

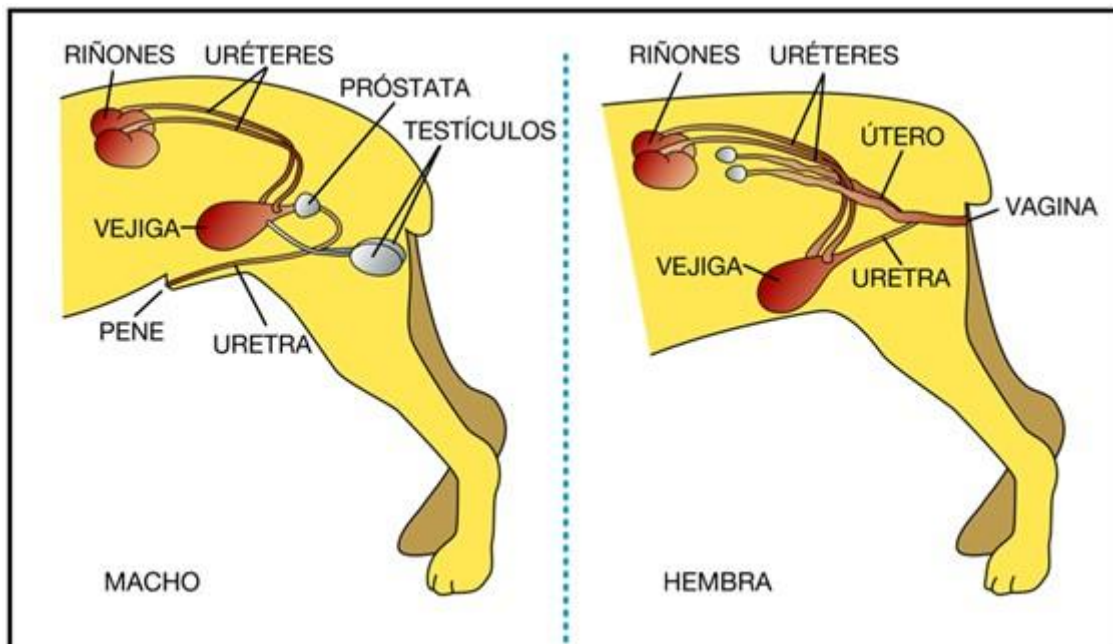
# CAPÍTULO 18

## Sistema urinario

*Carolina N. Zanuzzi y Rocío Hernández*

### Introducción

El sistema urinario de los mamíferos está formado por algunos órganos pares, como los riñones y los uréteres, y otros únicos, como la vejiga y la uretra. En los riñones se produce el ultrafiltrado de la sangre que lleva finalmente a la formación de la orina, una excreción del organismo. Los uréteres conducen la orina desde los riñones hasta la vejiga, lugar donde se almacena hasta ser eliminada al exterior a través de la uretra. En las hembras, este último órgano es exclusivo del sistema urinario, mientras que en los machos forma parte tanto del sistema urinario como del reproductor, por ser también una vía que conduce al semen (**Fig. 1**).

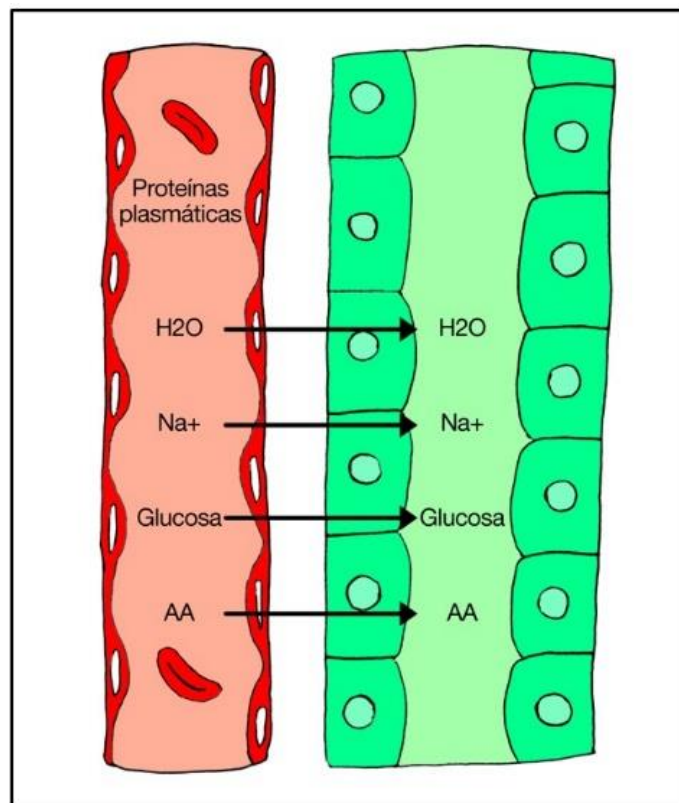


*Figura 1. Esquema de los componentes de los sistemas urinario y reproductor canino. Autor: Juan Pablo Palkovsky (JPP).*

Los riñones reciben un gran porcentaje del flujo sanguíneo (25 % del volumen de sangre eyectada por el corazón en un minuto). Esto les permite, además de abastecer sus necesidades metabólicas como cualquier otro órgano, ultrafiltrar la sangre y eliminar del organismo desechos metabólicos y una gran diversidad de compuestos, algunos de ellos potencialmente tóxicos. La

**orina**, por lo tanto, es un fluido que surge como resultado de varios procesos que incluyen: 1) la **ultrafiltración de la sangre**, en una estructura específica llamada corpúsculo renal, 2) la **recuperación** de sustancias de ese primer ultrafiltrado que circula por el interior (luz) de los túbulos, conocido como orina primitiva, mediante procesos de reabsorción desde la luz hacia la sangre, y 3) la **eliminación** de otras sustancias hacia la luz tubular para formar parte de la orina. Los últimos dos procesos son realizados por las células epiteliales que forman parte del sistema de túbulos (los **túbulos uriníferos**). Como resultado de estos procesos se forma la orina que es excretada al exterior del cuerpo.

La ultrafiltración de la sangre ocurre debido a la alta presión hidrostática en los capilares sanguíneos contenidos en los corpúsculos. Estos capilares son permeables a la mayor parte de los componentes del plasma, pero impermeables a otros de gran tamaño (por ejemplo, proteínas plasmáticas), de manera que la orina primitiva (que comienza el recorrido por el sistema tubular) carece prácticamente de ellos, además de no contener células ni eritrocitos (**Fig. 2**).



**Figura 2.** Esquema del pasaje de sustancias entre un capilar sanguíneo y la luz de un túbulo. JPP y autoras (ver ref.).

Por lo tanto, durante este proceso de ultrafiltración salen de la sangre iones y sustancias que el organismo necesita, como agua, glucosa y proteínas de bajo peso molecular, como la albúmina; sin embargo, existen mecanismos que permiten recuperarlos y que no sean eliminados con la orina. Así, a medida que la orina primitiva recorre la luz de los túbulos uriníferos

se producen la reabsorción de sustancias que son transportadas nuevamente hacia la sangre, y la secreción y excreción de otras hacia la luz tubular. La orina producida continúa el recorrido por las vías urinarias.

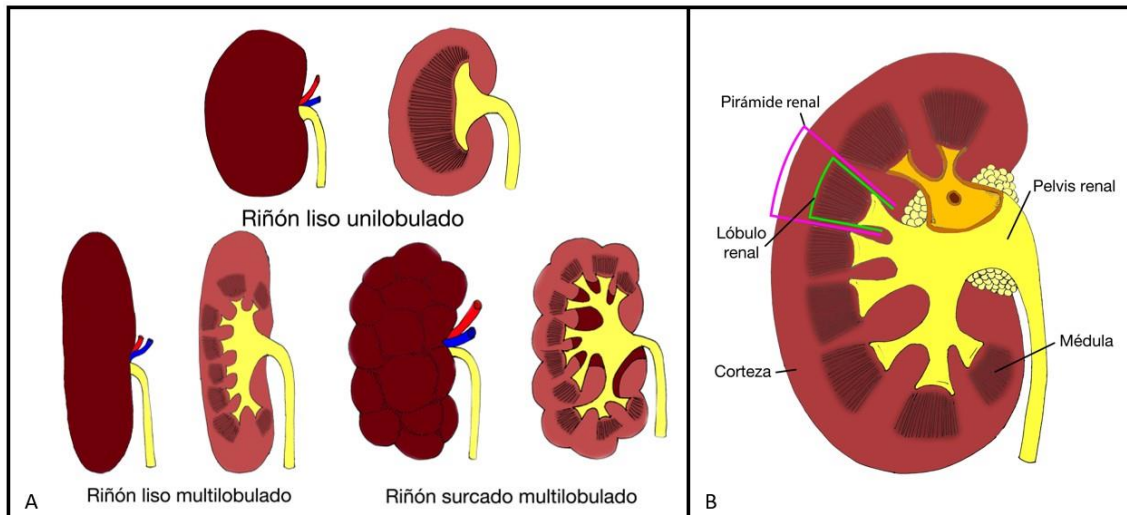
A su vez, mediante la formación de la orina los riñones participan en la regulación de la presión arterial, del volumen y la composición hídrica y electrolítica de los líquidos corporales, y del equilibrio ácido-básico (función que también realizan los pulmones). De esta manera, se mantienen las condiciones de los medios extra e intracelular que permiten a las células desempeñar sus actividades.

Algunas células renales, al igual que los hepatocitos, pueden sintetizar glucosa (gluconeogénesis) a partir de aminoácidos y otras sustancias cuando el organismo se encuentra en un estado de ayuno prolongado. Los riñones también cumplen funciones endocrinas ya que poseen células que sintetizan hormonas; además, en ellos ocurre la activación de la vitamina D.

## Riñón

### Particularidades anatómicas

Los riñones se ubican en la región dorso-caudal de la cavidad abdominal, en posición retroperitoneal. Son órganos macizos, de tamaño y forma variables según la especie. En su borde medial se encuentra el **hilio**, por el cual ingresan y egresan estructuras vasculares (como la arteria y vena renales, respectivamente) y nervios. Además, es el sitio de origen de los uréteres. En algunos animales los riñones tienen una superficie lisa, mientras que, en otros, como los bovinos, poseen surcos (**Fig. 3A**). Los riñones cuentan con una corteza externa y una médula interna de mayor volumen (relación 1:2 a 1:3). El aspecto de la corteza es puntillado, en tanto que la médula es estriado, ambas son rojas, pero la corteza posee una coloración de diferente intensidad; estas diferencias se relacionan con la distribución particular de la vascularización en cada zona. En algunos mamíferos la médula es única y está rodeada por una corteza periférica; en otros, la médula está subdividida en regiones independientes con forma de pirámide, cada una de ellas rodeada por corteza. Estas pirámides medulares poseen una base orientada hacia la corteza a partir de la que se proyectan rayos medulares (**Fig. 5A**), y un vértice o papila que se dirige hacia la pelvis renal que continúa con las estructuras que conducen la orina hacia el uréter (**Fig. 3B**).



**Figura 3.** A. Clasificación de los riñones según cantidad de lóbulos. B. Esquema de un riñón multilobulado. JPP y autoras (ver ref.).

### Lóbulo y lobulillo renales

Los lóbulos están formados por sectores de corteza y médula. Según la cantidad de lóbulos los riñones se clasifican en uni o multilobulados. Los lóbulos pueden ser notorios o no desde la superficie, en función de la existencia de surcos. Los riñones de los felinos, caninos, equinos y pequeños rumiantes (oveja y cabra) tienen un solo lóbulo, por ello se llaman unilobulados (**Fig. 3A**), en tanto que los de los porcinos, grandes rumiantes (bovinos) y los de la especie humana tienen varios, son multilobulados (**Fig. 3A-B**).

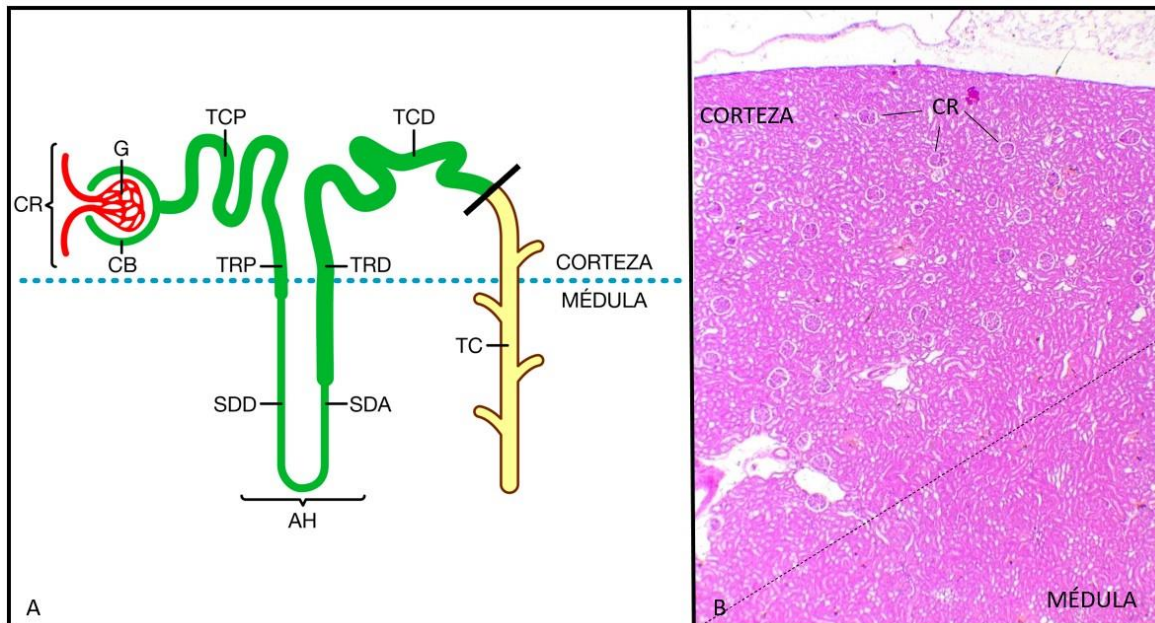
A los lóbulos renales, a su vez, se los puede dividir funcionalmente en lobulillos, formados por un conjunto de nefronas que drenan hacia un mismo túbulo colector. (**Fig. 5A**).

### Parénquima y estroma renal

El parénquima del órgano está formado por tejido epitelial que forma los **túbulos uriníferos**, cuyos componentes son la nefrona y el túbulo colector (**Fig. 4**). Ambas partes del túbulo urinífero tienen diferente origen embriológico: la **nefrona** deriva del blastema metanéfrico, mientras que el **túbulo colector** deriva del del brote ureteral mesonéfrico. Sin embargo, en un determinado momento del desarrollo ambos se conectan y funcionan como una unidad. Cada nefrona desemboca en un túbulo colector que recibe a varias de ellas. Existen millones de nefronas que forman la corteza y médula de este órgano. Su estructura y función se describen en los apartados correspondientes.

Las **nefronas** cuentan con un corpúsculo renal, donde se ultrafiltra la sangre, y un sistema de túbulos que va modificando el ultrafiltrado generado mientras este circula por su luz, mediante la

reabsorción, transporte intracelular y secreción de sus componentes, como agua, iones y metabolitos. El **túbulo colector** culmina con la serie de modificaciones de la composición y de la concentración del ultrafiltrado inicial; así, se obtiene la orina que continúa su recorrido hacia las vías urinarias. En los equinos la orina sufre modificaciones adicionales fuera del riñón, mientras recorre la porción proximal de los uréteres, debido a la existencia de glándulas en estos órganos.



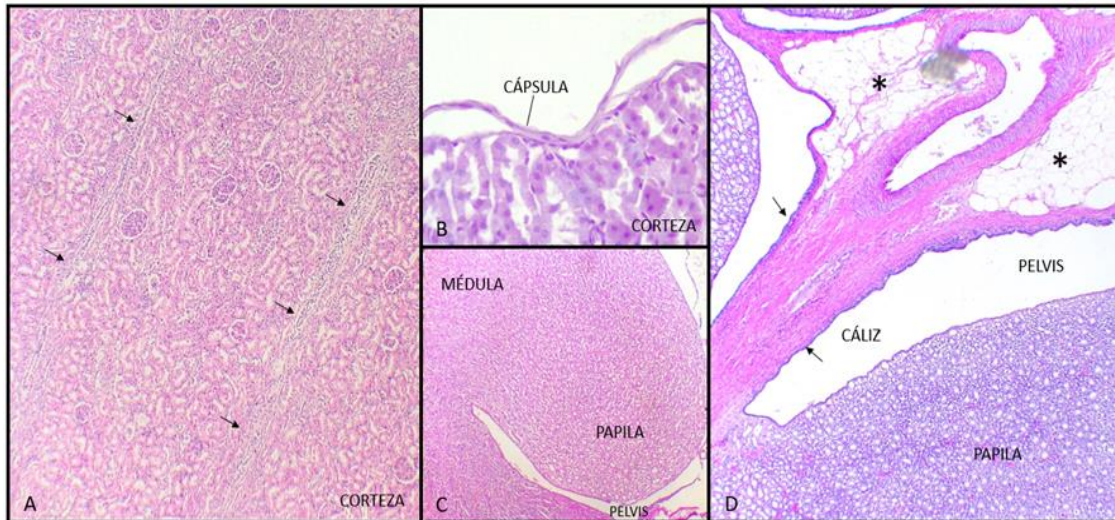
**Figura 4.** A. Esquema del túbulo urinífero: a la izquierda de la línea continua negra: nefrona (elementos verdes y rojos, ver referencias), a la derecha el túbulo colector (amarillo, ver ref.). CR: corpúsculo renal; G: glomérulo; CB: cápsula de Bowman; TCP: túbulo contorneado proximal; TRP: túbulo recto proximal; SDD: segmento delgado descendente; SDA: segmento delgado ascendente; AH: asa de Henle; TRD: túbulo recto distal; TCD: túbulo contorneado distal. B. Microfotografía de corteza y médula renal. 4X. HE. A: JPP (ver ref.); B: Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.

El **estroma renal** está formado por la cápsula y el intersticio. La cápsula es de tejido conectivo denso irregular con fibroblastos y miofibroblastos. La cápsula se introduce en el hilio y rodea parte de la pelvis y las estructuras asociadas con ella. Por fuera de la cápsula existe tejido adiposo unilocular que forma parte de la denominada grasa retroperitoneal; también puede haber áreas compuestas por la variedad multilocular (**Fig. 5**).

El término **intersticio renal** hace referencia al estroma formado por tejido conectivo laxo que ocupa la corteza y la médula y se encuentra entre los componentes de la nefrona y el túbulo colector (**Fig. 6**). Además de proveer sostén y nutrición al órgano, en los últimos años se han conocido funciones endocrinas que son llevadas a cabo por algunas células del tejido conectivo intersticial.

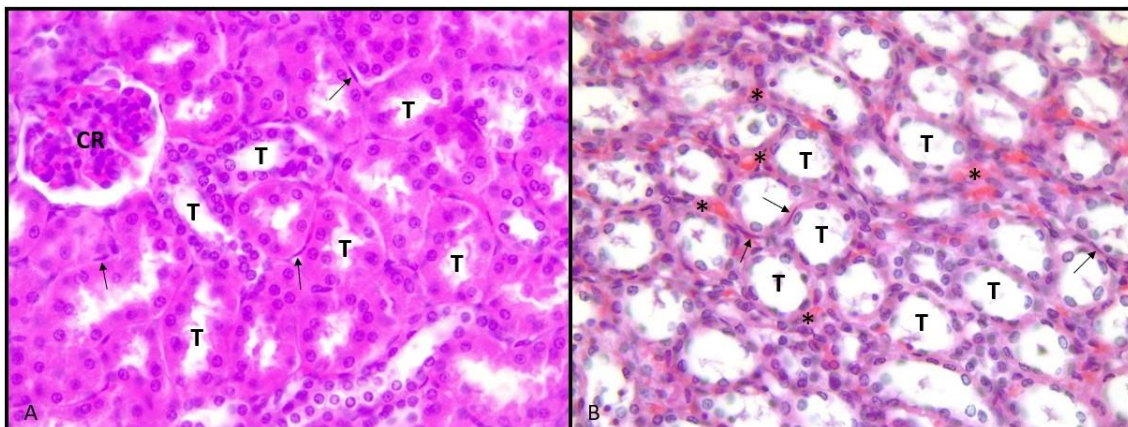
El intersticio es más abundante en la médula, y está formado por tejido conectivo laxo con abundantes vasos sanguíneos y linfáticos y distintas subpoblaciones de fibroblastos, diferentes funcionalmente según se localicen en la corteza o en la médula. Además, posee células dendríticas, macrófagos y linfocitos. Una de las subpoblaciones de **fibroblastos** localizada en el intersticio cortical produce **eritropoyetina**, hormona que estimula la producción de eritrocitos en la médula ósea. Otra, cercana a los corpúsculos, en ciertas condiciones, como descenso sostenido

de la presión arterial o marcada deficiencia salina, secretan renina: constituyen una fuente adicional de esta hormona que es producida principalmente por las células yuxtaglomerulares. Otros fibroblastos producen **adenosina**, que regula la presión de las arteriolas aferentes y eferentes de los corpúsculos. Por otro lado, la médula posee fibroblastos que sintetizan **prostaglandinas** que disminuyen la presión arterial.



**Figura 5.** A. Microfotografía de corteza renal con la proyección de los rayos medulares (flechas). 4X. B. Cápsula renal. 40X. C. Papila renal. 4X. D. Hilio renal; urotelio (flechas); tejido adiposo unilocular (asteriscos). 4X. HE. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.

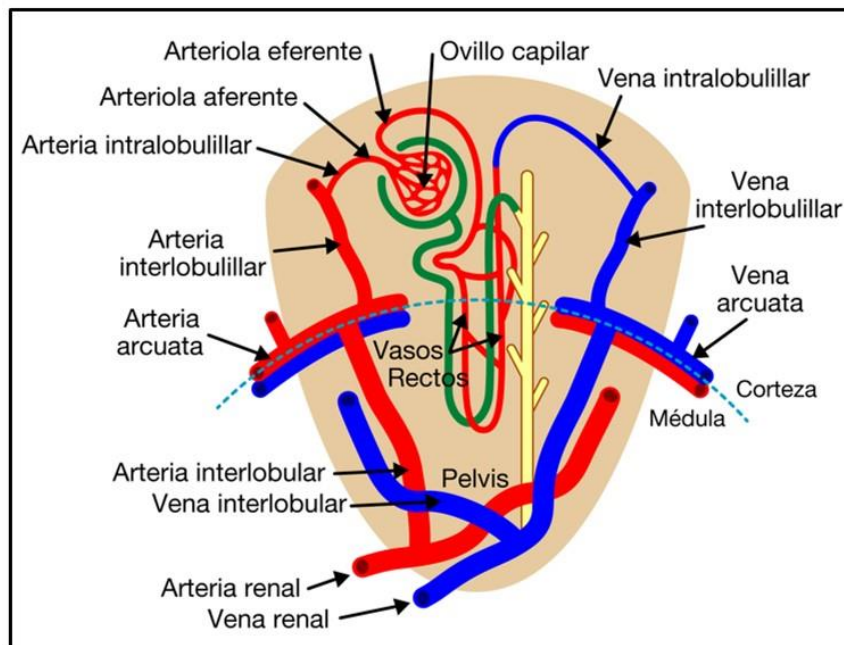
En condiciones patológicas, como por ejemplo durante ciertas lesiones crónicas, la cantidad de tejido conectivo del intersticio puede incrementarse (fibrosis). De este modo, ocurre una mayor síntesis de MEC por parte tanto de fibroblastos locales como de otros que podrían originarse a partir de pericitos, de células derivadas de la médula ósea, o a partir de una transdiferenciación de células epiteliales y endoteliales del parénquima. Un proceso similar ocurre en el hígado, en que las células hepáticas estrelladas se transforman en miofibroblastos y sintetizan grandes cantidades de colágeno.



**Figura 6.** Intersticio renal en zona cortical (A) y medular (B) entre los componentes de las nefronas (CR: corpúsculo, y T: diferentes túbulos). \*: vasos sanguíneos; flecha: núcleos de células del tejido conectivo. 40X. HE. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.

## Irrigación, vías linfáticas e inervación

La **arteria renal**, rama de la arteria aorta abdominal, ingresa por el hilio y se divide en **arterias interlobulares** (en cantidad variable según se trate de un riñón uni o multilobulado). En los riñones multilobulados, por ejemplo, las arterias interlobulares se ubican entre las pirámides renales, llegan hasta la región cortical, transcurren por la base de las pirámides, se curvan o arquean y originan a las **arterias arcuatas** que se ramifican formándose **arterias interlobulillares**. Durante su recorrido hacia la cápsula estas arterias originan las **arteriolas aferentes** que se capilarizan y forman al **glomérulo** (ovillo de capilares) de los corpúsculos renales. Esos capilares confluyen en las **arteriolas eferentes** que salen del corpúsculo y originan redes de **capilares peritubulares** (denominados así porque rodean a los componentes del túbulo urinífero). Según lo descripto, el glomérulo forma parte de un sistema porta arterial. (**Fig. 7**).



**Figura 7.** Esquema de la irrigación de un riñón multilobular. Autor: JPP (ver ref.).

Los capilares en la médula originan **vasos rectos descendentes**, que forman un asa (con forma de U) y retornan hacia la corteza como **vasos rectos ascendentes**. Los vasos rectos junto a ciertos componentes de las nefronas (segmentos rectos) participan en el mecanismo de contracorriente, necesario para generar un intersticio medular hiperosmótico y regular la concentración de la orina (ver apartado de histofisiología). Finalmente, los capilares peritubulares y los vasos rectos drenan en venas que transcurren en forma paralela e inversa al flujo arterial, por lo que los riñones poseen **venas intralobulillares, interlobulillares, arcuatas, interlobulares** que finalmente confluyen y forman la **vena renal** que sale del hilio.

En relación con la circulación linfática, las vías comienzan en los capilares linfáticos ciegos del tejido conectivo del intersticio renal y acompañan el recorrido de los vasos sanguíneos. Existen dos redes de vasos linfáticos con numerosas anastomosis entre ellas. Una es la red situada en las regiones externas de la corteza que drena a los vasos linfáticos mayores de la cápsula. La otra red se localiza más profundamente en el intersticio renal de la zona cortical, y desemboca en los grandes vasos linfáticos del seno renal. Estos vasos drenan la linfa hacia los linfonodos renales que se encuentran en el hilio y desde allí a los linfonodos lumbares aórticos.

Los riñones poseen una inervación extensa por parte del sistema nervioso autónomo; principalmente, la división simpática que inerva al músculo liso de las arterias, arteriolas aferentes y eferentes y vasos rectos y también a ciertos componentes del complejo yuxtaglomerular. La inervación parasimpática deriva del nervio vago.

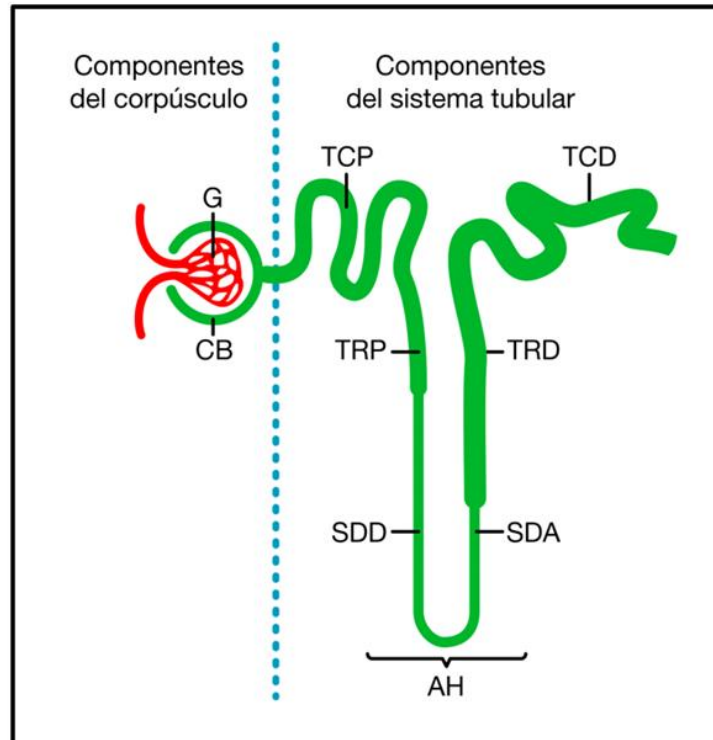
## Nefrona

La **nefrona** consta de una estructura donde se produce la ultrafiltración de la sangre: el **corpúsculo renal**, y otra que permite la circulación del ultrafiltrado y que además realiza la reabsorción, secreción y excreción de sustancias que formarán parte de la orina: el **sistema tubular**.

El **corpúsculo renal** está compuesto por un ovillo de capilares, el **glomérulo**, por una cápsula bilaminar de células epiteliales (llamada **cápsula de Bowman**) y por el **mesangio**. La hoja más externa de la cápsula es el inicio del sistema tubular (**Fig. 9**) y la más interna fusiona su lámina basal con la de los capilares glomerulares de manera que se forma la lámina basal glomerular, que es parte de la barrera de filtración.

El **sistema tubular**, por otro lado, está formado por distintos segmentos con estructura y funciones diferentes: un túbulo proximal (**TP**), un segmento delgado (**SD**) y un túbulo distal (**TD**) (**Fig. 3**). El primer segmento es el túbulo proximal que es continuo con la cápsula de Bowman (**Fig. 9**). Este túbulo posee una parte de su recorrido que es sinuosa o contorneada: el túbulo contorneado proximal, y otra que es recta: el túbulo recto proximal. A continuación, se reduce el diámetro del sistema tubular y se forma el segmento delgado. La primera porción de este segmento tiene un recorrido descendente, ya que se dirige hacia la profundidad de la médula y, luego de girar en U, su recorrido se torna ascendente. Finalmente, el diámetro del sistema tubular vuelve a incrementarse en el túbulo distal que, del mismo modo que el TP, posee una parte recta y otra sinuosa o contorneada. En conjunto el túbulo recto proximal, el segmento delgado y el túbulo recto distal (es decir, todos los segmentos que son rectos) constituyen la llamada asa de Henle (**AH**). Debido a que las porciones rectas de los túbulos proximales y distales poseen un mayor diámetro que el SD, estas dos porciones también se conocen como segmento grueso descendente y ascendente, respectivamente, del asa de Henle (**Fig. 8**).



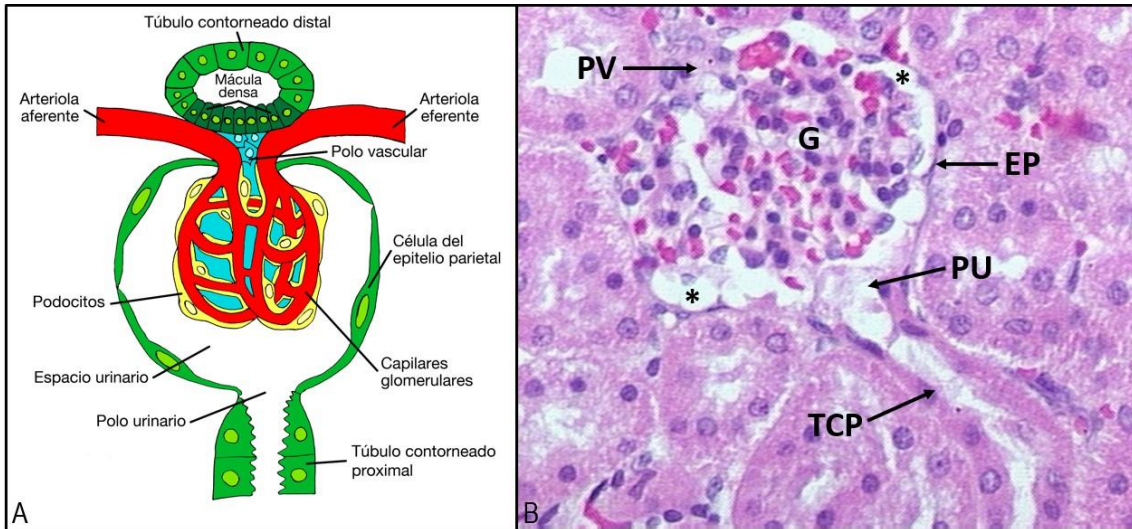


**Figura 8.** Esquema de las partes de una nefrona. CB: cápsula de Bowman; G: glomérulo; TCP: túbulo contorneado proximal; TRP: túbulo recto proximal; SDD: segmento delgado descendente; SDA: segmento delgado ascendente; TRD: túbulo recto distal; TCD: túbulo contorneado distal; AH: asa de Henle. Autor: JPP (ver ref.).

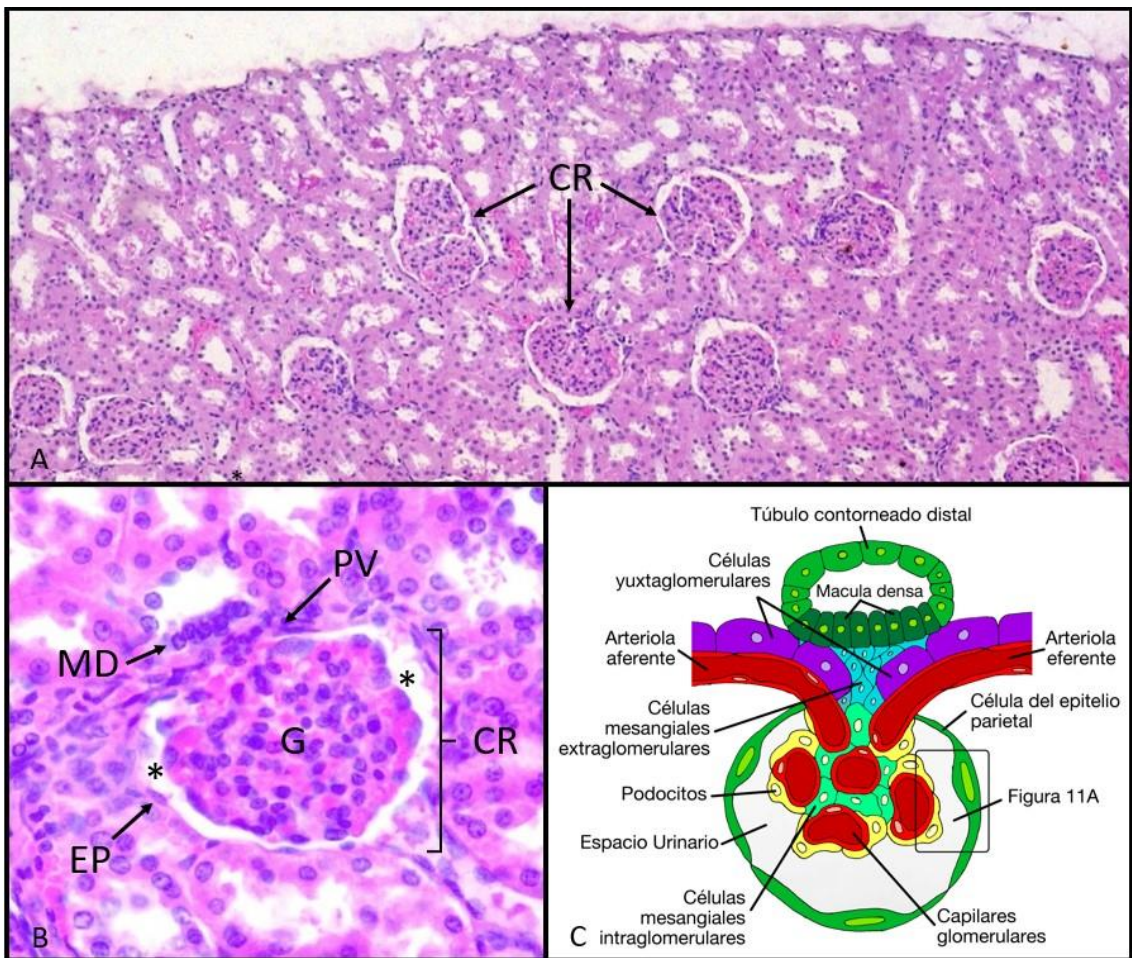
## Corpúsculo renal: glomérulo, cápsula y mesangio

El corpúsculo es el segmento inicial de la nefrona. Se trata de una estructura esférica que mide aproximadamente 200  $\mu\text{m}$  (**Fig. 9 y 10A**). Cada corpúsculo consta de la cápsula (cápsula de Bowman), el glomérulo de capilares fenestrados, y el mesangio (**Fig. 9Ay 10C**). Los corpúsculos tienen un polo vascular, por donde ingresa la arteriola aferente (que se capilariza y forma al glomérulo) y egresa la arteriola eferente, y un polo urinario a partir del cual se inicia el sistema tubular de la nefrona.

La **cápsula de Bowman** es **bilaminar** y rodea al corpúsculo con dos hojas de células epiteliales, una parietal o externa y una visceral o interna (**Fig. 9 y 10B-C**). La **hoja parietal** está formada por tejido epitelial plano simple. Este tejido es continuo con el túbulo proximal (**Fig. 9**). La **hoja visceral** posee una capa de células epiteliales llamadas podocitos, cuya forma es compleja e irregular. Entre ambas hojas existe el espacio urinario al que se vuelca el ultrafiltrado de la sangre, que desde allí comienza a circular por el sistema de túbulos.



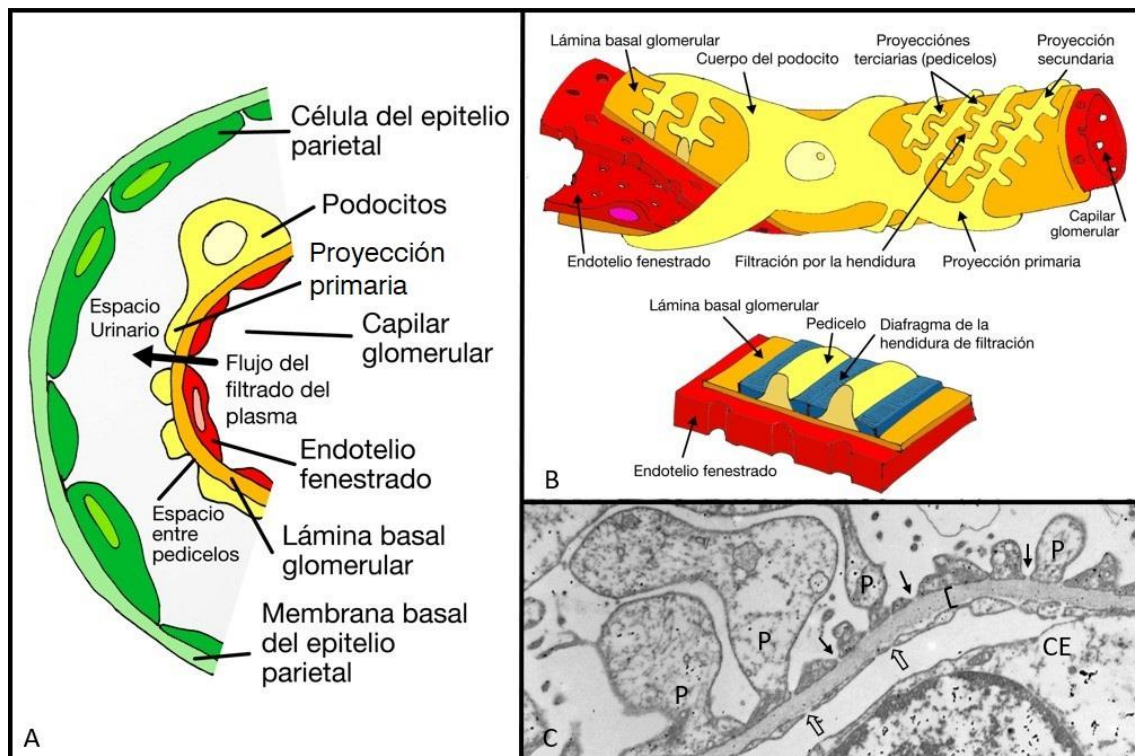
**Figura 9.** Corpúsculo renal, su organización y las estructuras que se relacionan con su polo vascular y urinario. A. Esquema. B. Microfotografía; EP: células epiteliales de la hoja parietal; G: glomérulo; asterisco (\*): espacio urinario; PV: polo vascular; PU: polo urinario. TCP: Túbulo contorneado proximal. 40X. HE. A: Autor: JPP (ver ref.). B: Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.



**Figura 10.** A. Microfotografía de corteza renal; CR: corpúsculos renales (flechas). 10X. B. Corpúsculo renal; EP: epitelio parietal; G: glomérulo; MD: mácula densa; asterisco (\*): espacio urinario; PV: polo vascular. 40X. HE. C. Esquema de un corpúsculo renal. Mesangio (células mesangiales intra y extraglomerulares), cápsula (epitelio parietal y podocitos) y glomérulo (capilares glomerulares). A, B: Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP. C: JPP y autoras (ver ref.)

Los **podocitos** poseen proyecciones citoplasmáticas primarias, ubicadas alrededor de los capilares glomerulares, de las que surgen abundantes prolongaciones secundarias y terciarias o **pedicelos** (Fig. 11). Los pedicelos de podocitos adyacentes no se unen, sino que se interdigitan dejando espacios entre ellos de unos 40 nm que se denominan **ranuras de filtración** (Fig. 11C).

Los **capilares glomerulares** son fenestrados. Su endotelio queda separado de los podocitos por la lámina basal glomerular (LBG) que surge de la fusión de la lámina basal de los podocitos y la de los capilares glomerulares. Las tres capas (endotelio fenestrado, LBG y podocitos) conforman la **barrera de filtración glomerular** (Fig. 11).



**Figura 11.** Barrera de filtración. A y B. Esquemas de sus componentes. A. Ampliación del recuadro de la figura 10C. C. Microfotografía electrónica de trasmisión de la barrera de filtración. Fenestraciones en el endotelio (flecha vacía), célula endotelial (CE), lamina basal glomerular (corchete), pedicelos (P) de los podocitos. Diafragma de la ranura de filtración (flechas delgadas). JEM 1200EX II JEOL. A, B: JPP y autoras (ver ref.). C: gentileza de la Dra. Susana Jurado (ver ref.).

### Barrera de filtración glomerular

Se trata de una barrera de permeabilidad selectiva que, al filtrar la sangre, retiene a los elementos figurados y moléculas de gran tamaño como las proteínas, que continúan en la circulación sanguínea, mientras deja pasar al agua y moléculas pequeñas hacia el espacio de Bowman. Algunas de estas serán luego reabsorbidas, o no, en alguna porción del sistema tubular.

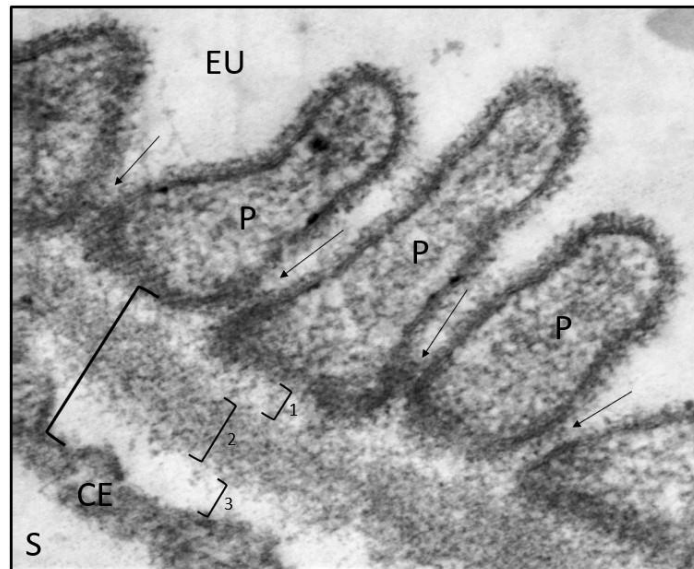
La barrera queda formada por dos capas celulares discontinuas y la lámina basal sobre la que apoyan. Una de esas capas discontinuas es la que forman las **células endoteliales de los capilares fenestrados** del glomérulo; la otra, es la que forman los **podocitos** (específicamente sus pedicelos) (Fig. 11C). Entre ambas capas epiteliales se localiza la **LBG**. Por lo tanto, aquellos

componentes que atraviesan la barrera pasan primero por las fenestraciones de los capilares del glomérulo, luego por la LBG y, finalmente, por los espacios que quedan entre los pedicelos de los podocitos. Así, las moléculas que no son retenidas alcanzan el espacio urinario y continúan el recorrido por la luz del sistema tubular.

Las células endoteliales de los capilares fenestrados poseen en su membrana abundantes moléculas de acuaporinas que facilitan el transporte de agua. Las fenestraciones de las células endoteliales son grandes, de 70 a 90  $\mu\text{m}$ , y en la mayor parte de su extensión carecen de diafragmas. El glicocálix de este endotelio, posee carga negativa debido al gran contenido de proteoglicanos polianiónicos, y glicosaminoglucanos (GAG) en su superficie. Estas cargas eléctricas negativas ocasionan la repulsión electrostática de varios componentes de la sangre que por su tamaño podrían atravesar las fenestraciones.

Las **ranuras de filtración** son hendiduras entre los pedicelos de los podocitos adyacentes con una estructura proteica, el diafragma de la ranura de filtración, que cubre la hendidura por encima de la LBG (**Fig. 11B**). Este diafragma está formado principalmente por un grupo de proteínas llamadas nefrinas, moléculas de adhesión celular pertenecientes a la superfamilia de las inmunoglobulinas. Las nefrinas se encuentran en la membrana de los pedicelos y por su dominio extracelular se unen de manera homofílica en el centro de la ranura con las de otro pedicelo dejando poros a ambos lados. Además, el diafragma está reforzado por proteínas como la ocludina ZO1 y la cadherina P, entre otras. Por otro lado, las nefrinas interactúan mediante su dominio citoplasmático con el citoesqueleto del podocito, y pueden regular el tamaño, la permeabilidad y selectividad de las ranuras de filtración. Por lo tanto, la ultraestructura y composición del diafragma garantizan una filtración selectiva de las moléculas por su tamaño, que se suma a la selectividad de carga mencionada previamente.

La LBG posee 300 nm aproximadamente de espesor, y es sintetizada por los podocitos y las células endoteliales, que también contribuyen continuamente a su mantenimiento. Está formada por tres láminas: una rara (laxa) interna, una rara externa y una lámina densa intermedia constituidas por colágeno tipo IV, XVIII, GAG polianiónicos, glicoproteínas fibrilares y multiadhesivas, que median la adhesión de cada tipo celular a su lámina basal (**Fig. 12**).



**Figura 12.** Microfotografía electrónica de transmisión de la barrera de filtración. Lámina basal glomerular (corchete) con sus tres láminas, la rara externa (1) que corresponde a la lámina basal de los podocitos (P); la lámina densa intermedia (2) y la rara externa (3) correspondiente a la lámina basal de las células endoteliales (CE) del capilar glomerular. S: Sangre. P: Pedicelos de los podocitos. Flechas delgadas: ranura de filtración. EU: Espacio urinario. Autor: Amann, K (ver ref.)

El mecanismo de filtración está condicionado por el tamaño de las fenestraciones de los capilares, la carga eléctrica negativa de su glicocálix y de la membrana de los pedicelos y las ranuras de filtración. Las moléculas suspendidas o disueltas en el plasma sanguíneo pueden o no atravesarla, según su tamaño, carga eléctrica y forma. En este sentido, las moléculas grandes (mayores a 70 000 daltones) y aniónicas no la atraviesan. Sin embargo, esto no evita que las proteínas más pequeñas se filtren; cuando esto sucede, son reabsorbidas por endocitosis en el túbulo contorneado proximal.

Finalmente, el corpúsculo renal posee un **mesangio** (del griego *mesos*, “en medio de”, y *angio*, referido a vasos), que contiene células y matriz extracelular que forman el centro o eje del glomérulo (**Fig. 11C**). Existe un mesangio intraglomerular, amplio y próximo al polo vascular que ocupa los espacios que quedan entre los capilares glomerulares, y un mesangio extraglomerular, que se encuentra por fuera del corpúsculo y es un componente del complejo yuxtaglomerular (ver apartado correspondiente).

Las **células mesangiales** sintetizan la matriz mesangial que aporta sostén estructural a los capilares y podocitos. Por otro lado, poseen **actividad fagocítica** y por eso eliminan aquello que sale de los capilares y queda retenido en su matriz, sin atravesar la barrera de filtración. Esta función les posibilita eliminar, por ejemplo, complejos inmunitarios (formados por la unión de antígenos y anticuerpos) que pueden comprometer el normal funcionamiento renal. Además, las células mesangiales también tienen actividad contráctil y, dada su localización y estrecha relación con los capilares, **regulan el flujo sanguíneo glomerular**, por ejemplo, ante un aumento de la presión hidrostática.

Las células mesangiales también sintetizan y liberan abundantes moléculas de gran actividad biológica, como **interleucinas** y **factores de crecimiento**, entre otras. Su actividad es regulada por hormonas, como la aldosterona y la hormona antidiurética, para las que poseen receptores específicos. En determinadas situaciones pueden reaccionar con un incremento en su número mediante su proliferación.

### Complejo yuxtaglomerular

Se localiza en la zona del polo vascular del corpúsculo y está constituido por la **mácula densa**, las **células yuxtaglomerulares** y las **células mesangiales extraglomerulares** (Fig. 11C).

La **mácula densa** es un grupo especializado de células epiteliales de la pared del túbulo recto distal, en contacto con el mesangio extraglomerular, entre las arteriolas aferente y eferente. (Fig. 9A, 10B-C, 11A). Estas células detectan cambios en la concentración de cloruro de sodio en la luz tubular. Cuando ésta se reduce secretan moléculas que regulan la presión hidrostática de la arteriola aferente y, de este modo, la velocidad de filtración glomerular. También envían señales que actúan directamente sobre las células yuxtaglomerulares induciendo la liberación de renina y la activación del **sistema renina-angiotensina-aldosterona**.

Las **células yuxtaglomerulares** son fibras musculares lisas modificadas de la pared de las arteriolas aferentes y eferentes, más abundantes en las primeras. Poseen núcleos esféricos y gránulos secretorios que contienen **renina**, una enzima proteolítica. La ultraestructura de las células yuxtaglomerulares es la típica de la de células secretoras de proteínas. Funcionan como mecanorreceptores que detectan cambios en la distensión de la pared de las arteriolas como resultado de un aumento de la presión sanguínea.

Las **células mesangiales** extraglomerulares se unen entre sí y con las mesangiales intraglomerulares mediante unionesnexo. También puede unirse mediante nexos con las células yuxtaglomerulares. Poseen receptores para sustancias vasoconstrictoras, como angiotensinas y endotelinas. Aún no se conocen con certeza sus funciones, pero se presume que podrían ser células madre de las células yuxtaglomerulares y participar en la regulación del flujo sanguíneo glomerular al modificar la resistencia vascular (término que refiere a la dificultad que opone un vaso para la circulación del fluido en su interior).

El **complejo yuxtaglomerular** detecta **cambios en el volumen sanguíneo** y en la **composición del ultrafiltrado** cuando este circula por la pared del túbulo distal que posee a la mácula densa. Si la presión arterial desciende o si el ultrafiltrado que circula por la luz tubular se torna muy hipotónico se activa el funcionamiento de este complejo. Así, la caída de la presión sanguínea reduce la distensión de la pared de las arteriolas y este cambio es detectado por las células yuxtaglomerulares por ser mecanorreceptoras. Por lo tanto, cuando desciende la presión arterial, las células yuxtaglomerulares liberan renina a la sangre y se activa el sistema conocido como renina-angiotensina-aldosterona.

La renina tiene actividad enzimática y actúa sobre una proteína plasmática, el **angiotensinógeno**, al cual convierte en **angiotensina I**; un producto relativamente inactivo que es convertido en **angiotensina II** cuando alcanza al pulmón, por la acción de enzimas ubicadas en el endotelio

de los capilares pulmonares. La angiotensina II produce un incremento directo de la presión arterial, ya que es un potente vasoconstrictor de las paredes musculares de las arteriolas. También posee una acción indirecta cuando actúa en la corteza adrenal; allí induce la liberación de la hormona **aldosterona** que incrementa la reabsorción de  $\text{Na}^+$  y agua, y la excreción de  $\text{K}^+$  del ultrafiltrado que circula por los túbulos colectores. Como consecuencia de la reabsorción de agua y de los solutos se aumenta el volumen extracelular y, como resultado de ello, también lo hace **la presión arterial** (Fig. 19 en **capítulo 19, Sistema endocrino**).

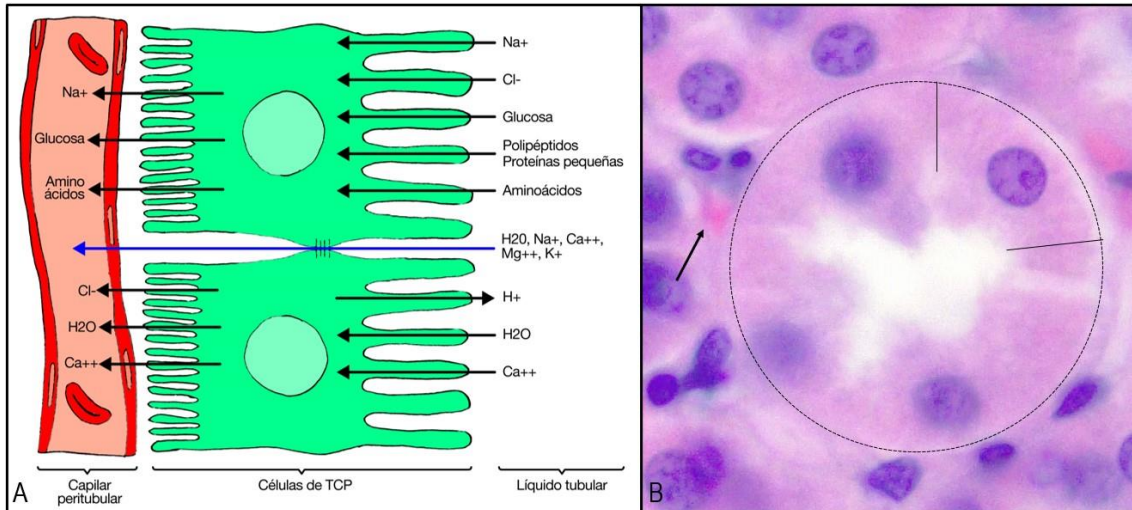
Por su parte, las células de la mácula densa detectan cambios en la composición del ultrafiltrado, como una reducción de la concentración de  $\text{NaCl}$ , y liberan señales, tales como ATP, adenosina, óxido nítrico y prostaglandinas ( $\text{PGE}_2$ ), que permiten regular la presión hidrostática y la filtración glomerular. Las células de la mácula densa también inducen la liberación de renina por parte de las células yuxtglomerulares de la arteriola aferente mediante una vía paracrina; como consecuencia se activa el sistema renina-angiotensina-aldosterona. Finalmente, la normalización de la presión sanguínea es detectada por las células yuxtglomerulares en la arteriola aferente y se inhibe la secreción de renina.

## Sistema tubular

### Túbulo proximal

La primera porción de este túbulo es el **túbulo contorneado proximal (TCP)**, se inicia en el polo urinario y se encuentra exclusivamente en la corteza. El TCP es el segmento de mayor longitud del sistema tubular y sigue un trayecto muy tortuoso por la corteza. Hacia la médula su recorrido deja de ser sinuoso y pasa a ser recto y se llama **túbulo recto proximal (TRP)**.

El tejido epitelial que reviste al túbulo proximal está formado por células altas, piramidales, con un núcleo central, con límites intercelulares poco definidos, debido a que su membrana plasmática lateral forma pliegues muy irregulares interdigitados con los de las células contiguas, a las que se unen mediante uniones ocluyentes y adherentes. Las células poseen microvellosidades largas que forman el ribete en cepillo que se proyecta hacia la luz del túbulo. En la base de estas microvellosidades se encuentran diversos componentes de un aparato endocítico muy desarrollado que son necesarios para la reabsorción de las proteínas del ultrafiltrado. La membrana basal también forma pliegues entre los cuales se encuentran abundantes mitocondrias; estas particularidades son responsables de la intensa acidofilia y del aspecto estriado de esta zona citoplasmática cuando se observan en preparados histológicos coloreados con HE (**Fig. 14A-C**). Próximos al túbulo proximal se encuentran los vasos capilares peritubulares; su cercanía facilita el movimiento de los componentes recuperados del líquido tubular hacia la sangre (**Fig. 13**).

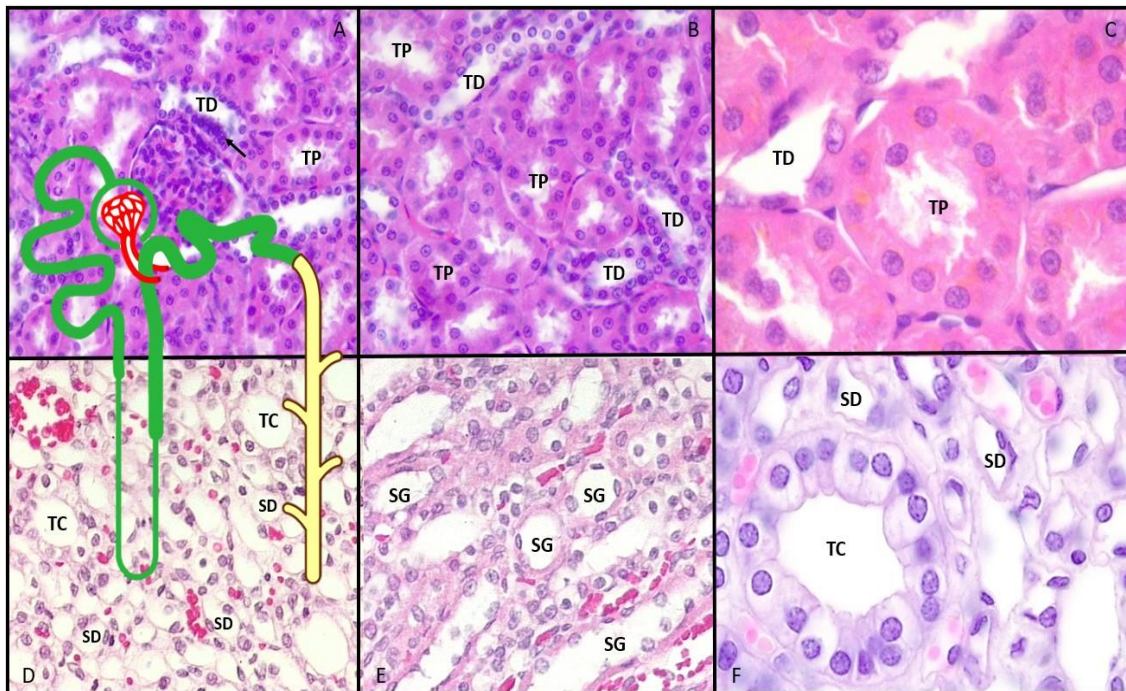


**Figura 13.** A. Pasaje de sustancias entre la luz del túbulo contorneado proximal y la sangre, mediante diferentes tipos de transporte (no ilustrados). B. Corte transversal, túbulo contorneado proximal (círculo), las líneas rectas delimitan una célula de la pared tubular). Flecha: capilar peritubular. 100X. HE. A: JPP y autoras (ver ref.). B: Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.

El TCP recibe el ultrafiltrado desde el espacio urinario de la cápsula de Bowman y sus células reabsorben casi el 70 % del agua y los iones, además de aminoácidos, monosacáridos, polipéptidos y proteínas.

Las especializaciones de la membrana celular luminal (ribete en cepillo) junto a la de las laterales y basal contribuyen a aumentar la superficie de absorción. En todos estos dominios de membrana existen diversas proteínas transmembrana para el transporte de agua y otras moléculas disueltas, tales como aminoácidos, monosacáridos, polipéptidos pequeños y proteínas, desde la luz tubular mediante procesos de transporte activo primario y secundario, y difusión facilitada. La energía requerida por los procesos activos es provista por el ATP producido en las abundantes mitocondrias ubicadas en estrecha relación con los pliegues basales y laterales de la membrana celular.





**Figura 14.** Microfotografías de corteza y médula renales con cortes transversales de túbulo proximal (TP), distales (TD), mácula densa (flecha), túbulo recto (o segmentos gruesos del asa de Henle) (SG), segmentos delgados (SD) y túbulo colector (TC). A, B, D y E: 40X. C y F: 100X. HE. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.

El TRP posee células cúbicas con un núcleo esférico y central. Estas células están menos especializadas para la absorción que las del TCP, por lo tanto, poseen un ribete en cepillo más pequeño y los pliegues de las membranas laterales y basolaterales son menos complejos. Además, las mitocondrias se distribuyen más aleatoriamente en el citoplasma y el complejo endocítico está poco desarrollado. Estas diferencias se corresponden con el menor intercambio de iones y sustancias que sucede en este segmento. Como resultado de estas particularidades ultraestructurales, el citoplasma de las células de este túbulo es menos acidófilo que el del TCP (**Fig. 14A-C**).

### Segmento delgado

El tejido epitelial que reviste al segmento delgado (SD) es plano simple, con núcleos esféricos que hacen saliencia en la luz en sus porciones **descendentes (D)** y **ascendentes (A)** (**Fig. 14D-F**). El SD posee regiones con diferencias en sus células epiteliales relacionadas con su altura, la presencia y extensión de sus microvellosidades, la cantidad de mitocondrias, el grado de interdigitación de sus membranas basolaterales, entre otras particularidades. Estas variantes se corresponden con aspectos funcionales específicos.

El **SDD** del asa es permeable al agua (la membrana de sus células posee abundantes moléculas de acuaporinas), pero realiza un escaso transporte de solutos. Por otro lado, el **SDA** es impermeable al agua, pero permeable a ciertos solutos (**Fig. 16**).

Existen diferencias en la longitud de los segmentos delgados entre las nefronas corticales, yuxtamedulares e intermedias. En las primeras, son extremadamente cortos; en las yuxtamedulares, son muy largos y generan un intersticio medular más hipertónico. Los mamíferos que tienen

mayor proporción de nefronas yuxtamedulares, como los que habitan en regiones con climas desérticos, pierden menos agua corporal, debido a que poseen segmentos delgados largos y pueden formar una orina más concentrada (ver apartado Histofisiología).

## Túbulo distal

El túbulo distal posee una **porción recta (TRD)** que es continua con el SD (segmento grueso del asa de Henle) y una **porción contorneada (TCD)**, de localización exclusivamente cortical. El túbulo recto distal está formado por tejido epitelial simple con células cúbicas con un núcleo ubicado en apical que puede llegar a hacer saliencia hacia la luz. Las células poseen escasas y cortas microvellosidades y numerosos pliegues laterales y uniones estrechas. En basal se forman pliegues de membrana con abundantes y largas mitocondrias entre ellos.

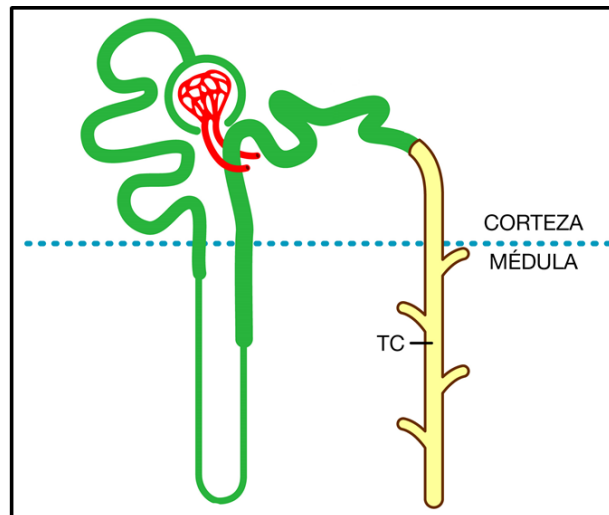
Las células epiteliales de la pared del TRD forman a la **mácula densa (Fig. 10B-C y 14A)**. Las células de la mácula son cilíndricas bajas, y más angostas que las del resto de la pared del TRD, con núcleos que se ubican próximos a la región apical y están más cercanos entre sí. Debido a estas particularidades la mácula densa es un sector más basófilo de la pared del TRD, próximo al polo vascular del corpúsculo. La función de la mácula densa se describió en el apartado “Complejo yuxtaglomerular”.

Distalmente a la mácula densa el TRD se vuelve contorneado (TCD). Las células del TCD poseen características semejantes a las del TRD. El TCD se comunica mediante un segmento de transición con el túbulo colector. Desde el punto de vista funcional, ambas porciones del TD reabsorben iones, pero son relativamente impermeables al agua.

## Túbulo colector

El **túbulo colector (TC)** se encuentra a continuación del túbulo contorneado distal, con el que se une mediante un segmento de transición entre la nefrona y el túbulo colector. Este segmento de transición posee células que se asemejan a las del TCD, pero también aparecen células propias del túbulo colector. Desde el punto de vista funcional, las células del segmento de transición tienen **receptores** para la hormona **aldosterona**, que es liberada por la corteza adrenal como consecuencia de la activación del sistema renina-angiotensina-aldosterona, previamente descrito.

El TC recibe la orina que proviene de numerosas nefronas, atraviesa la corteza y médula y alcanza la profundidad de las pirámides renales en una región llamada área cribosa, donde la orina pasa a las vías urinarias. El tejido epitelial que lo reviste es simple que varía en altura, de cúbico bajo a cúbico en la corteza, mientras que en la médula es cúbico o cilíndrico. Posee dos tipos celulares: las más abundantes son las células claras o principales, mientras que en menor cantidad se encuentran las células oscuras o intercalares. La cantidad de células oscuras disminuye a medida que el túbulo se acerca al área cribosa de la médula (**Fig. 14F y 15**).



**Figura 15:** Esquema del túbulo urinífero: a la derecha de la línea el túbulo colector (amarillo), a la izquierda: nefrona (elementos verdes y rojos). TC: túbulo colector. Autor: JPP (ver ref.).

Las **células principales** o **claras** regulan la concentración de  $\text{Na}^+$  y agua. Poseen un cilio, escasas microvellosidades apicales y diversos canales acuosos en su membrana formados por acuaporinas tipo 2; la expresión de esta proteína y por lo tanto la permeabilidad al agua, está regulada por la aldosterona y por la hormona antidiurética. Por su parte, las **células intercalares u oscuras** poseen microvellosidades y pliegues de membrana. La función de estas células está vinculada con la homeostasis ácido-básica y se denominan A o B, según secreten  $\text{H}^+$  o bicarbonato, respectivamente. Tanto las células principales como las intercalares regulan la excreción de  $\text{K}^+$ .

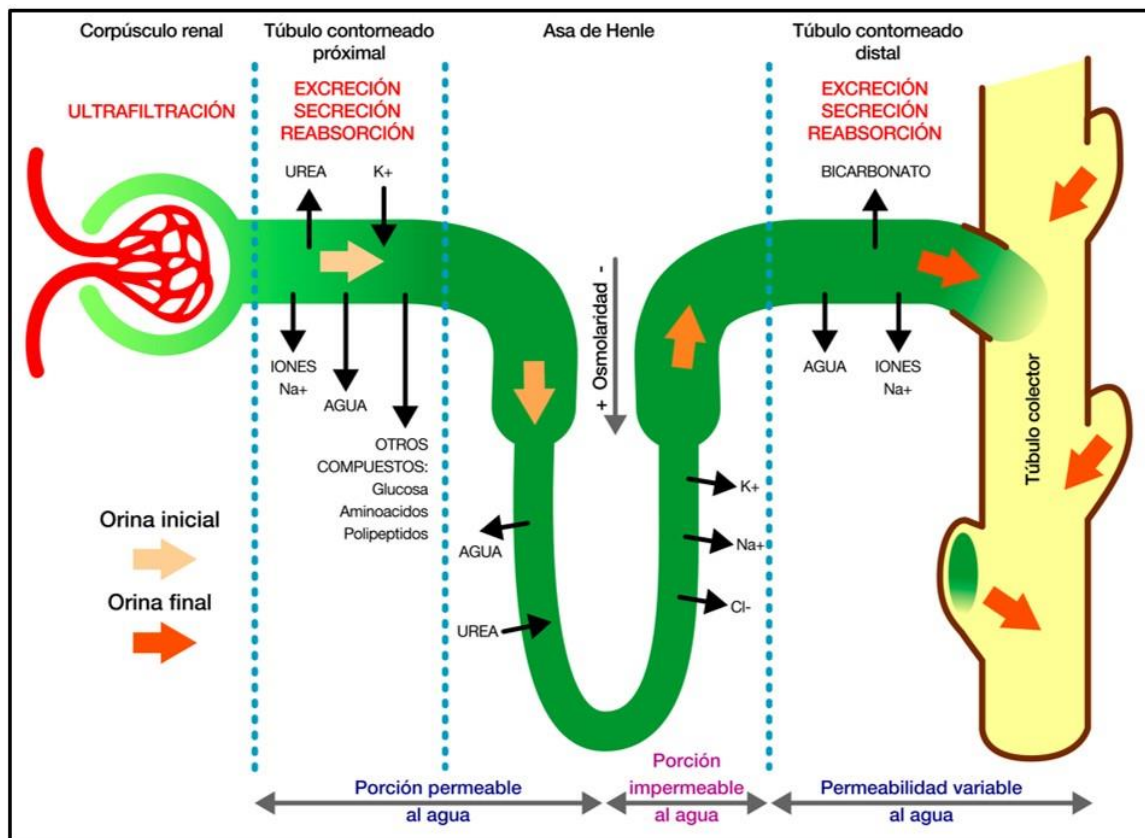
Los túbulos colectores intervienen activamente en el mantenimiento del equilibrio hídrico-salino y ácido-básico. Concentran la orina, son muy permeables al agua, a la que reabsorben, y por el efecto de la aldosterona incrementan la reabsorción de  $\text{Na}^+$ .

## Histofisiología renal

El ultrafiltrado que se forma luego del paso de algunos componentes de la sangre por la barrera de filtración glomerular contiene prácticamente la misma concentración de iones y agua que el plasma sanguíneo. Si no sucediera la reabsorción tubular, las pérdidas urinarias diarias de estos componentes serían altísimas y, para mantener la homeostasis, debiera consumirse la misma cantidad de agua y de solutos que se eliminarían por la orina. Como se ha descrito, el paso del ultrafiltrado por el sistema de túbulos permite que se reabsorban 99 % del agua y la mayor parte de los solutos. Las moléculas reabsorbidas llegan al intersticio de tejido conectivo donde ingresan en la luz de los vasos sanguíneos (**Fig. 16**).

En el **túbulo proximal (TP)** se reabsorbe aproximadamente el 70 % del ultrafiltrado, tanto a través de la vía transcelular como de la vía paracelular. La reabsorción de solutos se realiza por diversos mecanismos, entre los que se incluyen el transporte pasivo y activo, tanto primario como secundario. La bomba  $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{-ATPasa}$  de la membrana plasmática basolateral de las células del túbulo proximal

es de gran importancia para los dos últimos tipos de transporte. El **túbulo contorneado proximal** reabsorbe casi la totalidad de la **glucosa** por transporte activo secundario mediante proteínas de membrana apicales que cotransportan  $\text{Na}^+$  y glucosa. Luego, otras proteínas en la membrana basolateral transportan la glucosa intracelular al intersticio. Además, en el glicocáliz de las microvellosidades existen peptidasas que degradan proteínas grandes a polipéptidos, y disacaridasas que hidrolizan disacáridos a monosacáridos. Los **aminoácidos** son reabsorbidos por varias proteínas transportadoras e intercambiadoras con  $\text{Na}^+$ ,  $\text{H}^+$ , y  $\text{K}^+$ . Los pequeños **polipéptidos** se reabsorben de modo similar a la glucosa, mientras que los polipéptidos más grandes se reabsorben por pinocitosis y luego se degradan, siguiendo la vía endosoma-lisosoma y, finalmente, son transportados a través de la membrana basolateral como aminoácidos libres que pasan a la circulación. La presencia de proteínas en la orina (proteinuria) es un indicador de mal funcionamiento renal que puede surgir por múltiples causas que comprometen al aparato de filtración o al sistema tubular. Por su parte, el **túbulo recto proximal** reabsorbe la glucosa que no llegó a ser recuperada en la porción contorneada, mediante mecanismos de transporte similares. En determinadas circunstancias pese a tener niveles normales de glucosa en sangre (glucemia), la reabsorción tubular de la glucosa puede ser deficiente o nula. En consecuencia, se produce el pasaje de glucosa a la orina (glucosuria). Si bien en la diabetes mellitus también hay glucosuria, en este caso se debe a que los niveles de glucemia son muy elevados y se supera el umbral de reabsorción de la glucosa.



**Figura 16.** Esquema de los procesos de ultrafiltración, reabsorción, transporte intracelular y secreción y excreción de algunas sustancias en el túbulo urínifero. Autor: JPP (ver ref.).

Además de la reabsorción, en el TP se incorporan a la orina ácidos y bases orgánicos, como las sales biliares, el oxalato, el urato y las catecolaminas, y una amplia variedad de desechos endógenos y metabolitos de sustancias exógenas administradas (fármacos, entre otros). Por lo tanto, esta porción de la nefrona está más expuesta a ser dañada por su contacto con sustancias tóxicas.

En el **túbulo recto distal** se transportan iones desde la luz tubular hacia el intersticio y, por lo tanto, la orina se vuelve allí más hipotónica. Esta función es posible porque en su membrana apical posee proteínas que permiten el pasaje de  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$  y  $\text{Ca}^{2+}$  y  $\text{Mg}^{2+}$ , que luego son transportados al intersticio. Por su parte, en el **túbulo contorneado distal** se reabsorben  $\text{Na}^+$ ,  $\text{HCO}_3^-$  y  $\text{Cl}^-$ , intercambiados por  $\text{K}^+$   $\text{H}^+$  y amonio, respectivamente.

El **túbulo colector** controla la proporción final de electrolitos y agua excretados y permite mantener la homeostasis, a pesar de las variaciones en la ingesta y de las pérdidas extrarrenales de sales y agua.

Los riñones mantienen el equilibrio ácido-básico del organismo, junto con otros órganos, como los pulmones. En los riñones controlan el equilibrio ácido-base mediante la formación de orina ácida o básica, según las necesidades del organismo. La excreción de orina ácida reduce la cantidad de ácido presente en el líquido extracelular, mientras que la excreción de orina básica elimina el exceso de bases.

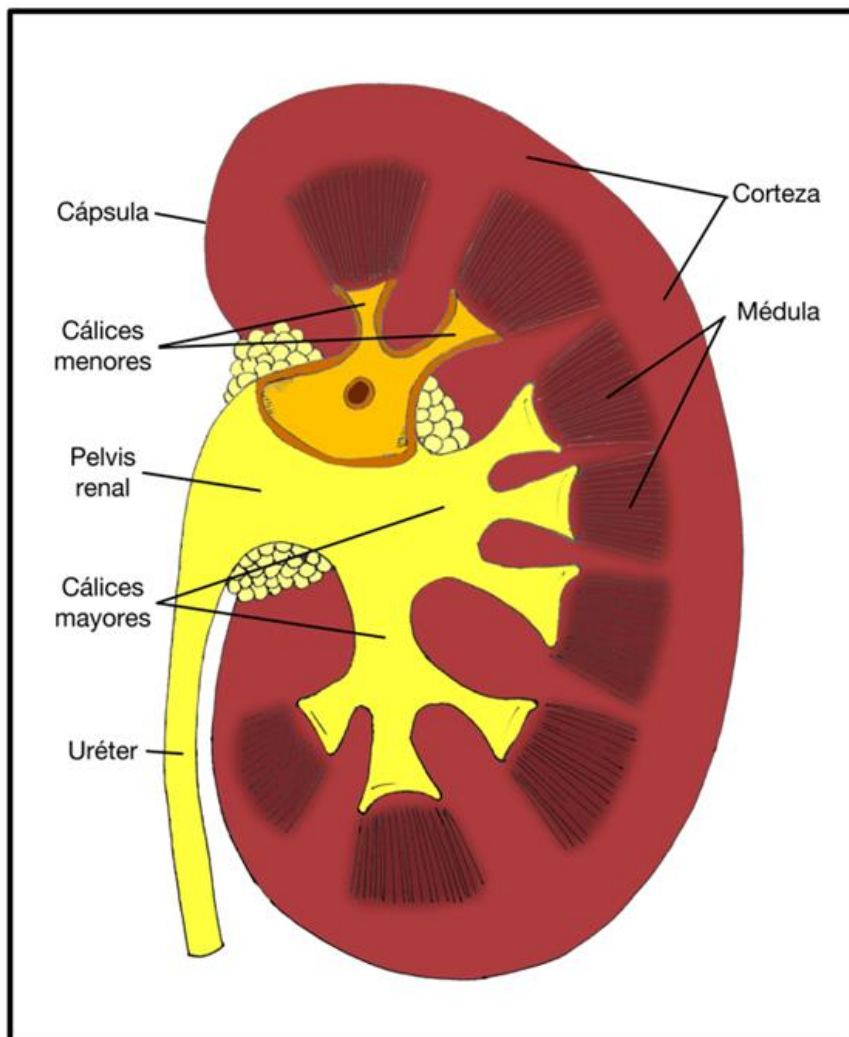
La regulación del equilibrio hídrico es una de las funciones renales más importantes. De este modo, cuando en los mamíferos existe un exceso de líquido en el organismo, se produce orina con mayor contenido de agua (hipotónica, diluida). En cambio, ante una situación de deshidratación, se ponen en marcha mecanismos regulatorios para producir orina más concentrada (hipertónica). En esta regulación intervienen las diferencias en la permeabilidad al agua del túbulo colector en respuesta a la hormona antidiurética; un sistema de recirculación de urea (desde la luz tubular al intersticio y a la inversa) y la existencia de un intersticio medular hipertónico. La hipertonicidad medular es generada por la reabsorción de agua en el **segmento delgado (SD)** descendente, de solutos en el SD ascendente y el pasaje posterior de los solutos reabsorbidos desde la luz tubular al intersticio. Esta hipertonía intersticial genera la salida de agua desde los SD descendentes (que son permeables al agua) al intersticio, y desde allí el agua pasa a los vasos rectos, y luego a la circulación general (se trata de un mecanismo de contracorriente). La capacidad del riñón para concentrar orina en los mamíferos es mucho menos marcada o no existe en otros vertebrados.

## Vías excretoras de la orina

Las vías excretoras se encargan de conducir, almacenar y liberar al exterior del cuerpo la orina formada en los riñones, sin modificar su composición, aunque existen excepciones en algunas especies. Si bien hay variaciones anatómicas en las vías intrarrenales (cálices menores,

mayores y pelvis renal) entre especies, la presencia de los uréteres, la vejiga y la uretra es constante en todos los mamíferos. Las vías excretoras son: los cálices menores, los cálices mayores, la pelvis renal, los uréteres, la vejiga y la uretra.

Los **cálices menores** poseen forma de campana y se disponen rodeando a una o varias papilas. Los **cálices mayores** se forman a partir de la confluencia de varios cálices menores cercanos (**Fig. 17**). Ambas estructuras están tapizadas por urotelio.



**Figura 17.** Esquema de vías urinarias en un riñón multilobulado. JPP y autoras (ver ref.)

La **pelvis** tiene forma de embudo, el extremo más amplio se une laxamente a la médula en la zona de la/s papila/s medular/es, mientras que el extremo angosto es el que se continúa con el uréter en el hilio renal (**Fig. 17**). La pelvis posee urotelio, y en su lámina propia presenta células musculares lisas que producen movimientos peristálticos. Externamente la recubre una túnica adventicia que proviene del tejido conectivo de la cápsula renal.

Los **uréteres** son órganos tubulares pares que conducen la orina desde la pelvis renal a la vejiga. Tienen un recorrido retroperitoneal y dos segmentos: uno abdominal y otro pélvico. Se introducen en la pared de la vejiga de manera oblicua, entre las túnicas muscular y mucosa, un

recorrido denominado intramural. Finalmente, los uréteres alcanzan la luz vesical. El recorrido intramural permite la compresión de la luz de los uréteres cuando la vejiga se llena y así se evita el reflujo de orina hacia los riñones, sobre todo durante la micción.

La **vejiga** es un órgano único que se encuentra en la cavidad pelviana, pero cuando está distendida ocupa la cavidad abdominal. Su función es almacenar orina, por ello su forma y tamaño son variables según la cantidad de orina que contengan. La región que se extiende entre los dos orificios donde desembocan los uréteres y el orificio por donde se continúa con la uretra se conoce como trígono vesical y está muy innervada.

La **uretra** es un órgano tubular único por el cual fluye la orina desde la vejiga hasta el exterior. La ubicación anatómica, el tamaño, la estructura y las funciones presentan diferencias entre machos y hembras (**Fig. 1**). En los primeros, la uretra forma parte tanto de las vías urinarias como de las vías que conducen el semen (una parte de la uretra se integra a la estructura del pene). Es larga y se divide en tres porciones: **prostática, membranosa y esponjosa (peneana)**. En rumiantes y equinos, se proyecta y sobresale del glande donde constituye el proceso uretral. En las hembras, la uretra es un órgano corto y recorre el suelo de la pelvis hasta desembocar en la zona ventral de la vagina, en el límite que la separa del vestíbulo vaginal.

En relación con la organización histológica, las vías excretoras comparten una organización en **tres túnicas**. La más interna es la túnica **mucosa**, luego una túnica **muscular** y, externamente, según la localización anatómica del órgano, una túnica **serosa** (cavidad abdominal, pélvica) o **adventicia** (si la ubicación es retroperitoneal) (**Fig. 18A**).

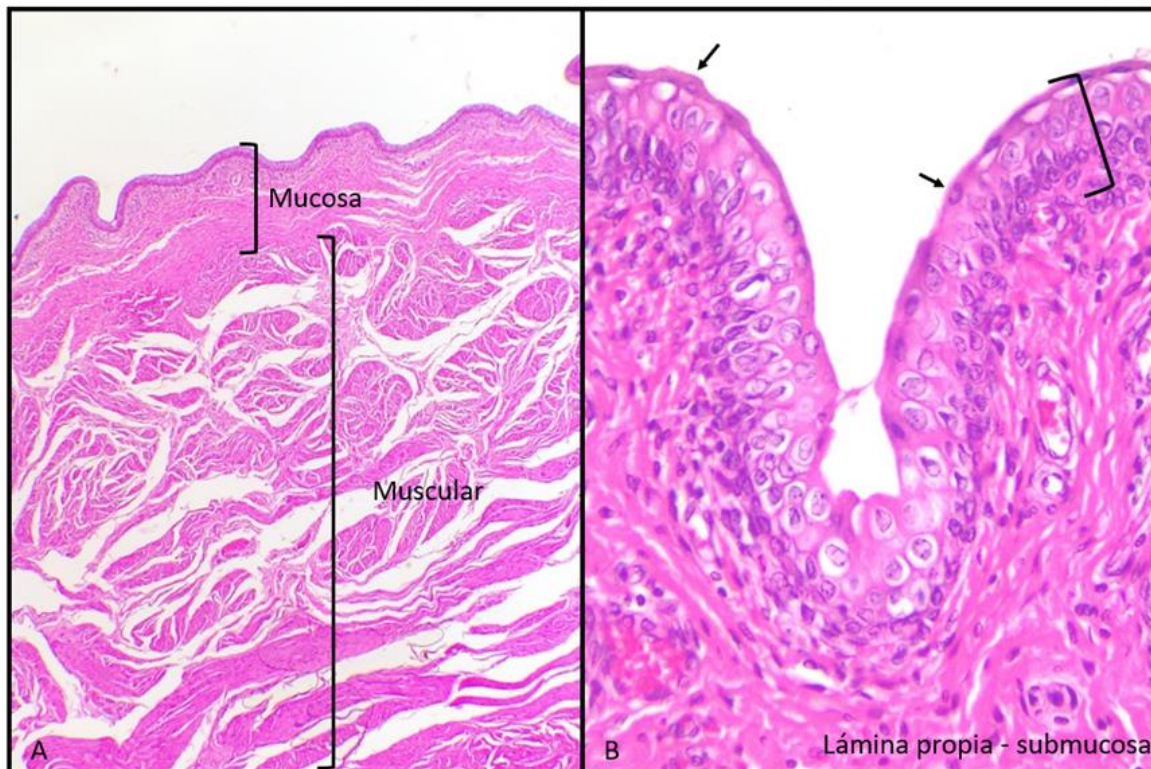
**Túnica mucosa.** En los uréteres, la vejiga y la uretra, cuando el órgano está vacío esta túnica suele formar pliegues que desaparecen cuando su luz se distiende al conducir o almacenar orina. Está formada por urotelio y lámina propia-submucosa con tejido conectivo que varía de laxo a denso. El urotelio es un tipo de tejido epitelial simple, pseudoestratificado, con tres tipos celulares, como se describe en el capítulo 4 (**Fig. 18A**). Debido a sus características, la mucosa de las vías urinarias es impermeable a la orina y ésta no sufre modificaciones de importancia durante su pasaje. En los machos, la mucosa de las porciones prostática y membranosa de la uretra posee urotelio, en tanto que la porción esponjosa posee epitelio estratificado que varía de cilíndrico a plano. En el tejido conectivo de la **lámina propia-submucosa** de la uretra hay senos venosos de aspecto cavernoso, de luces muy amplias, mucho más desarrollados en la uretra de los machos, particularmente en la región del bulbo del pene donde constituyen tejido eréctil.

La túnica mucosa puede presentar variaciones según la especie. Por ejemplo, en la pelvis renal de los equinos existen glándulas tubuloalveolares simples que producen una secreción proteica, rica en albúmina, y viscosa. En la vejiga de equinos, rumiantes, caninos y cerdos la túnica mucosa puede poseer haces aislados de miocitos lisos que no llegan a formar una capa muscular de la mucosa completa.

**Túnica muscular.** Está formada por haces de músculo liso dispuestos en tres capas que intercambian fibras entre sí: una longitudinal interna, una circular media y una longitudinal u oblicua externa; esta última es más gruesa en la última porción de los uréteres. En la vejiga la túnica muscular forma el **músculo detrusor**. En estrecha proximidad con las células musculares lisas

se encuentran las células intersticiales de Cajal que regulan la generación de potenciales eléctricos y la inducción de las contracciones del músculo detrusor. En el cuello de la vejiga los haces musculares circulares son más gruesos y forman el **esfínter uretral interno**. En la uretra de las hembras solo existen dos capas de músculo liso en esta túnica; distalmente el tejido muscular liso es reemplazado por tejido muscular estriado esquelético.

**Túnica adventicia/serosa.** Está compuesta por tejido conectivo laxo que une a los órganos con las estructuras circundantes. La serosa peritoneal reviste parte de los uréteres y la vejiga.



**Figura 18.** A. Microfotografía de vejiga. 4X. B. Túnicas mucosa y submucosa. Urotelio (corchete); células superficiales o paraguas (flechas). 40X. HE. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.

En relación con las diferencias anatómicas de las vías urinarias entre especies, en los riñones unilobulados de los gatos, perros, caballos, ovejas y cabras, por ejemplo, las papilas renales se fusionan para formar una cresta que se vacía en la pelvis; en los riñones multilobulados de los cerdos, la orina fluye secuencialmente desde las papilas a los cálices menores, y luego continúa por los cálices mayores, la pelvis renal y el uréter. En cambio, en los riñones multilobulados de los bovinos no se forma una pelvis y los cálices mayores desembocan directamente en el uréter.

La continuidad anatómica de los cálices, la pelvis, los uréteres y la uretra puede constituir una vía de entrada ascendente de gérmenes patógenos hacia los riñones. Asimismo, los procesos inflamatorios no suelen quedar circunscriptos a una única localización, sino que pueden comprometer a más de una estructura. Por otro lado, en relación con particularidades anatómicas, como la longitud de la uretra, en los machos es más frecuente la ocurrencia de enfermedades obstructivas, mientras que en las hembras la de procesos inflamatorios en la vejiga (cistitis).



Con respecto a la inervación de las vías excretoras de la orina, tanto los uréteres como la vejiga reciben fibras nerviosas parasimpáticas y simpáticas. Las primeras son fibras eferentes del reflejo de la micción que favorecen el vaciamiento de la vejiga; las segundas, inervan el trigono y los conductos deferentes. Las fibras sensitivas son fibras aferentes del reflejo de la micción.

## Referencias

- Brüel, A., Christesen, E., Trantum-Jensen, J., Qvortrup, K., Geneser, F. (2015) *Geneser- Histología*. 4<sup>ta</sup> ed. México, D.F.: Editorial Médica Panamericana.
- Eurell, J.A. y Frappier, B.L. (2006). *Dellmann's Textbook of Veterinary Histology*. 6<sup>ta</sup> ed. Iowa: Blackwell Publishing.
- Fawcett, D.W. (1995). *Bloom-Fawcett. Tratado de Histología*. 12<sup>ma</sup> ed. Madrid: Interamericana McGraw-Hill.
- Gartner, L. P., Hiatt, J.L. (2008) *Texto Atlas de Histología*. 3<sup>a</sup> ed. Mexico D.F.: Mac Graw-Hill.
- Junqueira, L.C., Carneiro, J. (2015) *Histología Básica. Texto y atlas*. 12<sup>ma</sup> ed. México D.F.: Editorial Médica Panamericana.
- König, H.E., Liebich, H.G. (2011) *Anatomía de los Animales Domésticos, Tomo 2. Órganos, sistema circulatorio y sistema nervioso*. 2<sup>da</sup>ed. Buenos Aires: Médica Panamericana.
- Kurihara, H., Sakai, T. (2017) Cell biology of mesangial cells: the third cell that maintains the glomerular capillary, *Anatomical Science International*, 92(2), pp. 173-186.  
DOI: 10.1007/s12565-016-0334-1
- Paulina, W. (2015) *Ross-Histología. Texto y atlas. Correlación con Biología Celular y Molecular*. 7<sup>ma</sup> ed. Barcelona: Wolters Kluwer.
- Polák, S., Žižan, S., Mištinová, J., Bevizová, K., Danišovič, L., Varga, I. (2012) Options for histological study of the structure and ultrastructure of human urinary bladder epithelium, *Biologia*, 67/5, pp. 1018-1025, *Section Zoology*. DOI: 10.2478/s11756-012-0090-1.
- Rao, R., Bhalla, V., Pastor-Soler, N.M. (2019) Intercalated cells of the kidney collecting duct in kidney physiology, *Seminars in Nephrology*, 39(4), pp. 353-367.  
DOI: 10.1016/j.semnephrol.2019.04.005.
- Zachary, J.F., McGavin, D. (2012) *Pathologic Basis of Veterinary Disease*. 5<sup>ta</sup> ed. St. Louis: Mosby-Elsevier.
- Zeisberg, M., Kalluri, R. (2015) Physiology of the Renal Interstitium, *Clinical Journal of the American Society Nephrology*, 10(10), pp. 1831-40. DOI: 10.2215/CJN.00640114.
- ZhuoJ.L., Li, X.C. (2013) Proximal nephron. *Comprehensive Physiology*, 3(3), pp. 1079-123.  
DOI: 10.1002/cphy.c110061.

## Referencias de figuras

Figuras 1, 7, 8, 15, 16 y esquemas en figuras 4 y 9. Gentileza de Juan Pablo Palkovsky (JPP).

Figuras 2, 3, 17 y esquemas en figuras 10, 11 y 13. Colaboración entre JPP, Dra. Carolina Zanuzzi y Méd. Vet. Rocío Hernández.

Figuras 5, 6, 14, 18 y microfotografías en figuras 4, 9, 10, 13: Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.

Figura 11. C. Gentileza de la Dra. Susana Jurado, material del Servicio de Microscopía Electrónica, FCV, UNLP.

Figura 12. Autor: Amann, K. para Zeiss microscopy. Licencia CC BY-NC-ND-2.0. URL: [t.ly/WVvk3](https://t.ly/WVvk3).