

# CAPÍTULO 17

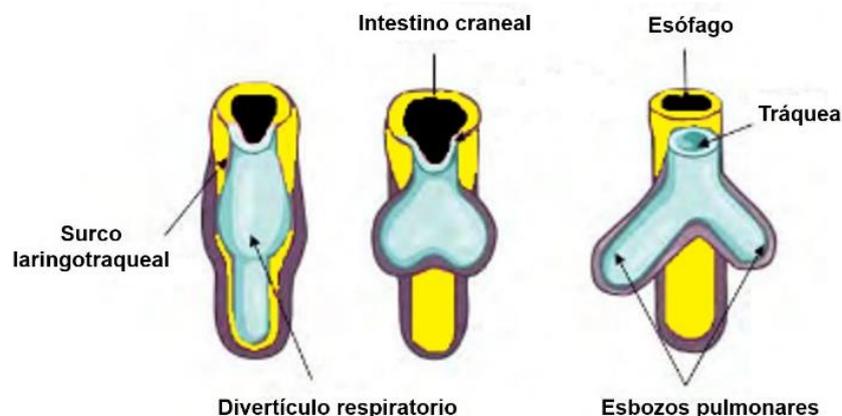
## Sistema respiratorio

Laura B. Andrini, Victoria V. Torres y Magali A. Romero

### Introducción

El sistema respiratorio de los vertebrados tiene como función principal el intercambio de gases entre el aire inspirado y la sangre. Está íntimamente relacionado con el sistema circulatorio que distribuye la sangre oxigenada hacia los tejidos. Además, realiza la función de fonación (emisión de sonidos), participa en el control de la temperatura y en la olfacción.

El divertículo respiratorio o traqueobronquial, o esbozo laringotraqueo-bronco-pulmonar se origina durante el inicio de la organogénesis a partir del endodermo del piso de la faringe primitiva, a nivel de la cuarta bolsa faríngea. Inicialmente, el divertículo se comunica con el intestino craneal, más tarde se originan dos rebordes traqueoesofágicos hasta que el esófago queda separado de la tráquea por un tabique. Caudalmente con respecto al divertículo crecen dos evaginaciones, los brotes broncopulmonares o esbozos pulmonares que representan los primordios de los bronquios y de los pulmones (**Fig. 1**). El tejido epitelial que reviste a la laringe, la tráquea y el árbol bronquial tienen origen endodérmico. El tejido muscular y gran parte del tejido conectivo (incluido el cartilaginoso) que forman parte de la pared de los órganos respiratorios derivan del mesodermo esplácnico circundante. Los cartílagos y otros componentes de tejido conectivo de la laringe se forman a partir de las crestas neurales.



**Figura 1.** Esquema de las etapas del desarrollo del divertículo respiratorio. Imagen tomada y modificada de Zuccolilli G. *Embriología sistemática. Desarrollo temprano de los sistemas y aparatos de los mamíferos domésticos.*

El sistema respiratorio está constituido por una serie de órganos que se agrupan, según su función, en dos porciones. Una de ellas es la porción **conductora del aire**, formada por las vías aéreas superiores e inferiores; la otra es la porción **respiratoria**, constituida por las estructuras que participan en el intercambio gaseoso.

La **porción conductora del aire** está formada por las vías aéreas, que conducen el aire desde el medio exterior hasta las estructuras en las que se realiza el intercambio gaseoso. Los sectores y órganos que forman esta porción son: la cavidad nasal con su revestimiento y la nasofaringe y la laringe, tráquea, bronquios extrapulmonares, bronquios intrapulmonares, bronquiolos propiamente dichos y bronquiolos terminales .

La **porción respiratoria** del sistema se encuentra en los pulmones y está conformada por los bronquiolos respiratorios, conductos alveolares, sacos alveolares y alveolos. Este sector está diferenciado de manera que participa en el intercambio gaseoso.

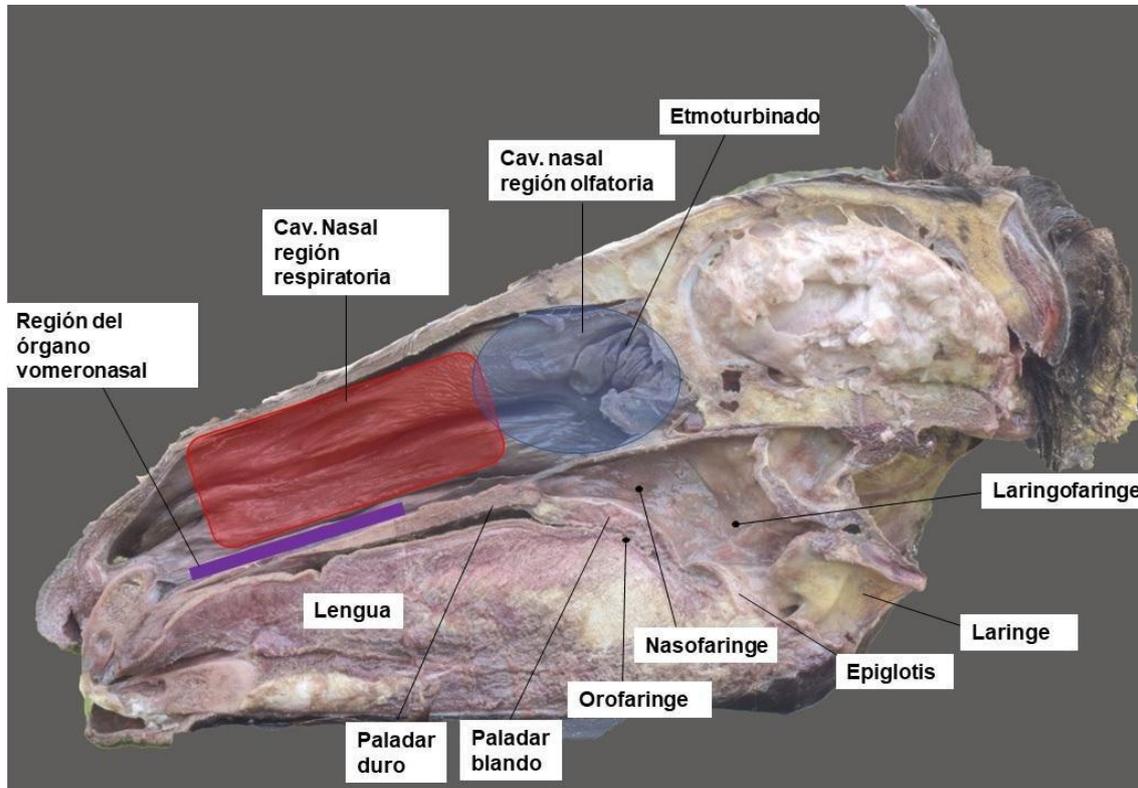
Es importante destacar que el sistema respiratorio participa también en la filtración, humedecimiento y calentamiento del aire inspirado y, de esta manera, en la protección del parénquima pulmonar, donde se realiza la hematosis (intercambio de gases). Esas funciones son posibles debido a la estructura histológica de la túnica mucosa de la mayor parte del sistema respiratorio, principalmente su revestimiento epitelial y a las características de los vasos sanguíneos de su lámina propia. Además, el sistema respiratorio cumple funciones endocrinas a través de células secretoras de hormonas, como así también participa en la regulación de respuestas inmunitarias.

## Nariz

La nariz incluye una región externa, la cavidad nasal y los senos paranasales. La **región externa** toma distintos nombres según la especie: plano nasal (carnívoros, pequeños rumiantes), plano nasolabial (bóvidos), rostro (cerdo), etc.; está sostenida por cartílagos de forma, tamaño y cantidad variables que, por palpación, permiten delimitar esta región. Estos cartílagos se insertan en la porción rostral del tabique nasal, el cual se extiende hacia caudal y divide la cavidad nasal en las cámaras izquierda y derecha.

La **cavidad nasal** es el inicio de la porción conductora del sistema respiratorio y consta de una cámara izquierda y una cámara derecha separadas en el plano medio por el tabique nasal, estructura principalmente cartilaginosa que se osifica en su porción más aboral. Los principales límites óseos son: dorsalmente los huesos nasales, lateralmente las placas laterales del hueso etmoides y ventralmente el paladar duro. Las cavidades derecha e izquierda se ven reducidas en su espacio por la presencia de unas láminas muy delicadas de hueso, enrolladas y revestidas por mucosa: los **cornetes nasales** (dorsal, medio, ventral y etmoidal —o etmoturbinado—). Los cornetes nasales están formados en su porción caudal por un laberinto del hueso etmoides y en rostral por proyecciones de los huesos nasales. Estas cámaras se encuentran conectadas mediante aberturas estrechas con divertículos excavados en los huesos de la cabeza: los **senos paranasales**. Las paredes de la cavidad nasal y de los cornetes que la ocupan se encuentran

revestidas por una **túnica mucosa** cuyas características varían entre las distintas regiones de la cavidad. Subyacente al epitelio se encuentra una lámina propia-submucosa, de tejido conectivo, denominada de esta manera por la ausencia de un límite preciso entre las túnicas mucosa y submucosa. La cavidad nasal posee dos regiones: región respiratoria (continuación de la región externa de la nariz) y región olfatoria (ubicada en caudal y dorsal) (**Fig. 2**).



**Figura 2.** Cavidad nasal, laringe y faringe. Corte sagital de cabeza de equino. . Regiones de la cavidad nasal: olfatoria (azul, ovalada) y respiratoria (roja, rectangular) de la cavidad nasal. Región que ocupa el órgano vomeronasal (violeta). Cortesía Instituto de Anatomía Veterinaria, FCV-UNLP.

La **porción externa de la nariz** es rostral y comunica con el exterior del organismo. La túnica mucosa que reviste esta región es continua externamente con la piel que recubre la región externa de la nariz. A la zona de transición entre la piel y la mucosa se la denomina **unión mucocutánea**, y es un área de interés en medicina veterinaria porque constituye un sitio de desarrollo de lesiones en algunas enfermedades, dadas las particularidades del revestimiento epitelial en esa zona. Cerca de su comunicación con el exterior, en la región externa se encuentra el vestíbulo, que está tapizado por tejido epitelial plano estratificado cornificado y es el sitio en el que se abren los conductos de las glándulas serosas nasales y el conducto nasolagrimal. La lámina propia-submucosa subyacente está formada por tejido conectivo laxo, posee abundantes glándulas sebáceas y sudoríparas apocrinas, y **pelos táctiles** (vibrisas); se encuentra muy vascularizada. Conforme se interna hacia caudal, el epitelio de revestimiento se modifica en aspectos como su cornificación, altura y estratificación hasta ser cilíndrico pseudoestratificado. A su vez, en la lámina propia-submucosa, los pelos y las glándulas sebáceas y sudoríparas ya no son tan

abundantes, y en su lugar aparecen glándulas tubuloacinares, que pueden ser de secreción serosa o mixta, según la especie. Todas las secreciones mencionadas, junto con la gran vascularización de la zona, colaboran con la limpieza, calentamiento y humidificación del aire que ingresa, procesos que continúan en la cavidad nasal, donde son favorecidos por la turbulencia del aire generada en los cornetes, lo que facilita la adhesión de las partículas suspendidas en el aire al moco de las paredes.

La **región respiratoria de la cavidad nasal** se encuentra en posición caudal con respecto a la región externa y ocupa los dos tercios rostrales de las cavidades nasales. En esta región el **tejido epitelial** es **simple cilíndrico pseudoestratificado ciliado con células caliciformes**. Este epitelio posee cinco tipos celulares.

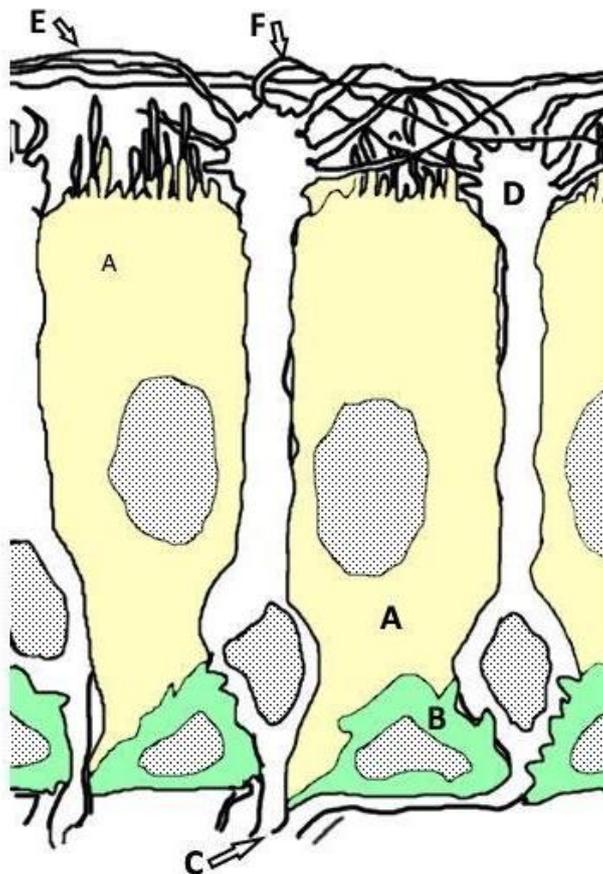
- **Células basales:** son pequeñas, poliédricas y apoyan sobre la membrana basal pero no alcanzan la luz. Son células madre que originan a los otros tipos celulares.
- **Células ciliadas:** cumplen una función importante como barrera de defensa en conjunto con el moco. Son células cilíndricas con 200 a 300 cilias móviles y numerosas microvellosidades en su membrana apical.
- **Células caliciformes:** secretan glicoproteínas (mucinas) que en la luz se hidratan y forman parte del moco, de gran importancia como barrera de defensa. Dada la naturaleza química de las mucinas, en preparados teñidos con HE el citoplasma apical de estas células no resulta coloreado o su tinción es leve.
- **Células en cepillo:** son escasas en relación con las células ciliadas, tienen gruesas y largas microvellosidades y carecen de cilias. Participan en la inmunidad innata mediante mecanismos que incluyen la acidificación luminal y la regulación de la secreción de las células caliciformes y de la motilidad ciliar.
- **Células de gránulos pequeños:** son células secretoras de glicoproteínas neutras. Sus gránulos pequeños se almacenan en la región basal y por allí se exocitan. Así, las secreciones alcanzan los vasos sanguíneos. Pertenecen al sistema endocrino difuso.

Subyacente al epitelio se encuentra la **lámina propia-submucosa** de tejido conectivo, en la cual hay glándulas tubuloalveolares mixtas (principalmente serosas), cuya secreción, junto con la de las células caliciformes, humidifica el aire que ingresa. Posee una profusa red vascular.

El aire que ingresa en la cavidad nasal es enlentecido a su paso por los cornetes, donde se genera una turbulencia que hace que las partículas suspendidas en el aire precipiten y se adhieran al moco de las paredes. Las células ciliadas mueven el moco hacia caudal, mecanismo llamado **barrido mucociliar**, hasta que alcanza la faringe donde es deglutido. Al mismo tiempo que el aire se limpia, también se calienta por la gran vascularización de esta zona y se humidifica por la gran variedad de secreciones antes descritas. La transición entre el epitelio de la región respiratoria y el epitelio olfatorio es abrupta.

La **región olfatoria** se encuentra en caudal y dorsal de la cavidad nasal, en el laberinto etmoidal. Su túnica mucosa es más gruesa y está formada por **un epitelio de revestimiento sensorial cilíndrico pseudoestratificado** y una lámina propia-submucosa subyacente.. El tejido epitelial consta de tres tipos celulares.

- **Células de soporte** (estructurales): son cilíndricas, de base estrecha y ápice amplio con microvellosidades. Estas células secretan proteínas fijadoras de las sustancias odoríferas.
- **Células basales** (células madre): dan origen a los otros dos tipos celulares de esta zona. Sus características son muy similares a las células homónimas de la región respiratoria.
- **Células olfatorias**: son neuronas bipolares (Fig. 3). En su superficie apical poseen una única dendrita, que se proyecta encima del epitelio y culmina en una estructura con forma de bulbo, la vesícula olfatoria. A partir de esa vesícula olfatoria se originan cilias inmóviles -que no poseen la ultraestructura microtubular habitual- con receptores de membrana acoplados a proteínas G, que se unen con las moléculas odoríferas. Por otro lado, desde la superficie basal de estas células, una prolongación axónica amielínica atraviesa la membrana basal. Los axones amielínicos de varias células olfatorias se reúnen en fascículos que atraviesan la lámina cribosa del hueso etmoides y alcanzan el bulbo olfatorio del encéfalo: esos axones forman el **nervio olfatorio** (par craneal I).



**Figura 3.** Células de la región olfatoria de la cavidad nasal. Células de sostén (A), células basales (B), axón de la célula olfatoria (C), vesícula olfatoria de la célula olfatoria (D), porciones distal (E) y proximal (F) de las cilias de la vesícula olfatoria. Autora: Magali Romero (MR).

La **lámina propia-submucosa** está formada por tejido conectivo laxo con glándulas tubuloalveolares de secreción serosa. Esa secreción baña la superficie del epitelio y colabora en la disolución de las moléculas odoríferas, que estimulan a las células olfatorias para iniciar la conducción de impulsos. Las glándulas serosas se asocian con linfocitos, por lo que su secreción contiene, entre otras proteínas, sustancias protectoras como lisozima e inmunoglobulina A (IgA).

**Transducción olfatoria.** Cuando ingresan moléculas odoríferas (señales químicas) a la cavidad nasal se disuelven en la secreción de las glándulas de la lámina propia y son detectadas por las **proteínas fijadoras de sustancias odoríferas**, sintetizadas por las células de soporte del epitelio de revestimiento. Las proteínas fijadoras de sustancias odoríferas actúan como transportadores moleculares, que dirigen las moléculas odoríferas hacia los receptores asociados a proteínas G que se encuentran en las cilias de la vesícula olfatoria. Cuando los receptores son estimulados por las moléculas odoríferas comienza una cascada enzimática mediada por AMPc, que culmina con el ingreso de  $\text{Na}^+$  y  $\text{Ca}^{++}$ , responsables de la despolarización de la membrana plasmática que inicia el potencial de acción en las células olfatorias. Desde allí, el impulso es transmitido a la corteza cerebral donde la sensación se hace consciente.

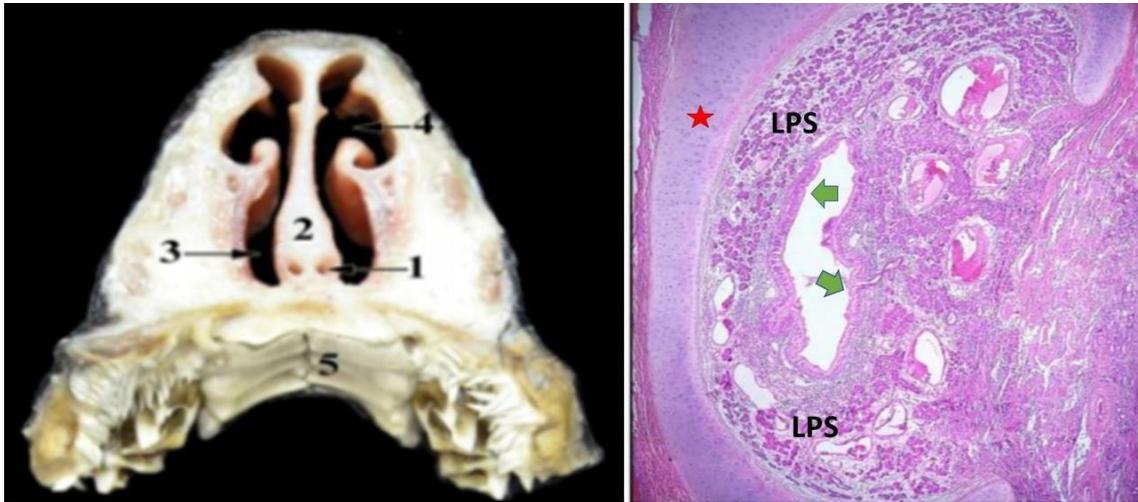
Los **senos paranasales** son espacios que se encuentran en los huesos maxilares, frontal, etmoides y esfenoides; se comunican con la cavidad nasal, de la que se consideran un divertículo. Se encuentran revestidos por una túnica mucosa de similares características que la de la región respiratoria de la cavidad nasal, aunque con menor cantidad de células caliciformes. Las cilias baten hacia la cavidad nasal. El tejido conectivo de la lámina propia es más denso en la zona en que se continúa con el periostio. Las aperturas de comunicación entre los senos y, usualmente, el meato medio de la cavidad nasal, son estrechas; su obstrucción, generada por el engrosamiento de la túnica mucosa, puede acarrear acúmulo anormal de secreción.

De todas las glándulas que vuelcan su secreción en la cavidad nasal, las **glándulas nasales laterales** son las más antiguas filogenéticamente y las primeras en aparecer durante la ontogenia. La secreción de estas glándulas es glicoproteica y favorece la humidificación del aire inspirado, además de humedecer el plano nasal. También se considera que genera un medio fluido para la conducción de señales olfatorias al órgano vomeronasal y provee sustancias que alteran la viscosidad de la capa mucociliar. La localización de esta glándula es distinta según la especie. Así, está presente en el receso maxilar de los carnívoros, en el seno maxilar de los cerdos y en la abertura nasomaxilar en los caballos y pequeños rumiantes; no existe en bovinos.

## Órgano vomeronasal

El órgano vomeronasal es una estructura tubular par con extremos ciegos, ubicada en la mucosa de la porción ventral del tabique nasal, dispuestos en paralelo y a ambos lados del tabique. Consta de un conducto epitelial interno -conducto vomeronasal-, una lámina propia-submucosa media, de tejido conectivo, y un cartílago hialino externo (**Fig. 2 y 4**). En su extremo rostral, el conducto vomeronasal se une al conducto incisivo, que comunica las cavidades nasal y oral en

la mayoría de las especies a excepción del caballo y el camello, en los cuales este extremo es ciego. En una vista transversal este conducto tiene forma de media luna, con la porción cóncava hacia medial y la porción convexa hacia lateral.



**Figura 4.** Órgano vomeronasal. Izquierda: localización anatómica del órgano vomeronasal (1) y su relación con el tabique nasal (2), los meatos nasales (3 y 4) y el paladar duro (5). Derecha: corte histológico del órgano vomeronasal, cabra. Flechas: revestimiento epitelial; LPS: lámina propia-submucosa; estrella: cartilago hialino. Cortesía de Dr. Usama Moawad (ver ref.).

El epitelio que reviste al conducto varía según la zona; en su zona rostral, cerca del conducto incisivo, es cúbico estratificado, y pasa a ser cilíndrico seudoestratificado en gran parte de la porción caudal. Además, en su región medial presenta un revestimiento epitelial sensorial, también seudoestratificado cilíndrico, pero con tipos celulares similares a los que encontramos en la región olfatoria de la cavidad nasal: **células de sostén, células basales y células neurosensoriales**. Si bien las células neurosensoriales son neuronas bipolares, a diferencia de las células olfatorias, carecen de bulbos dendríticos y, en la mayoría de las especies –a excepción del perro–, presentan microvellosidades en lugar de cilias en su superficie apical. La lámina propia-submucosa, compuesta por tejido conectivo muy vascularizado, posee glándulas tubuloacinares que sintetizan principalmente glicoproteínas que se liberan en la luz del conducto vomeronasal (**Fig. 4**). Este órgano recibe estímulos químicos y los transduce y convierte en un impulso eléctrico que llega al bulbo olfatorio accesorio, por eso se lo relacionó inicialmente con la función olfatoria. Sin embargo, en este caso las moléculas no son odoríferas sino que son **feromonas**. Estas son moléculas volátiles secretadas, en general, por organismos de la misma especie, que desencadenan cambios en las actividades metabólicas y comportamentales del organismo que recibe su estímulo. Las feromonas son liberadas en distintas secreciones como la orina, la leche, el sudor, la secreción lagrimal e incluso en los tejidos deprendidos en el momento del parto.

**Transducción de la señal.** Cuando las feromonas están en el ambiente se produce una respuesta autónoma vasomotora en la lámina propia-submucosa que permite expandir la luz del órgano y así se facilita su contacto con las células neurosensitivas. Estas células funcionan como

quimiorreceptoras, con receptores acoplados a proteínas G. Ante la unión con su ligando, se desencadena una cascada enzimática que resulta en la apertura de canales de  $\text{Na}^+$  y  $\text{Ca}^{+2}$ , lo que produce la despolarización de la membrana e inicia así el impulso eléctrico, de la misma forma que ocurre en las neuronas olfatorias. Ese impulso se dirige por los axones de las células neurosensitivas hacia el bulbo olfatorio accesorio en el encéfalo, desde donde se transmite hacia las regiones de la amígdala y del hipotálamo, implicadas en los efectos conductuales y fisiológicos desencadenados por las feromonas.

Las funciones de este órgano se relacionan entonces con la percepción de feromonas que desencadenan respuestas que varían de acuerdo con la especie, el sexo, y el estado fisiológico del animal. Las más relevantes tienen que ver con el comportamiento sexual, la interacción entre el feto y el medio amniótico, el reconocimiento de la cría y el comportamiento materno, también en la determinación de jerarquías y el marcaje territorial. Los machos ungulados suelen realizar una mueca (Flehmen) levantando el labio superior, lo que aumenta el ingreso de aire hacia el órgano vomeronasal y así se detectan feromonas de las hembras. En respuesta a la detección de feromonas femeninas, en muchos mamíferos machos se produce la estimulación de las células de Leydig en el testículo, lo que desencadena un aumento de la concentración de testosterona plasmática y la conducta sexual asociada. En la contraparte, cuando dos machos reciben feromonas, el uno del otro, se desencadena un comportamiento de lucha para establecer jerarquía y dominio del territorio. En la especie humana, y en muchos otros primates, este órgano es un vestigio sin función específica conocida, ya que carece de las conexiones entre las neuronas bipolares y el encéfalo encontradas en otros animales.

## Faringe

La faringe es un órgano compartido por los sistemas respiratorio y digestivo (**Fig. 2**). Posee tres regiones: **nasofaringe**, que comunica con la cavidad nasal **orofaringe**, que comunica con la cavidad oral y **laringofaringe**, que se comunica con el esófago y la laringe y se continúa con esta última. La variedad de tejido epitelial de revestimiento de cada zona está en relación con la región a partir de la que continúan. Se describe brevemente la estructura histológica de la nasofaringe y laringofaringe. Tanto la nasofaringe como la laringofaringe tienen un epitelio pseudoestratificado cilíndrico ciliado con células caliciformes; la lámina propia-submucosa posee glándulas tubuloalveolares, además de tejido linfoide difuso y nodular que es parte de las **tonsilas faríngeas**. La túnica muscular está formada por haces de tejido muscular estriado esquelético con distintas disposiciones. Por último, existe una túnica adventicia de tejido conectivo continua con la fascia de la región.

## Laringe

Es un órgano hueco, músculo-cartilaginoso y móvil, que se relaciona rostralmente con la laringofaringe y se continúa caudalmente con la tráquea. Consta de un grupo de cartílagos articulados entre sí y conectados por tejido muscular, tejido conectivo denso colagenoso y elástico. A su vez, la laringe está sostenida por un conjunto de pequeños huesos que conforman el aparato hioideo, que también dan sostén a la lengua y a parte de la faringe. Asociados con el aparato hioideo existen un conjunto de músculos que, junto con los músculos faríngeos y laríngeos, contribuyen a evitar el pasaje de sustancias hacia la vía aérea durante la deglución. Por la acción de estos músculos, la lengua y el paladar blando durante la deglución se elevan, cerrando la comunicación con la nasofaringe para evitar la aspiración nasal, y la laringe y el hioideo se retraen hacia dorsal y rostral evitando el paso de alimentos y saliva hacia la laringe. Este órgano forma parte de la vía aérea conductora y regula la entrada de aire al árbol bronquial. En su interior hay un par de ligamentos, con numerosas fibras elásticas, revestidos por túnica mucosa, que se ubican bilateralmente y se proyectan hacia la luz del órgano: los **pliegues vocales (cuerdas vocales)**. Con el paso del aire esos pliegues vibran y producen sonido, por lo que la laringe es el órgano central en la fonación. Los **pliegues vestibulares** –o pliegues vocales falsos– también se proyectan hacia la luz de la laringe, dorsal y rostralmente a los pliegues vocales. Se encuentran formados principalmente por los ligamentos y músculos vestibulares.

La **epiglotis** es una porción de la laringe que forma la parte rostral de su entrada. Esta porción cierra la glotis en el momento de la deglución, y evita que el alimento ingrese a las vías respiratorias, lo que podría producir asfixia y lesiones en el animal. Posee dos caras o superficies: una anterior o lingual, cóncava y otra posterior o laríngea, convexa. El sostén de la epiglotis consiste en un cartílago elástico, cuya flexibilidad posibilita su función. En la superficie lingual, el epitelio es estratificado plano no cornificado, continuo con el de la base de la lengua; en él pueden encontrarse **corpúsculos gustativos**. Subyacente a ese epitelio se encuentra la lámina propia-submucosa de tejido conectivo laxo que se hace más densa cerca del cartílago elástico, donde forma el pericondrio. En la superficie laríngea, el tejido epitelial es simple cilíndrico pseudoestratificado y ciliado similar al de la tráquea. En la lámina propia-submucosa se encuentran glándulas tubuloacinares de secreción mixta, tejido linfoide difuso y **nódulos linfoides**.

Caudalmente a la epiglotis se encuentra el vestíbulo, que es una cavidad con forma de embudo limitada por los pliegues vestibular (rostralmente) y vocal (caudalmente). El epitelio de revestimiento de sus paredes es similar al de la tráquea y en la lámina propia-submucosa de tejido conectivo se encuentran glándulas tubo acinares mixtas y abundantes nódulos linfoides. La lámina propia-submucosa se continúa en esta zona con el tejido conectivo denso del pericondrio del cartílago hialino tiroideo, que le confiere estructura y sostén (**Fig. 5**).

En las zonas de los pliegues vestibular y vocal, el tejido epitelial es estratificado plano no cornificado. Tanto en los pliegues vocales como en los vestibulares, se extiende desde la lámina propia un ligamento formado por fibras elásticas, y profundamente a éste, el músculo (ventricular o vocal) de tipo estriado esquelético.

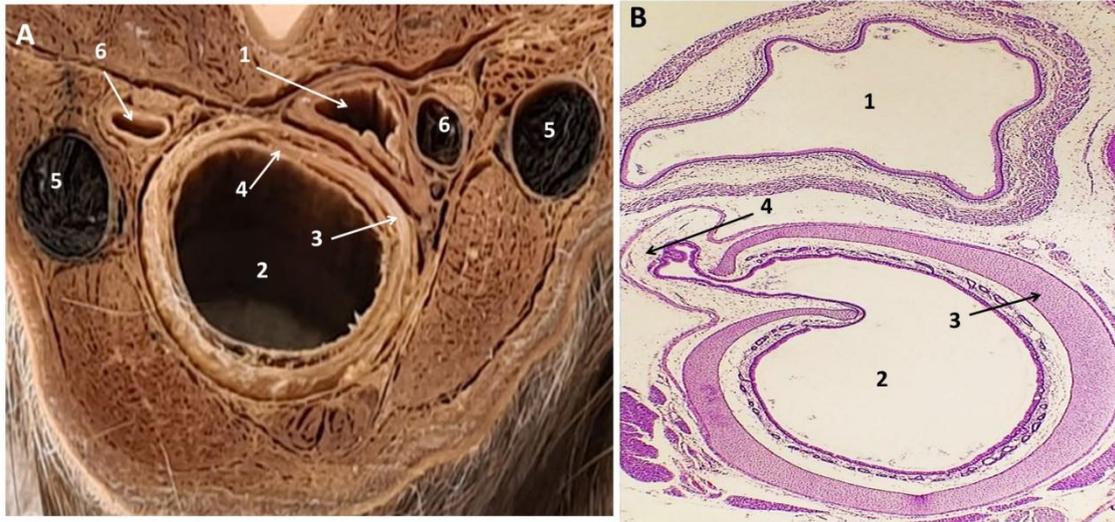


**Figura 5.** Laringe. Características histológicas del vestíbulo laríngeo y su relación con el esófago. Se observa el epitelio de revestimiento (flecha) del vestíbulo laríngeo, la lámina propio-submucosa (LPS) con glándulas, el cartílago hialino tiroideo (CHT) y el tejido muscular asociado (TMA) cercano a la pared del esófago, cuya luz se señala con la estrella. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.

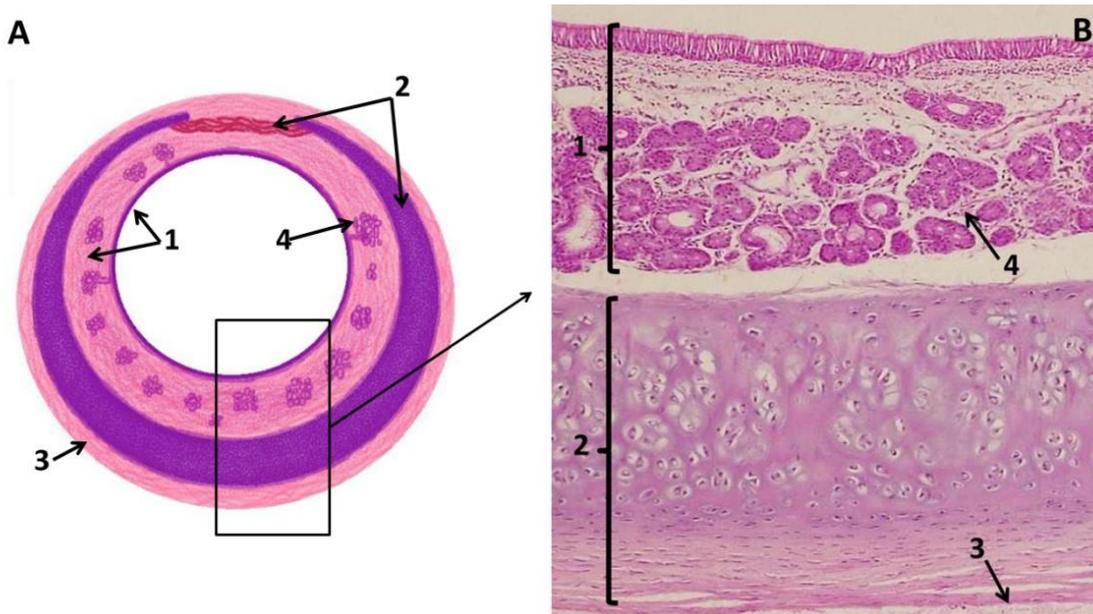
## Tráquea

Es un órgano tubular, flexible, conductor de aire, que se extiende desde la laringe a lo largo del cuello y por el mediastino hasta bifurcarse (aproximadamente a la altura de la quinta vértebra torácica) en dos bronquios principales, derecho e izquierdo, que se dirigen uno a cada pulmón. Además de conducirlo, la tráquea también acondiciona el aire inspirado participando en su filtrado y en la protección ante la entrada de polvo u otros agentes aerotransportados. Una capa viscosa de moco se encuentra sobre las cilias del epitelio y atrapa a la mayoría de las partículas inhaladas mayores a 2  $\mu\text{m}$ .

En su espesor la tráquea presenta anillos de cartílago hialino, que en los mamíferos son incompletos dorsalmente. Estos anillos refuerzan la pared lo que permite resistir a las fuerzas externas y evitar el colapso del órgano, por ejemplo durante la inspiración o en el momento del pasaje del bolo alimenticio por el esófago (**Fig. 6**). La cantidad de anillos varía con las especies e incluso dentro de ellas, como también la disposición que adoptan. En el caso del caballo los extremos se superponen y en el perro y el cerdo estos extremos nunca contactan. En las focas, los anillos traqueales están suplementados por cartílagos más pequeños, que se encuentran en el tejido conectivo denso que une los anillos entre sí. Esto genera que toda la estructura sea más rígida. En los murciélagos, los cartílagos se superponen como tejas, proporcionando un refuerzo adicional con poca pérdida de flexibilidad.



**Figura 6.** A: Sección transversal del cuello de un potrillo a la altura de la tercera vértebra cervical. Vista craneal. B: Preparado histológico, corte transversal de la tráquea y esófago. 4X. H-E. 1: Luz del esófago, 2: Luz de la tráquea, 3: Cartilago, 4: Músculo, 5: Venas yugulares externas derecha e izquierda, 6: Arterias carótidas comunes derecha e izquierda. A: Museo de Anatomía Veterinaria "Dr. Víctor Manuel Arroyo", FCV-UNLP. B: Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.



**Figura 7.** A: Esquema corte transversal de tráquea. B: Imagen histológica, corte transversal de la tráquea 10X H-E. 1: tunicas mucosa y submucosa, 2: túnica musculocartilaginosa, 3: túnica adventicia, 4: glándulas traqueales. A: Autora: Victoria V. Torres. B: Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.

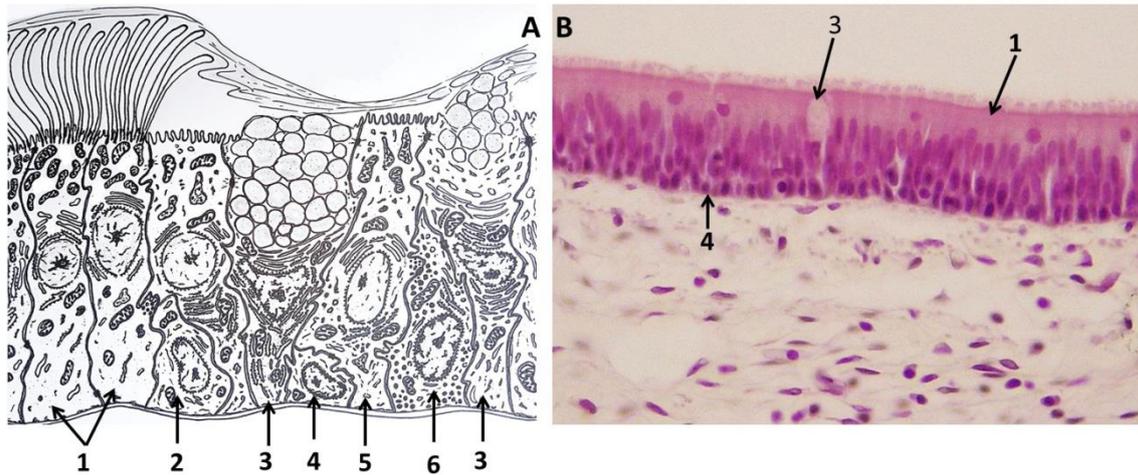
Su pared posee las siguientes tunicas: **mucosa, submucosa, musculocartilaginosa y adventicia (Fig. 7)**. La **túnica mucosa** está formada por tejido epitelial **seudoestratificado cilíndrico ciliado con células caliciformes** (mal llamado epitelio respiratorio, ya que no participa en el intercambio gaseoso) similar al de la túnica mucosa nasal y la nasofaringe, y por **lámina propia**. El epitelio es más alto en los grandes mamíferos que en los pequeños. Como característica particular presenta una membrana basal extremadamente gruesa, de-

bido al gran espesor de la lámina reticular. Esta membrana tiene un aspecto vítreo u homogéneo y su espesor es de 25 a 40  $\mu\text{m}$ . Las células que forman el revestimiento epitelial son las células basales, intermedias, ciliadas, caliciformes, en cepillo y endocrinas (**Fig. 8**). Hacia los segmentos caudales aumenta la cantidad de células ciliadas y disminuye la de caliciformes y basales.

Las **células basales** son células madre que originan los demás tipos celulares del epitelio. Su forma es piramidal, y no llegan a la luz del órgano. Las **células** intermedias están en proceso de diferenciación a células ciliadas o a células caliciformes. Las **células ciliadas** son las células más numerosas del epitelio traqueal, son cilíndricas, llegan a la luz del órgano y cada célula tiene aproximadamente 250 cilias en su porción apical. Encima de estas prolongaciones se encuentra una capa viscosa de moco. Las cilias proporcionan un movimiento de barrido coordinado de la capa de moco, que se dirige hacia la faringe del animal donde es expectorado o deglutido. Las **células caliciformes** son similares a las del sistema digestivo. Secretan mucina que se acumula en gránulos estrechamente agrupados en la porción apical de la célula. La cantidad de células caliciformes aumenta durante la irritación crónica del epitelio. Las **células en cepillo** son columnares, escasas y poseen microvellosidades (de 2  $\mu\text{m}$  de longitud). Estas células actúan como sensores químicos ante productos bacterianos. Frente a ese estímulo, liberan prostaglandinas<sup>70</sup>. Ya que se encuentran en estrecho contacto con las células caliciformes y con las células ciliadas, mediante esa secreción modulan su actividad, ya que las prostaglandinas regulan tanto la motilidad de las cilias como la secreción mucosa de las células caliciformes. Las **células endocrinas** o **células de gránulos pequeños** son escasas y se encuentran en mayor cantidad en animales jóvenes. Poseen gránulos de secreción en su porción basal, que contienen serotonina y varios péptidos, como calcitonina, somatostatina y hormona antidiurética. Son difíciles de diferenciar de las células basales con la coloración de rutina; mediante impregnación argéntica se pueden observar sus gránulos. Forman cuerpos neuroepiteliales (capítulo 19). Mediante algunas de sus secreciones estas células regulan el calibre de la vía aérea y de los vasos sanguíneos, en función de la concentración de gases existente en la vía aérea. Actúan como sensores de la presión de  $\text{O}_2$ , de  $\text{CO}_2$ , del pH y de otras sustancias como la nicotina. Poseen gran similitud con las células endocrinas del tracto gastrointestinal y, como ellas, pertenecen al sistema neuroendocrino difuso.

---

<sup>70</sup> Prostaglandina E1, prostaglandina E2 y prostaglandina F2 alfa (PGE1, PGE2, y PGF2 $\alpha$ ).



**Figura 8.** A: Esquema de las células del epitelio traqueal. B: Imagen histológica, corte transversal de la tráquea. 40X. HE. 1: Célula ciliada, 2: Célula intermedia, 3: Célula caliciforme, 4: Célula basal, 5: Célula en cepillo, 6: Célula endocrina. B: Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.

En el epitelio traqueal también se encuentran intercalados linfocitos, principalmente LT, pertenecientes al tejido linfoide asociado con los bronquios (BALT). En los cerdos los linfocitos intraepiteliales son particularmente numerosos. Todas las células de este epitelio apoyan sobre una **membrana basal** que fue descripta anteriormente.

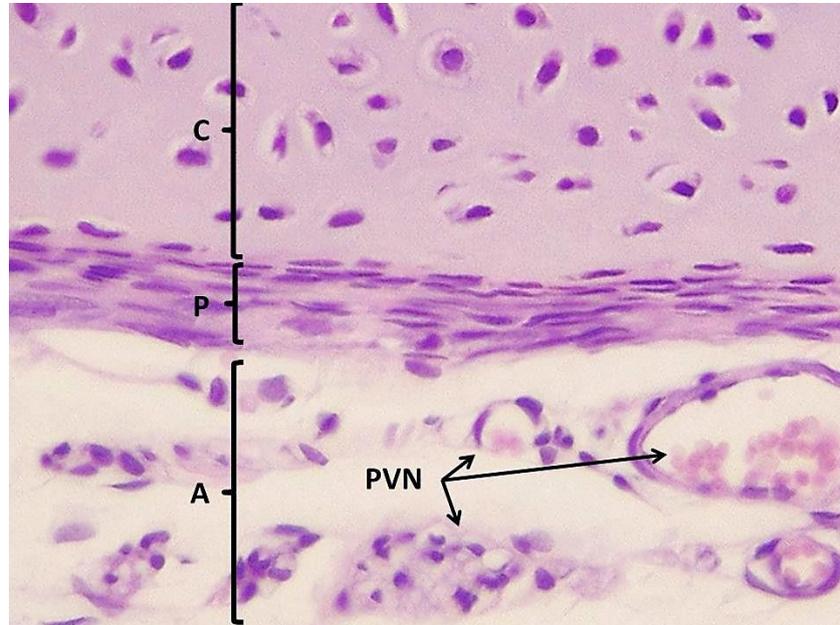
La **lámina propia** está compuesta por tejido conectivo laxo con abundantes fibras elásticas y linfocitos. También se encuentran otros tipos celulares como células plasmáticas, mastocitos, eosinófilos y fibroblastos. Las fibras elásticas se condensan formando una membrana elástica, que define el límite entre la túnica mucosa y la túnica submucosa.

La **túnica submucosa** está formada por tejido conectivo laxo, con abundantes fibras elásticas y glándulas traqueales. Éstas son tubuloacinares simples; su secreción varía con la especie entre mucosa, serosa o mixta. Los conductos de estas glándulas abocan en la superficie del epitelio. En sus células, las mitocondrias son abundantes; se considera que su elevada actividad metabólica se relaciona con la regulación de la composición de agua y electrolitos del producto de secreción. Las fibras del tejido conectivo de esta túnica son continuas con el pericondrio del cartílago (**Fig. 7**). Tanto en la túnica submucosa como en la lámina propia se puede encontrar tejido linfoide difuso y nodular.

La **túnica musculocartilaginosa** se encuentra formada por anillos de cartílago hialino y por tejido muscular liso. El cartílago forma anillos incompletos con forma de herradura o de C y el músculo liso (músculo traqueal) se extiende entre los extremos de los cartílagos, fijándose por su cara interior, excepto en los carnívoros en los que se une por el exterior. Las fibras musculares se orientan transversalmente al eje longitudinal del órgano, sus extremos se mezclan con la capa de tejido conectivo denso que une los anillos entre sí, y por su intermedio al pericondrio. Por este motivo, en localización subyacente a la túnica submucosa existe tejido cartilaginoso o muscular, en función de la porción de la tráquea de la que se trate. Entre los anillos de cartílago adyacentes se encuentra tejido conectivo denso con abundantes fibras elásticas, al que se lo denomina membrana fibroelástica, inseparable del pericondrio. Esta membrana le confiere mayor resistencia a la pared y, simultáneamente, permite cierta movilidad o flexibilidad del órgano, importantes

durante la inspiración o los movimientos propios del cuello. Si bien el cartílago es de variedad hialina, conforme pasan los años en todas las especies se torna fibroso.

La **túnica adventicia**, está formada por tejido conectivo laxo ricamente vascularizado e innervado (**Fig. 9**).



**Figura 9:** Imagen histológica. Corte transversal de un sector de la tráquea. C: Cartílago, P: Pericondrio, A: Adventicia. PVN: Paquete vasculonervioso. 40X. HE. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.

## Bronquios extrapulmonares

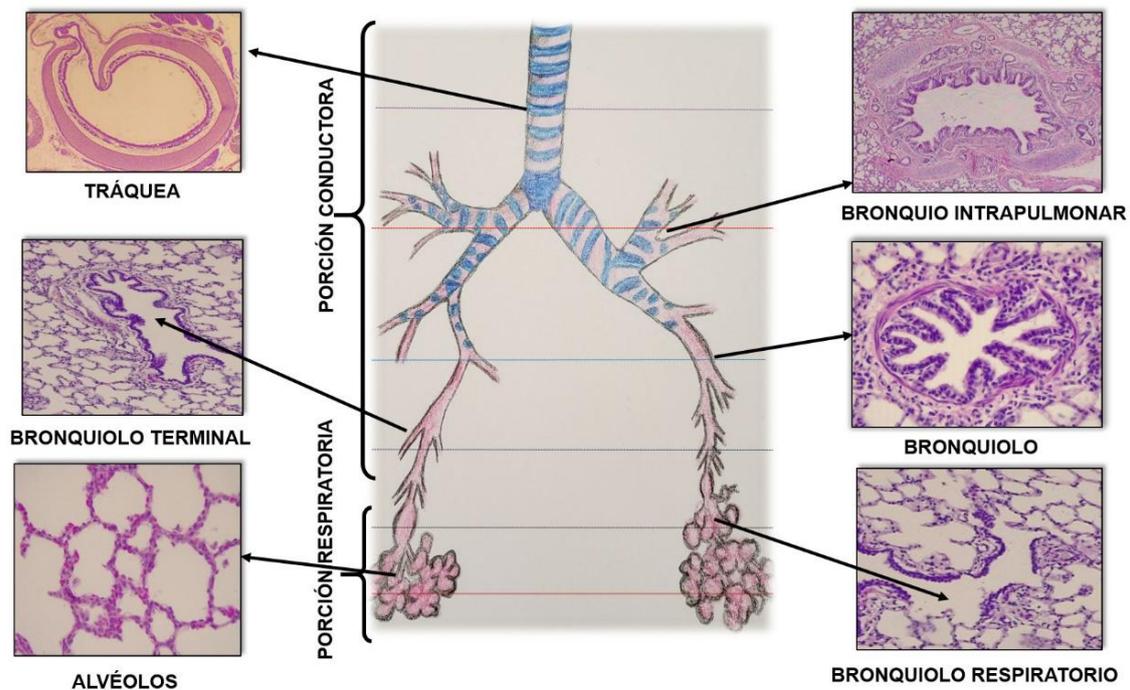
Los **bronquios principales o extrapulmonares** se extienden desde la bifurcación de la tráquea hasta el hilio. La estructura histológica de estos bronquios es semejante a la de la tráquea.

## Pulmones

Los pulmones de los mamíferos son órganos pares y parenquimatosos que se ubican en la cavidad torácica a cada lado del mediastino, envueltos por una serosa pleural formada por dos hojas, la hoja visceral que envuelve a estos órganos, y la parietal que recubre la parte interna de la pared torácica. Entre ambas queda limitado un espacio delgado, denominado espacio pleural, que posee escaso líquido seroso. La hoja visceral pleural o pleura pulmonar está formada por mesotelio y tejido conectivo denso submesotelial, con abundantes fibras elásticas que posibilitan la expansión de los pulmones durante la respiración. Ambos pulmones se hayan formados por lóbulos limitados por fisuras profundas. En algunas especies, en las que el tejido conectivo es más abundante (cerdos y bovinos) el parénquima pulmonar se encuentra dividido en lobulillos, limitados por tabiques de tejido conectivo. En otras, como las especies de carnívoros domésticos, esa división no existe. Esta diferencia interespecífica determina, por ejemplo, que los procesos inflamatorios pulmonares (neumonías) sigan

diferentes patrones. En la cara medial de cada pulmón se encuentra el hilio, por donde ingresan y egresan estructuras como vasos sanguíneos, linfáticos, nervios y bronquios.

A partir del hilio, los bronquios extrapulmonares se dividen dicotómicamente y forman un sistema arborizado de estructuras que constituyen la **porción conductora intrapulmonar del aire**, representada por los bronquios intrapulmonares, bronquiolos propiamente dichos y los bronquiolos terminales. A partir de allí, el árbol bronquial continúa con la **porción respiratoria**, donde se produce el intercambio gaseoso, formada por los bronquiolos respiratorios, conducto alveolar, sacos alveolares y alvéolos pulmonares. En cada pulmón, las ramificaciones de los vasos sanguíneos, linfáticos y nervios siguen el recorrido de las ramas bronquiales hasta la porción respiratoria. El tejido conectivo que rodea a estas estructuras y forma tabiques, lo que divide a los pulmones en lóbulos y lobulillos. A medida que el árbol bronquial se va ramificando en los pulmones, la pared de las estructuras que lo forman se modifica hasta llegar a los alvéolos (**Fig. 10**).



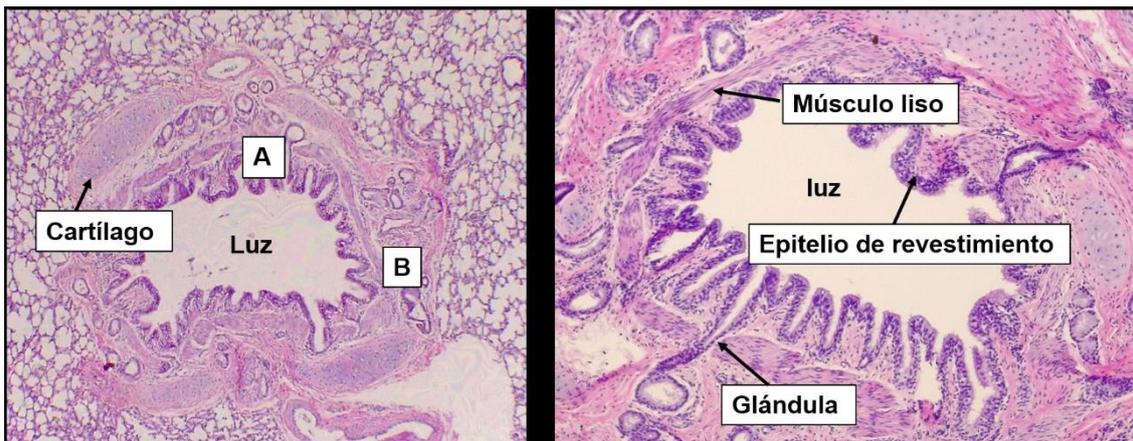
**Figura 10.** Esquema de las características histológicas del árbol bronquial. Ramificaciones del árbol bronquial y modificaciones histológicas de su pared. Autora: Dra. Laura Andrini (LA).

## Bronquios intrapulmonares

La pared de los bronquios está formada por las **túnicas mucosa, submucosa, y adventicia**. La separación entre estas túnicas no es tan notoria como en la tráquea y tanto la musculatura lisa como el tejido cartilaginoso quedan incluidos en la submucosa.

La **túnica mucosa** está revestida por un epitelio cilíndrico pseudoestratificado ciliado con células caliciformes. Se trata de una superficie expuesta a distintos antígenos. La lámina propia subyacente está formada por tejido conectivo laxo con fibras elásticas y abundante tejido linfocitario difuso o nodular,

que constituye el tejido linfoide asociado con la mucosa bronquial (BALT). Por fuera de la lámina propia se encuentra una **capa de músculo liso** dispuesto en forma continua y bajo control del sistema autónomo, que mantiene un diámetro adecuado de la luz del bronquio para la entrada de aire. La **túnica submucosa** está formada por tejido conectivo con glándulas tubuloacinares mucosas, serosas y mixtas. Los conductos de estas glándulas desembocan en la luz del bronquio y sus secreciones desempeñan un papel importante en el atrapamiento de partículas extrañas y diversas sustancias eventualmente perjudiciales para el parénquima pulmonar. Hacia afuera posee **placas de cartílago** dispuestas en forma discontinua. La **túnica adventicia** rodea a la capa musculocartilaginosa por fuera y está formada por un tejido conectivo más denso que el de la tráquea. A medida que los bronquios se ramifican, y se originan generaciones bronquiales cada vez más pequeñas, disminuye el diámetro de la luz, el tejido epitelial cambia de pseudoestratificado a cilíndrico simple con disminución gradual de la cantidad de células caliciformes, la capa de músculo es proporcionalmente más grueso, las glándulas y el cartílago son cada vez más escasos. Esta descripción general corresponde a las especies de mamíferos domésticos en estudio. En otros casos, como en roedores pequeños, solamente se encuentra cartílago en los bronquios más grandes, mientras que en los mamíferos marinos el cartílago persiste aun en bronquiolos. (**Fig. 11**).



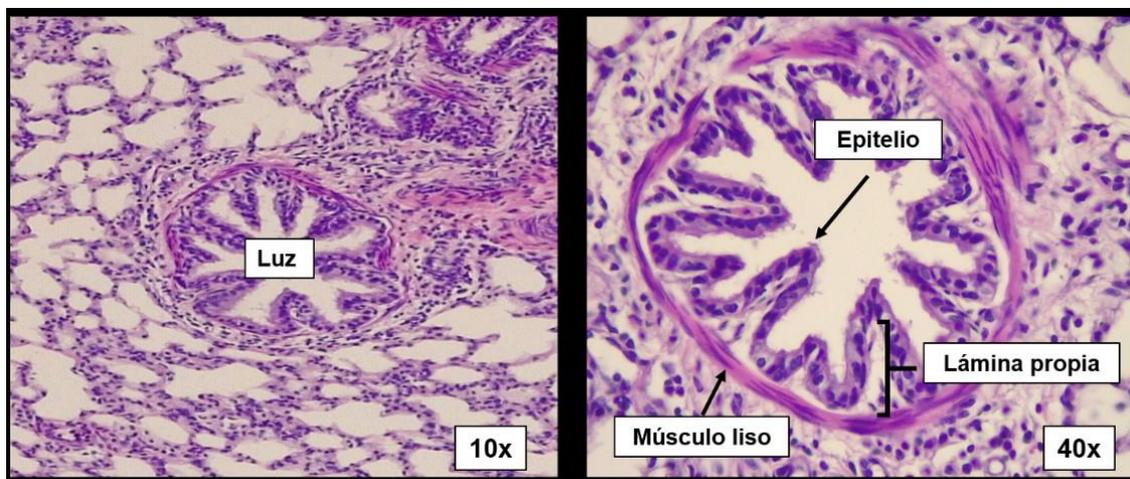
**Figura 11.** Bronquio intrapulmonar. Microfotografía, corte transversal. A. Túnica mucosa. B. Túnica submucosa. 10X. HE. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.

## Bronquiolos

Como consecuencia de la división dicotómica del árbol bronquial, los bronquios originan a los bronquiolos designados como: bronquiolos propiamente dichos, bronquiolos terminales y bronquiolos respiratorios. Los caballos y rumiantes poseen varias generaciones bronquiolares, mientras que los carnívoros sólo una o dos. Existen numerosas modificaciones morfológicas entre unos y otros tipos de bronquiolos. Estas modificaciones se relacionan con las características del epitelio, con el diámetro de la luz, con las cantidades variables de tejido conectivo y muscular como así también con la presencia de alvéolos en sus paredes. A medida que disminuye el diámetro de la luz de los bronquiolos las paredes son más delgadas y de estructura histológica más sencilla. Los bronquiolos no poseen glándulas ni placas de cartílago.

## Bronquiolos propiamente dichos

El epitelio de revestimiento es cilíndrico simple con escasas células ciliadas y caliciformes, estas últimas solamente en su inicio. En las porciones finales las células ciliadas son cúbicas. Entre las células ciliadas se identifican las **células club (de Clara)**<sup>71</sup> no ciliadas. Estas son células cilíndricas con su superficie apical convexa o redondeada. Ultraestructuralmente estas células poseen todas las características de una célula productora de lipoproteínas con un RER, REL y un complejo de Golgi supranuclear bien desarrollados. Las células club secretan una sustancia tensioactiva lipoproteica que impide la adhesión luminal evitando el colapso de la pared bronquiolar. Además, cumplen un rol importante en la integridad y regeneración del epitelio de las vías aéreas, entre otras funciones. Por fuera del epitelio se encuentra la lámina propia de tejido conectivo laxo, una capa de músculo liso dispuesto en forma circunferencial y la túnica adventicia de tejido conectivo (**Fig. 12**).



**Figura 12.** Bronquiolo. Microfotografía, cortes transversales de un bronquiolo. HE. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP

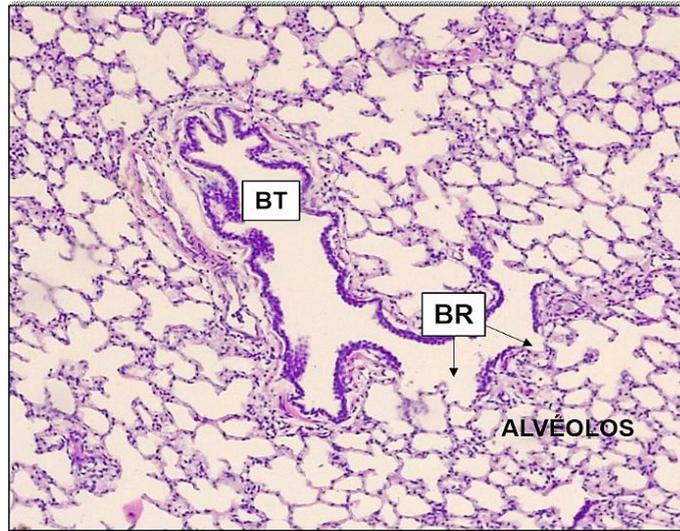
## Bronquiolos terminales

Constituyen la última porción exclusivamente conductora del aire del árbol bronquial. Poseen un epitelio cúbico simple con células club y células ciliadas. La lámina propia y la capa de músculo liso son más delgadas que las de los bronquiolos propiamente dichos (**Fig. 13**).

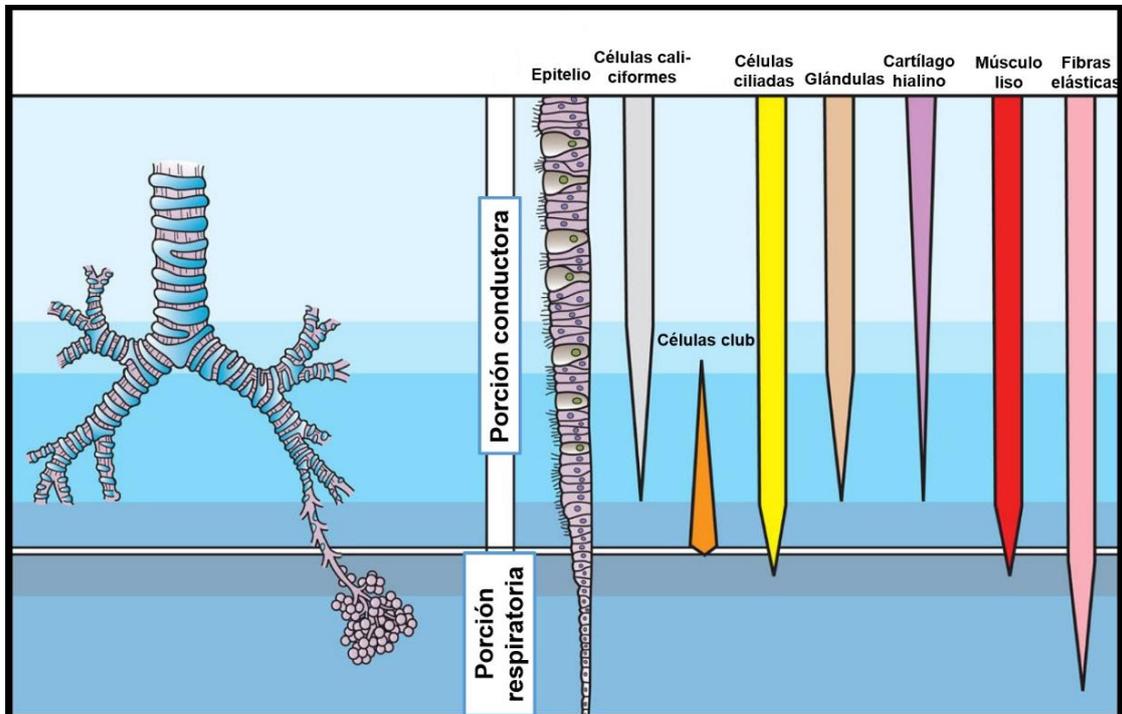
<sup>71</sup> Estas células fueron descritas por el anatomopatólogo Max Clara (miembro del partido nazi) en 1937 y así fueron llamadas. El término "Clara" está dejando de utilizarse ya que su nombre refiere a una persona no grata en la comunidad científica que utilizó para el estudio de las células bronquiolares muestras de pulmones de personas asesinadas en campos de concentración.

## Bronquiolos respiratorios

Cada bronquiolo terminal da origen a dos o más bronquiolos respiratorios, que constituyen el inicio de la porción respiratoria. Los bronquiolos respiratorios se asemejan a los terminales pero en su pared se intercalan alvéolos, que participan en el intercambio gaseoso. El epitelio de los segmentos iniciales del bronquiolo respiratorio contiene células ciliadas y células club. La lámina propia posee escasa cantidad de tejido conectivo y de fibras musculares lisas (**Fig. 13**).



**Figura 13.** Bronquiolo terminal (BT) y el bronquiolo respiratorio (BR). Microfotografía, corte longitudinal. 10X. HE. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.



**Figura 14.** Esquema de las características del árbol bronquial. Se pueden observar las características diferenciales que presenta en su longitud el árbol bronquial tomando en cuenta la altura del epitelio de revestimiento, la cantidad de células caliciformes y células ciliadas, la presencia de glándulas, cartilago hialino de la pared, músculo liso y fibras elásticas. Autora: Holly Fisher (ver ref.).

## Conductos alveolares

A medida que el árbol bronquial se ramifica, aumenta la cantidad de alvéolos que forman parte de los bronquiolos respiratorios, de manera que se convierten en estructuras tubulares formadas exclusivamente por alvéolos: **los conductos alveolares**. Estos se encuentran revestidos principalmente por células epiteliales planas. El tejido conectivo subyacente es escaso, posee fibras elásticas y fibras musculares lisas y forma los tabiques interalveolares, ya sin fibras musculares lisas. Los conductos alveolares son continuos con los **sacos o atrios alveolares** formados por un conjunto de alvéolos. Los conductos alveolares son estructuras difíciles de identificar excepto que el preparado incluya cortes longitudinales.

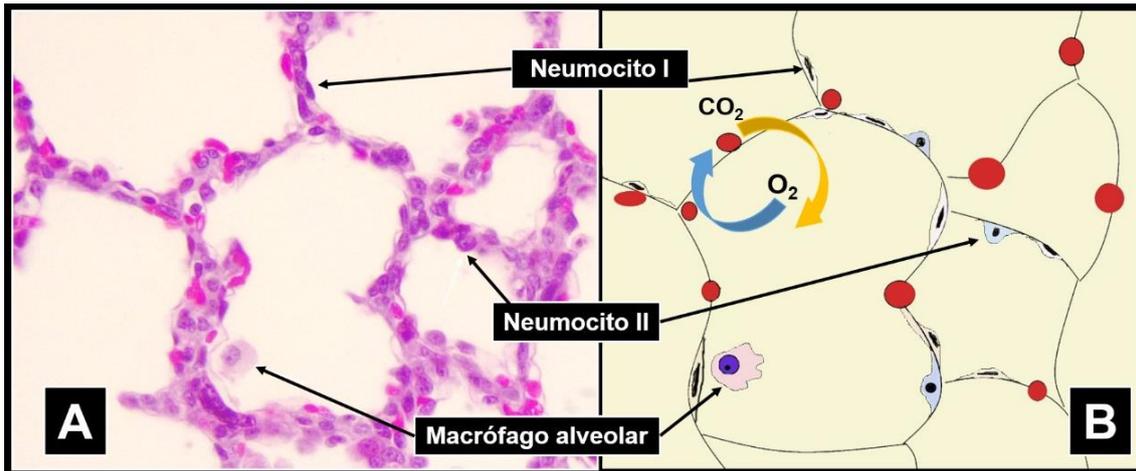
## Alvéolos

Los alvéolos constituyen la porción terminal del árbol bronquial: allí se produce el intercambio gaseoso. Son estructuras saculares más o menos poliédricas semejantes a las celdas de un panal de abejas de paredes muy delgadas. Se encuentran separados unos de otros por tabiques o septos interalveolares formados por una finísima capa de tejido conectivo con delicadas fibras reticulares y elásticas y abundantes capilares sanguíneos que forman la red de capilares más extensa de un organismo. El tejido conectivo contiene fibroblastos (células septales), macrófagos, mastocitos y algunos linfocitos. En algunas especies se encuentran miocitos lisos. Además, los estudios con microscopía electrónica de barrido revelaron la presencia de pequeños poros alveolares, uno a seis por tabique, que permiten el paso del aire de un alvéolo a otro (circulación aérea colateral). Estas estructuras pueden ser de importancia en procesos de enfermedad pulmonar obstructiva, cuando se bloquea el paso del aire de un alvéolo a otro.

Las células alveolares son tres:

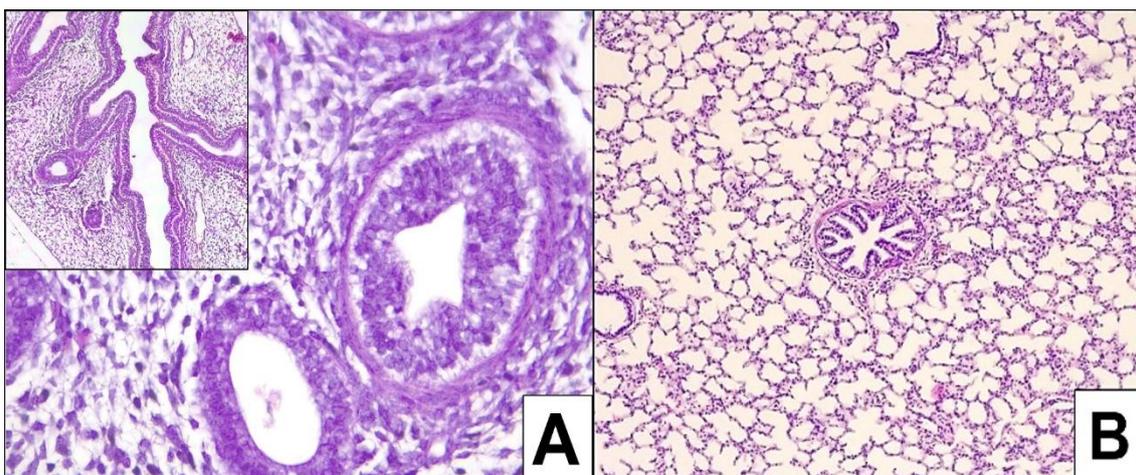
- **neumocitos tipo I (células alveolares tipo I)**: son células epiteliales planas con un citoplasma muy delgado que se encuentran tapizando el 95 % de la pared alveolar. Se encuentran unidas entre sí y con otros neumocitos a través de uniones ocluyentes. No tienen capacidad proliferativa. El citoplasma perinuclear posee un pequeño complejo de Golgi, pocas mitocondrias, escasa cantidad de RER y moderada cantidad de vesículas endocíticas, mientras que el citoplasma del sector más delgado carece prácticamente de organelas. La función de los neumocitos tipo I es la de constituir la barrera de intercambio gaseoso (**barrera hematogaseosa o aire-sangre**) junto con las células endoteliales de los capilares sanguíneos continuos presentes en los tabiques interalveolares. Esta barrera está formada por la lámina basal y la porción más delgada del citoplasma de las células endoteliales y la lámina basal de las células junto con el citoplasma de los neumocitos tipo I. A menudo las láminas basales suelen fusionarse (**Fig. 15**).

- **neumocitos tipo II (células alveolares granulares o alveolares tipo II):** aunque sean más abundantes que los neumocitos tipo I tapizan sólo el 5 % de la superficie del alvéolo y se encuentran entre ellos. Son células cúbicas con microvellosidades. Poseen un complejo de Golgi poco desarrollado y algunas mitocondrias redondeadas; un rasgo bien característico de este tipo celular son los **cuerpos laminares** de 1-2  $\mu\text{m}$  de diámetro que corresponden a gránulos densos limitados por membrana en el citoplasma apical. Estos gránulos poseen sustancias mayoritariamente lipídicas (80-90 %); los más abundantes son los fosfolípidos, entre ellos la fosfatidilcolina. Además, contienen lípidos neutros y proteínas. Los gránulos son liberados por exocitosis y su secreción forma una capa extracelular en la luz de los alvéolos conocida como sustancia tensioactiva o **surfactante pulmonar**. Este surfactante disminuye la tensión superficial de la superficie alveolar evitando el colapso alveolar, particularmente durante la espiración. La síntesis del surfactante ocurre en el último tramo de la etapa fetal. En los recién nacidos prematuros, cuyos pulmones no se han desarrollado suficientemente, la falta del surfactante o su escaso volumen ocasiona el síndrome de dificultad respiratoria causado por el colapso alveolar. Además de secretar surfactante, los neumocitos tipo II son células progenitoras de los neumocitos tipo I, y en las lesiones pulmonares tienen la capacidad de proliferar y regenerar ambos tipos celulares (**Fig. 15**).
- **macrófagos alveolares o células del polvo,** que derivan de los monocitos sanguíneos, representantes en el pulmón del sistema fagocítico mononuclear. Estas células no forman parte del epitelio alveolar, pero pueden encontrarse total o parcialmente en la luz alveolar. Se encuentran en contacto directo tanto con partículas inhaladas, bacterias y otros elementos que no fueron atrapados en sectores superiores del árbol bronquial, así como con elementos que lleguen desde los capilares sanguíneos. Son células grandes, que pueden llegar a medir alrededor de 40  $\mu\text{m}$  y se caracterizan por poseer abundantes filopodios y un citoplasma muy vacuolado con gran desarrollo de distintas organelas e inclusiones, tales como partículas de carbón en animales que viven en ambientes urbanos (**Fig. 15**). También se localizan otras poblaciones de macrófagos en los tabiques interalveolares (macrófagos intersticiales) y en los capilares pulmonares (macrófagos intravasculares). Estos últimos en algunas especies (como el gato y algunos rumiantes) cumplen con la función de eliminar agentes extraños de la sangre, de manera similar a los macrófagos de los sinusoides hepáticos.



**Figura 15.** A. Alvéolos. Microfotografía. 40X. HE. B. Esquema de los alvéolos con sus tipos celulares. La flecha celeste y naranja indican la dirección de intercambio entre el  $O_2$  presente en la luz alveolar hacia los capilares sanguíneos y el  $CO_2$  tomado desde la sangre para ser eliminado hacia el exterior. A: Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP. B: Autora: LA (ver ref.).

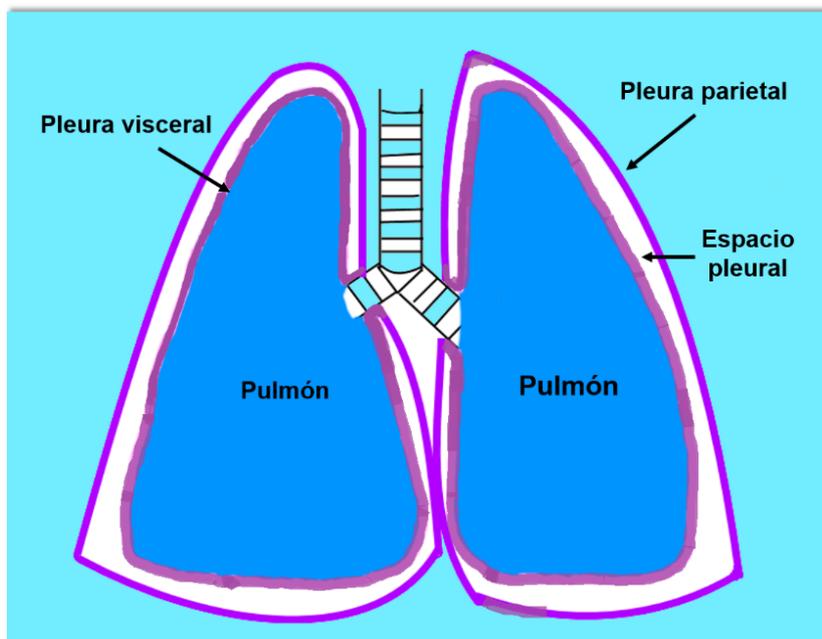
El pulmón prenatal posee características morfológicas distintas a las observadas en el pulmón maduro, hasta estados avanzados de la gestación. En las primeras etapas de desarrollo del pulmón (seudoglandular y canalicular) se desarrolla la porción conductora del aire (bronquios, bronquiolos propiamente dicho y bronquiolos terminales) y el órgano tiene aspecto glandular, relativamente compacto (**Fig. 16A**). La última etapa de desarrollo, denominada etapa alveolar, representa el último periodo de cambios hacia un órgano funcional (**Fig. 16B**). En esta etapa aumenta la vascularización pulmonar y se desarrollan los sacos alveolares. Además, en las paredes alveolares se diferencian células muy delgadas, los neumocitos tipo I, mientras que otras se diferencian a células secretoras del surfactante, los neumocitos tipo II, que posibilitan el intercambio gaseoso e impiden el colapso alveolar, respectivamente.



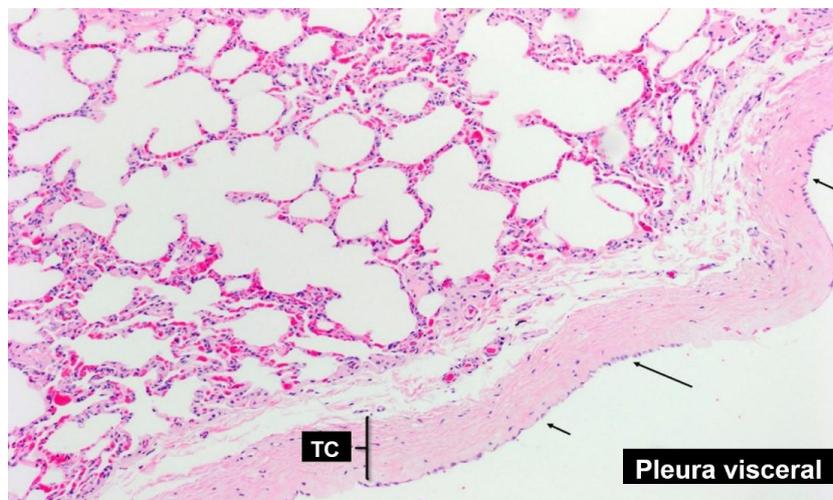
**Figura 16.** Corte histológico de un pulmón prenatal (A) y un pulmón posnatal (B). Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.

## Pleura

La pleura pulmonar es una membrana serosa ubicada en la cavidad torácica que contiene a los pulmones. La pleura es relativamente gruesa en los rumiantes y en el caballo, y muy delgada en los carnívoros. Está compuesta por una hoja visceral que se refleja sobre la superficie de los pulmones y una hoja parietal situada sobre la pared torácica (**Fig. 17**). Tanto la hoja parietal como la visceral están formadas por mesotelio que las reviste y tejido conectivo con escasos fibroblastos, fibras de colágeno y varias capas de fibras elásticas con abundantes capilares sanguíneos y vasos linfáticos que irrigan la porción más superficial de los pulmones. El tejido conectivo submesotelial de la pleura se continúa con el de los tabiques interalveolares (**Fig. 18**).



**Figura 17.** Esquema de la pleura pulmonar. Autora: LA (ver ref.).

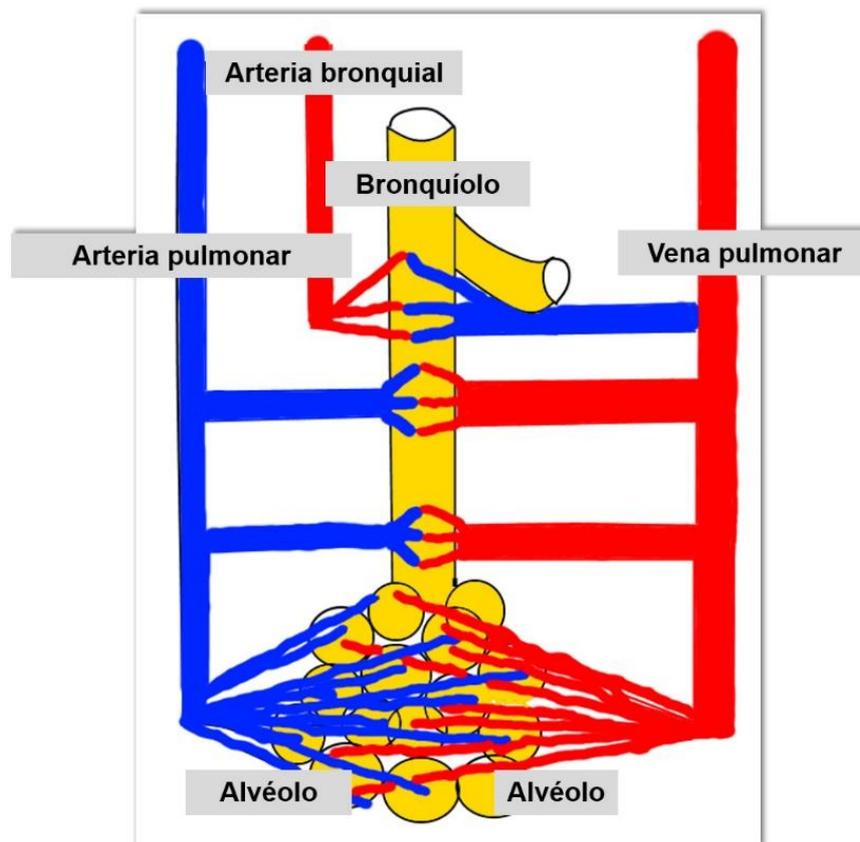


**Figura 18.** Microfotografía del pulmón y la pleura visceral. Las flechas señalan el mesotelio y el tejido conectivo submesotelial, que es continuo con los tabiques interalveolares. 10X. HE. Autores: Jennings, R y Premanandan (ver ref.)

## Irrigación sanguínea

Los pulmones poseen una doble irrigación sanguínea, funcional o pulmonar y nutricia o bronquial.

- **Irrigación funcional o pulmonar.** La arteria pulmonar se origina del ventrículo derecho del corazón y lleva sangre desoxigenada hacia los pulmones. Una vez que ingresa se ramifica siguiendo el árbol bronquial en ramas arteriales de menor calibre que, en cercanías de los conductos alveolares, originan redes capilares en los tabiques interalveolares. De esta manera, la red capilar y el epitelio alveolar forman la barrera aire-sangre donde se produce el intercambio gaseoso. A partir de los capilares se originan vénulas, por las que circula la sangre oxigenada, que convergen en venas de mayor calibre siguiendo las ramas bronquiales; finalmente, forman las venas pulmonares que ingresan a la aurícula izquierda del corazón. Es importante destacar que el endotelio de los capilares pulmonares (también los de los riñones y otros órganos) modulan el flujo sanguíneo y la resistencia vascular mediante la secreción de sustancias vasoconstrictoras como la enzima convertidora de angiotensina que convierte a la angiotensina I en angiotensina II (**Fig. 19**).



*Figura 19. Esquema de la Irrigación pulmonar y bronquial. Autora: LA (ver ref.)*

- **Irrigación nutricia o bronquial:** esta circulación está representada por las arterias bronquiales, ramas de la arteria aorta que lleva sangre oxigenada y nutrientes al parénquima pulmonar excepto a los alvéolos. Las ramas más finas de la arteria bronquial también

desembocan en los capilares pulmonares, por lo tanto, la circulación pulmonar y la bronquial se anastomosan a la altura de los bronquiolos respiratorios. La sangre transportada por las arterias bronquiales retorna a través de las venas pulmonares| (Fig. 19).

## Vasos linfáticos

La circulación linfática es doble, al igual que la circulación sanguínea. Una red de vasos linfáticos recorre las vías aéreas drenando el parénquima pulmonar hasta su salida en los linfonodos en el hilio. A esta red linfática se la suele denominar “red profunda”. En las porciones terminales del árbol bronquial y en los alvéolos no existen vasos linfáticos.

La “red superficial” de vasos linfáticos drena la superficie pulmonar; estos vasos transcurren en el tejido conectivo submesotelial de la pleura visceral en toda su extensión.

## Inervación

La inervación pulmonar depende de las divisiones **simpática y parasimpática** del sistema nervioso autónomo. Los nervios actúan sobre la **musculatura lisa** de la pared de bronquios y bronquiolos (de esta manera se modifica el diámetro de la luz del árbol bronquial) y regulan la secreción de las **glándulas bronquiales**. La división parasimpática genera la contracción muscular y estimula la secreción glandular, mientras que la simpática estimula la dilatación muscular e inhibe la secreción. Este dato es de importancia clínica ya que en ciertas enfermedades de las vías respiratorias la musculatura lisa del árbol bronquial se contrae en forma anormal y se dificulta la respiración.

## Referencias

- Aspinall, V. y Capello, M. (2009). *Introduction to Veterinary Anatomy and Physiology Textbook*. 2da ed. China: Butterworth-Heinemann.
- Aughey, E. and Frye, F.L. (2001). *Comparative Veterinary Histology*. UK: Manson Publishing/The Veterinary press.
- Banks, W.J. (1993). *Applied Veterinary Histology*. 3ra ed. Missouri: George Stamathis.
- Brüel, A., Christensen, E.I., Trantum-Jensen, J., Qvortrup, K., Geneser F. (2015). *Geneser-Histología*. 4ta ed. México D.F.: Editorial Médica Panamericana.
- Cutz E, Pan J, Yeger H, Domnik NJ, Fisher JT. 2013 Recent advances and controversies on the role of pulmonary neuroepithelial bodies as airway sensors, *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 24(1):40-50.

- Eurell, J.A. y Frappier, B.L. (2006). *Dellmann's Textbook of Veterinary Histology*. 6ta ed. Iowa: Blackwell Publishing.
- Fawcett, D.W. (1995). Bloom-Fawcett. Tratado de Histología. 12ma ed. Madrid: Interamericana McGraw-Hill.
- Gázquez Ortiz, Blanco Rodríguez (2004). Tratado de Histología Veterinaria. Editorial Masson, D.L.
- Hall, J.E. y Guyton, A.C. (2011). *Tratado de fisiología médica*. 12ma ed. Barcelona: Elsevier España, S.L.
- Hollenhorst, Jurastow, Nandigama, Appenzeller, Li, Vogel, Wiederhold, Althaus, Empting, Altmüller, Hirsch, Flockerzi, Canning, Saliba, Krasteva-Christ. Tracheal brush cells release acetylcholine in response to bitter tastants for paracrine and autocrine signaling. doi: 10.1096/fj.201901314RR
- Junqueira, L.C., Carneiro J. (2015). Histología Básica. *Texto y atlas*. 12ma ed. México D.F.: Editorial Médica Panamericana.
- Kai Ookoshia, Takuya Yokoyama, Tomoyuki Sainob, Nobuaki Nakamutaa, Yoshio Yamamotoa (2020) Morphological characterization of brush cells in the rat trachea, *Tissue and Cell* 66 101399
- Kierszenbaum, Abraham L.; Tres, Laura L. (2016) *Histology and Cell Biology*. 4ta ed. Canada: Anne Altepeter.
- Mateo, A.G., Silva, L.B. y Sánchez, H.L. (2016) Anatomía e histología de las articulaciones de la laringe canina. Un modelo experimental, *Revista Argentina de Anatomía Online*, VII(2), pp. 64-69.
- Moawad U., Awaad A.S., y Abedellaah B. (2017) Morphological, Histochemical and Computed Tomography on the Vomeronasal Organ (Jacobson's Organ) of Egyptian Native Breeds of Goats (*Capra hircus*), *Beni-Suef University Journal of Basic and Applied Sciences*, 6(2), pp. 174-183.
- Naser, A., Fullá, J., Varas, M.A., Nazar, R. (2008). El órgano vomeronasal humano, *revista de otorrinolaringología y cirugía de cabeza y cuello*, 68(2), pp. 199-204.
- Paulina, W. (2015). Ross-Histología. Texto y atlas. Correlación con biología celular y molecular. 7ma ed. Barcelona: Wolters Kluwer.
- Reece, W.O (2015) *Respiration*. 13ra ed. Dukes' Physiology of Domestic Animals. Pondicherry: SPi Publisher Services, pp. 203-260.
- Ross, M.H., y Paulina, W. (2012). *Histología texto y atlas color con Biología Celular y Molecular*, 6ta ed., Buenos Aires: Médica panamericana.
- Sadler TW. *Langman Embriología Médica*. (2019). 14ta ed. Editorial: Wolters Kluwer.
- Sarría-Echegaray, P.L., Artigas-Sapiaín, C.E., Rama-López, J., Soler-Vilarrasa, R. y Tomás-Barberán, M.D. (2014) Órgano vomeronasal. Estudio anatómico de prevalencia y su función, *Revista de otorrinolaringología y cirugía de cabeza y cuello*, 74(2), pp. 115-122.
- Silverthorn. *Fisiología humana*. 7ma edición. Editorial Artmed
- U. Welsch, J Sobotta. *Histología*. Editorial. Médica Panamericana, 2008
- Eroschenko, V.P (2017). *Atlas of Histology with functional correlations*, 13ra ed., Filadelfia: Wolters Kluwer.
- Weiss, L. *Histología. Biología Celular y Tisular*. 5ta edición. Editorial El Ateneo.

- Wojciech Rokicki, Marek Rokicki, Jacek Wojtacha, Agata Dzeljiji. (2016). The role and importance of club cells (Clara cells) in the pathogenesis of some respiratory diseases. *Kardiochirurgia i Torakochirurgia Polska*; 13 (1): 26-30.
- Zuccolilli G. (2020). *Embriología sistemática. Desarrollo temprano de los sistemas y aparatos de los mamíferos domésticos*. Edulp: Editorial de la Universidad de La Plata.

## Referencias de figuras

- Figura 1. Cortesía Dr. Zucolilli, en: Zuccolilli G. (2020). *Embriología sistemática. Desarrollo temprano de los sistemas y aparatos de los mamíferos domésticos*. Edulp: Editorial de la Universidad de La Plata.
- Figura 2. Cortesía Instituto de Anatomía Veterinaria, FCV-UNLP.
- Figura 3. Autora: Dra. Magali Romero.
- Figura 4. Cortesía Dr. Moawad. En: Moawad U., Awaad A.S., y Abedellaah B. (2017) Morphological, Histochemical and Computed Tomography on the Vomeronasal Organ (Jacobson's Organ) of Egyptian Native Breeds of Goats (*Capra hircus*), *Beni-Suef University Journal of Basic and Applied Sciences*, 6(2), pp. 174-183.
- Figuras 5-13,15, 16: Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.
- Fig 6: A: Cortesía Museo de Anatomía Veterinaria “Dr. Víctor Manuel Arroyo”, FCV-UNLP.
- Figuras 7 y 8: Esquemas Méd. Vet Victoria V. Torres.
- Figuras 10, 15, 17, 19 Esquemas Dra. Laura Andrini.
- Figura 14. Autora: Holly Fischer. / licencia:CC-BY-3.0  
URL: <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=24367138/>
- Fig. 18: Autores: Jennings, R y Premanandan, C. Licencia: CC-BY-4.0. URL: [t.ly/y5eV](https://t.ly/y5eV).