

Vee- ja soolaainevahetus

Kuivamaaloomad

- Väide: *vee omadused on ideaalsed elu toetamiseks*
- Veeauru osarõhk
 - vee molekulide rõhk, proportsionaalne molekulide hulgaga gaasisegus
- 'Õhu kuivatavad omadused'
 - vahe õhu tegeliku veesisalduse (P) ja antud temperatuuril võimaliku veesisalduse (P_s) vahel
- Suhteline niiskus
 - suhe P/P_s mõõdetakse protsentides

- Kaks viisi:
 - transtsellulaarne - vesi liigub läbi rakkude
 - paratsellulaarne - vesi liigub rakkude vahelt
- Lipiidide kaksikkiht takistuseks vee liikumisele.
- Spetsiaalsed 'veepoorid' koosnevad valgu akvaporiiin
- (28 kD) neljast molekulist.



Liik/rühm	Veekadu (mg x cm⁻² x h⁻¹)	Märkused
Lülijalgased		
<i>Eleodes 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 albobuttanus</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>Phalaenpitus 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

- Vesi võib mõningatel juhtudel olla ebasoovitav jääkaine.
 - metaboolset vett nii vähe, et ei tekita probleeme.
- Tõsisem probleem lämmastikujäägid, eritamiseega kaasneb vältimatu veekadu.
 - Paljud mehhanismid vähendavad N-jääkide eritamisel kuluva vee hulka.
 - Eriti efektiivne süsteem putukatel, mõned liigid ei erita elu jooksul midagi,

- Vesi on füüsikaliste omaduste tõttu ideaalne vahend soojusest vabanemiseks.
- Hingamispinnad on peamine veekao koht organismis, nende paiknemine keha sees annab kokkuhoidu.
- Ajutine vastuvoolusüsteem leiti esmalt kängurul *Dipodomys merriami*



- Hingamine läbi nina, sisenev õhk soojendatakse 37 – 38C, niisutatakse limaskestast auruva vee abil.
- Ninas temperatuurigradient otsa poolt keha suunas (suurenev), ninaotsa soojenemist välditakse vastuvoolu kasutamisega veresoonte asetuses.
 - Väljahingamisel kogu protsess vastupidises järjestuses: väljuvat õhku jahutades kondenseerub osa vett välja.

- **Osmoregulaatorid** – säilitavad sisekeskkonna osmolaarse kontsentratsiooni sõltumata väliskeskkonnast.
- **Osmokonformerid** – ei kontrolli aktiivselt oma sisekeskkonna osmolaalset taset ja selle asemel kohaneb keskkonna-tingimustega.

- Kui õhuniiskus pole kõrge (ca 80 – 100% RH) või kui loomadel pole absoluutselt veekindlaid katteid, siis leiab teatav veekadu igal juhul aset nagu siis, kui loomad oleksid sukeldatud hüpotoonilisse lahusesse.

- Paljud loomad (nt linnud, krokodillid) joovad merevett, kuid pole võimelised tootma hüperosmootset uriini.
- **Lahendus:** soolanäärmed suudavad soolaliiga hüperosmootse lahuse eritada. Mereimetajatel soolanäärmeid pole ja seega ei saa nad ka merevett juua => eluks vajalik vesi toidust.

- 1. Väga kõrge ainevahetuse tase pluss madal respiratoorne veekadu. Nt rändtirts (*Locusta migratoria*)



- Lennul on energiavajadus $270 \text{ Jg}^{-1}\text{h}^{-1}$. Kui putukas kasutab metaboolse vee tootmiseks ainult rasva, saame $7,28 \text{ mg}$ 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 vee- balanss või mitte, sõltub temperatuurist, päikese kiirgusest ja õhu suhtelisest niiskusest.
- Vastavad arvutused näitavad, et kui tirtsuparv tõuseb maapinnalt ($T = 35\text{C}$) 3 km kõrgusele ($T = 23\text{C}$), saavutab ta positiivse veebalansi, kui suhteline õhuniiskus on 25%

- 2. Kõrge ainevahetuse tase pluss mõõdukas veekadu hingamisel. Nt kängururott *Dipodomys spectabilis*

- Kängururoti *D. spectabilis* veesisaldus on umbes 66%. Isegi kui ta on tükk aega toitunud ainult kuivadest taimedest, jääb tema keha veesisaldus ikka konstantseks.
- 25 C temperatuuril 20% õhuniiskuse juures, saab ta 80% veest metaboolsete vahenditega ja 20% toidust.
- 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 veebalanssi säilitada, kuid praktikas veedab ta palju aega sügavas urus, kus õhuniiskus on tunduvalt kõrgem.



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



- Skorpionid, puugid ja ämblikud on ühed paremini kõrbeeluks kohastunud loomad üldse. See on tingitud peamiselt nende suurest vastupidavusest kuivamisele. Skorpionidel on katete läbitavus veele arvatavsti kõige madalam looma- riigis üldse, see saavutatakse katete pinnal olevate pikaahelaliste rasvhapete abi. Samuti on neil väga madal ainevahetuse tase
- => 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. Nt jaanalind

- 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.



- Mõned maismaal elavad lülijalgised on võimelised katete kaudu vett absorbeerima (iseegi 50% suhtelise õhuniiskuse juures).
 - Kui selline nähtus esmakordselt kirjeldati arvati, et tegemist on metaboolse vee tekkega.
- Seniajani on selgusetuks jäänud, milline on selle nähtuse mehhanism.

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.*

- Võtab õhust vett, kui osaliselt dehüdratiseeritud.
- Kui dehüdratiseeritud vähemalt 10% ulatuses, algab vee 'imemine' keskkonnast, õhuniiskus vähemalt 83%.
- Vee imamise võimet ei mõjuta temperatuur, muutub kiirus, kuid võime esineb praktiliselt igal temperatuuril.



Arenivaga bolliana

● Teooriad

- Temperatuuri mikrogradient putuka kehas
 - Et saavutada vee kondenseerumist 90% suhtelise niiskuse juures, peab temperatuurigradient olema 2C (putuka keha peaks olema kaks kraadi madalamal temperatuuril, kui keskkond). 50% RH juures peaks temperatuurigradient olema 9C.
- Tegelikuses ei eksisteeri, putukate kehatemperatuur on natuke (0,05C) kõrgem, kui keskkonnatemperatuur.

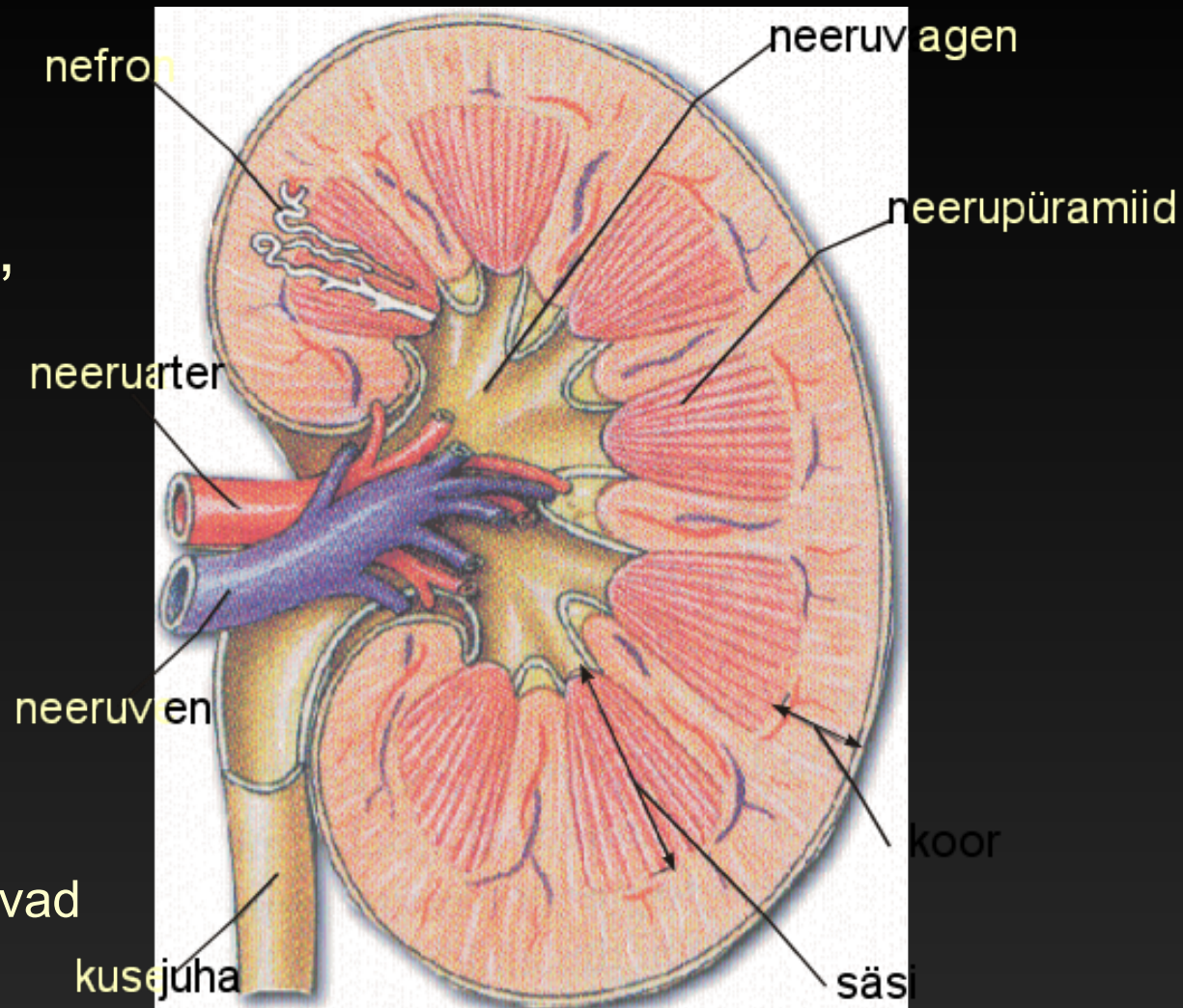
- **Anatoomiliselt piirkonda raske selgitada**
 - vett 'imetakse' trahheesüsteemi kaudu. Kui trahheed sulgeda, lõpeb mõnedel putukatel vee imemine, puugil aga jätkub.
- **Arvatavasti eri rühmadel eri kohad.**
 - Puukidel ja lestadel suuava ümbrus,
 - majasoomukal ja jahumardikal seevastu aga pärasoole ümbrus.
 - Kõrbeprussakal kaks mullilaadset struktuuri hüpofaarünksis, mis aktiivse veeabsorptsiooni ajal välja sopistatakse.

- Põitel hügrokoopne pind, see imeb atmosfäärist veeauru.
- Põied täidetakse vedelikuga, mille kontsentratsioon ~ hemolüümi kontsentratsioon. Vedelikus olev sool vähendab kutiikuli afiinsust veele, vesi vabaneb kutiikuli pinnale, imetakse suhu.

- Hulkraksete loomade osmoregulaatorsed võimed sõltuvad suurel määral spetsialiseerunud epiteelide omadustest.
- Lõpustes, nahas, neerudes ja sooles.
- Epiteelide rakud erinevad teistest selle poolest, et on anatoomiliselt ja funktsionaalselt polariseerunud.

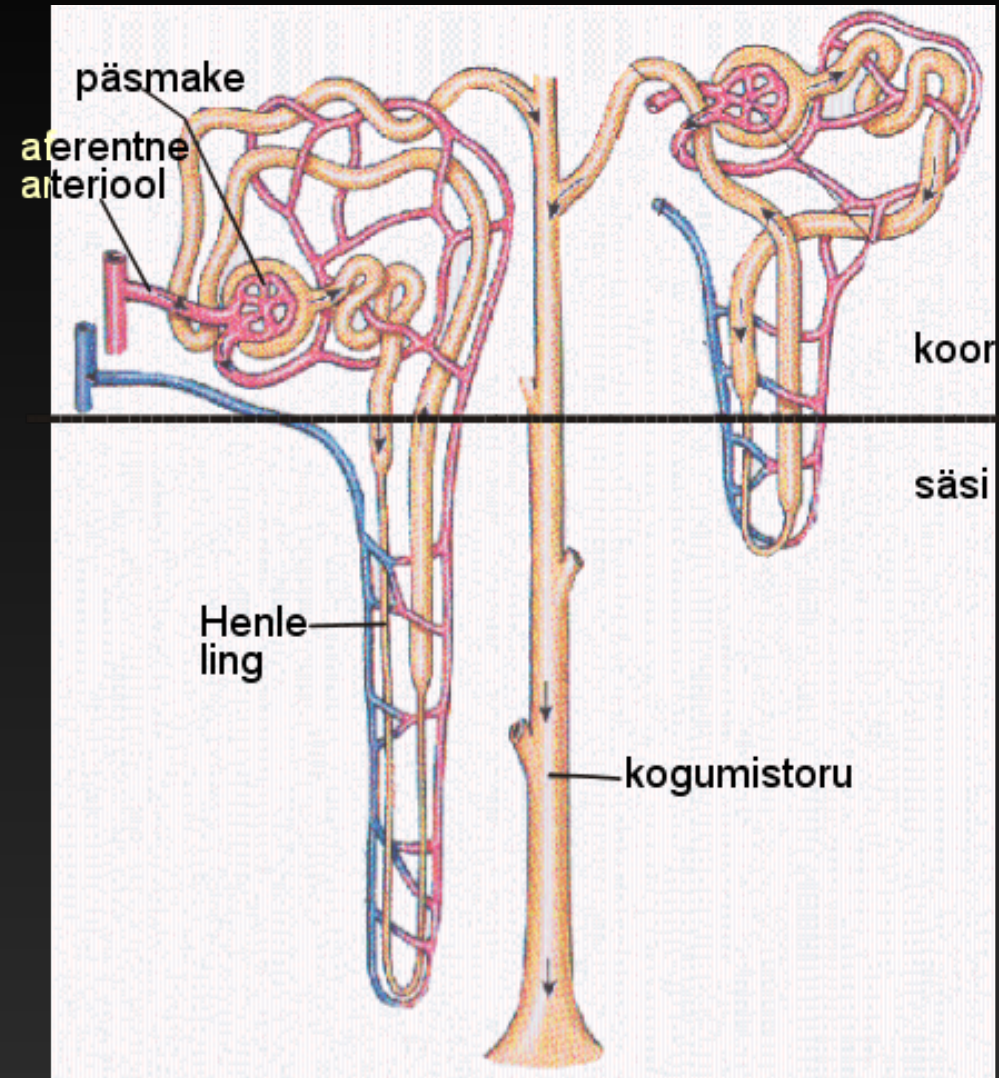
- Epiteelirakkude apikaalne pind (*apical surface*) suunatud sellise keskkonna poole, mis oma koostiselt vastab väliskeskkonnale (merevesi, magevesi, soolevalendik jne).
- Rakkude teine ots, basaalne pind (*basal surface*), on suunatud sisekeskkonna poole ja harilikult hästi struktureeritud (harjad, mikrohatud jms).

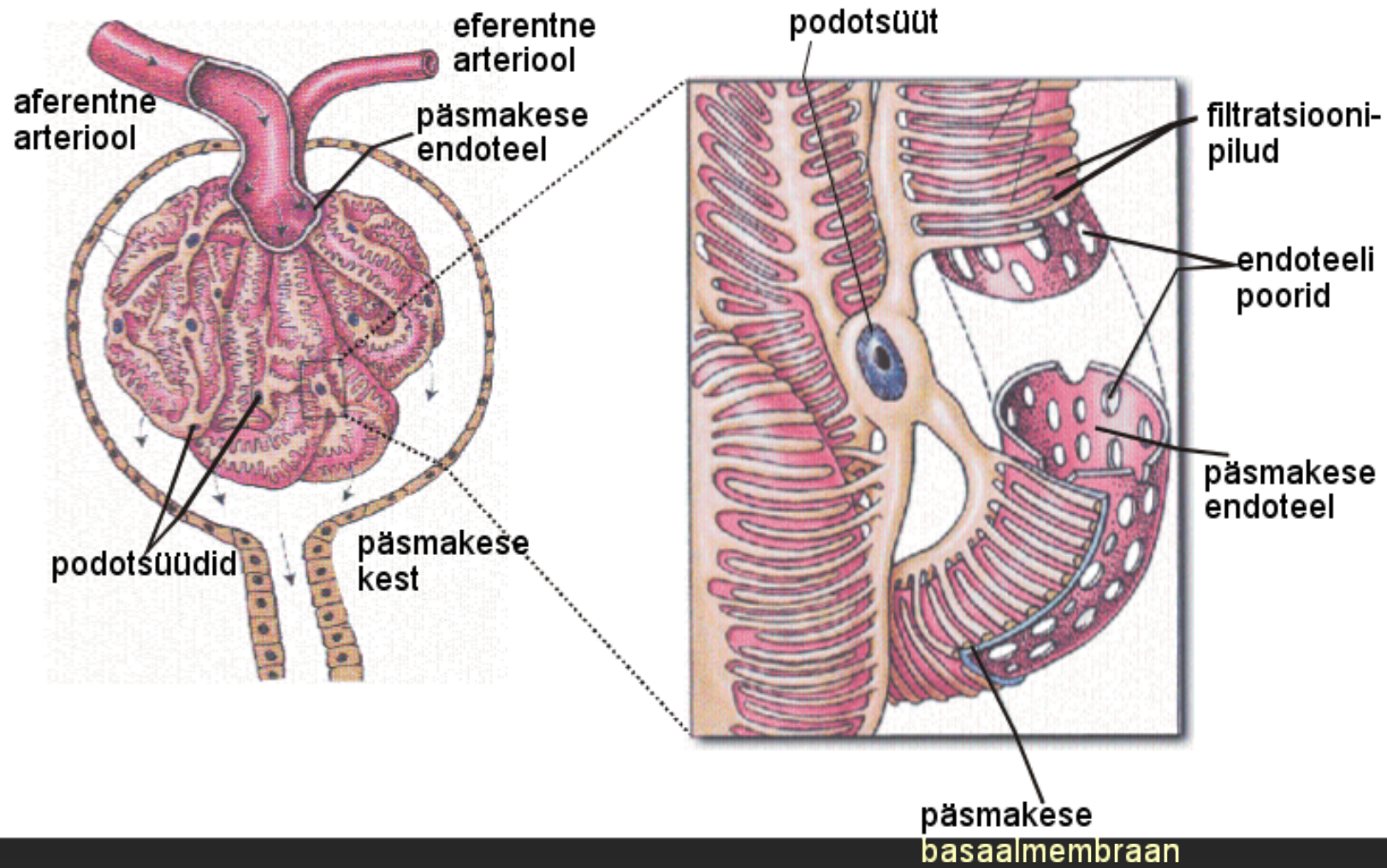
- Vaatamata oma väiksusele (inimesel ca 1% kehamassist), on hästi verrega varustatud
- Väline funktsionaalne osa, *neerukoor*, kaetud tiheda sidekoelise kestaga. Sisemisest osast, *säsist*, suunduvad näsad *neeruvaagnasse*, kust algavad *kusejuhad* suunduvad *kusepõide*. Kusepõiest lahkeb uriin *kusiti* kaudu.



- Täiskasvanud inimene toodab päevas umbes liitri uriini (pH 6,0).
- Uriin koosneb lisaks veele metabolismi jääkproduktidest, sooladest (NaCl, KCl), fosfaatidest ja teistest ainetest, mida organismis on liiast.
- Üldine eesmärk säilitada enam-vähem konstantne keharuumala ja koostis peegeldab uriini koostis ja hulk 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.

- Imetaja neeru funktsionaalseks ühik nefron on epiteelirakkudest toru, mis on algusosas suletud kuid avatud lõpust.
- Palju nefroneid, mis suubuvad kogumistorusse, mis omakorda suubuvad neeruvaagnasse. Nefron suletud otsast paisunud ja moodustab päsmake. Glomerulus vastutab ultrafiltratsiooni eest. Ultrafiltratsiooni produkt koguneb päsmakese valendikus.



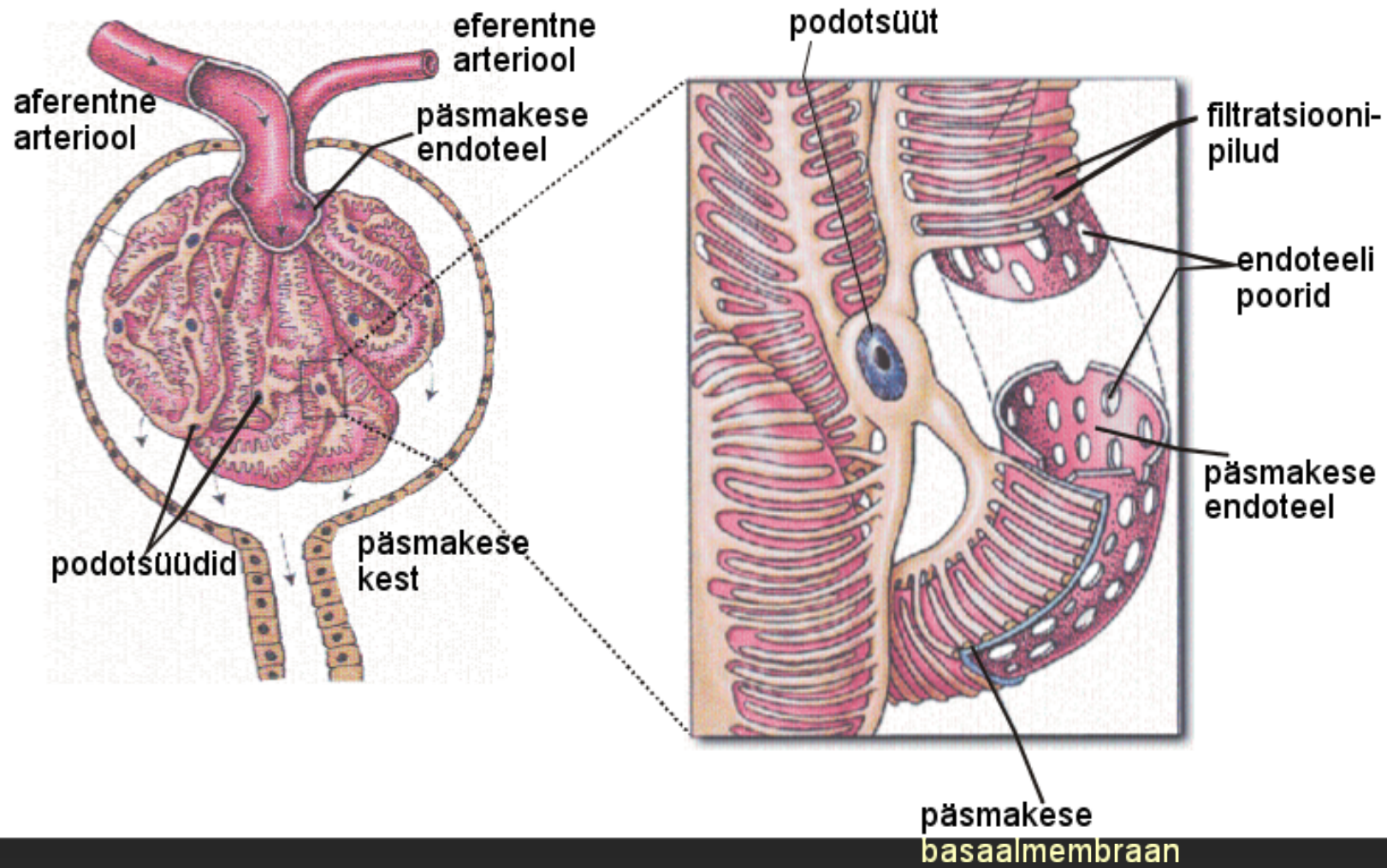


- Kolm faasi:

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

- Esmasuriin koosneb samadest komponentidest kui vereplasma (vererakke pole).
- Filtratsioon püsmakeses intensiivne, 15 – 25% veest ja elektrolüütidest imetakse sisse verest, mis läbi püsmakese voolab.
 - Esmasuriini toodetakse inimesel kiirusega 125 ml/min ehk 180 l/d.
 - Enamus esmasuriinist siseneb uuesti vereringesse.

- Ultrafiltratsiooni protsess päsmakeses sõltub:
 - üldisest rõhuerinevusest kapillaaride valendiku ja päsmakese valendiku vahel;
 - osmootsest rõhust, mis töötab ultrafiltratsioonile vastu, ja
 - kudede hüdrauililistest omadustest.



- Vedelikud, mis suunduvad päsmakess, peavad läbima kapillari seina, basaalmembraani ja päsmakese siseseina.
 - Päsmake koosneb pooridega varustatud kapillaaridest, umbes 100 korda läbilaskvamad kui tavalised kapillaarid. Basaalmembraan sisaldab kollageeni ja negatiivselt laetud glükoproteiide.
 - Ei lase negatiivselt laetud valke läbi membraani.
 - molekulaarne sõel, filtreerib suuruse (ka kuju ja laengu) järgi.

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

- Mitmesugused mehhanismid, mis võimaldavad püsmakeses toimuva filtratsiooni kiirust isereguleerida.
 - Suurenenud verevool põhjustab aferentsete arterite kokkutõmbumist (need peaksid suurenenud verevoolu korral suurendama verevoolu püsmakesse).
 - Jukstaglomerulaaraparaadi rakud eritavad aineid, mis moduleerivad verevoolu neerus.

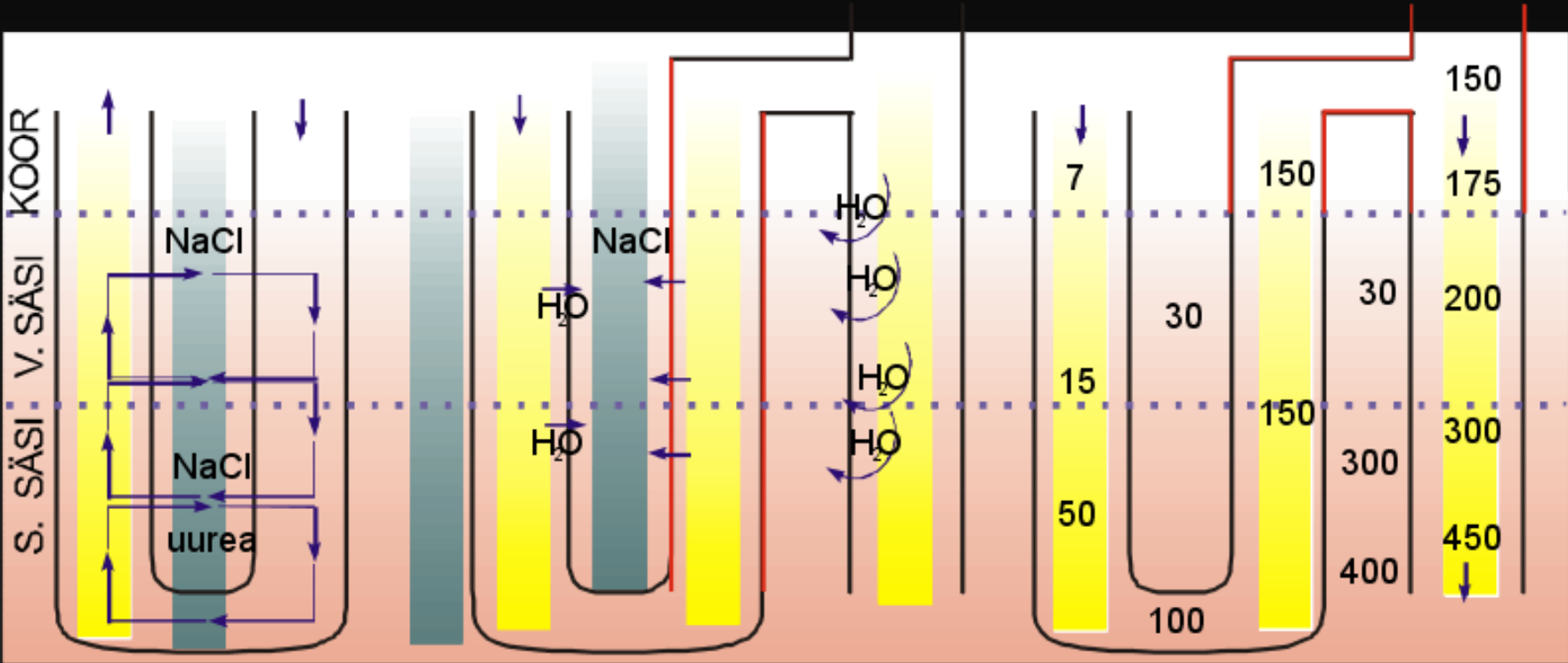
- Jukstaglomerulaaraparaat koosneb kolmest rakutüübist:
 - *macula densa* rakud, mis ilmselt jälgivad osmootset rõhku ja verevoolu distaalsetes torudes;
 - *granulaarrakud*, mis paiknevad arterioolide vahel, ja
 - *jukstaglomerulaarsed* sekreteerivad rakud, mis on modifitseerunud silelihasrakud (paiknevad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

- Jukstaglomerulaarrakud toodavad reniini, mõjub kaudselt veretarustusele ja mõjutab verevoolu neerus.
 - Reniin on proteolüütiline ensüüm, mille vabanemine vereringesse viib hormoon *angiotensiin II* sünteesile ja vabanemisele. On vasokonstriktor (ahendab veresooni, suurendab vererõhku).

- Vabastavad mitmesuguseid aineid, mis põhjustavad kas veresoonte ahenemist või laienemist (sõltub verevoost neeru).
- Päsmakese filtratsioon allub ka närvisüsteemi kontrollile, ülim suvalisest lokaalsest kontrollmehhanismist.
 - Nt kiire ultrafiltratsiooni vähenemine järsu verekaotuse korral, mis aitab kiiremini taastada vedelikukaotust.

- Kõige põhjalikumalt on uuritud K^+ , H^+ , NH_3 ja orgaaniliste hapete ning aluste transport.
 - Transportivate mehhanismide arv on piiratud, kuid 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.

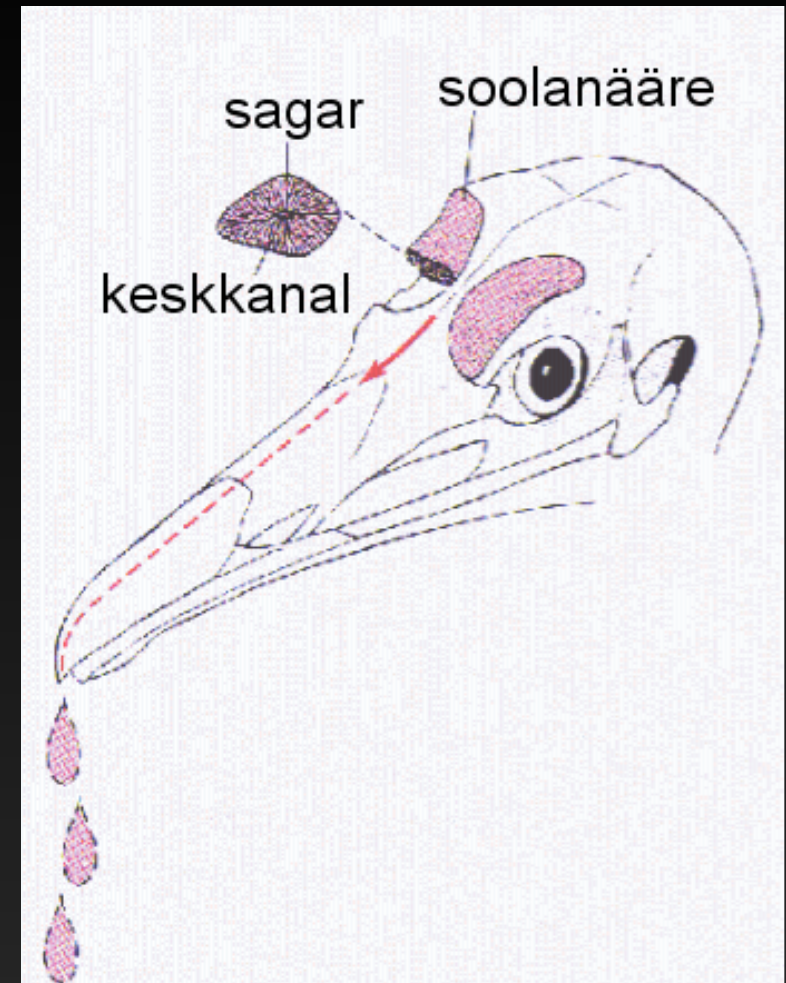
- Kindel sõltuvus neeru ehituse ja kontsentreeritud uriini tootmise võime vahel.
 - Kõik neerud, mis suudavad hüperosmootset uriini toota, sisaldavad *Henle lingu*, mida pikem on Henle ling, seda kontsentreeritum on uriin.
 - Henle ling talitleb vastuoolukordistina (*B. Hargitay ja W. Kuhn 1951*)



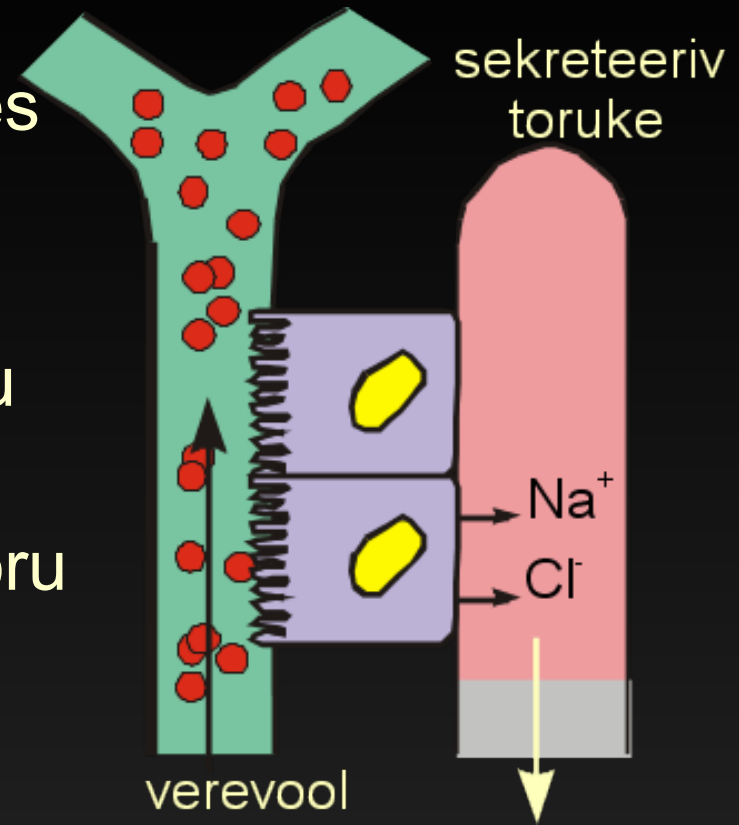
- Hormoon vasopressiin (ADH mõjutab vee tagasiimendumist Henle lingus positiivselt, vett imetakse rohkem tagasi, uriini toodetakse vähem.
 - Vere ADH sisaldus on funktsioon vereplasma osmootsest rõhust ja vererõhust. ADH tootmisega tegelevad rakud paiknevad hüpotaalamuses.
 - Osmosensitiivsed rakud vastavad osmootse rõhu muutustele suurendades ADH sünteesi kiirust. Kui vererõhk suureneb, siis väheneb ADH tootmine ja uriini eritus suureneb

- Soolanäärmed (Shmidt-Nielsen 1957) asuvad silmade kohal, lindudel koosnevad mitmetest, umbes 1 mm diam sagaratest, ühenduses ninasõõrmetega.

- Aktiivne sekretsioon toimub läbi sekretsioonitorukeste epiteeli, mis koosneb soolaeritavatest rakkudest.
- Vedeliku moodustumine näärmes ei sisalda endas vere filtreerimist.
- Vedelikku filtreeritakse aktiivselt rakkudes on Na/Cl/K kanalid, läbi mille liigutatakse vastavaid molekule.



- Soolalahus kontsentreerub, liikudes mööda soolanäärme ehitusse kuuluvaid torukesi alla.
- Sekretoorse membraani rakud toru allosas paksemad, sügavamate paratsellulaarsete kanalitega => toru lõpu suunas võib vedelik olla kontsentreeritum.
- Linnud, kes suudavad toota väga kontsentreeritud soolalahuseid, omavad kõige paksemaid sekretoorseid rakke koos kõige pikemate paratsellulaarsete kanalitega.

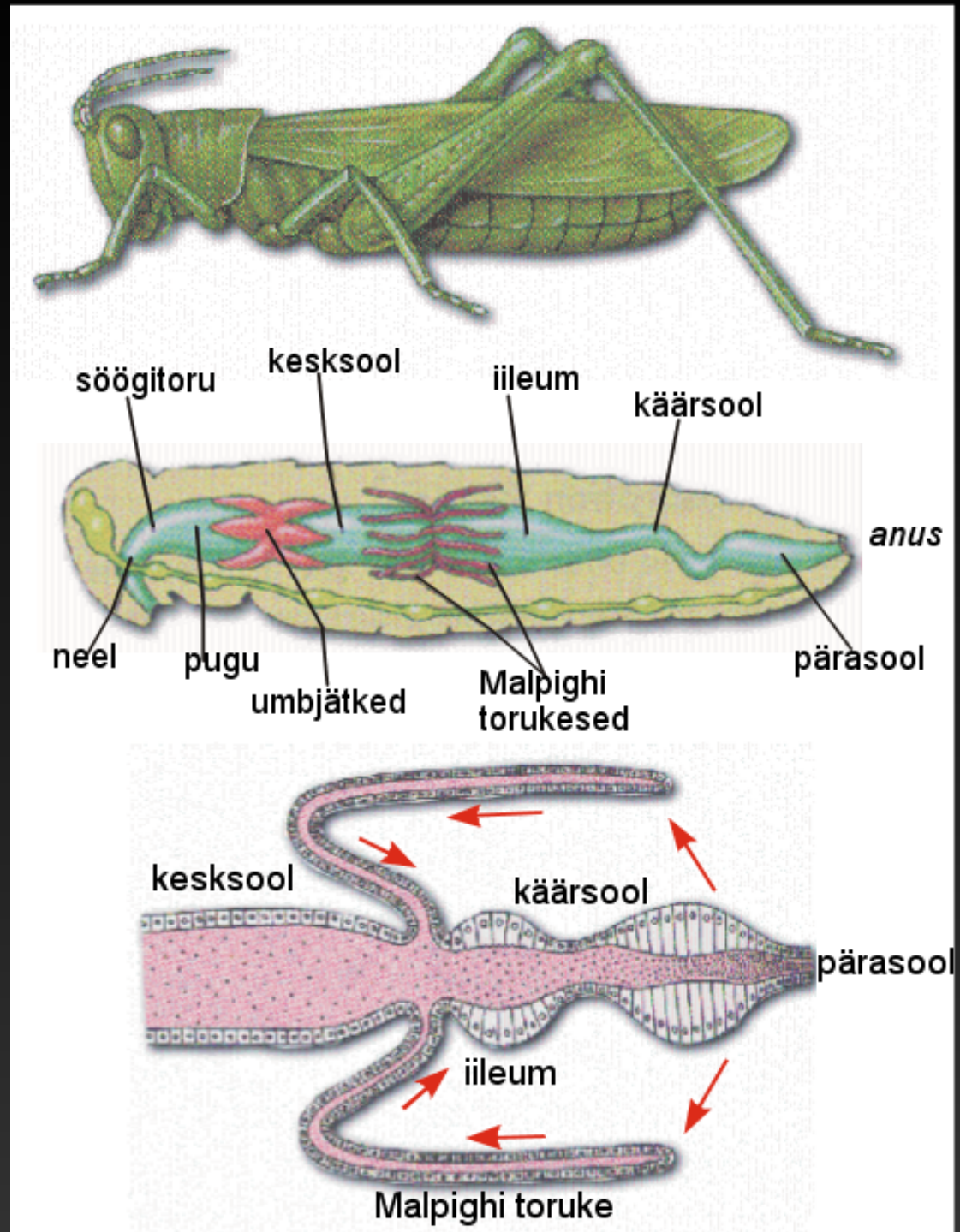


- Soolanäärmed pole alati aktiivsed, vastavad suurenenud soolakontsen-tratsioonile ja/või rakuvaheruumi laienemisele.
 - Lind joob merevett, vesi difundeerub kehast soolde (kuna merevee osmootne kontsentratsioon on kõrgem).
 - NaCl liigub sooles olevast mereveest kehasse.
 - Esimeseks signaaliks rakuvaheruumi vähenemine ja NaCl kontsentratsiooni suurenemine veres.

- Tekib olukord, kus sooles oleva vedeliku osmootne rõhk on väiksem, kui kehavedelike oma => vee liikumine hakkab toimuma teises suunas – soolest kehasse.
- Esialgne rakuvaheruumi vähenemine pidurdab soola eritamist soolanäärmetest vahetult peale merevee joomist. Järgnev rakuvahe- ruumi suurenemine ja soola kontsentratsiooni tõus toimib kui tugev stiimul soolanäärmete töö algatamiseks.

- Selgrootute osmoregulaatorsed organid analoogsed selgrootute 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.

- Putukate osmo-
regulatoorne süsteem
koosneb Malpighi
soontest ja
tagasooldest (iileum,
käärsool ja pärasool).
 - Sekreet liigub
tagasoolde, kus see
dehüdratiseeritakse.
Edasi liigub pära-
soolde ja eritatakse
kui kontsentreeritud
uriin.
 - Ümbritsetud hemo-
lümfiga, mille rõhk ei
erine mujal kehas oleva
hemolümfi rõhust,
filtratsioon olulist osa ei
oma



- Kogu uriin moodustub täielikult sekretsiooni vahendusel, järgneb mõnede ainete reabsorptsioon.
- Malpighi torukeste sekreteeriv pind on kaetud hulgaliste mikrohattudega, samuti on seal palju mitokondreid.
- KCl ja vähemal määral ka NaCl transporditakse kehaõõnest Malpighi torukestesse koos allantoiini ja kusihappega.
- K^+ -ioonide transport mõjutab peamiselt uriini moodustumist, enamuse teisi aineid järgneb passiivselt.

- Millest seda järeldatakse?

- esmasuriin on isotooniline või kergelt hüpertooniline kehavedelike suhtes
- esmasuriinis on palju K^+ (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 MS on sarnane erinevates putuka- rühmades jäädes isotooniliseks hemolüümi suhtes.
- MT liigub esmasuriin tagasoolde, kus reabsorbeeritakse ioone sellisel määral, et säiliks hemolüümi ioontasakaal.
- Uriini lõplik koostis määratakse tagasooles.
- Kõige paremini protsess teada rändtitsul *Schistocerca*.

- Sekreteeriv iileumi epiteel äärmiselt spetsialiseerunud.
- Kui füsioloogilist lahust süstida tagasoolde, absorbeeritakse sellest vesi, K^+ , Na^+ ja Cl^- ja suunatakse tagasi hemolümfi.
- loone transporditakse aktiivselt ja vesi järgneb passiivselt.
- Süsteem suudab toota hemolümfitst $4\times$ kontsentreeritumat uriini.

- Peamine KCl ja vee reabsorptsioon ning ammoniaagi ja hapete ekskretsioon.
- Kloriidioonide pump ning kaaliumikanalid transpordivad KCl tagasoole valendikust sooleepiteeli rakkudesse.
- Na ionide sisenemine seotud amino-hapete sisene-
mise ja/või ammoniaagi väljumisega.
- KCl väljub hemolümfisüsteemi vastavate kanalite kaudu basolateraalses membraanis, Na eemaldatakse rakust

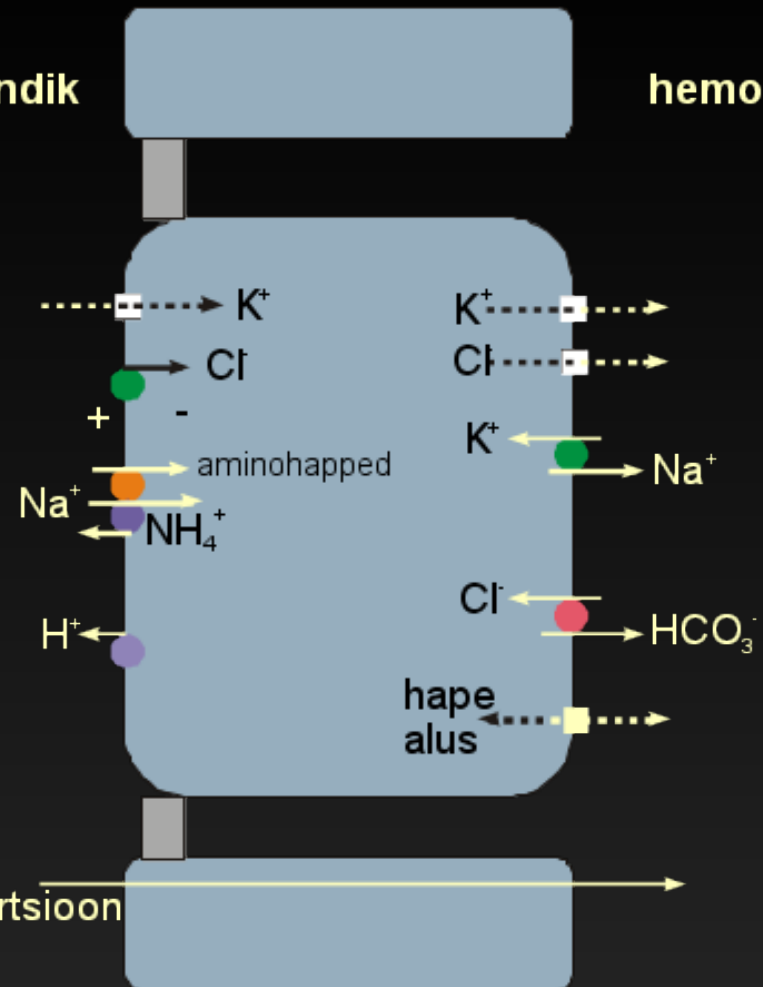
rektaalvalendik

hemotsüül

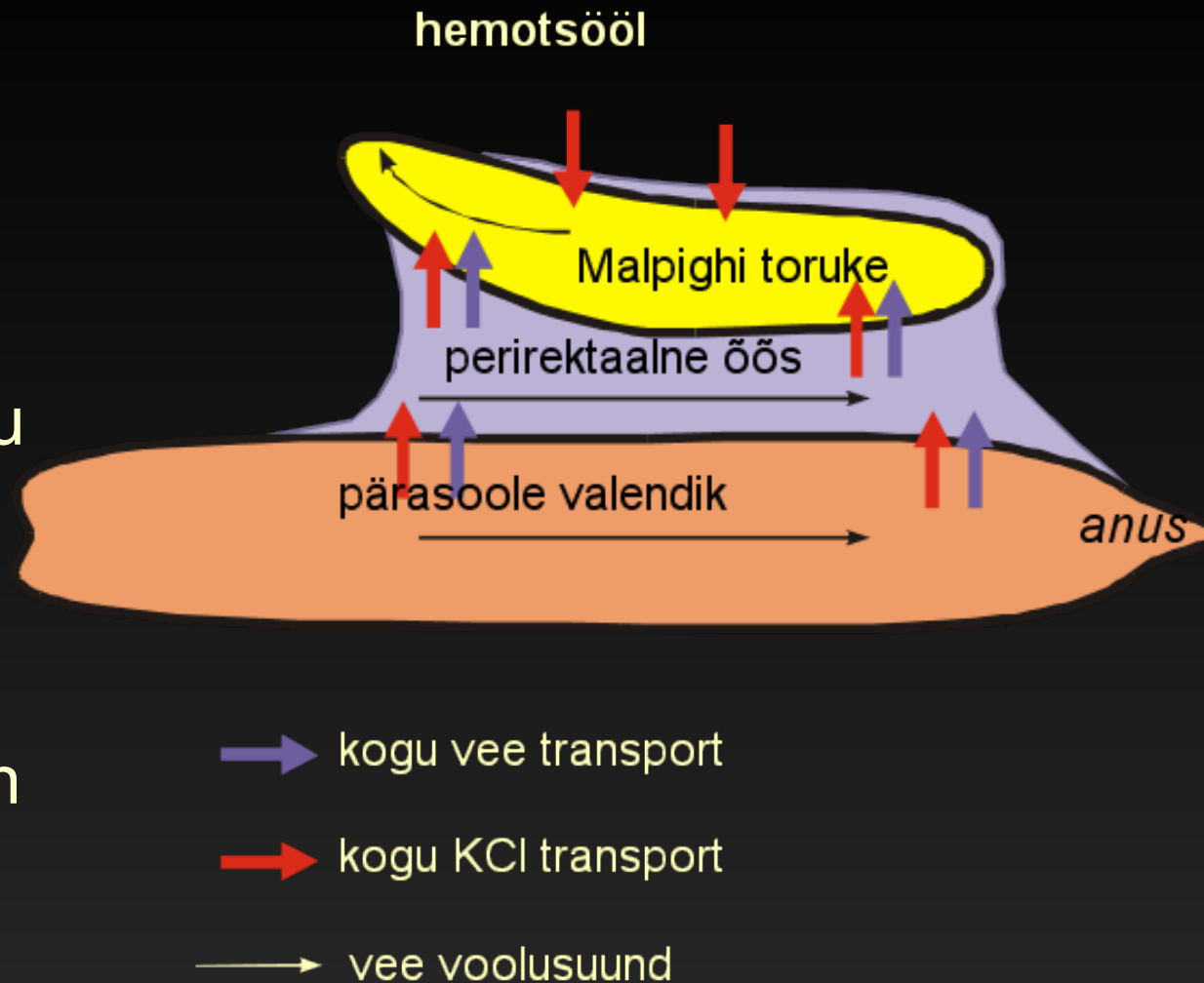
apikaalne membraan

basolateraalne membraan

KCl reabsorptsioon



- Jahumardika *Tenebrio* ekskretsioonisüsteem suudab toota kuni 10x kontsentreeritud uriini ja saavutab imetajate neeru taseme.
- Pärasoole veevahetus-süsteemis vastuvoolu-põhimõtte kasutamine on põhjuseks, miks *Tenebrio* tootab kontsentreeritud uriini.
- Enamus KCl ja veest, mis siseneb pärasoole valendikku, läheb



- Rasvade ja süsivesikute lagundamisel tekivad CO_2 ja H_2O .

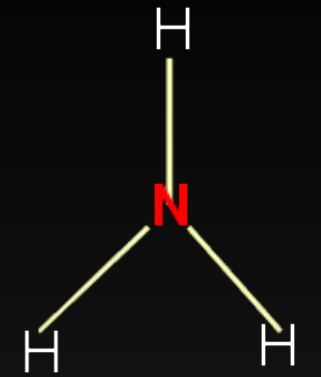
- Tekib ka nukleiinhapete ja valkude lagundamisel, kuid lisaks sellele vabaneb ka lämmastikku sisaldavaid ühendeid.

Loomad, kes vältavalt eritavad *ammoniaaki* on ammonoteelid;

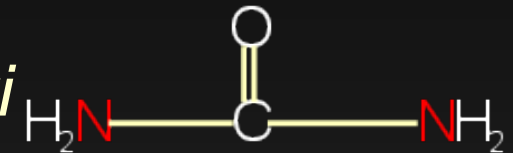
loomad, kes eritavad vältavalt *uureat* on ureeteelid

loomad, kes peamiselt eritavad *kusihapet*, on urikoteelid

Ämblikud eritavad oma lämmastiku- jäägid guaniinina. Kasutusel paljudel loomadel, nt kaladel leidub seda soomustes, ujupõis on hermeetiline tänu guaniinikristallidele.



ammoniaak



uurea



kusihape

