

Praktiliselt igast bioloogiaõpikust võib leida lause, et veel on ideaalsed füüsikalised omadused elu toetamiseks. Vähemalt filosoofilises plaanis on see väide ebatäpne, kuna vesi oli Maal olemas juba väga palju aega enne elu tekkimist. Õigem oleks ilmselt öelda, et eluprotsessid on evolutsioneerunud kasutama vett kui endale kõige sobivamat lahustit. Antud loengus käsitletava seisukohalt on oluline eelkõige vee aurufaas ja selle füüsikalised omadused.

Veeaur, nagu kõik gaasid, avaldab rõhku, mis on proportsionaalne veemolekulide hulgaga antud gaasisegus. See rõhk on tuntud kui *vee osarõhk* või *veeauru rõhk*. Mida suurem on gaasisegu kineetiline energia (temperatuur), seda rohkem veemolekule on see süsteem võimeline sisaldama. Kuna biolooge huvitavad sageli 'õhu kuivatavad omadused', siis arvutatakse väärtus, mis näitab erinevust õhu tegeliku veesisalduse (vee osarõhk, P) ja samal temperatuuril oleva õhu kogu veemahtuvuse (P_s) vahel. Väärtusele $P_s - P$ viidatakse sageli kui *küllastusdefitsiidile* ja see näitab õhu potentsiaalset 'kuivatamisvõimet'. *Suhteline niiskus* (RH) on vee osarõhu ja õhu kogu veemahtuvuse suhe (P/P_s), mida väljendatakse protsentides.

Veeauru rõhk

Suhteline niiskus

12.1 Üldised printsiibid

12.1.1 Katete läbitavus

Igasugused katted talitlevad barjäärina välis- ja sisekeskkonna vahel. Vee liikumine läbi katete toimub kahel viisil: *transtsellulaarselt* (läbi rakkude) või *paratsellulaarselt* (rakkude vahelt). Rakumembraan, mis koosneb peamiselt lipiididest, on veele takistuseks ja transtsellulaarne läbitavus sõltub *veekanalite* olemasolust. Näiteks erütrotsüüdid paisuvad ja tõmbuvad kokku vastavalt osmootse rõhu muutustele lahuses; nende membraanides sisaldub valk *akvaporiin* (28 kD), mille tetramolekulid talitlevad veekanalitena.

Transtsellulaarne ja paratsellulaarne

Katete läbitavus veele sõltub ka sellest, millise loomarühmaga on tegemist. Amfiibidel on tavaliselt niisked, veele hästi läbitavad katted. Nende nahk on ehitatud nii, et elektrolüütide kadu kompenseeritakse aktiivtranspordi abil. Roomajate, kõrbeamfiibide, lindude ja imetajate katted on veele suhteliselt raskesti läbitavad. Ka sekundaarselt vette elama asunud maismaaloomade nahk on säilitanud veekindluse. Samal ajal esineb paljudel imetajatel (aga ka mõnede teiste loomarühmade esindajatel) higistamine, mis tähendab, et nende katete veekindlus pole absoluutne.

Signaaliks, et organismi veebilanss ei ole tasakaalus, on *janu*. Inimesel tekib janutunne, kui veekaotus ulatub umbes 0,5% kehamassist (võttes keskmiseks kaaluks 70 kg, tekib janutunne 350 ml vee kaotamisel). Vähemalt inimese füsioloogias jaotakse janu kaheks: *hüperosmootne janu* ja *hüpovoleemiline janu*. Hüperosmootse janu puhul võib vallandavaks signaaliks olla nii absoluutne veedefitsiit (tingitud nt higistamisest) kui ka suhteline veepuudus (toiduga on organismi viidud liiga palju soolaid). Hüpovoleemilise janu tekib nt verekaotuse puhul; vallandavaks signaaliks pole siin rakkude veesisalduse vähenemine vaid tõenäoliselt *angiotensiini* vabanemine organismis.

Organismi sooladesisaldusest saavad reguleerivad süsteemid teada maksas paiknevate *osmoreseptorite* kaudu. Isotoonilise lahusega organismi viidud vee puhul toimub esmalt ekstratsellulaarruumis oleva vedeliku mahu kasv, millele reageerivad *mahureseptorid*, mida on tihedalt suurte veenide, ja eriti südamekodade, seintes.

Isotooniline dehüdratatsioon tekib siis, kui organism kaotab isotoonilist vedelikku. See võib toimuda kas ekstratsellulaarvedeliku (verekaotus, suured põletushaavad jms) või transtsellulaarvedeliku kaotuse (kõhulahtisus, kauakestev oksendamine jms) tulemusena. Kuna osmootne tasakaal ei muutu, ei kajastu seda tüüpi vedelikukaotus rakkudes, põhilised häired ilmnevad vereringesüsteemis.

Hüpotooniline dehüdratatsioon leiab aset siis, kui pärast isotoonilist dehüdratatsiooni tekkinud veepuudust leevendatakse ainult vee abil. Sellisel juhul jääb ainult osa vedelikust ekstratsellulaarruumi, lisaks väheneb rakkudest väljaspool oleva vedeliku osmootne rõhk ja see põhjustab vee sisenemise rakkudesse.

Hüpertoonilise dehüdratatsiooni korral on vähenenud nii ekstra- kui ka intratsellulaarruumid. Selline olukord võib tekkida kõrgmägedes, kus janurefleks ei tööta enam korralikult ja palju vett kaotatakse hingamisteede kaudu.

Tabel1. Veekadu aurumisel kõrbetingimustes.

Liik	Veekadu ($\text{mg} \times \text{cm}^{-2} \times \text{h}^{-1}$)	Märkused
Lülijalgsete		
<i>Elodes armata</i>	0,20	30 °C; 0% RH
<i>Hadurus arizonensis</i>	0,02	30 °C; 0% RH
<i>Locusta migratoria</i>	0,70	30 °C; 0% RH
Amfiibid		
<i>Cyclorana alboguttanus</i>	4,90	25 °C; 100% RH
Reptiilid		
<i>Gehyra variegata</i>	0,22	30 °C, kuiv õhk
<i>Uta stansburiana</i>	0,10	30 °C
Linnud		
<i>Amphispiza belli</i>	1,48	30 °C
<i>Phalaenopus nutalli</i>	0,86	30 °C
Imetajad		
<i>Peromyscus eremicus</i>	0,66	30 °C
<i>Oryx beisa</i>	3,24	22 °C
<i>Homo sapiens</i>	22,32	70 kg, 35 °C, päike

12.1.2 Toitumine, metaboolsed faktorid ja eritamine

Vesi ja soolad sisenevad organismi toitumisel. Need ained, mida ei saa organismis kuidagi ära kasutada, tuleb organismist eemaldada. CO₂ eritatakse organismist hingamisel; vesi on mõnel juhul täpselt samasugune jääkaine kui süsihappegaas. Tavaliselt toodetakse vett raku ainevahetuse käigus nii vähe, et sellest vabanemine pole eriline probleem. Tegelikult on isegi palju loomi, kes oma elu jooksul ainult *metaboolse veega* läbi ajavadki. Palju tõsisemat probleemi kujutavad endast lämmastikku sisaldavad jääkained.

Maismaaloomadel kaasneb lämmastikujääkide kehast eritamisega vältimatu veekadu. Paljud füsioloogilised kohastumused vähendavad seda vee hulka, eriti efektiivne on süsteem putukatel, mõnedel liikidel ei eritatagi elu jooksul mingeid jääkaineid, vaid need ladestatakse kehasse ja säilitatakse elu lõpuni. Ka neil putukatel, kes lämmastikku sisaldavaid jääke ei ladesta, on vee tagasiimendamine väga hästi organiseeritud. Vee reabsorptsioon toimub pärasooles ja on seotud putuka hüdratatsioonistmega.

Imetajatel on peamine vee tagasiimendamise koht neer. Lindude ja imetajate neerus on kasutusel *vastuvoolukordistid*, mis suudavad toota hüperosmootset uriini (st uriini, mille osmootne kontsentratsioon on kõrgem, kui kehavedelikel). Anatoomiliseks struktuuriks, mis sellise kontsentratsiooni eest vastutab, on *Henle ling*.

12.1.3 Temperatuur, koormus ja hingamine

Vesi on oma füüsikaliste omaduste tõttu ideaalne aine liigsest kehasoojusest vabanemiseks. Selline vee kasutamine häirib aga vee ja soolade tasakaalu organismis. Eriti selgelt väljendub see konflikt kõrbeloomadel, kes on eksponeeritud nii termilisele kui ka dehüdratatsioonist tulenevale stressile. Mõnedel juhtudel kõrbeloomad pigem lubavad oma kehatemperatuuril tõusta kuni 40 kraadini kui lasevad hinnalisel veel aurumise kaudu kaduma minna.

Kuna hingamispiinad on peamine veekao koht organismis, siis nende pindade paigutumine organismi sisse on kohastumuseks elule kuivades tingimustes. Kuid isegi seal toimub gaasivahetus läbi õhukese veekihi ja teatav veekadu on vältimatu. Selline veekadu on suurem lindudel ja imetajatel, kelle kehatemperatuur on kõrge.

Veekadu saab vähendada *ajutise vastuvoolusüsteemi* abil, mehhanism, mida Ajutine vastuvoolusüsteem kirjeldati esmakordselt kangururotil (*Dipodomys merriami*). Selle mehhanismi abil on võimalik suur osa hingamisel kehast lahkuvast veeaurust kondenseerida ninaõõnsuses. Ninasse sisenev õhk soojendatakse 37° – 38°C ja niisutatakse limaskestast auruva vee arvel. Veeauru abil luuakse ninasse temperatuurigradient

(temperatuur on kõige madalam nina otsa juures ning tõuseb liikudes mööda hingamisteed kopsu suunas). Veri ei soojenda nina vastuvoolu printsiibi rakendamise tõttu veresoonte paigutuses. Väljahingamisel on kogu protsess ümberpööratud kujul jälle kasutusel. Soe väljahingatav õhk jahtub, liikudes üle sissehingamisel jahtunud limaskestast. Kuna õhk jahtub, siis osa niiskusest kondenseerub ninaõõnde. Seda mehhanismi kasutavad kõik imetajad, kellel on 'külm nina', kuid see töötab ka inimesel.

Ninal on täita väga oluline osa veekao vähendamises ja liigse soojuse äraandmises. Kõige lihtsam viis selles veenduda on, pannes käsi suu ja nina ette ja võrrelda subjektiivset temperatuuriaistingut. Suu ette pandud käsi tundub väljahingamise ajal soojem, kui nina ette pandud käsi. Kui nina kaudu pole võimalik hingata (näiteks nohu korral), siis on veekadu organismist tunduvalt suurem.

Samasugune mehhanism töötab ka lindudel ja sisalikel. Iguaanide soolanäärmed suubuvad ninaõõnde ja eritatud soolalahusest auruv vesi niisutab sissehingavat õhku. Kondensatsioon väljahingamisel päästab palju muidu kaduma minevat vett. See toimub siiski ainult juhul, kui looma kehatemperatuur on kõrgem, kui keskkonna oma.

Veekadu kopsude kaudu on väike sellistel imetajatel, kes elavad soojas ja niiskes keskkonnas ja suur sellistel, kes elavad külmas ja kuivas kliimas. Hingamise viis (läbi suu või nina) mõjutab samuti veekadu. See probleem pole nii terav nendel loomadel, kelle kehatemperatuur on lähedane keskkonnatemperatuurile. Reptiil, kelle kehatemperatuur on praktiliselt võrdne keskkonnatemperatuuriga ja kelle metaboolne aktiivsus on madal (väiksem hingamissagedus), kaotab vähem vett kui imetaja võrreldavates tingimustes.

12.2 Osmoregulatsioon maismaal

Loomad, kes säilitavad oma sisekeskkonna osmolaarse kontsentratsiooni sõltumata välisest keskkonnast, on *osmoregulaatorid*. Loomad, kes ei kontrolli aktiivselt oma sisekeskkonna osmolaarset taset ja selle asemel kohaneb keskkonnatingimustega, on *osmokonformerid*. Sellistest mõistetest rääkides peetakse küll enamasti silmas veeloomi, kuid ka paljud maismaaselgroogsed on võimelised osmootset kontsentratsiooni reguleerida.

Osmoregulaatorid ja osmokonformerid

12.2.1 Osmoregulatsioon maismaal

Maismaalooma võib esimeses lähenduses käsitleda kui looma, kes elab õhuookeanis. Kui õhuniiskus pole kõrge (80 – 100% RH) või kui loomadel pole absoluutselt veekindlaid katteid, siis leiab teatav veekadu igal juhul aset samamoodi, kui loomad oleksid sukeldatud hüpotoonilisse lahusesse.

Paljud veeloomad (meremaod, linnud, krokodillid) on võimelised merevett jooma, kuid nagu paljud luukalad, pole nad võimelised tootma hüperosmootset uriini. Selle dilemma lahenduseks on *soolanäärmed*, mis suudavad soolaliiga hüperosmootse lahusena eritada. Soolanäärmed asuvad tavaliselt silmade kohal (lindudel), ninal (sisalikud) või keelel (riimveelistel krokodillidel). Mereimetajatel soolanäärmeid pole ja seega ei saa nad ka merevett juua, kogu eluks vajaliku vee saavad nad toiduga.

Inimesed, nagu ka teised imetajad, pole võimelised merevett jooma. Inimese neer on võimeline eritada 6g Na⁺-ioone liitri toodetud uriini kohta. Merevees sisaldub aga kaks korda nii palju Na⁺-ioone (12g/l). Merevee joomine põhjustab inimesel soolade akumulereumise, ehk teisiti öeldes, et eritada soolaliig, tuleb kehast eemaldada kaks korda niipalju vett, kui merevee joomisega juurde saadi.

12.2.2 Kõrbeimetajad

Kõrbeimetajad kasutavad lisaks eelpoolmainitud strateegiatele, veebalansi säilitamiseks ka metaboolset vett. Näitena vaatame kangururotti (*Dipodomys merriami*). Enamuse päevast istub ta urus, kus temperatuur on tunduvalt alla tema kehatemperatuuri. Väljas käib ta peamiselt öösi. Vältides kõrgeid keskkonnatemperatuure, saab ta kasutada väljahingatava vee kondenseerimist ninas. Efektive neeru abil kontsentreeritakse uriin väga tugevalt ja lämmastikujääkide väljaviimisega organismist kaotab ta vähe vett. Samuti on tahked jääkained praktiliselt veevabad.

Tabel 2. Kangururoti (*Dipodomys merriami*) veebalanss.

+		-	
metaboolne vesi	90%	aurumine ja higistamine	70%
vesi toidust	10%	uriin	25%
joomine	0%	tahked ekskremendid	5%
	100%		100%

12.2.3 Metaboolse vee kasutamine

Positiivse veebalansi säilitamiseks metaboolse vee abil on teoreetiliselt neli võimalust.

1. Väga kõrge ainevahetuse tase pluss madal respiratoorne veekadu

Väga kõrge ainevahetustase

Sobiva temperatuuri ja veeauru rõhu tähtsuse illustreerimiseks sobib vast kõige paremini lendav rändtirts. Lennul on selle looma energiavajadus 270 Jg⁻¹h⁻¹. Kui

putukas kasutab metaboolse vee tootmiseks ainult rasva, saame 7,28 mg metaboolset vett grammi rasva kohta tunnis. Lennu ajal tõuseb rändtirtsu rindmiku ventilatsioon $6,3 \text{ mlO}_2\text{h}^{-1}$ kuni $67,2 \text{ mlO}_2\text{h}^{-1}$. Kas sellistel tingimustel säilib lendaval tirtsul positiivne veebalanss või mitte, sõltub temperatuurist, päikesekiirgusest ja õhu suhtelisest niiskusest. Vastavad arvutused näitavad, et kui tirtsuparv tõuseb maapinnalt (35°C) 3 km kõrgusele (23°C), saavutab ta positiivse veebalansi, kui suhteline õhuniiskus on 35%, mis on kaunis mõõdukas väärtus.

2. Kõrge ainevahetuse tase pluss mõõdukas veekadu hingamisel.

Kõrge ainevahetustase

Kängururott *Dipodomys spectabilis* on tavaline Põhja-Ameerika kõrbete asukas, kes võib toituda üksnes kuivast taimsest toidust ja ajada läbi praktiliselt joomata. Kängururoti veesisaldus on umbes 66%, mis pole midagi erakordset. Isegi kui ta on toitunud tükk aega ainult kuuivadest taimedest, jääb tema keha veesisaldus ikka konstantseks, st säilitab tasakaalulise veebilansi. Analüüsides tema veebilansi 25°C temperatuuril 20% õhuniiskuse juures, selgub, et 80% veest saab ta metaboolsete vahenditega ja 20% toidust (isegi kuiv toit sisaldab teataval määral vett, kuna on tasakaalus õhuniiskusega). Veekadudest umbes 22,5% väljub uriiniga, 4,3% tahkete väljaheidetega, 73,2% on respiratoorne veekadu. Kui õhuniiskus langeb alla 20%, siis ei suuda see loom oma veebilansi säilitada, kuid praktikas veedab ta palju aega sügavas urus, kus õhuniiskus on tunduvalt kõrgem.

3. Väga madal ainevahetuse tase pluss ekstremaalselt madal respiratoorne veekadu.

Madal ainevahetustase

Skorpionid, puugid ja ämblikud on ühed paremini kõrbeeluks kohastunud loomad üldse. See on tingitud peamiselt nende suurest vastupidavusest kuivamisele. Skorpionidel on katete läbilaskvus veele arvatavsti kõige madalam loomariigis üldse, see saavutatakse katete pinnal olevate pikaahelaliste rasvhapete abi. Samuti on neil väga madal ainevahetuse tase, mis tähendab, et respiratoorsete pindade ventilatsioon on väga madal. Samuti suudavad skorpionid taluda hemolümfi kõrget osmootset rõhku nälgimise ja kuivamise ajal.

4. Mõõdukas ainevahetuse tase pluss mõõdukas respiratoorne veekadu.

Mõõdukas ainevahetustase

Rahulolekus on jaanalinnu poolt väljahingatavas õhus umbes 85% vett, st see pole küllastunud. Päeva jooksul hoitakse sellega kokku umbes pool liitrit vett. Asja mõte seisneb selles, et ninasõõrmetes väljahingatav õhk jahtub, kuna madalal temperatuuril õhu veesisaldus langeb, kondenseerub osa veeauru ninasõõrmetesse. Sama mehhanism toimib ka kaamelil ja kängururotil.

12.2.4 Sekundaarselt meres elavad selgroogsed

Mereimetajatel on kõrbeimetajatega analoogsed probleemid, kuna nad elavad keskkonnas, kus pole kättesaadaval joogivett. Mereimetajate füsioloogilised kohastumused on sarnased kõrbeloomade omadele, rõhudes vee kokkuhoiule. Ka nende neerud on võimelised tootma väga kontsentreeritud uriini; hüljestel on ninas spetsiaalsed labürintjad struktuurid, mis võimaldavad vähendada veekadu hingamisel. Vaaladel on ninasõõrmed liitunud ja asuvad pealael, selle ava kaudu toimub sisse- ja väljahingamine. Suured õhuhulgad liiguvad läbi väikese ava väga

kiiresti ja arvatakse, et ka siin toimub vee kondenseerumine, et sissehingatavat õhku saaks niisutada.

Mereimetajate puhul on ehk parimaks näiteks veekadude vältimisele üks hülgeleik, kelle noorloom peale sündimist ajab 8 – 10 nädalat läbi ilma söögi ja joogita. Selle aja jooksul kasutab ta eranditult ainult metaboolset vett, mida ta saab oma rasvade lõhustamisest. Sündimisel kaalub ta umbes 140 kg ja kaotab ainult 800 g (ca 0,6% kehakaalust) vett ööpäevas, millest 500g läheb hingamise arvele (62,5%). Kokkuvõttes tuleb nii ninas paiknevast vastuvoolüsteemist, kui ka sellest, et ta suudab kuni 40 minutit hingamata läbi ajada.

12.3 Maismaal elavad lüljalgsed

Mõned maismaal elavad lüljalgsed on võimelised katete kaudu vett absorbeerima, mõnedel juhtudel isegi suhtelise õhuniiskuse juures kuni 50%. Kui selline nähtus esmakordselt kirjeldati (1930. aastal jahumardikal), peeti seda katseveaks ja arvati, et tegemist on metaboolse vee tekkega. Kuid juba kaks aastat hiljem oli selge, et tegu on õhuniiskuse kasutamisega veebalansi huvides. Seniajani on selgusetuks jäänud, milline on selle nähtuse mehhanism.

Tabel 3. Kriitilised tasakaaluniiskused, mille korral mõned lüljalgsed suudavad õhust vett saada.

Liik	Suhteline niiskus (%)
Arachnida	
<i>Ixodes ricinus</i>	92,0
<i>Rhipicephalus sanguineus</i>	84,0 – 90,0
<i>Ornithodoros sp.</i>	94,0
<i>Echinolaelpas sp.</i>	90,0
Insecta	
<i>Thermobia domestica</i>	45,0
<i>Tenebrio molitor</i>	88,0
<i>Arenivaga sp.</i>	83,0
<i>Chortophaga sp.</i>	82,0
<i>Xenopsylla sp.</i>	50,0

Mehhanismi on kuigivõrd uuritud kõrbeprussakal *Arenivaga sp.*, kes võtab õhust vett ainult siis, kui on osaliselt dehüdratiseeritud. Kui ta on dehüdratiseeritud vähemalt 10% ulatuses, siis algab vee 'imemine' keskkonnast, kui õhuniiskus on vähemalt 83%. Vee sidumine kestab, kuni putukas on täielikult rehüdratiseeritud ja lõpeb siis.

Huvitav on asjaolu, et vee imamise võimet ei mõjuta eriti temperatuur, millel see protsess aset leiab, muutub küll omastamise kiirus, kuid võime ise esineb praktiliselt suvalisel loomale sobival temperatuuril. See näitab, et mõjutavaks faktoriks on just suhteline niiskus, mitte veeauru osarõhk (protsess on siis sarnane hügroskoopsusele).

Üheks hüpoteesiks on, et temperatuuri mikrogradient putuka kehas viib vee kondenseerumisele mingis kehapiirkonnas. Kuid, et saavutada vee kondenseerumist 90% suhtelise niiskuse juures, peab temperatuurigradient olema 2°C (putuka keha peaks olema kaks kraadi madalamal temperatuuril, kui keskkond). 50% RH juures peaks temperatuurigradient olema 9°C. Tegelikuses midagi sellist aga ei eksisteeri, putukate kehatemperatuur on isegi natuke (0,05°C) kõrgem, kui keskkonnatemperatuur.

Anatoomiliselt on raske selgitada seda piirkonda, kus selline protsess aset leida võiks. On arvatud, et vett 'imetakse' trahheesüsteemi kaudu. Katsetega on näidatud, et kui stigmad sulgeda, siis mõnedel lüljalgsetel vee 'imemine' lõpeb, kuid nt puugil kestab see edasi. Ka nendel putukatel, kellel stigmade sulgemise tagajärjel vee absorptsioon lõpeb, võib seda vaadelda kui anoksiast tingitud sekundaarset efekti. Olemasolev informatsioon lubab väita, et nii mehhanism kui ka absorptsiooni asupaik on erinevatel loomadest erinev. Puukidel ja lestadel tundub selleks piirkonnaks olevat suuava ümbrus, majasoomukal ja jahumardikal seevastu aga pärasoole ümbrus. Kõrbepressakal on mehhanism ilmselt seotud kahe selgelt eristuva mullilaadse struktuuriga hüpofaarünksis, mis aktiivse veeabsorptsiooni ajal välja sopistatakse. Nendel põitel on hügrokoopne pind ja see imeb atmosfäärist veeauru. Edasi täidetakse põied vedelikuga, mille kontsentratsioon on lähedane hemolümfi kontsentratsioonile. Vedelikus olev sool vähendab kutiikuli afiinsust veele, vesi vabaneb kutiikuli pinnale ja sealt imetakse suhu. Edasi põied tühjendatakse vedelikust ja kogu tsükkel kordub.

12.4 Osmoregulaatorid

Hulkraksete loomade osmoregulaatorid võimed sõltuvad suurel määral spetsialiseerunud epiteelide, mis asuvad lõpustes, nahas, neerudes ja sooles, omadustest. Selliste epiteelide rakud erinevad kõigist teistest epiteelirakkudest selle poolest, et need on anatoomiliselt ja funktsionaalselt polariseerunud. Epiteelirakkude *apikaalne pind* (*apical surface*) on suunatud sellise keskkonna poole, mis oma koostiselt vastab väliskeskkonnale (merevesi, magevesi, soolevalendik jne). Rakkude teine ots, mida nimetatakse *basaalseks pinnaks* (*basal surface*), on suunatud sisekeskkonna poole ja on harilikult hästi struktureeritud (harjad, mikrohatud jms).

12.4.1 Imetajate neer

Imetajate neer on selline osmoregulaatorne organ, millest meil on kõige täielikum ülevaade (arvatavasti meditsiiniuuringute tõttu). Neer täidab kõiki neid funktsioone, mis ürgsematel selgroogsetel on jagatud paljude erinevate organite (nahk, põis, lõpused, soolanäärmed).

Igal normaalsel isendil on kaks neeru, mis paiknevad kahel pool selgroogu selja alumises osas. Vaatamata oma väiksusele (inimesel ca 1% kehamassist), on neerud äärmiselt hästi verega varustatud (umbes 20 – 25% kogu südame löögimahust). Aeg, mille jooksul kogu veri neerudest läbi käib, on 4 – 5 minutit.

Väline funktsionaalne osa, *neerukoor*, on kaetud tiheda sidekoelise kestaga. Sisemisest osast, *särist*, suunduvad näsad *neeruvaagnasse*, kust algavad *kusejuhad* suunduvad *kusepõide*. Kusepõiest lahkuu uriin *kusiti* kaudu.

Täiskasvanud inimene toodab päevas umbes liitri uriini (pH 6,0). Uriini produktsioon kõigub ööpäeva lõikes, olles maksimaalne päeval ja minimaalne öösel. Uriin koosneb lisaks veele metabolismi jääkproduktidest, sooladest (NaCl, KCl), fosfaatidest ja teistest ainetest, mida organismis on liiast. Kuna üldine eesmärk on säilitada enam-vähem konstantne keharuumala ja koostis, peegeldab uriini koostis ja hulk laias laastus organismi poolt tarbitud vedeliku ja muude ainete kogust ning hulka. Uriini tegelik kogus sõltub tarbitud veest, metaboolsest veest, millest on lahutatud aurumisele kulunud vesi ja vesi, mis eritatakse ekskrementidega. Uriini lõhn ja värv sõltuvad suuresti toidust. Kui juua metüleensinist, kaotab uriin oma tuttava kollaka värvuse ja muutub siniseks. Asparaaguse söömine muudab aga täielikult uriini lõhna.

Urineerimine toimub põie seinä silelihaste kokkutõmbe ja põie kusitisse suunduvat juha ümbritsevate sfinkterite lõdvenemise tulemusena. Kui põis täitub, pingestub põie sein aeglaselt, genereerides närviimpulsi, mis liigub mööda seljaaju peaajju ja tekitab meis iseloomuliku rahutuse.

Imetaja neeru funktsionaalseks ühikuks on *nefron*, epiteelirakkudest toru, mis on algusosas suletud kuid avatud lõpust. Igas neerus on palju nefroneid, mis suubuvad *kogumistorusse*, mis omakorda suubuvad neeruvaagnasse. Suletud otsast on nefron paisunud ja moodustab *päsmakese*. See struktuur ongi vastutav uriini moodustamise esimese etapi, *ultrafiltratsiooni*, eest. Ultrafiltratsiooni produkt koguneb päsmakese valendikus, et alustada oma teed läbi neerutoru erinevate segmentide.

Nefronit saab jagada kolmeks peamiseks osaks: proksimaalne nefron, Henle ling ja distaalne nefron. Proksimaalne nefron koosneb päsmakesest ja proksimaalsest torukesest, Henle ling koosneb tõusvast ja laskuvast osast.

Henle lingu, mida on leitud ainult lindude ja imetajate neerudest, peetakse uriini kontsentreerimise seisukohalt äärmiselt oluliseks. Need selgroogsed, kellel Henle ling puudub, ei ole võimelised kontsentreeritud uriini tootma.

12.4.1.1 Uriini produktsioon ja kontsentreerimine

Uriini tootmisel annavad oma osa kolm peamist protsessi:

- plasma *glomerulaarne filtratsioon* moodustab päsmakese valendikku esmasuriini
- *reabsorptisooni* käigus imetakse esmasuriinist kuni 99% veest ja elektrolüütide tagasi; järele jääb kontsentreeritud jääkaine
- *tubulaarse sekretsiooni* käigus viiakse aktiivtranspordi abil erinevaid ained uriini.

Esmasuriin koosneb põhimõtteliselt samadest komponentidest kui vereplasma (vererakke pole). Ööpäevas neerusid läbinud vereplasmast läheb läbi filtri 15 – 25%. Kui seda arvu võrrelda päevase veevajadusega, on selge, et kui enamuse esmasuriinist ei sisene uuesti vereringesse, peaks inimene surema juba mõne tunniga.

Ultrafiltratsiooni protsess päsmakeses sõltub kolmest asjaolust:

- üldisest rõhuerinevusest kapillaaride valendiku ja päsmakese valendiku vahel, mis soodustab ultrafiltratsiooni;
- osmootsest rõhust, mis töötab ultrafiltratsioonile vastu, ja
- kudede hüdraulilistest omadustest.

Inimesel on filtratsioonirõhk umbes 10 mm Hg; see väike rõhuerinevus, rakendatuna päsmakese 'sõelale', on vastutav esmasuriini moodustumise eest miljonites (inimesel kummasgi neerus ca 1,2 miljonit) nefronites.

Vedelikud, mis suunduvad päsmakess, peavad läbima kapillari seina, basaalmembraani ja päsmakese siseseina. Päsmake koosneb pooridega varustatud kapillaaridest, mis on umbes 100 korda läbilaskvamad kui tavalised kapillaarid. Basaalmembraan sisaldab kollageeni ja negatiivselt laetud glükoproteiide. Viimased ei lase negatiivselt laetud valke (nt albumiini) läbi membraani. Filtraat läbib enne päsmakese valendikku jõudmist mitmesuguseid avasid, mis talitlevad kui molekulaarne sõel, filtreerides suuruse (aga ka kuju ja laengu) järgi.

Tabel 2. Suhted molekuli suuruse ja sisalduse vahel päsmakeses leiduvas ultrafiltraadis.

aine	mol. mass	raadius (nm)	filtraat plasma
vesi	18	0,11	1,00
uurea	6	0,16	1,00
glükoos	180	0,36	1,00
sahharoos	342	0,44	1,00
insuliin	5 500	1,48	0,98
müoglobiin	17 000	1,95	0,75
muna albumiin	43 500	2,85	0,22
hemoglobiin	68 000	3,25	0,03
plasmavalk	69 000	3,55	< 0,01

Kuigi füüsilise koormuse ajal südame löögisagedus suureneb, peaks verevoog, mis neeru siseneb samuti suurenema ja tõstma uriini produktsiooni. Imetajatel see nii pole, see saavutatakse neeru siseneva verevoo reguleerimisega. Regulatsioon teostatakse, varieerides veresoonte takistust.

On ka mitmesuguseid mehhanisme, mis võimaldavad päsmakeses toimuva filtratsiooni kiirust isereguleerida. Esiteks, suurenenud verevood põhjustab aferentsete arterite kokkutõmbumist (need peaksid suurenenud verevoolu korral suurendama verevoolu päsmakesse). Teiseks, jukstaglomerulaaraparaadi rakud eritavad aineid, mis moduleerivad verevoolu neerus. Jukstaglomerulaaraparaat koosneb kolmest rakutüübist:

- *macula densa* rakud, mis ilmselt jälgivad osmootset rõhku ja verevoolu distaalsetes torudes;
- granulaarrakud, mis paiknevad arterioolide vahel, ja
- jukstaglomerulaarsed sekreteerivad rakud, mis on modifitseerunud silelihasrakud (paiknevad aferentse arteri seinas).

Teatavates tingimustes vabastavad jukstaglomerulaarrakud *reniini*, mis mõjub kaudselt verevarustusele ja mõjutab verevoolu neerus. Samuti vabanevad siin mitmesugused ained, mis põhjustavad vastavalt kas veresoonte ahenemist või laienemist, olenevalt sellest, milline on verevoog neeru.

Neerus aset leidev vererõhu langus indutseerib reniini sünteesi. Reniin on proteolüütiline ensüüm, mille vabanemine vereringesse viib hormoon *angiotensiin II* sünteesile ja vabanemisele. Sellel hormoonil on mitmeid toimeid,

üks nendest on vasokonstriksioon (veresoonte ahendamine), mis suurendab vererõhku

Lisaks autoregulaatorsetele mehhanismidele allub päsmakese filtratsioon ka närvisüsteemi kontrollile, mis on ülim suvalisest lokaalsest kontrollmehhanismist. Üheks näiteks on kiire ultrafiltratsiooni vähenemine järsu verekaotuse korral, mis aitab kiiremini taastada vedelikukaotust.

Esmasuriini koostis muutub tunduvalt teel mööda nefronit. Kui ööpäevas toodetakse 180 liitrit esmasuriini, siis selles sisaldub 1,8 kg NaCl, millest ainult 10 g (umbes 0,6%) jõuab eritamiseni. Samuti eemaldatakse esmasuriinist mitmesuguseid teisi aineid ja lisatakse lõpp-produkti sekrete. Mingi aine *kliirens* on väärtus, mis näitab, millise määrani seda suudetakse neerus tagasi imendada.

Kliirensi ja reabsorptsiooni vahekorra selgitamiseks vaatame glükoosi kliirensit. Normaalse ja terve imetaja uriinis pole glükoosi üldse. St vaatamata sellele, et glükoosi molekul on väike ja pääseb vabalt päsmakesse, reabsorbeeritakse see aine normaalsetes oludes täielikult. Maksimaalne kiirus, mille juures glükoosi saab reabsorbeerida, on 320 mg/min. Kuni väärtusteni 1,8 mg/ml reabsorbeeritakse kogu glükoos. Mehhanism, mis vastutab glükoosi tagasiimendamise eest, küllastatakse väärtustel umbes 3,0 mg/ml ja sellest väärtusest suuremad suhkrukogused väljuvad uriini. Inimesel on arteriaalse vere plasmas glükoosi umbes 1,0 mg/ml ja kuna see väärtus on tunduvalt allpool küllastustaset, pole terve inimese uriinis glükoosi. Teisiti on lugu diabeetikutega, kellel vere suhkrusisaldus on tunduvalt suurem ja glükoos ilmub uriini.

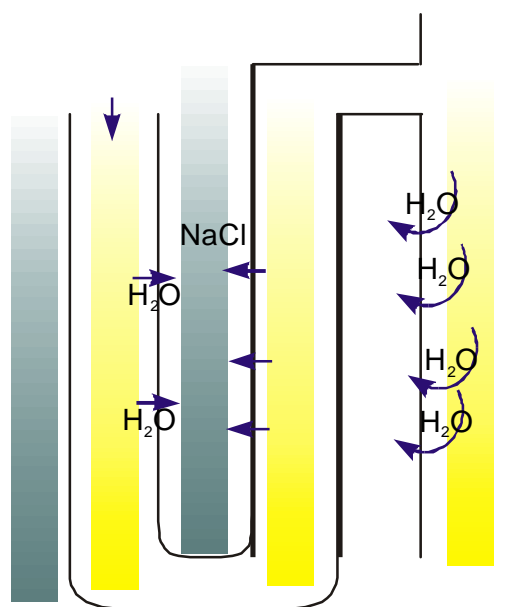
Nefronil on mitmeid spetsiaalseid struktuure, mis sekreteerivad aineid, transportides neid plasmast päsmakese valendikku. Kõige põhjalikumalt on uuritud K^+ , H^+ , NH_3 ja orgaaniliste hapete ning aluste transport. Vaatamata sellele, et transportivate mehhanismide arv on piiratud, on nefron võimeline aktiivselt sekreteerima paljusid 'uusi' aineid (toksiinid, ravimid jms). Arvatakse, et see on võimalik maksa vahendusel, mis töötleb molekule nii, et neid saab transportida olemasolevate mehhanismidega.

12.4.1.2 Uriini kontsentreerivad mehhanismid

Lindude ja imetajate uriin kontsentreerub vee reabsorptsiooni käigus esmasuriinist. On kindel sõltuvus neeru ehituse ja selle võime, toota kontsentreeritud uriini, vahel. Kõik need neerud, mis suudavad hüperosmootset uriini toota, sisaldavad Henle lingu, mida pikem on Henle ling, seda kontsentreeritum on uriin.

Lisaks sellistele anatoomilistele korrellatsioonidele, suureneb rakuvahevedeliku toonilisus suunal koor – säsi. Selle asjaolu põhjal oletasid 1951. aastal *B. Hargitay*

ja *Werner Kuhn*, et Henle ling talitleb kui vastuvoolukordisti. Uuringud näitasid, et vedelik, mis siseneb Henle lingu proksimaalsest torukesest, on isoosmootne ekstratsellulaarvedelikuga. Vedeliku kontsentratsioon tõuseb järk-järgult kuni jõuab 1000 – 3000 mOsm/l. Ka selles punktis on see vedelik praktiliselt isoosmootne teda ümbritseva ekstratsellulaarvedeliku suhtes. Selline kontsentreerumine leiab aset seetõttu, et torukese alaneva osa sein on veele kergesti läbitav kuid raskesti läbitav NaCl ja urea suhtes. Seega tekib osmootne tasakaal torus paikneva ja seda ümbritseva vedeliku vahel. Kui torukeses olev vedelik liigub üles, kaotab see suures kouses NaCl (kuid mitte vett). Enamus NaCl transporditakse aktiivselt, kuigi esineb ka tatarv difuusne NaCl kadu. Henle lingu tõusva jalaskuva haru vaheline funktsionaalne assümeetria toetub suuresti NaCl ja urea kortikomedullaarsele osmootsele gradiendile. Selle gradiendi püstitumise eest vastutab mitmeid mehhanisme, mille hulka kuuluvad NaCl aktiivtransport ja vee ja soolade selektiivne permeaablus. Henle lingu laskuv haru on kergesti läbitav veele ja raskesti läbitav sooladele ja ureale, tõusev haru laseb raskesti läbi vett ja kergesti soolasid ning ureat.



Joonis 1. Henle lingu tööpõhimõte

Kuna soolade ja vee kadu Henle lingus on suur, sisaldab kusejuhasse suunduv vedelik palju ureat. Neerutoruke on suurel määral ureale läbitamatu, kuid kui kusejuha suundub sügavamale säsisse, muutub see ureale kergemini läbitavaks. Selle tulemusena väljub urea torust vastavalt kontsentratsioonigradiendile, tõstes säsi osmootset kontsentratsiooni. Selle tulemusena püstituv kõrge osmootne rõhk imeb Henle lingu laskuvast harust vett välja, produtseerides kõrge osmootse kontsentratsiooniga lauhuse lingu põhjas. Kui see kontsentreeritud vedelik liigub

nüüd üles mööda soolale kergelt läbitavat toru, siis liigub NaCl välja vastavalt kontsentratsioonigradiendile.

Nefroni ümber olevate veresoonte organiseeritus vastavalt vastuooluprintsiibile on üks neeru eduka töötamise eeltingimus. Veri liigub säsisse mööda kapillaare, mis on lingu kujulised. Oma teel annab veri ära vett ja võtab sisse NaCl vastavalt veresooni ümbritsevale gradiendile.

12.4.1.3 Vee reabsorptsiooni kontroll

Neerutorukestes paiknevat vedelikku kontsentreeritakse sellest vee väljaviimisega. See kontsentreerimine pakub mitmeid meetodeid uriini veesisalduse reguleerimiseks. Vee väljumine Henle lingust sõltub suurel määral sellest, kui läbitavad on selle seinad veele. Hormoon *vasopressiin* (ADH, tuntud ka kui antidiureetiline hormoon) mõjutab vee tagasiimendumist distaalsetes vääntorukestes – vett imetakse rohkem tagasi ja uriini toodetakse vähem.

Vere ADH sisaldus on funktsioon vereplasma osmootsest rõhust ja vererõhust. ADH tootmisega tegelevad rakud paiknevad hüpotaalamuses. Osmosensitiivsed rakud vastavad osmootse rõhu muutustele suurendades ADH sünteesi kiirust. Kui vererõhk suureneb, siis väheneb ADH tootmine ja uriini eritus suureneb.

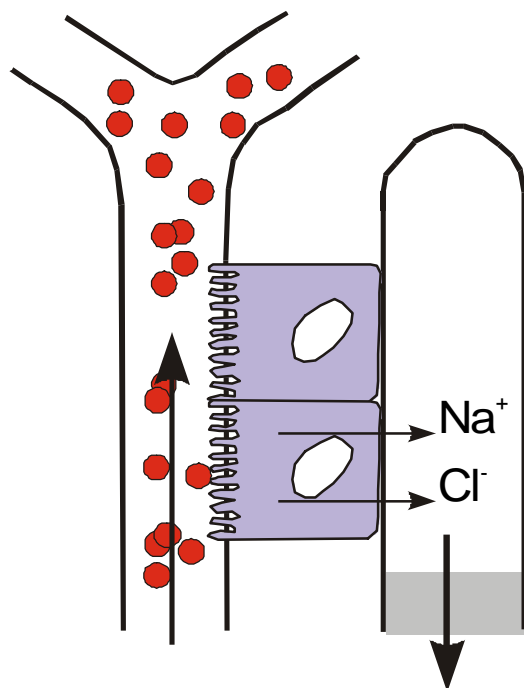
12.4.2 Soolanäärmed

1957. aastal avastas Schmidt-Nielsen koos kaastöölistega, et kormoranide soolanäärmed suudavad eritada väga kõrge kontsentratsiooniga soolalahust. Hiljem on soolanäärmeid leitud veel teistelgi lindudel, samuti ka reptiilidel.

Soolanäärmed asuvad silmade kohal, lindudel koosnevad need mitmetest, umbes 1 mm diameetriga, sagaratest, mis on ühenduses ninasõõrmetega. Aktiivne sekretsioon toimub läbi sekretsioonitorukeste epiteeli, mis koosneb peamiselt soolaeritavatest rakkudest. Vedeliku moodustumine selles näärmes ei sisalda endas vere filtreerimist. Vedelikku filtreeritakse aktiivselt, mis tähendab, et rakkudes on Na/Cl/K kanalid, läbi mille liigutatakse vastavaid molekule (samal ajal energiat kulutades).

Päris täpselt pole selge, kuidas just soolalahust kontsentreeritakse. On võimalik, et soolalahus kontsentreerub, liikudes mööda soolanäärme ehitusse kuuluvaid torukesi (vt. joonis) allapoole. Sekretoorse membraani rakud on toru allosas paksemad, sügavamate paratsellulaarsete kanalitega, viidates sellele, et toru lõpu suunas võib vedelik olla kontsentreeritum. Need linnud, kes suudavad toota väga kontsentreeritud soolalahuseid, omavad ka kõige paksemaid sekretoorseid rakke koos kõige pikemate paratsellulaarsete kanalitega. Lisaks sellele on lindude

soolanäärmetes verevool ja soolalahuse liikumine organiseeritud vastavalt vastuvoolu põhimõttele.



Joonis 2. Soolanäärmete tööpõhimõte

Soolanäärmed pole alati aktiivsed, vaid vastavad suurenenud soolakontsentratsioonile ja/või rakuvaheruumi laienemisele. Kui lind joob merevett, siis vesi difundeerub kehast soolde, kuna merevee osmootne kontsentratsioon on kõrgem. Samal ajal liigub NaCl sooles olevast mereveest kehasse. Seega on esimeseks signaaliks rakuvaheruumi vähenemine ja NaCl kontsentratsiooni suurenemine veres. Sooles olev soolakogus väheneb, kuna sool liigub kehasse ja vesi soolde. Mõne aja pärast tekib olukord, kus sooles oleva vedeliku osmootne rõhk on väiksem, kui kehavedelike oma ja vee liikumine hakkab toimuma teises suunas -- soolest kehasse. Esialgne rakuvaheruumi vähenemine pidurdab soola eritamist soolanäärmetest vahetult peale merevee joomist. Järgnev rakuvaheruumi suurenemine ja soola kontsentratsiooni tõus toimib kui tugev stiimul soolanäärmete töö algatamiseks.

Soolanäärme tööd kontrollitakse nii närvisüsteemi poolt (parasümpaatiline haru) kui ka neurohormoonsete vahenditega (ajuripats). Hüpotalamuse osmoretseptorid vastavad osmootse rõhu muutustele kudedes, see signaal koos närvisüsteemi vahendusel saabuva infoga aktiveerib parasümpaatilise närvitüve koliinergilised neuronid, mis panevadki soolanäärmed tööle.

Sekretsiooni stimuleerivad ka adenokortikosteroidid ja prolaktiin. Kuigi otsene neuuraalne kontroll on tunduvalt olulisem, mõjub neurohormoonne kontroll soolanäärmete töö kestusele. Vastavate neurohormoonsete keskuste eemaldamine viib pikemas perspektiivis soolanäärmete töö lakkamisele. Lisaks mõjub vere

osmootse rõhu tõus veel ühe hormooni (AVT) sünteesile, mis küll ei mõjuta soolanäärmete tööd, küll aga mõjub neerude ultrafiltratsioonile, vähendades ultrafiltratsiooni.

12.5 Selgrootute osmoregulaatorsed organid

Üldiselt on selgrootute osmoregulaatorsed organid analoogsed selgroogsete omadele, kasutades nii filtratsiooni, reabsorptsiooni kui ka sekretsiooni. Putukad ja võimalik et ka mõned ämblikud on ainsad teadaolevad selgrootud, kes suudavad toota kontsentreeritud uriini.

Filtratsiooni-reabsorptsioonisüsteemid esinevad peamiselt veeloomadel ja siinkohal me neid eriti ei puuduta. Põhimõtteliselt on siin tegemist sarnaste protsessidega nagu esinevad imetaja neerus.

12.5.1 Sekretsiooni-reabsorptsiooni süsteemid

Putukad elavad nii magevees kui ka kuival. Arvestades nende suurt massi/pindala suhet on osmootne stress, mis neile osaks võib saada, väga suur. Näiteks võib rohutirts taluda dehüdratatsiooni kuni 90% ulatuses, kuid hemolümfi ioontasakaal säilib. Lisaks sellele suudavad putukad juua nii mere- kui magevett ja hemolümfi osmootne rõhk muutub ainult 30% ulatuses. Selline võime sõltub sekretorset tüüpi osmoregulatsiooniorganitest.

Laias laastus koosneb putukate osmoregulaatorne süsteem Malpighi torukestest ja tagasooldest (iileum, käärsool ja pärasool). Malpighi torukeste suletud ots asub kehaõõnes, torud suubuvad soolde. Sekreet, mis formeerub torudes, liigub tagasoolde, kus see dehüdratiseeritakse. Seal liigub see edasi pärasoolde ja eritatakse kui kontsentreeritud uriin. Kuna putukad hingavad trahheesüsteemi abil ja see ei vaja hästiarenenud vereringet, ei ole Malpighi torud varustatud arteritega. Selle asemel on nad ümbritsetud hemolümfiga, mille rõhk ei erine oluliselt mujal kehas oleva hemolümfi rõhust ega ka torukestes endis olevast rõhust. Kuna rõhugradient puudub, ei saa filtratsioon olulist osa etendada. Selle asemel moodustub kogu uriin täielikult sekretsiooni vahendusel, millele järgneb teatavate ainete reabsorptsioon. See protsess on analoogne aglomerulaarsete meres elavate luukalade uriini moodustamise protsessiga. Malpighi torukeste sekreteeriv pind on kaetud hulgaliste mikrohattudega, samuti on seal palju mitokondreid, mida seostatakse suure sekretoorse aktiivsusega.

Uriini moodustamise detailid erinevad putukarühmade vahel, kui põhimõte on kõigil sama. KCl ja vähemal määral ka NaCl transporditakse kehaõõnest Malpighi torukestesse koos selliste lämmastikuainevahetuse jääkproduktidega kui allantoiin ja kusihape. Selgub, et K⁺-ioonide transport on peamine jõud, mis mõjutab uriini

moodustumist, enamus teisi aineid järgneb K^+ -ioonile passiivselt. Seda järeldatakse järgmistest asjaoludest:

- esmasuriin on isotooniline või kergelt hüpertooniline kehavedelike suhtes;
- esmasuriinis on palju K^+ (seda kõigil putukatel),
- esmasuriini moodustamise kiirus on funktsioon K^+ -ioonide kontsentratsioonist, suured K^+ -ioonide kontsentratsioonid põhjustavad kiirema uriini akumulatsiooni;
- esmasuriini moodustumise kiirus on suuresti sõltumatu Na^+ -ioonide kontsentratsioonist.

Esmasuriin, mis Malpighi torukestes moodustub, on suhteliselt sarnane erinevates putukarühmades jäädes igal konkreetsel juhul isotooniliseks hemolümfi suhtes. Malpighi torukestest liigub esmasuriin tagasoolde, kus sellega toimub mitmeid olulisi muudatusi. Nimelt reabsorbeeritakse seal ioone sellisel määral et säiliks hemolümfi ioontasakaal. Seega määratakse uriini lõplik koostis tagasooles. Ioonid, mis tagasooles reabsorbeeritakse, liiguvad tagasi Malpighi torukestesse ja lähevad uuele ringile.

Kõige paremini on kogu protsess teada rändtitsul *Schistocerca*. Sekreteeriv iileumi epiteel on äärmiselt spetsialiseerunud. Kui hemolümfi koostisele sarnast lahust süstida tagasoolde, absorbeeritakse sellest vesi, K^+ , Na^+ ja Cl^- ja suunatakse tagasi hemolümfi. Mõõtmised näitavad, et ioone transporditakse aktiivselt ja vesi järgneb passiivselt. Kogu süsteem suudab toota neli korda kõrgema kontsentratsiooniga uriini kui on hemolümf.

Jahumardika *Tenebrio* ekskretsioonisüsteem suudab toota kuni 10 korda kontsentreeritud uriini ja saavutab seega imetajate neeru taseme. Ka puukidel esineb tagasiside ahel eritamise reguleerimiseks. Nimelt on näidatud, et mardikal *Rhodnius* eritab närvisüsteem aineid, mis vastavad diureetilisele ja antidiureetilisele hormoonile imetajatel.

12.6 Lämmastiku eritamine

Enamus loomade toidust koosneb süsivesikutest, rasvadest ja valkudest; lisaks sellele veel väike osa nukleiinhappeid. Rasvade ja süsivesikute lagundamisel tekivad süsihappegaas ja vesi. See tekib ka nukleiinhapete ja valkude lagundamisel, kuid lisaks sellele vabaneb ka lämmastikku sisaldavaid ühendeid. Nendest tähtsamateks on ammoniaak (NH_3), uurea (CH_4ON_2) ja kusihape ($C_5H_4O_3N_2$).

Sageli jaotatakse loomi rühmadesse vastavalt lämmastiku ainevahetuse jääkproduktide valdavale esinemisele. Loomad, kes valdavalt eritavad ammoniaaki

on ammonoteelid; loomad, kes eritavad valdavalt ureat on ureteelid ja loomad, kes peamiselt eritavad kusihapet, on urikoteelid. Selge seos loomade paiknemise vahel eluslooduse süsteemis ja eeltoodud jaotuse vahel puudub. Enamus krokodille eritab ammoniaaki, vaid mõni üksik kusihapet; konnakullesed eritavad ammoniaaki nagu kaladki; mõned kilpkonnad eritavad kusihapet, mõned ureat ja mõned koguni ammoniaaki. Ainult imetajad ja linnud tunduvad olema selgelt vastavalt ureteelid ja urikoteelid.

Ammoniaak on väga toksiline, kuid vees hästi lahustuv, urea on vees lahustuv ja vähemürgine, kusihape on vähelahustuv ja seetõttu ka vähem toksiline, seda saab kehas säilitada ka kristallidena. Milline on lämmastiku eritamise tee, sõltub looma elukeskkonnast ja vee kättesaadavusest.

Väärrib mainimist üks erand. Nimelt eritavad ämblikud oma lämmastikujäägid guaniinina. See aine on kasutusel paljudel loomadel, nt kaladel leidub seda soomustes, ujupõis on hermeetiline tänu guaniinikristallide erilisele asetusele.