BOL. SOC. BIOL. DE CONCEPCION, TOMO XLV, pp. 189-206, 1972

OBSERVACIONES SOBRE LA ULTRAESTRUCTURA DE LA GLANDULA DE VON EBNER (GLANDULLA PAPILLAE VALLATAE) DEL GATO (FELIS DOMESTICA)

POR

RODOLFO PAZ-OSSORIO
Departamento de Histología y Embriología. Instituto de Ciencias Médico-Biológicas. Universidad de Concepción (CHILE)

GABINO GONZALEZ-GONZALEZ
Instituto Cajal de Madrid (España)

RESUMEN

Se estudia la ultraestructura de la glándula de von Ebner (glándulla papillae vallatae) en el gato (Felis domestica).

Se describen las características citoplasmáticas de las células secretoras: gran desarrollo del retículo endoplásmico, elementos de transición con el complejo de Golgi, vacuolas de condensación y gránulos de secreción rodeados de membrana. Se comparan estas características con las de otras glándulas de secreción externa, estableciéndose evidencias morfológicas que el mecanismo de secreción sería semejante al postulado para el páncreas exocrino y la parótida.

Se demuestra el gran desarrollo de los capilares secretores (canalículos secretorius intercellularis), los que constituyen un complejo sistema que se inicia muy cerca de la base del acino y desemboca en el lumen central. La existencia de microvellosidades en la superficie y la evidencia de fusión de las membranas (del gránulo y celular respectivamente) a nivel de dichos capilares, demuestra que su función se relaciona con el transporte del producto de secreción. Resultados que

difieren de lo señalado recientemente para otros tipos de glándulas de secreción externa.

Característica notable de esta glándula es la existencia de amplios espacios entre las células secretoras y la presencia de prolongaciones laminares en las superficies que limitan tales espacios. Se discute estas características estructurales en relación con la morfología y función señalada para otros tipos glandulares.

Se concluye que tanto el gran desarrollo del sistema de capilares secretores, como el considerable aumento de la superficie celular determinada por las prolongaciones laminares y los espacios intercelulares, guardan relación con la modalidad y tipo de secreción de esta glándula.

Se informa de la presencia de numerosas células mioepiteliales y se analizan las modalidades de relación con las células secretoras.

SUMMARY

The ultrastructure of the von Ebner gland (glandulla papillae vallatae) of the cat (felis domestica) was studied.

A description is made of cytoplasmatic characteristics of secretory cells: great development of endoplasmic reticulum, transition elements with in the Golgi apparatus, condensation vacuoles and secretory granules enclosed by the membrane. These characteristics are compared whith those of others exocrine secretory glands, establishing morphologic evidences the mechanism of secretion would be similar to the one proposed for pancreas and parotid gland.

A great development of secretory capillaries (canaliculos secretorius intercellularis) is demonstrated, which are constituting a complex system that start very near the base acinus and end at the central lumen. The presence of microvilli on the surface and the evidence of membrane fusion (between granule and cell) on these capillaries, show that its function is related whith the transport of the secretion. Results different to these have been recently reported for other exocrine glands.

An remarkable characteristic of this gland, is the existance of large spaces between the secretory cells and the existance of laminary folds on the wall surface of these spaces. These structural characteristics are discussed in relation with the morphology and function known for other types of glands.

It is concluded that the great development of the secretory capillary system, together with the considerable increase of the cell surface determinate to the laminar fold, are related with the mechanism and the type of secretion of this gland.

A brief analysis is given in relation whith numerous myoepithelial cells and its relationship with secretory cells.

INTRODUCCION

Bajo la denominación de la glándula de von Ebner (glándula papillae vallatae) se designa a un grupo de glándulas situadas en la vecindad de las papilas caliciformes (papillae vallata) y de las papilas foliadas (papilla foliata) de la mucosa lingual.

Morfológicamente son de tipo túbulo-alveolar ramificadas, según EBNER (1873); BAUMGARTNER (1917); o tubulosas ramificadas, según SOGNAES y MOSS (1968). De acuerdo a las características del producto de secreción se les considera de tipo seroso puro CANCIULLO y SULSENTI (1963); MIRA (1963). Desde antiguo se ha sostenido que cumplen la función de "limpiar" la superficie de los receptores del gusto, asegurando la pureza de la próxima sensación (EBNER, 1873; FISSARI y PANASCI, 1890; ELLIS, 1959; KRIKOS, 1969). Por su contenido enzimático BARADY y BOURNE (1953) sugieren que la secreción podría tener importancia en la percepción del gusto. Otros aspectos histoquímicos han sido estudiados por ARVY (1963) y MIRA (1963-65). En cuanto a la ultraestructura, sólo recientemente se han publicado las observaciones sobre la glándula de von Ebner de la rata (HAND, 1970) destinadas preferentemente a describir el modo de secreción.

Desde el punto de vista de la morfología comparada, el estudio de la estructura de las glándulas salivares ha sido limitado a las llamadas glándulas mayores y en un reducido número de mamíferos COWLEY y SHACKLEFORD (1970), habiéndose demostrado significativas diferencias histoquímicas y ultraestructurales entre las glándulas salivares "equivalentes" de las diversas especies (ARVY, 1963; SHACKLEFORD y WILBORN, 1968).

El presente trabajo ha sido destinado a estudiar las características ultraestructurales de la porción secretora de la glándula de von Ebner en el gato doméstico (Felis domestica).

MATERIAL Y METODOS

Se emplearon cinco gatos adultos. Se efectuó perfusión con solución de glutaraldehido al 5% con tampón de fosfato pH 7,2 MILLONIG (1962). pequeños trozos provenientes de la zona de las papilas caliciformes (papila vallata) conteniendo porciones de la glándula de von Ebner (Glándula papillae vallatae) fueron colocados en solución de glutaraldehido en frío durante cuatro horas y después de lavados repetidos en solución tampón, se continuó la fijación en tetroxido de Osmio al 2% con tampón de fosfato pH 7,2 durante dos horas.

La deshidratación se efectuó en soluciones crecientes de acetona en agua destilada hasta acetona 100%, aprovechándose el paso por

acetona 70% para introducir la primera modificación de contraste con acetato de uranilo al 1%.

La inclusión se efectuó en Durcupan A. CM. (FLUKA), empleando óxido de propileno como intermediario. Los cortes se realizaron en Ultramicrótomo Reichert y sometidos a una segunda modificación de contraste con citrato de plomo REYNOLDS, (1963). El estudio se realizó en un Microscopio Electrónico Zeiss E. M. 9.A. del Instituto Cajal. Madrid (España).

RESULTADOS

CELULAS SECRETORAS:

Observadas con bajos aumentos el aspecto de las células secretoras es variable, mientras algunas muestran un citoplasma muy denso, repleto de gránulos de secreción y un prominente retículo endoplasmático granular, otras se caracterizan por un citoplasma menos denso con escasos gránulos de secreción; y por último obsérvase ocasionalmente algunas células vacías de gránulos y con muy pocos organoides citoplasmáticos, conteniendo lisosomas de gran tamaño. Estos distintos aspectos obviamente corresponden a distintos estados funcionales y el último tipo, presumiblemente, a células en regresión (Fig. 1).

El núcleo habitualmente localizado en la zona basal, de contorno redondeado u oval. En general no presenta características especiales. Es notoria eso sí, la doble membrana nuclear, evidenciándose en algunos casos su continuidad con las membranas del retículo endoplásmico granular y la existencia de poros.

Una de las características más notables de estas células es el gran desarrollo R. E. granular que se encuentra distribuído a través de todo el citoplasma. En la zona basal, donde existe menor cantidad de gránulos de secreción, se hace particularmnte evidente, estando compuesto por cisternas alargadas paralelas entre sí y en general a la superficie celular (Fig. 7). El material intracisternal es más osmiofilo que la matriz citoplasmática. Los extremos de las cisternas frecuentemente se observan ensanchados. Los ribosomas adheridos a la superficie externa son muy notorios (Figs. 2-7), encontrándose además numerosos ribosomas libres.

En la vecindad del núcleo se observa un bien desarrollado complejo de Golgi (C. G.) (Fig. 2) compuesto por los típicos sacos aplanados o cisternas que se visualizan como membranas paralelas, vesículas densas asociadas a las cisternas y grandes vacuolas conteniendo un material cuya densidad varía entre la del contenido de las cirternas y la de los gránulos de secreción, corresponderían entonces a vacuolas condensantes PALADE, (1959) (Figs. 2-3).

Con frecuencia es posible comprobar la polarización del C. G. de manera que mientras las cisternas o sacos están asociados con el R. E. granular y/o con la membrana nuclear, las vacuolas condensantes aparecen en relación con los gránulos de secreción.

Los gránulos de secreción se observan preferentemente acumulados en el polo apical de la célula. De contorno redondeado u oval y de tamaño variable (0,4 a 1,9 micrones). Limitados por una membrana y con un contenido fuertemente osmiófilo. Todos los gránulos observados presentaron una semejante morfología. En algunas células es posible evidenciar la fusión de las membranas del gránulo y celular, respectivamente (Figs. 4-6).

Las mitocondrias, más abundantes en la vecindad de las superficies de las caras laterales y basal de las células (Figs. 1-5). Formadas por una doble membrana, las crestas internas, en su mayoría perpendiculares al eje mayor de la mitocondria. La matriz mitocondrial de mayor densidad que la de la matriz citoplasmática.

En la porción secretora se observa la presencia de los llamados capilares secretores (canaliculus secretorius intercelluralis), los que se abren en el lumen central (Fig. 5). Dichos capilares se encuentran limitados por dos o más células secretoras, las que en la inmediata vecindad del lumen del capital presentan "complejos de unión" semejantes a los descritos entre diversos tipos de células epiteliales FARQUHAR y PALADE, (1963).

La superficie celular que forma las paredes de estos capilares al igual que la que forma el lumen central del acino secretor, presenta una serie de microvellosidades de gran desarrollo (Fig. 6).

Llama la atención al gran desarrollo de los capilares secretores intercelulares, los que en su conjunto constituyen un complejo sistema de capilares que desde zonas muy cercanas a la base del acino van a confluir hacia el lumen central del acino secretor (Fig. 5).

Además, entre las células secretoras vecinas se evidencia la existencia de espacios intercelulares de amplitud variable. La superficie celular, en relación con estos espacios, presenta una serie de prolongaciones laminares de aspecto distinto a las microvellosidades del lumen central y de los capilares secretores.

La amplitud de estos espacios intercelulares y el desarrollo de las prolongaciones laminares varía según el nivel de que se trate, observándose un mayor desarrollo en las zonas comprendidas entre un capilar secretor y la base del acino, que en la zona comprendida entre un capilar y la superficie del lumen central, áreas donde además se observa un mayor número de desmosomas (Fig. 1).

La superficie basal de las células secretoras es lisa, excepto en las áreas en donde se relaciona con células mioepiteliales, en las cuales se constata la presencia de prolongaciones laminares.

CELULAS MIOEPITELIALES:

Interpuestas entre la membrana basal y la superficie basal de las células secretoras se observó la presencia de numerosas células mioepiteliales, con una morfología en general semejante a la descrita para este tipo celular, tanto en otras glándulas de secreción externa (CHIQUOINE, 1958; HIBBS, 1958; ELLIS, 1965; LANGER y HUNS, 1958) como en glándulas salivares de otras especies (TAMARIN, 1965; TANDLER, 1965) y en glándulas salivares mayores del gato, por nosotros (PAZ y GONZALEZ, 1970), por lo que no describiremos detalles sobre las características ultraestructurales de su citoplasma. Sólo nos referiremos a algunos caracteres diferenciales observados en las modalidades de relación entre las células mioepiteliales y las células secretoras que, como veremos más adelante, difiere de otras glándulas y puede tener alguna significación funcional.

El cuerpo celular puede encontrarse en dos localizaciones diferentes, adosado a una sola célula secretora u ocupar un espacio de contorno triangular formado por el tercio basal de las caras laterales de dos células secretoras vecinas (Fig. 8). Las prolongaciones rodean la superficie de las células secretoras, las menores ocupan especies de canales que resultan de la investigación de la membrana plasmática, para finalizar en extremos muy adelgazados (Fig. 9). En el material estudiado, cada célula mioepitelial se relaciona con un solo acino. No se observaron contactos entre células mioepiteliales vecinas.

Las relaciones entre células secretoras y mioepiteliales se caracterizan por la existencia de un espacio de amplitud variable entre las superficies de ambos tipos celulares, el que sólo se interrumpe cada ciertos intervalos por áreas de estrecho contacto, con desmosomas bien desarrollados (Fig. 8). Hacia el interior de este espacio intercelular hacen prominencia una serie de prolongaciones digitiformes de ambas superficies celulares, siendo más desarrolladas y en mayor número los correspondientes a las células secretoras.

La superficie celular en relación con la membrana basal presenta una serie de invaginaciones, especialmente a nivel del cuerpo celular. Numerosos hemi-desmosomas aseguran la unión de estas células con la membrana basal.

DISCUSION

CELULAS SECRETORAS:

Como se demuestra en las Figs. 1-2 en las células secretoras se evidencia la existencia de retículo endoplásmico de gran desarrollo, elementos de transición con el complejo de Golgi, vacuolas de condensación y gránulos de secreción rodeados de membrana. Características ultraestructurales semejantes en todo a las observadas en otras

glándulas de secreción externa (PALADE, 1961; CARO y PALADE, 1964; JAMIESON y PALADE, 1967); y en glándulas salivares mayores (SCOTT y PEASE, 1959; PARKS, 1961; AMSTERDAM y col., 1969); y en la glándula de von Ebner de la rata por HAND (1970), lo que permite esperar que los procesos involucrados en la síntesis y posterior concentración y formación de los gránulos de secreción, debe realizarse mediante mecanismos similares: los que en general serían los mismos que se han postulado para el páncreas exócrino (véase PALADE, 1962; CARO y PALADE, 1964; JAMIESON y PALADE, 1967a - 67b, REDMAN y col., 1966).

El complejo de Golgi, como se indicó, está repersentado por: cisternas muy aplanadas, vesículas densas y vacuolas condensantes. Las cisternas aplanadas, se ha sostenido que no participan en el transporte de proteínas pero que podrían ser el sitio de incorporación de otros componentes de la secreción, como por ejemplo, hidratos de carbono (NEUTRA y LEBLOND, 1966a - 66b).

En nuestro material se observan aparentes conexiones entre las cisternas y las vacuolas de condensación, coincidiendo con lo observado por HAND (1970) en la rata. Se hace necesario mayores estudios para dilucidar la posible significación de tales conexiones.

En cuanto al posible mecanismo de extrusión de los gránulos de secreción: se ha constatado la fusión de la membrana del gránulo y la membrana plasmática, tanto a nivel de la superficie del lumen central (Fig. 5), como de los capilares secretores (Fig. 4), hecho que formaría parte del mecanismo de exocitosis estudiado en el páncreas (PALADE, 1961); glándulas salivares mayores (PARKS, 1962; AMSTERDAM, 1969); y en la glándula de von Ebner de la rata (HAND, 1970). Lo que permite suponer la utilización de similar mecanismo, por la glándula estudiada.

Con frecuencia se observaron lisosomas ubicados generalmente en la cercanía del núcleo (Fig. 1) reconociéndose dos variedades en cuanto a su morfología: unos de aspecto irregular con un material fuertemente osmiófilo, con un contorno irregular, otros de contorno liso, limitados por una pared osmiófila y un contenido de menor densidad. Este segundo tipo sólo se observó en células con evidentes signos de regresión. La localización en la cercanía del núcleo, coincidiendo con la ubicación del complejo de Golgi, podría estar relacionada con el origen postulado para estas formaciones a partir del C. G. (DE DUVE y WATTIAUX, 1966; FRIEND, 1969). En cuanto a su significación, el primer tipo, por su ubicación en el polo apical de la célula, está relacionado con procesos de remoción de membranas, como ha sido sugerido para otras células (FOWLER y DE DUVE, 1969). Mientras que el segundo tipo podría más bien corresponder a lisosomas autofágicos, dado especialmente a su abundancia en células con evidentes signos de regresión.

CAPILARES SECRETORIOS (canaliculus secretorios intercellularis):

Descritos desde antiguo con los métodos de microscopía de luz (ZIMMERMAN, 1927; BABKIN, 1950) su existencia fue comprobada en diversas glándulas de secreción externa mediante el empleo del microscopio electrónico (FERNER y GANSLER, 1961; TANDLER, 1962 - 69; SCHACKLEFORD y WILBORN, 1969; BARADI y BRANDIS, 1969). Han sido diversamente interpretados e incluso frecuentemente confundidos con los espacios intercelulares (RUTBERG, 1961). Mientras la mayoría de los autores (ZIMMERMAN, 1927; RAWLISON, 1933; AMSTERDAM y col., 1969; SCHACKLEFORD y WILBORN, 1969) los relacionan con los procesos de extrusión y conducción hasta el lumen de los productos de secresión; trabajos recientes realizados en páncreas exocrino BARADI y BRANDIS (1969), sostienen que los capilares secretorios no desembocan en el lumen, sino por el contrario se abren hacia los espacios intercelulares, por lo que sugieren una función diametralmente opuesta a la anterior, es decir, servirían como verdaderos canales de absorción para las células secretoras. Una posición intermedia es sostenida entre otros por TANDLER (1962 - 69), quien basado en la estrecha vecindad entre los capilares secretores y los espacios extracelulares, sugiere podrían servir de vía para el paso de agua y otras sustancias, directamente hacia el lumen del acino y por la presencia de microvellosidades servir al mismo tiempo para reabsorver selectivamente ciertos constituyentes de la secreción primaria y contribuir a que la saliva resulte hipotónica.

El material por nosotros estudiado demuestra la existencia de un complejo sistema de capilares secretores, los que iniciándose muy cerca de la base del acino van a desembocar en el lumen central (Figs. 1-5). Observaciones que contrastan con la descripción de ultraestructura de esta glándula en la rata, HAND (1970), autor que con la denominación de "intercellular canals" no se refiere en especial a estas estructuras.

La presencia del mismo tipo de modificaciones a nivel de la superficie celular, tanto en relación con el lumen central como con los capilares secretores (microvellosidades) y la evidencia de fusión de las membranas del gránulo y celular, respectivamente (Fig. 4) demuestran que los capilares secretores intercelulares reciben el producto de secreción de las células. A similar conclusión hemos llegado en un trabajo anterior realizado en glándulas salivales mayores (parótida y submaxilar) (PAZ y GONZALEZ, 1970) lo que está en concordancia con observaciones realizadas en condiciones experimentales por AMSTERDAM (1969) en parótida de rata.

La estrecha vecindad entre los capilares secretores y los espacios intercelulares, claramente demostrada en la Fig. 5 muestra una mor-

fología compatible con la sugerencia de que podrían servir de vía para el paso de agua y de otras sustancias, dando base morfológica a las observaciones experimentales de MARTIN y BURGEN (1962) y de MARTIN (1964) según las cuales por estimulación eléctrica o por administración de catecolaminas observan el paso de sustancias a la saliva (glucosa, sucrosa) sin pasar por intermedio de las células secretoras (s/m perro y gato) hecho que interpretan como consecuencia de una modificación de la estructura de los espacios intercelulares. Esta posible función común de los capilares secretores y espacios intercelulares necesita mayores estudios, por ejemplo con substancias trazadoras, para obtener conclusiones definitivas.

La existencia de espacios de cierta amplitud entre las células que forman los acinos secretores y el gran desarrollo de las prolongaciones laminares de la membrana plasmática que limita tales espacios, es característica muy notable de este tipo glandular.

La existencia de prolongaciones laminares ha sido demostrada en células acinares de la submaxilar humana por TANDLER (1962), pero localizadas sólo en la superficie basal. SCHACKLEFORD y WILBORN (1969) en la glándula parótida de bovinos demuestra la presencia de un enorme desarrollo de tales estructuras. Nosotros en un estudio anterior, PAZ y GONZALEZ (1970) observamos que mientras en la parótida de gato había cierto desarrollo de las prolongaciones laminares de las caras laterales de las células serosas, en la submaxilar las células mucosas no presentaban estas modificaciones de superficie, siendo por el contrario las superficios notoriamente lisas y sin la presencia entre ellas de mayores espacios. Aparece entonces, como probable una correlación entre el tipo de secreción especialmente referido a las características fisicoquímicas, y el grado de desarrollo de las modificaciones de superficie mencionadas. Así se explicaría el gran desarrollo de las prolongaciones laminares demostrada para la parótida de bovinos por SHAKLEFORD y WILBORN (1969), glándula que es capaz de secretar su propio peso en dos minutos y completar cincuenta y seis litros en las veinticuatro horas (KAY 1966) de una saliva muy acuosa y sin trazas de mucosubstancias. En el caso de la glándula de von Ebner, que produce una secreción muy acuosa (MIRA 1963) y capaz de responder rápidamente a los estímulos (KRIROS 1968), la existencia de amplios espacios intercelulares y las prolongaciones laminares de las células al aumentar considerablemente la superficie, favorecen los procesos de absorción. La existencia de capilares fenestrados en la vecindad de los acinos secretores (TAKADA 1969) coadyuvante al mismo fin.

CELULAS MIOEPITELIALES:

La modalidad de relación entre las células mioepiteliales y las células secretoras, con la existencia de amplios espacios inter-

celulares y la presencia de prolongaciones de las superficies celulares, se asemeja a la disposición descrita por LEESON (1960) para la glándula lagrimal y por ELLIS (1965) en las glándulas sudoríparas, pero en la glándula por nosotros estudiada, dichos espacios aparecen más amplios y el número de prolongaciones mayor. ELLIS (1965) sugiere que tal disposición de las células mioepiteliales les permitiría funcionar como especies de válvulas de regulación del flujo de metabolitos desde el espacio interacinoso hacia las células secretoras. Para nosotros tal disposición no es más que la continuación de los espacios intercelulares que hemos demostrado entre células secretoras vecinas, permitiendo así la existencia de una mayor superficie de absorción de las células secretoras.

Las células mioepiteliales observadas se disponen independientemente entre sí, lo que difiere de los distintos tipos de unión descritos por ELLIS (1965) y sólo están en relación con un solo acino secretor. No hemos observado células mioepiteliales que se extiendan entre dos acinos vecinos como describe TAMARIN (1965) en la submaxilar de rata.

BIBLIOGRAFIA

AMSTERDAM, A., I. OHAD and M. SCHRAMM
1969 Dinamic changes in the ultrastructure of the acinar cell of the rat parotid gland during the secretory cycle. J. Cell. Biol. 41 : 753.

ARVY, L.
1963 Comparative histoenzymology of the salivary glands. Ann. N. Y. Acad. Sci., 196 : 472.

BABKIN, B. P.
1950 Secretory Mechanisms of the Digestive Glands. 2nd. ed. Paul B. Hoeber, Inc. New York.

BARADY, A. F. and C. H. BOURNE
1953 Gustatory and olfatory epithelia. Intern Rev. Cytol. 2 : 289.

BARADI A. F. and D. J. BRANDIS
1969 Observations on the morphology of pancreatic secretory capillaries. Z. Zellforsch. 101 : 568.

BAUMGARTNER, E. A.
1917 The development of the serous glands (von Ebner's) of the vallate papillae in man. Amer. J. Anat. 22 : 365.

CANCIULLO, P. and G. SULSENTI
1962 Le gliandole di von Ebner. Riv. Patol. Clin. 17 : 1606.

CARO, L. G. and G. E. PALADE
1964 Protein Synthesis, storage and discharge in the pancreatic exocrine cell. An autoradiographic study. J. Cell. Biol. 20 : 473.

CHIGUOINE, A. D.
1958 The identification and electron microscopy of myoepithelial cells in the Harderian gland. Anat. Rec. 132 : 569.

COWLEY, L. H. and J. M. SHACKLEFORD
1970 An ultraestructural Study of the Submandibular glands of the Squirrel Monkey. Saimiri sciuneus. J. Morph. 132 : 117.
DE DUVE, C. and R. WATTIAUX
1966 Funtions of Lysosomes. Anm. Rev. Physiol. 27 : 435.
EBNER, V. von
1873 Die acinosen Drusen der Zunge und ihre Beziehungen zu den Geschmacksor ganen. Louschnor und Lubensky, Graz (Austria).
ELLIS, R. A.
1959 Circulatory patterns in the papillae of the mammalian tongue. Anat. Rec. 133 : 579.
ELLIS, R. A.
1965 Fine structure of myoepithelium of the eccrine Sweat glands of man. J. Cell. Biol. 27 : 551.
FOWLER, S. and C. DE DUVE
1969 Digestive activity of Lysosomes III. The digestion of lipids by extracts of rat liver lysosomes. J. Cell. Biol. Chem. 244 : 471.
FRIEND, D. S.
1969 Cytochemical staining of multivesicular body and Golgi vesicles. J. Cell. Biol. 41 : 219.
FARQUHAR, M. G. and G. E. PALADE
1963 Junctional complexes in varius epithelia. J. Cell. Biol. 17 : 375.
FENNER, H. and H. GANSLER
1961 Electronen mikroskopische untersuchungen an der Glandula submandibularis an parotis des Menschen. Z. Zellforsch. 55 : 148.
FUSSARI, R. y A. PANASCI
1890 Sulle terminazioni nervose nella mucosa e nella gliandola serose dell lingua dei mammiferi. Atti della R. Acc. della Sciencia di Torino. 25 : 1.
HAND, A.
1970 The fine structure of von Ebner's gland of the rat. J. Cell. Biol. 44 : 340.
HIBBS, R. G.
1958 The fine structure of human eccrine sweat glands. Am. J. Anat. 103 : 201.
JAMIESON, J. D. and G. E. PALADE
1967 Intracellular transport of secretory proteins in the pancratic exocrine cell. II. Transport to condensing vacuoles and zymogen granules. J. Cll. Biol. 34 : 597.
KAY, R. N. B.
1966 The influence of saliva digestion in rumimants. Worl Rev. Nutr. Diet., 6 : 191.
KRIKOS, G. A.
1969 Glándulas salivales. En Histología y Embriología bucales. Edit. Sicher. H. La Prensa Médica Mexicana. México.
LANGER, E. and HUHNS
1958 Der submikroskopische bau der myepithelzelle. Z. Zellforsch. 47 : 507.
LEESON, C. R.
1960 The electron microscopy of the myoepithelium in the rat exorbital lacrimal gland. Anat. Rec. 137 : 45.

MARTIN, K. and A. S. V. BURGEN
1962 Changes in the permeability of the salivary gland caused by sympatetic stimulation and by catecholamines. J. Gen. Physiol. 46 : 225.
MARTIN, K.
1964 Observations on the increase in permeability induced by adrenaline in submaxilary gland. J. Physiol. 172 : 50.
MILLONIG, G.
1962 Further observations on a phosphate buffer for osmium solutions in fixation. Proc. Inter. Conf. Electron Microscopy. Sth. Philadelphia, 2 : 8.
MIRA, E.
1963 Contributo alla conscenza istochimica della gliandola dé von Ebner dei mamiferi. Arch. Ital. Otol. 74 : 570.
MIRA, E.
1965 Cytochemical localization of oxidative and hydrolytic enzymes in von Ebner's glands. Acta oto-laryngol. 59 : 88.
NEUTRA, M. and C. P. LEBLOND
1966 Synthesis of the carbohydrate of mucus in the Golgi complex as shown by electron microscope radianto graphy of globet cells from rats injected with glucose — H^3. J. Cell. Biol. 30 : 119.
NEUTRA, M. and C. P. LEBLOND
1966 Radio-autographic comparation of the uptake of galactose — H^3 and glucose — H^3 in the Golgi region of varius cells secreting glycoprotein or muco-polysaccharides J. Cell. Biol. 30 : 137.
PALADE, G. E.
1959 Functional changes in the structure of cell components in subcellular Particles. T. Hayashi Ed. The Ronald Press Cia. New York.
PALADE, G. E.
1961 The secretory process of the pancreatic exocrine cell. In electron Microscopy in Anatomy. I. D. Boyd. F. R. Johnson and I. D. Lever Eds. The Williams and Williams Cia. Baltimore.
PARKS, N. F.
1961 On the fine structure of the parotid gland of mouse and rat. Amer. J. Anat. 108 : 303.
PARKS, N. F.
1962 Morphological Study of the extrusion of secretory materials by the Parotid Gland of Mouse and Rat. J. Ultraestructural Res. 6 : 445.
PAZ, R. y G. GONZALEZ
1970 Ultraestructura de las células mioepiteliales. Actas do XXIX Congresso Luso-Espanhol. Soc. Pr. Ciencias. Sec. Microscopía Electrónica. Lisboa (Portugal) pp. 76.
PAZ R. y G. GONZALEZ
1970 Observaciones sobre la morfología de los capilares secretores de las glándulas salivares. Estudio mediante el microscopio electrónico. Abs. II Congreso Soc. Microscopía Española. Barcelona (España) pp. 26.
RAWLINSON, H. E.
1933 Cytological changes after antonomic and adrenalin stimulation of the cat's. Submaxillary gland. Anat. Rec., 57 : 289.
REDMAN, C. M., P. SICKEVITZ and G. E. PALADE
1966 Synthesis and transfer of amylase in pigeon pancreatic microsomes. J. Biol. Chem. 241 : 1150.

REYNOLDS, E. S.
1963 The use of learl citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. J. Cell. Biol. 17 : 208.
RUTBERG, U.
1961 Ultrastructure and secretory mechanism of the parotid gland. Acta Odont. Scand. 19. Suppl. 30 : 1.
SCOTT, B. L. and D. C. PEASE
1959 Electron microscopy of salivary glands and lagrimal glands of the rat. Amer. J. Anat. 104 : 115.
SHACKLEFORD, J. M. and W. A. WILBORN
1968 Structural and Histochemical Diversity in mammarian salivary glands. Ala. J. Med. Sci. 5 : 180.
SHACKLEFORD, J. M. and W. A. WILBORN
1969 Ultrastructure of Bovine parotid glands. J. Morph. 127 : 453.
SOGNNAES, R. F. y M. L. MOSS
1968 Cavidad bucal. En Histología. R. O. Greep. ed. 2ª Ed. "El Ateneo", Buenos Aires.
TAKADA, M.
1969 Fenetrated capillaris seen in most organs of the digestive system. Nagoya Med. J. 15 : 24.
TANDLER, B.
1962 Ultrastructure of Human Submaxillary Gland. I. Architecture and Histological relationships of the secretory cells. Amer. J. Anat. 111 : 287.
TANDLER, M.
1965 Ultrastructure of human submaxillary gland. III. Myoepithelium. Z. Zellforsch. 18 : 852.
TANDLER, B., C. R. DENNING, J. D. MANDEL and A. H. KUTSCHER
1969 Ultrastructure of human labial salivary glands. I. Acinar secretory cells. J. Morph. 127 : 383.
TAMARIN, A.
1966 Myoepithelium of the rat submaxillary gland. J. Ultrastr. Res., 16 : 320.
ZIMMERMANN, K. W.
1927 Die Speicheldrüsen der Mundhole und die Bauchspeicheldrüse. In: Mollendorff's, Handbuch der Mikroskopischen Anatomie des Menschen. Verlag von Julius Springer. Berlin. 5 : 61.

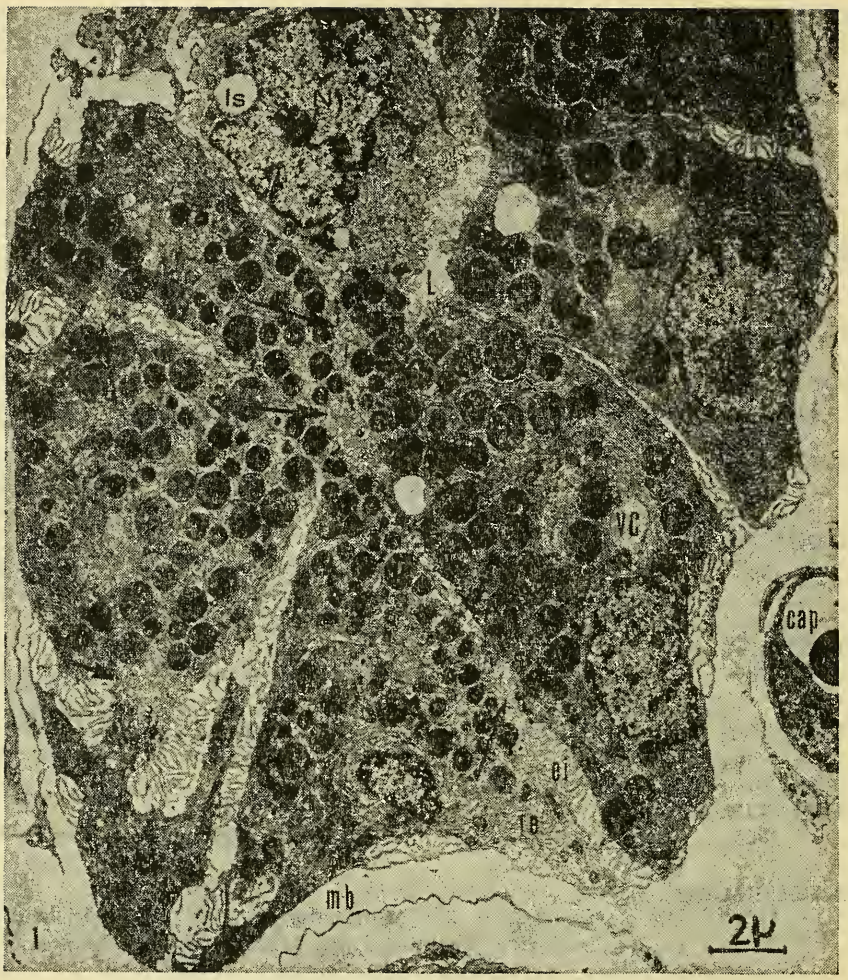
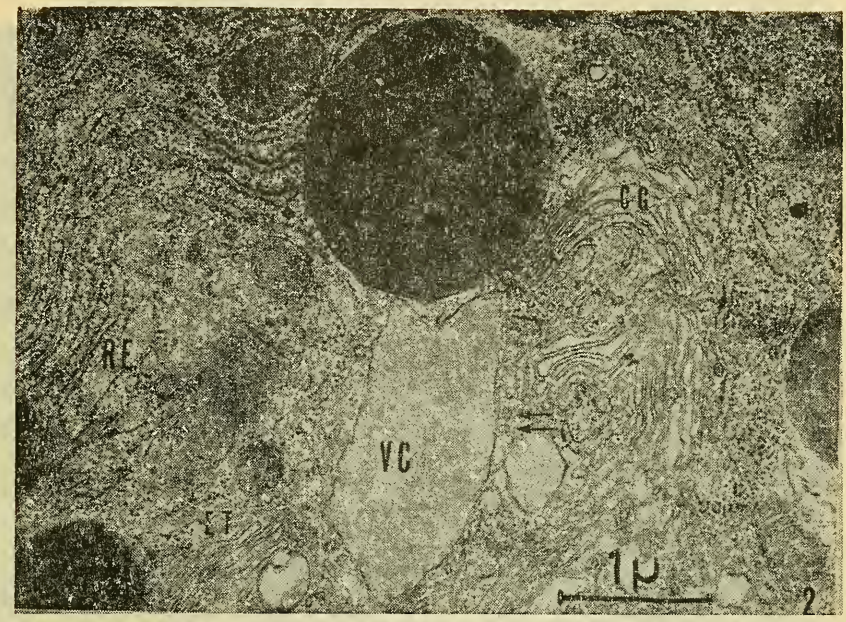
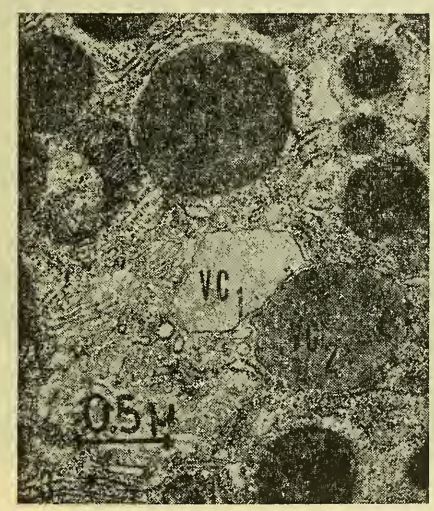


Fig. 1.— Porción secretora de la glándula de von Ebner. Se observan varias células limitando un lumen central (L). El citoplasma con gránulos de secreción (G) en la zona supranuclear retículo endoplasmático (R. E.) especialmente notorio en zona basal. Se distingue una célula sin gránulos y con lisosomas (l. s.). En la cercanía del núcleo vacuolas de condensación (V. C.). Entre células vecinas numerosos capilares secretores (flechas), y espacios (E. I.) más amplios hacia la base del acino. Se observan numerosas prolongaciones laminares en las caras laterales de las células. m. b. = membrana basal; c. a. p. = capilares sanguíneos.





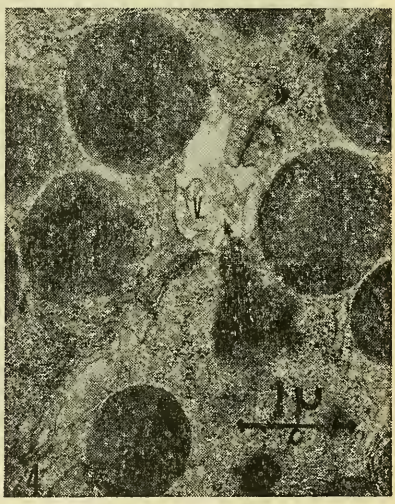


Fig. 2.— Zona del complejo de Golgi. Se observan cisternas del retículo endoplásmico granular (R. E.), elementos de transición parcialmente desprovistos de ribosomas (E. T.), numerosas vesículas pequeñas (flechas), vacuolas de condensación (V. C.) las que contienen un material floculento; y gránulos de secreción (G.).

Fig. 3.— Zona del complejo de Golgi. Obsérvanse varios estados de transición de vacuolas de condensación a gránulos de secreción. V. C. 1 y V. C. 2 = vacuolas de condensación, G = gránulos de secreción.

Fig. 4.— Capilar secretor. Limitado por dos células secretoras unidas por "complejos de unión" de poco desarrollo. La superficie de las células está provista de microvellosidades (v). Se observa evidencia de fusión entre la membrana del gránulo de secreción (G) y la membrana celular.

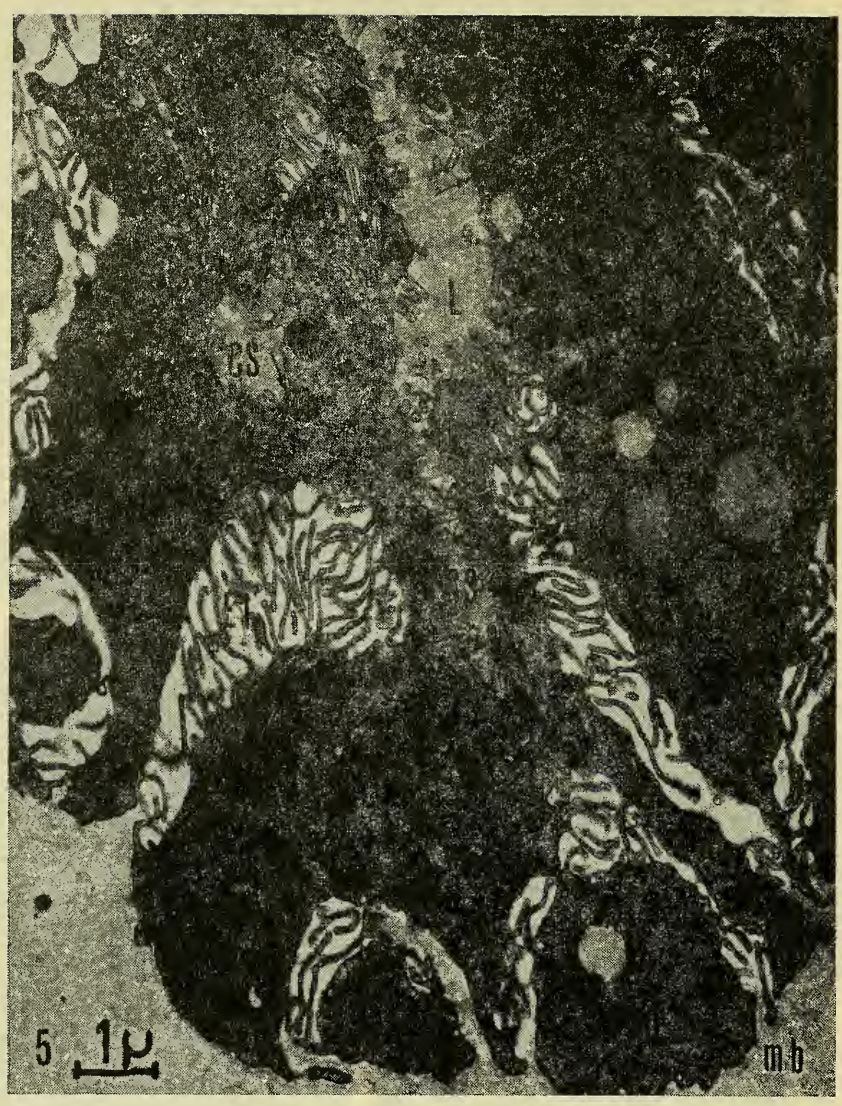
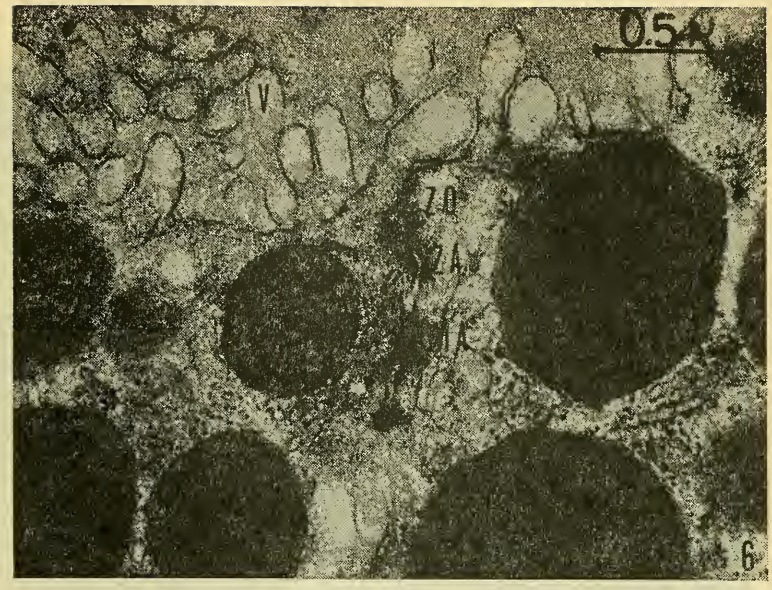


Fig. 5.— Segmento de un acino secretor. Muestra el gran desarrollo de los espacios intercelulares (E. I.) y las numerosas prolongaciones laminares. Los E. I. se encuentran tanto entre células secretoras como entre éstas y mioepiteliales (M. I. O.). Una corta distancia los separa de los capilares secretores (C. S.).



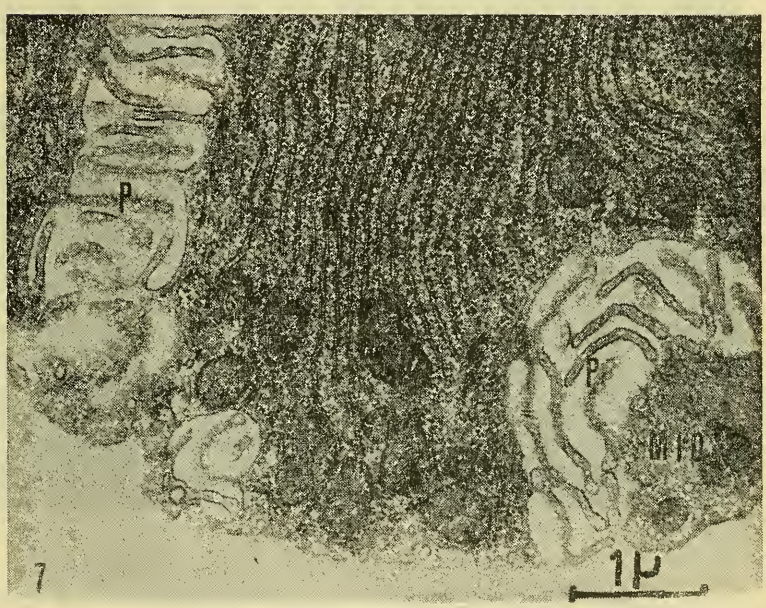


Fig. 6.— Capilar secretor. La superficie del lumen presenta microvellosidades (V). Las células vecinas en las cercanías del lumen se unen mediante "complejos de unión". Las zónulas ocludens (Z. O.) y las zónulas adherens (Z. A.) muestran poco desarrollo. (Las flechas señalan evidencia de fusión de las membranas del gránulo de secresión (G. S.) y celular, respectivamente).

Fig. 7.— Zona basal de una célula secretora. Se observa el gran desarrollo del retículo endoplásmico granular (R. E.), compuesto por cisternas aplanadas paralelas a las caras laterales. Numerosas mitocondrias (M. I. T.) cerca de la base. La superficie celular de la base es notoriamente lisa; a diferencia de las caras laterales y zonas en relación con células mioepiteliales (M. I. O.) que tienen una serie de prolongaciones (P) laminares.

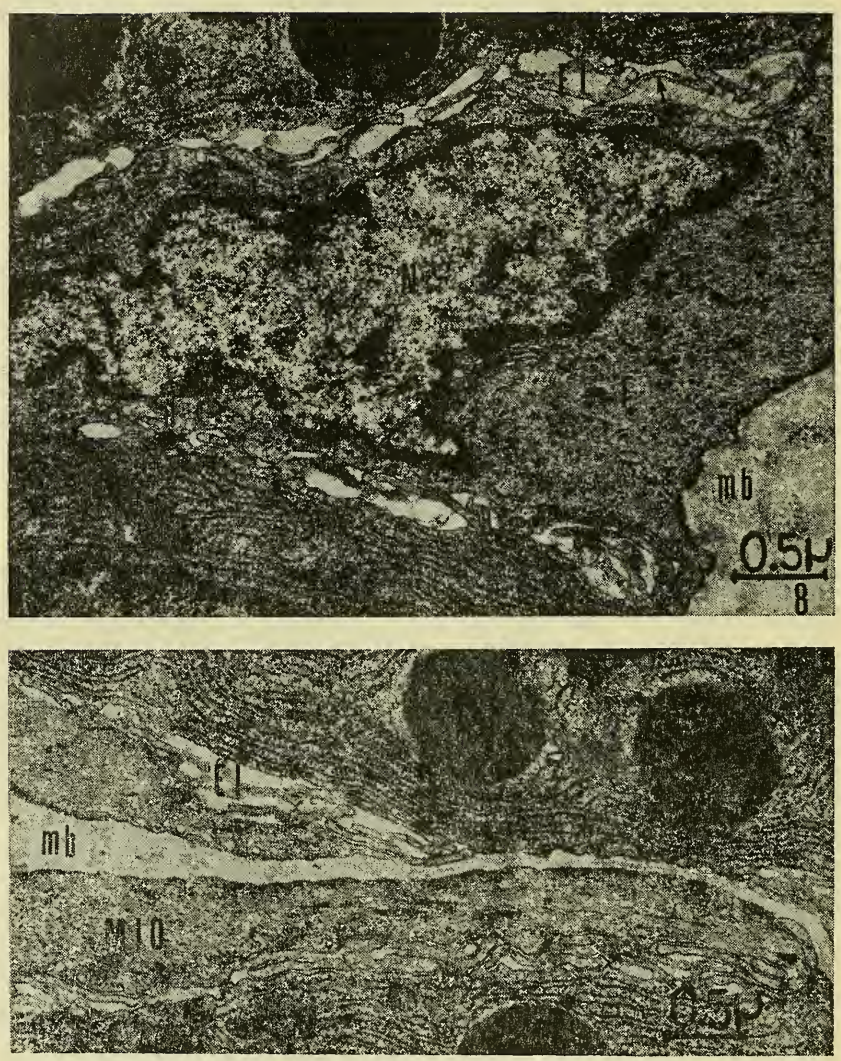


Fig. 8.— Célula mioepitelial. Se observa el cuerpo celular de una célula mioepitelial en relación con dos células secretoras. Entre las células se observa un espacio parcialmente ocupado por prolongaciones laminares de ambos tipos celulares. Desmosomas (d) unen las células mioepiteliales a las secretoras. El citoplasma muestra el poco desarrollo de los organoides y aparece ocupado por filamentos (F).

Fig. 9.— Prolongaciones de células mioepiteliales. Se observan prolongaciones de células mioepiteliales (M. I. O.) finalizando sobre la superficie de las células secretoras. Numerosas vesículas de pinocitosis se observan en la superficie de las M. I. O.