

Unidad X

SISTEMA EXCRETOR. Equilibrio osmótico. Estructuras y funciones de la osmorregulación. El riñón de los vertebrados. Filtración. Reabsorción. Secreción. Regulación del pH. Variación del sistema de osmorregulación en los distintos grupos de vertebrados. Organos osmorreguladores extrarrenales. Branquias. Glándula de la sal. Glándula antenal. Túbulos de Malpighi. Osmorregulación en ambientes acuáticos dulces y marinos. Osmorregulación en ambientes terrestres.



<https://www.youtube.com/watch?v=XGnifYILoko>

1. EQUILIBRIO OSMÓTICO. GENERALIDADES

Las propiedades físicas y químicas del agua desempeñan un gran papel en el origen de la vida y en todos los procesos vitales que se producen en un medio acuoso. Estas propiedades hacen posible la vida tal como la conocemos aquí en la tierra.

La capacidad de sobrevivir en un medio osmótico desfavorable se ha desarrollado en los grupos animales más avanzados por la evolución de un medio interno estable que acentúa amortiguando los efectos del medio externo sobre el organismo.

Uno de los requerimientos de la regulación del medio interno es el de retener una cantidad apropiada de agua. Otro requerimiento importante para la supervivencia de la célula es la presencia de diferentes solutos en concentraciones más adecuadas. Algunos tejidos precisan un medio iónico extracelular que se asemeja al agua de mar, o sea un líquido con niveles altos de Na^+ y Cl^- y relativamente bajos de otros iones como K^+ y cationes divalentes. En las formas más simples de invertebrados marinos la propia agua de mar actúa como medio extracelular, los líquidos internos de la mayoría de las formas más complejas se mantienen próximos al equilibrio iónico con el agua de mar. En la mayor parte de los organismos pluricelulares existen mecanismos para cierto grado de regulación de los solutos extracelulares.

También deben eliminarse del medio celular los residuos tóxicos que se acumulan como subproductos del metabolismo. En los organismos más simples y pequeños esta limpieza ocurre simplemente por difusión de residuos al agua que le rodea. En los animales que han desarrollado sistema circulatorio la sangre pasa por los órganos excretores que participan tanto de la disminución de desechos y de la osmorregulación. La osmorregulación se refiere a la regulación entre los compartimentos intra y extracelulares y entre el compartimento celular y el medio externo.

La evolución de los mecanismos osmorreguladores ha sido trascendente entre las adaptaciones que han desarrollado los animales para hacer frente a los rigores del medio osmótico. El problema de la regulación osmótica no termina con la entrada y salida de agua, también incluye el requerimiento de mantener concentraciones favorables de solutos en el compartimento extracelular.

El intercambio osmótico que se produce entre un animal y su medio puede ser de dos clases:

- a- **Intercambio Obligatorio:** ocurren en respuesta a factores físicos sobre los que el animal tiene muy pocos o ningún control fisiológico.
- b- **Intercambio Regulado:** se controla fisiológicamente y sirve para mantener la homeostasis interna. Generalmente sirve para compensar el intercambio obligatorio.

2. FACTORES QUE INFLUYEN EN EL INTERCAMBIO OBLIGATORIO

1. Gradiente entre el compartimiento extracelular y el ambiente. Ante un mayor gradiente osmótico entre el medio interno y el medio ambiente mayor es la tendencia a la difusión neta.

2. Relación superficie/volumen. El volumen de un animal varía con el cubo de sus dimensiones lineales, mientras que su superficie varía con el cuadrado de esas dimensiones. Por ello la relación superficie/volumen es mayor en animales pequeños que en animales grandes. De esto se deduce que la superficie a través de la cual habrá intercambio con el medio, en relación al contenido del agua, es mayor en animales pequeños que en animales grandes.

3. Permeabilidad del tegumento. El tegumento actúa como una barrera entre el compartimiento extracelular y el medio ambiente. La permeabilidad del tegumento al agua y a los solutos varía según los animales. Frente a mayor permeabilidad mayor es la difusión neta.

4. Alimentación. Con los alimentos se obtiene agua y solutos. La dieta puede incluir un exceso de agua o de sales, por lo tanto debe haber sistemas especiales de excreción o de conservación de sales.

5. Temperatura, ejercicio y respiración. Debido a su elevado calor de vaporización, el agua es especial para eliminar el calor corporal por evaporación en las superficies epiteliales. Sin embargo, en los animales terrestres se ve comprometida en la regulación de temperatura y el control osmótico, fenómenos que se oponen a la hora de retener agua (desierto). Lo mismo sucede con la respiración aérea y el ejercicio.

6. Factores metabólicos. El CO_2 y fundamentalmente los productos nitrogenados finales: NH_3 y urea provocan problemas osmóticos ya que deben ser eliminados con agua.



3. OSMORREGULADORES Y OSMOCONFORMADORES

Osmorreguladores son considerados los animales que mantienen una osmolaridad interna diferente de la del medio en el que se hallan inmersos. La mayor parte de los vertebrados, con la notable excepción de los elasmobranquios y mixinoideos; son osmorreguladores estrictos, es decir que mantienen la composición de sus líquidos corporales dentro de un

rango osmótico estrecho. Ya sea hipoosmótica respecto al agua de mar o hiperosmótica respecto al agua dulce.

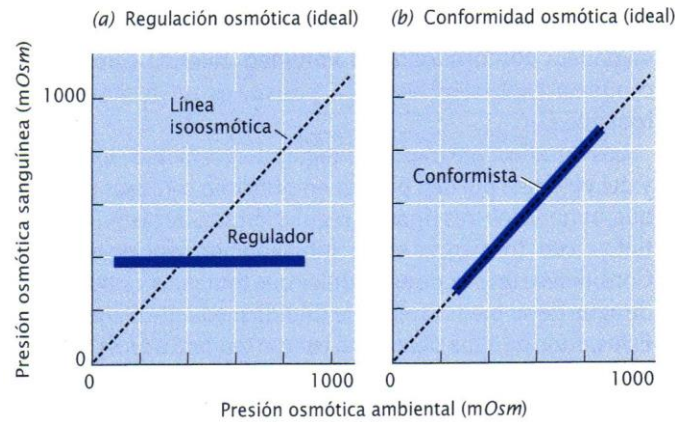


Fig. 1: Comportamiento osmótico de los animales.

Muchos invertebrados terrestres también osmorregulan en una gran proporción y hay invertebrados marinos osmorreguladores estrictos y osmorreguladores limitados. Los osmorreguladores estrictos mantienen una osmolaridad interna constante en un amplio rango de osmolaridades externas. Los osmorreguladores limitados regulan en un rango de osmolaridad del medio limitada.

Osmoconformadores u Osmoconformistas son los animales que se conforman con la osmolaridad de sus líquidos corporales. En este caso poseen un alto grado de tolerancia osmótica celular. Esto se logra aumentando la concentración de osmolitos orgánicos intracelulares, moléculas que actúan elevando la osmolaridad intracelular sin causar otros efectos, como pasaría con la utilización de iones inorgánicos. Algunos vertebrados e invertebrados marinos poseen solutos orgánicos en sus líquidos corporales, aproximando su osmolaridad a la del agua de mar, por ej: urea y óxido de trimetilamina en los elasmobranquios, el pez celacanto *Latimeria* y la rana cancrivora asiática.

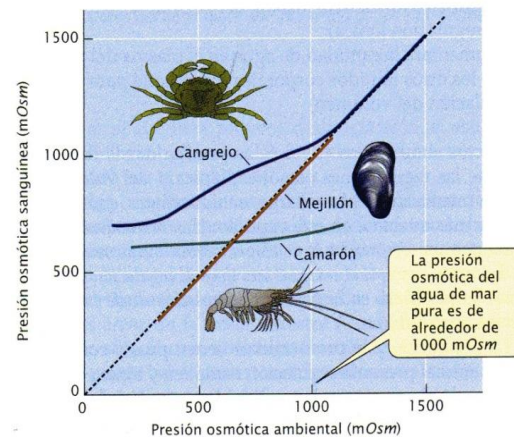


Fig. 2: Osmoreguladores y Osmoconformistas

4. TEJIDO OSMORREGULADOR: EPITELIO

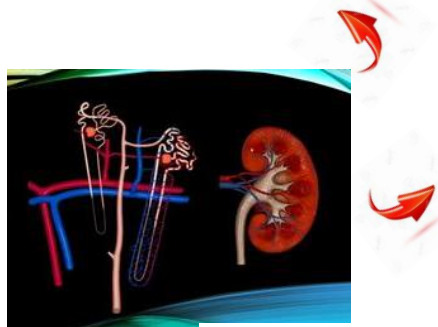
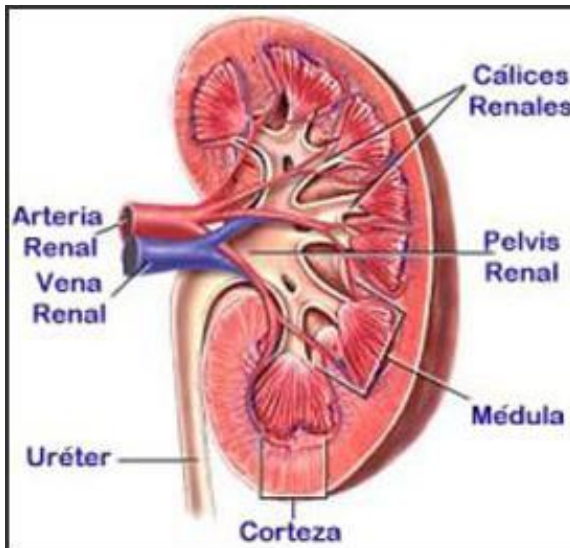
La capacidad osmorreguladora de los metazoos depende de tejidos especializados, como son el tejido epitelial de transporte, en las branquias, piel riñones e intestino. La característica de estas células especializadas es que se hallan polarizadas, tanto anatómica como fisiológicamente, de forma que un lado: el extremo apical, da hacia el espacio que comunica

con el mundo externo (mar, luz digestiva, luz del túbulo renal, etc). El otro lado de la célula epitelial, denominado extremo basolateral, mira al compartimiento interno que contiene líquido extracelular. Generalmente este lado presenta profundos repliegues basales que intervienen en el intercambio osmótico de agua.

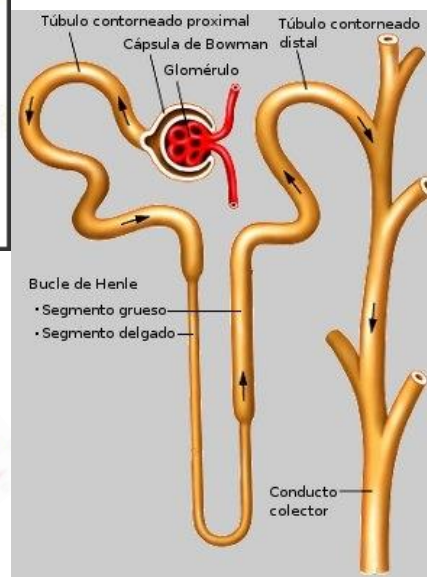
La composición propia de los líquidos extracelulares (laguna privada de las células) depende del trabajo osmorregulador y de las funciones de barrera de las células epiteliales. Los mecanismos de transporte epitelial utilizan el mismo funcionamiento básico en todos los órganos excretores u osmorreguladores. Esta capacidad se puede incrementar por la organización anatómica que se logra en los órganos específicos, como el riñón, logrando una mayor eficiencia.

5. SISTEMA RENAL

Se presentan como órganos pares, de pequeño tamaño (1% del peso corporal de una persona). Anatómicamente poseen una *corteza* externa y una capa funcional interna, la *médula*. Está recubierto por una capa de tejido conjuntivo muy resistente, denominada *cápsula*. Del riñón, a nivel de la pelvis renal, nacen los *uréteres*: conductos que van a depositar la orina en la vejiga, encargada de almacenarla.



La unidad funcional del riñón es la *Nefrona*, que consiste en un tubo epitelial cerrado en un extremo y abierto en el otro, en la pelvis renal y hacia el tubo colector. En el extremo cerrado la nefrona se ensancha de forma semejante a una copa, constituyendo la *cápsula de Bowman*. Asociado a ésta hay un ovillo de capilares que forman el denominado *glomérulo renal*, que se ubica en el interior de la cápsula de Bowman.



La cápsula de Bowman se continúa con el túbulo renal, que se divide en tres regiones principales:

túbulo contorneado proximal, asa

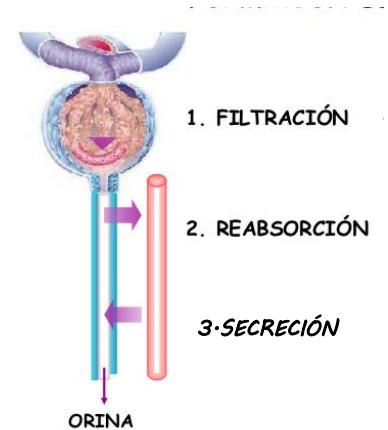
Fig. 3: Sistema Renal: Riñón (arr) y Nefrona (ab).

de Henle y túbulo contorneado distal, terminando por desembocar en el túbulo colector, que recibe la orina formada en varias nefronas.

6. FORMACION DE LA ORINA

La formación de la orina ocurre por una serie de procesos fisiológicos que son:

- i) **Filtración glomerular** de agua y solutos no proteicos en proporciones semejantes a las del plasma;
- ii) **Reabsorción tubular**, aproximadamente el 99% del agua y la mayor parte de las sales se reabsorben, sobre todo a nivel del túbulo proximal. Esta reabsorción es selectiva y puede ocurrir por transporte activo o pasivo;
- iii) **Secreción tubular** selectiva de determinadas sustancias por transporte activo, como ser tóxicos, medicamentos, CO_3H^- , H^+ , K^+ .



6.1 FILTRACION GLOMERULAR

El paso inicial de la formación de orina es la filtración del plasma y la acumulación del ultrafiltrado en la luz de la Cápsula de Bowman. El filtrado glomerular contiene en esencia todos los constituyentes de la sangre, excepto las células sanguíneas y las proteínas. La tasa de filtración glomerular en los riñones del ser humano es de $125 \text{ ml} \cdot \text{min}^{-1}$ y cerca de $200 \text{ L} \cdot \text{día}^{-1}$.

El proceso de ultrafiltración depende de tres factores: 1) la diferencia de P hidrostática neta entre la luz del capilar sanguíneo y la luz de la cápsula de Bowman; 2) la P coloidosmótica, que se opone a la filtración y 3) la permeabilidad de los tejidos que separan estos compartimentos.

<i>P capilar glomerular</i>	55 mmHg
<i>P Cápsula Bowman</i>	<u>- 15 mmHg</u>
<i>P hidrostática neta</i>	40 mmHg
<i>P coloidosmótica</i>	<u>- 30 mmHg</u>
<i>P efectiva de filtración</i>	10 mmHg

Esta pequeña diferencia de Presión, sumada a la permeabilidad del filtro glomerular, que resulta ser 100 veces más permeable que el resto de los capilares sistémicos; produce la alta tasa de filtrado renal.

Las propiedades filtrantes del aparato glomerular dependen principalmente de las *Hendiduras de Filtración*, formadas por un entramado de finos procesos celulares llamados

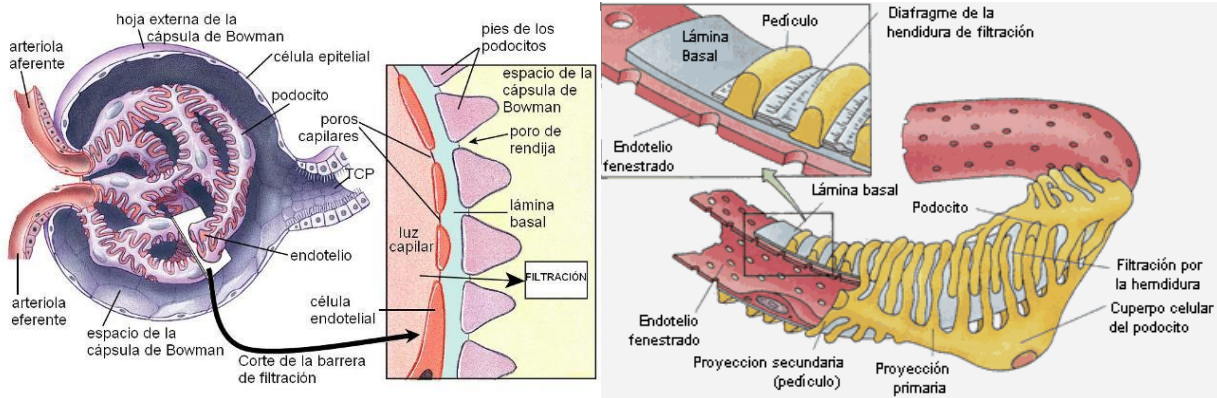


Fig. 4: Glomerulo y Cápsula de Bowman (izq.). Detalle de los Podocitos sobre los capilares fenestrados formando las Hendiduras de Filtración.

Pedícelos o *Pedículos* que surgen de procesos mayores, los *Podocitos*. Los pedícelos están alineados en un sistema que cubre el endotelio. Estos procesos digitiformes se entrelazan dejando espacios muy pequeños entre ellos, que resultan ser las *Hendiduras de Filtración*. El filtrado pasa a través de estas hendiduras de filtración y de los poros endoteliales, formados por el capilar glomerular, que es de tipo fenestrado.

6.2 REABSORCION TUBULAR

A medida que el filtrado avanza por la nefrona su composición original se modifica sobre todo por reabsorción de algunas sustancias que fueran filtradas en el glomérulo. Un ejemplo importante es el de la glucosa. Una persona sana posee un *Aclaramiento de glucosa* del plasma de $0 \text{ ml} \cdot \text{min}^{-1}$. Es decir que aun cuando la molécula es pequeña y es filtrada libremente en el glomérulo, es reabsorbida completamente a nivel tubular.

$$\text{Aclaramiento} = \text{Clearance} = \frac{X_o \cdot V_o}{X_p}$$

Donde:

X_o; corresponde a la concentración de una sustancia X en orina,

V_o; es el volumen de orina en el que se mide la concentración de X,

X_p; corresponde a la concentración de una sustancia X en el plasma que se ha filtrado en el glomérulo.

Esto tiene sentido puesto que sería una pérdida importante de energía química. La aparición de glucosa en orina se debe normalmente a su presencia en cantidades excesivas en el plasma, esto lleva a que se exceda la capacidad reabsortiva de los túbulos, denominada *Tasa máxima -T_m-* y

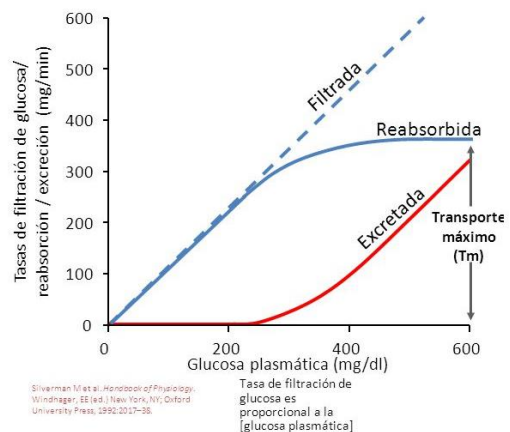


Fig. 5: Tasa máxima de transporte de glucosa.

por ello aparece en el filtrado glomerular.

En el ser humano la T_m es de 375 mg.min⁻¹. La concentración de glucosa plasmática está en 100 mg % y alrededor de 400 mg% el mecanismo transportador de glucosa está completamente saturado, por lo que el exceso aparecerá en orina. Dado que el nivel normal de glucosa en sangre se mantiene muy por debajo del límite, la orina normalmente no posee glucosa.

Los riñones del ser humano producen cerca de 200 L de filtrado diario pero el volumen final de orina es solo de 1,5 L. Es decir que se reabsorbe un 99% del agua y lo mismo sucede con la serie de solutos filtrados. La función de los túbulos varía según las especies, cada porción tubular realiza una función determinada, originando cambios en la composición de la orina.

6.2.1 REABSORCION EN EL TUBULO CONTORNEADO PROXIMAL

El túbulo proximal reabsorbe entre el 40 y el 60 % del ultrafiltrado glomerular. La glucosa y los aminoácidos son reabsorbidos prácticamente en su totalidad a lo largo del túbulo proximal, especialmente en los segmentos iniciales, a través de cotransportadores con sodio.

Se reabsorbe también entre el 60 y el 70 % del K^+ filtrado y el 80 % del HCO_3^- . En cuanto al H_2O y $NaCl$ son reabsorbidos de forma más variable según las necesidades de regulación del volumen corporal; se reabsorben en proporciones isosmóticas, de modo que la osmolaridad del líquido tubular permanece igual a la del plasma durante todo su recorrido. El Na^+ se reabsorbe tanto de forma pasiva como activamente a través de múltiples transportadores.

Bomba Na-K: es una *ATPasa* de tipo *antiporte*, situada en la membrana basolateral, hacia los vasos y el intersticio. Esta bomba saca 3 iones Na^+ de la célula hacia el intersticio e introduce 2 K^+ .

El gradiente de Na^+ es utilizado para la reabsorción de otras sustancias mediante un mecanismo de transporte activo secundario. En este tipo de transporte participa un cotransportador que moviliza simultáneamente dos solutos a través de la membrana. Uno de ellos es transportado a favor de gradiente (*simporte*), mientras que el otro se mueve contra gradiente (*antiporte*). El *simporte* con sodio es el mecanismo que permite el ingreso de glucosa, aminoácidos y vitaminas por la superficie apical. Luego, estos solutos salen a favor de gradiente por la superficie basolateral, a través de sus transportadores específicos.

Los transportadores para glucosa ubicados en la superficie basolateral pertenecen a una familia de transportadores denominados GLUT. Cuando la concentración de glucosa plasmática (y por consiguiente en el filtrado) es alta, estos transportadores se saturan y no alcanzan a reabsorber toda la glucosa filtrada. A partir de entonces, la glucosa aparece en orina (glucosuria).

El *antiporte* con sodio también es responsable de la secreción de protones hacia la luz del TCP. El gradiente de sodio favorable a su reabsorción acarrea cloruro, que es atraído por el gradiente eléctrico.

La enzima *Anhidrasa carbónica* une el CO_3H^- a los H^+ para formar CO_2 y H_2O . Éstos difunden al interior de la célula a través de la membrana apical. Parte del CO_2 pasará a la sangre y otra parte se combina con H_2O del interior celular, dando de nuevo ácido carbónico, gracias a la *Anhidrasa carbónica*. Dicho ácido se ionizará en ion CO_3H^- que pasa a la sangre y en H^+ , los cuales son utilizados por la *Bomba Na-H*.

El Cl^- es reabsorbido principalmente de forma pasiva en la última porción del túbulo proximal, por medio de difusión paracelular, sin intervención de canales ni bombas, y transcelular, intercambiándose por formato. El paso está facilitado por el hecho de que la reabsorción del sodio en la parte inicial del túbulo genera una diferencia de potencial, haciendo que la luz tubular sea más negativa por las cargas de cloro. Esta diferencia tiende a compensarse mediante la reabsorción de Cl^- que difunde por gradiente eléctrico.

El agua se reabsorbe por un gradiente osmótico, siguiendo a los solutos. Puede atravesar las células, por intermedio de canales específicos para el agua: *Aquaporinas (AQP)*, o el espacio paracelular. Cuando se mueve por la vía paracelular, ocasiona un “arrastre por solvente” llevando consigo solutos como Ca^{+2} , Cl^- , Na^+ , K^+ y $\text{Mg}^{=}$. Las células del TCP también secretan aniones y cationes orgánicos, tanto endógenos (ácido úrico, oxalatos, adrenalina) como exógenos (penicilina, atropina, morfina).

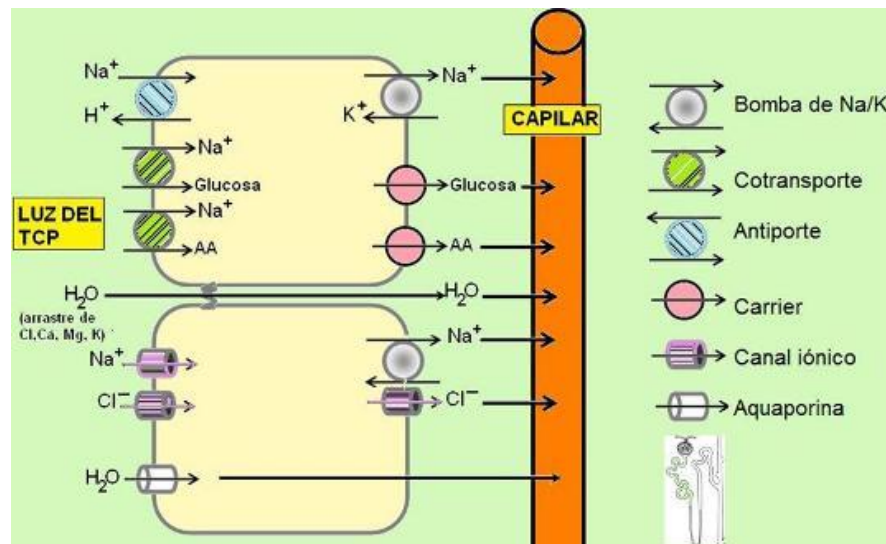


Fig. 6: Células del Túbulo Contorneado Proximal

6.2.2 REABSORCION EN EL ASA DE HENLE

El Asa de Henle tiene forma de horquilla, la rama descendente se dirige desde la corteza hasta la médula, y la rama ascendente vuelve a la corteza. Según la longitud del asa de Henle, se distinguen dos tipos de nefronas:

- Nefronas corticales, con un asa de Henle corta, que baja únicamente hasta la médula externa;

- Nefronas yuxtamedulares, con un asa de Henle larga, que baja hasta la médula interna, llegando hasta el extremo de la papila.

La capacidad de concentrar la orina depende fundamentalmente de la longitud del asa de Henle. Por ello, los animales que viven en medios de gran escasez de agua, que necesitan concentrar al máximo su orina, presentan un gran número de nefronas yuxtamedulares (por ejemplo, los camellos).

Su función es proporcionar el medio osmótico adecuado para que la nefrona pueda concentrar la orina, mediante un mecanismo multiplicador en contracorriente que utiliza bombas iónicas en la médula para reabsorber los iones de la orina. El agua presente en el filtrado fluye a través de canales de acuaporina (AQP), saliendo del tubo de forma pasiva a favor del gradiente de concentración creado por las bombas iónicas. El filtrado primario procedente del glomérulo pasa al túbulo contorneado proximal, que se conecta con la *Rama descendente del asa de Henle*, que presenta baja permeabilidad a iones y urea, pero es muy permeable al agua, ya que presenta canales de acuaporina tipo 1 (AQP1), de expresión constitutiva, tanto en el lado apical como en el basolateral. En esta zona se reabsorbe el 20 % del agua filtrada.

A continuación se encuentra la *Rama ascendente del asa de Henle*, con una zona estrecha que recorre la médula interna, una ancha que abarca la médula externa y la corteza. Este segmento es impermeable al agua y permeable a los iones. En la rama ascendente del asa se encuentran canales iónicos $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{-2Cl}^-$ (NKCC2), específicos de esta zona, en el lado apical del epitelio, que reabsorben Na^+ , K^+ y Cl^- de la orina mediante transporte activo asociado a la actividad de la bomba Na-K presente en el lado basolateral. En esta zona se produce la reabsorción del 25 % del Na^+ filtrado en el glomérulo. El K^+ reabsorbido vuelve a salir a la luz del tubo del asa de Henle, lo que es importante para mantener el funcionamiento del transportador $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{-2Cl}^-$, además de generar un potencial electroquímico positivo en la luz, que favorece la reabsorción paracelular de cationes importantes, como Na^+ , K^+ , Mg^{2+} y Ca^{2+} .

La impermeabilidad al agua de la rama ascendente del asa de Henle está asociada con la permeabilidad del asa descendente. La reabsorción de agua en el asa descendente se produce gracias a la acumulación de NaCl y urea en la médula, que genera un gradiente iónico necesario para poder reabsorber el agua. A su vez, la concentración de NaCl en el intersticio medular se debe a la acción conjunta del cotransportador $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{-2Cl}^-$ y la bomba Na-K de la rama ascendente, que transvasan el NaCl de la luz del tubo hasta el intersticio medular.

A medida que el agua se extrae de la luz del asa descendente, el filtrado del interior del tubo es cada vez más concentrado en NaCl, de forma que éste es reabsorbido en mayor medida en el asa ascendente, lo que aumenta la osmolaridad del intersticio: se produce por tanto un efecto multiplicador en contracorriente. Puesto que el flujo del asa descendente y del asa

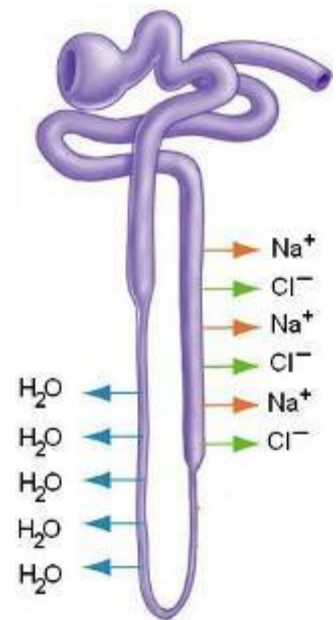


Fig. 7: Asa de Henle.

ascendente son en direcciones opuestas, se produce una estratificación osmótica: al inicio del asa descendente (en la zona de unión entre la corteza y la médula), la concentración del medio intersticial es de aproximadamente 300 mOsm/L, mientras que al bajar por el asa de Henle, la osmolaridad aumenta de forma gradual, hasta alcanzar un máximo de 1200 mOsm/L en la zona de la papila (en una nefrona yuxtamedular, cuando el sistema funciona a su máximo rendimiento).

A su vez, el agua que sale del asa descendente no diluye el gradiente del intersticio medular porque es absorbida inmediatamente por los capilares *Vasa recta* ascendentes.

6.2.3 REABSORCION EN EL TUBULO CONTORNEADO DISTAL

En ausencia de la *Hormona Antidiurética* (HAD), el Tubo Contorneado Distal es completamente impermeable al agua, por lo que todo el filtrado que llegue a esta porción será eliminado por el riñón en forma de orina.

La segunda porción del TCD tiene propiedades comunes con el túbulo colector. En presencia de HAD las células del tubo distal se tornan permeables al agua y a la urea, produciendo una orina hipertónica. Hay dos clases de células: principales e intercalares. Las células intercalares regulan el equilibrio ácido-base. Estas células pueden secretar H^+ , cuando el medio interno se torna ácido, o bien bicarbonato HCO_3^- , cuando el medio interno se torna alcalino. Las células principales reabsorben Na^+ y secretan K^+ . La bomba de Na^+/K^+ en la superficie basolateral genera el gradiente de Na^+ y lo expulsa hacia el intersticio.

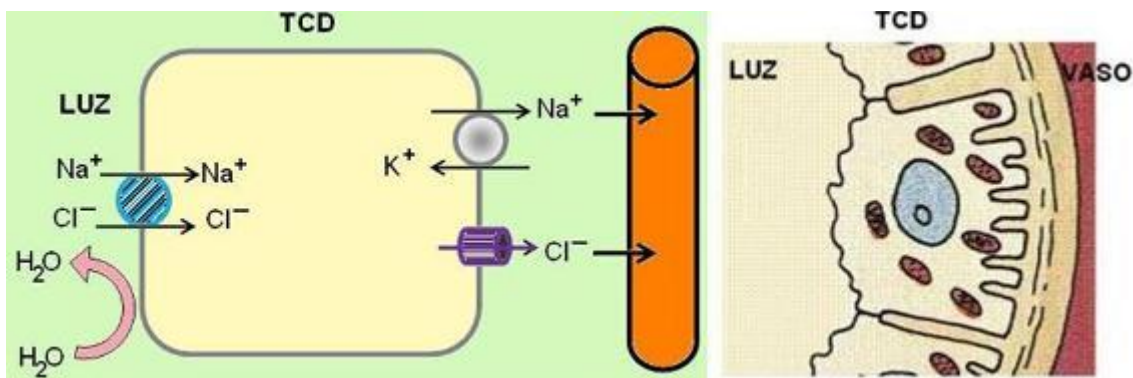


Fig. 8: Células del Túbulo Contorneado Distal.

6.2.4 REABSORCION EN EL TUBULO COLECTOR

La reabsorción de sodio en el TC no se acompaña de reabsorción de cloruro, como ocurre en otros tramos de la nefrona, debido que aquí el espacio paracelular es menos permeable. Esto hace que la luz se torne más negativa. El K^+ sale por los canales hacia la luz, siguiendo su gradiente de concentración y atraído por las cargas negativas de la luz tubular. Los canales de Na^+ son sensibles a la *Hormona Aldosterona*. Un aumento de la Aldosterona incrementa la reabsorción de Na^+ y la secreción de K^+ en el TC. La absorción de agua en el

túbulo colector es dependiente de la HAD. En ausencia de HAD, el TC es impermeable al agua. La secreción de HAD estimula la reabsorción de agua en el TC.

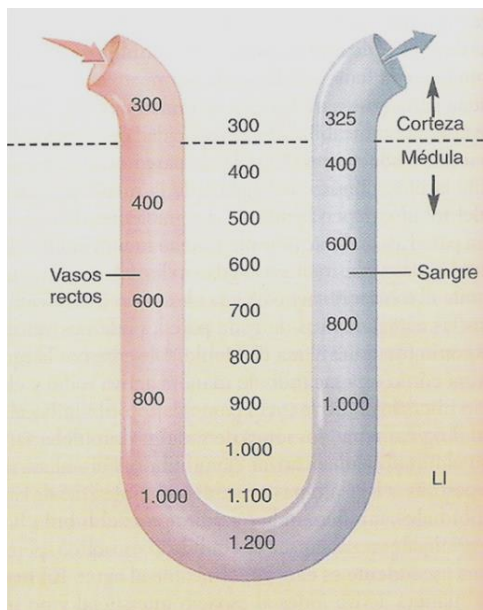
7. SECRECIÓN TUBULAR

En los Túbulos Contorneado Distal y Colector se produce la secreción tubular que consiste en el proceso mediante el cual los desechos y sustancias en exceso, que no fueron filtradas inicialmente, son eliminados de la sangre para su excreción. Estos desechos son excretados activamente dentro del túbulo contorneado distal: K^+ , H^+ , NH_4^+ , drogas y tóxicos

La secreción de K^+ aumenta cuando se incrementa la concentración de *Aldosterona* en sangre. La aldosterona, es una hormona de la corteza adrenal, actúa sobre las células de los túbulos distal y colector y aumenta la actividad de la bomba de Na-K, que extrae sodio del túbulo e introduce potasio en el mismo. La secreción de H^+ se incrementa cuando aumenta la concentración de los mismos en sangre. Los iones NH_4^+ se secretan al líquido tubular mediante difusión.

8. MECANISMO DE CONCENTRACIÓN DE LA ORINA

El filtrado que se produce en el glomérulo es isotónico con el plasma, ya que la filtración es un proceso no selectivo. La osmolaridad del plasma es de 300 mOsm/l. En el TCP hay una importante reabsorción de solutos. Dado que el TCP es permeable al agua, ésta es reabsorbida por ósmosis, acompañando a los solutos. Por lo tanto, la osmolaridad del filtrado se mantiene. Pero el líquido tubular se hace hipertónico cuando llega al asa de Henle descendente, ya que esta parte de la nefrona es permeable al agua, pero no a los solutos.

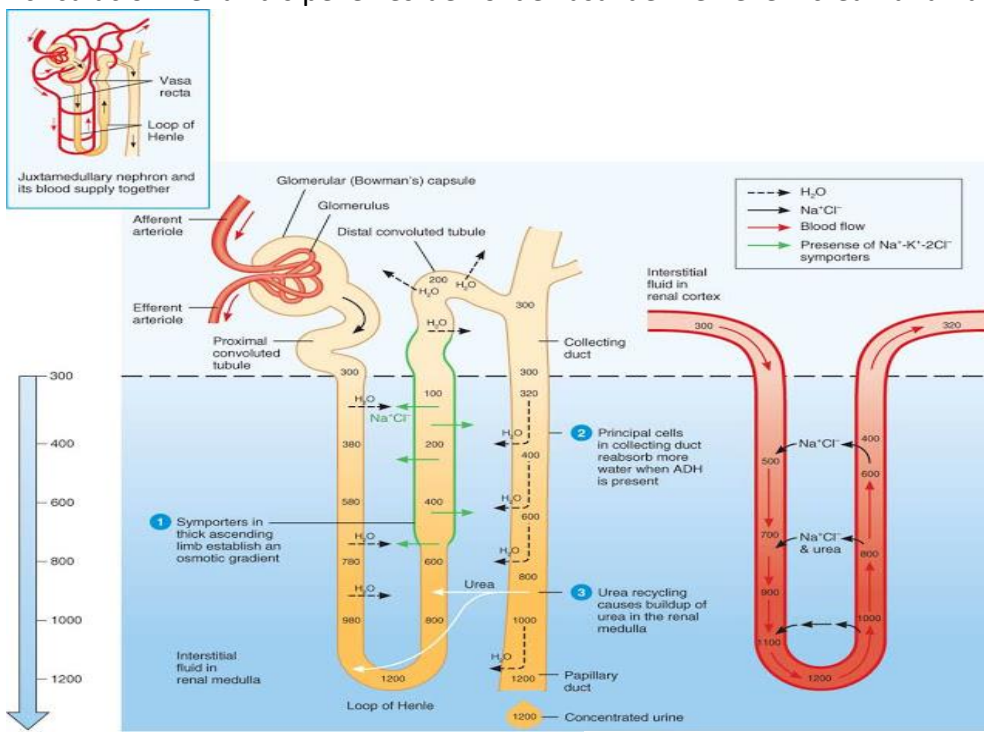


Así, el agua escapa hacia el espacio intersticial, en la médula renal, mientras que los solutos se concentran dentro del túbulo. En el extremo del asa la osmolaridad del filtrado alcanza su máximo valor, de 1200 mOsm/l. Este filtrado hipertónico asciende luego por el asa gruesa de Henle y el TCD. Ambos realizan reabsorción activa de iones, pero son impermeables al agua. La remoción de iones desde el líquido tubular hacia el intersticio, sin el acompañamiento de agua, vuelve a diluir el filtrado tubular. La osmolaridad del líquido tubular desciende paulatinamente, a medida que el filtrado asciende por la nefrona hacia la corteza. Cuando llega al TCD, el líquido es levemente hipotónico.

Fig. 9: Asa de Henle. Mecanismo concentrador de orina.

El Na^+ bombeado fuera de la rama ascendente vuelve hipertónico el intersticio medular y, como la rama descendente del asa de Henle no permite la salida de Na^+ pero sí su entrada desde el intersticio, la osmolaridad de éste aumenta de manera progresiva. El agua, por el contrario, fluye pasivamente desde la rama descendente del asa hacia el intersticio medular y, desde éste, hacia la rama ascendente. La proximidad anatómica entre ambas ramas permite por consiguiente un flujo de solutos a contracorriente desde la rama ascendente al intersticio y desde éste a la rama descendente, efecto que se multiplica a medida que se profundiza en la región medular (mecanismo multiplicador de contracorriente). Como resultado, la osmolaridad aumenta tanto en el interior del túbulo renal como en el intersticio medular, creándose un fuerte gradiente osmótico entre la región cortical y la medular.

El intercambio en contracorriente es el proceso que permite conservar la hipertonicidad intersticial creada por el asa de Henle y se basa en la particular disposición anatómica de los *Vasos Rectos Medulares*. Si éstos se limitaran a atravesar linealmente la región medular, perderían agua y ganarían solutos a partir del intersticio renal hipertónico por simple difusión, lo cual ocasionaría una disminución continuada de la hipertonicidad intersticial. Por el contrario, los vasos rectos descendentes (capilares arteriales) se continúan con los vasos rectos ascendentes (capilares venulares), de trayecto paralelo y sentido contrario. En su recorrido descendente, los vasos pierden agua y ganan solutos, mientras que en su trayecto ascendente, el agua fluye hacia su interior y los solutos hacia fuera. La sangre que circula por el interior de los *Vasos Rectos Medulares* se equilibra en todo momento con la osmolaridad intersticial. Esta disposición en paralelo de los *Vasos Rectos Medulares*, y el consiguiente intercambio de solutos a contracorriente, evita que la circulación renal disipe el esfuerzo del asa de Henle en crear una fuerte hipertonicidad medular.



(a) Reabsorption of Na^+ , Cl^- and water in a long-loop juxtamedullary nephron

Fig. 10: Mecanismo multiplicador en contracorriente.

La importancia de la organización en contracorriente de los Vasa Recta es la que permite una gran velocidad de flujo sanguíneo renal, que de hecho debe ser la tasa de circulación más alta de cualquier tejido.

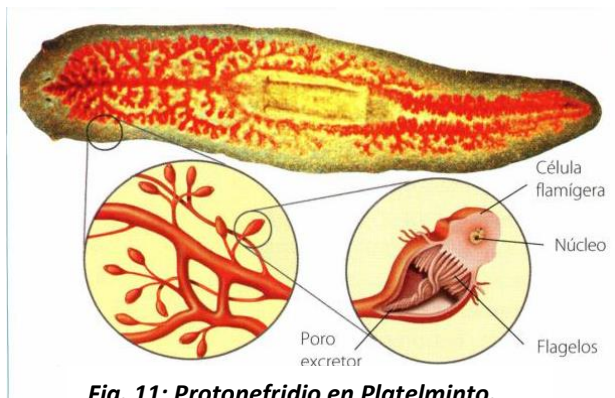
9. VARIACIONES DEL SISTEMA EXCRETOR

9.1 PROTONEFRIDIO

Es una estructura sencilla que aparece en organismos *Acelomados* (Platelmintos, Nemertinos) o *Pseudocelomados* (Nematodos, Acantocefalos). Está formado por túbulos muy ramificados cuyos extremos internos acaban en una célula, la célula flamígera, provista de varios flagelos. El agua y algunos productos de desecho disueltos entran por filtración en los túbulos, donde los flagelos generan una corriente que impulsa el líquido por toda la red tubular. Ahí se secretan más productos de desecho y se absorben nutrientes. Finalmente, el líquido resultante sale al exterior por los poros del cuerpo.

Hay dos tipos de Protonefridios:

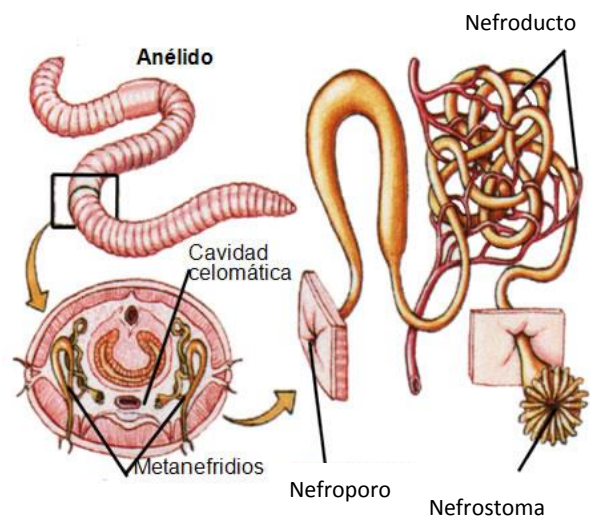
Células Flamígeras: son células grandes con cilios. Conectan unas células del interior del cuerpo con el exterior mediante un pequeño conducto. Los productos nitrogenados pasan de una célula a otra, hasta llegar a la célula flamígera que lo expulsa al exterior, gracias a la corriente que crea el movimiento de los cilios.



Solenocitos: son células grandes, flageladas, con un collarite. Se asocian unas células con otras formando una cámara a la que se expulsan las sustancias nitrogenadas, que salen al exterior, gracias a la acción de los flagelos.

9.2 METANEFRIDIO

Consiste en un embudo ciliado o *Nefrostoma* que se abre a la cavidad general o celoma y que conecta a un conducto, el *Nefroducto*, que en general conecta con el exterior del animal por un *Nefroporo*, a través del cual expulsa las sustancias tóxicas. A veces se usa como equivalente de nefridio. Es característico de Anélidos, Artrópodos y Moluscos. El líquido se introduce por el *Nefrostoma* y es impulsado por el túbulo, donde las sales minerales, los nutrientes y otras sustancias se reabsorben y pasan a la sangre, dispuesta en una red de vasos sanguíneos que colaboran en la producción de orina.



Los Metanefridios son más avanzados que los Protonefridios, ya que al estar abiertos por ambos extremos permiten que el fluido entre rápidamente en ellos.

9.3 ORGANOS DE FILTRACION-REABSORCION

En invertebrados el lugar donde se forma la orina inicial por filtración se conoce poco, en algunos moluscos se produce a través de la pared del corazón, denominada cavidad pericárdica. En el cangrejo ocurre en la *Glándula Antenal*. Este tipo de filtración-reabsorción se encuentra por lo menos en tres grupos: moluscos, artrópodos y cordados.

Como la orina final difiere en su composición del filtrado inicial debe haber secreción o reabsorción de sustancias del filtrado. En las especies de agua dulce la reabsorción de electrolitos (Na^+ , K^+ , Cl^- , Ca^{+2}) está perfectamente establecida, así la orina final es hipoosmótica al plasma o al filtrado.

Este mecanismo evita la necesidad del transporte activo a la orina de los metabolitos tóxicos o sustancias no naturales fabricadas por el ser humano y dispersos en el ambiente. La desventaja del mecanismo consiste en que es elevado el costo energético de filtrar grandes cantidades de plasma y de captar grandes cantidades de sales. En invertebrados marinos es menor el costo metabólico ya que la conservación de sales es un problema menor.

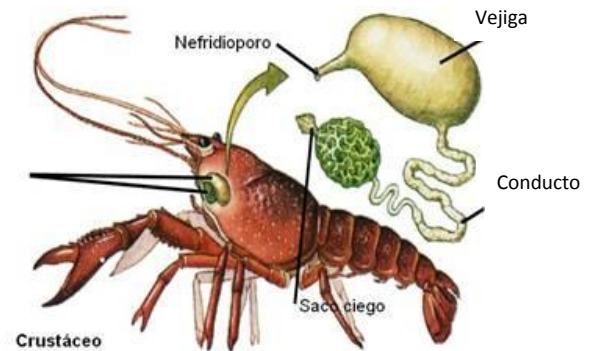


Fig. 13: Glándula Antenal en Crustáceo.

9.4 ORGANOS DE SECRECION

El órgano de secreción típico lo constituyen los *Túbulos de Malpighi*, conductos largos y finos, cerrados en un extremo, que terminan en el intestino medio y posterior del animal. La secreción formada por los túbulos es análoga a la secreción que ocurre en los riñones aglomerulares de peces teleosteos marinos. Normalmente hay un epitelio secretor muy activo y al parecer la fuerza promotora es el transporte de K^+ , pasando la mayor parte de las otras sustancias pasivamente. La orina del túbulo posee una gran concentración de K^+ en todos los insectos y es isotónica o ligeramente hipertónica en relación a la hemolinfa. La formación de orina en el túbulo está en función de la concentración de K^+ en el líquido peritubular, pero es totalmente independiente de la concentración de Na^+ .

El líquido formado por los túbulos de Malpighi pasa por el intestino posterior, donde se producen varios cambios en su composición. Se extraen iones y agua para mantener la concentración adecuada de la hemolinfa.

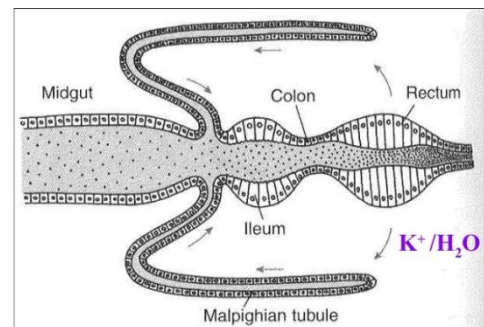


Fig. 14: Túbulos de Malpighi en Insecto.

9.5 EVOLUCION DE LA NEFRONA EN VERTEBRADOS

La forma más simple de nefrona en vertebrados se halla en ciertos teleósteos marinos que no tienen *Glomérulos* ni *Cápsula de Bowman*. En estos riñones, reconocidos como *Agglomerulares*, la orina se forma completamente por secreción y quizás por reabsorción. No hay mecanismos especializados para producir el filtrado.

El otro extremo lo podemos encontrar en los Mixines (Ciclostomos marinos) que poseen una nefrona con *Glomérulos* pero carecen de túbulos. La *Cápsula de Bowman* descarga directamente en el túbulo colector. Aparentemente segregan iones divalentes (Ca^{+2} , Mg^{+2} , SO_4^-), no consiguen osmorregular y sirven para procesar cierta fracción de agua y cristales para prevenir la acumulación de productos tóxicos. Sus líquidos extracelulares son semejantes al agua de mar en cuanto a la concentración de las principales sales y el plasma es isoosmótico al agua de mar.

Los peces teleósteos de agua dulce tienen glomérulos mayores y más numerosos que los de agua de mar.

En general los vertebrados inferiores, hasta los reptiles, son incapaces de producir una orina hipertónica. Solo en mamíferos y aves (y quizás elasmobranquios) aparece una organización de multiplicación de la ósmosis en contracorriente que permite una excreción más eficiente. En aves se da el caso de algunas nefronas que carecen de asa de Henle y algunos casos en los que el asa de Henle se dispone en forma perpendicular al túbulo colector, disminuyendo la eficiencia.

10. ORGANOS OSMORREGULADORES EXTRARRENALES

10.1 BRANQUIAS DE PECES

La superficie epitelial de las branquias es grande ya que funciona como órgano de intercambio gaseoso, pero también (en muchas especies acuáticas) actúan como órganos de osmorregulación, ya que participan activamente en funciones de transporte iónico, excreción de residuos nitrogenados y regulación de pH. El epitelio que separa a la sangre del agua posee dos tipos de células diferentes; unas claramente adaptadas al intercambio respiratorio, de 3-5 μ , delgadas y con escasas mitocondrias y otras de aspecto columnar, más gruesas, con abundantes mitocondrias y enzimas relacionadas con el transporte activo de sal; las *Células del Cloruro*.

En los peces de agua de mar las células del cloruro realizan un bombeo activo de Na^+ que se ve

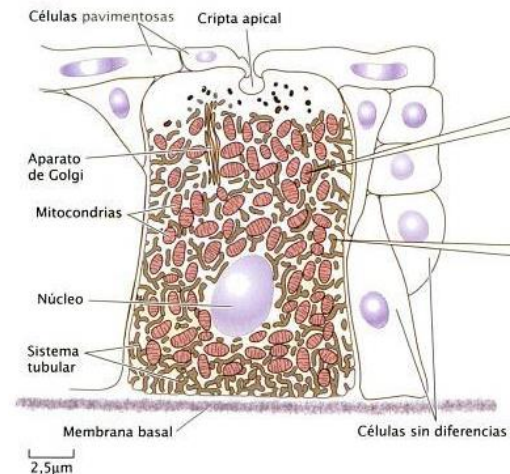


Fig. 15: Célula del cloruro en peces.

acompañado de una salida pasiva de Cl^- por diferencia de potencial. La bomba Na^+/K^+ transporta Na^+ al exterior de la célula creando un gradiente electroquímico. El cotransportador $\text{Na}^+/\text{2Cl}^-/\text{K}^+$, usando este gradiente de concentración que favorece la difusión del Na^+ , introduce estos tres iones a las células epiteliales a través de la membrana basal. El K^+ difunde a través de canales en la membrana basal hacia el fluido extracelular; el Cl^- se expulsa, a través de canales Cl^- , al agua de mar por la membrana apical, a favor de su concentración y carga, produciendo un gradiente eléctrico neto y el Na^+ difunde pasivamente al agua de mar por vía paracelular a favor del gradiente eléctrico negativo.

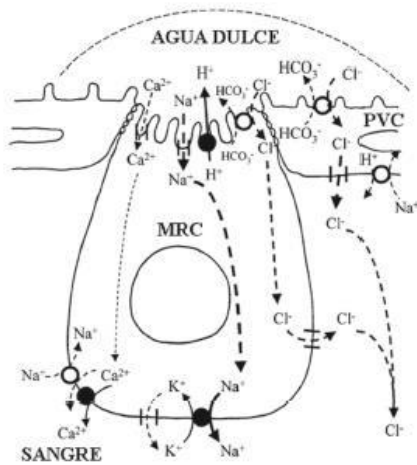


Fig. 16: Célula del cloruro en peces.

No solo participan en la regulación de estos iones sino también de H^+ , Na^+ , K^+ , NH_4^+ , CO_3H^- . La dirección de transporte branquial cambia para adaptarse a las variaciones de salinidad ambiental, en especies que migran entre agua marina y dulce.

En peces de agua dulce deben activarse mecanismos de captación de iones. En este caso son las células pavimentosas quienes capturan principalmente Na^+ , asociado a bomba de H^+ y en asociación, regulan el pH. Las células del cloruro son consideradas como el sitio primario del influjo transepitelial de Cl^- y Ca^{2+} y de la regulación ácido-base, por su relación con el antiporte $\text{Cl}^-/\text{HCO}_3^-$.

La dirección de transporte branquial cambia para adaptarse a las variaciones de salinidad ambiental en especies que migran entre agua marina y agua dulce.

10.2 GLANDULAS DE LA SAL EN AVES Y REPTILES

Son glándulas normalmente ubicadas por encima de los ojos. Constan de varios lóbulos, cada uno de los cuales drena por túbulos secretores a un canal central que discurre a lo largo del pico y se vacía en las fosas nasales. Las células epiteliales poseen invaginaciones del lado basal y numerosas mitocondrias. Están organizadas por un sistema en contracorriente, los capilares se disponen en forma paralela a los túbulos secretores pero los flujos circulan en dirección opuesta. Las células secretan en forma activa Na^+ . Se han descrito en numerosas especies de aves y reptiles marinos y desérticos, sometidos a estrés osmótico (serpientes, tortugas e iguanas de mar, avestruces, gaviotas,

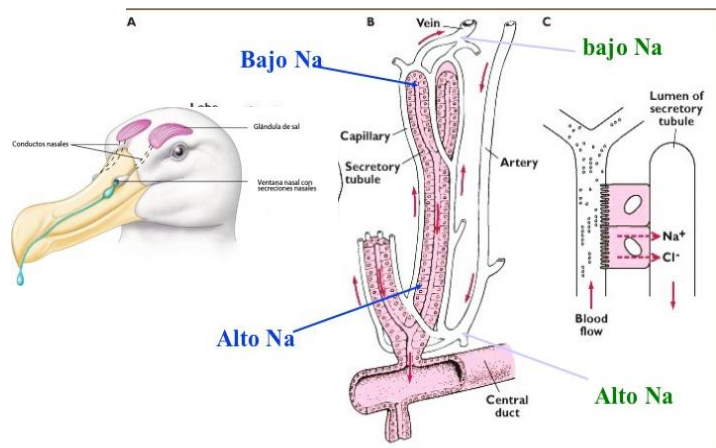


Fig. 17: Glándula de la sal en aves.

cormoranes, etc.).

10.3 GLÁNDULA RECTAL EN RAYAS Y TIBURONES

Es una prominencia alargada que se conecta con el recto del animal. Produce una solución prácticamente isoosmótica respecto al plasma del animal (1000 mosm) pero está formada casi exclusivamente por NaCl (900 mosm). Se responsabiliza a esta glándula de la eliminación de los iones monovalentes, mientras que el riñón se encarga de los iones divalentes. Funciona segregando activamente Na^+ mediante una bomba de Na/K, mientras que el Cl^- lo hace

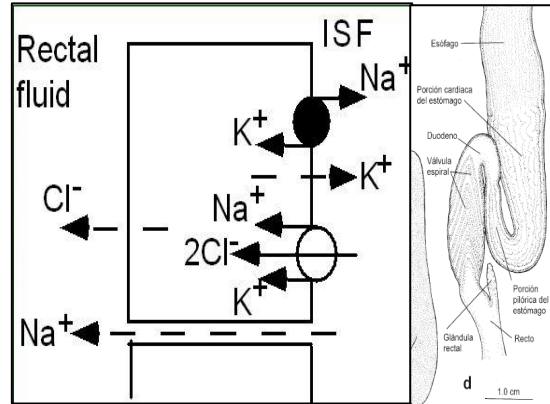


Fig. 18: Glándula rectal en tiburones y rayas.

pasivamente. A diferencia de la formación de orina la producción de líquido de la glándula rectal es esporádica.

11. OSMORREGULACION EN EL AGUA DULCE

Los líquidos del cuerpo de animales de agua dulce (invertebrados, peces, anfibios, reptiles y mamíferos) generalmente son hiperosmóticos con respecto al agua que les rodea. La osmolaridad del agua dulce normalmente ronda los 50 mosm, mientras que un animal vertebrado de agua dulce esta entre 200 – 300 mosm. Los problemas que se presentan a estos animales son: el hinchamiento por entrada de agua en su cuerpo y la pérdida continua de sus sales corporales.

La ganancia neta de agua se previene evitando la ingesta de agua y extrayendo el exceso, ya que los riñones producen una orina muy diluida y abundante.

Las sales útiles se retienen principalmente por reabsorción a la sangre, sin embargo algunas se pierden por lo que hay un potencial problema de lavado gradual de sales biológicamente importantes: KCl, NaCl, CaCl_2 , MgCl_2 . Las sales perdidas son reemplazadas con el alimento ingerido.

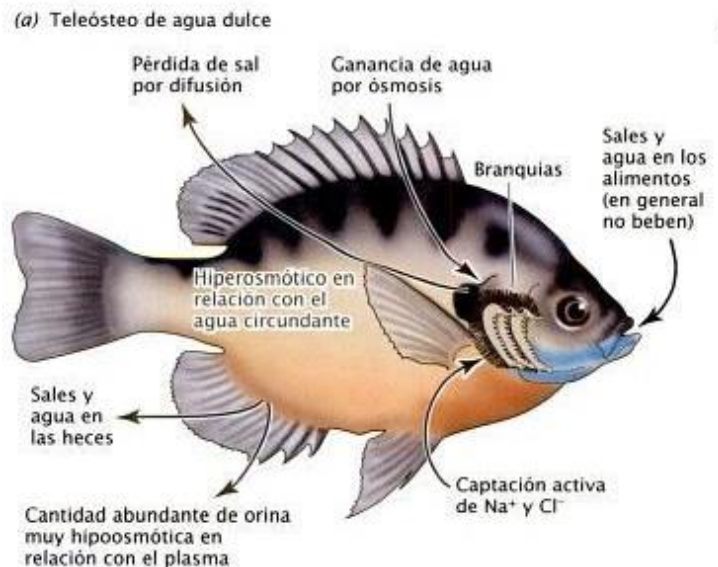


Fig. 19: Mecanismos osmorreguladores en peces de agua dulce.

Una especialización muy importante de los animales dulceacuícolas es la notable capacidad de captar sales del medio ambiente diluido. Esta actividad se realiza con epitelios de transporte, como la piel de los anfibios, las branquias de los peces e invertebrados. Por ej. el transporte activo de NaCl en branquias se produce contra un gradiente de concentración de más de 100 veces.

12. OSMORREGULACION EN EL AGUA DE MAR

En animales invertebrados, incluso en ascidias, los líquidos corporales son semejantes al agua de mar en osmolaridad y en las concentraciones plasmáticas, por tanto no necesitan regular la osmolaridad de sus líquidos corporales.

Un raro ejemplo de un vertebrado cuyo plasma es isoosmótico con el medio, es el ciclóstomo Mixine. También los peces cartilaginosos como los tiburones y rayas presentan plasmas isoosmóticos respecto al agua de mar, pero se diferencian en que mantienen una concentración de electrolitos mucho más baja que suplen con osmolitos orgánicos, como la *Urea* y el *Óxido de trimetilamina*. El exceso de electrolitos inorgánicos (NaCl) se excreta por vía renal y mediante un órgano excretor especial que es la *Glandula Rectal*, ubicada al final del tubo digestivo.

La forma más simple de nefrona en vertebrados se halla en ciertos teleósteos marinos que no tienen *Glomérulos* ni *Cápsula de Bowman*. En estos riñones, reconocidos como *Aglomerulares*, la orina se forma completamente por secreción y quizás por reabsorción. No hay mecanismos especializados para producir el filtrado. Los líquidos corporales de los teleósteos marinos son hipotónicos respecto al agua de mar, por lo que tienen la tendencia a perder agua al medio, especialmente por el epitelio branquial. Para compensar el agua perdida el animal toma agua de mar, el 70/80 % del agua pasa a la sangre a nivel del sistema

digestivo, junto con sales de NaCl y KCl. La mayor parte de los cationes bivalentes Ca^{+2} , Mg^{+2} y SO_4^- quedan en el intestino y son expelidos por el ano.

El exceso de sal en la sangre se elimina por secreción activa de Na^+ , Cl^- y K^+ a nivel del epitelio branquial y por secreción de iones bivalentes Ca^{+2} , Mg^{+2} y SO_4^- por el riñón. La orina es isotónica respecto a la sangre pero abundante en aquellas sales que no son secretadas por las branquias. El resultado de los distintos mecanismos es una retención neta de

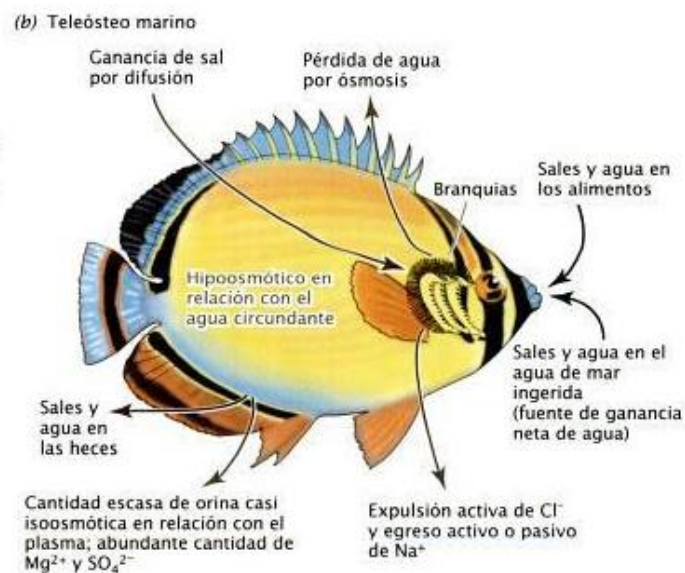


Fig. 20: Mecanismos osmorreguladores en peces de agua marina. agua.

Con estos sistemas algunas especies de teleósteos, como los salmónidos, son capaces de mantener la osmolaridad del plasma más o menos constante, incluso al migrar entre medios marinos y dulceacuícolas.

Tanto peces como reptiles y aves, que no están capacitados para producir una orina hiperosmótica, corrigen esta deficiencia excretando sal por las glándulas de la sal o por los bronquios. En cambio los mamíferos marinos (pinnípedos y cetáceos) no tienen órganos extrarrenales de secreción pero poseen riñones muy eficientes, capaces de producir una orina hipertónica. No obstante no beben agua de mar, solo la que está presente en los alimentos y también utilizan el agua metabólica, obtenida del metabolismo de las moléculas de alimento.

13. OSMORREGULACION EN AMBIENTES TERRESTRES

Los animales que tienen un epitelio permeable al agua están sometidos a deshidratación, lo mismo que si estuviesen sumergidos en un medio hiperosmótico, como el del agua de mar. Podría evitarse la deshidratación impermeabilizando todas las superficies epiteliales, pero se limitaría la permeabilidad a los gases respiratorios. En consecuencia los animales aéreos están sometidos a la deshidratación a través de sus epitelios respiratorios.

13.1 TEGUMENTO. En la mayor parte de los animales terrestres el tegumento es relativamente impermeable al agua, por lo que se pierde poca agua por la piel. Sin embargo los anfibios, así como los mamíferos que sudan, pueden deshidratarse si la humedad ambiental es baja, debido a la pérdida de agua a través del tegumento. La mayor parte de las ranas, directamente no se aleja de los sitios con agua, los sapos y salamandras pueden aventurarse más lejos ya que minimizan las pérdidas mediante estrategias de comportamiento, por ej: permanecen en micro ambientes frescos y húmedos. También poseen vejigas urinarias de gran tamaño, en las cuales almacenan agua para cuando se precise. El epitelio de la vejiga también puede transportar activamente Na^+ y Cl^- desde el interior de ella hacia el cuerpo del animal, para compensar la pérdida de sales que acompaña a una hidratación excesiva en los periodos de abundancia de agua.

13.2 EPITELIO RESPIRATORIO. La superficie respiratoria es un punto importante de pérdida de agua en los animales aéreos. Los vertebrados terrestres reducen la pérdida por evaporación teniendo las superficies respiratorias interiorizadas en una cavidad del cuerpo, como en el caso de los pulmones. No obstante la ventilación causa evaporación, en mayor medida, en aves y mamíferos, debido a la diferencia de temperatura entre el cuerpo y el ambiente. Lo mismo ocurrirá en anfibios y reptiles que eleven su temperatura corporal. Esto se debe a que el aire caliente puede contener más humedad que el aire frío, estando ambos saturados. Por lo tanto el aire exhalado contiene más agua que el aire inhalado.

En algunos vertebrados se ha encontrado que ésta pérdida disminuye mucho por un sistema en contracorriente ubicado en las fosas nasales. El vapor de la respiración se condensa en los conductos nasales fríos durante la espiración, el aire externo frío, se calienta y humidifica en

los conductos nasales por el calor y la humedad absorbidos de los tejidos de éstos conductos. Los animales que emplean este mecanismo poseen la nariz fría, como la rata canguro, camello, elefante marino.

En muchos reptiles y aves se ha observado un mecanismo similar. Cuando las glándulas de la sal drenan en los conductos nasales el agua excretada entra en la inspiración y se recicla.

En los insectos el agua se pierde por el sistema traqueal, pero normalmente las traqueolas están protegidas por espiráculos con forma de válvula, que cierran periódicamente los músculos espiraculares, conservándose el agua. Al aumentar la concentración de CO₂ en la hemolinfa el musculo se relaja y permite la entrada y salida de gases. En situación de estrés osmótico es mayor la concentración de CO₂ que se necesita para provocar la apertura de los espiráculos.

14. RESIDUOS NITROGENADOS

El grupo amino, proveniente del catabolismo de los aminoácidos, se transfiere a otra molécula para ser excretado o se reutiliza para la síntesis de aminoácidos propios. La excreción se debe al peligro de toxicidad por concentración plasmática de residuos nitrogenados. Altos niveles de NH₃ en sangre tiene efectos perjudiciales en el metabolismo y transporte de aminoácidos. El NH₄⁺ puede sustituir al K⁺ en el intercambio iónico de membrana, pudiendo llegar a provocar convulsiones, coma y muerte. El NH₄⁺ puede afectar el flujo de sangre cerebral y a veces la transmisión sináptica. El NH₃ eleva el pH y puede provocar alteración en la estructura terciaria de las proteínas.

Los residuos de los grupos amino se excretan de tres formas diferentes; como amoniaco, como urea o ácido úrico.

Normalmente hay una estrecha correlación entre las funciones osmorreguladoras y los procesos de eliminación del exceso de nitrógeno.

La mayor parte de los teleósteos e invertebrados acuáticos no produce urea o lo hace en muy poca cantidad y excretan sus residuos nitrogenados como amoniaco principalmente. Esto es apropiado en medios acuáticos pero no en medios terrestres puesto que el NH₃ es muy soluble en agua. Se requieren grandes cantidades de agua (300-500 ml) para disolver y transportar 1gr de N en forma de NH₃. Los animales denominados *Amoniotelicos* transfieren los grupos amino de los diversos aminoácidos al Glutamato, el cual se convierte en Glutamina, ésta se desamina en los túbulos del riñón liberándose el NH₃ al líquido tubular. El NH₃ capta H⁺ > NH₄⁺ que no puede retornar por difusión a las células del túbulo y se excreta.

En los peces teleósteos de agua dulce el NH₄⁺ y el H⁺ se excretan por el epitelio branquial, intercambiándose con Na⁺, así a la vez que se deshacen del NH₃ tóxico y del H⁺ en exceso, captan Na⁺ que es necesario para colaborar con la osmolaridad de los tejidos. En los

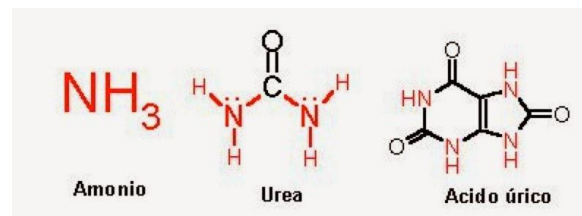


Fig. 21: Residuos nitrogenados.

teleósteos marinos ocurre algo parecido, determinando un pequeño aumento de Na^+ que es posteriormente excretado en forma activa por la branquia.

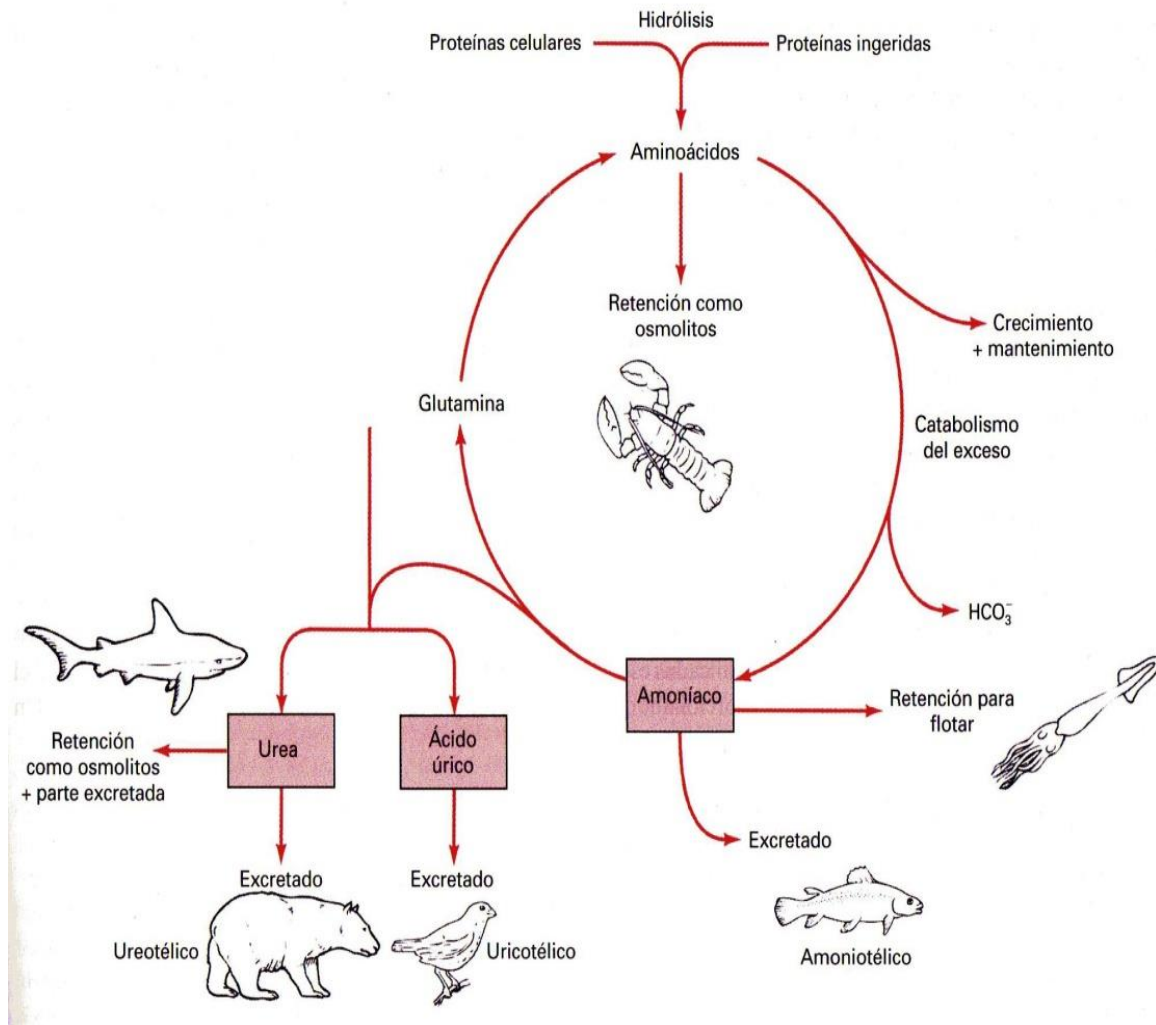


Fig. 22: Catabolismo de las proteínas en animales y variedad de residuos nitrogenados.

La mayor parte de los animales terrestres evita este problema transformando los residuos de nitrógeno en ácido úrico o urea. La urea también es muy soluble en agua, pero solo se requieren 50 ml de agua para excretar 1 gr de N. Además de ser menos tóxica que el amoníaco, por cada molécula de urea se van 2 átomos de N. La desventaja de convertir NH_3 en urea es el consumo de ATP que se requiere. Este tipo de excreción está en relación general con el hábitat, los animales *Ureotéticos* (vertebrados con excepción de los teleósteos) producen la urea en el hígado a través del *Ciclo Ornitina-Urea*, en el cual se añaden 2 grupos amino y 1 molécula de CO_2 a la Ornitina para formar Arginina, de la cual se desprende la urea. Los peces teleósteos y muchos invertebrados utilizan la *Vía Uricolítica*, en la cual se produce urea a partir del ácido úrico.

El ácido úrico o la guanina constituyen la forma de excreción nitrogenada que utilizan aves, reptiles y muchos artrópodos terrestres. Contiene 4 átomos de N por molécula, es muy poco soluble en agua y se excreta como precipitado pastoso ya que solo se requieren 10 ml de agua por gr de N excretado. Los animales *Uricotélicos* excretan el nitrógeno que proviene directamente de la degradación de: Glicina, Aspartato y Glutamina. Este precipita fácilmente por su baja solubilidad como producto final. En general estos animales están adaptados a condiciones de escasez de agua, su excreción no requiere mucha agua y no contribuye a la tonicidad de la orina.

15. MECANISMO REGULADOR DEL FUNCIONAMIENTO RENAL

Los riñones reciben nervios del Sistema Simpático que inervan el *Aparato Yuxtaglomerular*, constituido por células de la *Arteriola Aferente* que están modificadas, ya que son células musculares que adquieren aspecto epitelioides y células secretoras que rodean a este segmento estrechamente adosado al Túbulo Contorneado Distal, que constituye la *Mácula Densa*. La activación nerviosa induce la liberación de *Renina* por parte del Aparato Yuxtaglomerular. La Renina es una enzima proteica que actúa sobre el *Angiotensinógeno* (α -globulina: glicoproteína sintetizada por el hígado y presente en el plasma) hidrolizándolo para formar *Angiotensina I*, la cual se convierte en *Angiotensina II* por acción enzimática.

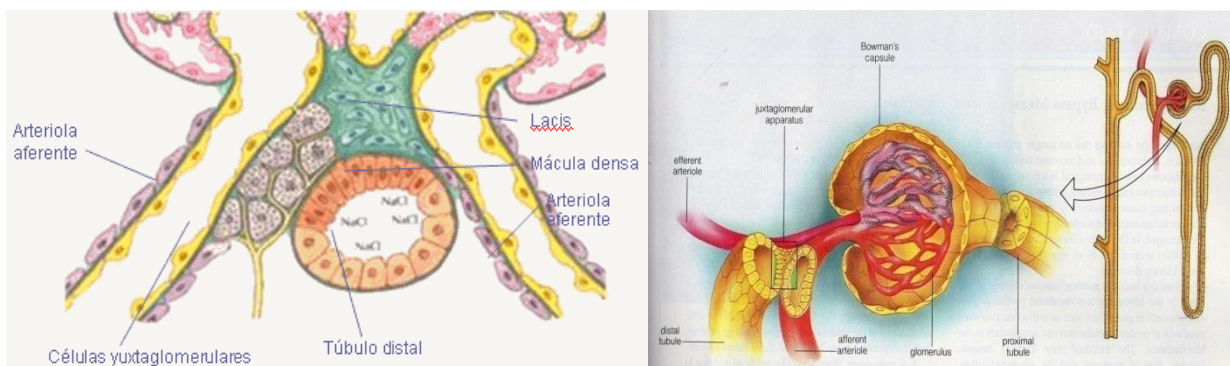


Fig. 23: Aparato Yuxtaglomerular (izq.) y su ubicación en la nefrona (der.).

La *Angiotensina II* es una hormona que provoca la vasoconstricción general, originando aumento de la Presión arterial, por ende aumento del flujo sanguíneo renal y aumento en la tasa de filtración glomerular. También provoca la liberación de *Aldosterona*, hormona producida por la corteza de las glándulas Suprarrenales, que actúa sobre los Túbulos Contorneados Proximal y Distal y el Asa de Henle aumentando la reabsorción de Na^+ , por activación de la Bomba de Na/K.

La tasa a la que se capta osmóticamente el agua a través del Conducto Colector depende de la permeabilidad al agua que presenta el epitelio que constituye la pared de este conducto. La hormona *Antidiurética (ADH)* o *Vasopresina*, segregada por el Hipotálamo a través de la Neurohipófisis, regula la permeabilidad al agua del Túbulo Colector controlando de esta

manera la cantidad de agua eliminada por orina. Cuanto mayor sea el nivel de *ADH* en sangre mayor será la permeabilidad del Túbulo Colector, más agua se reabsorberá de él y menor será el volumen de orina.

La *ADH* se segrega en respuesta al aumento de la osmolaridad plasmática o a la reducción de Presión arterial, factores que son detectados por osmoreceptores periféricos (región de la Vena Porta) y centrales (Hipotálamo). En el Túbulo Colector hay receptores específicos de *ADH* que inducen la inserción de moléculas de *Acuaporinas (AQP)* en la membrana apical de las células principales del túbulo. Son canales de agua que aumentan hasta 1000 veces la permeabilidad. Cuando la *ADH* es suprimida las *AQP* son desinsertadas de la membrana celular y se acumulan en vesículas citoplasmáticas donde pueden ser reutilizadas.

Los factores que disminuyen la concentración de la sangre, tales como la ingesta de grandes cantidades de agua o incrementan la *P* arterial (*Adrenalina*) envían señales al Hipotálamo para disminuir la producción de *ADH* y así excretar más agua en orina. Otras condiciones que suprimen la liberación de *ADH* son el estrés por frío y la ingesta de alcohol.

La *ADH* es también capaz de regular la reabsorción de urea en el final de los conductos colectores.

El *Peptido Cardíaco*, también conocido como *Péptido Natriurético Atrial (ANP)* o *Atriopeptina* es liberado a la sangre por el corazón en respuesta al aumento de la Presión Venosa. Tiene el efecto contrario al sistema Renina-Angiotensina, inhibe la reabsorción de agua y Na^+ en los túbulos renales, sobre todo en el Colector, actúa inhibiendo la liberación de *ADH*, de Renina y Aldosterona, provocando un aumento en la excreción de orina y de Na^+ .

16. REGULACION DEL pH POR EL RIÑÓN

Las células renales segregan hacia la luz del túbulo renal H^+ que extraen del citoplasma, por un sistema de contratransporte Na^+ dependiente, dejando OH^- en éste. Los H^+ segregados al lumen vuelven a la orina progresivamente ácida y allí reaccionan con el HCO_3^- para formar H_2O y CO_2 .

El ion HCO_3^- constituye una molécula pequeña que difunde fácilmente por el glomérulo al líquido tubular y debe ser reabsorbido para prevenir una intensa acidosis, resultante del exceso de ácido que quedaría en los líquidos corporales. Esta reabsorción no se consigue por bombeo activo de HCO_3^- sino transformándose en H_2O y CO_2 .

A su vez los H^+ reaccionan para dar H_2O , que también es recuperada por el organismo. En presencia de un exceso de ácido corporal los H^+ segregados por las células son atrapados en la orina en una forma impermeable, generalmente NH_4^+ o H_2PO_4 , que al ser moléculas muy polares no atraviesan la membrana, por lo que son eliminados por orina.

BIBLIOGRAFIA

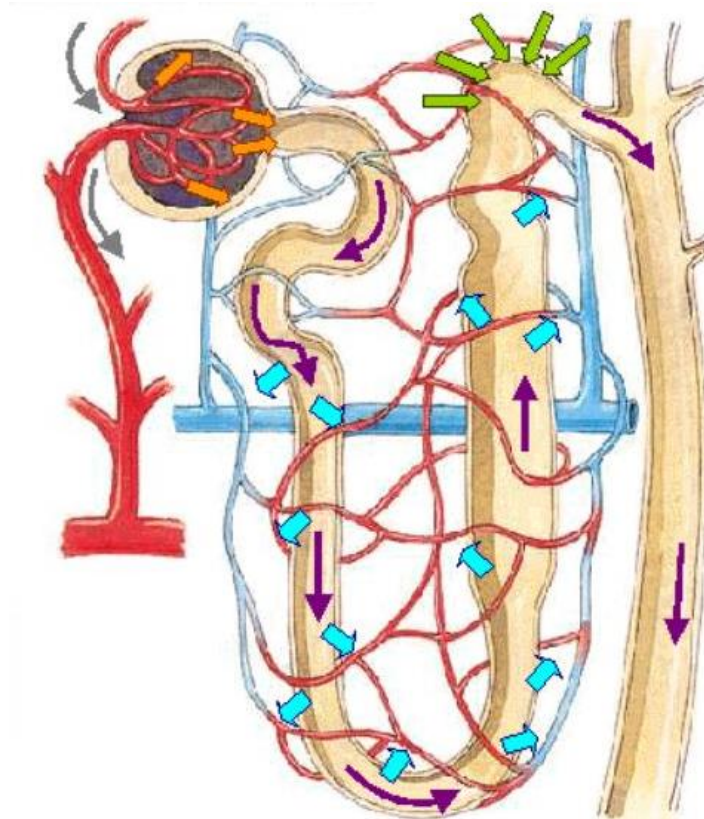
López JM, Rodríguez D. 2003. Función renal: conceptos generales. En Hernando Avendaño L. Nefrología clínica. Editorial Médica Panamericana. Madrid. ISBN 84-7903-622-2

Randall, D.; Burggren, W. & French, K. 2002. Eckert. Fisiología Animal. Mecanismos y adaptaciones. Interamericana- Mc Graw Hill- 4ta Edición. 790Ppp.

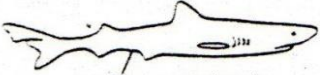



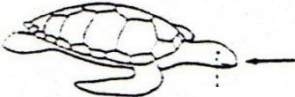

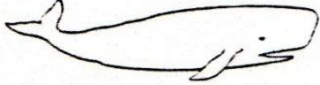
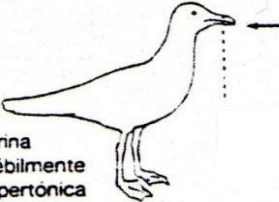
http://www.genomasur.com/BCH/BCH_libro/capitulo_15.htm Pagina web del CBC
Avellaneda. Consultado Dic./2016.

ACTIVIDADES

1. En el gráfico que se te presenta coloca los nombres de las estructuras que conforman la nefrona y señala qué procesos ocurren en cada porción.



2. Se dice que la nefrona opera como un sistema en contracorriente y multiplicación. Explica en qué consiste esto.
3. ¿A qué se debe que los únicos organismos capaces de producir una orina hipertónica sean algunas aves y mamíferos?
4. Observa el siguiente cuadro y completa para cada animal qué mecanismos de control posee para mantener estable su concentración osmótica.

	Concentración de sangre en relación con el medio	Concentración de orina en relación a la sangre	
Elasmobranquiomano	Isotónica	Isotónica	 NaCl hipertónico de la glándula rectal
Teleosteo marino	Hipotónica	Isotónica	
Teleosteo de agua dulce	Hipertónica	Fuertemente hipotónica	
Anfibio	Hipertónica	Fuertemente hipotónica	
Reptil marino	Hipotónica	Isotónica	
Mamífero del desierto	—	Fuertemente hipertónica	
Mamífero marino	Hipotónica	Fuertemente hipertónica	
Ave marina	—	Débilmente hipertónica	 Orina débilmente hipertónica
Ave terrestre	—	Débilmente hipertónica	