

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).

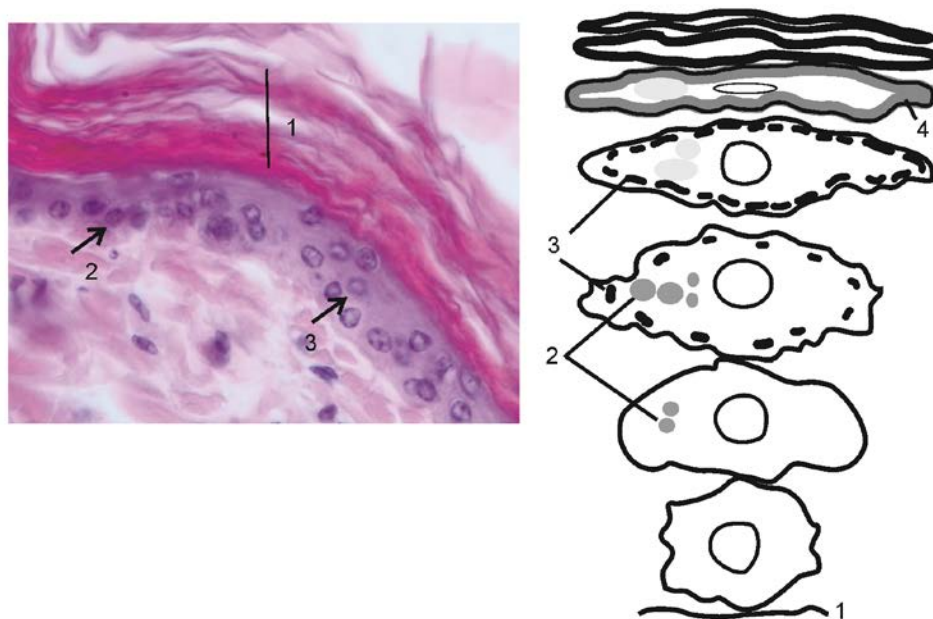


Figura 2.1. Epidermis, hematoxilina y eosina (H-E). 40x. En la imagen de la izquierda se puede observar la organización de la epidermis de ñandú, (1) estrato córneo, (2) estrato basal, (3) estrato intermedio. En la imagen de la derecha, esquema que ilustra el proceso de diferenciación de un seboqueratinocito, (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: α y β . La β -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 α -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 (α o β) 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 α -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 β – queratina.

Es interesante destacar que en los mamíferos la α -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 α -queratina está presente solo en la epidermis de cornificación blanda, mientras que en la epidermis de cornificación dura sólo está presente la β -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 microscopia 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 α -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 mesoderma cefálico, mientras que en el resto del organismo proviene del mesoderma 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.

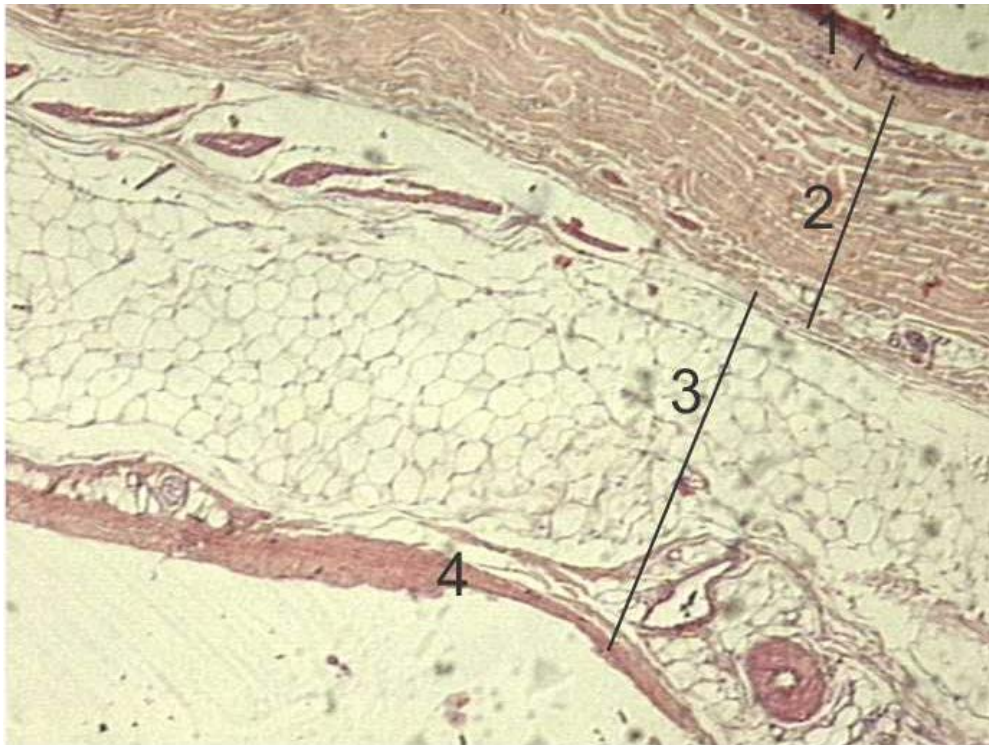


Figura 2.2. Organización general de la dermis. H-E. 40x. Se pueden observar los diferentes estratos que conforman la dermis del ñandú: estrato superficial (1), estrato compacto (2), estrato laxo (3) y lámina elástica (4).

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).

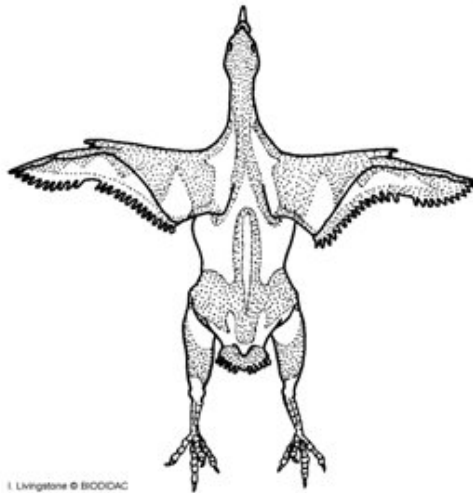


Figura 2.3. Dibujo esquemático que muestra la distribución y cantidades de pterilos (zonas punteadas) y apterios (zonas blancas) de la región dorsal de un ave.

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 β -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).

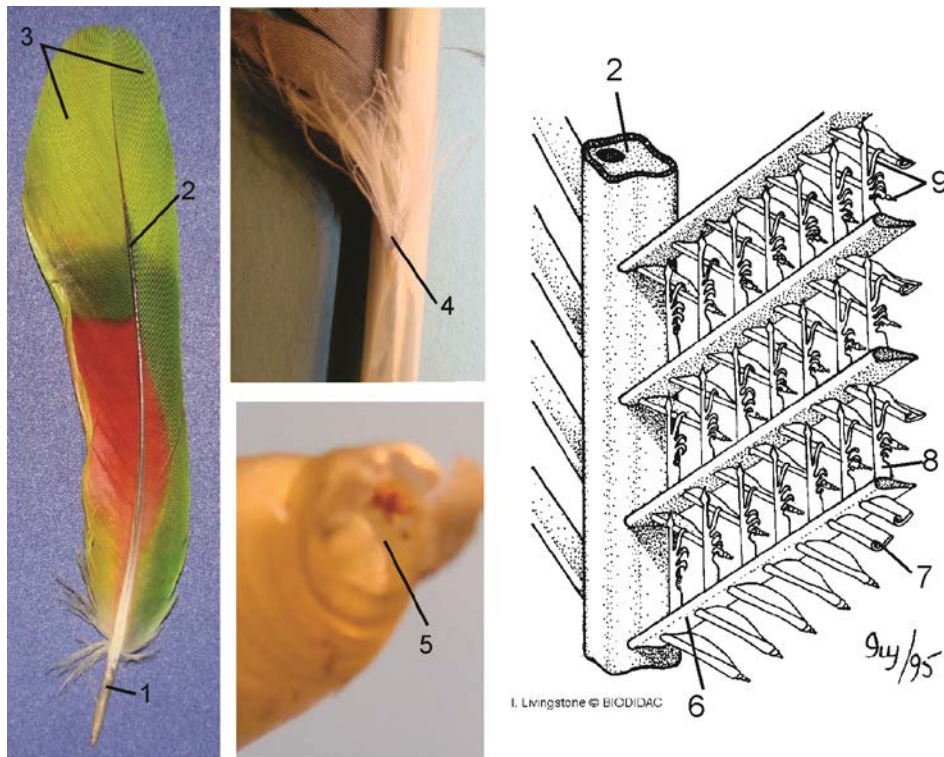


Figura 2.4. Estructura general de la pluma. En la fotografía del panel de la izquierda se pueden observar el cálamo (1), el raquis (2) y el estandarte (3) de una pluma. En el panel central superior se muestra en detalle el ombligo superior (4) y en el panel inferior se muestra en detalle el ombligo inferior (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).

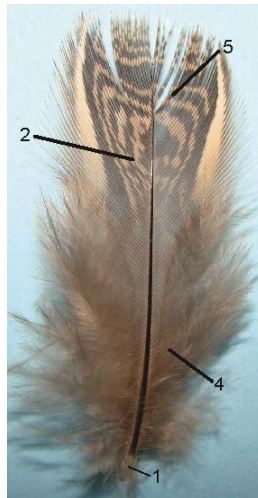


Figura 2.5. Pluma cobertora del inambú común (*Nothura maculosa*). Cálamo (1), raquis (2), parte plumosa (3) y parte pennácea (4).

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 hammulis (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.

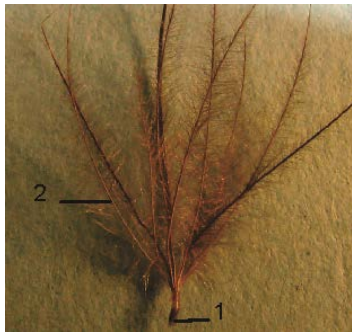


Figura 2.7. Plumón de pichón de ñandú grande (*Rhea americana*). Cálamo (1) y barbas largas con barbillas sin ganchillos (2).

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.

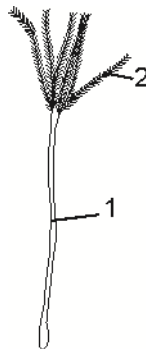


Figura 2.8. Dibujo esquemático de una filopluma. Cálamo (1) y barbas largas con barbillas sin ganchillos (2).

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).

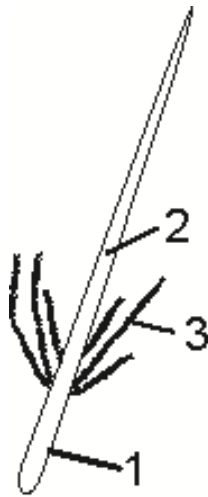


Figura 2.9. Dibujo esquemático de una vibrisa. Cálamo (1), raquis (2) con escasas barbas (3) que poseen barbillas sin ganchillos.

Plumas polvorientas: 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 granulado o reticulado. Otra diferencia es el tipo de queratina que poseen: mientras en las pequeñas escamas reticuladas y en el sulcus se expresa sólo α -queratina, la β -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 passeriformes.

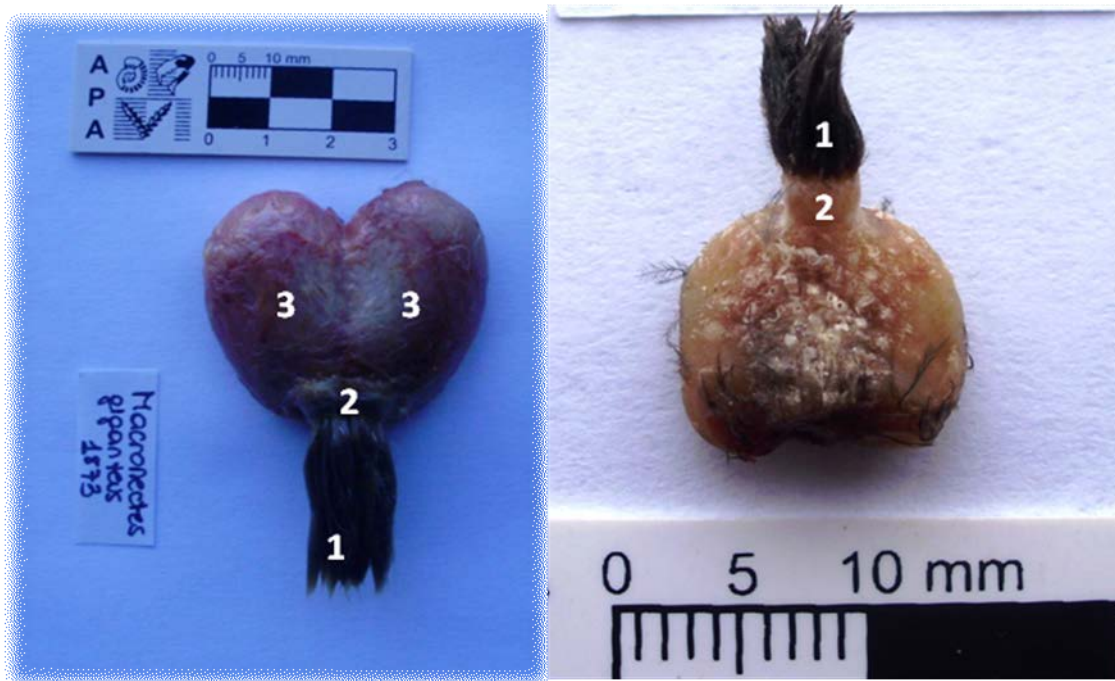


Figura 2.16. Glándulas uropigias del petrel gigante antártico (*Macronectes giganteus*) en la fotografía de la izquierda y de la gallineta overa (*Pardirallus maculatus*) en la fotografía de la derecha. Se distinguen el pincel de plumas (1), la papila (2) y en el caso del órgano del petrel se pueden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

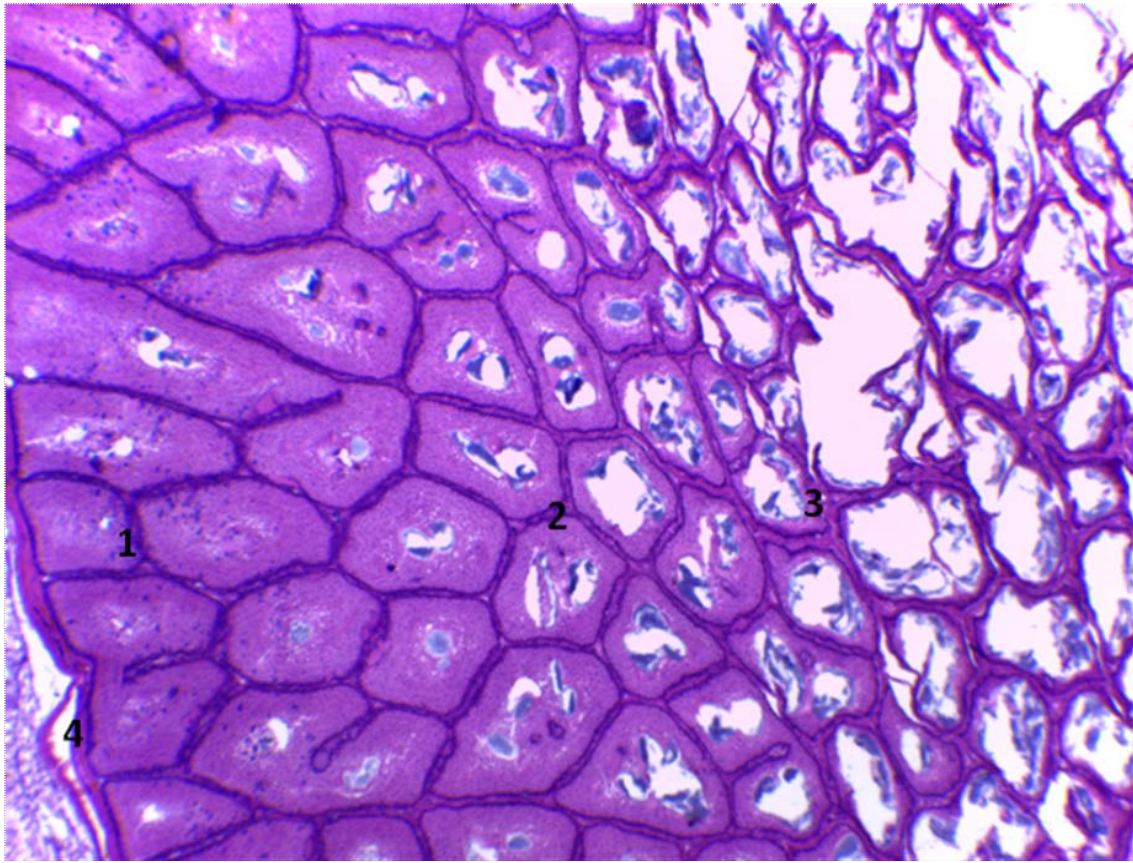


Figura 2.17. Glándula uropigia de flamenco austral (*Phoenicopterus chilensis*). Coloración H-E. 40x. Se observan tres regiones con diferencias en su morfología (1-3), se destaca el aumento de la luz de los adenómeros desde la periferia de la glándula hacia el centro. Se observa también la cápsula del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

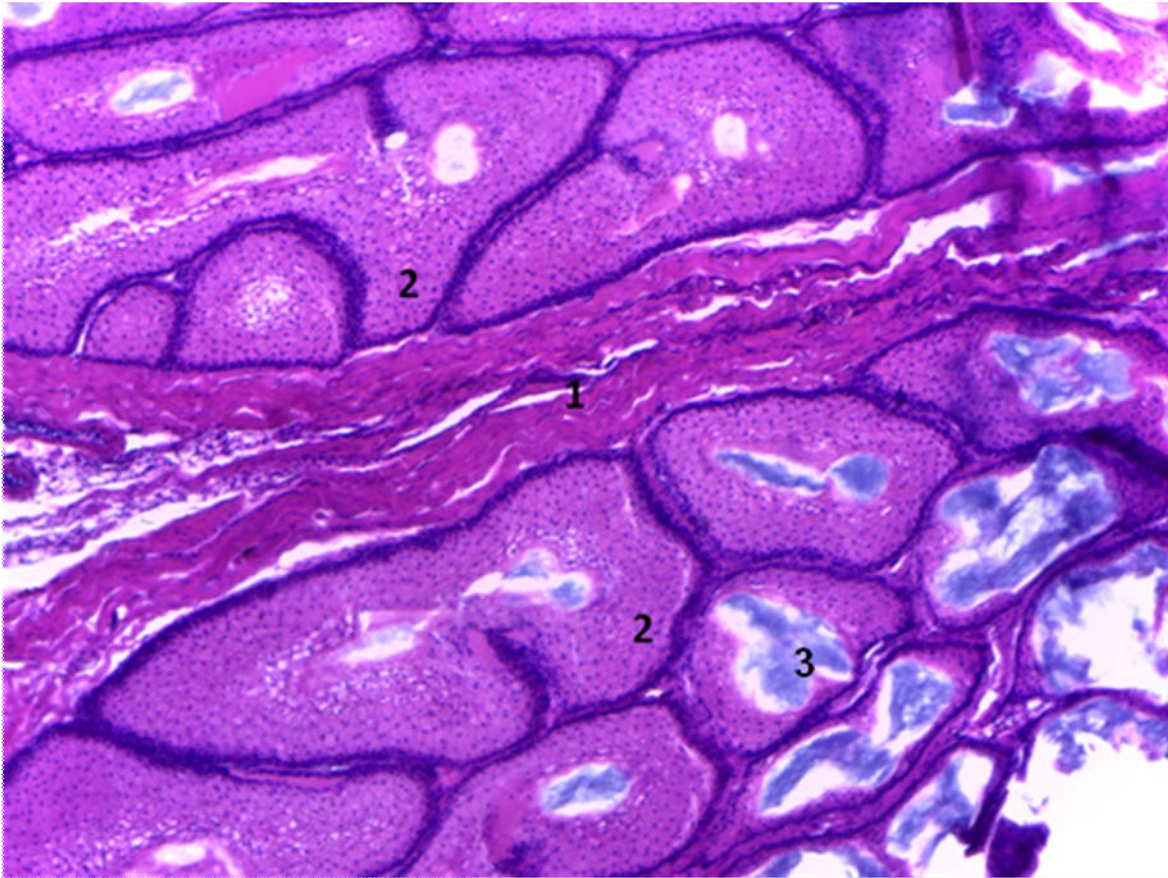


Figura 2.18. Glándula uropigia de flamenco austral (*Phoenicopterus chilensis*). Coloración H-E. 400x. Se observa el tabique de tejido conectivo que separa los dos lóbulos de la glándula (1); en el interior de los lóbulos se encuentran los adenómeros tubuloalveolares (2); en algunos de ellos se aprecia 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 (véase regiones señaladas como 1, 2 y 3 en las Fig. 2.17 y 2.19).

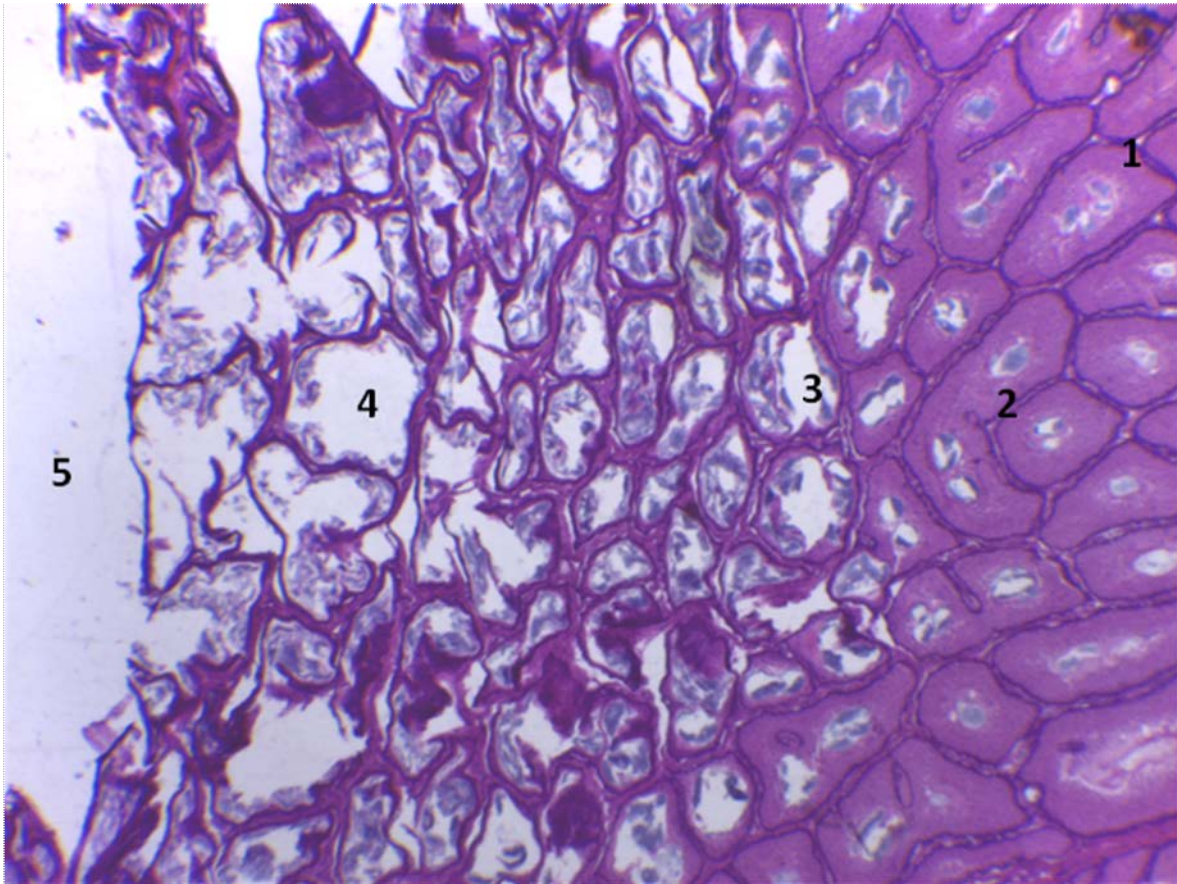


Figura 2.19. Glándula uropigia de flamenco austral (*Phoenicopterus chilensis*). H-E. 40x. Se observan tres regiones con diferencias en su morfología (1-3), estos adenómeros terminan en un sistema de conductos (4) que desembocan en una cámara de almacenamiento ubicada en el centro del lóbulo de la glándula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

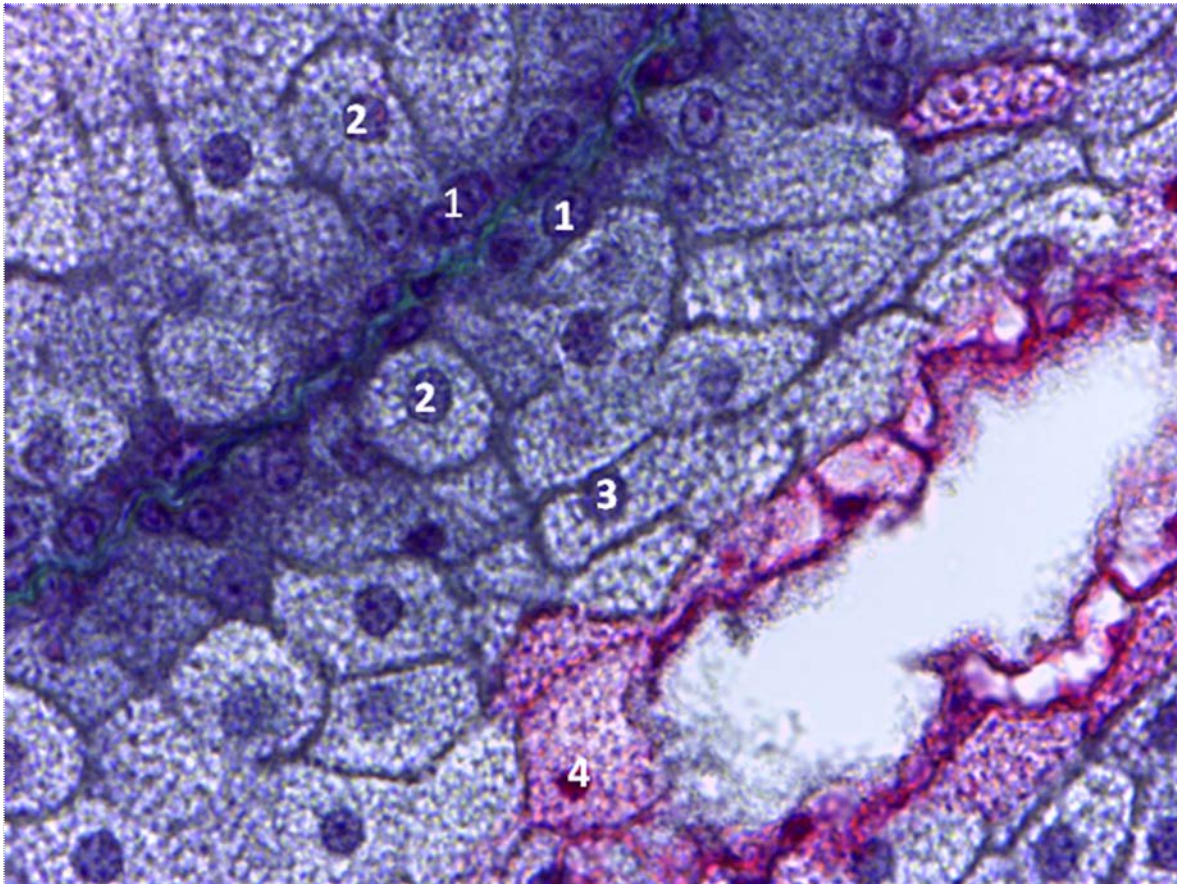


Figura 2.20. Glándula uropigia de chimango (*Milvago chimango*). Coloración tricrómica de Masson. 400x. Se observan sectores de dos adenómeros separados por escaso tejido conectivo, que puede reconocerse por el color verde de las delgadas fibras de colágeno. En la imagen se distinguen los cuatro estratos 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 microbiciida 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

Akthter N, Kobayashi M, Hoshino T (1993) Avian epidermis contains ATPase- and la-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.
- Matoltzy 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 lectinhistochemical 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.