

CAPÍTULO 7
SISTEMA URINARIO

Norma González



Índice del capítulo 7

Introducción

Riñones

Lobulillo renal

Nefronas

Morfología de las distintas porciones de las nefronas

Corpúsculo renal

Túbulo proximal

Segmento intermedio o de conexión

Asa de Henle

Túbulo distal

Tubos colectores

Circulación sanguínea del riñón

Uréteres

Producción de orina

Recuadro 7.1 Glándulas de la sal

Bibliografía

Introducción

El sistema urinario tiene como función primaria mantener un adecuado balance de agua y minerales en el cuerpo. Otras actividades de este sistema incluyen la filtración y excreción de productos de desecho provenientes del procesamiento de alimentos, drogas y sustancias nocivas, la regulación de la presión arterial y la secreción de hormonas.

Los órganos que componen el sistema urinario aviar son un par de **riñones** y un par de **uréteres**. Los dos uréteres desembocan en la cloaca, en el sector del urodeo (Fig. 7.1). Las aves carecen de vejiga urinaria.

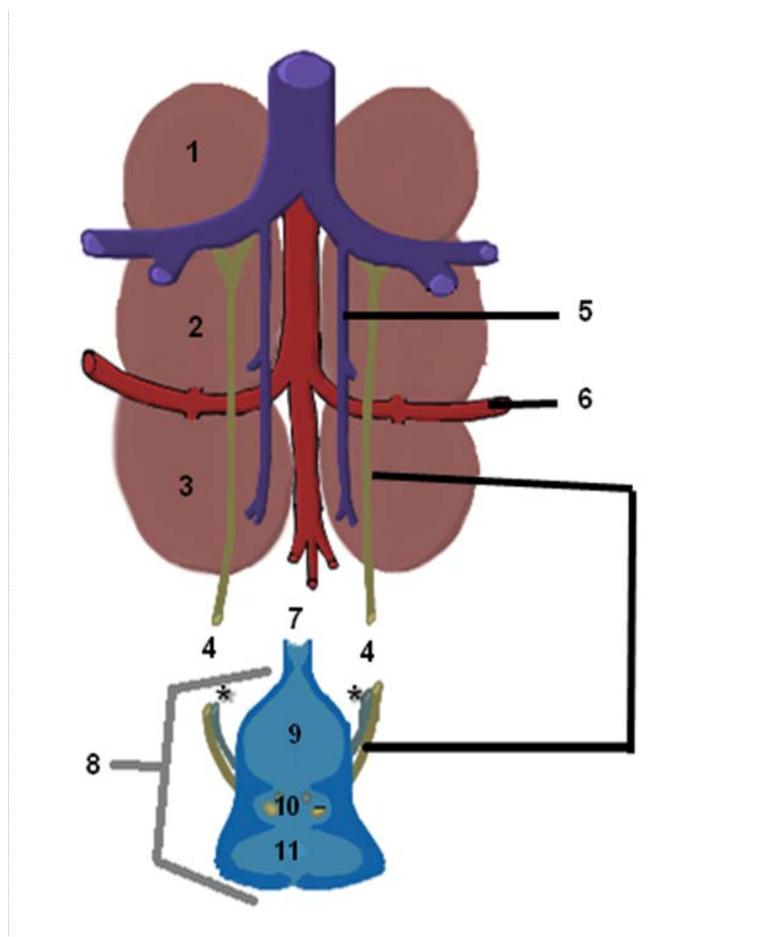


Figura 7.1. Esquema de la organización general del sistema urinario en las aves (macho). Se representan los riñones y sus tres divisiones (1, 2 y 3: divisiones craneal, media y caudal, respectivamente) y los uréteres (4) que desembocan en el urodeo (10) de la cloaca (8). Se muestran además la vena renal (5), la arteria isquiática externa (6), el recto (7), el coprodeo (9), el proctodeo (11). Los asteriscos (*) señalan los conductos deferentes.

Riñones

Los riñones de las aves se ubican simétricamente en la cara ventral de los huesos sinsacro e ilion. Son rojo oscuro y alargados; en la gallina miden aproximadamente 7 cm de largo y 2 cm de ancho. Su peso oscila entre un 1-2 % del peso corporal por lo que, proporcionalmente, pesan más que los riñones de los mamíferos. En general, las especies aviares de menor tamaño corporal presentan riñones proporcionalmente más grandes. El máximo tamaño relativo se encontró en los passeriformes.

Macroscópicamente los riñones tienen una apariencia lobulada en su cara ventral; sin embargo, estos seudolóbulos corresponden a regiones delimitadas superficialmente por el pasaje de los vasos sanguíneos. En el riñón de la gallina se aprecian tres regiones, denominadas **división craneal**, **media** y **caudal** (Fig. 7.1). La separación entre la división craneal y la división media corresponde al surco por donde transcurre la arteria ilíaca externa. La demarcación entre las divisiones media y caudal corresponde al surco generado por el pasaje de la arteria isquiática externa. En la superficie de los riñones se pueden apreciar pequeñas áreas poliédricas que corresponden a los **lobulillos renales** (véase más adelante).

Entre los vertebrados, la estructura del riñón de las aves es única e intermedia entre los ectotermos y los mamíferos. Por una parte, presentan dos tipos de nefronas, unas con asa de Henle y otras carentes de asa de Henle (véase más adelante). Por otra parte, los riñones reciben sangre venosa por el sistema porta renal (véase más adelante). En particular, a diferencia de los mamíferos, en los cuales la corteza y la médula se organizan como dos franjas paralelas, el riñón aviar es más complejo. La **corteza** adopta forma de cilindros y la **médula** está dispuesta en una serie de conos alargados que se entremezclan con la corteza (Fig. 7.2). En el riñón aviar típico la corteza constituye una amplia zona y corresponde a un 70-85% del volumen del órgano en tanto que la médula comprende un 5-15% de dicho volumen; el porcentaje restante corresponde a los vasos sanguíneos. En general, la médula renal de los passeriformes está proporcionalmente muy desarrollada; así, por ejemplo en el gorrión sabanero

común de América Central y del Norte (*Passerculus sandwichensis*) la médula representa una proporción de alrededor del 22 % del volumen renal.

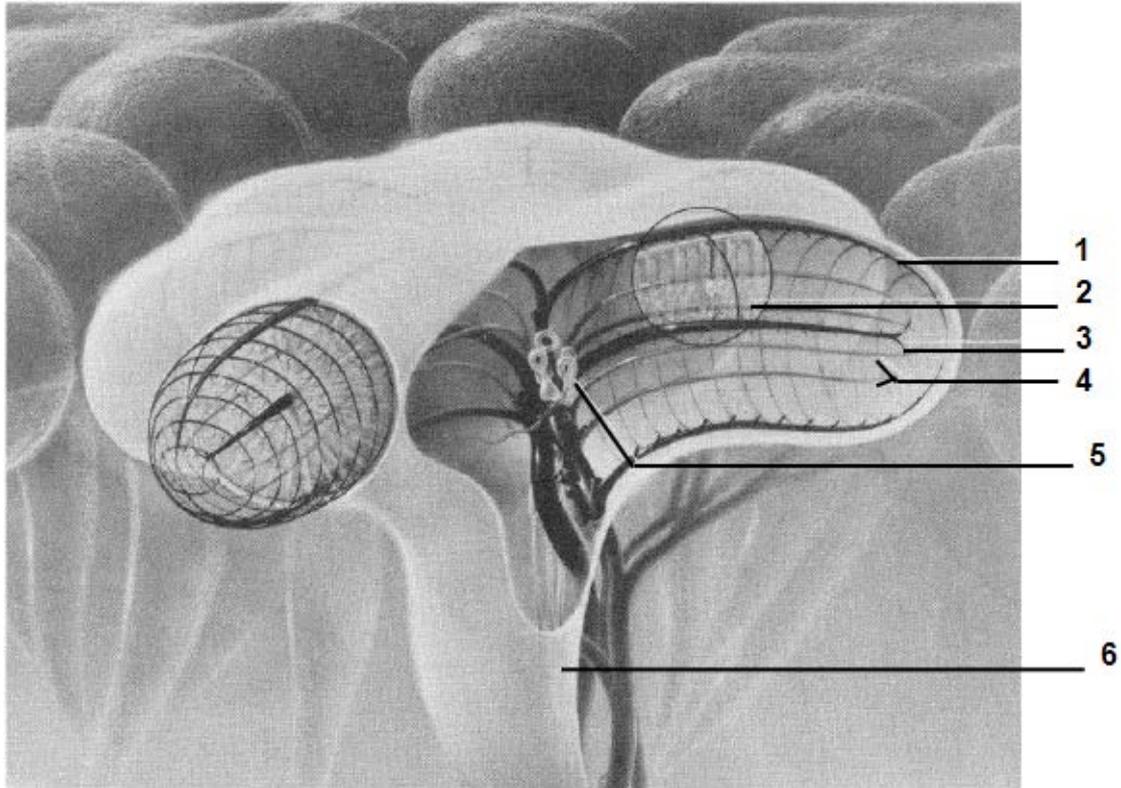


Figura 7.2. Representación esquemática de una porción del riñón aviar mostrando la disposición en forma de conos de la médula y los “cilindros” corticales. El eje de cada cilindro cortical corresponde a la vena centrolobulillar (3) alrededor de la cual se disponen las nefronas reptilianas (2). Las nefronas mamalianas (5) se localizan en la región cercana al cono medular (6). Se observan además las arterias intralobulillares (4) y las venas interlobulillares (1).

El **estroma renal** comprende a la cápsula (Fig. 7.3) que rodea a los riñones y a diversas porciones de tejido conectivo localizadas en el interior de estos órganos. La cápsula renal es una delgada capa de tejido conectivo denso con abundantes fibras colágenas y menor cantidad de fibras reticulares y elásticas. El tejido conectivo de la cápsula se introduce desde la superficie del órgano y mediante delgadas capas delimita a los lobulillos renales. El tejido conectivo que rodea a los conos medulares es de mayor espesor. El tejido conectivo intersticial contiene fibroblastos y abundantes fibras reticulares que rodean a los capilares y a las nefronas; está más desarrollado en los conos medulares.

Lobulillo renal

Los **lobulillos renales** contienen **tejido cortical** (corpúsculos renales, túbulos proximales y túbulos distales) y **tejido medular** (asas de Henle, tubos colectores y vasos rectos). Están limitados lateralmente por escaso tejido conectivo en el que se ubican los tubos colectores perilobulillares junto a los cuales transcurren, en dirección paralela, las venas interlobulillares (Fig. 7.2 y 7.3.).

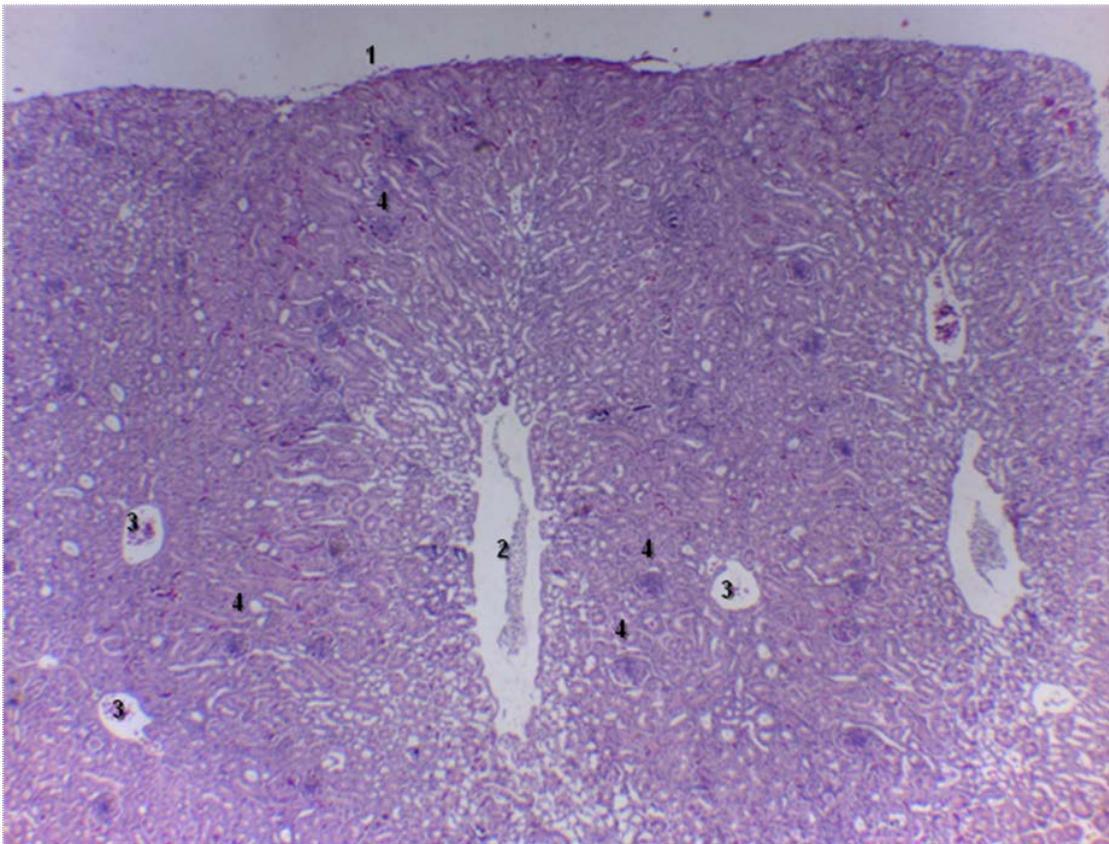


Figura 7.3. Riñón de pollo. Coloración H-E. 4x. Se muestra la superficie renal, cubierta por la cápsula renal (1) y una porción de la corteza en la cual se observan la vena centrolobulillar (2), las venas perilobulillares (3). Se señalan algunos corpúsculos renales (4).

El centro del lobulillo está ocupado por la **vena centrolobulillar**. Las **arterias intralobulillares** se ubican a cada lado de la vena centrolobulillar, aproximadamente a mitad de distancia entre esta vena y las **venas interlobulillares** (Fig. 7.3 y 7.4).

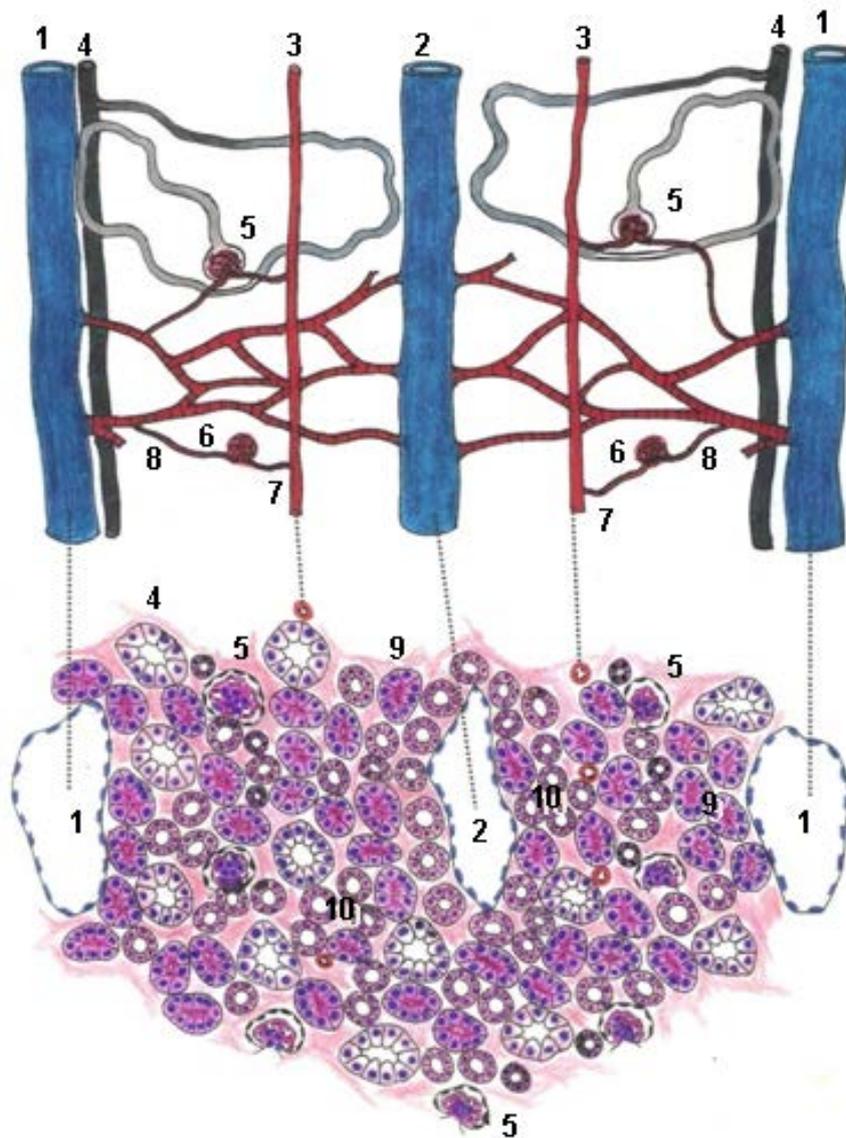


Figura 7.4. Dibujo esquemático del sector de un lobulillo renal que muestra las relaciones entre sus componentes vasculares, las partes de las nefronas y los tubos colectores. Vena interlobulillar (1), vena centrolobulillar (2), arteria intralobulillar (3), tubo colector perilobulillar (4), corpúsculo renal (5) glomérulo renal (6) arteriola aferente (7) arteriola eferente (8) túbulo proximal (9), túbulo distal (10).

Los corpúsculos renales en general se disponen como una letra U abierta hacia la superficie del riñón y que rodea a la vena centralobulillar. Los túbulos distales abundan en la región comprendida entre la arteria intralobulillar y la vena centrolobulillar, en cambio los túbulos proximales tienden a localizarse entre la arteria intralobulillar y la periferia del lobulillo (Fig. 7.4). En la zona cortical

profunda, y por tanto cerca de los conos medulares, se encuentran corpúsculos renales de mayor tamaño que pertenecen a las nefronas mamalianas (véase más adelante).

El tejido medular, como ya se mencionara, adopta la forma de conos. Los **conos medulares** están rodeados por tejido conectivo (Fig. 7.5).

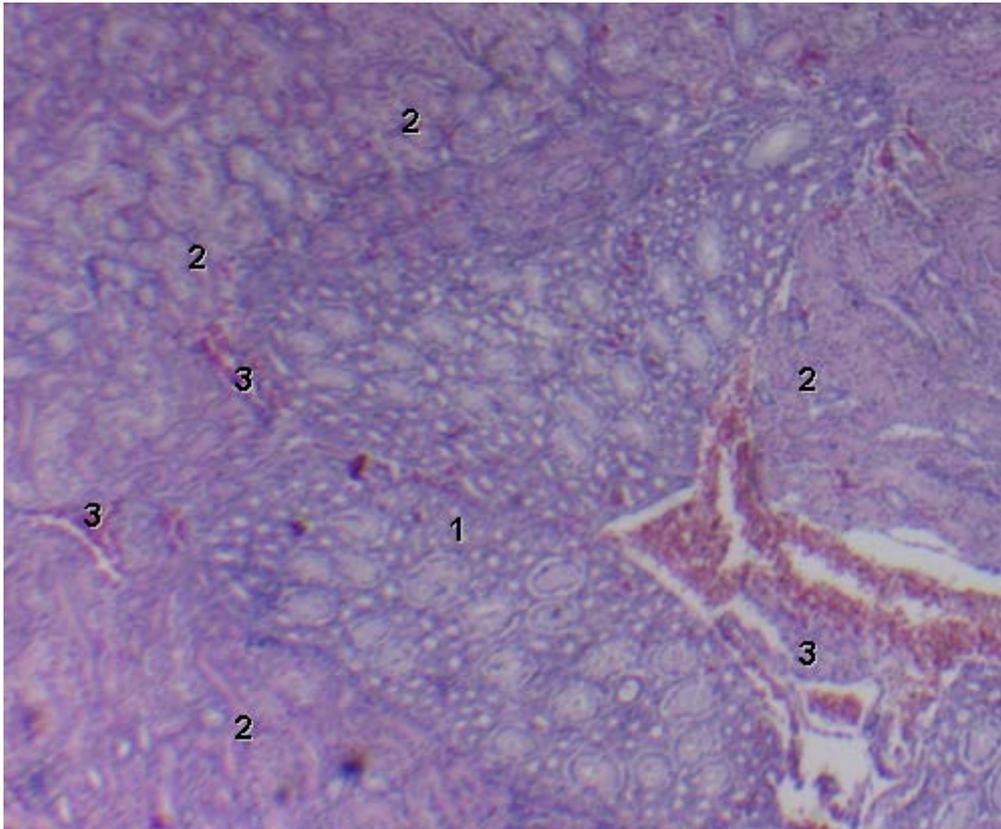


Figura 7.5. Vista panorámica del riñón aviar. Coloración H-E. 4x. Se aprecia un cono medular en corte transversal (1), rodeado por tejido cortical (2) y vasos sanguíneos (3).

Los **conos medulares** contienen asas de Henle, tubos colectores y tejido conectivo intersticial con vasos sanguíneos y linfáticos. Su forma cónica obedece a la disminución del número de estructuras localizadas en la sustancia medular a medida que aumenta la distancia respecto de superficie del riñón (Fig. 7.2). Por una parte, el número de tubos colectores disminuye a medida que se reúnen y confluyen en un único tributario del uréter; por otra parte el número de asas de Henle disminuye hacia las cercanías del uréter debido a que las nefronas de asas más largas son las menos numerosas. El tamaño de

los conos medulares varía entre distintos tipos de aves. Son de mayor tamaño en algunas aves que se caracterizan por una capacidad relativamente alta para concentrar orina, como la codorniz de Gabel (*Callipepla gambelii*). Existen especies con conos medulares muy reducidos, por ejemplo los colibríes. En el pequeño colibrí de Ana (*Calypte anna*) de América del Norte, la médula representa solo el 2,4% del volumen del órgano, lo que se relaciona con que en esta especie solo el 1% de las nefronas poseen asas de Henle. En cuanto al hábitat, las aves acuáticas suelen tener la región medular más pequeña y las aves de ambientes desérticos, un componente medular proporcionalmente mayor.

Nefronas

Las poblaciones de nefronas del riñón de las aves muestran heterogeneidad en su morfología, dentro de la cual es posible distinguir dos tipos básicos: las nefronas sin asa de Henle y las nefronas con asa de Henle. Tradicionalmente se las ha denominado **nefronas reptilianas** a las primeras y **nefronas mamalianas** a las segundas por recordar a las nefronas de los reptiles y de los mamíferos, respectivamente (Fig. 7.6 y 7.7). En algunas especies se describen además nefronas de características intermedias, denominadas de transición.

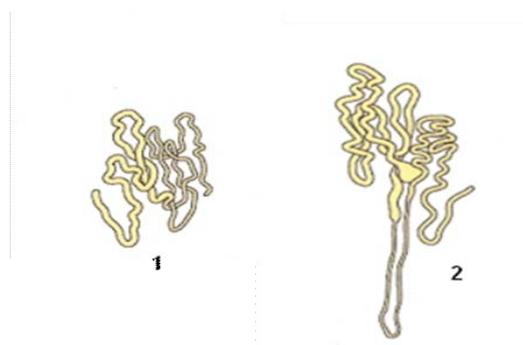


Figura 7.6. Tipos de nefronas de las aves. La mayoría de las nefronas del riñón aviar son de tipo reptiliano (1). Solo una pequeña proporción de las nefronas aviares poseen asa de Henle y se designan nefronas mamalianas (2).

Las **nefronas sin asa de Henle** o **reptilianas** son las más numerosas; su proporción oscila entre un 70 a 90%. Se circunscriben a la región cortical, sin

que ninguna de sus porciones forme parte de los conos medulares. Su longitud es de 6-8 mm en la gallina. Estas nefronas son túbulos sencillos, plegados sobre si mismos. Están compuestas por un corpúsculo renal pequeño (65 μm de diámetro) (Fig. 7.6) un túbulo proximal, un pequeño segmento de conexión y un túbulo distal (Fig. 7.7).

Las **nefronas con asa de Henle** o **mamalianas** representan un bajo porcentaje de las nefronas en el riñón de las aves (10-30%). Su longitud es de 15 mm en la gallina. Estas nefronas son más complejas que las nefronas sin asa y sus componentes son similares a los de las nefronas de los mamíferos. Sus corpúsculos renales son más grandes que los de las nefronas sin asas (100 μm de diámetro) -pero más pequeños que los de los mamíferos- y se localizan cerca del cono medular. Están compuestas por el corpúsculo renal, el túbulo proximal, el asa de Henle y el túbulo distal (Fig. 7.6 y 7.7). Solo el asa de Henle se localiza en los conos medulares.

Morfología de las distintas porciones de las nefronas

Corpúsculo renal

Como se mencionó, los corpúsculos renales de las aves son pequeños. Su reducido tamaño se relaciona con las escasas divisiones que sufre la arteriola aferente (solamente dos ramificaciones primarias en las nefronas reptilianas).

Al igual que en los mamíferos, los **corpúsculos renales** de las aves están constituidos por un ovillo de capilares denominado **glomérulo renal**, rodeado por la **cápsula de Bowman** (Fig. 7.7).

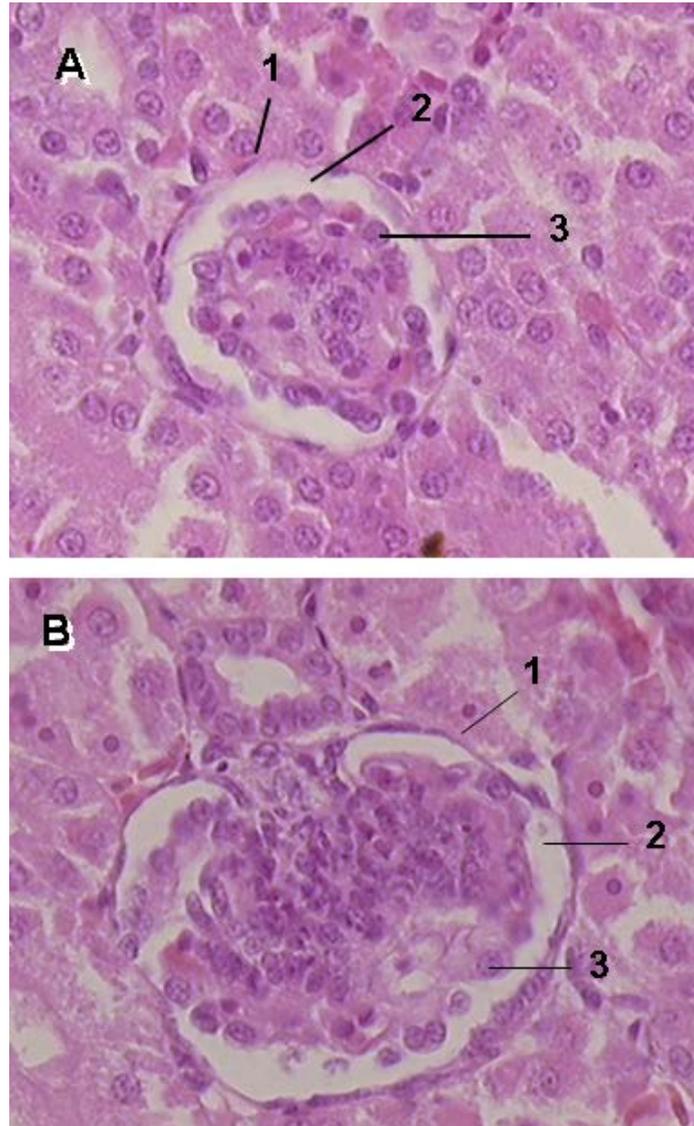


Figura 7.7. Corpúsculos renales del riñón aviar. Coloración H-E. 400x. Se aprecia el menor tamaño del corpúsculo renal de una nefrona reptiliana (panel A) y el corpúsculo renal de una nefrona mamaliana (panel B). Se indican además componentes del corpúsculo: la hoja parietal de la cápsula de Bowman (1), el espacio capsular (2) y células de la hoja visceral de la cápsula de Bowman (3, podocitos).

Los **capilares glomerulares** son de tipo fenestrado y entre sus asas se ubican las células mesangiales. Las **células mesangiales**, pequeñas y ramificadas, son muy abundantes. Su escaso citoplasma determina que sus núcleos, redondeados y proporcionalmente grandes, se encuentren muy cercanos unos a otros. De esta manera, en los cortes histológicos coloreados con hematoxilina y eosina, el corpúsculo renal de las aves presenta una basofilia mayor que el corpúsculo renal de los mamíferos. El microscopio electrónico de transmisión

permite apreciar la existencia de un material fibrilar entre las células mesangiales y la lámina basal de los corpúsculos renales.

La **cápsula de Bowman** es similar a la de los mamíferos; posee una **hoja parietal** con células epiteliales planas y una **hoja visceral** constituida por podocitos que pueden clasificarse como células cúbicas y por lo tanto de mayor altura respecto de estas células en los mamíferos (Fig. 7.7). Los **podocitos** poseen proyecciones primarias que se ramifican en numerosos procesos secundarios que apoyan sobre la lámina basal. En estas células se ha identificado mediante inmunohistoquímica la presencia de acuaporina-1, una proteína encargada de transportar el agua a través de los compartimientos celulares. Las hojas parietal y visceral delimitan el espacio capsular al que llega el líquido filtrado desde la sangre (Fig. 7.7). El filtrado pasa desde este espacio capsular al túbulo proximal.

La presencia de un mesangio extraglomerular es discutida. En la gallina se han encontrado células semejantes a las descritas en los mamíferos, de coloración más pálida que las del mesangio intraglomerular y localizadas entre las arteriolas aferentes y eferentes. Actualmente se considera que el mesangio extraglomerular está presente en todas las nefronas del riñón de las aves si bien resulta más evidente en las nefronas mamalianas.

Túbulo proximal

El **túbulo proximal** es la porción más larga de la nefrona, ocupa alrededor de la mitad de la longitud de las nefronas reptilianas. La parte inicial del túbulo es más delgada y corresponde a la porción contorneada; la parte restante es más gruesa y corresponde a la porción recta.

Un epitelio cúbico alto o cilíndrico bajo forma la pared del túbulo proximal. Las células presentan núcleos esféricos u ovals con cromatina dispersa y se ubican en la mitad basal de la célula (Fig. 7.8).

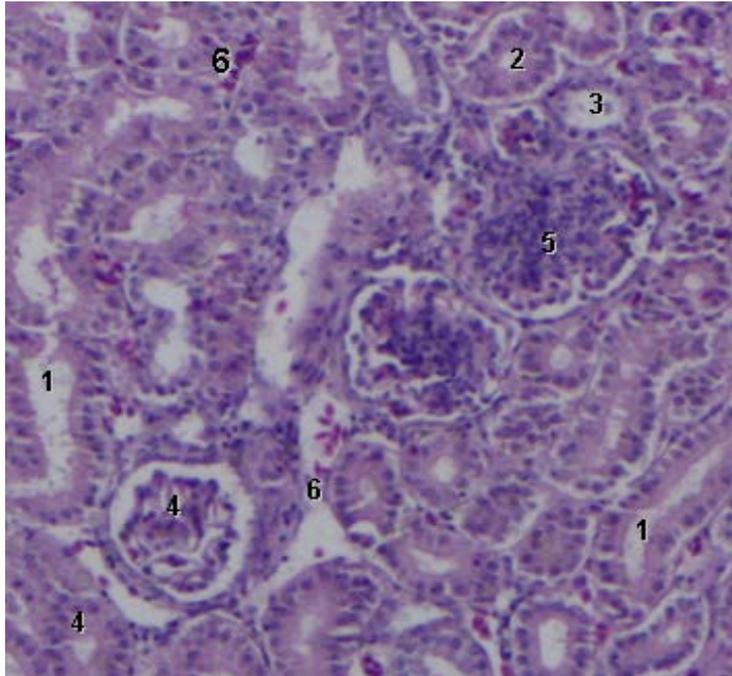


Figura 7.8. Sector de la corteza de un lobulillo renal. Coloración H-E. 40x. Se observan cortes longitudinales (1) y transversales (2) de túbulos proximales y túbulos distales (3). Se aprecian además la diferencia de tamaño entre el corpúsculo de una nefrona reptiliana (4) y el corpúsculo de una nefrona mamaliana (5) y vasos sanguíneos (6).

Las células epiteliales de los túbulos proximales poseen microvellosidades apicales; en esta localización se ha identificado en el riñón del gorrión (*Passer domesticus*) la presencia de acuaporina-1. En algunos grupos de aves, como los colibríes, se encontró que las microvellosidades son más largas en las especies que viven en climas desérticos, lo que permitiría una mayor reabsorción de agua y, en consecuencia, una concentración de la orina más eficiente. La microscopía electrónica permite observar invaginaciones localizadas entre las microvellosidades en la membrana apical de las células del túbulo proximal. En la región basal existen abundantes mitocondrias alargadas que originan la alta acidofilia y la imagen estriada que pueden observarse con el microscopio óptico en esta región, especializaciones que se asocian con el transporte activo de iones. También son abundantes los peroxisomas. En algunas especies como la codorniz japonesa (*Coturnix coturnix japonica*) y el gallo de Guinea (*Numida meleagris*) se encontraron algunas inclusiones lipídicas.

Segmento intermedio o de conexión

Este segmento se encuentra solo en las nefronas reptilianas. Es corto y conecta al túbulo proximal con el túbulo distal. Está revestido por células epiteliales bajas y es el equivalente al túbulo intermedio ciliado observado en el riñón de los reptiles.

Asa de Henle

Como ya se mencionara, el **asa de Henle** se encuentra solo en las nefronas mamalianas y se localiza en los conos medulares (Fig. 7.9). El asa de Henle en el riñón aviar está formada por un segmento descendente y un segmento ascendente. El segmento descendente está compuesto por células planas altamente interdigitadas con escasas mitocondrias. En la región previa a la curva del asa, la pared del segmento descendente se hace más alta. Esta región engrosada tiene una longitud variable. El segmento ascendente del asa de Henle en todas las aves es grueso; las células que forman su pared muestran extensos plegamientos de la membrana basolateral que rodean numerosas mitocondrias. En estas células se ha identificado la presencia de acuaporina-1.

Un rasgo particular del asa de Henle aviar, con respecto a las nefronas de los mamíferos, es la ausencia de un segmento ascendente delgado. En los mamíferos la estructura del asa depende en cierto grado del lugar en que se produce el giro entre el segmento descendente y ascendente. Las nefronas corticales de los mamíferos tienen asas cortas, con un segmento descendente delgado y células más altas que pueden formar la zona del giro. Las nefronas yuxtamedulares de los mamíferos tienen asas de Henle largas y su zona del giro está tapizada por células epiteliales planas. Como se describió en el párrafo anterior, en las nefronas mamalianas de las aves el epitelio adquiere mayor altura antes de la zona de giro por lo que el segmento ascendente es grueso.

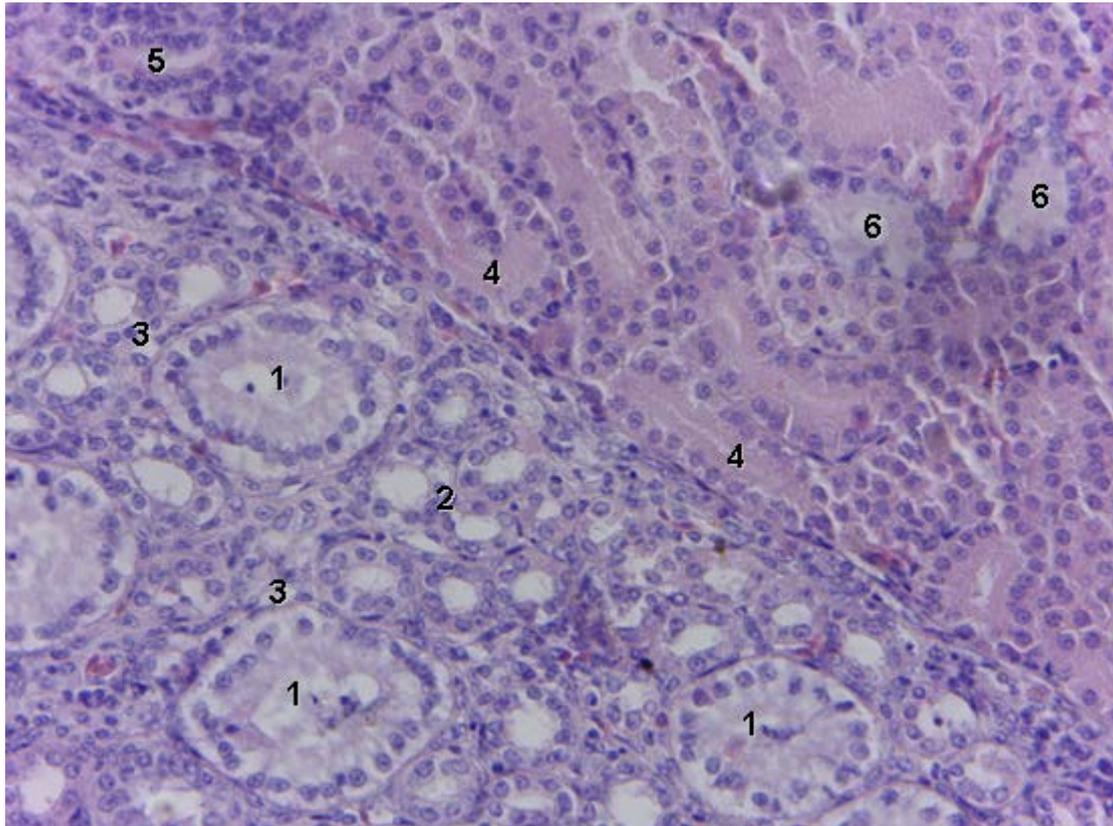


Figura 7.9. Sector del riñón; límite córtico medular. Coloración H-E. 40x. Se distinguen una porción de un cono medular (ángulo inferior izquierdo) y una porción de tejido cortical (ángulo superior derecho). En el cono medular se identifican los tubos colectores medulares (1) y porciones gruesas y delgadas del asa de Henle (2 y 3, respectivamente). En el tejido cortical se señalan túbulos proximales (4), túbulos distales (5) y tubos colectores perilobulillares (6).

Túbulo distal

El **túbulo distal** (Fig. 7.8 y 7.9) presenta un recorrido más corto que el túbulo proximal. Posee una porción recta inicial con células cúbicas bajas, de núcleo redondeado, caracterizadas por sus repliegues basales en los que se localizan grandes mitocondrias alargadas. Estas células presentan microvellosidades apicales cortas y gruesas que no conforman ribete en cepillo. Además, el polo apical no presenta positividad frente al PAS, propiedad tintorial que constituye una diferencia con respecto al túbulo proximal. En las nefronas reptilianas el túbulo distal se inicia en la mácula densa; en las nefronas mamalianas ese es el sitio en el que pasa a ser contorneado. Las células del túbulo distal muestran numerosos repliegues basales que se hacen menos abundantes en los túbulos

cercanos a la vena centrolobulillar. Entre estos repliegues se ubican mitocondrias alargadas que otorgan acidofilia a esta región. El extremo apical se observa como una proyección clara carente de organelas.

La estructura de los túbulos distales, al acercarse a los tubos colectores intralobulillares muestra cambios graduales, por ejemplo la aparición de células intercaladas u oscuras dispersas (véase más adelante, en tubos colectores) y ocasionales células secretoras de mucinógeno.

El **complejo yuxtaglomerular** está presente solo en las nefronas mamalianas. El complejo, al igual que en los mamíferos, está compuesto por la **mácula densa**, las **células yuxtaglomerulares** y el **mesangio extraglomerular**. La **mácula densa** (Fig. 7.10) posee una estructura intermedia respecto del resto del túbulo distal y la misma estructura de los mamíferos: sus células son más bajas que en los mamíferos y el aparato de Golgi no es basal como en ellos. Sin embargo, la extrema delgadez de la lámina basal se mantiene en ambos grupos.

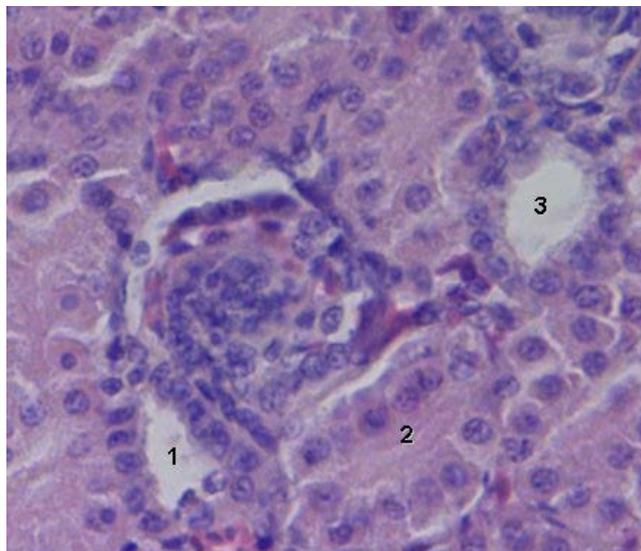


Figura 7.10. Sector de la región cortical de un lobulillo renal. Coloración H-E. 40x. Se observan la mácula densa (1), túbulos proximales (2) y túbulos distales (3).

Existen células yuxtaglomerulares productoras de renina similares a las de los mamíferos, situadas en la pared de las arteriolas aferentes. En algunas aves como los patos y las gallinas el mesangio también es un productor muy importante de esta sustancia. Ya se mencionó que el mesangio extraglomerular

se considera un componente común a todas las nefronas del riñón de las aves. En general los componentes del complejo yuxtaglomerular son difíciles de reconocer en los animales muy jóvenes.

Tubos colectores

Dentro del lobulillo renal, la porción inicial de los **tubos colectores** se extiende desde el túbulo distal de las nefronas reptilianas y de transición hasta los tubos **colectores perilobulillares** (Fig. 7.9). Al alcanzar la región cortical profunda, cada tubo colector recibe tres nefronas mamalianas.

Los **tubos colectores** están revestidos por un epitelio cúbico alto (Fig. 7.9). Se han encontrado dos tipos celulares en los tubos colectores corticales: las **células principales** o claras y las **células intercaladas** u oscuras. Ambas presentan un núcleo central o basal y un citoplasma con moderada cantidad de ribosomas libres y retículo endoplasmático. Son difíciles de distinguir con el microscopio óptico, excepto cuando se usan técnicas que ponen en evidencia a los polisacáridos, como el PAS y el Azul Alcian. Las **células principales** poseen en su citoplasma apical gran cantidad de gránulos con mucinógeno y, ocasionalmente, algunas microvellosidades. Estas células tienen como función reabsorber sodio. Además, el mucus que producen impide que los cristales de ácido úrico precipiten y bloqueen la luz del tubo.

Las **células intercaladas** son más bajas que las principales, poseen abundantes mitocondrias y pliegues basales, aunque las mitocondrias no se introducen en el espacio entre estos pliegues. No resultan positivas a la reacción del Azul Alcian, aunque en ocasiones lo hacen al PAS de manera difusa en el citoplasma, probablemente debido a la existencia de inclusiones de glucógeno. Sus microvellosidades son muy bajas y en algunas especies no han sido observadas. Estas células intercambian iones con el medio, especialmente protones y potasio. En el inicio del tubo colector, en el interior del lobulillo, ambos tipos celulares se encuentran en proporciones similares; hacia la

periferia del lobulillo las células intercaladas comienzan a disminuir y cuando los tubos alcanzan los conos medulares solo se encuentran células principales. Los tubos colectores se fusionan entre si y forman un único tubo colector en el cono medular (Fig. 7.2). A su vez, varios de estos tubos colectores grandes se fusionan para formar una rama primaria del uréter. La disminución del número de tubos colectores va acompañada de un aumento de su diámetro, lo que permite el transporte de esferas de ácido úrico que se hacen cada vez más grandes. El epitelio de los tubos colectores, inicialmente es cúbico alto y cambia a cilíndrico y luego a pseudoestratificado en las cercanías de la rama primaria del uréter. Las células muestran en su citoplasma abundantes vesículas que contienen mucinógeno.

Circulación sanguínea del riñón

La **circulación renal** en las aves tiene características diferentes a la de los mamíferos. La principal diferencia es que, al igual que otros vertebrados no mamíferos, las aves poseen un sistema aferente doble formado por las **arterias renales** y el **sistema porta venoso renal**. Las **arterias renales** son tres, una para cada división del riñón. La arteria renal craneal se origina de la aorta, mientras que las arterias renales media y caudal derivan de la arteria isquiática. La existencia de un sistema porta venoso en el riñón de las aves fue propuesta por el científico danés L. Jacobson en 1822, quien ya había descrito un sistema semejante en anfibios y reptiles, pero transcurrió más de un siglo hasta que los trabajos de R. Spanner publicados en 1925 confirmaran su existencia. El **sistema porta renal** se forma por la unión de las venas renales caudales e ilíacas externas que conducen sangre desde los miembros posteriores, la pelvis y el intestino. Cada riñón recibe sangre portal que ingresa por dos venas portas, craneal y caudal si bien estas últimas se anastomosan.

El flujo de sangre de la vena porta renal hacia el riñón es regulado por **válvulas** situadas en las venas ilíacas comunes. Su forma varía entre las especies de aves desde finos repliegues membranosos de la túnica interna de la pared de

la vena hasta un embudo de pared gruesa. Cada válvula posee células epitelioideas, tejido conectivo, fibras musculares lisas y abundantes fibras nerviosas simpáticas y parasimpáticas. Las válvulas responden a diversos estímulos, por ejemplo, la acetilcolina y la histamina generan su cierre y la adrenalina produce su apertura. Cuando una válvula está cerrada, dos tercios de la sangre que recibe el riñón proviene del sistema portal; si se encuentra abierta, la sangre portal no llega al riñón y se descarga en la vena cava inferior. Cada válvula puede funcionar de manera independiente.

En el interior de los riñones ambos sistemas aferentes se ramifican. Las **arterias renales** se dividen en las **arterias intralobulillares** que corren a lo largo del eje principal del lobulillo renal. Se encuentran dos arterias intralobulillares por cada lobulillo, dispuestas simétricamente entre la vena centrolobulillar y las venas interlobulillares (Fig. 7.4). Las arterias intralobulillares originan las **arteriolas aferentes** de los glomérulos renales. Las arteriolas eferentes de los glomérulos corticales forman un plexo de capilares peritubulares y las derivadas de los glomérulos yuxtamedulares originan **vasos rectos** que descienden a los conos medulares y luego realizan un giro hacia la corteza formando un asa. Los **capilares sanguíneos** poseen un aspecto sinusoidal en la región cortical pero no en la región medular.

Las **venas portales** se dividen en las **venas interlobulillares** que corren por el límite entre los lobulillos. De las venas interlobulillares se originan ramas hacia el interior de los lobulillos renales que se unen al plexo capilar peritubular, sitio donde se mezcla la sangre de ambos sistemas aferentes. El drenaje de estos capilares ocurre por la **vena centrolobulillar**. Desde esta vena, la sangre se vuelca a ramas del sistema eferente venoso que está en estrecha relación con las ramas de la arteria renal. Finalmente, la sangre venosa eferente drena a **venas renales craneales** y **caudales**. Las venas craneales drenan la división craneal del riñón y se vuelcan en la vena ilíaca común o en la vena cava caudal. Las venas renales caudales reciben sangre de las divisiones media y caudal y la llevan hacia la vena ilíaca común.

Uréteres

Los **uréteres** se originan en la división craneal de cada riñón y corren en surcos por la superficie renal ventral. Son dos conductos musculares, de unos 2 mm de diámetro en la gallina, que desembocan en el urodeo en dos papilas pequeñas y simétricas.

Los uréteres se forman por fusión de las ramas primarias, en número de 17 en la gallina. Tanto los uréteres como las ramas primarias están constituidos por las **túnicas mucosa, muscular y adventicia**. (Fig. 7.11).



Figura 7.11. Uréter de pollo. Coloración H-E. 4x. Se observan el epitelio pseudoestratificado (1) y la lámina propia (2) que forman pliegues de la túnica mucosa, por fuera de la cual se encuentran la túnica muscular (3) y la túnica adventicia (4). El sector recuadrado se muestra con mayor aumento en la Fig. 7.12.

La **túnica mucosa** forma pliegues longitudinales (Fig. 7.12). Posee un epitelio pseudoestratificado con dos tipos celulares: células altas y células bajas. Las células altas presentan un núcleo esférico central y contienen en su citoplasma apical gránulos PAS positivos; las células bajas son menos abundantes. En el tramo final, cerca de la desembocadura en la cloaca, puede encontrarse epitelio de transición. La lámina propia es rica en fibras elásticas, en especial cerca de la túnica muscular, y presenta abundantes células linfocíticas distribuidas tanto de manera difusa como nodular.

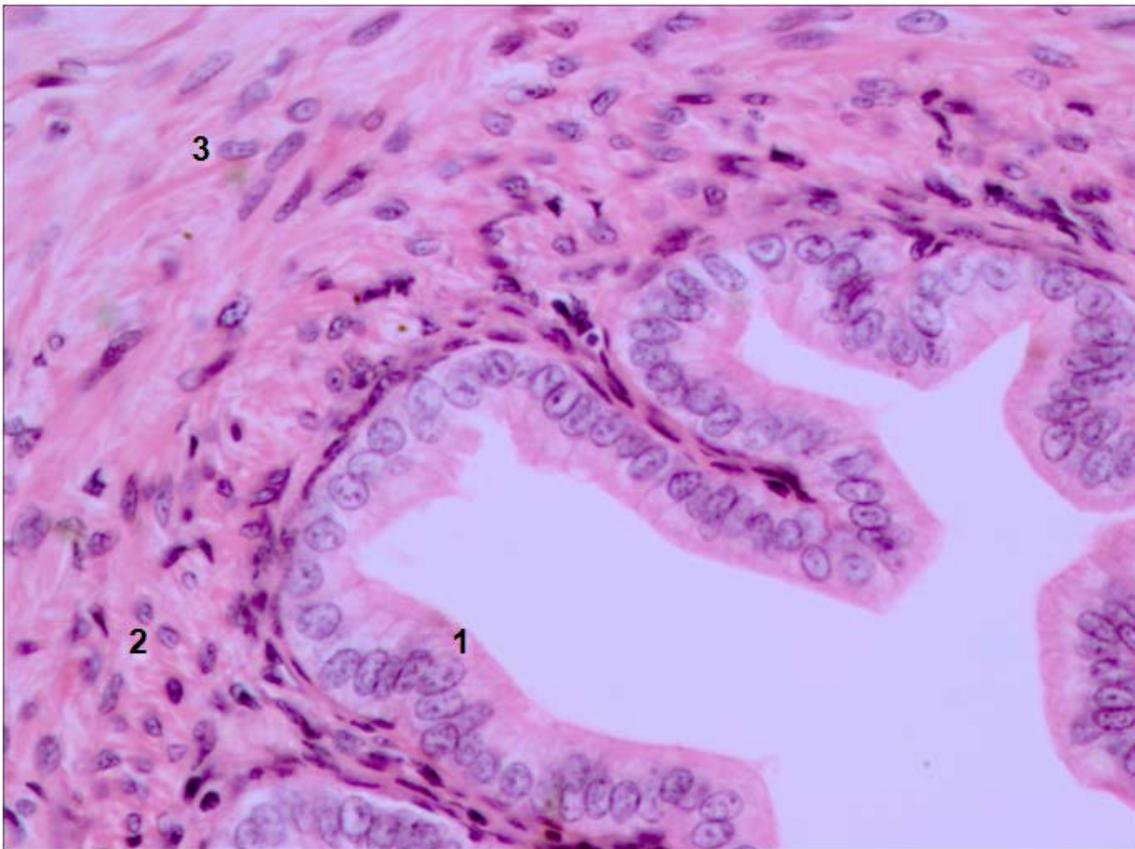


Figura 7.12. Uréter de pollo. Coloración H-E. 400x. La imagen corresponde al sector recuadrado en la Fig. 7.11. En este detalle se aprecian las células altas y bajas del epitelio pseudoestratificado (1) y el tejido conectivo laxo de la lámina propia (2). En el ángulo superior derecho se observan fibras musculares lisas de la túnica muscular (3).

La **túnica muscular** consiste en dos capas de fibras musculares lisas: una capa interna de disposición longitudinal y una capa externa de orientación circular. En ocasiones ambas capas son difíciles de discernir. Cerca de la desembocadura del uréter en la cloaca, se observa una tercera capa de fibras

musculares lisas, de disposición longitudinal y externa a las anteriores capas. La **túnica adventicia** es delgada y está formada por tejido conectivo laxo.

Producción de orina

La producción de orina se inicia con la **filtración** del plasma en el corpúsculo renal. La tasa de filtración puede ser modificada por la hormona **arginina-vasotocina** cuyos efectos directos producen la vasoconstricción en las arteriolas que dan origen a los capilares glomerulares. Esa vasoconstricción reduciría la presión en los capilares glomerulares, disminuyendo la presión para la filtración glomerular y, en consecuencia, la formación de orina. Por otra parte, la arginina-vasotocina tiene acción sobre los túbulos renales, donde induce la expresión de acuaporinas en los tubos colectores. El ultrafiltrado se modifica por **reabsorción** y **secreción** en las porciones tubulares de las nefronas para producir la orina.

Junto con los mamíferos, las aves son el único grupo de vertebrados que conserva el agua corporal mediante la producción de orina osmóticamente más concentrada que el plasma. Sin embargo, la capacidad de concentrar orina en las aves es limitada en comparación con la misma capacidad de los mamíferos. En condiciones extremas, como la privación de agua, las aves pueden producir orina que es 2 a 2,5 veces más concentrada que el plasma en tanto que algunos mamíferos son capaces de producir orina entre 20 a 25 veces más concentrada que el plasma.

Esa menor capacidad de concentrar la orina de las aves está relacionada con los tipos de nefronas presentes en el riñón aviar. Se recordará que solo las nefronas mamalianas poseen asas de Henle capaces de producir orina hiperosmótica respecto del plasma y que son las nefronas que se encuentran en menor proporción. En estas nefronas, el asa de Henle, al igual que en los mamíferos, constituye un **sistema multiplicador a contracorriente**: la forma de horquilla del asa conforma dos corrientes de líquido tubular que se hallan dirigidas de manera opuesta (contracorriente), e íntimamente yuxtapuestas. El

segmento ascendente del asa es prácticamente impermeable al agua y transporta de forma activa NaCl hacia el intersticio renal lo que diluye la orina y produce la concentración del líquido intersticial. El NaCl absorbido promueve la absorción osmótica de agua desde el segmento descendente del asa y los tubos colectores. En los tubos colectores se ha encontrado, mediante estudios moleculares e inmunohistoquímicos, la presencia de acuaporina-2 y acuaporina-4 que regulan el transporte de agua.

La configuración a contracorriente de los tubos renales y los vasos sanguíneos medulares aumenta el efecto de concentración en función de la profundidad en la médula y genera un gradiente de osmolaridad creciente desde el límite córtico-medular hacia el extremo del cono medular. El reducido tamaño de la médula renal aviar determina que la concentración medular sea menor que en los mamíferos; en algunos grupos de aves la necesidad concentrar la orina ha sido resuelta por adaptaciones particulares. Una de ellas es el desarrollo de asas de Henle más largas que penetran profundamente en el cono medular y una médula de mayor tamaño como se observa en algunas aves de ambientes áridos, por ejemplo la codorniz del desierto (*Callipepla gambelii*). Adicionalmente, cuando estas aves sufren estrés osmótico, las arteriolas aferentes de las nefronas reptilianas se contraen permitiendo que la sangre sea filtrada principalmente en las nefronas mamalianas con asas de Henle. En el caso de los colibríes que se alimentan de néctar, con alto contenido de agua y que requieren concentrar la orina en mucha menor medida, la médula renal está escasamente desarrollada.

El proceso de conservación del agua en los riñones antes descrito es común a las aves y los mamíferos. En las aves se suman dos **procesos adicionales**: la modificación en el catabolismo de las proteínas y la reabsorción de agua en la porción terminal del tubo digestivo. Las aves, a diferencia de los mamíferos que producen urea, forman **ácido úrico** como producto final del metabolismo proteico. El ácido úrico se incorpora a la orina por filtrado glomerular y, en mayor proporción, por secreción tubular. La solubilidad del ácido úrico en agua es baja y resulta superada durante la reabsorción de agua en los túbulos proximales por lo que precipita en el líquido tubular. Los uratos precipitados se

combinan con proteínas y forman concreciones, denominadas **esferas de uratos**. Las esferas forman una suspensión coloidal sobresaturada que se desplaza a lo largo de los túbulos renales sin bloquear ni dañar a las células tubulares. El diámetro de estas esferas varía entre los 0,5 y 5 μm ; en el pollo llega a los 10 μm . Las esferas contienen uratos, principalmente de sodio y potasio, seroalbúmina y trazas de iones cloruro, fosfato y sulfuro. De esta manera, con la formación de las esferas de uratos, la osmolaridad de la orina disminuye al tiempo que se produce un incremento neto del agua libre de solutos.

La orina relativamente diluida que llega a la cloaca es transportada por **peristalsis retrógrada** al recto y, en algunas aves, a los ciegos intestinales. La composición de la orina en el intestino caudal sufre modificaciones: el agua es absorbida por las paredes del órgano y una fracción importante de la proteína asociada a las esferas de uratos es degradada por las bacterias residentes y luego reabsorbida, posiblemente como péptidos y aminoácidos. En los ciegos intestinales ocurre una significativa absorción de agua junto a la absorción de los productos de degradación fermentativa de las esferas de uratos. El transporte de agua de la orina en su trayecto por el intestino caudal es realizada por proteínas de membrana homólogas a las acuaporinas-1 de los mamíferos.

Algunas aves poseen estructuras altamente especializadas para retener el agua y eliminar el exceso de sales, por ejemplo el NaCl ingerido con los alimentos. Estas estructuras son las **glándulas de la sal**, presentes en al menos 10 de los órdenes de aves existentes (véase Recuadro 7.1).

Recuadro 7.1

Glándulas de la sal

Las **glándulas de la sal** son órganos en forma de medialuna que se alojan en cavidades someras de los huesos frontales, sobre los ojos, en aves como las gaviotas y petreles. En otras aves se localizan a lo largo del borde del hueso

frontal dentro de la membrana supraorbital (gansos y patos), bajo el hueso nasal (halcones), a lo largo del borde anterior de la órbita (loros) o bajo el ojo (carpinteros).

Cada glándula comprende dos porciones, cada una de ellas compuesta por lóbulos, en número diferente según la especie considerada. El **estroma** está formado por una cápsula de tejido conectivo que rodea a cada lóbulo glandular de la cual parten trabéculas que contienen conductos, vasos sanguíneos y nervios. El **parénquima** lo conforman un sistema de túbulos secretores y conductos.

En las gaviotas las glándulas de la sal presentan unos 15 lóbulos y en cada uno de ellos se observa un **canal central** rodeado por una masa de tejido conectivo relativamente voluminosa (Fig. 7.13). El epitelio de este canal central es cilíndrico simple. Cada canal central desemboca en los conductos principales de las glándulas que llevan la secreción a la cavidad nasal y que están revestidos por un epitelio pseudoestratificado.

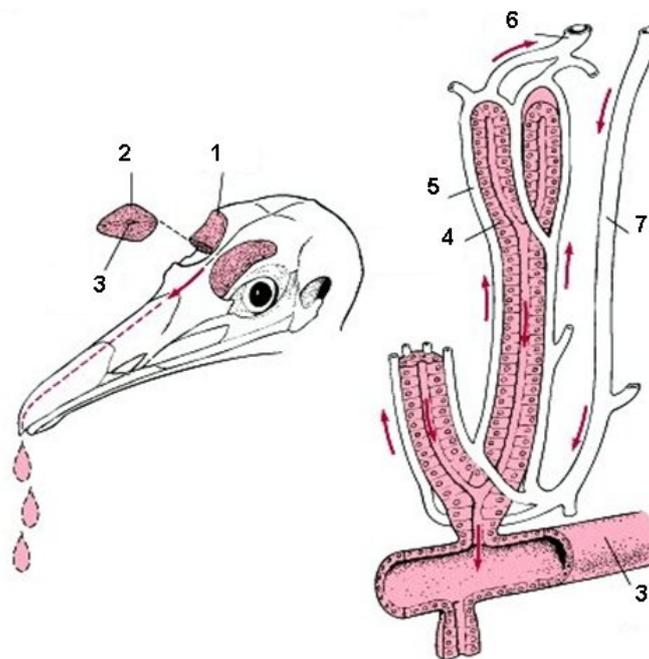


Fig. 7.13. En el sector izquierdo de la imagen se muestra la localización de la glándula de la sal en una gaviota (1); la sección de un lóbulo (2) permite observar el canal central (3). Sobre la derecha de la imagen se representa el canal central y la disposición de las unidades glandulares tubulares (4) junto a los capilares sanguíneos (5) y vasos venoso (6) y arterial (7).

Desde los canales centrales surgen unidades glandulares tubulares que se ramifican hacia la periferia del lóbulo; allí se disponen en forma paralela entre sí y están estrechamente agrupadas. Una fina capa de tejido conectivo con capilares sanguíneos rodea a estos agregados glandulares.

En las unidades glandulares se han reconocido dos tipos celulares: **células periféricas** situadas cerca del extremo ciego de cada túbulo secretor y **células principales** localizadas a lo largo de todo el túbulo secretor. Las **células periféricas** son cuboidales, carecen de repliegues basales y poseen un número bajo de mitocondrias. Las **células principales** son cilíndricas, contienen un gran número de mitocondrias y amplios repliegues en la membrana basolateral; estas células recuerdan a las células epiteliales de los túbulos contorneados distales del riñón de los mamíferos. Las membranas basolaterales de las células principales contienen un elevado número de moléculas de $ATPasa-Na^+/K^+$. En respuesta al estrés osmótico, v. gr. sobrecarga de NaCl, las células periféricas proliferan y el largo de las unidades secretoras aumenta, al tiempo que las células principales muestran un incremento en el número de mitocondrias y un mayor desarrollo de las membranas basolaterales.

La glándula de la sal produce un fluido rico en NaCl que es hiperosmótico respecto de la sangre. Esto les permite a las aves, luego de ingerir alimentos cargados de sal o de beber agua de mar, excretar el exceso de sal mientras que retienen en el cuerpo agua libre. Inicialmente, se pensó que, a semejanza del riñón de los mamíferos, la capacidad de estas glándulas de excretar sal era posible por el flujo a contracorriente entre la sangre de los capilares y el líquido de los túbulos. Actualmente esa capacidad se considera una propiedad intrínseca del epitelio que tapiza a los túbulos secretores. El mecanismo probable de secreción epitelial de NaCl comprende proteínas de membrana y se muestra en la Fig. 7.14.

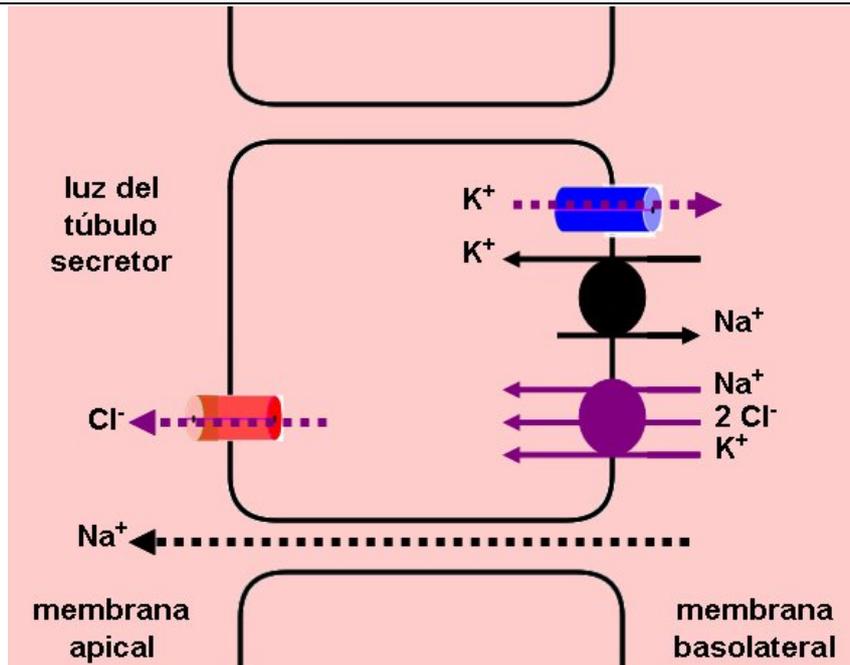


Fig. 7.14. Esquema de los transportes iónicos en las células de la glándula de la sal. En color negro se representa a la proteína de membrana ATPasa- Na^+/K^+ ; en color violeta a la proteína que cotransporta iones Na^+ , K^+ y Cl^- .

Cuando un ave bebe agua de mar, el Na^+ absorbido en el intestino se incorpora a la sangre y su concentración sanguínea aumenta. Este aumento produce el egreso osmótico de agua de los tejidos y así se incrementa el volumen del líquido extracelular. Ambos aumentos estimulan la secreción de la glándula de la sal. La ATPasa- Na^+/K^+ aporta energía para el cotransporte de iones Na^+ y Cl^- en la región basal. Los iones Cl^- se mueven pasivamente en la membrana apical y el Na^+ fluye entre las células principales. Hacia la luz de los túbulos. El movimiento de agua puede seguir a los solutos a través de la vía celular o paracelular para producir un fluido hiperosmótico compuesto principalmente por cloruro de sodio con pequeñas cantidades de K^+ y trazas de otros iones.

La presencia de glándulas de la sal funcionales no se limita a las aves marinas. Por ejemplo, aves terrestres como los correcaminos (*Geococcyx californianus*) y el aguilucho colorado (*Heterospizias meridionales*) pueden producir secreciones hiperosmóticas en sus glándulas. Si bien estas especies no están sometidas a estrés salino, la producción de la glándula de la sal les permite minimizar la pérdida de agua. Otras aves de ambientes desérticos, como la perdiz desértica (*Ammoperdix heyi*) y el avestruz (*Struthio camelus*) tienen

glándulas de la sal funcionales que son estimuladas por altas temperaturas. De esta manera, las glándulas de la sal no están restringidas a aves que habitan ambientes marinos o salinos, sino que también se encuentran en aves terrestres que consumen poca agua.

Bibliografía

Braun EJ (1976) Intrarenal blood flow distribution in the desert quail following salt loading. *American Journal of Physiology* 231: 1111-1118.

Braun EJ (1998) Comparative Renal Function in Reptiles, Birds, and Mammals *Seminars in Avian and Exotic Pet Medicine* 7: 62-71.

Burrows ME, Braun EJ, Duckles SP (1983) Avian renal portal valve: a reexamination of its innervations. *American Journal of Physiology Heart* 245: H628-H634.

Butler DG (2002) Hypertonic fluids are secreted by medial and lateral segments in duck (*Anas platyrhynchos*) nasal salt glands. *Journal of Physiology* 540: 1039-1046.

Canny, C (1998) Gross Anatomy and Imaging of the Avian and Reptilian Urinary System. *Seminars in Avian and Exotic Pet Medicine* 7: 72-80.

Casotti G y Braun EJ (2004) Protein Location and Elemental Composition of Urine Spheres in Different Avian Species. *Journal of Experimental Zoology* 301A: 579-587.

Casotti G, Beuchat CA, Braun EJ (1998) Morphology of the kidney in a nectarivorous bird, the Anna's hummingbird *Calyptes anna*. *Journal of Zoology London* 244: 175-184.

Casotti G, Braun EJ (2000) Renal anatomy in sparrows from different environments. *Journal of Morphology* 243: 283-291.

Casotti G, Lindberg KK, Braun EJ (2000) Functional morphology of the avian medullary cone. *American Journal of Physiology and Regulatory Integrative Comparative Physiology* 279: R1722-R1730.

Casotti G, Waldron T, Misquith G, Powers D, Slusher L (2007) Expression and localization of aquaporin-1 homologue in the avian kidney and lower intestinal tract. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* 147: 355-362.

Cazimir I, Cornila N, Predoi S, Marta D, Contantinescu C (2008) Histo-and ultrastructural aspects concerning renal corpuscle in *Coturnix coturnix japonica*. *Lucrari Stiinfice Medicina Veterinara XLI*: 64-72.

Fänge R, Schmidt-Nielsen K, Osaki H (1958) The salt gland of the Herring Gull. *Biological Bulletin* 115: 162-171.

Goldstein DL (2006) Regulation of the avian kidney by arginine vasotocin. *General and Comparative Endocrinology* 147: 78-84

Hodges RD (1974) *The histology of the fowl*. Academic Press. Londres. Pág. 489-524.

Islam KN, Khan MZI, Islam MN, Ahad A, Mazunder MS (2001) Light microscopic structure of the ureters of Rhode Island Red and White Leghorn chicken during their postnatal stages of growth and development. *Online Journal of Biological Sciencies* 4: 272-274.

Islam KN, Khan MZI, Siddiqui MS, Islam MN, Lucky NS, Hossain MK, Adhikary GN (2004) The anatomical studies of the kidneys of Rhode Island Red and White Leghorn chicken during their postnatal stages of growth and development. *International Journal of Poultry Science* 3: 369-372.

Johnson OW, Mugaas JN (1970) Quantitative and organizational features of the avian renal medulla. *The Condor* 72: 288-292.

Johnson OW, Skadhauge E (1975) Structural-functional correlations in the kidneys and observations of colon and cloacal morphology in certain Australian birds. *Journal of Anatomy* 120: 495-505.

Laverty G, Skadhauge E (2008) Adaptive strategies for post-renal handling of urine in birds *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* 149: 246-254.

Nicholson JK (1982) The microanatomy of the distal tubules, collecting tubules and collecting ducts of the starling kidney. *Journal of Anatomy* 134: 11-23.

Nicholson JK, Kendall MD (1983) The fine structure of dark or intercalated cells from the distal and collecting tubules of avian kidney. *Journal of Anatomy* 136: 145-156.

Riddle CV, Ernst SA (1979) Structural Simplicity of the Zonula Occludens in the Electrolyte Secreting Epithelium of the Avian Salt Gland. *Journal of Membrane Biology* 45: 21-35.

Sabat P (2000) Birds in marine and saline environments: living in dry habitats. *Revista Chilena de Historia Natural* 73: 401-410.

Sivakumar SA, Ushakumary S, Hayath Basha S (2012) Microanatomical studies on the renal cortex of guinea fowl. *Tamilnadu Journal of Veterinary and Animal Sciencies* 8: 29-35.

Warui CN (1989) Light microscopic morphometry of the kidneys of fourteen avian species. *Journal of Anatomy* 162: 19-31.