

CAPÍTULO 22

Sistema tegumentario

*Cecilia M. Krmpotic, Claudio G. Barbeito, P. Fernando
Andrés Laube y Victoria V. Torres*

Introducción

El sistema tegumentario o tegumento está integrado por la piel, la hipodermis y los anexos cutáneos (folículos pilosos y pelos, vibrisas, glándulas sebáceas, glándulas sudoríparas merocrinas y apocrinas, y otras estructuras que aparecen sólo en algunas especies como astas, garras, uñas, pezuñas, cascos, etc.). La piel constituye el límite entre el medio externo e interno, por lo tanto, su rol más importante es mantener la integridad del ambiente interno. Protege el cuerpo, por ejemplo, de la abrasión y de la irradiación ultravioleta (UV) no ionizante presente en los rayos solares. En la piel se reciben señales sensoriales, en ella residen receptores específicos del sentido del tacto y ocurre la percepción de la temperatura externa.

El sistema tegumentario participa en la homeostasis mediante la regulación de la temperatura. Dos mecanismos implicados en esta función son el gasto de energía calórica para evaporar el agua liberada en la sudoración y el aislamiento térmico que generan los pelos y el tejido adiposo hipodérmico.

Las secreciones de las glándulas cutáneas tienen función de protección, ya que poseen sustancias antimicrobianas. Estas secreciones también poseen mensajeros químicos que participan en la comunicación entre individuos (feromonas). En el sistema tegumentario se secretan hormonas y citoquinas; además, es el sitio de activación de la vitamina D por parte de los rayos UV. Por último, la piel contiene células que procesan antígenos y pueden iniciar a respuesta inmune adquirida.

De lo expuesto se desprende que el sistema tegumentario con su gran variedad de funciones es un sistema dinámico, complejo e integrado. La estructura del tegumento está adaptada a las diversas características de los ambientes en que viven los mamíferos y a sus modos de vida. La coloración de la piel y de los anexos tegumentarios, frecuentemente, camufla al animal protegiéndolo de probables depredadores. El grosor de este órgano varía en las distintas zonas del cuerpo. Finalmente, también es un complejo ecosistema donde se encuentran bacterias, hongos, ácaros y otros artrópodos. Algunos de estos organismos forman la microbiota normal de la piel y contribuyen a mantenerla sana, son beneficiosos para la salud del animal, aunque pueden convertirse en patógenos ante ciertas circunstancias como lesiones o cambios del pH del órgano. Otros, como muchos ácaros, son parásitos y, por lo general, producen daño en el animal.

Piel

La piel consta de dos capas, la epidermis y la dermis (**Fig. 1**). La **epidermis** deriva del ectodermo y está compuesta por tejido epitelial estratificado plano cornificado. La **dermis** es una capa de tejido conectivo que imparte a la piel sostén mecánico y resistencia a las tracciones. En ella ocurren reacciones inmunes en las que intervienen las células migrantes que provienen de la circulación sanguínea y residen en el órgano. La dermis deriva del mesodermo excepto en la región cefálica en que tiene origen neuroectodérmico (a partir de las crestas neurales).

La **hipodermis** (tejido subcutáneo) contiene cantidades variables de tejido adiposo organizado en lobulillos separados por tabiques de tejido conectivo ordinario (**Fig. 1**). No forma parte de la piel pero se la describe con ella por su relación anatómica y funcional.

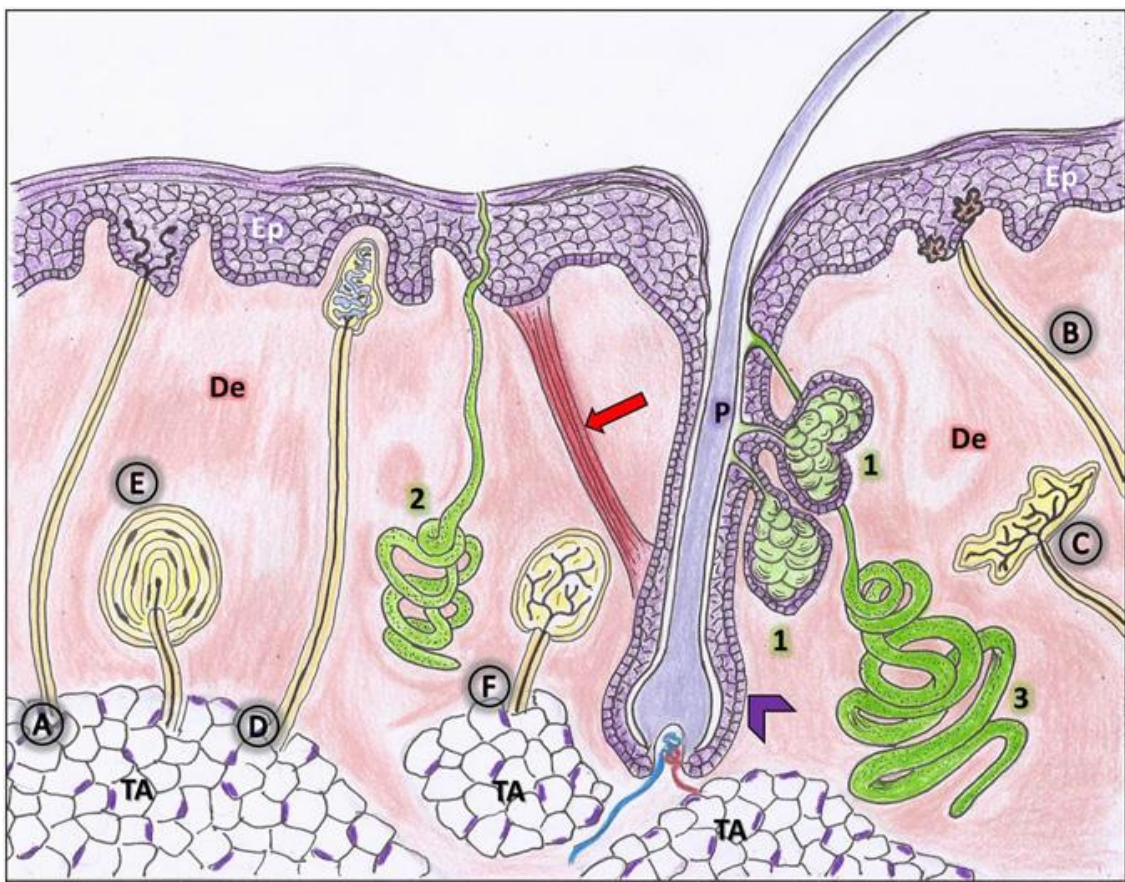


Figura 1. Piel fina. Ep: epidermis; De: dermis; TA: tejido adiposo de la hipodermis; P: pelo; A: terminaciones nerviosas libres; B: células de Merkel; C: corpúsculo de Ruffini; D: corpúsculo de Meissner; E: corpúsculo de Pacini; F: corpúsculo de Krause; 1: glándulas sebáceas; 2: glándula sudorípara merocrina; 3: glándula sudorípara apocrina; flecha: músculo erector del pelo; punta de flecha: folículo piloso. Autor: Pedro Fernando Andrés Laube (PFAL).

La epidermis de los mamíferos tiene diferencias estructurales entre las distintas especies y entre las diferentes zonas del cuerpo en una misma especie. Según el grosor de la epidermis se diferencian dos tipos de piel: **piel fina** y **piel gruesa** (**Fig. 2**). En los mamíferos domésticos, la piel gruesa está restringida a determinadas áreas carentes de pelo y sometidas a rozamiento y presión, o que poseen una sensibilidad especial. Son ejemplos de localizaciones de piel gruesa

las almohadillas plantares de los carnívoros, algunas uniones mucocutáneas y los planos nasales y nasolabiales de los rumiantes, los carnívoros y el cerdo. La piel gruesa se denomina así porque posee una epidermis muy gruesa, especialmente su estrato córneo.

En el resto del cuerpo la piel es fina, es decir que su epidermis es más delgada y que posee pelos y distintos tipos de glándulas. Sin embargo, aunque se denomine fina por sus características histológicas, esto no implica que su grosor sea igual en todas las localizaciones (es más gruesa en la cabeza, dorso y lomo que en las zonas ventrales). En la piel fina los estratos de la epidermis siempre poseen muy pocas capas de células.

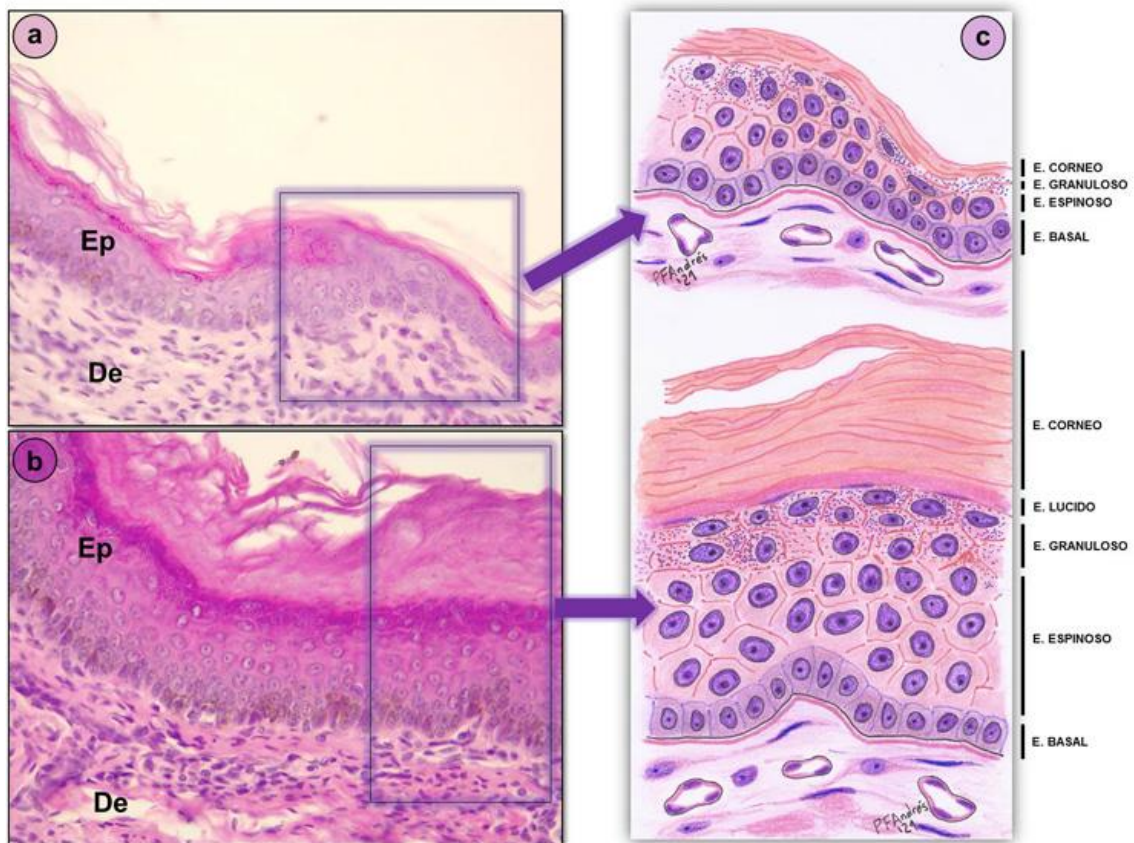


Figura 2: A. Piel fina de gato, B. Piel gruesa de gato. Ep: epidermis; De: Dermis (De). C. Representación esquemática comparada de los estratos de la epidermis en piel fina y piel gruesa. A y B. Microfotografías del archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP. 40X. HE. C. Dibujo: PFAL (ver ref.)

Epidermis

La epidermis es, en todos los vertebrados terrestres, un epitelio estratificado plano cornificado (Fig. 2, 3, 4 y 5). Las células de la epidermis se clasifican en **queratinocitos** y **no queratinocitos**. Los **no queratinocitos** son los **melanocitos**, las **células de Langerhans** y las **células de Merkel** (Fig. 3). La epidermis está conformada por distintos estratos: el estrato basal, el estrato espinoso, el estrato granuloso, el estrato lúcido (que no siempre existe) y el estrato córneo; estos

estratos se diferencian entre sí por el estado de diferenciación de sus queratinocitos y por las variedades de no queratinocitos que poseen.

Los **queratinocitos** siguen un patrón ordenado de proliferación y diferenciación (que incluye la cornificación). La diferenciación termina cuando la célula se convierte en una célula cornificada que finalmente muere y se descama en la superficie de la piel. El proceso de cornificación puede culminar en un tejido epitelial plano estratificado ortoqueratinizado o paraqueratinizado. La ortoqueratinización es un proceso exclusivo de los mamíferos y es el más frecuente en estos animales; se caracteriza por que se forma un estrato granuloso y las células pierden por completo su núcleo en el estrato córneo. En la paraqueratinización los queratinocitos no forman gránulos de queratohialina y, por lo tanto, no hay estrato granuloso; además, los núcleos, aunque picnóticos (núcleos muy condensados característicos de células muertas), se mantienen hasta la descamación celular. En la piel normal de los mamíferos terrestres, solamente existe epitelio paraqueratinizado en regiones en que se forman escamas cutáneas como la cola de la rata y la coraza de los armadillos. Además, este tipo de cornificación paraqueratótica también está presente en la epidermis de algunos mamíferos adaptados a ambientes acuáticos (pinnípedos y cetáceos).

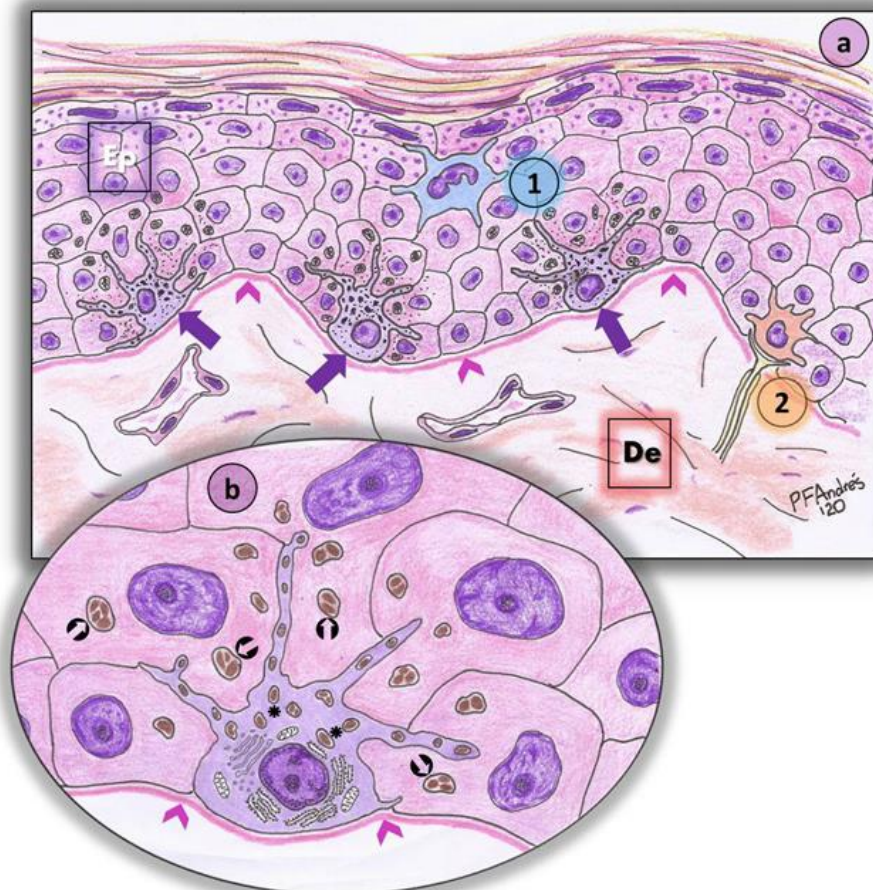


Figura 3. A: Tipos celulares en la epidermis. Ep: epidermis; De: dermis; 1: célula de Langerhans; 2: célula de Merkel; flechas: melanocitos; puntas de flecha: lámina basal. B. Detalle de un melanocito rodeado de queratinocitos epidérmicos. Asteriscos: melanosomas dentro de un melanocito; flechas: melanina endocitada por los queratinocitos epidérmicos; puntas de flecha: lámina basal. Autor: PFAL (ver ref.)

Estrato basal

Los queratinocitos de este estrato son pequeños y cúbicos o cilíndricos bajos. Están unidos entre sí lateralmente (y a las células del estrato espinoso) por desmosomas y a la lámina basal subyacente por hemidesmosomas. Son células madre, por lo tanto, se dividen en forma asimétrica; una de las células hijas mantiene las características de la célula madre mientras que la otra se diferencia y migra hacia la superficie. Contienen cantidades variables de melanina en su citoplasma, que se transfiere desde los melanocitos intercalados en este estrato (**Fig. 2 y 3**). Además de melanocitos, también se ubican en el estrato basal otras células no queratinocitos como las de Merkel (**Fig. 3**) y Langerhans.

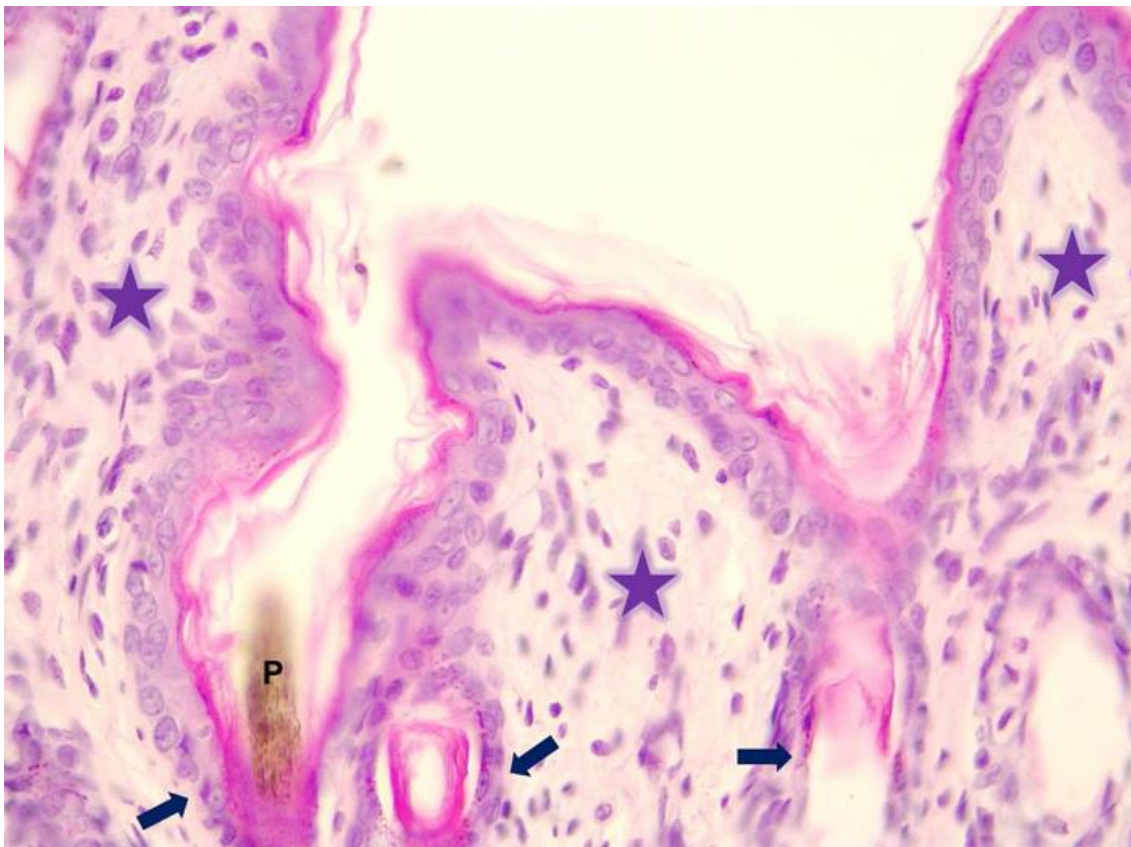


Figura. 4. Epidermis y dermis papilar. Piel fina de perro. Estrellas: dermis papilar; flechas: folículos pilosos; P: pelo. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP. HE. 10X.

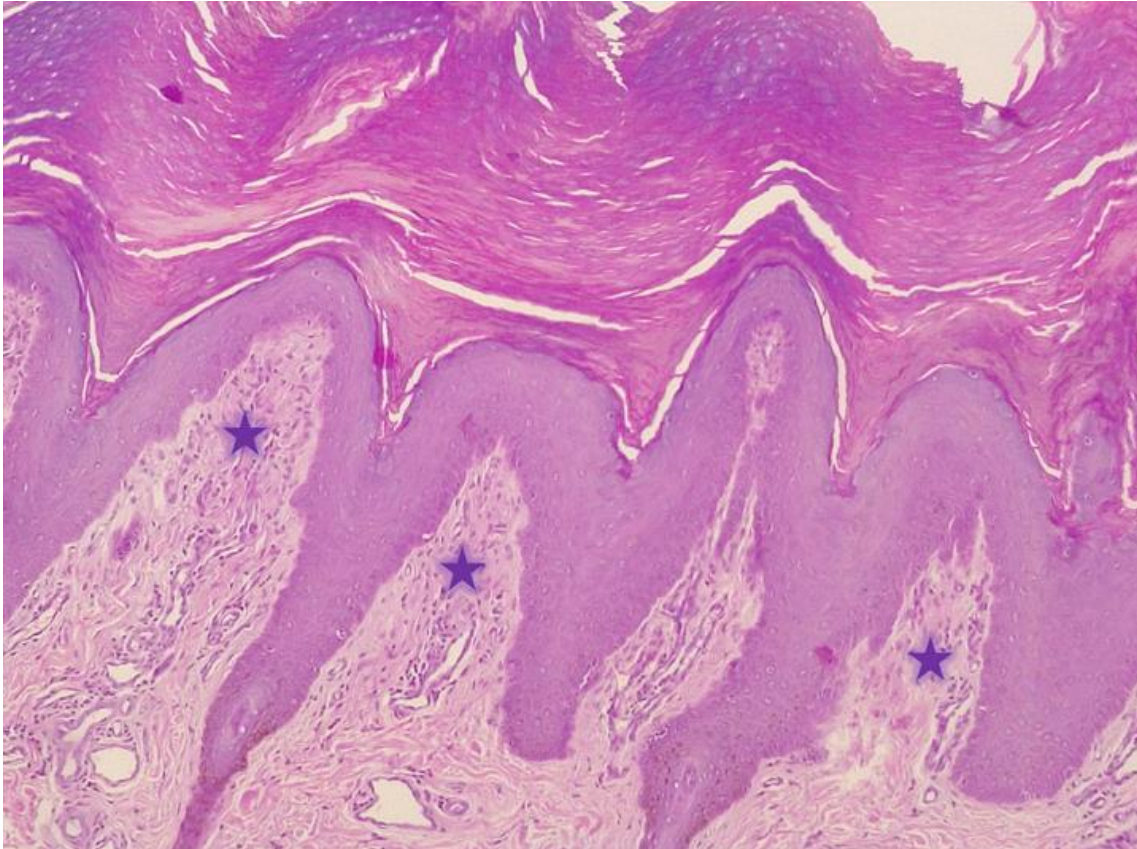


Figura. 5. Epidermis y dermis papilar. Piel gruesa de pulpejo de gato. Estrellas: dermis papilar. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP. 10X. HE.

Estrato espinoso

Está conformado por varias capas de células, por lo menos tres o cuatro (**Fig. 2 y 3**), aunque por ejemplo en la piel gruesa de los caninos puede tener más de veinte. Los queratinocitos en este estrato son más grandes que los del estrato basal y su forma es poliédrica. Sus núcleos son redondeados y de ubicación central. Poseen múltiples evaginaciones citoplasmáticas o espinas, que le dan su nombre a este estrato (**Fig. 6**). Las evaginaciones están unidas a otras semejantes de los queratinocitos contiguos por medio de desmosomas. Las evaginaciones suelen ser visibles porque las células disminuyen su volumen como consecuencia de la retracción de la muestra producida durante el procesamiento histológico, esto genera la expansión del espacio intercelular entre las espinas. A medida que las células maduran y se ubican más superficialmente, aumentan de tamaño, modifican su forma volviéndose más aplanadas, al igual que sus núcleos. Estas células tienen más filamentos intermedios de queratina que las del estrato basal. Además, poseen gránulos ovales limitados por membrana denominados **gránulos laminados**, que contienen en su interior membranas con abundantes lípidos, denominadas laminillas transversales. Los queratinocitos de este estrato producen la proteína **involucrina** que se incorpora a la membrana plasmática e interviene en el proceso de cornificación. Los queratinocitos de la capa más basal de este estrato pueden dividirse, pero no son células madre porque originan dos células hijas que prosiguen el camino de diferenciación. Además de queratinocitos en el estrato espinoso se encuentran células de Langerhans.

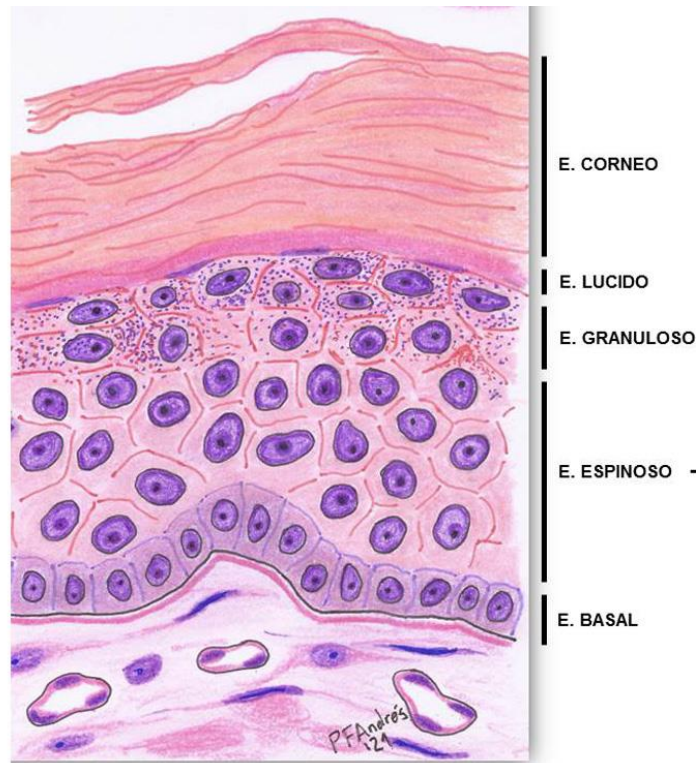


Figura 6. Piel gruesa. Autor: PFAL (ver ref.)

Estrato granuloso

Este estrato tiene de una a tres células de espesor que se caracterizan por sus gránulos intensamente basófilos denominados **gránulos de queratohialina** compuestos, mayoritariamente por la proteína **profilagrina** (Fig. 2 y 3). La profilagrina se convierte en **filagrina** en el estrato córneo, y esta aglomera los filamentos intermedios de queratina que se hallan dentro de las células cornificadas. El estrato granuloso es la capa más superficial de la porción no cornificada de la epidermis. En el citoplasma se localizan numerosos filamentos de queratina entre los gránulos queratohialínicos. También se encuentran en los queratinocitos de este estrato los gránulos laminados presentes en el estrato espinoso, los que liberan su contenido poco antes de que las células se localicen en el siguiente estrato.

Estrato lúcido

Es una delgada zona muy acidófila ubicada entre el estrato granuloso y el estrato córneo. Está compuesto por escasas capas de células aplanadas densamente agrupadas. Algunos queratinocitos carecen de núcleo y en los que permanecen, están muy condensados y en las capas más superficiales sólo se distingue su contorno. Este estrato sólo existe en la piel gruesa (Fig. 2B, 2C y 5).

Estrato córneo

El estrato córneo es el de espesor más variable y el de mayor grosor en la piel gruesa. Su espesor constituye la principal diferencia entre la epidermis de la piel gruesa y la de piel fina, y

se incrementa en los sitios sometidos a fricción. En la superficie tiene lugar una continua descamación de las células córneas que pierden la unión con sus vecinas.

Las células del estrato córneo son las más diferenciadas de la epidermis; son células muertas que han perdido su núcleo y sus organelas citoplasmáticas (**Fig. 2, 3, 4 y 5**). El citoplasma está ocupado casi en su totalidad por haces de filamentos de queratina. En los cortes coloreados con HE se caracteriza por su intensa acidofilia y porque forma láminas onduladas en la que no se reconocen los límites entre las células. En la porción más profunda de este estrato, la gruesa membrana plasmática de las células cornificadas está cubierta con una capa extracelular de lípidos, derivados de los gránulos laminados, que forman el componente principal de la barrera contra el agua en la epidermis. Además, en muchos mamíferos como el perro y en el gato los lípidos liberados desde estos gránulos representan el porcentaje mayor de los lípidos que se encuentran sobre la superficie de la piel, a diferencia de lo que ocurre en la especie humana, en que el mayor aporte lipídico deriva de la secreción de las glándulas sebáceas.

En algunos mamíferos que viven en ambientes especiales la epidermis posee algunas características específicas. El tipo celular predominante en la epidermis de los cetáceos, ausente en los mamíferos terrestres, es un lipoqueratinocito, que contiene no sólo filamentos de queratina y gránulos laminados sino también inclusiones lipídicas.

Melanocitos

Los melanocitos derivan de los melanoblastos originados en las crestas neurales y están dispersos entre las células del estrato basal (**Fig. 3**). Los melanocitos sintetizan la melanina que le da color a la piel junto a otros pigmentos como la hemoglobina de la sangre o los carotenos incorporados con los alimentos. La melanina es responsable de las variaciones de coloración de la piel. La cantidad de melanocitos varía según las especies, razas, individuos, regiones corporales y edades. Estas células poseen un cuerpo celular redondeado y ligeramente pigmentado del que parten numerosas prolongaciones ramificadas. El cuerpo celular se ubica en el estrato basal de la epidermis. También existen melanocitos en la vaina radicular externa de los folículos pilosos, en la matriz del pelo (**Fig. 9**) y en los conductos de las glándulas sudoríparas y sebáceas.

Cada melanocito se mantiene unido con una cantidad determinada de queratinocitos conformando la unidad melanoepidérmica (**Fig. 3**). La melanina secretada por los melanocitos y captada por los queratinocitos protege al organismo contra los efectos nocivos, entre otras mutaciones en el ADN, de la radiación UV no ionizante de los rayos solares.

La melanina es producida como consecuencia de la oxidación de la tirosina a 3,4-dihidroxi-fenilalanina (DOPA) a través de la acción de la tirosinasa y la ulterior conversión de la DOPA en melanina. Estas reacciones ocurren en organelas, similares a los lisosomas y limitados por membrana, denominadas **premelanosomas**, que derivan del complejo de Golgi. La síntesis de melanina está regulada por la hormona estimulante de los melanocitos alfa (α -MSH). Los animales albinos carecen de tirosinasa por lo tanto no pueden producir melanina, aun cuando poseen una cantidad de melanocitos normal. El tipo más frecuente de melanina es un pigmento marrón os-

curo que se denomina eumelanina, mientras que la melanina de color amarillo-rojizo es la feomelanina. Ambos tipos de melaninas se ubican en gránulos de melanina (melanosomas), derivados de los premelanosomas. El color de la piel es determinado por varios factores tales como la cantidad, tamaño, distribución de los gránulos de melanina.

En general, dentro de los melanocitos la melanina sólo se localiza en las prolongaciones y en escasa cantidad, dado que tras sintetizarla se la transfieren a los queratinocitos circundantes. Como consecuencia de este proceso, por lo general los melanocitos son células no pigmentadas intercaladas en el estrato basal. Las células que están pigmentadas son los queratinocitos que reciben la melanina. Sin embargo, en la piel muy pigmentada, por ejemplo, de algunos simios, el cuerpo celular y las prolongaciones de los melanocitos también contienen numerosos gránulos de melanina y pueden identificarse por su propio color.

Células de Langerhans

Las células de Langerhans son células epidérmicas **presentadoras de antígenos** con numerosas ramificaciones similares a las dendritas neuronales. Se originan a partir de células progenitoras mieloides multipotenciales en la médula ósea, migran a través del torrente sanguíneo y se introducen en la epidermis donde permanecen el resto de su vida (**Fig. 3**). Estas células captan antígenos que ingresan a través de la piel; y constituyen parte del sistema fagocítico mononuclear. No son células fijas, sino que pueden migrar por los vasos linfáticos hacia las zonas timo-dependientes de los linfonodos y el tejido linfoide asociado con las mucosas donde les presentan antígenos a los linfocitos Th; así, colaboran en respuestas inmunológicas específicas. Estas células se reconocen con técnicas especiales como la impregnación con AuCl o la inmunohistoquímica. Se localizan en el estrato espinoso y poseen evaginaciones dendríticas que se asemejan a las de los melanocitos. Su núcleo generalmente es indentado lo que le otorga un contorno irregular. Además, en su citoplasma posee los **gránulos de Birbeck**, con apariencia de bastón, raqueta o botella. Se cree que estos gránulos son endosomas.

Estas células intervienen en la reacción que ocurre en las inflamaciones de la piel (dermatitis) causadas por el contacto con alérgenos medioambientales y otras respuestas inmunitarias mediadas por células.

Células de Merkel

Las células de Merkel están localizadas en el estrato basal de la epidermis e intervienen en la **percepción sensorial** cutánea (**Fig.1 y 3**). También se ubican en los folículos pilosos, las vibrisas y en áreas de piel gruesa con mayor percepción sensorial. En la especie humana son muy abundantes en las yemas de los dedos. Además, se encuentran en la cavidad bucal y el esófago. El origen de estas células ha sido objeto de controversia por mucho tiempo; actualmente la mayoría de las investigaciones postulan un origen epidérmico. Las células de Merkel están unidas a los queratinocitos contiguos por desmosomas. En su citoplasma se encuentran filamentos de queratina y gránulos secretores. Están estrechamente asociadas con las terminaciones nerviosas mielínicas aferentes que se localizan en la epidermis. Estas terminaciones nerviosas

pierden su cubierta de células de Schwann y perforan la lámina basal, donde forma una estructura en forma de placa llamada disco receptor (discos de Merkel), que se encuentra en contacto estrecho con la base de la célula de Merkel.

Dermis

La dermis es la gruesa capa de tejido conectivo a la que se fija la epidermis y que se continúa en profundidad con el tejido subcutáneo. En el tejido conectivo dérmico están incluidos los folículos pilosos, origen de los pelos, el músculo erector del pelo y las glándulas sudoríparas y sebáceas.

La dermis se compone de dos estratos poco delimitados. Subyacente a la membrana basal de la epidermis se encuentra el **estrato papilar**, más delgado, constituido por tejido conectivo laxo y más profundamente el **estrato reticular**, más grueso, conformado por tejido conectivo denso irregular (**Fig. 4 y 7**).

La transición entre la epidermis y la dermis tiene una disposición ondulada irregular debido a que la epidermis posee proyecciones semejantes a crestas hacia la dermis subyacente. Esta forma evaginaciones complementarias de tejido conectivo, las **papilas dérmicas**. Por lo general la superficie limitante es menos ondulada cuanto más delgada es la epidermis. En muchas especies de mamíferos estas crestas epidérmicas y papilas dérmicas no son muy marcadas, pero de todas maneras siempre existe un estrato de tejido conectivo laxo subyacente a la epidermis. En el perro y el gato, las crestas epidérmicas y las papilas dérmicas prácticamente no existen, excepto en las zonas de piel gruesa. Sin embargo, para su estudio se mantiene el nombre de **estrato papilar** que surge de las características de la dermis humana, donde las papilas son bien manifiestas en casi la totalidad del tegumento. En los cetáceos existen papilas muy grandes que se interdigitan con crestas epidérmicas; esta disposición protege a la piel de la fricción durante la natación. El estrato papilar posee una matriz extracelular (MEC) compuesta por fibras colágenas, elásticas y reticulares, y abundante sustancia fundamental. Las células predominantes son los fibroblastos (con distinto grado de actividad), los mastocitos y los macrófagos. En este estrato se localizan gran cantidad de vasos sanguíneos, linfáticos y nervios. En las papilas suelen existir asas de capilares sanguíneos y corpúsculos de Meissner (ver más adelante).

Las anastomosis arteriovenosas existentes en la vasculatura de este estrato dérmico son fundamentales para la termorregulación en todos los mamíferos. Cuando la temperatura exterior es elevada se abren para facilitar la pérdida de calor desde la sangre hacia el ambiente y cuando la temperatura es baja se contraen, evitando esta pérdida. En los animales que viven en climas extremos, existen adaptaciones especiales relacionadas con estas anastomosis. Por ejemplo, en focas y elefantes marinos que habitan en climas fríos y en medios acuáticos son particularmente abundantes en las aletas.

El **estrato reticular** posee fibras colágenas gruesas dispuestas de manera irregular, en grandes haces y fibras elásticas. Las células más abundantes son fibroblastos activos e inactivos, además, se pueden observar macrófagos y mastocitos. Posee fibras musculares lisas como las

que conforman los músculos erectores del pelo o dispuestas en haces no asociados con folículos pilosos, cuya cantidad y distribución varía ampliamente según la región anatómica y la especie. La gran cantidad de fibras colágenas de este estrato confiere a la dermis una notable resistencia que le permite cumplir sus funciones mecánicas. El contenido de elastina contribuye a las propiedades elásticas de la piel.

Las glándulas y los folículos pilosos llegan a la dermis reticular, e incluso a la hipodermis; sin embargo el tejido conectivo que los rodea (dermis perianexal) es siempre laxo, similar al del estrato papilar del que deriva.

Con respecto a la circulación sanguínea de la dermis existen tres plexos arteriales y venosos. El plexo profundo se localiza entre dermis e hipodermis, el medio irriga a los músculos erectores del pelo, a los folículos pilosos y a las glándulas; el superficial es subepitelial. Los vasos linfáticos forman plexos subepiteliales y alrededor de folículos pilosos y glándulas.

Un caso muy particular es el de los armadillos, que en la dermis subyacente a la epidermis tienen sólo una delgada capa de dermis papilar. Más profundamente a esta capa existen osificaciones dérmicas llamadas osteodermos, únicas en los mamíferos. El tejido óseo, por lo tanto, rodea a los folículos pilosos y a las glándulas sudoríparas y sebáceas.

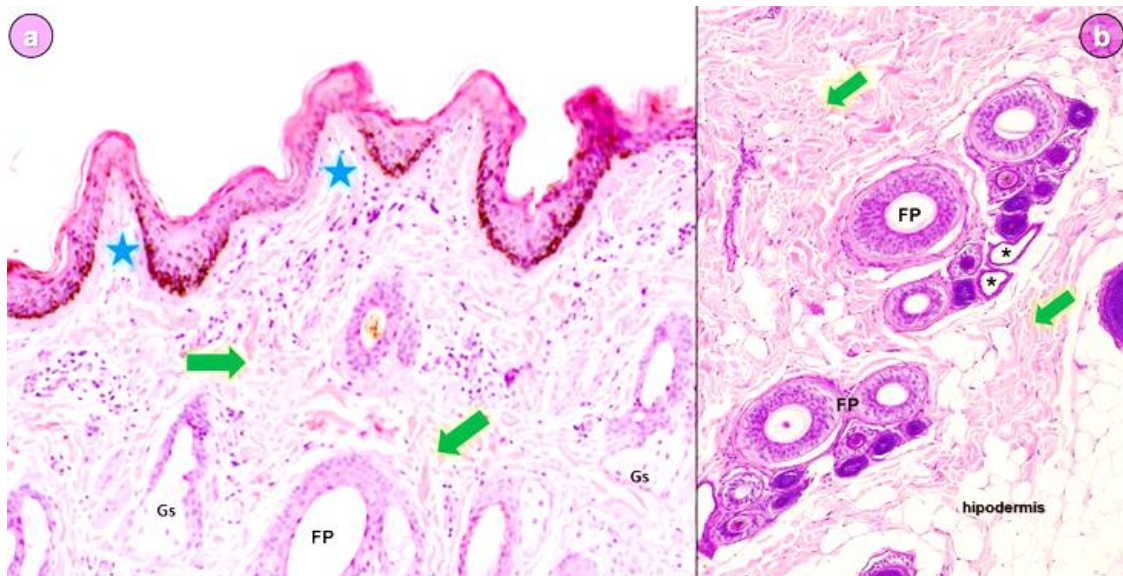


Figura 7: A. Piel fina de bovino. Estrellas: dermis papilar; flechas: dermis reticular; FP:(folículo piloso simple; Gs: glándula sebácea. B. Dermis e hipodermis de perro. Flechas: dermis reticular; asterisco: glándula sudorípara; FP: folículos pilosos compuestos. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP. 10X. HE.

Inervación

La piel posee diversos receptores sensoriales que corresponden a terminaciones periféricas de nervios sensitivos. También está inervada con terminaciones nerviosas motoras que llegan a los vasos sanguíneos, los músculos erectores del pelo y las glándulas sudoríparas.

La epidermis posee **terminaciones nerviosas libres**. Estas terminaciones nerviosas reciben estímulos sensoriales múltiples como tacto fino, calor, frío y dolor. Las terminaciones libres también rodean a la mayoría de los folículos pilosos y se fijan a su vaina radicular externa; son sensibles al movimiento del pelo. En el caso particular de las vibrisas o pelos táctiles la inervación es mucho más compleja. Además, existen **terminaciones nerviosas encapsuladas** de varios tipos que están encerradas en una cápsula de tejido conectivo: los discos de Merkel (ya descritos), los corpúsculos de Pacini, los corpúsculos de Meissner, los corpúsculos de Ruffini y los corpúsculos de Krause.

Los **corpúsculos de Pacini** son estructuras ovoides que se encuentran en la dermis y la hipodermis, son frecuentes en las almohadillas plantares de los carnívoros (**Fig. 1**). También aparecen en órganos internos; por ejemplo, son muy abundantes en el páncreas del gato. Se caracterizan por un poseer finas láminas concéntricas dispuestas de forma simétrica, que semejan al corte una rebanada de cebolla. El centro está ocupado por la terminación nerviosa amielínica que no se ramifica, por fuera existe una gruesa cápsula laminada formada de fibroblastos modificados separados por fibras colágenas y líquido tisular. Funcionan como mecanorreceptores de adaptación rápida; reaccionan a la **presión** y a las **vibraciones** a través del desplazamiento de las láminas capsulares. Este desplazamiento provoca la despolarización del axón.

Los **corpúsculos de Meissner** están situados en las papilas del estrato papilar de la dermis y son receptores del **tacto**. Por lo general, son cilindros de extremos adelgazados y tienen una orientación perpendicular a la superficie de la piel (**Fig. 1**). Dentro de una cápsula de fibroblastos aplanados que los rodea, poseen una o dos terminaciones de fibras nerviosas amielínicas que describen trayectos en espiral; entre ellas se disponen algunas células de Schwann.

Los **corpúsculos de Ruffini** son alargados y fusiformes. Están formados por una delgada cápsula de tejido conectivo que encierra un espacio lleno de líquido tisular. El componente nervioso consiste en una sola fibra mielínica que perfora la cápsula, y se ramifica para formar una arborización densa de terminaciones axónicas delgadas, que finalizan en una pequeña dilatación bulbosa (**Fig.1**). Son **mecanorreceptores** de adaptación rápida que se sitúan en la dermis reticular.

Los **corpúsculos de Krause** (bulbos de Krause) son redondeados y consisten en terminaciones axónicas enrolladas, rodeadas por una cápsula relativamente delgada (**Fig. 1**). Son particularmente abundantes en la piel de los órganos externos del sistema reproductor. Actualmente se cree que reaccionan ante la presión y no ante el frío como se pensaba antiguamente.

Hipodermis

La hipodermis une la dermis, según la región, a los músculos, las aponeurosis o los periostios subyacentes. La hipodermis está constituida por tejido conectivo laxo y en especial por tejido adiposo blanco que constituye una gran reserva de lípidos (**Fig. 1 y 7**). El espesor de la hipodermis varía con la región, la especie, el estado nutricional y el ambiente del animal entre otros factores. En algunos animales forma grandes masas que constituyen el panículo adiposo. Los depósitos de

abundante tejido adiposo (grasa estructural) en la hipodermis son características de las almohadillas carpianas, metacarpianas/metatarsianas y digitales, donde actúan como amortiguadores.

Anexos cutáneos

Los anexos cutáneos constantes derivan de brotes epidérmicos que penetran en el mesénquima subyacente durante el desarrollo embrionario. Ellos son: los folículos pilosos y sus pelos, las vibrisas, las glándulas sudoríparas apocrinas y merocrinas, y las glándulas sebáceas. Además, existen algunos anexos presentes solamente en algunas especies como pezuñas, cascos, cuernos, etc. que se caracterizan por la gran cornificación de la epidermis.

Pelos y folículos pilosos

El pelo y los folículos pilosos son anexos cutáneos exclusivos de los mamíferos. En las especies domésticas el **pelo** cubre el cuerpo entero; con excepción de las almohadillas de las patas, las pezuñas, el glande del pene, las uniones mucocutáneas y los pezones de algunas especies. La función primaria de los pelos es contribuir al aislamiento térmico al retener una capa de aire entre la epidermis y el exterior; también otorgan protección mecánica y participan de la comunicación social. Además, en muchos mamíferos, proveen de una coloración de “camuflaje” que los confunde con el ambiente. Los pelos están fijados en una invaginación tubular de la epidermis denominada folículo piloso que se extiende hacia la dermis y a veces hasta la hipodermis; el pelo se origina a partir de las células de este folículo piloso.

Folículos pilosos

El folículo piloso se divide en cuatro regiones: infundíbulo, istmo, protuberancia y bulbo (**Fig. 1**). El **infundíbulo** se extiende desde el orificio superficial del folículo hasta la altura de la desembocadura de su glándula sebácea asociada y, como consecuencia, constituye una parte del conducto pilosebáceo se utiliza como vía de descarga por la que discurre la secreción sebácea. El **istmo** se extiende desde el infundíbulo hasta la zona de la inserción del músculo erector del pelo. La **protuberancia folicular** sobresale del folículo piloso cerca de la inserción del músculo erector del pelo y contiene células madre epidermofoliculares. El **segmento inferior** del folículo en crecimiento tiene un diámetro casi uniforme excepto en su base, donde se expande y forma el bulbo piloso. El **bulbo piloso** es el segmento terminal engrosado del folículo que se sitúa en la dermis o en la hipodermis. El bulbo piloso rodea a una papila de tejido conectivo (**papila dérmica**) con capilares sanguíneos. En la región profunda del bulbo se encuentra la **matriz folicular** que es comparable con el estrato basal de la epidermis, porque posee melanocitos y células madre epidermofoliculares que originan a las células del pelo y de la vaina radicular interna del folículo (**Fig. 7 y 8**). Por encima del bulbo, el folículo piloso está formado por las **vainas radiculares epiteliales interna y externa**. Por fuera de esta última existe una vaina dérmica de tejido conectivo.

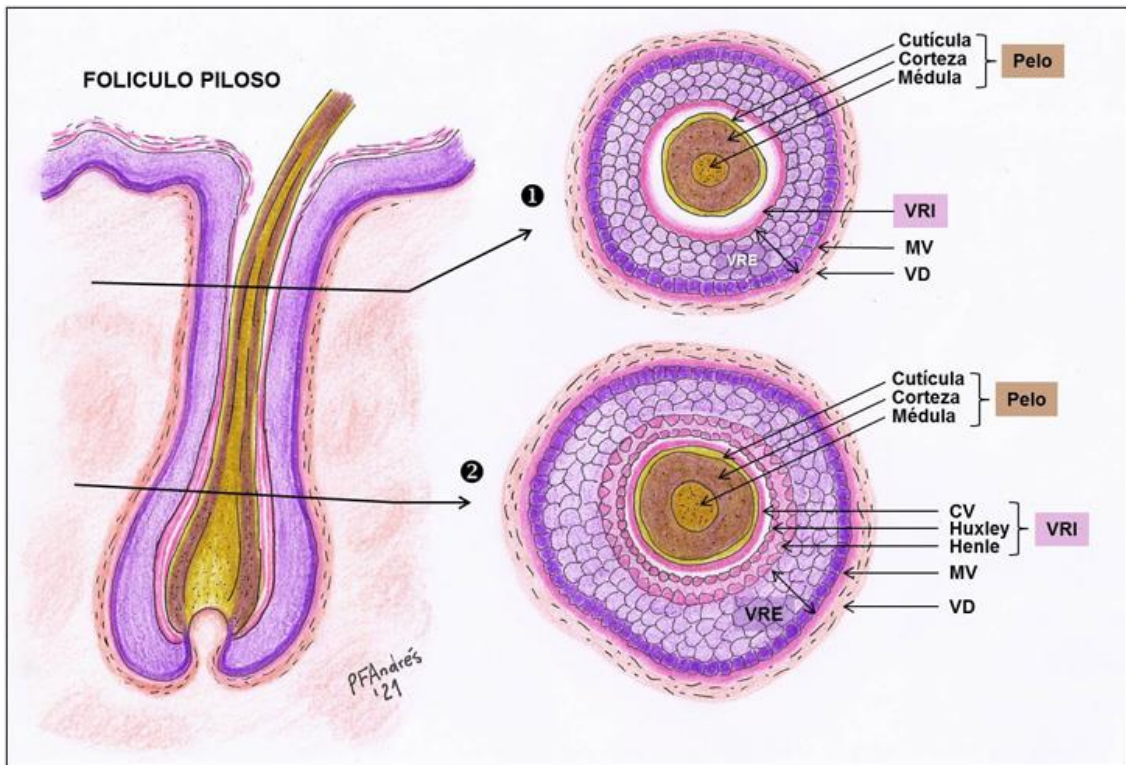


Figura 8: Esquema de un folículo piloso. 1: Corte transversal del folículo piloso realizado cerca de la desembocadura del pelo. 2: Corte transversal realizado cerca del bulbo. VRE: vaina radicular externa; VRI: vaina radicular interna; Huxley: capa de Huxley; Henle: capa de Henle; CV: cutícula de la vaina; MV: membrana vítrea; VD: vaina dérmica. Autor: PFAL (ver ref.).

La **vaina radicular interna** (Fig. 8 y 9) está en contacto directo con el pelo y se origina en la región de la matriz. Rodea el pelo en crecimiento y termina a la mitad del folículo piloso, en el sitio donde desembocan las glándulas sebáceas y comienza el infundíbulo piloso. Las células cornificadas de la vaina radicular interna terminan descamándose, de modo que la vaina desaparece a la altura de la desembocadura de la glándula sebácea. Está conformada por tres capas: la cutícula de la vaina radicular, la capa de Huxley y la capa de Henle. La cutícula de la vaina radicular interna es una capa única de células planas dispuestas como tejas, con sus bordes libres orientados hacia abajo. Estos bordes se unen estrechamente con los de la cutícula del pelo asegurando así su fijación. Por fuera de la cutícula, la capa de Huxley está formada por una o dos capas de células muertas, pero que conservan aún su núcleo, y contienen gránulos de **trichialina** formados por profilagrina y trichialina, dos proteínas que intervienen en el empaquetamiento de los filamentos intermedios necesario para la cornificación. La capa de Henle es la más externa y está integrada por una empalizada de células, inicialmente cúbicas, que se aplanan y cornifican perdiendo su núcleo.

La **vaina radicular externa** está formada en toda su extensión por células vivas que son continuación directa de los estratos basal y espinoso de la epidermis. Cerca de la desembocadura del folículo se incorporan también a la vaina los estratos granuloso y córneo. Hacia el bulbo, la vaina radicular externa se adelgaza progresivamente y termina fusionándose con las células

de la matriz. La membrana basal engrosada, llamada membrana vítrea, separa al folículo de la **vaina dérmica**.

El **músculo erector del pelo** se fija a la vaina dérmica y al estrato papilar. Está formado por tejido muscular liso y su contracción refleja eriza el pelo (**Fig. 1 y 10**). El músculo es particularmente prominente en la piel del gato y en el dorso de la piel de los caninos. Está innervado por el sistema simpático y responde a liberaciones abruptas de adrenalina y noradrenalina por lo que se contrae en situaciones de miedo o ante una posible pelea, de esta manera aumenta el volumen aparente del animal con fines de intimidación defensiva. También se contrae como respuesta al frío, en este caso el erizamiento de los pelos es importante para el aislamiento térmico ya que permite retener una capa de aire más gruesa entre el manto piloso y la piel que dificulta los intercambios calóricos con el ambiente. En el cerdo existen también músculos interfoliculares, que unen a los folículos entre sí y no tienen función conocida. En el sitio de inserción del músculo erector del pelo existe un engrosamiento de la vaina radicular externa (promontorio) donde se alojan las células madre epidermofoliculares. Estas células pueden autorrenovarse u originar linajes celulares específicos que se ubicarán tanto en el folículo como en la epidermis.

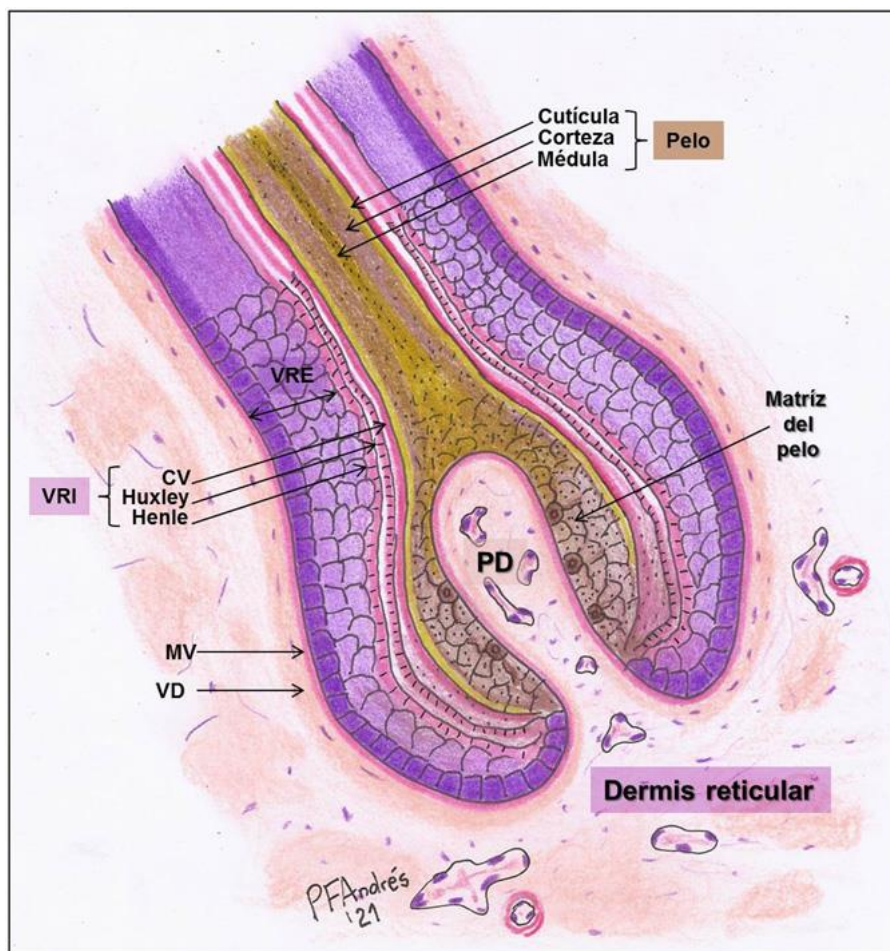


Figura 9: Corte longitudinal de un folículo piloso a la altura del bulbo. VRE: vaina radicular externa; VRI: vaina radicular interna; Huxley: capa de Huxley; Henle: capa de Henle; CV: cutícula de la vaina; MV: membrana vítrea; VD: vaina dérmica; PD: papila dérmica. Autor: PFA (ver ref.).

Tipos de folículos pilosos

Los folículos pilosos se clasifican en **primarios** y **secundarios**. Los folículos primarios tienen un gran diámetro, están implantados profundamente en la dermis o incluso en la hipodermis y generalmente están asociados con glándulas sebáceas, glándulas sudoríparas apocrinas y músculos erectores. El pelo que emerge de estos folículos primarios se denomina pelo de guarda.

Los folículos secundarios no se implantan tan profundamente en la dermis como los primarios y nunca llegan a la hipodermis. Se ubican alrededor de los primarios. Pueden presentar glándulas sebáceas, pero en general carecen de glándulas sudoríparas y músculo erector del pelo. Los pelos de estos folículos se denominan pelos secundarios, son más cortos y delgados y carecen de médula.

Los folículos conformados por un solo tipo de pelo se denominan folículos simples (**Fig. 7Ay 10A**). Los folículos compuestos son conjuntos de varios folículos que, a la altura de la abertura de la glándula sebácea, se fusionan y sus pelos emergen juntos a través de un único orificio externo. Los folículos compuestos están constituidos, generalmente, por un único folículo primario y varios folículos secundarios. Este tipo de disposición en los folículos compuestos es característica, por ejemplo, del perro, pero la cantidad de folículos secundarios que rodea a los primarios varía mucho según las razas (**Fig. 7B y 11**). Sin embargo, algunas razas caninas (por lo general de pelo corto) sólo poseen folículos simples. El gato posee folículos compuestos con dos a cinco folículos secundarios. También se encuentran folículos compuestos en caprinos, en ovinos y en muchas especies de roedores. En los camélidos sudamericanos (llama, vicuña, guanaco y alpaca), en casi la totalidad de la piel los folículos son compuestos, con una gran cantidad de folículos secundarios. La abundancia de esos folículos compuestos le otorga un gran aislamiento térmico a estos animales que viven en condiciones extremas de temperatura y se relaciona con la calidad comercial de su manto piloso.

En la especie humana y en los cerdos los folículos secundarios solo existen en la etapa prenatal de la ontogenia. Los equinos y bovinos tienen sólo folículos primarios. En los ovinos la lana siempre se origina a partir de folículos secundarios.

Pelos

Los pelos están formados por una raíz que está dentro del folículo piloso y un tallo que sobresale. El tallo del pelo está conformado de adentro hacia afuera por una médula (que puede o no estar presente), una corteza y una cutícula (**Fig. 8 y 9**). La **médula** está compuesta por células cornificadas grandes y espacios llenos de aire, la **corteza** está conformada por células cornificadas muy unidas entre sí y la **cutícula** consiste en células cornificadas planas dispuestas como tejas de un tejado. La coloración del pelo depende de la cantidad y la distribución de la melanina presente en la corteza. El pelo blanco es el resultado de la ausencia de melanina, junto con la refracción de la luz que ocurre en los espacios de aire ubicados entre las células de la médula. Los pelos pueden ser lisos, ondulados o rizados. La curvatura del pelo está determinada por una desviación del bulbo piloso de la línea recta, por la posición excéntrica del pelo en el folículo y

por una cornificación asimétrica. Algunos mamíferos presentan una reducción de pelos y otros una ausencia total de ellos, como los cetáceos. Los pelos pueden modificarse y constituir espinas como sucede en los puercoespines y erizos. Las espinas sirven para la autodefensa y la absorción de impactos.

Los pelos no se renuevan continuamente como las células de la epidermis, sino que tienen un ciclo que consta de distintas etapas: el **anágeno** (el pelo crece), el **catágeno** (el crecimiento del pelo se detiene) y el **telógeno** (el pelo se atrofia y luego cae). En muchos mamíferos, como el perro, las etapas del ciclo poseen estacionalidad y existen épocas con mayor caída de pelos que se continúan con etapas en que predomina el anágeno.

Las ovejas poseen cuatro tipos diferentes de pelos: **lana**, **pelos típicos**, **fibras heterotípicas** y **kemp**. La lana ovina es de crecimiento continuo y carece de médula, presenta ondulaciones que son típicas para cada raza. Los pelos típicos (medulados) se ubican en las razas productoras de lana en regiones especiales como los garrones; sin embargo, en otras razas pueden encontrarse en diversas regiones y son mucho más abundantes. Las fibras heterotípicas son un intermedio entre lana y pelo, poseen una médula discontinua. Por último, el **kemp** es un tipo de pelo muy grueso y con abundante médula, que se encuentra en los animales muy jóvenes y podría tener una función termorreguladora.

Todos los pelos de un animal constituyen el **manto piloso** que presenta grandes variaciones y que en mamíferos como las ovejas y los camélidos sudamericanos tienen importancia comercial, por su uso para la confección de prendas¹²³.

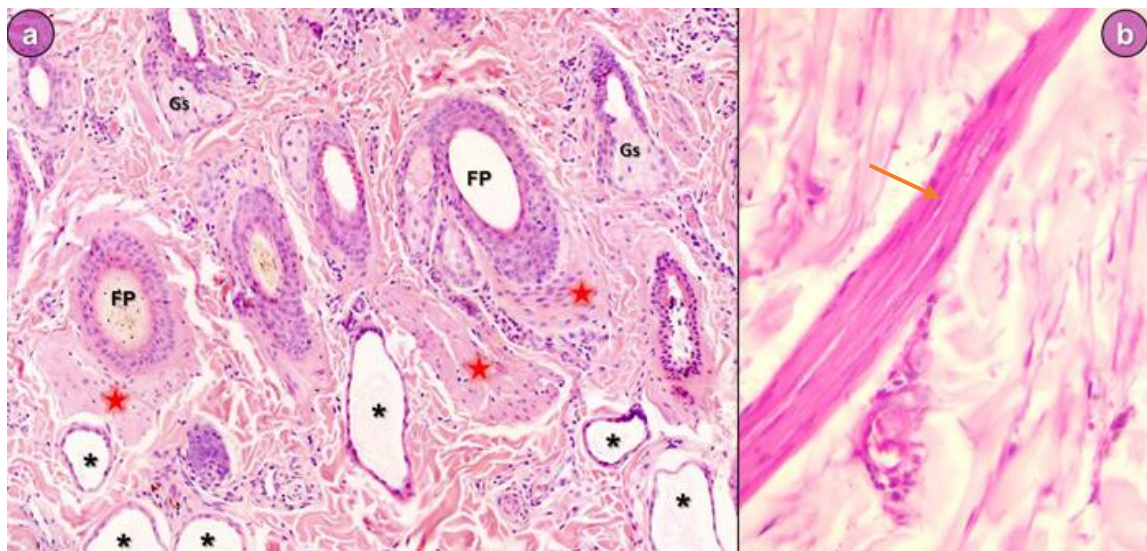


Figura 10: A. Dermis de piel fina de bovino. FP: folículos pilosos simples; Gs: glándulas sebáceas; asteriscos: glándulas sudoríparas apocrinas; estrellas: músculo erector del pelo. B. Dermis de piel fina de perro. Flecha: músculo erector del pelo cortado longitudinalmente. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología. A..10X. B. 40X. HE.

¹²³ En las ovejas y los camélidos se realiza la esquila que consiste en la extracción del tallo de los pelos mediante un corte, sin producir daño al animal. La cría de animales que deben sacrificarse para su uso en peletería, como los visones o las chinchillas, es cada vez menos frecuente.

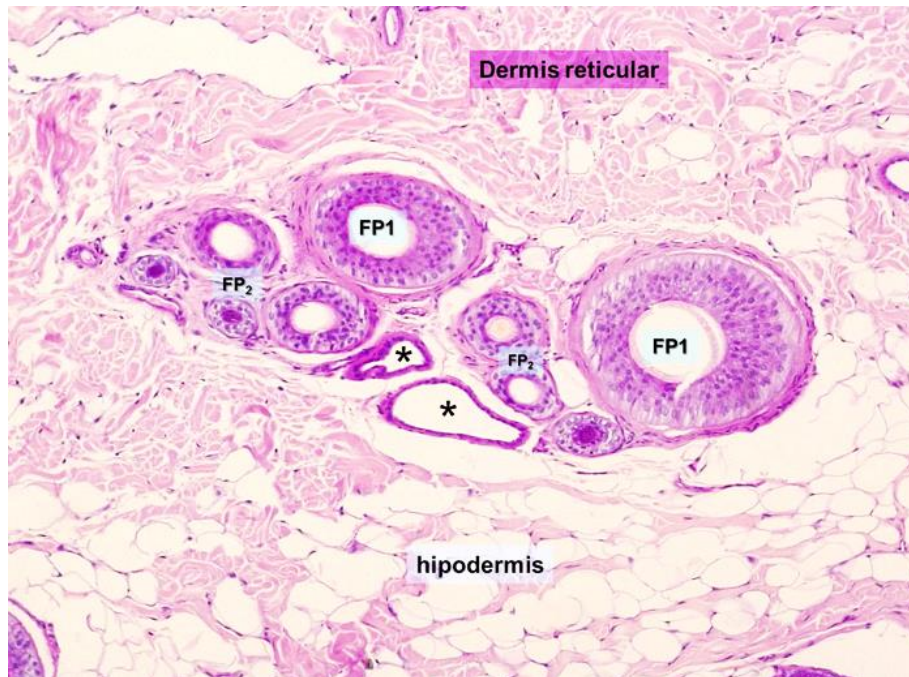


Figura 11. Piel fina e hipodermis de perro. FP1: folículo piloso primario; FP2: folículos pilosos secundarios; asteriscos: glándulas sudoríparas apocrinas. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología 10X. HE.

Vibrisas

Las vibrisas (**pelos táctiles** o pelos sinusales) son estructuras especializadas de la piel de los mamíferos que poseen función sensorial. Los animales nocturnos dependen en gran medida de los pelos táctiles, para poder desplazarse en la oscuridad. En mamíferos domésticos son pelos gruesos que se ubican principalmente en la zona superior a los labios, donde forman los bigotes de los carnívoros y roedores, la zona superciliar y el mentón. En algunos mamíferos las vibrisas se encuentran distribuidas en todo el cuerpo como sucede, por ejemplo, en los manatíes. Los folículos de las vibrisas (**Fig. 12**) están formados por una gruesa cápsula de tejido conectivo que se constriñe en su extremo distal en un anillo fibroso denominado cuerpo cónico que encierra la glándula sebácea. Cada folículo posee vainas radicales interna y externa, la membrana vítrea y, rodeándolo, una vaina mesenquimática. Entre la cápsula y la vaina mesenquimática existen dos **senos sanguíneos**: uno anular superior, más superficial, y el otro cavernoso inferior, más profundo. La vaina mesenquimática envía trabéculas al seno cavernoso inferior. En el seno anular, la vaina mesenquimática origina el *ringwulst* (que corresponde a un denso collar de tejido conectivo). Este patrón es más frecuente en mamíferos terrestres y ha sido observado en marsupiales, roedores y carnívoros. En otros mamíferos, como por ejemplo en los armadillos, el espacio entre la vaina mesenquimática y la cápsula está ocupado totalmente por un seno cavernoso y carecen de *ringwulst*. Cada vibrisa es inervada por una ramificación del nervio infraorbital, así como de varios nervios superficiales. El folículo de la vibrisa está asociado con mecanorreceptores como discos de Merkel, entre otros.

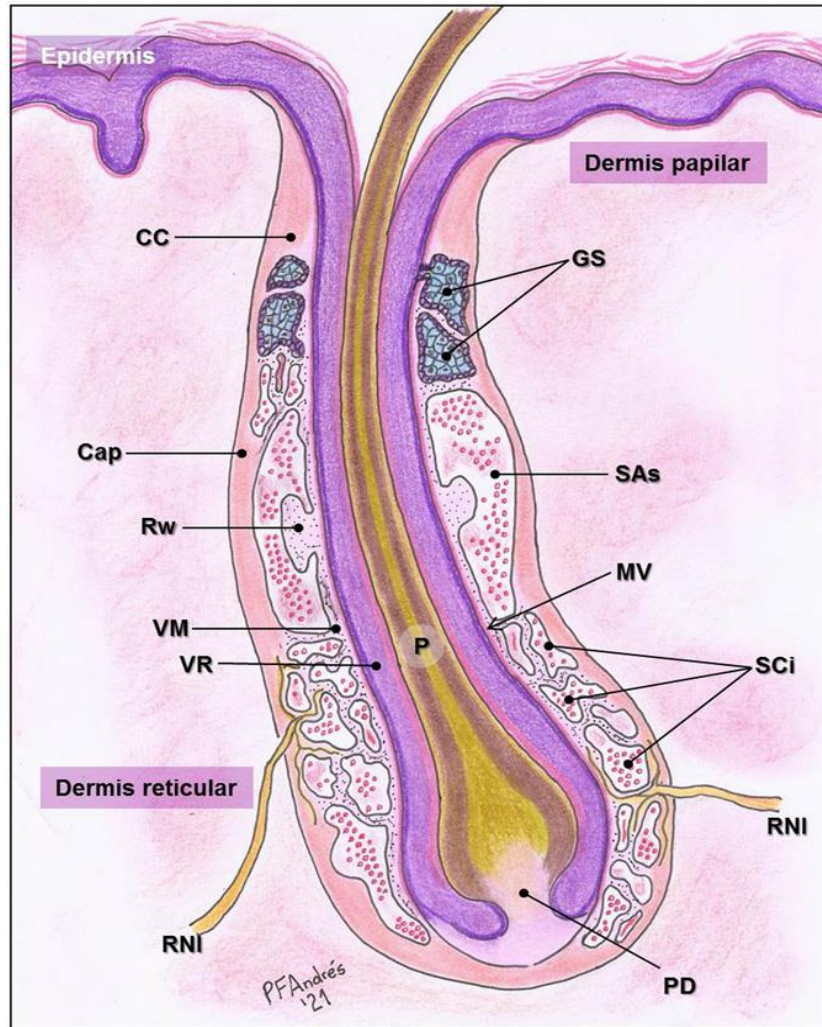


Figura 12. Corte longitudinal de una vibrisa de carnívoro. P: pelo; CC: cuerpo cónico; GS: glándula sebácea; VR: vaina radicular; MV: membrana vítrea; VM: vaina mesenquimática; Rw: ringwulst; SAs: seno anular superior; SCi: seno cavernoso inferior; Cap: cápsula; RNI: ramas nervio infraorbital; PD: papila dérmica. Autor: PFAL (ver ref.).

Glándulas cutáneas

En la superficie de la piel desembocan distintos tipos de glándulas. Las **glándulas sebáceas** producen una secreción rica en lípidos y desembocan en los folículos pilosos. Las **glándulas sudoríparas** secretan un fluido acuoso (el sudor) y son de dos tipos: las merocrinas que desembocan directamente en la piel y las apocrinas que liberan su producto en el folículo piloso. Si bien estas glándulas se ubican diseminadas por el tegumento pueden, en algunos casos, agruparse y formar órganos independientes, que son muy variables entre las distintas especies.

Glándulas sebáceas

Las glándulas sebáceas son glándulas alveolares simples o compuestas que generalmente se conectan con los folículos pilosos, en cuya desembocadura liberan su producto, el sebo, mediante un mecanismo holocrino (**Fig.1**). Las células sintetizan grandes cantidades de lípidos y se desencadena una muerte celular programada por apoptosis conforme el producto lipídico se va acumulando. Las glándulas sebáceas se originan durante la ontogenia como brotes de la vaina radicular externa del folículo piloso y la cantidad de glándulas por folículo es variable. En ciertas zonas sin pelo, tales como el conducto anal, el prepucio de algunas especies y las glándulas mamarias de las yeguas, el sebo se libera directamente sobre la superficie de la piel a través de un conducto de epitelio estratificado.

Los adenómeros de las glándulas sebáceas son esféricos, y se encuentran rodeados por una vaina delgada de tejido conectivo que se confunde con la dermis circundante (**Fig. 9 y 13**). Las células de estos adenómeros se disponen en distintas capas. Las **células basales** son células madre, que se dividen asimétricamente y originan a las secretorias, denominadas **sebocitos**, las que se hipertrofian porque se cargan progresivamente de vacuolas lipídicas. Al mismo tiempo su núcleo se condensa y las células mueren en las capas más superficiales. Las células muertas pasan a ser el producto de secreción de la glándula. Varios adenómeros pueden liberar su secreción en un mismo conducto. El conducto desemboca en el infundíbulo del folículo piloso y ambos forman el conducto pilosebáceo que transporta el sebo hacia el exterior (**Fig. 13B**).

El sebo es una secreción oleosa formada por una compleja mezcla de lípidos (triacilglicéridos, esteroides cerosos y escualeno), que difunde por la superficie de la piel y sobre los pelos ayudando a retener la humedad, manteniendo la piel blanda y flexible y el pelaje brillante. El sebo también posee funciones antibacterianas, antifúngicas y antioxidantes. Estas glándulas revisten importancia clínica por su tendencia a las infecciones.

Aunque todas las glándulas son similares en su estructura general, varían en tamaño y forma en las diferentes partes del cuerpo y difieren considerablemente entre las distintas especies. En algunos mamíferos existen agrupamientos de glándulas sebáceas asociadas con sudoríparas. Esta combinación de ambos tipos de glándulas se encuentra por ejemplo en las regiones infra-orbital e interdigital de las ovejas. Algunas áreas de la piel como las almohadillas plantares, las garras y los cuernos carecen folículos pilosos y de glándulas sebáceas. El cerdo, caracterizado por una piel con escasos lípidos, posee glándulas sebáceas rudimentarias.

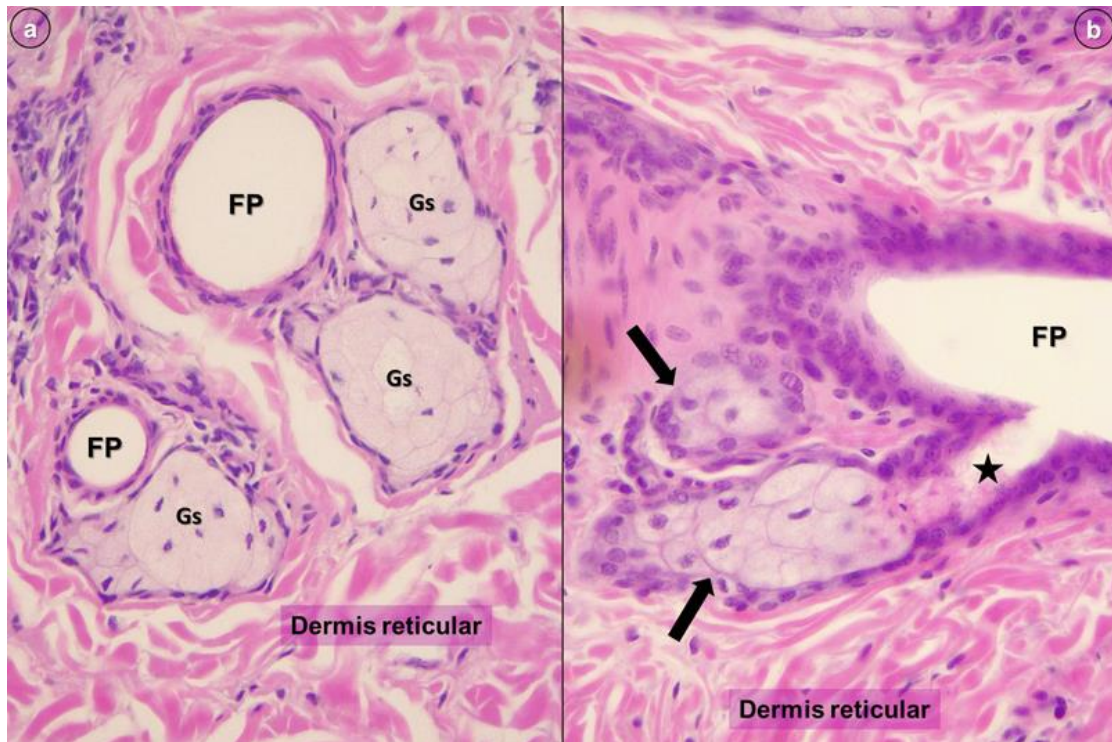


Figura 13. Piel fina de bovino. A. FP: folículo piloso; Gs: adenómero de glándula sebácea. B. Flecha: adenómero de glándula sebácea; estrella: conducto de desembocadura en el folículo piloso; FP: folículo piloso. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología. FCV UNLP. HE. 40X.

Glándulas sudoríparas

Están presentes en casi todos los mamíferos con algunas excepciones como por ejemplo los cetáceos y manatíes, especies de vida exclusivamente acuática. En algunos roedores sólo se encuentran en ciertas regiones especializadas como las almohadillas plantares y el mentón. Existen dos tipos de glándulas sudoríparas denominadas apocrinas y merocrinas. Estos nombres se originaron porque hace algunas décadas se consideraba que ambas glándulas poseían diferente modo de secreción. Posteriormente, a partir de estudios realizados con microscopía electrónica, se determinó que el mecanismo secretor es principalmente merocrino en ambos casos, pero por tradición se mantuvo la nomenclatura.

Las **glándulas sudoríparas apocrinas** son las predominantes en los animales domésticos y están asociadas con los folículos pilosos (**Fig. 1**). Su localización en la especie humana, por el contrario, está restringida a determinadas zonas (como axilas, pezones e ingles). El adenómero de las glándulas sudoríparas apocrinas es de luz amplia y puede ser de tipo glomerular (enrollado, en ovillo). En perros y gatos, los adenómeros pueden ser tortuosos o serpenteantes. En ruminantes, la luz está dilatada, generando la apariencia de grandes sáculos. Los adenómeros de las glándulas apocrinas están compuestos por un epitelio simple con células cúbicas o cilíndricas, más altas cuando su actividad es mayor, y de citoplasma acidófilo (**Fig. 10 y 14**). La superficie apical de las células suele tener una protrusión vesiculosa donde está contenida la secreción (**Fig. 14**). Durante mucho tiempo se creyó que esta parte de la célula se desprendía hacia la luz y formaba el producto de secreción apocrino. Los adenómeros están rodeados por **células mioepiteliales**. Estas glándulas almacenan su producto de secreción en la luz hasta que se

produce la liberación de la secreción por la contracción de las células mioepiteliales. El conducto excretor es recto, revestido por tejido epitelial cúbico biestratificado y termina cerca de la desembocadura del folículo piloso. La función de estas glándulas varía entre los distintos mamíferos. Las glándulas apocrinas son menos activas en cabras y gatos. La secreción es abundante tan sólo en los **equinos y bovinos** en los cuales participa en la **termorregulación**. En los equinos el sudor producido por las glándulas apocrinas es más acuoso, contiene albúmina, urea y sales. En los **restantes mamíferos** domésticos la secreción es escasa, viscosa y odorífera. En estas especies no participa de manera importante en la termorregulación, y se cree que interviene en procesos de **comunicación olfatoria** entre individuos, tales como la atracción sexual, la marcación territorial y el reconocimiento entre animales de la misma especie.

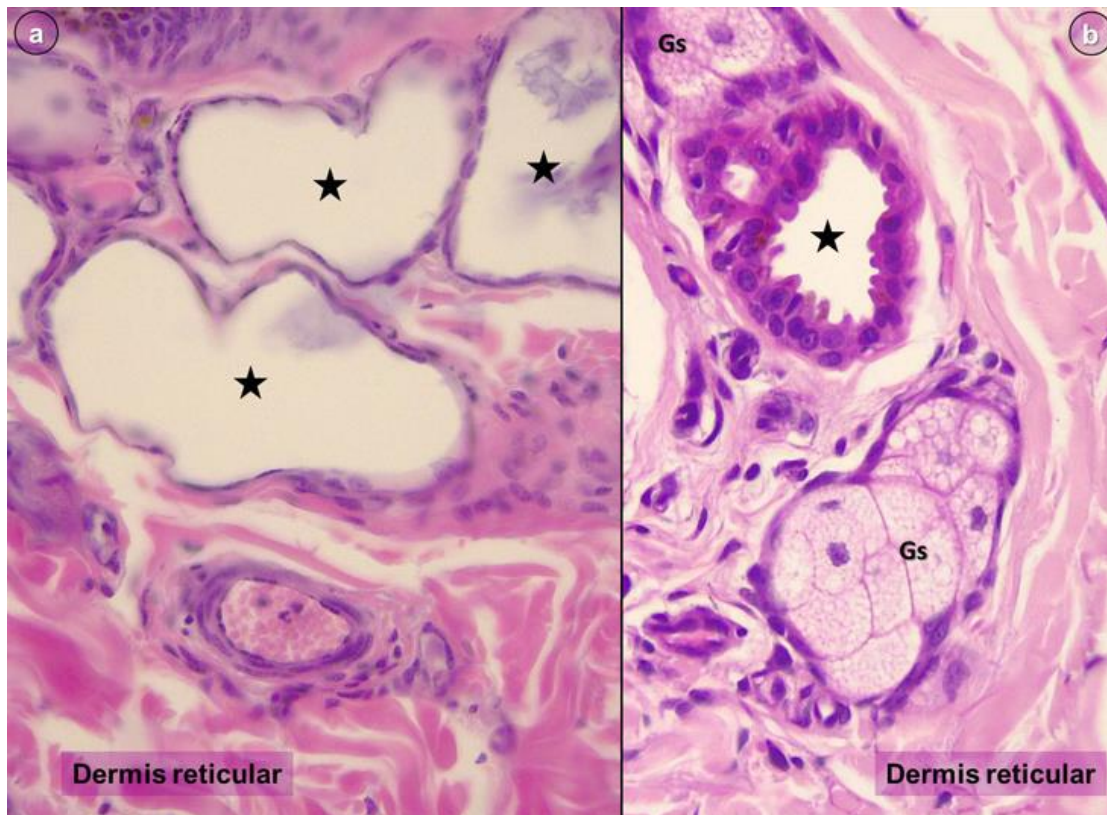


Figura 14. A. Piel fina de bovino. Estrellas: adenómeros de glándulas sudoríparas apocrinas. b. Piel fina de perro. Estrellas: adenómeros de glándulas sudoríparas apocrinas; Gs: adenómeros de glándulas sebáceas. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología. FCV-UNLP. HE. A. 10X. B. 40X.

Las **glándulas sudoríparas merocrinas** son las que predominan en la especie humana y en otros primates; sin embargo, en los mamíferos domésticos se restringen a determinadas áreas de **piel gruesa**, carentes de pelo, como las almohadillas plantares y el hocico de los carnívoros, la ranilla del pie equino y el órgano carpiano del porcino (**Fig. 1 y 15**). Sus adenómeros son tubulares, por lo general de tipo glomerular. Su luz puede ser estrecha como en los carnívoros, o sacular (amplia), como en los rumiantes. El adenómero puede estar exclusivamente en la dermis o, como en la almohadilla plantar de los carnívoros, llegar a la hipodermis. El tejido epitelial que forma el adenómero es cúbico simple con dos tipos de células secretoras denominadas

claras y oscuras, de difícil diferenciación con HE. Las **células claras** se caracterizan por la abundancia de glucógeno, secretan el componente acuoso del sudor. Las **células oscuras** poseen RER y complejo de Golgi muy desarrollados, son secretoras de glicoproteínas. El citoplasma apical contiene gránulos de secreción maduros. El adenómero está rodeado por **células mioepiteliales**. Los conductos están formados por epitelio cúbico biestratificado. A diferencia de las glándulas apocrinas, las glándulas sudoríparas merocrinas desembocan directamente en la superficie epidérmica, sin relación con los folículos pilosos. La porción secretora de las glándulas produce una secreción de composición semejante a la de un ultrafiltrado del plasma, acuoso y rico en electrolitos. La resorción de una pequeña cantidad de Na^+ y agua en el conducto excretor genera la liberación de un sudor hipotónico hacia la superficie de la piel. Esta solución acuosa hipotónica posee una baja concentración de proteínas y cantidades variables de NaCl , urea, ácido úrico y amonio. Por lo tanto, las glándulas merocrinas también actúan como **excretoras**. El sudor producido por las glándulas merocrinas en el ser humano contribuye a la termorregulación, a través de la pérdida de energía calórica necesaria para la evaporación del agua del sudor sobre la superficie del cuerpo. Dado el escaso desarrollo que tienen estas glándulas en la mayoría de los mamíferos no humanos, se cree que esta función termorreguladora es poco relevante. La secreción de las glándulas merocrinas asociadas con las almohadillas plantares de muchos mamíferos protege al animal ante la fricción excesiva contra el piso.

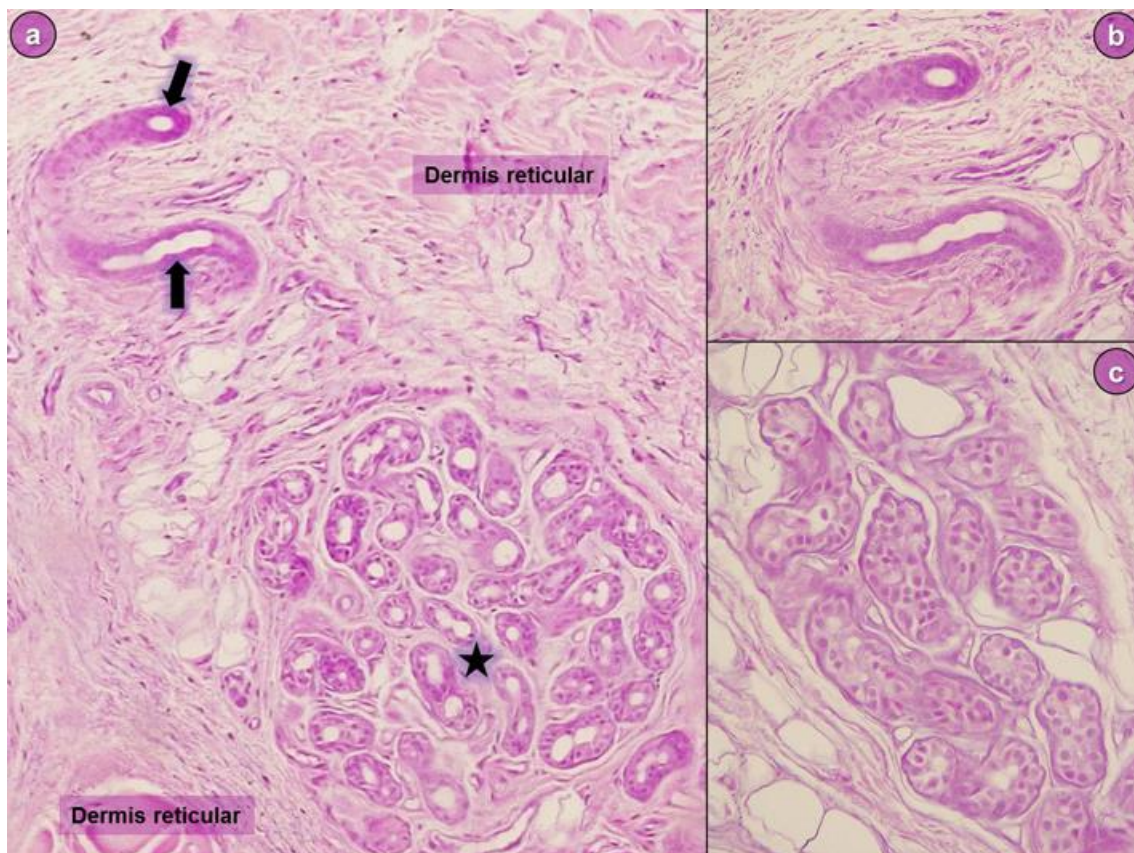


Figura 15. Piel gruesa de pulpejo (almohadilla plantar) de gato. A. Glándula sudorípara merocrina. Estrella: adenómero tubular enrollado; flechas: distintas porciones del conducto. B. Conducto glandular. C. Adenómero de una glándula sudorípara merocrina. A. 10X. B y C. 40X. HE.

Glándulas especiales del tegumento

Además de las glándulas sebáceas y sudoríparas que se encuentran distribuidas en la mayor parte del tegumento, existen agrupamientos de estas glándulas que constituyen órganos. Su existencia y distribución varía mucho entre las distintas especies de mamíferos. Muchas de estas glándulas secretan feromonas y son importantes para el reconocimiento entre los individuos de distinto sexo o para marcar los territorios.

Existen algunas glándulas que se encuentran en la región anal que fueron descritas previamente.

El **órgano mentoniano del cerdo** es una estructura esférica formada por glándulas sudoríparas apocrinas y sebáceas con algunas vibrisas y numerosos corpúsculos de Meissner.

El **órgano submentoniano del gato** se localiza en el espacio intermandibular. Está dividido en lobulillos formados por glándulas sebáceas que vierten su producto a una cavidad central. Los lobulillos glandulares están rodeados por tejido muscular estriado esquelético y abundantes terminaciones nerviosas. La secreción producida por cada lobulillo se libera en la superficie de la piel mediante un conducto común que se forma por la reunión de los conductos de cada adenómero. Estos conductos no se asocian con folículos pilosos. Los gatos utilizan la secreción para marcar territorio; para ello frota la glándula contra los objetos que desean marcar y así se vacía su contenido. El exceso de actividad de esta glándula es la causa de la enfermedad conocida como acné felino.

Las **glándulas carpales del cerdo** se ubican en la zona medial de la región carpal. Están constituidas por lobulillos formados por adenómeros de glándulas sudoríparas merocrinas. Cada lobulillo drena la secreción mediante un conducto de epitelio cúbico biestratificado; este último a su vez desemboca en un divertículo revestido por tejido epitelial plano estratificado que atraviesa dermis y epidermis y desemboca en la superficie de la piel.

Los **senos interdigitales del ovino** se ubican en la piel de la región proximal de los espacios interdigitales. Contienen algunos folículos pilosos asociados con glándulas sebáceas y abundantes glándulas apocrinas. El ovino también posee **senos inguinales** de estructura similar. Las glándulas que se encuentran en estos senos inguinales producen feromonas que, en la hembra, son reconocidas por los corderos lactantes y le permiten identificar con precisión a su madre dentro del rebaño. Pese a que existe en ambos sexos, esta glándula está regulada por las hormonas sexuales y sus células secretoras poseen receptores para las hormonas estrógenos, prolactina y progesterona.

Las **glándulas supracaudales** son grupos de glándulas sebáceas que se encuentran en el dorso de la cola de los carnívoros.

Especializaciones tegumentarias

Son estructuras que, por lo general, poseen un sostén óseo revestido por piel con la epidermis muy cornificada. Su existencia varía entre los distintos mamíferos, son ejemplo de ellas: los cas-

cos de los equinos, las pezuñas de cerdos, camélidos y rumiantes, los cuernos de algunos rumiantes, las garras, que se encuentran en los carnívoros entre otros mamíferos, y las uñas. No poseen los estratos típicos de la epidermis y no contienen células con gránulos de queratohialina. La dermis suele poseer abundantes papilas y la hipodermis falta en algunos sectores, en los que la dermis contacta directamente con el hueso. Cumplen funciones de protección y defensa.

Casco

El casco es el revestimiento del extremo distal del dedo equino. Anatómicamente, se divide en tres porciones principales, la **pared**, la **suela** y la **cuña** (Fig. 16). En su región proximal se une al resto de la piel mediante el borde coronario; en esta zona la epidermis forma una estructura delgada con forma de cinta que se denomina **periopto**. La **pared** (tapa o muralla), es la porción del casco que es visible cuando el pie se encuentra apoyado sobre el suelo. Abarca desde el borde coronario hasta la suela. Está separado de la suela por la **línea blanca** (alba o del herrador), que es más blanda que el resto de la pared y no es pigmentada. La superficie basal del casco está formada hacia craneal y a los lados por la **suela** (palma), y hacia caudal en el centro por la **cuña** (ranilla u horqueta) que tiene forma triangular. La superficie externa del casco es lisa, con estrías paralelas entre sí, que se dirigen desde borde coronario al borde distal.

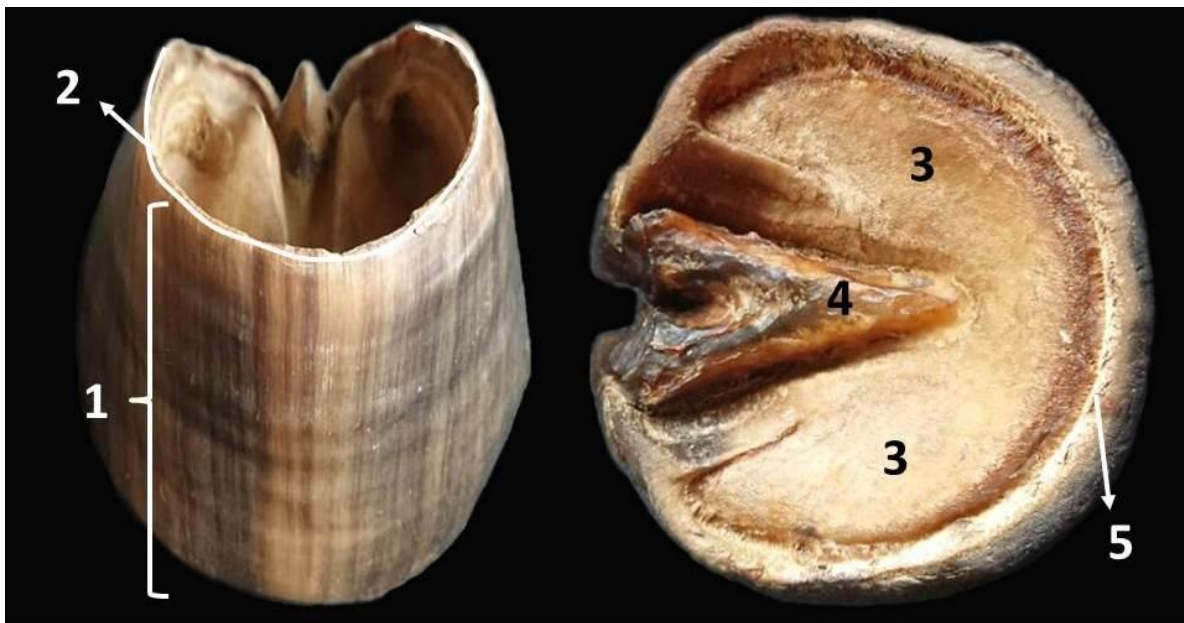


Figura. 16. Fotografías. Componentes córneos del casco equino. Izquierda: Frente. Derecha: vista palmar. 1: pared; 2: borde coronario; 3: suela; 4: cuña; 5: línea blanca. Piezas anatómicas pertenecientes a la Colección Histórica del Museo de Anatomía Veterinaria "Dr. Víctor Manuel Arroyo", FCV-UNLP.

La epidermis de la pared del casco consta de tres regiones que se denominan estratos¹²⁴: **externo** (perióplico o tectorio), **coronario** (medio o protector) y **laminar** (interno) (**Fig.17**). La epidermis protege al pie de la deshidratación y de la invasión de agentes que pueden producir lesiones. Posee un estrato germinativo similar al de cualquier epitelio estratificado, pero en el resto de su espesor no posee los estratos epidérmicos de la piel sino que forma estructuras especializadas cornificadas: túbulos córneos, cuernos intertubulares papilas y láminas epidérmicas.

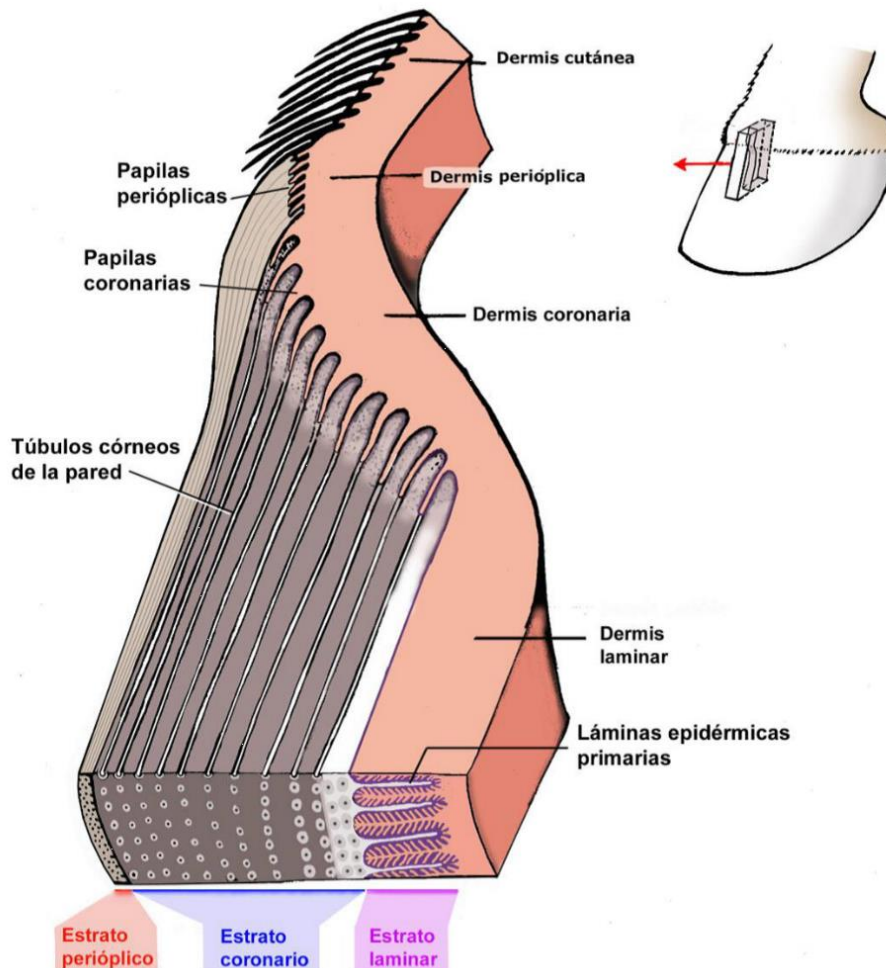


Figura. 17. Elementos epidérmicos y dérmicos que constituyen el casco. Tomado y modificado de Claver, J. 2016. Gentileza Dr. J. Claver. Los términos dermis y corion en estas estructuras son sinónimos.

La dermis, que en el casco se denomina **corion**, posee grandes papilas que varían según las capas de la epidermis con que limiten. La dermis del casco está muy vascularizada e inervada y posee abundantes fibras elásticas. Las regiones dérmicas se denominan según los estratos con que contactan: perióplica, coronaria y laminar (**Fig. 17, 18 y 19**).

¹²⁴ El uso del término estratos en la descripción del casco es diferente al que se aplica en la epidermis en general; no existe ninguna equivalencia entre los estratos perióplico, coronario y laminar del casco con ninguno de los estratos epidérmicos.

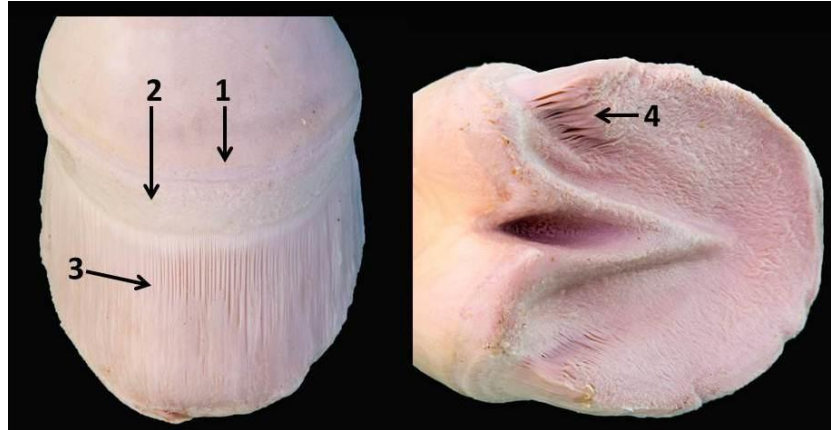


Figura 18. Fotografía. Componentes dérmicos del casco equino (Corion). Izquierda: Frente. Derecha: vista palmar. 1: corion perióptico; 2: corion coronario; 3: corion laminar; 4: láminas dérmicas de la suela. Piezas anatómicas pertenecientes a la Colección Histórica del Museo de Anatomía Veterinaria “Dr. Víctor Manuel Arroyo”, FCV-UNLP.

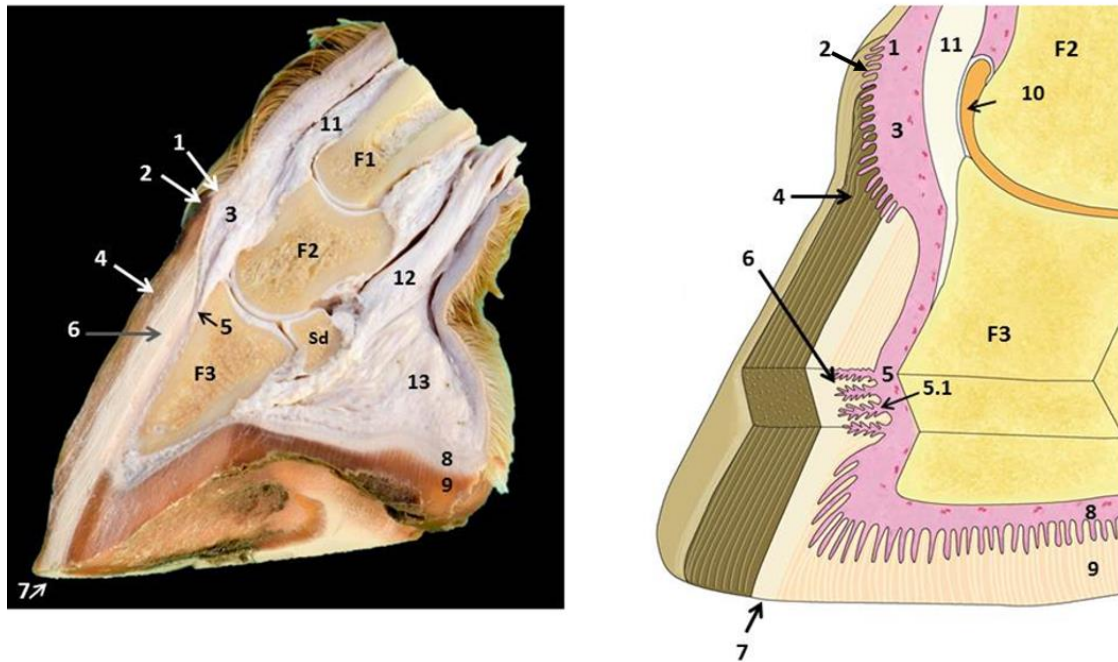


Figura 19. Corte sagital del dedo equino. Izquierda: pieza anatómica del dedo de un potrillo. Derecha: esquema. 1: corion perióptico; 2: estrato externo; 3: corion coronario; 4: estrato coronario; 5: corion laminar; 5.1: lámina dérmica primaria; 6: estrato laminar, se señala una lámina epidérmica primaria; 7: línea blanca; 8: corion de la cuña; 9: epidermis de la cuña; 10: articulación interfalángiana distal; 11: tendón del extensor digital común. 12: tendón del flexor digital profundo; 13: almohadilla digital; F1: falange proximal; F2.: falange media; F3: falange distal; Sd: sesamoideo distal. Izquierda: pieza anatómica perteneciente a la Colección Histórica del Museo de Anatomía Veterinaria “Dr. Víctor Manuel Arroyo”, FCV-UNLP. Derecha: esquema autora: Victoria V. Torres (VVT).

El **estrato externo** incluye al **perioplo** y al **tectorio**, este último es una capa muy delgada formada por escamas córneas que es la continuación del perioplo en distal. Es más grueso en los potrillos por lo que evita la deshidratación del casco durante el crecimiento. En animales gerontes es más delgado y el tectorio puede desaparecer. Las células epiteliales superficiales del perioplo forman túbulos córneos no pigmentados y cuernos intertubulares ubicados entre

ellos. Los **túbulos córneos** están constituidos por capas de células cornificadas dispuestas de forma concéntrica, en su porción más central las células poseen menos queratina y tienen un aspecto vacuolado, son similares a las células de la médula de pelo. Entre los túbulos se encuentran **cuernos intertubulares** formados por capas de células cornificadas superpuestas entre sí y con el eje mayor paralelo al suelo. Los túbulos se disponen paralelos entre si y perpendiculares al suelo.

El **estrato coronario** es el de mayor grosor y dureza de toda la pared del casco. Se origina debajo del perioplo, a la altura del borde coronario. Su estrato germinativo se interdigita con las papilas del corion coronario de la dermis que son más largas y gruesas que en el estrato externo. En distal también forma túbulos córneos que se disponen de la misma forma que en el estrato externo, esta disposición genera las estriaciones observadas externamente. Entre ellos se ubican los cuernos intertubulares (**Fig. 20**) que pueden poseer células con inclusiones de melanina. Los cuernos intertubulares constituyen el componente de mayor resistencia mecánica; mientras que los túbulos córneos, redireccionan las líneas de fuerza que se generan como consecuencia del impacto con el piso, esto contribuye a la prevención de fracturas. La densidad de los túbulos es mayor hacia el exterior.

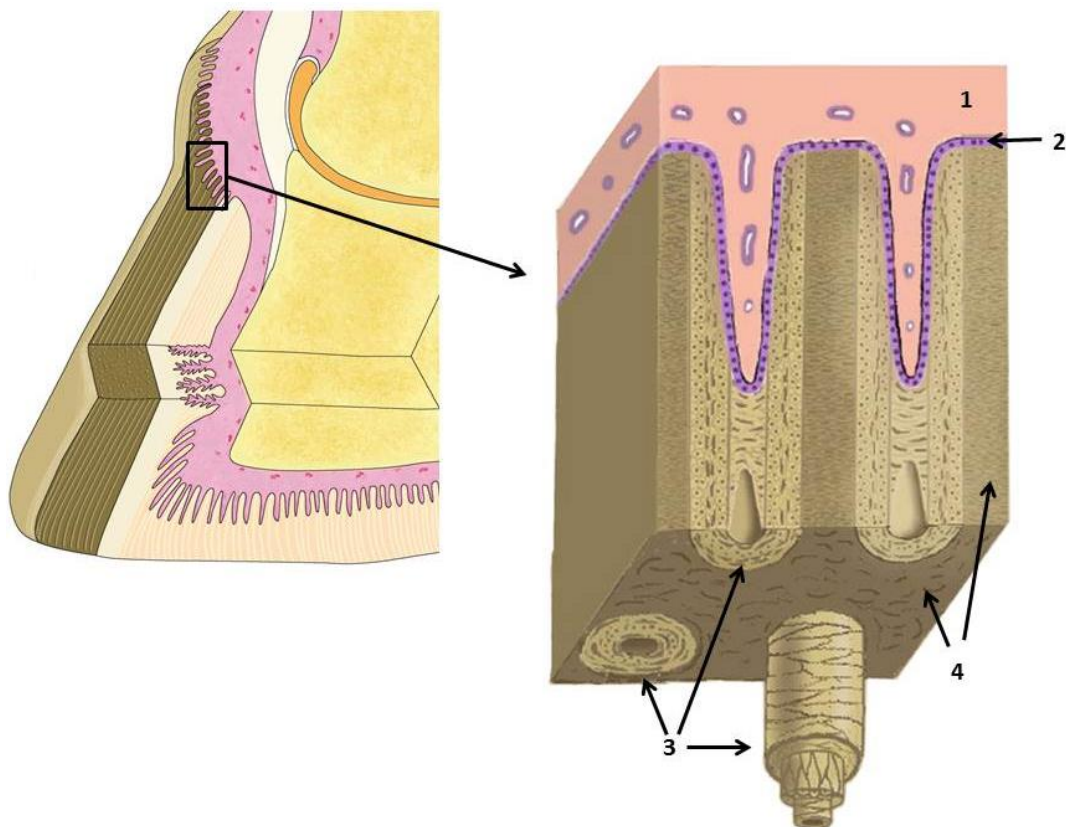


Figura 20. Esquemas. Izquierda: Dedo equino. Esquemas. Derecha: ampliación de la imagen de la izquierda en un corte sagital. 1: dermis (corion) coronaria; 2: estrato germinativo de la epidermis; 3: túbulos córneos; 4: cuernos intertubulares. Izquierda: autora VVT (ver ref.). Derecha: Tomado y modificado de Claver, J. 2016. Gentileza Dr. J. Claver.

El **estrato laminar**, está formada por diversas láminas córneas, primarias y secundarias, todas ellas no pigmentadas. Las láminas secundarias parten del estrato germinativo, de la

epidermis, poseen células nucleadas no cornificadas que contactan con la lámina basal, todas ellas terminan en las láminas primarias, formadas por células anucleadas y cornificadas. Cada casco equino posee entre 500 y 600 láminas primarias, a su vez cada una con 150-200 láminas secundarias. En su porción más externa, las láminas epidérmicas primarias se fusionan por su base con los cuernos tubulares e intertubulares del estrato coronario. Hacia el interior del casco, las láminas epidérmicas se interdigitan con las láminas primarias y secundarias de la dermis que están muy vascularizadas (**Fig. 21 y 22**). En esta zona las proyecciones dérmicas se denominan láminas y no papilas por la forma que poseen. La disposición en láminas primarias y secundarias de ambos tejidos incrementa la zona de contacto entre dermis y epidermis, formando el **engranaje querato-podofiloso**, importante en la sujeción del casco y en la amortiguación de golpes. Esta zona, por su menor cornificación, es más blanda y elástica; cuando el casco golpea contra el piso las laminillas se deforman y como consecuencia reducen la tensión y aseguran una transferencia homogénea de la energía durante el momento de la carga máxima del pie equino.

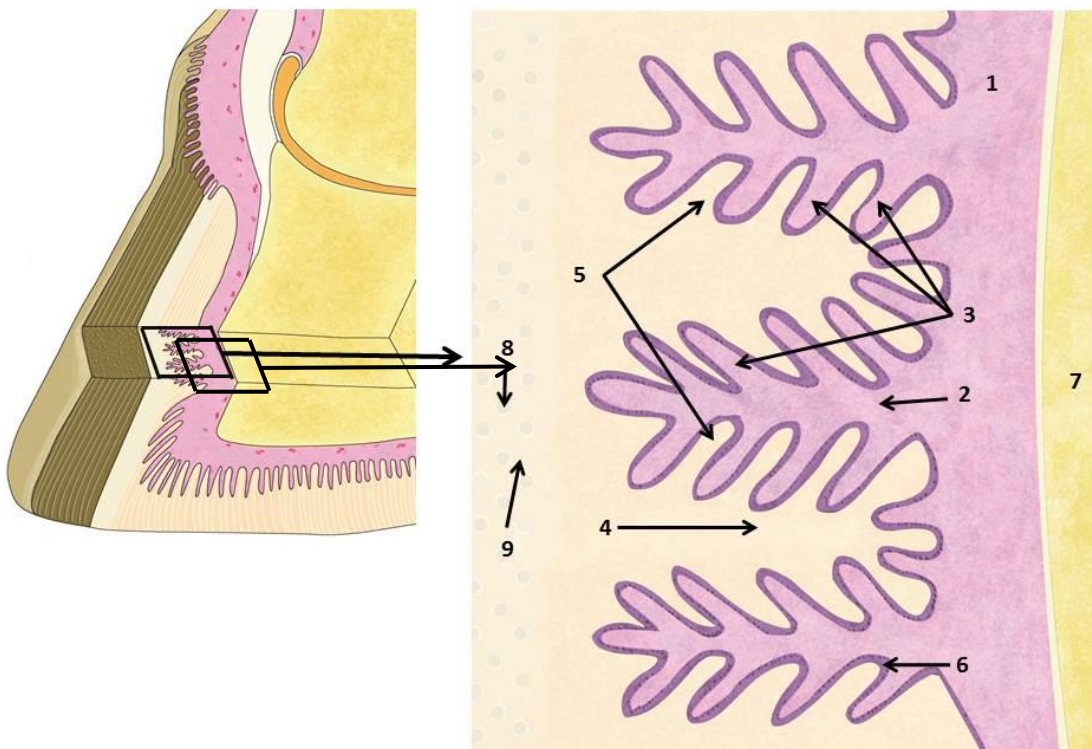


Figura 21. Izquierda: corte sagital del dedo equino. Derecha: corte trasversal de la zona remarcada. 1: corion laminar; 2: lámina dérmica primaria; 3: láminas dérmicas secundarias; 4: lámina epidérmica primaria; 5: láminas epidérmicas secundarias; 6: estrato germinativo de la epidermis; 7: falange distal; 8: túbulos córneos; 9: cuernos intertubulares. Autora: VVT (ver ref.).

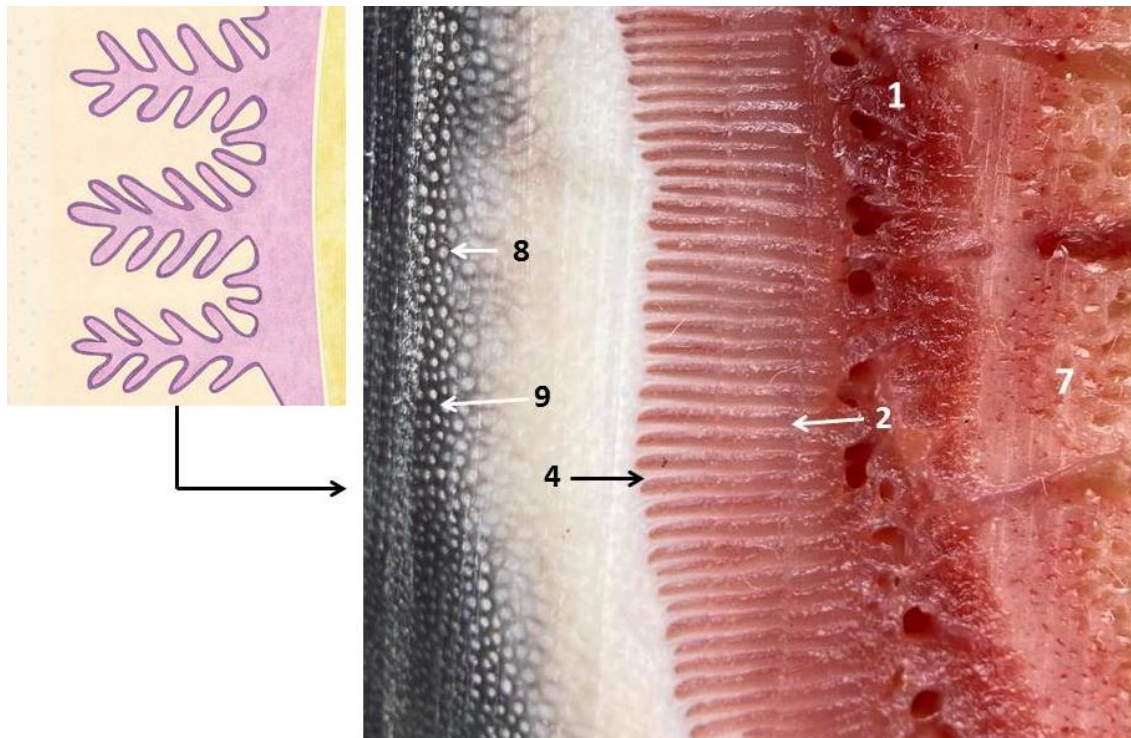


Figura 22. Estrato y corion laminar, corte transversal del dedo equino. Izquierda: esquema: Derecha: fotografía. 1: corion laminar; 2: lámina dérmica primaria; 4: lámina epidérmica primaria; 7: falange distal; 8: túbulos córneos; 9: cuernos intertubulares. Imagen izquierda: autora VVT (ver ref.). Imagen derecha: Lindsey Field, *The study of the equine hoof*. Gentileza: Lindsey Field.

La ultraestructura del engranaje querato-podofiloso también presenta características que incrementan la superficie de contacto entre el epitelio y el tejido conectivo, como el gran plegamiento del sector basal de la membrana plasmática de las células epiteliales. En estas células son muy abundantes los hemidesmosomas. Además, esta región de contacto se remodela continuamente por la acción de enzimas del grupo de las metaloproteínas de matriz. Cualquier alteración de este sector del pie, especialmente cuando se produce una actividad excesiva de estas enzimas, puede desencadenar la separación de la dermis y la epidermis que es causa de laminitis equina, una enfermedad muy grave de los caballos. La hipodermis es muy delgada y está firmemente adherida al periostio de la tercera falange.

En la unión con la suela se forma la **línea blanca**. En esta zona únicamente se encuentran la parte más interna del estrato coronario y la totalidad del interno. Por sus características permite una conexión elástica pero firme entre la pared y la suela. Esta zona es utilizada para los herrajes porque pueden ingresar los clavos sin penetrar en la dermis (**Fig. 23**).

En la **suela** la epidermis posee túbulos córneos y cuernos intertubulares, los túbulos son perpendiculares al suelo. Los cuernos son más blandos que en la pared. Las papilas dérmicas son más largas y en su parte más profunda se unen al periostio de la falange distal. La hipodermis es gruesa.

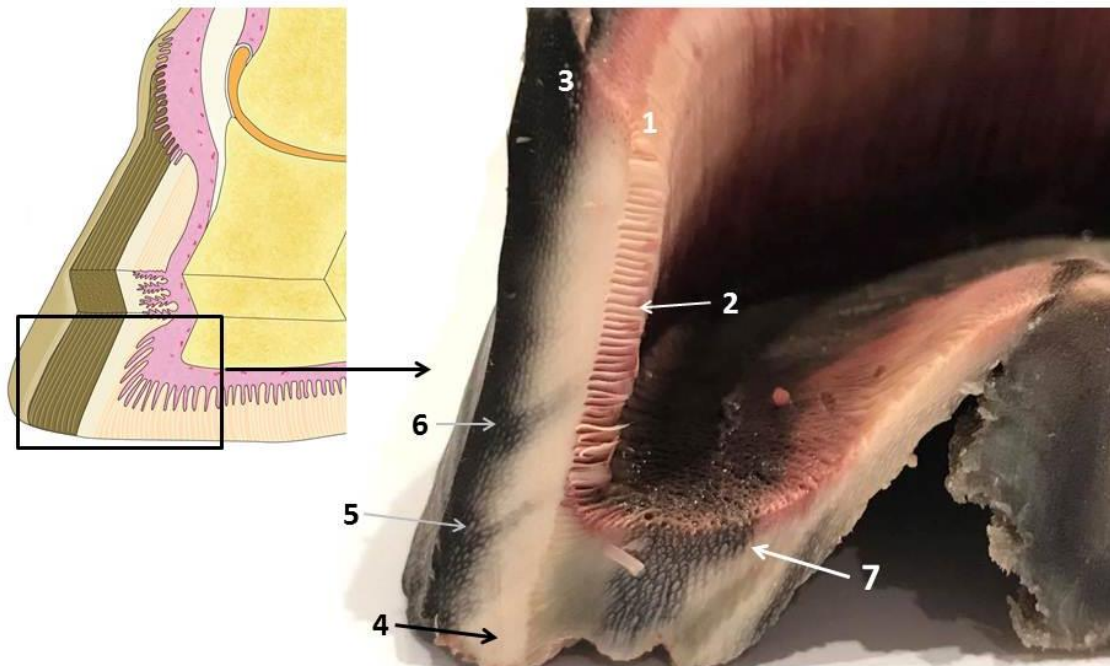


Figura 23. Estrato coronario y laminar de la pared y suela del dedo equino. Corte sagital. Izquierda: esquema. Derecha: fotografía. 1: estrato laminar; 2: lámina epidérmica primaria; 3: estrato coronario; 4: línea blanca; 5: túbulos córneos.; 6: cuernos intertubulares; 7: epidermis de la suela. Izquierda: autora VVT (ver ref.). Imagen: derecha: Lindsey Field; *The study of the equine hoof*. Gentileza Lindsey Field.

La **cuña** posee una estructura similar a la de la suela, aunque los túbulos córneos y los cuernos intertubulares son más blandos y poseen mayor elasticidad, por poseer un grado menor de cornificación. Las papilas dérmicas de la cuña son más cortas. La hipodermis es particularmente gruesa y forma la **almohadilla digital** que está constituida por una masa de tejido adiposo separado por tejido conectivo rico en fibras elásticas y colágenas. En esta almohadilla se ubican los adenómeros de glándulas sudoríparas merocrinas, ramificadas. Esta conformación le otorga a la ranilla la posibilidad de absorber los choques del casco y que este se expanda hacia los laterales durante el apoyo contra el piso.

La composición química y la disposición particular de las estructuras epidérmicas que forman al casco le otorgan elasticidad y movimiento, que le permite soportar el peso del animal y las fuerzas ejercidas sobre él. La flexibilidad de los componentes córneos del casco dependen de su estado de hidratación, el casco se vuelve mucho más duro cuando el suelo es duro y seco, y es mucho más elástico cuando el suelo es blando y húmedo, ya que tiene la capacidad de absorber líquidos del medio externo con el que contacta .

La dermis se encuentra muy vascularizada; la sangre es transportada hasta el casco por las arterias digitales y el drenaje es realizado por las venas digitales. Existen anastomosis arteriovenosas que son muy abundantes en la base de las láminas dérmicas primarias. Las anastomosis arteriovenosas permiten la termorregulación del casco, proceso particularmente importante por el riesgo que posee de congelarse, al igual que otras estructuras terminales del cuerpo como las orejas. Las venas carecen de válvulas, pero esta ausencia se compensa por el efecto de bombeo que se produce durante la fase de apoyo del pie, cuando los plexos arteriales son comprimidos

entre el casco y la tercera falange, favoreciendo el ascenso de la sangre. En cada lámina se encuentra un vaso linfático. El casco presenta numerosos receptores sensoriales.

El **crecimiento del casco** es continuo durante la vida del animal, la renovación de las estructuras superficiales córneas se debe a la capacidad proliferativa de las células basales de la epidermis. Los índices de proliferación celular son mayores en el reborde coronario y descienden hacia la región interna. Los túbulos, cuernos y láminas epidérmicas primarias presentan procesos de descamación en distal. El crecimiento de todas las estructuras es de 8 a 10 mm por mes que compensa el desgaste que sufre contra el suelo. En el caballo herrado este desgaste no ocurre y se debe realizar el desvasado que consiste en limar el casco.

Pezuñas

Las pezuñas son características de los mamíferos que apoyan dos dedos en el suelo (como los cerdos, rumiantes y camélidos). Poseen una estructura histológica similar a la descrita para el casco (**Fig. 24**). La diferencia más importante en la pared es que la capa interna sólo posee láminas primarias. El reborde coronario es proporcionalmente grueso. La suela es muy pequeña, en especial en el cerdo, y no existe cuña. Esta última está reemplazada por un bulbo de material córneo pero más blando que el de la pared.

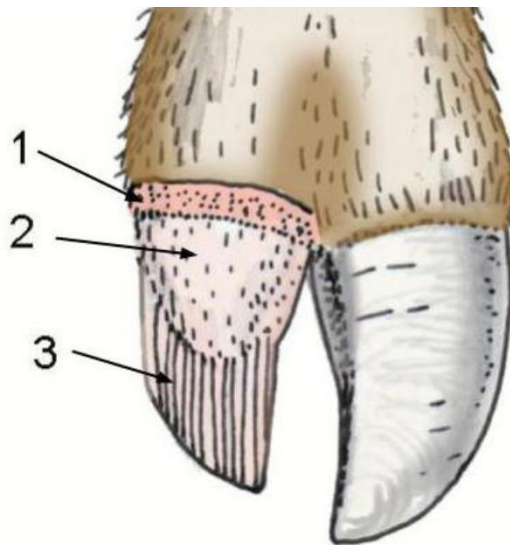


Figura 24. Pezuña. 1: corion perióptico; 2: corion coronario; 3: corion laminar. Tomado de Claver, J. 2016. Gentileza Dr. J. Claver.

Garras y uñas

Las garras se encuentran en algunos mamíferos como los carnívoros consisten en placas cornificadas que cubren la porción distal de los dedos. Están constituidas por una **pared** (placa ungueal) y una **suela**. Poseen un **reborde coronario** que es la zona donde se continúa con el resto de la piel, en esta zona la dermis tiene abundantes papilas. Un repliegue cutáneo, el **pliegue ungueal**, cubre el reborde coronario (**Fig. 25**). Desde la epidermis del reborde coronario surge el **perioplo** que cubre a la pared en su porción inicial. La pared está constituida por células

encima del pie. El tamaño y la forma de los espolones varían mucho entre las distintas razas equinas. La conformación de estas excrecencias es única e individual de cada equino, esa característica permite que sean utilizadas para la identificación animal.

Cuernos

Los cuernos son estructuras permanentes que tienen como soporte óseo a los procesos corneales del hueso temporal en muchos rumiantes; estos procesos se caracterizan por tener un amplio seno venoso en su interior. Es frecuente que se use incorrectamente el término para denominar estructuras que no son cuernos como las astas de los ciervos y los apéndices epidérmicos cornificados de los rinocerontes.

Los cuernos aparecen en todos los machos de la familia Bovidae (que incluye a los bovinos, los ovinos, los caprinos y los antílopes) y en algunos casos también en las hembras. La epidermis tiene la disposición de túbulos córneos y cuernos intertubulares, ya descrita en el casco (**Fig. 26**). Hacia la zona de unión con el resto de la piel se encuentra un componente epidérmico superficial, la **epiquera**, equivalente al perioplo del casco equino. La dermis forma papilas hacia la epidermis y se une directamente al periostio del hueso frontal sin que exista hipodermis. Los procesos corneales no son ramificados. Los cuernos son utilizados en la defensa frente a depredadores y en las luchas entre machos de algunas especies.

Las astas de los cérvidos son muy distintas de los cuernos. Por un lado su soporte óseo es ramificado y no es permanente, sino que se renueva cada año por la inducción estacional de hormonas hipofisarias y esteroides sexuales, en especial la testosterona. Las astas están revestidas por piel fina denominada terciopelo o felpa. La formación completa de las astas todos los años es un proceso único en los mamíferos que implica participación de células madre y numerosos factores de crecimiento. Por tal motivo, en la actualidad este proceso se estudia exhaustivamente por su potencial aplicación en medicina regenerativa.

El apéndice epidérmico cornificado de los rinocerontes no es un verdadero cuerno porque carece de soporte óseo; en realidad deriva de la epidermis y está formado por túbulos córneos rodeados de células cornificadas sin una disposición ordenada¹²⁵.

¹²⁵ A estas estructuras de los rinocerontes se le han atribuido propiedades curativas contra distintas enfermedades (incluido el SIDA) y afrodisíacas. Estas creencias, totalmente infundadas, llevaron el precio del kilo de estos apéndices córneos de rinocerontes a un valor superior al del kilo de oro. La caza furtiva, para extraerlos generó que tanto la especie africana como la asiática estén en riesgo. Recientemente se han desarrollado técnicas que permiten extraer sustancias odoríferas de estos apéndices que facilitan reconocer la especie a partir de ellos. Tomando como base los resultados obtenidos con esos procedimientos se están generando estrategias, como el uso de perros entrenados, para capturar a los cazadores furtivos.

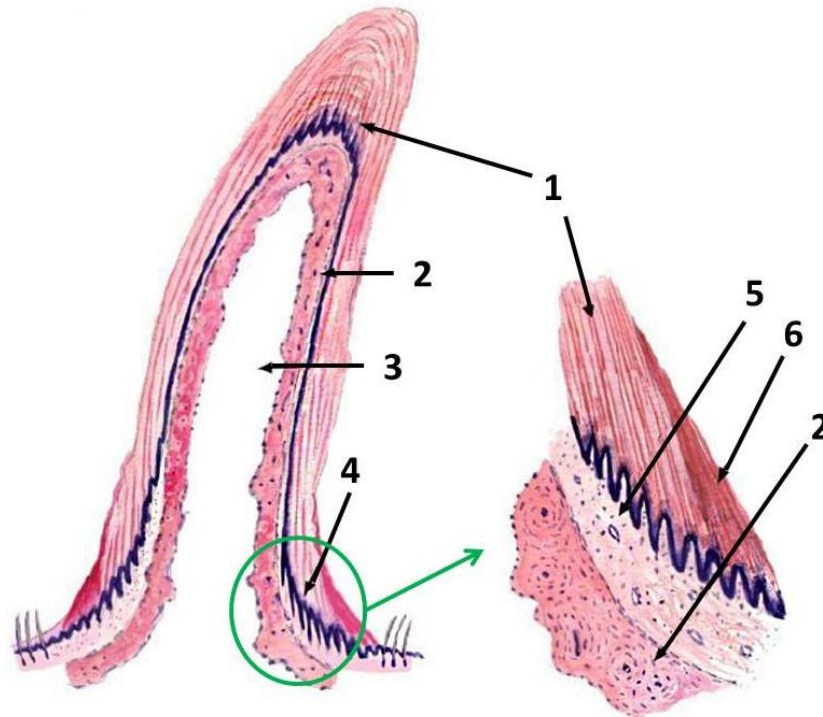


Figura 26. Esquema. Cuerno bovino en corte longitudinal. 1: túbulos córneos.; 2: hueso frontal; 3: seno cornual; 4: papilas; 5: dermis cornual; 6: epiguera. Tomado y modificado de Claver, J. 2016. Gentileza Dr. Juan Claver.

Referencias

- Agarwal, S., y Krishnamurthy, K. (2020). Histology, skin. En: *StatPearls*. Treasure Island: StatPearls Publishing.
- Alexandre-Pires, G.; Martins, C.; Galvão, A.M.; Miranda, M.; Silva, O.; Ligeiro, D.; Nunes, T. y Ferreira-Dias, G. (2017) Understanding the Inguinal sinus in sheep (*Ovis aries*)—Morphology, secretion, and expression of progesterone, estrogens, and prolactin receptors, *International Journal of Molecular Science*, 18, 1516. DOI: 10.3390/ijms18071516
- Alibardi, L. (2004) Dermo-epidermal interactions in reptilian scales: speculations on the evolution of scales, feathers, and hairs, *Journal of Experimental Zoology*, 302B, pp.365–383. DOI: 10.1002/jez.b.20028.
- Banks W.J. (1993). *Applied Veterinary Histology*. 3^{ra} ed. Missouri: Mosby.
- Bargmann, W. (1981). *Histología*. 4^{ta} ed. Barcelona: Espaxs.
- Bielli, A., Freitas-de-Melo, A., Genovese, P., Villagrán, M. y Ungerfeld, R. (2017) Antler velvet is thicker in adult than in yearling pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*): a histological study, *Folia Morphologica*, 76(2), pp. 269–276. DOI:10.5603/FM.a2016.007.
- Brown, T. M. y Krishnamurthy, K. (2020). Histology, dermis. En: *StatPearls*. Treasure Island: StatPearls Publishing.

- Brüel, A., Christensen, E.I., Trantum-Jensen, J., Qvortrup, K. y Geneser, F. (2015). *Geneser-Histología*. 4^{ta} ed. México D.F.: Editorial Médica Panamericana.
- Candi, E., Schmidt, R. y Melino, G. (2005) The cornified envelope: a model of cell death in the skin, *Nature Reviews. Molecular Cell Biology*, 6(4), pp. 328–340. DOI:10.1038/nrm1619.
- Chamut, S., Cancino, A.K. y Black-Decima, P. (2016) The morphological basis of vicuña wool: Skin and gland structure in *Vicugna vicugna* (Molina 1782), *Small Ruminant Research*, 137, pp. 124–129. DOI: 10.1016/j.smallrumres.2016.03.010.
- Claver, J. (2016). *Sistema tegumentario. Temas de Histología Veterinaria*. Buenos Aires: Facultad de Ciencias Veterinarias. UBA.
- Collitt, C.C. (2016). *The illustrated horse's foot: a comprehensive guide*. Amsterdam: Elsevier.
- Costanzo, A., Fausti, F., Spallone, G., Moretti, F., Narcisi, A. y Botti, E. (2015) Programmed cell death in the skin, *The International Journal Developmental Biology*, 59(1-3), pp. 73–78. DOI:10.1387/ijdb.
- Daradka, M., y Pollitt, C. C. (2004) Epidermal cell proliferation in the equine hoof wall, *Equine Veterinary Journal*, 36(3), pp. 236-241. DOI: 10.2746/0425164044877198.
- Ebara, S., Kumamoto, K., Matsuura, T., Mazurkiewicz, J. E. y Rice, F. L. (2002) Similarities and differences in the innervation of mystacial vibrissal follicle–sinus complexes in the rat and cat: a confocal microscopic study, *Journal of Comparative Neurology*, 449(2), pp.103-119. DOI: 10.1002/cne.10277
- Eurell, J. A. y Frappier, B. L. (2013). *Dellmann's Textbook of Veterinary Histology*. Nueva Jersey: John Wiley & Sons.
- Fawcett, D. W. (1995). *Tratado de Histología*. 12^{ma} ed. Boston: Interamericana Mc Graw Hill.
- Fleis, R. I. y Scott, D. W. (2010) The microanatomy of healthy skin from alpacas (*Vicugna pacos*), *Journal of Veterinary Diagnostic Investigation*, 22(5), pp. 716–719. DOI: 10.1177/104063871002200507
- Floyd, A. E. y Mansmann, R. A. (2009). *Podriatría Equina*. Buenos Aires: Editorial Inter-médica.
- Freeman, S. C., & y Sonthalia, S. (2020). Histology, Keratohyalin Granules. En: *StatPearls*. Treasure Island: StatPearls Publishing.
- Ham, A. W. y Cormack, D. H. (1983). *Tratado de Histología*. 8^{va} ed. Madrid: Interamericana Mc Graw Hill.
- Heckeberg N. S. (2017) Origination of antlerogenesis. *Journal of Morphology*, 278(2), pp. 182–202. DOI:10.1002/jmor.20628.
- Hieronimus, T. L., Witmer, L. M y Ridgely, R. C. (2006) Structure of white rhinoceros (*Ceratotherium simum*) horn investigated by X-ray computed tomography and histology with implications for growth and external form, *Journal of Morphology*, 267(10), pp.1172–1176. DOI: 10.1002/jmor.10465.
- Houben, E., De Paepe, K. y Rogiers, V. (2007) A keratinocyte's course of life. *Skin Pharmacology and Physiology*, 20(3), pp. 122–132. DOI:10.1159/000098163.
- Junqueira, L.C., & y Carneiro, J. (2015). *Histología Básica. Texto y atlas*. 12^{da} ed. México D.F.: Editorial Médica Panamericana.

- Khamas, W. A., Smodlaka, H., Leach-Robinson, J. y Palmer, L. (2012) Skin histology and its role in heat dissipation in three pinniped species, *Acta Veterinaria Scandinavica*, 54(1), pp. 1–10. DOI: 10.1186/1751-0147-54-46
- Krmpotic, C. M., Carlini, A. A., Galliari, F. C., Favaron, P., Miglino, M. A., Scarano, A. C. y Barbeito, C. G. (2014) Ontogenetic variation in the stratum granulosum of the epidermis of *Chaetophractus vellerosus* (Xenarthra, Dasypodidae) in relation to the development of cornified scales, *Zoology*, 117(6), pp. 392-397. DOI: 10.1016/j.zool.2014.06.003
- Krmpotic, C. M., Laube, P. F. A., Barbeito, C. G., Pombo, M. T., Scarano, A. C., Loza, C. M. y Carlini, A. A. (2020) Morphological diversity of facial vibrissae in *Chaetophractus vellerosus* (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae) and differential mechanoperception, *Zoology (Jena, Germany)*, 140. DOI: 10.1016/j.zool.2020.125773.
- Krmpotic, C. M., Loza, C. M., Negrete, J., Scarano, A. C., Carlini, A. A., Guerrero, A. y Barbeito, C. G. (2018) Integument in Antarctic seals: A comparative study and its relation to extreme environment, *Acta Zoologica*, 99(3), pp.281-295. DOI:10.1111. /azo.12212.
- Lacolla, D., Lacolla, M., Corredera, C. y Buey, V (2017) Estructura histológica de la piel de los camélidos sudamericanos, *Ciencia Veterinaria*, 12(1), pp. 8-15.
- Liem, K. F., Bemis, W. E., Walker, W. F. y Grande, L. (2001). *Functional Anatomy of the Vertebrates: an Evolutionary Perspective*. San Diego: Harcourt College Publishers.
- Menon, G. K., Grayson, S., Brown, B. E. y Elias, P. M. (1986) Lipokeratinocytes of the epidermis of a cetacean (*Phocena phocena*), *Cell and Tissue Research*, 244(2), pp. 385-394. DOI: 10.1007/BF00219214.
- Miller, W.H., Griffin C.E. y Campbell, K.L. (2012). *Muller and Kirk's Small Animal Dermatology*. 7^{ma} ed. Amsterdam: Elsevier.
- Mills, J. A., Zarlenga, D. S. y Dyer, R. M. (2009) Bovine coronary region keratinocyte colony formation is supported by epidermal-dermal interactions, *Journal of dairy science*, 92(5), pp. 1913–1923. DOI:10.368/jds.2008-1422.
- Noly, C. y Colombo, S. (2020). *Feline Dermatology*. Berlin: Springer
- Reeb, D., Best, P. B. y Kidson, S. H. (2007) Structure of the integument of southern right whales, *Eubalaena australis*, *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*, 290(6), pp. 596-613. DOI: 10.1002/ar.20535.
- Reep, R. L., Marshall, C. D., & y Stoll, M. L. (2002) Tactile hairs on the postcranial body in Florida manatees: a mammalian lateral line?, *Brain, Behavior and Evolution*, 59(3), pp. 141-154. DOI: 10.1159/000064161.
- Sisson, S. y Grossman, J. D (1982). *Anatomía de los Animales Domésticos*. 5^{ta} ed. Amsterdam: Elsevier.
- Sokolov, V. (1982). *Mammal Skin*. California: University of California Press.
- Szuwart, T., Kierdorf, H., Kierdorf, U. y Clemen, G. (2002) Histochemical and ultrastructural studies of cartilage resorption and acid phosphatase activity during antler growth in fallow deer (*Dama dama*), *The Anatomical Record*, 268(1), pp. 66–72. DOI:10.1002/ar.10135.

- Trautman, A. y Lieber, D.T. (1942). *Histología y Anatomía Microscópica Comparada de los Animales Domésticos*. Barcelona: Labor.
- Weiss, L. (1986). *Histología*. 5^a ed. Buenos Aires: El Ateneo.
- Welsch, U. (2014). *Sobotta, Histología*. Buenos Aires: Editorial Médica Panamericana.

Referencias de figuras

- Figuras. 1, 2 C, 3, 6, 8, 9 y 12: Autor: Méd. Vet. Pedro Fernando Andrés Laube.
- Figuras. 2 A-B, 4, 5, 10, 11, 13, 14 y 15: Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV.
- Figuras. 16, 18 y 19 izquierda: Piezas anatómicas pertenecientes a la Colección Histórica del Museo de Anatomía Veterinaria “Dr. Víctor Manuel Arroyo”, FCV-UNLP. Gentileza Dr. Gustavo Zuccolilli Profesor Titular de Anatomía. FCV UNLP.
- Figuras. 22 derecha y 23 derecha: Tomadas y modificadas de: Lindsey Field: The study of the equine hoof URL: <https://www.facebook.com/HoofStudies/> . Gentileza: Lindsey Field.
- Figuras. 17, 19 derecha, 20, 21, 22 izquierda, 23, 24 y 25: Tomados y modificados de Claver, J. (2016). Sistema tegumentario. Temas de Histología Veterinaria. Buenos Aires: Facultad de Ciencias Veterinarias. UBA. Gentileza: Dr. Juan Claver. Profesor Adjunto de Histología y Embriología. Facultad de Ciencias Veterinarias de la UBA.