

HISTOFISIOLOGIA DEL ESTOMAGO GLANDULAR DEL "GALLUS DOMESTICUS" (*)

Remo B. Redelonghi (1)

R E S U M E N

En este trabajo se realiza la investigación histoquímica de diversos elementos (mucopolisacáridos, lípidos, proteínas, R.N.A. y enzimas) tanto en el epitelio superficial como en las glándulas del proventriculo de Gallus domesticus.

Se efectúa además un estudio seriado de distintas porciones del órgano, con la finalidad de determinar posibles modificaciones regionales.

Los resultados son detallados, interrelacionados y discutidos en comparación con los de otros investigadores.

HISTOPHYSIOLOGY OF THE PROVENTRICULUS OF THE "GALLUS DOMESTICUS"

S U M M A R Y

Histochemical techniques were used to study the distribution of various components (mucopolysaccharides, lipids, proteins, R.N.A. and enzymes) of the superficial epithelium and glands of the proventriculus of the Gallus domesticus.

Various parts of the organ were studied to detect regional modifications, if any.

INTRODUCCION

El estómago de las aves está formado por dos compartimientos. Uno anterior, glandular, el Estómago glandular o Proventriculo; otro posterior, de aspecto muscular, el Estómago muscular o molleja.

El primero presenta forma de huso y ofrece variaciones de tamaño según la especie que se considera. Es poco desarrollado en las granívoras y suele ser más voluminoso en las especies no granívoras, cumpliendo funciones de almacenamiento (Farner, 1960; Sturkie, 1968). En las granívoras, su diámetro antero-posterior (4 a 6 cm) es mayor que el transversal (2 a 3 centímetros).

Al examen con el ojo desnudo, el Estómago glandular deja traslucir su aspecto glandular. En su superficie interna se visualizan las fosetas gástricas, a cuyo nivel desembocan las glándulas profundas.

La irrigación del Proventriculo se realiza a través de la arteria celiaca, drenándose la sangre por medio de las venas mesentéricas craneal y caudal (Sturkie 1968). La inervación proviene de los nervios vago y simpático, siendo presumiblemente el primero quien tiene bajo su influencia la motilidad y secreción gástrica (Sturkie, 1968).

El Estómago glandular posee cuatro tunicas similares a las observadas a otros niveles del tubo digestivo: una interna, mucosa, otra, denominada submucosa, donde se observa el parénquima glandular, la que a su vez está limitada inferiormente por la túnica muscular. Finalmente, la túnica subserosa habitual.

El epitelio secretor, que cubre internamente la superficie del órgano, está constituido por una hilera de células cilíndricas altas a "polo cerra-

(*) Trabajo de Tesis Doctoral.

(1) Médico Veterinario, jefe de trabajos prácticos (Dedicación exclusiva), Cátedra de Histología Normal y Embriología, Facultad de Ciencias Veterinarias, U. N. L. P.

do" secretoras de mucus (Calhoun, 1954; Grasse, 1950), similares a las que se encuentran en el estómago de todos los vertebrados (Broussy, 1935). Este epitelio desciende tapizando los surcos superficiales, haciéndose cada vez más bajo sin perder su carácter secretor.

Un corion conjuntivo soporta al epitelio y forma el eje de los repliegues.

Una gruesa "muscularis mucosae", limita el corion y lo separa de la capa subyacente. La submucosa es la más voluminosa e importante de las túnicas de la pared del órgano. En ella se encuentran las voluminosas yemas glandulares, las cuales en conjunto le confieren al proventrículo, el carácter de una glándula lobulada compuesta, cuyos lóbulos vierten su secreción en la luz del órgano a través de un corto conducto excretor.

La túnica muscular presenta tres capas de músculo liso: interna longitudinal, media circular y externa también longitudinal. Por último la estructura del ventrículo succenturiado se completa con una túnica serosa unida a una subserosa de tejido conectivo particularmente denso.

Yemas glandulares.

Estas formaciones glandulares constituyen verdaderas glándulas independientes, en cuya parte central poseen un conducto central excretor limitado por numerosos repliegues tapizados por células cilíndricas. En la luz del mismo desembocan numerosas unidades secretoras de forma tubular simple, dispuestas radialmente, detalle éste que le confiere un aspecto de glándula extremadamente ramificada. Un delgado tabique de tejido laxo ricamente vascularizado, procedente del tabique interyemal se interpone entre las mencionadas unidades. El epitelio secretor es de tipo cilíndrico simple. Estas células son idénticas en todas las aves (Broussy, 1935), y fueron homologadas por Cazín (1887) a las células bordeantes de las glándulas fúndicas del estómago de los carnívoros, basando esta identidad en un aspecto exclusivamente morfológico. Posteriormente Broussy (1935) corrobora, siguiendo un mismo

criterio, lo observado por Cazín. En estas células se encuentran granulaciones acidófilas ubicadas en su extremo apical, Braitmaier (1904) observa que estos gránulos se acumulan en las células durante periodos de ayuno en la paloma, desapareciendo en el periodo postprandial. Estos trabajos son confirmados por Michalowsky (1909) en pollos, palomas y otras especies.

Fisiología general.

Como fue expresado anteriormente, el estómago de la gallina está formado por dos porciones anatómicamente independientes, pero desde el punto de vista de su funcionamiento, existe una estrecha relación entre estos dos compartimientos.

En comparación con los reptiles, de acuerdo con su desarrollo embriológico, se llega a la conclusión que solamente la porción muscular del estómago de las aves se identifica con el de aquéllos, mientras que la región glandular constituye una diferenciación especial y muy particular del esófago de las aves (Grasse, 1950).

El estómago glandular es el encargado de la producción de jugo gástrico. Esta afirmación está avalada por la característica eminentemente glandular del proventrículo y por la ausencia, en la molleja, de formaciones glandulares capaces de participar en dicha secreción. Este jugo gástrico, analizado químicamente por Plimmer y Rosedale (1922) contiene una sola enzima, asimilada a la pepsina del jugo gástrico de los mamíferos (Herriot, 1941). No obstante, las pruebas referentes a esta identidad no son totalmente concluyentes. Además de la enzima mencionada, el jugo gástrico contiene agua, ácido clorhídrico, mucina y algunas sales, encontrándose variaciones en su composición, no solamente de acuerdo al método de recolección, sino también en los casos en que dicho jugo es extraído de animales en ayuno o luego de la ingestión "ad libitum" de alimentos. La secreción gástrica, a la luz de los datos aportados por la inyección de agentes parasimpaticomiméticos (pilocarpina y acetilcolina), puede considerarse que está influen-

ciada por los nervios parasimpáticos, en tanto que los nervios simpáticos no parecen tener influencia en este proceso, puesto que la administración de adrenalina, no produce ningún efecto sobre la secreción (Sturkie, 1968; Prosser y Brown, 1968). Independientemente de este control nervioso, existiría la posibilidad de cierta influencia hormonal sobre la secreción de jugo gástrico: la gastrina de los animales mamíferos estimula esta secreción (Keeton, 1920), así como el suministro de extractos de proventrículo y duodeno (Collin, 1922).

La cantidad y calidad de la secreción están influenciadas por el tipo de alimentación: así, por ejemplo, la dieta cárnea administrada a patos y gansos, produce un volumen mayor de jugo gástrico que la alimentación a base de granos (Groebbels, 1930); (Fedorovsky y Kenopleva, 1959). Parece ser, pues, que la tasa de producción de jugo gástrico es directamente proporcional a la proteína contenida en el alimento.

Algunos autores admiten la existencia de una fase cefálica en la secreción. Collip (1922) en gallinas y Karpov (1919) en gansos, utilizando la fistula esofágica, determinan el incremento de la secreción gástrica con alimentación ficticia. Farner (1960), por el contrario, niega la existencia de una verdadera fase cefálica. Por su parte Walter (1939) habla de una fase cíclica de la secreción en patos, lo que, según afirma, estaría condicionada a un estímulo auditivo.

En cuanto a la motilidad del Ventriculo succenturiado, existen pocos datos. En las gallinas se producirían contracciones rítmicas y de gran amplitud, a razón de una por minuto (Ashcraft, 1930), en aves en estado de ayuno. Esta motilidad estaría presumiblemente influenciada por el nervio vago.

Por el contrario dichos datos son abundantes en lo que a motilidad de la molleja se refiere. Los movimientos de ésta han sido estudiados utilizando métodos diversos. Los resultados de numerosas investigaciones

reportan que la motilidad de la molleja de la gallina es poco variable y oscila entre dos y tres contracciones por minuto (Ashcraft, 1930; Henry, 1933), no estando aún totalmente dilucidado si el hambre influencia la frecuencia, pero sí, en cambio, es posible constatar un aumento en la amplitud de estos movimientos (Sturkie, 1968).

La presión ejercida por estas contracciones es mayor cuando se suministran alimentos duros y fibrosos, siendo más bajo en las aves carnívoras que en aquellas alimentadas con granos (Sturkie, 1968), hecho éste concordante con el menor desarrollo de la molleja en las carnívoras.

Los movimientos del estómago muscular, están también gobernados por el nervio vago, a tal punto que la sección de éstos produce marcada disminución en las contracciones del órgano y una reducción del espesor de su pared (Nolf, 1927). Estos movimientos de contracción de la molleja, trituran los alimentos que han sido brevemente macerados en el buche y embebidos por el jugo gástrico en su pasaje por el proventrículo. Esta trituración resulta importante para el aprovechamiento de los elementos nutritivos contenidos en los granos y suple en las aves la ausencia del aparato masticatorio.

Es en la molleja donde se realiza además la mayor parte de la digestión péptica.

Los análisis químicos demuestran que la pepsina está presente en su contenido (Sturkie, 1968). Esta afirmación está avalada por su pH, el más bajo de todo el tubo digestivo, y por ello el que más se aproxima al pH óptimo para que dicha enzima ejerza su acción digestiva.

Numerosos investigadores han realizado estudios sobre el pH de los distintos sectores del tracto digestivo de las aves, bajo diversas circunstancias y utilizando distintos métodos. Así Hewitt y Schelkopf (1955) dan un valor medio sobre treinta casos de pH 2,94 para la molleja y de pH 4,48 para el proventrículo. Herpel y Van Grembergen (1967), en un

cuidadoso estudio sobre cuatrocientos cincuenta animales, dan una media de pH 2,5 con extremos que oscilan entre 0,4 y 5,4 para la molleja y 0,3 a 5,1 con un valor medio de 4,8 para el ventrículo succenturiado. Si bien existe considerable variación entre

los datos aportados por uno y otro investigador, debido posiblemente a los distintos métodos utilizados, es ciertamente remarcable que estos valores suministran las condiciones requeridas para la acción de la pepsina

OBJETO

El presente trabajo tiene como objetivo fundamental el estudio histofisiológico de las células del estómago glandular de la gallina con la ayuda de técnicas histológicas e histoquímicas. Nos ocuparemos de dos aspectos principales de sus células. En primer lugar intentaremos definir el comportamiento histoquímico de la secreción de su epitelio de cubierta. De éste se conocen sus caracteres morfológicos, pero no existen trabajos confirmatorios sobre el tipo químico de su producto de secreción. Posteriormente nos ocuparemos de investigar diversas particularidades secretorias de las células glandulares

de la yema gástrica, prestando especial interés a la identificación de la naturaleza química de los gránulos secretorios, descritos por numerosos autores.

Las investigaciones serán realizadas en animales alimentados "ad libitum" y ayunados, con el fin de apreciar la dinámica del proceso secretorio.

Por último, se efectuará un análisis topográfico del órgano, por medio de secciones seriadas con el fin de detectar presuntas modificaciones regionales del mismo, especialmente en su sector glandular.

MATERIAL Y METODO

Los materiales utilizados fueron obtenidos de pollos de sesenta a noventa días de edad. Previo al sacrificio se realizó un ayuno en alguno de ellos por un lapso de 24 a 36 horas. En otros casos, posteriormente al ayuno, fueron alimentados y sacrificados dos horas después. Por último otros, se alimentaron "ad libitum" hasta el sacrificio.

El sacrificio se efectuó mediante sangría a blanco, y los estómagos fueron tratados con fijadores adecuados. Para la realización de técnicas histológicas corrientes se utilizó para la fijación la mezcla de Bouin. En otros casos, especialmente para el análisis citológico con técnicas especiales, se efectuó la fijación con la mezcla de Susa. Para el estudio de los componentes lipídicos fue utilizado el formol calcio, y en la detección de la actividad enzimática el material fue fijado en formol neutro de pH 7,2. En todos los casos se empleó la inclusión en parafina, con excepción de aquellos en que se investigaron lípidos y enzimas, en que el material fue tratado por el método de congelación.

A los efectos del estudio topográfico del órgano fueron seriadas las zonas anterior, media y posterior, utilizándose técnicas corrientes en histología, tales como: hematoxilina y eosina, P.A.S. - Hematoxilina, orceína.

Para la investigación de lípidos se realizaron las técnicas de Mc Manus para lipoproteínas y de Baker para fosfolípidos.

El R. N. A. citoplasmico fue investigado mediante el método de la galocianina - alumbre de cromo, como así también los aminoácidos triptofano, tirosina e histidina por medio de la técnica de la bencidina tetrazotada.

La actividad fosfatásica alcalina y ácida se determinaron con los métodos del fosfato de alfa - naftilo según Gómori y Barka respectivamente.

Finalmente las técnicas de P. A. S. Azul de toluidina y Azul alcian se emplearon en la identificación de mucopolisacáridos.

En todos aquellos casos en que las técnicas empleadas así lo requirieron se llevaron a cabo los controles correspondientes.

RESULTADOS

El estómago glandular de la gallina ofrece una topografía similar en toda su extensión (fotografía 1).

La túnica mucosa presenta a la observación microscópica, evaginaciones y surcos numerosos y profundos que en las proximidades del pasaje del conducto excretor de las glándulas profundas, llegan casi a contactar con la muscular de la mucosa.

Un epitelio cilíndrico simple secretor de moco tapiza las evaginaciones y desciende hasta el fondo de las criptas haciéndose cada vez más bajo. Las células de este epitelio muestran positividad en una gran parte de su citoplasma que comprende toda la zona supranuclear frente a la reacción del P. A. S. (fotografía 2). Siempre con la ayuda de la misma técnica se puede apreciar que a medida que nos dirigimos por el corto conducto excretor de la yema, este epitelio que continúa siendo cilíndrico va perdiendo gradualmente el mucus, hasta que finalmente en la luz de la yema la P. A. S. positividad se limita a unos escasos gránulos en el apice celular. Estas mismas imágenes pueden constatarse también si se realizan las técnicas del Azul de toluidina (fotografía 3) y Azul alcian (fotografía 4). Estos resultados demuestran que estamos en presencia de un mucopolisacárido ácido.

En estas mismas células epiteliales es posible demostrar la presencia de R. N. A. citoplasmático en escasa cantidad en la base celular, siendo más abundante en aquellas células cúbicas del fondo de las criptas, pudiéndose relacionar con las síntesis de la fracción proteica que forma parte de la molécula del mucopolisacárido.

El corion conjuntivo presenta abundancia de mastocitos e infiltración linfática difusa y nodular, siendo éstos más abundantes en las proximidades del esófago.

La muscular de la mucosa envía gruesos haces hacia la parte superior de los pliegues y es particularmente abundante en torno a la base de las fosetas.

La túnica submucosa es la más destacable de las capas del proventrículo. En ella se encuentran las glándulas profundas o yemas glandulares, separadas entre sí por septos conjuntivos en los cuales se encuentran fibras musculares lisas, que de acuerdo a lo observado provienen de la muscular de la mucosa y de la capa más interna de la túnica muscular. Estos septos presentan abundantes fibras elásticas que forman un verdadero armazón en torno a las yemas. La vascularización de esta capa es particularmente abundante inmediatamente por debajo de la túnica mucosa.

Luego de la submucosa, encontramos la túnica muscular integrada por tres capas de músculo liso: longitudinal, circular y longitudinal de adentro hacia afuera. Por último una serosa.

Células glandulares de las yemas.

En preparados teñidos con técnicas comunes (hematoxilina y eosina, Mallory-Azan) estas células son altas casi piramidales. Su extremo apical en forma cupuliforme parece desprenderse en el momento de la secreción, en aquellos animales que fueron ayunados.

En el polo apical se observan gran cantidad de granulaciones acidófilas teñidas por la eosina (H y E). Estos gránulos están ausentes en las células de aquellos animales que fueron ayunados durante 24 horas, alimentados y sacrificados luego de dos

horas. En este caso las células son cúbicas y la superficie libre más o menos recta.

Las granulaciones presentan un halo basófilo (H y E). El tercio basal presenta un citoplasma con vacuolas claras, con un halo o cubierta también basófilo. Estos gránulos se manifiestan azocarminófilos con la técnica de Mallory - Azan, variando su afinidad hacia el naranja G en las preparaciones donde la diferenciación del Azocarmin es más pronunciada. El halo que rodea a los gránulos permanece incoloro con esta técnica, observándose en el tercio medio granulaciones teñidas por el naranja G (orangiófilas), en la base éstas son más grandes, tomando un aspecto vacuolar pero alternando con otros que parecen cubrirlos y que toman ligeramente el azul anilina (cianófilos). Estas imágenes se ven claramente en aquellas células que son cortadas perpendicularmente. En la proximidad de la desembocadura de las glándulas tubulares simples a que pertenecen estas células, ellas se continúan casi insensiblemente con el epitelio cilíndrico que tapiza la luz de las yemas.

Con la técnica de P.A.S., estas células presentan un citoplasma levemente positivo, de color rosado. En su extremo apical se verifica una coloración más intensa a nivel del contorno de los gránulos lo cual denota la presencia de una cubierta P.A.S. positiva (fotografía 5). En cortes similares con el azul alcian a pH 2,5, se repite la imagen anteriormente referida (fotografía 6).

Igual imagen en lo que respecta a las cubiertas granulares, se observa

en secciones obtenidas por inclusión en parafina y teñidos con Sudan Negro (técnica de Mc Manus), lo cual denota que estas cubiertas granulares son de naturaleza lipoproteica (fotografía 7). Con el método de Baker en cortes de estómago glandular de animales ayunados y alimentados "ad libitum", se observa una marcada diferencia en uno y otro caso. En los animales ayunados se observan gránulos francamente positivos en el extremo apical de las células, mientras que en los animales alimentados, esta reacción es prácticamente negativa. En el primer caso (fotografía 8) coincide con la imagen observada en la técnica de Mc Manus.

En cuanto a la composición granular, la evidencia nos indica que es de naturaleza proteica, o que son proteicos sus constituyentes principales. Ello es posible de afirmar en virtud de la reacción positiva del método de la bencidina tetrazotada para identificación de los aminoácidos triptofano, tirosina e histidina. Rodeando y separando a los gránulos entre sí se observan espacios claros (fotografía 9).

El R.N.A. citoplasmático fue investigado por la técnica de la galocianina-alumbre de cromo y está presente en la base de las células glandulares y a ambos costados del núcleo (fotografía 10).

La actividad fosfatásica ácida y alcalina se investigaron con las técnicas de Barka y del fosfato de alfa-naftilo según Gómori, respectivamente, encontrándose intensa actividad para la primera y moderada para la segunda (fotografías 11 y 12).

DISCUSION

El proventrículo de la gallina, puede equipararse a la porción fúndica del estómago de los mamíferos en cuanto a función se refiere. Estructuralmente, si bien en ambos existen las 4 capas características del tubo digestivo, existen diferencias marcadas en cuanto a ubicación, estructura y forma de segregar del sector glandular.

En los mamíferos las glándulas están ubicadas en la mucosa y constituidas por 4 tipos celulares distintos. En las aves, por el contrario, se encuentran en la submucosa formando voluminosas yemas glandulares, hacia cuya luz es vertida la secreción de las numerosas unidades glandulares tubulares que la consti-

tuyen y que a su vez están formadas por un único tipo celular.

El epitelio superficial, cilíndrico simple del tipo mucoso que tapiza la luz interna del órgano, y que se encuentra en todo el "phylum" de los vertebrados (Broussy, 1935), segrega un mucus ácido evidenciado por la técnica de P.A.S., azul de toluidina, y azul alcian, el cual, al ser liberado, protege a la pared del estómago contra la acidez gástrica y la autodigestión, por las enzimas que él mismo segrega. La pérdida del carácter secretor de este epitelio a medida que desciende por el conducto excretor de las glándulas profundas hasta la luz de las mismas, sugiere que tanto el ácido clorhídrico, como el pepsinógeno segregado por las células glandulares, se activan recién a nivel del extremo superior del corto conducto excretor o en la luz del órgano.

Numerosos autores desde hace una centuria centraron sus investigaciones en torno al rol que desempeñan las células constituyentes de las yemas en la elaboración del jugo gástrico. Estas células presentan variaciones de acuerdo al momento de la digestión en que es extraído el material a observar. Así, por ejemplo, son piramidales, con su extremo apical cupuliforme, en los animales ayunados durante 24 horas. Este extremo aparece lleno de un material granular, fuertemente acidófilo, que es reportado desde las primeras investigaciones (Braitmaier, 1904; Michalovsky, 1909; Broussy, 1935), por el contrario, en cortes obtenidos de animales 2 horas después de la comida, estas células aparecen bajas, con su extremo apical recto y desprovisto de gránulos.

Estas granulaciones, presentan el aspecto característico de aquellas observables en las células principales del estómago de los mamíferos. Toner (1963a, 1963b), en sus trabajos con el microscopio electrónico, señala la presencia de un retículo endoplasmático liso en el ápice de estas células, reflejando una probable función ácido secretora. Pero además, el mismo autor, reporta granulaciones del tipo cimogénico en igual situación, lo que

indicaría el doble rol que estas células cumplen: producción de ácido clorhídrico y secreción de una sustancia proteica, probablemente pepsinógeno, precursor de la pepsina. Nosotros podemos aportar un resultado valioso en favor de esta última función, en razón de la intensa positividad que estos gránulos manifiestan frente a la reacción de la bencidina tetrazotada, que pone de manifiesto al triptofano, tirosina e histidina, aminoácidos presentes en la pepsina en cantidad relativamente elevada. Estas granulaciones presentan una cubierta granular basófila (H y E) e incolora con la técnica del Mallory-Azan. Esta cubierta se manifiesta positiva ante el Sudan negro, previa inclusión en parafina, según la técnica de Mc Manus, que identifica en general lipoproteínas (Pearse, 1960). Este resultado es avalado por la manifiesta coloración, en igual localización, con el método de Baker aun después de la extracción piridinica, lo cual lleva a pensar que el lípido que con él se manifiesta, se halla firmemente unido a una proteína, con lo cual resulta inextraíble. Si agregamos además que la misma imagen se observa con la reacción del P.A.S., la cual puede ser positiva a nivel de ciertas sustancias tal como complejos lipoproteicos (Pearse, 1960), y la coloración con azul alcian a pH 2,5, seguramente debida a la presencia de proteínas básicas, puede afirmarse que los gránulos proteicos del extremo apical de las células glandulares de la yema, está recubierto por una membrana de envoltura de naturaleza lipoproteica.

El R.N.A. se encuentra presente en el citoplasma de las células de que tratamos. Toner (1965), reporta un retículo endoplasmático rugoso en el área basal celular, lo cual coincide con nuestras observaciones.

La presencia de un aparato de Golgi bien desarrollado en torno al núcleo, donde se concretarían los gránulos sintetizados en la zona basal por el ergastoplasma fue señalado por Toner (1963a, 1963b, 1965).

Tenemos así todos los elementos necesarios para pensar fundadamente que en estas células se llevan a cabo ordenadamente, todas las fases de la secreción proteica, propia de una célula de tipo seroso, produciéndose en ellas un intenso trabajo metabólico, de lo cual es índice elocuente la actividad fosfatásica, tanto ácida como alcalina que en ellas se demuestra. Si a esto unimos los datos aportados por Toner, en el sentido que la presencia de repliegues basales, un ex-

tenso retículo endoplasmático liso y grandes y activas mitocondrias pueden indicar un potencial ácido secretor; más la demostración de ácido clorhídrico en el jugo gástrico (Farner, 1960), y la ausencia en el estómago glandular de otro tipo distinto de células capaz de elaborarlo, se debe concluir que una única clase celular, es la responsable de la producción de los dos más importantes componentes del jugo estomacal de la gallina.

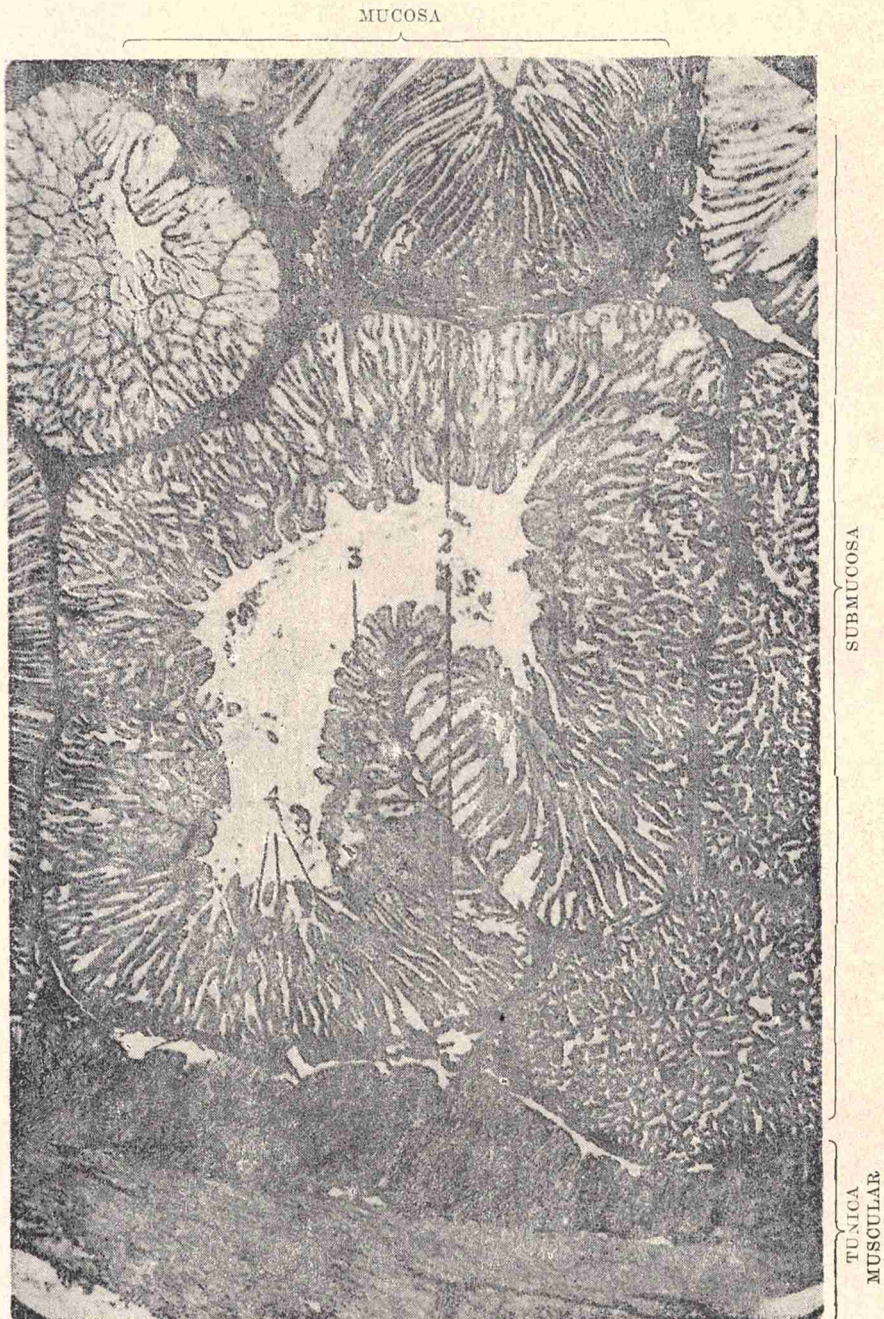
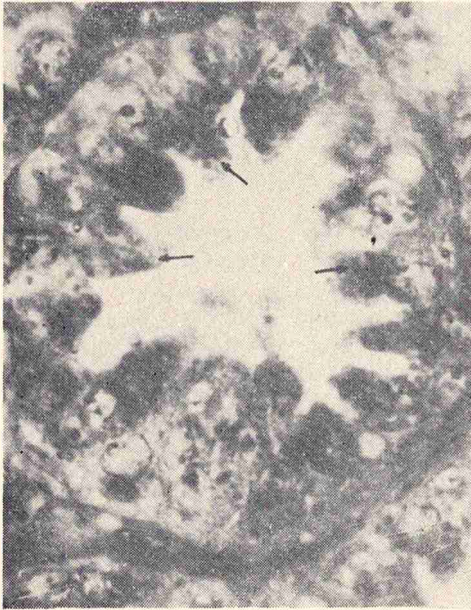


FIGURA 1. — Estómago glandular (vista panorámica)

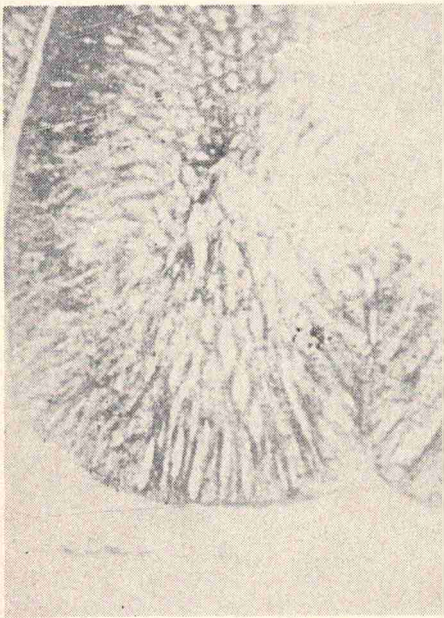
- | | |
|----------------------|---|
| 1 Cripta superficial | 3 Epitelio cilíndrico simple de la yema |
| 2 Yema glandular | 4 Glándulas tubulares simples |



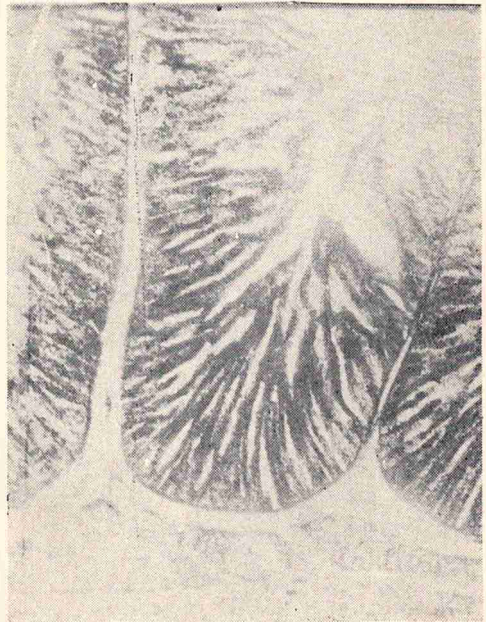
Fotografía 9b. x 1000
 Células glandulares de la yema
 Gránulos proteicos del extremo apical
 Método de la Bencidina tetrazotada



Fotografía 10. x 1000
 Células glandulares de la yema
 R. N. A.
 Método de la Galocianina - alumbre
 de cromo



Fotografía 11. panorámica
 Yema glandular (Fosfatasa ácida)
 Método de Barka



Fotografía 12. panorámica
 Yema glandular (Fosfatasa alcalina)
 Método del fosfato de alfa-naftilo
 según Gómori

B I B L I O G R A F I A

- Ashcraft, D. W.* 1930. The correlative activities of the alimentary canal of the fowl. *Amer. J. Physiol.* 93: 105-110 (citado por Farner).
- Broussy, J.* 1935. Contribution à l'étude histologique et histophysiologique de la portion digérante de l'appareil gastrique des granivores. *Comp. Rend. Ass. Anat.* N° 38.
- Braitmaier, H.* 1904. Ein Beitrag zur Physiologie und Histologie der Verdauungsorgane bei Vögeln. Inaugural Dissertation. Universität Tübingen (citado por Farner).
- Cazin, N.* 1887. Glandes gastriques amucos et a ferment chez les oiseaux. *Bull. Soc. Philom. Paris*, 7th. series. 11: 99-102 (citado por Broussy).
- Cazin, N.* 1888. Recherches anatomiques, histologiques et embryologiques sur l'appareil gastrique des oiseaux. *Ann. Sci. Nat. Zool.* 7th. series. 4: 177-323 (cit. por Broussy).
- Calhoun, L. H.* 1954. Microscopic Anatomy of the Digestive System of the Chicken. The Iowa State University, Ames, Iowa.
- Collip, J. B.* 1922. The activation of the glandular stomach of the fowl. *Amer. J. Physiol.* 59: 435-438. (Citado por Farner).
- Farner, D. S.* 1960. Digestion and the Digestive System. In *Biology and Comparative Physiology of Birds*. Vol. I: 411-567. Edited by *Marshall, A. J.* Acad. Press, New York and London.
- Fedorovskij, N. P.*; and *V. I. Konopleva* 1950. Physiology of gastric hydrogen in the goose. *Pticevodstvo* 10: 89 (Abs. in *Worlds*). *Poultry Sci.* 17: 61, 1961 (citado por Sturkie).
- Grasse, P. P.* 1950. *Traité de Zoologie*. Anatomie, Systématique, Biologie. Tome XV (oiseaux). Pág. 277-279. Masson et Cie Editeurs (Paris).
- Groebbel, F.* 1930. Die Verdauung bei der Hausgans untersucht mit der Methode der Dauerkanüle. *Arch. ges. Physiol. Pflügerss.* 224: 687-701. (Citado por Farner).
- Hinsch, G. W.* 1967. Histochemical Patterns in the Proventriculus of the Developing chick. *J. Morph.* 122: 231-248.
- Herriot, R. M.* 1941. Transformation of swine pepsinogen into swine pepsin by chicken pepsin. *J. Gen. Physiol.* 21: 575. (Citado por Sturkie).
- Henry, K. M.*; *A. J. Mc Donald*, and *H. E. Magee*, 1933. Observations on the functions of the alimentary canal in fowls. *J. Exp. Biol.* 10: 153. (Citado por Sturkie).
- Hewitt, E. A. and R. L. Schelkoff*, 1955. Ph values and enzymatic activity of the digestive tract of the chicken. *Amer. Journ. Vet Res.* 16: 576-579.
- Herpol, C. and Van Grembergen*, 1967. L'activité Protéolytique du système digestif de *Gallus domesticus*. *Zeitschrift für vergleichende physiologie*, 57: 1-6.
- Herpol, C.* 1967. Etude de l'activité protéolytique des divers organes du système digestif de quelques espèces d'oiseaux en rapport avec leur régime alimentaire. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie.* 57: 209-217.
- Keeton, R. W.*; *Kock, F. C.*; and *Luckhardt, A. B.* 1920. Gastrin studies. III. The response of the stomach mucosa of various animals to gastrin bodies. *Amer. J. Physiol.* 50: 454-468 (citado por Farner).
- Karpov, L. C.* 1919. O perevarivanii nekotorykh rastitelnykh y zhivotnykh belkov gusiiym zheludochnom sokom. *Fiziol. Zhur. S. S. S. R.* 2: 185-196 (citado por Farner).
- Michalovsky, J.* 1909. Zur Frage über funktionelle Aenderungen in den Zellen des Drüsenmagens bei Vögeln. *Anat. Anz.* 34: 257-275 (citado por Farner).
- Nolf, P.* 1927. Du rôle des nerfs vague et sympathique dans l'innervation motrice de L'estomac de L'oiseaux. *Arch. Int. Physiol.* 28: 309 (citada por Sturkie).
- Pearse, A. G.* 1960. *Histochemistry*. Theoretical and applied. Little, Brown and Company, Boston.
- Plimmer, R. H. A. and Rosedale, J. L.* 1922. Distribution of enzymes in the alimentary canal of the chicken. *Biochem. J.* 16: 23-29 (citado por Farner).
- Prosser, C. L. y Brown, F. A.* 1968. *Fisiología Comparada*. Pág. 113-143. Edición castellana: Editorial Interamericana.
- Steinmetzer, K.* 1924. Die zeitlichen Verhältnisse beim Durchwandern von Futter durch den Magendarmkanal des Huhnes. *Arch. ges. Physiol. Pflüger's.* 206: 500-505 (citado por Farner).
- Toner, P. G.* 1963. Postomication of submucosal glands cells in the fowl proventriculus. *Zeit. F. Zellforsch.* 60: 204-212.
- Toner, P. G.* 1963. The fine structure of resting and active cells in the submucosal glands of the fowl proventriculus. *J. Anat.* 97: 575-583.
- Toner, P. G.* 1965. Development of the acid secretory potential in the chick proventriculus. *A. Anat.* 99: 389-398.
- Thompson, S. W.* 1966. *Selected Histochemical and Histopathological Methods*. Charles C. Thomas. Publisher Springfield. Illinois. U. S. A.
- Sturkie, P. D.* 1965. *Avian Physiology*. Cap. 10 y 11. Cornell University Press. Ithaca, New York.
- Vonk, H. J. and Postma* 1949. X ray studies on the movements of the hen's intestine. *Physiol. Comparata et Oecol.* 1: 15-23 (citado por Farner).
- Walter, W. G.* 1939. Bedingte Magensaftsekretion bei der Ente. *Acta Brevia Neerl.* 9: 56-57 (citado por Farner).