

CAPÍTULO 12

Sistema circulatorio

Laura Andrini, Luca Di Cesare y Gonzalo Carrettoni

Introducción

El sistema circulatorio está formado por un **sistema cardiovascular sanguíneo** y un **sistema vascular linfático**; la función de ambos es la de transportar fluidos (**sangre y linfa**, respectivamente) que contienen sustancias nutritivas, sustancias de desecho y células. En los mamíferos, ambos sistemas se encuentran relacionados; el sistema cardiovascular sanguíneo posee vasos que ingresan al corazón y otros que egresan de él; el sistema vascular linfático desemboca en las principales venas del sistema cardiovascular circulatorio sanguíneo a través del conducto torácico. El sistema cardiovascular sanguíneo es **cerrado**, ya que la sangre fluye por los vasos sanguíneos sin salir de ellos. El sistema cardiovascular sanguíneo de los mamíferos posee **dobles** circulación (dos circuitos): el **circuito menor o pulmonar** que transporta la sangre desde y hacia los pulmones y el **circuito mayor o sistémico** que la distribuye a todos los órganos del cuerpo (**Fig. 1**).

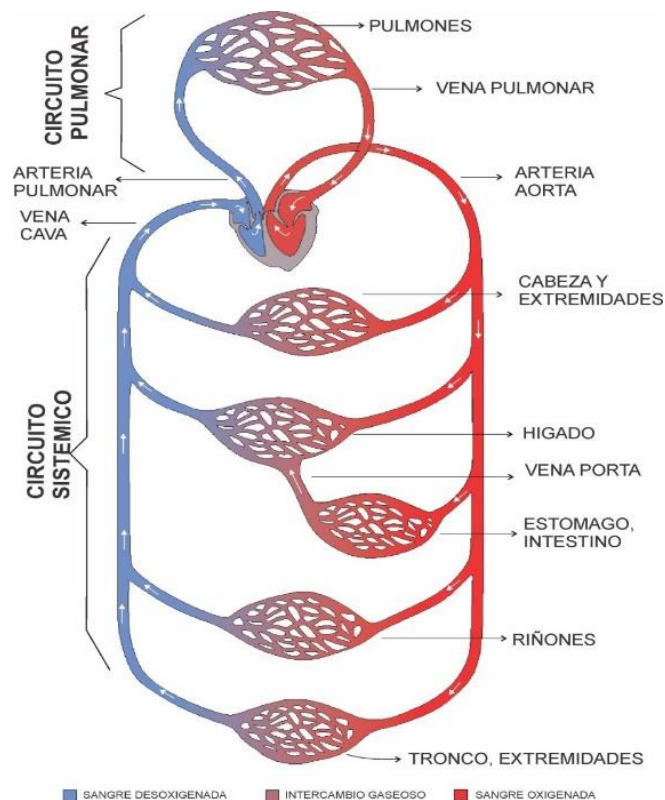


Figura 1. Representación esquemática de la circulación cardiovascular sanguínea. Rojo: transporte de sangre oxigenada; azul: transporte de sangre carboxigenada. Tomada de OpenStax College (ver ref.)

El sistema cardiovascular sanguíneo está compuesto por el corazón, que bombea sangre hacia el otro componente del sistema: los vasos sanguíneos. Las arterias se originan del corazón y transportan sangre con elevada presión, que disminuye a medida que el calibre de estos vasos se hace menor, hasta llegar a la **microcirculación**, que está formada por arteriolas, capilares y vénulas poscapilares. En la red capilar y en las vénulas poscapilares se realiza el intercambio de sustancias nutritivas y desechos entre la sangre y los tejidos. La sangre retorna al corazón por las venas que aumentan su diámetro a medida que se acercan a este órgano. Una parte del líquido que se filtra hacia los tejidos en el extremo arterial de la red capilar no retorna a las venas por el extremo venoso de esta red, sino que ingresa en los vasos linfáticos que lo transportan nuevamente hacia el sistema venoso.

El sistema cardiovascular sanguíneo comienza a desarrollarse a partir del mesodermo lateral. En este, un grupo de células se diferencian y forman el **mesodermo cardiogénico**, que se localiza en posición craneal a la membrana bucofaríngea y a partir del que se origina la **placa cardiogénica**, ubicada en posición ventral con respecto al intestino primitivo (**Fig. 2**). Posteriormente, las crestas neurales contribuyen con células a la formación del corazón. El desarrollo de los vasos sanguíneos comienza a partir de células mesenquimáticas llamadas hemangioblastos, provenientes de los islotes hemangiogénicos del **saco vitelino**, que también darán origen a las células sanguíneas del embrión. Los vasos del tronco y de las extremidades derivan del mesodermo. En cambio, en la cabeza y cuello parte de las células de los vasos sanguíneos se originan de las crestas neurales. En el desarrollo prenatal, inicialmente, se forman vasos sin la necesidad de vasos preexistentes, proceso conocido como **vasculogénesis**; mientras que en los estadios más avanzados de la etapa prenatal y en la posnatal pueden formarse vasos como ramificaciones de otros vasos (**angiogénesis**).

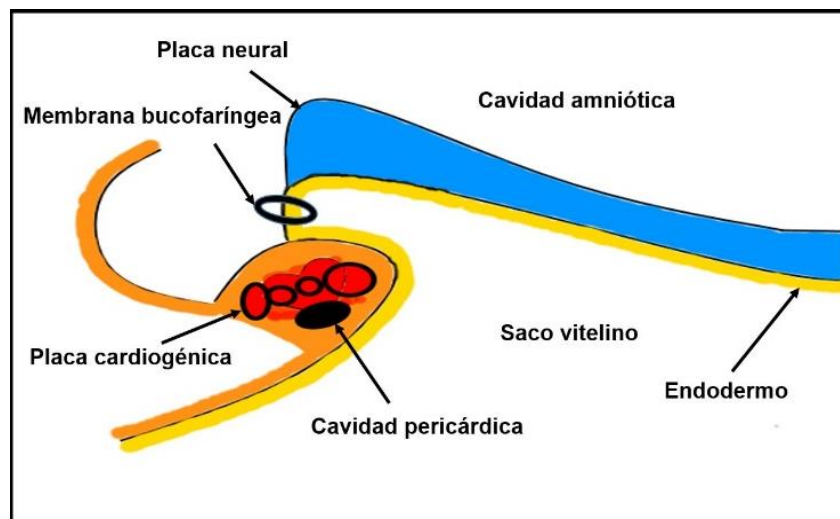


Figura 2. Corte sagital de un embrión. Ubicación de la placa cardiogénica. Autora: Dra. Laura Andrini.

Corazón

El corazón es un órgano muscular que se contrae rítmicamente y que recibe la sangre a través de venas y la bombea hacia las arterias. Todos los mamíferos poseen un corazón de cuatro cámaras: dos **atrios** (derecho e izquierdo) y dos **ventrículos** (derecho e izquierdo). Un **tabique interatrial** y un **tabique interventricular** separan al corazón en mitades derecha e izquierda. El lado derecho del corazón bombea sangre hacia la circulación pulmonar; el lado izquierdo lo hace hacia la circulación sistémica.

El atrio derecho (AD) está separado del ventrículo derecho (VD) por la **válvula atrioventricular tricúspide**; del lado izquierdo la **válvula atrioventricular bicúspide o mitral** separa el atrio y el ventrículo. Estas válvulas impiden el retorno de la sangre de la cavidad ventricular a la cavidad atrial. Otras válvulas evitan el regreso de la sangre de los vasos al corazón; son las llamadas **válvulas semilunares**, que se encuentran en la base de las arterias pulmonar y aorta (**Fig. 3**).

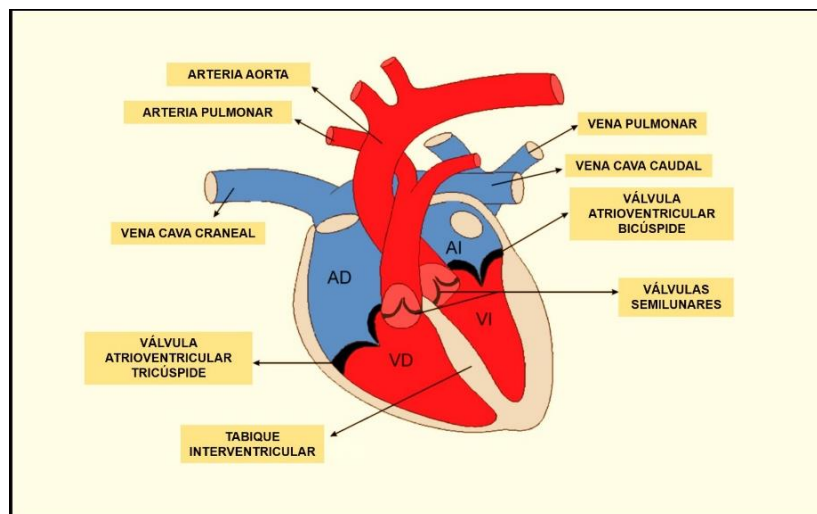


Figura 3. Estructura general del corazón. Atrio derecho (AD), atrio izquierdo (AI), ventrículo derecho (VD) y ventrículo izquierdo (VI). Imagen de dominio público.

La **forma** del corazón varía entre los diferentes grupos de mamíferos y sus diferencias se deben principalmente al tamaño y la posición relativa de los ventrículos. Este órgano se encuentra alojado en el mediastino y está rodeado por el pericardio. El **pericardio** es una bolsa de doble pared: el **pericardio fibroso**, externo y el **pericardio seroso** interno. El pericardio fibroso es una membrana de tejido conectivo denso irregular que evita la expansión exagerada del corazón y lo mantiene en su posición. El pericardio seroso está formado por dos capas: la **capa visceral** que está unida directamente al músculo cardíaco y constituye el epicardio y la **capa parietal**, asociada con el pericardio fibroso (**Fig. 4**). Entre estas dos capas se encuentra la cavidad pericárdica, que contiene líquido pericárdico. Este fluido sirve de lubricante y reduce la fricción entre ambas capas cuando el corazón se contrae y se relaja.

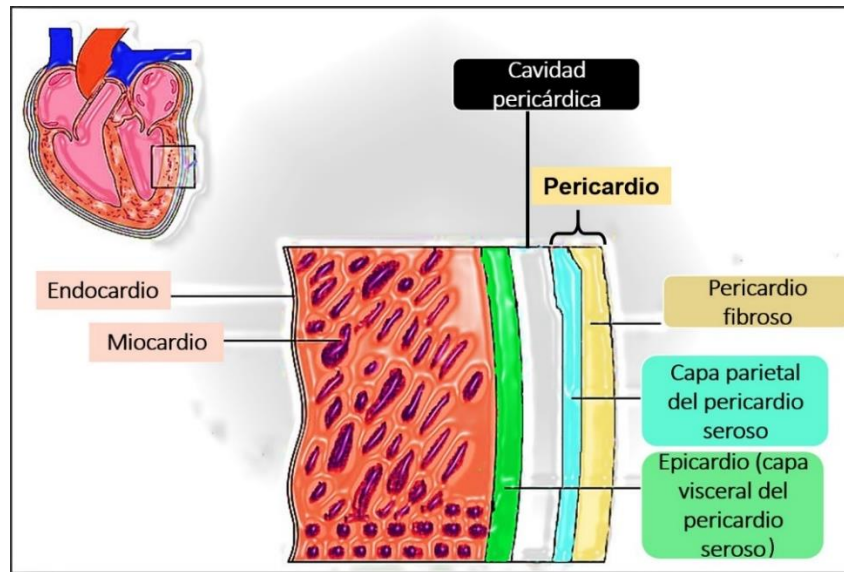


Figura 4. Dibujo esquemático del corazón y el pericardio. Modificada de OpenStax College (ver ref.).

La pared de los atrios y de los ventrículos se compone de tres túnicas: **endocardio** (interna), **miocardio** (media) y **epicardio** (externa), que son homólogas, respectivamente, de las túnicas íntima, media y adventicia de los vasos sanguíneos. Además, estas paredes presentan estructuras de tejido conectivo como los **anillos fibrosos**, los **trígonos fibrosos**, las **cuerdas tendinosas** y la **porción membranosa del tabique interventricular** que forman el esqueleto fibroso del corazón. También se encuentra en el espesor de la pared un **sistema de conducción cardíaco**, compuesto por miocardiocitos especializados, que generan y propagan los impulsos eléctricos que inducen la contracción del músculo cardíaco.

Endocardio

El endocardio es una túnica delgada que recubre las cavidades internas del corazón, las válvulas cardíacas y las cuerdas tendinosas. Está compuesto por una capa interna de células endoteliales planas que apoyan sobre una lámina basal, una capa de tejido conectivo laxo con abundantes fibras elásticas y fibras musculares lisas y una capa subendocárdica. En esta última los vasos sanguíneos y nervios son más abundantes, y, en los ventrículos, se localizan ramificaciones del sistema de conducción de impulsos del corazón. En la transición con las arterias y las venas, el endocardio es continuo con la íntima de estos vasos (**Fig. 5**).

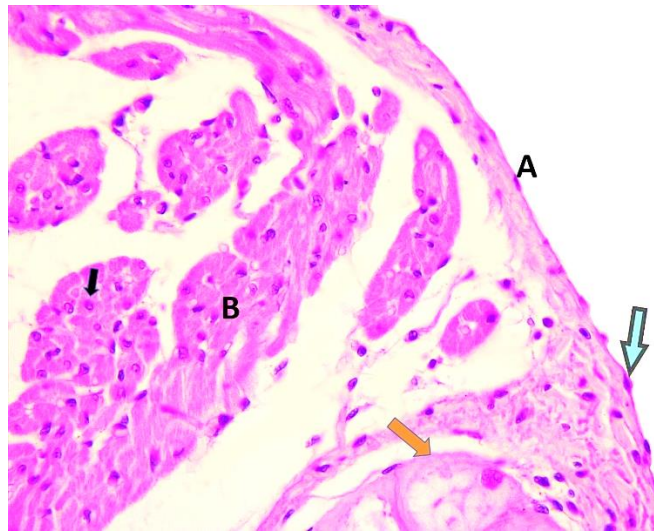


Figura 5. A. Endocardio. Flecha celeste: célula endotelial. B. Miocardio. Flecha negra (izq.): núcleo de posición central, corte transversal de miocardiocito contráctil. Flecha naranja (der.) un tipo de miocardiocito especializado (fibra de Purkinje), 40X. HE. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.

Las **válvulas cardíacas** son pliegues del endocardio que se fijan en el esqueleto fibroso (**Fig. 6**). Posibilitan, mediante su apertura y su cierre, que el flujo de sangre sea unidireccional y que no fluya en dirección retrógrada cuando el corazón se contrae. Cada válvula está formada por tres capas: **esponjosa**, **fibrosa** y **ventricular**. La capa esponjosa se localiza en la cara atrial o vascular y contiene tejido conectivo laxo, con fibras elásticas y colágenas, y abundantes proteoglicanos. La capa fibrosa forma el centro y está compuesta por tejido conectivo denso. En la capa ventricular predominan las fibras colágenas que conectan con los anillos fibrosos que rodean los orificios atrioventriculares. En las válvulas atrioventriculares esta capa se continúa con las cuerdas tendinosas, que se extienden hasta los músculos papilares que se describen en el apartado siguiente.

Miocardio

El miocardio constituye la capa más gruesa del órgano. Está formado por fibras musculares cardíacas (miocardiocitos) y pequeñas cantidades de tejido conectivo que se dispone entre ellas. Los haces musculares del miocardio están orientados de manera tal que permite una de contracción muy eficiente. El espesor del miocardio en los ventrículos es mayor que en los atrios, esto es una adaptación que le permite impulsar la sangre hacia las circulaciones pulmonar y sistémica, es decir, contra sistemas de gran resistencia. Por la misma causa, el miocardio es más grueso en el ventrículo izquierdo, que bombea la sangre hacia la aorta y, mediante ella, a toda la circulación sistémica. En algunos sectores de los ventrículos se forman los músculos papilares, que son proyecciones musculares ligeramente cónicas y aplanadas que se continúan con la base de la pared del miocardio (**Fig. 6**).

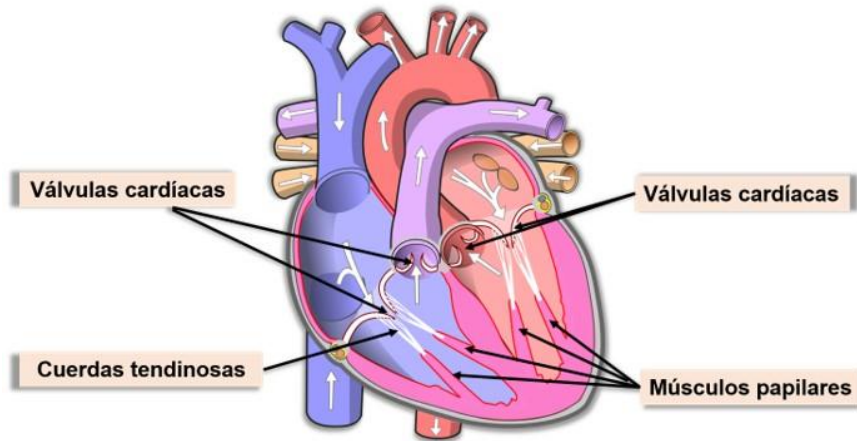


Figura 6. Esquema de un corte sagital de corazón. Autor: Wapcaplet, Yaddah, Wnauta (ver ref.)

Las fibras musculares cardíacas se denominan **miocardiocitos** y se distinguen tres tipos: los miocardiocitos **contráctiles**, los miocardiocitos **endocrinos** y los miocardiocitos **especializados en la generación y propagación de potenciales de acción**. Debe destacarse que todos los miocardiocitos son células con capacidad de contraerse, pero que en los dos últimos tipos mencionados la contracción no es la función principal. Los miocardiocitos endocrinos son más numerosos en los atrios. Son secretores del factor natriurético atrial y el factor natriurético encefálico, hormonas que se acumulan en gránulos en el citoplasma yuxtannuclear. Ambas hormonas regulan la excreción de sodio y agua en el riñón por lo que contribuyen al control del volumen del líquido extracelular y la presión arterial (**Fig. 5**). Los miocardiocitos **especializados en la generación y propagación de potenciales de acción** se describirán más adelante.

Epicardio

El epicardio, que corresponde a la hoja visceral del pericardio seroso, consiste en una capa de células mesoteliales y una capa de tejido conectivo laxo con fibras elásticas y, dependiendo de la especie, una cantidad variable de tejido adiposo. Las células mesoteliales presentan microvellosidades en su polo apical y se orientan hacia la cavidad pericárdica en contacto con un líquido seroso. Poseen gran desarrollo del retículo endoplásmico rugoso y del complejo de Golgi; además, contienen vesículas con distintos productos de secreción como el péptido endotelina y algunas glicoproteínas neutras, entre otros. En el tejido conectivo se encuentran los nervios y vasos sanguíneos que ingresan para inervar e irrigar a las otras tunicas del corazón. (**Fig. 7**).

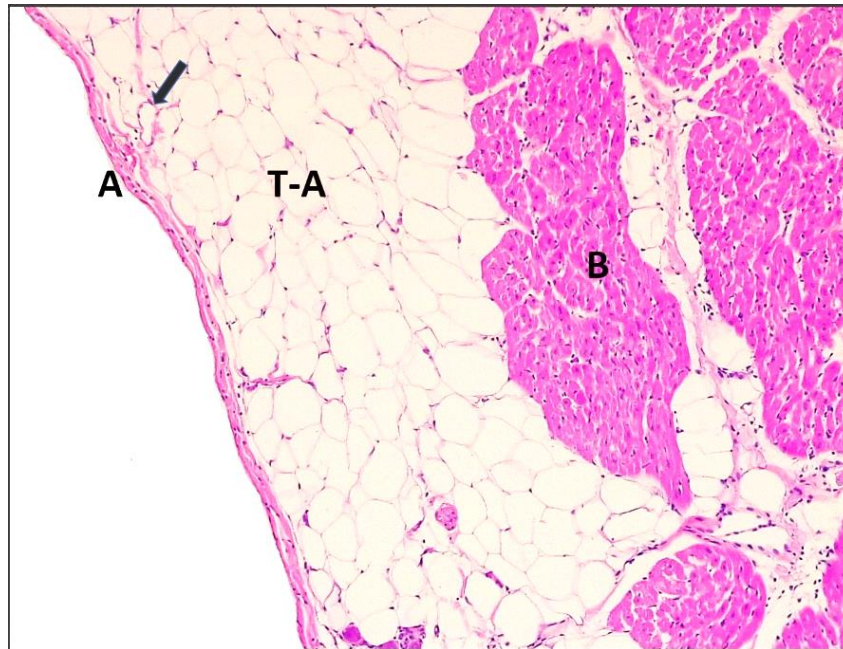


Figura 7. Epicardio (A), tejido adiposo (T-A) la flecha de color negro marca un vaso sanguíneo y miocardio (B). 10X. HE. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.

Sistema generador y conductor del impulso cardíaco

Una de las particularidades fisiológicas del miocardio es su capacidad para generar sus propios impulsos eléctricos; esto le permite contraerse de manera rítmica y cumplir con su función de bomba, sin requerir estímulos externos. Esta actividad es realizada por el **sistema de conducción cardíaco**, formado por miocardiocitos especializados que se organizan en dos nódulos y haces o fibras de conducción. El **nódulo sinoatrial** se encuentra en la pared del atrio derecho, en la confluencia de los grandes vasos que llegan al corazón; contiene miocardiocitos que se despolarizan en forma automática, aunque con una frecuencia regulada por el sistema nervioso autónomo, por lo que suele denominarse marcapasos cardíaco. Estas células se caracterizan por su menor tamaño y cantidad de miofibrillas respecto de las restantes células musculares atriales; además carecen de discos intercalares típicos. La onda de despolarización que se inicia en este nódulo es conducida por toda la pared atrial.

Tras atravesar la pared de los atrios, el potencial de acción llega al **nódulo atrioventricular**, localizado en el tabique interatrial. Los miocardiocitos de este nódulo son similares a los del nódulo sinusal. Desde aquí el impulso se conduce con mayor lentitud hacia el **haz atrioventricular** (o de His), que transcurre por el tabique interventricular y luego se divide en dos ramas, derecha e izquierda. Finalmente, estas ramas se dividen en ramas menores que constituyen la red de fibras que se encuentra en la capa subendocárdica de los ventrículos donde se relacionan con miocardiocitos contráctiles. Los miocardiocitos especializados del haz atrioventricular y sus ramificaciones se denominan **fibras de Purkinje**. Son de mayor

diámetro que los miocardiocitos contráctiles, su citoplasma contiene abundantes mitocondrias y glucógeno, con escasas miofibrillas dispuestas en la periferia (**Fig. 8**). Las fibras de Purkinje transmiten el impulso eléctrico con gran velocidad a los miocardiocitos contráctiles, luego el impulso es transmitido entre los miocardiocitos mediante el flujo iónico que atraviesa las uniones comunicantes presentes en los discos intercalares.

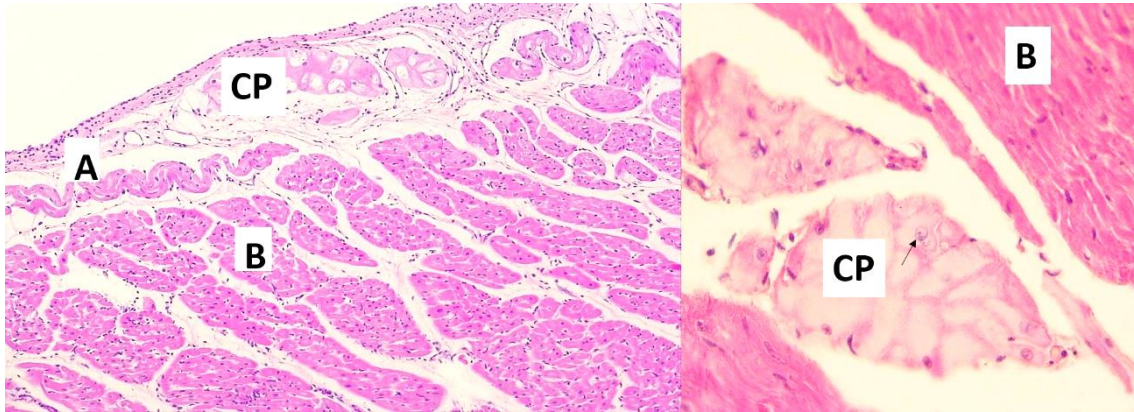


Figura 8. Endocardio (A). Miocardio (B) y células de Purkinje (CP). Flecha: núcleo de fibras de Purkinje. Izq: 10X; Der: 40 X. HE. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.

Estructuras de tejido conectivo del corazón

El corazón posee diferentes elementos de tejido conectivo denso y de tejido cartilaginoso fibroso que conforman el **esqueleto fibroso** del corazón. Este esqueleto comprende los **anillos fibrosos**, los **trígonos fibrosos** y la **porción membranosa del tabique interventricular**.

Los **anillos fibrosos** están compuestos por tejido conectivo denso irregular. Son cuatro bandas anulares que rodean los orificios de la aorta y el tronco pulmonar, y los orificios atrioventriculares donde se insertan las válvulas cardíacas. Los **trígonos fibrosos** (derecho e izquierdo) son pequeñas áreas de tejido conectivo que completan los espacios entre los orificios atrioventriculares y la base de la aorta. El tipo y variedad de tejido conectivo de los trígonos varía entre especies y con la edad; puede predominar el tejido conectivo ordinario denso irregular (cerdo, gato y conejo), el tejido cartilaginoso fibroso (perro), el tejido cartilaginoso hialino (caballo) o el tejido óseo (grandes rumiantes). El anillo fibroso que rodea a la aorta puede osificarse con la edad. En los bovinos es inicialmente fibrocartilaginoso, pero es reemplazado por tejido óseo y se denomina *ossa cordis*. Este reemplazo de tejidos (metaplasia) también ocurre en ovejas y cabras adultas y, ocasionalmente, en cerdos. El tabique interventricular es muscular en su mayor extensión, pero un sector, cercano a la aorta, está formado por tejido conectivo denso y se denomina **porción membranosa del tabique interventricular**.

En ocasiones se incluye entre los componentes del esqueleto fibroso a las **cuerdas tendinosas**. Estas son gruesos cordones de haces de fibras colágenas, tapizadas por endocardio. Se disponen entre el extremo de los músculos papilares y el borde de las cúspides de las válvulas

atrioventriculares. Las cuerdas tendinosas, junto con los músculos papilares, evitan que las válvulas se introduzcan en los atrios durante la contracción de los ventrículos.

El esqueleto fibroso es una compleja estructura tridimensional que, además de aportar puntos de inserción a los miocardiocitos, proporciona aislamiento eléctrico entre atrios y ventrículos al impedir el libre pasaje de impulsos; asimismo, posee flexibilidad para adaptarse a los movimientos cíclicos del corazón y sirve de anclaje a las válvulas cardíacas.

Irrigación sanguínea y linfática e inervación del corazón

El corazón esta irrigado por el sistema de **vasos coronarios**, formado por las arterias coronarias y las venas cardíacas. Las arterias coronarias derecha e izquierda se originan a partir de la aorta, se extienden por la superficie del corazón, se ramifican y penetran en el interior del órgano.

El corazón tiene, además, una extensa **red linfática** en todas sus tunicas. La linfa circula desde capilares linfáticos localizados en el subendocardio hacia el miocardio y epicardio; desde allí es conducida a dos grandes vasos colectores.

La inervación del corazón deriva de los **plexos cardíacos**, que están situados cerca del cayado aórtico y contienen nervios autónomos simpáticos y parasimpáticos. Se encuentran fibras nerviosas en el miocardio (atrial y ventricular), en la pared de los vasos coronarios y formando plexos extensos particularmente densos alrededor de los nódulos sinoatrial y atrioventricular.

Regulación de la función cardíaca

El corazón posee **miocardiocitos especializados** en la generación y conducción de impulsos eléctricos que le permiten latir de manera autónoma, independiente de la estimulación nerviosa que pueden modificar la frecuencia y la intensidad de las contracciones pero no generarlas. Los **nervios simpáticos y parasimpáticos** actúan en forma conjunta para regular la frecuencia cardíaca; así, adaptan la función del corazón a los requerimientos inmediatos del organismo en diferentes situaciones. Los nervios simpáticos llegan a los nódulos sinoatrial y atrioventricular, regulan la generación de impulsos e incrementan la fuerza de contracción y la frecuencia cardíaca mientras que los parasimpáticos disminuyen la fuerza de contracción y la frecuencia cardíaca.

La actividad cardíaca también es regulada por **hormonas**, como la adrenalina (epinefrina) y la noradrenalina (norepinefrina), producidas en la médula de la glándula adrenal. La adrenalina, y en menor medida la noradrenalina, aumentan la fuerza de contracción y la frecuencia cardíaca.

La información proveniente de receptores especializados situados en la pared cardíaca o en la de los grandes vasos cercanos (barorreceptores, quimiorreceptores y receptores de volumen) contribuye a la regulación de la actividad cardíaca mediante reflejos nerviosos.

Vasos sanguíneos

Características generales

Los vasos sanguíneos, por los que circula la sangre hacia y desde los tejidos, arterias y venas respectivamente, presentan diferentes características. Las arterias que surgen del corazón e inician las circulaciones pulmonar y sistémica son las arterias pulmonar y aorta, respectivamente. Estos vasos son **arterias de conducción o elásticas**. A lo largo de su recorrido su diámetro disminuye y se ramifican, transformándose en **arterias de distribución o musculares**. Estas arterias se continúan con las arteriolas y las metarteriolas que, junto con los capilares y las vénulas poscapilares, forman la microcirculación. Los dos últimos tipos de vasos poseen paredes suficientemente delgadas y permeables para permitir el intercambio de sustancias con los tejidos. La sangre es transportada desde el sistema microvascular hacia el corazón por medio de las venas. Las venas suelen acompañar en su recorrido a las arterias, pero en una dirección inversa, y a medida que se acercan al corazón, aumenta su diámetro y sus paredes se hacen más gruesas. La pared de los vasos sanguíneos está compuesta por tres túnicas (excepto en los capilares y en las vénulas poscapilares): íntima, media y adventicia.

La **túnica íntima** está formada por un endotelio (células epiteliales planas que apoyan sobre una membrana basal) y una capa de tejido conectivo laxo subendotelial, más o menos gruesa según el tipo de vaso, en el que se pueden encontrar algunas fibras musculares lisas. Las células endoteliales se unen por uniones estrechas (zónula ocluyente) y nexos. El núcleo y sus organelas se ubican en la zona más gruesa del citoplasma. La membrana plasmática contiene numerosas moléculas transportadoras de iones, agua, aminoácidos, glucosa, algunas proteínas y otras moléculas.

Las células endoteliales secretan o exponen en sus membranas una gran cantidad de sustancias que intervienen en la coagulación sanguínea (por ejemplo, promoviendo o inhibiendo la adhesividad de las células circulantes a la pared vascular). Algunas de ellas son anticoagulantes (**trombomodulina**, **prostaciclina** (PGI₂) y **activador del plasminógeno**) y otras modifican la actividad muscular del vaso (**óxido nítrico** -vasodilatador- y **endotelinas** —vasoconstrictoras—).

Poseen en su citoplasma gránulos bastoniformes llamados **cuerpos de Weibel-Palade**, estructuras electrodensas que contienen el **factor de von Willebrand**, una glicoproteína que sintetizan las células endoteliales de los vasos sanguíneos. Este es un compuesto fundamental para la agregación y adhesión plaquetaria que posibilita la formación de coágulos en las zonas de lesión de la pared vascular. Estos gránulos también contienen otras proteínas como la P-selectina, que permite la unión de los leucocitos a las células endoteliales en el inicio de los procesos inflamatorios. La capa subendotelial, en las arterias y en las arteriolas, contiene una lámina fenestrada de elastina que recibe el nombre de **lámina elástica limitante interna** y separa la túnica íntima de la túnica media. Las fenestraciones permiten que las sustancias difundan con facilidad y alcancen células más alejadas de la luz del vaso.

La **túnica media** se compone principalmente de capas de fibras musculares lisas dispuestas en forma circunferencial (perpendiculares al eje longitudinal del vaso). En las arterias, esta túnica es relativamente gruesa y se extiende desde la lámina limitante elástica interna hasta la lámina elástica limitante externa. La lámina limitante elástica externa es una lámina de elastina que pertenece a la túnica media y la separa de la túnica adventicia. Entre las fibras musculares lisas de la túnica media hay cantidades variables de fibras elásticas, láminas fenestradas de elastina y proteoglicanos. Tanto las láminas y fibras elásticas como los proteoglicanos son secretados por las fibras musculares lisas.

La **túnica adventicia** está compuesta por tejido conectivo con fibras colágenas, algunas fibras elásticas y fibras musculares lisas. Estos elementos del tejido conectivo son continuos con el tejido conectivo laxo circundante y fijan el vaso a estructuras vecinas. El grosor de la túnica adventicia varía según el tipo de vaso sanguíneo, es más delgado en las arterias y más grueso en las venas. Además, la túnica adventicia de los vasos grandes contiene un sistema de vasos pequeños llamado **vasa-vasorum** (vasos del vaso) que irriga las paredes vasculares y un conjunto de fibras nerviosas del sistema nervioso autónomo denominado **nervi-vasorum** que controla la contracción del músculo liso en las paredes de los vasos (**Fig. 9**).

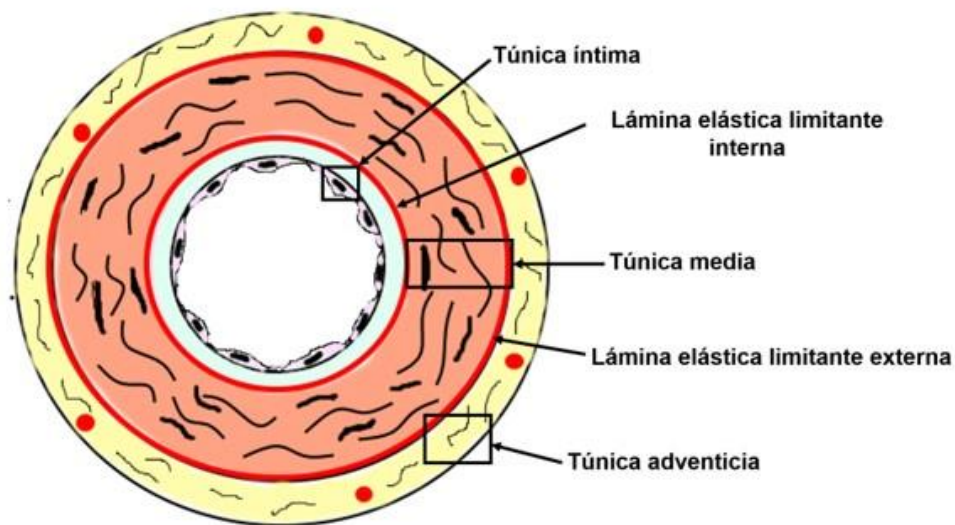


Figura 9. Representación esquemática de las tunicas de un vaso sanguíneo. Autora: Dra. Laura Andrini.

Las diferencias generales entre vasos arteriales y venosos se muestran en la tabla. Desde el punto de vista histológico, los diversos tipos de arterias y venas se distinguen unos de otros por el grosor de la pared vascular y las diferencias en la estructura de sus tunicas.

Tabla. Características diferenciales entre arterias y venas

| Características diferenciales | ARTERIA | VENA |
|--------------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|
| Diámetro | Varía según el tipo | Varía según el tipo |
| Grosor de su pared | Proporcionalmente más gruesa | Proporcionalmente más delgada |
| Presencia de lámina elásticas | Sí | No |
| Forma de su contorno | Redondeadas | Ovales, tienden a colapsarse |
| Presencia de válvulas | No | Sí |
| Túnica íntima | Presente | Presente |
| Túnica media | Proporcionalmente más gruesa | Proporcionalmente más delgada |
| Túnica adventicia | Proporcionalmente más delgada | Proporcionalmente más gruesa |

Arterias

Las arterias transportan la sangre desde el corazón hacia la red vascular en los tejidos y órganos. Se clasifican en tres tipos según el diámetro de su luz, los componentes de su túnica media y su función. A partir de su origen en el corazón como arterias de gran calibre se van ramificando y dan lugar a una gran cantidad de arterias de menor calibre. Además, disminuye su diámetro y el grosor de su pared, modificándose las proporciones de los componentes elásticos y musculares de la túnica media. Estos cambios morfológicos se relacionan con la importancia de las funciones de conducción y elasticidad en las arterias de gran calibre y de distribución y contracción de las arterias de menor calibre que llevan sangre a los diferentes tejidos que forman a los órganos..

Arterias elásticas (de gran calibre: aorta, pulmonar, carótida común)

Las arterias elásticas, también denominado conductoras, se distinguen macroscópicamente con facilidad.

La **túnica íntima** de las arterias elásticas se compone de un endotelio más alto que en los vasos sanguíneos más pequeños. La capa subendotelial es de tejido conectivo con fibras de colágeno y elásticas. La lámina elástica limitante interna en las arterias elásticas es similar a las láminas elásticas de la túnica media y no puede distinguirse de ellas.

La **túnica media** de las arterias elásticas consiste en capas de láminas elásticas fenestradas dispuestas concéntricamente entre las que se ubican las fibras musculares lisas que sintetizan los componentes extracelulares. Las fibras de colágeno son escasas. La lámina elástica limitante externa la separa de la túnica adventicia y también es difícil su discriminación.

La **túnica adventicia** es relativamente fina en relación con el diámetro de la arteria. Sin embargo, presenta una *vasa-vasorum* abundante que permite la nutrición de la parte externa de la pared, hasta donde no llegan las sustancias provenientes de la sangre circulante.

Arterias musculares

El diámetro de la luz de las arterias elásticas disminuye gradualmente y su pared se modifica hasta que se convierten en arterias musculares, también llamadas de “**distribución**”. La mayoría de las arterias musculares de mayor tamaño posee nombre propio (ejemplos: arteria renal, arteria femoral, arteria ilíaca externa, arteria mesentérica craneal, etc.). Se caracterizan por presentar una túnica media gruesa con respecto al diámetro luminal, con abundantes fibras musculares lisas, que le confieren el tono muscular relacionado con la generación de la presión arterial. La **túnica íntima** es más delgada que la de las arterias elásticas y posee una evidente lámina elástica limitante interna (**Fig. 10**). La **túnica media** presenta numerosas capas de fibras musculares lisas dispuestas concéntricamente. También presenta fibras colágenas, elásticas y proteoglicanos. La lámina elástica limitante externa no siempre está tan bien definida como la interna. La **túnica adventicia** suele ser proporcionalmente más gruesa que en otras arterias y está formada por tejido conectivo con abundantes fibras colágenas y elásticas. En esta se observa la *vasa-vasorum* que irriga gran parte de la túnica media (**Fig. 11**), la *nervi-vasorum* y vasos linfáticos.

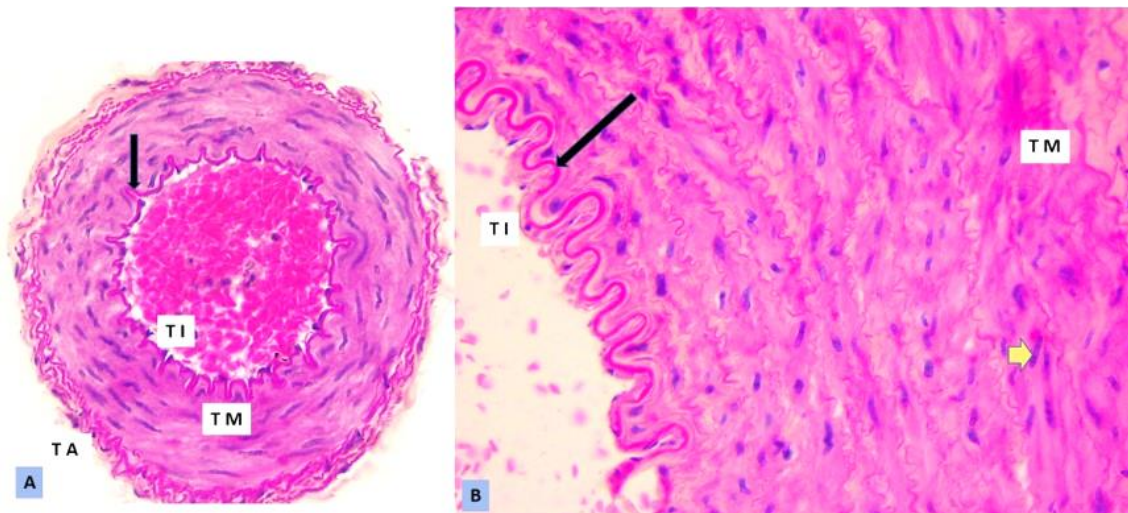


Figura 10. Arteria muscular. A. 4X. B. 40X La túnica íntima (TI), túnica media (TM) y la túnica adventicia (TA) Flecha negra: lámina elástica limitante interna; flecha amarilla (ancha): núcleo de un miocito. HE. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.

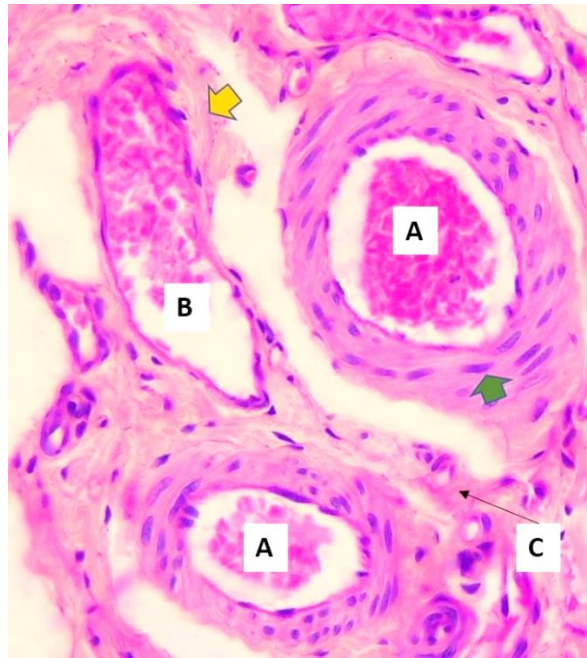


Figura 11. A: arteria muscular mediano calibre. B: vénula de mediano calibre. C: capilar. Flecha verde (en A): fibra muscular lisa de la túnica media; flecha amarilla (en B): túnica adventicia (B). 40X. HE. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.

Arteriolas

La túnica íntima de las **arteriolas** posee escaso tejido conectivo subendotelial. En su **túnica media** tienen solo entre una y tres capas de fibras musculares lisas, la lámina elástica limitante interna puede estar presente o no y la lámina elástica limitante externa desaparece gradualmente a medida que disminuyen su diámetro. Por último, la túnica adventicia está formada por una delgada capa de tejido conectivo laxo que se continúa con los tejidos circundantes (**Fig. 12**). Por su escaso diámetro, menor de 100 μm , no se observan macroscópicamente. .

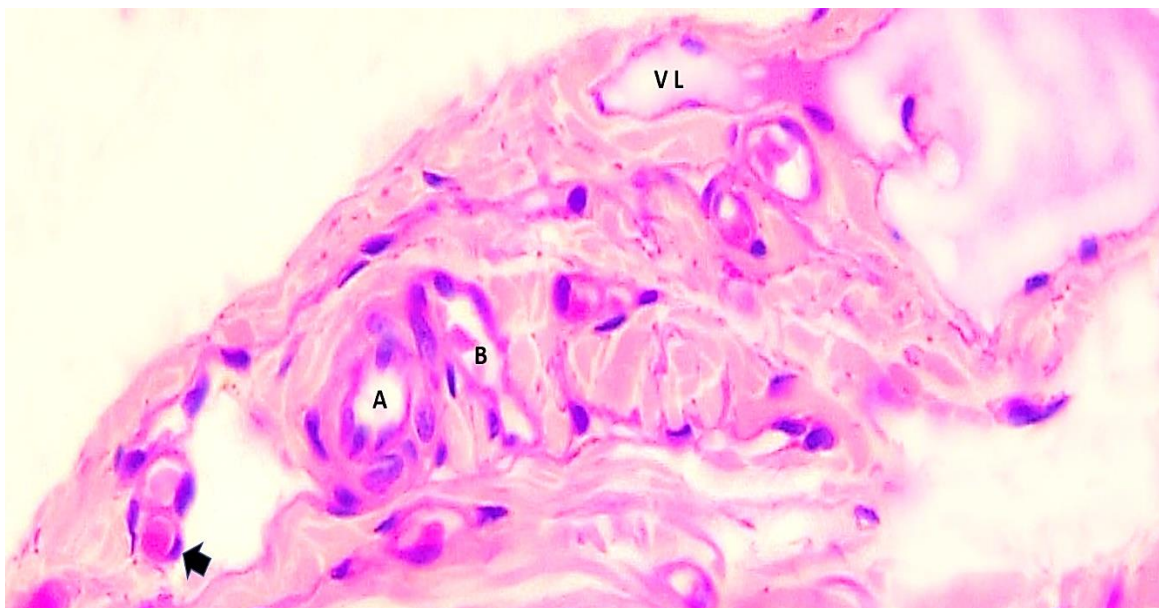


Figura 12. Arteriola (A),vénula (B) y vaso linfático (VL). Flecha negra capilar continuo. 40X. HE. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.

Las arteriolas controlan el flujo sanguíneo hacia la red capilar por contracción del **esfínter precapilar**, que es un engrosamiento de fibras musculares lisas en el último tramo de las metarteriolas. Estas últimas son las arteriolas más pequeñas y representan la transición entre las arteriolas y los capilares (**Fig.13**).

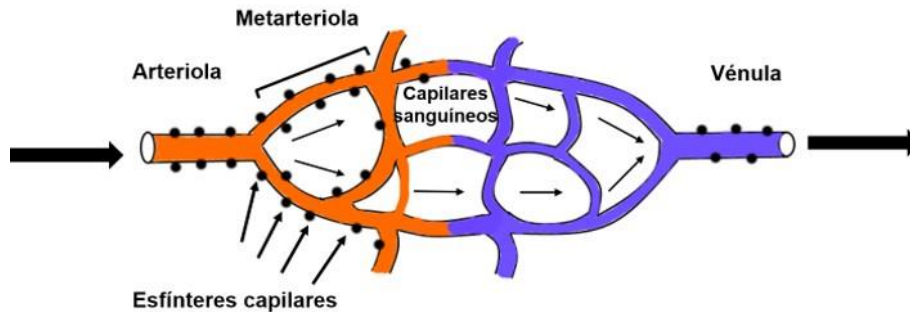


Figura 13. Representación esquemática de la microcirculación. Autora: Dra. Laura Andrini.

Arterias con características especiales

En ciertos sectores del organismo existen algunos vasos atípicos. Por ejemplo, las arterias coronarias, poseen en la capa subendotelial gran cantidad de fibras musculares lisas y fibras elásticas cuya cantidad aumenta con la edad del individuo; este cambio es más evidente en la especie humana, aunque puede ocurrir en otras especies como el perro. Además, las arterias del circuito pulmonar, que están sometidas a una presión sanguínea menor, poseen una túnica media más delgada.

Venas

Las venas poseen las mismas túnicas que las arterias, pero sus límites están menos definidos, porque carecen de láminas elásticas limitantes internas y externas. Generalmente se clasifican según su diámetro, de menor a mayor (en el sentido del flujo sanguíneo), en **vénulas poscapilares y musculares, venas medianas, y venas grandes**

En términos generales, a igual calibre del vaso, las venas tienen paredes más delgadas que las arterias. Además, las túnicas media y adventicia presentan distintos espesores relativos; en las venas la túnica media es más delgada que la túnica adventicia. Como ocurre con las arterias, algunos vasos venosos poseen características excepcionales. Por ejemplo, los senos venosos de la duramadre están formados solamente por endotelio y una delgada capa subendotelial.

Vénulas

Las vénulas forman parte del sistema microvascular. Las **vénulas poscapilares**, que se encuentran a continuación de la red capilar, por su gran permeabilidad son un sitio de intercambio de sustancias entre la sangre y los otros tejidos. Además, en respuesta a sustancias como la

histamina, durante el proceso inflamatorio, se incrementa la permeabilidad de estos vasos y se posibilita la extravasación de los leucocitos por diapédesis hacia el tejido conectivo. Externamente, presentan **pericitos (células pericapilares)**. Los pericitos son células que poseen largos procesos citoplasmáticos (primarios y secundarios) dispuestos longitudinalmente con respecto a la pared vascular. Poseen en su citoplasma proteínas contráctiles similares a las encontradas en las fibras musculares lisas, lo que les confiere capacidad contráctil. Los pericitos son un tipo de célula madre mesenquimática, por lo que cumplen un rol importante en la angiogénesis y la reparación tisular.

El diámetro de las vénulas aumenta y cuando alcanzan entre 50 y 100 μm y presentan una o dos capas de fibras musculares lisas pasan a denominarse **vénulas musculares**. Las vénulas siguen el curso de las arteriolas.

Venas pequeñas y medianas

En estas venas empiezan a hacerse notorias las tres tunicas características de los vasos sanguíneos. El tejido conectivo subendotelial es muy delgado y posee algunas fibras musculares lisas. La túnica media posee escasas capas de fibras musculares lisas entremezcladas con fibras colágenas y elásticas. La túnica adventicia es más gruesa que la media y está formada por tejido conectivo con fibras colágenas y elásticas. Las venas que se encuentran en los miembros transportan sangre en contra de la gravedad. Las **válvulas venosas** son pliegues de la túnica íntima que impiden el flujo retrógrado de la sangre. Entre los vasos más grandes de este grupo se incluyen venas como la renal, la hepática, la porta-hepática y la poplítea.

Venas grandes (venas cavas craneal y caudal, venas pulmonares)

En este tipo de vena la túnica adventicia es más gruesa que en otros; la túnica media es muy delgada o puede estar ausente. Además de tejido conectivo, la túnica adventicia posee algunas fibras musculares lisas dispuestas longitudinalmente.

Capilares

En general los capilares poseen un diámetro promedio de 10 μm , aunque este es mayor en los capilares sinusoides. La **pared capilar** está formada por una capa de células endoteliales que apoya sobre una lámina basal. Por fuera del endotelio, se encuentran los **pericitos** que están contenidos por la lámina basal de las células endoteliales.

Sobre la base de las diferencias ultraestructurales se pueden diferenciar tres tipos de capilares: **continuos, fenestrados y sinusoides**.

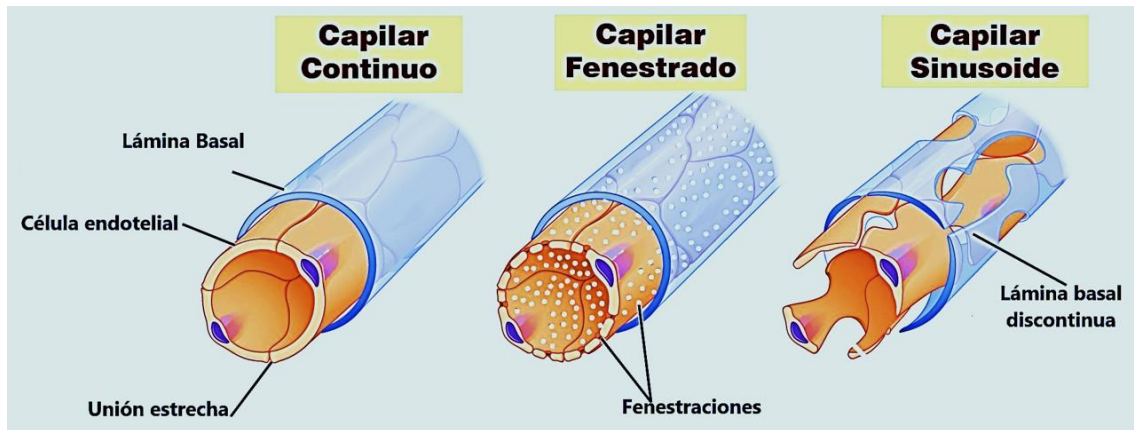


Figura 14. Esquema de los tres tipos de capilares. Tomado y modificado de OpenStax (ver ref.)

Los capilares **continuos** se caracterizan por poseer un endotelio vascular ininterrumpido que descansa sobre una lámina basal continua, estos vasos no presentan fenestraciones. Las células endoteliales poseen uniones ocluyentes, lo que obliga a que el intercambio bidireccional de moléculas entre la sangre y la matriz extracelular se realice casi exclusivamente a través del citoplasma de las células endoteliales. Cuando este proceso de transporte de lado a lado de la célula es mediado por vesículas recibe el nombre de **transcitosis**. Este tipo de capilares se localiza en el tejido conectivo, el tejido muscular, el SNC, los pulmones y la piel.

Las células endoteliales de los capilares **fenestrados** poseen orificios denominados fenestraciones (poros) de membrana de un diámetro aproximado de 70 nm. Al igual que los capilares continuos presentan uniones oclusivas y su lámina basal es continua. Las fenestraciones pueden estar abiertas o cerradas parcialmente por una estructura glicoproteica denominada **diafragma**, de aspecto radial, que regula el pasaje de distintas sustancias. Los capilares fenestrados están presentes en órganos como las glándulas endocrinas y los que forman el tubo digestivo. En los glomérulos renales, lugares en que se filtra la sangre para formar orina, los capilares son fenestrados pero carentes de diafragma.

Los capilares **sinusoides** se caracterizan por presentar, además de fenestraciones endoteliales, discontinuidad en la lámina basal (que incluso puede faltar). Su recorrido es tortuoso o sinuoso (del latín *sinus*, onda o giro). Es frecuente que posean macrófagos intercalados en su pared. Presentan un diámetro mayor al de los demás capilares, de entre 30 y 40 μm , y su forma se adapta a los intersticios presentes entre las células del órgano en el que se localizan. Se encuentran en el hígado y en órganos hematopoyéticos como el bazo y la médula ósea.

Estructuras y circuitos vasculares especializados

Algunos vasos presentan características particulares, tanto en su forma y **estructura histológica** como en la manera en que se establecen los **circuitos circulatorios**; algunas de las más importantes se describen a continuación.

Anastomosis arteriovenosas

Las **anastomosis arteriovenosas (AAV)** son estructuras especializadas por donde la sangre fluye directamente desde un vaso arterial a un vaso venoso sin pasar por una red capilar. Su pared presenta esfínteres precapilares con una inervación vasomotora que permite su contracción y dilatación. En la piel, estas estructuras contribuyen a la termorregulación. Cuando las AAV se encuentran cerradas, la sangre circula por las redes capilares superficiales, como consecuencia se disipa calor desde la piel al medio externo. Por el contrario, cuando las AAV se abren, los esfínteres precapilares de las metaarteriolas se cierran y la perfusión periférica se restringe, se evita la disipación y se conserva energía calórica (**Fig. 15**).

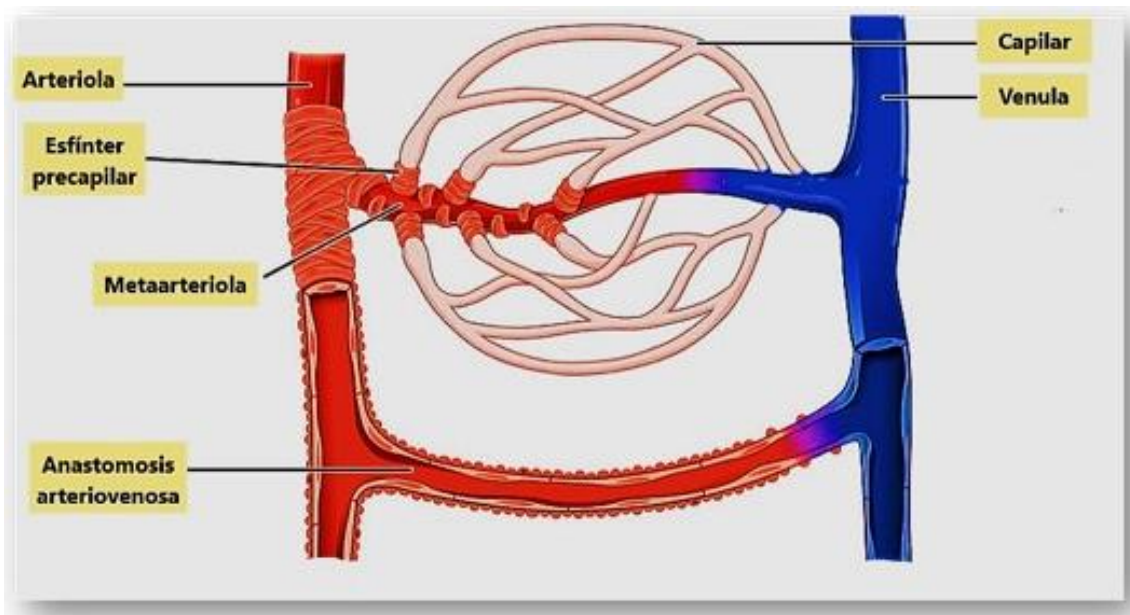


Figura 15. Esquema de la red capilar y anastomosis arteriovenosas. Imagen de OpenStat College (ver ref.)

En ciertas estructuras, como las orejas de los conejos, las crestas de los gallos y las aletas de focas y lobos marinos, las AAV son muy abundantes. Además, hay diferencias en la cantidad y en la localización, según la especie. Por ejemplo, en las ovejas en que la lana actúa como aislante térmico, la cantidad de AAV es mucho menor que en los bovinos. Otras localizaciones de las AAV son el intestino y los órganos reproductores. En estos últimos casos, su apertura o cierre permiten que la sangre llegue en mayor cantidad a determinados sistemas, por ejemplo, al sistema digestivo después de la ingesta de alimentos.

Glomus carotídeo, aórtico y seno carotídeo

El **glomus carotídeo** (de mayor tamaño y complejidad) y el **aórtico** son especializaciones de la pared arterial que funcionan como quimiorreceptores que registran el descenso de la presión parcial de oxígeno y, como consecuencia, desencadenan un aumento en la ventilación. El **glomus aórtico** está localizado, generalmente, en la bifurcación de la arteria aórtica. Está compuesto por una capsula de tejido conectivo denso, vasos sanguíneos, fibras nerviosas y grupos de células neuroepiteliales provenientes de las crestas neurales, denominadas células

glómicas. La cápsula de tejido conectivo emite tabiques formando lobulillos, constituidos por grupos de células glómicas, que contactan con fibras nerviosas y capilares tanto fenestrados como continuos. El *glomus* carotídeo posee una estructura similar. Existen dos tipos de células glómicas: las que secretan distintos neurotransmisores como la dopamina y noradrenalina, inductores de la respuesta vasoactiva y las de sostén que envuelven, mediante finas prolongaciones, a las primeras (**Fig. 16**).

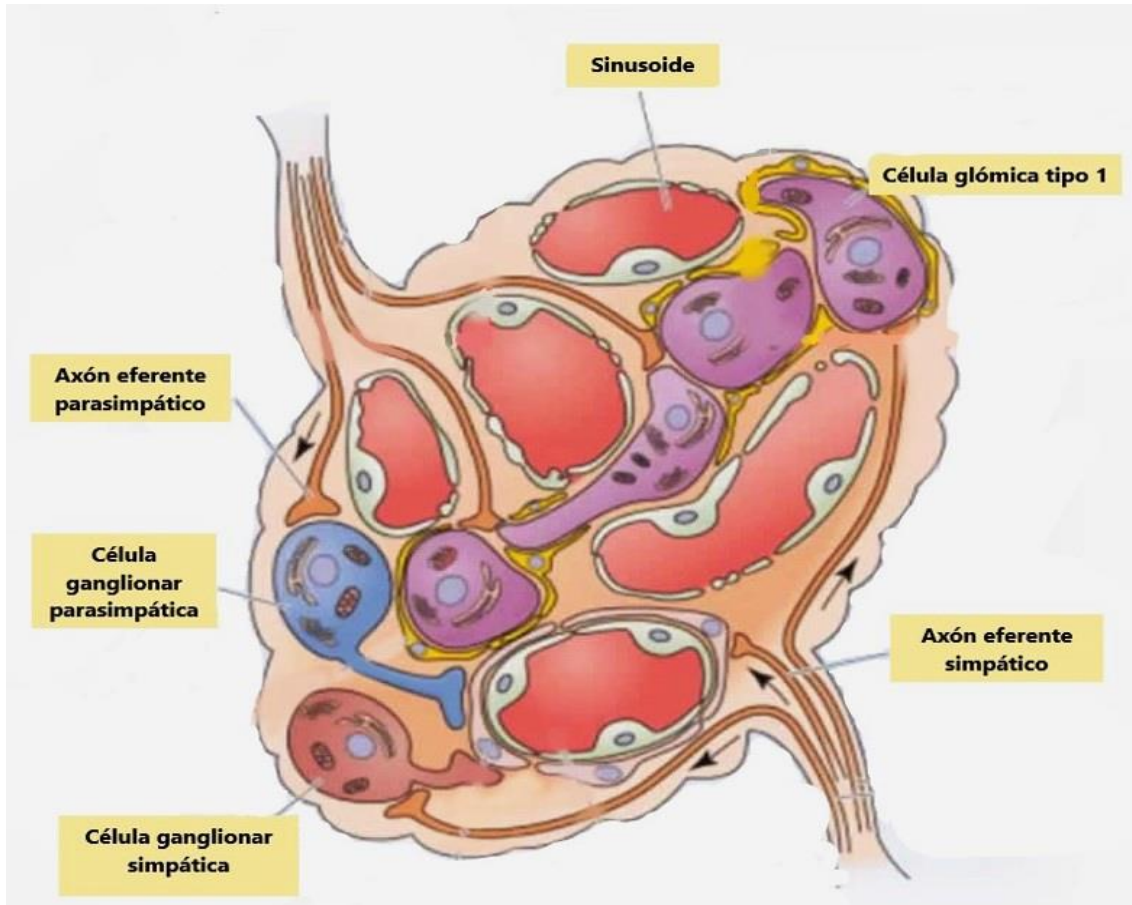


Figura 16. Esquema del glomus. Autor: Taha, A. (ver ref.)

El **seno carotídeo**, en cambio, es un sensor de las variaciones en la presión arterial. Es una dilatación de la porción inicial de la arteria carótida interna con menor cantidad de músculo liso y mayor de componentes elásticos, que el resto de la pared del vaso, por lo que se dilata más fácilmente. La información de la dilatación es reconocida por terminaciones nerviosas que transmiten un impulso al centro nervioso encefálico que regula la presión sanguínea.

Sistemas porta

Los sistemas porta constituyen un tipo de circulación muy especializada presente en determinadas regiones del organismo. Es un sistema de vasos interpuestos entre dos redes capilares

que pueden drenar sangre desde una arteria o desde una vena. En la siguiente imagen (Fig. 17) se esquematizan dos sistemas capilares unidos por la vena porta; el primero de ellos representa la primera red capilar que se encuentra en el bazo, estómago, intestino y páncreas y la segunda red capilar en el hígado.

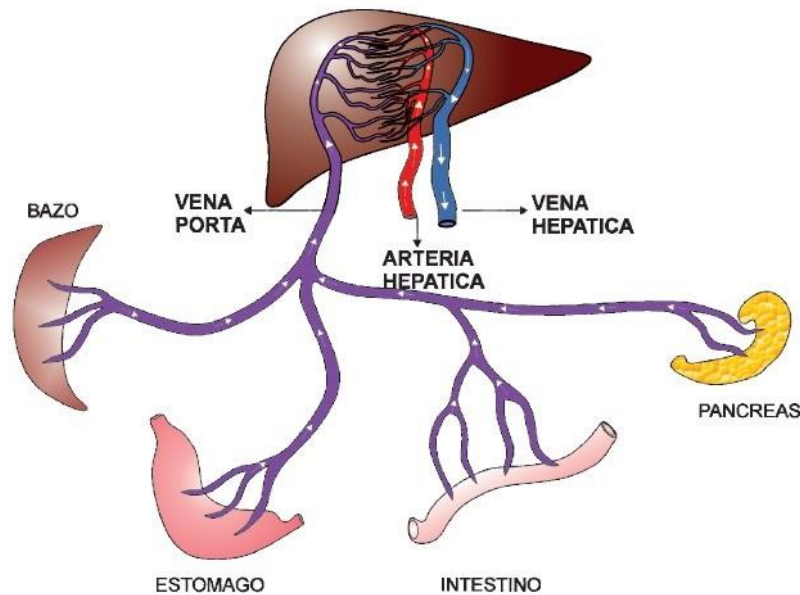


Figura 17. Esquema del sistema porta hepático. La primera red capilar del sistema se encuentra en el bazo, estómago, intestino y páncreas; la segunda en el hígado. La vena porta une ambas redes. Autor: Gonzalo Carretoni.

Existen dos tipos de sistemas portales: **venoso**, como el sistema porta hepático, el sistema porta renal de las aves y el sistema porta hipofisario, y **arterial**, en el sistema porta glomerular renal.

Vasos linfáticos

Los vasos linfáticos se originan en los tejidos como vasos ciegos y transportan linfa, formada principalmente por líquido tisular excedente no recogido por la circulación venosa (**Fig.18B**). La linfa circula por vasos linfáticos cada vez mayores hasta volcarse en vasos venosos en el tórax (**Fig.18A**). Esta circulación es unidireccional. Los vasos linfáticos de calibre más pequeño se denominan **capilares linfáticos** y poseen un diámetro de hasta 100 μm . Su pared está compuesta por células endoteliales aplanadas con escasas uniones intercelulares que carecen de lámina basal o, si la poseen, esta es discontinua, lo que favorece el pasaje del líquido intersticial hacia su luz. Cuando este líquido penetra en los vasos linfáticos se denomina **linfa**: y es rico en proteínas, agua y electrolitos. Además, en algunos vasos linfáticos como en los intestinales, se transportan colesterol y ácidos grasos de cadena larga absorbidos previamente en ese órgano. En los vasos linfáticos también se transportan inmunoglobulinas (anticuerpos) formadas en los

órganos linfoides como los linfonodos. Los vasos linfáticos atraviesan a los linfonodos y, durante ese trayecto, también se incorporan células a la linfa, en especial linfocitos. Los capilares linfáticos vuelcan su contenido en vasos mayores llamados **colectores**, que poseen las tres tunicas típicas de los vasos sanguíneos. Estos últimos vasos suelen tener válvulas que son repliegues de la túnica íntima que favorecen la circulación. El mayor de los vasos colectores (conducto torácico) desemboca en grandes vasos venosos torácicos (en general, en la vena cava craneal, con diferencias según la especie), donde la linfa se integra a la circulación sanguínea (**Fig. 18**). Los vasos linfáticos están distribuidos en la mayoría de los órganos, excepto en la médula ósea y el oído interno. Hasta hace pocos años se consideraba que no existía un sistema linfático en el SNC, pero recientemente se descubrió que existen en el SNC vasos linfáticos meníngeos, tanto capilares como colectores.

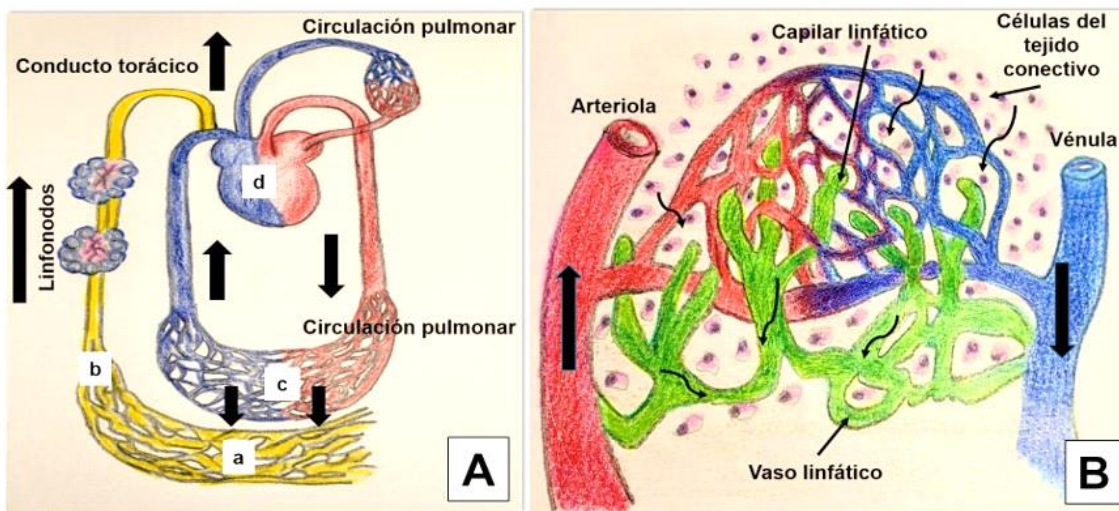


Figura 18. A. Representación esquemática de los sistemas cardiocirculatorio y linfático: a: capilares linfáticos; b: vasos linfáticos; c: capilares sanguíneos y d: corazón. B. Relación de los capilares linfáticos con la microcirculación sanguínea. Autora: Dra. Laura Andrini.

Referencias

- Atanasova, D.Y, Iliiev, M.E., y Lazarov, N.E (2011) Morphology of the rat Carotid Body, *Bulgarian Society for Cell Biology*, 22, pp. 41-55. DOI:10.14748/bmr. v22.
- Baluk, P., Fuxe, J., Hashizume, H., Romano, T. Lashnits, E., Butz, E., Vestweber, D., Corada, M., Molendini, C., Dejana, E. y McDonald M. M. (2007) Functionally specialized junctions between endothelial cells of lymphatic vessels, *Journal of Experimental Medicine*, 204(10), pp. 2349–2362. DOI.org/10.1084/jem.20062596.
- Brüel, A., Christensen, E.I., Tranum-Jensen, J., Qvortrup, K. y Geneser F. (2015). *Geneser-Histología*. 4^{ta} ed. México D.F.: Editorial Médica Panamericana.
- Fawcett, D.W. (1995). *Bloom-Fawcett. Tratado de Histología*. 12^{ma} ed. Madrid: Interamericana McGraw-Hill.

- Gartner L.P y Hiatt J.L. (2015). *Atlas en Color y Texto de Histología*. 6^{ta} ed. Editorial Médica Panamericana
- Germani, A. Foglio, E. Capogrossi, M. C. Russo, A. Limana, F. (2015) Generation of cardiac progenitor cells through epicardial to mesenchymal transition, *Revista de Medicina Molecular*, 93, pp. 735–748. DOI:10.1007/s00109-015-1290-2.
- Gourdie, G. R. Wei, Y. Kim, D. Klatt, S. C. Mikawa, T. (1998). Endothelin-induced conversion of embryonic heart muscle cells into impulse-conducting Purkinje fibers, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(12), pp. 6815-6818. DOI.org/10.1073/pnas.95.12.6815.
- Guyton y Hall. (2011). *Tratado de Fisiología Médica*. 12^{ma} ed. Madrid: Elsevier.
- Grott, E., Wafae, N. Luz, H., Simões, M. y Rodrigues, C. (1997) Morphological aspects of the human *glomus caroticum* of different age groups, *Revista Chilena de Anatomía*, 15(2) pp.181-186. DOI:10.4067/S0716-98681997000200011.
- Heym, C. y Kummer, W. (1989) Immunohistochemical distribution and colocalization of regulatory peptides in the carotid body, *Journal of Electron Microscopy*, (12), pp. 331-342. DOI:10.1002/jemt.1060120406.
- Hib J. (2001). *Histología de Di Fiore*. Texto y Atlas. Buenos Aires: Editorial El Ateneo.
- Junqueira, L.C.y Carneiro J. (2015). *Histología Básica. Texto y atlas*. 12^{ma} ed. México D.F.: Editorial Médica Panamericana.
- Leone, M. y Engel F. B. (2019) Advances in heart regeneration based on cardiomyocyte proliferation and regenerative potential of binucleated cardiomyocytes and polyploidization, *Clinical Sciences*, 133(11), pp. 1229–1253.
- Lomonte B. (2018). *Nociones de Inmunología*. 5^{ta} ed. San José: Universidad de Costa Rica.
- Muñoz-Chápuli. R., Macías, D. González-Iriarte, M. Carmona, R. Atencia, G. y Pérez-Pomares, J. M. (2002). The epicardium and epicardial-derived cells: multiple functions in cardiac development. *Revista Española de Cardiología*, 55(10), pp. 1070-1082.
- König, H. y H-G. Liebich, (2011). *Anatomía de los Animales Domésticos*. Tomo 2. Órganos, sistema circulatorio y sistema nervioso. Buenos Aires: Médica Panamericana.
- Ogawa, T. y de Bold, A.J. (2014) The heart as an endocrine organ, *Endocrine connections*, 3(2), R31–R44. DOI: 10.1530/EC-14-0012.
- Ratajska, A., Gula, G., Flaht-Zabost, A. (2014) Comparative and developmental anatomy of cardiac lymphatics, *The Scientific World Journal*, 2014. DOI.org/10.1155/2014/183170.
- Rowlatt, U. (1990) Comparative anatomy of the heart of mammals, *Zoological Journal of the Linnean Society*, 98(1), pp.73-110. DOI:10.1111/j.1096-3642.1990.tb01220.x.
- Schaller O. (1996). *Nomenclatura Veterinaria ilustrada*. Zaragoza: Editorial Acribia.
- Tamura, R. Yoshida K. y Toda, M. (2019) Current understanding of lymphatic vessels in the central nervous system, *Neurosurgery Reviews*. Doi: 10.1007/s10143-019-01133-0.

Referencias de figuras

Figura 1. OpenStax College. Licencia CC-BY-SA-3.0. URL: t.ly/LF66 (modificada por Gonzalo Carretoni -GC-).

Figuras 2, 9, 13, 18. Autora: Dra. Laura Andrini (LA).

Figura 3. Imagen de Dominio Público (modificada por Luca Di Cesare -LDC-).

Figura 4. OpenStax College. Licencia CC-BY-SA-3.0. URL: t.ly/VTIy (modificada por LDC).

Figuras 5, 7, 8, 10-12. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.

Figura 6. Autores: Wapcaplet, Yaddah, Wnauta. Licencia: CC-BY-SA-3.0. URL: t.ly/Tuez (modificada por LA).

Figura 14. OpenStax College. Licencia CC BY-SA 4.0. URL: t.ly/hAhF (modificada por LDC).

Figura 15. OpenStax College. Licencia CC-BY-SA-3.0. URL: t.ly/Fqpq (modificada por LDC).

Figura 16. Autor Taha, A. Carotid Body Tumours: A Review (2015) *International Journal of Clinical Medicine*, 6, pp. 119-131. DOI: 10.4236/ijcm.2015.63017. Licencia CC-BY-4.0 (modificada por LDC)

Figura 17. Autor: Gonzalo Carretoni.