



Universitat de Girona

ESTUDI ESTRUCTURAL, ULTRAESTRUCTURAL I
HISTOQUÍMIC DE LES GLÀNDULES SEXUALS
ACCESSÒRIES DEL MASCLE REPRODUCTOR PORCÍ
(*SUS DOMESTICUS*)

Maria Elena BADIA BREA

ISBN: 84-689-0624-7
Dipòsit legal: GI-1126-2004

**ESTUDI ESTRUCTURAL,
ULTRAESTRUCTURAL I HISTOQUÍMIC
DE LES GLÀNDULES SEXUALS
ACCESSÒRIES DEL MASCLE
REPRODUCTOR PORCÍ
*(Sus domesticus)***

Elena Badia Brea

**ESTUDI ESTRUCTURAL,
ULTRAESTRUCTURAL I HISTOQUÍMIC
DE LES GLÀNDULES SEXUALS
ACCESSÒRIES DEL MASCLE
REPRODUCTOR PORCÍ
*(Sus domesticus)***

Elena Badia Brea

**Universitat de Girona
2003**



Universitat de Girona

**ESTUDI ESTRUCTURAL,
ULTRAESTRUCTURAL I HISTOQUÍMIC
DE LES GLÀNDULES SEXUALS
ACCESSÒRIES DEL MASCLE
REPRODUCTOR PORCÍ
(*Sus domesticus*)**

Memòria que presenta Elena Badia Brea per optar al grau de Doctor per la Universitat de Girona.

Vist-i-plau dels directors,

Dr. Sergi Bonet Marull
Àrea de Biologia Cel·lular
Unitat de Reproducció Assistida en Porcí
Departament de Biologia
Universitat de Girona

Dra. Ma Dolors Briz González
Àrea de Biologia Cel·lular
Unitat de Reproducció Assistida en Porcí
Departament de Biologia
Universitat de Girona

Girona, setembre de 2003

AGRAÏMENTS

Quan sovint penses en el futur, normalment no creus que aquest arribarà, més ràpid del que sembla, a ser el present. Si més no, això és el que jo pensava fa quatre anys quan vaig decidir fer una tesi doctoral, que no sabia si seria capaç d'acabar. Doncs bé, la tesi ja és una realitat i aquests agraïments que escric ara són el punt i final d'una feina sovint emocionant, sovint desesperant, però sempre apassionant, a la que he dedicat tot l'esforç. És divertit saber que aquest és l'únic apartat de la tesi que no es revisarà abans d'entregar i que, per tant, ningú em farà cap suggeriment del tipus: no creus que és millor dir això d'aquesta manera? Has pensat que potser...? Per què no busques informació sobre...?

Així doncs, sense donar més voltes, vull mostrar la meva gratitud a totes les persones que han fet possible aquest treball de recerca, perquè sense elles no hauria pogut arribar fins aquí.

Primer de tot, agraeixo als meus directors de tesi, en Sergi Bonet i la Mailo Briz, per haver-me donat l'oportunitat de formar part d'aquest grup de recerca, per resoldre en tot moment els meus dubtes i preguntes, i per demostrar-me sempre el seu suport i confiança.

Un factor clau en l'elaboració d'aquesta tesi doctoral ha estat també la Beth Pinart. A tu, gràcies per les teves “matxacades” (sempre constructives i en toc d'humor) durant tots aquests anys que m'han fet exercitar el cervell (per no dir expréme'l) fins a límits insospitats.

Fer la tesi no hauria estat el mateix sense les “nenes” de Biologia de la Reproducció, la Sílvia, la Núria, la Judit, l'Anna, l'Elisabeth i l'Eva, que a més de companyes de feina són amigues. A totes elles, gràcies per ajudar-me en el que heu pogut, per aguantar el meu humor sarcàstic i, sobretot, per fer-me riure dins i fora de la feina (què dir de les nostres sortidetes nocturnes i altres històries?).

La part experimental del segon capítol d'aquesta tesi la dec a el Dr. Luís Miguel Pastor de la Universitat de Múrcia que em va acollir al seu laboratori i em va introduir en el fascinant món de les lectines.

Vull agrair també al Servei de Microscòpia de la Universitat de Girona, sobretot a en Jordi Blàvia i a en Dani, el seu suport tècnic, tant en la preparació de mostres com en la seva observació.

Tampoc m'oblido del grup de Zoologia, en especial de la Maria, per deixar-me de fer d'“okupa” al seu laboratori.

Dono les gràcies a les laborants, la Cesca i la Imma. A la Cesca pel seu ajut en el processat de mostres i per compartir tantes tardes positivant i xerrant a la cambra fosca. A la Imma per ajudar-me en aquesta última apretada, sempre tan riallera i amb tan bona predisposició.

Per fi (i dic per fi perquè després de tot aquest temps encara no ho havia fet mai), agraeixo de tot cor als meus pares i a la meva germana per suportar estoicament els meus mals humors i els meus silencis indefinits (què dir quan s'està pensant amb la pròstata d'un porc? Realment val més callar!). Sense els ànims i suport incondicional del meu pare i de la meva mare de ben segur que fer aquesta tesi hauria estat molt més difícil, per no dir impossible. Ah! No em puc oblidar de la meva iaia que sempre se sent orgullosa de mi, m'escolta i es preocupa del què em passa (ara ja deu estar emocionada!), ni d'en Pau que és nou a la família i ens fa riure a tots.

Gràcies també a les meves amigues de sempre, la Maite i la Mar, i també a la Gemma, que em recolzen i consolen només dient aquelles frases simples com: tranquil·la, segur que tot anirà bé. Perquè amb elles t'adones que maca és l'amistat.

Per acabar dono les gràcies a en Joan per estar sempre al meu costat i per ser com és. Per fer-me veure que existeix tota una gamma de grisos a més del negre i que s'ha de lluitar per aconseguir allò que un desitja. Per compartir plors i somriures, per no perdre mai la paciència amb les meves rabietes i atacs d'histèria descontrolats que sovint li fan venir al cap la idea d'anar a fer d'ermità i dedicar-se a la vida contemplativa (idea que mai durà a terme perquè sap que tampoc aconseguiria que el deixes en pau). Gràcies per animar-me sempre a tirar endavant, Lus.

Espero no haver-me deixat a ningú que m'hagi ajudat. Perdona si no figures a la llista i accepta, de totes maneres, el meu agraïment.

ÍNDEX

- Agraïments

<u>INTRODUCCIÓ</u>	1
1. OBJECTIUS DEL TREBALL I ORGANITZACIÓ DE LA MEMÒRIA	1
1.1. Objectius del treball de recerca	1
1.2. Organització de la memòria	2
2. ANTECEDENTS	4
2.1. El sistema intensiu de producció porcina i la raça Landrace	4
2.2. Anatomia de les glàndules sexuals accessòries: diferències entre espècies	5
2.3. Desenvolupament embrionari i postnatal de les glàndules sexuals accessòries	9
2.4. Factors que regulen el desenvolupament, el creixement i la funció de les glàndules sexuals accessòries	13
2.5. L'ejaculat: contribució de les glàndules sexuals accessòries	16
2.6. Funció secretora de les glàndules sexuals accessòries	17
2.6.1. Síntesi i transport intracel·lular de les proteïnes secretores	18
2.6.2. Mecanismes de secreció	19
2.6.3. Productes de secreció de les glàndules sexuals accessòries: funció a l'ejaculat	21
<u>MATERIAL I MÈTODES</u>	27
1. MATERIAL	27
1.1. Característiques dels exemplars	27

1.2. Obtenció i conservació de les mostres	27
2. MÈTODES	30
2.1. Processament de les mostres per a Microscòpia Òptica	30
2.1.1. Estudi morfològic	30
2.1.2. Estudi morfomètric	31
2.1.3. Estudi histoquímic de lectines	32
2.1.4. Estudi immunocitoquímic de proliferació cel·lular per PCNA	36
2.2. Processament de les mostres per a Microscòpia Electrònica de Transmissió	38
<i>Capítol 1: <u>ESTUDI ESTRUCTURAL I ULTRAESTRUCTURAL DE LES</u></i>	
<i><u>GLÀNDULES SEXUALS ACCESSÒRIES</u></i>	41
RESULTATS	41
1. LES GLÀNDULES VESICULARS	42
1.1. Situació anatòmica i descripció macroscòpica	42
1.2. Descripció microscòpica	43
1.2.1. El revestiment peritoneal o túnica serosa	43
1.2.2. La càpsula i els septes	44
1.2.3. El parènquima glandular	45
1.2.4. La túnica muscular	49
1.2.5. El teixit intersticial	49
2. EL COS DE LA PRÒSTATA	51
2.1. Situació anatòmica i descripció macroscòpica	51
2.2. Descripció microscòpica	52
2.2.1. La càpsula i els septes	52
2.2.2. El parènquima glandular	54
2.2.3. El teixit intersticial	58

3.	LA PRÒSTATA DISSEMINADA	60
3.1.	Situació anatòmica i descripció macroscòpica	60
3.2.	Descripció microscòpica	60
3.2.1.	La mucosa uretral	61
3.2.2.	L'estrat cavernós	62
3.2.3.	La pròstata disseminada	62
	- La càpsula i els septes	63
	- El parènquima glandular	63
	- El teixit intersticial	69
3.2.4.	La túnica muscular	69
4.	LES GLÀNDULES BULBOURETRALS	71
4.1.	Situació anatòmica i descripció macroscòpica	71
4.2.	Descripció microscòpica	73
4.2.1.	La càpsula i els septes	73
4.2.2.	El parènquima glandular	74
4.2.3.	El teixit intersticial	76
5.	EL CONDUCTE EXCRETOR PRINCIPAL DE LES GLÀNDULES BULBOURETRALS	78
5.1.	Descripció microscòpica	78
5.1.1.	La túnica mucosa	78
5.1.2.	La túnica glandular	79
5.1.3.	La túnica adventícia	83
	Làmines de figures	85
	DISCUSSIÓ	213
	Capítol 2: <u>ESTUDI HISTOQUÍMIC DE LECTINES DE LES GLÀNDULES SEXUALS ACCESSÒRIES</u>	233

RESULTATS	233
1. LES GLÀNDULES VESICULARS	233
2. EL COS DE LA PRÒSTATA	237
3. LA PRÒSTATA DISSEMINADA	241
4. LES GLÀNDULES BULBOURETRALS	246
5. EL CONDUCTE EXCRETOR PRINCIPAL DE LES GLÀNDULES BULBOURETRALS	248
Taules	254
Làmines de Figures	259
DISCUSSIÓ	295
<u>CONCLUSIONS</u>	323
- <i>De les glàndules vesiculars</i>	323
- <i>Del cos de la pròstata i de la pròstata disseminada</i>	325
- <i>De les glàndules bulbouretrals</i>	328
- <i>Del conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals</i>	329
<u>BIBLIOGRAFIA</u>	333

INTRODUCCIÓ

INTRODUCCIÓ

1. OBJECTIUS DEL TREBALL I ORGANITZACIÓ DE LA MEMÒRIA

1.1. OBJECTIUS DEL TREBALL DE RECERCA

El present treball de recerca s'emmarca dins la línia d'investigació de la Unitat de Reproducció Assistida en Porcí de la Universitat de Girona, i forma part d'un projecte més ampli que pretén descriure l'estructura i la ultraestructura de tots els òrgans que integren l'aparell reproductor del mascle porcí (*Sus domesticus*).

En una explotació porcina, el rendiment reproductiu dels mascles és un dels factors clau del desenvolupament econòmic, i per això és important garantir una bona qualitat seminal de tots els mascles reproductors. Tant en mamífers domèstics com en humans existeixen diversos factors que poden afectar la capacitat reproductora dels mascles, com ara el fotoperíode, la temperatura, el règim alimentari, l'estrès, les malalties i l'edat (Sancho et al., 1999; Sprando et al., 1999; Dobson i Smith, 2000; Veeramachaeni, 2000; Andersen et al., 2001; Goeritz et al., 2003). La disminució de la capacitat reproductora és causada per les alteracions en els nivells hormonals, que provoquen disfuncions als testicles, als espermiductes i/o a les glàndules sexuals accessòries i, en conseqüència, produeixen un descens de la qualitat seminal (Chow i Pang, 1989; Gottreich et al., 2000; Pinart et al., 2000; Strezezek et al., 2000a; Goeritz et al., 2003). En porcí, els efectes dels diferents factors que influeixen en la fertilitat dels mascles han estat estudiats al testicle i a l'epidídim, però hi ha poques dades sobre les alteracions a les glàndules sexuals accessòries; en general, es produeix una reducció del volum del parènquima glandular, com a conseqüència de l'autofàgia i descamació de cèl·lules secretores (Chow i Pang, 1989; Gottreich et al., 1996), que es manifesta en una disminució del pes, mida i activitat

secretora de les glàndules sexuals accessòries (Chow i Pang, 1989; Gottreich et al., 1996; Gottreich et al., 2000; Goeritz et al., 2003).

En condicions patològiques, l'anàlisi del semen i dels nivells hormonals no són totalment informatius sobre els tipus d'alteracions, ni sobre la seva severitat a l'aparell reproductor (Sprando et al., 1999; Gottreich et al., 2000; Pinart et al., 2000). Per tant, és necessari conèixer les característiques estructurals i ultraestructurals de tots els òrgans reproductors dels mascles sans per determinar quina ha estat la funció i/o l'estructura afectada quan s'observa una disminució de la qualitat del semen. A causa que els treballs publicats són molt escassos i, en general, força antics, el *primer objectiu* d'aquest treball de recerca ha estat determinar l'estructura i la ultraestructura de les glàndules sexuals accessòries de mascles reproductors porcins sans i sexualment madurs. La caracterització exhaustiva des d'un punt de vista estructural i ultraestructural d'aquestes glàndules servirà com a base per a posteriors estudis d'anatomia patològica i, per tant, permetrà identificar les alteracions glandulars produïdes en condicions patològiques i relacionar-les amb les alteracions observades al semen.

D'altra banda, els estudis anatomopatològics s'han de complementar amb tècniques histoquímiques que, sovint, faciliten la interpretació funcional del producte de secreció de les glàndules sexuals accessòries a l'ejaculat i, per tant, proporcionen informació de tipus fisiològic, alhora que permeten confirmar o excloure un diagnòstic histopatològic previ (Capella et al., 1994). Així doncs, el *segon objectiu* d'aquest treball de recerca ha estat complementar l'estudi estructural i ultraestructural amb l'estudi histoquímic de les glàndules sexuals accessòries del mascle reproductor porcí.

1.2. ORGANITZACIÓ DE LA MEMÒRIA

La memòria s'ha estructurat en sis apartats: *Introducció, Material i Mètodes, Resultats, Discussió, Conclusions i Bibliografia*. Els resultats obtinguts, així com la seva discussió, s'han agrupat en dos capítols titulats: *1. Estudi estructural i ultraestructural de les glàndules sexuals accessòries* i *2. Estudi histoquímic de lectines de les glàndules sexuals accessòries*.

A la *Introducció* es descriu l'objectiu del sistema intensiu de producció porcina, la seva organització en diferents tipus d'explotacions i la importància de la raça Landrace en aquestes explotacions. A més, també es fa una descripció, a partir d'una revisió bibliogràfica exhaustiva, de les característiques anatòmiques de les glàndules sexuals accessòries dels mamífers, del seu desenvolupament embrionari i postnatal, dels factors que regulen el seu desenvolupament, creixement i funció, de la seva contribució a l'ejaculat i de les seves característiques funcionals.

A l'apartat de *Material i Mètodes* es descriuen les característiques dels exemplars utilitzats, les tècniques d'obtenció i processament de les mostres per a Microscòpia Òptica i Microscòpia Electrònica de Transmissió, les mesures realitzades per a l'anàlisi morfològic de les glàndules sexuals accessòries, i els protocols emprats per a l'estudi histoquímic de lectines i l'estudi immunocitoquímic de proliferació cel·lular.

El primer capítol, *Estudi estructural i ultraestructural de les glàndules sexuals accessòries*, es divideix en dos apartats: Resultats i Discussió. L'apartat de *Resultats* s'ha organitzat en cinc subapartats cadascun dels quals està dedicat a les glàndules vesiculars, el cos de la pròstata, la pròstata disseminada, les glàndules bulbouretrals i el conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals. A cada subapartat es detallen les característiques estructurals i morfològiques de la glàndula corresponent, així com també les característiques ultraestructurals de les cèl·lules que constitueixen l'epiteli secretor. A l'apartat de *Discussió* es comparen els resultats obtinguts en cada glàndula amb les dades aportades per altres autors en porcs i en altres mamífers.

El segon capítol, *Estudi histoquímic de lectines de les glàndules sexuals accessòries*, també s'ha dividit en dos apartats: Resultats i Discussió. Igualment com al capítol anterior, l'apartat de Resultats s'ha subdividit en cinc parts que es corresponen amb les diferents glàndules, i en les que s'exposen les reactivitats obtingudes amb les diferents lectines en cada glàndula sexual accessòria. A l'apartat de *Discussió* es comparen les afinitats obtingudes amb les dades d'altres autors i es proposa una interpretació funcional dels resultats.

A l'apartat de *Conclusions* es recullen les dades més rellevants de l'estudi i a la *Bibliografia* se citen aquelles obres més significatives consultades durant el treball experimental i en l'elaboració de la memòria.

2. ANTECEDENTS

2.1. El sistema intensiu de producció porcina i la raça Landrace

A Espanya i a l'Europa Occidental predomina un sistema intensiu de producció porcina, en el que l'animal s'integra en un medi artificial i que té per objectiu principal aconseguir la màxima quantitat i qualitat del producte al mínim cost (Buxadé, 1984; Babot, 2001). Les explotacions porcines intensives s'organitzen de forma jerarquitzada en quatre tipus de granges (Buxadé, 1984): de selecció, de multiplicació, de producció i d'engreix. A les granges de selecció s'ubiquen les races pures de les quals se seleccionen els millors exemplars mitjançant tècniques genètiques; a les granges de multiplicació s'encreuen els llinatges selectes procedents de les granges de selecció per tal d'obtenir femelles reproductores; a les granges de producció s'aparellen les femelles reproductores amb mascles finalitzadors de raça pura o híbrids per produir animals d'engreix; i a les granges d'engreix s'obté el producte final. A més, dins del sistema de producció intensiva existeixen els centres d'inseminació artificial que produeixen dosis seminals d'elevada qualitat sanitària i fecundant, i que permeten millorar genèticament l'espècie porcina.

La raça Landrace és originària de Dinamarca i prové de l'encreuament del porc nadiu amb la raça Large White, però posteriorment, l'exportació regular dels sementals Landrace danesos a diversos països va donar lloc a les diferents varietats, com l'anglesa, l'alemanya, la belga, la francesa, la noruega i la sueca. Les característiques morfològiques més significatives d'aquesta raça són: color blanquinós, orelles caigudes, gran longitud corporal i desenvolupament muscular, i extremitats curtes i robustes (Fig. 1). Pel que fa als trets productius més significatius destaquen: carn d'elevada qualitat amb menys greix dorsal que altres races, bon rendiment a l'engreix, alta prolificitat i bona fecunditat, i creixement molt ràpid de les femelles nul·líparas i dels mascles reproductors joves. Aquestes característiques productives òptimes han fet que la raça Landrace tingui un paper important dins el sistema productor intensiu, per bé que aquests mascles o les seves dosis seminals s'utilitzen majoritàriament com a mascles finalitzadors, per a l'obtenció d'animals d'engreix.

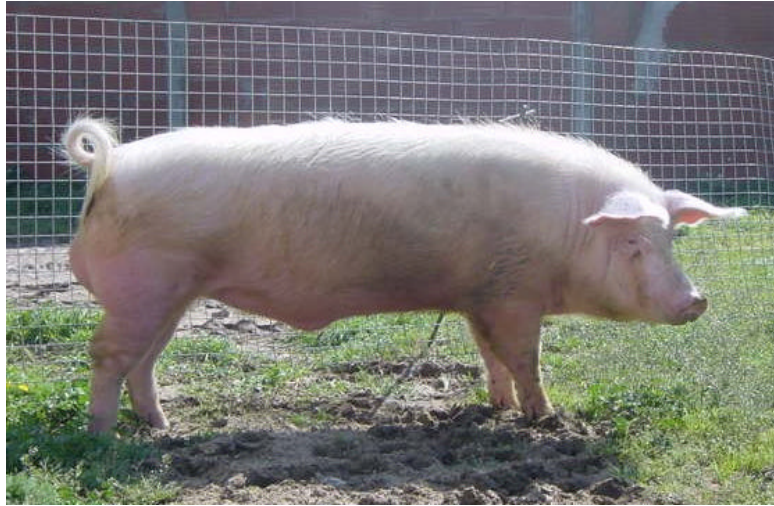


Figura 1. Mascle reproductor porcí de la raça Landrace.

2.2. Anatomia de les glàndules sexuals accessòries: diferències entre espècies

L'aparell reproductor del mascle porcí es troba dins la pelvis i allotjat a l'abdomen, però fora de la cavitat abdominal (Knox, 2002); està constituït per dos testicles, dos epidídims, dos conductes deferents, les glàndules sexuals accessòries, la uretra i el penis (Fig. 2). En porcs, les glàndules sexuals accessòries inclouen les glàndules vesiculars (o vesícules seminals), la pròstata i les glàndules bulbouretrals (o glàndules de Cowper).

El desenvolupament, la morfologia i la localització de les diferents glàndules sexuals accessòries, així com la funció dels seus productes de secreció, varia de forma considerable entre les espècies (Fig. 3) (Aumüller i Seitz, 1990) a causa, probablement, de la diversitat d'ambients i hàbits reproductors de cada espècie (Aumüller i Seitz, 1990; Luke i Coffey, 1994). Tot i les variacions interespecífiques, a grans trets, la funció de les glàndules sexuals accessòries és produir la major part dels fluids que formen el plasma seminal (Johnson et al., 1999).

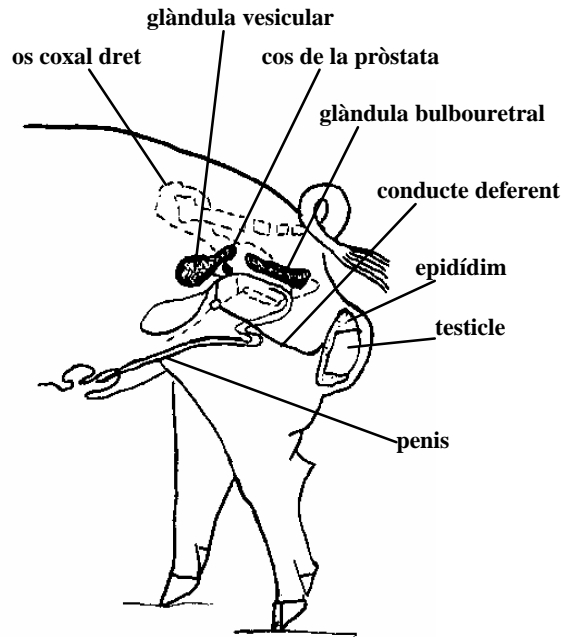


Figura 2. Esquema de l'aparell reproductor del mascle porcí.

- **Les glàndules vesiculars**

Les glàndules vesiculars, també anomenades vesícules seminals ja que antigament es creia que eren un reservori d'espermatozoides (Setchell et al., 1994), estan molt desenvolupades en el mascle reproductor porcí. Es tracta d'un òrgan parell que es localitza a la cavitat pelviana a cada costat de la bufeta urinària, però que en porcs, a causa del seu gran desenvolupament, es projecten cap a la cavitat abdominal més enllà del coll de la bufeta, de manera que s'observen només els extrems caudals dins la cavitat pelviana.

Les glàndules vesiculars no es troben en gossos i gats, així com tampoc en monotremes, marsupials, cetacis, alguns primats insectívors, quiròpters i lagomorfs (Setchell et al., 1994; Strzezek et al., 2000b). D'altra banda, a les espècies en què són presents mostren una morfologia variable (Fig. 3); en humans, cavalls, conills porquins i rates tenen forma de vesícula, mentre que en porcs, marrans i toros són glàndules compactes i multilobulars (Dellmann, 1993; Setchell et al., 1994). Malgrat aquestes diferències morfològiques, la seva organització és similar a totes les espècies (Delhon i Lawzewitsch, 1985). Així, cada glàndula vesicular està constituïda per una càpsula de teixit conjuntiu i per una túnica muscular que envolta el parènquima glandular, format pel conjunt de túbuls secretors i

conductes excretors limitats per un epitelí columnar simple amb cèl·lules basals ocasionals (Delhon i Lawzewitsch, 1985). A més, cada glàndula vesicular conté un conducte excretor principal, que en porcíns desemboca a la uretra, al costat dels conductes deferents, però que en humans, abans d'obrir-se a la uretra, s'uneix amb el conducte deferent i forma un únic conducte anomenat conducte ejaculador (Setchell et al., 1994).

- **La pròstata**

La pròstata és una glàndula no aparellada present a tots els mamífers que pot estar dividida anatòmicament en dues porcions: el cos de la pròstata i la pròstata disseminada (Luke i Coffey, 1994; Setchell et al., 1994). El cos de la pròstata es localitza per sota de la bufeta urinària i envolta externament la regió cranial de la uretra pelviana, mentre que la pròstata disseminada se situa internament al llarg de la regió caudal d'aquesta (Setchell et al., 1994; Dyce et al., 1999) (Fig. 8). El mascle porcí conté les dues porcions glandulars, essent la pròstata disseminada la més desenvolupada (Dyce et al., 1999). Així, el cos de la pròstata és de mida petita i de forma irregular, i es troba ocult per les glàndules vesiculars, mentre que la major part de la pròstata està disseminada a la paret de la uretra pelviana a la qual hi aboca les seves secrecions mitjançant petits conductes excretors (Dyce et al., 1999). En toros, igualment com en porcs, la pròstata disseminada també està més desenvolupada que el cos de la pròstata, però en gats, gossos, altres carnívors, cavalls i humans només es troba el cos de la pròstata; en petits rumugants com marrans i bocs la pròstata només està formada per la porció disseminada (Setchell et al., 1994; Dyce et al., 1999) (Fig. 3).

D'altra banda, el cos de la pròstata d'algunes espècies està constituït per diferents regions glandulars (Setchell et al., 1994). En humans es divideix en tres regions, perifèrica, central i de transició, que difereixen histològicament i funcional (McNeal, 1968, 1981, 1988; Villers et al., 1991), i en rates està format per la pròstata ventral, la pròstata lateral, la pròstata dorsal i la pròstata anterior o glàndula coagulant que, de fet, són quatre regions separades i individuals (Jesik et al., 1982) que mostren diferències morfològiques, funcionals i de cinètica cel·lular (Evans i Chandler, 1987; Lee et al., 1990; Nemeth i Lee, 1996); en porcs no existeix una diferenciació regional i funcional del cos de la pròstata.

Independentment de la seva organització, en general, la pròstata està envoltada per una càpsula fibrosa que emet septes a l'interior, els quals divideixen el parènquima glandular en lòbuls i lobulets. Els parènquima glandular està format per túbuls secretors i conductes

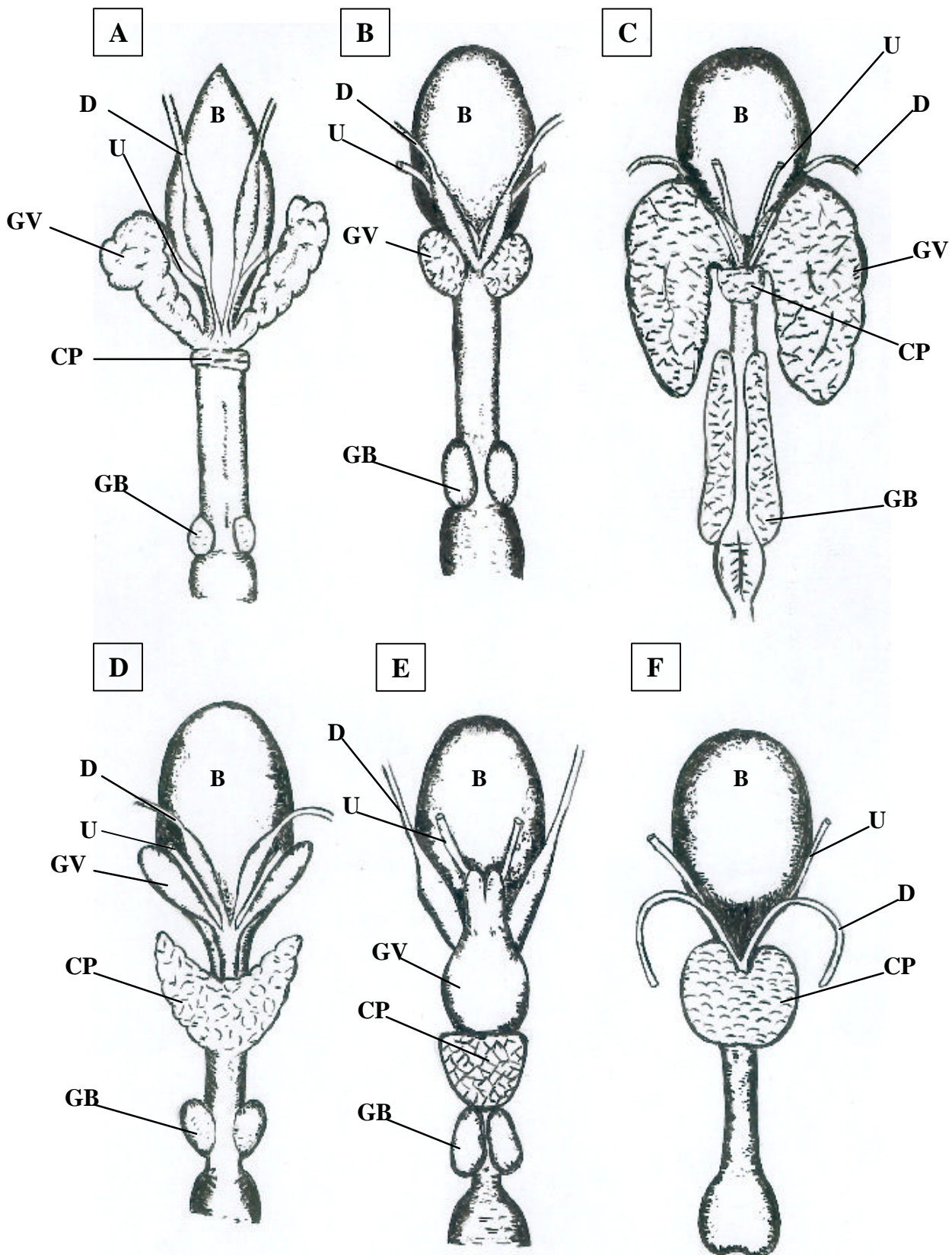


Figura 3. Representació esquemàtica de les glàndules sexuals accessorïes de toro (A), marrà (B), porc (C), cavall (D), conill (E) i gos (F). B, bufeta urinària; CP, cos de la pròstata; D, conducte deferent; GB, glàndula bulbouretral; GV, glàndula vesicular; U, urèter.

excretors limitats per un epitel·li cúbic o columnar amb cèl·lules basals ocasionals, que mostra característiques ultraestructurals i histoquímiques diferents en funció de l'espècie (Delhon i Lawzewitsch, 1985; Banks, 1986; Dellmann, 1993).

- **Les glàndules bulbouretrals**

Les glàndules bulbouretrals o de Cowper són dues glàndules situades dorsolateralment a la uretra pelviana prop del bulb del penis, a la que cadascuna hi aboca les seves secrecions mitjançant un conducte excretor principal (Setchell et al., 1994; Dyce et al., 1999).

Aquestes glàndules són presents a la majoria d'espècies domèstiques, excepte en gossos, per bé que mostren una morfologia i desenvolupament molt variables (Barone, 1983; Dellmann, 1993; Setchell et al., 1994; Dyce et al., 1999) (Fig. 3). Així, en mascles reproductors porcins són grans i de forma cilíndrica, en cavalls també són cilíndriques però estan poc desenvolupades, i en gats i remugants són petites i arrodonides (Barone, 1983; Setchell et al., 1994; Dyce et al., 1999). Tanmateix, malgrat aquestes diferències de mida i forma, a tots els mamífers les glàndules bulbouretrals són òrgans compactes recoberts per una túnica muscular externa i una càpsula fibroelàstica interna, i dividits per septes de teixit conjuntiu entre els que es troba el parènquima glandular (Setchell et al., 1994). El parènquima glandular està format per túbuls secretors i conductes excretors limitats, generalment, per un epitel·li simple constituït per cèl·lules piramidals amb un citoplasma ric en grànuls secretors (Barone, 1983).

2.3. Desenvolupament embrionari i postnatal de les glàndules sexuals accessòries

La diferenciació sexual dels mamífers és un procés seqüencial que s'inicia amb l'establiment del sexe genètic en la fecundació; posteriorment, es determina el sexe de la gònada i es desenvolupen els fenotips sexuals (Short, 1979). Durant les primeres etapes de l'organogènesi, el desenvolupament de les gònades segueix un patró indiferenciat comú en ambdós sexes, en el qual l'esbós gonadal es forma a partir d'un engruiximent de l'epitel·li cel·lular de la cara medial del mesonefros, que constitueix la cresta genital (Dyce et al., 1999). La diferenciació gonadal està controlada pel *gen Sry* (factor de determinació

testicular) que es localitza al cromosoma Y; així, si s'expressa el producte d'aquest gen la gònada es diferencia en testicle, mentre que si no s'expressa la gònada indiferenciada esdevé un ovari (Harley et al., 1992; Carlson, 2000).

Abans de la diferenciació del sexe gonadal els embrions presenten dos parells de conductes genitals, els *conductes mesonèfrics o de Wolff* i els *conductes paramesonèfrics o de Müller*, que originen respectivament el tracte reproductor masculí i el femení. El desenvolupament del sistema de conductes genitals del mascle o de la femella depèn completament del sexe gonadal prèviament establert (George i Wilson, 1994); així, quan la diferenciació gonadal és masculina els testicles fetals secreten testosterona, la qual permet que els conductes mesonèfrics continuïn creixent i, a més, secreten hormona antimülleriana (AMH), responsable de la involució del conductes paramesonèfrics (Josso et al., 1991). En humans, cap a la vuitena setmana de gestació es produeix el plegament de la regió cranial del conducte mesonèfric que origina l'epidídim, mentre que la regió central deriva en el conducte deferent i en la regió caudal en les glàndules vesiculars (Byskov i Hoyer, 1994; George i Wilson, 1994; Dyce et al., 1999) (Figs. 4 i 5).

La pròstata i les glàndules bulbouretrals es formen a partir d'evaginacions de l'epiteli de revestiment del sinus urogenital, que es desenvolupen de forma variable en funció de l'espècie (Dyce et al., 1999) (Fig. 5); el sinus urogenital està format per la divisió de la cloaca, i també dóna lloc a la porció pelviana de la uretra (Dyce et al., 1999).

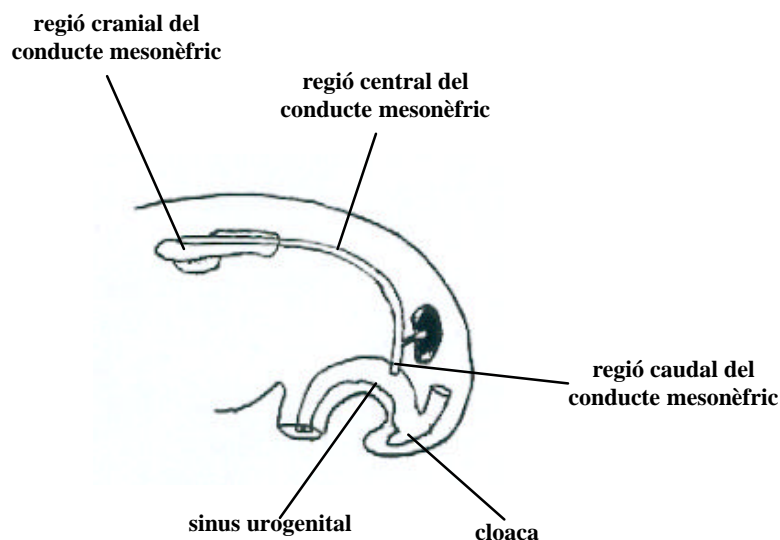


Figura 4. Representació esquemàtica del conducte mesonèfric d'un embrió humà a la cinquena setmana de gestació. Observeu les regions cranial, central i caudal en les que es divideix el conducte mesonèfric i que donaran lloc a l'epidídim, el conducte deferent i les glàndules vesiculars, respectivament.

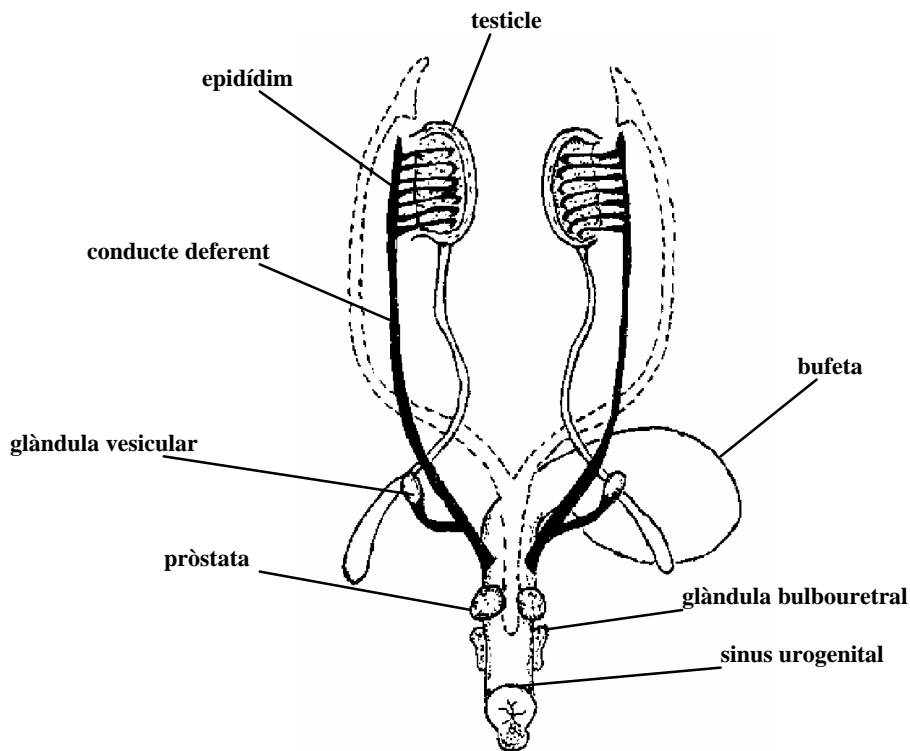


Figura 5. Representació esquemàtica de la diferenciació del tracte reproductor masculí en un embrió humà a la vintena setmana de gestació. Noteu els brots prostàtics i bulbouretrals. Els conductes paramesonèfrics en regressió s'indiquen en línia discontinua.

En humans, el desenvolupament de les glàndules vesiculars s'inicia aproximadament cap a la dotzena setmana de gestació, amb la formació de dues dilatacions laterals i fusiformes del conducte de Wolff a nivell del coll de la bufeta. Entre les setmanes tretzena i catorzena aquestes evaginacions creixen en diferents direccions, primer en direcció posterior-lateral i després en direcció lateral, i a la setmana vint-i-cinquena mostren l'aspecte d'una glàndula morfològicament diferenciada (Wahlqvist, 2000). Tanmateix, el creixement, desenvolupament i diferenciació de les glàndules vesiculars continua després del naixement, si bé de forma molt lenta (Wahlqvist, 2000). A l'home, aquest desenvolupament i diferenciació s'accelera a la pubertat, període en el que es multiplica unes deu vegades el pes de la glàndula vesicular, augmenta el diàmetre luminal i el teixit conjuntiu, i disminueix el gruix de la túnica muscular (Aumüller, 1979). Als 18 anys l'epiteli secretor està completament diferenciat en cèl·lules columnars i basals, i entre els 21 i 35 anys presenta la seva màxima activitat secretora (Wittstock i Kirschner, 1970).

El desenvolupament de la pròstata d'humans s'inicia durant la desena setmana de gestació a partir de perllongaments epitelials del sinus urogenital, anomenats *brots prostàtics* (Kellokumpu-Lehtinen et al., 1979); en ratolins i rates els brots prostàtics no apareixen fins els dies disset i dinou gestació, respectivament (Price i Ortiz, 1965). En concret, a l'home es formen cinc grups de brots prostàtics separats entre sí, que donen lloc als diferents lòbuls que constitueixen la pròstata (Aumüller, 1979); entre les setmanes onzena i catorzena els brots prostàtics creixen, es ramifiquen i es canalitzen, de manera que formen una glàndula tubuloalveolar (Kellokumpu-Lehtinen et al., 1979). L'estroma glandular es diferencia en paral·lel al desenvolupament del parènquima de la glàndula, i entre les setmanes desena i setzena de gestació constitueix el 65% de la glàndula (Shapiro et al., 1992).

Després del naixement, la pròstata continua desenvolupant-se fins que l'individu assoleix la maduresa sexual (Wahlqvist, 2000). En humans, el desenvolupament postnatal de la pròstata es divideix en tres etapes: una etapa de regressió posterior al naixement, una etapa quiescent dels 12 als 14 anys i una etapa de maduració dels 14 als 18 anys. En l'etapa de regressió, concretament durant els primers cinc mesos després del naixement, es produeix una involució de l'epiteli fetal, escamós i metaplàsic, el qual és substituït per un epiteli cúbic pseudoestratificat (Aumüller, 1991); més tard, al llarg de tota la infantesa, es formen nous túbuls secretors i conductes excretors que es ramifiquen. D'altra banda, a la pubertat l'epiteli cúbic esdevé un epiteli format per cèl·lules columnars i basals, i l'estroma, tot i que manté la seva densitat, presenta canvis en la proporció de fibres musculars llises i de col·lagen (Shapiro et al., 1991). La secreció de proteïnes prostàtiques no s'inicia fins als 18 anys (Aumüller, 1973).

Existeixen poques dades sobre el desenvolupament embrionari i postnatal de les glàndules bulbouretrals de mamífers i, concretament, són molt escassos els estudis realitzats en porcí. En ratolins, s'ha descrit que cada glàndula bulbouretral inicia el seu desenvolupament el dia 17 de gestació, és a dir, dos dies abans del naixement, a partir d'un brot epitelial del sinus urogenital envoltat per una càpsula mesenquimàtica (Cooke et al., 1987).

Després del naixement els brots epitelials es canalitzen i formen ramificacions primàries i secundàries, que 6 dies més tard ocupen pràcticament tot l'espai limitat per la càpsula (Cooke et al., 1987).

2.4. Factors que regulen el desenvolupament, el creixement i la funció de les glàndules sexuals accessòries.

El desenvolupament, la citodiferenciació i el manteniment de la integritat morfològica i funcional de totes les glàndules sexuals accessòries depenen de la interrelació entre factors hormonals i factors de creixement, i de la interacció entre l'estroma i l'epiteli (Whalqvist, 2000).

- **Factors hormonals**

Els andrògens són necessaris per al desenvolupament fetal i postnatal de les glàndules sexuals accessòries masculines (Cunha, 1994; Thomson, 2001; Morales i Bradan, 2003).

La *testosterona*, sintetitzada en un 95% als testicles i en un 5% a les glàndules adrenals, és el principal androgen circulant en sang (Luke i Coffey, 1994). La seva forma activa, la *dihidrotestosterona* (DHT), és produïda a partir de la reducció de la testosterona mitjançant l'enzim *5 α -reductasa*, situat a l'embolcall nuclear de les cèl·lules epitelials i estromàtiques de la pròstata i de les glàndules vesiculars (Bartsch et al., 1983; Schweikert, 1985; Luke i Coffey, 1994). L'acció de la DHT a les cèl·lules de les glàndules sexuals accessòries depèn de la seva unió específica a un *receptor androgènic nuclear* (AR) i posterior formació del complexe DHT-AR, que modula els gens que codifiquen per a proteïnes secretores o estructurals i per a factors de creixement (Luke i Coffey, 1994; Whalqvist, 2000) (Fig. 6).

En iniciar-se la pubertat, els andrògens estimulen l'activitat secretora de les glàndules sexuals accessòries, mentre que al llarg de la vida adulta modulen la seva funció secretora i, a més, mantenen l'estructura de la glàndula (Cunha, 1994; Thomson, 2001).

En els mascles porcins, la castració provoca una disminució de la mida i del desenvolupament de les glàndules sexuals accessòries a causa de l'absència d'andrògens (Raeside et al., 1997). En rates joves s'ha comprovat, a més, que l'absència d'andrògens produeix alteracions metabòliques a les cèl·lules, ja que inhibeix la seva funció secretora i disminueix la síntesi de DNA i de proteïnes i el contingut d'RNA i de receptors androgènics (Rennie et al., 1984; Tsuji et al., 1998) i, en definitiva, desencadena la mort

cel·lular o l'atròfia de les cèl·lules epitelials i estromàtiques (English et al., 1985; Thompson, 1994; Tsuji et al., 1998; Niu et al., 2001, 2003). Tanmateix, també s'ha comprovat que l'aportació exògena d'andrògens en gossos adults castrats permet restablir la morfologia cel·lular de les glàndules sexuals accessòries (Merk et al., 1986).

En porcs, s'ha determinat que els estrògens exerceixen una influència favorable, però no imprescindible, en el desenvolupament de les glàndules sexuals accessòries ja que actuen sinèrgicament amb la testosterona (Joshi i Raeside, 1973; Raeside et al., 1999). En humans els estrògens augmenten els receptors androgènics de les cèl·lules, estimulen directament o indirecta les cèl·lules estromàtiques i, probablement, modulen la secreció prostàtica i el transport d'aigua i electrolits (Krieg et al., 1981; Isaacs et al., 1983).

A més dels estrògens, la prolactina i la insulina també actuen sinèrgicament amb els andrògens i afavoreixen el creixement de la pròstata en gossos i ratolins (Walsh i Wilson, 1976; DeKlerk et al., 1979; Tunn et al., 1979; Andersson i Tisell, 1982; Assimos et al., 1984; McKeehan et al., 1984).

- **Factors de creixement**

Els factors de creixement són polipèptids que participen en la proliferació, diferenciació i mort cel·lular (Steiner 1993; Wahlqvist, 2000). El seu mecanisme d'acció és diferent al de les hormones, ja que aquests són sintetitzats per una cèl·lula i poden actuar dins la mateixa cèl·lula (*secreció intracrina*), o bé poden ser secretats i actuar sobre la cèl·lula que els ha sintetitzat (*secreció autocrina*) o sobre una o varies cèl·lules veïnes (*secreció paracrina*) (Luke i Coffey, 1994).

L'activació dels gens que codifiquen pels factors de creixement i, per tant, la seva síntesi està regulada pels andrògens i per les interaccions entre les cèl·lules estromàtiques i les cèl·lules epitelials (Kyprianou i Isaacs, 1988, 1989; Luke i Coffey, 1994).

Els factors de creixement que són secretats s'uneixen a un receptor específic localitzat a la membrana plasmàtica de la cèl·lula diana (Luke i Coffey, 1994), de manera que s'indueix una reacció en cascada que finalitza al nucli amb la síntesi de DNA i posterior replicació cel·lular (Luke i Coffey, 1994). Tant les cèl·lules estromàtiques com les epitelials poden sintetitzar i respondre als factors de creixement d'una manera recíproca i interactiva (Luke i Coffey, 1994).

A la pròstata d'humans s'ha comprovat que existeixen diferents factors de creixement que actuen de forma interrelacionada, com són el factor de creixement dels fibroblasts (FGF), el factor de creixement epidèrmic (EGF), el factor de creixement transformador alfa ($TGF\alpha$), el factor de creixement transformador beta ($TGF\beta$), que també pot actuar com a factor inhibidor del creixement, i el factor de creixement semblant a la insulina (IGF) (Steiner, 1993, 1995).

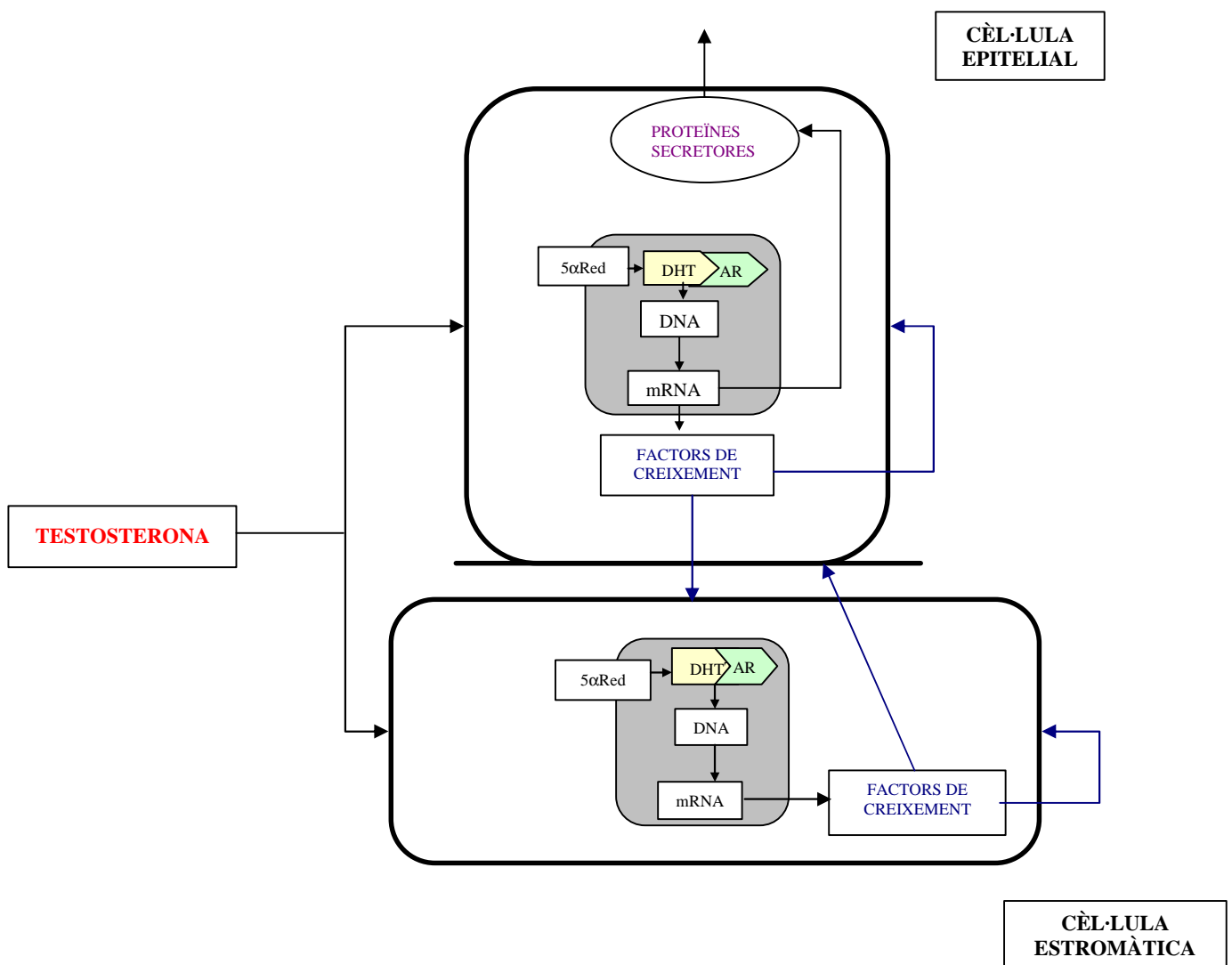


Figura 6. Representació esquemàtica dels mecanismes d'acció dels diferents factors que regulen el desenvolupament, creixement i funció de les glàndules sexuals accessorïes.

- **Interaccions estroma-epiteli**

L'estroma glandular no presenta únicament una funció de sosteniment, sinó que també té un paper clau en el desenvolupament de les glàndules sexuals accessòries (Hay, 1981).

Segons Cunha et al. (1981), l'estroma glandular indueix la proliferació, morfogènesi, citodiferenciació i funcionament de les cèl·lules epitelials, mentre que l'epiteli manté l'estat diferenciat de les cèl·lules estromàtiques, i regula la síntesi i degradació dels components de la matriu extracel·lular (Hayward et al., 1996c, 1997; Wahlqvist, 2000). Aquestes interaccions estan regulades mitjançant la síntesi i secreció de factors de creixement, tant per les cèl·lules estromàtiques com per les cèl·lules epitelials (Thomson, 2001; Niu et al., 2003).

2.5. L'ejaculat: contribució de les glàndules sexuals accessòries

L'*ejaculat* o *semen* està constituït pels *espermatozoides* procedents del cauda epididimari i pel *plasma seminal*, el qual se sintetitza principalment a les glàndules sexuals accessòries, actua com a medi nutritiu i de transport dels espermatozoides i constitueix la major part del volum de l'ejaculat (Sirigu et al., 1993). El volum d'ejaculat varia molt entre les espècies, a causa del desenvolupament també variable de les glàndules sexuals accessòries (Dyce et al., 1999). Així, en mascles reproductors porcins, que presenten unes glàndules sexuals accessòries molt desenvolupades, el volum d'ejaculat és molt elevat i oscil·la entre 200 i 250 ml segons Martín (1982), entre 150 i 300 ml segons Garner i Hafez (1989) i entre 200 i 300 ml segons Rothschild (1996) i Pinart et al. (1999); mentre que en cavalls varia entre 30 i 150 ml (Rasbech, 1984; Bonadonna, 1989), en toros entre 5 i 8 ml (Garner i Hafez, 1989), en bocs entre 0,2 i 2,5 ml (Setchell, 1991) i en humans entre 2 i 6 ml (Jequier, 1995). La contribució de les diferents glàndules sexuals accessòries a la composició del semen també difereix d'una espècie a una altra. En porcs, el testicle i l'epidídim aporten el 2-5% del volum de l'ejaculat, les glàndules vesiculars el 15-20%, les glàndules bulbouretrals el 10-25% i la pròstata el 55-75% (Dyce et al., 1999), mentre que en humans, el testicle i l'epidídim aporten un 5% del volum de l'ejaculat, les glàndules vesiculars un 46-80%, la pròstata un 10-30% i les gàndules bulbouretrals un 2-5% (Jequier, 1995).

Per terme mig, el plasma seminal de porcí presenta un pH que oscil·la entre 7,3 i 7,9, conté un 94-98% d'aigua (Knox, 2002), i les seves funcions depenen de l'equilibri entre les secrecions procedents de les diferents glàndules sexuals accessòries (Strzezek et al., 2000b).

L'ejaculat del mascle porcí, a més del gran volum, es caracteritza per contenir abundant material d'aparença gelatinosa (Pérez, 1991). El procés d'ejaculació en porcs és llarg i es produeix en tres fraccions: la fracció preespermàtica, la fracció espermàtica i la fracció postespermàtica (Pérez, 1991):

- La *fracció preespermàtica* està formada per les secrecions de la pròstata, les glàndules vesiculars i les glàndules bulbouretrals. Aquesta fracció és gairebé transparent, presenta alguns grumolls de textura gelatinosa procedents de les glàndules bulbouretrals que reben el nom de gel o “tapioca”, i no conté espermatozoides. El seu volum oscil·la entre els 10 i els 35 ml (Pérez, 1991).
- La *fracció espermàtica* o “rica en espermatozoides” està constituïda per un gran nombre d'espermatozoides procedents, principalment, de la cua de l'epidídim i per secrecions de les glàndules vesiculars i de la pròstata. La seva aparença és blanquinosa i el seu volum varia entre els 30 i els 40 ml i entre els 90 i els 100 ml (Graham et al., 1967).
- La *fracció postespermàtica* o “pobra en espermatozoides” està formada inicialment per les secrecions de la pròstata i de les glàndules vesiculars, que van essent substituïdes de forma progressiva per la secreció gelatinosa de les glàndules bulbouretrals. Segons Niwa (1961), aquesta porció gelatinosa pot representar d'un 4 a un 40% del volum de l'ejaculat, essent la mitjana d'un 20%. La fracció postespermàtica té un color blanquinós gairebé transparent i presenta un volum de 100 a 250 ml.

2.6. Funció secretora de les glàndules sexuals accessòries

Les glàndules sexuals accessòries de porcí sintetitzen i secreten a l'ejaculat moltes substàncies orgàniques i inorgàniques, entre les que són especialment importants les proteïnes (Taules 1 i 2) (Manaskova, 2002). Així, en el plasma seminal de porcs, les

proteïnes es troben a una concentració elevada (30 mg/ml) (Mann i Lutwak-Mann, 1981) i, a més, són essencials per al manteniment del metabolisme espermàtic i participen en el procés de fertilització (Manaskova, 2002).

El procés de secreció de proteïnes a les glàndules sexuals accessòries inclou la síntesi, el transport intracel·lular i l'alliberament al lumen glandular (Alberts et al., 2002; Paniagua et al., 2002).

2.6.1. Síntesi i transport intracel·lular de les proteïnes secretores

Els ribosomes units a la membrana del *reticle endoplasmàtic rugós* (RER) fan possible la síntesi de proteïnes que són translocades simultàniament a la matriu, on es glicosilen mitjançant l'addició covalent d'un únic tipus d'oligosacàrid (Alberts et al., 2002). Aquest oligosacàrid està format per 2 molècules d'*N*-acetilglucosamina, 9 molècules de mannososa i 3 de glucosa, i s'anomena *N*-oligosacàrid, ja que sempre s'uneix al grup NH₂ de la cadena lateral d'un residu d'asparagina localitzat a les seqüències Asparagina-X-Serina o Asparagina-X-Treonina, essent X qualsevol aminoàcid excepte la prolina (Alberts et al., 2002; Paniagua et al., 2002).

Durant el recorregut de la proteïna pel RER s'inicia la modificació de l'*N*-oligosacàrid, generalment, mitjançant l'eliminació dels tres residus de glucosa i un de mannososa. Seguidament, les proteïnes són transportades a través de vesícules transportadores al *complex de Golgi*, on l'*N*-oligosacàrid es pot modificar al llarg del seu desplaçament seqüencial des de la cara *cis* a la cara *trans* del dictiosoma. Depenent de si són modificats o no al complex de Golgi, es formen dos tipus diferents d'*N*-oligosacàrids: *els oligosacàrids rics en mannososa i els oligosacàrids complexos*. Els *oligosacàrids rics en mannososa* no contenen sucres afegits al complex de Golgi, sinó que només estan formats pels residus d'*N*-acetilglucosamina i mannososa inicials, mentre que els *oligosacàrids complexos* poden afegir nous residus d'*N*-acetilglucosamina, així com també de mannososa, galactosa, àcid siàlic i fucosa (Alberts et al., 2002; Paniagua et al., 2002).

Al complex de Golgi, a més de la modificació de les cadenes d'*N*-oligosacàrid, també es produeix l'*O*-glicosilació de proteïnes mitjançant la unió d'oligosacàrids a un grup OH dels aminoàcids Serina i Treonina, la formació de proteoglicans i la hidròlisi de determinats aminoàcids que permet l'activació de la proteïna secretora (Alberts et al., 2002). En l'*O*-glicosilació, en general, el primer sucre afegit a la proteïna és l'*N*-

acetilgalactosamina seguit d'un nombre variable de residus glicosídics entre els que no es troben ni la glucosa ni la mannosina (Alberts et al., 2002; Paniagua et al., 2002).

A la cara *trans* del complex de Golgi les proteïnes són empaquetades en grànuls secretors que, posteriorment, seran secretats al lumen glandular (Alberts et al., 2002; Paniagua et al., 2002).

2.6.2. Mecanismes de secreció

Les glàndules exocrines poden alliberar els seus productes mitjançant tres mecanismes de secreció: merocrí, apocrí i holocrí (Paniagua et al., 2002):

- En la *secreció merocrina* la membrana del grànul secretor es fusiona amb la membrana plasmàtica apical de les cèl·lules i, per tant, el seu contingut s'allibera per exocitosi (Paniagua et al., 2002) (Fig. 7b). Tanmateix, aquest tipus de secreció pot realitzar-se per dues vies diferents: una *via constitutiva de secreció*, en la que els grànuls secretors s'alliberen de forma contínua, i una *via regulada de secreció*, en la que els grànuls només es fusionen amb la membrana plasmàtica quan la cèl·lula rep un estímul hormonal o nerviós (Alberts et al., 2002).
- En la *secreció apocrina* el material secretor emmagatzemat al pol apical de la cèl·lula s'allibera al lumen glandular mitjançant la formació d'una protusió o vesícula de secreció apocrina a la membrana plasmàtica apical (Aumüller i Seitz, 1990). La secreció de la protusió apical comporta l'eliminació d'una part del citoplasma cel·lular (Paniagua et al., 2002) (Fig.7c).

En principi, una secreció apocrina veritable es du a terme sense la presència de grànuls secretors, i es creu que mitjançant aquest mecanisme només s'alliberen proteïnes sintetitzades al citoplasma que no són transportades pel sistema d'endomembranes de la cèl·lula (Dacheux i Dacheux, 2002). Tanmateix, a les glàndules sexuals accessòries la formació de protusions apicals és considerada per alguns autors com artefactes provocats per la fixació (Aumüller i Seitz, 1990; Aumüller et al., 1994).

- En la *secreció holocrina* tota la cèl·lula esdevé el producte de secreció i s'allibera al lumen glandular; en aquest cas els productes de secreció són

emmagatzemats gradualment al citoplasma fins que la cèl·lula esdevé apoptòtica (Paniagua et al., 2002) (Fig. 7a).

A les glàndules sexuals accessòries de mamífers els mecanismes de secreció més comuns són el merocrí i l'apocrí (Wahlqvist, 2000). Així, a les glàndules vesiculars de rates la secreció és de tipus merocrí constitutiu, tot i que no es descarta una secreció apocrina (Aumüller i Seitz, 1986; Wahlqvist, 2000), i en toros i búfals d'aigua es creu que existeix un mecanisme de secreció apocrí (Agrawal i Vanha-Perttula, 1987; Abou-Elmagd et al., 1992; Renneberg et al., 1995); a la pròstata de rates (Kachar i Pinto da Silva, 1981; Wahlqvist, 2000), hámsters (Toma i Buzzel, 1988) i humans (Biagini et al., 1982) coexisteixen els mecanismes de secreció apocrí i merocrí; i a les glàndules bulbouretrals de porcs la secreció és merocrina (Nielsen et al., 1977), i en humans merocrina i apocrina (Riva et al., 1988; Testa-Riva et al., 1994).

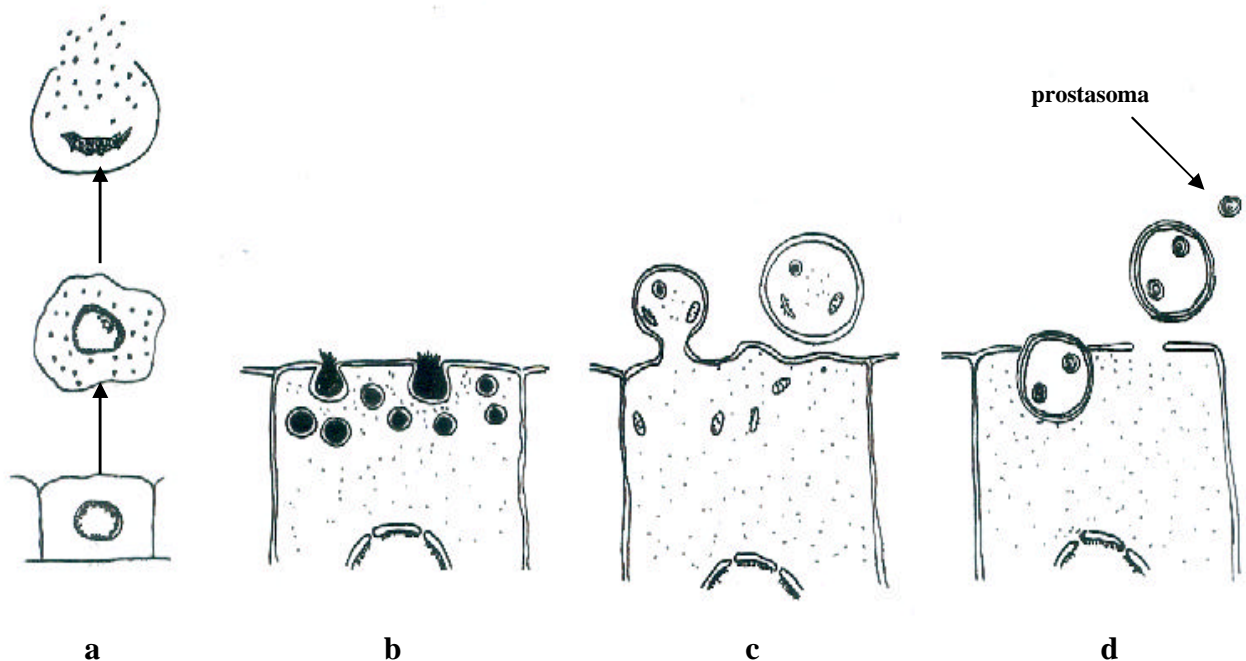


Figura 7. Representació esquemàtica dels diferents mecanismes de secreció de les glàndules exocrines. a) secreció holocrina; b) secreció merocrina; c) secreció apocrina; d) diacitosi. La diacitosi de prostasomes és un mecanisme de secreció que només s'ha descrit a la pròstata d'algunes espècies de mamífers.

A més de la secreció apocrina i merocrina, a la pròstata d'humans (Ronquist i Brody, 1985; Olsson i Ronquist, 1990; Stridsberg et al., 1996; Nilsson et al., 1999; Carlsson et al., 2000), cavalls (Arienti et al., 1998; Minelli et al., 1998), toros (Agrawal i Vanha-Perttula, 1987), marrans (Breitbart i Rubinstein, 1992) i gossos (Frenette et al., 1985) s'ha descrit un altre mecanisme secretor anomenat *diacitosi*, que consisteix en la formació a l'interior de la cèl·lula d'una vesícula secretora limitada per una membrana trilaminar, la qual és transferida intacta al lumen sense fusió de les seves membranes amb la membrana plasmàtica apical. A l'interior de les vesícules secretores s'observen unes vesícules menors anomenades *prostasomes*, revestides per una membrana multilaminar i que s'alliberen al lumen per exocitosi (Ronquist i Brody, 1985; Olsson i Ronquist, 1990; Stridsberg et al., 1996; Nilsson et al., 1999; Carlsson et al., 2000) (Fig. 7d). Tot i que no es coneix la funció dels prostasomes a l'ejaculat, es creu que protegeixen els espermatozoides, ja que tenen una activitat antioxidant i immunomoduladora (Ronquist, 1999), i que afavoreixen la seva motilitat progressiva (Ronquist i Brody, 1985; Aumüller et al., 1994).

2.6.3. Productes de secreció de les glàndules sexuals accessòries: funció a l'ejaculat

Els productes de secreció de les glàndules sexuals accessòries contenen abundants molècules de naturalesa diversa que exerceixen diferents funcions a l'ejaculat (Luke i Coffey, 1994; Strzezek et al., 2000b). Tanmateix, aquestes molècules no són imprescindibles per tal que els espermatozoides adquireixin la capacitat fecundant, sinó que creen un microambient favorable per a la fecundació, ja que proporcionen un medi tamponat i de transport als espermatozoides i incrementen la seva motilitat i vitalitat (Luke i Coffey, 1994).

En general, les funcions específiques de cada glàndula sexual accessòria a l'ejaculat són difícils de determinar, ja que són conseqüència de la interacció dels diferents components procedents de cadascuna de les glàndules (Strzezek et al., 2000b). A més, la composició dels productes de secreció de les diferents glàndules sexuals accessòries i, per tant, les seves funcions, varien molt entre les diferents espècies de mamífers (Taules 1 i 2) (Setchell et al., 1994).

Taula 1. Composició iònica de les secrecions de les glàndules sexuals accessòries de diferents espècies de mamífers*.

Concentració (mM)	Sodi	Potassi	Calci	Magnesi	Clor	Fosfat	Bicarbonat
Glàndules vesiculars							
Porc	26 (22-30)	126 (24-300)	3	28	12 (3-20)	1 (0,7-1,3)	
Cavall					59		
Toro	109	64 (27-100)	15 (12,6-17,5)	5,6 (3,9-7,2)		2,3	
Marrà	93	37	3,4	3,2			
Boc	87	61	3				
Home		19 (18-20)			28	8,9 (3,2-14,5)	
Conill porquí						1,6	
Rata						4,8	
Pròstata							
Gos	157 (154-159)	6,3 (5,1-8,7)	0,5 (0,3-1,1)	0,6	160	1	4,2
Home	155 (153-157)	53 (45-67)	26 (15-32)	19 (17-20)	45 (38-61)	1	8
Glàndules bulbouretrals							
Porc	90	28			105	2,3	

* Per a aquells ions en què s'han trobat resultats diferents es dona el valor de la mitjana i es mostra el rang entre parèntesi (Setchell et al., 1994).

• **Glàndules vesiculars**

Les glàndules vesiculars de porcí aporten al plasma seminal la major part del volum, osmolits, ions, proteïnes i substrats energètics per als espermatozoides (Knox, 2002). En general, tot i que els productes de secreció d'aquestes glàndules no són fonamentals per garantir la fertilitat del mascle reproductor porcí, la secreció vesicular protegeix l'espermatozoide i augmenta la seva vitalitat, així com la seva capacitat fertilitzant (Strzezek et al., 2000b).

Entre els productes de secreció de les glàndules vesiculars de porcs destaquen els ions *sodi* i *potassi*, els nivells dels quals estan implicats en la motilitat dels espermatozoides (Shivaji et al., 1990; Aumüller i Riva, 1992; Gatti et al., 1993), i també els ions *magnesi*, *calci*, *zinc*, *fòsfor*, *manganès* i *ferro* (Lavon i Bournell, 1971; Dubiel et al., 1980; Saiz-Cidoncha et al., 1991; Strzezek et al., 1995). Els nivells de calci i de magnesi de l'ejaculat

Taula 2. Contingut en compostos orgànics de baix pes molecular i en proteïna total a les secrecions de les glàndules sexuals accessòries de diferents espècies de mamífers*.

Concentració	Glucosa	Fructosa	Inositol	Àcid cítric	Glicero-fosfocolina	Ergotioneïna	Àcid ascòrbic	Proteïna
	(mM)	(mM)	(mM)	(mM)	(mM)	(mM)	(mM)	(mg/ml)
Glàndules vesiculars								
Porc		4,3 (3,1-6,2)	117 (100-134)	30 (29-32)	6,9	2,9 (1,8-3,8)	0,23	99 (80-112)
Cavall		Traces		13	Traces	0,49 (0,26-0,71)		
Toro		46	1,6	35	Traces	0	0,8	
Marrà		99						55
Home		22		3,8 (1-6,5)		0	0,28	
Conill				43				
Conill Porquí	9 (6,5-11)	5,8 (3,5-6,9)	1,1 (6-18)	12	10	0	0,5	
Rata	0,4	0,2		6	22 (16-25)	0	0,23	250 (200-300)
Pròstata								
Porc						0		
Cavall				Traces		Traces		
Gos				0,14			0,04	8
Home	0,9	0	8,2	91 (45-176)			0,03	24 (22-26)
Conill Porquí		0						
Rata		0			0			
Glàndules bulbouretrals								
Porc		0	0	0		0		5
Conill		0						

* Per a aquells compostos en què s'han trobat resultats diferents es dona el valor de la mitjana i es mostra el rang entre parèntesi (Setchell et al., 1994).

regulen el procés de capacitació dels espermatozoides (Saiz-Cidoncha et al., 1991; Harayama et al., 1998) i, a més, estan relacionats amb la reacció acrosòmica i la fertilització de l'òocit (Saiz-Cidoncha et al., 1991; Harayama et al., 1998); l'àcid cítric, que en humans és secretat principalment a la pròstata, actua com a quelant del calci i, per tant, evita la seva precipitació i la posterior formació de càlculs (Taula 2) (Ford i

Harrison, 1984; Röcken et al., 1996). El zinc, igualment com el manganès i el ferro, pot integrar-se a les proteïnes del plasma seminal (Saiz-Cidoncha et al., 1991) i, a més, té un important paper en l'estabilització de la membrana plasmàtica i de la cromatina de l'espermatzoide, participa en el transport d'ions a través del plasmalemma (Bettger i O'Dell, 1981, Strzezek et al., 2000a) i té un efecte bactericida (Fair i Wehner, 1976).

La secreció vesicular dels mascles porcíns conté també una elevada concentració d'*inositol* que participa en el manteniment de l'osmolaritat del semen (Mann, 1974).

En moltes espècies de mamífers, les glàndules vesiculars són responsables de la síntesi de substrats energètics per als espermatozoides com la fructosa i la glucosa (Setchell et al., 1994). En porcí, la font d'energia per als espermatozoides prové principalment del *sorbitol* i la *glicerilfosfolina*, i en menor grau de la *fructosa*, secretats per les glàndules vesiculars (Setchell et al., 1994; Jones i Bubb, 2000; Sancho, 2002), mentre que en marrans, toros i búfals, la fructosa és una font d'energia important per als espermatozoides (Setchell et al., 1994).

Les proteïnes vesiculars constitueixen el 80-90% del total proteic del plasma seminal del mascle reproductor porcí; la resta de proteïnes procedeixen de l'epidídim i de la pròstata (Lavon i Bousnell, 1971). Entre les proteïnes secretades per les glàndules vesiculars destaquen les *espermadhesines*, unes proteïnes de baix pes molecular, aproximadament 20 KDa, que es troben a una concentració de 0,6 a 0,7 mg/ml (Dostalova et al., 1994; Töpfer-Petersen et al., 1995; Calvete et al., 1996). Les espermadhesines s'adsorveixen a la membrana plasmàtica de l'espermatzoide on afavoreixen les interaccions entre gàmetes (espermadhesines AWN i AQN) i el procés de capacitat espermatòica (espermadhesines AWN i AQN) (Dostalova et al., 1994; Töpfer-Petersen i Calvete, 1995) i, a més, presenten funcions immunomoduladores (espermadhesines PSP-I i PSP-II i complex Gp 54) (Yang et al., 1998; Nimitz et al., 1999; Strzezek et al., 2000b; Veselský et al., 2002; Assreuy et al., 2003), eviten l'adhesió dels espermatozoides (aglutinació cap-cap) i mantenen la seva motilitat progressiva (proteïna antiaglutinina) (Harayama et al., 1994, 1999, 2000), i protegeixen els espermatozoides de la peroxidació (factor SMIF) (Kordan et al., 1998).

Les glàndules vesiculars de porcí també secreten enzims com la *fosfatasa àcida*, que es creu que actua com a factor anticancerígen i que participa en el metabolisme de l'espermatzoide i en el manteniment de la integritat del seu plasmalemma (Wysocki i Strzezek, 2000, 2003). L'activitat d'aquest enzim depèn de l'*ergotioneïna*, el *glutatió* i l'*àcid ascòrbic*, que són substàncies antioxidants no enzimàtiques d'origen vesicular que

protegeixen i estableixen l'estructura de l'enzim (Wysocki i Strzezek, 2000). L'ergotioneïna, el glutatió i l'àcid ascòrbic intervien, a més, en els mecanismes de defensa de l'espermatozoide contra l'oxidació dels fosfolípids de membrana i, per tant, mantenen la motilitat i viabilitat espermàtica (Strzezek et al., 1999, 2000b; Wysocki i Strzezek, 2000).

- **Pròstata**

Els treballs sobre la composició i funció de les secrecions de la pròstata han estat realitzats majoritàriament en humans i en gossos afectats de diverses patologies prostàtiques, com l'hiperplàsia nodular benigna o el càncer de pròstata (Setchell et al., 1994); en porcí els estudis són escassos.

En general, la secreció prostàtica de porcs, igualment com la de gossos i humans (Luke i Coffey, 1994), elimina de la uretra restes d'orina i de bacteris patògens abans del pas del semen (Knox, 2002). A més, el seu contingut en espermadhesines PSP-I i PSP-II, (Manaskova et al., 2002) i en enzim fosfatasa àcida (Wysocki i Strzezek, 2000) indiquen que la pròstata porcina, tal i com succeeix a les glàndules vesiculars, pot presentar funcions immunomoduladores i participar en el metabolisme espermàtic i en el manteniment de la integritat del plasmalemma.

Entre les substàncies secretades per la pròstata porcina també destaquen els ions manganès, crom, níquel, calci i ferro (Dubiel et al., 1980). En gossos i homes, la secreció prostàtica conté ions sodi i clor, però en homes, a més, és rica en calci i potassi (Brooks, 1990).

La pròstata d'humans secreta majoritàriament tres proteïnes que són utilitzades com a marcadors de la seva activitat, per bé que es desconeix quina és la seva funció concreta a l'ejaculat; es tracta de la fosfatasa àcida (PAP), l'antigen específic de la pròstata (PSA) i la β -microseminoproteïna (Aumüller i Seitz, 1990). La β -microseminoproteïna també és secretada a la pròstata de porcí (Lazure et al., 2001; Manaskova et al., 2002).

- **Glàndules bulbouretrals**

En porcí, el producte de secreció de les glàndules bulbouretrals s'allibera majoritàriament en la fase postespermàtica i forma un tap que segella el cèrvix uterí i evita el reflux de semen (Dyce et al., 1999).

La secreció bulbouretral del mascle porcí, a diferència de les glàndules vesiculars i de la pròstata, no conté compostos orgànics de baix pes molecular sinó que està constituïda principalment per una sialomucina responsable de la formació del tap gelatinós (Taula 2) (Bournnell et al., 1970; Bournnell i Butler, 1973; Setchell et al., 1994). En bocs, rates i humans també se secreten sialomucines (Tsukise et al., 1979; Tsukise i Yamada, 1987b; Sirigu et al., 1993).

A més, les glàndules bulbouretrals del mascle reproductor porcí secreten ions sodi, potassi, clor i fosfat (Taula 1), així com també níquel, crom, manganès, calci i ferro (Dubiel, 1980).

MATERIAL I MÈTODES

MATERIAL I MÈTODES

1. MATERIAL

1.1. Característiques dels exemplars

Per a l'estudi al microscopi òptic i al microscopi electrònic de transmissió de les glàndules vesiculars, la pròstata i les glàndules bulbouretrals es van utilitzar tres mascles porcins sans postpuberals de raça Landrace varietat anglesa, procedents d'un centre de Selecció i Multiplicació Porcina. A fi d'obtenir un grup homogeni i comparable, els mascles van ser confinats en una nau climatitzada a 18°C sota un estricte control sanitari i van ser alimentats amb una dieta equilibrada i controlada, constituïda per pinso per a reproductors subministrat manualment per tècnics de la pròpia explotació; i des dels 8 mesos d'edat es van sotmetre a un ritme d'extraccions de semen de dues vegades per setmana, amb un període de repòs sexual de 48 hores abans del seu sacrifici a l'edat de 9,5 mesos. Al llarg d'aquest mes i mig, l'anàlisi de la qualitat seminal dels tres mascles no va diferir de forma estadísticament significativa.

1.2. Obtenció i conservació de les mostres

Immediatament després del sacrifici es va procedir a l'extracció de l'aparell reproductor (Fig. 8), que va ser transportat al laboratori de l'explotació porcina on es van localitzar i identificar les glàndules vesiculars, el cos de la pròstata, la pròstata disseminada i les glàndules bulbouretrals. Un cop feta la identificació, i després de pesar i medir les glàndules, es va procedir a la seva dissecció. Les mostres van ser pesades en una balança Cobos D-4000SX de sensibilitat 0,01 g.

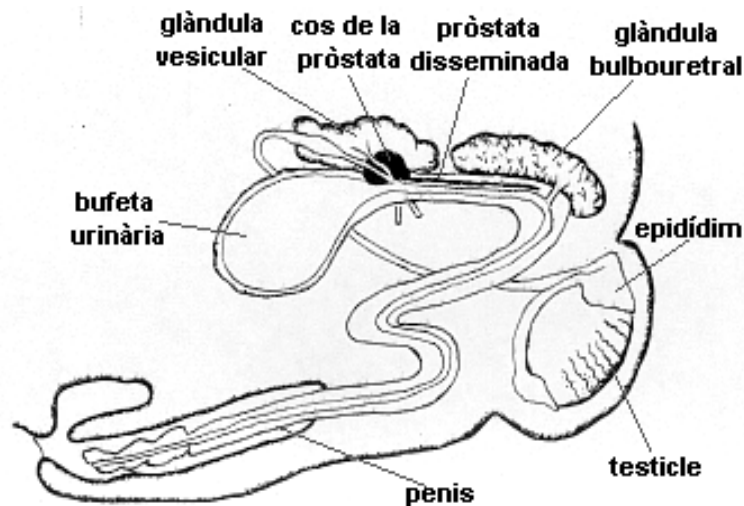


Figura 8. Esquema de l'aparell reproductor del mascle porcí.

A partir de les glàndules vesiculars es van extreure mostres de la túnica serosa, la càpsula i el parènquima glandular. Del cos de la pròstata es van obtenir mostres de la càpsula i del parènquima prostàtic. La pròstata disseminada es va dividir en tres regions macroscòpiques d'igual longitud (Fig. 9): la regió 1 inclou el terç proximal en contacte amb el cos de la pròstata, la regió 3 comprèn el terç distal i limita amb el bulb del penis i la regió 2 se situa entre ambdues. Per a l'obtenció de mostres d'aquestes tres regions es va seccionar longitudinalment la uretra pelviana en dues meitats idèntiques, i de cadascuna d'aquestes meitats es van obtenir fragments transversals respecte de la llum del conducte. La dissecció de les glàndules bulbouretrals, així com del seu conducte excretor principal, també es va fer tenint en compte les seves diferències regionals. Les glàndules bulbouretrals van ser dividides en tres regions (1, 2 i 3), corresponents al terç proximal, medial i distal, respectivament (Fig. 9). Per a l'obtenció de mostres es van seccionar longitudinalment cadascuna de les regions pel seu eix central i, posteriorment, es van obtenir talls transversals respecte al lumen glandular. El conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals va ser dividit també en tres regions: la regió 1 inclou el terç proximal en contacte amb les glàndules bulbouretrals, la regió 3 conté el terç distal en contacte amb el bulb del penis i la regió 2 se situa entre ambdues (Fig. 10). Per a l'obtenció de mostres del conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals es van realitzar seccions transversals a les tres regions.

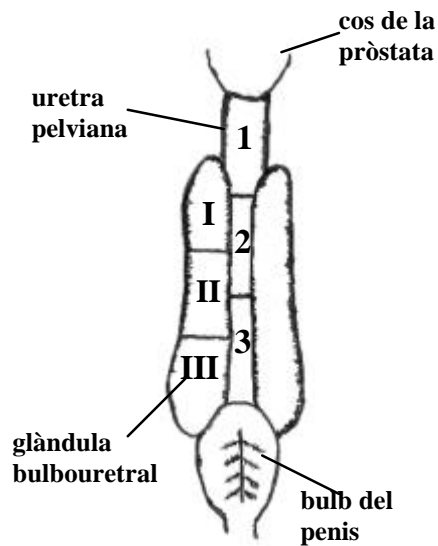


Figura 9. Esquema de la uretra pelviana i de les glàndules bulbouretrals del mascle reproductor porcí. Els números aràbics i romans indiquen els diferents segments en els que es van dividir la uretra pelviana i les glàndules bulbouretrals, respectivament, per a l'obtenció de mostres.

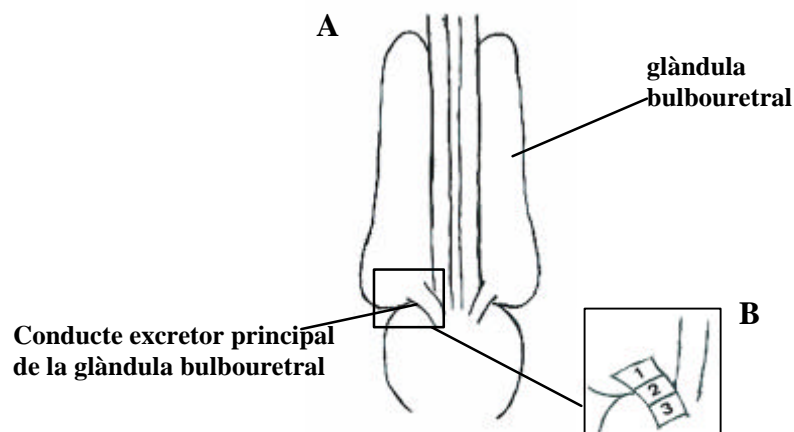


Figura 10. (A) Esquema de les glàndules bulbouretrals i del seu conducte excretor principal. (B) Detall del conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals. Els números indiquen els diferents segments en els que es va dividir el conducte per a l'obtenció de mostres.

Les mostres obtingudes van ser submergides en solució fixadora i traslladades des de les instal·lacions de l'explotació porcina al laboratori de recerca de la universitat, on es van processar per ser observades al microscopi òptic i al microscopi electrònic de transmissió.

2. MÈTODES

2.1. Processament de les mostres per a Microscòpia Òptica

Per a l'estudi morfològic, morfomètric i histoquímic i, també, per a l'estudi immunocitoquímic de proliferació cel·lular de les glàndules sexuals accessòries es van processar fragments de teixit d'uns 125 mm³, d'acord amb el protocol descrit per Kiernan (1990):

- 1) Fixació amb líquid de Bouin durant 24 hores.
- 2) Rentat en etanol de 70° fent 4 canvis de 9 a 12 hores cadascun.
- 3) Deshidratació en la sèrie etànica següent: etanol de 90° (1 canvi de 2 hores) i etanol absolut (3 canvis de 2 hores cadascun).
- 4) Imbibició en xilol fent 2 canvis de 2 hores cadascun.
- 5) Inclusió en parafina de 56-58 pF a 60°C fent 2 canvis de 4 hores cadascun i un últim canvi *overnight*.

Les mostres es van transferir a motlles plens de parafina fosa a 60°C i, ràpidament, es va submergir el conjunt en un recipient amb aigua a 4°C a fi que la parafina se solidifiqués i s'obtinguessin blocs amb la mostra inclosa.

- 6) Piramidat i microtomia dels blocs. Els blocs es van seccionar en talls de 8 µm de gruix mitjançant un micròtom de rotació Medin, i en talls de 5 µm de gruix emprant un micròtom de rotació Microm.

2.1.1. Estudi morfològic

Per a l'estudi morfològic de les glàndules sexuals accessòries es van utilitzar seccions de 8 µm de gruix que van ser tenyides amb la tinció histològica d'hematoxilina-eosina, les tincions tricròmiques de Mallory i de Van Gieson per a la demostració de les fibres de col·lagen, la tinció d'orceïna-hematoxilina-eosina per a la demostració de les fibres elàstiques i la impregnació argèntica de Gomori per a les fibres de col·lagen i reticulars (Burck, 1969; Martoja i Martoja, 1970; Kiernan, 1990); i les tincions histoquímiques de blau de toluïdina, la tinció de PA-Schiff-hematoxilina de Groat-orange G per als mucopolisacàrids neutres, la tinció de blau alcíà a pH 2,5 i pH 1-hematoxilina-eosina per

a la demostració de mucopolisacàrids àcids i mucopolisacàrids àcids sulfatats, respectivament, i la tinció combinada de PA-Schiff-blau alcià pH 2,5-hematoxilina-eosina per a la detecció conjunta de mucopolisacàrids neutres i àcids (Kiernan, 1990).

Les seccions tenyides van ser observades en un microscopi òptic de camp clar Zeiss (Jenaval) i en un microscopi òptic de camp clar Olympus BX 40. Per a les microfotografies es va utilitzar pel·lícula per a diapositiva en color Elittechrome 160ASA per a llum artificial de filament de tungstè.

2.1.2. Estudi morfològic

Per a les mesures quantitatives es van utilitzar seccions de 8 µm de gruix tenyides amb hematoxilina-eosina i amb la tinció tricròmica de Mallory. Les mesures es van realitzar mitjançant un ocular micromètric calibrat acoblat a un microscopi de camp clar Carton.

Per a cadascuna de les glàndules es van determinar els cinc paràmetres següents: 1) el gruix total de la càpsula i el gruix de cadascuna de les seves capes a partir de 10 seccions transversals escollides a l'atzar; 2) la mida cel·lular i nuclear a partir de 25 cèl·lules de cada tipus; 3) el diàmetre dels túbuls secretors i dels conductes excretors a partir de 20 seccions transversals aleatòries; 4) l'altura dels epitelis i el gruix de les capes subjacents a partir de 25 seccions transversals; i 5) el diàmetre dels vasos sanguinis i nervis perifèrics a partir de 20 seccions transversals escollides a l'atzar. En cadascun dels òrgans analitzats, els vasos sanguinis i els nervis perifèrics es van classificar en funció de la seva mida segons el criteri de Zhang (1990), tal i com es mostra a la Taula 3.

Taula 3. Criteri de classificació dels vasos sanguinis i nervis perifèrics.

Classificació	Diàmetre petit (mm)	Diàmetre mitjà (mm)	Diàmetre gran (mm)
Artèries	130 – 165	165 – 200	>200
Venes	110 – 200	200 – 300	>300
Arterioles	20 – 60	60 – 95	95 – 130
Vènules	20 – 45	45 – 75	75 – 110
Nervis perifèrics	15 – 55	55 – 90	90 – 125

(Zhang, 1990)

Per a cadascun dels paràmetres mesurats, l'estudi comparatiu entre mascles es va fer emprant el test de l'anàlisi de la variància (ANOVA) amb un nivell de significació de $p < 0,01$. L'anàlisi estadística de les dades va demostrar que no existeixen diferències significatives entre mascles, per tant els resultats de totes les mesures s'expressen com la mitjana \pm SD ($n=3$).

2.1.3. Estudi histoquímic de lectines

Per a l'estudi histoquímic de les glàndules sexuals accessòries del mascle porcí es van utilitzar 14 lectines, 10 conjugades amb peroxidasa i 4 conjugades amb digoxigenina. El marcatge es va realitzar sobre seccions histològiques de 5 μm de gruix, prèviament desparafinades i hidratades, aplicant diferents protocols en funció del tipus de conjugació de la lectina.

A més de determinar els residus glicosídics que contenen les glàndules sexuals accessòries, es va estudiar el tipus d'enllaç que presenten aquests residus emprant el tractament de β -eliminació i el tractament d'endonucleasa.

- **Lectines conjugades amb peroxidasa**

Les lectines conjugades amb peroxidasa que es van utilitzar són: *Lotus tetragonolobus* (LTA), *Ulex europaeus* (UEA-I), *Canavalia ensiformis* (Con A), *Helix pomatia* (HPA), *Dolichus biflorus* (DBA), *Glicine max* (SBA), *Arachis hypogea* (PNA), *Ricinus communis* (RCA-I), *Triticum vulgare* (WGA) (Sigma, St. Louis, MO) i *Limax flavus* (LFA) (ICM, Biomedicals Ltd, UK.).

Per al marcatge de les mostres amb aquestes lectines es va seguir el protocol descrit per Calvo et al. (2000):

- 1) Bloqueig de la peroxidasa endògena en tampó Tris salí a pH 7,4 (TBS) amb 0,3% de peròxid d'hidrogen (H_2O_2) durant 30 minuts a temperatura ambient.
- 2) Rentat de les seccions en TBS fent 3 canvis de 5 minuts cadascun.
- 3) Incubació de les seccions amb la solució de treball de les lectines en una cambra humida a temperatura ambient durant 90 minuts.

- 4) Rentat de les seccions en TBS fent 3 canvis de 5 minuts cadascun.
- 5) Revelat de la peroxidasa en TBS amb 0,05% de 3,3'diaminobencidina (DAB) i 0,3% d'H₂O₂ durant 10 minuts.
- 6) Contrastat de les seccions marcades amb hematoxilina de Delafield.

Per a cada lectina, la solució de treball es va preparar a partir de la seva dilució en tampó TBS a fi d'obtenir una concentració final adequada a les seves reactivitats (Taula 4).

- **Lectines conjugades amb digoxigenina**

Les lectines conjugades amb digoxigenina que es van utilitzar són: *Aleuria aurantia* (AAA), *Galanthus nivalis* (GNA), *Sambucus nigra* (SNA) i *Maackia amurensi* (MAA) (Boehringer Mannheim Biochemica).

El marcatge de les mostres es va realitzar d'acord amb el protocol que es descriu a continuació (Calvo et al., 2000):

- 1) Bloqueig de la peroxidasa endògena en TBS amb 0,3% d'H₂O₂ durant 30 minuts a temperatura ambient.
- 2) Incubació de les seccions en TBS amb 1% d'albumina sèrica bovina (BSA) durant 10 minuts.
- 3) Incubació de les seccions amb la solució de treball de les lectines durant 90 minuts a temperatura ambient.
- 4) Rentat de les seccions en TBS fent 2 canvis de 5 minuts cadascun.
- 5) Incubació amb l'anticòs antidigoxigenina (Roche, Switzerland) 0,6 u/ml en TBS amb 1% de BSA durant 90 minuts.
- 6) Rentat de les seccions en TBS fent 3 canvis de 5 minuts cadascun.
- 7) Revelat de la peroxidasa en TBS amb 0,05% de DAB i 0,3% d'H₂O₂ durant 10 minuts.
- 8) Contrastat de les seccions marcades amb hematoxilina de Delafield.

Cadascuna d'aquestes lectines es va diluir en TBS amb 1% de BSA, 0,05% de TWEEN 20 i 0,05% de Triton X-100 a fi d'obtenir una solució de treball amb una concentració òptima per a cada lectina (Taula 4).

Taula 4. Lectines utilitzades per a la identificació dels residus glicosídics presents a les glàndules sexuals accessòries del mascle reproductor porcí.

Nom taxonòmic	Acrònim	Concentració	Especificitat*	Sucre inhibidor i dilucions utilitzades
<i>Lotus tetragonolobus</i>	LTA	25 µg/ml	α-L-Fuc	L-Fuc (0,2 M)
<i>Ulex europaeus</i>	UEA-I	25 µg/ml	α-L-Fuc	L-Fuc (0,2 M)
<i>Aleuria aurantia</i>	AAA	10 µg/ml	α(1→6)Fuc	L-Fuc (0,2 M)
<i>Galanthus nivalis</i>	GNA	10 µg/ml	α-D-Man	Metil α-Man (0,2 M)
<i>Canavalia ensiformis</i>	Con-A	20 µg/ml	α-D-Man > α-D-Glc	Metil α-Man (0,2 M)
<i>Helix pomatia</i>	HPA	15 µg/ml	α-D-GalNac	D-GalNac (0,2 M)
<i>Dolichos biflorus</i>	DBA	20 µg/ml	α-D-GalNac	D-GalNac (0,2 M)
<i>Glycine max</i>	SBA	15 µg/ml	α-/ β-D-GalNac	D-GalNac (0,4 M)
<i>Arachis hypogea</i>	PNA	15 µg/ml	β-D-Galβ(1→3)-D-GalNac > α-D-Gal	β-D-Gal (0,2 M)
<i>Ricinus communis</i>	RCA-I	10 µg/ml	Galβ(1→4)-GlcNac	Gal (0,4 M)
<i>Triticum vulgare</i>	WGA	10 µg/ml	Galβ(1→4)-GlcNac > D-GlcNac > NeuAc	D-GlcNac (0,2 M)
<i>Limax flavus</i>	LFA	125 µg/ml	NeuAc	NeuAc (0,2 M)
<i>Sambucus nigra</i>	SNA	10 µg/ml	NeuAcα2,6-Galβ(1→4)GlcNac > NeuAcα2,6-Galβ(1→4)GalNac	NeuAc (0,2 M)
<i>Maackia amurensis</i>	MAA	10 µg/ml	NeuAcα2,3-Galβ(1→4)GlcNac	NeuAcα2,3Lac (0,2 M)

* Fuc, fucosa; Gal, galactosa; GalNac, N-acetilgalactosamina; Glc, glucosa; GlcNac, N-acetilglucosamina; Lac, lactosa; Man, mannosina; NeuAc, àcid neuramínic.

- **Reacció de β -eliminació**

La reacció de β -eliminació permet trencar els oligosacàrids units mitjançant enllaços *O*-glicosídics (Arenas et al., 2001). Per a aquesta reacció es van utilitzar lectines amb una afinitat específica pels residus glicosídics que presenten aquests tipus d'unions. Concretament, es van emprar les lectines GNA i HPA a les glàndules vesiculars i al cos de la pròstata, la lectina DBA a la pròstata disseminada i les lectines HPA i WGA a les glàndules bulbouretrals.

La reacció de β -eliminació es va dur a terme segons el protocol d'Arenas et al. (2001):

- 1) Incubació de les seccions en etanol de 70° amb hidròxid sòdic (NaOH) 0.5N a 4°C durant 5 dies.
- 2) Bloqueig de la peroxidasa endògena en TBS amb 0,3% d'H₂O₂ durant 30 minuts a temperatura ambient.
- 3) Marcatge amb la solució de treball de la lectina segons el protocol descrit anteriorment (vegeu pàgs. 32 i 33).
- 9) Revelat de la peroxidasa en TBS amb 0,05% de DAB i 0,3% d'H₂O₂ durant 10 minuts.
- 4) Contrastat de les seccions marcades amb hematoxilina de Delafield.

La disminució de la reactivitat de les lectines després de la reacció de β -eliminació, si es compara amb mostres sense tractament, indica la presència d'enllaços *O*-glicosídics (Arenas et al., 2001).

- **Reacció d'endonucleasa**

La reacció d'endonucleasa permet la hidròlisi dels enllaços *N*-glicosídics (Arenas et al., 2001). Les lectines emprades van ser l'AAA a les glàndules vesiculars; l'AAA, HPA i WGA al cos de la pròstata, la GNA a la pròstata disseminada, i la PNA i WGA a les glàndules bulbouretrals.

La reacció d'endonucleasa es va realitzar d'acord amb el protocol d'Arenas et al. (2001):

- 1) Incubació de les mostres en 0,1 M Tris, 150 mM de NaCl i 2,5 mM de solució d'àcid etilendiaminotetraacètic (EDTA) a pH 9,0 amb 1% de BSA, durant 10 minuts.
- 2) Rentat breu de les seccions en una solució d'EDTA sense BSA.
- 3) Incubació de les seccions amb l'enzim *N*-glicosidasa F (Roche, Switzerland) a una dilució de 6 u/ml durant 3 dies.
- 5) Bloqueig de la peroxidasa endògena en TBS amb 0,3% d'H₂O₂ durant 30 minuts a temperatura ambient.
- 6) Marcatge amb la solució de treball de la lectina segons el protocol descrit anteriorment (vegeu pàgs. 32 i 33).
- 7) Revelat de la peroxidasa en TBS amb 0,05% de DAB i 0,3% d'H₂O₂ durant 10 minuts.
- 8) Contrastat de les seccions marcades amb hematoxilina de Delafield.

La disminució de l'afinitat de les lectines després del tractament, si es compara amb mostres en les que no s'ha realitzat la reacció d'endonucleasa, indica la presència d'enllaços *N*-glicosídics (Arenas et al., 2001).

- **Control negatiu**

L'eficàcia del marcatge histoquímic amb lectines es va comprovar a partir de dos controls diferents:

1. Incubació de les mostres substituint la solució de treball de les lectines conjugades amb peroxidasa i digoxigenina per TBS.
2. Incubació de les mostres amb una solució de treball de les lectines, les quals han estat prèviament incubades amb el seu sucre inhibidor corresponent (Sigma, Espanya) a una concentració òptima (Taula 4).

2.1.4. Estudi immunocitoquímic de proliferació cel·lular per PCNA

Per posar de manifest quines són les cèl·lules proliferatives de l'epiteli secretor es va utilitzar la tècnica de detecció de l'antigen nuclear de proliferació cel·lular (PCNA), que

es basa en la incubació de seccions amb l'anticòs anti PCNA. L'antigen nuclear de proliferació cel·lular és una proteïna de 36 KDa que forma part de la polimerasa δ i que participa de forma activa en la regulació del cicle cel·lular (Miyachi et al., 1978; Tan et al., 1986; Prelich et al., 1987). A les cèl·lules proliferatives es produeix un augment dels nivells d'aquesta proteïna al nucli durant la fase de síntesi de DNA (Pallarés, 2002). Així doncs, la detecció de PCNA al nucli posa de manifest la presència de cèl·lules en fase G1/S o G2 del cicle cel·lular i, per tant, en proliferació (Casasco et al., 1993; Morita et al., 1994; Wada et al., 1994).

Per a l'aplicació de la tècnica de PCNA es van processar seccions histològiques de 5 μ m de gruix de les glàndules sexuals accessòries, prèviament desparafinades i hidratades, d'acord amb el següent protocol (Pallarés, 2002):

- 1) Rentat de les seccions en tampó fosfat salí (PBS) fent 3 canvis de 5 minuts cadascun.
- 2) Bloqueig de la peroxidasa endògena en TBS amb 0,3% d' H_2O_2 durant 30 minuts a temperatura ambient.
- 3) Rentat de les seccions en PBS fent 3 canvis de 5 minuts cadascun.
- 4) Incubació de les seccions amb l'anticòs primari per a PCNA (Biomedex, Foster City, C.A. USA) a una concentració 1/200 en tampó PBS amb 1% de BSA durant 12 hores (*overnight*) a 4°C.
- 5) Rentat en PBS fent 3 canvis de 5 minuts cadascun.
- 6) Incubació de les seccions amb immunoglobulina antiratolí lligada a biotina (Dakocytomab, Denmark) a una concentració 1/200 en tampó PBS amb 1% de BSA durant 30 minuts i a temperatura ambient.
- 7) Rentat en PBS fent 3 canvis de 5 minuts cadascun.
- 8) Incubació de les seccions amb el complex streptavidina conjugada amb peroxidasa (Dako Cytochrom, Denmark) a temperatura ambient durant 30 minuts.
- 9) Rentat en PBS fent 3 canvis de 5 minuts cadascun.
- 10) Revelat de la peroxidasa en TBS amb 0,05% de DAB i 0,3% d' H_2O_2 durant 10 minuts.
- 11) Contrastat de les seccions marcades amb hematoxilina de Delafield.

L'eficàcia de la tècnica es va comprovar mitjançant controls negatius que consistien en la incubació de les mostres en sèrum no immune.

Reactius

Líquid de Bouin: Prepareu 300 ml d'una solució aquosa saturada d'àcid pícric; afegiu 100 ml de formol al 40% i 20 ml d'àcid acètic glacial.

Tampó PBS: Barregeu 8,700 g d'NaCl amb 0,272 g de KH_2PO_4 i amb 1,136 g de Na_2HPO_4 en 1000 ml d'aigua destil·lada.

Tampó TBS: Dissoleu 60,57 g de Tris i 87,00 g d'NaCl en 10,00 l d'aigua destil·lada; corregiu el pH fins a 7,40 amb HCl 0,1 M; afegiu 1,11 g de CaCl_2 , 2,03 g de $\text{MgCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ i 1,90 g de $\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$.

2.2. Processament de les mostres per a Microscòpia Electrònica de Transmissió

Per a l'estudi ultraestructural de les glàndules sexuals accessòries es van obtenir i processar fragments d'1 mm³ d'acord amb el protocol descrit per Bonet et al. (1994):

- 1) Fixació amb líquid de Karnovsky 0,1 M durant 3 hores a temperatura ambient.
- 2) Rentat en tampó fosfat de Sörensen 0,16 M i pH 7,2 durant 4 hores a temperatura ambient fent 3 canvis.
- 3) Postfixació amb tetraòxid d'osmi a l'1% en tampó fosfat de Sörensen 0,16 M i pH 7,2 durant 2 hores i 30 minuts a temperatura ambient i en flascons opacs a la llum.
- 4) Rentat en tampó fosfat de Sörensen 0,16 M i pH 7,2 durant un temps total de 15 minuts i fent 3 canvis, i rentat en aigua bidestil·lada durant 30 minuts efectuant 3 canvis.
- 5) Deshidratació de les mostres en la sèrie acetònica següent: acetona 50° (10 minuts), acetona 70° (de 10 minuts a 12 hores a 4°C), acetona 95° (10 minuts) i acetona 100° (3 canvis de 5 minuts cadascun).
- 6) Imbibició de les mostres en una barreja d'acetona-òxid de propilè (1:1) durant 15 minuts totals fent 2 canvis i, posteriorment, en resina Spurr (Agar Scientific

LTD., UK) de baixa viscositat d'acord amb la sèrie següent: òxid de propilè-Spurr (2:1) durant 30 minuts, òxid de propilè-Spurr (1:1) durant 1 hora, i dos canvis amb resina Spurr de 12 i 2 hores respectivament a 4°C.

- 7) Inclusió de les mostres en motlles plens d'Spurr i mantinguts a 60°C de 8 a 24 hores.
- 8) Piramidat dels blocs i obtenció de seccions semifines d'1 µm de gruix i seccions fines d'uns 70-80 nm de gruix mitjançant un ultramicrotòtom Reichert model Supernova amb ganivetes de diamant.

Les seccions fines es van recollir sobre reixetes de coure de 3 mm de diàmetre.

- 9) Contrastat de les seccions utilitzant dues metodologies diferents en funció del seu gruix:

Seccions semifines

Les seccions semifines es van contrastar amb blau de Toluidina a l'1% en bòrax (borat sòdic) sobre una placa calefactora a 80°C durant 1 minut. Les seccions semifines van ser observades en un microscopi òptic de camp clar Zeiss (Jenaval) i en un microscopi òptic de camp clar Olympus BX 40. Per a les microfotografies es va utilitzar pel·lícula per a diapositiva en color Elittechrome 160ASA per a llum artificial de filament de tungstè.

Seccions fines

Les seccions fines es van contrastar amb una gota d'acetat d'uranil entre 10 i 15 minuts i, posteriorment, es van rentar amb aigua bidestil·lada i assecar sobre paper de filtre. Seguidament es van contrastar amb una gota de solució de Reynolds de 10 a 25 minuts, i també es van rentar amb aigua bidestil·lada i assecar sobre paper de filtre.

Les seccions fines van ser observades amb un microscopi electrònic de transmissió Zeiss 910 dels Serveis Tècnics de Recerca de la Universitat de Girona. Per a les microelectrografies es va utilitzar pel·lícula Kodak Electro Microscopy amb format 6,5 x 9 cm.

A més de l'estudi ultraestructural, també es va realitzar un estudi morfomètric dels diferents orgànuls cel·lulars. Per a cada tipus cel·lular es va determinar la mida del nucli, mitocondris, grànuls secretors, gotes lipídiques i lisosomes, a partir de la seva mesura en 20 cèl·lules escollides a l'atzar.

Reactius

Líquid de Karnovsky a pH 7,2: Barregeu 20 ml de paraformaldehid i 8 ml de glutaraldehid en 50 ml de tampó fosfat de Sörensen 0,2M pH 7,4.

Tampó fosfat de Sörensen a pH 7,2: Prepareu una solució A amb 11,876 g d' $\text{Na}_2\text{HPO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$ en 1000 ml d'aigua destil·lada i una solució B amb 9,08 g de KH_2PO_4 en 1000 ml d'aigua destil·lada.

Barregeu 72,6 ml de la solució A i enraseu fins a 100 ml amb la solució B.

Acetat d'uranil: Prepareu una solució saturada d'acetat d'uranil en aigua bidestil·lada-acetona (1:1).

Solució de Reynolds: Dissoleu 1,33 g de $\text{Pb}(\text{N}_3\text{O})_2$ i 1,76 g d' $\text{Na}(\text{C}_6\text{H}_5\text{O}_7) \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ en 30 ml d' H_2O destil·lada bullida. Agiteu la solució durant 30 minuts i afegiu 8 ml d' NaOH . Enraseu fins a 50 ml amb H_2O destil·lada bullida.

Capítol 1:

ESTUDI ESTRUCTURAL I ULTRAESTRUCTURAL DE LES GLÀNDULES SEXUALS ACCESSÒRIES

RESULTATS

A continuació es descriuen les característiques anatòmiques i microscòpiques de les glàndules vesiculars, el cos de la pròstata, la pròstata disseminada, les glàndules bulbouretrals i el conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals dels mascles reproductors porcins (Fig. 11).

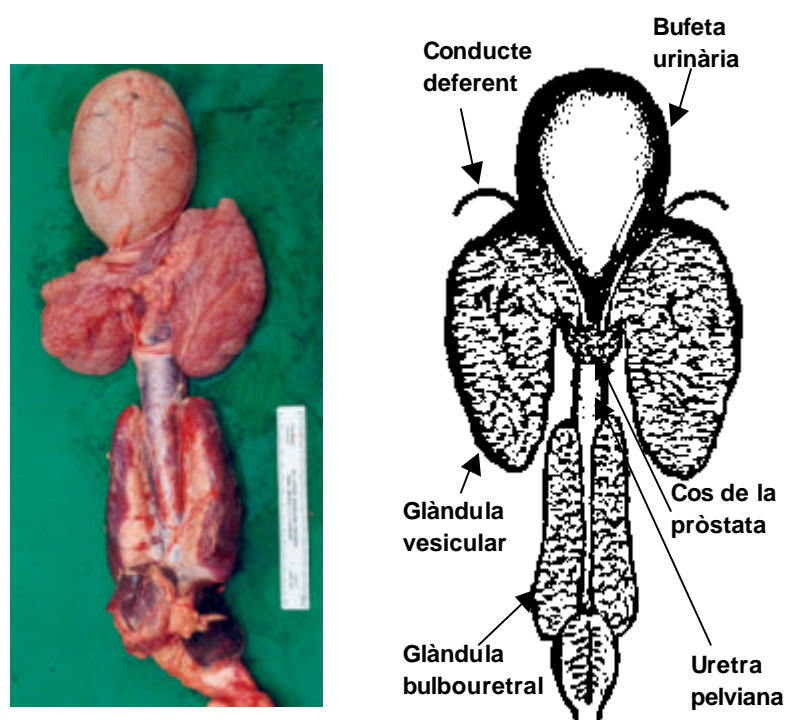


Figura 11. Imatge fotogràfica i representació esquemàtica de les glàndules sexuals accessòries del mascle reproductor porcí.

No s'han observat diferències entre els tres mascles en les característiques morfològiques i morfomètriques de cadascuna de les glàndules, per això s'ha fet una descripció comuna per a tots ells.

La pròstata del mascle porcí està constituïda pel cos i per la porció disseminada. La pròstata disseminada discorre interiorment al llarg de la uretra pelviana i, per aquest motiu, s'ha considerat oportú complementar el seu estudi amb la descripció estructural d'aquest conducte. A causa de la presència d'una túnica glandular al conducte excretor

principal de les glàndules bulbouretrals també s'ha considerat adient el seu estudi al microscopi òptic i electrònic; la descripció del conducte excretor principal de les glàndules vesiculars no s'ha inclòs en aquest treball ja que presenta les característiques pròpies d'una via excretora.

1. LES GLÀNDULES VESICULARS

1.1. Situació anatòmica i descripció macroscòpica

El mascle reproductor porcí presenta dues glàndules vesiculars situades a les cavitats pelviana i abdominal, que cobreixen la part posterior de la bufeta i dels urèters, els conductes deferents, el cos de la pròstata i la part anterior de la uretra i de les glàndules bulbouretrals (Fig. 11). Ambdues glàndules estan recobertes per un revestiment peritoneal o túnica serosa comuna; en escindir aquesta túnica les dues glàndules se separen (Fig. 12).

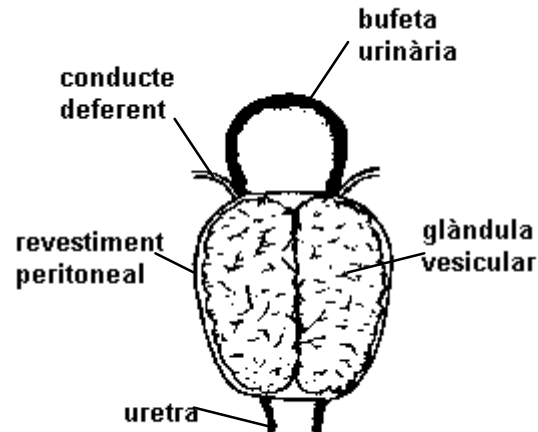


Figura 12. Representació esquemàtica de les glàndules vesiculars del mascle reproductor porcí. Noteu que ambdues glàndules estan envoltades per una túnica serosa comuna.

Les glàndules vesiculars tenen un pes d'uns $116,86 \pm 17,04$ g, una longitud d'uns $13,75 \pm 2,04$ cm i una amplada d'uns $8,50 \pm 0,63$ cm (Taula 5). Es tracta d'òrgans de color rosa pàl·lid i d'aparença esponjosa que presenten una superfície amb lobulacions; l'interior és ple d'un líquid aquós responsable de la seva fluctuació al tacte, i que es perd en fer una

insició de la superfície glandular.

Cada glàndula vesicular conté un conducte excretor principal que desemboca a la uretra, al costat dels conductes deferents.

Taula 5. Pes, longitud i amplada de les glàndules vesiculars del mascle reproductor porcí.

Glàndula vesicular	Pes (g)	Longitud (cm)	Amplada (cm)
<i>Mascle 1</i>			
Esquerra	115,30	15,00	9,50
Dreta	105,20	14,00	8,00
Mitjana	110,25 ± 7,14	14,50 ± 0,71	8,75 ± 1,06
<i>Mascle 2</i>			
Esquerra	138,07	16,00	8,00
Dreta	95,60	15,00	9,00
Mitjana	116,84 ± 30,03	15,50 ± 0,71	8,50 ± 0,71
<i>Mascle 3</i>			
Esquerra	136,20	11,50	8,50
Dreta	110,80	11,00	8,00
Mitjana	123,50 ± 17,96	11,25 ± 0,35	8,25 ± 0,35
Mitjana ± SD (n=3)	116,86 ± 17,04	13,75 ± 2,04	8,50 ± 0,63
<i>P</i>	0,824	0,310	0,818

1.2. Descripció microscòpica

La glàndula vesicular porcina és una glàndula tubular composta constituïda per: 1) un revestiment peritoneal o túnica serosa, 2) una càpsula de la que en parteixen septes cap a l'interior, 3) un parènquima glandular format pels túbuls secretors envoltats per 4) una túnica muscular i separats entre sí per 5) un teixit intersticial poc desenvolupat (Làm. I - Figs. A i B).

1.2.1. El revestiment peritoneal o túnica serosa

La túnica serosa està constituïda per un mesoteli i una làmina pròpia subjacent. El mesoteli és pla i monoestratificat i està format per cèl·lules d'escassa altura i nucli oval.

El teixit conjuntiu de la làmina pròpia és dens, tot i que en algunes zones es pot disposar de forma més laxa, i està format per fibroblasts, fibres musculars llises, mastòcits

perivasculars, i adipòcits aïllats o en forma de petites agrupacions i situats pròxims als vasos sanguinis i als nervis perifèrics.

La matriu extracel·lular conté abundants fibres de col·lagen agrupades formant feixos ondulats (Làm. II – Fig. A), fibres reticulars situades entre els vasos sanguinis i les fibres musculars de la túnica serosa, i abundants fibres elàstiques de gruix variable que es ramifiquen i es distribueixen en xarxes denses. Les fibres elàstiques poden presentar una trajectòria espiral (Làm. II – Fig. B₁) o rectilínia (Làm. II – Fig. B₂).

La túnica serosa està irrigada per arterioles petites i mitjanes, vènules de petites a grans i capil·lars (Taula 6), i innervada per petits nervis que formen feixos neurovasculars (Taula 7). Entre els nervis perifèrics s'han observat ganglis d'orientació obliqua ($171,90 \pm 50,97 \mu\text{m} \times 98,10 \pm 8,68 \mu\text{m}$), el quals presenten escassos cossos o somes neuronals d'uns $50,40 \pm 1,56 \mu\text{m} \times 37,80 \pm 9,74 \mu\text{m}$.

1.2.2. La càpsula i els septes

La càpsula de les glàndules vesiculars és molt prima ($171,45 \pm 55,51 \mu\text{m}$ de gruix) i està constituïda per una capa externa i una capa interna de característiques diferents (Làm. III – Fig. A).

La capa externa, d'uns $75,15 \pm 16,68 \mu\text{m}$ de gruix, està formada per un teixit conjuntiu dens que conté pocs fibroblasts, fibres de col·lagen disposades a l'atzar, fibres elàstiques poc abundants i fibres reticulars. Aquesta capa està irrigada per escasses vènules de petita grandària (Taula 7) i la innervació és pràcticament absent.

La capa interna, d'uns $111,38 \pm 35,15 \mu\text{m}$ de gruix, es caracteritza per ser de teixit conjuntiu lax amb abundants fibroblasts i fibres musculars llises, mastòcits, fibres de col·lagen disposades a l'atzar, fibres elàstiques que formen xarxes laxes i fibres reticulars perivasculars. La capa interna està irrigada per vènules de mida petita, mitjana i gran (Taula 6) i innervada per petits nervis perifèrics (Taula 7).

De la càpsula parteixen septes de teixit conjuntiu lax que divideixen la glàndula vesicular en lòbuls (Làm. I – Fig. B). El teixit dels septes conté abundants fibroblasts i mastòcits perivasculars (Làm. III – Fig. B), petites agrupacions d'adipòcits, fibres de col·lagen, fibres reticulars perivasculars, i abundants fibres elàstiques distribuïdes pels septes i agrupades entorn dels vasos sanguinis.

Els vasos sanguinis i nervis perifèrics són abundants (Làm. III – Fig B). Destaca la presència d'arterioles petites i grans i de vènules de mida variable amb perfil oval (Taula 6). Els nervis perifèrics, petits i mitjans (Taula 7), se situen pròxims als vasos sanguinis i formen feixos neurovasculars.

1.2.3. El parènquima glandular

Els túbuls secretors es caracteritzen per presentar una mida variable, de $110,70 \pm 19,47 \mu\text{m} \times 73,44 \pm 16,36 \mu\text{m}$ a $316,44 \pm 32,98 \mu\text{m} \times 186,30 \pm 37,32 \mu\text{m}$, i un perfil i lumen irregulars amb abundants replegaments de la mucosa (Làm. I – Figs. A i B; Là. III – Figs. A i B).

Els túbuls secretors estan entapissats per un epitelí simple d'uns $27,99 \pm 6,02 \mu\text{m}$ d'altura constituït per cèl·lules columnars, escasses cèl·lules basals i mastòcits (Làm. IV – Figs. A-B₂; Là. VI – Figs. A₁ i A₂; Là. VIII – Fig. A), i revestits per una làmina pròpia subjacent.

- Cèl·lules columnars

Al microscopi òptic es distingeixen dos tipus diferents de cèl·lules columnars en base a les seves característiques citoplasmàtiques i al grau de condensació del seu nucli: les cèl·lules columnars principals i les cèl·lules columnars denses. Les cèl·lules principals són les cèl·lules més abundants a l'epitelí secretor, mentre que les cèl·lules denses són escasses (Làm. IV – Figs. A-B₂; Là. V – Figs. A₁ i A₂).

Les cèl·lules columnars principals s'extenen des de la membrana basal fins al lumen secretor i presenten un nucli basal o mediobasal de morfologia variable; així, les cèl·lules situades a la regió distal dels replegaments mostren un nucli de perfil allargat ($8,28 \pm 0,94 \mu\text{m} \times 3,97 \pm 0,65 \mu\text{m}$), mentre que la resta de cèl·lules mostren un nucli arrodonit ($6,33 \pm 0,71 \mu\text{m}$ de diàmetre) (Làm. IV – Figs. A i B). Totes les cèl·lules columnars principals tenen un citoplasma apical molt desenvolupat, lleugerament basòfil i dèbilment PAS-positiu, i una superfície apical (o lliure) amb protusions citoplasmàtiques digitiformes o vesiculars, generalment PAS-positives, que li confereixen un perfil irregular; és freqüent observar protusions vesiculars alliberades al lumen (Làm. V – Fig. B).

Al microscopi electrònic els nuclis, tant de perfil arrodonit com de perfil allargat, estan

constituïts per una eucromatina laxa i homogèniament distribuïda, amb petites àrees heterocromàtiques electrodenses normalment associades a l'embolcall nuclear, i un o dos nuclèols també en contacte o propers a l'embolcall (Làm. VIII – Figs. A i B; Là. IX – Fig. A₁; Là. XVI – Fig. B). En algunes cèl·lules el nucli presenta a la perifèria inclusions arrodonides, d'uns $0,48 \pm 0,21 \mu\text{m}$ de diàmetre, de material electrodens i limitades per membrana (Làm. IX – Figs. A₁ i A₂).

El citoplasma es caracteritza per l'abundància de mitocondris i per la presència d'un reticle endoplasmàtic rugós molt desenvolupat format per cisternes dilatades (Làm. VIII – Figs. A i B; Là. IX – Figs. A₁-B; Là. XIII – Fig. B; Là. XVI – Fig. A). Els mitocondris tenen un perfil oval ($0,87 \pm 0,24 \mu\text{m} \times 0,59 \pm 0,21 \mu\text{m}$) o allargat ($1,49 \pm 0,30 \mu\text{m} \times 0,32 \pm 0,03 \mu\text{m}$), crestes lamelars orientades transversalment o radial i una matriu electrodensa (Làm. VIII – Fig. B; Là. IX – Fig. B; Là. XIII – Fig. B). Generalment, els mitocondris estan envoltats per cisternes del reticle endoplasmàtic rugós (Làm. IX – Figs. A₁ i B; Là. XIII – Fig. B; Là. XVI – Fig. A).

El citoplasma supranuclear conté, a més, un complex de Golgi desenvolupat constituït per cisternes paral·leles allargades i molt dilatades als extrems, petites vesícules procedents del reticle endoplasmàtic rugós a la cara *cis* (convexe) i alguns grànuls secretors que es formen a la cara *trans* (cóncava) (Làm. VIII – Fig. A; Là. X – Figs. A i B; Là. XII – Fig. B).

Els grànuls secretors, escassos i de perfil arrodonit ($0,48 \pm 0,21 \mu\text{m}$ de diàmetre), contenen un material granular fi i poc electrodens i s'acumulen majoritàriament al citoplasma apical juntament amb mitocondris, lisosomes i cossos residuals (Làm. XI – Figs. A i B; Là. XII – Fig. A). Al citoplasma apical d'algunes cèl·lules s'hi poden observar un parell de centríols (Làm. XI – Fig. A; Là. XII – Fig. A) i algunes gotes lipídiques ($2,28 \pm 0,53 \mu\text{m} \times 1,78 \pm 0,51 \mu\text{m}$) envoltades per grànuls de glicogen o properes a aquests grànuls; al citoplasma supranuclear també es poden trobar gotes lipídiques (Làm. XII – Fig. B).

La membrana apical de les cèl·lules columnars es caracteritza per l'abundància de microvellositats d' $1,34 \pm 0,31 \mu\text{m}$ de longitud, entre les que s'hi poden observar petites vesícules d'endocitosi (Làm. XI – Fig. B; Là. XII – Figs. A i B; Là. XIII – Figs. A₁ i A₂). A nivell de les protusions citoplasmàtiques les microvellositats són escasses; les protusions contenen grànuls secretors i cisternes de reticle endoplasmàtic rugós (Làm. XI – Fig. A). Les membranes laterals de les cèl·lules adjacents estan unides apicalment per

complexos d'unió constituïts per una unió estreta (*zonula occludens*), seguida per una unió de tipus nexa (*zonula adherens*) i desmosomes (*maccula adherens*) (Làm. XI – Fig. B; Là. XIII – Figs. A₁ i A₂); a la regió medial s'observen desmosomes (Làm. X – Fig. A; Là. XI – Fig. B) i basalment la membrana forma interdigitacions que interconnecten cèl·lules veïnes (Làm. XIII – Fig. B; Là. XIV – Fig. A; Là. XV – Fig. A). La presència d'abundants complexos d'unió i d'interdigitacions comporta una important reducció de l'espai intercel·lular. La membrana plasmàtica basal s'uneix a la làmina basal per hemidesmosomes i interdigitacions.

Les cèl·lules columnars denses es troben disperses o en forma de petites agrupacions a l'epiteli secretor i es caracteritzen per presentar un citoplasma intensament acidòfil i PAS-positiu (Làm. V – Figs. A₁ i A₂). Al microscopi òptic s'hi observa sovint una protusió citoplasmàtica apical que es projecta cap al lumen glandular i que, a diferència de la resta del citoplasma, normalment és PAS-negativa.

A nivell ultraestructural, el nucli mostra un perfil allargat ($10,85 \pm 2,24 \mu\text{m} \times 2,59 \pm 0,45 \mu\text{m}$) i irregular, amb invaginacions a l'embolcall nuclear; l'eucromatina és granular i electrodensa i les masses heterocromàtiques estan força desenvolupades i es disposen lliurement o associades a l'embolcall (Làm. XIV – Fig. A). El citoplasma és molt electrodens i presenta, molt desenvolupats, un reticle endoplasmàtic rugós que s'extén per tota la cèl·lula i un complex de Golgi medioapical; les cisternes del reticle endoplasmàtic rugós i del complex de Golgi són dilatades i electrodenses (Làm. XIV – Fig. B). Al citoplasma medioapical també s'observen grànuls de secreció poc electrodensos i cossos residuals (Làm. XIV – Fig. B).

Al microscopi electrònic, s'ha distingit un tercer tipus de cèl·lula columnar que no ha estat identificat al microscopi òptic a partir de les tècniques histològiques i histoquímiques convencionals. Aquestes cèl·lules són molt escasses a l'epiteli secretor i, a causa de la seva baixa electrodensitat, s'han denominat cèl·lules columnars clares (Làm. XV – Figs. A i B). El nucli és oval ($8,61 \pm 1,45 \mu\text{m} \times 5,13 \pm 2,54 \mu\text{m}$) i eucromàtic, i mostra un nuclèol adherit o proper a l'embolcall (Làm. XV – Figs. A i B). El citoplasma es caracteritza per la presència d'un reticle endoplasmàtic rugós poc desenvolupat amb petites cisternes no dilatades, i per l'absència de complex de Golgi i grànuls secretors (Làm. XV – Figs. A i B). S'observen mitocondris de perfil oval ($0,97 \pm 0,27 \mu\text{m} \times 0,70 \pm$

0,08 μm) o allargat ($1,48 \pm 0,12 \mu\text{m} \times 0,48 \pm 0,06 \mu\text{m}$) que se situen propers o en contacte amb les cisternes del reticle endoplasmàtic rugós (Làm. XV – Figs. A i B).

- Cèl·lules basals

Les cèl·lules basals són poc abundants i presenten al microscopi òptic un aspecte piramidal ($7,60 \pm 2,27 \mu\text{m} \times 5,05 \pm 0,81 \mu\text{m}$) o aplanat ($10,75 \pm 1,23 \mu\text{m} \times 2,27 \pm 0,48 \mu\text{m}$) i no assoleixen mai el lumen dels túbuls secretors (Làm. IV – Figs. B₁ i B₂).

A nivell ultraestructural el nucli té una forma piramidal ($6,99 \pm 1,11 \mu\text{m} \times 3,14 \pm 0,57 \mu\text{m}$) o aplanada ($8,20 \pm 0,88 \mu\text{m} \times 2,49 \pm 0,61 \mu\text{m}$) (Làm. VIII – Fig. A; Là. XVI – Figs. A i B), presenta invaginacions poc profundes a l'embolcall nuclear, i està constituït per eucromatina granular distribuïda homogèniament i per petites àrees heterocromàtiques associades generalment a l'embolcall; el nuclèol pot prendre una posició central o perifèrica (Làm. XVI – Fig. A). El citoplasma és escàs i es caracteritza per l'absència de grànuls secretors i per la presència d'escassos orgànuls, entre els que s'observen mitocondris arrodonits ($0,34 \pm 0,07 \mu\text{m}$ de diàmetre), petites cisternes de reticle endoplasmàtic rugós, petits lisosomes ($0,22 \pm 0,09 \mu\text{m}$ de diàmetre), glicogen i gotes lipídiques de mida petita ($0,22 \pm 0,04 \mu\text{m}$ de diàmetre) (Làm. XVI – Figs. A i B).

La membrana plasmàtica de les cèl·lules basals presenta interdigitacions a la zona de contacte amb les cèl·lules columnars, les quals s'entrecreuen amb les interdigitacions més nombroses de les cèl·lules columnars (Làm. XVI – Figs. A i B). A més, destaca la presència de desmosomes que uneixen les cèl·lules basals i les cèl·lules columnars (Làm. XVI – Figs. A i B).

- Mastòcits

Els mastòcits es disposen entre les cèl·lules epitelials a diferents nivells de l'epiteli i són fàcilment identificables ja que presenten abundants grànuls metacromàtics al seu citoplasma (Làm. VI – Fig. A₂).

Finalment, a l'epiteli secretor de les glàndules vesiculars les cèl·lules proliferatives són molt escasses; en general es tracta de cèl·lules columnars, essent la proliferació de les cèl·lules basals molt més infreqüent (Làm. VI – Figs. B₁ i B₂).

L'epiteli està limitat per una membrana basal molt prima que conté mucosubstàncies neutres i fibres reticulars.

Per sota l'epiteli, la làmina pròpia, poc desenvolupada ($7,70 \pm 3,35 \mu\text{m}$ de gruix), està constituïda per un teixit conjuntiu lax amb fibroblasts, abundats mastòcits en contacte amb la membrana basal, fibres de col·lagen i fibres elàstiques (Làm. III – Fig. B; Là. VI – Figs. A₁ i A₂; Là. VII – Fig. B). Malgrat el seu escàs desenvolupament, la làmina pròpia està molt irrigada i presenta una xarxa extensa de capil·lars, molt abundants entre els plecs la mucosa (Taula 7; Là. VII – Fig. A).

1.2.4. La túnica muscular

La túnica muscular subjacent a la làmina pròpia, d'uns $130,00 \pm 29,28 \mu\text{m}$ de gruix, es disposa circularment respecte dels túbuls secretors i penetra a l'interior dels plecs de la mucosa (Làm. I – Fig. B; Là. III – Fig. A; Là. VII – Figs. A i B). Entre les cèl·lules musculars llises s'observen mastòcits, fibres reticulars, fibres elàstiques i vasos sanguinis envoltats de teixit conjuntiu. Destaca la presència de petites vènules, escasses arterioles també petites i capil·lars sanguinis (Taula 6); no s'hi han observat nervis perifèrics.

1.2.5. El teixit intersticial

El teixit intersticial, poc desenvolupat, penetra a la túnica muscular i manifesta les característiques pròpies d'un teixit conjuntiu lax; així conté fibroblasts, escassos mastòcits, fibres de col·lagen i fibres elàstiques. La irrigació és molt escassa i els nervis perifèrics són absents (Làm. VII – Fig. B).

Taula 6. Característiques morfològiques dels vasos sanguinis de les glàndules vesiculars del mascle reproductor porcí*.

Vasos sanguinis (μm)	TÚNICA Serosa	CÀPSULA		SEPTES	LÀMINA PRÒPIA	TÚNICA MUSCULAR
		Capa externa	Capa interna			
ARTÈRIES	–	–	–	–	–	–
VENES	–	–	–	–	–	–
ARTERIOLES						
Petites	45,90 \pm 7,87 x	–	–	42,04 \pm 5,59 x	–	43,20 \pm 5,73 x
	32,40 \pm 5,89			37,03 \pm 7,10		28,62 \pm 9,08
Mitjanes	81,00 \pm 7,39 x	–	–	–	–	–
	55,08 \pm 4,52					
Grans	–	–	–	95,27 \pm 13,74 x	–	–
				64,80 \pm 15,97		
VÈNULES						
Petites	39,49 \pm 6,44 x	36,00 \pm 4,12 x	28,62 \pm 6,78 x	46,44 \pm 5,94 x	–	40,95 \pm 7,53 x
	20,93 \pm 5,15	25,20 \pm 1,56	21,60 \pm 4,27	31,59 \pm 7,21		29,25 \pm 2,03
Mitjanes	58,73 \pm 7,60 x	–	57,24 \pm 11,20 x	70,74 \pm 7,49 x	–	–
	30,71 \pm 8,41		35,10 \pm 6,88	42,12 \pm 10,90		
Grans	95,40 \pm 11,28 x	–	96,53 \pm 11,32 x	102,15 \pm 16,68 x	–	–
	44,55 \pm 10,49		55,35 \pm 25,18	55,35 \pm 12,05		
CAPIL·LARS	11,25 \pm 2,53	–	–	–	10,46 \pm 3,26	10,61 \pm 3,16

* Els resultats s'expressen com la mitjana \pm SD ($n=3$)

Taula 7. Característiques morfomètriques dels nervis perifèrics de les glàndules vesiculars del mascle reproductor porcí*.

Nervis perifèrics (μm)	TÚNICA Serosa	CÀPSULA		SEPTES
		Capa externa	Capa interna	
Petits	$37,80 \pm 5,40$		$42,12 \pm 9,28$	$29,10 \pm 6,99$
	x $29,70 \pm 6,33$	–	x $30,78 \pm 4,52$	x $22,50 \pm 6,75$
Mitjans	–	–	–	$65,88 \pm 11,23$
				x $50,22 \pm 22,96$
Grans	–	–	–	–

* Els resultats s'expressen com la mitjana \pm SD ($n=3$)

2. EL COS DE LA PRÒSTATA

2.1. Situació anatòmica i descripció macroscòpica

El cos de la pròstata del mascle reproductor porcí és posterior a les glàndules vesiculars i se situa externament a la part cranial de la uretra pelviana cobrint la seva cara dorsal (Fig. 11). Es tracta d'un òrgan d'aspecte esponjós, blanquinós i de forma irregular amb un pes de $10,71 \pm 1,39$ g i unes dimensions de $6,00 \pm 0,87$ cm x $4,67 \pm 0,76$ cm; la seva superfície és rugosa i presenta una xarxa vascular molt desenvolupada. El cos de la pròstata està perforat pels conductes deferents que desemboquen en un eixamplament de la uretra pelviana anomenat col·licle seminal, on també hi desemboquen els conductes excretors principals de les glàndules vesiculars.

Taula 8. Pes, longitud i amplada del cos de la pròstata del mascle reproductor porcí.

Cos de la pròstata	Pes (g)	Longitud (cm)	Amplada (cm)
<i>Mascle 1</i>	10,01	5,50	4,50
<i>Mascle 2</i>	12,00	7,00	5,50
<i>Mascle 3</i>	10,88	5,50	4
Mitjana \pm SD (n=3)	10,71 \pm 1,39	6,0 \pm 0,87	4,67 \pm 0,76
<i>P</i>	0,379	0,667	0,879

2.2. Descripció microscòpica

El cos de la pròstata és una glàndula tubular composta envoltada per una càpsula de teixit conjuntiu, de la qual parteixen septes majors que penetren a l'interior de l'òrgan on es ramifiquen en septes menors. Els septes majors tabiquen el cos de la pròstata i formen agrupacions de lòbuls glandulars, mentre que els septes més primis divideixen les agrupacions en lòbuls individuals i lobulets (Làm. XIX – Fig. A). L'espai entre septes està ocupat per parènquima glandular i teixit intersticial (Làm. XVII – Fig. A).

2.2.1. La càpsula i els septes

La càpsula, d'uns $315,39 \pm 94,31 \mu\text{m}$ de gruix, està formada per una capa externa i una capa interna de característiques diferents (Làm. XVII – Fig. B).

La capa externa és molt prima ($14,40 \pm 3,70 \mu\text{m}$ de gruix) i està constituïda per un teixit conjuntiu dens amb pocs fibroblasts i sense vasos sanguinis ni nervis. La capa interna, d'uns $251,54 \pm 53,98 \mu\text{m}$ de gruix, està formada per un teixit conjuntiu dens molt irrigat i innervat (Làm. XVII – Fig. B). Els vasos sanguinis són, en general, de mida gran i perfil oval; destaca la presència d'artèries mitjanes i venes de mida petita i gran, i l'abundància d'arterioles petites i vècules de mida mitjana (Taula 10). Els nervis mostren un perfil el·líptic i la seva mida oscil·la entre mitjana i gran (Taula 9).

La matriu extracel·lular d'ambdues capes està formada per fibres de col·lagen disposades a l'atzar i escasses fibres elàstiques; les fibres reticulars són presents només a la capa interna envoltant els vasos sanguinis.

Els septes majors, que divideixen la pròstata en agrupacions lobulars, estan formats per un teixit conjuntiu que conté abundants fibroblasts, alguns feixos de fibres musculars llises, mastòcits perivasculars (Làm. XVIII – Fig. A), limfòcits i petites agrupacions d'adipòcits. La matriu extracel·lular que envolta aquestes cèl·lules està constituïda per fibres de col·lagen disposades a l'atzar, fibres reticulars que envolten tant vasos sanguinis com feixos musculars, i abundants fibres elàstiques uniformement distribuïdes i anastomosades en xarxes laxes (Làm. XVIII – Fig. B).

Els septes majors estan irrigats per abundants venes de mida petita i gran (Taula 10), en les que és freqüent observar vàlvules formades per replegaments de la túnica íntima que es projecten cap a la llum. Les artèries que travessen aquests septes són de tipus muscular, i n'hi ha de petites i mitjanes (Taula 10). També s'hi observen arterioles petites i vènules i arterioles de perfil oval i grandària intermèdia (Taula 10). Els nervis perifèrics presenten un perfil el·líptic i una mida variable (Taula 9), i formen, generalment, feixos neurovasculars entre els que s'observen ganglis del sistema nerviós perifèric (Làm. XVIII – Fig. C₁). Aquests ganglis, d'uns $170,64 \pm 15,67 \mu\text{m} \times 127,44 \pm 31,57 \mu\text{m}$, contenen de 3 a 5 cossos o somes neuronals perifèrics ($33,60 \pm 6,35 \mu\text{m} \times 26,40 \pm 5,36 \mu\text{m}$) i escassos feixos de fibres nervioses a la seva regió central o medul·lar (Làm. XVIII – Fig. C₁). El nucli dels cossos neuronals és esfèric ($12,92 \pm 1,89 \mu\text{m}$ de diàmetre) i està constituït per eucromatina i un o dos nuclèols prominents (Làm. XVIII – Fig. C₂); el citoplasma conté petites masses basòfiles que es corresponen a corpuscles de Nissl (Làm. XVIII – Fig. C₂). Els septes menors, que divideixen la glàndula en diferents lòbuls (Làm. XIX – Fig. A), estan formats per un teixit conjuntiu lax amb abundants fibres musculars de nucli fusiforme o espiraliforme segons l'estat de contracció (Làm. XIX – Fig. B). Aquestes fibres musculars estan envoltades per fibres elàstiques, que es disposen seguint la mateixa direcció de les fibres musculars, i per fibres reticulars. En els punts de convergència entre septes les fibres elàstiques formen xarxes denses.

Els septes menors estan irrigats per venes petites, arterioles i vènules petites i mitjanes, i capil·lars (Taula 10).

2.2.2. El parènquima glandular

Els túbuls secretors presenten un perfil arrodonit o oval i lleugerament irregular, i una mida que oscil·la entre els $35,84 \pm 9,52 \mu\text{m} \times 20,50 \pm 5,49 \mu\text{m}$ i els $188,55 \pm 21,83 \mu\text{m} \times 111,60 \pm 27,57 \mu\text{m}$ (Làm. XVII – Fig. A). Aquests túbuls normalment estan limitats per un epitelí simple, que sovint forma digitacions, constituït per cèl·lules columnars d'uns $18,54 \pm 2,72 \mu\text{m}$ d'altura i per cèl·lules basals ocasionals (Làm. XX – Figs. A i B). Així mateix, també es poden observar túbuls secretors a la perifèria de la glàndula revestits per un epitelí cúbic simple de $13,86 \pm 2,01 \mu\text{m}$ d'altura (Làm. XXII – Figs. A₁ i A₂). Subjacent a l'epitelí es troba la membrana basal.

- Cèl·lules columnars

Existeixen dos tipus de cèl·lules columnars en base a les seves característiques nuclears i citoplasmàtiques: les cèl·lules columnars principals i les cèl·lules columnars denses.

Les cèl·lules columnars principals són les més abundants a l'epitelí i s'extenen des de la membrana basal fins al lumen secretor (Làm. XX – Figs. A i B; Là. XXI – Figs. A₁ i A₂). El citoplasma mostra un elevat contingut de grànuls secretors de mida variable, però sempre inferior a $1,70 \mu\text{m}$ (Làm. XX – Fig. B). L'acidofília i el contingut en mucosubstàncies neutres al citoplasma també és variable. Les mucosubstàncies àcides carboxilades són molt escasses i les sulfatades són absents. La superfície apical (o lliure) presenta sovint protusions citoplasmàtiques vesiculars d'uns $6,10 \pm 1,52 \mu\text{m}$ de diàmetre (Làm. XXI – Figs. A₁ i A₂). Algunes cèl·lules presenten unions intercel·lulars poc desenvolupades i es troben parcialment adherides a la membrana basal.

A nivell ultraestructural el nucli de les cèl·lules principals mostra un perfil variable en funció del contingut i distribució dels grànuls secretors (Làm. XXIII – Figs. A i B). Així doncs, es distingeixen cèl·lules amb pocs grànuls secretors localitzats al citoplasma medioapical i un nucli oval ($5,85 \pm 0,81 \mu\text{m} \times 4,10 \pm 0,87 \mu\text{m}$) i de perfil regular; i cèl·lules columnars principals amb abundants grànuls secretors distribuïts per tot el citoplasma i un nucli cúbic ($4,71 \pm 1,49 \mu\text{m} \times 4,79 \pm 1,02 \mu\text{m}$) o allargat ($5,91 \pm 0,55 \mu\text{m} \times 2,16 \pm 0,52 \mu\text{m}$), que normalment presenta invaginacions profundes a l'embolcall nuclear (Làm. XXIII – Figs. A i B). Independentment del perfil nuclear, el nucli conté eucromatina granular, masses heterocromàtiques electrodenses, que estan especialment

desenvolupades a les cèl·lules amb un nucli cúbic o allargat i que es distribueixen lliurement o associades a l'embolcall nuclear, i un o dos nuclèols prominents (Làm. XXIII – Figs. A i B; Là.m. XXIV – Figs. A₁ i B; Là.m. XXV – Fig. A; Là.m. XXVIII – Fig. A).

El citoplasma de totes les cèl·lules columnars principals presenta un reticle endoplasmàtic rugós molt desenvolupat, abundants mitocondris i ribosomes lliures (Làm. XXIV – Figs. A₁ i A₂). Al citoplasma basal s'observen, a més, gotes lipídiques arrodonides ($0,65 \pm 0,23$ µm de diàmetre) d'escassa electrodensitat i lisosomes ($0,16 \pm 0,04$ µm de diàmetre) (Làm. XXIII – Figs. A₁ i A₂; Là.m. XXIV – Figs. A₁-B); el citoplasma supranuclear conté el complex de Golgi i grànuls de secreció i, en algunes ocasions, figures de mielina (Làm. XXIV – Fig. B; Là.m. XXV – Fig. A). El citoplasma medioapical està pràcticament ocupat només per grànuls de secreció (Làm. XXIII – Figs. A i B; Là.m. XXIV – Fig. B; Là.m. XXVIII – Fig. A) i, sovint, s'hi observa un parell de centríols.

Els mitocondris solen presentar un perfil lleugerament oval ($0,64 \pm 0,13$ µm x $0,50 \pm 0,08$ µm), encara que també s'observen mitocondris allargats ($1,23 \pm 0,36$ µm x $0,47 \pm 0,07$ µm); en qualsevol cas, les crestes són aplanades i s'orienten transversalment i la matriu mitocondrial és força electrodensa (Làm. XXIV – Figs. A₁ i A₂; Là.m. XXVII – Figs. A i B).

El reticle endoplasmàtic rugós, molt desenvolupat, està constituït per cisternes allargades i sovint dilatades (Làm. XXIV – Figs. A₁ i A₂).

El complex de Golgi està format per cisternes paral·leles dilatades als extrems i per vesícules de diàmetre variable que contenen un material homogeni força electrodens i que procedeixen de la cara *trans* (còncava) (Làm. XXIV – Fig. B).

Els grànuls secretors són de forma arrodonida ($0,83 \pm 0,21$ µm de diàmetre) i molt electrodensos i estan limitats per membrana (Làm. XXIII – Figs. A i B; Là.m. XXIV – Fig. B; Là.m. XXV – Fig. A; Là.m. XXVI – Figs. A i B; Là.m. XXVII – Fig. B; Là.m. XXVIII – Fig. A). No s'ha observat la fusió entre grànuls adjacents, però sí la seva fusió amb la membrana plasmàtica.

En algunes cèl·lules columnars principals la membrana apical forma microvellositats curtes de $0,85 \pm 0,16$ µm de longitud, que es localitzen majoritàriament a la superfície lateral (Làm. XXIII – Fig. A; Là.m. XXIV – Fig. B; Là.m. XXVII – Fig. B; Là.m. XXVIII – Fig. A), mentre que en altres forma protusions citoplasmàtiques de perfil digitiforme ($4,88 \pm 0,88$ µm x $1,13 \pm 0,05$ µm) (Làm. XXV – Fig. B) o vesicular ($4,82 \pm 0,63$ µm de diàmetre) (Làm. XXVI – Figs. A i B); sovint, les protusions vesiculars es troben

alliberades al lumen. Les protusions digitiformes presenten un contingut homogeni i més electrodens que el citoplasma cel·lular, per bé que les protusions vesiculars mostren un contingut finament granular i poc electrodens. La membrana lateral es caracteritza per la presència d'abundants interdigitacions que s'intercalen i, fins i tot, s'uneixen per desmosomes a les de cèl·lules adjacents (Làm. XXIII – Fig. B; Là. XXVII – Figs. A i B; Là. XXVIII – Fig. A); tot i l'abundància d'interdigitacions, l'espai intercel·lular està molt desenvolupat (Làm. XXIII – Fig. B; Là. XXIV – Fig. A₁; Là. XXVII – Fig. B; Là. XXVIII – Fig. A). Entre les membranes laterals també s'observen complexos d'unió constituïts per una unió estreta localitzada apicalment (*zonula occludens*), una unió intermèdia de tipus nexa (*zonula adherens*) i desmosomes (*macula adherens*) repartits per tota la superfície lateral (Làm. XXIV – Fig. B; Là. XXVII – Fig. B). En alguns casos, s'observen mitocondris situats molt propers o en associació amb desmosomes (Làm. XXVII – Figs. A i B). La membrana plasmàtica basal s'uneix a la làmina basal per hemidesmosomes i interdigitacions (Làm. XXIV – Fig. A₁; Là. XXVIII – Fig. A).

Les cèl·lules columnars denses són escasses i es troben disperses pel parènquima glandular; al microscopi òptic el seu citoplasma es caracteritza per ser intensament acidòfil i PAS-positiu, mentre que al microscopi electrònic apareix molt electrodens.

A nivell ultraestructural, les cèl·lules denses mostren, en general, un perfil piramidal i una superfície basal molt reduïda (Làm. XXVIII – Fig. B). El nucli, en posició basal, és heterocromàtic i de perfil irregular i allargat ($4,89 \pm 0,62 \mu\text{m} \times 3,89 \pm 0,34 \mu\text{m}$) amb nombroses invaginacions a l'embolcall (Làm. XXVIII – Fig. B; Là. XXIX – Fig. A).

Distribuïts per tot el citoplasma s'observen mitocondris ovals ($1,10 \pm 0,12 \mu\text{m} \times 0,79 \pm 0,12 \mu\text{m}$) o allargats ($1,38 \pm 0,46 \mu\text{m} \times 0,49 \pm 0,15 \mu\text{m}$) (Làm. XXVIII – Fig. B), alguns en estat de tumefacció, i cisternes de reticle endoplasmàtic rugós molt dilatades i de contingut electrodens (Làm. XXIX – Fig. A). El citoplasma basal conté, a més, gotes lipídiques ($0,63 \pm 0,17 \mu\text{m}$ de diàmetre) (Làm. XXIX – Fig. A) i cossos residuals, alguns dels quals formen figures de mielina. Al citoplasma supranuclear se situa el complex de Golgi constituït per cisternes dilatades i al citoplasma medioapical s'observen abundants grànuls secretors ($0,84 \pm 0,20 \mu\text{m} \times 0,70 \pm 0,24 \mu\text{m}$) (Làm. XXVIII – Fig. B; Là. XXIX – Fig. A).

La membrana apical conté escasses microvellositats ($0,63 \pm 0,14 \mu\text{m}$ de longitud) però mostra sovint un perfil ondulat com a conseqüència de l'acumulació de grànuls secretors

(Làm. XXVIII – Fig. B). La membrana plasmàtica basal i lateral presenta, igualment com a les cèl·lules columnars principals, abundants interdigitacions i complexos d'unió.

- Cèl·lules cúbiques

Al microscopi òptic es diferencien dos tipus de cèl·lules cúbiques segons el grau d'heterocromatització del nucli i l'acidofília del citoplasma: (1) cèl·lules cúbiques de nucli arrodonit o lleugerament aplanat ($7,18 \pm 0,95 \mu\text{m} \times 5,35 \pm 0,66 \mu\text{m}$) i eucromàtic, però amb petites masses d'heterocromatina, i un citoplasma lleugerament eosinòfil (Làm. XXII – Figs. A₁ i A₂); i (2) cèl·lules cúbiques de nucli aplanat ($5,18 \pm 0,89 \mu\text{m} \times 3,19 \pm 0,52 \mu\text{m}$) i heterocromàtic, i un citoplasma molt eosinòfil.

- Cèl·lules basals

Les cèl·lules basals mostren al microscopi òptic una forma aplanada o piramidal ($6,57 \pm 1,64 \mu\text{m} \times 3,51 \pm 0,46 \mu\text{m}$) i descansen sobre la membrana basal sense assolir mai el lumen (Làm. XX – Fig. B).

Al microscopi electrònic l'eix major de les cèl·lules basals s'orienta de forma paral·lela o obliqua respecte de la làmina basal, de manera que la superfície de contacte pot ser més o menys extensa. El nucli de les cèl·lules basals és aplanat o lleugerament piramidal ($6,17 \pm 1,32 \mu\text{m} \times 5,01 \pm 0,66 \mu\text{m}$) i està constituït per eucromatina granular, grans masses heterocromàtiques adherides a l'embolcall nuclear o disperses al nucleoplasma, i un nuclèol prominent (Làm. XXIX – Figs. B₁ i B₂).

El citoplasma és escàs i es caracteritza per l'absència de grànuls secretors i per la presència d'escassos orgànuls, entre els que s'hi troben petits mitocondris arrodonits ($0,34 \pm 0,06 \mu\text{m}$ de diàmetre) i algunes cisternes del reticle endoplasmàtic rugós i del complex de Golgi (Làm. XXIX – Fig. B₁).

La membrana plasmàtica de les cèl·lules basals s'uneix a la de les cèl·lules columnars mitjançant desmosomes i presenta un contorn irregular, sovint amb interdigitacions que s'entrecreuen amb les de cèl·lules columnars (Làm. XXIX – Fig. B₁). La membrana plasmàtica basal sol presentar invaginacions, a partir de les quals es formen vesícules d'endocitosi, i hemidesmosomes amb els que s'uneix a la làmina basal subjacent (Làm. XXIX – Fig. B₁).

L'epiteli secretor està limitat per una membrana basal molt prima que conté poques fibres reticulars i mucosubstàncies neutres.

Alguns túbuls secretors mostren al seu interior concrecions prostàtiques ovals d'uns $8,24 \pm 2,33 \mu\text{m} \times 6,89 \pm 1,34 \mu\text{m}$ que solen formar agrupacions de perfil oval i mida variable, entre $36,72 \pm 8,56 \mu\text{m} \times 24,71 \pm 6,74 \mu\text{m}$ i $87,08 \pm 5,57 \mu\text{m} \times 65,48 \pm 20,61 \mu\text{m}$ (Làm. XXI – Fig. B). Les concrecions tenen un aspecte laminar concèntric, són eosinòfiles i PAS-positives, i es troben en aquells túbuls secretors revestits per un epiteli intensament eosinòfil i PAS-positiu (Làm. XXI – Fig. B).

Al parènquima glandular les cèl·lules que proliferen són molt escasses; es tracta en general de cèl·lules columnars principals i, més ocasionalment, de cèl·lules basals.

2.2.3. El teixit intersticial

El teixit intersticial intertubular està poc desenvolupat (Làm. XXII – Fig. B) i conté fibroblasts, abundants fibres musculars, mastòcits perivasculars o en contacte amb la membrana basal, fibres col·làgenes, abundants fibres reticulars i fibres elàstiques refringents (Làm. XXVIII – Fig. A). El teixit intersticial està irrigat per petits capil·lars que es localitzen propers o en contacte amb la membrana basal dels túbuls secretors (Taula 10).

Taula 9. Característiques morfomètriques dels nervis perifèrics del cos de la pròstata del mascle reproductor porcí*.

Nervis perifèrics (μm)	CÀPSULA (Capa interna)	SEPTES MAJORS
Petits	–	$22,55 \pm 6,62$ x $18,63 \pm 5,47$
Mitjans	$59,40 \pm 9,04$ x $47,70 \pm 13,63$	$65,88 \pm 6,64$ x $45,63 \pm 6,79$
Grans	$108,9 \pm 18,13$ x $80,55 \pm 10,58$	$99,90 \pm 14,39$ x $73,80 \pm 19,89$

*Els resultats s'expressen com la mitjana \pm SD ($n=3$)

Taula 10. Característiques morfomètriques dels vasos sanguinis del cos de la pròstata del mascle reproductor porcí*.

Vasos sanguinis (μm)	CÀPSULA (Capa interna)	SEPTES		TEIXIT INTERSTICIAL
		Majors	Menors	
ARTÈRIES				
Petites	–	131,22 \pm 18,57 x	–	–
		95,58 \pm 11,39		
Mitjanes	175,89 \pm 22,56 x	192,60 \pm 8,98 x	–	–
	147,34 \pm 33,06	148,95 \pm 27,56		
VENES				
Petites	160,38 \pm 16,93 x	155,64 \pm 27,12 x	117,18 \pm 26,56 x	–
	110,70 \pm 31,83	92,76 \pm 49,89	44,82 \pm 14,74	
Mitjanes	–	–	–	–
	329,85 \pm 74,15 x	399,15 \pm 52,78 x	–	–
Grans	123,75 \pm 35,80	140,40 \pm 76,14		
ARTERIOLES				
Petites	47,59 \pm 11,27 x	51,60 \pm 9,10 x	34,94 \pm 11,11 x	–
	40,50 \pm 13,46	44,40 \pm 10,38	28,51 \pm 3,14	
Mitjanes	–	85,32 \pm 10,21 x	76,50 \pm 16,50 x	–
		69,66 \pm 16,25	51,30 \pm 11,77	
Grans	–	–	–	–
VÈNULES				
Petites	–	–	24,3 \pm 5,69 x	–
			14,85 \pm 4,22	
Mitjanes	50,14 \pm 15,02 x	49,14 \pm 11,23 x	59,40 \pm 17,91 x	–
	26,23 \pm 5,10	27,54 \pm 3,32	30,60 \pm 8,98	
Grans	–	–	–	–
CAPIL·LARS				
	–	–	6,80 \pm 1,16	7,43 \pm 1,71

*Els resultats s'expressen com la mitjana \pm SD ($n=3$)

3. LA PRÒSTATA DISSEMINADA

3.1. Situació anatòmica i descripció macroscòpica

La major part de la pròstata del mascle reproductor porcí es troba disseminada al llarg de la submucosa de la regió caudal de la uretra pelviana (Fig. 13), a la que hi aboca les seves secrecions mitjançant petits conductes prostàtics.

En seccionar la uretra pelviana, la pròstata disseminada apareix com una massa glandular compacta i esponjosa de color blanquinós i de 4 a 4,5 mm de gruix.

Taula 11. Longitud, amplada i perímetre de la regió caudal de la uretra pelviana del mascle reproductor porcí.

Uretra pelviana	Longitud (cm)	Amplada (cm)	Perímetre (cm)
<i>Mascle 1</i>	22,00	5,00	7,50
<i>Mascle 2</i>	23,00	5,50	8,50
<i>Mascle 3</i>	19,00	3,50	7,50
Mitjana ± SD (n=3)	21,33 ± 2,08	±	±
<i>P</i>	0,821	0,821	0,788

3.2. Descripció microscòpica

A causa que no s'han observat diferències entre les tres regions en les que es va dividir la porció caudal de la uretra pelviana per a l'obtenció de mostres, la seva descripció microscòpica s'ha realitzat de manera conjunta. Aquesta porció de la uretra està constituïda en tota la seva longitud per: 1) la mucosa uretral, 2) l'estrat cavernós de la uretra, 3) la pròstata disseminada i la càpsula i 4) la túnica muscular de la uretra (Fig. 13).

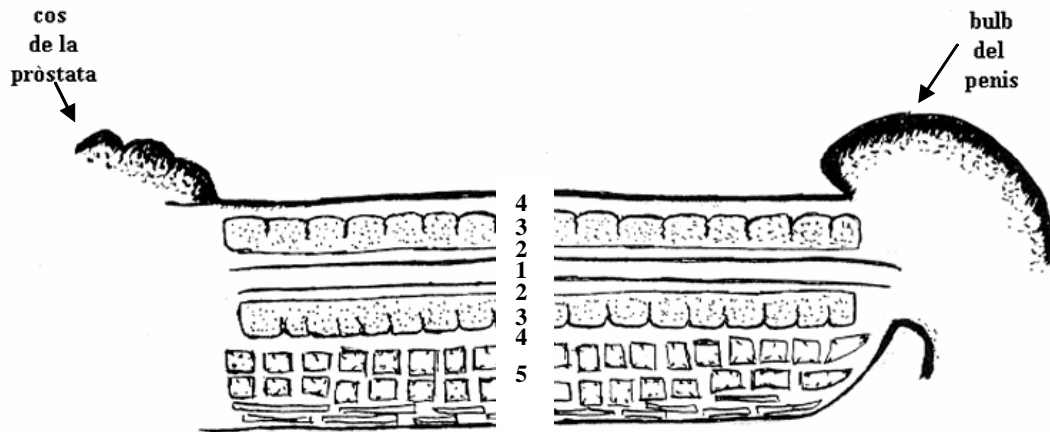


Figura 13. Esquema de porció caudal de la uretra pelviana del mascle reproductor porcí en secció longitudinal. 1, lumen uretral; 2, mucosa uretral i estrat cavernós; 3, pròstata disseminada; 4, càpsula de la pròstata; 5, túnica muscular.

3.2.1. La mucosa uretral

La uretra pelviana està limitada per un epitel·li de transició d'uns $15,21 \pm 2,55 \mu\text{m}$ d'altura, que sovint forma invaginacions i que està constituït per 3 o 4 capes cel·lulars de límits poc definits (Làm. XXX – Fig. A). Les cèl·lules que formen aquest epitel·li tenen un nucli heterocromàtic i un citoplasma molt eosinòfil (Làm. XXX – Fig. A). La morfologia del nucli depèn de la posició de la cèl·lula a l'epitel·li; les cèl·lules basals i intermèdies tenen un nucli arrodonit o lleugerament allargat, mentre que a les cèl·lules apicals el nucli és arrodonit o, de vegades, aplanat. Ocasionalment, s'observen cèl·lules apicals que protusionen cap al lumen.

Malgrat que el citoplasma de les cèl·lules de l'epitel·li uretral és PAS-negatiu, la superfície apical de l'epitel·li es tenyeix dèbilment després de la reacció de PA-Schiff.

La làmina pròpia subjacent a l'epitel·li uretral, de $50,40 \pm 10,59 \mu\text{m}$ de gruix, està formada per un teixit conjuntiu lax ric en fibroblasts, fibres de col·lagen i fibres elàstiques que es distribueixen de forma irregular (Làm. XXX – Figs. A i B; Là. XXXI – Fig. A). Les fibres reticulars són poc abundants i es concentren al voltant de les cèl·lules musculars perivasculares.

Les arterioles són de mida petita i els capil·lars es localitzen prop de l'epitel·li uretral (Taula 12; Là. XXX – Fig. A).

3.2.2. L'estrat cavernós

La làmina pròpia es continua amb l'estrat cavernós, també constituït per teixit conjuntiu lax però amb abundants cavitats areolars (Làm. XXX – Fig. B), fibres musculars disperses, nombrosos fibroblasts, fibres elàstiques distribuïdes en xarxes denses (Làm. XXXI – Fig. A) i fibres reticulars principalment perivasculares.

Els sinus cavernosos que caracteritzen aquest estrat presenten una mida d'uns $683,33 \pm 133,17 \mu\text{m} \times 194,17 \pm 66,81 \mu\text{m}$, i estan limitats per una capa prima de cèl·lules endotelials amb una membrana basal subjacent també molt prima (Làm. XXX – Fig. B; Là. XXXI – Fig. B). Entre els sinus cavernosos s'observen altres vasos sanguinis, sobretot, petites arterioles (Taula 12).

A la regió 1 de la porció caudal de la uretra pelviana, és a dir, la més pròxima al cos de la pròstata (Fig. 9), s'observa una capa de teixit conjuntiu moderadament dens i ric en fibres musculars, que se situa entre l'estrat cavernós i la pròstata disseminada. Les fibres musculars formen feixos orientats circularment i separats entre sí per un teixit conjuntiu que conté escasses vècules de grandària mitjana, petites arterioles i nervis perifèrics (Taula 12 i 13; Là. XXXII – Fig. A). Entorn dels feixos musculars s'observen xarxes de fibres reticulars i fibres elàstiques.

3.2.3. La pròstata disseminada

A la submucosa de la uretra pelviana, per sota de l'estrat cavernós, es troba la porció disseminada de la pròstata constituïda pel parènquima, l'estroma i la càpsula (Làm. XXXII – Fig. B).

Des de la càpsula s'originen septes orientats radialment que divideixen el parènquima en lòbuls que, a la vegada, se subdivideixen en lobulets (Làm. XXXII – Fig. B). Cada lòbul conté com a mínim una glàndula tubular composta que es ramifica intensament.

En algunes ocasions s'observen lòbuls a la càpsula en els quals es pot apreciar bé la ramificació de la glàndula (Làm. XXXII – Fig. B). El parènquima glandular està constituït pels túbuls secretors i els conductes excretors separats entre sí per teixit conjuntiu.

- **La càpsula i els septes**

La càpsula que envolta externament la pròstata disseminada presenta un gruix molt variable ($365,17 \pm 171,37 \mu\text{m}$). Aquesta càpsula està formada per un teixit conjuntiu dens amb abundants fibres musculars i alguns mastòcits perivasculars; fibres de col·lagen disposades a l'atzar, tot i que en ocasions s'agrupen en feixos ondulats (Làm. XXXIII – Fig. A); fibres reticulars disposades entre les fibres musculars i els vasos sanguinis; i fibres elàstiques distribuïdes per tota la càpsula, però concentrades sobretot al voltant dels feixos de fibres musculars i seguint la seva mateixa disposició.

La càpsula està irrigada per petites arterioles i vècules de mida mitjana (Taula 12) i innervada per escassos nervis perifèrics (Taula 13).

Els septes, d'uns $92,33 \pm 24,49 \mu\text{m}$ de gruix, s'originen a partir del teixit conjuntiu de la càpsula, i divideixen la pròstata en lòbuls (Làm. XXXII – Fig. B). Així doncs, els septes estan constituïts originalment per teixit conjuntiu dens de característiques similars al de la càpsula, que es va transformant en un teixit conjuntiu lax a mesura que aquests s'internen en la glàndula.

El teixit conjuntiu lax dels septes conté fibres musculars llises, fibres de col·lagen (Làm. XXXIII – Fig. B), fibres reticulars que es concentren al voltant dels vasos sanguinis i de les fibres musculars llises, i fibres elàstiques.

Els septes estan irrigats per vècules de grandària intermèdia, petites arterioles i sinus cavernosos procedents de l'estrat cavernós (Taula 12; Là. XXXI – Fig. B).

- **El parènquima glandular**

Túbuls secretors

Els túbuls secretors de la pròstata disseminada presenten un perfil oval o lleugerament allargat; difereixen dels túbuls secretors del cos de la pròstata perquè són més petits ($40,50 \pm 8,35 \mu\text{m} \times 28,62 \pm 3,51 \mu\text{m}$) i perquè no contenen replegaments epitelials (Làm. XXXIII – Fig. B; Là. XXXIV – Figs. A-B₂; Là. XXXV – Figs. A₁-B₃; Là. XXXVII – Figs. A₁ i A₂).

Els túbuls secretors estan limitats per un epiteli simple de $12,30 \pm 1,89 \mu\text{m}$ d'altura, constituït majoritàriament per cèl·lules columnars i per escasses cèl·lules basals i cèl·lules

mucoses (Làm. XXXIV – Figs. A-B₂; Là. XXXV – Figs. B₁-B₃). Poden observar-se algunes cèl·lules columnars en proliferació (Làm. XXXV – Figs. A₁ i A₂); no s'ha vist la proliferació de les cèl·lules mucoses, mentre que a les cèl·lules basals es dóna de forma molt ocasional.

- Cèl·lules columnars

Existeixen dos tipus de cèl·lules columnars diferents en funció de la seva mida i de la forma i grau d'heterocromatització del nucli: les cèl·lules columnars principals i les cèl·lules columnars denses.

Les cèl·lules columnars principals són les més abundants a l'epiteli i s'extenen des de la membrana basal al lumen secretor (Làm. XXXIV – Figs. A-B₂). El nucli es troba en posició mediobasal i és eucromàtic i de perfil arrodonit ($5,40 \pm 0,43 \mu\text{m}$ de diàmetre) (Làm. XXXIV – Figs. A-B₂). El citoplasma és lleugerament eosinòfil i PAS-negatiu, tot i que s'observen algunes cèl·lules amb una reacció PAS-positiva al citoplasma apical i a la superfície apical i, també, cèl·lules amb un citoplasma apical lleugerament metacromàtic. El contingut en grànuls secretors varia considerablement entre les cèl·lules, però sempre és inferior al de les cèl·lules columnars principals del cos de la pròstata (Làm. XXXIV – Fig. B₂).

Al microscopi òptic, les cèl·lules columnars denses són escasses i es troben disperses entre les cèl·lules principals (Làm. XXXIV – Figs. B₁ i B₂). Aquestes cèl·lules es caracteritzen per presentar un citoplasma eosinòfil i PAS-positiu.

Ultraestructuralment, s'han distingit dos tipus de cèl·lules columnars principals, les cèl·lules de tipus I i les cèl·lules de tipus II, així com també dos tipus de cèl·lules columnars denses que es corresponen amb les cèl·lules columnars principals degeneratives de tipus I i de tipus II, respectivament.

Les cèl·lules columnars principals de tipus I són les cèl·lules més abundants a l'epiteli secretor; mostren un perfil columnar lleugerament piramidal i es caracteritzen per contenir abundants mitocondris, que ocupen pràcticament tot el citoplasma, cossos membranosos electrodensos semblants a figures de mielina situats al citoplasma apical, i espais intercel·lulars desenvolupats (Làm. XXXVIII – Figs. A i B; Là. XXXIX – Figs. B).

El nucli oval ($5,49 \pm 1,36 \mu\text{m} \times 3,66 \pm 1,33 \mu\text{m}$) i de perfil irregular, conté una eucromatina granular, abundants masses heterocromàtiques i un nuclèol prominent (Làm. XXXVIII – Figs. A i B). El citoplasma és electrodens i presenta, a més d'abundants mitocondris allargats ($1,10 \pm 0,20 \mu\text{m} \times 0,44 \pm 0,08 \mu\text{m}$) i ovals ($0,60 \pm 0,10 \mu\text{m} \times 0,50 \pm 0,10 \mu\text{m}$), un reticle endoplasmàtic rugós ben desenvolupat (Làm. XXXVIII – Figs. A i B; Là. XXXIX – Fig. B); el contingut de la matriu mitocondrial i de les cisternes del reticle també és electrodens. Els cossos membranosos mostren un perfil cilíndric ($1,20 \pm 0,37 \mu\text{m} \times 0,47 \pm 0,10 \mu\text{m}$); en secció longitudinal estan formats per membranes orientades paral·lelament, mentre que en secció transversal les membranes es disposen en espiral (Làm. XXXVIII – Fig. B; Là. XXXIX – Fig. A). El citoplasma apical també conté grànuls secretors de petit diàmetre que poden ser electrodensos ($0,27 \pm 0,06 \mu\text{m}$) o electrolúcids ($0,28 \pm 0,04 \mu\text{m}$) (Làm. XXXVIII – Fig. B; Là. XXXIX – Fig. B).

La membrana apical d'aquestes cèl·lules mostra nombroses microvellositats ($0,63 \pm 0,18 \mu\text{m}$ de longitud), mentre que a la membrana lateral s'observen interdigitacions i complexos d'unió de tipus nexa en posició apical (Làm. XXXVIII – Figs. A i B; Là. XXXIX – Fig. B).

Les cèl·lules columnars principals de tipus II presenten unes característiques ultraestructurals similars a les cèl·lules principals del cos de la pròstata (Làm. XL – Fig. A; Là. XLII – Fig. B). El nucli es localitza al citoplasma basal i mostra un perfil oval ($5,86 \pm 1,12 \mu\text{m} \times 4,24 \pm 1,63 \mu\text{m}$) i invaginacions poc profundes a l'embolcall nuclear; està constituït per eucromatina granular, masses heterocromàtiques electrodenses i un nuclèol prominent (Làm. XL – Fig. A; Là. XLII – Fig. B).

El citoplasma d'aquestes cèl·lules es caracteritza per la presència d'un reticle endoplasmàtic rugós desenvolupat i grànuls secretors arrodonits que, a diferència de les cèl·lules columnars principals de tipus I, tenen un diàmetre de $0,84 \pm 0,20 \mu\text{m}$, són electrodensos i se situen, en general, en posició medioapical (Làm. XL – Fig. A; Là. XLII – Fig. B). Igualment com a les cèl·lules de tipus I, s'hi observen mitocondris de perfil oval ($0,98 \pm 0,12 \mu\text{m} \times 0,78 \pm 0,13 \mu\text{m}$) i allargat ($1,52 \pm 0,26 \mu\text{m} \times 0,64 \pm 0,07 \mu\text{m}$) distribuïts per tot el citoplasma, per bé que en menor quantitat (Làm. XL – Fig. A; Là. XLII – Fig. B). Al citoplasma basal s'observen, a més, gotes lipídiques ($0,41 \pm 0,17 \mu\text{m}$ de diàmetre) i lisosomes ($0,21 \pm 0,05 \mu\text{m}$ de diàmetre) i al citoplasma supranuclear un complex de Golgi molt desenvolupat i grànuls de secreció (Làm. XL – Fig. A; Là. XLII – Fig. B).

La membrana apical d'algunes cèl·lules columnars principals de tipus II presenta microvellositats situades a la superfície lateral de $0,57 \pm 0,09 \mu\text{m}$ de longitud i, en ocasions, forma protusions citoplasmàtiques digitiformes de $3,38 \pm 1,28 \mu\text{m} \times 1,55 \pm 0,53 \mu\text{m}$ i de contingut homogeni i electrodens. No s'han observat protusions vesiculars a la membrana apical de les cèl·lules de tipus II però sí al lumen dels túbuls secretors, on mostren un contingut finament granular i poc electrodens. La membrana lateral es caracteritza per la presència d'interdigitacions que entren en contacte amb les de cèl·lules adjacents i, fins i tot, poden unir-s'hi mitjançant desmosomes (Làm. XL – Figs. A i B; Là. XLII – Fig. B), i per la presència d'unions cel·lulars de tipus nexa (*zonula adherens*). La membrana basal també forma interdigitacions.

Al microscopi electrònic, les cèl·lules columnars denses de tipus I mostren un nucli basal de perfil allargat ($5,19 \pm 1,55 \mu\text{m} \times 1,92 \pm 0,46 \mu\text{m}$) i electrodens amb abundants masses d'heterocromatina (Làm. XLI – Fig. A₁).

El citoplasma està ocupat per mitocondris i cisternes del reticle endoplasmàtic rugós, i no presenta grànuls secretors (Làm. XLI – Fig. A₁; Là. XLII – Fig. A). Els mitocondris es troben normalment en estat de tumefacció, són arrodonits ($0,97 \pm 0,14 \mu\text{m}$ de diàmetre) i presenten escasses crestes lamelars orientades transversalment i una matriu electrolúcida (Làm. XLI – Figs. A₁ i A₂; Là. XLII – Fig. A). Les cisternes del reticle endoplasmàtic rugós estan dilatades i són molt electrodenses. A la membrana apical s'observen microvellositats de $0,47 \pm 0,11 \mu\text{m}$ de longitud, mentre que la membrana lateral forma interdigitacions (Làm. XLI – Figs. A i B).

Les cèl·lules columnars denses de tipus II són, des d'un punt de vista ultraestructural, similars a les cèl·lules columnars denses del cos de la pròstata (Làm. XL – Fig. A; Là. XLII – Fig. B). El seu citoplasma és electrodens i el seu nucli, allargat ($5,84 \pm 0,68 \mu\text{m} \times 3,18 \pm 0,71 \mu\text{m}$) i heterocromàtic, presenta invaginacions a l'embolcall i un nuclèol prominent (Làm. XL – Fig. A; Là. XLII – Fig. B).

Distribuïts per tot el citoplasma s'observen mitocondris de forma oval ($0,88 \pm 0,12 \mu\text{m} \times 0,65 \pm 0,08 \mu\text{m}$) i allargada ($1,85 \pm 0,29 \mu\text{m} \times 0,65 \pm 0,10 \mu\text{m}$), i cisternes del reticle endoplasmàtic rugós molt dilatades i de contingut electrodens (Làm. XL – Fig. A; Là. XLII – Fig. B). A diferència de les cèl·lules denses de tipus I, contenen abundants grànuls secretors electrodensos ($0,93 \pm 0,12 \mu\text{m}$ de diàmetre) al citoplasma medioapical (Làm. XL – Fig. A; Là. XLII – Fig. B). El citoplasma basal presenta, a més, gotes lipídiques ($0,54 \pm 0,14 \mu\text{m}$ de diàmetre) (Làm. XLII – Fig. B) i lisosomes ($0,28 \pm 0,08 \mu\text{m}$ de

diàmetre), mentre que el citoplasma supranuclear mostra el complex de Golgi (Làm. XL – Fig. A).

La membrana apical té un perfil regular i la membrana lateral forma interdigitacions i abundants desmosomes (Làm. XL – Fig. A; Làm. XLII – Fig. B); alguns mitocondris se situen molt pròxims o en associació amb desmosomes (Làm. XLII – Fig. B).

- Cèl·lules basals

Les cèl·lules basals es troben en contacte total o parcial amb la membrana basal, i tenen un perfil arrodonit però lleugerament aplanat ($5,40 \pm 2,01 \mu\text{m} \times 4,37 \pm 1,87 \mu\text{m}$) i un citoplasma poc desenvolupat sense grànuls secretors (Làm XXXIV – Figs. A i B₁; Làm. XLIII – Figs. A i B).

El nucli presenta una eucromatina granular, àrees heterocromàtiques electrodenses i un o dos nuclèols; la seva forma també és arrodonida i lleugerament aplanada ($4,24 \pm 0,78 \mu\text{m} \times 3,74 \pm 0,63 \mu\text{m}$) (Làm. XLIII – Figs. A i B).

Al microscopi electrònic, el citoplasma conté petits mitocondris ($0,34 \pm 0,07 \mu\text{m}$ de diàmetre), cisternes del reticle endoplasmàtic rugós, un complex de Golgi poc desenvolupat, gotes lipídiques ($0,41 \pm 0,17 \mu\text{m}$ de diàmetre) i lisosomes ($0,21 \pm 0,05 \mu\text{m}$ de diàmetre) (Làm. XLIII – Figs. A i B).

- Cèl·lules mucoses

Les cèl·lules mucoses, d'uns $14,18 \pm 2,34 \mu\text{m}$ d'altura, es troben disperses per l'epiteli; el seu nucli resta sovint emmascarat per la presència d'abundants grànuls citoplasmàtics, els quals mostren un contingut variable de mucosubstàncies neutres i mucosubstàncies àcides carboxilades (Làm. XXXV – Figs. B₁-B₃).

Conductes excretors

A la pròstata disseminada existeixen dos tipus de conductes en funció del seu diàmetre i de les seves característiques cel·lulars: els conductes prostàtics majors i els conductes prostàtics menors, ambdós limitats per una membrana basal subjacent (Làm. XXXVI – Fig. A).

Els conductes prostàtics majors presenten un perfil el·lipsoidal d'uns $699,67 \pm 233,35 \mu\text{m}$ x $94,33 \pm 16,99 \mu\text{m}$, i estan revestits per un epiteli pseudoestratificat de $14,13 \pm 3,59 \mu\text{m}$ d'altura format per dues capes de cèl·lules columnars baixes: una capa superior en contacte amb el lumen i una capa inferior en contacte amb la membrana basal (Làm. XXXVI – Fig. B).

Les cèl·lules de l'estrat superior són més nombroses que les cèl·lules de l'estrat inferior i mostren una superfície apical que protusiona cap al lumen (Làm XXXVI – Fig. B). El seu nucli ocupa pràcticament tota la cèl·lula i és heterocromàtic, allargat i estret ($7,29 \pm 1,05 \mu\text{m}$ x $3,56 \pm 0,65 \mu\text{m}$), i de perfil irregular. Tanmateix, es poden observar cèl·lules a la capa superficial de morfologia aplanada i nucli també aplanat ($5,63 \pm 0,55 \mu\text{m}$ x $2,61 \pm 0,22 \mu\text{m}$). Algunes cèl·lules de la capa superior contenen grànuls secretors dispersos pel citoplasma apical, els quals mostren un contingut variable de mucosubstàncies neutres i àcides, tal i com es demostra per la diferent afinitat tintorial amb el mètode de PA-Schiff-Blau alcià a pH 2,5.

Les cèl·lules de l'estrat inferior presenten un nucli arrodonit ($4,89 \pm 0,62 \mu\text{m}$ de diàmetre) amb eucromatina i petites masses d'heterocromatina (Làm. XXXVI – Fig. B), i un citoplasma PAS-negatiu.

No s'han observat cèl·lules proliferatives a l'estrat superior i són molt escasses les que proliferen a l'estrat inferior.

Els conductes prostàtics menors, de perfil oval ($103,00 \pm 21,20 \mu\text{m}$ x $42,33 \pm 15,22 \mu\text{m}$) (Làm. XXXVI – Fig. A), estan constituïts per un epiteli columnar simple d'una altura de $9,72 \pm 2,17 \mu\text{m}$ format per cèl·lules amb i sense grànuls secretors, que presenten les mateixes característiques morfològiques i histoquímiques que les dels conductes majors, i per cèl·lules basals ocasionals. A mesura que els conductes menors s'aproximen a la mucosa uretral, el seu epiteli adquireix les mateixes característiques que l'epiteli uretral.

La membrana basal dels túbuls secretors i dels conductes excretors és molt prima i presenta un baix contingut de mucosubstàncies neutres i fibres reticulars.

- El teixit intersticial

El teixit intersticial que es disposa entre els túbuls secretors i els conductes excretors està poc desenvolupat i conté abundants fibres musculars peritubulars, fibres de col·lagen (Làm. XXXVII – Fig. A₁), escasses fibres elàstiques i reticulars (Làm. XXXVII – Fig. A₂), nombroses vènules petites i capil·lars (Taula 12; Là. XLIII – Fig. B).

3.3.4. La túnica muscular

A la part ventral de la uretra, envoltant la pròstata disseminada, es troba una túnica muscular estriada que s'organitza en dues capes: una interna circular i una externa longitudinal (Fig. 13; Là. XXXII – Fig. B). El teixit conjuntiu que envolta les fibres musculars es designa com a endomisi o perimisi segons les seves característiques i situació.

L'endomisi separa les fibres musculars entre sí i està format per un teixit conjuntiu poc desenvolupat que conté alguns mastòcits, abundants fibres reticulars i una xarxa extensa de capil·lars sanguinis (Taula 12).

Les fibres musculars s'agrupen en fascicles separats pel perimisi, un teixit conjuntiu moderadament dens amb alguns mastòcits, abundants fibres de col·lagen, fibres elàstiques i escasses fibres reticulars perivasculars. La túnica muscular està irrigada per petites arterioles i vènules, i innervada per nervis perifèrics de diferents grandàries (Taula 12 i 13; Là. XXXVII – Fig. B).

Recobrint externament la musculatura s'observa una capa de teixit conjuntiu lax amb alguns mastòcits perivasculars, adipòcits aïllats o en forma de petites agrupacions perineurovasculars, fibres de col·lagen disposades a l'atzar i abundants fibres elàstiques. Aquest teixit està irrigat per vasos sanguinis de mida variable: algunes artèries mitjanes i venes petites i abundants arterioles i vènules petites (Taula 12). També s'hi observen nervis perifèrics de mida variable constituïts per un sol feix de fibres nervioses (Taula 13).

Taula 12. Característiques morfològiques dels vasos sanguinis de la regió caudal de la uretra pelviana del mascle reproductor porcí*.

Vasos sanguinis (μm)	MUCOSA URETRAL (Làmina pròpia)	ESTRAT CAVERNÓS	REGIÓ 1 ^v	PRÒSTATA DISSEMINADA			TÚNICA MUSCULAR	TEIXIT CONJUNTIU QUE RECOBREIX LA TÚNICA MUSCULAR
				CÀPSULA	SEPTES	TEIXIT INTERSTICIAL		
ARTÈRIES								
Mitjanes	–	–	–	–	–	–	–	179,82 \pm 26,50 x 103,14 \pm 15,91
VENES								
Petites	–	–	–	–	–	–	–	178,20 \pm 46,18 x 58,86 \pm 15,80
ARTERIOLES								
Petites	25,47 \pm 6,27 x	36,23 \pm 9,93 x	25,31 \pm 8,89 x	46,80 \pm 17,44 x	50,18 \pm 16,14 x	–	39,96 \pm 6,71 x	43,20 \pm 9,35 x
	23,67 \pm 5,75	26,10 \pm 5,56	19,23 \pm 6,03	32,29 \pm 13,77	32,63 \pm 8,57		31,73 \pm 6,89	32,40 \pm 9,55
VÈNULES								
Petites	–	–	–	–	–	22,28 \pm 6,92 x	26,19 \pm 6,45 x	30,60 \pm 10,62 x
						15,53 \pm 4,21	18,90 \pm 4,27	17,55 \pm 4,75
Mitjanes	–	–	61,02 \pm 20,62 x	50,85 \pm 15,35 x	46,58 \pm 13,38 x	–	–	–
			28,08 \pm 3,08	29,03 \pm 8,55	28,91 \pm 6,58			
CAPIL·LARS	9,14 \pm 1,74	–	–	–	–	7,31 \pm 1,46	8,78 \pm 1,77	–

*Els resultats s'expressen com la mitjana \pm SD ($n=3$)

^vTot i que no s'han observat diferències entre les 3 regions de la porció caudal de la uretra pelviana, a la regió I s'observa una capa de teixit conjuntiu rica en fibres musculars, que es disposa entre l'estrat cavernós i la pròstata disseminada, en la que s'han pogut observar vasos sanguinis.

Taula 13. Característiques morfomètriques dels nervis perifèrics de la regió caudal de la uretra pelviana del mascle reproductor porcí*.

Nervis perifèrics (μm)	REGIÓ I ^v	CÀPSULA DE LA PRÒSTATA DISSEMINADA	TÚNICA MUSCULAR (perimisi)	TEIXIT CONJUNTIU QUE RECOBREIX LA TÚNICA MUSCULAR
Petits	27,54 \pm 7,73		30,24 \pm 5,85	28,62 \pm 5,92
	x 23,22 \pm 3,08	–	x 23,76 \pm 6,16	x 26,46 \pm 6,72
Mitjans		65,34 \pm 12,43	56,25 \pm 9,87	64,35 \pm 11,76
	–	x 36,18 \pm 8,87	x 46,35 \pm 7,33	x 49,95 \pm 8,15
Grans			97,01 \pm 14,72	112,24 \pm 11,55
	–	–	x 67,69 \pm 13,95	x 66,34 \pm 16,04

*Els resultats s'expressen com la mitjana \pm SD ($n=3$)

^vTot i que no existeixen diferències entre les 3 regions de la porció caudal de la uretra pelviana, a la regió I s'observa una capa de teixit conjuntiu rica en fibres musculars, que es disposa entre l'estrat cavernós i la pròstata disseminada, en la que s'hi han pogut identificar nervis perifèrics.

4. LES GLÀNDULES BULBOURETRALS

4.1. Situació anatòmica i descripció macroscòpica

En el mascle reproductor porcí les glàndules bulbouretrals o de Cowper estan molt desenvolupades i se situen dorsolateralment a la porció bulbar de la uretra. Cadascuna d'aquestes glàndules presenta una morfologia cilíndrica d'uns 13,25 \pm 1,47 cm de longitud, una amplada que augmenta de 4,17 \pm 0,75 cm a la regió cranial fins a 5,00 \pm 0,84 cm a la regió caudal, i un pes d'uns 99,66 \pm 9,82 g (Taula 14; Fig. 11). Les glàndules bulbouretrals de porcí presenten una gran consistència al tacte, són de color rosat i tenen un producte de secreció d'aspecte blanquinós i extremadament viscos. Cada glàndula bulbouretral aboca el seu producte de secreció a un conducte excretor principal, que s'origina a la regió ventromedial pròxima a l'extrem caudal de la glàndula i desemboca a l'arcada isquiàtica de la uretra (Fig. 14).

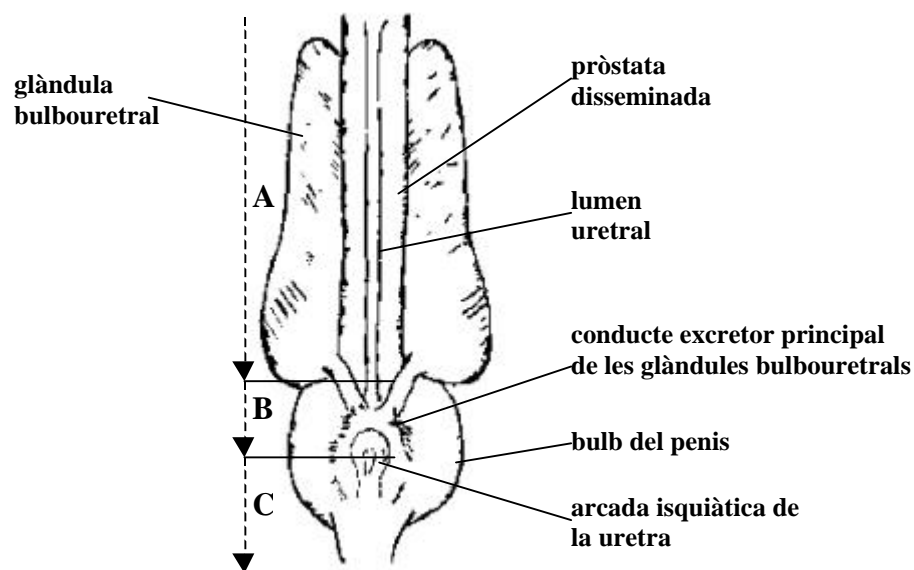


Figura 14. Representació esquemàtica de les glàndules bulbouretrals del mascle reproductor porcí en secció longitudinal, dels seus conductes excretors principals i de la regió caudal de la uretra pelviana. A, uretra pelviana; B, regió de l'arcada isquiàtica de la uretra; C, uretra peniana.

Taula 14. Pes, longitud i amplada de les glàndules bulbouretrals del mascle reproductor porcí.

Glàndula bulbouretral	Pes (g)	Longitud (cm)	Amplada (cm)	
			Extrem cranial	Extrem caudal
<i>Mascle 1</i>				
Esquerra	95,07	13,50	3,50	4,50
Dreta	93,23	13,00	3,50	4,00
Mitjana	94,15 ± 1,30	11,50 ± 0,00	3,50 ± 0,00	4,25 ± 0,35
<i>Mascle 2</i>				
Esquerra	97,04	13,50	4,50	5,00
Dreta	89,05	13,50	3,50	4,50
Mitjana	93,05 ± 5,65	13,50 ± 0,00	4,00 ± 0,71	4,50 ± 0,71
<i>Mascle 3</i>				
Esquerra	113,56	14,50	5,00	6,00
Dreta	110,01	15,00	5,00	6,00
Mitjana	111,79 ± 2,51	14,75 ± 0,35	5,00 ± 0,00	6,00 ± 0,00
Mitjana ± SD (n=3)	99,66 ± 9,82	13,25 ± 1,47	4,17 ± 0,75	5,00 ± 0,84
<i>P</i>	0,024	0,026	0,074	0,019

4.2. Descripció microscòpica

La glàndula bulbouretral de porcí és una glàndula tubular composta envoltada per una càpsula de teixit conjuntiu de la que parteixen septes cap a l'interior; l'espai entre els septes està ocupat pel parènquima glandular constituït pels túbuls secretors i els conductes excretors o col·lectors (Làm. XLIV – Figs. A i B).

La superfície externa de la glàndula bulbouretral porcina està recoberta dorsalment i lateral per musculatura estriada.

4.2.1. La càpsula i els septes

La càpsula que envolta les glàndules bulbouretrals té un gruix d'uns $320,50 \pm 105,41 \mu\text{m}$ i està formada per un teixit conjuntiu dens amb fibroblasts, fibres musculars llises i escassos mastòcits perivasculars, i amb fibres col·làgenes agrupades en feixos ondulats, fibres elàstiques i escasses fibres reticulars (Làm. XLV – Figs. A₁-A₃). Exteriorment, la càpsula està envoltada per una capa de teixit adipós que pot presentar un desenvolupament variable.

La càpsula està molt irrigada i innervada (Làm. XLV – Figs. A₁ i A₂). Destaca la presència d'abundants arterioles i vènules de mida petita i mitjana i de capil·lars sanguinis, que formen una xarxa extensa entre els adipòcits (Taula 15). La innervació de la càpsula inclou nervis perifèrics de mida petita i mitjana disposats generalment de manera longitudinal (Taula 16).

Els septes tabiquen la glàndula en lòbuls irregulars (Làm. XLIV – Fig. A) i presenten un gruix molt variable; així, s'observen majoritàriament septes d'uns $28,00 \pm 13,73 \mu\text{m}$, alguns septes d'uns $135,33 \pm 34,20 \mu\text{m}$ i escassos septes que assoleixen uns $384,67 \pm 102,95 \mu\text{m}$ de gruix i, per tant, superen el gruix de la càpsula.

Els septes estan constituïts per un teixit conjuntiu dens amb abundants fibroblasts, fibres musculars llises i escassos mastòcits. La matriu extracel·lular conté abundants fibres de col·lagen (Làm. XLIV – Fig. B), que igualment com a la càpsula poden presentar una trajectòria ondulada, però escasses fibres elàstiques i fibres reticulars concentrades entorn dels vasos sanguinis.

Els septes estan irrigats per vènules i escasses arterioles de petita grandària i innervats per alguns nervis perifèrics de mida mitjana (Taula 15 i 16).

4.2.2. El parènquima glandular

Túbuls secretors

Els túbuls secretors presenten un perfil oval d'uns $91,26 \pm 19,66 \mu\text{m} \times 68,04 \pm 12,92 \mu\text{m}$ i estan limitats per un epitelí simple d'uns $26,60 \pm 3,75 \mu\text{m}$ d'altura, constituït per cèl·lules de morfologia piramidal entre les que és difícil observar cèl·lules proliferatives (Làm. XLVI – Fig. A; Là. XLVII – Figs. A₁ i A₂; Là. XLVIII – Figs. A-C; Là. IL – Figs. A- B₂; Là. L – Fig. A). Subjacent a l'epitelí se situa la membrana basal.

Al microscopi òptic, s'han distingit dos tipus de cèl·lules piramidals en funció de les seves característiques citoplasmàtiques: les cèl·lules piramidals principals i les cèl·lules piramidals denses (Làm. XLVI – Figs. B₁ i B₂).

Les cèl·lules principals són les més abundants a l'epitelí i es caracteritzen per presentar un nucli heterocromàtic, aplanat i lleugerament piramidal ($6,79 \pm 1,36 \mu\text{m} \times 2,70 \pm 0,61 \mu\text{m}$) i en posició basal, i un citoplasma supranuclear abundant, metacromàtic, dèbilment acidòfil i molt ric en grànuls secretors (Làm. XLVI – Figs. A- B₂; Là. XLVII – Figs. A₁-B); en algunes ocasions aquestes cèl·lules mostren un perfil lleugerament columnar.

Els grànuls secretors contenen mucosubstàncies neutres, mucosubstàncies àcides carboxilades, i de vegades, mucosubstàncies àcides sulfatades (Làm. XLVIII – Figs. A₁-A₃). Els límits citoplasmàtics de les cèl·lules estan ben definits i la superfície apical no mostra protusions apicals.

Al microscopi electrònic, les cèl·lules piramidals principals presenten una gran acumulació de grànuls que es distribueixen per tot el citoplasma. A conseqüència de la gran abundància de grànuls secretors, alguns en contacte amb l'embolcall nuclear, el nucli se situa en posició basal molt proper a la membrana basal i mostra un perfil irregular (Làm. LI – Figs. A i B; Là. LIV – Fig. B). El nucli està format, generalment, per eucromatina electrodensa, àrees heterocromàtiques desenvolupades lliures o adherides a l'embolcall nuclear i un nuclèol prominent (Làm. LI – Fig. B; Là. LIV – Fig. B); tanmateix, en alguns nuclis l'eucromatina apareix granular i les masses heterocromàtiques estan menys desenvolupades (Làm. LI – Figs. A i B).

El citoplasma és electrodens i està ocupat majoritàriament per grànuls secretors ovals limitats per membrana (Làm. LI – Fig. A). Existeixen dos tipus diferents de grànuls secretors en funció de l'organització i l'electrodensitat del material que engloben. La

majoria dels grànuls secretors ($2,24 \pm 0,72 \mu\text{m} \times 1,78 \pm 0,48 \mu\text{m}$) són poc electrodensos i presenten un contingut homogeni finament granular i d'aparença reticular (Làm. LII – Fig. A₁), però ocasionalment poden observar-se grànuls secretors ($2,46 \pm 0,36 \mu\text{m} \times 1,62 \pm 0,22 \mu\text{m}$) de matriu electrolúcida i material dispers d'aspecte filamentós (Làm. LII – Figs. A₂ i A₃). Ambdós tipus de grànuls poden, a més, contenir inclusions electrodenses a la matriu; algunes d'aquestes són grans i de forma arrodonida ($0,43 \pm 0,084 \mu\text{m}$ de diàmetre) i se situen a la perifèria o unides a la membrana (Làm. LII – Figs. A₂ i A₃), per bé que altres són de petit diàmetre ($0,19 \pm 0,04 \mu\text{m}$) i es troben disperses a la matriu (Làm. LII – Fig. A₄). A més, als grànuls secretors d'aparença reticular s'observen inclusions de perfil cilíndric ($0,96 \pm 0,38 \mu\text{m} \times 0,39 \pm 0,13 \mu\text{m}$), formades per membranes orientades paral·lelament en secció longitudinal i disposades en espiral en secció transversal; a causa de les seves característiques s'han denominat inclusions membranoses (Làm. LIII – Figs. A₁ i A₂). És freqüent trobar tots aquests tipus d'inclusions al lumen glandular (Làm. LIII – Fig. B).

Alguns grànuls secretors es fusionen amb la membrana plasmàtica apical de les cèl·lules principals (Làm. LIV – Fig. A), mentre que d'altres s'uneixen entre sí i formen grans masses irregulars de material secretor (Làm. LIV – Fig. B).

Entre els grànuls secretors s'observen cisternes del reticle endoplasmàtic rugós molt dilatades i de contingut electrodens distribuïdes per tot el citoplasma (Làm. LI – Fig. B; Là. LII – Figs. A₁, A₂ i A₄; Là. LIII – Figs. A₁ i A₂; Là. LIV – Figs. A i B; Là. LV – Figs. A-C), així com també alguns mitocondris ovals ($0,77 \pm 0,15 \mu\text{m} \times 0,46 \pm 0,16 \mu\text{m}$) amb poques crestes que s'orienten transversalment (Làm. LI – Fig. B; Là. LIII – Figs. A₁ i B; Là. LIV – Fig. B; Là. LV – Fig. B). Al citoplasma supranuclear es troba, a més, el complex de Golgi constituït per cisternes aplanades, allargades i dilatades als extrems (Làm. LIII – Fig. A₁; Là. LV – Fig. A).

La membrana apical mostra un perfil ondulat a causa de la proximitat dels grànuls secretors (Làm. LIV – Fig. A) i, sovint, presenta microvellositats curtes ($0,34 \pm 0,13 \mu\text{m}$ de longitud) localitzades a la superfície lateral (Làm. LI – Fig. A; Là. LII – Figs. A₂ i A₄; Là. LV – Fig. C).

Les cèl·lules piramidals denses són molt escasses i es troben disperses entre les cèl·lules piramidals principals; són fàcilment identificables ja que mostren un nucli allargat ($8,55 \pm$

0,70 μm x $3,83 \pm 1,33 \mu\text{m}$) i heterocromàtic i un citoplasma acidòfil i PAS-negatiu (Làm. XLVI – Figs. B₁ i B₂).

Conductes excretors

Els conductes excretors es caracteritzen per presentar un perfil irregular ($566,00 \pm 118,43 \mu\text{m}$ x $241,00 \pm 61,36 \mu\text{m}$) i un lumen molt gran (Làm. XLIV – Figs. A i B; Làm. IL – Fig. A). L'epiteli que revesteix aquests conductes és simple, d'uns $29,70 \pm 4,89 \mu\text{m}$ d'altura, i està constituït per cèl·lules piramidals que mostren les mateixes característiques que les cèl·lules dels túbuls secretors (Làm. IL – Figs. B₁ i B₂). Igualment com als túbuls secretors, les cèl·lules proliferatives són molt escasses.

Entre les cèl·lules epitelials dels conductes excretors s'observen cèl·lules denses de morfologia columnar o piramidal amb un citoplasma acidòfil i PAS-negatiu. Aquestes cèl·lules poden trobar-se unides o separades de la membrana basal.

La membrana basal dels túbuls secretors i dels conductes excretors és molt prima i es confon amb el teixit intersticial peritubular.

4.2.3. El teixit intersticial

El teixit intersticial està poc desenvolupat i conté abundants fibroblasts i fibres musculars llises, fibres de col·lagen i abundants fibres reticulars (Làm. XLIV – Fig. B; Làm. L – Figs. A-B₂).

La irrigació del teixit intersticial consisteix en petites vècules i abundants capil·lars (Taula 15; Làm. IL – Figs. B₁ i B₂).

Taula 15. Característiques morfomètriques dels vasos sanguinis de les glàndules bulbouretrals del mascle reproductor porcí*.

Vasos sanguinis (μm)	CÀPSULA	SEPTES	TEIXIT INTERSTICIAL
ARTÈRIES	–	–	–
VENES	–	–	–
ARTERIOLES			
Petites	28,26 \pm 5,39 x	40,50 \pm 3,82 x	–
	21,78 \pm 5,35	20,25 \pm 5,73	
Mitjanes	61,65 \pm 6,71 x	–	–
	37,35 \pm 14,53		
Grans	–	–	–
VÈNULES			
Petites	32,40 \pm 6,85 x	40,20 \pm 13,53 x	36,00 \pm 7,14 x
	20,34 \pm 6,28	24,00 \pm 10,50	24,30 \pm 7,52
Mitjanes	58,50 \pm 8,48 x	–	–
	30,60 \pm 8,82		
Grans	–	–	–
CAPIL·LARS	12,42 \pm 2,29	–	10,35 \pm 4,05

* Els resultats s'expressen com la mitjana \pm SD ($n=3$)

Taula 16. Característiques morfomètriques dels nervis perifèrics de les glàndules bulbouretrals del mascle reproductor porcí*.

Nervis perifèrics (μm)	CÀPSULA	SEPTES
Petits	22,05 \pm 8,26 x	–
	15,75 \pm 6,02	
Mitjans	64,80 \pm 4,68 x	78,30 \pm 11,46 x
	39,60 \pm 4,12	39,15 \pm 1,91
Grans	–	–

* Els resultats s'expressen com la mitjana \pm SD ($n=3$)

5. EL CONDUCTE EXCRETOR PRINCIPAL DE LES GLÀNDULES BULBOURETRALS

5.1. Descripció microscòpica

El conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals travessa, a més de la càpsula glandular, la pròstata disseminada.

En el mascle reproductor porcí aquest conducte té un perfil oval, d'uns $7,92 \pm 0,10$ mm x $5,50 \pm 0,33$ mm, i un lumen també oval ($2,05 \pm 0,15$ mm x $0,83 \pm 0,07$ mm) però amb replegaments. Està format per tres capes o túniques d'un gruix total de $2,38 \pm 0,89$ mm que s'estructuren de la forma següent: 1) una túnica mucosa, 2) una túnica glandular i 3) una túnica adventícia.

5.1.1. La túnica mucosa

La túnica mucosa està constituïda per un epiteli de transició i per una làmina pròpia subjacent de teixit conjuntiu lax (Làm. LVI – Figs. A i B; Là. LVII – Figs. A i B).

L'epiteli, d'uns $16,29 \pm 2,79$ μ m d'altura, forma invaginacions i presenta 3 o 4 capes cel·lulars de característiques diferents (Làm. LVII – Figs. A i B). Així, les cèl·lules de les capes basals i intermèdies són cúbiques o arrodonides i tenen un nucli oval ($6,39 \pm 0,83$ μ m x $5,58 \pm 0,48$ μ m) i eucromàtic amb un o dos nuclèols; el citoplasma és PAS-negatiu. Les cèl·lules apicals protusionen cap al lumen i mostren un perfil arrodonit o aplanat (Làm. LVII – Figs. A i B); el nucli oval i lleugerament aplanat ($8,01 \pm 0,95$ μ m x $4,32 \pm 1,05$ μ m) és més heterocromàtic que el de les cèl·lules basals i intermèdies, i el citoplasma és lleugerament eosinòfil i la superfície apical conté mucosubstàncies neutres (Làm. LVII – Fig. A) i mucosubstàncies àcides sulfatades.

La làmina pròpia té un gruix variable d'uns $78,57 \pm 33,00$ μ m i està formada per un teixit conjuntiu lax amb abundants fibroblasts, escasses fibres musculars llises i mastòcits perivasculars. La matriu extracel·lular conté fibres col·làgenes, abundants fibres elàstiques que s'orienten longitudinalment respecte del conducte i escasses fibres reticulars (Làm. LVII – Fig. B).

La làmina pròpia està irrigada per nombroses venes de perfil el·lipsoidal, que li proporcionen una aparença similar a la de l'estrat cavernós de la uretra pelviana, i per petites vènules i capil·lars (Taula 18; Làm. LVI – Figs. A i B; Làm. LVII – Fig. B).

5.1.2. La túnica glandular

Subjacent a la làmina pròpia se situa la túnica glandular o submucosa constituïda per lòbuls glandulars disposats radialment respecte del conducte; els lòbuls estan separats entre sí per septes de teixit conjuntiu que parteixen de la túnica adventícia (Là. LVI – Figs. A i B).

L'organització histològica del parènquima o túnica glandular varia al llarg del conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals, de manera que es diferencien tres regions estructuralment diferents. Per tal de facilitar la seva descripció, aquestes regions s'han designat com a regió I, regió II i regió III.

La regió I

La regió I comprèn anatòmicament el terç del conducte excretor principal més proper a les glàndules bulbouretrals. El parènquima glandular d'aquesta regió presenta unes característiques estructurals i histoquímiques similars a les del parènquima glandular de les glàndules bulbouretrals, i està constituït per túbuls secretors i conductes excretors limitats per un epitelí simple ric en mucosubstàncies neutres i àcides, i que s'ha designat com a epitelí de tipus A (Là. LVIII – Fig. A).

La regió II

L'epitelí secretor de la regió II, situada a la porció intermèdia del conducte excretor principal, té unes característiques idèntiques a les descrites a la pròstata disseminada i s'ha anomenat epitelí de tipus B.

De tota manera, cap a la perifèria de la túnica glandular s'observen abundants túbuls secretors i conductes excretors limitats per un epitelí de tipus A i, a més, túbuls secretors i

conductes excretors de composició mixta, és a dir formats per un epitelí de tipus A i de tipus B (Làm. LVIII – Fig. B; Làm. LIX – Figs. A-B₂).

La regió III

Aquesta regió, localitzada al terç del conducte excretor principal més proper a la uretra pelviana, presenta un parènquima glandular format per túbuls secretors i conductes excretors limitats per un epitelí de tipus B, és a dir, que conté cèl·lules de característiques similars a les cèl·lules epitelials de la pròstata disseminada (Làm. LVI – Figs. A i B; Làm. LX – Figs. A₁ i A₂).

Ultraestructuralment l'epitelí de tipus A del conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals està constituït, igualment com a les glàndules bulbouretrals, per cèl·lules de perfil piramidal (Làm. LXI – Fig. A). El nucli d'aquestes cèl·lules és basal i de forma irregular amb invaginacions poc profundes ($5,69 \pm 1,27 \mu\text{m} \times 3,36 \pm 0,65 \mu\text{m}$) però, a diferència de les cèl·lules principals piramidals de les glàndules bulbouretrals, generalment presenta una eucromatina granular amb petites masses heterocromàtiques i un o dos nuclèols prominents (Làm. LXI – Figs. A i B); en ocasions, s'observen alguns nuclis ($3,76 \pm 1,08 \mu\text{m} \times 2,55 \pm 0,85 \mu\text{m}$) amb una eucromatina granular electrodensa i àrees heterocromàtiques desenvolupades lliures o adherides a l'embolcall nuclear i un nuclèol prominent (Làm. LXII – Fig. A).

Igualment com a les cèl·lules principals de les glàndules bulbouretrals, es distingeixen grànuls secretors amb una matriu reticular ($1,88 \pm 0,24 \mu\text{m} \times 1,65 \pm 0,30 \mu\text{m}$) o filamentosa ($1,93 \pm 0,53 \mu\text{m} \times 1,29 \pm 0,31 \mu\text{m}$), que poden contenir incusions arrodonides electrodenses ($0,55 \pm 0,21 \mu\text{m}$ de diàmetre) (Làm. LXI – Fig. B) i escasses incusions membranoses ($1,64 \pm 0,39 \mu\text{m} \times 0,16 \pm 0,07 \mu\text{m}$). En algunes cèl·lules els grànuls secretors es fusionen entre sí i formen grans masses irregulars de material secretor (Làm. LXII – Fig. B). Entre els grànuls secretors es troben cisternes dilatades i electrodenses de reticle endoplasmàtic rugós i petits mitocondris ovals ($0,59 \pm 0,08 \mu\text{m} \times 0,43 \pm 0,08 \mu\text{m}$) (Làm. LXI – Fig. B; Làm. LXII – Fig. A). Al citoplasma supranuclear s'observa un complex de Golgi constituït per cisternes electrolúcides aplanades i dilatades als extrems (Làm. LXI – Fig. B).

La membrana apical té un perfil ondulat com a conseqüència de la proximitat dels grànuls secretors i, en algunes ocasions, forma microvellositats d'uns $0,37 \pm 0,04 \mu\text{m}$ de longitud.

Al microscopi electrònic l'epiteli de tipus B està constituït per tres tipologies cel·lulars diferents, que es corresponen amb les cèl·lules principals de tipus I i de tipus II i amb les cèl·lules denses de tipus I de la pròstata disseminada (Làm. LXIII – Figs. A i B).

Al conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals, les cèl·lules principals de tipus I mostren un perfil columnar o piramidal amb un nucli basal (Làm. LXIII – Figs. A i B). El nucli és de perfil irregular i lleugerament arrodonit ($4,69 \pm 0,96 \mu\text{m} \times 3,77 \pm 1,18 \mu\text{m}$), i està constituït per una eucromatina granular, masses heterocromàtiques electrodenses i un nuclèol prominent (Làm. LXIII – Figs. A i B).

Igualment com a les cèl·lules principals de tipus I de la pròstata disseminada, el seu citoplasma es caracteritza per presentar abundants mitocondris de perfil oval ($0,64 \pm 0,12 \mu\text{m} \times 0,55 \pm 0,04 \mu\text{m}$) o allargat ($1,25 \pm 0,17 \mu\text{m} \times 0,49 \pm 0,07 \mu\text{m}$) distribuïts per tot el citoplasma (Làm. LXIII – Figs. A i B) i cossos membranosos en posició apical ($1,83 \pm 0,57 \mu\text{m} \times 0,48 \pm 0,13 \mu\text{m}$). Entre els mitocondris també s'observa un reticle endoplasmàtic rugós molt desenvolupat format per cisternes dilatades (Làm. LXIII – Fig. B). El citoplasma basal conté, a més, gotes lipídiques ($0,47 \pm 0,13 \mu\text{m}$ de diàmetre) i lisosomes ($0,24 \pm 0,03 \mu\text{m}$ de diàmetre), mentre que al citoplasma supranuclear d'algunes cèl·lules es troba un complex de Golgi ben desenvolupat. El citoplasma apical presenta grànuls secretors arrodonits de contingut o bé electrodens ($0,43 \pm 0,17 \mu\text{m}$ de diàmetre) o bé electrolúcid ($0,23 \pm 0,05 \mu\text{m}$ de diàmetre) (Làm. LXIII – Figs. A-C). Les cèl·lules del conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals són, en general, més riques en grànuls secretors electrodensos que les cèl·lules principals de tipus I de la pròstata disseminada.

La membrana apical forma microvellositats d'uns $0,70 \pm 0,17 \mu\text{m}$ de longitud (Làm. LXIII – Fig. B), mentre que a la membrana lateral s'observen complexos d'unió de tipus nexa i desmosomes i interdigitacions (Làm. LXIII – Figs. A i B).

Les cèl·lules principals de tipus II es caracteritzen per presentar un citoplasma amb abundants grànuls secretors electrodensos ($0,53 \pm 0,09 \mu\text{m}$ de diàmetre) i un reticle endoplasmàtic rugós desenvolupat (Làm. LXIII – Fig. A). El seu nucli se situa en posició basal, té forma oval ($5,80 \pm 0,50 \mu\text{m} \times 3,61 \pm 0,75 \mu\text{m}$) i està constituït per eucromatina i petites masses d'heterocromatina lliures o adherides a l'embolcall nuclear i un nuclèol

prominent (Làm. LXIII – Fig. A). El citoplasma basal conté gotes lipídiques ($0,66 \pm 0,19$ μm de diàmetre) i lisosomes ($0,21 \pm 0,11$ μm de diàmetre), i el citoplasma supranuclear presenta un complex de Golgi desenvolupat; s'observen mitocondris de forma oval ($0,80 \pm 0,09$ μm x $0,57 \pm 0,07$ μm) o allargada ($1,30 \pm 0,18$ μm x $0,48 \pm 0,06$ μm) distribuïts per tot el citoplasma.

La membrana apical d'algunes cèl·lules forma microvellositats ($0,68 \pm 0,14$ μm de longitud), mentre que la membrana lateral forma interdigitacions i presenta complexos d'unió de tipus nexa i desmosomes.

Les cèl·lules columnars denses de tipus I es caracteritzen per presentar un nucli electrodens ($4,59 \pm 0,97$ μm x $3,40 \pm 1,02$ μm) i un citoplasma ric en mitocondris i cisternes de reticle endoplasmàtic rugós (Làm. LXII – Fig. B; Là. LXVI – Figs. A i B). A diferència de les cèl·lules columnars denses de tipus I de la pròstata disseminada, contenen grànuls secretors de perfil arrodonit, que poden ser electrodensos ($0,40 \pm 0,08$ μm de diàmetre) o electrolúcids ($0,21 \pm 0,04$ μm de diàmetre) (Làm. LXII – Fig. B; Là. LXVI – Fig. B), i cossos membranosos ($1,71 \pm 0,58$ μm x $0,54 \pm 0,15$ μm).

Els mitocondris es troben en estat de tumefacció i presenten una forma arrodonida ($1,08 \pm 0,28$ μm de diàmetre), crestes reduïdes i una matriu poc electrodensa (Làm. LXII – Fig. B; Là. LXVI – Figs. A i B). Les cisternes del reticle endoplasmàtic rugós estan molt dilatades i són de contingut electrodens (Làm. LXII – Fig. B; Là. LXVI – Figs. A i B). La membrana lateral forma complexos d'unió de tipus nexa i desmosomes, i interdigitacions (Làm. LXIV – Fig. A).

A totes les regions del conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals, entre els túbuls secretors i els conductes excretors del parènquima glandular es localitza el teixit intersiticial que, en general, està poc desenvolupat i conté fibroblasts, abundants fibres musculars peritubulars, escassos mastòcits, fibres col·làgenes i abundants fibres elàstiques i reticulars (Làm. LX – Figs. A₁ i A₂). El teixit intersticial està irrigat per abundants capil·lars disposats molt propers a la membrana basal dels túbuls secretors i dels conductes excretors (Taula 18; Là. LXIII – Fig. A), mentre que la innervació per nervis perifèrics és absent.

5.1.3. La túnica adventícia

Entorn de la túnica glandular s'observa una túnica adventícia de gruix variable, que oscil·la entre els $134,40 \pm 42,17 \mu\text{m}$ i els $330,60 \pm 86,62 \mu\text{m}$, formada per un teixit conjuntiu lax amb abundants fibroblasts, fibres musculars llises que poden agrupar-se en petits feixos, alguns mastòcits dispersos o perivasculars i petites agrupacions d'adipòcits. La matriu extracel·lular és rica en fibres col·làgenes distribuïdes irregularment (Làm. LX – Fig. B) i fibres elàstiques que poden presentar una trajectòria espiral o rectilínia. Les fibres reticulars es concentren únicament al voltant dels vasos sanguinis i dels feixos de fibres musculars llises (Làm. LX – Fig. B).

La irrigació i la innervació de la túnica adventícia són abundants. Destaca la presència d'arteries i venes, arterioles de mida variable, vècules petites i grans i capil·lars (Taula 18; Là. LX – Fig. B). Els nervis perifèrics són petits, mitjans i grans i formen feixos neurovasculars (Taula 17).

De la túnica adventícia parteixen septes de teixit conjuntiu lax que divideixen la túnica glandular en lòbuls (Làm. LVI – Figs. A i B; Là. LVIII – Figs. A i B; Là. LIX – Fig. A). El teixit dels septes conté abundants fibroblasts, feixos de fibres musculars llises i mastòcits perivasculars. La matriu extracel·lular està constituïda per abundants fibres de col·lagen, fibres elàstiques i fibres reticulars perivasculars (Làm. LX – Figs. A₁ i A₂).

La irrigació dels septes prové d'arterioles petites i mitjanes i de vècules de mida variable (Taula 18). Els nervis perifèrics que innerven els septes són de petit diàmetre (Taula 17).

Taula 17. Característiques morfomètriques dels nervis perifèrics del conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals del mascle reproductor porcí*.

Nervis perifèrics (μm)	TÚNICA ADVENTÍCIA	SEPTES
Petits	$35,64 \pm 9,25$	$32,18 \pm 8,01$
	x	x
Mitjans	$26,46 \pm 6,14$	$24,53 \pm 8,73$
	$78,12 \pm 15,15$	–
Grans	x	–
	$61,38 \pm 9,21$	–
	$155,70 \pm 31,33$	–
	x	–
	$123,66 \pm 24,33$	–

* Els resultats s'expressen com la mitjana \pm SD ($n=3$)

Taula 18. Característiques morfològiques dels vasos sanguinis del conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals del mascle reproductor porcí*.

Vasos sanguinis (μm)	MUCOSA (làmina pròpia)	SEPTES	TEIXIT INTERSTICIAL	TÚNICA ADVENTÍCIA
ARTÈRIES				
Grans	–	–	–	805,00 \pm 7,07 x 600,00 \pm 15,24
Petites	–	–	–	153,45 \pm 8,26 x 135,00 \pm 11,95
VENES				
Petites	170,82 \pm 32,42 x 40,68 \pm 17,66	–	–	De 124,65 \pm 5,77 x 60,30 \pm 34,61 a 175,50 \pm 28,09 x 99,00 \pm 54,17
Mitjanes	–	–	–	–
Grans	–	–	–	390 \pm 99,00 x 75 \pm 35,36
ARTERIOLES				
Petites	–	38,48 \pm 7,02 x 27,68 \pm 4,90	–	De 22,50 \pm 3,82 x 20,10 \pm 2,38 a 45,18 \pm 7,60 x 38,34 \pm 8,97
Mitjanes	–	61,80 \pm 11,80 x 38,10 \pm 18,48	–	69,12 \pm 6,36 x 55,44 \pm 11,67
Grans	–	–	–	122,85 \pm 5,73 x 89,10 \pm 11,46
VÈNULES				
Petites	42,12 \pm 10,04 x 17,10 \pm 5,74	26,40 \pm 7,24 x 19,80 \pm 9,16	–	31,14 \pm 8,28 x 19,44 \pm 5,88
Mitjanes	–	54,00 \pm 9,96 x 27,45 \pm 8,26	–	–
Grans	–	105,48 \pm 26,17 x 36,00 \pm 22,07	–	75,96 \pm 16,39 x 27,36 \pm 11,59
CAPIL·LARS	10,89 \pm 1,65	–	10,35 \pm 2,25	14,13 \pm 3,46

* Els resultats s'expressen com la mitjana \pm SD ($n=3$)

LÀMINES DE FIGURES

LÀMINA I

Les glàndules vesiculars

Fig. A: Visió panoràmica de les glàndules vesiculars. Observeu que el parènquima glandular (P) està format per túbuls secretors de perfil irregular i mida variable. C, càpsula.

Tinció d'hematoxilina-eosina 8X

Fig. B: Detall de l'organització histològica de les glàndules vesiculars. Els septes (S), procedents de la càpsula, divideixen la glàndula vesicular en lòbuls (Lo). Observeu que els septes estan molt irrigats i que els túbuls secretors estan envoltats per una túnica muscular (M). BV, vasos sanguinis.

Tinció tricròmica de Mallory 20X

LÀMINA II

Les glàndules vesiculars

Fig. A: Detall del revestiment peritoneal. La làmina pròpia (LP) és rica en fibres de col·lagen que s'agrupen i formen feixos ondulats.

Tinció tricròmica de Mallory 200X

Fig. B1: Detall de les fibres elàstiques de la làmina pròpia del revestiment peritoneal. Observeu les fibres elàstiques (EF) amb una trajectòria espiral.

Tinció d'orceïna-hematoxilina-eosina 200X

Fig. B2: Detall de les fibres elàstiques de la làmina pròpia del revestiment peritoneal. Observeu les fibres elàstiques (EF) ramificades i rectilínies.

Tinció d'orceïna-hematoxilina-eosina 200X

LÀMINA III

Les glàndules vesiculars

Fig. A: Detall de la càpsula. La càpsula (C) està constituïda per dues capes ben delimitades que presenten una diferent abundància en fibres. M, túnica muscular; P, parènquima glandular.

Tinció d'hematoxilina-eosina 20X

Fig. B: Detall d'un septe (S). Observeu l'abundància de vasos sanguinis (BV), així com també de mastòcits (►) que es tenyeixen metacromàticament i que se situen entorn dels vasos sanguinis i en contacte amb la membrana basal que limita els túbuls secretors (T).

Tinció de blau de toluidina 20X

LÀMINA IV

Les glàndules vesiculars

Fig. A: Estructura de l'epiteli secretor. Observeu que l'epiteli secretor (E) està constituït principalment per cèl·lules columnars que mostren diferent morfologia nuclear en funció de la seva situació a l'epiteli.

Tinció d'hematoxilina-eosina 80X

Fig. B1: Estructura de l'epiteli secretor. Noteu que les cèl·lules basals (BC) són molt escasses. PC, cèl·lules columnars principals.

Tinció de PAS-hematoxilina de Delafield 80X

Fig. B2: Detall de les cèl·lules epitelials. Observeu que les cèl·lules basals (BC) no assoleixen el lumen del túbul secretor.

Tinció de PAS-hematoxilina de Delafield 200X

LÀMINA V

Les glàndules vesiculars

Fig. A1: Estructura de l'epiteli secretor. Noteu la presència d'algunes cèl·lules columnars denses (DC) entre les cèl·lules columnars principals.

Tinció PAS-hematoxilina de Delafield 80X

Fig. A2: Detall de les cèl·lules columnars denses (DC) de l'epiteli secretor. Observeu el nucli heterocromàtic i el citoplasma fortament PAS-positiu.

Tinció de PAS-hematoxilina de Delafield 200X

Fig. B: Detall de les protusions vesiculars a la superfície apical de les cèl·lules columnars principals. Observeu una vesícula secretora alliberada al lumen (►).

Tinció de PAS-hematoxilina de Delafield 200X

LÀMINA VI

Les glàndules vesiculars

Fig. A1: Estructura de l'epiteli secretor. Noteu la presència de mastòcits (MC) intraepiteliais i en contacte amb la membrana basal.

Tinció de blau de toluidina 80X

Fig. A2: Detall d'un mastòcit (MC) intraepitelial i d'un mastòcit en contacte amb la membrana basal.

Tinció de blau de toluidina 200X

Fig. B1: Estructura de l'epiteli secretor. Noteu la presència d'algunes cèl·lules proliferatives (►).

PCNA 80X

Fig. B2: Detall de dues cèl·lules en proliferació (►).

PCNA 80X

LÀMINA VII

Les glàndules vesiculars

Fig. A: Estructura de l'epiteli secretor i de la túnica muscular (M). Les cèl·lules musculars llises tenen un aspecte fusiforme i es disposen circularment al voltant dels túbuls secretors. Noteu que algunes cèl·lules columnars principals de l'epiteli secretor mostren protusions apicals (►). Ca, capil·lar sanguini; MC, mastòcits.

Tinció de blau de metilè 80X

Fig. B: Estructura del teixit intersticial. El teixit intersticial (IT) està poc desenvolupat i s'hi observen escassos vasos sanguinis (BV). Observeu la làmina pròpia (►) molt prima, constituïda per fibres de col·lagen entorn dels túbuls secretors (T), i de la túnica muscular (M).

Tinció tricròmica de van Gieson 20X

LÀMINA VIII

Les glàndules vesiculars

Fig. A: Ultraestructura de l'epiteli secretor. Observeu que les cèl·lules columnars principals mostren un citoplasma abundant amb un complex de Golgi (G) i un reticle endoplasmàtic rugós (RER) ben desenvolupats, mentre que el citoplasma de les cèl·lules basals (BC) és escàs. *3.000X*

Fig. B: Detall del nucli de les cèl·lules columnars principals. Noteu que el nucli (N) està format per eucromatina i algunes àrees petites d'heterocromatina, i que mostra un nuclèol (Nu) prominent. Mi, mitocondris; RER, reticle endoplasmàtic rugós. *9.450X*

LÀMINA IX

Les glàndules vesiculars

Fig. A1: Detall del nucli d'una cèl·lula columnar principal. Observeu una inclusió electrodensa (▶) i el gran desenvolupament del reticle endoplasmàtic rugós (RER) al citoplasma. Mi, mitocondris; Nu, nuclèol. *9.450X*

Fig. A2: Detall d'una inclusió nuclear (▶). Noteu que la inclusió està envoltada de membrana. *24.000X*

Fig. B: Detall del citoplasma d'una cèl·lula columnar principal. Observeu que el reticle endoplasmàtic rugós (RER) està format per cisternes dilatades que sovint es disposen envoltant els mitocondris (Mi). N, nucli. *30.000X*

LÀMINA X

Les glàndules vesiculars

Fig. A: Ultraestructura de les cèl·lules columnars principals. Noteu el gran desenvolupament del complex de Golgi (G) situat al citoplasma supranuclear. Les sagetes marquen els límits entre cèl·lules adjacents, les quals es mantenen unides mitjançant desmosomes (MA). *9.450X*

Fig. B: Detall del complex de Golgi (G) d'una cèl·lula columnar principal amb les cisternes molt dilatades als extrems. Ly, lisosoma; V, vesícula de condensació. *30.000X*

LÀMINA XI

Les glàndules vesiculars

Fig. A: Ultraestructura de les protusions citoplasmàtiques apicals de les cèl·lules columnars principals. Noteu les escasses microvellositats (Mv) presents a les protusions i el seu contingut en grànuls secretors (SG) poc electrodensos. Ce, centríol. *9.450X*

Fig. B: Detall del citoplasma apical de les cèl·lules columnars principals. Observeu que la superfície apical presenta abundants microvellositats (Mv), excepte a la regió de les protusions citoplasmàtiques. MA, *macula adherens*; Mi, mitocondris; RB, cos residual; SG, grànuls secretors; ZA, *zonula adherens*; ZO, *zonula occludens*. *18.750X*

LÀMINA XII

Les glàndules vesiculars

Fig. A: Detall del citoplasma apical de les cèl·lules columnars principals. Ce, centríol; Ly, lisosoma; Mi, mitocondris; Mv, microvellositats; SG; grànuls secretors. *24.000X*

Fig. B: Detall del citoplasma apical de les cèl·lules columnars principals. Al citoplasma supranuclear sovint s'observen gotes lipídiques (Li). Observeu l'abundància de grànuls de glicogen (Gly) situats pròxims a les gotes lipídiques. G, complex de Golgi; Mv, microvellositats. *9.450X*

LÀMINA XIII

Les glàndules vesiculars

Fig. A₁: Detall de la superfície apical d'una cèl·lula columnar principal. Observeu la presència de vesícules d'endocitosi (▶) entre les nombroses microvellositats (Mv), i els complexos d'unió que uneixen les membranes de cèl·lules adjacents. MA, *macula adherens*; ZA, *zonula adherens*; ZO, *zonula occludens*. 30.000X

Fig. A₂: Detall de vesícules d'endocitosi presents al citoplasma apical (▶) i dels complexos d'unió entre cèl·lules columnars principals adjacents. Mv, microvellositats; ZA, *zonula adherens*; ZO, *zonula occludens*. 37.500X

Fig. B: Detall de les interdigitacions (In) que s'estableixen entre cèl·lules columnars principals adjacents. Mi, mitocondris; RER, reticle endoplasmàtic rugós. 24.000X

LÀMINA XIV

Les glàndules vesiculars

Fig. A: Ultraestructura d'una cèl·lula columnar densa. Noteu que la membrana lateral presenta interdigitacions (In) que s'entrecreuen amb les interdigitacions de les cèl·lules columnars principals. N, nucli; Nu, nuclèol. *9.450X*

Fig. B: Detall del citoplasma de les cèl·lules columnars denses. Observeu que el reticle endoplasmàtic rugós (RER) està format per cisternes dilatades de contingut electrodens. G, complex de Golgi; RB, cossos residuals; SG, grànuls secretors. *15.000X*

LÀMINA XV

Les glàndules vesiculars

Fig. A: Detall del nucli (N) i del citoplasma infranuclear d'una cèl·lula clara. Noteu l'escàs contingut d'òrgànuls cel·lulars i la diferència d'electrodensitat entre el citoplasma de la cèl·lula clara i el citoplasma de les cèl·lules columnars principals adjacents. In, interdigitacions; Mi, mitocondris. 7.500X

Fig. B: Detall del citoplasma supranuclear d'una cèl·lula clara. Observeu que el reticle endoplasmàtic rugós (RER) està poc desenvolupat. Mi, mitocondris; N, nucli. 9.450X

LÀMINA XVI

Les glàndules vesiculars

Fig. A: Ultraestructura d'una cèl·lula basal. Observeu l'escàs citoplasma i l'absència de grànuls secretors. BL, làmina basal; In, interdigitacions; MA, *macula adherens*; Mi, mitocondri; N, nucli; Nu, nuclèol; RER, reticle endoplasmàtic rugós. 9.450X

Fig. B: Ultraestructura d'una cèl·lula basal. Noteu que les cèl·lules columnars principals i les cèl·lules basals es mantenen en contacte mitjançant interdigitacions (In) i desmosomes (►). BL, làmina basal; N, nucli; Nu, nuclèol. 7.500X

LÀMINA XVII

El cos de la pròstata

Fig. A: Organització histològica del cos de la pròstata. Observeu la càpsula (C) que envolta l'òrgan format pel parènquima glandular (P) i l'estroma (St). S, septe.

Tinció d'hematoxilina-eosina 8X

Fig. B: Estructura de la càpsula (C) formada per dues capes de diferent gruix. Noteu l'elevada vascularització de la capa interna (►). P, parènquima glandular.

Tinció d'hematoxilina-eosina 20X

LÀMINA XVIII

El cos de la pròstata

Fig. A: Estructura d'un septe major. Observeu els mastòcits perivasculars tenyits metacromàticament (►).

Tinció de blau de toluidina 20X

Fig. B: Detall d'un septe major. Observeu les fibres elàstiques (EF) distribuïdes de forma laxa. A, arteriola.

Tinció d'orceïna-hematoxilina-eosina 80X

Fig. C1: Estructura d'un gangli (Ga) d'un septe major. Noteu les fibres nervioses situades a la regió central i els cossos neuronals (CB) perifèrics.

Tinció d'hematoxilina-eosina 80X

Fig. C2: Detall d'un soma neuronal en el que s'observa el nucli (N) amb un nuclèol (Nu) prominent i el citoplasma amb els corpuscles de Nissl (NB).

Tinció d'hematoxilina-eosina 200X

LÀMINA XIX

El cos de la pròstata

Fig. A: Estructura del parènquima glandular. Observeu la divisió en lòbuls (Lo) i lobulets (lo) per septes (S) prims de teixit conjuntiu.

Tinció tricròmica de van Gieson 20X

Fig. B: Detall d'un septe menor. Observeu que les fibres musculars llises poden presentar un nucli espiraliforme (►).

Tinció d'hematoxilina-eosina 200X

LÀMINA XX

El cos de la pròstata

Fig. A: Estructura de l'epiteli secretor del parènquima glandular. Observeu els nuclis de les cèl·lules columnars en posició basal. S, septe; T, túbuls secretors.

Tinció d'hematoxilina-eosina 80X

Fig. B: Detall de l'epiteli dels túbuls secretors. Observeu l'abundància de grànuls secretors al citoplasma de les cèl·lules columnars principals (PC) i la seva absència al citoplasma de les cèl·lules basals (BC).

Tinció de blau de metilè 200X

LÀMINA XXI

El cos de la pròstata

Fig. A1: Estructura de l'epiteli secretor. Observeu les protusions apicals (►).

Tinció d'hematoxilina-eosina 80X

Fig. A2: Detall de les protusions apicals (►) de les cèl·lules epitelials.

Tinció d'hematoxilina-eosina 200X

Fig. B: Detall de les concrecions prostàtiques dels túbuls secretors. Noteu que les concrecions (Co) ocupen pràcticament tota la llum dels túbuls secretors. Observeu que tant les concrecions com l'epiteli que limita els túbuls secretors són PAS-positius.

Tinció de PA-Schiff-hematoxilina de Groat-orange G 80X

LÀMINA XXII

El cos de la pròstata

Fig. A1: Estructura dels túbuls secretors (T) localitzats a la perifèria de la glàndula. Noteu que aquests túbuls secretors estan limitats per un epitelí cúbic simple (▶).

Tinció d'hematoxilina-eosina 20X

Fig. A2: Detall de l'epitelí cúbic simple (▶).

Tinció d'hematoxilina-eosina 80X

Fig. B: Estructura dels túbuls secretors (T) del parènquima glandular. Observeu que el teixit intersticial (IT) està molt poc desenvolupat.

Tinció tricròmica de van Gieson 80X

LÀMINA XXIII

El cos de la pròstata

Fig. A: Ultraestructura de les cèl·lules columnars principals. Observeu la morfologia variable dels nuclis (N) segons l'abundància de grànuls secretors (SG) al citoplasma. BL, làmina basal; Li, gotes lipídiques; Ly, lisosomes; Mv, microvellositats. *4.725X*

Fig. B: Ultraestructura de les cèl·lules columnars principals. Observeu que el nucli (N) de les cèl·lules columnars principals pot presentar forma cúbica (*) i invaginacions a l'embolcall (→). In, interdigitacions; Li, gotes lipídiques; Ly, lisosomes; SG, grànuls secretors. *6.000X*

LÀMINA XXIV

El cos de la pròstata

Fig. A1: Ultraestructura de les cèl·lules columnars principals. El citoplasma basal conté abundants mitocondris (Mi), cisternes de reticle endoplasmàtic rugós (RER), gotes lipídiques (Li) i lisosomes (Ly). Noteu les interdigitacions (In) que entren en contacte amb làmina basal (BL). IS, espai intercel·lular; N, nucli; Nu, nuclèol. *18.750X*

Fig. A2: Detall del citoplasma basal d'una cèl·lula columnar principal. Observeu les cisternes dilatades de reticle endoplasmàtic rugós (RER). Ly, lisosomes; Mi, mitocondris; N, nucli. *30.000X*

Fig. B: Ultraestructura de les cèl·lules columnars principals. Observeu el complex de Golgi (G) al citoplasma supranuclear i l'abundància de desmosomes (MA) distribuïts al llarg de la membrana lateral. Li, gota lipídica; Mv, microvellositats; N, nucli; SG, grànuls secretors. *7.500X*

LÀMINA XXV

El cos de la pròstata

Fig. A: Detall del citoplasma perinuclear d'una cèl·lula columnar principal. Observeu una figura de mielina (MF) entre els grànuls secretors (SG). N, nucli. *15.000X*

Fig. B: Detall d'una protusió citoplasmàtica digitiforme de contingut electrodens present a la superfície apical d'una cèl·lula columnar principal. L, lumen. *15.000X*

LÀMINA XXVI

El cos de la pròstata

Fig. A: Detall d'una protusió citoplasmàtica vesicular present a la superfície apical d'una cèl·lula columnar principal. L, lumen; SG, grànuls secretors. *18.750X*

Fig. B: Detall de diferents protusions vesiculars de contingut poc electrodens presents a la superfície apical de cèl·lules columnars principals. L, lumen; SG, grànuls secretors. *12.000X*

LÀMINA XXVII

El cos de la pròstata

Fig. A: Detall de les interdigitacions que comuniquen les cèl·lules columnars principals adjacents. Observeu dues interdigitacions (In) unides per desmosomes (►), així com també dos mitocondris (Mi) en associació amb un desmosoma (⇒). N, nuclis. *24.000X*

Fig. B: Detall de les unions que es formen entre les cèl·lules columnars principals. Observeu que el contacte entre cèl·lules s'estableix mitjançant microvellositats (Mv) a la membrana apical, i mitjançant interdigitacions (In) i desmosomes (MA) a la membrana lateral. IS, espai intercel·lular; Mi, mitocondris; SG, grànuls secretors. *18.750X*

LÀMINA XXVIII

El cos de la pròstata

Fig. A: Detall de les interdigitacions (In) que es formen entre les cèl·lules columnars principals i la làmina basal (BL). Observeu que, tot i l'abundància d'interdigitacions, l'espai intercel·lular (IS) està molt desenvolupat. Ca, capil·lars sanguinis; Mv microvellositats; N, nucli; SG, grànuls secretors. 4.725X

Fig. B: Ultraestructura de les cèl·lules columnars denses. Noteu el nucli (N) allargat i electrodens, i els abundants grànuls secretors (SG) al citoplasma. Mi, mitocondris; Mv, microvellositats. 7.500X

LÀMINA XXIX

El cos de la pròstata

Fig. A: Ultraestructura d'una cèl·lula columnar densa. Noteu les cisternes dilatades de contingut electrodens de reticle endoplasmàtic rugós (RER) i la presència d'alguns mitocondris (Mi) en estat de tumefacció. Li, gotes lipídiques; N, nucli; SG, grànuls secretors. *12.000X*

Fig. B1: Ultraestructura d'una cèl·lula basal. El citoplasma de les cèl·lules basals conté pocs orgànuls entre els que s'observen mitocondris (Mi) i petites cisternes del reticle endoplasmàtic rugós (RER). Observeu que les cèl·lules basals s'uneixen a les cèl·lules principals mitjançant desmosomes (MA) i interdigitacions (In). H, hemidesmosoma; N, nucli. *9.450X*

Fig. B2: Detall d'una cèl·lula basal. BL, làmina basal; N, nucli; Nu, nuclèol. *15.000X*

LÀMINA XXX

La pròstata disseminada

Fig. A: Estructura de la regió caudal de la uretra pelviana. Observeu l'epiteli de transició (UE) que limita la uretra i la làmina pròpia (LP) subjacent de teixit conjuntiu lax. Ca, capil·lar sanguini.

Tinció d'hematoxilina-eosina 200X

Fig. B: Estructura de l'estrat cavernós (CS) de la uretra pelviana que se situa entre la mucosa uretral i la pròstata disseminada (DP). Observeu que l'estrat cavernós està constituït per teixit conjuntiu lax. LP, làmina pròpia; SC, sinus cavernosos; UE, epiteli uretral.

Tinció d'hematoxilina-eosina 20X

LÀMINA XXXI

La pròstata disseminada

Fig. A: Detall de les fibres elàstiques de l'estrat cavernós (CS). Noteu la distribució en xarxes denses de les fibres elàstiques (EF). LP, làmina pròpia; UE, epitelí uretral.

Tinció d'orceïna-hematoxilina-eosina 80X

Fig. B: Detall d'un sinus cavernós (SC) localitzat en un septe (S). Observeu que l'endoteli que limita el sinus és molt prim. T, túbuls secretors.

Tinció de blau de metilè 80X

LÀMINA XXXII

La pròstata disseminada

Fig. A: Estructura de la regió 1 de la porció caudal de la uretra pelviana. Observeu que les fibres musculars llises (MF) formen feixos separats entre sí per teixit conjuntiu. CS, estrat cavernós; DP, pròstata disseminada; SC, sinus cavernós.

Tinció d'hematoxilina-eosina 20X

Fig. B: Organització histològica de la pròstata disseminada. La pròstata disseminada (DP) està constituïda per lòbuls (Lo) orientats radialment i separats entre sí per septes (S) de teixit conjuntiu. Observeu la presència de túbuls secretors perifèrics (PT) a la càpsula (C). ED, conductes excretors; SM, múscul uretral estriat.

Tinció d'hematoxilina-eosina 8X

LÀMINA XXXIII

La pròstata disseminada

Fig. A: Estructura de la càpsula (C). Noteu l'abundància de fibres de col·lagen, que en algunes ocasions s'agrupen i formen feixos ondulats. SM, múscul uretral estriat; T, túbuls secretors.

Tinció tricròmica de Mallory 80X

Fig. B: Estructura dels septes (S). Observeu les fibres musculars llises tenyides de groc entre les fibres de col·lagen tenyides de vermell. T, túbuls secretors.

Tinció tricròmica de van Gieson 80X

LÀMINA XXXIV

La pròstata disseminada

Fig. A: Estructura de l'epiteli secretor. Els túbuls secretors estan limitats per un epiteli simple amb abundants cèl·lules columnars principals (PC) i escasses cèl·lules basals (BC). Observeu l'escàs contingut de mucosubstàncies neutres al citoplasma de les cèl·lules columnars principals.

Tinció de PA-Schiff-hematoxilina de Groat-orange G 80X

Fig. B1: Estructura de l'epiteli secretor. Observeu la diferent morfologia entre les cèl·lules columnars principals (PC) i les cèl·lules columnars denses (DC). BC, cèl·lules basals.

Tinció de blau de metilè 80X

Fig. B2: Detall de les cèl·lules columnars. Noteu que les cèl·lules columnars denses (DC) presenten un nucli heterocromàtic i allargat, i que les cèl·lules columnars principals tenen un nucli arrodonit i eucromàtic. Observeu alguns grànuls secretors al citoplasma apical de les cèl·lules columnars principals (►).

Tinció de blau de metilè 200X

LÀMINA XXXV

La pròstata disseminada

Fig. A1: Estructura de l'epiteli secretor. Observeu una cèl·lula columnar principal en proliferació (►).

PCNA 80X

Fig. A2: Detall d'una cèl·lula columnar principal proliferativa (►).

PCNA 200X

Fig. B1: Detall d'una cèl·lula mucosa rica en mucosubstàncies neutres.

Tinció de PA-Schiff-hematoxilina de Groat-orange G 200X

Fig. B2: Detall d'una cèl·lula mucosa rica en mucosubstàncies àcides.

Tinció de blau alcà pH 2,5-hematoxilina-eosina 200X

Fig. B3: Detall d'una cèl·lula mucosa rica en mucosubstàncies neutres i àcides.

Tinció de PA-Schiff-blau alcà pH 2,5-hematoxilina de Groat 200X

LÀMINA XXXVI

La pròstata disseminada

Fig. A: Estructura dels conductes excretors majors (*) i menors (▶) de la pròstata disseminada. S, septe.

Tinció d'hematoxilina-eosina 20X

Fig. B: Detall de l'epiteli d'un conducte prostàtic major. Observeu les dues capes cel·lulars que constitueixen l'epiteli. Noteu que les cèl·lules de la capa inferior (▶) són menys abundants que les cèl·lules de la capa superior. T, túbul secretor.

Tinció d'hematoxilina-eosina 200X

LÀMINA XXXVII

La pròstata disseminada

Fig. A1: Detall del teixit intersticial (IT). Observeu que està molt poc desenvolupat. T, túbuls secretors.

Tinció tricròmica de van Gieson 200X

Fig. A2: Detall del teixit intersticial (IT). Noteu el seu contingut en fibres reticulars i col·làgenes. S, septe; T, túbuls secretors.

Impregnació argèntica de Gomori 200X

Fig. B: Estructura de la túnica muscular. Separant els fascicles de musculatura estriada (SM) s'observa el perimisi constituït per teixit conjuntiu moderadament dens amb vasos sanguinis (BV) i nervis perifèrics (PN).

Tinció tricròmica de Mallory 80X

LÀMINA XXXVIII

La pròstata disseminada

Fig. A: Ultraestructura de les cèl·lules columnars principals de tipus I. Noteu l'abundància de mitocondris (Mi) distribuïts per tot el citoplasma, i la presència de grànuls secretors (SG) i cossos membranosos (MB) al citoplasma apical. In, interdigitacions; IS, espai intercel·lular; Mv, microvellositats; N, nucli; RER, reticle endoplasmàtic rugós. *9.450X*

Fig. B: Detall del citoplasma de les cèl·lules columnars principals de tipus I. Observeu el gran desenvolupament del reticle endoplasmàtic rugós (RER) constituït per cisternes dilatades i disposat entre els nombrosos mitocondris (Mi), i les microvellositats (Mv) presents a la membrana apical. Ce, centríol; In, interdigitacions; MB, cossos membranosos; N, nucli; Nu, nuclèol; SG, grànuls secretors. *15.000X*

LÀMINA XXXIX

La pròstata disseminada

Fig. A: Detall dels cossos membranosos (MB) presents a les cèl·lules columnars principals de tipus I. Noteu que en secció longitudinal les membranes es disposen paral·lelament, mentre que en secció transversal es disposen en espiral. G, complex de Golgi; Mi, mitocondris. *37.500X*

Fig. B: Detall del citoplasma apical de les cèl·lules columnars principals de tipus I. Observeu els complexos d'unió que s'estableixen entre cèl·lules adjacents (►) i la presència d'espermatozoides (Spz) al lumen (L). In, interdigitacions; Mv, microvellositats; RER, reticle endoplasmàtic rugós; SG, grànuls secretors. *15.000X*

LÀMINA XL

La pròstata disseminada

Fig. A: Ultraestructura d'una cèl·lula columnar principal (PC) i d'una cèl·lula columnar densa (DC) de tipus II. Observeu el gran desenvolupament del complex de Golgi (G) i del reticle endoplasmàtic rugós (RER) en ambdues cèl·lules. In, interdigitacions; Mi, mitocondris; N, nucli; SG, grànuls secretors. *7.500X*

Fig. B: Detall de les interdigitacions entre cèl·lules columnars principals de tipus II. Observeu que sovint les interdigitacions s'uneixen mitjançant desmosomes (►). N, nucli; Mi, mitocondris. *47.250X*

LÀMINA XLI

La pròstata disseminada

Fig. A1: Ultraestructura d'una cèl·lula columnar densa de tipus I. Noteu el nucli (N) allargat i electrodens i l'abundància de mitocondris (Mi) arrodonits al citoplasma. In, interdigitacions; IS, espai intercel·lular; RER, reticle endoplasmàtic rugós. *9.450X*

Fig. A2: Detall del citoplasma apical d'una cèl·lula columnar densa de tipus I. Observeu les cisternes del reticle endoplasmàtic rugós (RER) electrodenses i els mitocondris (Mi) en estat de tumefacció. In, interdigitacions. *24.000X*

LÀMINA XLII

La pròstata disseminada

Fig. A: Ultraestructura d'una cèl·lula columnar densa de tipus I. Noteu l'estat de degeneració cel·lular caracteritzat per la presència d'abundants agregats d'heterocromatina al nucli (N), per les cisternes dilatades del reticle endoplasmàtic rugós (RER) i pels mitocondris (Mi) en estat de tumefacció. *12.000X*

Fig. B: Detall del citoplasma apical d'una cèl·lula columnar densa de tipus II. Observeu l'abundància de grànuls secretors (SG), així com també el gran desenvolupament del reticle endoplasmàtic rugós (RER) de contingut electrodens. Noteu la presència de dos mitocondris en associació amb un desmosoma (►). G, complex de Golgi; In, interdigitacions; Li, gotes lipídiques; Ly, lisosomes; Mi, mitocondris; N, nucli; Nu, nuclèol; PC, cèl·lula principal. *9.450X*

LÀMINA XLIII

La pròstata disseminada

Fig. A: Ultraestructura d'una cèl·lula basal. Noteu l'escàs contingut d'òrgànuls i l'absència de grànuls secretors al citoplasma. IS, espai intercel·lular; Mi, mitocondris; N, nucli; Nu, nuclèol; RER, reticle endoplasmàtic rugós. *12.000X*

Fig. B: Ultraestructura d'una cèl·lula basal. Observeu la presència de dos nuclèols (Nu) prominents al nucli (N) i de petits mitocondris (Mi), cisternes de reticle endoplasmàtic rugós (RER) i gotes lipídiques (Li) al citoplasma. Ca, capil·lar sanguini; G, complex de Golgi; In, interdigitacions; SG, grànuls secretors. *9.450X*

LÀMINA XLIV

Les glàndules bulbouretrals

Fig. A: Visió panoràmica de les glàndules bulbouretrals. El parènquima glandular està envoltat per una càpsula (C) de la que parteixen septes (S) que el tabiquen en lòbuls (Lo). ED, conductes excretors; T, túbuls secretors.

Tinció tricròmica de Mallory 8X

Fig. B: Detall de l'organització estructural del parènquima glandular. El parènquima glandular està constituït per túbuls secretors (T) i conductes excretors (ED) separats entre sí per teixit intersticial (IT). Noteu l'abundància de fibres col·làgenes al teixit conjuntiu dels septes (S) i de fibres reticulars al teixit intersticial peritubular.

Impregnació argèntica de Gomori 20X

LÀMINA XLV

Les glàndules bulbouretrals

Fig. A1: Detall de la càpsula. La càpsula (C) està constituïda per una sola capa rica en fibres i presenta una irrigació abundant. BV, vasos sanguinis; P, parènquima glandular.

Tinció d'hematoxilina-eosina 20X

Fig. A2: Detall de la càpsula. Noteu que la càpsula (C) es caracteritza per l'abundància de fibres de col·lagen que s'agrupen en feixos ondulats. BV, vasos sanguinis; IT, teixit intersticial; P, parènquima glandular; S, septe.

Impregnació argèntica de Gomori 40X

Fig. A3: Detall de la càpsula (C). Observeu la presència de fibres musculars tenyides de vermell entre les fibres de col·lagen. P, parènquima glandular.

Tinció tricròmica de Mallory 80X

LÀMINA XLVI

Les glàndules bulbouretrals

Fig. A: Detall dels túbuls secretors (T). Noteu que el seu perfil és oval i que estan limitats per un epiteli simple constituït per cèl·lules piramidals, les quals presenten un nucli heterocromàtic en posició basal. S, septe.

Tinció d'hematoxilina-eosina 80X

Fig. B1: Detall de l'epiteli dels túbuls secretors. Observeu que entre les cèl·lules piramidals principals s'observa una cèl·lula piramidal densa (DC).

Tinció d'hematoxilina-eosina 200X

Fig. B2: Detall d'una cèl·lula piramidal densa (►). Noteu que el nucli és allargat i heterocromàtic, i que el citoplasma és acidòfil.

Tinció d'hematoxilina-eosina 400X

LÀMINA XLVII

Les glàndules bulbouretrals

Fig. A1: Detall de l'epiteli secretor. Noteu l'abundància de grànuls secretors al citoplasma de les cèl·lules piramidals principals. T, túbuls secretors.

Tinció de blau de metilè 80X

Fig. A2: Detall de l'epiteli secretor. Observeu que el citoplasma de les cèl·lules piramidals principals està ocupat per grànuls secretors de perfil arrodonit.

Tinció de blau de metilè 200X

Fig. B: Detall de l'epiteli secretor. Noteu que el contingut dels grànuls secretors i la secreció luminal són metacromàtics. T, túbuls secretors.

Tinció de blau de toluïdina 80X

LÀMINA XLVIII

Les glàndules bulbouretrals

Fig. A1: Detall de l'epiteli secretor. Observeu que les cèl·lules piramidals principals són riques en mucosubstàncies neutres.

Tinció de PAS-hematoxilina de Delafield-orange G 80X

Fig. A2: Detall de l'epiteli secretor. Observeu que el citoplasma de les cèl·lules piramidals principals conté mucosubstàncies àcides.

Tinció de blau alcià pH 2,5-hematoxilina de Delafield 80X

Fig. A3: Detall de l'epiteli secretor. Noteu la presència de mucosubstàncies àcides sulfatades al citoplasma de les cèl·lules piramidals principals.

Tinció de blau alcià pH 1 80X

LÀMINA II

Les glàndules bulbouretrals

Fig. A: Estructura dels túbuls secretors i dels conductes excretors. Observeu la diferència de mida entre els túbuls secretors (T) i els conductes excretors (ED).

Tinció tricròmica de Mallory 20X

Fig. B1: Estructura de l'epiteli secretor dels túbuls secretors (T) i dels conductes excretors (ED). Noteu que en ambdós, l'epiteli és de tipus simple.

Tinció tricròmica de Mallory 100X

Fig. B2: Detall de l'epiteli secretor dels túbuls secretors (dreta) i dels conductes excretors (esquerra). Ca, capil·lar sanguini.

Tinció tricròmica de Mallory 200X

LÀMINA L

Les glàndules bulbouretrals

Fig. A: Estructura dels túbuls secretors. Noteu l'escàs desenvolupament del teixit intersticial (IT).

Tinció tricròmica de Mallory 200X

Fig. B1: Estructura del teixit intersticial (IT). Observeu l'abundància de fibres reticulars entre els túbuls secretors.

Impregnació argèntica de Gomori 80X

Fig. B2: Detall de les fibres reticulars del teixit intersticial.

Impregnació argèntica de Gomori 200X

LÀMINA LI

Les glàndules bulbouretrals

Fig. A: Ultraestructura de les cèl·lules piramidals principals. Observeu l'abundància de grànuls secretors (SG) que desplacen el nucli (N) en posició basal i que, a més, protusionen cap al lumen (L). Noteu la presència de microvellositats (►) a la membrana plasmàtica apical. *3.750X*

Fig. B: Detall del nucli de les cèl·lules piramidals principals. Els nuclis (N) poden estar formats, o bé per eucromatina electrodensa i àrees heterocromàtiques desenvolupades, o bé per eucromatina finament granular poc electrodensa i petites àrees d'heterocromatina. Mi, mitocondri; Nu, nuclèol; RER, reticle endoplasmàtic rugós; SG, grànuls secretors. *12.000X*

LÀMINA LII

Les glàndules bulbouretrals

Fig. A1: Detall dels grànuls secretors. Els grànuls secretors (SG) presenten normalment una matriu poc electrodensa i de contingut homogeni i finament granular. RER, reticle endoplasmàtic rugós. *24.000X*

Fig. A2: Detall dels grànuls secretors. Noteu que alguns grànuls secretors presenten una matriu molt electrolúcida i el material secretor dispers per la matriu (*). Aquests grànuls poden contenir inclusions (▶). Mv, microvellositats; RER, reticle endoplasmàtic rugós. *18.750X*

Fig. A3: Detall dels grànuls secretors de matriu electrolúcida. Noteu que les inclusions electrodenses (▶) estan adherides a la membrana del grànul secretor. *30.000X*

Fig. A4: Detall dels grànuls secretors. Observeu que els grànuls secretors també poden presentar inclusions (▶) de petit diàmetre lliures a la matriu. Mv, microvellositats; RER, reticle endoplasmàtic rugós. *24.000X*

LÀMINA LIII

Les glàndules bulbouretrals

Fig. A1: Detall dels grànuls secretors. Observeu les inclusions membranoses (▶) a la matriu dels grànuls secretors. G, complex de Golgi; Mi, mitocondri; RER, reticle endoplasmàtic rugós. *24.000X*

Fig. A2: Detall de les inclusions membranoses dels grànuls secretors. Noteu la disposició en espiral de les membranes que constitueixen les inclusions membranoses (▶). RER, reticle endoplasmàtic rugós. *37.500X*

Fig. B: Detall dels grànuls secretors (SG). Noteu la presència d'inclusions membranoses (▶) al lumen glandular (L). Mi, mitocondri. *15.000X*

LÀMINA LIV

Les glàndules bulbouretrals

Fig. A: Detall dels grànuls secretors. Observeu que alguns grànuls es fusionen amb la membrana plasmàtica apical (►). RER, reticle endoplasmàtic rugós. *12.000X*

Fig. B: Ultraestructura de les cèl·lules piramidals principals. Noteu com alguns grànuls secretors es fusionen entre sí de manera que formen masses irregulars de material secretor (*). Mi, mitocondris; N, nucli; Nu, nuclèol; RER, reticle endoplasmàtic rugós. *7.500X*

LÀMINA LV

Les glàndules bulbouretrals

Fig. A: Detall del citoplasma supranuclear de les cèl·lules piramidals principals. Noteu la presència de cisternes aplanades del complex de Golgi (G) i de cisternes de contingut electrodens del reticle endoplasmàtic rugós (RER) disposades entre els grànuls secretors (SG). *24.000X*

Fig. B: Detall del citoplasma de les cèl·lules piramidals principals. Observeu els mitocondris (Mi) de forma arrodonida i amb escasses crestes al seu interior. RER, reticle endoplasmàtic rugós; SG, grànuls secretors. *30.000X*

Fig. C: Detall del citoplasma apical de les cèl·lules piramidals principals. Noteu la presència de microvellositats (Mv) curtes a la membrana apical. Les sagetes marquen els límits entre dues cèl·lules adjacents. RER, reticle endoplasmàtic rugós; SG, grànuls secretors. *18.750X*

LÀMINA LVI

El conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals

Fig. A: Organització histològica del conducte excretor principal a la regió III. La túnica mucosa (Mu) està formada per un epiteli de transició i per una làmina pròpia molt irrigada. La túnica glandular (Gl) subjacent està constituïda per lòbuls separats per septes (S) de teixit conjuntiu. Noteu la similitud estructural entre la túnica glandular i el parènquima de la pròstata disseminada. L, lumen; V, venes.

Tinció d'hematoxilina-eosina 8X

Fig. B: Detall de l'organització histològica del conducte excretor principal a la regió III. Noteu que les venes (V) de la làmina pròpia (LP) són similars a les venes de l'estrat cavernós de la uretra pelviana. En aquesta regió del conducte el parènquima glandular està format per túbuls secretors (T) i conductes excretors (ED), amb les mateixes característiques que els túbuls i conductes de la pròstata disseminada. S, septe; TE, epiteli de transició.

Tinció d'hematoxilina-eosina 20X

LÀMINA LVII

El conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals

Fig. A: Detall de l'epiteli de transició de la túnica mucosa. L'epiteli està constituït per cèl·lules basals i intermèdies de perfil cúbic o arrodonit i PAS-negatives, i per cèl·lules apicals de perfil arrodonit o aplanat i PAS-positives a la seva superfície apical (►). LP, làmina pròpia.

Tinció de PA-Schiff-hematoxilina de Groat-orange G 200X

Fig. B: Detall de la túnica mucosa. Observeu l'abundància de fibres elàstiques (EF) a la làmina pròpia (LP) orientades longitudinalment respecte del conducte. TE, epiteli de transició; V, vena.

Tinció d'orceïna-hematoxilina-eosina 80X

LÀMINA LVIII

El conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals

Fig. A: Detall de la túnica glandular a la regió I. Noteu que el parènquima glandular (P) presenta unes característiques estructurals similars a les de les glàndules bulbouretrals. S, septe.

Tinció d'hematoxilina-eosina 20X

Fig. B: Detall de la túnica glandular a la regió II. Observeu que els túbuls secretors (T) i els conductes excretors (ED) estan limitats per un epiteli mixt constituït per cèl·lules de característiques similars a les cèl·lules secretores de les glàndules bulbouretrals (⇒) i per cèl·lules de característiques similars a les cèl·lules secretores de la pròstata disseminada (⇨). BV, vasos sanguinis; S, septe.

Tinció tricròmica de Mallory 20X

LÀMINA LIX

El conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals

Fig. A: Detall de la túnica glandular a la regió II. Les cèl·lules riques en mucosubstàncies neutres mostren les mateixes característiques que les cèl·lules secretores de les glàndules bulbouretrals, mentre que les cèl·lules amb escasses mucosubstàncies neutres tenen unes característiques similars a les cèl·lules secretores de la pròstata disseminada. S, septe.

Tinció de PA-Schiff-hematoxilina de Groat-orange G 20X

Fig. B1: Detall de l'epiteli de tipus mixt. Noteu el diferent contingut en mucosubstàncies neutres entre les cèl·lules secretores de característiques similars a les cèl·lules secretores de les glàndules bulbouretrals (\Rightarrow) i les cèl·lules secretores de característiques similars a les cèl·lules secretores de la pròstata disseminada (\rightarrow).

Tinció de PA-Schiff-hematoxilina de Groat-orange G 200X

Fig. B2: Detall de l'epiteli de tipus mixt. Observeu la presència de mucosubstàncies àcides a les cèl·lules secretores de característiques similars a les cèl·lules secretores de les glàndules bulbouretrals (\Rightarrow), i l'absència d'aquestes mucosubstàncies a les cèl·lules secretores de característiques similars a les cèl·lules secretores de la pròstata disseminada (\rightarrow).

Tinció de blau alcian pH 2,5-hematoxilina-eosina G 200X

LÀMINA LX

El conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals

Fig. A1: Estructura de la túnica glandular a la regió III. Noteu que les fibres elàstiques (EF) són molt abundants als septes (S) i al teixit intersticial (IT) peritubular, i que aquest epitelí glandular presenta les mateixes característiques que l'epitelí glandular de la pròstata disseminada.

Tinció d'orceïna-hematoxilina-eosina 80X

Fig. A2: Estructura de la túnica glandular a la regió III. Observeu que els septes (S) estan constituïts principalment per fibres de col·lagen, mentre que el teixit intersticial (IT) és ric en fibres reticulars.

Impregnació argèntica de Gomori 80X

Fig. B: Detall de la túnica adventícia. Observeu que la matriu extracel·lular conté abundants fibres col·làgenes i que les fibres reticulars es concentren entorn dels vasos sanguinis (BV). P, parènquima glandular.

Impregnació argèntica de Gomori 80X

LÀMINA LXI

El conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals

Fig. A: Ultraestructura de la túnica glandular a la regió II. L'epiteli que limita els túbuls secretors és de tipus mixt i està constituït per cèl·lules de característiques similars a les cèl·lules secretores de les glàndules bulbouretrals (*) i per cèl·lules de característiques similars a les cèl·lules secretores de la pròstata disseminada (⇒). N, nucli; SG, grànuls secretors. *3.000X*

Fig. B: Detall del nucli de les cèl·lules secretores de característiques similars a les cèl·lules secretores de les glàndules bulbouretrals. En algunes cèl·lules el nucli (N), a diferència de les cèl·lules piramidals principals de les glàndules bulbouretrals, és eucromàtic i mostra dos nuclèols (Nu) prominents. Noteu la presència d'inclusions electrodenses (►) a l'interior dels grànuls secretors (SG). G, complex de Golgi; Li, gotes lipídiques; Mi, mitocondris; RER, reticle endoplasmàtic rugós. *9.450X*

LÀMINA LXII

El conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals

Fig. A: Detall del nucli de les cèl·lules epitelials de característiques similars a les de les cèl·lules secretores de les glàndules bulbouretrals. En algunes cèl·lules el nucli (N) mostra una ultraestructura similar al de les cèl·lules piramidals principals de les glàndules bulbouretrals i, per tant, és de perfil irregular i conté una eucromatina electrodensa i àrees heterocromàtiques desenvolupades. Mi, mitocondri; RER, reticle endoplasmàtic rugós; SG, grànuls secretors. *7.500X*

Fig. B: Ultraestructura de la túnica glandular a la regió II. Les cèl·lules de característiques similars a les de les cèl·lules secretores de la pròstata disseminada (⇒) es corresponen amb cèl·lules denses de tipus I. Noteu que el citoplasma de les cèl·lules de característiques bulbouretrals (*) conté abundants grànuls secretors (SG) fusionats entre sí. Mi, mitocondris; N, nuclis; RER, reticle endoplasmàtic rugós. *3.000X*

LÀMINA LXIII

El conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals

Fig. A: Ultraestructura de la túnica glandular a la regió III. L'epiteli presenta unes característiques similars a les de l'epiteli prostàtic i està format per cèl·lules principals de tipus I (\Leftrightarrow) i de tipus II (*). Noteu que el citoplasma de les cèl·lules de tipus I conté abundants mitocondris (Mi), mentre que el citoplasma de les cèl·lules de tipus II presenta un reticle endoplasmàtic rugós (RER) molt desenvolupat. Ca, capil·lar sanguini; In, interdigitacions; N, nuclis; SG, grànuls secretors. *3.000X*

Fig. B: Detall del citoplasma de les cèl·lules principals de tipus I a la regió III. In, interdigitacions; JC, complexos d'unió; Mi, mitocondris; Mv, microvellositats; N, nuclis; RER, reticle endoplasmàtic rugós; SG, grànuls secretors. *7.500X*

Fig. C: Detall dels grànuls secretors del citoplasma de les cèl·lules principals de tipus I a la regió III. Noteu la presència de grànuls secretors electrodensos i electrolúcidis. *9.000X*

LÀMINA LXIV

El conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals

Fig. A: Detall de les cèl·lules denses de tipus I a la regió III. Observeu que aquestes cèl·lules presenten unes característiques ultraestructurals similars a les de les cèl·lules denses de tipus I de la pròstata disseminada, amb un reticle endoplasmàtic rugós (RER) ben desenvolupat i mitocondris (Mi) en estat de tumefacció. JC, complexos d'unió; N, nuclis; Nu, nuclèols; SG, grànuls secretors. *7.500X*

Fig. B: Detall del teixit intersticial (IT) a la regió III. Noteu la presència d'una cèl·lula densa de tipus I a la part superior de la micrografia. BL, làmina basal; F, fibroblasts; Li, gotes lipídiques; Mi, mitocondris; N, nucli; NF, fibres nervioses; RER, reticle endoplasmàtic rugós. *9.450X*

DISCUSSIÓ

Existeixen importants diferències entre les espècies de mamífers en els tipus, morfologia i grau de desenvolupament de les glàndules sexuals accessòries masculines (Luke i Coffey, 1994; Setchell et al., 1994). La pròstata és present a tots els mamífers, però no les glàndules vesiculars i les glàndules bulbouretrals. Així, les glàndules vesiculars no es troben en gossos i gats, però sí en cavalls, toros i humans, i les glàndules bulbouretrals no s'observen en gossos (McDonald i Pineda, 1991; Setchell et al., 1994; Dyce et al., 1999). Les glàndules vesiculars són grans i llises amb forma de vesícula en cavalls i humans (Setchell et al., 1994; Dyce et al., 1999) i lobulades i compactes en toros i porcs (Setchell et al., 1994). En els equins i els porcins les glàndules vesiculars són intraperitoneals i es caracteritzen per presentar un major desenvolupament que en els bovins (Berg, 1978).

La pròstata pot estar constituïda pel cos i/o la porció disseminada amb un grau de desenvolupament variable segons les espècies (Dyce et al., 1999). Els gossos, gats i cavalls només tenen el cos de la pròstata, mentre que els toros, marrans i porcs presenten les dues parts, essent la porció disseminada la més desenvolupada (Banks, 1986; Dyce et al., 1999). La morfologia del cos de la pròstata varia notablement entre els mamífers domèstics; així en toros i porcs té forma d'escut, en cavalls és bilobulada i en gossos i gats és globular (Banks, 1986; Dyce et al., 1999). En humans només s'observa el cos de la pròstata que té una morfologia arrodonida (Setchell et al., 1994).

El desenvolupament i la morfologia de les glàndules bulbouretrals és extremadament variable entre les espècies; així són molt petites en gats, molt grans en porcs i de mida intermèdia en cavalls, toros i humans (Dyce et al., 1999). Pel que fa a la forma, són arrodonides en gats, toros i humans, i cilíndriques en porcs i cavalls (Dyce et al., 1999).

A més de les diferències anatòmiques, les espècies de mamífers difereixen en la contribució d'aquestes glàndules a l'ejaculat. En el porc les glàndules vesiculars i la pròstata aporten respectivament un 15-20% i un 55-75% del volum de l'ejaculat (Dyce et al., 1999), en el toro contribueixen en un 25-30% i un 4-6% (Dellmann, 1993) i en l'home en un 46-80 % i un 13-33 % (Jequier, 1995). Les glàndules bulbouretrals aporten un 10-25% del volum de l'ejaculat en el mascle porcí (Dyce et al., 1999), mentre que en humans

contribueixen en un 2-5% (Jequier, 1995).

Aquestes diferències morfològiques i funcionals entre espècies han estat atribuïdes a la gran diversitat d'ambients i hàbits reproductors (Luke i Coffey, 1994); fins i tot, en algunes espècies s'ha observat que la mida i la funció de les glàndules sexuals accessòries estan regulades estacionalment (Luke i Coffey, 1994).

LES GLÀNDULES VESICULARS

Les glàndules vesiculars són glàndules tubulars compostes envoltades d'un únic revestiment peritoneal o membrana serosa. A més, cada glàndula està recoberta per una càpsula fibrosa que emet septes cap a l'interior. El túbuls secretors estan constituïts per un epiteli secretor format per abundants cèl·lules columnars i escasses cèl·lules basals, i estan envoltats de musculatura llisa; l'espai entre els túbuls secretors està ocupat per un teixit intersticial poc desenvolupat. Cada glàndula vesicular allibera els seus productes de secreció a un conducte excretor principal que desemboca a la uretra després de travessar el cos de la pròstata.

En porcí, el revestiment peritoneal de les glàndules vesiculars conté una làmina pròpia de teixit conjuntiu rica en fibres de col·lagen, fibres elàstiques i fibres musculars llises. La presència de fibres de col·lagen amb una disposició ondulada i de fibres elàstiques confereix a la membrana serosa resistència a la tracció (Lesson et al., 1989; Nakano, 1994). La disposició de les fibres elàstiques varia en relació a l'estat de contracció-relaxació de la membrana serosa; així, durant la contracció adopten una forma espiralada mentre que en estat de relaxació presenten una forma rectilínia (Junqueira i Carneiro, 2000). Al revestiment peritoneal del múscle porcí s'observen, igualment com en gats (Dail, 1996), petits ganglis formats per fibres adrenèrgiques i colinèrgiques (Kaleczyc et al., 1993).

Les dades morfològiques i morfomètriques de la càpsula de les glàndules vesiculars en mamífers són molt escasses. En porcíns s'hi distingeixen dues capes de diferent gruix i composició; la capa interna, formada per teixit conjuntiu lax, està més desenvolupada que l'externa i conté fibres musculars llises i fibres elàstiques. Les fibres musculars juntament amb les fibres col·làgenes i elàstiques participen en el procés de contracció de la càpsula durant l'ejaculació (Nakano, 1994), de manera que faciliten l'alliberament dels productes

de secreció al conducte excretor principal. Els abundants nervis perifèrics que innerven les glàndules vesiculars porcines estan constituïts, segons Kaleczyc et al. (1993), per fibres adrenèrgiques i colinèrgiques; en el búfal d'aigua aquesta innervació té un paper crucial en la sincronització de la secreció cel·lular i en l'alliberament del material secretor tant dels túbuls secretors al conducte excretor central, com del conducte excretor central a la uretra (Abou-Elmagd et al., 1992).

La càpsula presenta una irrigació major a la capa interna que a la capa externa. En mamífers, la càpsula de les glàndules vesiculars està irrigada per ramificacions de l'artèria ilíaca i per venes procedents de la vena hipogàstrica (Setchell et al., 1994).

L'epiteli de les glàndules vesiculars està revestit per tres tipus de cèl·lules columnars. Les cèl·lules columnars principals tenen un citoplasma lleugerament basòfil ric en mitocondris i reticle endoplasmàtic rugós, i un nucli eucromàtic amb petites àrees d'heterocromatina; entre les cèl·lules columnars principals es troben disperses cèl·lules columnars denses de citoplasma electrodens i nucli heterocromàtic, i escasses cèl·lules columnars clares amb un citoplasma electrolúcid. Les cèl·lules columnars principals i denses, però no les cèl·lules clares, han estat descrites a les glàndules vesiculars de toros (Abdel-Raouf, 1960; Amselgrubel i Feder, 1986), marrans (Skinner et al., 1968), bocs (Wrobel, 1970b), conills porquins (Venenziale et al., 1974), zebus brasilers (Cardoso et al., 1979), búfals d'aigua (Abou-Elmagd et al., 1992) i humans (Riva i Aumüller, 1994). Tanmateix, a l'epiteli epididimari del mascle reproductor porcí sí que s'han descrit aquests tres tipus de cèl·lules columnars, que han estat considerats com a estadis diferents d'una mateixa tipologia cel·lular (Briz et al., 1993; Briz, 1994). Per tant, la diversitat morfològica de les cèl·lules columnars de les glàndules vesiculars es correspon, molt probablement, i per analogia amb l'epidídim, amb diferents estadis del procés continu de secreció (Abou-Elmagd i Wrobel, 1989; Aumüller i Riva, 1992; Riva i Aumüller, 1994). A les glàndules vesiculars d'humans, Riva i Aumüller (1994) descriuen, a més, tipologies intermèdies entre les cèl·lules columnars principals i denses. Així doncs, les cèl·lules principals de les glàndules vesiculars de porcí serien cèl·lules funcionalment diferenciades, les cèl·lules clares, sense grànuls secretors i amb un reticle endoplasmàtic rugós poc desenvolupat, representarien un estadi inicial de diferenciació de les cèl·lules columnars, i les cèl·lules denses serien, igualment com les cèl·lules principals, cèl·lules funcionalment diferenciades però amb signes de degeneració cel·lular.

Les inclusions nuclears presents a les cèl·lules columnars principals també han estat

observades a les glàndules vesiculars d'humans (Riva i Aumüller, 1994) i cavalls (Hawkes et al., 1988), i són similars a les descrites a les cèl·lules principals de l'epidídim i del conducte deferent d'humans (MacDonald, 1950) i lirons (Hawkes et al., 1988). Malgrat que la seva funció és desconeguda, es creu que aquestes inclusions nuclears són estructures androgendependents ja que la seva aparició coincideix amb l'inici de la pubertat (Gilmour, 1937) i el seu nombre varia segons l'estat hormonal dels mascles (Hawkes et al., 1988). Es desconeix si el seu origen és citoplasmàtic o nuclear; només Hawkes et al. (1988) van demostrar que a l'epidídim de liró les inclusions nuclears procedien del citoplasma, i estaven formades per proteïnes unides per ponts disulfur i contenien ferro, magnesi i fòsfor.

La superfície apical de les cèl·lules columnars de porcí conté nombroses microvellositats i també protusions citoplasmàtiques digitiformes o vesiculars. A les glàndules vesiculars de toros i búfals d'aigua, la presència d'aquestes protusions indica l'existència d'un mecanisme de secreció apocrí (Agrawal i Vanha-Perttula, 1987; Abou-Elmagd et al., 1992; Renneberg et al., 1995). En rates, en canvi, la secreció d'aquestes glàndules és de tipus merocrí, tot i que no es descarta una secreció apocrina (Aumüller i Seitz, 1986; Wahlqvist, 2000). Aquests dos mecanismes secretors també podrien coexistir a les cèl·lules columnars de porcí. A més, l'escàs nombre de grànuls secretors al citoplasma es deu, molt probablement, a una secreció de tipus constitutiu, en la que els productes són alliberats a mesura que se sintetitzen (Alberts et al., 2002). D'altra banda, les substàncies secretades per les cèl·lules columnars s'acumulen al lumen glandular i això fa que les glàndules vesiculars fluctuïn amb la palpació i perdin gran quantitat de líquid per incisió. La secreció contínua dels productes de secreció, així com el seu emmagatzematge al lumen glandular fins al moment de l'ejaculació, també han estat observats en ratolins (Aumüller, 1979). De tota manera, calen estudis immunohistoquímics i autoradiogràfics a fi de determinar quins són els mecanismes de secreció de les cèl·lules columnars de les glàndules vesiculars porcines.

Existeixen poques dades sobre les característiques histoquímiques de les glàndules vesiculars. En aquest estudi s'ha determinat la presència de mucosubstàncies neutres al citoplasma apical de les cèl·lules secretores i al lumen glandular. Aquests resultats coincideixen amb els d'Aitken (1960) en porcí, Riva i Stockwell (1969) en humans, i Leblond (1950) i Melampy i Cavazos (1953) en rates. El gran desenvolupament del

reticle endoplasmàtic rugós i del complex de Golgi són indicadors d'una intensa activitat de síntesi proteica a les cèl·lules columnars (Alberts et al., 2002). El 80-90% de les proteïnes del plasma seminal de porcí són secretades per les glàndules vesiculars (Lavon i Bournnell, 1971) i la majoria són de caràcter neutre (Strzezek et al., 2000b). Aquestes proteïnes protegeixen l'espermatozoide i augmenten tant el seu temps de vida activa com la seva capacitat fertilitzant (Strzezek et al., 2000b). La síntesi proteica consumeix com a mínim quatre enllaços fosfat rics en energia (Alberts et al., 2002) i, per tant, una gran quantitat d'ATP; aquesta gran despesa energètica explicaria l'abundància de mitocondris al citoplasma de les cèl·lules columnars principals. La presència d'inclusions lipídiques i de glicogen també pot estar relacionada amb l'elevat consum energètic. Així, les gotes lipídiques són degradades a àcids grassos que penetren a la matriu mitocondrial on són degradats fins a acetil-CoA i, posteriorment, oxidats al cicle de Krebs (Paniagua et al., 2002). El glicogen és degradat a glucosa i també es metabolitza fins a convertir-se en acetil-CoA (Paniagua et al., 2002).

Les cèl·lules columnars de les glàndules vesiculars dels mamífers tenen, a més de la funció secretora, funcions d'espermatofàgia i d'absorció (Aumüller i Riva, 1992; Riva i Aumüller, 1994; Mata, 1995). L'espermatofàgia, que consisteix en la ingestió i digestió intracel·lular d'espermatozoides alterats i no ejaculats, s'ha descrit en humans (Riva et al., 1981a; Murakami i Yokoyama, 1989; Aumüller i Riva, 1992; Riva i Aumüller, 1994), primats (Murakami et al., 1978) i mamífers domèstics com conills (Murakami et al., 1985), gossos (Murakami et al., 1986) i gats (Murakami et al., 1984). Aquesta funció no ha estat observada en aquest estudi i tampoc existeixen dades d'altres autors en el mascle reproductor porcí. L'absorció d'ions, aigua i macromolècules del lumen glandular s'ha observat en rosegadors i la seva funció fisiològica a l'epiteli és poc clara (Mata, 1995); es creu que podria intervenir en la regulació per *feedback* de la secreció proteica, en el desenvolupament de la resposta immune de l'epiteli mitjançant l'endocitosis d'antígens i en la recuperació de membrana a les cèl·lules secretores (Mata, 1994, 1995). En porcí, la presència de vesícules d'endocitosis i d'abundants microvellositats apicals a les cèl·lules columnars principals podria estar relacionada amb una activitat absorptiva. Segons van Deurs et al. (1989), les vesícules endocítiques són indicadores d'una activitat absorptiva de proteïnes a les glàndules vesiculars de rates. D'altra banda, és probable que les interdigitacions de la membrana lateral també participin en l'absorció i el transport a través de les cèl·lules de substàncies emmagatzemades al lumen glandular (Mata, 1995). Posteriors estudis immunocitoquímics i autoradiogràfics permetran verificar quines són

les vies d'absorció i quines són les substàncies absorbides a les cèl·lules epitelials de les glàndules vesiculars porcines.

A l'epiteli de les glàndules vesiculars del mascle porcí, les cèl·lules basals són escasses i es caracteritzen per l'absència de grànuls secretors i per la presència d'escassos orgànuls. La funció de les cèl·lules basals a l'epiteli vesicular és poc clara; així, en rates se'ls hi ha atribuït funcions estructurals (Hayward et al., 1996a) i en humans podrien funcionar com a cèl·lules mare de les cèl·lules columnars (Riva i Aumüller, 1994). En porcí les cèl·lules basals no semblen actuar com a cèl·lules mare, ja que la proliferació cel·lular es dona generalment a les cèl·lules columnars principals.

Entre les cèl·lules epitelials dels túbuls secretors s'han observat mastòcits. La presència de mastòcits a l'epiteli vesicular només ha estat descrita en porcins (Aitken, 1960). Els mastòcits migren a través de la membrana basal procedents de la làmina pròpia (Aitken, 1960) i la seva funció és encara desconeguda. Per analogia amb els resultats obtinguts al testicle de mascles sans, en els que s'ha comprovat que els mastòcits regulen l'activitat esteroidogènica de les cèl·lules de Leydig mitjançant la secreció de citoquines (Mayerhofer et al., 1989; Tinajero et al., 1992; Xiong i Hales, 1993), és probable que els mastòcits participin en la regulació de l'activitat secretora de les cèl·lules columnars.

Els túbuls secretors de les glàndules vesiculars porcines estan envoltats per una túnica de musculatura llisa circular, molt irrigada i innervada per abundants fibres adrenèrgiques (Kaleczyc et al., 1993) que procedeixen de la càpsula (Setchell et al., 1994). L'elevada innervació adrenèrgica de les fibres musculars llises ha estat també descrita en altres espècies (Norberg et al., 1967), i és especialment abundant en conills (Norberg et al., 1967) i búfals d'aigua (Abou-Elmagd et al., 1992). En mamífers, la densitat d'innervació és molt variable entre les diferents espècies i, fins i tot, entre les diferents glàndules sexuals accessòries; sembla que aquestes diferències estan correlacionades amb el grau de desenvolupament de la musculatura llisa (Cabo-Tomargo et al., 1989). En els mascles porcins la glàndula vesicular és la glàndula sexual accessòria que rep una major innervació adrenèrgica (Kaleczyc et al., 1993).

El teixit intersticial glandular està poc desenvolupat i conté fibroblasts, mastòcits i fibres col·làgenes i elàstiques; igualment com en altres òrgans la seva funció és estructural (Aumüller, 1989). En mascles porcins castrats, el teixit intersticial està més desenvolupat

però el diàmetre dels túbuls glandulars és menor (Lauwers et al., 1984).

EL COS DE LA PRÒSTATA

El cos de la pròstata del mascle reproductor porcí és una glàndula tubular composta constituïda per un epitel·li columnar o cúbic simple amb cèl·lules basals ocasionals i un teixit intersticial poc desenvolupat. Externament el cos de la pròstata està revestit per una càpsula fibrosa de la qual en parteixen septes que penetren a l'interior de la glàndula i la tabiquen.

Tal i com succeeix a les glàndules vesiculars, existeixen poques dades sobre les característiques morfològiques i morfomètriques de la càpsula que envolta el cos de la pròstata dels mamífers. En porcíns apareix com una estructura fibrosa dividida en dues capes, una externa i una interna, de diferent gruix i composició, sobretot pel que fa al contingut de fibres col·làgenes, elàstiques i reticulars, però també al contingut de fibroblasts, vasos sanguinis i nervis perifèrics. En humans la càpsula està constituïda per una capa interna de fibres musculars llises i una capa externa de fibres de col·lagen (McNeal, 1988).

L'absència de fibres musculars llises a la càpsula prostàtica del mascle reproductor porcí ha estat també descrita per Lauwers et al. (1981); en altres espècies com humans (McNeal, 1988; Zhang, 1999), cavalls (Dellmann, 1993) i gossos (Bacha i Wood, 1991), les fibres musculars són abundants i participen en la contracció rítmica de la càpsula que afavoreix l'alliberament del contingut dels túbuls secretors (de Krester i Kerr, 1994; Arenas et al., 1997). En porcíns és probable que aquesta funció contràctil sigui duta a terme per les fibres col·làgenes i elàstiques de la matriu extracel·lular (Nakano, 1994).

Les arterioles de la càpsula procedeixen de la ramificació de l'artèria ilíaca interna, mentre que les venes que en parteixen formen un plexe venós (Setchell et al., 1994). En el gos, les artèries i venes de la càpsula constitueixen una xarxa vascular que complementa la vascularització del parènquima glandular (Stefanov et al., 2000).

Els vasos sanguinis de la càpsula dels mascles porcíns sovint estan associats a fibres nervioses adrenèrgiques i colinèrgiques (Kaleczyc et al., 1993); aquestes associacions també han estat descrites en humans i rosegadors (Vaalasti, 1980; Cabo-Tomargo et al., 1989). La innervació adrenèrgica és molt densa en els òrgans reproductors porcíns, i en mascles immadurs és més abundant al cos de la pròstata que a la pròstata disseminada

(Kaleczyc et al., 1993). Les fibres adrenèrgiques tenen un paper molt important en el control del flux sanguini (Kaleczyc et al., 1993), mentre que les fibres colinèrgiques semblen estar més relacionades amb els processos de secreció de l'epiteli glandular (Janulis i Lee, 1999).

Els septes majors que separen les agrupacions lobulars del cos de la pròstata de porcí estan constituïts per fibres musculars llises i fibres elàstiques, i innervats per nervis perifèrics i petits ganglis que contenen pocs somes neuronals. Els ganglis estan formats principalment per fibres adrenèrgiques que controlen la contracció de les fibres musculars llises (Kaleczyc et al., 1993).

En porcins, igualment com en humans (Kastendieck, 1977), l'epiteli secretor està constituït per dos tipus de cèl·lules columnars. Les cèl·lules columnars principals mostren un nucli eucromàtic, un reticle endoplasmàtic rugós molt desenvolupat i abundants grànuls secretors, i les cèl·lules columnars denses presenten un nucli heterocromàtic i un citoplasma molt electrodens que conté un reticle endoplasmàtic rugós constituït per cisternes dilatades i també abundants grànuls secretors. En general, la funció d'aquestes cèl·lules és sintetitzar i secretar els constituents del fluid prostàtic (Tsukise i Yamada, 1990; Hayward et al., 1996a, 1996b) i, molt probablement, aquests processos dinàmics es manifesten associats a canvis ultraestructurals de les cèl·lules, tal i com succeeix a les glàndules vesiculars. Així, tant les cèl·lules principals com les cèl·lules denses són cèl·lules funcionalment diferenciades, per bé que les cèl·lules denses manifesten signes de degeneració. En humans (Abrahamsson, 1988) i en gossos (Aumüller et al., 1980) s'han descrit, a més, cèl·lules endocrines que regulen el creixement i la diferenciació de la glàndula, així com el procés de secreció cel·lular.

Les cèl·lules columnars principals difereixen en el contingut i naturalesa dels grànuls secretors, però es desconeix quin és el significat biològic i funcional d'aquestes diferències. En general, la quantitat de grànuls secretors emmagatzemats al citoplasma de les cèl·lules columnars es correlaciona amb l'activitat sexual dels mascles (Aumüller et al., 1985). En gossos s'ha comprovat que el contingut dels grànuls secretors, així com també la morfologia cel·lular, depenen fonamentalment dels nivells d'andrògens i estrògens (Merk et al., 1986).

L'estudi histoquímic convencional del cos de la pròstata dels mascles porcins indica la presència de mucosubstàncies neutres als grànuls secretors, mentre que les mucosubstàncies àcides carboxilades són molt escasses i les mucosubstàncies àcides

sulfatades absents. Tanmateix, Tsukise i Yamada (1990), tot i emprar les mateixes tècniques, observen al cos de la pròstata de porcí abundants mucosubstàncies àcides carboxilades i sulfatades que classifiquen com a sialoglicoproteïnes. Aquestes divergències probablement són conseqüència de diferències en la raça i l'edat dels mascles porcíns utilitzats en cada estudi. Segons Chan i Wong (1991a) la composició de les mucosubstàncies produïdes pel cos de la pròstata també varia entre les espècies de mamífers. En qualsevol cas, independentment del seu contingut en grups carboxilats i grups sulfatats, les mucosubstàncies secretades pel cos de la pròstata es consideren indispensables per a l'estabilització dels espermatozoides a l'ejaculat (Tsukise i Yamada, 1990).

En el present estudi, s'ha observat la fusió dels grànuls secretors amb la membrana apical i també la presència de protusions citoplasmàtiques. Per tant, és probable que a les cèl·lules columnars del cos de la pròstata del mascle porcí coexisteixin mecanismes de secreció apocrí i merocrí, tal i com succeeix en altres mamífers com rates (Kachar i Pinto da Silva, 1981; Wahlqvist, 2000), hámsters (Toma i Buzzel, 1988) i humans (Biagini et al., 1982). Així, les protusions digitiformes presents a les cèl·lules columnars principals de porcí podrien ser conseqüència de la secreció de vesícules apocrines. En general, en mascles sans les membranes de les vesícules apocrines, un cop ja han alliberat el seu contingut, poden formar concrecions prostàtiques o adsorbir-se a les ja existents (Cohen et al., 2000). En situacions patològiques no es formen les concrecions com a conseqüència d'alteracions en els mecanismes de secreció (Cohen et al., 2000). Alguns autors, però, consideren que les protusions citoplasmàtiques no són estructures derivades d'una secreció apocrina, sinó que es tracta d'artefactes provocats per la fixació, ja que les cèl·lules columnars de la pròstata són molt sensibles als canvis d'osmolaritat, a la disminució de la pressió d'oxigen i a la compressió mecànica (Aumüller et al., 1994).

En l'home, a més de les secrecions merocrina i apocrina, és dóna una secreció per diacitosi de prostasomes (Olsson i Ronquist, 1990; Stridsberg et al., 1996; Nilsson et al., 1999; Carlsson et al., 2000). La diacitosi de prostasomes és un tipus de secreció poc coneguda que es caracteritza per la formació de vesícules secretores multimembranoses que s'alliberen intactes al lumen, i que contenen vesícules menors anomenades prostasomes (Wahlqvist, 2000). Aquest tipus de secreció no ha estat observada al cos de la pròstata del mascle reproductor porcí.

L'epiteli secretor del cos de la pròstata porcina conté cèl·lules basals disperses de característiques estructurals i ultraestructurals similars a les descrites a l'home, el mico, el

toro, el gos i la rata (Nicaise et al., 1991). Les cèl·lules basals són poc abundants a l'epiteli prostàtic de la majoria dels mamífers, però en humans formen una capa contínua subjacent a les cèl·lules columnars (Hayward i Cunha, 2000). Igualment com a les glàndules vesiculars, les cèl·lules basals no contenen grànuls secretors i la seva funció dins l'epiteli prostàtic és poc clara; en aquest sentit, poden presentar funcions estructurals (Issacs et al., 1981; Aumüller, 1983; Hayward et al., 1996a, 1996b) o bé actuar com a intermediàries de les interaccions estroma-epiteli (Aumüller, 1983), com a reguladores de l'activitat secretora de les cèl·lules columnars (El-Alfy et al., 2000), com a cèl·lules fagocítiques (Wilson et al., 1991) o com a cèl·lules mare de les cèl·lules columnars (Verhagen et al., 1988; Prins i Birch, 1995; Bonkhoff i Remberger, 1996; Robinson et al., 1998). Probablement aquestes funcions no són mútuament excloents, de manera que una mateixa cèl·lula basal pot intervenir en diferents processos (Hayward et al., 1996b).

Durant la maduració sexual dels mascles porcins s'incrementa el nombre de cèl·lules columnars i disminueix el nombre de cèl·lules basals del cos de la pròstata (Nicaise et al., 1991); això ha fet pensar que en aquests mascles les cèl·lules basals actuen principalment com a cèl·lules mare (Nicaise et al., 1991). Tanmateix, l'estudi de proliferació cel·lular demostra que són majoritàriament les cèl·lules columnars principals del cos de la pròstata de porcí les que es divideixen. D'altra banda, en humans, tot i que s'havia considerat a les cèl·lules basals com a cèl·lules mare de les cèl·lules columnars (Verhagen et al., 1988), recentment s'ha demostrat que només un 1% de les cèl·lules basals de la pròstata són cèl·lules mare (Collins et al., 2001) i que les cèl·lules columnars són capaces d'autorenovar-se, fins i tot en situacions patològiques associades a baixos nivells d'andrògens (Van der Kwast et al., 1998).

Les cèl·lules de l'epiteli secretor presenten espais intercel·lulars desenvolupats vers els quals projecten abundants interdigitacions. Aquests espais han estat descrits per altres autors no només a la pròstata de porcins (Nicaise et al., 1991), sinó també d'humans (Stone et al., 1977), primats (Battersby et al., 1977), toros (Kroes i Teppema, 1972), búfals (Abou-Elmagd i Wrobel, 1989) i rates (Brandes et al., 1966). Tot i que es desconeix la seva funció, segons Abou-Elmagd i Wrobel (1989) aquests espais, juntament amb les interdigitacions, faciliten el transport i l'intercanvi de molècules entre cèl·lules. L'associació entre mitocondris i desmosomes ha estat descrita en búfals (Abou-Elmagd i Wrobel, 1989), per bé que no s'ha aclarit el seu paper a les cèl·lules.

El teixit intersticial del cos de la pròstata està constituït principalment per fibres

musculars llises i fibres col·làgenes i elàstiques situades entorn dels túbuls secretors. El teixit intersticial proporciona a la glàndula cohesió estructural i, a més, és l'element motor implicat en l'expulsió dels productes de secreció (Aumüller, 1989; Wahlqvist, 2000). En humans (Janulis i Lee, 1999; Hayward i Cunha, 2000) i rosegadors (Wahlqvist, 2000) també s'ha establert una interrelació entre les cèl·lules intersticials i les cèl·lules de l'epiteli secretor; així, les fibres musculars llises regulen la proliferació i diferenciació de les cèl·lules epitelials, mentre que les cèl·lules epitelials mantenen l'estat diferenciat de les fibres musculars llises (Hayward et al., 1997; Hayward i Cunha, 2000; Wahlqvist, 2000). Aquesta interacció es dona gràcies a la secreció paracrina tant de factors de creixement com de factors inhibidors del creixement (Aumüller, 1989; Hayward et al., 1997; Janulis i Lee, 1999; Wahlqvist, 2000). Durant la carcinogènesi, la interacció entre els túbuls secretors i el teixit intersticial s'altera com a conseqüència d'una modificació del genotip de les cèl·lules epitelials, que es manifesta en la inhibició del control sobre la diferenciació i proliferació de l'epiteli glandular i la desdiferenciació de les fibres musculars llises (Hayward et al., 1997).

LA PRÒSTATA DISSEMINADA

En els mamífers que presenten pròstata disseminada, aquesta discorre al llarg de la regió caudal de la uretra pelviana a la que hi aboca els productes de secreció mitjançant petits conductes excretors (Setchell et al., 1994). La porció caudal de la uretra pelviana del mascle porcí s'ha dividit en tres regions, totes elles constituïdes per la mucosa uretral, l'estrat cavernós subjacent, la submucosa amb la pròstata disseminada i la túnica muscular estriada recoberta per teixit conjuntiu. La pròstata disseminada està limitada exteriorment per una càpsula de la que en parteixen septes que la divideixen radialment.

Els estudis sobre la morfologia de la pròstata disseminada i de la uretra pelviana en mascles porcins sans són escassos i força antics (Bharadwaj i Calhoun, 1959; Aitken 1960); els estudis més recents daten de l'any 1981 i han estat realitzats en mascles castrats (Lauwers et al., 1981) i, per tant, no són extrapolables a mascles reproductors.

La mucosa uretral de la uretra pelviana està formada per un epiteli i una làmina pròpia subjacent. L'epiteli uretral dels mascles porcins presenta uns 15 µm d'altura i conté 3 o 4 capes cel·lulars. En mamífers, l'altura de l'epiteli uretral està directament correlacionada

amb el nombre de capes cel·lulars; així els toros, amb un nombre de capes d'entre 3 i 12, presenten una gran altura epitelial, seguits en ordre decreixent per cavalls, gossos, porcs, bocs, marrans i gats (Bharadwaj i Calhoun, 1959). De tota manera, l'altura de l'epiteli no només depèn del nombre de capes cel·lulars sinó també de l'estat de distensió de la uretra; així, quan la uretra està distesa les cèl·lules adopten una morfologia més aplanada i l'altura de l'epiteli és menor (Fawcett, 1987; Paniagua et al., 2002). La mucosa de la uretra pelviana està constituïda per un epiteli de transició en porcs, cavalls, toros i marrans, i per un epiteli columnar estratificat en bocs, gossos i gats (Bharadwaj i Calhoun, 1959; Dellmann, 1993). Les cèl·lules de l'epiteli uretral presenten una membrana plasmàtica luminal engruixida que constitueix una barrera impermeable, la qual evita la pèrdua d'aigua des de la uretra cap a l'orina amb una pressió osmòtica superior (Fawcett, 1987; Paniagua et al., 2002).

La làmina pròpia subjacent es caracteritza per l'abundància en fibroblasts, fibres de col·lagen, fibres elàstiques i petits vasos sanguinis. La làmina pròpia té una funció de sosteniment (Lesson et al., 1989) i és probable que les fibres de col·lagen, juntament amb les fibres elàstiques, participin en la distensió de la uretra (Nakano, 1994).

Per sota de la làmina pròpia, l'estrat cavernós, ric en fibres musculars llises i fibres elàstiques, està molt irrigat per petites arterioles i sinus cavernosos que proporcionen propietats erèctils a la uretra pelviana (Dellmann, 1993).

A la regió I de la uretra pelviana, subjacent a l'estrat cavernós, abunden feixos de musculatura llisa orientats circularment, dels que no se n'han trobat dades ni en porcí ni en altres mamífers domèstics. És probable que la contracció d'aquests feixos faciliti l'oclusió del lumen uretral i eviti, així, la incontinència i el reflux de les secrecions durant l'ejaculació. A l'home aquestes funcions són realitzades per la contracció de l'esfínter muscular intern situat al coll de la bufeta urinària (Schmidt i Thews, 1993) i de la musculatura estriada externa present a la uretra membranosa (Junqueira i Carneiro, 2000).

El parènquima glandular de la pròstata disseminada porcina està format per túbuls secretors i conductes excretors, ambdós revestits per un epiteli de característiques diferents.

Els túbuls secretors, de diàmetre inferior als del cos de la pròstata, estan constituïts per un epiteli simple amb abundants cèl·lules columnars i escasses cèl·lules basals i mucoses. Entre les cèl·lules de l'epiteli secretor s'observen espais intercel·lulars desenvolupats de funció desconeguda, tot i que també han estat descrits a la pròstata disseminada de toros

(Kroes i Teppema, 1972) i de búfals (Abou-Elmagd i Wrobel, 1989) i, fins i tot, de porcs castrats (Nicaise et al., 1991).

A diferència del cos de la pròstata, es distingeixen dues tipologies de cèl·lules columnars principals i de cèl·lules columnars denses. Les cèl·lules columnars principals de tipus I es caracteritzen per presentar abundants mitocondris, alguns grànuls secretors d'electrodensitat variable i cossos membranosos; les cèl·lules columnars principals de tipus II, menys abundants i de característiques similars a les cèl·lules principals del cos de la pròstata, contenen un reticle endoplasmàtic rugós i un complex de Golgi ben desenvolupats i abundants grànuls secretors electrodensos. Tal i com s'ha demostrat a les glàndules vesiculars i al cos de la pròstata, la síntesi dels productes de secreció és un procés dinàmic associat a canvis ultraestructurals de les cèl·lules. Així, les cèl·lules columnars principals de tipus I i de tipus II es corresponen amb estadis diferenciats del procés continu de secreció, mentre que les cèl·lules columnars denses representen estadis degeneratius d'aquestes dues tipologies cel·lulars.

El citoplasma de les cèl·lules columnars principals no conté, generalment, mucosubstàncies neutres i àcides, tot i que s'observen cèl·lules amb una reacció PAS-positiva i amb metacromàsia al citoplasma apical. Les cèl·lules columnars metacromàtiques probablement es corresponen amb les cèl·lules de tipus I descrites al microscopi electrònic, i les cèl·lules PAS-positives amb les cèl·lules de tipus II. És possible que les cèl·lules columnars de tipus II presentin unes característiques funcionals similars a les cèl·lules principals del cos de la pròstata, també especialitzades en la secreció de mucosubstàncies neutres. Les cèl·lules de tipus I, en canvi, presenten una funció diferent ja que la metacromàsia pot indicar la síntesi de mucosubstàncies riques en aigua, probablement, mucines. Les mucines són *O*-glicoproteïnes molt hidratades i resistents a la proteolisi (Jentoff, 1990), que en ser secretades formen un gel viscos (Strous i Dekker, 1992; Lagow et al., 1999) que té com a principal funció lubricar (Jentoff, 1990; Devine and McKenzie, 1992; Strous i Dekker, 1992) i protegir l'epiteli enfront la invasió d'organismes patògens (Lamblin i Roussel, 1993). Les cèl·lules de tipus I contenen cossos membranosos, els quals també han estat descrits a les cèl·lules epitelials de la pròstata disseminada de porcí per Nicaise et al. (1991). Segons aquests mateixos autors, la ultraestructura d'aquests cossos membranosos és similar a la ultraestructura de les figures de mielina, que són característiques de cèl·lules amb grans quantitats de membranes lipoproteïques i que resulten de la degeneració d'aquestes membranes.

Disperses entre les cèl·lules columnars s'observen, a més, les cèl·lules mucoses que

destaquen pel seu elevat contingut secretor. Segons Tsukise i Yamada (1990), aquestes cèl·lules són les responsables de la síntesi i secreció de sialoproteïnes neutres i àcides carboxilades en porcíns. A la pròstata disseminada del búfal d'aigua, Abou-Elmagd i Wrobel (1989) descriuen cèl·lules mucoses de característiques estructurals similars però de naturalesa histoquímica diferent, ja que secreten sialomucines carboxilades i sulfatades. A la pròstata disseminada de bocs també s'han distingit cèl·lules mucoses (Tsukise i Yamada, 1987a).

Així doncs, l'estudi histoquímic convencional indica que a la pròstata disseminada, igualment com al cos de la pròstata, se secreten mucosubstàncies neutres i mucosubstàncies àcides carboxilades. És possible que les mucosubstàncies àcides carboxilades secretades per la pròstata disseminada participin, a diferència del cos de la pròstata, en la lubricació i protecció de l'epiteli.

El baix contingut de grànuls secretors i l'absència de protusions apicals a les cèl·lules columnars principals de tipus I suggereixen l'existència d'un mecanisme de secreció merocrí i constitutiu, en el que el producte de secreció és alliberat per exocitosi a mesura que se sintetitza. Les secrecions de la pròstata disseminada són abocades a la llum de la uretra pelviana, on les mucines exerceixen una funció de protecció i lubricació contínua de l'epiteli uretral, el qual es troba permanentment exposat a les substàncies tòxiques de l'orina i a la invasió de microorganismes patògens (Buckley et al., 2000).

La presència a la pròstata disseminada de cèl·lules de tipus I amb característiques histoquímiques i ultraestructurals diferents a les del cos de la pròstata i de cèl·lules de tipus II amb característiques semblants, indica l'existència tant de similituds com de diferències funcionals entre les dues porcions de la glàndula. Posteriors estudis bioquímics i immuncitoquímics ens permetran determinar quines són les diferències funcionals entre el cos de la pròstata i la pròstata disseminada. A l'epiteli secretor, les cèl·lules basals presenten una localització i una ultraestructura similars a les descrites al cos de la pròstata; de la mateixa manera, la seva funció no ha estat encara aclarida.

Els conductes excretors de la pròstata disseminada estan limitats per un epiteli pseudoestratificat o per un epiteli simple, en funció de la grandària del conducte. Els dos tipus d'epiteli contenen cèl·lules secretores de mucosubstàncies neutres i àcides. En mascles porcíns castrats aquests conductes presenten una estructura similar a la dels mascles sans, per bé que el nombre de túbuls secretors i de conductes excretors, així com la seva activitat secretora són menors (Nicaise et al., 1991).

El teixit intersticial de la pròstata disseminada conté fibres musculars llises peritubulars, la contracció de les quals facilita l'expulsió dels productes secretats al lumen glandular (Aumüller, 1989; Wahlqvist, 2000). La contracció de les fibres musculars llises es troba sota control de les fibres nervioses adrenèrgiques (Kaleczyc et al., 1993). El grau de desenvolupament del teixit intersticial de la pròstata disseminada varia en funció de l'edat i les capacitats reproductives dels mascles porcins (Nicaise et al., 1991).

En porcí, la pròstata disseminada està envoltada per una càpsula fibrosa formada per fibres de col·lagen disposades de manera ondulada, fibres elàstiques, abundants mastòcits i fibres musculars llises. La presència de fibres musculars llises ha estat descrita també a la pròstata disseminada de porcs castrats (Lauwers et al., 1981). És probable que el mecanisme de contracció de la càpsula de la pròstata disseminada sigui similar al de la càpsula testicular porcina. Així, durant la contracció de la càpsula les fibres de col·lagen canvien la seva disposició, mentre que durant la relaxació les fibres elàstiques ajuden a les fibres de col·lagen a recuperar la seva disposició de repòs (Nakano, 1994).

Els mastòcits, igualment com en altres òrgans, tenen una funció reguladora del flux sanguini (Antón et al., 1998) i poden intervenir en la fibrogènesi de la càpsula (Takeda et al., 1989).

Per fora de la càpsula s'observa la túnica muscular estriada de la uretra pelviana, que es disposa en dues capes de diferent orientació i que està recoberta per teixit conjuntiu. El múscul uretral estriat envolta completament la uretra pelviana en cavalls, bocs, gossos i gats, mentre que en toros, marrans i porcs només cobreix les cares ventral i laterals (Lauwers et al., 1981; Delhon i Lawzewitsch, 1985; Dellmann, 1993).

Entre les fibres musculars estriades de la uretra pelviana porcina se situen l'endomisi i el perimisi, que integren l'acció de les fibres musculars estriades durant l'ejaculació (Benson, 1994). L'endomisi i el perimisi difereixen en el seu contingut de fibres col·làgenes, reticulars i elàstiques, però ambdós són rics en vasos sanguinis i nervis perifèrics. Tal i com s'ha vist també en humans (Fawcett, 1987), els vasos sanguinis que irriguen el perimisi es ramifiquen per formar una xarxa capil·lar abundant al voltant de cada fibra muscular.

La túnica muscular de la uretra pelviana dels porcs està innervada per fibres adrenèrgiques i colinèrgiques que es ramifiquen i penetren a la pròstata disseminada (Kaleczyc et al., 1993). Les fibres adrenèrgiques són abundants als septes de la pròstata

disseminada (Kaleczyc et al., 1993). No obstant, la innervació adrenèrgica és menor a la del cos de la pròstata (Kaleczyc et al., 1993).

LES GLÀNDULES BULBOURETRALS

Les glàndules bulbouretrals són glàndules tubulars compostes envoltades externament per musculatura estriada. Subjacent a la musculatura, la càpsula fibrosa forma septes que tabiquen cadascuna de les glàndules en lòbuls. El parènquima glandular està format pels túbuls secretors i els conductes excretors, ambdós revestits per un epitelí simple i separats entre sí per un teixit intersticial poc desenvolupat.

En porcí, la càpsula fibrosa conté fibres de col·lagen de disposició ondulada, fibres elàstiques i fibres musculars llises que participen en els mecanismes de contracció i relaxació de la càpsula (Nakano, 1994). La contracció de la càpsula fibrosa, juntament amb la contracció de la musculatura estriada externa, permet l'alliberament dels productes de secreció de les glàndules bulbouretrals durant l'ejaculació (Dyce et al., 1999).

Les arterioles que irriguen la càpsula provenen de l'artèria pudenda i també de l'artèria uretral (Setchell et al., 1994), i les fibres nervioses que la innerven s'originen en el plexe pelvià (Dail, 1996; Kaleczyc et al., 1999).

Els túbuls secretors i els conductes excretors de les glàndules bulbouretrals de porcí estan limitats per un epitelí simple constituït per cèl·lules piramidals principals amb un nucli basal i aplanat i un citoplasma ric en grànuls secretors, i per cèl·lules piramidals denses amb un nucli allargat i un citoplasma eosinòfil. Tanmateix, en mascles porcins castrats l'epitelí dels túbuls secretors i dels conductes excretors està format per una bicapa de cèl·lules columnars (Lauwers et al., 1984). En humans, la morfologia de les cèl·lules epitelials de les glàndules bulbouretrals depèn de l'estadi de secreció cel·lular (Wrobel, 1970a; Riva et al., 1990; Testa-Riva et al., 1994); així, les cèl·lules piramidals principals es consideren cèl·lules funcionalment diferenciades, mentre que les cèl·lules piramidals denses es correspondrien amb cèl·lules diferenciades però amb signes degeneratius (Riva et al., 1988; Testa-Riva et al., 1994).

En mascles porcins les cèl·lules principals contenen dos tipus de grànuls secretors; els grànuls més abundants es caracteritzen per ser poc electrodensos i presentar un contingut homogeni, i els menys abundants per presentar una matriu electrolúcida i el material

dispers. És probable que aquestes dues tipologies es corresponguin a diferents etapes de formació dels grànuls, a les quals el material secretor es disposa de forma diferent. D'altra banda, tant els grànuls secretors electrodensos com els grànuls electrolúcids poden presentar inclusions arrodonides o membranoses. Les inclusions arrodonides també han estat observades a les glàndules bulbouretrals de rates (Feagans et al., 1963), bocs (Wrobel, 1970a), búfals (Abou-Elmagd i Wrobel, 1989) i humans (Riva et al., 1990; Testa-Riba et al., 1994), així com també a les cèl·lules de la mucosa gàstrica de rates (Fawcett, 1981). La presència d'aquestes inclusions s'atribueix a l'heterogeneïtat en la composició dels grànuls secretors (Fawcett, 1981). Les inclusions membranoses, en canvi, només s'han descrit als grànuls secretors de les glàndules bulbouretrals i de la pròstata de rosegadors (Latalski, 1972; Wong et al., 1988). Segons Latalski (1972) aquestes inclusions són restes membranoses procedents de la fusió de diversos grànuls secretors, per bé que Wong et al. (1988) afirmen que s'originen com a conseqüència d'una retenció perllongada dels grànuls a l'interior de la cèl·lula. En porcí alguns grànuls secretors es fusionen amb la membrana plasmàtica apical, mentre que d'altres es fusionen entre sí. La fusió dels grànuls secretors amb la membrana apical indica l'existència d'un mecanisme de secreció merocrí, que ja havia estat prèviament descrit en mascles porcins per Nielsen et al. (1977). A les glàndules bulbouretrals d'humans es produeix també una secreció merocrina, la qual s'inicia amb la fusió d'un grànul secretor amb la membrana plasmàtica apical i es continua amb l'encadenament vertical de grànuls secretors subjacents (Riva et al., 1988; Testa-Riba et al., 1994); en humans s'ha descrit, a més, un mecanisme de secreció apocrí (Testa-Riba et al., 1994).

La presència de cisternes dilatades de reticle endoplasmàtic rugós i d'un complex de Golgi són indicadors d'una intensa activitat de síntesi proteica a les cèl·lules epitelials. L'estudi histoquímic convencional de les glàndules bulbouretrals de porcí indica que les cèl·lules piramidals principals sintetitzen i secreten abundants mucosubstàncies neutres, així com també mucosubstàncies àcides carboxilades i escasses mucosubstàncies àcides sulfatades. Aquests resultats coincideixen amb els obtinguts per Nielsen et al. (1977), també en mascles porcins, i per Wrobel (1970a) i Tsukise i Yamada (1987b) en bocs, per bé que difereixen dels obtinguts en gats (Wrobel, 1969) i rates (Nielsen, 1976), en els que s'ha determinat la presència d'abundants mucosubstàncies àcides sulfatades a les secrecions bulbouretrals. En porcs (Mann, 1974), bocs (Wrobel, 1970a), rates (Nielsen, 1976; Tsukise et al., 1979) i humans (Riva et al., 1981b; Sirigu et al., 1993) les mucosubstàncies secretades per les glàndules bulbouretrals han estat classificades com a

sialoproteïnes. En porcí, la secreció de les glàndules bulbouretrals en pes sec conté un 27% d'àcid siàlic (Bournsell et al., 1970).

La funció a l'ejaculat de les substàncies secretades per les glàndules bulbouretrals no està encara totalment aclarida. En porcs, el producte de secreció d'aquestes glàndules s'allibera principalment a la fase postespermàtica (Pérez, 1991) i forma un tap gelatinós que oclusiona el cèrvix uterí evitant el reflux de semen (Dyce et al., 1999). Contràriament, en humans i remugants la secreció bulbouretral se secreta a la fase preespermàtica (Riva et al., 1988) i serveix per lubricar la uretra i eliminar les restes d'orina (Spring-Mills i Hafez, 1980; Dellmann, 1993), i en gats serveix com a font d'energia per als espermatozoides (Dellmann, 1993). A més, s'ha comprovat que les sialoproteïnes secretades per les glàndules bulbouretrals també poden participar en el metabolisme dels espermatozoides (Yamada, 1985), i que les mucosubstàncies àcides sulfatades eviten la proliferació de microorganismes patògens a la uretra, protegeixen els espermatozoides enfront aquests microorganismes (Tsukise i Yamada, 1981) i participen en l'estabilització del plasmalemma (Du Toit et al., 1992).

La membrana basal subjacent als túbuls secretors i als conductes excretors és molt prima en mascles sans, mentre que en mascles castrats està més desenvolupada (Lauwers et al., 1984). En humans (Riva et al., 1990; Testa-Riva et al., 1994), micos (Murakami et al., 1981) i rates (Nielsen, 1976), però no en porcs, s'han descrit cèl·lules mioepiteliales entre la membrana basal i l'epiteli secretor.

El teixit intersticial de les glàndules bulbouretrals de porcí, igualment com en bocs (Tsukise i Yamada, 1987b), està molt poc desenvolupat i conté fibroblasts, fibres musculars llises, fibres de col·lagen i abundants fibres reticulars. El teixit intersticial, igualment com a la pròstata, té una funció estructural (Aumüller, 1989)

Tal i com succeeix a les glàndules vesiculars, en mascles porcins castrats el teixit intersticial de les glàndules bulbouretrals està molt desenvolupat, mentre que els túbuls secretors i els conductes excretors són menys abundants (Lauwers et al., 1984).

EL CONDUCTE EXCRETOR PRINCIPAL DE LES GLÀNDULES BULBOURETRALS

Cadascuna de les glàndules bulbouretrals de porcí aboca el seu producte de secreció a un conducte excretor principal format per una túnica mucosa, una túnica glandular i una túnica adventícia. Els estudis estructurals i ultraestructurals del conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals en mamífers són pràcticament inexistents.

La túnica mucosa està formada per un epitelí i una làmina pròpia subjacent. L'epitelí està format per tres o quatre capes cel·lulars i presenta unes característiques molt similars a les descrites a l'epitelí de la uretra pelviana. Així doncs, en porcs la túnica mucosa està constituïda per un epitelí de transició, per bé que en humans l'epitelí és columnar estratificat (Riva et al., 1990) i en rates és cúbic o columnar simple (Nielsen, 1976).

La superfície apical és rica en mucosubstàncies que, principalment, lubrifiquen i protegeixen l'epitelí enfront la invasió de microorganismes patògens (Tsukise i Yamada, 1981; Lagow et al., 1999), però que segons Testa-Riva et al. (1994) també podrien aportar algun component a la secreció de les glàndules bulbouretrals. Al conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals d'humans s'ha determinat que aquestes mucosubstàncies són alliberades per exocitosi (Riva et al., 1990).

La làmina pròpia del conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals és rica en fibres elàstiques, que es disposen longitudinalment i permeten al conducte recuperar la seva forma i mida després d'una distensió fisiològica normal (Lesson et al., 1989; Junqueira i Carneiro, 2000), com per exemple, l'ejaculació.

Subjacent a la túnica mucosa es troba una túnica glandular constituïda per túbuls secretors i conductes excretors amb unes característiques epitelials que varien al llarg del conducte. Així doncs, al terç proximal o regió I els túbuls secretors i els conductes excretors estan limitats per un epitelí idèntic al de les glàndules bulbouretrals, al terç distal o regió III l'epitelí mostra les característiques de la pròstata disseminada, i a la regió intermèdia o regió II és un epitelí de transició entre els dos tipus glandulars.

El producte de secreció sintetitzat a la túnica glandular és alliberat al lumen del conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals, el qual desemboca a la uretra pelviana. Així doncs, és probable que els productes de secreció sintetitzats a la túnica glandular del conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals del mascle porcí també

contribueixin a l'ejaculat.

En humans (Riva et al., 1990; Testa-Riva et al., 1994) i rates (Nielsen, 1976) no s'ha observat la presència d'una túnica glandular al conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals, sinó que en aquestes espècies mostra les característiques típiques d'una via excretora. Es desconeix la presència d'una túnica glandular al conducte excretor bulbouretral d'altres mamífers.

La túnica adventícia envolta externament el conducte excretor principal i conté fibroblasts, fibres musculars llises, mastòcits, adipòcits, abundants fibres col·làgenes i fibres elàstiques. Les fibres musculars llises estan envoltades per una xarxa de fibres reticulars amb funció de suport, que s'adapta a la contracció i relaxació del conducte gràcies a la seva resistència a la tracció (Paniagua et al., 2002). Les fibres de col·lagen, juntament amb les fibres elàstiques, és probable que participin en la distensió del conducte (Nakano, 1994).

La innervació que rep el conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals porcines procedeix del plexe pelvià i és rica en fibres nervioses adrenèrgiques disposades de forma circular (Kaleczyc et al., 1993).

Capítol 2:

ESTUDI HISTOQUÍMIC DE LECTINES DE LES GLÀNDULES SEXUALS ACCESSÒRIES

RESULTATS

L'afinitat per les lectines de les glàndules vesiculars, el cos de la pròstata, la pròstata disseminada, les glàndules bulbouretrals i el conducte excretor de les glàndules bulbouretrals es detalla a les Taules 19 a 23.

Per a cada lectina les seccions control han estat incubades prèviament amb el sucre inhibidor corresponent i, també, substituint la solució de treball de les lectines per TBS, a fi de comprovar que no mostren cap afinitat.

Per a cada glàndula sexual accessòria s'ha descrit la reactivitat del parènquima i de l'estroma glandular i de la secreció luminal. Les cèl·lules basals, que formen part de l'epiteli secretor de les glàndules vesiculars, el cos de la pròstata i la pròstata disseminada, no s'han inclòs en l'estudi ja que el seu escàs citoplasma i la seva baixa activitat metabòlica dificulten la valoració acurada de la seva afinitat per les diferents lectines.

1. LES GLÀNDULES VESICULARS

A la Taula 19 s'observen les reactivitats obtingudes al citoplasma de les cèl·lules columnars principals i de les cèl·lules columnars denses de l'epiteli secretor, a la secreció luminal, a l'estroma i a la túnica muscular de les glàndules vesiculars. A les cèl·lules principals i denses s'ha distingit la regió golgiana i la superfície apical en aquells marcatges en què s'han tenyit diferencialment de la resta del citoplasma.

Afinitat per l'LTA, l'UEA-I i l'AAA

Les cèl·lules columnars principals i les cèl·lules columnars denses presenten, en general, una afinitat moderada per les lectines LTA i UEA-I (Làm. I – Figs. A i B), específiques ambdues per l'a-L-fucosa, tot i que algunes cèl·lules columnars principals poden reaccionar dèbilment amb l'UEA-I (Làm. I – Fig. B).

Amb la lectina AAA, que reacciona específicament amb l'a(1→6)fucosa, la reactivitat del citoplasma de les cèl·lules columnars principals varia de moderada a forta (Làm. I – Fig. C₁), mentre que la reactivitat de les cèl·lules columnars denses és moderada. Algunes

cèl·lules principals i denses mostren una positivitat forta a la regió golgiana (Làm. I – Fig. C₂). L'afinitat de la secreció luminal per aquestes lectines és variable, de manera que reacciona moderadament amb l'LTA, dèbilment amb l'UEA-I i intensament amb l'AAA. L'estroma de la glàndula es tenyeix de forma moderada amb les tres lectines, per bé que la túnica muscular té una afinitat moderada per l'LTA i l'UEA-I i negativa per l'AAA. Després del tractament amb endonucleasa la reacció amb l'AAA a les cèl·lules secretores només persisteix a la regió golgiana (Làm. I – Fig. C₃). La secreció luminal disminueix en un grau la seva positivitat i l'estroma passa a tenyir-se de forma dèbil o negativa.

Afinitat per la GNA i la Con A

La GNA, específica per l'a-D-mannosa, tenyeix moderadament el citoplasma de les cèl·lules columnars principals i intensament el citoplasma de les cèl·lules columnars denses (Làm. II – Fig. A₁).

La Con A, que reacciona amb l'a-D-mannosa i també amb l'a-D-glucosa, mostra una afinitat dèbil o moderada pel citoplasma de les cèl·lules principals (Làm. II – Fig. C), i moderada pel citoplasma de les cèl·lules denses. La tinció de la secreció luminal per aquestes lectines és moderada.

L'estroma de la glàndula reacciona dèbilment o moderada amb la GNA, i dèbilment o negativa amb la Con A; la túnica muscular que envolta els túbuls secretores no mostra afinitat per cap d'aquestes lectines.

La reactivitat de la GNA disminueix després del tractament de β -eliminació. Així, el citoplasma de les cèl·lules secretores passa a marcar-se dèbilment o negativa (Làm. II – Fig. A₂), la secreció luminal té una afinitat dèbil, i l'estroma i la túnica muscular no reaccionen amb la lectina.

Afinitat per l'HPA, la DBA i l'SBA

El citoplasma de les cèl·lules columnars principals i denses té una afinitat dèbil o moderada per la lectina HPA, específica per l'a-D-N-acetilgalactosamina, mentre que la superfície apical es tenyeix intensament (Làm. II – Fig. B₁).

La DBA, tot i que també és específica pels residus d'a-D-N-acetilgalactosamina, tenyeix amb una intensitat variable els diferents tipus de cèl·lules secretores. Així, el citoplasma de la majoria de cèl·lules principals mostra una afinitat dèbil o negativa, essent escasses les cèl·lules amb una afinitat moderada (Làm. III – Fig. A). El citoplasma de les cèl·lules

denses es tenyeix en general de forma negativa, tot i que algunes cèl·lules poden reaccionar dèbilment.

Amb la lectina SBA, específica pels residus d' α - i β -D-N-acetilgalactosamina, la positivitat de les cèl·lules principals és de moderada a forta (Làm. III – Fig. B), mentre que la de les cèl·lules denses és forta. El marcatge a la regió golgiana i a la superfície apical és intens (Làm. III – Fig. B). L'afinitat de la secreció luminal és moderada amb l'HPA i l'SBA i negativa amb la DBA.

L'estroma es tenyeix de forma dèbil amb l'HPA i l'SBA, i negativa amb la DBA. La túnica muscular té una afinitat negativa envers aquestes lectines, cosa que indica l'absència de residus d' α - i β -D-N-acetilgalactosamina.

Després del tractament de β -eliminació la reactivitat de l'HPA disminueix. Així, el citoplasma de les cèl·lules secretores presenta una escassa afinitat i la reactivitat de la superfície apical disminueix en un grau (Làm. II – Fig. B₂). La secreció luminal passa a tenyir-se dèbilment o negativa mentre que l'estroma no reacciona.

Afinitat per la PNA i l'RCA-I

La lectina PNA, que s'uneix als residus d' α -D-galactosa i de β -D-galactosa- β (1 \rightarrow 3)-D-N-acetilgalactosamina terminals, tenyeix amb una intensitat de moderada a forta el citoplasma de les cèl·lules columnars principals i denses, i amb una intensitat forta la regió golgiana (Làm. III – Fig. C). La superfície apical de l'epiteli secretor reacciona intensament amb la PNA (Làm. III – Fig. C) i la secreció luminal presenta una afinitat moderada.

El marcatge de l'estroma glandular és dèbil i el marcatge de la túnica muscular és negatiu. El citoplasma de les cèl·lules secretores mostra una afinitat dèbil i en alguns casos negativa per la lectina RCA-I, la qual s'uneix a la galactosa- β (1 \rightarrow 4)-N-acetilglucosamina, mentre que la superfície apical de les cèl·lules té una afinitat moderada i la secreció luminal una reacció dèbil (Làm. III – Fig. D).

L'estroma glandular i la túnica muscular es tenyeixen negativament amb l'RCA-I, fet que indica l'absència de residus de galactosa- β (1 \rightarrow 4)-N-acetilglucosamina.

Afinitat per la WGA

L'epiteli secretor de les glàndules vesiculars presenta una afinitat moderada per la lectina WGA, la qual s'uneix als residus de galactosa- β (1 \rightarrow 4)-N-acetilglucosamina, D-N-

acetilglucosamina i àcid neuramínic (Làm. III – Fig. E); a les cèl·lules secretores destaca la regió golgiana que reacciona intensament (Làm. III – Fig. E). L'escassa positivitat amb l'RCA-I al citoplasma de les cèl·lules epitelials indica que la WGA detecta principalment residus de D-N-acetilglucosamina i/o d'àcid neuramínic, i no residus de galactosa- $\beta(1\rightarrow4)$ -N-acetilglucosamina.

L'afinitat de la superfície apical de l'epiteli secretor envers la WGA és moderada o forta i l'afinitat de la secreció luminal és moderada (Làm. III – Fig. E).

L'estroma es tenyeix amb una intensitat abundant, mentre que l'afinitat de la túnica muscular és negativa.

Afinitat per l'LFA, l'SNA i l'MAA

La lectina LFA, específica per l'àcid neuramínic, tenyeix de forma moderada el citoplasma i la superfície apical de les cèl·lules columnars principals (Làm. IV – Fig. A), la secreció luminal i l'estroma; les cèl·lules columnars denses es tenyeixen de forma negativa o dèbil i la túnica muscular no reacciona.

La lectina SNA, amb afinitat pels residus d'àcid neuramínic-a-2,6-galactosa- $\beta(1\rightarrow4)$ -N-acetilglucosamina i àcid neuramínic-a-2,6-galactosa- $\beta(1\rightarrow4)$ -N-acetilgalactosamina, tenyeix de forma negativa l'epiteli secretor, per bé que algunes cèl·lules reaccionen dèbilment o moderada (Làm. IV – Fig. B); la tinció de la secreció luminal és dèbil i la tinció de l'estroma i de la túnica muscular és negativa.

L'epiteli secretor, la secreció luminal i l'estroma de les glàndules vesiculars es tenyeixen negativament amb la MAA, a causa de l'absència de residus d'àcid neuramínic-a-2,3-galactosa- $\beta(1\rightarrow4)$ -N-acetilglucosamina (Làm. IV – Fig. C). La túnica muscular presenta una afinitat dèbil per aquesta lectina (Làm. IV – Fig. C).

2. EL COS DE LA PRÒSTATA

A la Taula 20 es mostra el patró de reactivitat obtingut amb les diferents lectines al citoplasma de les cèl·lules columnars, principals i denses, i al citoplasma de les cèl·lules cúbiques que constitueixen l'epiteli secretor, a la secreció luminal i a l'estroma del cos de la pròstata.

A les cèl·lules columnars i cúbiques s'ha distingit la superfície apical en aquells marcatges en que s'ha tenyit diferencialment de la resta del citoplasma, per bé que no s'ha observat una tinció diferencial del citoplasma a la regió golgiana amb cap de les lectines emprades.

Afinitat per l'LTA, l'UEA-I i l'AAA

El citoplasma de les cèl·lules principals i cúbiques, en general, no reacciona amb la lectina LTA, malgrat que s'observen cèl·lules principals i cúbiques amb una afinitat dèbil i, fins i tot, cèl·lules principals amb una afinitat moderada (Làm. V – Fig. A). Les cèl·lules denses es tenyeixen negativament o dèbil, i la secreció luminal i l'estroma glandular dèbilment

La lectina UEA-I tenyeix amb una intensitat variable el citoplasma de les cèl·lules secretores. Així, les cèl·lules columnars mostren una afinitat que varia de negativa a forta a les cèl·lules principals (Làm. V – Fig. B) i de negativa a dèbil a les cèl·lules denses; les cèl·lules cúbiques tenen una afinitat, o bé negativa, o bé moderada. La tinció de la secreció luminal és moderada.

Amb la lectina AAA la reactivitat de l'epiteli secretor del cos de la pròstata varia de negativa a abundant, i la secreció luminal es tenyeix de forma dèbil o moderada (Làm. V – Figs. C₁ i C₂).

L'estroma glandular té una afinitat moderada envers les lectines AAA i UEA-I; tanmateix, a les regions estromàtiques riques en fibres musculars llises la tinció és dèbil.

La superfície apical de l'epiteli secretor no reacciona amb cap d'aquestes tres lectines, fet que indica l'absència de residus d'a-L-fucosa i d'a(1→6)fucosa.

La reactivitat de l'AAA disminueix després del tractament amb endonucleasa. Així, el citoplasma de la majoria de cèl·lules secretores presenta una afinitat negativa, i són poques les cèl·lules amb una reacció dèbil o moderada. La secreció luminal disminueix en

un grau la seva positivitat, mentre que l'estroma glandular no reacciona (Làm. V – Fig. C₃).

Afinitat per la GNA i la Con A

Amb la lectina GNA la tinció del citoplasma de les cèl·lules secretores del cos de la pròstata no és uniforme, de manera que es pot distingir una regió apical i una regió basal. A les cèl·lules principals i cúbiques l'afinitat del citoplasma apical és negativa, escassa o abundant, mentre que el citoplasma basal es tenyeix sempre moderadament (Làm. VI – Fig. A₁); a les cèl·lules denses la tinció del citoplasma apical és negativa o dèbil i la del citoplasma basal és dèbil. La superfície apical de l'epiteli secretor no reacciona, per bé que la secreció luminal ho fa de forma negativa o dèbil.

L'estroma glandular té una afinitat dèbil o moderada per la lectina, excepte en aquelles regions riques en fibres musculars llises en les que no es tenyeix.

La Con A mostra una reacció negativa o dèbil al citoplasma de les cèl·lules secretores i a la secreció luminal; a la superfície apical de l'epiteli i a l'estroma glandular la tinció és negativa (Làm. VI – Fig. C).

Després del tractament de β -eliminació la reacció de la GNA a les cèl·lules secretores només persisteix al citoplasma basal amb una afinitat dèbil (Làm. VI – Fig. A₂). La secreció luminal i l'estroma passen a marcar-se negativament.

Afinitat per l'HPA, la DBA i l'SBA

Les lectines HPA, DBA i SBA tenyeixen amb una intensitat variable el citoplasma de les cèl·lules secretores.

Les cèl·lules principals mostren, en general, una reacció moderada amb la lectina HPA, per bé que algunes cèl·lules poden presentar una afinitat dèbil o negativa (Làm. VI – Fig. B₁); amb la DBA les cèl·lules principals es tenyeixen de forma dèbil o moderada, tot i que algunes cèl·lules poden reaccionar negativament (Làm. VII – Fig. A); i amb l'SBA la reactivitat de les cèl·lules principals varia de negativa a moderada (Làm. VII – Fig. B). En canvi, la positivitat de les cèl·lules denses varia de negativa a moderada amb l'HPA, és negativa o moderada amb la DBA i negativa o dèbil amb l'SBA. El citoplasma de les cèl·lules cúbiques presenta una afinitat dèbil o moderada amb l'HPA, negativa o moderada amb la DBA i de negativa a moderada amb l'SBA.

La superfície apical de l'epiteli no reacciona amb aquestes lectines, tot i que algunes cèl·lules secretores mostren una tinció forta amb l'HPA (Làm. VI – Fig. B₁; Làm. VII – Figs. A i B). L'afinitat de la secreció luminal és moderada amb les tres lectines (Làm. VI – Fig. B₁; Làm. VII – Fig. A).

L'estroma glandular es tenyeix moderadament amb l'HPA i l'SBA, malgrat que en les regions riques en fibres musculars llises no es tenyeix; l'afinitat de l'estroma per la DBA és negativa (Làm. VII – Fig. A).

Després del tractament de β -eliminació la reactivitat de l'HPA disminueix, de manera que el citoplasma de les cèl·lules columnars té una afinitat negativa o dèbil, i el citoplasma de les cèl·lules cúbiques no reacciona. La superfície apical de l'epiteli i la secreció luminal no es tenyeixen, i l'estroma pot presentar una afinitat negativa o dèbil (Làm. VI – Fig. B₃).

Després del tractament amb endonucleasa s'observen poques diferències en el patró de reactivitat del citoplasma de les cèl·lules secretores envers l'HPA. Tanmateix, s'aprecia una reducció de la intensitat de tinció a la superfície apical de l'epiteli, la secreció luminal i l'estroma. Així, la superfície apical mostra una afinitat negativa o moderada, la secreció luminal disminueix en un grau la seva positivitat i l'estroma passa a tenyir-se dèbilment o negativa (Làm. VI – Fig. B₂).

Afinitat per la PNA i l'RCA-I

Les cèl·lules columnars principals presenten, en general, una afinitat negativa per la PNA i l'RCA-I, tot i que algunes cèl·lules poden reaccionar de forma dèbil o moderada amb aquestes lectines (Làm. VII – Figs. C i D).

Amb la PNA les cèl·lules columnars denses, les cèl·lules cúbiques i la secreció luminal no es tenyeixen, mentre que la superfície apical de l'epiteli mostra una afinitat negativa, moderada o forta (Làm. VII – Fig. C). Les cèl·lules columnars denses i les cèl·lules cúbiques reaccionen negativament o dèbil amb l'RCA-I, i la secreció luminal té una afinitat dèbil. Algunes cèl·lules columnars i cúbiques mostren una positivitat forta a la superfície apical.

L'estroma glandular es tenyeix de forma moderada amb la PNA, excepte en aquelles regions riques en fibres musculars llises on no reacciona, i no té afinitat per l'RCA-I a causa de l'absència de residus de galactosa- $\beta(1\rightarrow4)$ -*N*-acetilglucosamina.

Afinitat per la WGA

Les cèl·lules columnars mostren una afinitat moderada i en alguns casos dèbil o negativa per la WGA (Làm. VII – Fig. E₁), mentre que les cèl·lules cúbiques es tenyeixen dèbilment. La secreció luminal reacciona de forma moderada.

La WGA tenyeix amb una intensitat moderada l'estroma glandular, tot i que es pot observar una reacció negativa a les regions estromàtiques riques en fibres musculars llises.

Després del tractament amb endonucleasa la positivitat de la WGA disminueix. Així, el citoplasma de les cèl·lules columnars presenta una afinitat negativa o dèbil, i són poques les cèl·lules d'afinitat moderada (Làm. VII – Fig. E₂); les cèl·lules cúbiques i la secreció luminal es tenyeixen de forma negativa o dèbil. La superfície apical de l'epiteli secretor i l'estroma no reaccionen.

Afinitat per l'LFA, l'SNA i l'MAA

Amb la lectina LFA la reactivitat del citoplasma de les cèl·lules columnars principals i les cèl·lules cúbiques varia de negativa a moderada, mentre que la superfície apical no es tenyeix i la secreció luminal ho fa de forma moderada (Làm. VIII – Fig. A). Les cèl·lules denses reaccionen moderadament.

L'epiteli secretor, en general, no reacciona amb les lectines SNA i MAA; tanmateix, algunes cèl·lules principals reaccionen de forma dèbil o moderada, i algunes cèl·lules cúbiques reaccionen dèbilment amb l'SNA (Làm. VIII – Figs. B i C).

La superfície apical i la secreció luminal no es tenyeixen, fet que indica l'absència de residus d'àcid neuramínic- α -2,6-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-*N*-acetilglucosamina, àcid neuramínic- α -2,6-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-*N*-acetilgalactosamina i àcid neuramínic- α -2,3-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-*N*-acetilglucosamina.

L'afinitat de l'LFA i l'AAA a l'estroma glandular depèn del seu contingut en fibres musculars llises. Així, l'estroma es tenyeix dèbilment o moderada en aquelles regions amb poques fibres musculars, per bé que a les regions riques en fibres musculars l'estroma no es tenyeix. Amb l'MAA l'estroma de la glàndula no reacciona.

3. LA PRÒSTATA DISSEMINADA

A la Taula 21 s'exposen les reactivitats obtingudes a la mucosa uretral, l'estrat cavernós, la pròstata disseminada i la túnica muscular que constitueixen la regió caudal de la uretra pelviana.

A la pròstata disseminada es detalla l'afinitat per les lectines del citoplasma de les cèl·lules columnars principals i denses dels túbuls secretors i del citoplasma de les cèl·lules columnars dels conductes excretors, la secreció luminal i l'estroma. A les cèl·lules columnars dels túbuls secretors i dels conductes excretors, així com també a les cèl·lules epitelials de la mucosa uretral, s'ha distingit la superfície apical en aquells marcatges en que s'ha tenyit diferencialment de la resta del citoplasma; la regió golgiana del citoplasma dels diferents tipus cel·lulars no s'ha diferenciat amb cap de les lectines utilitzades. Les cèl·lules mucoses que formen part de l'epiteli secretor de la pròstata disseminada no han estat identificades mitjançant el marcatge amb lectines.

Afinitat per l'LTA, l'UEA-I i l'AAA

A la mucosa uretral, la làmina pròpia es tenyeix amb una intensitat moderada amb les lectines LTA i UEA-I, mentre que l'afinitat de les cèl·lules de l'epiteli és dèbil. L'estrat cavernós reacciona de forma moderada. La lectina AAA no tenyeix la mucosa uretral i té una afinitat dèbil per l'estrat cavernós.

A la pròstata disseminada, les cèl·lules secretores no mostren reactivitat amb l'LTA, tot i que algunes cèl·lules columnars principals dels túbuls secretors i algunes cèl·lules columnars dels conductes excretors poden tenyir-se dèbilment (Làm. IX – Fig. A). Amb la lectina UEA-I, les cèl·lules columnars principals dels túbuls secretors presenten una afinitat dèbil i les cèl·lules denses dèbil o negativa; als conductes excretors les cèl·lules columnars tenen una escassa positivitat (Làm. IX – Fig. C). La superfície apical de l'epiteli no reacciona amb aquestes dues lectines, mentre que la tinció de la secreció luminal és dèbil. L'estroma glandular té una afinitat moderada (Làm. IX – Fig. C).

La lectina AAA, en general, no tenyeix el citoplasma de les cèl·lules columnars dels túbuls secretors, per bé que en alguns casos s'observen cèl·lules principals i denses amb una reactivitat dèbil i, també, cèl·lules principals amb una reactivitat moderada; a les cèl·lules columnars dels conductes excretors la intensitat de la tinció és escassa o abundant (Làm. IX – Fig. B). La superfície apical de les cèl·lules dels túbuls secretors no

reacciona amb l'AAA mentre que als conductes excretors algunes cèl·lules mostren una reacció moderada o intensa (Làm. IX – Fig. B). L'afinitat per la secreció luminal és moderada i l'afinitat per l'estroma és dèbil o abundant.

La túnica muscular de la uretra reacciona dèbilment amb l'LTA i l'UEA-I i negativament amb l'AAA; aquests resultats indiquen que, malgrat la presència de residus d'a-L-fucosa, els residus d'a(1→6)fucosa són absents.

Afinitat per la GNA i la Con A

La lectina GNA té una afinitat moderada per l'epiteli uretral i reacciona de forma dèbil o moderada a la làmina pròpia de la uretra i a l'estrat cavernós.

Amb la GNA la tinció del citoplasma de les cèl·lules columnars dels túbuls secretors i dels conductes excretors de la pròstata disseminada no és uniforme, de manera que es distingeix una regió apical i una regió basal. Així, el citoplasma apical de les cèl·lules principals dels túbuls secretors i de les cèl·lules columnars dels conductes excretors té una afinitat moderada per la lectina, mentre que l'afinitat del citoplasma basal és forta (Làm. IX – Fig. D₁); les cèl·lules denses dels túbuls secretors no mostren positivitat al citoplasma apical i presenten una afinitat dèbil al citoplasma basal. La secreció luminal reacciona moderadament i l'estroma glandular no es tenyeix.

La lectina GNA té una afinitat que varia de negativa a dèbil per la túnica muscular.

La mucosa uretral i l'estrat cavernós no reaccionen amb la Con A.

A la pròstata disseminada les cèl·lules principals i denses dels túbuls secretors mostren una afinitat dèbil i negativa, respectivament, envers la Con A; als conductes excretors la reactivitat de les cèl·lules columnars és dèbil. La superfície apical de l'epiteli normalment no reacciona o, de vegades, ho fa forma moderada als conductes excretors. La secreció luminal es tenyeix dèbilment, i l'estroma glandular i la túnica muscular que recobreix la uretra no es tenyeixen.

Després del tractament amb endonucleasa les diferents túniques que constitueixen la regió caudal de la uretra pelviana es marquen de forma negativa amb la GNA, fet que indica que els residus d'a-D-mannosa formen part d'*N*-glicoproteïnes (Làm. IX – Fig. D₂).

Afinitat per l'HPA, la DBA i l'SBA

A la mucosa uretral l'epiteli mostra una reacció intensa amb la lectina HPA i, de vegades, forta a la superfície apical. A la làmina pròpia la reacció és dèbil mentre que a l'estrat cavernós és abundant.

Als túbuls secretors la lectina HPA no tenyeix les cèl·lules principals, però sí les cèl·lules denses amb una intensitat dèbil o moderada, per bé algunes cèl·lules principals també poden marcar-se dèbilment o moderada; la reactivitat de les cèl·lules dels conductes excretors varia de negativa a intensa (Làm. X – Fig. A). A la superfície apical de l'epiteli secretor la tinció és forta i en alguns casos negativa (Làm. X – Fig. A). L'HPA reacciona de forma moderada amb la secreció luminal i dèbilment o moderada amb l'estroma glandular.

La túnica muscular uretral mostra una afinitat dèbil per la lectina HPA.

Amb les lectines DBA i SBA el citoplasma de les cèl·lules de l'epiteli uretral es tenyeix moderadament, i la làmina pròpia negativament (Làm. XI – A); les cèl·lules epitelials de la mucosa presenten una reacció forta a la superfície apical. L'estrat cavernós no té afinitat per la DBA, però mostra una positivitat dèbil o moderada per l'SBA.

A la pròstata disseminada el citoplasma de les cèl·lules secretores reacciona de forma variable amb la DBA, de manera que la majoria de cèl·lules principals dels túbuls secretors i de cèl·lules columnars dels conductes excretors presenten una afinitat negativa, dèbil o moderada, tot i que algunes presenten una afinitat forta (Làm. X – Fig. B₁); les cèl·lules denses dels túbuls secretors es tenyeixen negativament o moderada. La superfície apical de l'epiteli reacciona de forma intensa, per bé que en algunes cèl·lules no reacciona (Làm. XI – Fig. B₁). La secreció luminal té una afinitat moderada.

Amb l'SBA el citoplasma de la majoria de cèl·lules columnars dels túbuls secretors i dels conductes excretors mostra una tinció negativa o dèbil, i són poques les cèl·lules que presenten una reacció moderada (Làm. XI – Fig. B). L'afinitat de la superfície apical de l'epiteli varia de negativa a intensa (Làm. XI – Fig. B), i la secreció luminal es tenyeix dèbilment o moderada.

L'estroma glandular de la pròstata disseminada reacciona de forma negativa o dèbil amb aquestes dues lectines, mentre que la túnica muscular ho fa de forma negativa amb l'SBA i negativament o dèbil amb la DBA.

La positivitat de la DBA per les diverses túniques que constitueixen la regió caudal de la uretra pelviana desapareix després del tractament de β -eliminació, fet que indica que els residus d'*a*-D-*N*-acetilgalactosamina estan units a *O*-glicoproteïnes (Làm. X – Fig. B₂).

Afinitat per la PNA i l'RCA-I

La lectina PNA té una afinitat moderada per la mucosa i l'estrat cavernós de la uretra pelviana.

En general, a la pròstata disseminada el citoplasma i la superfície apical de les cèl·lules columnars dels túbuls secretors i dels conductes excretors no reaccionen amb la lectina. Tanmateix, el citoplasma d'algunes cèl·lules dels conductes excretors presenta una afinitat moderada i, en alguns casos, la superfície apical de l'epiteli secretor reacciona de forma intensa (Làm. XI – Fig. C). La PNA té una afinitat dèbil o moderada per la secreció luminal i moderada per l'estroma glandular (Làm. XI – Fig. C).

La mucosa uretral i l'estrat cavernós no es tenyeixen amb l'RCA-I, fet que indica l'absència de residus de galactosa- $\beta(1\rightarrow4)$ -*N*-acetilglucosamina.

L'RCA-I té una afinitat negativa pel citoplasma de les cèl·lules columnars dels túbuls secretors i dels conductes secretors (Làm. XI – Fig. D), mentre que a la superfície apical d'algunes cèl·lules columnars i a la secreció luminal l'afinitat és moderada. La tinció de l'estroma glandular és negativa o dèbil.

La túnica muscular de la uretra no reacciona amb les lectines PNA i RCA-I a causa de l'absència de residus d'*a*-D-galactosa, β -D-galactosa- $\beta(1\rightarrow3)$ -D-*N*-acetilgalactosamina i galactosa- $\beta(1\rightarrow4)$ -*N*-acetilglucosamina.

Afinitat per la WGA

La WGA tenyeix intensament la superfície apical de les cèl·lules de l'epiteli uretral i dèbilment el citoplasma. La làmina pròpia i l'estrat cavernós presenten una afinitat dèbil o moderada (Làm. XII – Fig. A₂).

A la pròstata disseminada, la reactivitat del citoplasma de les cèl·lules columnars principals dels túbuls secretors i de les cèl·lules columnars dels conductes excretors varia de negativa a moderada, mentre que la superfície apical es tenyeix de forma intensa (Làm. XII – Fig. A₁). El citoplasma de les cèl·lules denses dels túbuls secretors, així com també la secreció luminal i l'estroma glandular, reaccionen de forma moderada.

La túnica muscular estriada de la uretra no té afinitat per la WGA, fet que indica l'absència de residus de galactosa- $\beta(1\rightarrow4)$ -*N*-acetilglucosamina, *D-N*-acetilglucosamina i àcid neuramínic.

Afinitat per l'LFA, l'SNA i l'MAA

A l'epiteli uretral el citoplasma cel·lular es tenyeix amb una intensitat dèbil o negativa amb l'LFA, per bé que la superfície apical mostra una positivitat forta. La reactivitat de la làmina pròpia i de l'estrat cavernós és moderada.

En general, als túbuls secretors les cèl·lules principals tenen una afinitat dèbil o moderada i les cèl·lules denses negativa, i als conductes excretors les cèl·lules tenen una afinitat dèbil o moderada (Làm. XII – Fig. B); tanmateix, algunes cèl·lules dels túbuls secretors i dels conductes excretors mostren una reacció abundant a la superfície apical. La lectina LFA tenyeix amb una intensitat moderada la secreció luminal (Làm. XII – Fig. B) i amb una intensitat dèbil l'estroma glandular.

La lectina SNA no té afinitat per la mucosa uretral ni per l'estrat cavernós, fet que indica l'absència de residus d'àcid neuramínic-a-2,6-galactosa- $\beta(1\rightarrow4)$ -*N*-acetilglucosamina i àcid neuramínic-a-2,6-galactosa- $\beta(1\rightarrow4)$ -*N*-acetilgalactosamina.

A la pròstata disseminada l'epiteli que revesteix els túbuls secretors i els conductes excretors mostra, en general, una afinitat negativa per l'SNA (Làm. XII – Fig. C). Tanmateix, el citoplasma d'algunes cèl·lules columnars dels túbuls secretors i dels conductes excretors poden reaccionar moderadament; als conductes excretors la superfície apical d'algunes cèl·lules columnars mostra una positivitat moderada. L'SNA tenyeix amb una intensitat abundant la secreció luminal i té una afinitat que varia de negativa a moderada per l'estroma glandular.

La mucosa uretral i l'estrat cavernós no reaccionen amb la lectina MAA a causa de l'absència de residus d'àcid neuramínic-a-2,3-galactosa- $\beta(1\rightarrow4)$ -*N*-acetilglucosamina.

Les cèl·lules columnars dels túbuls secretors i dels conductes excretors no es tenyeixen amb l'MAA (Làm. XII – Fig. D), tot i que poden observar-se cèl·lules dels túbuls secretors amb una reacció dèbil al citoplasma, i cèl·lules dels túbuls secretors i dels conductes excretors amb una positivitat dèbil o moderada a la superfície apical (Làm. XII – Fig. D). La reactivitat de la secreció luminal varia de negativa a abundant, mentre que la reactivitat de l'estroma glandular és negativa.

La túnica muscular de la uretra no es tenyeix amb cap de les tres lectines, cosa que indica l'absència de residus d'àcid neuramínic entre els que s'inclouen l'àcid neuramínic- α -2,6-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-*N*-acetilglucosamina, àcid neuramínic- α -2,6-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-*N*-acetilgalactosamina i àcid neuramínic- α -2,3-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-*N*-acetilglucosamina.

4. LES GLÀNDULES BULBOURETRALS

Els resultats del marcatge amb lectines de les cèl·lules epitelials que revesteixen els túbuls secretors i els conductes excretors, de la secreció luminal i de l'estroma de les glàndules bulbouretrals s'expressen a la Taula 22. Les cèl·lules denses no s'han inclòs a l'estudi ja que la seva escassa presència a l'epiteli secretor impedeix una valoració precisa de la seva reactivitat amb les diferents lectines.

A les cèl·lules epitelials dels túbuls secretors i dels conductes excretors no s'ha observat la tinció diferencial del citoplasma a la regió golgiana ni a la superfície apical amb cap de les lectines utilitzades.

Afinitat per l'LTA, la UEA-I i l'AAA

El citoplasma de les cèl·lules epitelials dels túbuls secretors i dels conductes excretors, i la secreció luminal no reaccionen amb les lectines LTA, UEA-I i AAA, fet que indica l'absència de residus d' α -L-fucosa i d' α (1 \rightarrow 6)fucosa (Làm. XIII – Figs. A-C). L'estroma de la glàndula, en canvi, es tenyeix dèbilment amb aquestes tres lectines.

Afinitat per la GNA i la Con A

Les glàndules bulbouretrals porcines no es tenyeixen amb les lectines GNA i Con A; això indica que no contenen residus d' α -D-mannosa ni d' α -D-glucosa (Làm. XIII – Figs. D i E).

Afinitat per l'HPA, la DBA i l'SBA

La lectina HPA té una afinitat moderada pel citoplasma de les cèl·lules epitelials dels túbuls secretors i dels conductes excretors i per la secreció luminal (Làm. XIV – Fig. A₁). L'epiteli dels túbuls secretors es tenyeix negativament i, en alguns casos, dèbilment amb la DBA (Làm. XIV – Fig. B), mentre que el citoplasma de les cèl·lules dels conductes

excretors reacciona de forma negativa. La secreció luminal dels túbuls secretors i dels conductes excretors mostra una tinció negativa.

La lectina SBA tenyeix amb una intensitat variable el citoplasma de les cèl·lules epitelials dels túbuls secretors; així, la majoria manifesta una afinitat dèbil o moderada, i són escasses les cèl·lules amb una afinitat forta (Làm. XIV – Fig. C). El citoplasma de les cèl·lules epitelials dels conductes excretors reacciona moderadament mentre que la secreció luminal ho fa de forma dèbil o, en ocasions, moderada (Làm. XIV – Fig. C).

L'estroma de la glàndula no es tenyeix amb cap de les tres lectines, cosa que indica l'absència de residus d'a- i β -D-N-acetilgalactosamina (Làm. XIV – Figs. A₁ i B).

Després de la reacció de β -eliminació l'epiteli i la secreció luminal, així com també l'estroma, disminueixen en un grau la seva afinitat envers l'HPA (Làm. XIV – Fig. A₂).

Afinitat per la PNA i l'RCA-I

El citoplasma de les cèl·lules epitelials dels túbuls secretors i la secreció luminal tenen una afinitat dèbil o moderada per la lectina PNA (Làm. XIV – Fig. D₁); l'afinitat del citoplasma de les cèl·lules epitelials dels conductes excretors és dèbil i l'afinitat de l'estroma negativa (Làm. XIV – Fig. D₁).

Les cèl·lules epitelials, la secreció luminal i l'estroma glandular no es tenyeixen amb l'RCA-I a causa de l'absència de residus de galactosa- β (1 \rightarrow 4)-N-acetilglucosamina (Làm. XV – Fig. B).

El tractament amb endonucleasa no modifica la reactivitat de les glàndules bulbouretrals envers la PNA (Làm. XIV – Fig. D₂).

Afinitat per la WGA

El citoplasma de les cèl·lules epitelials dels túbuls secretors i dels conductes excretors i la secreció luminal mostren una afinitat moderada per la WGA, mentre que l'estroma de la glàndula no reacciona (Làm. XV – Fig. A₁).

L'afinitat de la WGA després dels tractaments de β -eliminació i d'endonucleasa, disminueix en un grau en tots els teixits que integren les glàndules bulbouretrals (Làm. XV – Figs. A₂ i A₃).

Afinitat per l'LFA, l'SNA i la MAA

Les cèl·lules epitelials dels túbuls secretors i dels conductes excretors, l'estroma i la secreció luminal es tenyeixen negativament amb l'MAA i l'SNA, fet que indica l'absència de residus d'àcid neuramínic- α -2,3-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-*N*-acetilglucosamina, àcid neuramínic- α -2,6-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-*N*-acetilglucosamina i àcid neuramínic- α -2,6-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-*N*-acetilgalactosamina (Làm. XV – Figs. D i E).

L'LFA, en canvi, té una afinitat dèbil o moderada pel citoplasma de les cèl·lules epitelials dels túbuls secretors (Làm. XV – Fig. C), dèbil o negativa pel citoplasma de les cèl·lules epitelials dels conductes excretors, i moderada per la secreció luminal. L'estroma glandular no reacciona (Làm. XV – Fig. C).

5. EL CONDUCTE EXCRETOR PRINCIPAL DE LES GLÀNDULES BULBOURETRALS

A la Taula 23 es mostra el patró de reactivitat de les diferents lectines a la túnica mucosa, la túnica glandular, la túnica adventícia i la secreció del lumen del conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals.

La túnica glandular està constituïda per túbuls secretors i conductes excretors limitats per un epiteli de característiques estructurals variables a les regions I, II i III del conducte excretor, tal i com s'ha descrit al Capítol 1. Així doncs, s'ha detallat l'afinitat de les lectines en aquelles cèl·lules epitelials dels túbuls secretors i dels conductes excretors de característiques similars a les cèl·lules epitelials de les glàndules bulbouretrals (epiteli de tipus A) i de la pròstata disseminada (epiteli de tipus B), així com també l'afinitat de la secreció del lumen del conducte excretor principal a les tres regions. A les cèl·lules de l'epiteli de tipus B, igualment com a les cèl·lules epitelials de la mucosa, s'ha distingit la superfície apical en aquells marcatges en què s'ha tenyit diferencialment de la resta del citoplasma; no s'ha observat una tinció diferencial del citoplasma a la regió golgiana amb cap de les lectines emprades. També es descriuen els resultats obtinguts de la histoquímica de lectines a la secreció luminal dels diferents túbuls secretors i conductes excretors i a l'estroma.

No s'han observat diferències en el patró de reactivitat entre la túnica mucosa, l'estroma de la túnica glandular i la túnica adventícia al llarg del conducte excretor principal.

Afinitat per l'LTA, l'UEA-I i l'AAA

A la túnica mucosa, l'epiteli es tenyeix amb una intensitat dèbil o moderada amb la lectina LTA, negativa o dèbil amb la lectina UEA-I (Làm. XVI – Fig. B), i negativa, dèbil o moderada amb la lectina AAA (Làm. XVI – Fig. C); la superfície apical d'algunes cèl·lules epitelials mostra una afinitat moderada per l'UEA-I (Làm. XVI – Fig. B) i l'AAA. La làmina pròpia reacciona moderadament amb l'LTA i l'UEA-I, per bé que ho fa de forma dèbil amb l'AAA.

A la túnica glandular, l'epiteli de tipus A i la secreció luminal dels túbuls secretors i dels conductes excretors limitats per aquest epiteli no es tenyeixen amb cap d'aquestes tres lectines (Làm. XVI – Figs. A i C), fet que indica l'absència de residus d'a-L-fucosa i a(1→6)fucosa. L'epiteli de tipus B dels túbuls secretors té una reacció dèbil amb l'LTA, negativa amb l'UEA-I (Làm. XVI – Fig. B) i de negativa a moderada amb l'AAA. Als conductes excretors aquest epiteli no es tenyeix amb l'UEA-I (Làm. XVI – Fig. B), però mostra una intensitat negativa o dèbil per les lectines LTA i AAA; la superfície apical d'algunes cèl·lules dels conductes excretors reacciona moderadament amb l'AAA. La secreció luminal dels túbuls secretors i dels conductes excretors revestits per un epiteli de tipus B té una afinitat dèbil o moderada per l'LTA, negativa o dèbil per l'UEA-I, i moderada per l'AAA. D'altra banda, la secreció luminal dels túbuls secretors i dels conductes excretors limitats per un epiteli de tipus mixt es tenyeix negativament amb l'LTA, i dèbilment o negativa amb l'UEA-I i l'AAA. La reactivitat de l'estroma glandular és moderada envers l'LTA i l'UEA-I, i negativa o dèbil envers l'AAA.

La túnica adventícia del conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals té una afinitat diferent per les tres lectines; així, es tenyeix amb una intensitat dèbil o moderada amb l'LTA, dèbil amb l'UEA-I i negativa o escassa amb l'AAA.

En cap de les tres regions del conducte excretor principal la lectina LTA reacciona amb la secreció luminal, mentre que la lectina UEA-I reacciona de forma negativa o moderada a la regió II, i negativa a les regions I i III; la lectina AAA no té afinitat per la secreció luminal a les regions I i II, per bé que a la regió III té una afinitat negativa o moderada.

Afinitat per la GNA i la Con A

L'epiteli de la mucosa reacciona dèbilment o moderada amb la lectina GNA (Làm. XVI – Fig. D), mentre que es tenyeix amb una intensitat escassa o negativa amb la Con A (Làm. XVI – Fig. E). La làmina pròpia subjacent reacciona de forma dèbil amb aquestes lectines.

L'epiteli de tipus A i la secreció luminal d'aquests túbuls secretors i conductes excretors no tenen afinitat per la GNA i la Con A, a causa de l'absència de residus d'a-D-mannosa i a-D-glucosa (Làm. XVI – Fig. E). Amb la lectina GNA la tinció del citoplasma de les cèl·lules que constitueixen l'epiteli de tipus B no és uniforme, de manera que es distingeix una regió apical i una regió basal. La reactivitat del citoplasma apical varia de dèbil a moderada en els túbuls secretors (Làm. XVI – Fig. D) i és moderada en els conductes excretors, mentre que el citoplasma basal es tenyeix sempre intensament. Amb la Con A l'epiteli de tipus B dels túbuls secretors mostra, en general, una afinitat dèbil, per bé que algunes cèl·lules presenten una afinitat moderada; als conductes excretors la positivitat és escassa. La tinció de la secreció luminal dels túbuls secretors i dels conductes excretors limitats per un epiteli de tipus B és negativa o dèbil amb la GNA i dèbil amb la Con A. La secreció luminal dels túbuls secretors i dels conductes excretors revestits per un epiteli de tipus mixt no es tenyeix. El marcatge de l'estroma glandular és dèbil o moderat amb la GNA i negatiu amb la Con A.

La túnica adventícia té una afinitat dèbil envers la GNA i negativa envers la Con A.

La secreció luminal del conducte excretor principal no es tenyeix en cap de les tres regions amb la GNA; amb la Con A l'afinitat de la secreció és negativa a les regions I i II, i negativa o dèbil a la regió III.

Afinitat per l'HPA, la DBA i l'SBA

Les lectines HPA i DBA tenyeixen amb una intensitat moderada les cèl·lules epitelials de la mucosa (Làm. XVII – Fig. A), mentre que la lectina SBA ho fa dèbilment; la superfície apical de l'epiteli reacciona de forma intensa amb aquestes tres lectines (Làm. XVII – Fig. A). La làmina pròpia té una afinitat moderada per l'HPA, negativa o dèbil per la DBA (Làm. XVII – Fig. A) i dèbil per l'SBA.

A la túnica glandular, l'epiteli de tipus A i la secreció luminal dels túbuls secretors i dels conductes excretors reaccionen moderadament amb l'HPA i l'SBA, i de forma negativa amb la DBA (Làm. XVII – Fig. B₁). L'epiteli de tipus B dels túbuls secretors i dels

conductes excretors es tenyeix amb una intensitat variable amb les tres lectines. En general, mostra una afinitat dèbil per l'HPA, per bé que algunes cèl·lules poden presentar una afinitat moderada (Làm. XVI – Fig. F); amb la lectina DBA es tenyeix de forma moderada i són poques les cèl·lules que mostren una reacció negativa (Làm. XVII – Fig. A); i amb l'SBA la reactivitat de l'epiteli és negativa o dèbil i, en ocasions, moderada als túbuls secretors (Làm. XVII – Fig. B₂), i dèbil o moderada als conductes excretors. La superfície apical es marca de forma intensa amb l'HPA i la DBA, per bé que algunes cèl·lules reaccionen de forma negativa (Làm. XVI – Fig. F; Là. XVII – Fig. A); amb l'SBA la superfície apical generalment no es tenyeix, per bé que poden observar-se cèl·lules amb una reacció forta (Làm. XVII – Fig. B₂). La secreció luminal dels túbuls secretors i dels conductes excretors limitats per un epiteli de tipus B presenta una positivitat moderada amb l'HPA i l'SBA i intensa amb la DBA. La secreció luminal dels túbuls secretors i dels conductes excretors revestits per un epiteli de tipus mixt té una afinitat moderada per l'HPA, negativa o dèbil per la DBA i dèbil per l'SBA. La tinció de l'estroma glandular és moderada amb l'HPA i negativa amb la DBA i l'SBA.

La túnica adventícia reacciona moderadament amb l'HPA, dèbilment amb l'SBA i negativament amb la DBA.

La secreció luminal del conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals té una afinitat moderada envers les tres lectines a les regions I i II, mentre que a la regió III es tenyeix amb una intensitat moderada o forta amb l'HPA i la DBA i amb una intensitat moderada amb l'SBA.

Afinitat per la PNA i l'RCA-I

El citoplasma de les cèl·lules epitelials de la mucosa té una afinitat negativa per la lectina RCA-I, i negativa o moderada per la lectina PNA (Làm. XVII – Fig. C). La superfície apical d'aquestes cèl·lules en general no es tenyeix amb l'RCA-I, tot i que en algunes ho fa de forma moderada; l'afinitat de la superfície apical per la PNA és forta. La làmina pròpia de la mucosa té una reactivitat moderada amb la PNA i dèbil amb l'RCA-I.

A la túnica glandular, l'epiteli de tipus A mostra una afinitat moderada envers la PNA (Làm. XVII – Fig. C) i una afinitat dèbil envers l'RCA-I, mentre que la secreció luminal dels túbuls secretors i dels conductes excretors mostra una positivitat dèbil o moderada per la PNA i negativa per l'RCA-I. L'epiteli de tipus B dels túbuls secretors i dels conductes excretors no es tenyeix amb aquestes lectines, per bé que amb l'RCA-I algunes

cèl·lules dels conductes excretors poden presentar una reacció dèbil (Làm. XVII – Fig. D). La superfície apical de l'epiteli té, en general, una afinitat negativa per aquestes lectines, però en alguns túbuls secretors s'observen cèl·lules que reaccionen intensament amb la PNA, i en els conductes excretors algunes cèl·lules presenten una reacció moderada per l'RCA-I. La secreció luminal dels túbuls secretors i dels conductes excretors revestits per un epiteli de tipus B es marca dèbilment amb la PNA, i de forma dèbil o moderada amb l'RCA-I. Als túbuls secretors i als conductes excretors limitats per un epiteli de tipus mixt la secreció luminal té una afinitat negativa o dèbil. L'estroma glandular es tenyeix amb una intensitat moderada amb la PNA i negativa o dèbil amb l'RCA-I.

La reactivitat de la túnica adventícia és dèbil amb la PNA i negativa amb l'RCA-I.

La secreció luminal del conducte excretor principal té una afinitat moderada per la PNA a la regió I, negativa a la regió II i dèbil a la regió III, mentre que l'RCA-I reacciona de forma dèbil a la regió I, negativa o moderada a la regió II i dèbil a la regió III.

Afinitat per la WGA

La lectina WGA té una afinitat dèbil per la túnica mucosa del conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals.

A la túnica glandular, els túbuls secretors i conductes excretors limitats per un epiteli de tipus A mostren una reacció moderada (Làm. XVIII – Fig. A₁), mentre que els túbuls secretors i conductes excretors revestits per un epiteli de tipus B es tenyeixen de forma dèbil; excepcionalment a l'epiteli de tipus B s'observen algunes cèl·lules amb una reacció moderada (Làm. XVIII – Fig. A₂). La superfície apical de l'epiteli de tipus B es tenyeix amb una intensitat forta i la seva secreció luminal ho fa moderadament. Als túbuls secretors i als conductes excretors limitats per un epiteli mixt la reactivitat és abundant.

L'estroma glandular presenta una afinitat dèbil, per bé que a la túnica adventícia l'afinitat és dèbil o moderada.

La secreció luminal del conducte excretor principal reacciona de forma moderada amb la WGA a les regions I i III (Làm. XVIII – Fig. A₁) i de forma abundant o intensa a la regió II.

Afinitat per l'LFA, l'SNA i l'MAA

Amb les lectines LFA, SNA i MAA el citoplasma de les cèl·lules epitelials de la mucosa no es tenyeix, per bé que la superfície apical d'algunes cèl·lules reacciona moderadament amb l'LFA i l'SNA (Làm. XVIII – Fig. C i D). La làmina pròpia té una afinitat dèbil per l'LFA i negativa per l'SNA i l'MAA.

La tinció de l'epiteli de tipus A i de la secreció luminal dels túbuls secretors i dels conductes excretors és moderada amb l'LFA (Làm. XVIII – Fig. B₁), i negativa amb l'SNA i l'MAA (Làm. XVIII – Fig. D). L'epiteli de tipus B té una afinitat negativa o dèbil per l'LFA (Làm. XVIII – Fig. B₂), i negativa per l'SNA (Làm. XVIII – Fig. C); tot i que la lectina MAA tenyeix negativament la majoria de cèl·lules, als túbuls secretors s'observen algunes cèl·lules amb una reacció dèbil o moderada. La superfície apical de l'epiteli de tipus B dels túbuls secretors té una reactivitat moderada per l'LFA i negativa per l'SNA i l'MAA; excepcionalment algunes cèl·lules mostren una tinció moderada amb l'MAA. Als conductes excretors la superfície apical reacciona moderadament amb la lectina LFA i, en general, no reacciona amb l'SNA i l'MAA, per bé que algunes cèl·lules mostren una afinitat moderada per aquestes dues lectines. La tinció de la secreció luminal dels túbuls secretors i dels conductes excretors limitats per un epiteli de tipus B és moderada amb l'LFA i l'MAA i negativa amb l'SNA. Als túbuls secretors i als conductes excretors limitats per un epiteli mixt la tinció és moderada amb l'LFA, negativa amb l'SNA i dèbil amb l'MAA.

L'estroma i la túnica adventícia es tenyeixen dèbilment amb l'LFA i negativament amb l'SNA i l'MAA.

La secreció luminal presenta una positivitat moderada per la lectina LFA a les tres regions del conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals, i una afinitat per la lectina SNA dèbil a la regió I i negativa a les regions II i III; la tinció de la secreció luminal per l'MAA és negativa a les regions I i II, i negativa o moderada a la regió III.

Taula 19. Patró d'afinitat de les lectines a les glàndules vesiculars del mascle reproductor porcí.

Lectines	Epiteli Secretor				Secreció luminal	Estroma	Túnica muscular
	Citoplasma de les cèl·lules principals	Citoplasma de les cèl·lules denses	Regió golgiana	Superfície apical			
LTA	++	++		-	++	++	++
UEA-I	+ / ++	++		-	+	++	++
AAA	++ / +++	++	-	+++ ¹	++	++	- / +
GNA	++	- / +	+++	- / +	-	+	+ / ++
Con A	+ / ++	++		-	++	- / +	-
HPA	+ / ++	+	+ / ++	+	+++	++	- / +
DBA	- / + / ++ ²	- / + ¹			-	-	-
SBA	++ / +++	+++	+++	+++	++	+	-
PNA	++ / +++	++ / +++	+++	+++	++	+	-
RCA-I	- / +	- / +		++	+	-	-
WGA	++	++	+++	++ / +++	++	++	-
LFA	++	- / +		++	++	++	-
SNA	- / + ¹ / ++ ¹	- / + ¹ / ++ ¹		-	+	-	-
MAA	-	-	-	-	-	-	+

Per a les definicions de les lectines consulteu la Taula 4.

Intensitat de la tinció: -, negativa; +, dèbil o escassa; ++, moderada o abundant; +++, forta o intensa.

Intensitat de tinció després de la reacció amb endonucleasa.

Intensitat de tinció després de la reacció de β -eliminació.

Els superíndexs fan referència a aquells patrons d'afinitat observats a poques¹ o molt poques² cèl·lules de l'epiteli secretor.

Taula 20. Patró d'afinitat de les lectines al cos de la pròstata del mascle reproductor porcí.

Lectines	Epiteli Secretor					Superfície apical	Secreció luminal	Estroma			
	Citoplasma de les cèl·lules columnars		Citoplasma de les cèl·lules cúbiques								
	principals	denses									
LTA	-/+ ¹ /++ ¹	-/+		-/+ ¹		-	+	+			
UEA-I	-/+ ¹ /+++ ¹	-/+		-/+ ¹		-	++	+ ¹ /+++			
AAA	-/+ ¹ /+++	-/+ ¹ /+++	-/+ ¹ /+++ ¹	-/+ ¹ /+++	-/+ ¹ /+++ ¹	-	-	+ ¹ /+++	-/+	+ ¹ /+++	-
GNA	-/+ ¹ /+++*	-/+*	-/+*	-/+ ¹ /+++*	-/+*	-	-	-/+	-	-/+ ¹ /+++	-
Con A	-/+	-/+		-/+		-	-/+	-			
HPA	- ¹ /+ ¹ /+++	-/+ ¹ /+++	-/+	+ ¹ /+++	-	-/+ ¹ /+++ ¹	-	++	-	-/+ ¹ /+++	-/+
			- ¹ /+ ¹ /+++		- ¹ /+ ¹ /+++		-/+ ¹ /+++ ¹		+		-/+
DBA	- ¹ /+ ¹ /+++	-		-/+ ¹		-	++	-			
SBA	-/+ ¹ /+++	-/+		-/+ ¹ /+++		-	++	-/+ ¹ /+++			
PNA	-/+ ¹ /+++ ¹	-		-		-/+ ¹ /+++ ¹	-	-/+ ¹ /+++			
RCA-I	-/+ ¹ /+++ ²	-/+		-/+		-/+ ¹ /+++ ²	+	-			
WGA	- ² /+ ² /+++	-/+	-/+ ² /+++ ²	+	-/+	-	-	++	-/+	-/+ ² /+++	-
LFA	-/+ ² /+++	-/+		-/+ ² /+++		-	++	-/+ ² /+++			
SNA	-/+ ² /+++ ²	-		-/+ ²		-	-	-/+ ² /+++			
MAA	-/+ ² /+++ ²	-		-		-	-	-			

Per a les definicions de les lectines consulteu la Taula 4.

Intensitat de la tinció: -, negativa; +, dèbil o escassa; ++, moderada o abundant; +++, forta o intensa.

Intensitat de tinció després de la reacció amb endonucleasa.

Intensitat de tinció després de la reacció de β-eliminació.

Els superíndexs fan referència a aquells patrons d'afinitat observats a poques¹ o molt poques² cèl·lules de l'epiteli secretor.

*L'asterisc marca la diferent afinitat del citoplasma basal a les cèl·lules de l'epiteli secretor.

Taula 21. Patró d'afinitat de les lectines a la pròstata disseminada del mascle reproductor porcí.

Lectines	Túnica Mucosa			Estrat cavernós	Pròstata disseminada					Túnica muscular		
	Epiteli uretral		Làmina pròpia		Citoplasma de les cèl·lules columnars dels túbuls secretors		Epiteli Secretor Citoplasma de les cèl·lules columnars dels conductes excretors	Superfície apical			Secreció luminal	Estroma
	Cito-plasma	Super-fície apical			Cèl·lules principals	Cèl·lules denses		Cèl·lules túbuls	Cèl·lules conductes			
LTA	+	-	++	++	-/+ ¹	-	-/+ ¹	-	-	+	++	+
UEA-I	+	-	++	++	+	-/+	+	-	-	+	++	+
AAA	-	-	-	+	-/+ ¹ /+++ ¹	-/+	+/+++	-	-/+++ ² /+++ ²	++	+/+++	-
GNA	++	-	+/+++	+/+++	+/+++*	-/+*	+/+++*	-	-	++	-	-/+
	-/+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Con A	-	-	-	-	+	-	+	-	-/+++ ²	+	-	-
HPA	+++	-/+++ ¹	+	++	-/+ ² /+++ ²	+/+++	-/+/+++	- ¹ /+++	- ¹ /+++	++	+/+++	+
DBA	++	+++	-	-	-/+/+++ ¹ /+++ ¹	-/+++	-/+/+++ ¹	- ¹ /+++	- ¹ /+++	++	-/+	-/+
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
SBA	++	-	-	+/+++	-/+/+++ ¹	-/+/+++	-/+/+++ ¹	-/+/+++	-/+/+++	+/+++	-/+	-
PNA	++	-	++	++	-	-	-/+++ ²	-/+++ ²	-/+++ ²	+/+++	++	-
RCA-I	-	-	-	-	-	-	-	-/+++ ¹	-/+++ ¹	++	-/+	-
WGA	+	+++	+/+++	+/+++	-/+/+++	-/+/+++	-/+/+++	+++	+++	++	++	-
LFA	-/+	+++	++	++	+/+++	++	+/+++	-/+++ ¹	-/+++ ¹	++	+	-
SNA	-	-	-	-	-/+++ ²	-	-/+++ ²	-	-/+++ ²	++	-/+/+++	-
MAA	-	-	-	-	-/+ ²	-	-	-/+ ¹ /+++ ¹	-/+ ¹ /+++ ¹	-/+/+++	-	-

Per a les definicions de les lectines consulteu la Taula 4.

Intensitat de la tinció: -, negativa; +, dèbil o escassa; ++, moderada o abundant; +++, forta o intensa.

Intensitat de tinció després de la reacció amb endonucleasa.

Intensitat de tinció després de la reacció de β -eliminació.

Els superíndexs fan referència a aquells patrons d'afinitat observats a poques¹ o molt poques² cèl·lules de l'epiteli secretor.

*L'asterisc marca la diferent afinitat del citoplasma basal a les cèl·lules de l'epiteli secretor.

Taula 22. Patró d'afinitat de les lectines a les glàndules bulbouretrals del mascle reproductor porcí.

Lectines	Epiteli				Secreció luminal		Estroma			
	Citoplasma de les cèl·lules dels túbuls secretors		Citoplasma de les cèl·lules dels conductes excretors		Superfície apical					
LTA	-		-		-			+		
UEA-I	-		-		-			+		
AAA	-		-		-			+		
GNA	-		-		-			-		
Con A	-		-		-			-		
HPA	++	+	++	+	-	-	++	+	-	
DBA	-/+ ¹		-		-		-/+		-	
SBA	+ /++ /+++ ¹		++		-		+ /++		-	
PNA	+ /++	+ /++	+	+	-	-	+ /++	+ /++	-	-
RCA-I	-		-		-		-		-	
WGA	++	+	++	+	-	-	++	+	-	-
		+		+		-		+		-
LFA	+ /++		- /+		-		++		-	
SNA	-		-		-		-		-	
MAA	-		-		-		-		-	

Per a les definicions de les lectines consulteu la Taula 4.

Intensitat de la tinció: -, negativa; +, dèbil o escassa; ++, moderada o abundant; +++, forta o intensa.

Intensitat de tinció després de la reacció amb endonucleasa.

Intensitat de tinció després de la reacció de β -eliminació.

¹Patró d'afinitat observat a poques cèl·lules de l'epiteli secretor.

Taula 23. Patró d'afinitat de les lectines al conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals del mascle reproductor porcí.

Lectines	Secreció luminal del conducte			Túnica mucosa			Túnica glandular								Túnica adventícia		
	Regió I	Regió II	Regió III	Epiteli		Làmina pròpia	Epiteli dels túbuls secretors		Epiteli dels conductes excretors		Superfície apical de l'epiteli de tipus B		Secreció luminal			Estroma	
				Cito-plasma	Superfície apical		Tipus A	Tipus B	Tipus A	Tipus B	Cèl·lules túbuls secretors	Cèl·lules conductes excretors	Tipus A	Tipus B			Tipus Mixt
LTA	-	-	-	+ / ++	-	++	-	+	-	- / +	-	-	-	+ / ++	-	++	+ / ++
UEA-I	-	- / ++	-	- / +	- / ++ ²	++	-	-	-	-	-	-	-	- / +	- / +	++	+
AAA	-	-	- / ++	- / + / ++	- / ++ ¹	+	-	- / + / ++	-	- / +	-	- / ++ ¹	-	++	- / +	- / +	- / +
GNA	-	-	-	+ / ++	-	+	-	+ / ++ / ++ *	-	+ / ++ *	-	-	-	- / +	-	+ / ++	+
Con A	-	-	- / +	- / +	-	+	-	+ / ++ ²	-	+	-	-	-	+	-	-	-
HPA	++	++	++ / +++	++	+++	++	++	+ / ++ ²	++	+ / ++ ²	- ¹ / +++	- ¹ / +++	++	++	++	++	++
DBA	++	++	++ / +++	++	+++	- / +	-	- ¹ / ++	-	- ¹ / ++	- ¹ / +++	- ¹ / +++	-	+++	- / +	-	-
SBA	++	++	++	+	+++	+	++	- / + / ++ ¹	++	+ / ++	- / +++ ¹	- / +++ ¹	++	++	+	-	+
PNA	++	-	+	- / ++	+++	++	++	-	++	-	- / +++ ²	-	+ / ++	+	- / +	++	+
RCA-I	+	- / ++	+	-	- / ++ ¹	+	+	-	+	- / +	-	- / ++ ¹	-	+ / ++	- / +	- / +	-
WGA	++	++ / +++	++	+	-	+	++	+ / ++ ¹	++	+ / ++ ¹	+++	+++	++	++	++	+	+ / ++
LFA	++	++	++	-	- / ++ ¹	+	++	- / +	++	- / +	++	++	++	++	++	+	+
SNA	+	-	-	-	- / ++ ¹	-	-	-	-	-	-	- / ++ ¹	-	-	-	-	-
MAA	-	-	- / ++	-	-	-	-	- / + ¹ / ++ ²	-	-	- / ++ ¹	- / ++ ¹	-	++	+	-	-

Per a les definicions de les lectines consulteu la Taula 4.

Intensitat de la tinció: -, negativa; +, dèbil o escassa; ++, moderada o abundant; +++, forta o intensa.

Els superíndexs fan referència a aquells patrons d'afinitat observats a poques¹ o molt poques² cèl·lules de l'epiteli secretor.

*L'asterisc marca la diferent afinitat del citoplasma basal a les cèl·lules de l'epiteli secretor.

LÀMINES DE FIGURES

LÀMINA I

Les glàndules vesiculars

Fig. A: Afinitat per la lectina LTA. El citoplasma de les cèl·lules columnars principals reacciona amb una intensitat moderada. *80X*

Fig. B: Afinitat per la lectina UEA-I. Noteu que algunes cèl·lules columnars principals es tenyeixen de forma moderada (→), mentre que d'altres es tenyeixen dèbilment. *80X*

Fig. C1: Afinitat per la lectina AAA. La reactivitat del citoplasma de les cèl·lules columnars principals varia de moderada (→) a forta (▶▶). *80X*

Fig. C2: Afinitat per la lectina AAA. En alguns túbuls secretors les cèl·lules columnars principals mostren una forta positivitat a la regió golgiana. *80X*

Fig. C3: Afinitat per la lectina AAA després del tractament amb endonucleasa. Observeu que la reacció només persisteix a la regió golgiana. *80X*

LÀMINA II

Les glàndules vesiculars

Fig. A1: Afinitat per la lectina GNA. El citoplasma de les cèl·lules columnars principals es tenyeix de forma moderada. *80X*

Fig. A2: Afinitat per la lectina GNA després del tractament de β -eliminació. El marcatge de les cèl·lules columnars principals passa a ser negatiu. *80X*

Fig. B1: Afinitat per la lectina HPA. Noteu que la superfície apical de les cèl·lules columnars principals reacciona fortament, mentre que el citoplasma ho fa dèbilment. *80X*

Fig. B2: Afinitat per la lectina HPA després del tractament de β -eliminació. El citoplasma i la superfície apical de les cèl·lules columnars principals no es tenyeixen. *80X*

Fig. C: Afinitat per la lectina Con A. La reactivitat del citoplasma d'algunes cèl·lules columnars principals és moderada. *80X*

LÀMINA III

Les glàndules vesiculars

Fig. A: Afinitat per la lectina DBA. Noteu que el citoplasma de la majoria de cèl·lules columnars principals té una reactivitat negativa o dèbil, tot i que algunes cèl·lules poden mostrar una reacció moderada (→). 80X

Fig. B: Afinitat per la lectina SBA. Observeu que l'SBA tenyeix amb una intensitat moderada el citoplasma de les cèl·lules columnars principals i amb una intensitat forta la regió golgiana i la superfície apical. 80X

Fig. C: Afinitat per la lectina PNA. El marcatge del citoplasma de les cèl·lules columnars principals és moderat o, en ocasions, fort (▶) i el marcatge de la superfície apical és fort. 80X

Fig. D: Afinitat per la lectina RCA-I. El citoplasma de les cèl·lules columnars principals mostra una reacció negativa, mentre que la superfície apical es tenyeix amb una intensitat moderada. 80X

Fig. E: Afinitat per la lectina WGA. La reactivitat de la lectina pel citoplasma de les cèl·lules columnars principals és moderada. Noteu que la superfície apical i la regió golgiana es poden tenyir fortament. 80X

LÀMINA IV

Les glàndules vesiculars

Fig. A: Afinitat per la lectina LFA. El citoplasma de les cèl·lules columnars principals reacciona amb una intensitat moderada. *80X*

Fig. B: Afinitat per la lectina SNA. Noteu que, en general, l'SNA no tenyeix les cèl·lules columnars, per bé que algunes cèl·lules reaccionen de forma moderada (→). *80X*

Fig. C: Afinitat per la lectina MAA. El marcatge amb l'MAA és negatiu al citoplasma de les cèl·lules columnars, mentre que a la túnica muscular (M) és dèbil. *80X*

LÀMINA V

El cos de la pròstata

Fig. A: Afinitat per la lectina LTA. La reactivitat del citoplasma de la majoria de cèl·lules columnars principals és negativa, tot i que s'observen algunes cèl·lules amb una reacció moderada (→). 80X

Fig. B: Afinitat per la lectina UEA-I. El citoplasma de les cèl·lules columnars principals té una afinitat negativa (⇒), dèbil (▶) o moderada (→). 80X

Fig. C1: Afinitat per la lectina AAA. El marcatge del citoplasma de les cèl·lules principals és variable. Observeu la presència de cèl·lules principals amb afinitat moderada (→). 80X

Fig. C2: Afinitat per la lectina AAA. Les cèl·lules cúbiques que limiten alguns túbuls secretors no es tenyeixen (⇒), o bé ho fan amb una intensitat dèbil (▶) o moderada (→). 80X

Fig. C3: Afinitat per la lectina AAA després del tractament amb endonucleasa. Noteu la pèrdua de reactivitat del citoplasma de les cèl·lules columnars principals, la secreció luminal (L) i l'estroma (St). 80X

LÀMINA VI

El cos de la pròstata

Fig. A1: Afinitat per la lectina GNA. Observeu que el citoplasma apical de les cèl·lules columnars principals mostra una reacció negativa, mentre que al citoplasma basal la reacció és moderada. *80X*

Fig. A2: Afinitat per la lectina GNA després del tractament de β -eliminació. Noteu que la reactivitat disminueix després del tractament. *80X*

Fig. B1: Afinitat per la lectina HPA. El citoplasma de les cèl·lules columnars principals i la secreció luminal (L) es tenyeixen de forma moderada. Noteu que la superfície apical d'algunes cèl·lules reacciona positivament amb la lectina. *80X*

Fig. B2: Afinitat per la lectina HPA després del tractament amb endonucleasa. Observeu que les cèl·lules columnars principals no es tenyeixen. *80X*

Fig. B3: Afinitat per la lectina HPA després del tractament de β -eliminació. Noteu la pèrdua de reactivitat de les cèl·lules columnars principals. *80X*

Fig. C: Afinitat per la lectina Con A. Noteu que el citoplasma de les cèl·lules columnars, la secreció luminal (L) i l'estroma (St) no es tenyeixen. *80X*

LÀMINA VII

El cos de la pròstata

Fig. A: Afinitat per la lectina DBA. Noteu que, en general, el citoplasma de les cèl·lules columnars principals es tenyeix amb una intensitat moderada i, de vegades, negativa (\Rightarrow). La secreció luminal (L) presenta una afinitat moderada, mentre que l'estroma (St) no es tenyeix. *80X*

Fig. B: Afinitat per la lectina SBA. Les cèl·lules columnars principals presenten una reactivitat negativa (\Rightarrow), dèbil (\blacktriangleright) o moderada (\rightarrow). *80X*

Fig. C: Afinitat per la lectina PNA. Observeu que el citoplasma de les cèl·lules columnars principals no reacciona, però que la superfície apical d'algunes cèl·lules es tenyeix fortament ($\blacktriangleright\blacktriangleright$). *80X*

Fig. D: Afinitat per la lectina RCA-I. Noteu que les cèl·lules columnars principals reaccionen negativament, per bé que algunes reaccionen de forma dèbil (\blacktriangleright). *80X*

Fig. E1: Afinitat per la lectina WGA. Noteu que les cèl·lules columnars presenten una positivitat moderada. *80X*

Fig. E2: Afinitat per la lectina WGA després del tractament amb endonucleasa. Observeu que el citoplasma de les cèl·lules columnars no es tenyeix. *80X*

LÀMINA VIII

El cos de la pròstata

Fig. A: Afinitat per la lectina LFA. Observeu que el citoplasma de les cèl·lules columnars principals mostra una positivitat dèbil. L, secreció luminal. *80X*

Fig. B: Afinitat per la lectina SNA. Noteu que l'SNA no tenyeix el citoplasma de les cèl·lules columnars principals, per bé que algunes cèl·lules reaccionen de forma dèbil (►). *80X*

Fig. C: Afinitat per la lectina MAA. Noteu la presència d'algunes cèl·lules d'afinitat dèbil (►) que destaquen entre les cèl·lules d'afinitat negativa. *80X*

LÀMINA IX

La pròstata disseminada

Fig. A: Afinitat per la lectina LTA. El citoplasma de les cèl·lules columnars principals dels túbuls secretors (T) i de les cèl·lules columnars dels conductes excretors (ED) no mostra afinitat envers aquesta lectina. 80X

Fig. B: Afinitat per la lectina AAA. Les cèl·lules columnars principals dels túbuls secretors (T) no es tenyeixen, tot i que en ocasions s'observen algunes cèl·lules amb una reacció dèbil (►). Observeu que als conductes excretors (ED) l'afinitat del citoplasma és dèbil, però l'afinitat de la superfície apical d'algunes cèl·lules és moderada. 80X

Fig. C: Afinitat per la lectina UEA-I. Les cèl·lules columnars principals dels túbuls secretors (T) i les cèl·lules columnars dels conductes excretors (ED) presenten un marcatge dèbil, i l'estroma (St) un marcatge moderat. 80X

Fig. D1: Afinitat per la lectina GNA. Noteu la diferent afinitat del citoplasma apical i del citoplasma basal. 80X

Fig. D2: Afinitat per la lectina GNA després del tractament amb endonucleasa. Noteu que les cèl·lules columnars principals dels túbuls secretors (T) i les cèl·lules columnars dels conductes excretors (ED) reaccionen de forma negativa. 80X

LÀMINA X

La pròstata disseminada

Fig. A: Afinitat per la lectina HPA. El citoplasma de les cèl·lules columnars principals dels túbuls secretors (T) no es tenyeix, mentre que la superfície apical es tenyeix amb una intensitat forta. A les cèl·lules columnars dels conductes excretors (ED) la reactivitat del citoplasma varia de negativa a forta i la reactivitat de la superfície apical és negativa o forta. *80X*

Fig. B1: Afinitat per la lectina DBA. Observeu que el marcatge del citoplasma de les cèl·lules columnars principals dels túbuls secretors (T) i de les cèl·lules columnars dels conductes excretors (ED) és negatiu (\Rightarrow), dèbil (\blacktriangleright) o moderat (\rightarrow), i que la superfície apical de la majoria de cèl·lules es tenyeix fortament. *80X*

Fig. B2: Afinitat per la lectina DBA després del tractament de β -eliminació. Noteu la pèrdua de positivitat de la DBA després d'aquest tractament. ED, conductes excretors; T, túbuls secretors. *80X*

LÀMINA XI

La pròstata disseminada

Fig. A: Afinitat per la lectina DBA. A la mucosa uretral el citoplasma de les cèl·lules epitelials (UE) té una reacció moderada, mentre que a la làmina pròpia (LP) la reacció és negativa. 80X

Fig. B: Afinitat per la lectina SBA. Noteu la presència de cèl·lules columnars amb una afinitat negativa (\Leftrightarrow), dèbil (\blacktriangleright) i moderada (\rightarrow), i de cèl·lules columnars amb una afinitat forta a la superfície apical. ED, conductes excretors; T, túbuls secretors. 80X

Fig. C: Afinitat per la lectina PNA. La reactivitat del citoplasma de les cèl·lules de l'epiteli secretor és negativa, per bé que s'observen algunes cèl·lules amb un marcatge moderat (\rightarrow) als conductes excretors (ED). Observeu que la superfície apical d'algunes cèl·lules columnars principals dels túbuls secretors (T) es tenyeix fortament (\blacktriangleright). St, estroma. 80X

Fig. D: Afinitat per la lectina RCA-I. Les cèl·lules columnars principals dels túbuls secretors (T) i les cèl·lules columnars dels conductes excretors (ED) no reaccionen. 80X

LÀMINA XII

La pròstata disseminada

Fig. A1: Afinitat per la lectina WGA. Noteu que el citoplasma de les cèl·lules columnars principals dels túbuls secretors (T) i de les cèl·lules columnars dels conductes excretors (ED) es tenyeix amb una intensitat que varia de negativa a moderada, mentre que la superfície apical es tenyeix fortament. 80X

Fig. A2: Afinitat per la lectina WGA. La tinció del citoplasma i de la superfície apical de les cèl·lules de l'epiteli uretral (UE) és dèbil i forta, respectivament. La làmina pròpia (LP) mostra una reactivitat dèbil. 80X

Fig. B: Afinitat per la lectina LFA. Observeu que el citoplasma de les cèl·lules columnars principals dels túbuls secretors (T) i de les cèl·lules columnars dels conductes excretors (ED) mostra una positivitats dèbil (▶) o moderada (↔), i que la secreció luminal (L) reacciona moderadament. 80X

Fig. C: Afinitat per la lectina SNA. L'epiteli dels túbuls secretors (T) i dels conductes excretors (ED) no reacciona. 80X

Fig. D: Afinitat per la lectina MAA. Les cèl·lules columnars dels túbuls secretors (T) i dels conductes excretors (ED) presenten una reactivitat negativa al seu citoplasma, per bé que la superfície apical d'algunes cèl·lules es pot tenyir dèbilment (▶). 80X

LÀMINA XIII

Les glàndules bulbouretrals

Fig. A: Afinitat per la lectina LTA. Noteu que el citoplasma de les cèl·lules epitelials no reacciona. *80X*

Fig. B: Afinitat per la lectina UEA-I. El marcatge de les cèl·lules epitelials és negatiu. *80X*

Fig. C: Afinitat per la lectina AAA. Observeu que el citoplasma de les cèl·lules epitelials no es tenyeixen. *80X*

Fig. D: Afinitat per la lectina GNA. Les cèl·lules epitelials no mostren reactivitat. *80X*

Fig. E: Afinitat per la lectina Con A. Noteu que ni les cèl·lules epitelials ni l'estroma (St) no es tenyeixen. *80X*

LÀMINA XIV

Les glàndules bulbouretrals

Fig. A1: Afinitat per la lectina HPA. El citoplasma de les cèl·lules epitelials reacciona de forma moderada. St, estroma. *80X*

Fig. A2: Afinitat per la lectina HPA després del tractament de β -eliminació. Noteu que la reactivitat de les cèl·lules epitelials disminueix. *80X*

Fig. B: Afinitat per la lectina DBA. El marcatge del citoplasma de les cèl·lules epitelials i de l'estroma (St) és negatiu. *80X*

Fig. C: Afinitat per la lectina SBA. El citoplasma de les cèl·lules dels túbuls secretors es tenyeix amb una intensitat dèbil (►) o moderada (→). La secreció luminal (L) pot reaccionar moderadament. *80X*

Fig. D1: Afinitat per la lectina PNA. La reactivitat de les cèl·lules epitelials sol ser moderada, mentre que la de l'estroma (St) és negativa. *80X*

Fig. D2: Afinitat per la lectina PNA després del tractament amb endonucleasa. Observeu que el citoplasma de les cèl·lules epitelials reacciona de forma dèbil. *80X*

LÀMINA XV

Les glàndules bulbouretrals

Fig. A1: Afinitat per la lectina WGA. El citoplasma de les cèl·lules epitelials reacciona de forma moderada i l'estroma (St) no es tenyeix. *80X*

Fig. A2: Afinitat per la lectina WGA després del tractament amb endonucleasa. Noteu que després del tractament la reactivitat de les cèl·lules disminueix. *80X*

Fig. A3: Afinitat per la lectina WGA després del tractament de β -eliminació. Observeu que el citoplasma de les cèl·lules epitelials passa a tenyir-se amb una intensitat dèbil. *80X*

Fig. B: Afinitat per la lectina RCA-I. El marcatge de les cèl·lules epitelials i de l'estroma (St) és negatiu. *80X*

Fig. C: Afinitat per la lectina LFA. Noteu que l'afinitat del citoplasma de les cèl·lules epitelials dels túbuls secretors és dèbil i l'afinitat de l'estroma (St) és negativa. *80X*

Fig. D: Afinitat per la lectina SNA. El marcatge de les cèl·lules epitelials dels túbuls secretors i dels conductes excretors és negatiu. *80X*

Fig. E: Afinitat per la lectina MAA. Observeu que les cèl·lules epitelials no reaccionen. *80X*

LÀMINA XVI

El conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals

-
- Fig. A:** Afinitat per la lectina LTA. A la regió I l'epiteli secretor, de característiques similars a l'epiteli de les glàndules bulbouretrals, mostra una reacció negativa. *80X*
- Fig. B:** Afinitat per la lectina UEA-I. A la regió III l'epiteli secretor, de característiques similars al de la pròstata disseminada, i l'epiteli de la mucosa (TE) no es tenyeixen, mentre que la tinció de la làmina pròpia (LP) és moderada. ED, conductes excretors; T, túbuls secretors. *80X*
- Fig. C:** Afinitat per la lectina AAA. A la regió I el marcatge de l'epiteli secretor és negatiu. Observeu que a la túnica mucosa l'epiteli (TE) reacciona amb una intensitat que varia de negativa a moderada. *80X*
- Fig. D:** Afinitat per la lectina GNA. A la regió III el citoplasma apical de les cèl·lules de l'epiteli secretor es tenyeix de forma moderada. L'epiteli de la mucosa (TE) presenta una reacció dèbil. *80X*
- Fig. E:** Afinitat per la lectina Con A. A la regió I la reactivitat de l'epiteli secretor i de l'epiteli de la mucosa (TE) és negativa. *80X*
- Fig. F:** Afinitat per la lectina HPA. A la regió III el citoplasma de les cèl·lules de l'epiteli secretor es tenyeix de forma dèbil i la superfície apical se sol tenyir amb una intensitat forta. ED, conductes excretors; T, túbuls secretors. *80X*
-

LÀMINA XVII

El conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals

Fig. A: Afinitat per la lectina DBA. A la regió III l'epiteli secretor i l'epiteli de la mucosa (TE) presenten una reacció moderada al citoplasma i una reacció forta a la superfície apical. La làmina pròpia (LP) no mostra afinitat per la lectina. *80X*

Fig. B1: Afinitat per la lectina SBA. A la regió I l'epiteli secretor i la secreció luminal (L) dels túbuls secretors mostren una reacció moderada. Noteu que la superfície apical de l'epiteli de la mucosa (TE) es tenyeix fortament. *80X*

Fig. B2: Afinitat per la lectina SBA. A la regió III el marcatge de l'epiteli dels túbuls secretors (T) sol ser negatiu, però a la superfície apical sol presentar una reacció forta. *80X*

Fig. C: Afinitat per la lectina PNA. A la regió I la tinció de l'epiteli de la mucosa (TE) és negativa o moderada, i la tinció de l'epiteli secretor és moderada. *80X*

Fig. D: Afinitat per la lectina RCA-I. A la regió III l'epiteli dels túbuls secretors (T) i dels conductes excretors (ED) reacciona negativament. *80X*

LÀMINA XVIII

El conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals

Fig. A1: Afinitat per la lectina WGA. A la regió I l'epiteli secretor mostra una reacció moderada. Noteu que a la secreció luminal (L) del conducte excretor principal la tinció també és moderada. TE, epiteli mucós. 80X

Fig. A2: Afinitat per la lectina WGA. A la regió III l'epiteli secretor es tenyeix dèbilment, tot i que la seva superfície apical pot presentar una reactivitat forta. Observeu que el citoplasma d'algunes cèl·lules mostra una afinitat moderada (→). 80X

Fig. B1: Afinitat per la lectina LFA. A la regió I el marcatge de l'epiteli secretor és moderat. 80X

Fig. B2: Afinitat per la lectina LFA. A la regió III el citoplasma de les cèl·lules epitelials dels túbuls secretors (T) i dels conductes excretors (ED) no reacciona. 80X

Fig. C: Afinitat per la lectina SNA. A la regió III la reactivitat de l'epiteli dels túbuls secretors (T) i dels conductes excretors (ED) és negativa. Noteu que la superfície apical d'algunes cèl·lules epitelials de la mucosa (TE) mostra una tinció moderada. 80X

Fig. D: Afinitat per la lectina MAA. A la regió I tant l'epiteli de la mucosa (TE) com l'epiteli secretor de la túnica glandular no reaccionen. 80X

DISCUSSIÓ

Els glicoconjugats són molècules riques en carbohidrats que es localitzen a l'interior i la superfície apical de les cèl·lules i a la matriu extracel·lular (Chan i Wong, 1992), i que constitueixen una fracció molt important de les molècules sintetitzades i secretades per les glàndules sexuals accessòries dels mamífers (Mann, 1975; Mann i Lutwak-Mann, 1981). La distribució dels glicoconjugats a les cèl·lules es pot estudiar mitjançant lectines a causa de la seva afinitat per sucres específics, ja siguin terminals o interns, per enllaços glicosídics o per oligòmers de carbohidrats complexos (Spicer i Schulte, 1992). Dins del grup dels glicoconjugats s'inclouen els glicolípid, els glicosaminoglicans i les glicoproteïnes; de tota manera, l'extracció dels glicolípid durant el procés de deshidratació de la mostra i l'escassa afinitat dels glicosaminoglicans per les lectines més comunes fan que les glicoproteïnes siguin els glicoconjugats majoritàriament detectats mitjançant la histoquímica de lectines (Zanetta et al., 1994). Les glicoproteïnes són el principal producte de secreció de les glàndules sexuals accessòries (Chan i Wong, 1991a); així doncs, el marcatge amb lectines dóna informació sobre la composició de les cadenes glicosídiques de les glicoproteïnes secretades per aquestes glàndules.

Les glicoproteïnes són proteïnes unides covalentment a carbohidrats (Danguy et al., 1994); aquests determinen el plegament, la conformació, la funció, la renovació, la solubilitat i la diana de la proteïna a la qual s'uneixen (Töpfer-Petersen, 1999). Les glicoproteïnes es classifiquen en dos grups en funció del tipus d'unió de l'oligosacàrid a la cadena peptídica (Kornfeld i Kornfeld, 1985). Així, els oligosacàrids que s'uneixen a les proteïnes mitjançant residus d'*N*-acetilglucosamina a l'amina d'asparagina constitueixen les *N*-glicoproteïnes, mentre que els oligosacàrids que s'uneixen mitjançant residus d'*N*-acetilgalactosamina als grups hidroxil de serina i treonina constitueixen les *O*-glicoproteïnes (Spicer i Schulte, 1992; Danguy et al., 1994; Alberts et al., 2002). Els oligosacàrids de les *N*-glicoproteïnes contenen abundants residus de mannososa i/o d'àcid neuramínic (Spicer i Schulte, 1992; Wheatley i Hawtin, 1999); les *O*-glicoproteïnes contenen residus galactosil, *N*-acetilneuramínic i *N*-acetilglucosamina (Wheatley i Hawtin, 1999; Van den Steen et al., 2000). La glicosilació de les *N*-glicoproteïnes s'inicia

al reticle endoplasmàtic rugós i es continua al complex de Golgi, mentre que els processos d'*O*-glicosilació tenen lloc únicament al complex de Golgi (Roth, 1984; Alberts et al., 2002).

LES GLÀNDULES VESICULARS

Al Capítol 1 s'ha posat de manifest que les cèl·lules epitelials de les glàndules vesiculars del mascle reproductor porcí presenten una intensa activitat de síntesi i secreció de glicoconjugats neutres. A més d'aquesta intensa activitat secretora, diversos estudis han demostrat que les glàndules vesiculars realitzen funcions de reabsorció d'ions, aigua i macromolècules en ratolins (Mata, 1995) i funcions d'espermatofàgia en humans (Aumüller i Riva, 1992; Riva i Aumüller, 1994), primats (Murakami et al., 1978), conills (Murakami et al., 1985), gossos (Murakami et al., 1986) i gats (Murakami et al., 1984).

El marcatge mitjançant lectines demostra que les glàndules vesiculars dels mascles porcins, igualment com les d'humans (Arenas et al., 2001) i de conills porquins (Chan i Wong, 1998), sintetitzen i secreten una gran diversitat de glicoproteïnes.

En porcí, l'epiteli secretor està format per cèl·lules principals i cèl·lules denses que mostren un patró d'afinitat molt similar envers les lectines, però amb petites diferències en la intensitat de reacció. Així mateix, ambdues tipologies cel·lulars i la secreció luminal es marquen amb les mateixes lectines. Aquests resultats indiquen que les cèl·lules principals i denses sintetitzen i secreten les glicoproteïnes presents al lumen, tot i que difereixen en la seva contribució a la secreció.

El citoplasma d'aquestes cèl·lules secretores es tenyeix uniformement, per bé que amb algunes lectines la regió golgiana i la superfície apical presenten una afinitat diferent. Al citoplasma de les cèl·lules secretores i a la secreció luminal s'han identificat residus d' α -L-fucosa, $\alpha(1\rightarrow6)$ fucosa, α -D-mannosa, α -D-glucosa, α - i β -D-N-acetilgalactosamina, β -D-galactosa- $\beta(1\rightarrow3)$ -D-N-acetilgalactosamina, α -D-galactosa, galactosa- $\beta(1\rightarrow4)$ -N-acetilglucosamina, D-N-acetilglucosamina i àcid neuramínic; entre els residus d'àcid neuramínic s'observen l'àcid neuramínic- α -2,6-galactosa- $\beta(1\rightarrow4)$ -N-acetilglucosamina i l'àcid neuramínic- α -2,6-galactosa- $\beta(1\rightarrow4)$ -N-acetilgalactosamina. Les cèl·lules secretores dels mascles porcins no contenen, a diferència d'humans (Arenas et al., 2001) i conills

porquins (Chan i Wong, 1998), residus d'àcid neuramínic- α -2,3-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-*N*-acetilglucosamina.

La superfície apical, en canvi, presenta residus d' α - i β -D-*N*-acetilgalactosamina, β -D-galactosa- β (1 \rightarrow 3)-D-*N*-acetilgalactosamina, α -D-galactosa, galactosa- β (1 \rightarrow 4)-*N*-acetilglucosamina, D-*N*-acetilglucosamina i àcid neuramínic; mentre que no conté residus d' α -L-fucosa, α (1 \rightarrow 6)fucosa, α -D-mannosa, α -D-glucosa, àcid neuramínic- α -2,6-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-*N*-acetilglucosamina, àcid neuramínic- α -2,6-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-*N*-acetilgalactosamina i àcid neuramínic- α -2,3-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-*N*-acetilglucosamina.

Els resultats obtinguts a partir de la histoquímica de lectines demostren que les cèl·lules epitelials de les glàndules vesiculars de porcí, igualment com les d'humans (Arenas et al., 2001) i conills porquins (Chan i Wong, 1998), sintetitzen i secreten *N*- i *O*-glicoproteïnes. La tinció diferencial de la regió golgiana amb algunes lectines indica la síntesi activa de determinades glicoproteïnes. Així, la unió de l'AAA a la regió citoplasmàtica que conté el complex de Golgi indica que l'addició dels residus de fucosa es produeix en els estadis finals de l'*N*-glicosilació (Roth, 1984). Els residus de mannososa i glucosa es localitzen normalment a la regió del core dels *N*-oligosacàrids units a l'asparagina (Kornfeld i Kornfeld, 1985); la unió d'aquests sucres a la proteïna s'inicia al reticle endoplasmàtic rugós i es completa al complex de Golgi (Whur et al., 1969). S'ha comprovat que la Con A té afinitat pel reticle endoplasmàtic rugós (Chan i Wong, 1992) i per les cisternes *cis* o medials del complex de Golgi (Chan i Wong, 1992; Danguy et al., 1994), i que l'allargament de la cadena d'oligosacàrids té lloc durant el moviment seqüencial a través dels dictiosomes de la cara *cis* a la cara *trans* (Letts et al., 1974; Strous, 1977). L'estudi al microscopi electrònic ha permès demostrar que el reticle endoplasmàtic rugós i el complex de Golgi de les cèl·lules secretores vesiculars estan molt desenvolupats; això explica que la positivitat envers la GNA i la Con A es distribueixi per tot el citoplasma. La regió golgiana d'algunes cèl·lules epitelials també té afinitat per les lectines PNA i SBA. La PNA es detecta a la cara *trans* o medial del complex de Golgi, on es dona l'addició dels residus terminals de sucres, normalment galactosa, *N*-acetilgalactosamina i àcid siàlic (Dunphy i Rothman, 1983; Kornfeld i Kornfeld, 1985).

A l'interior de les cèl·lules epitelials els fucoconjugats participen en el transport de substàncies al citoplasma (Töpfer-Petersen, 1999; Wheatley i Hawtin, 1999) i, juntament amb els residus glucosil i galactosil, tenen una funció estructural (Arenas et al., 1998). Les

cèl·lules epitelials secreten, a més de glicoproteïnes, ions sodi, potassi, zinc, calci, magnesi i ferro (Dubiel et al., 1980; Saiz-Cidoncha et al., 1991); la secreció d'aquests ions podria estar afavorida pels residus de glucosa, mannososa, α -D-N-acetilgalactosamina i β -D-galactosa- β (1 \rightarrow 3)-D-N-acetilgalactosamina (Spicer i Schulte, 1992). Els residus de D-N-acetilglucosamina estan implicats en les interaccions entre les membranes d'òrgans i cèl·lules adjacents (Blackmore i Eisoldt, 1999) i, a més, s'ha comprovat que estan units a moltes proteïnes citoesquelètiques i enzims citosòlics (Hart et al., 1989; Blithe, 1993; Arenas et al., 2001).

Tot i realitzar algunes funcions al citoplasma de les cèl·lules epitelials, la majoria de glicoproteïnes sintetitzades tenen un paper clau al plasma seminal, ja que modifiquen tant les seves propietats bioquímiques com l'activitat metabòlica dels espermatozoides i, a més, participen en els mecanismes immunosupressors (Strzezek et al., 2000b; Arenas et al., 2001; Manaskova et al., 2002). El 80-90% de les proteïnes del plasma seminal de porcí són secretades per les glàndules vesiculars (Lavon i Bournnell, 1971), entre les quals s'han aïllat unes proteïnes anomenades espermadhesines que intervien en les interaccions entre gàmetes i en el procés de capacitació espermàtica, i presenten funcions immunomoduladores (Strzezek et al., 2000b; Veselský et al., 1999, 2002; Assreuy et al., 2003). Entre les espermadhesines es troba l'AQN-2, que conté abundants residus de fucosa, mannososa i N-acetilglucosamina (Calvete et al., 1993). La proteïna del plasma seminal de porcí (PSP) també pertany a la família de les espermadhesines, i comprèn més del 50% del total proteic del plasma (Rutherford et al., 1992; Yang et al., 1998). La PSP també és secretada per les cèl·lules epitelials de la pròstata de porcí, però en baixa quantitat (Manaskova et al., 2002). Aquesta proteïna conté residus de fucosa, galactosa, N-acetilgalactosamina, N-acetilglucosamina, àcid neuramínic- α -2,6-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-N-acetilglucosamina i àcid neuramínic- α -2,6-N-acetilgalactosamina- β (1 \rightarrow 4)-N-acetilglucosamina (Nimtz et al., 1999). Tot i que no es coneix amb exactitud quines són les funcions biològiques de la PSP, sembla que participa en la regulació de la resposta immune de l'úter (Leshin et al., 1998; Yang et al., 1998; Nimtz et al., 1999; Assreuy et al., 2003) i en el manteniment de la viabilitat, motilitat i activitat mitocondrial dels espermatozoides (Centurion et al., 2003).

A les secrecions vesiculars de conills porquins s'han identificat dues glicoproteïnes anomenades caltrines que són Con A positives i que estan involucrades en el procés de capacitació espermàtica, ja que inhibeixen el transport de calci cap a l'interior de

l'espermatozoide (Coronel et al., 1990; Coronel i Lardy, 1992). De la mateixa manera, en la capacitat espermàtica també tenen un paper important les glicoproteïnes amb residus de fucosa, les quals s'adsorbeixen a la superfície de l'espermatozoide (Yanagimachi, 1977; Taylor et al., 1989).

L'enzim sulfhidriloxidasa, aïllat del fluid vesicular de rates, intervé en la coagulació del semen (Aumüller i Seitz, 1990) i conté residus de mannososa i glucosa. Ostrowski et al. (1979) també van purificar una glicoproteïna anomenada SVS II a les glàndules vesiculars de rates, que és considerada com la principal proteïna implicada en la formació del coàgul seminal; aquesta glicoproteïna conté residus de mannososa i glucosa, així com de fucosa, galactosa- $\beta(1\rightarrow4)$ -*N*-acetilglucosamina, *D-N*-acetilglucosamina i àcid neuramínic.

Els residus de mannososa, glucosa, α -*D-N*-acetilgalactosamina i els complexos de β -*D*-galactosa- $\beta(1\rightarrow3)$ -*D-N*-acetilgalactosamina participen en el transport d'ions a través del plasmalemma (Spicer i Schulte, 1992; Blackmore i Eisoldt, 1999); i els residus d' α -*D-N*-acetilgalactosamina, juntament amb els residus de *D-N*-acetilglucosamina, també estan implicats en el control de la permeabilitat de la membrana dels espermatozoides (Töpfer-Petersen, 1999). Les mucines són *O*-glicoproteïnes riques en residus d' α - i β -*D-N*-acetilgalactosamina (Madrid et al., 1994), que també poden contenir cadenes d'oligosacàrids amb el dímer terminal β -*D*-galactosa- $\beta(1\rightarrow3)$ -*D-N*-acetilgalactosamina, les quals formen una porció del core de l'enllaç *O*-glicosídic (Montreuil, 1980). Les mucines es caracteritzen pel gran empaquetament dels oligosacàrids, que els proporciona resistència a la proteolisi (Jentoff, 1990). Així doncs, en el tracte reproductor masculí probablement les *O*-glicoproteïnes secretades per les glàndules vesiculars de porcí són resistents als enzims proteolítics del plasma seminal.

Els residus d'àcid siàlic proporcionen una càrrega neta negativa (Moore, 1979) i emmascaren els antígens de capacitat dels espermatozoides (Toshimori et al., 1988). Al plasma seminal de porcí s'ha aïllat una sialoproteïna anomenada antiaglutinina, secretada principalment a l'epidídim i en menor quantitat a les glàndules vesiculars i a la pròstata (Harayama et al., 1994). L'antiaglutinina evita l'adhesió dels espermatozoides (aglutinació cap-cap) i manté la seva motilitat progressiva (Harayama et al., 1994, 1999, 2000). Segons Limpaseni i Chulavatnatol (1986) els residus d'àcid siàlic també estan implicats en la coagulació del semen; així, en el plasma seminal de rates aquests mateixos autors van purificar una glicoproteïna rica en àcid siàlic procedent de la secreció de les glàndules vesiculars que afavoreix la formació del coàgul seminal.

La superfície apical de l'epiteli secretor de les glàndules vesiculars de porcí conté residus d'*N*-acetilgalactosamina, galactosa, *D-N*-acetilglucosamina i àcid neuramínic, i no presenta residus de fucosa. En conills porquins, la superfície apical de l'epiteli secretor tampoc conté residus de fucosa però presenta residus de mannososa (Chan i Wong, 1998); en humans, en canvi, la superfície apical de l'epiteli secretor conté residus de fucosa (Arenas et al., 2001). Els residus d' α -*D-N*-acetilgalactosamina intervenen, juntament amb els residus de *D-N*-acetilglucosamina, en el control de la permeabilitat de la membrana (Blackmore i Eisoldt, 1999; Töpfer-Petersen, 1999). Els residus d'*N*-acetilgalactosamina, *N*-acetilglucosamina i galactosa participen en el transport d'ions (Spicer i Schulte, 1992), i els residus de galactosa- β (1 \rightarrow 4)-*N*-acetilglucosamina formen part de proteïnes estructurals (Arenas et al., 2001).

L'àcid siàlic o àcid neuramínic és un aminosucre acídic de nou àtoms de carboni (Danguy et al., 1994) amb afinitat per les lectines LFA, MAA i SNA. L'especificitat de l'LFA envers l'àcid neuramínic és independent del residu al qual es troba unit i, per tant, permet detectar tant *N*- com *O*- glicoconjugats (Fisher i Brossmer, 1995). Les lectines MAA i SNA no discriminen on s'uneix l'àcid siàlic, però confirmen la presència de residus d'àcid neuramínic- α -2,3-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-*N*-acetilglucosamina i d'àcid neuramínic- α -2,6-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-*N*-acetilglucosamina i/o d'àcid neuramínic- α -2,6-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-*N*-acetilgalactosamina (Peumans i Van Damme, 1998). La secreció luminal i escasses cèl·lules secretores contenen residus d'àcid neuramínic- α -2,6-galactosa- β (1 \rightarrow 4) unit a l'*N*-acetilglucosamina o a l'*N*-acetilgalactosamina, mentre que no s'han detectat residus d'àcid neuramínic- α -2,3-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-*N*-acetilglucosamina. Així doncs, l'afinitat moderada de l'LFA, tant al citoplasma i a la superfície apical de les cèl·lules secretores com a la secreció luminal, suggereix la presència de residus d'àcid neuramínic amb altres tipus d'unions glicosídiques. L'àcid siàlic intervé en la hidratació de la superfície cel·lular i en el transport de metabolits i ions a través de la membrana plasmàtica (Corfield i Schauer, 1982; Spicer i Schulte, 1992).

L'estroma de la glàndula conté *N*- i *O*- glicoproteïnes i és ric en residus de fucosa, per bé que també conté residus de mannososa, *N*-acetilgalactosamina, *D-N*-acetilglucosamina, α -*D*-galactosa i àcid neuramínic; els residus de galactosa- β (1 \rightarrow 4)-*N*-acetilglucosamina, àcid

neuramínic- α -2,3-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-*N*-acetilglucosamina i àcid neuramínic- α -2,6-galactosa- β (1 \rightarrow 4) unit a l'*N*-acetilglucosamina o a l'*N*-acetilgalactosamina són absents.

Els residus d'*L*-fucosa, juntament amb els de *D-N*-acetilgalactosamina i d' α -*D*-galactosa, tenen funcions estructurals (Parillo et al., 1998). Els residus de fucosa i àcid neuramínic regulen la difusió de substrats a través de la matriu extracel·lular i, juntament amb residus galactosil, intervenen en les interaccions cèl·lula-cèl·lula (Spicer i Schulte, 1992; Parillo et al., 1998; Blackmore i Eisoldt, 1999). Els galactoconjugats afavoreixen l'adhesió de les cèl·lules a la matriu extracel·lular (Spicer i Schulte, 1992; Blackmore i Eisoldt, 1999) i el manteniment de la cohesió cel·lular (Parillo et al., 1998). Els residus de mannososa faciliten el transport d'ions a través de les cèl·lules (Spicer i Schulte, 1992) i els residus d'*N*-acetilglucosamina augmenten la mucoelasticitat de la matriu extracel·lular (Salustri et al., 1999). L'àcid hialurònic conté *N*-acetilglucosamina, mentre que el condroitin sulfat i el dermatan sulfat contenen unitats alternades d'*N*-acetilgalactosamina (Ruoslahti, 1988; Chan i Wong, 1992); així doncs, els residus d'*N*-acetilglucosamina i d'*N*-acetilgalactosamina presents a l'estroma podrien formar part d'aquests proteoglicans.

Existeixen poques dades sobre la composició i funció dels residus glicosídics presents a les túniques musculars. A diferència de l'estroma, la túnica muscular de les glàndules vesiculars porcines només conté residus d' α -*L*-fucosa i d'àcid neuramínic- α -2,3-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-*N*-acetilglucosamina. Aquests residus, igualment com a l'estroma, intervenen en la difusió de substrats i en les interaccions cèl·lula-cèl·lula (Spicer i Schulte, 1992; Parillo et al., 1998; Blackmore i Eisoldt, 1999). Els residus de fucosa i d'àcid neuramínic també són presents a la túnica muscular de les glàndules vesiculars del conill perquè, les quals contenen, a més, residus de *D-N*-acetilglucosamina, β -galactosa, α -*N*-acetilgalactosamina i galactosa- β (1 \rightarrow 4)-*N*-acetilglucosamina (Chan i Wong, 1998).

A partir d'aquests resultats es conclou que l'epiteli de les glàndules vesiculars del mascle porcí sintetitza abundants *N*- i *O*- glicoproteïnes. Majoritàriament, aquestes glicoproteïnes són secretades i tenen la seva funció al plasma seminal, per bé que algunes poden formar part de glicoproteïnes citoplasmàtiques estructurals o enzimàtiques. Els residus glicosídics presents al citoplasma intervenen en el transport de fluids i ions i en les interaccions entre membranes d'òrgànuls. Al plasma seminal els residus glicosídics formen part de glicoproteïnes que s'adsorveixen a la superfície externa dels espermatozoides i participen

en la regulació del metabolisme espermàtic, afavoreixen les interaccions entre l'espermatozoide i l'òcit i, fins i tot, regulen la permeabilitat de la membrana plasmàtica i el transport d'ions al seu través. A més, els residus glicosídics protegeixen les glicoproteïnes secretades de la proteolisi dels enzims del plasma seminal, i participen en els mecanismes immunosupressors del tracte reproductor femení.

Les glicoproteïnes de la superfície apical de les cèl·lules epitelials tenen principalment funcions estructurals i de transport, i eviten la deshidratació de l'epiteli; a l'estroma proporcionen viscoelasticitat i cohesió estructural, i faciliten la difusió de substàncies; i a la túnica muscular intervenen en funcions de transport i d'interacció cèl·lula-cèl·lula.

EL COS DE LA PRÒSTATA

L'epiteli secretor del cos de la pròstata del mascle reproductor porcí està constituït per cèl·lules columnars i cúbiques, el citoplasma de les quals es caracteritza per contenir abundants grànuls rics en glicoconjugats neutres i escassos glicoconjugats àcids que són alliberats a l'exterior, probablement, mitjançant mecanismes de secreció apocrina.

Les cèl·lules columnars principals i denses i les cèl·lules cúbiques mostren una afinitat pràcticament idèntica per les mateixes lectines, per bé que la intensitat de la reacció varia d'un tipus cel·lular a un altre. Les cèl·lules epitelials i la secreció luminal també presenten el mateix patró de reactivitat per les lectines. Per tant, els resultats obtinguts indiquen que els diferents tipus cel·lulars contribueixen a la secreció glicoproteica, tot i que el grau d'aportació a la secreció difereix entre ells.

Les cèl·lules epitelials del cos de la pròstata del mascle porcí sintetitzen i secreten residus glicosídics de naturalesa diversa, com fucosa, mannososa, α - i β -D-N-acetilgalactosamina, D-N-acetilglucosamina, α -D-galactosa, galactosa- $\beta(1\rightarrow4)$ -N-acetilglucosamina, àcid neuramínic- α -2,6-galactosa- $\beta(1\rightarrow4)$ -N-acetilglucosamina, àcid neuramínic- α -2,6-galactosa- $\beta(1\rightarrow4)$ -N-acetilgalactosamina i àcid neuramínic- α -2,3-galactosa- $\beta(1\rightarrow4)$ -N-acetilglucosamina.

Els estudis sobre les característiques histoquímiques del cos de la pròstata del mascle porcí són molt escassos. Destaca només un treball publicat l'any 1990 per Tsukise i Yamada, en el que el marcatge amb lectines de les diferents estructures prostàtiques coincideix amb el descrit en aquest treball. La pròstata de conills porquins, búfals i

humans també és rica en residus glicosídics, per bé que la naturalesa i característiques d'aquests sucres difereixen considerablement de les del mascle porcí. Així, les cèl·lules epitelials de la pròstata de conills porquins contenen abundants residus de β -D-galactosa- $\beta(1\rightarrow3)$ -D-*N*-acetilgalactosamina i de galactosa- $\beta(1\rightarrow4)$ -*N*-acetilglucosamina, però escassos residus d'àcid siàlic (Chan i Wong, 1991a, 1992); les cèl·lules prostàtiques de búfals no sintetitzen residus de β -D-galactosa- $\beta(1\rightarrow3)$ -D-*N*-acetilgalactosamina ni d' α -D-galactosa (Abou-Elmagd i Wrobel, 1989), mentre que les d'humans produeixen una baixa quantitat de residus de fucosa (Arenas et al., 1999). D'altra banda, s'ha comprovat que en condicions patològiques es donen canvis en el contingut glicosídic de les proteïnes prostàtiques (Orgad et al., 1984; Arenas et al., 1999); així en humans afectats de càncer de pròstata s'ha descrit un augment del contingut de residus d'àcid siàlic, galactosa i fucosa, mentre que en pacients amb hiperplàsia prostàtica benigna s'observa un increment dels residus d'*N*-acetilgalactosamina (Arenas et al., 1999).

Els resultats obtinguts a partir de la histoquímica de lectines demostren que les cèl·lules epitelials del cos de la pròstata sintetitzen *N*- i *O*- glicoproteïnes que poden ser secretades o formar part de proteïnes citoplasmàtiques.

A les cèl·lules epitelials els residus de fucosa intervenen en el transport de substàncies a través del citoplasma (Töpfer-Petersen, 1999; Wheatley i Hawtin, 1999), tenen funcions estructurals (Arenas et al., 1998) i formen part de les unions intercel·lulars (Chan i Ho, 1999). El citoplasma basal i el citoplasma apical de les cèl·lules epitelials mostra una afinitat diferent per la GNA. Al capítol anterior s'ha comprovat que el citoplasma basal d'aquestes cèl·lules presenta lisosomes. Els enzims lisosòmics es caracteritzen per contenir abundants residus d'oligomannosa, els quals tenen una elevada afinitat per la lectina GNA (von Figura i Hasilik, 1986; Litynska i Przybylo, 1998). Així doncs, la positivitat del citoplasma basal està probablement relacionada amb la presència de lisosomes. Finalment, els residus de D-*N*-acetilglucosamina participen en les interaccions membranoses entre orgànuls i entre cèl·lules adjacents (Blackmore i Eisoldt, 1999), i formen part de proteïnes del citoesquelet (Blithe, 1993) i de proteïnes enzimàtiques (Arenas et al., 2001).

L'activitat secretora de la pròstata, així com la seva estructura, es troben sota control dels andrògens (Luke i Coffey, 1994). La dihidrotestosterona, que és l'androgen actiu a la pròstata i a les glàndules vesiculars, se sintetitza a les cèl·lules prostàtiques i, en menor

grau, a les cèl·lules vesiculars a partir de la reducció de testosterona mitjançant l'enzim 5 α -reductasa (Luke i Coffey, 1994). Aquest enzim és una sialoglicoproteïna *O*-glicosilada amb cadenes laterals d'oligosacàrids constituïdes per mannososa, fucosa i *N*-acetilgalactosamina (Quemener et al., 1994).

Les glicoproteïnes secretades per les cèl·lules epitelials del cos de la pròstata tenen importants funcions al plasma seminal (Tsukise i Yamada, 1990). En el mascle porcí, les cèl·lules epitelials del cos de la pròstata secreten la glicoproteïna PSP, per bé que en menor quantitat que les cèl·lules vesiculars (Manaskova et al., 2002). En porcí també s'ha identificat una glicoproteïna anomenada antiaglutinina rica en residus d'àcid neuramínic, que és secretada al cos de la pròstata, les glàndules vesiculars i l'epidídim. Aquesta glicoproteïna no només evita l'aglutinació dels espermatozoides, sinó que també manté la seva motilitat progressiva (Harayama et al., 1994, 1999, 2000). La fosfatasa àcida és un enzim hidrolasa secretat per la pròstata de porcins i humans que catalitza la hidròlisi d'ésters monofosfat a compostos hidroxil i fòsfor inorgànic (Aumüller et al., 1994; Wysocki i Strzezek, 2000). Tot i que no es coneixen quins són els seus substrats i la seva funció fisiològica a l'ejaculat (Aumüller et al., 1994), és probable que la fosfatasa àcida s'uneixi a la membrana plasmàtica de l'espermatozoide i reguli la seva estabilitat (Wysocki i Strzezek, 2000); també es creu que aquest enzim participa en el control del metabolisme espermàtic (Wysocki i Strzezek, 2000). En humans, la fosfatasa àcida és una glicoproteïna que conté 2-3 residus fucosil, 11-14 residus mannosil, 4-7 residus galactosil, 10-15 residus d'*N*-acetilglucosamina i 7-10 residus d'àcid neuramínic (Ostrowski et al., 1979; McTigue i van Etten, 1982). Les cèl·lules epitelials prostàtiques d'humans secreten l' α_1 -glicoproteïna àcida (AGP), que conté residus de fucosa (Poland et al., 2002) i es creu que participa en la regulació dels mecanismes de defensa immune del tracte reproductor femení (Pukhalsky et al., 1998). La PSA, un antígen específic de la pròstata d'humans, és una *O*-glicoproteïna rica en residus d'àcid neuramínic que participa en la hidròlisi dels coàguls seminals (Aumüller et al., 1997).

D'altra banda, a la pròstata de rates s'ha aïllat una glicoproteïna anomenada prostateïna que conté residus de mannososa, galactosa- $\beta(1\rightarrow4)$ -*N*-acetilglucosamina, glucosa i *N*-acetilglucosamina (Wilson et al., 1981). Segons Maccioni et al. (2001), la prostateïna s'uneix a la membrana espermàtica de manera que crea una coberta protectora que emmascara els antígens de membrana i protegeix, així, l'espermatozoide de la resposta immune del tracte reproductor femení. En rosegadors, la transglutaminasa, una *N*-

glicoproteïna rica en residus de mannososa (Aumüller i Seitz, 1990; Esposito et al., 1996), és secretada per la pròstata i les glàndules vesiculars (James i Hargreave, 1984) i intervé en els mecanismes de defensa immunitària i en la coagulació del semen (Williams-Ashman, 1984).

Així doncs, els resultats obtinguts pels diferents autors indiquen que les glicoproteïnes prostàtiques secretades intervenen en el control de l'estabilitat de la membrana espermàtica, protegeixen l'espermatozoide de la resposta immune uterina, eviten la seva aglutinació i afavoreixen la seva motilitat progressiva.

La superfície apical de l'epiteli secretor es caracteritza per la presència d'abundants residus de β -D-galactosa- β (1 \rightarrow 3)-D-N-acetilgalactosamina i escassos residus d' α -D-N-acetilgalactosamina i galactosa- β (1 \rightarrow 4)-N-acetilglucosamina, i per l'absència de residus de fucosa, mannososa, glucosa i àcid neuramínic. Aquests resultats coincideixen amb els obtinguts a la pròstata de conill porquí, on s'ha demostrat també la presència de residus de mannososa, N-acetilglucosamina i fucosa (Chan i Wong, 1992). De tota manera, el contingut glicosídic de la superfície apical de l'epiteli varia en relació a l'estadi funcional de les cèl·lules i, fins i tot, s'observen canvis notables associats a processos patològics (Zieske i Bernstein, 1982; Orgad et al., 1984; Chan i Wong, 1992). La funció dels residus d'*N*-acetilgalactosamina i de β -D-galactosa- β (1 \rightarrow 3)-D-N-acetilgalactosamina a la superfície cel·lular està relacionada amb el transport d'ions a través de les cèl·lules (Spicer i Schulte, 1992), mentre que els residus de galactosa- β (1 \rightarrow 4)-N-acetilglucosamina poden formar part de proteïnes estructurals (Arenas et al., 2001).

L'estroma del cos de la pròstata del mascle porcí conté residus d' α -L-fucosa, α (1 \rightarrow 6)fucosa, α -D-mannosa, α i β -D-N-acetilgalactosamina, β -D-galactosa- β (1 \rightarrow 3)-D-N-acetilgalactosamina, α -D-galactosa, D-N-acetilglucosamina i àcid neuramínic. Entre els residus d'àcid neuramínic es troben l'àcid neuramínic- α -2,6-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-N-acetilglucosamina i l'àcid neuramínic- α -2,6-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-N-acetilgalactosamina. El contingut de residus glicosídics a l'estroma glandular és inversament proporcional al seu contingut en fibres musculars llises. L'estroma del cos de la pròstata de porcí no conté residus d' α -D-glucosa, galactosa- β (1 \rightarrow 4)-N-acetilglucosamina i àcid neuramínic- α -2,3-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-N-acetilglucosamina. Els residus de galactosa- β (1 \rightarrow 4)-N-

acetilglucosamina tampoc són presents a la pròstata del conill perquè (Chan i Wong, 1991a).

L'estroma té un paper regulador del desenvolupament i del creixement de la pròstata, així com de la seva funció (Cunha et al., 1983). Entre els components de la matriu extracel·lular destaquen els proteoglicans, que intervenen en les interaccions cèl·lula-matriu extracel·lular, en l'adhesió de les cèl·lules a la matriu i en la regulació de la diferenciació i la proliferació cel·lular (Hay, 1981; Toole, 1981; Ruoslahti, 1988). L'estroma de la pròstata del conill perquè és ric en àcid hialurònic, condroitin sulfat i dermatan sulfat (Chan i Wong, 1991a), els quals formen part de proteoglicans (Ruoslahti, 1988). L'àcid hialurònic conté residus d'*N*-acetilglucosamina, mentre que el condroitin sulfat i el dermatan sulfat contenen residus d'*N*-acetilgalactosamina (Ruoslahti, 1988; Chan i Wong, 1992).

Els residus de fucosa i d'àcid neuramínic intervenen en les interaccions cèl·lula-cèl·lula i en la regulació de la difusió de substrats i ions a través de la matriu extracel·lular (Spicer i Schulte, 1992; Parillo et al., 1998; Blackmore i Eisoldt, 1999); els residus d'*L*-fucosa i de *D-N*-acetilgalactosamina tenen funcions estructurals (Parillo et al., 1998) i, a més, els residus de *D-N*-acetilgalactosamina i de mannososa participen en el transport d'ions (Spicer i Schulte, 1992). Els galactoconjugats són importats per a l'adhesió de les cèl·lules a la matriu extracel·lular (Spicer i Schulte, 1992; Blackmore i Eisoldt, 1999) i per al manteniment de la cohesió cel·lular (Parillo et al., 1998), mentre que els residus d'*N*-acetilglucosamina augmenten la mucoelasticitat de la matriu extracel·lular (Salustri et al., 1999).

El significat fisiològic de la diversitat estructural de l'àcid siàlic és poc conegut (Spicer i Schulte, 1992), però s'ha observat que els glicoconjugats amb residus d'àcid neuramínic difereixen en les seves propietats viscoelàstiques en funció del tipus d'enllaç (Montreuil, 1980). Així, l'enllaç α -2,6 dels residus d'àcid neuramínic units a galactosa pot girar lliurement de manera que incrementa la viscoelasticitat de la matriu extracel·lular, mentre que l'enllaç α -2,3 és rígid (Montreuil, 1980). Per tant, la presència de residus d'àcid neuramínic units a residus de galactosa mitjançant enllaços α -2,6 i l'absència de residus d'àcid neuramínic- α -2,3 suggereixen que l'estroma del cos de la pròstata del mascle porcí té una elevada viscoelasticitat.

A partir de l'estudi histoquímic es pot concloure que les cèl·lules epitelials del cos de la pròstata del mascle porcí sintetitzen i secreten una gran diversitat d'*N*- i *O*- glicoproteïnes.

Al citoplasma els residus glicosídics formen part de glicoproteïnes que participen en el metabolisme dels andrògens, en el transport de substàncies i en les interaccions entre les membranes d'òrgans i, a més, formen part de proteïnes citoesquelètiques i enzimàtiques i de complexos d'unió.

Els residus glicosídics secretats per les cèl·lules epitelials prostàtiques formen part de glicoproteïnes que s'adhereixen al plasmalemma de l'espermatozoide on regulen la permeabilitat de la membrana plasmàtica i el transport d'ions al seu través, emmascaren els antígens de membrana i, per tant, protegeixen l'espermatozoide d'una resposta immune del tracte reproductor femení, i a més, afavoreixen la motilitat progressiva i eviten l'aglutinació dels espermatozoides.

Els residus glicosídics de la superfície apical de les cèl·lules epitelials tenen funcions estructurals i de transport.

A l'estroma, els residus glicosilats també tenen funcions estructurals i de transport, i intervenen en les interaccions cèl·lula-cèl·lula, en l'adhesió de les cèl·lules a la matriu extracel·lular i en el manteniment de la cohesió cel·lular; a més, aquests residus proporcionen viscoelasticitat a l'estroma.

LA PRÒSTATA DISSEMINADA

La regió caudal de la uretra pelviana del mascle reproductor porcí està constituïda per la mucosa uretral, l'estrat cavernós, la pròstata disseminada i la túnica muscular de la uretra.

La mucosa uretral està formada per un epiteli de transició i una làmina pròpia de teixit conjuntiu. L'epiteli uretral i la làmina pròpia contenen residus d' α -L-fucosa, α -D-mannosa, α - i β -D-N-acetilgalactosamina, β -D-galactosa- β (1 \rightarrow 3)-D-N-acetilgalactosamina, α -D-galactosa, D-N-acetilglucosamina i àcid neuramínic; mentre que no presenten residus d' α (1 \rightarrow 6)fucosa, galactosa- β (1 \rightarrow 4)-N-acetilglucosamina, àcid neuramínic- α -2,3-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-N-acetilglucosamina, àcid neuramínic- α -2,6-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-N-acetilglucosamina i àcid neuramínic- α -2,6-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-N-acetilgalactosamina. Els residus glicosídics sovint es localitzen a la superfície apical de l'epiteli on probablement formen part del glicocàlix. El glicocàlix de les cèl·lules epitelials de la uretra actua de barrera a les substàncies tòxiques de l'orina i a la invasió de microorganismes patògens (Buckley et al., 2000); en aquest sentit Schaeffer et al. (1980)

van demostrar que els residus de D-mannosa del glicocàlix inhibeixen la unió d'*Escherichia coli* a les cèl·lules uroepiteliales. Els O-glicoconjugats intervien tant en la protecció de l'epiteli enfront la invasió bacteriana (Cohen et al., 1984; Lamblin i Roussel, 1993) com en la seva lubricació (Jentoff, 1990; Devine i McKenzie, 1992).

La làmina pròpia és rica en fibres elàstiques que participen en la distensió de la uretra (Nakano, 1994); aquestes fibres estan associades a glicoproteïnes les quals afavoreixen el seu assemblatge i els hi confereixen suport estructural (Gibson et al., 1996). Els residus d'*N*-acetilglucosamina augmenten la mucoelasticitat (Salustri et al., 1999) de la matriu extracel·lular i, per tant, també afavoreixen la distensió uretral. Els residus de fucosa, D-*N*-acetilgalactosamina i α -D-galactosa tenen funcions estructurals (Parillo et al., 1998), i els galactoconjugats afavoreixen l'adhesió de les cèl·lules a la matriu extracel·lular (Spicer i Schulte, 1992; Blackmore i Eisoldt, 1999) i intervien en el manteniment de la cohesió cel·lular (Parillo et al., 1998). Els residus de fucosa, juntament amb els d'àcid neuramínic, també intervien en les interaccions cèl·lula-cèl·lula (Spicer i Schulte, 1992; Parillo et al., 1998) i a més participen en la difusió de substrats a través de la làmina pròpia (Parillo et al., 1998).

L'estrat cavernós subjacent a la làmina pròpia és ric en fibres elàstiques i confereix propietats erèctils a la uretra pelviana (Dellmann, 1993). L'estrat cavernós té un patró de reactivitat de les lectines similar al de la làmina pròpia uretral, per bé que l'estrat cavernós és ric en residus d'*N*-acetilgalactosamina i conté residus d'a(1→6)fucosa.

La pròstata disseminada està constituïda per túbuls secretors i conductes excretors revestits per un epiteli ric en cèl·lules columnars. Tal i com s'ha comprovat al Capítol 1, en general, les cèl·lules columnars contenen escassos glicoconjugats neutres que es concentren al citoplasma apical i a la superfície luminal, per bé que s'observen algunes cèl·lules amb abundants glicoconjugats neutres i àcids distribuïts per tot el citoplasma.

No existeixen dades sobre les característiques histoquímiques de la pròstata disseminada del mascle porcí i es desconeix quina és la funció dels seus productes de secreció a l'ejaculat.

Tant les cèl·lules columnars principals i denses dels túbuls secretors com les cèl·lules columnars dels conductes excretors mostren una gran diversitat de residus glicosídics citoplasmàtics. Als túbuls secretors, les cèl·lules principals i les cèl·lules denses reaccionen pràcticament amb les mateixes lectines, tot i que la intensitat del marcatge

varia entre les dues tipologies cel·lulars. Les cèl·lules principals i denses contenen residus d'a-L-fucosa, a(1→6)fucosa, a-D-mannosa, a- i β-D-N-acetilgalactosamina, D-N-acetilglucosamina i àcid neuramínic; entre els residus d'àcid neuramínic es troben els d'àcid neuramínic-a-2,6-galactosa-β(1→4) unit a l'N-acetilglucosamina o a l'N-acetilgalactosamina, i els d'àcid neuramínic-a-2,3-galactosa-β(1→4)-N-acetilglucosamina que són presents a les cèl·lules principals i absents a les cèl·lules denses. Ambdós tipus cel·lulars no contenen residus de β-D-galactosa-β(1→3)-D-N-acetilgalactosamina, a-D-galactosa i galactosa-β(1→4)-N-acetilglucosamina. D'altra banda, el citoplasma de les cèl·lules columnars dels conductes excretors també mostra un patró d'afinitat similar al de les cèl·lules columnars dels túbuls secretors. No obstant, la intensitat de reacció de les cèl·lules dels conductes excretors és major amb les lectines específiques pels residus d'a(1→6)fucosa i a-N-acetilgalactosamina, i menor amb les lectines específiques pels residus de β-D-galactosa-β(1→3)-D-N-acetilgalactosamina i a-D-galactosa. Les cèl·lules dels conductes excretors no presenten residus de galactosa-β(1→4)-N-acetilglucosamina. Els patrons d'afinitat per les lectines del citoplasma de les cèl·lules dels túbuls secretors i dels conductes excretors i de la secreció luminal també són similars, per bé que la intensitat de reacció de les lectines és major a la secreció luminal.

A la superfície apical de l'epiteli, sobretot dels conductes excretors, es troba una gran diversitat de residus glicosídics. Els residus d'a- i β-D-N-acetilgalactosamina, β-D-galactosa-β(1→3)-D-N-acetilgalactosamina, a-D-galactosa, galactosa-β(1→4)-N-acetilglucosamina, D-N-acetilglucosamina, àcid neuramínic-a-2,3-galactosa-β(1→4)-N-acetilglucosamina i àcid neuramínic unit a altres tipus d'enllaços són presents a la superfície apical de cèl·lules columnars tant dels túbuls secretors com dels conductes excretors; mentre que els d'a(1→6)fucosa, a-D-glucosa, àcid neuramínic-a-2,6-galactosa-β(1→4)-N-acetilglucosamina i àcid neuramínic-a-2,6-galactosa-β(1→4)-N-acetilgalactosamina només es localitzen a la superfície apical de les cèl·lules columnars dels conductes excretors.

Els resultats obtinguts mitjançant la histoquímica de lectines demostren que tant els túbuls secretors com els conductes excretors de la pròstata disseminada de porcí participen en la secreció de les glicoproteïnes luminals, per bé que la seva contribució és diferent. Les cèl·lules epitelials dels túbuls secretors i dels conductes excretors sintetitzen N- i O-

glicoproteïnes, que es localitzen, principalment, a la superfície apical de l'epiteli i a la secreció luminal. Aquesta localització suggereix que, a la pròstata disseminada, la secreció glicoproteïca es dona per via constitutiva, de manera que els grànuls secretors són alliberats al lumen a mesura que s'originen del complex de Golgi mitjançant la seva fusió amb la membrana plasmàtica. Tot i que no es coneixen les funcions concretes de les glicoproteïnes secretades per la pròstata disseminada, és probable que estiguin implicades en la protecció i lubricació contínua de l'epiteli uretral.

L'existència d'una via de secreció constitutiva a les cèl·lules epitelials de la pròstata disseminada no exclou la presència d'una via de secreció glicoproteica minoritària dependent d'andrògens. Igualment com les glicoproteïnes del cos de la pròstata, les glicoproteïnes secretades per la pròstata disseminada mitjançant una via regulada poden adsorvir-se a la superfície externa de l'espermatozoide i participar, així, en el transport d'ions a través de la membrana plasmàtica (Spicer i Schulte, 1992; Blackmore i Eisoldt, 1999) i en el control de la seva permeabilitat (Töpfer-Petersen, 1999). A més aquestes glicoproteïnes poden evitar l'aglutinació dels espermatozoides, afavorir el seu moviment progressiu (Harayama et al., 1994, 1999, 2000) i protegir-los d'una resposta immune de l'úter (Pukhalsky et al., 1998; Yang et al., 1998; Nimtz et al., 1999; Maccioni et al., 2001; Assreuy et al., 2003).

Igualment com s'ha descrit al cos de la pròstata, els residus glicosídics que formen part de glicoproteïnes intracel·lulars són essencials per a l'activitat cel·lular ja que participen en el metabolisme dels andrògens (Quemener et al., 1994), en el transport de substàncies a través del citoplasma (Töpfer-Petersen, 1999; Wheatley i Hawtin, 1999) i en les interaccions entre les membranes d'orgànuls i cèl·lules adjacents (Blackmore i Eisoldt, 1999; Chan i Ho, 1999); també formen part de proteïnes del citoesquelet (Blithe, 1993) i enzimàtiques (Litynska i Przybylo, 1998; Arenas et al., 2001).

A la superfície apical, els residus d'a-D-N-acetilgalactosamina i de D-N-acetilglucosamina participen en el control de la permeabilitat de la membrana plasmàtica (Blackmore i Eisoldt, 1999; Töpfer-Petersen, 1999) i, juntament amb els residus de galactosa i d'àcid neuramínic, afavoreixen el transport de fluids i ions a través de la membrana (Corfield i Schauer, 1982; Spicer i Schulte, 1992). L'àcid neuramínic també intervé en la hidratació de la superfície apical de les cèl·lules (Corfield i Schauer, 1982; Spicer i Schulte, 1992).

L'estroma de la pròstata disseminada del mascle porcí conté residus d'a-L-fucosa, a(1→6)fucosa, a i β-D-N-acetilgalactosamina, β-D-galactosa-β(1→3)-D-N-acetilgalactosamina, a-D-galactosa, galactosa-β(1→4)-D-N-acetilglucosamina, D-N-acetilglucosamina, àcid neuramínic, àcid neuramínic-a-2,6-galactosa-β(1→4)-N-acetilglucosamina i àcid neuramínic-a-2,6-galactosa-β(1→4)-N-acetilgalactosamina; mentre que no presenta residus d'a-D-mannosa, a-D-glucosa i àcid neuramínic-a-2,3-galactosa-β(1→4)-N-acetilglucosamina. Tal i com s'ha descrit al cos de la pròstata, aquests residus glicosídics participen en les interaccions cèl·lula-cèl·lula i cèl·lula-matriu extracel·lular (Hay, 1981; Toole, 1981; Ruoslahti, 1988; Spicer i Schulte, 1992; Blackmore i Eisoldt, 1999), tenen funcions estructurals i de manteniment de la cohesió cel·lular (Parillo et al., 1998) i regulen la diferenciació i la proliferació cel·lular (Hay, 1981; Toole, 1981; Ruoslahti, 1988); també augmenten la mucoelasticitat de la matriu extracel·lular (Salustri et al., 1999) i participen en la difusió de substrats i ions a través seu (Spicer i Schulte, 1992; Parillo et al., 1998; Blackmore i Eisoldt, 1999).

Externa a la càpsula prostàtica es troba la túnica de musculatura estriada, la qual es caracteritza pel seu baix contingut en residus glicosídics. La túnica muscular conté només escassos residus d'a-L-fucosa, a-D-mannosa i a-D-N-acetilgalactosamina. Els residus d'a-L-fucosa i d'a-D-N-acetilgalactosamina tenen funcions estructurals (Parillo et al., 1998) i, juntament amb els d'a-D-mannosa, participen en la regulació de la difusió d'ions i substrats (Spicer i Schulte, 1992).

A partir d'aquests resultats es conclou que els residus glicosídics presents a l'epiteli uretral intervenen en la protecció i lubricació de l'epiteli, mentre que a la làmina pròpia i a l'estrat cavernós tenen funcions estructurals i viscoelàstiques.

Les cèl·lules epitelials de la pròstata disseminada sintetitzen *N*- i *O*- glicoproteïnes, les quals poden ser secretades majoritàriament mitjançant una via constitutiva, però també per una via regulada de secreció. Les glicoproteïnes alliberades al lumen de forma constitutiva podrien participar en la protecció i lubricació de la uretra pelviana, mentre que la via regulada de secreció de la pròstata disseminada seria equivalent a la secreció apocrina del cos de la pròstata. Així doncs, les glicoproteïnes secretades de forma regulada tenen les mateixes funcions que al cos de la pròstata i, per tant, participen en els

mecanismes de defensa immunitària del tracte reproductor femení, afavoreixen el transport d'ions a través de la membrana espermàtica i regulen la permeabilitat del plasmalemma. A més, els residus glicosídics eviten l'aglutinació dels espermatozoides i afavoreixen la seva motilitat progressiva.

Al citoplasma de les cèl·lules epitelials els residus glicosídics participen en el metabolisme dels andrògens, en el transport de substàncies i en les interaccions entre les membranes d'òrgans i cèl·lules adjacents i, també, formen part de proteïnes del citoesquelet o enzimàtiques.

Les glicoproteïnes de la superfície apical de l'epiteli tenen principalment funcions estructurals, de transport i d'hidratació; a l'estroma proporcionen cohesió estructural i mucoelasticitat, afavoreixen la interacció cel·lular i el transport de substàncies a través de la matriu extracel·lular, i regulen la diferenciació i la proliferació cel·lular.

Els escassos residus glicosídics de la túnica muscular tenen funcions estructurals i de transport.

LES GLÀNDULES BULBOURETRALS

Les glàndules bulbouretrals del mascle reproductor porcí són glàndules mucoses constituïdes per túbuls secretors i conductes excretors, limitats per un epiteli simple format per cèl·lules piramidals que mostren un citoplasma ric en grànuls secretors. Al Capítol 1 s'ha demostrat que les cèl·lules epitelials i la secreció luminal contenen abundants glicoconjugats neutres i glicoconjugats àcids carboxilats i, també, glicoconjugats àcids sulfatats; en aquest capítol el marcatge amb lectines posa de manifest que no existeixen diferències en la composició glicosídica entre les cèl·lules dels túbuls secretors i dels conductes excretors i la secreció luminal; això indica que les glicoproteïnes del lumen són sintetitzades i secretades per les cèl·lules epitelials. La secreció de les glàndules bulbouretrals conté residus d' α - i β -D-N-acetilgalactosamina, β -D-galactosa- β (1 \rightarrow 3)-D-N-acetilgalactosamina, α -D-galactosa, D-N-acetilglucosamina i àcid neuramínic; mentre que no presenta residus d' α -L-fucosa, α (1 \rightarrow 6)fucosa, α -D-mannosa, α -D-glucosa, galactosa- β (1 \rightarrow 4)-N-acetilglucosamina, àcid neuramínic- α -2,6-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-N-acetilglucosamina, àcid neuramínic- α -2,6-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-N-acetilgalactosamina i àcid neuramínic- α -2,3-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-N-acetilglucosamina.

L'estroma de les glàndules bulbouretrals de porcí mostra una baixa afinitat per les lectines i reacciona només amb aquelles que són específiques pels residus d'a-L-fucosa i a(1→6)fucosa.

La presència de residus galactosil i *N*-acetilgalactosamina i l'absència de residus mannosil a la secreció luminal indiquen que les cèl·lules epitelials de les glàndules bulbouretrals sintetitzen i secreten principalment *O*-glicoproteïnes. Tanmateix, els resultats obtinguts a partir dels tractaments químics i enzimàtics també posen de manifest una activitat de síntesi i secreció d'*N*-glicoproteïnes.

En mascles porcs, la secreció bulbouretral està principalment constituïda per una sialomucina (Boursnell et al., 1970; Boursnell i Butler, 1973; Setchell et al., 1994). Les mucines són glicoproteïnes *O*-glicosilades (Van Klinken et al., 1995), en les que els residus glicosídics estan molt empaquetats, de manera que constitueixen una coberta protectora enfront la proteolisi (Jentoff, 1990). Les mucines, en general, lubrifiquen les cèl·lules epitelials i eviten la seva deshidratació (Jentoff, 1990; Devine i McKenzie, 1992), per bé que en el tracte reproductor masculí també actuen de barrera enfront la invasió de bacteris i altres agents patògens (Cohen et al., 1984; Lamblin i Roussel, 1993). Així, les mucines formen una secreció gelatinosa que engloba bacteris i agents patògens que posteriorment són fagocitats (Lamblin i Roussel, 1993; Slomiany et al., 1996). La interacció entre els residus glicosídics de les mucines, que són rics en àcid siàlic i grups sulfatats, i les proteïnes bacterianes (Erickson et al., 1992, Schrotten et al., 1993; Venegas et al., 1995; Lagow et al., 1999) afavoreix aquesta englobació. Així doncs, sembla que la secreció bulbouretral intervé en la protecció i lubrificació de la uretra.

Segons Hartree (1962) i Boursnell et al. (1970) la secreció de les glàndules bulbouretrals de porcí conté en pes sec un 27% d'àcid siàlic, un 13% d'*N*-acetilgalactosamina i un 4% de sucres neutres.

Els residus d'àcid siàlic són responsables de la reacció positiva amb el blau alcià a pH 2,5 (Tsukise et al., 1979). Les càrregues negatives d'aquests residus augmenten la solubilitat de les glicoproteïnes i determinen la seva conformació (Hilkens et al., 1992). El contingut d'àcid siàlic de les secrecions bulbouretrals del mascle porcí és d'un 4-4,5%, mentre que a les secrecions vesiculars i prostàtiques el contingut d'àcid siàlic és molt baix (Hartree, 1962). L'abundància d'àcid siàlic fa que aquest sigui utilitzat com a marcador de l'activitat de les glàndules bulbouretrals de porcí. A l'ejaculat, els residus d'àcid

neuramínic secretats per les glàndules bulbouretrals es poden unir a la superfície externa de l'espermatozoide, on tenen un important paper en el manteniment de la integritat del plasmalemma i de l'acrosoma (Du Toit, 1992) a partir de la regulació de la seva activitat metabòlica (Yamada, 1985). Les glàndules bulbouretrals de rates (Hart i Greenstein, 1964), humans (Sirigu et al., 1993) i bocs (Tsukise i Yamada, 1987b) també secreten àcid siàlic.

A la secreció luminal de les glàndules bulbouretrals de porcí no s'han observat residus d'àcid neuramínic- α -2,3-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-*N*-acetilglucosamina, àcid neuramínic- α -2,6-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-*N*-acetilglucosamina i/o àcid neuramínic- α -2,6-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-*N*-acetilgalactosamina; així doncs, els residus detectats per la lectina LFA són, probablement, residus d'àcid neuramínic units per altres tipus d'enllaços. Tanmateix, Rana et al. (1984) van demostrar, mitjançant tècniques de purificació de proteïnes, l'existència de residus d'àcid neuramínic α -2,6-*N*-acetilgalactosamina, àcid neuramínic- α -2,3-galactosa- β (1 \rightarrow 3)-*N*-acetilgalactosamina i àcid neuramínic α -2,6-galactosa- β (1 \rightarrow 3)-*N*-acetilglucosamina a les glàndules bulbouretrals de porcí. Aquestes divergències podrien estar relacionades amb diferències en la sensibilitat dels mètodes emprats; així doncs, probablement el marcatge amb lectines és una tècnica menys sensible que no permet detectar baixes quantitats d'aquests residus.

La secreció de les glàndules bulbouretrals de porcí no conté residus de fucosa i mannososa. Aquests resultats estan en contradicció amb els obtinguts en búfals (Abou-Elmagd i Wrobel, 1989), toros (Moré, 1991) i bocs (Tsukise i Yamada, 1987b) en els que s'ha demostrat la presència d'aquests residus a les secrecions bulbouretrals. Els residus d' α -D-*N*-acetilgalactosamina i de D-*N*-acetilglucosamina secretats per les cèl·lules epitelials estan implicats en el control de la permeabilitat de la membrana plasmàtica dels espermatozoides (Töpfer-Petersen, 1999). D'altra banda, els residus d' α -D-*N*-acetilgalactosamina, juntament amb els de β -D-galactosa- β (1 \rightarrow 3)-D-*N*-acetilgalactosamina, participen en el transport d'ions a través del plasmalemma (Spicer i Schulte, 1992).

La majoria de residus glicosídics sintetitzats per les cèl·lules epitelials de les glàndules bulbouretrals realitzen les seves funcions al plasma seminal, per bé que existeixen residus amb un paper important al citoplasma cel·lular. Així, els d' α -D-*N*-acetilgalactosamina i

de β -D-galactosa- β (1 \rightarrow 3)-D-N-acetilgalactosamina participen en el transport d'ions a través del citoplasma (Spicer i Schulte, 1992), mentre que els d'àcid neuramínic participen en el transport de metabolits i ions a través de la membrana plasmàtica (Arenas et al., 1998); els residus d' α -D-N-acetilgalactosamina i de D-N-acetilglucosamina estan implicats en el control de la permeabilitat de la membrana plasmàtica (Töpfer-Petersen, 1999); i els residus de D-N-acetilglucosamina també poden formar part de proteïnes del citoesquelet (Blithe, 1993) i d'enzims (Arenas et al., 2001).

A l'estroma de les glàndules bulbouretrals del mascle porcí únicament es detecten residus de fucosa; aquests resultats coincideixen amb els obtinguts per Tsukise i Yamada (1987b) a les glàndules bulbouretrals de bocs. S'ha comprovat que els residus d'a-L-fucosa tenen funcions estructurals (Parillo et al., 1998), participen en la regulació de la difusió de substrats a través de la matriu extracel·lular (Parillo et al., 1998) i intervenen en les interaccions cèl·lula-cèl·lula (Blackmore i Eisoldt, 1999). Es desconeix quin és el significat funcional del contingut en residus de fucosa a l'estroma de les glàndules bulbouretrals de porcí; posteriors estudis immunohistoquímics permetran establir una correlació entre la presència d'aquests residus a l'estroma i la seva funció.

A partir dels resultats obtinguts del marcatge amb lectines es pot concloure que les cèl·lules epitelials de les glàndules bulbouretrals de porcí sintetitzen i secreten majoritàriament O-glicoproteïnes. Al plasma seminal aquestes glicoproteïnes són resistents a la proteolisi i participen en la lubricació i protecció de l'epiteli. Les glicoproteïnes que s'adhereixen a la superfície externa dels espermatozoides intervenen en el control de la permeabilitat de la membrana plasmàtica i en el transport d'ions a través seu, i regulen el metabolisme dels espermatozoides i contribueixen a mantenir la seva integritat.

Els residus glicosídics citoplasmàtics de les cèl·lules epitelials poden formar part de glicoproteïnes enzimàtiques i del citoesquelet, i estan implicats en el transport d'ions a través del citoplasma i en el control de la permeabilitat de la membrana plasmàtica.

L'estroma de les glàndules bulbouretrals només conté residus de fucosa, els quals a més de tenir funcions estructurals, intervenen en la regulació de la difusió de substàncies a través de la matriu extracel·lular i en les interaccions cèl·lula-cèl·lula.

EL CONDUCTE EXCRETOR PRINCIPAL DE LES GLÀNDULES BULBOURETRALS

El conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals del mascle porcí està constituït per una túnica mucosa, una túnica glandular i una túnica adventícia, i té dues funcions bàsiques: canalitzar la sortida cap a la uretra pelviana dels productes sintetitzats per les glàndules bulbouretrals i contribuir a la secreció d'aquestes glàndules.

Tant el citoplasma com la superfície apical de les cèl·lules epitelials de la túnica mucosa contenen residus d' α -L-fucosa, $\alpha(1\rightarrow6)$ fucosa, α - i β -D-N-acetilgalactosamina i β -D-galactosa- $\beta(1\rightarrow3)$ -D-N-acetilgalactosamina. A més, al citoplasma també són presents els residus d' α -D-mannosa i de D-N-acetilglucosamina; i a la superfície apical també s'observen residus de galactosa- $\beta(1\rightarrow4)$ -N-acetilglucosamina, àcid neuramínic- α -2,6-galactosa- $\beta(1\rightarrow4)$ -N-acetilglucosamina i residus d'àcid neuramínic units amb enllaços α -2,6 i, probablement, també units amb altres tipus d'enllaços. Igualment com a l'epiteli de la mucosa de la regió caudal de la uretra pelviana, els residus glicosídics de la superfície apical formen part del glicocàlix i, per tant, lubrifiquen l'epiteli i eviten la seva deshidratació (Jentoff, 1990; Devine i McKenzie, 1992), i el protegeixen enfront la invasió de bacteris (Cohen et al., 1984; Lamblin i Roussel, 1993).

La làmina pròpia de la túnica mucosa reacciona positivament amb totes les lectines excepte amb l'SNA i l'MAA; aquests resultats indiquen que la làmina pròpia conté una gran diversitat de residus glicosídics, però no presenta residus d'àcid neuramínic- α -2,3-galactosa- $\beta(1\rightarrow4)$ -N-acetilglucosamina, àcid neuramínic- α -2,6-galactosa- $\beta(1\rightarrow4)$ -N-acetilglucosamina i àcid neuramínic- α -2,6-galactosa- $\beta(1\rightarrow4)$ -N-acetilgalactosamina. Les fibres elàstiques de la làmina pròpia estan implicades en la distensió del conducte excretor principal durant l'alliberament de la secreció bulbouretral (Lesson et al., 1989; Junqueira i Carneiro, 2000); probablement, en aquesta distensió hi intervenen els residus d'N-acetilglucosamina ja que incrementen la mucoelasticitat de la matriu extracel·lular (Salustri et al., 1999). Els residus glicosídics, igualment com a la làmina pròpia de la mucosa uretral, també tenen funcions estructurals (Parillo et al., 1998), afavoreixen la cohesió de les cèl·lules i la seva adhesió a la matriu extracel·lular (Spicer i Schulte, 1992; Parillo et al., 1998; Blackmore i Eisoldt, 1999), formen part de proteoglicans (Ruoslahti,

1988), i regulen la difusió de substrats a través de la matriu extracel·lular (Parillo et al., 1998) i les interaccions intercel·lulars (Spicer i Schulte, 1992; Parillo et al., 1998).

La túnica glandular del conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals de porcí està constituïda per túbuls secretors i conductes excretors limitats per un epitelí amb característiques pròpies de les glàndules bulbouretrals a la regió I, de la pròstata disseminada a la regió III i mixtes a la regió II.

A la regió I, tant l'epitelí com la secreció luminal dels túbuls secretors i dels conductes excretors mostren el mateix patró de reactivitat per les lectines; aquest fet indica que la síntesi i secreció de les glicoproteïnes del lumen és duta a terme per les cèl·lules epitelials. La secreció luminal d'aquests túbuls i conductes conté residus d' α - i β -D-N-acetilgalactosamina, β -D-galactosa- β (1 \rightarrow 3)-D-N-acetilgalactosamina, D-N-acetilglucosamina i àcid neuramínic; mentre que els residus de fucosa, mannososa, glucosa, àcid neuramínic- α -2,6-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-N-acetilglucosamina, àcid neuramínic- α -2,6-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-N-acetilgalactosamina i àcid neuramínic- α -2,3-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-N-acetilglucosamina són absents. Els residus de galactosa- β (1 \rightarrow 4)-N-acetilglucosamina només s'observen al citoplasma cel·lular. Aquest patró d'afinitat coincideix amb el descrit als túbuls secretors i conductes excretors de les glàndules bulbouretrals del mascle porcí, per bé que el citoplasma de les cèl·lules secretores de les glàndules bulbouretrals no conté residus de galactosa- β (1 \rightarrow 4)-N-acetilglucosamina. Aquests resultats suggereixen que a la regió I del conducte excretor se sintetitzen i secreten principalment O-glicoproteïnes; per analogia amb les glicoproteïnes bulbouretrals, aquestes O-glicoproteïnes són resistents a la proteolisi (Jentoff, 1990) i intervenen en la lubricació i hidratació de l'epitelí (Jentoff, 1990; Devine i McKenzie, 1992), actuen com a barrera enfront la invasió de bacteris (Cohen et al., 1984; Lamblin i Roussel, 1993), i mantenen la integritat funcional de l'espermatozoide a partir de la regulació de la seva activitat metabòlica (Yamada, 1985; Du Toit, 1992), el transport d'ions (Spicer i Schulte, 1992) i la permeabilitat de la membrana plasmàtica (Töpfer-Petersen, 1999).

L'epitelí que revesteix els túbuls secretors i els conductes excretors a la regió III té unes característiques similars a l'epitelí secretor de la pròstata disseminada i, per tant, conté residus d' α -L-fucosa, α (1 \rightarrow 6)fucosa, α -D-mannosa, α - i β -D-N-acetilgalactosamina, D-N-acetilglucosamina i àcid neuramínic. Als túbuls secretors, però no als conductes excretors,

aquestes cèl·lules també presenten escassos residus d'àcid neuramínic- α -2,3-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-*N*-acetilglucosamina; d'altra banda als conductes excretors, però no als túbuls secretors, les cèl·lules mostren escassos residus de galactosa- β (1 \rightarrow 4)-*N*-acetilglucosamina. A la regió III els túbuls secretors i els conductes excretors no contenen residus de β -D-galactosa- β (1 \rightarrow 3)-D-*N*-acetilgalactosamina, α -D-glucosa, α -D-galactosa, àcid neuramínic- α -2,6-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-*N*-acetilglucosamina i àcid neuramínic- α -2,6-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-*N*-acetilgalactosamina.

La superfície apical de l'epiteli conté, igualment com a la pròstata disseminada, una gran diversitat de residus glicosídics. Així, als túbuls secretors presenta residus d' α - i β -D-*N*-acetilgalactosamina, β -D-galactosa- β (1 \rightarrow 3)-D-*N*-acetilgalactosamina, D-*N*-acetilglucosamina, àcid neuramínic- α -2,3-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-*N*-acetilglucosamina i, probablement, àcid neuramínic unit amb enllaços glicosídics que no són α -2,6. D'altra banda, als conductes excretors la superfície apical conté residus d' α (1 \rightarrow 6)fucosa, α - i β -D-*N*-acetilgalactosamina, D-*N*-acetilglucosamina, àcid neuramínic- α -2,3-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-*N*-acetilglucosamina, àcid neuramínic- α -2,6-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-*N*-acetilglucosamina i àcid neuramínic- α -2,6-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-*N*-acetilgalactosamina.

A la regió III la secreció luminal dels túbuls secretors i dels conductes excretors reacciona amb totes les lectines excepte amb l'SNA; això indica una gran abundància de residus glicosídics, però absència de residus d'àcid neuramínic- α -2,6-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-*N*-acetilglucosamina i d'àcid neuramínic α -2,6-galactosa- β (1 \rightarrow 4)-*N*-acetilgalactosamina.

A partir dels resultats obtinguts es demostra que la regió III té un patró de reactivitat per les lectines molt similar al de la pròstata disseminada. Així doncs, les glicoproteïnes luminals estan *N*- i *O*- glicosilades i són secretades, tant per via constitutiva com per via regulada, per les cèl·lules columnars dels túbuls secretors i dels conductes excretors. Igualment com a la pròstata disseminada, els túbuls secretors i els conductes excretors participen a la secreció glicoproteïca, tot i que el seu grau de contribució en la secreció pot diferir.

Algunes glicoproteïnes secretades estan implicades en la protecció i lubricació contínua de l'epiteli uretral (Jentoff, 1990; Devine i McKenzie, 1992) i en la regulació de la resposta immune del tracte reproductor femení (Yang et al., 1998; Pukhalsky et al., 1998; Nimtz et al., 1999), mentre que d'altres s'adhereixen a la superfície externa de l'espermatozoide on exerceixen un paper essencial en el transport d'ions (Spicer i Schulte,

1992; Blackmore i Eisoldt, 1999) i en el control de la permeabilitat de la membrana plasmàtica (Töpfer-Petersen, 1999), afavoreixen el moviment progressiu de l'espermatozoide (Harayama et al., 1994, 1999, 2000), i eviten l'aglutinació espermàtica (Harayama et al., 1994, 1999, 2000) i la resposta immune del tracte reproductor femení (Maccioni et al., 2001). Igualment com al cos de la pròstata i a la pròstata disseminada, els residus glicosídics del citoplasma cel·lular podrien participar en el metabolisme dels andrògens (Quemener et al., 1994).

A la túnica glandular de la regió II del conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals s'observen túbuls secretors i conductes excretors limitats per un epitelí mixt. En ambdós, la secreció luminal conté residus d' α -L-fucosa, $\alpha(1\rightarrow6)$ fucosa, α - i β -D-N-acetilgalactosamina, β -D-galactosa- $\beta(1\rightarrow3)$ -D-N-acetilgalactosamina, galactosa- $\beta(1\rightarrow4)$ -N-acetilglucosamina, D-N-acetilglucosamina i residus d'àcid neuramínic, entre els que s'observen els d'àcid neuramínic- α -2,3-galactosa- $\beta(1\rightarrow4)$ -N-acetilglucosamina. Per tant, el patró de reactivitat de les lectines per la secreció luminal dels túbuls secretors i dels conductes excretors amb característiques epitelials mixtes és similar tant al patró de reactivitat de la secreció bulbouretral com a la secreció de la pròstata disseminada. En aquesta regió se secreten, doncs, glicoproteïnes que hidraten i protegeixen l'epitelí i són resistents a la proteolisi (Jentoff, 1990; Devine i McKenzie, 1992; Lamblin i Roussel, 1993; Cohen et al., 1994), i glicoproteïnes que s'adsorveixen a la superfície externa de l'espermatozoide i mantenen la seva integritat funcional (Spicer i Schulte, 1992; Töpfer-Petersen, 1999; Maccioni et al., 2001) i afavoreixen el seu moviment progressiu (Harayama et al., 1994, 1999, 2000).

Les glicoproteïnes sintetitzades i secretades per les cèl·lules epitelials de la túnica glandular són abocades al lumen del conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals. L'afinitat de les lectines per la secreció luminal del conducte excretor principal varia en funció de les diferències regionals de la seva túnica glandular, de manera que a la regió I la secreció luminal mostra el mateix patró de reactivitat que la secreció de les glàndules bulbouretrals, i a la regió III el patró de reactivitat de la secreció luminal és molt semblant al descrit a la pròstata disseminada; a la regió II el patró d'afinitat de les lectines per la secreció luminal és més similar al de les glàndules bulbouretrals que al de la pròstata disseminada, malgrat la presència de túbuls secretors i conductes excretors amb característiques epitelials de la pròstata disseminada i mixtes. Es

desconeix quin és el significat funcional de l'existència d'una activitat secretora en aquest conducte, així com també quin és el volum de secreció que aporta a l'ejaculat.

L'estroma de la túnica glandular i la túnica adventícia del conducte excretor principal contenen residus d' α -L-fucosa, $\alpha(1\rightarrow6)$ fucosa, α -D-mannosa, α -D-N-acetilgalactosamina, β -D-galactosa- $\beta(1\rightarrow3)$ -D-N-acetilgalactosamina, α -D-galactosa, D-N-acetilglucosamina i àcid neuramínic; mentre que els residus de galactosa- $\beta(1\rightarrow4)$ -N-acetilglucosamina només són presents a l'estroma i els d'àcid neuramínic- α -2,6-galactosa- $\beta(1\rightarrow4)$ -N-acetilglucosamina, àcid neuramínic- α -2,6-galactosa- $\beta(1\rightarrow4)$ -N-acetilgalactosamina i àcid neuramínic- α -2,3-galactosa- $\beta(1\rightarrow4)$ -N-acetilglucosamina són absents en ambdós.

Els residus de fucosa de l'estroma i de la túnica adventícia, juntament amb els d'àcid neuramínic, regulen la difusió de substrats i ions a través de la matriu extracel·lular (Spicer i Schulte, 1992; Parillo et al., 1998; Blackmore i Eisoldt, 1999), i els residus de glucosa i mannosa faciliten el transport d'ions a través de les cèl·lules (Spicer i Schulte, 1992). Els residus de fucosa i d'àcid neuramínic també intervien en les interaccions cèl·lula-cèl·lula, mentre que els galactoconjugats afavoreixen l'adhesió de les cèl·lules a la matriu extracel·lular (Spicer i Schulte, 1992; Parillo et al., 1998; Blackmore i Eisoldt, 1999) i mantenen la cohesió cel·lular (Parillo et al., 1998). Els residus d'L-fucosa, D-N-acetilgalactosamina i α -D-galactosa tenen funcions estructurals (Parillo et al., 1998) i els residus d'N-acetilglucosamina augmenten la mucoelasticitat de la matriu extracel·lular (Salustri et al., 1999). A més, els residus d'N-acetilglucosamina poden formar part de l'àcid hialurònic, mentre que els d'N-acetilgalactosamina poden formar part del condroitin sulfat i el dermatan sulfat (Ruoslahti, 1988; Chan i Wong, 1992).

A partir de l'estudi histoquímic es pot concloure que els residus glicosídics presents a l'epiteli de la túnica mucosa del conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals intervien en la seva lubricació i hidratació, i el protegeixen enfront la invasió de bacteris. A la làmina pròpia subjacent, els residus glicosídics augmenten la mucoelasticitat de la matriu extracel·lular, tenen funcions estructurals, regulen la difusió de substrats a través de la matriu extracel·lular i les interaccions intercel·lulars, i poden formar part de proteoglicans.

Les característiques de la túnica glandular varien al llarg del conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals; a la regió I l'epiteli que limita els túbuls secretors i

conductes excretors té unes característiques similars al de les glàndules bulbouretrals, a la regió III té les mateixes característiques que a la pròstata disseminada i a la regió II presenta una composició mixta.

A la regió I, la túnica glandular sintetitza i secreta majoritàriament *O*-glicoproteïnes que són resistents a la proteolisi, lubrifiquen les cèl·lules epitelials i eviten la seva deshidratació, i actuen de barrera enfront la invasió de bacteris. A més, els residus glicosídics que formen part de les espermadesines mantenen la integritat de l'espermatozoide i regulen la seva activitat metabòlica, la permeabilitat del plasmalemma i el transport d'ions al seu través.

A la regió III, la túnica glandular sintetitza per via constitutiva i regulada *N*- i *O*-glicoproteïnes. Per analogia amb la pròstata disseminada, aquestes glicoproteïnes participen en la protecció i hidratació de l'epiteli i en la regulació de la resposta immune del tracte reproductor femení. Els residus glicosídics secretats poden formar part de glicoproteïnes que s'adsorveixen a la superfície externa de l'espermatozoide on afavoreixen la capacitat espermàtica, a partir de la regulació de l'intercanvi iònic i de la permeabilitat del plasmalemma, eviten l'aglutinació dels espermatozoides, afavoreixen la seva motilitat progressiva i els protegeixen enfront d'una resposta immune de l'úter.

Els residus glicosídics de l'estroma glandular i de la túnica adventícia del conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals intervenen en la difusió de substrats i ions a través de la matriu extracel·lular i a través de les cèl·lules, en les interaccions intercel·lulars, en el manteniment de la cohesió cel·lular i en l'adhesió de les cèl·lules a la matriu extracel·lular; aquests residus glicosídics també proporcionen mucoelasticitat i poden formar part de proteoglicans.

CONCLUSIONS

CONCLUSIONS

- *De les glàndules vesiculars:*

1. Les glàndules vesiculars estan envoltades per un revestiment peritoneal comú de teixit conjuntiu dens.
2. Cada glàndula està recoberta per una càpsula fibrosa constituïda per dues capes de diferent gruix i composició. La càpsula presenta capacitat de contracció i resistència a la tracció a causa de l'abundància de fibres col·làgenes i elàstiques i de fibres musculars llises.
 - 2.1. La capa externa és més prima que la capa interna, i és de teixit conjuntiu dens i presenta una escassa irrigació i innervació.
 - 2.2. La capa interna és de teixit conjuntiu lax molt irrigat i innervat, i emet septes cap a l'interior de la glàndula.
3. Les glàndules vesiculars estan constituïdes pel parènquima glandular, format per túbuls secretors envoltats d'una túnica muscular, i per l'estroma format pels septes i el teixit intersticial.
4. Els túbuls secretors estan limitats per un epiteli simple constituït per cèl·lules columnars i per escasses cèl·lules basals i mastòcits.
 - 4.1. Les cèl·lules columnars es caracteritzen per presentar tres morfologies diferenciades: les cèl·lules principals, les cèl·lules denses i les cèl·lules clares.

Les cèl·lules principals són les cèl·lules funcionalment diferenciades a l'epiteli secretor, i mostren un reticle endoplasmàtic rugós i un complex de Golgi molt desenvolupats. Les cèl·lules clares i les cèl·lules denses es relacionen amb processos de renovació de l'epiteli; les cèl·lules clares, amb escassos orgànuls i un citoplasma electrolúcid, són cèl·lules en un estadi inicial de diferenciació, mentre que les cèl·lules denses, de nucli heterocromàtic i citoplasma electrodens, són cèl·lules diferenciades però amb signes de degeneració cel·lular.

- 4.2. Les cèl·lules basals es caracteritzen per l'absència de grànuls secretors. La seva funció és desconeguda a l'epiteli, per bé que probablement sigui de tipus estructural.
- 4.3. Els mastòcits migren des de la làmina pròpia subjacent. Tot i que es desconeix la seva funció a l'epiteli, possiblement participen en la regulació de l'activitat secretora de les cèl·lules columnars principals.
- 4.4. L'activitat proliferativa de les cèl·lules de l'epiteli secretor és escassa.
5. Les cèl·lules columnars principals secreten de forma activa una gran diversitat de glicoproteïnes i, a més, poden presentar una activitat absorbentiva.
 - 5.1. Les glicoproteïnes luminals són principalment neutres i estan *N*- i *O*-glicosilades, i són secretades mitjançant una secreció de tipus constitutiu, tant per via apocrina com merocrina.
 - 5.2. Els residus glicosídics de les *N*- i *O*-glicoproteïnes estan constituïts per α -L-fucosa, $\alpha(1\rightarrow6)$ fucosa, α -D-mannosa, α -D-glucosa, α - i β -D-*N*-acetilgalactosamina, β -D-galactosa- $\beta(1\rightarrow3)$ -D-*N*-acetilgalactosamina, α -D-galactosa, galactosa- $\beta(1\rightarrow4)$ -*N*-acetilglucosamina, D-*N*-acetilglucosamina i àcid neuramínic; entre els residus d'àcid neuramínic s'observen l'àcid neuramínic- α -2,6-galactosa- $\beta(1\rightarrow4)$ -*N*-acetilglucosamina i l'àcid neuramínic- α -2,6-galactosa- $\beta(1\rightarrow4)$ -*N*-acetilgalactosamina.
 - 5.3. Les glicoproteïnes secretades participen en la regulació del metabolisme espermatí, afavoreixen les interaccions entre l'espermatozoide i l'òcit, i regulen la permeabilitat de la membrana espermatíca.
6. La superfície apical de l'epiteli secretor conté *N*- i *O*-glicoproteïnes neutres amb residus d' α - i β -D-*N*-acetilgalactosamina, β -D-galactosa- $\beta(1\rightarrow3)$ -D-*N*-acetilgalactosamina, α -D-galactosa, galactosa- $\beta(1\rightarrow4)$ -*N*-acetilglucosamina, D-*N*-acetilglucosamina i àcid neuramínic que tenen funcions estructurals, de transport i d'hidratació.
7. La túnica muscular llisa peritubular facilita el transport dels productes de secreció de les glàndules vesiculars a través dels túbuls secretors.

- 7.1. La túnica muscular es disposa circularment respecte dels túbuls secretors i presenta, a més de fibres musculars llises, fibres reticulars i elàstiques i vasos sanguinis.
 - 7.2. La túnica muscular conté residus d'a-L-fucosa i àcid neuramínic-a-2,3-galactosa- $\beta(1\rightarrow4)$ -N-acetilglucosamina que intervenen en la regulació de la difusió de substrats i en les interaccions intercel·lulars.
8. L'estroma glandular està constituït per teixit conjuntiu lax.
- 8.1. Els septes contenen fibroblasts i mastòcits, i fibres col·làgenes, elàstiques i reticulars. El teixit intersticial està poc desenvolupat i presenta escasses fibres elàstiques i les fibres reticulars són absents.
 - 8.2. Els septes i el teixit intersticial presenten residus de fucosa, mannososa, N-acetilgalactosamina, D-N-acetilglucosamina, α -D-galactosa i àcid neuramínic que proporcionen viscoelasticitat, cohesió estructural i faciliten la difusió de substàncies.

- ***Del cos de la pròstata i la pròstata disseminada:***

1. La pròstata porcina és una glàndula tubular composta constituïda per dues porcions que presenten diferències estructurals, ultraestructurals, histoquímiques i funcionals: *el cos de la pròstata* i *la pròstata disseminada*.
2. Ambdues porcions prostàtiques estan envoltades per una càpsula fibrosa.
 - 2.1. Al *cos de la pròstata* la càpsula està constituïda per dues capes diferentment desenvolupades, mentre que a la *pròstata disseminada* està formada per una sola capa.
 - 2.2. La càpsula del *cos de la pròstata* no presenta fibres musculars llises, però sí fibres col·làgenes i elàstiques, mentre que la càpsula de la *pròstata disseminada* és rica en fibres musculars llises, fibres elàstiques i fibres col·làgenes que formen feixos de disposició ondulada.
3. Internament, les dues porcions prostàtiques s'organitzen en el parènquima glandular, constituït per túbuls secretors al *cos de la pròstata* i per túbuls secretors i conductes

- excretors a *la pròstata disseminada*, i en l'estroma format pels septes i el teixit intersticial.
4. Els túbuls secretors estan limitats per un epiteli simple format per cèl·lules columnars, cèl·lules cúbiques al *cos de la pròstata* i cèl·lules mucoses a la *pròstata disseminada*, i per cèl·lules basals.
 - 4.1. Les cèl·lules columnars presenten dues morfologies diferenciades: les cèl·lules principals i les cèl·lules denses.
 - Al *cos de la pròstata* les cèl·lules principals mostren un reticle endoplasmàtic rugós molt desenvolupat i abundants grànuls secretors, i les cèl·lules denses tenen un nucli heterocromàtic i un citoplasma molt electrodens.
 - A la *pròstata disseminada* es diferencien dos tipus de cèl·lules principals i dos tipus de cèl·lules denses, les de tipus I i les de tipus II. Les cèl·lules principals de tipus I són les més abundants a l'epiteli secretor i presenten abundants mitocondris i alguns grànuls secretors, mentre que les cèl·lules principals de tipus II són escasses i mostren unes característiques molt similars a les cèl·lules principals del cos de la pròstata. Les cèl·lules denses de tipus I són cèl·lules columnars principals de tipus I degeneratives, i les cèl·lules denses de tipus II es corresponen amb cèl·lules principals de tipus II que manifesten signes de degeneració i són, des d'un punt de vista ultraestructural, semblants a les cèl·lules denses del cos de la pròstata.
 - 4.2. Les cèl·lules cúbiques del *cos de la pròstata* mostren un citoplasma eosinòfil i ric en glicoconjugats neutres, mentre que les cèl·lules mucoses de la *pròstata disseminada* presenten abundants grànuls secretors que contenen glicoconjugats neutres i àcids.
 - 4.3. Les cèl·lules basals del *cos de la pròstata* i de la *pròstata disseminada* presenten un citoplasma poc desenvolupat sense grànuls secretors i, probablement, tenen una funció estructural a l'epiteli.
 - 4.4. L'activitat proliferativa de les cèl·lules de l'epiteli secretor és escassa.
 5. Les cèl·lules columnars, les cèl·lules cúbiques i les cèl·lules mucoses són funcionalment actives i participen, per bé que en grau variable, en la síntesi i secreció de les glicoproteïnes luminals.

- 5.1. Les glicoproteïnes luminals són *N*- i *O*- glicoproteïnes neutres i àcides, que al *cos de la pròstata* són secretades mitjançant una via regulada per mecanismes de secreció merocrins i apocrins, mentre que a la *pròstata disseminada* són alliberades per una via constitutiva que té lloc a les cèl·lules columnars de tipus I i que és predominant, i per una via regulada que es dona a les cèl·lules de tipus II.
- 5.2. Les glicoproteïnes luminals del *cos de la pròstata* contenen residus de fucosa, manosa, α - i β -D-*N*-acetilgalactosamina, galactosa- β (1 \rightarrow 4)-*N*-acetilglucosamina, D-*N*-acetilglucosamina i àcid neuramínic. A la *pròstata disseminada* les glicoproteïnes presenten, a més, residus de β -D-galactosa- β (1 \rightarrow 3)-D-*N*-acetilgalactosamina i α -D-galactosa.
- 5.3. Les glicoproteïnes secretades per via regulada al *cos de la pròstata* i a la *pròstata disseminada* participen en la modulació la resposta immune del tracte reproductor femení i en el control de l'estabilitat de la membrana plasmàtica, i eviten l'aglutinació dels espermatozoides i afavoreixen la seva motilitat progressiva. Les glicoproteïnes secretades per via constitutiva a la *pròstata disseminada* participen en la protecció i lubricació de la uretra pelviana.
6. Els conductes excretors de la *pròstata disseminada* es diferencien en conductes majors i conductes menors.
 - 6.1. Els conductes majors estan limitats per un epitelí secretor pseudoestratificat format per dues capes de cèl·lules columnars, i els conductes menors estan entapissats per un epitelí simple constituït per cèl·lules columnars i per cèl·lules basals ocasionals.
 - 6.2. Les cèl·lules columnars dels conductes excretors majors i menors són idèntiques des d'un punt de vista estructural i histoquímic, i no difereixen de les cèl·lules columnars dels túbuls secretors. Així doncs, tant els túbuls secretors com els conductes excretors contribueixen a la síntesi i secreció de glicoproteïnes luminals.
7. La superfície apical de l'epitelí secretor presenta principalment *O*-glicoproteïnes neutres, els residus glicosídics de les quals són més diversos a la *pròstata disseminada* que al *cos de la pròstata*.

- 7.1. Al *cos de la pròstata* la superfície apical de les cèl·lules epitelials només presenta galactoconjugats. A la *pròstata disseminada* la superfície apical tant dels túbuls secretors com dels conductes excretors presenta residus d'*N*-acetilgalactosamina, galactosa, *N*-acetilglucosamina, àcid neuramínic i galactoconjugats, mentre que els residus de fucosa, *a*-D-glucosa es localitzen només a la superfície apical de les cèl·lules columnars dels conductes excretors.
- 7.2. Els residus glicosídics de la superfície apical tenen funcions estructurals i de transport i a la *pròstata disseminada* presenten, a més, funcions d'hidratació.
8. L'estroma del *cos de la pròstata* i de la *pròstata disseminada* està constituït per teixit conjuntiu lax.
 - 8.1. Els septes es caracteritzen per presentar fibres musculars llises i abundants fibres elàstiques, mentre que el teixit intersticial es caracteritza per presentar abundants fibres musculars llises i fibres col·làgenes, elàstiques i reticulars.
 - 8.2. Tant els septes com el teixit intersticial contenen residus de fucosa, mannosina, *N*-acetilgalactosamina, galactosa, *N*-acetilglucosamina, àcid neuramínic i galactoconjugats que tenen funcions estructurals i de transport, afavoreixen la interacció cel·lular i regulen la diferenciació i la proliferació cel·lular.

- *De les glàndules bulbouretrals:*

1. Les glàndules bulbouretrals són glàndules tubulars compostes envoltades externament per musculatura estriada, i internament per una càpsula fibrosa constituïda per fibres de col·lagen de disposició ondulada, fibres elàstiques i fibres musculars llises. La contracció de la musculatura i de la càpsula permet l'alliberament del producte de secreció durant l'ejaculació.
2. El parènquima glandular de les glàndules bulbouretrals està constituït per túbuls secretors i conductes excretors limitats per un epiteli simple format per cèl·lules piramidals.
 - 2.1. Les cèl·lules piramidals es classifiquen en cèl·lules principals, de nucli aplanat i citoplasma ric en grànuls secretors, i en cèl·lules denses, molt escasses i de nucli allargat i citoplasma acidòfil. Les cèl·lules principals es consideren cèl·lules

funcionalment diferenciades i les cèl·lules denses es corresponen amb cèl·lules en un estadi degeneratiu.

2.2. Les cèl·lules piramidals principals sintetitzen i secreten principalment *O*-glicoproteïnes neutres i *O*-glicoproteïnes àcides carboxilades i sulfatades.

2.2.1. Les glicoproteïnes són alliberades a la llum dels túbuls secretors i dels conductes excretors mitjançant un mecanisme de secreció merocrí.

2.2.2. Els residus glicosídics de les *O*-glicoproteïnes secretades estan formats per *N*-acetilgalactosamina, β -D-galactosa- β (1 \rightarrow 3)-D-*N*-acetilgalactosamina, α -D-galactosa, D-*N*-acetilglucosamina i àcid neuramínic que els hi proporcionen resistència a la proteolisi.

2.2.3. Les *O*-glicoproteïnes secretades participen en la lubricació i protecció de l'epiteli, i intervenen en el control de la permeabilitat del plasmalemma dels espermatozoides, en el transport d'ions a través seu i en el manteniment de la integritat espermàtica.

2.4. L'activitat proliferativa de les cèl·lules piramidals és escassa.

3. Els túbuls secretors i els conductes excretors són idèntics des d'un punt de vista funcional i només difereixen en el seu diàmetre.

4. El teixit intersticial i els septes formen l'estroma de la glàndula i presenten una composició diferent.

4.1. El teixit intersticial està constituït per teixit conjuntiu lax amb abundants fibres reticulars i capil·lars, mentre que els septes estan formats per teixit conjuntiu dens ric en fibres de col·lagen però amb escasses fibres reticulars.

4.2. L'estroma conté únicament residus de fucosa que tenen funcions estructurals i, a més, intervenen en la regulació de substàncies a través de la matriu extracel·lular i en les interaccions cèl·lula-cèl·lula.

- ***Del conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals:***

1. El conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals està constituït per una túnica mucosa, una túnica glandular i una túnica adventícia.

2. La túnica mucosa està formada per un epitel·li de transició i per una làmina pròpia subjacent.
 - 2.1. L'epitel·li de transició presenta 3 o 4 capes cel·lulars i conté glicoproteïnes neutres i àcides sulfatades amb residus de fucosa, *N*-acetilgalactosamina, β -D-galactosa- $\beta(1\rightarrow3)$ -D-*N*-acetilgalactosamina, galactosa- $\beta(1\rightarrow4)$ -*N*-acetilglucosamina i àcid neuramínic. A la superfície apical aquests residus intervenen en la lubricació i protecció de l'epitel·li.
 - 2.2. La làmina pròpia és de teixit conjuntiu lax i conté abundants fibres elàstiques que permeten al conducte recuperar la seva forma i mida després de l'ejaculació.

La làmina pròpia presenta una gran diversitat de residus glicosídics formats per fucosa, mannanosa, *N*-acetilgalactosamina, β -D-galactosa- $\beta(1\rightarrow3)$ -D-*N*-acetilgalactosamina, galactosa- $\beta(1\rightarrow4)$ -*N*-acetilglucosamina i àcid neuramínic. Aquests residus glicosídics tenen funcions estructurals, afavoreixen la cohesió i la interacció de les cèl·lules i la seva adhesió a la matriu extracel·lular, formen part de proteoglicans i regulen la difusió de substrats a través de la matriu extracel·lular.
3. La túnica glandular es divideix en tres regions diferenciades, en funció de les característiques de l'epitel·li que limita els túbuls secretors i conductes excretors: la regió I, la regió II i la regió III.
 - 3.1. La regió I està constituïda per un epitel·li secretor de característiques estructurals, ultraestructurals i histoquímiques idèntiques a les descrites a les glàndules bulbouretrals.

Els residus glicosídics que sintetitzen i secreten aquestes cèl·lules coincideixen amb els secretats per les cèl·lules epitel·lials de les glàndules bulbouretrals i, per tant, presenten les mateixes funcions.
 - 3.2. L'epitel·li secretor de la regió III està format per tres tipologies cel·lulars diferents que es corresponen amb les cèl·lules principals de tipus I i de tipus II i amb les cèl·lules denses de tipus I de la pròstata disseminada.

El citoplasma i la superfície apical de les cèl·lules epitel·lials i la secreció luminal dels túbuls secretors i dels conductes excretors contenen una gran diversitat de residus glicosídics que, igualment com a la pròstata disseminada, formen part d'*N*- i *O*- glicoproteïnes i intervenen en les mateixes funcions.

- 3.3. La regió II està constituïda per un epiteli secretor de tipus mixt i, per tant, conté cèl·lules secretores de característiques idèntiques a les cèl·lules secretores de les glàndules bulbouretrals i de la pròstata disseminada.
4. La túnica adventícia envolta externament el conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals i emet septes cap a l'interior del conducte.
 - 4.1. La túnica adventícia està formada per un de teixit conjuntiu lax amb fibroblasts, fibres musculars llises, i abundants fibres col·làgenes i elàstiques.
 - 4.2. La túnica adventícia conté residus de fucosa, mannososa, *N*-acetilgalactosamina, β -D-galactosa- $\beta(1\rightarrow3)$ -D-*N*-acetilgalactosamina, D-*N*-acetilglucosamina, α -D-galactosa i àcid neuramínic que participen en la difusió de substrats i ions a través de la matriu extracel·lular i a través de les cèl·lules, en les interaccions intercel·lulars, en el manteniment de la cohesió cel·lular i en l'adhesió de les cèl·lules a la matriu extracel·lular, proporcionen mucoelasticitat i poden formar part de proteoglicans.
5. El conducte excretor principal de les glàndules bulbouretrals té dues funcions bàsiques: canalitzar la sortida cap a la uretra pelviana dels productes de secreció de les glàndules bulbouretrals i contribuir a la secreció d'aquestes glàndules.
6. La túnica glandular del conducte excretor de les glàndules bulbouretrals està constituïda per túbuls secretors i conductes excretors amb unes característiques epitelials que varien al llarg del conducte, de manera que aquest es pot dividir en tres regions diferenciades: la regió I, la regió II i la regió III.

Els túbuls secretors i conductes excretors estan limitats per un epiteli amb característiques pròpies de les glàndules bulbouretrals a la regió I, de la pròstata disseminada a la regió III o mixtes a la regió II.

BIBLIOGRAFIA

BIBLIOGRAFIA

- Abdel-Raouf, M. 1960. The post-natal development of the reproductive organs in bulls, with special reference to puberty. *Acta Endocr. (Copenh)*, 34(suppl.) 49:1-100.
- Abou-Elmagd, A. i Wrobel, K.H. 1989. The periurethral glandular complex in the water buffalo: an ultrastructural, histological and lectin-histochemical study. *Arch. Histol. Cytol.*, 52(5):501-512.
- Abou-Elmagd, A.; Kujat, R. i Wrobel, K.H. 1992. Ultrastructure and innervation of water buffalo (*Bubalus bubalis*) seminal vesicle. *Acta Anat. (Basel)*, 145(4):420-429.
- Abrahamsson, P.A. 1988. Neuroendocrine differentiation and secretory proteins in the parenchyma in hyperplasia and in carcinoma of the prostate. An immunohistochemical, biochemical, ultrastructural and clinical study. *Student-litteratur*, Lund.
- Agrawal, Y. i Vanha-Perttula, T. 1987. Effect of secretory particles in bovine seminal vesicle secretion on sperm motility and acrosome reaction. *J. Reprod. Fertil.*, 79:409-419.
- Aitken, R.N.C. 1960. A histochemical study of the accessory genital glands of the boar. *J. Anat.*, 94:130-145.
- Alberts, B.; Bray, D.; Lewis, J.; Raff, M.; Roberts, K. i Watson, J.D. 2002. *Molecular Biology of the Cell*. (4a edició) Garland Publishing, New York. 1463 pp.
- Amselgruber, W. i Feder, F.H. 1986. Light and electron microscopic studies of the seminal vesicular gland (Glandula vesicularis) of the bull. *Anat. Histol. Embryol.*, 15(4):361-379.
- Andersen, K.; Wiger, R.; Dahl, E.; Torp, T.; Farstad, W.; Krogenaes, A.; McNeilly, A.S.; Paulenz, H. i Ropstad, E. 2001. Seasonal changes in spermatogenic activity and in plasma levels of FSH, LH and testosterone, and the effect of immunization against inhibin in the male silver fox (*Vulpes vulpes*). *Inter. J. Androl.*, 24:284-294.
- Andersson, H. i Tisell, L.E. 1982. Morphology of the rat prostatic lobes and seminal vesicles after long-term estrogen treatment. *Acta Path. Microbiol. Immunol. Scand.*, 90:441-448.
- Antón, F.; Morales, C.; Aguilar, R.; Bellido, C.; Aguilar, E. i Gaytán, F. 1998. A comparative study of mast cells and eosinophil leukocytes in the mammalian testis. *J. Vet. Med.*, 45:209-218.

- Arenas, M.I.; Bethencourt, F.R.; Fraile, B. i Paniagua, R. 1997. Immunocytochemical and quantitative study of the tunica albuginea testis in young and ageing men. *Histochem. Cell Biol.*, 107:469-477.
- Arenas, M.I.; Madrid, J.F.; Bethencourt, F.R.; Fraile, B. i Paniagua, R. 1998. Lectin histochemistry study in the human vas deferens. *Glycoconjugate J.*, 15:1085-1091.
- Arenas, M.I.; Romo, E.; de Gaspar, I.; de Bethencourt, F.R.; Sánchez-Chapado, M.; Fraile, B. i Paniagua, R. 1999. A lectin histochemistry comparative study in human normal prostate, benign prostatic hyperplasia, and prostatic carcinoma. *Glycoconjugate J.*, 16:375-382.
- Arenas, M.I.; Royuela, M.; Fraile, B.; Paniagua, R.; Wilhelm, B. i Aumüller, G. 2001. Identification of N- and O-linked oligosaccharides in human seminal vesicles. *J. Androl.*, 22(1):79-87.
- Arienti, G.; Carlini, E.; De Cosmo, A.M.; Di Profio, P. i Palmerini, C.A. 1998. Prostate-like particles in stallion semen. *Biol. Reprod.*, 59:309-313.
- Assreuy, A.M.S.; Alencar, N.M.N.; Cavada, B.S.; Rocha-Filho, D.R.; Feitosa, R.F.G.; Cunha, F.Q.; Calvete, J.J. i Ribeiro, R.A. 2003. Porcine spermadhesin PSP-I/PSP-II stimulates macrophages to release a neutrophil chemotactic substance: Modulation by mast cells. *Biol. Reprod.*, 68:1836-1841.
- Assimos, D.; Smith, C.; Lee, C. i Grayhack, J.T. 1984. Action of prolactin in regressing prostate: independent of action mediated by androgen receptors. *Prostate*, 5:589-595.
- Aumüller, G. 1973. Über sialomucin-produzierende zellen der prostate. *Verh. Anat. Ges.*, 67:233-243.
- Aumüller, G. 1979. Prostate gland and seminal vesicles. A: Okse, A. i Vollrath, L. (eds.), *Handbuch der mikroskopischen Anatomie de Menschen*. Vol. 7. Springer-Verlag, Heidelberg. 1-374 pp.
- Aumüller, G.; Stofft, E. i Tunn, U. 1980. Fine structure of the canine prostatic complex. *Anat. Embryol. (Berl)*, 160(3):327-40.
- Aumüller, G. 1983. Morphologic and endocrine aspects of prostatic function. *Prostate*, 4:195-214.
- Aumüller, G.; Braun, B.E.; Seitz, J.; Muller, T.; Heyns, W. i Krieg, M. 1985. Effects of sexual rest or sexual activity on the structure and function of the ventral prostate of the rat. *Anat. Rec.*, 212(4):345-352.
- Aumüller, G. i Seitz, J. 1986. Immunoelectron microscopic evidence for different compartments in the secretory vacuoles of the rat seminal vesicle. *Histochem. J.*, 18:15-23.

- Aumüller, G. 1989. Morphologic and regulatory aspects of prostatic function. *Anat. Embryol. (Berl)*, 179(6):519-531.
- Aumüller, G. i Seitz, J. 1990. Protein secretion and secretory processes in male accessory sex glands. *Int. Rev. Cytol.*, 121:127-231.
- Aumüller, G. 1991. Postnatal development of the prostate. *Bull. Assoc. Anat.*, 229:39-42.
- Aumüller, G. i Riva, A. 1992. Morphology and functions of the human seminal vesicle. *Andrologia*, 24(4):183-96.
- Aumüller, G.; Seitz, J. i Riva, A. 1994. Functional morphology of prostate gland. A: Riva, A.; Testa-Riva, F., i Motta, P.M., (eds.), *Ultrastructure of the Male Urogenital Glands: Prostate, Seminal Vesicles, Urethral, and Bulbourethral Glands*. Kluwer Academic Publishers, New York. Capt. 5, 61-112 pp.
- Aumüller, G.; Renneberg, H.; Schiemann, P.J.; Wilhelm, B.; Seitz, J.; Konrad, L. i Wennemuth, G. 1997. The role of apocrine released proteins in the post-testicular regulation of human sperm function. A: Ivell i Holstein (eds.), *The Fate of the Male Germ Cell*. Plenum Press, New York. 193-219 pp.
- Babot, D. 2001. *Gestión en Empresas de Produccion Porcina: Análisis, Diagnóstico y Toma de Decisiones*. Editorial de la Universitat de Lleida.
- Bacha, W.J. i Wood, L.M. 1991. *Atlas Color de Histología Veterinaria*. Intermédica, Buenos Aires. 269 pp.
- Banks, W.J. 1986. *Histología Veterinaria Aplicada*. El manual moderno, México. 730 pp.
- Barone, R. 1983. Splancnologia. A: *Anatomia comparada dei mammiferi domestici*. Vol. 4. *Splancnologia: Apparechio Uro-Genitale, Fetoesuori annessi, Peritoneo e Topografia Abdominale*. Edagricole, Bologna. 156-165 pp.
- Bartsch, G.; Daxenbichler, G. i Rohr, H.P. 1983. Correlated morphological and biochemical investigations on the stromal tissue of the human prostate. *J. Steroid. Biochem.*, 19:147-154.
- Battersby, S.; Chandler, J.; Harper, M. i Blacklock, N. 1977. The ultrastructure of rhesus monkey prostate. *Urol. Res.*, 5:175-183.
- Beagley, K.W. i Husband, A.J. 1998. Intraepithelial lymphocytes: origins, distribution, and function. *Crit. Rev. Immunol.*, 18(3):237-254.
- Benson, G.S. 1994. Male sexual function: Erection, emission, and ejaculation. A: Knobil, E. i Neill, J.D. (eds.), *The Physiology of Reproduction*. Vol. 1. Raven Press, New York. 1489-1506 pp.
- Berg, R. 1978. *Anatomía Topográfica y Aplicada de los Animales Domésticos*. A.C., Madrid. 415 pp.

- Bettger, W. i O'Dell, B. 1981. A critical physiological role of zinc in the structure and function of biomembranes. *Life Sci.*, 28:1425-1438.
- Bharadwaj, M.B. i Calhoun, M.L. 1959. Histology of the urethral epithelium of domestic animals. *Am. J. Vet.*, 20:841-851.
- Biagini, G.; Preda, P.; Loligno, M.; Soli, M. i Bercovich, E. 1982. Ultrastructural aspects of human prostate in benign prostatic hyperplasia. *Prostate*, 3:99-108.
- Blackmore, P.F. i Eisoldt, S. 1999. The neoglycoprotein mannose-bovine serum albumin, but no progesterone, activates T-type calcium channels in human spermatozoa. *Mol. Hum. Reprod.*, 5:498-506.
- Blithe, D.L. 1993. Biological functions of oligosaccharides on glycoproteins. *Trends. Glycosci. Glycotechnol.*, 5:81-89.
- Bonadonna, T. 1989. *Reproducción animal e Inseminación Artificial*. Vol. II. Hemisferio Sur, S.A., Buenos Aires.
- Bonet, S.; Briz, M.; Pinart, E. i Fradera, A. 1994. Contrastación del esperma de porcino al microscopio electrónico de transmisión. *Tratado de Ganado Porcino*, 21: 21-28.
- Bonkhoff, H. i Remberger, K. 1996. Differentiation pathways and histogenetic aspects of normal and abnormal prostatic growth: a stem cell model. *Prostate*, 28:98-106.
- Bournsnel, J.C; Hartree, E.F. i Briggs, P.A. 1970. Studies of the bulbo-urethral (Cowper's)-gland mucin and seminal gel of the boar. *Biochem. J.*, 117(5):981-988.
- Bournsnel, J.C. i Butler, E.J. 1973. Studies on properties of the seminal gel of the boar using natural gel and gel formed *in vitro*. *J. Reprod.*, 34:457-465.
- Brandes, D. 1966. The fine structure and histochemistry of prostatic glands in relation to sex hormones. *Int. Rev. Cytol.*, 20:207-276.
- Breitbart, H. i Rubinstein, S. 1982. Characterization of Mg²⁺ and Ca²⁺ ATPase activity in membrane vesicles from ejaculated ram seminal plasma. *Arch. Androl.*, 9:147-157.
- Briz, M.D.; Bonet, S. i Fradera, A. 1993 A morphologic study of the ductus of the epididymis of *sus domesticus*. *J. Morphol.*, 215:183-193.
- Briz M.D. 1994. *Anàlisi microscòpica de l'esperma ejaculada i de la maduració epididimària dels espermatozoides de Sus domesticus*. Tesi doctoral, Girona.
- Brooks, D.E. 1990. Biochemistry of the male accessory glands. A: Lambling, G.E. (ed.), *Marshall's Physiology of Reproduction*. Vol. 2. Churchill Livingstone, Edinburgh. 569-690 pp.
- Buckley, M.; Xin, P.; Washington, S.; Herb, N.; Erickson, D. i Bhavanandan, V.P. 2000. Lectin histochemical examination of rabbit bladder glycoproteins and characterization

- of a mucin isolated from the bladder mucosa. *Arch. Biochem. Biophys.*, 375(2):270-277.
- Burck, H.C. 1969. *Técnica Histológica: Manual para realizar Preparaciones Microscópicas en el Laboratorio*. Paz Montalvo, Madrid. 188 pp.
- Buxadé, C. 1984. *Ganado Porcino*. Ed. Mundi-Prensa, Madrid. 13-148 pp.
- Byskov, A.G. i Høyer, P.E. 1994. Embriology of mammalian gonads and ducts. A: Knobil, E. i Neill, J.D. (eds.), *The Physiology of Reproduction*. Vol. 1. Raven Press, New York. 487-540 pp.
- Cabo-Tomargo, J.A.; López-Muniz, A.; Bengoechea, M.E.; Vega-Álvarez, J.A. i Pérez-Casas, A. 1989. Contribución al conocimiento de la inervación microscópica de la próstata (I): La formación vegetativa distal. *Arch. Esp. Urol.*, 38:231-241.
- Calvete, J.J.; Solís, D.; Sanz, L.; Díaz-Mauriño, T.; Schäfer, W.; Mann, K. i Töpfer-Petersen, E. 1993. Characterization of two glycosylated boar spermadhesins. *Eur. J. Biochem.*, 218:719-725.
- Calvete, J.J.; Carrera, E.; Sanz, L. i Töpfer-Petersen, E. 1996. Boar spermadhesin AQN-1 and AQN-3: oligosaccharide and zona pellucida characteristics. *Biol. Chem.*, 377:521-527.
- Calvo, A.; Pastor, L.M.; Bonet, S.; Pinart, E. i Castells. M.J. 2000. Lectin affinity of the boar testis and epididymis. *J. Reprod. Fertil.*, 120:325-335.
- Capella, C.; Frigerio, B.; Finzi, G.; Salvatore, M. i Bono, A. 1994. Histochemistry and electron microscopy for diagnosis of prostatic cancer. A: Riva, A.; Testa-Riva, F i Motta, P.M. (eds.), *Ultrastructure of the Male Urogenital Glands: Prostate, Seminal Vesicles, Urethral, and Bulbourethral Glands*. Kluwer Academic Publishers, New York. Capt. 7, 123-137 pp.
- Cardoso, F.M.; Godinho H.P. i Nogueira, J.C. 1979. Age-related changes in the seminal vesicles of a Brazilian (Nelore) zebu. *Acta Anat. (Basel)*, 103(3):327-335.
- Carlson, B.M. 2000. *Embriología Humana y Biología del Desarrollo*. (2a edición) Ediciones Harcourt S.A., Madrid. 496 pp.
- Carlsson, L.; Pålsson, C.; Bergquist, M.; Ronquist, G. i Stridsberg, M. 2000. Antibacterial activity of human prostasomes. *Prostate*, 44:279-286.
- Casasco, A.; Calligaro, A.; Casasco, E.; Marchetti, C.; Poggi, P. i Casasco, M. 1993. An immunocytochemical method for studying embryo cytokinetics. *Basic Appl. Histochem.*, 32:293-296.
- Centurion, F.; Vazquez, J.M.; Calvete, J.J.; Roca, J.; Sanz, L.; Parrilla, I.; Garcia, E.M. i Martinez, E.A. 2003. Influence of porcine spermadhesins on the susceptibility of boar spermatozoa to high dilution. *Biol. Reprod.*, 30.

- Chan, F.L. i Ho, S.M. 1999. Comparative study of glycoconjugates of the rat prostatic lobes by lectin histochemistry. *Prostate*, 38:1-16.
- Chan, L. i Wong, Y.C. 1991a. Glycoconjugates of the lateral prostate of the guinea pig: a lectin histochemical study. *Prostate*, 19(2):155-172.
- Chan, L. i Wong, Y.C. 1991b. Complex carbohydrate histochemistry of the lateral prostate and seminal vesicle of the guinea pig. *Acta Anat. (Basel)*, 142(4):326-333.
- Chan, L. i Wong, Y.C. 1992. Localization of prostatic glycoconjugates by the lectin-gold method. *Acta Anat. (Basel)*, 143(1):27-40.
- Chan, F.L. i Wong, Y.C. 1998. Characterization of glycoconjugates of guinea pig seminal vesicle by lectin histochemistry. *Histochem. J.*, 30(6):447-459.
- Chow, P.H. i Pang, S.F. 1989. Ultrastructure of secretory cells of male accessory sex glands of golden hamster (*Mesocricetus auratus*) and effect of melatonin. *Acta Anat. (Basel)*. 134(4):327-340.
- Cohen, M.S.; Black, J.R.; Proctor, R.A. i Sparling, P.F. 1984. Host defenses and the vaginal mucosa. *Scand. J. Urol. Nephrol.*, 86:13-22.
- Cohen, R.J.; McNeal, J.E.; Redmond, S.L.; Meehan, K.; Thomas, R.; Wilce, M. i Dawkins, H.J.S. 2000. Luminal contents of benign and malignant prostatic glands: Correspondence to altered secretory mechanism. *Hum. Pathol.*, 31(1):94-100.
- Collins, A.T.; Habib, F.K.; Maitland, N.J. i Neal, D.E. 2001. Identification and isolation of human prostate epithelial stem cells based on $\alpha_2\beta_1$ -integrin expression. *J. Cell Sci.*, 114:3865-3872.
- Cooke, P.S.; Young, P.F. i Cunha, G.R. 1987. Androgen dependence of growth and epithelial morphogenesis in neonatal mouse bulbourethral glands. *Endocrinology*, 121(6):2153-2160.
- Corfield, A.P. i Schauer, R. 1982. Metabolism of sialic acid. A: Schauer, R. (ed.), *Sialic Acid. Chemistry, Metabolism and Function. Cell Biology Monographs*. Vol. 10. Springer, Vienna. 194-261 pp.
- Coronel, C.E.; San Agustin, J. i Lardy, H.A. 1990. Purification and structure of caltrin-like proteins from seminal vesicle of the guinea pig. *J. Biol. Chem.*, 265:6854-6859.
- Coronel, C.E. i Lardy, H.A. 1992. Functional properties of caltrin proteins from seminal vesicle of the guinea pig. *Mol. Reprod. Dev.*, 33:74-80.
- Cunha, G.R.; Shannon, J.M.; Neubauer, B.L.; Sawyer, L.M.; Fujii, H.; Taguchi, O. i Chung, L.W.K. 1981. Mesenchymal-epithelial interactions in sex differentiation. *Hum. Genet.*, 58:68-77.

- Cunha, G.R.; Fujii, H.; Neubauer, B.L.; Shannon, J.M.; Sawyer, L.M. i Reese, B.A. 1983. Epithelial-mesenchymal interactions in prostatic development. I. Morphological observations of prostatic induction by urogenital sinus mesenchyme in epithelium of the adult rodent urinary bladder. *J. Cell Biol.*, 96(6):1662-1670.
- Cunha, G. 1994. Role of mesenchymal-epithelial interactions in normal and abnormal development of male urogenital glands. A: Riva, A.; Testa-Riva, F i Motta, P.M. (eds.), *Ultrastructure of the Male Urogenital Glands: Prostate, Seminal Vesicles, Urethral, and Bulbourethral Glands*, Kluwer Academic Publishers, New York. Capt. 2,15-34 pp.
- Dacheux, J.L. i Dacheux, F. 2002. Protein secretion in the epididymis. A: Robaire i Hinton (eds.), *The Epididymis: From Molecules to Clinical Practice*. Kluwer Academic/Plenum Publishers. 151-168 pp.
- Dail, W.G. 1996. The pelvic plexus: Innervation of pelvic and extrapelvic visceral tissues. *Microsc. Res. Tech.*, 35:95-106.
- Danguy, A.; Akif, F.; Pajak, B. i Gabius, H.J. 1994. Contribution of carbohydrate histochemistry to glycobiology. *Histol. Histopath.*, 9:155-171.
- DeKlerk, D.P.; Coffey, D.S.; Ewing, L.L.; McDermott, I.R.; Reiner, W.G.; Robinson, C.H.; Scott, W.W.; Stranberg, J.D.; Talalay, P.; Walsh, P.C.; Wheaton, L.G. i Zirkin, B.R. 1979. Comparision of spontaneously and experimentally induced canine prostatic hyperplasia. *J. Clin. Invest.*, 64:842-849.
- De Krester, D.M. i Kerr, J.B. 1994. The cytology of the testis. A: Knobil, E. i Neill, J.D. (eds.), *The Physiology of Reproduction*. Vol. 1. Raven Press, New York. 1177-1290 pp.
- Delhon, G.A. i Lawzewitsch, I.V. 1985. Aparato reproductor masculino comparado. A: *Lecciones de Histología Veterinaria*. Vol. 8. Hemisferio, Buenos Aires. 69 pp.
- Dellmann, H.D. 1993. *Histología veterinaria*. (Zona edició) Acribia, Zaragoza. 398 pp.
- Devine, P.L. i Mckenzie, I.F.C. 1992. Mucins: structure, function and association with malignancy. *BioEssays*, 14:619-625.
- Dobson, H. i Smith, R.F. 2000. What is stress, and how does it affect reproduction? *Anim. Reprod. Sci.*, 60-61:743-752.
- Dostalova, Z.; Calvete, J.J.; Sanz, L. i Töpfer-Petersen, E. 1994. Quantitation of boar spermadhesins in accessory sex gland fluids and on the surface of epididymal, ejaculated and capacitated spermatozoa. *Biochim. Biophys. Acta*, 1200:48-54.
- Dubiel, A.; Stanczyk, J.F.; Krolinski, J. i Michalewska, M. 1980. Concetration of ions of selected trace elements in the ejaculates of boars after interruption of the flow of the secretion from the testes, epididymis and accessory sexual glands. *Pol. Arch. Weter.*, 21(4):485-492.

- Dunphy, W.G. i Rothman, J.E. 1983. Compartmentation of asparagine-linked oligosaccharide processing in the Golgi apparatus. *J. Cell. Biol.*, 97:270-275.
- Du Toit, D.; Bornman, M.S.; Van Der Merwe, M.P. i Du Plessis, D.J. 1992. High seminal sialic acid concentrations in patients with severe teratozoospermia. *Arch. Androl.*, 28:177-179.
- Dyce, K.M.; Sack, W.O. i Wensing, C.J.G. 1999. *Anatomía Veterinaria*. (2a edició) McGraw-Hill Interamericana, México. 952 pp.
- El-Alfy, M.; Pelletier, G.; Hermo, L.S. i Labrie, F. 2000. Unique features of the basal cells of human prostate epithelium. *Microsc. Res.*, 51(5):436-446.
- El-Demiry, M. i James, K. 1988. Lymphocyte subsets and macrophages in the male genital tract in health and disease. A monoclonal antibody-based study. *Eur. Urol.*, 14(3):226-235.
- English, H.F.; Drago, J.R. i Santen, R.J. 1985. Cellular response to androgen depletion and repletion in the rat ventral prostate; autoradiography and morphometric analysis. *Prostate*, 7:41-51.
- Erickson, A.K.; Willgohs, J.A.; McFarland, S.Y.; Benfield, D.A. i Francis, D.H. 1992. Identification of two porcine brush border glycoproteins that bind to K88ac adhesion of *Escherichia coli* and correlation of these glycoproteins with adhesive phenotype. *Infect. Immun.*, 60:983-988.
- Esposito, C.; Puccis, P.; Amoresano, A.; Marino, G.; Cozzolino, A. i Porta, R. 1996. Transglutaminase from rat coagulating gland secretion. *J. Biol. Chem.*, 271(44):27416-27423.
- Evans, G.S. i Chandler, J.A. 1987. Cell proliferation studies in the rat prostate. II. The effects of castration and androgen-induced regeneration upon basal and secretory cell proliferation. *Prostate*, 11:339-351.
- Fair, W.R. i Wehner, N. 1976. The prostatic antibacterial factor: identity and significance. A: Marberg, H.; Haschnek, H. i Schirmer, H. (eds.), *Prostatic Disease*. Vol. 6. Alan, R. Liss, New York.
- Fawcett, D.W. 1981. *The Cell*. W.G. Saunders Company, Washington. 862 pp.
- Fawcett, D.W. 1987. *Tratado de Histología*. (11ª edició) Interamericana McGraw-Hill, Madrid. 1026 pp.
- Feagans, W.M.; Belt, W.D. i Sheridan, M. 1963. Fine structure of the acinar cell in the hamster bulbourethral gland. *Acta Anat.*, 52:273-281.
- Fisher, E. i Brossmer, R. 1995. Sialic acid-binding lectins: Submolecular specificity and interaction with sialoglycoproteins and tumour cells. *Glycoconjugate J.*, 12:707-713.

- Ford, W.C. i Harrison, A. 1984. The role of citrate in determining the activity of calcium ions in human semen. *Int. J. Androl.*, 7(3):198-202.
- Frenette, G.; Dubé, J.Y.; Marcotte, J.R. i Tremblay, R.R. 1985. Arginine esterase from isolated dog prostate secretory granules is fully active enzymatically. *Can. J. Physiol. Pharmacol.*, 63:1603-1607.
- Garner, D.L. i Hafez, E.S.E. 1989. Espermatozoides y plasma seminal. A: Hafez, E.S.E. (ed.), *Reproducción e Inseminación Artificial en Animales*. Interamericana-McGraw-Hill, Mexico. Capt. 9, 205-226 pp.
- Gatti, J.L.; Chevrier, C.; Paquignon, M. i Dacheux, J.L. 1993. External ionic conditions, internal pH and motility of ram and boar spermatozoa. *J. Reprod. Fertil.*, 98:439-449.
- George, F.W. i Wilson, J.D. 1994. Sex determination and differentiation. A: Knobil, E. i Neill, J.D. (eds.), *The Physiology of Reproduction*. Vol. 1. Raven Press, New York. 3-28 pp.
- Gibson, M.; Hatzinikolas, G.; Kumaratilake, J.S.; Sandberg, L.B.; Nicholl, J.K.; Sutherland, G.R. i Cleary, E.G. 1996. Further characterization of proteins associated with elastic fiber microfibrils including the molecular cloning of MAGP-2 (MP25). *J. Biol. Chem.*, 271(2):1096-1103.
- Gilmour, J.R. 1937. Intranuclear inclusions in the epithelium of the human male genital tract. *Lancet*, 1:373-375.
- Goeritz, F.; Quest, M.; Wagener, A.; Fassbender, M.; Broich, A.; Hildebrandt, T.B.; Hofmann, R.R. i Blottner, S. 2003. Seasonal timing of sperm production in roe deer: interrelationship among changes in ejaculate parameters, morphology and function of testis and accessory glands. *Theriogenology*, 59:1487-1502.
- Gottreich, A.; Hammel, I.; Yogev, L. i Terkel, J. 1996. Quantitative microscopic changes in the mole rat's accessory sex organs during an annual cycle. *Anat. Rec.*, 246(2):231-237.
- Gottreich, A.; Hammel, I.; Yogev, L. i Terkel, J. 2000. Effect of photoperiod variation on testes and accessory sex organs in the male blind mole rat *Spalax ehrenbergi*. *Live Sci.*, 67:521-529.
- Graham, E.F.; Thompson, L. i Neville, W. 1967. *Physical physicochemical and chemical characteristics of boar semen*. Department of Animal Science. University of Minnesota.
- Harayama, H.; Miyano, T.; Miyake, M.; Kusunoki, H. i Kato, S. 1994. Identification of anti-agglutinin for spermatozoa in epididymal boar plasma. *Mol. Reprod. Dev.*, 37(4):436-445.

- Harayama, H.; Miyake, M.; Shidara, O.; Iwamoto, E. i Kato, S. 1998. Effects of calcium and bicarbonate on head-to-head agglutination in ejaculated boar spermatozoa. *J. Reprod. Fert.*, 10:445-450.
- Harayama, H.; Miyake, M. i Kato, S. 1999. Immunolocalization of anti-agglutinin for spermatozoa in boars. *Mol. Reprod. Dev.*, (3):269-276.
- Harayama, H.; Liao, P.O.; Gage, D.A.; Miyake, M.; Kato, S. i Hammerstedt, R.H. 2000. Biochemical characterization of sialoprotein "Anti-agglutinin" purified from boar epididymal and seminal plasma. *Mol. Reprod. Dev.*, 55:96-103.
- Harley, V.R.; Jackson, D.I.; Hextall, P.J.; Hawkins, J.R.; Berkovitz, G.D.; Sockanathan, S.; Lovell-Badge, R. i Goodfellow, P.N. 1992. DNA binding activity of recombinant SRY from normal males and XY females. *Science*, 255:453-456.
- Hart, R. i Greenstein, J.S. 1964. An analysis of Cowper's gland secretion in the adult male albino rat. *Am. Zool.*, 4:260.
- Hart, G.W.; Haltiwanger, R.S.; Holt, G.D. i Kelly, W.G. 1989. Glycosilation in the nucleus and cytoplasm. *Ann. Rev. Biochem.*, 58:841-874.
- Hartree, E.F. 1962. Sialic acid in the bulbo-urethral glands of the boar. *Nature (Lond.)*, 196:483-484.
- Hawkes, F.; Rzepka, J. i Gontrand, G. 1988. Presence of intranuclear inclusions in the principal cells of the epididymis of the garden dormouse *Eliomys quercinus* L. *J. Submicrosc. Cytol. Pathol.*, 20:471-476.
- Hay, E.D. 1981. Extracellular matrix. *J. Cell. Biol.*, 91:2058-2238.
- Hayward, S.W.; Baskin, L.S.; Haughney, P.C.; Cunha, A.R.; Foster, B.A.; Dahiya, R.; Prins, G.S. i Cunha, G.R. 1996a. Epithelial development in the rat ventral prostate, anterior prostate and seminal vesicle. *Acta Anat. (Basel)*, 155(2):81-93.
- Hayward, S.W.; Brody, J.R. i Cunha, G.R. 1996b. An edgewise look at basal epithelial cells: three-dimensional views of the rat prostate, mammary gland and salivary gland. *Differentiation*, 60(4):219-227.
- Hayward, S.W.; Baskin, L.S.; Haughney, P.C.; Foster, B.A.; Cunha, A.R.; Dahiya, R.; Prins, G.S. i Cunha, G.R. 1996c. Stromal development in the rat ventral prostate, anterior prostate and seminal vesicle. *Acta Anat. (Basel)*, 155(2):94-113.
- Hayward, S.W.; Rosen, M.A. i Cunha, G.R. 1997. Stromal-epithelial interactions in the normal and neoplastic prostate. *Br. J. Urol.*, 79(suppl. 2):18-26.
- Hayward, S.W. i Cunha, G.R. 2000. The prostate: development and physiology. *Radio. Clin. North Am.*, 38(1):1-14.

- Hilkens, J.; Ligtenberg, M.J.L.; Vos, H.L. i Litvinov, S.V. 1992. Cell membrane-associated nucleus and their adhesion-modulating property. *Trends Biochem. Sci.*, 17:359-363.
- Isaacs, J.T.; Barrack, E.R.; Isaacs, W.B. i Coffey, D.S. 1981. The relationship of cellular structure and function: The matrix system. A: Murphy, G.P.; Sandberg, A.A. i Karr, J.P. (eds.), *The Prostatic Cell: Structure and Function*. Alan, R. Liss, New York. 1-24 pp.
- Isaacs, J.T.; Brendler, C.B. i Walsh, P.C. 1983. Changes in the metabolism of dihydrotestosterone in the hyperplastic human prostate. *J. Clin. Endocrinol. Metab.*, 56:139-146.
- James, K. i Hargreave, B. 1984. Immunosuppression by seminal plasma and its possible clinical significance. *Immunol. Today*, 5:357.
- Janulis, L. i Lee, C. 1999. Prostate gland. A: Knobil, E. i Neill, J.D. (eds.), *Encyclopedia of Reproduction*. Vol. 4. Academic Press, San Diego. 77-85 pp.
- Jentoff, N. 1990. Why are proteins O-glycosylated? *Trends Biochem. Sci.*, 15:291-294.
- Jequier, A.M. 1995. Clinical disorders affecting semen quality. A: Grudzinskas, J.G. i Yovich, J.L. (eds.), *Gametes-The Spermatozoon*. University Press, Cambridge. 175-191 pp.
- Jesik, C.J.; Holland, J.M. i Lee, C. 1982. An anatomic and histologic study of the rat prostate. *Prostate*, 3:81-97.
- Johnson, L.; Falk, G.U. i Spoede, G.E. 1999. Male reproductive system, nonhuman mammals. A: Knobil, E. i Neill, J.D. (eds.), *Encyclopedia of Reproduction*. Vol. 3. Academic Press, San Diego. 49-60 pp.
- Jones, A.R. i Bubb, W.A. 2000. Substrats for endogenous metabolism by mature boar spermatozoa. *J. Reprod. Fertil.*, 119:129-135.
- Joshi, H.S. i Raeside, J.I. 1973. Synergistic effects of testosterone and oestrogens on accessory sex glands and sexual behaviour of the boar. *J. Reprod. Fertil.*, 33(3):411-423.
- Josso, N.; Boussin, L.; Knebelmann, B.; Nihoul-Fekete, C. i Picard, J.I. 1991. Anti-Müllerian hormone and intersex states. *T.E.M.*, 2:227-233.
- Junqueira, L.C. i Carneiro, J. 2000. *Histología Básica*. (5ena edició) Masson, S.A., Barcelona. 489 pp.
- Kachar, B. i Pinto da Silva, P. 1981. Freeze-fracture study of rat ventral prostate: The columnar epithelial cell. *Am. J. Anat.*, 161:49-69.

- Kaleczyc, J.; Majewski, M.; Calka, J. i Lakomy, M. 1993. Adrenergic innervation of the epididymis, vas deferens, accessory genital glands and urethra in the boar. *Folia Histochem. Cytobiol.*, 31(3):117-123.
- Kaleczyc, J.; Timmermans, J.P.; Majewski, M.; Lakomy, M. i Scheruermann, D.W. 1999. Immunohistochemical properties of nerve fibres supplying accessory male genital glands in the pig. A colocalisation study. *Histochem. Cell Biol.*, 111(3): 217-228.
- Kastendieck, H. 1977. Ultrastructural pathology of the human prostatic gland. Cyto- and histomorphogenesis of atrophy, hyperplasia, metaplasia, dysplasia and carcinoma. *Veroff. Pathol.*, (106):1-163.
- Kellokumpu-Lehtinen, P.; Santti, R. i Pelliniemi, L.J. 1979. Role of mesenchyme in the early cytodifferentiation of human prostate. A: Adlercreutz, H.; Bullbrook, R.D. i van der Molen, H.Y. (eds.), *Endocrinological Cancer, Ovarian Function and Disease*. Excerpta Medica-Elsevier, North Holland. 114-119 pp.
- Kiernan, J.A. 1990. *Histological and Histochemical Methods. Theory and Practice*. Pergamon Press, London. 433 pp.
- Knox, R. 2002. *The Anatomy and Physiology of Sperm Production in Boars*. Sow managements short cours. Oshio Pork Industry Center. 1-11 pp.
- Kordan, W.; Holody, D.; Eriksson, B.; Fraser, L.; Rodriguez-Martin, H. & Strzezek, J. 1998. Sperm motility inhibiting factor (SMIF)- A plasmatic peptide with multifunctional biochemical effects on boar spermatozoa. *Reprod. Dom. Anim.* 33:347-354.
- Kornfeld, R. i Kornfeld, S. 1985. Assembly of asparagine-linked oligosaccharides. *Annu. Rev. Biochem.*, 54:631-664.
- Kraehenbuhl, J.P. i Neutra, M.R. 1992. Molecular and cellular basis of immune protection of mucosal surfaces. *Physiol. Rev.*, 72(4):853-879.
- Krieg, M.; Klotzl, G.; Kaufmann, J. i Voigt, K.D. 1981. Stroma of human benign prostatic hyperplasia: Preferential tissues for androgen metabolism and estrogen binding. *Acta Endocrinol.*, 96:422-432.
- Kroes, R. i Teppema, J.S. 1972. Development and restitution of squamous metaplasia in the calf prostate after a single estrogen treatment. An elecron microscopic study. *Exp. Mol. Pathol.*, 16:286-301.
- Kyprianou, N. i Isaacs, J.T. 1988. Identification of a cellular receptor for transforming growth factor-beta in rat ventral prostate and its negative regulation by androgens. *Endocrinology*, 123:2124-2131.
- Kyprianou, N. i Isaacs, J.T. 1989. Expression of transforming growth factor-beta in the rat ventral prostate during castration-induced programmed cell death. *Mol. Endocrinol.*, 3:1515-1522.

- Lagow, E.; DeSouza, M.M. i Carson D.D. 1999. Mammalian reproductive tract mucins. *Hum. Reprod. Update*, 5(4):280-292.
- Lamblin, G. i Roussel, P. 1993. Airway mucins and their role in defense against micro-organism. *Respir. Med.*, 87:421-426.
- Latalski, M. 1972. Observations on the ultrastructure of the epithelial cells of bulbourethral gland of rat in the conditions of experimental hypovitaminosis A. *Z. Mikrosk. Anat. Forsch.*, 85(3):309-318.
- Lauwers, H.; Simoens, P.; Nicaise, M. i de Vos, N.R. 1981. Structure of the prostate and the pelvic urethra in barrows and the changes induced by diethylstilboestrol. *Acta Anat.*, 110:327-337.
- Lauwers, H.; Nicaise, M.; Simoens, P. i de Vos, N.R. 1984. Morphology of the vesicular and bulbourethral glands in barrows and the changes induced by diethylstilboestrol. *Anat. Histol. Embryol.*, 13(1):50-63.
- Lavon, V. i Bournsnel, J.C. 1971. Characterization of boar seminal plasma, vesicular secretion and epididymal plasma proteins by gel disc electrophoresis and isoelectric focusing on polyacrylamide. *J. Reprod. Fert.*, 27:227-232.
- Lazure, C.; Villemure, M., Gauthier, D.; Naude, R.J.; Mbikay, M. 2001. Characterization of ostrich (*Struthio camelus*) β -microseminoprotein (MSP): identification of homologous sequences in EST databases and analysis of their evolution during speciation. *Protein Sci.*, 10(11):2207-2218.
- Leblond, C.P. 1950. Distribution of periodic acid-reactive carbohydrates in the adult rat. *Am. J. Anat.*, 86:1-50.
- Lee, C.; Sensibar, J.A.; Dudek, S.M.; Hiipakka, R.A. i Liao, S. 1990. Prostatic ductal system in rats: Regional variation in morphological and functional activities. *Biol. Reprod.*, 43:1079-1086.
- Leshin, L.S ; Raj, S.M.P; Smith, C.K; Kwok, S.C.M.; Kraeling, R.R. i Li, W.I. 1998. Immunostimulatory effects of pig seminal proteins on pig lymphocytes. *J. Reprod. Fertil.*, 114:77-84.
- Lesson, T.S.; Lesson, C.R. i Paparo, A.A. 1989. *Texto/Atlas de Histología*. Interamericana McGraw-Hill, México. 741 pp.
- Letts, P.J.; Pinteric, L. i Schachter, H. 1974. Localization of glycoprotein glycosyltransferases in the Golgi apparatus of rat and mouse testis. *Biochem. Biophys. Acta*, 372:304-320.
- Limpaseni, T. i Chulavatnatol, M. 1986. A new sialoglycoprotein from rat seminal vesicle and its association with semen coagulum. *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 136(2):753-759.

- Litynska, A. i Przybylo, M. 1998. Does glycosilation of lysosomal proteins show age-related changes in rat liver? *Mech. Ageing Dev.*, 102:33-43.
- Luke, M.C. i Coffey, D.S. 1994. The male sex accessory tissues. Structure, androgen action, and physiology. A: Knobil, E. i Neill, J.D. (eds.), *The Physiology of Reproduction*. Vol. 1. Raven Press, New York. 1435-1487 pp.
- Maccioni, M.; Riera, C.M. i Rivero, V.E. 2001. Identification of rat prostatic steroid binding protein (PSBP) as an immunosuppressive factor. *J. Reprod. Immunol.*, 50(2):133-149.
- Mac Donald, J. 1950. Some cytochemical characteristics of certain intranuclear inclusion bodies in the epithelium of the human vas deferens. *Anat. Rec.*, 106:327-343.
- Madrid, J.F.; Castells, M.T.; Martínez-Menárguez, J.A.; Avilés, M.; Hernández, F. i Ballesta, J. 1994. Subcellular characterization of glycoproteins in the principal cells of human gallbladder. A lectin cytochemical study. *Histochemistry*, 101:195-204.
- Manaskova, P.; Ryslava, H.; Ticha, M. i Jonakova, V. 2002. Characterization of proteins from boar prostate. *A.J.R.I.*, 48:283-290.
- Mann, T. 1974. Secretory function of the prostate, seminal vesicle and other male accessory organs of reproduction. *J. Reprod. Fertil.*, 37(1):179-188.
- Mann, T. 1975. Biochemistry of semen. A: Hamilton, D.W. i Greep, R.O. (eds.), *Handbook of Physiology*. Vol. 5. American Physiological Society, Washington. 461-471 pp.
- Mann, T. i Lutwak-Mann, C. 1981. *Male Reproductive Function and Semen*. Springer-Verlag, Berlin. 269-336 pp.
- Martín, S. 1982. *Reproducción e Inseminación Artificial Porcina*. Aedos, Barcelona. 124 pp.
- Martoja, R. i Martoja, M. 1970. *Técnicas de Histología Animal*. Toray-Mason S.A., Barcelona. 350 pp.
- Mata, L. 1994. Secretion and endocytosis in the seminal vesicles. A: Riva, A.; Testa-Riva, F i Motta, P.M. (eds), *Ultrastructure of the Male Urogenital Glands: Prostate, Seminal Vesicles, Urethral, and Bulbourethral Glands*. Kluwer Academic Publishers, New York. Capt. 4, 50-60 pp.
- Mata, L.R. 1995. Dynamics of the seminal vesicle epithelium. *Int. Rev. Cytol.*, 160:267-302.
- Mayerhofer, A.; Bartke, A.; Amador, A.G. i Began, T. 1989. Histamine affects testicular steroid production in the golden hamster. *Endocrinology*, 125:560-562.
- McDonald, L.E. i Pineda, M.H. 1991. *Endocrinología Veterinaria y Reproducción*. (4rta

- edición) Interamericana McGraw-Hill, México. 551 pp.
- McKeehan, W.L.; Adams, P.S. i Rosser, M.P. 1984. Direct mitogenic effects of insulin, epidermal growth factor, glucocorticoid, cholera toxin, unknown pituitary factors and possibly prolactin, but non androgens, on normal rat prostate epithelial cells in serum-free primary cell culture. *Cancer Res.*, 44:1998-2010.
- McNeal, J.E. 1968. Regional morphology and pathology of the prostate. *Am. J. Surg. Pathol.*, 49:347-357.
- McNeal, J.E. 1981. The zonal anatomy of the prostate. *Prostate*, 2:35-49.
- McNeal, J.E. 1988. Normal histology of the prostate. *Am. J. Surg. Pathol.*, 12(8):619-633.
- McTigue, J.T. i van Etten, R.L. 1982. Isolation, characterization, and spontaneous interconversion of two forms of human prostatic acid phosphatase. *Prostate*, 3:165-181.
- Melampy, R.M. i Cavazos, L.F. 1953. Effects of testosterone propionate on histochemical reactions of rat seminal vesicles. *Endocrinology*, 52:173-187.
- Merk, F.B.; Warhol, M.J.; Kwan, P.W.; Leav, I.; Alroy, J.; Ofner, P. i Pinkus, G.S. 1986. Multiple phenotypes of prostatic glandular cells in castrated dogs after individual or combined treatment with androgen and estrogen. Morphometric, ultrastructural, and cytochemical distinctions. *Lab. Invest.*, 54(4):442-456.
- Minelli, A.; Moroni, M.; Martinez, E.; Mezzasoma, I. i Ronquist, G. 1998. Occurrence of prostasome-like membrane vesicles in horse seminal plasma. *J. Reprod. Fertil*, 114(2):237-243.
- Miyachi, K.; Frizler, M.J. i Tan, E.M. 1978. Autoantibody to a nuclear antigen in proliferating cells. *J. Immunol.*, 121:2228-2234.
- Montreuil, J. 1980. Primary structure of glycoprotein glycans: basis for the molecular biology of glycoproteins. *Adv. Carbohydr. Chem. Biochem.*, 37:157-223.
- Moore, H.D.M. 1979. The net negative surface charge of mammalian spermatozoa as determined by isoelectric focusing. Changes following sperm maturation, ejaculation, incubation in the female tract, and after enzyme treatment. *In. J. Androl.*, 2:244-262.
- Morales, C.R. i Bradan, H. 2003. Prosaposin ablation inactivates the MAPK and Akt signaling pathways and interferes with the development of the prostate gland. *Asian J. Androl.*, 1:57-63.
- Moré, J. 1991. Lectin histochemistry of mucus-secreting cells in the calf bulbourethral gland. *Acta Anat. (Basel)*, 142(2):147-151.
- Morita, T.; Usuda, N.; Hanai, T. i Nagata, T. 1994. Changes of colon epithelium proliferation due to individual aging with cyclin proliferating cell nuclear antigen

- (PCNA/cyclin) immunostaining compared to [³H]-thymidine radioautography. *Histochemistry*, 101:13-20.
- Murakami, M.; Sugita, A.; Shimada, T. i Yoshimura, T. 1978. Scanning electron microscope observation of the seminal vesicle in the Japanese monkey with special reference to intraluminal spermophagy by macrophages. *Arch. Histol. Jpn.*, 41:275-283.
- Murakami, M.; Sugita, A.; Hamasaki, M. i Shimada, T. 1981. SEM observation of some exocrine glands, with special reference to configuration of the associated myoepithelial cells. *Biomed. Res.*, 2(Suppl.):99-102.
- Murakami, M.; Nishida, T.; Iwanaga, S. i Shiromoto, M. 1984. Scanning and transmission electron microscopic evidence of epithelial phagocytosis of spermatozoa in the terminal region of the vas deferens of the cat. *Experientia*, 40:958-960.
- Murakami, M.; Nishida, T.; Shiromoto, M. i Inokuchi, T. 1985. Phagocytosis of spermatozoa and latex beads by epithelial cells of the ampulla vasis deferentis of the rabbit: A combined SEM and TEM study. *Arch. Histol. Jpn.*, 48:269-277.
- Murakami, M.; Nishida, T.; Shiromoto, M. i Inokuchi, T. 1986. Scanning and transmission electron microscopic study of the ampullary region of the dog vas deferens with special reference to epithelial phagocytosis of spermatozoa and latex beads. *Anat. Anz.*, 162:289-296.
- Murakami, M. i Yokoyama, R. 1989. SEM observation of the male reproductive tract with special reference to epithelial phagocytosis. *Prog. Clin. Biol. Res.*, 296:207-214.
- Nakano T. 1994. Three-dimensional architecture of collagen fibrils in the mouse testicular capsule. *Okajimas Folia Anat. Jpn.*, 71:203-210.
- Nemeth, J.A. i Lee, C. 1996. Prostatic ductal system in rats: regional variation in stromal organization. *Prostate*, 28:124-128.
- Nicaise, M.; Lauwers, H. i Simoens, P. 1991. Morphological study of the development of the disseminate prostate in intact and castrated male pigs aged two to six month. *Acta Anat. (Basel)*, 141(4):335-347.
- Nielsen, E.H. 1976. The bulbourethral gland of the rat. Fine structure and histochemistry. *Anat. Anz.*, 139(Suppl.):254-263.
- Nielsen, E.H.; Sorensen, V.W. i Biorkman, N. 1977. On the fine structure and mucosubstances in the bulbourethral gland in the domestic boar. *Anat. Histol. Embryol.*, 6(3):278-283.
- Nilsson, B.O.; Egevad, L.; Jin, M.; Ronquist, G. i Busch, C. 1999. Distribution of prostasomes in neoplastic epithelial prostate cells. *Prostate*, 39:36-40.

- Nimtz, M.; Grabenhorst, E.; Conradt, H.S.; Sanz, L. i Calvete, J.J. 1999. Structural characterization of the oligosaccharide chains of native and crystallized boar seminal plasma spermadhesin PSP-I and PSP-II glycoforms. *Eur. J. Biochem.*, 265:703-718.
- Niu, Y.; Xu, Y.; Zhang, J.; Bai, J.; Yang, H. i Ma, T. 2001. Proliferation and differentiation of prostatic stromal cells. *B.J.U: International*, 87:386-393.
- Niu, Y.; Ma, T.; Zhang, J.; Xu, Y; Han, R i Sun, G. 2003. Androgen and prostatic stroma. *Asian J. Androl.*, 1:19-26.
- Niwa, T. 1961. Researchers and practices in artificial insemination of pigs. *Proceeding of the 4th International Congress of Animal Reproduction*, 1:83.
- Norberg, K.A.; Risley, P.L. i Ungerstedt, U. 1967. Adrenergic innervation of the male reproductive ducts in some mammals. 1. The distribution of adrenergic nerves. *Z. Zellforsch.*, 76:278-286.
- Olsson, I. i Ronquist, G. 1990. Nucleic acid association to human prostasomes. *Arch. Androl.*, 24:1-10.
- Orgad, U.; Alroy, J.; Ucci, A. i Merk F.B. 1984. Histochemical studies of epithelial cell glycoconjugates in atrophic, metaplastic, hyperplastic, and neoplastic canine prostate. *Lab. Invest.*, 50(3):294-302.
- Ostrowski, W.; Wasyl, Z.; Weber, M.; Guminska, M. i Lutchter, E. 1979. The role of neuraminic acid in the heterogeneity of acid phosphomonoesterase from the human prostate gland. *Biochem. Biophys. Acta*, 221:297-306.
- Pallarés, J. 2002. *Atresia de los Folículos Ováricos Preantrales de Cerda: Identificación de Diferentes Tipos de Degeneración Celular y Tisular*. Tesis doctoral, Murcia.
- Paniagua, R.; Nistal, M.; Sesma, P.; Álvarez-Uría, M.; Fraile, B.; Anadón, R.; Sáez, F.J. i Miguel, M.P. 2002. *Citología e Histología Vegetal y Animal. Biología de las Células y Tejidos Animales y Vegetales*. (3era edición) McGraw-Hill Interamericana de España, Madrid:. 1002 pp.
- Parillo, F.; Stradaoli, G.; Verini-Supplizi, A. i Monaci, M. 1998. Lectin staining pattern in extratesticular *rete testis* and *ductuli efferentes* of prepuberal and adult horses. *Histol. Histopathol.*, 13:307-314.
- Pérez, C. 1991. Producción espermática. *Anaporc*, 104:4-11.
- Peumans, W.J. i Van Damme, E.J. 1998. Plants lectins: Specific tools for the identification, isolation, and characterization of O-linked glycans. *Crit. Rev. Biochem. Mol. Biol.*, 33:209-258.
- Pinart, E.; Sancho, S; Briz, M.; Bonet, S. i Garcia, N. 1999. Characterization of the semen quality of postpuberal boars with spontaneous unilateral abdominal cryptorchidism

- on the right side. *Anim. Reprod. Sci.*, 55:269-278.
- Pinart, E.; Sancho, S; Briz, M.; Bonet, S.; Garcia, N. i Badia, E. 2000. Ultrastructural study of the boar seminiferous epithelium: changes in cryptorchidism. *J. Morphol.*, 244:190-202.
- Poland, D.C.; Kratz, E.; Vermeiden, J.P.; De Groot, S.M.; Bruyneel, B.; De Vries, T. i Van Dijk, W. 2002. High level of α_1 -acid glycoprotein in human seminal plasma is associated with high branching and expression of Lewis (a) groups on its glycans: supporting evidence for a prostatic origin. *Prostate*, 52(1):34-42.
- Prelich, G.; Tan, C.K.; Kostura, M.; Mathews, M.B.; So, A.G.; Downey, K.M. i Stillman, B. 1987. Functional identity of proliferating cell nuclear antigen and a DNA polymerase-delta auxiliary protein. *Nature*, 326:517-520.
- Price, D. i Ortiz, E. 1965. The role of fetal androgen in sex differentiation in mammals. A: deHaan, R.L. i Ursprung, H. (eds.), *Organogenesis*. Holt, Reinhart & Winston, New York-Chicago-San Francisco- Toronto- London. 629-652 pp.
- Prins, G.S. i Birch, L. 1995. The developmental pattern of androgen receptor expression in rat prostate lobes is altered after neonatal exposure to estrogen. *Endocrinology*, 136:1303-1314.
- Pukhalsky, A.L.; Shiyan, S.D.; Kalashnikova, E.A.; Shmarina, G.V.; Pukhalskaya, D.A. i Bovin, N.V. 1998. Immunomodulating activities of a natural α_1 -acid glycoprotein and its carbohydrate chains attached to the protein free polymer. *Mediators Inflamm.*, 7:115-118.
- Quemener, E.; Amet, Y.; Fournier, G.; Di Stefano, S.; Abalain, J.H. i Folch, H.H. 1994. Glycosylated nature of testosterone 5 alpha-reductase 2 purified from human prostate. *Biochem. Biophys. Res. Comm.*, 205:269-274.
- Raeside, J.I.; Friendshim, R.M. i Vravlic, O.E. 1997. Effects of castration on early postnatal development of male accessory sex glands in the domestic pig. *J. Endocrinol.*, 137:287-292.
- Raeside, J.I.; Christie, H.L. i Renaud, R.L. 1999. Androgen and estrogen metabolism in the reproductive tract and accessory sex glands of the domestic boar (*Sus scrofa*). *Biol. Reprod.*, 61(5):1242-1248.
- Rana, S.S.; Chandrasekaran, E.V.; Kennedy, J. i Mendicino, J. 1984. Purification and structure of oligosaccharide chains in swine trachea and Cowper's gland mucin glycoproteins. *J. Biol. Chem.*, 259(20):12899-12907.
- Rasbech, N.O. 1984. The male and fertility of domestic animals. A: Court, M. (ed.), *The Male in Farm Animal Production*. Martinus Nijhoff-Publishers, Dordrech. 2-23 pp.

- Renneberg, H.; Konrad, L. i Aumüller, G. 1995. Immunohistochemistry of secretory particles ('vesiculosomes') from the epithelium of bovine seminal vesicles and ampulla of the vas deferens. *Acta Anat.*, 153:273-281.
- Rennie, P.S.; Bouffard, R.; Bruchovsky, N. i Cheng, H. 1984. Increased activity of plasminogen activators during involution of the rat ventral prostate. *Biochem. J.*, 221:171-178.
- Riva, A. i Stockwell, R.A. 1969. A histochemical study of human seminal vesicle epithelium. *J. Anat.*, 104:253-262.
- Riva, A.; Cossu, M.; Usai, E. i Testa-Riva, F. 1981a. Spermatophagy by epithelial cells of the seminal vesicle and of the ampulla ductus deferentis in man: A scanning and transmission EM study. A: Fraise, G.; Hafez, E.S.E.; Conti, E. i Fabrini, A. (eds.), *Oligozoospermia: Recent Progress in Andrology*. Raven Press, New York. 45-53 pp.
- Riva, A.; Sirigu, P.; Testa-Riva, F. i Usai, E. 1981b. Fine structure and histochemistry of epithelial cells of the human bulbourethral glands. *Acta Anat.*, 11:125-126.
- Riva, A.; Usai, E.; Cossu, M.; Scarpa, R. i Testa-Riva, F. 1988. The human bulbo-urethral glands. A transmission electron microscopy and scanning electron microscopy study. *J. Androl.*, 9(2):133-141.
- Riva, A.; Usai, E.; Cossu, M.; Lantini, M.S.; Scarpa, R. i Testa-Riva, F. 1990. Ultrastructure of human bulbourethral glands and of their main excretory ducts. *Arch. Androl.*, 24(2):177-184.
- Riva, A. i Aumüller, G. 1994. Epithelium of the distal portion of the human spermatic pathway: Seminal vesicle, ampulla ductus deferentis, and ejaculatory duct. A: Riva, A.; Testa-Riva, F. i Motta, P.M. (eds.), *Ultrastructure of the Male Urogenital Glands: Prostate, Seminal Vesicles, Urethral, and Bulbourethral Glands*. Kluwer Academic Publishers, New York. 35-49 pp.
- Robinson, E.J.; Neal, D.E. i Collins, A.T. 1998. Basal cells are progenitors of luminal cells in primary cultures of differentiating human prostatic epithelium. *Prostate*, 37:149-160.
- Ronquist, G. i Brody, I. 1985. The prostasome: its secretion and function in man. *Biochim. Biophys. Acta*, 822:203-218.
- Ronquist, G. 1999. Prostrasomes are pluripotent and well-organized organelles in human semen. *J.I.F.C.C.*, 11:1-4.
- Roth, J. 1984. Cytochemical localization of terminal *N*-acetyl-D-galactosamine residues in cellular compartments of intestinal goblet cells. Implications for the topology of *O*-glycosilation. *J. Cell. Biol.*, 98:399-406.
- Rothschild, M.F. 1996. Genetic and reproduction in the pig. *Reprod. Livestock Sci.*, 42:143-151.

- Ruoslahti, E. 1988. Structure and biology of proteoglycans. *Ann. Rev. Cell Biol.*, 4:229-255.
- Rutherford, K.J.; Swiderek, K.M.; Green, C.B.; Chen, S.; Shively, J.E. i Kwok, S.C.M. 1992. Purification and characterization of PSP-I and PSP-II, two major proteins from pig seminal plasma. *Arch. Biochem. Biophys.*, 295:352-359.
- Saiz-Cidoncha, F.; de Alba, C.; Sagües, A. i Pérez-Marcos, C. 1991. Composición bioquímica del plasma seminal de porcino y metabolismo espermático. *Anaporc*, 104:14-26.
- Salustri, A.; Camaioni, A.; Di Giacomo, M.; Fulop, C. i Hsacall, V.C. 1999. Hyaluronan and proteoglycans in ovarian follicles. *Hum. Reprod. Update*, 5:314-329.
- Sancho, S.; Garcia-Gil, N.; Badia, E.; Pinart, E; Briz, M.D.; Rodríguez-Gil, J.E.; Rigau, T.; Palomo, M.J.; Bassols, J. i Bonet, S. 1999. Efectes de l'obscuritat sobre la qualitat del semen de mascles reproductors porcins. *Scientia Gerundensis*, 24:115-125.
- Sancho, S. 2002. Efectes del fotoperíode sobre la qualitat espermàtica dels mascles porcins (*Sus domesticus*). Tesi doctoral, Girona.
- Schaeffer, A.J.; Amundsen, S.K. i Jones, J.M. 1980. Effect of carbohydrates on adherence of *Escherichia coli* to human urinary tract epithelial cells. *Infect. Immun.*, 30(2):531-537.
- Schroten, H.; Plogmann, R.; Hanisch, F.G.; Hacker, J.; Nobis-Bosch, R. i Wahn, V. 1993. Inhibition of adhesion of S-fimbriated *E. coli* to buccal epithelial cells by human skim milk is predominantly mediated by mucins and depends on the period of lactation. *Acta Paediatr.*, 82:6-11.
- Schmidt, R.F. i Thews, G. 1993. *Fisiología Humana* (24^a edició). McGraw-Hill Interamericana de España, Madrid. 906 pp.
- Schweikert, H.U.; Totzauer, P.; Rohr, H.P. i Batsch, G. 1985. Correlated biochemical and sterological studies on testosterone metabolism in the stromal and epithelial compartment of human benign prostatic hyperplasia. *J. Urol.*, 134:403-407.
- Setchell, B.P. 1991. Male reproductive organs and semen. A: Cupps, P.T. (ed.), *Reproduction in Domestic Animals*. Academic Press, Inc., San Diego. Capt. 6, 221-249 pp.
- Setchell, B.P.; Maddocks, S. i Brooks, D.E. 1994. Anatomy, vasculature, innervation, and fluids of the male reproductive tract. A: Knobil, E. i Neill, J.D. (eds.), *The Physiology of Reproduction*. Vol. 1. Raven Press, New York. 1063-1175 pp.
- Shapiro, E.; Hartanto, V.; Perlman, E. i Lopor, H. 1991. Morphogenesis of the prostate. Sumari 93. American Academy of Pediatrics Section of Urology, New Orleans.

- Shapiro, E.; Hartanto, V. i Lepor, H. 1992. Quantifying the smooth muscle content of the prostate using double-immunoenzymatic staining and colour assisted image analysis. *J. Urol.*, 147(4):1167-1170.
- Shivaji, S.; Scheit, K.H. i Bhargava, P.M. 1990. *Proteins of Seminal Plasma*. J. Willey and Sons Inc., New York.
- Short, R.V. 1979. Sex determination and differentiation. *Brit. Med. Bull.*, 35:121-127.
- Sirigu, P.; Turno, F.; Usai, E. i Perra, M.T. 1993. Histochemical study of the human bulbourethral (Cowper's) glands. *Andrologia*, 25(5):293-299.
- Skinner, J.D.; Booth, W.D.; Rowson, L.E.A. i Karg, H. 1968. The post-natal development of the reproductive tract of the Suffolk ram, and changes in the gonadotrophin content of the pituitary. *J. Reprod. Fert.*, 16:463-477.
- Slomiany, B.L.; Murty, V.L.; Piotrowsky, J. i Slomiany, A. 1996. Salivary mucins in oral mucosal defense. *Gen. Pharmacol.*, 27:761-771.
- Spicer, S.S. i Schulte, B.A. 1992. Diversity of Cell Glycoconjugates shown histochemically: A perspective. *J. Histochem. Cytochem.*, 40(1):1-38.
- Sprando, R.L.; Collins, T.F.X.; Black, T.N.; Olejnik, N.; Rorie, J.I.; West, L.J.; Bowers, J.D.; Sass, N. i Robl, M. 1999. Light microscopic observations on the reproductive tract of the male sand rat, *Psammomys obesus*. *Tissue Cell*, 31(1):99-115.
- Spring-Mills, E. i Hafez, E.S.E. 1980. The bulbourethral glands. A: Spring-Mills, E. i Hafez, E.S.E (eds.), *Male Accessory Sex Glands*. Elsevier, Amsterdam. 93-99 pp.
- Steiner, M.S. 1993. The role of peptide growth factors in the prostate: A review. *Urology*, 42:99-110.
- Steiner, M.S. 1995. Review of peptide growth factors in benign prostatic hyperplasia and urologic malignancy. *J. Urol.*, 153:1085-1096.
- Stefanov, M.; Martín-Alguacil, N. i Martín-Orti, R. 2000. Distinct vascular zones in the canine prostate. *Microsc. Res. Tech.*, 50:169-175.
- Stone, M.P.; Stone, K.R.; Ingram, P.; Mickey, D. i Paulson, D. 1977. Scanning and transmission electron microscopy of human prostatic acinar cells. *Urol. Res.*, 5:185-200.
- Stridsberg, M.; Fabiani, R.; Lukinius, A. i Ronquist, G. 1996. Prostatosomes are neuroendocrine-like vesicles in human semen. *Prostate*, 29:287-295.
- Strous, G.J. 1977. Initial glycolylation of proteins with acetylgalactosaminiyl serine linkages. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 76:2694-2698.

- Strous, G.J. i Dekker, J. 1992. Mucin-type glycoproteins. *Crit. Rev. Biochem. Mol. Biol.*, 27(1-2):57-92.
- Strzezek, J.; Torska, J.; Borkowski, K.; Glogowski, J.; Wysocki, P. i Holody, D. 1995. D. The biochemical characteristics of boar seminal plasma during high ejaculation frequency. *Reprod. Dom. Anim.*, 30:77-84.
- Strzezek, J.; Lapkiewicz, S. i Lecewicz, M. 1999. A note on antioxidant capacity of boar seminal plasma. *Animal Science Papers and Reports*, 17(4):181-188.
- Strzezek, J.; Fraser, L.; Demianowicz, W., Kordan, W.; Wysocki, P. i Holody, D. 2000a. Effect of depletion tests (DT) on the composition of boar semen. *Theriogenology*, 54(6):949-63.
- Strzezek, J.; Martín-Rillo, S. i Sáiz-Cidoncha, F. 2000b. Glándula vesicular seminal del verraco: su papel en la capacidad de fertilización. *Anaporc*, 205:59-84.
- Takeda, K.; Hatamochi, A. i Ueki, H. 1989. Increased number of mast cells accompany enhanced collagen synthesis in linear localized scleroderma. *Arch. Dermatol. Res.*, 281:288-290.
- Tan, C.K.; Castillo, C.; So, A.G. i Downey, K.M. 1986. An auxiliary protein for DNA polymerase-delta from fetal calf thymus. *J. Biol. Chem.*, 261:12310-12316.
- Taylor, R.M.; Martin, I.C.A. i Farrow, B.R.H. 1989. Reproductive abnormalities in canine fucosidases. *J. Comp. Pathol.*, 100:369-380.
- Testa-Riva, F.; Riva, A.; Congiu, T.; De Lisa, A. i Motta, P.M. 1994. Human bulbourethral and urethral glands. A: Riva, A.; Testa-Riva, F. i Motta, P.M. (eds), *Ultrastructure of the Male Urogenital Glands: Prostate, Seminal Vesicles, Urethral, and Bulbourethral Glands*. Kluwer Academic Publishers, New York. 163-166 pp.
- Thompson, E.B. 1994. Apoptosis and steroid hormones. *Mol. Endocrinol.*, 8:665-673.
- Thomson, A.A. 2001. Role of androgens and fibroblast growth factors in prostatic development. *Reproduction*, 121:187-195.
- Tinajero, J.C.; Fabbri, A. i Dufau, M.L. 1992. Regulation of corticotrophin-releasing factor secretion from Leydig cells by serotonin. *Endocrinology*, 130:1780-1788.
- Toma, J.G. i Buzzel, G.R. 1988. Fine structure of the ventral and dorsal lobes of the prostate in the young adult syrian hamster, *Mesocricetus auratus*. *Am. J. Anat.*, 181:132-140.
- Toole, B.P. 1981. Glycosaminoglycans in morphogenesis. A: Hay, E.D (ed.), *Cell Biology of Extracellular Matrix Biochemistry*. Plenum, New York. 259-288 pp.
- Töpfer-Petersen, E. i Calvete, J.J. 1995. Molecular mechanisms of the interaction between sperm and the zona pellucida in mammals: studies on the pig. *Int. J. Androl.*, 18:20-26.

- Töpfer-Petersen, E.; Calvete, J.J.; Sanz, L. i Sinowatz, F. 1995. Carbohydrate and heparin binding proteins in mammalian fertilization. *Andrologia*, 27:303-324.
- Töpfer-Petersen, E. 1999. Carbohydrate-based interactions on route of a spermatozoon to fertilization. *Hum. Reprod. Update*, 5:314-329.
- Toshimori, K.; Araki, S. i Oura, C. 1988. Masking of sperm maturation antigen by sialic acid in the epididymis of the mouse. An immunohistochemical study. *Histochemistry*, 90:195-200.
- Tsuji, M.; Terada, N.; Sugihara, A.; Tsujimura, T.; Donjacour, A.A. i Cunha, G.R. 1998. Later onset of apoptosis in the bulbourethral glands after castration compared to that in the seminal vesicles. *J. Steroid Biochem. Mol. Biol.*, 67(2):113-118.
- Tsukise, A.; Sugawa, Y. i Yamada, K. 1979. Histochemistry of carbohydrates in the epithelium lining the bulbourethral gland of the rat. *Acta Anat.*, 105:529-538.
- Tsukise, A. i Yamada, K. 1981. The histochemistry of complex carbohydrates in the scrotum of the boar. *Histochemistry*, 72:511-521.
- Tsukise, A. i Yamada, K. 1987a. Secretory glycoconjugates in the epithelium of the goat prostate. *Histochem. J.*, 19(6-7):345-350.
- Tsukise, A. i Yamada, K. 1987b. Histochemistry of glycoconjugates in the secretory epithelium of the goat bulbourethral gland. *Acta Anat. (Basel)*, 129(4):344-352.
- Tsukise, A. i Yamada, K. 1990. Glycoconjugate histochemistry of the prostate gland in the pig. *Acta Histochem.*, 88(2):131-137.
- Tunn, S.; Senge, T.; Schenck, B. i Neumann, F. 1979. Biochemical and histological studies on prostates in castrated dogs after treatment with androstanediol, estradiol and cyproterone acetate. *Acta Endocrinol.*, 91:373-384.
- Vaalasti, A. 1980. Autonomic innervation of the prostate. *Acta Univ. Tamperensisi Ser. A*, 113:1-30.
- Van den Steen, P.E.; Rudd, P.M.; Wormald, M.R.; Dwek, R.A. i Opdenakker, G. 2000. O-linked glycosylation in focus. *Trends in Glycoscience and Glycotechnology*, 12(63):35-49.
- Van der Kwast, T.H.; Tetu, B.; Suburu, E.R.; Gomez, J.; Lemay, M. i Labrie, F. 1998. Cycling activity of benign prostatic epithelial cells during long-term androgen blockade: evidence for self-renewal of the luminal cells. *J. Pathol.*, 186:406-409.
- Van Deurs, B.; Petersen, O.W.; Olsnes, S. i Sandvig, K. 1989. The ways of endocytosis. *Int. Rev. Cytol.*, 117:131-177.

- Van Klinken, B.J.; Dekker, J.; Buller, H.A. i Einerhand, A.W. 1995. Mucin gene structure and expression: protection vs. adhesion. *Am. J. Physiol.*, 269:613-627.
- Veeramachaeni, D.R.N. 2000. Deteriorating trends in male reproduction: idiopathic or environmental? *Anim. Reprod. Sci.*, 60-61:121-130.
- Venegas, M.F.; Navas, E.L.; Gaffney, R.A. Duncan, J.L.; Anderson, B.E. i Schaeffer, A.J. 1995. Binding of type I-piliated *Escherchia coli* to vaginal mucus. *Infect. Immun.*, 63:416-422.
- Veneziale, C.M.; Brown, A.L. Jr. i Prendergast, F.G. 1974. Histology and fine structure of guinea pig seminal vesicle. *Mayo Clin. Proc.*, 49(5):309-313.
- Verhagen, A.P.M.; Aalders, T.W.; Ramaekers, F.C.S.; Debruyne, F.M.J. i Schalken, J.A. 1988. Differential expression of keratins in the basal and luminal compartments or rat prostatic epithelium during degeneration and regeneration. *Prostate*, 13:25-38.
- Veselský, L.; Peknicova, J.; Cechova, D.; Kraus, M.; Geussova, G. i Jonakova, V. 1999. Characterization of boar spermadhesins by monoclonal and polyclonal antibodies and their role in binding to oocytes. *Am. J. Reprod. Immunol.*, 42(3):187-197.
- Veselský, L.; Dostal, J.; Kraus, M.; Peknicova, J.; Holan, V.; Zaja, A.; Jonakova, V. i Zelezna, B. 2002. Reverse effect of indomethacin on the immunosuppressive activity of boar seminal immunosuppressive infraction. *Anim. Reprod. Sci.*, 71(1-2):111-123.
- Villers, A.; Steg, A. i Boccon-Gibod, L. 1991. Anatomy of the prostate: review of the different models. *Eur. Urol.*, 20:261-268.
- Von Figura, K. i Hasilik, A. 1986. Lysosomal enzymes and their receptors. *Ann. Rev. Biochem.*, 55:167-193.
- Wada, T.; Shimabukuro, T.; Matsuyama, K.; Naito, K.; Skog, S. i Tribukait, B. 1994. Optimal conditions of fixation for immunohistochemical staining of proliferating cell nuclear antigen in tumour cells and its cell cycle related immunohistochemical expression. *Cell. Prolif.*, 27:541-551.
- Walsh, P.C. i Wilson, J.D. The induction of prostatic hypertrophy in the dog with androstanediol. *J. Clin. Invest.*, 57:1093.
- Wahlqvist, R. 2000. *Ultrastructure of the Accessory Sex Glands of the Male Rat under Various Conditions*. Holstad Graphics, Oslo. 131 pp.
- Wheatley, M. i Hawtin, S. 1999. Glycosilation G-protein coupled receptors for hormones central to normal reproductive functioning: its occurrence and role. *Hum. Reprod. Update*, 5: 356-364.
- Whur, P.; Herscovics, A. i Leblond, C.P. 1969. Radioautographic visualization of the incorporation of galactose-³H and mannose-³H by rat thyroids in vitro relation to the stages of thyroglobulin synthesis. *J. Cell. Biol.*, 43:289-311.

- Williams-Ashman, 1984. Transglutaminases and the clotting of mammalian seminal fluids. *Mol. Cell. Biochem.*, 58(1-2):51-61.
- Wilson, E.M.; Vischochil, D.H.; Barlett, R.J. i Lea, O.A. 1981. Model systems for studies of androgen-dependent gene expression in the rat prostate. A: Murphy, G.P.; Sandberg, A.A. i Karr, J.P. (eds.), *The Prostatic Cell: Structure and Function*. Part A: *Morphologic, Secretory, and Biological Aspects*. Alan, R. Liss Inc., New York. 351-380 pp.
- Wilson, M.J.; Whitaker, J.N. i Sinha, A.A. 1991. Immunocytochemical localisation of cathepsin D in rat ventral prostate: evidence of castration-induced expression of cathepsin D in basal cells. *Anat. Rec.*, 229:321-333.
- Wittstock, G. i Kirschner, J. 1970. Zur biomorphose der samenblase unter besonderer berücksichtigung der chronischen spermatocystitis. *Vierchows Arch. (pathol. Anat.)*, 351:12-20.
- Wong, Y.C.; Breed, W.G. i Chow, P.H. 1988. Ultrastructural features of the ventral prostate epithelial cells in the Australian plains rat, *Pseudomys australis*. *Acta Anat. (Basel)*, 133(4):289-296.
- Wrobel, K.H. 1969. Morphological study of the bulbourethral gland in the cat. *Z. Zellforsch Mikrosk. Anat.*, 101: 607-620.
- Wrobel, K.H. 1970a. Studies on the ultrastructure and histochemistry of the bulbourethral gland in the goat. *Z. Zellforsch Mikrosk. Anat.*, 108(4): 582-596.
- Wrobel, K.H. 1970b. Morphology of the epithelium of the seminal vesicle in the goat. *Zentralbl Veterinärmed*, 17(7):634-643.
- Wysocki, P. i Strzezek, J. 2000. Molecular forms of acid phosphatase of boar seminal plasma. *Animal Science Papers and Reports*, 18(2): 99-106.
- Wysocki, P. i Strzezek, J. 2003. Purification and characterization of a protein tyrosine acid phosphatase from boar seminal vesicle glands. *Theriogenology*, 59:1011-1025.
- Xiong, Y. i Hales, D.B. 1993. The role of tumour necrosis factor- α in the regulation of mouse Leydig cell steroidogenesis. *Endocrinology*, 132:2438-2444.
- Yamada, K. 1985. Bulbourethral gland. A: Ogawa et al. (eds.), *Human Histology. Endocrine and Reproductive Organs*. Vol. 6. Asakura Shoten, Tokio. 325-330 pp.
- Yanagimachi, R. 1977. Specificity of sperm-egg interaction. A: Edidin, M. i Johnson, M.H. (eds.), *Immunobiology of Gametes*. Cambridge University Press, Cambridge. 187-207 pp.

Yang, W.C.; Kwok, S.C.M.; Leshin, S.; Bollo, E. i Li, W.I. 1998. Purified porcine seminal plasma protein (PSP) enhances *in vitro* immune activities of porcine peripheral lymphocytes. *Biol. Reprod.*, 59:202-207.

Zanetta, J.P.; Badache, A.; Maschke, S.; Marschal, P. i Kuchler, S. 1994. Carbohydrates and soluble lectins in the regulation of cell adhesion and proliferation. *Histol. Histopathol.*, 9:385-412.

Zhang, S.X. 1999. *An Atlas of Histology*. Springer-Verlag, New York. 426 pp.

Zieske, J.D. i Bernstein, I.A. 1982. Modification of cell surface glycoprotein: addition of fucosyl residues during epidermal differentiation. *J. Cell. Biol.*, 95:626-631.