

ASPECTOS COMPARATIVOS DE LA MORFOLOGÍA DEL RIÑÓN DE LOS PECES

COMPARATIVE ASPECTS OF KIDNEY MORPHOLOGY OF FISH

Silvia E. PLAUL¹; Alcira O. DÍAZ²; Claudio G. BARBEITO¹

¹Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Nacional de La Plata. Argentina. ²Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional Mar del Plata. Argentina.

RESUMEN.

En los peces los riñones no solo permiten la excreción de desechos sino que también son fundamentales para la osmorregulación y la hemopoyesis. La observación microscópica permite diferenciar una parte craneal en donde existe una mayor proporción de tejido hemolinfopoyético y endocrino, y otra caudal cuya morfología se relaciona con la eliminación de los desechos metabólicos y el control del balance osmótico. En su ontogenia, la porción craneal del riñón deriva del pronefros y la porción caudal, del mesonefros. Esta última, en los animales adultos se denomina opistonefros y se encuentra formada por el tejido excretor (nefronas y túbulos colectores) y el tejido intersticial linfoide. El grado de desarrollo de las nefronas difiere entre los diferentes grupos, pero en general, se hallan compuestas por el corpúsculo renal y el túbulo renal, este último se puede dividir en varios segmentos. Los túbulos renales se reúnen en los túbulos colectores. El objetivo principal de esta revisión es describir la morfología renal en peces estableciendo su relación con las necesidades ambientales.

Palabras claves: nefronas, peces, ambientes marinos, ambientes dulceacuícolas.

ABSTRACT.

In fish kidneys not only allow the excretion of waste but also are essential for osmoregulation and hemopoiesis. Microscopic observation differentiates two zones in the kidneys, a cranial part where there is a greater proportion of haemolymphopoietic and endocrine tissue, and other caudal whose morphology is related to the elimination of metabolic wastes and control of osmotic balance. Embryologically, the cranial portion derives from pronephros and caudal portion from mesonephros. The latter, in adult animals is called opistonefric and is formed by the excretory tissue (nephrons and collecting ducts) and lymphoid interstitial tissue. The degree of development of the nephrons differs between different groups, but in general, they are composed of the renal corpuscle and renal tubule or urine tubule, the latter can be divided into several segments. The renal tubules are reunited at collecting tubules. The main objective of this review is to describe renal morphology and its relation to environmental requirements.

Keywords: nephrons, fish, marine environments, freshwater environments.

Recibido octubre 18, 2011 - Aceptado mayo 24, 2012

* Correspondencia de autor: Silvia E. Plaul. Cátedra de Histología y Embriología, Facultad de Ciencias Veterinarias, UNLP. Calle 60 y 118 s/n, Tel. 0221 4236663/4 Int. 414 (CP 1900). La Plata, Argentina. e-mail: splaul@fcnym.unlp.edu.ar

INTRODUCCIÓN

Los riñones se encuentran en todos los vertebrados y su principal función es la eliminación de desechos, pero en los peces, junto con las branquias actúan en la osmorregulación. Además, la porción craneal de éstos órganos es hematopoyética, por lo que Zapata *et al.* (1) y Powell (2) la consideran el equivalente a la médula ósea de mamíferos.

Los riñones son órganos pares, aunque en algunos peces se han fusionado bilateralmente (3), su forma es variable entre las especies. Se encuentran situados a lo largo de la superficie ventral de la columna vertebral, en posición dorsal con respecto a la vejiga natatoria (2, 4, 5). Embriológicamente la porción craneal o cabeza del riñón deriva del pronefros y el tronco o porción caudal, de la región posterior del mesonefros conocida como opistonefros (6). Las porciones craneal y caudal del riñón se pueden diferenciar macroscópicamente en los cipriniformes y los siluriformes; pero no son tan evidentes en otros peces como los anguiliformes, salmoniformes y ateriniformes (1, 3, 6, 7, 8, 9).

La parte cefálica o craneal se encuentra formada por tejido hemolinfopoyético y endocrino. La porción endocrina incluye el tejido interrenal, las células cromafines y los corpúsculos de Stannius. La porción caudal, se encuentra formada por el tejido excretor (nefronas y túbulos colectores) y el tejido intersticial linfoide y, por lo tanto, esta porción es la que se encuentra relacionada con la eliminación de los desechos metabólicos y el control del balance osmótico (3, 6, 10, 11).

La estructura de las nefronas es muy variable. En los teleósteos marinos las nefronas se reducen, falta el túbulo distal y en algunos casos llegan a ser aglomerulares; en cambio, en las lampreas y en los peces

óseos dulceacuícolas, las nefronas se hallan bien desarrolladas y presentan varias divisiones en sus túbulos (Fig. 1) (6, 12, 13, 14, 15).

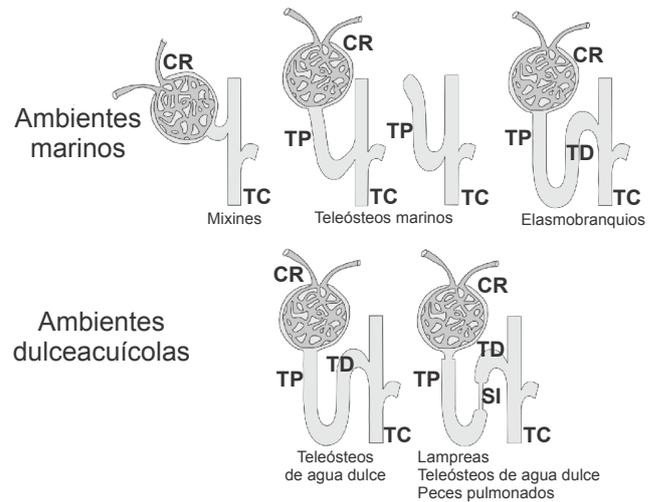


Figura 1. Esquema de las nefronas de los diferentes grupos de peces. Las nefronas se han representado de manera esquemática y sin tener en cuenta la escala. Dibujo original de Silvia E. Paul. CR: corpúsculo renal, SI: segmento intermedio, TC: túbulo colector, TD: túbulo distal, TP: túbulo proximal.

En general, las nefronas de los peces se pueden dividir en varios segmentos (Fig. 2). Estos túbulos se denominan de acuerdo a su trayecto, proximal y distal; en ellos el ultrafiltrado se modifica convirtiéndose en la orina primitiva que llega a los túbulos colectores.

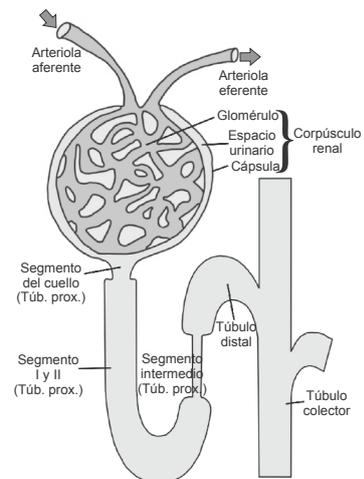


Figura 2. Esquema de los componentes de una nefrona de un teleósteo tipo. Los diferentes componentes de la nefrona se han representado sin tener en cuenta la escala. Dibujo original de Silvia E. Paul.

El presente trabajo es una revisión bibliográfica de la estructura morfológica del riñón de los peces y su relación con el medio en donde viven, pero además hemos incorporado datos e imágenes provenientes de material propio que fue estudiado bajo microscopía óptica y electrónica. Este material incluye muestras de los peces dulceacuícolas *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758, *Corydoras paleatus* Jenyns, 1842, *Odontesthes bonariensis* Valenciennes, 1835 y los peces marinos *Merluccius hubbsi* Marini, 1933 y *Micropogonias furnieri* Linnaeus, 1766.

Corpúsculo renal

Los corpúsculos renales se encuentran dispersos por todo el riñón caudal y presentan las características básicas descritas en los demás vertebrados. Se hallan formados por redes capilares, conocidas como glomérulos, cada uno rodeado por una cápsula de células epiteliales constituida por dos capas: la hoja parietal, de células planas típicas, y la hoja visceral, formada por células especializadas denominadas podocitos (Fig. 3) (4, 6, 7, 9, 16, 17, 18). A través de las paredes de los capilares se produce el ultrafiltrado sanguíneo, carente de células sanguíneas y proteínas, que pasa hacia los túbulos renales. En la membrana de filtración se pueden distinguir tres componentes: los podocitos, las células endoteliales y, entre ellas, la lámina basal (Fig. 4). Esta última es más gruesa en las especies marinas que en las de agua dulce (9, 17).

En las especies de ambientes marinos los corpúsculos renales son escasos y pequeños en comparación con las especies dulceacuícolas (7, 9, 13, 17, 19); y en algunos casos llegan a desaparecer, como por ejemplo, en los peces antárticos o nototénidos (20, 21), en los lófididos (22) y en los peces de aguas profundas o ateleopólidos (23), entre otros.

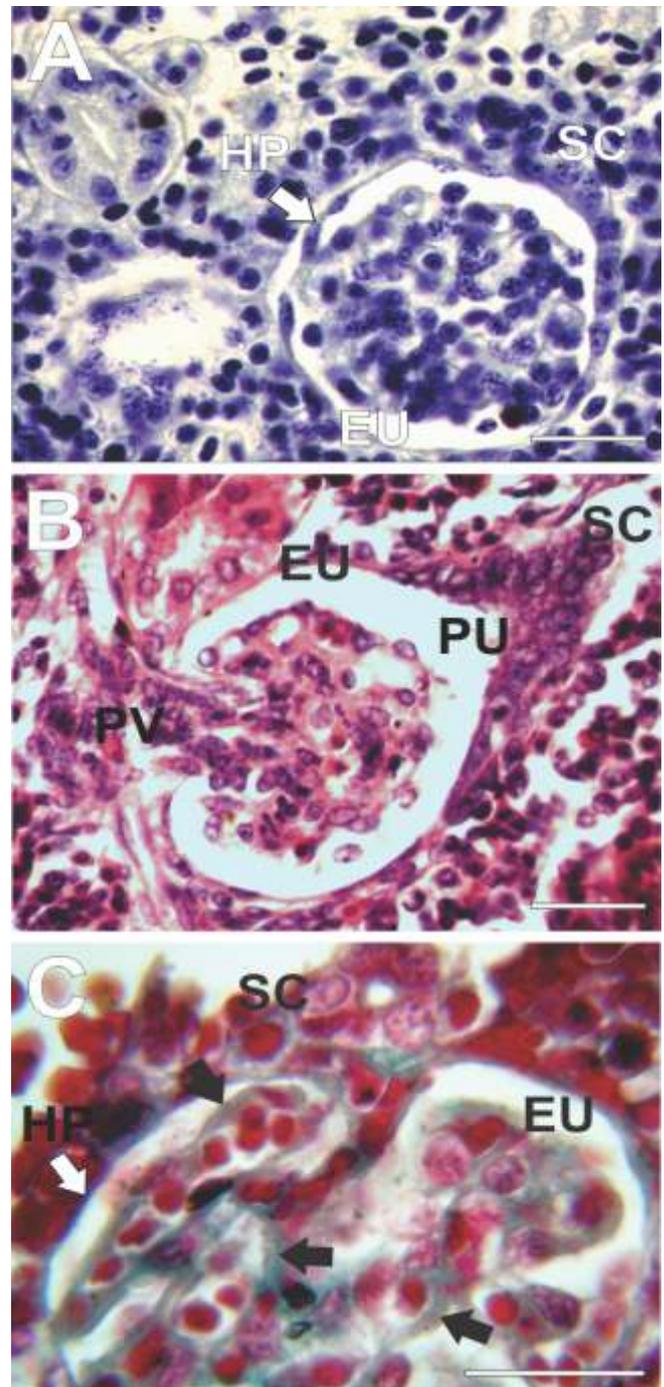


Figura 3. A. Corpúsculo renal de *Corydoras paleatus*, en el que se observa la hoja parietal de la cápsula (flecha), Azul de toluidina pH 5,6. B. Corpúsculo renal de *Odontesthes bonariensis*, se observan ambos polos, H-E. C. Mayor magnificación del corpúsculo renal de *C. paleatus*, las flechas negras señalan la membrana basal del endotelio capilar, la blanca, la hoja parietal de la cápsula, Tricrómico de Masson. Escala: 20 μ m. (Fotos: Lic. Silvia E. Plaul, microscopio óptico Olympus CX 31 equipado con una cámara Olympus U-CMAD3 perteneciente a la Cátedra de Histología y Embriología, FCV, UNLP).

EU: espacio urinario, HP: hoja parietal de la cápsula, PU: polo urinario, PV: polo vascular, SC: segmento del cuello.

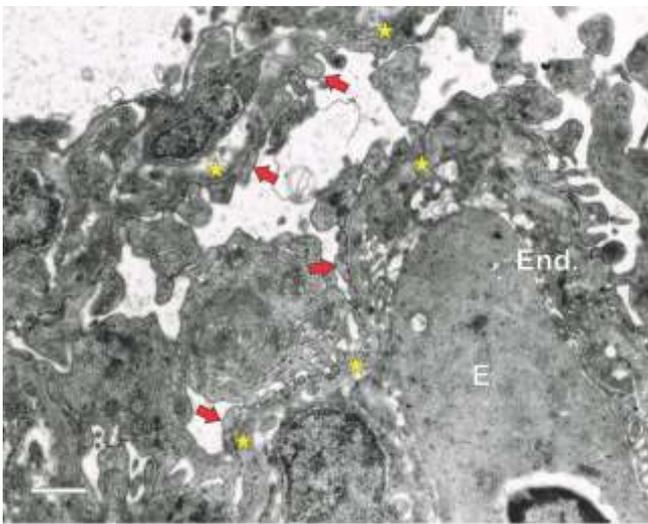


Figura 4. Microfotografía electrónica de transmisión de un sector del glomérulo de *Micropogonias furnieri*, donde se observa la membrana de filtración con los pedicelos de los podocitos (flechas rojas) y la lámina basal (estrellas). Escala: 1 µm. (Fotos: Dra. Alcira O. Díaz, microscopio electrónico JEOL JEM 1200-EXII perteneciente a la FCV, UNLP).
E: eritrocito, End.: endotelio capilar.

Túbulo renal

El túbulo renal conecta el corpúsculo con los túbulos colectores, que vierten la orina en los conductos opistonéfricos. Cada túbulo renal posee diferentes regiones morfofisiológicas, que se denominan segmentos.

El túbulo proximal, se halla dividido en: el segmento del cuello, los segmentos I y II y el segmento intermedio, estas regiones se encuentran bien desarrolladas en los peces dulceacuícolas. El segmento del cuello, generalmente es una porción corta que surge de la transformación de las células de la hoja parietal de la cápsula (Fig. 3A y 3B). Se halla compuesto de células cuboidales con largas cilias y microvellosidades (6, 7, 9).

El segmento I del túbulo proximal se compone de un epitelio cilíndrico que presenta en su superficie apical abundantes cilias y microvellosidades (Fig. 5A, B), estas últimas ocupan buena parte del lumen (4). El segmento II se compone de células cúbicas (16) (Fig. 5C) que también presentan microvellosidades y cilias en su

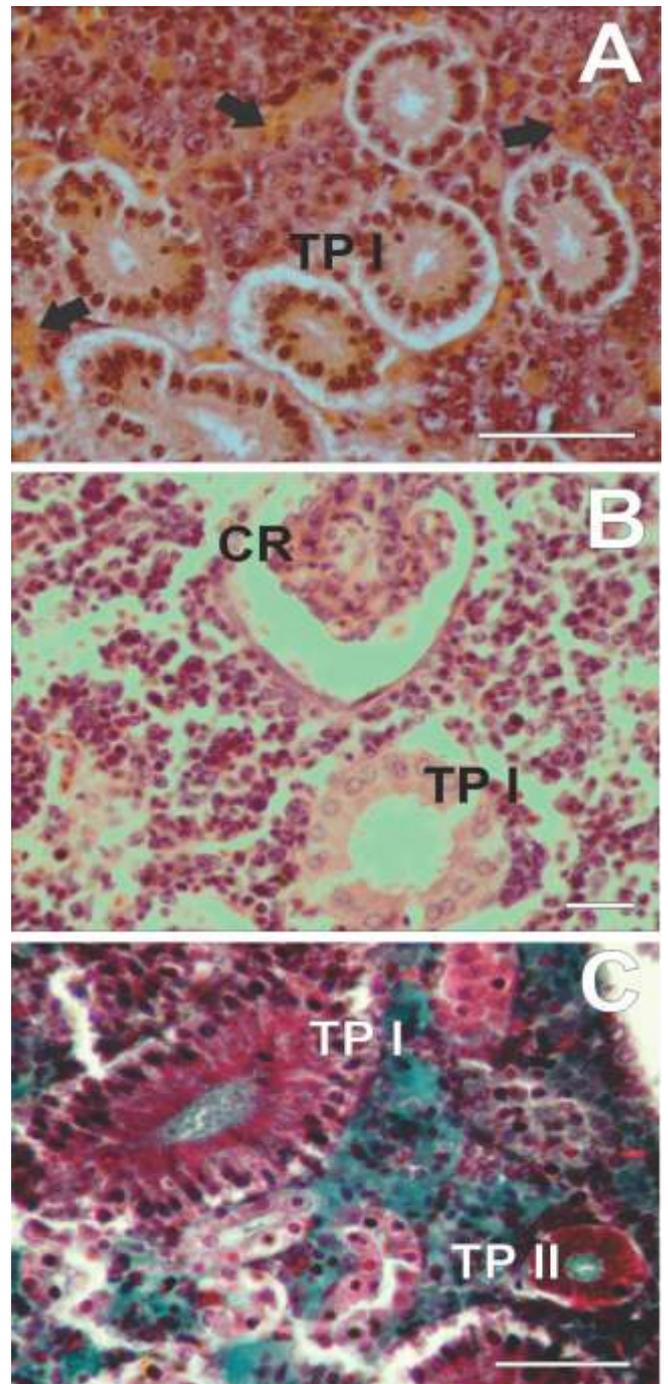


Figura 5. Túbulo proximal de especies dulceacuícolas. A. Segmento I del túbulo proximal de *Cyprinus carpio*, se observa en la luz de los túbulos cilias y microvellosidades. Las flechas señalan células pigmentadas aisladas, H-E. B. Segmento I del túbulo proximal de *O. bonariensis*, H-E. C. Segmentos I y II del túbulo proximal de *C. paleatus*, se observa la diferencia en la altura del epitelio y en la coloración, Tricrómico de Masson. Escala: 20 µm. (Fotos: Lic. Silvia E. Paul, microscopio óptico Olympus CX 31 equipado con una cámara Olympus U-CMAD3 perteneciente a la Cátedra de Histología y Embriología, FCV, UNLP).
CR: corpúsculo renal, SC: segmento del cuello, TP I: segmento I del túbulo proximal, TP II: segmento II del túbulo proximal.

ápice, pero se diferencia del segmento I porque las microvellosidades se reducen y la luz tubular se hace más amplia (Fig. 6) (4, 7). Este segmento es largo y por lo tanto ocupa una considerable porción de la nefrona y es una región de intensa actividad metabólica (6, 9, 18). El segmento intermedio está presente en algunas especies dulceacuícolas y eurihalinas (6, 7), generalmente es corto y está formado por células cúbicas multiciliadas (Fig. 7A, B) (4, 16), se lo considera una porción especializada del segmento II del túbulo proximal.

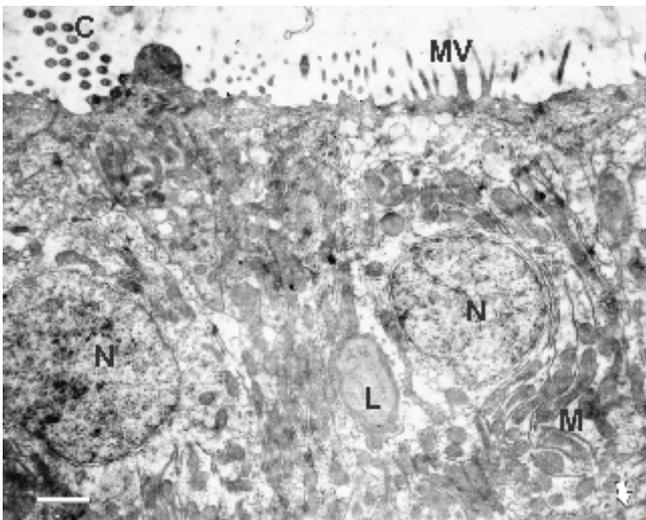


Figura 6. Microfotografía electrónica de transmisión del segmento II del túbulo proximal de *M. furnieri*. Se observan células cúbicas con abundantes mitocondrias, y en la superficie luminal cilias y microvellosidades. La flecha indica la posición de la lámina basal. Escala: 4 µm. (Fotos: Dra. Alcira O. Díaz, microscopio electrónico JEOL JEM 1200-EXII perteneciente a la FCV, UNLP). C: cilias, L: linfocito, M: mitocondrias, MV: microvellosidades, N: núcleo.

El túbulo distal posee un epitelio columnar bajo o cúbico, se reconoce porque se colorea más débilmente con la eosina y carece de microvellosidades (Fig. 7A) (6, 16). Ojeda et al. (4), realizaron estudios en *Protopterus dolloi* (Sarcopteryiigy, Dipnoi), y dividieron el túbulo distal en dos segmentos (I y II). El segmento I está formado por células columnares caracterizadas por presentar en la superficie lateral proyecciones a modo de laberinto y en la superficie apical microvellosidades cortas y gruesas. En el segmento II, han podido

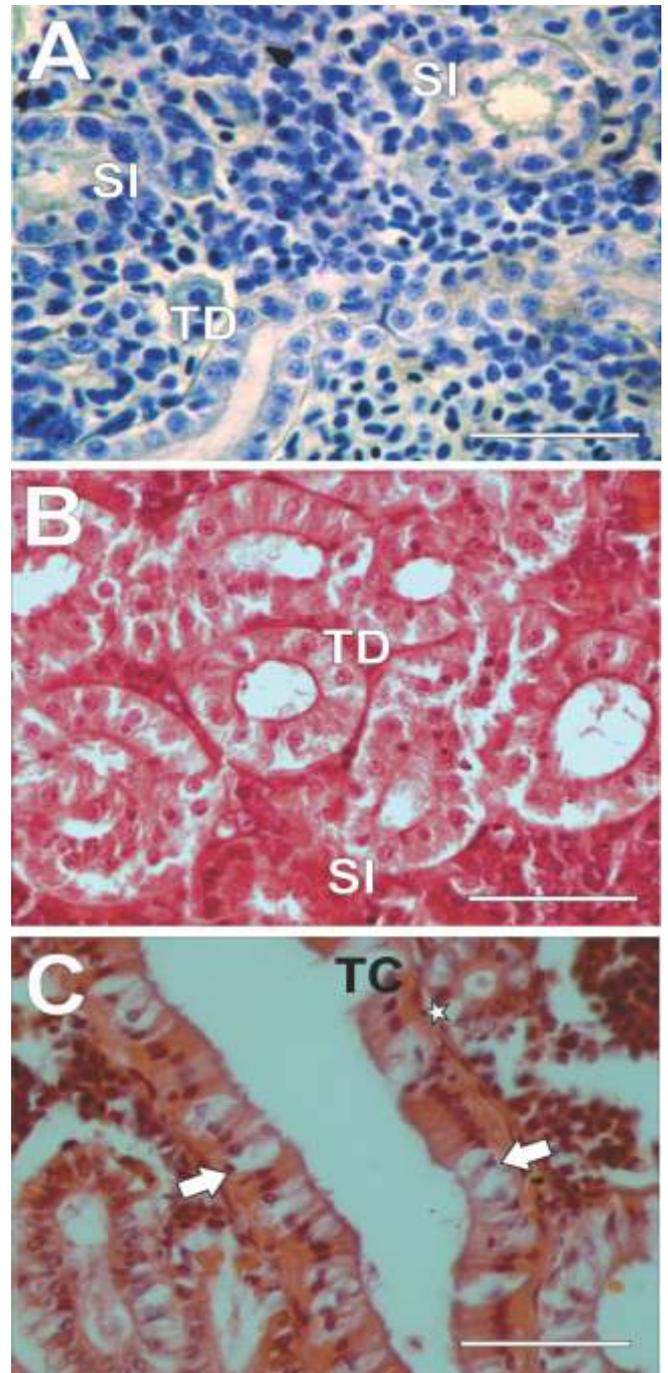


Figura 7. Diferentes sectores de la nefrona y el túbulo colector de especies dulceacuícolas. A. Segmento intermedio (SI) y túbulo distal (TD) de *C. paleatus*. Se observa entre los túbulos el tejido linfóide con elementos sanguíneos en distintos grados de maduración, Azul de toluidina pH 5,6. B. SI y TD de *C. carpio*, Tricrómico de Masson. C. Túbulo colector de *O. bonariensis*, se han podido diferenciar dos tipos celulares, las flechas señalan las células en matraz, H-E. Escala: 20 µm. (Fotos: Lic. Silvia E. Plaul, microscopio óptico Olympus CX 31 equipado con una cámara Olympus U-CMAD3 perteneciente a la Cátedra de Histología y Embriología, FCV, UNLP). SI: segmento intermedio, TC: túbulo colector, TD: túbulo distal, ★ tejido conjuntivo.

diferenciar dos tipos celulares, las células principales, con características similares a aquellas de la primera porción y las células en matraz. En cambio, en *Latimeria chalumnae* (Sarcopterygy, Coelacanthimorpha), Jara y Wilkins (24), han hallado un solo tipo celular en el túbulo distal, formado por células cúbicas binucleadas y sin borde en cepillo. La función de este túbulo se halla relacionada con la conservación de sales, por este motivo en los teleósteos marinos se encuentra ausente (7,9,18).

Túbulo colector

Estos túbulos recogen la orina formada en las nefronas. Se encuentran rodeados de una capa de tejido conjuntivo (Fig. 7C) que aumenta de grosor en los túbulos mayores (9). Poseen un epitelio que varía de columnar bajo a pseudoestratificado. Los límites celulares son en general nítidos. Ojeda *et al.* (4) y Plaul, Barbeito y Díaz (obs. pers.) han podido diferenciar dos tipos celulares (Fig. 7C), que han llamado células principales y células en matraz.

Tejido intersticial

El tejido linfóide de la porción craneal del riñón y el tejido intersticial de la porción renal caudal son tejidos hematopoyéticos en los teleósteos (Fig. 8A). En este último tejido se encuentran elementos sanguíneos; como hemoblastos, eritroblastos en distintos grados de maduración, linfocitos y macrófagos (25).

Distribuidos en este tejido se pueden encontrar centros melano-macrófagos (CMM) (Fig. 8), que son grupos de macrófagos pigmentados que se asocian principalmente con el sistema endocítico mononuclear de los órganos hemolinfopoyéticos, que en teleósteos son los riñones y el bazo (26). Estudios comparativos realizados en estos centros demuestran que varían en

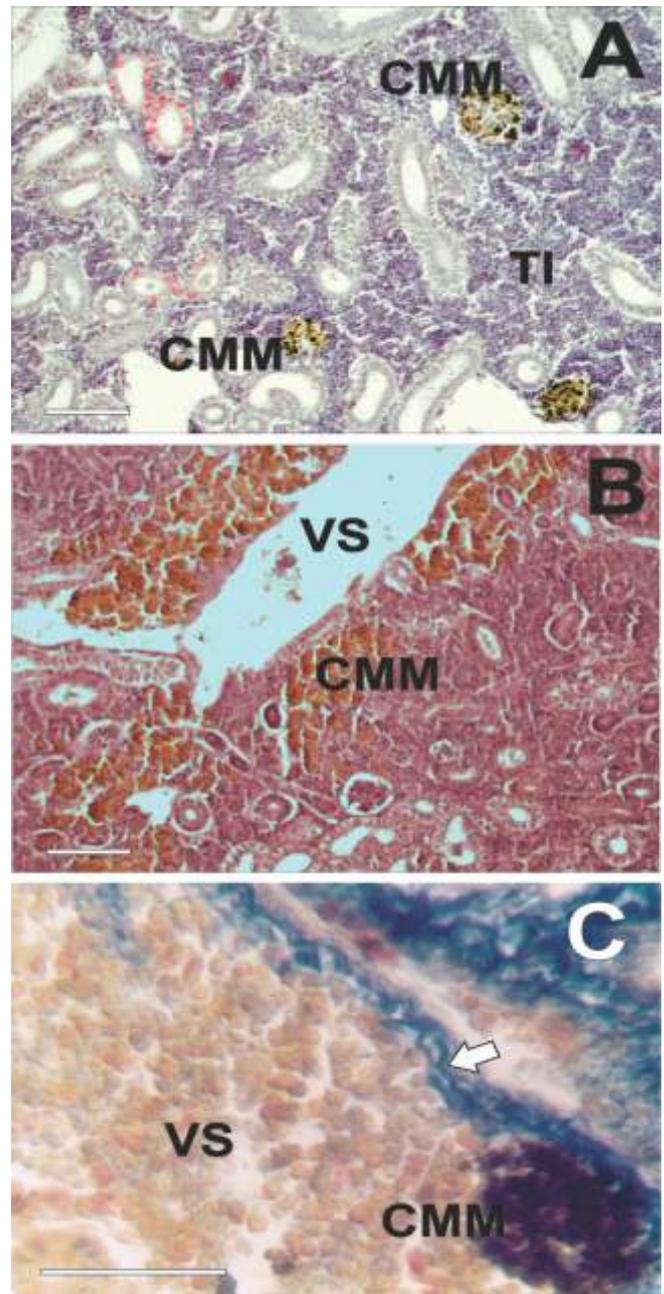


Figura 8. Centros melano-macrófagos (CMM). A. En *O. bonariensis* se pueden encontrar CMM bien circunscriptos distribuidos en el tejido linfóide intersticial, Azul de toluidina. B. Los CMM de *C. carpio* se observan de manera difusa, principalmente alrededor de los grandes vasos sanguíneos, H-E. C. En *Merluccius hubbsi* los CMM también se hallan alrededor de los grandes vasos sanguíneos pero de manera circunscripta. La flecha señala el endotelio y las fibras reticulares, Tricrómico de Heidenhain Azán Mallory. (Fotos: A y B: Escala: 80µm. Lic. Silvia E. Plaul, microscopio óptico Olympus CX 31 equipado con una cámara Olympus U-CMAD3 perteneciente a la Cátedra de Histología y Embriología, FCV, UNLP. Foto C: Escala: 30 µm. Dra. Alcira. O. Díaz, microscopio óptico Carl Zeiss NU2 Jena perteneciente al Lab. de Histología e Histoquímica, FCEyN, UNMDP). CMM: centro melano-macrófagos, TI: tejido intersticial, VS: vaso sanguíneo.

número, tamaño y pigmentación en relación con la edad, estado de nutrición y salud (26, 27, 28, 29, 30). Se caracterizan por la presencia de diversos pigmentos como lipofuscinas, melanina, hemosiderina y ceroides en diferente concentración (29, 31, 32, 33, 34).

Corpúsculos de Stannius

Los corpúsculos de Stannius se observan en la superficie renal como un par de pequeños nódulos de color blanquecino, localizados en la zona intermedia entre la porción craneal y caudal del riñón (30, 35). Son glándulas endocrinas que participan en la homeostasis del calcio en los peces holósteos y teleósteos, y según las especies, adoptan forma esférica o multilobulada (36). Entre los peces óseos, la regulación del calcio involucra dos factores, uno hipercalcemiente proveniente de la hipófisis, que es la prolactina (PRL) (37) y otro hipocalcemiante secretado a partir de los corpúsculos de Stannius (38). En los ciclóstomos y los elasmobranquios se desconoce la manera en que se realiza esta regulación (39).

Las células de los corpúsculos de Stannius se disponen de manera lineal, y se hallan apoyadas sobre membranas basales ricas en fibras de reticulina. En el citoplasma se observan gránulos PAS positivos, que secretan una proteína hipocalcemiante glicosilada denominada stannioalcina, hipocalcina o teleocalcina (STC) (9, 38, 39, 40, 41).

Se ha demostrado tanto en los teleósteos de ambientes dulceacuícolas como eurihalinos, que estas glándulas contienen distintas poblaciones celulares (42). En *Onchorhynchus mykiss* (43, 44), *Fundulus heteroclitus*, *Carassius auratus* (45), *Oreochromis mossambicus* (46), *Onchorhynchus kisutch* (47) y *Anguilla anguilla* (38) se ha informado la presencia de dos

poblaciones celulares, denominadas tipo I (PAS positivo) con actividad hipocalcemiante y tipo II (PAS negativo) de función desconocida. En contradicción con lo mencionado anteriormente, Amhad et al. (40) han observado en la especie dulceacuícola *Heteropneustes fossilis*, una población celular homogénea, con células que presentan características estructurales muy similares a las tipo I. Por otra parte, en los peces marinos estudiados, *Gadus morhua*, *Pleuronectes platessa* (42), *Opsanus tau* (48), *M. hubbsi* y *M. furnieri* (7), se encontró un solo tipo celular.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Los peces marinos se encuentran en constante peligro por la eliminación de agua a través de las branquias. La retención de agua es necesaria y por ese motivo el volumen de la orina es reducido. La escasa orina excretada contiene varios electrolitos di y trivalentes como Ca^{2+} , Mg^{2+} , SO_4^{2-} y PO_4^{3-} , y productos nitrogenados como creatinina, creatina y óxido de trimetilamina. Los electrolitos monovalentes como el Na^+ y Cl^- se excretan principalmente por las branquias (6). Los mixines presentan un corto túbulo que conecta el corpúsculo renal con el conducto excretor. En los elasmobranquios y teleósteos marinos la nefrona se reduce, desapareciendo en éstos últimos el túbulo distal e incluso también el corpúsculo renal, que cuando se halla presente, es de pequeño tamaño. El túbulo proximal carece de segmento del cuello e intermedio, en consecuencia, el filtrado se mueve mucho más lento debido a que no se halla sometido a la acción de las ciliadas del epitelio. De esta manera, el volumen de orina se reduce y la pérdida de agua es mínima (15).

En cambio, las lampreas y los peces óseos dulceacuícolas, presentan una nefrona bien

desarrollada (6, 12, 15) con corpúsculos renales de gran tamaño y, al igual que el resto de la nefrona, adaptados para producir abundante orina. Los dos segmentos ciliados, el sector del cuello y el segmento intermedio, aceleran el paso del filtrado.

En el segmento distal se reabsorben activamente sales (13, 15). En estos animales la principal función del riñón es excretar grandes cantidades de agua que entra al cuerpo a través de las branquias. Esta orina es muy diluida y posee una concentración baja en electrolitos. Por otro lado, los principales órganos que eliminan los residuos nitrogenados son las branquias (6).

En conclusión, se debe resaltar que la estructura de las nefronas difiere entre distintos peces. A partir de los trabajos consultados en esta revisión, la principal fuente de variación no sería la posición filogenética de cada taxón sino las necesidades ambientales. Dentro de las características diferenciales se puede remarcar que en los teleósteos marinos las nefronas se reducen y desaparece el túbulo distal, los corpúsculos renales son escasos y pequeños (7, 9, 13, 17) y, en algunos casos están ausentes. En cambio, en las lampreas y en los peces óseos dulceacuícolas, las nefronas se hallan bien desarrolladas con varias divisiones en sus túbulos.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Zapata AG, Chibá A, Varas A. (1996) Cells and tissues of the immune system of fish. En: The fish immune system. Organism, pathogen, and environment. (Iwama G., Nakanishi T., eds.). San Diego: Academic Press. Pp. 1-62.
- Powell DV. (2000) Immune system. Gross functional anatomy. En: The laboratory fish. (Ostrander, G.K., ed.) London: Academic Press. Pp. 219-223.
- Grizzle JM, Rogers WA. (1976) Excretory system. En: Anatomy and histology of the channel catfish. Auburn Printing Inc., Auburn University, Agr. Exptl. Station. pp. 35-39.
- Ojeda JL, Icardo JM, Wong WP, Ip YK. (2006) Microanatomy and ultrastructure of the kidney of the African lungfish *Protopterus dolloi*. *Anat Rec A*; 288A: 609-625.
- Cousseau MB. (2010) Capítulo 5. Los peces óseos (Clases Actinopterygii y Sarcopterygii). En: Ictiología. Aspectos fundamentales. La vida de los peces sudamericanos. 1r. Ed. EUDEM, Argentina. Pp. 239-461.
- Takashima F, Hibiya T. (1995) An atlas of fish histology. Normal and pathological features. Ed. Kodansha Ltd. (Tokyo, Japon). Pp. 116.
- Díaz AO, Devicenti CV, Ricci L, Goldemberg AL. (1996) Comparative histology and histochemistry of hake (*Merluccius hubbsi*) and white croaker (*Micropogonias furnieri*) kidney. *J Anim Morphol Physiol*; 43(1): 59-63.
- Jiménez A, Esteban FJ, Sánchez-López AM, Pedrosa JA, Del Moral ML, Hernández R, Blanco S, Barroso JB, Rodrigo J, Peinado MA. (2001) Immunohistochemical localisation of neuronal nitric oxide synthase in the rainbow trout kidney. *J Chem Neuroanatomy*; 21: 289-294.
- Díaz AO, Goldemberg AL. (2004) Capítulo 6. Sistema excretor en peces. En: Temas de Histología y Embriología Animal. Parte 3. Análisis Nessi y col. Ed. Inarbite (Buenos Aires). 2ª edición. Pp. 85-92.
- Yasutake WT, Wales JH. (1983) Microscopic anatomy of salmonids: an atlas. U.S. Fish Wildlife Serv., Res. Publ. 150. Pp. 190.
- Ellis AE, Roberts RJ, Tytler P. (1989) The anatomy and physiology of teleosts. En: Fish Pathology, 2nd. Ed., R.J. Roberts ed., Bailliere Tindall (London). Pp. 13-55.
- Trump BF, Jones RT, Sahaphong S. (1975) Cellular effects of mercury on fish kidney tubules En: The Pathology of Fishes, Eds. W.E. Ribelin y G. Migaki, Univ. Wisconsin Press (Madison, Wisconsin): 585-612.
- Hill RW, Wise GA, Anderson M. (2006) Capítulo 26. Fisiología hidrosalina: de los animales en sus hábitats. En: Fisiología Animal. Editorial Médica Panamericana S.A. Pp. 811-855.
- Kardong KV. (2007) Capítulo 14. El sistema urogenital. En: Vertebrados. Anatomía comparada, función y evolución. 4ta. Ed. McGraw Hill Interamericana. Pp. 538-584.
- Bone Q, Moore RH. (2008) Chapter 6. Osmoregulation and ion balance. En: Biology of fishes. 3er. Ed. Abingdon, UK. Taylor & Francis Group. Pp. 161-187.
- Bucher F, Hofer R. (1993) Histological and enzyme histochemical changes in the kidney of male bullhead (*Cottus gobio*) during the spawning period. *J Fish Biol*; 42: 403-409.
- Ojeda JL, Icardo JM, Domezain A. (2003) Renal corpuscle of the sturgeon kidney: an ultrastructural, chemical dissection, and lectin-binding study. *Anat Rec A*; 272A: 563-573.
- Resende AD, Lobo-da-Cunha L, Malhão F, Franquinho F, Montero RAF, Rocha E. (2010) Histological and stereological characterization of Brown Trout (*Salmo trutta f. fario*) trunk kidney. *Microsc Microanal*; 16: 677-687.
- Lagler KF, Bardach JE, Miller RR, May Passino DR. (1984) Capítulo 9. Excreción y regulación osmótica. En: Ictiología. AGT Ed., S. A. México. Pp. 247-262.

20. Gheng CC, Chen L, Near TJ, Jin Y. (2003) Functional antifreeze glycoprotein genes in temperate-water New Zealand nototheniid fish infer an Antarctic evolutionary origin. *Mol Biol Evol*; 20(11): 1897-1908.
21. Verde C, Giordano D, Russo R, Riccio A, Coppola D, di Prisco G. (2011) Evolutionary adaptations in antarctic fish: the oxygen-transport system. *Oecol Aust*; 15(1): 40-50.
22. Ericsson JLE, Olsen S. (1970) On the fine structure of the aglomerular renal tubule in *Lophius piscatorius*. *Z Zellforsch*; 104: 240-258.
23. Ozaka C, Yamamoto N, Somiya H. (2009) The aglomerular kidney of the deep-sea fish, *Ateleopus japonicus* (Ateleopodiformes: Ateleopodidae): Evidence of wider occurrence of the aglomerular condition in teleostei. *Copeia*; 3: 609-617.
24. Jarial MS, Wilkins JH. (2010) Structure of the kidney in the coelacanth *Latimeria chalumnae* with reference to osmoregulation. *J Fish Biol*; 76: 655-668.
25. Vigliano F, Bermúdez R, Nieto JM, Quiroga MI. (2009) Ultrastructure of haemopoietic organs of the Argentinean silverside (*Odontesthes bonariensis*). *Acta Microsc*; 18: 677-678.
26. Agius C, Roberts RJ. (2003) Melano-macrophage centres and their role in fish pathology. *J Fish Dis*; 26: 499-509.
27. Agius C. (1980) Phylogenetic development of melano-macrophage centres in fish. *J Zool*; 191: 11-31.
28. Agius C, Roberts RJ. (1981) Effects of starvation on the melanomacrophage centers of fish. *J Fish Biol*; 19: 161-169.
29. Macchi GJ, Romano LA, Christiansen HE. (1992) Melano macrophage centres in whitemouth croaker *Micropogonias furneri*, as biological indicators of environmental changes. *J Fish Biol*; 40: 971-973.
30. Domitrovic HA. (2000) Histología e histopatología del riñón de *Cichlasoma dimerus* (Pisces, Cichlidae). Universidad Nacional Del Nordeste. Comunicaciones Científicas y Tecnológicas 2000.
31. Wood EM, Yasutake BA. (1956) Ceroid in fish. *American J Pathol*; 32: 591-603.
32. Wolke RE, Murchelano RA, Dickstein C., George CJ. (1985) Preliminary evaluation of the use of macrophage aggregates (MA) as fish health monitors. *Bull Environ Contam Toxicol*; 35: 222-227.
33. Herraiz MP, Zapata AG. (1991) Structural characterization of the melanomacrophage centres (MMC) of goldfish *Carassius auratus*. *Eur J Morphol*; 29(2): 89-102.
34. González G, Crespo S, Brusle J. (1993) Histo-cytological study of the liver of the cabrilla sea bass, *Serranus cabrilla* (Teleostei, Serranidae), an available model for marine fish experimental studies. *J Fish Biol*; 43: 363-73.
35. Younson JH. (2007) Peripheral endocrine glands. II. The adrenal glands and the corpuscle Stannius. *Fish Physiol*; 26: 457-513.
36. Butler DG, Zhang DH. (2001) Corpuscles of Stannius secrete rennin and isorenin that regulates cardiovascular function in freshwater North American eels, *Anguilla rostrata* LeSueur. *Gen Com Endocrinol*; 124: 199-217.
37. Kaneko T, Hirano T. (1993) Role of prolactin and somatolactin in calcium regulation in fish. *J Exp Biol*; 184: 31-45.
38. Schein V, Cardoso JCR, Pinto PIS, Anjos L, Silva N, Power DM, Canário AVM. (2012) Four stanniocalcin genes in teleost fish: Structure, phylogenetic analysis, tissue distribution and expression during hypercalcemic challenge. *Gen Comp Endocr*; 175(2): 344-356.
39. Norris DO. (2007) Bioregulation of calcium and phosphate homeostasis: Calcium and phosphate homeostasis in non-mammalian vertebrates. En: *Vertebrate Endocrinology*, fourth edition, Elsevier Academic Press, USA, pp. 501-510.
40. Ahmad MF, Alim A, Sen NS, Lakra G, Mishra KP, Raza B, Chakarborty B, Rao NVA, Bonga SEW. (2002) Electron microscopic studies of the corpuscles of Stannius of an airbreathing teleost (*Heteropneustes fossilis*). *J Biosci*; 27(5): 509-513.
41. Ahmad MF, Prasad DK, Rao NVA. (2010) Ultrastructure of the corpuscles of the Stannius of an airbreathing catfish *Clarias batrachus* Linn. *Proc. Natl. Acad. Sci. India Section B Biol Sci*; 80: 230-234.
42. Wendelaar Bonga SE, Greven JAA. (1975) A second cell type in Stannius bodies of two euryhaline teleost species. *Cell Tissue Res*; 159: 287-290.
43. Krishnamurthy VG, Bern HA. (1969) Correlative histological study of the corpuscles of Stannius and juxtglomerular cells of teleost fishes. *Gen Comp Endocrinol*; 13: 313-335.
44. Meats M, Ingleton PM, Chestor Jones I, Garland HC, Kenyon CJ. (1978) Fine structure of the corpuscles of Stannius of the trout, *Salmo gairdneri*: Structural changes in response to increased environmental salinity and calcium ions. *Gen Comp Endocrinol*; 36: 451-461.
45. Wendelaar Bonga SE, Van der Meij JCA, Pang PKT. (1980) Evidence for two secretory cell types in the Stannius bodies of the teleosts *Fundulus heteroclitus* and *Carassius auratus*. *Cell Tissue Res*; 212: 295-306.
46. Urasa FM, Wendelaar Bonga SE. (1987) Effects of calcium and phosphate on the corpuscles of Stannius of the teleost fish *Oreochromis mossambicus*. *Cell Tissue Res*; 241: 219-227.
47. Aida K, Nishioka RS, Bern HA. (1980) Degranulation of the Stannius corpuscles of Coho salmon (*Onchorhynchus kisutch*) in response to ionic changes *in vitro*. *Gen Comp Endocrinol*; 41: 305-313.
48. Bhattacharyya TK, Butler DG. (1978) Fine structure of the corpuscles of Stannius in the toadfish. *J Morphol*; 155(3): 271-285.