

Capítulo 3

SANGRE Y SISTEMA CIRCULATORIO

Mirta Alicia Flamini



Índice del capítulo 3

Introducción

Obtención de muestras de sangre

Coloración de los extendidos de sangre

Componentes de la sangre

Plasma

Elementos formes

Glóbulos rojos o eritrocitos

Glóbulos blancos o leucocitos

Trombocitos

Sistema cardiovascular

Corazón

Vasos sanguíneos y linfáticos

Recuadro 3.1. Realización de un frotis o extendido

Recuadro 3.2. Adaptaciones morfofuncionales del sistema circulatorio de las aves

Bibliografía

Introducción

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

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

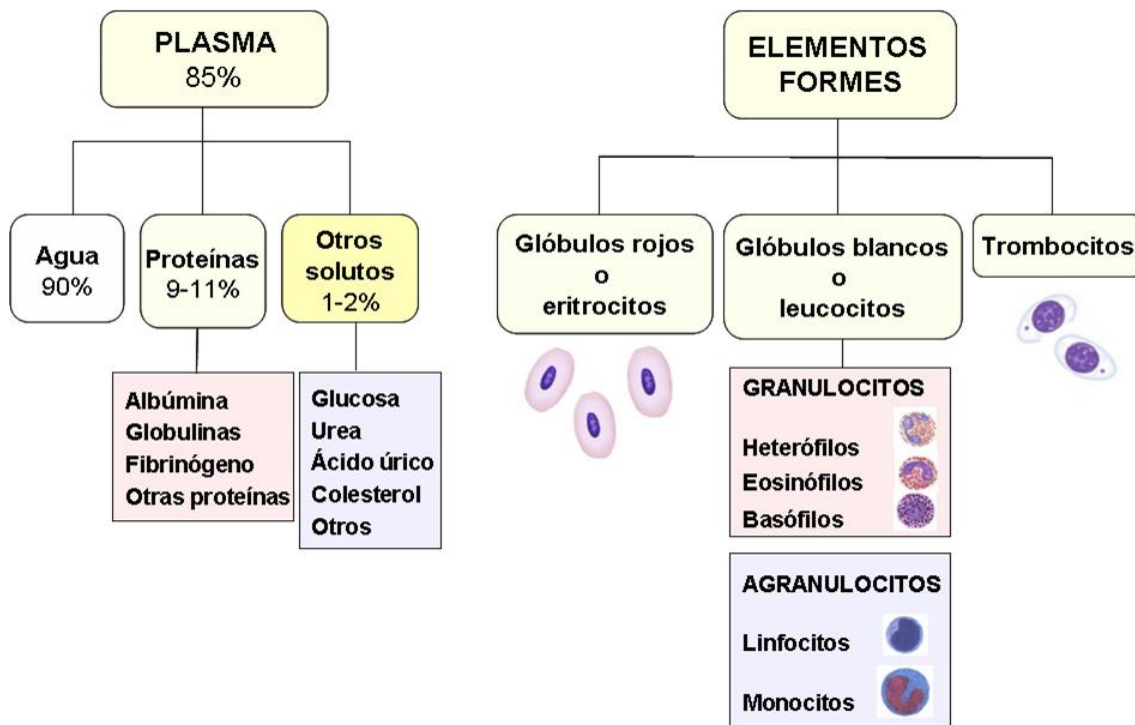


Figura 3.1. Componentes de la sangre de las aves.

Obtención de muestras de sangre

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



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

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

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

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

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

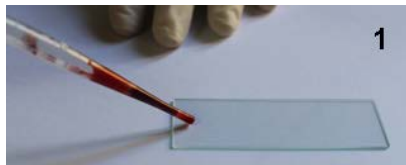
Si se desea realizar un **extendido** o **frotis** no es necesario el uso del anticoagulante. El extendido coloreado permite realizar un análisis de la morfología de las diferentes líneas celulares, sin que se produzcan alteraciones o artefactos por el anticoagulante.

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

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

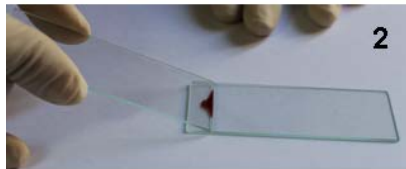
Recuadro 3.1

Realización de un frotis o extendido



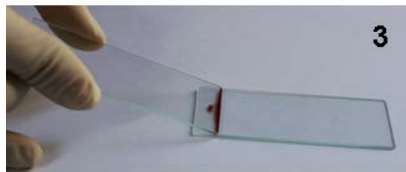
1

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



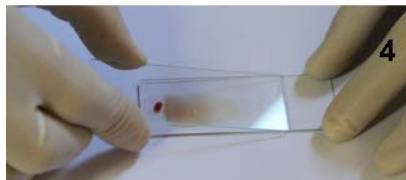
2

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



3

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



4

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



5

Dejar secar al aire y una vez seco colorear.

Figura 3.3. Preparación de un extendido de sangre.

Coloración de los extendidos de sangre

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

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

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

Componentes de la sangre

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

Plasma

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

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

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

Elementos formes

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

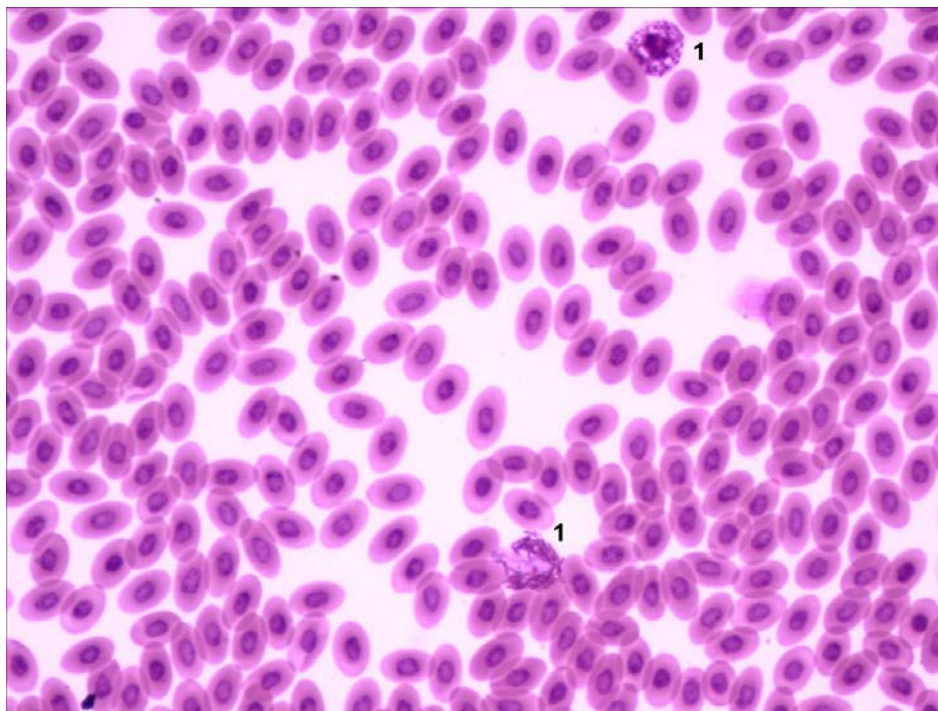


Figura 3.4. Extendido de sangre de *Gallus gallus*. Coloración MGG. 20x. Las células que se observan en mayor cantidad son glóbulos rojos o eritrocitos. En los extremos de la microfotografía se observan dos leucocitos (1).

Glóbulos rojos o eritrocitos

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

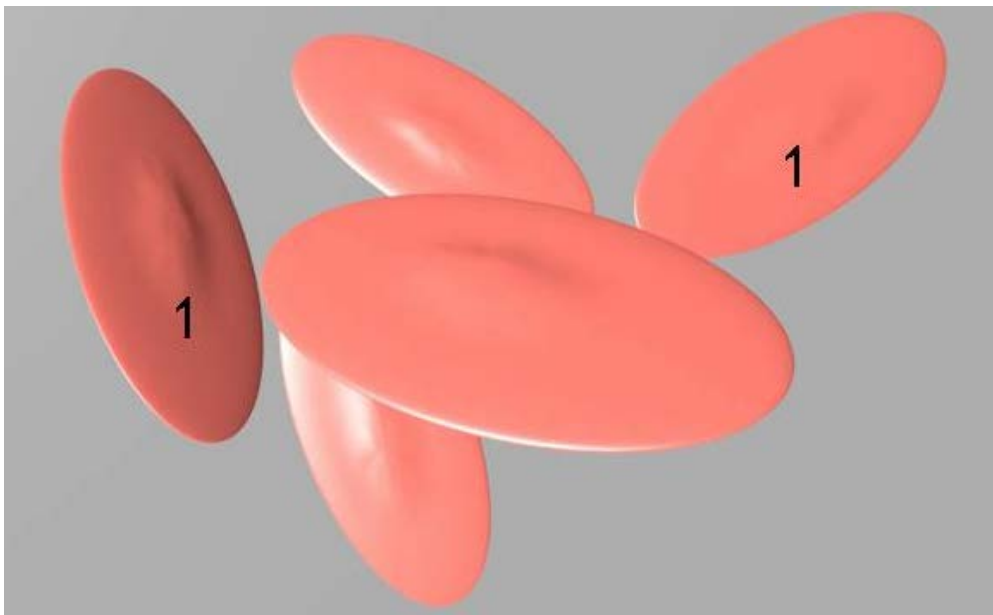


Figura 3.5. Eritrocitos de ave representados en una imagen en 3D. La elevación central se debe a la presencia del núcleo (1).

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

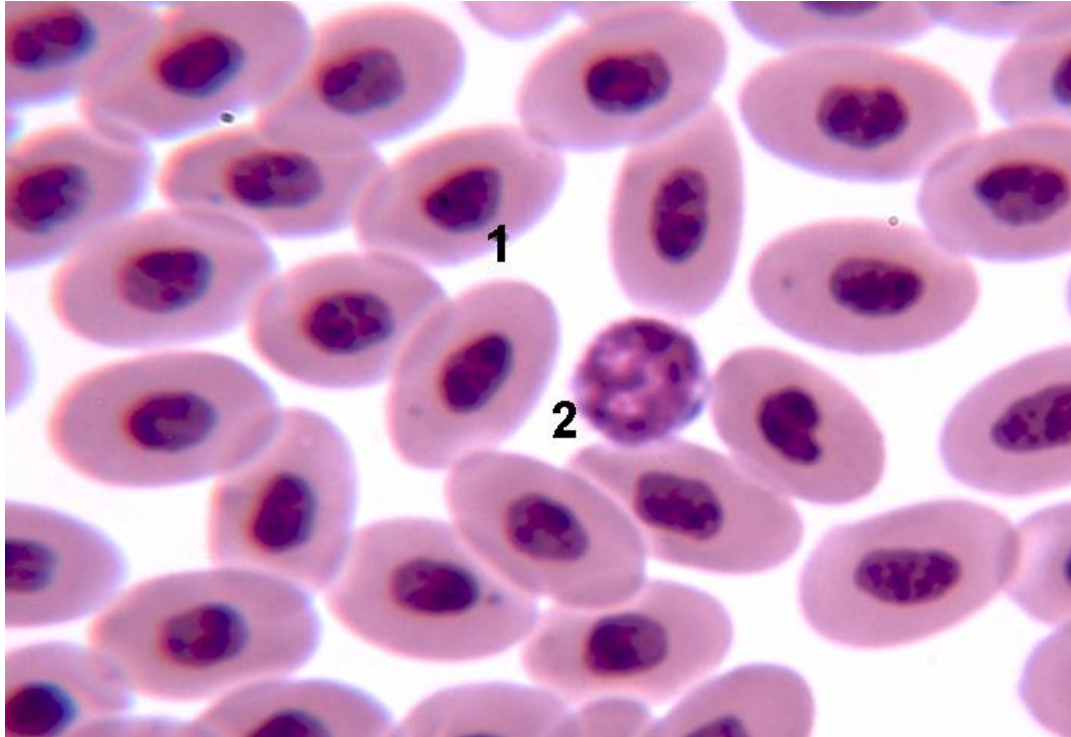


Figura 3.6. Microfotografía de un extendido de sangre de *Gallus gallus*. Coloración MGG. 100x. Se observan varios eritrocitos nucleados (1) y un leucocito (2).

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

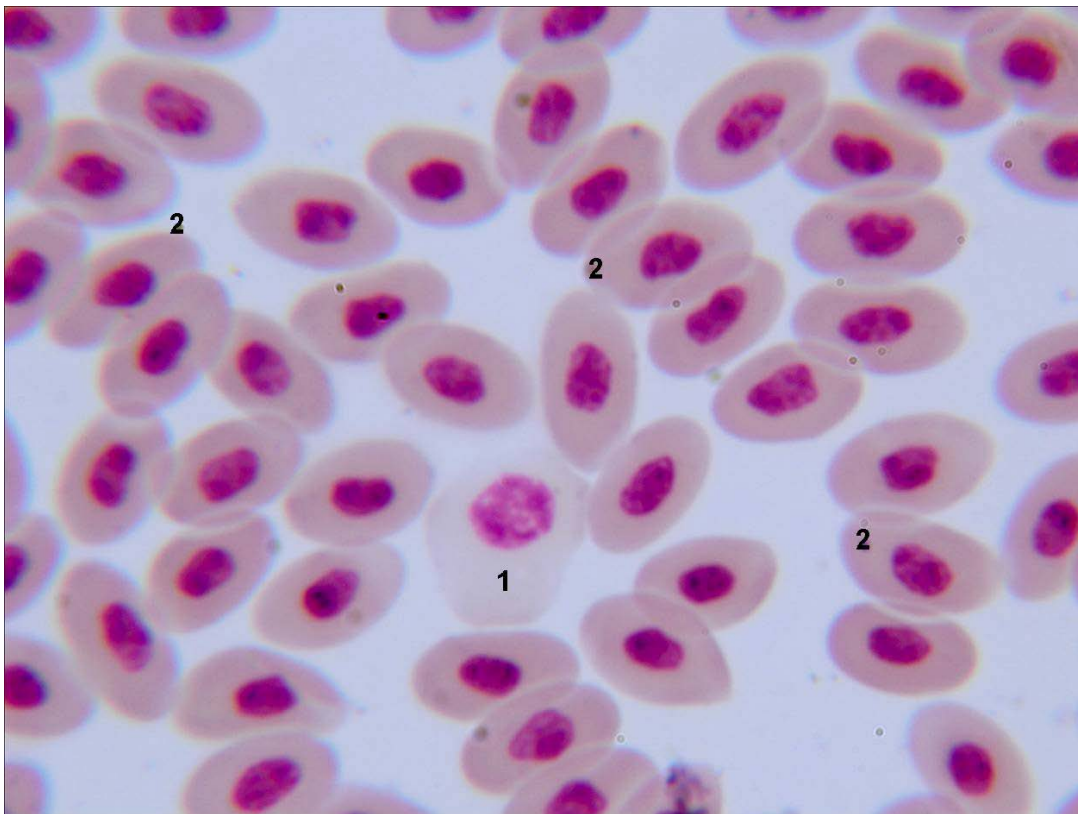


Figura 3.7. Extendido de sangre de *Gallus gallus*. Coloración MGG. 40x. Se observa un eritroblasto (1) de mayor tamaño que los eritrocitos maduros (2). El citoplasma es levemente basófilo y su núcleo presenta cromatina granular menos densa que los eritrocitos maduros.

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

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

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

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

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

Glóbulos blancos o leucocitos

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

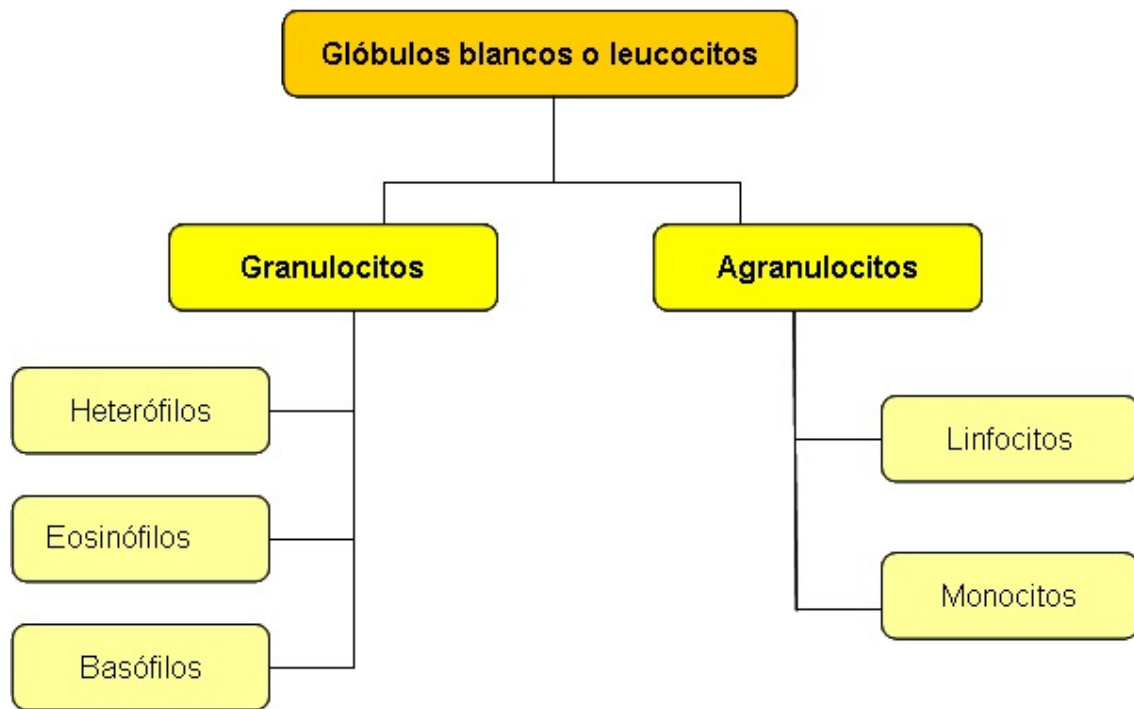


Figura 3.8. Clasificación de los leucocitos de las aves.

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

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

Tabla 3.3. Valores promedio de referencia del total de leucocitos por mm³ en aves.

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

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

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

Heterófilos

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

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

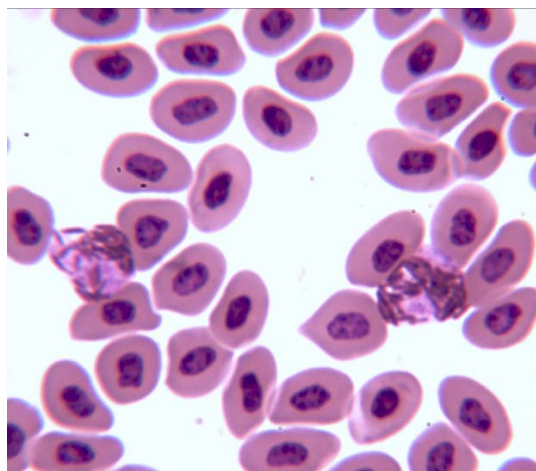


Figura 3.9. Extendido de sangre de *Gallus gallus*. Coloración MGG. 100x. Se observan dos heterófilos maduros.

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

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

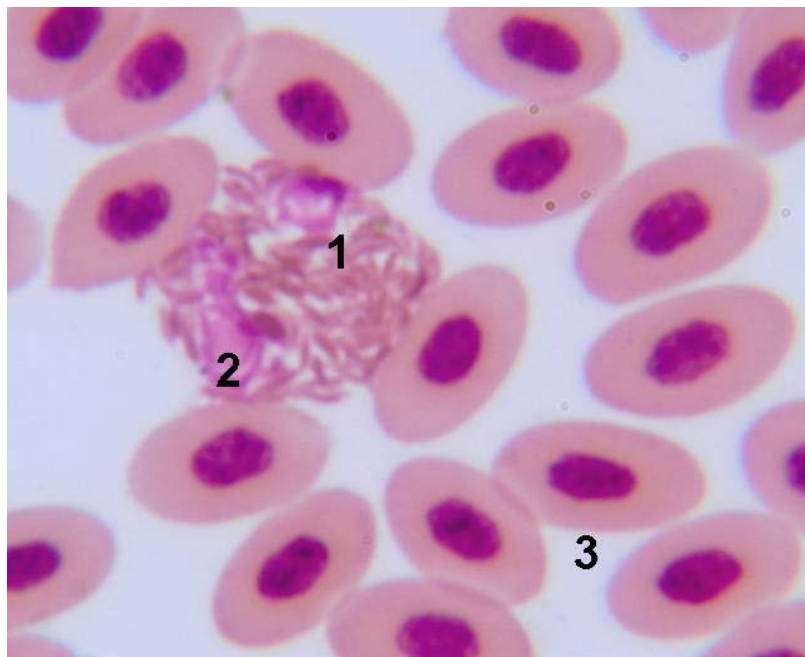


Figura 3.10. Extendido de sangre de *Gallus gallus*. Coloración MGG. 100x. Leucocito heterófilo. Se pueden observar los gránulos en forma de bastones o fusiformes (1) color rosado anaranjado. El núcleo presenta tres lóbulos visibles (2). Alrededor del heterófilo se observan varios eritrocitos (3).

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

gránulos de glucógeno aislados (gránulos α) o formando rosetas (gránulos β) (Figura 3.11). Dentro de los elementos del citoesqueleto se destacan los filamentos finos.

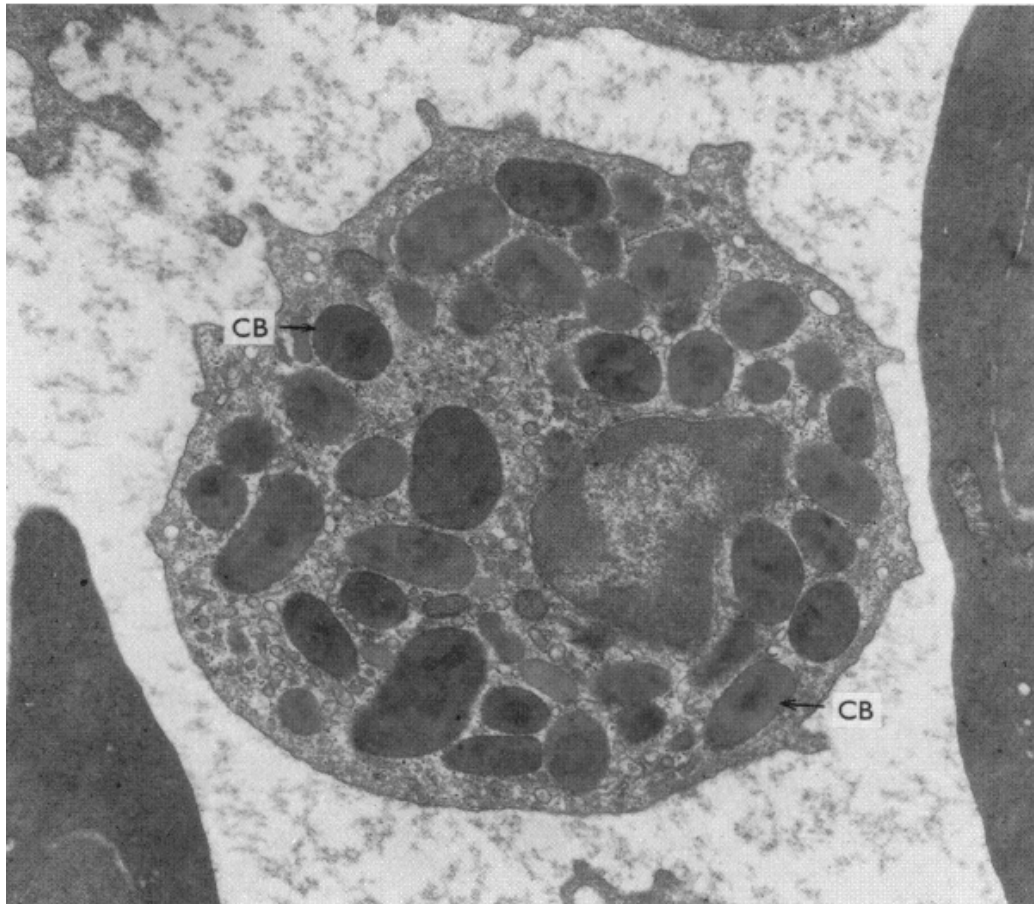


Figura 3.11. Heterófilo de pato visto con microscopía electrónica de transmisión. 20.520x. Se aprecian los gránulos ovales con cuerpos centrales más densos (CB) y mitocondrias dispersas en el citoplasma. Solo se observa un lóbulo nuclear.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Eosinófilos

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

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

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

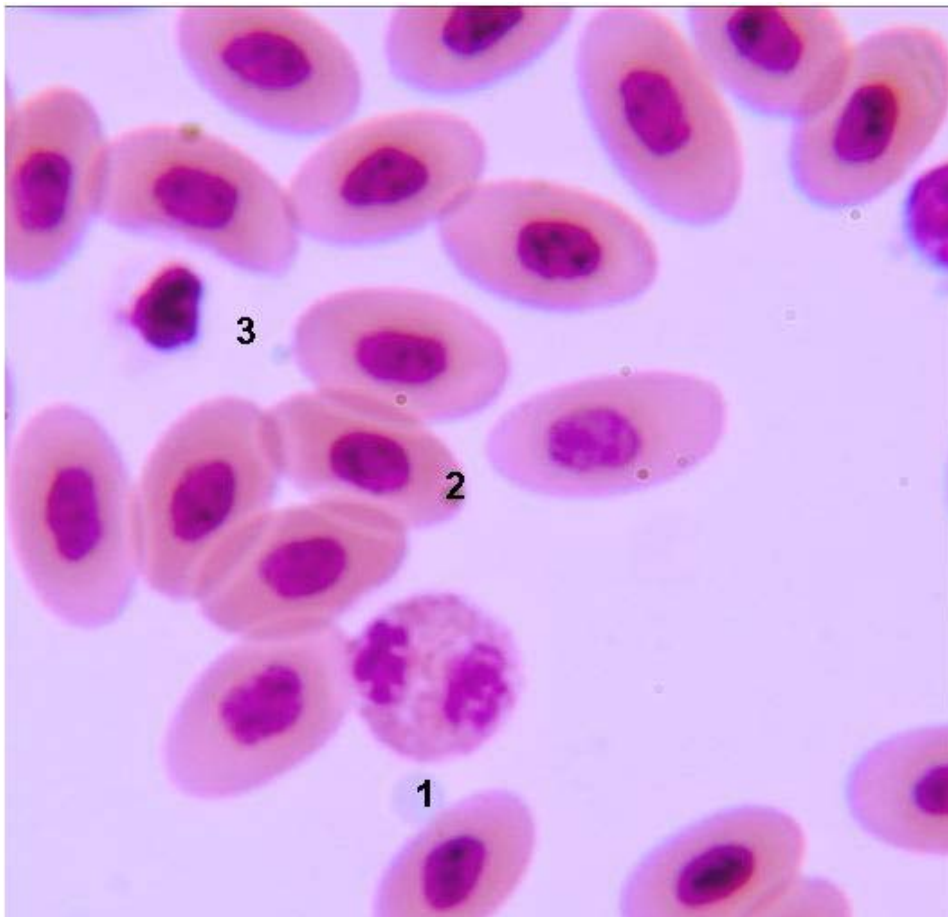


Figura 3.12. Extendido de sangre de *Gallus gallus*. Coloración MGG. 100x. Se observa un eosinófilo con el núcleo bilobulado (1), varios glóbulos rojos (2) y un trombocito (3).

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

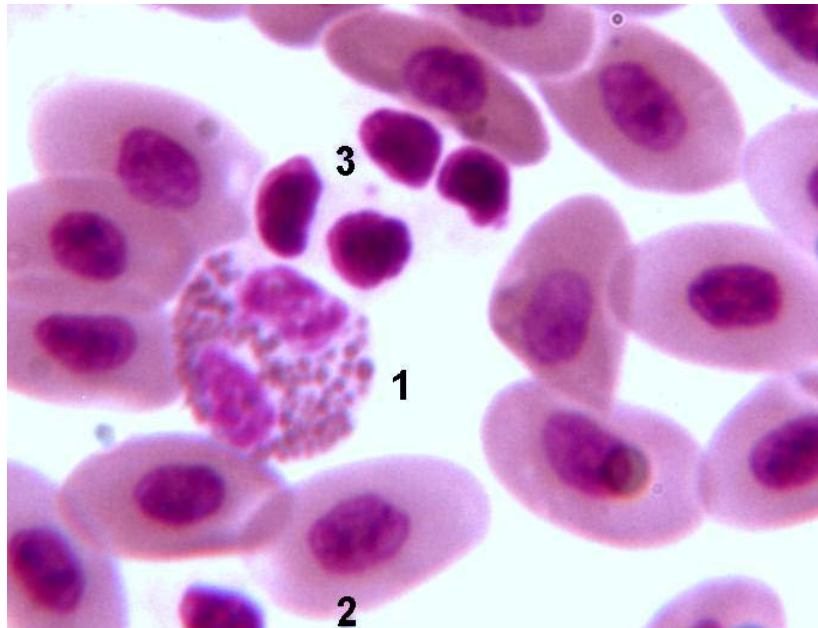


Figura 3.13. Extendido de sangre de *Gallus gallus*. Coloración MGG. 100x. En el leucocito eosinófilo se observan los característicos gránulos redondos y rosados-naranja y el núcleo bilobulado (1). Rodeando al eosinófilo se encuentran numerosos glóbulos rojos (2) y cuatro trombocitos (3).

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

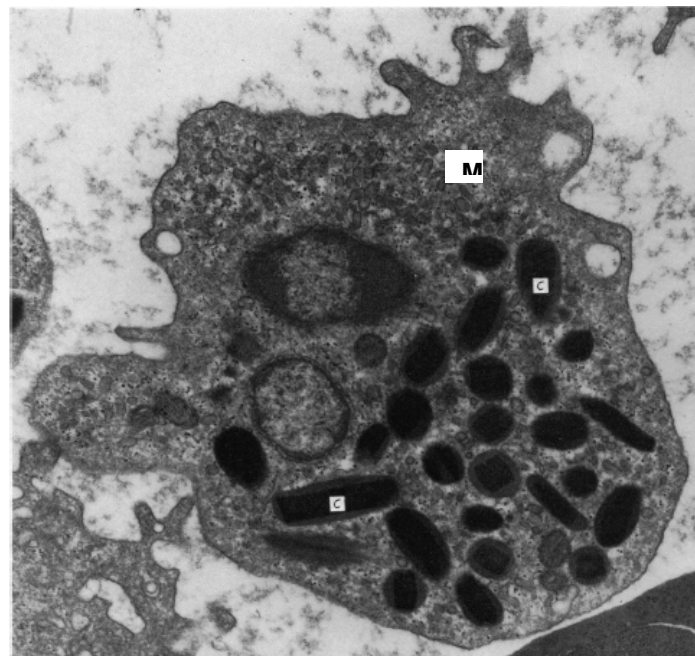


Figura 3.14. Eosinófilo de pato observado con microscopio electrónico de transmisión. 20.520x. Se aprecia un core cristalino central más denso (C) en todos los gránulos. Se identifican gránulos de diverso tamaño. En el citoplasma pueden apreciarse algunas mitocondrias dispersas (M).

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

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

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

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

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

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

Basófilos

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

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

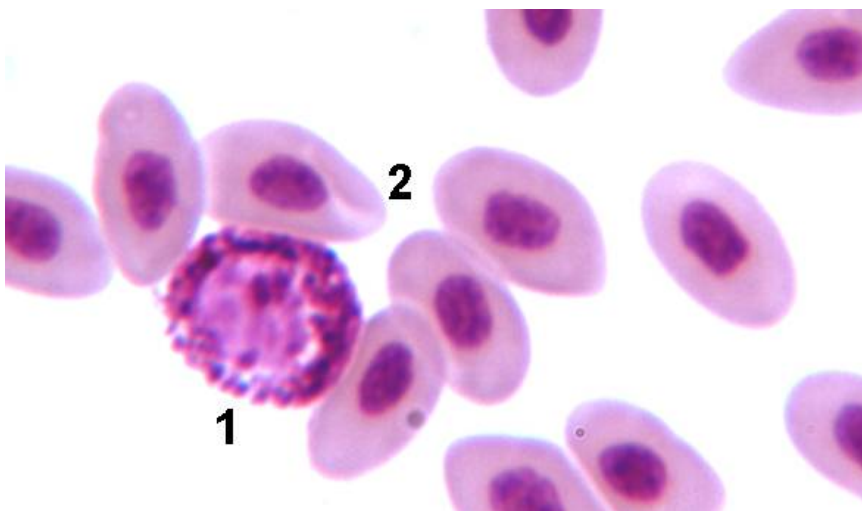


Figura 3.15. Extendido de sangre de *Gallus gallus*. Coloración MGG. 100x. Se observa un basófilo y sus granulaciones (1). Se aprecia la morfología nuclear debido a la disolución parcial de los gránulos. Las restantes células son glóbulos rojos (2).

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

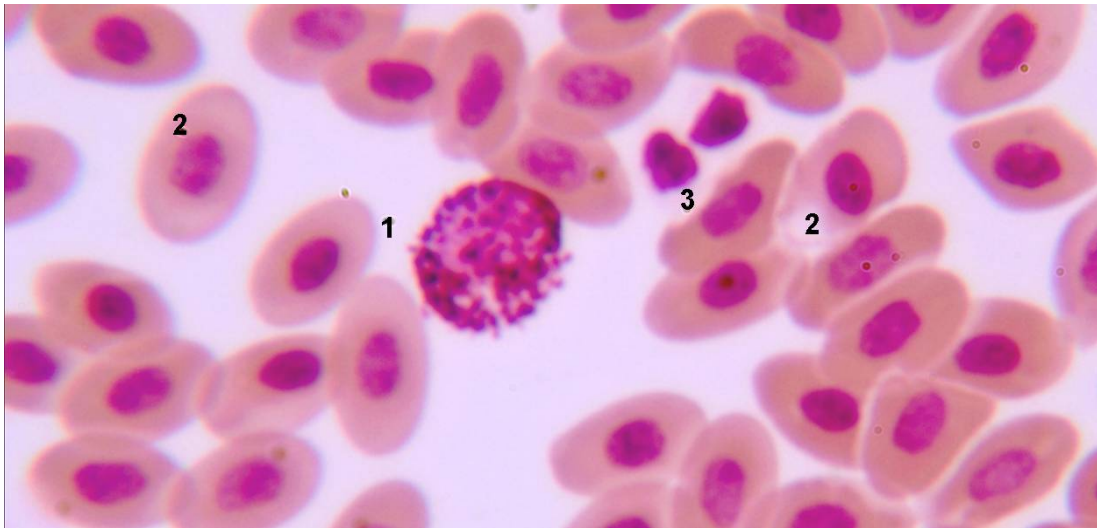


Figura 3.16. Extendido de sangre de *Gallus gallus*. Coloración MGG. 100x. Se observa un basófilo con granulaciones redondas y azules que enmascaran parcialmente el núcleo (1). El núcleo está ubicado en el centro celular. Las restantes células son glóbulos rojos (2) y dos trombocitos (3).

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

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

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

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

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

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

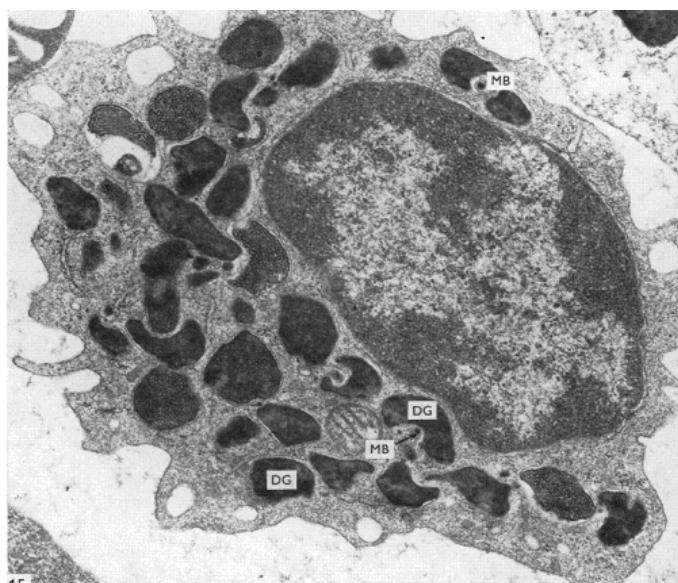


Figura 3.17. Basófilo de pato visto con microscopía electrónica de transmisión. 31.920x. Nótese la forma irregular de los gránulos citoplásmicos densos (DG) y los numerosos microcuerpos (MB).

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

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

Linfocitos

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

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

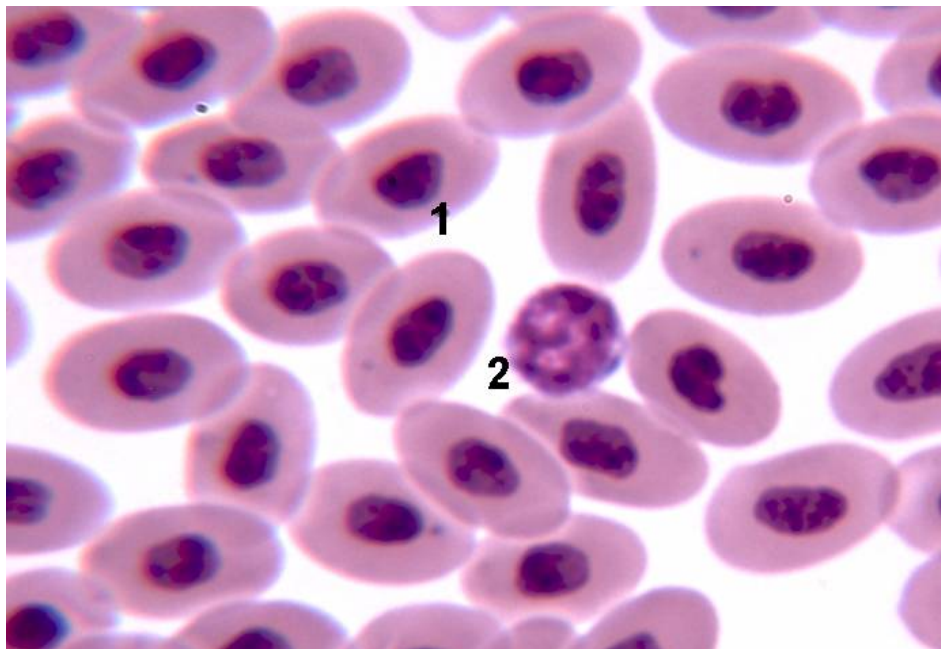


Figura 3.18. Extendido de sangre de *Gallus gallus*. Coloración MGG. 100x. En este linfocito pequeño (2) el núcleo ocupa la mayor parte de su citoplasma. Se observa un pequeño halo citoplásmico hacia la derecha. Las restantes células son eritrocitos (1).

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

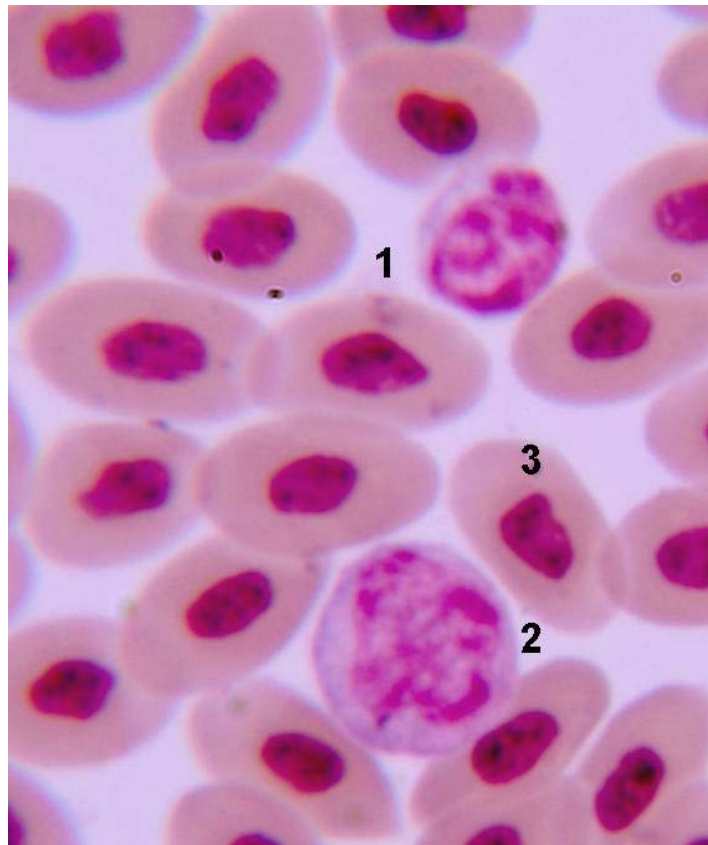


Figura 3.19. Extendido de sangre de *Gallus gallus*. Coloración MGG. 100x. Se observan un linfocito pequeño (1) y un linfocito grande. El linfocito pequeño (1) aparece rodeado de varios eritrocitos maduros (3). El linfocito grande (2) presenta mayor cantidad de citoplasma que el pequeño donde puede apreciarse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

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

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

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

Monocitos

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

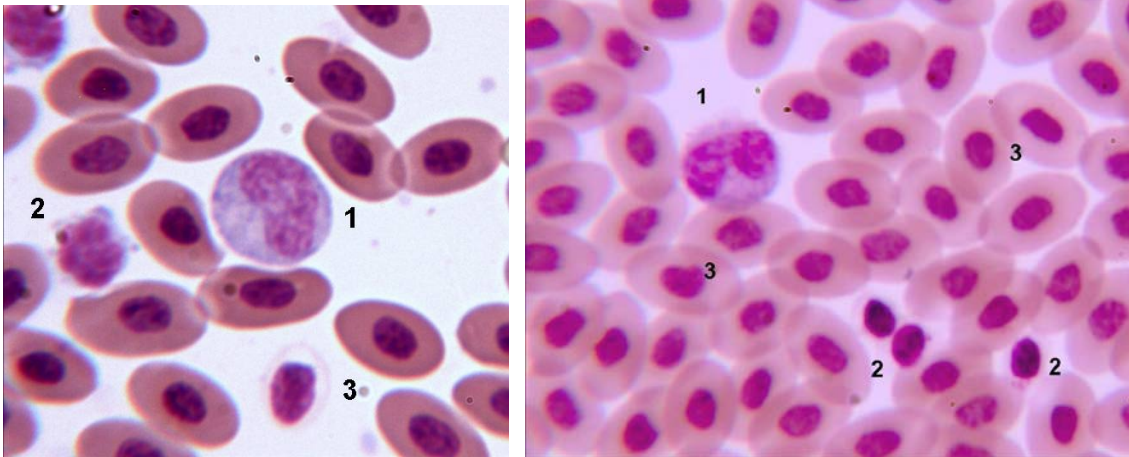


Figura 3.20. Extendido de sangre de *Gallus gallus*. Coloración MGG. 100x. En la imagen de la izquierda se observa un monocito (1) con el núcleo excéntrico e irregular. Un linfocito pequeño (2) se encuentra a la izquierda del monocito. Un trombocito (3) puede distinguirse del linfocito pequeño por la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

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

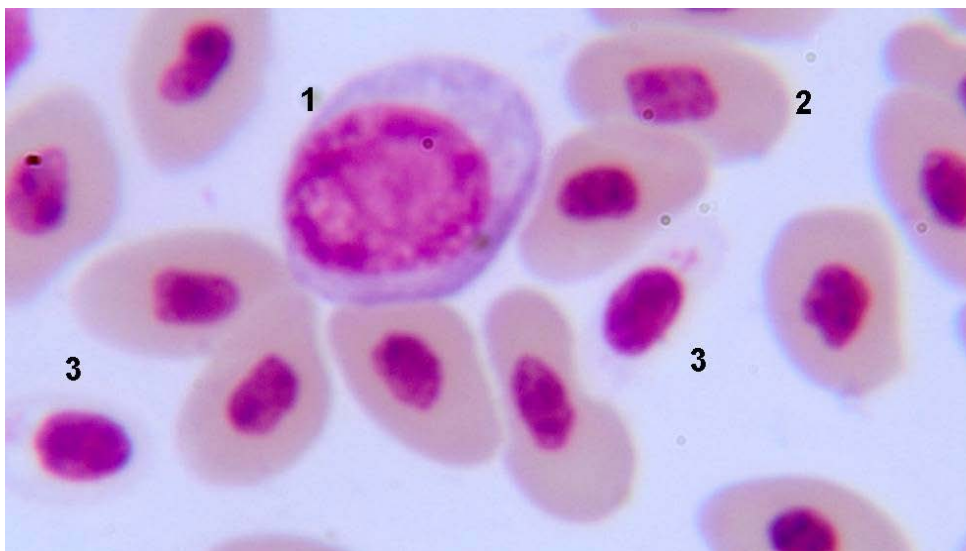


Figura 3.21. Extendido de sangre de *Gallus gallus*. Coloración MGG. 100x. El monocito presenta su núcleo redondeado (1) y está rodeado por varios eritrocitos maduros (2). Se observan varios trombocitos, uno de ellos con gránulos azurófilos en su citoplasma (3).

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

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

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

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

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

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

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

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

Trombocitos

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

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

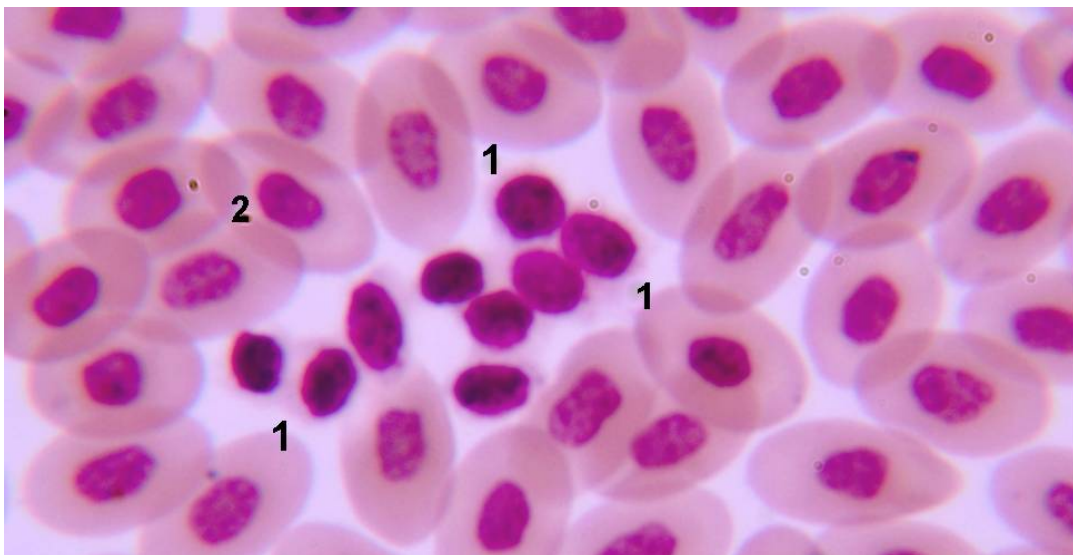


Figura 3.22. Extendido de sangre de *Gallus gallus*. Coloración MGG. 100x. Se observan trombocitos agrupados (1) entre varios glóbulos rojos (2). Nótese el citoplasma hialino de los trombocitos. Los núcleos son ovoides y su cromatina es densa.

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

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

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

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

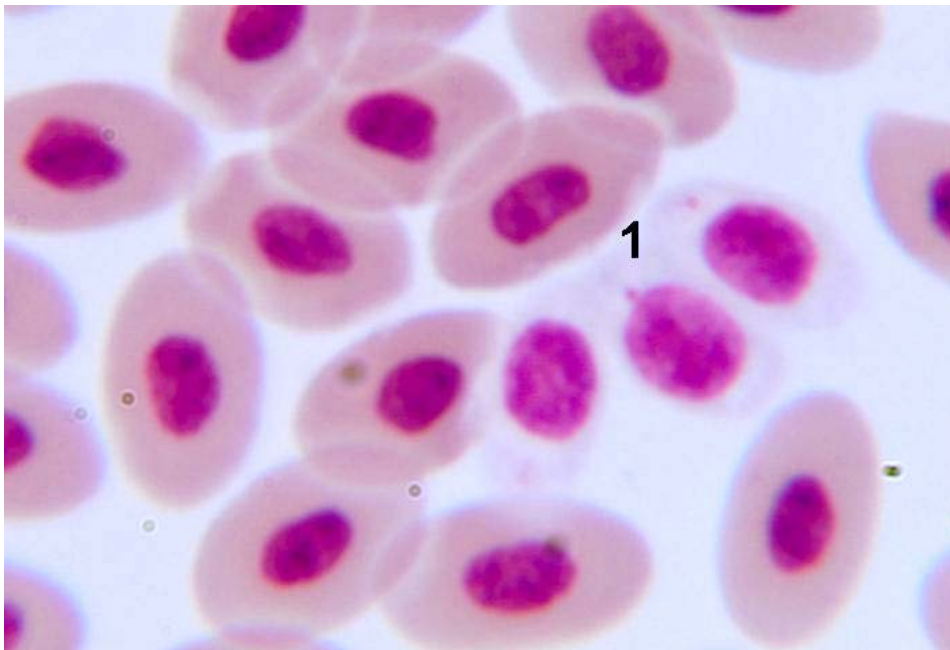


Figura 3.23. Extendido de sangre de *Gallus gallus*. Coloración MGG. 100x. Trombocitos. Se observan tres trombocitos (1); en dos de ellos se aprecia un gránulo azurófilo en uno de los extremos del citoplasma.

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

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

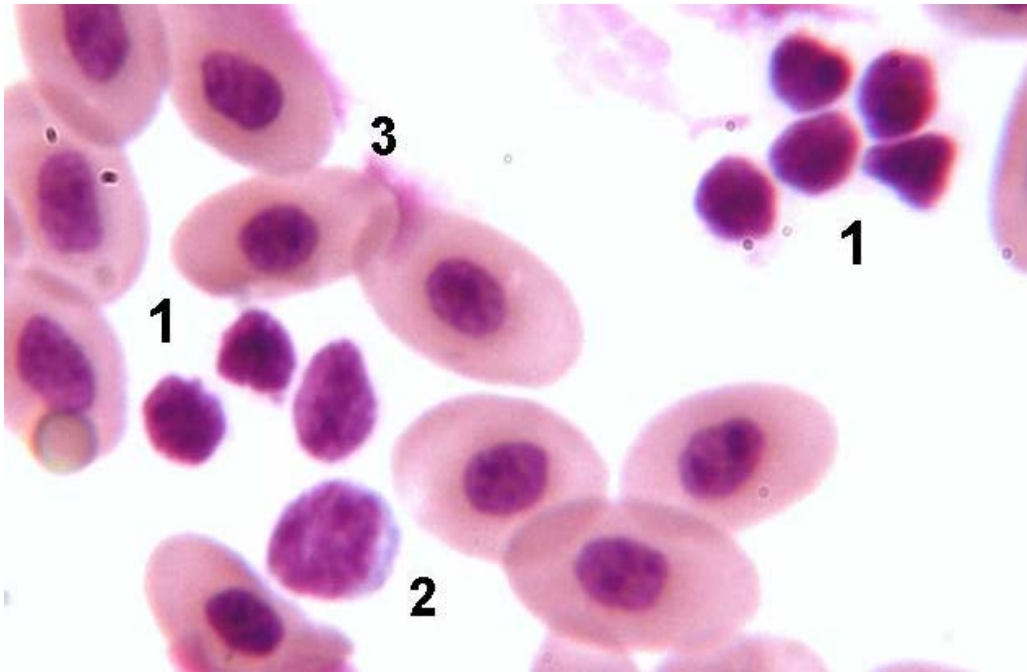


Figura 3.24. Extendido de sangre de *Gallus gallus*. Coloración MGG. 100x. Se observan grupos de trombocitos (1). El citoplasma es hialino y solo se observan los núcleos más redondos que los del eritrocito. Nótese la diferencia de tamaño y citoplasma entre los trombocitos y el linfocito (2).

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

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

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

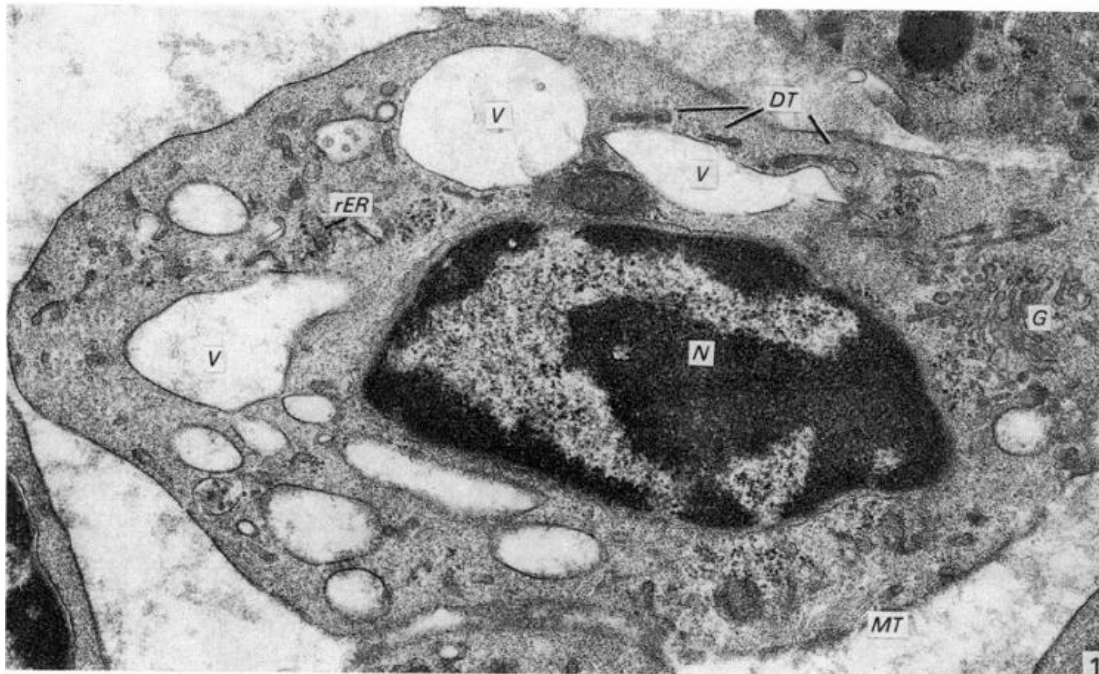


Figura 3.25. Trombocito de pollo visto con microscopía electrónica de transmisión. 33.000x. Se observan grandes vacuolas (V), túbulos con diferentes grados de densidad (DT), retículo endoplásmico rugoso (rER), complejo de Golgi (G) y un núcleo (N) con un contenido heterocromático.

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

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

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

SISTEMA CARDIOVASCULAR

Introducción

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

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

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

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

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

Corazón

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

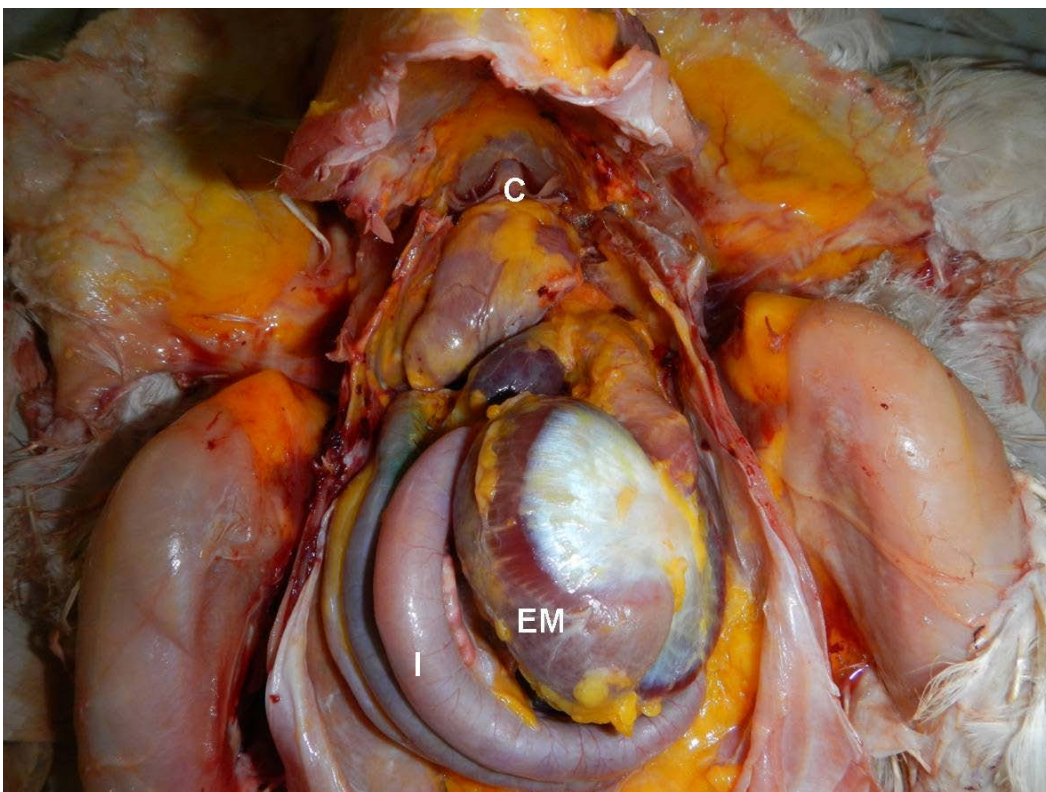


Figura 3.26. Imagen macroscópica de una gallina adulta. Se observa el corazón (C) próximo al estómago muscular (EM). Algunas asas intestinales (I) se observan en relación al estómago muscular.

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

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

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

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

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

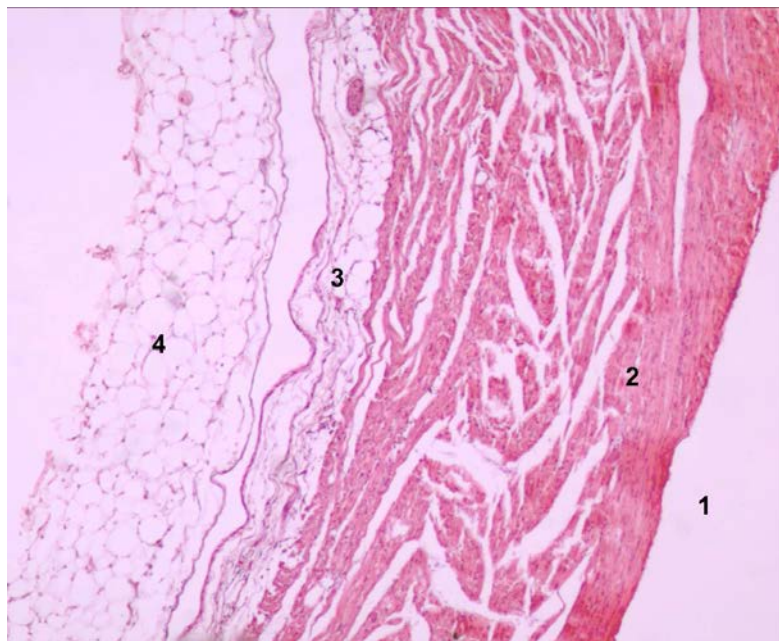


Figura 3.27. Corazón de gallina adulta. Coloración H-E. 4x. Sección de un atrio donde se observan las tres capas de la pared cardíaca: endocardio (1), miocardio (2) y epicardio (3). En el miocardio se aprecia la disposición que adoptan las fibras en distintos sentidos. Es frecuente observar depósitos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

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

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

1.- Presentan un diámetro entre 2 a 7 μm , mucho menor que el de los miocitos de los mamíferos (10 a 15 μm).

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

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

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

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

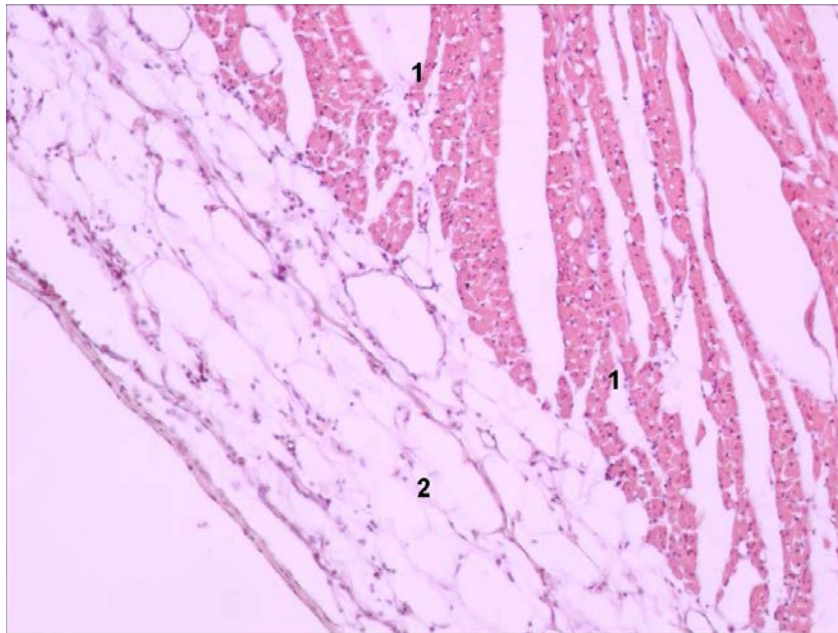


Figura 3.28. Corazón de gallina adulta. Coloración H-E. 10x. Se observa parte de la pared del atrio. Se aprecia el miocardio (1) y el epicardio (2). Nótese además la presencia de adipocitos en el espesor del epicardio.

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

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

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

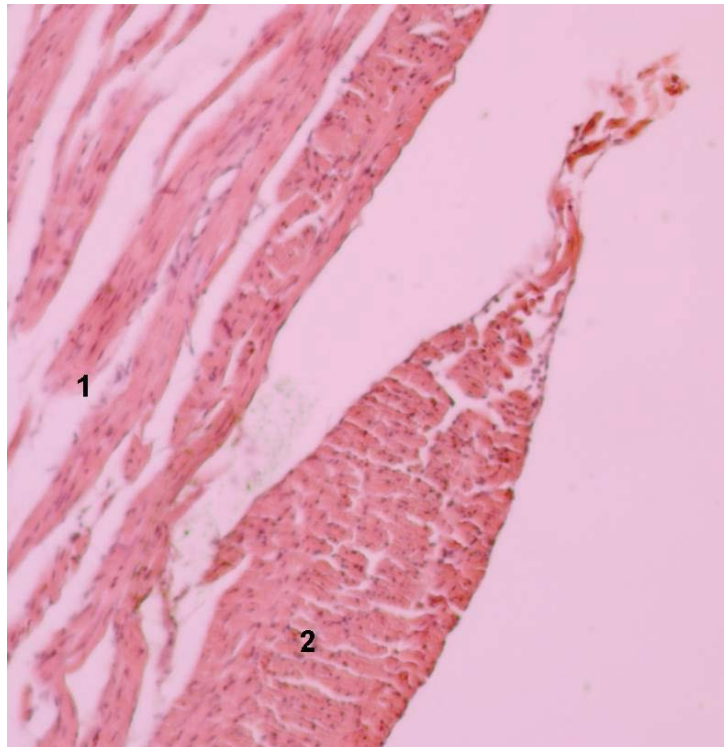


Figura 3.29. Corazón de gallina adulta. Coloración H-E. 10x. Se observa parte del miocardio (1) y una válvula cardíaca (2) ubicada en la unión atrioventricular.

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

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

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

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

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

Vasos sanguíneos y linfáticos

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

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

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

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

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

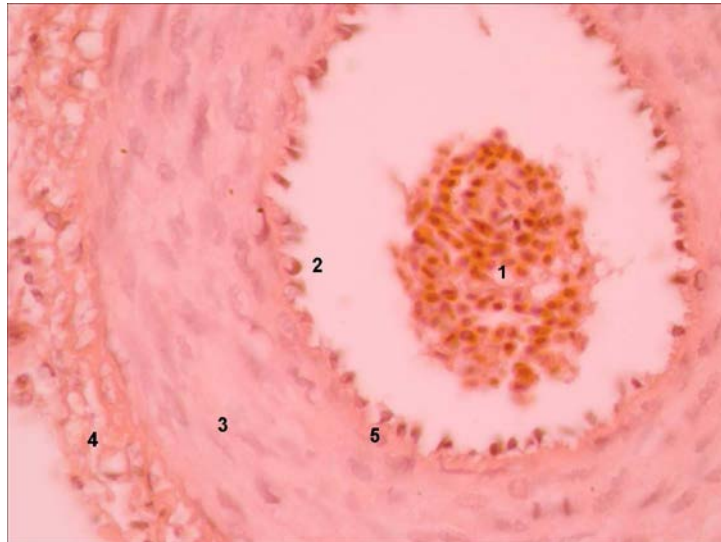


Figura 3.30. Arteria muscular. Coloración H-E. 10x. Se observan glóbulos rojos en el interior de la arteria (1), endotelio (2), capa media (3), adventicia (4), limitante elástica interna (5).

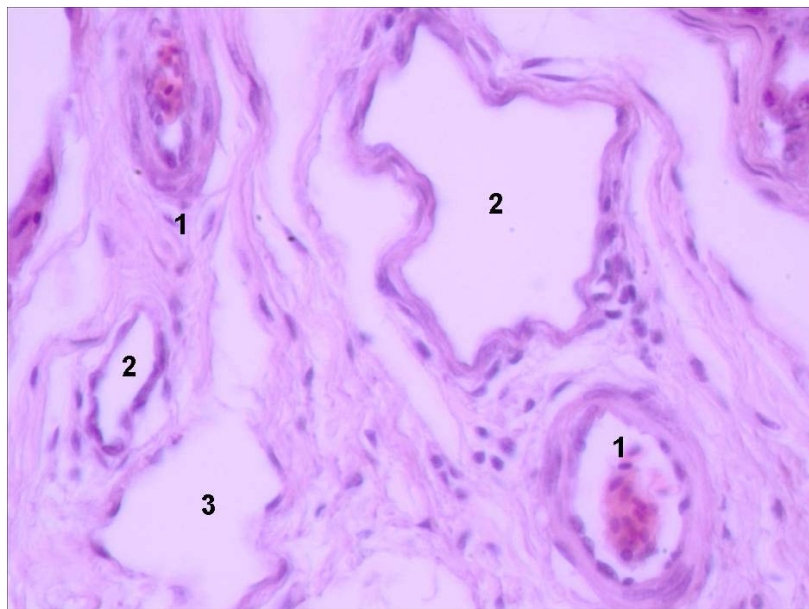


Figura 3.31. Vasos sanguíneos y linfáticos de las aves. Coloración H-E. 10x. Arteria muscular con eritrocitos en su interior (1), venas (2) y vaso linfático (3). Se destaca la pared de mayor grosor en las arterias, intermedio en las venas y extremadamente delgada en el vaso linfático. Las características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

Recuadro 3.2.

Adaptaciones morfofuncionales del sistema circulatorio de las aves

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

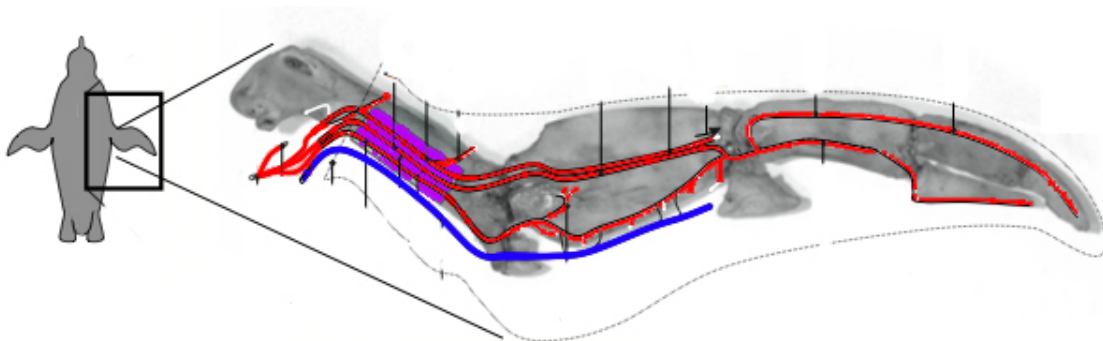


Figura 3.32. Rete admirabili en el pingüino. Las arterias aparecen en rojo y las venas en azul, sobrepuestas sobre una foto de los huesos de la aleta. En la región fucsia, cada arteria se asocia con al menos dos venas más pequeñas, formando la *rete admirabili*.

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

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

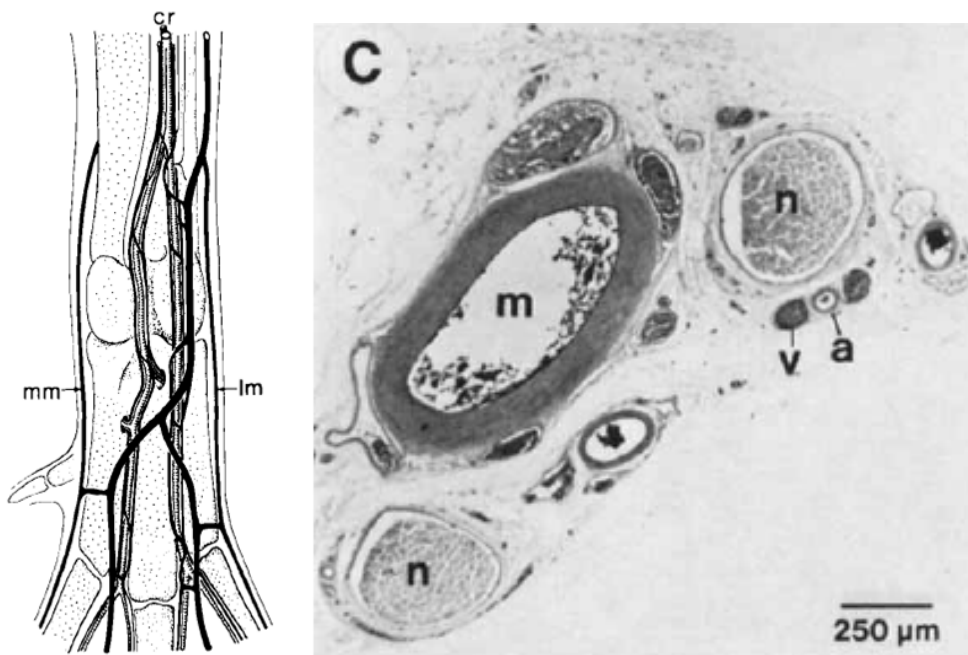


Figura 3.33. Red tibiotarsal del pingüino de Humboldt (*Spheniscus humboldti*). El panel de la izquierda muestra la organización de los vasos sanguíneos: arteria tibial craneal (cr) y las venas contracorriente (en negro) vena tibial medial (ct), vena metatarsal lateral (lm), vena metatarsal medial (mm).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

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

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

Bibliografía

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Consultada: 18/1/2013.

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

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

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

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

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

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

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