disease associated with *Polysporoplasma sparis* (Myxozoa) infections in cultured gilthead sea bream, *Sparus aurata* L. (Pisces: Teleostei). Parasitol. 118: 245-256.
57. Paterson WB, Desser SS. (1981). *Rhabdospora thelohani* Laguesse, 1906 is not a member of the Apicomplexa. J Parasitol. 67: 741-744.
58. Plaul SE, Andrés Laube PF, Mario RC, García Romero N, Barbeito CG. (2008). Lesiones asociadas a mortandad de una población de carpas herbívoras (*Ctenopharyngodon idella*) Valenciennes, 1844 (Cypriniformes: Cyprinidae) en Pilar del Lago. Rev Med Vet. 89 (6): 224.
59. Reite OB. (1997). Mast cells/eosinophilic granule cells of salmonids: staining properties and responses to noxious agents. Fish Shellfish Immun. 7: 567-584.
60. Reite OB. (1998). Mast cell eosinophilic granule cells of teleostean fish: a review focusing on staining properties and functional responses. Fish Shellfish Immun. 8: 489-513.
61. Reite OB. (2005). The rodlet cells of teleostean fish: their potential role in host defence in relation to the role of mast cells/eosinophilic granule cells. Fish Shellfish Immun. 19: 253-267.
62. Richards DT, Hoole D, Arme C, Lewis JW, Ewens E. (1994). Phagocytosis of rodlet cells (*Rhabdospora thelohani* Laguesse, 1895) by carp (*Cyprinus carpio* L.) macrophages and neutrophils. Helminthologia 31: 29-33.
63. Schmachtenberg O. (2007). Epithelial sentinels or protozoan parasites? Studies on isolated rodlet cells on the 100th anniversary of an enigma. Rev Chil Hist Nat. 80: 55-62.
64. Smith SA, Caceci T, Robertson JL. (1995a). Occurrence of rodlet cells and associated lesions in the vascular system of freshwater angelfish. J Aquat Anim Health 7: 63-69.

65. Smith SA, Caceci T, Marei HES, El-Habback HA. (1995b). Observations on rodlet cells found in the vascular system and extravascular space of angelfish (*Pterophyllum scalare scalare*). J Fish Biol. 46: 241-254.
66. Thélohan P. (1892). Sur des sporozoa ires indéterminés parasites des poissons. J Anat Physiol. Paris 28, 163-171.
67. Vickers T. (1962). A study of the intestinal epithelium of the goldfish *Carassius auratus*: its normal structure, the dynamics of cell replacement, and the changes induced by salts of cobalt and manganese. Quarterly J Microsc Sci. 103: 93-110.
68. Viehberger G, Bielek E. (1982). Rodlet-cells: Gland cell or protozoon? Experientia 38: 1216-1218.
69. Wilson JAF, Westerman RA. (1967). The fine structure of the olfactory mucosa and nerve in the teleost *Carassius auratus* L. Z Zellforsch Mikrosk Anat. 83: 196-206.