

CAPÍTULO 8

SISTEMA ENDOCRINO

Fernando Andrés Laube y Claudio Barbeito



Índice del capítulo 8

Introducción

Hipófisis

Adenohipófisis

Neurohipófisis

Funciones y regulación de las hormonas hipofisarias

Glándulas tiroides

Glándulas paratiroides

Cuerpos ultimobranquiales

Glándulas adrenales

Glándula pineal

Páncreas endocrino

Recuadro 8.1. Hormonas, calcio, tejido óseo y huevos

Bibliografía

Introducción

El **sistema endocrino** en las aves, al igual que en otros vertebrados, comprende tanto **glándulas multicelulares** distribuidas por todo el organismo como **células aisladas** ubicadas en el interior de órganos que poseen funciones no endocrinas. Las **glándulas exclusivamente endocrinas** incluyen a la hipófisis, las glándulas tiroides, las glándulas paratiroides, las glándulas adrenales, la glándula pineal y, en las aves, como en los restantes vertebrados no mamíferos, los cuerpos ultimobranquiales que contienen células equivalentes a las células parafoliculares de la glándula tiroides de los mamíferos. Existen además **glándulas mixtas** como el páncreas y el hígado que cumplen funciones tanto endocrinas como exocrinas. El corazón posee también actividades de secreción endocrina por la producción del péptido natriurético auricular. Por último, son abundantes las células productoras de hormonas dispersas en distintas regiones como los epitelios de los órganos respiratorios y digestivos.

Hipófisis

La glándula hipófisis está rodeada por la duramadre, que oficia como cápsula y está alojada en la silla turca del esfenoides. Esta glándula se divide en dos porciones: **adenohipófisis** y **neurohipófisis** (Fig. 8.1). La hipófisis posee un doble origen ectodérmico: la adenohipófisis deriva de la bolsa de Rathke, una evaginación hacia dorsal del estomodeo o boca primitiva, mientras que la neurohipófisis es neuroectodérmica por originarse a partir de una evaginación hacia ventral del diencéfalo.

En las aves la **adenohipófisis** está constituida por la ***pars distalis*** y una pequeña ***pars tuberalis***. La ***pars distalis*** puede dividirse en un lóbulo cefálico o craneal y un lóbulo caudal (Fig. 8.1). La ***pars intermedia*** en las aves no se encuentra como una región definida, aunque puede considerarse como

homólogo de ella a un remanente de unas pocas hileras de células ubicadas muy cerca de la *pars nervosa* de la neurohipófisis.

La **neurohipófisis** está constituida por la **eminencia media** vecina al hipotálamo, la ***pars nervosa*** o lóbulo neural y el **tallo infundibular** (Fig. 8.1). Este último y la ***pars tuberalis*** forman el tallo pituitario que une la hipófisis al hipotálamo.

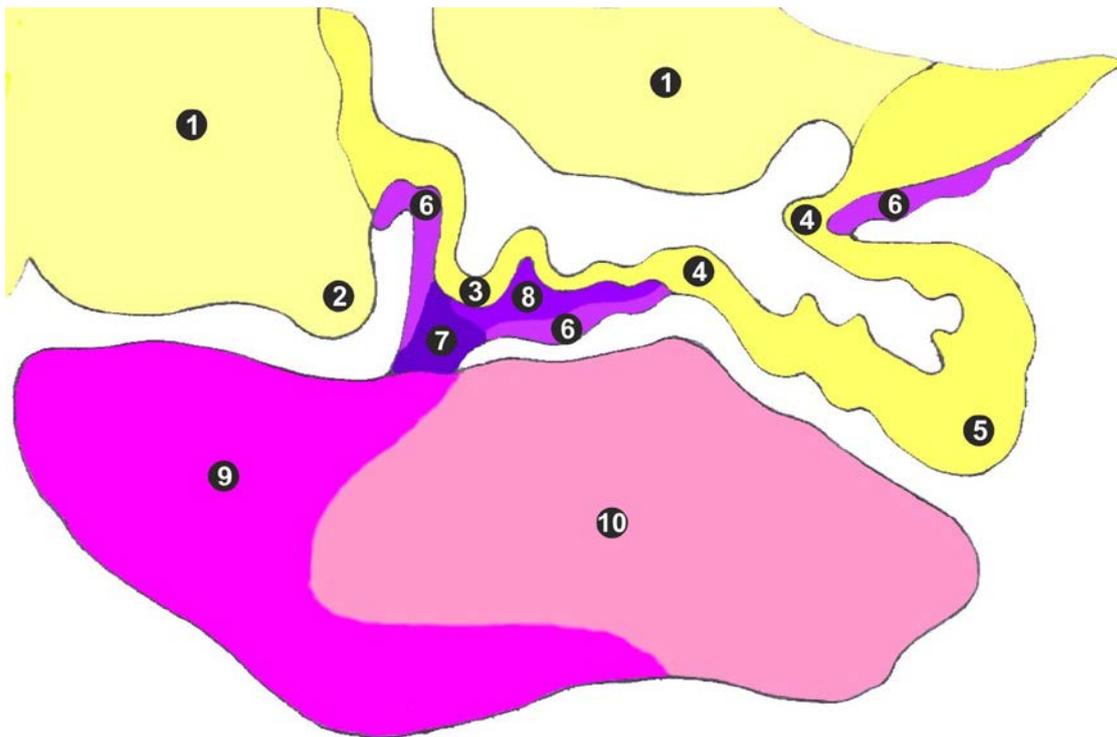


Figura 8.1. Esquema representativo de la hipófisis de las aves. 1. Diencefalo. 2. Quiasma óptico. 3. Eminencia media de la neurohipófisis. 4. Tallo infundibular de la neurohipófisis. 5. *Pars nervosa* de la neurohipófisis. 6. Porción principal de la *pars tuberalis*. 7. Zona portal de la *pars tuberalis*. 8. Región interna de la *pars tuberalis*. 9. Lóbulo cefálico o craneal de la *pars distalis*. 10. Lóbulo caudal de la *pars distalis*.

Las conexiones entre la hipófisis y el hipotálamo son semejantes a las de los mamíferos: la *pars nervosa* se conecta con el hipotálamo por **vía neural** y la *pars distalis* lo hace por la **circulación sanguínea**. La conexión del hipotálamo con la *pars nervosa* ocurre mediante los axones que provienen de cuerpos neuronales ubicados en los núcleos supraóptico y paraventricular. Estos axones forman el **tracto hipotálamo-hipofisiario** que transcurre por el tallo infundibular para terminar en la *pars nervosa*. La conexión sanguínea se establece por la existencia de un **sistema porta hipotálamo-hipofisiario** que

se inicia en capilares ubicados en la eminencia media. En estos capilares las neuronas de los núcleos parvicelulares del hipotálamo liberan su secreción, formada por las hormonas hipotalámicas estimulantes o inhibitorias. Los capilares de la eminencia media se reúnen y forman venas que corren por el tallo pituitario, atraviesan el tejido conectivo que separa la *pars nervosa* de la *pars distalis* y se capilarizan en la *pars distalis*. De esta manera los factores estimulantes o inhibitorios liberados por las neuronas neurosecretoras en la eminencia media alcanzan a las células secretoras de la adenohipófisis y regulan su actividad. En las aves el sistema portal se divide en vasos craneales y vasos caudales que alcanzan a los dos lóbulos anatómicos de la *pars distalis*. La sangre de la *pars distalis* drena a los senos cavernosos que se encuentran en la silla turca.

Adenohipófisis

Pars distalis. La *pars distalis* en el pollo es cilíndrica, compacta y aplanada dorsoventralmente. Contiene células que por la afinidad tintorial de su citoplasma se dividen en células **cromófobas** y células **cromófilas**. Las células **cromófobas** suelen encontrarse formando grupos. La mayoría de ellas son células cromófilas que han liberado el contenido de sus gránulos.

Las **células cromófilas** se subdividen en células **acidófilas** y células **basófilas**. Como se mencionó, la *pars distalis* posee un lóbulo cefálico y un lóbulo caudal. El primero se caracteriza porque las células acidófilas presentan una coloración menos intensa y se encuentran más densamente reunidas. Las células se disponen formando cordones entre los que se encuentran capilares sinusoides. El sostén de las células secretoras está dado especialmente por fibras reticulares. Algunas células basófilas se reúnen en estructuras foliculares que contienen un coloide basófilo en su interior. Además, es común que se encuentren algunos quistes rodeados por algunas células mucosas y otras ciliadas.

La nomenclatura y clasificación de las **células cromófilas** es compleja y varía según la bibliografía consultada; en el presente texto se utiliza la denominación derivada de la hormona que produce cada población celular. Actualmente la caracterización celular se hace mediante microscopía electrónica, observando las características específicas de los gránulos, o con técnicas inmunohistoquímicas. En esta técnica se utilizan anticuerpos específicos para cada hormona; mediante reacciones complejas, en el lugar del corte histológico en el que se encuentra la hormona se produce la unión antígeno-anticuerpo y se activa un cromógeno que le otorga un color específico. Las **células basófilas** son PAS positivas e incluyen a las células gonadotropas, tirotropas, corticotropas y melanotropas. Las **células gonadotropas** son de dos tipos: las células **foliculotropas** (Fig. 8.3B y 8.4) productoras de la hormona folículo estimulante (FSH) y las células **luteotropas** (Fig. 8.2 y 8.3A y B) productoras de la hormona luteinizante (LH). Estas últimas células son las más pequeñas y se ubican en la porción cefálica de la *pars distalis* en la gallina y paloma, mientras que las foliculotropas lo hacen en la porción caudal. Estas células muestran signos de actividad marcada durante el periodo de puesta y, en las aves nidícolas, también durante la cría de los pichones (Fig. 8.2A y B).

Las poblaciones de células **tirotropas**, **corticotropas** y **melanotropas** se pueden disponer en uno o en ambos lóbulos según la especie; por ejemplo en la paloma las células tirotropas y melanotropas se ubican en ambos lóbulos, mientras que las células corticotropas se disponen en el lóbulo cefálico y se caracterizan por estar frecuentemente degranuladas. En cambio en el tinamú manchado (conocido erróneamente como perdiz manchada, *Nothura maculosa*), los tres tipos celulares solo se encuentran en el lóbulo cefálico de la *pars distalis*. Las células tirotropas, corticotropas y melanotropas producen hormona estimulante de las glándulas tiroideas, hormona adrenocorticotrofina y hormona estimulante de los melanocitos (TSH, ACTH y MSH, respectivamente). Es frecuente encontrar que la misma célula produzca ACTH y MSH. Las células tirotropas se encuentran en proporciones muy bajas y representan solamente del 2 al 6% de las células secretoras de la *pars distalis* (Fig. 8.4).

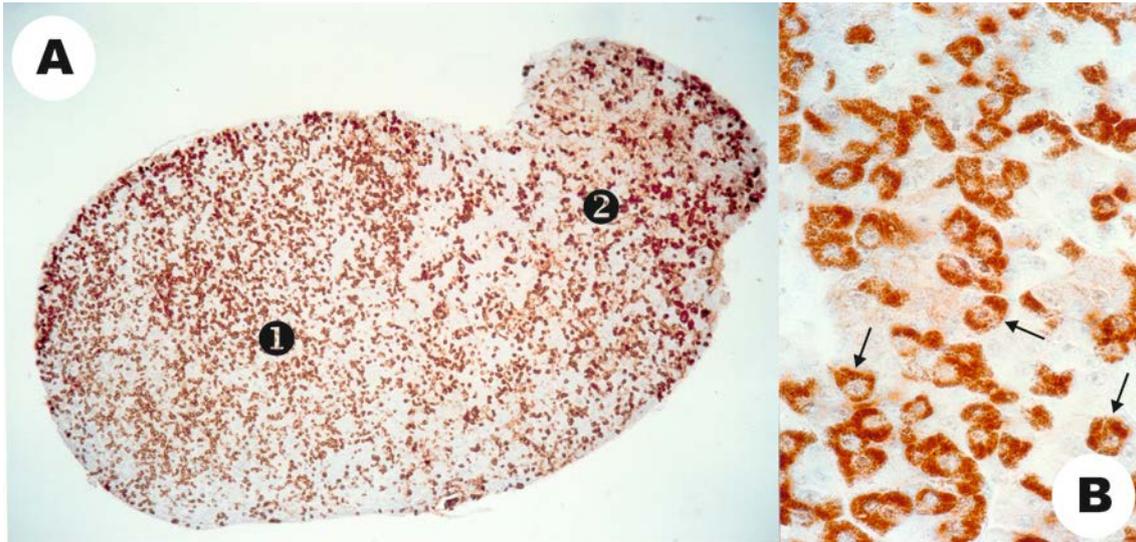


Figura 8.2. Células foliculotropas en hipófisis de perdiz hembra en postura. Técnica de inmunomarcación antiFSH; contraste con hematoxilina. 4x (panel izquierdo) y 40x (panel derecho). A. Imagen panorámica de la hipófisis en la cual se observa la distribución de las células foliculotropas: lóbulo cefálico (1), lóbulo caudal (2). B. Las flechas señalan la población de células foliculotropas positivas de color marrón.

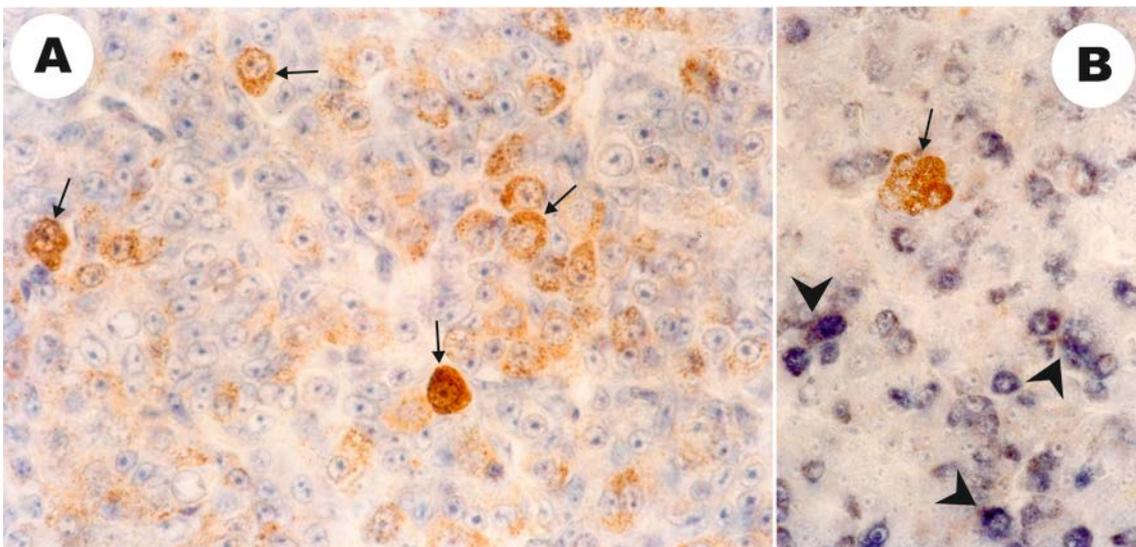


Figura 8.3. Células foliculotropas y luteotropas en hipófisis de perdiz hembra en postura. Técnica de inmunomarcación antiLH, contraste con hematoxilina (panel izquierdo). Técnica de inmunomarcación antiFSH y antiLH combinadas, contraste con hematoxilina (panel derecho). 40x A. Se muestra la distribución de las células luteotropas positiva (flechas). B. Se observan células foliculotropas positivas de color azul (puntas de flecha) y señalan células luteotropas positivas de color marrón (flechas).

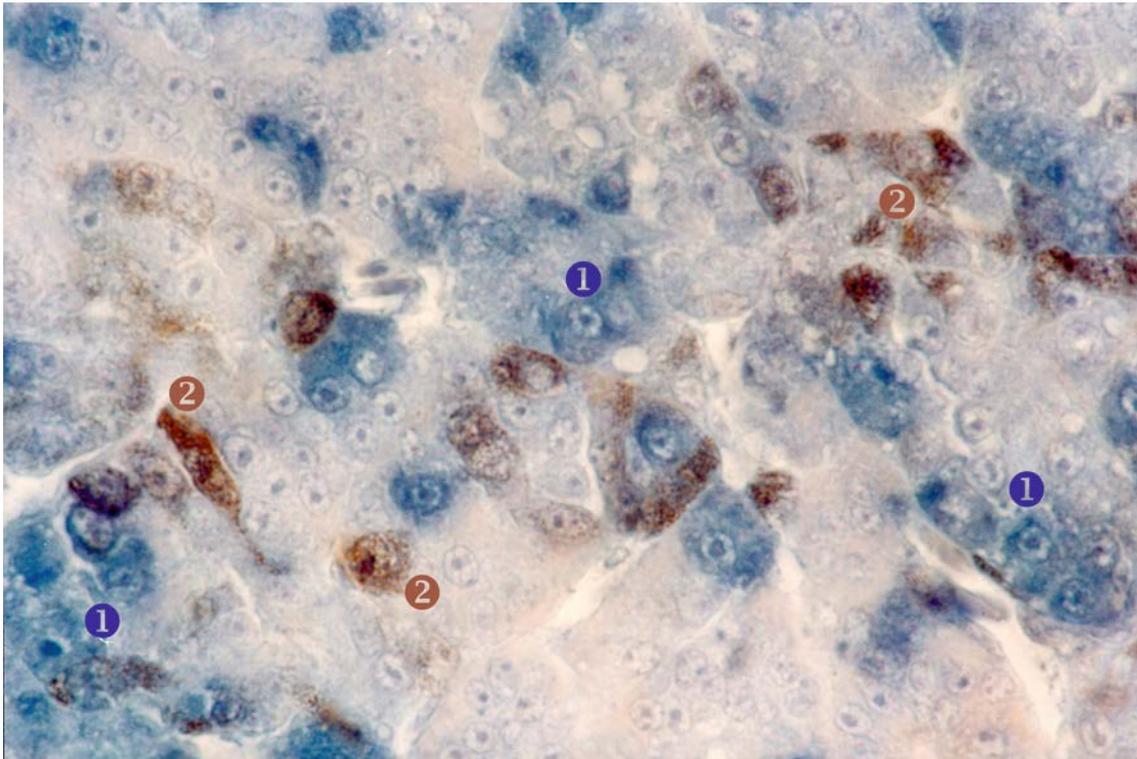


Figura 8.4. Lóbulo cefálico de la hipófisis de perdiz macho en actividad reproductiva. Técnica de inmunomarcación antiFSH y antiTSH combinadas, contraste con hematoxilina. 100x. Se observan las células foliculotropas positivas de color azul (1) y las células tirotropas positivas de color marrón (2).

Dentro de las **células acidófilas** se identifican las células **lactotropas** y las células **somatotropas**. Las células **lactotropas** producen la hormona prolactina (PRL). En la gallina, se tiñen menos intensamente y se ubican principalmente en el lóbulo cefálico, estas células son elipsoides y su número varía con el estado fisiológico. Tradicionalmente se consideró que las células lactotropas se localizaban solo en el lóbulo cefálico; sin embargo, estudios más recientes demostraron que en algunas especies, incluida la gallina y el pavo, también se encuentran células lactotropas en el lóbulo caudal, aunque su número es menor. En la paloma las células lactotropas se distribuyen en la periferia del lóbulo cefálico, en el momento de producción de la leche de buche se incrementa tanto el número como el estadio de diferenciación de estas células. También aumentan, tanto en tamaño como en número durante la incubación de los huevos y la muda de las plumas. Las **células somatotropas** son grandes, poseen un núcleo central y gránulos muy coloreados. Estas

células se ubican, en general, en el lóbulo caudal y producen la **hormona del crecimiento** (GH).

Además de las células productoras de hormonas, la *pars distalis* posee células agranulares que son las **células folículo-estrelladas** que producen factores paracrinos que intervendrían en la regulación de la secreción de hormonas por parte de las células cromófilas. En la paloma durante el período de cría se ha visto que se relacionan con las células lactotropas.

Pars tuberalis. La *pars tuberalis* se puede dividir en tres partes: una **zona principal**, una **zona portal** y una **zona interna** (Fig. 8.1). La **zona principal** está constituida por una delgada capa de 2 a 5 células de espesor que se ubica por detrás del quiasma óptico. La **zona portal** ocupa la región central de la *pars tuberalis* y se forma por la proyección de cordones celulares hacia ventral. Estos cordones de la zona portal toman contacto con la *pars distalis* en la zona de transición entre el lóbulo cefálico y el lóbulo caudal, por allí corren las venas del sistema portal, además los cordones de células epiteliales corren paralelos a los vasos sanguíneos. La **zona interna** está en contacto con la base de la zona portal y sus células son vecinas al tallo infundibular. En la *pars tuberalis* de diversas especies de aves se han encontrado células que producen algunas de las hormonas de la *pars distalis*, muchas de ellas son secretoras de más de una hormona, por ejemplo existen células que producen simultáneamente las hormonas TSH, GH, PRL, MSH y ACTH.

Neurohipófisis

La **neurohipófisis** está constituida por la **eminencia media**, el **tallo infundibular** y la ***pars nervosa*** (Fig. 8.1). La **eminencia media** es la pared ventral del diencéfalo ubicada entre el quiasma óptico y el tallo infundibular. Internamente cubre al tercer ventrículo y externamente la reviste una delgada capa derivada de la *pars tuberalis* de la que está separada por una compleja red capilar. Las células endimarias del tercer ventrículo de esta región se

caracterizan por una larga proyección citoplasmática y han sido denominadas **tanicitos**. En esta región se encuentran axones y células gliales. La eminencia media se continua con el tallo infundibular, ambos poseen una estructura semejante.

La ***pars nervosa*** se ubica dorsalmente al lóbulo caudal de la ***pars distalis*** (Fig. 8.1) de la cual está separada por tejido conectivo. Es aplanada dorsoventralmente y se dispone envolviendo una cavidad irregular y diverticulada. Esta característica hace que la superficie de la ***pars nervosa*** avar tenga una apariencia lobulada vista superficialmente. Se pueden describir en ella lóbulos mayores o primarios que surgen a partir de los divertículos de la cavidad y varios lóbulos pequeños o accesorios, que aumentan en número y tamaño en las aves adultas. Desde la cavidad hacia el exterior se pueden diferenciar tres regiones: una región de células ependimarias, una región fibrosa y una región glandular. Los componentes son, al igual que en los mamíferos, células de la glía conocidas como **pituicitos**, **vasos sanguíneos** y las porciones terminales de los axones que almacenan el producto de secreción formando acúmulos conocidos como **cuerpos de Herring**. Las hormonas que se acumula y secretan en la ***pars nervosa*** son la arginin vasotocina y la mesotocina. Ambas sustancias son producidas por neuronas localizadas en núcleos hipotalámicos y transportadas hacia la ***pars nervosa*** por axones modificados.

Funciones y regulación de las hormonas hipofisarias

Hormona luteinizante. En las **hembras**, la hormona LH regula el desarrollo ovárico y la producción de esteroides sexuales por parte del ovario. En gallinas 4-6 horas antes de la ovulación se observa un pico de secreción de LH, en ese momento la hormona estimula diversos procesos necesarios para la ovulación como la disociación entre el epitelio folicular y el ovocito y la formación del segundo huso meiótico. También induce la producción de esteroides por parte de las células tecales. Los receptores para esta hormona se encuentran tanto

en la teca como en el epitelio de los folículos ováricos. Los folículos ováricos primarios no presentan receptores para esta hormona.

En los **machos** la acción estimulante de la hormona LH sobre la producción de andrógenos surge tanto de la estimulación de la diferenciación de los fibroblastos hacia células de Leydig como de la inducción de la esteroideogénesis en las células ya diferenciadas. Se conocen dos hormonas de liberación hipotalámicas relacionadas con la regulación de la producción de LH: las **hormonas liberadoras de gonadotrofinas** (GnRH) I y II, también conocidas como hormonas liberadoras de luteinizante (LHRH); de ellas la hormona GnRH II es la que posee una acción más potente. En general la progesterona preovulatoria producida en los folículos ováricos es el principal estímulo para la liberación de las hormonas liberadoras de gonadotrofinas, en cambio los andrógenos y estrógenos tienen un efecto inhibitorio.

Hormona folículo estimulante. La hormona FSH en la **hembra** induce el desarrollo y la actividad secretora de los folículos ováricos y prepara a estas estructuras para responder a la hormona LH. En el **macho** la hormona FSH estimula la espermatogénesis e induce la diferenciación de las células de Sertoli.

Hormona estimulante de las glándulas tiroideas. La hormona **TSH** estimula la producción de hormonas tiroideas y se libera en respuesta a las bajas temperaturas y la restricción alimenticia. El hipotálamo produce una hormona liberadora de TSH (TRH) que estimula su producción y somatostatina que la inhibe. Además la hormona tiroidea T_3 controla su síntesis mediante un proceso de retroalimentación negativa: cuando se eleva la concentración sanguínea de T_3 desciende la producción de TSH.

Hormonas adrenocorticotrofina y hormona estimulante de los melanocitos. Las hormonas **ACTH**, **MSH** y las **endorfinas hipofisarias**, derivan de una proteína precursora: la proopiomelanocortina (**POMC**) que se fracciona en distintos péptidos activos según la célula. La hormona **ACTH** estimula la producción de hormonas esteroideas por parte de las glándulas adrenales, aunque estas glándulas también responden a la acción de las hormonas PRL y GH.

Las aves producen hormona **MSH** en diferentes órganos como el ojo y algunos sectores del encéfalo. En esas localizaciones las acciones de la hormona MSH serían autocrinas y paracrinas, por ejemplo actúa en la regulación del apetito. La ausencia de *pars intermedia* hizo suponer durante mucho tiempo que la hormona MSH hipofisiaria aviar no era importante. Sin embargo, se demostró la presencia de células productoras de MSH en la *pars distalis* aviar y se comprobó que su número es mayor en razas de pollos con la piel hiperpigmentada. Por lo tanto y, a diferencia de lo que ocurre en mamíferos, en las aves la hormona MSH hipofisiaria es importante para el establecimiento de la pigmentación cutánea.

Las **endorfinas hipofisarias** en las aves tienen acción analgésica al igual que en otros vertebrados.

Hormona del crecimiento. La hormona **GH** es el principal estimulante del crecimiento en aves jóvenes, aunque cumple otra gran cantidad de funciones tanto en aves jóvenes como adultas, por ejemplo regula el metabolismo lipídico y estimula la producción de corticosterona. La mayoría de sus funciones sobre el crecimiento están mediadas por el **factor de crecimiento similar a insulina tipo I (IGF-I)** que es producido por el hígado en respuesta a esta hormona. El control hipotalámico de la producción de GH está dado por dos hormonas estimulantes TRH y GHRH y por una inhibidora, la somatostatina. Además, el IGF-I y la hormona T₃ actúan como inhibidores de la producción de GH, aparentemente por mecanismos directos.

Hormona prolactina. La hormona **PRL** tiene más de 300 acciones diferentes reconocidas en los vertebrados, que podrían agruparse en seis grandes categorías relacionadas con: 1) la regulación del equilibrio hidroelectrolítico, 2) el crecimiento y desarrollo, 3) el metabolismo, 4) el comportamiento, 5) la reproducción y 6) la inmunidad. En las aves, entre las acciones más importantes de la PRL se puede destacar la inducción del desarrollo del parche de incubación, la estimulación de la producción de leche de buche y el comportamiento parental (tanto materno como paterno) durante la incubación y cría. En palomas, en las que se ha estudiado con detalle la relación entre esta hormona y la producción de leche de buche, se ha encontrado que la PRL tiene

múltiples efectos ya que no solo actúa sobre el buche sino que también produce cambios en el metabolismo y en la conducta de alimentación de los padres, e induce la regurgitación y el crecimiento del intestino. La acción sobre el buche estaría mediada por la sinlactina, una sustancia producida por el hígado en respuesta a la prolactina. En algunas especies es claro que el contacto con los huevos estimula la producción de hormona PRL y si estos se retiran la misma se inhibe. También, actuando de manera sinérgica con las hormonas esteroideas gonadales, estimula el desarrollo del sistema reproductor de la hembra. La regulación que ejerce la hormona PRL sobre el apetito es variable, sería inductor de hiperfagia (ingestión de una cantidad excesiva de alimentos) previa a la migración en aves migratorias y durante la alimentación de los pichones en aves nidícolas, pero sería anorexígena para la incubación de los huevos en la gallina. En relación a sus funciones sobre el metabolismo hidrosalino en las aves es importante su acción estimuladora en la secreción de las glándulas de la sal. La hormona PRL se une a un receptor de membrana más relacionado con el de las citoquinas que con el de otras hormonas, lo que explica sus múltiples funciones regulatorias sobre el sistema inmune.

El control de la síntesis de la hormona PRL no depende de un factor hipotalámico inhibitorio como ocurre en los mamíferos por acción de la dopamina, en las aves el péptido intestinal vasoactivo (VIP) producido por el hipotálamo actúa como estimulante.

Hormonas de la *pars nervosa*. En la *pars nervosa* se liberan dos nonapéptidos, uno ácido, la **argininvasotocina** (AVT), homóloga de la hormona arginin vasopresina de los mamíferos, y otro neutro, la hormona **mesotocina** (MST) homóloga de la oxitocina de los mamíferos. Estas hormonas difieren en un aminoácido de sus homólogos mamalianos. La hormona AVT incrementa la presión arterial e interviene en la osmoregulación, especialmente por estimular la reabsorción de agua en los túbulos renales; esta hormona se libera cuando la osmolaridad sanguínea es elevada. La hormona MST estimula la contracción de la musculatura lisa del sistema reproductor

tanto del macho como de la hembra, y por lo tanto, es especialmente importante para la ovoposición.

Glándulas tiroides

Las **glándulas tiroides** son cuerpos pares ovaes aplanados dorsoventralmente ubicados en la porción ventral del cuello. El istmo que une a los dos lóbulos en los mamíferos, en las aves se limita a restos dispersos en el tejido conectivo del cuello, por lo que las glándulas tiroides resultan órganos pares separados.

El **estroma** de las glándulas tiroides está constituido por una cápsula delgada de tejido conectivo denso que las rodea por completo. Esta cápsula posee fibroblastos, fibras colágenas y abundantes fibras elásticas. Se engrosa en los sitios donde los vasos sanguíneos y nervios corren por la superficie de las glándulas. En la gallina adulta está rodeada por abundante tejido adiposo. Desde la cápsula parten delgados tabiques de tejido conectivo laxo que penetran en las glándulas. Este tejido es escaso, acompaña a los vasos sanguíneos y nervios; culmina con la red de fibras reticulares que sostiene a los capilares sanguíneos y a los folículos tiroideos.

El **parénquima glandular** está constituido por estructuras esféricas: los **folículos tiroideos** que en los cortes presentan una forma poliédrica irregular y gran variabilidad de tamaño, lo que permite dividirlos en microfolículos y macrofolículos. Los folículos están separados entre sí por muy escaso tejido conectivo laxo intersticial. La pared de los folículos está revestida por una capa de células epiteliales de origen endodérmico, cuya altura depende de la actividad de las glándulas (Fig. 8.5). En el interior de los folículos se encuentra un gel proteico: el coloide, de afinidad tintorial variable y PAS positivo (Fig. 8.5). En los animales jóvenes la glándula es, por lo general, muy activa y los folículos son pequeños, esféricos y contienen escaso coloide.

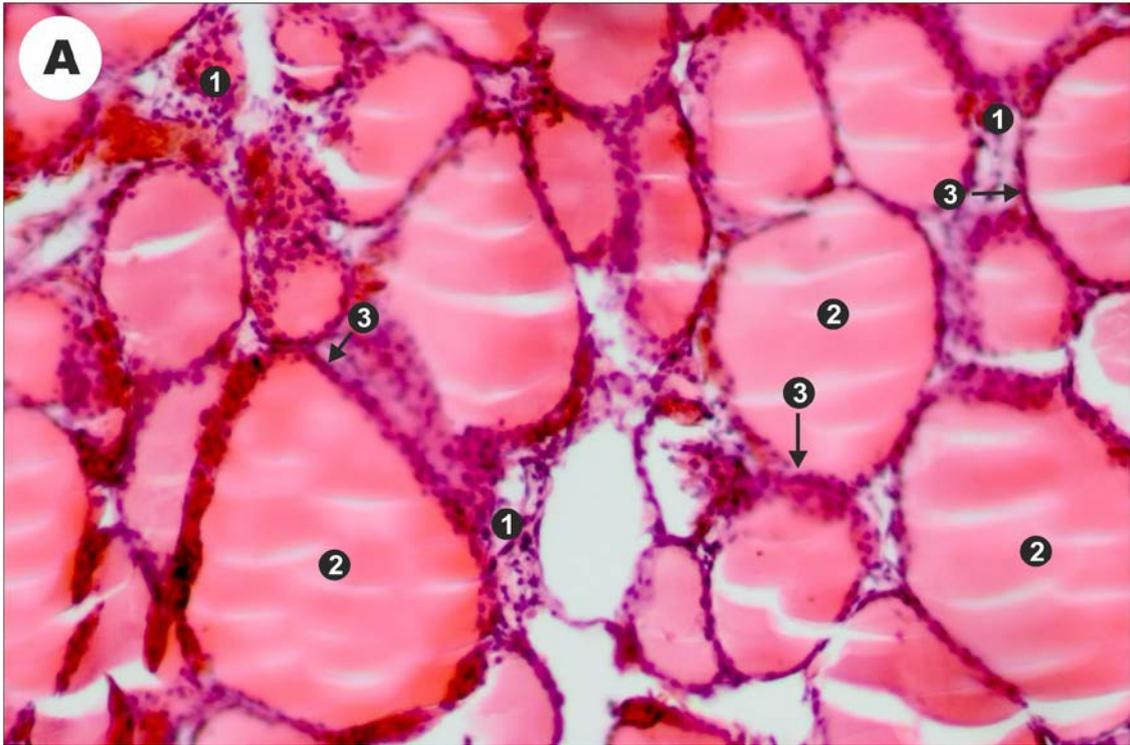


Figura 8.5. Glándula tiroidea de la gallina. Coloración H-E. En el panel superior (10x) se observa una vista panorámica de la glándula. En el panel inferior se aprecia con mayor aumento el tejido conectivo interfolicular (1), los folículos tiroideos conteniendo el coloide tiroideo (2) y el epitelio folicular (3).

Como se mencionó, la forma de las células epiteliales foliculares varía desde células cúbicas a cilíndricas. Las células cúbicas poseen poco citoplasma apical y escasas microvellosidades cortas distribuidas irregularmente. Las células cilíndricas, en cambio, tienen numerosas microvellosidades en su citoplasma apical lo que indica una mayor actividad funcional. Las células foliculares poseen un núcleo eucromático esférico que se ubica en el centro del citoplasma. Apicalmente al núcleo se encuentra el complejo de Golgi y más hacia la luz del folículo se encuentran lisosomas y vesículas secretorias y endocíticas. El citoplasma basal presenta una basofilia débil otorgada por la presencia del retículo endoplásmico rugoso. Las mitocondrias son abundantes cerca del polo basal. La membrana plasmática presenta microvellosidades apicales y repliegues en la superficie basal. Como en los mamíferos, la estructura de la pared folicular y la marcada bipolaridad de sus células se relacionan con el mecanismo de producción de las hormonas triyodotironina (T_3) y tetrayodotironina (T_4). En el coloide se almacena un precursor de las hormonas tiroideas: la tiroglobulina, una glicoproteína iodada.

No existen en las aves células C o parafoliculares que están presentes únicamente en los mamíferos. Como se verá en otro apartado, las células homólogas de las células parafoliculares constituyen el parénquima de los cuerpos ultimobranquiales de las aves.

Al igual que otras glándulas endocrinas, las glándulas tiroides están muy vascularizadas. La sangre ingresa por las arterias tiroideas derivadas de las arterias carótidas comunes. Las arterias tiroideas originan ramas que penetran mediante las delgadas trabéculas provenientes de la cápsula. Las venas siguen un recorrido inverso y drenan directamente en la vena yugular. La mayor parte de los nervios que llegan a las glándulas tiroides derivan del nervio vago.

Los **aspectos funcionales** de las glándulas tiroides en las aves son similares a los conocidos en los mamíferos. Las aves producen dos hormonas tiroideas: triyodotironina (T_3) y tiroxina (T_4). A diferencia de lo que ocurre en mamíferos, la potencia de la actividad de ambas hormonas es similar, aunque el receptor de la hormona, un miembro de la familia de los receptores de esteroides, tiene más afinidad por T_3 . La mayoría de los estudios se han realizado en especies

domésticas, por lo tanto es poco lo que se sabe sobre aves silvestres. Las hormonas tiroideas activan el metabolismo basal e intervienen en la regulación del crecimiento, la temperatura corporal, la reproducción y otros aspectos de la fisiología aviar. A nivel metabólico las hormonas tiroideas aumentan el consumo de oxígeno, reducen los niveles de glucógeno en el hígado, incrementan la concentración de ácidos grasos libres e inducen el aumento de la glucemia. Su acción es fundamental para el desarrollo normal del cerebro, el esqueleto y la musculatura. En los pichones precociales la concentración de hormonas tiroideas presenta un gran incremento perieclesional y luego decae hasta que vuelve a incrementarse en la vida adulta, en cambio en los pichones altriciales el incremento es gradual y comienza 2 o 3 semanas luego de la eclosión. Además tienen función termogénica e incrementan la temperatura corporal, esto se ve reflejado con los cambios morfológicos observados en las glándulas a fines del otoño y comienzos del invierno. Las hormonas tiroideas son muy importantes para las gónadas, por ejemplo la hormona T_4 estimula el desarrollo de los testículos en los machos. En los gorriones y en algunos estorninos estas glándulas son indispensables para la respuesta del sistema reproductor al alargamiento de los días. Estimulan la formación de plumas nuevas en la muda.

Glándulas paratiroides

En la gallina se desarrollan dos pares de glándulas paratiroides, denominadas superiores e inferiores o IV y III, respectivamente. Ambas se ubican en la división de la arteria subclavia y la arteria carótida común. Además, existe tejido paratiroideo accesorio que puede estar dentro de la cápsula de las glándulas tiroideas, en el lóbulo caudal del timo o dentro del cuerpo ultimobranquial.

Las glándulas paratiroides poseen una **cápsula** delgada de tejido conectivo denso que emite trabéculas también delgadas que culminan con el escaso tejido conectivo reticular que transporta los vasos sanguíneos más pequeños.

El **parénquima** está formado por cordones irregulares y anastomosados de células glandulares, entre las que se ubican los capilares. Estos cordones están constituidos por un solo tipo celular: las **células principales**, ya que no se encuentran otros tipos celulares descritos en algunos mamíferos como las células oxífilas. Las células principales son pequeñas y poliédricas o cilíndricas y su citoplasma posee una basofilia de intensidad variable. El núcleo es central y esférico u ovoide. El complejo de Golgi está bien desarrollado y existe moderada cantidad de retículo endoplásmico rugoso que varía según el estado de actividad celular. A diferencia de lo que ocurre en otras células productoras de hormonas, no son frecuentes las vesículas secretorias que almacenan el producto. Existen grupos de células adiposas intercaladas entre las células parenquimatosas.

La hormona sintetizada en estas glándulas es la **hormona paratiroidea** (PTH) que tiene acción sobre el metabolismo del calcio. Favorece la reabsorción y el crecimiento de los huesos y como consecuencia de la extracción de calcio del hueso tiene un efecto hipercalcemiante. Más detalles sobre sus funciones se describen en el Recuadro 8.1.

Recuadro 8.1

Hormonas, calcio, tejido óseo y huevos

Los huesos de las aves son órganos que presentan adaptaciones especiales para dos funciones: el vuelo y la postura de huevos con cáscaras altamente calcificadas. Como adaptación al vuelo, los huesos son a la vez fuertes y livianos, con grandes oquedades; como adaptación a la postura se desarrolla un tipo especial de tejido óseo, el **tejido óseo medular** o endosteal, que actúa como un reservorio de calcio que permite intercambios rápidos con la sangre, de tal manera que el 30-40% del calcio que se encuentra en la cáscara deriva de los huesos.

Las aves presentan, además de este tejido óseo endosteal, tejido óseo compacto y esponjoso. Las características morfológicas de estos dos últimos

son similares a las descritas para los mamíferos. Solo pueden considerarse como diferencias: 1) la forma más irregular del contorno de las osteonas, 2) la disposición paralela de las fibras de colágeno en las distintas laminillas que forman cada osteona (en los mamíferos solo son paralelas las fibras colágenas de una misma laminilla) y 3) la ausencia de refringencia generada como consecuencia de esta disposición de las laminillas.

El **tejido óseo medular** es un tejido óseo secundario que se forma en la cavidad medular de los huesos largos desde el endostio que rodea a la misma, de allí su nombre de **tejido óseo endosteal**. En el momento de máximo desarrollo este tejido llena completamente la cavidad medular de algunos huesos. El tejido óseo medular está constituido por trabéculas óseas interconectadas revestidas por osteoblastos y osteoclastos. En los espacios existentes entre las trabéculas se ubica la médula ósea. En este tejido no se observan las laminillas típicas de los tejidos óseos maduros; por lo tanto es muy similar al hueso inmaduro entretejido que se forma en una primera etapa de osificación en aves y mamíferos, previa a la generación de tejido óseo maduro.

El **tejido óseo medular** difiere de los tejidos óseos esponjoso y compacto por poseer:

1. menor número de osteocitos,
2. menos fibras colágenas, las que además están dispuestas de manera más irregular,
3. mayor concentración de hidroxapatita, que también se deposita menos regularmente,
4. mayor abundancia de proteínas no colágenas, proteoglicanos y glicosaminoglicanos, estos últimos presentan diferencias cualitativas con respecto a los otros tipos de tejido óseo especialmente por la elevada concentración de queratan-sulfato.

La formación de tejido óseo medular esta mediada por la acción sinérgica de los estrógenos y los andrógenos producidos por los folículos ováricos en crecimiento. Por lo tanto este tejido se genera durante el desarrollo folicular y luego es reabsorbido cuando se calcifica la cáscara del huevo.

Los estrógenos estimulan la diferenciación de los osteoblastos a partir de las células osteoprogenitoras del endostio y el depósito de matriz ósea. Posteriormente la calcitonina, la vitamina D₃ y la prostaglandina E, estimulan la calcificación de esa matriz ósea. Durante la postura no existe remodelación de otros tipos de tejido óseo, en consecuencia la histogénesis ósea en ese período está limitada al tejido óseo medular.

Cuando comienza la calcificación del huevo, parte del calcio plasmático se deposita en la cáscara y por lo tanto se genera hipocalcemia. La hipocalcemia estimula la liberación de paratohormona y la consecuente activación osteoclástica que lleva a la resorción del tejido óseo medular y el incremento de la calcemia. El tejido óseo medular, por su amplia superficie y su gran vascularización, sería más sensible a los pequeños cambios en la concentración de paratohormona y por eso actúa como fuente de calcio antes que el tejido óseo compacto de la corteza de los huesos largos. El tejido óseo de las aves es muy sensible a la acción de la paratohormona, Los osteoblastos poseen receptores para esta hormona y activan por mecanismos paracrinos a los osteoclastos en los que generan el desarrollo de un borde en cepillo y de los sistemas enzimáticos que intervienen en la resorción ósea. También la vitamina D₃ promueve la activación osteoclástica.

Además de las funciones biológicas del tejido óseo medular mencionadas, su alta sensibilidad frente a los estrógenos ha permitido que se emplee al hueso medular como modelo animal para el estudio de la osteoporosis y la osteopenia que son consecuencia del descenso de hormonas esteroideas en la menopausia de las mujeres y que no tiene equivalente en otros mamíferos.

Cuerpos ultimobranquiales

Los **cuerpos ultimobranquiales** son glándulas pares que se encuentran en la región craneal de la cavidad visceral, cerca de las glándulas paratiroides superiores. La cápsula de tejido conectivo que rodea a estas glándulas no está

bien definida y se confunde con los tejidos adiposo y conectivo circundantes. El tejido adiposo tiende a invadir la porción periférica de estas glándulas. El estroma interno es abundante y contiene tejido conectivo denso que rodea islotes del parénquima. En ese tejido conectivo abundan las fibras elásticas y los mastocitos.

El principal componente del parénquima son las **células C**, aunque también se encuentran los **nódulos paratiroides** y las **estructuras vesiculares**. Las **células C**, productoras de la hormona calcitonina, se disponen en láminas o cordones, aunque también pueden formar pequeños grupos. Estas células pueden ser esféricas, ovoideas o poliédricas y poseen pequeños gránulos citoplasmáticos electrodensos. Los lisosomas y las mitocondrias son abundantes, en cambio el retículo endoplásmico rugoso y el complejo de Golgi se encuentran en cantidad variable pero nunca son muy abundantes. Estas células contactan con capilares sanguíneos y terminaciones nerviosas. Existe un segundo tipo celular, que no presenta actividad secretoria y posee funciones de sostén; son células que envían largas prolongaciones y cubren a las células C.

Los **nódulos paratiroides** poseen las características histológicas de las glándulas paratiroides. Están separados por abundante tejido conectivo de las restantes estructuras del órgano, aunque ocasionalmente hay cordones de células que invaden este tejido conectivo y contactan con el tejido ultimobranquial.

Las **estructuras vesiculares** son numerosas y de tamaño variable; están revestidas por un epitelio simple plano o cúbico bajo que incluye células secretoras de mucus y otras células aplanadas de aspecto inactivo. El contenido de las vesículas puede ser mucoso o incluir células epiteliales descamadas.

La infiltración de tejido linfoide, que es común en la periferia de los cuerpos ultimobranquiales, por lo general no incluye centros germinativos.

Las arterias que irrigan a estas glándulas derivan de la arteria carótida común, los capilares son abundantes y las venas drenan en la vena yugular. Los nervios incluyen ramas del nervio vago y componentes simpáticos.

Las células C sintetizan **calcitonina**, una hormona que tiene acción opuesta a la PTH, por lo tanto es hipocalcemiante y estimula el depósito de calcio en los huesos. Más detalles al respecto se presentan en el Recuadro 8.1.

Glándulas adrenales

Son glándulas pares pequeñas, amarillentas y ovoideas ubicadas junto a los polos craneales de los riñones justo por detrás del pulmón correspondiente. En algunas pocas especies como el cuervo (*Corvus corax*), los ñandúes (*Rhea sp*) y el águila pescadora de cabeza blanca (*Haliaeetus leucocephalus*) ambas glándulas se fusionan. En los machos de muchas especies puede encontrarse dentro de estas glándulas un apéndice derivado del epidídimo y, además, pueden detectarse restos de tejido adrenal en el epidídimo.

El **estroma** de las glándulas adrenales incluye una **cápsula**, delgadas **trabéculas** y un **estroma interno** formado casi especialmente por fibras reticulares. La **cápsula** es delgada y está formada por tejido conectivo denso muy vascularizado e innervado, con abundantes fibras colágenas y elásticas (Fig. 8.6B). El grosor de la cápsula es homogéneo pero se hace mayor donde transcurren vasos sanguíneos y nervios o en la localización de los ganglios nerviosos. Existe una vaina pericapsular que incluye nervios, ganglios y células cromafines rodeando a la cápsula verdadera. A partir de la cápsula surgen **trabéculas** finas que separan grupos de células glandulares, desde allí parten las delgadas fibras reticulares que sostienen a las células del parénquima.

El **parénquima** de las glándulas adrenales de las aves no muestra una separación entre corteza y la médula, como se observa en las glándulas adrenales de los mamíferos. En las glándulas adrenales de todos los vertebrados existen dos tipos de tejido secretor: uno derivado del mesodermo intermedio y el otro de la cresta neural. El tejido derivado del mesodermo intermedio sintetiza hormonas esteroideas por lo que recibe el nombre de **esteroidogénico** junto a las denominaciones interrenal por su ubicación en relación con los riñones en los peces y los anfibios y adrenocortical por ser el

que forma la corteza adrenal en los mamíferos. El **tejido cromafín** deriva de la cresta neural y recibe su denominación por su reactividad frente las sales de cromo, secreta catecolaminas y en los mamíferos constituye la médula de la glándula adrenal. La relación entre ambos tejidos es muy variable dentro de los vertebrados y comprende desde una separación absoluta en los ciclóstomos hasta la formación de un par de órganos regionalizados en corteza y médula en los mamíferos. En las aves estos tejidos también forman un órgano par pero ambos tipos de tejido secretor están entremezclados en toda la glándula (Fig. 8.6A). Dada esta disposición no se considera adecuada la referencia a tejidos cortical y medular en relación a vertebrados no mamíferos y se prefieren los términos esteroideogénico, mesodérmico o interrenal y cromafín.

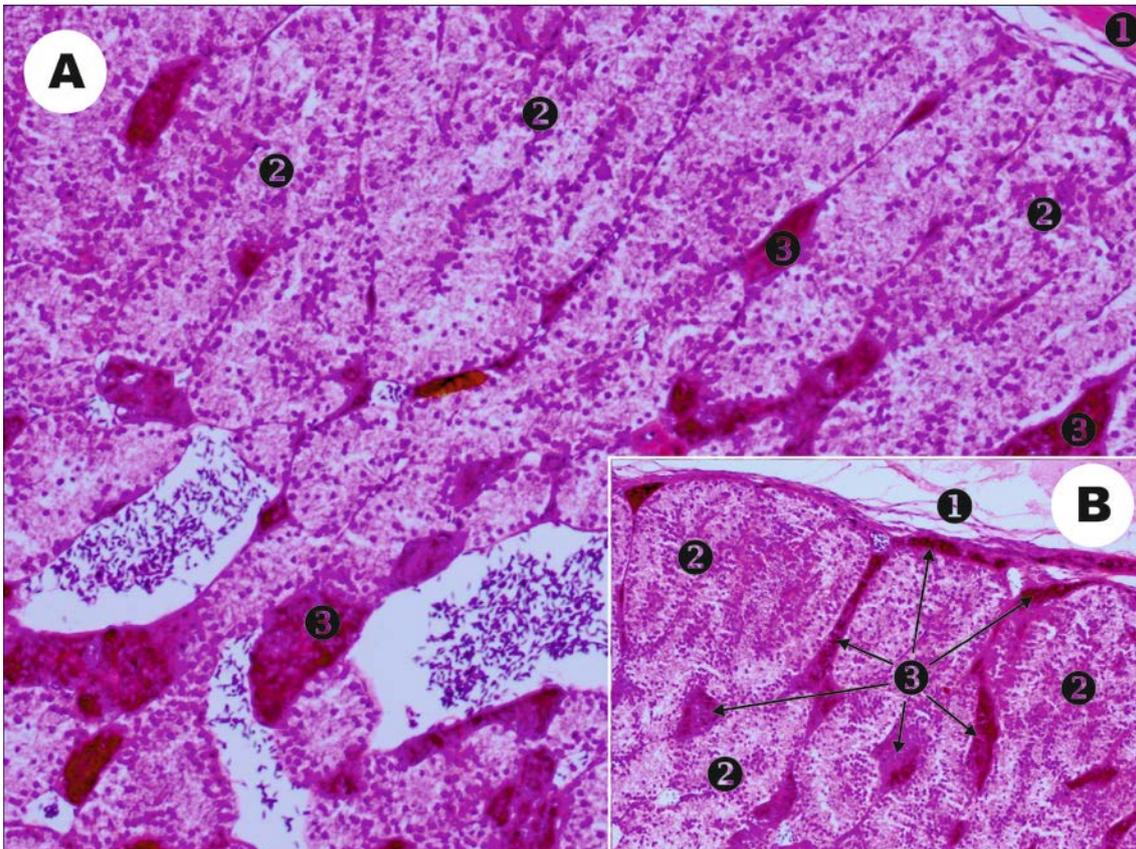


Figura 8.6. Glándula adrenal de la gallina. Coloración H-E. 10x. Se distinguen la cápsula (1), el tejido interrenal (2) y el tejido cromafín (3). Obsérvese la distribución del tejido cromafín subcapsular y en grupos celulares entre el tejido interrenal.

El **tejido esteroideogénico** es el más abundante (ocupa alrededor del 58% de la glándula), forma láminas de dos células columnares de espesor. Estas láminas celulares están rodeadas por una lámina basal y contactan con capilares sinusoides. El **tejido cromafín** presenta dos localizaciones: en posición inmediatamente subcapsular y especialmente formando grupos de 10-12 células en la zona central, que se entremezclan con el tejido interrenal. Pese a que, como se mencionó, no existe una división entre corteza y médula, las glándulas adrenales de las aves pueden dividirse en tres zonas: subcapsular, periférica y central. Por dentro de la cápsula se encuentra la delgada zona subcapsular compuesta principalmente por células cromafines (Fig. 8.6B). Más profundamente se encuentra la zona periférica que está formada mayoritariamente por células mesodérmicas. La zona central está formada por cantidades similares de ambos tipos celulares.

La disposición de los tejidos esteroideogénico y cromafín descrita previamente es típica de las aves, existen diferencias en la proporción y distribución de las células de estos tejidos en diferentes especies aviares.

Las **células del tejido esteroideogénico o interrenal**, si bien difieren ligeramente según la zona o la especie, son poliédricas o cilíndricas con un núcleo central o ligeramente desplazado. El citoplasma es acidófilo y vacuolado. Las mitocondrias son abundantes en todo el citoplasma, el retículo endoplásmico está bien desarrollado al igual que el complejo de Golgi apical; también se encuentran en el citoplasma apical vacuolas de colesterol, estas organelas e inclusiones son más abundantes en las células de la zona central de las glándulas. Las mitosis son más frecuentes en la periferia y las imágenes compatibles con muerte celular lo son en la región central de las glándulas.

Las láminas más periféricas del tejido interrenal forman arcos al llegar a la región subcapsular, estos se consideran el equivalente de la zona glomerular de las glándulas adrenales de los mamíferos (Fig. 8.6B). Algunos autores plantean que las láminas más centrales al anastomosarse en forma irregular constituyen el equivalente de la zona reticular presente en los mamíferos; en el resto de la glándula se ubica el equivalente de la zona fasciculada con láminas celulares que se disponen perpendiculares al eje mayor de la glándula. Las

células interrenales superficiales tienden a ser las más grandes, suelen ser binucleadas y poseen más retículo endoplasmático liso e inclusiones de colesterol (precursor hormonal) que las células interrenales centrales. Sus mitocondrias poseen crestas tubulares, todas estas características las hacen más parecidas a las células de la zona fasciculada. La zonación está más marcada en algunas aves como el avestruz (*Struthio camelus*) o el pelícano pardo (*Pelecanus occidentalis*) pero estas zonas, en general, se encuentran en todas las aves.

El **tejido cromafín** forma grupos de número celular variable que se ubican de manera irregular, aunque siempre hay algunos grupos de posición subscapular. En este tejido los nervios son abundantes y las células ganglionares son frecuentes. Las **células cromafines** son poliédricas y de mayor tamaño que las del tejido interrenal, su citoplasma es basófilo y poseen un gran núcleo esférico y central (Fig. 8.6). Se observan algunas mitocondrias y un desarrollo moderado del retículo endoplásmico rugoso; en su ultraestructura se destaca la presencia de gránulos. Los gránulos suelen ser electrodensos, pero sus características varían según las especies. Existen dos poblaciones celulares distintas que producen **adrenalina** o **noradrenalina**. Estos dos tipos celulares pueden diferenciarse en base al tipo de gránulos presentes en su citoplasma. Los gránulos de almacenamiento de noradrenalina son más electrodensos y pequeños. En general, las células productoras de adrenalina son las más abundantes y toman una posición central en cada grupo celular.

Las arterias ingresan al órgano por la cápsula e inmediatamente se ramifican para formar los capilares sinusoides que aumentan su tamaño hacia el centro de la glándula y terminan confluyendo en numerosos senos venosos centrales que, a su vez se vuelcan en la vena adrenal.

Las **células interrenales** de las glándulas adrenales de las aves secretan **corticosteroides** (corticosterona, 18-hidrocorticosterona y aldosterona) en respuesta a la hormona ACTH producida por la hipófisis, aunque también se cree que responden a la acción de otras sustancias como las hormonas PRL, GH y la serotonina. A diferencia de lo que ocurre en mamíferos, la corticosterona es el corticoesteroide sintetizado en mayor cantidad por estas

glándulas, mientras que las cantidades secretadas de otros glucocorticoides y de aldosterona son muy bajas. En relación con la variación morfológica regional, existe zonación en la producción hormonal, las células interrenales de la región subcapsular producen especialmente aldosterona en respuesta a angiotensina II aunque también son estimuladas por la hormona ACTH. En la vida prenatal las glándulas adrenales aviares sintetizan importantes cantidades de otros glucocorticoides como cortisol y cortisona, además de estradiol y testosterona, para esta última hormona constituyen la fuente de producción más importante antes del nacimiento. En la vida posnatal solo se demostró la producción de cortisol en algunos psitaciformes y en el cóndor. Se están realizando estudios que se enfocan en la actividad mineralocorticoide, en especial los efectos sobre el transporte de iones, como el Na^+ . Como en los mamíferos, los corticosteroides en las aves se transportan por sangre unidos a proteínas específicas, su vida media es corta (alrededor de 15 minutos) y son metabolizados en los riñones y el hígado.

La **regulación** de la producción hormonal de los corticoesteroides ocurre mediante un mecanismo de retroalimentación negativa en el eje hipotálamo-hipofiso-adrenal. Este eje comienza en los núcleos hipotalámicos que ante la presencia de niveles plasmáticos bajos de glucocorticoides produce factor liberador de corticotrofina (CRF). El CRF alcanza la *pars distalis* de la hipófisis mediante el sistema porta-hipotálamo-hipofisiario (ver apartado sobre la hipófisis en este capítulo) y allí se une a receptores de las células corticotropas que son estimuladas para producir la hormona ACTH que a su vez estimula la producción de glucocorticoides en las glándulas adrenales. Este eje funciona de igual manera que en los mamíferos; sin embargo, en las aves, existen otros mecanismos reguladores, ya que la vasotocina y en menor medida la mesotocina liberadas por la neurohipófisis, tienen un efecto similar al CRF en tanto que la somatostatina y los opioides inhiben la liberación de la hormona ACTH. Como ocurre en mamíferos, los niveles plasmáticos de glucocorticoides presentan ritmos circadianos (cambios significativos a lo largo de un ciclo de 24 horas), con los valores máximos cerca de la transición entre la noche y el día, estos ritmos se invierten en aves nocturnas en las que los máximos valores se

alcanzan en la transición día noche. También existen ritmos circanales (variaciones a lo largo del año) en la concentración plasmática de estas hormonas, con valores máximos cuando está promediando el invierno, estas variaciones permiten a las aves adaptarse al desarrollo de actividades diferentes a lo largo del año.

Los **glucocorticoides** tienen en las aves efectos semejantes a los conocidos en mamíferos, a nivel metabólico favorecen la gluconeogénesis y el consumo de alimento, incrementan el catabolismo proteico y reducen la síntesis proteica. Además tienen acciones sobre el sistema inmune, en general disminuyen el número de leucocitos (excepto los heterófilos) entre otros mecanismos por inducir apoptosis de linfocitos y en consecuencia reducir su número y producir atrofia de los órganos linfáticos. Por otra parte, favorecen la respuesta frente a los agentes estresantes. La corticosterona presenta acciones sinérgicas con la prolactina en la regulación de la migración. En algunas especies de aves como el pato Mallard (*Anas platyrhynchos*) la corticosterona tiene tanto funciones propias de los glucocorticoides como otras descritas para los mineralocorticoides ya que actúa sobre el balance iónico en los riñones, el intestino y la glándula de la sal.

Glándula pineal

La glándula pineal es un órgano fotosensorial formado por tejido nervioso y ubicado en el diencéfalo de los vertebrados. Sus características morfológicas y su relación con la captación de estímulos lumínicos varían entre las diferentes clases de vertebrados. En peces y anfibios esta glándula forma un complejo constituido por estructuras saculares derivadas del diencéfalo: el órgano parapineal y la glándula pineal. En los anuros y reptiles presenta estructuras similares al cristalino y la córnea, demostrando claramente su función fotorreceptora directa.

Las aves y los mamíferos no poseen el órgano parapineal; la glándula pineal derivó en un órgano endocrino aunque en las aves se mantiene cierta

capacidad fotorreceptora y su actividad es regulada tanto de manera directa por la captación de luz por la glándula misma como de forma indirecta a través de vías nerviosas. La información de la cantidad de horas luz regula la producción de las hormonas pineales de las cuales la principal es la melatonina.

La **morfología** de glándula pineal de las aves es muy variable. Su forma puede ser sacular (en passeriformes), túbulo-folicular (en paloma, gaviota, ganso y pato) o sólido-tubular (en pollo y codorniz), además existen formas intermedias. En muchas especies la glándula pineal consta de un cuerpo vesicular distal adherido a la duramadre que se ubica entre los hemisferios cerebrales y el cerebelo y un tallo proximal conectado con el tercer ventrículo. Este tallo en ciertas aves posee una gran cavidad que se continúa con el tercer ventrículo (Fig. 8.7), en otras especies la luz de esa cavidad se ve fragmentada en diversos folículos. El tamaño de la glándula pineal es notablemente menor en aves nocturnas como los búhos. En algunas aves existe **tejido pineal accesorio** ubicado en los plexos coroideos.

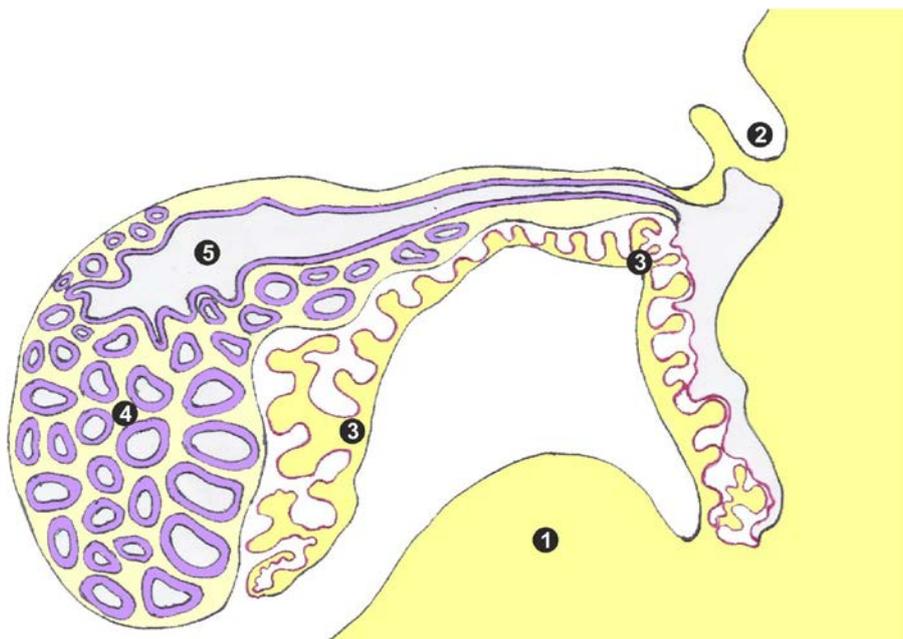


Figura 8.7. Representación esquemática de la glándula pineal. Las referencias corresponden a: cerebro (1), comisura posterior (2), plexo coroideo (3), cuerpo pineal (4, parénquima folicular), cavidad o receso pineal (5) comunicado con el tercer ventrículo.

El **estroma** de la glándula pineal incluye la cápsula, las trabéculas y un sostén interno. La **cápsula** de tejido conectivo denso es un derivado de la piamadre y

la aracnoides y en algunas zonas se une a la duramadre. Su grosor suele variar a lo largo del órgano y ser más grueso en la región caudal. Desde la cápsula parten las delgadas **trabéculas** que separan a los lóbulos del parénquima y en las que se ubican arterias y venas. Por último existe un **estroma interno** que transporta los vasos sanguíneos de pequeño calibre y las terminaciones nerviosas.

El **parénquima** de la glándula pineal forma acúmulos celulares huecos (folículos) o sólidos (rosetas), según cuál sea el tipo morfológico de la glándula que posee la especie. Los folículos y las rosetas están rodeados por una lámina basal por fuera de ella se encuentra tejido conectivo con pequeños vasos sanguíneos y terminaciones nerviosas.

Los tipos celulares de la glándula pineal aviar comprenden a **pinealocitos**, **células de sostén** y **neuronas**. Entre los **pinealocitos** se distinguen los **pinealocitos receptores típicos**, los **pinealocitos receptores rudimentarios** y los **pinealocitos secretores**. Los dos primeros tipos funcionan como fotorreceptores y el tercero como productor de hormonas, en especial melatonina.

En el ganso la glándula pineal es de tipo folicular y ha sido estudiada con detalle. En los folículos, cada uno de los tipos celulares tiene una ubicación particular (Fig. 8.8). Los pinealocitos receptores rudimentarios y las células de sostén tipo ependimarias toman contacto con la luz de los folículos mientras que otras células más bajas como los pinealocitos multipolares secretores y células de sostén similares a astrocitos no alcanzan la luz. Los folículos están rodeados por una lámina basal, separados por escaso tejido intersticial muy vascularizado, donde llegan numerosas terminaciones nerviosas (Fig. 8.8). En las aves viejas pueden depositarse concreciones calcáreas en esta localización.

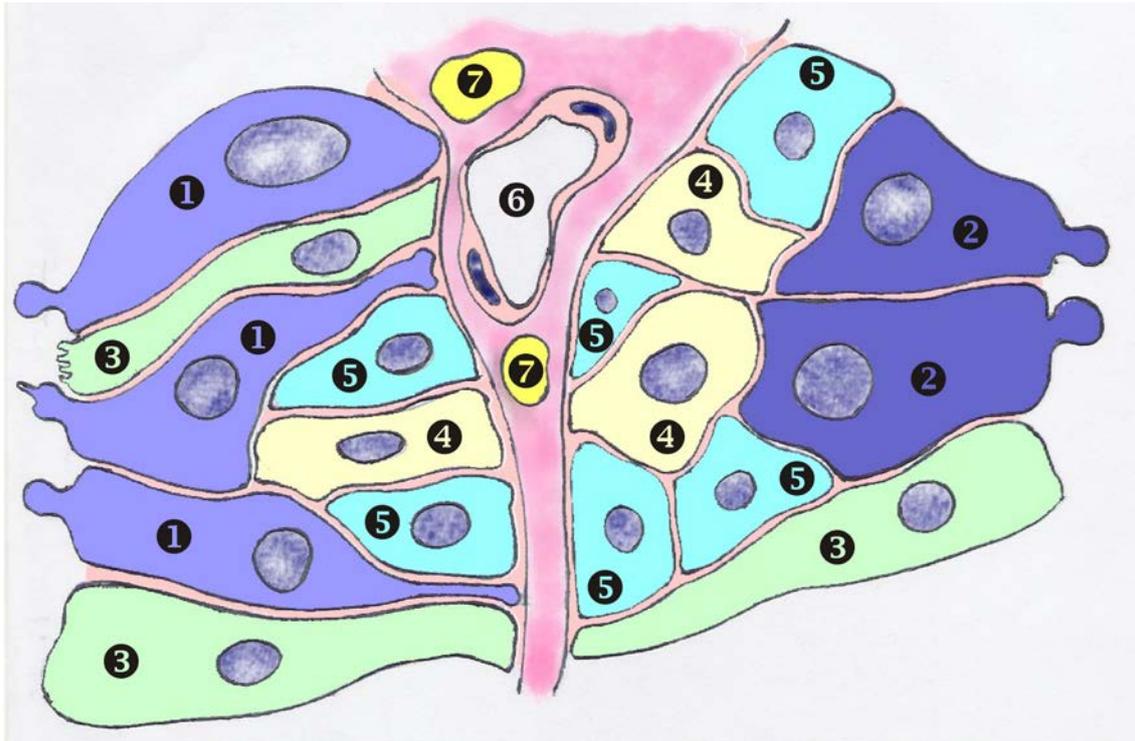


Figura 8.8. Glándula pineal de ganso. Representación esquemática de la pared folicular en la que se observan pinealocitos rudimentarios (1 y 2), células tipo ependimarias (3), pinealocitos secretorios (4), células de sostén similares a astrocitos (5), capilares sanguíneos (6) y terminaciones nerviosas (7).

Se cuenta con estudios detallados de los diferentes tipos celulares de la glándula pineal aviar (Fig. 8.9). Los **pineaocitos receptores típicos** (Fig. 8.9) solo se encuentran en algunas especies como el pingüino papúa (*Pygoscelis papua*). Poseen características morfológicas muy similares a las de los conos y bastones retinianos, como la presencia de discos membranosos en su segmento externo.

Los **pineaocitos receptores rudimentarios** (Fig. 8.9) son células piramidales polarizadas con núcleo central, esférico y eucromático. Son abundantes las mitocondrias, especialmente en el citoplasma apical, en la gaviota (*Larus canus*) se encontraron agrupaciones particulares de mitocondrias en estas células. El complejo de Golgi y el retículo endoplásmico rugoso están bien desarrollados, también se encuentran gránulos en el citoplasma apical. Presenta dos proyecciones, una apical, que corresponde a un segmento externo muy reducido si se compara con el mismo segmento de los pinealocitos fotorreceptores típicos pero que presenta la estructura de cilio

atípico que culmina en una dilatación citoplasmática que contacta con la luz en el caso de los folículos. En el extremo basal existe otra prolongación que actúa como axón. La mayoría de los pinealocitos receptores rudimentarios expresan pinopsina y un menor número rodopsina e iodopsina, todos ellos pigmentos que intervienen en la captación de los estímulos lumínicos. Los pinealocitos receptores rudimentarios pueden presentar inclusiones de glucógeno muy abundantes en algunas aves como la gaviota (*Larus canus*). Las prolongaciones de estos pinealocitos presentan en algunas aves estructuras denominadas barras sinápticas, que se relacionarían con la transmisión de los impulsos nerviosos generados a partir de la captación del estímulo lumínico (Fig. 8.9).

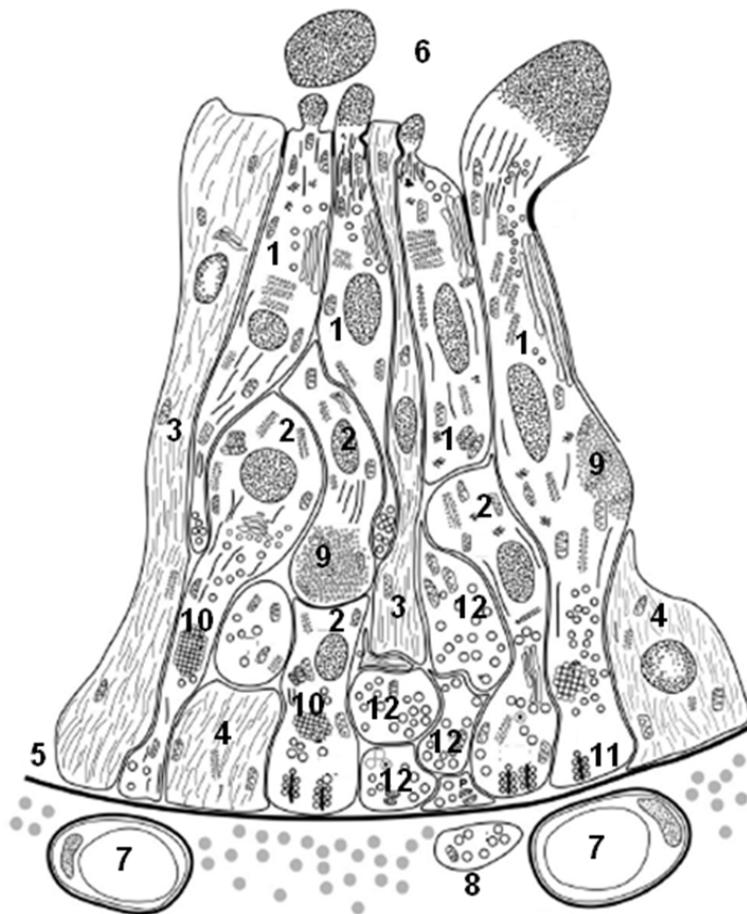


Figura 8.9. Esquema de la arquitectura de la pared de los folículos o rosetas. Se representan los pinealocitos receptores rudimentarios (1), los pinealocitos secretorios (2), las células de sostén (3) y las células semejantes a astrocitos (4). Las restantes referencias corresponden a: membrana basal (5), luz del folículo (6), capilares sanguíneos (7), terminación nerviosa (8), glucógeno (9), estructuras paracristalinas (10), barras sinápticas (11) y los procesos de los pinealocitos (12).

En la gallina, los pinealocitos receptores rudimentarios forman grupos compactos y algunas estructuras foliculares, estas últimas más comunes en las aves jóvenes. Los folículos están revestidos por este tipo de pinealocitos, que en ocasiones se denominan células foliculares cuando presentan esta ubicación. Además, se encuentran células parafoliculares multipolares que originalmente se consideraron células de tipo glial; sin embargo por sus características ultraestructurales actualmente se clasifican como una variante de los pinealocitos receptores rudimentarios.

Los **pinealocitos secretores** (Fig. 8.9 y Fig. 8.10) son células pequeñas, sin polarización, de forma ovoide o estrellada con un núcleo eucromático. Poseen abundantes mitocondrias que, al igual que el retículo endoplásmico rugoso, el retículo endoplásmico liso y los gránulos de secreción están dispersos por el citoplasma de manera irregular. En las estructuras foliculares estas células contactan con la lámina basal pero no con la luz.

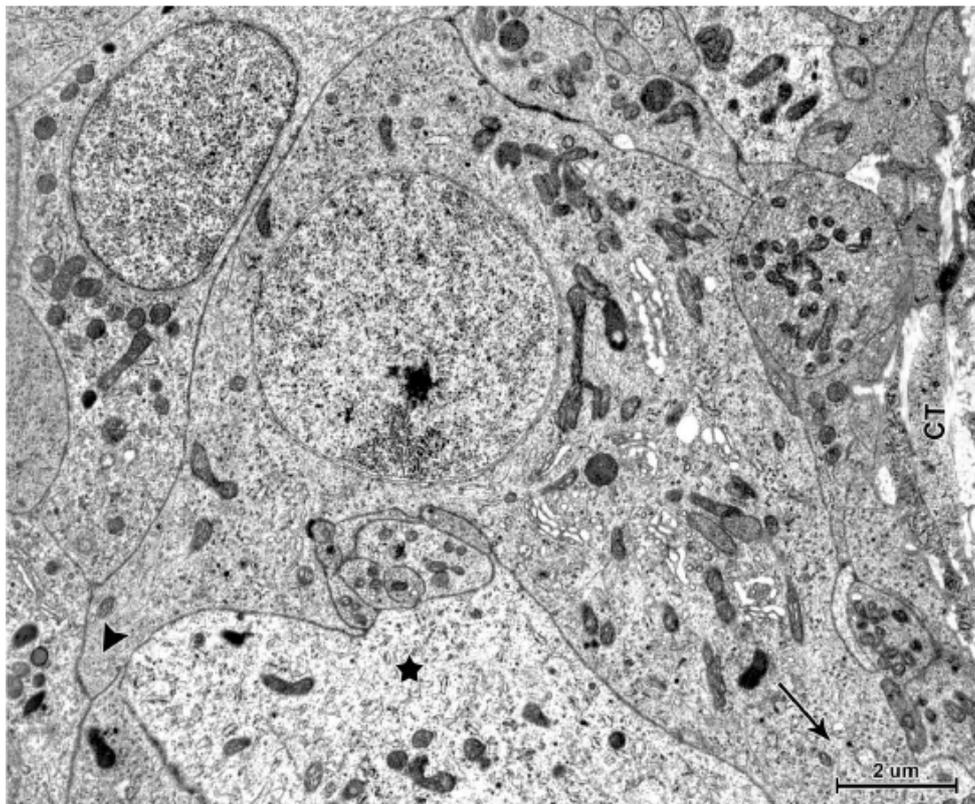


Figura 8.10. Micrografía de un pinealocito secretor de la gaviota (*Larus canus*). Esta célula muestra dos procesos, uno de ellos (flecha) se dirige hacia la membrana basal y el otro lo hace entre dos fotorreceptores vecinos (punta de flecha). Se observa también parte de una célula de sostén (estrella).

Las **células de sostén** son células gliales que se dividen en dos grupos: las **células semejantes a células endimarias** y las **células semejantes a astrocitos** (Fig. 8.9). Las **células semejantes a las células endimarias** son altas y contactan con los pinealocitos. Las **células semejantes a astrocitos** son positivas a la proteína fibrilar ácida glial como ocurre con los astrocitos. Las células de sostén se encuentran entre los pinealocitos y se unen a ellos. Además, poseen proyecciones citoplasmáticas que alcanzan la luz de los folículos y terminan en microvellosidades irregulares.

Las **neuronas** suelen ser bipolares o pseudounipolares y por lo general son neuronas ganglionares aferentes que tienen acetilcolina como neurotransmisor. Se debe destacar que los pinealocitos también son neuronas, pero con características muy particulares por estar especializadas en la fotorrecepción o en la secreción.

Al incrementar la edad, la glándula pineal de muchas aves como la gallina y el pavo cambia desde un órgano predominantemente folicular a un órgano sólido; en otras aves como la gaviota las diferencias guardan una mayor relación con la región del órgano.

Como se comentara en el capítulo sobre el sistema inmunitario, en muchas aves la glándula pineal muestra una importante **invasión linfoidea**. En otras especies como el ganso no se ha encontrado esta invasión linfoidea. En el pollo aparece tejido linfático en órganos como el hígado, páncreas, glándulas endocrinas, riñón, cerebro y médula espinal alrededor de las 3 semanas de vida posnatal. Este tejido desaparece a los 3-4 meses de vida pero permanece en la glándula pineal donde su abundancia es tal que lleva a un incremento de un 50% del peso del órgano. La acumulación de tejido linfático ocurre principalmente en la porción distal del órgano y en relación con las venas y dentro de los septos. En este tejido linfático se encuentran tanto centros germinativos como zonas T dependientes. Las células linfáticas atraviesan la lámina basal que separa a los pinealocitos de la glía y se relacionan con ellos en forma semejante a como ocurre con las células epiteliales en los linfoepitelios, interacción única en el organismo entre neuronas y células linfáticas.

Los ritmos circadianos tienen una base genética en todos los seres vivos y su generación intrínseca depende de genes cuya expresión cambia periódicamente siguiendo un ritmo de alrededor de 24 horas, estos genes *clock* están presentes en los organismos de todos los reinos. En los organismos multicelulares es necesaria la coordinación de todas las actividades; en los animales la regulación de las oscilaciones circadianas depende de órganos conocidos como “*pacemakers*” o marcapasos que generan los ritmos cercanos a las 24 horas y que son ajustados exactamente a las 24 horas por la acción de sincronizadores o “*Zeitgebers*” de los cuales la luz es el principal de ellos. En los mamíferos la función de marcapasos la cumple el núcleo supraquiasmático del hipotálamo que recibe axones provenientes de la retina que traen información sobre las horas luz y por lo tanto sincronizan la actividad de este marcapasos. A su vez el núcleo supraquiasmático regula las fluctuaciones diarias de la actividad de los restantes órganos incluida la glándula pineal. En las aves, en cambio, los marcapasos son numerosos e incluyen distintas regiones del hipotálamo (equivalentes funcionales del núcleo supraquiasmático), la glándula pineal y en muchas aves la retina. Todos estos órganos presentan actividad oscilante regulada por la luz.

Las funciones de la hormona **melatonina**, el principal producto de la glándula pineal en todas las aves, son múltiples. Su secreción presenta variaciones diarias y muestra sus mayores valores durante la noche. En general, la melatonina induce el sueño y disminuye la temperatura corporal y el metabolismo basal. También interviene en el control de los ritmos circanuales, que ocurren a lo largo del año, ya que la liberación de la hormona es mayor cuando los días son más cortos. Al respecto se observó que en muchas aves la alta producción de melatonina en la temporada de pocas horas de luz inhibe el centro del canto. A diferencia de lo que ocurre en aquellas especies de mamíferos con reproducción estacional en los que la melatonina es la principal reguladora de su periodicidad, en la mayoría de las aves estudiadas la extirpación de la glándula pineal no afecta la estacionalidad reproductiva.

La secreción de melatonina está regulada tanto en forma directa por la luz y a través de los pinealocitos fotorreceptores, como por un control indirecto

localizado en la retina y el hipotálamo, de forma similar a lo que ocurre en los mamíferos. La retina en las aves produce cantidades importantes de melatonina, especialmente en aves como la paloma. También se produce melatonina en el tracto digestivo, entre otras regiones corporales, pero en esas localizaciones sus efectos serían esencialmente paracrinos.

Páncreas endocrino

El **páncreas** posee cuatro lóbulos en la mayoría de las especies estudiadas; ellos son: lóbulo dorsal, lóbulo ventral, lóbulo esplénico y tercer lóbulo. El páncreas de las aves, como el de los mamíferos, contiene tejido glandular exocrino y endocrino. La **porción exocrina** está compuesta por acinos serosos y se describe detalladamente en el capítulo sobre sistema digestivo. La **porción endocrina** está representada por los islotes pancreáticos que son estructuras más o menos esféricas, aunque su forma y tamaño son muy variables entre los diferentes grupos de aves.

Los islotes pancreáticos se ubican en el tejido conectivo interacinar, se distribuyen por todo el órgano y están rodeados por una delgada cápsula de fibras reticulares. Están constituidos por cordones de células anastomosados de forma irregular. Entre esos cordones se ubican los capilares sanguíneos. Las células son poliédricas o columnares y poseen un citoplasma acidófilo y un núcleo esférico eucromático. Las células de los islotes son de distintos tipos: A o α , B o β , D o δ y PP. La ultraestructura de todas estas células muestra que el desarrollo del retículo endoplasmático rugoso y el complejo de Golgi son moderados y que cada tipo celular posee gránulos de diferente característica. Las células exhiben polaridad y el complejo de Golgi y los gránulos se ubican hacia el polo celular que contacta con los vasos sanguíneos.

En los islotes pancreáticos de las aves, las células α son las más altas, por lo que poseen forma columnar, mientras que las células δ son las más bajas, y son poliédricas o cúbicas. Las células α se caracterizan por sus gránulos esféricos, mientras que las células β poseen en su interior gránulos

heterogéneos que contienen cristales con forma de aguja. También existen células PP y algunas células positivas al polipéptido Y, en el páncreas de algunas aves, sin embargo estas últimas son más abundantes en relación con los acinos pancreáticos. También se han encontrado en algunos passeriformes, células de los restantes tipos dispersas entre los componentes exocrinos del órgano.

Los islotes pancreáticos en las aves muestran una marcada diferencia en el porcentaje de tipos celulares que los componen; en relación a esta característica se los clasifica en islotes α , islotes β e islotes intermedios. Los islotes α abundan en el lóbulo esplénico y se caracterizan por su argirofilia, lo que ha llevado a llamarlos islotes oscuros. Los islotes α suelen ser de mayor tamaño que los islotes β y no tienen una clara delimitación del tejido glandular exocrino. Poseen células α (alrededor de 72% en gallina) y δ , aunque en la gallina, la codorniz (*Coturnix coturnix*) y el halcón (*Falco sp*), pero no en los gansos, se encontraron algunas células β .

Los islotes β son los más pequeños, son más numerosos que los islotes α ; en la gallina poseen un 86% de células β , se los denomina claros por no ser argirófilos. Están rodeados y separados de los acinos por una delgada malla de fibras colágenas que se introduce muy poco dentro de los islotes. Las células restantes son únicamente de tipo δ en la gallina, pero en el ganso y la codorniz se agregan algunas células α . En trabajos recientes se determinó la presencia de células PP productoras de polipéptido pancreático en estos islotes.

Al igual que en los mamíferos, las células α producen glucagón, una hormona cuyos efectos son hiperglucemiantes -promueven el aumento de la glucemia- y las células β sintetizan insulina, de actividad hipoglucemiante. Sin embargo, a diferencia de lo que ocurre en los mamíferos, en las aves la glucemia presenta valores normales más elevados y está controlada especialmente por el glucagón más que por la insulina. Las células δ presentes en los islotes α y β secretan somatostatina, una hormona que interviene en el metabolismo de la glucosa con efectos locales inhibitorios sobre la secreción de insulina y glucagón; a nivel sistémico la somatostatina disminuye la motilidad gastrointestinal.

Bibliografía

- Beysai AR, Adibmoradi M (2010) Histological and histometrical changes of ostrich thyroid gland during summer and winter season in Tehran, Iran. *African Journal of Biotechnology* 10: 1496-1501.
- Carsia RV, Harvey S (2000) Adrenals en: Whittow GC (ed). *Sturkie's Avian Physiology*. Academic Press. Londres. Pág. 489-537.
- Chakraborty S (1993) A comparative study of annual changes in the pineal gland morphology with reference to the influence of melatonin on testicular activity in tropical birds, *Psittacula cyanocephala* and *Ploceus philippinus*. *General and Comparative Endocrinology* 92: 71-79.
- Chong NW, Chaurasia SS; Haque R, Klein DC, Iuvone PM (2003) Temporal-spatial characterization of chicken clock genes: circadian expression in retina, pineal gland and peripheral tissue. *Journal of Neurochemistry* 85: 851-860.
- Dacke CG, Arkle S, Cook DJ, Wormstone IM, Jones S, Zaidi M, Bascal ZA (1993) Medullary bone and avian calcium regulation. *Journal of Experimental Biology*. 184: 63-88.
- Dacke CG (2000) The Parathyroids, Calcitonin, and Vitamin D en: Whittow GC (ed). *Sturkie's Avian Physiology*. Academic Press. Londres. Pág. 473-488.
- Dawson A (1996) Neoteny and the thyroid in ratites. *Reviews of Reproduction* 1: 78-81.
- de Matos R (2008) Adrenal steroids metabolism in birds: anatomy, physiology, and clinical considerations. *Veterinary clinics Exotics Animal Practice* 11: 35-57.
- Eberhard Gwinner, Hau M (2000) The Pineal Gland, Circadian Rhythms, and Photoperiodism en: Whittow GC (ed). *Sturkie's Avian Physiology*. Academic Press. Londres. Pág. 557-568.
- Ekström P, Meissi H (2013) Evolution of photosensory pineal organs in new light: the fate of neuroendocrine photoreceptors. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 358: 1679-1700.
- Ghosh A, Carmichael SW, Mukherjee M (2001) Avian adrenal medulla: cytomorphology and function. *Acta Biologica Szegediensis* 45: 1-11.

Hall BK (2005) *Bones and Cartilage. Developmental and evolutionary skeletal biology.* Elsevier Academic Press. Londres.

Hazelwood RL (2000) Pancreas en: Whittow GC (ed). *Sturkie's Avian Physiology.* Academic Press. Londres. Pág. 539-555.

Horseman ND, Buntin JD (1995) Regulation of Pigeon Cropmilk Secretion and Parental Behaviors by Prolactin. *Annual Reviews of Nutrition* 15: 213-238.

Humayun KA, Aoyama M, Sugita S (2012) Morphological and histological studies on the adrenal gland of the chicken (*Gallus domesticus*). *Journal of Poultry Sciences* 49: 39-45.

Johnson AL (2000) Reproduction in the Female en: Whittow GC (ed). *Sturkie's Avian Physiology.* Academic Press. Londres. Pág. 569-596.

Kirby JD, Froman DP (2000) Reproduction in Male Birds en: Whittow GC (ed). *Sturkie's Avian Physiology.* Academic Press. Londres. Pág. 597-615.

McNabb FMA (2000) Thyroids. En: *Sturkie's Avian Physiology* en: Whittow GC (ed). *Sturkie's Avian Physiology.* Academic Press. Londres. Pág. 461-471.

Nascimento A, Sales A, Cardoso TRD, Pinheiro NL, Mendes MM (2007) Immunocytochemical study of the distribution of endocrine cells in the pancreas of the Brazilian sparrow species *Zonotrichia capensis subtorquata* (Swainson, 1837). *Brazilean Journal of Biology* 67: 735-74.

Nishimura S, Shimoda H, Oshima I, Ono Y, Okano K, Ishibashi A, Tabata S, Iwamoto H (2005) Proportions of melanocyte stimulating hormone immunoreactive cells in the adenohypophysis of silky fowl and hyperpigmentation-free cockerels. *Animal Science Journal* 76: 575-579.

Norris DO (2007) *Vertebrate endocrinology.* Elsevier Academic Press. Amsterdam.

Parchami A, Dehkordi RAF (2011) Morphometrical evaluation of parathyroid gland in native chickens. *Middle East Journal of Scientific Research* 7: 703-706.

Piezzi RS, Gutiérrez LS (1975) Electron microscopic studies on the pineal organ of the Antarctic penguin (*Pygoscelis papua*). *Cell Tissue Research* 18: 559-570.

- Prusik M, Lewczuk B, Nowicki M, Przybylska-Gornowicz B (2006) Histology and ultrastructure of the pineal organ in the domestic goose. *Histology and Histopathology* 21: 1075-90.
- Przybylska-Gornowicz B, Lewczuk B, Prusik M, Kalicki M, Ziolkowska N (2012) Morphological studies of the pineal gland in the common gull (*Larus canus*) reveal uncommon features of pinealocytes. *The Anatomical Record* 295: 673-685.
- Sandhu MA, Rahman ZU, Riaz A, Rahman SU, Javed I, Ullah N (2010) Somatotrophs and lactotrophs: an immunohistochemical study of *Gallus domesticus* pituitary gland at different stages of induced moult. *European Journal of Histochemistry* 54: 123-127.
- Scanes CG (2000) Introduction to Endocrinology: Pituitary Gland en: Whittow GC (ed). *Sturkie's Avian Physiology*. Academic Press. Londres. Pág. 437-460.
- Şimşek N, Nalabay B (2008) Light and electron microscopic examinations of the pancreas in quails (*Coturnix coturnix japonica*). *Revue de Médecine Vétérinaire* 159: 198-206.
- Şimşek N, Bayraktaroğlu AG, Altunay H (2009) Localization of insulin immunopositive cells and histochemical structure of the pancreas in falcons (*Falco anaumanni*). *Ankara Üniversitesi Veteriner Fakültesi Dergisi* 56: 241-247.
- Soñez MC, von Lawzewistch I, Ibañez N, Pérez R (1990) Identification of glycoprotein and protein secreting pituitary cells in pigeon (*Columba livia*) employing human hormones antisera. *Comunicaciones Biológicas* 9: 85-98.
- Soñez MC, von Lawzewitsch I (1997) Ultrastructural Identification of Pituitary Cells in *Nothura maculosa* (Tinamidae, Temminck, 1985). *Biocell* 21: 103-114.
- Tang L, Peng K, Wang J, Luo H, Cheng J, Zhang G, Sun Y, Liu H, Song H (2009) The morphological study on the adrenal gland of african ostrich chicks. *Tissue and Cell* 41: 231-238.
- Whitehead CC (2004) Overview of bone biology in the egg-laying hen. *Poultry Science* 83: 193-199.