

# CAPÍTULO 21

## Sistema reproductor del macho

Silvia E. Plaul, Pedro F. Andrés Laube y Dario Raffin

### Introducción

El sistema reproductor del macho está constituido por un par de gónadas denominadas **testículos**, y un sistema tubular de almacenamiento y conducción: las **vías espermáticas** (los epidídimos, los conductos deferentes, los conductos eyaculadores, la uretra y el pene, este último rodeado por el prepucio) (**Fig. 1**). Además, en el sistema de conducción desembocan una serie de glándulas anexas (las glándulas de la ampolla, vesiculares y bulbouretrales, y la próstata) cuya secreción también forma parte del semen. La última porción de la uretra se introduce en el pene, órgano copulador de los mamíferos.

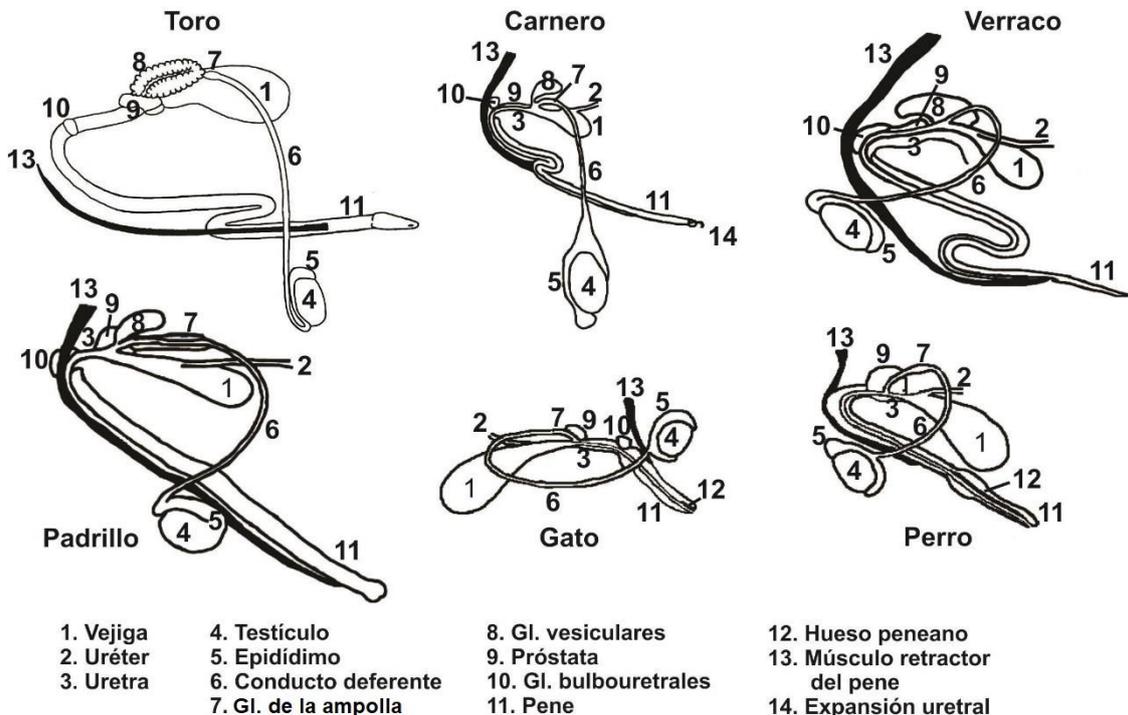


Figura 1. Órganos genitales de especies domésticas. Autora: Dra. Silvia E. Plaul (SEP).

En los componentes del sistema reproductor del macho existen diferencias morfológicas o de localización de acuerdo con la especie estudiada. Además, algunas glándulas anexas pueden estar ausentes en los machos de ciertas especies (**Tabla**).

**Tabla. Glándulas anexas en algunas especies domésticas**

	Glándulas de la ampolla	Glándulas vesiculares	Glándulas bulbouretrales	Próstata
<b>Toro</b>	<b>X</b>	<b>X</b>	<b>X</b>	<b>X</b>
<b>Padrillo</b>	<b>X</b>	<b>X</b>	<b>X</b>	<b>X</b>
<b>Verraco</b>	—	<b>X</b>	<b>X</b>	<b>X</b>
<b>Carnero</b>	<b>X</b>	<b>X</b>	<b>X</b>	<b>X</b>
<b>Gato</b>	<b>X</b>	—	<b>X</b>	<b>X</b>
<b>Perro</b>	<b>X</b>	—	—	<b>X</b>
<b>Rata de laboratorio</b>	—	<b>X</b>	<b>X</b>	<b>X</b>
<b>Conejo</b>	<b>X</b>	<b>X</b>	<b>X</b>	<b>X</b>

## Testículos

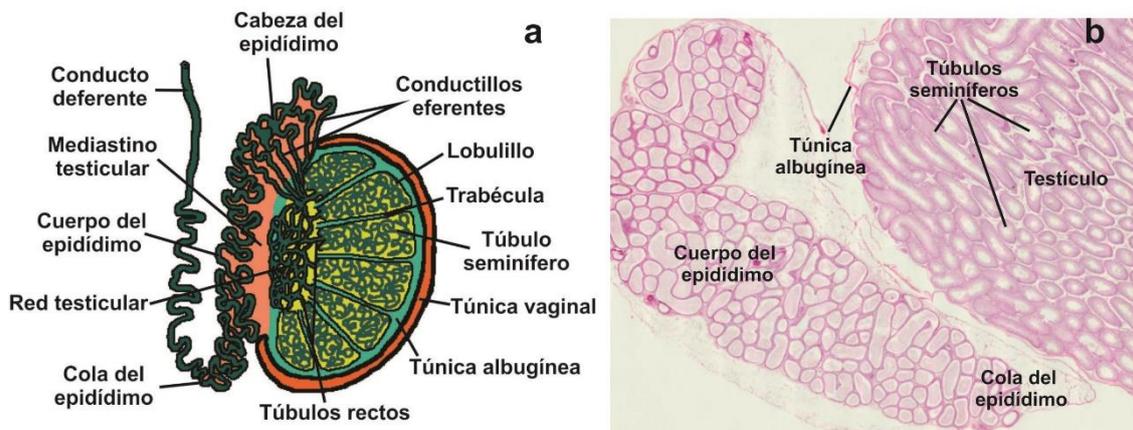
Los testículos son órganos con diversas funciones: en ellos ocurre la **espermatogénesis** (producción de espermatozoides), la secreción del **líquido testicular** (que forma parte del semen) y la **esteroidogénesis** (síntesis de hormonas sexuales masculinas o andrógenos).

Los testículos se originan en localización retroperitoneal. En la mayoría de los mamíferos, durante el desarrollo fetal migran hacia el proceso vaginal y se alojan en la bolsa escrotal (un derivado de la piel). Este proceso se denomina **descenso testicular** y depende del *gubernaculum testis*, que es un pliegue de peritoneo que se extiende desde cada testículo, a través del canal inguinal, hasta el proceso vaginal preformado. El proceso de migración de los testículos es el resultado del aumento en la presión intrabdominal y de la tracción del *gubernaculum testis*, que llevan a cada testículo hacia la región inguinal. De esta manera, los testículos quedan suspendidos en el extremo del cordón espermático. El descenso testicular es esencial para la producción de espermatozoides ya que, en la mayoría de los mamíferos, la temperatura en los testículos debe ser menor a la temperatura corporal intrabdominal para que pueda ocurrir la espermatogénesis. Si uno o ambos testículos no descienden, ocurre la denominada criptorquidia. Se cree que esta anomalía tiene una predisposición hereditaria, por eso los animales con criptorquidia unilateral no se utilizan en reproducción. Los animales con criptorquidia bilateral son estériles por no poder producir espermatozoides. En los elefantes y los cetáceos, entre otros mamíferos, los testículos permanecen dentro del abdomen durante toda la vida y la espermatogénesis ocurre a la temperatura corporal. En animales de reproducción estacional,

como algunos roedores, los testículos descienden al escroto durante la temporada reproductiva y después de ella regresan al abdomen.

Cada testículo está rodeado externamente por la **túnica vaginal** formada por mesotelio y tejido conectivo (**Fig. 2A**). Por dentro se encuentra la **túnica albugínea**, que es una cápsula gruesa que en su parte externa es de tejido conectivo denso irregular. La parte interna de esta cápsula es de tejido conectivo laxo, está muy vascularizada y se denomina capa vascular (túnica vascularosa). La túnica albugínea es más gruesa a lo largo de la superficie caudal del testículo y allí forma el **mediastino testicular** (**Fig. 2A**).

Desde el mediastino testicular se originan **trabéculas fibrosas** que dividen de forma incompleta al testículo en compartimientos piramidales, los **lobulillos testiculares**. En los machos de algunas especies como la rata y el caballo, las trabéculas son rudimentarias, en otras, como el perro y el verraco son gruesas y completas.



**Figura 2.** Corte sagital de testículo y las vías espermáticas. a. Esquema de un testículo y las vías espermáticas comprendidas desde los túbulos seminíferos hasta el conducto deferente. a: SEP (ver ref.) b. Microfotografía de testículo y epidídimo, 2X. HE. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.

## Lobulillos testiculares

Cada lobulillo contiene de dos a cinco túbulos contorneados denominados **túbulos seminíferos** (**Fig. 2**). Estos túbulos están rodeados por tejido conectivo laxo que contiene fibroblastos, mastocitos, macrófagos y las células intersticiales o de Leydig, además de abundantes vasos sanguíneos, linfáticos y nervios.

Los túbulos seminíferos representan la unidad morfológica y funcional de los testículos (**Fig. 3A**). Son estructuras tubulares que pueden tener un largo de entre 30 a 70 cm cada uno, según la especie. Debido a su gran longitud con respecto a la del lobulillo testicular, se encuentran comprimidos, plegados sobre sí mismos y su recorrido es tortuoso. Los extremos finales de su trayecto se encuentran cercanos al mediastino, y allí se continúan con el **sistema de conducción intratesticular** compuesto por una serie de conductos que los conectan con el **epidídimo** (**Fig. 2A**).

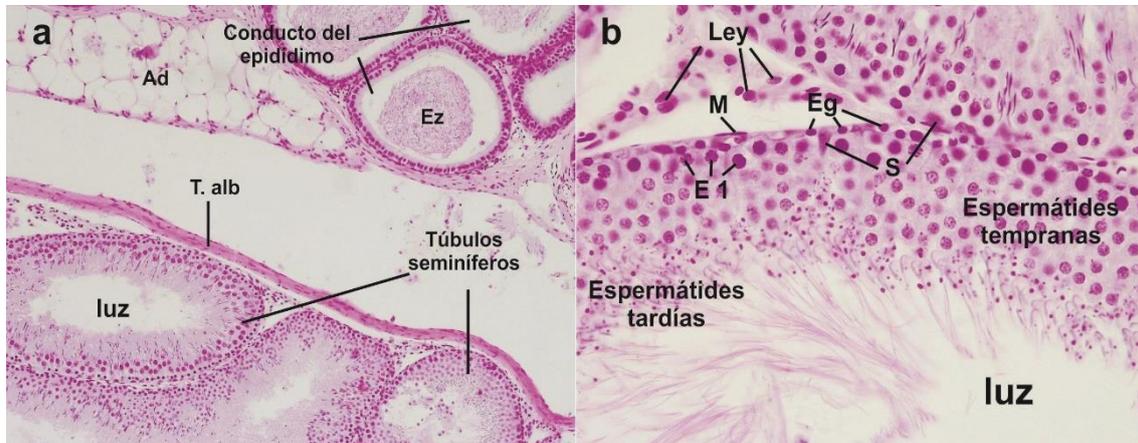
El túbulo seminífero está formado por epitelio estratificado especializado que posee dos poblaciones celulares, las **células espermatogénicas** o células de la hilera seminal (células germinales) y las **células de Sertoli** (células somáticas). Por fuera de la lámina basal se localiza un estrato de una a cinco capas, según la especie, de células aplanadas llamadas **células mioides**, que tienen abundantes filamentos contráctiles (**Fig. 3B**). Las contracciones rítmicas de las células mioides generan movimientos peristálticos que conducen a los espermatozoides y las secreciones testiculares desde los túbulos seminíferos hacia el sistema de conductos intratesticular. En algunos machos como el verraco, las células mioides poseen las características típicas de las células musculares lisas, en otros como el toro, son similares a miofibroblastos.

### **Células de Leydig**

Las **células de Leydig**, también llamadas intersticiales debido a su ubicación entre los túbulos seminíferos en la zona denominada intersticio testicular, son grandes células esféricas o ligeramente poliédricas que suelen agruparse en las cercanías de los vasos sanguíneos (**Fig. 3B, 4B**). Su diámetro oscila entre 14 y 20  $\mu\text{m}$ , de acuerdo con su grado de actividad. Poseen un núcleo central esférico con uno o dos nucléolos evidentes. Son muy acidófilas, en sus periodos de actividad, poseen abundantes gotas lipídicas en su citoplasma; además, en el toro, caballo y gato pueden acumular abundante cantidad de glucógeno. El REL se extiende por todo el citoplasma e incorpora la mayoría de las enzimas necesarias para la biosíntesis de esteroides. Además, poseen gran cantidad de mitocondrias con crestas tubulares que contienen algunas de las enzimas necesarias para la síntesis de hormonas (de manera similar a lo que ocurre en otras células secretoras de hormonas esteroides) y un complejo de Golgi muy desarrollado. Su función es secretar andrógenos, de los cuales el más abundante es la **testosterona**, y pequeñas cantidades de estrógenos. La testosterona es necesaria en el desarrollo embrionario, la maduración sexual y la función reproductiva. Durante la etapa prenatal, en el momento que ocurre la diferenciación sexual, las células de Leydig son muy abundantes y activas. Las concentraciones altas de testosterona y, en menor medida de otros andrógenos, en este estadio de la ontogenia, son indispensables para la diferenciación y el desarrollo normal de los órganos genitales del macho. Después de la formación prenatal de los órganos del sistema reproductor, las células dejan de secretar andrógenos y la cantidad de células de Leydig decrece enormemente, hasta la **pubertad**. En este momento, por la acción estimulante de la hormona LH, se vuelve a incrementar su cantidad y actividad. Los efectos de los andrógenos en ese momento son múltiples: 1) promover el comportamiento sexual normal, 2) estimular el desarrollo testicular, 3) favorecer el proceso de espermatogénesis junto con la hormona FSH, 4) promover el desarrollo, crecimiento y funcionamiento de las glándulas anexas al sistema reproductor y de las vías conductoras testiculares, 5) estimular la aparición de los caracteres sexuales secundarios como la conformación corporal: desarrollo de la masa muscular y del esqueleto, la distribución de la grasa, etc., 6) realizar una retroalimentación negativa sobre la hipófisis y el hipotálamo y 7) participar en algunos procesos metabólicos como la síntesis de proteínas.

Las células de Leydig actúan mediante un doble mecanismo de comunicación celular: **endocrino**, mediante la liberación de andrógenos hacia la sangre con todos los efectos mencionados,

y **paracrina**, al secretar esteroides sexuales (principalmente testosterona, pero también estrógenos y progestágenos) que difunden hacia la luz del túbulo seminífero y actúan en la maduración de los espermatozoides.



**Figura 3.** Microfotografías de testículo. a. Testículo y epidídimo. 10X. b. Túbulos seminíferos. 40X.

Ad: tejido adiposo unilocular, Eg: espermatogonias, E 1: espermatozoides, Ez: espermatozoides,

Ley: células de Leydig, M: células mioideas, S: células de Sertoli, T. alb: túnica albugínea. HE. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.

### Células espermátogénicas

Las células espermátogénicas se disponen en varias capas que se ubican desde la membrana basal hasta la luz de los túbulos seminíferos (**Fig. 3B y 4B**). La formación de espermatozoides se denomina espermatogénesis, este proceso a su vez se puede dividir en dos fases: 1) la **espermatocitogénesis** (formación de espermatozoides) por el cual se originan y multiplican las células del epitelio seminífero, incluye diferenciación celular y divisiones mitóticas y meióticas, y 2) la **espermiogénesis**, en la que ocurren únicamente procesos de diferenciación celular que dan origen a los espermatozoides.

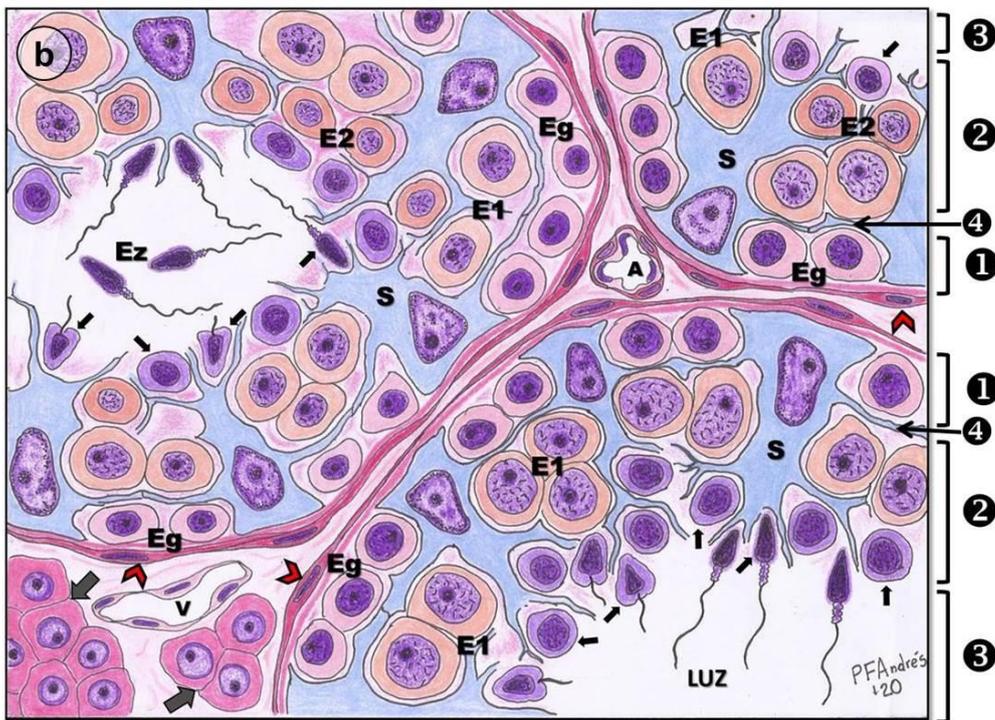
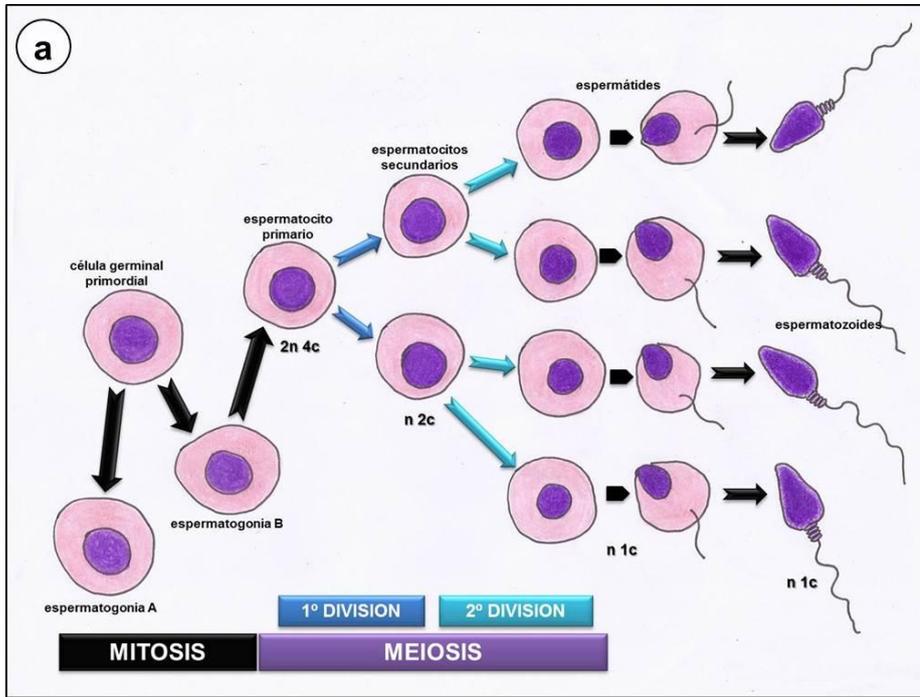
Las células germinales **primordiales** o **gonocitos** que llegan a la cresta genital durante la organogénesis en los embriones machos se dividen por mitosis durante un período prolongado y quedan detenidos, en la mayoría de las especies, en G<sub>0</sub> hasta después del nacimiento. La espermatocitogénesis se inicia un poco antes de la pubertad debido a la influencia de las hormonas gonadotróficas hipofisarias y continúa durante toda la vida del animal. Este proceso comienza con la proliferación de los gonocitos que realizan sucesivas divisiones mitóticas para formar **espermatogonias A** (**Fig. 3B y 4A**) que son células pequeñas esféricas de alrededor de 12 µm de diámetro que se encuentran en contacto con la lámina basal del túbulo seminífero. Las espermatogonias A se mantienen como células madre y en la madurez sexual se dividen por mitosis y dan origen a generaciones sucesivas de **espermatogonias A<sub>1</sub>** y a un segundo tipo celular llamado **espermatogonias A<sub>2</sub>**. Por lo tanto, cada espermatogonia A<sub>1</sub> es una célula madre capaz de autorregenerarse y de producir un nuevo tipo celular. Las espermatogonias A<sub>2</sub> realizan varias divisiones mitóticas, pero con una característica particular, la citocinesis es incompleta, por lo tanto, forman un sincitio en el que cada una de las células hijas se continúa con las otras mediante puentes citoplasmáticos. Como respuesta a los mensajes endocrinos y paracrinicos que

reciben, cada una de estas células puede: 1) autorrenovarse, 2) morir por apoptosis o 3) diferenciarse en **espermatogonia I** o **intermedia** (identificadas en toros, carneros, verracos y padrillos). Esta última es la que forma la **espermatogonia B**. En algunas especies existen más variedades de espermatogonias A, pero siempre las espermatogonias B son las últimas células de la hilera que realizan mitosis y mediante este tipo de división originan a los **espermatoцитos primarios** (**Fig. 3B, 4**), en los que ocurre la primera división meiótica. La transición entre espermatogonia y espermatoцитo es mediada por un factor neurotrófico, el factor de crecimiento nervioso derivado de la glía (GDNF) secretado por las células de Sertoli. Las concentraciones elevadas de este factor estimulan la autorrenovación; en cambio, los niveles bajos de esta sustancia inducen la diferenciación celular. Los espermatoцитos primarios son células diploides (2n), que durante la fase G1 del ciclo celular crecen y en la fase S duplican su ADN, por lo tanto cada uno de los cromosomas de cada par está formado por dos cromátidas (4c) (**Fig. 4A**). Son las células más grandes del epitelio seminífero, con un diámetro de 17 a 19  $\mu\text{m}$ , poseen grandes núcleos en los que se observan los cromosomas en profase (**Fig. 4**). La profase de la meiosis I es muy larga, en ella los cromosomas homólogos se aparean y se recombinan para intercambiar material genético. En la metafase I cada par de cromosomas se dispone en el plano ecuatorial de la célula. Durante la anafase I los cromosomas homólogos se separan y generan dos células hijas de menor tamaño (10 a 12  $\mu\text{m}$ ), los **espermatoцитos secundarios**, que siguen unidos por los puentes citoplasmáticos. Estas células poseen un número haploide (1n) con cada uno de los cromosomas formado por dos cromátidas (2c) (**Fig. 4A**). Los espermatoцитos II comienzan y atraviesan **rápidamente** la segunda división meiótica y por tal motivo son las células menos abundantes de los túbulos seminíferos. Al finalizar la segunda división meiótica, cada espermatoцитo secundario origina dos células hijas, las **espermátides** (**Fig. 3B y 4**) con un número haploide de cromosomas (1n) cada uno de ellos formado por una sola cromátida (1c) (**Fig. 4A**). Las espermátides poseen un menor tamaño (entre 7 y 9  $\mu\text{m}$ ) que las células de las que derivan, sus núcleos presentan forma variable (**Fig. 3B, 4**), desde esférica a alargada, con cromatina que se condensa en grado creciente, y se ubican en una posición cercana a la luz del tubo seminífero.

Como conclusión de la espermatocitogénesis, **a partir de una espermatogonia** (célula diploide) **se originan cuatro espermátides** (células haploides), células en las que se redujo a la mitad la cantidad de cromosomas y el contenido de ADN.

La última etapa de la espermatogénesis es un proceso exclusivamente de **diferenciación** celular denominado **espermioogénesis**, en el que las espermátides originan a los **espermatozoides** (células haploides y 1c) (**Fig. 3A y 4A**). Este proceso comprende: 1) la formación del acrosoma, 2) la condensación y alargamiento del núcleo, 3) la formación del flagelo y 4) la pérdida de gran parte del citoplasma. Durante esta etapa las espermátides se encuentran adheridas, mediante uniones especializadas, a la membrana plasmática de las células de Sertoli. Hacia el final de la diferenciación, las espermátides alargadas se liberan desde las células de Sertoli hacia la luz del tubo seminífero (**Fig. 4B**). Este proceso llamado **espermación** consiste en la eliminación progresiva de los complejos de unión célula de Sertoli - espermátide; una vez que estas células se hallan libres en la luz se llaman espermatozoides. El ritmo de espermación en el

testículo determina la cantidad de espermatozoides en el semen eyaculado. Finalmente, la mayor parte del citoplasma de las espermatídes se desprende y forma los llamados cuerpos residuales, que son fagocitados por las células de Sertoli.



**Figura 4. a.** Espermatogénesis en animales. n: ploidía, c: carga de ADN. **b.** Esquema del epitelio seminífero. Relaciones entre las células de Sertoli y las células de la hilera seminal. A: arteria, Eg: espermatogonia, E 1: espermatocito primario, E 2: espermatocito secundario, Ez: espermatozoide, S: células de Sertoli, v: vena, flechas grandes: células de Leydig, flechas chicas: espermatídes, puntas de flecha: células mioideas. ① compartimento basal, ② compartimento adluminal, ③ compartimento luminal y ④ barrera hemato-testicular. Autor: Méd. Vet. Pedro Fernando Andrés Laube (PFAL).

Los espermatozoides junto con el líquido testicular producido por las células de Sertoli, de Leydig y de la red testicular, se transportan hacia el epidídimo. Ese líquido está compuesto por agua, esteroides sexuales, transferrina, iones, inhibina y la **proteína ligadora de andrógeno (ABP)**, esta última se une a la testosterona y permite su transporte en medio acuoso. La estructura general de los espermatozoides es muy similar en las distintas especies de animales, pero el tamaño oscila entre 45 µm en el cerdo hasta 250 µm en el hámster y la forma externa, principalmente de la cabeza, presenta grandes variaciones interespecíficas<sup>121</sup>.

### Células de Sertoli

Este tipo celular se caracteriza por su gran altura y su forma piramidal (**Fig. 4B**). Su ancha base apoya sobre la lámina basal y el ápice llega a la luz del túbulo. Presentan prolongaciones citoplasmáticas laterales y apicales que ocupan todos los espacios y envuelven a las células de la hilera seminal adyacentes. El núcleo se localiza en la región basal de la célula, es grande, ovoide o triangular, de cromatina laxa y su nucléolo es evidente (**Fig. 3B**). Las células de Sertoli poseen las características de las células metabólicamente muy activas: numerosas mitocondrias, REL y RER muy extensos, complejo de Golgi muy desarrollado, ribosomas libres, inclusiones lipídicas, vesículas secretorias y gránulos de glucógeno. La abundancia de organelas se relaciona con actividades como la fagocitosis de los cuerpos residuales luego de la espermiación (**Fig. 4**) y la producción del líquido testicular. Las células de Sertoli poseen receptores para las hormonas FSH y testosterona que regulan su función secretora. También expresan las enzimas que convierten a la testosterona en estradiol, y secretan varias sustancias de acción endocrina, entre ellas la **inhibina** y la **hormona antimülleriana**. La inhibina es una hormona glicoproteica sintetizada en las células de Sertoli y liberada en los túbulos seminíferos, en los conductos eferentes y segmento inicial del epidídimo es reabsorbida por el epitelio de revestimiento desde la luz y liberada hacia la sangre en los capilares próximos a la membrana basal. Por el torrente sanguíneo llega a la hipófisis, donde ejerce una retroalimentación negativa y suprime la secreción de FSH. La hormona antimülleriana es secretada durante la embriogénesis e induce apoptosis en las células de los conductos de Müller (esbozo de las vías reproductoras femeninas). Además, secretan la ABP que concentra testosterona en el compartimento adluminal, esta hormona interviene en las etapas finales de la espermatogénesis, que ocurren en dicho compartimento. Otra característica de estas células es que poseen un citoesqueleto muy extendido formado por microtúbulos, filamentos de actina y filamentos intermedios de vimentina. La extensión y organización del citoesqueleto cambia durante el proceso de espermatogénesis. Las células de Sertoli se hallan unidas con las células espermatogénicas adyacentes mediante desmosomas; estas uniones son temporales, y su reorganización permite el desplazamiento de las células de la hilera

---

<sup>121</sup> Las características ultraestructurales del espermatozoide no se describen en este libro por que se pueden encontrar en diversos textos, incluido "Temas de Biología del Desarrollo" (González N, editora. 2017)

seminal o desde el borde basal hasta el borde apical del túbulo seminífero y su posterior liberación (espermiación) a la luz del túbulo.

Las prolongaciones citoplasmáticas laterales más basales de las células de Sertoli se hallan unidas entre sí mediante uniones oclusivas, reforzadas internamente por haces de filamentos de actina compactados, que a su vez contactan con una cisterna aplanada del REL paralela a la membrana plasmática. Este complejo forma parte de la denominada **barrera hematotesticular** que divide a la hilera seminal en dos compartimientos, un **compartimiento basal** y un **compartimiento adluminal (Fig. 4B)**.

En el compartimiento basal se ubican las espermatogonias y los espermatoцитos primarios iniciales; las distintas sustancias procedentes de la sangre difunden libremente hacia este compartimiento. La permeabilidad selectiva de la barrera limita el paso de muchas sustancias y crea, en el compartimiento adluminal, un microambiente especial que es rico en andrógenos, estrógenos, aminoácidos y distintos iones, necesarios para que ocurran normalmente los procesos de meiosis y espermiogénesis. Además, la barrera protege a los espermatoцитos primarios, secundarios y espermátides de las sustancias nocivas que puedan llegar desde la sangre, pero también evita el contacto de estas células con los vasos sanguíneos y, por ende, impide su nutrición de forma directa. Las células de Sertoli secretan a la luz del túbulo los metabolitos que nutren a las células germinales. La barrera también evita el reconocimiento, por parte de los linfocitos, de las células localizadas en el compartimiento adluminal. Como la formación de espermatozoides ocurre después de la pubertad, los antígenos de los espermatozoides no fueron expuestos en la etapa prenatal al sistema inmune, por lo tanto, no son reconocidos como propios. Si por alguna circunstancia los espermatozoides toman contacto con la sangre, el sistema inmune los reconoce como elementos extraños y puede desencadenarse una reacción autoinmune, lesión testicular y consecuente esterilidad. Las células de Sertoli también presentan uniones tipo nexos que permiten una comunicación directa entre células adyacentes.

### **Sistema de conducción intratesticular**

Los conductos intratesticulares conducen a los espermatozoides y al líquido testicular desde los túbulos seminíferos hacia el epidídimo. Se incluyen con esta denominación a los túbulos rectos, la red testicular (*rete testis*) y los conductillos eferentes (**Fig. 2A-B**).

Cada túbulo seminífero continúa, cerca del mediastino testicular, con un tubo corto y recto denominado **túbulo recto**. Los segmentos terminales de los túbulos seminíferos están tapizados únicamente por células de Sertoli modificadas, éstas tienen extremos apicales en forma de copa que disminuyen la luz tubular y se introducen en la porción inicial de los túbulos rectos. En su camino hacia los túbulos rectos, todos los espermatozoides deben pasar por los estrechos espacios que dejan las células de Sertoli modificadas, por lo tanto, este sector funciona como una válvula que impide el reflujo de los espermatozoides desde la red testicular hacia los túbulos seminíferos. Los túbulos rectos poseen tejido epitelial cúbico simple, al que subyace tejido conectivo denso; se continúan con la **red testicular** que es un sistema de conductos anastomosados localizado dentro del mediastino testicular (**Fig. 2A-B**). La red testicular está revestida por

tejido epitelial simple con células cúbicas muy bajas, que poseen en su extremo apical un solo cilio y pocas microvellosidades cortas; estas últimas incrementan la superficie de absorción y secreción del líquido testicular. Desde la red testicular, en el borde superior del mediastino testicular, parten de 10 a 20 **conductillos eferentes (Fig. 5A-B)** revestidos por epitelio cilíndrico pseudoestratificado con agrupaciones de células altas y bajas. Este tipo de revestimiento les otorga a estos conductillos un aspecto festoneado característico. Las células bajas son cúbicas y presentan abundantes microvellosidades e invaginaciones canaliculares en su superficie apical; su función es absorber la mayor parte del líquido testicular. Las células altas son cilíndricas y ciliadas, sus cilios baten en dirección al epidídimo favoreciendo el transporte de los espermatozoides. Por fuera de la membrana basal se encuentra una capa circular delgada de fibras musculares lisas, entre las que se distribuyen fibras elásticas. Los conductillos eferentes confluyen gradualmente, abandonan el testículo y forman los conos eferentes, tubos enrollados cuyas bases constituyen la cabeza del epidídimo.

## Vías espermáticas extratesticulares

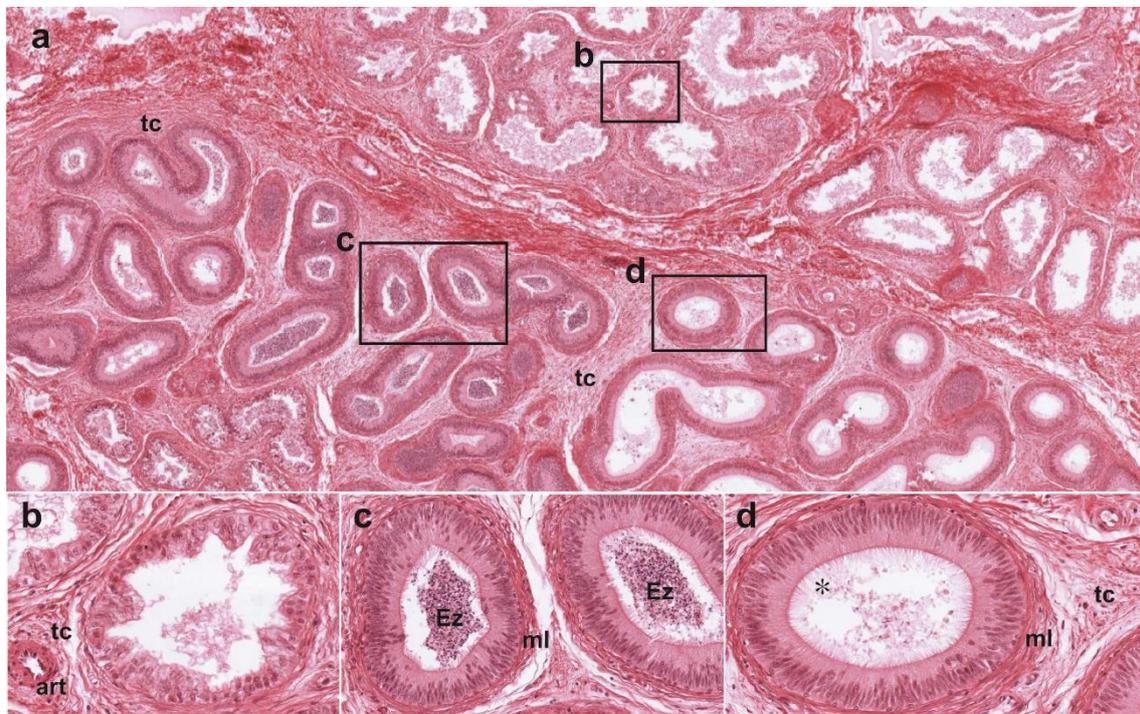
Las vías espermáticas son los conductos genitales extratesticulares que transportan los espermatozoides y las secreciones desde los testículos hasta el meato del pene.

## Epidídimos

Cada epidídimo es un órgano en forma de medialuna que está en contacto con la superficie del testículo (**Fig. 2A-B**). En su interior se encuentran los conos eferentes y el conducto del epidídimo. Se halla recubierto por tejido conectivo con vasos sanguíneos y músculo liso; este tejido conectivo, en algunas especies, forma trabéculas que lo unen a la túnica albugínea del testículo (**Fig. 6**). Cada epidídimo está dividido en tres regiones, cabeza, cuerpo y cola. La cabeza del epidídimo está formada por los conos eferentes, tubos muy enrollados que son la continuación de los conductillos eferentes cuando estos salen del testículo (**Fig. 2A y 5A-B**). Al reunirse, estos conos eferentes originan el conducto del epidídimo que es un tubo muy tortuoso y enrollado, que forma el cuerpo y la cola del epidídimo. Su longitud es variable, en el hombre mide entre 4 y 7 m, pero en algunos mamíferos domésticos es aún más largo, por ejemplo en el carnero su longitud varía de 40 a 60 m y en el caballo de 72 a 86 m. Por su enrollamiento en los preparados histológicos del órgano parece que existieran muchos tubos, aunque en realidad son distintos cortes del mismo tubo.

El epidídimo está revestido por epitelio pseudoestratificado cilíndrico con estereocilias (**Fig. 5C-D**). El tejido epitelial se halla integrado por dos tipos celulares, las **células principales** y las **células basales**. Las primeras son células cilíndricas cuya altura disminuye hacia la cola

del epidídimo, poseen abundantes estereocilias (cuya longitud también disminuye desde la cabeza hacia la cola). Las células basales son células madre, su forma es piramidal u ovoidea con un citoplasma débilmente coloreado en los cortes con HE por la gran cantidad de lípidos y glucógeno que contiene. Entre las células epiteliales también pueden localizarse linfocitos. Por fuera de la lámina basal hay tejido conectivo laxo y una capa circular de tejido muscular liso que se va engrosando desde la cabeza hacia la cola. En el cuerpo, las fibras musculares lisas con dirección longitudinal y oblicuas se disponen de manera alternada. Hacia la cola se agrega una capa longitudinal externa y otra interna conformando una túnica muscular de tres capas que se continúa en la pared del conducto deferente. Esta disposición particular de las fibras musculares en el epidídimo se relaciona con la función de este órgano: en la cabeza y primera porción del cuerpo se producen movimientos peristálticos y rítmicos que permiten el desplazamiento lento de los espermatozoides. Las contracciones de la cola son más lentas, lo que favorece el almacenamiento de los espermatozoides maduros.



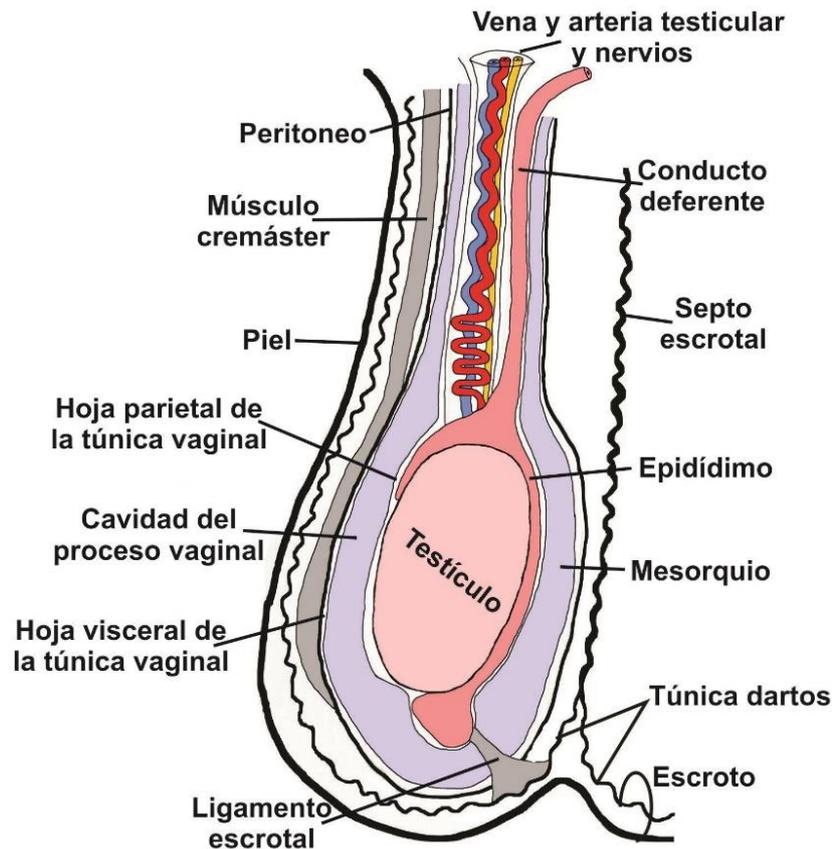
**Figura 5.** Microfotografías de las diferentes regiones del epidídimo. a. Vista panorámica de un sector del epidídimo, 2X. b. Conos eferentes, epitelio cilíndrico pseudoestratificado con agrupaciones de células altas y bajas, 20X. c. y d. Conducto, epitelio pseudoestratificado cilíndrico con estereocilias, 20X. HE. art: arteria muscular pequeña, ml: músculo liso, tc: tejido conectivo, Ez: espermatozoides, asterisco: estereocilias. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.

En el epidídimo de los mamíferos se cumplen funciones de **transporte**, **concentración**, **maduración** (incluida la descapacitación) y **almacenamiento** de espermatozoides. Este órgano es un sitio de secreción de enzimas, proceso dependiente de la acción de andrógenos y otros factores testiculares. Las células principales también secretan glicoconjugados que se asocian con la cabeza de espermatozoide, modifican las características de la membrana y actúan como un factor descapacitante. Este proceso inhibe de forma reversible la capacidad fecundante del espermatozoide, que volverá a adquirir una vez que ingrese a las trompas uterinas. Las células

principales también secretan glicerofosfolina (importante fuente de energía) y ácido siálico que junto con componentes del glicocálix y los esteroides, contribuyen a la maduración de los espermatozoides. Otras funciones del epitelio epididimario son reabsorber la mayor parte del fluido testicular y fagocitar los fragmentos citoplasmáticos que no fueron eliminados por las células de Sertoli, así como los espermatozoides que mueren dentro del conducto.

## Conductos deferentes y eyaculadores

El **conducto deferente** es la continuación de la cola del epidídimo. Cada uno de estos órganos asciende por el borde caudal del testículo correspondiente y se introduce en el abdomen como un componente del cordón espermático. Este último está integrado, además, por la arteria espermática, venas del plexo pampiniforme, vasos linfáticos, nervios y el músculo cremáster (Fig. 6).

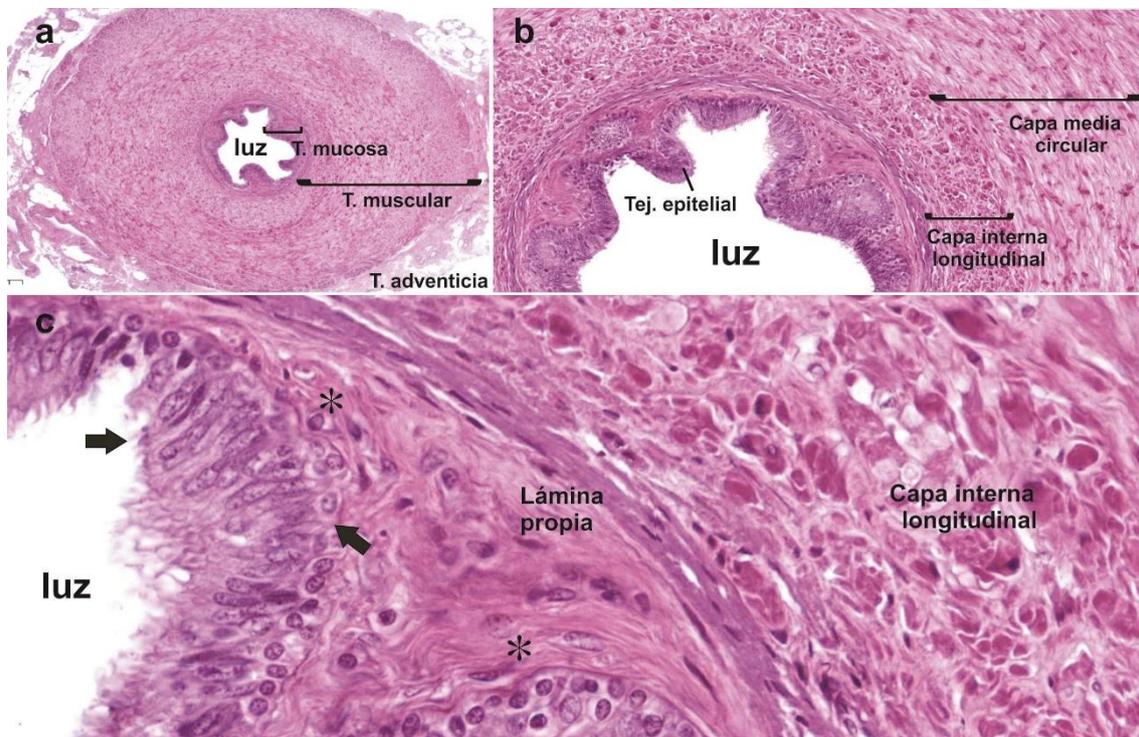


**Figura 6.** Esquema del testículo y cordón espermático del toro. Autora: SEP (ver ref.).

En su porción final, cerca de la glándula prostática, el conducto se dilata (excepto en el verraco y los machos de algunas especies de roedores) y forma la **ampolla** del conducto deferente.

A partir de aquí vuelve a estrecharse y se convierte en un tubo muy delgado que se une al conducto de la glándula vesicular del mismo lado para formar el **conducto eyaculador**, que continúa hasta la uretra, donde desemboca.

La pared del conducto deferente está formada por las tunicas **mucosa**, **muscular** y **adventicia** (**Fig. 7A**). La túnica mucosa posee un tejido epitelial pseudoestratificado similar al del epidídimo (**Fig.7B-C**), que en el sector final pasa a ser cilíndrico simple. Las células principales poseen estereocilias. La función de las células es secretar glicoproteínas que contribuyen en la maduración de los espermatozoides. La lámina propia posee abundantes fibras elásticas y es aglandular (**Fig. 7C**), a excepción de la zona de transición con la uretra que posee abundantes glándulas tubulares. La túnica muscular es muy gruesa, las fibras musculares lisas se disponen en tres capas, la interna y la externa se orientan longitudinalmente; mientras que la capa media es gruesa y tiene disposición circular (**Fig. 7A**).



**Figura 7.** Microfotografías del conducto deferente. a. Vista panorámica, 2X. b. Túnica mucosa, y capa interna y media de la túnica muscular, 15X. c. Túnica mucosa, tejido epitelial pseudoestratificado (flechas), lámina propia con abundantes fibras elásticas (asteriscos), 33X. HE. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.

Existen algunas variaciones entre los diferentes mamíferos domésticos; en el toro, el padrillo y el verraco las fibras musculares se disponen en haces que se orientan en sentido circular, longitudinal y oblicuo de manera entremezclada. En los carnívoros y en los pequeños rumiantes hay solamente dos capas, circular interna y longitudinal externa. Esta túnica muscular efectúa fuertes contracciones peristálticas que participan en la expulsión de semen durante la eyaculación.

La túnica mucosa de la **ampolla** presenta pliegues altos muy ramificados y además, forma criptas o glándulas tubuloalveolares ramificadas denominadas **glándulas de la ampolla**; tanto

los pliegues como las glándulas disminuyen de complejidad en el conducto eyaculador que también posee una túnica mucosa más delgada.

## Prepucio y pene

El pene es el órgano copulador, en su interior se encuentra la uretra que es la vía que permite el paso del semen y de la orina. Externamente se encuentra cubierto por un derivado de la piel: el prepucio.

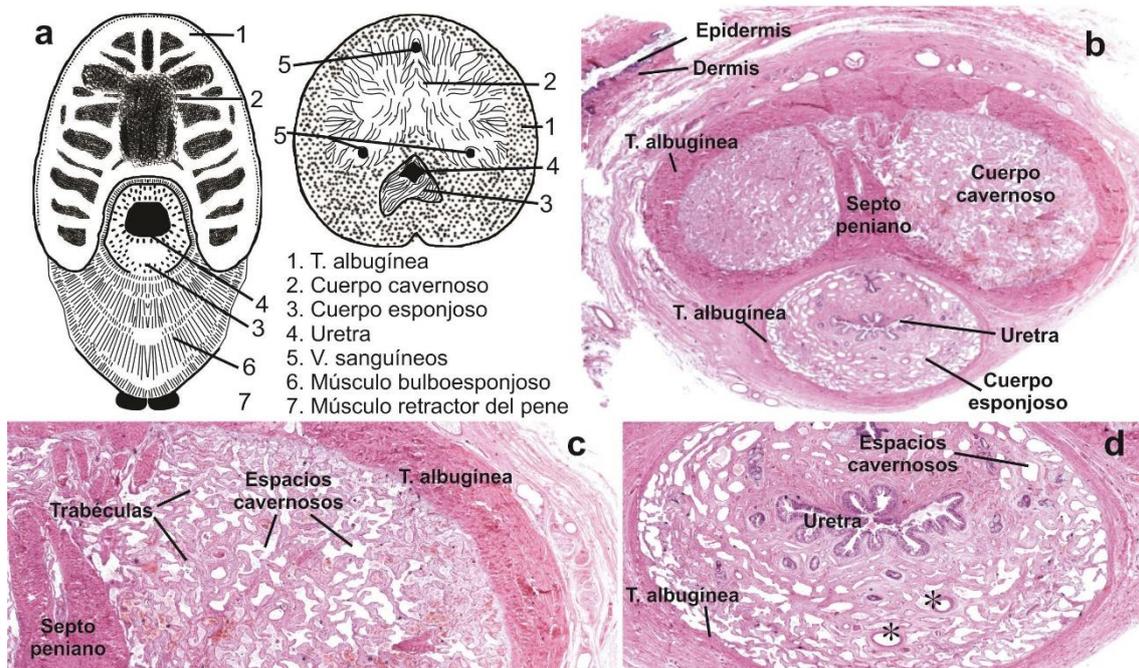
El **prepucio** es un pliegue cutáneo (saco prepucial) formado por dos capas, externa e interna, en cuyo fondo se encuentra el extremo del pene denominado glande. La capa externa está formada por piel, con numerosas glándulas sebáceas situadas en la abertura del prepucio, no siempre en relación con los folículos pilosos. Además, en algunas especies pueden encontrarse pelos finos, largas cerdas (pelos gruesos) y glándulas sudoríparas. La capa interna se forma cuando la capa externa se refleja hacia adentro en la apertura prepucial. En los rumiantes y el perro tanto la capa externa como la interna contienen nódulos linfoides, en el verraco estos sólo se encuentran en la capa interna. En el gato el revestimiento tegumentario del glande forma pequeñas papilas cornificadas, similares a púas que durante la cópula participan en la generación del estímulo que induce la ovulación en la gata. En el verraco, la parte dorsal de la capa interna se evagina y forma el **divertículo prepucial** donde se pueden acumular células epiteliales descamadas, restos de orina y secreciones que originan mal olor.

El pene se divide en tres partes: raíz o base, cuerpo y glande. En el toro, en los pequeños rumiantes y en el cerdo, cuando el órgano está en reposo su cuerpo tiene forma de S, porque posee la denominada flexura sigmoidea (**Fig. 1**). El pene contiene dos masas dorsales, los cuerpos cavernosos y una masa ventral más pequeña, el cuerpo esponjoso, en este último está incluido el segmento esponjoso de la uretra (**Fig. 8A-D**). Una capa fibroelástica densa, la **túnica albugínea**, rodea a los tres cuerpos y, además, forma una cápsula alrededor de cada uno de ellos. El tejido de la túnica en la línea media del pene forma el septo medio (**Fig. 8**). En los rumiantes, cerdo y gato este septo solo se encuentra en la base del pene, en el caso de estos carnívoros, el perro es la única especie que posee un septo grueso y continuo. En los machos de los otros mamíferos domésticos citados anteriormente el septo es incompleto y permite la comunicación de los espacios cavernosos de ambos lados.

Los cuerpos cavernosos contienen tejido eréctil que está formado por una red de amplios senos venosos (espacios cavernosos o lagunas vasculares) irregulares revestidos por endotelio (**Fig. 8A-C**). Estos cuerpos pueden llenarse de sangre y, ante la imposibilidad de que esta sangre retorne a la circulación, el pene se tumefacta y queda rígido. Los espacios cavernosos están delimitados por tabiques de tejido conectivo laxo derivados de la capa interna de la túnica albugínea (**Fig. 8B-C**). Estos tabiques poseen vasos linfáticos, terminaciones nerviosas y una cantidad variable de fibras elásticas y musculares lisas. En el padrillo y los carnívoros los tabiques tienen una abundante cantidad de fibras musculares lisas orientadas en el mismo sentido que el

eje longitudinal del cuerpo del pene. La relajación de estas fibras, que sucede durante la micción, produce el alargamiento del pene y su salida del prepucio. Los gatos tienen gran cantidad de células adiposas en los tabiques, son más abundantes hacia el extremo del cuerpo cavernoso que contiene escasa cantidad de tejido eréctil. El pene de los perros y gatos es más rígido debido a la existencia, en su extremo distal, del hueso peniano, que en el perro tiene forma de arco y aloja la uretra en su parte ventral.

El cuerpo esponjoso posee fibras musculares lisas dispuestas circularmente y fibras elásticas (Fig. 8A-B-D). La túnica albugínea que lo rodea es más delgada que la de los cuerpos cavernosos.



**Figura 8.** Esquemas y microfotografías del pene en corte transversal. a. Esquema. Parte media del pene del padrillo (izq.) y del toro (der.). SEP (ver ref.). b. Vista panorámica, cuerpos cavernosos y cuerpo esponjoso, 0,5X. c. Cuerpo cavernoso, red de espacios cavernosos, 2X. d. Cuerpo esponjoso, uretra, vasos sanguíneos (asteriscos) 2X. HE. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.

Según la cantidad de tejido conectivo presente en las trabéculas de los cuerpos cavernosos, se distinguen tres tipos de penes: fibroelásticos, vasculares e intermedios. Los penes fibroelásticos se encuentran en verracos y rumiantes (Fig. 8A), tienen una mayor proporción de tejido conectivo en relación con el tejido eréctil, lo que impide la distensión del órgano; por lo tanto, durante la erección no aumentan de tamaño. Los penes vasculares, como el de padrillo (Fig. 8A) y el hombre, poseen espacios cavernosos muy amplios, limitados por trabéculas en las que predominan las fibras musculares lisas. Durante la erección los espacios cavernosos se llenan de sangre ocasionando un aumento considerable del tamaño del pene; durante la relajación estos penes son flácidos. Los penes de tipo intermedio, característicos de perros y gatos, tienen un gran desarrollo de los cuerpos cavernosos y del tejido conectivo, su rigidez aumenta durante la cópula. Además, una parte de los cuerpos cavernosos está reemplazada por el **hueso peniano**.

El extremo distal del pene se denomina **glande** y está formado por tejido eréctil limitado por la túnica albugínea que en ese sector posee abundantes fibras elásticas; externamente se halla recubierto por el prepucio. Existen variaciones según la especie: en el padrillo y el perro es grande, en los rumiantes es pequeño o rudimentario y no existe ni en el cerdo ni en el conejo. El glande del perro tiene dos porciones: una craneal alargada llamada porción larga del glande y una caudal redondeada, el **bulbo del glande**. Este último está formado por amplios espacios cavernosos de tipo venoso separados por trabéculas ricas en fibras elásticas. El hueso peniano y el bulbo del glande son importantes funcionalmente, ya que el perro es un animal de cópula prolongada. Cuando el perro introduce el pene en la vagina de la hembra, el músculo constrictor del vestíbulo vaginal comprime las venas penianas y esto produce un aumento considerable del tamaño del glande e impide la extracción del pene haciendo que la hembra no pueda alejarse mientras dure la erección (abotonamiento) por lo tanto prolonga la eyaculación, tiempo que puede variar desde 15 minutos a una hora. Este alargamiento de la duración de la cópula reduce la posibilidad de coito de la misma hembra con otros machos y, como consecuencia, la posibilidad de que estos la fecunden. En el carnero y el macho cabrío la uretra sobresale del extremo del pene formando el proceso uretral (**Fig. 1**) que se halla rodeada por una delgada capa de tejido cavernoso con abundante cantidad de tejido linfoide.

## Mecanismo de erección

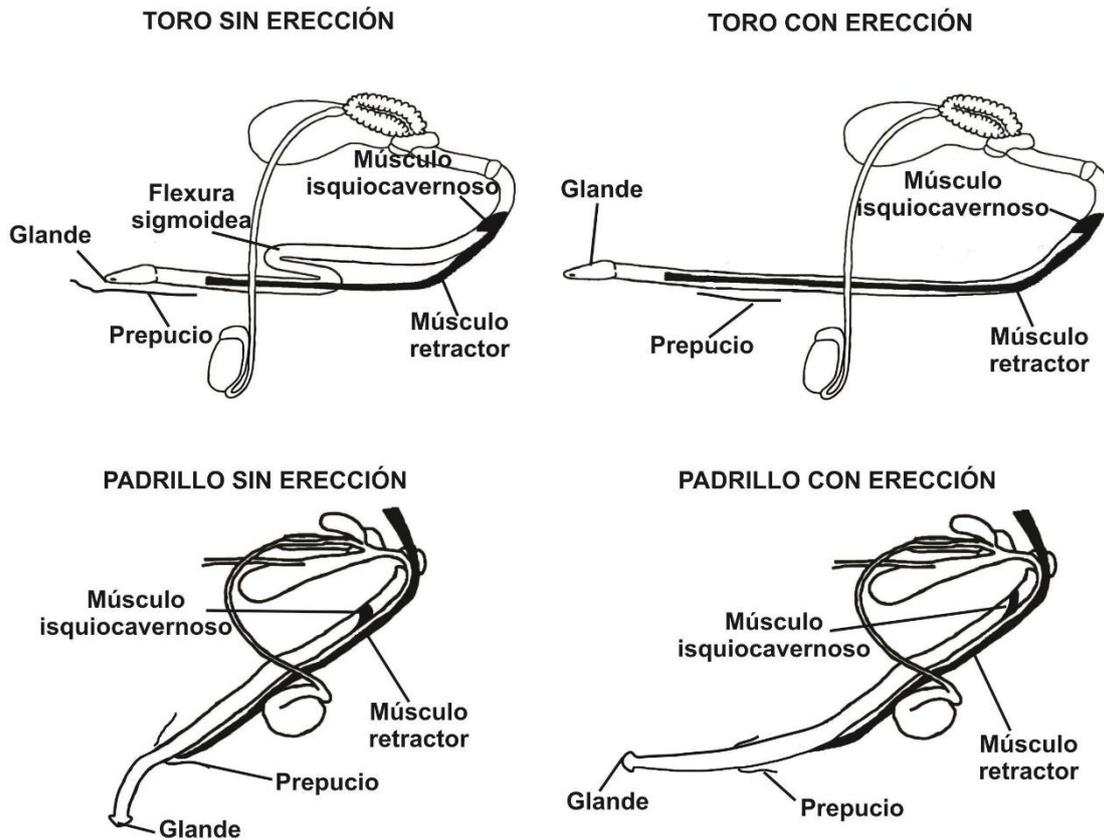
La irrigación del pene es muy abundante y de ella depende el estado de flacidez o erección de este órgano. La arteria peniana origina dos ramas: la arteria dorsal y la arteria cavernosa. La **arteria dorsal** provee la irrigación nutricia; la **arteria cavernosa** proporciona la irrigación funcional, se ramifica en todo el órgano y estas ramas se anastomosan entre sí. Las ramas de la arteria cavernosa son las **arterias helicinas**, de recorrido tortuoso y con una gruesa túnica media de fibras musculares lisas. La túnica íntima de las arterias helicinas tiene crestas o almohadillas de tejido conectivo y fibras musculares lisas que son más abundantes en los lugares de anastomosis entre las ramas.

Durante la flacidez, la contracción de las fibras musculares de la túnica media de las arterias helicinas hace que las almohadillas se proyecten hacia la luz y la estrechen, de este modo, disminuye el flujo sanguíneo hacia los espacios cavernosos. La sangre llega a ellos de forma lenta y circula hacia las venas de la túnica albugínea (**Fig. 9**).

La erección se produce cuando las fibras musculares de la túnica media de las arterias helicinas se relajan por efecto de estímulos del sistema nervioso parasimpático, y la sangre comienza a llenar los espacios cavernosos de los cuerpos cavernosos. La consecuencia de este llenado es la compresión de los espacios cavernosos periféricos más estrechos que se hallan relacionados con la túnica albugínea. Así, la salida de la sangre hacia las venas de la túnica albugínea está bloqueada o muy reducida, como resultado el pene se hincha y queda rígido. Al finalizar la erección la musculatura de las arterias se contrae impidiendo la entrada de la sangre

a los espacios cavernosos, por lo tanto la sangre fluye lentamente hacia el plexo venoso. Al reducirse la presión interna del pene las fibras musculares de la túnica albugínea, las trabéculas y el tejido eréctil se contraen y entonces el pene vuelve a su estado de flacidez (**Fig. 9**).

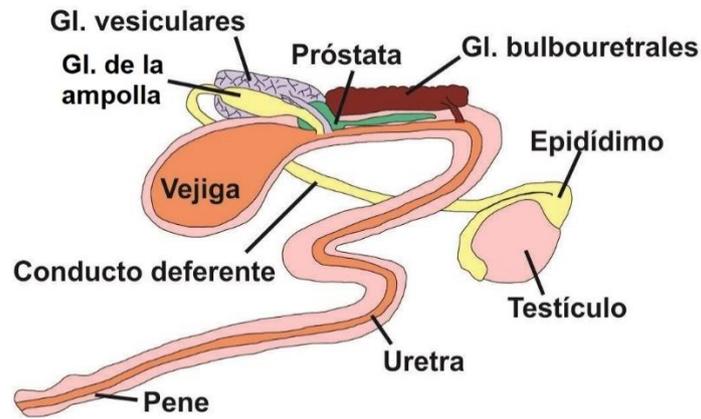
En los rumiantes y en el verraco, el llenado de los espacios cavernosos producido durante la erección endereza la flexura sigmoidea facilitando la salida del pene del prepucio (**Fig. 9**). En estos animales el músculo retractor del pene tiene un importante rol en la retracción del pene dentro del prepucio, que ocurre luego de la erección.



**Figura 9.** Esquemas de penes del toro y del padrillo en estado de reposo y en erección. Autora: SEP (ver ref.).

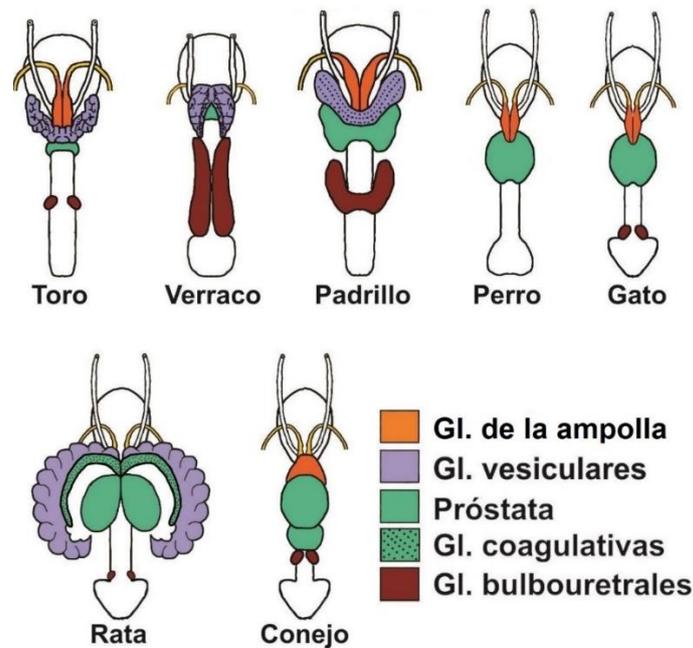
## Glándulas anexas o accesorias

En los animales domésticos existen glándulas que secretan componentes del semen que se suman a los producidos en los testículos y las vías de conducción extratesticulares. Estas son la próstata, las glándulas vesiculares y las glándulas bulbouretrales (de Cowper), que se hallan interpuestas en el trayecto que va desde el conducto deferente a la uretra y desembocan en esta última (**Fig. 10**). A estas glándulas se agregan las glándulas de la ampolla, ya descritas.



**Figura 10.** Esquema de las glándulas anexas y su desembocadura en la uretra. Autora: SEP (ver ref.).

Estas glándulas tienen una amplia variabilidad morfológica (**Fig. 11**), incluso los machos de algunas especies carecen de algunas de ellas (**Tabla**). Su secreción forma la mayor parte del líquido seminal.



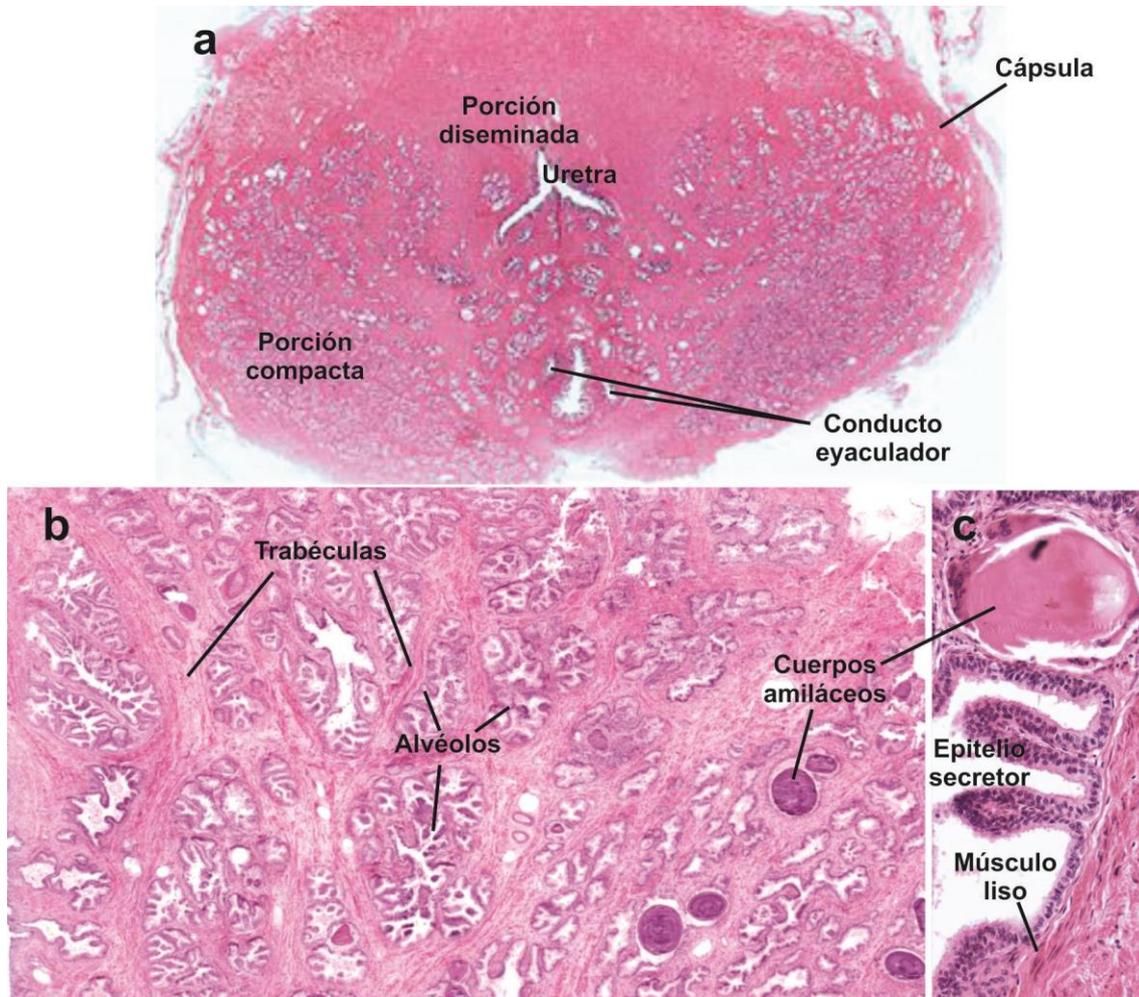
**Figura 11.** Glándulas anexas de especies domésticas (no se encuentran en escala). Autora: SEP (ver ref.).

## Próstata

Es la mayor de las glándulas accesorias, su presencia es constante en los mamíferos domésticos, se encuentra rodeando a la uretra en su origen. Es una glándula tubuloalveolar compuesta única. Posee una cápsula de tejido conectivo denso con gran cantidad de fibras elásticas y musculares; de ella se originan trabéculas hacia el interior del órgano que lo dividen en lobulillos. En

estos últimos se encuentran los alveolos y sus conductos, que desembocan de manera independiente en la uretra (**Fig. 12A-B**).

La próstata está formada por dos partes; una porción compacta o externa que rodea a la uretra, en la que las glándulas se agrupan para formar el cuerpo prostático y otra llamada porción diseminada o interna que se encuentra en la pared de la uretra y está formada por lobulillos glandulares (**Fig. 12A**).



**Figura 12.** Microfotografías de la próstata. a. Vista panorámica, 2X. b. Glándulas y estroma fibromuscular, 10X. c. Epitelio que reviste a los alveolos y cuerpos amiláceos con marcada acidofilia, 20X. HE. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.

Entre los mamíferos domésticos existen algunas diferencias en las características de esta glándula; el caballo solo posee la porción compacta, en los carnívoros y rumiantes están presentes ambas porciones. La porción compacta es mucho más grande en los carnívoros y la porción diseminada lo es en los rumiantes. En muchos roedores, como la rata, el ratón y el hámster, la próstata está formada por tres pares de lóbulos (craneal, medio y caudal); a las glándulas del par craneal se las llama **glándulas coagulativas** (**Fig. 11**). La secreción de las glándulas coagulativas genera la coagulación del semen eyaculado, que forma un tapón que cierra la entrada a la vagina (**tapón vaginal**); de esta manera se mantienen ocluidas las vías reproductoras femeninas

durante la preñez. En el resto de los mamíferos domésticos, al principio de la preñez, las secreciones del cuello uterino crean una barrera (**tapón mucoso**) que lo mantiene sellado.

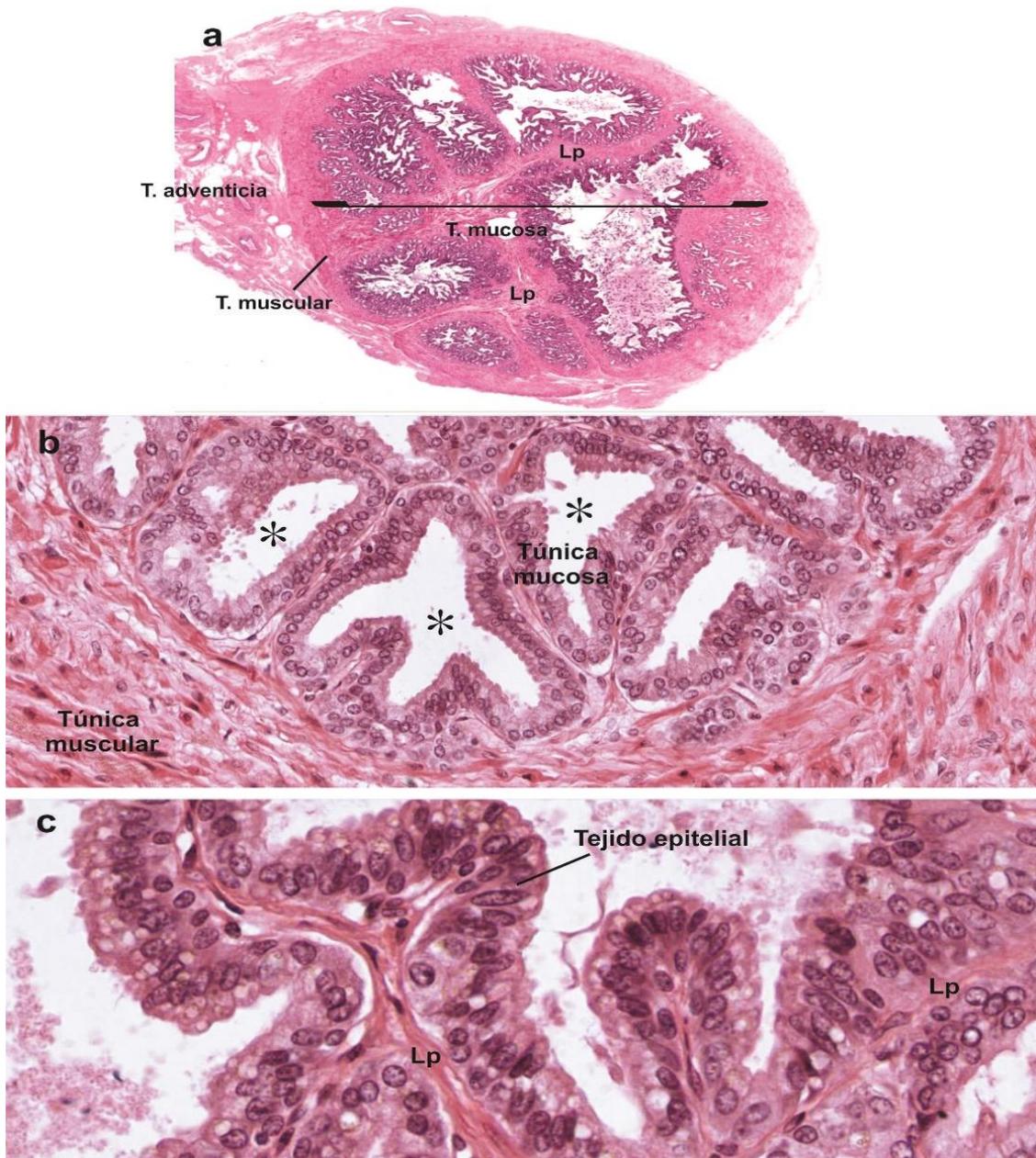
El epitelio secretor es cilíndrico simple (**Fig. 12B**) está formado por dos tipos celulares. El más abundante posee las características típicas de células secretoras de proteínas; contiene pequeños gránulos y sintetiza la mayoría de las sustancias que conforman la secreción prostática. El otro tipo celular secreta mucinas y posee gránulos de mayor tamaño. Las luces glandulares pueden contener la secreción, que es acidófila, células descamadas (células muertas provenientes del tejido epitelial glandular) y **cuerpos amiláceos** que son estructuras de diferentes formas y tamaños formadas por concreciones o acúmulos de glicoproteínas. Estos últimos pueden calcificarse y originar cálculos, su cantidad aumenta con la edad. Un estroma fibromuscular rodea a los alveolos (**Fig. 12A-B**).

El tejido epitelial de esta glándula está regulado, tanto en su crecimiento como en su actividad secretoria, por las hormonas sexuales como la testosterona testicular y los andrógenos secretados por la glándula adrenal. A medida que transcurre el tiempo y los animales envejecen, es frecuente que ocurra un aumento de tamaño de la próstata, la **hipertrofia prostática**, que es una respuesta al estímulo continuo de los andrógenos. La próstata aumentada de tamaño genera dificultades en la micción, en la defecación, dolor y dificultad en la marcha, entre otras complicaciones. Su detección precoz en medicina veterinaria es fundamental para lograr un tratamiento adecuado.

La secreción prostática es un líquido de baja viscosidad y ligeramente alcalino que contribuye a la formación del semen, aporta nutrientes y facilita la motilidad de los espermatozoides. Las células secretoras producen el líquido prostático cuya composición varía entre distintas especies. También existen diferencias interespecíficas entre el porcentaje con el que este líquido contribuye al total del semen. El líquido prostático contiene un **antígeno prostático específico, espermina, fosfatasa ácida prostática, IgA**, fibrolisina, Zn, Mg y **ácido cítrico**. Su función consiste en neutralizar la acidez resultante del metabolismo de los espermatozoides. El Zn estabiliza la cromatina condensada de la cabeza de los espermatozoides y tiene efecto bacteriostático. La espermina y la IgA también contribuyen a impedir la contaminación. El antígeno prostático específico mantiene la fluidez del líquido eyaculado.

## Glándulas vesiculares (vesículas seminales)

Son dos glándulas tubulares alargadas que, en la mayoría de las especies, se localizan entre las ampollas del conducto deferente y la próstata (**Fig. 10 y 11**) y desembocan en la uretra a través de su conducto excretor. Su pared está formada por tres túnicas. La **túnica mucosa** forma numerosos pliegues hacia la luz; a los pliegues mayores se les denomina primarios, éstos se ramifican y forman pliegues secundarios y terciarios que se anastomosan originando cavidades más o menos amplias (**Fig. 13**).



**Figura 13.** Microfotografías de la vesícula seminal. a. Vista panorámica, 1X. b. Túnica mucosa con pliegues hacia la luz que se anastomosan y forman cavidades (asteriscos), 20X. c. Tejido epitelial pseudoestratificado cilíndrico y lámina propia (Lp), 40X. HE. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.

El tejido epitelial que reviste a los pliegues es pseudoestratificado cilíndrico con células altas secretoras que poseen citoplasma claro y vacuolado, y células basales que son células madre (**Fig. 13C**). El tejido epitelial en los conductos excretorios es cúbico simple, a excepción del caballo en que es cilíndrico estratificado, estos conductos desembocan en el conducto deferente. La lámina propia está formada por tejido conectivo laxo con abundantes fibras elásticas, en la mayoría de los mamíferos se encuentran, además, fibras musculares lisas. La **túnica muscular** está formada por dos capas de fibras musculares lisas, una circular interna y una longitudinal externa, externamente se encuentra la **túnica adventicia**.

Los carnívoros carecen de glándulas vesiculares. En los rumiantes y el verraco su superficie es irregular. En los padrillos se consideran verdaderas vesículas<sup>122</sup> porque son órganos huecos relativamente grandes con una pared muscular gruesa y de superficie lisa; en esta especie los conductos son cortos y se abren en una amplia luz central.

El producto de secreción de estas glándulas es un líquido viscoso que posee un color amarillento originado por la presencia de flavinas. Es rico en **fructosa**, sustrato metabólico principal que brinda energía a los espermatozoides, además contiene **proteínas y vitamina C**. La altura del epitelio y la intensidad de la actividad secretora están reguladas por la hormona testosterona.

### Glándulas bulbouretrales o de Cowper

Estas glándulas son pequeños órganos compactos pares que desembocan en la primera porción de la uretra membranosa (**Fig. 11**). En el cerdo son alargadas (**Fig. 10**) y tienen forma cilíndrica con un conducto excretor; en los bovinos son pequeñas y esféricas, también poseen un único un conducto excretor; en los equinos son alargadas y tienen forma ovoide con seis a ocho conductos excretores. En los perros están ausentes. Son glándulas tuboalveolares compuestas. Poseen una cápsula de tejido conectivo denso con abundantes fibras elásticas y algunas fibras musculares lisas y estriadas. Se encuentra dividida en lobulillos por las trabéculas que se originan desde la cápsula. El epitelio que reviste los alveolos es cilíndrico simple, con células mucosas; la altura del epitelio varía según el estado funcional de la glándula que está regulado por la hormona testosterona. En los alvéolos activos, las células son altas con núcleos aplanados dispuestos en la porción basal de la célula; mientras que en la porción apical se ubican las vesículas secretorias que contienen mucinógeno. Los conductos excretores menores están revestidos por tejido epitelial cúbico simple y los conductos excretores mayores están revestidos por tejido epitelial cilíndrico simple que aumenta su altura hasta convertirse en urotelio en la desembocadura de la uretra. El producto de secreción es un líquido viscoso que se libera durante la estimulación sexual y actúa antes de la cópula lubricando la uretra y la vagina. Al ser débilmente alcalino neutraliza la acidez que generan los restos de orina. En el cerdo el producto secretado es de naturaleza seromucosa y forma parte del semen, también actúa sobre el cuello del útero y evita el reflujo de los espermatozoides que ingresaron al útero.

---

<sup>122</sup> En anatomía se le llama vesícula a un órgano que tiene forma de saco o vejiga y que contiene un producto de secreción.

## Referencias

- Banks, W.J. (1993) *Applied Veterinary Histology*. 3ra. ed. Missouri, USA. Mosby Inc.
- Brüel, A., Christesen, E., Trandum-Jensen, J., Qvortrup, K. y Geneser, F. (2015) *Geneser Histología*. 4ta ed. México, D.F.: Editorial Médica Panamericana.
- Eurell, J. A. y Frappier, B. L. (2006) *Dellmann's Textbook of Veterinary Histology*. 6ta ed. Iowa: Blackwell Publishing.
- Franson, R. (1976) *Anatomía y fisiología de los animales domésticos*. 2da. ed. México D.F.: Editorial Médica Panamericana.
- Gázquez Ortiz, A. y Blanco Rodríguez, A. (2004) *Tratado de Histología Veterinaria*. 1ra. ed. Barcelona: Masson D.L.
- González, N.V. y Barbeito, C.G. (2017) Introducción al estudio del desarrollo, <https://es.scribd.com/document/390778202/Introduccion-al-estudio-del-desarrollo-2017->
- Junqueira, L.C. y Carneiro, J. (2015) *Histología básica. Texto y atlas*. 12da ed. México D.F.: Editorial Médica Panamericana.
- König, H. y Liebich, H-G. (2011) *Anatomía de los Animales Domésticos. Tomo 2. Órganos, sistema circulatorio y sistema nervioso*. 3ra ed. Buenos Aires: Médica Panamericana.
- Pawlina, W. (2015) *Ross-Histología texto y atlas. Correlación con Biología Molecular y Celular*. 7ma ed. Barcelona: Wolters Kluwer.
- Sánchez-Rodríguez A., Lorenzo P.L. y Rebollar P.G. (2015) Producción y calidad espermática del eyaculado de conejo según el ritmo de recogida, *Boletín de cunicultura*, 178, pp. 16-20.

## Referencias de figuras

- Figuras 1, 6, 9, 10, 11 y esquema en figuras 2 y 8. Autora: Dra. Silvia E. Plaul, FCV-UNLP.
- Figuras 3, 5, 7, 12 y 13 y microfotografía en figuras 2 y 8. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.
- Figura 4. Autor: Méd. Vet. Pedro Fernando Andrés Laube, FCV-UNLP.