

CAPÍTULO 14

Sistema digestivo: cavidad oral y tubo digestivo

Pedro Fernando Andrés Laube, Silvia E. Plaul, Luca Di Cesare y Dario Raffin

Introducción

El sistema digestivo está formado por una porción tubular, que se inicia en los labios de la cavidad oral y finaliza en el orificio anal, y por las glándulas accesorias (extramurales) que desembocan en la porción tubular. Las sustancias que ingresan al organismo por la vía oral recorren los distintos segmentos o porciones del tubo digestivo; cada uno de ellos cumple funciones específicas en su digestión y absorción. A través de la túnica mucosa, que reviste la luz del tubo digestivo, el organismo incorpora la mayor parte de las sustancias que ingresan con el alimento.

Cavidad oral

La cavidad oral o bucal es el inicio del tubo digestivo; es un espacio irregular que se extiende desde los labios hasta el istmo de las fauces y se continúa con la orofaringe. En su interior se encuentran los dientes (capítulo 15), las encías, la lengua y las glándulas salivales menores. Se divide en un vestíbulo y una cavidad bucal propiamente dicha. El vestíbulo es el espacio comprendido entre los labios y carrillos como límite externo y los dientes como límite interno. La cavidad oral propiamente dicha queda delimitada dorsalmente por el paladar duro y el paladar blando, ventralmente por la lengua y el piso de dicha cavidad, anterior y lateralmente por los dientes, y caudalmente por el istmo de las fauces (**Fig. 1**). Está revestida, a excepción de los dientes, por una túnica mucosa, formada por tejido epitelial plano estratificado y una lámina propia-submucosa (de tejido conectivo laxo cerca del epitelio, que se convierte en denso al alejarse de él). Esta túnica mucosa tiene distintas características según la región que cubra (masticatoria, de revestimiento y mucosa especializada). Sus funciones generales son la secreción y la protección mecánica e inmunológica. En la cavidad bucal los alimentos se humedecen, se trituran por

la masticación y se inicia su digestión por la acción de algunas enzimas salivales como la amilasa. La mucosa especializada está asociada con la sensación del gusto y se restringe, casi exclusivamente, a la superficie dorsolateral de la lengua.

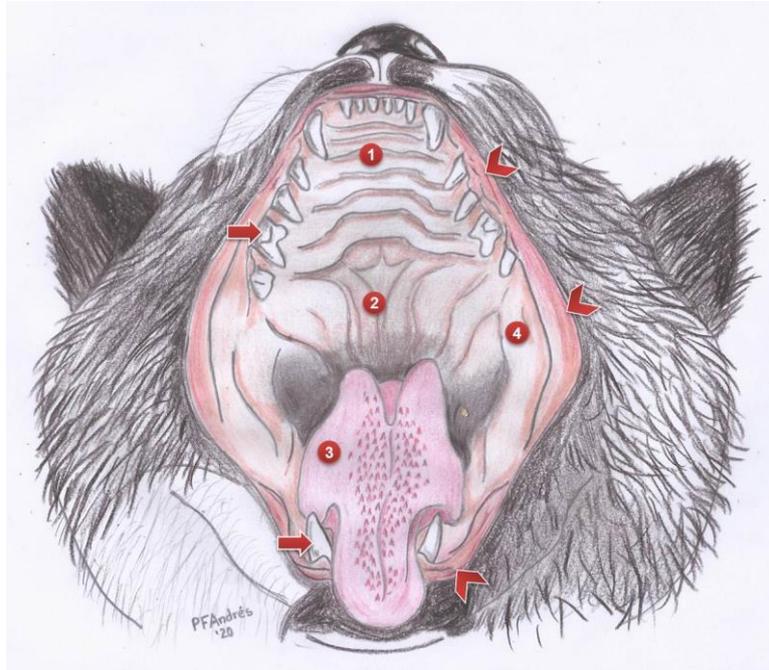


Figura 1. Componentes anatómicos de la cavidad oral. 1: paladar duro, 2: paladar blando, 3: lengua, 4: carrillos, flechas: dientes, cabezas de flecha: labios. Autor: Med. Vet. Pedro Fernando Andrés Laube (PFAL).

Labios

Los labios son los pliegues musculomembranosos que limitan anteriormente la cavidad oral. Centralmente, están constituidos por tejido muscular estriado esquelético que forma el **músculo orbicular** de la boca y superficialmente presentan una **región cutánea**, externa, una **zona de transición** y una **región oral**, interna. La región cutánea es la piel de los labios, posee tejido epitelial plano estratificado cornificado (epidermis), tejido conectivo (dermis) con glándulas y pelos. La zona de transición posee tejido epitelial más delgado que la región cutánea y carece de glándulas y de pelos. La región oral está compuesta por tejido epitelial plano estratificado no cornificado y una lámina propia-submucosa de tejido conectivo laxo cerca del epitelio y denso en la porción más cercana a la muscular. La mucosa oral labial cumple una función de revestimiento y debe adaptarse a los movimientos de los músculos subyacentes. Además de la túnica mucosa existe una túnica muscular, formada por el músculo orbicular de los labios, más profunda. Los labios son muy importantes para la prehensión y succión de los alimentos, para su conservación dentro de la boca durante la masticación y para la vocalización; además, los labios poseen función táctil.

Carrillos

Los carrillos forman las paredes laterales del vestíbulo bucal. El **músculo buccinador** (músculo estriado esquelético) constituye su soporte muscular. Están recubiertos externamente por **piel** e internamente por una **túnica mucosa** similar a la labial, pero con mayor abundancia de fibras elásticas; estas son importantes para posibilitar el estiramiento del tejido que acompaña a la expansión de la cavidad bucal durante la prehensión y masticación de los alimentos. En algunos roedores, como los hámsteres, existen divertículos o repliegues mucosos que forman una bolsa interior a cada lado, los abazones, que les permiten tomar rápidamente el alimento y almacenarlo en ellos para luego llevarlo hasta sus madrigueras.

Paladar duro

El paladar duro es la parte anterior del techo de la cavidad oral propiamente dicha. Posee una base ósea revestida por la túnica mucosa; su lámina propia-submucosa toma contacto con el periostio del hueso. La túnica mucosa que reviste el paladar es gruesa; su lámina propia-submucosa está muy vascularizada e innervada y se hace más densa hacia el hueso. Además, posee áreas de tejido adiposo y glándulas mucosas. El paladar duro (**Fig. 1**) presenta numerosas elevaciones denominadas crestas palatinas formadas por la porción superficial de la túnica mucosa y, según la especie, también por la porción más profunda. Estas crestas ayudan, principalmente en los herbívoros, a la prehensión y la trituración de los alimentos. En su parte media presenta un rafe con tejido conectivo laxo. La mucosa masticatoria, ubicada entre las encías y el paladar duro, está revestida por tejido epitelial plano estratificado cornificado que en algunos sectores puede ser de tipo paraqueratinizado. Estas características otorgan mayor protección durante la masticación. En los rumiantes, el maxilar superior carece de dientes incisivos, en su reemplazo se encuentra un engrosamiento del paladar denominado almohadilla dental que interviene en la prehensión.

Paladar blando

El paladar blando es la parte caudal del techo de la cavidad oral propiamente dicha; es la continuación del paladar duro y su base no es ósea, sino de tejido muscular estriado esquelético. La musculatura cumple funciones importantes en la fonación y en la deglución, separa la superficie orofaríngea (ventral) de la superficie nasofaríngea (dorsal) y permite el paso del bolo alimenticio hacia la faringe. La túnica mucosa posee un tejido epitelial plano estratificado cornificado que puede tener corpúsculos gustativos en la superficie orofaríngea. En la superficie nasofarín-

gea, el tejido de revestimiento es epitelial plano estratificado caudalmente y cilíndrico seudoestratificado ciliado en la zona anterior. La porción más profunda de la propia-submucosa contiene glándulas salivales menores de tipo mucoso y mixto; las primeras predominan en la porción rostral y contribuyen con la lubricación del bolo alimenticio, lo que facilita la deglución.

Lengua

La lengua es un órgano muscular que se encuentra dentro de la cavidad bucal y en parte de la orofaríngea; se halla revestida por una túnica mucosa especializada. Posee una raíz o base, que se inserta en el hueso hioides en el piso de la cavidad oral, un cuerpo y una punta que se proyectan en el interior de esta cavidad. En los rumiantes, en la parte caudal del dorso de la lengua se encuentra una prominencia llamada *torus* lingual (**Fig. 2**). A lo largo de la cara ventral de la lengua de los carnívoros, como los perros y gatos, entre el tejido muscular y la mucosa se encuentra la *lyssa*, una estructura formada por tejido adiposo y, en menor medida, muscular estriado y cartilaginoso, rodeados por una cápsula de tejido conectivo denso irregular. La *lyssa* permite doblar la lengua hacia caudal, como si fuese una cuchara, para ingerir sustancias líquidas.

La lengua consta de una superficie dorsal, una ventral y dos caras laterales. Todas estas superficies están cubiertas por una mucosa que en la superficie dorsal y las caras laterales posee tejido epitelial plano estratificado cornificado y una lámina propia de tejido conectivo laxo. La mucosa dorsal y lateral presenta evaginaciones denominadas **papilas linguales**, que no se encuentran en su superficie ventral. En esta última el tejido epitelial posee un menor grado de cornificación o no está cornificado. La lengua no posee submucosa y el **tejido muscular estriado esquelético** es su componente más abundante. Este tejido muscular forma haces o fascículos que se disponen en distintas direcciones, y están separados por tejido conectivo, con áreas de tejido adiposo. En la lámina propia y entre los fascículos musculares se encuentran glándulas salivales menores (glándulas linguales), que son mucosas y mixtas, excepto las glándulas de von Ebner, de secreción serosa, que se describen posteriormente.

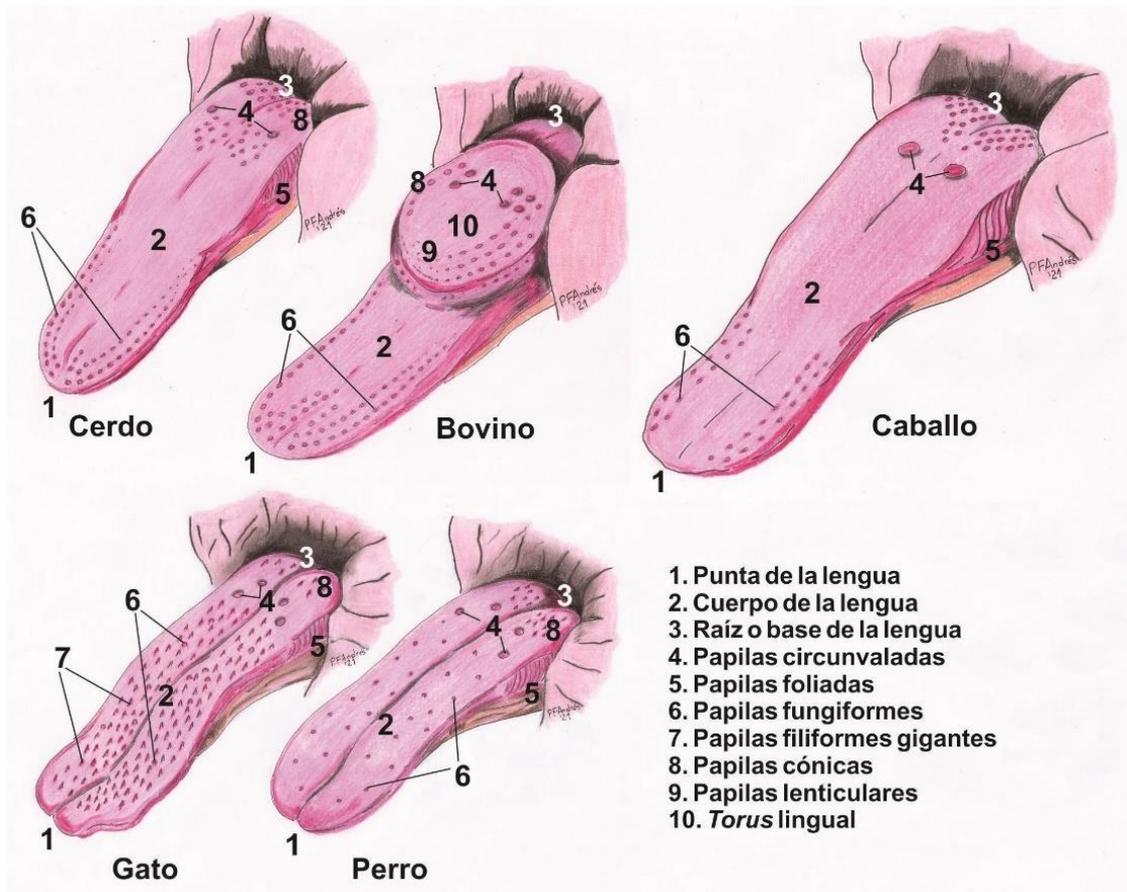


Figura 2. Representación esquemática de la lengua en vista dorsal de los animales domésticos. Autor: PFAL (ver ref.)

Papilas linguales

Las papilas linguales son evaginaciones de la mucosa de las superficies dorsal y lateral de la lengua. Todas poseen un eje de tejido conectivo (lámina propia de la túnica mucosa). En el tejido epitelial de algunas papilas se encuentran estructuras denominadas **corpúsculos gustativos** cuya presencia o ausencia permite clasificarlas en gustativas o sensoriales y mecánicas, respectivamente. Existen diversos tipos de papilas: **filiformes**, **cónicas**, **lenticulares fungiformes**, **calliciformes** o **circunvaladas** y **foliadas**, (Tabla 1). Cada una de estas variedades tiene características morfológicas diferentes y una distribución particular en la superficie de la lengua (Fig. 2).

Las **papilas filiformes** (Fig. 3A) son las más pequeñas y abundantes, son alargadas y delgadas con los extremos libres hacia caudal. Su epitelio posee una gruesa capa córnea y carece de corpúsculos gustativos: su función es exclusivamente mecánica. En los felinos, además de las descritas, existen otras papilas filiformes de mayor tamaño que se denominan papilas filiformes gigantes (Fig. 3E). Estas últimas poseen dos prominencias desiguales: una posterior más grande, con una proyección puntiaguda orientada hacia caudal, muy cornificada, y una anterior, redondeada, con un estrato córneo más delgado; los felinos las utilizan para el acicalamiento y además les facilitan la ingesta de agua.

Las **papilas cónicas** se localizan en la superficie dorsal de la base lingual, en carnívoros y cerdos, y en el *torus* lingual de los rumiantes (**Fig. 2**). Son grandes y el tejido epitelial que las reviste está escasamente cornificado. En los cerdos se denominan papilas amigdalinas, porque suelen tener nódulos linfoides en la lámina propia. Son papilas mecánicas que no poseen corpúsculos gustativos.

Las **papilas lenticulares** se localizan en la superficie dorsal del *torus* lingual (**Fig. 2**). Tienen forma de lenteja y el epitelio que las reviste no está cornificado. Tampoco poseen corpúsculos gustativos y su función es, también, solamente mecánica.

Las **papilas fungiformes** (**Fig. 3B**) tienen forma de hongo y se encuentran en menor cantidad que las filiformes. Se proyectan en la superficie dorsal de la lengua, intercaladas entre las papilas filiformes y son más abundantes en la punta de la lengua. El tejido epitelial que las cubre es más delgado y menos cornificado y posee escasos corpúsculos gustativos; el eje de la papila es de tejido conectivo muy vascularizado e innervado.

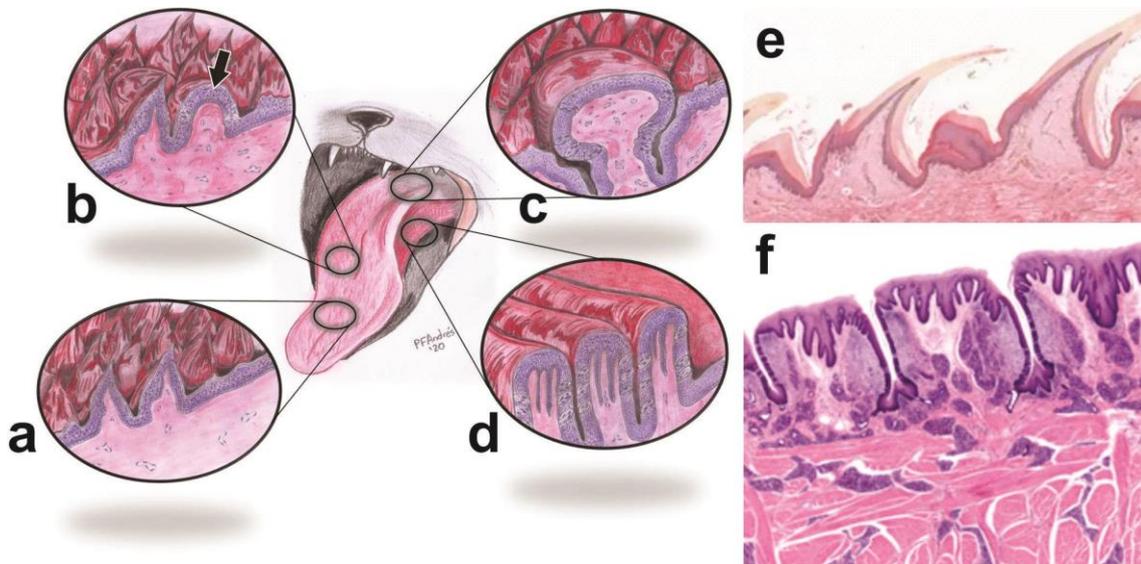


Figura 3. Papilas linguales. a. Papilas filiformes. b. Flecha: papila fungiforme. c. Papila caliciforme. d. Papilas foliadas. Autor: PFAL (ver ref.). e. Papilas filiformes gigantes de los gatos. f. Órgano foliado de los conejos. e, f: Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.

Las **papilas caliciformes** o **circunvaladas** (**Fig. 3C**) son poco numerosas y de gran tamaño, se caracterizan por tener forma de copa o cúpula. Están rodeadas por un surco y no sobresalen de la superficie lingual. Se ubican en la parte posterior de la lengua, cercanas a la raíz. El tejido epitelial que las reviste posee numerosos corpúsculos gustativos y en los surcos que las rodean desembocan los conductos de las glándulas salivales de von Ebner. La saliva producida por estas glándulas al arrastrar el material alimenticio contenido en los surcos permite que los corpúsculos contacten con las sustancias e iones que determinan los sabores.

Las **papilas foliadas** (**Fig. 3D**) tienen forma de láminas paralelas, están ubicadas en la superficie lateral de la lengua. El epitelio que reviste las láminas posee numerosos corpúsculos gustativos. En los rumiantes están ausentes, en los gatos son rudimentarias y carecen de corpúsculos gustativos, pero en otros animales como en los conejos están muy desarrolladas y, en

conjunto, forman una estructura denominada órgano foliado (**Fig. 3F**). Cuando están bien desarrolladas, también poseen glándulas de von Ebner.

Tabla 1. Cuadro comparativo de las papilas linguales en los animales domésticos

	Forma	Distribución	Presencia de corpúsculos gustativos	Función
Filiformes	Alargadas y delgadas	Dorso lingual	No	Mecánica
Fungiformes	Hongo	Superficie dorsal, abundantes en la punta de la lengua	Escasos en caballo y bovinos, más numerosos en ovejas y cerdos, abundantes en carnívoros y cabras	Sensorial
Caliciformes	Copa o cúpula	Superficie posterior de la lengua, cercanas a la raíz	Numerosos	Sensorial
Foliadas	Láminas paralelas	Superficie lateral de la lengua. Ausentes en rumiantes y rudimentarias en gatos	Numerosos	Sensorial
Cónicas	Grandes y cilíndricas	<i>Torus</i> lingual y superficie dorsal de la base lingual de carnívoros y cerdos	No	Mecánica
Lenticulares	Lenteja	<i>Torus</i> lingual	No	Mecánica

Sentido del gusto

Los corpúsculos gustativos son estructuras neuroepiteliales intercaladas en el tejido epitelial de revestimiento de algunos tipos de papilas linguales; también existe una cantidad menor en las caras laterales de la lengua, en la faringe, en el paladar e inclusive en la parte proximal del esófago. Son estructuras ovales y débilmente eosinófilas. Poseen un orificio pequeño en la superficie epitelial denominado poro gustativo (**Fig. 4**). Están formados por tres tipos celulares. Las **células neuroepiteliales** tienen función sensorial, se extienden desde la lámina basal, lugar de sinapsis con terminaciones nerviosas, hasta el poro gustativo, donde perciben los estímulos en las numerosas microvellosidades de su porción apical. Las **células de sostén** también se localizan desde la lámina basal al poro gustativo, son menos numerosas, tienen forma alargada y poseen numerosas microvellosidades en su superficie apical. Las **células basales** no alcanzan la superficie apical, son las células madre de los otros tipos celulares.

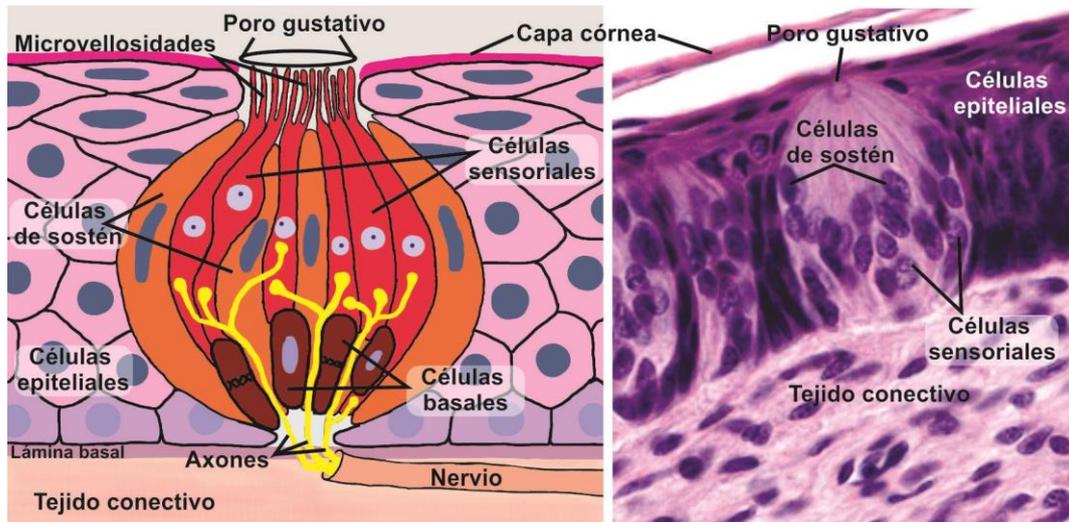


Figura 4. Diagrama y fotografía de un corpúsculo gustativo. Esquema, autora: Dra. Silvia E. Plaul (SEP). Microfotografía: Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.

La percepción del gusto comienza cuando las sustancias e iones estimulan a las células neuroepiteliales mediante receptores específicos que se encuentran en su superficie apical. Cada una de estas células reacciona ante el estímulo producido por las moléculas o iones que generan los sabores básicos que son salado, dulce, amargo, ácido y *umami* (sabroso en japonés). En general cada corpúsculo reconoce solamente uno de estos cinco gustos. En el caso del sabor salado y ácido los receptores abren canales iónicos. El sabor salado depende de la presencia de iones Na^{+2} y el ácido de H^{+} . Para los otros tres sabores los receptores reconocen moléculas y están acoplados a proteína G, que activa segundos mensajeros. Los receptores de los sabores dulces y amargos se activan por una gran variedad de sustancias, mientras que los del *umami* responden al glutamato. Independientemente del mecanismo de activación, la célula neuroepitelial se despolariza y transmite el impulso mediante sinapsis a las neuronas que formarán parte de los nervios facial, glossofaríngeo y vago.

Faringe

La faringe es un órgano que comunica la cavidad oral con el esófago y la cavidad nasal con la laringe. Se pueden diferenciar en ella tres sectores, la **orofaringe** que es continua con la cavidad oral, la **nasofaringe**, con la cavidad nasal y los conductos auditivos, y la **laringofaringe** con la laringe y el esófago. La pared de la faringe está formada solamente por tres túnicas: mucosa, muscular y adventicia. La **túnica mucosa**, en la laringofaringe, se halla formada por tejido epitelial estratificado plano con un grado de cornificación que varía de acuerdo con la especie, y por la **lámina propia-submucosa** formada por tejido conectivo rico en fibras elásticas, muy irrigado e inervado y con abundante tejido linfocitario difuso o formando tonsilas. En la lámina propia-submucosa se pueden encontrar glándulas salivales menores. La **túnica muscular** incluye a los músculos constrictores y longitudinales, formados por fibras estriadas esqueléticas. Cuando el bolo alimenticio alcanza a la faringe, se estimulan áreas receptoras del epitelio que activan el

proceso de **deglución**. En este proceso el paladar blando se eleva para cerrar la comunicación con la cavidad nasal; la laringe asciende y, de esta manera, impide la entrada del bolo a su cavidad y a la tráquea. La contracción de la musculatura faríngea permite el pasaje del bolo hacia el esófago. Por fuera existe una **túnica adventicia** formada por tejido conectivo denso con fibras elásticas que facilita, además de la unión a los tejidos vecinos, cierta expansión del órgano sin que ocurra un estiramiento excesivo.

Estructura general del tubo digestivo

Características

La porción del tubo digestivo que se extiende desde el extremo proximal del esófago hasta el extremo distal del conducto anal está compuesta por órganos tubulares o saculares cuyos diámetros varían pero que tienen la misma organización morfológica general a lo largo de todo su trayecto (**Fig. 5**). El tubo digestivo, en general, está formado por **cuatro túnicas** bien definidas que son, desde la luz hacia la parte externa del órgano: **mucosa**, **submucosa**, **muscular** y **serosa o adventicia** (según la ubicación anatómica del órgano).

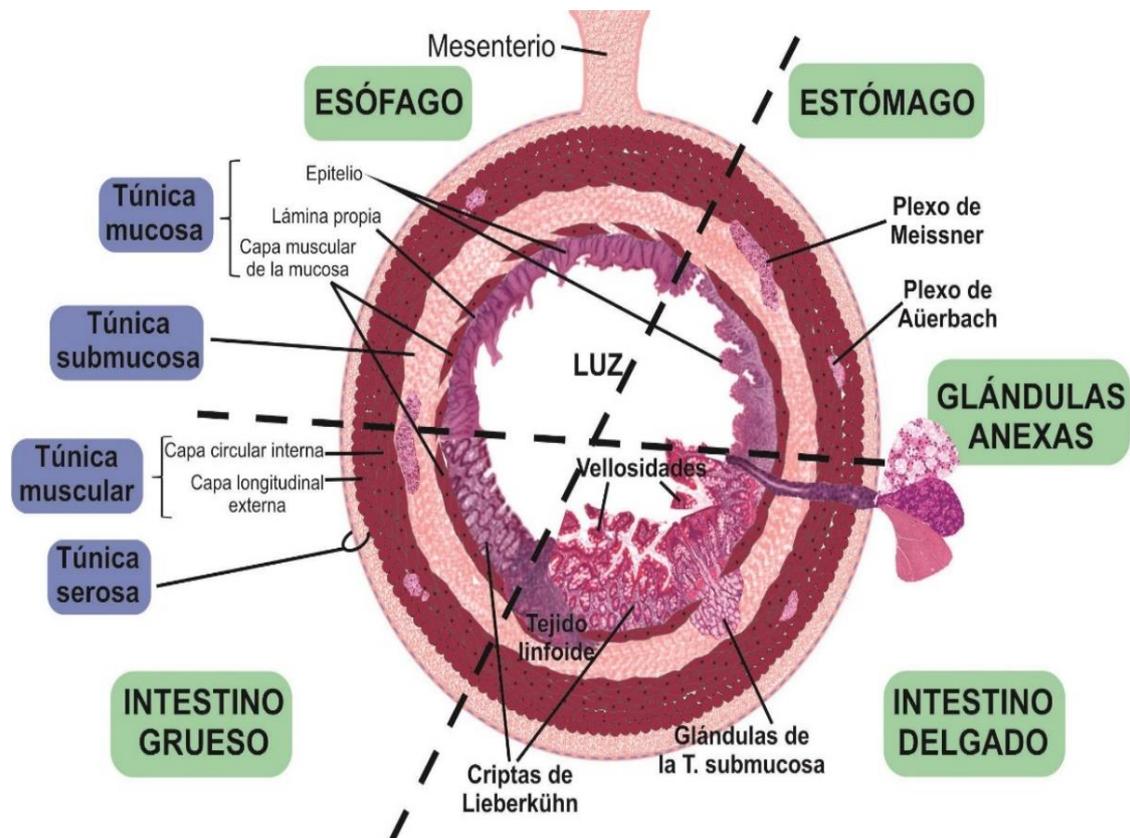


Figura 5. Dibujo esquemático de la organización general del tubo digestivo. Autora: SEP (ver ref.).

La **túnica mucosa** consiste en un epitelio de revestimiento, una capa subyacente de tejido conectivo laxo denominada **lámina propia** o **corion** que puede poseer glándulas y, por último, la capa **muscular de la mucosa**, compuesta por músculo liso que la separa de la siguiente túnica.

La **túnica submucosa** está formada por tejido conectivo denso irregular que contiene gran cantidad de vasos sanguíneos y linfáticos. Además, en esta túnica se encuentra un **plexo nervioso** denominado **submucoso** o **de Meissner**, constituido por fibras nerviosas amielínicas y células ganglionares del sistema nervioso autónomo. Esta túnica puede contener, además, glándulas y tejido linfoide.

La **túnica muscular** contiene miocitos lisos orientados, generalmente, en dos capas, una circular interna y otra longitudinal externa. Entre ambas capas hay tejido conectivo con vasos sanguíneos y linfáticos y un plexo nervioso denominado **mentérico** o de **Auerbach** que contiene los somas de las neuronas posganglionares y de neuronas del sistema nervioso entérico (células ganglionares), además de vasos sanguíneos y linfáticos. La contracción de la túnica muscular genera dos tipos de movimientos. Los movimientos **peristálticos**, a cargo de la capa longitudinal, son movimientos de propulsión que impulsan el contenido desde el esófago hasta el ano, se basan en las contracciones secuenciales de cada zona, seguidas de la dilatación en la zona inmediatamente caudal. Los movimientos **de mezcla** son contracciones regionales de la capa circular que facilitan el desmenuzamiento del contenido a medida que pasa por el tracto digestivo. Si bien la túnica muscular del tubo digestivo está inervada por el sistema nervioso autónomo, las neuronas de este sistema realizan sinapsis con pocos miocitos lisos que, a su vez, se conectan con los restantes mediante uniones de tipo nexo. Además, para la regulación de la actividad de los miocitos lisos, son importantes las ondas lentas generadas por las células intersticiales de Cajal que funcionan como marcapasos por generar actividad eléctrica de forma automática. Estas células poseen un cuerpo que se ubica entre las dos capas de la túnica muscular y prolongaciones que se hallan dispuestas como una red entrelazada entre los miocitos. También se encuentran en otros sectores de la pared de los órganos digestivos, como la submucosa. Las células intersticiales de Cajal se descubrieron en el tubo digestivo, pero actualmente se sabe que existen en órganos tubulares de otros sistemas como el urinario y el genital.

En los órganos contenidos en la cavidad abdominal, por fuera de la túnica muscular se encuentra la **túnica serosa** que es una delgada capa de tejido conectivo laxo revestida por mesotelio. Esta serosa es el peritoneo visceral que se continúa con el mesenterio. Los órganos del tubo digestivo que se encuentran fuera de la cavidad abdominal están revestidos por una **túnica adventicia** compuesta por tejido conectivo, con áreas de tejido adiposo, ricamente irrigado e inervado, que es continuo con la fascia circundante.

Funciones generales

La función **digestiva** depende de las secreciones exocrinas de las células de la túnica mucosa que, en algunos órganos, proveen enzimas que son liberadas hacia la luz del tubo digestivo. La acción de dichas secreciones es complementada con la de las secreciones de las glándulas anexas extramurales.

La función **absortiva** de la túnica mucosa, en algunos sectores del tubo digestivo, permite que las sustancias e iones captados alcancen los vasos sanguíneos y linfáticos de la lámina propia.

El tubo digestivo se comunica con el medio externo mediante dos aberturas, oral y anal, por lo tanto se encuentra en contacto con numerosos agentes potencialmente patógenos que pueden ser nocivos para la salud del individuo. La función de **defensa** es realizada inicialmente por el revestimiento epitelial, que es el primer elemento de protección y proporciona una barrera de permeabilidad selectiva entre el contenido de la luz y los tejidos. En la mayor parte del tubo digestivo, Las células de la túnica mucosa producen mucina que es exocitada, se despliega e hidrata y pasa a formar la mayor parte del moco que protege y lubrica la superficie y facilita el pasaje el bolo alimenticio. Además, el moco aísla a la superficie apical del epitelio del contacto directo con la microbiota que habita el interior de los órganos y que incluye algunas variedades de microorganismos que se tornan patógenos cuando ingresan a las células. La lámina propia contiene abundantes macrófagos y células linfoides distribuidos de forma difusa, en nódulos linfoides aislados o en agrupaciones; estas estructuras son importantes en el reconocimiento de antígenos y en el desarrollo de la respuesta inmunitaria asociada con la mucosa.

La función **endocrina** la realizan células secretoras de hormonas que regulan diversas funciones.

Esófago

El esófago es un órgano tubular, que recorre el cuello y el mediastino, sitios en los que se fija a estructuras vecinas mediante el tejido conectivo de la túnica adventicia. El último tramo, muy corto, se introduce en la cavidad abdominal. Su función es el transporte del bolo alimenticio desde la faringe hacia el estómago. Cuando el órgano está vacío la pared presenta pliegues longitudinales formados por las tunicas mucosa y submucosa (**Fig. 6A**), que colapsan la luz; en cambio, cuando el alimento está atravesando el esófago los pliegues desaparecen y la luz se expande.

La **túnica mucosa** está revestida por epitelio estratificado plano, la cornificación de este tejido varía entre las especies y está relacionada con el tipo de dieta, cuanto más duro y seco sea el alimento mayor será el espesor del estrato córneo. En los carnívoros no está cornificado (**Fig. 6B**); en cerdos, caballos y rumiantes el grado de cornificación es creciente. En la lámina propia se encuentran los conductos excretores (**Fig. 6A-B**) de las glándulas esofágicas de tipo mucoso cuya secreción facilita el transporte de los alimentos y protege la pared del órgano (**Fig. 6A**). El tejido muscular liso de la capa muscular de la mucosa generalmente

no forma una capa continua, sino que se encuentran haces aislados de miocitos lisos (**Fig. 6C**). La abundancia y el tamaño de esos haces es variable entre las distintas especies y se incrementa de craneal a caudal.

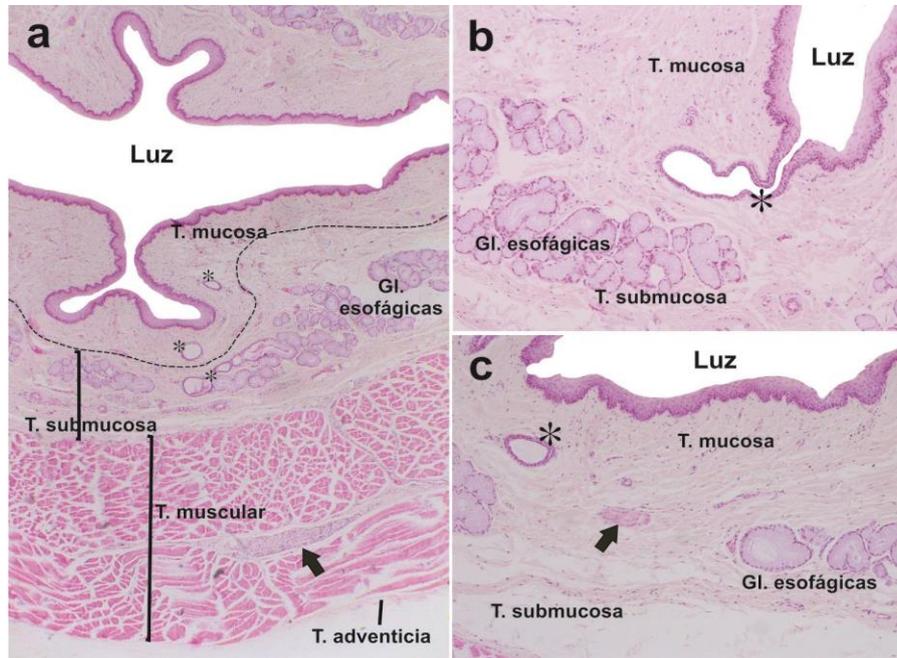


Figura 6. Microfotografía de un corte transversal del esófago. a. Imagen panorámica, tunicas. Asteriscos: conductos de las glándulas esofágicas; flecha: plexo de Auerbach, 4x. b. Asterisco: conducto de una glándula esofágica en la túnica mucosa, 10x. c. Flecha: haz de miocitos lisos que forma la muscular de la mucosa, 10x. HE. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.

La **túnica submucosa** (**Fig. 6A-C**) consiste en un tejido conectivo denso irregular con vasos sanguíneos y linfáticos, además del plexo de Meissner y de glándulas tubuloalveolares mucosas y mixtas. Estas son abundantes solamente en la unión faringoesofágica en todas las especies, a excepción del cerdo en que se encuentran en la mitad craneal del órgano y del perro en el que se extienden hasta el estómago.

La **túnica muscular** está compuesta, en la porción proximal del esófago, por fibras estriadas esqueléticas (**Fig. 6A**) que progresivamente se sustituyen por fibras musculares lisas, en la mayoría de las especies domésticas. Los fascículos musculares cranealmente se disponen de forma espiralada; en cambio, caudalmente, adoptan la disposición de capas típica del tubo digestivo: una capa circular interna y otra longitudinal externa. En el perro y los rumiantes, la túnica muscular es de tipo estriado esquelético en toda su extensión; esto facilita el vómito en los primeros y la regurgitación en los rumiantes. Además, en los rumiantes el músculo estriado esquelético forma parte de la pared del surco gástrico.

La **túnica adventicia** como ya se ha mencionado, recubre al esófago en su trayecto por el cuello y en su porción torácica (**Fig. 6A**). Solamente la porción que se introduce en la cavidad abdominal se halla recubierta por una **túnica serosa**.

Estómago

El estómago es una dilatación (divertículo) del tubo digestivo que se halla entre el esófago y el intestino; allí continúa la degradación enzimática de los alimentos que los convierte en nutrientes absorbibles. La mucosa puede estar formada por dos regiones, una **glandular** y otra **aglandular**, que difieren entre los mamíferos domésticos (**Fig. 7**). La región aglandular está ausente en los carnívoros. En los rumiantes es muy extensa y forma compartimientos separados: los **prestómagos**. Si están presentes ambas regiones, es un estómago compuesto; en cambio, si solo existe porción glandular es un estómago simple. Además, se considera que un estómago es **policavitario** cuando tiene varios compartimientos; en cambio, si solo posee un compartimiento se denomina **monocavitario**.

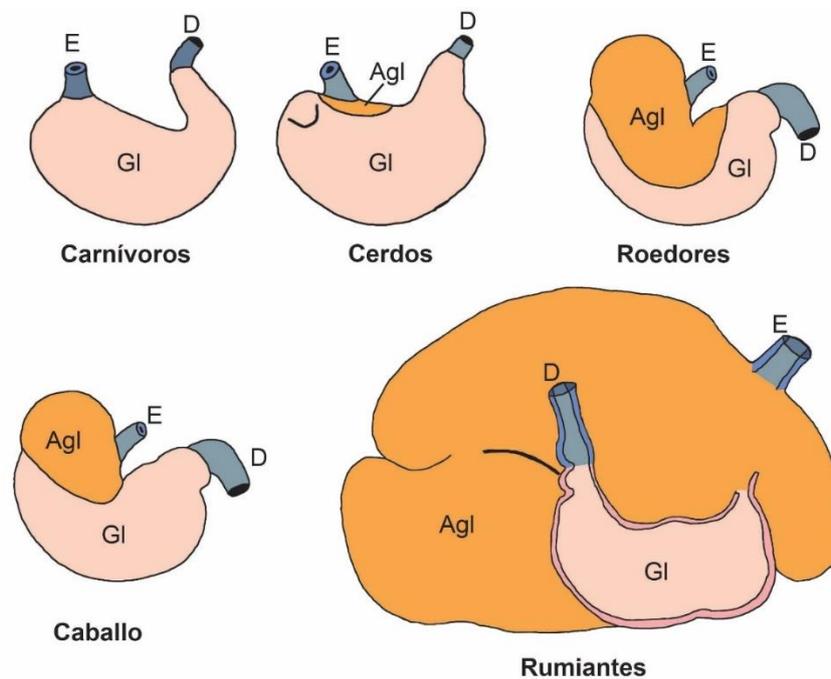


Figura 7. Estómago. Esquema comparativo de las regiones glandulares (GI) y aglandulares (Agl) en los animales domésticos. D: duodeno, E: esófago. Autora: SEP (ver ref.)

Estómago policavitario de los rumiantes

El estómago policavitario de los rumiantes (bóvidos, ovinos, caprinos, cérvidos, jirafas y okapis) está constituido por cuatro compartimientos (**Fig. 8**). Los tres primeros (rumen, retículo y redécilla) se llaman en conjunto prestómagos, son cámaras especializadas en la fermentación del alimento ingerido. El cuarto compartimiento, el abomaso, es la porción glandular similar al estómago simple de otras especies. Algunos herbívoros como los equinos y los camélidos, que no son rumiantes, poseen otras adaptaciones en sus sistemas digestivos que les permiten aprovechar los nutrientes contenidos en los vegetales.

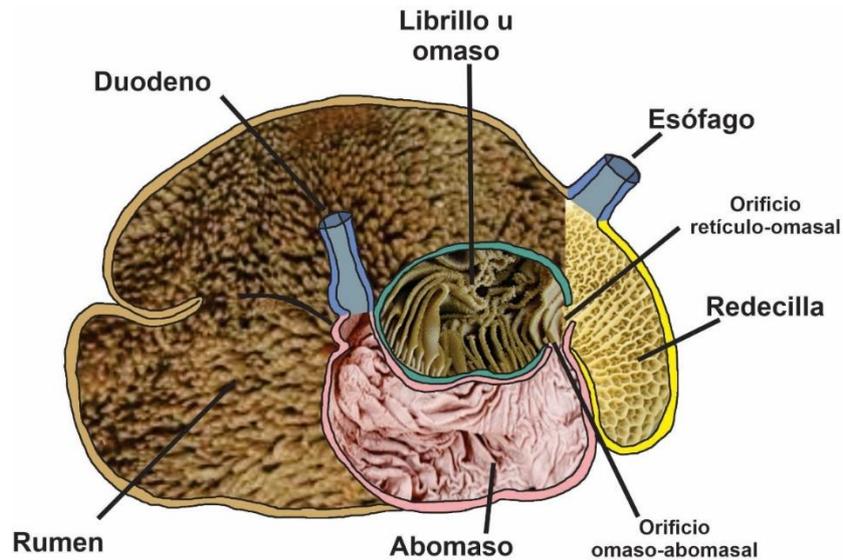


Figura 8. Estómago multicavitario de los rumiantes. Autora: SEP (ver ref.)

Proceso digestivo de los rumiantes

Los animales adultos, luego de enrollar y arrancar el pasto, lo mastican y salivan añadiendo urea y bicarbonato, elementos que ayudan en la digestión. El bolo alimenticio es trasladado por el esófago hacia los dos primeros prestómagos, el rumen y el retículo (**Fig. 9A**), este proceso dura unas 6 h. En el rumen se encuentra la microbiota que transforma a la celulosa y a otras moléculas orgánicas de las pasturas en ácidos grasos volátiles que son absorbidos en rumen y retículo. Luego, el contenido pasa al omaso, donde se absorben, principalmente, agua y minerales. Finalmente, el contenido llega al abomaso, en el que las enzimas desdoblan las proteínas. Los rumiantes se denominan así por su capacidad de rumiar, acción en que una parte del contenido de los prestómagos es transportado nuevamente a la cavidad bucal para ser remasticado (regurgitación).

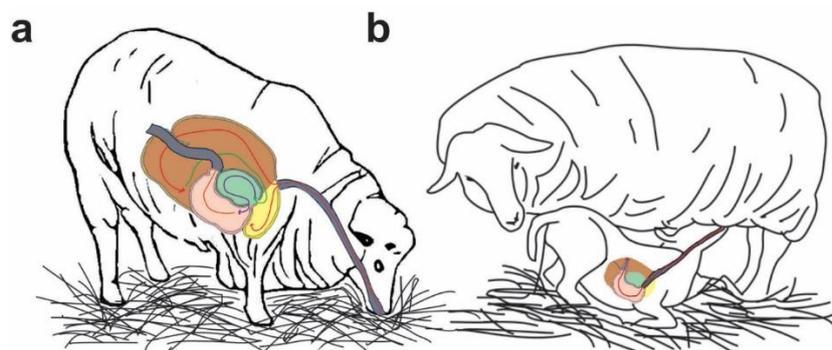


Figura 9. Recorrido del alimento desde su ingreso por la boca y esófago hacia el rumen y retículo (flechas rojas), rumen al omaso (flecha verde), del omaso al abomaso (flecha violeta) y del abomaso al intestino delgado (flecha naranja) en un rumiante adulto (a) y desde el esófago al abomaso y luego al intestino en un lactante (b). Autora: SEP (ver ref.).

Sin embargo, los rumiantes en sus primeras etapas de vida consumen leche como todos los mamíferos y es esta la que provee prácticamente la totalidad de nutrientes que necesitan para su desarrollo en ese estadio. Por lo tanto, es importante que los alimentos lleguen directamente al abomaso que es el único compartimiento que puede iniciar su digestión. Los rumiantes poseen un **surco gástrico (gotera esofágica)**, que es un canal que conduce los líquidos ingeridos, mediante un mecanismo reflejo, desde el esófago directamente hacia el abomaso mediante la contracción de su pared (**Fig. 9B**).

Surco gástrico

Se extiende desde el cardias (última porción del esófago que tiene forma de embudo invertido) al orificio retículo-omasal (**Fig. 10A**). Este surco está formado por un fondo bordeado por dos gruesos pliegues, los labios derecho e izquierdo.

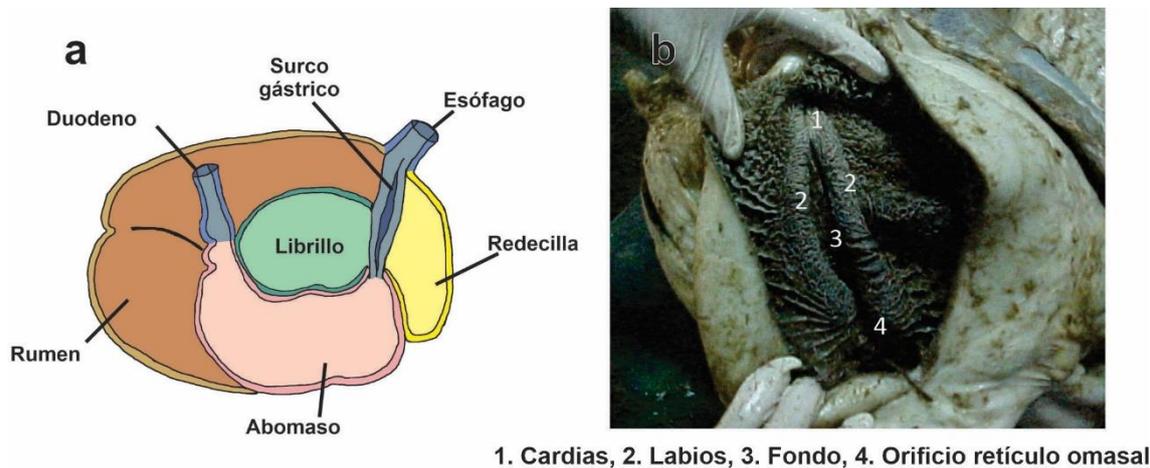


Figura 10. a. Representación esquemática del surco gástrico. Autora: SEP (ver ref.)

b. Fotografía del surco gástrico, gentileza Dra. Alejandra Castro, Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires (UNICEN).

El labio derecho en su extremo ventral se halla engrosado y oculta parcialmente la abertura que da paso hacia el omaso, por lo tanto, el surco conecta el esófago con el abomaso (**Fig. 10A**) y así evita el paso del alimento por el rumen y el retículo.

Todo el surco presenta una **túnica mucosa** revestida por un tejido epitelial estratificado plano cornificado con una lámina propia de tejido conectivo laxo y una delgada capa muscular de la mucosa dispuesta de forma incompleta. La **túnica submucosa** posee fibras elásticas y reticulares y se continúa con la lámina propia en las regiones carentes de muscular de la mucosa. En los pequeños rumiantes se pueden encontrar glándulas mucosas. La **túnica muscular** en la cercanía del cardias presenta fibras estriadas esqueléticas provenientes de la porción terminal del esófago. En el resto del surco la túnica muscular es lisa y se halla formada por tres capas. La primera es longitudinal y se ubica en los labios (**Fig. 10B**). La segunda capa es transversal,

está situada en el fondo del surco y por último, la más externa, es una capa longitudinal de fibras estriadas esqueléticas que se continúa con la musculatura esofágica.

En el lactante, las capas de músculo liso de los labios se contraen, por reflejo, durante la succión, como resultado, los bordes de los labios se unen y crean un canal que permite el paso de la leche. En situaciones de estrés hídrico, como en las temporadas de sequía, en el animal adulto, el surco gástrico es importante ya que permite un “atajo” para los líquidos al evitar su entrada al rumen.

Rumen o panza

El rumen actúa como una cámara de fermentación, allí hay una gran población de microorganismos anaerobios, principalmente arqueas, bacterias y protistas ciliados. Esta microbiota incluye numerosas especies que no se encuentran en ningún otro sitio, dadas las características únicas de temperatura y pH que posee la luz ruminal. Estos microorganismos son los responsables de la degradación de la celulosa y hemicelulosa y de producir, a partir de estas y otras sustancias, los **ácidos grasos volátiles de cadena corta**, que se absorben a través de la mucosa ruminal y reticular, pasan hacia la sangre y son utilizados como fuente energética por los distintos tejidos. En los terneros recién nacidos el desarrollo del rumen todavía no es completo, este desarrollo se acelera a los dos o tres meses de vida. En el animal adulto, este órgano representa el 80 % del volumen del sistema digestivo.

La pared posee evaginaciones con forma de lengüetas denominadas papilas que se observan a simple vista (**Fig. 8**); su tamaño puede variar de una región a otra. Las papilas se desarrollan durante la etapa prenatal y son pequeñas mientras el animal está lactando pero, cuando se comienza a incluir forraje en la dieta y se inician los procesos de fermentación por parte de la microbiota, las papilas aumentan rápidamente de tamaño. Estas papilas contienen solamente componentes de la túnica mucosa.

La pared del rumen está formada por tres túnicas: mucosa, muscular y serosa (**Fig. 11A**).

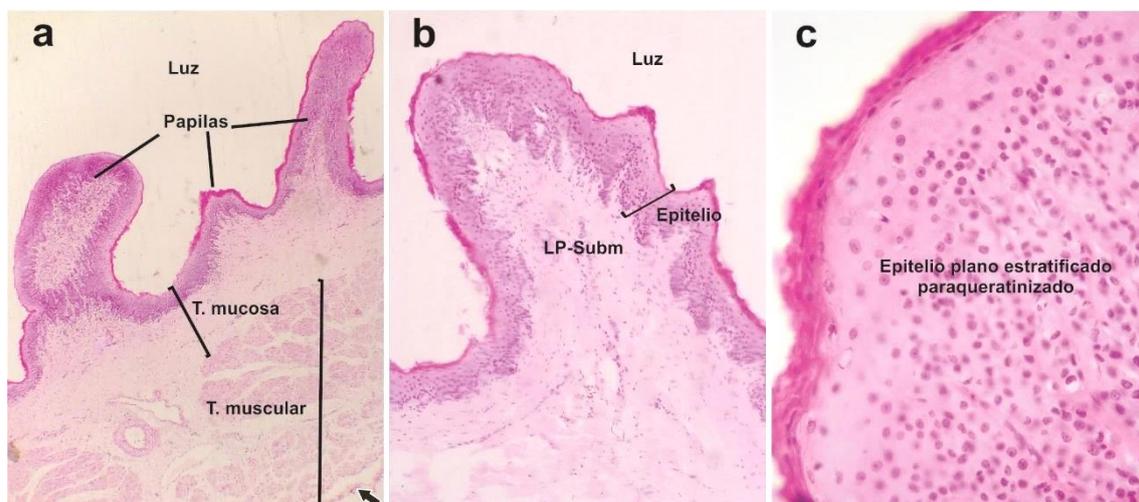


Figura 11. Microfotografías del rumen. a. Imagen panorámica que muestra las túnicas, 4x. b. Asterisco: papila, formada por la túnica mucosa, 10x. c. Asterisco: epitelio de la papila, 40x. LP-Subm: lámina propia-submucosa. HE. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.

En la **túnica mucosa (Fig. 11B-C)** el epitelio ruminal es de tipo plano estratificado cornificado, en ocasiones paraqueratinizado (**Fig. 11C**), y tiene funciones de protección, de absorción y metabólicas. El tejido epitelial consta de cuatro estratos: **basal, espinoso, granuloso y córneo**. La función de protección es llevada a cabo, principalmente, por el estrato córneo, que puede tener entre dos y veinte células de espesor (en el lactante o el adulto, respectivamente). El epitelio ruminal participa en el transporte de los ácidos grasos volátiles de cadena corta obtenidos como resultado de la fermentación. Además, se transportan sodio, potasio, urea y una cantidad relativamente escasa de agua que fueron absorbidos desde la luz del órgano. Las células del estrato basal son cilíndricas, con capacidad mitótica; su membrana plasmática posee numerosos pliegues basales, lo que aumenta la superficie de contacto con los capilares. Presentan abundantes mitocondrias que sintetizan el ATP utilizado, por ejemplo, por las bombas de Na^+/K^+ que generan los gradientes electroquímicos necesarios para el intercambio de iones y sustancias con los capilares. Las células del epitelio de todos los estratos, excepto el córneo, forman un sincitio funcional ya que se hallan comunicadas mediante uniones de tipo nexo. Existen uniones ocluyentes entre las células que impiden que las bacterias de la microbiota se introduzcan en la pared, pero que dejan aperturas muy pequeñas que forman un sistema de canales intercelulares que se distienden para el paso del material absorbido. La **lámina propia-submucosa (Fig. 11B)** contiene una delgada zona de tejido conectivo laxo con una abundante red de capilares muy cercana a la lámina basal. La porción restante está formada por tejido conectivo denso con un entramado de fibras colágenas, reticulares y elásticas que en el sector que se halla próximo a la túnica muscular presenta una red de vasos sanguíneos y el plexo nervioso submucoso.

La **túnica muscular** se halla formada por haces de fibras musculares lisas separados por tejido conectivo. En este órgano la dirección de las capas (circular interna y longitudinal externa) no es tan regular como en otros debido a que su forma es sacular y no tubular. El rumen está dividido en diferentes subcompartimentos separados entre sí por dos columnas musculares gruesas denominadas pilares de la panza, que son dos proyecciones formadas por la capa interna de la túnica muscular, ricos en fibras elásticas y revestidas por la mucosa del órgano que aquí carece de papilas. Los pilares se proyectan hacia el interior del órgano y su contracción permite el libre paso de la ingesta entre los compartimentos y estimula el contacto con la microbiota para que ocurra la fermentación.

La **túnica serosa** es un tejido conectivo laxo cubierto por mesotelio, posee gran cantidad de células adiposas, vasos sanguíneos, vasos linfáticos y nervios.

Redecilla o retículo

La luz del rumen es continua con la del retículo; ambas cámaras se hallan separadas por el pliegue ruminoreticular. La contracción del retículo ejerce una acción mecánica sobre la ingesta, reduciéndola a partículas más finas; en este sitio también se produce una abundante absorción de los ácidos grasos volátiles.

La pared reticular posee numerosas proyecciones, cuya altura es algo mayor de 1 cm en los bovinos, denominadas crestas reticulares o primarias que se unen unas con otras y forman en la superficie del órgano **celdas hexagonales**, lo que da un aspecto de panal de abejas (**Fig. 8**). Estas celdas están subdivididas por crestas secundarias y terciarias que se anastomosan entre sí y gradualmente van disminuyendo de altura hasta desaparecer en el pliegue ruminorreticular. Las crestas, en su superficie lateral, presentan papilas cónicas.

La pared del retículo está formada por tres tunicas: mucosa, muscular y serosa (**Fig. 12A**). La **túnica mucosa** posee un epitelio similar al del rumen, plano estratificado paraqueratinizado. La **lámina propia-submucosa** forma el eje de las crestas. Si bien este órgano no tiene una capa muscular de la mucosa, las crestas primarias presentan en el extremo apical una condensación o rodete de tejido muscular liso (**Fig. 12B**), derivado de la capa muscular de la mucosa del surco esofágico. Al contraerse, modifica la posición de las crestas y provoca una acción mecánica sobre el contenido del órgano.

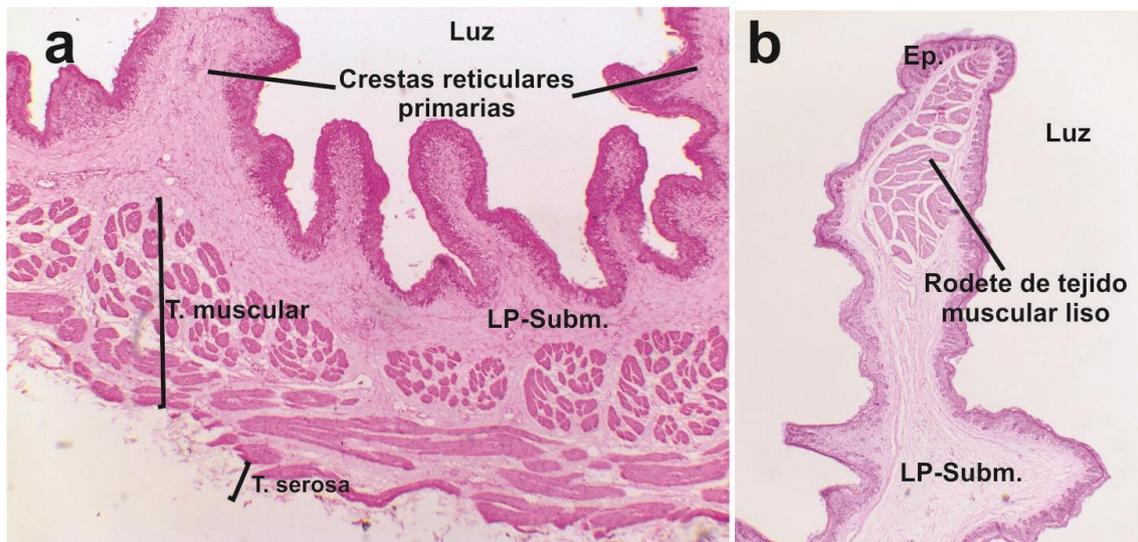


Figura 12. Microfotografías del retículo, HE. a. Imagen panorámica que muestra las tunicas, 4x. b. Cresta reticular primaria, 4x. Ep.: epitelio, LP-Subm.: lámina propia-submucosa. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.

La **túnica muscular** se halla formada por dos capas de musculatura lisa, la interna se continúa con la capa longitudinal de la gotera esofágica. La capa externa, más gruesa, se continúa con el músculo transversal del surco gástrico. La **túnica serosa** es similar a la ruminal.

Omaso o librillo

La pared del omaso presenta alrededor de 100 pliegues longitudinales, que se asemejan a las hojas de un libro, denominados **láminas** u **hojas** (**Fig. 8**). Estas hojas poseen en toda su extensión pequeñas papilas cornificadas. Las hojas de primer orden (aproximadamente doce)

son las más grandes, las restantes se clasifican de segundo a cuarto orden por su longitud decreciente. El contenido omasal es triturado y comprimido entre los espacios que dejan las hojas hasta reducirse a una fina pasta por acción de las papilas córneas. Además, en el epitelio de la túnica mucosa de este órgano se absorbe agua.

La pared se halla formada por cuatro túnicas: mucosa, submucosa, muscular y serosa (**Fig. 13A**). La **túnica mucosa** presenta un epitelio estratificado plano cornificado; su lámina propia posee una extensa red vascular. La capa muscular de la mucosa es una capa gruesa y continua de fascículos de fibras dispuestos de manera longitudinal. La **túnica submucosa** posee fibras elásticas y reticulares, el plexo nervioso submucoso y abundantes vasos sanguíneos y linfáticos. La **túnica muscular** se halla formada por una gruesa capa interna circular de músculo liso y una capa longitudinal externa más delgada. La **túnica serosa** es similar a la descrita para las otras cámaras.

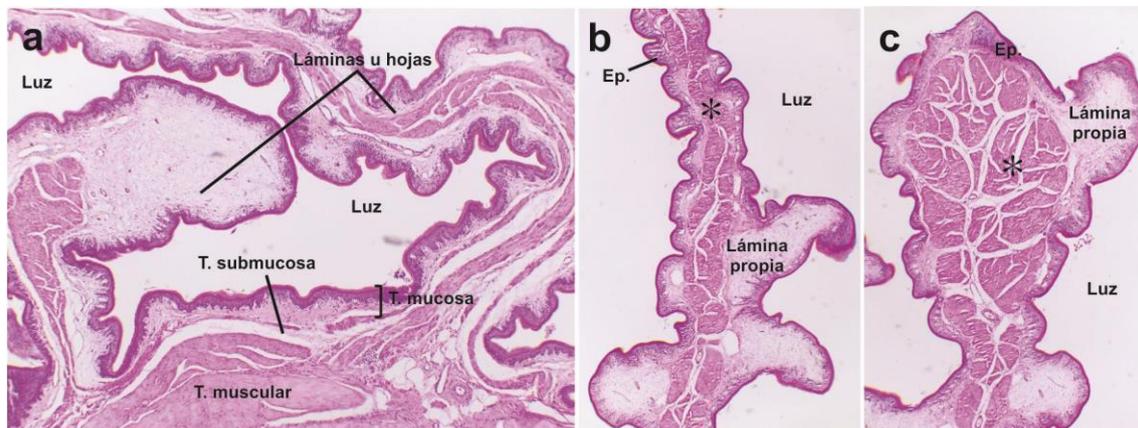


Figura 13. Microfotografías del librillo, HE. a. Imagen panorámica que muestra las túnicas, 4x. b., c. Láminas u hojas donde se observa el epitelio (Ep.), la lámina propia y la capa muscular de la mucosa (asterisco), 4x. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.

Abomaso o cuajar

En la zona de unión entre el omaso y el abomaso existe un pliegue de mucosa llamado **pliegue omaso-abomasal** (**Fig. 8**) que es un sitio de transición abrupta del epitelio que cambia de estratificado plano a cilíndrico simple. El tejido conectivo de la lámina propia se hace menos denso, la muscular de la mucosa es gruesa y está formada por dos capas.

El abomaso es el estómago glandular de los rumiantes. La estructura histológica del abomaso es similar a la del estómago monocavitario glandular de otros mamíferos, y está formado por tres regiones (pilórica, fúndica y cardial) que se diferencian por el tipo de glándulas que poseen en la túnica mucosa. En este órgano continúa la degradación de la ingesta que comenzó en los prestómagos.

Estómago glandular: estructura general

El estómago es una región dilatada del tubo digestivo cuya función es la degradación enzimática de los componentes del bolo alimenticio transformándolos en nutrientes digeribles. Posee dos regiones: aglandular o proventricular y glandular. La región **glandular** (que en los carnívoros y en la especie humana constituye la totalidad del órgano) tiene distintas zonas: **cardial**, **corpofúndica** y **pilórica**, denominadas así según la localización anatómica; estas poseen diferentes tipos glandulares y su extensión relativa varía entre los diferentes mamíferos. La **zona cardinal**, más cercana al esófago, tiene una considerable extensión en el cerdo, es menos extensa en las demás especies, y está ausente en algunos roedores. La **zona corpofúndica** tiene una extensión similar en las distintas especies, aunque en el cerdo es proporcionalmente menor. La **zona pilórica**, más cercana al duodeno, tiene una extensión menor en los roedores y en el cerdo, en comparación con otros mamíferos como los rumiantes, los carnívoros y el caballo (**Fig. 14**). El jugo gástrico contiene cuatro componentes esenciales: el ácido clorhídrico (HCl), enzimas (especialmente pepsina), el moco y el factor intrínseco, además de agua y electrolitos. La contracción de la musculatura gástrica permite que su contenido (el quimo) se mezcle con el jugo gástrico y que este contenido, digerido parcialmente, pase al intestino delgado.

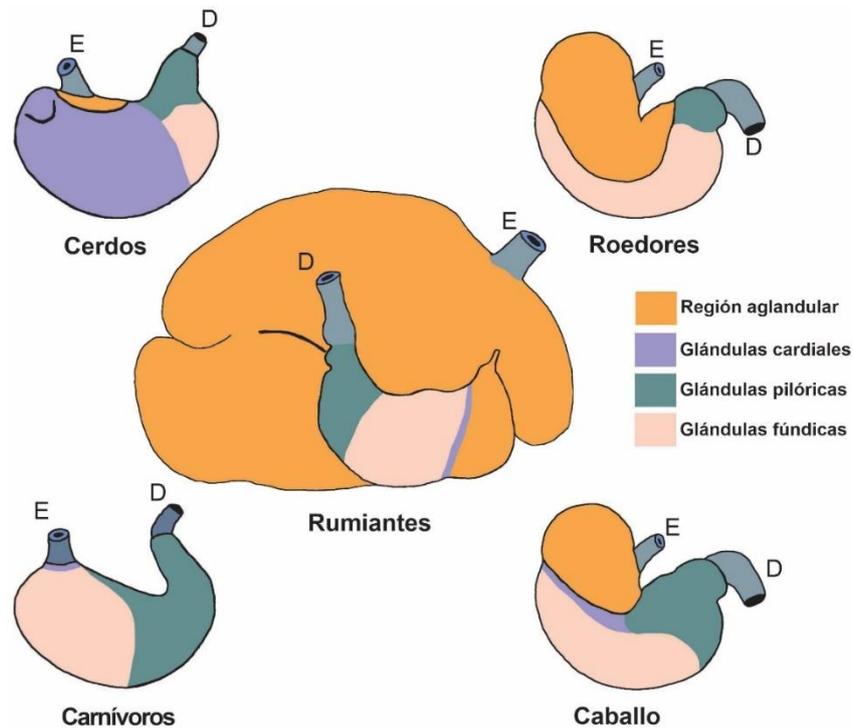


Figura 14. Estómago, esquema comparativo de sus zonas (en colores). D: duodeno, E: esófago. Autora: SEP (ver ref.)

La región glandular está conformada por las cuatro tunicas típicas del sistema digestivo (**Fig. 15A**). La **túnica mucosa** de un estómago vacío y contraído forma numerosos pliegues longitudinales que desaparecen cuando el estómago se llena. La superficie luminal de este órgano presenta pequeños orificios que contienen cavidades en forma de embudo, llamadas **fositas** o **fovéolas gástricas**. Toda

la mucosa glandular gástrica está ocupada por **glándulas tubulares ramificadas** (glándulas gástricas) que desembocan en las fositas gástricas. El tejido epitelial de revestimiento de la túnica mucosa es cilíndrico simple; las células de este epitelio son todas secretoras de moco, por lo tanto se trata de una **superficie secretora (Fig. 15B)**. El citoplasma apical de las células contiene abundantes gránulos de mucinógeno, los núcleos son ovoides y basales. El contenido de mucinógeno disminuye a medida que las células penetran en las criptas y se hacen más bajas. En la lámina propia el tejido conectivo es escaso y queda restringido a los espacios que rodean a las fositas y glándulas gástricas. En los carnívoros, entre el fondo de las glándulas y la capa muscular de la mucosa se encuentra una gruesa capa de fibras de colágeno, denominada estrato compacto. Este estrato, eventualmente, protege a la pared del estómago de la perforación por objetos punzantes que el animal pueda ingerir. La capa muscular de la mucosa es gruesa y está formada, a su vez, por dos o tres capas; algunos haces de fibras musculares lisas se extienden desde la capa más interna de la muscular de la mucosa hacia la lámina propia y discurren entre las glándulas.

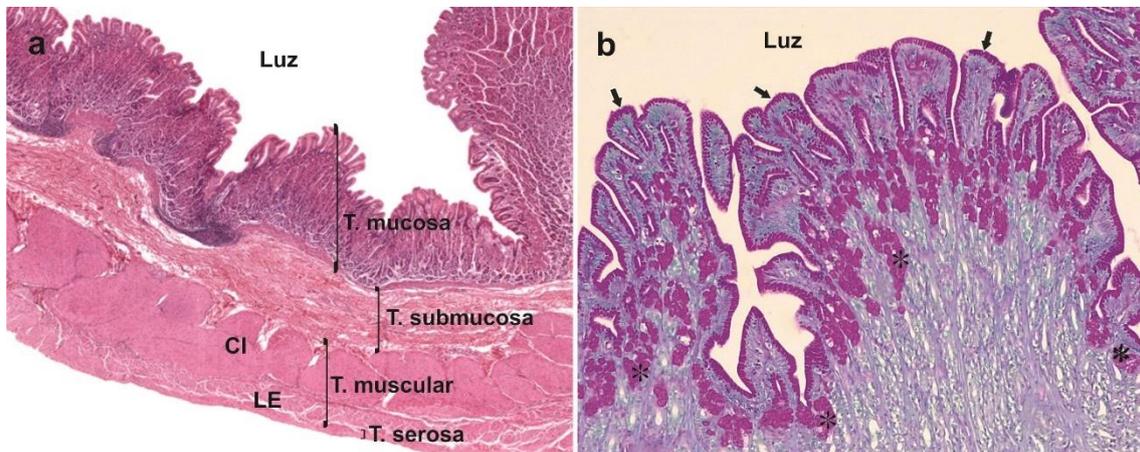


Figura 15. Microfotografías de estómago. **a.** Vista panorámica en corte longitudinal. HE. 2x. Cl: capa circular interna, LE: capa longitudinal externa. **b.** Túnica mucosa a mayor aumento. Flechas: superficie secretora; asteriscos: células con alto contenido de mucinógeno. Tricrómico/PAS. 10x. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.

La **túnica submucosa** se compone de tejido conectivo denso irregular con vasos sanguíneos, linfáticos y el plexo de Meissner, además de células linfoides y macrófagos. La **túnica muscular** tradicionalmente se ha descrito como formada por tres capas: oblicua interna, circular media y longitudinal externa. Sin embargo, como el estómago no es tubular, su musculatura es menos regular que en otras regiones del tubo digestivo y en algunos sectores de una de las capas puede faltar o ser muy delgada. Entre las capas musculares se encuentra el plexo mientérico o de Auerbach; cuando la túnica posee tres capas musculares el plexo se localiza entre la capa circular media y la capa longitudinal externa. La **túnica serosa** es similar a la descrita para el resto del tubo digestivo.

Glándulas gástricas

La túnica mucosa del estómago se caracteriza por la presencia de glándulas tubulares ramificadas, cuyos nombres se corresponden con cada una de las zonas de este órgano. Sus adenómeros desembocan directamente en una fosita gástrica sin que exista un verdadero conducto y en cada fosita desembocan de tres a siete glándulas.

En las zonas cardial y pilórica las glándulas están formadas por células que en su mayoría secretan moco. En la zona corpofúndica las glándulas contienen varios tipos celulares, por lo tanto, producen mayor cantidad de secreción y variedad de productos secretados. Estas glándulas, además de secretar moco, son las productoras del **jugo gástrico**.

Glándulas corpofúndicas. Las glándulas corpofúndicas son glándulas tubulares simples ramificadas que ocupan la mayor parte de la superficie del estómago y contribuyen en mayor medida a la formación del jugo gástrico, no solamente por el volumen de la producción, sino también por la variedad de componentes que le aportan. Las glándulas corpofúndicas se dividen en tres sectores: **istmo**, **cuello** y **base** (fondo) (**Fig. 16A**). Presentan una luz estrecha y están formadas por diferentes tipos celulares cuya distribución es característica de cada sector. Estas células son: células madre, células mucosas del cuello, células parietales u oxínticas, células principales o cimógenas y células endocrinas.

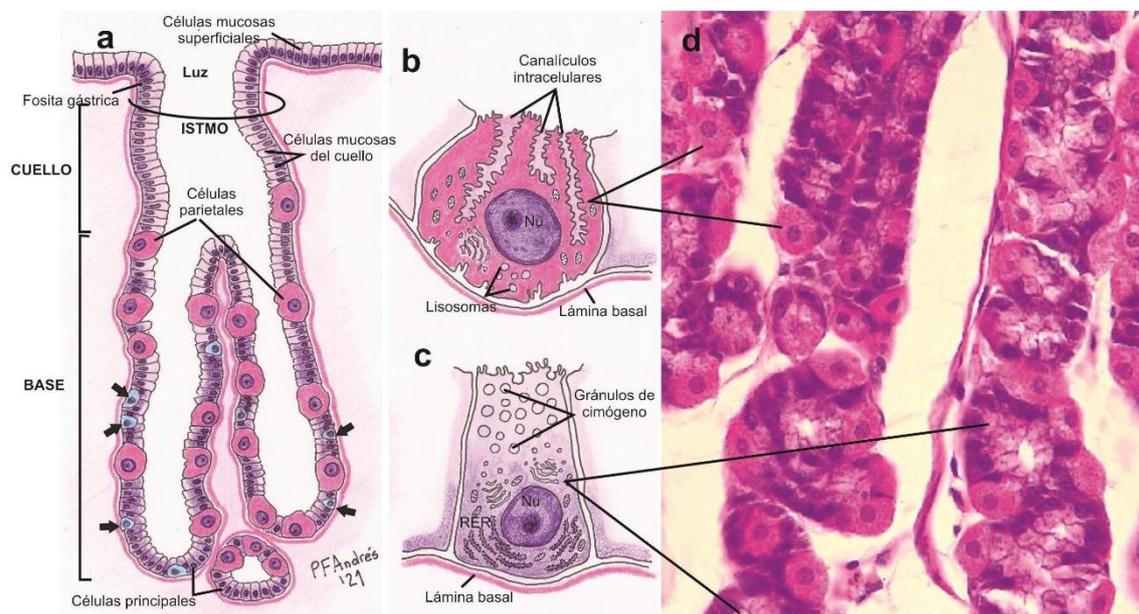


Figura 16. Esquemas y microfotografía de las glándulas gástricas. **a.** Esquema de una glándula corpofúndica, las flechas indican las células endocrinas. **b.** Célula parietal. **c.** Célula principal. **d.** Microfotografía de la región corpofúndica del estómago. HE. 40x. Autor: PFAL (ver ref.)

Microfotografía Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.

El **istmo** es un segmento corto de conexión con la fosita, contiene células madre y células parietales. El **cuello** es angosto y bastante largo, posee células madre, células mucosas del cuello y células parietales. La **base** o fondo es de mayor amplitud y suele dividirse en dos o tres ramas que llegan hasta la capa muscular de la mucosa; posee células parietales y células principales. Otro grupo celular que se encuentra distribuido en el cuello y la base de las glándulas son las células endocrinas.

Las **células madre** son cilíndricas bajas. Se encuentran tanto en el istmo como en el cuello, y originan a todos los tipos celulares de las glándulas. A medida que las células mucosas de la superficie secretora y de las fositas van muriendo, las células hijas migran hacia las fositas para reemplazarlas. Las células mucosas se renuevan cada cuatro a siete días. Por el contrario, las células hijas que reemplazarán a las células de las glándulas, migran en sentido opuesto y se diferencian a los otros tipos celulares, este recambio es más lento.

Las **células mucosas del cuello (Fig. 16A)** pueden aparecer en grupos o aisladas entre las células parietales. Son cilíndricas bajas con núcleos basales. El mucinógeno que se encuentra en los gránulos apicales es diferente en su composición al secretado por las células de la superficie secretora y posee propiedades antimicrobianas.

Las células **parietales (Fig. 16A-B-D)** se encuentran en los tres segmentos de las glándulas gástricas, aunque son escasas en el istmo. Son las productoras del **HCl** del jugo gástrico. Son células grandes, redondeadas o poliédricas, de núcleo central y esférico. En los cortes coloreados con HE, el citoplasma es muy eosinófilo como consecuencia de la abundancia de mitocondrias. Se caracterizan por presentar invaginaciones profundas de la membrana plasmática apical que forman un sistema de canaliculos intracelulares (**Fig. 16B, 17**) que rodean al núcleo y que está mucho más desarrollado cuando las células son activas.

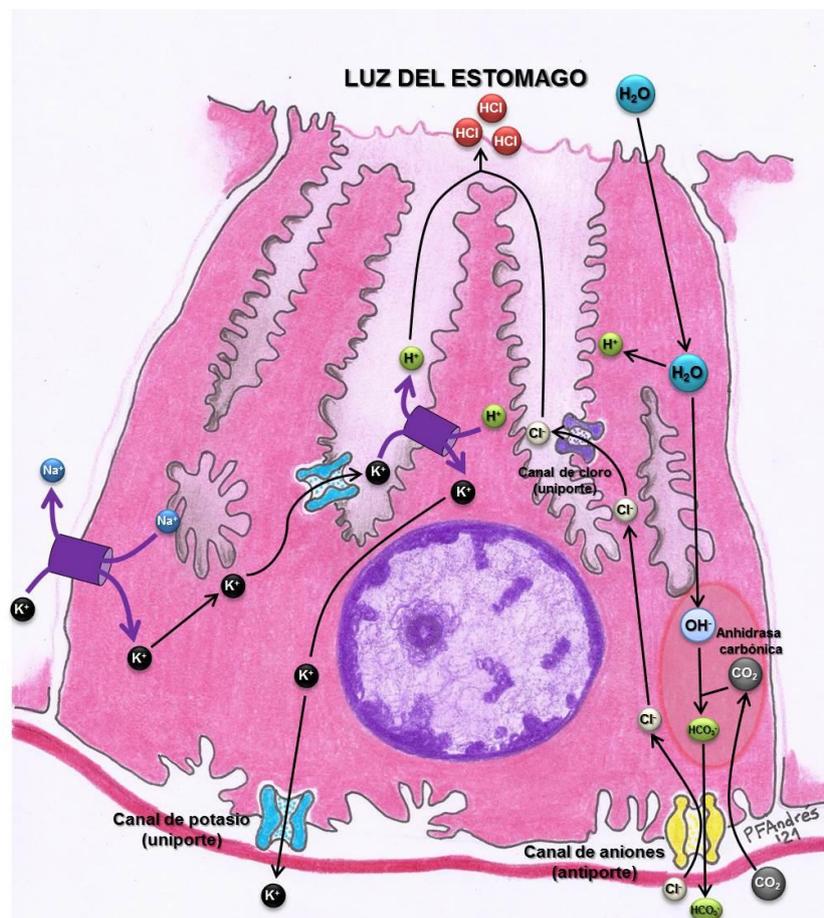


Figura 17. Célula parietal. Esquema de las cuatro etapas de la síntesis de HCl. 1) Producción de iones H^+ . Difusión de CO_2 desde la sangre a través de la membrana basal. Formación de ácido carbónico (H_2CO_3). Disociación en H^+ y HCO_3^- por acción de la anhidrasa carbónica. Aumento de H^+ en el citoplasma. 2) Transporte de iones H^+ ATPasa H^+/K^+ transporta H^+ hacia la luz del canalículo intracelular. 3) Transporte de K^+ y Cl^- . Transporte de K^+ desde el canalículo al citoplasma y de Cl^- en forma inversa. 4) Formación de HCl. Autor: PFAL (ver ref.)

En una célula en reposo, en el citoplasma cercano a la membrana plasmática existe un sistema membranosos tubulovesicular que constituye un reservorio de membranas con bombas protonicas. En una célula activa, el sistema membranosos tubulovesicular se reduce o desaparece,

porque sus componentes se fusionan con la membrana plasmática de los canalículos, aumentando no solo la superficie de las invaginaciones, sino también la cantidad de bombas de protones disponibles para la producción de HCl. La actividad secretora de las células parietales es estimulada por el sistema nervioso parasimpático, la histamina y la hormona gastrina. Luego de la estimulación se desencadenan varios mecanismos que en conjunto determinan la producción de HCl (**Fig. 17**), el que provoca un descenso de pH (pH ácido), condición que activa a las enzimas del jugo gástrico. Las células parietales, además, sintetizan y secretan el factor intrínseco, una glicoproteína indispensable para la absorción de vitamina B₁₂ en los carnívoros.

Las **células principales** (**Fig. 16A-C-D**) se encuentran en mayor cantidad en el fondo de la glándula. Presentan un núcleo basal, RER extenso, complejo de Golgi supranuclear y gránulos de diferente tamaño en la región apical. Los gránulos contienen precursores de las enzimas gástricas, especialmente la proenzima **pepsinógeno**, que tras ser exocitada se convierte rápidamente en la enzima proteolítica pepsina como consecuencia del pH ácido del jugo gástrico. Otras enzimas producidas por las células principales son la lipasa gástrica y la renina.

Las **células endocrinas** se encuentran dispersas en las glándulas gástricas (**Fig. 16A**), pertenecen al sistema neuroendocrino difuso (SNED, capítulo 19), formado por células productoras de hormonas que se localizan de forma aislada en diferentes órganos. Estas células solo se pueden identificar por métodos inmunohistoquímicos. Los principales productos secretados son **serotonina** y **ghrelina**. En el último tramo de la zona corpofúndica, cerca del píloro (antro pilórico), las células endocrinas liberan **gastrina** (**Tabla 2**).

Glándulas cardiales y pilóricas. Las glándulas cardiales son espiraladas, relativamente cortas y ramificadas, se vacían en las fositas gástricas y están revestidas por células secretoras de moco. En los caninos aparecen algunas células parietales y en los porcinos algunas células principales. También entre las células secretoras existen células del SNED. Las secreciones incluyen serotonina, motilina, glucagón pancreático, colecistoquinina, péptido intestinal vasoactivo (VIP), somatostatina, gastrina, neurotensina, secretina y enteroglucagón. Las glándulas pilóricas son similares a las cardiales, pero más cortas.

Estómago policavitario en camélidos

El estómago de los camélidos⁶⁷ presenta tres compartimientos: **craneal**, **intermedio** y **caudal** (**Fig. 18**). A diferencia de lo que ocurre en los ruminantes los tres compartimientos poseen áreas glandulares. El **compartimiento craneal** es el de mayor capacidad (el 83 % del volumen gástrico total) y ocupa la mayor parte del abdomen izquierdo. Está subdividido

⁶⁷ Pertenecen a la familia Camelidae tanto los camélidos sudamericanos (llamas, alpacas, guanacos, vicuñas) como los camélidos que poseen gibas: los dromedarios -una giba- y los camellos bactrianos -dos gibas-. Las llamas y las alpacas son animales domésticos de gran importancia económica y cultural en muchas regiones andinas de Argentina y otros países latinoamericanos.

externamente en un saco craneal y un saco caudal. Ambos sacos contienen porciones glandulares (sáculos glandulares) y aglandulares. Las porciones glandulares poseen estructuras con formas de celdilla en las que existen áreas revestidas por tejido epitelial plano estratificado y otras revestidas por tejido epitelial cilíndrico simple, en estas últimas se encuentran las glándulas tubulares simples que desembocan en la luz del órgano. Estas glándulas, son muy similares a las cardiales. El **compartimiento intermedio** posee un área glandular similar a la del compartimiento craneal. La superficie de la mucosa aglandular de los compartimientos craneal e intermedio no presenta papilas y está revestida por un epitelio plano estratificado no cornificado. El **compartimiento caudal** posee mayoritariamente el mismo tipo glandular que los compartimientos craneal e intermedio. La quinta parte del compartimiento caudal contiene glándulas gástricas (cardiales, corpofúndicas y pilóricas) y es el **equivalente al estómago glandular de los carnívoros** o al abomaso de los rumiantes.

En los compartimientos craneal e intermedio ocurren procesos de fermentación por la presencia de una microbiota específica. Entre los camélidos y los rumiantes no existe un parentesco cercano, la rumia es un proceso adquirido independientemente por ambos grupos durante la evolución.

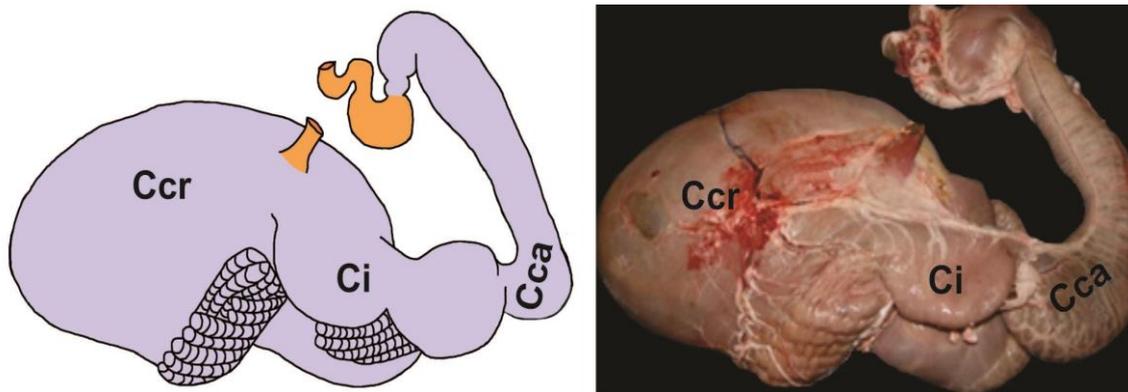


Figura 18. Estómago policavitario de camélido sudamericano: Ccr: Compartimiento craneal, Ci: Compartimiento intermedio, Cca: Compartimiento caudal. Esquema, autora: SEP (ver ref.). Fotografía gentileza Dra. Alejandra Castro, UNICEN.

Intestino delgado

El intestino delgado es un órgano tubular que se extiende desde el píloro del estómago hasta la válvula ileocecal, estructura que impide el retroceso de las sustancias que han pasado al intestino grueso. Según sus características morfológicas y funcionales se divide en **duodeno, yeyuno e íleon (Fig. 19)**. La transición entre estas tres regiones es gradual y, en general, se mantienen la mayoría de las características histológicas. Las principales funciones del intestino delgado son la digestión y la absorción. La contracción de las paredes mediante los movimientos peristálticos hace que el quimo se dirija en dirección anal; a medida que esto ocurre, los compuestos son transformados en sustancias asimilables que pueden ser absorbidos por el epitelio intestinal hacia los vasos sanguíneos y linfáticos de la lámina propia. La superficie absorptiva del

intestino delgado se incrementa por distintos rasgos estructurales y ultraestructurales que aumentan notablemente su extensión; estos son: los **pliegues circulares**, las **vellosidades intestinales**, las **criptas** y las **microvellosidades** de los enterocitos.

Los **pliegues** circulares (válvulas de Kerckring) son pliegues transversales al eje longitudinal del órgano, compuestos por las túnicas mucosa y submucosa; su amplitud es mayor en el yeyuno. Las **vellosidades** son evaginaciones en forma de dedos de guante formadas solo por la túnica mucosa que se extienden hacia la luz intestinal, son cortas y gruesas en los ruminantes pero largas y delgadas en los carnívoros. Las **microvellosidades** son especializaciones citoplasmáticas de la superficie apical de las células **Fig. 20B**).

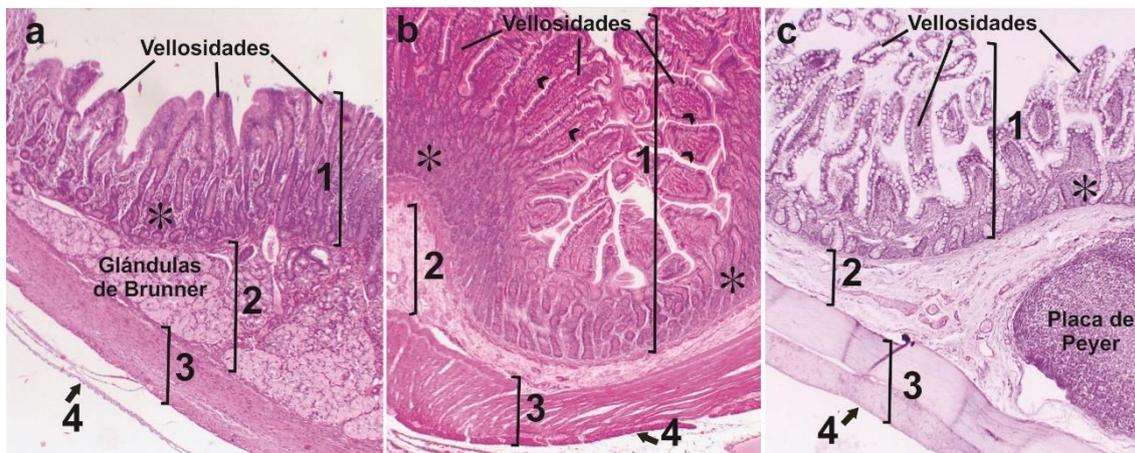


Figura 19. Microfotografías de las diferentes regiones del intestino delgado. a. duodeno, b. yeyuno, c. ileon. 1: túnica mucosa; 2: túnica submucosa; 3: túnica muscular; 4: túnica serosa; asteriscos: criptas de Lieberkühn; puntas de flechas: haces longitudinales de musculatura lisa. 4X. HE. Microfotografías Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.

La pared del intestino delgado posee las cuatro túnicas del tubo digestivo (**Fig. 19**). La **túnica mucosa** se caracteriza por poseer vellosidades, que se proyectan hacia la luz, e invaginaciones denominadas criptas intestinales o de Lieberkühn, que son glándulas tubulares simples que se extienden en todo el espesor de la lámina propia (**Fig. 19**). El tejido epitelial de revestimiento es cilíndrico simple, con seis tipos celulares: enterocitos o células absorptivas, células caliciformes, células de Paneth, células enteroendocrinas, células madre y células M.

La lámina propia está formada por tejido conectivo laxo con una gran cantidad de linfocitos, células plasmáticas, eosinófilos y macrófagos; además contiene algunas fibras musculares lisas, vasos linfáticos y una extensa red de capilares sanguíneos fenestrados. La lámina propia constituye el eje de la vellosidad, que está revestida por tejido epitelial cilíndrico simple (**Fig. 20A-B**), y posee una vía linfática, el **vaso quilífero central** (**Fig. 20B**). El vaso quilífero es el inicio ciego de las vías linfáticas por las que circulan algunos productos absorbidos por las células epiteliales hacia el resto de las de vías linfáticas. El vaso quilífero recibe su nombre por transportar el quilo, líquido muy rico en lípidos por la presencia de los **quilomicrones** (complejos de lípidos y proteínas) que por su gran tamaño no pueden penetrar en los extremos venosos de los capilares. Estos capilares y las vénulas poscapilares que se originan a partir de ellos, transportan otros nutrientes absorbidos y representan el inicio del sistema porta venoso. La capa muscular de la mucosa

posee una capa circular interna y una longitudinal externa. Desde la capa interna se extienden finos haces de miocitos lisos hasta la punta de la vellosidad y forman un haz longitudinal en su parte central (**Fig. 19B**). Cuando estos haces se contraen producen movimientos activos de las vellosidades, que reducen su altura, por lo que el contenido de los vasos quilíferos y de los capilares sanguíneos es presionado hacia los plexos de vasos sanguíneos y linfáticos submucosos.

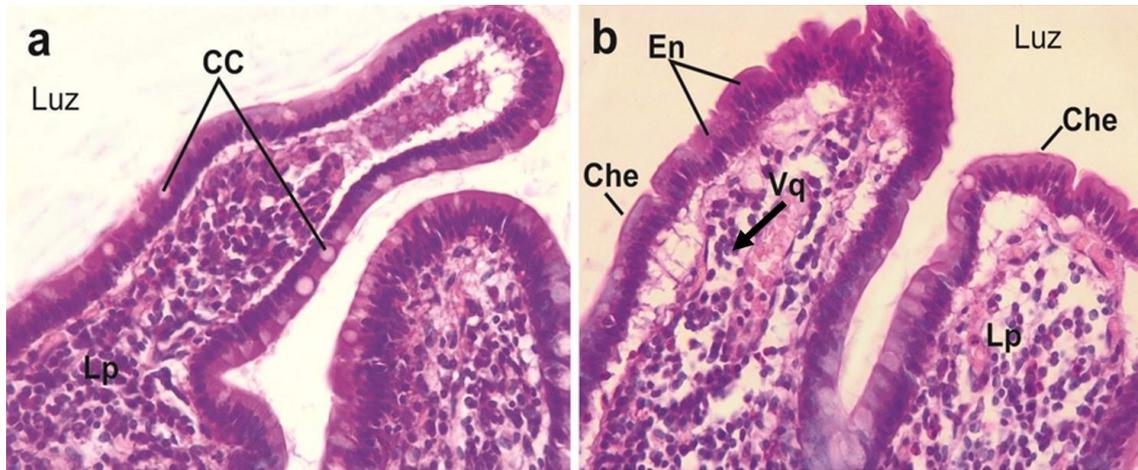


Figura 20. Microfotografías de las vellosidades intestinales, yeyuno. CC: células caliciformes; Che: chapa estriada; En: enterocitos; Flecha Vq: vaso quilífero central. HE. 40X. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.

La **túnica submucosa** se compone de tejido conectivo denso con vasos sanguíneos y vías linfáticas de mayor tamaño, también se encuentra el plexo de Meissner. La túnica submucosa, en el duodeno, contiene glándulas tubuloalveolares: las glándulas de Brunner (**Fig. 19A**). Los conductos excretores de estas glándulas poseen tejido epitelial cilíndrico bajo, perforan la capa muscular de la mucosa y desembocan en la base de las criptas intestinales. Estas glándulas están presentes en todos los animales domésticos, aunque pueden variar la distribución y el tipo de secreción. En el perro se hallan solamente en la porción proximal del duodeno, en cambio en el caballo pueden extenderse hasta el yeyuno. Son glándulas mucosas en los perros y rumiantes, serosas en los cerdos y caballos y seromucosas en los gatos. El producto de secreción mucoso lubrica el epitelio superficial del duodeno y lo protege de la acidez del jugo gástrico que llega junto al quimo. La **túnica muscular** posee las dos capas características, capa circular interna y longitudinal externa, separadas por una cantidad variable de tejido conectivo en el que se ubican el plexo de Auerbach y los cuerpos de las células intersticiales de Cajal. Las contracciones musculares generan, por un lado, los movimientos que permiten la mezcla del contenido y, por otro lado, los movimientos peristálticos que permiten su avance. Durante el ayuno, la motilidad del intestino presenta **complejos motores migrantes (mmc)** que son contracciones peristálticas que atraviesan fases características. De este modo se vacía la luz intestinal de componentes no digeribles y se impide la acumulación de desechos y el crecimiento bacteriano incontrolado. La **túnica serosa** presenta la estructura típica.

Túnica mucosa

Células del epitelio de revestimiento

El tejido epitelial cilíndrico simple que reviste a la túnica mucosa está compuesto por las células madre, los enterocitos (células absorptivas), las células caliciformes, las células de Paneth, las células enteroendocrinas y las células M.

Las **células madre** se encuentran en la base de las criptas de Lieberkühn, originan a todas las células maduras del epitelio intestinal que se describen a continuación. Las células hijas que se diferenciarán a enterocitos o a células caliciformes se dividen por mitosis varias veces después de abandonar el fondo de la glándula intestinal y ascienden por la vellosidad. Ambos tipos celulares tienen una vida media, según la especie, de entre tres días y una semana hasta que mueren por apoptosis y se desprenden hacia la luz intestinal. Las células hijas que se diferenciarán a células enteroendocrinas se dividen una sola vez antes de diferenciarse y migran junto con los enterocitos y las células caliciformes, pero a un ritmo más lento. Las células que se diferenciarán a células de Paneth se dirigen hacia la parte basal de la cripta. Las células de Paneth tienen una vida media de un mes. La proliferación de las células madre y la diferenciación a las diferentes poblaciones celulares están reguladas mediante mecanismos paracrinos por las células de Paneth y los fibroblastos de la lámina propia.

Los **enterocitos (Fig. 20A-B)**, son células cilíndricas altas con un núcleo en posición basal. Su superficie apical presenta microvellosidades, que en los cortes coloreados con HE se observan en conjunto como un borde refringente de alrededor de 1µm de espesor denominado ribete en cepillo o chapa estriada (**Fig. 20B**). El glicocálix que cubre a las microvellosidades es muy grueso y contiene enzimas (sintetizadas por los enterocitos) que culminan la degradación de distintas sustancias de manera que pueden ser absorbidas. Los enterocitos están unidos entre sí y a las otras células del epitelio por uniones ocluyentes, lo que forma una barrera entre la luz intestinal y el compartimiento intercelular epitelial. Por este motivo, la absorción del contenido luminal solo puede tener lugar a través de la superficie apical lo que permite la selectividad de las sustancias transportadas.

Las **células caliciformes (Fig. 20A)** están ubicadas entre los enterocitos, son células con forma de cáliz o copa, la región basal es estrecha y allí se encuentra el núcleo. En la región apical se hallan los gránulos de mucinógeno, éstos se tiñen débilmente con la técnica de HE, pero son PAS positivos. Estas células aumentan en cantidad desde el duodeno hasta la porción terminal del íleon. El mucinógeno secretado por las células caliciformes tiene una acción lubricante que facilita el pasaje del contenido intestinal en especial cuando disminuye la cantidad de agua. Además, la secreción conjunta de las células caliciformes y de las glándulas de Brunner forman una capa de moco que tiene una acción protectora del epitelio superficial, porque posee IgA que, junto con la lisozima y las defensinas antibacterianas, permite responder frente a microorganismos patógenos y regular la microbiota propia del órgano.

Las **células de Paneth**, se encuentran en la base de las criptas de Lieberkühn, son células piramidales, con núcleo basal y gránulos de secreción supranucleares muy eosinófilos en algunas especies y menos notorios en otras. En algunas especies, como en los perros y gatos, no se ha podido demostrar su existencia. Los gránulos contienen enzimas antibacterianas (lisozima) y péptidos antibacterianos (defensinas), entre otras sustancias. Debido a su acción antibacteriana desempeñan un importante rol en la regulación de la microbiota normal del intestino delgado.

Las **células enteroendocrinas** son parte del SNED, están dispersas entre las otras células del epitelio de revestimiento. En general son más abundantes en el duodeno y yeyuno. Estas células son las productoras de diversas hormonas (**Tabla 2**) que tienen acciones endocrinas y paracrinas.

Las **células M** son enterocitos modificados que se encuentran en el tejido epitelial de revestimiento en las placas de Peyer. Estas células poseen micropliegues en su superficie apical y mediante vesículas endocíticas captan microorganismos y macromoléculas desde la luz intestinal. Su función es la de transportar antígenos, de este modo, las sustancias que se introducen al organismo desde la luz intestinal por medio de las células M entran en contacto con las células del sistema inmune al alcanzar la superficie basolateral.

Tabla 2. Acciones estimulantes e inhibitoras de las hormonas gastrointestinales

Hormona	Sitio de síntesis	Acción principal	
		Estimula	Inhibe
Serotonina	Células endocrinas del estómago.	Función intestinal y movimientos gastrointestinales.	Regulación del apetito y percepción del hambre. Liberación hipotalámica de gonadotrofinas.
Ghrelina	Células endocrinas del estómago.	Secreción de hormona del crecimiento (GH o STH). Apetito y percepción del hambre.	Metabolismo de los lípidos. Utilización de las grasas en el tejido adiposo.
Somatostatina	Células endocrinas de la mucosa de todo el tubo digestivo.		Liberación de gastrina. Secreción ácida gástrica. Liberación de otras hormonas gastrointestinales.
Gastrina	Células endocrinas del estómago, páncreas y duodeno.	Secreción ácida gástrica.	
Secretina	Células endocrinas del estómago y duodeno.	Secreción de enzimas pancreáticas. Secreción de ión bicarbonato por el páncreas. Crecimiento pancreático.	Secreción ácida gástrica.
Colecistoquinina (CCK)	Células enteroendocrinas del duodeno y yeyuno.	Contracción de la vesícula biliar. Secreción de enzimas pancreáticas. Secreción de ión bicarbonato por el páncreas. Crecimiento pancreático.	Vaciamiento gástrico.
Motilina	Células enteroendocrinas del duodeno y yeyuno.	Motilidad gástrica e intestinal.	
Péptido inhibidor gástrico (GIP)	Células enteroendocrinas del duodeno y yeyuno.	Liberación de insulina.	

Diferencias morfológicas entre duodeno, yeyuno e íleon

Las distintas regiones del intestino delgado tienen diferencias morfológicas con respecto a las túnicas mucosa y submucosa. La primera porción, el duodeno (**Fig. 19A**), se caracteriza por presentar numerosas vellosidades delgadas y largas, escasas células caliciformes, pero generalmente se lo identifica por la presencia de las glándulas de Brunner en la túnica submucosa. El yeyuno (**Fig. 19B**) presenta un mayor desarrollo de las criptas Lieberkühn, las vellosidades son muy similares a las del duodeno aunque gradualmente se van disminuyendo de altura hacia caudal, la cantidad de células caliciformes aumenta y en la lámina propia hay tejido linfoide nodular. En el íleon (**Fig. 19C**) las vellosidades son cortas y gruesas y están más separadas unas de otras; las células caliciformes son muy abundantes lo que le da un aspecto poco coloreado al epitelio. El desarrollo del tejido linfoide es mayor y forma las placas de Peyer.

Funciones

El intestino delgado realiza **procesos digestivos** no solo por la acción del jugo pancreático y la bilis liberados a su luz, producidos por el páncreas y el hígado respectivamente, sino también por las enzimas sintetizadas por los enterocitos y expuestas en el dominio apical de sus membranas.

En el intestino delgado se lleva a cabo, además, la mayor parte de la **absorción** que se realiza en el sistema digestivo. La función absorptiva la realizan los enterocitos e incluye el transporte de agua, iones, sustancias nutritivas degradadas y otras moléculas desde la luz intestinal hacia los vasos sanguíneos y linfáticos. La vitamina B₁₂ es un nutriente esencial de gran tamaño captado por la región distal del íleon.

Los iones Na⁺ absorbidos captados desde la luz por canales iónicos, son bombeados por transporte activo al espacio intercelular por la ATPasa Na⁺K⁺ localizada en el dominio basolateral de la membrana. De este modo la concentración de iones Na⁺ en el interior de la célula es menor que en el exterior. Esta diferencia en la concentración de Na⁺ permite que la glucosa ingrese al enterocito por transporte activo secundario. Luego, este monosacárido sale de la célula por transportadores del dominio basolateral de la membrana y es incorporada a los capilares sanguíneos. La galactosa es transportada por mecanismos similares al de la glucosa, al igual que varios aminoácidos. En cambio, los triacilglicéridos son transportados por la circulación linfática como parte de los complejos moleculares denominados quilomicrones. Por tal motivo, los vasos sanguíneos y linfáticos participan complementariamente en los procesos de transporte de los nutrientes absorbidos en el intestino.

Los triacilglicéridos culminan su degradación en el intestino delgado por la lipasa pancreática; los ácidos grasos resultantes son emulsionados por los ácidos biliares y se forman micelas, que son incorporadas por los enterocitos. En el interior de las células absorptivas los ácidos grasos son resintetizados a triacilglicéridos por el REL. Los triacilglicéridos, junto con el colesterol y los fosfolípidos absorbidos forman unidades globulares que se acoplan a proteínas para formar qui-

lomicrones, que son excitados a la MEC e ingresan al vaso quilífero central. Desde allí los quilomicrones son transportados por el sistema de vasos linfáticos al conducto torácico y a la sangre venosa. La linfa intestinal posee aspecto lechoso por el alto contenido de lípidos.

Intestino grueso

En los animales domésticos el **intestino grueso** está dividido en: **ciego**, **colon** (ascendente, transverso, descendente), **recto** y **canal anal**. En este sector del tubo digestivo se produce la absorción de agua, electrolitos y vitaminas, la secreción de moco y la peristalsis retrógrada que prolonga el tiempo que el contenido intestinal permanece en el tubo digestivo. Los animales herbívoros, con excepción de los rumiantes, tienen un intestino grueso más largo con una microbiota abundante y diversa, responsable de la digestión de la celulosa consumida. Aunque hay muchas diferencias anatómicas entre las especies, en general, la estructura histológica de este órgano es muy similar en todos los mamíferos.

La pared del intestino grueso está formada por las tunicas mucosa, submucosa, muscular y serosa (**Fig. 21A**). La **túnica mucosa** tiene una superficie carente de vellosidades. Posee un tejido epitelial cilíndrico simple que reviste las abundantes criptas de Lieberkühn que son más largas que en el intestino delgado. Dentro de los tipos celulares que integran ese epitelio existen: células madre, enterocitos, células enteroendocrinas y células caliciformes. Las **células madre** se localizan en la base de la cripta y cuando sus células hijas se diferencian, siempre migran hacia la luz del órgano, al no existir células de Paneth. Los **enterocitos** son las células que absorben agua y electrolitos, y en el cerdo, caballo y rumiantes además, intervienen en la absorción de ácidos grasos de cadena corta. Las **células caliciformes** (**Fig. 21b**) son muy abundantes en toda la mucosa del intestino grueso pero son más numerosas en su segmento distal, secretan el mucinógeno que en la luz forma la capa de moco que protege a la mucosa y favorece el pasaje del contenido intestinal. Las **células enteroendocrinas** son más escasas que en el intestino delgado. La lámina propia está constituida por tejido conectivo laxo con una gran variedad de tipos celulares. Existen fibroblastos que se disponen formando una capa alrededor de las criptas (fibroblastos pericrípticos) y regulan los procesos de proliferación y diferenciación celular en la cripta.

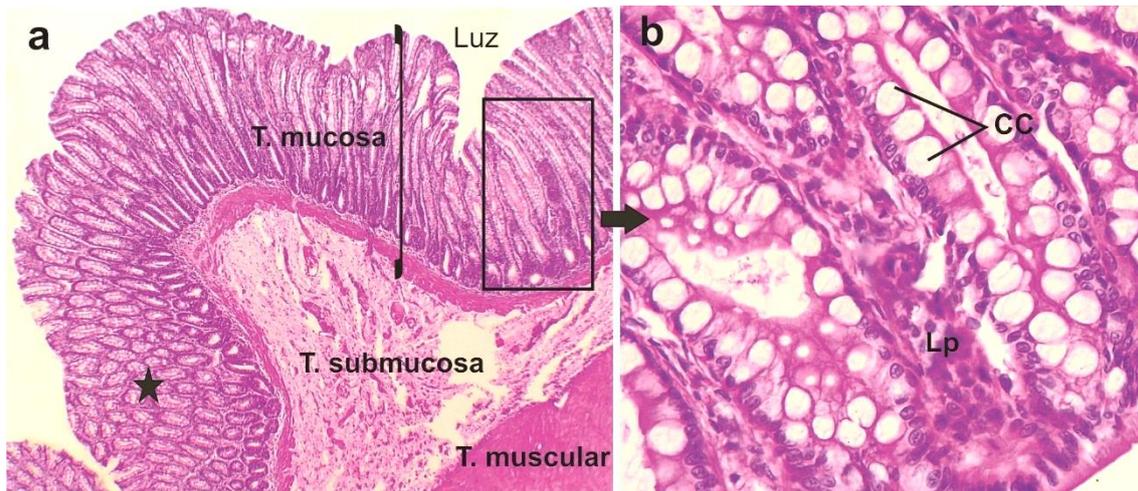


Figura 21. Microfotografías de intestino grueso. a. Imagen panorámica, criptas de Lieberkühn en cortetransversal (estrella) y longitudinal (recuadro). 4X. b. Sector de las criptas de Lieberkühn a mayor aumento. CC: células caliciformes; Lp: lámina propia. 40X. HE. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.

La capa muscular de la mucosa está formada por haces de fibras musculares lisas dispuestas en una capa circular interna y una capa longitudinal externa; en general es gruesa, pero su espesor puede variar según el tramo específico de intestino y la especie animal. La **túnica submucosa** está formada por tejido conectivo denso, tejido adiposo blanco y tejido linfoide. En el ciego este último tejido es muy abundante y forma nódulos linfoides en todas las especies domésticas. En el cerdo, perro y ruminantes los nódulos linfoides se localizan en la cercanía de la válvula ileocecal, mientras que en el gato y el caballo se encuentran concentrados cerca del apéndice del ciego. La **túnica muscular** presenta las dos capas típicas, y entre ellas se encuentra el plexo mientérico. La capa longitudinal externa es discontinua debido a que forma bandas longitudinales aplanadas que junto con fibras elásticas forman las cintas o *taenias coli*, presentes en el cerdo, el caballo y los camélidos. La **túnica serosa** es similar a la descrita para el resto del tubo digestivo; sin embargo, el segmento caudal del recto es retroperitoneal, y está revestido por una túnica adventicia que es continua con la fascia.

Recto

El **recto** es la parte terminal del intestino grueso que se extiende desde la entrada de la pelvis hasta el ano (**Fig. 22**). Está dividido en una parte peritoneal y otra retroperitoneal. En los ruminantes la mucosa rectal forma pliegues longitudinales llamados columnas rectales. La lámina propia del recto de todas las especies domésticas posee plexos venosos y en el canino se encuentran numerosos nódulos linfoides (**Fig. 22a**) que forman pequeñas depresiones visibles macroscópicamente denominadas fositas rectales.

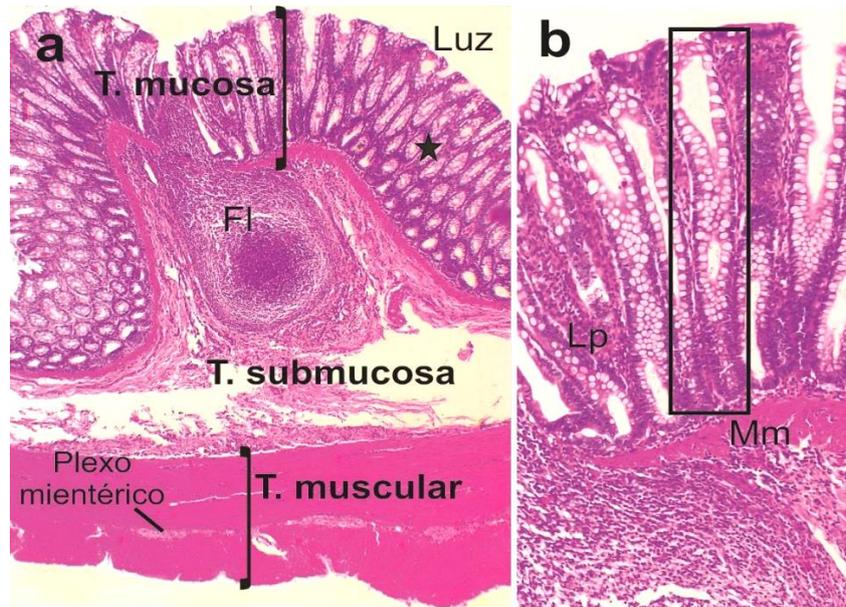


Figura 22. Microfotografías del recto. a. Imagen panorámica. Estrella: criptas de Lieberkühn. 4X. b. Sector de las criptas de Lieberkühn, el recuadro muestra la forma tubular de estas glándulas. 10X. HE. FI: folículo linfoide; Lp: lámina propia; Mm: capa muscular de la mucosa. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.

Canal anal y ano

El **canal anal** es el segmento final del intestino. La línea ano-rectal es el límite donde cambia el revestimiento del recto, que pasa a ser epitelial plano estratificado no cornificado. En la mayoría de los mamíferos, pero no en caballo y ruminantes, en esta región hay numerosas glándulas, que se denominan de acuerdo con su localización anatómica: glándulas anales, circumanales y de los sacos anales (**Fig. 23A**). En el cerdo y en los carnívoros la mucosa del canal anal presenta tres zonas diferentes: columnar, intermedia y cutánea. En la **zona columnar** o **anterior** el tejido epitelial forma pliegues longitudinales, las columnas anales, y la lámina propia-submucosa posee **glándulas anales**, que son glándulas sudoríparas tubuloalveolares modificadas que desembocan en el ano. La **zona intermedia** es muy estrecha y la **zona cutánea** es la piel. En los carnívoros se encuentran **glándulas circumanales** o **glándulas hepatoides**, que están compuestas por dos porciones: una superficial con glándulas sebáceas típicas y una profunda formada por células hepatoides denominadas así por su aspecto, similar al de las células más abundantes del hígado (hepatocitos). Estas células son cúbicas, con citoplasma acidófilo finamente granular y núcleo laxo. Estas glándulas tienen una gran importancia en la medicina veterinaria porque en el perro son sitios frecuentes de origen de neoplasias.



Figura 23. Sacos anales del perro. 1: orificio anal; 2: ubicación de los sacos anales. Autor: PFAL (ver ref.).

Los carnívoros y algunos roedores poseen **sacos anales** o **senos perianales**, que son órganos bilaterales cutáneos ubicados entre el canal anal y el músculo del esfínter externo del ano (**Fig. 23**). Poseen conductos que desembocan en el ano, en la unión entre la zona intermedia y la cutánea. Están revestidos por un tejido epitelial plano estratificado cornificado y una lámina propia-submucosa de tejido conectivo denso y fibras musculares lisas. Cada saco contiene glándulas murales que se abren en ellos, el adenómero varía según la especie, por ej., en los caninos son **glándulas tubulares sudoríparas apocrinas**, mientras que en los felinos además se encuentran **glándulas sebáceas**.

En los caninos los sacos anales tienen relevancia clínica, ya que son propensos a la oclusión, impactación (acumulación de secreción espesa que no puede ser excretada a través de los conductos), dilatación e infección. La secreción de estos sacos lubrica a las heces, y por la presencia de sustancias odoríferas permite el reconocimiento entre congéneres, importante para los comportamientos sociales.

Referencias

- Aschenbach, J.R., Zebeli, Q., Patra, A.K., Greco, G., Amasheh, S. y Penner, G.B. (2019) Symposium review: The importance of the ruminal epithelial barrier for a healthy and productive cow, *Journal of Dairy Science*, 102(2), pp. 1866-1882.
DOI:10.3168/jds.2018-15243.
- Banks, W.J. (1993) *Applied Veterinary Histology*. 3^{ra}. ed. Missouri: Mosby Inc.

- Brüel, A., Christesen, E., Trantum-Jensen, J., Qvortrup, K. y Geneser, F. (2015) *Geneser Histología*. 4^{ta} ed. México, D.F.: Editorial Médica Panamericana.
- Butendieck, E. y Vargas, L. (1998) Presencia y distribución de las papilas linguales en la alpaca (*Lama pacos* Linnaeus, 1758), *Archivos de Medicina Veterinaria*, 30(2), pp. 29-36. DOI.org/10.4067/S0301-732X1998000200003.
- Casas, A., Cianzio, D., Rivera, A., Cantisani, L. y Añeses, L. (2001) Estimación de la edad de los vacunos por sus incisivos, *Boletín 299 Estación Experimental Agrícola*, pp. 1-4.
- Correa Alarcón, F. (2006) Estudio del desarrollo de los estómagos de los rumiantes, Facultad de Medicina Veterinaria, Universidad de Granma, Unidad Docente Santiago de Cuba.
- Eurell, J. A. y Frappier, B. L. (2006) *Dellmann's Textbook of Veterinary Histology*. 6^{ta} ed. Iowa: Blackwell Publishing.
- Eerdunchaolu, Takehana, K., Kobayashi, A., Baiyin, Cao, G. F., Andrén, A., Iwasa, K. y Abe, M. (1999) Morphological characterization of gland cells of the glandular sac area in the complex stomach of the bactrian camel (*Camelus bactrianus*), *Anatomia, Histologia, Embryologia*, 28(3), pp. 183-191. DOI:10.1046/j.1439-0264.1999.00185.x.
- Fowler, M.E (2010) *Medicine and Surgery of Camelids*. 3^{ra} ed. Singapur: Willey- Blackwell.
- Galotta, D.R., Galotta, J.M. y Márquez, S.G. (1994) Proposiciones relativas a la nomenclatura de los compartimientos del estómago de los camélidos sudamericanos, *Revista Ciencias Agrarias y Técnicas Alimentarias – Universidad Católica Argentina*, pp. 11-12, 10-17.
- Gázquez Ortiz, A. y Blanco Rodríguez, A. (2004) *Tratado de Histología Veterinaria*. Barcelona: Masson D.L.
- Jakab, C., Rusval, M. y Szabo, Z. (2009) Expression of the claudin-4 molecule in benign and malignant canine hepatoid gland tumors, *Acta Veterinary Hungarica*, 57(4), pp. 463-475. DOI:10.1556/AVet.57.2009.4.1
- Junqueira, L.C. y Carneiro, J. (2015) *Histología Básica. Texto y atlas*. 12^{ma} ed. México D.F.: Editorial Médica Panamericana.
- König, H. y Liebich, H-G. (2011) *Anatomía de los Animales Domésticos. Tomo 2. Órganos, sistema circulatorio y sistema nervioso*. 3^{ra} ed. Buenos Aires: Médica Panamericana.
- Nara, T., Yasui, T., Fujimori, O., Meyer, W. y Tsukise, A. (2011) Histochemical analyses of antimicrobial substances in canine perianal skin with special reference to glandular structures, *Journal of Veterinary Medicine*, 42(2), pp. 105-113. DOI:10.1111/j.1439-0264.2012.01171.x.
- Pawlina, W. (2015) *Ross-Histología Texto y Atlas. Correlación con Biología Molecular y Celular*. 7^{ma} ed. Barcelona: Wolters Kluwer.
- Olaechea Ramos M.A., Sovero Gaspar, A. y Gutiérrez-Ventura, F. (2018) Evaluación anatómica del paladar blando mediante resonancia magnética, *Revista Estomatológica Herediana*, 28 (3), pp. 201-212. DOI.org/10.20453/reh.v28i3.3398.
- Pochón D.O. (2001-2002) Surco reticular de los rumiantes, Revisión bibliográfica. *Revista Veterinaria*, 12/13(1-2), pp. 34-44.
- Porter E.M., Bevins C.L., Ghosh D. y Ganz T. (2002) The multifaceted Paneth cell, *CMLS, Cellular and Molecular Life Sciences*, 59(1), pp. 156-170. DOI:10.1007/s00018-002-8412-z.

- Shabadash, S.A. y Zelikina, T.I. (2004) The tail gland of canid, *Biology Bulletin*, 31(4) pp. 367-376. DOI:10.1023/B:BIBU.0000036941.18383.bd.
- Vera Ogalde, C. (1935) Sobre la anatomía microscópica de las crestas palatinas en el hombre y en algunos mamíferos, *Prensas de la Universidad de Chile*, pp. 428-443.
- Yazigi, R.G. (2006) Rincones olvidados de la gastroenterología: Las células intersticiales de Cajal, *Gastroenterología Latinoamericana*, 17(1), pp. 35-42.

Referencias de figuras

- Figuras 1, 2, 17 y esquemas en figuras 3, 16 y 23. Autor: Med. Vet. Pedro F. Andrés Laube, FCV-UNLP.
- Figuras 4, 6, 11-13, 15, 19-22 y microfotografías en figuras 3 y 16. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.
- Figura 5, 7, 8, 9, 14 y esquemas en figuras 4, 10, 18. Autora: Dra. Silvia E. Plaul, FCV-UNLP.
- Figuras 10 y 18 (fotografías) Gentileza de la Dra. Alejandra Castro, Universidad Nacional del Centro de la provincia de Bs. As. (UNICEN).