

Libros de **Cátedra**

# Histología de las Aves

Norma González  
Claudio Gustavo Barbeito  
(editores)

FACULTAD DE  
CIENCIAS VETERINARIAS

**n**  
naturales



UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA

# HISTOLOGÍA DE LAS AVES

*Norma González*

*Claudio Barbeito*

*(editores)*

**Cátedra de Histología y Embriología  
FACULTAD de CIENCIAS VETERINARIAS**



2014

Histología de las aves / Claudio Gustavo Barbeito ... [et.al.] ;  
coordinado por Norma Viviana González y Claudio Gustavo Barbeito ; edición literaria  
a cargo de Norma Viviana González y Claudio Gustavo  
Barbeito ; ilustrado por Pedro Fernando Andrés Laube; Martín Márquez ;  
Santiago Ciancaglini ; con prólogo de Juan Alberto Claver. - 1a ed. - La Plata :  
Universidad Nacional de La Plata, 2014.  
E-Book: ISBN 978-950-34-1088-2

1. Aves. 2. Histología. 3. Fisiología. I. Barbeito, Claudio Gustavo II. Mario, Rubén ,  
colab. III. González, Norma Viviana González, coord. IV. Barbeito, Claudio Gustavo,  
coord. V. González, Norma Viviana , ed. lit. VI. Barbeito, Claudio Gustavo, ed. lit. VII. ;  
Andrés Laube, Pedro Fernando, ilus. VIII. Márquez, Martín, ilus. IX. Ciancaglini,  
Santiago, ilus. X. Juan Alberto Claver, prolog.  
CDD 598

Fecha de catalogación: 06/05/2014

**Diseño de tapa:** Dirección de Comunicación Visual de la UNLP  
**Ilustradora:** María Cristina Estivariz

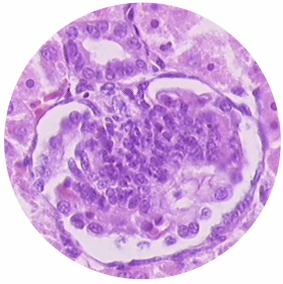
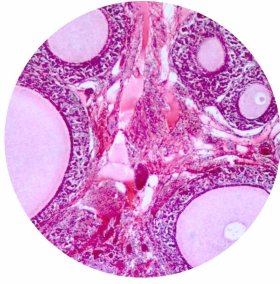
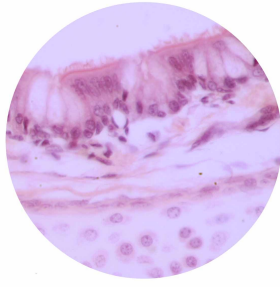
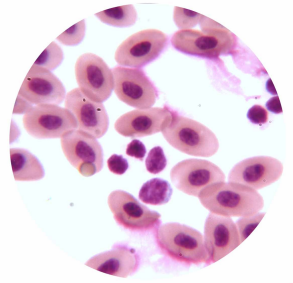


**Universidad Nacional de La Plata – Editorial de la Universidad de La Plata**

47 N.º 380 / La Plata B1900AJP / Buenos Aires, Argentina  
+54 221 427 3992 / 427 4898  
editorial@editorial.unlp.edu.ar  
www.editorial.unlp.edu.ar

Edulp integra la Red de Editoriales Universitarias Nacionales (REUN)

Primera edición, 2014  
ISBN 978-950-34-1088-2  
© 2014 - Edulp



# Histología de las aves

# ÍNDICE

<b>Prólogo.</b> <i>Dr. Juan A. Claver</i> .....	I
<b>Presentación de la obra.</b> <i>Dra. Norma González; Dr. Claudio Barbeito ..</i>	III
<b>Capítulo 1. Caracterización de las aves; adaptaciones al vuelo y clasificación</b> .....	1
<i>Diego Montalti</i>	
<b>Capítulo 2. Sistema tegumentario</b> .....	28
<i>Mariana Picasso</i>	
Glándula uropigia: <i>Cecilia Chiale y Claudio Barbeito</i>	
<b>Capítulo 3. Sangre y sistema circulatorio</b> .....	65
<i>Mirta Alicia Flamini</i>	
<b>Capítulo 4. Tejido linfático y sistema inmunitario</b> .....	120
<i>María Fiorella Alvarado Pinedo y Claudio Barbeito</i>	
<b>Capítulo 5. Sistema digestivo</b> .....	155
<i>Carolina Zanuzzi y Claudio Barbeito</i>	
<b>Capítulo 6. Sistema respiratorio</b> .....	204
<i>Norma González y Claudio Barbeito</i>	
<b>Capítulo 7. Sistema urinario</b> .....	244
<i>Norma González</i>	
<b>Capítulo 8. Sistema endocrino</b> .....	274
<i>Fernando Andrés Laube y Claudio Barbeito</i>	
<b>Capítulo 9. Sistema reproductor de la hembra</b> .....	313
<i>Mirta Alicia Flamini</i>	
<b>Capítulo 10. Sistema reproductor del macho</b> .....	365
<i>Mónica Diessler y Claudio Barbeito</i>	
Órganos copuladores: <i>Mónica Diessler, Claudio Barbeito y Norma González</i>	
<b>Capítulo 11. Sistema nervioso</b> .....	394
<i>Gustavo Zucolilli y Vanina Cambiaggi</i>	
<b>Capítulo 12. Órganos de los sentidos</b> .....	429
<i>Vanina Cambiaggi, Gustavo Zucolilli y Norma González</i>	
<b>Créditos de las fotos e ilustraciones</b> .....	486
<b>Los autores</b> .....	493

## Prólogo

Entre las diversas formas de vida con las que un veterinario se puede encontrar a lo largo de su carrera profesional están las aves. Tradicionalmente, la injerencia veterinaria en este particular grupo de vertebrados abarcó en gran medida los aspectos zootécnicos y sanitarios relacionados a las especies de producción avícola. Sin embargo, actualmente nuestro quehacer profesional no se agota en estos aspectos. Cada vez son más los profesionales dedicados a la clínica individual de aves de compañía, al monitoreo de zoonosis aviares y a la conservación *ex situ* e *in situ* de las especies silvestres, por nombrar algunos ejemplos. Esto implica la necesidad de contar con una adecuada formación de grado que asegure conocimientos profundos de las particulares adaptaciones que caracterizan a este especial grupo de vertebrados. En este sentido, la histología y la anatomía microscópica resultan instrumentos ineludibles para la adquisición de sólidas bases anátomo-funcionales que sirvan de plataforma para los contenidos específicos de las ciencias veterinarias aplicadas a estas especies.

Desde el punto de vista de la docencia esto implica un gran desafío, puesto que los libros de texto de histología veterinaria disponibles en castellano resultan en la actualidad escasos, desactualizados o insuficientes para cubrir adecuadamente estos conocimientos.

La obra que tengo el honor de prologar pretende ser un aporte bibliográfico importante que ayude a llenar este vacío en la literatura de habla hispana dedicada a la enseñanza de grado. Siguiendo los enfoques más modernos de la disciplina aborda el conocimiento específico no solamente desde el punto de vista descriptivo sino orientado a la interpretación funcional, lo que facilita la comprensión y el abordaje posterior de los contenidos propios de materias superiores como la fisiología, la inmunología, la patología y la teriogenología entre otros. Los doce capítulos que conforman la obra son el resultado de un profundo y muy meritorio trabajo de revisión realizado por el cuerpo docente de la Cátedra de Histología y Embriología de la Facultad de Ciencias Veterinarias de la Universidad Nacional de La Plata. Cubren en forma muy completa y actualizada los aspectos comparativos más relevantes que caracterizan a los

diferentes sistemas y órganos de las aves. La profusa bibliografía aportada en cada capítulo permite que el alumno interesado de manera especial en la temática pueda ahondar sus conocimientos más allá de la exigencia del grado. Por último, el formato digital con que fue concebida la obra facilita en gran medida la incorporación de microfotografías en color de muy buena calidad y acertados esquemas que acrecientan su valor didáctico.

Sin duda esta obra será muy bien recibida, no sólo por los estudiantes y los docentes de Histología de las facultades de Veterinaria del país sino también por aquellos profesionales que requieran de la histología de las aves las bases actualizadas para la investigación, desarrollo y aplicación de metodologías destinadas a la reproducción, conservación y mejoramiento zootécnico de las distintas especies aviares.

***Dr. Juan A Claver***

Profesor Adjunto

Cátedra de Histología y Embriología

Facultad de Ciencias Veterinarias

Universidad de Buenos Aires

## **Presentación de la obra**

Las aves habitan todos los ambientes terrestres y oceánicos y constituyen un grupo de animales de importancia ecológica y económica. Este grupo de animales se encuentra como contenido curricular en la formación de grado de veterinarios, agrónomos, ingenieros zootecnistas y biólogos pero no cuenta con materiales destinados a los estudiantes que aborden el tratamiento de su histología; la bibliografía disponible al respecto es escasa y desactualizada. Esta propuesta pretende realizar un aporte para llenar ese vacío en el idioma español mediante la elaboración de un libro de texto concebido desde la experiencia académica y pedagógica de los autores en la disciplina. Orientada inicialmente a nuestros estudiantes del primer año de la carrera de Ciencias Veterinarias, consideramos que esta obra también será de utilidad para profesionales, grupos de investigación y agencias de extensión vinculados con la protección, conservación, sanidad, producción y manejo de las aves.

Los criterios seguidos en la elaboración de este texto se orientaron a la exposición de las singularidades morfofuncionales de las aves que las distinguen de los mamíferos al tiempo que se incluyeron datos actualizados procedentes de investigaciones recientes. Entre muchas especies aviares estudiadas, se priorizaron las aves domésticas y entre ellas a la gallina en tanto se la emplea como modelo para investigaciones de muy variada índole.

Este libro se organiza en doce capítulos. En el primero de ellos se presenta una caracterización de las aves como grupo dentro de los vertebrados, se exponen las adaptaciones al vuelo –liviandad, aerodinamismo y potencia– y se desarrolla una clasificación de los principales órdenes de aves representados en la Argentina.

El capítulo dos trata sobre el sistema tegumentario aviar e incluye, además de la piel, los anexos tegumentarios –plumas, ranfoteca, cera, espolones, etc. – la coloración del tegumento y las glándulas cutáneas. En dos recuadros se aporta información adicional sobre los tipos de queratina y la cornificación y los tipos de plumas.



El capítulo tres aborda dos temas: la sangre y el sistema circulatorio. El desarrollo del primero de los temas incluye la obtención de las muestras de sangre y su coloración como también la descripción de los componentes sanguíneos al microscopio óptico y electrónico. En cuanto sistema circulatorio se señalan las similitudes y particularidades que las aves presentan respecto de este sistema en los mamíferos.

En el capítulo cuatro se presenta la organización general del tejido linfático y del sistema inmunitario, luego se desarrolla la descripción de los órganos primarios y secundarios en lo referente a su estructura histológica e histofisiología.

El capítulo cinco está dedicado a uno de los sistemas en que las aves muestran mayores diferencias respecto de los mamíferos, el sistema digestivo. En el tratamiento de los distintos órganos digestivos se ha sistematizado información referida a su histología general junto a particularidades relevantes de diferentes especies, entre ellas la producción de leche en el buche.

El capítulo seis corresponde al sistema respiratorio. En su desarrollo se han destacado aquellos rasgos histológicos e histofisiológicos de este sistema que lo conforman como un sistema de intercambio gaseoso complejo y eficiente dentro de los vertebrados de respiración aérea.

El capítulo siete trata el sistema urinario y se ponen de relevancia las particularidades morfológicas y funcionales de este sistema aviar; en un recuadro se presenta información respecto de la glándula de la sal.

El capítulo ocho está referido al sistema endocrino de las aves y cuenta con la exposición sobre la estructura histológica y la histofisiología en base a especies aviares ampliamente investigadas.

Los capítulos nueve y diez presentan a los sistemas reproductores de la hembra y del macho, respectivamente. En ellos se describen los órganos en referencia a sus componentes histológicos y se destacan aquellos aspectos histofisiológicos que los distinguen de otros vertebrados.

Los capítulos once y doce cierran este texto abordando los órganos y estructuras relacionados con el procesamiento de información externa e interna del

organismo. El capítulo once presenta al sistema nervioso distinguiendo aquellos aspectos sobresalientes de las aves en relación a su capacidad de volar. Un recuadro aporta datos vigentes sobre la inteligencia de las aves. Por último, el capítulo doce, correspondiente a los órganos de los sentidos, brinda una descripción actualizada de los sentidos aviares tanto en su organización celular y tisular como en sus aspectos funcionales. Las particularidades de la visión aviar y la magnetorrecepción son desarrollados en sendos recuadros.

Por último, los editores de este texto deseamos expresar nuestro agradecimiento a nuestros compañeros de cátedra y coautores que nos acompañaron de manera entusiasta y dedicada en este proyecto, al histotecnólogo Rubén Mario y los colegas que amablemente aportaron valiosísimo material gráfico a nuestra obra.

***Dra. Norma González***

***Dr. Claudio Barbeito***

***Editores***

Cátedra de Histología y Embriología

Facultad de Ciencias Veterinarias

Universidad Nacional de La Plata

# **CAPÍTULO 1**

## **CARACTERIZACIÓN DE LAS AVES; ADAPTACIONES AL VUELO Y CLASIFICACIÓN**

*Diego Montalti*



## Índice del capítulo 1

Introducción

Caracterización de las aves

Adaptaciones al vuelo

**Liviandad**

**Aerodinamismo**

**Potencia**

Clasificación

**Paleognathae**

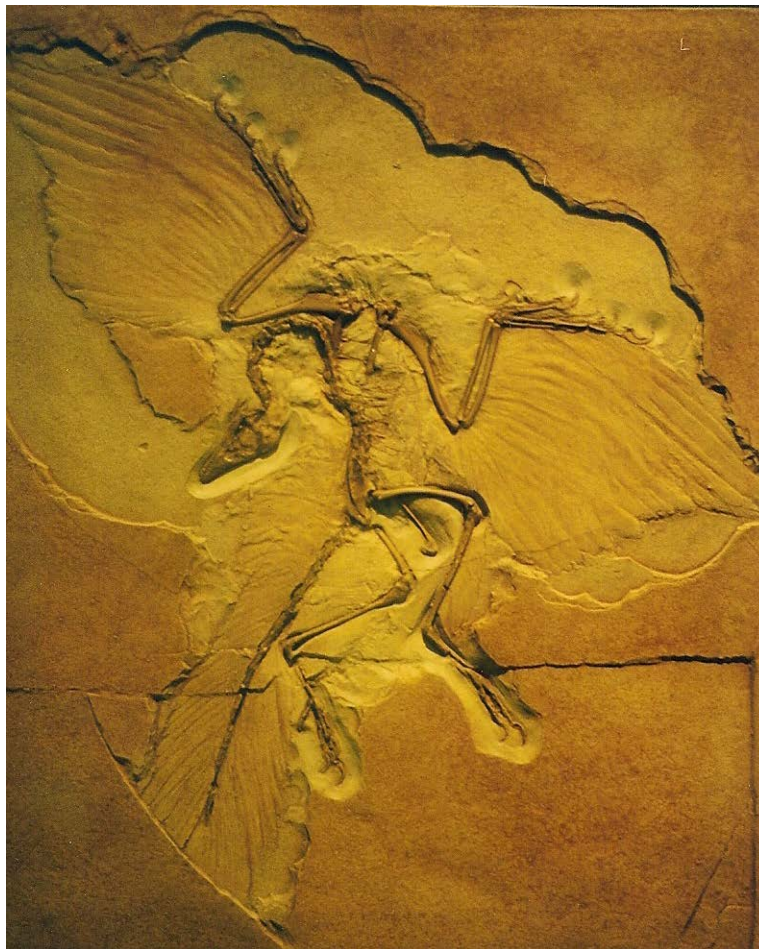
**Neognathae**

Bibliografía

## Introducción

Las aves constituyen una rama reciente de vertebrados con importantes adaptaciones que le permitieron colonizar muy exitosamente el medio aéreo debido a la posibilidad de volar.

El ave más antigua conocida, *Archaeopteryx lithographica*, descubierta a partir de un fósil encontrado en las calizas de Solnhofen (Alemania) del período Jurásico (150 millones de años de antigüedad), poseía plumas y alas que le permitían volar (Fig. 1.1).



**Figura 1.1.** Fotografía tomada en el American Museum of Natural History, New York, calco del ejemplar de *A. lithographica* depositado en el Museum für Naturkunde, Holmberg Universität, Berlín.

La mayor radiación dentro de las aves ocurrió en el período Cretácico (fin de la era Mesozoica, 100 millones de años), aunque en épocas posteriores de la era Terciaria (o Cenozoico, 65 millones de años), los distintos tipos de aves modernas se diversificaron influenciados por las modificaciones del clima, la deriva continental y los cambios geológicos como el nacimiento de islas. En estos dos momentos de la historia del planeta la distribución de las especies y la composición de la avifauna cambiaron, generándose nuevas taxas.

De todos los vertebrados terrestres, las aves son la clase con el mayor número de especies, aproximadamente 10.000 (el doble que los mamíferos), y se calcula que existen 300.000 millones de individuos en todo el planeta. En la Argentina hay alrededor de 1.000 especies de aves.

Su gran desarrollo cerebral les permitió realizar una vida diurna muy activa, colonizando todo tipo de ambientes y ocupando una gran diversidad de nichos ecológicos. Las aves habitan desde los fríos polos hasta las selvas tropicales, los desiertos, los océanos, las altas montañas y el centro de las ciudades más pobladas, siendo una de las formas animales más conspicuas. Han sido domesticadas, cazadas y también adoptadas como mascotas, en varias culturas. Desde la antigüedad, aparecen frecuentemente en tradiciones, leyendas, religión, literatura, música, pinturas y deportes. En tiempos más recientes, el auge de la simple observación surgió como un pasatiempo bastante común en algunos países. Esta última actividad ha hecho una contribución importante al conocimiento científico del grupo.

Desde Aristóteles, el estudio de las aves ha sido importante dentro de los estudios zoológicos: algunos avances en la teoría evolutiva han sido realizados por naturalistas (Charles Darwin, Guillermo H. Hudson), ornitólogos (Ernest Mayr), etólogos (Konrad Lorenz, Niko Tinbergen) y ecólogos (David Lack) que estudiaron a estos animales. En años recientes, las aves han jugado un importante rol como indicadores de contaminación por pesticidas y de otros cambios ambientales causados por el hombre.

Las aves presentan grandes modificaciones que hacen que este grupo sea fácilmente identificable, ya que al considerar cualquier especie no se duda que

es un ave debido a algunas características morfológicas que son exclusivas de este grupo.

## Caracterización de las aves

Las aves son:

- **vertebrados**, por la presencia de columna vertebral;
- **tetrápodos**, por poseer dos pares de miembros;
- **amniotas**, porque sus embriones están rodeados por el amnios, una membrana extraembrionaria que provee un medio acuoso para el desarrollo;
- **homeotermos**, debido a que pueden regular su temperatura corporal con independencia de la temperatura ambiental y
- **endotermos** porque consiguen esa temperatura básicamente a partir de su energía metabólica ya que poseen un metabolismo alto (e.g. un ave consume tres veces más energía que un reptil de igual tamaño).

Todas las aves tienen un **pico**, atributo que facilita su reconocimiento instantáneo. Anatómicamente el pico de las aves está formado por el alargamiento de los huesos nasales, premaxilares y maxilares y se encuentra recubierto por un estuche córneo (ranfoteca). La forma del pico es muy variable y está relacionada con el tipo de alimentación.

El **sistema esquelético** de las aves presenta características comunes con el de los reptiles como también características que les son exclusivas. Entre el primer grupo de características se cuenta la presencia de un cóndilo occipital, la mandíbula formada por varios huesos y relacionada con el cráneo por medio de los huesos cuadrado y articular, la existencia de un único hueso en el oído medio (la *columela auris*) y el anillo esclerótico que rodea al ojo. Dentro de las características del sistema esquelético que les son exclusivas se destaca la liviandad de los huesos, el esternón muy desarrollado con una prolongación en forma de quilla donde se insertan los músculos del vuelo y, la cintura pélvica que se fusiona junto con vértebras formando el sinsacro, la fusión de las

últimas vértebras caudales para formar el pigostilo y la fusión de ambas clavículas en un hueso único denominado fúrcula, que es muy flexible e interviene en el vuelo. En los miembros hay una reducción y fusión de elementos, en los miembros torácicos se fusionan el carpo y metacarpo y están presentes los dedos 1, 2 y 3. En los miembros pelvianos la fusión de sus huesos da como resultado el tibiotarso y el tarsometatarso. El pie cuenta con cuatro dígitos (en algunos casos 2 ó 3) y se caracteriza por poseer el dedo 1 dirigido hacia atrás y la ausencia del dedo 5.

El **sistema tegumentario** en las aves presenta rasgos particulares y exclusivos: una piel delgada y seca y la presencia de plumas, respectivamente (véase Capítulo 2). La **piel** de las aves difiere de la de los mamíferos por carecer de glándulas sudoríparas y glándulas sebáceas, con excepción de las glándulas auriculares, cloacales y uropigia. Esta última glándula secreta un producto oleoso que, durante el acicalamiento, las aves esparcen con su pico por la superficie de las plumas y participa en el mantenimiento de la estructura física del plumaje. Dispersas por la piel, existen terminaciones nerviosas, algunas de ellas están altamente especializadas y se encuentran en la cera que rodea el pico de algunos grupos, por ejemplo en las Columbiformes.

La presencia de **plumas** diferencia a las aves del resto de los vertebrados actuales ya que estas estructuras están presentes solo en este grupo. Las plumas aíslan el cuerpo y ayudan a mantener la temperatura corporal constante y elevada de estos animales (alrededor de 40-42°C). Además estos anexos cutáneos son utilizados para el vuelo. Se considera que la función primordial de las plumas estuvo vinculada inicialmente a la regulación térmica y que luego esta adaptación sirvió secundariamente al vuelo. La estructura de las plumas y sus distintos tipos se presentan en el capítulo 2. Debido a que el desgaste de las plumas es muy grande, para que puedan cumplir su función en buenas condiciones, las aves periódicamente renuevan su plumaje por medio de un proceso denominado muda. La frecuencia de muda es variable según el grupo taxonómico, generalmente ocurre una vez por año.

El **sistema circulatorio** se caracteriza por la persistencia del arco aórtico derecho que da origen a la circulación sistémica. El corazón tiene cuatro



cámaras y es de gran tamaño, ya que alcanza alrededor del 1% respecto a la masa corporal, mientras en los mamíferos oscila en la mitad de ese valor. Los glóbulos rojos y los trombocitos (homólogos de las plaquetas de los mamíferos) son células nucleadas (véase capítulo 3).

El **sistema inmunitario** de las aves está formado por órganos primarios y secundarios. Los órganos primarios son dos: el timo y la bolsa de Fabricio, este último exclusivo de las aves. Los órganos secundarios comprenden al bazo y al tejido linfático que se distribuye en forma no encapsulada en distintos órganos. Un rasgo distintivo de este sistema en las aves es la ausencia de linfonodos verdaderos (véase capítulo 4).

El **sistema digestivo** aviar tiene como una de sus particularidades la división del estómago en dos compartimentos, el estómago glandular o proventrículo y el estómago muscular o molleja (véase capítulo 5).

El **sistema respiratorio** en las aves es altamente eficiente en la obtención de oxígeno y es uno de los más complejos de los animales (véase capítulo 6). Los pulmones son compactos, están comunicados con los sacos aéreos y con huesos neumáticos y reciben aire fresco tanto en la inspiración como en la espiración. El intercambio gaseoso se produce por corrientes cruzadas, esto ocurre entre el aire contenido en los capilares aéreos y la sangre de los capilares sanguíneos. El órgano fonador es la siringe que está muy desarrollada en las aves canoras.

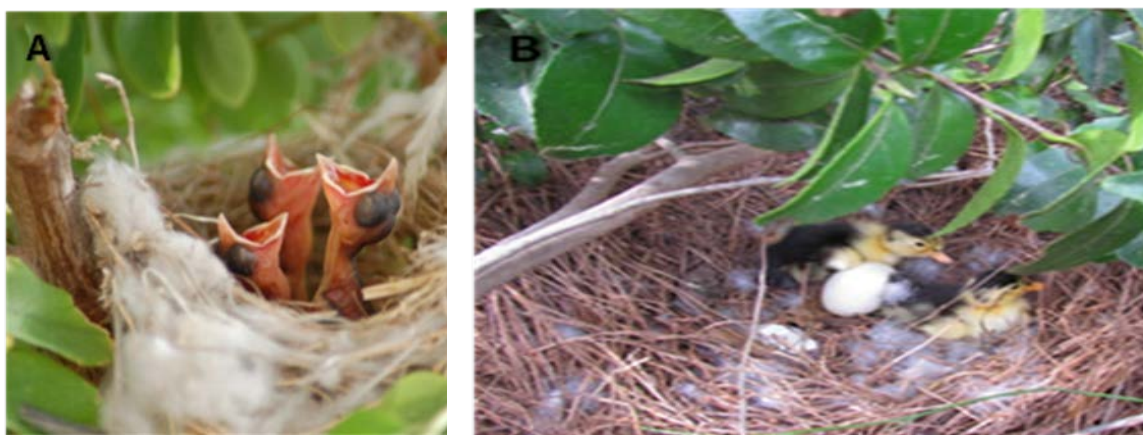
El **sistema urinario** de las aves muestra características especiales como la ausencia de vejiga urinaria y la excreción de ácido úrico (véase capítulo 7).

El **sistema reproductor** en las **hembras** se caracteriza porque poseen, por lo general, solo el ovario y el oviducto izquierdos (véase capítulo 9). El sistema reproductor del **macho** no presenta, en la mayoría de las especies, órganos sexuales externos y muestra incremento de tamaño de los testículos durante la estación reproductiva para producir espermatozoides (véase capítulo 10).

El **sistema nervioso** en las aves es grande en relación al tamaño corporal. Su cerebro y cerebelo adquieren mayores dimensiones, en comparación con los de los reptiles (véase capítulo 11). Las aves poseen los **sentidos** de la **vista**, **audición**, **tacto**, **olfato** y **gusto**. El sentido de la vista está muy desarrollado,

especialmente en las rapaces diurnas (halcones, águilas) que vuelan a mucha velocidad y en las rapaces nocturnas (lechuzas) (véase capítulo 12). El oído está también muy desarrollado; gran cantidad de aves dependen de señales auditivas, cantos y llamadas, para comunicarse entre sí, localizar sus presas, defender sus territorios y atraer a la pareja (véase capítulo 12). El olfato en las aves está poco desarrollado; unas pocas especies poseen buen olfato, entre ellas los albatros, los petreles, los jotes y el kiwi (véase capítulo 12).

Por último, la reproducción de las aves tiene las siguientes características: la fecundación es interna y el desarrollo embrionario transcurre dentro de un huevo cleidoico (con cáscara resistente que le otorga protección) y rico en vitelo. Las aves poseen cuidados parentales complejos anteriores y posteriores a la eclosión. Los comportamientos epigámicos o de formación de la pareja, la construcción del nido, el cuidado de huevos y pichones son características especiales de las aves que varían notablemente entre distintas especies. Los pichones, de acuerdo al grado de dependencia de sus padres para la alimentación y protección, se pueden separar en dos grandes grupos: nidícolas y nidífugos. Los pichones nidícolas (también denominados altriciales) nacen indefensos y ciegos, desprovistos de plumas o cubiertos por plumón y requieren de intensos y prolongados cuidados parentales para sobrevivir, como ocurre en las aves paseriformes (Fig. 1.2A).



**Figura 1.2.** En el panel de la izquierda se observan pichones nidícolas o altriciales; en el panel de la derecha pichones nidífugos o precoces.

Los pichones **nidífugos** (o precoces), en cambio, al eclosionar del huevo presentan los ojos abiertos y un denso plumón y son capaces de caminar y obtener alimento en corto tiempo. Ejemplos de aves cuyos pichones son nidífugos son las aves de corral (patos, gansos, pollos) (Fig. 1.2B).

Las aves son máquinas voladoras emplumadas con sus miembros torácicos transformados en alas. Estos miembros modificados y la habilidad para volar son atributos que no son exclusivos de las aves: el vuelo también se ha desarrollado además en los extintos pterodáctilos y en los murciélagos e insectos. Sin embargo, las modificaciones que las aves han sufrido a lo largo de millones de años de evolución las han llevado a una especialización en grado extremo. A pesar de que en la actualidad existen aves que no vuelan, la mayoría de los caracteres anatómicos desarrollados ha dotado a las aves de un cuerpo estructurado para el vuelo.

### **Adaptaciones al vuelo**

Las aves poseen modificaciones de sus sistemas y su morfología externa vinculadas a su tipo especial de locomoción, el vuelo. Ello ha sido posible debido a las siguientes adaptaciones de su cuerpo.

### **Liviandad**

Para lograr tener una menor masa corporal, las aves, en el curso de su evolución:

-Suprimieron los órganos masticadores: en reemplazo de las piezas dentarias los huesos premaxilares, maxilares y nasales se alargaron para formar un pico recubierto por un estuche córneo.

-Reemplazaron la ingestión de alimento de bajo valor energético: la mayoría de las aves son granívoras, insectívoras, frugívoras, nectarívoras, zoófagas o

carroñeras; por lo tanto, consumen alimentos de gran valor energético de forma tal que al ingerir volúmenes pequeños, obtienen gran cantidad de energía.

-Limitaron la acumulación de reservas: el almacenamiento de grasa puede aparecer solamente en algunas especies como una adaptación al medio en que viven o en otras en determinados momentos particulares de su vida, como es el caso de las aves migratorias.

-Mantuvieron la reproducción ovípara de sus antepasados reptiles: de esta manera la hembra no experimenta un aumento de peso por el desarrollo de embriones dentro de su cuerpo.

-Aligeraron su esqueleto: los huesos del cráneo son delgados y se fusionan entre sí; además, muchos huesos son huecos y están invadidos por los sacos aéreos (neumaticidad).

## **Aerodinamismo**

Para ayudar al vuelo, haciendo el cuerpo más aerodinámico, las aves perdieron o redujeron partes exteriores y apendiculares de su cuerpo. A continuación se describen las modificaciones particulares de las diferentes estructuras.

-Oído externo: las aves poseen solamente oído interno y medio bien desarrollados, el oído externo está representado por un pequeño conducto que comunica el oído medio con el exterior, este queda cubierto por las plumas laterales de la cabeza (plumas auriculares).

-Cola vertebral: las últimas vértebras caudales se fusionan para formar el pigostilo, donde se insertan las plumas de la cola.

-Patas: las patas se repliegan en vuelo; cuando esto no sucede son dirigidas hacia atrás.

-Las masas musculares y los órganos internos se desplazan hacia el centro de gravedad.

## Potencia

Las aves se desplazan en un fluido, el aire, donde el empuje es prácticamente nulo. No solo tienen que desplazarse (propulsión) sino también mantenerse en el aire (sustentación). Esto se logra mediante:

-La acción de las plumas primarias que intervienen en la propulsión y de las secundarias que participan en la sustentación.

-La solidez y liviandad del esqueleto.

-La potencia muscular: en las aves que son buenas voladoras los músculos pectorales mayores pueden representar el 25% del total de su masa corporal.

-La liviandad y estructura de las superficies voladoras: tanto las plumas del ala (rémiges) como las de la cola (rectrices) son superficies resistentes gracias a la consistencia dada por los ganchillos (hamulis) encargados de unir firmemente a las barbas que forman la lámina o estandarte de las plumas.

-La posesión de un “motor” capaz de satisfacer las demandas metabólicas del vuelo: las aves poseen un nivel metabólico muy alto, con una temperatura corporal más alta que la de los mamíferos e ingieren alimentos de alto valor energético.

## Clasificación de las aves

Las aves no están muy bien representadas en el registro fósil debido a la fragilidad de sus huesos. A pesar de ello hay mucha información de la evolución de las aves proveniente de los restos fósiles hallados. Existen varios grupos de aves fósiles bien representados, entre las que podemos mencionar a: Archaeopterygiformes (*Archaeopteryx*), Confuciusornithidae (*Confuciusornis*), Enantiornithes (*Enantiornis*), Hesperornithiformes (*Hesperornis*), Ichthyornithiformes (*Ichthyornis*).

En cuanto a la **clasificación** de las aves, hay controversias que están relacionadas con las distintas metodologías utilizadas, ya que antiguamente se las clasificaba por su anatomía; en la actualidad se han realizado grandes

progresos en la elucidación de problemas filogenéticos mediante las técnicas de biología molecular aplicadas a los estudios del ADN.

De los 29 órdenes de aves que existen en el mundo, algunos no están presentes en Argentina, entre ellos: Gaviiformes (colimbos), Opisthocomiformes (hoatzín), Pteroclidiformes (gangas), Coliformes (aves ratón). A continuación se describen algunas características de los órdenes representados en Argentina, según la clasificación más aceptada en la actualidad.

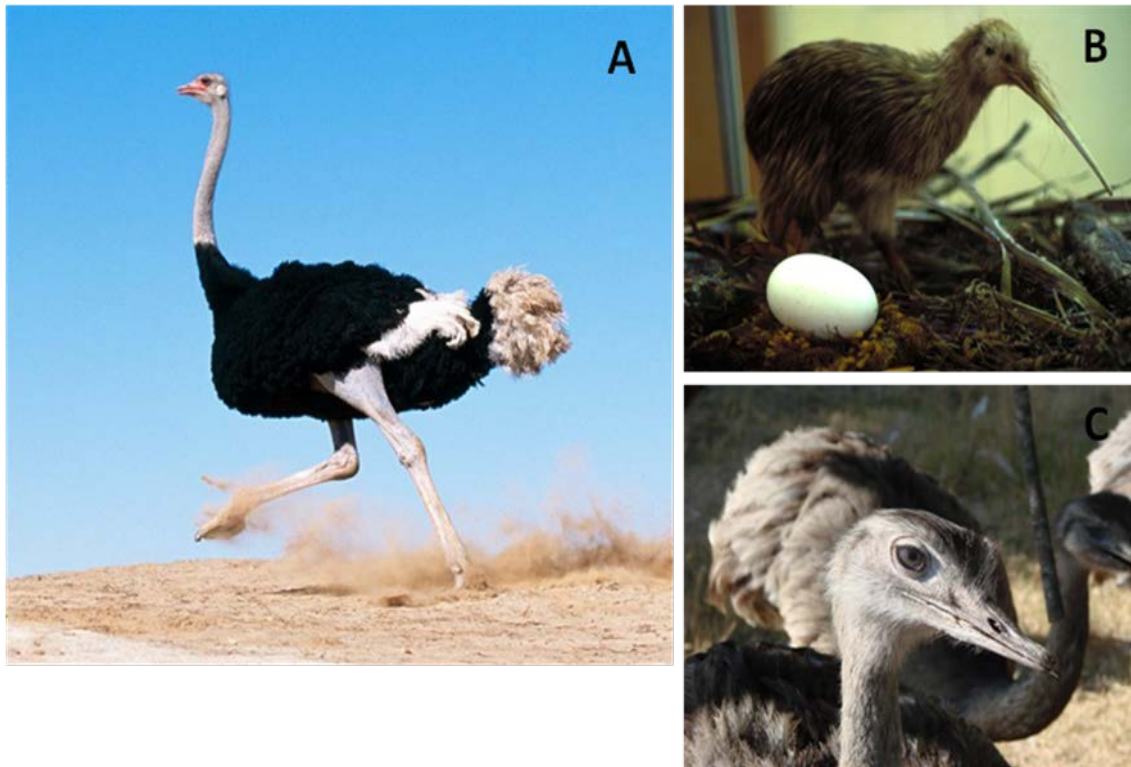
Las aves actuales o **Neornithes** se caracterizan por ausencia de dientes y por poseer un foramen neumático en el húmero. Se dividen en **Paleognathae** y **Neognathae**.

**Paleognathae**: presentan un tipo de paladar denominado paleognato, que se caracteriza por un vómer robusto que contacta con el pterigoides, por lo que es un paladar poco móvil. Comprenden a los **Tinamiformes** y los **Struthioniformes** y poseen distribución Gondwánica (en el hemisferio Sur).

**Tinamiformes**: este orden comprende una sola familia (**Tinamidae**) que incluye a los inambúes o perdices. Estas aves son exclusivas de la Región Neotropical y vuelan poco. Se encuentran dos grupos ecológicos bien diferenciados, los de estepa, matorral y pampa, y los de bosque y selva.

**Struthioniformes**: comprende cinco familias de aves no voladoras adaptadas a correr (Fig. 1.3).

Estas cinco familias son: **Struthionidae** (avestruz), exclusivos de África (Fig. 1.3A); **Apterygidae** (kiwi), exclusivos de Nueva Zelandia (Fig. 1.3B); **Dromaiidae** (emú), presente solo en Australia, **Casuaridae** (casuario), exclusiva de Oceanía y **Rheidae** (ñandúes) que habitan en la Región Neotropical e incluyen dos especies en Argentina, el ñandú grande (Fig. 1.3C) y el ñandú petiso o choique.



**Figura 1.3.** Panel de la izquierda avestruz *Struthio camelus*, panel superior derecha kiwi (*Apteryx australis*), panel inferior derecha ñandú grande (*Rhea americana*).

**Neognathae:** estas aves presentan un paladar de tipo neognato, los vómeres no contactan con los pterigoides, de esta forma el paladar posee gran movilidad. En este grupo se incluye el resto de los órdenes de las aves actuales que se enumeran a continuación.

**Sphenisciformes:** a este orden pertenecen los pingüinos, poseen una sola familia (**Spheniscidae**). Se distribuyen en ambientes marinos del Hemisferio Sur principalmente en la Antártida y Sub-Antártida (Fig. 1.4).



**Figura 1.4.** Pingüino de Adelia (*Pygoscelis adeliae*).

**Podicipediformes:** son los macaques, posee una sola familia (**Podicipedidae**) formada por aves acuáticas de agua dulce y marina.

**Procellariiformes:** con cuatro familias (**Procellariidae** petreles, **Diomedidae** albatros, **Hydrobatidae** petreles de las tormentas y **Pelecanoididae** petreles zambullidores). Son aves cosmopolitas, marinas, costeras y pelágicas. La mayoría de ellas son grandes voladoras, existe gran variación de tamaño entre los distintos grupos (Fig. 1.5).





**Figura 1.5.** Albatro errante (*Diomedea exulans*).

**Opisthocomiformes:** cuenta con una única familia Opisthocomidae representada por el hoatzín (*Opisthocomus hoazin*), un ave del norte de Sudamérica (Fig. 1.6, página siguiente).

**Pelecaniformes:** comprende a las familias de los pelícanos (**Pelecanidae**), cormoranes (**Phalacrocoracidae**), biguás víbora o aningas (**Anhingidae**), aves fragata (**Fregatidae**), alcatraces (**Sulidae**) y rabijuncos (**Phaeothontidae**). Se caracterizan por las patas totipalmadas (con membrana interdigital) y el gran desarrollo de la bolsa gular. Frecuentan el agua dulce o marina y son coloniales y monógamos.



**Figura 1.6.** Hoatzín (*Opisthocomus hoazin*).

**Ciconiiformes:** pertenecen a este orden las cigüeñas (familia **Ciconiidae**) (Fig. 1.7, véase página siguiente), las garzas (familia **Ardeidae**) y los cuervillos y las bandurrias (familia **Threskiornithidae**). Poseen el pico largo para capturar sus presas (invertebrados y pequeños vertebrados) y las patas con cuatro dedos bien desarrollados. Son coloniales, construyen los nidos en juncales y sobre árboles.



**Figura 1.7.** Cigüeña americana (*Ciconia maguari*).

**Phoenicopteriformes:** este orden está representado por los flamencos reunidos en una sola familia (**Phoenicopteridae**) (Fig. 1.8, página siguiente). Su pico es curvado y presentan laminillas utilizadas para filtrar el alimento. Habitan lagos y lagunas salobres donde construyen sus nidos de barro y forman colonias.

**Anseriformes:** este orden está constituido por dos familias: **Anatidae** (patos, cisnes, cauquenes) y **Anhimidae** (chajaes), esta última es endémica de la región Neotropical. Nidifican sin formar colonias y los pichones dejan el nido al poco tiempo de nacer (nidífugos).



**Figura 1.8.** Flamenco (*Phoenicopterus chilensis*).

**Gruiformes:** este orden es muy diverso y lo conforman entre otras, las siguientes familias: **Gruidae** (grullas), **Rallidae** (gallaretas), **Heliornithidae** (ave sol), **Aramidae** (caraus), **Psophidae** (trompeteros). Son aves acuáticas continentales y terrestres, con pichones nidífugos. Frecuentan cuerpos de agua con vegetación flotante y son malos voladores (Fig. 1.9).



**Figura 1.9.** Carau (*Aramus guarauna*).

**Falconiformes:** comprende las familias **Falconidae** (halcones), **Accipitridae** (águilas), **Cathartidae** (cóndores y jotes) y **Pandionidae** (águilas pescadoras). El pico es fuerte con la maxila terminada en gancho. Su alimentación es animalívora y algunos son carroñeros (Fig. 1.10).



**Figura 1.10.** Caracolero (*Rostrhamus sociabilis*).

**Galliformes:** este orden está dividido en cinco familias. Ellas son: **Megapodidae** (megápodos de Australia), **Odontophoridae** (codornices de América), **Cracidae** (pavas de monte de América), **Numididae** (gallinas de Guinea de África) y **Phasianidae** (gallinas, pavos y faisanes de Eurasia). Poseen alas cortas y redondeadas, son poco voladores. Los machos son muy coloridos y poseen un plumaje llamativo con dimorfismo sexual de coloración bien marcado. Algunas especies se crían como animales de granja y ornamentales.



**Figura 1.11.** Gallina de Guinea (*Numida meleagris*).

**Charadriiformes:** es un grupo muy heterogéneo conformado por varias familias, entre ellas, **Scolopacidae** (playeros, becasinas), **Thinocoridae** (agachonas, neotropicales), **Rostratulidae** (aguateros), **Jacaniidae** (jacanas, cosmopolitas), **Laridae** (gaviotas), **Sternidae** (gaviotines), **Chionidae** (palomas antárticas), **Stercorariidae** (skuas), **Charadriidae** (chorlos, teros). Poseen plumaje con cambio estacional. Habitan ambientes acuáticos: mares, playas, aguas continentales, aunque algunas especies son terrestres. Carecen de buche. Son buenos voladores y algunos, grandes migradores (Fig. 1.12, página siguiente).



**Figura 1.12.** Skúa pardo (*Stercorarius antarcticus*).

**Columbiformes:** a este orden pertenecen las palomas que conforman una sola familia (**Columbidae**) (Fig. 1.13). Poseen gran desarrollo de polvoplumas. Alimentan a los pichones con leche de buche. Son granívoros y frugívoros.



**Figura 1.13.** Paloma de Nueva Zelanda (*Hemiphaga novaeseelandiae*).

**Psittaciformes:** este orden está conformado por las familias **Psittacidae** (loros, cotorras y guacamayos, Cosmopolitas), **Cacatuidae** (cacatúas, Australasia) y **Strigopidae** (loros de Nueva Zelanda). Habitan bosques y selvas, aunque también existen especies que ocupan áreas abiertas. Varias especies de loros y guacamayos se encuentran en riesgo de extinción (Fig. 1.14). Las poblaciones de varias especies de Psittaciformes se encuentran disminuidas. Estos problemas de conservación, principalmente en loros y guacamayos, son atribuidos a la destrucción del hábitat y al tráfico de fauna.



**Figura 1.14.** Guacamayo azul y amarillo (*Ara ararauna*).

**Cuculiformes:** incluye dos familias **Cuculidae** (pirinchos, cuclillos, cucos) y **Musophagidae** (turacos de África). Poseen pico curvado y fuerte, se alimentan de insectos y otros artrópodos, además consumen pequeños vertebrados y



huevos de aves. Algunos son parásitos y depositan sus huevos en el nido de otras aves (Fig. 1.15).



**Figura 1.15.** Pirincho (*Guira guira*).

**Strigiformes:** este orden incluye dos familias: **Strigidae** (lechuzas y búhos) y **Tytonidae** (lechuzas del campanario). Son aves rapaces nocturnas con ojos y oídos muy desarrollados. De plumajes crípticos y plumas sedosas, son especialmente cazadores de roedores.

**Trogoniformes:** comprende solo la familia **Trogonidae**, son los quetzales y surucúas. Aves tropicales, de colores llamativos que construyen sus nidos en huecos de árboles. Si bien su distribución es Cosmopolita (en todo el mundo), su mayor diversidad se encuentra en América tropical.

**Caprimulgiformes:** incluye a las familias **Caprimulgidae** (ñacundás, atajacaminos, cosmopolitas); **Steatornithidae** (guácharos, sudamericanos), **Nyctibidae** (urutaús, sudamericanos). Poseen plumaje suave, mimético, gris o

pardo con manchas blancas y vibrisas en pico y ojos. Capturan insectos al vuelo.

**Apodiformes:** incluye dos familias, la de los picaflores (**Trochilidae**, América) y los vencejos (**Apodidae**, cosmopolitas). Los picaflores poseen un vuelo muy particular que es muy veloz y de direcciones variables. Se alimentan de néctar e insectos (Fig. 1.16).



**Figura 1.16.** Colibrí de Ana (*Calypte anna*).

**Coraciiformes:** entre las varias familias que constituyen este orden, las más representativas son **Coraciidae** (carracas, Viejo Mundo), **Bucerotidae** (calaos, África y Asia tropical), **Alcedinidae** (Martín-pescadores, cosmopolitas) y **Momotidae** (burgos, neotropicales). Son aves tropicales y subtropicales de zonas boscosas a selváticas, con plumajes muy coloridos.

**Piciformes:** comprenden los carpinteros (**Picidae**, cosmopolitas) y los tucanes (**Ramphastidae**, neotropicales). Algunas poseen el pico muy desarrollado

(tucanes) y en otras las plumas timoneras (de la cola) son rígidas para trepar (carpinteros) (Fig. 1.17).



**Figura 1.17.** Carpintero campestre (*Colaptes campestris*).

**Passeriformes:** comprenden un gran número de familias en todas las regiones biogeográficas, con alrededor de 5.000 especies. Habitan todos los climas y ambientes. Construyen nidos muy elaborados y los pichones nidícolas nacen sin plumón y con los ojos cerrados. Entre las especies que forman este orden se pueden mencionar: gorriones, cardenales, jilgueros, horneros, zorzales y tordos. Las aves de este orden incluyen la mayoría de los animales conocidos vulgarmente como pájaros (Fig. 1.18, página siguiente).



**Fig. 1.18.** Calandria real (*Mimus triurus*).

## Bibliografía

Beaumont A y Cassier P (2001) Biologie Animale. Les Cordées, anatomie comparée des vertebres. Dunod. Paris.

Blake ER (1977) Manual of Neotropical Birds. Spheniscidae (Penguins) to Laridae (Gulls and Allies). Vol.1. University of Chicago Press. Chicago.

Bó NA y Darrieu CA (1993) Fauna de agua dulce de la República Argentina. 43(1B): 1-59. Ciconiiformes. PROFADU, CONICET, Museo de La Plata.

Bó NA, Darrieu CA y Camperi A (1995) Fauna de agua dulce de la República Argentina. 43(4C): 1-47. Charadriiformes: Laridae y Rhynchopidae. PROFADU, CONICET, Museo de La Plata.

Bradshaw D (2003) Vertebrate Ecophysiology. Cambridge University Press. Cambridge.

Chiappe LM y Vargas A (2003) Emplumando Dinosaurios: La Transición Evolutiva de Terópodos a Aves. *Hornero* 18(1): 1-11.

del Hoyo J Elliot A y Sargatal J (Eds.) (1992-2011) *Handbook of Birds of the World*, vol. 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15 y 16. Lynx Edicions. Barcelona.

Hildebrand M y Goslow GE (2001) *Analysis of vertebrate structure*. Wiley & Son, Inc. New York.

Kardong KV (2007) *Vertebrados: anatomía comparada, función y evolución*. MCGraw-Hill/Interamericana. Madrid.

Liem KF, Bemis WE, Walker WF y Grande L (2001) *Functional anatomy of the vertebrates. An evolutionary perspective*. Harcourt Coll. Pub. Philadelphia.

Navas JR (2002) Las aves exóticas introducidas y naturalizadas en la Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, n.s. 4(2): 191-202.

Navas JR (1995) Fauna de agua dulce de la República Argentina. 43(1C): 1-53. Ciconiformes: Threskiornithidae y Phoenicopteridae. PROFADU, CONICET, Museo de La Plata.

Willmer P, Stone G y Johnston I (2005) *Environmental Physiology of Animals*. Blackwell Publishing Ltd. Oxford.

### **Sitios de Internet**

<http://www.acap.aq/>

<http://www.agro.uba.ar/aves/principal.htm>

<http://www.avesargentinas.org.ar>

<http://www.bbc.co.uk/nature/collections>

<http://www.birds.cornell.edu>

<http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html>

<http://www.raptorresearchfoundation.org>

<http://www.xeno-canto.org/>

## **CAPÍTULO 2**

### **SISTEMA TEGUMENTARIO**

*Mariana B. J. Picasso*



## Índice del capítulo 2

Introducción

Piel

**Epidermis**

**Dermis**

Anexos cutáneos o tegumentarios

**Plumas**

Organización de la pluma

Folículo plumoso

Muda

**Ranfoteca**

**Cera**

**Escamas córneas: podoteca**

**Espolones**

**Garras**

**Carúnculas y barbillas**

Coloración del tegumento aviar

Glándulas cutáneas

**Glándulas auditivas**

**Glándulas cloacales**

**Glándula uropigia**

**Recuadro 2.1 Tipos de queratina y cornificación**

**Recuadro 2.2 Tipos de plumas**

Bibliografía

## Introducción

La piel o tegumento es el órgano que forma el límite entre el cuerpo y el medio que lo rodea, por lo tanto su estructura está correlacionada con el tipo de ambiente en que el animal vive. De esta manera, la piel puede cumplir con una amplia variedad de funciones que van desde evitar la pérdida de agua y minimizar la entrada de organismos patógenos, hasta, en el caso de vertebrados homeotermos como las aves, regular la temperatura corporal.

La estructura básica de la piel de las aves es muy similar a la del resto de los vertebrados: está formada por una capa más externa denominada **epidermis**, y una capa interna o **dermis**, separadas por la **lámina basal**. La primera se origina a partir del ectodermo, mientras la segunda posee múltiples orígenes que dependen de la región corporal considerada (véase más adelante). Asociadas a la piel se desarrollan también otras estructuras denominadas **anexos cutáneos o tegumentarios** que incluyen **glándulas cutáneas** y **especializaciones**, entre otras las **plumas**, las **escamas córneas**, las **garras** y la **ranfoteca** (véase más adelante).

Las glándulas cutáneas en las aves no están distribuidas por la superficie corporal como en los mamíferos; se concentran en algunas regiones donde forman glándulas compuestas que son la glándula uropigia, las glándulas cloacales y las glándulas auditivas.

## Piel

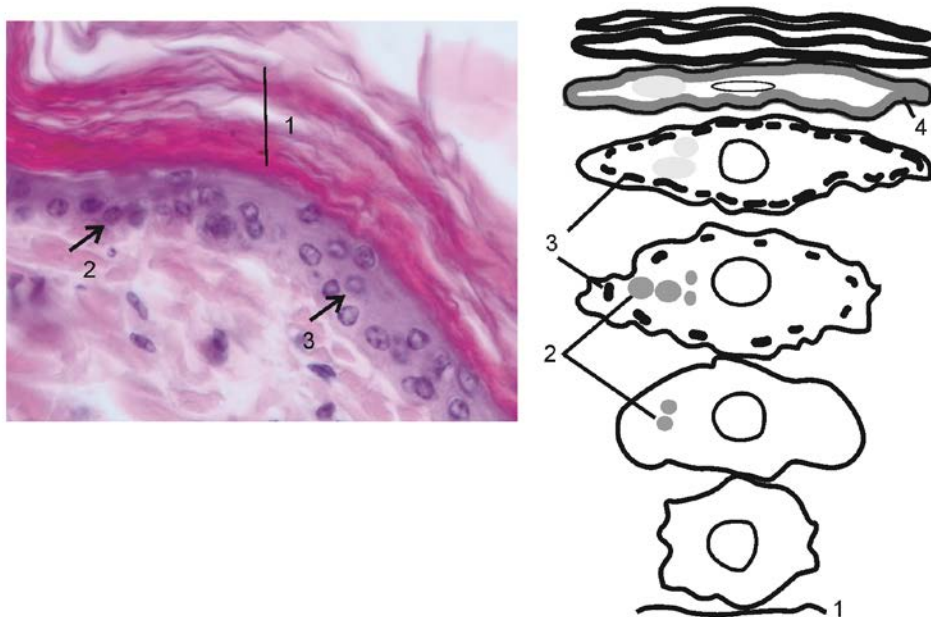
La **piel** de las aves inevitablemente se asocia con la presencia de las plumas, pero además posee otras peculiaridades: la epidermis es muy delgada y tiene la facultad de sintetizar importantes cantidades de lípidos, posee pocas glándulas, la región distal de los miembros pélvicos presenta escamas córneas, los dedos del



miembro pélvico están protegidos por garras y el pico está recubierto por una estructura córnea muy dura denominada ranfoteca.

## Epidermis

La **epidermis** (Fig. 2.1) como en los restantes vertebrados, es un epitelio plano estratificado. En este epitelio se encuentran diferentes poblaciones celulares: **queratinocitos**, **melanocitos** y **células de Langerhans**. Las células de Merkel en las aves no se localizan en la epidermis como ocurre en los mamíferos, sino que se ubican en la dermis (véase más adelante).



**Figura 2.1.** Epidermis, hematoxilina y eosina (H-E). 40x. En la imagen de la izquierda se puede observar la organización de la epidermis de ñandú, (1) estrato córneo, (2) estrato basal, (3) estrato intermedio. En la imagen de la derecha, esquema que ilustra el proceso de diferenciación de un seboqueratinocito, (1) membrana basal, (2) lípidos, (3) queratina, (4) envoltura córnea.

Los **queratinocitos** constituyen la población celular más abundante de la epidermis, se disponen en estratos (basal, intermedio y córneo). Solo las células del estrato basal tienen actividad mitótica y reemplazan la pérdida de las células

superficiales. Las nuevas células ocupan capas cada vez más superficiales al tiempo que sufren procesos de diferenciación: queratinización y lipogénesis. La capacidad de los queratinocitos de las aves para sintetizar y acumular lípidos además de queratina ha sido reflejada en su designación habitual de **seboqueratinocitos**.

Durante la queratinización los queratinocitos forman y concentran los filamentos de queratina (Fig. 2.1) (véase Recuadro 2.1). Desde la capa basal hacia las capas superficiales, el porcentaje del citoplasma ocupado por queratina se incrementa y además ocurre un cambio en la variedad de queratina predominante. Durante la etapa final de la queratinización, la cornificación, se depositan en la cara interna de la membrana plasmática proteínas que forman una envoltura córnea que engloba y contiene una elevada concentración de queratina asociada a otras proteínas. El proceso de cornificación involucra la muerte programada del queratinocito con pérdida de las organelas y del núcleo. En este estadio final de su vida la célula se denomina corneocito y forma el estrato córneo compuesto por células muertas cargadas de queratina. La cornificación puede ser **blanda** (en la epidermis) o **dura** (en garras, uñas, pico, plumas y escamas córneas), en este último caso al proceso de cornificación se suman el depósito de calcio (e.g. ranfoteca y garras) o una mayor concentración de otras proteínas. Para más detalles véase Recuadro 2.1.

### **Recuadro 2.1**

#### **Tipos de queratina y cornificación**

Las queratinas constituyen una familia de proteínas insolubles en agua que forman parte del citoesqueleto celular epidérmico del que representan más de un 85% en todos los vertebrados. La queratina brinda a las células epidérmicas integridad mecánica que a nivel tisular se traduce en la propiedad de resistir el estrés

mecánico ya que sus propiedades físico-químicas hacen que sea una proteína estable y resistente.

Los diferentes tipos de queratinas se caracterizan por la variación en la secuencia de aminoácidos que determinan la estructura y la disposición espacial de la proteína. En los vertebrados terrestres se encuentran dos tipos de queratina:  $\alpha$  y  $\beta$ . La  $\beta$ -queratina posee una cadena de aminoácidos más corta y el diámetro del filamento es más grueso. Las microfibrillas de esta queratina están densamente empaquetadas y embebidas en una matriz proteica también densa, consecuentemente presenta mayor dureza y menor flexibilidad. En cambio, las cadenas de aminoácidos de la  $\alpha$ -queratina son más largas y las microfibrillas más delgadas, por ende posee menor dureza y mayor flexibilidad. Las queratinas no solo forman parte del citoplasma celular sino que además son componentes de numerosos **anexos tegumentarios** (véase más adelante).

En la epidermis de las aves se puede diferenciar una cornificación blanda y una cornificación dura, relacionada con el tipo de queratina ( $\alpha$  o  $\beta$ ) que presente. La piel que cubre la mayor parte del cuerpo es fina, elástica y está poco adherida a los tejidos subyacentes; se caracteriza por su cornificación blanda y la presencia de  $\alpha$ -queratina. En cambio en el pico y la región distal de los miembros pélvicos, incluyendo los dedos, la piel es menos flexible y está adosada a los tejidos adyacentes; se caracteriza por su cornificación dura y la presencia de  $\beta$  – queratina.

Es interesante destacar que en los mamíferos la  $\alpha$ -queratina está presente tanto en la epidermis de cornificación blanda como en aquellas de cornificación dura. Por el contrario en los reptiles y aves la  $\alpha$ -queratina está presente solo en la epidermis de cornificación blanda, mientras que en la epidermis de cornificación dura sólo está presente la  $\beta$ -queratina.

La **lipogénesis** (Fig. 2.1) se inicia en las células del estrato basal, estas células contienen pequeñas gotas de lípidos en su citoplasma y los filamentos de queratina son escasos y dispersos. A medida que las células basales se

diferencian y comienzan a ocupar los estratos más superficiales, aumentan el número y el tamaño de las gotas lipídicas simultáneamente a la cantidad de queratina. Al acercarse a las capas más superficiales, los filamentos de queratina generan la envoltura córnea celular (véase más arriba), el resto de la queratina forma densas bandas fibrosas y en el centro de la célula las gotas de lípidos se fusionan. El gran contenido lipídico que posee la epidermis contribuiría a minimizar la pérdida de agua y también a mantener su flexibilidad.

Como se mencionó con anterioridad, junto a los queratinocitos las poblaciones celulares de la epidermis incluyen a los **melanocitos** y las **células de Langerhans**. Los **melanocitos** de las aves son semejantes a los de los mamíferos tanto en su origen como en sus características morfológicas. Sin embargo, difieren en que los precursores de los melanocitos aviares llegan a la epidermis en un momento más temprano del desarrollo embrionario y por lo tanto su mayor actividad proliferativa ocurre en la misma epidermis. Los melanocitos se ubican en la región basal de la epidermis, sintetizan la melanina en gránulos especiales, denominados melanosomas, que transfieren mediante sus prolongaciones a los seboqueratinocitos. También se ubican melanocitos en el germen de la pluma en donde transferirán la melanina a las células que formarán las barbas.

La presencia de **células de Langerhans** en la piel aviar se discutió durante muchos años. Algunos autores habían descrito la existencia de células similares con el aspecto típico de células dendríticas presentadoras de antígeno (proyecciones digitiformes, expresión de ATPasa y de complejo mayor de histocompatibilidad de tipo II) pero carentes de los gránulos de Birbeck característicos de las células de Langerhans de los mamíferos. Sin embargo, en los últimos años se demostró mediante el uso de microscopía electrónica de transmisión la presencia de estos gránulos bastoniformes con varias capas de membrana y una región central electrodensa de forma lineal. Se puede considerar entonces que las aves poseen verdaderas células de Langerhans con características morfológicas y funcionales muy similares a las de los mamíferos.

En general, la **epidermis** de las aves está formada solo por tres estratos: basal, intermedio y córneo (Fig. 2.1). El **estrato basal** está formado por una única capa de células que están en continua mitosis. Le sigue el estrato **intermedio**, compuesto por una a tres capas de células que presentan signos de queratinización. Finalmente, el estrato córneo es la capa más superficial; está constituido por varias capas de células muertas, de forma aplanada que contienen  $\alpha$ -queratina.

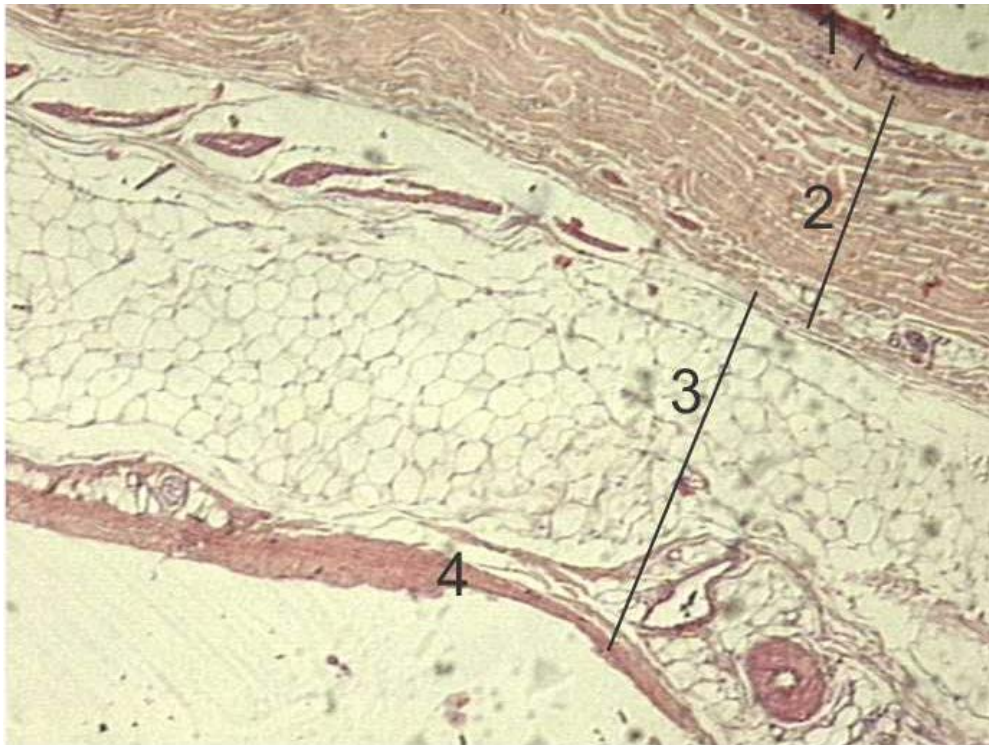
## **Dermis**

La **dermis** (Fig. 2.2) provee soporte físico y metabólico a la epidermis y a los anexos tegumentarios. Su origen embrionario varía de acuerdo a la región considerada: en la región cráneo-facial la dermis deriva de las crestas neurales, en las regiones occipitales y ótica del cráneo proviene del mesodermo cefálico, mientras que en el resto del organismo proviene del mesodermo paraxial (dermatómero) y de la somatopleura. Por otra parte, la dermis de las aves no origina estructuras osificadas como ocurre en distintos representantes de otras clases de vertebrados como algunos peces, cocodrilos, tortugas y mulitas.

Esta capa de la piel es más gruesa que la epidermis. Está formada por tejido conectivo y cuenta entre sus elementos celulares a fibroblastos, células adiposas, células pigmentarias (melanocitos que no atraviesan la lámina basal), macrófagos, mastocitos, glóbulos blancos, células de Merkel y miocitos; estas últimas células forman la musculatura lisa que mueve las plumas. La matriz extracelular de la dermis está constituida principalmente por fibras de colágeno y elastina distribuidas en una matriz rica en glicosaminoglicanos y proteoglicanos. También posee vasos sanguíneos y linfáticos, nervios y órganos sensoriales.

En la dermis de las aves se encuentran distintas estructuras sensoriales: células de Merkel, corpúsculos de Grandry y corpúsculos de Herbst; su descripción puede consultarse en el capítulo sobre los órganos de los sentidos.

La **dermis** está formada por dos estratos: el **estrato superficial** seguido del **estrato profundo** (Fig. 2.2). El **estrato superficial** está compuesto por tejido conectivo laxo que posee fibras delgadas y organizadas irregularmente. El **estrato profundo** comprende dos regiones, denominadas **estrato compacto** y **estrato laxo**. El **estrato compacto** posee fibras de colágeno y elásticas más gruesas y con un ordenamiento más regular que forman una red densa.



**Figura 2.2.** Organización general de la dermis. H-E. 40x. Se pueden observar los diferentes estratos que conforman la dermis del ñandú: estrato superficial (1), estrato compacto (2), estrato laxo (3) y lámina elástica (4).

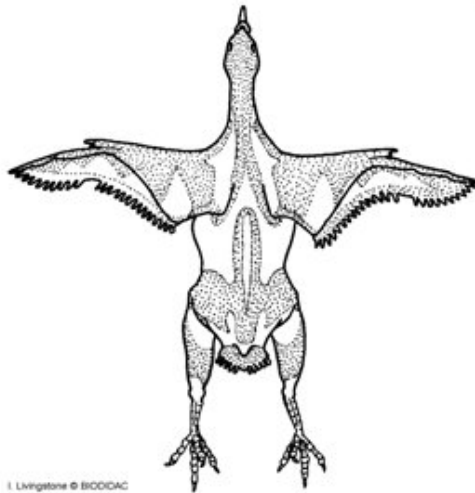
El **estrato laxo** contiene abundante tejido adiposo, vasos sanguíneos y la base de los folículos plumosos y los músculos asociados. Al estrato laxo le sigue una delgada capa muy rica en fibras elásticas denominada **lámina elástica**. El **subcutis** o **hipodermis** se ubica más profundamente respecto de la lámina elástica, no forma parte de la piel y está constituido por tejido adiposo y fibras de colágeno de distribución irregular.

## Anexos cutáneos o tegumentarios

### Plumas

Las **plumas** son el anexo tegumentario distintivo y característico de las aves actuales, si bien se han hallado plumas en algunos dinosaurios. Cubren gran parte del cuerpo y presentan variaciones en su color, morfología y tamaño según su ubicación y función (Recuadro 2.2). Las plumas brindan aislamiento térmico lo que le permite a las aves mantener una elevada y constante temperatura corporal. También son un elemento indispensable en la mecánica de vuelo e intervienen en la comunicación visual y en el camuflaje.

Las plumas se agrupan en regiones específicas denominadas **pterilos** (Fig. 2.3), los cuales están separados por zonas que no poseen plumas denominados **apterios** (Fig. 2.3).

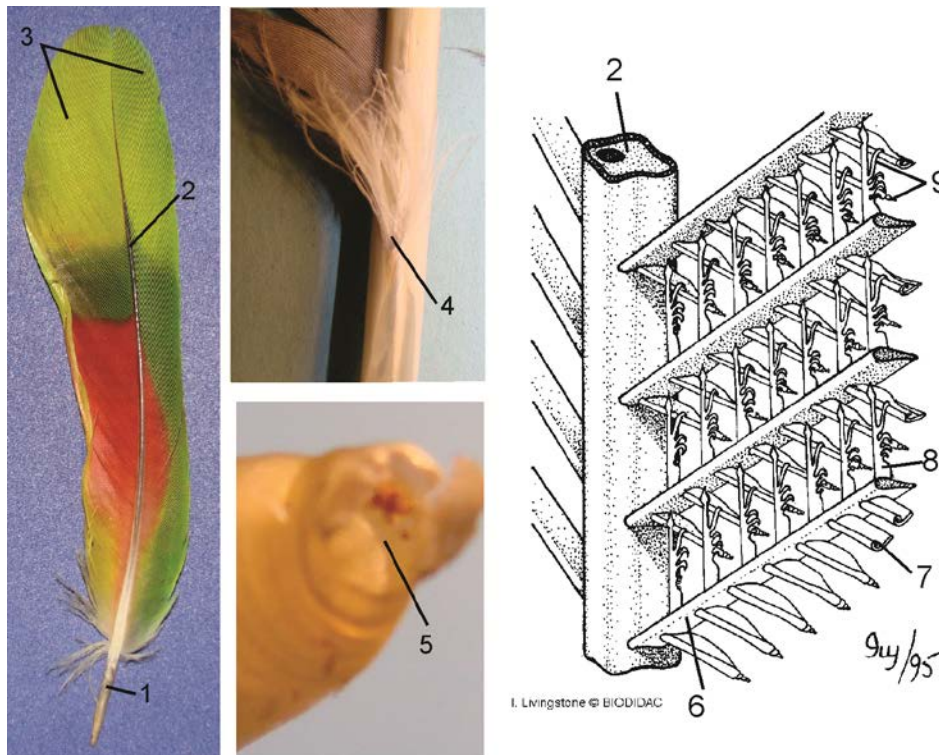


**Figura 2.3.** Dibujo esquemático que muestra la distribución y cantidades de pterilos (zonas punteadas) y apterios (zonas blancas) de la región dorsal de un ave.

Cada grupo de aves presenta un patrón de **apterios** y **pterilos** característico, aunque ciertas aves como los pingüinos no poseen apterios. En general, la morfología de la piel en los apterios y pterilos es similar con excepción de la ausencia en los apterios de folículos plumosos y los músculos que se relacionan con ellos.

## Organización de la pluma

Las **plumas** están compuestas por  $\beta$ -queratina y son generadas a partir de invaginaciones de la epidermis denominadas folículos plumosos. Están insertas en la piel y su estructura básica consiste en un eje principal denominado **escapo** en el que se pueden diferenciar dos regiones: **cálamo** y **raquis** (Fig. 2.4).



**Figura 2.4.** Estructura general de la pluma. En la fotografía del panel de la izquierda se pueden observar el cálamo (1), el raquis (2) y el estandarte (3) de una pluma. En el panel central superior se muestra en detalle el ombligo superior (4) y en el panel inferior se muestra en detalle el ombligo inferior (5). El esquema del panel de la derecha muestra las barbas (6), las barbillas proximales (7), las barbillas distales (8) y los ganchillos (9).

El **cálamo** es la porción más corta, de forma tubular y se implanta en la piel en el folículo plumoso. El **raquis** es el segmento que le sigue al cálamo, es sólido y sostiene a ambos lados el **estandarte (vexillum)**. En el cálamo se puede distinguir un orificio en su extremo proximal, denominado **ombligo inferior**; mientras que en



la zona de transición hacia el raquis se observa un orificio o depresión llamado ombligo superior.

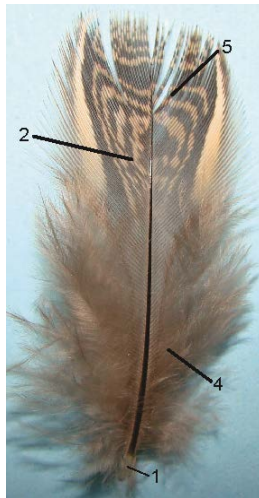
El **estandarte** está formado por proyecciones que parten del raquis denominadas **barbas** de las cuales a su vez parten proyecciones más cortas denominadas **barbillas** (bárbulas). Las **barbillas** son de dos tipos: **proximales**, que se proyectan hacia la base de la pluma y **distales** que lo hacen hacia el ápice de la pluma. Las barbillas distales poseen unas proyecciones denominadas **ganchillos (hamulis)** que sujetan a las barbillas proximales dándole cohesión al estandarte.

Existen varios tipos de plumas de acuerdo a la presencia y grado de desarrollo de sus partes (Recuadro 2.2).

#### **Recuadro 2.2**

##### **Tipos de plumas**

**Plumas de contorno:** son las plumas típicas que cubren el cuerpo de las aves, se caracterizan por poseer estandartes planos y ordenados (parte plumácea) aunque también la porción más basal puede presentar aspecto desordenado (parte plumosa). Según su localización y función se las puede diferenciar en los subtipos: **plumas de vuelo** y **cobertoras**. Las primeras son aquellas que intervienen en la mecánica de vuelo y se diferencian en rémiges (o remeras) y rectrices (o timoneras). Las rémiges son las plumas que se insertan en las alas, mientras que las rectrices lo hacen en el pigostilo formando la cola. Las plumas cobertoras o tectrices cubren el cuerpo (Fig. 2.5).



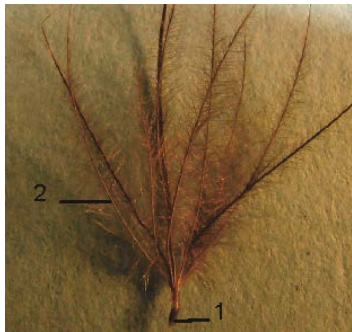
**Figura 2.5.** Pluma cobertora del inambú común (*Nothura maculosa*). Cálamo (1), raquis (2), parte plumosa (3) y parte pennácea (4).

**Semiplumas:** en estas plumas el raquis posee mayor longitud que las barbas. El estandarte tiene aspecto desordenado debido a que las barbillas no poseen ganchillos (Fig. 2.6). Las plumas de este tipo suelen acompañar a las plumas de contorno y pueden ser ornamentales. En el caso del ñandú es el único tipo de pluma que poseen los adultos.



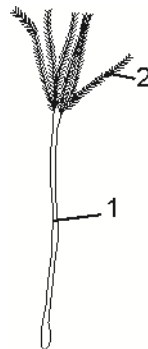
**Figura 2.6.** Semipluma del ñandú grande (*Rhea americana*). Cálamo (1), raquis (2) y barbas con ganchillos sin hamulís (3).

**Plumones:** en general son plumas pequeñas que se caracterizan por presentar un raquis muy corto y el estandarte presenta aspecto desordenado, debido a que las barbas son más largas que el raquis y las barbillas no poseen ganchillos (Fig. 2.7). Este tipo de pluma es el primer plumaje que crece en los pichones; también se puede encontrar plumón en las aves adultas acuáticas como los patos, en los cuales funciona como una capa aislante.



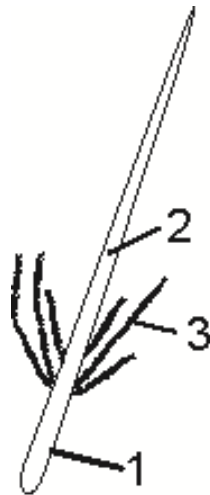
**Figura 2.7.** Plumón de pichón de ñandú grande (*Rhea americana*). Cálamo (1) y barbas largas con barbillas sin ganchillos (2).

**Filoplumas:** estas plumas poseen sólo algunas barbas y barbillas (éstas sin ganchillos) en el extremo distal del raquis (Fig. 2.8). Suelen estar próximas a las plumas de contorno o de vuelo. Se caracterizan por la ausencia de musculatura asociada a su folículo. En algunas especies su folículo está ricamente innervado.



**Figura 2.8.** Dibujo esquemático de una filopluma. Cálamo (1) y barbas largas con barbillas sin ganchillos (2).

**Cerdas (o vibrisas):** son plumas que se caracterizan por la rigidez de su raquis y por poseer escasas barbas con barbillas (sin ganchillos) localizadas en su región proximal (Fig. 2.9). Se las encuentra principalmente alrededor de la boca, de las aberturas nasales y de los ojos. Asociados al folículo de estas plumas, se encuentran musculatura lisa y corpúsculos de Herbst, lo que sugiere una función táctil (mecanorreceptora).



**Figura 2.9.** Dibujo esquemático de una vibrisa. Cálamo (1), raquis (2) con escasas barbas (3) que poseen barbillas sin ganchillos.

**Plumas polvorrientas:** se trata de un tipo de plumas de crecimiento continuo y que se caracterizan por producir y acumular polvo muy fino en sus estandartes. Estas plumas pueden estar dispersas por el cuerpo como sucede en las palomas o concentrarse en zonas específicas como ocurre en las garzas.

### Folículo plumoso

Cada pluma ya formada se inserta en la piel en un **folículo plumoso**. Se trata de una invaginación tubular de la epidermis que penetra en la dermis y en el subcutis. La epidermis del folículo plumoso está formada por un fino estrato córneo y un

estrato basal formado por una única capa de células. Una delgada membrana basal separa la epidermis de la dermis. La dermis que rodea el folículo está compuesta por fibras de colágeno y abundantes fibras elásticas que se disponen en tres capas. En cada una de estas capas las fibras se ordenan con diferentes orientaciones: en la capa más cercana a la membrana basal son paralelas al eje mayor del folículo, en la siguiente se ordenan en forma circular y en la más alejada se disponen longitudinalmente. En la dermis de las paredes y de la base del folículo se encuentran vasos sanguíneos, nervios y corpúsculos de Herbst.

En la base del folículo la dermis se proyecta a modo de cúpula formando la **papila dérmica**. La región basal de la papila dérmica contiene células pequeñas, redondeadas que están muy juntas entre sí, mientras que en el resto de la papila son más grandes, achatadas y se disponen más laxamente unas respecto de otras. A partir de la actividad de la papila dérmica y de su interacción con la epidermis del folículo se genera una nueva pluma.

Asociados al folículo de la pluma se encuentran los **músculos de las plumas**, compuestos por fibras musculares lisas que se insertan en la pared del folículo mediante tendones elásticos. Se caracterizan además por interconectar folículos adyacentes de manera tal que forman un “paralelogramo” que en cada uno de sus ángulos presenta un folículo plumoso. La cantidad de músculos es variable, pero la presencia de los músculos elevador y depresor de la pluma es constante.

## Muda

A lo largo de su vida, las aves presentan recambios de sus plumas en relación con su edad y el momento del año; este proceso es denominado **muda**. También ante una pérdida accidental de plumas, estas serán reemplazadas. El primer plumaje que posee el pichón está formado por plumón. El plumón dura entre una y dos semanas y luego es reemplazado por una nueva generación de plumas. En la mayoría de las aves estas nuevas plumas surgen del mismo folículo que el

plumón, pero en otras pueden nacer de folículos diferentes. Posteriormente, este plumaje será reemplazado por uno nuevo, que suele ser el del adulto o el del adulto inmaduro. Los diferentes recambios de plumas que sufre un ave desde su nacimiento hasta la adultez son muy variables y específicos para cada grupo.

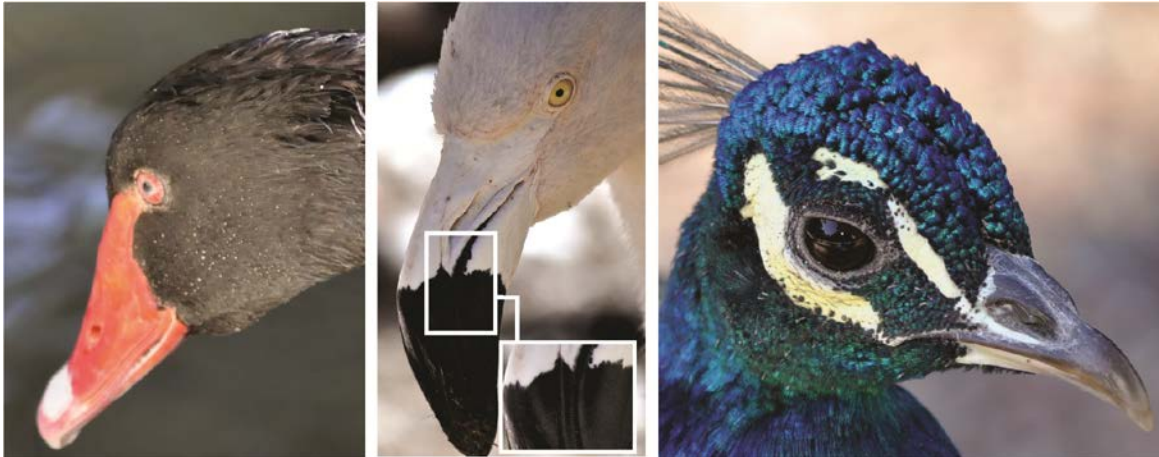
En las aves adultas el recambio del plumaje es un proceso que implica un elevado costo energético debido a que se forman nuevas plumas y a que, durante la muda, el aislamiento térmico y el vuelo se ven afectados. En términos generales este recambio es anual y sigue un patrón regular en la secuencia de renovación; por ejemplo las plumas de vuelo, como las de la cola, se renuevan centrífugamente, desde las centrales a las más externas. En algunas aves, como los patos y cisnes, las plumas de vuelo se renuevan simultáneamente esto provoca que el ave pierda temporalmente la capacidad de vuelo hasta que crezcan las nuevas plumas.

## **Ranfoteca**

La piel que recubre el pico de las aves tiene coloración, textura y dureza características, esta zona la piel se caracteriza por presentar cornificación dura y se denomina **ranfoteca** (Fig. 2.10). La ranfoteca brinda una superficie fuerte y durable, su forma reproduce la de las estructuras óseas del pico y sus bordes pueden presentar variaciones morfológicas relacionadas con los hábitos alimenticios de las aves (Fig. 2.10).

Histológicamente, el estrato córneo de la epidermis de la ranfoteca posee un gran espesor y se caracteriza por una cornificación dura con depósitos de calcio. El estrato intermedio también es más grueso debido a la mayor cantidad de capas celulares. En la dermis no es posible distinguir los típicos estratos; esta capa presenta una gran vascularización y las fibras de colágeno están densamente empaquetadas en la zona adyacente a la epidermis. También se encuentran corpúsculos de Herbst, que usualmente están localizados en las zonas de la dermis adyacente a los huesos y dejan muchas veces una marca sobre estos. La

cantidad y distribución de estos corpúsculos está en relación con los hábitos alimenticios de las aves, son muy abundantes en aves como los playeros y el kiwi, en los cuales colaboran en la detección del alimento.



**Figura 2.10.** Diferentes formas de pico y ranfoteca. En el panel de la izquierda se muestra el pico ancho y deprimido de un ganso (*Anser anser*). En el panel del centro, un flamenco (*Phoenicopterus chilensis*) con el pico fuertemente curvado y con la presencia de laminillas en la ranfoteca (recuadro) que le permiten filtrar agua para obtener su alimento. En el panel de la derecha se puede observar un pavo real macho (*Pavo cristatus*), cuyo pico es levemente curvo y puntiagudo.

## Cera

Es una estructura más suave y blanda que la ranfoteca, debido a su menor cornificación. Se encuentra en la base de la porción superior del pico de algunas aves (águilas, halcones, palomas, loros, lechuzas) (Fig. 2.11). En general es una zona colorida que puede estar desnuda o poseer algunas plumas.

La **epidermis** de la cera se caracteriza por presentar un mayor número de capas celulares en el estrato intermedio y numerosos plegamientos. La **dermis** es más delgada y no se distinguen los típicos estratos presentes en la piel del cuerpo, con excepción de la lámina elástica. Posee fibras de colágeno densamente dispuestas, vasos sanguíneos y nervios. Profundamente a la lámina elástica se observa un

amplio depósito de tejido adiposo que, a su vez, limita con el periostio de los huesos de la región nasal.



**Figura 2.11.** Cera (1) en la base del pico de un águila mora (*Geranoaetus melanoleucus*), nótese la ausencia de plumas y la coloración diferente al resto de la ranfoteca.

### **Escamas córneas: podoteca**

Las aves presentan escamas córneas en la parte distal de los miembros pélvicos (tarsometatarso y dedos), a esta región de la piel se la denomina **podoteca** (Fig. 2.12). Las **escamas** son engrosamientos de la epidermis fuertemente queratinizados con cornificación dura, separados unos de otros por pliegues cutáneos denominados sulcus que se caracterizan por poseer cornificación blanda.

La forma, el tamaño y el grado de solapamiento entre las escamas son variables. En general las escamas que se ubican en la región frontal y caudal del tarsometatarso y en la región dorsal de los dedos son rectangulares, de tamaño



variable y se superponen entre sí. En cambio, aquellas que se encuentran en la región plantar de los dedos son pequeñas, no se superponen y su aspecto es granuloso o reticulado. Otra diferencia es el tipo de queratina que poseen: mientras en las pequeñas escamas reticuladas y en el sulcus se expresa sólo  $\alpha$ -queratina, la  $\beta$ -queratina es el componente de las grandes escamas superpuestas del tarsometatarso y la región dorsal de los dedos.



**Figura 2.12.** Podoteca y espolón metatarsal de un pavo real macho (*Pavo cristatus*). Se aprecian las escamas frontales (1) y las escamas caudales (2) de la podoteca y el espolón metatarsal (3).

En la estructura histológica de una escama se destaca en la **epidermis** un grueso **estrato córneo**, seguido por un **estrato intermedio** formado por varias capas de células. En la **dermis** no existe la disposición en estratos característicos y sólo se distinguen una zona más superficial con delgadas fibras de colágeno dispuestas irregularmente, a la que le sigue una zona con fibras de colágeno más gruesas y densamente dispuestas con abundantes vasos sanguíneos. Profundamente a esta

última zona se encuentra una gruesa **lámina elástica** que se apoya a su vez sobre la **hipodermis**.

## **Espolones**

Son estructuras óseas de forma cónica asociadas a la región distal de los miembros pectorales y pélvicos que están cubiertas por un estuche córneo fuertemente queratinizado. Los espolones que se encuentran asociados al ala se denominan **espolones alares** y son proyecciones óseas del carpometacarpo, se pueden observar por ejemplo en los teros y chajaes. En estas aves los espolones son utilizados como un instrumento de defensa cuando el ave se siente amenazada. Los espolones que se encuentran en el miembro pélvico se denominan **espolones metatarsales** (Fig. 2.12). Su localización más frecuente es en la región medial o caudal del tarsometatarso y se pueden observar en los machos de los galliformes, mientras que en las hembras suelen estar reducidos o ausentes. Conforman, por lo tanto, un carácter sexual secundario.

## **Garras**

La falange terminal de los dedos de la pata está recubierta por **garras** (Fig. 2.13). Son estructuras duras debido a su queratinización dura con depósitos de calcio, similares a la de la ranfoteca. La garra es una modificación de la piel que cubre la última falange tanto dorsal como ventralmente. La **epidermis** de la garra se caracteriza por su grueso estrato córneo, como así también por su estrato intermedio formado por varias capas de células. En la **dermis** no se pueden distinguir los típicos estratos; esta región se caracteriza por estar muy irrigada; posee fibras elásticas y colágenas las cuales forman densos agregados. Se pueden observar algunas diferencias regionales: en la zona dorsal la dermis suele

ser más gruesa que en la zona ventral y esta a su vez contiene mayor cantidad de nervios; en la región cercana al extremo de la garra la dermis forma papilas que se interdigitan con la epidermis. Existen corpúsculos de Herbst pero son pequeños y menos abundantes que en otras zonas de piel modificada como la ranfoteca.

Las garras son empleadas en ciertas actividades como el manejo de alimentos, el acicalamiento y la locomoción entre otras, en consecuencia su forma y tamaño varía en relación a los hábitos de las aves. En las aves raptoras (águilas, halcones, lechuzas) son comprimidas, curvadas y puntiagudas e intervienen en la caza de sus presas, mientras que en las aves corredoras como el ñandú son cortas, menos curvadas y anchas. El borde de la garra del tercer dedo puede tener aspecto de “peine” por estar aserrado, en ese caso se denomina dedo pectinado. Esta forma se observa en ciertas aves como las garzas y algunas lechuzas y es utilizado para el acicalamiento de las plumas.



**Figura 2.13.** Garras fuertes y curvadas (1) de un águila mora (*Geranoaetus melanoleucus*).

En varios grupos de aves se observan garras en la última falange de algunos de los dedos del miembro torácico, por ejemplo, el dígito alular de los adultos de ñandúes, galliformes, cigüeñas y lechuzas entre otras especies de aves. Los estudios sobre estas garras son macroscópicos y antiguos y no existen trabajos sobre su histología.

### **Carúnculas y barbillas**

En la cabeza y el cuello de muchas aves se observan modificaciones de la piel que consisten en extensos y coloridos apéndices carnosos (Fig. 2.14) en los cuales las plumas están ausentes. Ejemplo de ello son la cresta de los gallos y del cóndor macho o el apéndice carnosos de los pavos. En general, se encuentran en los machos y se desarrollan al llegar a la madurez sexual. Suelen presentar modificaciones en su color o tamaño según la época del año en concordancia con la actividad sexual. Estas excrescencias de la piel funcionan, por lo general, como signos visuales en conductas sociales o de apareamiento.



**Figura 2.14.** Carúncula (1) de un cóndor macho (*Vultur gryphus*), nótese además la ausencia de plumas en toda la cabeza y los pliegues que forma la piel.

La estructura histológica de estos apéndices es similar y se ha estudiado principalmente en las aves domésticas. A continuación se describe la histología de la **cresta del gallo** como ejemplo. En la **epidermis** los estratos córneo e intermedio poseen mayor número de capas celulares que en otras regiones. La **dermis** se caracteriza por presentar una gran cantidad de nervios, una compleja red de vasos sanguíneos y linfáticos.

Los estratos que conforman la **dermis** son diferentes respecto de otras regiones corporales y son tres: el **estrato periférico**, el **estrato intermedio** y el **estrato central**. El **estrato periférico** presenta abundantes fibras de colágeno dispuestas de manera compacta y también fibras elásticas, posee una densa red de capilares que le brinda a la cresta su característico color rojo. El **estrato intermedio** tiene un aspecto más laxo y está formado por fibras reticulares y algunas fibras elásticas dispersas. Estas fibras dejan entre sí, amplios espacios en donde se ubica la matriz intercelular mucoide rica en ácido hialurónico, por estas características se considera que este es un tejido conectivo mucoso, similar a la gelatina de Warthon del cordón umbilical de los mamíferos. El **estrato central** está formado por fibras de colágeno de disposición vertical que se unen en su base al periostio de los huesos del cráneo y se extienden hasta el extremo distal de la cresta, penetrando en cada una de las “puntas” de esta. También recorren este estrato una compleja red de arterias, venas y nervios.

## Coloración del tegumento aviar

La coloración de las plumas, la ranfoteca, la podoteca y las zonas desnudas de la piel es el resultado de dos mecanismos: la **coloración por pigmentos** y la **coloración estructural**. La primera es el resultado de la estructura molecular del pigmento y la densidad de su distribución en el tejido: cuanto más densa es la distribución más saturado será el color. Entre los **pigmentos** más comunes se pueden mencionar a la melanina, que produce colores oscuros (marrones, negros,

grises) y es fabricada por el propio organismo, y a los carotenoides, que generan colores como el amarillo, rojo y el naranja y son pigmentos que se incorporan con la alimentación. Otros pigmentos presentes en las aves pueden ser las porfirinas y los óxidos de hierro. En los loros la coloración roja de algunas regiones de su plumaje se debe a un pigmento exclusivo de este grupo: las psittacofulvinas.

La **coloración estructural**, en cambio, es el resultado de la interacción de la luz con materiales biológicos que poseen diferentes índices de refracción, por ejemplo: queratina y aire o melanina y queratina. Este tipo de coloración en la dermis se produce por la dispersión de la luz, a través de las fibras de colágeno, las cuales se ordenan en forma paralela. La variación en los tonos estará relacionada con el tamaño de las fibras de colágeno y el espaciamiento entre ellas. En las plumas también el color puede ser estructural. Los plumajes de color verde son un ejemplo de ello. En estos casos se trata de colores estructurales asociados a las barbas, estas poseen una zona medular formada por capas de queratina y espacios con aire a través de los cuales la luz se dispersa.

Existen variantes de ambos mecanismos de coloración que caracterizan a los diferentes grupos de aves. Por otra parte, un mismo color puede ser originado por uno u otro mecanismo. Por ejemplo, el color amarillo puede ser el resultado de un mecanismo estructural o de la presencia de diferentes pigmentos; en cambio los colores iridiscentes, son el resultado de la combinación entre la coloración estructural y la pigmentación.

## Glándulas cutáneas

Como se mencionara en la Introducción, las glándulas cutáneas de las aves incluyen a las **glándulas auditivas**, las **glándulas cloacales** y la **glándula uropigia**.

## **Glándulas auditivas**

Son pequeñas glándulas muy similares a las glándulas sebáceas de los mamíferos ubicadas en la piel que tapiza ambos canales auditivos externos de algunos galliformes. Los distintos alvéolos desembocan por un pequeño conducto en el oído externo. Producen una secreción lipídica cuya función es capturar e impedir la entrada de partículas extrañas que puedan dañar el canal auditivo.

## **Glándulas cloacales**

Estas glándulas están ubicadas sobre los bordes de la cloaca, en la región del proctodeo. Se encuentran en algunas aves galliformes como la codorniz (*Coturnix coturnix*). Su secreción es glicoproteica, rica en mucinas. Están constituidas por unidades glandulares separadas por tejido conectivo. Los adenómeros son tubulares y están cubiertos por un epitelio cilíndrico cuyas células poseen las características típicas de secretoras de proteínas. Estos adenómeros se continúan con conductos revestidos por un epitelio cilíndrico bajo. Cada unidad desemboca en la cloaca por un pequeño poro, recubierto por epitelio plano estratificado.

La actividad y el tamaño de las glándulas cloacales aumentan durante la época de reproducción, especialmente en los machos, por lo que se supone que la secreción cumpliría algún papel en el proceso de fecundación.

## **Glándula uropigia (Maria Cecilia Chiale-Claudio Barbeito)**

La **glándula uropigia** es un órgano sebáceo que se encuentra ubicado dorsalmente a las últimas vértebras sacras, en la zona de inserción de las plumas timoneras (Fig. 2.15). Esta glándula es muy variable en cuanto a su forma y tamaño (Fig. 2.16). El mayor desarrollo de este órgano se considera que ocurre en

las aves acuáticas: las mayores masas glandulares relativas se encontraron en los gaviotines, los macaes y los petreles. En el embrión, la glándula uropigia se origina a partir de invaginaciones pares del ectodermo; en cuya base se forman brotes de células epiteliales que proliferan y se introducen en el mesénquima. Los brotes epiteliales forman túbulos simples alrededor de una cavidad central en cada lóbulo. El desarrollo de los túbulos ocurre junto a la diferenciación del tejido conectivo intertubular, el septo interlobular y la cápsula a partir del tejido mesenquimático circundante.



**Figura 2.15.** Localización anatómica de la glándula uropigia (flechas).

Generalmente la glándula uropigia posee dos **lóbulos** y su extremo caudal culmina en una **papila** en donde se encuentran los poros excretores. La mayoría de las aves presenta dos **poros excretores** -uno por lóbulo- pero su número puede ser mayor como se encontró en albatros, petreles, cormoranes, cigüeñas, ibises, cuervillos, bandurrias y flamencos. En la región de la papila también es posible observar un conjunto de plumas, denominado **pincel** (Fig. 2.16) que rodea

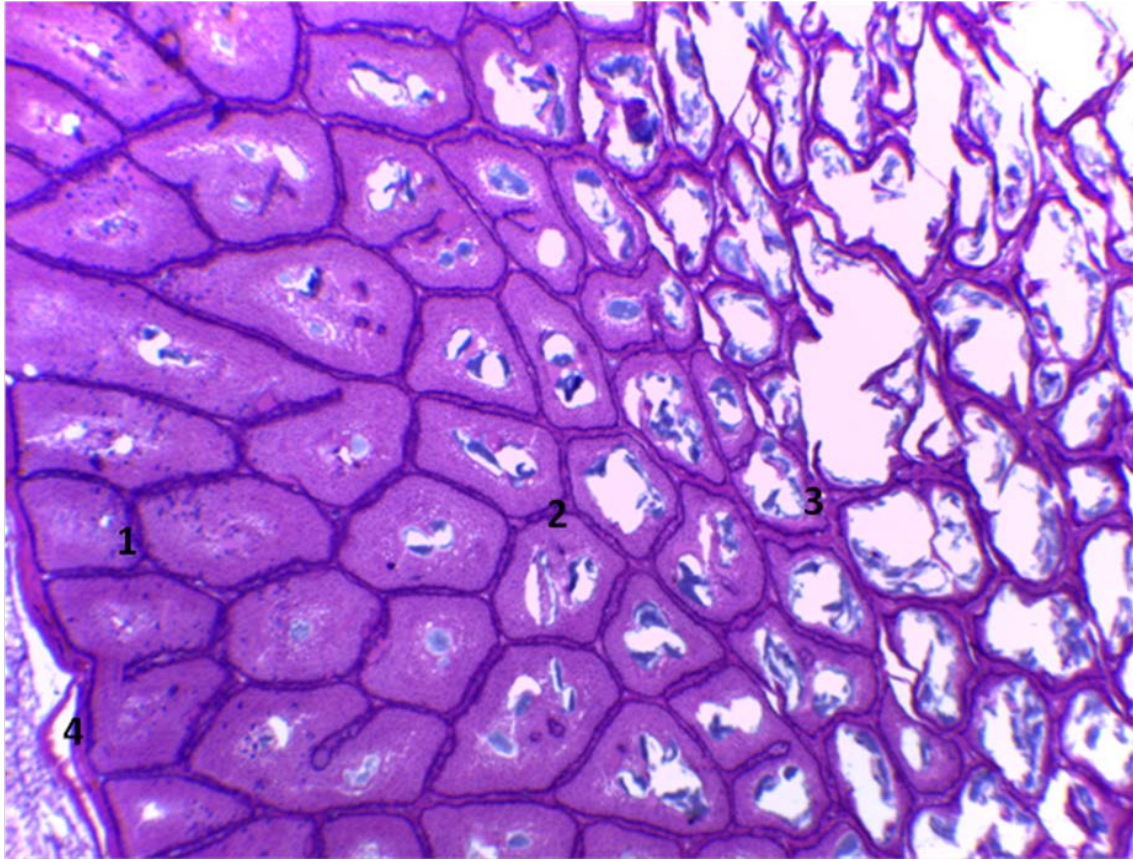


los poros excretores. Las glándulas que no poseen este pincel se denominan desnudas y son características de los paseriformes.

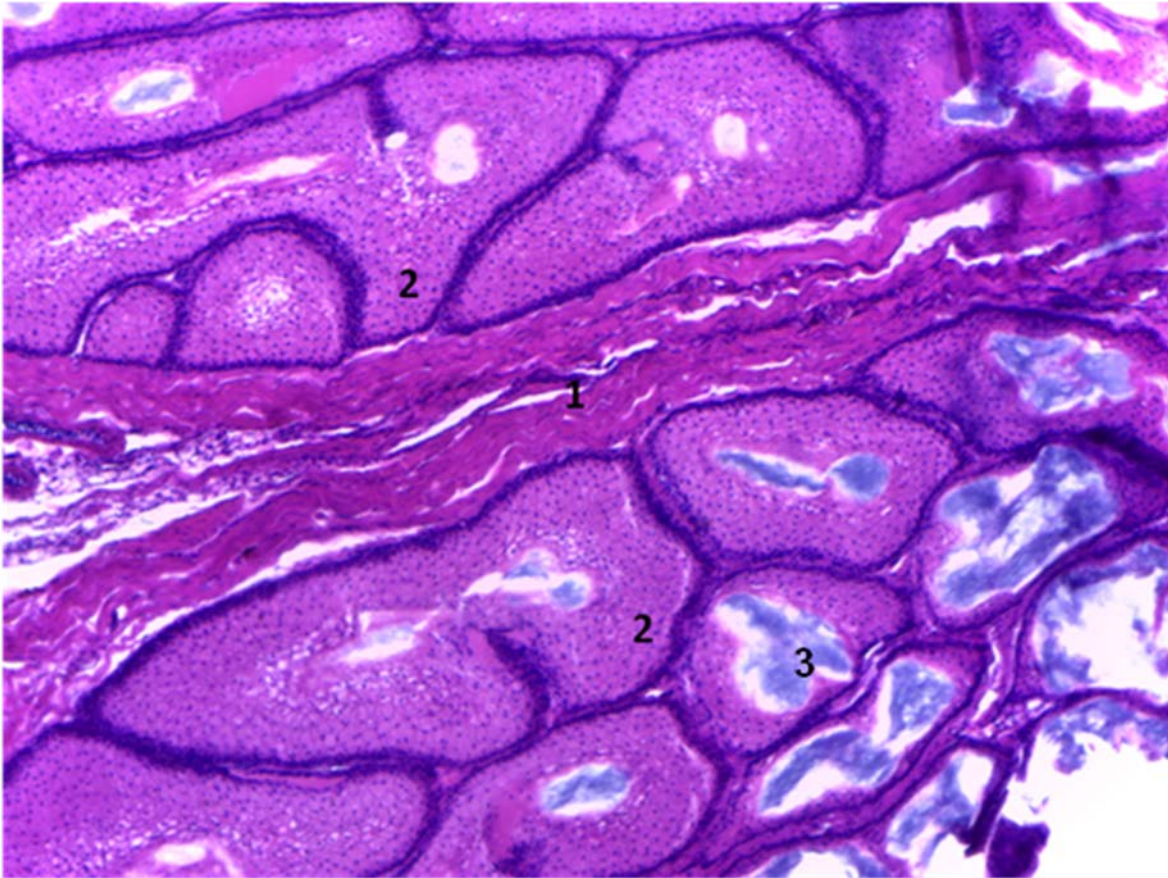


**Figura 2.16.** Glándulas uropigias del petrel gigante antártico (*Macronectes giganteus*) en la fotografía de la izquierda y de la gallineta overa (*Pardirallus maculatus*) en la fotografía de la derecha. Se distinguen el pincel de plumas (1), la papila (2) y en el caso del órgano del petrel se pueden reconocer sus lóbulos (3).

La glándula uropigia se puede definir como una **glándula holocrina tubuloalveolar compuesta**. Con respecto al **estroma**, esta glándula está rodeada por una **cápsula** de tejido conectivo denso (Fig. 2.17), a partir de la cual surge un **tabique intermedio** que, en la mayoría de las especies, separa los dos lóbulos (Figura 2.18). La cápsula y el tabique emiten **trabéculas** que terminan en delgadas ramificaciones conectivas que rodean a los adenómeros (Fig. 2.19). En la cápsula es posible encontrar fibras reticulares, elásticas y algunas fibras musculares lisas y vasos sanguíneos, mientras que en el tabique interlobular y en el tejido que rodea a los adenómeros solo se observan fibras reticulares y algunas fibras elásticas.

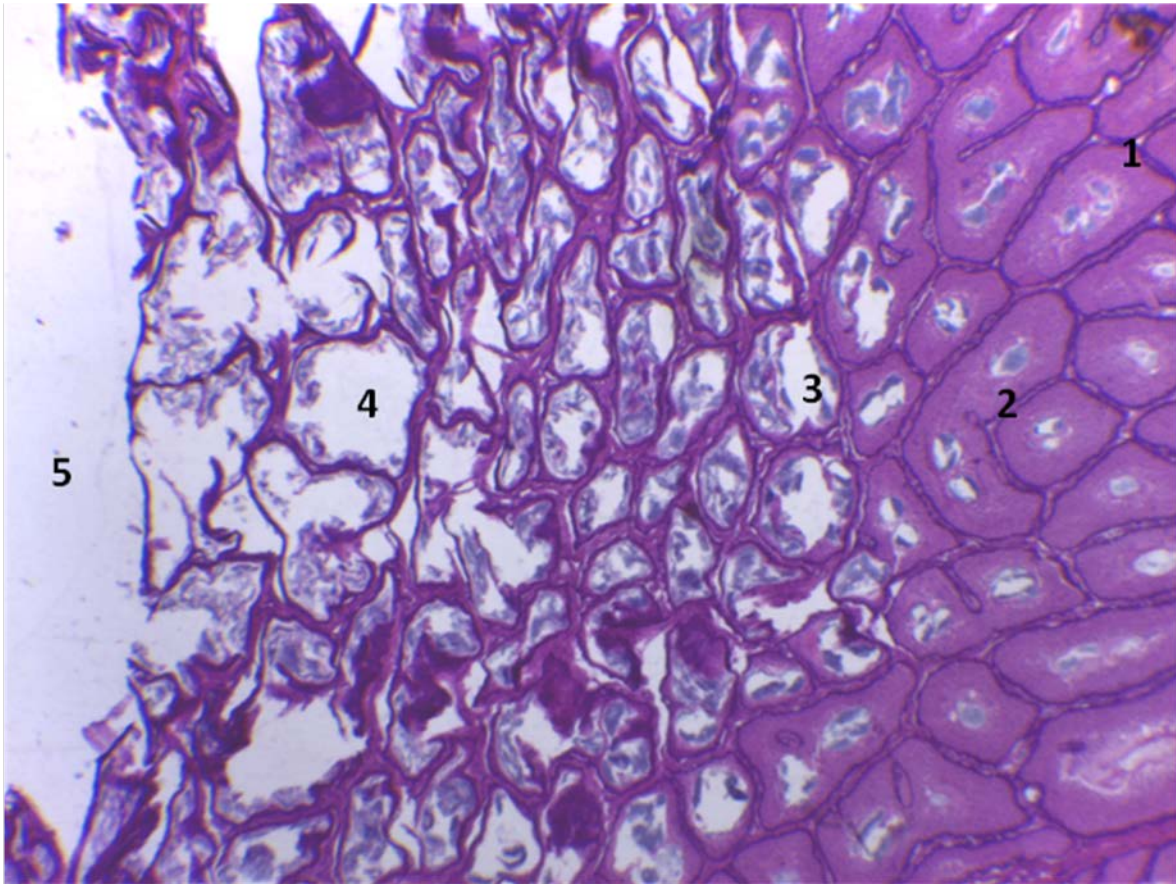


**Figura 2.17.** Glándula uropigia de flamenco austral (*Phoenicopterus chilensis*). Coloración H-E. 40x. Se observan tres regiones con diferencias en su morfología (1-3), se destaca el aumento de la luz de los adenómeros desde la periferia de la glándula hacia el centro. Se observa también la cápsula del órgano (4).



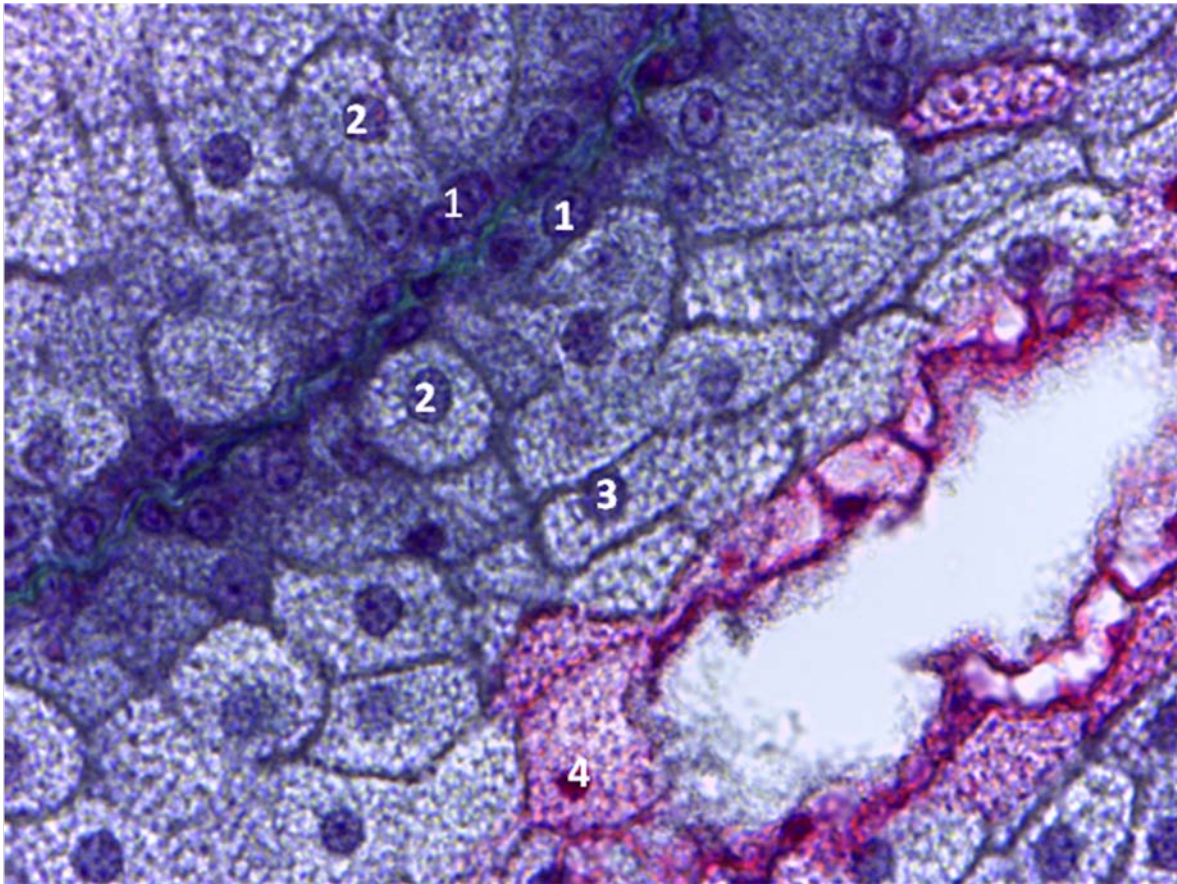
**Figura 2.18.** Glándula uropigia de flamenco austral (*Phoenicopterus chilensis*). Coloración H-E. 400x. Se observa el tabique de tejido conectivo que separa los dos lóbulos de la glándula (1); en el interior de los lóbulos se encuentran los adenómeros tubuloalveolares (2); en algunos de ellos se aprecia la secreción (3).

Como toda glándula, este órgano posee un **parénquima** formado por porciones secretoras o **adenómeros** y un **sistema de transporte** de la secreción que, en este órgano incluye **conductos** y **cámaras de almacenamiento**. Los **adenómeros** son tubuloalveolares si bien su forma puede variar, son más tubulares en los passeriformes y más saculares en la paloma, la codorniz y la gallina. En cada adenómero disminuye el número de capas celulares y aumenta el diámetro de su luz hacia al centro de la glándula, por lo que en algunas aves se encuentran tres regiones definidas por las características de estos adenómeros (veáse regiones señaladas como 1, 2 y 3 en las Fig. 2.17 y 2.19).



**Figura 2.19.** Glándula uropigia de flamenco austral (*Phoenicopterus chilensis*). H-E. 40x. Se observan tres regiones con diferencias en su morfología (1-3), estos adenómeros terminan en un sistema de conductos (4) que desembocan en una cámara de almacenamiento ubicada en el centro del lóbulo de la glándula (5).

El **epitelio** de los adenómeros consta de varios estratos celulares que resultan constantes en todas las aves. Estos estratos se denominan **basal**, **intermedio**, **secretorio** y **degenerativo**. El **estrato basal** está formado por una o dos capas de células aplanadas o cúbicas, aquí se produce la división celular. El **estrato intermedio** puede presentar entre una a cinco capas celulares, las células son poligonales con núcleo esférico eucromático. El **estrato secretorio** está constituido por una a diez capas celulares; las células son poligonales y voluminosas con citoplasma vacuolado. El **estrato degenerativo** se caracteriza por tener células con núcleos picnóticos (Fig. 2.20). Además en las regiones más centrales se observa cornificación de las células del estrato degenerativo.



**Figura 2.20.** Glándula uropigia de chimango (*Milvago chimango*). Coloración tricrómica de Masson. 400x. Se observan sectores de dos adenómeros separados por escaso tejido conectivo, que puede reconocerse por el color verde de las delgadas fibras de colágeno. En la imagen se distinguen los cuatro estratos celulares: basal (1), intermedio (2), secretorio (3) y degenerativo (4). Se puede observar como el contenido de lípidos aumenta hacia la luz y los núcleos se van condensando hasta desaparecer en las células más superficiales que pueden mostrar signos de cornificación.

**Los adenómeros** drenan en **cámaras secundarias** que en muchas especies confluyen en una **cámara primaria** de almacenamiento propia del lóbulo. La cámara primaria está muy desarrollada en algunas aves como el chimango (Fig. 2.20); en otras aves como los pingüinos y skúas está ausente. En este último caso el sistema de túbulos se introduce en la papila para terminar en los conductos excretores, cuyo epitelio se va asemejando a la epidermis a medida que se acerca a la desembocadura.

Se han descrito **tres tipos** de **papila**, según su estructura interna: tipo **compacto**, tipo **delicado** y tipo **intermedio**. El tipo **compacto** posee poros

excretores estrechos y el epitelio que los tapiza es similar al epitelio de la epidermis; también contiene capas de fibras musculares lisas longitudinales y circulares y folículos plumosos. En el tipo **delicado** los poros excretores son de lumen amplio y están separados entre sí por una delgada capa de tejido conectivo denso; la presencia de fibras musculares lisas es esporádica. El tipo **intermedio** se caracteriza por tener poros excretores de lumen muy amplio y fibras musculares lisas formando un esfínter a su alrededor. En todos los tipos de papila es frecuente encontrar corpúsculos de Herbst.

Los **poros excretores** están rodeados por tejido conectivo denso, tejido adiposo, vasos sanguíneos, terminaciones nerviosas, folículos plumosos y algunas fibras musculares lisas. Según la especie, las fibras musculares pueden estar asociadas solo a los folículos de las plumas del pincel, o bien pueden formar un esfínter alrededor de los poros excretores. En este esfínter las fibras musculares se disponen de tres maneras: una capa circular que rodea los poros excretores, un grupo de fibras longitudinales inmersas en el tejido conectivo de la papila y un tercer grupo de fibras transversales, que pueden unir los folículos plumosos del pincel a la pared de los poros, o bien, unir entre sí las paredes de ambos poros excretores.

La **secreción** de la glándula uropigia es rica en lípidos y contiene algunos glúcidos. Los lípidos predominantes son los ésteres de alcoholes alifáticos y ácidos grasos; también se encuentran ceras y triglicéridos. Algunos trabajos realizados décadas atrás mencionaban la existencia de zonas glucogénicas, observaciones más recientes (incluyendo algunas de los autores) determinaron que no se encuentran cantidades importantes de glucógeno como también que la variedad de residuos de glúcidos es muy grande.

Las **funciones** que se le atribuyen a la secreción uropigial son variadas; la principal es mantener la estructura física del plumaje para aislar al ave del ambiente, tanto del agua como de altas o bajas temperaturas. La glándula uropigia también cumpliría funciones detoxificantes, por ejemplo, elimina sustancias tóxicas como el DDT y otros compuestos organoclorados junto con su secreción. Otra

función que llevaría a cabo esta glándula es la producción de compuestos volátiles que servirían para reconocer a los miembros de su misma especie o para camuflarse frente a la presencia de depredadores durante el período reproductivo. También se le asigna un papel en el mantenimiento de la higiene del plumaje por su acción microbicida sobre algunos microorganismos (hongos y bacterias que degradan el plumaje). Los lectores interesados encontrarán información adicional sobre la fisiología de la glándula uropigia en Salibián y Montalti (2009).

## Bibliografía

Akhter N, Kobayashi M, Hoshino T (1993) Avian epidermis contains ATPase- and Ia-positive Langerhans-like cells. *Cell and Tissue Research* 271:103-106.

Alibardi L (2002) Keratinization and lipogenesis in epidermal derivatives of the zebra finch, *Taeniopygia guttata castanotis* (Aves, Ploecidae) during embryonic development. *Journal of Morphology* 251: 294–308.

Alibardi L (2006) Structural and immunocytochemical characterization of keratinization in vertebrate epidermis and epidermal derivatives. *International Review of Cytology* 253:177-C259.

Baumel JJ, King SA, Breazile JE, Evans HE, Van den Berge JC (1993) *Handbook of Avian anatomy*. Publication of the Nuttall Ornithological Club N° 23, Massachusetts.

Biodidac, A bank of digital resources for teaching biology, <http://biodidac.bio.uottawa.ca/>. Consultada 25/2/2013.

Bragulla HH, Homberger D (2009) Structure and functions of keratin proteins in simple, stratified, keratinized and cornified epithelia. *Journal of Anatomy* 214: 516–559.

Bride J (1975) Etude ultrastructurale de la morphogénèse et de la différenciation de la glande uropygienne de canard (*Anas platyrhynchos*). *Zoologie, Physiologie et Biologie Animale* 12: 13-71.

- Chiale MC, Montalti D, Fernández P, Gimeno E, Barbeito CG (2013) Estructura de la glándula uropigia en los skuas pardo y polar del sur. *Ciencias Morfológicas*. En prensa.
- Cunningham SJ, Alley MR, Castro I (2010) Facial bristle feather histology and morphology in New Zealand birds: implications for function. *Journal of Morphology* 272: 118–128.
- Fisher HI (1940) The Occurrence of Vestigial Claws on the Wings of Birds. *American Midland Naturalist* 23: 234-243.
- Harem IS, Kocak-Harem M, Turan-Kozlu T, Akaydin-Bozkurt Y, Karadag-Sari E, Altunay H (2010) Histologic structure of the uropygial gland of the osprey (*Pandion haliaetus*). *Journal of Zoo and Wildlife Medicine* 41: 148-151.
- Hill GE, McGraw K J (2006) Bird coloration. Function and evolution, vol. 2. Ed. Harvard University Press. Cambridge.
- Hodges RD (1974) The histology of the fowl. Academic Press. Londres.
- Jacob J, Ziswiler V (1982) The uropygial gland. En: Farner DS, King JR, Parkes KC (Ed). *Avian Biology*. Academic Press. New York. Pág. 199-324.
- Johnston DW (1988) A morphological atlas of the avian uropygial gland. *Bulletin of the British Museum of Natural History (Zoology)* 54: 199-259.
- Kamiya S, Izumisawa Y, Tsukushi M, Amasaki H, Daigo M (1986) Histochemical studies on polysaccharides in the uropygial gland of ducks. *Bulletin Nippon of Veterinary and Zootechnic* 35: 1-7.
- Kozlu T, Akaydin Bozkurt Y, Ates S (2011) A macroanatomical and histological study of the uropygial gland in the white stork (*Ciconia ciconia*). *International Journal of Morphology* 29: 723-726.
- Lecoin L, Lahav R, Martin FH, Teillet M, Le Douarin NM (1995). Steel and c-kit in the Development of Avian Melanocytes: A Study of Normally Pigmented Birds and of the Hyperpigmented Mutant Silky Fowl. *Developmental Dynamics* 203: 106-118.
- Lucas AM, Stettenheim PR (1972) Avian anatomy. Integument. *Agriculture Handbook* 362, Publication of U.S. Department of Agriculture, Washington, D.C.



Lucas AM, Stettenheim PR (1972) Uropygial gland. En: Avian Anatomy. Part. II. Dept. Agric. Agricultural Handbook. U.S. Government Printing Office. Washington, DC. Pág. 613-626.

Matoltsy G (1969) Keratinization of the avian epidermis: An ultrastructural study of the newborn chick skin. *Journal of Ultrastructure Research* 29: 438–458.

Menon GK, Aggarwal SK, Lucas AM (1981) Evidence for the holocrine nature of lipid secretion by avian epidermal cells: a histochemical and fine structural study of rictus and the uropygial gland. *Journal of Morphology* 167: 185-199.

Menon GK, Menon J (2000) Avian Epidermal Lipids: Functional Considerations and Relationship to Feathering. *American Zoologist* 40: 540–552.

Møller AP, Erritzøe J, Nielsen J (2009) Predators and microorganisms of prey: goshawks prefer prey with small uropygial glands. *Functional Ecology* 24: 608-613.

Montalti D, Gutiérrez A, Reboredo G, Salibián A (2005) The chemical composition of the uropygial gland secretion of rock dove. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 140: 275-279.

Montalti D, Gutiérrez A, Reboredo G, Salibián A (2006) Removal of the uropygial gland does not affect serum lipids, cholesterol and calcium levels in the rock pigeon *Columba livia*. *Acta Biologica Hungarica* 57: 295-300.

Montalti D, Quiroga A, Massone A, Idiart J, Salibián A (2001) Histochemical and lectin histochemical studies on the uropygial gland of rock dove *Columba livia*. *Brazilian Journal of Morphological Science* 18: 33-39.

Montalti D, Salibián A (2000) Uropygial gland size and avian habitat. *Ornitologia Neotropical* 11: 297-306.

Pérez Torres A, Ustarroz-Cano M (2001) Demonstration of Birbeck (Langerhans cells) granules in the normal chicken epidermis. *Journal of Anatomy* 199: 493-497.

Picasso MBJ, Mosto MC, Tozzi R, Degrange FJ, Barbeito C (2010) Histology of the skin and subcutaneous diverticula of the southern screamer *Chauna torquata*. *Ciencias Morfológicas* 12: 60.

- Prum RO, Dyck JA (2003) Hierarchical Model of Plumage: Morphology, Development, and Evolution. *Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)* 298 B: 73-90.
- Prum RO, Torres R (2003) Structural coloration of avian skin: convergent evolution of coherently scattering dermal collagen arrays. *Journal of Experimental Biology* 206: 2409-2429.
- Rand AL (1954) On the Spurs on Birds' Wings. *The Wilson Bulletin* 66: 127-134
- Sadoon AH (2011) Histological study of European starling uropygial gland (*Sturnus vulgaris*). *International Journal of Poultry Science* 10: 662-664.
- Salibián A, Montalti D (2009) Physiological and biochemical aspects of the avian uropygial gland. *Brazilian Journal of Biology* 69: 437-446.
- Sandilands V, Savory J, Powell K (2004) Preen gland function in layer fowls: affecting morphology and feather lipid levels. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 137: 217-225.
- Sawad AA (2006) Morphological and Histological Study of Uropygial Gland in Moorhen (*G. gallinula C. choropus*). *International Journal of Poultry Science* 5: 938-941.
- Stettenheim PR (2000) The Integumentary Morphology of Modern Birds-An Overview. *American Zoologist* 40: 461-477.
- Suzuki T (1994) Ultrastructural studies on the uropygial glands of quail. *Japan Poultry Science* 31: 38-44.
- Van Hemert C, Handel CM, Blake JE, Swor RM, O'Hara TM (2012) Microanatomy of passerine hard-cornified tissues: Beak and claw structure of the black-capped chickadee (*Poecile atricapillus*). *Journal of Morphology* 273: 226-240.

## Capítulo 3

### SANGRE Y SISTEMA CIRCULATORIO

*Mirta Alicia Flamini*



## Índice del capítulo 3

Introducción

Obtención de muestras de sangre

Coloración de los extendidos de sangre

Componentes de la sangre

**Plasma**

**Elementos formes**

Glóbulos rojos o eritrocitos

Glóbulos blancos o leucocitos

Trombocitos

Sistema cardiovascular

**Corazón**

**Vasos sanguíneos y linfáticos**

**Recuadro 3.1. Realización de un frotis o extendido**

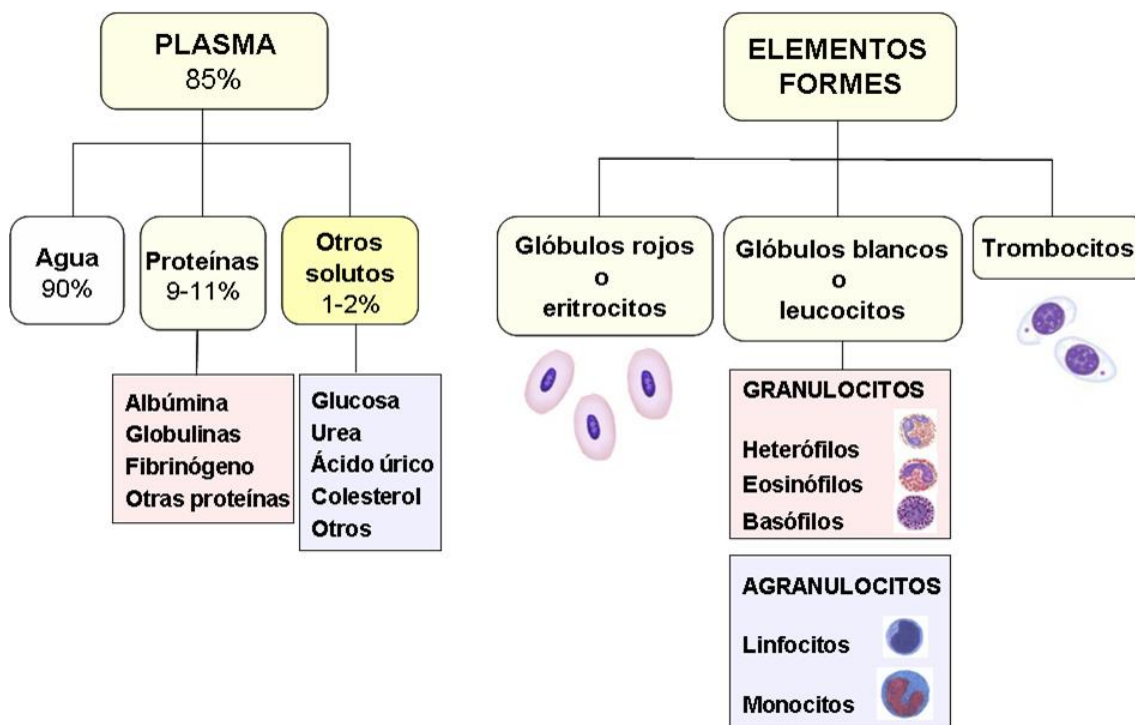
**Recuadro 3.2. Adaptaciones morfofuncionales del sistema circulatorio de las aves**

Bibliografía

## Introducción

La **sangre**, a diferencia de otros tejidos, no es sólida o coloidal, sino que es un líquido viscoso de color rojo brillante a rojo oscuro. Su volumen varía en los distintos individuos, ya que representa entre el 7 y el 10% del peso corporal. Al circular por un sistema cerrado, el sistema cardiovascular, la sangre puede llegar a los diferentes órganos para aportarles nutrición y eliminar de ellos los productos de deshecho del metabolismo celular. Además, permite el transporte de sustancias desde un órgano hacia otro, proceso fundamental para la coordinación de los distintos sistemas del organismo.

Al igual que en los mamíferos, la sangre en las aves está compuesta por un fase líquida, que constituye la sustancia intercelular, denominado plasma, donde se encuentran en suspensión las células sanguíneas (fase sólida). En la Figura 3.1 se presentan los componentes de la sangre.



**Figura 3.1.** Componentes de la sangre de las aves.

## Obtención de muestras de sangre

Para la obtención de una muestra de sangre es importante realizar una manipulación suave pero firme para inmovilizar correctamente al ave. Esto tiene dos objetivos fundamentales: en primer lugar evitar el estrés del animal y en segundo lugar poder realizar correctamente la maniobra de extracción. Es fundamental realizar la asepsia de la zona donde se va a practicar la extracción (Fig. 3.2, recuadro arriba a la izquierda).



**Figura 3.2.** Modo de sujeción de un ave pequeña para exponer la zona ventral del ala. El esquema (arriba a la izquierda) muestra la zona de extracción.

El tejido sanguíneo, puede obtenerse en forma sencilla de diferentes vasos, dependiendo del tamaño corporal del animal. En gallinas, patos, pavos, guacamayos y aves de mayor porte, se aconseja extraer sangre de la vena yugular derecha ya que es más grande que la izquierda. En otras aves más pequeñas como periquitos y palomas, por la dificultad de manipulación, se pueden utilizar otras vías, como la vena subclavia (a nivel del codo), la vena medial metatarsal (por encima de la articulación metatarsal) o la vena braquial (cara ventral del húmero) (Fig. 3.2). En algunos casos, si se desea obtener un volumen grande de sangre, también puede utilizarse la punción intracardiaca.

Esta técnica se elige con menor frecuencia por ser más riesgosa para el animal y siempre debe realizarse bajo anestesia.

Otro método menos frecuente es la extracción de una pequeña gota para realizar un frotis cortando la uña, pero tiene el inconveniente que da lugar a artefactos por lo que solo debe utilizarse en aquellos casos que no sea posible obtener la muestra por otros métodos.

La muestra obtenida puede utilizarse para distintos fines. Para realizar un **análisis químico** la sangre debe colocarse en un tubo que contenga un anticoagulante, para impedir el proceso de coagulación que se produce unos pocos minutos luego de extraída la muestra. Son anticoagulantes de uso frecuente: el citrato de sodio, la heparina y el EDTA (ácido etilendiaminotetracético), aunque este último produce hemólisis en algunas especies de aves como el avestruz, el ñandú y la grulla real, entre otros. Una vez homogeneizada la sangre con el anticoagulante, se somete a un centrifugado para extraer el plasma, que se utilizará para diferentes determinaciones químicas.

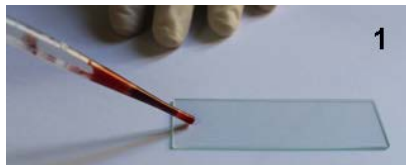
Si se desea realizar un **extendido** o **frotis** no es necesario el uso del anticoagulante. El extendido coloreado permite realizar un análisis de la morfología de las diferentes líneas celulares, sin que se produzcan alteraciones o artefactos por el anticoagulante.

El examen microscópico de extendidos de sangre brinda una enorme cantidad de datos, no solo sobre la morfología de los elementos que la constituyen, sino que además proporciona al médico clínico una valiosa referencia sobre el estado de salud del paciente. Un análisis complementario utilizado en la práctica clínica es el **hemograma**, que consiste en un análisis cualitativo y cuantitativo de los elementos formes de la sangre; también aporta información sobre el valor de la hemoglobina y otros índices. El hemograma así mismo ayuda a confirmar el diagnóstico, a predecir el pronóstico y a evaluar la evolución de algunas enfermedades. En algunas aves muy pequeñas, en las que es difícil obtener grandes volúmenes de sangre, este extendido puede ser, el único procedimiento posible de realizar con fines diagnósticos.

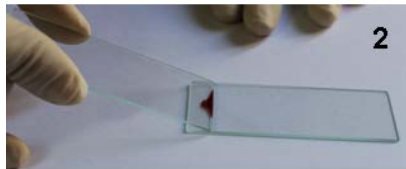
Los pasos para realizar un extendido de sangre son sencillos y se presentan en el Recuadro 3.1.

### Recuadro 3.1

#### Realización de un frotis o extendido



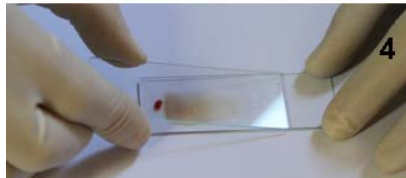
1 Colocar una pequeña gota de sangre en un extremo del portaobjetos limpio y desengrasado.



2 Acercar a ella el extremo de otro portaobjetos con borde biselado, formando un ángulo de 30° - 45°.



3 Dejar que la gota se extienda por capilaridad a lo largo del borde del extensor.



4 Extender la gota de sangre en forma inmediata tratando que quede una capa delgada que no ocupe más de las tres cuartas partes del portaobjetos.



5 Dejar secar al aire y una vez seco colorear.

Figura 3.3. Preparación de un extendido de sangre.

### Coloración de los extendidos de sangre

Para diferenciar los componentes formes de la sangre es necesario realizar una coloración que permita distinguirlos de manera rápida y eficaz. Los **colorantes** más empleados para la tinción hematológica se basan en el método de Romanowsky. D. L. Romanowsky fue el primer investigador que combinó dos colorantes en frotis sanguíneos, en su caso los utilizó para teñir el núcleo del parásito productor de la malaria.

Dentro del grupo de colorantes del tipo Romanowsky los más utilizados son los de Wright, Giemsa y **May-Grünwald-Giemsa**. Están constituidos por la mezcla de **eosina amarilla** o Y (ácida) y **azul de metileno** (básico). El azul de metileno



tiene la propiedad de oxidarse en forma muy rápida, dando como resultado la formación de otros colorantes que se conocen con el nombre de Azures (Azur A, B y C). La acción combinada de estos colorantes produce el efecto Romanowsky, cuyo resultado es una coloración púrpura de los núcleos de los leucocitos, trombocitos y eritrocitos en las aves, la coloración azulada de los gránulos citoplasmáticos de algunas células (que captan el azul de metileno) y el color rosado de los eritrocitos y de algunos gránulos que poseen afinidad por la eosina.

## Componentes de la sangre

Como se presentara en la introducción, la sangre está compuesta por una **fase líquida** denominada **plasma** y una **fase sólida** que corresponde a los **elementos formes**. Los siguientes apartados tratan en primer término al plasma y luego, a los elementos formes.

### Plasma

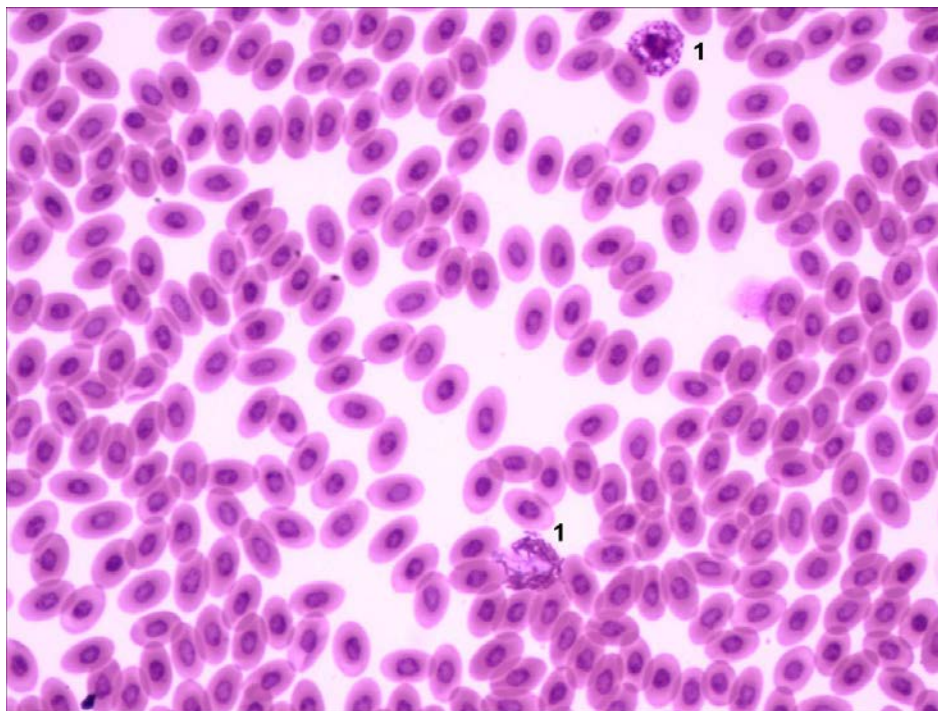
El **plasma**, en la mayoría de las aves, es transparente o de color amarillo pálido. El color amarillo se debe a la presencia de carotenos, pigmentos vegetales abundantes en una gran variedad de plantas y en sus semillas. En algunas aves con dieta muy rica en grasas o con peso excesivo el plasma puede presentar un color blanco lechoso porque la lipemia (concentración de lípidos en el plasma) está muy elevada. En las hembras en estado reproductivo el plasma puede tener este aspecto blanquecino debido a que los componentes del vitelo son sintetizados en el hígado y transportados por el plasma al ovario, para ser incorporados al ovocito. En estos casos, no debe tomarse como signo de enfermedad la presencia de plasma blanquecino.

El plasma posee un 85% de **agua** y un 9 a 11% de **proteínas**, que son los componentes porcentualmente más importantes. El resto del volumen sanguíneo lo constituyen diferentes solutos como glucosa, sustancias

nitrogenadas (aminoácidos, ácido úrico, urea, creatinina), lípidos (ácidos grasos, colesterol, fosfolípidos que circulan unidos a proteínas), electrolitos (sodio, cloruro, fosfatos, potasio, hierro, cobre, molibdeno, magnesio, etc.). Un componente importante del plasma de las aves lo constituye el calcio; en las hembras en los momentos de ovulación, los niveles de calcio son dos a tres veces superiores a los hallados en hembras sexualmente inmaduras o en machos.

### Elementos formes

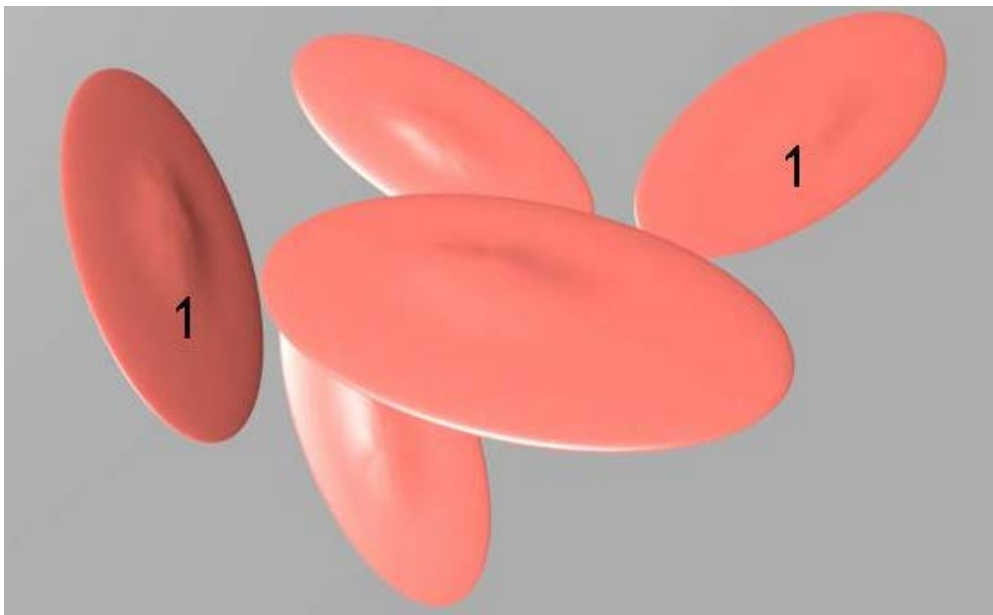
Los **elementos formes** de la sangre de las aves son células completas y se clasifican en tres grupos: los **glóbulos rojos** o eritrocitos, los **glóbulos blancos** o leucocitos y los **trombocitos**. La figura 3.4 muestra un extendido de sangre de gallina doméstica adulta donde se aprecian eritrocitos y leucocitos coloreados con la técnica de May-Grünwald-Giemsa (MGG). En los apartados siguientes se describirán cada uno de los elementos formes.



**Figura 3.4.** Extendido de sangre de *Gallus gallus*. Coloración MGG. 20x. Las células que se observan en mayor cantidad son glóbulos rojos o eritrocitos. En los extremos de la microfotografía se observan dos leucocitos (1).

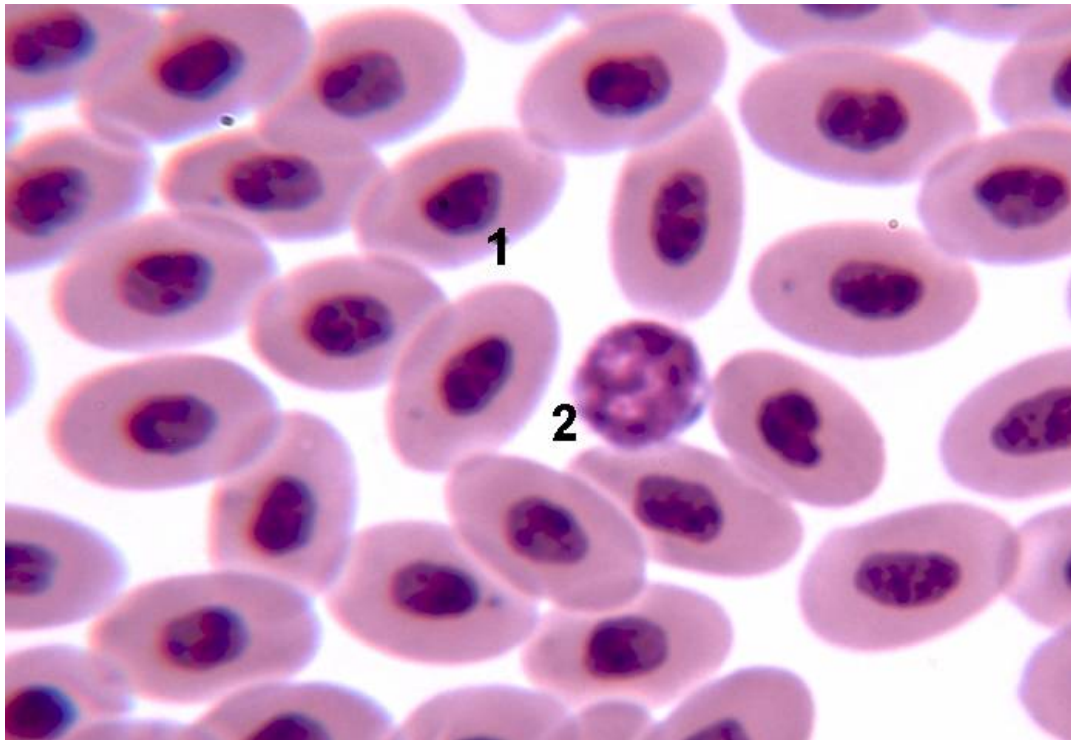
## Glóbulos rojos o eritrocitos

En las aves, tal como ocurre en los reptiles, los anfibios y los peces, los **glóbulos rojos** mantienen el núcleo a lo largo de su vida, por lo tanto son células completas. Los eritrocitos maduros, tienen forma oval o elíptica, con bordes ligeramente redondeados. De perfil tienen forma biconvexa, debido a la presencia del núcleo en el centro celular (Fig. 3.5).



**Figura 3.5.** Eritrocitos de ave representados en una imagen en 3D. La elevación central se debe a la presencia del núcleo (1).

En un extendido coloreado con la técnica MGG, su citoplasma es homogéneo y adquiere un color rosa-anaranjado o levemente eosinófilo (Fig. 3.6). A veces, se puede distinguir una zona más pálida alrededor del núcleo. Estas células pueden tener algunas variaciones morfológicas, no solamente entre las diferentes especies, sino también entre los mismos individuos.



**Figura 3.6.** Microfotografía de un extendido de sangre de *Gallus gallus*. Coloración MGG. 100x. Se observan varios eritrocitos nucleados (1) y un leucocito (2).

El **núcleo** tiene forma redondeada o levemente ovalada y se encuentra en posición central. La envoltura nuclear puede, en algunas aves, presentar indentaciones o protrusiones que le otorgan un aspecto pleomórfico. La cromatina es homogénea y compacta y, por lo tanto, no permite apreciar la existencia de un nucléolo en su interior. Sin embargo, en algunas especies, la cromatina puede encontrarse más condensada hacia la membrana nuclear; en esos casos el núcleo tiene un aspecto semejante al de una mora. La condensación de la cromatina se incrementa al envejecer la célula.

No se han observado en aves la formación de pilas de monedas que caracterizan a los frotis sanguíneos de algunos mamíferos, esto también estaría relacionado con la presencia del núcleo y la diferente morfología celular. Como los eritrocitos de las aves son células ovaladas, presentan un diámetro mayor y un diámetro menor que varían de 11 a 16  $\mu\text{m}$  y de 6 a 10  $\mu\text{m}$  respectivamente. En la Tabla 3.1 se presentan las dimensiones de los eritrocitos de algunas especies de aves.

**Tabla 3.1.** Dimensiones de eritrocitos de algunas especies de aves.

Especies	Tamaño de los eritrocitos
Gallina doméstica ( <i>Gallus gallus</i> )	12,8 x 6,9 $\mu\text{m}$
Gallina Leghorn ( <i>Gallus gallus</i> )	10,7 x 6,8 $\mu\text{m}$
Pato silvestre ( <i>Anas platyrhynchos</i> )	13,4 x 9,9 $\mu\text{m}$
Pavo macho ( <i>Meleagris gallopavo</i> )	15,5 x 7,5 $\mu\text{m}$
Pavo hembra ( <i>Meleagris gallopavo</i> )	15,5 x 7,0 $\mu\text{m}$
Paloma doméstica ( <i>Columbia livia</i> )	12,7 x 7,5 $\mu\text{m}$
Colibrí ( <i>Colibri thalassinus</i> )	9,0 x 6,0 $\mu\text{m}$
Casuario ( <i>Casuaris unappendiculatus</i> )	17,0 x 9,0 $\mu\text{m}$
Ñandú ( <i>Rhea americana</i> )	13,8 x 8,5 $\mu\text{m}$
Guacamayo de cabeza azul ( <i>Primolius couloni</i> )	11,3 x 7,0 $\mu\text{m}$
Otras aves silvestres	Muy variable, entre 6 y 16,5 $\mu\text{m}$

El **número** de eritrocitos es variable en las diferentes especies de aves y está influenciado por la edad, el sexo, la raza, la estación del año, el ambiente, las hormonas y otros factores. Se expresa en millones por  $\text{mm}^3$  y, por lo general, es inversamente proporcional al peso del ave; por lo tanto, las aves con mayor peso suelen tener menor cantidad de glóbulos rojos (Ver Tabla 3.2).

**Tabla 3.2.** Cantidad de eritrocitos / $\text{mm}^3$  en la sangre periférica de algunas especies de aves.

Especie	Cantidad de eritrocitos/ $\text{mm}^3$
Gallina doméstica ( <i>Gallus gallus</i> )	3.200.000
Pollo Leghorn ( <i>Gallus gallus</i> )	3.000.000
Pato doméstico ( <i>Anas platyrhynchos domesticus</i> )	3.065.000
Pavo doméstico ( <i>Meleagris gallipavo</i> )	2.250.000
Codorniz ( <i>Coturnix coturnix</i> )	3.400.000
Avestruz ( <i>Struthio camelus</i> )	1.900.000
Paloma doméstica ( <i>Columba livia</i> )	3.960.000
Tórtola turaca ( <i>Streptopelia decaocto</i> )	5.480.000
Colibrí rubí ( <i>Chrysolampis mosquitus</i> )	6.590.000

El **citoplasma** de los eritrocitos de las aves, a diferencia de lo que ocurre en mamíferos, contiene ribosomas tanto libres como asociados al retículo endoplásmico. Además, posee un complejo de Golgi desarrollado. Pese a que el volumen ocupado por estas organelas es escaso, sus características son normales por lo que se supone que son funcionales. Una observación similar se realizó en peces teleósteos. Este hallazgo contradice la idea tradicional sobre la ausencia de procesos de síntesis y secreción de proteínas en los glóbulos rojos de las aves.

El **citoesqueleto** del eritrocito está formado por microtúbulos, filamentos finos y filamentos intermedios de vimentina. Diversas proteínas conectan a los filamentos finos con la membrana, de entre ellas se destaca la espectrina. Los microtúbulos están formados por tubulina asociada a otras proteínas (MAPs), estos microtúbulos forman una banda marginal en la periferia del citoplasma. Mediante el uso de técnicas de inmunohistoquímica e inmunotransferencia se determinó que una variante de la  $\beta$ -tubulina se expresa exclusivamente en los eritrocitos. La formación de la banda marginal parece implicar varios eventos distintos: la iniciación de la formación de los microtúbulos, su crecimiento, la consolidación en una banda, y la asociación con la membrana celular.

En cuanto al **núcleo**, tradicionalmente se lo ha descrito como heterocromático, y en consecuencia, no transcripcional, sin embargo, estudios recientes demostraron áreas eucromáticas. Esta observación se relaciona con la presencia de características bioquímicas (en especial en la histona H1) que son propias de las células con actividad transcripcional.

El eritrocito de las aves, como el de mamífero, tiene como principal función el transporte e intercambio de oxígeno y dióxido de carbono. La función de transporte de los eritrocitos está vinculada con la hemoglobina, una proteína globular, localizada en su interior, que además de ser la responsable del color rojo característico de la sangre, capta el oxígeno en forma reversible, lo que permite cederlo fácilmente en los tejidos.

Se ha demostrado que las aves contienen más de un tipo de hemoglobina. La estructura del cromógeno hemo es idéntica a la de los mamíferos, pero las fracciones proteicas, las globulinas, son diferentes.

En los últimos años, estudios realizados en pollos (*Gallus gallus*) han permitido atribuirle al eritrocito **otras funciones** relacionadas con procesos biológicos

diferentes al transporte de gases. Utilizando microscopía electrónica de transmisión y técnicas moleculares, se ha puesto en evidencia que el citoplasma del eritrocito contiene ARNm. Estas observaciones se relacionan con la existencia de eucromatina y organelas relacionadas con la secreción, mencionada previamente. Dentro de las sustancias que produce el eritrocito aviar se encuentran: receptores para el reconocimiento específico de diferentes patógenos, citoquinas y otras sustancias relacionadas con la respuesta inmunitaria. De esta manera el eritrocito liberaría moléculas que podrían regular a otras células relacionadas con el sistema inmune.

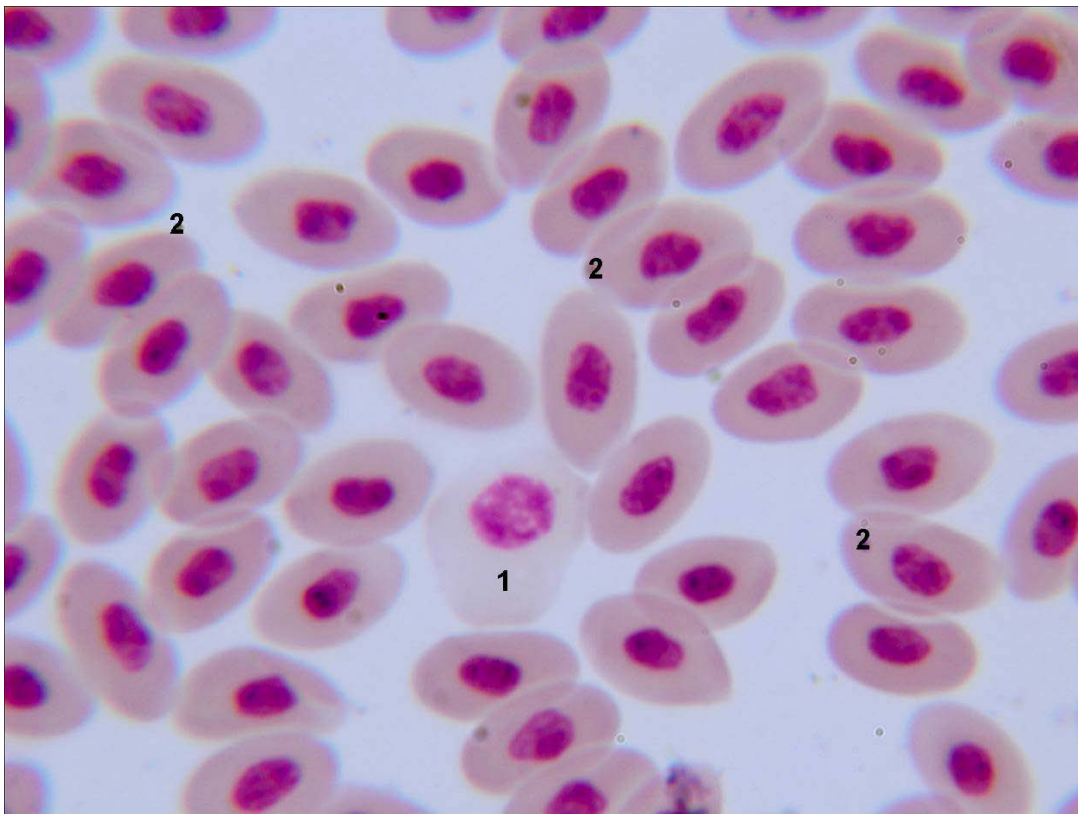
Los eritrocitos de las aves tienen un ciclo de vida más corto que los eritrocitos de los mamíferos. Así, en la gallina mueren a los 28 días, en el pato a los 30 días y en la paloma entre los 35 a 45 días. Se forman en la médula ósea y son destruidos por macrófagos, en especial en el bazo.

**Reticulocitos.** El **reticulocito** es la célula que precede inmediatamente al eritrocito maduro en la eritropoyesis. No es inusual encontrar en un extendido de sangre de un ave sana la presencia de estos eritrocitos inmaduros. En el *Gallus gallus* joven, los reticulocitos representan un 7 a 8% del total de los glóbulos rojos circulantes, cifra mucho mayor que la descrita para los mamíferos. En la paloma se encuentran en un rango entre un 8 a 25%, mientras que en el pato representan un 16 a 27%. En los psitácidos la presencia de un 5% de reticulocitos se considera normal.

Si bien pueden ser coloreados con la técnica de MGG, se los identifica con más facilidad utilizando **colorantes supravitales**, como el azul brillante de cresil o el azul de metileno. Con tales colorantes es posible observar un reticulado azul en el citoplasma, que desaparece a medida que la célula madura. Los reticulocitos son algo más pequeños que los eritrocitos maduros, su forma es más redondeada y el citoplasma no es homogéneo, sino que tiene un aspecto reticulado, compuesto por una trama de filamentos en los cuales se depositan numerosos gránulos finos. Estos gránulos, generalmente se encuentran localizados en una banda ancha perinuclear. La microscopía electrónica permitió identificar que los gránulos observados en el citoplasma del reticulocito corresponden a ribosomas libres que aún sintetizan hemoglobina. Cuando la célula madura, el reticulado disminuye, los gránulos se hacen menos numerosos, están más espaciados y finalmente desaparecen. El recuento de

los reticulocitos se puede utilizar para evaluar la respuesta regenerativa de los eritrocitos.

**Otras formas inmaduras.** Es común encontrar en un frotis un porcentaje pequeño (5% o menos) de otros precursores eritrocíticos, los cuales presentan cromatina menos densa que la de los eritrocitos maduros, sus núcleos son más redondeados y el citoplasma varía de grisáceo a basófilo o ligeramente eosinófilo. Estas células inmaduras reciben diferentes nombres según su estado de maduración (Fig. 3.7). Los **eritroblastos basófilos** tienen un citoplasma levemente azulado. La microscopía electrónica permite observar numerosos ribosomas dispersos en todo el citoplasma, como así también mitocondrias, retículo endoplasmático y complejo de Golgi desarrollados. El núcleo posee la cromatina algo más densa que la del hemocitoblasto (célula precursora) y con frecuencia se encuentran dos nucléolos.



**Figura 3.7.** Extendido de sangre de *Gallus gallus*. Coloración MGG. 40x. Se observa un eritroblasto (1) de mayor tamaño que los eritrocitos maduros (2). El citoplasma es levemente basófilo y su núcleo presenta cromatina granular menos densa que los eritrocitos maduros.

El **eritrocito policromatófilo** es una célula más pequeña que el eritroblasto basófilo. Su forma es elíptica y presenta un núcleo más pequeño con cromatina



en forma de grumos. Unas pequeñas mitocondrias pueden estar presentes, pero no así el retículo endoplásmico y el complejo de Golgi. Un incremento de estas células se relaciona con una respuesta de la médula ósea a necesidades de nuevas células en la sangre periférica (por ejemplo, en la anemia). El porcentaje puede ser mayor en animales pequeños (pájaros enjaulados o de aviarios) que tienen una mayor tasa metabólica.

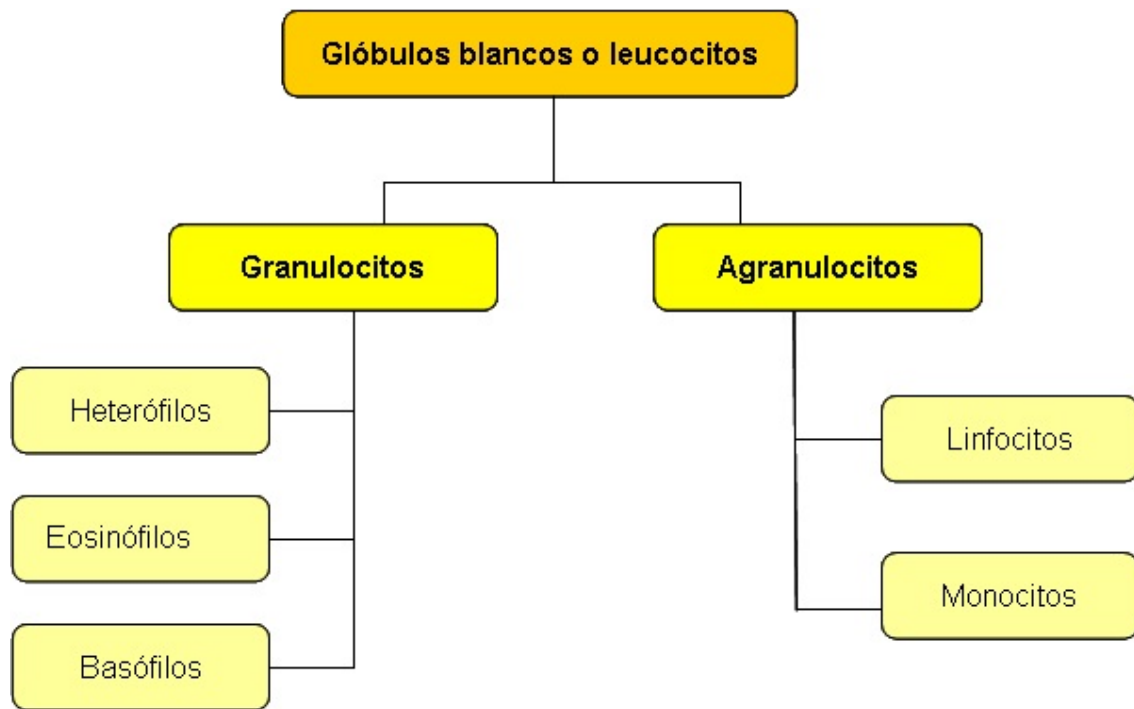
Los **eritroplástidos** son eritrocitos anucleados que se encuentran en raras ocasiones en la sangre periférica de las aves y de otros vertebrados no mamíferos.

En los extendidos de sangre de algunas aves se pueden encontrar eritrocitos cuyo citoplasma es pálido. Esto se debe, en general, a ciertas enfermedades como anemia por deficiencia de hierro, al igual que durante las enfermedades inflamatorias crónicas. Este cambio de coloración se debe a una menor concentración de hemoglobina en estos eritrocitos.

Los **eritrocitos binucleados** se encuentran rara vez en la sangre de las aves, cuando están presentes sugieren la existencia de alguna enfermedad neoplásica, viral o genética.

### **Glóbulos blancos o leucocitos**

Los **glóbulos blancos** o **leucocitos**, como en el resto de los vertebrados, pueden ser divididos en dos grandes grupos de acuerdo a la presencia o no de **gránulos específicos** o primarios en el citoplasma. Los leucocitos que presentan granulaciones específicas e inespecíficas o secundarias, se denominan **granulocitos** mientras que los leucocitos que solo poseen granulaciones inespecíficas reciben el nombre de **agranulocitos** (Fig. 3.8).



**Figura 3.8.** Clasificación de los leucocitos de las aves.

Los glóbulos blancos se cuentan en miles por milímetro cúbico. El rango de su concentración es muy variable, entre  $5.000/\text{mm}^3$  a  $15.000/\text{mm}^3$ , aunque se han encontrado valores que superan los  $25.000/\text{mm}^3$ . En psitácidos, el número más bajo se ha encontrado en aves pequeñas (periquitos y cacatúas), que poseen entre  $5.000/\text{mm}^3$  a  $10.000/\text{mm}^3$  leucocitos, mientras que en las aves de mayor porte (guacamayos) los valores oscilan entre  $12.000/\text{mm}^3$  y  $15.000/\text{mm}^3$ . En la Tabla 3.3 se presentan las concentraciones de leucocitos en algunas especies de aves (véase página siguiente).

Las características morfológicas de los leucocitos de las distintas especies de aves son muy variadas, por lo que es muy difícil describir una célula tipo cuyas características sean comunes a todas ellas. Por tal motivo, se tomará como modelo la morfología de los leucocitos de la gallina doméstica (*Gallus gallus*), y se considerarán algunas diferencias de otras especies. Así mismo, los porcentajes de los leucocitos también son fluctuantes, no solo entre diferentes aves, sino también dentro de la misma especie. En la Tabla 3.4 se muestran algunos ejemplos de porcentajes de los leucocitos en algunas aves domésticas y silvestres (véase página siguiente).

**Tabla 3.3.** Valores promedio de referencia del total de leucocitos por mm<sup>3</sup> en aves.

Especies	Cantidad de leucocitos/mm <sup>3</sup>
Gallina doméstica ( <i>Gallus gallus</i> )	19.800
Pato doméstico ( <i>Anas platyrhynchos</i> )	23.400
Pavo común ( <i>Meleagris gallopavo</i> )	23.500
Codorniz común ( <i>Coturnix coturnix</i> )	16.200
Avestruz ( <i>Struthio camelus</i> )	15.300
Paloma ( <i>Columba livia</i> )	13.000 a 23.800
Paloma ( <i>Streptopelia decaocto</i> )	35.120
Casuario ( <i>Casuaris spp</i> )	18.000
Guacamayo azul-amarillo ( <i>Ara ararauna</i> )	8.500
Cacatúa rosa ( <i>Eolophus roseicapilus</i> )	6.300
Flamenco común ( <i>Phoenicopterus rube</i> )	2.400
Avutarda de cresta roja ( <i>Eupodotis rificrista</i> )	5.660
Águila real ( <i>Aguila chrysaetos</i> )	13.1 00
Águila rapaz ( <i>Aguila rapax</i> )	5.000 a 9.500
Halcón peregrino ( <i>Falco peregrinus</i> )	12.560
Lechuza común ( <i>Tyto alba</i> )	16.600
Periquito común ( <i>Melopsittacus undultus</i> )	3.000 a 8.000
Pingüino rey ( <i>Aptenodytes patagonicus</i> )	4.300

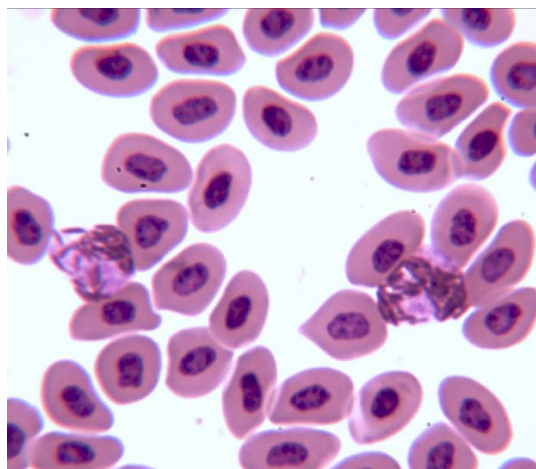
**Tabla 3.4.** Valores porcentuales de referencia de los leucocitos de algunas especies de aves domésticas y silvestres. H: heterófilos, E: eosinófilos, B: basófilos, L: linfocitos y M: monocitos.

Especie	H	E	B	L	M
Gallina ( <i>Gallus gallus</i> )	22-27	1,9	1,7	59-64	8-10
Pato doméstico ( <i>Anas platyrhynchos</i> )	30-70	0-4	0-5	20-65	0-3
Paloma ( <i>Columba livia</i> )	39	1	2	53	5
Cotorra argentina ( <i>Myopsitta monachus</i> )	11,5	0,5	1,5	82	2,5
Avestruz ( <i>Struthio camelus</i> )	62,6	0,3	0,2	34,1	2,8
Guacamayo ( <i>Ara sp</i> )	53,9	0,1	0,6	41,6	3,6
Tucán ( <i>Ramphastos sp</i> )	35-65	0-4	0-5	25-50	0-4

## Heterófilos

Los **heterófilos** son los equivalentes de los neutrófilos de la mayoría de los mamíferos. También pueden encontrarse en la literatura con el nombre de pseudoeosinófilos, aunque esta denominación es menos frecuente. En los mamíferos, el nombre neutrófilo surge de la coloración neutra que adquieren los gránulos citoplasmáticos, mientras que la denominación heterófilo en las aves está vinculada a la variabilidad de coloración que pueden manifestar los gránulos citoplasmáticos. Estos gránulos, no solo varían en sus propiedades tintoriales, sino también en el tamaño y forma en las diferentes especies de aves.

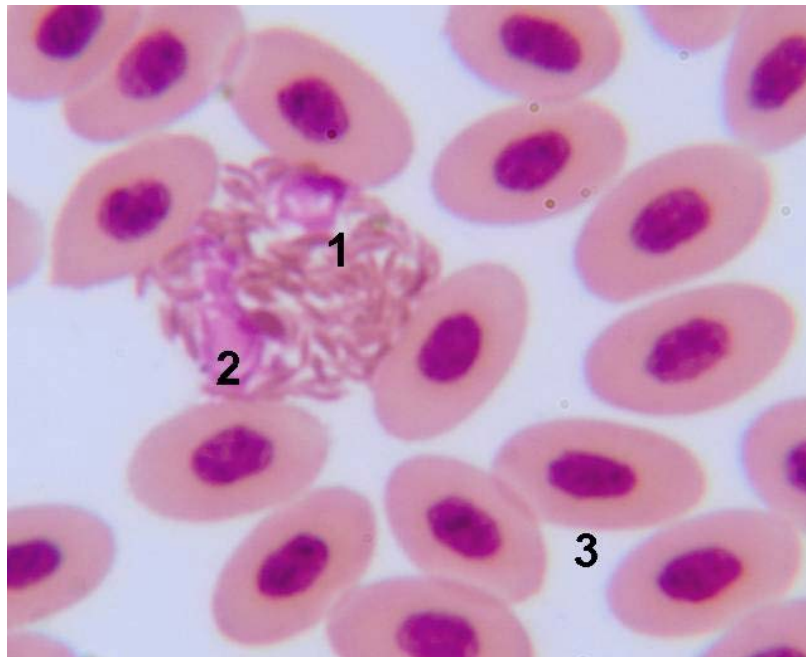
Los heterófilos son los leucocitos más abundantes en la sangre de mayoría de las aves. En un extendido coloreado con MGG, son células típicamente redondas. Su diámetro oscila entre 10 y 15  $\mu\text{m}$ . En la gallina tienen un diámetro aproximado de 10  $\mu\text{m}$ . La característica típica de esta célula es la presencia de muchos gránulos en forma de varilla, de bastón o fusiformes que se distribuyen ocupando todo el citoplasma (Fig. 3.9). En los frotis teñidos con técnicas de rutina, estos gránulos son eosinófilos en las mayoría de las aves, razón por la cual muchas veces es difícil diferenciar al heterófilo del granulocito eosinófilo. Los gránulos pueden variar entre diferentes especies de aves, e inclusive dentro de la misma especie, suelen presentarse como gránulos esféricos u ovalados con una zona central más densa. En ocasiones, pueden ser refringentes y enmascarar al núcleo.



**Figura 3.9.** Extendido de sangre de *Gallus gallus*. Coloración MGG. 100x. Se observan dos heterófilos maduros.

El **citoplasma** entre los gránulos se colorea muy débilmente de rosa o naranja, aunque muchas veces es incoloro. En el avestruz, el citoplasma es levemente acidófilo con granulaciones eosinófilas y fusiformes. En el guacamayo, las granulaciones son pequeñas, de color violeta oscuro, y enmascaran al citoplasma azul celeste o rosado.

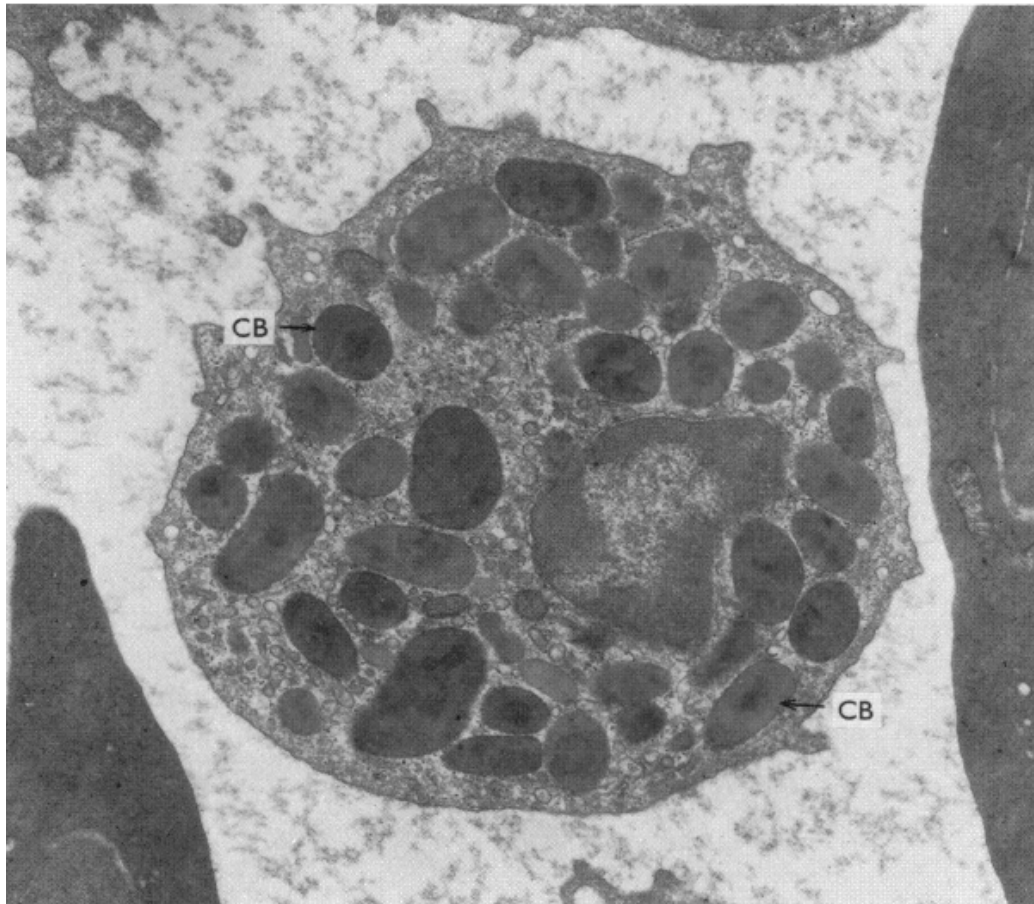
El **núcleo** normalmente es polimorfo con distintos grados de segmentación. La cantidad de lóbulos varía entre 2 y 5, aunque excepcionalmente el número puede ser mayor. Dentro de las aves domésticas el pavo y pato tienen 2 lóbulos nucleares y se observa un nucléolo. La paloma posee heterófilos con un núcleo de 2 a 3 lóbulos, es especialmente heterocromático y los nucléolos son difíciles de observar. En el avestruz el heterófilo presenta un núcleo excéntrico y bilobulado, aunque también se encontraron algunas células con núcleos trilobulados. En el guacamayo el núcleo de los heterófilos presenta por lo general 3 lóbulos bien definidos. Es común encontrar formas más inmaduras de heterófilos con núcleo sin segmentar (heterófilos en banda).



**Figura 3.10.** Extendido de sangre de *Gallus gallus*. Coloración MGG. 100x. Leucocito heterófilo. Se pueden observar los gránulos en forma de bastones o fusiformes (1) color rosado anaranjado. El núcleo presenta tres lóbulos visibles (2). Alrededor del heterófilo se observan varios eritrocitos (3).

El **citoplasma** contiene mitocondrias pequeñas y escasas. El complejo de Golgi y los centríolos están localizados en el centro celular. Por lo general hay

gránulos de glucógeno aislados (gránulos  $\alpha$ ) o formando rosetas (gránulos  $\beta$ ) (Figura 3.11). Dentro de los elementos del citoesqueleto se destacan los filamentos finos.



**Figura 3.11.** Heterófilo de pato visto con microscopía electrónica de transmisión. 20.520x. Se aprecian los gránulos ovales con cuerpos centrales más densos (CB) y mitocondrias dispersas en el citoplasma. Solo se observa un lóbulo nuclear.

**Contenido granular.** En los heterófilos se encuentran, al menos dos tipos principales de gránulos, aunque posiblemente puedan diferenciarse tres. Los gránulos más grandes (primarios) en la gallina doméstica varían de forma, pueden ser redondos, ovales, fusiformes o elípticos. Miden 0,8 a 3  $\mu\text{m}$  y contienen péptidos catiónicos, lisozima y fosfatasa ácida, pero carecen (o poseen escasa cantidad) de peroxidasa y fosfatasa alcalina, que son componentes comunes de gránulos primarios de los neutrófilos de mamífero. Los gránulos de menor tamaño (0,2 a 1  $\mu\text{m}$ ), azurófilos o secundarios, son de forma esférica y contienen hidrolasas ácidas, tales  $\beta$ -glucuronidasa y por lo tanto corresponden a lisosomas.

Como se mencionó previamente, a diferencia de los neutrófilos de los mamíferos, los gránulos heterófilos de las aves están desprovistos (o poseen escasa cantidad) de la enzima mieloperoxidasa y por lo tanto dependen principalmente de mecanismos no oxidativos, como la acción de las enzimas lisozima y fosfatasa ácida para su actividad antimicrobiana.

Las diferencias ultraestructurales entre los gránulos primarios de algunas especies de aves se muestran en la Tabla 3.4.

**Tabla 3.5.** Gránulos primarios de los heterófilos de algunas especies de aves domésticas y silvestres.

Especie	Forma	Diámetro	Característica
Gallina ( <i>Gallus gallus</i> )	Redondos, ovales o fusiformes	0,3 a 0,9 $\mu\text{m}$	Densos con <i>core</i> central
Pato ( <i>Anas platyrhynchos</i> )	Redondos a ovales	0,8 a 1,6 $\mu\text{m}$	Contienen <i>core</i> central
Ganso ( <i>Anser anser</i> )	Forma bacilar	0,4 $\mu\text{m}$	Contienen <i>core</i> central
Pavo ( <i>Meleagris gallopavo</i> )	Fusiformes o redondos	0,13 a 0,15 $\mu\text{m}$	Densos con 2 o 3 <i>cores</i> centrales
Paloma ( <i>Columba livia</i> )	Pleomórficos	0,8 a 1,8 $\mu\text{m}$	Homogéneos
Codorniz ( <i>Coturnix coturnix</i> )	Redondos	0,2 a 2,0 $\mu\text{m}$	Uniformes y densos
Gallina de Guinea ( <i>Numida meleagris</i> )	-----	Hasta 0,5 $\mu\text{m}$	Irregulares
Avestruz ( <i>Struthio camelus</i> )	Dos tipos de gránulos: Tipo I fusiformes Tipo II heterogéneos	----	Tipo II densidad heterogénea

Los heterófilos son indispensables para la defensa del organismo y sus funciones en las aves son similares a las que realizan los neutrófilos en los mamíferos.

Con coloraciones supravitales se observan como células muy activas, móviles con constantes cambios ameboides. Pueden salir de los vasos sanguíneos para migrar a los sitios de infección y atacar y fagocitar materiales extraños y bacterias. Su principal acción la realizan frente a agentes bacterianos, en este caso son activados por citoquinas y quimiocinas para aumentar su movilidad y su actividad fagocítica y microbicida.

La presencia de heterófilos en banda en un extendido indica reclutamiento de heterófilos inmaduros de la médula ósea en respuesta a citoquinas inflamatorias, de la misma manera que ocurre en los mamíferos.

Los heterófilos forman una masa necrótica semisólida en vez de producir la licuefacción y formación de abscesos como ocurre en los mamíferos. Los heterófilos necróticos son rodeados a modo de muralla por macrófagos y tejido fibroso denso.

Las  $\beta$ -defensinas que se encuentran en los gránulos específicos de los heterófilos y pueden matar una amplia variedad de bacterias forman la primera línea de defensa celular contra la invasión de patógenos microbianos especialmente en los pulmones y sacos aéreos donde los macrófagos residentes están ausentes. Los principales componentes de los gránulos de los heterófilos encontradas en varias especies de aves son las  $\beta$ -defensinas, catepsinas, lisozima, fosfatasa ácida,  $\beta$ -glucuronidasa y  $\alpha$ -glucosidasa. Pese a que tradicionalmente se ha dicho que no está presente la mieloperoxidasa en los gránulos de los heterófilos de las aves, algunos autores describen su existencia. Sin embargo, las defensinas, catalasa y fosfatasa alcalina, están ausentes en los gránulos de los heterófilos.

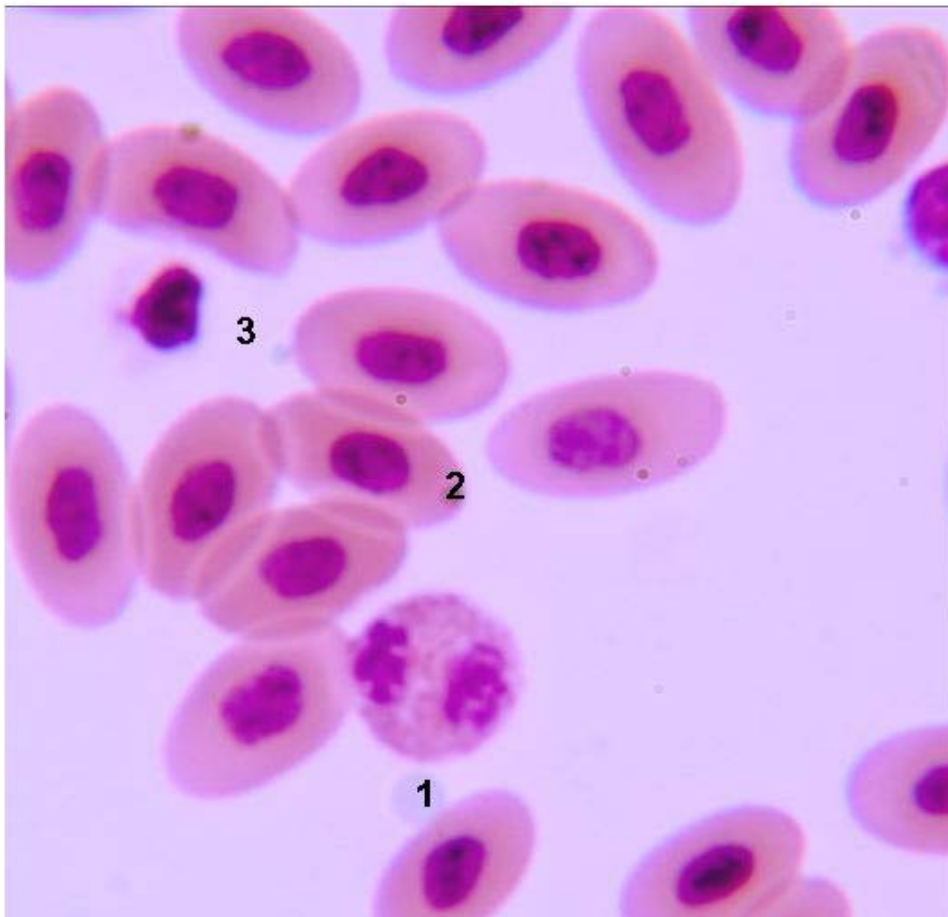
## Eosinófilos

Los **eosinófilos** son células que se encuentran muy a menudo en el hemograma de muchas especies de aves, aunque en otras son infrecuentes. Su porcentaje varía entre el 0 y el 2% del total de los leucocitos. Son de difícil identificación en los frotis, ya que pueden confundirse con los heterófilos, especialmente cuando estos presentan gránulos de forma redondeada. En la mayoría de los casos, los eosinófilos se distinguen por su forma redonda, su citoplasma cargado de granulaciones y su tamaño, que en promedio varía entre 7 y 8  $\mu\text{m}$  de diámetro.

El **citoplasma** posee numerosos gránulos eosinófilos cuya forma e intensidad de coloración son muy variables, aunque en la mayoría de las especies son redondeados (Fig. 3.12). Por lo general son más brillantes que los gránulos de los heterófilos, siendo ésta una característica importante para diferenciarlos,

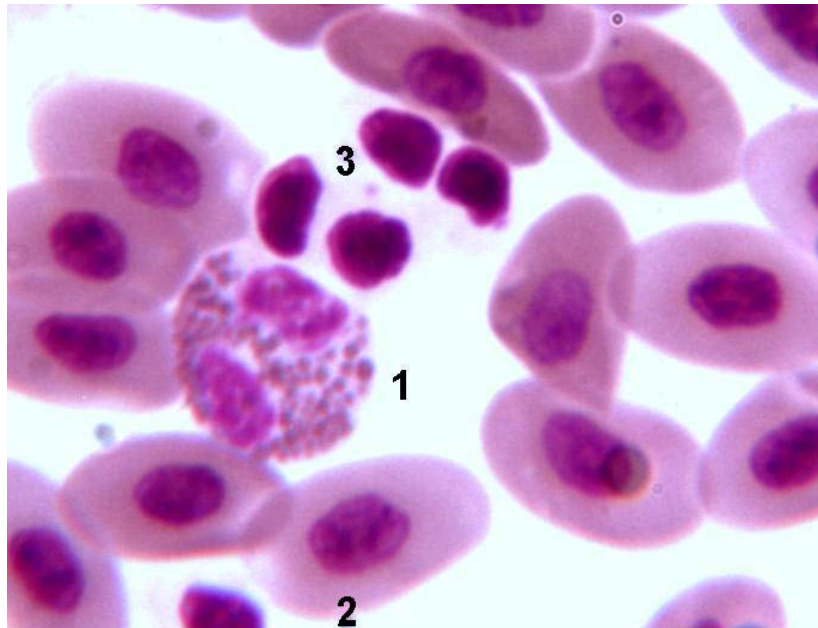


especialmente cuando los gránulos de los heterófilos también tienen forma redondeada en vez de bastoniformes o fusiformes. En algunas aves, los gránulos pueden observarse opacos y en algunos psitácidos son de color azulado en vez de rosa-naranja. El citoplasma que no está ocupado por los gránulos se colorea azul pálido.



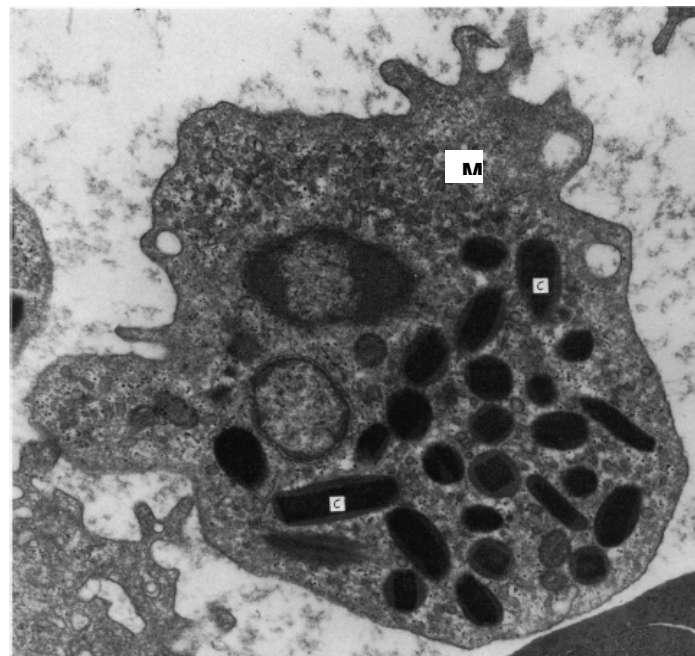
**Figura 3.12.** Extendido de sangre de *Gallus gallus*. Coloración MGG. 100x. Se observa un eosinófilo con el núcleo bilobulado (1), varios glóbulos rojos (2) y un trombocito (3).

El **núcleo** del eosinófilo habitualmente está enmascarado por las granulaciones y su cromatina, por lo general condensada, se agrupa en la periferia del núcleo. El núcleo es lobulado, aunque presenta menos lóbulos que el del heterófilo (Fig. 3.13). En la paloma es bilobulado al igual que la gallina. En el pavo suele presentar un solo lóbulo. En el avestruz el núcleo del eosinófilo es bilobulado o arriñonado. En estos animales suele estar desplazado hacia uno de los bordes citoplásmicos.



**Figura 3.13.** Extendido de sangre de *Gallus gallus*. Coloración MGG. 100x. En el leucocito eosinófilo se observan los característicos gránulos redondos y rosados-naranja y el núcleo bilobulado (1). Rodeando al eosinófilo se encuentran numerosos glóbulos rojos (2) y cuatro trombocitos (3).

El **citoplasma** presenta mitocondrias pequeñas y redondas como así también gránulos de glucógeno dispersos. Se han descrito filamentos finos que se encuentran adyacentes a la membrana plasmática (Fig. 3.14).



**Figura 3.14.** Eosinófilo de pato observado con microscopio electrónico de transmisión. 20.520x. Se aprecia un core cristalino central más denso (C) en todos los gránulos. Se identifican gránulos de diverso tamaño. En el citoplasma pueden apreciarse algunas mitocondrias dispersas (M).

Existe una considerable variación intra e interespecífica entre las diferentes aves en cuanto a los gránulos citoplásmicos de los eosinófilos tanto en la morfología, como en el tamaño y la densidad de su contenido (Tabla 3.6). Los gránulos de los eosinófilos son muy positivos frente a la técnica para detectar peroxidasa.

**Tabla 3.6.** Características de los gránulos de los eosinófilos de algunas especies de aves domésticas y silvestres.

Especie	Forma	Diámetro	Característica
Gallina ( <i>Gallus gallus</i> )	Redondos u ovals	0,3 a 0,9 $\mu\text{m}$	Homogéneos
Pato ( <i>Anas platyrhynchos</i> )	Redondos, ovals o alargados	-	Densos, homogéneos con cristaloides interno de estructura laminar o reticular
Ganso ( <i>Anser anser</i> )	Ovals o redondos	0,3 a 0,7 $\mu\text{m}$	Densos y homogéneos. Pueden tener cristaloides en forma de bastón.
Pavo ( <i>Meleagris gallopavo</i> )	Redondos	0,5 a 1,5 $\mu\text{m}$	Homogéneos y densos sin core
Codorniz ( <i>Coturnix coturnix</i> )	Ovals	0,5 a 1,0 $\mu\text{m}$	Densos con estructura interna moteada o pálida
Avestruz ( <i>Struthio camelus</i> )	Redondos	-	Tipo I y II densos Tipo III contenido denso excéntrico
Paloma ( <i>Columba livia</i> )	Redondos	0,5 a 1,7 $\mu\text{m}$	Core cristalino
Gallina de Guinea ( <i>Numida meleagris</i> )	Redondos	0,2 $\mu\text{m}$	Dos tipos de densidades: gránulos muy densos y gránulos pálidos sin núcleo cristaloides

Las funciones del eosinófilo aviar aun no están totalmente esclarecidas. Un número aumentado de estas células (eosinofilia) se asocia con infecciones parasitarias. En una variedad de parasitismos del tracto alimentario como *Giardia spp*, protozoo del tracto digestivo que produce serias diarreas, ascaridiasis (*Ascaridia galli* y *A. columbae*) cuya predilección es el intestino delgado provocando diarreas y hemorragias, cestodiasis (*Raillietina spp* o *Raillietina cesticulus*), puede incrementarse el número de eosinófilos, pero este no es un hallazgo común. En otras parasitosis tales como las producidas por *Sarcocystis* que forma quistes en los músculos, la toxoplasmosis (*Toxoplasma gondii*) y la malaria (*Plasmodium relictum*) no suele presentarse eosinofilia.

Estas células también se han relacionado con las reacciones alérgicas, aunque no se ha demostrado fehacientemente la asociación de las eosinofilia con enfermedades alérgicas no parasitarias, como dermatitis o trastornos respiratorios.

En algunas aves, especialmente las aves pequeñas que se mantienen en jaulas, se puede encontrar un aumento de los eosinófilos cuando presentan ácaros especialmente en los sacos aéreos. No se sabe si se trata de la respuesta a un "daño tisular" alérgico o a la presencia de los parásitos. En la resolución de casos de lesión tisular (traumatismos o lesiones de órganos) a veces puede encontrarse un aumento de eosinófilos periféricos. La disminución de la cantidad de eosinófilos (eosinopenia) no está bien documentada en aves.

### Basófilos

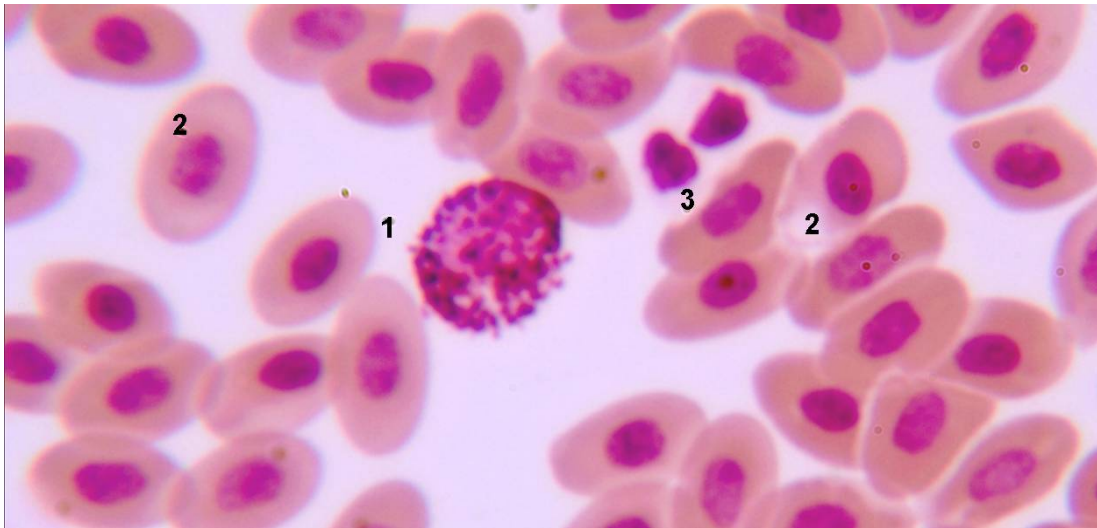
Los **basófilos** son poco frecuentes en la sangre periférica aviar. Representan aproximadamente entre el 0 y el 2% del total de leucocitos en el pollo. Su tamaño es más pequeño que el del heterófilo, ya que su diámetro varía entre 7,5 y 9  $\mu\text{m}$ .

A pesar que existe una marcada variabilidad en la apariencia entre las diferentes especies de aves, los basófilos, cuando se encuentran, son fáciles de identificar a causa de sus gránulos citoplásmicos (Fig. 3.15).



**Figura 3.15.** Extendido de sangre de *Gallus gallus*. Coloración MGG. 100x. Se observa un basófilo y sus granulaciones (1). Se aprecia la morfología nuclear debido a la disolución parcial de los gránulos. Las restantes células son glóbulos rojos (2).

Las granulaciones tienen una afinidad marcada por los colorantes básicos de la mezcla de MGG y son metacromáticos. Estos gránulos pueden disolverse o unificarse cuando se utiliza tinción de Wright dado que, como ocurre en los mamíferos, tienen variaciones en la resistencia al agua y pueden romperse (Fig. 3.16).



**Figura 3.16.** Extendido de sangre de *Gallus gallus*. Coloración MGG. 100x. Se observa un basófilo con granulaciones redondas y azules que enmascaran parcialmente el núcleo (1). El núcleo está ubicado en el centro celular. Las restantes células son glóbulos rojos (2) y dos trombocitos (3).

En los basófilos de la gallina, el núcleo está localizado en el centro o ligeramente desplazado hacia la periferia y generalmente no está lobulado. Por lo general es redondeado. Muy ocasionalmente se encuentran núcleos bilobulados.

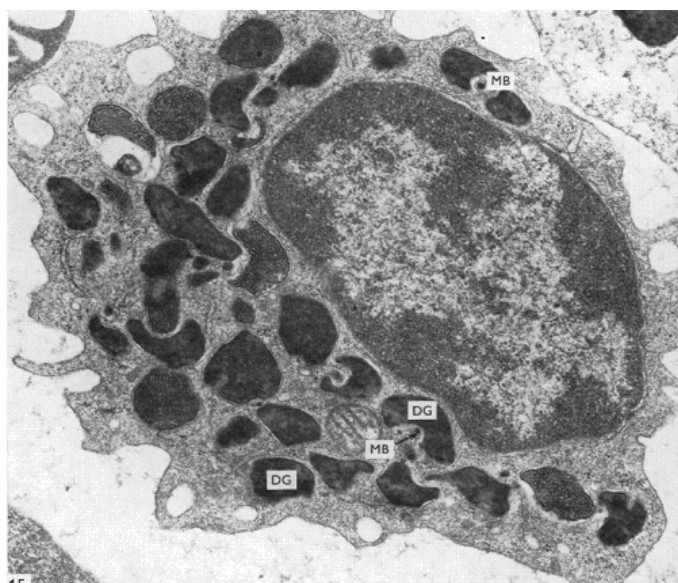
En el avestruz los basófilos rara vez se observan en un frotis. Cuando se distinguen tienen un núcleo muy lobulado y su citoplasma es basófilo, lleno de gránulos redondos y grandes.

En preparaciones para microscopía electrónica de sangre de gallina doméstica, se aprecia que los gránulos citoplásmicos presentan diferente estructura interna. Así se pueden encontrar: gránulos muy densos, gránulos menos densos con contenido granular interno, gránulos con un contenido reticular interno y por último, un cuarto tipo de gránulos que tiene una estructura de capas concéntricas semejante a mielina (Tabla 3.7).

**Tabla 3.7.** Características de los gránulos de los basófilos de algunas especies de aves domésticas y silvestres.

Especie	Forma	Diámetro	Característica
Gallina ( <i>Gallus gallus</i> )	Redondos o poligonales	Hasta 0,7 $\mu\text{m}$	Muy heterogéneos: densos, granulares o filamentosos
Pato doméstico ( <i>Anas platyrhynchos</i> )	Redondos, ovales o irregulares	De 0,1 a 0,8 $\mu\text{m}$	Densos con cristaloide interno de estructura laminar, reticular o concéntricos. Hay microcuerpos de 50 y 200 nm
Ganso ( <i>Anser anser domesticus</i> )	Redondos, vales o irregulares	De 0,1 a 0,8 $\mu\text{m}$	Densos con cristaloide interno de estructura laminar, reticular o concéntricos
Pavo ( <i>Meleagris gallopavo</i> )	Redondos u ovales con escotaduras	1 $\mu\text{m}$	Contenido denso y homogéneo, finamente granular
Paloma ( <i>Columba livia</i> )	Redondos o Irregulares	0,8 $\mu\text{m}$	Diferentes tipos de reticulado, concéntrico o denso
Codorniz ( <i>Coturnix coturnix</i> ) y gallina de Guinea ( <i>Numida meleagris</i> )	Ovales	De 0,1 a 1,4 $\mu\text{m}$	Interior granular y denso

En patos y ganso la mayoría de los basófilos tienen forma redonda o con algunas indentaciones y poseen a menudo dos nucléolos (Fig. 3.17). El complejo de Golgi y los centriolos por lo general son excéntricos. Las mitocondrias están distribuidas en el citoplasma, al igual que las inclusiones de glucógeno. Es común también encontrar retículo endoplásmico rugoso y algunas gotas de lípidos.



**Figura 3.17.** Basófilo de pato visto con microscopía electrónica de transmisión. 31.920x. Nótese la forma irregular de los gránulos citoplásmicos densos (DG) y los numerosos microcuerpos (MB).

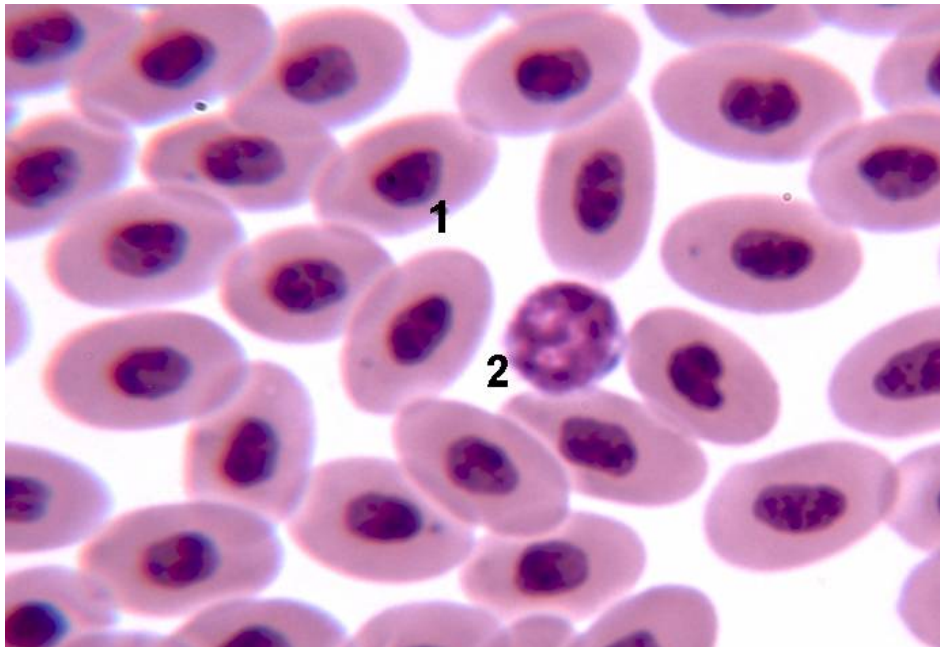
Las funciones exactas de los basófilos se desconocen. El incremento de su número se asocia con enfermedades crónicas; también aparecen en etapas tempranas de la inflamación, ya que se describen en estados inflamatorios luego de la migración heterofílica.

La basofilia se observa en pájaros con infecciones respiratorias o en la resolución de lesiones.

### Linfocitos

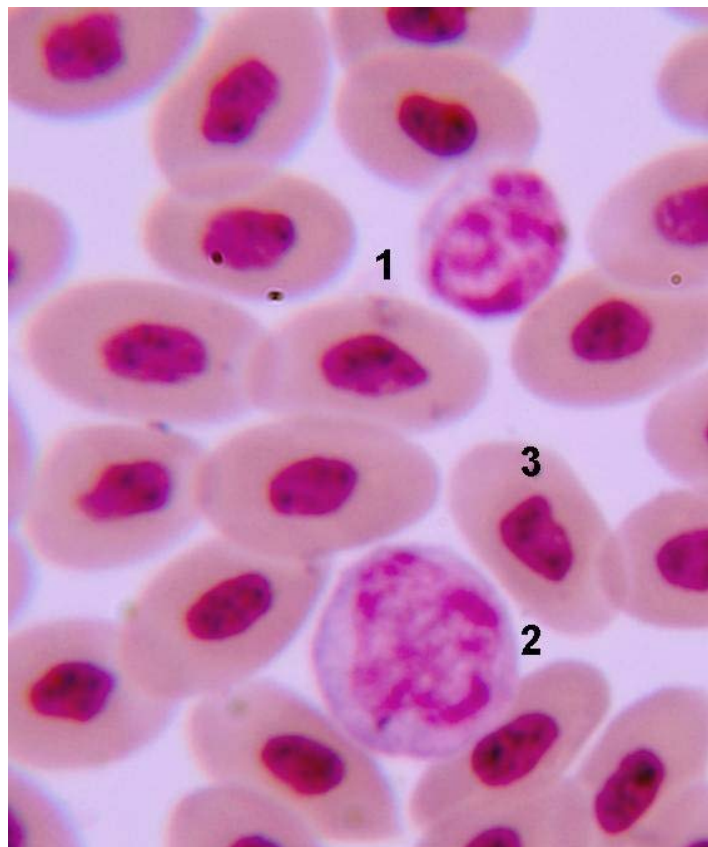
En algunas especies de aves los **linfocitos** son los leucocitos que se encuentran en mayor cantidad; en otras, su número es menor que el de los heterófilos. Tienen una estructura similar a la de las mismas células de los mamíferos.

Hay dos o tres tipos de linfocitos, tomando como criterio las diferencias de tamaño. Estas variedades son los linfocitos pequeños, medianos y, para algunos investigadores, los grandes. Los linfocitos pequeños predominan en la mayoría de las aves (Fig. 3.18).



**Figura 3.18.** Extendido de sangre de *Gallus gallus*. Coloración MGG. 100x. En este linfocito pequeño (2) el núcleo ocupa la mayor parte de su citoplasma. Se observa un pequeño halo citoplásmico hacia la derecha. Las restantes células son eritrocitos (1).

El tamaño promedio de los linfocitos pequeños varía entre 7 y 8  $\mu\text{m}$  de diámetro. Su forma es esférica o ligeramente irregular. La relación núcleo/citoplasma es variable dependiendo del tamaño del linfocito. El **núcleo** mide alrededor de 6,5  $\mu\text{m}$  de diámetro. Es redondo y con abundante heterocromatina. Puede localizarse en el centro o estar levemente desplazado. El **citoplasma** es escaso en los linfocitos de pequeño tamaño y rodea como un halo al núcleo, mientras que en los linfocitos más grandes el citoplasma suele ser más abundante y forma una banda perinuclear más ancha. La coloración que adquiere el citoplasma con la técnica de MGG es celeste grisácea, casi incolora en los linfocitos pequeños, y el aspecto es homogéneo o finamente granular (Fig. 3.19). Muchas veces es posible encontrar en el citoplasma unos pequeños gránulos muy basófilos, denominados gránulos azurófilos. Estos gránulos se colorean con el Azur de la mezcla de MGG y corresponden a lisosomas.



**Figura 3.19.** Extendido de sangre de *Gallus gallus*. Coloración MGG. 100x. Se observan un linfocito pequeño (1) y un linfocito grande. El linfocito pequeño (1) aparece rodeado de varios eritrocitos maduros (3). El linfocito grande (2) presenta mayor cantidad de citoplasma que el pequeño donde puede apreciarse la coloración basófila del mismo.



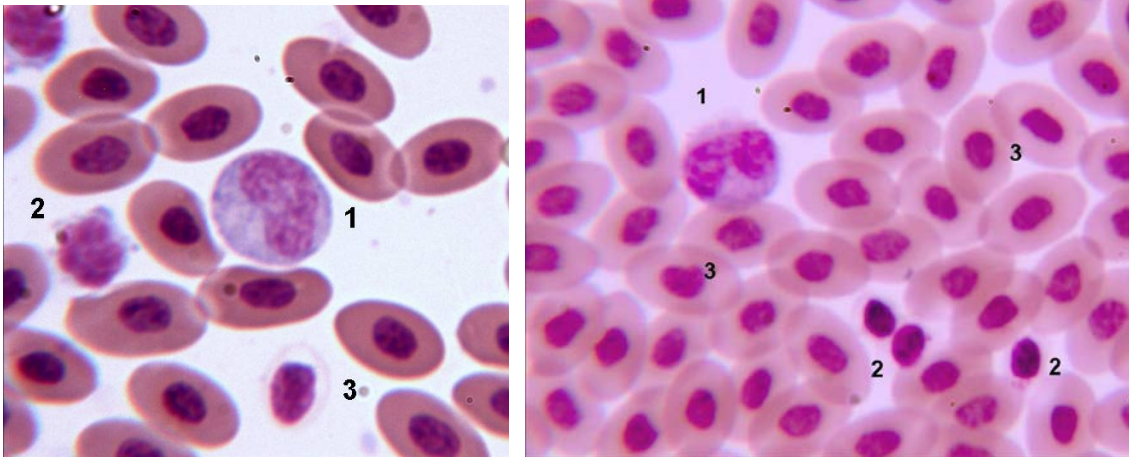
La microscopía electrónica de transmisión permite observar que los linfocitos medianos son redondos u ovals y presentan pseudópodos. El núcleo puede presentar indentaciones y la heterocromatina se dispone cerca de la membrana nuclear rodeando una zona central de eucromatina. Los linfocitos medianos tienen escasas organelas citoplasmáticas en comparación con otros leucocitos. Las mitocondrias son de tamaño medio, redondas, ovaladas o en forma de riñón. El retículo endoplasmático rugoso es escaso, y en ocasiones sus cisternas se presentan dilatadas. En algunos linfocitos el complejo de Golgi es grande y se halla cercano a la indentación nuclear. Cerca de la membrana plasmática se observan un par de centriolos y algunos microtúbulos, como así también distintas vesículas y gránulos.

Los linfocitos pequeños tienen una morfología similar a los linfocitos medianos, con excepción del núcleo que, en la mayoría de las especies de aves, presenta un pleomorfismo considerable, variando entre redondo, ovalado irregular o indentado. Es posible distinguir uno o dos nucléolos irregulares.

Tal como en los mamíferos, existen dos tipos de linfocitos desde el punto de vista funcional: linfocitos T y linfocitos B. Los linfocitos T se seleccionan y diferencian en el timo para luego colonizar las zonas T dependientes de otros órganos. Estos linfocitos actúan en la inmunidad celular. Los linfocitos B participan en la inmunidad de tipo humoral y su selección y diferenciación ocurre en la bolsa de Fabricio, luego colonizan las zonas B dependientes del tejido linfóide (véase Capítulo 4). Se observa linfocitosis (aumento del número de linfocitos) en el transcurso de algunas infecciones producidas por clamidias o virus.

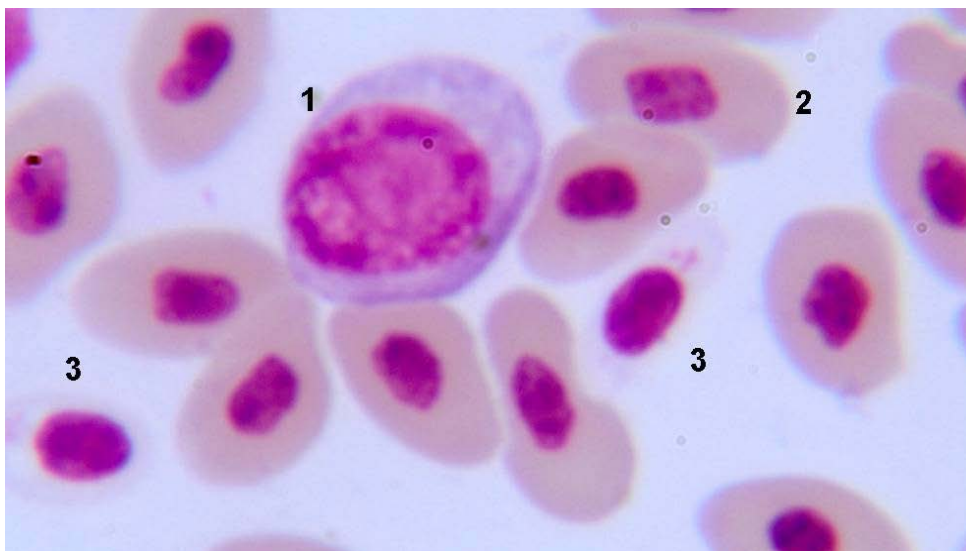
## Monocitos

Los **monocitos** son las células más grandes de la serie blanca aviar, su tamaño oscila, en la gallina doméstica, entre 11 y 16  $\mu\text{m}$ . El citoplasma es más abundante que el del linfocito y con la técnica de MGG suele colorearse celeste grisáceo. La relación núcleo/citoplasma es mayor que en los linfocitos (Fig. 3.20 y 3.21).



**Figura 3.20.** Extendido de sangre de *Gallus gallus*. Coloración MGG. 100x. En la imagen de la izquierda se observa un monocito (1) con el núcleo excéntrico e irregular. Un linfocito pequeño (2) se encuentra a la izquierda del monocito. Un trombocito (3) puede distinguirse del linfocito pequeño por la apariencia hialina del citoplasma. En la microfotografía de la derecha se observa un monocito (1) con el núcleo en forma de riñón, varios trombocitos (2) y glóbulos rojos (3).

El citoplasma suele variar su estructura; en la mayoría de las células es de aspecto reticular o vacuolado, especialmente en la región cercana al núcleo donde se encuentra una muesca o indentación. En esta zona, es posible encontrar gránulos ligeramente coloreados de naranja-rosado que se consideran el equivalente de los gránulos azurófilos encontrados en otras células.



**Figura 3.21.** Extendido de sangre de *Gallus gallus*. Coloración MGG. 100x. El monocito presenta su núcleo redondeado (1) y está rodeado por varios eritrocitos maduros (2). Se observan varios trombocitos, uno de ellos con gránulos azurófilos en su citoplasma (3).

El núcleo suele estar ubicado excéntricamente y su forma es variable. Frecuentemente son núcleos con forma de riñón, aunque en algunas aves como los psitácidos pueden ser redondos o bilobulados (Fig. 3.20). Posee un nucléolo, no siempre evidente y la envoltura nuclear puede presentar invaginaciones.

La microscopía electrónica de transmisión muestra distintas proyecciones citoplasmáticas como pseudópodos (proyecciones citoplásmicas temporales largas) y lobopodios (proyecciones gruesas, cortas y con extremos redondeados).

El citoplasma de los monocitos presenta varias organelas celulares, a menudo situadas cerca de la escotadura nuclear. El complejo de Golgi está bien desarrollado y los centríolos se encuentran asociados a los microtúbulos. También son evidentes cisternas del retículo endoplasmático rugoso, mitocondrias redondas u ovals y pequeñas vesículas unidas a la membrana.

Por lo general se evidencia actividad endocítica cerca de la membrana. Se encuentran, distribuidos al azar por todo el citoplasma, numerosos gránulos pequeños, irregulares y densos. Estos gránulos miden de 0,1 a 0,5  $\mu\text{m}$  de diámetro. Es posible identificar también cuerpos multivesiculares y gotitas de lípidos. Ocasionalmente, los monocitos pueden contener trombocitos fagocitados.

El núcleo es más rico en eucromatina que el del linfocito y posee uno o dos nucléolos.

Los monocitos son células móviles que pueden emigrar utilizando sus movimientos para diferenciarse en macrófagos y cumplir con sus múltiples funciones incluyendo la fagocitosis y la secreción de numerosas sustancias que regulan la homeostasis tisular y la respuesta inmune.

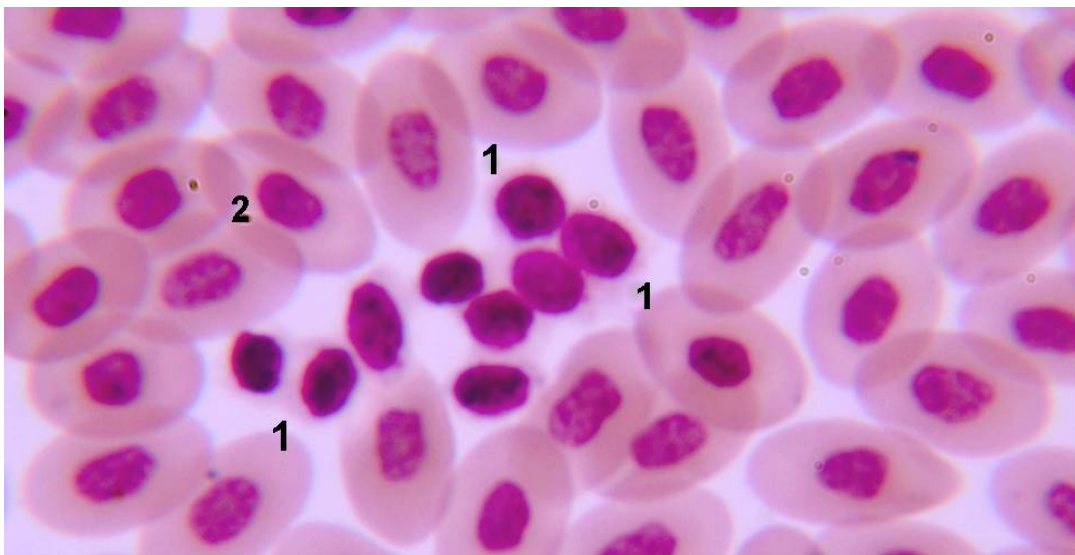
El aumento relativo o absoluto de los monocitos puede estar relacionado con infecciones crónicas. En las aves, esto puede indicar infección por clamidias, micobacterias u hongos.

Para muchas especies de aves, es normal que se encuentre un número bajo de éstas células o inclusive pueden no observarse en muchos casos monocitos en el extendido sanguíneo.

## Trombocitos

Los **trombocitos** representan el equivalente de las plaquetas de los mamíferos. En las aves son células completas ya que presentan núcleo y organelas citoplásmicas. El origen fue muy discutido, pero actualmente se acepta que derivan de células precursoras, los tromboplastos, localizados en la médula ósea.

La cantidad de trombocitos varía en las diferentes especies de aves. En los machos de pollos Leghorn blanco, se encuentran en cifras de  $26.000/\text{mm}^3$ , mientras que en las hembras de la misma raza la cantidad de trombocitos es de alrededor de  $30.000/\text{mm}^3$ . En los extendidos de sangre estas células suelen estar en grupos formando masas más o menos densas (Fig. 3.22).



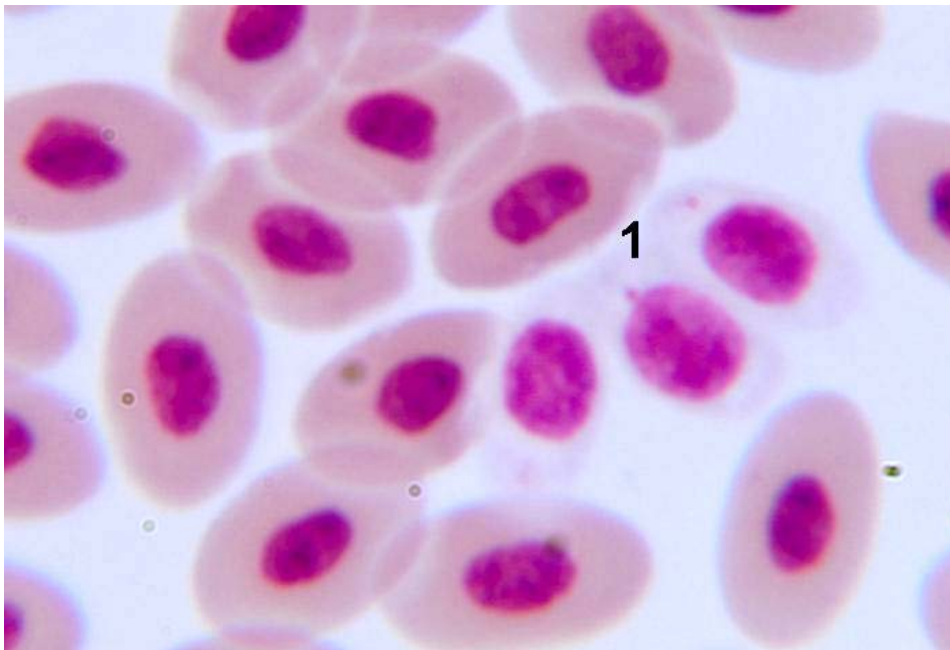
**Figura 3.22.** Extendido de sangre de *Gallus gallus*. Coloración MGG. 100x. Se observan trombocitos agrupados (1) entre varios glóbulos rojos (2). Nótese el citoplasma hialino de los trombocitos. Los núcleos son ovoides y su cromatina es densa.

El tamaño de los trombocitos es muy variable (7 a 10  $\mu\text{m}$  en la gallina), aunque siempre son más pequeños que los eritrocitos. En algunas preparaciones pueden confundirse con los linfocitos más pequeños, aunque se pueden diferenciar debido a que el núcleo de los linfocitos es más esférico.

El trombocito típico en la mayoría de las aves es de forma oval o elíptica, pero sus terminaciones son más redondeadas y romas que las del eritrocito. El núcleo, más pequeño que el del eritrocito, también es elíptico y con una

superficie irregular. La cantidad de heterocromatina es mayor que la eucromatina en casi todas las especies de aves, a excepción del halcón.

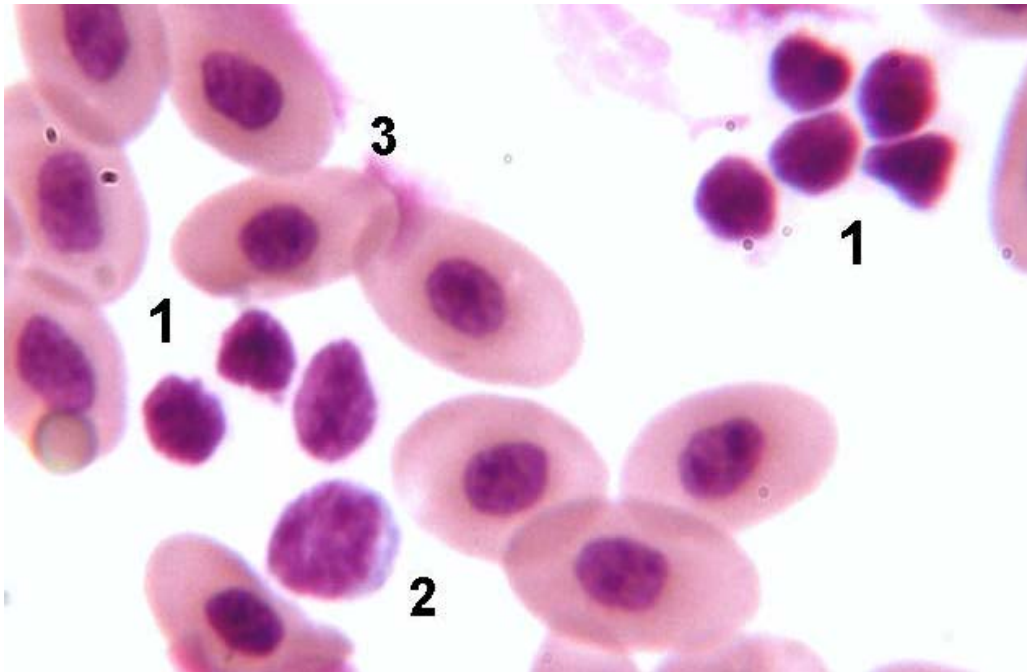
El citoplasma, en los frotis coloreados con MGG se observa de color azul pálido mate, aunque puede en algunos casos poseer un brillo más púrpura o ser casi incoloro. Cuando se observan de esta manera, es difícil establecer el límite de la célula, siendo reconocible únicamente por su núcleo. La tinción citoplasmática no es homogénea, sino que presenta una apariencia reticulada e irregular. Dentro del citoplasma se encuentran gránulos que son característicos y específicos del trombocito. Estos gránulos han sido denominados de diferente manera: gránulos rubin o puntos azur. Su color va desde el púrpura rojizo al violeta (magenta) y varían en número, tamaño y posición dentro del trombocito. Lo más frecuente es que exista un solo gránulo compacto, ubicado en un polo del citoplasma cerca del núcleo (Fig. 3.23). La composición de estos gránulos se estudió en el halcón *Buteo magnirostris* y se determinó que contienen glucógeno, proteína básica y, en menor cantidad, fosfatasa ácida.



**Figura 3.23.** Extendido de sangre de *Gallus gallus*. Coloración MGG. 100x. Trombocitos. Se observan tres trombocitos (1); en dos de ellos se aprecia un gránulo azurófilo en uno de los extremos del citoplasma.

En el avestruz, el citoplasma es escaso, hialino, sin gránulos y ocasionalmente se observan vacuolas.

El núcleo de esta célula es redondo u oval aunque nunca es tan alargado como el del eritrocito. La cromatina es densa. En muchos trombocitos el núcleo es excéntrico y a menudo su contorno posee irregularidades con muescas que pueden ser superficiales o más profundas (Fig. 3.24). Con el microscopio electrónico de transmisión suele observarse un gran nucléolo.

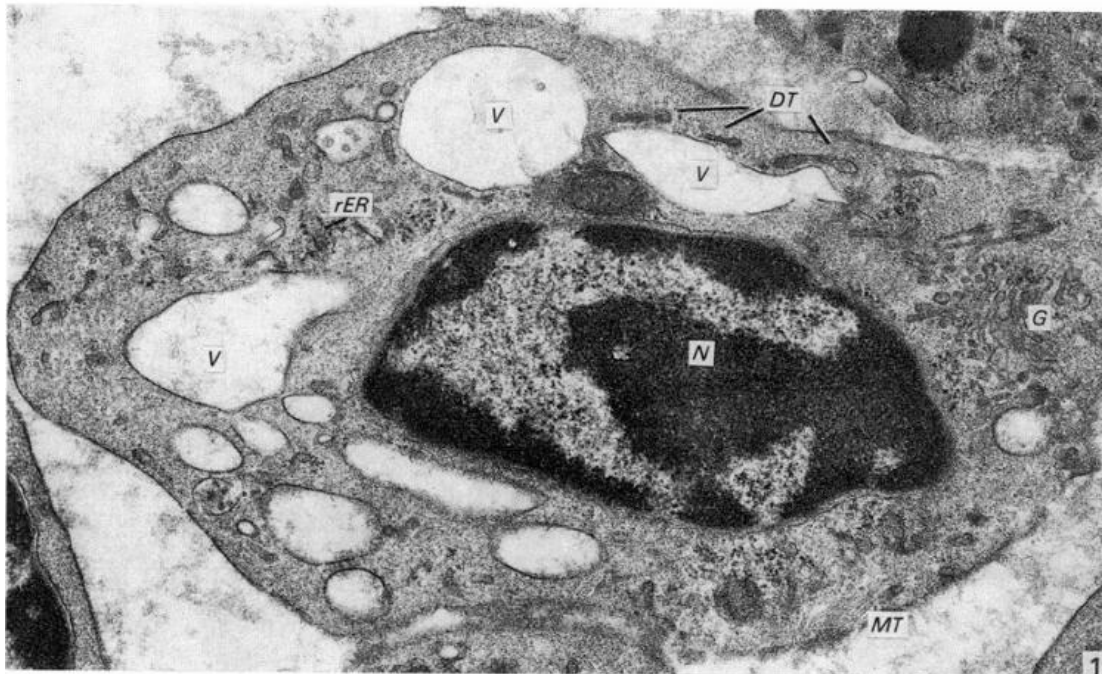


**Figura 3.24.** Extendido de sangre de *Gallus gallus*. Coloración MGG. 100x. Se observan grupos de trombocitos (1). El citoplasma es hialino y solo se observan los núcleos más redondos que los del eritrocito. Nótese la diferencia de tamaño y citoplasma entre los trombocitos y el linfocito (2).

Con la microscopía electrónica puede observarse que, como en otras células mononucleares, la mayoría de las organelas citoplasmáticas se ubican en una pequeña indentación del núcleo. Cercana al núcleo puede observarse una zona clara que contiene ribosomas libres y unos pocos gránulos densos e individuales de glucógeno. También es frecuente encontrar un par de centriolos en las cercanías del núcleo.

Las mitocondrias son pequeñas, redondas u ovals. El complejo de Golgi rara vez se observa, excepto en la gallina especie en la que está muy desarrollado. En muchos trombocitos se observan cisternas dilatadas del retículo endoplásmico liso. Pueden encontrarse ocasionalmente pequeñas gotitas de lípidos.

En la gallina se han observado 3 tipos de inclusiones citoplasmáticas que varían entre 0,5 y 3  $\mu\text{m}$  y se reconocen en la microscopía electrónica por el aspecto variable de su estructura interna (Fig. 3.25).



**Figura 3.25.** Trombocito de pollo visto con microscopía electrónica de transmisión. 33.000x. Se observan grandes vacuolas (V), túbulos con diferentes grados de densidad (DT), retículo endoplásmico rugoso (rER), complejo de Golgi (G) y un núcleo (N) con un contenido heterocromático.

Las principales funciones de los trombocitos son las mismas que las de las plaquetas de los mamíferos. Cumplen un rol activo en el control de la hemorragia frente a una lesión vascular constituyendo un elemento indispensable en la coagulación de sangre. Estas células se presentan en el sitio de lesión para formar un tapón que luego se desintegra.

Además, diversos trabajos apoyan la hipótesis de una función fagocítica para estas células. Esto se basa tanto en el aspecto vacuolado del citoplasma como en el contenido de los gránulos.

El aumento del número de trombocitos (trombocitosis) puede indicar una condición de enfermedad crónica. La trombocitopenia (disminución del número normal de trombocitos) ocurre en algunas enfermedades virales.

## SISTEMA CARDIOVASCULAR

### Introducción

El sistema cardiovascular de las aves está preparado para satisfacer todas aquellas demandas que tienen vinculación directa con sus actividades como volar, correr, bucear y nadar. En muchos aspectos el sistema cardiovascular aviar es similar al de los mamíferos: está formado por un corazón con cuatro cámaras y vasos que incluyen capilares, venas y arterias y linfáticos de los mismos tipos que los descritos en mamíferos. Sin embargo, el mayor metabolismo de las aves, determina que existan diferencias fisiológicas entre el corazón de las aves y los mamíferos.

Las aves poseen dos circuitos sanguíneos separados: el circuito pulmonar o menor y el circuito sistémico o mayor que irriga el resto del cuerpo. Del ventrículo derecho surge la arteria pulmonar que representa el inicio de la circulación menor o pulmonar. Tras la oxigenación en los pulmones, la sangre retorna al corazón a través de las venas pulmonares. Las venas pulmonares se reúnen en un tronco común corto antes de desembocar en el atrio izquierdo. Las venas cavas craneal izquierda y derecha y la vena cava caudal desembocan en el atrio derecho en la región derivada del seno venoso embrionario.

En la circulación sistémica se envía sangre al cuerpo desde el ventrículo izquierdo donde nace la arteria aorta que, luego de originar las arterias coronarias que nutren al propio corazón, emite los troncos braquiocefálicos que irrigan a la cabeza, las alas y los músculos del vuelo. La aorta ascendente forma el arco aórtico y a la altura de la cuarta o quinta vértebra cervical se transforma en aorta descendente que corre hacia caudal en posición ventral a la columna vertebral para dar las ramas que irrigan a los miembros pelvianos y las vísceras y tejidos del área abdominal superior e inferior, entre otras estructuras.

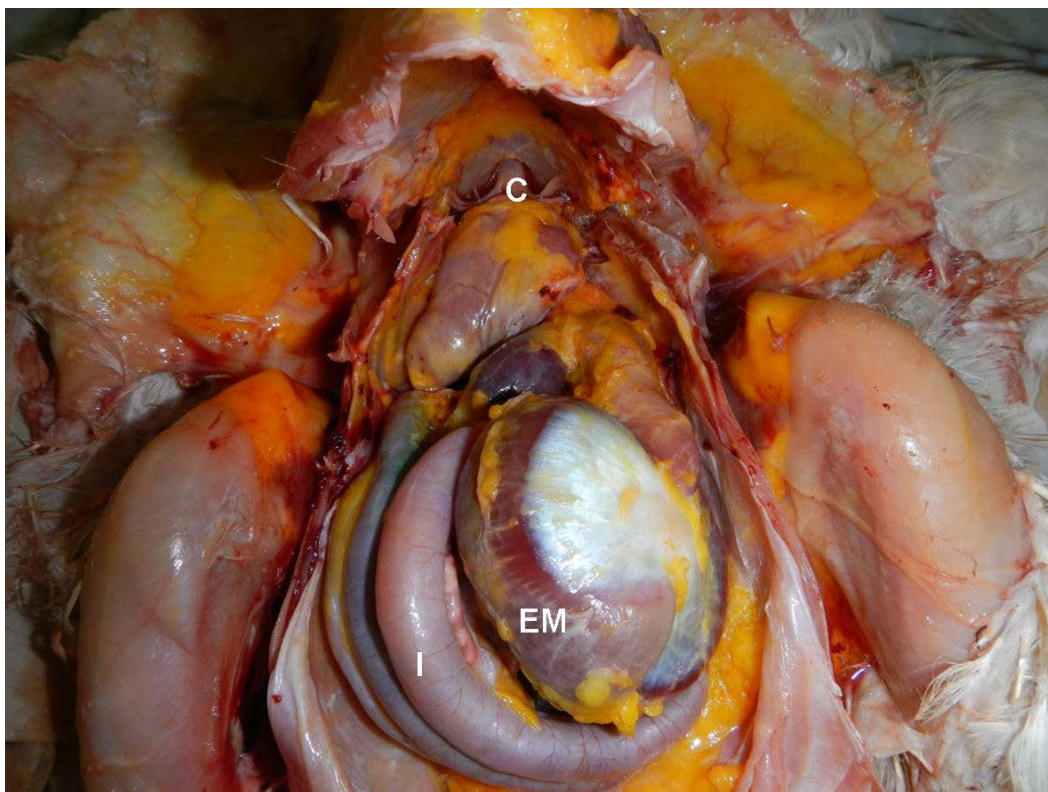
Por último, se puede mencionar que, a diferencia de los mamíferos y como los restantes vertebrados, las aves tienen un **sistema venoso portal** en los riñones, que provee un 50-70% de la sangre que llega a estos órganos. Más



detalles sobre el sistema porta renal pueden encontrarse en el capítulo sobre sistema urinario.

## Corazón

El corazón de las aves presenta una forma cónica (Fig. 3.26) y se ubica en posición ventral con respecto a los pulmones, envuelto por el pericardio y el hígado.



**Figura 3.26.** Imagen macroscópica de una gallina adulta. Se observa el corazón (C) próximo al estómago muscular (EM). Algunas asas intestinales (I) se observan en relación al estómago muscular.

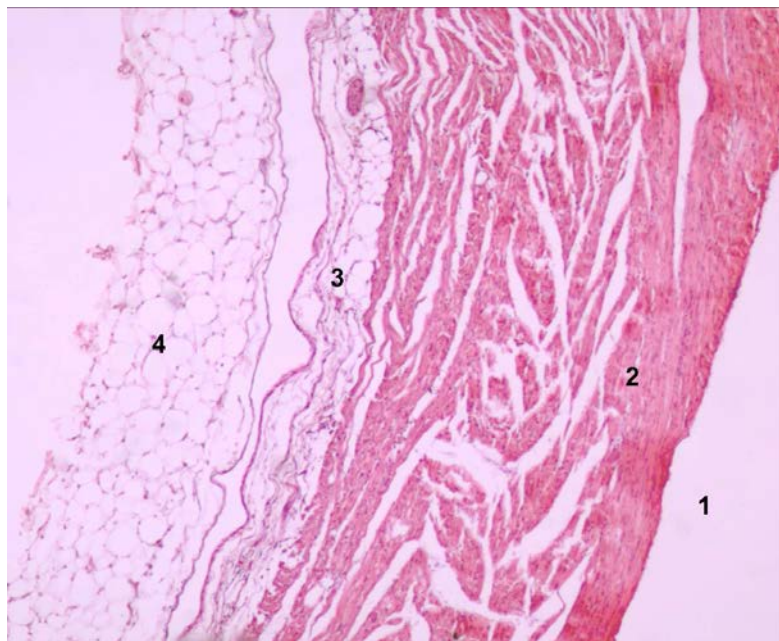
El corazón de las aves es relativamente más grande y posee mayor frecuencia de contracción que el de los mamíferos. Por ejemplo, este órgano en un colibrí representa el 2,5 % de su peso corporal total (comparado con el 0,5 % que representa en un ratón) y la frecuencia cardíaca alcanza las 1000 contracciones por minuto. El gasto cardíaco (cantidad de sangre bombeada por minuto) en las aves es, en promedio, elevado; por ejemplo, es siete veces

mayor en un periquito australiano (*Melopsittacus undulatus*) que en un hombre o un perro realizando un ejercicio máximo. El elevado gasto cardíaco está combinado con una alta presión arterial que es de: 180/140 mm de Hg en el pollo; 180/135 mm de Hg en la paloma; 180/130 mm de Hg en el estornino.

Al igual que en los mamíferos, el corazón aviar está dividido en cuatro cámaras: dos atrios y dos ventrículos. Los atrios tienen una pared más delgada que los ventrículos y el atrio derecho es más grande que el izquierdo. Por su parte, el ventrículo izquierdo posee un espesor mayor en su pared si bien el tamaño de su cavidad es menor.

La pared del corazón posee las mismas tunicas que se describen en los mamíferos: epicardio, miocardio y endocardio (Fig. 3.27).

El **epicardio** constituye la hoja visceral del pericardio, membrana serosa que recubre al corazón. Está tapizado por un mesotelio e internamente posee una delgada capa de tejido conectivo con fibras colágenas delgadas y escasas fibras elásticas. Pueden encontrarse acúmulos de adipocitos, en especial cerca de la zona atrioventricular (Fig. 3.27). Los nervios son abundantes y pertenecen a los sistemas simpático y parasimpático.



**Figura 3.27.** Corazón de gallina adulta. Coloración H-E. 4x. Sección de un atrio donde se observan las tres capas de la pared cardíaca: endocardio (1), miocardio (2) y epicardio (3). En el miocardio se aprecia la disposición que adoptan las fibras en distintos sentidos. Es frecuente observar depósitos de tejido adiposo blanco (4) en el epicardio de animales adultos.

El **miocardio** es la túnica más gruesa (Fig. 3.27). El miocardio ventricular es de mayor espesor que el miocardio de las aurículas. En los atrios el músculo se engrosa en áreas en las que se dispone en forma de arcos.

Está formado por haces de fibras musculares estriadas cardíacas (miocitos) y tejido conectivo que separa estas fibras. Si bien los miocitos cardiacos son similares a los de los mamíferos, existen tres diferencias:

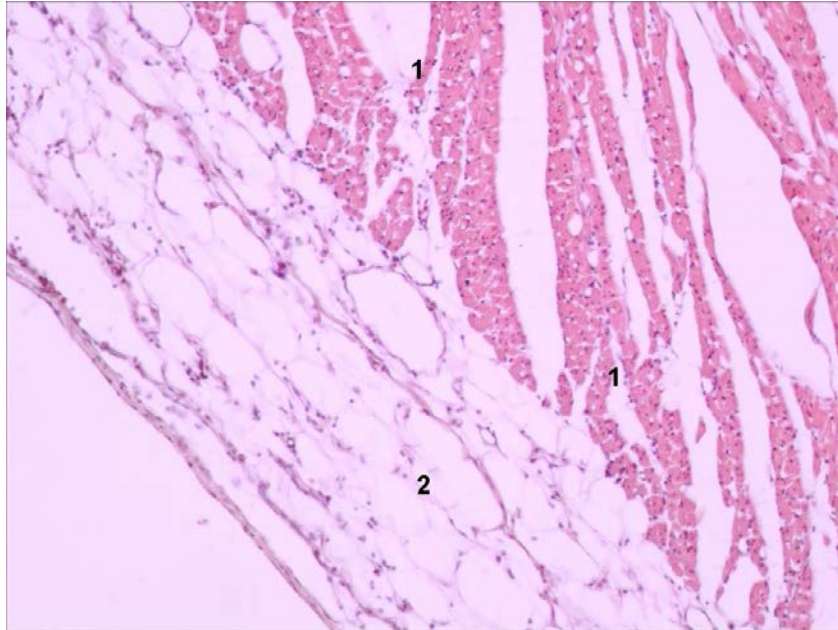
1.- Presentan un diámetro entre 2 a 7  $\mu\text{m}$ , mucho menor que el de los miocitos de los mamíferos (10 a 15  $\mu\text{m}$ ).

2.- Los sarcómeros de los miocitos cardiacos aviares carecen de la banda M en el interior de su disco A.

3.- No se observan en ellos túbulos T, por lo tanto el contacto de la membrana plasmática con el retículo endoplásmico liso ocurre en la superficie de la célula. Al igual que en los restantes vertebrados, el tejido conectivo que se ubica entre los miocitos está formado en su mayor parte por fibroblastos y fibras colágenas, también posee vasos sanguíneos, nervios y fibras de Purkinje.

Como ocurre en los restantes vertebrados, los miocitos cardíacos secretan péptidos que regulan la presión arterial, en especial por la estimulación de la excreción de sodio por orina (y en algunas aves también por la glándula nasal). Estos péptidos se acumulan en gránulos electondensos que son más abundantes en las células atriales que en las ventriculares. En las aves, la proporción de células ventriculares con estos gránulos es mayor que en los mamíferos. Si bien la mayoría de los tetrápodos forman tanto el péptido atrial natriurético como el péptido natriurético de tipo B, en las aves el gen que codifica al primero de estos ha desaparecido a lo largo de la evolución y solo producen el péptido natriurético de tipo B.

El **endocardio** (Fig. 3.28) está formado por el endotelio que lo reviste y el tejido conectivo subyacente a este. Este tejido conectivo suele contener fibras elásticas, además de fibras colágenas. Existe una **capa subendocárdica** de tejido conectivo más laxo, que es difícil de reconocer excepto en las zonas en que está separando haces musculares. Por esta capa subendocárdica transcurre el recorrido de abundantes nervios y vasos sanguíneos, además de las fibras de Purkinje relacionadas con el sistema de conducción de impulsos del corazón.

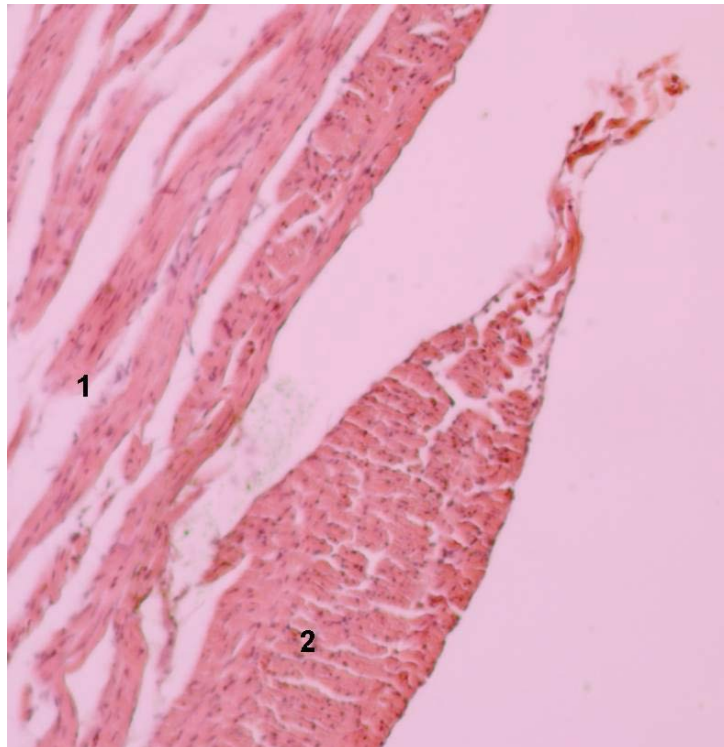


**Figura 3.28.** Corazón de gallina adulta. Coloración H-E. 10x. Se observa parte de la pared del atrio. Se aprecia el miocardio (1) y el epicardio (2). Nótese además la presencia de adipocitos en el espesor del epicardio.

El endocardio reviste internamente las cavidades auriculares y ventriculares como también los tabiques **interatriales e interventriculares**. En algunas aves como el gorrión, falta el componente muscular y el endocardio es el único componente del tabique interventricular.

**Válvulas cardíacas.** Se trata de proyecciones de la pared del órgano hacia la luz que se denominan **válvulas cardíacas** (Fig. 3.29). Estas válvulas están constituidas por endocardio con un centro de tejido conectivo rico en fibras colágenas. Separan las cavidades entre si y de las arterias que nacen del corazón.

La válvula atrioventricular izquierda es tricúspide y no bicúspide como en los mamíferos, aunque las cúspides están menos marcadas. La válvula atrioventricular derecha se diferencia de las restantes válvulas porque posee tejido muscular en su interior. Está constituida en la mayor parte de su espesor por músculo cardíaco de disposición espiral, lo que lo hace muy diferente a su homóloga de los mamíferos que es fibrosa. Las válvulas atrioventriculares están unidas al miocardio por proyecciones musculares: los músculos papilares.



**Figura 3.29.** Corazón de gallina adulta. Coloración H-E. 10x. Se observa parte del miocardio (1) y una válvula cardíaca (2) ubicada en la unión atrioventricular.

El **sistema de conducción cardíaco** está formado por el **nodo sinoatrial**, el **nodo atrioventricular**, el **anillo de Purkinje**, el **haz de Hiss** que se divide en tres ramas y **las fibras de Purkinje**.

El **nodo sinoatrial** se ubica en la unión entre la región derivada del seno venoso y el resto del atrio derecho. Está formado por células más pequeñas y pálidas que los miocitos cardiacos denominadas células P (del inglés *pacemaker*, marcapasos). Estas células tienen una forma redondeada y escasas miofibrillas y son capaces de despolarizarse espontáneamente. También existen células transicionales o T, que son las más abundantes, que se colorean con más intensidad y poseen mayor cantidad de miofibrillas. Este nodo no está rodeado de tejido conectivo. Está innervado por fibras adrenérgicas y posee numerosas arterias pequeñas en su interior. Desde el parten las fibras de Purkinje que se distribuyen por los atrios.

El **nodo atrioventricular** se localiza en la base del septo interatrial a nivel del atrio derecho. Las células que lo forman poseen las mismas características que las descritas en el nodo sinoatrial. Existen fibras delgadas de colágeno que separan las fibras del nodo individualmente y en pequeños grupos. Una

cápsula de tejido conectivo lo delimita del resto del órgano. Desde este nodo surge **el haz de Hiss** que se divide en una rama derecha, una rama media y una rama izquierda; de ellas surge la red de fibras de Purkinje. El haz de Hiss está constituido en sus primeros milímetros por células P y células transicionales (T) pero en su trayecto final está formado por fibras de Purkinje. Las **fibras de Purkinje** son similares a las de los mamíferos y resultan particularmente grandes y abundantes en el subendocardio. Estas fibras forman, en la mayoría de las aves estudiadas, un anillo (anillo de Purkinje) alrededor de la válvula atrioventricular derecha y se conectan con la musculatura de la válvula; los pingüinos constituyen una excepción a esta formación. Estas fibras se caracterizan por su forma globosa y un citoplasma que se observa pálido cuando se colorea con hematoxilina y eosina debido a la abundancia de inclusiones de glucógeno. En el anillo de Purkinje además de las fibras típicas existen algunas células más ricas en miofibrillas que tienen una estructura intermedia entre las fibras de Purkinje y los miocitos convencionales. La función del anillo de Purkinje es regular la apertura y cierre de la válvula atrioventricular derecha.

El nodo atrioventricular es el marcapasos del corazón. Las células P del nodo sinoatrial constituyen el marcapasos cardíaco y los impulsos difunden desde allí por las células T hacia las fibras musculares atriales. En el caso de los ventrículos la excitación se transmite desde el nodo atrioventricular hacia el haz de Hiss y las células de Purkinje.

### **Vasos sanguíneos y linfáticos**

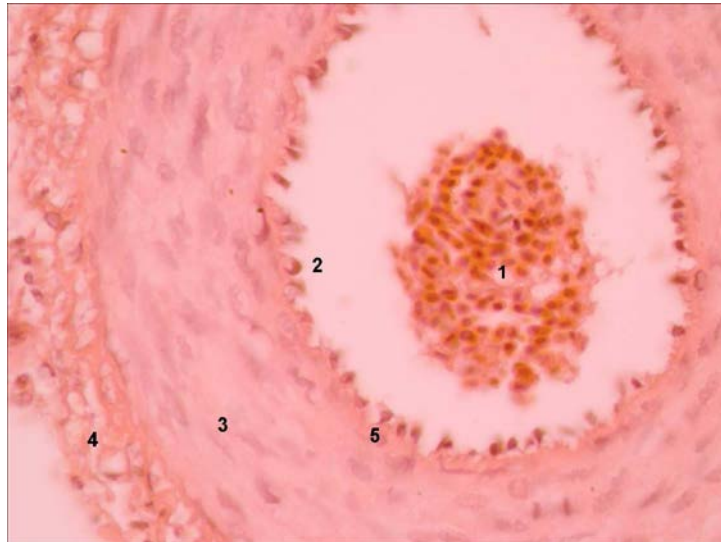
El sistema vascular está compuesto por dos sistemas: el sistema sanguíneo y el sistema linfático. En las aves, ambos tipos de vasos son morfológicamente idénticos a los de mamíferos y los criterios de clasificación que se utilizan se corresponden con aquellos empleados en los mamíferos.

Las **arterias** se dividen en elásticas o de gran tamaño, musculares o de mediano tamaño (Fig. 3.30) y arteriolas. La arteria elástica de mayor calibre es la aorta y sus ramas principales, los arcos aórticos.

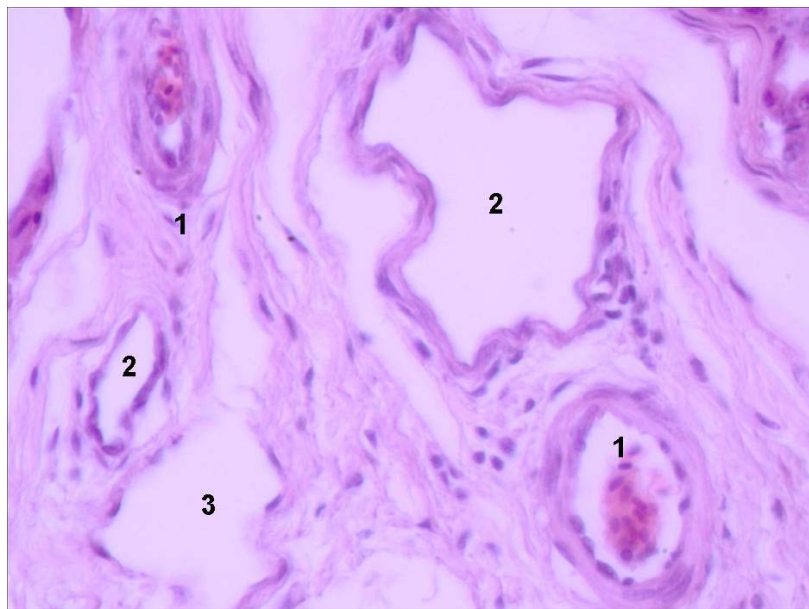
Las **venas** se clasifican en venas de gran tamaño, venas de mediano tamaño y vénulas, las más pequeñas (Fig. 3.31).

Los **capilares** pueden ser de tipo fenestrado, continuo y sinusoides.

Al no existir diferencias en la morfología de los vasos de las aves no se describirán en este libro y se recomienda la lectura de textos de histología humana o veterinaria.



**Figura 3.30.** Arteria muscular. Coloración H-E. 10x. Se observan glóbulos rojos en el interior de la arteria (1), endotelio (2), capa media (3), adventicia (4), limitante elástica interna (5).



**Figura 3.31.** Vasos sanguíneos y linfáticos de las aves. Coloración H-E. 10x. Arteria muscular con eritrocitos en su interior (1), venas (2) y vaso linfático (3). Se destaca la pared de mayor grosor en las arterias, intermedio en las venas y extremadamente delgada en el vaso linfático. Las características histológicas son las mismas que las encontradas en los vasos de los mamíferos.

### Recuadro 3.2.

#### Adaptaciones morfofuncionales del sistema circulatorio de las aves

Las aves habitan ambientes muy variados donde realizan diversas actividades como volar, nadar o correr. Su comportamiento reproductivo incluye algunos procesos no presentes en mamíferos como la incubación. Todo esto lleva a que existan numerosas adaptaciones morfofuncionales en el sistema circulatorio aviar. Las **anastomosis arteriovenosas cutáneas** son las adaptaciones vasculares más frecuentes en las aves. Cuando la sangre circula desde las arteriolas a los capilares un gran volumen de sangre caliente fluye a través de la piel y de esta manera facilitan la pérdida de calor. Por el contrario, cuando la sangre fluye desde las arteriolas hacia las vénulas sin pasar por los capilares superficiales, se evita la pérdida de calor.

Una adaptación especial son los **parches de incubación**. Estas son áreas en la región inferior del abdomen que permanecen desplumadas durante la temporada de nidación. Estos parches se desarrollan en la mayoría de las hembras y en algunas especies, en los machos. En la codorniz de California (*Lophortyx californica*), el águila calva (*Haliaeetus leucocephalus*) y el estornino (*Sturnus vulgaris*), entre otras aves, los machos y hembras comparten las tareas de incubación y en ambos sexos se desarrollan parches de incubación. En algunas especies de aves, las plumas simplemente se desprenden y caen debido a cambios hormonales como ocurre en los passeriformes (Fig. 3.31), mientras que en otras como los patos y gansos los propios animales arrancan sus plumas para formar el nido. Estos cambios se producen hacia el final del período de puesta de huevos.

El número de parches varía entre las diferentes aves. Algunas tienen un único parche en el centro del vientre (palomas, halcones y la mayoría de los pájaros cantores), otras presentan dos, uno a cada lado del vientre (alcas y skúas), mientras que en algunos casos se combinan estos dos patrones por tener tres parches de incubación (aves de caza y gaviotas). Los cormoranes, alcatraces y pelícanos no desarrollan parches de incubación, sino que los huevos son sostenidos entre sus pies durante la incubación, los cubren con el abdomen, y de esta manera, al parecer, les aportan calor desde el abdomen y las patas.





**Figura 3.31.** Se observa el parche de incubación en un canario doméstico hembra (*Serinus canaria domestica*).

Las modificaciones morfológicas generadas para la formación de los parches de incubación incluyen el incremento de la vascularización dérmica y subdérmica. Se desarrolla un conjunto suplementario de vasos sanguíneos que llevan sangre caliente cerca de la superficie de la piel. Estos vasos son muy permeables y sale líquido de los mismos (edema), además se engrosan la epidermis y la dermis. Estos cambios facilitan la transferencia de calor a los huevos y, en las especies nidícolas, a los pichones.

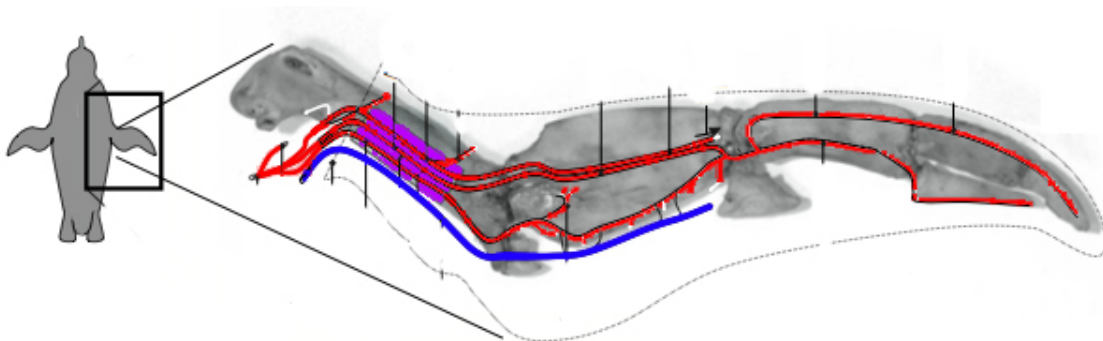
Otras adaptaciones del sistema circulatorio aviar están relacionadas con el vuelo; así en la paloma (*Columbia livia*) se ha observado la gran extensión de la red capilar en los músculos pectorales. En estos músculos los capilares se disponen en forma paralela al eje mayor de las fibras musculares y también lo hacen en forma perpendicular a dicho eje adoptando una distribución circunferencial que rodea a las fibras musculares. En los músculos de vuelo de los colibríes las mitocondrias se agrupan por dentro de la membrana plasmática de las fibras musculares por lo que se encuentran más cerca de los capilares respecto de lo observado en los músculos esqueléticos de mamíferos.

El papel del sistema circulatorio en la termorregulación en las aves ha sido documentado en diversos grupos. En los pingüinos, se han descrito estructuras vasculares localizadas en la cabeza, las aletas y las patas que contribuyen a retener calor cuando estas aves se sumergen en aguas frías en búsqueda de alimento. En la cabeza del pingüino africano (*Spheniscus*

demersus) se encuentra una estructura vascular denominada **red oftálmica** (*rete ophthalmicum*) que consiste en numerosos vasos arteriales y venosos entremezclados. Los vasos arteriales reciben sangre de la arteria oftálmica externa y los vasos venosos vuelcan su sangre a la vena oftalmotemporal.

La sangre que irriga el ojo y, en menor volumen al cerebro, pasa a través de la red oftálmica. La red oftálmica tiene un sistema de contracorriente de intercambio de calor para enfriar el cerebro y el ojo. La sangre arterial procedente del cuerpo es enfriada en la red oftálmica cuando cede calor a la sangre venosa de menor temperatura que proviene de las superficies de evaporación de los ojos, el pico y el tracto respiratorio superior. La presencia de redes oftálmicas ha sido descrita en muchas otras aves, entre ellas el pollo (*Gallus gallus*), la garza (*Nycticorax nycticorax*) y el jote de cabeza colorada (*Cathartes aura*).

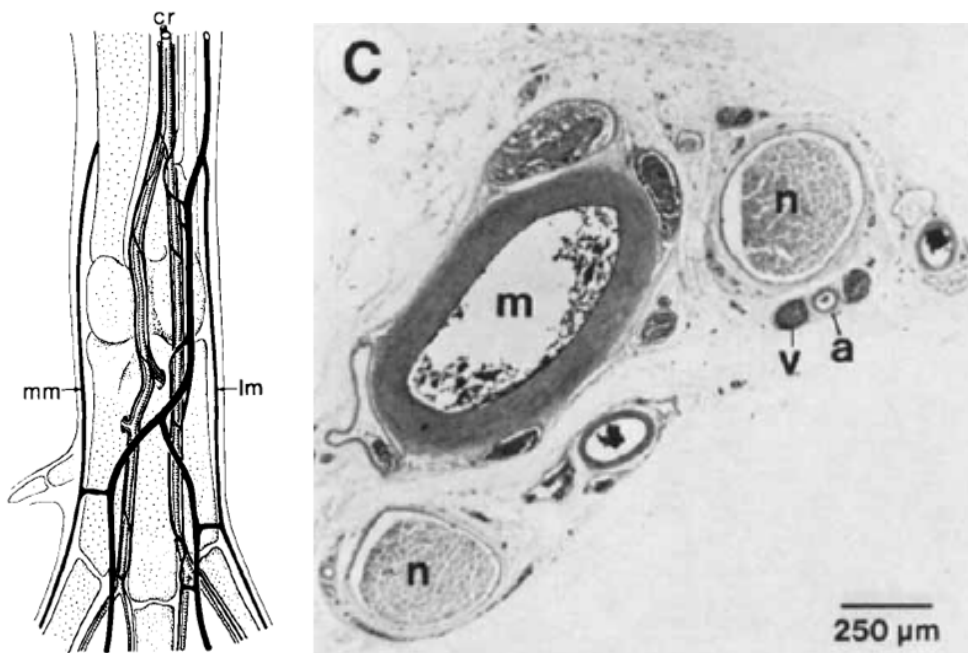
En las aletas de los pingüinos la retención de calor se logra a través de una estructura vascular especial, denominada **rete admirabili**. En el agua fría, la sangre de las arterias tiene una temperatura mayor, pero la sangre que vuelve de las puntas de las aletas y de los pies puede ser muy fría. La arteria humeral al entrar en la aleta, se divide en varias ramas paralelas conformando el plexo arterial humeral. El número de ramas arteriales es variable de acuerdo a la especie considerada así, por ejemplo el pingüino emperador (*Aptenodytes forsteri*) presenta entre 12–15 arterias y el pingüino de Adelia (*Pygoscelis adeliae*) solo 2. Cada rama arterial está estrechamente alineada con al menos dos venas (Fig. 3.32).



**Figura 3.32.** *Rete admirabili* en el pingüino. Las arterias aparecen en rojo y las venas en azul, sobrepuestas sobre una foto de los huesos de la aleta. En la región fucsia, cada arteria se asocia con al menos dos venas más pequeñas, formando la *rete admirabili*.

En un flujo a contracorriente, el calor de la sangre en las arterias calienta la sangre que retorna al cuerpo por las venas y así aumenta su temperatura antes de que vuelva al corazón. Al mismo tiempo, la sangre arterial que llega a las aletas se enfría, lo que resulta en la caída de temperatura de la aleta. Esto puede conducir a una diferencia de hasta 30 °C entre la temperatura central y la temperatura de la punta de la aleta. Los órganos vitales mantienen su temperatura, mientras que las aletas se enfrían y evitan la pérdida de calor hacia el agua fría.

En las patas de los pingüinos varias arterias y venas se entremezclan para formar una red vascular denominada **red tibiotarsal**. En el pingüino de Humboldt (*Spheniscus humboldti*) la arteria tibial craneal y sus ramificaciones se encuentran asociadas con las venas tibial caudal y las venas metatarsales mediales y laterales (Fig. 3.33). Entre ellas se establece un flujo a contracorriente que permite que el calor de la sangre arterial sea transferido a la sangre venosa que retorna al corazón.



**Figura 3.33.** Red tibiotarsal del pingüino de Humboldt (*Spheniscus humboldti*). El panel de la izquierda muestra la organización de los vasos sanguíneos: arteria tibial craneal (cr) y las venas contracorriente (en negro) vena tibial medial (ct), vena metatarsal lateral (lm), vena metatarsal medial (mm). El panel de la derecha corresponde al corte transversal de la red tibiotarsal: rama arterial de la red tibiotarsal (a), arteria principal (m), nervio peroneal (n), vena de la red tibiotarsal (v).

Las redes tibiotarsales se han descrito en otras aves dando cuenta de su papel tanto en la retención como en la disipación de calor. Estas redes se han

clasificado en tres patrones vasculares, de acuerdo al número de ramas arteriales. Una detallada descripción de estos patrones vasculares puede consultarse en Midtgård (1981).

## Bibliografía

Aguiar Santos A, Marques Joppert da Silva A, Lima de Carvalho VA, Egami MI (2003) Morpho-cytochemical and ultrastructural characterization of peripheral thrombocytes of roadside hawk *Buteo magnirostris* (Gmelin, 1788) (Avian, Falconiform). *International Journal of Morphology* 21:279-284.

Alvarado MC, Arraga-Alvarad C, Rincón Rincón M, Fernández G, Aguilar Lara J, Villasmil-Ontiveros Y, Gómez O, Henríquez A (2008) Valores hematológicos de psitácidos de los géneros Ara y Amazona cautivos en zoológicos de Venezuela. *Revista Científica XVIII*: 649-661.

Archer RK (1967) Técnicas de hematología animal. Editorial Acribia. Zaragoza. España.

Aughey E, Frye FL (2001) Comparative veterinary histology with clinical correlates. Manson Publishing. The Veterinary Press. Pág. 51-61.

Bacha W y Bacha L (2001) Atlas color de Histología Veterinaria. Editorial Intermédica. Buenos Aires.

Banks WJ (1993) Blood and Blood cell dynamics. In: Applied veterinary histology. Mosby-Year Book. University of Michigan. 3º Ed. Pág. 162-185.

Blikstad I, Lazarides E (1983) Synthesis of spectrin in avian erythroid cells: Association of nascent polypeptide chains with the cytoskeleton (immunoprecipitation/puromycin/two-dimensional gel electrophoresis). *Cell Biology* 80: 2637-2641.

Bonadiman SF, Stratievsky GC, Machado JA, Albernaz AP, Rabelo GR, DaMatta RA (2009) Leukocyte ultrastructure, hematological and serum biochemical profiles of ostriches (*Struthio camelus*). *Poultry Science* 88: 2298-2306.

Bounous DI, Stedman NL (2000) Normal avian hematology Chicken and turkey En: Schalm's Veterinary Hematology, B.F. Feldman, J.G. Zinkl, N.C. Jain (Eds.). Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia. pp. 1145-1154.

Campbell TW (2004) Hematology of Lower Vertebrates In: 55th Annual Meeting of the American College of Veterinary Pathologists (ACVP) & 39th Annual Meeting of the American Society of Clinical Pathology (ASVCP), ACVP and ASVCP (Eds.)

Claver JA, Quaglia AIE (2009) Comparative Morphology, Development, and Function of Blood Cells in Nonmammalian Vertebrates. *Journal of Exotic Pet Medicine* 18: 87-97.

Claver JA, Sáenz A (1977) *Apuntes de Histología Veterinaria. Sangre*. Editorial Hemisferio Sur. Buenos Aires.

Clinical Pathology Resource Modules - Cornell University. Hematology atlas. Cornell University College of Veterinary Medicine. <https://ahdc.vet.cornell.edu>. Consultada: 6/2/2013.

Daimon T, Uchida K (1978) Electron microscopic and cytochemical observations on the membrane systems of the chicken thrombocyte. *Journal of Anatomy* 125(Pt 1): 11-21.

Dellman HD (1994) Sangre y médula ósea. En: *Histología Veterinaria*. 2º edición. Editorial Acribia S.A. Zaragoza. Pág. 87-118.

Dönmez HH, Sur E (2008) Hematology and Enzyme Histochemistry of the Peripheral Blood Leucocytes in Rock Partridges (*Alectoris graeca*). *Poultry Science* 87:56-60.

Feick E, Foisner R, Wiche G (1991) Immunolocalization and Molecular Properties of a High Molecular Weight Microtubule-bundling Protein (Syncolin) from Chicken Erythrocytes. *The Journal of Cell Biology* 112: 689-699.

Franco-G M, Hoyos-M L, Ramírez GF, Correa AM (2009) Hallazgos hematológicos y química sanguínea en *Amazona amazonica* y *Amazona ochrocephala* cautivas de la reserva forestal Torre Cuatro. *Boletín Científico Centro de Museos de Historia Natural* 13: 63-77.

Frost PGH, Siegfried WR, Greenwood PJ (1975) Arterio-venous heat exchange systems in the Jackass penguin *Spheniscus demersus*. *Zoology*. London. 175:231-241.

Gallo SSM, Oliveira FCR, Ederli NB, Boa-Morte MO (2010) Morfologia de células sanguíneas de ema, *Rhea americana*, criadas em criatório conservacionista. II Congresso Fluminense de Iniciação Científica e Tecnológica.

Gálvez Martínez CF, Ramírez Benavides Ginés F, Osorio JH (2009) El laboratorio clínico en hematología de aves exóticas. *Biosalud* 8: 178-188.

Georgatos SD, Webert K, Geislert N, Blobel G (1987) Binding of two desmin derivatives to the plasma membrane and the nuclear envelope of avian erythrocytes: Evidence for a conserved site-specificity in intermediate filament-membrane interactions. *Proceedings of Cell Biology* 84:6780-6784.

Hanson HC (1959) The incubation patch of wild geese: its recognition and significance. *Artic* 12: 139-150.

Harmon BG (1998) Avian Heterophils in Inflammation and Disease Resistance. *Poultry Science* 77: 972-977.

Harris JR (1978) The preparation and ultrastructure of avian erythrocyte nuclear envelope enclosed by the plasma membrane. *Journal Cell Science* 34: 81-90.

Harvey JW (2001) Atlas of veterinary hematology: blood and bone marrow of domestic animals. Elsevier. Philadelphia.

Hodges RD (1974) The Histology of the Fowl. Academic Press. Londres. Pág. 150-180.

Johns JE, Pfeiffer EW (1963) Testosterone-Induced Incubation Patches of Phalarope Birds. *Science* 140: 1225-6.

Jones RE (1971) The incubation patch of birds. *Biological Reviews*. 46: 315–339.

Kaufman G, Murray M (2008). Avian Diagnostic and Therapeutic Techniques. Cummings School of Veterinary Medicine at Tufts University.

Lane AH T Rosalie (2002) Avian Hematology. Chicago Exotics Animal Hospital. <http://www.exoticpetvet.com/vets/internships2.htm>. Consultada: 6/2/2013.

Lashev L, Hubenov H, Nikolov Y, Lasheva V, Mihailov R (2009) Comparison of some haematological parameters between three bird species from the Columbidae family. *Vetrinarski arhiv* 79: 409-414.

Likovský Z, Smetana K (1975) Nucleolar changes in maturing avian erythroblasts and erythrocytes. *Cell Tissue Res*. 162: 271-7.

Lu Y, James T, Bootsma M, Terasaki H (1993) Histological Organization Of The Right And Left Atrioventricular Valves Of The Chicken Heart And Their Relationship To The Atrioventricular Purkinje Ring And The Middle Bundle Branch. *The Anatomical Record* 235: 74-86.

Lu Y, James TN, Yamamoto S, Terasaki F (1993) Cardiac conduction system in the chicken: gross anatomy plus light and electron microscopy. *The Anatomical record* 236: 493-510.

Mathieu-Costello O (1991) Morphometric analysis of capillary geometry in pigeon pectoralis muscle. *American Journal of Anatomy* 191: 74-84.

Maxwell MH (1973) Comparison of heterophil and basophil ultrastructure in six species of domestic birds. *Journal of Anatomy* 115: 187-202.

Maxwell MH (1974) An ultrastructural comparison of the mononuclear leucocytes and thrombocytes in six species of domestic birds. *Journal of Anatomy* 117: 69-80.

Maxwell MH (1978) The development of eosinophils in the bone marrow of the fowl and the duck. *Journal of Anatomy* 125: 387-400.

Maxwell MH (1986) Ultrastructural and cytochemical studies in normal Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*) eosinophils and in those from birds with experimentally induced eosinophilia. *Research in Veterinary Science* 41:149-161.

Maxwell MH, Siller WG (1972) The ultrastructural characteristics of the eosinophil granules in six species of domestic bird. *Journal of Anatomy* 112: 289-303.

Maxwell MH, Trejo F (1970) The ultrastructural characteristics of white blood cells and thrombocytes of the domestic fowl. *British Veterinary Journal* 126: 583-592.

McDonald S (1996) Old World Aviaries. The Complete Blood Count. Reprinted with permission from the Spring issue of *The Avian Quarterly*. Disponible en: [http://www.oldworldaviaries.com/text/miscellaneous/blood\\_count.html](http://www.oldworldaviaries.com/text/miscellaneous/blood_count.html).

Consultada: 18/1/2013.

Meredith A, Redrobe S (Ed.) (2012) Manual de animales exóticos. Colección BSAVA. Lexus Ediciones. Barcelona.

Mérida Ruíz SA, Guerra Centeno DS (2011) Valores preliminares de referencia para hematología y química sérica del loro frente roja (*Amazona autumnalis*) en cautiverio. *Revista Electrónica de Veterinaria* 12: 1695-7504.

Midtgård U (1981) The *Rete tibiotarsale* and Arterio-venous Association in the Hind Limb of Birds: A Comparative Morphological Study on Counter-current Heat Exchange Systems. *Acta Zoologica* 62: 67-87.

- Mitchell EB, Johns J (2008) Avian Hematology and Related Disorders. 3: 501-522.
- Morera D, Roher N, Ribas L, Balasch JC, Doñate C (2011) RNA-Seq Reveals an Integrated Immune Response in Nucleated Erythrocytes. PLoS ONE 6(10): e26998. doi:10.1371/journal.pone.0026998.
- Morris NR (1976) A comparison of the structure of chicken erythrocyte and chicken liver chromatin. Cell 9:627-632.
- Neelin JM, Callahan PX, Lamb DC, Murray K (1964) The histones of chicken erythrocyte nuclei. Canadian Journal of Biochemistry 42:1743-1752.
- Ninomiya H (2002) Vasculature of the ophthalmic rete in night herons (*Nycticorax nycticorax*): scanning electron microscopy of corrosion casts Veterinary Ophthalmology 5: 155-160.
- Pendl H (2006) Morphological changes in red blood cells of birds and reptiles and their interpretation. Israel Journal of Veterinary Medicine 61: 1-12.
- Salakij C, Jarernsak Salakij J, Narkkong N, Pitakkingthong D, Poothong S (2003) Hematology, Morphology, Cytochemistry and Ultrastructure of Blood Cells in Painted Stork (*Mycteria leucocephala*) Kasetsart Journal (Nat. Sci.) 37: 506-513.
- Samour J (2010) Medicina Veterinaria. Editorial Elsevier Mosby. Barcelona.
- Schalm OW (1967) Veterinary hematology. Unión Tipográfica Editorial Hispano Americana. México.
- Smith FM, West NH, Jones DR (2000) The cardiovascular system, En Whittow C ed. Sturkie's Avian Physiology. Academic Press. San Diego.
- Solari G, Tribeño D, Navarro Z, Alvis R, Pino J (2011) Parámetros hematológicos del "guacamayo cabeza azul" *Primolius couloni* l. (Psittacidae) en cautiverio. Revista Investigaciones Veterinarias Perú 22: 22-27.
- Sturkie PD (1968) Fisiología aviar. Acribia. Zaragoza. Pág. 5-62.
- Thomas DB, Ewan Fordyce R (2012) Biological Plasticity in Penguin Heat-Retention Structures. The Anatomical Record 295:249-256.
- Toshimori H, Toshimori K, Minamino N, Kangawa K, Oura C, Matsukura S, Matsuo H (1990) Chicken atrial natriuretic peptide (chANP) and its secretion. Cell and Tissue Research 259:293-298.



Trajanovska S, Donald JA (2008) Molecular cloning of natriuretic peptides from the heart of reptiles: Loss of ANP in diapsid reptiles and birds. *General and Comparative Endocrinology* 156: 339-346.

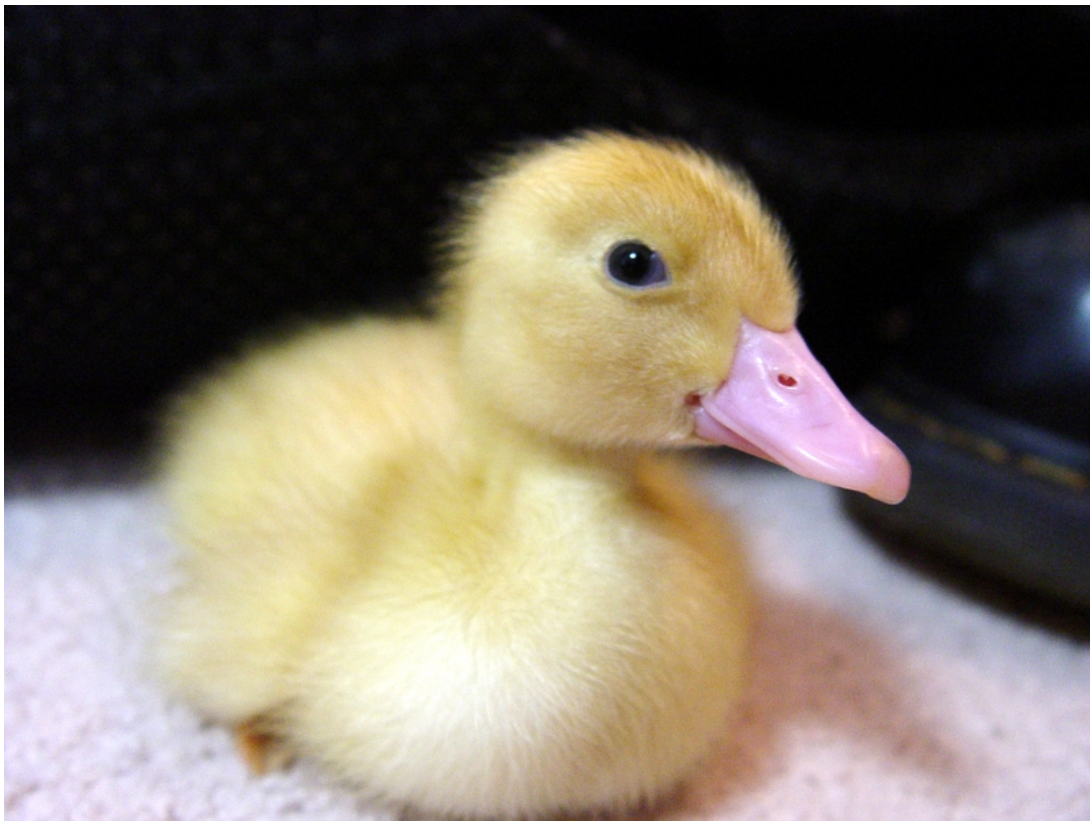
van Kimmenade, RRJ, Januzzi JL (2009) The evolution of the natriuretic peptides Current applications in human and animal medicine *Journal of Veterinary Cardiology* 11:S9-S21.

Verstappen FALM, Lumeij JT, Bronneberg RGG (2002) Plasma chemistry reference values in ostriches. *Journal of Wildlife Diseases* 38: 154-159.

# **CAPÍTULO 4**

## **TEJIDO LINFÁTICO Y SISTEMA INMUNITARIO**

*María Fiorella Alvarado Pinedo y Claudio Barbeito*



## Índice del capítulo 4

Introducción

Organización general del tejido linfático

Órganos primarios, centrales o de mando

**Bolsa de Fabricio**

**Timo**

Órganos secundarios, periféricos o de respuesta

**Bazo**

**Tejido linfoide asociado a mucosas**

Tejido linfoide asociado al intestino

**Tonsila faríngea**

**Tejido linfático en la pared del esófago**

**Tonsilas esofágicas y pilóricas**

**Placas de Peyer, tonsilas cecales y divertículo de**

**Meckel**

**Linfonodos murales**

**Médula ósea**

**Recuadro 4.1. Reordenamiento génico**

Bibliografía

## Introducción

Las aves presentan similitudes y diferencias importantes en su sistema inmunitario con respecto a los mamíferos. Las semejanzas se relacionan fundamentalmente con las funciones que realiza, y que facilitan que el individuo responda frente a diferentes estímulos, propios y no propios, permitiendo que se mantenga prácticamente inalterada la constitución orgánica o disminuyendo al máximo el posible daño que pueda generarse. Siguiendo con las similitudes con los mamíferos, se debe considerar la división de los órganos que lo constituyen, en: **órganos primarios, centrales o de mando**, en donde se diferencian los precursores de los linfocitos B y T y **órganos secundarios, periféricos o de respuesta**, sitio de localización de los linfocitos ya capacitados para desempeñar sus funciones específicas.

Las **células** que caracterizan al tejido linfático -por su número y funciones- son los linfocitos, dichas células, además de estar circulando en el torrente sanguíneo, se distribuyen en los lugares en donde este tejido se organiza. Existen diferentes tipos de linfocitos de acuerdo al lugar donde se capacitan y al tipo de funciones que realizan; según el primer criterio, se mencionan dos categorías: los **linfocitos T**, que reciben ese nombre por diferenciarse en el timo (tanto en las aves como en los mamíferos), y los **linfocitos B**, que se capacitan y diferencian en la bolsa de Fabricio en las aves, y en la médula ósea en la mayoría de los mamíferos. Histológicamente ambos tipos celulares son indistinguibles, pero presentan moléculas en su membrana (marcadores específicos) que permiten identificarlos. Al mencionar las funciones de estas células de manera simplificada, se verá que los linfocitos T se asocian a respuestas inmunológicas de tipo celular, mientras que los linfocitos B intervienen principalmente en respuestas mediadas por anticuerpos.

En las aves, los **órganos linfáticos primarios** T y B, son respectivamente, el **timo** y un órgano exclusivo de estos animales, la **bolsa de Fabricio**. Como único **órgano linfático secundario** encapsulado se debe mencionar al **bazo**. El **tejido linfático secundario** restante, tanto T como B dependiente, se encuentra distribuido en forma no encapsulada en distintos órganos formando

acúmulos en todo el organismo. A diferencia de lo que ocurre en los restantes vertebrados no mamíferos, en las aves se forman centros germinativos tanto en el bazo como en el tejido linfático disperso.

Otra característica diferencial respecto de los mamíferos es que las aves no poseen linfonodos verdaderos, aunque presentan unas estructuras similares, pero menos complejas, denominadas linfonodos murales.

El **tejido linfático no encapsulado**, en general está asociado a las mucosas; se pueden mencionar el tejido linfático infiltrado asociado al ojo en la glándula de Harder y en la conjuntiva del párpado inferior, los tejidos linfáticos asociados a la mucosa nasal, bronquial, genital e intestinal (las tonsilas esofágicas, las tonsilas pilóricas, las placas de Peyer, las tonsilas cecales y el divertículo de Meckel), el tejido linfático asociado a la glándula pineal y a la piel.

La **médula ósea**, además de su reconocida función hematopoyética, participa, durante la vida prenatal, en el reordenamiento génico de las células precursoras de los linfocitos B antes de que accedan a la bolsa de Fabricio (véase Recuadro 4.1).

#### **Recuadro 4.1**

##### **Reordenamiento génico**

Las células precursoras de los linfocitos, originadas a partir de un precursor común (*stem cell* ó célula madre hematopoyética pluripotente) de la médula ósea realizan **reordenamiento génico**. Dicho proceso se lleva a cabo básicamente en dos etapas; en la primera ocurre el corte y recombinación de genes de la cadena de ADN que permitirá la síntesis correcta de los receptores antigénicos de superficie. Si esta etapa no se cumple exitosamente el linfocito no continuará con su desarrollo y morirá por apoptosis. En la segunda etapa, ocurre otro tipo de reordenamiento génico que condicionará, en el caso de los linfocitos B, la supervivencia de aquellos con un diverso repertorio de inmunoglobulinas funcionales; además, tanto para los linfocitos B y T, los receptores de superficie serán evaluados y seleccionados en función de su capacidad de reconocer antígenos propios presentes en el ambiente del órgano

linfático primario. Este proceso está mediado por citoquinas producidas por otras células del sistema inmune y por las células epiteliorreticulares características del estroma de estos órganos. En el caso de los linfocitos B, la primera etapa ocurrirá en la médula ósea y en el bazo, y la segunda etapa se cumplirá en la bolsa de Fabricio; mientras que, para los linfocitos T, ambas etapas se cumplen en el timo.

De esta manera, los linfocitos B y T maduros se generan en etapas secuenciales, las cuales deben cumplirse correctamente a fin de avanzar a la siguiente, en un proceso que culminará con la obtención de un amplio repertorio de linfocitos maduros.

Posteriormente, estas células ya diferenciadas como linfocitos B y T, alcanzan los órganos linfáticos secundarios donde podrán reaccionar frente a los antígenos y culminar su maduración transformándose en células efectoras o de memoria, capaces de reconocer los diversos estímulos antigénicos a los que estará expuesto el individuo.

Si el lector desea conocer más detalles sobre las características y la regulación de estos procesos, se recomienda la lectura de textos especializados de inmunología.

## Organización general del tejido linfático

Como ocurre en los mamíferos, el tejido linfático se divide para su estudio en tejido linfático **denso** y tejido linfático **laxo** (Tabla 4.1, página siguiente). El tejido linfático **denso** incluye las variedades nodular (centros germinativos) y difusa. El tejido linfático **laxo** se distribuye en la túnica mucosa de órganos como el intestino en regiones en donde abundan las fibras reticulares, los linfocitos y otras células del sistema inmune.

**Tabla 4.1.** Formas de distribución del tejido linfático.

Disposición del tejido		Características histológicas generales	Zonas T o B dependientes
Densa	Nodular	Puede formar centros germinativos.	Cápsula: T dependientes Centros germinativos: B dependientes
	Difusa	Los linfocitos se distribuyen de manera irregular o difusa.	T dependiente
Laxa		Los linfocitos se encuentran dispersos entre otros componentes tisulares. Esta disposición suele observarse en relación con las mucosas.	T dependiente, pueden encontrarse células B

Los **centros germinativos** solo aparecen en los animales homeotermos (aves y mamíferos) y su presencia se ha asociado con la capacidad de producir linfocitos B de memoria. Como en los mamíferos, los centros germinativos en las aves corresponden a la zona B dependiente y suelen encontrarse asociados a tejido linfático difuso que corresponde a las zonas T dependientes. Sin embargo, estos centros presentan, en aves y mamíferos, importantes diferencias morfológicas que sugieren un probable origen independiente de estas estructuras durante la filogenia de los vertebrados.

En las aves, los **centros germinativos** están rodeados por tejido conjuntivo que forma una delgada cápsula. El tejido linfático se dispone en un anillo circunferencial periférico o **zona oscura** y una **zona clara** central, sin que exista el casquete o corona de linfocitos externa, característico de los centros germinativos de los mamíferos. La **zona oscura** periférica es el área donde se encuentran las células con actividad proliferativa, por lo que equivale a la zona oscura de los mamíferos. En la **zona clara** se encuentran abundantes células dendríticas foliculares que presentan antígenos y algunos linfocitos T, además de los linfocitos B que en esta región se diferenciarán a linfocitos B de memoria o plasmoblastos. Estos últimos abandonarán el centro germinativo para convertirse en células plasmáticas productoras de anticuerpos.

En la descripción de la organización histológica del tejido linfático y de los órganos que constituyen el sistema inmunitario de las aves se deben considerar los conceptos de **parénquima** y **estroma**. El **parénquima**

comprende al conjunto de células inmunitarias funcionalmente activas como los linfocitos T y B, las células dendríticas, los macrófagos y las células plasmáticas. El **estroma**, en cambio, está representado por las fibras o células que, según el órgano, aportan el sostén a las células parenquimatosas; incluye a las fibras reticulares, las células reticulares de origen mesenquimático y las células epiteliorreticulares.

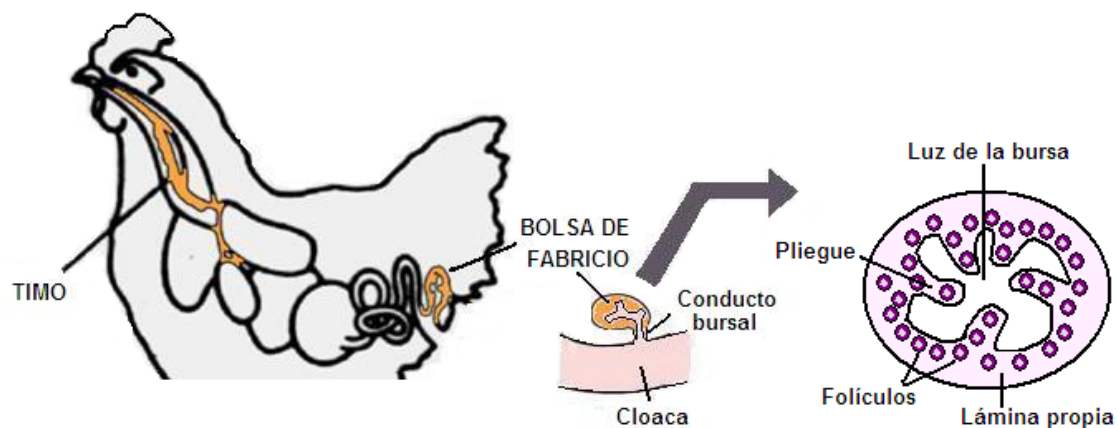
## Órganos primarios, centrales o de mando

### **Bolsa de Fabricio**

Es un **órgano linfático primario** durante la vida embrionaria y postnatal temprana de las aves; en él ocurre la primera diferenciación de los linfocitos B y además posee regiones que funcionarían como órgano linfático secundario. Fue descubierta por Hieronymus Fabricius de Aquapendente (1537–1619), también conocido como Girolamo Fabrizi d' Acquapendente, profesor de cirugía de la Universidad de Padua, Italia entre los años 1565 y 1613. Desde entonces se ha comprobado su presencia en todas las aves pero no en ningún otro grupo de animales.

La bolsa de Fabricio es un órgano en forma de saco, esférico u oval, que se encuentra entre el sacro y la región dorsal de la cloaca. Posee una luz que resulta ocluida por grandes pliegues de la mucosa (12 en el pollo y 15-19 en el avestruz). Se comunica con la cloaca mediante un pequeño conducto que mantiene la continuidad entre las luces de la cloaca y de la bolsa de Fabricio (Fig. 4.1). Este conducto bursal posee abundantes centros germinativos y tejido linfático interfolicular.

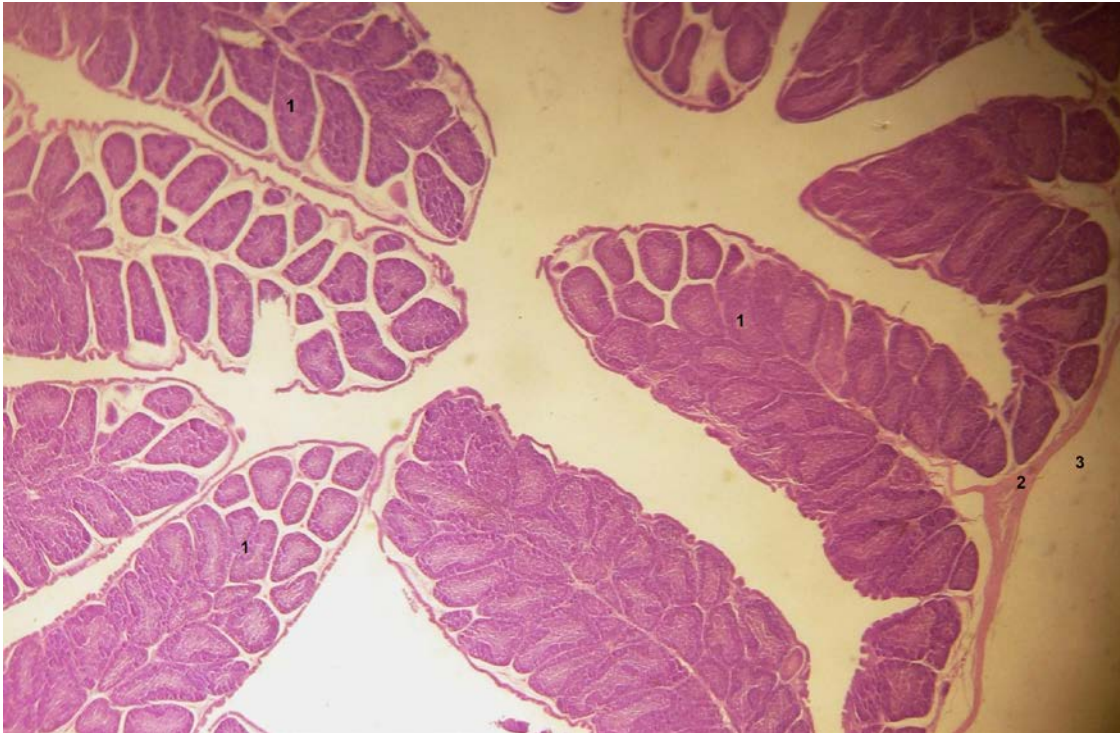




**Figura 4.1.** El esquema de la izquierda muestra la localización anatómica del timo y de la bolsa de Fabricio en las aves. La figura del medio esquematiza la ubicación de la bolsa de Fabricio en relación a la cloaca. La imagen de la derecha presenta de manera simplificada los componentes de la mucosa bursal.

La bolsa de Fabricio es un **órgano linfoepitelial**, cuyo componente epitelial tiene un origen embriológico doble -ectodermo y endodermo- en tanto que los linfocitos derivan del mesodermo. En el pollo el desarrollo de la bolsa de Fabricio se inicia en el día 5 de incubación, en la zona de aposición entre ectodermo y endodermo en la membrana cloacal. En el día 10 de incubación el esbozo de este órgano posee una luz recubierta por un epitelio cúbico, y comienza el desarrollo de los pliegues de la mucosa. Hacia el día 12 el epitelio se engrosa y envía brotes hacia el tejido mesenquimático subyacente; este mesénquima luego origina la lámina propia. Por fuera de la lámina propia se forma una capa de capilares sanguíneos. En el día 15 de incubación ya se observan linfoblastos que se originaron en el saco vitelino y luego, cronológicamente, migraron al hígado, bazo y médula ósea embrionaria, en donde experimentaron un reordenamiento génico, para finalmente acceder a la bolsa de Fabricio. A partir de este momento, las células linfáticas y epiteliales se organizan para formar los folículos linfáticos de la mucosa; en el día 18 el epitelio del órgano tiene un aspecto similar al de la vida posnatal. La corteza de los folículos linfáticos alcanza su desarrollo definitivo a los 15 días posteclosión. La bolsa de Fabricio crece hasta la décima semana de vida postnatal del pollo, momento en el que comienza su involución.

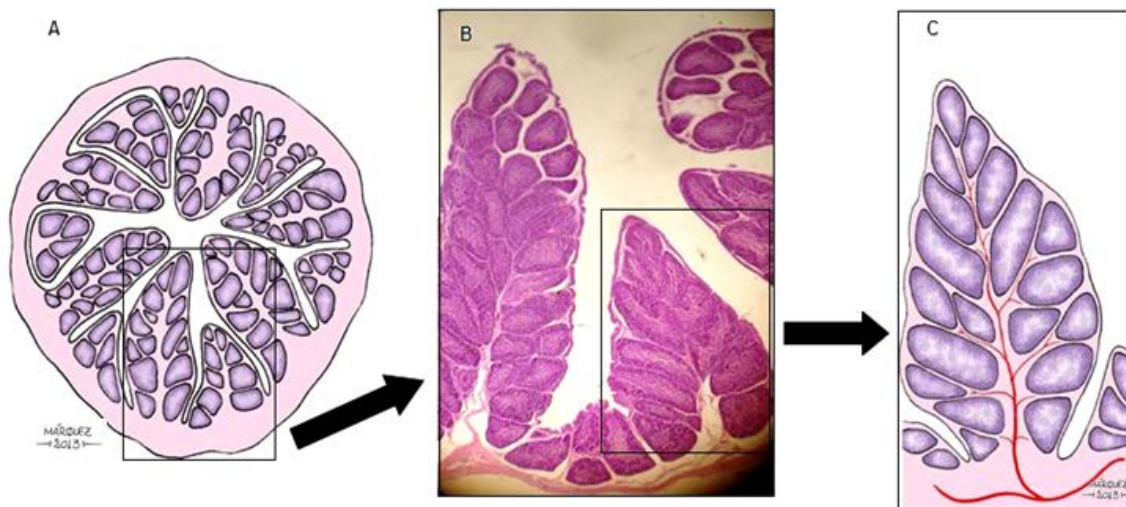
La bolsa de Fabricio es un **órgano hueco** organizado en tunicas que, desde la luz, son la túnica **mucosa**, la túnica **muscular** y la túnica **serosa** (Fig. 4.2).



**Figura 4.2.** Bolsa de Fabricio de pollo. Coloración H-E. 20x. Se aprecian los pliegues característicos de la túnica mucosa (1), la túnica muscular (2) y la túnica serosa (3).

**Túnica mucosa.** Ocupa la mayor parte del espesor de la pared (Fig. 4.2. y 4.3). Posee un epitelio superficial que tapiza la luz y una lámina propia en la que se ubican numerosos folículos linfáticos (entre 8.000 y 12.000 en la gallina).

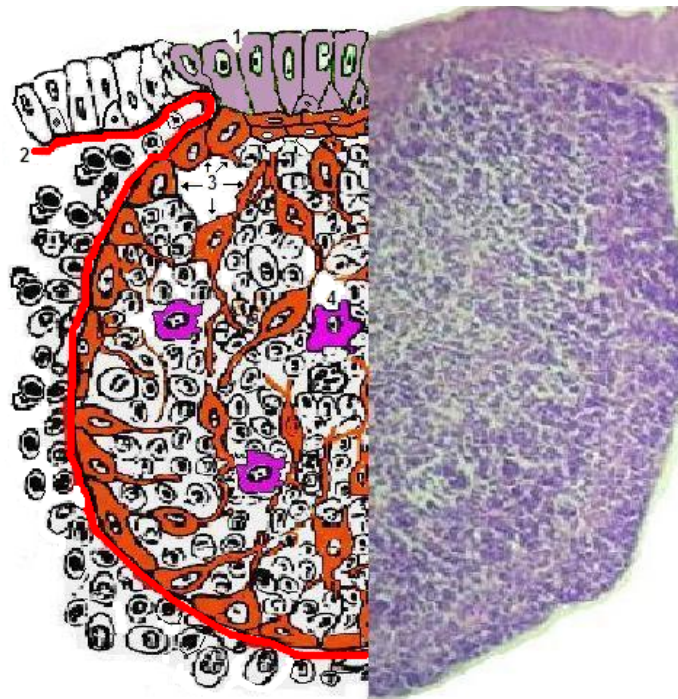
El **epitelio superficial** de la túnica mucosa incluye dos sectores: el **epitelio interfolicular** y el **epitelio asociado a los folículos (FAE**, por el término inglés *follicle-associated epithelium*) que recubren respectivamente, el 90 y el 10% de la superficie luminal. El **epitelio interfolicular** es de tipo pseudoestratificado y contiene dos tipos celulares: células basales cuboidales pequeñas de núcleo esférico que no llegan a la luz y células cilíndricas con núcleo oval de posición basal; estas últimas células secretan mucus cuya función aun no se conoce. Este epitelio apoya sobre una lámina basal que se continua con la lámina basal del límite córtico-medular de los folículos linfáticos (véase más adelante en folículos linfáticos bursales).



**Figura 4.3.** El panel de la izquierda (A) muestra un esquema de la bolsa de Fabricio con los pliegues de la túnica mucosa que generan una luz irregular. En el panel central (B) se observa una microfotografía de un sector de la pared bursal (coloración H-E, 100x). En el panel de la derecha (C) se muestra el esquema de uno de los pliegues de la túnica mucosa, sus folículos linfáticos y la circulación arterial.

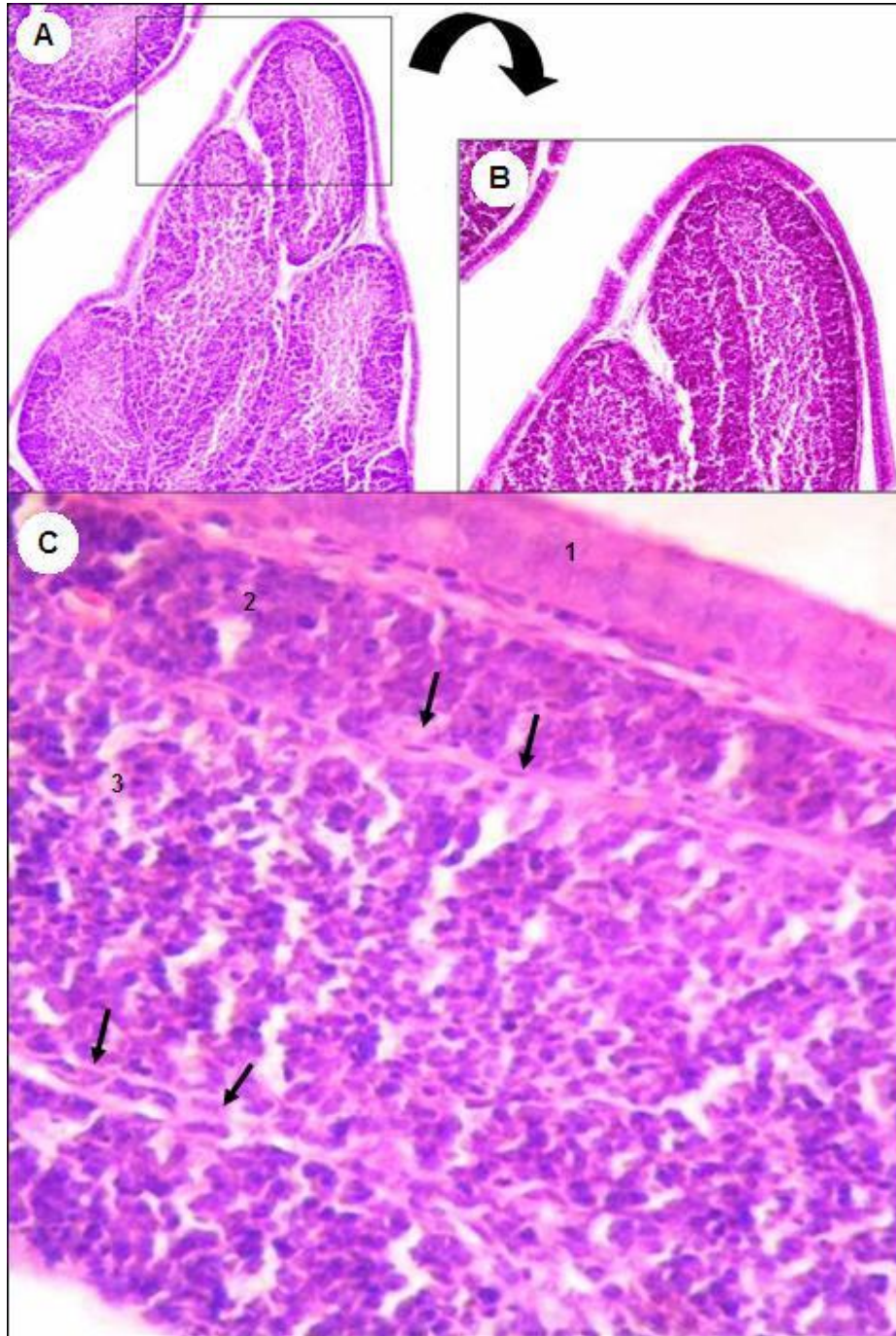
El **FAE** corresponde a las zonas en las que el epitelio superficial contacta con el ápice de los folículos linfáticos; se distribuye como parches redondeados intercalados entre el resto del epitelio. El epitelio de estas regiones es cilíndrico alto y se continúa internamente con el epitelio que separa la médula y la corteza de los folículos linfáticos. Las células del FAE se forman durante el desarrollo embrionario a partir de células mesenquimáticas que invaden al epitelio superficial de la bolsa y reemplazan a las células epiteliales originales, provenientes del esbozo epitelial. El FAE presenta dos características poco comunes para un epitelio que se relacionan con su origen mesenquimático: sus filamentos intermedios son especialmente de vimentina y no de queratina, y la lámina basal se encuentra ausente. La falta de lámina basal probablemente favorezca el pasaje de sustancias transportadas por el FAE hacia los folículos linfáticos. Las células del FAE se comportan como las células M de las regiones linfáticas del intestino de los mamíferos y transportan antígenos desde la luz hacia los folículos linfáticos. Sin embargo, a diferencia de lo que ocurre en el caso de los mamíferos y en otras regiones de las aves que poseen FAE (como se verá en este capítulo al describir las placas de Peyer, las tonsilas cecales y el divertículo de Meckel), en el epitelio de estas regiones no se

encuentran linfocitos intercalados, lo que sugiere que el desarrollo de los linfocitos B en la bolsa es independiente del estímulo antigénico, al igual que ocurre en otros órganos primarios de los mamíferos y en las aves. Por debajo del FAE, dos o tres hileras de células epiteliales planas reemplazan en la función de sostén que cumple la lámina basal en los epitelios (Fig. 4.4). Estas células planas se unen a las células epiteliales del FAE mediante desmosomas.

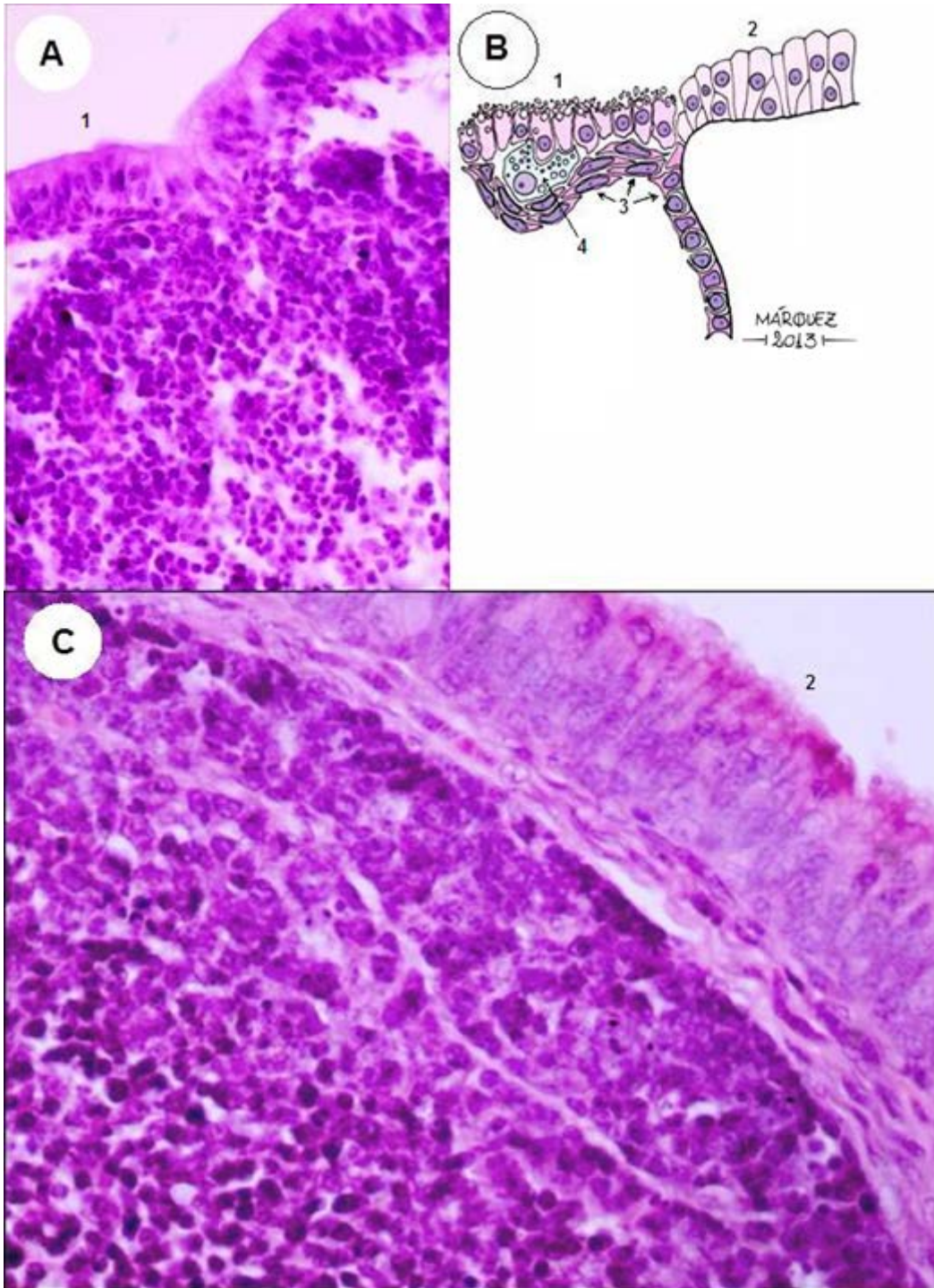


**Figura 4.4.** Folículo linfático bursal de las aves. En el sector de la izquierda de la imagen se presenta un esquema de su estructura: en color lila, el FAE (1); en rojo la lámina basal (2); en naranja se señalan algunas células epiteliorreticulares (3); en fucsia se destacan las escasas células dendríticas de la médula folicular (4). En el sector de la derecha de la imagen se observa una microfotografía del folículo linfático en el que, se puede reconocer el epitelio superficial, la corteza y médula folicular (coloración H-E, 400x).

Los **folículos linfáticos** de la bolsa de Fabricio difieren de los que poseen los órganos linfáticos secundarios. Su forma es poliédrica y en ellos se aprecian dos regiones: la **corteza** y la **médula**, separadas por un epitelio cúbico simple (Fig. 4.5). Estas células cúbicas provienen de un brote derivado de las células sobre las que apoya el FAE que se invagina durante el desarrollo prenatal y mantiene su continuidad con el epitelio superficial (Fig. 4.4 y 4.6). Por otra parte los folículos bursales no presentan centros germinativos.



**Figura 4.5.** Mucosa de la bolsa de Fabricio de pollo. Coloración H-E. En el panel A se observan folículos linfáticos en un pliegue de la túnica mucosa (100x). En el panel B se muestra un detalle donde se puede reconocer la corteza y médula folicular (200x). El panel C muestra el epitelio interfolicular (1), la corteza (2) y la médula de un folículo (3), las flechas señalan a las células epiteliales que separan la corteza y la médula (400x).



**Figura 4.6.** Folículo linfático de la bolsa de Fabricio de pollo. Coloración H-E. En el panel A (100x) se muestra el FAE y a sus lados el epitelio interfolicular (2). En el panel B se presenta un esquema del FAE (1), el epitelio interfolicular (2), las células basales que forman el límite córtico-medular (3) y una célula dendrítica (4). En el panel C (400x) se aprecia con mayor detalle la disposición característica de los núcleos a diferentes alturas del epitelio pseudoestratificado interfolicular (2).

La **corteza** de los folículos linfáticos de la bolsa de Fabricio es más basófila debido a la acumulación de linfocitos pequeños. También se encuentran linfoblastos, muchos de ellos en división, y macrófagos, estos últimos pueden contener restos de células linfáticas fagocitadas. Los macrófagos de la bolsa de Fabricio son diferentes a los de otros órganos de las aves, y los resultados de algunos trabajos sugieren que se trataría del estadio final de la diferenciación de las células dendríticas epiteliales secretoras. Aunque se encuentran en la corteza algunas arteriolas, vénulas y capilares, la vascularización de la corteza es reducida. En el límite entre la corteza y la médula se ubica, del lado cortical, una red de capilares grandes, la lámina basal de estos vasos contacta con la capa de células cúbicas poco diferenciadas que separan corteza y médula del folículo. La **médula** de los folículos linfáticos contiene linfoblastos como células predominantes, estos se ubican, principalmente cerca del límite exterior. La proliferación de células linfáticas ocurre tanto en la corteza como en la médula. En la médula de los folículos linfáticos los vasos sanguíneos están ausentes. Además de las células mencionadas, pueden observarse, especialmente en la corteza del folículo, algunos granulocitos heterófilos.

El **estroma** de los folículos de la bolsa de Fabricio está representado por células reticulares mesenquimáticas y fibras reticulares a nivel de la corteza de los folículos. En la médula el estroma está constituido por células epiteliorreticulares, ramificadas y de aspecto estrellado. Las prolongaciones de las distintas células se unen entre sí para formar una red celular que sostiene a las células linfáticas. Las células epiteliorreticulares son PAS positivas y presentan filamentos intermedios de queratina. Además de las células epiteliorreticulares, se encuentra un bajo porcentaje de células dendríticas epiteliales secretoras, que se identifican por sus filamentos intermedios de vimentina. Células semejantes a estas últimas se ubican intercaladas en el FAE; se las considera derivadas de precursores presentes en el epitelio que delimita corteza y médula (Fig. 4.6).

Si bien los folículos de la bolsa de Fabricio no presentan células plasmáticas, se encuentran algunas de estas células en el tejido conjuntivo que se observa entre los folículos linfáticos y en sitios cercanos al epitelio superficial.

El tejido conectivo de la túnica mucosa contiene fibras colágenas que se ramifican y se condensan alrededor de cada folículo en una estructura equivalente a una cápsula en donde abundan las fibras reticulares. Las fibras elásticas son escasas en el tejido conectivo de la túnica mucosa.

**Túnica muscular.** Posee dos capas de tejido muscular liso como el intestino. Sin embargo, debido a la forma sacular del órgano resulta difícil establecer la dirección en que las fibras musculares están dispuestas (Fig. 4.7). Se puede considerar que las dos capas poseen fibras musculares de disposición oblicua. Algunas fibras que parten desde la capa interna se introducen en los pliegues de la mucosa. En la base de los pliegues, entre las dos capas de fibras musculares, se ubican los vasos sanguíneos que envían las ramificaciones que irrigan a la mucosa.

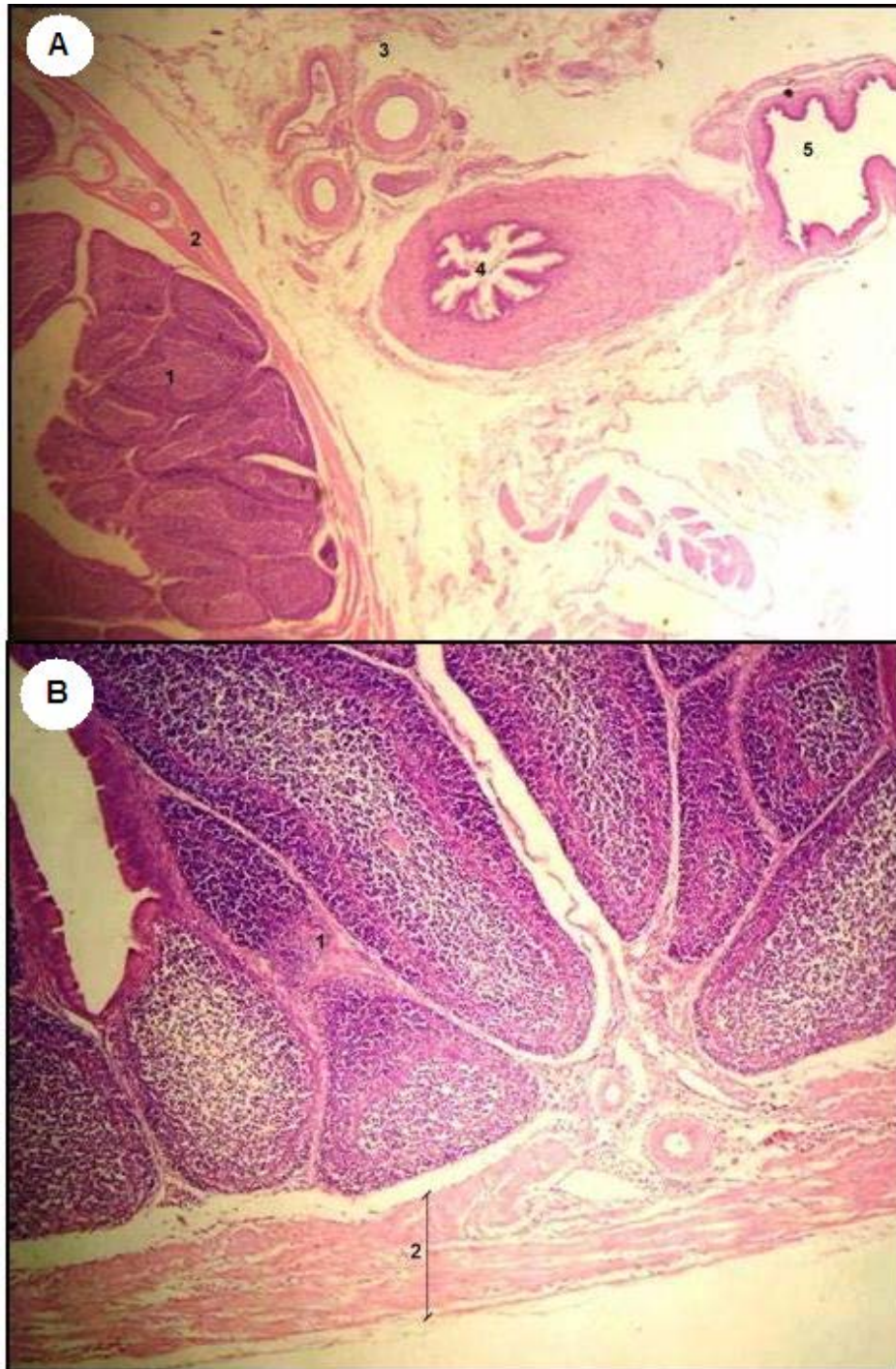
La contracción de la túnica muscular produce el acercamiento de los pliegues entre sí lo que prácticamente ocluye la luz del órgano. Por otra parte, esta contracción facilitaría que los linfocitos alcancen la médula de los folículos linfáticos y se vacíen en los vasos linfáticos eferentes.

**Túnica serosa.** Es delgada y no posee características especiales. En la subserosa se encuentran numerosos vasos sanguíneos (Fig. 4.7).

**Circulación sanguínea.** Las arterias que se encuentran en el eje conjuntivo de los pliegues de la mucosa se originan en la subserosa del órgano. Estas arterias se ramifican en ramas interfoliculares cada vez más pequeñas, de ellas se originan las arteriolas foliculares. Las arteriolas foliculares a su vez se ramifican en la red capilar ya mencionada que se sitúa en la parte más profunda de la corteza y que no alcanza a la médula. Otras ramas arteriales se capilarizan en la región subepitelial formando una red periluminal. Las venas acompañan en su recorrido a las arterias.

**Circulación linfática.** Los vasos linfáticos no alcanzan el interior de los folículos. Dichos vasos linfáticos se ubican por fuera de los folículos linfáticos y los linfocitos migran desde la corteza a estos vasos; por lo tanto, son importantes en el transporte de los linfocitos desde la bolsa hacia la circulación sanguínea.





**Figura 4.7.** Bolsa de Fabricio de pollo. Coloración H-E. El panel A muestra una microfotografía panorámica (20x) de la túnica mucosa (1), la túnica muscular (2), la túnica serosa con vasos sanguíneos (3). Nótese también dos estructuras anatómicamente relacionadas: un corte transversal del uréter (4) y un sector de la cloaca (5). En el panel B se observa un mayor detalle (100x) de parte de la túnica mucosa (1) y la disposición irregular de las fibras musculares lisas de la túnica muscular (2).

**Involución.** Uno de los primeros cambios regresivos que se observan en la bolsa de Fabricio, es una condensación de la corteza folicular generada por un incremento del número de linfocitos. Posteriormente aparecen cambios degenerativos en las células linfáticas y los límites entre corteza y médula se hacen difusos, los septos interfoliculares se adelgazan y pueden observarse estructuras quísticas. El epitelio superficial no se altera durante este proceso. La máxima reducción del tamaño de este órgano se alcanza en la semana 23 de vida postnatal. La involución de este órgano se relaciona con la madurez sexual del animal.

**Histofisiología.** La principal función de la bolsa de Fabricio es la diferenciación y selección primaria de linfocitos B. Esta función permaneció desconocida desde el descubrimiento del órgano por Fabricio en el siglo XVI hasta la mitad de la década de 1950, cuando B. Glick de la Universidad de Ohio (EE.UU.) demostró, en un estudio en el que intervino bastante el azar, que las gallinas bursectomizadas perdían la capacidad para producir anticuerpos. Durante varios años el trabajo de Glick pasó desapercibido e inclusive muchos científicos cuestionaron la veracidad de sus resultados. Actualmente es un hecho comprobado y aceptado que la bolsa de Fabricio resulta indispensable para que se diferencien y seleccionen los linfocitos B que colonizarán posteriormente los órganos linfáticos secundarios. La inicial B, de *bursa* en latín, se ha utilizado para denominar a la clase de linfocitos que se diferencian en este órgano. Sin embargo, la bolsa de Fabricio no es exclusivamente un órgano primario formador de linfocitos B. Cerca de la desembocadura del conducto bursal, existen áreas con linfocitos T, en ellas durante la vida prenatal ocurre la diferenciación de linfocitos T y luego se conservan como regiones T dependientes. Estos linfocitos T son necesarios para la maduración de los linfocitos B, también existen algunos folículos con centros germinativos que constituyen una zona B dependiente secundaria. Estas regiones linfáticas secundarias persisten y son funcionales luego de la involución del órgano.

Para el proceso de diferenciación de los linfocitos B es fundamental el efecto de la bursina, un tripéptido producido por las células epiteliales de los folículos de la bolsa.

Es interesante el proceso de captación de sustancias por la bolsa de Fabricio, cuando las sustancias solubles caen en los labios de la bolsa, estas son succionadas por el órgano mediante un mecanismo no conocido. Probablemente sea un proceso de presión negativa, ya que en condiciones normales la bolsa se encuentra vacía.

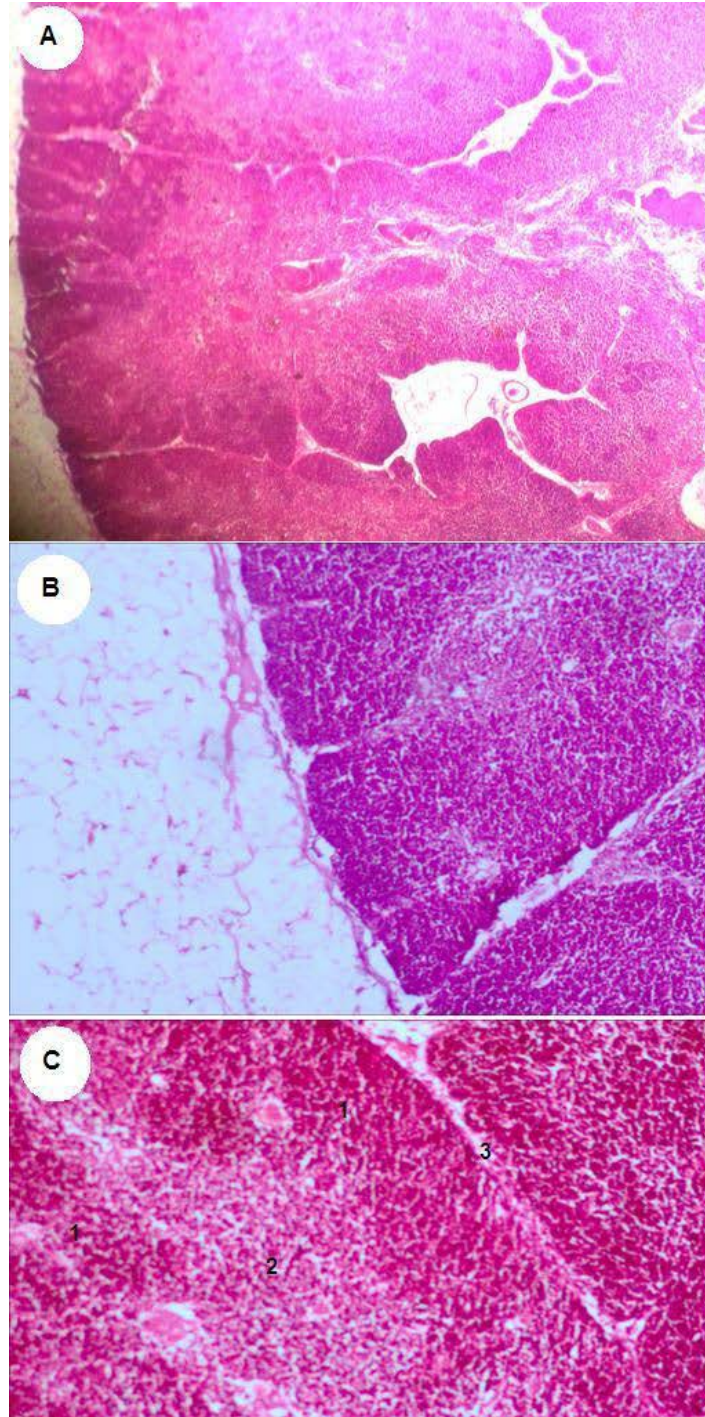
## **Timo**

El timo es el **órgano linfático primario** para la selección y diferenciación de **linfocitos T** que se denominan así por la inicial de su nombre. Se ubica en el cuello, paralelo al nervio vago y la vena yugular interna. Está formado por dos mitades que se reúnen en el plano medio (Fig. 4.1). Cada una de estas mitades se encuentra constituida por 7 u 8 **lóbulos** en la gallina y entre 4 y 9 lóbulos en los patos y gansos. En el avestruz la delimitación es poco manifiesta y se pueden encontrar solo unos pocos lóbulos.

El timo es un **órgano linfoepitelial** en el que un retículo de células epiteliales unidas por sus ramificaciones (citorretículo epitelial) sostiene a células linfáticas de la línea T. En cuanto a su **desarrollo ontogénico**, se forma inicialmente como un esbozo endodérmico de la tercera y cuarta bolsas faríngeas, de las que se originan el citorretículo epitelial de sostén del órgano. El **estroma** tímico está constituido por tejido conectivo originado de la cresta neural craneal; el parénquima linfático deriva del mesodermo, a partir de células que llegan por vía sanguínea desde la médula ósea. Por lo tanto este órgano tiene su origen en las tres hojas embrionarias. En el pollo el timo crece desde el día 10 de incubación hasta la semana 17 posnatal en que comienza a involucionar.

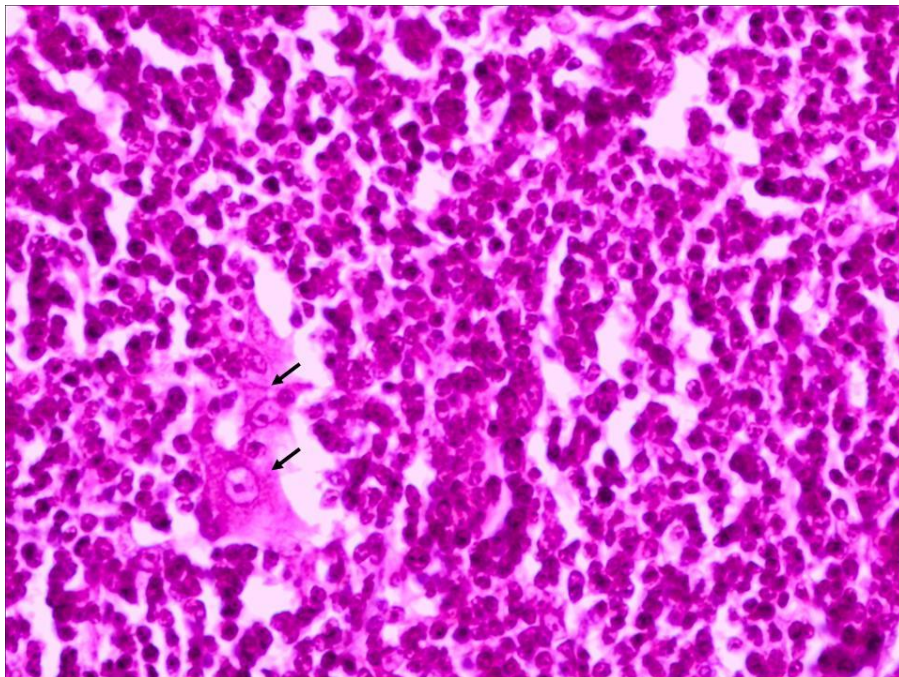
Es un **órgano macizo**, por lo tanto para su estudio se considerará el **estroma** y el **parénquima**. El **estroma** tímico comprende la cápsula, los tabiques y el estroma interno de los lobulillos. La **cápsula** es delgada con excepción de las zonas en que el órgano contacta con grandes vasos sanguíneos (Fig. 4.8). Está formada por tejido conectivo con abundantes fibras colágenas y escasas fibras elásticas. Por fuera de ella se encuentra tejido adiposo. Desde la cápsula

se proyectan **tabiques** delgados que dividen a los lóbulos en lobulillos (Fig. 4.8).



**Figura 4.8.** Timo de pollo. Coloración H-E. Panel A. Microfotografía panorámica que muestra algunos lóbulos tímicos (40x). Panel B. Vista parcial de la cápsula y del tejido adiposo superficial (100x). Panel C. Detalle del lobulillo (100x). Se observa la región cortical más basófila (1), la región medular menos basófila (2); puede apreciarse un tabique interlobulillar (3) de tejido conectivo proveniente de la cápsula del órgano.

Los tabiques o septos interlobulillares contienen abundantes células como fibroblastos, plasmocitos, mastocitos y granulocitos. Los tabiques interlobulillares emiten ramificaciones más finas que subdividen a los lobulillos parcialmente ya que se extienden solo hasta el límite córtico-medular; de esta forma, como ocurre en el timo de los mamíferos, en el timo aviar la división en lobulillos se limita a la corteza. Los vasos sanguíneos -arterias, capilares y venas- acompañan a estas ramificaciones conjuntivas junto a los vasos linfáticos eferentes. El **estroma** interno, al igual que en la bolsa de Fabricio, está constituido por **células epiteliorreticulares** que emiten proyecciones que sostienen a las células linfáticas y las aíslan de la circulación sanguínea. Las células epiteliorreticulares se reconocen por su citoplasma acidófilo y extendido y por su núcleo grande, generalmente oval y rico en eucromatina (Fig. 4.9).



**Figura 4.9.** Médula del timo de pollo. Coloración H-E. 400x. Las flechas señalan algunas células epiteliorreticulares características del estroma tímico, con citoplasma acidófilo, núcleo grande y eucromático.

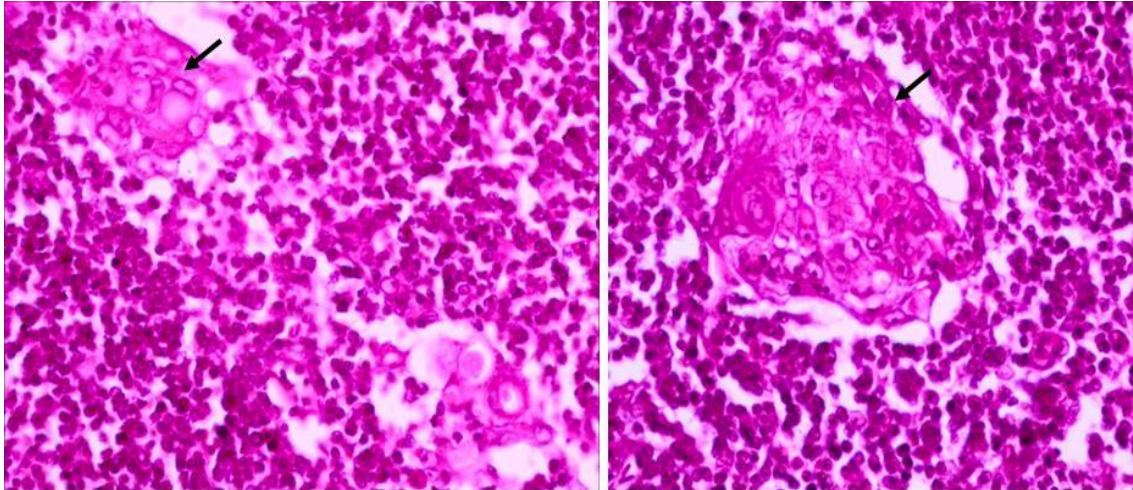
El **parénquima** tímico puede dividirse en una **corteza** y una **médula**, esta última común para varios lobulillos.

**Corteza.** En esta región del timo predominan los linfocitos pequeños que se agrupan densamente junto a las células epiteliorreticulares. Esto origina una

mayor basofilia de esta zona respecto de la médula (Fig. 4.9). En la corteza también se encuentran algunos macrófagos y en la región subcapsular abundan los linfoblastos con actividad proliferativa. Las células que se producen como resultado de esta proliferación migran hacia la médula. En la unión córtico-medular se encuentran macrófagos y células dendríticas que contribuyen con el proceso de selección negativa de los linfocitos T.

En la corteza se localizan dos tipos de **células epiteliorreticulares**. Uno de estos tipos se ubica por dentro de la cápsula y los septos; forma, mediante sus proyecciones, parte de la barrera hematotímica que aísla a los linfocitos T (también conocidos como timocitos) de la circulación sanguínea. Estas células se unen entre sí y con otras células epiteliorreticulares mediante desmosomas. El segundo tipo de célula epiteliorreticular es de mayor tamaño, posee numerosos gránulos, una mayor dotación de organelas y un núcleo más pálido. Estas células presentan numerosos puntos de adhesión con los timocitos, lo que sugiere que poseen una función de célula nodriza para la maduración de las células linfáticas.

**Médula.** Si se compara con la corteza, la médula tímica contiene una mayor cantidad de células epiteliorreticulares y un menor número de células linfáticas, lo que determina que su basofilia sea mucho menos intensa. Las células epiteliorreticulares de la médula son muy variadas, algunas poseen forma cuboidea más que estrellada (Fig. 4.10). Existen quistes o vesículas epiteliales formados por células secretoras con microvellosidades que recuerdan a las células intestinales, en el interior de estos quistes aparece un material secretado por las células. Otras células epiteliorreticulares forman cuerpos densos acidófilos y vesiculosos denominados **corpúsculos de Hassall** (Fig. 4.10). Estas estructuras solo ocasionalmente tienen el aspecto laminado y cornificado característico de los corpúsculos de Hassall de los mamíferos. Estos corpúsculos suelen presentar heterófilos en su interior, lo que probablemente podría relacionarse con su regresión.



**Figura 4.10.** Médula del timo de pollo. Coloración H-E. 400x. En ambos paneles se observan sectores de la región medular, las flechas señalan grandes corpúsculos de Hassall.

Es frecuente encontrar células musculares estriadas en la médula tímica de las aves. Estas células pueden tener forma elongada, oval o de horquilla. Carecen de innervación y existen controversias con respecto a sus posibles funciones, aunque algunos autores sostienen que pueden producir factores estimulantes de los macrófagos. En algunas especies de ganso y en la paloma doméstica se encontraron estas células también en la corteza, aunque en menor número.

**Circulación sanguínea.** La circulación de la sangre es similar a la descrita en mamíferos. Las arterias ingresan a través de la cápsula, se ramifican y profundizan en el órgano siguiendo el recorrido de los tabiques conectivos, donde originan arteriolas que penetran en el parénquima siguiendo los límites córtico-medulares. Estas arteriolas forman capilares que ingresan a la región cortical, se ramifican, anastomosan y se disponen en forma de arco dirigiéndose a la médula, donde desembocan en vénulas poscapilares. A nivel de la corteza las células epiteliorreticulares se adhieren a la pared de los vasos sanguíneos para formar la barrera hematotímica, estructura que impide el acceso de macromoléculas y posibles antígenos presentes en la sangre.

Tal como ocurre en mamíferos la circulación sanguínea es más abundante en la médula, las vénulas confluyen para formar venas que penetran en los tabiques conectivos y salen del órgano por la cápsula.

**Circulación linfática.** El timo no presenta vasos linfáticos aferentes. Los escasos vasos linfáticos son eferentes y se ubican en las paredes de los vasos sanguíneos, los tabiques conectivos y la cápsula del órgano.

**Involución.** La involución del timo comienza aproximadamente en la semana 17 y prosigue hasta la semana 23, momento en el que su tamaño se encuentra notablemente reducido. La involución del timo depende de las hormonas sexuales pero, a diferencia de la bolsa de Fabricio, está más influenciado por otros factores como la nutrición.

**Histofisiología.** Como se mencionó previamente, el timo es el órgano linfático primario para la selección y diferenciación de linfocitos T. Los precursores de los linfocitos llegan al timo desde la médula ósea durante la vida prenatal, se ubican en la región subcapsular y migran hacia la médula en donde finalizan su diferenciación y desde donde pasan a la circulación sanguínea por las vénulas poscapilares (véase Recuadro 4.1).

Las células epiteliorreticulares del timo producen hormonas peptídicas que intervienen en la diferenciación de los linfocitos T como ocurre en los mamíferos. Una de estas hormonas, la timulina, ha sido identificada en las aves y, como en los mamíferos, además de efectos locales y sistémicos sobre el sistema inmune, tiene funciones regulatorias sobre el eje hipotálamo-hipofisario-gonadal.

## Órganos secundarios, periféricos o de respuesta

### **Bazo**

El **bazo** es un órgano linfático secundario. Presenta una forma redondeada, de color rojizo amarronado, situado en el sector derecho de la cavidad visceral, en la zona de la unión entre el estómago glandular y el estómago muscular. En las cercanías, ocasionalmente se pueden encontrar pequeños bazos accesorios.

Su **ontogenia** se inicia con un esbozo en el mesenterio dorsal, cerca del páncreas dorsal y en posición ventral a la notocorda que cumpliría un papel



inductor. Este esbozo aparece al día 2 de incubación y contiene inicialmente células mesenquimáticas. Alrededor del día 6,5 de incubación el esbozo esplénico es invadido por células hematopoyéticas que llegan por vía sanguínea. Estas células hematopoyéticas darán origen a eritrocitos desde alrededor del día 7 de incubación y a células de la serie granulocítica a partir del día 9 de incubación. La generación de eritrocitos y células granulocíticas disminuye hacia el día 14 y 19 de incubación, respectivamente. El mayor desarrollo del bazo ocurre tras la eclosión, luego de la exposición a antígenos.

El bazo es un **órgano macizo** rodeado por una delgada **cápsula** conectiva revestida por un mesotelio. En su descripción histológica se consideran el estroma y el parénquima.

El estroma comprende a la cápsula, los tabiques y el sostén interno. La cápsula puede dividirse en una **capa externa** y una **capa interna**. La **capa externa**, submesotelial, posee abundantes fibras colágenas y algunas fibras elásticas. La **capa interna** ocupa dos tercios del espesor de la cápsula, contiene una red de fibras elásticas entre las que se ubican algunos fibroblastos, fibras colágenas y fibras musculares lisas. Las **trabéculas** que se originan de la cápsula son muy delgadas y se limitan al tejido que rodea a los vasos sanguíneos que se introducen en el órgano. La comparación del bazo aviar con el de los mamíferos muestra que la cápsula y las trabéculas del bazo de las aves están menos desarrolladas y poseen menor cantidad de músculo liso, aun en especies de gran tamaño como el avestruz. Esta característica morfológica se relaciona con la ausencia de capacidad para el almacenamiento de sangre. El **sostén interno** del órgano lo otorgan las fibras reticulares producidas por un tipo de fibroblasto conocido como célula reticular. Además de estas fibras reticulares existen en la matriz extracelular diversos proteoglicanos y glicosaminoglicanos que forman microambientes especiales para la diferenciación celular y otros procesos que se desarrollan en diferentes porciones del bazo.

El **parénquima** del órgano se denomina **pulpa esplénica** y se divide en **pulpa blanca** y **pulpa roja**. La **pulpa blanca** comprende al tejido linfático que rodea a las ramas de la arteria esplénica que irrigan a la pulpa esplénica; en ella se

reconocen dos porciones, la **vaina linfática periarteriolar** (VLPA) y la **vaina elipsoide** que reviste a los capilares elipsoides que continúan a las arterias centrales. La **pulpa roja** está constituida por cordones celulares rodeados por senos o sinusoides venosos. Los cordones poseen fibras y células reticulares, linfocitos, macrófagos y abundantes glóbulos rojos. La pulpa roja es menos abundante que en los mamíferos, especialmente en algunas aves como el gallo de guinea (*Numida meleagris*) en los que el desarrollo de los sinusoides esplénicos es muy escaso.

Para comprender la disposición de la pulpa esplénica debe describirse la **circulación sanguínea** del órgano. Las ramas de la arteria esplénica transcurren por las trabéculas y al introducirse en el parénquima del órgano, son rodeadas por tejido linfático que constituye la VLPA. Estos vasos se denominan arterias ó arteriolas centrales de la pulpa. La VLPA está constituida por tejido linfático difuso T dependiente, no obstante en algunas regiones especialmente en el origen de la arteria, aparecen periféricamente a la vaina centros germinativos B dependientes, aunque estos son más escasos en el bazo de las aves que en el de los mamíferos. Los centros germinativos se encuentran separados de los restantes tejidos por una condensación del tejido conectivo rica en fibras reticulares. Las arterias centrales se transforman en arteriolas al ir disminuyendo su diámetro y se continúan con los capilares elipsoides. Estos son vasos de endotelio discontinuo, rodeados por una gruesa lámina basal y una vaina (de Schweigger-Seidel o elipsoide) compuesta por linfocitos B, células dendríticas, células reticulares y macrófagos. Esta vaina en las aves, cumpliría la función que posee la zona marginal de los mamíferos en el reconocimiento de antígenos. Por la abundancia de macrófagos, tanto en la propia vaina como en su periferia, esta estructura actúa como un sistema filtrante. De los capilares elipsoides surgen los capilares penicilados que pierden la vaina al penetrar en la pulpa roja y se continúan con los senos venosos de la pulpa roja. La vaina elipsoide se fusiona con la lámina basal de los capilares penicilados antes que estos penetren en la pulpa roja.

En aquellas aves en las que se ha estudiado con detalle la circulación del bazo se comprobó que existe una continuidad entre los capilares penicilados y los

capilares sinusoides. Por lo tanto, solo se encontraría en las aves la forma cerrada de circulación sanguínea ya que los capilares no se abren en los cordones de la pulpa roja como ocurre en la circulación abierta de algunos mamíferos.

**Circulación linfática.** El bazo carece de vasos linfáticos aferentes. Los vasos linfáticos eferentes se originan a partir de la pulpa blanca, funcionando como vía de salida de los linfocitos. Estos vasos recorren los tabiques de tejido conectivo y la cápsula del órgano y emergen como vasos linfáticos eferentes.

**Histofisiología.** Durante la vida embrionaria el bazo de las aves cumple función hematopoyética respecto de todos los elementos figurados de la sangre; además se ha descrito el reordenamiento génico de los precursores de los linfocitos B en este órgano antes de alcanzar la bolsa de Fabricio. Después de la eclosión su función principal es la linfopoyesis secundaria B y T, este papel es más importante en aves que en mamíferos, como consecuencia de la falta de linfonodos verdaderos. En general, la presentación de antígenos ocurre en la vaina periarteriolar para los linfocitos T y en la vaina elipsoide para los linfocitos B.

En las aves el bazo no cumple funciones relacionadas con la reserva de sangre, como ocurre en muchos mamíferos, lo que se relaciona con su pequeño tamaño y la escasez de tejido muscular en su cápsula y trabéculas. En cambio, es muy importante la función hemocaterética: el filtrado y la destrucción de glóbulos rojos envejecidos o anormales.

### **Tejido linfático asociado a mucosas**

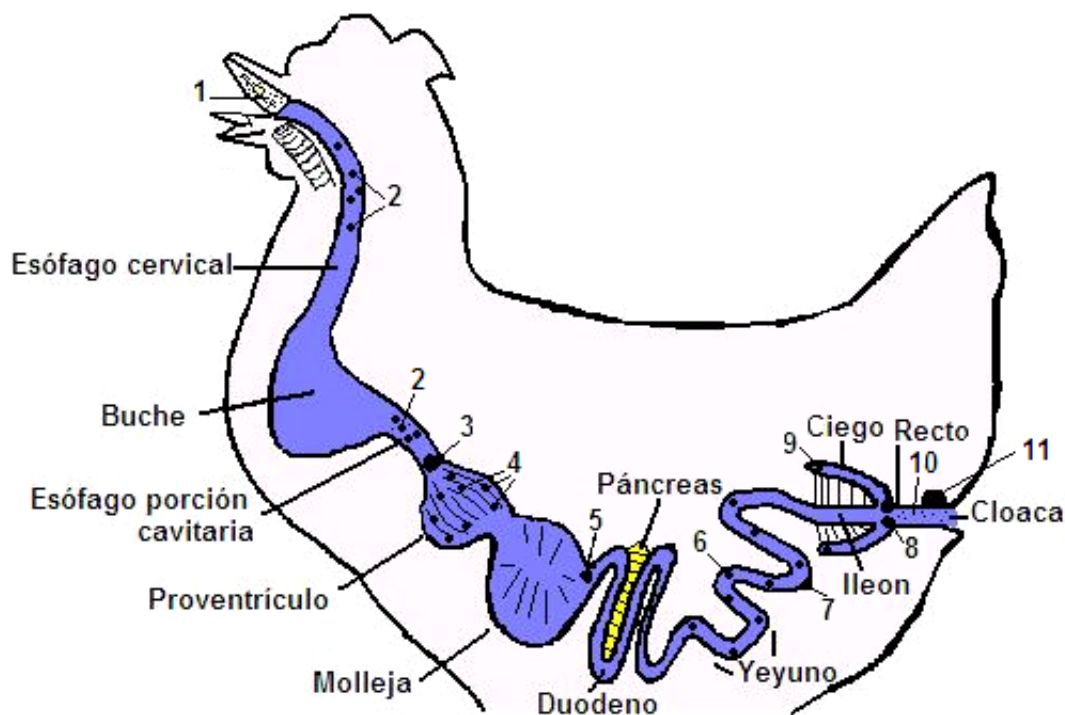
En las aves, probablemente debido a la ausencia de linfonodos verdaderos, el tejido linfático asociado a las mucosas se encuentra muy desarrollado y ubicado en regiones estratégicas que suelen ser blanco de los antígenos. Como ocurre para los mamíferos pueden mencionarse como ejemplos distintas porciones de los sistemas digestivo, genital, endocrino y respiratorio y el ojo. Se describen a continuación las características histológicas de los sectores

más importantes del tejido asociado al sistema digestivo; los restantes ejemplos pueden consultarse en los capítulos correspondientes al sistema respiratorio (capítulo 6), endocrino (capítulo 8), genital (capítulo 9) y órganos de los sentidos (capítulo 12).

#### Tejido linfático asociado al intestino

Se pueden mencionar, desde el extremo craneal al extremo caudal del tracto intestinal aviar, las siguientes áreas de tejido linfático: la tonsila faríngea, el tejido linfático difuso del esófago, la tonsila esofágica, el tejido difuso linfático en el estómago glandular, la tonsila pilórica, las placas de Peyer, el divertículo de Meckel, las tonsilas cecales y el tejido linfático difuso en las paredes del recto y del proctodeo. Una representación esquemática de la ubicación de estas estructuras linfáticas se muestra en la Fig. 4.11.

El **GALT** (por su sigla en inglés, *gut associated lymphoid tissue*) incluye tanto a los macrófagos y linfocitos que abundan en la lámina propia del intestino y constituyen el denominado tejido linfático laxo, como a áreas especializadas de tejido linfático. Al igual que en los mamíferos, el sistema inmunitario intestinal es muy importante y no participan en él solo células especializadas, ya que, por ejemplo, los enterocitos poseen receptores para ligar la inmunoglobulina A polimérica sintetizada por los plasmocitos de la lámina propia, pudiendo transportarla hacia la luz y secretarla. En la mayoría de las aves estudiadas hasta el momento, no se encontraron células de Paneth en el intestino delgado; debe recordarse que estas células cumplen un rol relevante en la inmunidad innata local de los mamíferos por la producción de beta-defensinas, que en las aves son producidas por los macrófagos.



**Figura 4.11.** Dibujo esquemático del tracto intestinal de las aves indicando la localización del GALT: tonsila faríngea (1), tejido linfático del esófago (2), tonsila esofágica (3), tejido linfático en el estómago glandular (4), tonsila pilórica (5), placa de Peyer (6), divertículo de Meckel (7), tonsilas cecales (8), tejido linfático en la pared apical del ciego (9), tejido linfático en el recto (10) y bolsa de Fabricio (11).

La lámina propia del intestino posee una gran infiltración normal de linfocitos, macrófagos y otras células relacionadas con la respuesta inmunitaria. Los abundantes linfocitos de la lámina propia pueden alcanzar el epitelio intestinal. En su forma madura en el GALT se encuentran tanto centros germinativos, que representan las zonas B dependientes localizadas en las regiones media y profunda de la mucosa, como zonas de tejido linfático difuso T dependiente, ubicadas más cerca de la luz intestinal y entre los centros germinativos.

### **Tonsila faríngea**

La lámina propia de la mucosa bucofaríngea de las aves contiene células linfáticas diseminadas de manera laxa y compacta. Se pueden encontrar en unos pocos folículos linfáticos pequeños con centros germinativos. Aunque este tejido no está bien organizado histológicamente, suele denominarse

tonsila faríngea. En la submucosa de la bucofaringe también se pueden observar infiltrados de células linfáticas entre las glándulas.

### **Tejido linfático en la pared esofágica**

Existe tejido linfático difuso a nivel de la túnica mucosa, infiltrado a lo largo de toda la pared esofágica; sin embargo, se encuentra en mayor cantidad en la porción cervical. Es frecuente observar macrófagos y monocitos entre las células del epitelio estratificado plano.

### **Tonsilas esofágicas y pilóricas**

La presencia de **tonsilas** en la unión entre el esófago y el estómago glandular de la gallina es constante. En el esófago se forman 6 a 8 pliegues de la túnica mucosa que poseen tejido linfático en su extremo distal, cada uno de estos acúmulos linfáticos es una unidad tonsilar. Cada unidad tonsilar está formada por una cripta que comienza en el extremo de un pliegue y está rodeada por tejido linfático, estas unidades no penetran en la túnica submucosa. En esas regiones, el epitelio estratificado plano del esófago es invadido por linfocitos constituyendo un linfoepitelio. Debido a su ubicación anatómica craneal al estómago, las tonsilas esofágicas realizarían la detección de antígenos no digeridos; secundariamente podría intervenir en el desarrollo de linfocitos B.

Recientemente se encontró una estructura semejante en la región pilórica, que cumpliría una función de centinela inmunológica de la entrada al duodeno. Este tejido linfático ocupa toda la pared de la región pilórica del intestino, donde forma un anillo completo. Consiste en, al menos, unas 15 a 20 unidades tonsilares. Las criptas de las tonsilas corresponden a las criptas intestinales del duodeno y están revestidas por un linfoepitelio que incluye además, algunas células M. Cada unidad tonsilar presenta un número notablemente alto de centros germinativos.

### **Placas de Peyer, tonsilas cecales y divertículo de Meckel**

Las **placas de Peyer**, las **tonsilas cecales** y el **divertículo de Meckel** son regiones en las cuales los centros germinativos se reúnen y quedan cubiertos

por un epitelio denominado **linfoepitelio**. Este tejido difiere del epitelio cilíndrico típico del intestino en varios aspectos. Se trata de un epitelio invadido por linfocitos cuyas células generalmente tienen menor altura y presentan microvellosidades irregulares, numerosos túbulos apicales, vesículas y vacuolas y citoplasma denso. Las células caliciformes se encuentran ausentes. Otra característica diferencial de este linfoepitelio es la presencia de células M. Estas células M se caracterizan por presentar estructuras que demuestran una gran actividad pinocítica. En las regiones inmediatamente por debajo del linfoepitelio abundan los macrófagos presentadores de antígenos. El tejido linfático T dependiente se ubica en el tejido conectivo entre los centros germinativos.

Las **placas de Peyer** se encuentran en número variable (en la gallina hasta 6), dispersas en la submucosa del intestino delgado, además es constante la presencia de una de estas estructuras en la unión ileocecal. La túnica mucosa en la zona de las placas de Peyer presenta vellosidades gruesas con linfoepitelio, una zona subepitelial con macrófagos, centros germinativos y, entre estos últimos, áreas T dependientes.

Las **tonsilas cecales** se localizan en el extremo proximal de cada ciego intestinal. En el momento de la eclosión no existen en ellas centros germinativos, pero estos pueden observarse en el pollo a las dos semanas posteriores a la eclosión. En aves libres de gérmenes su desarrollo es muy escaso, por lo que se postula que la flora intestinal es muy importante para estimular su desarrollo. Son muy similares a las placas de Peyer ya que poseen un linfoepitelio, una zona subepitelial, centros germinativos y áreas interfoliculares.

Estudios realizados en pollos bursectomizados demostraron que tanto las tonsilas cecales como las placas de Peyer contienen algunos precursores B que pueden repoblar la lámina propia intestinal de células plasmáticas productoras de inmunoglobulina A, por lo que estas regiones tendrían una función de órgano linfático primario B complementaria de la bolsa de Fabricio.

El **divertículo de Meckel** es el remanente del pedículo del saco vitelino. Después de la eclosión el resto del vitelo no consumido por el embrión se

incorpora al intestino para nutrir al pollito. Algunas semanas después solo se encuentra el divertículo de Meckel que se abre en la porción media del yeyuno mediante una papila larga y achatada. La abertura está rodeada por dos pliegues de la submucosa intestinal revestidos por mucosa. La pared del divertículo de Meckel se destaca por el grosor del tejido conectivo de la serosa. En el momento de la eclosión este divertículo no posee tejido linfático pero durante la regresión del saco vitelino, 2 semanas después del nacimiento en el pollo, la porción distal es invadida por células mielopoyéticas que originarán monocitos y granulocitos. Posteriormente se desarrolla el tejido linfático que tendrá características similares al de las placas de Peyer y las tonsilas cecales.

### **Linfonodos murales**

Los **linfonodos** o **nodos linfáticos** (anteriormente denominados ganglios linfáticos) son órganos de filtración linforreticular, que en los mamíferos se encuentran interrumpiendo el trayecto de los vasos linfáticos y que filtran la linfa en su camino hacia la sangre. En las aves no existen linfonodos organizados de manera semejante a los de los mamíferos. En 1957 P. M. Biggs demostró la presencia de estructuras de tejido linfático normal que no representaban formaciones linfáticas ectópicas. Generalmente estas regiones se forman en los pollos alrededor de las 6 semanas de edad y persisten durante toda la vida.

Los linfonodos murales se encuentran ubicados en las paredes de los vasos linfáticos profundos del cuello y los miembros. Su estructura es simple y el flujo de la linfa relativamente rápido debido a la presencia de un seno central. Están constituidos por centros germinativos rodeados de tejido T dependiente de posición interfolicular. Respecto de los linfonodos de los mamíferos, en las aves los senos linfáticos no poseen macrófagos ni una trama de fibras reticulares por lo que no filtrarían la linfa. Así mismo, no existen venas de endotelio alto que permitan el pasaje de linfocitos, aunque estos ingresan a la circulación por los senos linfáticos. Se han identificado tres grupos de estas estructuras murales que posiblemente representen diferentes estadios de su desarrollo filogenético en las aves. El tipo I es una simple acumulación de



centros germinativos no encapsulada; el tipo III está parcialmente rodeado por una vaina de tejido conectivo y contiene numerosos senos rodeados de tejido B y T dependiente. El tipo II es intermedio entre las dos variantes antes descritas.

### **Médula ósea**

La **médula ósea** se ubica en la cavidad medular de los huesos largos, excepto en los huesos neumáticos, y en las cavidades que quedan entre las trabéculas óseas revestidas por osteoclastos. Está constituida por tejido conectivo reticular que sostiene a las células hematopoyéticas y a los abundantes vasos sanguíneos que se ramifican hasta formar senos discontinuos. Los adipocitos son abundantes en el tejido conectivo reticular.

La médula ósea se divide en un compartimento intravascular y un compartimento extravascular. El compartimento intravascular está compuesto principalmente por el sistema de senos sanguíneos; el compartimento extravascular contiene células en diferente estado de diferenciación y algunos adipocitos.

Junto al endotelio de los senos se ubican células inmaduras de la línea eritroide, mientras que los eritrocitos maduros ocupan el centro de los senos. A diferencia de lo que se observa en los mamíferos, el desarrollo de eritrocitos y trombocitos ocurre en el compartimento intravascular.

En el tejido entre los senos vasculares -compartimento extravascular- se localizan células adiposas y los nidos granulopoyéticos que están dispersos a lo largo de la médula ósea. En cambio las regiones linfopoyéticas se localizan cerca de las arterias en pequeños focos.

### **Bibliografía**

Abbate F, Pfarrer C, Jones CJP, Ciriaco E, Germana G, Leiser R (2007) Age-dependent changes in the pigeon bursa of Fabricius vasculature: a comparative

study using light microscopy and scanning electron microscopy of vessel casts. *Journal of Anatomy* 211: 387-398.

Altunay H, Kozlu T (2004) The fine structure of the Harderian Gland in the ostrich (*Struthio camelus*). *Anatomia, Histologia, Embryologia* 33: 141-145.

Audhya T, Kroon D, Heavner G, Viamontes G, Goldstein G (1986) Tripeptide structure of bursin, a selective B-cell differentiating hormone of the bursa of Fabricius. *Science* 231: 997-999.

Casteleyn C, Doom M, Lambrechts E, Van den Broeck W, Simoens P, Cornillie P (2010) Locations of gut-associated lymphoid tissue in the 3-month-old chicken: a review. *Avian Pathology* 39: 143-150.

Davenport WD Jr, Allen ER (1995) Dome epithelium and follicle-associated basal lamina pores in the avian bursa of Fabricius. *Anatomical Records* 241: 155-162.

Davidson F (2008) The Importance of the Avian Immune System and its Unique Features en: Davidson F, Kaspers B, Schat K (ed). *Avian immunology*. Academic Press. Londres. Pág.1-12.

Ekino S, Matsuno K, Kotani M (1979) Distribution and role of lymph vessels of the bursa Fabricii. *Lymphology*. 12: 247-252.

Gülmez N, Aslan S (1999) Histological and Histometrical investigations on Bursa of Fabricius and thymus of native geese. *Turkish Journal of Veterinary and Animal Science* 23:1 63-171.

Hassam SA, Al-Tememy HAS, Hussien JS, Rasool BS (2011) Histological study on bursa of Fabricius of quail birds (*Coturnix coturnix japonica*) *Egyptian Poultry Science* 31: 613-620.

Hodges RD (1974) *The Histology of the Fowl*. Academic Press. Londres. Pág. 180-225.

Khalifa Gumati M, Magyar A, Nagy N, Kurucz E, Felfoldi B, Oláh I (2003) Extracellular matrix of different composition supports the various splenic compartments of guinea fowl (*Numida meleagris*). *Cell Tissue Research* 312: 333-343.

Liu Q, Wang Y, Cai Y, Liu H, Chen J, Li P, Chen G, Liu H (2011) T lymphocyte selection is indispensable for the development of Goose Bursa of Fabricius. *Current Research in Poultry Science* 1: 37-53.

Marsh JA (1993) The humoral activity of the avian thymic microenvironment. *Poultry Science* 72: 1294-1300.

Muir WI, Bryden WL, Husband AJ (2000) Investigation of the site of precursors for IgA-producing cells in the chicken intestine. *Immunology Cell Biology* 78: 294-296.

Nagy N, Olah I (2010) Experimental evidence for the ectodermal origin of the epithelial anlage of the chicken bursa of Fabricius. *Development* 137: 3019-3023.

Nagy N, Oláh I (2007) Pyloric tonsil as a novel gut-associated lymphoepithelial organ of the chicken. *Journal of Anatomy* 211: 407-411.

Narabara K, Abe A, Gerilechaogetu, Hanieh H, Kondo Y (2009) B cell differentiation in the bursa of Fabricius and spleen of embryos and chicks immediately after hatching. *Animal Science Journal* 80: 669-677.

Oláh I, Ververde M. (2008) Structure of the Avian Lymphoid System en: Davidson F, Kaspers B, Schat K (ed). *Avian immunology*. Academic Press. Londres. Pág. 13-50.

Oláh I, Kendall C, Glick B (1992) Differentiation of bursal secretory-dendritic cells studied with anti-vimentin monoclonal antibody. *Anatomical Record* 233: 111-120.

Onyeanusu B (2006) The guinea fowl spleen at embryonic and post-hatch periods. *Anatomia, Histologia Embryologia* 35: 140-143.

Smith A, Bel B (2008) The avian enteric immune system in health and disease en: Davidson F, Kaspers B, Schat K (ed). *Avian immunology*. Academic Press Londres. Pág. 243-271.

Song H, Peng K, Li S, Wang Y, Wei L, Tang L (2012) Morphological characterization of the immune organs in ostrich chicks. *Turkish Journal of Veterinary and Animal Science* 36: 89-100.

Sultana N, Khan ZI, Wares MA, Masum MA (2011) Histomorphological study of the major lymphoid tissues in indigenous ducklings of Bangladesh. *Bangladesh Journal of Veterinary Medicine* 9: 53-58.

Scott TR (2004) Our Current Understanding of Humoral Immunity of Poultry. *Poultry Science* 83: 574-579.

van Ginkel FW, Gulley SL, Lammers A, Hoerr FJ, Gurjar R, Toro H (2012) Conjunctiva-associated lymphoid tissue in avian mucosal immunity. *Developmental and Comparative Immunology* 36: 289-297.

Yasuda M, Taura Y, Yokomizo Y, Ekino S (1998) A comparative study of germinal center: fowls and mammals. *Comparative Immunology Microbiology and Infectious Diseases* 21: 179-189.

## CAPÍTULO 5

### SISTEMA DIGESTIVO

*Carolina Zanuzzi y Claudio Barbeito*



## Índice del capítulo 5

Introducción

Pico

Cavidad bucofaríngea

Lengua

Glándulas salivales

Esófago y buche

Aparato gástrico

**Estómago glandular**

**Estómago muscular**

Intestino delgado y grueso

**Intestino delgado**

**Intestino grueso**

Cloaca

Glándulas anexas

**Hígado**

**Páncreas**

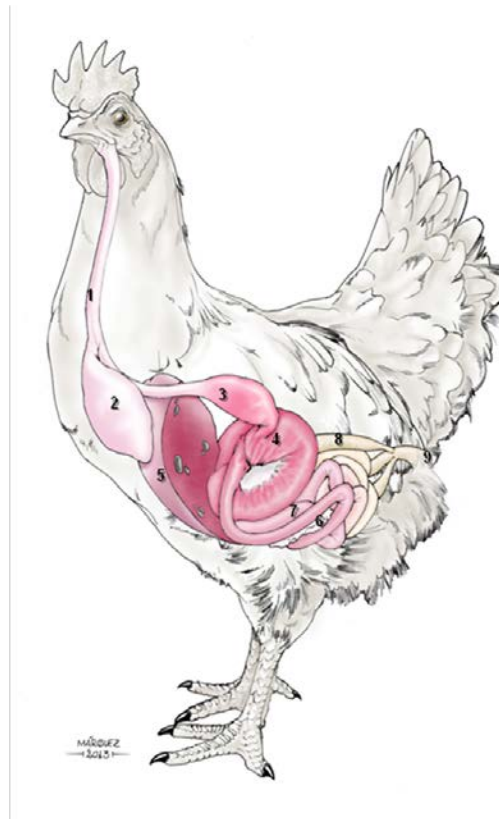
**Recuadro 5.1. La leche del buche**

Bibliografía

## Introducción

El **sistema digestivo** de las aves posee grandes diferencias anatómicas y, por lo tanto, fisiológicas, respecto al sistema digestivo de los mamíferos, muchas de ellas evolucionaron como adaptaciones al vuelo. Los órganos que lo conforman están adaptados para la toma y transporte de un alimento que no es mayormente alterado en su recorrido inicial por el sistema digestivo debido a la reducción del aparato masticatorio.

El sistema digestivo aviar (Fig. 5.1) comienza en el **pico** y la **cavidad bucofaríngea**, lugar donde el alimento es deglutido prácticamente inalterado.



**Figura 5.1.** El esquema muestra los principales órganos que forman parte del sistema digestivo de las aves. Esófago (1), buche (2), estómago glandular (3), estómago muscular (4), hígado (5), páncreas (6), intestino delgado (7), intestino grueso (8), cloaca (9).

La **cavidad bucofaríngea** u orofaringe se continúa con el **esófago** que, en algunas aves, se dilata y forma el **buche**, un sitio de almacenamiento

transitorio del alimento. A continuación se encuentra el **aparato gástrico**, compuesto por dos estómagos morfológica y funcionalmente diferentes: el **estómago glandular** o proventrículo que cumple funciones relacionadas con la digestión química, y el **estómago muscular**, ventrículo o molleja en el que se realiza la digestión mecánica. El tramo final del tubo digestivo está representado por el intestino que culmina junto a los sistemas urinario y genital en un órgano en común, la **cloaca**. Las **glándulas anexas** del sistema digestivo en las aves incluyen a numerosas glándulas salivales pequeñas que vuelcan su secreción en la bucofaringe, y al **hígado** y el páncreas que lo hacen en el intestino delgado.

## Pico

El **pico** de las aves forma el techo y piso de la cavidad bucal. Consta de una valva superior y de una valva inferior que confluyen en una comisura o *riktus*. El tejido óseo configura las bases de las valvas. La valva superior del pico es móvil y su base ósea está formada por los huesos premaxilar, maxilar y nasal; consta de una raíz o base, un dorso cuya línea media superior es el *culmen*, y un borde lateral o *tomium*. El sostén óseo de la valva inferior está compuesto por cinco huesecillos que se fusionan precozmente para formar la mandíbula; su línea media se llama *gonium*.

La **piel** que reviste el pico está constituida por la **epidermis** y la **dermis**. La primera se caracteriza por poseer un grueso y duro estrato córneo que recibe el nombre de **ranfoteca**. La estructura detallada de la epidermis y dermis del pico se describe en el capítulo sobre sistema tegumentario.

En el dorso del pico y próxima a su punta aparece, antes de la eclosión, una pequeña prominencia epitelial córnea denominada "**diente del huevo**" que sirve para romper el cascarón (Fig. 5.2). El diente del huevo desaparece poco tiempo después de la eclosión.





**Figura 5.2.** Las flechas señalan la presencia del diente del huevo en un pichón de *Falco sp.*

## Cavidad bucofaríngea

La falta de paladar blando y de nasofaringe determina que en las aves las cavidades bucal y faríngea confluyan en una única **cavidad bucofaríngea**. Esta cavidad se extiende desde el pico hasta una fila de papilas palatinas y linguales que la separan del esófago. Las características más salientes de esta cavidad son la ausencia de dientes, labios y carrillos y la presencia en su techo de una hendidura, la coana, que comunica a la bucofaringe con la cavidad nasal.

La pared de la **bucofaringe** consiste en dos túnicas: **mucosa** y **submucosa**. El epitelio de la **túnica mucosa** es plano estratificado no cornificado. En la porción craneal el tejido conectivo subyacente no puede diferenciarse en lámina propia y submucosa. En cambio, en la región caudal, si bien no existe una muscular de la mucosa, se pueden reconocer una lámina propia de tejido conectivo laxo y una **túnica submucosa** de tejido conectivo denso. En la submucosa de esta región caudal se observan los adenómeros de las glándulas salivales menores.

En las aves existe abundante tejido linfático asociado a la mucosa de la bucofaringe, que representa una primera línea de defensa inmunitaria. En

ratites se ha descrito la presencia de estructuras linfáticas pares, los pliegues faríngeos, con forma de letra U, localizadas en el techo de la bucofaringe y en posición caudal a las coanas. En el emú común (*D. novaehollandiae*) y en el avestruz (*S. camelus*) estas estructuras son órganos linfáticos bien definidos, y constituirían tonsilas inmunológicamente activas.

El **paladar duro** posee una mucosa que forma papilas cuyas prominencias contribuyen a que el alimento alcance el esófago. En esta localización abundan las terminaciones nerviosas sensitivas.

## Lengua

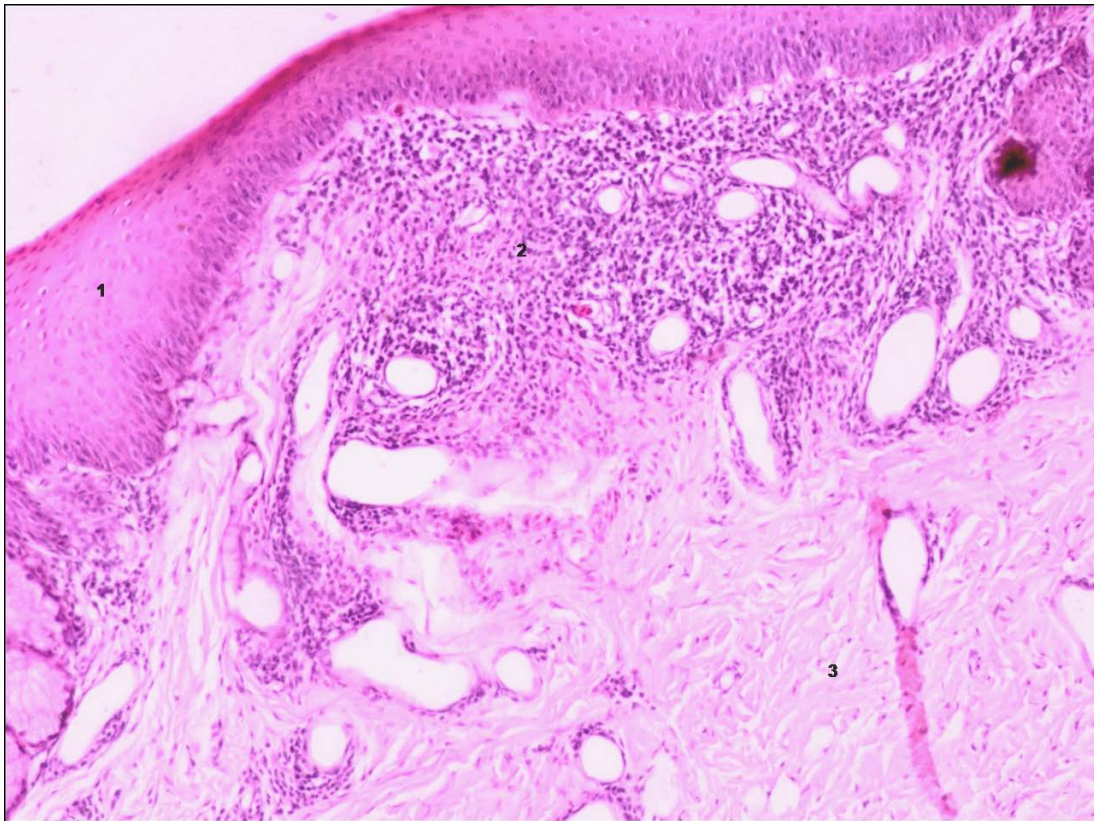
La **lengua** se ubica en el piso de la cavidad bucofaríngea y está constituida por un ápice, un cuerpo y una raíz. Un frenillo de tejido conectivo une su superficie ventral con el piso de la orofaringe. En numerosas especies, como pollos y faisanes, existe un canal central en la superficie dorsal que facilita el pasaje del alimento desde la orofaringe hasta el esófago.

A diferencia de la lengua de los mamíferos, la lengua de las aves se caracteriza por su pequeño tamaño y escasa movilidad. La reducción de tamaño y de movilidad es máxima en algunas aves piscívoras, como los pelícanos y cormoranes, y en las ratites. La forma de la lengua de las aves depende de aquella del pico, en general es triangular y está sujeta al aparato hioideo.

La lengua de las aves se puede especializar en diferentes funciones, tales como recolección de alimento, deglución, digestión, recepción de estímulos táctiles y gustativos y filtración del alimento. También se la emplea a modo de instrumento en la construcción de nidos. En algunas aves como en los anseriformes la lengua posee papilas de distinta forma y tamaño y una estructura córnea denominada uña lingual; estas características facilitan la toma de los alimentos y la ingesta de agua.

La lengua está formada por una **túnica mucosa** y una **túnica submucosa**. La **túnica mucosa** está recubierta por un epitelio plano estratificado con diferente grado de cornificación según los sectores de la lengua (Fig. 5.3 y 5.4). Las

características de cornificación varían según la especie y la dieta. En algunas aves, como la gallina, se cornifica el extremo anterior y la superficie ventral de la lengua, en tanto que en otras, como en la cotorra, solo lo hace la porción ventral o, como sucede en el emú, solo se cornifican las superficies laterales. En la superficie ventral de la punta de la lengua del cascanueces (*Nucifraga caryocatactes*) existen dos placas cornificadas que facilitan la extracción de las semillas de los pinos. En el emú y el ñandú parte de la superficie dorsal del epitelio contiene numerosos melanocitos que le otorgan pigmentación a este órgano.



**Figura 5.3.** Lengua de gallina, superficie ventral. Coloración H-E. 100x. Se observa la túnica mucosa formada por un epitelio plano estratificado (1), la lámina propia infiltrada con tejido linfático difuso (2) y la túnica muscular (3).

La túnica mucosa forma proyecciones denominadas **papilas** cuya distribución es variable de acuerdo a la especie y la dieta. Es frecuente que el epitelio del dorso de la lengua presente gran espesor y que en la porción posterior de la lengua se formen papilas grandes cornificadas de diferentes formas dirigidas hacia el esófago. En numerosas aves, entre ellas la gallina y la paloma

doméstica, se observan papilas en el límite entre el cuerpo y la raíz de la lengua. Estas papilas se cornifican en la gallina. En algunas especies de gansos, en los playeros (familia Scolopacidae) y en algunas aves rapaces las papilas se encuentran en casi toda la superficie lingual. En el ganso estas papilas son de dos tipos: grandes y cónicas, y pequeñas y filiformes. En el ñandú y el avestruz ninguna de las superficies de la lengua está cornificada y no se forman papilas, si bien en el dorso de la lengua del ñandú se encuentra una única gran proyección dirigida hacia el sector caudal que algunos autores denominan papila. En algunas aves acuáticas, como los playeros, además de papilas la lengua posee espinas cornificadas que facilitan la adherencia de un *biofilm* sobre su superficie para retener alimentos.

Los **corpúsculos gustativos** en la lengua de las aves, en comparación con otros vertebrados, son escasos y se localizan principalmente en su base y en el piso de la cavidad bucofaríngea. Ante la ausencia de dientes para triturar el alimento, la lengua toma contacto con el mismo por un corto tiempo, lo que explicaría la escasez de corpúsculos gustativos. En algunas aves como en la paloma los corpúsculos gustativos están ausentes en la lengua. En el emú se han descrito corpúsculos gustativos, en otras ratites -como el avestruz y el ñandú- su existencia aun no se ha confirmado. Los corpúsculos gustativos de las aves histológicamente se asemejan a los de los mamíferos.

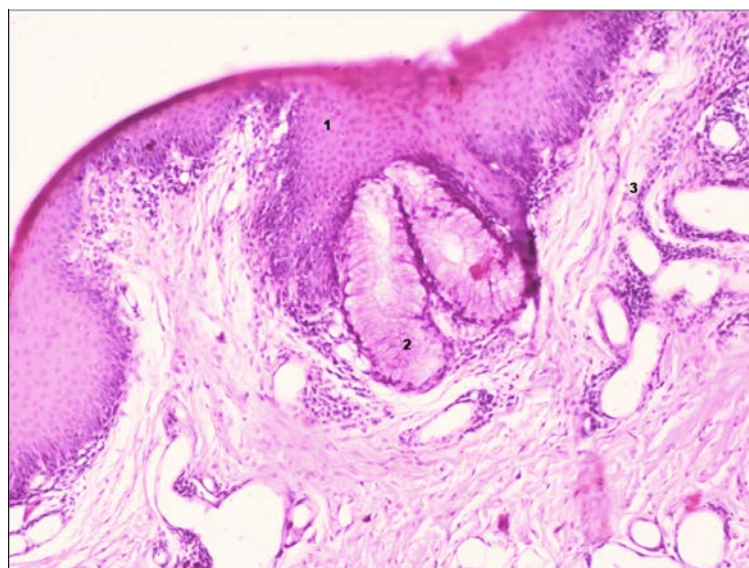
En la cara dorsal de la lengua el tejido conectivo laxo de la lámina propia envía proyecciones con abundantes capilares sanguíneos que se evaginan en el epitelio. En la lengua del ganso doméstico se describe la presencia de abundante tejido adiposo amarillo en la lámina propia de la mucosa del cuerpo, y en la raíz. Hacia la profundidad, este tejido conectivo se hace más denso y se transforma en la túnica submucosa. En el tejido conectivo de la lámina propia y de la túnica submucosa se ubican los restantes componentes de la lengua de las aves: el **esqueleto lingual**, la **musculatura lingual**, las **glándulas salivales linguales**, el **tejido linfoide** y los **corpúsculos de Herbst**. Estos componentes se presentan en los siguientes apartados.

El **esqueleto lingual** en la porción craneal forma parte del aparato hioideo y está constituido por el hueso endoglosal o paraglosal que se ubica

cranealmente y el basibranchial rostral que se sitúa caudalmente. Este esqueleto suele ser cartilaginoso en las aves jóvenes, pero en algunos grupos como los patos, el esqueleto lingual es cartilaginoso durante toda la vida del animal. El hueso endoglosal constituye el esqueleto interno de la lengua, en su totalidad, como ocurre en el pato y el ganso, o parcialmente, como en el pollo. En la lengua del pato el tejido conectivo es más abundante que en el pollo y, además, en esta especie aparece tejido adiposo dividido por un septo de tejido conectivo que reviste al hueso endoglosal. En el pato también se encuentra fibrocartilago en las paredes laterales de la porción caudal del órgano.

La **musculatura lingual** está constituida por el tejido muscular esquelético intrínseco que es menos abundante que en la lengua de los mamíferos y no aparece en el tercio craneal del órgano. En la porción central de la lengua la musculatura, se dispone ventralmente al hueso endoglosal; en la porción caudal de la lengua el tejido muscular se localiza dorsal y lateralmente al hueso basibranchial. Estas características morfológicas descritas le otorgan a la lengua de las aves una menor movilidad que la de los mamíferos. En los cormoranes la lengua carece de músculo y en consecuencia es inmóvil.

Las **glándulas salivales linguales** son de secreción mucosa y abren sus conductos en las superficies dorsal y ventral de la lengua (Fig. 5.4).



**Figura 5.4.** Lengua de gallina. Coloración H-E. 100x. Túnica mucosa. Se aprecian, por debajo del epitelio plano estratificado (1), los adenómeros de glándulas salivales de secreción mucosa (2) y más alejada del epitelio, la túnica submucosa (3).

Las glándulas salivales linguales son poco abundantes en algunas aves acuáticas y faltan en el cormorán. Suelen ser tubuloacinosas simples ramificadas y están rodeadas por tejido conectivo que forma cápsulas alrededor de las unidades glandulares. En las regiones dorsal y lateral de la lengua, las glándulas salivales pueden invadir la musculatura. En algunas aves como el emú, en la superficie ventral de la lengua desembocan glándulas mucosas pequeñas, que pueden llegar a ser intraepiteliales. Si bien se encuentran variaciones entre especies, la secreción de las glándulas linguales tiene funciones comunes en todas ellas: contribuye a humedecer el alimento y lubricar su pasaje, protege a la superficie lingual de materiales corrosivos, y también modula el desarrollo de la microflora. La humectación del alimento mediante estas glándulas es de especial importancia en aves como el ñandú y el avestruz, como una adaptación a las condiciones climáticas semi-áridas que generan restricciones en el acceso al agua.

El **tejido linfoide** se dispone de forma difusa o nodular en el tejido conectivo de la lengua de muchas aves y suele ser más abundante hacia la laringe. En el ñandú y el emú la presencia de este tejido se limita a la superficie ventral, y el epitelio que lo reviste cambia de estratificado a cilíndrico simple ciliado o con microvellosidades.

Los **corpúsculos de Herbst** se han descrito en la lengua del emú, gallo, ganso, pato, pinzón, entre otras aves, mientras que en algunas especies su existencia es discutida. Su descripción histológica puede consultarse en el capítulo sobre órganos de los sentidos.

La **lengua de los colibríes**, por su parte, presenta particularidades anatómicas que le permiten tomar el néctar de las flores con notable facilidad. Durante décadas se pensó que la obtención del néctar ocurre por capilaridad, un proceso físico pasivo por el que un líquido asciende por un tubo estrecho, debido a las fuerzas de atracción entre el líquido y la pared del tubo, en este caso la lengua representaría al tubo capilar. Sin embargo, investigaciones recientes demostraron que la lengua del colibrí no es un tubo capilar, que no se corresponde con un tubo estático, sino que es un órgano bífido y móvil que cambia de configuración y forma para atrapar el néctar, retraerse y llevar el

líquido hacia el interior de la cavidad bucofaríngea. Los investigadores creen que otras especies de los más de 200 tipos de aves que se alimentan de néctar podrían utilizar este proceso.

## Glándulas salivales

Las aves no presentan glándulas salivales mayores como las glándulas parótidas, sublinguales o submaxilares de los mamíferos. En cambio, poseen grupos de glándulas que abren sus conductos en la bucofaringe. Su grado de desarrollo varía con el tipo de dieta y se encuentran más desarrolladas en las aves insectívoras y granívoras. Las aves acuáticas tienen un menor desarrollo de glándulas salivales e incluso están ausentes en los cormoranes. Aunque existen distintas denominaciones para estos agrupamientos glandulares y las mismas varían entre las distintas aves, en forma general y de acuerdo a su localización se describen los siguientes grupos:

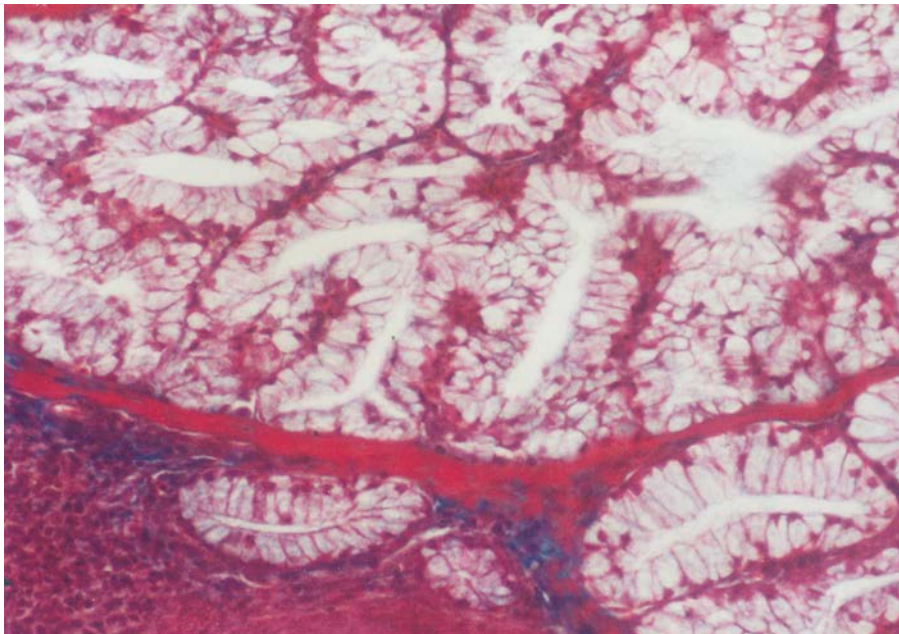
- a. **Glándulas linguales:** se encuentran en el espesor de la lengua y se dividen en craneales y caudales. Fueron descritas en el apartado sobre lengua (Fig. 5.5).
- b. **Glándulas de los ángulos del pico:** son muy pequeñas y se localizan en los ángulos del pico.
- c. **Glándulas del techo de la cavidad bucofaríngea:** este grupo incluye a las glándulas maxilares ubicadas cranealmente y a las glándulas palatinas localizadas caudalmente a los lados de las coanas.
- d. **Glándulas faríngeas:** este grupo comprende a las glándulas esfenoterigoideas, asociadas con la apertura de la trompa auditiva, y a las cricoaritenoides del piso de la bucofaringe (Fig. 5.6).

Las glándulas salivales son semejantes entre sí. Se considera que en la mayoría de las aves son de tipo **tubuloacinoso, simples** (ramificadas o no) o **compuestas**. La secreción es mucosa, aunque en algunas especies contiene enzimas como la amilasa. Las glándulas están rodeadas por una cápsula de tejido conectivo rico en fibras elásticas, muy vascularizado e innervado, que

además, en las aves adultas, presenta tejido linfático con centros germinativos. Las glándulas salivales son muy abundantes en la lengua del avestruz.

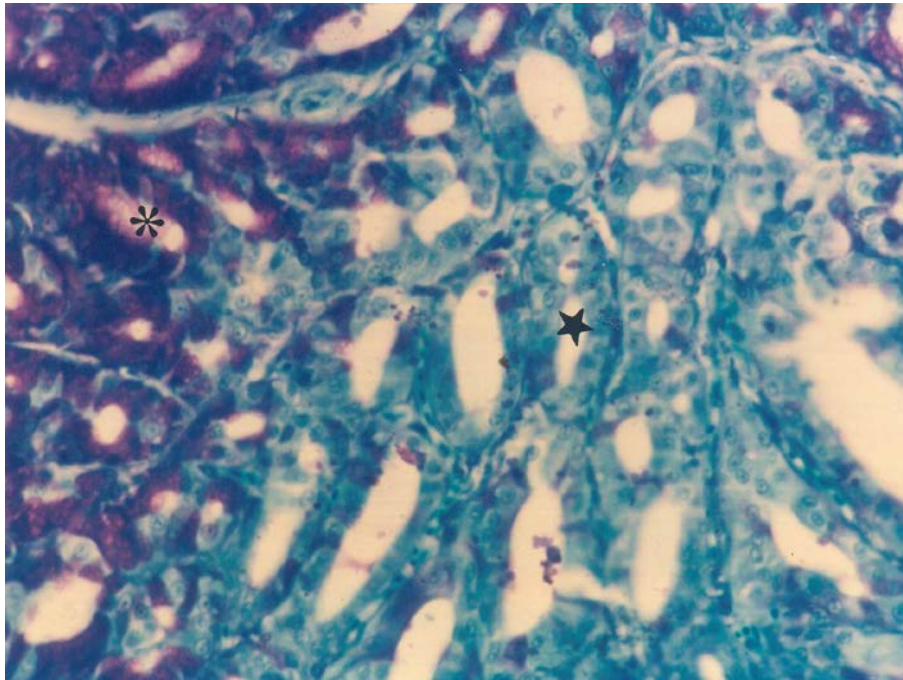
Las **células secretoras** de los acinos son cilíndricas con un núcleo basal esférico o aplanado. El citoplasma es basófilo en el sector basal y se encuentra repleto de gránulos PAS positivos en la región apical. Esta estructura se corresponde con las de las células productoras de glicoproteínas del tipo de las mucinas. Se observa al retículo endoplásmico rugoso en posición basal y al complejo de Golgi apical al núcleo y muy bien desarrollado. Las mitocondrias son pleomórficas y, en las células menos activas, se distribuyen por todo el citoplasma. Sin embargo, cuando los gránulos de secreción son abundantes, estos desplazan a las mitocondrias hacia la región basal de la célula. En muchas aves como en el pollo, el benteveo, el gorrión y el halconcito común (*Falco sparverius*) también existen algunos acinos serosos en estas glándulas. La secreción es transportada desde los acinos por un sistema de conductos que atraviesan al epitelio bucal.

La función de estas glándulas incluye formar una cubierta protectora y lubricante para el pasaje del alimento y regular la flora microbiana. El contenido enzimático de las secreciones varía entre las distintas especies.



**Figura 5.5.** Glándulas linguales de garcita blanca (*Egretta thula*). Tricrómico de Masson. 400x. Se observan numerosos adenómeros de glandulares tubulares mucosas. El producto de secreción acumulado en las células no presenta afinidad por los colorantes utilizados, por ello los citoplasmas se tiñen pálidamente.



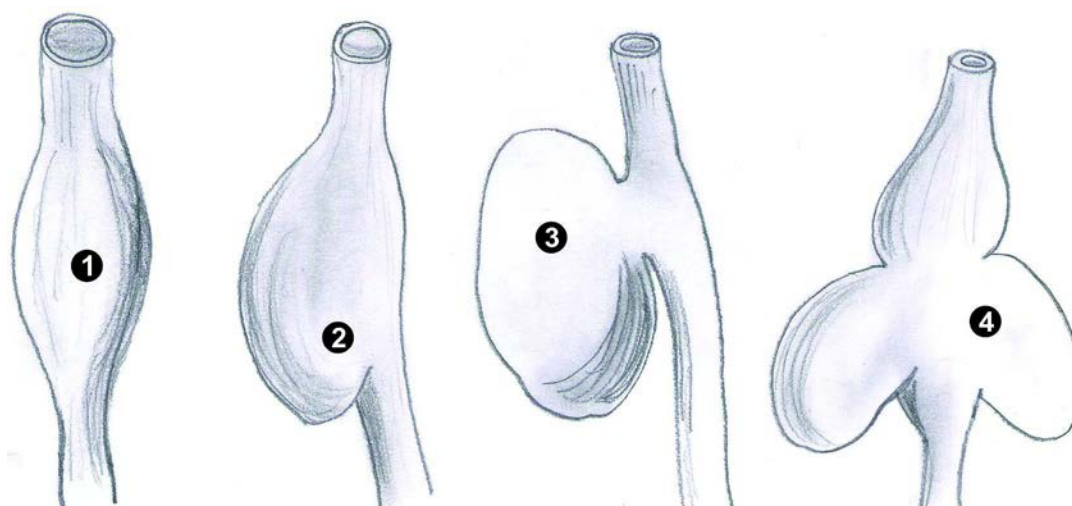


**Fig. 5.6.** Glándulas del piso de la boca del pato picazo (*Netta peposaca*). Azul de toluidina. 400x. Estas glándulas están formadas por adenómeros tubulares periféricos con células cilíndricas metacromáticas (asterisco) y células centrales basófilas sin reacción metacromática (estrella).

## Esófago y buche

El **esófago** en las aves es más largo y de mayor diámetro y extensibilidad que en otros vertebrados, como los mamíferos. Se ubica por lo general del lado derecho del cuello a diferencia de lo que ocurre en mamíferos, en los que se localiza hacia el lado izquierdo. El diámetro del órgano es mayor en las aves piscívoras y rapaces y menor en las granívoras e insectívoras.

El esófago aviar se caracteriza por formar, poco antes de alcanzar el tórax, una dilatación denominada **buche** o ingluvio (Fig. 5.1) que permite almacenar alimentos. La presencia del buche determina la división del esófago en dos porciones: craneal y caudal. La forma del buche varía en las distintas aves (Fig. 5.7). El buche falta en algunas aves como pingüinos, gaviotas y búhos.

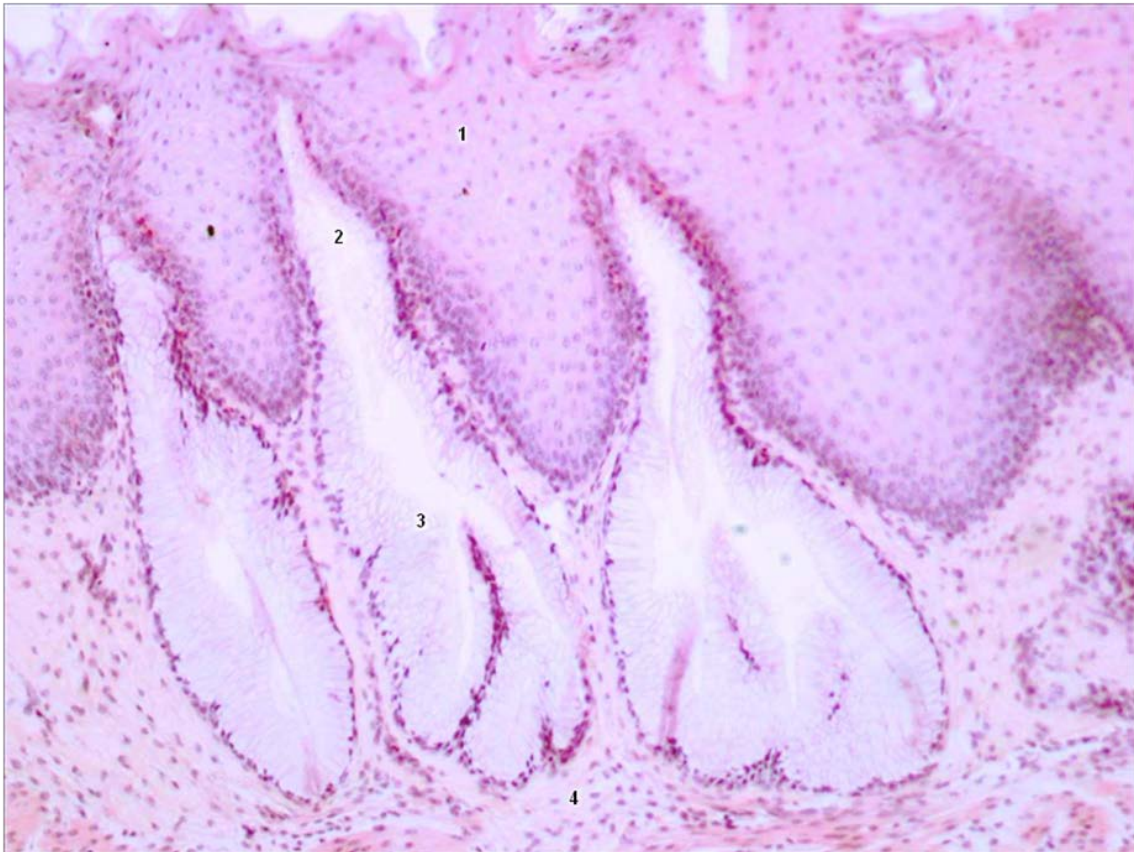


**Figura 5.7.** El esquema muestra las formas del buche en distintas especies: fusiforme, como en el pato, gorrión, canario (1), bolsillo unilateral, como en el gallo (2), sacciforme unilateral, como en el pavo (3) y sacciforme bilateral, como en la paloma (4).

La **estructura histológica** del esófago aviar es semejante a la de los mamíferos, con la típica distribución en tunicas que de adentro a afuera son: **mucosa, submucosa, muscular y adventicia**. La **túnica mucosa** del esófago y del buche presenta pliegues longitudinales. El epitelio es plano estratificado, no se cornifica en la gallina y en los pingüinos, pero sí en los patos y en las palomas, entre otras aves. La lámina propia, de tejido conectivo laxo, contiene abundante tejido linfático difuso y nodular (véase tonsilas esofágicas en el capítulo 4) y glándulas mucosas, estas últimas son numerosas, principalmente en la región craneal (Fig. 5.8). Las glándulas se encuentran en todas las especies, tienden a ser tubulares simples, como ocurre en las aves carnívoras, pero también pueden ser muy plegadas y largas, alcanzando la profundidad de la lámina propia, como se observa en las palomas. En general las glándulas se localizan exclusivamente en la túnica mucosa. La muscular de la mucosa es continua pero muy poco desarrollada y puede estar constituida por una o dos capas de haces fibras musculares lisas que presentan orientación variable. La **túnica submucosa** es delgada y posee tejido conectivo más denso que el de la lámina propia.

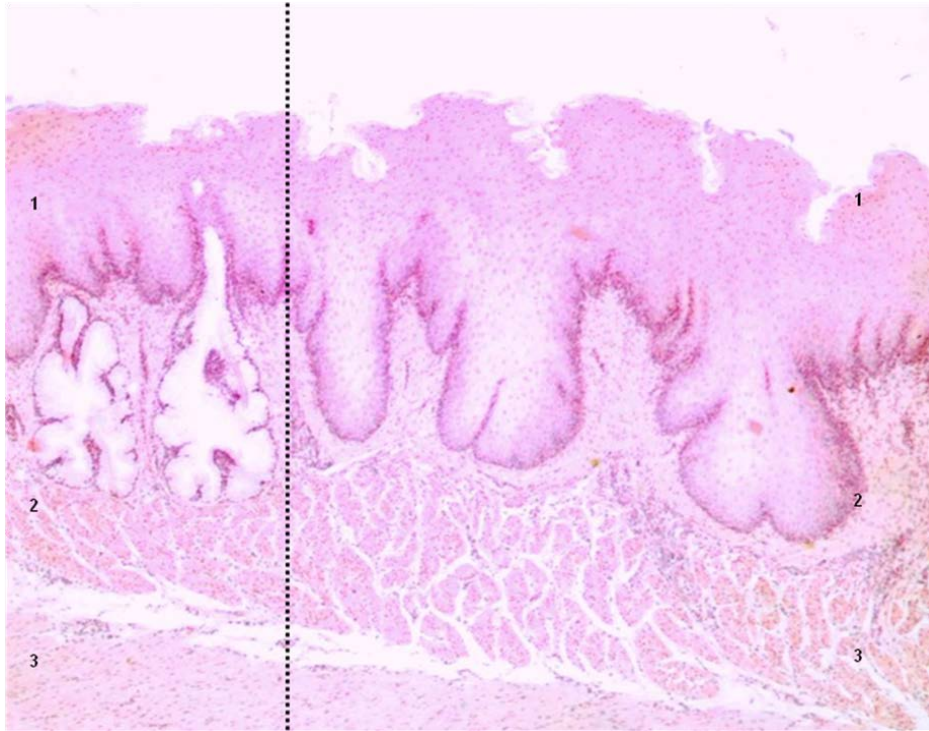
La **túnica muscular** está constituida en toda su extensión por dos capas de tejido muscular liso. Las fibras se disponen en dirección longitudinal en la capa

externa y en forma circular en la capa interna. En algunas especies como el pingüino de Adelia (*P. adeliae*) existen tres capas musculares, las capas externa e interna contienen fibras dispuestas de manera circular en tanto que en la capa central la disposición es longitudinal. La **túnica adventicia** contiene fibras elásticas y colágenas. Esta túnica está muy vascularizada e inervada.

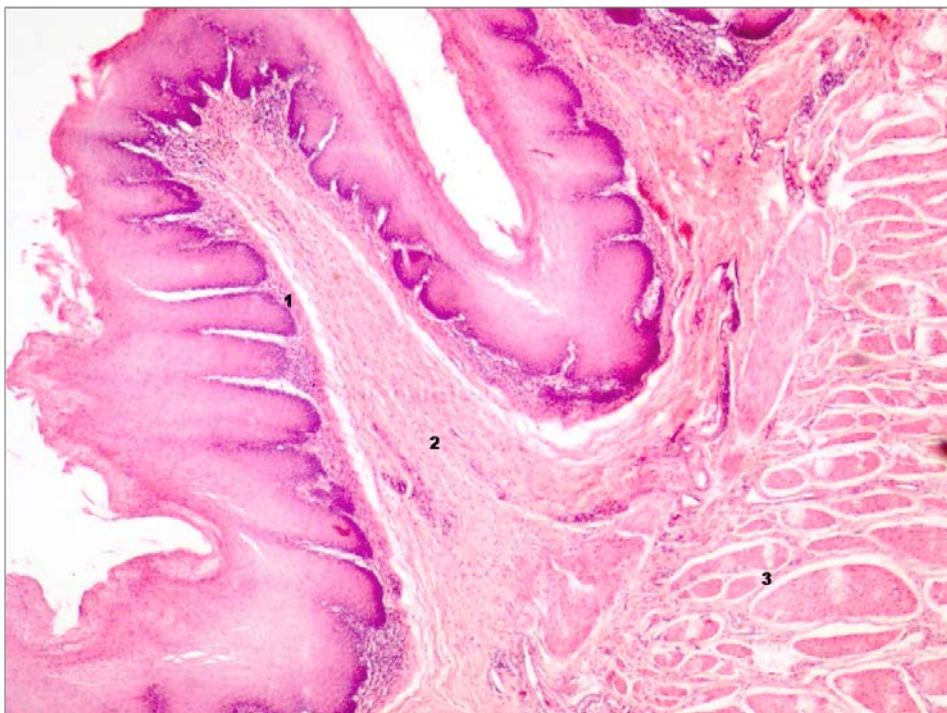


**Figura 5.8.** Esófago de gallina. Coloración H-E. 100x. Se observa el epitelio estratificado plano no cornificado (1), en el que desembocan los conductos (2) de las glándulas de secreción mucosa (3) que invaden la lámina propia (4).

La **estructura histológica del buche** es semejante a la del esófago (Fig. 5.9 y 5.10), pero posee una menor cantidad de glándulas e inclusive estas faltan en la gallina. Las glándulas son más abundantes en la zona de unión con el esófago. En la paloma las glándulas son tubuloacinosas y seromucosas y producen enzimas como la amilasa. El pH del buche es ácido y en su flora coexisten bacterias y hongos como *Candida*.



**Figura 5.9.** Zona de transición esófago-buche de gallina. Coloración H-E. 100x. A la izquierda de la línea de puntos se observan las tunicas mucosa (1), submucosa (2) y muscular (3) del esófago. Se destacan las glándulas de secreción mucosa (4). A la derecha se identifican las tunicas mucosa (1), submucosa (2) y muscular en el buche. Nótese la ausencia de glándulas en este último órgano.



**Figura 5.10.** Buche de gallina. Coloración H-E. 100x. Se reconocen las tunicas mucosa (1), submucosa (2) y muscular (3). Nótese la naturaleza aglandular de la túnica mucosa.

El esófago lubrica el alimento que se dirige al estómago, como ocurre en los restantes vertebrados. Sin embargo, el buche posee como función básica el almacenamiento transitorio del alimento. La primera porción del alimento ingerido pasa directamente al estómago debido a que la apertura del buche permanece cerrada. Al continuar la ingesta el esfínter del buche se dilata y el órgano se abre para almacenar alimento; este luego continúa lentamente hacia el estómago. En aquellas especies que carecen de buche el alimento pasa de manera directa al proventrículo o se almacena en el esófago. El esfínter del buche está inervado por el nervio vago.

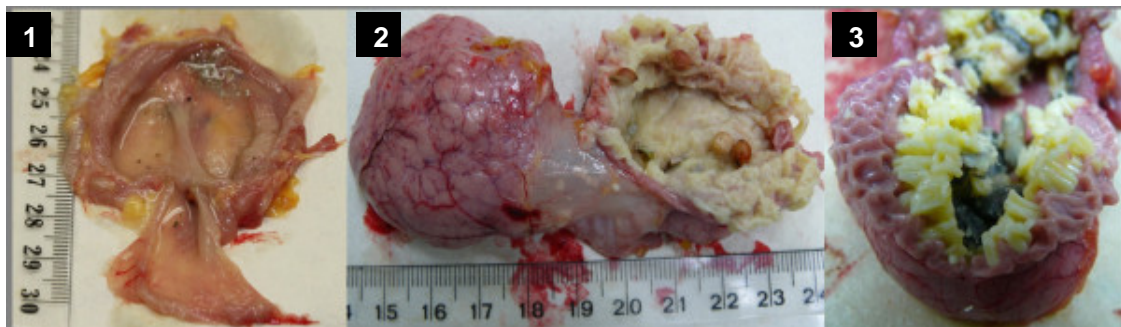
Las palomas y los psitácidos, tanto machos como hembras, producen una secreción en su buche conocida vulgarmente como “leche de buche”, que es de vital importancia para el crecimiento de los pichones durante sus primeros días de vida. Los flamencos y el pingüino emperador macho también producen una secreción similar en sus buches. La elaboración de la leche del buche comienza en los días previos a la eclosión de las crías, como respuesta a cambios hormonales que conducen a las aves a modificar su comportamiento, hábitos alimenticios y metabolismo (para más detalles, véase Recuadro 5.1).

#### **Recuadro 5.1**

##### **La leche del buche**

La leche de buche es el resultado de un proceso de cornificación especializado en el que se producen grandes cantidades de células cornificadas cargadas de lípidos neutros durante un corto ciclo de replicación y diferenciación terminal. Las células completamente diferenciadas se descaman en la luz del órgano para formar parte de la secreción holocrina. Los queratinocitos de las aves difieren de aquellos de los mamíferos, ya que en estos últimos no acumulan lípidos neutros, como ocurre en las aves. Algunos autores consideran que esta propiedad de almacenar lípidos es la que habría permitido la evolución de la producción de esta sustancia nutritiva esencial para los pichones.

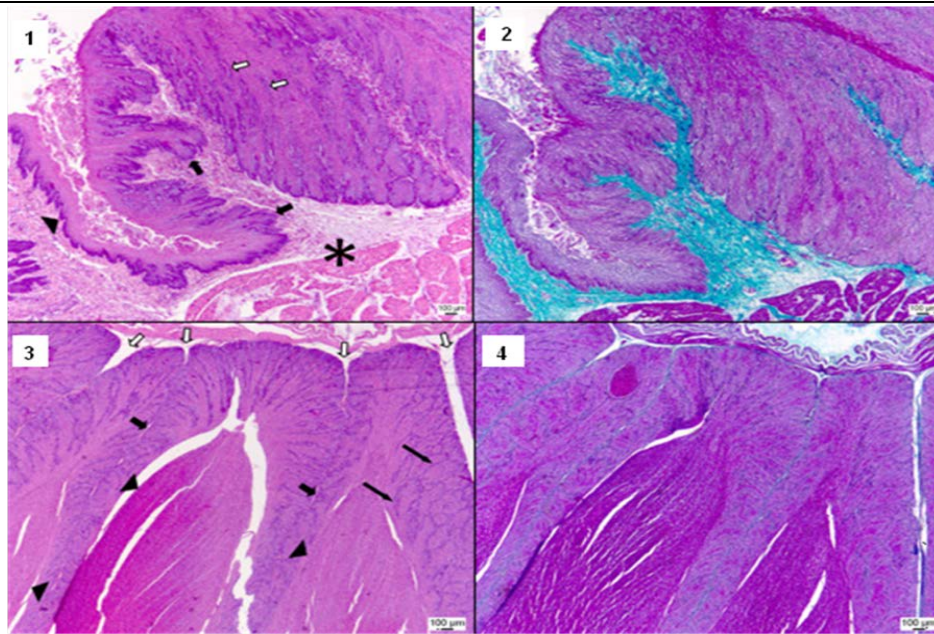
Durante el período de alimentación de los pichones, equivalente a la lactancia de los mamíferos, el buche sufre cambios macroscópicos y microscópicos muy evidentes. Aumenta de tamaño, se hace bilobulado, se incrementa la vascularización y se produce una secreción semisólida que consiste en gránulos blanquecinos con forma de granos de arroz que se adhieren a la superficie mucosa del órgano y le otorgan un aspecto grumoso, semejante al de la leche cuajada (Fig. 5.11).



**Figura 5.11.** Apariencia macroscópica del buche no lactante (1) y lactante (2) de la paloma. El buche lactante posee un tamaño dos veces superior al no lactante, es bilobulado y se encuentra altamente vascularizado. En estado activo aparece una secreción semisólida (leche de buche) en forma de gránulos blanquecinos, adherida a la superficie mucosa del órgano (3).

Histológicamente se evidencia una intensa proliferación del epitelio, con formación de proyecciones tipo crestas hacia la profundidad de la lámina propia, la que finalmente queda confinada a espacios muy estrechos entre las células epiteliales (Fig. 5.12). Las células epiteliales presentan un gran desarrollo de su aparato endocítico, especializado en la captación de los lípidos que almacenarán.

A pesar de poder encontrar cierta relación entre la “lactancia” de las aves y la verdadera lactancia de los mamíferos, existen grandes diferencias histológicas y fisiológicas entre el buche y la glándula mamaria (Tabla 5.1).



**Figura 5.12.** Histología del buche lactante de la paloma. Coloración H-E en (1) y (3), y tricrómico de Masson en (2) y (4). En las imágenes superiores se observa intensa proliferación del epitelio con formación de crestas hacia la profundidad de la lámina propia (\*) en la zona no lactante de la pared (cabezas de flechas negras). Las crestas se hacen más pronunciadas conforme se incrementa la hiperplasia epitelial (flechas negras) y la capa germinal basal se proyecta hacia el epitelio (flechas blancas). En las figuras inferiores se observan los pliegues epiteliales y el tejido conectivo que emite trabéculas (flechas blancas) cuyo espesor disminuye progresivamente (flechas negras gruesas) hacia el lumen (flechas negras delgadas).

**Tabla 5.1.** Diferencias entre la secreción láctea de los mamíferos y la secreción “láctea” del buche de las aves.

	Leche en aves	Leche en mamíferos
Órgano productor	Buche	Glándula mamaria
Composición química	≥90% proteínas y lípidos, ≤5-6% minerales. El agua es muy escasa	90% agua, proteínas (4%), lípidos (3,5%), carbohidratos (4,5%), minerales
Modo de secreción	Holocrino (las células cargadas de lípidos constituyen el producto secretorio).	Merocrino para las proteínas y apocrino para los lípidos.
Papel de la prolactina	Estimula el proceso de cornificación y la producción de secreción; genera cambios comportamentales y metabólicos en los padres.	Estimula la secreción láctea.

La **composición química** de la leche del buche incluye proteínas, lípidos y minerales. Las proteínas comprenden el mayor porcentaje del peso seco (60%), el remanente corresponde a los lípidos (32-36%), glúcidos (1-3%) y minerales como calcio, potasio, sodio y fósforo. Dentro de las proteínas se encuentra la inmunoglobulina A. Los triglicéridos y, en menor grado los fosfolípidos, son los componentes lipídicos más abundantes de la leche del buche; los componentes minoritarios son colesterol, ácidos grasos libres, ésteres de colesterol, diglicéridos y monoglicéridos. Muchos de estos lípidos son componentes estructurales de las membranas de las células exfoliadas y persisten a lo largo de todo el período de producción, mientras que los triglicéridos incorporados o sintetizados *de novo* por las células en proceso de cornificación solo aparecen durante la primera semana de producción láctea.

Tras los primeros tres días de alimentación, la leche de buche se mezcla con otros productos alimenticios ingeridos por la madre o el padre que son procesados y regurgitados. La producción de leche se extiende hasta el día 12 en la mayoría de los progenitores; para el día 28 la lactación cesa.

Los procesos moleculares que conducen a la producción y liberación de la leche de buche no se conocen en profundidad, pero la hormona prolactina posee un papel muy importante. Esta hormona estimularía la expresión de numerosos genes. Entre ellos se han identificado los que codifican para proteínas del citoesqueleto, proteínas vinculadas con la cornificación, proteínas antioxidantes y proteínas motoras. En las galliformes la prolactina también ha sido relacionada con los cambios de comportamiento de las hembras antes de la postura para el anidamiento y la rotación de los huevos; en las palomas estos aspectos conductuales parecen estar menos influenciados por esta hormona. Luego de la eclosión, la prolactina estimularía la regurgitación al incrementar el volumen del buche y la sensibilidad de la piel de la región a los estímulos táctiles de los pichones al pedir alimento. Las palomas bajo el estímulo de la prolactina ingresan en un estado de hiperfagia, incrementando el consumo de alimento que será principalmente utilizado por sus crías. Además, la prolactina permite generar un estado de alerta, agresividad y defensa, de



gran importancia para el cuidado de los pichones en el nido, durante este periodo en el que son más vulnerables a los depredadores.

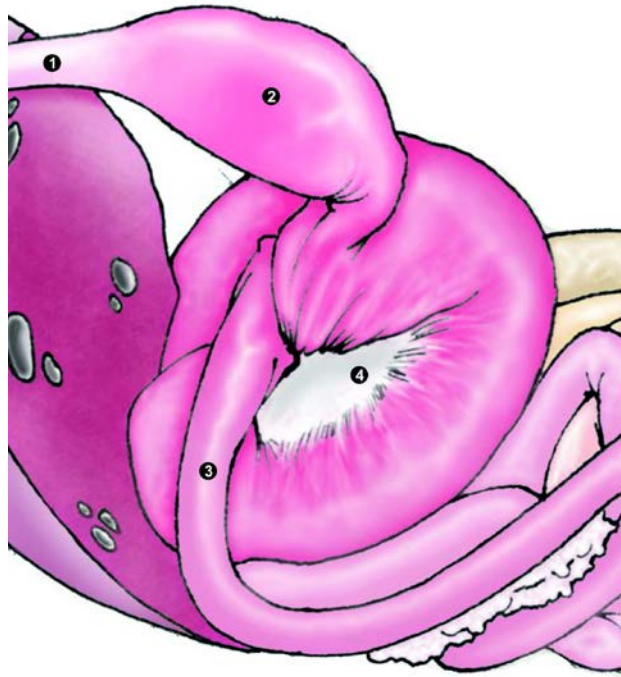
El buche del hoatzín (*Ophistocomus hoazin*), un ave del norte de Sudamérica, posee una función diferente a las descritas previamente. En estas aves el buche es el primer sitio de digestión por presentar una abundante microflora que le permite fermentar los carbohidratos.

En los machos de las palomas, los avestruces y las avutardas, entre otras aves, existen divertículos esofágicos que se dilatan con el aire actuando como cámaras para la resonancia de sonidos durante el cortejo.

La **unión** entre el esófago y el estómago glandular o proventrículo es una zona de poca longitud que exhibe semejanzas con ambos órganos. Las glándulas mucosas del esófago se continúan incluso en zonas en las que ya se observan glándulas proventriculares. El sitio de desaparición de las glándulas esofágicas es también la zona en que el epitelio estratificado del esófago se convierte en el epitelio cilíndrico simple del proventrículo. En esta región se encuentra tejido linfático con abundantes centros germinativos.

## Aparato gástrico

En la mayoría de las aves el aparato gástrico está formado por dos órganos: el **estómago glandular** o proventrículo y el **estómago muscular** o molleja (Fig. 5.13). Cuando el alimento llega al estómago glandular recibe una secreción ácida y rica en proteasas, luego pasa al estómago muscular en donde es triturado y se realiza la digestión gástrica por la acción de las enzimas producidas en el estómago glandular.



**Figura 5.13.** El esquema muestra el aparato gástrico aviar constituido por el estómago glandular (proventrículo) (2) y el estómago muscular (ventrículo ó molleja) (4). Además se señala al esófago (1) y al duodeno (3).

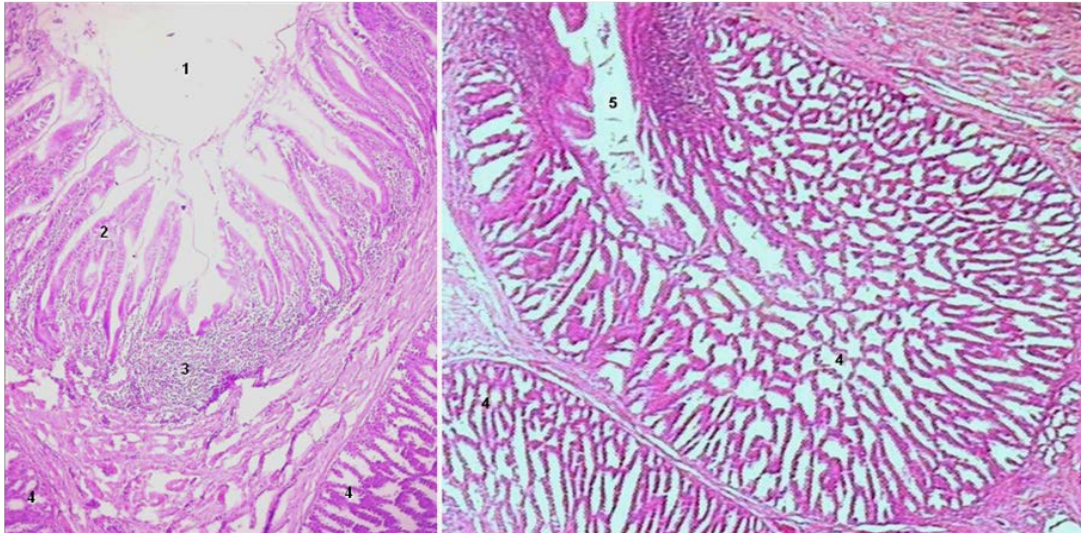
**Estómago glandular o proventrículo.** Es un órgano fusiforme localizado ventralmente al lóbulo izquierdo del hígado, de pequeño tamaño en aves granívoras, pero proporcionalmente muy grande en las aves piscívoras (Fig. 5.13). Debido a su naturaleza glandular, el aspecto macroscópico es esponjoso.

Desde el punto de vista histológico la pared de este órgano está formada por cuatro túnicas: **mucosa, submucosa, muscular y serosa.**

La **túnica mucosa** presenta pliegues de unos 500  $\mu\text{m}$  de longitud entre los que aparecen surcos. Desde la base de estos surcos se extienden hacia el interior de la mucosa estructuras semejantes a tubos glandulares que se han denominado tradicionalmente glándulas superficiales. Sin embargo, estas glándulas parecen ser un artificio generado por la contracción *postmortem* del órgano ya que no se observan cuando el proventrículo se extiende sobre una placa para su fijación.

Los pliegues de la túnica mucosa se agrupan concéntricamente para formar papilas en cuyo centro desemboca el **conducto primario** o terminal de las

glándulas proventriculares profundas, también denominadas **yemas glandulares** (Fig. 5.14).

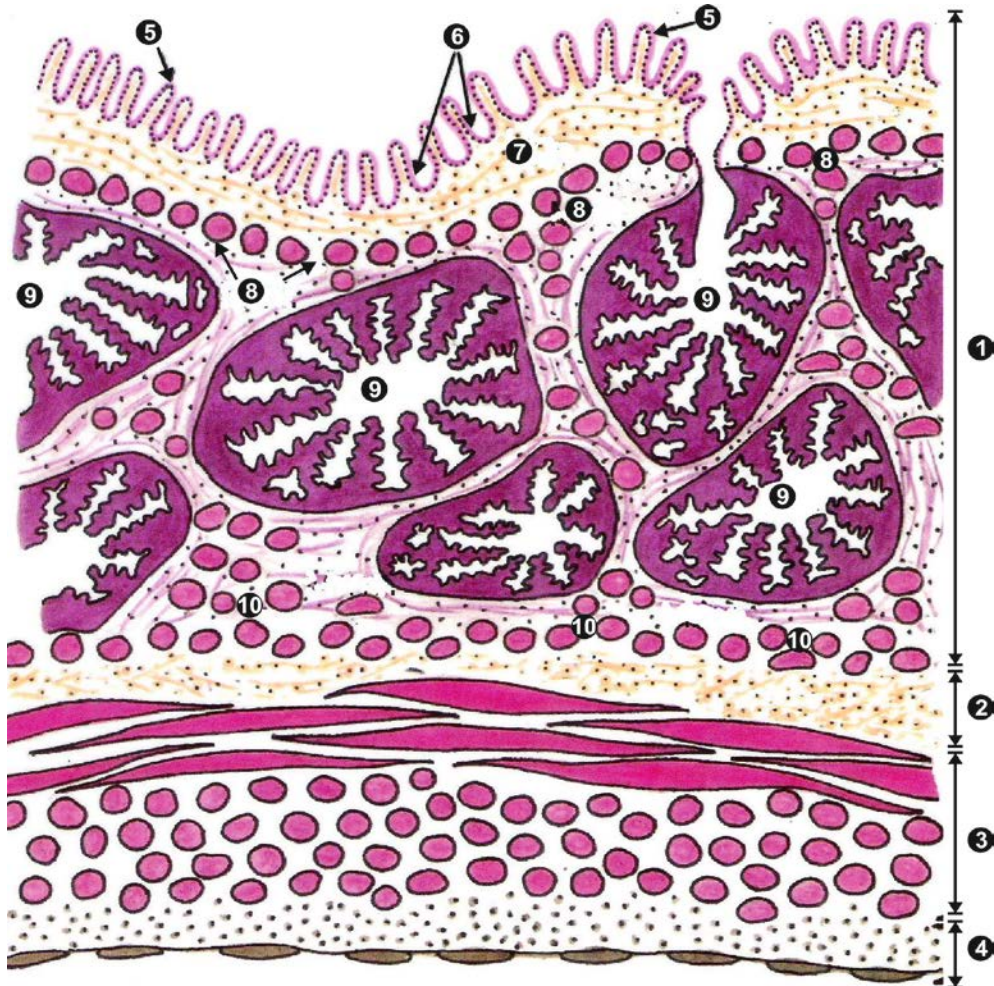


**Fig. 5.14.** Estómago glandular (proventriculo) de gallina. Coloración H-E. 40x y 100x (paneles izquierdo y derecho, respectivamente). En el panel de la izquierda se observa el lumen del órgano (1) rodeado por pliegues de la túnica mucosa (2). En la lámina propia se encuentra tejido linfático difuso (3) y glándulas profundas o yemas glandulares (4), cuyo conducto primario o terminal (5) desemboca en la luz del órgano. En el panel de la derecha se observa un detalle de una yema glandular con el conducto primario (5).

El epitelio superficial que reviste los pliegues, surcos y glándulas superficiales es cilíndrico simple y se hace más bajo en la base de los surcos. En el epitelio las células presentan un núcleo esférico que se ubica en el tercio basal; en la porción apical se observan gránulos de mucinógeno. El tejido conectivo laxo de la lámina propia presenta abundante infiltración linfoide que incluye centros germinativos.

La localización de las **glándulas proventriculares** profundas ha sido discutida por distintos autores. Para algunos histólogos las glándulas se encuentran en la túnica mucosa y durante el desarrollo embrionario invaden la muscular de la mucosa lo que produce su separación en una hoja interna y una hoja externa. De esta manera la hoja interna de la muscular de la mucosa aparece ubicada entre las glándulas y entre éstas y la lámina propia, mientras que su hoja externa estaría separada de la muscular propia por una capa submucosa extremadamente delgada. Luego se encontraría la túnica muscular propia

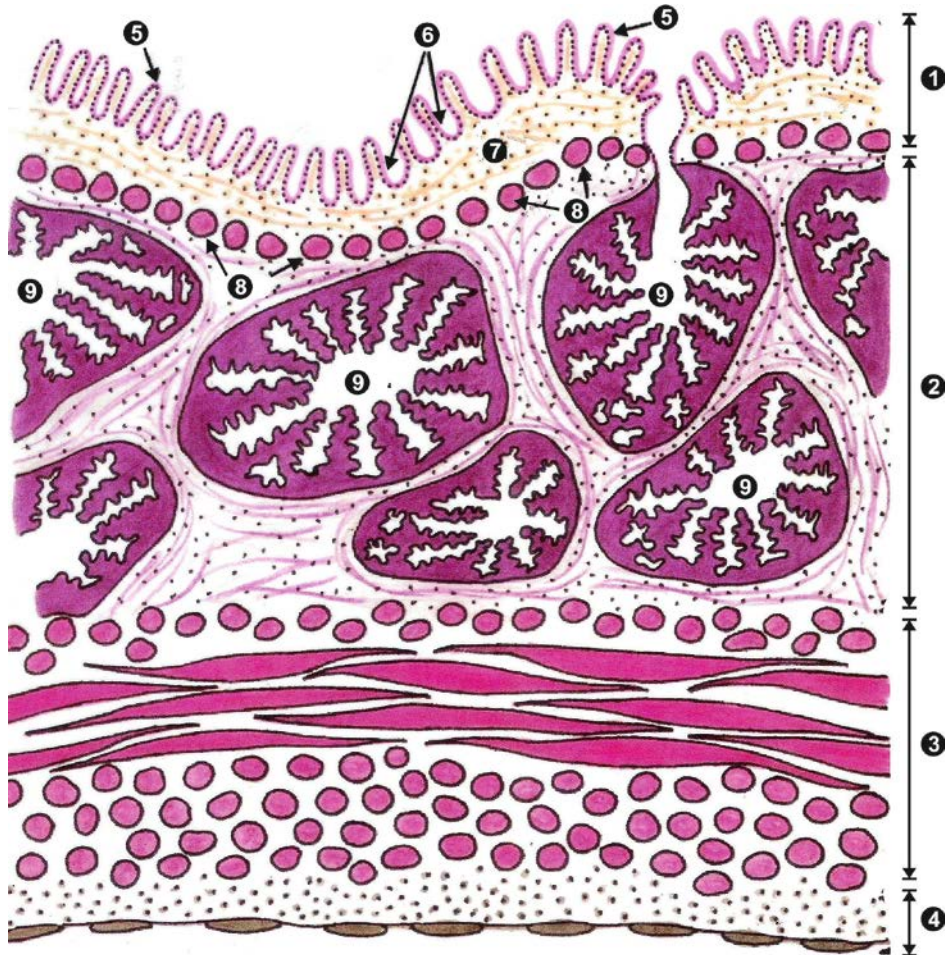
formada por una capa longitudinal externa y otra circular interna entre las que se observa el plexo nervioso mientérico (o de Auerbach) (Fig. 5.15).



**Figura 5.15.** Esquema del estómago glandular (proventrículo) de gallina. Organización histológica según la hipótesis de la localización de las glándulas profundas en la tónica mucosa: tónica mucosa (1), tónica submucosa (2), tónica muscular (3), tónica serosa (4), pliegues de la tónica mucosa (5), glándulas superficiales (6), lámina propia (7), hoja interna de la muscular de la mucosa (8), glándulas profundas o yemas glandulares (9), hoja externa de la muscular de la mucosa (10).

Otros investigadores consideran que la muscular de la mucosa consta de una sola capa de fibras musculares y, por lo tanto, las glándulas se ubicarían más externamente a ella, en la tónica submucosa. Según este segundo modelo la tónica muscular tendría tres capas: longitudinal interna (que se correspondería con la hoja externa de la muscular de la mucosa según el modelo anterior), circular media y longitudinal externa. En algunas aves como la lechuza (*Speotyto cunicularia*) y la perdiz (*Rhynchotus rufescens*), la tónica muscular

tiene dos capas (longitudinal externa y circular interna) y el plexo mientérico queda ubicado entre ellas (Fig. 5.16). La túnica serosa que reviste al proventrículo posee tejido conectivo laxo recubierto por mesotelio.

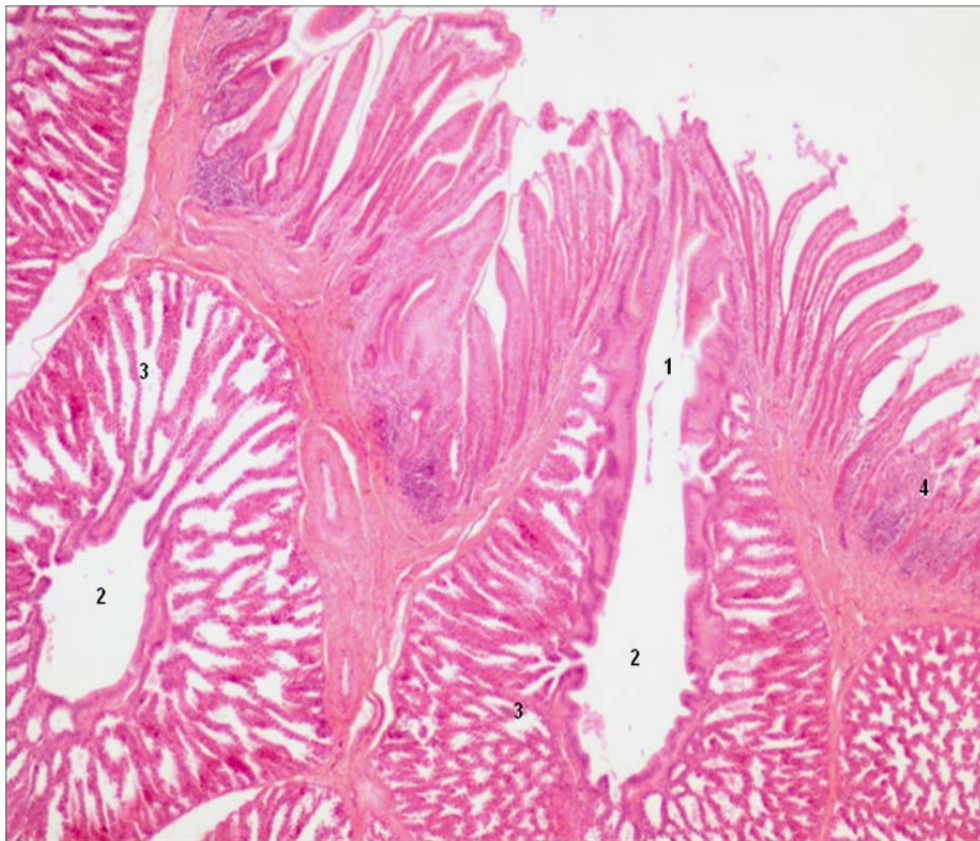


**Figura 5.16.** Esquema del estómago glandular (proventrículo) de gallina. Organización histológica según la hipótesis de la localización de las glándulas profundas en la túnica submucosa: túnica mucosa (1), túnica submucosa (2), túnica muscular (3), túnica serosa (4), pliegues de la túnica mucosa (5), glándulas superficiales (6), lámina propia (7), muscular de la mucosa (8), glándulas profundas o yemas glandulares (9).

Las **glándulas proventriculares profundas** o **yemas glandulares** se encuentran constituidas por lobulillos esféricos o poliédricos que forman pequeños grupos que drenan hacia la luz del órgano por un corto conducto común que desemboca en el centro de la papila. Existen variaciones entre especies según la cantidad de lobulillos que forman parte de las glándulas. Así,

en las galliformes las glándulas son multilobulillares, mientras que en el pato, el emú y el pingüino de Adelia (*P. adeliae*) son unilobulillares.

Un **lobulillo** está formado por adenómeros tubulares, varios de estos vuelcan su secreción en un conducto terciario que desemboca en el centro del lobulillo, al igual que otros conductos terciarios para así formar un conducto secundario común a todo el lobulillo. En las aves en las que las glándulas son multilobulillares, los conductos secundarios de varios lobulillos adyacentes forman un conducto primario común que desemboca en la papila como se mencionara previamente (Fig. 5.17).

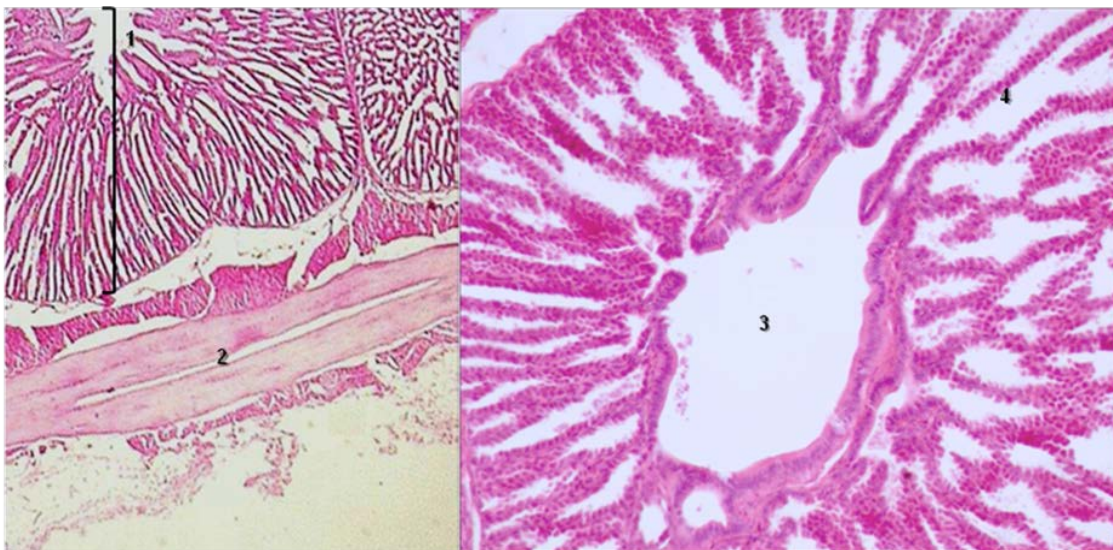


**Figura 5.17.** Estómago glandular (proventrículo) de gallina. Coloración H-E. 100x. Las glándulas profundas o yemas proventriculares desembocan por un conducto primario o terminal en la luz del órgano (1). En el centro de un lobulillo glandular un conducto secundario (2) recoge la secreción transportada por los conductos terciarios (3). Hacia la luz, la mucosa forma pliegues (4).

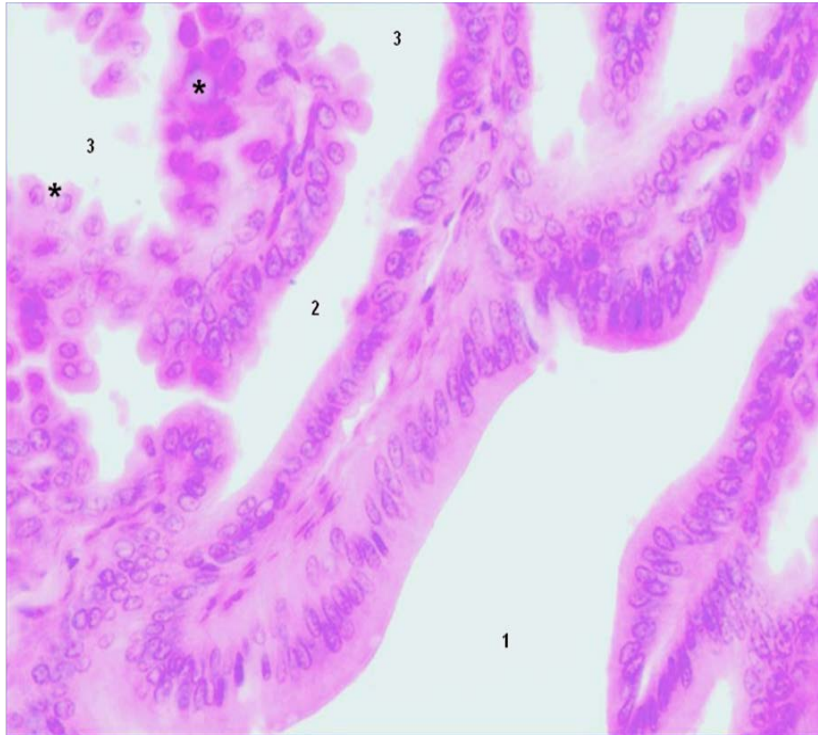
Cada lobulillo se encuentra rodeado por tejido conectivo con abundantes fibras colágenas, elásticas y musculares lisas. En las aves galliformes y passeriformes

las glándulas se extienden por todo el órgano, pero en halcones y muchos patos están ubicadas solamente en algunos sectores.

El epitelio que reviste a los adenómeros es cúbico o cilíndrico bajo con células que miden 10  $\mu\text{m}$  de altura y 8  $\mu\text{m}$  de ancho aproximadamente, aunque este tamaño se modifica con el estado funcional (Fig. 5. 18). Estas células se denominan oxintopépticas (Fig. 5.19) porque, a diferencia de lo que ocurre en las glándulas fúndicas de los mamíferos, existe una única población celular que produce tanto ácido clorhídrico como pepsinógeno. Ultraestructuralmente se observa que estas células poseen mitocondrias redondeadas que tienden a agruparse apicalmente al núcleo en especial durante la secreción. El complejo de Golgi posee localización paranuclear. Los medios de unión se limitan a la porción basal de la célula por lo que las superficies apical y lateral son utilizadas en su totalidad para la liberación de las enzimas. El núcleo es esférico y eucromático, de posición central pero se desplaza hacia la región basal cuando la célula acumula gránulos de pepsinógeno.



**Figura 5.18.** Estómago glandular de gallina. Coloración H-E. 40x y 100x (panel izquierdo y derecho, respectivamente). En el panel de la izquierda se señalan una glándula profunda o yema proventricular (1) y la túnica muscular (2). En el panel de la derecha se indica el conducto secundario (3) y un conducto terciario (4) de la yema proventricular.



**Figura 5.19.** Estómago glandular (proventrículo) de gallina. Coloración H-E. 400x. Se observa el conducto secundario de una yema proventricular (1). Los conductos terciarios (2) están revestidos por un epitelio cúbico simple. Las células oxintopépticas (\*) revisten los ademómeros tubulares (3).

Además de la secreción de ácido clorhídrico y pepsinógeno, en algunas aves marinas, como los petreles de las tormentas, las glándulas proventriculares producen una secreción aceitosa que es regurgitada junto con el alimento aun no digerido para alimentar a los pichones o como mecanismo defensivo frente a potenciales enemigos.

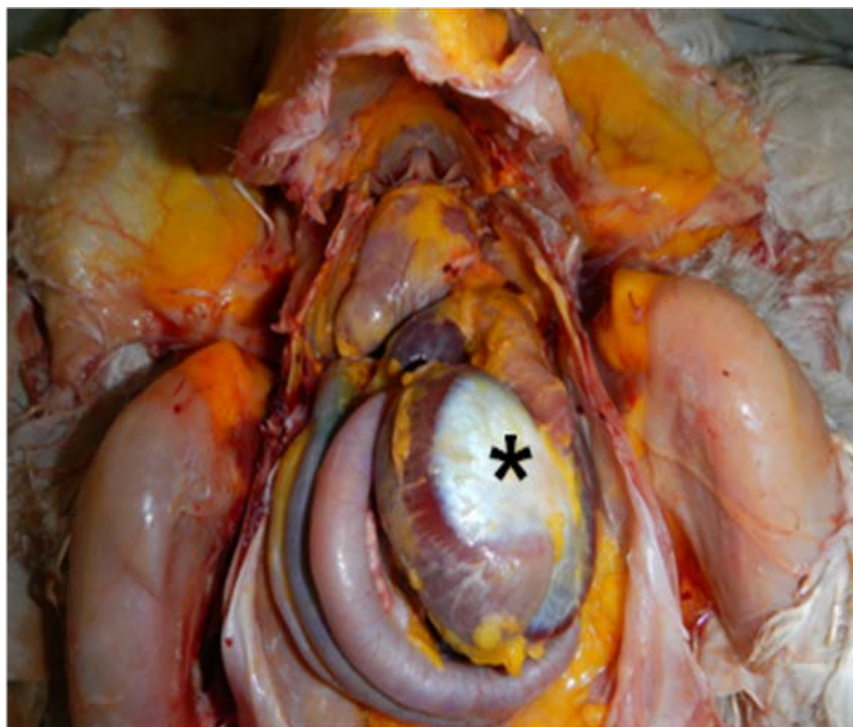
En galliformes, gansos, loros, paseriformes y palomas el proventrículo también actúa como sitio de almacenamiento de alimentos. Esta actividad es muy importante en aquellas aves que no poseen buche como los pingüinos en los que el pH del estómago glandular asciende durante horas para que el alimento acumulado y pre digerido pueda ser regurgitado para alimentar a las crías sin provocarles daños por el bajo pH.

La región de unión entre el proventrículo y la molleja se denomina **istmo**. El istmo no es distinguible macroscópicamente en muchas aves piscívoras. En este sector las glándulas proventriculares profundas desaparecen bruscamente y los surcos superficiales se hacen más bajos para transformarse en las glándulas de la molleja. En esta región transicional las glándulas producen una



secreción constituida por mucus y por la glicoproteína koilina, que se sintetiza en la molleja. El istmo posee tres capas musculares: una capa longitudinal interna, una capa circular media y una capa longitudinal externa; la primera de ellas provendría de la muscular de la mucosa.

**Estómago muscular, ventrículo o molleja.** El estómago muscular es un órgano esférico, de gran desarrollo en las aves granívoras (Fig. 5.20). Se encuentra suspendido en el sector caudoventral de la cavidad abdominal, parcialmente ubicado entre los lóbulos del hígado. Se une al proventrículo a través de su región craneodorsal, la unión con el duodeno está muy cerca pero algo más ventral. Su pared está formada por cuatro túnicas: **mucosa, submucosa, muscular y serosa.**



**Figura 5.20.** Imagen macroscópica del estómago muscular de las aves señalado con un asterisco (\*), que se ubica sobre la aponeurosis tendinosa.

La **túnica mucosa** presenta, en la mayoría de las especies, glándulas tubulares simples que se dilatan en la región basal y ocupan casi todo el espesor de lámina propia (Fig. 5.21). Estas glándulas vierten su secreción en fositas de unos 25  $\mu\text{m}$  de diámetro localizadas en la superficie interna del

órgano. Cada fosita recibe la secreción de 5-8 glándulas. Las glándulas se reúnen en grupos de 10 a 30 unidades, separados unos de otros por septos de tejido conectivo que provienen de la lámina propia. Los adenómeros de cada grupo vierten su secreción en unas pocas fositas cercanas.

Las **glándulas** están constituidas por distintos tipos celulares, denominadas **células basales, principales y superficiales**, que se corresponden con diferentes estadios de diferenciación de la misma población celular. Las **células basales** se sitúan en el fondo de las glándulas y comprenden 2 o 3 hileras de células cúbicas que poseen un núcleo esférico y un citoplasma que se tiñe pálidamente con la eosina. A nivel ultraestructural, en su superficie apical presentan microvellosidades largas que terminan en forma de bulbo, y contienen escasas organelas membranosas. Las células basales funcionan como células madre.

Las **células principales** son el estadio de diferenciación que cumple la función secretora. Estas células forman la mayor parte de la pared de la glándula. Su forma varía desde cúbica en la base de la glándula hasta cilíndrica cerca de las fositas. Tienen características propias de células secretoras de glicoproteínas con gran desarrollo del complejo de Golgi y del retículo endoplásmico rugoso. En el polo apical presentan microvellosidades cortas.

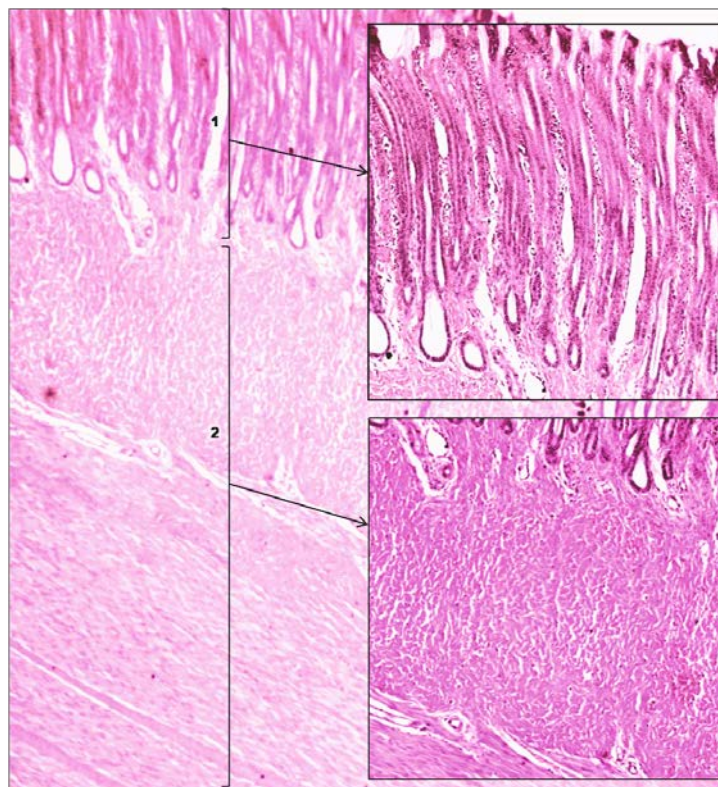
Las **células superficiales** ocupan el sector más apical de la glándula y cubren la superficie interna del órgano y las fositas. Se consideran el último estado de diferenciación celular ya que sus organelas y sus núcleos muestran cambios degenerativos antes de desprenderse en el ápice de las fositas para pasar a formar parte de la cubierta coriácea de la molleja conocida como cutícula.

La **cutícula** se observa en los cortes histológicos como una gruesa capa acidófila, PAS positiva, de aspecto laminado, muy gruesa en las aves granívoras. En su mayor parte está compuesta por **koilina**, una glicoproteína que es sintetizada por las células principales. Contrariamente a lo que se aceptaba años atrás esta capa no está constituida por queratinas u otras proteínas químicamente relacionadas con ellas. La koilina que compone a la cutícula es sintetizada en las glándulas de la túnica mucosa antes descritas. Cuando es liberada hacia la luz de las glándulas, inicialmente es un material

blando que atrapa detritus y células descamadas. Este material secretado, al contactar con el ácido clorhídrico proveniente del proventrículo, se endurece y se dispone en láminas paralelas a la superficie para constituir la cutícula.

La lámina propia es de tejido conectivo laxo y se limita al espacio entre las glándulas. La muscular de la mucosa falta en la mayoría de las especies, pero en algunas, como el cuervo y el avestruz, está bien desarrollada, pudiendo enviar algunas proyecciones hacia la lámina propia que se localiza entre las glándulas.

La **túnica submucosa** está constituida por tejido conectivo denso con abundantes fibras elásticas. La **túnica muscular** es muy gruesa (Fig. 5.21). Sus fibras musculares lisas se disponen en tres capas: una delgada capa longitudinal externa que se pierde durante el desarrollo embrionario, una capa circular media y una capa oblicua interna. Cuando desaparece la capa longitudinal externa el plexo nervioso mientérico pasa a tener una posición subserosa.



**Figura 5.21.** Estómago muscular (ventrículo) de gallina. Coloración H-E. En el panel de la izquierda (40x) se observa la extensión de las tunicas mucosa y submucosa (1), ampliada en el recuadro superior derecho (100x), y la túnica muscular (2), ampliada en el recuadro inferior derecho (100x).

Externamente a la túnica muscular, conectado con el tejido conectivo que se encuentra entre los haces de fibras musculares lisas, aparece una **aponeurosis tendinosa** (Fig. 5.20). Esta es una gruesa capa de tejido conectivo denso regular que forma dos estructuras alargadas que corren desde dos áreas en el centro de cada lado del órgano, lugar en el que poseen su mayor espesor. En algunos casos puede contener también fibrocartílago en la transición con el tejido muscular.

El peritoneo forma una **túnica serosa** que generalmente no posee particularidades, pero que incluye fibras musculares lisas en algunas aves como la perdiz (*R. rufescens*).

La molleja cumple la función trituradora que compensa la ausencia de dientes en las aves actuales. Además, sus movimientos permiten que el alimento se mezcle con el jugo gástrico.

En las aves granívoras en el interior de este órgano existen piedras, denominadas **gastrolitos**, que ayudan a la digestión mecánica pero no resultan indispensables para la misma. Los gastrolitos también se encontraron en algunas aves piscívoras como el pingüino de Adelia (*P. adeliae*). En la molleja de las aves rapaces los materiales no digeribles como los pelos, plumas, uñas y huesos de sus presas, forman acúmulos denominados **egagrópilas** o plumadas que son regurgitadas por movimiento peristáltico inverso. En las aves frugívoras este órgano está muy poco desarrollado y puede ser rudimentario.

El ventrículo se comunica con el duodeno en una zona denominada **unión ventrículo-duodenal**. Esta es una zona de transición en donde disminuye el espesor de la túnica muscular y reaparece la muscular de la mucosa. En el límite entre estos órganos la mucosa forma pliegues y el tejido linfóide es abundante. Las fositas se hacen más profundas y pueden encontrarse algunas glándulas acinosas. Caudalmente a los pliegues de la mucosa aparecen las criptas y vellosidades intestinales. En algunas aves acuáticas como cormoranes, patos y gansos existe un estómago pilórico con grandes pliegues que funcionan como filtro para retener los alimentos.

## Intestino delgado y grueso

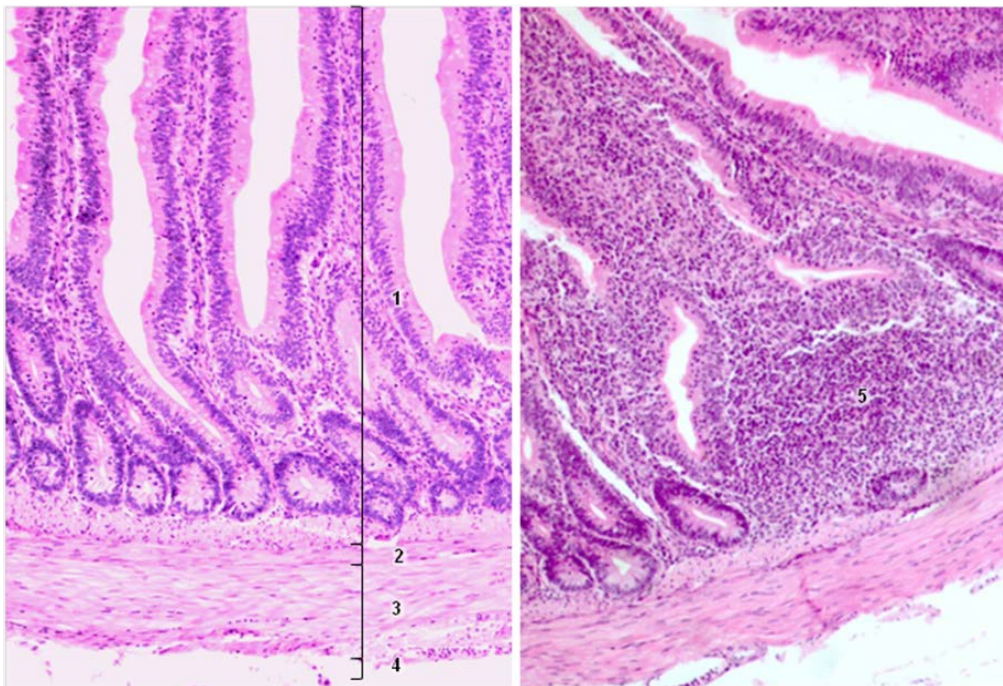
El tubo intestinal de las aves es más corto que el de los mamíferos y su longitud varía según los hábitos alimenticios. En las aves granívoras y herbívoras es mucho más largo que en las carnívoras, posiblemente debido a la mayor complejidad de la digestión de granos y plantas. Además, el intestino de las aves está altamente vascularizado y posee una gran extensión de su superficie destinada a la digestión, absorción y secreción. De hecho, las vellosidades intestinales que en los mamíferos se encuentran solo en el intestino delgado, en las aves se hallan también en el intestino grueso. Las secreciones intestinales contienen mucina, con funciones protectoras y lubricantes, agua, enzimas, inmunoglobulinas, entre otros componentes, necesarios no solo para el proceso digestivo, sino también para la protección frente a agentes físicos-químicos y biológicos.

La porción inicial del intestino delgado es el **duodeno** que comprende la primera asa intestinal y culmina en la desembocadura de los conductos biliares y pancreáticos. Los restantes segmentos del intestino delgado, el yeyuno e íleon, morfológicamente no están demarcados de forma evidente. El divertículo de Meckel, vestigio de la conexión embrionaria entre el intestino y el saco vitelino, persiste en el 80-90% de las aves; en este sitio se desarrolla tejido linfático similar a las placas de Peyer (véase más adelante en intestino delgado y también en capítulo sobre sistema inmunitario). El intestino delgado finaliza en la unión íleo-cecal, zona en la que surgen dos ciegos que corren a cada lado del colon.

Pese a existir diferencias macroscópicas entre el intestino delgado y el grueso, la pared de los intestinos de las aves es similar. Posee las cuatro tunicas tradicionales del tubo digestivo y su estructura histológica recuerda a la del intestino delgado de los mamíferos en todos sus sectores.

**Intestino delgado.** La **túnica mucosa** del intestino delgado de las aves posee **vellosidades** que son evaginaciones con forma de hoja dispuestas en un patrón en *zig-zag*. Entre las vellosidades se abren las criptas o glándulas

intestinales cortas y ligeramente sinuosas (Fig. 5.22). La forma, el tamaño y el número de las vellosidades varían en toda la extensión del intestino y con la dieta. Las vellosidades intestinales son más cortas en las aves frugívoras y carnívoras en comparación con las aves granívoras. En el avestruz se describen vellosidades de gran longitud, muy ramificadas y de disposición laberíntica.



**Figura 5.22.** Intestino delgado (ileon) de las aves. Coloración H-E. 100x. Se observan las cuatro túnicas típicas del órgano: mucosa (1), submucosa (2), muscular (3) y serosa (4). En la túnica mucosa se reconoce el tejido linfóide difuso y nodular asociado al intestino (5).

En el **epitelio intestinal** de las aves se encuentran los mismos tipos celulares que forman parte del mismo en los mamíferos, y sus características morfológicas se asemejan. Los tipos celulares incluyen: **enterocitos**, **células calciformes**, **células enteroendocrinas** y, en la base de las criptas, las **células madre** o troncales. No se han descrito células de Paneth en la mayoría de las aves pero algunos autores mencionan su presencia en patos del género *Anas* y algunos passeriformes. Entre las células epiteliales se observan numerosos leucocitos.

Los **enterocitos** son células cilíndricas altas en la superficie de las vellosidades, pero se tornan más bajas hacia la base de las criptas. Presentan

microvellosidades apicales y un núcleo oval ubicado entre el tercio medio y el tercio basal de la célula. Las mitocondrias son abundantes en la región basal y el complejo de Golgi es de posición supranuclear.

Las **células caliciformes** no poseen características distintivas con respecto a las de otras localizaciones y a las de los mamíferos. Las **células enteroendocrinas** se hacen más numerosas en la base de las criptas. En general su forma es piramidal. Mediante el uso de técnicas inmunohistoquímicas se han caracterizado los péptidos que producen, ellos son: somatostatina, polipéptido pancreático, péptido YY, glucagón, secretina, péptido intestinal vasoactivo, gastrina, colecistoquinina, neurotensina, motilina, péptido liberador de gastrina, sustancia P, encefalina y serotonina.

En algunas especies, como en el pingüino de Adelia (*P. adeliae*), se encuentra en el epitelio intestinal una variedad de células con abundantes mitocondrias localizadas tanto en la región basal como en la región apical. Estas células están involucradas en el transporte de iones, como Na<sup>+</sup> y H<sup>+</sup>.

La **lámina propia**, ubicada entre las criptas intestinales, está constituida por tejido conectivo laxo, con numerosos vasos sanguíneos, nervios y tejido linfático. Posee una red de fibras reticulares, a la que se suman, en las aves adultas, fibras elásticas. Esta lámina propia forma el eje de las **vellosidades** en el que también penetran fibras musculares lisas provenientes de la muscular de la mucosa. Las aves carecen del vaso quilífero central característico de las vellosidades intestinales de los mamíferos. El tejido linfático nodular es abundante y se incrementa con la edad del ave. Los nódulos linfáticos se encuentran dispersos por la lámina propia, pero también pueden ubicarse en el interior de las vellosidades y modificar, de este modo, su morfología digitiforme. En algunas regiones el tejido linfático se organiza formando estructuras conocidas como placas de Peyer que se describieron en el capítulo 4. La **muscular de la mucosa** es delgada, posee una sola capa de fibras musculares lisas dispuestas de manera longitudinal, excepto en el ciego en donde se agrega internamente una capa circular.

La **túnica submucosa** es muy delgada, posee tejido conectivo denso con fibras colágenas y elásticas. En ocasiones es tan delgada que solo es

detectable el plexo nervioso submucoso. Por el escaso desarrollo de esta capa en ocasiones es difícil distinguir la muscular de la mucosa de la túnica muscular.

La **túnica muscular** consta de una capa longitudinal externa delgada y una circular interna de mayor espesor entre las que se localizan el plexo nervioso mientérico, numerosos vasos sanguíneos y fibras elásticas.

La **túnica serosa** consta de un mesotelio y de tejido conectivo que aumenta su espesor en la zona donde se origina el mesenterio.

La motilidad gastrointestinal de las aves es similar a la de los mamíferos, excepto por la ocurrencia de pequeños reflujos desde el intestino delgado, que movilizan a su contenido hacia el estómago muscular, el que se relaja para recibirlo. La actividad de reflujo entre los órganos del sistema digestivo permite maximizar el aprovechamiento de los nutrientes ingeridos, siendo un mecanismo de adaptación muy importante ante la alta tasa metabólica de las aves.

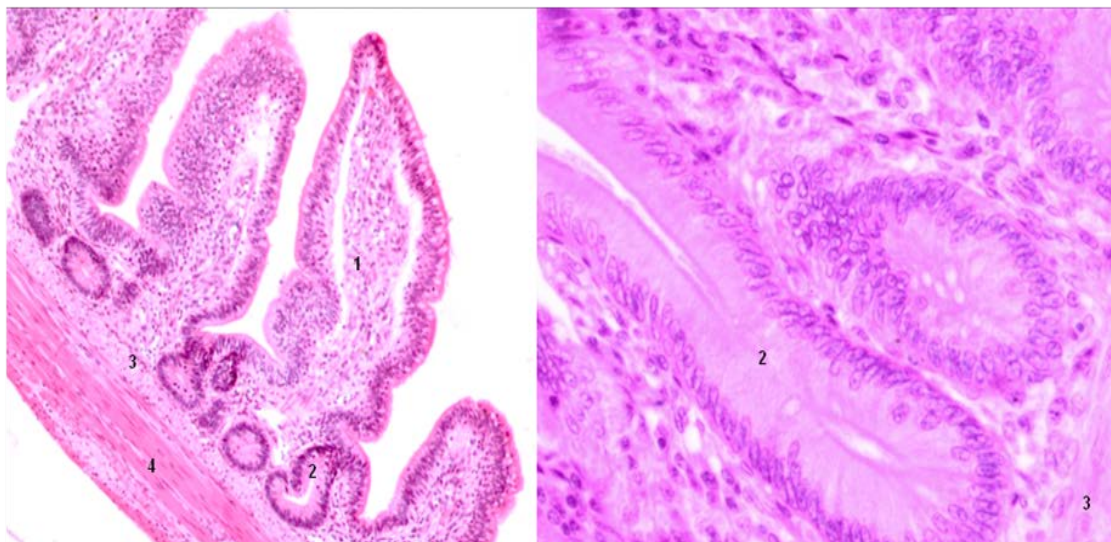
En cuanto a las **diferencias histológicas regionales** del intestino delgado, el duodeno tiene las vellosidades más largas y las criptas más profundas, lo que determina que su mucosa sea más gruesa. El número de células enteroendocrinas disminuye desde el duodeno hacia el recto, en cambio las células caliciformes se hacen más numerosas hacia el recto. La muscular de la mucosa aumenta de espesor y forma un esfínter cranealmente a la unión íleo-cecal.

**Intestino grueso.** El intestino grueso es muy corto y se diferencia del intestino delgado por poseer una pared de mayor espesor. Consta de **dos ciegos** y de un **segmento colo-rectal** final.

Los **ciegos** se encuentran unidos al intestino delgado por pliegues peritoneales. A diferencia de lo que sucede en los mamíferos, en la mayoría de las aves los ciegos son pares. Los ciegos son muy pequeños en los psitácidos; mientras que en las garzas se desarrolla un solo ciego y el restante permanece como un rudimento en la pared del intestino. En algunas aves, como los halcones, no se han descrito.



La entrada al ciego, en general, presenta una red interdigitada de vellosidades que separa el contenido que pasa al colon: actúa como un filtro que excluye grandes partículas y solo deja pasar líquidos y pequeñas partículas. En el avestruz se encuentra en el inicio del ciego un pliegue espiral que permite su cierre y que incluye las tunicas mucosa y submucosa, y la capa interna de la muscular propia. En algunas regiones de la porción proximal de los ciegos las vellosidades se hacen largas y las criptas cortas, y no existe la muscular de la mucosa. En cambio en la región media de los ciegos la mucosa forma grandes pliegues, las vellosidades se acortan y la muscular de la mucosa posee mayor espesor y consta de dos capas (Fig.5.23).



**Figura 5.23.** Intestino grueso (ciego) de las aves. Coloración H-E. 100x y 40x (paneles izquierdo y derecho, respectivamente). En la túnica mucosa se observan las vellosidades (1) y las criptas intestinales (2). Una delgada muscular de la mucosa limita exteriormente a la túnica mucosa (3). Por fuera se distingue la túnica muscular (4).

Los ciegos intestinales de las aves pueden desarrollar distintas funciones, según la especie y las condiciones ecológicas en las que viven las aves. La eficiencia fermentadora de estos órganos puede ser muy alta y aun superar a la de muchos mamíferos herbívoros.

Según su grado de desarrollo y sus características funcionales, los ciegos del intestino aviar pueden dividirse en **cuatro categorías**:

- a) Tipo **primitivo** o **intestinal**: los ciegos de este tipo son semejantes al resto del intestino y su función es esencialmente digestiva, se encuentran en pelícanos, patos, gansos y ratites.
- b) Tipo **glandular** o **engrosado**: este tipo de ciegos se caracteriza por su gran tamaño y aunque mantiene una función digestiva, absorptiva y secretoria profusa se adapta a un incremento de la celulosa en la dieta y contiene una flora que permite la utilización de este carbohidrato. Se encuentra en algunas galliformes y en las falsas perdices americanas del género *Tinamus*. En este órgano se alojan bacterias que producen vitaminas y, en algunas especies de aves, permite la utilización de la cera de abejas como nutriente.
- c) Tipo **linfoepitelial**: en este tipo de ciegos la función digestiva está reducida y el componente inmune está proporcionalmente muy desarrollado. Se encuentra en cigüeñas, algunos falconiformes, numerosas passeriformes y palomas.
- d) Tipo **vestigial**: los ciegos de este tipo presentan un escaso desarrollo y están incorporados en la pared intestinal. Se observan en pingüinos, gorriones, petreles y algunas especies de palomas.

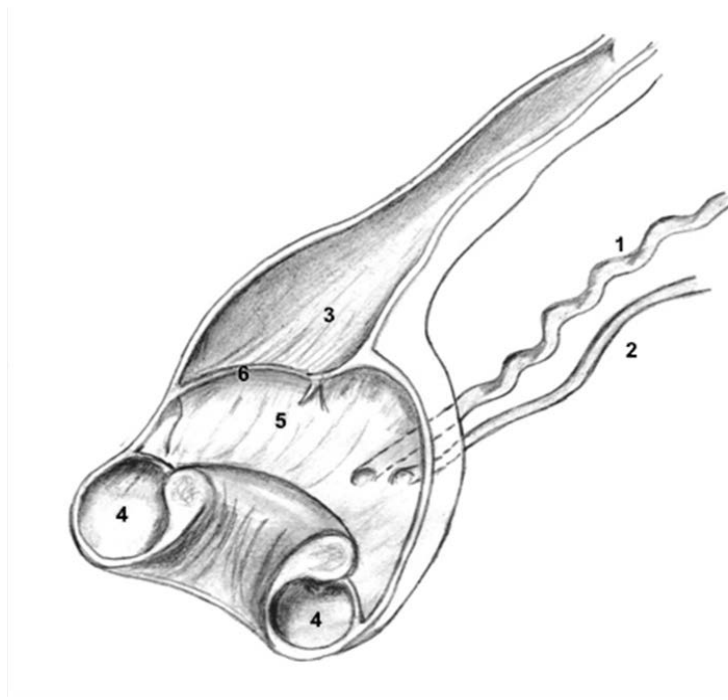
El límite entre el colon y el recto es de difícil reconocimiento aunque en el recto la túnica muscular es de mayor espesor, las criptas se acortan y las vellosidades se aplanan. Estas últimas pueden estar ausentes en ciertas áreas del recto de algunas aves como la gallina.

En el intestino grueso de la aves también se produce el reflujos del contenido luminal mediante movimientos antiperistálticos de los fluidos que llegan a la cloaca, incluso de la orina. Luego de alcanzar el colon los materiales transportados por este mecanismo ingresan al ciego, en donde se reabsorbe principalmente agua. La importancia de esta reabsorción varía con la especie de ave, con el tipo de ciegos, como así también con el medio ambiente. Con respecto a este último factor se destaca que en algunas aves, como el emú expuesto a condiciones de estrés hídrico, el colon y el recto presentan vellosidades continuas y altas para incrementar la absorción de agua.

## Cloaca

Este órgano es la porción terminal común de los sistemas digestivo, genital y urinario. De craneal a caudal se divide en: **coprodeo**, **urodeo** y **proctodeo** (Fig. 5.24).

El **coprodeo** es estructuralmente indistinguible de la porción colo-rectal del intestino. Esta porción es la terminación del intestino y está separada del resto de la cloaca por pliegues de la mucosa (pliegue coprourodeal) que contienen un esfínter muscular. La mucosa posee un epitelio cilíndrico simple en el que pueden observarse enterocitos y células caliciformes (que faltan en algunas especies). En el pollo y el ñandú se ha descrito la presencia de células con abundantes mitocondrias que transportan ácidos grasos.



**Figura 5.24.** El esquema muestra la cloaca de una hembra, con sus divisiones: coprodeo (3), urodeo (5) y proctodeo (4). Además se muestra el pliegue coprourodeal (6), la desembocadura de un uréter (2) y del oviducto (1).

El **proctodeo** tiene una pared muy semejante al intestino grueso con vellosidades aplanadas, en cuya base se abren criptas cortas. En cambio, en el urodeo las vellosidades desaparecen y se observan pliegues irregulares separados por surcos longitudinales u oblicuos.

El **urodeo** se encuentra separado del coprodeo por un pliegue anular de la mucosa solo desarrollado en la porción dorsal. Los dos uréteres se abren en la pared dorsolateral bajo la forma de dos papilas simétricas y bien circunscritas. Más lateralmente, en el macho se abren los conductos deferentes, mientras que en la hembra lo hace el oviducto.

Tradicionalmente se consideró que el avestruz posee vejiga urinaria. La confusión ha surgido porque en esta especie, a diferencia de otras aves, no hay movimiento retrógrado de orina hacia el colon; en cambio la orina se acumula en un divertículo del coprodeo que tiene una función de almacenamiento, semejante a la de la vejiga urinaria de los mamíferos. Los uréteres del avestruz desembocan en el urodeo, como en la totalidad de las aves, pero existe un esfínter entre el recto y el coprodeo que impide el reflujo de orina hacia el intestino. De esta manera, y a diferencia de lo que ocurre en las restantes aves (incluyendo otras ratites), el avestruz elimina por separado la orina y la materia fecal.

## Hígado

El **hígado** se encuentra en la región media de la cavidad visceral. El tamaño de este órgano depende de la especie y del estado nutricional individual. Las variaciones causadas por el estado nutricional se observan con frecuencia en palomas de carrera en los cuales este órgano resulta de un mayor tamaño relativo debido a la acumulación de grandes cantidades de grasa.

Presenta dos **lóbulos** principales, derecho e izquierdo, que se unen en la línea media. En la mayoría de las especies de aves el lóbulo derecho es de mayor tamaño que el lóbulo izquierdo. Del lóbulo izquierdo surge, por lo general, el conducto hepatopancreático que drena la bilis directamente al duodeno. Del lóbulo derecho parten dos cortos conductos hepatocísticos que llevan la bilis a la vesícula biliar (ausente en ciertas especies de psitácidos y en columbiformes, incluyendo la paloma doméstica y el avestruz). Desde la

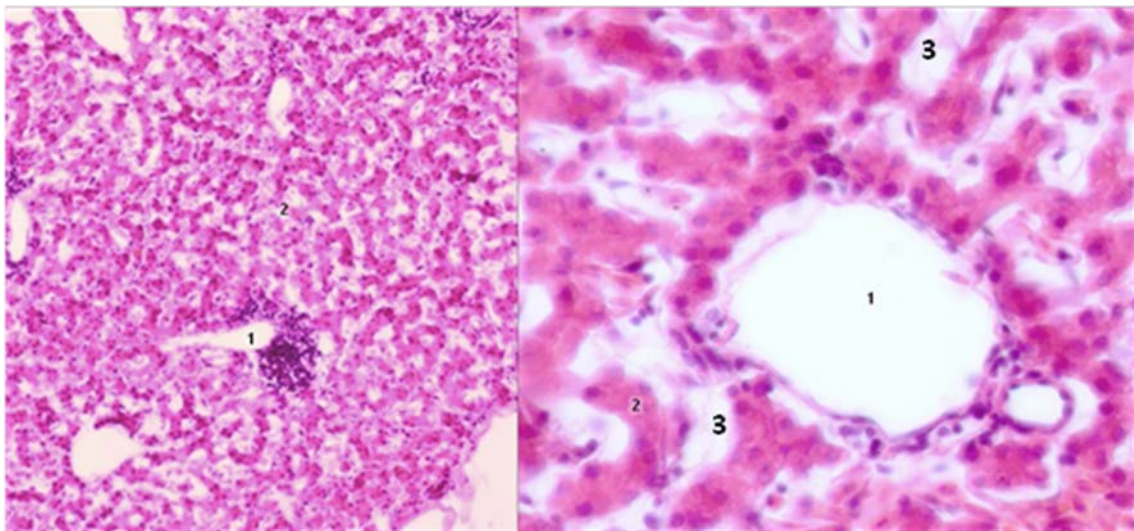
vesícula biliar, la bilis se vierte al duodeno mediante el conducto cístico-entérico.

El **estroma hepático** en las aves está representado por una fina cápsula de tejido conectivo denso con fibras colágenas y elásticas revestida por mesotelio, y escaso tejido conectivo interlobular que se continúa con el tejido conectivo intralobular, de mayor desarrollo que en otros vertebrados. El tejido conectivo interlobulillar es escaso por lo que los lobulillos hepáticos clásicos carecen de la delimitación observada en ciertos mamíferos como el cerdo y el camello (Fig. 5.25). Una particularidad del hígado de las aves es que existen diferencias en el contenido de fibras colágenas entre los machos y las hembras adultas. Estas variaciones se deberían a las distintas proporciones de células de Ito, también conocidas como células hepáticas estrelladas. Estas células, al igual que en los mamíferos, producen fibras colágenas. Se ha demostrado que en los machos adultos el número y actividad de estas células es superior; eso explicaría la mayor proporción de tejido fibroso en ellos. Estos cambios se atribuirían a diferencias hormonales, ya que a partir de las ocho semanas de vida, los estrógenos de las hembras ejercerían un efecto inhibitorio sobre las células de Ito. En la gallina y la codorniz el estroma hepático posee abundante cantidad de tejido linfático.

El **parénquima hepático** está constituido por trabéculas o láminas de **hepatocitos**. Su espesor en la gallina es de dos células (Fig. 5.25); sin embargo, algunos autores mencionan que en ciertas aves, como en los passeriformes, las trabéculas pueden tener una única célula de espesor. Las láminas de hepatocitos están separadas por **capilares sinusoides**. Los **capilares sinusoides** presentan en su pared **células endoteliales** y **macrófagos sinusoidales** (células de Kupffer). Entre estos sinusoides y los hepatocitos se encuentra el **espacio perisinusoidal** (de Disse) en el que se localizan las células estrelladas (de Ito) que presentan idénticas funciones que en los mamíferos y que, como se mencionó previamente, están reguladas por los esteroides sexuales.

Una organización particular de los hepatocitos ha sido encontrada en el pato Pekín (*Anas platyrhynchos domesticus*). En esta especie los hepatocitos se

disponen en cordones consistentes en unas 4 a 6 células dispuestas alrededor de un canalículo biliar central. La malla de hepatocitos se entrecruza con una malla similar de capilares sinusoides. Ésta y otras particularidades han llevado a algunos autores a expresar que resulta inapropiado describir al hígado de las aves considerando la organización lobulillar típica del hígado de los mamíferos: en las aves la organización hepática consiste en las dos mallas de hepatocitos y sinusoides antes descritos. Estas estructuras son de aproximadamente el mismo tamaño y siguen patrones de ramificación prácticamente idénticos. Las mallas se encuentran entre las ramas terminales de la vena porta hepática y los primeros afluentes de la vena hepática.



**Figura 5.25.** Hígado de las aves. Coloración H-E. 100x y 40x (panel izquierdo, y derecho, respectivamente). Se reconoce la vena centrolobulillar (1) hacia la que convergen las láminas de hepatocitos (2) separadas por los sinusoides hepáticos (3).

Los **hepatocitos** aviares son más pequeños que los de los mamíferos; su tamaño es de unas 12  $\mu\text{m}$ . Su forma es poligonal y su núcleo es eucromático, voluminoso y de posición central. El citoplasma de los hepatocitos contiene numerosas mitocondrias y un extenso desarrollo de los retículos endoplásmicos liso y rugoso junto a varios complejos de Golgi, estos últimos habitualmente situados entre el núcleo y el canalículo biliar. Estas células poseen funciones muy similares a la de los hepatocitos de los mamíferos e incluyen la producción de bilis, el almacenamiento de lípidos y glucógeno y la síntesis de proteínas plasmáticas.

Al igual que en los mamíferos el hígado presenta dos aportes vasculares provenientes de la arteria hepática y la vena porta, que se mezclan en los sinusoides hepáticos. La sangre de los sinusoides hepáticos se vuelca a los vasos centrolobulillares.

**Vías biliares.** La bilis producida por los hepatocitos se vuelca inicialmente en los **canalículos biliares**, delimitados por los hepatocitos. A diferencia de lo que ocurre en mamíferos, la pared de los canalículos biliares contiene, además de hepatocitos, escasas células epiteliales planas que se presentan de manera aislada entre los hepatocitos. La zona de unión entre los canalículos biliares y los conductos interlobulillares contiene hepatocitos y células planas dotadas de un cilio dirigido hacia la luz.

Los **conductillos biliares intralobulillares** están tapizados por un epitelio simple. Hacia el hilio del órgano los conductillos se reúnen en conductos de mayor calibre revestidos por un epitelio cúbico alto o cilíndrico. En la gallina las porciones finales de los conductos biliares intrahepáticos se reúnen en dos **conductos biliares**, uno de ellos desemboca en el duodeno de manera directa, mientras que el otro se abre en la vesícula biliar en donde la bilis es almacenada y concentrada.

Los **conductos extrahepáticos** están formados por una túnica mucosa con abundantes pliegues, una túnica muscular y una túnica adventicia. Las células epiteliales cilíndricas de revestimiento poseen gránulos de reacción positiva a la técnica de PAS. La túnica muscular consta de una capa interna gruesa con fibras musculares lisas de disposición circular, excepto próximo a la desembocadura del conducto en donde se hacen oblicuas, y una capa longitudinal externa que es delgada y discontinua. Entre los haces de fibras musculares existe abundante tejido conectivo que se continúa con el de la túnica adventicia.

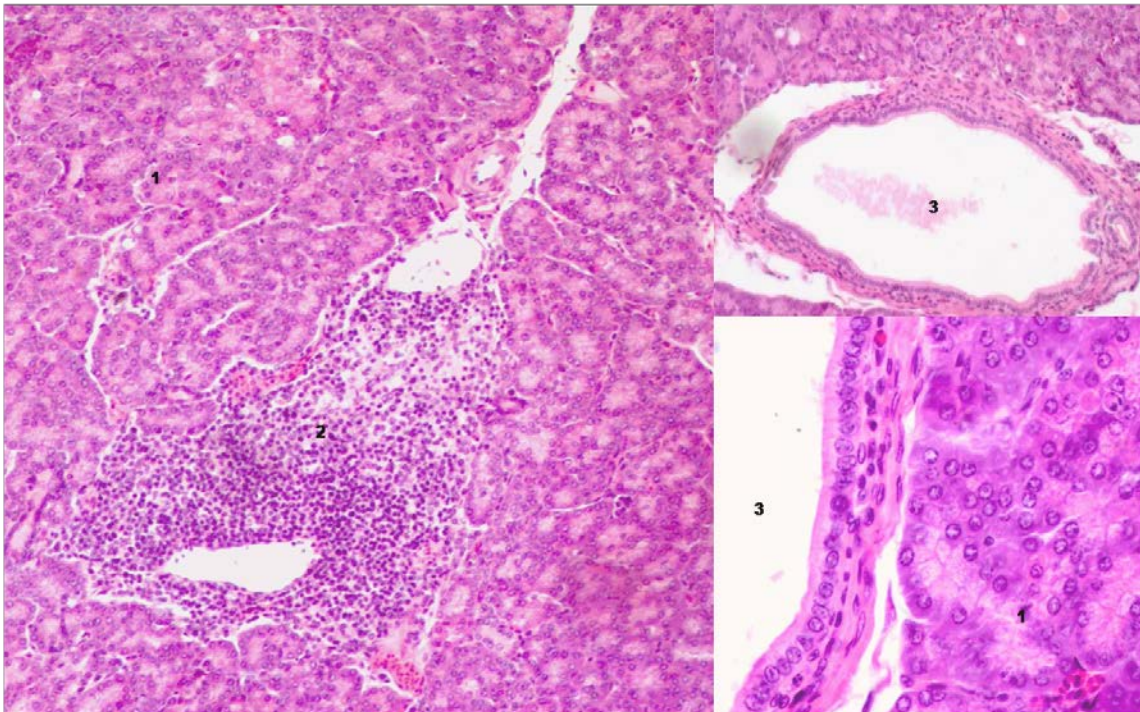
La **vesícula biliar** de las aves está constituida por una mucosa plegada revestida por un epitelio cilíndrico simple. La lámina propia posee numerosos nódulos linfáticos y abundantes fibras elásticas y musculares lisas. La túnica muscular contiene fibras musculares lisas y puede dividirse en dos capas poco diferenciadas: una capa interna de dirección longitudinal e irregular y una capa

externa de dirección circular u oblicua. La vesícula biliar falta en muchos psitaciformes y columbiformes y en los avestruces.

## Páncreas

El **páncreas** está ubicado entre los brazos del asa duodenal. En la mayoría de las aves está formado por dos lóbulos y posee dos conductos terminales, uno para cada uno de los lóbulos principales, aunque puede existir un tercer conducto.

La **estructura histológica** de este órgano es muy similar a la hallada en los mamíferos. Posee una delgada cápsula de tejido conectivo denso de la que derivan finos septos que se introducen en el órgano. El parénquima, al igual que en mamíferos, se divide en una **porción exocrina** y una **porción endocrina**. La porción exocrina presenta **acinos serosos** típicos con células centroacinosas (Fig. 5.26).



**Figura 5.26.** Páncreas de las aves. Coloración H-E. 100x (panel izquierdo y superior derecho) y 400x (panel inferior derecho). El parénquima del órgano contiene ácidos serosos exclusivamente (1). El tejido conectivo interlobulillar (2) posee abundante tejido linfático difuso y en él se ubican los conductos interlobulillares (3).



El sistema de conductos comienza en las células centroacinosas que representan el inicio de los conductos intercalares en el mismo interior del acino. En su porción inicial, cuando estos conductos salen del acino, se encuentran revestidos por un epitelio plano. El sistema de conductos se continúa con los conductos intralobulillares, revestidos por un epitelio cúbico, y luego con los conductos interlobulillares que cuentan con un epitelio cilíndrico. Los conductos interlobulillares se reúnen en conductos de diámetro cada vez mayor, y su epitelio aumenta en altura, siendo principalmente de tipo cilíndrico simple; aunque en algunas especies el epitelio se estratifica. Los conductos mayores están rodeados por una lámina propia de tejido conectivo y dos capas de fibras musculares lisas. En algunas aves, como el ganso, puede haber glándulas de secreción mucosa en la mucosa de los conductos.

El páncreas exocrino produce **jugo pancreático** alcalino, de alto contenido enzimático. Las enzimas son similares a las de los mamíferos, destacándose las amilasas, lipasas, y proteasas como la tripsina y quimotripsina. La producción de estas enzimas está influenciada por la edad y la dieta.

## Bibliografía

Abdelwahab EM (1987) Ultrastructure and arrangement of hepatocyte cords in the duckling's liver. *Journal of Anatomy* 150: 181-189.

Bezuidenhout AJ (1993) The spiral fold of the caecum in the ostrich (*Struthio camelus*). *Journal of Anatomy* 183: 587-592.

Clench MH and Mathias JR (1995) The avian cecum: a review. *Wilson Bulletin* 107: 93-121.

Crole MR, Soley JT (2009) Morphology of the tongue of the emu (*Dromaius novaehollandiae*). II. Histological features. *Onderstepoort Journal of Veterinary Research* 76: 347-361.

Crole MR, Soley JT (2009) Morphology of the tongue of the emu (*Dromaius novaehollandiae*). I. Gross anatomical features and topography. *Onderstepoort Journal of Veterinary Research* 76: 335-345.

Crole MR, Soley JT (2010) Surface morphology of the emu (*Dromaius novaehollandiae*) tongue. *Anatomia, Histologia Embryologia* 39: 355-365.

Crole MR, Soley JT (2011) Distribution and structure of glandular tissue in the oropharynx and proximal esophagus of the emu (*Dromaius novaehollandiae*). *Acta Zoologica* 92: 206-215.

Crole M, Soley J (2012) Gross anatomical features of the tongue, lingual skeleton and laryngeal mound of *Rhea Americana* (Paleognathae, Aves) morpho-functional considerations. *Zoomorphology* 131: 265-273.

Crole M, Soley J (2012) Evidence of a true pharyngeal tonsil in birds: a novel lymphoid organ in *Dromaius novaehollandiae* and *Struthio camelus* (Palaeognathae). *Zoomorphology* 9: 21. Disponible en: <http://www.frontiersinzoology.com/content/9/1/21>

Croxall JP, Worth AW (1998) Fish prey of Wilson's storm petrel *Oceanites oceanicus* at South Georgia. *British Antarctic Survey Bulletin* 78: 37-42.

Elbrond VS, Laverty G, Dantzer V, Grondahl C, Skadhauge E (2009) Ultrastructure and electrolyte transport of the epithelium of coprodeum, colon and the proctodeal diverticulum of *Rhea americana*. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A*. 152: 357-365.

Elias H, Bengelsdorf H (1952) The structure of the liver of the vertebrates. *Acta Anatomica* 14: 297-237.

Elmer RW, Beninger PG, Jackson DL, Potter TM (2005) Evidence of a new feeding mode in western sandpiper (*Calidris mauri*) and dunlin (*Calidris alpina*) based on bill and tongue morphology and ultrastructure. *Marine Biology* 146: 1223-1334.

Gillespie MJ, Haring VR, McColl KA, Monaghan P, Donald JA, Nicholas KR, Moore RJ, Crowley TM (2011) Histological and global gene expression analysis of the 'lactating' pigeon crop. *Biomed Central Genomics* 12: 452. doi: 10.1186/1471-2164-12-452.

Gillespie MJ, Crowley TM, Haring VR, Wilson SL, Harper JA, Payne JS, Green D, Monaghan P, Donald JA, Nicholas KR, Moore RJ (2013) Transcriptome analysis of pigeon milk production-role of cornification and triglyceride synthesis genes. *Biomed Central Genomics* 14:169. doi: 10.1186/1471-2164-14-169.

- Herd RM (1983) Anatomy and histology of the gut of the emu (*Dromaius novaehollandiae*). *Emu* 83: 43-46.
- Hodges RD (1974) The histology of the fowl. Academic Press. Londres.
- Horseman ND, Buntin JD. Regulation of pigeon cropmilk secretion and parental behaviors by prolactin (1995) *Annual Review of Nutrition* 15: 213-238.
- Jackowiak H, Andrzejewski W, Godynicki S (2006) Light and scanning electron microscopic study of the structure of the tongue in cormorant *Phalacrocorax carbo* (Phalacrocoracidae, Aves). *Zoological Science* 23: 161-167.
- Jackowiak H, Ludwig M (2008) Light and scanning electron microscopic study of the structure of the ostrich (*Strutio camelus*) tongue. *Zoological Science* 25: 188-194.
- Jackowiak H, Shieresz-Szewczyk K, Godynicki S, Iwasaki S, Meyer W (2011) Functional morphology of the tongue in the domestic goose (*Anser anser* f. *Domestica*). *The Anatomical Record* 294: 1574-1584.
- Kadhim KK, Zuki AB, Babjee SM, Noordin MM, Zamri-Saad M (2011) Morphological and histochemical observations of the red jungle fowl tongue *Gallus gallus*. *African Journal of Biotechnology* 10: 9969-9977.
- Martínez M, Stefanini MA, Martínez F, Guida HL, Pinheiro PF, Almeida CC, Segatelli TM (2003) Morphological study of the tongue of budgerigar (*Melopsittacus undulatus*). *International Journal of Morphology* 21: 117-122.
- Nishimura S, Sagara A, Teshima A, Tabata S (2011) Comparison of the collagen fiber contents and hepatic stellate cell distribution in male and female chicken livers. *Animal Science Journal* 82: 759-763.
- Nishimura S, Teshima A, Chowdhury VS, Tabata S (2012) Changes in collagen fiber content and hepatic stellate cell distribution in the liver of chick embryos and growing chickens. *Animal Science Journal* 83: 499–503.
- Olsen MA, Myklebust R, Kaino T, Elbrond VS, Mathiesen SD (2002) The gastrointestinal tract of Adélie penguins-morphology and function. *Polar Biology* 25: 641-649.
- Parchami A, Dehkordi FRA (2011) Lingual structure of the domestic pigeon (*Columba livia domestica*): A light and scanning electron microscopic study. *Middle-East Journal of Scientific Research* 7: 81-86.

Pasand AP, Tadjali M, Mansouri H (2010) Microscopic study on the tongue of male ostrich. *European Journal of Biological Science* 2: 24-31.

Rico-Guevara A, Rubega MA (2011) The hummingbird tongue is a fluid trap, not a capillary tube. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108:9356-60. doi: 10.1073/pnas.1016944108.

Rocha DO, De Lima MAI (1998) Aspectos histológicos del estómago de la lechuza (*Speotyto cunicularia*, Molina 1782). *Revista Chilena de Anatomía* 16: 191-197.

Rossi JR, Martínez Baraldi-Artoni S, Oliveira D, da Cruz C, Sobue Franzo V, Sagula A (2005) Morphology of glandular stomach (Ventriculus glandularis) and muscular stomach (Ventriculus muscularis) of the partridge *Rhynchotus rufescens*. *Ciencia Rural* 35: 1319-1324.

Rossi JR, Martínez Baraidi-Artoni S, Oliveira D, da Cruz C, Sagula A, Pacheco MR, Lania de Araújo M (2006) Morphology of oesophagus and crop of the partridge *Rhynchotus rufescens* (Tinamidae). *Acta Scientiarum Biological Sciences* 28: 165-168.

Samar ME, Avila RE, Portal HE, Porfirio V, Fonseca MI (1996) Glándulas salivales de chimango (*Milvago chimango*) y halconcito común (*Falco sparverius*) (Aves: Falconidae): Aspectos Morfohistoquímicos. *Revista Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 27: 127-135.

Samar ME, Avila RE, Parisi de Fabro S, Porfirio V, Esteban FJ, Pedrosa JA, Peinado MA (1999) Histochemical study of magellanic penguin (*Spheniscus magellanicus*) minor salivary glands during postnatal growth. *Anatomical Record* 254: 298-306.

Santos TC, Fukuda KY, Guimaraes JP, Oliveira MF, Mlgliano MA, Watanabe L (2011) Light and scanning electron microscopy study of the tongue in *Rhea americana*. *Zoological Science* 28: 41-46.

Schwarze E, Schroder L (1980) *Compendio de Anatomia Veterinaria. Tomo 5: Anatomía de las aves domésticas*. Acribia. Zaragoza.

Senthamil Selvan P, Uskakumary S, Ramesh G (2008) Studies on the histochemistry of the proventriculus and gizzard of post-hatch guinea fowl (*Numida meleagris*). *International Journal of Poultry Science* 7: 1112-1116.

Simsek N, Alabay B (2008) Light and electron microscopic examinations of the pancreas in the quails (*Coturnix coturnix japonica*). *Revue Medicin Veterinarie* 159: 198-206.

Van Hemert C, Handel CM, Blake JE, Swor RM, O'Hara TM (2012) Microanatomy of Passerine Hard-Cornified Tissues: Beak and Claw Structure of the Black-capped Chickadee (*Poecile atricapillus*). *Journal of Morphology* 273: 226-240.

## CAPÍTULO 6

### SISTEMA RESPIRATORIO

*NORMA GONZÁLEZ Y CLAUDIO BARBEITO*



## Índice del capítulo 6

Introducción

Cavidad nasal

Laringe craneal

Tráquea

Siringe

Bronquios extrapulmonares

Pulmones

**Características generales**

**Paleopulmón y neopulmón**

**Bronquios primarios o mesobronquios**

**Bronquios secundarios**

**Bronquios terciarios o parabronquios**

**Atrios, infundíbulos y capilares aéreos**

**Barrera aire-sangre**

**Circulación pulmonar sanguínea e intercambio gaseoso**

Sacos aéreos

Ventilación del pulmón parabronquial

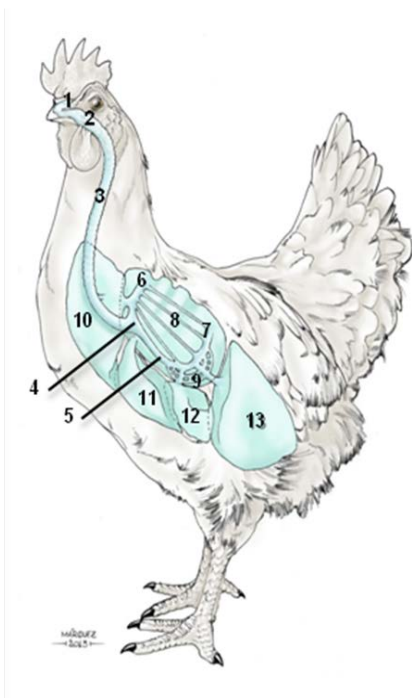
**Recuadro 6.1. Ontogenia y respiración en las aves**

Bibliografía

## Introducción

El **sistema respiratorio** en las aves tiene como principal función el intercambio de oxígeno y de dióxido de carbono entre la atmósfera y la sangre. También participa en la regulación de la temperatura y la producción de sonidos. Estas funciones son compartidas con el sistema respiratorio de los mamíferos, pero difiere significativamente de este en la disposición anatómica de sus partes. La evolución del vuelo en las aves requirió el desarrollo de un sistema de vías respiratorias y de intercambio de gases altamente eficiente. En este sentido, el sistema respiratorio aviar presenta particularidades relacionadas con la adaptación al vuelo; como se verá en este capítulo los pulmones aviares son los órganos de intercambio gaseoso estructuralmente más complejos y funcionalmente más eficientes entre los vertebrados de respiración aérea.

El sistema respiratorio aviar está formado por la **cavidad nasal**, la **faringe**, la **laringe craneal**, la **tráquea**, la **siringe** o **laringe caudal**, los **bronquios**, los **pulmones** y los **sacos aéreos** (Fig. 6.1).



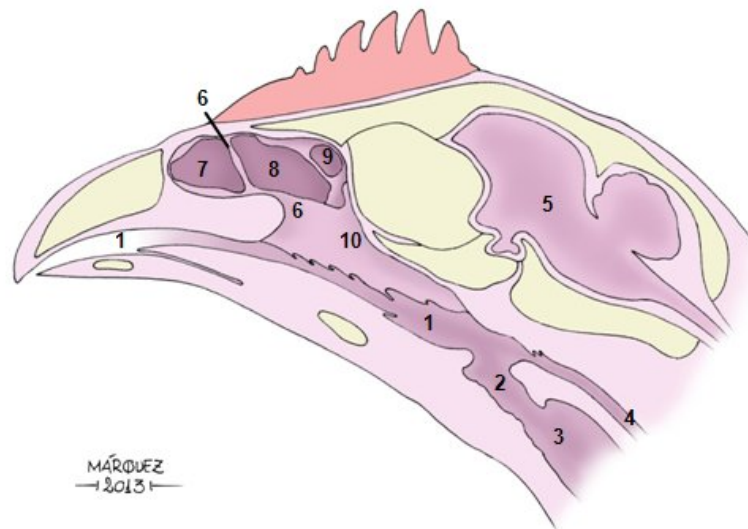
**Figura 6.1.** Organización general del sistema respiratorio en el pollo. 1. Cavidad nasal. 2. Laringe craneal. 3. Tráquea. 4. Bronquio extrapulmonar. 5. Bronquio primario o mesobronquio. 6. Bronquio secundario medioventral. 7. Bronquios secundarios mediodorsales. 8. Parabronquios paleopulmonares. 9. Parabronquios neopulmonares. 10. Saco aéreo clavicular. 11. Saco aéreo torácico craneal. 12. Saco aéreo torácico caudal. 13. Saco aéreo abdominal.



En asociación con los órganos respiratorios se encuentra la **glándula nasal**, un órgano osmorregulador (véase Recuadro 7.1 en el capítulo sobre sistema urinario).

## Cavidad nasal

La **cavidad nasal** se extiende desde las narinas hasta la coana (Fig. 6.2). Las **narinas** son los orificios que comunican la cavidad nasal con el exterior y su ubicación varía en los distintos grupos de aves. Así, por ejemplo, en los albatros las narinas son tubulares y están situadas en las caras laterales del pico; en los kiwis se abren en la punta del pico, en las gallinas y perdices se localizan en la base del pico, cubiertas por una lámina córnea denominada opérculo que impide la entrada de cuerpos extraños. La **coana** comunica la cavidad nasal con la cavidad bucofaringea; generalmente es una apertura medial alargada con forma de hendidura en la región anterior y triangular en la región caudal.



**Figura 6.2.** Diagrama de la cavidad nasal del pollo, en sección longitudinal. 1. cavidad bucofaringea. 2. laringe craneal. 3. tráquea. 4. esófago. 5. Encéfalo. 6. Cavidad nasal. 7. Hueso turbinado ventral. 8. Hueso turbinado medio. 9. Hueso turbinado dorsal. 10. Coana.

El **piso** de la cavidad nasal está formado por los huesos premaxilar, maxilar y palatino, mientras que las paredes dorsal y lateral tienen como base ósea a los huesos premaxilar, lagrimal y nasal. En posición medial, un septo nasal cartilaginoso separa a la cavidad nasal en una fosa nasal derecha y una fosa nasal izquierda. Cada fosa nasal puede dividirse en tres compartimentos: vestíbulo, cámara media y cámara caudo-dorsal. Cada uno de estos compartimentos contiene un **hueso turbinado**, semejante al cornete de los mamíferos, pero solo el hueso turbinado de la cámara media presenta un enrollamiento manifiesto y puede considerarse un cornete verdadero. A diferencia de lo que ocurre en los mamíferos en los que los cornetes son óseos, los huesos turbinados de las aves presentan, por lo general, una base cartilaginosa.

La **mucosa nasal** tapiza la luz de la cavidad nasal. A semejanza de la mucosa nasal de los mamíferos, el epitelio de la mucosa nasal aviar es de tres tipos: epitelio plano estratificado cornificado, epitelio pseudoestratificado y epitelio olfativo. La lámina propia es rica en fibras colágenas y elásticas, contiene numerosos vasos e infiltraciones linfáticas junto a glándulas alveolares mucosas simples y compuestas. Profundamente el tejido conectivo de la lámina propia se continúa con el pericondrio y periostio de los huesos y cartílagos que forman el esqueleto de la cavidad nasal.

De las tres variedades de epitelio mencionadas, el epitelio plano estratificado cornificado se encuentra en continuidad con la piel, rodea las narinas y se prolonga hacia el interior de la cavidad nasal, donde tapiza al vestíbulo. El epitelio pseudoestratificado es el que cubre la mayor superficie de los restantes compartimentos de las cavidades nasales; presenta células ciliadas, células basales y células caliciformes.

El **epitelio olfativo** se encuentra principalmente en la cámara caudo-dorsal. Es un epitelio alto, de unos 20  $\mu\text{m}$ , que posee células basales, células de sostén y células olfatorias. Su descripción detallada puede consultarse en el capítulo sobre órganos de los sentidos.

Al igual que en los mamíferos, además de conducir el aire la cavidad nasal en las aves cumple con la función de modificar la humedad y la temperatura del aire durante la respiración y es responsable de filtrar el aire inspirado. Los huesos turbinados producen un flujo lento y turbulento del aire que favorece el intercambio de humedad y calor. El aire inspirado, al pasar a través de la cavidad nasal y sobre la superficie húmeda de los huesos turbinados, se calienta y humidifica; simultáneamente se enfría el epitelio nasal. Durante la espiración, el aire es enfriado y se sobresatura al pasar sobre los huesos turbinados; el exceso de humedad se condensa y recicla dentro de la cavidad nasal y por lo tanto se minimiza la pérdida de calor por evaporación. Debe destacarse que este tipo de adaptaciones solo se encuentran en la cavidad nasal de los organismos endotermos y homeotermos como las aves y los mamíferos que han desarrollado mecanismos termorreguladores para mantener constante su temperatura corporal. El mucus que cubre la mucosa de la cavidad nasal puede atrapar partículas inhaladas y sus cilias transportarlas hacia la bucofaringe donde pueden ser deglutidas y luego eliminadas con las heces.

La cavidad nasal cuenta con estructuras accesorias. Dentro de ellas se pueden incluir algunas glándulas salivales (maxilar y palatina), la glándula nasal, el conducto naso-lagrimal y el seno maxilar.

El **órgano vomeronasal** u órgano de Jacobson forma parte del sistema de detección de sustancias químicas del ambiente, junto a la mucosa olfatoria. Está presente en la mayoría de los tetrápodos terrestres. La función de este órgano se relaciona fundamentalmente con la detección de feromonas. Si bien las aves carecen de órgano vomeronasal, la producción de sustancias odoríferas que desempeñen el papel de feromonas en las aves se encuentra en fase de investigación en algunas aves como los petreles de los cuales se conoce que son capaces de identificar sus nidos individuales en las colonias densamente pobladas en que anidan.

## Laringe craneal

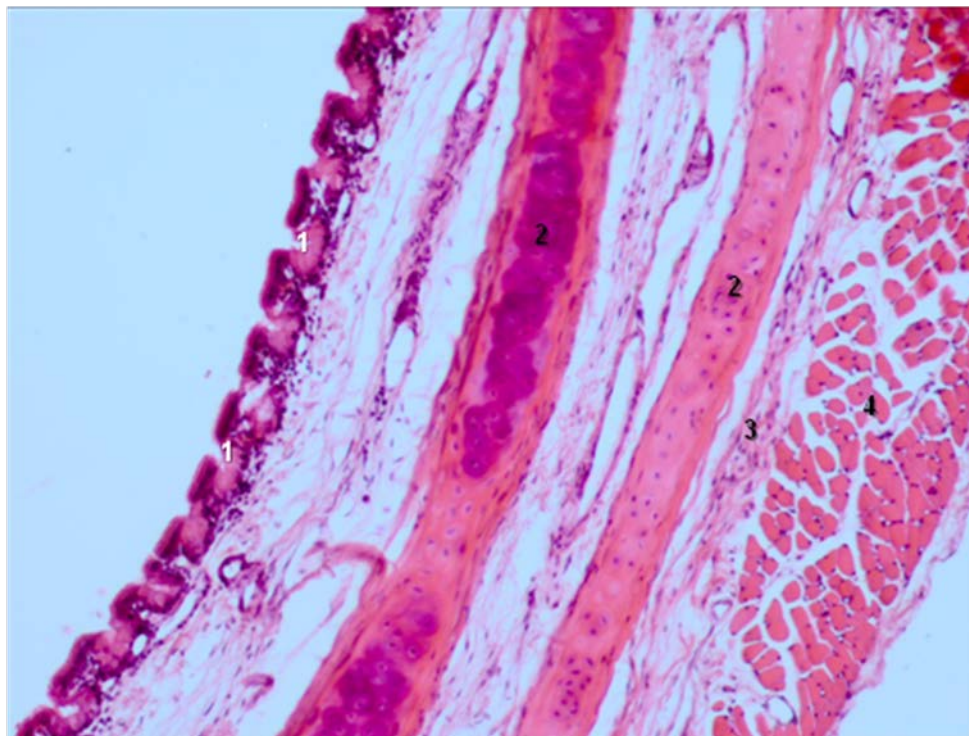
La **laringe craneal** comunica a la cavidad bucofaringea con la tráquea. En las aves este órgano presenta un escaso desarrollo; probablemente esto se relacione con que la producción de sonidos depende de la laringe caudal o siringe, órgano fonador especial de esta clase de vertebrados. A diferencia de lo que ocurre en los mamíferos, en la laringe de las aves se encuentran ausentes las cuerdas vocales, el cartílago tiroides y la epiglotis. Posee un armazón formado por cartílagos impares -el cricoides y el procricoides- y pares -los aritenoides-. En algunos casos los cartílagos cricoides y aritenoides pueden fusionarse y osificarse.

La pared de la laringe está formada por las túnicas **mucosa**, **submucosa** y **adventicia**. La **túnica mucosa**, en su porción craneal presenta un epitelio plano estratificado no cornificado, en cambio hacia la región caudal el epitelio es pseudoestratificado ciliado. El epitelio se apoya sobre una lámina propia delgada de tejido conectivo laxo. La **túnica submucosa** está constituida por tejido conectivo más denso, con abundantes fibras elásticas. En la gallina esta túnica contiene glándulas mucosas que en otras especies como la codorniz son seromucosas; también se encuentran agregados linfoides y fibras musculares esqueléticas. Por último, la **túnica adventicia** está constituida por tejido conectivo rico en fibras colágenas y elásticas.

## Tráquea

En las aves la **tráquea** es un tubo largo y flexible, su longitud es igual o mayor a la del cuello. Este órgano es proporcionalmente más grande que en los mamíferos, así una tráquea aviar típica es 2,7 veces más larga y 1,29 veces más ancha que la de un mamífero de tamaño similar. En el gallo la longitud de la tráquea alcanza 17,5 cm y en la gallina es algo más corta. Su diámetro es de unos 6-7 mm en la porción craneal y disminuye a unos 2-3 mm en la porción caudal.

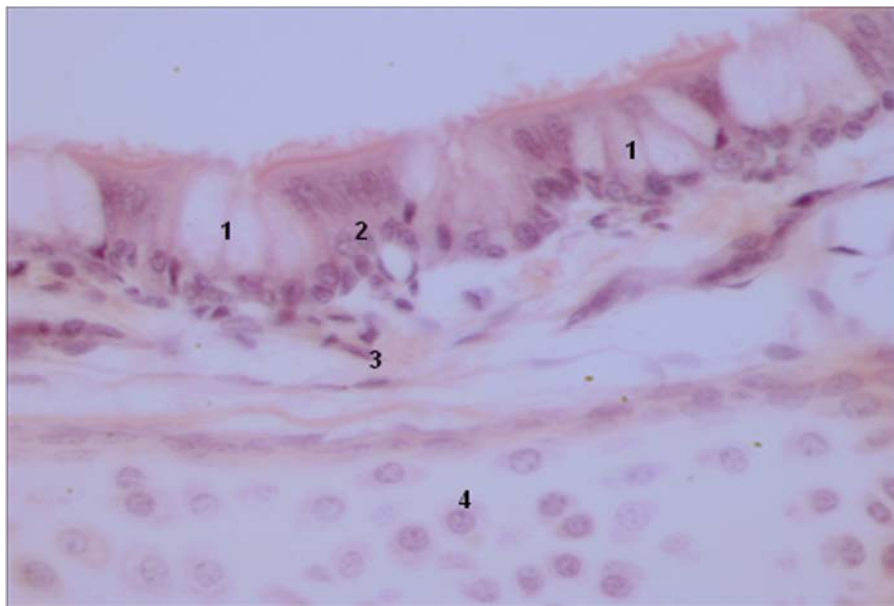
La pared de la tráquea está conformada por tres tunicas: **mucosa**, **submucosa** y **adventicia** (Fig. 6.3). La **túnica mucosa** presenta un epitelio pseudoestratificado ciliado con distintos tipos celulares (Fig. 6.4). Las células basales poseen núcleos esféricos e indentados que se ubican cerca de la lámina basal. También se encuentran cerca de la región basal los núcleos de las células endocrinas que contienen gránulos con distintos péptidos. Las células ciliadas son altas y poseen núcleos ovales de posición más apical que los de las células antes mencionadas.



**Figura 6.3.** Tráquea de pollo. Coloración H-E. 10x. En la túnica mucosa se aprecia el epitelio pseudoestratificado interrumpido por las glándulas intraepiteliales (1). Se observan además dos anillos cartilagosos (2); el anillo interno fue seccionado a nivel de su región media gruesa y el anillo externo a nivel de su borde delgado. Por fuera de la túnica adventicia (3) se encuentra músculo esquelético (4).

La tráquea de las aves solo presenta células caliciformes en su parte más caudal, en cambio contiene **glándulasalveolares intraepiteliales** mucosas que reemplazan la función de las células caliciformes. Las células de las glándulas

intraepiteliales son piramidales y contienen un núcleo aplanado desplazado hacia la región basal (Fig. 6.4). Su citoplasma es espumoso y vacuolado cuando se lo observa con H-E y resulta positivo al PAS y al azul alcian. Vistas con el microscopio electrónico, en estas células se destacan el complejo de Golgi y el retículo endoplásmico rugoso muy desarrollados. Las glándulas intraepiteliales se hacen más pequeñas hacia la región caudal de la tráquea, donde comienzan a hallarse algunas células caliciformes aisladas.

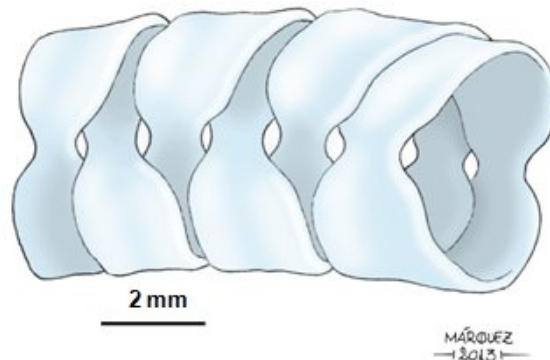


**Figura 6.4.** Tráquea de pollo. Coloración H-E. 40x. En la mucosa traqueal las glándulas intraepiteliales (1) se intercalan en el epitelio pseudoestratificado (2). También se observa la submucosa (3) y un sector de cartílago hialino (4) de un anillo traqueal.

La lámina propia está formada por tejido conectivo laxo. Más externamente se encuentra la **túnica submucosa** en la que el tejido conectivo es denso con numerosas fibras, especialmente elásticas; también presenta vasos sanguíneos e infiltraciones linfocitarias. La túnica submucosa de la tráquea carece de glándulas y se continúa con el pericondrio de los anillos cartilagosos.

El **esqueleto** de la tráquea consiste en **anillos de tejido cartilaginoso hialino**. El número de anillos traqueales varía en las distintas especies de acuerdo al largo

del cuello. Por ejemplo, en la gallina se cuentan entre 108 y 126 anillos traqueales mientras que en los periquitos australianos (*Melopsittacus undulus*) los anillos traqueales varían entre 58 y 69. La mayoría de los anillos traqueales de las aves son completos, por ejemplo en la codorniz hay alrededor de 85 anillos y solo los tres o cuatro primeros son incompletos. Los anillos traqueales son aplanados y su espesor se adelgaza hacia los bordes. Vistos lateralmente presentan una región central más estrecha que recuerda a un reloj de arena como se observa en la Figura 6.5. Los anillos traqueales se superponen parcialmente, tal disposición superpuesta genera una imagen de dos anillos cartilagosos concéntricos en los cortes histológicos lo que durante mucho tiempo se interpretó erróneamente como la presencia de cartílagos dobles en la tráquea aviar. La superposición parcial de los anillos traqueales no se observa en el primer cartílago ni en los cuatro últimos. Los cartílagos traqueales pueden calcificarse en las aves viejas, esto es muy frecuente en patos y gansos; en varias especies de passeriformes llegan a osificarse.



**Figura 6.5.** Disposición de los anillos cartilagosos traqueales en la tráquea del pollo, vista dorsal.

Los anillos traqueales están unidos por ligamentos angostos que se continúan con el tejido conectivo laxo de la túnica adventicia. Periféricamente existen tres pares de músculos estriados que corren a lo largo de la tráquea; son los músculos

traqueolaríngeo dorsal, traqueolaríngeo ventral y el esternolaríngeo. En el cuarto distal de la tráquea estos músculos se fusionan entre sí y con los contralaterales.

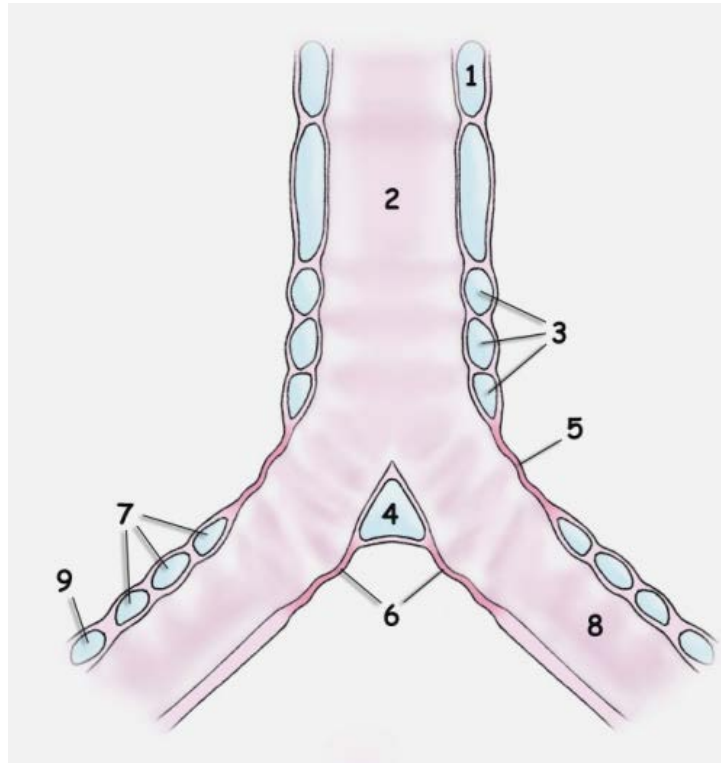
## Siringe

Como se mencionara anteriormente, la **siringe** o **laringe caudal** es el órgano productor de sonido de las aves y es una estructura exclusiva de esta clase de vertebrados. La siringe se encuentra en la cavidad torácica, en la unión entre la tráquea y los bronquios, suspendida dentro del saco aéreo interclavicular.

Tradicionalmente, se han reconocido **tres tipos** de siringe, de acuerdo a los sectores que se modifican en su formación: siringe **traqueal** (modificación de la porción inferior de la tráquea), siringe **bronquial** (modificación solo de la pared de los bronquios) y siringe **traqueobronquial** (modificación del sector inferior de la tráquea y de la porción superior de los bronquios).

Se describe a continuación la **siringe traqueobronquial**, presente entre otras aves, en las aves canoras, el pavo y el pollo (Fig. 6.6). El esqueleto de la siringe traqueobronquial está formado por tres elementos: el **tímpano**, los **cartílagos traqueosiríngeos** y los **cartílagos broncosiríngeos**. El **tímpano** es un cilindro que se forma por la fusión completa o parcial de los últimos tres o cuatro anillos traqueales. Los **cartílagos traqueosiríngeos** y **broncosiríngeos** adoptan una forma de letra C. Los cartílagos broncosiríngeos corresponden a la porción más caudal de la siringe; se continúan con los bronquios primarios derecho e izquierdo. El *pessulus* es una estructura en forma de daga que surge a partir del tímpano y queda ubicada en la división de los bronquios. En diferentes especies, el *pessulus* puede ser cartilaginoso (pollo) u óseo (aves canoras, pavo).





**Figura 6.6.** Esquema de la siringe traqueobronquial. 1. último anillo traqueal, 2 tímpano, 3 cartílagos tráqueosiríngeos, 4 *pessulus* 5 membranas timpánicas externas, 6 membranas timpánicas internas, 7 cartílagos bronquiosiríngeos, 8 bronquio extrapulmonar, 9 cartílago bronquial.

A cada lado del *pessulus* se encuentran dos membranas, las **membranas timpánicas externa e interna**. Ambas membranas son pares. Las **membranas timpánicas externas** se extienden entre el tímpano y el primero de los cartílagos bronquiosiríngeos. Las paredes internas de las membranas timpánicas externas están revestidas por una mucosa con un epitelio simple de células aplanadas o cuboidales con algunas pocas células caliciformes dispersas. Este epitelio, pasa a ser pseudoestratificado con células caliciformes hacia los extremos craneal y caudal de la membrana timpánica. El epitelio apoya sobre una capa de fibras elásticas gruesas y luego una capa de tejido conectivo laxo en la cual hay finas fibras elásticas y colágenas, vasos sanguíneos, algunas fibras musculares lisas y agregados linfocitos. Más externamente se encuentra una capa de gruesas fibras

colágenas intercalada con fibras elásticas. Por fuera de esta capa un epitelio plano estratificado reviste las caras externas de las membranas timpánicas externas.

Las **membranas timpánicas internas** se extienden desde *el pessulus* hasta la parte media de los cartílagos bronquiosinríngenos, completando internamente su pared. Están compuestas por un delgado eje de tejido conectivo denso tapizado internamente por el epitelio pseudoestratificado de la tráquea. El epitelio pseudoestratificado es reemplazado por un epitelio plano simple en las zonas vibrátiles de la membrana y reaparece en la base de estas membranas. De cada lado el epitelio del saco aéreo interclavicular forma la pared externa de las membranas timpánicas internas.

La musculatura de la siringe comprende **músculos extrínsecos** e **intrínsecos**. Los primeros son los músculos esternotraqueal y traqueolateral que provienen de otros sectores y se insertan en la siringe; generalmente están bien desarrollados en las aves con excepción de las aves canoras en las cuales son débiles y tienen un papel menor en el control de las vocalizaciones. Los músculos intrínsecos se originan e insertan en la propia siringe; están bien desarrollados en los loros, colibríes y en las aves canoras. Son músculos potentes que regulan la tensión de las membranas timpaniformes internas y controlan la configuración de la vía aérea. Las ratites, las cigüeñas y el cóndor carecen de músculos siríngicos funcionales por lo cual solo pueden gruñir, sisear o producir sonidos similares.

La emisión de sonidos se produce dentro de la siringe por el pasaje de pulsos de aire durante la espiración. La vibración de la membrana timpánica interna es la mayor fuente de sonido en las aves canoras. También interviene en este proceso la presión que ejerce el llenado del saco aéreo interclavicular durante el inicio de la espiración. En algunas aves canoras cada lado de la siringe es capaz de actuar independientemente de manera que estas aves pueden cantar en lo que ha sido llamado un “dueto interno”. El sonido producido en la siringe es modulado por el tracto vocal, el cual consiste en la tráquea, laringe, cavidad bucal y pico.

## Bronquios extrapulmonares

Los **bronquios extrapulmonares** se originan en la bifurcación de la tráquea. Se dirigen en diagonal hacia los pulmones a los cuales ingresan por el hilio ubicado en el borde medial de la superficie ventral.

La estructura histológica de los bronquios extrapulmonares recuerda a la de la tráquea, si bien presenta algunas modificaciones. En la túnica mucosa el epitelio pseudoestratificado es más bajo que en la tráquea; las glándulas intraepiteliales son más pequeñas y menos numerosas. El número de células caliciformes del epitelio de estos bronquios se incrementa respecto de la tráquea. Por otra parte, los anillos de los bronquios extrapulmonares no son completos, tienen forma de letra C, están unidos mediante ligamentos y no se superponen entre si.

## Pulmones

### **Características generales**

Los pulmones de las aves difieren en varios aspectos de los pulmones de los mamíferos. En los pulmones de los mamíferos los bronquios se dividen dicotómicamente y forman un sistema de conductos ramificado que finaliza en fondos de sacos, los alvéolos; en el pulmón de las aves las ramificaciones de los bronquios se interconectan entre sí, formando un complejo sistema de conductos cerrados. En las aves la ventilación del pulmón está separada del intercambio gaseoso y es llevada a cabo por los sacos aéreos. La presencia de estos sacos aéreos permite que el pulmón de las aves posea un flujo continuo y unidireccional de aire.

Los pulmones aviares son órganos pares, compactos y poco expansibles, ubicados en la región cráneo-dorsal de la cavidad torácica. Son proporcionalmente

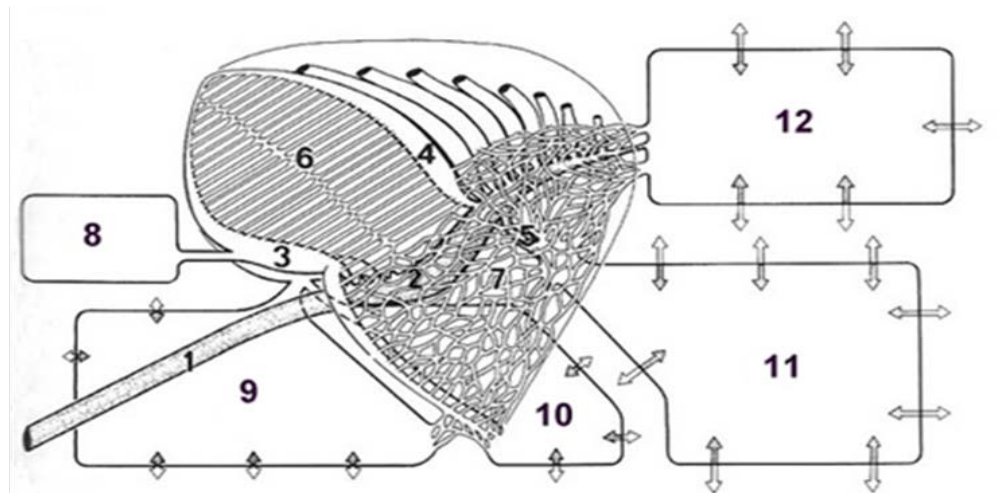
más pequeños que los de los mamíferos; comparado con un mamífero no volador de masa corporal similar, el pulmón aviar es en promedio un 27% más pequeño. Los pulmones aviares están estrechamente yuxtapuestos a la columna vertebral y las costillas; este contacto genera profundos surcos sobre su superficie dorsolateral. Estos órganos están revestidos por la pleura, una membrana doble constituida por las hojas parietal y visceral separadas por el espacio pleural. El espacio pleural en algunas regiones está ocluido por filamentos serosos. A partir de la pleura se origina la totalidad del tejido conectivo pulmonar que sostiene a los vasos sanguíneos y separa a los lobulillos pulmonares. Este tejido conectivo posee escasas fibras elásticas; como se describirá más adelante, en el pulmón aviar las fibras elásticas están presentes en la pared de las ramificaciones bronquiales y de los vasos sanguíneos de mayor calibre. En comparación con el pulmón de los mamíferos, el pulmón aviar contiene menos elastina que solo se encuentran en pequeñas cantidades en los tejidos de intercambio (capilares aéreos, véase más adelante).

El **sistema de conducción** de aire está constituido por los bronquios primarios o mesobronquios, los bronquios secundarios, los bronquios terciarios o parabronquios, los atrios y los infundíbulos. El **intercambio gaseoso** se realiza en los capilares aéreos (véase más adelante).

### **Paleopulmón y neopulomón**

La mayoría de las aves tienen dos grupos de parabronquios: los **parabronquios paleopulmonares** y los **parabronquios neopulmonares** que constituyen, el paleopulmón y neopulmón, respectivamente (Fig. 6.7). El **paleopulmón** se desarrolla tempranamente en los embriones y ocupa la región dorsocraneal del órgano donde los parabronquios se disponen como arcos apilados en forma paralela que conectan los bronquios secundarios entre sí. El **neopulmón** en cambio, se desarrolla más tardíamente en la ontogenia y ocupa la región

ventrolateral del pulmón; los parabronquios están dispuestos irregularmente y se anastomosan profusamente formando una red (Fig. 6.6).



**Figura 6.7.** Diagrama del pulmón de un ave canora que muestra el desarrollo del neopulmón. 1. tráquea, 2 bronquio primario, 3 bronquio secundario ventral, 4 bronquio secundario dorsal, 5 bronquio secundario lateral, 6 parabronquios paleopulmonares, 7 parabronquios neopulmonares; 8 saco aéreo cervical, 9 saco aéreo interclavicular, 10 saco aéreo torácico anterior, 11 saco aéreo torácico posterior, 12 saco aéreo abdominal. Las flechas indican cambios en el volumen de los sacos aéreos durante el ciclo respiratorio.

El paleopulmón se encuentra en todas las aves y se considera filogenéticamente primitivo en tanto que el neopulmón ha evolucionado en distinto grado en los distintos grupos de aves. En grupos de aves primitivas como el kiwi y los pingüinos el neopulmón no se ha desarrollado y el paleopulmón comprende la totalidad del volumen pulmonar. El neopulmón está pobremente desarrollado en las cigüeñas y los patos en tanto que en las aves canoras, las palomas y las galliformes está bien desarrollado y llega a constituir un 25% del volumen pulmonar. Se considera que no existen diferencias significativas en la morfología general de la superficie de intercambio gaseoso y la distribución de los capilares aéreos y sanguíneos en el paleopulmón y en el neopulmón: ambas regiones están dotadas estructuralmente con una capacidad de intercambio gaseoso similar.

Los próximos apartados abordan la descripción histológica de los bronquios primarios, bronquios secundarios, bronquios terciarios, atrios, infundíbulos y capilares aéreos.

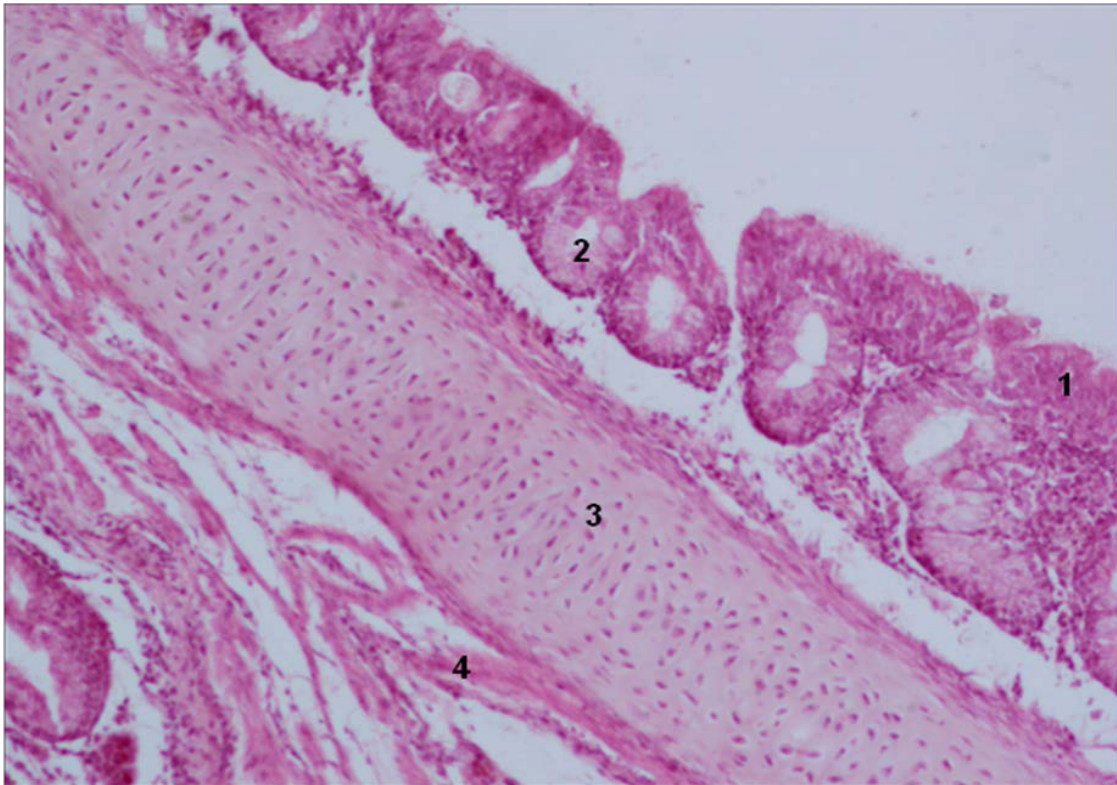
### **Bronquios primarios o mesobronquios**

Los **mesobronquios** constituyen la continuación de los bronquios extrapulmonares primarios cuando penetran en el hilio pulmonar junto a la vena y a la arteria pulmonar. Cada mesobronquio realiza un recorrido en forma de S horizontal, atraviesa el pulmón hasta alcanzar su borde caudal y termina en un saco aéreo abdominal (Fig. 6.1). En su estructura histológica, los bronquios primarios muestran diferencias respecto de los bronquios extrapulmonares. El sostén que aportan los anillos cartilagosos incompletos de los bronquios extrapulmonares es provisto en los bronquios primarios por placas cartilagosas que se disponen en forma longitudinal y que se tornan más pequeñas hacia la región caudal. Paralelamente a la disminución del tejido cartilaginoso, se desarrolla una capa más gruesa de fibras musculares lisas.

La pared de los mesobronquios presenta una **túnica mucosa** con pliegues longitudinales (Fig. 6.8). El epitelio es pseudoestratificado y ciliado. La porción inicial de los mesobronquios posee numerosas glándulas intraepiteliales, que le otorgan a la mucosa un aspecto dentado, caudalmente las glándulas intraepiteliales son reemplazadas por células caliciformes. La lámina propia es rica en vasos sanguíneos e infiltrados linfáticos.

**BALT.** El tejido linfático asociado a los bronquios (BALT, por su sigla en inglés *bronchial-associated lymphoid tissues*) se ha estudiado detalladamente en pavos y pollos y se encontró que se localiza en las uniones entre los bronquios primarios y secundarios y entre los bronquios y los sacos aéreos. El BALT incluye agregados linfoides cubiertos por un epitelio diferente al del resto del bronquio que incluye células ciliadas y no ciliadas y que se encuentra infiltrado por numerosos linfocitos.

Entre las células epiteliales no ciliadas que cubren el BALT se destacan las que poseen microvellosidades irregulares que recuerdan a los micropliegues de las células M. Sin embargo, la ausencia de otras características ultraestructurales permite especular que no son células especializadas en la captura de antígenos como las células M.



**Figura 6.8.** Mesobronquio del pollo. Coloración H-E. 10x. Se observa la túnica mucosa (1) en la que se destacan las glándulas intraepiteliales (2), por fuera de esta túnica se localizan las placas de cartílago hialino (3) y más periféricamente, la túnica adventicia (4).

En el BALT se encuentran centros germinativos con producción comprobada de inmunoglobulinas A, G y M y en los que antes de los dos meses de vida del animal ya se detectan plasmocitos. También se encuentran otros tipos celulares como macrófagos, células dendríticas y heterófilos. Las células inmunitarias no solo se ubican en el BALT sino que también aparecen distribuidas en un patrón difuso, a lo largo del sistema bronquial. Estas células dispersas, entre las que abundan las

presentadoras de antígenos como macrófagos y células dendríticas, forman el denominado sistema inmune intersticial del pulmón.

En las partes más externas de la lámina propia hay abundantes fibras elásticas que pueden formar una pequeña capa de disposición circular y espiral por fuera de la cual se encuentra una capa circular de fibras musculares lisas. La porción más externa de la pared del mesobronquio corresponde a una adventicia.

### **Bronquios secundarios**

Los **bronquios secundarios** se originan en la pared del mesobronquio, en su trayecto hacia la región caudal del pulmón. A medida que su calibre disminuye, el mesobronquio emite cuatro grupos de bronquios secundarios. Estos grupos de bronquios secundarios se denominan de acuerdo a la parte del pulmón a la que llevan aire; ellos son: bronquios secundarios **mediodorsales**, bronquios secundarios **medioventrales**, bronquios secundarios **laterodorsales** y bronquios secundarios **lateroventrales** (Fig. 6.1).

Presentan una estructura semejante a la de los mesobronquios, por lo que solo se señalarán las principales diferencias. El epitelio es cilíndrico ciliado en su porción inicial y las glándulas intraepiteliales solo se evidencian en la zona inicial y son reemplazadas por abundantes células caliciformes. La lámina propia de los bronquios secundarios es semejante a la de los mesobronquios y presenta externamente una delgada capa rica en fibras elásticas que se continúa con una túnica muscular bien desarrollada. Los bronquios secundarios carecen de cartílago. El BALT se encuentra en la zona de unión con los sacos aéreos. Por fuera se encuentra una adventicia de tejido conectivo que se continúa con los tejidos circundantes.

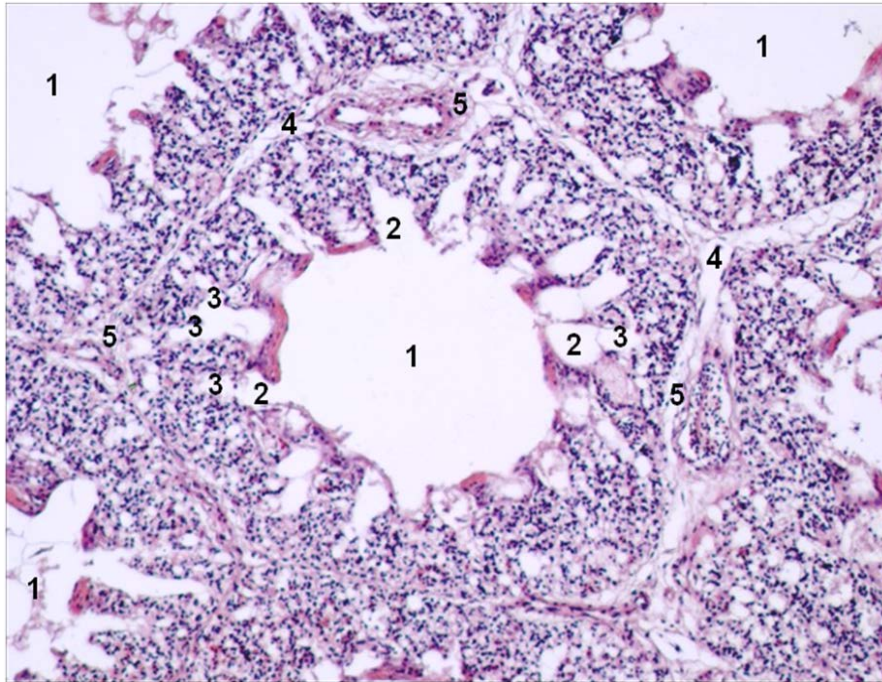


## **Bronquios terciarios o parabronquios**

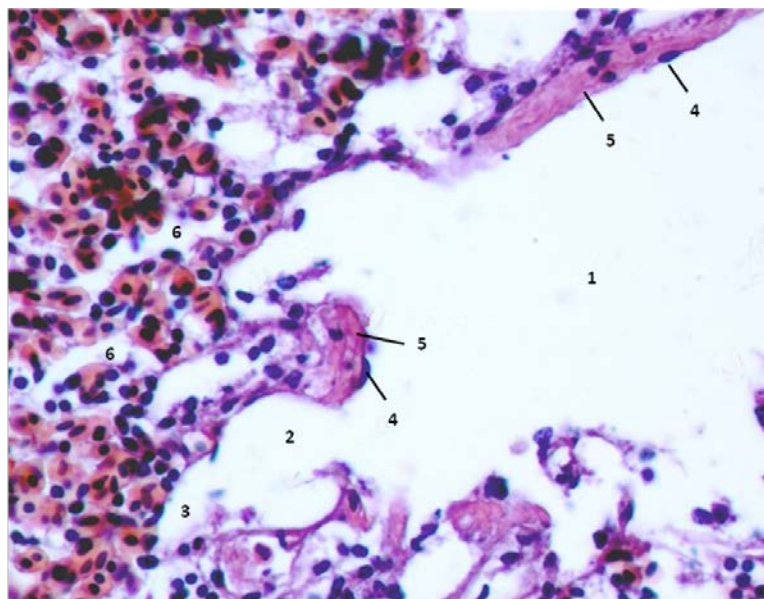
Los **parabronquios** se originan de los bronquios secundarios y forman una red anastomótica entre ellos. Su luz mide entre 0,5 – 2,0 mm, dependiendo del tamaño del ave. En los pulmones de las aves malas voladoras y de especies que no vuelan, por ejemplo galliformes y pingüinos, respectivamente, los parabronquios generalmente son anchos; en cambio en las aves voladoras pequeñas, los parabronquios tienen un calibre menor.

Un parabronquio junto a los atrios, infundíbulos y capilares aéreos derivados de él forman unidades denominadas **lobulillos pulmonares**. Los lobulillos pulmonares poseen un contorno hexagonal y están limitados por tabiques de tejido conectivo por donde trascurren ramas de la arteria y vena pulmonar (Fig. 6.9). El desarrollo de estos tabiques varía según el ave, por ejemplo es muy escaso en el avestruz, aves canoras, palomas y loros; en cambio, están muy desarrollados en gaviotas y galliformes.

La **túnica mucosa** del parabronquio (Fig. 6.10) presenta un epitelio simple en el que se identifican dos tipos celulares: células planas de revestimiento y células secretoras del surfactante, equivalentes a los neumocitos tipo II de los mamíferos que se intercalan entre las células planas. Las células productoras de surfactante son cúbicas, presentan microvellosidades en su superficie apical y numerosas inclusiones citoplasmáticas electrondensas. Estas inclusiones recuerdan a los cuerpos laminares de los neumocitos tipo II del pulmón de los mamíferos y consisten en pilas de membranas dispuestas concéntricamente. Estas células también poseen numerosas mitocondrias grandes y un importante desarrollo del retículo endoplasmático rugoso y del complejo de Golgi.



**Figura 6.9.** Lobulillo pulmonar de la gallina. H-E. 10x. El centro del lobulillo se encuentra ocupado por la luz del parabronquio (1) a partir del cual surgen los atrios (2) que se comunican con los infundíbulos (3). En la periferia del lobulillo se observan los tabiques de tejido conectivo (4) en cuyo espesor se encuentran vasos sanguíneos (5).



**Figura 6.10.** Detalle de la pared de un parabronquio. Coloración H-E. 400x. Se observa la comunicación de la luz del parabronquio (1) con un atrio (2) y este con un infundíbulo (3). En la pared del parabronquio se distinguen células planas de revestimiento (4) y fibras musculares lisas. Nótese además los capilares aéreos en corte longitudinal (6).

La lámina propia es una capa de tejido conectivo muy delgada. Por fuera de esta se observa una túnica muscular formada por tres a cinco capas de fibras musculares lisas. Esta capa muscular le otorga una acidofilia marcada a los parabronquios en los cortes histológicos coloreados con hematoxilina y eosina (Fig. 6.9).

Debido al tipo de ramificación, con sacos aéreos ciegos que rodean y comunican con un entramado parabronquial central, los pulmones de las aves suelen ser denominados **pulmones parabronquiales**.

### **Atrios, infundíbulos y capilares aéreos**

La pared de los parabronquios está perforada por numerosos orificios que conectan su luz con compartimientos irregularmente esféricos u ovoides denominados **atrios** (Fig. 6.9 y 6.10). Su tamaño se ha estudiado en diferentes especies, por ejemplo en la paloma doméstica (*Columba livia*) y el pato mallard (*Anas platyrhynchos*) las dimensiones de los atrios son 60-100  $\mu\text{m}$  x 120-130  $\mu\text{m}$ . Entre los atrios hay tabiques que contienen tejido conectivo, vasos sanguíneos y nervios; la apertura de los atrios en la pared del parabronquio está rodeada por haces de fibras musculares lisas.

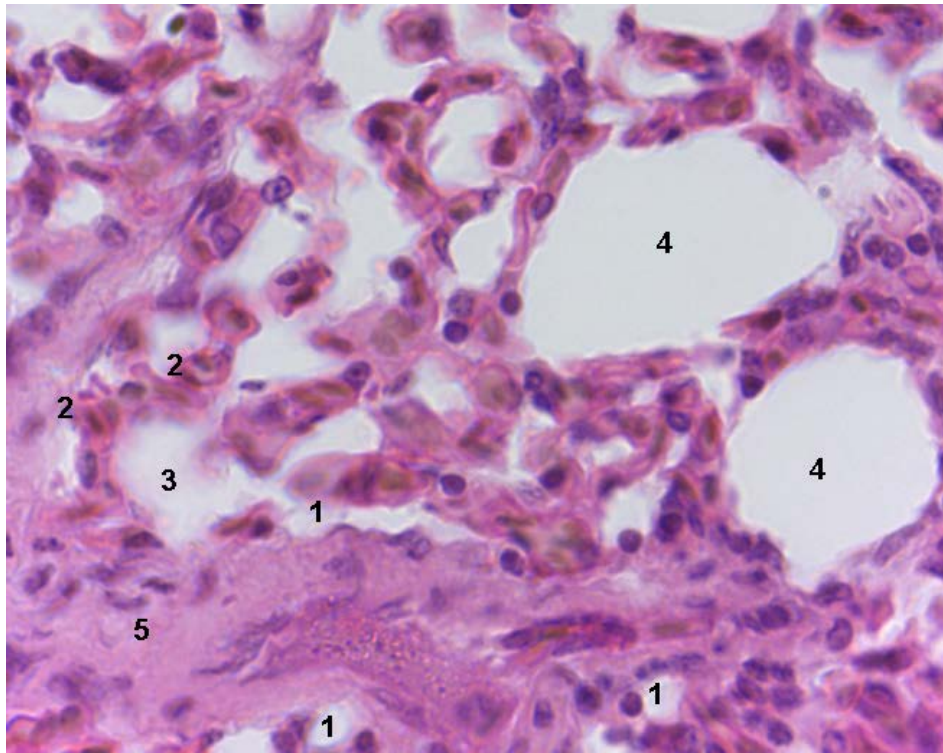
Los **atrios** están revestidos por una capa simple de células epiteliales. Algunas de estas células presentan el aspecto descrito en los parabronquios para las células secretoras de surfactante, mientras que otras son células de revestimiento aplanadas, sin características secretoras. Las células epiteliales planas tienen propiedades fagocíticas lo que concuerda con la gran cantidad de vesículas y lisosomas que poseen, otras organelas son escasas con excepción de los ribosomas libres, además poseen proyecciones apicales de forma variable según la especie. La lámina propia tiene un espesor relativamente grueso y cuenta con abundantes fibras elásticas y colágenas.

Desde el piso de cada atrio, y en distintas direcciones, se originan cuatro a ocho estructuras delgadas, en forma de embudo, denominadas **infundíbulos** que culminan en los capilares aéreos (Fig. 6.9 y 6.10). Cada infundíbulo tiene un diámetro de 25 a 40  $\mu\text{m}$  y una profundidad de 100-150  $\mu\text{m}$ . El epitelio del infundíbulo solo presenta células epiteliales planas. Al igual que las células de la pared atrial, estas células epiteliales tienen propiedades fagocíticas. En los infundíbulos no se encuentran células productoras de surfactante.

En el tejido conectivo subepitelial de los atrios y los infundíbulos se encuentran macrófagos. La presencia de macrófagos libres en la superficie libre de los atrios y los infundíbulos si bien es controvertida ha sido confirmada en estudios realizados en el pollo y otras aves por lo que se considera que estos fagocitos están estratégicamente ubicados para prevenir la llegada de partículas inhaladas a la delicada superficie de los capilares aéreos.

Los **capilares aéreos** surgen de los infundíbulos y son los sitios donde se produce el intercambio de gases. Su forma es tubular, a diferencia de la morfología sacular de los alvéolos del pulmón de mamíferos. Su diámetro varía entre 3  $\mu\text{m}$  (aves canoras) y 20  $\mu\text{m}$  (avestruz), aproximadamente 1/10 del diámetro de los alvéolos del pulmón de los mamíferos. Los capilares aéreos se continúan unos con otros y forman una red tubular continua y anastomosada que se entrelaza con una red de capilares sanguíneos para formar la barrera aire - sangre (véase más adelante).

La pared de los capilares aéreos está constituida por un epitelio plano simple (Fig. 6.11). En este epitelio se reconoce un único tipo celular que es morfológica y funcionalmente similar a los neumocitos tipo I de los mamíferos. Estas células planas presentan su citoplasma delgado que se extiende en largas y finas prolongaciones. Contienen con escasas organelas: ribosomas, vesículas lisas, perfiles del retículo endoplásmico liso y rugoso y pequeñas mitocondrias. Apoyan sobre una lámina basal que está fusionada con la lámina basal de los capilares sanguíneos.

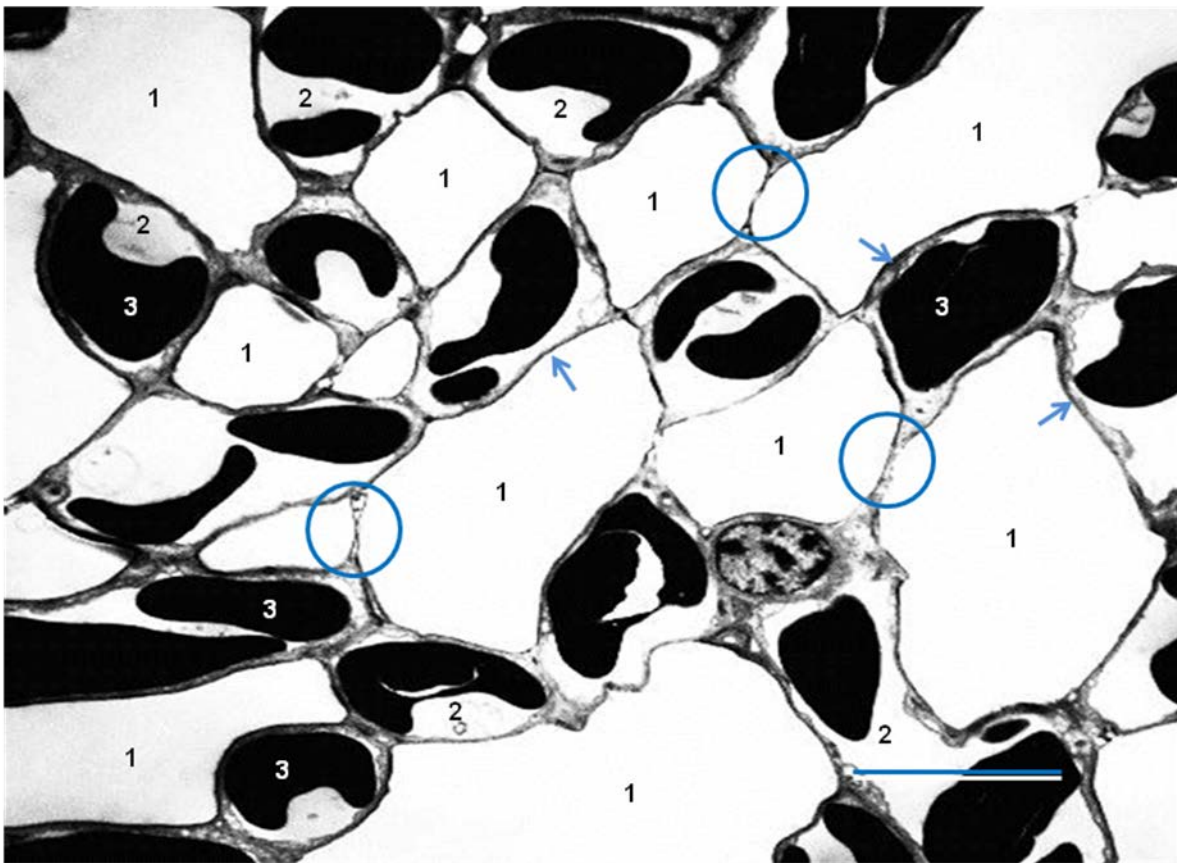


**Figura 6.11.** Sección de un lobulillo pulmonar. Coloración H-E. 400x. En este detalle del parénquima pulmonar se observan capilares aéreos (1) y eritrocitos contenidos en los capilares sanguíneos (2). Se observan además un infundíbulo (3), atrios (4) y porciones del tejido conectivo de los tabiques que delimitan al lobulillo pulmonar (5).

En muchos sitios, los capilares aéreos entran en contacto entre sí. En estas zonas las delgadas prolongaciones de las células planas colindantes forman una pared común para los dos capilares aéreos (Fig. 6.12). Estos “puentes epiteliales” se encuentran en las células que no participan en el intercambio gaseoso y crea un patrón que recuerda a un panal de abejas, exclusivo del pulmón de las aves. Las extensiones epiteliales se engrosan en los sitios en que se unen a los capilares sanguíneos.

En los caballos criados y entrenados para carreras se han descrito hemorragias pulmonares inducidas por el ejercicio y se ha demostrado que el mecanismo causante es la alta presión pulmonar que causa la ruptura discreta del endotelio, del revestimiento epitelial alveolar o de toda la barrera aire-sangre. En las aves no se han descrito hemorragias pulmonares similares durante la actividad física

extrema o en el vuelo y se ha propuesto que estos puentes epiteliales proveen un soporte estructural a los capilares sanguíneos, que previene la expansión y también evita que se colapsen cuando la presión de los capilares aéreos excede la presión de los capilares sanguíneos. El peculiar sostén de los capilares sanguíneos aviares resulta notablemente eficiente y redundante en su comportamiento como tubos casi rígidos resistentes a la expansión y la compresión.



**Figura 6.12.** Micrografía electrónica de los componentes de la capilares aéreos (1), capilares sanguíneos (2) que contienen glóbulos rojos (3). Los círculos señalan conexiones entre células epiteliales y las flechas indican la barrera aire-sangre. Barra: 20  $\mu$ m.

Los **capilares aéreos** son las unidades terminales de intercambio gaseoso del pulmón aviar. En las aves la superficie de intercambio gaseoso es un 15 % mayor

respecto de los mamíferos, esto se logra por la intensa subdivisión de los tejidos de intercambio. Este incremento de la superficie de intercambio gaseoso también aumenta la posibilidad de injurias por tóxicos o microorganismos. Pese a esta mayor superficie susceptible a injurias, las aves presentan un muy escaso número de macrófagos en la luz de los capilares aéreos, aunque estas células son abundantes en el tejido conectivo de parabronquios y atrios, localizaciones en las que suelen agruparse. También existen macrófagos pulmonares intravasculares, como se encuentran en algunos mamíferos.

La superficie de los capilares aéreos está cubierta por una capa continua de **surfactante**, producida fuera de los capilares aéreos, en la pared de los parabronquios y en los atrios. La composición de esta sustancia presenta algunas diferencias respecto de los mamíferos. El surfactante aviar posee una mayor proporción de dipalmitoil fosfatidilcolina –el principal agente que disminuye la tensión superficial en el pulmón mamaliano- al tiempo que carece de palmitoil miristoil fosfatidilcolina –la otra fosfatidilcolina bisaturada del surfactante mamaliano-. A diferencia de los mamíferos que cuentan con cuatro tipos de proteínas surfactantes (proteínas surfactantes A, B, C y D; SP-A, SP-B, SP-C y SP-D, respectivamente), entre los componentes proteicos del surfactante aviar solo se ha aislado a la SP-B. Por otra parte, en estudios recientes se ha descrito una segunda variedad de surfactante, distinto del surfactante antes mencionado. Es de naturaleza trilaminar y presenta una baja proporción lípido-proteína. Este surfactante podría ser producido por las células epiteliales planas de los capilares aéreos, en las cuales se ha descrito un importante desarrollo del retículo endoplásmico liso. El surfactante en el pulmón de mamíferos reduce la tensión superficial y previene el colapso de los alvéolos al final de la espiración. En el pulmón parabronquial el surfactante también tendría función estabilizante para prevenir la adhesión de las superficies respiratorias y el trasudado de plasma sanguíneo a los pulmones.

## **Barrera aire – sangre**

La **barrera aire-sangre** está constituida por las **células endoteliales** que delimitan los capilares sanguíneos, un **espacio intermedio** de matriz extracelular y las **células planas** que forman los capilares aéreos (Fig. 6.11).

Los **capilares sanguíneos** de la barrera aire–sangre del pulmón parabronquial difieren de los capilares del pulmón mamaliano. Vistos en cortes transversales, los capilares sanguíneos del pulmón aviar, muestran un aspecto radialmente simétrico. En cambio, los capilares del pulmón de los mamíferos presentan asimetría dada por un sector fino en donde se localizan los componentes de la barrera aire-sangre y por otro sector grueso en el cual hay una mayor cantidad de matriz extracelular. Por otra parte, los capilares sanguíneos aviares se encuentran soportados mecánicamente por las células epiteliales de los capilares aéreos (véase apartado acerca de los capilares aéreos) en tanto que los capilares sanguíneos mamalianos están sostenidos por fibrillas de colágeno tipo I residentes en el sector grueso de su pared. Una ventaja de la disposición del pulmón aviar es que, en comparación con el pulmón de los mamíferos, la barrera aire–sangre aviar puede ser extremadamente delgada y de espesor uniforme. Este último aspecto ha sido confirmado mediante estudios morfométricos en los que se encontró que los tres componentes de la barrera aire–sangre aviar muestran escasas variaciones de su espesor.

La comparación en el espesor de la barrera aire-sangre de las aves con la de los mamíferos muestra que en las aves es entre un 56 y un 67% menor que en los mamíferos. El grosor de esta barrera es mínimo en aves de activo metabolismo como en el colibrí orejivioleta (*Colibri coruscans*, 0,0183  $\mu\text{m}$ ) mientras que los mayores espesores de la barrera aire–sangre se han encontrado en las grandes aves no voladoras como el avestruz (*Struthio camelus*, 0,56  $\mu\text{m}$ ) y el pingüino de Humboldt (*Spheniscus humboldti*, 0,53  $\mu\text{m}$ ). En los pingüinos, se considera que una barrera-aire sangre de mayor grosor impide el colapso de los capilares aéreos debido a la elevada presión a la que se ven sometidos estos animales cuando



bucean. El avestruz es un ave que puede alcanzar una altura de 3 m por lo que sus pulmones pueden sufrir una considerable congestión hipostática, es decir la acumulación de sangre debido a la acción de la gravedad. En ambas situaciones el desarrollo de una gruesa barrera aire-sangre provee el soporte físico adecuado.

### **Circulación pulmonar sanguínea e intercambio gaseoso**

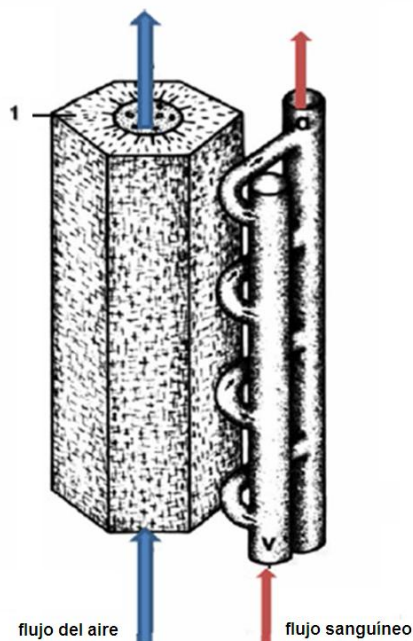
A pesar de que la disposición general de la circulación sanguínea pulmonar en las aves es similar a la de los mamíferos se han descrito algunas diferencias. Una de ellas es que, a diferencia de los pulmones de los mamíferos en los cuales el patrón de ramificación del sistema arterial sigue a las ramificaciones de las vías de conducción, en el pulmón parabronquial la arteria pulmonar y la vena pulmonar no tienen un trayecto común y no acompañan a las ramificaciones de los bronquios. Una segunda diferencia es, como se mencionara en el apartado sobre la barrera aire-sangre, que esta estructura en las aves es extremadamente delgada. Otra diferencia se encuentra en la circulación de sangre en el pulmón parabronquial que, mediante un sistema de intercambio de corriente cruzada, resulta más eficiente que el intercambio por baño continuo que ocurre en el pulmón de los mamíferos.

La mayor proporción de la sangre que llega a los pulmones lo hace por la **arteria pulmonar** que ingresa por el hilio y se divide en cuatro ramas. Estas ramas son la rama accesoria de la arteria pulmonar, la rama craneal, la rama caudomedial y la rama caudolateral. Cada una de estas ramas provee sangre a diferentes áreas del pulmón que pueden ser divididas someramente en una región craneal, abastecida por las dos primeras ramas mencionadas, y una región caudal, que recibe sangre de las dos últimas ramas nombradas. Las arterias interparabronquiales son las primeras divisiones derivadas de las cuatro ramas principales de la arteria pulmonar. De las arterias interparabronquiales se originan las arteriolas

intraparabronquiales que, en el seno del parénquima respiratorio, generan los capilares sanguíneos que se entrelazan con los capilares aéreos.

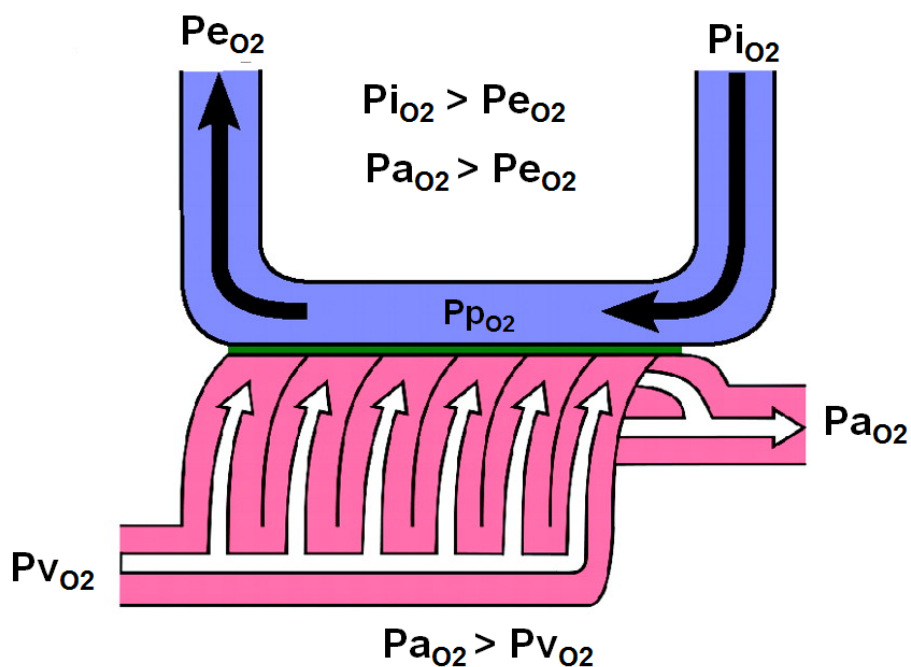
El **drenaje venoso** del pulmón se inicia, para la mayoría de los capilares sanguíneos, en vénulas intraparabronquiales que se vuelcan a las venas atriales. Las venas atriales se localizan cerca de la luz del parabronquio. Los capilares sanguíneos se reúnen en vénulas septales que a su vez, se vacían en las venas atriales. Las venas atriales que drenan una región particular convergen para formar una única vena intraparabronquial que penetra radialmente en el tejido de intercambio para unirse a una vena interparabronquial. Las venas interparabronquiales llevan sangre a las raíces craneales y caudales de la vena pulmonar.

Los parabronquios están rodeados por un anillo de vasos sanguíneos interparabronquiales que llevan sangre al tejido de intercambio. La disposición entre el flujo de aire en la luz del parabronquio y el flujo de la sangre desoxigenada en los capilares sanguíneos es esencialmente perpendicular (Fig. 6.13). Esta organización se denomina **sistema de corriente cruzada**.



**Figura 6.13.** Diagrama esquemático de los flujos de aire (flechas azules) y sanguíneo (arteriolas intraparabronquiales, flechas rojas) en el pulmón parabronquial. El intercambio gaseoso se produce por corriente cruzada entre el flujo de aire y el flujo sanguíneo. En el tejido de intercambio (1, capilares aéreos y sanguíneos) opera el sistema de contracorriente.

En la Fig. 6.14. se muestra esquemáticamente el intercambio de gases por corriente cruzada en el pulmón aviar. La presión parcial de oxígeno en el parabronquio ( $PP_{O_2}$ ) disminuye a medida que el oxígeno difunde hacia la sangre de manera que cuando la sangre llega a los capilares sanguíneos situados cerca de la entrada de aire al pulmón (lado derecho de la imagen) toman más oxígeno que aquellos situados en región de salida del aire del pulmón (lado izquierdo de la imagen). El contenido de todos los capilares sanguíneos se mezcla y en conjunto, determinan la presión parcial de oxígeno arterial ( $Pa_{O_2}$ ) que resulta mayor que la del aire que ha atravesado el parabronquio ( $Pe_{O_2}$ ).



**Figura 6.14.** Esquema simplificado del intercambio gaseoso por corriente cruzada en el pulmón aviar.  $PP_{O_2}$ : presión parcial de oxígeno en el parabronquio,  $Pa_{O_2}$ : presión parcial de oxígeno arterial,  $Pe_{O_2}$ : presión parcial de oxígeno del aire que ha atravesado el pulmón,  $Pi_{O_2}$ : presión parcial de oxígeno del aire que ingresa al pulmón,  $Pv_{O_2}$ : presión parcial de oxígeno de la sangre venosa.

El **sistema de contracorriente** opera de manera superpuesta al sistema de corriente cruzada. Es creado entre los capilares sanguíneos y los capilares aéreos. La sangre fluye desde la periferia hacia el centro del lobulillo en tanto que el aire fresco circula en sentido opuesto, desde la luz del parabronquio hacia los capilares aéreos. Este flujo contracorriente permite que el sistema pueda

mantener un gradiente entre las presiones parciales del oxígeno en el aire y en la sangre. Se considera que este sistema en el pulmón aviar es un mecanismo auxiliar independiente del sistema de corriente cruzado; su contribución a la eficiencia del intercambio gaseoso del pulmón aviar no es completamente conocida.

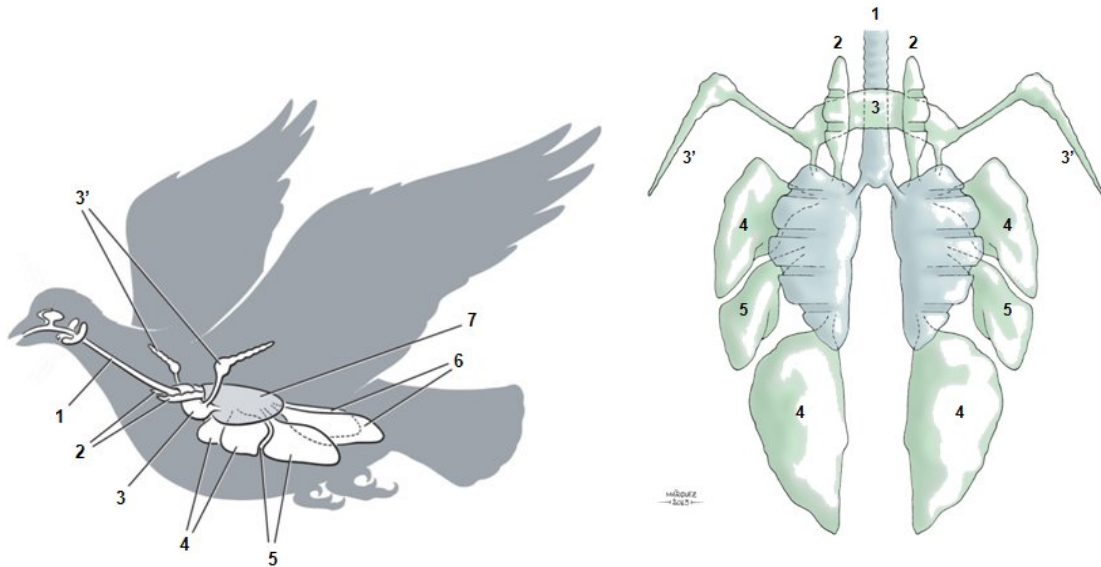
Funcionalmente la disposición secuencial de los capilares sanguíneos a lo largo de los parabronquios constituye un **sistema multicapilar en serie**. La cantidad total de oxígeno en la sangre oxigenada que regresa al corazón a través de la vena pulmonar es el resultado de la sumatoria de pequeñas cantidades de sangre que se oxigena en un infinito número de puntos a lo largo de la pared parabronquial.

## Sacos aéreos

Los **sacos aéreos** son estructuras amplias y transparentes que se localizan fuera de los pulmones. Comparados con el pulmón aviar, los sacos aéreos son grandes y se extienden profundamente en la cavidad visceral. La localización, tamaño, interconexiones y extensión de los sacos aéreos dentro y entre los órganos circundantes difiere entre especies. La mayoría de las aves, incluyendo al pollo, poseen nueve sacos aéreos: un saco **interclavicular**, dos sacos **cervicales**, dos sacos **torácicos anteriores**, dos sacos **torácicos posteriores** y dos sacos **abdominales** (Fig. 6.15).

Algunos sacos aéreos forman divertículos que se extienden dentro de la cavidad medular de los huesos; estos se denominan huesos neumáticos. Así, por ejemplo en la mayoría de los grupos de aves, las vértebras cervicales y torácicas anteriores son neumatizadas por divertículos de los sacos aéreos cervicales y las vértebras torácicas posteriores y el sinsacro lo son por los sacos aéreos abdominales. Los divertículos muchas veces se unen y producen un sistema de

vías aéreas continuo que se extiende desde las vértebras cervicales hasta el sinsacro.



**Figura 6.15.** Sacos aéreos de las aves. En el sector de la derecha se muestran los sacos aéreos en vista lateral; en el sector de la izquierda se muestran en vista dorsal. Los sacos aéreos son pares con excepción del saco aéreo interclavicular. Tráquea (1), sacos aéreos cervicales (2) saco aéreo interclavicular (3), divertículo humeral del saco aéreo interclavicular (3'), sacos aéreos torácicos anteriores (4), sacos aéreos torácicos posteriores (5), sacos aéreos abdominales (6), pulmón (7).

Los sacos aéreos se conectan con los pulmones en sitios denominados **ostia**. Las conexiones pueden ser directas mediante los bronquios primarios o con estos y los bronquios secundarios. Las conexiones indirectas ocurren a través de los parabronquios, este tipo de conexión falta en los pingüinos. La mayoría de los sacos aéreos tiene una o dos conexiones directas y varias conexiones indirectas con los pulmones.

La **pared** de los sacos aéreos es muy delgada y posee una escasa vascularización. Está formada por un epitelio simple y una delgada capa de tejido conectivo. Las células del epitelio son planas y entre ellas se intercalan algunas escasas células cilíndricas que pueden ser ciliadas; en general presentan cilias cerca de la desembocadura de los bronquios. En los pingüinos generalmente el

epitelio es cuboidal. En el pollo se ha descrito una banda de epitelio pseudoestratificado ciliado con células caliciformes que se extiende desde del mesobronquio hacia el saco aéreo abdominal. El escaso tejido conectivo contiene macrófagos, células que, al igual que algunos heterófilos y linfocitos, pueden encontrarse en la luz de los sacos aéreos. En algunas especies también pueden observarse escasas fibras musculares lisas y grupos de células adiposas. En la pared de los sacos aéreos se han descrito además plexos nerviosos adrenérgicos y colinérgicos. La superficie externa de los sacos aéreos está cubierta por un epitelio plano simple.

Los sacos aéreos no participan en el intercambio gaseoso. En cambio, cumplen con la función de ventilación del pulmón; actúan como fuelles que impulsan el aire sincronizadamente a través de las vías relativamente rígidas del pulmón. Los sacos aéreos también tienen funciones de protección: las partículas inhaladas de tamaño intermedio (1,1  $\mu\text{m}$ ) que no fueron eliminadas en el trayecto del aire inspirado previo a su llegada a los sacos aéreos se depositan en los sacos aéreos craneales y las partículas menores (0,09  $\mu\text{m}$ ) en el saco aéreo abdominal. La eliminación de estas partículas ha sido poco estudiada pero se considera que es llevada a cabo por los macrófagos de la pared de estos órganos.

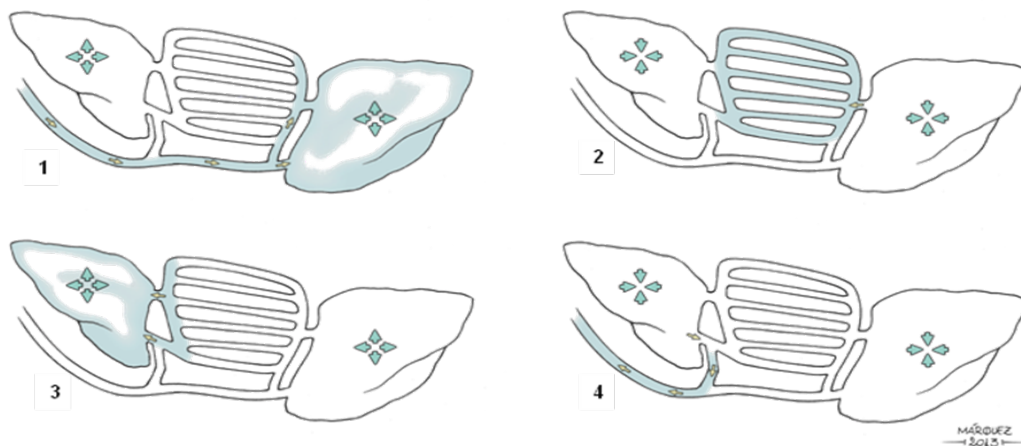
Durante muchos años se consideró a los sacos aéreos como una adaptación al vuelo. El hallazgo de sacos aéreos en algunos dinosaurios reposiciona a los sacos aéreos como una exaptación, esto es una estructura que es útil para el organismo y que fue construida originalmente para alguna otra función distinta de la actual. Se acepta que el origen filogenético de los sacos aéreos es anterior a la aparición de las aves y por lo tanto también a la adquisición del vuelo en este linaje animal.

## Ventilación del pulmón parabronquial

En los apartados anteriores se destacaron dos hechos en el pulmón parabronquial. Por una parte, el intercambio de gases ocurre en los capilares

aéreos, equivalentes funcionales de los alvéolos de los mamíferos; por otra parte el flujo de aire a través del pulmón es unidireccional: el aire atraviesa el pulmón en tanto que en los mamíferos el flujo es bidireccional. Se debe recordar además el papel de los sacos aéreos: estas estructuras no participan en el intercambio gaseoso sino que ventilan los pulmones y actúan como fuelles. Funcionalmente, los sacos aéreos pueden dividirse en **anteriores** (sacos interclavicular, cervicales y torácicos anteriores) y **posteriores** (torácicos posteriores y abdominales).

La ventilación del pulmón parabronquial es compleja. En primer término se presentará **el movimiento de una masa de aire** desde su ingreso al sistema de sacos aéreos-pulmón hasta su salida. Para seguir este trayecto es necesario analizar dos ciclos respiratorios consecutivos. En la primera inspiración la masa de aire ingresa desde el exterior por la tráquea y el mesobronquio y se dirige hacia los sacos aéreos posteriores (Fig. 6.16.1). En la primera espiración, esa masa de aire pasa de los sacos aéreos posteriores al pulmón (Fig. 6.16.2). En la segunda inspiración, la masa de aire contenida en los pulmones se desplaza a los sacos aéreos anteriores (Fig. 6.16.3). En la segunda espiración, la masa de aire alojada en los sacos aéreos anteriores sale al exterior por el mesobronquio y la tráquea (Fig. 6.16.4).

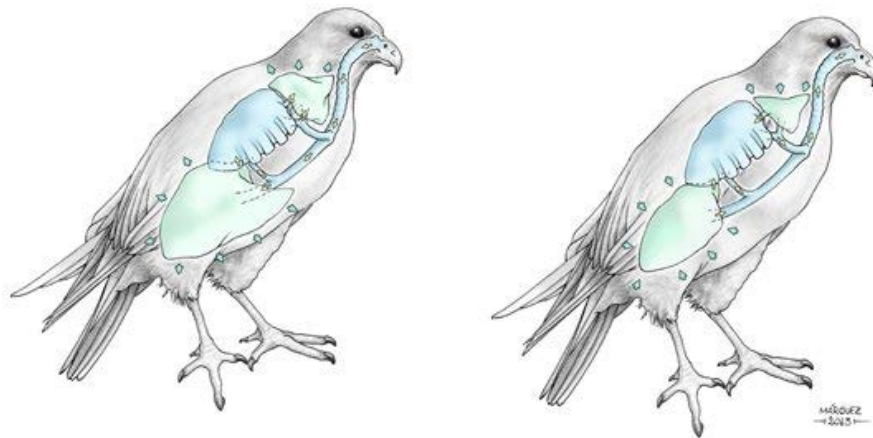


**Figura 6.16.** Las imágenes representan el movimiento de una masa de aire a través del sistema sacos aéreos-pulmón en la primera inspiración (1), primera espiración (2), segunda inspiración (3) y segunda espiración (4). Nótese además, los cambios de volumen que experimentan los sacos aéreos.

La descripción precedente consideró el movimiento de una masa de aire a través del sistema sacos aéreos-pulmón. En segundo término se considerará que:

- 1) en la inspiración de un ciclo respiratorio, una masa de aire está circulando por el sistema sacos aéreos-pulmón como se describió antes y **simultáneamente** se desplaza por el sistema otra masa de aire, procedente del ciclo respiratorio previo (lo mismo es válido para la espiración),
- 2) los sacos aéreos experimentan cambios de volumen,
- 3) los parabronquios reciben aire fresco tanto en la inspiración como en la espiración y,
- 4) el mesobronquio es, dentro del pulmón, el único sitio donde el flujo de aire es bidireccional.

Combinando estos hechos con la descripción anterior, un **ciclo respiratorio de las aves** puede resumirse de la siguiente forma (Fig. 6.17):



**Figura 6.17.** Ciclo respiratorio en un ave. El panel de la izquierda representa el flujo de aire en el pulmón y los sacos aéreos en la inspiración (flechas); el panel de la derecha corresponde al flujo de aire en la espiración.



En la **inspiración** el aire proveniente del mesobronquio pasa directamente hacia los sacos aéreos posteriores; una pequeña cantidad de aire pasa al pulmón (Fig. 6.17, panel de la izquierda). Los sacos aéreos posteriores se expanden por la llegada de aire fresco, también aumenta el volumen de los sacos aéreos anteriores, en este caso por el ingreso de aire desde el pulmón.

En la **espiración**, el aire contenido en los sacos aéreos posteriores fluye al pulmón (Fig. 6.17, panel de la derecha). Este aire circula por los parabronquios y llega a los capilares aéreos donde se produce el intercambio de gases. Los sacos aéreos disminuyen de volumen: los sacos posteriores debido a que el aire que contienen pasa al pulmón y los sacos anteriores porque su aire sale a través del mesobronquio.

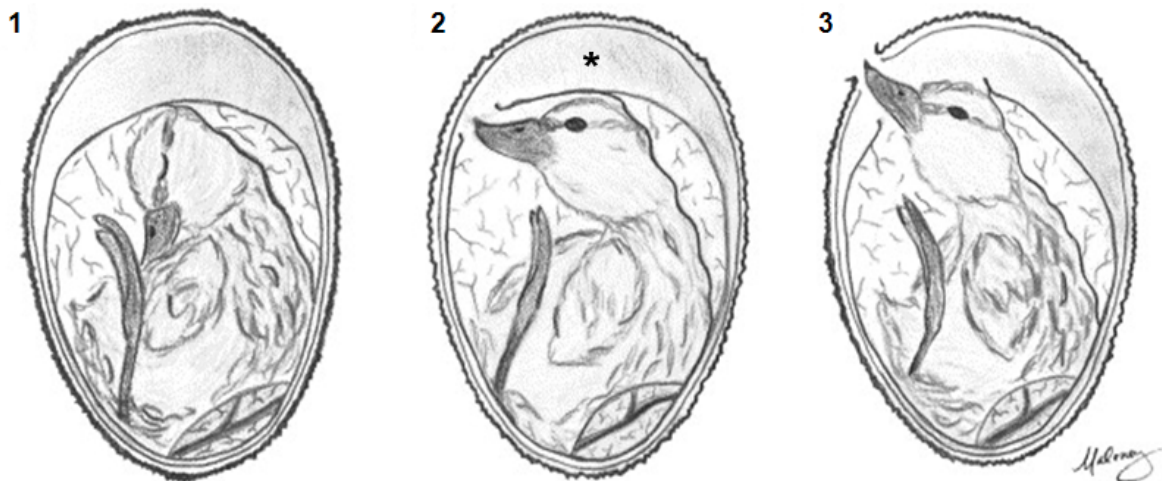
El sistema de conducción de aire a través del pulmón no posee válvulas que puedan abrirse y cerrarse para crear un flujo unidireccional. Actualmente se considera que la compleja estructura de las vías pulmonares produce condiciones aerodinámicas que dirigen el aire a lo largo de las trayectorias inspiratorias y espiratorias sin necesidad de válvulas pasivas o activas. Los lectores interesados pueden encontrar una discusión detallada sobre este tema en Maina (2002).

#### **Recuadro 6.1**

##### **Ontogenia y respiración en las aves**

En la ontogenia de las aves se identifican tres estadios secuenciales de la respiración: los **estadios prenatal** o embrionario, **paranatal** o eclosión y **postnatal** o **post-eclosión**. En el **estadio prenatal** el intercambio respiratorio entre el embrión y la atmósfera ocurre a través de la membrana corioalantoidea. Esta membrana está muy vascularizada y comprimida contra la cáscara del huevo, por su lado interno. El oxígeno y el dióxido de carbono pasan de la sangre a la atmósfera por difusión a través de los poros de la cáscara del huevo. A medida que se desarrolla el embrión, el huevo se deshidrata y se forma la cámara de aire

en el extremo romo del huevo, entre las membranas testáceas externa e interna. El **estadio paranatal** se inicia cuando el polluelo penetra con su pico la cámara de aire (picoteo interno); esto ocurre en el último día de incubación en el pollo. Durante este estadio, los movimientos respiratorios inicialmente irregulares se regularizan y llevan aire a los pulmones y los sacos aéreos. Los pulmones no son funcionales de manera inmediata tras la primera respiración y su completa aireación lleva varias horas. Los movimientos respiratorios regulares coinciden con el rápido desarrollo, a partir del parabronquio, de los tejidos de intercambio (atrios, infundíbulos y capilares aéreos) junto a un notable incremento de los capilares sanguíneos entre las arteriolas y las vénulas. El polluelo realiza una transición gradual desde la respiración a través de la membrana corioalantodea hacia la respiración pulmonar. El **estadio postnatal** se inicia cuando el polluelo con su pico rompe la cáscara del huevo (picoteo externo) (Fig. 6.18).



**Figura 6.18.** Respiración en el pato *Anas platyrhynchos*. 1. Estadio prenatal previo al picoteo interno. 2. Estadio paranatal tras el ingreso del pico en la cámara de aire (\*). 3. Estado postnatal, picoteo externo en la eclosión.

Comparados con los pulmones de los mamíferos que experimentan un intenso crecimiento de las porciones terminales de las vías aéreas luego del nacimiento, al momento de la eclosión los pulmones y el sistema de sacos aéreos de las aves

han finalizado prácticamente su desarrollo. Los capilares aéreos y sanguíneos se anastomosan e interdigitan en los tres últimos días de la incubación y están en condiciones de reemplazar a la membrana corioalantoidea en el momento de la eclosión. El desarrollo pulmonar es significativamente mayor en las aves nidífugas respecto de las aves nidícolas, lo cual puede ser importante para los pichones nidífugos más activos.

## **Bibliografía**

Abdalla MA, King AS (1975) The functional anatomy of the pulmonary circulation of the domestic fowl. *Respiration Physiology* 23: 267-290.

Bernhardt W, Gebert A, Vieten G, Rau GA, Hohlfeld JM, Postle AD, Freihorst J (2001) Pulmonary surfactant in birds: coping with surface tension in a tubular lung. *American Journal of Physiology Integrative and Comparative Physiology* 281: R327-R337.

Brackenbury J (1980) Respiration and production of sounds by birds. *Biological Reviews* 55: 363-378.

Brown RE, Brain JD, Wang N (1997) The Avian Respiratory System: A Unique Model for Studies of Respiratory Toxicosis and for Monitoring Air Quality. *Environmental Health Perspectives* 105: 188-200.

Cevic –Demirkan A, Hazirogolu RM, Kurtul I (2007) Gross Morphological and Histological Features of Larynx, Trachea and Syrinx in Japanese quail. *Anatomia, Histologia, Embryologia* 36: 215-219.

Geist NR (2000) Nasal Respiratory Turbinate Function in Birds. *Physiological and Biochemical Zoology* 73: 581-589.

Hill RW, Wyse GA, Anderson M (2004) *Fisiología animal*. Editorial Médica Panamericana. Madrid.

Hodges RD (1974) *The histology of the fowl*. Academic Press. Londres. Pág. 113-149.

Maina JN (2000) What it takes to fly: the structural and functional respiratory refinements in birds and bats. *The Journal of Experimental Biology* 203: 3045-3064.

Maina JN, Nathaniel C (2001) A Qualitative and Quantitative Study of the Lung of an Ostrich *Struthio camelus*. *The Journal of Experimental Biology* 204: 2013-2030.

Maina JN (2002) Some recent advances on the study and understanding of the functional design of the avian lung: morphological and morphometric perspectives. *Biological Reviews* 77: 97-152.

Maina JN (2003) A systematic study of the development of the airway (bronchial) system of the avian lung from days 3 to 26 of embryogenesis: a transmission electron microscopic study on the domestic fowl, *Gallus gallus* variant *domesticus* *Tissue and Cell* 35: 375–391.

Maina JN (2006) Development, structure, and function of a novel respiratory organ, the lung-air sac system of birds to go where no other vertebrate has gone. *Biological Reviews* 81: 545-579.

Maina JN, Jimoh SA (2013) Structural failures of the blood-gas barrier and the epithelial-epithelial cell connections in the different vascular regions of the lung of the domestic fowl, *Gallus gallus* variant *domesticus*, at rest and during exercise. *Biology Open* 152(3): 267-276.

Oreig S, Bernhard W, Biswas SC, Daniels CB, Hall SB, Hetz SK, Lang CJ, Maina JN, Panda AK, Perez-Gil J, Possmayer F, Veldhuizen RA, Yan W (2006) The anatomy, physics, and physiology of gas exchange surfaces: is there a universal function for pulmonary surfactant in animal respiratory structures. *Integrative and Comparative Biology* 47: 610-627.

Pilarski JQ, Hempleman SC (2007) Development of avian intrapulmonary chemoreceptors. *Respiratory Physiology and Neurobiology* 157: 393-402.

Reese S, Dalamani G, Kaspers B (2006) The avian lung-associated immune system: a review. *Veterinary Research* 37: 311-324.

Scott GR (2011) Elevated performance: the unique physiology of birds that fly at high altitudes. *Journal of Experimental Biology* 214: 2455-2462.

Scheuermann DW, Klika E, De Groot-Lasseel MHA, Bazantova I, Switka A (1997) An electron microscopy study of the parabronchial epithelium in the mature lung of four bird species. *The Anatomical Record* 249: 213-225.

Sereno PC, Martinez RN, Wilson JA, Varricchi DJ, Alcober JA, Larsson HCE (2008) Evidence for Avian Intrathoracic Air Sacs in a New Predatory Dinosaur from Argentina. *Plos One* 3 (9) e3003.

Thompson MB (2007) Comparison of the respiratory transition at birth or hatching in viviparous and oviparous amniote vertebrates. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 148: 755-760.

Warner RA (1972) The anatomy of the syrinx in passerine birds. *Journal of Zoology London* 168: 381-393.

Watson RR, Fu Z, West JB (2007) Morphometry of the extremely thin pulmonary blood-gas barrier in the chicken lung. *American Journal of Physiology Lung Cell and Molecular Physiology* 292: L769-777.

West JB, Watson RR, Fu Z (2006) The honeycomb-like structure of the bird allows a uniquely thin blood-gas barrier. *Respiratory Physiology and Neurobiology* 152: 115–118.

Watson RR, Fu Z, West JB (2008) Minimal distensibility of pulmonary capillaries in avian lungs compared with mammalian lungs. *Respiratory Physiology and Neurobiology* 160: 208-214.

Yildiz H, Bahadır A, Akkoc A (2003) A Study on the Morphological Structure of Syrinx in Ostriches (*Struthio camelus*). *Anatomia, Histologia Embryologia* 32: 187–191.

**CAPÍTULO 7**  
**SISTEMA URINARIO**

*Norma González*



## Índice del capítulo 7

Introducción

Riñones

**Lobulillo renal**

**Nefronas**

**Morfología de las distintas porciones de las nefronas**

Corpúsculo renal

Túbulo proximal

Segmento intermedio o de conexión

Asa de Henle

Túbulo distal

Tubos colectores

**Circulación sanguínea del riñón**

Uréteres

Producción de orina

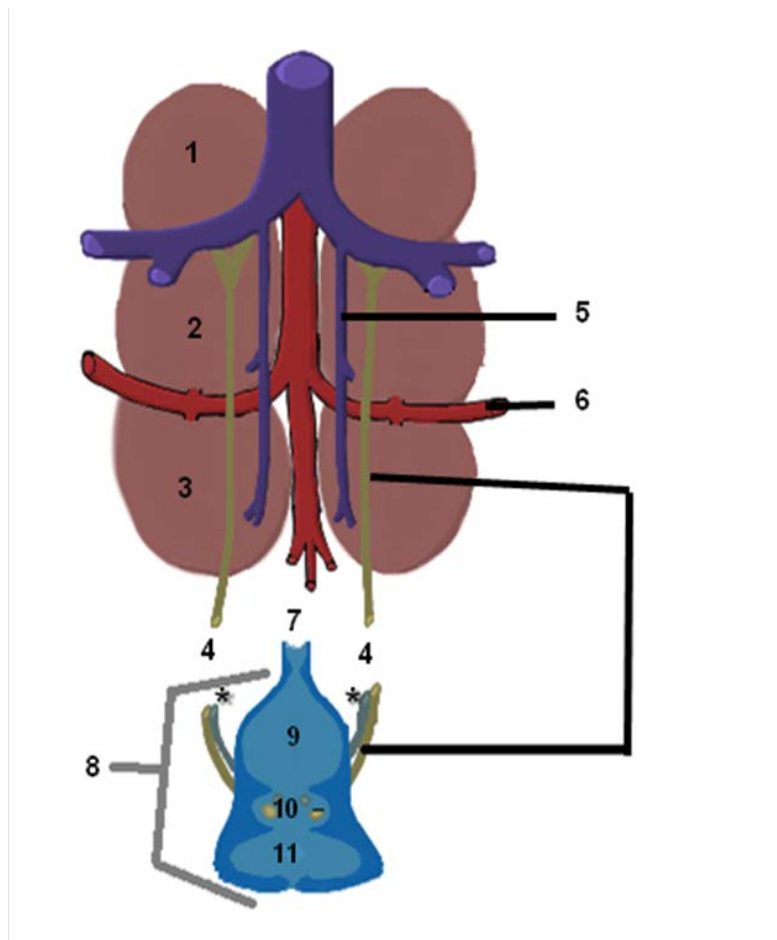
**Recuadro 7.1 Glándulas de la sal**

Bibliografía

## Introducción

El sistema urinario tiene como función primaria mantener un adecuado balance de agua y minerales en el cuerpo. Otras actividades de este sistema incluyen la filtración y excreción de productos de desecho provenientes del procesamiento de alimentos, drogas y sustancias nocivas, la regulación de la presión arterial y la secreción de hormonas.

Los órganos que componen el sistema urinario aviar son un par de **riñones** y un par de **uréteres**. Los dos uréteres desembocan en la cloaca, en el sector del urodeo (Fig. 7.1). Las aves carecen de vejiga urinaria.



**Figura 7.1.** Esquema de la organización general del sistema urinario en las aves (macho). Se representan los riñones y sus tres divisiones (1, 2 y 3: divisiones craneal, media y caudal, respectivamente) y los uréteres (4) que desembocan en el urodeo (10) de la cloaca (8). Se muestran además la vena renal (5), la arteria isquiática externa (6), el recto (7), el coprodeo (9), el proctodeo (11). Los asteriscos (\*) señalan los conductos deferentes.



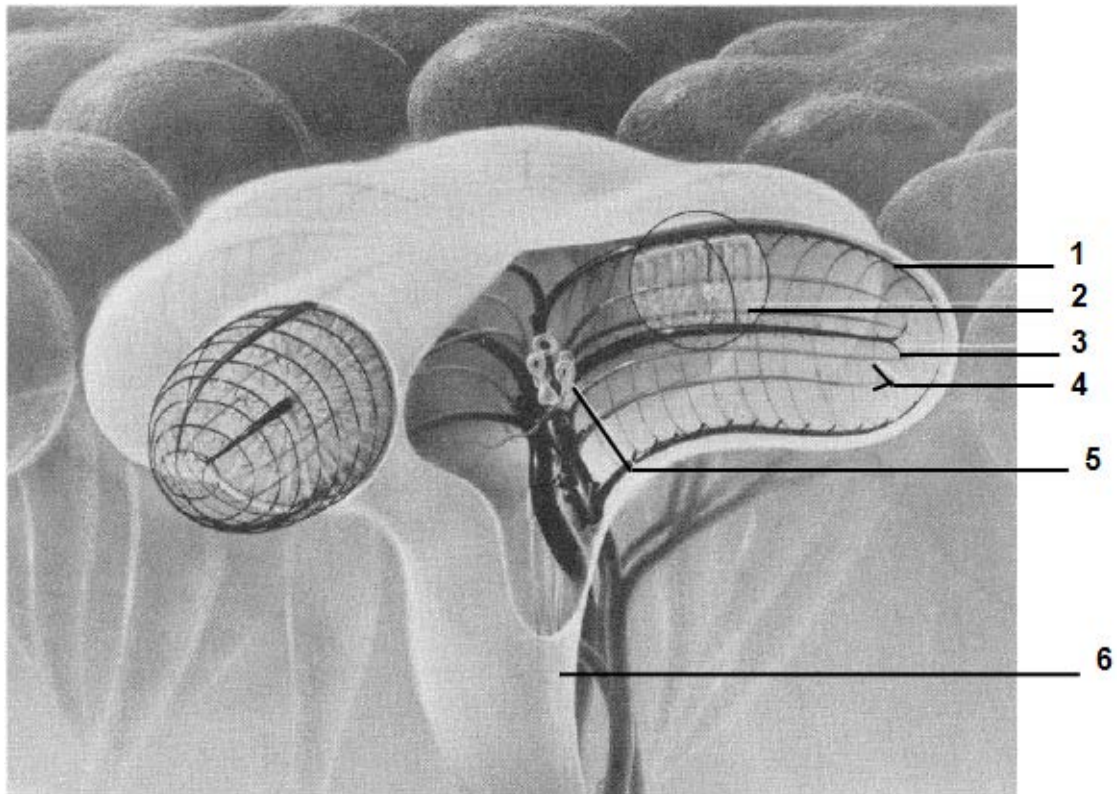
## Riñones

Los riñones de las aves se ubican simétricamente en la cara ventral de los huesos sinsacro e ilion. Son rojo oscuro y alargados; en la gallina miden aproximadamente 7 cm de largo y 2 cm de ancho. Su peso oscila entre un 1-2 % del peso corporal por lo que, proporcionalmente, pesan más que los riñones de los mamíferos. En general, las especies aviares de menor tamaño corporal presentan riñones proporcionalmente más grandes. El máximo tamaño relativo se encontró en los passeriformes.

Macroscópicamente los riñones tienen una apariencia lobulada en su cara ventral; sin embargo, estos seudolóbulos corresponden a regiones delimitadas superficialmente por el pasaje de los vasos sanguíneos. En el riñón de la gallina se aprecian tres regiones, denominadas **división craneal**, **media** y **caudal** (Fig. 7.1). La separación entre la división craneal y la división media corresponde al surco por donde transcurre la arteria ilíaca externa. La demarcación entre las divisiones media y caudal corresponde al surco generado por el pasaje de la arteria isquiática externa. En la superficie de los riñones se pueden apreciar pequeñas áreas poliédricas que corresponden a los **lobulillos renales** (véase más adelante).

Entre los vertebrados, la estructura del riñón de las aves es única e intermedia entre los ectotermos y los mamíferos. Por una parte, presentan dos tipos de nefronas, unas con asa de Henle y otras carentes de asa de Henle (véase más adelante). Por otra parte, los riñones reciben sangre venosa por el sistema porta renal (véase más adelante). En particular, a diferencia de los mamíferos, en los cuales la corteza y la médula se organizan como dos franjas paralelas, el riñón aviar es más complejo. La **corteza** adopta forma de cilindros y la **médula** está dispuesta en una serie de conos alargados que se entremezclan con la corteza (Fig. 7.2). En el riñón aviar típico la corteza constituye una amplia zona y corresponde a un 70-85% del volumen del órgano en tanto que la médula comprende un 5-15% de dicho volumen; el porcentaje restante corresponde a los vasos sanguíneos. En general, la médula renal de los passeriformes está proporcionalmente muy desarrollada; así, por ejemplo en el gorrión sabanero

común de América Central y del Norte (*Passerculus sandwichensis*) la médula representa una proporción de alrededor del 22 % del volumen renal.

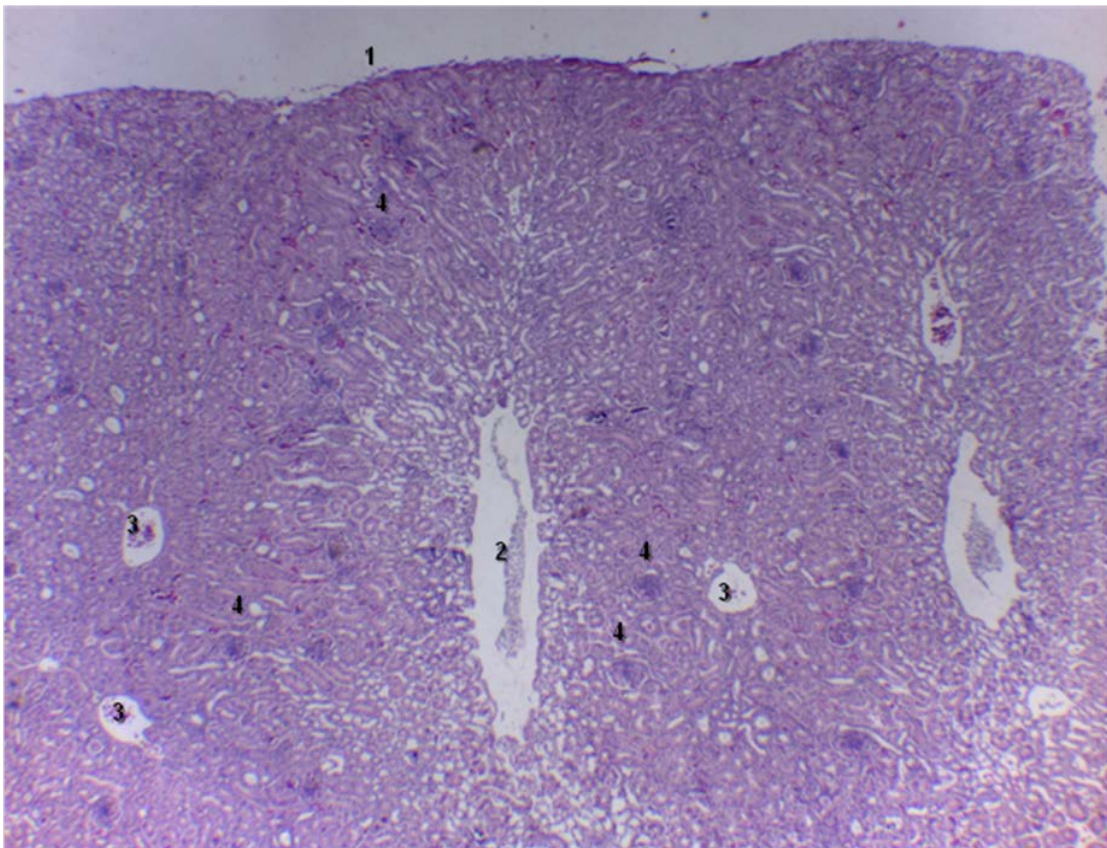


**Figura 7.2.** Representación esquemática de una porción del riñón aviar mostrando la disposición en forma de conos de la médula y los “cilindros” corticales. El eje de cada cilindro cortical corresponde a la vena centrolobulillar (3) alrededor de la cual se disponen las nefronas reptilianas (2). Las nefronas mamalianas (5) se localizan en la región cercana al cono medular (6). Se observan además las arterias intralobulillares (4) y las venas interlobulillares (1).

El **estroma renal** comprende a la cápsula (Fig. 7.3) que rodea a los riñones y a diversas porciones de tejido conectivo localizadas en el interior de estos órganos. La cápsula renal es una delgada capa de tejido conectivo denso con abundantes fibras colágenas y menor cantidad de fibras reticulares y elásticas. El tejido conectivo de la cápsula se introduce desde la superficie del órgano y mediante delgadas capas delimita a los lobulillos renales. El tejido conectivo que rodea a los conos medulares es de mayor espesor. El tejido conectivo intersticial contiene fibroblastos y abundantes fibras reticulares que rodean a los capilares y a las nefronas; está más desarrollado en los conos medulares.

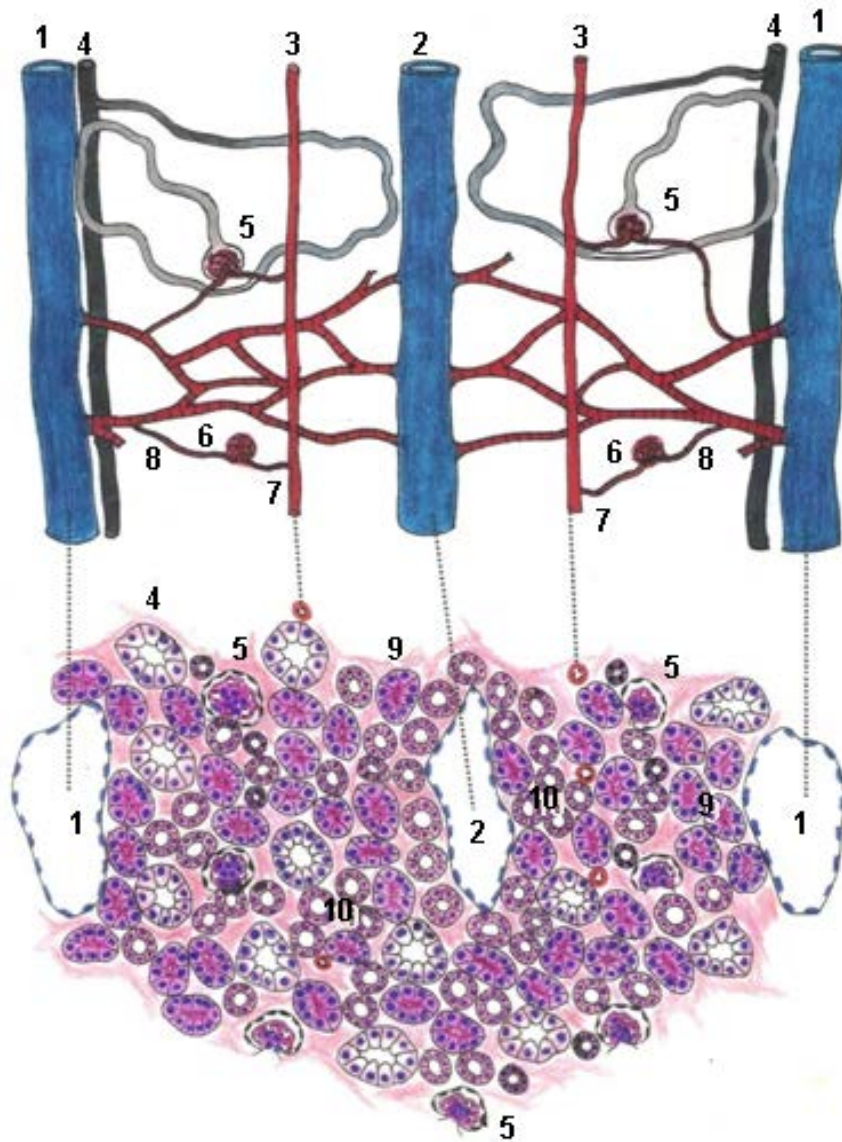
## Lobulillo renal

Los **lobulillos renales** contienen **tejido cortical** (corpúsculos renales, túbulos proximales y túbulos distales) y **tejido medular** (asas de Henle, tubos colectores y vasos rectos). Están limitados lateralmente por escaso tejido conectivo en el que se ubican los tubos colectores perilobulillares junto a los cuales transcurren, en dirección paralela, las venas interlobulillares (Fig. 7.2 y 7.3.).



**Figura 7.3.** Riñón de pollo. Coloración H-E. 4x. Se muestra la superficie renal, cubierta por la cápsula renal (1) y una porción de la corteza en la cual se observan la vena centrolobulillar (2), las venas perilobulillares (3). Se señalan algunos corpúsculos renales (4).

El centro del lobulillo está ocupado por la **vena centrolobulillar**. Las **arterias intralobulillares** se ubican a cada lado de la vena centrolobulillar, aproximadamente a mitad de distancia entre esta vena y las **venas interlobulillares** (Fig. 7.3 y 7.4).

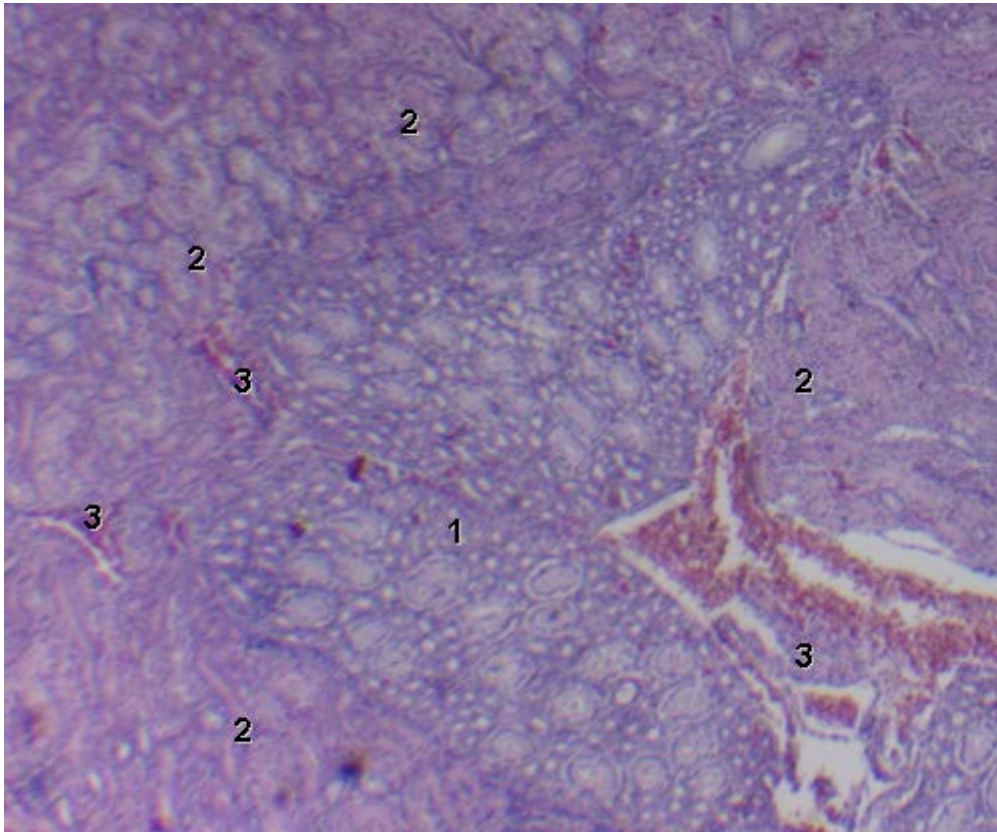


**Figura 7.4.** Dibujo esquemático del sector de un lobulillo renal que muestra las relaciones entre sus componentes vasculares, las partes de las nefronas y los tubos colectores. Vena interlobulillar (1), vena centrolobulillar (2), arteria intralobulillar (3), tubo colector perilobulillar (4), corpúsculo renal (5) glomérulo renal (6) arteriola aferente (7) arteriola eferente (8) túbulo proximal (9), túbulo distal (10).

Los corpúsculos renales en general se disponen como una letra U abierta hacia la superficie del riñón y que rodea a la vena centralobulillar. Los túbulos distales abundan en la región comprendida entre la arteria intralobulillar y la vena centrolobulillar, en cambio los túbulos proximales tienden a localizarse entre la arteria intralobulillar y la periferia del lobulillo (Fig. 7.4). En la zona cortical

profunda, y por tanto cerca de los conos medulares, se encuentran corpúsculos renales de mayor tamaño que pertenecen a las nefronas mamalianas (véase más adelante).

El tejido medular, como ya se mencionara, adopta la forma de conos. Los **conos medulares** están rodeados por tejido conectivo (Fig. 7.5).



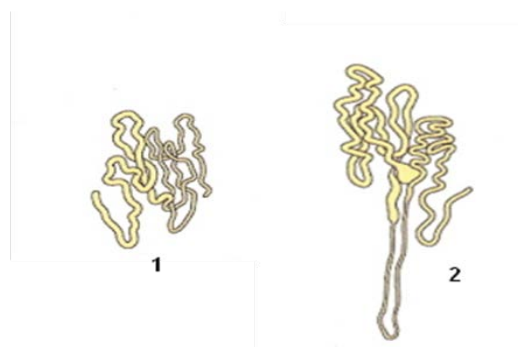
**Figura 7.5.** Vista panorámica del riñón aviar. Coloración H-E. 4x. Se aprecia un cono medular en corte transversal (1), rodeado por tejido cortical (2) y vasos sanguíneos (3).

Los **conos medulares** contienen asas de Henle, tubos colectores y tejido conectivo intersticial con vasos sanguíneos y linfáticos. Su forma cónica obedece a la disminución del número de estructuras localizadas en la sustancia medular a medida que aumenta la distancia respecto de superficie del riñón (Fig. 7.2). Por una parte, el número de tubos colectores disminuye a medida que se reúnen y confluyen en un único tributario del uréter; por otra parte el número de asas de Henle disminuye hacia las cercanías del uréter debido a que las nefronas de asas más largas son las menos numerosas. El tamaño de

los conos medulares varía entre distintos tipos de aves. Son de mayor tamaño en algunas aves que se caracterizan por una capacidad relativamente alta para concentrar orina, como la codorniz de Gabel (*Callipepla gambelii*). Existen especies con conos medulares muy reducidos, por ejemplo los colibríes. En el pequeño colibrí de Ana (*Calypte anna*) de América del Norte, la médula representa solo el 2,4% del volumen del órgano, lo que se relaciona con que en esta especie solo el 1% de las nefronas poseen asas de Henle. En cuanto al hábitat, las aves acuáticas suelen tener la región medular más pequeña y las aves de ambientes desérticos, un componente medular proporcionalmente mayor.

## Nefronas

Las poblaciones de nefronas del riñón de las aves muestran heterogeneidad en su morfología, dentro de la cual es posible distinguir dos tipos básicos: las nefronas sin asa de Henle y las nefronas con asa de Henle. Tradicionalmente se las ha denominado **nefronas reptilianas** a las primeras y **nefronas mamalianas** a las segundas por recordar a las nefronas de los reptiles y de los mamíferos, respectivamente (Fig. 7.6 y 7.7). En algunas especies se describen además nefronas de características intermedias, denominadas de transición.



**Figura 7.6.** Tipos de nefronas de las aves. La mayoría de las nefronas del riñón aviar son de tipo reptiliano (1). Solo una pequeña proporción de las nefronas aviares poseen asa de Henle y se designan nefronas mamalianas (2).

Las **nefronas sin asa de Henle** o **reptilianas** son las más numerosas; su proporción oscila entre un 70 a 90%. Se circunscriben a la región cortical, sin

que ninguna de sus porciones forme parte de los conos medulares. Su longitud es de 6-8 mm en la gallina. Estas nefronas son túbulos sencillos, plegados sobre si mismos. Están compuestas por un corpúsculo renal pequeño (65  $\mu\text{m}$  de diámetro) (Fig. 7.6) un túbulo proximal, un pequeño segmento de conexión y un túbulo distal (Fig. 7.7).

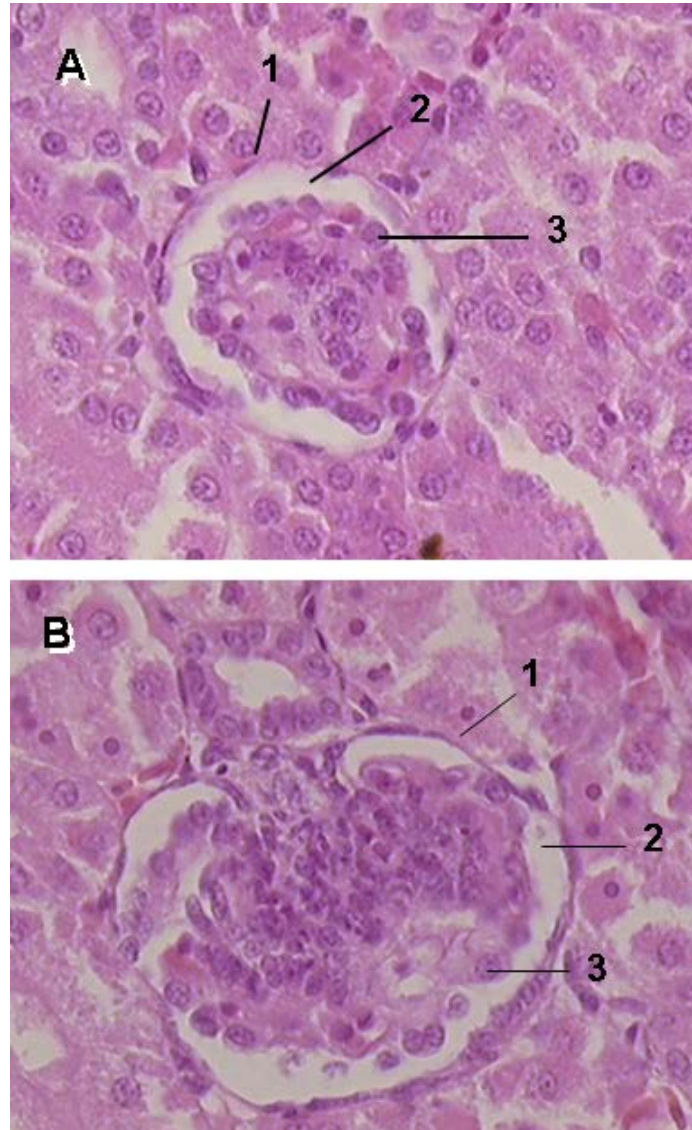
Las **nefronas con asa de Henle** o **mamalianas** representan un bajo porcentaje de las nefronas en el riñón de las aves (10-30%). Su longitud es de 15 mm en la gallina. Estas nefronas son más complejas que las nefronas sin asa y sus componentes son similares a los de las nefronas de los mamíferos. Sus corpúsculos renales son más grandes que los de las nefronas sin asas (100  $\mu\text{m}$  de diámetro) -pero más pequeños que los de los mamíferos- y se localizan cerca del cono medular. Están compuestas por el corpúsculo renal, el túbulo proximal, el asa de Henle y el túbulo distal (Fig. 7.6 y 7.7). Solo el asa de Henle se localiza en los conos medulares.

## **Morfología de las distintas porciones de las nefronas**

### Corpúsculo renal

Como se mencionó, los corpúsculos renales de las aves son pequeños. Su reducido tamaño se relaciona con las escasas divisiones que sufre la arteriola aferente (solamente dos ramificaciones primarias en las nefronas reptilianas).

Al igual que en los mamíferos, los **corpúsculos renales** de las aves están constituidos por un ovillo de capilares denominado **glomérulo renal**, rodeado por la **cápsula de Bowman** (Fig. 7.7).



**Figura 7.7.** Corpúsculos renales del riñón aviar. Coloración H-E. 400x. Se aprecia el menor tamaño del corpúsculo renal de una nefrona reptiliana (panel A) y el corpúsculo renal de una nefrona mamaliana (panel B). Se indican además componentes del corpúsculo: la hoja parietal de la cápsula de Bowman (1), el espacio capsular (2) y células de la hoja visceral de la cápsula de Bowman (3, podocitos).

Los **capilares glomerulares** son de tipo fenestrado y entre sus asas se ubican las células mesangiales. Las **células mesangiales**, pequeñas y ramificadas, son muy abundantes. Su escaso citoplasma determina que sus núcleos, redondeados y proporcionalmente grandes, se encuentren muy cercanos unos a otros. De esta manera, en los cortes histológicos coloreados con hematoxilina y eosina, el corpúsculo renal de las aves presenta una basofilia mayor que el corpúsculo renal de los mamíferos. El microscopio electrónico de transmisión



permite apreciar la existencia de un material fibrilar entre las células mesangiales y la lámina basal de los corpúsculos renales.

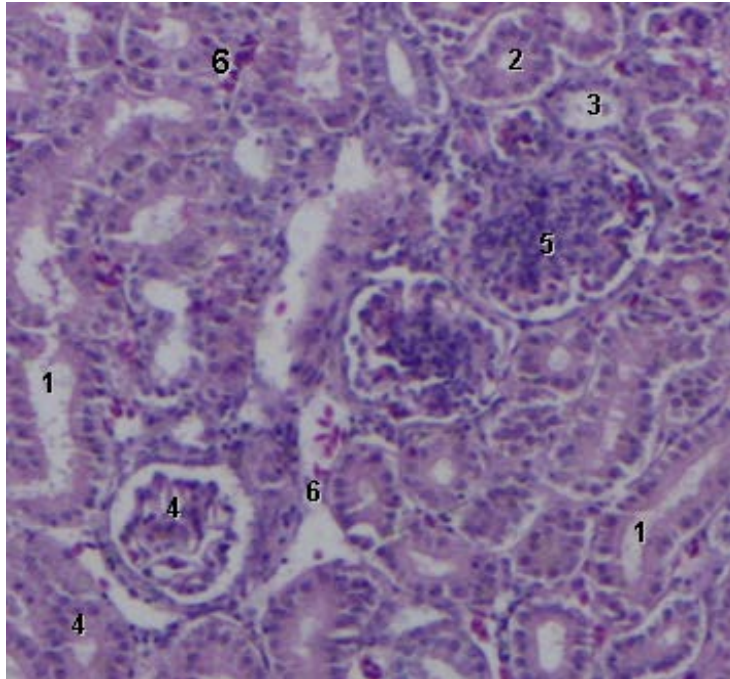
La **cápsula de Bowman** es similar a la de los mamíferos; posee una **hoja parietal** con células epiteliales planas y una **hoja visceral** constituida por podocitos que pueden clasificarse como células cúbicas y por lo tanto de mayor altura respecto de estas células en los mamíferos (Fig. 7.7). Los **podocitos** poseen proyecciones primarias que se ramifican en numerosos procesos secundarios que apoyan sobre la lámina basal. En estas células se ha identificado mediante inmunohistoquímica la presencia de acuaporina-1, una proteína encargada de transportar el agua a través de los compartimientos celulares. Las hojas parietal y visceral delimitan el espacio capsular al que llega el líquido filtrado desde la sangre (Fig. 7.7). El filtrado pasa desde este espacio capsular al túbulo proximal.

La presencia de un mesangio extraglomerular es discutida. En la gallina se han encontrado células semejantes a las descritas en los mamíferos, de coloración más pálida que las del mesangio intraglomerular y localizadas entre las arteriolas aferentes y eferentes. Actualmente se considera que el mesangio extraglomerular está presente en todas las nefronas del riñón de las aves si bien resulta más evidente en las nefronas mamalianas.

### Túbulo proximal

El **túbulo proximal** es la porción más larga de la nefrona, ocupa alrededor de la mitad de la longitud de las nefronas reptilianas. La parte inicial del túbulo es más delgada y corresponde a la porción contorneada; la parte restante es más gruesa y corresponde a la porción recta.

Un epitelio cúbico alto o cilíndrico bajo forma la pared del túbulo proximal. Las células presentan núcleos esféricos u ovals con cromatina dispersa y se ubican en la mitad basal de la célula (Fig. 7.8).



**Figura 7.8.** Sector de la corteza de un lobulillo renal. Coloración H-E. 40x. Se observan cortes longitudinales (1) y transversales (2) de túbulos proximales y túbulos distales (3). Se aprecian además la diferencia de tamaño entre el corpúsculo de una nefrona reptiliana (4) y el corpúsculo de una nefrona mamaliana (5) y vasos sanguíneos (6).

Las células epiteliales de los túbulos proximales poseen microvellosidades apicales; en esta localización se ha identificado en el riñón del gorrión (*Passer domesticus*) la presencia de acuaporina-1. En algunos grupos de aves, como los colibríes, se encontró que las microvellosidades son más largas en las especies que viven en climas desérticos, lo que permitiría una mayor reabsorción de agua y, en consecuencia, una concentración de la orina más eficiente. La microscopía electrónica permite observar invaginaciones localizadas entre las microvellosidades en la membrana apical de las células del túbulo proximal. En la región basal existen abundantes mitocondrias alargadas que originan la alta acidofilia y la imagen estriada que pueden observarse con el microscopio óptico en esta región, especializaciones que se asocian con el transporte activo de iones. También son abundantes los peroxisomas. En algunas especies como la codorniz japonesa (*Coturnix coturnix japonica*) y el gallo de Guinea (*Numida meleagris*) se encontraron algunas inclusiones lipídicas.

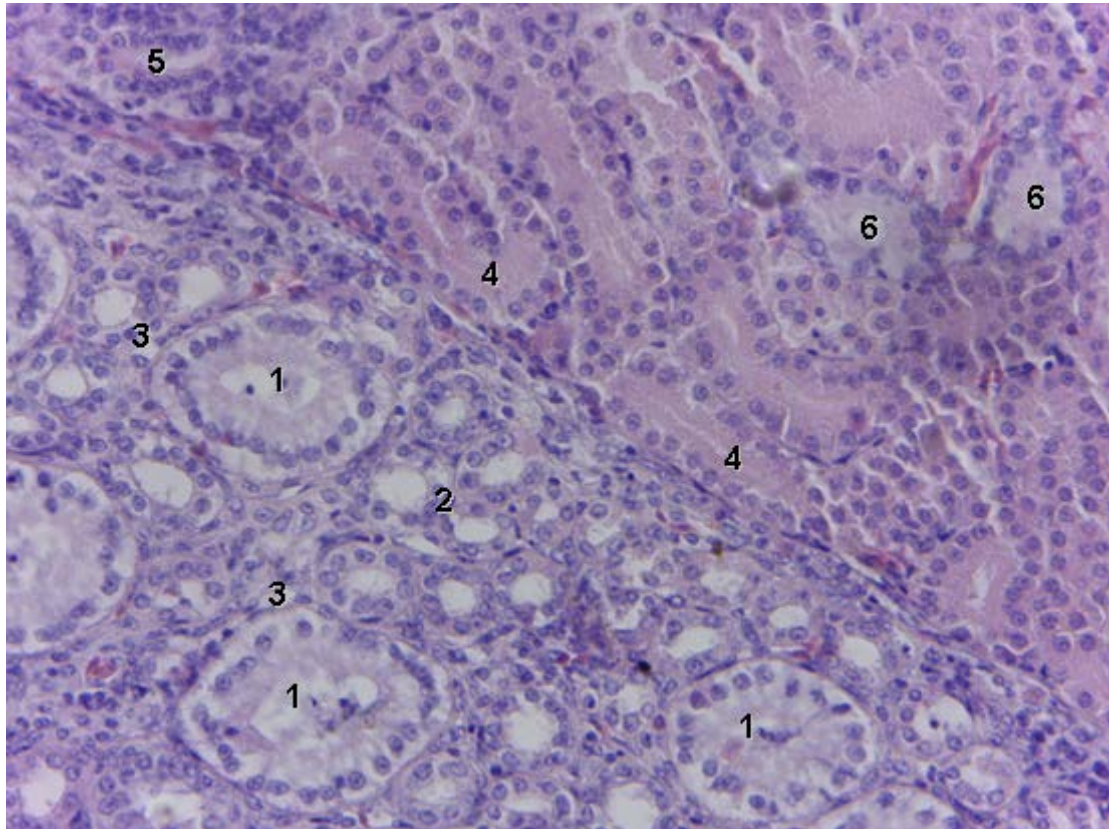
## Segmento intermedio o de conexión

Este segmento se encuentra solo en las nefronas reptilianas. Es corto y conecta al túbulo proximal con el túbulo distal. Está revestido por células epiteliales bajas y es el equivalente al túbulo intermedio ciliado observado en el riñón de los reptiles.

## Asa de Henle

Como ya se mencionara, el **asa de Henle** se encuentra solo en las nefronas mamalianas y se localiza en los conos medulares (Fig. 7.9). El asa de Henle en el riñón aviar está formada por un segmento descendente y un segmento ascendente. El segmento descendente está compuesto por células planas altamente interdigitadas con escasas mitocondrias. En la región previa a la curva del asa, la pared del segmento descendente se hace más alta. Esta región engrosada tiene una longitud variable. El segmento ascendente del asa de Henle en todas las aves es grueso; las células que forman su pared muestran extensos plegamientos de la membrana basolateral que rodean numerosas mitocondrias. En estas células se ha identificado la presencia de acuaporina-1.

Un rasgo particular del asa de Henle aviar, con respecto a las nefronas de los mamíferos, es la ausencia de un segmento ascendente delgado. En los mamíferos la estructura del asa depende en cierto grado del lugar en que se produce el giro entre el segmento descendente y ascendente. Las nefronas corticales de los mamíferos tienen asas cortas, con un segmento descendente delgado y células más altas que pueden formar la zona del giro. Las nefronas yuxtamedulares de los mamíferos tienen asas de Henle largas y su zona del giro está tapizada por células epiteliales planas. Como se describió en el párrafo anterior, en las nefronas mamalianas de las aves el epitelio adquiere mayor altura antes de la zona de giro por lo que el segmento ascendente es grueso.



**Figura 7.9.** Sector del riñón; límite córtico medular. Coloración H-E. 40x. Se distinguen una porción de un cono medular (ángulo inferior izquierdo) y una porción de tejido cortical (ángulo superior derecho). En el cono medular se identifican los tubos colectores medulares (1) y porciones gruesas y delgadas del asa de Henle (2 y 3, respectivamente). En el tejido cortical se señalan túbulos proximales (4), túbulos distales (5) y tubos colectores perilobulillares (6).

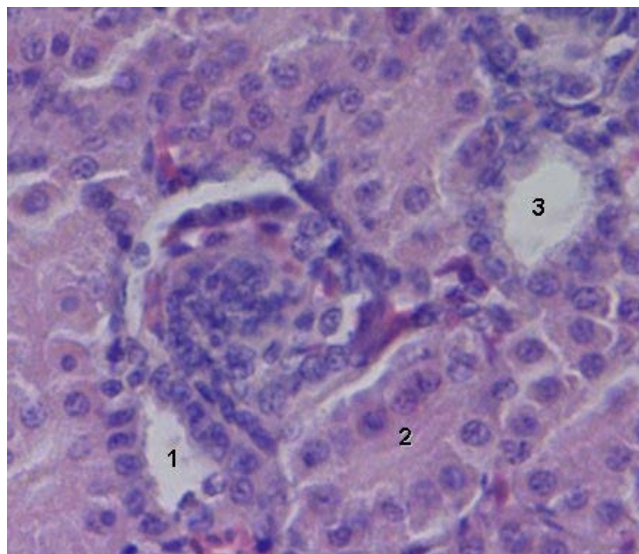
### Túbulo distal

El **túbulo distal** (Fig. 7.8 y 7.9) presenta un recorrido más corto que el túbulo proximal. Posee una porción recta inicial con células cúbicas bajas, de núcleo redondeado, caracterizadas por sus repliegues basales en los que se localizan grandes mitocondrias alargadas. Estas células presentan microvellosidades apicales cortas y gruesas que no conforman ribete en cepillo. Además, el polo apical no presenta positividad frente al PAS, propiedad tintorial que constituye una diferencia con respecto al túbulo proximal. En las nefronas reptilianas el túbulo distal se inicia en la mácula densa; en las nefronas mamalianas ese es el sitio en el que pasa a ser contorneado. Las células del túbulo distal muestran numerosos repliegues basales que se hacen menos abundantes en los túbulos

cercanos a la vena centrolobulillar. Entre estos repliegues se ubican mitocondrias alargadas que otorgan acidofilia a esta región. El extremo apical se observa como una proyección clara carente de organelas.

La estructura de los túbulos distales, al acercarse a los tubos colectores intralobulillares muestra cambios graduales, por ejemplo la aparición de células intercaladas u oscuras dispersas (véase más adelante, en tubos colectores) y ocasionales células secretoras de mucinógeno.

El **complejo yuxtaglomerular** está presente solo en las nefronas mamalianas. El complejo, al igual que en los mamíferos, está compuesto por la **mácula densa**, las **células yuxtaglomerulares** y el **mesangio extraglomerular**. La **mácula densa** (Fig. 7.10) posee una estructura intermedia respecto del resto del túbulo distal y la misma estructura de los mamíferos: sus células son más bajas que en los mamíferos y el aparato de Golgi no es basal como en ellos. Sin embargo, la extrema delgadez de la lámina basal se mantiene en ambos grupos.



**Figura 7.10.** Sector de la región cortical de un lobulillo renal. Coloración H-E. 40x. Se observan la mácula densa (1), túbulos proximales (2) y túbulos distales (3).

Existen células yuxtaglomerulares productoras de renina similares a las de los mamíferos, situadas en la pared de las arteriolas aferentes. En algunas aves como los patos y las gallinas el mesangio también es un productor muy importante de esta sustancia. Ya se mencionó que el mesangio extraglomerular

se considera un componente común a todas las nefronas del riñón de las aves. En general los componentes del complejo yuxtaglomerular son difíciles de reconocer en los animales muy jóvenes.

### Tubos colectores

Dentro del lobulillo renal, la porción inicial de los **tubos colectores** se extiende desde el túbulo distal de las nefronas reptilianas y de transición hasta los tubos **colectores perilobulillares** (Fig. 7.9). Al alcanzar la región cortical profunda, cada tubo colector recibe tres nefronas mamalianas.

Los **tubos colectores** están revestidos por un epitelio cúbico alto (Fig. 7.9). Se han encontrado dos tipos celulares en los tubos colectores corticales: las **células principales** o claras y las **células intercaladas** u oscuras. Ambas presentan un núcleo central o basal y un citoplasma con moderada cantidad de ribosomas libres y retículo endoplasmático. Son difíciles de distinguir con el microscopio óptico, excepto cuando se usan técnicas que ponen en evidencia a los polisacáridos, como el PAS y el Azul Alcian. Las **células principales** poseen en su citoplasma apical gran cantidad de gránulos con mucinógeno y, ocasionalmente, algunas microvellosidades. Estas células tienen como función reabsorber sodio. Además, el mucus que producen impide que los cristales de ácido úrico precipiten y bloqueen la luz del tubo.

Las **células intercaladas** son más bajas que las principales, poseen abundantes mitocondrias y pliegues basales, aunque las mitocondrias no se introducen en el espacio entre estos pliegues. No resultan positivas a la reacción del Azul Alcian, aunque en ocasiones lo hacen al PAS de manera difusa en el citoplasma, probablemente debido a la existencia de inclusiones de glucógeno. Sus microvellosidades son muy bajas y en algunas especies no han sido observadas. Estas células intercambian iones con el medio, especialmente protones y potasio. En el inicio del tubo colector, en el interior del lobulillo, ambos tipos celulares se encuentran en proporciones similares; hacia la

periferia del lobulillo las células intercaladas comienzan a disminuir y cuando los tubos alcanzan los conos medulares solo se encuentran células principales. Los tubos colectores se fusionan entre si y forman un único tubo colector en el cono medular (Fig. 7.2). A su vez, varios de estos tubos colectores grandes se fusionan para formar una rama primaria del uréter. La disminución del número de tubos colectores va acompañada de un aumento de su diámetro, lo que permite el transporte de esferas de ácido úrico que se hacen cada vez más grandes. El epitelio de los tubos colectores, inicialmente es cúbico alto y cambia a cilíndrico y luego a pseudoestratificado en las cercanías de la rama primaria del uréter. Las células muestran en su citoplasma abundantes vesículas que contienen mucinógeno.

### **Circulación sanguínea del riñón**

La **circulación renal** en las aves tiene características diferentes a la de los mamíferos. La principal diferencia es que, al igual que otros vertebrados no mamíferos, las aves poseen un sistema aferente doble formado por las **arterias renales** y el **sistema porta venoso renal**. Las **arterias renales** son tres, una para cada división del riñón. La arteria renal craneal se origina de la aorta, mientras que las arterias renales media y caudal derivan de la arteria isquiática. La existencia de un sistema porta venoso en el riñón de las aves fue propuesta por el científico danés L. Jacobson en 1822, quien ya había descrito un sistema semejante en anfibios y reptiles, pero transcurrió más de un siglo hasta que los trabajos de R. Spanner publicados en 1925 confirmaran su existencia. El **sistema porta renal** se forma por la unión de las venas renales caudales e ilíacas externas que conducen sangre desde los miembros posteriores, la pelvis y el intestino. Cada riñón recibe sangre portal que ingresa por dos venas portas, craneal y caudal si bien estas últimas se anastomosan.

El flujo de sangre de la vena porta renal hacia el riñón es regulado por **válvulas** situadas en las venas ilíacas comunes. Su forma varía entre las especies de aves desde finos repliegues membranosos de la túnica interna de la pared de

la vena hasta un embudo de pared gruesa. Cada válvula posee células epitelioides, tejido conectivo, fibras musculares lisas y abundantes fibras nerviosas simpáticas y parasimpáticas. Las válvulas responden a diversos estímulos, por ejemplo, la acetilcolina y la histamina generan su cierre y la adrenalina produce su apertura. Cuando una válvula está cerrada, dos tercios de la sangre que recibe el riñón proviene del sistema portal; si se encuentra abierta, la sangre portal no llega al riñón y se descarga en la vena cava inferior. Cada válvula puede funcionar de manera independiente.

En el interior de los riñones ambos sistemas aferentes se ramifican. Las **arterias renales** se dividen en las **arterias intralobulillares** que corren a lo largo del eje principal del lobulillo renal. Se encuentran dos arterias intralobulillares por cada lobulillo, dispuestas simétricamente entre la vena centrolobulillar y las venas interlobulillares (Fig. 7.4). Las arterias intralobulillares originan las **arteriolas aferentes** de los glomérulos renales. Las arteriolas eferentes de los glomérulos corticales forman un plexo de capilares peritubulares y las derivadas de los glomérulos yuxtamedulares originan **vasos rectos** que descienden a los conos medulares y luego realizan un giro hacia la corteza formando un asa. Los **capilares sanguíneos** poseen un aspecto sinusoidal en la región cortical pero no en la región medular.

Las **venas portales** se dividen en las **venas interlobulillares** que corren por el límite entre los lobulillos. De las venas interlobulillares se originan ramas hacia el interior de los lobulillos renales que se unen al plexo capilar peritubular, sitio donde se mezcla la sangre de ambos sistemas aferentes. El drenaje de estos capilares ocurre por la **vena centrolobulillar**. Desde esta vena, la sangre se vuelca a ramas del sistema eferente venoso que está en estrecha relación con las ramas de la arteria renal. Finalmente, la sangre venosa eferente drena a **venas renales craneales** y **caudales**. Las venas craneales drenan la división craneal del riñón y se vuelcan en la vena ilíaca común o en la vena cava caudal. Las venas renales caudales reciben sangre de las divisiones media y caudal y la llevan hacia la vena ilíaca común.



## Uréteres

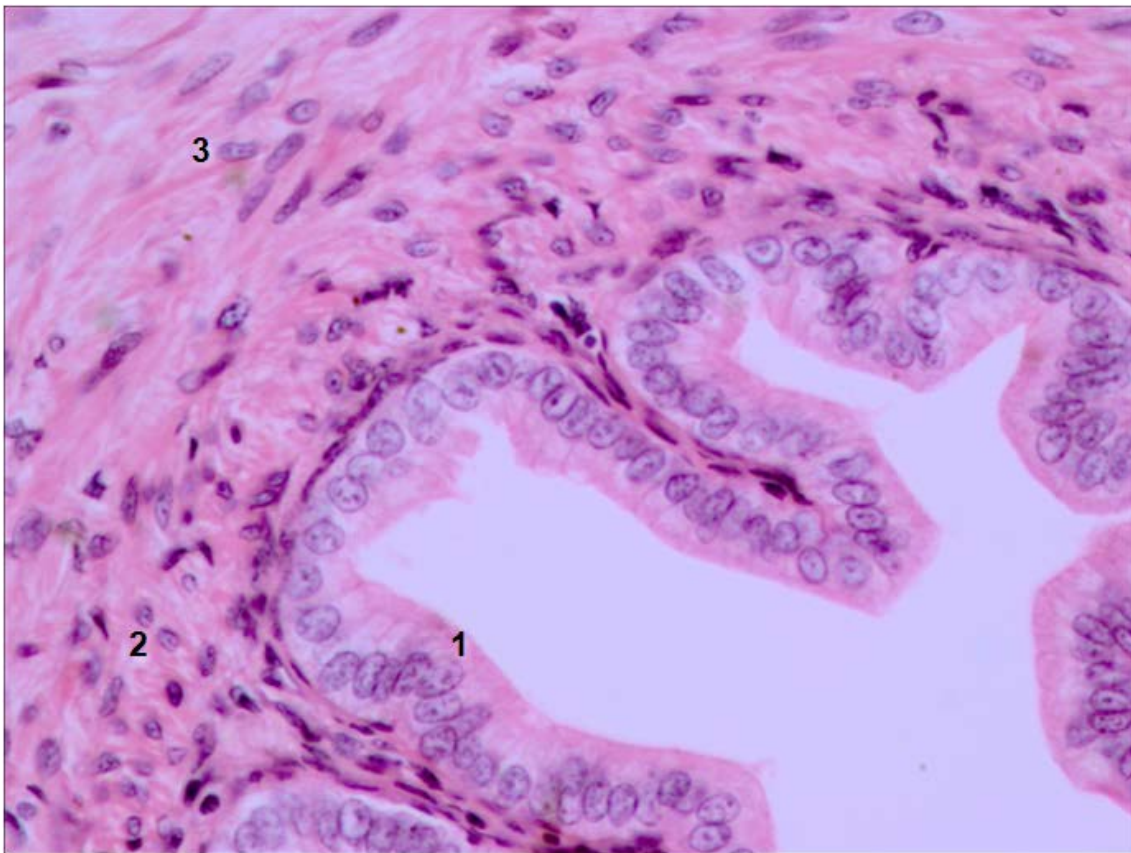
Los **uréteres** se originan en la división craneal de cada riñón y corren en surcos por la superficie renal ventral. Son dos conductos musculares, de unos 2 mm de diámetro en la gallina, que desembocan en el urodeo en dos papilas pequeñas y simétricas.

Los uréteres se forman por fusión de las ramas primarias, en número de 17 en la gallina. Tanto los uréteres como las ramas primarias están constituidos por las **túnicas mucosa, muscular y adventicia**. (Fig. 7.11).



**Figura 7.11.** Uréter de pollo. Coloración H-E. 4x. Se observan el epitelio pseudoestratificado (1) y la lámina propia (2) que forman pliegues de la túnica mucosa, por fuera de la cual se encuentran la túnica muscular (3) y la túnica adventicia (4). El sector recuadrado se muestra con mayor aumento en la Fig. 7.12.

La **túnica mucosa** forma pliegues longitudinales (Fig. 7.12). Posee un epitelio pseudoestratificado con dos tipos celulares: células altas y células bajas. Las células altas presentan un núcleo esférico central y contienen en su citoplasma apical gránulos PAS positivos; las células bajas son menos abundantes. En el tramo final, cerca de la desembocadura en la cloaca, puede encontrarse epitelio de transición. La lámina propia es rica en fibras elásticas, en especial cerca de la túnica muscular, y presenta abundantes células linfocíticas distribuidas tanto de manera difusa como nodular.



**Figura 7.12.** Uréter de pollo. Coloración H-E. 400x. La imagen corresponde al sector recuadrado en la Fig. 7.11. En este detalle se aprecian las células altas y bajas del epitelio pseudoestratificado (1) y el tejido conectivo laxo de la lámina propia (2). En el ángulo superior derecho se observan fibras musculares lisas de la túnica muscular (3).

La **túnica muscular** consiste en dos capas de fibras musculares lisas: una capa interna de disposición longitudinal y una capa externa de orientación circular. En ocasiones ambas capas son difíciles de discernir. Cerca de la desembocadura del uréter en la cloaca, se observa una tercera capa de fibras

musculares lisas, de disposición longitudinal y externa a las anteriores capas. La **túnica adventicia** es delgada y está formada por tejido conectivo laxo.

## Producción de orina

La producción de orina se inicia con la **filtración** del plasma en el corpúsculo renal. La tasa de filtración puede ser modificada por la hormona **arginina-vasotocina** cuyos efectos directos producen la vasoconstricción en las arteriolas que dan origen a los capilares glomerulares. Esa vasoconstricción reduciría la presión en los capilares glomerulares, disminuyendo la presión para la filtración glomerular y, en consecuencia, la formación de orina. Por otra parte, la arginina-vasotocina tiene acción sobre los túbulos renales, donde induce la expresión de acuaporinas en los tubos colectores. El ultrafiltrado se modifica por **reabsorción** y **secreción** en las porciones tubulares de las nefronas para producir la orina.

Junto con los mamíferos, las aves son el único grupo de vertebrados que conserva el agua corporal mediante la producción de orina osmóticamente más concentrada que el plasma. Sin embargo, la capacidad de concentrar orina en las aves es limitada en comparación con la misma capacidad de los mamíferos. En condiciones extremas, como la privación de agua, las aves pueden producir orina que es 2 a 2,5 veces más concentrada que el plasma en tanto que algunos mamíferos son capaces de producir orina entre 20 a 25 veces más concentrada que el plasma.

Esa menor capacidad de concentrar la orina de las aves está relacionada con los tipos de nefronas presentes en el riñón aviar. Se recordará que solo las nefronas mamalianas poseen asas de Henle capaces de producir orina hiperosmótica respecto del plasma y que son las nefronas que se encuentran en menor proporción. En estas nefronas, el asa de Henle, al igual que en los mamíferos, constituye un **sistema multiplicador a contracorriente**: la forma de horquilla del asa conforma dos corrientes de líquido tubular que se hallan dirigidas de manera opuesta (contracorriente), e íntimamente yuxtapuestas. El

segmento ascendente del asa es prácticamente impermeable al agua y transporta de forma activa NaCl hacia el intersticio renal lo que diluye la orina y produce la concentración del líquido intersticial. El NaCl absorbido promueve la absorción osmótica de agua desde el segmento descendente del asa y los tubos colectores. En los tubos colectores se ha encontrado, mediante estudios moleculares e inmunohistoquímicos, la presencia de acuaporina-2 y acuaporina-4 que regulan el transporte de agua.

La configuración a contracorriente de los tubos renales y los vasos sanguíneos medulares aumenta el efecto de concentración en función de la profundidad en la médula y genera un gradiente de osmolaridad creciente desde el límite córtico-medular hacia el extremo del cono medular. El reducido tamaño de la médula renal aviar determina que la concentración medular sea menor que en los mamíferos; en algunos grupos de aves la necesidad concentrar la orina ha sido resuelta por adaptaciones particulares. Una de ellas es el desarrollo de asas de Henle más largas que penetran profundamente en el cono medular y una médula de mayor tamaño como se observa en algunas aves de ambientes áridos, por ejemplo la codorniz del desierto (*Callipepla gambelii*). Adicionalmente, cuando estas aves sufren estrés osmótico, las arteriolas aferentes de las nefronas reptilianas se contraen permitiendo que la sangre sea filtrada principalmente en las nefronas mamalianas con asas de Henle. En el caso de los colibríes que se alimentan de néctar, con alto contenido de agua y que requieren concentrar la orina en mucha menor medida, la médula renal está escasamente desarrollada.

El proceso de conservación del agua en los riñones antes descrito es común a las aves y los mamíferos. En las aves se suman dos **procesos adicionales**: la modificación en el catabolismo de las proteínas y la reabsorción de agua en la porción terminal del tubo digestivo. Las aves, a diferencia de los mamíferos que producen urea, forman **ácido úrico** como producto final del metabolismo proteico. El ácido úrico se incorpora a la orina por filtrado glomerular y, en mayor proporción, por secreción tubular. La solubilidad del ácido úrico en agua es baja y resulta superada durante la reabsorción de agua en los túbulos proximales por lo que precipita en el líquido tubular. Los uratos precipitados se

combinan con proteínas y forman concreciones, denominadas **esferas de uratos**. Las esferas forman una suspensión coloidal sobresaturada que se desplaza a lo largo de los túbulos renales sin bloquear ni dañar a las células tubulares. El diámetro de estas esferas varía entre los 0,5 y 5  $\mu\text{m}$ ; en el pollo llega a los 10  $\mu\text{m}$ . Las esferas contienen uratos, principalmente de sodio y potasio, seroalbúmina y trazas de iones cloruro, fosfato y sulfuro. De esta manera, con la formación de las esferas de uratos, la osmolaridad de la orina disminuye al tiempo que se produce un incremento neto del agua libre de solutos.

La orina relativamente diluida que llega a la cloaca es transportada por **peristalsis retrógrada** al recto y, en algunas aves, a los ciegos intestinales. La composición de la orina en el intestino caudal sufre modificaciones: el agua es absorbida por las paredes del órgano y una fracción importante de la proteína asociada a las esferas de uratos es degradada por las bacterias residentes y luego reabsorbida, posiblemente como péptidos y aminoácidos. En los ciegos intestinales ocurre una significativa absorción de agua junto a la absorción de los productos de degradación fermentativa de las esferas de uratos. El transporte de agua de la orina en su trayecto por el intestino caudal es realizada por proteínas de membrana homólogas a las acuaporinas-1 de los mamíferos.

Algunas aves poseen estructuras altamente especializadas para retener el agua y eliminar el exceso de sales, por ejemplo el NaCl ingerido con los alimentos. Estas estructuras son las **glándulas de la sal**, presentes en al menos 10 de los órdenes de aves existentes (véase Recuadro 7.1).

#### **Recuadro 7.1**

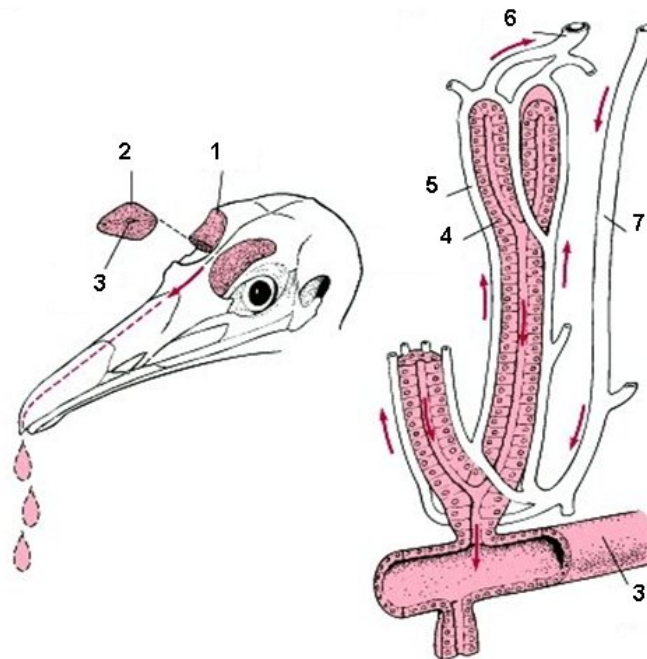
##### **Glándulas de la sal**

Las **glándulas de la sal** son órganos en forma de medialuna que se alojan en cavidades someras de los huesos frontales, sobre los ojos, en aves como las gaviotas y petreles. En otras aves se localizan a lo largo del borde del hueso

frontal dentro de la membrana supraorbital (gansos y patos), bajo el hueso nasal (halcones), a lo largo del borde anterior de la órbita (loros) o bajo el ojo (carpinteros).

Cada glándula comprende dos porciones, cada una de ellas compuesta por lóbulos, en número diferente según la especie considerada. El **estroma** está formado por una cápsula de tejido conectivo que rodea a cada lóbulo glandular de la cual parten trabéculas que contienen conductos, vasos sanguíneos y nervios. El **parénquima** lo conforman un sistema de túbulos secretores y conductos.

En las gaviotas las glándulas de la sal presentan unos 15 lóbulos y en cada uno de ellos se observa un **canal central** rodeado por una masa de tejido conectivo relativamente voluminosa (Fig. 7.13). El epitelio de este canal central es cilíndrico simple. Cada canal central desemboca en los conductos principales de las glándulas que llevan la secreción a la cavidad nasal y que están revestidos por un epitelio pseudoestratificado.

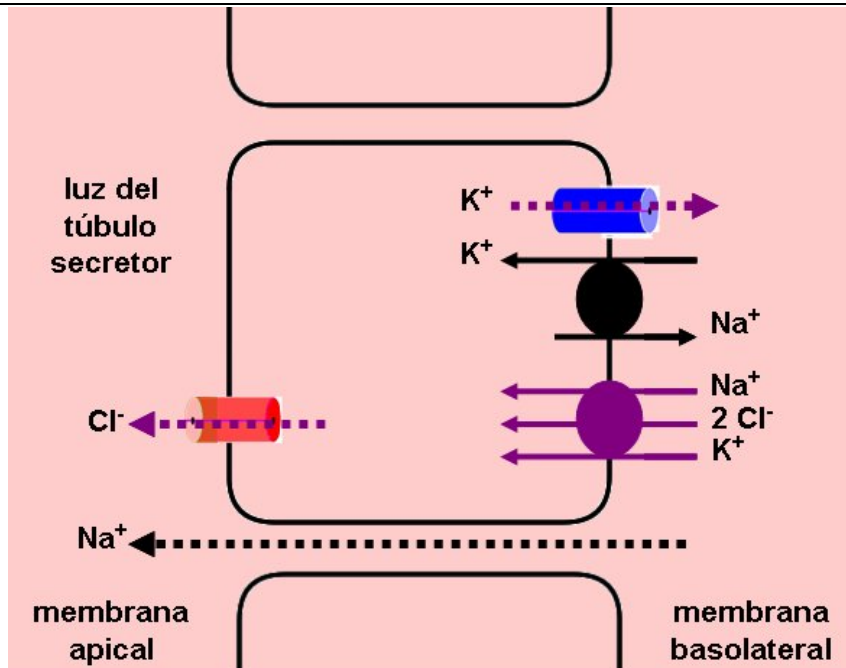


**Fig. 7.13.** En el sector izquierdo de la imagen se muestra la localización de la glándula de la sal en una gaviota (1); la sección de un lóbulo (2) permite observar el canal central (3). Sobre la derecha de la imagen se representa el canal central y la disposición de las unidades glandulares tubulares (4) junto a los capilares sanguíneos (5) y vasos venoso (6) y arterial (7).

Desde los canales centrales surgen unidades glandulares tubulares que se ramifican hacia la periferia del lóbulo; allí se disponen en forma paralela entre sí y están estrechamente agrupadas. Una fina capa de tejido conectivo con capilares sanguíneos rodea a estos agregados glandulares.

En las unidades glandulares se han reconocido dos tipos celulares: **células periféricas** situadas cerca del extremo ciego de cada túbulo secretor y **células principales** localizadas a lo largo de todo el túbulo secretor. Las **células periféricas** son cuboidales, carecen de repliegues basales y poseen un número bajo de mitocondrias. Las **células principales** son cilíndricas, contienen un gran número de mitocondrias y amplios repliegues en la membrana basolateral; estas células recuerdan a las células epiteliales de los túbulos contorneados distales del riñón de los mamíferos. Las membranas basolaterales de las células principales contienen un elevado número de moléculas de  $\text{ATPasa-Na}^+/\text{K}^+$ . En respuesta al estrés osmótico, v. gr. sobrecarga de  $\text{NaCl}$ , las células periféricas proliferan y el largo de las unidades secretoras aumenta, al tiempo que las células principales muestran un incremento en el número de mitocondrias y un mayor desarrollo de las membranas basolaterales.

La glándula de la sal produce un fluido rico en  $\text{NaCl}$  que es hiperosmótico respecto de la sangre. Esto les permite a las aves, luego de ingerir alimentos cargados de sal o de beber agua de mar, excretar el exceso de sal mientras que retienen en el cuerpo agua libre. Inicialmente, se pensó que, a semejanza del riñón de los mamíferos, la capacidad de estas glándulas de excretar sal era posible por el flujo a contracorriente entre la sangre de los capilares y el líquido de los túbulos. Actualmente esa capacidad se considera una propiedad intrínseca del epitelio que tapiza a los túbulos secretores. El mecanismo probable de secreción epitelial de  $\text{NaCl}$  comprende proteínas de membrana y se muestra en la Fig. 7.14.



**Fig. 7.14.** Esquema de los transportes iónicos en las células de la glándula de la sal. En color negro se representa a la proteína de membrana ATPasa- $\text{Na}^+/\text{K}^+$ ; en color violeta a la proteína que cotransporta iones  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$  y  $\text{Cl}^-$ .

Cuando un ave bebe agua de mar, el  $\text{Na}^+$  absorbido en el intestino se incorpora a la sangre y su concentración sanguínea aumenta. Este aumento produce el egreso osmótico de agua de los tejidos y así se incrementa el volumen del líquido extracelular. Ambos aumentos estimulan la secreción de la glándula de la sal. La ATPasa- $\text{Na}^+/\text{K}^+$  aporta energía para el cotransporte de iones  $\text{Na}^+$  y  $\text{Cl}^-$  en la región basal. Los iones  $\text{Cl}^-$  se mueven pasivamente en la membrana apical y el  $\text{Na}^+$  fluye entre las células principales. Hacia el la luz de los túbulos. El movimiento de agua puede seguir a los solutos a través de la vía celular o paracelular para producir un fluido hiperosmótico compuesto principalmente por cloruro de sodio con pequeñas cantidades de  $\text{K}^+$  y trazas de otros iones.

La presencia de glándulas de la sal funcionales no se limita a las aves marinas. Por ejemplo, aves terrestres como los correcaminos (*Geococcyx californianus*) y el aguilucho colorado (*Heterospizias meridionales*) pueden producir secreciones hiperosmóticas en sus glándulas. Si bien estas especies no están sometidas a estrés salino, la producción de la glándula de la sal les permite minimizar la pérdida de agua. Otras aves de ambientes desérticos, como la perdiz desértica (*Ammoperdix heyi*) y el avestruz (*Struthio camelus*) tienen



glándulas de la sal funcionales que son estimuladas por altas temperaturas. De esta manera, las glándulas de la sal no están restringidas a aves que habitan ambientes marinos o salinos, sino que también se encuentran en aves terrestres que consumen poca agua.

## Bibliografía

Braun EJ (1976) Intrarenal blood flow distribution in the desert quail following salt loading. *American Journal of Physiology* 231: 1111-1118.

Braun EJ (1998) Comparative Renal Function in Reptiles, Birds, and Mammals *Seminars in Avian and Exotic Pet Medicine* 7: 62-71.

Burrows ME, Braun EJ, Duckles SP (1983) Avian renal portal valve: a reexamination of its innervations. *American Journal of Physiology Heart* 245: H628-H634.

Butler DG (2002) Hypertonic fluids are secreted by medial and lateral segments in duck (*Anas platyrhynchos*) nasal salt glands. *Journal of Physiology* 540: 1039-1046.

Canny, C (1998) Gross Anatomy and Imaging of the Avian and Reptilian Urinary System. *Seminars in Avian and Exotic Pet Medicine* 7: 72-80.

Casotti G y Braun EJ (2004) Protein Location and Elemental Composition of Urine Spheres in Different Avian Species. *Journal of Experimental Zoology* 301A: 579-587.

Casotti G, Beuchat CA, Braun EJ (1998) Morphology of the kidney in a nectarivorous bird, the Anna's hummingbird *Calyptes anna*. *Journal of Zoology London* 244: 175-184.

Casotti G, Braun EJ (2000) Renal anatomy in sparrows from different environments. *Journal of Morphology* 243: 283-291.

Casotti G, Lindberg KK, Braun EJ (2000) Functional morphology of the avian medullary cone. *American Journal of Physiology and Regulatory Integrative Comparative Physiology* 279: R1722-R1730.

Casotti G, Waldron T, Misquith G, Powers D, Slusher L (2007) Expression and localization of aquaporin-1 homologue in the avian kidney and lower intestinal tract. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* 147: 355-362.

Cazimir I, Cornila N, Predoi S, Marta D, Contantinescu C (2008) Histo-and ultrastructural aspects concerning renal corpuscle in *Coturnix coturnix japonica*. *Lucrari Stiinfice Medicina Veterinara XLI*: 64-72.

Fänge R, Schmidt-Nielsen K, Osaki H (1958) The salt gland of the Herring Gull. *Biological Bulletin* 115: 162-171.

Goldstein DL (2006) Regulation of the avian kidney by arginine vasotocin. *General and Comparative Endocrinology* 147: 78-84

Hodges RD (1974) *The histology of the fowl*. Academic Press. Londres. Pág. 489-524.

Islam KN, Khan MZI, Islam MN, Ahad A, Mazunder MS (2001) Light microscopic structure of the ureters of Rhode Island Red and White Leghorn chicken during their postnatal stages of growth and development. *Online Journal of Biological Sciencies* 4: 272-274.

Islam KN, Khan MZI, Sidiqi MS, Islam MN, Lucky NS, Hossain MK, Adhikary GN (2004) The anatomical studies of the kidneys of Rhode Island Red and White Leghorn chicken during their postnatal stages of growth and development. *International Journal of Poultry Science* 3: 369-372.

Johnson OW, Mugaas JN (1970) Quantitative and organizational features of the avian renal medulla. *The Condor* 72: 288-292.

Johnson OW, Skadhauge E (1975) Structural-functional correlations in the kidneys and observations of colon and cloacal morphology in certain Australian birds. *Journal of Anatomy* 120: 495-505.

Laverty G, Skadhauge E (2008) Adaptive strategies for post-renal handling of urine in birds *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* 149: 246-254.

Nicholson JK (1982) The microanatomy of the distal tubules, collecting tubules and collecting ducts of the starling kidney. *Journal of Anatomy* 134: 11-23.

Nicholson JK, Kendall MD (1983) The fine structure of dark or intercalated cells from the distal and collecting tubules of avian kidney. *Journal of Anatomy* 136: 145-156.

Riddle CV, Ernst SA (1979) Structural Simplicity of the Zonula Occludens in the Electrolyte Secreting Epithelium of the Avian Salt Gland. *Journal of Membrane Biology* 45: 21-35.

Sabat P (2000) Birds in marine and saline environments: living in dry habitats. *Revista Chilena de Historia Natural* 73: 401-410.

Sivakumar SA, Ushakumary S, Hayath Basha S (2012) Microanatomical studies on the renal cortex of guinea fowl. *Tamilnadu Journal of Veterinary and Animal Sciencies* 8: 29-35.

Warui CN (1989) Light microscopic morphometry of the kidneys of fourteen avian species. *Journal of Anatomy* 162: 19-31.

## CAPÍTULO 8

### SISTEMA ENDOCRINO

*Fernando Andrés Laube y Claudio Barbeito*



## Índice del capítulo 8

Introducción

Hipófisis

**Adenohipófisis**

**Neurohipófisis**

**Funciones y regulación de las hormonas hipofisarias**

Glándulas tiroides

Glándulas paratiroides

Cuerpos ultimobranquiales

Glándulas adrenales

Glándula pineal

Páncreas endocrino

**Recuadro 8.1. Hormonas, calcio, tejido óseo y huevos**

Bibliografía

## Introducción

El **sistema endocrino** en las aves, al igual que en otros vertebrados, comprende tanto **glándulas multicelulares** distribuidas por todo el organismo como **células aisladas** ubicadas en el interior de órganos que poseen funciones no endocrinas. Las **glándulas exclusivamente endocrinas** incluyen a la hipófisis, las glándulas tiroides, las glándulas paratiroides, las glándulas adrenales, la glándula pineal y, en las aves, como en los restantes vertebrados no mamíferos, los cuerpos ultimobranquiales que contienen células equivalentes a las células parafoliculares de la glándula tiroides de los mamíferos. Existen además **glándulas mixtas** como el páncreas y el hígado que cumplen funciones tanto endocrinas como exocrinas. El corazón posee también actividades de secreción endocrina por la producción del péptido natriurético auricular. Por último, son abundantes las células productoras de hormonas dispersas en distintas regiones como los epitelios de los órganos respiratorios y digestivos.

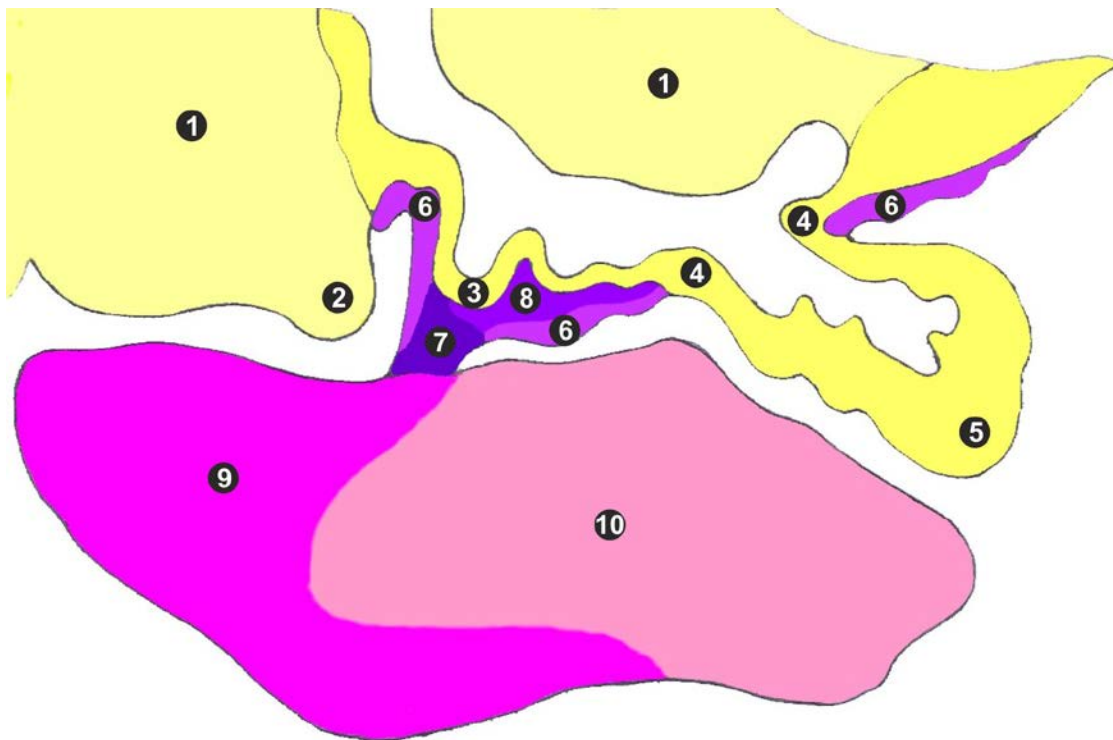
## Hipófisis

La glándula hipófisis está rodeada por la duramadre, que oficia como cápsula y está alojada en la silla turca del esfenoides. Esta glándula se divide en dos porciones: **adenohipófisis** y **neurohipófisis** (Fig. 8.1). La hipófisis posee un doble origen ectodérmico: la adenohipófisis deriva de la bolsa de Rathke, una evaginación hacia dorsal del estomodeo o boca primitiva, mientras que la neurohipófisis es neuroectodérmica por originarse a partir de una evaginación hacia ventral del diencéfalo.

En las aves la **adenohipófisis** está constituida por la ***pars distalis*** y una pequeña ***pars tuberalis***. La ***pars distalis*** puede dividirse en un lóbulo cefálico o craneal y un lóbulo caudal (Fig. 8.1). La ***pars intermedia*** en las aves no se encuentra como una región definida, aunque puede considerarse como

homólogo de ella a un remanente de unas pocas hileras de células ubicadas muy cerca de la *pars nervosa* de la neurohipófisis.

La **neurohipófisis** está constituida por la **eminencia media** vecina al hipotálamo, la ***pars nervosa*** o lóbulo neural y el **tallo infundibular** (Fig. 8.1). Este último y la ***pars tuberalis*** forman el tallo pituitario que une la hipófisis al hipotálamo.



**Figura 8.1.** Esquema representativo de la hipófisis de las aves. 1. Diencéfalo. 2. Quiasma óptico. 3. Eminencia media de la neurohipófisis. 4. Tallo infundibular de la neurohipófisis. 5. *Pars nervosa* de la neurohipófisis. 6. Porción principal de la *pars tuberalis*. 7. Zona portal de la *pars tuberalis*. 8. Región interna de la *pars tuberalis*. 9. Lóbulo cefálico o craneal de la *pars distalis*. 10. Lóbulo caudal de la *pars distalis*.

Las conexiones entre la hipófisis y el hipotálamo son semejantes a las de los mamíferos: la *pars nervosa* se conecta con el hipotálamo por **vía neural** y la *pars distalis* lo hace por la **circulación sanguínea**. La conexión del hipotálamo con la *pars nervosa* ocurre mediante los axones que provienen de cuerpos neuronales ubicados en los núcleos supraóptico y paraventricular. Estos axones forman el **tracto hipotálamo-hipofisiario** que transcurre por el tallo infundibular para terminar en la *pars nervosa*. La conexión sanguínea se establece por la existencia de un **sistema porta hipotálamo-hipofisiario** que

se inicia en capilares ubicados en la eminencia media. En estos capilares las neuronas de los núcleos parvicelulares del hipotálamo liberan su secreción, formada por las hormonas hipotalámicas estimulantes o inhibitorias. Los capilares de la eminencia media se reúnen y forman venas que corren por el tallo pituitario, atraviesan el tejido conectivo que separa la *pars nervosa* de la *pars distalis* y se capilarizan en la *pars distalis*. De esta manera los factores estimulantes o inhibitorios liberados por las neuronas neurosecretoras en la eminencia media alcanzan a las células secretoras de la adenohipófisis y regulan su actividad. En las aves el sistema portal se divide en vasos craneales y vasos caudales que alcanzan a los dos lóbulos anatómicos de la *pars distalis*. La sangre de la *pars distalis* drena a los senos cavernosos que se encuentran en la silla turca.

## **Adenohipófisis**

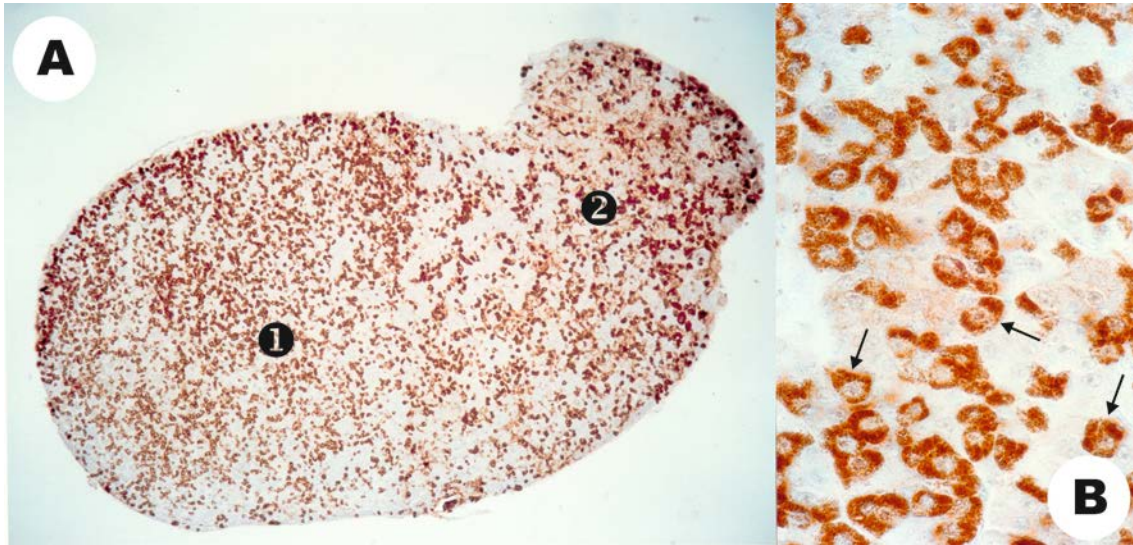
***Pars distalis.*** La *pars distalis* en el pollo es cilíndrica, compacta y aplanada dorsoventralmente. Contiene células que por la afinidad tintorial de su citoplasma se dividen en células **cromófobas** y células **cromófilas**. Las células **cromófobas** suelen encontrarse formando grupos. La mayoría de ellas son células cromófilas que han liberado el contenido de sus gránulos.

Las **células cromófilas** se subdividen en células **acidófilas** y células **basófilas**. Como se mencionó, la *pars distalis* posee un lóbulo cefálico y un lóbulo caudal. El primero se caracteriza porque las células acidófilas presentan una coloración menos intensa y se encuentran más densamente reunidas. Las células se disponen formando cordones entre los que se encuentran capilares sinusoides. El sostén de las células secretoras está dado especialmente por fibras reticulares. Algunas células basófilas se reúnen en estructuras foliculares que contienen un coloide basófilo en su interior. Además, es común que se encuentren algunos quistes rodeados por algunas células mucosas y otras ciliadas.

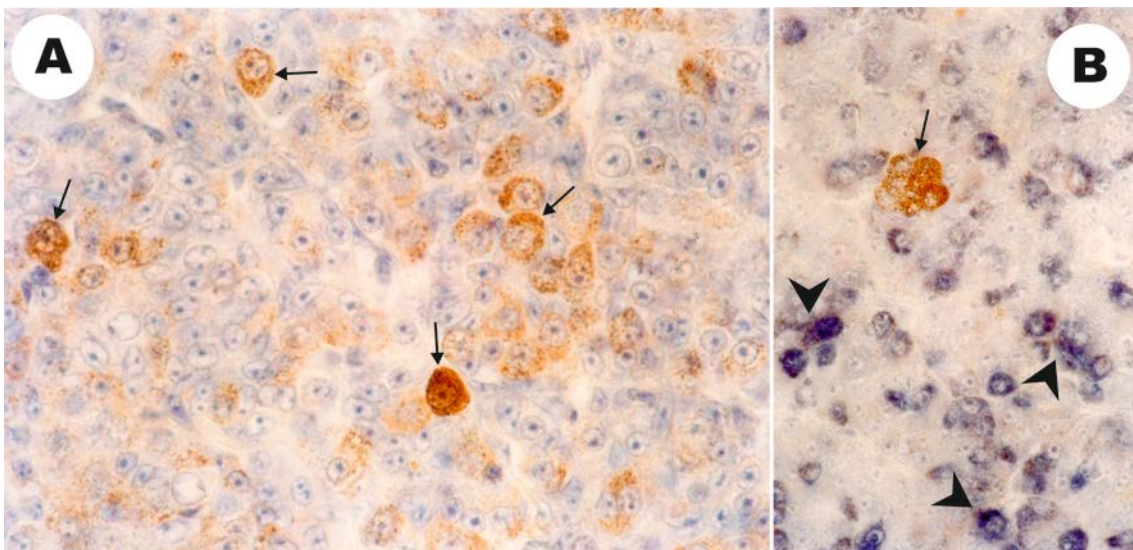


La nomenclatura y clasificación de las **células cromófilas** es compleja y varía según la bibliografía consultada; en el presente texto se utiliza la denominación derivada de la hormona que produce cada población celular. Actualmente la caracterización celular se hace mediante microscopía electrónica, observando las características específicas de los gránulos, o con técnicas inmunohistoquímicas. En esta técnica se utilizan anticuerpos específicos para cada hormona; mediante reacciones complejas, en el lugar del corte histológico en el que se encuentra la hormona se produce la unión antígeno-anticuerpo y se activa un cromógeno que le otorga un color específico. Las **células basófilas** son PAS positivas e incluyen a las células gonadotropas, tirotropas, corticotropas y melanotropas. Las **células gonadotropas** son de dos tipos: las células **foliculotropas** (Fig. 8.3B y 8.4) productoras de la hormona folículo estimulante (FSH) y las células **luteotropas** (Fig. 8.2 y 8.3A y B) productoras de la hormona luteinizante (LH). Estas últimas células son las más pequeñas y se ubican en la porción cefálica de la *pars distalis* en la gallina y paloma, mientras que las foliculotropas lo hacen en la porción caudal. Estas células muestran signos de actividad marcada durante el periodo de puesta y, en las aves nidícolas, también durante la cría de los pichones (Fig. 8.2A y B).

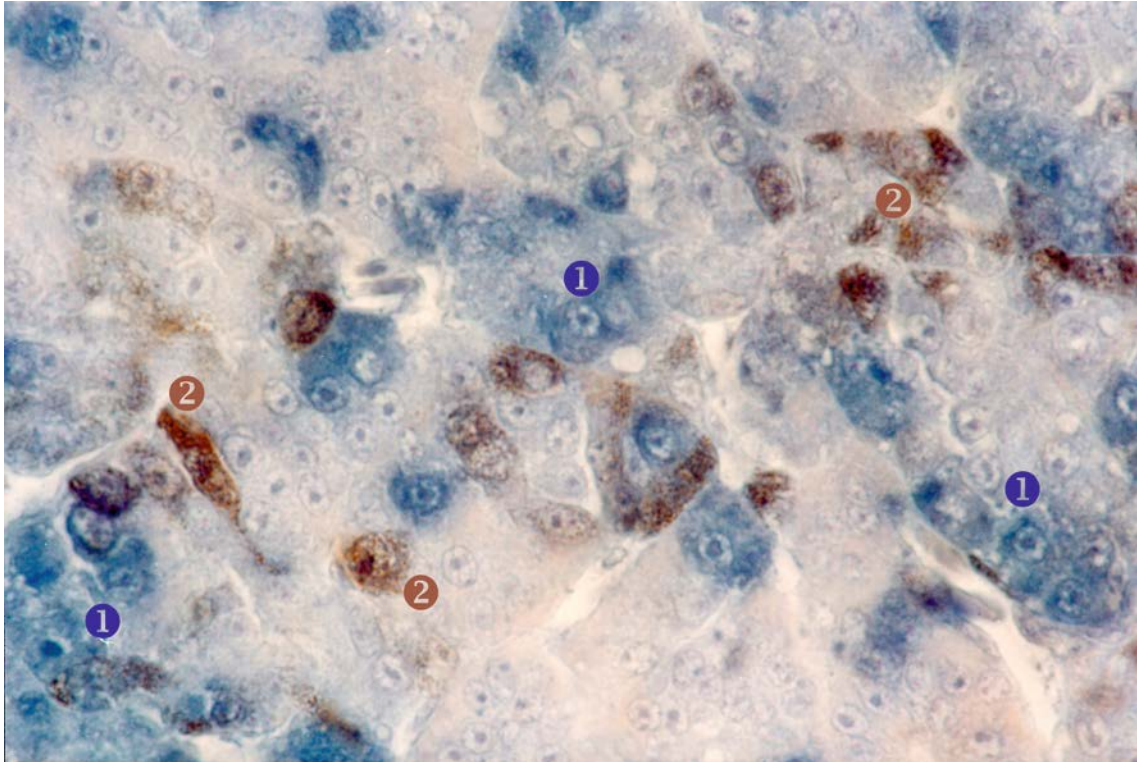
Las poblaciones de células **tirotropas**, **corticotropas** y **melanotropas** se pueden disponer en uno o en ambos lóbulos según la especie; por ejemplo en la paloma las células tirotropas y melanotropas se ubican en ambos lóbulos, mientras que las células corticotropas se disponen en el lóbulo cefálico y se caracterizan por estar frecuentemente degranuladas. En cambio en el tinamú manchado (conocido erróneamente como perdiz manchada, *Nothura maculosa*), los tres tipos celulares solo se encuentran en el lóbulo cefálico de la *pars distalis*. Las células tirotropas, corticotropas y melanotropas producen hormona estimulante de las glándulas tiroideas, hormona adrenocorticotrofina y hormona estimulante de los melanocitos (TSH, ACTH y MSH, respectivamente). Es frecuente encontrar que la misma célula produzca ACTH y MSH. Las células tirotropas se encuentran en proporciones muy bajas y representan solamente del 2 al 6% de las células secretoras de la *pars distalis* (Fig. 8.4).



**Figura 8.2.** Células foliculotropas en hipófisis de perdiz hembra en postura. Técnica de inmunomarcación antiFSH; contraste con hematoxilina. 4x (panel izquierdo) y 40x (panel derecho). A. Imagen panorámica de la hipófisis en la cual se observa la distribución de las células foliculotropas: lóbulo cefálico (1), lóbulo caudal (2). B. Las flechas señalan la población de células foliculotropas positivas de color marrón.



**Figura 8.3.** Células foliculotropas y luteotropas en hipófisis de perdiz hembra en postura. Técnica de inmunomarcación antiLH, contraste con hematoxilina (panel izquierdo). Técnica de inmunomarcación antiFSH y antiLH combinadas, contraste con hematoxilina (panel derecho). 40x A. Se muestra la distribución de las células luteotropas positiva (flechas). B. Se observan células foliculotropas positivas de color azul (puntas de flecha) y señalan células luteotropas positivas de color marrón (flechas).



**Figura 8.4.** Lóbulo cefálico de la hipófisis de perdiz macho en actividad reproductiva. Técnica de inmunomarcación antiFSH y antiTSH combinadas, contraste con hematoxilina. 100x. Se observan las células foliculotropas positivas de color azul (1) y las células tirotropas positivas de color marrón (2).

Dentro de las **células acidófilas** se identifican las células **lactotropas** y las células **somatotropas**. Las células **lactotropas** producen la hormona prolactina (PRL). En la gallina, se tiñen menos intensamente y se ubican principalmente en el lóbulo cefálico, estas células son elipsoides y su número varía con el estado fisiológico. Tradicionalmente se consideró que las células lactotropas se localizaban solo en el lóbulo cefálico; sin embargo, estudios más recientes demostraron que en algunas especies, incluida la gallina y el pavo, también se encuentran células lactotropas en el lóbulo caudal, aunque su número es menor. En la paloma las células lactotropas se distribuyen en la periferia del lóbulo cefálico, en el momento de producción de la leche de buche se incrementa tanto el número como el estadio de diferenciación de estas células. También aumentan, tanto en tamaño como en número durante la incubación de los huevos y la muda de las plumas. Las **células somatotropas** son grandes, poseen un núcleo central y gránulos muy coloreados. Estas

células se ubican, en general, en el lóbulo caudal y producen la **hormona del crecimiento** (GH).

Además de las células productoras de hormonas, la *pars distalis* posee células agranulares que son las **células folículo-estrelladas** que producen factores paracrinos que intervendrían en la regulación de la secreción de hormonas por parte de las células cromófilas. En la paloma durante el período de cría se ha visto que se relacionan con las células lactotropas.

***Pars tuberalis.*** La *pars tuberalis* se puede dividir en tres partes: una **zona principal**, una **zona portal** y una **zona interna** (Fig. 8.1). La **zona principal** está constituida por una delgada capa de 2 a 5 células de espesor que se ubica por detrás del quiasma óptico. La **zona portal** ocupa la región central de la *pars tuberalis* y se forma por la proyección de cordones celulares hacia ventral. Estos cordones de la zona portal toman contacto con la *pars distalis* en la zona de transición entre el lóbulo cefálico y el lóbulo caudal, por allí corren las venas del sistema portal, además los cordones de células epiteliales corren paralelos a los vasos sanguíneos. La **zona interna** está en contacto con la base de la zona portal y sus células son vecinas al tallo infundibular. En la *pars tuberalis* de diversas especies de aves se han encontrado células que producen algunas de las hormonas de la *pars distalis*, muchas de ellas son secretoras de más de una hormona, por ejemplo existen células que producen simultáneamente las hormonas TSH, GH, PRL, MSH y ACTH.

## **Neurohipófisis**

La **neurohipófisis** está constituida por la **eminencia media**, el **tallo infundibular** y la ***pars nervosa*** (Fig. 8.1). La **eminencia media** es la pared ventral del diencéfalo ubicada entre el quiasma óptico y el tallo infundibular. Internamente cubre al tercer ventrículo y externamente la reviste una delgada capa derivada de la *pars tuberalis* de la que está separada por una compleja red capilar. Las células endimarias del tercer ventrículo de esta región se

caracterizan por una larga proyección citoplasmática y han sido denominadas **tanicitos**. En esta región se encuentran axones y células gliales. La eminencia media se continua con el tallo infundibular, ambos poseen una estructura semejante.

La ***pars nervosa*** se ubica dorsalmente al lóbulo caudal de la *pars distalis* (Fig. 8.1) de la cual está separada por tejido conectivo. Es aplanada dorsoventralmente y se dispone envolviendo una cavidad irregular y diverticulada. Esta característica hace que la superficie de la *pars nervosa* aviar tenga una apariencia lobulada vista superficialmente. Se pueden describir en ella lóbulos mayores o primarios que surgen a partir de los divertículos de la cavidad y varios lóbulos pequeños o accesorios, que aumentan en número y tamaño en las aves adultas. Desde la cavidad hacia el exterior se pueden diferenciar tres regiones: una región de células ependimarias, una región fibrosa y una región glandular. Los componentes son, al igual que en los mamíferos, células de la glía conocidas como **pituicitos**, **vasos sanguíneos** y las porciones terminales de los axones que almacenan el producto de secreción formando acúmulos conocidos como **cuerpos de Herring**. Las hormonas que se acumula y secretan en la *pars nervosa* son la arginin vasotocina y la mesotocina. Ambas sustancias son producidas por neuronas localizadas en núcleos hipotalámicos y transportadas hacia la *pars nervosa* por axones modificados.

### **Funciones y regulación de las hormonas hipofisarias**

**Hormona luteinizante.** En las **hembras**, la hormona LH regula el desarrollo ovárico y la producción de esteroides sexuales por parte del ovario. En gallinas 4-6 horas antes de la ovulación se observa un pico de secreción de LH, en ese momento la hormona estimula diversos procesos necesarios para la ovulación como la disociación entre el epitelio folicular y el ovocito y la formación del segundo huso meiótico. También induce la producción de esteroides por parte de las células tecales. Los receptores para esta hormona se encuentran tanto

en la teca como en el epitelio de los folículos ováricos. Los folículos ováricos primarios no presentan receptores para esta hormona.

En los **machos** la acción estimulante de la hormona LH sobre la producción de andrógenos surge tanto de la estimulación de la diferenciación de los fibroblastos hacia células de Leydig como de la inducción de la esteroidogénesis en las células ya diferenciadas. Se conocen dos hormonas de liberación hipotalámicas relacionadas con la regulación de la producción de LH: las **hormonas liberadoras de gonadotrofinas** (GnRH) I y II, también conocidas como hormonas liberadoras de luteinizante (LHRH); de ellas la hormona GnRH II es la que posee una acción más potente. En general la progesterona preovulatoria producida en los folículos ováricos es el principal estímulo para la liberación de las hormonas liberadoras de gonadotrofinas, en cambio los andrógenos y estrógenos tienen un efecto inhibitorio.

**Hormona folículo estimulante.** La hormona FSH en la **hembra** induce el desarrollo y la actividad secretora de los folículos ováricos y prepara a estas estructuras para responder a la hormona LH. En el **macho** la hormona FSH estimula la espermatogénesis e induce la diferenciación de las células de Sertoli.

**Hormona estimulante de las glándulas tiroideas.** La hormona **TSH** estimula la producción de hormonas tiroideas y se libera en respuesta a las bajas temperaturas y la restricción alimenticia. El hipotálamo produce una hormona liberadora de TSH (TRH) que estimula su producción y somatostatina que la inhibe. Además la hormona tiroidea  $T_3$  controla su síntesis mediante un proceso de retroalimentación negativa: cuando se eleva la concentración sanguínea de  $T_3$  desciende la producción de TSH.

**Hormonas adrenocorticotrofina y hormona estimulante de los melanocitos.** Las hormonas **ACTH**, **MSH** y las **endorfinas hipofisarias**, derivan de una proteína precursora: la proopiomelanocortina (**POMC**) que se fracciona en distintos péptidos activos según la célula. La hormona **ACTH** estimula la producción de hormonas esteroideas por parte de las glándulas adrenales, aunque estas glándulas también responden a la acción de las hormonas PRL y GH.

Las aves producen hormona **MSH** en diferentes órganos como el ojo y algunos sectores del encéfalo. En esas localizaciones las acciones de la hormona MSH serían autocrinas y paracrinas, por ejemplo actúa en la regulación del apetito. La ausencia de *pars intermedia* hizo suponer durante mucho tiempo que la hormona MSH hipofisiaria aviar no era importante. Sin embargo, se demostró la presencia de células productoras de MSH en la *pars distalis* aviar y se comprobó que su número es mayor en razas de pollos con la piel hiperpigmentada. Por lo tanto y, a diferencia de lo que ocurre en mamíferos, en las aves la hormona MSH hipofisiaria es importante para el establecimiento de la pigmentación cutánea.

Las **endorfinas hipofisarias** en las aves tienen acción analgésica al igual que en otros vertebrados.

**Hormona del crecimiento.** La hormona **GH** es el principal estimulante del crecimiento en aves jóvenes, aunque cumple otra gran cantidad de funciones tanto en aves jóvenes como adultas, por ejemplo regula el metabolismo lipídico y estimula la producción de corticosterona. La mayoría de sus funciones sobre el crecimiento están mediadas por el **factor de crecimiento similar a insulina tipo I (IGF-I)** que es producido por el hígado en respuesta a esta hormona. El control hipotalámico de la producción de GH está dado por dos hormonas estimulantes TRH y GHRH y por una inhibidora, la somatostatina. Además, el IGF-I y la hormona T<sub>3</sub> actúan como inhibidores de la producción de GH, aparentemente por mecanismos directos.

**Hormona prolactina.** La hormona **PRL** tiene más de 300 acciones diferentes reconocidas en los vertebrados, que podrían agruparse en seis grandes categorías relacionadas con: 1) la regulación del equilibrio hidroelectrolítico, 2) el crecimiento y desarrollo, 3) el metabolismo, 4) el comportamiento, 5) la reproducción y 6) la inmunidad. En las aves, entre las acciones más importantes de la PRL se puede destacar la inducción del desarrollo del parche de incubación, la estimulación de la producción de leche de buche y el comportamiento parental (tanto materno como paterno) durante la incubación y cría. En palomas, en las que se ha estudiado con detalle la relación entre esta hormona y la producción de leche de buche, se ha encontrado que la PRL tiene

múltiples efectos ya que no solo actúa sobre el buche sino que también produce cambios en el metabolismo y en la conducta de alimentación de los padres, e induce la regurgitación y el crecimiento del intestino. La acción sobre el buche estaría mediada por la sinlactina, una sustancia producida por el hígado en respuesta a la prolactina. En algunas especies es claro que el contacto con los huevos estimula la producción de hormona PRL y si estos se retiran la misma se inhibe. También, actuando de manera sinérgica con las hormonas esteroideas gonadales, estimula el desarrollo del sistema reproductor de la hembra. La regulación que ejerce la hormona PRL sobre el apetito es variable, sería inductor de hiperfagia (ingestión de una cantidad excesiva de alimentos) previa a la migración en aves migratorias y durante la alimentación de los pichones en aves nidícolas, pero sería anorexígena para la incubación de los huevos en la gallina. En relación a sus funciones sobre el metabolismo hidrosalino en las aves es importante su acción estimuladora en la secreción de las glándulas de la sal. La hormona PRL se une a un receptor de membrana más relacionado con el de las citoquinas que con el de otras hormonas, lo que explica sus múltiples funciones regulatorias sobre el sistema inmune.

El control de la síntesis de la hormona PRL no depende de un factor hipotalámico inhibitorio como ocurre en los mamíferos por acción de la dopamina, en las aves el péptido intestinal vasoactivo (VIP) producido por el hipotálamo actúa como estimulante.

**Hormonas de la *pars nervosa*.** En la *pars nervosa* se liberan dos nonapéptidos, uno ácido, la **argininvasotocina** (AVT), homóloga de la hormona arginin vasopresina de los mamíferos, y otro neutro, la hormona **mesotocina** (MST) homóloga de la oxitocina de los mamíferos. Estas hormonas difieren en un aminoácido de sus homólogos mamalianos. La hormona AVT incrementa la presión arterial e interviene en la osmoregulación, especialmente por estimular la reabsorción de agua en los túbulos renales; esta hormona se libera cuando la osmolaridad sanguínea es elevada. La hormona MST estimula la contracción de la musculatura lisa del sistema reproductor



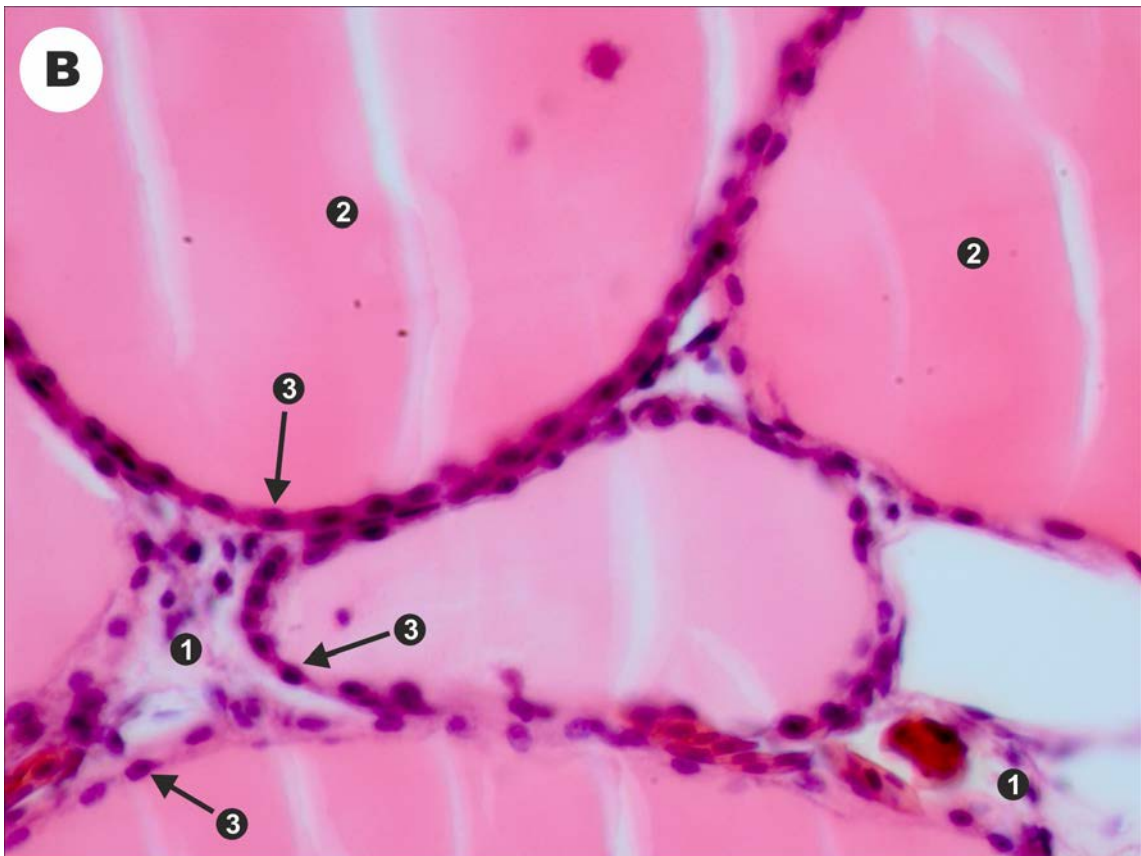
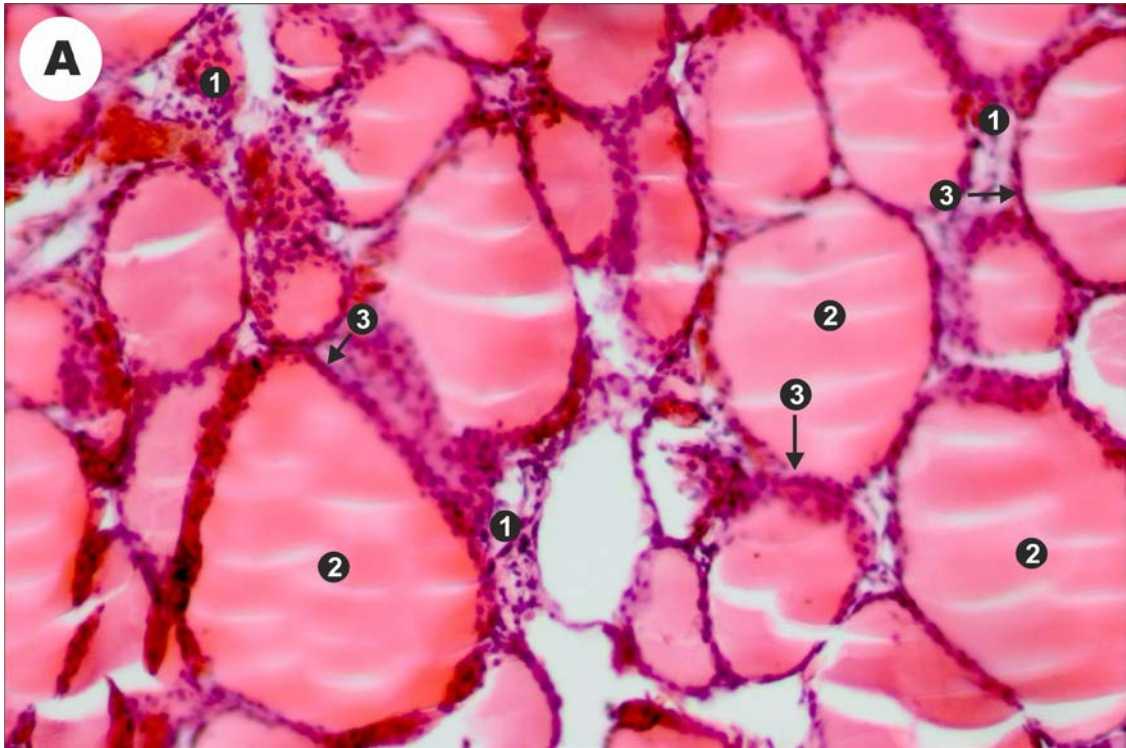
tanto del macho como de la hembra, y por lo tanto, es especialmente importante para la ovoposición.

## Glándulas tiroides

Las **glándulas tiroides** son cuerpos pares ovaes aplanados dorsoventralmente ubicados en la porción ventral del cuello. El istmo que une a los dos lóbulos en los mamíferos, en las aves se limita a restos dispersos en el tejido conectivo del cuello, por lo que las glándulas tiroides resultan órganos pares separados.

El **estroma** de las glándulas tiroides está constituido por una cápsula delgada de tejido conectivo denso que las rodea por completo. Esta cápsula posee fibroblastos, fibras colágenas y abundantes fibras elásticas. Se engrosa en los sitios donde los vasos sanguíneos y nervios corren por la superficie de las glándulas. En la gallina adulta está rodeada por abundante tejido adiposo. Desde la cápsula parten delgados tabiques de tejido conectivo laxo que penetran en las glándulas. Este tejido es escaso, acompaña a los vasos sanguíneos y nervios; culmina con la red de fibras reticulares que sostiene a los capilares sanguíneos y a los folículos tiroideos.

El **parénquima glandular** está constituido por estructuras esféricas: los **folículos tiroideos** que en los cortes presentan una forma poliédrica irregular y gran variabilidad de tamaño, lo que permite dividirlos en microfolículos y macrofolículos. Los folículos están separados entre sí por muy escaso tejido conectivo laxo intersticial. La pared de los folículos está revestida por una capa de células epiteliales de origen endodérmico, cuya altura depende de la actividad de las glándulas (Fig. 8.5). En el interior de los folículos se encuentra un gel proteico: el coloide, de afinidad tintorial variable y PAS positivo (Fig. 8.5). En los animales jóvenes la glándula es, por lo general, muy activa y los folículos son pequeños, esféricos y contienen escaso coloide.



**Figura 8.5.** Glándula tiroidea de la gallina. Coloración H-E. En el panel superior (10x) se observa una vista panorámica de la glándula. En el panel inferior se aprecia con mayor aumento el tejido conectivo interfolicular (1), los folículos tiroideos conteniendo el coloide tiroideo (2) y el epitelio folicular (3).

Como se mencionó, la forma de las células epiteliales foliculares varía desde células cúbicas a cilíndricas. Las células cúbicas poseen poco citoplasma apical y escasas microvellosidades cortas distribuidas irregularmente. Las células cilíndricas, en cambio, tienen numerosas microvellosidades en su citoplasma apical lo que indica una mayor actividad funcional. Las células foliculares poseen un núcleo eucromático esférico que se ubica en el centro del citoplasma. Apicalmente al núcleo se encuentra el complejo de Golgi y más hacia la luz del folículo se encuentran lisosomas y vesículas secretorias y endocíticas. El citoplasma basal presenta una basofilia débil otorgada por la presencia del retículo endoplásmico rugoso. Las mitocondrias son abundantes cerca del polo basal. La membrana plasmática presenta microvellosidades apicales y repliegues en la superficie basal. Como en los mamíferos, la estructura de la pared folicular y la marcada bipolaridad de sus células se relacionan con el mecanismo de producción de las hormonas triyodotironina ( $T_3$ ) y tetrayodotironina ( $T_4$ ). En el coloide se almacena un precursor de las hormonas tiroideas: la tiroglobulina, una glicoproteína iodada.

No existen en las aves células C o parafoliculares que están presentes únicamente en los mamíferos. Como se verá en otro apartado, las células homólogas de las células parafoliculares constituyen el parénquima de los cuerpos ultimobranquiales de las aves.

Al igual que otras glándulas endocrinas, las glándulas tiroides están muy vascularizadas. La sangre ingresa por las arterias tiroideas derivadas de las arterias carótidas comunes. Las arterias tiroideas originan ramas que penetran mediante las delgadas trabéculas provenientes de la cápsula. Las venas siguen un recorrido inverso y drenan directamente en la vena yugular. La mayor parte de los nervios que llegan a las glándulas tiroides derivan del nervio vago.

Los **aspectos funcionales** de las glándulas tiroides en las aves son similares a los conocidos en los mamíferos. Las aves producen dos hormonas tiroideas: triyodotironina ( $T_3$ ) y tiroxina ( $T_4$ ). A diferencia de lo que ocurre en mamíferos, la potencia de la actividad de ambas hormonas es similar, aunque el receptor de la hormona, un miembro de la familia de los receptores de esteroides, tiene más afinidad por  $T_3$ . La mayoría de los estudios se han realizado en especies

domésticas, por lo tanto es poco lo que se sabe sobre aves silvestres. Las hormonas tiroideas activan el metabolismo basal e intervienen en la regulación del crecimiento, la temperatura corporal, la reproducción y otros aspectos de la fisiología aviar. A nivel metabólico las hormonas tiroideas aumentan el consumo de oxígeno, reducen los niveles de glucógeno en el hígado, incrementan la concentración de ácidos grasos libres e inducen el aumento de la glucemia. Su acción es fundamental para el desarrollo normal del cerebro, el esqueleto y la musculatura. En los pichones precociales la concentración de hormonas tiroideas presenta un gran incremento perieclesional y luego decae hasta que vuelve a incrementarse en la vida adulta, en cambio en los pichones altriciales el incremento es gradual y comienza 2 o 3 semanas luego de la eclosión. Además tienen función termogénica e incrementan la temperatura corporal, esto se ve reflejado con los cambios morfológicos observados en las glándulas a fines del otoño y comienzos del invierno. Las hormonas tiroideas son muy importantes para las gónadas, por ejemplo la hormona  $T_4$  estimula el desarrollo de los testículos en los machos. En los gorriones y en algunos estorninos estas glándulas son indispensables para la respuesta del sistema reproductor al alargamiento de los días. Estimulan la formación de plumas nuevas en la muda.

## Glándulas paratiroides

En la gallina se desarrollan dos pares de glándulas paratiroides, denominadas superiores e inferiores o IV y III, respectivamente. Ambas se ubican en la división de la arteria subclavia y la arteria carótida común. Además, existe tejido paratiroideo accesorio que puede estar dentro de la cápsula de las glándulas tiroideas, en el lóbulo caudal del timo o dentro del cuerpo ultimobranquial.

Las glándulas paratiroides poseen una **cápsula** delgada de tejido conectivo denso que emite trabéculas también delgadas que culminan con el escaso tejido conectivo reticular que transporta los vasos sanguíneos más pequeños.

El **parénquima** está formado por cordones irregulares y anastomosados de células glandulares, entre las que se ubican los capilares. Estos cordones están constituidos por un solo tipo celular: las **células principales**, ya que no se encuentran otros tipos celulares descritos en algunos mamíferos como las células oxífilas. Las células principales son pequeñas y poliédricas o cilíndricas y su citoplasma posee una basofilia de intensidad variable. El núcleo es central y esférico u ovoide. El complejo de Golgi está bien desarrollado y existe moderada cantidad de retículo endoplásmico rugoso que varía según el estado de actividad celular. A diferencia de lo que ocurre en otras células productoras de hormonas, no son frecuentes las vesículas secretorias que almacenan el producto. Existen grupos de células adiposas intercaladas entre las células parenquimatosas.

La hormona sintetizada en estas glándulas es la **hormona paratiroidea** (PTH) que tiene acción sobre el metabolismo del calcio. Favorece la reabsorción y el crecimiento de los huesos y como consecuencia de la extracción de calcio del hueso tiene un efecto hipercalcemiante. Más detalles sobre sus funciones se describen en el Recuadro 8.1.

#### **Recuadro 8.1**

##### **Hormonas, calcio, tejido óseo y huevos**

Los huesos de las aves son órganos que presentan adaptaciones especiales para dos funciones: el vuelo y la postura de huevos con cáscaras altamente calcificadas. Como adaptación al vuelo, los huesos son a la vez fuertes y livianos, con grandes oquedades; como adaptación a la postura se desarrolla un tipo especial de tejido óseo, el **tejido óseo medular** o endosteal, que actúa como un reservorio de calcio que permite intercambios rápidos con la sangre, de tal manera que el 30-40% del calcio que se encuentra en la cáscara deriva de los huesos.

Las aves presentan, además de este tejido óseo endosteal, tejido óseo compacto y esponjoso. Las características morfológicas de estos dos últimos

son similares a las descritas para los mamíferos. Solo pueden considerarse como diferencias: 1) la forma más irregular del contorno de las osteonas, 2) la disposición paralela de las fibras de colágeno en las distintas laminillas que forman cada osteona (en los mamíferos solo son paralelas las fibras colágenas de una misma laminilla) y 3) la ausencia de refringencia generada como consecuencia de esta disposición de las laminillas.

El **tejido óseo medular** es un tejido óseo secundario que se forma en la cavidad medular de los huesos largos desde el endostio que rodea a la misma, de allí su nombre de **tejido óseo endosteal**. En el momento de máximo desarrollo este tejido llena completamente la cavidad medular de algunos huesos. El tejido óseo medular está constituido por trabéculas óseas interconectadas revestidas por osteoblastos y osteoclastos. En los espacios existentes entre las trabéculas se ubica la médula ósea. En este tejido no se observan las laminillas típicas de los tejidos óseos maduros; por lo tanto es muy similar al hueso inmaduro entretejido que se forma en una primera etapa de osificación en aves y mamíferos, previa a la generación de tejido óseo maduro.

El **tejido óseo medular** difiere de los tejidos óseos esponjoso y compacto por poseer:

1. menor número de osteocitos,
2. menos fibras colágenas, las que además están dispuestas de manera más irregular,
3. mayor concentración de hidroxapatita, que también se deposita menos regularmente,
4. mayor abundancia de proteínas no colágenas, proteoglicanos y glicosaminoglicanos, estos últimos presentan diferencias cualitativas con respecto a los otros tipos de tejido óseo especialmente por la elevada concentración de queratan-sulfato.

La formación de tejido óseo medular esta mediada por la acción sinérgica de los estrógenos y los andrógenos producidos por los folículos ováricos en crecimiento. Por lo tanto este tejido se genera durante el desarrollo folicular y luego es reabsorbido cuando se calcifica la cáscara del huevo.

Los estrógenos estimulan la diferenciación de los osteoblastos a partir de las células osteoprogenitoras del endostio y el depósito de matriz ósea. Posteriormente la calcitonina, la vitamina D<sub>3</sub> y la prostaglandina E, estimulan la calcificación de esa matriz ósea. Durante la postura no existe remodelación de otros tipos de tejido óseo, en consecuencia la histogénesis ósea en ese período está limitada al tejido óseo medular.

Cuando comienza la calcificación del huevo, parte del calcio plasmático se deposita en la cáscara y por lo tanto se genera hipocalcemia. La hipocalcemia estimula la liberación de paratohormona y la consecuente activación osteoclástica que lleva a la resorción del tejido óseo medular y el incremento de la calcemia. El tejido óseo medular, por su amplia superficie y su gran vascularización, sería más sensible a los pequeños cambios en la concentración de paratohormona y por eso actúa como fuente de calcio antes que el tejido óseo compacto de la corteza de los huesos largos. El tejido óseo de las aves es muy sensible a la acción de la paratohormona, Los osteoblastos poseen receptores para esta hormona y activan por mecanismos paracrinos a los osteoclastos en los que generan el desarrollo de un borde en cepillo y de los sistemas enzimáticos que intervienen en la resorción ósea. También la vitamina D<sub>3</sub> promueve la activación osteoclástica.

Además de las funciones biológicas del tejido óseo medular mencionadas, su alta sensibilidad frente a los estrógenos ha permitido que se emplee al hueso medular como modelo animal para el estudio de la osteoporosis y la osteopenia que son consecuencia del descenso de hormonas esteroides en la menopausia de las mujeres y que no tiene equivalente en otros mamíferos.

## Cuerpos ultimobranquiales

Los **cuerpos ultimobranquiales** son glándulas pares que se encuentran en la región craneal de la cavidad visceral, cerca de las glándulas paratiroides superiores. La cápsula de tejido conectivo que rodea a estas glándulas no está

bien definida y se confunde con los tejidos adiposo y conectivo circundantes. El tejido adiposo tiende a invadir la porción periférica de estas glándulas. El estroma interno es abundante y contiene tejido conectivo denso que rodea islotes del parénquima. En ese tejido conectivo abundan las fibras elásticas y los mastocitos.

El principal componente del parénquima son las **células C**, aunque también se encuentran los **nódulos paratiroides** y las **estructuras vesiculares**. Las **células C**, productoras de la hormona calcitonina, se disponen en láminas o cordones, aunque también pueden formar pequeños grupos. Estas células pueden ser esféricas, ovoideas o poliédricas y poseen pequeños gránulos citoplasmáticos electrodensos. Los lisosomas y las mitocondrias son abundantes, en cambio el retículo endoplásmico rugoso y el complejo de Golgi se encuentran en cantidad variable pero nunca son muy abundantes. Estas células contactan con capilares sanguíneos y terminaciones nerviosas. Existe un segundo tipo celular, que no presenta actividad secretoria y posee funciones de sostén; son células que envían largas prolongaciones y cubren a las células C.

Los **nódulos paratiroides** poseen las características histológicas de las glándulas paratiroides. Están separados por abundante tejido conectivo de las restantes estructuras del órgano, aunque ocasionalmente hay cordones de células que invaden este tejido conectivo y contactan con el tejido ultimobranquial.

Las **estructuras vesiculares** son numerosas y de tamaño variable; están revestidas por un epitelio simple plano o cúbico bajo que incluye células secretoras de mucus y otras células aplanadas de aspecto inactivo. El contenido de las vesículas puede ser mucoso o incluir células epiteliales descamadas.

La infiltración de tejido linfoide, que es común en la periferia de los cuerpos ultimobranquiales, por lo general no incluye centros germinativos.

Las arterias que irrigan a estas glándulas derivan de la arteria carótida común, los capilares son abundantes y las venas drenan en la vena yugular. Los nervios incluyen ramas del nervio vago y componentes simpáticos.



Las células C sintetizan **calcitonina**, una hormona que tiene acción opuesta a la PTH, por lo tanto es hipocalcémica y estimula el depósito de calcio en los huesos. Más detalles al respecto se presentan en el Recuadro 8.1.

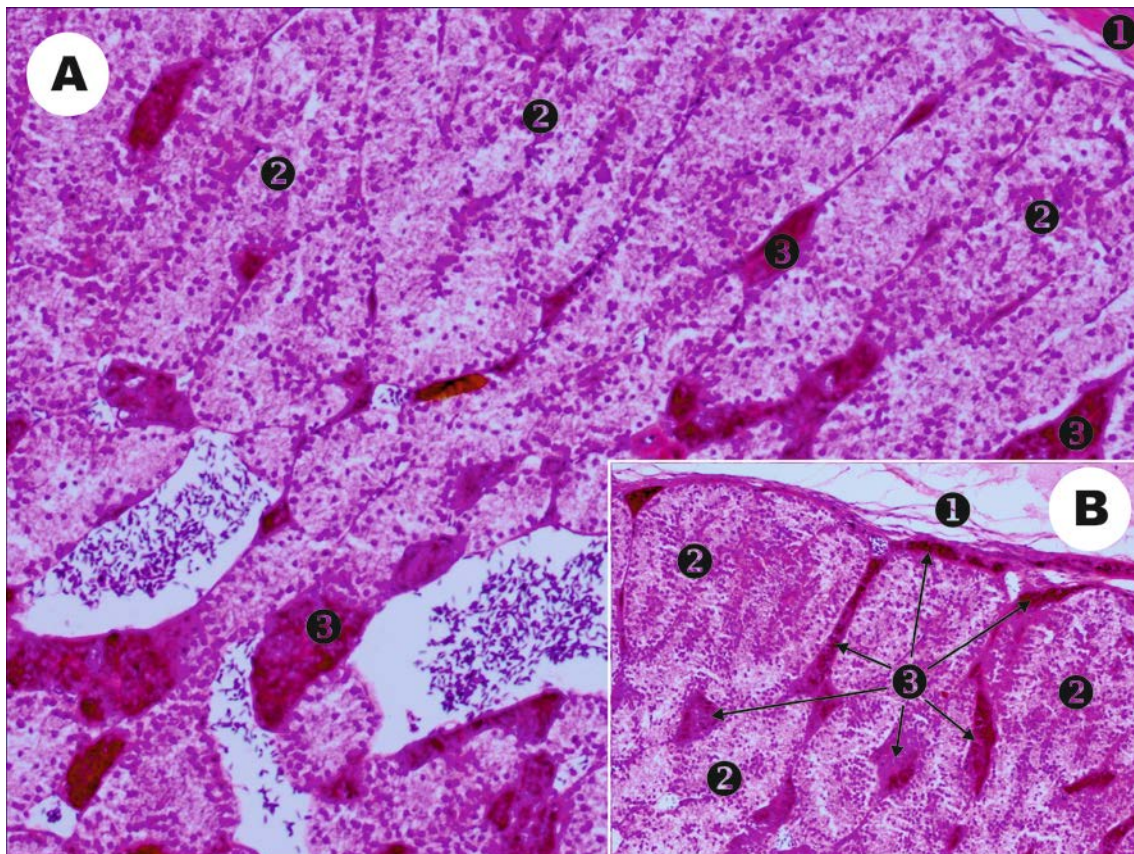
## Glándulas adrenales

Son glándulas pares pequeñas, amarillentas y ovoideas ubicadas junto a los polos craneales de los riñones justo por detrás del pulmón correspondiente. En algunas pocas especies como el cuervo (*Corvus corax*), los ñandúes (*Rhea sp*) y el águila pescadora de cabeza blanca (*Haliaeetus leucocephalus*) ambas glándulas se fusionan. En los machos de muchas especies puede encontrarse dentro de estas glándulas un apéndice derivado del epidídimo y, además, pueden detectarse restos de tejido adrenal en el epidídimo.

El **estroma** de las glándulas adrenales incluye una **cápsula**, delgadas **trabéculas** y un **estroma interno** formado casi especialmente por fibras reticulares. La **cápsula** es delgada y está formada por tejido conectivo denso muy vascularizado e innervado, con abundantes fibras colágenas y elásticas (Fig. 8.6B). El grosor de la cápsula es homogéneo pero se hace mayor donde transcurren vasos sanguíneos y nervios o en la localización de los ganglios nerviosos. Existe una vaina pericapsular que incluye nervios, ganglios y células cromafines rodeando a la cápsula verdadera. A partir de la cápsula surgen **trabéculas** finas que separan grupos de células glandulares, desde allí parten las delgadas fibras reticulares que sostienen a las células del parénquima.

El **parénquima** de las glándulas adrenales de las aves no muestra una separación entre corteza y la médula, como se observa en las glándulas adrenales de los mamíferos. En las glándulas adrenales de todos los vertebrados existen dos tipos de tejido secretor: uno derivado del mesodermo intermedio y el otro de la cresta neural. El tejido derivado del mesodermo intermedio sintetiza hormonas esteroideas por lo que recibe el nombre de **esteroidogénico** junto a las denominaciones interrenal por su ubicación en relación con los riñones en los peces y los anfibios y adrenocortical por ser el

que forma la corteza adrenal en los mamíferos. El **tejido cromafín** deriva de la cresta neural y recibe su denominación por su reactividad frente las sales de cromo, secreta catecolaminas y en los mamíferos constituye la médula de la glándula adrenal. La relación entre ambos tejidos es muy variable dentro de los vertebrados y comprende desde una separación absoluta en los ciclóstomos hasta la formación de un par de órganos regionalizados en corteza y médula en los mamíferos. En las aves estos tejidos también forman un órgano par pero ambos tipos de tejido secretor están entremezclados en toda la glándula (Fig. 8.6A). Dada esta disposición no se considera adecuada la referencia a tejidos cortical y medular en relación a vertebrados no mamíferos y se prefieren los términos esteroideogénico, mesodérmico o interrenal y cromafín.



**Figura 8.6.** Glándula adrenal de la gallina. Coloración H-E. 10x. Se distinguen la cápsula (1), el tejido interrenal (2) y el tejido cromafín (3). Obsérvese la distribución del tejido cromafín subcapsular y en grupos celulares entre el tejido interrenal.

El **tejido esteroideogénico** es el más abundante (ocupa alrededor del 58% de la glándula), forma láminas de dos células columnares de espesor. Estas láminas celulares están rodeadas por una lámina basal y contactan con capilares sinusoides. El **tejido cromafín** presenta dos localizaciones: en posición inmediatamente subcapsular y especialmente formando grupos de 10-12 células en la zona central, que se entremezclan con el tejido interrenal. Pese a que, como se mencionó, no existe una división entre corteza y médula, las glándulas adrenales de las aves pueden dividirse en tres zonas: subcapsular, periférica y central. Por dentro de la cápsula se encuentra la delgada zona subcapsular compuesta principalmente por células cromafines (Fig. 8.6B). Más profundamente se encuentra la zona periférica que está formada mayoritariamente por células mesodérmicas. La zona central está formada por cantidades similares de ambos tipos celulares.

La disposición de los tejidos esteroideogénico y cromafín descrita previamente es típica de las aves, existen diferencias en la proporción y distribución de las células de estos tejidos en diferentes especies aviares.

Las **células del tejido esteroideogénico o interrenal**, si bien difieren ligeramente según la zona o la especie, son poliédricas o cilíndricas con un núcleo central o ligeramente desplazado. El citoplasma es acidófilo y vacuolado. Las mitocondrias son abundantes en todo el citoplasma, el retículo endoplásmico está bien desarrollado al igual que el complejo de Golgi apical; también se encuentran en el citoplasma apical vacuolas de colesterol, estas organelas e inclusiones son más abundantes en las células de la zona central de las glándulas. Las mitosis son más frecuentes en la periferia y las imágenes compatibles con muerte celular lo son en la región central de las glándulas.

Las láminas más periféricas del tejido interrenal forman arcos al llegar a la región subcapsular, estos se consideran el equivalente de la zona glomerular de las glándulas adrenales de los mamíferos (Fig. 8.6B). Algunos autores plantean que las láminas más centrales al anastomosarse en forma irregular constituyen el equivalente de la zona reticular presente en los mamíferos; en el resto de la glándula se ubica el equivalente de la zona fasciculada con láminas celulares que se disponen perpendiculares al eje mayor de la glándula. Las

células interrenales superficiales tienden a ser las más grandes, suelen ser binucleadas y poseen más retículo endoplasmático liso e inclusiones de colesterol (precursor hormonal) que las células interrenales centrales. Sus mitocondrias poseen crestas tubulares, todas estas características las hacen más parecidas a las células de la zona fasciculada. La zonación está más marcada en algunas aves como el avestruz (*Struthio camelus*) o el pelícano pardo (*Pelecanus occidentalis*) pero estas zonas, en general, se encuentran en todas las aves.

El **tejido cromafín** forma grupos de número celular variable que se ubican de manera irregular, aunque siempre hay algunos grupos de posición subscapular. En este tejido los nervios son abundantes y las células ganglionares son frecuentes. Las **células cromafines** son poliédricas y de mayor tamaño que las del tejido interrenal, su citoplasma es basófilo y poseen un gran núcleo esférico y central (Fig. 8.6). Se observan algunas mitocondrias y un desarrollo moderado del retículo endoplásmico rugoso; en su ultraestructura se destaca la presencia de gránulos. Los gránulos suelen ser electrodensos, pero sus características varían según las especies. Existen dos poblaciones celulares distintas que producen **adrenalina** o **noradrenalina**. Estos dos tipos celulares pueden diferenciarse en base al tipo de gránulos presentes en su citoplasma. Los gránulos de almacenamiento de noradrenalina son más electrodensos y pequeños. En general, las células productoras de adrenalina son las más abundantes y toman una posición central en cada grupo celular.

Las arterias ingresan al órgano por la cápsula e inmediatamente se ramifican para formar los capilares sinusoides que aumentan su tamaño hacia el centro de la glándula y terminan confluyendo en numerosos senos venosos centrales que, a su vez se vuelcan en la vena adrenal.

Las **células interrenales** de las glándulas adrenales de las aves secretan **corticosteroides** (corticosterona, 18-hidrocorticosterona y aldosterona) en respuesta a la hormona ACTH producida por la hipófisis, aunque también se cree que responden a la acción de otras sustancias como las hormonas PRL, GH y la serotonina. A diferencia de lo que ocurre en mamíferos, la corticosterona es el corticoesteroide sintetizado en mayor cantidad por estas

glándulas, mientras que las cantidades secretadas de otros glucocorticoides y de aldosterona son muy bajas. En relación con la variación morfológica regional, existe zonación en la producción hormonal, las células interrenales de la región subcapsular producen especialmente aldosterona en respuesta a angiotensina II aunque también son estimuladas por la hormona ACTH. En la vida prenatal las glándulas adrenales aviares sintetizan importantes cantidades de otros glucocorticoides como cortisol y cortisona, además de estradiol y testosterona, para esta última hormona constituyen la fuente de producción más importante antes del nacimiento. En la vida posnatal solo se demostró la producción de cortisol en algunos psitaciformes y en el cóndor. Se están realizando estudios que se enfocan en la actividad mineralocorticoide, en especial los efectos sobre el transporte de iones, como el  $\text{Na}^+$ . Como en los mamíferos, los corticosteroides en las aves se transportan por sangre unidos a proteínas específicas, su vida media es corta (alrededor de 15 minutos) y son metabolizados en los riñones y el hígado.

La **regulación** de la producción hormonal de los corticoesteroides ocurre mediante un mecanismo de retroalimentación negativa en el eje hipotálamo-hipofiso-adrenal. Este eje comienza en los núcleos hipotalámicos que ante la presencia de niveles plasmáticos bajos de glucocorticoides produce factor liberador de corticotrofina (CRF). El CRF alcanza la *pars distalis* de la hipófisis mediante el sistema porta-hipotálamo-hipofisiario (ver apartado sobre la hipófisis en este capítulo) y allí se une a receptores de las células corticotropas que son estimuladas para producir la hormona ACTH que a su vez estimula la producción de glucocorticoides en las glándulas adrenales. Este eje funciona de igual manera que en los mamíferos; sin embargo, en las aves, existen otros mecanismos reguladores, ya que la vasotocina y en menor medida la mesotocina liberadas por la neurohipófisis, tienen un efecto similar al CRF en tanto que la somatostatina y los opioides inhiben la liberación de la hormona ACTH. Como ocurre en mamíferos, los niveles plasmáticos de glucocorticoides presentan ritmos circadianos (cambios significativos a lo largo de un ciclo de 24 horas), con los valores máximos cerca de la transición entre la noche y el día, estos ritmos se invierten en aves nocturnas en las que los máximos valores se

alcanzan en la transición día noche. También existen ritmos circanales (variaciones a lo largo del año) en la concentración plasmática de estas hormonas, con valores máximos cuando está promediando el invierno, estas variaciones permiten a las aves adaptarse al desarrollo de actividades diferentes a lo largo del año.

Los **glucocorticoides** tienen en las aves efectos semejantes a los conocidos en mamíferos, a nivel metabólico favorecen la gluconeogénesis y el consumo de alimento, incrementan el catabolismo proteico y reducen la síntesis proteica. Además tienen acciones sobre el sistema inmune, en general disminuyen el número de leucocitos (excepto los heterófilos) entre otros mecanismos por inducir apoptosis de linfocitos y en consecuencia reducir su número y producir atrofia de los órganos linfáticos. Por otra parte, favorecen la respuesta frente a los agentes estresantes. La corticosterona presenta acciones sinérgicas con la prolactina en la regulación de la migración. En algunas especies de aves como el pato Mallard (*Anas platyrhynchos*) la corticosterona tiene tanto funciones propias de los glucocorticoides como otras descritas para los mineralocorticoides ya que actúa sobre el balance iónico en los riñones, el intestino y la glándula de la sal.

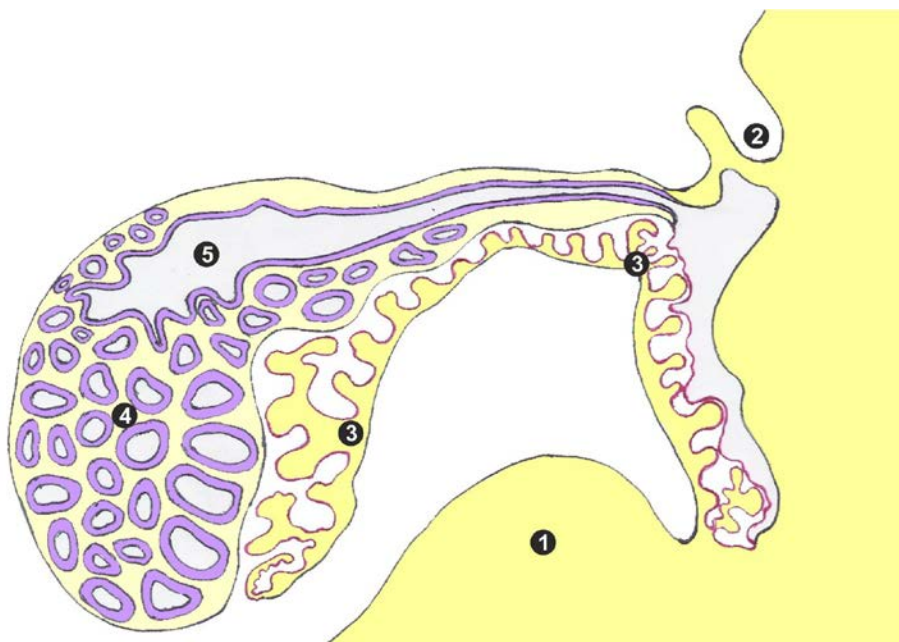
## Glándula pineal

La glándula pineal es un órgano fotosensorial formado por tejido nervioso y ubicado en el diencéfalo de los vertebrados. Sus características morfológicas y su relación con la captación de estímulos lumínicos varían entre las diferentes clases de vertebrados. En peces y anfibios esta glándula forma un complejo constituido por estructuras saculares derivadas del diencéfalo: el órgano parapineal y la glándula pineal. En los anuros y reptiles presenta estructuras similares al cristalino y la córnea, demostrando claramente su función fotorreceptora directa.

Las aves y los mamíferos no poseen el órgano parapineal; la glándula pineal derivó en un órgano endocrino aunque en las aves se mantiene cierta

capacidad fotorreceptora y su actividad es regulada tanto de manera directa por la captación de luz por la glándula misma como de forma indirecta a través de vías nerviosas. La información de la cantidad de horas luz regula la producción de las hormonas pineales de las cuales la principal es la melatonina.

La **morfología** de glándula pineal de las aves es muy variable. Su forma puede ser sacular (en passeriformes), túbulo-folicular (en paloma, gaviota, ganso y pato) o sólido-tubular (en pollo y codorniz), además existen formas intermedias. En muchas especies la glándula pineal consta de un cuerpo vesicular distal adherido a la duramadre que se ubica entre los hemisferios cerebrales y el cerebelo y un tallo proximal conectado con el tercer ventrículo. Este tallo en ciertas aves posee una gran cavidad que se continúa con el tercer ventrículo (Fig. 8.7), en otras especies la luz de esa cavidad se ve fragmentada en diversos folículos. El tamaño de la glándula pineal es notablemente menor en aves nocturnas como los búhos. En algunas aves existe **tejido pineal accesorio** ubicado en los plexos coroideos.



**Figura 8.7.** Representación esquemática de la glándula pineal. Las referencias corresponden a: cerebro (1), comisura posterior (2), plexo coroideo (3), cuerpo pineal (4, parénquima folicular), cavidad o receso pineal (5) comunicado con el tercer ventrículo.

El **estroma** de la glándula pineal incluye la cápsula, las trabéculas y un sostén interno. La **cápsula** de tejido conectivo denso es un derivado de la piamadre y

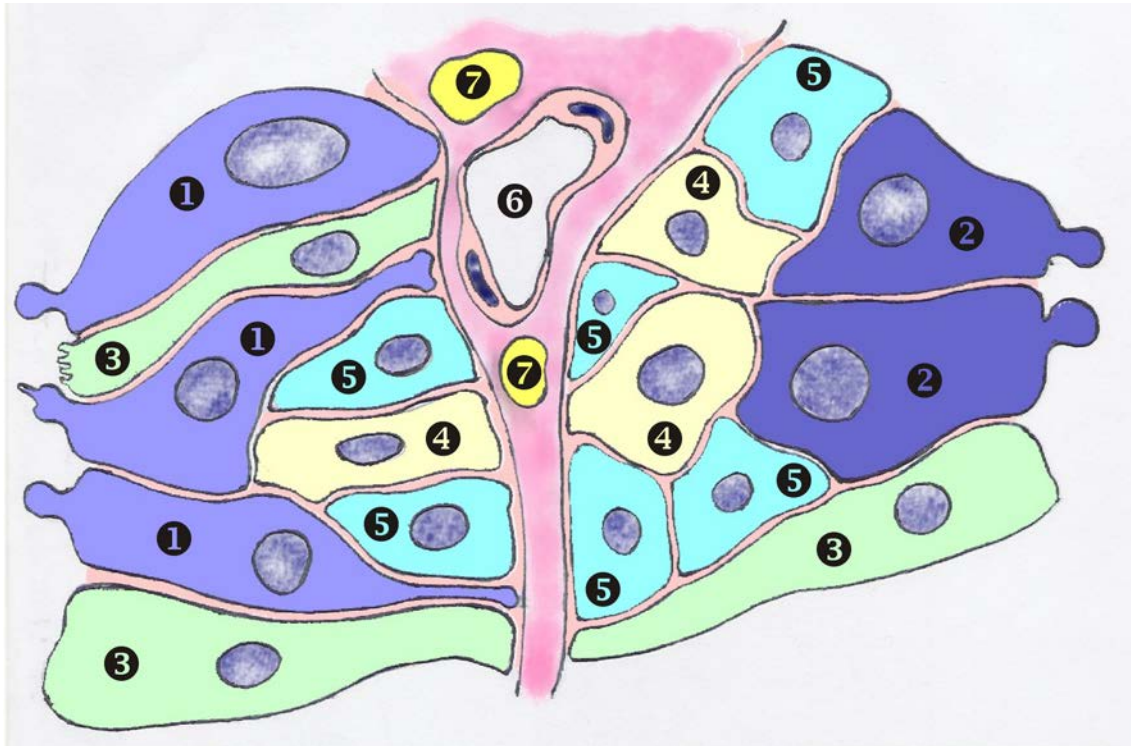
la aracnoides y en algunas zonas se une a la duramadre. Su grosor suele variar a lo largo del órgano y ser más grueso en la región caudal. Desde la cápsula parten las delgadas **trabéculas** que separan a los lóbulos del parénquima y en las que se ubican arterias y venas. Por último existe un **estroma interno** que transporta los vasos sanguíneos de pequeño calibre y las terminaciones nerviosas.

El **parénquima** de la glándula pineal forma acúmulos celulares huecos (folículos) o sólidos (rosetas), según cuál sea el tipo morfológico de la glándula que posee la especie. Los folículos y las rosetas están rodeados por una lámina basal por fuera de ella se encuentra tejido conectivo con pequeños vasos sanguíneos y terminaciones nerviosas.

Los tipos celulares de la glándula pineal aviar comprenden a **pinealocitos**, **células de sostén** y **neuronas**. Entre los **pinealocitos** se distinguen los **pinealocitos receptores típicos**, los **pinealocitos receptores rudimentarios** y los **pinealocitos secretores**. Los dos primeros tipos funcionan como fotorreceptores y el tercero como productor de hormonas, en especial melatonina.

En el ganso la glándula pineal es de tipo folicular y ha sido estudiada con detalle. En los folículos, cada uno de los tipos celulares tiene una ubicación particular (Fig. 8.8). Los pinealocitos receptores rudimentarios y las células de sostén tipo ependimarias toman contacto con la luz de los folículos mientras que otras células más bajas como los pinealocitos multipolares secretores y células de sostén similares a astrocitos no alcanzan la luz. Los folículos están rodeados por una lámina basal, separados por escaso tejido intersticial muy vascularizado, donde llegan numerosas terminaciones nerviosas (Fig. 8.8). En las aves viejas pueden depositarse concreciones calcáreas en esta localización.



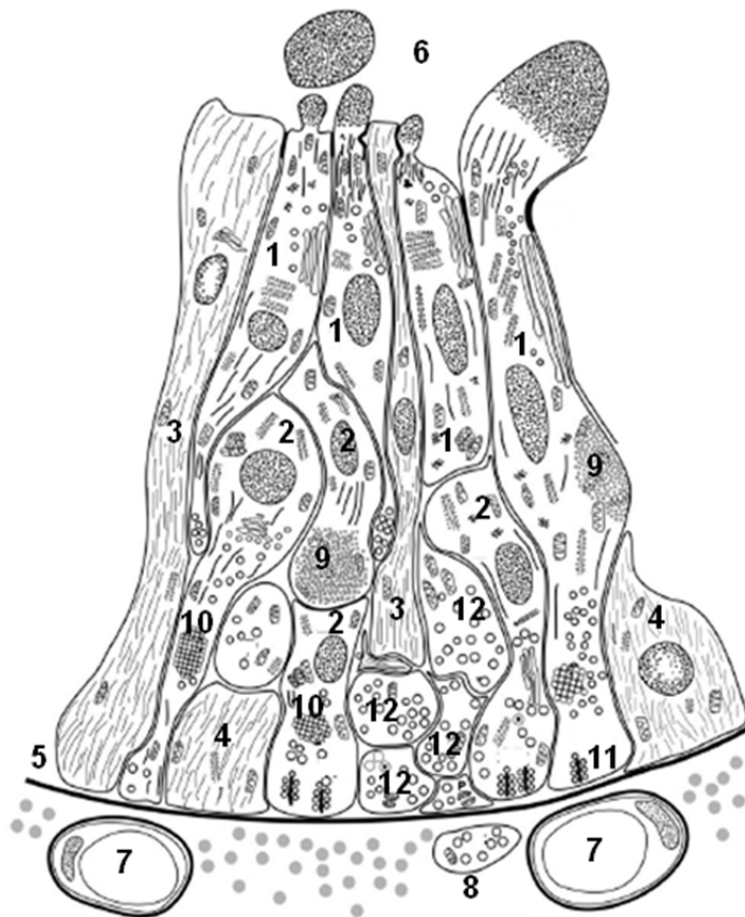


**Figura 8.8.** Glándula pineal de ganso. Representación esquemática de la pared folicular en la que se observan pinealocitos rudimentarios (1 y 2), células tipo ependimarias (3), pinealocitos secretorios (4), células de sostén similares a astrocitos (5), capilares sanguíneos (6) y terminaciones nerviosas (7).

Se cuenta con estudios detallados de los diferentes tipos celulares de la glándula pineal aviar (Fig. 8.9). Los **pinealocitos receptores típicos** (Fig. 8.9) solo se encuentran en algunas especies como el pingüino papúa (*Pygoscelis papua*). Poseen características morfológicas muy similares a las de los conos y bastones retinianos, como la presencia de discos membranosos en su segmento externo.

Los **pinealocitos receptores rudimentarios** (Fig. 8.9) son células piramidales polarizadas con núcleo central, esférico y eucromático. Son abundantes las mitocondrias, especialmente en el citoplasma apical, en la gaviota (*Larus canus*) se encontraron agrupaciones particulares de mitocondrias en estas células. El complejo de Golgi y el retículo endoplásmico rugoso están bien desarrollados, también se encuentran gránulos en el citoplasma apical. Presenta dos proyecciones, una apical, que corresponde a un segmento externo muy reducido si se compara con el mismo segmento de los pinealocitos fotorreceptores típicos pero que presenta la estructura de cilio

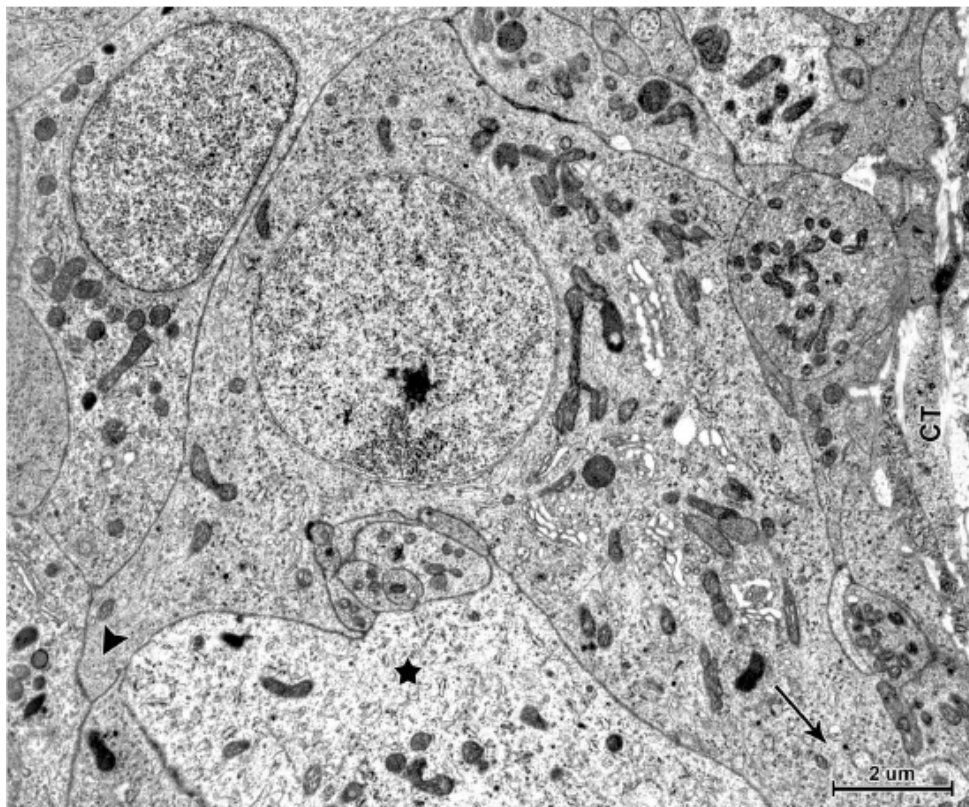
atípico que culmina en una dilatación citoplasmática que contacta con la luz en el caso de los folículos. En el extremo basal existe otra prolongación que actúa como axón. La mayoría de los pinealocitos receptores rudimentarios expresan pinopsina y un menor número rodopsina e iodopsina, todos ellos pigmentos que intervienen en la captación de los estímulos lumínicos. Los pinealocitos receptores rudimentarios pueden presentar inclusiones de glucógeno muy abundantes en algunas aves como la gaviota (*Larus canus*). Las prolongaciones de estos pinealocitos presentan en algunas aves estructuras denominadas barras sinápticas, que se relacionarían con la transmisión de los impulsos nerviosos generados a partir de la captación del estímulo lumínico (Fig. 8.9).



**Figura 8.9.** Esquema de la arquitectura de la pared de los folículos o rosetas. Se representan los pinealocitos receptores rudimentarios (1), los pinealocitos secretores (2), las células de sostén (3) y las células semejantes a astrocitos (4). Las restantes referencias corresponden a: membrana basal (5), luz del folículo (6), capilares sanguíneos (7), terminación nerviosa (8), glucógeno (9), estructuras paracristalinas (10), barras sinápticas (11) y los procesos de los pinealocitos (12).

En la gallina, los pinealocitos receptores rudimentarios forman grupos compactos y algunas estructuras foliculares, estas últimas más comunes en las aves jóvenes. Los folículos están revestidos por este tipo de pinealocitos, que en ocasiones se denominan células foliculares cuando presentan esta ubicación. Además, se encuentran células parafoliculares multipolares que originalmente se consideraron células de tipo glial; sin embargo por sus características ultraestructurales actualmente se clasifican como una variante de los pinealocitos receptores rudimentarios.

Los **pinealocitos secretores** (Fig. 8.9 y Fig. 8.10) son células pequeñas, sin polarización, de forma ovoide o estrellada con un núcleo eucromático. Poseen abundantes mitocondrias que, al igual que el retículo endoplásmico rugoso, el retículo endoplásmico liso y los gránulos de secreción están dispersos por el citoplasma de manera irregular. En las estructuras foliculares estas células contactan con la lámina basal pero no con la luz.



**Figura 8.10.** Micrografía de un pinealocito secretor de la gaviota (*Larus canus*). Esta célula muestra dos procesos, uno de ellos (flecha) se dirige hacia la membrana basal y el otro lo hace entre dos fotorreceptores vecinos (punta de flecha). Se observa también parte de una célula de sostén (estrella).

Las **células de sostén** son células gliales que se dividen en dos grupos: las **células semejantes a células endimarias** y las **células semejantes a astrocitos** (Fig. 8.9). Las **células semejantes a las células endimarias** son altas y contactan con los pinealocitos. Las **células semejantes a astrocitos** son positivas a la proteína fibrilar ácida glial como ocurre con los astrocitos. Las células de sostén se encuentran entre los pinealocitos y se unen a ellos. Además, poseen proyecciones citoplasmáticas que alcanzan la luz de los folículos y terminan en microvellosidades irregulares.

Las **neuronas** suelen ser bipolares o pseudounipolares y por lo general son neuronas ganglionares aferentes que tienen acetilcolina como neurotransmisor. Se debe destacar que los pinealocitos también son neuronas, pero con características muy particulares por estar especializadas en la fotorrecepción o en la secreción.

Al incrementar la edad, la glándula pineal de muchas aves como la gallina y el pavo cambia desde un órgano predominantemente folicular a un órgano sólido; en otras aves como la gaviota las diferencias guardan una mayor relación con la región del órgano.

Como se comentara en el capítulo sobre el sistema inmunitario, en muchas aves la glándula pineal muestra una importante **invasión linfoidea**. En otras especies como el ganso no se ha encontrado esta invasión linfoidea. En el pollo aparece tejido linfático en órganos como el hígado, páncreas, glándulas endocrinas, riñón, cerebro y médula espinal alrededor de las 3 semanas de vida posnatal. Este tejido desaparece a los 3-4 meses de vida pero permanece en la glándula pineal donde su abundancia es tal que lleva a un incremento de un 50% del peso del órgano. La acumulación de tejido linfático ocurre principalmente en la porción distal del órgano y en relación con las venas y dentro de los septos. En este tejido linfático se encuentran tanto centros germinativos como zonas T dependientes. Las células linfáticas atraviesan la lámina basal que separa a los pinealocitos de la glía y se relacionan con ellos en forma semejante a como ocurre con las células epiteliales en los linfoepitelios, interacción única en el organismo entre neuronas y células linfáticas.

Los ritmos circadianos tienen una base genética en todos los seres vivos y su generación intrínseca depende de genes cuya expresión cambia periódicamente siguiendo un ritmo de alrededor de 24 horas, estos genes *clock* están presentes en los organismos de todos los reinos. En los organismos multicelulares es necesaria la coordinación de todas las actividades; en los animales la regulación de las oscilaciones circadianas depende de órganos conocidos como “*pacemakers*” o marcapasos que generan los ritmos cercanos a las 24 horas y que son ajustados exactamente a las 24 horas por la acción de sincronizadores o “*Zeitgebers*” de los cuales la luz es el principal de ellos. En los mamíferos la función de marcapasos la cumple el núcleo supraquiasmático del hipotálamo que recibe axones provenientes de la retina que traen información sobre las horas luz y por lo tanto sincronizan la actividad de este marcapasos. A su vez el núcleo supraquiasmático regula las fluctuaciones diarias de la actividad de los restantes órganos incluida la glándula pineal. En las aves, en cambio, los marcapasos son numerosos e incluyen distintas regiones del hipotálamo (equivalentes funcionales del núcleo supraquiasmático), la glándula pineal y en muchas aves la retina. Todos estos órganos presentan actividad oscilante regulada por la luz.

Las funciones de la hormona **melatonina**, el principal producto de la glándula pineal en todas las aves, son múltiples. Su secreción presenta variaciones diarias y muestra sus mayores valores durante la noche. En general, la melatonina induce el sueño y disminuye la temperatura corporal y el metabolismo basal. También interviene en el control de los ritmos circanuales, que ocurren a lo largo del año, ya que la liberación de la hormona es mayor cuando los días son más cortos. Al respecto se observó que en muchas aves la alta producción de melatonina en la temporada de pocas horas de luz inhibe el centro del canto. A diferencia de lo que ocurre en aquellas especies de mamíferos con reproducción estacional en los que la melatonina es la principal reguladora de su periodicidad, en la mayoría de las aves estudiadas la extirpación de la glándula pineal no afecta la estacionalidad reproductiva.

La secreción de melatonina está regulada tanto en forma directa por la luz y a través de los pinealocitos fotorreceptores, como por un control indirecto

localizado en la retina y el hipotálamo, de forma similar a lo que ocurre en los mamíferos. La retina en las aves produce cantidades importantes de melatonina, especialmente en aves como la paloma. También se produce melatonina en el tracto digestivo, entre otras regiones corporales, pero en esas localizaciones sus efectos serían esencialmente paracrinos.

### **Páncreas endocrino**

El **páncreas** posee cuatro lóbulos en la mayoría de las especies estudiadas; ellos son: lóbulo dorsal, lóbulo ventral, lóbulo esplénico y tercer lóbulo. El páncreas de las aves, como el de los mamíferos, contiene tejido glandular exocrino y endocrino. La **porción exocrina** está compuesta por acinos serosos y se describe detalladamente en el capítulo sobre sistema digestivo. La **porción endocrina** está representada por los islotes pancreáticos que son estructuras más o menos esféricas, aunque su forma y tamaño son muy variables entre los diferentes grupos de aves.

Los islotes pancreáticos se ubican en el tejido conectivo interacinar, se distribuyen por todo el órgano y están rodeados por una delgada cápsula de fibras reticulares. Están constituidos por cordones de células anastomosados de forma irregular. Entre esos cordones se ubican los capilares sanguíneos. Las células son poliédricas o columnares y poseen un citoplasma acidófilo y un núcleo esférico eucromático. Las células de los islotes son de distintos tipos: A o  $\alpha$ , B o  $\beta$ , D o  $\delta$  y PP. La ultraestructura de todas estas células muestra que el desarrollo del retículo endoplasmático rugoso y el complejo de Golgi son moderados y que cada tipo celular posee gránulos de diferente característica. Las células exhiben polaridad y el complejo de Golgi y los gránulos se ubican hacia el polo celular que contacta con los vasos sanguíneos.

En los islotes pancreáticos de las aves, las células  $\alpha$  son las más altas, por lo que poseen forma columnar, mientras que las células  $\delta$  son las más bajas, y son poliédricas o cúbicas. Las células  $\alpha$  se caracterizan por sus gránulos esféricos, mientras que las células  $\beta$  poseen en su interior gránulos

heterogéneos que contienen cristales con forma de aguja. También existen células PP y algunas células positivas al polipéptido Y, en el páncreas de algunas aves, sin embargo estas últimas son más abundantes en relación con los acinos pancreáticos. También se han encontrado en algunos passeriformes, células de los restantes tipos dispersas entre los componentes exocrinos del órgano.

Los islotes pancreáticos en las aves muestran una marcada diferencia en el porcentaje de tipos celulares que los componen; en relación a esta característica se los clasifica en islotes  $\alpha$ , islotes  $\beta$  e islotes intermedios. Los islotes  $\alpha$  abundan en el lóbulo esplénico y se caracterizan por su argirofilia, lo que ha llevado a llamarlos islotes oscuros. Los islotes  $\alpha$  suelen ser de mayor tamaño que los islotes  $\beta$  y no tienen una clara delimitación del tejido glandular exocrino. Poseen células  $\alpha$  (alrededor de 72% en gallina) y  $\delta$ , aunque en la gallina, la codorniz (*Coturnix coturnix*) y el halcón (*Falco sp*), pero no en los gansos, se encontraron algunas células  $\beta$ .

Los islotes  $\beta$  son los más pequeños, son más numerosos que los islotes  $\alpha$ ; en la gallina poseen un 86% de células  $\beta$ , se los denomina claros por no ser argirófilos. Están rodeados y separados de los acinos por una delgada malla de fibras colágenas que se introduce muy poco dentro de los islotes. Las células restantes son únicamente de tipo  $\delta$  en la gallina, pero en el ganso y la codorniz se agregan algunas células  $\alpha$ . En trabajos recientes se determinó la presencia de células PP productoras de polipéptido pancreático en estos islotes.

Al igual que en los mamíferos, las células  $\alpha$  producen glucagón, una hormona cuyos efectos son hiperglucemiantes -promueven el aumento de la glucemia- y las células  $\beta$  sintetizan insulina, de actividad hipoglucemiante. Sin embargo, a diferencia de lo que ocurre en los mamíferos, en las aves la glucemia presenta valores normales más elevados y está controlada especialmente por el glucagón más que por la insulina. Las células  $\delta$  presentes en los islotes  $\alpha$  y  $\beta$  secretan somatostatina, una hormona que interviene en el metabolismo de la glucosa con efectos locales inhibitorios sobre la secreción de insulina y glucagón; a nivel sistémico la somatostatina disminuye la motilidad gastrointestinal.

## Bibliografía

Beysai AR, Adibmoradi M (2010) Histological and histometrical changes of ostrich thyroid gland during summer and winter season in Tehran, Iran. *African Journal of Biotechnology* 10: 1496-1501.

Carsia RV, Harvey S (2000) Adrenals en: Whittow GC (ed). *Sturkie's Avian Physiology*. Academic Press. Londres. Pág. 489-537.

Chakraborty S (1993) A comparative study of annual changes in the pineal gland morphology with reference to the influence of melatonin on testicular activity in tropical birds, *Psittacula cyanocephala* and *Ploceus philippinus*. *General and Comparative Endocrinology* 92: 71-79.

Chong NW, Chaurasia SS; Haque R, Klein DC, Iuvone PM (2003) Temporal-spatial characterization of chicken clock genes: circadian expression in retina, pineal gland and peripheral tissue. *Journal of Neurochemistry* 85: 851-860.

Dacke CG, Arkle S, Cook DJ, Wormstone IM, Jones S, Zaidi M, Bascal ZA (1993) Medullary bone and avian calcium regulation. *Journal of Experimental Biology*. 184: 63-88.

Dacke CG (2000) The Parathyroids, Calcitonin, and Vitamin D en: Whittow GC (ed). *Sturkie's Avian Physiology*. Academic Press. Londres. Pág. 473-488.

Dawson A (1996) Neoteny and the thyroid in ratites. *Reviews of Reproduction* 1: 78-81.

de Matos R (2008) Adrenal steroids metabolism in birds: anatomy, physiology, and clinical considerations. *Veterinary clinics Exotics Animal Practice* 11: 35-57.

Eberhard Gwinner, Hau M (2000) The Pineal Gland, Circadian Rhythms, and Photoperiodism en: Whittow GC (ed). *Sturkie's Avian Physiology*. Academic Press. Londres. Pág. 557-568.

Ekström P, Meissi H (2013) Evolution of photosensory pineal organs in new light: the fate of neuroendocrine photoreceptors. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 358: 1679-1700.

Ghosh A, Carmichael SW, Mukherjee M (2001) Avian adrenal medulla: cytomorphology and function. *Acta Biologica Szegediensis* 45: 1-11.



Hall BK (2005) *Bones and Cartilage. Developmental and evolutionary skeletal biology.* Elsevier Academic Press. Londres.

Hazelwood RL (2000) Pancreas en: Whittow GC (ed). *Sturkie's Avian Physiology.* Academic Press. Londres. Pág. 539-555.

Horseman ND, Buntin JD (1995) Regulation of Pigeon Cropmilk Secretion and Parental Behaviors by Prolactin. *Annual Reviews of Nutrition* 15: 213-238.

Humayun KA, Aoyama M, Sugita S (2012) Morphological and histological studies on the adrenal gland of the chicken (*Gallus domesticus*). *Journal of Poultry Sciences* 49: 39-45.

Johnson AL (2000) Reproduction in the Female en: Whittow GC (ed). *Sturkie's Avian Physiology.* Academic Press. Londres. Pág. 569-596.

Kirby JD, Froman DP (2000) Reproduction in Male Birds en: Whittow GC (ed). *Sturkie's Avian Physiology.* Academic Press. Londres. Pág. 597-615.

McNabb FMA (2000) Thyroids. En: *Sturkie's Avian Physiology* en: Whittow GC (ed). *Sturkie's Avian Physiology.* Academic Press. Londres. Pág. 461-471.

Nascimento A, Sales A, Cardoso TRD, Pinheiro NL, Mendes MM (2007) Immunocytochemical study of the distribution of endocrine cells in the pancreas of the Brazilian sparrow species *Zonotrichia capensis subtorquata* (Swainson, 1837). *Brazilean Journal of Biology* 67: 735-74.

Nishimura S, Shimoda H, Oshima I, Ono Y, Okano K, Ishibashi A, Tabata S, Iwamoto H (2005) Proportions of melanocyte stimulating hormone immunoreactive cells in the adenohypophysis of silky fowl and hyperpigmentation-free cockerels. *Animal Science Journal* 76: 575-579.

Norris DO (2007) *Vertebrate endocrinology.* Elsevier Academic Press. Amsterdam.

Parchami A, Dehkordi RAF (2011) Morphometrical evaluation of parathyroid gland in native chickens. *Middle East Journal of Scientific Research* 7: 703-706.

Piezzi RS, Gutiérrez LS (1975) Electron microscopic studies on the pineal organ of the Antarctic penguin (*Pygoscelis papua*). *Cell Tissue Research* 18: 559-570.

- Prusik M, Lewczuk B, Nowicki M, Przybylska-Gornowicz B (2006) Histology and ultrastructure of the pineal organ in the domestic goose. *Histology and Histopathology* 21: 1075-90.
- Przybylska-Gornowicz B, Lewczuk B, Prusik M, Kalicki M, Ziolkowska N (2012) Morphological studies of the pineal gland in the common gull (*Larus canus*) reveal uncommon features of pinealocytes. *The Anatomical Record* 295: 673-685.
- Sandhu MA, Rahman ZU, Riaz A, Rahman SU, Javed I, Ullah N (2010) Somatotrophs and lactotrophs: an immunohistochemical study of *Gallus domesticus* pituitary gland at different stages of induced moult. *European Journal of Histochemistry* 54: 123-127.
- Scanes CG (2000) Introduction to Endocrinology: Pituitary Gland en: Whittow GC (ed). *Sturkie's Avian Physiology*. Academic Press. Londres. Pág. 437-460.
- Şimşek N, Nalabay B (2008) Light and electron microscopic examinations of the pancreas in quails (*Coturnix coturnix japonica*). *Revue de Médecine Vétérinaire* 159: 198-206.
- Şimşek N, Bayraktaroğlu AG, Altunay H (2009) Localization of insulin immunopositive cells and histochemical structure of the pancreas in falcons (*Falco anaumanni*). *Ankara Üniversitesi Veteriner Fakültesi Dergisi* 56: 241-247.
- Soñez MC, von Lawzewistch I, Ibañez N, Pérez R (1990) Identification of glycoprotein and protein secreting pituitary cells in pigeon (*Columba livia*) employing human hormones antisera. *Comunicaciones Biológicas* 9: 85-98.
- Soñez MC, von Lawzewitsch I (1997) Ultrastructural Identification of Pituitary Cells in *Nothura maculosa* (Tinamidae, Temminck, 1985). *Biocell* 21: 103-114.
- Tang L, Peng K, Wang J, Luo H, Cheng J, Zhang G, Sun Y, Liu H, Song H (2009) The morphological study on the adrenal gland of african ostrich chicks. *Tissue and Cell* 41: 231-238.
- Whitehead CC (2004) Overview of bone biology in the egg-laying hen. *Poultry Science* 83: 193-199.

# CAPÍTULO 9

## SISTEMA REPRODUCTOR DE LA HEMBRA

*Mirta Alicia Flamini*



## Índice del capítulo 9

Introducción

Ovarios

**Estructura general del ovario izquierdo**

**Zona parenquimatosa**

**Folículos ováricos**

Folículos primordiales

Folículos primarios

Folículos en crecimiento

Folículos preovulatorios

Folículos postovulatorios

Folículos atrésicos

**Glándulas tecales**

**Zona vascularizada**

Oviducto

**Infundíbulo**

**Mágnium**

**Istmo**

**Útero**

**Vagina**

Estructuras vestigiales

**Recuadro 9.1 ¿Por qué un solo ovario?**

**Recuadro 9.2 Estructura del huevo de las aves**

Bibliografía

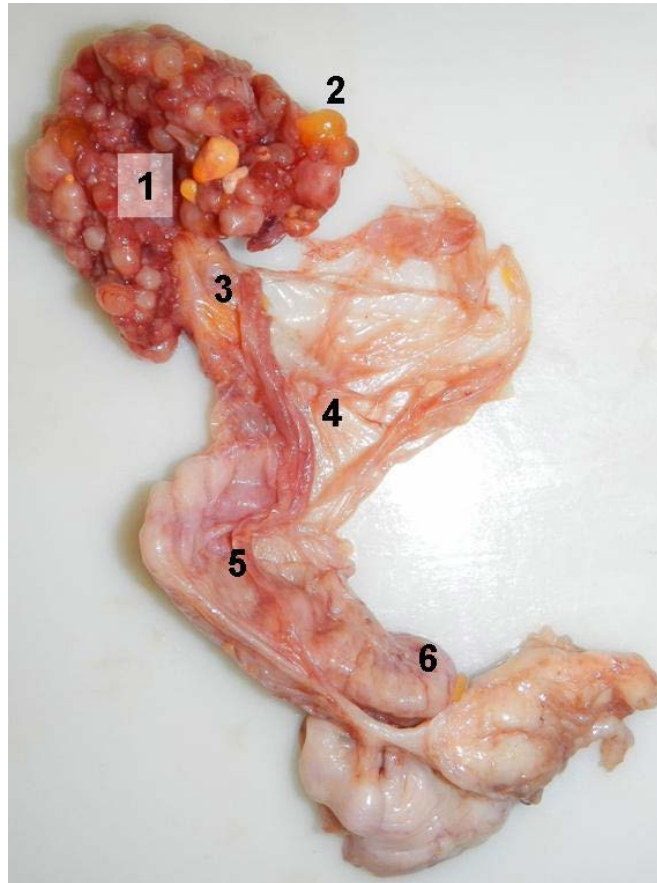
## Introducción

A diferencia de lo que ocurre en las restantes clases de vertebrados, que incluyen organismos ovíparos y vivíparos, todas las aves son ovíparas. El sistema reproductor de las hembras en las aves está adaptado para la fecundación interna y el posterior depósito de las envolturas que rodearán al individuo en desarrollo. En el huevo de las aves se acumulan las sustancias indispensables para la embriogénesis junto a una cubierta dura protectora que permite el transporte de los gases respiratorios (huevo cleidoico).

Las aves no poseen ciclos reproductivos similares a los ciclos estrales o menstruales de los mamíferos por lo que no existe sincronización entre la ovulación y la fecundación, lo que implica la presencia de estructuras en las que se almacenen los espermatozoides. Este es un hecho generalizado dentro de las aves y cumple una función adaptativa que permite la fecundación de las gametas femeninas producidas a lo largo del periodo de postura.

El **sistema reproductor** de la hembra, en las aves está formado por el **ovario** y el **oviducto** (Fig. 9.1). En la mayoría de las especies solo los órganos del lado izquierdo se desarrollan completamente. Existen excepciones como muchos falconiformes (familias Cathartidae, Accipritidae y Falconidae) y el kiwi, en los que maduran los órganos reproductores de ambos lados. Se ha encontrado que numerosas hembras de ciertas especies de gullas y palomas presentan desarrollo bilateral de sus órganos reproductores, mientras que algunas solo desarrollan los del lado izquierdo.

Luego del comienzo de la actividad reproductiva las características del ovario varían según el momento del año, ya que las aves tienen reproducción estacional.



**Figura 9.1.** Ovario y oviducto de gallina adulta en época no reproductiva. En el ovario (1) se observan varios folículos en desarrollo de diferente tamaño y coloración (2). Se señalan además el infundíbulo (3), el mágnum (4), el istmo (5) y el útero (6).

El oviducto aviar no es equivalente al oviducto de los mamíferos e incluye también a las porciones derivadas de los conductos de Müller que en los mamíferos forman el útero y la vagina. Este órgano es el sitio donde ocurre la fecundación, en él se forman las envolturas del huevo, incluyendo la albúmina y la cáscara y ocurren los primeros estadios de la embriogénesis.

## Ovarios

Como se mencionó, la mayoría de las especies de aves poseen un solo ovario funcional: el izquierdo. El proceso de desarrollo de ambos ovarios y la base molecular del escaso desarrollo del ovario derecho se presentan el Recuadro 1.

### **Recuadro 9.1**

#### **¿Por qué un solo ovario?**

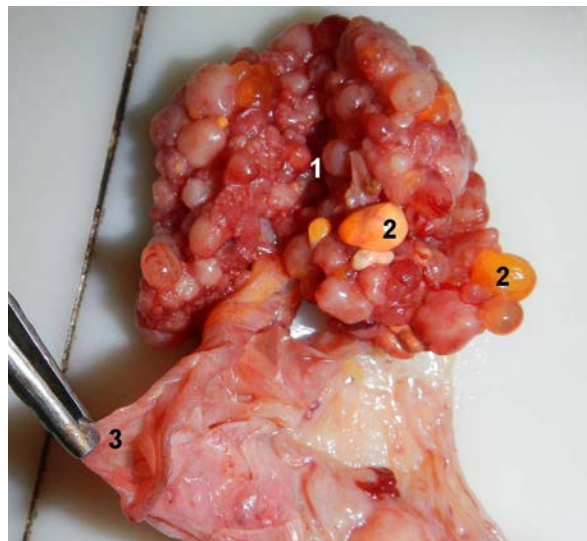
Como en todos los vertebrados, en el embrión de las aves se forman los esbozos pares de las gónadas indiferenciadas a las que llegan las células germinales primordiales. Durante las primeras etapas del desarrollo en el ovario derecho no se forman las estructuras que originarán al epitelio superficial. Las células germinales primordiales al no quedar incluidas en folículos degeneran y mueren. A medida que avanza el desarrollo, el ovario derecho disminuye su tamaño y queda reducido a tejido conectivo denso rodeado por un epitelio plano, pero conserva células intersticiales activas productoras de esteroides.

En el ovario izquierdo se desarrollan folículos que hasta el nacimiento se mantienen en estadio de folículos primordiales. Tal como ocurre en los mamíferos, y a diferencia de lo observado en teleósteos y anfibios, la formación de nuevas ovogonias en la hembra madura es muy baja o inexistente. Las ovogonias originan ovocitos I hasta poco después de la eclosión. Estos ovocitos I permanecen detenidos en la profase meiótica I y forman parte de folículos primordiales hasta la pubertad. La meiosis solo se reinicia por estímulo de las hormonas FSH y estradiol luego de la pubertad. Se ha observado que los embriones de gallina poseen 28.000 folículos en el día 9 de incubación, que estos aumentan a 680.000 en el día 17 para descender a 480.000 en la eclosión, debido a la atresia que se produce en los folículos antes del nacimiento. Solo unos 200-500 folículos alcanzan el estado de folículo preovulatorio. Se cree que en aves silvestres este número es aún menor.

En la involución de los órganos reproductores del lado derecho estaría involucrada la hormona antimülleriana. Esta hormona es producida por los testículos embrionarios de la mayoría de los vertebrados y provoca en ellos, la involución de las vías genitales femeninas. En las hembras de las aves, la hormona antimülleriana es producida por los ovarios, en especial por el ovario izquierdo, y provocaría la involución de los órganos del lado derecho. El

conducto de Müller izquierdo posee mayor concentración de receptores de estrógeno, probablemente esto lo haga más resistente a la involución.

Desde el nacimiento hasta la edad adulta, el ovario izquierdo de las aves cambia notablemente su aspecto. En el momento de la eclosión tiene forma ovalada y su superficie es lisa. Microscópicamente se pueden diferenciar en dos zonas, denominadas **zona cortical** y **zona medular**, esta última de posición central. Durante la primera semana de vida, la médula es proporcionalmente grande con respecto a la corteza, adquiere una gran vascularización y se denomina zona vasculosa. Mientras tanto en la corteza algunos folículos comienzan su desarrollo. A partir de la quinta semana la corteza (zona parenquimatosa) comienza a aumentar de tamaño. En esta edad, los folículos ováricos aún no pueden evidenciarse a simple vista. Después de las 16 semanas de vida los folículos son más grandes (de 1 mm de diámetro). A las 23 semanas los folículos tienen un diámetro de 2,5 mm y sobresalen claramente de la superficie ovárica. La zona vasculosa emite proyecciones hacia la zona parenquimatosa y como resultado de esto, los folículos mayores parecen “brotar” del parénquima ovárico sostenidos por un pedículo vascular y crecen hasta alcanzar un tamaño mayor que el del ovario que los contiene (Fig. 9.2).



**Figura 9.2.** Ovario y oviducto de una gallina adulta en época no reproductiva. Se observa el ovario con aspecto de racimo de uvas (1). Los folículos aún son pequeños y en algunos se puede observar acúmulo de vitelo de color amarillo (2). El segmento sujetado con la pinza corresponde al infundíbulo del oviducto (3).



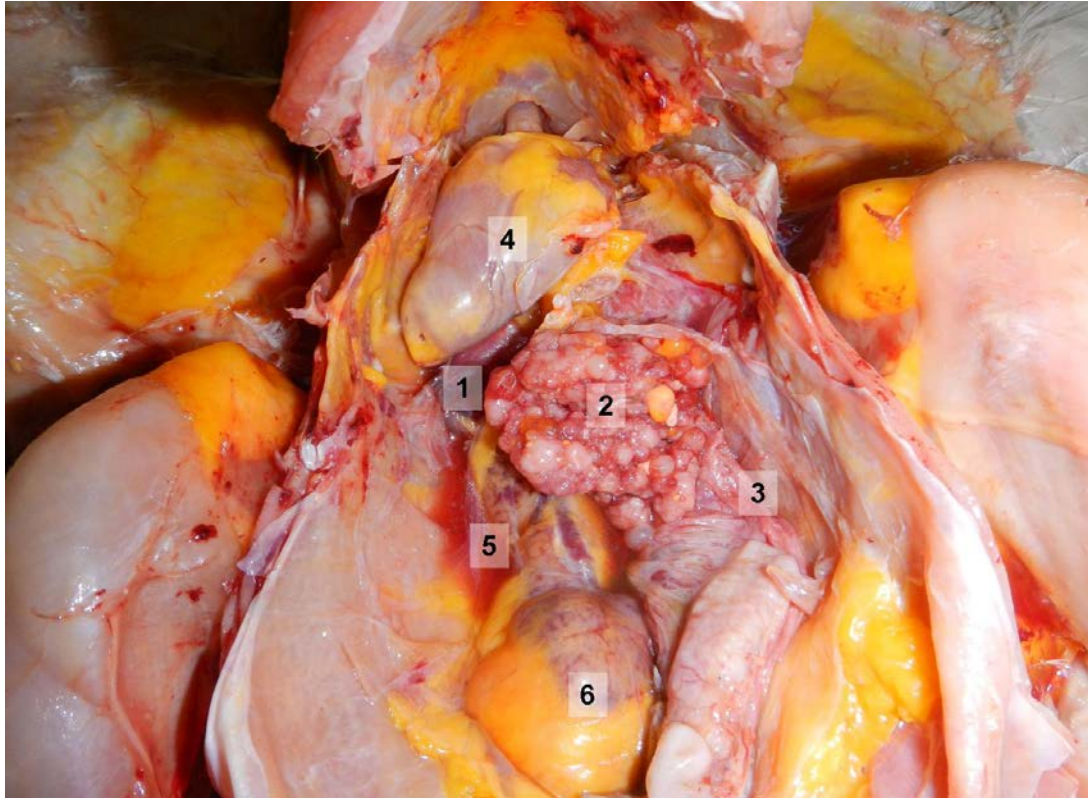
En las hembras adultas solo queda un vestigio microscópico del ovario derecho que sin embargo mantiene función endocrina, mientras que el órgano izquierdo alcanza su desarrollo completo.

En las aves, las gónadas en ambos sexos aumentan de tamaño solamente durante la etapa de reproducción, momento en que pueden incrementar su volumen y peso hasta más de diez veces. Esto fue interpretado por muchos autores como una adaptación al vuelo, evitando el peso excesivo de las gónadas en las etapas no reproductivas. En el animal sexualmente maduro existe una gran variación del tamaño gonadal relacionada con la edad.

### **Estructura general del ovario izquierdo**

El **ovario izquierdo** adulto se sitúa craneal y ventralmente a los riñones, a la izquierda de la columna vertebral y está fijado por el mesovario a la pared dorsal del abdomen. En las aves adultas en postura los surcos profundos (en número de 8-12) que separan a los folículos maduros le otorgan un aspecto similar al de un racimo de uvas (Fig. 9.3). Después de la fase de actividad reproductiva, el ovario se reduce de tamaño y su superficie se hace más lisa. En esta etapa de reposo, el ovario izquierdo de una gallina adulta tiene forma oval aplanada.

También se producen cambios ováricos a medida que la hembra envejece y disminuyen los niveles de postura. Los surcos van desapareciendo y la superficie se hace menos irregular, hasta que, en la gallina vieja, la superficie del ovario se vuelve lisa como en el animal juvenil. En el envejecimiento se observa un déficit de la selección y reclutamiento de folículos en cada ciclo de postura. El envejecimiento ovárico es muy variable según el grupo de aves, por ejemplo en galliformes hay una declinación rápida de la fertilidad que se asocia con un tiempo de vida breve, en cambio en los paseriformes la declinación de la actividad reproductiva suele ser gradual en relación con una vida media más larga.

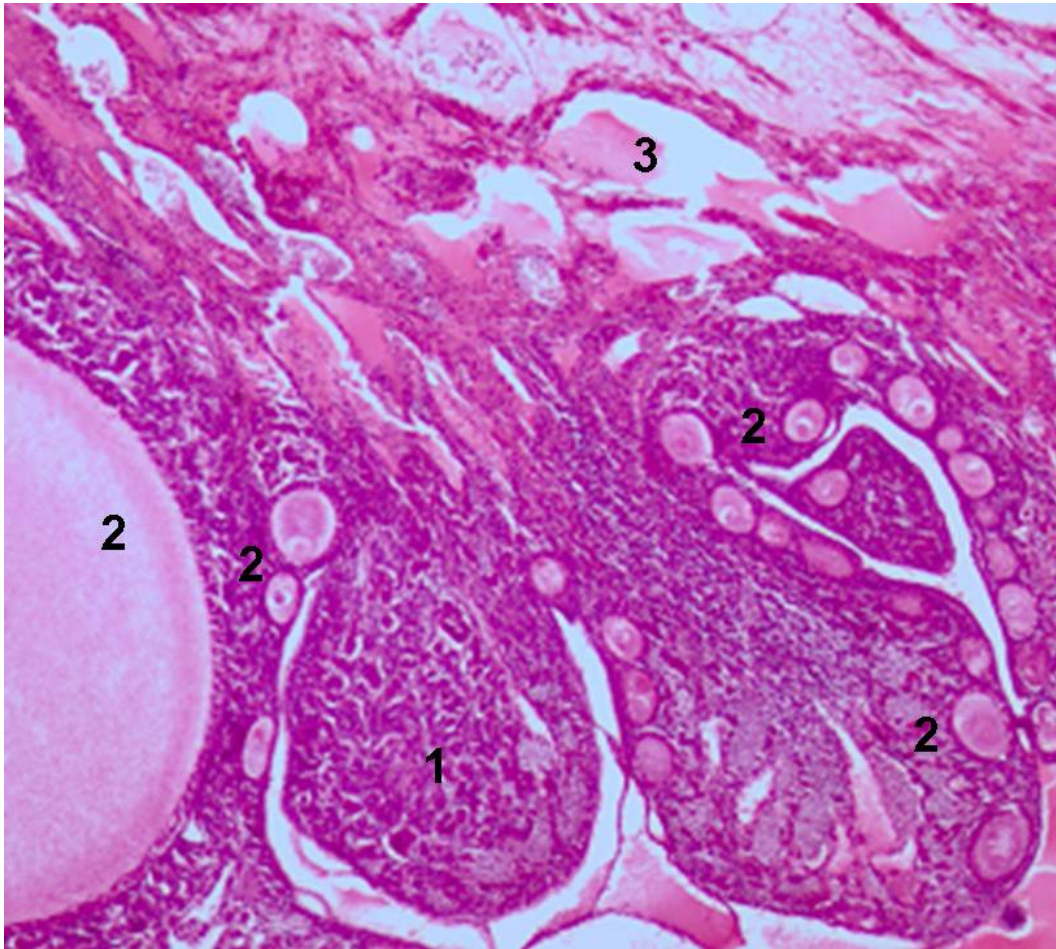


**Figura 9.3.** Ubicación anatómica del ovario de gallina. Se observa el ovario (1) con folículos de diversos tamaños (2). A la derecha del ovario se distingue el comienzo del infundíbulo (3). Arriba a la izquierda se aprecia la silueta cardíaca con su típica forma cónica (4). Un pequeño sector de los riñones (5) se observa cerca del estómago muscular (6).

Un hecho interesante ocurre en algunas aves como el hablador de la selva de la India (*Turdoides striatus*), estos pájaros gregarios presentan una forma de cría comunitaria en la que solo los ejemplares dominantes producen descendencia pero todos participan en el cuidado de los pichones. En estos animales las hembras colaboradoras poseen ovarios con un menor número de folículos; su tamaño es intermedio entre el de las hembras reproductoras en periodo de postura y el de las de las hembras en periodo no reproductivo. Los folículos de estas hembras no reproductoras son fuente de progesterona, hormona que induce la conducta de cuidados parentales.

La disposición y el tamaño de los folículos en las aves no permiten observar un límite preciso entre corteza y médula en el ovario. Los estudios embriológicos realizados sugieren que es apropiada la denominación de **zona parenquimatosa** para aquella que se corresponde con la corteza del ovario de

los mamíferos y **zona vasculosa** a la equivalente a la zona medular del ovario de los mamíferos (Fig. 9.4).



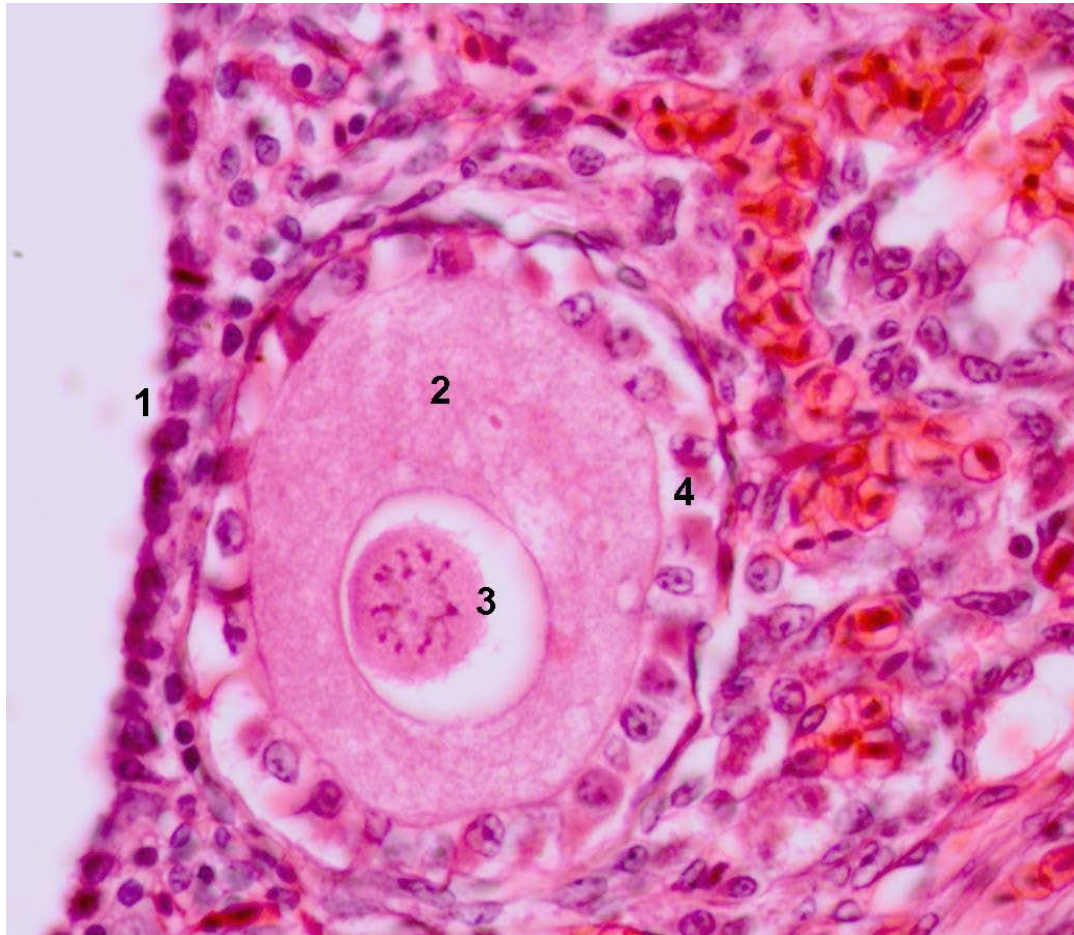
**Figura 9.4.** Ovario de gallina adulta en etapa no reproductiva. Coloración H-E. 4x. En la zona parenquimatosa ovárica (1) se pueden observar folículos en desarrollo (2). La zona vasculosa (3) tiene numerosos vasos sanguíneos de luz dilatada.

### **Zona parenquimatosa**

En la **zona parenquimatosa** se distinguen las siguientes estructuras: el **epitelio superficial**, el **estroma conjuntivo** que incluye células intersticiales endocrinas y los **folículos ováricos** en desarrollo.

El **epitelio superficial** consiste en una capa simple de células cúbicas que rodea completamente el ovario, excepto en la región del hilio (Fig. 9.5). Estas células se transforman en planas en los estadios preovulatorios como

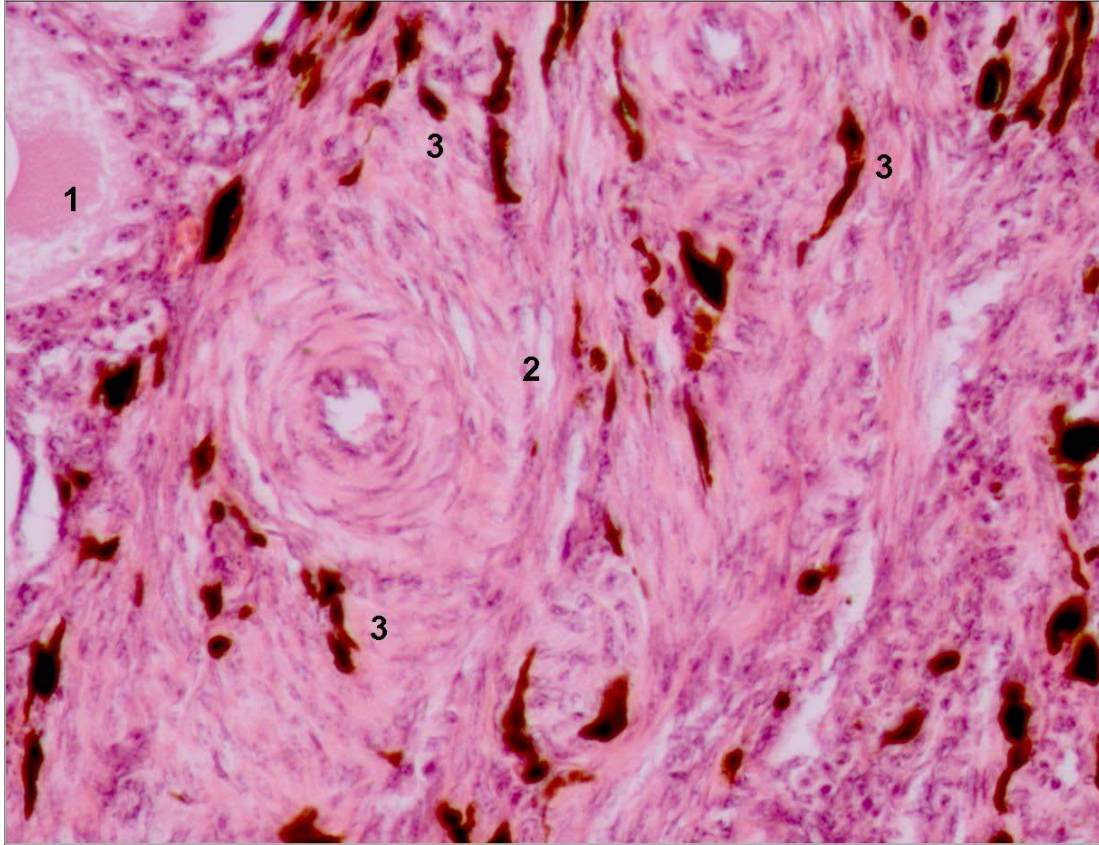
consecuencia del incremento de la superficie del ovario generada por los folículos maduros que sobresalen de la misma. Profundamente a este epitelio se encuentra una túnica formada por tejido conectivo denso, similar a la albugínea del ovario de los mamíferos.



**Figura 9.5.** Ovario de gallina adulta. Coloración H-E. 40x. El ovario está rodeado por un epitelio (1) formado por una sola capa de células cúbicas. El citoplasma del ovocito (2) se observa levemente vacuolado alrededor del núcleo (3). Nótese las células foliculares cúbicas que rodean al ovocito (4).

El **estroma conectivo** es un tejido conectivo muy vascularizado formado por una red de fibras colágenas dentro de la cual se encuentran fibroblastos, eosinófilos, linfocitos (en su gran mayoría T), macrófagos, células ganglionares, células cromafines y pigmentarias (Fig. 9.6). También se encuentran fibras nerviosas colinérgicas y adrenérgicas, que estarían involucradas en la regulación del desarrollo folicular y la ovulación. Otra estructura que se encuentra en el estroma es el *epooforo*, constituido por tubos tortuosos

revestidos por epitelio cúbico simple, tejido conectivo y músculo liso y que representan vestigios embrionarios.



**Figura 9.6.** Ovario de codorniz (*Coturnix coturnix*). Coloración H-E. 20x. Se observa una pequeña parte de un folículo de la zona parenquimatosa (1) y la zona vascular (2). Nótese la gran cantidad de pigmento (3) que se observa en el tejido conectivo.

Las **células intersticiales** se encuentran en grupos o formando nidos en la zona parenquimatosa, en la zona vascular y también en la teca folicular en donde originan la glándula tecal. Son células productoras de hormonas esteroides.

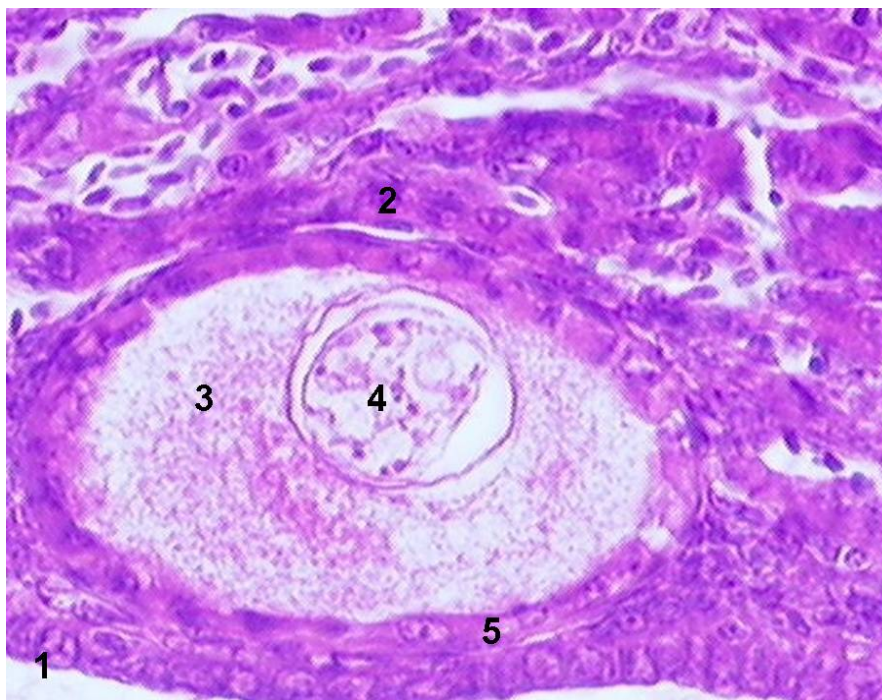
### **Folículos ováricos**

Los **folículos ováricos** están formados por el **epitelio folicular**, el **ovocito** y las **tecas** conectivas. A diferencia de lo que ocurre en los mamíferos, el epitelio folicular es siempre simple y no se desarrolla un antro folicular o cavidad

folicular. Por otra parte, durante la puesta todos los estadios foliculares se encuentran simultáneamente en el ovario.

El **epitelio folicular** está formado por una capa de células que, a lo largo del desarrollo folicular varían desde cúbicas y cilíndricas hasta adquirir un aspecto pseudoestratificado.

El **ovocito** en las aves alcanza un tamaño mucho mayor que el de los mamíferos. Su diámetro varía a lo largo del desarrollo entre 30 y 4000  $\mu\text{m}$ . Este aumento de tamaño se debe a la acumulación de sustancias de reserva, conocidas en conjunto como vitelo, que nutrirán al embrión a lo largo de su desarrollo. Observado a simple vista, el ovocito tiene un aspecto viscoso y su consistencia es la de un líquido en el que se encuentran suspendidos glóbulos y gránulos de diversos tamaños. El ovocito presenta un aspecto granular debido a este acúmulo de nutrientes (Fig. 9.7). En los huevos de gallina, el vitelo (yema) contiene casi un 50% de agua, un 33% de lípidos, un 16% de proteínas y un 1% de carbohidratos.



**Figura 9.7.** Corteza del ovario. Coloración H-E. 10x. Se observa el epitelio superficial (1) formado por células cúbicas. El folículo primario presenta un ovocito con citoplasma vacuolado (3), con zonas acidófilas y el núcleo de cromatina muy laxa (vesiculoso) (4). El epitelio folicular que lo rodea está constituido por células cúbicas (5).

En los ovocitos con un diámetro mayor a 200  $\mu\text{m}$  se puede observar, hacia un lado del núcleo, una masa granulosa de forma redondeada y más eosinófila que el resto del citoplasma; se ha denominado **cuerpo de Balbiani** y consiste en un acumulo de vacuolas de la yema, mitocondrias y componentes del complejo de Golgi. En estadios más avanzados el cuerpo de Balbiani desaparece y la mayor parte del citoplasma está ocupado por vitelo.

Los folículos ováricos en su desarrollo atraviesan por distintas etapas que se denominan: **folículo primordial**, **folículo primario**, **folículo en crecimiento** y **folículo preovulatorio**. Existen grandes diferencias con el desarrollo folicular en los mamíferos. En las aves los folículos aumentan de tamaño sin producirse estratificación de la granulosa folicular y no hay producción de líquido folicular por lo que el desarrollo se produce a expensas del incremento del tamaño del ovocito y en especial de su citoplasma debido al aumento de materiales nutricios. La mayor parte de estos materiales no se sintetizan en el ovocito sino que se producen en el hígado; son transportados por la sangre a las células foliculares y desde ellas son transferidos al ovocito. Dentro de estas sustancias se destaca la vitelogenina, proteína de origen hepático, que en el ovocito se modifica y origina fosvitina y lipovitelina, las principales proteínas del vitelo.

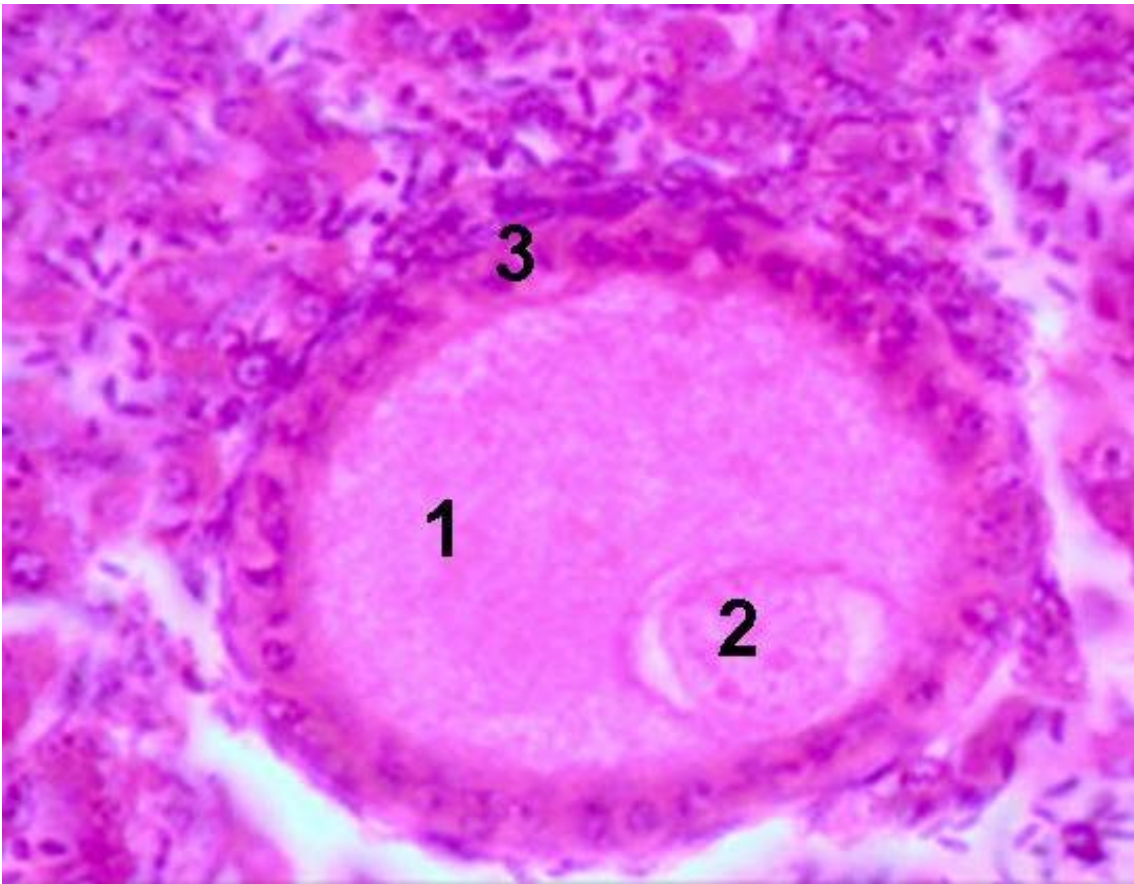
Dada la coincidencia parcial y la alta complejidad de las clasificaciones de los folículos ováricos que se encuentran en la literatura, en este libro se dividirán en folículos primordiales, primarios, en crecimiento y preovulatorios.

### Folículos primordiales

El ovocito posee un diámetro de 30-40  $\mu\text{m}$  y está rodeado por una capa de células planas o cúbicas bajas. En conjunto todo el folículo primordial puede alcanzar un diámetro de 80  $\mu\text{m}$ . El folículo primordial carece de teca que lo rodee. En este estadio el ovocito puede permanecer durante años en reposo meiótico I.

## Folículos primarios

En cada temporada de postura algunos folículos primordiales son reclutados para continuar su desarrollo y pasar a constituirse en **folículos primarios**. Hasta el momento no se ha podido establecer en el ovario de las aves el papel de los distintos factores de crecimiento que se conocen que intervienen en el reclutamiento folicular en los mamíferos. Las células foliculares son cúbicas (Fig. 9.7 y 9.8) y su número aumenta acorde con el crecimiento del folículo. El ovocito crece y el conjunto llega a 1 mm de diámetro. El tejido conectivo que rodea al folículo forma una teca cuyas células poseen receptores para las gonadotrofinas hipofisarias.

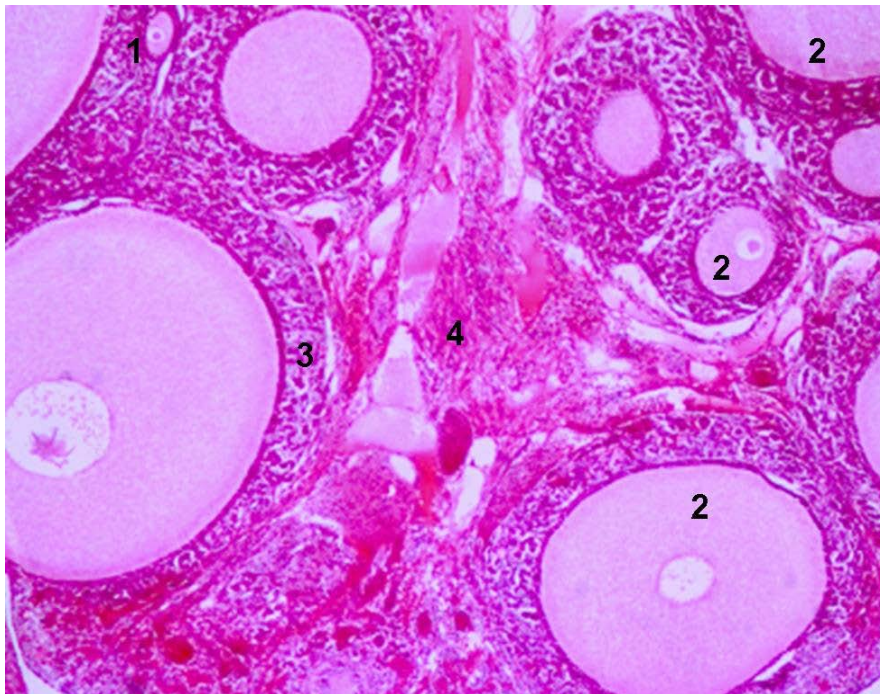


**Figura 9.8.** Ovario de gallina. Coloración H-E. 40x. Se observa un folículo primario, donde se identifica el citoplasma del ovocito (1), el núcleo con cromatina laxa (2) y el epitelio folicular cúbico (3).



## Folículos en crecimiento

Los **folículos en crecimiento** se subdividen a su vez en folículos **previtelínicos** y **vitelínicos**. El **folículo previtelínico** alcanza un diámetro de hasta 5 mm. En este estadio el porcentaje de atresia es muy elevado (alrededor del 20% en la gallina). La membrana perivitelina interna (homóloga a la zona pelúcida de los mamíferos) se deposita entre el ovocito y el epitelio folicular. Por fuera de las células foliculares se diferencian las porciones externa e interna de la teca. Las células foliculares pasan de cúbicas a cilíndricas y proliferan, acompañando al crecimiento ovocitario. En algunos casos el aspecto del epitelio es pseudoestratificado (Fig. 9.9). La proliferación de estas células está regulada por la hormona FSH, el factor de crecimiento epidérmico, el péptido intestinal vasoactivo (VIP) presente en terminaciones nerviosas de la teca y el factor de diferenciación y crecimiento 9 (GDF9), este último sintetizado por el ovocito. Las células foliculares no poseen una actividad esteroidogénica significativa.



**Figura 9.9.** Ovario de gallina adulta. Coloración H-E. 10x. En la zona parenquimatosa se observan un folículo primario (1) y varios folículos en desarrollo de diferente tamaño (2). La teca folicular (3) se reconoce en el folículo de mayor tamaño. En la zona vasculosa (4) se pueden apreciar algunos vasos sanguíneos.

En cierto momento del desarrollo folicular las células foliculares poseen vesículas relacionadas con la captación de precursores del vitelo sintetizados por el hígado y que son transportados por el epitelio folicular hacia el ovocito mediante transcitosis. Los núcleos de las células foliculares se dirigen hacia el polo apical que se encuentra en contacto con el ovocito. La adquisición de estos rasgos en las células foliculares coincide con el inicio de la acumulación de vitelo en el ovocito y el inicio del subestadio **vitelínico**.

En este momento algunos folículos son seleccionados para continuar su desarrollo por un proceso complejo en el que intervienen mecanismos autocrinos, paracrinos y endocrinos con participación de miembros de la familia del TGF $\beta$  como la activina y de la hormona FSH. Estos folículos alcanzan unos 6 mm de diámetro en la gallina y se transforman en folículos preovulatorios. En ese momento se produce un cambio en la expresión de receptores y la hormona LH se convierte en el principal regulador del desarrollo folicular.

#### Folículos preovulatorios

El folículo ovárico continúa aumentando de tamaño y, como consecuencia, se va aislando progresivamente del resto del ovario hasta quedar suspendido solamente por el pedículo vascular, en el que penetran una o dos ramas arteriales. A partir de ese momento se denomina **folículo preovulatorio**. Este folículo llega, en la gallina, a pesar 18-20 g y medir algo más de 4 cm de diámetro. Es el periodo más corto del desarrollo folicular y dura en la gallina entre 6 y 11 días.

Las células foliculares sufren procesos de diferenciación. Las que contactan con el polo embrionario del ovocito tienen un índice de proliferación mucho mayor que el resto del epitelio folicular, mientras que las ubicadas en la región del polo vegetativo del ovocito son las que tienen una mayor síntesis de progesterona que induce la actividad secretoria del oviducto y las conductas parentales.

En las células foliculares desciende el número de receptores de la hormona FSH y se incrementa el número de los receptores de la hormona LH. A diferencia de lo que ocurre en los mamíferos, en las aves tanto las células foliculares como las de la teca de los folículos maduros son capaces de captar colesterol y utilizarlo para sintetizar esteroides. Sin embargo, los productos finales son distintos, ya que las células foliculares secretan progesterona y andrógenos, y las células de la teca estrógenos y andrógenos. La progesterona producida por las células foliculares puede liberarse a la circulación sanguínea o pasar a las células tecales. Las células de la teca interna convierten la progesterona en androstenediona que luego se modifica a estradiol en las células de la teca externa. Esta última hormona solo se produce en la teca externa porque es allí donde las células poseen aromatasas, enzima que cataliza la transformación androstenediona-estradiol.

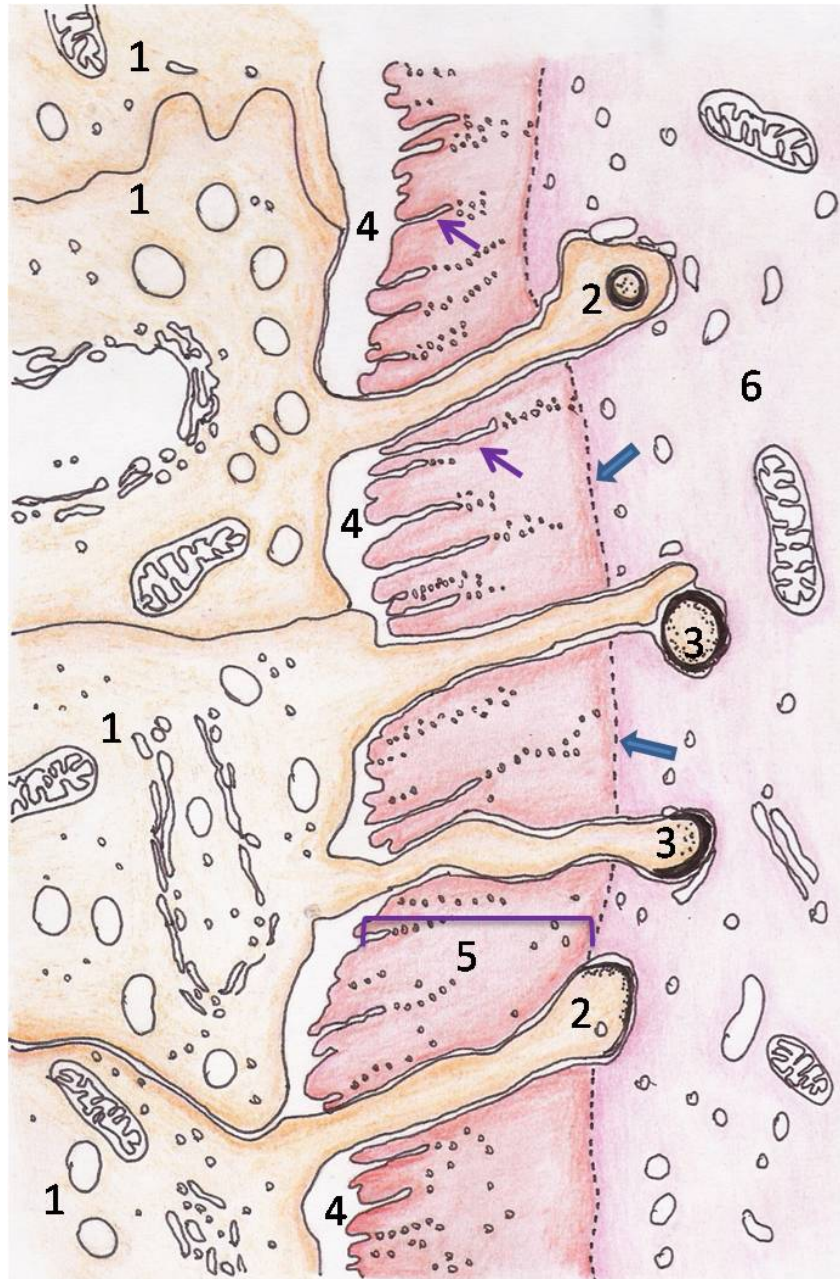
A nivel sistémico, el estadio de folículo preovulatorio coincide con una gran producción de vitelogenina y lipoproteínas de muy baja densidad en el hígado. El ovocito también acumula durante este estadio gran cantidad de transcritos primarios y ARNm que serán necesarios para los primeros momentos del desarrollo embrionario.

Al finalizar este estadio se produce la **ovulación**; como en la mayoría de los vertebrados se libera un ovocito secundario que, en el caso de las aves, será fecundado rápidamente (alrededor de 15-30 minutos posovulación). En los folículos maduros se produce progesterona. El área del estroma ovárico en que el folículo preovulatorio contacta con la superficie ovárica es el **estigma**, esta zona carece de vasos sanguíneos y allí se produce la ruptura de la pared ovárica durante la ovulación.

Los componentes que presenta el **folículo preovulatorio** son el **ovocito**, la **zona radiada**, la **membrana perivitelina interna**, el **epitelio folicular**, la **membrana basal** y las **tecas interna y externa**.

La **zona radiada** es la región más periférica del ovocito. Su apariencia, estriada cuando se observa con el microscopio óptico, se debe a la presencia de microvellosidades delgadas formadas por la membrana celular ovocitaria (Fig. 9.10). La importancia funcional de esta región radica en el gran aumento de la

superficie para intensificar los cambios metabólicos. Esta zona está delimitada externamente por la membrana plasmática del ovocito y la membrana perivitelina interna e internamente por un velo terminal laxo formado por microfilamentos.

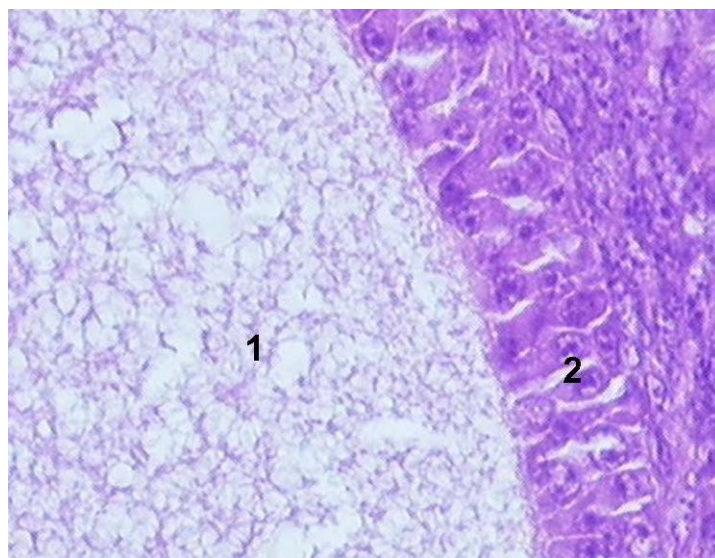


**Figura 9.10.** Representación esquemática de la zona radiada. Se indican las células foliculares (1), sus procesos extendidos (2), los transomas (3), la membrana perivitelina (4), la zona radiada (5) y la superficie ovocitaria (6). Las flechas color violeta señalan los canales picnóticos y las flechas azules el velo terminal.

La zona radiada presenta una gran actividad pinocítica evidenciada por la presencia de transosomas. Las prolongaciones de las células foliculares atraviesan la membrana perivitelina y contactan con las microvellosidades del ovocito. En los folículos totalmente desarrollados, la zona radiada desaparece porque el citoplasma del ovocito se expande y en consecuencia su superficie se hace lisa.

La **membrana perivitelina interna** es una capa glicoproteica que se encuentra entre las células foliculares y la superficie del ovocito. Después de la ovulación permanece formando parte de las membranas del huevo. Es homóloga de la membrana pelúcida de los ovocitos de mamíferos, con una composición química muy similar. En la codorniz japonesa (*Coturnix coturnix*) se han encontrado 5 glicoproteínas Zp1, ZP2, ZP3, ZP4 y ZPD, pero a diferencia de lo que ocurre en los mamíferos, en las aves la glicoproteína que induce la reacción acrosómica es ZP1.

El **epitelio folicular** es cilíndrico o pseudoestratificado (Fig. 9.11). Las células poseen núcleos esféricos con un citoplasma eosinófilo que tiene inclusiones de lípidos y gránulos positivos a la técnica de PAS, estos materiales probablemente pasen a formar parte del vitelo del ovocito. Por fuera el epitelio está rodeado por una membrana basal.



**Figura 9.11.** Ovario de gallina. Coloración H-E. 40x. Se observa parte de un folículo en desarrollo donde se puede apreciar parte del citoplasma del ovocito (1) y el epitelio folicular pseudoestratificado (2).

Externamente se encuentran las **tecas foliculares**, que al igual que en los mamíferos son dos y que sólo se pueden diferenciar bien cuando el folículo alcanza 2 mm de diámetro. La **teca interna** es mucho más delgada que la teca externa. Consiste en una capa compacta de células con forma de huso, con unos pocos haces finos de fibras colágenas finas entre ellas. Algunos autores dividen la teca interna en 3 capas: una capa interna estrecha de fibras colágenas, una capa media formada especialmente por fibroblastos y una capa externa de células vacuoladas, presumiblemente células de la glándula tecal. La teca interna produce andrógenos en los folículos ováricos inmaduros y luego estrógenos en los folículos ováricos maduros, aunque la producción de estrógenos desciende cerca de la ovulación y en ese momento la progesterona pasa a ser el producto de secreción más abundante.

La **teca externa** es más gruesa que la interna. Está formada por tejido conectivo denso regular con fibras colágenas dispuestas en capas concéntricas a la circunferencia del folículo. Estas fibras se hacen más gruesas y más evidentes en la unión entre ambas tecas. Numerosos fibroblastos achatados se ubican entre las fibras y unas pocas fibras elásticas se esparcen por toda la capa. Existen fibras musculares lisas en la teca externa. También se encuentran grupos o redes de células vacuoladas que forman las glándulas tecales. Periféricamente la teca externa se continúa con el estroma intersticial del ovario.

Entre 4 y 6 horas luego del pico secretorio de hormona LH hipofisiaria se produce la **ovulación**. Alrededor de 2 horas antes de la ovulación finaliza la primera división meiótica en el ovocito y comienza la segunda división que se detendrá en metafase hasta la fecundación. Las microvellosidades de las células foliculares comienzan a separarse del ovocito y se acumula líquido entre la membrana plasmática y la membrana perivitelina para formar el espacio perivitelino.

La ruptura del folículo ocurre en la zona del estigma e intervienen distintos procesos como: activación de proteasas (incluidas colagenasas), reducción de la pared alrededor del folículo, contracción del músculo liso de la teca,

retracción del epitelio folicular con separación del ovocito y apoptosis del epitelio superficial en la región del estigma.

El ovocito no se libera rodeado de células foliculares como en los mamíferos, pero si se encuentra rodeado por la membrana perivitelina.

La progesterona, producida principalmente por las células foliculares, induce el pico de hormona LH que antecede en 4-6 horas a la ovulación.

### Folículos posovulatorios

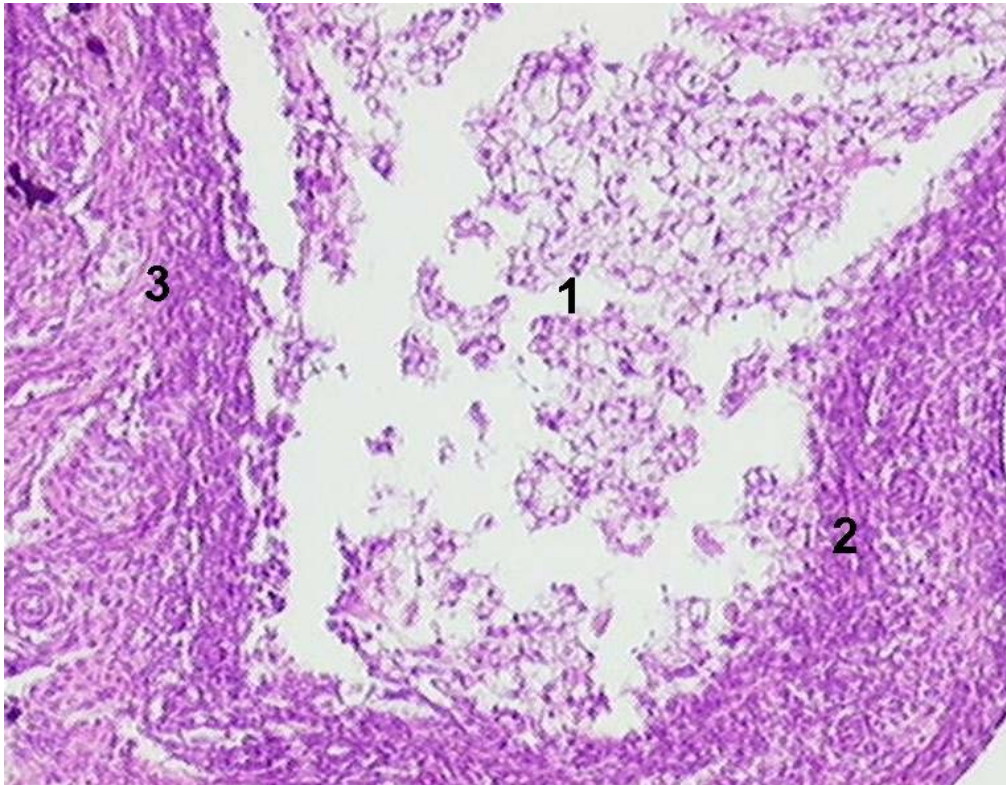
Estos folículos tienen como componentes a la teca y las células foliculares. Los folículos posovulatorios de las aves no son equivalentes a los cuerpos lúteos de los mamíferos, ya que la capacidad esteroideogénica se mantiene solo durante unos pocos días y luego los componentes del folículo se reabsorben. Estos folículos posovulatorios también producen relaxina cuya función en aves no se conoce.

### Folículos atrésicos

La **atresia** es el proceso de regresión que se produce en aquellos folículos ováricos que no llegan a ovular. Pese a que cuantitativamente la atresia folicular es más evidente en los mamíferos, este proceso se observa en otros vertebrados como las aves. La atresia ocurre principalmente en los folículos ováricos cuando culmina la postura y comienza la incubación de los huevos y en el inicio de la muda de las plumas.

La atresia en los mamíferos y las aves es morfológicamente distinta debido a las diferencias estructurales que existen entre los folículos ováricos, en especial por la presencia en las aves de una sola capa celular en el epitelio folicular y la gran cantidad de vitelo en el ovocito. En las aves la atresia no involucra un incremento masivo de la apoptosis en el epitelio folicular. Existen en las aves dos tipos de atresia: involutiva o sin estallido y con estallido.

La **atresia involutiva** o **sin estallido** es la más frecuente y es el proceso típico que ocurre en los folículos previtelogénicos (Fig. 9.12). Este tipo de atresia está caracterizada por una reducción del tamaño del ovocito en el que el material lipídico se observa condensado. Las células foliculares se separan de la teca y se pliegan. No existe hipertrofia ni fibrosis de la teca. En los periodos no reproductivos es prácticamente el único tipo de atresia que se observa.

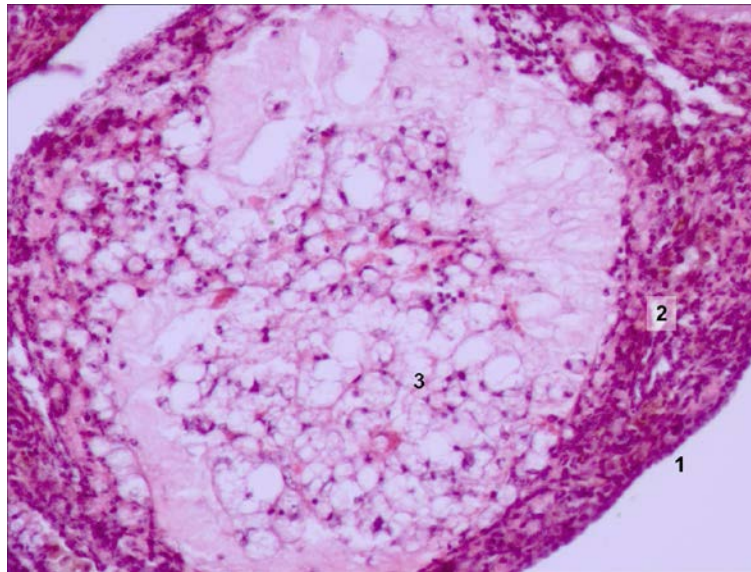


**Figura 9.12.** Ovario de galina adulta. Coloración H-E. 40x. Se aprecian células dispersas en el interior del folículo atrésico (1). La capa granulosa se encuentra engrosada por la proliferación de sus células (2). La teca (3) conserva su estructura intacta.

La **atresia con estallido** ocurre en folículos ováricos de gran tamaño. Hay ruptura de la pared folicular y escape de vitelo a la cavidad abdominal. Posteriormente, en algunas especies como la falsa perdiz *Nothura maculosa*, las células foliculares y la teca emiten proyecciones al interior del folículo. El ovocito muestra claros signos de degeneración y desorganización de su citoplasma y sus membranas (Fig. 9.13). El epitelio folicular se hipertrofia, los núcleos presentan picnosis y en su citoplasma se observan vacuolas, como resultado de la acumulación de lípidos. Las células de la teca interna se



vacuolizan e hipertrofian, mientras que la teca externa adquiere aspecto fibroso.



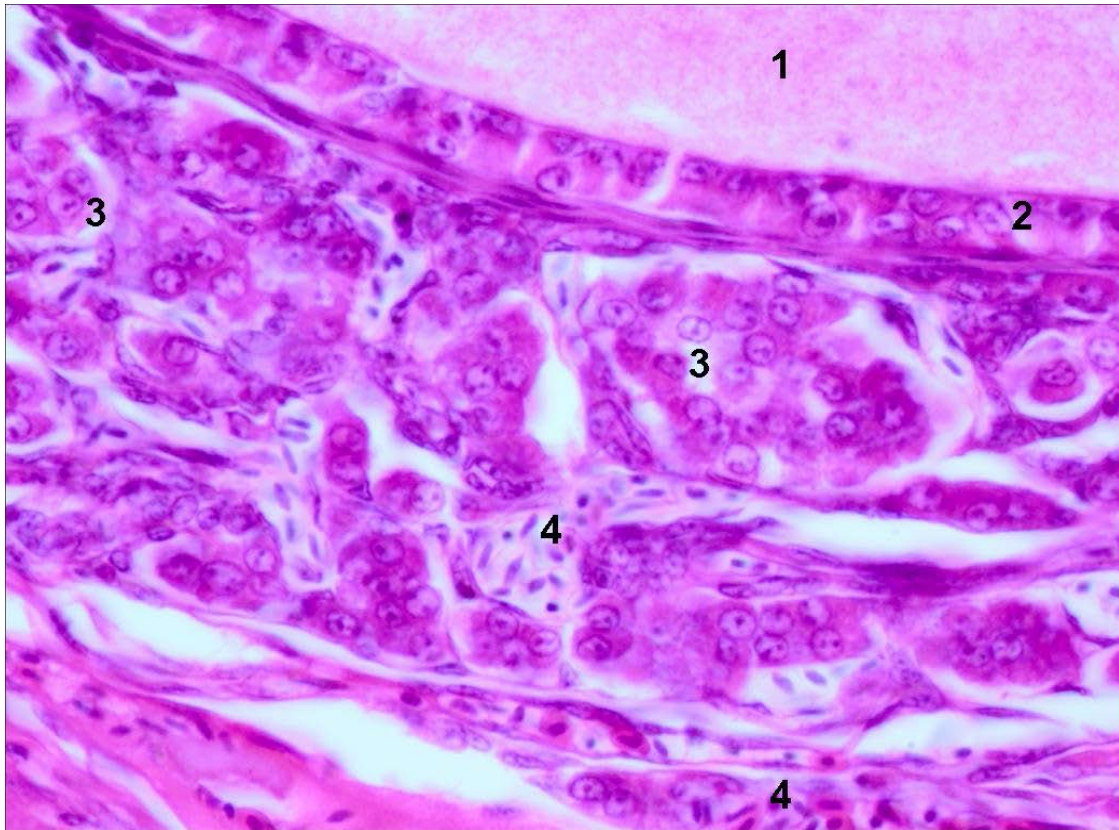
**Figura 9.13.** Ovario de codorniz adulta. Coloración H-E. 40x. Se observa el epitelio ovárico (1). En el centro de la figura se muestra un folículo atrésico rodeado por la teca folicular (2) y en el centro células de la capa de células foliculares (3) con cambios degenerativos y apoptosis.

### **Glándulas tecales**

Las **glándulas tecales** están formadas por grupos de células epiteliales esféricas u ovals bien definidos (Fig. 9.14). Estas agrupaciones celulares aparecen en ambas tecas pero en los folículos mayores, tienden a ser más visibles en la teca externa que en la teca interna. Cada glándula tecal está bien delimitada por una membrana basal periglandular. Existen dos tipos de células: las células que producen esteroides y las células de sostén (periféricas).

Las **células productoras de esteroides** forman la mayor parte de la glándula. Son irregulares en su forma. Poseen un núcleo oval o esférico ubicado en la parte apical de la célula. En su citoplasma contienen numerosas gotas lipídicas grandes. Poseen mitocondrias con crestas tubulares que normalmente forman grupos. El retículo endoplásmico liso es abundante, mientras que el retículo endoplásmico rugoso es escaso. Son células con polaridad manifiesta. La mayoría de las gotas de lípidos, las mitocondrias y el retículo endoplásmico liso

se ubican en el citoplasma basal, mientras que el complejo de Golgi y el retículo rugoso suelen ser apicales.

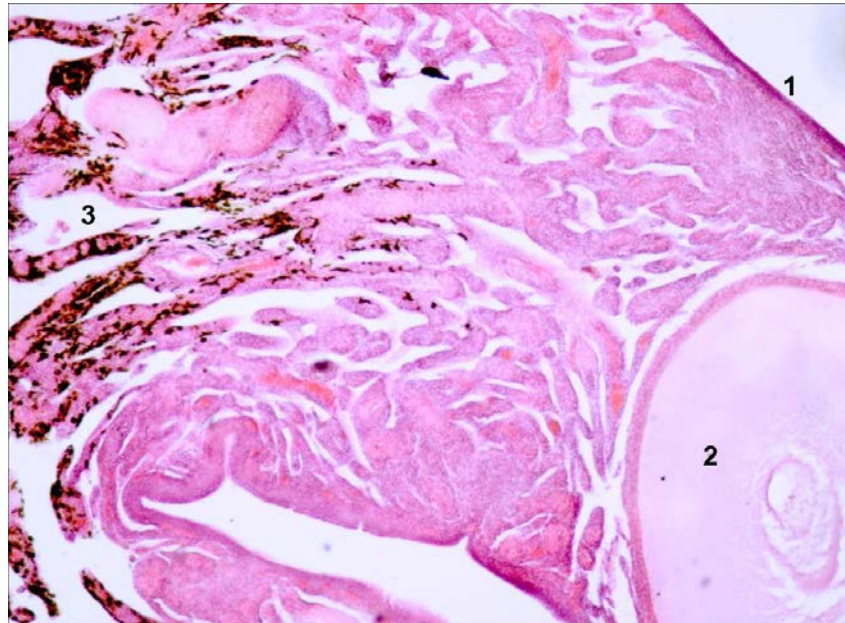


**Figura 9.14.** Ovario de gallina adulta. Coloración H-E. 40x. Se observa un pequeño sector del ovocito (1) y el epitelio folicular (2). En la teca se observa la glándula tecal pequeña (3). Se reconocen vasos sanguíneos con glóbulos rojos en su interior (4) en el estroma tecal.

Las **células de sostén** son aplanadas y se localizan en la periferia de la glándula tecal con su cara externa apoyada sobre la membrana basal periglandular. No presentan gotas de lípidos. Las mitocondrias son más pequeñas y sin crestas tubulares y el retículo endoplásmico liso es muy escaso.

## Zona vascularosa

La **zona vascularosa** posee tejido conectivo denso ricamente vascularizado e innervado (Fig. 9.15). En este tejido se observan fibras musculares lisas.



**Figura 9.15.** Ovario de ñandú adulta (*Rhea americana*). Coloración H-E. 10x. Se observa el epitelio superficial (1), parte de la zona parenquimatosa donde se destaca un folículo en desarrollo (2). La zona vascularosa presenta células pigmentaria en el tejido conectivo (3).

## Oviducto

El **oviducto** es el único órgano tubular del sistema reproductor de las hembras de las aves. Su tamaño varía a lo largo del año, siendo más largo durante la estación reproductiva. Se estima que su longitud es de unos 65-80 cm en la gallina, 75-90 cm en la pava y en la pata y alcanza el 1,5 m en el avestruz. En el ñandú (*Rhea americana*) la longitud el oviducto varía entre 1 m y 1,50 m.

La maduración del oviducto ocurre luego de la eclosión y está relacionada con el desarrollo ovárico. Las estructuras glandulares y los túbulos para el almacenamiento de espermatozoides que posee en su mucosa se desarrollan en la pubertad. El oviducto comienza un proceso de involución al final de la

temporada de puesta; en algunas especies se demostró que este proceso, en las regiones más cercanas al ovario, comienza antes de la última oviposición de la temporada.

El oviducto es el órgano en el que se forman las envolturas que constituyen en conjunto al huevo tal como la hembra lo deposita en el medio ambiente. La estructura detallada del huevo tras la oviposición puede consultarse en el Recuadro 9.2.

Las cinco regiones que conforman el oviducto son el **infundíbulo**, el **mágnium**, el **istmo**, el **útero** y la **vagina**. Además pueden diferenciarse dos regiones muy pequeñas pero con características morfofisiológicas relevantes: la **unión istmo-mágnium** y la **unión útero-vaginal**.

El **oviducto** posee una estructura organizada en tunicas que, desde su luz, son la **túnica mucosa**, la **túnica muscular** y la **túnica serosa**.

La **túnica mucosa** presenta pliegues que en general son longitudinales al eje mayor del órgano. La altura, el volumen y el color de los pliegues varían antes, durante y después del pasaje del huevo. Estos pliegues son indispensables para que la luz del órgano pueda incrementarse durante este pasaje. Esta túnica está constituida por un **epitelio cilíndrico simple** y una **lámina propia**. Desde el epitelio se originan invaginaciones tubulares que penetran en la lámina propia y forman glándulas o, en regiones específicas, estructuras para el almacenamiento de espermatozoides.

El **epitelio** posee células cilíndricas ciliadas y no ciliadas, estas últimas se dividen en mucosas y secretoras. En la época de postura el epitelio se invade de linfocitos intraepiteliales. Las células ciliadas son más abundantes en la porción inicial del infundíbulo y en la vagina. Las cilias se mueven hacia la cloaca y facilitan el transporte de los huevos. Dentro de las sustancias producidas por el epitelio del oviducto se encuentran las defensinas, sustancias antimicrobianas que intervienen en la inmunidad innata. Estas proteínas se sintetizan en especial en las regiones distales o caudales del oviducto y particularmente en el útero, donde son incorporadas a la cáscara del huevo.

La **lámina propia** posee tejido conectivo laxo con abundantes linfocitos T y B, células plasmáticas (productoras de inmunoglobulina A, M, Y y G), mastocitos y

macrófagos. Los linfocitos y células plasmáticas suelen ubicarse muy cerca de los epitelios luminal y glandular. En la misma ubicación se encuentran grandes linfocitos granulares, más abundantes en el mágnium y la vagina. Además de las células linfoideas aisladas se encuentran agregados linfoideos. Las inmunoglobulinas A y M son transportadas en el oviducto hacia el albumen del huevo y la Y alcanza el vitelo. El número de células relacionadas con la inmunidad se incrementa cuando las aves alcanzan la madurez sexual. Los nervios y las fibras elásticas son abundantes en la lámina propia, especialmente en las regiones en las que no se observan glándulas.

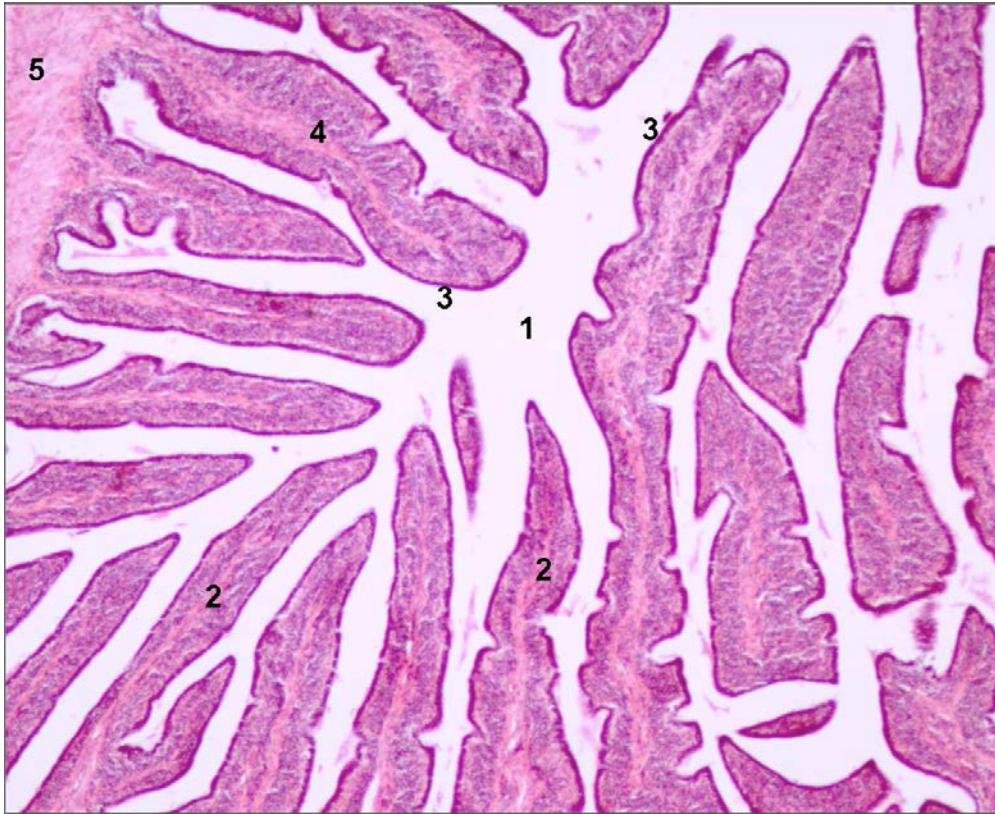
La **túnica muscular** varía en los distintos segmentos del oviducto y la **túnica serosa** muestra una estructura típica formada por una capa delgada de tejido conectivo laxo y por fuera un mesotelio en todas las porciones excepto en la vagina que presenta una túnica adventicia.

### **Infundíbulo**

El **infundíbulo** es la extensión craneal del oviducto. Anatómicamente puede dividirse en dos porciones: el **embudo** y el **cuello**, infundíbulo distal o porción chalacífera. En el **embudo** se captura al ovocito y se produce la fecundación. Su pared es muy delgada y su luz es amplia lo que permite que envuelva casi completamente al ovario en el momento de la ovulación. Presenta **fimbrias**, largas proyecciones que se dirigen hacia craneal para sujetar al huevo en el momento de la ovulación. Hacia caudal se estrecha para dar forma al cuello (Fig. 9.16).

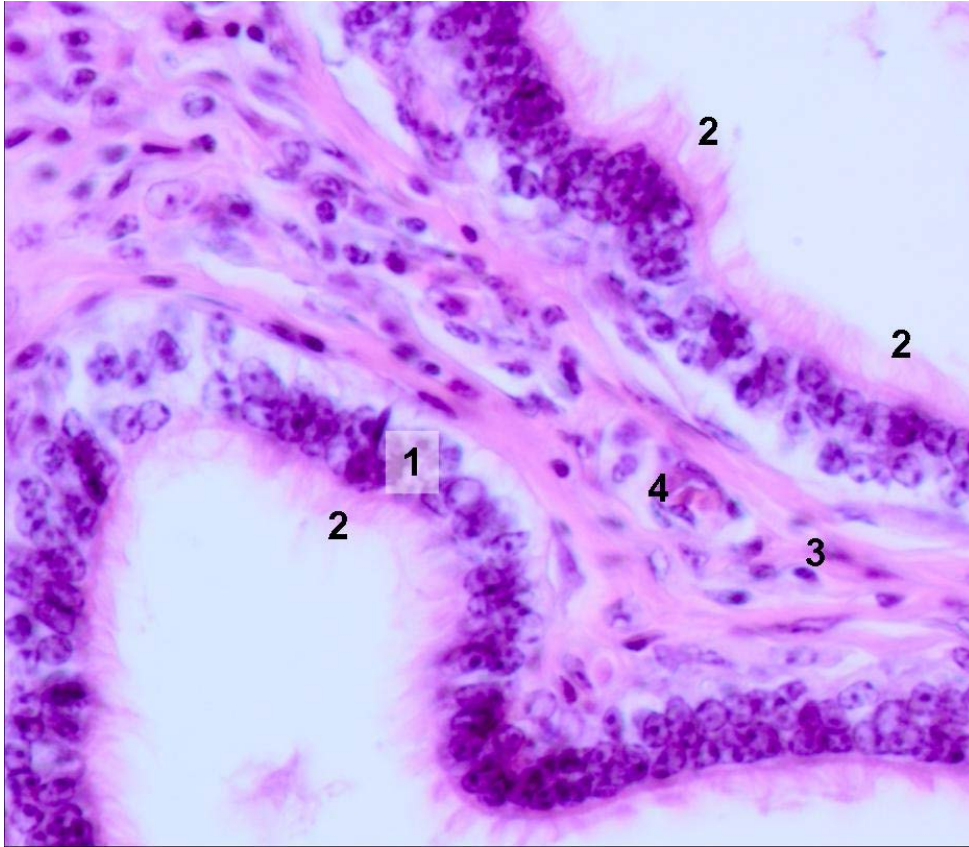
La **túnica mucosa** posee pliegues longitudinales bajos que van aumentando su altura a medida que se acerca al cuello. De los pliegues primarios surgen pliegues secundarios. A diferencia de la mayoría de los sectores del oviducto, el infundíbulo carece de glándulas (Fig. 9.16). El epitelio es cilíndrico simple con 3 tipos celulares: **células mucosas**, **células ciliadas** y **células secretoras**. Las **células mucosas**, son semejantes a las células caliciformes, son escasas en la región craneal y van aumentando en número hacia la región

caudal. El material que secretan es PAS positivo, azul alcian positivo y metacromático.



**Figura 9.16.** Infundíbulo de codorniz (*Coturnix coturnix*) adulta. Coloración H-E. 4x. Se observa la luz central del órgano (1) con pliegues de la túnica mucosa (2) que le otorgan un aspecto irregular. Cada pliegue está tapizado por un epitelio cilíndrico simple (3) que descansa en una lámina propia (4). Se observa además una porción de fibras musculares lisas pertenecientes a la túnica muscular (5). Nótese la ausencia de glándulas en la túnica mucosa.

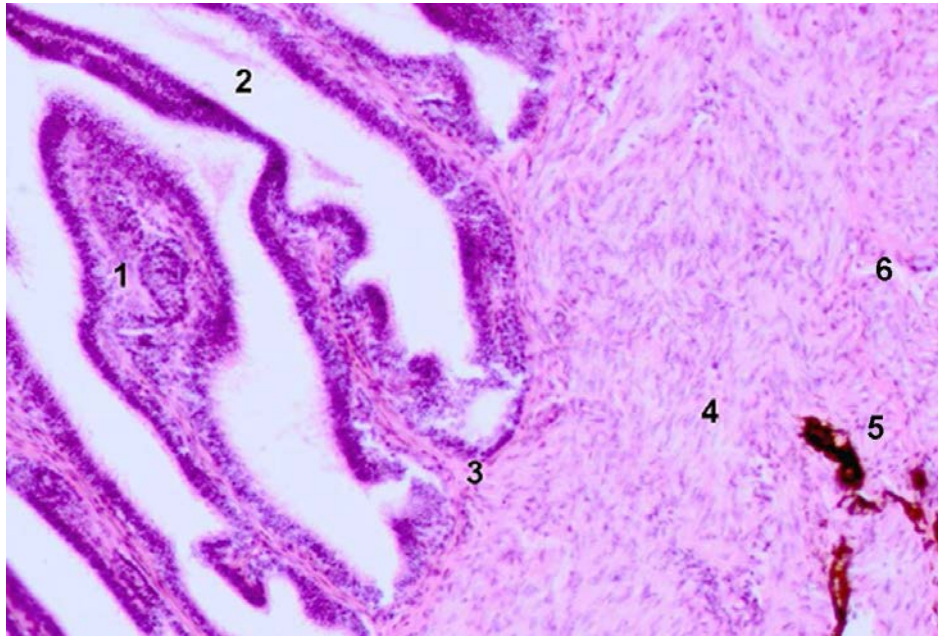
Las **células ciliadas** son más abundantes al inicio del órgano donde constituyen la casi totalidad del epitelio de las fimbrias; su número disminuye hacia el cuello. Estas células son cilíndricas altas y presentan núcleo basal o central. Sus cilias ayudan a movilizar el huevo en formación (Fig. 9.17). Las **células secretoras** se encuentran en el fondo de los pliegues de la túnica mucosa, son células cúbicas que se diferencian de las células mucosas porque presentan gránulos apicales pequeños y escasos. Estas células también se diferencian histoquímicamente de las células mucosas porque son PAS positivas, azul alcian negativas y ortocromáticas con el azul de toluidina.



**Figura 9.17.** Oviducto de codorniz (*Coturnix coturnix*) adulta. Coloración H-E. 40x. Se observa detalle del epitelio de la mucosa (1) formado en su mayoría por células ciliadas (2). El eje de tejido conectivo (3) presenta algunos vasos sanguíneos (4).

El **corion** o lámina propia es de tejido conjuntivo laxo con abundante tejido linfático difuso.

La **túnica muscular** presenta dos estratos, de disposición circular interna y longitudinal externa. Sin embargo en algunas aves estos estratos no están bien diferenciados sino que forman haces dispersos de fibras musculares lisas (Fig. 9.18). La **túnica serosa** está formada por el mesotelio peritoneal que apoya sobre tejido conjuntivo laxo.



**Figura 9.18.** Oviducto de codorniz (*Coturnix coturnix*) adulta. Coloración H-E. 10x. Los pliegues de la túnica mucosa (1) se extienden hacia la luz del infundíbulo (2). En el centro de cada pliegue se observa tejido conectivo (3). La túnica muscular presenta sus fibras dispuestas en dos capas con distintas direcciones: una capa circular interna (4) y una capa externa plexiforme (6). Se aprecian algunas células pigmentarias (5).

El  **cuello**  del infundíbulo es una porción corta y su luz estrecha se amplía cuando se continúa con el mágnium. Comparada el embudo la luz es más estrecha, las paredes son más gruesas y los pliegues de la túnica mucosa suelen ser mayores.

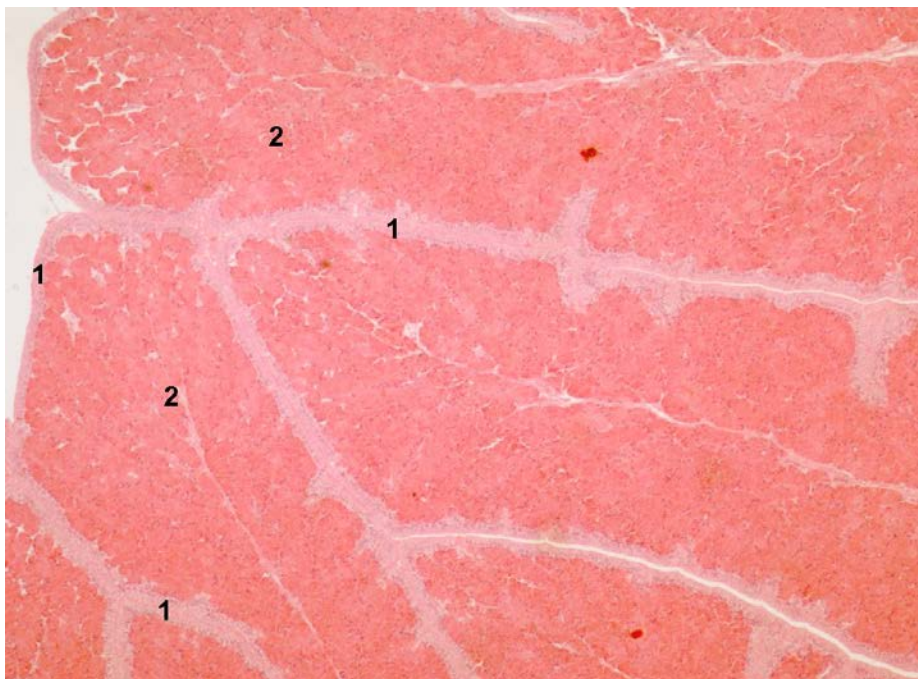
La  **túnica mucosa**  tiene un epitelio similar al del embudo, aunque las células mucosas son más abundantes. En la lámina propia se observan pequeñas glándulas tubulares que desembocan en el fondo de los pliegues. La función de las glándulas de este sector del oviducto es agregarle al huevo la  **membrana perivitelina externa**  compuesta por una sustancia similar a la albúmina. Esta membrana perivitelina externa impediría una polispermia excesiva. En las aves la polispermia es fisiológica aunque si el número de espermatozoides que penetran la membrana del ovocito es muy alto se produce muerte embrionaria. Para algunos autores en algunas aves este es también un sitio de acumulación de espermatozoides pero de menor cuantía que la unión útero-vaginal. La membrana perivitelina externa no debe confundirse con la membrana perivitelina interna de los folículos ováricos, formada por las células foliculares.



En la túnica muscular, las dos capas (longitudinal externa y circular interna) resultan más fáciles de identificar que en otras regiones. La túnica serosa no posee diferencias con la túnica serosa de la ampolla del infundíbulo.

## Mágnun

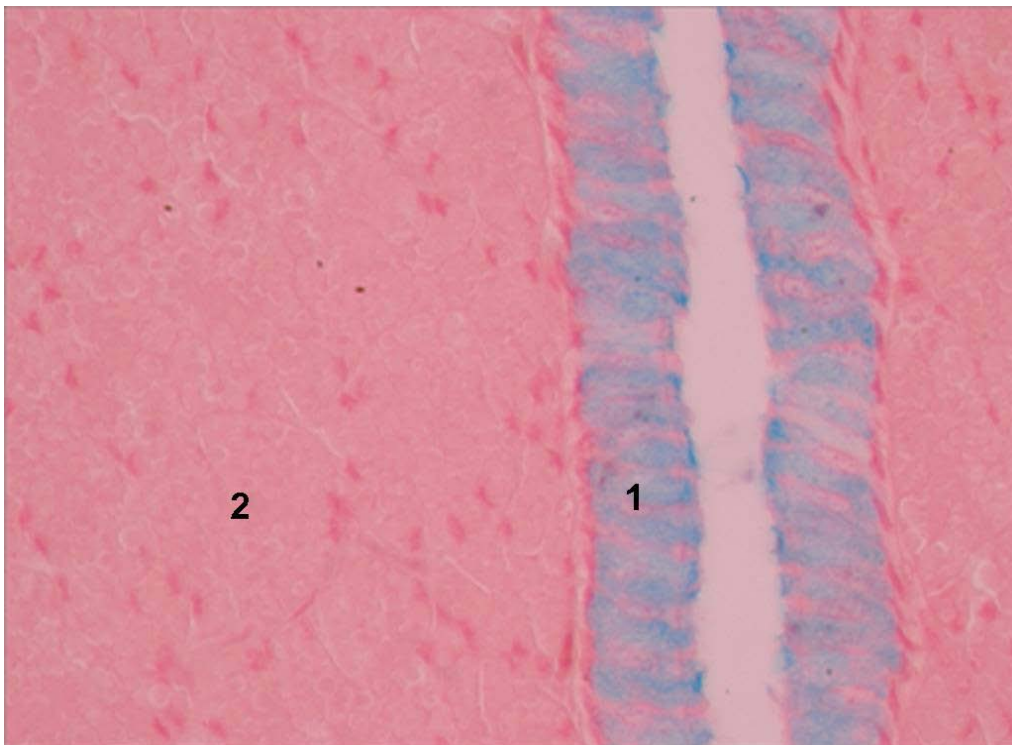
El **mágnun** se continúa con el infundíbulo sin que exista un límite preciso entre ambas regiones. Tiene aproximadamente 30 a 50 cm de longitud en la gallina, mientras que en el ñandú (*Rhea americana*) su longitud es de 53-73 cm. El **mágnun** (Fig. 9.19) recibe también otras denominaciones como glándula de la clara o glándula albuminífera.



**Figura 9.19.** Mágnun de gallina adulta. Coloración H-E. 4x. El epitelio superficial (1) forma profundas invaginaciones (criptas). La innumerable cantidad de glándulas (2) es el aspecto más sobresaliente de esta vista panorámica del órgano.

La **túnica mucosa** del mágnun presenta pliegues más anchos y altos que los del infundíbulo (Fig. 9.19). Los pliegues primarios se continúan con pliegues secundarios y pliegues terciarios. El epitelio es cilíndrico simple y está formado por células cilíndricas ciliadas y células mucosas (muy similares a las

caliciformes) en aproximadamente igual número (Fig. 9.20). Estas últimas células contienen un material PAS positivo y azul alcian positivo. Las células ciliadas poseen un núcleo de ubicación más apical que las células mucosas. Los cambios en el epitelio del mágnum fueron estudiados mediante microscopía electrónica de barrido y transmisión en gallinas ponedoras de la raza Isa Brown. Se pudo demostrar que en el momento de mayor secreción de albúmina, las células secretoras son prominentes y hacen una protuberancia hacia la superficie luminal, mientras que las células ciliadas, son más cortas durante este período. Luego del paso del huevo las células granulares pierden los gránulos secretorios.

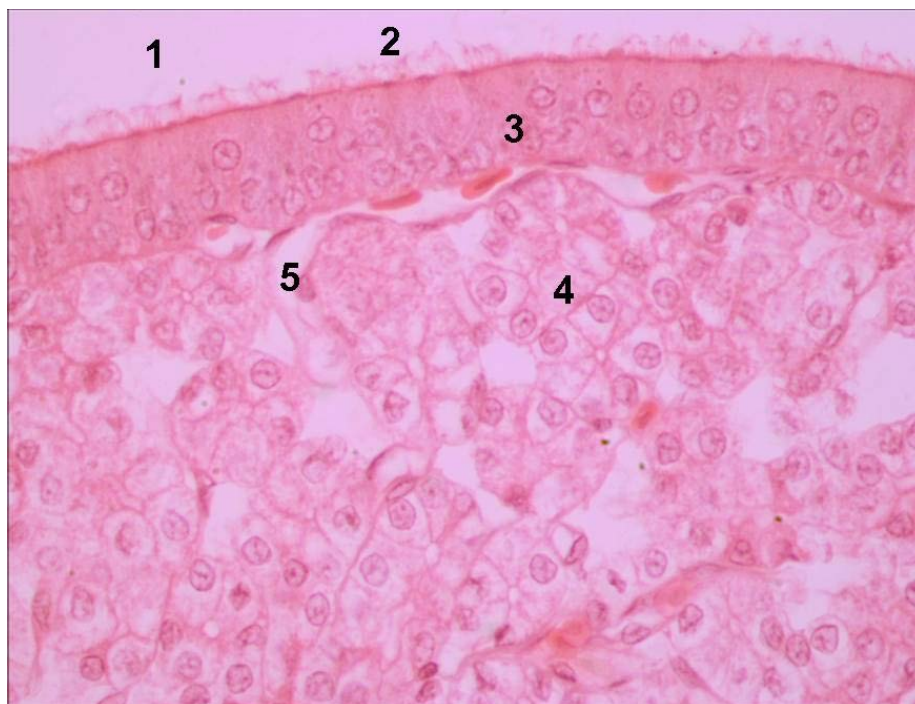


**Figura 9.20.** Mágnum de la gallina adulta. Coloración con azul alcian y contraste con rojo neutro. 10x. Se observa un detalle del epitelio superficial del mágnum coloreado con azul alcian. En este epitelio se encuentran células mucosas bien coloreadas y células ciliadas sin colorear. En el corion se aprecian glándulas tubulares (2) que dejan muy poco espacio ocupado por tejido conectivo.

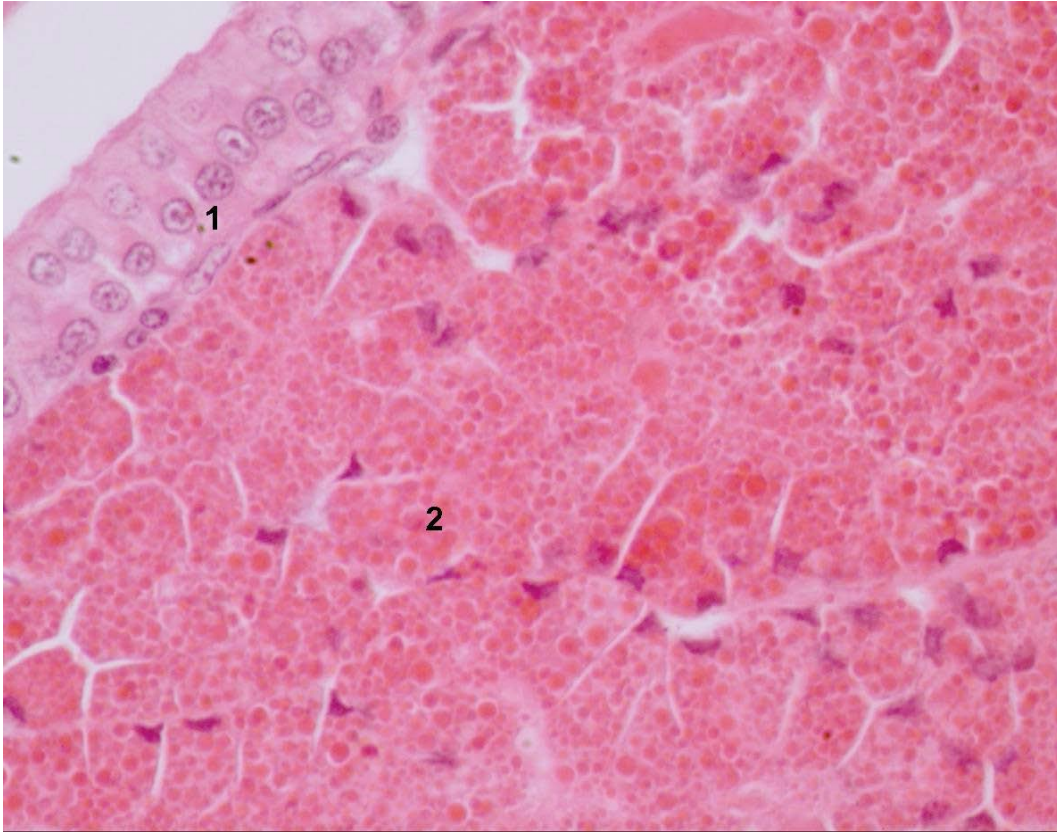
Las **glándulas** son abundantes y están tapizadas por un epitelio simple de células piramidales o cúbicas con gránulos eosinófilos que desplazan al núcleo hacia la región basal. Tras la secreción las células toman un aspecto espumoso

(Fig. 9.21). Cuando las glándulas se encuentran en etapa de secreción es muy difícil identificar los límites entre los adenómeros (Fig. 9.22). Con la microscopía electrónica se han encontrado 3 tipos de células formando parte de las glándulas: las **células A** son las que presentan gránulos electrodensos que varían en tamaño y son las productoras de ovoalbúmina, las **células B** que, a diferencia de las anteriores, poseen gránulos secretorios de contenido amorfo y producen la lisozima, una enzima que posee acción bactericida y las **células C**, que son más evidentes luego del pasaje del huevo y representarían células A en recuperación.

El corion de la mucosa está limitado al escaso tejido conectivo laxo presente entre los adenómeros glandulares. Este corion presenta, además, infiltración con tejido linfoide difuso.



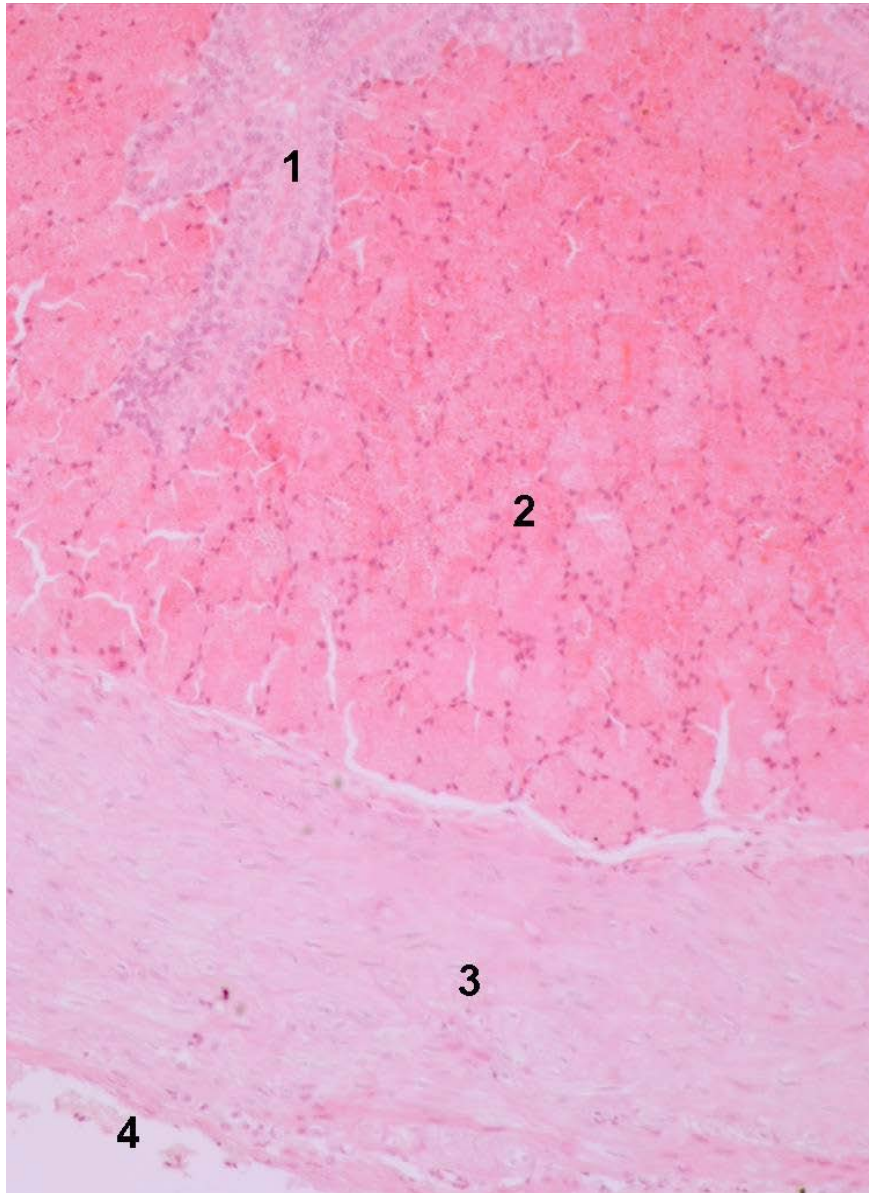
**Figura 9.21.** Mágnun de gallina adulta. Coloración H-E. 40x. En la imagen se puede apreciar la luz del órgano (1) tapizada por un epitelio ciliado (2). Nótese los núcleos a diferentes alturas de las células epiteliales (3). En el corion se observan adenómeros de las glándulas tubulares con células que presentan escasos gránulos (4), que sugiere estado de inactividad. Además se observan vasos sanguíneos de pequeño calibre (5).



**Figura 9.22.** Magnum de oviducto de gallina. Coloración H-E. 40x. Detalle del epitelio (1) en el que alternan células secretoras y ciliadas. Nótese la doble fila de núcleos. En el corion se observan detalles de las glándulas tubulares con abundantes gránulos eosinófilos que indican el estado de actividad de las glándulas (2).

La túnica **muscular** se diferencia claramente en dos capas: circular interna y longitudinal externa. Por fuera se observa una **túnica serosa** con la estructura típica de las otras regiones del oviducto (Fig. 9.23).

El huevo atraviesa el mágnium en 2 a 3 horas, la secreción en este sector es intensa y transcurre en un periodo corto de tiempo en comparación con otros sectores del oviducto. Las glándulas del mágnium producen la albúmina del huevo. Las proteínas principales que conforman la albúmina son la ovoalbúmina y la avidina. Esta última posee funciones antimicrobianas, antifúngicas como también inmunomoduladora. A medida que se desplaza hacia la cloaca el huevo sufre una rotación generada por los pliegues espiralados que posee el oviducto, la albúmina también rota y genera estructuras en forma de filamentos retorcidos que se denominan chalazas.



**Figura 9.23.** Mágnum de gallina. Coloración H-E. 10x. Se observa parte del epitelio (1) de la túnica mucosa y el corion con las glándulas tubulares (2). La túnica muscular presenta dos capas de fibras con diferentes direcciones (3) por fuera se reconoce una túnica serosa compuesta por tejido conectivo laxo y un mesotelio (4).

La **zona de unión mágnum-istmo** representa un estrechamiento del oviducto en la que se produce una capa denominada **perialbúmina** de naturaleza glicoproteica, positiva al azul alcian, de unos 60 a 190 nm de espesor. La ultraestructura de esta capa perialbuminar se ha estudiado en el huevo de la codorniz (*Coturnix coturnix*), es granular, fina y forma una lámina fenestrada. Presenta una superficie homogénea que sería fundamental para el posterior ensamblaje de la cáscara calcárea y para la adquisición de la forma de

elipsoide elongado, típica del huevo de las aves. La túnica mucosa de este sector carece de glándulas. Su epitelio está formado por células ciliadas y células secretoras con gránulos azul alcian positivos en donde se acumula el material de secreción. En la codorniz (*Coturnix coturnix*) la secreción se estudió con detalle y se encontró que contiene un polisacárido y tres glicoproteínas diferentes.

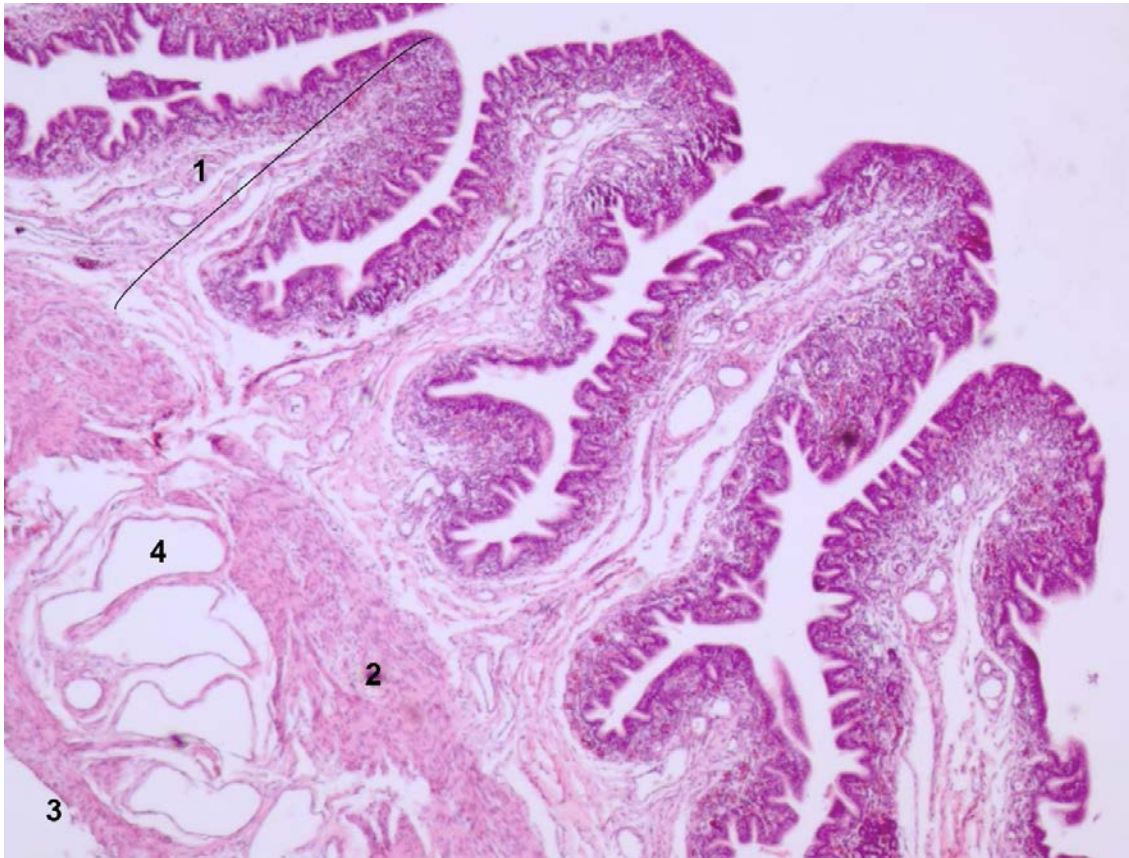
## Istmo

El **istmo** es la continuación del mágnium. En la transición entre ambos sectores se produce un estrechamiento de su diámetro y un adelgazamiento de la pared. El límite entre ambos está constituido por una región aglandular, que macroscópicamente se observa como una línea blanca.

El istmo presenta una longitud de unos 8-10 cm en la gallina y 12 cm en la pava.

La **túnica mucosa** presenta pliegues más delgados que los del mágnium. En el ñandú (*Rhea americana*), los pliegues luminales forman un sistema ramificado de pliegues primarios, secundarios y terciarios que se adelgazan hacia la región caudal. Un rasgo característico de esta porción es la formación de criptas profundas donde desembocan las glándulas tubulares (Fig. 9.24). En el emú (*Dromaius novaehollandiae*) la túnica mucosa presenta la particularidad que sus pliegues están orientados en forma más oblicua que en otras especies.

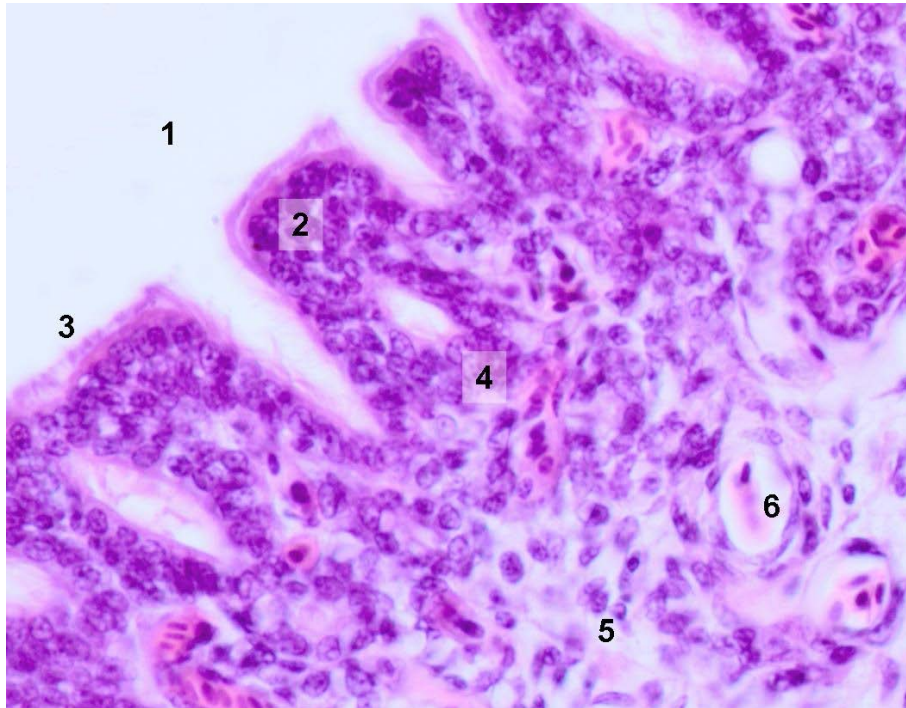
El **epitelio** superficial es cilíndrico simple y similar al epitelio superficial del mágnium. Consiste en células ciliadas y secretoras alternadas (Fig. 9.24). Las células ciliadas poseen el núcleo en la región apical y no muestran deformaciones por la acción de las células secretorias adyacentes. Las células secretorias producen un material mucoso, tienen gránulos apicales PAS y azul alcian positivos, más manifiestos que en otras partes del oviducto. Cuando se observa el epitelio con microscopía electrónica de transmisión se comprueba que las células secretoras presentan gránulos muy electrodensos.



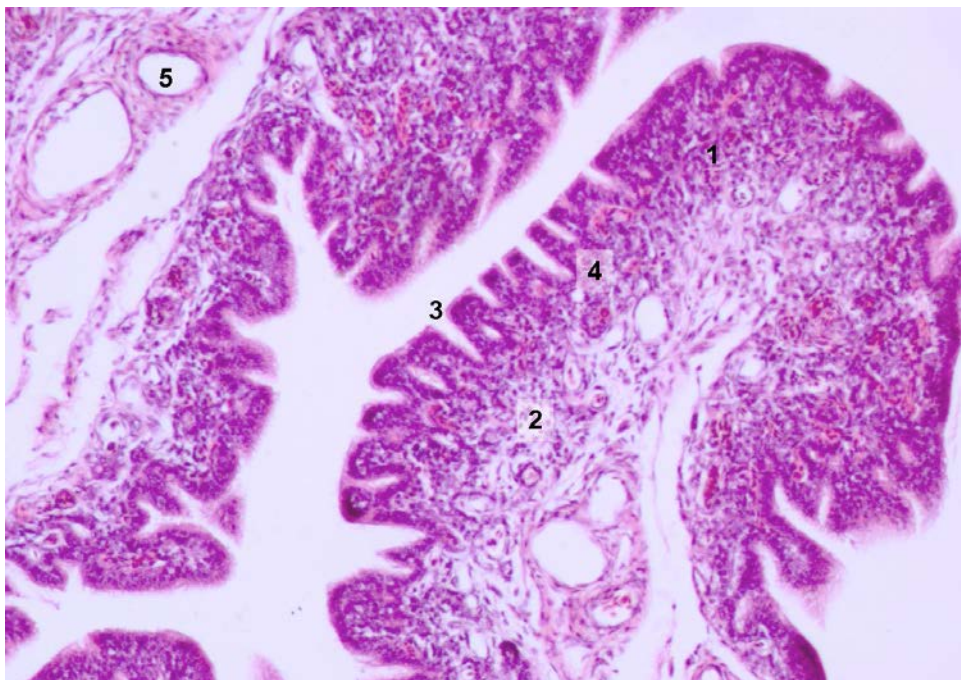
**Figura 9.24.** Isthmo de gallina adulta. Coloración H-E. 4x. Se puede apreciar la luz irregular por los pliegues que sobresalen hacia el interior del órgano. La mucosa (corchete) está tapizada por un epitelio y presenta un corion conjuntivo (1). Subyacente al corion se observa la túnica muscular (2). Finalmente la túnica serosa (3) delimita externamente al istmo. Es común observar vasos sanguíneos de luz amplia (4) entre las fibras musculares lisas.

En gallinas ponedoras se ha descrito un tercer tipo celular denominado mitocondrial. Estas células se caracterizan por presentar un gran número de mitocondrias que cuando el huevo se encuentra en la última porción del mágnium o el istmo sobresalen en la superficie luminal. Aún no hay datos sobre el papel que cumplen estas células, ni sobre los cambios ultraestructurales que puedan ocurrir en ellas a lo largo del ciclo reproductivo.

El corion conjuntivo presenta glándulas tubulares (Fig. 9.25 y 9.26). La **túnica muscular** es mucho más gruesa que la del mágnium, particularmente su capa interna. La **túnica serosa** no posee características diferenciales (Fig. 9.24).



**Figura 9.25.** Isthmo de gallina adulta. Coloración H-E. 40x. Detalle de la túnica mucosa donde se reconoce la luz del órgano (1) tapizada por un epitelio cilíndrico (2) con células ciliadas (3). Las glándulas (4) tubulares y cortas se encuentran en el corion (5). Se observan algunos vasos sanguíneos (6).



**Figura 9.26.** Isthmo de gallina adulta. Coloración H-E. 10x. Se observa un sector de los pliegues de la túnica mucosa (1) y el corion de tejido conectivo (2). El epitelio superficial (3) forma criptas en las que desembocan las glándulas tubulares (4). Se aprecian algunos vasos sanguíneos (5).



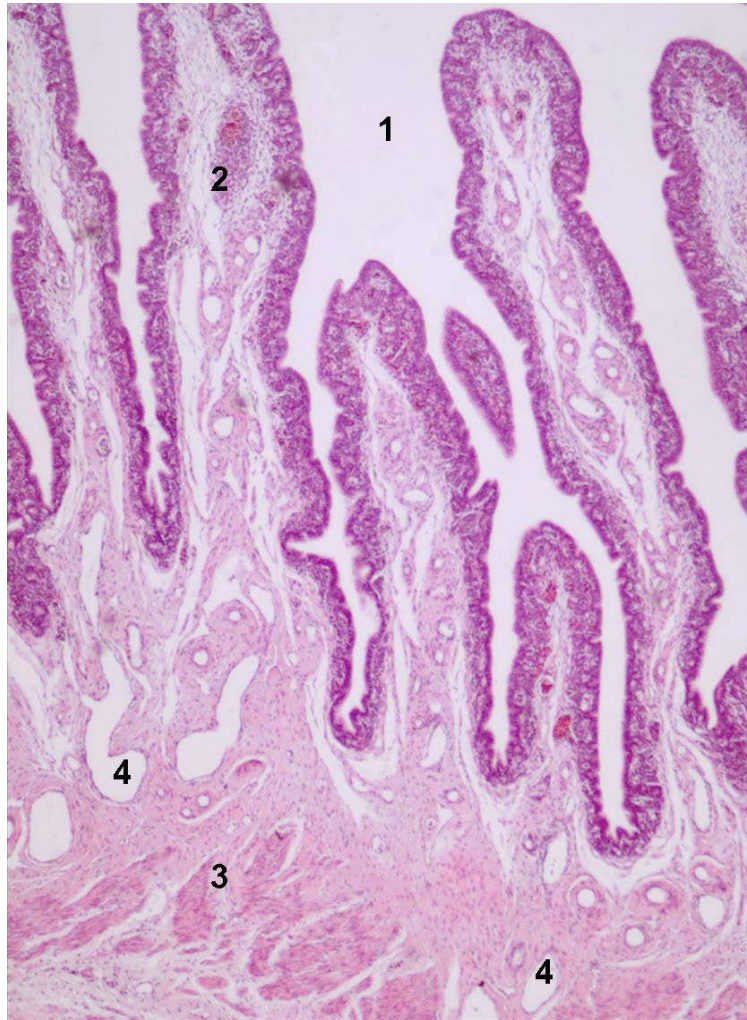
El huevo permanece aproximadamente 1 hora en el istmo. En cada porción de este órgano, las glándulas producen diferentes componentes del huevo. El sector craneal segrega las membranas testáceas interna y externa. En el sector caudal se forman los núcleos mamilares de la cáscara y comienza el depósito de calcio.

## Útero

El **útero** recibe otras denominaciones como glándula de la cáscara, glándula calcígera o glándula cascarógena. En los mamíferos, el útero es el órgano que alberga al embrión mientras que en las aves el desarrollo embrionario transcurre fuera del cuerpo de la hembra. El “útero” aviar es el lugar donde finaliza el depósito de las sales de calcio de la cáscara. Su aspecto externo se asemeja a una bolsa y su tamaño aproximado es de 11 cm de longitud en la gallina y de 9 a 10 cm en la pava.

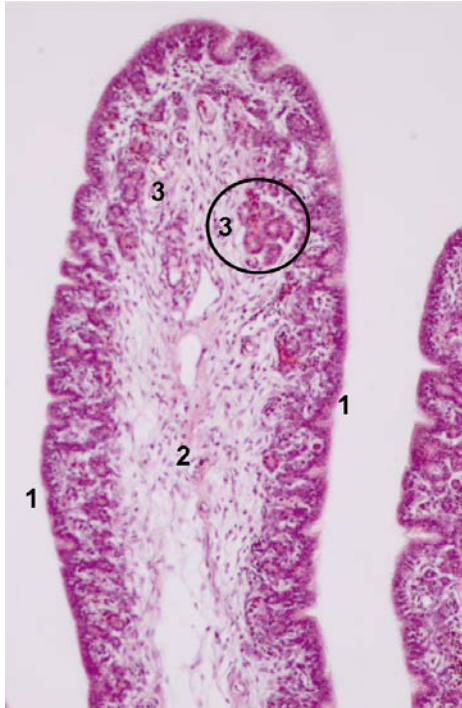
Este órgano presenta una luz amplia y su túnica mucosa forma pliegues (Fig. 9.27). Los pliegues primarios semejan hojas y de ellos surgen pliegues secundarios.

El **epitelio** de la túnica mucosa está formado por células cilíndricas de dos tipos: ciliadas y secretoras. Las **células ciliadas** presentan el núcleo hacia apical y además poseen algunos gránulos PAS positivos que aparecen cuando se segrega la matriz de la cáscara, pero desaparecen luego. Las **células secretoras** tienen un núcleo más basal, poseen gránulos PAS y azul alcian positivos que desaparecen hacia la unión con el istmo.

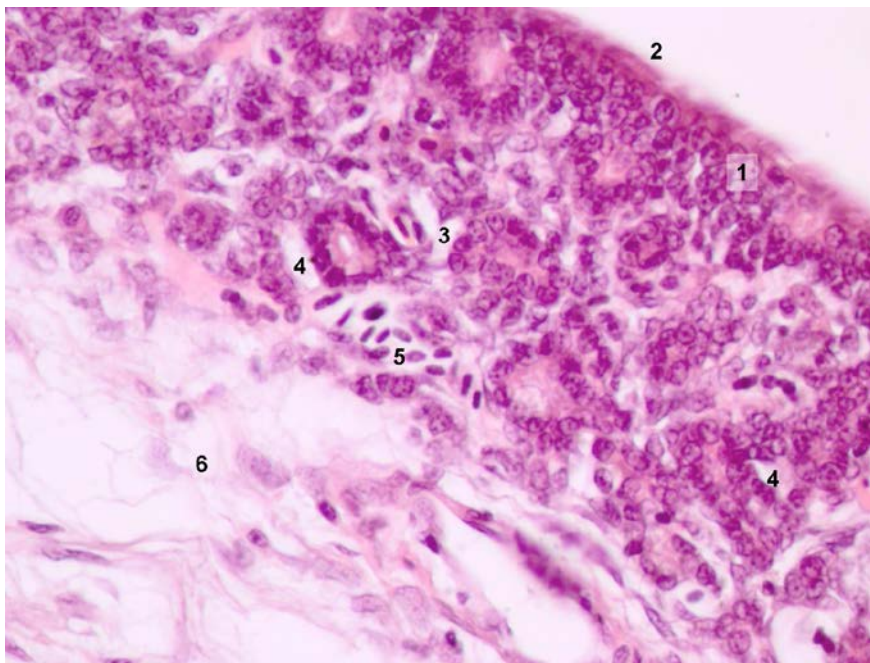


**Figura 9.27.** Útero de gallina adulta. Coloración H-E. 4x. La luz del órgano (1) adquiere un aspecto irregular debido a la presencia de pliegues de mayor longitud que los del istmo. La túnica mucosa (2) formada por el epitelio superficial y el corion conjuntivo. La túnica muscular (3) presenta fibras de disposición variable. Se aprecian algunos vasos sanguíneos de luz amplia (4).

La **lámina propia** se encuentra repleta de glándulas (Fig. 9.28 y 9.29). Las glándulas son tubulares ramificadas, menos voluminosas que las del istmo y el mágnium. Las células que las componen poseen un contenido finamente granular no acidófilo. Una característica ultraestructural de estas células es la gran complejidad de las microvellosidades de su superficie apical. Muchas de estas microvellosidades tienen terminaciones bulbosas que parecen formar parte del producto de secreción. Se cree que estas microvellosidades desempeñan un papel fundamental en la formación de la secreción fluida y acuosa, rica en iones calcio.



**Figura 9.28.** Útero de gallina adulta. Coloración H-E. 10x. Se aprecia parte de un pliegue de la túnica mucosa donde puede observarse el epitelio de revestimiento (1) y el tejido conectivo del corion (2). Se señala un grupo de glándulas tubulares con el número 3.



**Figura 9.29.** Útero de gallina adulta. Coloración H-E. 40x. Detalle de la túnica mucosa donde se puede observar el epitelio superficial (1) con algunas células ciliadas (2). En el corion (3) se distinguen cortes transversales de glándulas tubulares (4) y algunos vasos sanguíneos (5). En la región más profunda del corion se aprecia el tejido conectivo carente de glándulas (6).

Más externamente se observa una túnica muscular bien desarrollada, que posee una capa circular interna y una capa longitudinal externa gruesa. Por último se observa una túnica serosa típica.

En la gallina, el huevo pasa rápidamente a través de la región craneal del útero y permanece mayor tiempo, 18-20 horas, en la porción caudal para la formación de la cáscara. En los avestruces, durante el período comprendido entre dos oviposiciones consecutivas, el huevo en formación permanece durante 9 horas en el infundíbulo, mágnum e istmo y 39 horas en el útero y la vagina.

La **zona de unión útero-vaginal** en las aves no es una simple transición entre tales órganos sino que es una pequeña zona circular que incluye, en todas las especies estudiadas, estructuras especializadas que son los túbulos de almacenamiento de espermatozoides. Estos túbulos difieren en longitud y número entre distintas especies.

Las túnicas que forman la unión útero-vaginal son las mismas que las túnicas de la pared del útero, por lo que solamente se describirán las características diferenciales de la túnica mucosa. La **túnica mucosa** de esta región forma largos pliegues espiralados. Su epitelio es cilíndrico simple o pseudoestratificado y varía con la región y la especie. Posee células cilíndricas ciliadas, células cilíndricas no ciliadas y, cuando es pseudoestratificado, células basales. La lámina propia de la mucosa presenta invaginaciones que en la zona más cercana al útero forman glándulas cortas, pero que hacia la región caudal se transforman en los túbulos almacenadores de espermatozoides.

Los **túbulos almacenadores de espermatozoides** poseen una luz amplia y están tapizados por células cúbicas o cilíndricas bajas no ciliadas que poseen inclusiones de lípidos y glucógeno y muestran reacción positiva para la fosfatasa ácida. En cuanto a su ultraestructura estas células poseen microvellosidades cortas como también complejas interdigitaciones laterales con abundantes complejos de unión. Su citoesqueleto es rico en actina, lo que permitiría cambios en la morfología celular mediados por los nervios que se encuentran en la lámina propia; las células estimuladas adquirirían una forma prismática lo que favorecería la liberación de los espermatozoides acumulados. También en la liberación de los espermatozoides podría estar involucrado el

transporte de fluidos por las células tubulares, ya que estas contienen elevadas cantidades de acuaporina 3. Las células de estos túbulos no se consideran células glandulares por su escasa función secretora, aunque liberarían cierta cantidad de lípidos y carbohidratos para ser utilizados como fuente de energía por los espermatozoides residentes. Las moléculas de la superficie celular de los espermatozoides interactúan con las moléculas de la superficie de las células tubulares y de esta manera se seleccionan los espermatozoides viables. En las especies poliándricas (en las que una hembra se aparea con varios machos), las hembras almacenan en estos túbulos los espermatozoides provenientes de distintos apareamientos. En algunas especies de paseriformes alrededor del 80% de los huevos son fertilizados por las gametas del macho que copuló más recientemente, por lo que estos túbulos también serían importantes para seleccionar el origen de los espermatozoides que fecundan. En paseriformes se encontró que la variación de longitud de estos túbulos entre especies presenta una correlación positiva con la longitud de los espermatozoides.

La lámina propia de la zona de unión útero-vaginal presenta cerca de los túbulos almacenadores de espermatozoides abundantes nervios y tejido linfóide. El tejido linfóide se caracteriza por el predominio de células presentadoras de antígenos. La producción de sustancias inmunomoduladoras como TGF $\beta$  contrarrestaría una reacción contra los espermatozoides acumulados y generaría un sitio inmunológicamente privilegiado. Las restantes características histológicas de la zona de unión útero-vaginal se asemejan a las del útero hacia la región craneal y a las de la vagina hacia la región caudal.

Luego de una inseminación, el espermatozoide queda retenido en los túbulos de esta región y forma una masa compacta en la que los espermatozoides permanecen viables por más de 21 días en la gallina, 8 días en el ñandú (*Rhea americana*) y 16 en el emú (*Dromaius novaehollandiae*). De esta manera es posible que baste un solo apareamiento para fecundar varios ovocitos. Los espermatozoides se almacenan inactivos en estos túbulos con un pH relativamente bajo y son liberados cuando el pH se eleva. Estas variaciones están reguladas por la acción de la anhidrasa carbónica, enzima que puede

liberar protones o iones bicarbonato (y por lo tanto descender o elevar el pH) según el tipo celular en el que actúe. En el epitelio de los túbulos se intercalan algunas células cromafines positivas a la serotonina, que regularían la movilidad del órgano lo que podría estar involucrado con la liberación de espermatozoides.

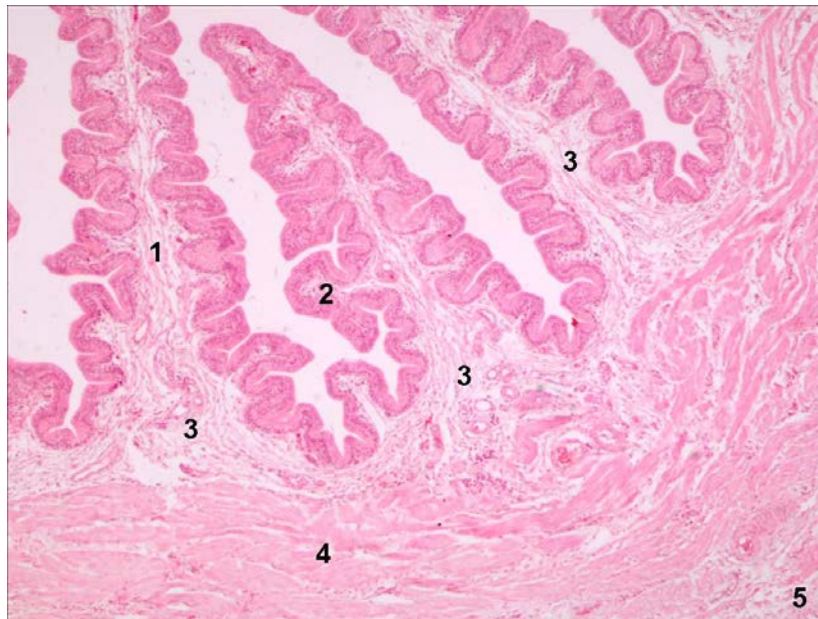
## Vagina

La **vagina** es un segmento angosto y corto y representa el segmento terminal del oviducto. Mide entre 6 a 13 cm de longitud en la gallina y 10 a 13 cm en el ñandú. En la pava la longitud de la vagina es menor que en otras especies de aves: 2,6 a 3,5 cm. La longitud total y peso también varían según el grado de actividad reproductiva. La vagina no es un conducto recto, sino que se encuentra plegado sobre sí mismo en forma de tirabuzón. Es un órgano de conducción del huevo. El huevo permanece en la vagina un corto tiempo (1 minuto) antes de la puesta. La vagina se comunica con la cloaca mediante el *ostium* cloacal.

Las túnicas de la vagina son: **túnica mucosa**, **túnica muscular** y **túnica adventicia**. La **túnica mucosa** de la vagina presenta numerosos pliegues primarios altos, de los que se originan pliegues secundarios y terciarios (Fig. 9.30). En la gallina los pliegues son altos y angostos y su orientación es longitudinal. Sin embargo, la orientación de los pliegues varía, incluso en aves muy emparentadas como el ñandú y el emú, en el primero los pliegues son transversales y en segundo los pliegues vaginales son de orientación longitudinal y siguen un patrón extremadamente tortuoso. Como ocurre en los restantes sectores del oviducto los pliegues desaparecen cuando pasa el huevo.

El **epitelio** superficial está formado por **células ciliadas** y **secretoras** mucosas PAS positivas, las primeras son más abundantes (Fig. 9.30). La **lámina propia** no presenta glándulas y está muy desarrollado el tejido linfóide asociado. La vagina elimina prácticamente el 80% de los espermatozoides del semen y

selecciona los de mayor movilidad para ser acumulados en la unión útero-vaginal.



**Figura 9.30.** Vagina de gallina adulta. Coloración H-E. 4x. En esta imagen se pueden apreciar las diferentes tunicas de la vagina. Internamente la túnica mucosa presenta pliegues primarios (1) y pliegues secundarios (2). Nótese el eje de los pliegues y el corion conjuntivo carente de glándulas (3). A continuación la túnica muscular (4) y finalmente la túnica adventicia formada por tejido conectivo laxo (5).



**Figura 9.31.** Vagina de gallina adulta. Coloración H-E. 40x. Mucosa vaginal. Se puede observar el epitelio simple (1) con células ciliadas altas con núcleos ubicados en apical (2). La túnica mucosa se completa con un corion de tejido conectivo (3). Sobre el epitelio es posible observar algunos linfocitos (4) con núcleos característicos redondos y densos.

La túnica **muscular** es gruesa, en especial la capa circular interna (Figura 9.31). La contracción de esta túnica permite la expulsión del huevo. Por ser un órgano retroperitoneal, la vagina no se halla cubierta por una serosa sino por una capa de tejido conectivo muy laxo y elástico que forma una **túnica adventicia**.

## Estructuras vestigiales

La presencia de remanentes mesonéfricos en las cercanías de los órganos genitales se describió frecuentemente en las hembras de distintas aves. El epóforo se encuentra entre la glándula adrenal y el ovario, está constituido por numerosos túbulos. En algunos casos se ubica dentro de la cápsula adrenal y se diferencia en tejido interrenal o se ubica entre corteza y médula ovárica y se diferencia en tejido intersticial endocrino.

Algunos rudimentos del conducto de Wolff se encuentran corriendo paralelos al uréter en el ligamento del oviducto. Durante la etapa reproductiva responden a los andrógenos producidos por las hembras en postura y su tamaño puede incrementarse notoriamente.

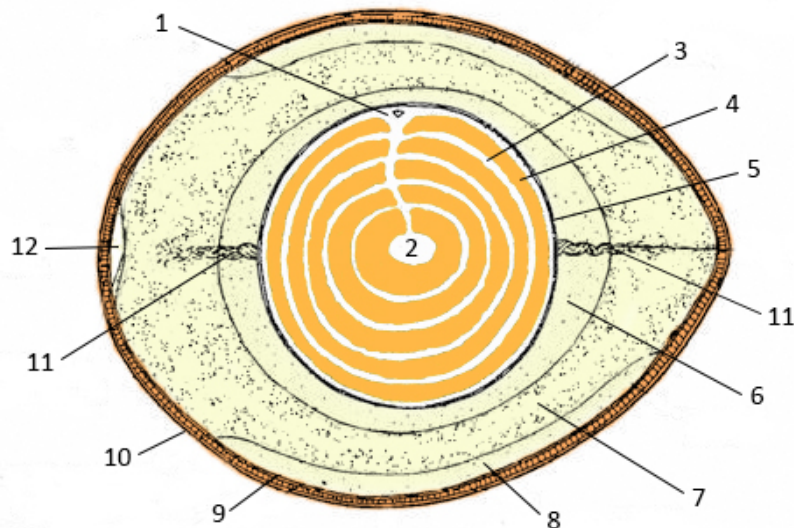
### **Recuadro 9.2**

#### **Estructura del huevo de las aves**

Luego de la ovulación, el ovocito rodeado por la membrana perivitelina interna llega al oviducto. Cada sector de este órgano tiene una diferenciación y especialización para la producción de una serie de envolturas a lo largo de su trayecto llamadas "*cubiertas accesorias*". Finalizado el recorrido, culmina con la oviposición en el medio ambiente, donde será incubado. Las características que tiene el huevo no fecundado respecto del fecundado varían en algunos aspectos. A continuación se describe la estructura que presenta el huevo fecundado en el momento de la postura (Fig. 9.32).



Si se observa desde el exterior el huevo de las aves, independientemente de su tamaño, presenta dos extremos: uno romo y otro puntiagudo. Si se coloca el huevo con el extremo puntiagudo hacia la derecha del observador y se realiza una pequeña abertura en la parte más elevada de la cáscara, se podrá apreciar una estructura en forma de disco, de color blanquecino, que recibe el nombre de disco germinativo, cicatrícula, blastodisco o blastodermo. Esta se encuentra en la parte más elevada del ovocito y será el sitio donde se desarrollará el futuro embrión.



**Figura 9.32.** Estructura del huevo fecundado de gallina en un corte longitudinal. Se señalan el blastodisco (1), la latebra (2), el vitelo blanco (3) y amarillo (4), la membrana perivitelina (5), la albúmina líquida interna (6), la albúmina densa (7), la albúmina líquida externa (8), la cáscara o cascarón (9), la cutícula (10), las chalazas (11) y la cámara de aire (12).

El resto del ovocito está formado por vitelo que servirá de nutrición para el embrión en desarrollo. Al ojo desnudo el vitelo parece homogéneo; sin embargo cuando se examina con una lupa se distinguen dos tipos: vitelo amarillo y vitelo blanco. Por debajo del disco germinativo, se destaca una estructura en forma de botella denominada **latebra**. El extremo de la latebra más próximo al disco germinativo se expande formando el **núcleo de Pander**. Estas dos estructuras están formadas por vitelo blanco. El resto del vitelo también posee características particulares, ya que si se analiza con detalle, no

es homogéneo y presenta capas concéntricas de vitelo amarillo y vitelo blanco. Este vitelo se produce en el hígado y a lo largo de las 24 horas del día. Durante el día, el vitelo contiene mayor cantidad de lípidos, mientras que por la noche el vitelo posee mayor cantidad de proteínas. De ahí que el vitelo depositado durante el día tiene un color más amarillo y es de mayor espesor, mientras que el vitelo que se forma durante la noche es más blanquecino y de menor espesor.

En el infundíbulo se forma la **membrana perivitelina externa** que rodea a la cigota. En el mágnium, el huevo rota gracias a los pliegues de su pared. Es aquí donde se deposita la **albúmina**. La albúmina, al igual que el vitelo, es heterogénea, ya que se forma albúmina de diferentes densidades. Una albúmina líquida interna rodea la membrana perivitelina externa, luego se deposita una albúmina densa media y por último una albúmina fluida. Además, en la rotación del huevo a través del mágnium, se forman las **chalazas**, dos estructuras espirales filamentosas y muy retorcidas, compuestas por albúmina densa. Las chalazas tienen como función sostener la yema en su posición.

En el istmo, se agregan otras cubiertas accesorias que son las **membranas testáceas externa e interna**. Ambas membranas se encuentran fuertemente unidas en casi toda su extensión, con excepción del extremo romo del huevo donde se encuentran separadas y forman una cámara de aire. Una de las funciones de esta cámara de aire es equilibrar la presión externa e interna del huevo a medida que éste pierde agua por evaporación.

Externamente y adherida a las membranas testáceas se encuentra la **cáscara** o cascarón, de consistencia dura, formada por sales de calcio y aspecto poroso. Esta cáscara es fundamental para el embrión ya que permite un intercambio gaseoso entre las membranas vasculares del embrión y el medio externo, le provee calcio para la formación del esqueleto y sirve como protección.

La superficie externa del huevo se encuentra a menudo cubierta por una delgada estructura serosa, compuesta por proteínas, polisacáridos y lípidos, llamada **cutícula**. Esta cubierta puede estar distribuida en forma desigual en la superficie del huevo. Su función es actuar como una capa protectora contra la

evaporación del agua y la invasión microbiana. Cuando esta membrana está presente se forma en los últimos minutos antes de la oviposición.

Un hecho curioso de los huevos de las aves es su variada pigmentación. La coloración de los huevos puede variar entre especies muy relacionadas y aún entre individuos de la misma especie. Los pigmentos que forman parte del huevo de las aves se agregan en la parte externa de la cáscara y la cutícula durante las últimas horas previas a la oviposición. Los pigmentos más importantes son: una protoporfirina responsable de los colores cercanos al marrón y la biliverdina IX  $\alpha$  y los quelatos de zinc que dan colores verdes o azules. La hipótesis clásica para explicar la importancia de esta pigmentación fue propuesta en el siglo XIX por Alfred Wallace (el coautor de la teoría de la selección natural junto a Charles Darwin) y estaba relacionada con la protección. Según su hipótesis la función de la pigmentación es proteger al huevo de los depredadores, tal es así que las aves que ponen huevos en sitios protegidos o que por su tamaño protegen con mayor seguridad a su descendencia el color de los huevos es blanco. Sin embargo, desde hace tiempo se determinó que ésta no es la única función de la pigmentación del huevo. En algunos paseriformes, en los que los huevos tienen proporcionalmente menos calcio en su cáscara, los pigmentos tienen una función estructural que aumenta la resistencia del huevo. La termorregulación es otra función importante para algunas especies, ya que los pigmentos absorben o reflejan luz. Si la pigmentación aumenta la temperatura del huevo, mejora la incubación en climas fríos, pero puede llevar a temperaturas no compatibles con la vida del embrión en otros climas. Otros factores como la selección de machos, que elegirían preferencialmente hembras que ponen huevos de determinado color, podrían también intervenir en la diversidad de las coloraciones.

La dureza de la cáscara y la presencia de una cutícula que lo impermeabiliza son características especiales del huevo de las aves. Solamente los cocodrilos y en menor medida las tortugas, tienen entre los vertebrados actuales un huevo de características similares a los de las aves. Esto, sumado a los cuidados parentales que realizan las aves de los individuos recién nacidos, generan una

relación entre el número de crías vivas y el número de huevos mucho mayor al de otros animales ovíparos.

## Bibliografía

Abdel Mageed AM, Isobe N, Yoshimura Y (2009) Immunolocalization of avian b-defensins in the hen oviduct and their changes in the uterus during eggshell formation. *Reproduction* 138: 971-978.

Bakst MR (1998) Structure of the avian oviduct with emphasis on sperm storage in poultry. *The Journal of Experimental Zoology* 282: 618-626.

Bakst MR (2011) Role of the oviduct in maintaining sustained fertility in hens. *Journal of Animal Science* 89: 1323-1329.

Bakst MR, Bird DM (1987) Localization of oviductal sperm-storage tubules in the American kestrel (*Falco sparverius*). *The Auk* 104: 321-324.

Bayram GK, Liman N (2010) Localization of the progesterone receptor in chicken ovaries during post-hatching period. *Revue Medicin Veterinaire* 161:114-120.

Bharucha B, Geeta P (2010) Histological and histomorphometric study of gametogenesis in breeders and helpers of sub-tropical, co-operative breeder jungle babbler, *Turdoides striatus*. *Journal of Cell and Animal Biology* 4: 81-90.

Briskie JV, Montgomerie R (1993) Patterns of sperm storage in relation to sperm competition in passerine birds. *The Condor* 95: 442-454.

Claver J, Rosa JM, Lombardo DM, Soñez MC (2008) Histological seasonal changes in ovaries of spotted tinamous (*Nothura maculosa* Temminck, 1815) related to gonadotrope population. *International Journal of Morphology* 26: 353-361.

Claver J, von Lawzewitzch I (1982) Aparato reproductor de la gallina. Editorial Hemisferio Sur. Buenos Aires.

Chousalkar KK, Roberts JR (2008) Ultrastructural changes in the oviduct of the laying hen during the laying cycle. *Cell Tissue Research* 332: 349-358.

- Dalrymple JR, Macpherson JW, Friars G (1968) The Reproductive Tract of the Turkey Hen (A Biometrical Study). *Canadian Journal of Comparative Medicine* 32: 435-436.
- González-Morán MG (2011) Histological and stereological changes in growing and regressing chicken ovaries during development. *The Anatomical Record* 294: 893-904.
- Gupta SK, Gilbert AB, Walker MA (1988) Histological study of follicular atretia in the ovary of the domestic hen (*Gallus domesticus*). *Journal of Reproduction and Fertility* 82: 219-225.
- Holm S, Ruziwa SD, Dantzer V, Ridderstrale Y (2000) Carbonic anhydrase in the utero-vaginal function of immature and mature ostriches. *British Poultry Sciences* 41: 244-249.
- Johnson AL (2000) Reproduction in the Female en: Whittow GC (ed). *Sturkie's Avian Physiology*. Academic Press. Londres. Pág. 569-596.
- Johnson AL, Woods DC (2007) Ovarian Dynamics and Follicle Development en: Jamieson BGM (ed). *Reproductive Biology and Phylogeny of Birds*. Science Publishers Enfield, Jersey Plymouth. Pág .243-278.
- Johnson AL, Woods DC (2009) Dynamics of avian ovarian follicle development: Cellular mechanisms of granulosa cell differentiation. *General and Comparative Endocrinology* 163: 12–17.
- Mao KM, Sultna F, Howlider MAR, Iwasawa A, Yoshizaki N (2006) The magnum-isthmus junction of the fowl oviduct participates in the formation of the avian-type shell membrane. *Zoological Science* 23: 41-47.
- Parizzi RC, Santos JM, Oliveira MF, Maia MO, Sousa JA, Miglino MA, Santos TC (2008) Macroscopic and Microscopic Anatomy of the Oviduct in the Sexually Mature Rhea (*Rhea americana*). *Anatomy, Histology and Embryology* 37: 169-176.
- Tuohimaa P, Joensuu T, Isola J, Keinänen R, Kunnas T (1989) Development of progestin-specific response in the chicken oviduct. *International Journal of Developmental Biology* 33: 25-34.

- Reed RB Jr, Cope LA, Blackford JT (2011) Macroscopic anatomy of the reproductive tract of the reproductively quiescent female emu (*Dromaius novaehollandiae*). *Anatomy, Histology and Embryology* 40: 134-41.
- Rodler D, Sasanami T, Sinowatz F (2012) Assembly of the Inner Perivitelline Layer, a Homolog of the Mammalian Zona Pellucida: An Immunohistochemical and Ultrastructural Study. *Cells Tissues Organs* 195: 330-339.
- Samar ME, Avila RE, de Fabro SP (1983) Cytochemical study of the ovary cells in the chick embryo. *Folia Histochemica et Cytochemica* 21: 173-180.
- Sasanami T, Murata T, Ohtsuki M, Matsushima K, Hiyama G, Kansaku N, Mori M (2007) Induction of sperm acrosome reaction by perivitelline membrane glycoprotein ZP1 in Japanese quail (*Coturnix japonica*). *Reproduction* 133: 41-49.
- Sharaf A, Eid W, Abuel-Atta AA (2012) Morphological aspects of the ostrich infundibulum and magnum. *Bulgarian Journal of Veterinary Medicine* 15: 145-159.
- Wigley P, Barrow P and Schat KA (2008) The avian reproductive immune system en: Davison F, Kaspers B, Schat KA. (eds). *Avian Immunology* Academic Press. Londres. Pág. 289-298.
- Williams TD, Ames CE (2004) Top-down regression of the avian oviduct during late oviposition in a small passerine bird. *The Journal of Experimental Biology* 207: 263-268.

## **CAPÍTULO 10**

### **SISTEMA REPRODUCTOR DEL MACHO**

*MÓNICA DIESSLER Y CLAUDIO BARBEITO*



## Índice del capítulo 10

Introducción

Testículos

**Control hormonal de la función testicular**

**Vías de conducción intratesticular**

Epidídimos

Conductos deferentes

Conductos eyaculadores

Órganos copuladores

**Cuerpos paravasculares cloacales**

**Falo intromitente**

**Falo no intromitente**

**Mecanismo de erección**

Semen y eyaculado

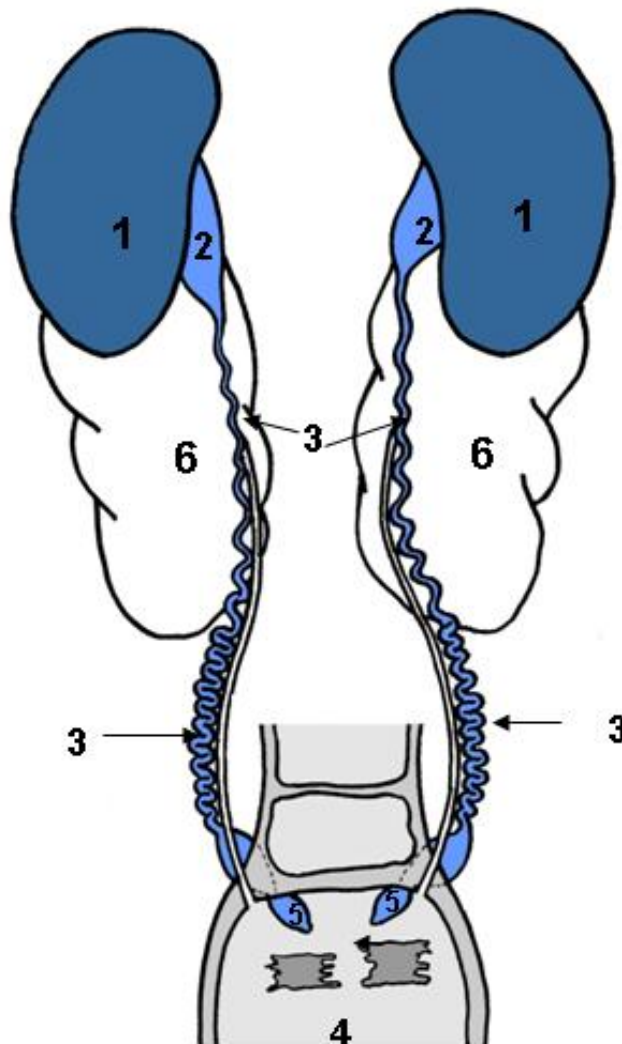
**Recuadro 10.1. Falo y morfología vaginal**

Bibliografía



## Introducción

El sistema reproductor del macho de las aves está formado por un par de testículos, cada uno de los cuales desemboca en un epidídimo corto al que continúa un conducto deferente muy contorneado (Fig. 10.1). Estos conductos desembocan en el urodeo de la cloaca. Dentro de la cloaca se encuentra el órgano copulador. A diferencia de lo que ocurre en los mamíferos, el sistema reproductor del macho de las aves carece de glándulas anexas.



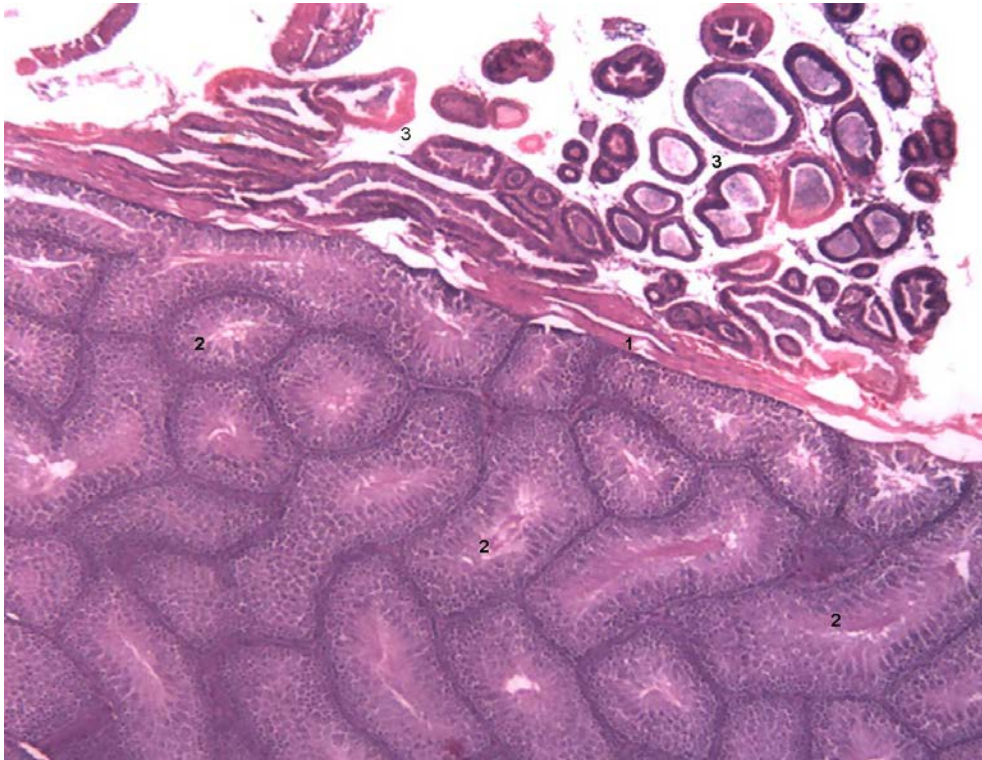
**Figura 10.1. Sistema reproductor del macho.** Testículos (1), epidídimos (2), conductos deferentes (3), urodeo (4, observado en un corte horizontal de la pared cloacal, a la altura de la desembocadura de los uréteres), conductos eyaculadores (5). Además se observan los riñones (6).

## Testículos

Los **testículos** son órganos ovales y aplanados que no descienden como en los mamíferos y, por lo tanto, son intraabdominales. Quedan unidos a la pared dorsal del abdomen mediante un corto ligamento de tejido conectivo denominado mesorquio. Están en contacto con la pared abdominal dorsal, en posición retroperitoneal. A diferencia de lo que ocurre en mamíferos, los testículos aviares no requieren de una temperatura diferente a la temperatura corporal para su funcionamiento normal; la espermatogénesis ocurre a una temperatura entre 40-41°C. El tamaño de estos órganos disminuye notablemente fuera de la estación reproductiva.

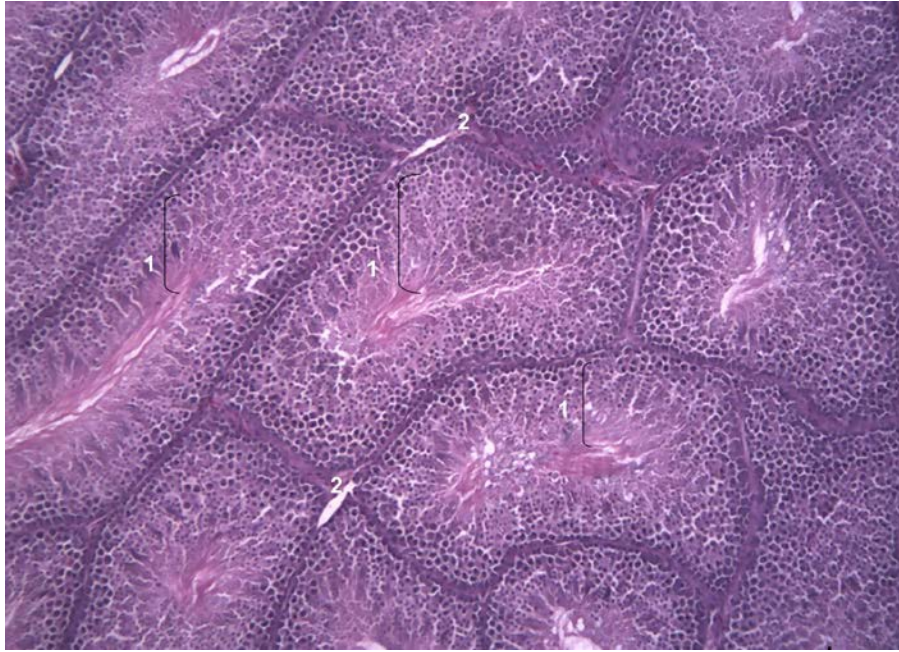
El **estroma testicular** está formado por una **cápsula** conectiva (Fig. 10.2), más delgada que la homóloga de los mamíferos (excepto en el avestruz en que es muy gruesa), que posee tres tunicas: serosa, albugínea y vasculosa. La túnica serosa está revestida por un mesotelio plano con algunas células cuboideas y una delgada capa de tejido conectivo. La túnica albugínea posee fibras colágenas más gruesas pero menos abundantes que las de los mamíferos. Se observan además fibroblastos, fibras elásticas, numerosas fibras musculares lisas, arterias y venas. La túnica vasculosa posee tejido conectivo laxo rico en vasos sanguíneos y nervios. Desde la cápsula parten **trabéculas** muy delgadas de tejido conectivo que se continúan con el escaso tejido conectivo intersticial, sin dividir completamente al órgano. La contracción de la musculatura de la cápsula y de los túbulos seminíferos facilitaría el transporte del fluido testicular. Las aves producen mayor cantidad de fluido seminal y de espermatozoides que los mamíferos, lo que explicaría la necesidad de un mayor poder contráctil para su transporte.

El **parénquima testicular** está constituido por los **túbulos seminíferos**, las **células intersticiales** y las **vías de conducción** del fluido testicular.



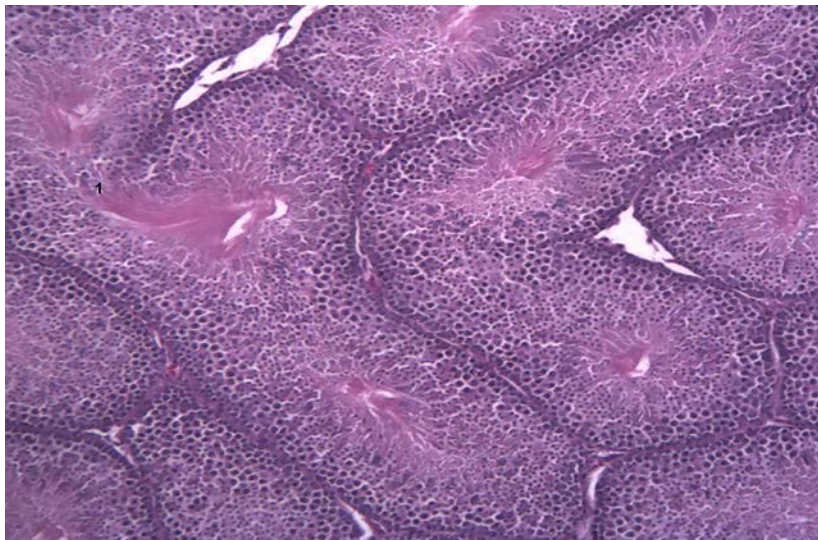
**Figura 10.2.** Corte de testículo y epidídimo de la codorniz adulta (*Coturnix coturnix japonica*). Coloración H-E. 100x. Se reconocen la cápsula (1) y los túbulos seminíferos del testículo (2). Obsérvese el escaso desarrollo del tejido intersticial que separa los túbulos seminíferos. Por fuera de la cápsula se encuentra el epidídimo (3).

Los **túbulos seminíferos** (Fig. 10.2-10.5) son estructuras enrolladas, tapizadas por un epitelio estratificado muy característico: el **epitelio seminífero** (Fig.10.3). Este epitelio apoya en una lámina basal rodeada por una lámina de fibrillas delgadas de colágeno que falta en algunas especies. Por fuera, se encuentran varias capas de miofibroblastos elongados y contráctiles, separados entre sí por material amorfo (Fig. 10.5). Externamente se encuentran vasos linfáticos y sanguíneos. Los miofibroblastos producen factores paracrinos que atraviesan la lámina basal y actúan sobre las células de Sertoli.



**Figura 10.3.** Corte de testículo de la codorniz adulta (*Coturnix coturnix japonica*). Coloración H-E. 400x. Se reconoce el epitelio seminífero (1) y el escaso tejido intersticial (2).

A diferencia de lo que ocurre en los mamíferos, los túbulos seminíferos no poseen un extremo ciego y forman una red con comunicación entre ellos, lo que determina la ausencia de división del órgano en lobulillos mediante septos, como ocurre en los mamíferos (Fig. 10.4).



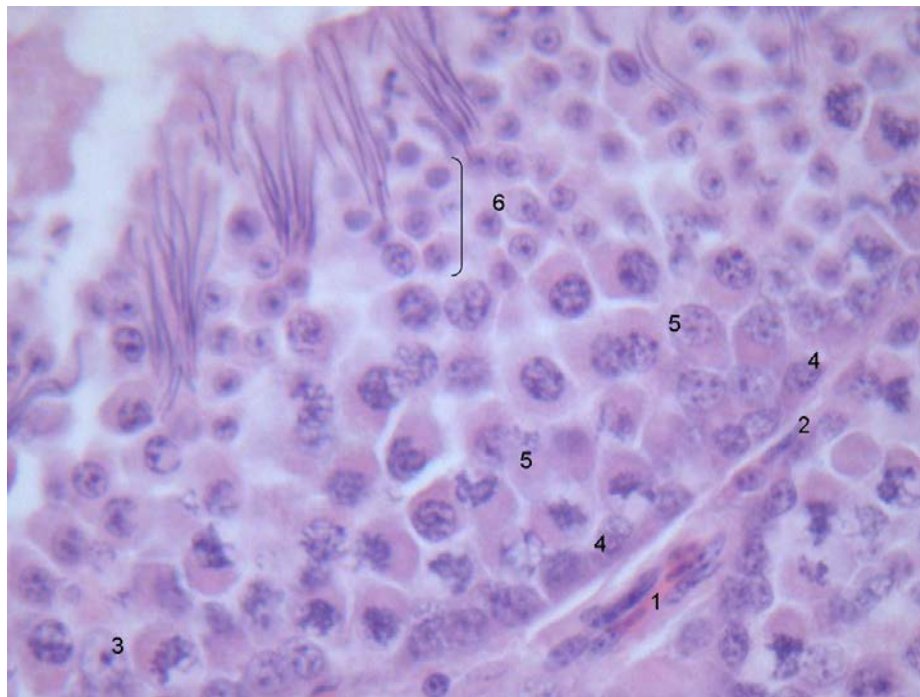
**Figura 10.4.** Corte de testículo de la codorniz adulta (*Coturnix coturnix japonica*). Coloración H-E. 400x. Se observa la ramificación característica de los túbulos seminíferos de las aves que se anastomosan sin formar extremos ciegos (1).

El **epitelio seminífero** (Fig. 10.5) está constituido por **células de Sertoli** y **células de la hilera germinal**. Las **células de Sertoli** (sustentaculares o de sostén) son piramidales y ocupan toda la altura del epitelio. Sus límites celulares son difíciles de observar debido a sus numerosas prolongaciones citoplasmáticas que contactan con las de células vecinas. El núcleo se localiza en la región basal, inmediatamente por encima del núcleo de las espermatogonias; es grande, de forma irregular, eucromático y contiene un gran nucléolo. El citoplasma posee numerosas mitocondrias apicales al núcleo, vesículas endocíticas, pequeñas inclusiones lipídicas y abundantes lisosomas. Como en los mamíferos, la membrana plasmática de estas células posee invaginaciones que albergan a los últimos estadios de las células de la hilera germinal. Las células de Sertoli desarrollan medios de unión entre sí y con las células de la hilera germinativa, que incluyen: nexos, uniones ocluyentes y uniones adherentes. Estas uniones difieren en los distintos sectores del epitelio seminífero. Por encima de las espermatogonias son muy numerosas las uniones ocluyentes entre células de Sertoli, de manera que se forma una **barrera hematotesticular**, que separa al túbulo en dos **compartimentos: basal y adluminal**.

Las funciones de las células de Sertoli son similares a las que poseen en los mamíferos. Estas funciones comprenden la síntesis de hormonas, incluidas la activina y la inhibina, y la producción de la proteína fijadora de andrógenos. Durante la vida prenatal estas células sintetizan la hormona antimülleriana que induce la involución de los conductos de Müller durante el desarrollo del sistema genital masculino. También son capaces de modificar esteroides y convierten la progesterona en andrógenos. Las funciones de las células de Sertoli como nodrizas para las células de la hilera germinal, su participación en la formación de la barrera hematotesticular y en la fagocitosis de los restos citoplasmáticos de los espermatozoides durante la espermiación, descritas en los mamíferos, también se han comprobado en las aves.

Las **células de la hilera germinal** (Fig. 10.5) son las mismas que las halladas en los mamíferos: **espermatogonias**, **espermaticitos I**, **espermaticitos II**, **espermátides** y **espermatozoides**. Las células de la hilera germinal presentan

una morfología muy similar en aves y mamíferos. Existen espermatogonias tipo A y B, que se multiplican por mitosis. Las **espermatogonias de tipo A** se subdividen en A oscuras y A pálidas; las primeras funcionan como células madre. En algunas especies, mediante la utilización de microscopía electrónica de transmisión, se encontró un mayor número de generaciones de espermatogonias. Las **espermatogonias tipo B** realizan mitosis y luego se diferencian a espermatocitos I. Los **espermatocitos I** (Fig. 10.5) se dividen mediante la larga meiosis I para formar dos **espermatocitos II**, más pequeños y difíciles de visualizar debido a que rápidamente inician la meiosis II y originan espermátides.

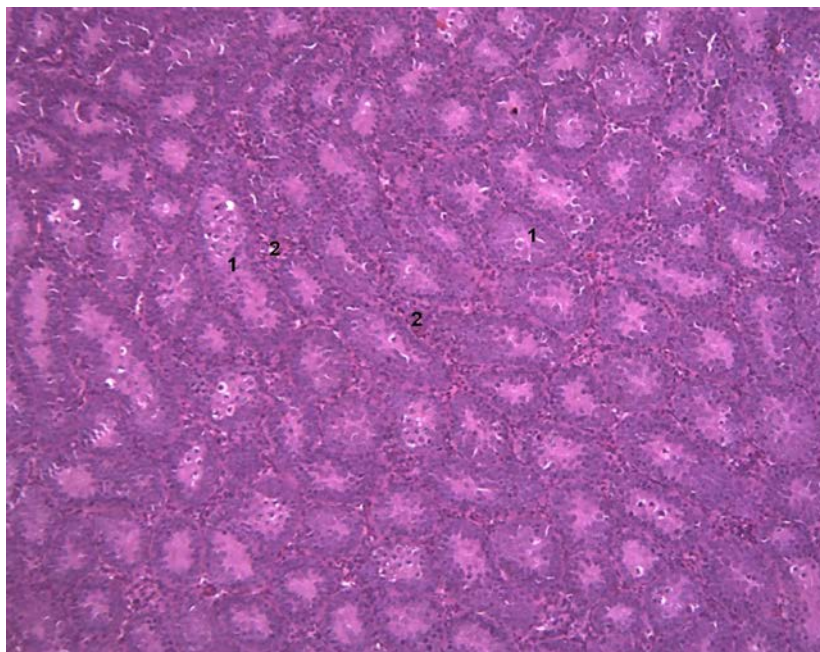


**Figura 10.5.** Corte de testículo de la codorniz adulta (*Coturnix coturnix japonica*). Coloración H-E. 1000x. Se observa un vaso sanguíneo en el tejido intersticial (1) y una célula miofibroblástica por fuera del túbulo seminífero (2). Dentro del túbulo seminífero se encuentran distintos tipos celulares: células de Sertoli (3), espermatogonias (4), espermatocitos I (5) y espermátides (6). También se aprecian colas de espermátides y espermatozoides.

Las **espermátides** (Fig. 10.5) se transforman en espermatozoides como consecuencia de un proceso de diferenciación, conocido como **espermiogénesis**. Las espermátides son las células con núcleo más pequeño en la hilera germinal. La espermiogénesis es similar a la que ocurre en los

mamíferos pero más rápida. En la mayoría de los mamíferos, en un corte transversal de un túbulo seminífero se encuentra siempre la misma asociación de células de la hilera germinal, el total de asociaciones posibles se denomina ciclo del epitelio seminífero. En los primates, en cambio, existen varias asociaciones en un mismo corte, algo similar ocurre en las aves.

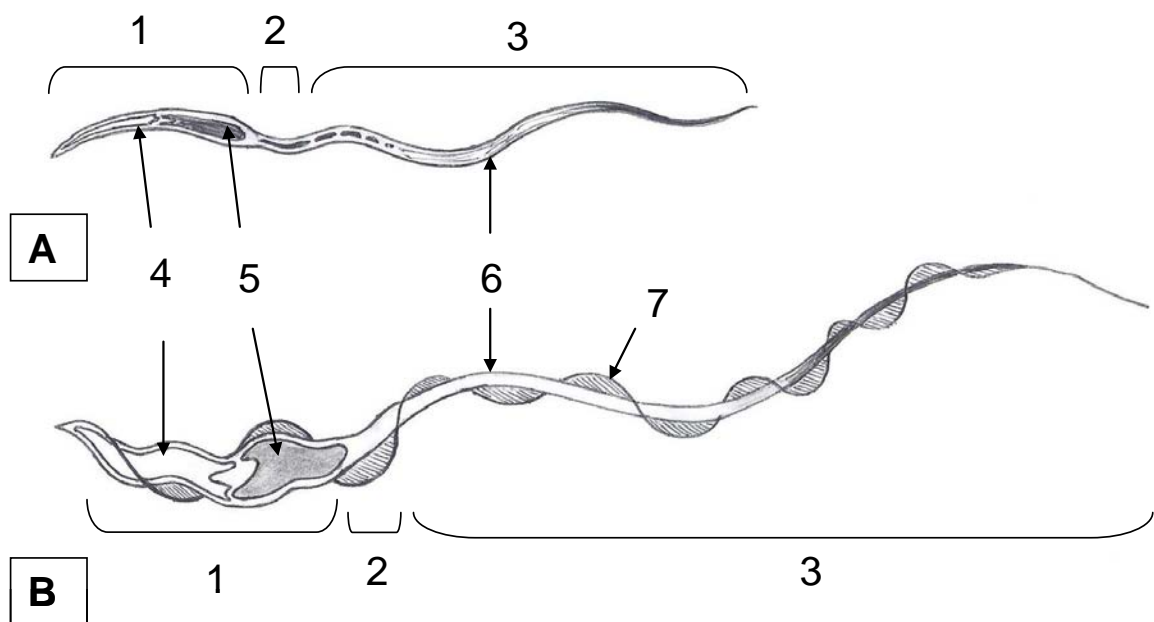
La duración general de la espermatogénesis en las aves es menor que en los mamíferos, se extiende solo entre 10 y 15 días. Esto permite producir espermatozoides maduros en poco tiempo y por lo tanto se puedan producir muchas copulas fértiles por día durante la temporada reproductiva. Fuera de la estación reproductiva en los túbulos seminíferos solo se encuentran células de Sertoli, espermatogonias y algunos espermatocitos, muchos de estos últimos con cambios degenerativos. En algunos casos, la luz de los túbulos se oblitera. En los animales prepuberales la cantidad de tejido conjuntivo intersticial es relativamente mayor y los túbulos seminíferos poseen un epitelio formado especialmente por células de Sertoli y espermatogonias, mucho más bajo que el de los animales sexualmente maduros (Fig.10.6).



**Figura 10.6.** Corte de testículo de la codorniz prepuberal (*Coturnix coturnix japonica*). Coloración H-E. 100x. Se observan los túbulos seminíferos (1) caracterizados por un epitelio bajo y una luz obliterada. El tejido intersticial (2) es más abundante que en los animales maduros.

Los **espermatozoides** de las aves son células elongadas y flageladas, con tres partes reconocibles: cabeza, pieza media y cola. Algunas de sus características, como la forma y longitud celular, particularidades del acrosoma, de los centríolos, longitud del flagelo, son de interés tanto para estudios filogenéticos y taxonómicos como para investigaciones de aspectos vinculados a la tecnología de la reproducción (e.g. criopreservación e inseminación artificial).

Desde el punto de vista morfológico, en las aves se reconocen dos tipos de espermatozoides (Fig. 10.7). El tipo de espermatozoide propio de las **paseriformes** presenta conformación espiral y una característica membrana ondulante que se extiende en toda la longitud de la célula. Esta membrana está formada por elementos microtubulares y una espiral formada por mitocondrias fusionadas. Estas gametas miden, en promedio, 300-400  $\mu\text{m}$  de largo. El acrosoma está muy desarrollado, en cambio el núcleo es corto (3-5  $\mu\text{m}$  de longitud). No se observa unión entre la pieza media y el flagelo.



**Figura 10.7.** Espermatozoides de las aves. **A.** Espermatozoide de tipo saurópido, característico de las aves no-paseriformes. **B.** Espermatozoide característico de las aves paseriformes. En ambos tipos se señala: cabeza (1), cuello (2), cola (3), acrosoma (4), núcleo (5), flagelo (6), membrana ondulante (7).

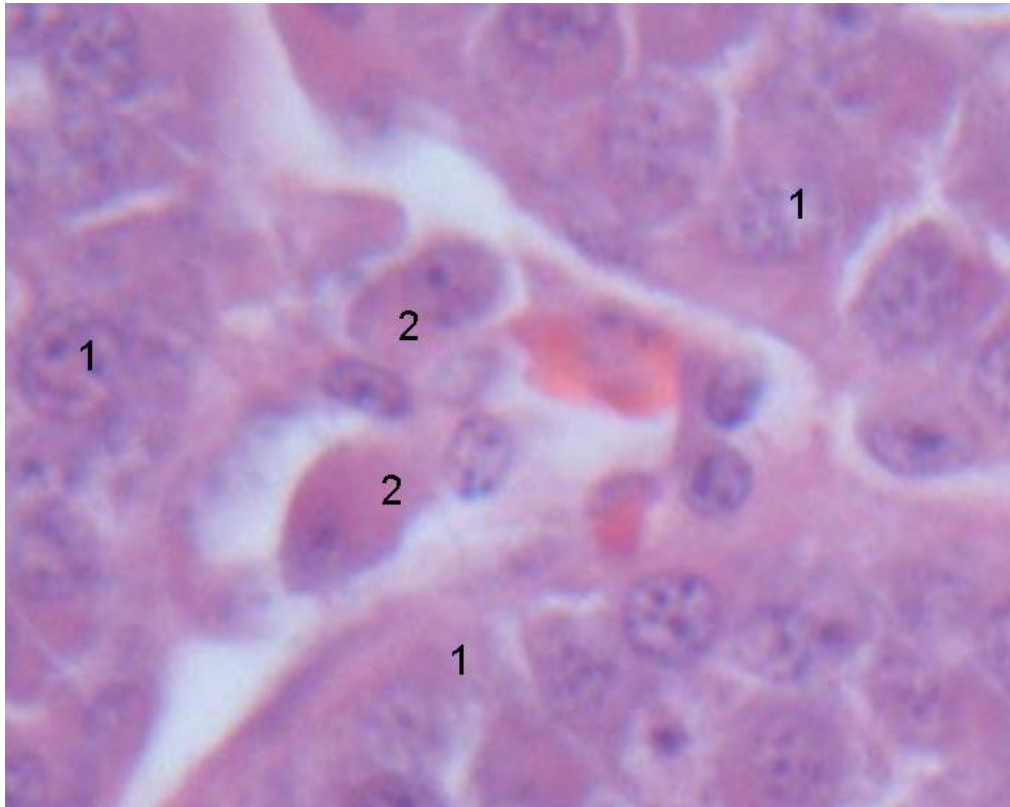


En las aves no paseriformes, incluidas las paleognatas, los espermatozoides son vermiformes, planos y elongados, de tipo “**saurópsido**” (similares a los de los reptiles). Su longitud total es muy variable aun entre aves del mismo orden, como las galliformes, en las que la longitud varía desde 75-90  $\mu\text{m}$  en gallos y pavos hasta 100-250  $\mu\text{m}$  en las codornices común y japonesa, respectivamente. Sus núcleos miden aproximadamente entre 6 y 21  $\mu\text{m}$  de largo y 0,5  $\mu\text{m}$  de diámetro y presentan una amplia curvatura. En ciertas especies como las grullas aparecen con frecuencia núcleos con cromatina poco condensada lo que les otorga a los espermatozoides diferentes formas y tamaños. En el espacio subacrosómico existe un material electrondenso que se organiza de manera discreta, con forma cilíndrica, denominado *perforatorium*. Esta estructura también se reconoce en algunos mamíferos como ciertos roedores histricomorfos como el cobayo. En la mayoría de las especies el *perforatorium* llega a formar un canal que deprime el núcleo en tanto que en otras, como el emú, no altera la morfología nuclear. Aunque en la mayoría de los grupos se encuentran los centriolos proximal y distal (este último de mayor longitud), especies como el gallo de Guinea (*Numida meleagris*) solo presentan el centriolo distal. La longitud de la pieza media es variable (4 a 150  $\mu\text{m}$ ) así como el porcentaje de la longitud total que representa, o la cantidad y características de las mitocondrias que contiene (entre 2 y 30). El flagelo posee la típica disposición de microtúbulos 9+2, y la vaina fibrosa está poco desarrollada.

Los espermatozoides son liberados a la luz de los túbulos y pasan a formar parte del fluido testicular junto a diversas secreciones del túbulo seminífero. Este fluido se modificará, a lo largo de distintas vías de transporte para convertirse en el semen.

El **intersticio testicular** está formado por tejido conectivo laxo en el que se observan abundantes nervios amielínicos y vasos sanguíneos y linfáticos. Su componente más destacado son las **células intersticiales de Leydig** (Fig. 10.8). Se trata de células poliédricas u ovales, con un gran núcleo eucromático y nucléolo evidente. Algunas de ellas poseen numerosas vacuolas que contienen colesterol o esteroides derivados de este, un retículo endoplásmico

liso muy desarrollado y numerosas mitocondrias. Como en los mamíferos, su función es la secreción de andrógenos, en especial testosterona.



**Figura 10.8.** Corte de testículo de la codorniz adulta (*Coturnix coturnix japonica*). Coloración H-E. 1000x. Se observa el intersticio entre tres túbulos seminíferos (1). En dicho intersticio se reconocen las células de Leydig (2) y vasos sanguíneos.

### **Control hormonal de la función testicular**

Como ocurre en los mamíferos, las gonadotropinas hipofisarias, hormonas foliculoestimulante (FSH) y luteinizante (LH), regulan la producción de espermatozoides y de andrógenos en las aves. Ambas gonadotropinas son reguladas por la concentración de hormonas esteroideas sexuales y de la hormona liberadora de gonadotropinas (GnRH) producida por el hipotálamo. A su vez, la producción de GnRH depende de las horas luz, lo que explica los cambios estacionales que presentan los testículos de las aves.

La hormona LH produce incremento del tamaño y de la actividad secretoria de las células intersticiales de Leydig y constituye el principal estímulo para estas células. Esta hormona induce la expresión de las enzimas involucradas en la síntesis de testosterona. La hormona FSH estimula la espermatogénesis, proceso que requiere además de testosterona.

La testosterona tiene diversas funciones, entre ellas la de inducir la aparición de los caracteres sexuales secundarios (cresta del gallo, cola del pavo real, etc.) y el desarrollo de las vías de conducción del sistema genital. En el testículo la testosterona difunde localmente y alcanza los túbulos seminíferos en los que se une a la proteína fijadora de andrógenos y contribuye a estimular la espermatogénesis.

Las acciones de la activina y la inhibina han sido poco estudiadas en las aves. Los trabajos realizados demuestran que, al igual que en los mamíferos, estas hormonas participan en la regulación del eje hipotálamo-hipofisario-gonadal. La activina estimula la liberación de gonadotrofinas, en tanto que la inhibina tiene una acción antagónica. En los estudios en que se neutralizó la acción de la inhibina en gallos se adelantó la pubertad y se retrasó la aparición de los cambios testiculares generados por el envejecimiento.

### **Vías de conducción intratesticulares**

Las vías de conducción intratesticulares incluyen los **tubos rectos** y la **rete testis**. Los túbulos seminíferos se continúan con los **tubos rectos** que desembocan en la **rete testis**, a partir de la cual se originan los conductillos eferentes que emergen del testículo y alcanzan el epidídimo.

Los **tubos rectos** están revestidos solo por células de Sertoli; son de forma piramidal y altas en el gallo pero cúbicas en otras aves como el gallo de Guinea (*Numida meleagris*). Estas células poseen abundantes gotas de lípidos en su citoplasma.

La **rete testis** es una red de canales irregulares, de aspecto cavernoso, incluida en tejido conectivo denso, situada en el borde medial del testículo. En

algunas especies la luz permanece ocluida fuera de la época reproductiva. La *rete testis* puede dividirse en tres porciones: intratesticular, intracapsular -o intratunical y extratesticular. La porción intratesticular por lo general está poco desarrollada e inclusive falta en algunas aves. La porción intracapsular se sitúa en el espesor de la cápsula testicular y la porción extratesticular se localiza en la cabeza del epidídimo. El epitelio que reviste a la *rete testis* es plano simple o cuboideo. Las numerosas vesículas que poseen sus células sugieren una intensa actividad secretoria. El polo apical de estas células presenta microvellosidades pequeñas y una única cilia. Estas células poseen una gran actividad de reabsorción de fluidos y la cilia podría actuar como quimiorreceptora o receptora de presión. Sin embargo, no se han realizado estudios que prueben estas funciones. En el inicio de la *rete testis* pueden encontrarse algunas espermatogonias intercaladas entre las células epiteliales de revestimiento. También se observan linfocitos intraepiteliales. Los canales de la *rete testis* están separados por tejido conectivo muy vascularizado e innervado, con abundantes vasos linfáticos, macrófagos y miofibroblastos que actuarían en el transporte del fluido testicular. En el interior de los canales se observan espermatozoides, macrófagos, células descamadas de la hilera germinal y abundante fluido testicular.

La *rete testis* desemboca en los conductillos eferentes que, ya fuera del testículo, constituyen la cabeza del epidídimo. La transición entre el epitelio plano o cuboide de la *rete testis* y el epitelio cilíndrico de los conductillos eferentes es brusca. Los **conductillos eferentes** son muy contorneados y numerosos (unos 70 en el gallo). Suelen reunirse en pequeños grupos para desembocar, en conjunto, en el conducto epididimario, mediante conductos de conexión. En las galliformes están muy desarrollados y el conjunto de los conductillos eferentes ocupa alrededor de un 50% del volumen epididimario; en otras aves su desarrollo es menor.

Los **conductillos eferentes** poseen el mayor diámetro dentro de las vías conductoras del sistema genital del macho. Pueden dividirse en dos segmentos: segmento proximal y segmento distal. Su pared está constituida solo por una túnica mucosa que, hacia el interior de la luz, forma pliegues

sostenidos por un delgado eje conectivo. Estos pliegues no se observan en el segmento distal. El epitelio es cilíndrico con células ciliadas, y células no ciliadas; además se encuentran linfocitos intraepiteliales. Este el único sector de las vías de conducción del sistema reproductor masculino que presenta células ciliadas. Hacia el segmento distal se incrementa la proporción de células ciliadas.

En los conductillos eferentes, las **células no ciliadas** poseen un núcleo oval o redondeado ubicado en su mitad basal. Entre el núcleo y la membrana apical se observan abundantes mitocondrias alargadas. Las células no ciliadas presentan microvellosidades en su porción apical y su citoplasma es más oscuro que el de las células ciliadas. Estas células muestran signos claros de actividad endocítica, ya que se observan en ellos cuerpos densos de origen lisosomal, cuerpos multivesiculares y diversas vesículas endocíticas. Estas características relacionadas con la endocitosis son mucho menos manifiestas en las células del segmento distal que carecen de los cuerpos densos y de evidencias de un sistema endocítico bien desarrollado. En la región basal de las células no ciliadas del segmento distal se pueden encontrar numerosas inclusiones lipídicas. Por su capacidad absortiva, estas células modifican la composición del fluido cuando este atraviesa los conductillos eferentes.

La mayoría de las **células ciliadas** de los conductillos eferentes poseen un núcleo oval, pero generalmente indentado, eucromático ubicado en la mitad apical. El núcleo es más grande y posee una posición más apical que el de las células no ciliadas. Las células ciliadas son similares en los segmentos proximal y distal. En su polo apical, entre las cilias, se observan microvellosidades cortas de distribución uniforme. Las células ciliadas poseen una menor cantidad de mitocondrias que las células no ciliadas y se ubican en el sector apical. Su sistema endocítico está poco desarrollado, por lo que su acción principal sería facilitar el transporte dentro de la luz del conductillo mediante el movimiento ciliar. Sin embargo, ambos tipos celulares expresan acuaporinas en el dominio apical de su membrana. La posición diferente de los núcleos y la presencia de linfocitos intraepiteliales genera un aspecto pseudoestratificado para este epitelio, sin embargo todas las células epiteliales

contactan con la luz. El tejido conectivo es abundante, rico en fibras colágenas y contiene algunas fibras elásticas y musculares lisas que forman una capa definida en muchas especies.

Los conductos de conexión entre los conductillos eferentes y el conducto epididimario presentan una morfología similar a los conductillos eferentes pero su epitelio es pseudoestratificado, idéntico al epitelio del epidídimo.

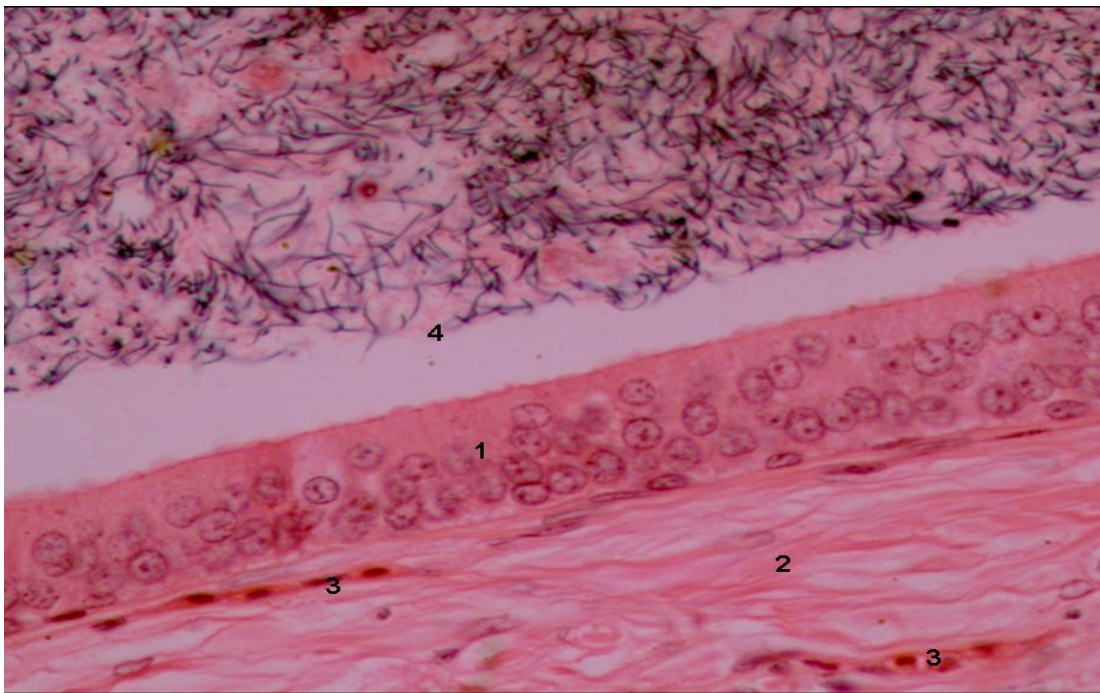
Desde el punto de vista funcional, en los conductillos eferentes se produce la mayor reabsorción del fluido testicular, llevada a cabo fundamentalmente por las células no ciliadas. Este proceso no implica únicamente la captación de agua sino también la reabsorción de proteínas específicas secretadas en los túbulos seminíferos. Por otra parte, se ha detectado fosfatasa alcalina en las células epiteliales de la *rete testis* y los conductillos eferentes de numerosas especies de aves. Esta observación, sumada a la presencia de un moderado desarrollo de las organelas relacionadas con la secreción proteica, ha llevado a algunos autores a proponer que estos dos sectores de las vías de conducción del líquido testicular serían los equivalentes funcionales de la próstata de los mamíferos.

## Epidídimos

Los **epidídimos** discurren por la región dorso medial de cada testículo y, a diferencia de lo que ocurre en estos conductos en los mamíferos, no se identifican regiones anatómicas. Poseen un diámetro en el gallo de 300 a 4000  $\mu\text{m}$ , que aumenta hacia el extremo caudal. Son notablemente menos tortuosos y, por lo tanto, más cortos que en los mamíferos. Están recubiertos por una cápsula que es una extensión de la cápsula del testículo.

Se distingue en su estructura histológica un **epitelio pseudoestratificado** (Fig. 10.9) con células cilíndricas altas y células basales que apoyan sobre una lámina basal y un **tejido periductal**. Las **células cilíndricas altas** poseen

microvellosidades que, a diferencia de lo que ocurre en los mamíferos, son más cortas que las de los conductillos eferentes. En el dominio apical de la membrana se expresan varias formas de acuaporinas. Ambas características permiten especular que, pese a su escasa longitud, el epidídimo posee función de absorción de fluidos como en los mamíferos. Sin embargo, a diferencia de lo que ocurre en los mamíferos, en las aves el epidídimo no es un órgano de almacenamiento de espermatozoides. En sus células también se encuentran bien desarrolladas las organelas relacionadas con la secreción proteica (retículo endoplásmico rugoso, complejo de Golgi y vesículas secretorias). La composición química específica de estas secreciones no se conoce.



**Figura 10.9.** Corte de epidídimo de la codorniz adulta (*Coturnix coturnix japonica*). Coloración H-E. 400X. Se observa la pared epididimaria formada por el epitelio pseudoestratificado (1) y el tejido conectivo periductal (2) que posee abundantes vasos sanguíneos (3). En la luz del órgano (4) se encuentran abundantes espermatozoides.

Las **células basales**, que ya aparecen en el epitelio de los conductos de conexión, se hacen más numerosas hacia el conducto deferente. Poseen forma cúbica y un núcleo esférico. Actúan como células progenitoras de las células cilíndricas.

Dada la dificultad que reviste el reconocimiento de las tunicas histológicas típicas en el epidídimo, se considera la existencia de un **tejido periductal** (Fig. 10.9), que rodea al epitelio del conducto y se continúa con el tejido conectivo que relaciona las distintas porciones del conducto entre sí. El tejido periductal incluye un tejido conectivo muy delgado compuesto por una o dos capas de fibroblastos perfundidos por una importante red capilar y más de diez capas concéntricas de células musculares lisas. Por fuera se encuentra el tejido conectivo que une a las distintas partes del conducto entre sí.

Desde el extremo craneal del epidídimo surge un apéndice, el **paradídimo**, que se introduce en la cápsula de la glándula adrenal. Está constituido por el extremo ciego del conducto de Wolff y por vestigios de túbulos mesonéfricos. El paradídimo se encuentra muy desarrollado en el avestruz.

## Conductos deferentes

Los **conductos deferentes** son conductos contorneados que se continúan desde el epidídimo ipsilateral sin límite de demarcación neto. A lo largo de su trayecto, que acompaña al de los uréteres, su diámetro (en el gallo) aumenta desde 0,4 mm en su inicio hasta casi 1 mm en su desembocadura cloacal.

La pared de estos conductos está formada por tres tunicas: **túnica mucosa**, **túnica muscular** y **túnica adventicia**. La **túnica mucosa** se observa plegada por la contracción de la gruesa capa muscular. Esta túnica posee un epitelio similar al epitelio del epidídimo y apoya en un escaso tejido conectivo laxo. Por fuera de ella se observa una **túnica muscular** gruesa, con fibras que se disponen de manera concéntrica a la luz, rodeada por tejido conectivo denso que forma la **túnica adventicia**.

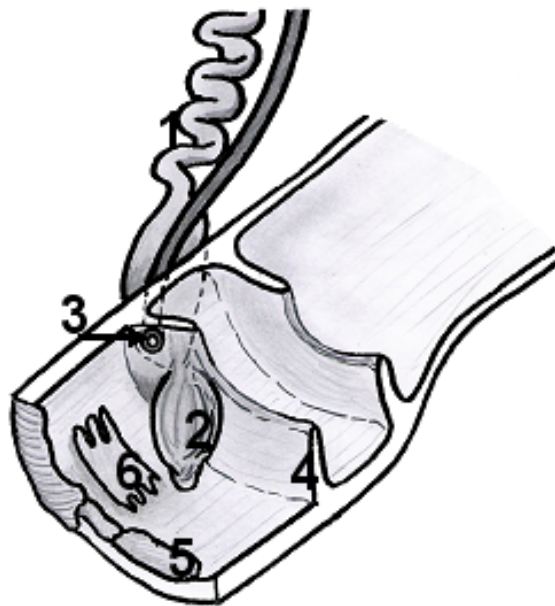
En la mayoría de las aves la porción terminal del conducto deferente es recta y culmina en el **conducto eyaculador** o receptáculo del conducto deferente, caracterizado por su pared engrosada y su forma de barril o huso. Este receptáculo desemboca en una papila en el urodeo. En esta región el epitelio forma criptas. En las paseriformes caudalmente al conducto eyaculador y por



fuera de la cloaca se encuentra el **glomus seminal**, una estructura esférica tubular y altamente plegada, rodeada de una cápsula conjuntiva. Este *glomus* seminal se localiza cerca de la piel, formando dilataciones utilizadas para el reconocimiento del sexo ya que pueden ser palpadas en situación dorsolateral a la cloaca. No presenta homología con ninguna estructura de los mamíferos y su función es el almacenamiento de espermatozoides.

### Conductos eyaculadores

Cada conducto deferente penetra en la pared de la cloaca y culmina en un **conducto eyaculador** que protruye en el urodeo, cerca de la desembocadura de los uréteres (en el límite entre el urodeo y coprodeo) (Fig. 10.10).



**Figura 10.10.** Órgano copulador en *Gallus gallus*. Se observa la desembocadura del conducto deferente (1) en la cloaca mediante el conducto eyaculador (2) muy cerca de la desembocadura del uréter (3). También se muestran las estructuras eréctiles como el anillo eréctil (4), el cuerpo fálico central o cuerpo blanco (5) y uno de los cuerpos fálicos laterales o pliegues redondos (6). En el caso de las estructuras pares solo se esquematizan las estructuras del lado izquierdo.

Los conductos eyaculadores tienen forma cónica y se originan de un anillo de tejido eréctil ubicado en el límite entre el urodeo y el coprodeo. Estos conductos están revestidos internamente por un epitelio pseudoestratificado; en su porción terminal presenta un epitelio cilíndrico bajo con células secretoras de mucus. Poseen una red de arteriolas y senos venosos incluidos en el tejido conectivo de la submucosa que constituyen un tejido eréctil que se llena de sangre antes de la cópula.

### Órganos copuladores (Mónica Diessler, Claudio Barbeito y Norma González)

La mayoría de las aves, a diferencia de las restantes clases de animales con fecundación interna, carecen de órganos para transferir el semen al cuerpo de la hembra. En estas aves la cópula y la transferencia de esperma ocurren por yuxtaposición de las cloacas protruidas del macho y de la hembra (beso cloacal). El contacto cloacal puede verse favorecido por modificaciones de la cloaca, como las protuberancias cloacales de los passeriformes en las que se alojan los *glomi* seminales.

La presencia de un falo verdadero solo se ha encontrado en un 3 % de las especies de aves actuales: paleognatas (avestruces, ñandúes, emús, kiwis, casuarios e inambúes o perdices) y en las galliformes y anseriformes. La longitud de este órgano es variable, desde 1,25 cm a más de 40 cm. Los falos aviares han sido clasificados en dos tipos funcionales: **intromitentes** y no **intromitentes**; los primeros se introducen en la cloaca de las hembras durante la cópula y los segundos no ingresan en la cloaca de la hembra y depositan el esperma directamente en los genitales externos. La mayoría de las especies aviares cuyos falos son intromitentes pertenecen a las paleognatas y a un orden de neognatas, los anseriformes.

Con excepción de los grupos antes mencionados, el falo se perdió en la evolución de las aves aunque se ha encontrado un **seudofalo**, no homólogo al falo verdadero, en un reducido número de especies aviares. Solo hay evidencia

de la presencia de un seudofalo en los loros del género *Coracopsis*, en dos especies de tejedores del género *Bubalornis* y en algunas especies de ratonas australianas del género *Malurus*. En los loros se trata de una estructura de la cloaca altamente vascularizada que llega a medir 50mm. Su erección estaría mediada por repleción sanguínea. De acuerdo a lo observado en la cópula el seudofalo protruye de la cloaca e ingresa por completo en la cloaca de la hembra. En las especies de paserinos mencionadas, el seudofalo es una estructura externa, situada lateralmente a la cloaca y está formado por tejido cartilaginoso o por tejido conectivo. La funcionalidad de los seudofalos de estas especies es poco conocida.

### **Cuerpos paracloacales vasculares**

En las aves con falos verdaderos, entre la musculatura de la cloaca y la pared abdominal y a lo largo de la porción terminal de los conductos deferentes, se encuentran los **cuerpos paracloacales vasculares** que producen un fluido similar a la linfa.

Los cuerpos paracloacales vasculares en el gallo están rodeados por una cápsula de tejido conectivo y son de forma ovoide. Están revestidos internamente por un epitelio pseudoestratificado que posee células caliciformes y glándulas secretoras de mucus que se extienden a la submucosa. Estos cuerpos presentan numerosos capilares que reciben sangre de la arteria pudenda. Los estudios realizados en el gallo mostraron que estos capilares son de tipo fenestrado, se disponen en manojos y están separados entre sí por cantidades variables de fibras colágenas y fibroblastos. En yuxtaposición a estos capilares sanguíneos, existen canales linfáticos revestidos por células endoteliales cuya lámina basal puede ser reducida o estar ausente. Las regiones de los capilares y los canales linfáticos se consideran los sitios en donde ocurre el ultrafiltrado de la sangre que da origen a un líquido similar a la linfa. Este líquido finalmente es transportado a los tejidos eréctiles del falo (véase erección del falo más adelante).

## Falos intromitentes

A continuación se describen las características generales del falo de las paleognatas; la organización del falo de los anseriformes puede consultarse en el Recuadro 10.1.

Los **falos intromitentes** están compuestos por una **porción fija** y una **porción libre** que constituye el cuerpo. La **porción fija** es eréctil y se localiza en el piso del proctodeo; está cubierta por un epitelio pseudoestratificado secretor y presenta un tejido fibroso con abundantes fibras colágenas dispuestas de forma irregular entre las cuales hay espacios linfáticos. La **porción libre** es cónica o tubular y presenta un surco eyaculatorio, de posición ventral, por donde transcurre el semen durante la eyaculación. En la erección, el tejido eréctil de los labios de este surco produce su aproximación por lo que el surco se cierra y previene el derrame de esperma. La porción libre del falo está revestida por un epitelio estratificado no cornificado excepto en el surco eyaculatorio donde el epitelio es pseudoestratificado. Por dentro del epitelio se encuentra directamente una capa de fibras colágenas, de disposición concéntrica en el avestruz. Más internamente se encuentran dos cuerpos fibrolinfáticos fusionados formados por abundantes fibras elásticas y que contienen canales tapizados por endotelio por los que circula linfa. Estos canales son continuos con los espacios linfáticos de la porción fija del falo. En estado flácido, la porción libre del falo permanece alojada en una bolsa del proctodeo.

## Falos no intromitentes

Los **falos no intromitentes** han sido estudiados en diversas especies silvestres y también en especies domésticas como el gallo y el pavo. El falo del gallo posee cuatro componentes:

- 1) un cuerpo fálico central (cuerpo blanco) flanqueado por dos cuerpos fállicos laterales (pliegues redondos) (Fig. 10.10),

- 2) los pliegues linfáticos en la pared del proctodeo que alojan canales linfáticos comunicados con canales similares en los cuerpos paracloacales vasculares,
- 3) los canales linfáticos de los cuerpos paracloacales vasculares,
- 4) los músculos del falo.

Los tres primeros componentes del falo están revestidos internamente por epitelio seudoestratificado con células caliciformes y externamente por epitelio plano estratificado. Por debajo de este último epitelio el tejido conectivo es escaso y contiene fibras musculares del músculo retractor del falo.

Durante la cópula los cuerpos fálcos y los pliegues linfáticos se llenan de linfa y se reúnen en la línea media del falo formando así un surco de posición media que recibe el semen durante la eyaculación.

### **Mecanismo de erección**

A diferencia de lo que ocurre en otros amniotas, el mecanismo de erección del falo aviar no depende de la repleción sanguínea sino de la repleción linfática. Las investigaciones realizadas muestran que, al menos en las especies estudiadas, el líquido similar a la linfa producido por ultrafiltrado en los cuerpos paracloacales vasculares, es transportado inicialmente a los espacios linfáticos en la base del falo y desde allí hacia los cuerpos fibrolinfáticos de la porción libre. La linfa circula por este sistema continuo de canales impulsada por las contracciones de la musculatura del esfínter cloacal. Cuando el esfínter cloacal se relaja, este fluido se dirige en sentido opuesto y vuelve a la circulación general por vasos linfáticos; en ese momento el falo se torna flácido.

#### **Recuadro 10.1**

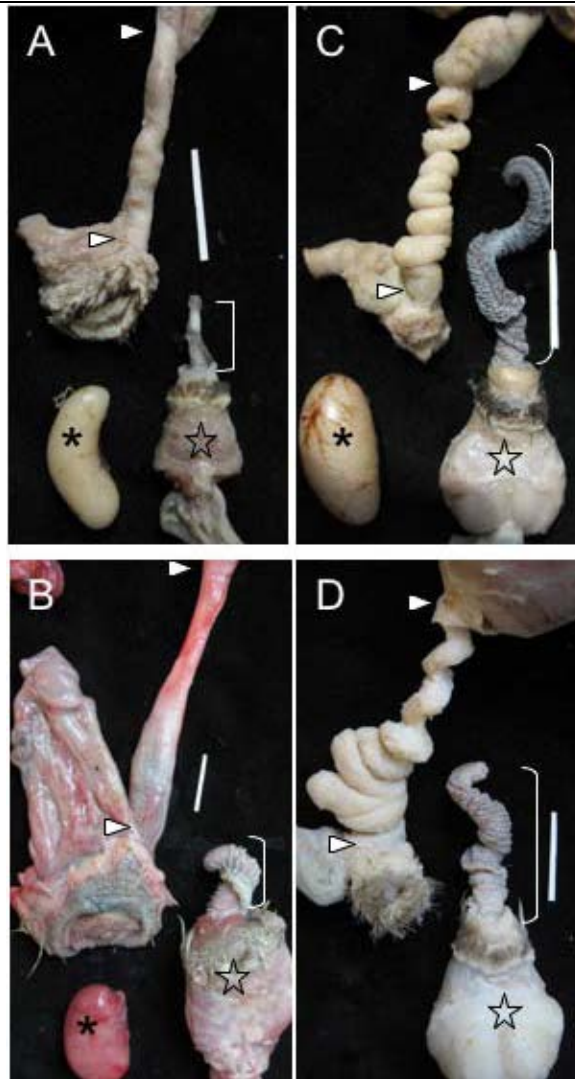
##### **Falo y morfología vaginal**

El falo intromitente de los anseriformes es un cuerpo retorcido en espiral que se ubica hacia un lado de la cloaca y presenta una base y una porción libre. En

reposo se encuentra enrollado e invertido dentro de un saco peritoneal en la pared ventral de la cloaca. En su superficie presenta una gotera seminal ventral, sus labios lo forman los cuerpos fibroelásticos que siguen igualmente un trayecto espiral. Durante la cópula la gotera se cierra y se convierte en un conducto. La mucosa que lo reviste externamente está formada por un epitelio plano estratificado cornificado que presenta rugosidades llamadas espinas y crestas, que evitarían la salida del falo de la cloaca de la hembra durante la eyaculación.

En las aves acuáticas, los machos no tienen erección antes de copular. La introducción del falo en la hembra ocurre por su eversión. Los penes eréctiles de mamíferos y tortugas son rígidos por la presencia de capas axiales de fibras de colágeno inextensibles que rodean a los cuerpos cavernosos. En las aves acuáticas, en cambio, el falo es flexible cuando está evertido. La eversión completa es explosiva (en situaciones experimentales -fuera de la hembra- ocurre en 0.34 segundos), lo que posibilita la inseminación en un corto lapso de tiempo. La reversión comienza menos de 1 segundo post eyaculación. La punta del falo se invierte y los músculos cloacales se contraen de manera pulsátil y llevan el falo hacia el interior del saco fálico.

En las hembras, la morfología vaginal contorneada y opuesta en su giro al del falo, presenta barreras físicas y mecánicas para la eversión total del falo y habría coevolucionado con el tamaño del falo en varias especies de patos. Una hipótesis, entre las propuestas por diferentes autores, sugiere que la anatomía genital habría evolucionado en el marco de un amplio conflicto sexual entre las preferencias de apareamiento de las hembras y las acciones coercitivas de los machos. Así, la morfología vaginal tendría una función antagonista, más en conflicto que en armonía con el espiral del falo del pato, que restringiría su introducción forzada al obstruir su eversión completa y evitar que el semen sea depositado donde podría ser fecundante (Fig. 10.11). Durante la cópula receptiva, en cambio, la introducción completa del falo se ve facilitada por la contracción y relajación de los músculos cloacales de la hembra, de la manera similar a lo que ocurre durante la puesta de los huevos.



**Figura 10.11.** Ejemplo de covariación genital en anseriformes. (A) Pato arlequín (*Histriornis histrionicus*) y (B) ganso-cisne (*Anser cygnoides*), dos especies con un falo corto y sin cópulas forzadas, en las que las hembras tienen vaginas simples. (C) Pato de cola larga (*Clangula hyemalis*) y (D) ánade real (*Anas platyrhynchos*), dos especies con falos largos y alta frecuencia de cópulas forzadas, especies en las que las hembras tienen vaginas muy complejas (barra= 2 cm). J: falo, \*: testículos, ☆: base muscular del falo, ▷: límites superior e inferior de la vagina.

El desarrollo de falos de mayor longitud y ornamentación, característico de algunas especies como el pato de laguna (*Oxyura vittata*), se relacionaría con la posibilidad de éxito reproductivo aun copulando en el agua, o compitiendo con otros machos (competencia espermática del semen en el oviducto). En especies como los gansos, que por lo general no se aparean con otras hembras fuera de su pareja, el falo suele ser mucho más corto.

## Semen y eyaculado

Los espermatozoides son transportados, desde los testículos hasta los conductos deferentes, mediante el líquido seminal. La composición de este líquido incluye  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{Ca}^{+2}$  y varios aminoácidos libres, entre ellos glutamato. Este último contribuiría a la motilidad de los espermatozoides. A diferencia del líquido seminal de los mamíferos, en las aves no se ha encontrado fructosa.

En los machos de diversas especies domésticas se ha confirmado que el semen, en el momento de la eyaculación, se mezcla con fluidos reproductivos adicionales. Así por ejemplo, en el gallo los pliegues linfáticos producen un líquido que se une al semen en el surco eyaculatorio. En otras especies domésticas como la codorniz y el pavo se ha encontrado un líquido de aspecto espumoso. La composición, sitios de formación y funciones de estos fluidos son poco conocidas y se encuentran en investigación tanto en especies domésticas como silvestres.

El volumen y el número de espermatozoides por eyaculado varía de manera considerable en relación a factores como el estado fisiológico del individuo, la especie y raza y las condiciones de recolección (interrupción de la cópula, masaje abdominal, etc.). El volumen del eyaculado en el gallo presenta una gran variación según la raza y puede oscilar entre 0,2 y 1,5 ml. En la misma especie el número de espermatozoides oscila entre  $1 \cdot 10^4$  y  $1 \cdot 10^5$  por ml.

## Bibliografía

Aire TA (1980) The ductuli efferentes of the epididymal region of birds. *Journal of Anatomy* 130: 707-723.

Aire TA (1982) The *rete testis* of birds. *Journal of Anatomy* 135: 97-110.

Aire TA (2006) Anatomy of the Testis and Male Reproductive Tracts en: Jamieson BGM (ed). *Reproductive biology and phylogeny of birds. Part A.* Science Publishers. Enfield (NH), Jersey, Plymouth. Pág. 37-114.

Aire TA (2006) Spermatogenesis and Testicular Cycles en: Jamieson BGM (ed) *Reproductive biology and phylogeny of birds. Part A.* Science Publishers. Enfield (NH), Jersey, Plymouth. Pág. 279-348.



Aire TA, Aveni JS, Olowo-Okorun MO (1979) The structure of the excurrent ducts of the testis of the guinea fowl (*Numida meleagris*). *Journal of Anatomy* 129: 633-643.

Aire TA, Ozegbe PC (2007) The testicular capsule and peritubular tissue of birds: morphometry, histology, ultrastructure and immunohistochemistry. *Journal of Anatomy* 210: 731-740.

Baccetti B, Burrini AG, Falchetti E (1991) Spermatozoa and relationships in Palaeognath birds. *Biology of the Cell* 71: 209-16.

Barker SGE, Kendall MD (1984) A study of the *rete testis* epithelium in several wild birds. *Journal of anatomy* 138: 139-152.

Baskt MR, Akuffo V, Trefil P, Brillard JP (2007) Morphological and histochemical characterization of the seminiferous epithelial and Leydig cell of the turkey. *Animal Reproduction Science* 97: 303-313.

Bellamy SJ, Kendall MD (1985) The ultrastructure of the epithelium od the ductuli efferentes testis in the common starling (*Sturnus vulgaris*). *Journal of Anatomy* 140: 189-203.

Brennan PRL, Prum RO, Mc Cracken KG, Sorenson MD, Wilson RE, Birkhead TR (2007) Coevolution of male and female genital morphology in waterfowl. *PlosOne* 2 (5): e418. doi:10.1371/journal.pone.0000418

Brennan PRL, Birkhead TR, ZyskowskiK, van der Waag J, Prum RO (2008) Independent evolutionary reductions of the phallus in basal birds. *Journal of Avian Biology* 39: 487-492.

Brennan PRL, Prum RO (2012) The limits of sexual conflict in the narrow sense: new insights from waterfowl biology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 367: 2324-2338.

Briskie JV, Montgomerie R (1997) Sexual selection and the intromitent organs of birds. *Journal of Avian Biology* 28:73-86.

Fujihara N (1992) Accesory reproductive fluids and organs in male domestic birds. *World's Poultry Science Journal* 48: 39-56.

Gunawardana VK, Scott MGAD (1978) On the structure of the vascular body in the domestic fowl. *Journal of Anatomy* 127: 447-457.

Hodges RD (1974) *The histology of the fowl*. Academic Press. Londres.

- Humphreys PN (1972) Brief observations on the semen and spermatozoa of certain passerine and non-passerine birds. *Journal of Reproduction and Fertility* 29: 327-336.
- Jamieson BGM, Ausio J, Justine JL. (Eds) (1995) *Advances in Spermatozoal Phylogeny and Taxonomy*. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle 166: 1-565.
- Jamieson BG, Koehler L, Todd BJ (1995) Spermatozoal ultrastructure in three species of parrots (Aves, Psittaciformes) and its phylogenetic implications. *The Anatomical Record* 241: 461-468.
- Jamieson BGM (2006) Avian Spermatozoa: Structure and Phylogeny en: Jamieson BGM (ed) *Reproductive biology and phylogeny of birds*. Part A. Science Publishers. Enfield (NH), Jersey, Plymouth. Pág. 349-512.
- Korn N, Thurston RJ, Pooser BP, Scott TR (2000) Ultrastructure of spermatozoa from Japanese Quail. *Poultry Science* 79: 407-414.
- Lüpold S, Calhim S, Immler S, Birkhead TR (2009) Sperm morphology and sperm velocity in passerine birds. *Proceedings of the Royal Society* 276: 1175-1181.
- McCracken KG (2000) The 20-cm spiny penis of the Argentine Lake Duck (*Oxyura vittata*). *The Auk* 117: 820-825.
- Montgomerie R, Briskie J (2006) Anatomy and Evolution of Copulatory Structures en: Jamieson BGM (ed) *Reproductive biology and phylogeny of birds*. Part A. Science Publishers. Enfield (NH), Jersey, Plymouth. Pág. 349-512.
- Ozegebe PC, Mimaro W, Madekurozwa MC, Soley JT, Aire TA (2010) The excurrent ducts of the testis of the emu (*Dromaius novaehollandiae*) and ostrich (*Struthio camelus*). Microstereology of the epididymis and immunohistochemistry of its cytoskeletal systems. *Anatomia, Histologia, Embryologia* 39: 7-16.
- Phillips DM, Asa CS, Stover J (1987) Ultrastructure of spermatozoa of the white-naped crane. *Journal of Submicroscopic Cytology* 19: 489-494.
- Phillips DM, Asa CS (1989) Development of spermatozoa in the rhea. *The Anatomical Record* 223: 276-282.

- Simões K, Orsi AM, Artoni SM (2012) Ultrastructure of the Spermatozoa of the domestic duck (*Anas platyrhynchos* sp.) Anatomia Histologia Embryologia 41: 202-8.
- Soley JT (1993) Ultrastructure of ostrich (*Struthio camelus*) spermatozoa: I. Transmission electron microscopy. Onderstepoort Journal of Veterinary Research 60: 119-130.
- Thurston RJ, Korn N (2000) Spermiogenesis in commercial poultry species: anatomy and control. Poultry Science 79: 1650-1668.
- Thurston RJ, Hess RA, Hughes BL, Froman DP (1982) Ultrastructure of the guinea fowl (*Numidia meleagris*) spermatozoon. Poultry Science 61 (8): 1738-1743.
- Lovell TM, Knight PG, Groome NP, Gladwell RT (2000) Measurement of Dimeric Inhibins and Effects of Active Immunization against Inhibin  $\alpha$ -Subunit on Plasma Hormones and Testis Morphology in the Developing Cockerel. Biology of Reproduction 63: 213-221.
- Zaniboni L, Akuffo V, Baskin MR (2004) Aquaporins are observed in the duct epithelia of the epididymal region on the large white turkey. Poultry Science 83: 1917-1920.
- Zhang Y, Ren Z (2011) Anatomic study on the main male reproductive organs of ostrich. Global Journal of Health Science 3: 181-184.

# CAPÍTULO 11

## SISTEMA NERVIOSO

*Gustavo Zuccolilli y Vanina Cambiaggi*



## Índice del capítulo 11

Introducción

Sistema nervioso central

**Médula espinal**

**Tronco del encéfalo**

**Médula oblongada**

**Mesencéfalo**

**Lóbulos ópticos**

**Cerebelo**

**Cerebro**

**Formaciones diencefálicas**

**Formaciones telencefálicas**

Sistema nervioso periférico

**Nervios**

**Ganglios nerviosos**

**Detalle de los nervios periféricos**

Nervios espinales

Nervios craneales

**Recuadro 10.1. La inteligencia de las aves**

Bibliografía

## Introducción

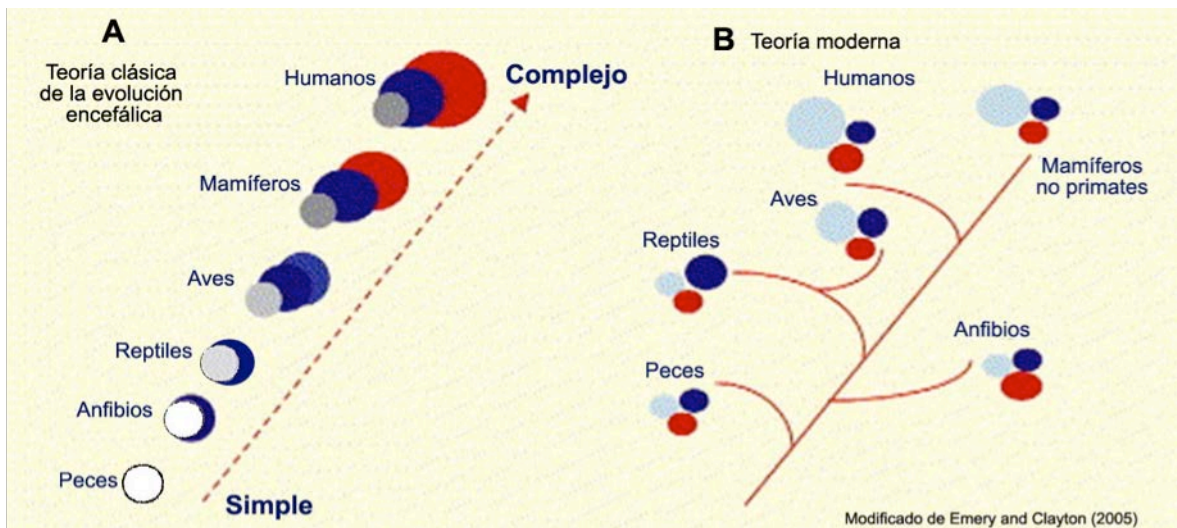
El **sistema nervioso** gobierna todas las funciones orgánicas, tanto aquellas que le permiten al individuo interactuar con su medio, como también las funciones necesarias para mantener la homeostasis del medio interno. Es un sistema complejo formado por un sólo tipo de tejido (tejido nervioso) derivado del ectodermo embrionario. Su organización y fisiología tisular es compleja en todos los vertebrados y recién en las últimas décadas han podido descubrirse parte de los mecanismos funcionales.

Los mecanismos nerviosos involucrados en el vuelo de las aves han sido estudiados en detalle y revelan un grado de integración y coordinación exquisito de las funciones motoras, pese a lo cual se consideró al sistema nervioso de estos animales como un sistema en estado evolutivamente precario en comparación con el de los mamíferos. En especial, la falta de una neocorteza estratificada, plegada y extensa, indujo a postular que las aves poseían un sistema nervioso similar a los reptiles con escasas modificaciones. Sin embargo, los estudios realizados durante los últimos 10 años han demostrado que muchas especies de aves son capaces de realizar tareas complejas, incluso con un grado de dificultad mayor a las pruebas que pueden resolver ciertos mamíferos. La capacidad de algunas aves para solucionar problemas por medio del uso de herramientas, la excelente memoria espacial utilizada por ciertos pájaros para almacenar semillas en distintos sitios, así como la creciente evidencia que algunas especies de aves pueden reconocer su imagen en el espejo, han revolucionado la neuroanatomía e inclusive han cambiado la nomenclatura utilizada, en especial al referirse a la estructura del cerebro aviar.

Las evidencias actuales sugieren que el patrón evolutivo del sistema nervioso a lo largo de la escala zoológica no es lineal, por el contrario, puede compararse más acertadamente con un patrón evolutivo arborizado a partir de un ancestro común (Fig. 11.1). La **teoría clásica** de la evolución encefálica (*scala natura theory*) propone que desde un cerebro simple se habría incrementado la complejidad del sistema por la incorporación de nuevas áreas que cubren y

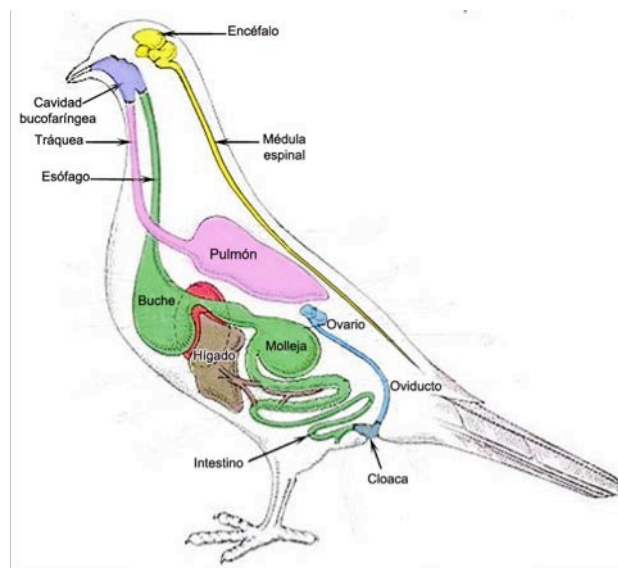
comandan a las ya existentes. Por lo tanto, esta forma de evolución lineal sugiere que desde el encéfalo simple de un pez o de un anfibio, se habría avanzado en complejidad hacia un modelo de encéfalo representado por el de los reptiles y las aves, para luego incrementar e incorporar nuevas estructuras en los mamíferos y culminar en el más complejo de todos los encéfalos que pertenece al ser humano (Fig. 11.1A).

La **teoría moderna** propone un esquema distinto: una evolución ramificada donde las nuevas especies se desarrollan a partir de un antiguo ancestro común. El cerebro habría evolucionado por la reestructuración, el redimensionamiento y la modificación de las partes ya existentes en la forma ancestral. De manera que, si bien existe un crecimiento en el tamaño encefálico, este no es consecuencia de la aparición de nuevas estructuras, simplemente las estructuras presentes en los ancestros son modificadas (algunas incrementando y otras disminuyendo su tamaño y complejidad) y por lo tanto la estructura del encéfalo es la resultante de un ordenamiento heterogéneo de la antiguas estructuras debido a la modificación de los distintos componentes encefálicos (Fig. 11.1B).



**Figura 11.1.** El gráfico presenta las teorías de la evolución encefálica en los vertebrados. Según la teoría clásica (A) la aparición de nuevas áreas aumenta el tamaño encefálico (los distintos colores indican distintos sectores cerebrales). De acuerdo con la teoría moderna (B), no aparecen nuevas estructuras, sino que los sectores preexistentes se modifican y reestructuran.

En las aves aparece una exigencia evolutiva particular debido a las modificaciones del organismo destinadas para el vuelo. Los grandes cambios anatómicos tienen como principal objetivo trasladar el mayor porcentaje del peso corporal hacia el centro de gravedad del individuo; esta modificación es acompañada por la obligada reducción del tamaño de los extremos corporales, por lo tanto, la cabeza disminuye considerablemente de tamaño, mientras que la cauda (cola) desaparece (Fig. 11.2).



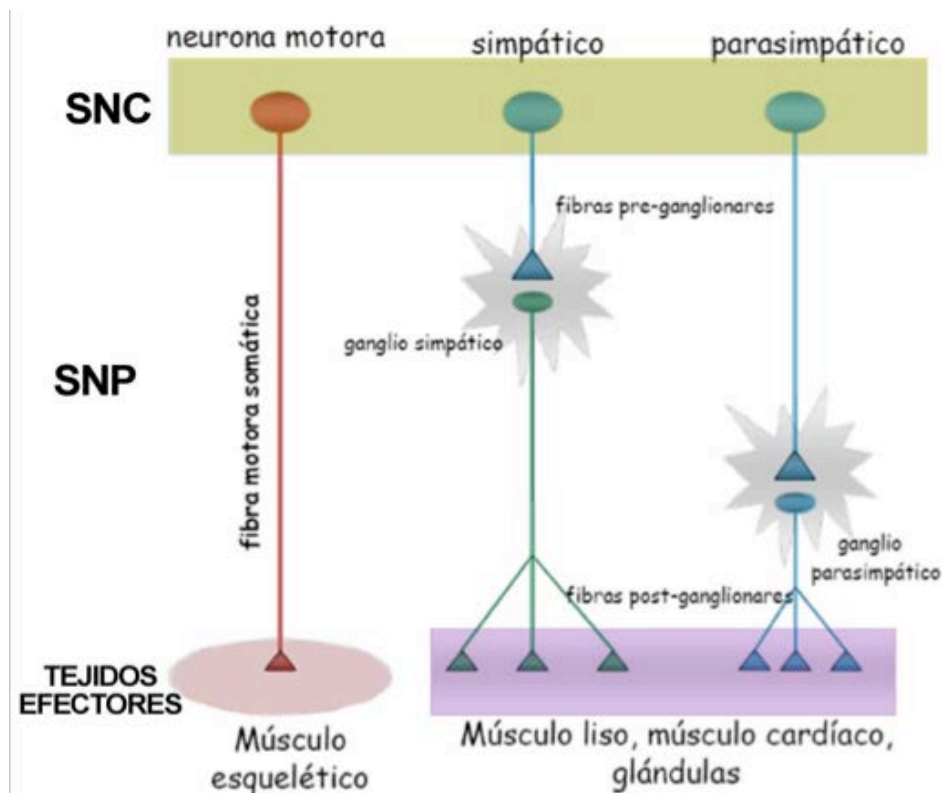
**Figura 11.2.** El esquema muestra los principales sistemas corporales de las aves. Puede apreciarse el pequeño tamaño de los órganos del sistema nervioso central y la disposición central intracavitaria de los órganos de mayor peso.

Es evidente que la pérdida de los dientes, la casi total desaparición de los potentes músculos de la masticación y la reducción del espesor de los huesos de la cabeza son determinantes para disminuir el peso de las regiones cefálicas. Sin embargo, la cabeza debe quedar provista por un sistema visual sumamente desarrollado y destinado a la observación desde grandes distancias. Debido a estos cambios radicales en la estructura corporal es frecuente ver que los ojos de las aves son de un tamaño mayor que el encéfalo en un gran número de especies. El reducido tamaño comparativo del encéfalo de las aves no debe considerarse como un índice estricto de las capacidades adaptativas de estas especies. Como se explica más adelante, el encéfalo aviar posee una arquitectura particular y distintiva en la cual importantes regiones



cerebrales se han modificado de una forma completamente diferente al modelo encefálico que poseen los mamíferos.

En las aves, el sistema nervioso se describe siguiendo los mismos lineamientos generales utilizados en las otras clases de vertebrados. A partir de un criterio anatómico se diferencia un **sistema nervioso central** (SNC) formado por la médula espinal y el encéfalo (tronco del encéfalo, cerebelo y cerebro) y un **sistema nervioso periférico** (SNP) representado por la totalidad de los nervios y ganglios nerviosos distribuidos en el organismo (Fig. 11.3). Por otro lado, cuando se utiliza una perspectiva más funcional, se reconoce un **sistema nervioso somático** que comanda y coordina la actividad de los músculos esqueléticos y un **sistema nervioso autónomo** o visceral que controla las funciones vegetativas a través de la actividad de las glándulas, el músculo liso y el músculo cardíaco (Fig. 11.3).



**Figura 11.3.** Esquema de las divisiones funcionales del sistema nervioso (somático y autónomo) y los distintos tejidos efectores gobernados por cada división.

## Sistema nervioso central

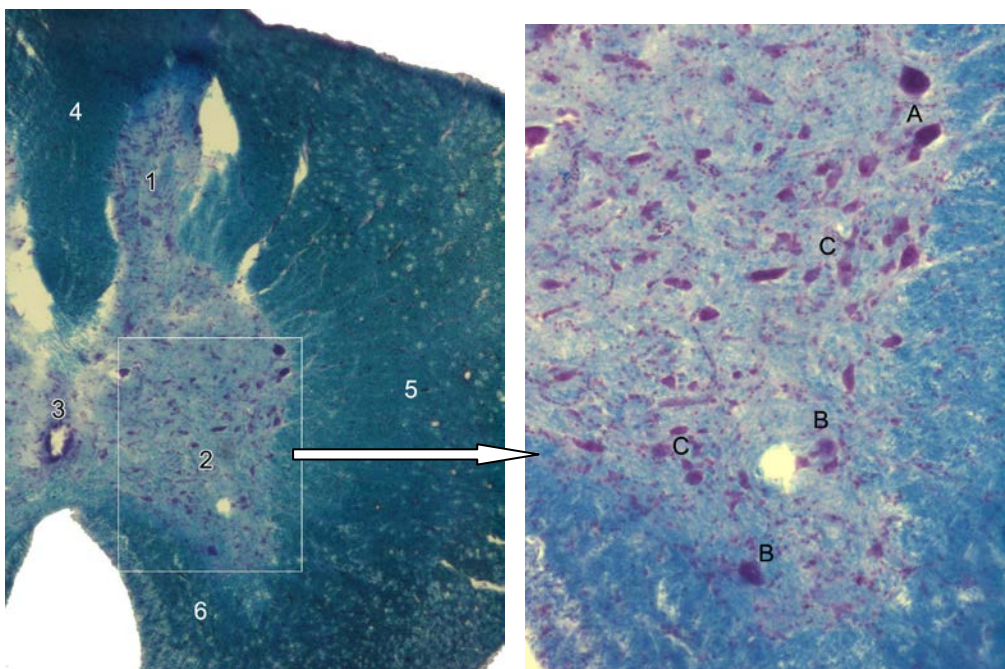
La médula espinal y el encéfalo están tapizados externamente por tres **hojas meníngicas** que se prolongan hasta el origen de los nervios espinales y craneales. Estas hojas meníngicas o **meninges** son la **duramadre**, la **aracnoides** y la **piamadre**. La **duramadre** es la lámina más externa, de color blanco y estructura fibroelástica densa, representa una verdadera cubierta protectora para los órganos nerviosos. Esta envoltura se adhiere íntimamente al periostio en la cavidad craneal y se ubica en el interior del canal vertebral formando un tubo fibroso separado de las vértebras por el espacio epidural. Este estrecho espacio es de mayor tamaño en la región cervical y lumbar, donde contiene una cantidad variable de grasa fluida, de aspecto gelatinoso, que colabora en la protección de la médula espinal. La **aracnoides** es una lámina conjuntiva delicada que se adhiere íntimamente a la duramadre por su cara profunda y se prolonga en forma de delgadas trabéculas hacia la piamadre. Las trabéculas aracnoideas están formadas por tejido conjuntivo laxo y fibroblastos que delimitan cavidades ocupadas por líquido cefalorraquídeo. El conjunto de estas cavidades forma el espacio subaracnoideo por donde circula el citado líquido. Finalmente, se observa la **piamadre** que es una delgada capa conjuntiva que adhiere a la superficie de los órganos nerviosos y se continúa sin demarcación evidente con el tejido conjuntivo que rodea a los vasos sanguíneos. Ambas superficies de la aracnoides, la superficie interna de la piamadre y las trabéculas están tapizadas por un epitelio plano.

### Médula espinal

La **médula espinal** es un largo cordón de tejido nervioso que ocupa toda la longitud del canal vertebral y se extiende desde el agujero magno hasta las vértebras que forman el pigostilo. Este órgano es un cilindro delgado y atenuado que aparece rodeado por las tres envolturas meníngicas.

Externamente se observan dos ensanchamientos (intumescencias) muy marcados, uno presente a nivel cervical en correspondencia con el nacimiento de los nervios destinados a los músculos del vuelo y el otro a nivel lumbosacro que se asocia con el origen de los nervios de los miembros pelvianos. En el gallo doméstico la médula espinal mide 35 cm de longitud de los cuales la parte cervical representa el 50%, la porción torácica sólo el 20%, similar a la porción lumbosacra, mientras que el 10% restante corresponde a los segmentos caudales. El diámetro transversal en su origen (agujero magno) es de aproximadamente 3-4 mm, alcanza 5 mm en el ensanchamiento cervical y su mayor diámetro aparece en la porción lumbosacra en donde puede medir hasta 7 mm.

La **estructura histológica** de la médula espinal en las aves es similar en muchos aspectos a la observada en los mamíferos (Fig. 11.4).



**Figura 11.4.** Microfotografía de una sección transversal (30  $\mu$ m) de la médula espinal de la gallina. Coloración de Küver-Barrera. En el panel de la izquierda (40x) se observa la sustancia gris interna con un asta dorsal (1), un asta ventral (2) y en la parte central el conducto central de la médula espinal. La sustancia blanca periférica se encuentra dividida en un cordón dorsal (4), uno lateral (5) y uno ventral (6). El panel de la derecha es la imagen ampliada del asta ventral (100x) donde aparecen neuronas motoras viscerales grandes (A), neuronas motoras grandes (B) y neuronas motoras de tamaño intermedio (C).

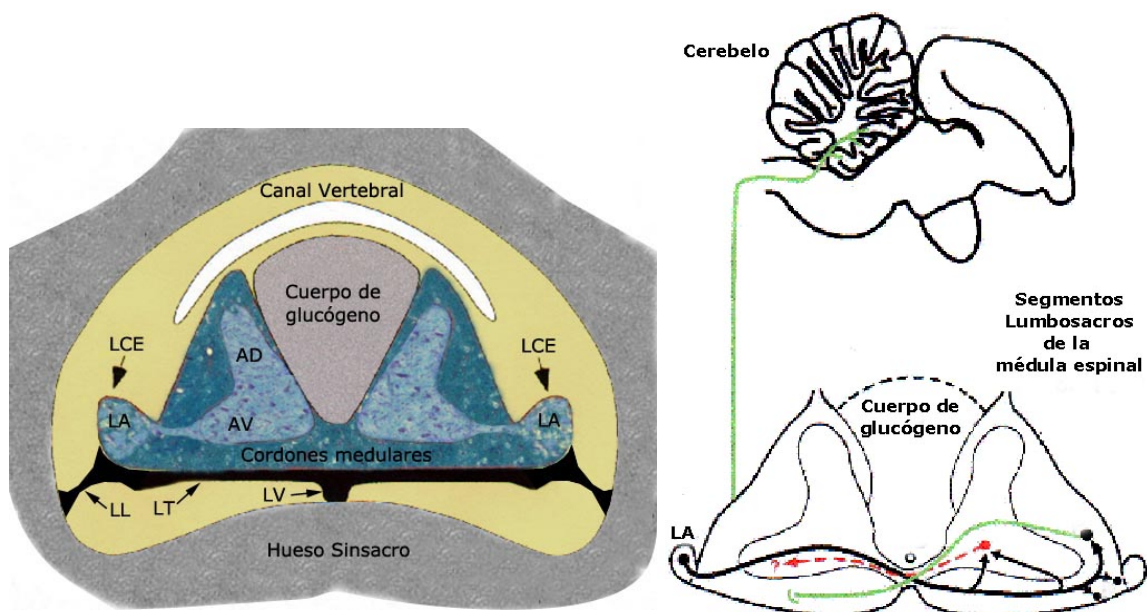
Existe una clara segmentación del órgano evidenciado por la emergencia de los nervios espinales. La **sustancia blanca** formada por axones fuertemente mielinizados se ubica en forma periférica y queda dividida en tres cordones blancos (dorsal, lateral y ventral).

Los cuerpos neuronales se encuentran agrupados en una **sustancia gris** central que se asemeja a una mariposa o una letra H. Esta característica morfológica permite diferenciarse en dos astas dorsales (sensitivas) y dos astas ventrales (motoras), ambas con una población heterogénea de neuronas y células de la glía. Una comisura de sustancia gris une la hemimédula derecha con la hemimédula izquierda; en su parte central aparece el canal central de la médula espinal revestido por una capa de células ependimarias. Inmediatamente por debajo de la comisura gris aparece una delgada comisura blanca, formada por un conjunto de fibras nerviosas que cruzan hacia la hemimédula opuesta.

En las **astas dorsales** se encuentran neuronas medianas y pequeñas con diferentes formas (bipolares y multipolares), agrupadas en capas o estratos. Estas neuronas forman parte de las vías sensitivas que son elementos de los arcos reflejos medulares, o bien transportan la información sensorial hacia los centros encefálicos. Los estratos de neuronas más superficiales se asocian con la sensibilidad proveniente de receptores cutáneos y propioceptores ubicados en el aparato locomotor. Los estratos de neuronas más profundos reciben información sensitiva de las vísceras.

Las **astas ventrales** contienen neuronas multipolares de tres tamaños diferentes: grandes, medianas y pequeñas. Todas ellas poseen función motora pues sus axones abandonan la médula espinal para incorporarse a los nervios espinales y por medio de ellos llegan a los músculos estriados del aparato locomotor (motoneurona o neurona motora somática), al músculo liso de las vísceras y vasos sanguíneos, al músculo estriado cardíaco y a las glándulas (neurona preganglionar y postganglionar del sistema autónomo). Las neuronas motoras somáticas se ubican en la porción central y ventral del asta ventral, mientras que las neuronas vegetativas forman una deformación lateral-dorsal conocida como asta lateral.

La citoarquitectura descrita en los párrafos anteriores y mostrada en la Fig. 11.4, en general puede aplicarse a todos los segmentos medulares, pero los segmentos lumbares y sacros de la médula espinal muestran diferencias organizativas importantes. En esta porción de la médula espinal, los cordones dorsales de sustancia blanca se separan y dejan entre ellos un amplio espacio sobre la cara dorsal, llamado seno romboideo. El seno romboideo está ocupado por una masa de tejido con aspecto uniforme y consistencia gelatinosa que se denomina cuerpo de glucógeno. El **cuerpo de glucógeno** cubre la superficie dorsal de la porción lumbosacra de la médula, se encuentra apoyado directamente sobre la membrana limitante externa del tejido nervioso - formada por las terminaciones de los astrocitos en contacto con la piamadre-. En su estructura celular se han identificado grandes células poliédricas derivadas de los astrocitos que almacenan glucógeno en su citoplasma (Fig. 11.5).



**Figura 11.5.** En el panel de la izquierda se observa el esquema de una sección transversa de la porción lumbosacra de la médula espinal de una paloma. Los cordones dorsales y las astas grises dorsales (AD) se separan y forman el seno romboideo ocupado por el cuerpo de glucógeno. Las astas grises ventrales (AV) poseen los lóbulos accesorios (LA) como columnas grises agregadas. El gran desarrollo del sistema de sujeción está formado por un ligamento lateral o dentado (LL), un ligamento medio (LM) y un ligamento transverso (LT). En el panel de la derecha se presenta la función sugerida para los lóbulos accesorios de la médula espinal y su relación con la propiocepción durante la marcha bípeda.

En la médula espinal, los somas neuronales se ubican en la sustancia gris, sin embargo, en todas las clases de vertebrados incluso en el ser humano existen algunos somas neuronales esparcidos en la sustancia blanca (células o neuronas paragriseas). El número de **neuronas paragriseas** de los segmentos lumbosacros de las aves es excepcionalmente alto y está relacionado con uno de los tractos espinocerebelosos que conduce información propioceptiva proveniente de mecanorreceptores.

La **intumescencia medular lumbosacra** posee lóbulos accesorios representados por engrosamientos o protrusiones laterales, ubicadas en forma segmentaria en el espacio que existe entre dos nervios espinales vecinos. Estos lóbulos accesorios de la médula espinal son verdaderas columnas grises marginales, poco visibles o inexistentes en el resto del órgano. Las secciones histológicas de estos lóbulos accesorios muestran la presencia de neuronas y astrocitos ricos en glucógeno (Fig. 11.5). Las prolongaciones dendríticas de algunas neuronas de estas columnas grises se extienden hasta unos canales meníngeos próximos y finalizan en proximidad del líquido cerebroespinal. Por medio de estudios electrofisiológicos se ha comprobado que estas neuronas poseen actividad mecanorreceptora. La aracnoides y la piamadre de la región lumbosacra se modifican para formar varios espacios en donde circula muy lentamente el líquido cefalorraquídeo. Estos canales meníngeos se encuentran separados entre sí por delicados tabiques conjuntivos ubicados en las anfractuosidades del hueso sinsacro y sostenidos firmemente por los gruesos ligamentos (transverso, lateral y medio) de la región (Fig. 11.5).

Las modificaciones del canal vertebral en el interior del hueso sinsacro incluyen un sector muy amplio contenido en un único hueso que resulta de la fusión de las vértebras lumbares y sacras, donde se encuentra firmemente sostenida la intumescencia lumbosacra de la médula espinal por las meninges. Por otro lado, en el mismo sector encontramos las adaptaciones de las meninges que forman verdaderos canales conteniendo líquido cefalorraquídeo y la particular estructura de los correspondientes segmentos de la médula espinal provistos de neuronas en los lóbulos accesorios con actividad mecanorreceptora. Todos estos elementos son los componentes de un sistema sensorial especial para la

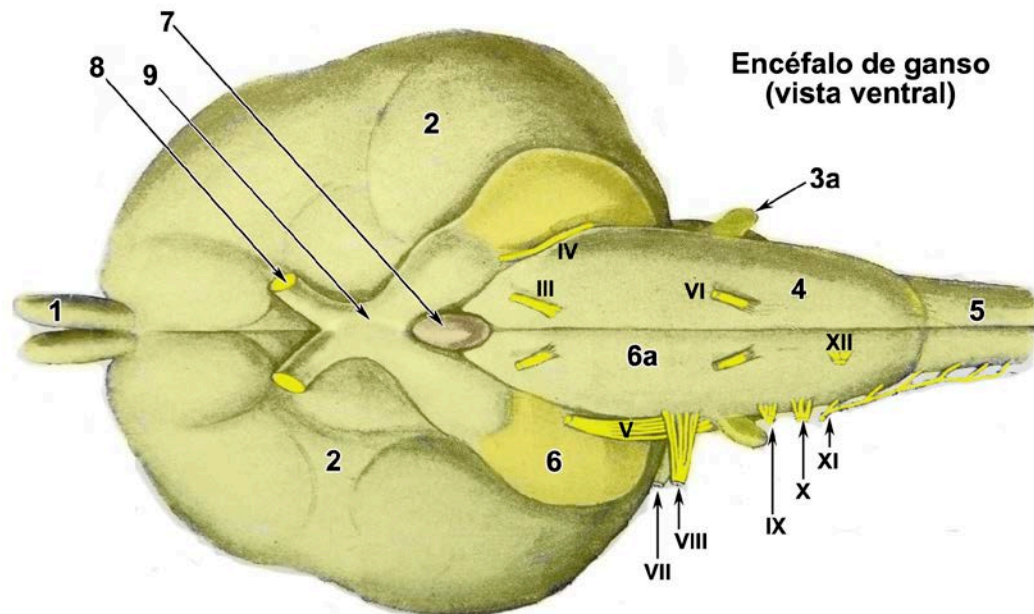
detección del movimiento durante la marcha bípeda. Con base en estudios anatómicos y funcionales, actualmente se postula que las aves poseen dos sistemas sensoriales propioceptivos especiales: uno para el vuelo que utiliza los estímulos provenientes del sistema vestibular ubicado en el oído interno y otro diferente para la marcha bípeda que recibe y procesa los estímulos en los segmentos lumbares y sacros de la médula espinal.

### **Tronco del encéfalo**

El **tronco del encéfalo** se encuentra formado por tres órganos que representan la continuación del tubo neural en el interior de la cavidad craneal: la **médula oblongada**, el **punte** y el **mesencéfalo**. Todos ellos poseen una citoarquitectura similar a la observada en la médula espinal, aun cuando incorporan dos columnas grises adicionales (branquiales) asociadas con la inervación de los derivados de los arcos branquiales embrionarios. A diferencia de los mamíferos, las aves en general no poseen un puente evidente separado por surcos transversos de los órganos vecinos. La ausencia de fibras transversales que conecten los hemisferios cerebelosos, escasamente desarrollados en las aves, permite que la cara ventral de la médula oblongada se continúe sin línea demarcatoria con los pedúnculos cerebrales. De esta forma, la emergencia de los últimos siete nervios craneales se observa en la cara ventral y lateral de la médula oblongada (Fig. 11.6).

**Médula oblongada.** La **médula oblongada** presenta una forma triangular con el vértice hacia caudal. Es notoriamente más ancha que la médula espinal, su cara ventral no presenta los cordones medulares muy marcados (Fig. 11.6) y se continúa insensiblemente con los pedúnculos cerebrales. La cara dorsal delimita la fosa romboidea que representa el piso del cuarto ventrículo y se encuentra cubierta por el cerebelo. La **citoarquitectura** del órgano es muy similar a la de la médula espinal. La sustancia blanca está localizada

periféricamente rodeando y separando los núcleos grises. Su estructura no es uniforme en toda su longitud, por esta razón las secciones histológicas muestran variaciones importantes según el sector rostrocaudal considerado.



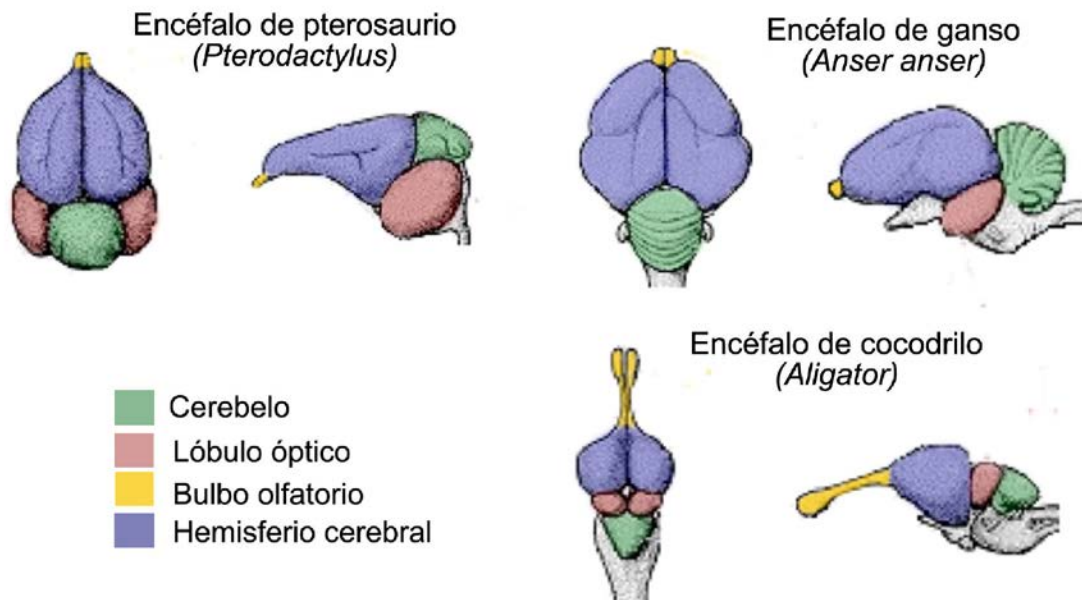
**Figura 11.6.** El esquema muestra la superficie ventral del encéfalo de ganso. Los bulbos olfatorios (1) aparecen como dos pequeños apéndices en la parte más rostral del cerebro. La porción ventral de los hemisferios cerebrales (2) carece de una cisura rinal que separe las porciones olfativas con el resto del cerebro. El gran tamaño de los nervios (8), el quiasma (9) y los lóbulos ópticos (6) son congruentes con el importante desarrollo de la vía visual en las aves. Las dos primeras estructuras se localizan por delante de la glándula hipófisis (7). En el tronco del encéfalo es evidente la ausencia de un puente y por lo tanto, los pedúnculos cerebrales (6a) se continúan sin demarcación con la médula oblongada (4), detrás de la cual aparece la médula espinal (5). Del cerebelo sólo aparece visible la proyección de la aurícula o flóculo cerebeloso (3a). Se indica la emergencia de los nervios craneales: III oculomotor, IV troclear, V trigémino, VI abducente, VII facial, VIII vestibulococlear, IX glossofaríngeo, X vago, XI accesorio y XII hipogloso.

Las neuronas se agrupan en los núcleos sensitivos, motores y autónomos de los nervios craneales, mientras que las fibras nerviosas están organizadas en fascículos ascendentes (sensitivos) y fascículos descendentes (motores). En la médula oblongada se encuentran los núcleos de origen de los nervios craneales V, VI, VII, VIII, IX, X, XI y XII. En este órgano está muy desarrollada la formación reticular compuesta por una vasta red de somas neuronales y fibras amielínicas. La formación reticular contiene importantes núcleos asociados a funciones vegetativas que resultan imprescindibles para el



mantenimiento de ciclos como el de sueño–vigilia y de funciones vitales (cardíaca, respiratoria, deglutoria, entre otras).

**Mesencéfalo.** La mayor modificación que puede observarse en el mesencéfalo de las aves se encuentra asociado con el sistema visual. Al igual que en los reptiles voladores extintos y los reptiles modernos, el mesencéfalo de las aves consta de una parte dorsal conformada por dos lóbulos ópticos (tectum óptico o tubérculos bigéminos) muy desarrollados. Estos lóbulos están ubicados lateral y ventralmente a los hemisferios cerebrales y cubren parcialmente a los pedúnculos cerebrales y la médula oblongada (Fig. 11.7).

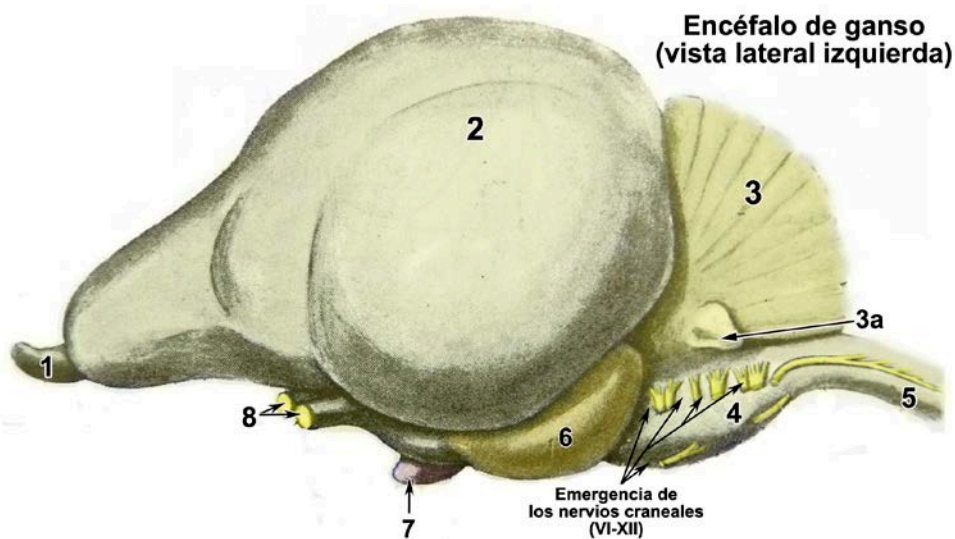


**Figura 11.7.** Esquemas comparativos del encéfalo de un reptil volador extinto (*Pterodactylus*), de un reptil actual (*Aligator*) y de un ave (*Anser*). Se observa tanto en las aves como en los reptiles voladores prehistóricos una notable reducción del sistema olfatorio y un mayor desarrollo de los lóbulos ópticos.

La cara basilar del mesencéfalo está formada por los pedúnculos cerebrales (Fig. 11.6). Como su nombre indica, son gruesos fascículos de axones ricamente mielinizados que descienden hacia las otras porciones del tronco del encéfalo y la médula espinal. Sobre estos fascículos se encuentra el tegmento mesencefálico que contiene importantes núcleos grises y la continuación de la formación reticular mencionada en la médula oblongada. Los nervios craneales

III y IV poseen sus núcleos motores de origen en este sector del encéfalo; la porción mesencefálica del núcleo sensitivo del nervio trigémino es el principal núcleo sensitivo. Además se observa la presencia de dos núcleos grises con grandes neuronas motoras multipolares: el núcleo rojo y la sustancia nigra asociados al control de los movimientos extrapiramidales. Existen varios fascículos de fibras (ascendentes y descendentes) que se ubican entre los distintos núcleos.

**Lóbulos ópticos.** El tectum óptico o lóbulos ópticos de las aves están muy desarrollados y se encuentran desplazados hacia el sector lateral del mesencéfalo por el cerebelo y los hemisferios cerebrales (Fig. 11.7 y 11.8).

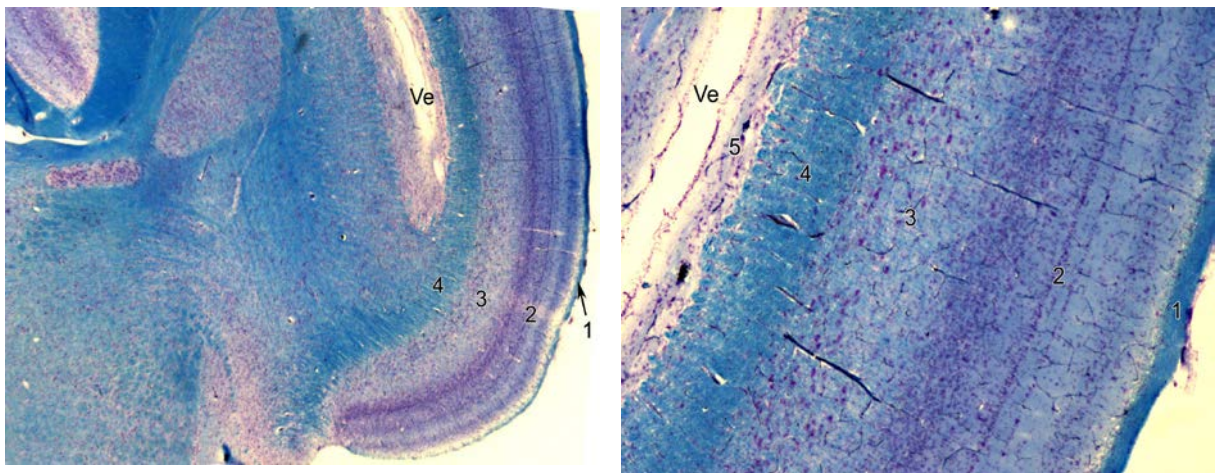


**Figura 11.8.** El esquema representa un encéfalo de ganso visto desde su superficie lateral izquierda. Los pequeños bulbos olfatorios (1) se ubican en la porción más rostral del cerebro. El hemisferio cerebral izquierdo (2) posee una superficie lisa, sin surcos y sin circunvoluciones evidentes. Hacia caudal del cerebro aparece el cerebelo (3) con un flóculo o aurícula (3a) de tamaño reducido. La superficie ventrolateral de la médula oblongada (4) posee las raíces de origen de los últimos seis nervios craneales y se continúa caudalmente con la médula espinal (5). En la región ubicada ventral al hemisferio cerebral, se observa parte del hipotálamo formado por la glándula hipófisis (7) y los nervios ópticos (8).

Existe abundante información sobre la anatomofisiología de los lóbulos ópticos de distintas especies de aves y todos los estudios reconocen su preponderante

función sensitiva. El nombre de esta estructura indica la importante correlación con los procesos visuales relacionados con el movimiento y de hecho, aproximadamente el 90% de los axones de las células ganglionares de la retina en aves que poseen ojos con ubicación lateral se proyectan a las capas superficiales del tectum óptico. Sin embargo, se han identificado fascículos que conducen información táctil, dolorosa y térmica de todo el cuerpo, incluyendo la cabeza.

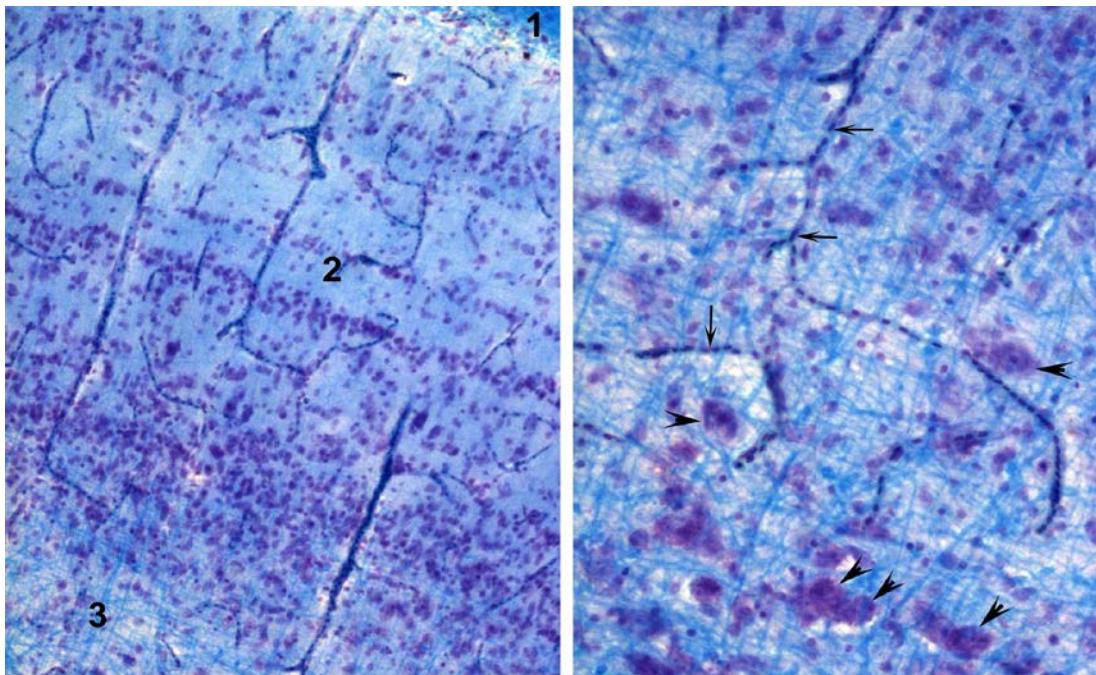
En las aves al igual que en los reptiles, los lóbulos ópticos se encuentran extensamente laminados y existen distintos criterios para considerar el número de estratos presentes, algunos autores identifican hasta 15 capas diferentes. Las láminas alternan capas de axones fuertemente mielinizados (sustancia blanca) con estratos ordenados de neuronas de morfología diversa (sustancia gris). La observación microscópica de secciones del lóbulo óptico (Fig. 11.9 y 11.10) evidencia una capa de sustancia blanca superficial que corresponde a los axones del tracto óptico (estrato óptico) los cuales finalizan en un estrato de neuronas intercaladas con abundantes fibras nerviosas (estrato superficial de fibras y neuronas).



**Figura 11.9.** Sección coronal del mesencéfalo de la gallina. Coloración Küever-Barrera. Los estratos de los lóbulos ópticos aparecen como láminas concéntricas en el panel de la izquierda (12,5x) y de la derecha (40x): Estrato óptico ((1, axones del tracto óptico), estrato superficial de fibras y neuronas (2), estrato gris central (3), Estrato blanco central (4), estratos periventriculares (5) y ventrículo (Ve).

Más profundamente puede observarse una capa neuronal continua (estrato gris central) responsable de recibir conexiones de otras vías sensitivas (tacto,

temperatura y dolor). A continuación aparece una gruesa capa de axones mielinizados (estrato blanco central) y finalmente dos capas, una gris y otra blanca (estrato periventricular gris y blanco, respectivamente), que lo separan del epéndimo ventricular. En el centro de los lóbulos ópticos, también se ubican las neuronas del núcleo mesencefálico del nervio trigémino y la porción principal del núcleo del istmo.



**Figura 11.10.** Detalle de la sección coronal del lóbulo óptico de la gallina. Coloración Küever-Barrera. En el panel de la izquierda (100x) se observan los estratos más superficiales: estrato óptico (1), estrato superficial de fibras y neuronas (2) y estrato gris central (3). En el panel de la derecha (200x) se observa la heterogeneidad de células nerviosas y los abundantes axones en el estrato gris central. Las puntas de flecha indican los grandes somas neuronales y las flechas señalan los núcleos de las células endoteliales intensamente teñidas de azul.

En referencia a la **vía visual** de las aves se ha investigado y observado que los eferentes de la retina viajan a través de los tractos ópticos hasta las capas superficiales del lóbulo óptico contralateral. La mayor parte de las capas profundas del lóbulo óptico reciben aferencias de campos visuales de gran amplitud (70-180 grados) y son sensibles al movimiento y direccionalmente selectivos. Además, las capas tectales más profundas, como la sustancia gris central, tienen células que demuestran un alto grado de adaptación ante la presentación de estímulos repetidos. El tamaño del campo receptivo y las

características de las respuestas observadas en los lóbulos ópticos de las aves son rasgos esperables en un área que procesa movimiento, como lo es la corteza sensorimotora de los mamíferos.

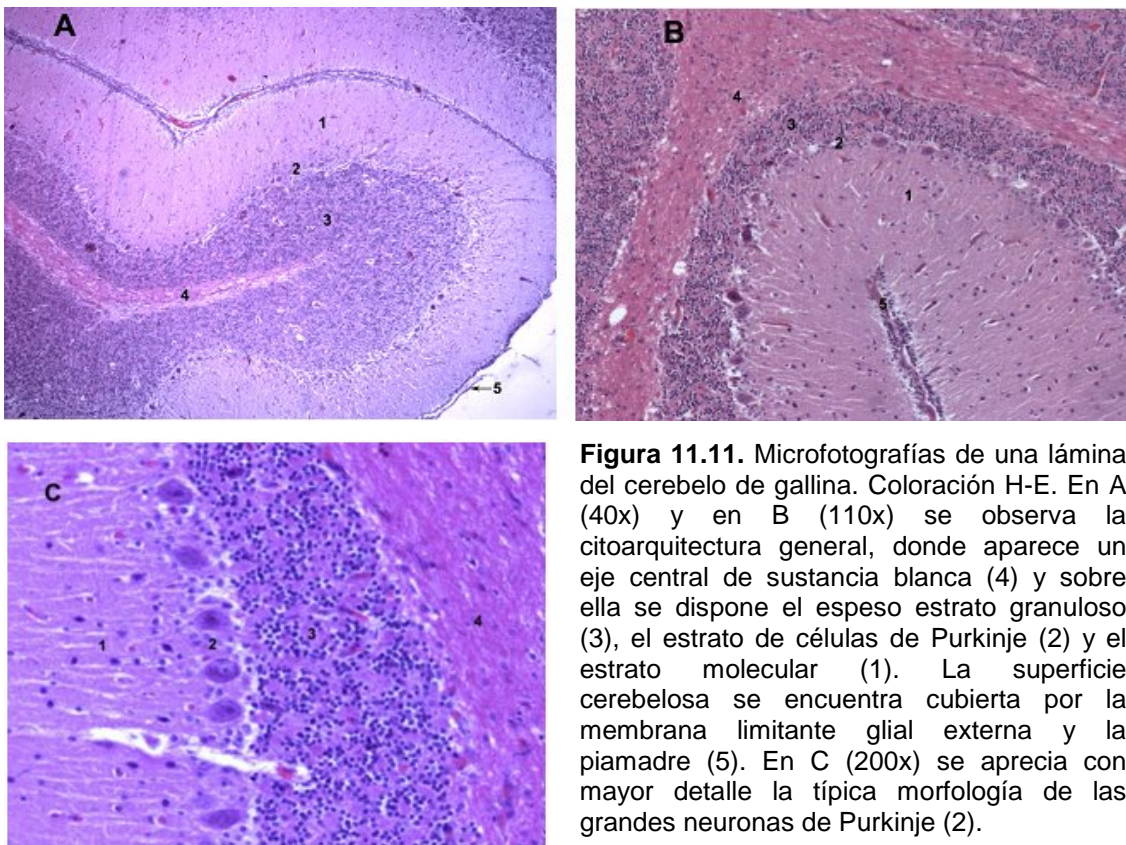
## **Cerebelo**

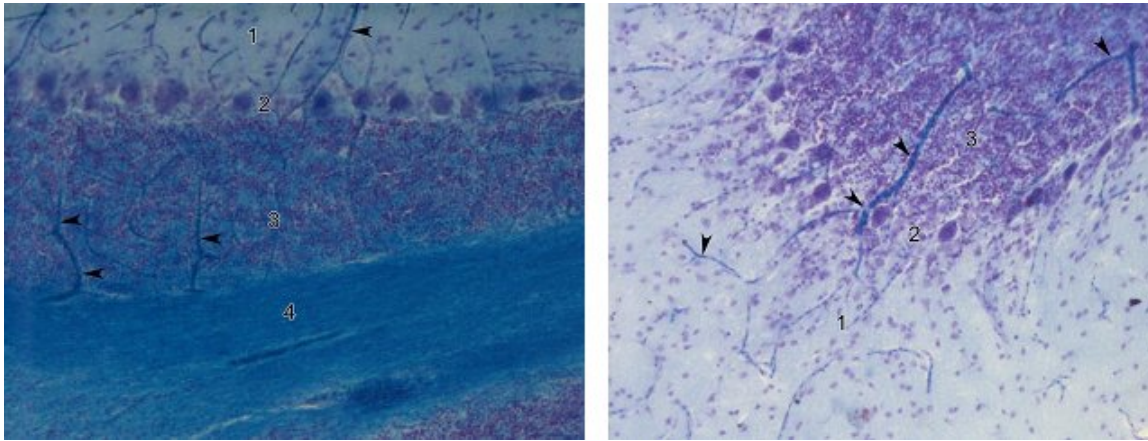
En todos los vertebrados el **cerebelo** está asociado a la coordinación, modulación y sincronización de los movimientos y a la memoria motora. El control sobre los movimientos que ejerce el cerebelo depende de la información procedente de los sistemas vestibular, somatosensorial, visual y auditivo.

Las aves poseen un sistema vestibular y un cerebelo complejo que debe resolver la problemática de los complicados movimientos en las tres dimensiones del espacio durante el vuelo. Por lo tanto, el cerebelo se encuentra más expandido y extensamente plegado que el de los reptiles modernos (Fig. 11.7). Tanto en los mamíferos como en las aves, este órgano muestra una organización y estructura similar. En las aves se diferencian 10 lóbulos cerebelosos, al igual que en el vermis cerebeloso de los mamíferos (porción impar y mediana del cerebelo) aunque en estos están muy desarrollados los lóbulos de los hemisferios cerebelosos.

En las aves, el **cerebelo** está formado por una porción central compacta, dividida por numerosos surcos y una porción lateral muy pequeña llamada flóculo o aurícula. Por el contrario, en los mamíferos el cerebelo posee un vermis y dos voluminosos hemisferios cerebelosos. Esta configuración anatómica del cerebelo de las aves explica la ausencia del puente en el tronco del encéfalo (Fig. 11.6), ya que la porción ventral del puente está formada principalmente por las fibras nerviosas transversas que conectan ambos hemisferios cerebelosos. Por lo tanto, es esperable en las aves que carecen de hemisferios cerebelosos muestren una ausencia de las fibras transversas en esta porción del tronco del encéfalo.

La **citoarquitectura** del cerebelo de las aves es en todo similar a las capas que se observan en los mamíferos. Una masa de sustancia blanca central contiene a los voluminosos núcleos grises y se prolonga en forma digitiforme para constituir el eje central de las láminas y laminillas cerebelosas. Sobre el eje de sustancia blanca se dispone la corteza formada por tres capas concéntricas: un estrato molecular cubierto por la piamadre, un estrato de células de Purkinje y el estrato granuloso que descansa sobre la sustancia blanca (Fig. 11.11 y 11.12). En las aves, los núcleos grises profundos del cerebelo muestran importantes variaciones entre especies. En algunas aves se han identificado cuatro grandes masas nucleares que recuerdan la estructura de los mamíferos; sin embargo, en otras aves es difícil reconocer cúmulos organizados de neuronas.





**Figura 11.12.** Microfotografías (100x) de una lámina del cerebelo de gallina. Coloración Küver-Barrera. El panel de la izquierda muestra los estratos molecular (1), de células de Purkinje (2) y granuloso (3) de la corteza cerebelosa y su relación con la sustancia blanca (4) subyacente. En el panel de la derecha se aprecia con mayor detalle el abundante estrato granuloso (1) que caracteriza a las aves. Las puntas de flecha indican los vasos sanguíneos intensamente teñidos con azul luxol.

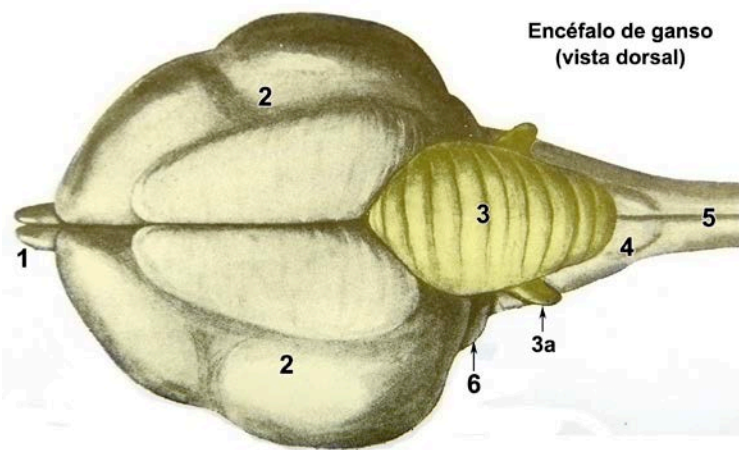
El funcionamiento del cerebelo es muy similar en todos los vertebrados. La información propioceptiva general después de recorrer la médula espinal asciende directamente o bien, alcanza los núcleos olivares de la médula oblongada e ingresa finalmente al cerebelo para alcanzar sin sinapsis previas, la corteza del órgano. De forma similar, la información referida a la posición de la cabeza recogida por el sistema vestibular (propiocepción especial) se proyecta a las mismas capas corticales. La información ya procesada se dirige hacia los núcleos profundos del cerebelo donde realiza la primera sinapsis y desde aquí se proyecta mayoritariamente al núcleo rojo, la formación reticular y los núcleos vestibulares que son verdaderos centros para el control de los movimientos extrapiramidales.

## Cerebro

En las aves, los derivados del prosencéfalo embrionario poseen diferencias notables, tanto con los reptiles como con los mamíferos. Llama la atención el pequeño tamaño del cerebro de las aves que, en algunos casos, es aun menor que el del globo ocular. Sin embargo, el cerebro de un ave es 10 veces más

grande que el de un reptil del mismo peso. Existe una gran variación de tamaño entre las especies, por ejemplo cuando se estudian diferentes aves de aproximadamente 90-100 g de peso corporal, se comprueba que en la codorniz (*Coturnix coturnix*) el cerebro pesa sólo 0,90 g pero en el pájaro carpintero (*Pico picapinos*) puede alcanzar 2,9 g. Si bien no existen resultados definitivos sobre la capacidad de las aves para resolver problemas, las pruebas de inteligencia muestran que en la parte más baja de la escala se encuentran las aves de corral mientras que los mejores resultados se obtuvieron con búhos y loros.

La observación macroscópica del cerebro revela que se trata de un órgano compacto de superficie lisa, sin surcos y sin circunvoluciones (animales lisencéfalos) y evidencia la reducción de los componentes olfatorios, que se encuentran notablemente disminuidos en comparación con los reptiles y los mamíferos macrosmáticos como los roedores y los artiodáctilos. Sobre la superficie dorsal (Fig. 11.13) aparece una profunda cisura interhemisférica pero es notable la ausencia de un cuerpo caloso que comunique ambos hemisferios cerebrales.



**Fig. 11.13.** El esquema muestra un encéfalo de ganso visto desde su cara dorsal. Los pequeños bulbos olfatorios (1) aparecen en la parte más rostral de cada hemisferio cerebral y evidencian el poco desarrollo de esta porción encefálica (animales microsmáticos). Se observa la cisura interhemisférica que separa los hemisferios cerebrales (2) de superficie lisa, pues no existen surcos, ni circunvoluciones cerebrales en las aves (cerebro lisencéfalo). El cerebelo (3) es una masa compacta subdividida por pequeños surcos, de la cual se destaca la prominencia de la aurícula o flóculo del cerebelo (3a). También es visible parte de la cara dorsal de la médula oblongada (4) que se continúa sin demarcación manifiesta con la médula espinal (5). El lóbulo óptico (6) es la única parte visible del mesencéfalo que se aprecia como una pequeña protuberancia ventral y caudal del hemisferio cerebral.

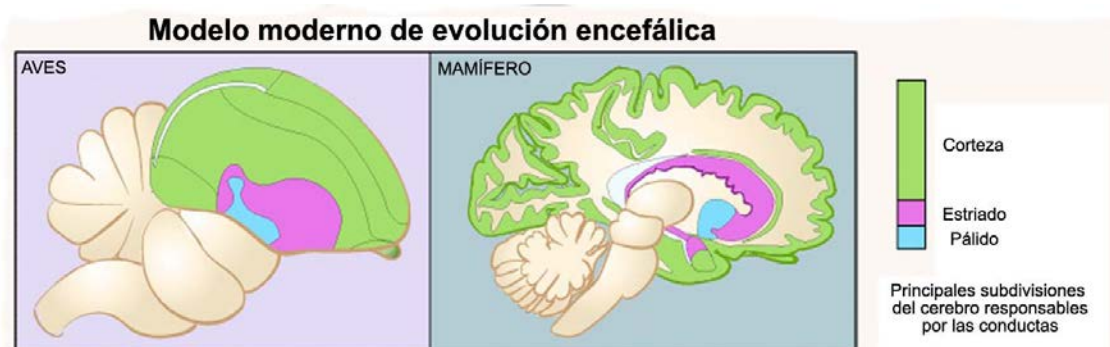


La **citoarquitectura** de los hemisferios cerebrales de las aves es completamente distinta a la organización estratificada que se observa en los mamíferos. En las aves se encuentran acúmulos compactos de neuronas semejantes a núcleos grises separados por pequeñas láminas de sustancia blanca. Esta organización presenta a los somas neuronales formando áreas telencefálicas y diencefálicas definidas aunque no tan estrictamente delimitadas. Sin embargo, diferentes estudios sobre el desarrollo han demostrado que los derivados telencefálicos de los mamíferos, las aves y los reptiles proceden de sectores embrionarios similares (Tabla 11.1).

**Tabla 11.1.** Desarrollo comparativo del telencefalo en mamíferos, aves y reptiles.

	Mamíferos	Aves	Reptiles
<i>Pallium</i> medial	Formación hipocampal (arquicorteza)	Formación hipocampal	Corteza medial y dorsomedial
<i>Pallium</i> dorsal	Estratos celulares de la neocorteza	<i>Hiperpallium</i>	Corteza dorsal
<i>Pallium</i> lateroventral	Corteza piriforme (paleocorteza) Claustro y amígdala	<i>Mesopallium</i> <i>Nidopallium</i> Corteza piriforme Claustro y amígdala	Cresta dorso-ventricular Corteza piriforme Claustro y amígdala

La nomenclatura utilizada actualmente reconoce distintas regiones derivadas del pallium o corteza (*hiperpallium*, *mesopallium*, *nidopallium*, hipocampo y corteza piriforme) que cumplen funciones similares a algunos derivados encontrados en los mamíferos y reptiles (Fig.11.14 y Tabla 11.1).



**Figura 11.14.** Los estudios sobre el desarrollo embrionario del encéfalo han permitido constatar que de la corteza o *pallium* telencefálico se forman, tanto en los mamíferos como en las aves, las estructuras cerebrales responsables de las funciones más complejas (aprendizaje y memoria).

## Formaciones diencefálicas del cerebro aviar

El **diencefalo** de las aves está formado por tres regiones: **epitálamo**, **tálamo** e **hipotálamo**. La única parte visible se observa en la superficie ventral del encéfalo y está representado por el voluminoso quiasma óptico, la hipófisis y los tractos ópticos (Fig. 11.6). Las aves carecen de la eminencia llamada cuerpo mamilar que en los mamíferos aparece inmediatamente caudal a la hipófisis.

El **tálamo** se ubica profundamente y consta de dos masas simétricas de núcleos grises separados por delgadas láminas de fibras nerviosas. Los núcleos talámicos están formados por neuronas medianas, bipolares o multipolares que forman parte de circuitos sensitivos, motores o límbicos. A diferencia de los mamíferos, la parte caudal del tálamo (núcleos asociados a la vía visual) es pequeña y se encuentra en conexión con los abultados lóbulos ópticos.

En el **epitálamo** aparece la glándula pineal de las aves que se encuentra conectada por medio de fascículos de fibras con los núcleos habenuares. Los estudios citoquímicos realizados en esta glándula han demostrado la presencia de opsinas (pigmentos visuales) en pinealocitos de animales jóvenes y abundantes neuronas secretoras de melatonina en animales adultos.

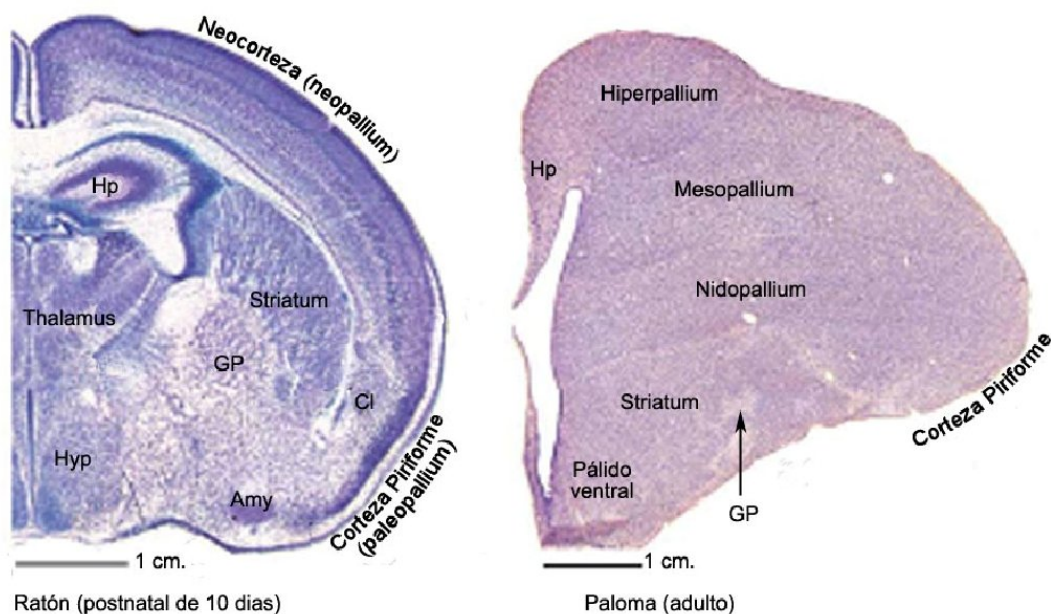
El **hipotálamo** de las aves se confunde anatómicamente con el pálido ventral (Fig. 11.15). Los núcleos grises son poco diferenciados y se encuentran formados, principalmente, por neuronas bipolares. Muchas de estas neuronas tienen función secretora y sintetizan las hormonas liberadoras e inhibidoras de las hormonas hipofisarias (sistema parvocelular), mientras que otras neuronas son de mayor tamaño y sintetizan oxitocina y vasopresina (sistema magnocelular) y secretan estas hormonas directamente desde el lóbulo neural de la hipófisis. Otros núcleos hipotalámicos controlan funciones autonómicas y existen centros asociados a la termorregulación, la saciedad, el ciclo circadiano, entre otros. La mayoría de las neuronas presentes en los distintos núcleos del hipotálamo sintetizan hormonas peptídicas y pueden ser

identificadas por medio de técnicas inmunohistoquímicas utilizando anticuerpos específicos contra péptidos o enzimas necesarias para su síntesis.

El tercer ventrículo aparece ubicado entre los núcleos grises del tálamo y presenta un extremo nasal que conduce al infundíbulo hipofisario. Una evaginación dorsal del diencéfalo conecta con el epitálamo y otra evaginación ventral se prolonga para formar la porción neural de la hipófisis.

### Formaciones telencefálicas del cerebro aviar

El **telencéfalo** de las aves, al igual que el de los reptiles, presenta una citoarquitectura muy diferente a la que se observa en los mamíferos. La organización cortical en estratos típica en la neocorteza de los mamíferos no aparece en las aves y los reptiles. Por el contrario, en las aves los derivados telencefálicos se organizan como núcleos grises compactos con funciones equivalentes a las áreas corticales de los mamíferos (Fig. 11.14 y 11.15).



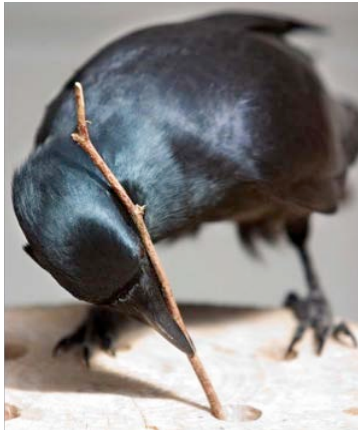
**Figura 11.15.** Microfotografías de una sección coronal (transversa) del cerebro de un ratón postnatal y de una paloma adulta coloreada con la técnica de Nissl. Se observa la ausencia de capas neuronales en el cerebro de la paloma y la presencia de núcleos grises derivados del *pallium* dorsal y lateroventral. Amy: Amígdala, Cl: *Clastrum*, GP: Globo pálido, Hyp: Hipotálamo, Hp: Hipocampo.

El *hiperpallium* es el único derivado embrionario del *pallium* dorsal y por lo tanto homólogo a la neocorteza de los mamíferos. Distintos estudios inmunohistoquímicos para evidenciar sustancia P, tiroxina hidroxilasa y colina acetil transferasa han demostrado la homología entre los elementos corticales y subcorticales de aves y mamíferos. Este tipo de estudios permiten correlacionar las funciones más complejas (aprendizaje y memoria) del encéfalo con los estudios conductales (véase Recuadro 11.1).

### **Recuadro 11.1**

#### **La inteligencia de las aves**

Durante los últimos 15 años, distintas especies de aves se han utilizado ampliamente en estudios destinados a investigar la memoria, el aprendizaje y la correlación de estas habilidades con el desarrollo de las estructuras encefálicas. El término inteligencia posee demasiadas acepciones de significado y por lo tanto es difícil precisar a qué tipo particular de inteligencia nos estamos refiriendo. Sin embargo, está científicamente reconocido que la capacidad de resolver problemas mediante el uso de herramientas es una habilidad que posee sus principales circuitos en las áreas evolutivamente más nuevas de la corteza cerebral de los mamíferos. Como las aves poseen una corteza cerebral poco desarrollada y sin plegamientos, no parecían “*a priori*” buenos candidatos para obtener resultados interesantes en pruebas que cuantifican la capacidad para resolver problemas. Sin embargo, la sorpresa de los investigadores fue enorme al observar que los cuervos (*Corvus moneduloides*, Fig. 11.16 izquierda) podían utilizar y modificar herramientas para acceder a depósitos de alimento. Pero mayor fue la sorpresa cuando confirmaron que este conocimiento podía ser transferido a sus congéneres por aprendizaje social.



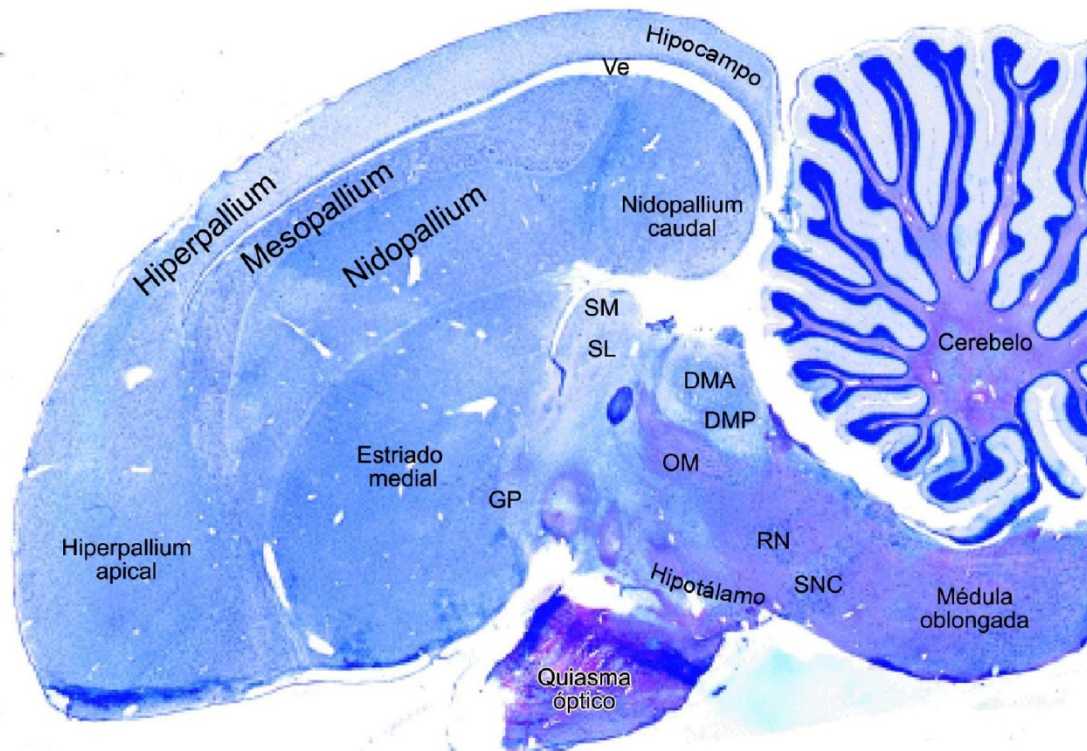
**Figura 11.16.** Se observa a la izquierda a un cuervo utilizando una rama como herramienta para acceder a la comida depositada en los compartimientos. A la derecha un loro gris africano en su sesión para diferenciar los objetos por color y reconocerlos a través de palabras.

Las habilidades de los loros grises africanos (*Psittacuserithacus*, Fig. 11.16 derecha) para aprender palabras y utilizarlas para comunicarse con los seres humanos son bien conocidas, pero durante estos estudios también se reconoció la habilidad de estas aves para usar las palabras en conceptos numéricos y de relación entre las partes.

Las investigaciones avanzaron hasta reconocer que la citoarquitectura cerebral de las aves ha seguido un modelo evolutivo diferente al de los mamíferos. Las aves no poseen una corteza extensamente desarrollada pero las neuronas se agrupan en los hemisferios cerebrales formando áreas compactas semejantes a núcleos grises. Estas áreas derivan de los sectores del *pallium* (*hiper*, *meso* y *nidopallium*) que en los mamíferos forman la corteza cerebral y comparten su extensa conectividad multimodal necesaria para el procesamiento de una gran cantidad de información sensitiva. Por esta razón las aves con mayor desarrollo del *meso* y *nidopallium* son las que han mostrado mejor desempeño en las pruebas de resolución de problemas mediante el uso de herramientas.

Las estructuras subcorticales (pálido ventral, globo pálido, *striatum*, *claustrum* y parte de la amígdala) están muy desarrolladas en las aves y se encuentran separadas del *nidopallium* por delgadas láminas de sustancia blanca (Fig. 11.15 y 11.17). Sin embargo, el *mesopallium* y el *nidopallium* deben

considerarse, basado en los estudios de desarrollo (véase Tabla 11.1), como formaciones corticales con funciones en conductas complejas, tales como la resolución de problemas mediante el uso de herramientas y el reconocimiento espacial de espacios específicos para el almacenaje de alimento.



**Figura 11.17.** Microfotografía de una sección sagital del encéfalo del cuervo japonés (*Corvus macrorhynchos*) teñida con violeta de cresilo y azul luxol rápido. El plano de sección se encuentra 2 mm lateral al plano mediano. Se observan los principales componentes telencefálicos y diencefálicos: núcleo dorsal anterior del tálamo (DMA), núcleo dorsal posterior del tálamo (DMP), globo palido (GP), tracto occipitomesencefálico (OM), núcleo rojo (RN), sustancia nigra compacta (SNC), ventrículo (Ve).

Numerosos estudios sobre la habilidad de las aves para manipular herramientas en la resolución de problemas han correlacionado positivamente el tamaño del *mesopallium* y *nidopallium* con esta capacidad. El incremento del tamaño de los hemisferios cerebrales debido al crecimiento de estas porciones cerebrales ha demostrado ser el mejor predictor sobre la inteligencia de las aves. El *mesopallium* contiene áreas primarias multimodales para el procesamiento de la información; por otro lado, si bien en el *nidopallium* se han identificado áreas terciarias de distintas modalidades sensitivas, también contiene áreas primarias que reciben información somatosensitiva y visual. En

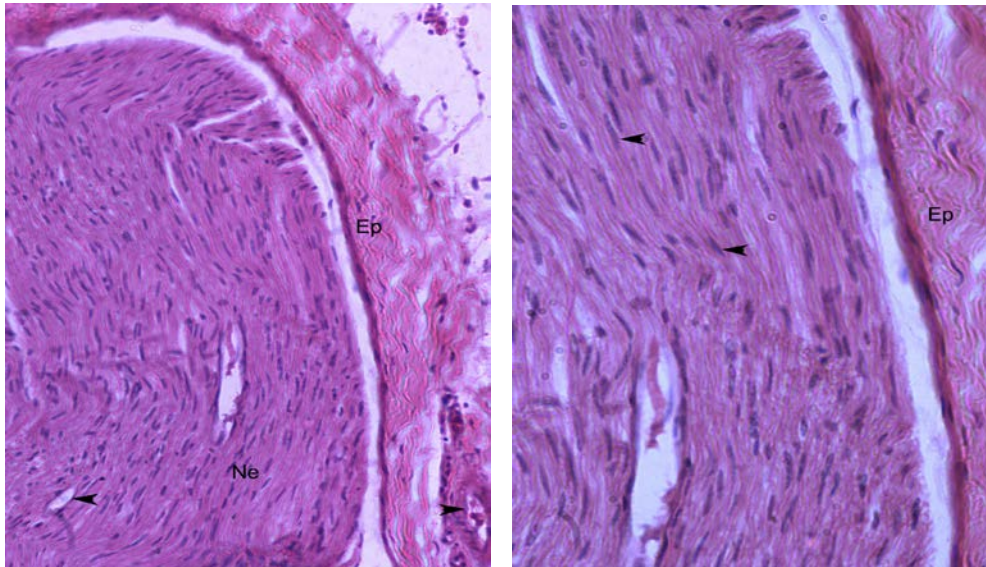
consecuencia el *nidopallium* posee los campos anatómicos específicos y necesarios para mediar la conducta de manipulación de herramientas a partir de la integración de la información visual con la información sensitiva somática.

## Sistema nervioso periférico

El **sistema nervioso periférico** está formado por el conjunto de **nervios** y **ganglios nerviosos** que conectan el sistema nervioso central (encéfalo y médula espinal) con el resto de los sistemas del organismo. En otras palabras, es el conjunto de “cables biológicos” que transporta impulsos eléctricos en ambos sentidos. En las aves puede observarse una organización y estructura similar a los reptiles y mamíferos. Se distinguen doce pares de nervios craneales (encefálicos) y un número de pares de nervios espinales variable según la especie (41 pares en la gallina).

### Nervios

Los **nervios** están formados por fibras nerviosas (axones) mielínicos y amielínicos que se encuentran agrupadas y protegidas por envolturas de tejido conectivo (Fig. 11.18). La envoltura conjuntiva externa que reviste y protege al nervio se denomina **epineuro**. Entre estas capas de tejido conjuntivo se observan numerosos vasos sanguíneos y linfáticos. En forma similar, una envoltura conjuntiva rica en fibras colágenas, el **perineuro** recubre y separa los fascículos de fibras nerviosas.



**Figura 11.18.** Microfotografías de un nervio periférico de gallina. Coloración H-E. En el panel de la izquierda (200x) se muestra el epineuro (Ep) y los fascículos de axones seccionados en forma longitudinal (Ne). Las puntas de flecha indican vasos sanguíneos. El panel de la derecha es un detalle del anterior (400x) y permite observar las fibras colágenas del epineuro (Ep) y los núcleos de las células de Schwann (puntas de flecha).

Un tejido conectivo laxo denominado **endoneuro** se ubica en el sector más profundo del nervio donde recubre las fibras individualmente y las mantiene unidas entre si formando fascículos.

Los axones que forman un nervio poseen distinto diámetro y su revestimiento de mielina es variable. Algunos carecen totalmente de mielina (fibras amielínicas), mientras otros poseen gruesas coberturas mielínicas (fibras mielínicas). Los distintos tipos de fibras nerviosas que posee un nervio han sido clasificados tanto por su diámetro, como por su cubierta de mielina y su velocidad para conducir los impulsos eléctricos. La fibra nerviosa es el axón de una neurona que posee su cuerpo alojado en el interior del sistema nervioso central (neurona motora) o en un ganglio nervioso (neurona sensitiva). Este axón se encuentra revestido internamente por su membrana plasmática (axolema) que separa el citoplasma axonal (neuroplasma) del líquido extracelular. En las fibras mielínicas se observa que el axón se encuentra recubierto por tramos con una gruesa capa rica en lípidos que le otorga un aspecto blanco y brillante. Se trata de la vaina de mielina que se forma a partir del enrollamiento del citoplasma de las células de Schwann sobre el axón.



Comúnmente el término fibra nerviosa indica el conjunto formado por el axón y las vainas que lo rodean.

Los nervios con un predominio de fibras amielínicas (nervios simpáticos y parasimpáticos) son de color blanco mate o gris y las fibras nerviosas que los forman se encuentran recubiertas por una envoltura simple del citoplasma de las células de Schwann, con una citoarquitectura muy similar a la encontrada en los mamíferos.

Desde una perspectiva funcional, en los nervios pueden reconocerse dos tipos de fibras: fibras **aférentes** (sensitivas) o fibras **eférentes** (motoras). Las primeras conducen la información desde los receptores hacia el sistema nervioso central. Algunas de ellas poseen gruesas vainas de mielina (fibras propioceptivas, táctiles y visuales), mientras otras están poco mielinizadas o son amielínicas (fibras nociceptivas e interoceptivas). Las fibras motoras se agrupan en dos componentes funcionales distintos. El componente somático le permite al individuo interactuar con el medio que lo rodea desarrollando funciones denominadas de la vida de relación (movimientos de desplazamiento, defensa, huida, etc.) pues son las fibras motoras que llegan hasta el músculo estriado esquelético. El componente visceral o autónomo controla las funciones vegetativas (respiración, digestión, circulación, estimulación glandular) y está formado por las fibras nerviosas que llegan a la musculatura lisa de las vísceras, a las glándulas y al corazón. El soma de estas neuronas está situado en el sistema nervioso central pero su axón realiza sinapsis en una neurona de un ganglio nervioso antes de llegar al tejido blanco. Por su distribución anatómica y su fisiología el sistema nervioso autónomo se divide en: sistema nervioso simpático, parasimpático y entérico.

## **Ganglios nerviosos**

Los **ganglios nerviosos** que forman parte del sistema nervioso periférico pueden dividirse en dos categorías: los **ganglios raquídeos** o **espinales** que contienen cuerpos de neuronas que procesan información sensitiva (ganglio

incluido en la raíz dorsal de un nervio espinal o en el trayecto de un par craneal) y los **ganglios vegetativos o autónomos** que forman parte de los sistemas simpático y parasimpático.

Los **ganglios raquídeos, sensitivos o espinales** poseen somas neuronales de forma esférica u ovoide rodeados de una cápsula de tejido conjuntivo denso que se prolonga con la duramadre hacia el canal vertebral y con el epineuro hacia el nervio espinal o craneal. Internamente los somas neuronales están rodeados por las células satélites y una lámina basal; se disponen en grupos entre los fascículos de las fibras nerviosas mielínicas. El tejido conectivo más laxo del interior del ganglio es continuación de la cápsula del órgano, en el se encuentran vasos sanguíneos y linfáticos. Las neuronas ganglionares representan la neurona sensitiva primaria (protoneurona), se consideran de tipo pseudounipolares debido a que su axón se divide cerca del soma en dos largas prolongaciones: una de ellas (rama central) se dirige hacia la médula espinal y la otra (rama periférica) se encuentra en conexión con un receptor y forma parte del nervio espinal o craneal. Es importante señalar que en los ganglios sensitivos no se realizan sinapsis. Por otra parte, en los **ganglios autónomos o vegetativos** se localiza el soma de la segunda neurona (neurona posganglionar) que va a inervar a los músculos liso y cardíaco y las glándulas. En estos ganglios se realiza la sinapsis entre las neuronas pre y posganglionar. La estructura histológica de los ganglios autónomos es similar a la descrita para los ganglios espinales. Sin embargo, los somas neuronales son pequeños y generalmente multipolares. Los ganglios autónomos se encuentran agrupados y conectados entre si por fibras mielínicas y amielínicas. Las células satélites también rodean a los somas neuronales, pero son menos numerosas que en el ganglio espinal. El endoneuro que rodea las fibras nerviosas está muy bien desarrollado y estos ganglios presentan una gran vascularización. La cápsula de tejido conectivo denso se continúa con el epineuro.

El **sistema nervioso entérico** está formado por dos plexos nerviosos localizados en la pared del tubo digestivo, interconectados entre si y acoplados con los sistemas simpático y parasimpático. Estos plexos son: el plexo submucoso o deMeissner y el plexo mientérico o deAuerbach. Estos plexos

controlan la motilidad, las secreciones endocrinas y exocrinas y el flujo sanguíneo en el tubo digestivo. En la estructura histológica de los plexos se describen neuronas motoras y sensitivas, conectadas por interneuronas, células intestinales de Cajal, células gliales entéricas y haces de fibras nerviosas que pasan por los plexos.

## **Detalle de los nervios periféricos**

### Nervios espinales

Los **nervios espinales** poseen una **raíz dorsal** donde se ubica el ganglio espinal (cuerpos neuronales sensitivos) y una **raíz ventral**. Estas dos raíces se unen y forman el nervio espinal que luego se divide en una rama dorsal delgada y una rama ventral más gruesa. Las ramas ventrales de los últimos nervios cervicales y de los primeros nervios torácicos van a formar el **plexo braquial** que inerva los miembros torácicos del ave. Los restantes nervios torácicos forman los nervios intercostales destinados a los músculos intercostales y abdominales.

Las raíces ventrales de los nervios espinales 23 a 30 en la gallina forman el **plexo lumbosacro**. Este plexo está formado por una parte lumbar corresponde a las raíces 23 a 25 y una parte sacra que abarca las raíces 26 a 30. Los nervios que se originan del plexo lumbosacro se distribuyen en los miembros pelvianos del ave.

El **plexo pudendo** inerva la musculatura lisa, glándulas y mucosa de la región cloacal, esto incluye las porciones terminales de los sistemas digestivo, reproductor y urinario. El **plexo caudal** está formado por los cinco últimos nervios espinales caudales que contribuyen en su conjunto, a formar el nervio caudal medio que se distribuye en músculos relacionados con el pigostilo y la glándula uropigia.

## Nervios craneales

Los **nervios craneales** de las aves domésticas poseen un número y una distribución similares a la observada en los mamíferos. El **nervio olfatorio** (I par) se ubica en relación con los bulbos olfatorios en la parte más rostral del encéfalo.

Los **nervios ópticos** (II par) miden en la gallina 2 o 3 mm de diámetro y 5 mm de longitud, una parte de sus fibras se entrecruzan para formar el quiasma óptico.

El **nervio oculomotor** (III par) emerge del sector ventral del mesencéfalo y se distribuye en los músculos extrínsecos del ojo como también en el músculo ciliar y el iris. Por el contrario, el **nervio troclear** (IV par) emerge por el sector dorsal del mesencéfalo entre los lóbulos ópticos y el cerebelo e inerva únicamente al músculo oblicuo dorsal del ojo.

El **nervio trigémino** (V par) posee dos raíces: una forma el nervio oftálmico y la restante es un tronco común que se divide para formar el nervio mandibular y el nervio maxilar. El nervio trigémino es el gran nervio sensitivo de la cabeza, inerva por medio del nervio oftálmico a la órbita, la cavidad nasal y la valva superior del pico. El nervio maxilar se subdivide en ramas sensitivas para el paladar y el borde del pico, además posee fibras vegetativas para la glándula lagrimal y las glándulas salivales. El nervio mandibular es mixto, su porción motora gobierna los músculos masticadores, mientras que las fibras sensitivas alcanzan el aparato táctil de la valva inferior del pico.

El **nervio abducente** (VI par) emerge de la médula oblongada y se distribuye en el músculo recto lateral del ojo y el aparato muscular del tercer párpado. El **nervio facial** (VII par) es delgado, se origina en la médula oblongada y su rama principal (nervio hiomandibular) se dirige hacia el cuello donde intercambia fibras nerviosas con los nervios cervicales.

El **nervio vestibulococlear** (VIII par) está relacionado con la audición a través de su porción coclear y con los reflejos de equilibrio a través de su porción vestibular.

El **nervio glossofaríngeo** (IX par) es un nervio mixto que recoge la sensibilidad (gusto) de la raíz de la lengua y de las paredes de la faringe. Sus ramas inervan la mucosa, las glándulas y la musculatura de la laringe, faringe y parte del esófago. Posee una gruesa rama lingual que reemplaza a la rama lingual del nervio trigémino.

El **nervio vago** (X par) posee un origen común con los nervios glossofaríngeo y accesorio, presenta un ganglio yugular y un ganglio torácico a la altura de la siringe. En su recorrido emite dos nervios recurrentes que se distribuyen principalmente en los músculos de la siringe. Su campo de inervación abarca las regiones cervicales y los órganos contenidos en la cavidad visceral.

El **nervio accesorio** (XI par) tiene un recorrido en común con el nervio vago y da ramas musculares al músculo cutáneo del cuello.

El **nervio hipogloso** (XII par) recibe fibras del primer par cervical e inerva músculos que derivan de los somitas embrionarios occipitales, la mayoría de ellos están unidos a la laringe y el esqueleto de la lengua.

## **Bibliografía**

Bacha WJ, Wood LM (1991). Atlas color de Histología Veterinaria. Intermédica. Buenos Aires.

Butler AB, Hodos W (1996) Optic tectum en: Butler AB, Hodos W (ed). Vertebrate neuroanatomy. Wiley-Liss. New York. Pág. 235–258.

Estrada Flores E, Uribe Aranzábal MC (2002) Atlas de Histología de los Vertebrados. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

Getty R, Sisson S, Grossman JD (1990) Anatomía de los animales domésticos. Tomo II. Salvat. Barcelona.

Huber JF (1936) Nerves roots and nuclear groups in the spinal cord of pigeon. Journal of Comparative Neurology 65: 43-91.

Hunt SP, Webster KE (1975) The projection of the retina upon the optic tectum of the pigeon. Journal of Comparative Neurology 162:433-446.

Kandel ER, Jessell TM, Schwartz JH (1998) Neurociencias y Conducta. Prentice Hall. Madrid.

Necker R (2006) Specializations in the lumbosacral vertebral canal and spinal cord of birds: evidence of a function as a sense organ which is involved in the control of walking. *Journal of Comparative Physiology A* 192: 439-448.

Puelles L (2001) Thoughts on the development, structure and evolution of the mammalian and avian telencephalic pallium. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 356: 1583-1598.

Rehkämper G, Frahm HD, Zilles K (1991) Quantitative development of brain and brain structures in birds (Galliformes and Passeriformes) compared to that in mammals (Insectivores and Primates). *Brain, Behavior and Evolution* 37: 125-143.

Schwarze E (1981) *Compendio de Anatomía Veterinaria. Tomo V. Anatomía de las aves.* Acribia. Zaragoza.

Schwarze E, Schröder, L Michel G (1970) *Compendio de Anatomía Veterinaria.* Acribia. Zaragoza.

## CAPÍTULO 12

### ÓRGANOS DE LOS SENTIDOS

*Vanina Cambiaggi, Gustavo Zuccolilli y Norma González*



## Índice del capítulo 12

Introducción

Sentido del olfato

Sentido del gusto

Sentido de la visión

**Características generales de la visión de las aves**

**Organización del globo ocular**

**Capa externa del globo ocular**

**Capa media del globo ocular**

**Capa interna del globo ocular**

**Medios de refracción**

**Anexos del ojo**

Sentido de la audición

**Características generales de la audición en las aves**

**Oído externo**

**Oído medio**

**Oído interno**

**Percepción del sonido en las aves**

Sentido del tacto

**Recuadro 12.1. Fotorreceptores en la retina aviar: bastones, conos simples y conos dobles**

**Recuadro 12.2. El magnetismo terrestre y las aves: magnetorrecepción**

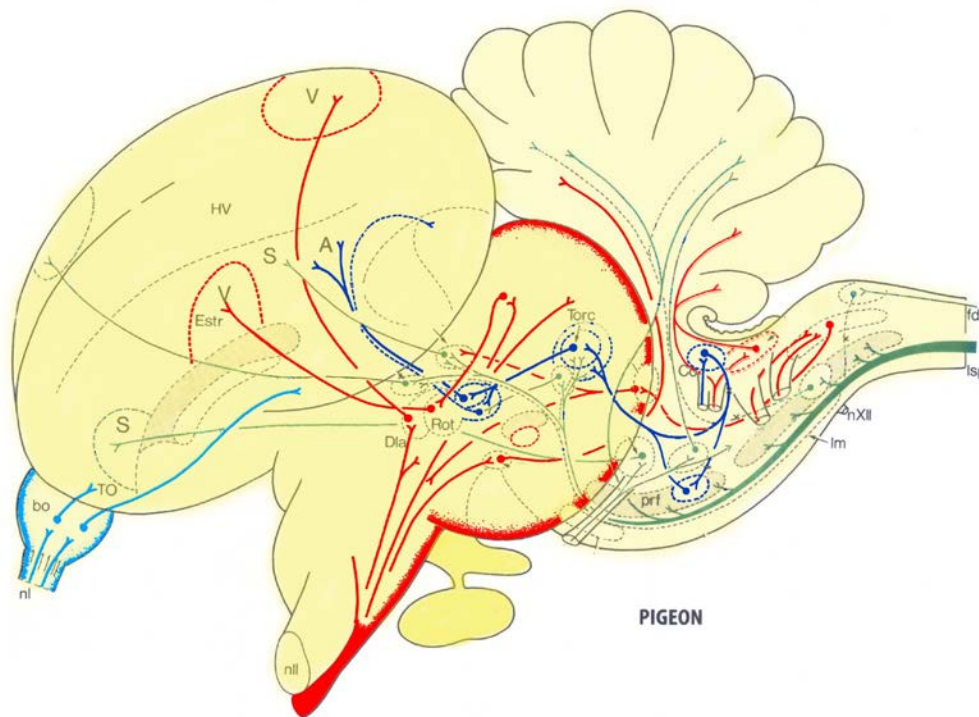
Bibliografía



## Introducción

Los sistemas sensitivos reciben información del medio ambiente (**exterocepción**) a través de células especializadas denominadas **receptores** que se encuentran ubicadas en las partes superficiales del organismo. También existen receptores que se localizan profundamente y recogen variada información de las distintas vísceras (**interocepción** o viscerocepción). Finalmente, se han identificado distintos tipos de receptores ubicados en los componentes del sistema locomotor (huesos, articulaciones y músculos) adaptados para captar la información estática y cinética (**propiocepción**) en cada momento de la vida. Todos los estímulos recibidos en los distintos tipos de receptores son conducidos por las fibras sensitivas de los nervios periféricos (nervios espinales y craneales) hacia el sistema nervioso central (Fig. 12.1). La información recibida es utilizada en centros nerviosos específicos, principalmente para activar reflejos y conductas que permiten tanto el control del movimiento como la minuciosa regulación homeostática del organismo.

Desde la antigüedad se reconocen **cinco prototipos sensoriales** especiales, comúnmente denominados sentidos. Dos prototipos son considerados sentidos químicos y son de naturaleza **interoceptiva** pues sus receptores se alojan en el interior de cavidades orgánicas: el sentido del **olfato** que detecta la presencia de partículas odoríferas en el aire inspirado y el sentido del **gusto** que capta sustancias específicas disueltas en la saliva. Los tres prototipos restantes son de naturaleza netamente **exteroceptiva**: la **visión** entendida como la capacidad de captar y codificar la energía lumínica del medio; la **audición** como la facultad para recibir y codificar los sonidos (desplazamiento de columnas de aire) y el **tacto** que recoge distintas modalidades de energía a través de diferentes tipos de receptores (mecanoceptores, nociceptores y receptores de temperatura) distribuidos en forma no uniforme en la superficie de la piel.



**Figura 12.1.** El esquema muestra el encéfalo de una paloma donde se representan los principales circuitos sensoriales. La vía olfatoria (**celeste**) muestra como centros primarios el bulbo olfatorio (bo), el tracto olfatorio (TO) y su conexión a la corteza olfatoria. La vía visual (**rojo**) posee un alto grado de complejidad y está formada por dos circuitos primarios. La vía tectofuga es la encargada de la discriminación de color, luminosidad y resolución de imagen; está representada por las fibras del nervio óptico (nII) que finalizan en las capas del lóbulo óptico para formar un mapa visual ordenado y desde aquí los axones de las neuronas tectales se dirigen hasta el núcleo redondo (Rot) donde hacen una nueva sinapsis, para finalmente alcanzar el ecoestriado (Estr V). La vía tálamofuga está formada por los axones que se dirigen a los núcleos visuales del tálamo (Dia), donde realizan sinapsis en neuronas que proyectan sus axones hacia la parte visual del hiperpallium (V). Este es el circuito asociado con la detección del movimiento. La vía auditiva (**azul**) está formada por axones del nervio vestibulococlear que al ingresar realizan su primera sinapsis en el núcleo coclear (Co). Las neuronas de este núcleo alcanzan sucesivamente con las distintas divisiones del núcleo del lemnisco medial (Im), luego alcanzan la parte medial del tectum óptico (Torc), el núcleo ovoideo del diencéfalo para finalmente terminar en el sector auditivo (A) del hemisferio cerebral. En **verde** aparece la vía somatosensitiva proveniente de la médula espinal (Isp). Estos axones ascienden como lemnisco medial (Im) dejando colaterales en distintas partes de la formación reticular (prf) y luego de recambios sinápticos a nivel talámico finalizan en dos áreas somatosensitivas (S) corticales.

En todas las modalidades sensitivas, las diferentes formas de energía son transducidas en impulsos eléctricos en el receptor específico. Estos impulsos viajan hacia el sistema nervioso central por medio de los nervios y finalmente la información es codificada y procesada como sensaciones o modalidades sensoriales en los centros nerviosos. Las aves poseen todos los sistemas

sensoriales mencionados, pero el grado de desarrollo de cada uno varía y muestra diferencias con los sentidos de los mamíferos y los reptiles.

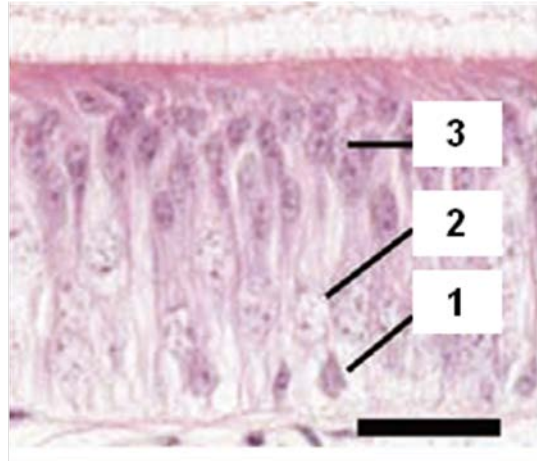
## Sentido del olfato

El **sentido del olfato** en las aves, a diferencia del de sus precursores reptilianos, se ha considerado, desde hace mucho tiempo, como un sentido poco desarrollado por lo que se ha definido a estos animales como microsmáticos. El escaso desarrollo de los bulbos olfatorios del cerebro, la reducida superficie del área olfatoria en la cavidad nasal y la ausencia del órgano vomeronasal han sido los elementos anatómicos determinantes para esa afirmación. Sin embargo, existen numerosos estudios en diversas aves que indican la importancia de la olfacción en conductas como la búsqueda de alimento (kiwis, galliformes y buitres), la orientación durante el vuelo (paseriformes y gaviotas) y la reproducción (mérculos crestados y petreles antárticos).

Los estudios funcionales han demostrado que los distintos componentes del sistema olfatorio poseen una fisiología similar en las aves y en las restantes clases de vertebrados. En las aves, la **mucosa olfatoria** se ubica sobre un solo hueso turbinado ubicado en el interior de la cavidad nasal, principalmente en la cámara caudo-dorsal. Esta mucosa está formada por un **epitelio olfatorio** y una **lámina propia**.

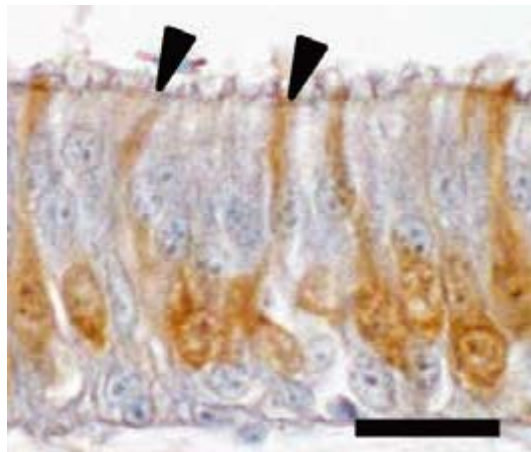
El **epitelio olfatorio** es pseudoestratificado y está compuesto por tres tipos celulares: **células basales**, **células de sostén** y **células receptoras u olfatorias** (Fig. 12.2). Las **células basales** son pequeñas y piramidales; poseen un citoplasma escaso, finamente granular y núcleos irregulares dispuestos a corta distancia de la lámina basal. Las **células de sostén** son cilíndricas y altas, abarcan todo el espesor del epitelio y sus núcleos son ovales. En el pollo el citoplasma alrededor del núcleo de estas células presenta gránulos amarillo-pardos que le otorgan a la mucosa olfatoria un característico

color amarillo. Estas células proveen sostén mecánico y metabólico a las células olfatorias.



**Figura 12.2.** Epitelio olfatorio. Coloración H-E. 1000x. Se observan las células basales (1), las células receptoras (2) y las células de soporte (3). Barra: 20  $\mu$ m.

Las **células receptoras** u **olfatorias** son neuronas bipolares cuyas dendritas están dirigidas hacia la superficie luminal (Fig. 12.3). Las dendritas se proyectan en forma de una estructura bulbosa denominada vesícula olfatoria.



**Figura 12.3.** Epitelio olfatorio. Inmunomarcación con anticuerpo anti-PGP 9.5, marcador específico de neuronas. 1000x. Las células receptoras se observan coloreadas en marrón (reacción positiva); las puntas de flecha señalan las dendritas. Barra: 20  $\mu$ m.

Las vesículas olfatorias poseen en su superficie cilias acompañadas por numerosas microvellosidades cortas, rasgo este que las diferencia de las células olfatorias de los mamíferos que solo presentan cilias. Las

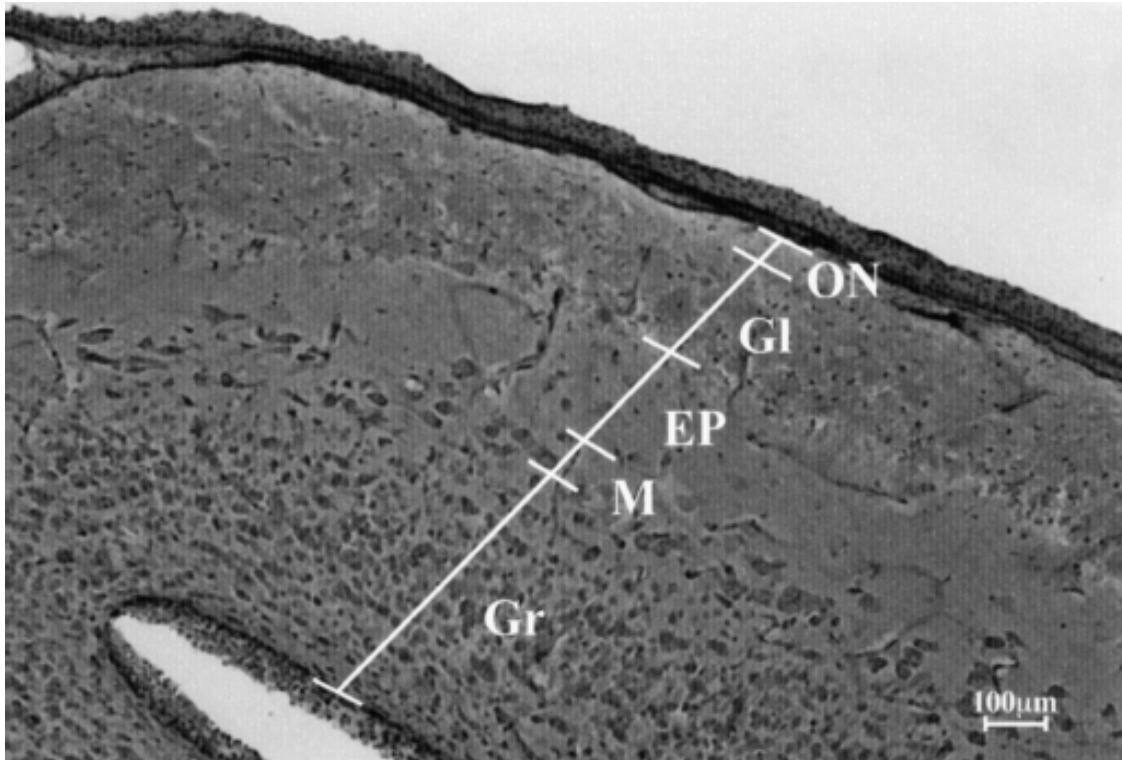
características ultraestructurales de las células olfatorias incluyen la presencia de mitocondrias, retículo endoplásmico rugoso, neurofilamentos y pequeñas vesículas en las dendritas; estos elementos están ausentes en las vesículas olfatorias. Los axones de las células olfatorias se extienden hacia la lámina basal y la atraviesan. En algunas aves como el avestruz (*Struthio camelus*) y el pato (*Anser cinereus*) se ha descrito la presencia de células caliciformes intercaladas en el epitelio olfatorio.

La **lámina propia** de la mucosa olfatoria está formada por tejido conectivo laxo en el cual se encuentran glándulas mucosas y linfocitos.

Las **moléculas odoríferas** constituyen un estímulo externo cuando entran en la cavidad nasal ya sea por la respiración normal o por medio de un muestreo voluntario u olfateo. Estas moléculas difunden en el mucus y se unen a los receptores transmembrana unidos a proteína G situados en las dendritas de las células olfatorias. En el pollo se han encontrado unos 15 receptores olfatorios de la familia de genes que incluye unas 100 variantes funcionales. Una vez que las moléculas odoríferas interactúan con el receptor, se inicia la cascada de transducción de la señal que conduce a la formación de segundos mensajeros y finalmente, a la generación de potenciales de acción en las células olfatorias. Los axones de las células olfatorias llevan los impulsos nerviosos desde el epitelio olfatorio hacia el bulbo olfatorio. Los delgados filetes nerviosos no se reúnen en un solo nervio pero en conjunto forman el primer par craneal (nervio olfatorio). Estos filetes nerviosos están formados por numerosas raíces que nacen en la cavidad nasal, realizan un recorrido por la cavidad orbitaria en relación con el sector dorsal del septo interorbitario y llegan al bulbo olfatorio a través del agujero olfatorio que comunica la órbita con la cavidad craneal.

El tamaño de los **bulbos olfatorios** varía notablemente en los distintos órdenes de aves. Las aves con bulbos olfatorios de mayor tamaño poseen una organización histológica en estratos con, al menos, dos capas plexiformes de neuronas separadas por bandas con escasas células. Hasta el momento existen pocos estudios microscópicos que aborden la histología de los bulbos olfatorios. En líneas generales, la citoarquitectura del bulbo olfatorio aviar es similar a la del bulbo olfatorio de los reptiles. Una de las escasas descripciones

disponibles corresponde al bulbo olfatorio del pollo (*Gallus gallus*) en el que se han descrito cinco capas concéntricas que, desde la superficie hacia el interior son: capa del nervio olfatorio, capa glomerular, capa plexiforme externa, capa de células mitrales y capa de células granulosas (Fig. 12. 4).



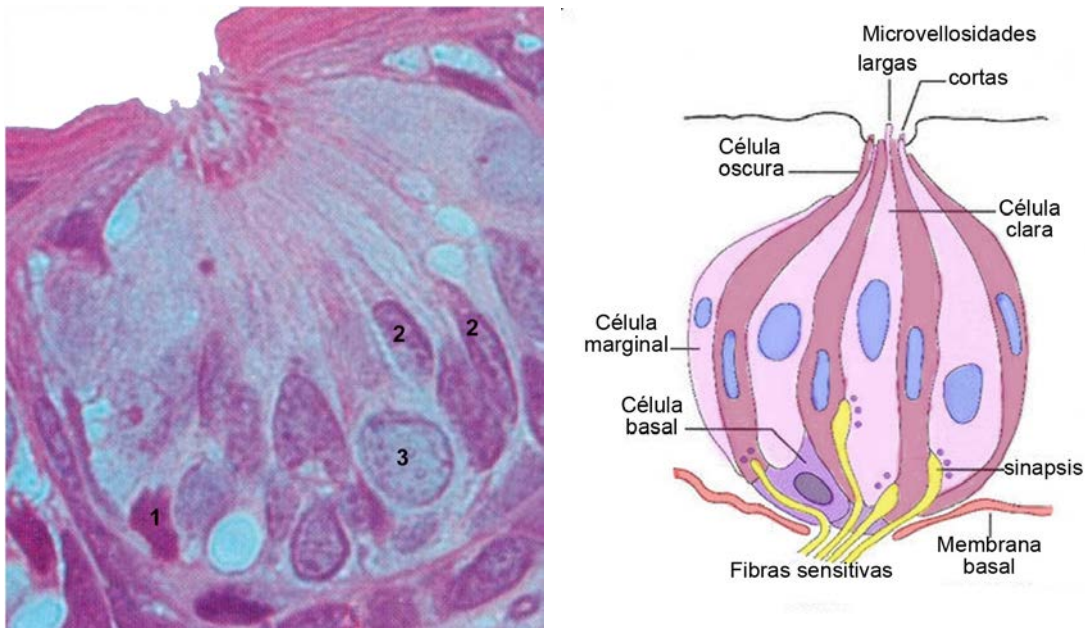
**Figura 12.4.** Sección transversal del bulbo olfatorio de la gallina adulta. Violeta de cresilo. 10x. Se observan, cinco capas desde la superficie del órgano: capa del nervio olfatorio (on), capa glomerular (GI), capa plexiforme externa (EP), capa de células mitrales (M) y capa de células granulosas (Gr).

No existen descripciones que distinguan diferentes tractos olfatorios como en otros vertebrados. Los estudios electrofisiológicos y con trazadores neuronales han demostrado la existencia de proyecciones ipsilaterales y contralaterales desde ambos bulbos olfatorio. Los axones ipsilaterales terminan en neuronas de la corteza piriforme, el estriado ventral y medial (Fig. 12.1). Por otro lado, las proyecciones contralaterales alcanzan el globo pálido y las partes caudal y medial del estriado.

## Sentido del gusto

Las aves pueden distinguir básicamente los mismos sabores que los mamíferos; sin embargo, es posible que no los diferencien con la misma discriminación por la baja cantidad de receptores gustativos. La lengua de la mayor parte de las aves adultas presenta un estrato córneo que tapiza la superficie del órgano (véase capítulo del sistema digestivo), por lo tanto las papilas gustativas se encuentran principalmente en la raíz de este órgano, en el piso de la bucofaringe y en el paladar.

Los **corpúsculos gustativos** de las aves poseen una estructura similar a la descrita en las otras clases de vertebrados (Fig.12.5). Sin embargo, las aves poseen una menor cantidad de receptores que los mamíferos. Los estudios comparativos reportan en las aves menos de la mitad del número de corpúsculos gustativos presentes en los primates. El nervio craneal asociado con el gusto en las aves es el nervio glossofaríngeo (IX par craneal).



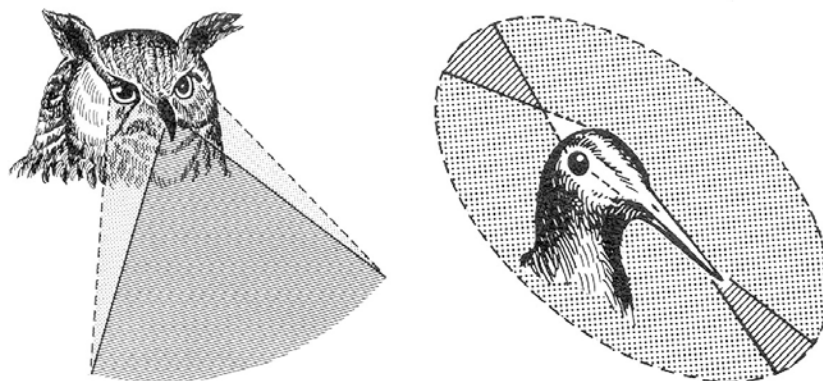
**Figura 12.5.** La imagen de la izquierda muestra una fotografía de un corpúsculo gustativo donde se pueden observar las células basales (1), los núcleos de las células sustentaculares o células oscuras (2) y los núcleos de las células neuroepiteliales o células claras (3). A la derecha se observa un esquema de un corpúsculo gustativo presente en los vertebrados. Tanto la arquitectura celular como los mecanismos involucrados en la detección de los distintos sabores responden a un modelo biológico conservado en la evolución de las distintas clases de vertebrados.

## Sentido de la visión

### Características generales de la visión de las aves

A pesar de la gran variación presente en la estructura del globo ocular en las distintas clases de vertebrados, muchas características anatómicas se han mantenido constantes desde un ancestro común y, de manera general, la estructura del ojo de las aves no es muy diferente de la de otros vertebrados.

Los ojos de las aves son grandes en relación al tamaño corporal y en la mayoría de ellas se ubican en las partes laterales de la cabeza. Esta posición lateral del globo ocular permite una mejor visión **monocular** (Fig. 12.6, derecha) pero sacrifica la posibilidad de una visión **esteroscópica** o **binocular** para discriminar la profundidad del campo visual. La mayoría de las aves observan los objetos cercanos con un solo ojo y para compensar la falta de tridimensión, contemplan el objeto desde, al menos, dos ángulos diferentes moviendo la cabeza hacia arriba y hacia abajo para obtener una percepción de la profundidad del campo visual. Sin embargo, las rapaces nocturnas (búhos y lechuzas) poseen una notable visión binocular similar a la de los felinos y los primates (Fig. 12.6, izquierda).



**Figura 12.6.** El esquema presenta dos ejemplos del desarrollo de la visión binocular en las aves. El búho real (*Bubo bubo*, a la izquierda) es un ejemplo de visión esteroscópica: sus ojos están fijos en las órbitas y carecen de capacidad rotatoria por lo que su campo de visión es de escasamente 90°. Para compensar esa limitación es capaz de girar su cabeza hacia atrás gracias a la gran flexibilidad de su cuello. En cambio algunas aves limícolas como la chocha perdiz (*Scolopax rusticola*, a la derecha) poseen una mirada circular que les permite ver todo lo que hay a su alrededor sin mover la cabeza.



La **agudeza visual**, entendida como la capacidad de formar una imagen detallada y nítida de los objetos, en algunas especies de aves (águilas) es superior a la agudeza visual de los primates y se relaciona con una mayor cantidad de fotorreceptores por unidad de superficie retiniana.

La **percepción del color** en las aves agrega a su visión un elemento extra de contraste que les permite distinguir entre diferentes objetos en su ambiente. La investigación sobre la fisiología ocular y el comportamiento en las últimas décadas ha demostrado que las aves viven en un mundo rico en colores. La retina aviar contiene dos tipos de fotorreceptores: conos y bastones. Las aves diurnas poseen cuatro variedades de conos que les permiten detectar distintas longitudes de ondas del espectro (rojo, verde, azul y ultravioleta) así como bastones para la visión bajo poca luminosidad. Este tipo de percepción del color compleja se denomina **visión tetracromática**. En las palomas se ha descrito un quinto tipo de cono, sensible al infrarrojo por lo que se las considera pentacromáticas. El segundo tipo de fotorreceptores mencionados, los bastones, son especialmente abundantes en las especies activas durante horas de poca luminosidad o que habitan en cuevas como las aves de las cavernas o pájaros aceitosos (*Steatornis caripensis*).

### **Organización del globo ocular**

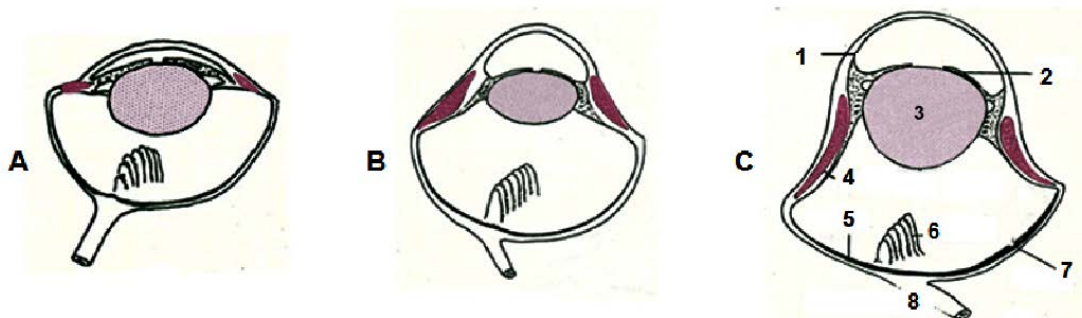
El **globo ocular** en las aves muestra notables diferencias en su tamaño y forma debido, entre otros factores, a sus hábitos y ecología. Aproximadamente el 50% o más del volumen del cráneo está ocupado por los ojos, en tanto que en el ser humano los ojos ocupan menos del 5% del volumen craneal. Entre los vertebrados terrestres, el avestruz (*Struthio camelus*) tiene los ojos más grandes, que miden 50 mm de diámetro, el doble que los ojos del ser humano. La variación en la **forma** de los ojos permite reconocer tres formas del globo ocular; sin embargo, muestran la presencia común de un segmento posterior casi hemisférico que es desproporcionadamente más grande que el segmento anterior. Estos segmentos están unidos por una región intermedia, de forma

variable que contiene elementos de sostén (véase osículos esclerales más adelante).

Las tres formas del globo ocular son **plana**, **globosa** y **tubular** (Fig. 12.7). El globo ocular **plano** se caracteriza por un eje anteroposterior (distancia entre la córnea y la retina) corto y una córnea convexa (Fig. 12.7); es típico de las aves diurnas - por ejemplo: la gallina, muchas passeriformes y psitácidas- las cuales poseen un tipo de enfoque panorámico de muy buena calidad de imagen pero con una agudeza visual menor respecto de otras especies.

En los ojos **globosos** el eje anteroposterior es mayor que en los ojos planos y resulta similar al diámetro vertical (Fig. 12.7); permite una visión distante de alta resolución, típica de muchas aves diurnas rapaces e insectívoras.

Los ojos **tubulares** muestran un eje anteroposterior de mayor extensión que en los dos tipos anteriores y los lados del globo ocular son notablemente cóncavos (Fig. 12.7); se encuentran en aves como las lechuzas, los búhos y otras rapaces nocturnas que logran un mejor aprovechamiento de la luz que llega a la región posterior del ojo haciendo posible que se puedan desplazar en la oscuridad y cazar.



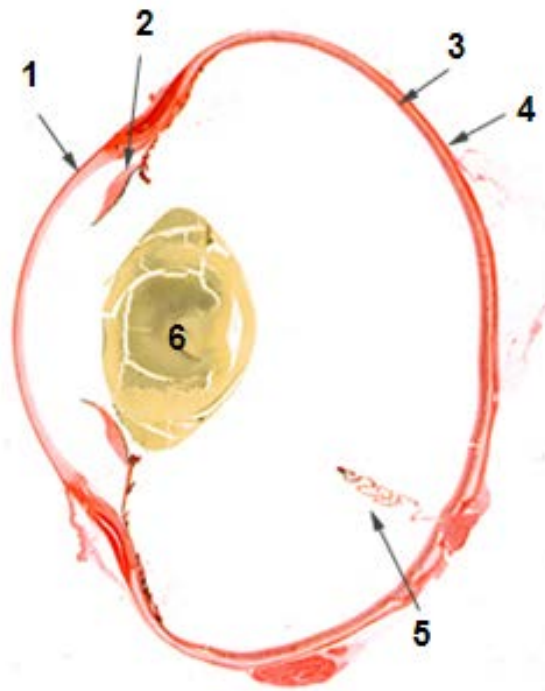
**Figura 12.7.** Representaciones esquemáticas de las formas del ojo en las aves. A. Ojo plano (cisne) B. Ojo globoso (halcón, águila) C. Ojo tubular (búho). Se señalan la córnea (1), el iris (2), el cristalino (3), los oscículos esclerales (4), la retina (5), el pecten (6), la fovea (7) y el nervio óptico (8).

Dos características particulares adicionales de los ojos de las aves respecto de los ojos de los mamíferos son la **notable reducción de los músculos extrínsecos** y la **ausencia de *tapetum lucidum*** en la mayoría de las aves. Las aves presentan todos los músculos extrínsecos identificados en los

mamíferos (músculos rectos dorsales, ventrales, laterales y mediales y los músculos oblicuos dorsales y ventrales) pero su desarrollo queda limitado a escasas bandas de fibras musculares. El músculo retractor del globo ocular encontrado en los mamíferos no se presenta en las aves; en su lugar las aves cuentan con los músculos piramidal y cuadrado responsables de los movimientos de la membrana nictitante. De esta manera el ojo que se encuentra casi inmóvil dentro de la órbita; particularidad que es compensada por el amplio movimiento del cuello y la cabeza.

El ***tapetum lucidum*** es una estructura reflectante que en los vertebrados muestra una organización, estructura y composición muy diversa. Permite que los rayos de luz que atraviesan la retina y estimulan los fotorreceptores se reflejen y vuelvan a atravesar la retina. De este modo, hay una doble posibilidad de que los fotorreceptores se vean estimulados lo que ayuda a mejorar la visión nocturna o en escasa luminosidad. Esta estructura es responsable de que los ojos de algunas aves brillen en la oscuridad. La mayoría de las aves no poseen *tapetum lucidum*. Sin embargo, se ha descrito su presencia en la capa más interna del ojo en cuatro especies de aves (*Chordeiles minor*, *Phalacroptilus nuttallii*, *Nyctidromus albicollis* y *Caprimulgus carolinensis*) conocidas por nombres vulgares como atajacaminos y chotacabras. Estas aves capturan insectos al vuelo y son activas por la tarde y al anochecer, y al principio de la mañana o por la noche. En su retina se encuentra una capa de células cúbicas bajas -el epitelio pigmentado, véase más adelante en retina- que contienen numerosas esferas reflectantes lipídicas junto a grandes melanosomas fusiformes. La composición específica de los lípidos no se conoce.

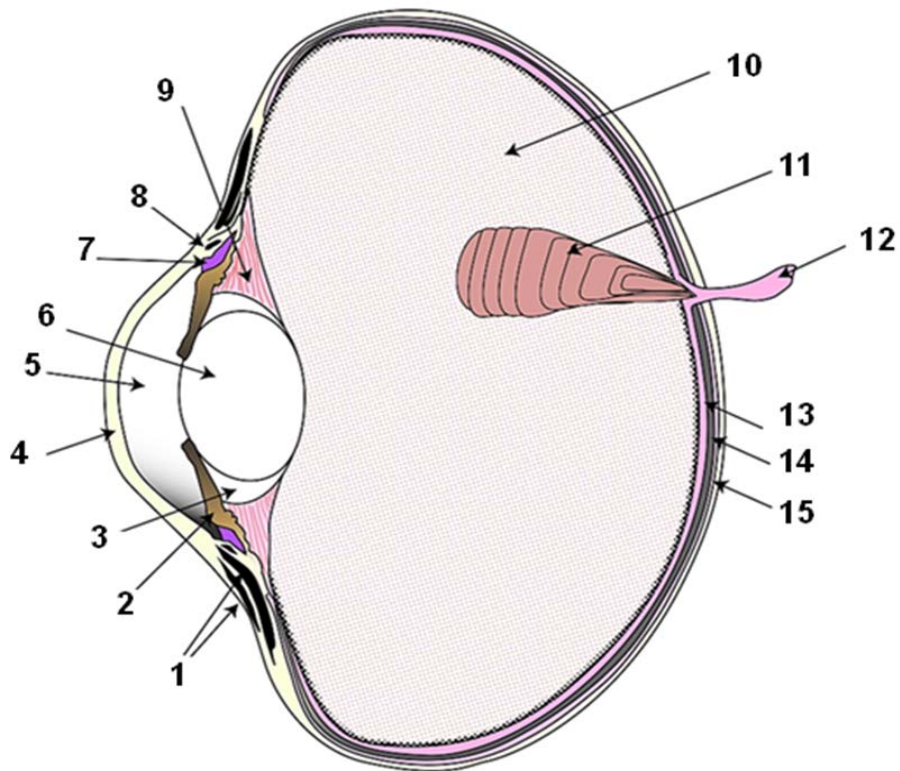
El globo ocular de las aves, al igual que en los mamíferos, está constituido por tres **capas** concéntricas y por **medios ópticos de difracción**. Las **capas** del globo ocular, desde el sector superficial al más profundo son: capa **externa** o **fibrosa**, capa **media** o **vascular** y capa **interna** o **nerviosa** (Fig. 12.8). Los **medios ópticos de difracción** comprenden la **córnea**, el **humor acuoso**, el **crystalino** y el **cuerpo vítreo** (Fig. 12.8).



**Figura 12.8.** Globo ocular de la paloma. Coloración H-E. 4x. Sección sagital (vertical) del globo ocular donde se aprecian los principales componentes del ojo, entre ellos la córnea (1), el iris (2), la retina (3), la esclerótica (4), el pecten (5) y el cristalino (6).

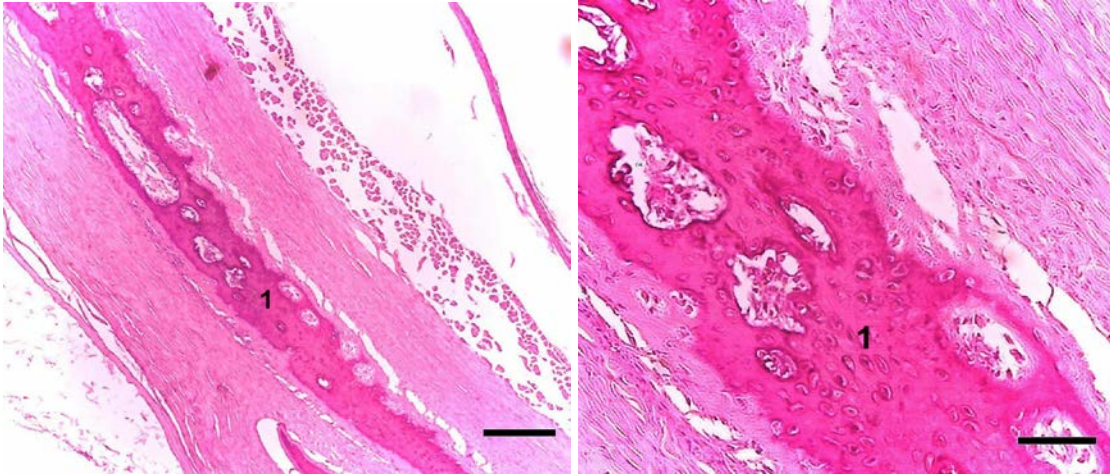
### Capa externa del globo ocular

La **capa externa** o **fibrosa** está formada por la **esclerótica** y la **córnea** (Fig. 12.9). La **esclerótica** corresponde a los dos tercios caudales del globo ocular y contribuye principalmente a mantener su forma. El tercio rostral de la capa fibrosa está formado por la **córnea**, uno de los medios transparentes del ojo. Ambas estructuras se encuentran unidas en el **limbo esclerocorneal**. En esta región se produce el drenaje del humor acuoso –producido en el cuerpo ciliar, véase más adelante- hacia el canal de Schlemm (Fig. 12.9), un conjunto de senos venosos de la esclerótica.



**Figura 12.9.** Capas y medios ópticos del ojo de las aves. Corte sagital del ojo del pollo. Se indican algunos de sus componentes: oscículos esclerales (1), iris (2), almohadilla anular del cristalino (3), córnea (4), cámara anterior (5) que contiene el humor acuoso, cristalino (6), ángulo de filtración (7), conducto de Schlemm (8), fibras de la zónula (9), cuerpo vítreo (10), pecten (11), nervio óptico (12), retina (13), coroides (14), esclerótica (15).

La **esclerótica** de la gallina es de color blanco y de naturaleza conjuntiva; está formada por haces de fibras colágenas y elásticas dispuestas en distintas direcciones y presenta en su parte craneal un anillo de **osículos esclerales**. Estos osículos son placas de tejido óseo esponjoso superpuestos (Fig. 12.10). Su número varía entre 10 a 18 pero en la mayoría de las aves se encuentran unas 14-15 de estas estructuras. Los osículos esclerales se originan de las crestas neurales, proveen protección al globo ocular y contribuyen a mantener su forma; además son el punto de inserción de los músculos ciliares estriados.



**Figura 12.10.** Esclerótica. Coloración H-E. En esta porción de la pared del globo ocular, se puede identificar el osículo escleral (1) con un aumento 10x en la imagen de la izquierda y un detalle a 40x en la imagen de la derecha. Barra:

Una capa de cartílago hialino en forma de copa, denominado **cartílago esclerótico**, se ubica en la parte profunda de la esclerótica, en posición caudal a los osículos esclerales (Fig. 12.11).

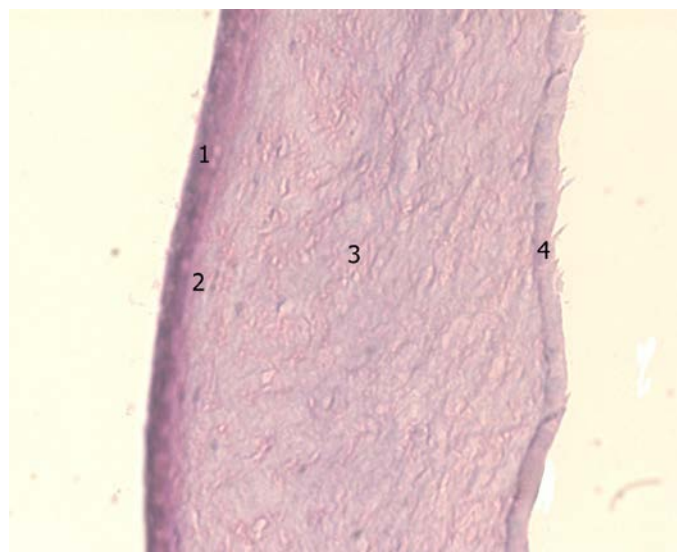


**Figura 12. 11.** Esclerótica de paloma. Coloración H-E. 400x. En esta porción de la pared del globo ocular se puede identificar el cartílago esclerótico (1), en la parte superior de la imagen una porción de la túnica media (2) y fibras musculares lisas del músculo extrínseco del ojo (3).

La **córnea** de las aves, al igual que en otros vertebrados, es transparente y avascular. Entre sus funciones se encuentra la refracción de la luz, gracias a su curvatura (mayor en las especies con ojos globosos o tubulares) y la transmisión de la luz por su transparencia.

La córnea aviar es más delgada que la córnea de los mamíferos aunque su estructura histológica es similar; está formada por cinco capas que se describen a continuación.

- 1) El **epitelio anterior**, una capa superficial de epitelio plano estratificado no queratinizado en el cual finalizan numerosas fibras nerviosas sensitivas.
- 2) La **membrana de Bowman** sobre la cual apoya el epitelio anterior, es gruesa (10  $\mu\text{m}$  en el águila dorada *Aquila chrysaetos*), sumamente fuerte e impide la deformación del epitelio anterior.
- 3) El **estroma corneal**, una capa que ocupa el 90% del espesor de la córnea, está formada por 60 a 70 láminas de fibras paralelas de colágeno I y V, intercaladas con queratocitos dispersos y matriz extracelular que contiene proteoglucanos y glicosaminoglicanos.
- 4) La **membrana de Descemet**, una delgada capa acelular unida al estroma corneal.
- 5) El **epitelio posterior (endotelio)**, de tipo plano simple que recubre a la membrana de Descemet (Fig. 12.12).



**Figura 12.12.** Córnea de paloma. Coloración H-E. 200x. Desde la izquierda de la imagen hacia la derecha se observan el epitelio anterior de tipo plano estratificado no queratinizado (1), la membrana de Bowman (2), el estroma corneal (3) y el epitelio posterior plano (4).

Una particularidad de la córnea aviar es su capacidad para cambiar de forma y, en consecuencia, modificar la refracción de la luz que la atraviesa. Esta acción es mediada por la contracción del músculo esclerocorneal anterior (**músculo ciliar anterior** o **músculo de Crampton**) y permite corregir el punto de enfoque de los objetos (acomodación). Así, la córnea colabora con la función del cristalino cuya curvatura es modificada por la contracción del **músculo esclerocorneal posterior** (**músculo ciliar posterior** o **músculo de Brücke**).

### **Capa media del globo ocular**

La **capa media** del ojo posee como características su densa vascularización y la presencia de abundantes melanocitos. Comprende tres sectores: la **coroides** que ocupa la mitad caudal del ojo, el **cuerpo ciliar** ubicado próximo al cristalino y el **iris** que aparece por delante del cristalino (Fig. 12.9).

La **coroides** es un estrato grueso que colabora en la nutrición de las otras capas del globo ocular. En la coroides se distinguen cuatro capas:

**Lámina supracoroidea.** Forma la transición entre la coroides y la esclerótica. Hacia la esclerótica se encuentra la lámina fusca que, a diferencia de esta estructura en los mamíferos en los que contiene melanocitos y fibras de colágeno, en las aves está formada por varias capas de células fuscales elongadas entre las que se hallan dispersos melanocitos y fibras mielínicas y amielínicas. Más internamente, se encuentran grandes lagunas linfáticas acompañadas por tejido conectivo, melanocitos, algunos linfocitos, células plasmáticas y fibras nerviosas.

**Estroma.** Contiene numerosas arteriolas y vénulas sostenidas por trabéculas de fibras musculares lisas. Entre las trabéculas hay células de varios tipos (fibroblastos, melanocitos y linfocitos) rodeadas por una abundante matriz extracelular formada por manojos de fibras elásticas y colágenas.

**Lámina coriocapilar.** Consiste en una red de capilares fenestrados, adyacentes a la membrana de Bruch.



**Membrana de Bruch.** Es una fina membrana basal que separa la capa coriocapilar del epitelio pigmentado de la retina.

El **iris** es la prolongación rostral de la coroides. Delimita un orificio central, la **pupila**, de forma generalmente circular cuyo diámetro puede ser modificado por acción de los músculos ciliares para regular la entrada de luz. En la estructura del iris se reconocen, desde la región anterior a la posterior, una capa epitelial, un estroma y una capa epitelial fuertemente pigmentada. La capa epitelial anterior consiste en un epitelio plano simple no pigmentado que apoya sobre un estroma de estructura similar al de la coroides. Sin embargo, a diferencia del estroma de la coroides, en el estroma del iris se encuentran abundantes terminaciones nerviosas y fibras musculares mayoritariamente de tipo estriado. Las fibras musculares estriadas dispuestas en forma circunferencial constituyen el **esfínter pupilar** o **músculo constrictor de la pupila**. La pupila circular responde rápidamente a la acomodación y al control voluntario como se puede observar, por ejemplo, en las aves nerviosas o atemorizadas que pueden dilatar o cerrar la pupila. Otro grupo de fibras musculares estriadas se dispone en sentido radial, por detrás el músculo constrictor y forma el **músculo dilatador de la pupila**. La capa más profunda del iris es un epitelio formado por tres a cinco capas de células que contienen gránulos de pigmento redondeados cuya abundancia llega a enmascarar la estructura celular (Fig. 12.13).

El color del iris es el resultado de la cantidad de pigmentos, sus tipos y el grado de vascularización. Las purinas y las pteridinas son los principales pigmentos del iris; los carotenoides tienen un papel menos importante. Las combinaciones de purinas, pteridinas y carotenoides son habituales. En algunas columbiformes el color del iris es influido por la presencia de iridiocitos, células refractivas son responsables de los rápidos cambios de color en el iris de estas aves. En algunas especies, el color del iris puede cambiar con la edad y el sexo. En los guacamayos azules (*Ara ararauna*), el color del iris cambia de marrón a gris según las aves llegan a la adultez, alrededor de los 4 años. Diferencias en la coloración de iris entre los sexos se pueden apreciar en la cacatúa blanca (*Cacatua alba*) en las que el iris de ambos sexos presenta un anillo azul pálido

y el resto es color marrón oscuro en el macho y en las hembras tiene un color rojizo.

El **cuerpo ciliar** es una prolongación del iris hacia el cristalino y está compuesto por un estroma conectivo donde abundan los vasos sanguíneos. Un epitelio pigmentado, formado por una bicapa de células cúbicas, tapiza el cuerpo ciliar y los **procesos ciliares** que son engrosamientos de la región vascular del cuerpo ciliar. Los procesos ciliares contactan con el cristalino y producen el humor acuoso (Figura 12.13). En el espacio entre el cristalino y el cuerpo ciliar se observan haces de fibras musculares lisas que constituyen los músculos ciliares (músculo de Crampton y músculo de Brücke).

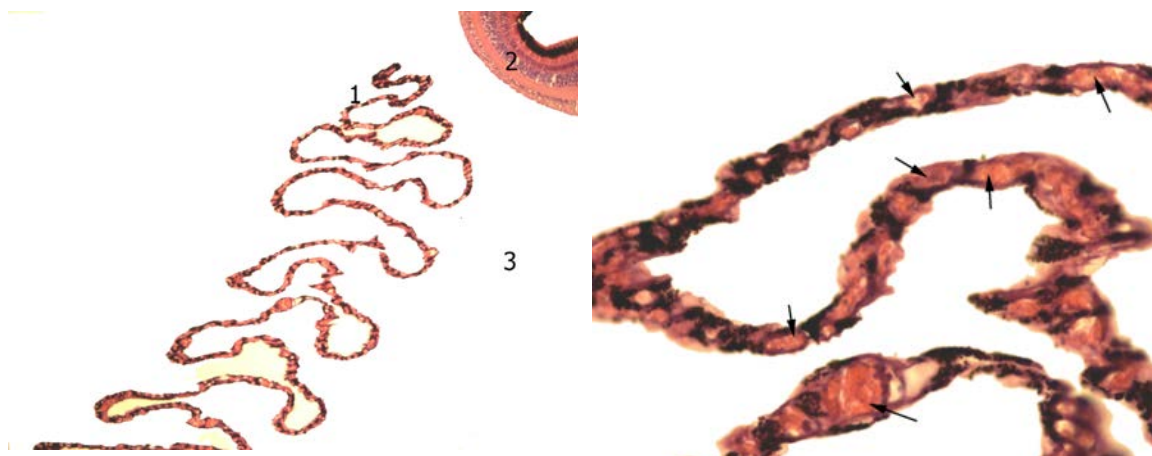


**Figura 12.13.** Cuerpo ciliar e iris de una paloma. Coloración de H-E. 100x. Se observa la córnea (1) como estructura más superficial, en profundidad se ven los procesos ciliares (2) con el iris (3) y el epitelio pigmentado (5). Como estructura interna del ojo se distingue parte del cristalino (4).

## Capa interna del globo ocular

La **capa nerviosa** o **retina** se ubica profunda y concéntricamente respecto de la capa vascular (Fig. 12.9). Es un derivado del prosencéfalo embrionario (copa óptica) y por lo tanto es de origen neuroectodérmico. En contraste con la retina de los mamíferos, la retina aviar es avascular, particularidad que evita la formación de sombras y la posible deflección de la luz. Los estratos celulares que forman la retina se nutren a partir de una estructura vascular llamada **pecten** o peine que se proyecta desde el nervio óptico al interior del humor vítreo (Fig. 12.8 y Fig. 12.9).

El **pecten** es una formación principalmente vascular, delgada y extensamente plegada (Fig. 12.14). El número de estos pliegues se considera que está relacionado con la actividad circadiana y/o las exigencias visuales de las especies individuales. Así por ejemplo, un pecten grande y complejo con 15-20 pliegues se observa generalmente en aves activas durante el día mientras que un pecten de tamaño más pequeño y con 4-5 pliegues se encuentra en las aves con hábitos crepusculares o nocturnos y con reducción de la agudeza visual.

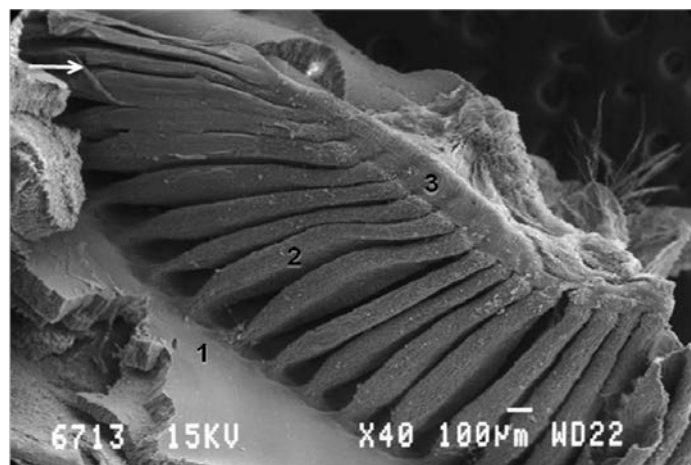


**Figura 12.14.** Pecten de la paloma. Coloración H-E. En el panel a la izquierda (40x) se observan el pecten (1), la retina (2) y la cámara vítreo (3) donde se ubica el pecten. El panel a la derecha se muestra la imagen ampliada del pecten (200x) donde se pueden apreciar (flechas) la gran cantidad de vasos sanguíneos y capilares.

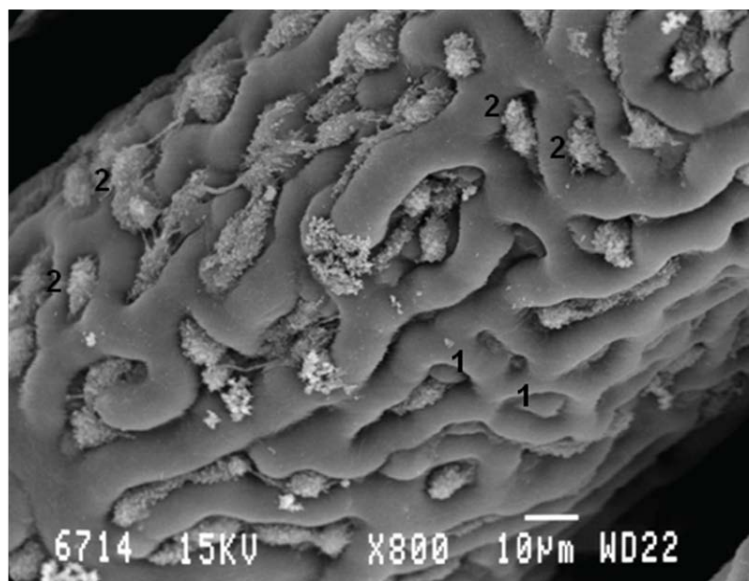
La estructura general del pecten (Fig. 12.14) consiste en un epitelio plano y tejido conectivo con abundantes vasos sanguíneos, mayoritariamente capilares

y células polimorfas pigmentadas. Estas células pigmentarias forman una red anastomosada incompleta alrededor de los capilares y así proveen soporte estructural a los vasos sanguíneos y protegen de la radiación ultravioleta a las células sanguíneas.

En conjunto el pecten se encuentra tapizado por una membrana vitropectineal (Fig. 12.15) que es considerada continuación de la membrana limitante interna de la retina. Sobre los pliegues se encuentran los hialocitos, células fagocíticas cuya superficie se encuentra cubierta de filopodios (Fig. 12.16).



**Figura 12.15.** Micrografía electrónica de barrido del pecten de la perdiz (*Coturnix coturnix*). Se observa la base del pecten (1), los pliegues (2) y el puente de un pecten de tipo plegado. La flecha señala la membrana vitropectineal.



**Figura 12.16.** Micrografía electrónica de barrido de la superficie de una laminilla del pecten de la perdiz (*Coturnix coturnix*). Nótese la presencia de células pigmentarias (1) y de hialocitos (2).

Se han identificado **tres tipos** de pecten: **cónico**, encontrado solo en el kiwi y que es similar por su forma al cono papilar de los lagartos, **bipenado (peine doble)**, típico del avestruz y el ñandú, formado por un pilar central alrededor del cual se disponen numerosas lamelas delgadas en forma vertical y **plegado**, presente en las neognatas, que presenta tres partes diferentes, la base, orientada hacia la retina, los pliegues, dispuestos como un abanico invertido, y el puente, dispuesto como un pasamanos a lo largo del borde orientado hacia el cuerpo vítreo (Fig. 12.15).

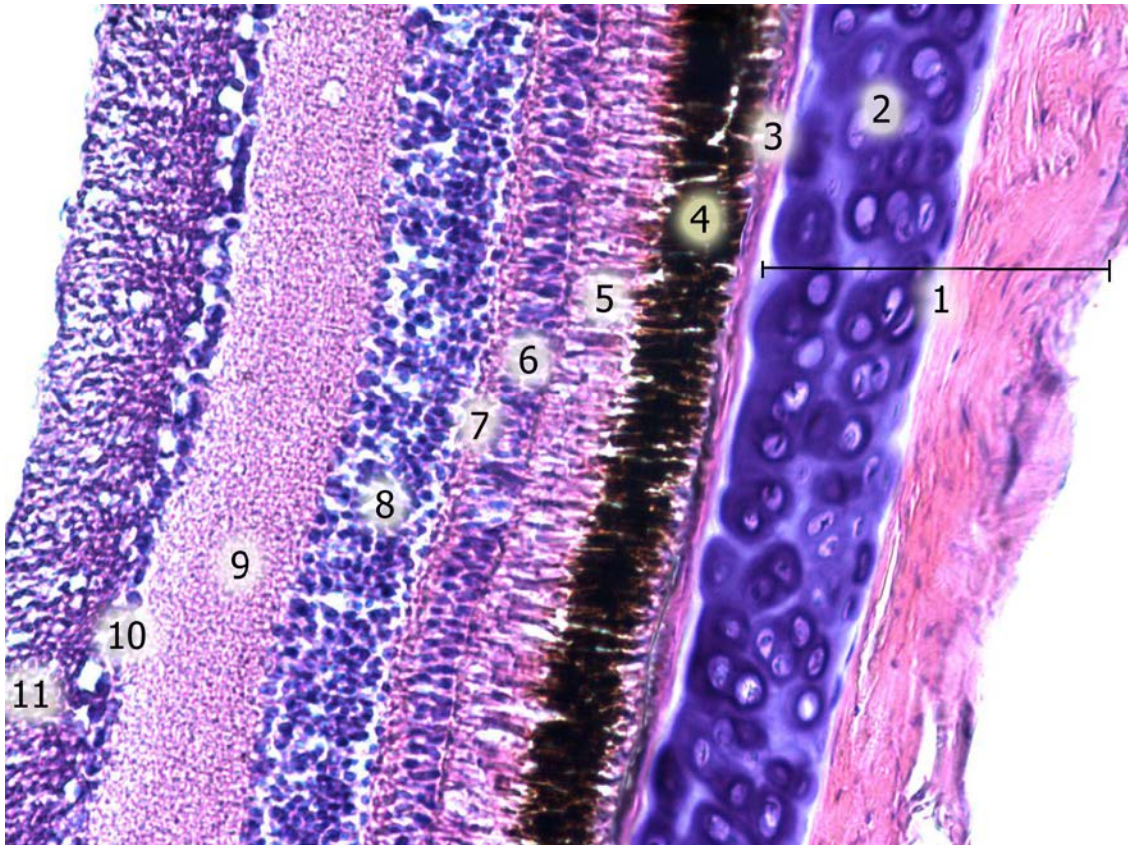
Numerosas potenciales funciones han asignadas al pecten pero pocas cuentan con estudios que las avalen. Esta estructura nutre a la retina, participa en la regulación del pH del humor vítreo, produce fluidos intraoculares, mantiene constante la temperatura intraocular y sacude mecánicamente el humor vítreo durante los movimientos oculares facilitando el desplazamiento de fluidos dentro del ojo.

La **retina** de las aves posee los mismos tipos celulares que se encuentran en los restantes vertebrados. Existen cinco tipos básicos de células: neuronas provistas de **fotorreceptores** (conos y bastones), neuronas **horizontales**, neuronas **bipolares**, células **amacrinas** y neuronas **ganglionares**; entre ellas aparecen células de la glía (células de Müller). Las diferencias entre la retina de las aves y la retina de los mamíferos se relacionan principalmente con el número, conexiones y respuestas fisiológicas de los distintos tipos de neuronas. El número de las neuronas horizontales y amacrinas y las conexiones entre ellas son más abundantes en las aves, hallazgo que sugiere un mayor procesamiento de la información en la retina.

Los **fotorreceptores** también poseen características particulares en las aves. Como otros vertebrados las aves poseen bastones y conos; dentro de estos últimos se identifican conos simples y conos dobles. Más detalles acerca de los tipos de conos pueden consultarse en el Recuadro 12.1.

La **citoarquitectura** de la retina observada con microscopía óptica permite apreciar una organización estratificada formada por 10 capas (Fig. 12.17 y Fig. 12.18). Desde la coroides hacia el humor vítreo se encuentran:

1. El **epitelio pigmentado**, un epitelio cúbico simple en contacto con la coroides cuyas células contienen melanosomas y microvellosidades proyectadas hacia los fotorreceptores.



**Figura 12.17.** Pared del globo ocular de paloma. Coloración H-E. 200x. A la derecha de la imagen se aprecia la esclerótica (1) y el cartílago esclerótico (2) propio de las aves. La capa media del ojo es la coroides donde se distingue la capa coriocapilar (3). Desde la zona media de la imagen y hacia la izquierda se encuentran las siguientes capas de la retina: epitelio pigmentado (4), la capa de fotorreceptores (5), la capa nuclear externa (6), la capa plexiforme externa (7), la capa nuclear interna (8), la capa plexiforme interna (9), la capa ganglionar (10) y la capa de fibras nerviosas (11).

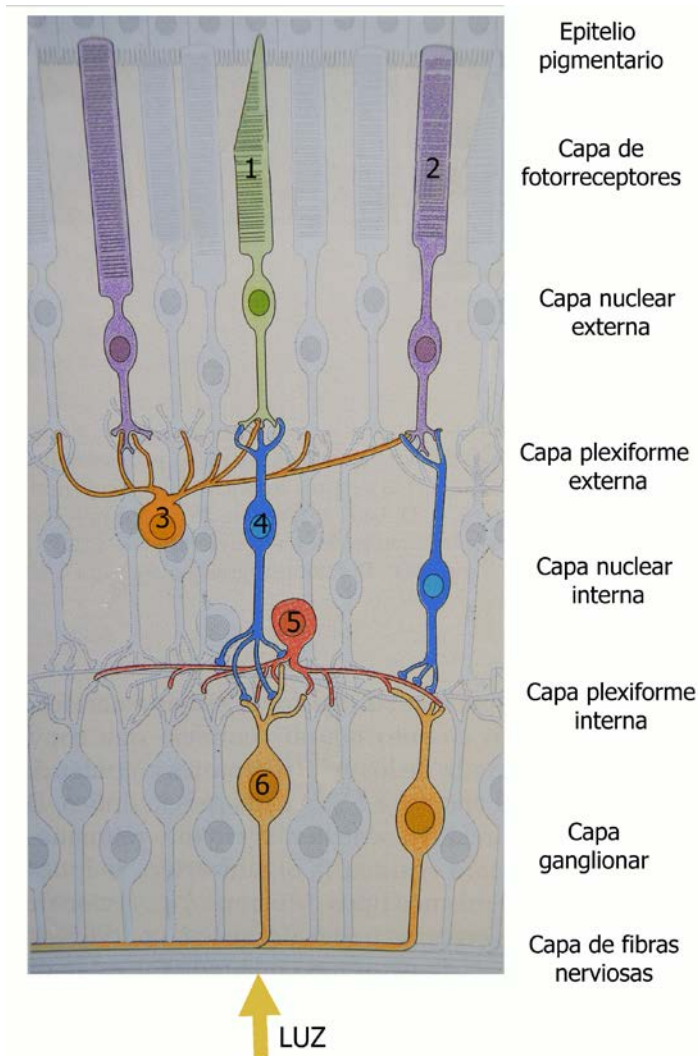
2. La capa de **fotorreceptores** (conos y bastones), con una morfología caracterizada por los abundantes pliegues citoplasmáticos (Fig. 12.18).

3. La **membrana limitante externa**, representada por las prolongaciones de las células de Müller unidas entre sí por zónulas adherentes.

4. La capa **nuclear externa**, que corresponde al sector de los cuerpos celulares donde se ubican los núcleos de los conos y los bastones.

5. La capa **plexiforme externa**, el estrato donde aparecen los contactos sinápticos entre los conos y los bastones con neuronas bipolares y células horizontales del siguiente estrato.

6. La capa **nuclear interna**, formada por los somas de las neuronas bipolares y las células amácrinas e interplexiformes junto a las células de Müller (Fig. 12.18).



**Figura 12.15.** Esquema general de las células de la retina de aves y mamíferos. Las capas de fotorreceptores y la capa nuclear externa están formadas por las células fotorreceptoras denominadas conos (1) y bastones (2); no se han representado los conos dobles. La capa plexiforme externa corresponde a la zona de contactos sinápticos entre los conos y los bastones con células horizontales (3) y neuronas bipolares (4) del siguiente estrato. En la capa nuclear interna, se esquematizan los somas de las neuronas bipolares (4) y las células amácrinas (5). La capa plexiforme interna es otra zona de sinapsis entre las neuronas que conforman la capa nuclear interna y las neuronas ganglionares. En la capa ganglionar se ubica el cuerpo de las neuronas ganglionares (6). La capa de fibras nerviosas contiene axones que se reúnen para formar el nervio óptico.

7. La capa **plexiforme interna**, otra zona de sinapsis entre las neuronas que conforman la capa nuclear interna y las neuronas ganglionares.
8. La capa **ganglionar**, el estrato donde se ubica el cuerpo de las neuronas ganglionares.
9. La capa de **fibras nerviosas**, el conjunto de axones que emergen de las neuronas ganglionares y se reúnen para formar el nervio óptico.
10. La **membrana limitante interna**, una membrana basal que separa la retina del humor vítreo.

El **nervio óptico** es el segundo nervio craneal y se origina en la capa de células ganglionares de la retina. En las aves con visión binocular aproximadamente el 50% de las fibras nerviosas se decusan con las contralaterales en el quiasma óptico. Esta estructura está muy desarrollada y es visible en la superficie ventral del hipotálamo, inmediatamente por delante de la hipófisis. Los tractos ópticos son la continuación de los axones de las neuronas ganglionares de la retina después del quiasma óptico y se continúan sin realizar sinapsis hasta la región ventral del diencefalo donde penetran para alcanzar el estrato óptico del lóbulo óptico.

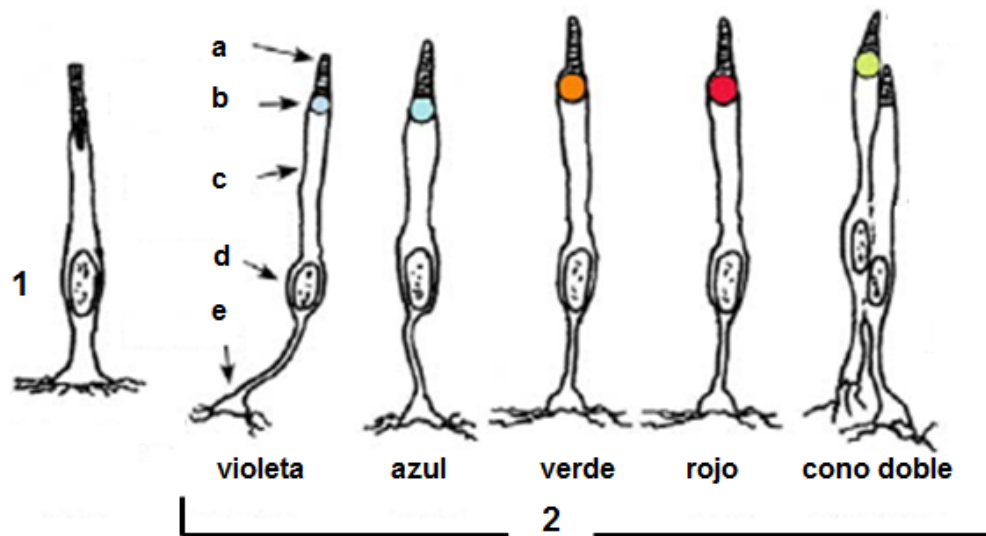
#### **Recuadro 12.1**

##### **Fotorreceptores en la retina aviar: bastones, conos simples y conos dobles**

Como se mencionó con anterioridad, la retina aviar presenta dos tipos de fotorreceptores: **bastones** y **conos** (Fig. 12.19). Los **bastones** son de un solo tipo y su pigmento visual es una opsina con espectro de absorción entre 501 y 509 nm, valor cercano al pigmento visual de onda media presente en uno de los tipos de conos del cual se cree que han evolucionado. Los **conos** pueden presentarse aislados, denominados **simples** o en pares, formando los conos **dobles**. Los **conos dobles** consisten en un cono principal de mayor tamaño y un cono accesorio más pequeño adyacente cuyos segmentos externos están separados de los segmentos externos de los otros fotorreceptores –pero no entre ellos- por procesos celulares que surgen de las células del epitelio



pigmentario. Se considera que los dos miembros de un cono doble están óptica y eléctricamente acoplados.



**Figura 12.19.** Los siete tipos de fotorreceptores de la retina aviar: bastón (1) y conos (2). Se señalan en un cono: el segmento externo (a), la gotita de aceite (b), el segmento interno (c), el núcleo (d) y el terminal sináptico (e). Los conos se clasifican de acuerdo al tipo de gotita lipídica contenida en el segmento interno. Las gotitas de aceite se representan coloreadas según su apariencia en un campo de luz brillante. Nótese que el bastón y el cono secundario del cono doble carecen de gotitas de lípidos.

En los conos aviares se han identificado cuatro clases espectrales distintas de conos simples y un solo tipo espectral de cono doble. Los espectros de absorción de los tipos de conos simples presentan máximos de sensibilidad espectral a las siguientes longitudes de onda: onda larga (LWS): 543-571 nm; onda media (MWS): 497-510 nm; onda corta (SWS): 430-463 nm; ultravioleta/violeta (UVS/VS): 362-426 nm (violeta) en la paloma, hasta los 363-373 nm en muchas especies de passeriformes. La distribución de los conos simples y dobles en la retina estudiada en aves acuáticas y terrestres de diferentes órdenes parece seguir un patrón que se vincula con variables ecológicas – como la dieta y el hábitat– más que con la filogenia de estos grupos.

Los conos simples y el cono principal de los conos dobles contienen **gotitas de aceite** en los extremos distales de sus segmentos internos. Sus denominaciones en los conos dobles y en los conos simples UVS/VS, SWS, MWS y LWS son P (principal), A (accesoria), T (transparente), C (incolora), Y (amarilla) y R (roja), respectivamente. Las gotitas de aceite contienen lípidos

neutros en los que, con excepción del tipo T, se disuelven pigmentos carotenoides. Estas gotitas actúan como filtros cromáticos selectivos, eliminando algunas longitudes de ondas y estrechando el espectro de absorción de los pigmentos visuales. Esto reduce la superposición de respuestas entre los pigmentos e incrementa el número de colores que un ave puede discriminar.

Estudios fisiológicos de alta complejidad junto a estudios conductuales complementarios han demostrado de manera concluyente que muchas aves perciben las radiaciones ultravioleta como colores diferentes del resto del espectro cromático, por lo que puede afirmarse en las aves la **visión tetracromática** vinculada a los conos simples. Se considera que los conos dobles participan en la percepción acromática de movimientos. Por otra parte, la detección de formas, movimiento y visión con poca luz es proporcionada por los fotorreceptores de los bastones. A diferencia de las retinas con predominio de conos de las aves diurnas, las aves nocturnas poseen retinas en las que predominan los bastones. El búho barrado (*Strix varia*) y el búho real (*Bubo virginianus*) tienen bastones, conos únicos y dobles con una relación de 35:1:3 y 30:1:2, respectivamente.

Los lectores interesados en ampliar la información sobre la visión de las aves encontrarán referencias bibliográficas actualizadas al final de este capítulo.

**Variaciones locales de la retina.** Algunas animales poseen regiones especializadas en la retina capaces de producir una agudeza visual mayor que en la retina por fuera de esas regiones. Tales regiones denominadas áreas centrales deben su agudeza elevada principalmente a una mayor densidad de fotorreceptores y células ganglionares. Una **fóvea** es una pequeña porción subespecializada en el centro de algunas de estas áreas en la que se enfocan las imágenes para aumentar la agudeza visual. Las fóveas se caracterizan por el predominio de los conos respecto de los bastones y por el adelgazamiento del espesor de la retina que se compone casi exclusivamente de fotorreceptores a los cuales llega la luz casi sin obstáculos. De acuerdo a estas

especializaciones de la retina, las aves pueden carecer de fovea o presentar una o dos foveas. Las aves que carecen de fovea solo poseen un área central, por ejemplo la mayoría de las aves domésticas como el pollo, la perdiz y la gallineta de Guinea. Las aves con una fovea pueden tener una fovea central (la mayoría de las aves) o bien una fovea situada en la región temporal de la retina (búhos, vencejos). Las aves con dos foveas presentan una fovea central principal, más profunda y con mayor densidad de fotorreceptores, y una fovea temporal secundaria (halcones, águilas, varios passeriformes). La fovea aviar podría funcionar como una ayuda en la navegación debido a que la luz reflejada en una pared de la depresión hacia la otra pared puede estimular respuestas de los fotorreceptores que difieren según el plano de la luz polarizada.

### **Medios de refracción**

Los **medios de refracción** del globo ocular son la **córnea**, el **humor acuoso**, el **crystalino** y el **cuerpo vítreo**.

**Córnea.** La córnea se describió en el apartado que trata la capa externa o fibrosa del globo ocular.

**Humor acuoso.** El **humor acuoso** ocupa los espacios entre la córnea y el iris y entre este último y el cristalino. Presenta una composición similar al líquido cefalorraquídeo junto al ácido ascórbico que, evitaría el daño fotoquímico por su capacidad de absorber radiación ultravioleta. El humor acuoso colabora con el mantenimiento de la presión intraocular y en la estabilidad mecánica de la forma del ojo.

**Cristalino.** El **cristalino** de las aves es un cuerpo flexible, transparente y avascular. Está situado entre las cámaras anterior y posterior del globo ocular donde es sostenido por el iris y las fibras zonulares que se extienden desde el cuerpo ciliar (Fig. 12.9). Su forma es biconvexa y en las especies diurnas la superficie anterior es más aplanada en comparación con las especies nocturnas y acuáticas. Sus principales componentes son la **cápsula**, el **epitelio subcapsular** y el **cuerpo**. La **cápsula** es relativamente delgada y consiste en

colágeno tipo IV que constituye la lámina basal del epitelio subcapsular. Este **epitelio subcapsular** se encuentra en la región anterior y está formado por una capa simple de células cúbicas. El **cuerpo** del cristalino comprende la mayor parte de esta estructura y está compuesto por fibras cristalinas, estructuras que se originan por diferenciación de las células del margen ecuatorial del epitelio subcapsular. Las fibras cristalinas son estructuras alargadas, finas y aplanadas que se orientan paralelas al eje mayor del ojo. En un corte mediosagital se puede apreciar que las fibras cristalinas se disponen en capas concéntricas en las que las fibras que se diferencian más tempranamente quedan situadas en el interior del cuerpo en tanto que las fibras diferenciadas con posterioridad se sitúan cerca de la superficie. Como resultado de la diferenciación las fibras carecen de núcleo y de organelas y acumulan proteínas solubles denominadas cristalinas. En las aves se han identificado diferentes proteínas de la familia de las cristalinas; ellas son:  $\beta$ ,  $\delta$  (50% del peso total del cristalino en las aves adultas),  $\epsilon$  (en el pato y el colibrí) y  $\tau$ . El cristalino contiene además otras proteínas solubles responsables de la biosíntesis de macromoléculas, la proteólisis y la glicólisis. Como característica particular de las aves, el cristalino presenta una **almohadilla anular** que rodea al cuerpo; consiste en grandes fibras cristalinas dispuestas de manera radial con sus núcleos desplazados hacia la periferia. La almohadilla anular está separada del cuerpo por un espacio lleno de fluido, denominada **cámara del cristalino** que representa un resto de la cavidad embrionaria del mismo. Esta disposición anatómica puede ser un mecanismo hidrostático para transmitir presión desde el músculo ciliar al cuerpo del cristalino para facilitar la acomodación.

**Cuerpo vítreo.** El **cuerpo vítreo** se ubica en la cámara posterior del globo ocular, entre el cristalino y la retina (Fig. 12.9); en su interior se encuentra el pecten, una proyección vascular desde el disco óptico que fue descrita en relación a la capa interna del globo ocular. El cuerpo vítreo está rodeado por una membrana vítrea periférica que limita la cavidad cuyo contenido en el pollo muestra dos estados físicos diferentes. Una porción con consistencia de gel que ocupa la mayor parte del cuerpo vítreo y una porción líquida se localiza en

la región más posterior. El componente químico mayoritario del cuerpo vítreo es el agua; otras sustancias presentes son colágeno, glicosaminoglicanos (ácido hialurónico), hexosaminas y ácido ascórbico; esta última sustancia evitaría el daño fotoquímico por su capacidad de absorber radiación ultravioleta.

## **Anexos del ojo**

Los anexos del ojo de las aves incluyen la **conjuntiva**, los **párpados**, los **músculos de la órbita**, las **glándulas lagrimales** y las **glándulas de Harder**.

**Conjuntiva.** Es una delgada membrana mucosa que recubre la superficie posterior de los párpados, denominada conjuntiva palpebral, y la cara anterior del globo ocular, la conjuntiva ocular. El espacio entre la conjuntiva y los párpados es el saco conjuntival. La conjuntiva está formada por un epitelio y una lámina propia. El epitelio varía de plano estratificado no queratinizado en el borde libre palpebral a cilíndrico estratificado a nivel de la conjuntiva ocular; estos epitelios presentan además células caliciformes. La lámina propia es de tejido conectivo laxo y contiene abundantes linfocitos y macrófagos; en profundidad se continúa en una capa de tejido conectivo más denso. En la conjuntiva se encuentra además tejido linfático asociado con zonas B y T dependientes que produce citoquinas e inmunoglobulina A.

**Párpados.** En las aves cubren la superficie externa del globo ocular y comprenden los párpados superior e inferior y el tercer párpado o membrana nictitante. A diferencia de los párpados de los mamíferos, los párpados inferior y superior carecen de glándulas tarsales, sebáceas y sudoríparas. La epidermis de los párpados es delgada y puede carecer de plumas o estar provista en su borde libre de pequeñas filoplumas con un estandarte reducido que reemplazan a las pestañas. Los folículos plumosos suelen asociarse a corpúsculos de Herbst.

El desarrollo de los párpados inferior y superior es desigual: el **párpado inferior** es de mayor tamaño, más delgado y contiene un tarso, placa

fibroelástica de sostén, mientras que el **párpado superior** es corto, grueso y muy poco móvil. El **tercer párpado** o **membrana nictitante** está muy bien desarrollado en las aves, es muy móvil y al desplegarse cubre la totalidad de la superficie palpebral del globo ocular (Fig. 12.20). Es un repliegue fino y elástico de la conjuntiva que carece de soporte cartilaginoso y está situado en la región dorsomedial del globo ocular. Esta membrana puede ser transparente, translúcida o blanca opaca y presentar un borde libre pigmentado.



**Figura 12.20.** En las fotografías se observa el tercer párpado (membrana nictitante) en relación con el ángulo temporal del ojo de un búho (izquierda) y de un cuco quejumbroso (derecha).

El tercer párpado está provisto de un aparato muscular especial de fibras musculares lisas, el músculo piramidal. Sus fibras al contraerse despliegan la membrana nictitante desde el ángulo nasal del ojo para limpiar y proteger la córnea. La relajación de estas fibras permite que el tercer párpado se reintroduzca en el ángulo nasal.

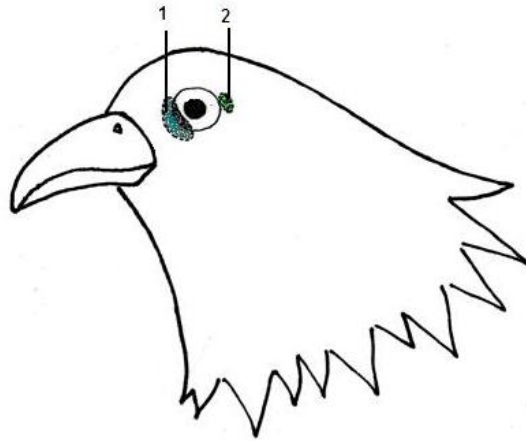
Una organización particular del tercer párpado se ha estudiado en los halcones, rapaces conocidas por sus vuelos en picada para atrapar presas. La membrana nictitante de estas aves posee una banda de tejido cartilaginoso en el borde de avance, denominado pliegue marginal que, con cada parpadeo, barre la película de lágrimas y las partículas extrañas hacia las puncta, las aperturas del aparato lagrimal.

El movimiento del tercer párpado es muy rápido, excepto en los búhos y contribuye, además de humectar a la córnea, a proteger el globo ocular durante

el vuelo y las inmersiones permitiendo una distribución uniforme de las lágrimas sobre la superficie ocular. La humectación del globo ocular proviene de las glándulas lagrimales que se tratan a continuación.

**Glándulas lagrimales.** Las aves presentan dos glándulas lagrimales de posición intraorbitaria; ellas son las glándulas lagrimales pequeñas y las glándulas lagrimales mayores, también denominadas glándula de Harder en honor a J. Harder quien las describiera por primera vez en 1694.

Las **glándulas lagrimales** pequeñas se localizan en el ángulo temporal de la cavidad orbitaria (Fig. 12.21).



**Figura 12.21.** Esquema de la ubicación topográfica de las glándulas lagrimales en las aves. Se señalan la glándula de Harder (1) y la glándula lagrimal (2).

El **estroma** de las glándulas lagrimales incluye una cápsula fina de tejido conectivo denso y delgadas trabéculas. Su **parénquima** comprende glándulas tubulares compuestas que producen una secreción mucosa. A diferencia de los mamíferos en los cuales las glándulas lagrimales poseen varios conductos, en las glándulas lagrimales de las aves existe un único conducto excretor que se abre en el saco conjuntival y lleva la secreción hacia la superficie del globo ocular. Este conducto está tapizado por un epitelio simple que varía de cúbico a cilíndrico y que contiene además células caliciformes dispersas.

La **glándula de Harder** se encuentra en la región ventromedial de la cavidad ocular. También se la denomina glándula del tercer párpado. Su **estroma** está formado por la **cápsula** y los **tabiques** que la dividen en lóbulos y lobulillos de

tamaño variable. La **cápsula** contiene tejido conectivo denso irregular junto a tejido adiposo, vasos sanguíneos, nervios y, en algunas aves, fibras musculares lisas. El **parénquima** está formado por glándulas compuestas. Se han descrito tres tipos de glándula. El tipo I corresponde a glándulas tubuloacinares compuestas y se encuentran en los falconiformes, columbiformes y psitaciformes. El tipo II corresponde a aquellas glándulas tubulares compuestas que se presentan en los pingüinos, pelícanos, cigüeñas, patos y gansos. El tipo III es una combinación de los tipos I y II y se encuentra en un grupo muy diverso de aves que incluye a las grullas, pájaros carpinteros, aves limnícolas –jacanas, playeros, paloma antártica- y los paserinos. Debido a que los grupos de aves terrestres no poseen glándulas de tipo II en tanto que los grupos de aves acuáticas pueden presentar glándulas de tipo II o de tipo III que contiene un componente tipo II, se ha sugerido que el tipo II de glándula podría estar relacionado con el hábito acuático.

El epitelio de estas glándulas es cilíndrico simple y sus células contienen vesículas de secreción. En el pavo se han identificado dos grupos de vesículas, un grupo en la región basal que contiene lípidos y otro situado en la región apical cuyo contenido es fibrilar y probablemente mucoide. Por dentro de la lámina basal que rodea a las células glandulares se ha identificado la presencia de células mioepiteliales. El tejido conectivo intersticial es laxo y contiene agregados de células inmunitarias.

El sistema de conductos incluye un conducto excretor primario de posición central en la glándula, conductos secundarios amplios y conductos terciarios cortos. Todos ellos están revestidos por un epitelio simple cuyas células varían de cúbicas a cilíndricas; entre ellas se encuentran células caliciformes. El conducto excretor primario lleva la secreción hasta la superficie bulbar de la membrana nictitante. La secreción de esta glándula es principalmente de tipo mucosa pero puede contener lípidos en algunas aves.

El tejido linfático de esta glándula se encuentra en varias localizaciones. El epitelio del conducto excretor presenta células plasmáticas localizadas por debajo del epitelio del conducto excretor y, en el pato también se encuentran también en posición intraepitelial. El conducto excretor contiene regiones FAE



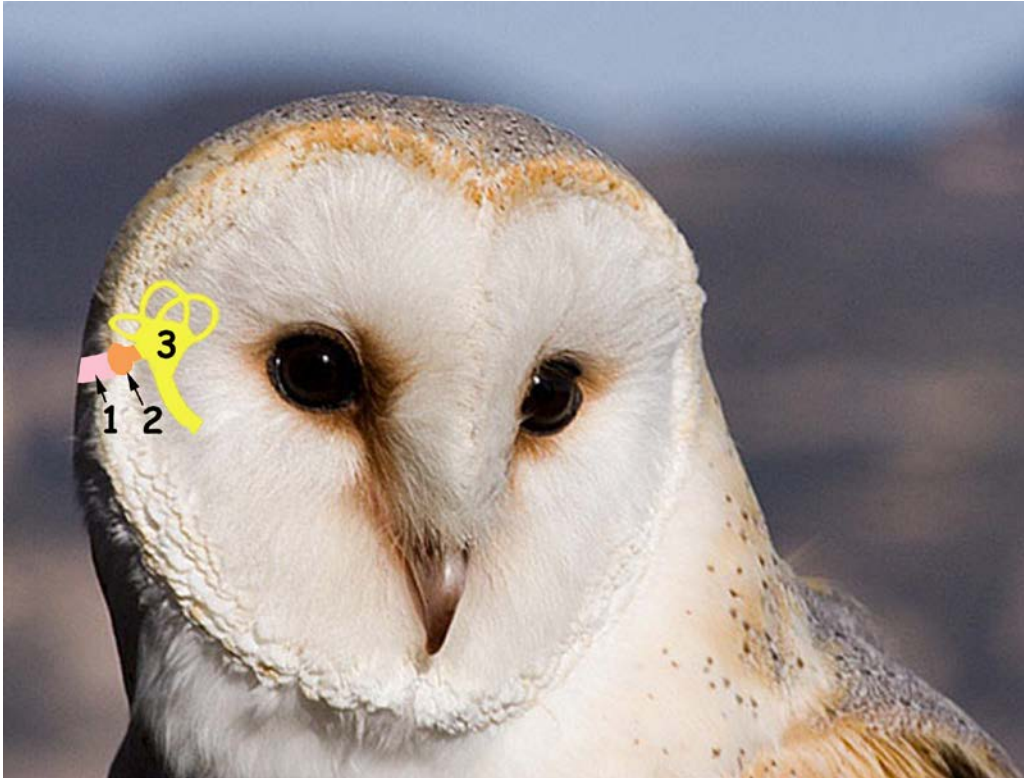
(véase capítulo 4, tejido linfático y sistema inmunitario). De acuerdo a la región de la glándula, pueden encontrarse linfocitos T, macrófagos, centros germinativos con linfocitos B como también acúmulos de linfocitos B y células plasmáticas. Las células plasmáticas secretan diferentes clases de inmunoglobulinas (Y, A y M) que se incorporan a la secreción de la glándula. En la mayoría de los vertebrados terrestres la glándula de Harder secreta fluidos que lubrican la membrana nictitante y protegen la córnea. En las aves, la gran cantidad de células inmunitarias que contiene, hace que a la función anterior se sume su participación en la respuesta inmunitaria local.

## Sentido de la audición

### **Características generales de la audición de las aves**

Las investigaciones han mostrado que las aves detectan sonidos en un rango con un límite superior entre los 10-20 kHz (incluso mayor en algunos búhos) y un límite inferior entre los 50-300 Hz. Esta es una recepción muy similar a la que posee el oído humano. En los búhos y las lechuzas se incrementa este rango porque estas aves dependen de una ancha banda de sonidos para detectar a sus presas. Por otra parte, existen pruebas realizadas en las palomas domésticas que han mostrado que poseen una sensibilidad adicional en la franja de los infrasonidos.

La vía auditiva de las aves y de los mamíferos posee grandes similitudes morfológicas y fisiológicas que sugieren una evolución paralela para codificar las vibraciones y movimientos del aire en ambientes terrestres. Anatómicamente el oído de las aves es muy similar al de los mamíferos y consta de tres partes: **oído externo**, **oído medio** y **oído interno** (Fig. 12.22).



**Figura 12.22.** Sobre a fotografía de la cabeza de la lechuza se realizó un esquema que muestra la proyección aproximada del oído externo (1), del oído medio (2) y del oído interno (3).

### **Oído externo**

El **oído externo** recibe las ondas de sonido transmitidas por el aire y las conduce hasta la membrana timpánica.

En las aves, el oído externo carece del pabellón auricular y presenta un **conducto auditivo externo** poco desarrollado. Este conducto está revestido por una piel fina y floja que contiene glándulas ceruminosas. Se abre en la superficie de la cabeza a través del meato auditivo externo que se encuentra rodeado por un disco auricular (Fig. 12. 23). La piel del disco auricular contiene folículos plumosos, glándulas tubulares ceruminosas y sebáceas. Pueden encontrarse plumas especializadas que están adaptadas para minimizar las turbulencias en el vuelo pero no obstruyen la transmisión del sonido. En las aves acuáticas existe un repliegue de piel que se cierra cuando se sumergen para evitar daños al oído por la presión del agua.



**Figura 12.23.** La fotografía muestra el meato auditivo externo (1) de una gallina.

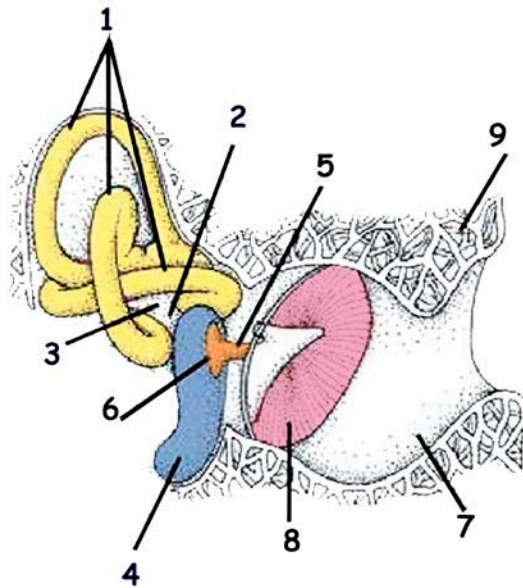
### **Oído medio**

El **oído medio** transmite los movimientos de la membrana timpánica al oído interno a través de un huesecillo, la columela.

Los componentes del oído medio incluyen a la **cavidad timpánica**, la **columela** y la **membrana timpánica**. La **cavidad timpánica** es irregular y está relacionada con los espacios de los huesos neumáticos del cráneo. Se comunica con la cavidad bucofaríngea por las trompas auditivas. La cavidad timpánica está revestida por un epitelio plano simple que descansa sobre una delgada capa conectiva, firmemente adherida al periostio. La cavidad timpánica de las aves contiene un único huesecillo, la columela, a diferencia de lo que ocurre en los mamíferos que poseen tres huesecillos (martillo, yunque y estribo).

La **columela** consiste en dos segmentos: la extracolumela y la columela propiamente dicha. La extracolumela está formada por tejido cartilaginoso hialino que puede osificarse; se fija mediante tres procesos a la membrana timpánica. La columela propiamente dicha es de naturaleza ósea y su estructura histológica es similar a la de un hueso largo. Se extiende hasta la pequeña ventana oval a la cual se une mediante una porción de forma cónica.

Este huesecillo conduce las vibraciones producidas por el sonido desde la membrana timpánica hacia la ventana oval (Fig. 12.24).

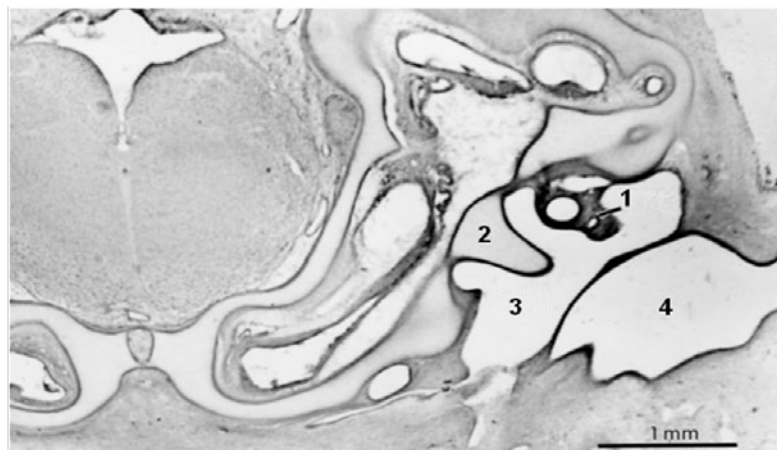


**Figura 12.24.** En el esquema se observan algunos componentes del oído de las aves. Los canales semicirculares (1), el sáculo (2), el utrículo (3), y la cóclea (4) forman parte del oído interno. En el oído medio se pueden distinguir la columela (5) y la ventana oval (6) mientras que hacia la derecha del esquema se encuentra el oído externo con su conducto auditivo externo (7) y la membrana del tímpano (8). Los huesos del cráneo (9) rodean las diferentes partes del oído.

La **membrana timpánica** tiene forma oval en la mayoría de las aves estudiadas y su estructura histológica es similar a la descrita en los mamíferos. Consta de tres capas de las cuales la capa intermedia está formada por tejido conectivo fibroso. La capa externa corresponde a un epitelio estratificado plano queratinizado. La capa interna consiste en un epitelio plano simple que se continúa con el revestimiento de la cavidad timpánica. La membrana timpánica se fija directamente en los huesos del cráneo que la rodean.

La cavidad timpánica posee una placa sensorial denominada **órgano paratimpánico**. Se localiza en la pared medial, por arriba de las trompas auditivas (Fig. 12.25). El órgano paratimpánico es una vesícula con forma de barril, llena de fluido mucoso que, en su pared medial, contiene un epitelio pseudoestratificado cubierto por una cúpula gelatinosa (Fig. 12.26). En este epitelio se han identificado dos tipos celulares: células de sostén y células sensoriales. Las células de sostén son células cilíndricas y angostas; se

extienden desde la lámina basal hasta la superficie libre. Estas células encuentran unidas entre sí por numerosas uniones gap. Algunos autores consideran que las células de sostén contribuyen a la producción del fluido que contiene este órgano. Las células sensoriales por su ultraestructura son similares a las células de la línea lateral de los peces y se denominan células ciliadas de tipo II. Estas células ciliadas tienen forma de vasija y presentan en su superficie apical unas 40-100 estereocilias y un quinocilio dirigidos hacia la cavidad del órgano. Las células ciliadas reciben inervación aferente y eferente mediante fibras nerviosas mielínicas y amielínicas. Una descripción detallada de las células ciliadas puede consultarse en el apartado sobre los conductos semicirculares (véase más adelante).



**Figura 12.25.** Localización del órgano paratimpánico (1) en el oído medio de un embrión de pollo. Se señalan la columela (2), la cavidad timpánica (3) y el conducto auditivo interno (4)

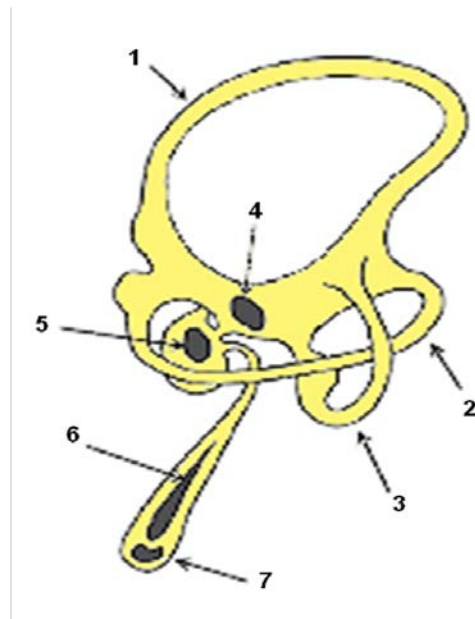


**Figura 12.26.** Sección transversal del órgano paratimpánico del pollo. Se observan las células ciliadas con marcación positiva para anticuerpos anti-GABA.

Entre los vertebrados estudiados, un órgano paratimpánico presumiblemente funcional se ha encontrado en estados post-embrionarios solo en juveniles de aligatores, una especie de murciélago y en las aves. Entre aquellas aves en las cuales se ha estudiado se encuentran especies no voladoras como los pingüinos y también otras que son hábiles voladoras; entre ellas el cernícalo común *Falco tinnunculus* y el vencejo *Cypselus apus* en las cuales se ha registrado su mayor tamaño. Está ausente en algunas aves como los búhos y periquitos. Se considera que el órgano paratimpánico es el responsable de transmitir información barométrica y/o altimétrica al cerebro aviar. Sin embargo, hasta el momento, las escasas investigaciones realizadas sobre tales funciones no han resultado concluyentes.

### **Oído interno**

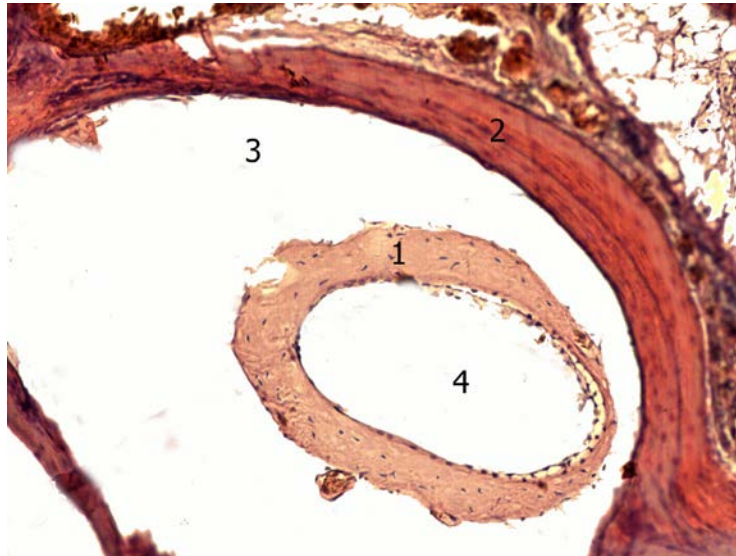
El oído interno contiene varios parches sensoriales relacionados con la audición y el equilibrio. Está alojado dentro de un laberinto óseo que contiene un **laberinto membranoso** (Fig. 12.24), entre ambos se alberga la **perilinf**, un líquido semejante al líquido cefalorraquídeo. Los componentes del laberinto óseo son los **canales semicirculares**, el **vestíbulo** y el **canal coclear**; estos se corresponden con los componentes del laberinto membranoso que comprenden los **conductos semicirculares**, el **sáculo** y el **utrículo** (contenidos en el vestíbulo) y el **conducto coclear** (Fig. 12.27). El laberinto óseo se comunica con el oído medio por las ventanas oval y redonda.



**Figura 12.27.** Representación esquemática de los componentes del laberinto membranoso en la paloma. Se destacan los conductos semicirculares anterior (1), lateral (2) y posterior (3), las máculas utricular (4) y sacular (5), la papila basilar (6) y la mácula de la lagena (7).

El laberinto membranoso contiene **endolinfa**, un líquido de composición similar al líquido intracelular en cuanto a su contenido iónico, es rico en  $K^+$  y posee una baja concentración de  $Na^+$ . El origen de la endolinfa no ha sido aclarado; varios autores coinciden que parte de él se produce en células especializadas y vasos sanguíneos del tegmento vasculoso del conducto coclear (véase más adelante).

Los **conductos semicirculares** son tres (anterior, lateral y posterior); se originan y terminan en el utrículo. Poseen una pared delgada compuesta por un mesotelio que apoya sobre una lámina conjuntiva (Fig. 12.28). Generalmente se encuentran ubicados en posición excéntrica dentro del canal semicircular.



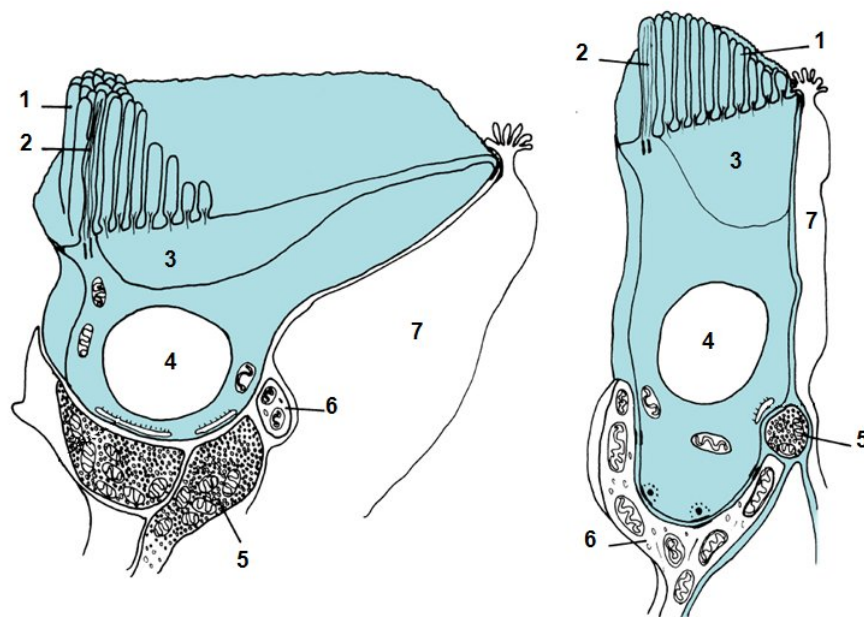
**Figura 12.28.** Sección del oído interno de la paloma. Coloración H-E. 200x. Se observa el conducto semicircular (1) contenido dentro del canal semicircular (2). Se señalan además el espacio perilinfático (3) entre el conducto semicircular y el canal semicircular y la luz del conducto semicircular (4) revestida por un epitelio plano simple.

En uno de sus extremos, los conductos semicirculares presentan una dilatación denominada **ampolla**. En la ampolla se encuentra una estructura sensorial denominada **cresta ampular** formada por células epiteliales cubiertas por una cúpula gelatinosa de proteínas y polisacáridos. El epitelio descansa sobre una capa de tejido conectivo laxo.

El epitelio de las crestas ampulares es de tipo pseudoestratificado en el cual las células de sostén se intercalan irregularmente con las células ciliadas. Las células ciliadas son los receptores sensoriales y de ellas se reconocen dos tipos, denominados **células ciliadas tipo I** y **tipo II**. Estos dos tipos celulares no apoyan sobre la lámina basal. Las **células ciliadas de tipo I** (Fig. 12. 29) tienen forma de pera, con su parte apical formando un cuello más angosto y una base redondeada más ancha que contiene al núcleo esférico. Su superficie apical orientada hacia la endolinfa está cubierta por numerosas y largas estereocilias cuya longitud aumenta gradualmente hacia el único quincilio que presentan estas células en uno de sus lados. Las estereocilias son más angostas en la base, contienen en su interior un haz de filamentos de actina que se continúa en la porción apical de la célula en una densa red terminal denominada placa cuticular. El quincilio es el pelo sensorial de mayor longitud;



tiene una estructura interna similar a una cilia (9 pares de microtúbulos periféricos y un par central) y está unida a un cuerpo basal. El citoplasma de las células ciliadas de tipo I contiene abundantes mitocondrias y un complejo de Golgi supranuclear bien desarrollado. Estas células están rodeadas en su totalidad por una fibra nerviosa que adopta la forma de cáliz y con la cual forman varios contactos sinápticos. Los cálices pueden rodear a más de una célula ciliada.

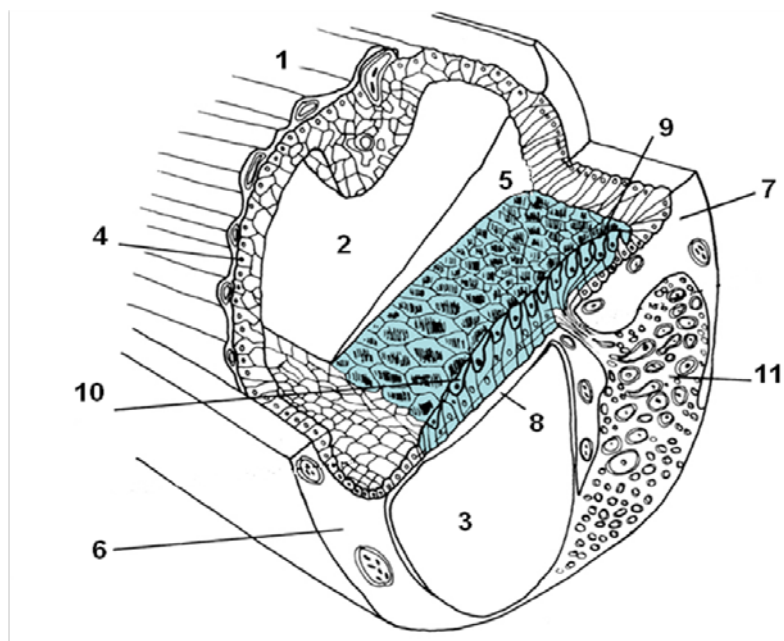


**Figura 12.29.** Representación esquemática de las células ciliadas de tipo I (izquierda) y de tipo II (derecha). Se señalan los estereocilios (1), el quincilio (2), la placa cuticular (3), el núcleo (4), las terminaciones nerviosas eferentes (5) y aferentes (6) y las células de sostén (7).

Las **células ciliadas de tipo II** (Fig. 12. 29) poseen una forma cilíndrica más regular que las células de tipo I. Sus núcleos son esféricos y están situados a distinta altura pero, en general, están más cerca de la superficie libre que los núcleos de las células tipo I. Los detalles citológicos son similares en los dos tipos celulares y las células ciliadas de tipo II se diferencian fundamentalmente de las de tipo I por su distinta inervación. Las células ciliadas de tipo II están en contacto con terminales nerviosas solo por su parte basal pero cada célula es inervada por numerosas terminales.

Las **células de sostén** son de tipo cilíndrico y se extienden desde la lámina basal hasta la superficie libre del epitelio. Presentan escasas microvellosidades en su superficie apical, núcleos esféricos u ovoides y extensas uniones ocluyentes entre sí y con las células ciliadas. La función de las células de sostén se ha relacionado con el soporte mecánico y nutricional de las células ciliadas y además se ha sugerido que participarían en el metabolismo de la endolinfa.

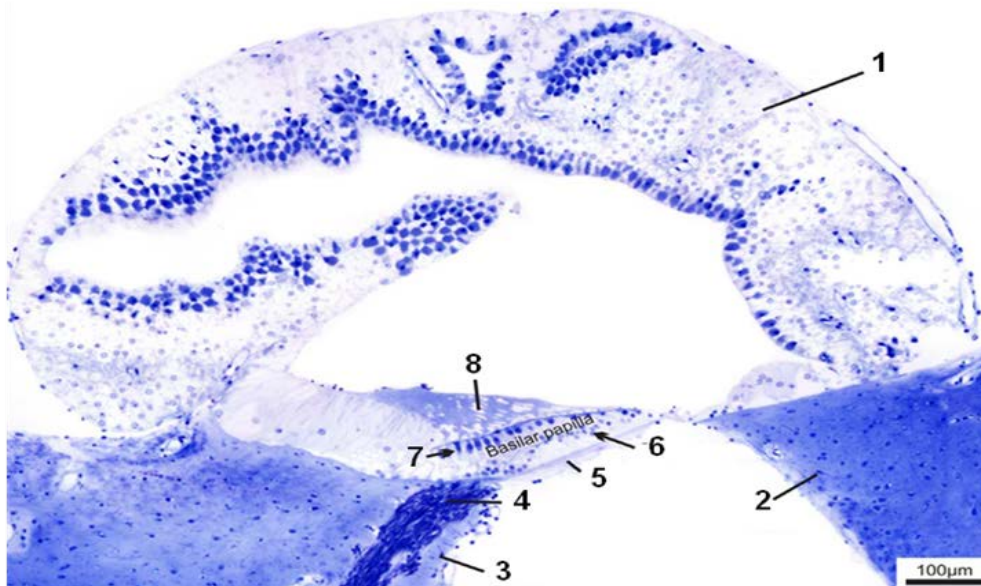
El **canal coclear** de las aves difiere del caracol (o cóclea) de los mamíferos en que es más corto y no está enrollado sino ligeramente curvado en su extremo. Su longitud oscila entre 3 mm, en las aves de canto, a 12 mm, en los búhos; contiene entre 3.000 y 17000 células sensoriales. Desde las paredes óseas se proyecta lateralmente un marco de cartílago que se extiende hacia la región media donde se localiza la membrana basilar; de esta forma el canal coclear queda dividido en tres sectores denominados escala vestibular, escala media o conducto coclear y escala timpánica (Fig. 12. 30). De estos compartimientos el conducto coclear contiene endolinfa y los dos restantes, perilinfa.



**Figura 12.30.** Sección esquemática del conducto coclear. Se señalan la escala vestibular (1), la escala media o conducto coclear (2), la escala timpánica (3), el tegmento vasculoso (4) y la membrana tectoria (5). El marco cartilaginoso, con sus sectores abneural (6) y neural (7) se continúan con la membrana basilar (8) donde apoya la papila basilar, destacada en color celeste, y que contiene las células ciliadas altas (9) y las células ciliadas bajas (10). Se observa además el ganglio coclear (11).

El **conducto coclear** es la continuación del laberinto membranoso; está separado de las escalas vestibular y timpánica por dos membranas denominadas tegmento vasculoso y membrana basilar, respectivamente. En su interior se aloja el órgano auditivo de las aves y cuenta, en su extremo distal, con una dilatación en forma de saco denominado lagena (Fig. 12.27), que contiene una mácula con células ciliadas de tipo I y II.

El **tegmento vasculoso** es una membrana plegada que protruye en la luz del conducto coclear (Fig. 12.30 y 12.31). Consiste en una base de tejido conectivo laxo que contiene una densa red de capilares sanguíneos y que está revestido por un epitelio.



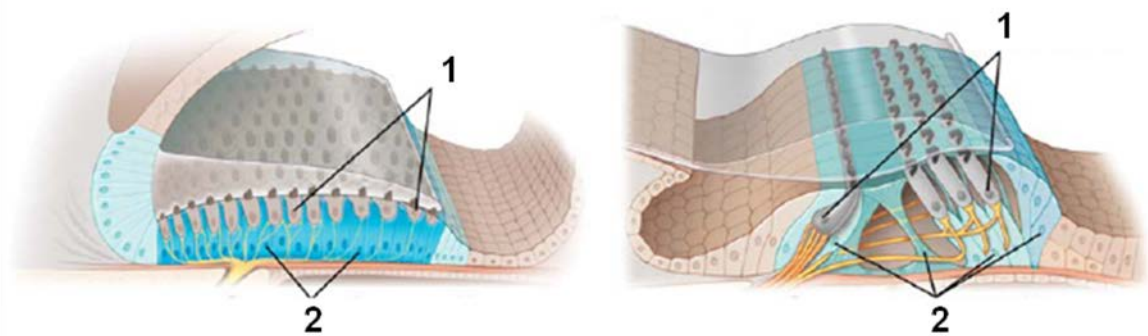
**Figura 12.31.** Corte transversal del conducto coclear. Microscopio electrónico de transmisión. Se señalan las principales estructuras: tegmento vasculoso (1), borde abneural (2), borde neural (3), fibras nerviosas (4), membrana basilar (5), células de sostén (6), células ciliadas (7) y membrana tectoria (8).

El epitelio del tegmento vasculoso muestra una característica particular: está altamente vascularizado. En se diferencian dos tipos de células: células oscuras y células claras. Las células oscuras tienen forma de matraz y poseen abundantes mitocondrias, interdigitaciones basolaterales de su membrana y microvellosidades apicales. Las células claras, en cambio, generalmente carecen de microvellosidades y se disponen rodeando a las células oscuras. Los capilares son de tipo continuo, presentan unas pocas vesículas endocíticas

y ocasionalmente se asocian con pericitos. Estos capilares intraepiteliales se localizan en el interior del epitelio o a lo largo de su borde con la rampa vestibular. El tegmento vasculoso ocupa la misma posición que la membrana vestibular (o de Reissner) de los mamíferos y es probablemente homólogo de la estría vascular de los mamíferos. De acuerdo a las especializaciones epiteliales descritas se considera que secreta endolinfa.

La **membrana basilar** está compuesta por varias capas de tejido. La porción central corresponde a dos capas de tejido conectivo denso en las cuales las fibras se orientan de manera transversal. La superficie orientada hacia la escala timpánica está separada de las capas anteriores por un estrato de tejido conectivo laxo y está revestido por una capa de células epiteliales cúbicas. La membrana basilar está separada del epitelio sensorial de la papila basilar por su lámina basal.

La **papila basilar** de las aves consiste en células de sostén y células ciliadas sensoriales y se corresponde con el órgano de Corti de los mamíferos (Fig. 12.31 y 12.32).



**Figura 12.32.** Dibujo esquemático de la papila basilar de las aves (izquierda) y del órgano de Corti de los mamíferos (derecha). En ambos esquemas se señalan las células ciliadas (1) y las células de sostén (2).

La papila basilar es un parche epitelial de varios milímetros de largo, con un ancho de 50-60 células. Contiene **células de sostén** y **células ciliadas**. Las **células de sostén** no son sustancialmente diferentes de aquellas células localizadas en otras porciones del laberinto membranoso descritas anteriormente. Son cilíndricas, se extienden hasta la superficie del epitelio y alteran entre las células ciliadas. Su apariencia es homogénea y no muestran

especializaciones citomorfológicas. Se han descrito, además de las células de sostén, dos tipos celulares adicionales: las **células hialinas** y las **células del borde**. Las **células hialinas** se localizan en el borde inferior de la papila basilar y deben su nombre a su apariencia translúcida al microscopio óptico. Son células altamente especializadas que contienen abundantes haces de filamentos de actina en la mitad basal de su citoplasma. Se relacionan con otras células hialinas mediante uniones gap y reciben terminaciones nerviosas eferentes. Las **células del borde** se disponen en varias capas y separan a las células hialinas de las células de sostén y células ciliadas. Sobre su superficie se encuentran terminaciones nerviosas especializadas como también uniones gap que las relacionan entre sí y con las células hialinas y las células de soporte. El papel de las células hialinas y las células del borde en la regeneración de la papila basilar no ha sido esclarecido.

Las células ciliadas de las aves son dos tipos, denominados **células ciliadas altas** y **células ciliadas bajas**. Un tipo de célula ciliada intermedia en tamaño y posición se ha descrito en algunas especies de aves. Las **células ciliadas altas** son más altas que anchas y se encuentran en el borde superior (neural, cerca del ganglio coclear) del epitelio. Las **células ciliadas bajas** en cambio, son más anchas que altas y se localizan hacia el borde inferior (abneural) del epitelio; entre estos sectores existen células ciliadas que muestran una transición gradual en su tamaño y forma. Ambos tipos celulares presentan en la región apical un área cuticular densa de la cual emergen un gran número de estereocilias y un único quiniocilio. Los manojos de estereocilias de cada célula se encuentran asociadas entre sí por conexiones de material extracelular. Las estereocilias están en contacto con la membrana tectoria. Los núcleos de las células ciliadas altas y bajas son ovoides.

Las células ciliadas reciben inervación aferente y eferente. Las células ciliadas altas reciben principalmente fibras aferentes en tanto que las células ciliadas bajas son invadidas solo por fibras eferentes. Una característica particular de las células ciliadas aviares es su capacidad de proliferar luego de sufrir daños por drogas ototóxicas o por trauma acústico. Esta capacidad regenerativa aviar no disminuye con la edad o tras sucesivas lesiones. En los mamíferos, por el

contrario, el órgano de Corti no reemplaza las células dañadas. La presencia de una población de células madre en la papila basilar ha hecho que estas células aviares se constituyan en modelos para estudiar las rutas de señalización que podrían utilizarse para recuperar las células sensoriales auditivas en los mamíferos.

La **membrana tectoria** (Fig. 12.31) cubre la superficie apical de las células ciliadas. Es una gruesa matriz extracelular densa, de apariencia fibrogranular. Las fibrillas están densamente empaquetadas y embebidas en una sustancia amorfa. Entre los componentes de esta membrana se han identificado dos proteínas no colágenas denominadas  $\alpha$ - y  $\beta$ -tectorinas. La parte inferior de la membrana tectoria tiene un aspecto semejante al de un panal de abejas en el cual protruyen las estereocilias de las células ciliadas.

### **Percepción del sonido en las aves**

La percepción del sonido en las aves es en muchos aspectos similar a la de los mamíferos. El oído externo conduce las ondas sonoras del medio ambiente que chocan contra la membrana timpánica y producen su vibración. La vibración de la membrana timpánica es transmitida al oído interno por la columela que empuja a la ventana oval.

La vibración de la ventana oval causa ondas de presión en los fluidos del oído interno finalmente producen el movimiento de la membrana basilar en la cual están localizadas las células ciliadas sensoriales (papila basilar). Los cambios de presión en la perilinfa y la endolinfa encerradas en el laberinto se reflejan en movimientos de la membrana que cubre la ventana redonda.

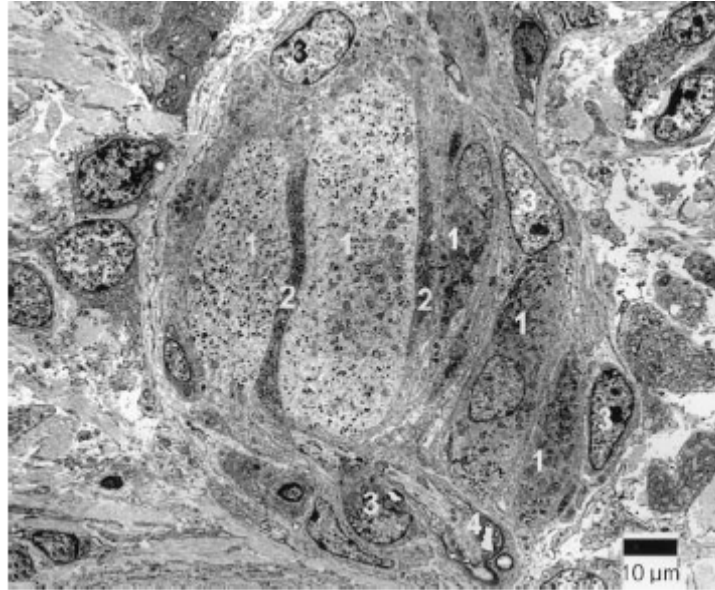
Al vibrar la membrana basilar, las células ciliadas se mueven contra la membrana tectoria, sus estereocilias se desplazan y se produce la distorsión de la zona apical de las células ciliadas. Las conexiones entre las estereocilias abrirían canales iónicos mecanosensitivos que producirán la despolarización de las células ciliadas. La liberación de neurotransmisores por las células ciliadas

hacia las fibras nerviosas genera impulsos nerviosos que viajan al cerebro y estimulan los centros auditivos (Fig. 12.1).

## Sentido del tacto

Es interesante señalar que las aves carecen de terminaciones nerviosas en la epidermis. Los **mecanorreceptores** de las aves sensibles a la presión y la vibración incluyen a las **células de Merkel**, los **corpúsculos de Grandry** y los **corpúsculos de Herbst**.

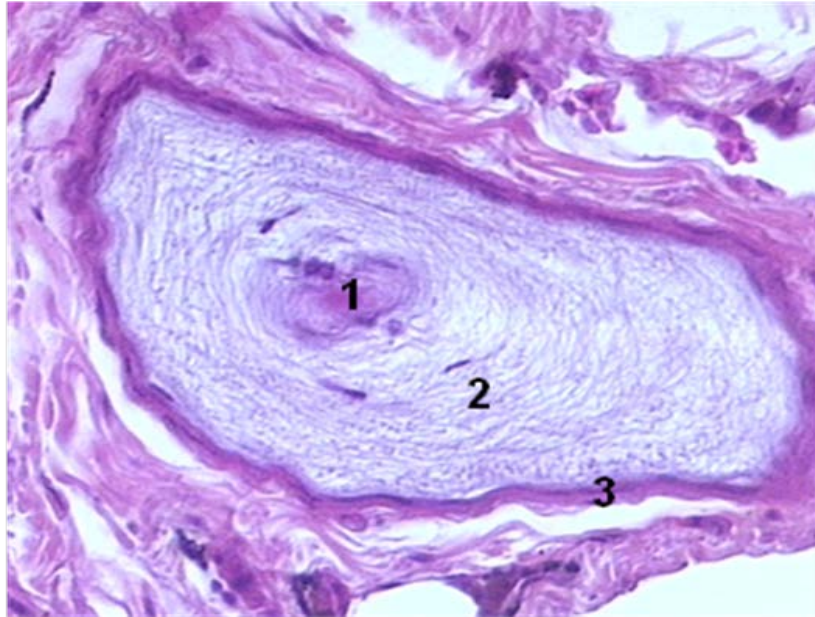
Las **células de Merkel** en las aves se ubican en la dermis, cerca de la lámina basal, a diferencia de lo que ocurre en los mamíferos que presentan estas células en su epidermis. No obstante la diferente localización, las células de Merkel aviares tienen características estructurales y funcionales similares a las células de Merkel de los mamíferos. Son células grandes que se disponen paralelas a la lámina basal; en su ultraestructura además de las organelas típicas como mitocondrias y ribosomas presentan gránulos osmiófilos característicos. Su citoplasma forma proyecciones digitiformes que realizan sinapsis con terminaciones nerviosas sensitivas aferentes. Estas características morfológicas se relacionan con su función como mecanorreceptores. En la piel del pico las células de Merkel suelen agruparse en grandes cantidades. En algunas aves acuáticas como los patos y los gansos las células de Merkel forman terminaciones especializadas denominadas **corpúsculos de Grandry** (Fig. 12.33), donde se estas células se encuentran agrandadas y están rodeadas por vainas producidas por las células de Schwann. En otras aves suelen formar pequeñas agrupaciones en contacto con una terminación nerviosa y células de Schwann sin llegar a formar verdaderos corpúsculos.



**Figura 12.33.** Micrografía electrónica de un corpúsculo de Grandry. El corpúsculo contiene células de Grandry (1) terminales nerviosas (2) y está rodeado por capas laminares de células gliales (3). Un único axón (4) llega a este corpúsculo.

Los **corpúsculos de Herbst** aparecen distribuidos uniformemente en toda la dermis y suelen estar asociados a los folículos plumosos. Son especialmente abundantes en las comisuras del pico y en las plumas táctiles del pico (cerdas) donde cumplen una importante función para detectar los alimentos. También se los encuentra en los dedos de las patas y la lengua de algunas aves. Estos corpúsculos son similares a los corpúsculos de Pacini de los mamíferos si bien contienen un menor número de núcleos en su interior. Están compuestos por un axón amielínico aplanado, de posición central, que es rodeado por un bulbo central formado por células de Schwann aplanadas y dispuestas de manera concéntrica (Fig. 12.34). La membrana de las células de Schwann adyacentes al axón forma una compleja red de lamelas que contacta con prolongaciones digitiformes emitidas por el axón. Por fuera del bulbo interno, se encuentra el espacio capsular que contiene escasas células endoneurales y láminas concéntricas de fibras colágenas que separadas por un líquido similar a la linfa;. Externamente, una vaina de tejido conectivo denso perineural forma la cápsula externa que separa a los corpúsculos de los tejidos de la dermis.





**Figura 12.34.** Corpúsculo de Herbst del pico de un pato. Coloración H-E. 40x. Se diferencian el bulbo interno (1), el espacio capsular (2) y la cápsula externa (3).

El sentido del tacto junto con el sentido de la vista son los más importantes para la selección del alimento. Los corpúsculos táctiles se ubican en zonas relacionadas con la toma y prensión del alimento como son la punta y los bordes del pico, la lengua, la cavidad bucofaríngea, el paladar duro; transmiten percepciones relativas al tamaño, forma, dureza y cualidades de las sustancias alimenticias. Puesto que la superficie corporal del ave está cubierta de plumas, la presencia de receptores táctiles en la piel es de poca utilidad. Sin embargo, existen células sensibles al tacto alrededor de la base de ciertas plumas. Estas células registran el ángulo que forma la pluma con el cuerpo, y probablemente informan al ave sobre la manera en que tiene dispuestas sus plumas.

#### **Recuadro 12. 2**

##### **El magnetismo terrestre y las aves: magnetorrecepción**

Numerosos estudios conductuales han aportado evidencia que muchos animales obtienen información geoposicional a partir de la percepción del campo magnético terrestre. Este campo magnético posee diferencias de

inclinación que varían desde el ecuador hasta los polos magnéticos y los cambios de este ángulo pueden utilizarse para obtener información sobre la latitud terrestre.

Se sospecha desde hace más de un siglo, que las aves migratorias utilizan un sistema de magnetorrecepción para orientarse en el extenso recorrido migratorio que realizan año tras año. Se ha postulado la existencia de receptores específicos de magnetismo en el pico, la retina y el oído interno de las aves.

Los acúmulos de hierro encontrados en el pico de las aves son sensibles al magnetismo. Estudios recientes han demostrado que el hierro se localiza en el interior de los macrófagos y no en células sensoriales. Por otro lado, la sección del nervio trigémino que transporta la sensibilidad de amplios sectores de la cara, que incluyen el pico, no altera la capacidad de volar y de orientarse correctamente en el espacio.

Otras investigaciones sugieren que la recepción del campo magnético es un proceso dependiente de la luz y esta información se percibe por cambios en la bioquímica de la retina. Experimentos conductuales realizados en palomas y aves migratorias apoyan esta teoría; por ejemplo, especies de passeriformes mostraron una orientación normal bajo luz monocromática dentro del espectro azul-verde, mientras que estaban desorientadas con la luz amarilla y roja. Otros datos de comportamiento indican una compleja relación entre la longitud de onda de la luz y la recepción magnética. Los criptocromos, ubicados en las neuronas fotorreceptoras de la retina, se han indicado como las estructuras responsables de esta señalización. Estas flavoproteínas de señalización para la luz azul y verde se encuentra en una amplia variedad de plantas y animales y se postula que en la retina emiten radicales libres por acción de ciertas longitudes de onda y esta reacción se sugiere como la responsable de la detección de las variaciones del campo magnético. Los registros extracelulares realizados en la raíz del nervio óptico y en el tectum óptico identificaron circuitos neuronales que respondieron a los cambios en el Norte magnético.

Por otro lado, un grupo de investigadores han identificado a un otolito particular del oído interno (lagena) como el principal magnetorreceptor en las aves. La

activación de este receptor impulsa la actividad de neuronas del núcleo vestibular caudal, del tálamo dorsal, de ciertas áreas del hipocampo y del hiperpalium. Los detallados estudios conductuales e histológicos realizados por estos autores han aportado evidencia contundente para afirmar que el sistema de navegación de las aves depende del oído interno y además, que dicho sistema posee un circuito de centros neurales encargados de procesar la información de variación del campo magnético terrestre.

## Bibliografía

Arechvo I, Zahnert T, Bornitz M, Neudert M, Lasurashvili N, Simkunaite-Rizgeliene R, Beleites T (2013) The ostrich middle ear for developing an ideal ossicular replacement prosthesis. *European Archives of Oto-Rhino-Laryngology* 270: 37-44.

Aris F, Pournalis AF (2013) Scanning Electron Microscopic Studies of the Pecten Oculi in the Quail (*Coturnix coturnix japonica*) *Anatomy Research International* Article ID 650601, 6 pages. <http://dx.doi.org/10.1155/2013/650601>.

Bacha WJ, Wood LM (1991) *Atlas color de Histología Veterinaria*. Intermédica. Buenos Aires.

Balazs EA, Laurent TC, Laurent UBG, DeRoche MH, Bunney DM (1959) Studies on the structure of the vitreous body: VIII. Comparative biochemistry. *Archives of Biochemistry and Biophysics* 81: 464-479.

Bassnett S, Winzenburger PA (2003) Morphometric analysis of fiber cell growth in the developing chicken lens. *Experimental Eye Research* 76: 291-302.

Braekevelt CR (1984) Retinal pigment epithelial fine structure in the nighthawk (*Chordeiles minor*). *Ophthalmologica* 188: 222-231.

Burns RB, Maxwell MH (1979) The structure of the Harderian and lacrimal gland ducts of the turkey, fowl and duck. A light microscope study. *Journal of Anatomy* 128: 285-292.

- Corfield J, Kubke MF, Parsons S, Wild JM, Köppl C (2011) Evidence for an Auditory Fovea in the New Zealand Kiwi (*Apteryx mantelli*). PLoS ONE 6(8):e23771.
- De Stefano ME, Mugnaini E (1997a) Fine Structure of the Choroidal Coat of the Avian Eye Lymphatic Vessels. Investigative Ophthalmology & Visual Science. 38: 1241-1260.
- De Stefano ME, Mugnaini E (1997b) Fine structure of the choroidal coat of the avian eye. Vascularization, supporting tissue and innervations. Anatomy Embryology 195: 393–418.
- Dickman JD, Huss D, Lowe M (2004) Morphometry of otoconia in the utricle and saccule of developing Japanese quail. Hearing Research 188: 89-103.
- Estrada Flores E, Uribe Aranzábal MC (2002) Atlas de Histología de los Vertebrados. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Frisancho JC, Fritsma L, Raphael Y (1997) Presynaptic terminals in hyaline cells of normal and overstimulated chick inner ears. Journal of Neurocytology 26: 121-131.
- Getty R, Sisson S, Grossman JD (1990) Anatomía de los animales domésticos. Tomo II. Salvat. México.
- Giannessi F, Ruffoli R (1996) The ultrastructure of the sensory hairs of the paratympanic organ receptor cells in chicken. Anatomy and Embryology (Berl) 193: 569-575.
- Giannessi F, Ruffoli R, Giannessi F (2013) Giovanni Vitali: Discoverer of the paratympanic organ. Annals of Anatomy 195: 5-10.
- Gómez G, Celii A (2008) The peripheral olfactory system of the domestic chicken: physiology and development. Brain Research Bulletin 76: 208-216.
- Goodyear RJ, Richardson GP (2002) Extracellular matrices associated with the apical surfaces of sensory epithelia in the inner ear: Molecular and structural diversity. Journal of Neurobiology 53: 212–227.
- Grim M, Halata Z (2000) Developmental origin of avian Merkel cells. Anatomy and Embryology 202: 401-410.

Halata Z, Grim M, Bauman KI (2003) Friedrich Sigmund Merkel and His “Merkel Cell”, Morphology, Development, and Physiology: Review and New Results. *The Anatomical Record Part A* 271A:225-239.

Hart NS (2001a) The Visual Ecology of Avian Photoreceptors. *Progress in Retinal and Eye Research* 20: 675-703.

Hart NS (2001b) Variations in cone photoreceptor abundance and the visual ecology of birds. *Journal of Comparative Physiology A* 187: 685-698.

Hart NS y Hunt DM (2007) Avian Visual Pigments: Characteristics, Spectral Tuning, and Evolution. *The American Naturalist* 169 (suppl): S7-S26.

Hodges RD (1974) *The histology of the fowl*. Academic Press. Londres.

Hofman R, Segenhout JM, Wit HP (2009) Three dimensional reconstruction of the pigeon inner ear. *Journal of Vestibular Research* 19: 21-26.

Illescas Landgrave A, Gómez Estrella S (1994) Estudio morfológico del oído interno de la paloma doméstica (*Columbia livia*). *Ciencia Veterinaria* 6: 309-346.

Jezler PC, Braga MBP, Perlmann E, Squarzoni R, Borella MI, Barros PSM, Milanelo L, Antunes A (2010) Histological analysis of eyeballs of the striped owl *Rhinoptynx clamator* en Méndez-Vilva A y Díaz J (eds) *Microscopy: Science, Technology, Applications and Education* Formatex:1047-1054.

Jin EH, Peng KM, Wang JX, Du AN, Tang L, Wei L, Wang Y, Li SH, Song H (2008) Study of the Morphology of the Olfactory Organ of African Ostrich Chick. *Anatomia Histologia Embryologia* 37: 161-165.

Jones MP, Pierce KE, Ward D (2007) Avian Vision: A Review of Form and Function with Special Consideration to Birds of Prey. *Journal of Exotic Pet Medicine* 16: 69-87.

Kandel ER, Jessel TM, Schwartz JH (1998) *Neurociencias y Conducta*. Ed. Prentice Hall. Madrid.

Kawamura S, Blow NS, Yokoyama S (1999) Genetic analyses of visual pigments of the pigeon (*Columba livia*). *Genetics* 153: 1839-1850.

Kondoh D, Nashimoto M, Kanayama S, Nakamuta N, Taniguchi K (2011) Ultrastructural and Histochemical Properties of the Olfactory System in the Japanese Jungle Crow, *Corvus macrorhynchos*. *Journal of Veterinary Medical Sciences* 73: 1007-1014.

- Köppl C (2011) Birds - same thing, but different? Convergent evolution in the avian and mammalian auditory systems provides informative comparative models. *Hearing Research* 273: 65-71.
- Kozlov KA (2001) Vertebrate Crystallins—from Proteins to Genes. *Russian Journal of Developmental Biology* 32: 265-282.
- Kram JA, Mantey S, Corbo JC (2010) Avian Cone Photoreceptors Tile the Retina as Five Independent, Self-Organizing Mosaics. *PLoS ONE* 5: e8992.
- Lucas A M, Stettenheim PR (1972) Avian anatomy. Integument. *Agriculture Handbook* 362, Publication of U.S. Department of Agriculture, Washington, D.C.
- McKeegan DEF (2002) Spontaneous and odour evoked activity in single avian olfactory bulb neurons. *Brain Research* 929: 48-58.
- Mobini B (2012) Histological and histochemical studies on the Harderian gland in native chickens. *Veterinari Medicina* 57: 404-409.
- Necker, R (2000) The avian ear and hearing en: Whittow GC (ed). *Sturkie's Avian Physiology*. Academic Press. Londres. Pág. 21-38.
- Nicol JAC, Arnott HJ (1974) Tapeta lucida in the eyes of goatsuckers. *Proceedings of the Royal Society London B* 187: 349-352.
- Oláh I, Ververde M (2008) Structure of the Avian Lymphoid System en Davidson F, Kaspers B, Schat K (ed). *Avian immunology*. Academic Press. Londres. Pág: 13-50.
- Oliphant LW (1987) Pteridines and Purines as Major Pigments of the Avian Iris. *Pigment Cell Research* 1: 129-131.
- Oliveira CA, Telles LF, Oliveira AG, Kalapothakis E, Goncalves-Dornelas H, Mahecha GAB (2006) Expression of different classes of immunoglobulin in intraepithelial plasma cells of the Harderian gland of domestic ducks *Anas platyrhynchos*. *Veterinary Immunology and Immunopathology* 113: 257-266.
- Payne AP (1994) The harderian gland: a tercentennial review. *Journal of Anatomy* 185:1-49.
- Rojas LM, Ramirez Y, McNeil R, Mitchell M, Marin G (2004) Retinal morphology and electrophysiology of two Caprimulgiformes birds: the cave-living and nocturnal Oilbird, and the crepuscularly and nocturnally foraging Common Pauraque. *Brain, Behavior and Evolution* 64: 19-33.

- Ronaghi M, Nasr M, Heller S (2012) Concise review: Inner ear stem cells-an oxymoron, but why? *Stem Cells* 30: 69-74.
- Schwarze E (1981) *Compendio de Anatomía Veterinaria. Tomo V. Anatomía de las aves.* Acribia. Zaragoza.
- Vallejo ValdezateLÁ, Gil-Carcedo Sañudo E, Gil-Carcedo Sañudo MD, Pablos López M, Gil-Carcedo García LM (2007) Del oído medio de las aves (*Struthio camelus*). Datos para la fisiología de la transmisión en sistemas de un único osículo en la cadena. *Acta Otorrinolaringológica Española* 58: 246-251.
- Von Bartheld CS, Giannessi F (2011) The paratympanic organ: a barometer and altimeter in the middle ear of birds? *Journal of Experimental Zoology Part B Molecular and Developmental Evolution* 316: 402-408.
- Walls GL (1942) *The Vertebrate Eye and Its Adaptive Radiation.* The Cranbrook Institute of Science. Bloomfield Hills, Michigan.
- Wiltschko W, Wiltschko R (2002) Magnetic compass orientation in birds and its physiological basis. *Naturwissenschaften* 89:445-452.
- Zakir M, Wu LQ, Dickman JD (2012) Morphology and innervation of the vestibular lagena in pigeons. *Neuroscience* 209: 97-107.

## Créditos de las fotos e ilustraciones

Los editores han respetado la procedencia de todo el material gráfico que se reproduce en esta obra y su *copyright*. En caso de error u omisión, se enmendará en cuanto sea posible. Al mismo tiempo deseamos agradecer a autores y editoriales por permitir el uso de esos materiales en este texto.

### Portada del libro

Diseño: Santiago Ciancaglini, sobre un original de María Cristina Estivariz, reproducido con permiso de la autora.

### Capítulo 1 Introducción

Todas las fotografías pertenecen al autor del capítulo (D. Montalti), con las siguientes excepciones:

Fotografía de apertura: descargada de <http://topwalls.net/bird-on-sunset/>

Fig. 1.2. Panel izquierda: autor Qatar& Me, descargado de [http://commons.wikimedia.org/wiki/File%3AAltricial\\_chicks.jpg](http://commons.wikimedia.org/wiki/File%3AAltricial_chicks.jpg); panel derecha descargado de <http://charlottesmenagerie.blogspot.com.ar/>.

Fig. 1.3. Fotografía panel derecha descargado de <http://www.ostrichfun.com/media/wallpapers/>; kiwi: autor Hannes Grobe, descargado de [http://commons.wikimedia.org/wiki/File%3AKiwi\\_hg.jpg](http://commons.wikimedia.org/wiki/File%3AKiwi_hg.jpg); ñandú: fotografía de M. B. J. Picasso.

Fig. 1.8. Fotografía cortesía M. C. Chiale.

Fig. 1. 11. Descargada de [http://www.123rf.com/photo\\_3318834\\_helemeted-quinea-fowl-with-striking-white-spotted-feathers.html](http://www.123rf.com/photo_3318834_helemeted-quinea-fowl-with-striking-white-spotted-feathers.html).

Fig. 1. 16. Autor Albolar, descargada de [http://en.wikipedia.org/wiki/File:Anna%27s\\_Hummingbird\\_drinking\\_2005-12-09.JPG#globalusage](http://en.wikipedia.org/wiki/File:Anna%27s_Hummingbird_drinking_2005-12-09.JPG#globalusage).

### Capítulo 2 Sistema tegumentario

Fotografía de apertura: autor Alex Proimos, descargada de [http://commons.wikimedia.org/wiki/File%3AEagle\\_Claws\\_\(8447814214\).jpg](http://commons.wikimedia.org/wiki/File%3AEagle_Claws_(8447814214).jpg).

Fig. 2.1. Microfotografía de C. Barbeito y M. B. J. Picasso; esquema modificado de Matoltsy (1969).

Fig. 2.2. Microfotografía de C. Barbeito y M. B. J. Picasso.

Fig. 2.3. Imagen descargada de <http://biodidac.bio.uottawa.ca/>.

Fig. 2.4. Fotografías de Mariana Picasso; esquema descargado de <http://biodidac.bio.uottawa.ca/>.

Fig. 2.5. Fotografía de M. B. J. Picasso.

Fig. 2.6. Fotografía de M. B. J. Picasso.

Fig. 2.7. Fotografía de M. B. J. Picasso.

Fig. 2.8 y 2.9. Esquemas realizados por M. B. J. Picasso.

Fig. 2.10 - 2.14. Fotografías cortesía de M. C. Mosto.

Fig. 2.15. Autor Ralf Pfeifer, descargada de <http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Buerzeldruese.jpg>.

Fig. 2.16 – 2.20. Fotografías y microfotografías de M. C. Chiale y C. Barbeito.



### Capítulo 3 Sangre y sistema circulatorio

Fotografía de apertura descargada de <http://www.redargentina.com>.

Fig. 3.1. Diagrama realizado por M. A. Flamini.

Fig. 3.2. Fotografía y esquema de M. A. Flamini.

Fig. 3.3. Fotografías de M. A. Flamini.

Fig. 3.4. Microfotografía de M. A. Flamini.

Fig. 3.5. Ilustración realizada por S. Ciancaglini.

Fig. 3.6. - 3.7. Microfotografías de M. A. Flamini.

Fig. 3.8. Diagrama realizado por M. A. Flamini.

Fig. 3.9. – 3.10. Microfotografías de M. A. Flamini.

Fig. 3.11. Micrografía electrónica reproducida con permiso de la editorial de: Maxwell, MH (1973) Comparison of heterophil and basophil ultrastructure in six species of domestic birds. *Journal of Anatomy* 115: 187-202.

Fig. 3.12. – 3.15. Microfotografías de M. A. Flamini.

Fig. 3.16. Micrografía electrónica reproducida con permiso de la editorial de: J Maxwell, MH (1973) Comparison of heterophil and basophil ultrastructure in six species of domestic birds. *Journal of Anatomy* 115: 187-202.

Fig. 3.17. – 3.23. Microfotografías de M. A. Flamini.

Fig. 3.24. Micrografía electrónica reproducida con permiso de la editorial de: Daimon T, Uchida K (1978) Electron microscopic and cytochemical observations on the membrane systems of the chicken thrombocyte. *Journal of Anatomy* 125 (Pt 1): 11–21.

Fig. 3.25. Fotografía de M. A. Flamini.

Fig. 3.26. - 3.30. Microfotografías de M. A. Flamini.

Fig. 3.31. Fotografía de M. A. Flamini.

Fig. 3.32. Descargada de: <http://fossilpenguins.wordpress.com/2010/12/>

Fig. 3.33. Esquema y microfotografía reproducida con permiso de la editorial de: Midtgård U (1981) The *Rete tibiotarsale* and Arterio-venous Association in the Hind Limb of Birds: A Comparative Morphological Study on Counter-current Heat Exchange Systems. *Acta Zoologica* 62: 67-87.

### Capítulo 4 Tejido linfático y sistema inmunitario

Fotografía de apertura: autor Trolley music, descargada de [http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Juvenile\\_'pekin'\\_duck.jpg](http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Juvenile_'pekin'_duck.jpg).

Fig. 4.1. Dibujo realizado por M. F. Alvarado Pinedo.

Fig. 4.2. Microfotografía de M. F. Alvarado Pinedo.

Fig. 4.3. Dibujos realizados por el M. A. Márquez; microfotografía de M. F. Alvarado Pinedo.

Fig. 4.4. Ilustración realizada por M. F. Alvarado Pinedo.

Fig. 4.5. Microfotografía de M. F. Alvarado Pinedo.

Fig. 4.6. Microfotografías tomadas por M. F. Alvarado Pinedo; dibujo realizado por M. A. Márquez.

Fig. 4.7 -4.10. Microfotografías de M. F. Alvarado Pinedo.

Fig. 4.11. Dibujo realizado por M. F. Alvarado Pinedo.

Fig. 4.13. Dibujo realizado por M. F. Alvarado Pinedo.

### Capítulo 5 Sistema digestivo

Fotografía de apertura: descargada de <http://www.funbaz.com/wallpapers/birds/parrot/parrot-eating-fruit.html>

Fig. 5.1. Dibujo realizado por M. A. Márquez.

Fig. 5.2. Fotografía cortesía de M. B. J. Picasso.  
 Fig. 5.3 – 5.4. Microfotografías de M. A. Flamini.  
 Fig. 5.5. Microfotografía gentileza de M. E. Samar. Reproducido con permiso de: Samar ME, Ávila RE, de Fabro SP (1993) Histophysiology of the salivary glands in birds with different food regimens. Revista Facultad Ciencias Médicas Universidad Nacional de Córdoba 51: 35-39.  
 Fig. 5.6. Microfotografía gentileza de M. E. Samar. Reproducido con permiso de: Samar ME, Ávila RE, de Fabro SP (1993) Histophysiology of the salivary glands in birds with different food regimens. Revista Facultad Ciencias Médicas Universidad Nacional de Córdoba 51: 35-39.  
 Fig. 5.7. Esquema original realizado por P. F. Andrés Laube.  
 Fig. 5.8 – 5.10. Microfotografía de M. A. Flamini.  
 Fig. 5.11. – 5.12. Fotografías tomadas de: Gillespie MJ, Haring VR, McColl KA, Monaghan P, Donald JA, Nicholas KR, Moore RJ, Crowley TM (2011) Histological and global gene expression analysis of the 'lactating' pigeon crop. Biomed Central Genomics 12:452. doi: 10.1186/1471-2164-12-452.  
 Fig. 5.13. Esquema original realizado por M. A. Márquez y modificado por P. F. Andrés Laube.  
 Fig. 5.14. Microfotografía de M. A. Flamini.  
 Fig. 5.15 - 5.16. Esquema original realizado por P. F. Andrés Laube.  
 Fig. 5.17 – 5.19. Microfotografías de M. A. Flamini.  
 Fig. 5.20. Fotografía de M. A. Flamini.  
 Fig. 5.21 -5.22. Microfotografías de M. A. Flamini.  
 Fig. 5.23. Esquema original realizado por P. F. Andrés Laube.  
 Fig. 5.24 – 5.25. Microfotografías de M. A. Flamini.

## Capítulo 6 Sistema respiratorio

Foto de apertura: autora Malene Thyssen, descargada de <http://commons.wikimedia.org/wiki/User:Malene>.

Fig. 6.1. Dibujo realizado por M. A. Márquez.  
 Fig. 6.2. Imagen redibujada por M. A. Márquez a partir de Hodges (1974).  
 Fig. 6.3 – 6.4. Microfotografías de M. A. Flamini.  
 Fig. 6.5. Dibujo realizado por M. A. Márquez.  
 Fig. 6.6. Imagen redibujada por M. A. Márquez a partir de <http://en.wikipedia.org/wiki/File:Syrinx.jpg>, autor original: Uwe Gille.  
 Fig. 6.7. Imagen descargada de: <http://people.eku.edu/ritchisong/birdrespiration.html>.  
 Fig. 6.8. Microfotografía de M. A. Flamini.  
 Fig. 6.9 – 6.10. Microfotografías de M. A. Flamini.  
 Fig. 6.11. Microfotografía de C. Barbeito.  
 Fig. 6.12. Micrografía electrónica reproducida y adaptada con permiso de la editorial de: Maina J (2000) What it takes to fly: the structural and functional respiratory refinements in birds and bats. Journal of Experimental Biology 203, 3045–3064. Disponible en: <http://jeb.biologists.org/content/203/20/3045.full.pdf+html>  
 Fig. 6.13. Esquema reproducido y adaptado con permiso de la editorial de: Maina J (2000) What it takes to fly: the structural and functional respiratory refinements in birds and bats. Journal of Experimental Biology 203, 3045–3064. Disponible en: <http://jeb.biologists.org/content/203/20/3045.full.pdf+html>

Fig. 6.14. Esquema reproducido y adaptado con permiso de la editorial de: Scott GR (2011) Elevated performance: the unique physiology of birds that fly at high altitudes. *Journal of Experimental Biology* 214: 2455-2462. doi:10.1242/jeb.052548.

Fig. 6.15. Dibujo realizado por M. A. Márquez; imagen tomada de: Sereno PC, Martinez RN, Wilson JA, Varricchi DJ, Alcober JA, Larsson HCE (2008) Evidence for Avian Intrathoracic Air Sacs in a New Predatory Dinosaur from Argentina. *Plos One* 3 (9) e3003.

Fig. 6.16.y 6.17. Dibujo realizado por M. A. Márquez.

Fig. 6.18. Dibujo tomado con autorización de: Pilarski JQ, Hempleman SC (2007) Development of avian intrapulmonary chemoreceptors. *Respiratory Physiology and Neurobiology* 157: 393 – 402.

## Capítulo 7 Sistema urinario

Foto de apertura descargada de <http://housesparrow.org/>

Fig. 7.1. Imagen descargada de <http://www.poultryhub.org/physiology/body-systems/excretory-system/>

Fig. 7.2. Imagen reproducida con permiso de la editorial de: Braun EJ (1976) Intrarenal blood flow distribution in the desert quail following salt loading. *American Journal of Physiology* 231: 1111-1118.

Fig. 7.3. Microfotografía de C. Barbeito.

Fig. 7.4. Esquema original realizado por P. F. Andrés Laube.

Fig. 7.5. Microfotografía de C. Barbeito.

Fig. 7.6. Imagen descargada de <http://opencoursesfree.org>.

Fig. 7.7. Microfotografías de M. A. Flamini.

Fig. 7.8 - 7.10. Microfotografías de C. Barbeito.

Fig. 7.11 y 7.12. Microfotografías de M. A. Flamini.

Fig. 7.13. Descargado

de: <http://www.kcl.ac.uk/ip/christerhogstrand/courses/hb0223/water&io.htm>

Fig. 7.14. Esquema original realizado por N. González.

## Capítulo 8 Sistema endocrino

Foto de apertura cortesía de M. B. J. Picasso.

Fig. 8.1. Esquema realizado por P. F. Andrés Laube.

Fig. 8.2.-8.4. Microfotografías cortesía de María Cristina Soñez.

Fig. 8.5.-8.6. Microfotografías de M. A. Flamini.

Fig. 8.7. Esquema original realizado por P. F. Andrés Laube.

Fig. 8.8. Esquema original realizado por P. F. Andrés Laube.

Fig. 8.9-8.10. Imagen reproducida con permiso de la editorial de: Przybylska-Gornowicz B, Lewczuk B, Prusik M, Kalicki M, Ziolkowska N (2012) Morphological studies of the pineal gland in the common gull (*Larus canus*) reveal uncommon features of pinealocytes. *The Anatomical Record* 295: 673-685.

## Capítulo 9 Sistema reproductor de la hembra

Foto de apertura descargada de <http://mrwriteon.wordpress.com/2010/11/page/2/>

Fig. 9.1 - 9.3. Fotografía macroscópica de una gallina adulta. Fotografiada por V. Cambiaggi y editada por M. A. Flamini.

Fig. 9.4. - 9.9. Microfotografías de M. A. Flamini.

Fig. 9.10. Esquema dibujado por M. A. Flamini.

Fig. 9.11. - 9.31. Microfotografías de M. A. Flamini.

Fig. 9.32. Esquema redibujado por M. A. Flamini; esquema original descargado de <http://www.criadoresdelgallodeleon.com/estudio.htm>.

## Capítulo 10 Sistema reproductor del macho

Foto de la portada descargada de <http://www.imagenswiki.com/imagens/pavao-branco-jpg>

Fig. 10.1. Sistema reproductor del macho. Dibujo de P. F. Andrés Laube.

Fig. 10.2-10.6. Microfotografías gentileza de T. Carlesso dos Santos, Departamento de Zootecnia, Universidade de Maringa, Brasil.

Fig. 10.7. Dibujo de P. F. Andrés Laube.

Fig. 10.8. Microfotografías gentileza de T. Carlesso dos Santos, Departamento de Zootecnia, Universidade de Maringa, Brasil.

Fig. 10.9. Microfotografía de M. A. Flamini.

Fig. 10.10. Dibujo de P. F. Andrés Laube.

Fig. 10.11. Reproducido de: Brennan PRL, Prum RO, Mc Cracken KG, Sorenson MD, Wilson RE, Birkhead TR (2007) Coevolution of male and female genital morphology in waterfowl. PlosOne. 2 (5): e418. doi:10.1371/journal.pone.0000418.

## Capítulo 11 Sistema nervioso

Fotografía de apertura: autor Bertrando Campos. Descargada de: <http://www.flickr.com/photos/bertrandocampos/2801765226/>.

Fig. 11.1. Imagen reproducida con permiso de la editorial de: Emery NJ Clayton NS (2005) Evolution of the avian brain and intelligence. Current Biology 15, R946–R950.

Fig. 11.2. Imagen descargada de <http://universe-review.ca/l10-82-bird.jpg> y modificada.

Fig. 11.3. Esquema original dibujado por G. O. Zuccolilli.

Fig. 11.4. Microfotografías de G. O. Zuccolilli.

Fig. 11.5. Ilustraciones descargadas de <http://www.reinhold-necker.de/> con autorización del autor, Dr. Reinhold Necker.

Fig. 11.6. Imagen adaptada y redibujada de Schwarze E, Schröder y L Michel G (1970) Compendio de Anatomía Veterinaria. Acribia. Zaragoza.

Fig. 11.7. Imagen descargada de: <http://www.pigeon.psy.tufts.edu/avc/husband/avc5vpth.htm>

Fig. 11.8. Imagen adaptada y redibujada de Schwarze E, Schröder y L Michel G (1970) Compendio de Anatomía Veterinaria. Acribia. Zaragoza.

Fig. 11.9-11.10: Microfotografías de G. O. Zuccolilli.

Fig. 11.11. Microfotografías gentileza Cátedra de Patología Aviar, Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Nacional de La Plata.

Fig. 11.12. Microfotografías de G. O. Zuccolilli.

Fig. 11.13: Imagen adaptada y redibujada de Schwarze E, Schröder y L Michel G (1970) Compendio de Anatomía Veterinaria. Acribia. Zaragoza.

Fig. 11.14. Imagen descargada de: [http://avianbrain.org/new\\_terminology.html](http://avianbrain.org/new_terminology.html).

Fig. 11.15. Microfotografías de G. O. Zuccolilli.

Fig. 11.16. Imágenes descargadas de: <http://arstechnica.com/author/kate-shaw-2/page/5/> y [http://www.eurekalert.org/pub\\_releases/2005-07/bu-agp070805.php](http://www.eurekalert.org/pub_releases/2005-07/bu-agp070805.php).

Fig. 11.17. Imágenes descargadas de: [http://carls.keio.ac.jp/bird\\_brain/brain/html\\_brain/Crow\\_brain\\_image\\_album.html](http://carls.keio.ac.jp/bird_brain/brain/html_brain/Crow_brain_image_album.html).

Fig. 11.18. Microfotografías gentileza Cátedra de Patología Aviar, Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Nacional de La Plata.

## Capítulo 12 Órganos de los sentidos

Fotografía de apertura: V. Cambiaggi y G. O. Zuccolilli.

Fig. 12. 1. Esquema dibujado por G. O. Zuccolilli.

Fig.12.2. - 12.3. Microfotografías reproducidas con permiso de la editorial de: Kondoh D, Nashimoto M, Kanayama S, Nakamuta N, Taniguchi K (2011) Ultrastructural and Histochemical Properties of the Olfactory System in the Japanese Jungle Crow, *Corvus macrorhynchos*. Journal of Veterinary Medical Sciences 73: 1007-1014.

Fig. 12.4. Microfotografía reproducida con permiso de la editorial de: McKeegan DEF (2002) Spontaneous and odour evoked activity in single avian olfactory bulb neurons. Brain Research 929: 48–58.

Fig. 12.5. Imagen descargada de <http://starklab.slu.edu/Physio/TasteBudHisto.jpg>.

Fig. 12.6. Imagen descargada de

<http://www.cpraviles.com/materiales/VIjornadas/aplic/Aves%20de%20Asturias/Morfologia.htm>.

Fig. 12.7. Imagen descargada de <http://takethemoment.org/?p=152>.

Fig. 12.8. Imagen descargada de <http://www.lsi.usp.br/%7Ebioinfo/chickeneye.html>.

Fig. 12.9. Imagen descargada de <http://www.poultryhub.org/physiology/body-systems/nervous-systems-important-sensory-organs/>.

Fig. 12.10. Microfotografías reproducidas con permiso de los editores de: Jezler PC, Braga MBP, Perlmann E, Squarzone R, Borella MI, Barros PSM, Milanelo L, Antunes A (2010) Histological analysis of eyeballs of the striped owl *Rhinoptynx clamator* en Méndez-Vilsa A y Díaz J (eds) Microscopy: Science, Technology, Applications and Education Formatex 1047-1054.

Fig. 12.11. - 12.14. Microfotografías de V. Cambiaggi y G. O. Zuccolilli.

Fig. 12.15. - 12.16. Micrografías electrónicas reproducidas con permiso de la editorial de: Aris F, Poulis AF (2013) Scanning Electron Microscopic Studies of the Pecten Oculi in the Quail (*Coturnix coturnix japonica*) Anatomy Research International Article ID 650601, 6 pages. <http://dx.doi.org/10.1155/2013/650601>.

Fig. 12.17. Microfotografía de V. Cambiaggi y G. O. Zuccolilli.

Fig. 12.18. Esquema adaptado de Purves D, Augustine G J, Fitzpatrick D, Lawrence KC, LaMantia AS y McNamara JO. (2001) Invitación a las Neurociencias. Editorial Médica Panamericana.

Fig. 12.19. Esquemas reproducidos de Kram JA, Mantey S, Corbo JC (2010) Avian Cone Photoreceptors Tile the Retina as Five Independent, Self-Organizing Mosaics. PLoS ONE 5: e8992.

Fig. 12.20. Fotografías descargadas de <http://monarchbfly.com/2006/10/09/an-owls-3rd-eyelid/> y <http://www.besgroup.org/2009/09/14/plaintive-cuckoo%E2%80%99s-nictitating-membrane>

Fig. 12.21. Dibujo original de M.F. Alvarado Pinedo.

Fig. 12.22. Imagen modificada por V. Cambiaggi, autor Stevie B, descargada de [http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Tyto\\_alba\\_close\\_up.jpg#metadata](http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Tyto_alba_close_up.jpg#metadata)

Fig. 12.23. Imagen descargada de <http://enisrarebreedchickens.wura.co.uk/the-function-and-science-of-the-avian-ear/>.

Fig. 12.24. Imagen descargada de <http://sharon-taxonomy2009-p2.wikispaces.com/Chordata-Aves>.

Fig. 12.25. -12.26. Microfotografías reproducidas con permiso de la editorial de: von Bartheld CS, Giannessi F (2011) The paratympanic organ: a barometer and altimeter in the middle ear of birds? Journal of Experimental Zoology Part B Molecular and Developmental Evolution 316: 402-408.

Fig. 12.27. Imagen adaptada y redibujada de Hofman R, Segenhout JM y Wit HP (2009) A Bast-like valve in the pigeon? *European Archives of Oto-Rhino-Laryngology* 266: 1397-1401.

Fig. 12.28. Microfotografía de V. Cambiaggi y G. O. Zuccolilli.

Fig. 12.29. y 12.30. Imagen adaptada y redibujada de Sturkie's *Avian Physiology*. Academic Press. Londres.

Fig. 12.31. Microfotografía tomada de Corfield J, Kubke MF, Parsons S, Wild JM, Köppl C (2011) Evidence for an Auditory Fovea in the New Zealand Kiwi (*Apteryx mantelli*). *PLoS ONE* 6(8):e23771.

Fig. 12.32. Esquema reproducido con permiso de la editorial de: Ronaghi M, Nasr M, Heller S (2012) Concise review: Inner ear stem cells-an oxymoron, but why? *Stem Cells* 30: 69-74.

Fig. 12.32. Micrografía electrónica reproducida con permiso de la editorial de: Halata Z, Grim M, Bauman KI (2003) Friedrich Sigmund Merkel and His "Merkel Cell", Morphology, Development, and Physiology: Review and New Results. *The Anatomical Record Part A* 271A: 225-239.

Fig. 12.33. Microfotografía de M. B. J. Picasso.

## Los autores

**Norma Viviana González.** Es Profesora en Ciencias Biológicas (Facultad de Humanidades y Ciencias de la Educación, Universidad Nacional de La Plata, Argentina), Licenciada en Biología orientación Zoología y Doctora en Ciencias Naturales (Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Argentina) y Magíster Universitario en Educación en Ciencias (Universidad de Alcalá de Henares, España). Actualmente se desempeña como Profesor Adjunto interino de la cátedra de Histología y Embriología (Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Nacional de La Plata) y Profesor Adjunto Ordinario en la cátedra de Biología del Desarrollo (Universidad Nacional de Luján).

Correo electrónico: [nvgonzal@hotmail.com](mailto:nvgonzal@hotmail.com)

**Claudio Gustavo Barbeito.** Es Médico Veterinario y Doctor en Ciencias Veterinarias (Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Nacional de La Plata). Actualmente se desempeña como Investigador Independiente del CONICET y Profesor Titular de la cátedra de Histología y Embriología (Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Nacional de La Plata) y Profesor Adjunto de la Cátedra de Patología General (Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Nacional de La Plata).

Correo electrónico: [barbeito8@hotmail.com](mailto:barbeito8@hotmail.com), [barbeito@fcv.unlp.edu.ar](mailto:barbeito@fcv.unlp.edu.ar)

**Diego Montalti.** Es Licenciado en Biología con orientación en Zoología y Doctor en Ciencias Naturales (Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata). Actualmente se desempeña como Profesor Adjunto Ordinario en la cátedra de Ornitología (Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata) e Investigador Independiente de CONICET y de la División Zoología Vertebrados, Sección Ornitología, del Museo de La Plata (Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata).

Correo electrónico: [dmontalti@fcnym.unlp.edu.ar](mailto:dmontalti@fcnym.unlp.edu.ar)

**Mariana Beatriz Julieta Picasso.** Es Licenciada en Biología y Doctora en Ciencias Naturales (Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata). Actualmente se desempeña como Ayudante Diplomada ordinaria en la Cátedra Zoología III Vertebrados (Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata) y como Ayudante Diplomada interina en la Cátedra Anatomía Comparada (Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata).

Correo electrónico: [mpicasso@fcnym.unlp.edu.ar](mailto:mpicasso@fcnym.unlp.edu.ar)

**María Cecilia Chiale.** Es Licenciada en Ciencias Biológicas de la Universidad Centro de Altos Estudios en Ciencias Exactas (CAECE). Actualmente se desempeña como Becaria Del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) en la Sección Ornitología, División Zoología Vertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.

Correo electrónico: [ceciliachiale@gmail.com](mailto:ceciliachiale@gmail.com)

**Mirta Alicia Flamini.** Es Médica Veterinaria y Doctora en Ciencias Veterinarias (Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Nacional de La Plata). Actualmente se desempeña como Profesor Adjunto de la cátedra de Histología y Embriología (Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Nacional de La Plata).

Correo electrónico: [aflamini@fcv.unlp.edu.ar](mailto:aflamini@fcv.unlp.edu.ar)

**María Fiorella Alvarado Pinedo.** Es Médica Veterinaria y Bacterióloga Clínica e Industrial, graduada en la Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Nacional de La Plata, Argentina. Actualmente es Profesor Adjunto interino de la cátedra de Histología y Embriología (Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Nacional de La Plata) y Jefe de Trabajos Prácticos Ordinario del Centro de Diagnóstico e Investigaciones Veterinarias (CEDIVE, Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Nacional de La Plata).



Correo electrónico: [falvarado@fcv.unlp.edu.ar](mailto:falvarado@fcv.unlp.edu.ar)

**Carolina Natalia Zanuzzi.** Es Médica Veterinaria y Doctora en Ciencias Veterinarias (Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Nacional de La Plata). Actualmente se desempeña como Investigadora Asistente en CONICET y Jefa de Trabajos Prácticos de la cátedra de Histología y Embriología (Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Nacional de La Plata).

Correo electrónico: [carozanuzzil@gmail.com](mailto:carozanuzzil@gmail.com)

**Fernando Andrés Laube.** Es Médico Veterinario (Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Nacional de La Plata). Actualmente se desempeña como Jefe de Trabajos Prácticos de la cátedra de Histología y Embriología (Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Nacional de La Plata).

Correo electrónico: [pfandres@fcv.unlp.edu.ar](mailto:pfandres@fcv.unlp.edu.ar)

**Mónica Diessler.** Es Médica Veterinaria y Doctora en Ciencias Veterinarias (Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Nacional de La Plata). Actualmente se desempeña como Jefe de Trabajos Prácticos de la cátedra de Histología y Embriología (Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Nacional de La Plata).

Correo electrónico: [monicadiessler@gmail.com](mailto:monicadiessler@gmail.com)

**Vanina Laura Cambiaggi.** Es Médica Veterinaria y Doctora en Ciencias Veterinarias (Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Nacional de La Plata). Completó su formación en la Universidad Pablo de Olavide de Sevilla, España, accediendo a la suficiencia investigadora en la Universidad Autónoma de Barcelona. Actualmente se desempeña como Docente investigadora en el Laboratorio de Neurociencias y Jefe de Trabajos Prácticos de la cátedra Anatomía Comparada (Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Nacional de La Plata).

Correo electrónico: [vcambiaggi@fcv.unlp.edu.ar](mailto:vcambiaggi@fcv.unlp.edu.ar)

**Gustavo Oscar Zuccolilli.** Es Médico Veterinario (Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Nacional de La Plata). Realizó su posgrado en la Universidad de Tokio, donde obtuvo el título de Ph.D. Completó su formación en la Universidad Pablo de Olavide de Sevilla, España, accediendo a la suficiencia investigadora en el Laboratorio de Fisiología. Actualmente se desempeña como Director del Laboratorio de Neurociencias y Profesor Adjunto Ordinario de la cátedra de Anatomía Comparada Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Nacional de La Plata).

Correo electrónico: [guoszucc@fcv.unlp.edu.ar](mailto:guoszucc@fcv.unlp.edu.ar)

**Martín Alejandro Márquez.** Es estudiante de Medicina Veterinaria (Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Nacional de La Plata) y Ayudante Alumno Ad-Honorem de la cátedra de Histología y Embriología (Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Nacional de La Plata). Actualmente se desempeña como Becario en la Cátedra de Patología General (Programa de Becas de Investigación para Estudiantes, Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Nacional de La Plata).

Correo electrónico: [martin.marquez.unlp@gmail.com](mailto:martin.marquez.unlp@gmail.com)

**María Cristina Estivariz.** Es ilustradora científica y Técnico principal de CONICET.

Correo electrónico: [pestiva@netverk.com.ar](mailto:pestiva@netverk.com.ar)

**Santiago Ciancaglini.** Es estudiante de la carrera de Diseño Multimedial (Facultad de Bellas Artes, Universidad Nacional de La Plata).

Correo electrónico: [santy\\_lp2@hotmail.com](mailto:santy_lp2@hotmail.com)