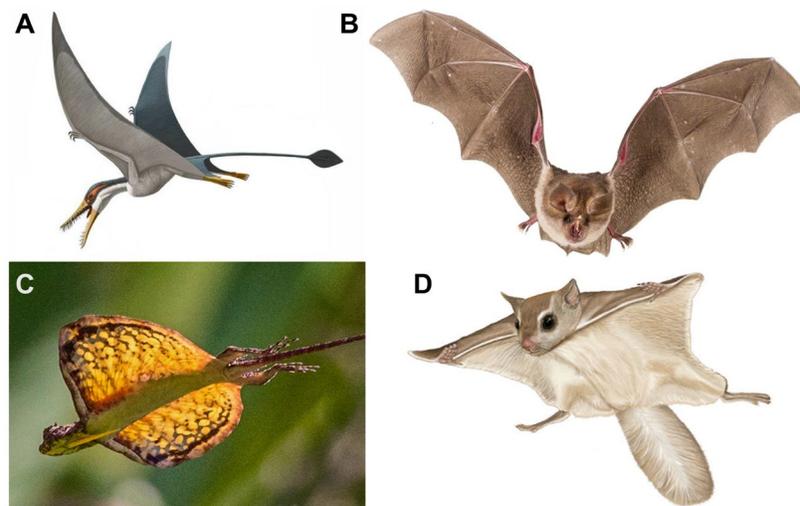


## Laboratorio 4 INTEGUMENTO

El integumento (latín, *integumentum*: cubierta) comprende la piel y sus derivados. Por lo tanto, es un órgano compuesto y el más grande del cuerpo de un vertebrado, ya que la piel y sus derivados cubren todo el cuerpo de los vertebrados; es tan grande, que, por ejemplo, en el ser humano el integumento constituye el 12-15% de todo el peso corporal. Este órgano cubre todo el cuerpo de un vertebrado, formando un límite externo entre el cuerpo y el ambiente externo. Ya que el integumento está en contacto con los entornos (= ambientes) interno y externo, este tiene varias adaptaciones estructurales y funcionales que le permiten realizar varias funciones vitales en la interfase entre estos dos diferentes entornos. Las variadas funciones del integumento son:

1. Apoyo y protección (funciones primarias).
2. Termorregulación.
3. Recepción y transducción de estímulos externos.
4. Transporte de materiales: excreción, reabsorción, deshidratación, rehidratación.
5. Excreción: liberación de compuestos a través del sudor liberado por las glándulas sudoríparas.
6. Intercambio de gases (e.g. como sucede en anfibios).
7. Secreción: mucosas, toxinas, feromonas.
8. Almacenamiento de nutrientes.
9. Comportamiento: selección sexual, agresión, identificación.
10. Locomoción (e.g. vertebrados ápodos).
11. Producción de sonido

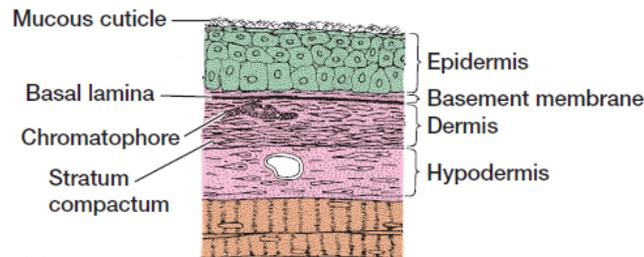
El integumento, por ejemplo, ofrece protección mecánica y física al cuerpo, ya que está hecho de varias capas de celular que continuamente están siendo reemplazadas mediante regeneración de nuevas células similares. Otra de las muchas funciones de este órgano es ser una barrera contra las infecciones, protegiendo el cuerpo de patógenos presentes en el medio externo. Los derivados integumentarios, tales como las uñas, las garras, cuernos, astas y glándulas venenosas son armas ofensivas. La piel juega un papel importante en la termorregulación, ya que sirve de medio de intercambio de calor entre los dos entornos. En la mayoría de vertebrados terrestres, la piel los protege contra la desecación. Los distintos órganos sensoriales que son vitales para las respuestas de los vertebrados se encuentran en el integumento. En muchas especies de vertebrados, el integumento es un órgano de osmorregulación y excreción. Algunas secreciones son nutritivas para los juveniles, así como también marcas de reconocimiento o pueden ser ofensivas a depredadores y, por lo tanto, juegan un papel de protección. La coloración que tiene la piel juega también diferentes funciones en el camuflaje y respuestas comportamentales durante la reproducción en algunas especies. Algunas especies han utilizado la piel para volar (e.g. alas en pterosaurios y murciélagos) y planear (e.g. lagarto “volador”, ardillas “voladoras”) (Fig. 1).



**Figura 1.** Uso de la piel como órgano para volar (A–B) o planear (C–D). A: pterosaurio *Rhamphorhynchus muensteri* (Reptilia: Archosauria: Pterosauria: Rhamphorhynchidae); B: murciélago *Rhinolophus* (Mammalia: Chiroptera: Rhinolophidae); C: lagarto volador *Draco volans* (Reptilia: Squamata: Agamidae); D: ardilla voladora (Mammalia: Sciuridae: Sciurinae: Pteromyini).

## ESTRUCTURA GENERAL DEL INTEGUMENTO

La estructura del integumento es básicamente igual en todos los vertebrados. Las variaciones suceden ya entre vertebrados y aun en diferentes partes de un individuo. El integumento está formado por dos capas principales. En la superficie (capa más externa) está la **epidermis** (griego, *epi*: sobre; *derma*: piel) y debajo de esta se encuentra la **dermis**. Entre ellas dos está la membrana basal, que a su vez está constituida por la lámina basal y la lámina reticular (Fig. 2). La epidermis es derivada del **ectodermo** embrionario y produce la lámina basal. La dermis se desarrolla a partir del mesodermo embrionario y mesénquima, y produce la lámina reticular. Entre el integumento y la musculatura corporal profunda está una región subcutánea transicional formada por tejidos adiposos y conectivos muy laxos. En una examinación microscópica, esta región es denominada hipodermis. En una disección anatómica a mayor escala, la hipodermis es referida como la fascia superficial.

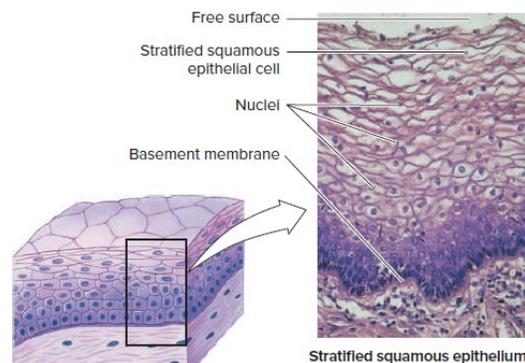


**Figura 2.** La epidermis está diferenciada en una capa estratificada que frecuentemente tiene una cubierta mucosa o cutícula sobre la superficie. Dentro de la dermis, el colágeno forma capas distintivas que constituyen el estrato compacto. La membrana basal se encuentra entre la epidermis y la dermis. Por debajo de la dermis y la capa más profunda de musculatura está la hipodermis, que es un conglomerado de tejido conectivo suelto y tejido adiposo. Según Kardong (2012<sup>1</sup>).

### Epidermis

Esta capa del integumento está formada por un **epitelio escamoso estratificado** (Fig. 3), el cual se origina en el ectodermo y cual consta de dos a muchas capas de células adaptadas para resistir la abrasión mecánica leve y la distorsión (lo que constantemente ocurre en la piel). Es una capa no vascular (= sin vasos sanguíneos) y nutrida por difusión a partir de los vasos sanguíneos en la dermis. La capa más interna de la epidermis, el **estrato germinativo** (*estratum basale*) está formada por células que se dividen activamente por división mitótica, generalmente son más grandes que otras células de la epidermis y descansan sobre la lámina basal (Fig. 4). Estas nuevas células epidérmicas empujan a las más superficiales hacia la superficie, donde tienden a autodestruirse de manera ordenada. Durante su maduración, se van aplanando a medida que se acercan a la superficie y varios productos proteicos se acumulan y forman colectivamente **queratina** (griego, *kerat*: cuerno) en un proceso llamado queratinización. Esas células aun vivas, queratinizadas y cuboidales, también llamadas **queratinocitos**, forman primero el **estrato espinoso** (Fig. 4). Los queratinocitos al morir pierden el núcleo y se vuelven más planas para formar el **estrato corneo**; este estrato constituye la capa exterior del integumento de los vertebrados terrestres. Este estrato es considerado una de las innovaciones de los tetrápodos que les ayuda abordar la vida en un ambiente terrestre secante y abrasivo.

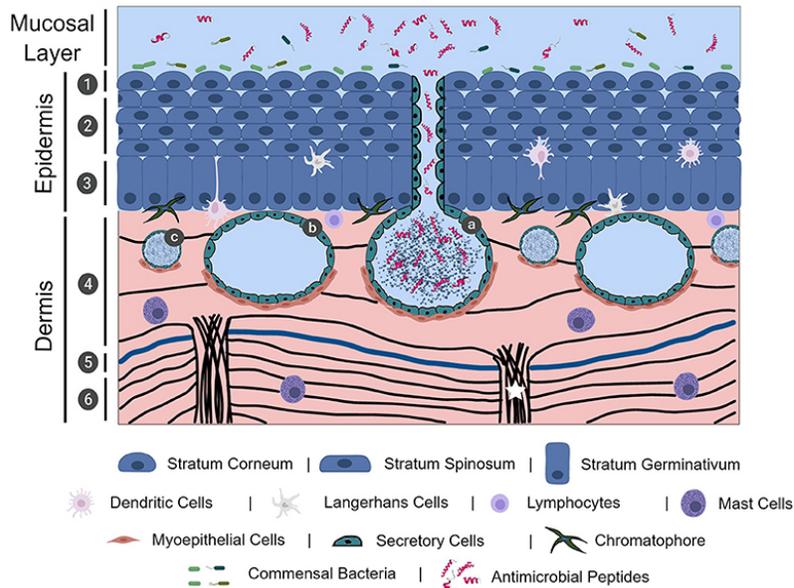
Otras células en la epidermis son los melanocitos, las células de Langerhans y las células de Merkel.



**Figura 3.** Epitelio escamoso estratificado. Según (Hickman et al. 2017<sup>2</sup>).

<sup>1</sup> Kardong, K.V. 2012. Vertebrates: comparative anatomy, function, evolution. Sixth edition. McGraw-Hill, New York. 794 pp.

<sup>2</sup> Hickman, C.P., Jr., Keen, S.L., Eisenhour, D.J., Larson, A. & I'Anson, H. 2017. Integrated principles of zoology. Seventeenth edition. McGraw Hill, New York. 834 pp.



**Figura 4.** Corte sagital del integumento generalizado de un anfibio. La epidermis comprende tres capas: (1) estrato córneo; (2) estrato espinoso; y (3) estrato basal o germinativo. La dermis está ampliamente constituida por tejido conectivo formado por fibras de colágeno (líneas negras) en dos capas: (4) estrato esponjoso; y (6) estrato compacto, conectadas entre sí por columnas de colágeno (estrella blanca). En anuros terrestres hay una capa especializada entre los estratos dérmicos: la capa de Eberth-Kastschenko (5; línea azul gruesa). Las glándulas dentro de la capa dermal incluyen glándulas granulares (a), glándulas mucosas (b) y pequeñas glándulas mixtas (c), las cuales secretan gran cantidad de compuestos, incluidos moco y péptidos antimicrobianos. Bacterias comensales sobre las capas de la piel forman la barrera microbiológica. Según Varga et al. (2019<sup>3</sup>).

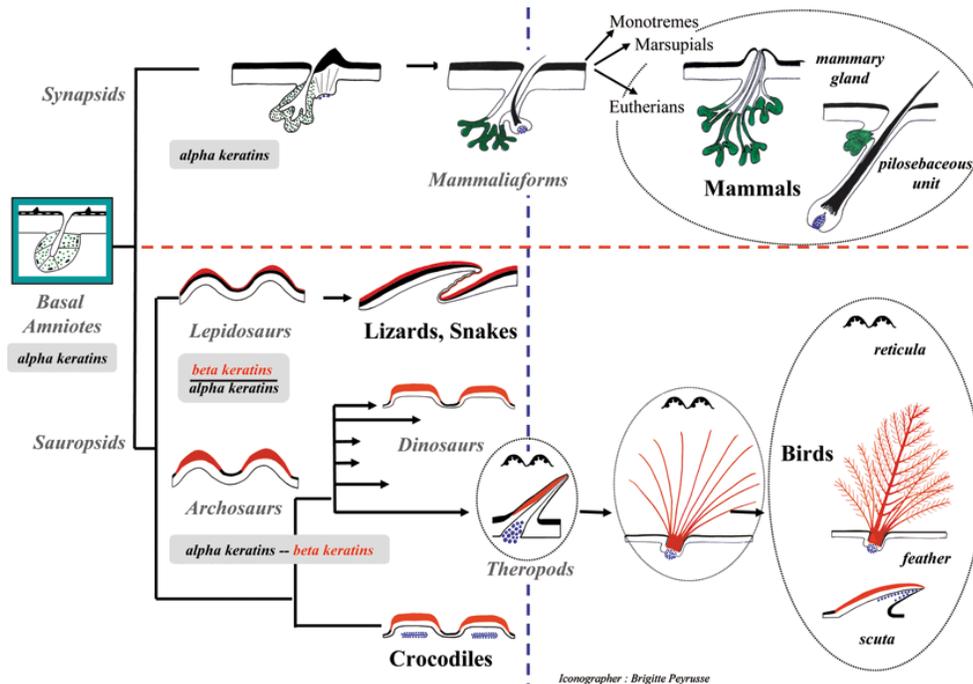
La queratina es una proteína fibrosa e insoluble. La mayoría de la piel y los derivados integumentarios de todos los vertebrados amniotas contienen queratinocitos que contienen  **$\alpha$ -queratina** (suave, flexible), la cual es relativamente rica en el aminoácido cisteína (que contiene azufre) y relativamente suave (Fig. 5). La proporción de cisteína en estructuras duras y queratinizadas como garras, pezuñas y cuernos puede llegar al 22%, mientras que varía del 10 al 14% en las queratinas más flexibles de la piel y el pelo. Los sinápsidos, actualmente representados únicamente por los mamíferos, poseen solo  **$\alpha$ -queratina**. La epidermis de los reptiles (incluyendo las aves), aparte de queratinocitos con  **$\alpha$ -queratina**, también producen queratinocitos conteniendo  **$\beta$ -queratina** (dura) (Fig. 5). Este tipo de queratina es más común en especializaciones como las escamas duras, las garras, picos y plumas. La  **$\beta$ -queratina** (dura) está constituida principalmente por pequeños aminoácidos de cadena lateral, principalmente glicina, alanina y serina, y carecen de cisteína. Mientras que las  $\alpha$ -queratinas se estiran con la exposición al calor, las  $\beta$ -queratinas no lo hacen. El integumento queratinizado provee protección mecánica a la piel y también reduce considerablemente la pérdida de agua corporal. Las células más externas de la epidermis, en el estrato córneo, se desprenden continuamente del cuerpo de la mayoría de los vertebrados (muda).

La epidermis también tiene varias células no-epiteliales conocidas como cromatócitos o cromatóforos.

## Dermis

Esta capa del integumento solo se encuentra en vertebrados y separada de la epidermis por la lámina basal. En esta zona de contacto entre la dermis y la epidermis, las papilas dérmicas sobresalen hacia la epidermis acercando esta capa a las superficies corporales. La dermis es generalmente más gruesa que la epidermis. En muchos vertebrados, la dermis actúa como plantilla para la producción de hueso dérmico en la piel a través de la osificación intramembranosa. Este proceso fue bien pronunciado en los ostracodermos extintos y ocurre durante la formación de algunos de los huesos de los vertebrados, como los huesos planos de los mamíferos. La dermis es un tejido conectivo fibroso que tiene mucho colágeno y fibras elásticas. Los fibroblastos, así como otras células como las células grasas, los macrófagos y las células pigmentarias, también están presentes en la dermis. Entre estas células y fibras hay vasos sanguíneos, receptores sensoriales y moléculas grandes como los proteoglicanos que se unen al agua. En la capa más profunda de la dermis o estrato compacto, las fibras colágenas están más apretadas que en el caso del estrato esponjo más superficial donde las fibras están más sueltas (Fig. 5).

<sup>3</sup> Varga, J.F.A., Bui-Marinos, M.P. & Katzenback, B.A. 2019. Frog skin innate immune defences: sensing and surviving pathogens. *Front. Immunol.* 9: 3128.



**Figura 5.** El integumento de los amniotes basales pudo haber presentado una estructura tanto glandular (color verde) como  $\alpha$ -queratinizada (color negro). Después de la divergencia Synapsida/Sauropsida (Reptilia) en el Carbonífero, se seleccionó positivamente un tegumento glandular en sinápsidos, que desarrollaron tanto unidades pilosebáceas como glándulas independientes, mientras que los reptiles pueden haber perdido casi por completo la capacidad glandular. Ocurrieron dos innovaciones: (1) formación de  $\beta$ -queratina (color rojo) para el linaje Sauropsida y (2) un sistema que implica una condensación dérmica (color azul), junto con una regulación positiva de la  $\beta$ -catenina epidérmica. La última innovación pudo haber ocurrido de forma independiente dos veces durante la evolución de la piel, en sinápsidos y en arcosaurios. Este sistema permitió el crecimiento prolongado tanto del tallo del cabello como de las barbas de las plumas. En el linaje de los cocodrilos, la condensación dérmica aparece después de la morfogénesis de las escamas y se desvía a la formación de osteodermos. Las escamas superpuestas de los escamados (orden Squamata), así como la pluma de ave y los escudos de cocodrilo, pudieron haber evolucionado de forma independiente a partir de un tegumento granuloso primitivo de los primeros saurópsidos. Las escamas, retículas y escudos de las aves, hechos respectivamente de  $\alpha$ - y  $\beta$ -queratinas se derivan secundariamente de las plumas. Según Dhouailly (2009<sup>4</sup>).

En peces y vertebrados acuáticos, incluidos los cetáceos y escamados acuáticos, las fibras de colágeno de la dermis suelen ser dispuestas en capas ordenadas que forman un estrato compacto reconocible. En vertebrados terrestres, el estrato compacto es menos obvio porque la locomoción en tierra depende más de las extremidades y menos del tronco. Y, por supuesto, cualquier arruga de la piel es menos perjudicial para un vertebrado terrestre moviéndose a través del aire. En consecuencia, las fibras de colágeno están presentes, incluso abundantes, en la piel de los vertebrados terrestres, pero ordenadas con mucho menos regularidad y, por lo general, no forman capas distintas.

## Hipodermis

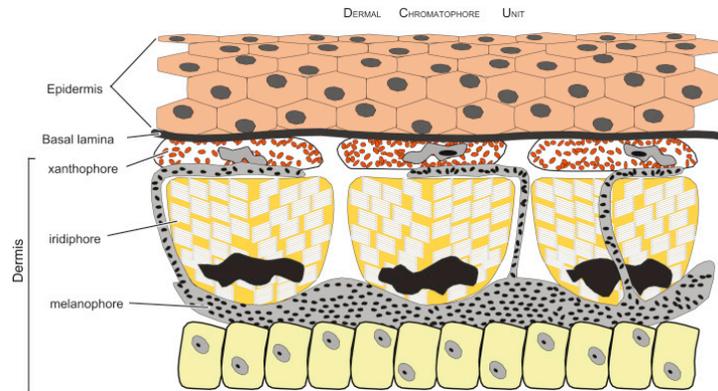
La hipodermis o subcutis se encuentra debajo de la dermis y por encima de la fascia superficial. Consiste en una red suelta de haces irregulares de colágeno y fibras elásticas. La composición de la hipodermis o su presencia varía considerablemente en los vertebrados y determina el grado de movimiento de la piel sobre el tejido subyacente. En aves y mamíferos, la hipodermis tiene una cantidad considerable de células adiposas (grasas) y una rica suministro de sangre.

## PIGMENTACIÓN DE LA PIEL

Hay varios tipos de pigmentos en el integumento de los vertebrados (excepto en los animales albinos) que normalmente están localizados en células conocidas como cromatóforos. En peces, anfibios y reptiles, los cromatóforos se encuentran en la parte superior de la dermis (Fig. 6). En aves y mamíferos, estas células migran hacia la epidermis. Hay varios tipos de cromatóforos, que son denominados de acuerdo al pigmento producido:

<sup>4</sup> Dhouailly, D. 2009. A new scenario for the evolutionary origin of hair, feather, and avian scales. *J. Anat.* 214: 587-606.

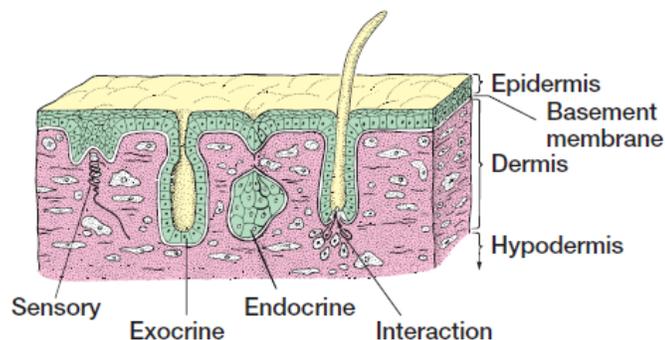
- **Melanóforos** de vertebrados ectotérmicos o **melanocitos** de aves y mamíferos: producen el pigmento café oscuro llamado melanina. La melanina se transmite a otras células de la epidermis y las plumas y el pelo de aves y mamíferos (respectivamente) a través de los muchos procesos largos de las células productoras de pigmento, mientras que el pigmento es retenido por melanóforos en vertebrados ectotérmicos. Los gránulos de melanina son capaces de moverse en los melanóforos bajo control hormonal; la hormona estimulante del melanóforo produce la dispersión del pigmento en anfibios y reptiles. El movimiento de los gránulos puede alterar el color del vertebrado.
- **Xantóforos, eritróforos e iridóforos**: contienen, respectivamente, pigmento amarillo, rojo y plateados. Varios de estos pigmentos pueden presentarse en un área y como resultado impartir varios colores dependiendo de la combinación de los pigmentos presentes.



**Figura 6.** Disposición de los cromatóforos en la piel de los anfibios, denominada unidad de cromatóforos dérmicos. La unidad está formada por xantóforos, que dan coloración amarilla, naranja o roja, los iridóforos, que reflejan la luz y provocan colores brillantes, y los melanóforos basales, que tienen procesos dendríticos que se extienden entre los xantóforos y los iridóforos. Según Vitt & Caldwell (2014<sup>5</sup>).

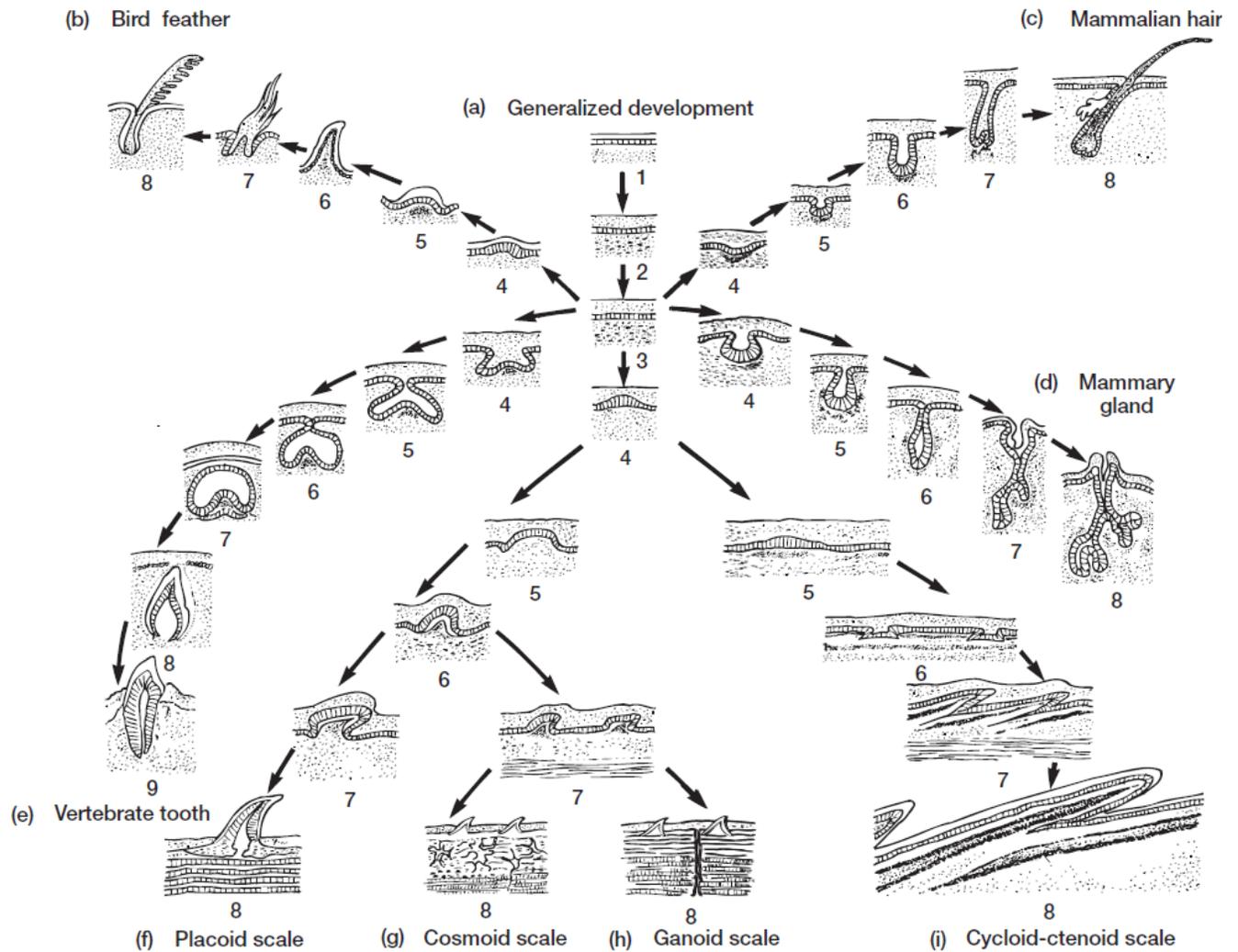
## DERIVADOS INTEGUMENTARIOS

En el integumento surgen varios tipos de derivados integumentarios. El integumento alberga órganos sensoriales que detectan la llegada de estímulos desde el ambiente externo. La invaginación de la epidermis superficial forma glándulas cutáneas: **exocrinas**, las cuales retienen los conductos y secretan sus productos (e.g. sudor, grasa, feromonas) a la superficie de la piel; y **endocrinas** si ellas se separan de la superficie y liberan productos directamente en los vasos sanguíneos (Fig. 7). La interacción entre la epidermis y la dermis estimula el desarrollo de especialización tales como los dientes, plumas, pelo y escamas de distintos tipos (Fig. 8). Las estructuras accesorias y queratinizadas del integumento tales como el pelo, las plumas, escamas de amniotes, cuernos, astas y picos se desarrollan a partir de la epidermis. Las escamas en peces y anfibios son de origen dérmico.



**Figura 7.** Especializaciones del tegumento. Los receptores sensoriales residen en la piel. Las glándulas exocrinas con conductos y las glándulas endocrinas sin conductos se forman a partir de invaginaciones de la epidermis. A través de una interacción dermoepidérmica, surgen estructuras cutáneas especializadas como pelo, escamas, plumas y dientes. Según Kardong (2012).

<sup>5</sup> Vitt, L.J. & Caldwell, J.P. 2014. Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles. Fourth edition. Elsevier, London. 757 pp.

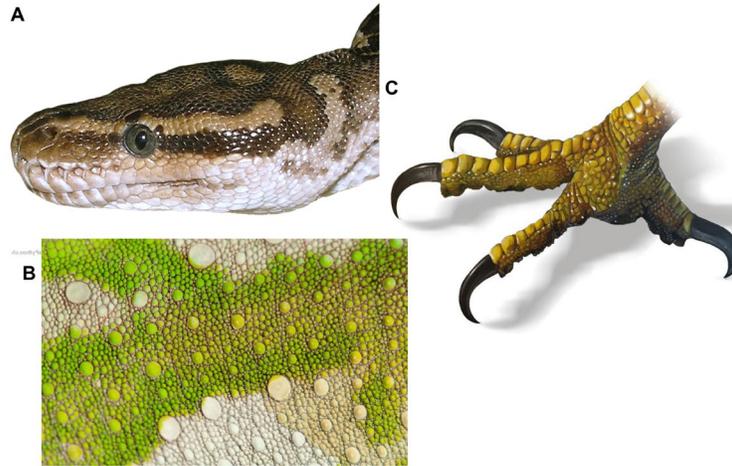


**Figura 8.** Formación de derivados integumentarios a partir de la disposición simple y generalizado de la epidermis y la dermis, con una membrana basal entre ellas (a). La interacción de la epidermis y la dermis da lugar a plumas en aves (b), pelo y glándulas mamarias en mamíferos (c–d), dientes en vertebrados (e), escamas placoideas en condriactos (f) y cosmoideas, ganoideas y cicloideas–ctenoideas en peces óseos (g–i). Los números en cada caso son los distintos pasos en el desarrollo de los derivados. Según Kardong (2012).

## Derivados epidérmicos

### 1. Escamas epidérmicas

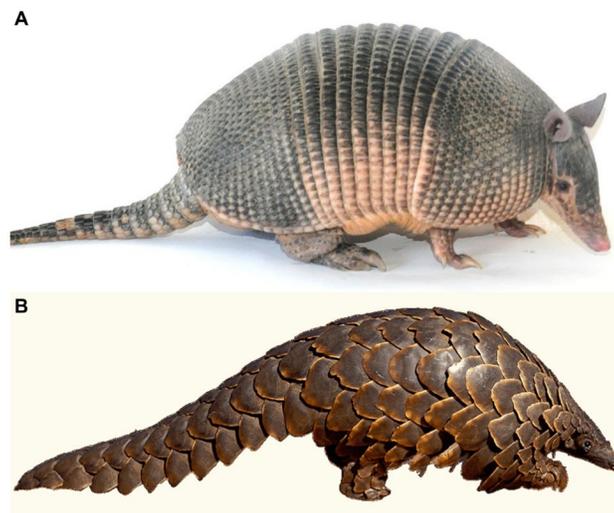
Son las escamas presentes en reptiles, aves y mamíferos. En reptiles, las escamas son muy evidentes ya que se encuentran en todo el cuerpo, mientras que en las aves se encuentran tapizando principalmente las patas (Fig. 9). La cola de las zarigüeyas (Mammalia: Didelphimorphia) y muchos roedores, particularmente ratas y ratones, están cubiertas por escamas epidérmicas (Fig. 10). Los armadillos (Mammalia: Cingulata) poseen escamas, pero estas cubren los escudos dérmicos (derivado dérmico) que forman el caparazón. Los escudos cubren la cabeza, cuerpo (excepto región ventral) y cola; en los pangolines (Mammalia: Pholidota), el cuerpo está cubierto por grandes escamas imbricadas (superpuestas) excepto en los lados del rostro, el lado interno de las patas y la región ventral (Fig. 11). La diferencia entre las escamas de los reptiles (incluyendo las aves) y las de los mamíferos, es que, en estos últimos, las escamas no poseen  $\beta$ -queratina (Fig. 5). En reptiles, las escamas se mudan (ecdisis) y se pueden desprenderse por completo o en porciones, como sucede en serpientes y lagartos, respectivamente (Fig. 12).



**Figura 9.** Detalle de escamas epidérmicas en reptiles. (A) Cabeza de la pitón *Python anchietae* (Squamata: Serpentes: Pithonidae); (B) escamas del cuerpo del camaleón de cuatro cuernos *Trioceros quadricornis* (Squamata: Sauria: Chamaelenonidae); (C) escamas en la pata del águila calva *Haliaeetus leucocephalus* (Aves: Accipitriformes: Accipitridae).



**Figura 10.** Escamas epidérmicas en cola de mamíferos. (A) cola de la zarigüeya *Didelphis virginianus* (Didelphimorpphia: Didelphidae); (B) cola de *Rattus rattus* (Rodentia: Muridae).



**Figura 11.** Escamas epidérmicas cubriendo el cuerpo de mamíferos. (A) escamas cubriendo los escudos dérmicos en el armadillo *Dasypus sabanicola* (Cingulata Dasyopodidae); (B) escamas cubriendo el cuerpo del pangolín *Manis culionensis* (Pholidota: Manidae).

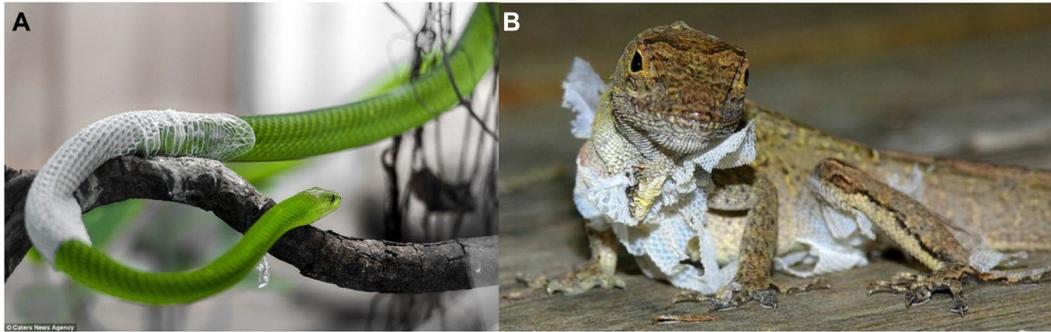


Figura 12. Proceso de ecdisis en serpientes y lagartos.

## 2. Plumas

Las plumas son la cubierta protectora más notable de las aves. No obstante, no son un derivado integumentario exclusivo de ellas porque también estuvieron presentes en algunos de los dinosaurios maniraptores (Reptilia: Saurischia: Teropoda: Maniraptora) ancestros de las aves (Fig. 13). Por ello, se considera que las plumas son modificaciones de las escamas de los reptiles. Las plumas típicas (plumas penáceas: con véxilos), que son las que se encuentran en las alas, cola y parte más externa del cuerpo, tienen de manera general tres características (Fig. 14): (i) el eje, la parte central en forma de varilla, delgada pero rígida; (ii) los véxilos, los cuales se extienden en direcciones opuestas desde el eje, formando dos regiones de la pluma anchas, planas y más flexibles; y (iii) en una inspección detallada, los véxilos, en lugar de ser lisos y sólidos como una simple hoja de plástico, tienen una subestructura similar a un peine.

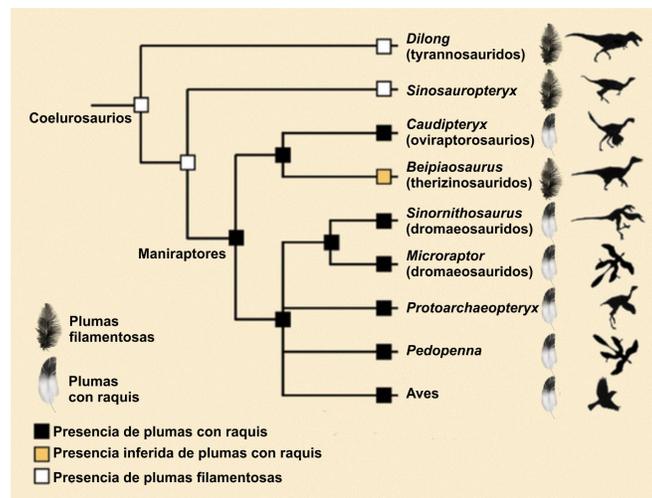
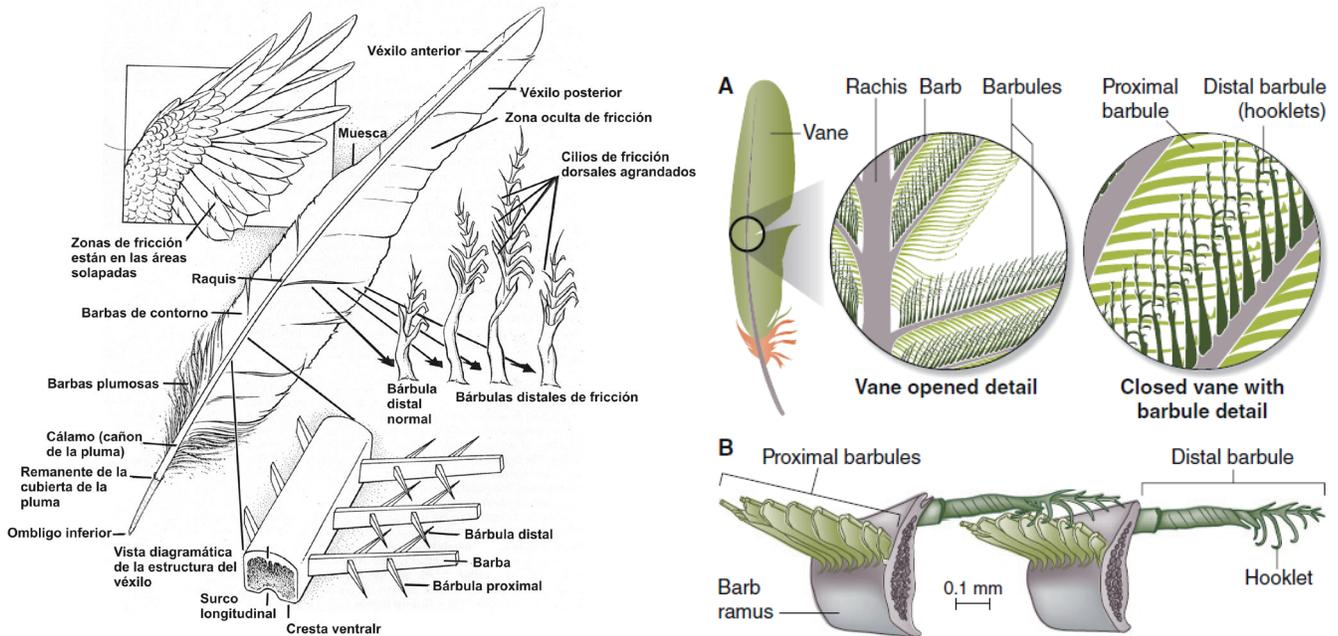


Figura 13. Relaciones genealógicas de terópodos no aviares emplumados. La evidencia actual respalda la hipótesis de que las plumas filamentosas y con raquis y véxilos evolucionaron con la divergencia de celurosaurios y maniraptores, respectivamente. Modificado de Chiappe (2009<sup>6</sup>).

- (i) El eje se puede subdividir en dos regiones, la parte más medial (o cercana al cuerpo) del eje no tiene véxilos y define el área llamada **cálamo**. El cálamo es relativamente corto y no tiene véxilos principalmente porque es la parte de la pluma que perfora la piel del ave, anclando así la pluma al cuerpo. El resto del eje es distal (más alejado del cuerpo) con respecto al cálamo, y los véxilos se extienden desde allí. Esta región se llama raquis. Dado que el raquis con frecuencia comprende entre el 90 y el 95% de la longitud del eje, los términos raquis y eje a menudo se usan indistintamente.
- (ii-iii) Los véxilos de las plumas penáceas son una malla intrincada, flexible y transpirable hecha de cientos de pequeñas fibras entrelazadas. Los véxilos están compuestos por una densa fila de cientos de filamentos largos, delgados pero rígidos, llamados **barbas**, que se ramifican desde el raquis uno tras otro, algo como dientes en un peine (Fig. 14). Las barbas, a su vez, tienen un conjunto de estructuras más pequeñas, **bárbulas** (apenas visibles a simple vista), que se extienden a lado y lado del eje de la barba. Las bárbulas generalmente no son simétricas a los dos lados de la rama. Las bárbulas que se extienden desde el cuerpo del ave (o lejos de la base de la pluma) son las **bárbulas distales**, y las que se extienden hacia el

<sup>6</sup> Chiappe, L.M. 2009. Downsized dinosaurs: the evolutionary transition to modern birds. *Evol. Edu. Outreach* 2: 248-256.

cuerpo son las **bárbulas proximales** (Fig. 14a). Los dos lados suelen tener forma y función complementarias: las bárbulas distales a menudo tienen estructuras en forma de gancho a lo largo de sus superficies ventrales (o inferiores), denominadas barbicelos (Fig. 14b). Los barbicelos agarran y sostienen la superficie dorsal (o parte superior) de las bárbulas proximales de la barba adyacente. Por lo tanto, aunque las barbas son largas, delgadas y pueden desconectarse físicamente entre sí, se mantienen paralelas a las barbas vecinas a lo largo de toda su longitud por los barbicelos de sus barbas distales. De esta manera, las bárbulas generan y mantienen la estructura continua de los véxilos, lo que hace que la pluma parezca una superficie lisa y continua.



**Figura 14.** Estructura básica de una pluma rémige (de las alas) y anatomía del véxilo, las barbas y la bárbula. (A) Detalle de los véxilos de las plumas con las bárbulas proximales y distales que interactúan; (B) detalle que muestra que los barbicelos interactúan con las bárbulas de la barba adyacente. Modificado de Proctor & Lynch (1993<sup>7</sup>) (A-B) Lovette & Fitzpatrick (2016<sup>8</sup>).

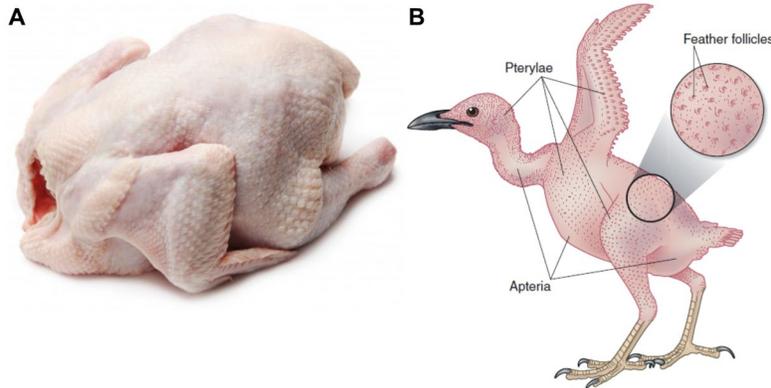
El otro tipo general de plumas son las plumuláceas, comúnmente denominadas como plumones. Las plumuláceas son plumas con barbas tan esponjosas que carecen relativamente de forma. Las plumuláceas son incapaces de contener cualquier forma redondeada que no sea la más delicada, y su forma general cambia drásticamente en respuesta a la más mínima brisa.

## 2.1 Tipos de plumas

Los folículos de las plumas son los sitios de crecimiento y desarrollo de las plumas y en el sitio del folículo las plumas maduras permanecen adheridas al cuerpo. Las plumas se distribuyen en la superficie de un ave en patrones más espaciados, pero estrictamente regulados. Esto se puede ver en la piel de un pollo crudo desnudo (Fig. 15a), donde los folículos aparecen como poros pequeños, distintos y regularmente —casi geométricamente— espaciados. En la mayoría de las aves, las plumas no se distribuyen uniformemente por todo el cuerpo, sino que se agrupan en trectos de plumas, más formalmente llamados **ptérilos**, que son agrupaciones definidas de plumas. Separando estos trectos hay regiones de piel desnuda (sin plumas) llamadas **ápteras** (Fig. 15b). Las plumas de los ptérilos se extienden fácilmente sobre los espacios creados por las ápteras, y las bases suaves de las plumas tienden a esponjarse, por lo que estos parches desnudos rara vez son visibles en un ave viva.

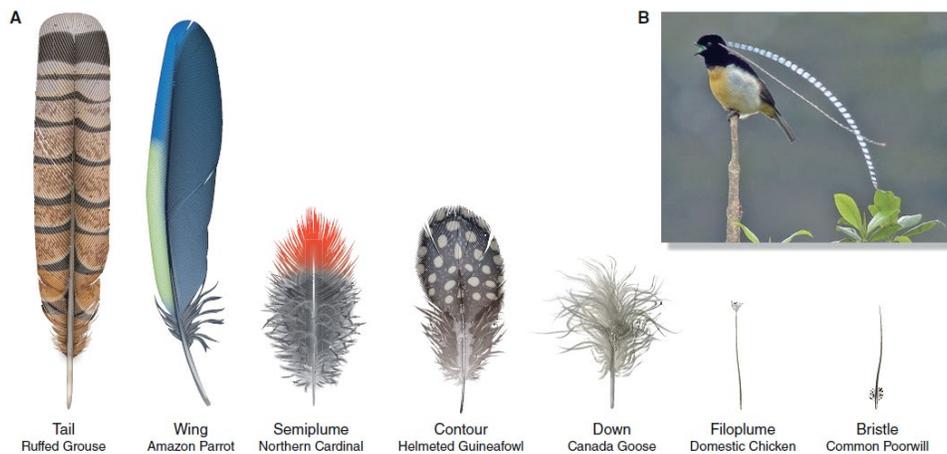
<sup>7</sup> Proctor, N.S. & Lynch, P.J. 1993. Manual of ornithology: avian structure and function. Yale University Press, Ann Arbor, Michigan. 340 pp.

<sup>8</sup> Lovette, I.J. & Fitzpatrick, J.W. (Eds.). 2016. Handbook of bird biology. Cornell Laboratory of Ornithology and Wiley, Chichester, West Sussex, UK. 716 pp.



**Figura 15.** Regiones de crecimiento de las plumas. En aves jóvenes o desplumadas, los folículos de las plumas están claramente dispuestos en extensiones de plumas o ptérilos. Las áreas sin plumas se llaman ápteras. Modificado de Lovette & Fitzpatrick (2016).

Las plumas a menudo cumplen diferentes funciones en diferentes partes del cuerpo de un ave y, por lo tanto, las plumas que cubren los diversos ptérilos tienen una gran variedad de formas y tamaños (Fig. 16a). Un ave típica puede tener una capa interna de plumón esponjosa como aislamiento; plumas que cubren el torso que actúan como protector solar, cortavientos o impermeable según el clima; cerdas sin aspas alrededor de la boca para funciones de alimentación; plumas de ala y cola de penáceas fuertes que se utilizan para volar; y plumas ornamentales (que pueden ubicarse en cualquier número de lugares) para señalar a posibles compañeros o rivales (Fig. 16b). A pesar de la gran variedad de formas y funciones de las plumas, tienden a agruparse naturalmente en seis tipos principales de plumas, cada una de las cuales tiende a distribuirse de formas específicas en el cuerpo y cada una se especializa de alguna manera para funciones diferentes.



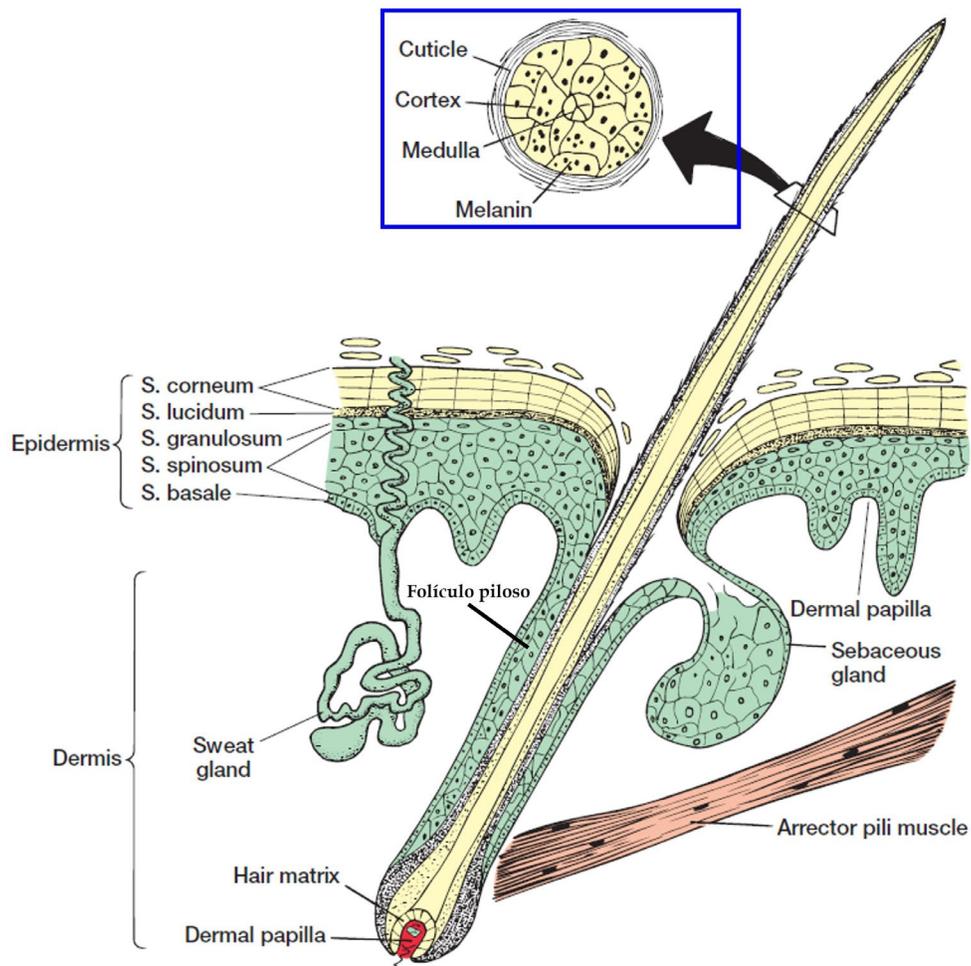
**Figura 16.** Tipos de plumas. (A) Ejemplos de seis tipos de plumas: plumas penáceas del ala (rémiges) y la cola (rectrices), semipluma, de contorno, plumón, filopluma y cerda. (B) Plumas utilizadas para la exhibición: durante las exhibiciones de atracción de pareja, el ave del paraíso macho rey de Sajonia (*Pteridophora alberti*) empuja sus extraordinarias plumas de cabeza hacia adelante mientras produce un sonido de gorjeo. Según Lovette & Fitzpatrick (2016).

### 3. Pelos

El pelo es la característica distintiva de los mamíferos, que están representados por filamentos queratinosos y delgados. El pelo se deriva de las células epiteliales de la epidermis del estrato córneo y es una fibra córnea flexible, que ocupa la misma posición estructural y realiza alguna de las mismas funciones que las escamas epidérmicas de los reptiles no-aviarios y las plumas de las aves. El pelo tiene una variedad de funciones además del aislamiento, que incluyen camuflaje, comunicación y sensación a través de las vibrisas (= bigotes). El pelo puede haberse originado como una estructura sensorial. Los pelos de los mamíferos se desarrollan en asociación con la migración de las células de la cresta neural que inducen la formación de mecanorreceptores en el folículo piloso para la sensación táctil.

El pelo está constituido de manera general por una base (**la raíz**) y un eje inerte (fibra córnea y flexible). La fibra córnea y flexible se proyecta por encima de la superficie de la piel, pero crece mediante una invaginación profunda de la capa germinal

de la epidermis llamada **folículo piloso**, el cual se invagina y enraíza en la dermis (Fig. 17). Dentro del folículo piloso se encuentra la raíz. Esta raíz se agranda en su extremo proximal en un bulbo piloso que contiene una papila pilosa cónica dérmica. El bulbo se nutre de los vasos sanguíneos de la papila que también contiene terminaciones nerviosas (Fig. 17).



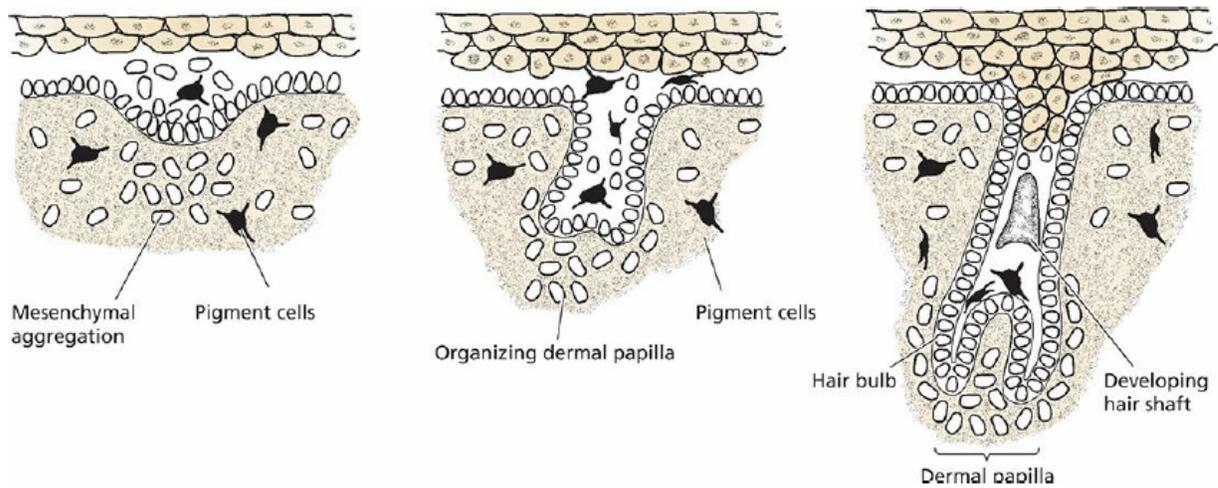
**Figura 17.** Integumento en mamíferos. La epidermis se diferencia en distintas capas. Como en otros vertebrados, el más profundo es el estrato basal, que a través de la división mitótica produce células que a medida que envejecen pasan a formar parte sucesivamente del estrato espinoso, el estrato granuloso, a menudo el estrato lúcido y finalmente el estrato córneo superficial. La dermis asoma papilas dérmicas que dan a la epidermis suprayacente una apariencia ondulada. Las glándulas sudoríparas, los folículos pilosos y los receptores sensoriales se encuentran dentro de la dermis. Observe que los conductos sudoríparas atraviesan la epidermis suprayacente para liberar sus secreciones acuosas en la superficie de la piel. En el recuadro azul se muestra anatomía del pelo en un corte transversal, mostrando las tres partes del cabello, desde el exterior hasta el centro: cutícula, corteza y médula. S: estrato. Según Kardong (2012).

El pelo típico tiene tres capas estructurales. La superficie exterior del eje inerte del pelo es la **cutícula** escamosa, y debajo de esta se encuentran la **corteza**, y en su núcleo está la **médula** del pelo (Fig. 17). La **cutícula** es delgada y contiene células escamosas que se superponen como tejas y cubren el tallo del cabello. Los bordes libres de estas células miran hacia la punta del cabello. El patrón de estas células cuticulares, cuyos bordes celulares forman un sistema de líneas delicadas, varía en diferentes mamíferos y puede usarse, además de otras características, para identificar la especie de mamífero a la que pertenece el pelo. La **corteza** media comprende capas de células queratinizadas y en forma de huso que contienen cantidades variables de melanina. Esta capa es responsable de la mayor parte de la fuerza del pelo. La **médula** es un cordón central de células muertas poligonales, cuboideas o aplanadas longitudinalmente que a veces contienen aire entre las células e incluso dentro de ellas.

### 3.1 Desarrollo del pelo

Un folículo piloso comienza su desarrollo en el estrato basal y crece hacia la dermis, induciendo la formación de una papila dérmica (Fig. 18). La papila se vasculariza y sirve como conducto de nutrientes y productos de desecho con el pelo en desarrollo. Donde alcanza la base de la dermis, el folículo se hincha para formar un bulbo alrededor de la papila dérmica. La

mitosis continua ocurre dentro del bulbo, donde las células de la raíz sintetizan queratina y crecen hacia afuera para formar un eje de células muertas que eventualmente emerge de la superficie de la piel. A medida que el pelo se está diferenciando, también lo hacen las células dérmicas que formarán el músculo *arrector pili* (Fig. 17) y las células del folículo que formarán una glándula sebácea. La raíz de cada pelo queda rodeada por terminaciones nerviosas sensoriales que transmiten señales táctiles al cerebro cada vez que se desplaza el eje.



**Figura 18.** Desarrollo del pelo. A la izquierda, la epidermis invade la dermis (sombreada) en el sitio donde se formará un cabello individual. En el centro, una papila dérmica se organiza debajo de la invaginación epidérmica, que comienza a formar un folículo. A la derecha, un cabello comienza a diferenciarse dentro del folículo y un bulbo de células epidérmicas rodea la papila dérmica. Según Feldhamer *et al.* (2015<sup>9</sup>).

### 3.2 Tipos de pelo

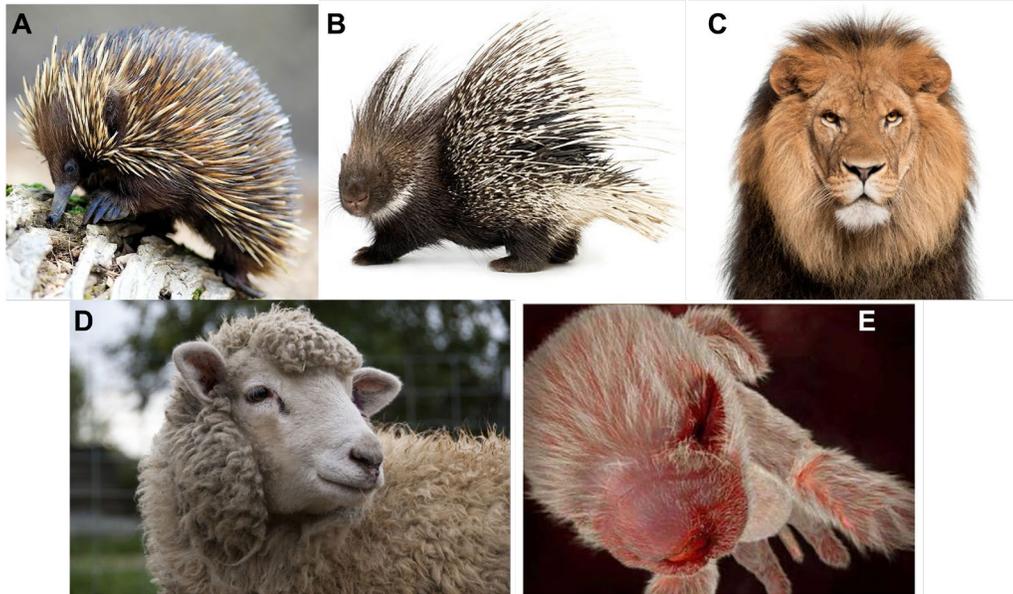
El pelo se puede clasificar de varias formas, teniendo en cuenta el patrón de crecimiento o el tipo funcional. En cuanto al patrón de crecimiento, se encuentra el **pelo de angora** y el **pelo definitivo**. Respecto al tipo funcional, se encuentran el **pelaje** y las **vibrisas**.

El **pelo de angora** crece continuamente para producir tallos largos y fluidos que pueden o no desprenderse (por ejemplo, la crin de un caballo). El **pelo definitivo** alcanza una longitud fija antes de desprenderse y reemplazarse (por ejemplo, los pelos corporales de un perro).

El **pelaje** está formado por **pelos de protección o de guarda** largos y ásperos cubiertos por un pelaje corto, denso y fino (Fig. 19). El tipo más común de pelo protector es una **arista**, que se caracteriza por un extremo distal expandido, una base débil y un crecimiento definitivo. Los grupos de aristas suelen estar en una dirección. Las **espinas** son pelos de protección rígidos y agrandados que exhiben un crecimiento definitivo y forman las púas protectoras de puercoespines, equidnas y erizos (Fig. 19a–b). Las **cerdas** son pelos firmes, generalmente largos que exhiben un crecimiento de angora para formar melenas; funcionan como señales visuales que aumentan las expresiones faciales (por ejemplo, leones) o las posturas corporales (por ejemplo, caballos) (Fig. 19c). La **lana** es larga, suave y generalmente rizada (Fig. 19d). Los **vellos** son los pelos finos y muy cortos que se encuentran en los recién nacidos (a menudo denominados "lanugo" o "pelusa") (Fig. 19e). Las "**escamas**" de los pangolines (Fig. 11b) son fibras de queratina aglutinadas que tienen un desarrollo similar al del cabello.

Las **vibrisas** son pelos largos y rígidos que funcionan como receptores táctiles y muestran un crecimiento definitivo. Los más comunes son los "bigotes" en la región facial de las especies nocturnas, pero también se encuentran en la cola de algunas especies fosoriales o en las patas de otras. Las vibrisas activas pueden erigirse voluntariamente, mientras que las pasivas no pueden. En la región facial, se pueden cinco tipos de vibrisas (Fig. 20): (i) superciliares o pestañas (sobre los párpados); (ii) mistaciales, en las mejillas; (iii) vibrisas de la barbilla; (iv) mandibulares; y (v) cigomáticas, en la región posterior de la mandíbula inferior.

<sup>9</sup> Feldhamer, G.A., Drickamer, L.C., Vessey, S.H., Merritt, J.F. & Krajewski, C. 2015. Mammalogy. Adaptation, diversity, ecology. Fourth edition. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland. 768 pp



**Figura 19.** Cuatro tipos de pelaje constituidos por pelos de guarda. (A-B) espinas en el equidna y el puercoespín; (C) cerdas, como en la melena de los leones; (D) la lana presente, por ejemplo, en ovejas; (E) el vello o lanugo presente en los embriones de los mamíferos.



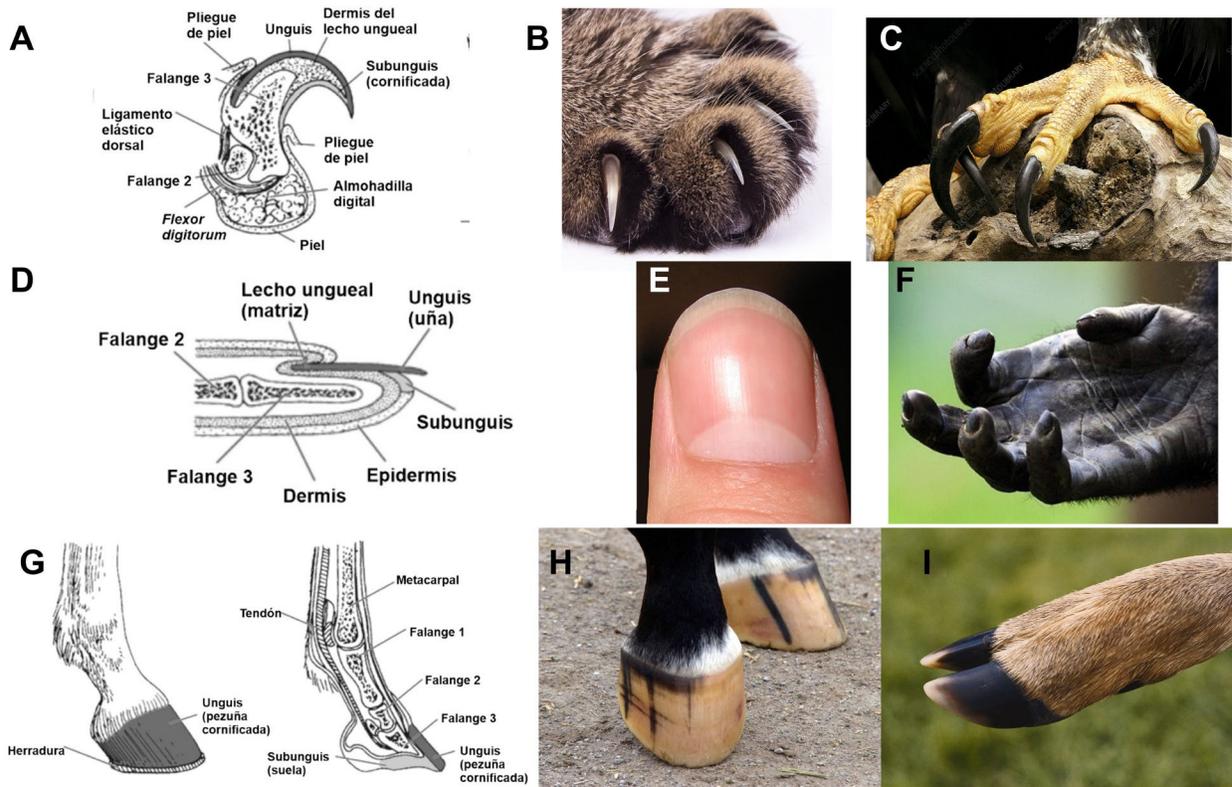
**Figura 20.** Cinco tipos de vibrisas en los mamíferos.

#### 4. Garras, uñas y pezuñas

Las uñas, las garras y las pezuñas son estructuras queratinizadas que se desarrollan a partir del estrato córneo en los extremos de los dedos. Las garras, como las uñas y las pezuñas, crecen constantemente en los mamíferos y deben desgastarse por la abrasión. Estas estructuras constan de dos partes: un **unguis** dorsal convexa y muy queratinizado y un **subunguis** ventral más suave que es continuo con la almohadilla al final de un dedo (Fig. 21).

##### 4.1 Garras

Las garras son la forma más primitiva, aparecieron temprano en la evolución de los amniotes y todavía son comunes en algunos anfibios (ranas de la familia Leptodactylidae), reptiles no-aviares, aves y mamíferos. El unguis y el subunguis en la garra se envuelven alrededor de la superficie dorsolateral de la última falange de una manera recurvada, comprimida lateralmente y al final de la última falange (Fig. 21a–c). Los mamíferos usan sus garras para trepar, cavar, luchar y defenderse. En algunos grupos, como los felinos, las garras afiladas son **retráctiles**, una disposición que puede resultar ventajosa durante las interacciones pacíficas con sus congéneres y sus crías. Los felinos son mucho más expertos en manipular objetos con sus patas delanteras que los cánidos, que carecen de garras retráctiles. La ausencia de retracción en las garras de los chitas o guepardos (*Acinonyx jubatus*) está asociada con el comportamiento de caza único de esta especie, incluido un uso reducido de las patas delanteras en la alimentación.



**Figura 21.** Garras, uñas y pezuñas. Sección longitudinal mostrando estructura y forma en mamíferos de la garra en mamíferos (e.g. gato) y aves (e.g. águila) (A–C); la uña en primates (e.g., humano, gorila) (D–F); y la pezuña en ungulados (mamíferos con pezuña) que tienen la pezuña no-hendida (e.g. caballo) y hendida (e.g. ciervo) (G–I). Figuras A, D y G, según Kardong (2012).

#### 4.2 Uñas

Las **uñas** son placas de células epiteliales cornificadas muy compactadas sobre la superficie de los dedos de manos y pies (Fig. 21d–f). Por lo tanto, son productos del sistema queratinizante de la piel. Son garras modificadas que evolucionaron **únicamente en los primates** (excepto en los titis de la familia Callitrichidae) y facilitan el agarre y la manipulación de objetos con las manos y los pies. Las uñas cubren sólo la superficie dorsal de una falange, el unguis es ancho y plano y el subunguis reducido, y protegen las puntas de los dedos de lesiones mecánicas involuntarias. También ayudan a estabilizar la piel en las puntas de los dedos de las manos y los pies, de modo que en el lado opuesto la piel pueda establecer un agarre de fricción seguro sobre los objetos agarrados. La matriz de la uña forma una uña nueva en la base de la uña empujando la uña existente hacia adelante para reemplazar la que está desgastada o rota en el borde libre. Junto con el desarrollo de las uñas, ha aumentado considerablemente el número de terminaciones nerviosas sensoriales en la dermis en los extremos de los dedos de los primates.

#### 4.3 Pezuñas

Las pezuñas (o cascos) son características de los ungulados y también se derivan de las garras. Consisten en un unguis muy engrosado, en forma de U o V, que rodea completamente al subunguis, que a su vez forma la planta del pie (Fig. 21g–i). Los cascos ocurren junto con una reducción en el número de dígitos en los ungulados, siendo ambas características adaptaciones para la locomoción cursorial. En los damanes (o hiracoideos; familia Hyracoidea) aparece una estructura de pezuña más primitiva.

Los animales que tienen pezuñas generalmente caminan apoyando su peso en el extremo distal de éstas y se denominan por ello unguilgrados, a diferencia de los primates o los osos, que caminan sobre las palmas o plantas de la mano y el pie (plantígrados), o aquellos animales como los gatos o los perros que caminan sobre el metapodio y los dedos (digitígrados). Los unguilgrados de dedos impares (1 o 3) se denominan también **mesaxónicos** y aquellos de dedos pares (2–4) se denomina **paraxónicos**.

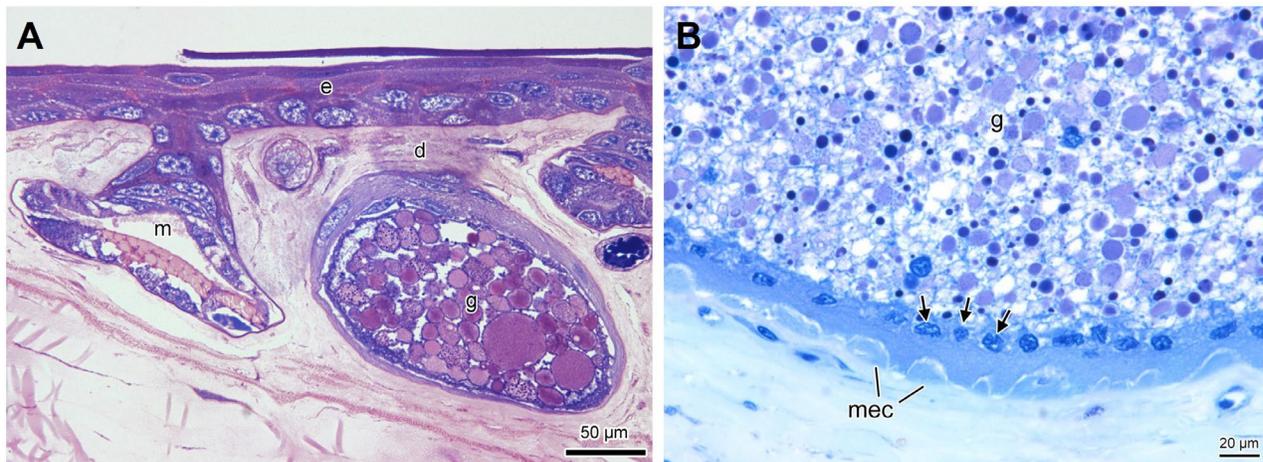
## 5. Glándulas

Las glándulas son principalmente presentes en los tetrápodos, de diversa estructura y función.

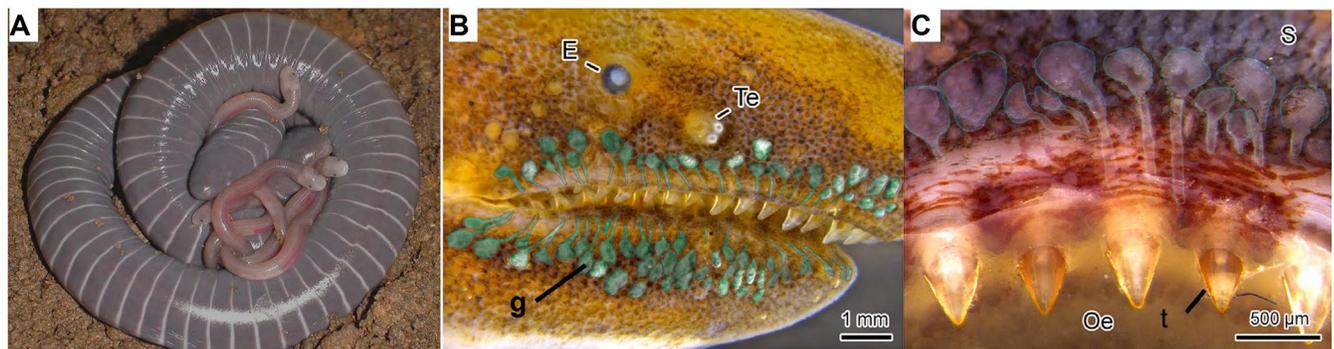
### 5.1 Anfibios

En anfibios hay dos tipos de glándulas de estructura sencilla en la región cutánea, **las mucosas** y **las granulares** (Fig. 22). Las **mucosas** producen una secreción que al contacto con la humedad del aire se vuelve una mucosa que protege al animal de la pérdida de humedad corporal y que también es necesaria para que haya una interfase líquida a través de la cual se hace el intercambio de gases en el integumento. Las **granulares** producen las secreciones tóxicas venenosas tipo **poison** (uso del término *poison* en inglés para referirse a sustancias tóxicas biológicas usadas para defensa que no son inyectadas en el atacante) (ver Jared *et al.* en prensa). El envenenamiento es pasivo, ya que es por contacto con la superficie cutánea que posee el veneno.

En algunas cecilias (Amphibia: Gymnophiona) también están presentes glándulas en la región oral y asociadas a los dientes (Fig. 23) que producen veneno (del inglés **venom**) que es utilizado para defensa o caza, que se inyecta en el agresor o presa a través de dientes (Mailho-Fontana *et al.* 2020).



**Figura 22.** (A) Glándulas mucosas (m) y granulares (g) en el sapo *Brachycephalus ephippium* (Anura: Brachycephalidae); (B) características estructurales de las glándulas venenosas de los anuros: parte de una glándula (g) del sapo *Rhinella marina* (Anura: Bufonidae) constituida por una única célula multinucleada (= sincitio) llena de gránulos heterogéneos de secreción, y rodeada de células mioepiteliales (mec), con características similares a las fibras musculares lisas. Las flechas en la figura B indican los varios núcleos en posición periférica d: dermis; e: epidermis. Según Jared *et al.* (en prensa<sup>10</sup>).



**Figura 23.** (A) Cecilia *Siphonos annulatus* (Gymnophiona: Siphonopidae) que posee glándulas venenosas en la región bucal. Cabeza (B) y sección de la región labial superior (C) (después de corrosión parcial de la piel) mostrando las glándulas (g; color verde) asociadas a los dientes (t). En la figura de la boca se muestran las glándulas y los ductos glandulares. Modificado de Mailho-Fontana *et al.* (2020<sup>11</sup>).

<sup>10</sup> Jared, C., Mailho-Fontana, P.L. & Antoniazzi, M.M. In press. Differences between poison and venom: an attempt at an integrative biological approach. Acta Zool.

<sup>11</sup> Mailho-Fontana, P.L., Antoniazzi, M.M., Alexandre, C., Pimenta, D.C., Sciani, J.M., Brodie, E.D., Jr. & Jared, C. 2020. Morphological evidence for an oral venom system in caecilian amphibians. iScience 23: 101234.

## 5.2 Reptiles

Los reptiles presentan glándulas **venenosas** y **odoríficas**. Las glándulas venenosas se encuentran en la región bucal (Fig. 24a-b), mientras que las glándulas odoríficas están presentes en la región femoral (fémur) y en la región anal (Fig. 24c). Estas glándulas son de estructura una estructura más compleja en comparación con las glándulas de los anfibios. Las glándulas venenosas de los reptiles también producen veneno que se inyecta (acción activa) en el agresor o presa a través de dientes. Es decir, el envenenamiento es activo.



**Figura 24.** (A) glándula de Duvernoy que produce veneno en serpientes, localizada en la región posterior de la mandíbula superior; (B) características estructurales de la glándula de veneno de la víbora *Bothrops jararaca* (Squamata: Serpentes: Viperidae): las células epiteliales (flechas) secretan el veneno (V) vía exocitosis\* y que se acumula en el amplio lumen glandular (L), que a su vez ocupa la mayoría del volumen de la glándula; (C) glándulas femorales en la iguana común (*Iguana iguana*). \*proceso mediante el cual se secretan diferentes tipos de moléculas contenidas en una vesícula citoplasmática de una célula al espacio extracelular. Figura B según Jared *et al.* (en prensa).

## 5.3 Aves

Las aves no presentan glándulas en el cuerpo a nivel integumentario, exceptuando la **glándula uropigial** (Fig. 25). Esta glándula, que se encuentra en la mayoría de aves (excepto en el emú, avestruces, avutardas, palomas) se encuentra cerca de la base superior de la cola y secreta aceites que el ave distribuye a través de sus plumas al acicalarse. El aceite secretado por la glándula es colectado con el pico para distribuirlo por las plumas y así mantenerlas impermeabilizadas.



**Figura 25.** (A) Glándula uropigial localizada en la rabadilla, en la base de las plumas rectrices; (B) pato colectando la secreción oleaginosa de la glándula con su pico.

## 5.4 Mamíferos

Tres tipos de glándulas se derivan de la epidermis de la piel de los mamíferos: glándulas **sebáceas**, **ecrinas** y **apocrinas**. Las estructuras más especializadas, como las **glándulas odoríferas**, **sudoríparas** y **mamarias**, se derivan de estos tipos básicos. Al igual que los pelos, las glándulas epidérmicas tienen su base en la dermis pero están conectadas a la superficie de la piel o el pelo por un conducto. Las glándulas sebáceas tienen forma globular o en forma de saco; Las glándulas ecrinas y apocrinas son invaginaciones largas y enroscadas de la epidermis que llegan profundamente a la dermis pero mantienen la continuidad a través de la superficie de la piel incluso a través del estrato córneo cornificado.

**5.4.1 Glándulas sebáceas:** estas glándulas generalmente están asociadas con los folículos pilosos (Fig. 17) y secretan un producto aceitoso (sebo) que mantiene el tallo del pelo húmedo e impermeable. Estas glándulas están situadas de tal manera que la contracción de los músculos tegumentarios hace que el sebo se apriete sobre el eje. Las glándulas sebáceas también están

presentes, sin pelo asociado, en el ángulo de la boca, en el pene, cerca de la vagina (en los labios menores) y al lado de los pezones mamarios, donde su secreción lubrica la superficie de la piel. No se encuentran presentes en las palmas de las manos y en las plantas de los pies. Las glándulas de cera del conducto auditivo externo, que secretan cerumen (Fig. 26), y las glándulas de Meibomio del párpado, que secretan una película aceitosa sobre la superficie del globo ocular (Fig. 26), probablemente se derivan de las glándulas sebáceas.

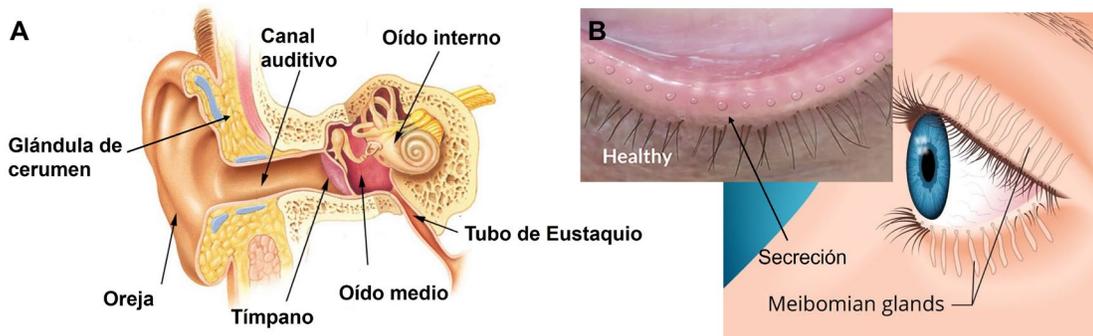


Figura 26. Glándulas de cerumen en el oído medio (A) y de Meibomio en los párpados mostrando la secreción aceitosa (B).

**5.4.2 Glándulas ecrinas:** estas glándulas producen una secreción acuosa (e.g. sudor), se encuentran profundamente en la dermis, **no están asociadas con los folículos pilosos** y están conectadas a la superficie de la piel por conductos en espiral (Fig. 17). Funcionan inmediatamente después del nacimiento. La evaporación de las secreciones ecrinas de la piel produce un enfriamiento por evaporación, un importante mecanismo termorregulador en algunos mamíferos. Las glándulas ecrinas son más comunes en superficies (e.g. plantas y palmas), colas prensiles y otros lugares que entran en contacto regular con un sustrato abrasivo, donde sus secreciones aumentan la adhesión y la sensibilidad táctil. Los chimpancés y los humanos tienen la mayor cantidad de glándulas ecrinas, incluidas algunas en las palmas de las manos y las plantas de los pies. En el ornitorrinco, estas glándulas se limitan al hocico. En ratones, ratas y gatos, están presentes en las patas y aparecen alrededor de los labios en los conejos. En los elefantes, las glándulas ecrinas y las glándulas sebáceas están completamente ausentes.

**5.4.3 Glándulas apocrinas:** estas glándulas apocrinas (sudoríferas) producen fluidos viscosos y con lípidos que actúan como señales químicas, **se encuentran cerca de los folículos pilosos** y comienzan a funcionar en la pubertad. La distribución de las glándulas ecrinas y apocrinas en el cuerpo varía, pero son más comunes en áreas donde el pelaje es menos denso (e.g. patas de gatos, perros, roedores y primates; labios de conejos; hocico de ornitorrincos). En humanos y chimpancés, las glándulas ecrinas se distribuyen ampliamente, pero las glándulas apocrinas se encuentran principalmente en las axilas, región anogenital, y pezones. Las glándulas ciliares que drenan sobre las pestañas de muchos mamíferos son glándulas apocrinas. Tales glándulas están ausentes en pangolines, cetáceos, sirenios y equidnas.

**5.4.4 Glándulas olfativas u odoríferas:** estas pueden ser glándulas sebáceas o apocrinas modificadas. La composición y función de las secreciones que producen varía ampliamente, pero muchas actúan como feromonas (señales químicas que transmiten información entre miembros de la misma especie). Las glándulas olfativas se pueden encontrar en casi cualquier lugar del cuerpo, incluida la zona anal (roedores y mustélidos), la espalda (ratas canguro), la cabeza (elefantes, pecaríes), las patas delanteras (lémures, carnívoros) y las patas traseras (ungulados). Algunos mamíferos esparcen secreciones glandulares perfumadas sobre su pelaje, posiblemente para mejorar la efectividad o la persistencia de la señal química. El color amarillento que se ve a menudo en el pelaje de las zarigüeyas es el resultado de tal comportamiento.

Estas glándulas, dependiendo de la función de la secreción, se clasifican en: (i) glándulas marcadoras, (ii) de celo, (iii) de reconocimiento y (iv) hediondas. Las **glándulas marcadoras** (i) se encuentran en muchos mamíferos y sus secreciones son importantes en la comunicación dentro de la misma especie, marcar territorios como en los ciervos (Fig. 27a), para marcar sitios para la orientación espacial como en las comadreas y tejones. **Las glándulas en celo** (ii) están activas en las temporadas de reproducción y son importantes en la atracción de parejas sexuales como se ve en la familia de los ciervos (Fig. 27a). **Las glándulas de reconocimiento** (iii) juegan un papel en la identificación de miembros de la misma especie, mediando interacciones sexuales y sociales. Las **glándulas hediondas** (iv) como las de la mofeta producen una poderosa secreción maloliente que se utiliza como arma de defensa, para disuadir a los depredadores (Fig. 27b–d).

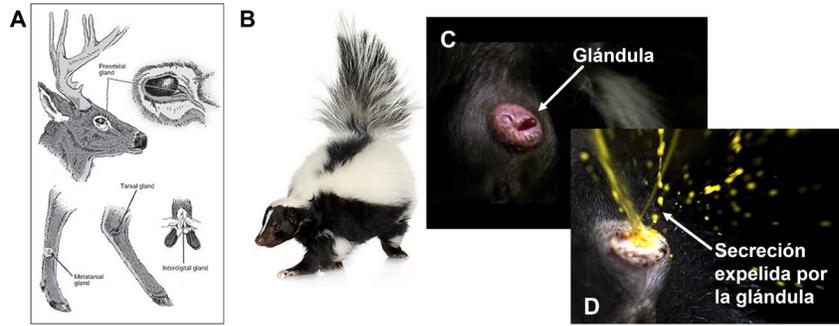


Figura 27. Diversos tipos de glándulas en ciervos (A) y las glándulas hediondas en acción presentes en las mofetas (B-D).

**5.4.5 Glándulas mamarias:** estas son glándulas epidérmicas especializadas que se desarrollan en uno o más puntos a lo largo de crestas paralelas ("líneas de leche") de piel embrionaria en la pared del cuerpo ventrolateral, con células epidérmicas que crecen profundamente en la hipodermis para formar un extenso sistema de ramificación de conductos que terminan en los alvéolos y están rodeados de leche -células productoras (Fig. 28a). Las glándulas se organizan en grupos llamados **lóbulos mamarios**. En la superficie, los conductos se extienden a través de un **pezón** (Fig. 28b) o un pezón elevado (**teta**) para abrirse en su vértice (Fig. 28c). En muchas especies, el tejido adiposo se forma debajo de la glándula mamaria para producir senos. El número y la ubicación de las glándulas varía entre las especies: 1 par axilar en dermópteros y titíes; 1 par torácico en primates antropoides; 1 par inguinal en perisodáctilos y cetáceos; 1 par torácico y 1 inguinal en soricomorfos y algunos lémures; 2 pares en la espalda en nutrias (*Myocastor coypus*); hasta 5 pares desde las axilas hasta las regiones inguinales en roedores, gatos, perros, cerdos y edentados; hasta 10 pares en las bolsas de algunos marsupiales. La zarigüeya de Virginia (*Didelphis virginiana*) tiene 13 glándulas mamarias: 12 en un círculo y 1 en el centro. Las glándulas mamarias en monotremas **carecen de pezones o tetas**, pero las aberturas superficiales de los conductos lácteos están marcadas por mechones de pelo (Fig. 28d).

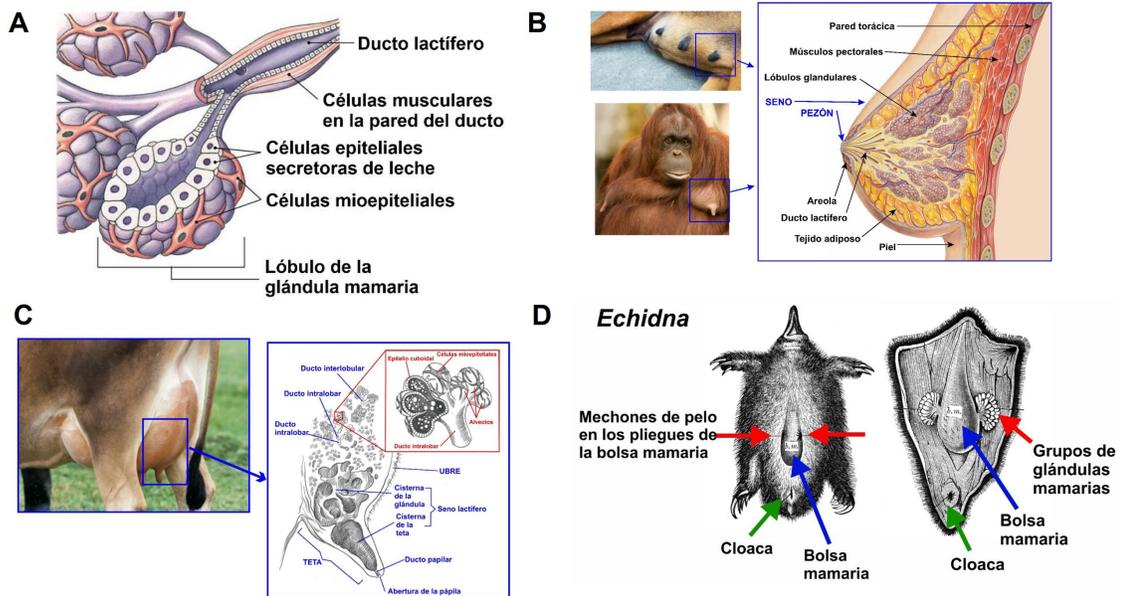


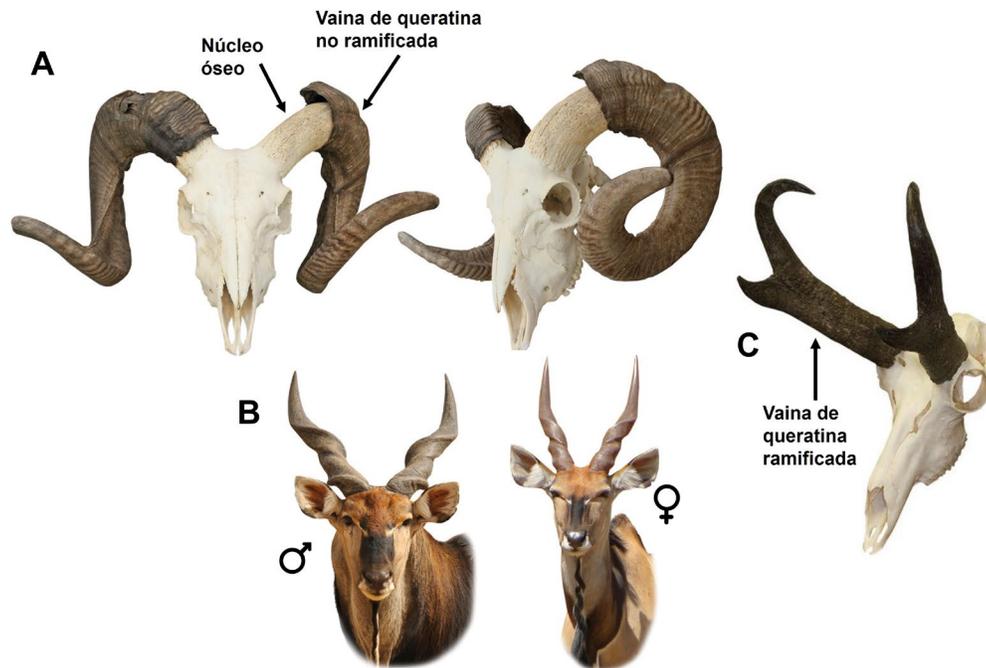
Figura 28. Estructura de las glándulas mamarias de mamíferos (A) y la forma en que se disponen en la estructura lactante (ducto lactífero o mamario) en forma de pezón (B), de teta (C) y con ausencia de ducto en monotremas (D).

## 6. Cuernos y astas

Los "cuernos" en los lagartos, que son procesos que se extienden desde detrás de la cabeza son realmente escamas epidérmicas puntiagudas y especializadas. Realmente, los mamíferos, los dinosaurios y las tortugas extintas son los únicos vertebrados con verdaderos cuernos o astas. La piel, junto con el hueso subyacente, contribuye tanto a los verdaderos cuernos como a las astas. A medida que estas estructuras toman forma, el hueso subyacente se eleva, llevando consigo el tegumento suprayacente. Entre los mamíferos existentes, la ornamentación de la cabeza ocurre solo en algunos grupos de cetartiodáctilos (en Antilocapridae, Bovidae, Cervidae y Giraffidae) y de perisodáctilos (en rinocerontes: Rhinocerotidae).

## 6.1 Cuernos

El concepto cuerno se refiere a una superficie hecha de queratina. El cuerno verdadero, que se encuentra solo en los cetartiodáctilos bóvidos (Bovidae) y en los berrendos de la familia Antilocapridae, consiste de un núcleo interno de hueso dérmico (derivado del hueso frontal del cráneo) cubierto por una vaina queratinizada (derivada de la epidermis) (Fig. 29a–c). Los cuernos de los bóvidos **crecen continuamente a lo largo de la vida del animal, no se ramifican** (Fig. 29a), **nunca se mudan** (ni el núcleo óseo ni la vaina queratinizada) y **ocurren en ambos sexos** (Fig. 29b). En los berrendos (*Antilocapra americana*), los cuernos también están presentes en ambos sexos, pero **la vaina queratinizada es ramificada** (Fig. 29c) y **se muda anualmente**. Los cuernos a menudo funcionan en competencia intrasexual por parejas, y su tamaño puede estar correlacionado con el estado de salud individual. Los anillos de crecimiento en la base de los cuernos pueden usarse para determinar la edad de un individuo.



**Figura 28.** Cuernos no ramificados en los bóvidos *Ovis arkal* (A) y *Taurotragus derbianus* (B) y ramificados en el berrendo *Antilocapra americana* (Antilocapridae; C). Modificado de Castelló (2016<sup>12</sup>).

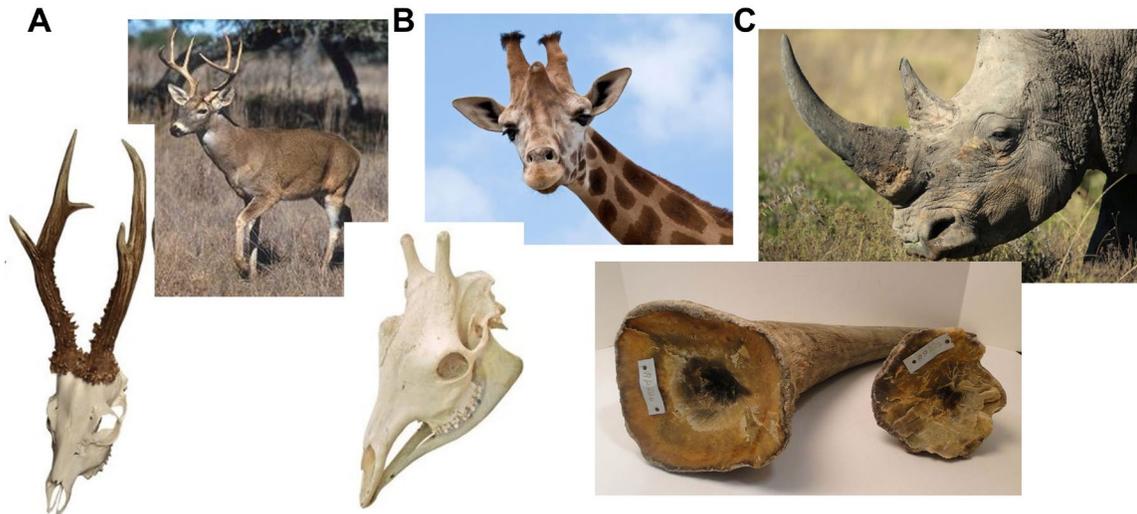
## 6.2 Astas

Las astas son excrecencias óseas del cráneo **sin recubrimiento de queratina** (como si sucede en bóvidos y berrendos), generalmente grandes y ramificadas, que crecen desde un punto de unión en el cráneo llamado pedicelo, y que se encuentran en los cérvidos (ciervos: Cervidae) (Fig. 29a). A medida que crecen las cornamentas, las astas se cubren con una capa de "terciopelo", que es piel muy vascularizada que suministra nutrientes al tejido óseo en crecimiento. Cuando se completa el crecimiento óseo, se corta el suministro de sangre al terciopelo y se desgasta la piel muerta. Después de cada época de apareamiento, las hormonas inducen un debilitamiento del hueso justo por encima del pedicelo, de modo que se desprende la porción distal de las astas. Cada año se desarrollan nuevas astas y su crecimiento es uno de los ejemplos más rápidos de organogénesis conocidos entre los animales. Las astas se desarrollan solo en los cérvidos machos, excepto en el caribú (*Rangifer tarandus*), en el que se encuentran en ambos sexos.

## 6.3 Osiconos

Las jirafas y los okapi (Giraffidae) tienen dos proyecciones óseas llamadas **osiconos** (Fig. 29b), que se desarrollan a partir de centros de osificación separados y luego se fusionan con el cráneo cerca de la sutura de los huesos frontal y parietal. **Están permanentemente cubiertos por piel y cabello** (diferencia con las astas de cérvidos) y ocurren en ambos sexos. Aunque comúnmente se denominan "cuernos", estas estructuras **no son homólogas** a los cuernos de los bóvidos o los cuernos de los cérvidos.

<sup>12</sup> Castelló, J.R. 2016. Bovids of the world: antelopes, gazelles, cattle, goats, sheep, and relatives. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 664 pp.



**Figura 29.** Tres tipos de ornamentos cefálicos en mamíferos ungulados. Astas de cérvidos (A), osiconos en las jirafas (B); y cuernos de pelo en los rinocerontes (C). Cráneos de cérvido y de jirafa según Castelló (2016).

#### 6.4 Cuernos de pelo

Los cuernos pilosos de los rinocerontes (Rhinocerotidae) son masas de células epidérmicas queratinizadas aglutinadas que se desarrollan por encima de la superficie dorsal de los huesos nasales en ambos sexos y no se desprenden. A diferencia de los cuernos, astas y osiconos, estos no tienen un núcleo óseo. Es decir, los cuernos de los rinocerontes son exclusivamente un producto del tegumento.

#### 7. Barbas de las ballenas

El integumento dentro de la boca de los misticetos (ballenas) forma placas de barbas (Fig. 30) que actúan como coladores o tamices para extraer el krill y el plancton del agua que ingieren en la boca distendida. Aunque a veces se le llama "hueso de ballena", **las barbas no contienen hueso**. Es una serie de placas queratinizadas que surgen del integumento. Cada placa de barbas se encuentra a cada lado de la mandíbula superior y es una serie de fibras similares a cabello rígidas, flexibles y queratinizadas que también contienen pequeñas cantidades de fosfato de calcio.

Durante su formación, grupos de papilas dérmicas se extienden y alargan hacia afuera, llevando la epidermis suprayacente. La epidermis forma una capa cornificada sobre la superficie de estas papilas salientes. En conjunto, estas papilas y su cubierta de epidermis constituyen las placas de barbas, que se llaman ballenas.



**Figura 30.** Barbas (ballenas) en la boca de los cetáceos misticetos.

## **Literatura de apoyo**

- Castelló, J.R. 2016. Bovids of the world: antelopes, gazelles, cattle, goats, sheep, and relatives. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 664 pp.
- Feldhamer, G.A., Drickamer, L.C., Vessey, S.H., Merritt, J.F. & Krajewski, C. 2015. Mammalogy. Adaptation, diversity, ecology. Fourth edition. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland. 768 pp.
- Kardong, K.V. 2012. Vertebrates: comparative anatomy, function, evolution. Sixth edition. McGraw-Hill, New York. 794 pp.
- Kisia, S.M. 2010. Vertebrates. Structures and functions. Science Publishers, Enfield, USA. i-517 pp.
- Lovette, I.J. & Fitzpatrick, J.W. (Eds.). 2016. Handbook of bird biology. Cornell Laboratory of Ornithology and Wiley, Chichester, West Sussex, UK. 716 pp.
- Pough, F.H. & Janis, C.M. 2019. Vertebrate life. Tenth edition. Oxford University Press, New Jersey. 552 pp.
- Vitt, L.J. & Caldwell, J.P. 2014. Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles. Fourth edition. Elsevier, London. 757 pp.

## **Taller laboratorio integumento**

Organizar en una tabla comparativa, muy similar a la presente en los otras guías de laboratorio, toda la información presente en esta guía sobre integumento.