

Fysiologie

Dieren

Ion en Osmoregulatie

Ondersteunende teksten 2^{de} Bachelor TBW

Inleiding:

Op grond van biologische en geologische gegevens wordt algemeen aangenomen dat levende organismen in de zee zijn ontstaan. Na de vorming van allerlei complexe organische verbindingen, ook wel de prebiotische evolutie genoemd, ontstonden systemen met een zekere graad van organisatie, waaruit zich uiteindelijk de eerste eenvoudige eencellige organismen hebben ontwikkeld. Bij deze primitieve organismen kwam de samenstelling van de celvloeistof, zeker wat de anorganische componenten betreft, geheel overeen met die van het externe milieu. Dat de eerste levende organismen zich in de zee konden handhaven en zich verder ontwikkeld hebben, is mede te danken aan de fysische en chemische stabiliteit van het zeewater. Zo zijn uit de eencelligen de meercellige organismen ontstaan.

Bij eencelligen vormt de celmembraan de grens tussen het intracellulaire milieu en het externe milieu. Zij functioneert als een selectieve barrière waardoor voedingsstoffen en zuurstof uit het externe milieu worden opgenomen en afvalstoffen worden verwijderd. Bij meercellige dieren ontwikkelt zich een extracellulair vloeistofcompartiment. In zijn eenvoudigste vorm bestaat dit medium uit het tussen de cellen gelegen interstitiële vocht, waardoor zowel de cellen van een zelfde weefsel als de verschillende weefsels onderling met elkaar in verbinding staan. Bij hoger georganiseerde dieren bestaat het extracellulaire compartiment uit morfologisch verschillende delen met specifieke fysiologische functies zoals lymfe, bloedplasma, en coeloomvloeistof.

De noodzaak voor de ontwikkeling van een extracellulair compartiment volgt uit de toename van het lichaamsvolume. Reeds bij de hoger georganiseerde invertebraten staan ten gevolge van het relatief kleine lichaamsoppervlak veel cellen niet meer in direct contact met het uitwendige milieu en zijn belangrijke delen van het oppervlak van het lichaam niet of weinig doorlaatbaar (o.a. huid, exoskelet, schubben). De extracellulaire vloeistof moet dan de rol van transportmedium vervullen. Van bijzonder belang is de totstandkoming van een circulatiesysteem. Van de verschillende lichaamsvloeistoffen is bloed het medium dat niet alleen een snel transport door het gehele organisme mogelijk maakt maar tevens, door uitwisseling van zuurstof tegen koolstofdioxide in kieuwen en longen en van water en zouten in de nieren, het functioneren van de verschillende organen bevordert.

Fysiologische betekenis van water en zouten:

Uit het voorgaande zal duidelijk zijn dat levensprocessen gebonden zijn aan een waterige omgeving. Water als bestanddeel van alle levende organismen heeft een essentiële betekenis, o.a. als oplosmiddel, bouwstof, transportmedium en als milieu voor de cellulaire stofwisselingsprocessen. Wanneer men het watergehalte bij verschillende diergroepen vergelijkt, dan blijkt dit te variëren van 60 tot 92,5%. Ook de verdeling van het lichaamswater over de diverse vloeistofcompartimenten vertoont verschillen. Dieren met een gesloten bloedvatenstelsel zoals anneliden, cefalopoden en vertebraten hebben een hoeveelheid bloed die 5,0-17,8% van het lichaamsgewicht bedraagt. Bij dieren met een open bloedvatensysteem is dit percentage veel groter en varieert het van 36,6 tot 79,3%. Bij vergelijking van een aantal soorten valt op dat er in de intracellulaire vloeistof veel kalium- en magnesiumionen zijn, terwijl buiten de cellen natrium-, chloride- en calciumionen overheersen (Tabel 1). De totale elektrolytenconcentratie in de cellen is doorgaans veel lager dan die in de omringende vloeistof. Men moet wel rekening houden met het feit dat zich in de celvloeistof veel meer eiwitten bevinden, die vooral divalente kationen binden. Intracellulaire vloeistoffen hebben in het algemeen een zeer stabiele ionenconcentratie, zelfs bij dieren waar de ionenconcentratie van het bloedplasma de schommelingen van het externe milieu volgt. Overigens kunnen intracellulaire ionenconcentraties binnen een individu verschillen van celsoort tot celsoort. Zo zijn in gladde spieren de concentratie van natrium- en chloride ionen hoger dan in dwarsgestreepte spieren. De ionenconcentratie van extracellulaire lichaamsvloeistoffen is minder stabiel dan die van de celvloeistof en varieert met de uitwendige omstandigheden van het dier en vertoont bovendien grote verschillen wanneer men dieren uit verschillende milieus vergelijkt (zeewater, zoetwater, land).

Ion en Osmoregulatie:

Dieren hebben het vermogen ontwikkeld om de samenstelling van hun lichaamsvloeistoffen binnen nauwe grenzen te controleren en dit zelfs wanneer het uitwendige milieu sterk varieert. Het geheel van processen dat het watergehalte van de lichaamsvloeistoffen en de concentraties van de daarin opgeloste osmotisch actieve stoffen constant houdt wordt osmoregulatie genoemd. De handhaving van stabiele

concentraties van ionen in de diverse vloeistofcompartimenten wordt aangeduid met ionenregulatie. Functioneel zijn deze twee processen nauw verwant. Immers het overgrote deel van de osmotisch actieve deeltjes bestaat uit anorganische ionen. Van ionenregulatie is vooral sprake wanneer het gaat over mechanismen die verantwoordelijk zijn voor de verschillen in ionensamenstelling tussen het intra- en het extracellulaire compartiment. Ook bij dieren waar de osmotische waarde van de interstitiële weefselvloeistof of van het bloedplasma gelijk is aan die van hun omgeving, zoals bij veel mariene ongewervelden, komt ionenregulatie voor. Illustratief hiervoor zijn de verschillende concentraties Mg^{2+} en SO_4^{2-} ionen (Tabel 2).

De uitwisseling van water en ionen tussen een dier en zijn omgeving berust voor een groot deel op zuiver fysische en chemische processen. Dit gedeelte wordt ook wel verplichte osmotische uitwisseling genoemd, omdat dit door het organisme niet of nauwelijks te beïnvloeden is. Bij de verplichte water-en ionenbewegingen spelen concentratiegradiënten, de relatie oppervlakte en volume, de opname van water en zouten via voedsel, het verlies van water en zouten via ademhaling, verdamping en excretie een belangrijke rol. De totale concentratie van osmotisch actieve deeltjes in een medium wordt uitgedrukt in osmolen. Daarbij is 1 osmole (Osm) gelijk aan de hoeveelheid stof die opgelost in 1000 gram water dezelfde osmotische druk heeft als 1 grammolecule van een ideaal niet-elektrolyt. Voor biologische media wordt gewoonlijk de milliosmole gebruikt (1 Osm=1000 mOsm). De osmotische waarde van zoogdierbloedplasma bedraagt zo ongeveer 325 mOsm. De term osmolariteit is gekozen omdat het hoeveelheden opgeloste stof per kg water betreft. Veelal worden osmolaliteit en osmolariteit als synoniemen gebruikt. Osmolariteit is strikt genomen alleen toepasbaar als het om hoeveelheden stof per liter oplossing gaat. Voor niet-elektrolyten is de osmolariteit dan ook gelijk aan de molariteit. Osmolaliteit wordt empirisch bepaald, namelijk door het meten van de vriespuntsdaling van het betreffende medium. Een oplossing van 1 Osm vertoont een vriespuntsverlaging overeenkomend met die van een 1 molaire oplossing van een ongedissocieerde stof nl. $1,86^{\circ}C$. Normaal zeewater met een saliniteit van $34 \text{ }^{\circ}/_{\text{OO}}$ heeft ook een vriespuntsverlaging van $1,86^{\circ}C$. De molaliteit van dit zeewater is dus 1000 mOsm (Tabel 2).

Wanneer men voor een bepaald dier de osmolaliteit van zijn lichaamsvloeistof uitzet tegen de variërende osmolaliteit van zijn uitwendig milieu, dan verkrijgt men een beeld van het

osmoregulatorische vermogen van dat dier (Fig. 1). Als die waarden steeds dezelfde zijn en dus liggen op de z.g. isosmotische lijn, dan is er sprake van volledige osmoconformatie (type I). Daartegenover staat de situatie waarbij een dier de osmolaliteit van zijn interne milieu over het gehele traject constant houdt, dan is er sprake van volledige osmoregulatie (type IV). Tussen deze beide extremen komen vormen van gedeeltelijke osmoregulatie voor, bijvoorbeeld een situatie waarin osmoregulatie alleen mogelijk is bij lagere osmolariteit van het externe milieu (type II). Voor dat deel van het traject waar het dier osmotische regulatie vertoont is het hyperosmotisch ten opzichte van zijn milieu. Anderen zijn niet alleen hyperosmotisch in een omgeving van relatief lage osmotische waarde, maar ook hypoosmotisch bij relatief hoge osmolaliteit van het milieu (type III).

Het is gebruikelijk om aquatische dieren in te delen naar de mate waarin ze bestand zijn tegen variaties in het zoutgehalte van hun milieu. Dieren met een in dit opzicht beperkte tolerantie worden stenohalien genoemd. Met de term euryhalien worden dieren aangeduid die zich kunnen aanpassen aan relatief sterke saliniteitsveranderingen. Deze begrippen dekken geen scherp gescheiden categorieën en hebben voorts geen relatie met het osmoregulatorisch vermogen. Stenohaliene vormen kunnen zowel conformeerders zijn, b.v. inktvissen, als echte reguleerders, b.v. de meeste zoetwatervissen. Euryhalien is b.v. de mossel (*Mytilus*), een conformeerder, maar ook de steurgarnaal (*Palaemonetes*), een reguleerder.

Transport van water en zouten in relatie tot de habitat:

Mariene invertebraten:

Bij de meeste in zee levende ongewervelde dieren vertonen de ionenconcentraties en de osmolaliteit van de extracellulaire lichaamsvloeistoffen grote overeenkomst met die van het hen omringende water (Tabel 2). Hoewel voor allerlei groepen geldt dat de lichaamswand goed permeabel is voor water en zouten (sponzen, holtedieren, wormen, weekdieren en stekelhuidigen) wordt er, als gevolg van de isosmotische relatie met het milieu, niet of nauwelijks water aan het lichaam onttrokken of toegevoegd. Indien toch enige wateropname plaats vindt dan wordt dit gecompenseerd, hetzij door uitscheiding van kleine hoeveelheden isosmotische urine, dan wel door volumeregulatie.

De meeste mariene invertebraten zijn osmoconformeerders en stenohalien. De ionensamenstelling van hun lichaamsvloeistoffen is niet altijd dezelfde als die van het

zeewater. Met betrekking tot sommige ionen bestaan hier zelfs grote verschillen die erop wijzen dat ook mariene organismen in staat zijn tot ionenregulatie. In Tabel 2 zijn de min of meer afwijkende concentraties cursief gedrukt. Onder de mariene crustaceeën zijn er enkele soorten met een opvallend groot osmoregulatorisch vermogen. De steurgarnaal *Palaemonetes varians* is isosmotisch met 65% zeewater. Hij is een hyporeguleerder in zee maar tevens in staat tot hyperregulatie, zelfs in verdund brakwater (Fig. 2). Een extreme vorm van osmoregulatie komt voor bij het pekelkreeftje, *Artemia salina*, dat o.a. in zoutpannen, maar ook in continentale zoutmeren leeft. Deze soort overleeft niet in zoetwater maar heeft een tolerantie die reikt van 0,3% tot 30% NaCl. Het pekelkreeftje past een methode toe die ook bij andere hyporegulerende mariene dieren, zoals de beenvissen, voorkomt. Het diertje drinkt zeewater en neemt zowel het water als de Na⁺- en Cl⁻-ionen via de darmwand op. De ionen worden vervolgens via hiertoe gespecialiseerde cellen van het kieuwepitheel, de z.g. chloridecellen, actief uitgescheiden. Die zoutexcretie kan oplopen tot meer dan 150 mmol NaCl per liter hemolymfe per uur. Hyporegulatie is zeer uitzonderlijk voor ongewervelde dieren. Men neemt aan dat de beide zojuist besproken soorten behoren tot een groep die oorspronkelijk het zoete water bewoonden en zich van daaruit in zee hebben gevestigd en bij deze overgang een voor mariene invertebraten ongebruikelijk lage osmotische waarde hebben weten te handhaven. Een mechanisme soortgelijk aan dat bij *Artemia* vinden we bij de aquatische larven van sommige muggen, b.v. bij het geslacht *Aedes*, dat voorkomt in alkalische zoutmeren. Ook hier wordt het zoute water gedronken en de ionen selectief uitgescheiden, in dit geval via de einddarm.

Invertebraten van brakwater:

Onder brak water verstaat men water met een zoutgehalte tussen 0.5 ‰ en 30 ‰. Hoewel brakwater ook voorkomt in continentale meren (b.v. de Kaspische zee, met een saliniteit van 13 ‰) en zulke meren een biologisch interessante habitat vormen, wordt de bespreking hier beperkt tot het brakwater van de kustzone. Vooral de estuaria zijn in oecofysiologisch opzicht een boeiend overgangsgebied tussen de zeeën en het zoetwatermilieu. Van belang is dat in de brakke wateren van het kustgebied de onderlinge verhouding van de ionenconcentraties dezelfde is als in zeewater. Algemeen geldt dat dieren van het brakke water onderhevig zijn aan flinke schommelingen in het zoutgehalte van

hun omgeving, hetzij vanwege hun eigen activiteit, hetzij als gevolg van fluctuaties in het plaatselijk milieu als gevolg van de getijdenwerking.

Tijdens het evolutieproces, toen organismen vanuit de zeeën het zoete water hebben gekoloniseerd, vormde brak water een belangrijke fysiologische barriere. Adaptatie van mariene dieren aan brak water vereist compensaties met betrekking tot een teveel aan water dat via osmotische processen het lichaam binnendringt. Verwijdering van dit overtollige water gaat altijd gepaard met zoutverlies. Dit benadrukt het reeds in zeewater bestaande probleem van handhaving van het ionenevenwicht. Poikilosmotisch gedrag of aanpassing door verandering van de osmotische waarde van het interne milieu biedt uiteraard slechts in beperkte mate een oplossing. De werkelijke oplossing is dan ook tot stand gekomen via hyperosmotische regulatie. De fauna van het brakke water telt maar weinig echte brakwatersoorten. Veel de meeste soorten zijn of mariene vormen met een tolerantie voor lagere saliniteit of zoetwatersoorten die een beperkt zoutgehalte tolereren (Fig. 3).

Het osmoregulerend vermogen van een aantal dieren van het brakke water is afgebeeld in figuur 2. Duidelijk blijkt dat dit vermogen verschilt van soort tot soort. Ook voor een enkele soort is het regulatievermogen niet over het gehele tolerantiegebied gelijk. In het algemeen wordt de regulatie beter naarmate de concentratie van het zeewater afneemt. Bij hogere saliniteit worden vrijwel alle soorten osmoconformeerders. De mossel, *Mytilus*, is zelfs over zijn hele tolerantiegebied een echte conformeerder. Ook het regulatieniveau vertoont verschillen. Bij crustaceeën is de osmolaliteit van het bloed hoger dan bij annelide wormen, hetgeen o.a. samenhangt met de bij de eerstgenoemde groep veel betere isolatie van de huid (exoskelet en cuticula). Vermindering van de permeabiliteit is van grote adaptieve betekenis en heeft in belangrijke mate bijgedragen tot de ontwikkeling van het osmoregulatorisch vermogen. Overigens zijn er binnen een soort ook geografische verschillen. Strandkrabben uit de Oostzee vertonen in verdund zeewater een betere regulatie dan hun soortgenoten uit de Noordzee en zijn dus toleranter voor lagere salinititeiten.

Een tweetal processen vormen de grondslag voor hyperosmotische regulatie namelijk: 1 verwijderen van overtollig water en 2 absorptie van ionen. Vrijwel alle dieren die in een hyposmotisch milieu leven beschikken over organen die als waterpomp functioneren: contractiele vacuolen, vlamcellen, proto- en metanefridiën en echte nieren. Aangenomen wordt dat deze organen primair in dienst van de waterhuishouding stonden en pas later

werden belast met de taak van het verwijderen van stikstofhoudende afvalstoffen. Brakwaterdieren produceren in het algemeen meer urine dan mariene dieren. Voor diverse soorten is aangetoond dat de urineproductie toeneemt bij vergroting van de osmotische gradiënt tussen het dier en zijn omgeving (Fig. 4). Bij brakwaterdieren is de urine net als bij de echte mariene dieren vrijwel isosmotisch met het bloed. Derhalve impliceert verhoogde urineproductie altijd een toename van het ionenverlies door uitscheiding en vormt zij een extra belasting bij de handhaving van het ionenevenwicht. De belangrijkste compensatie voor het ionenverlies via de urine en trouwens ook via delen van het lichaamsoppervlak, is de opname van ionen, Na^+ en Cl^- , uit het milieu door gespecialiseerde cellen in het kieuwepitheel. Het betreft hier actief transport, d.w.z. opname tegen de bestaande ionengradiënt in. Bij de strandkrab, *Carcinus* is aangetoond dat het aantal Na^+ -transporterende cellen in het kieuwepitheel toeneemt naarmate de dieren in sterker verdund zeewater worden gehouden. De transportactiviteit is functie van de interne Na^+ -concentratie.

Volumeregulatie:

Osmoconformerende dieren van het mariene milieu gedragen zich als osmometers, wanneer ze in verdund zeewater worden geplaatst zwellen ze enigszins op en het omgekeerde gebeurt in geconcentreerd zeewater. In hun natuurlijke habitat zal deze situatie echter weinig voorkomen. In het algemeen bezitten de echte mariene invertebraten, b.v. coelenteraten en echinodermen, een zeer beperkte tolerantie voor saliniteitsfluctuaties. Zulke fluctuaties komen in het brakwatermilieu wel voor. Brakwaterdieren vertonen dan ook een sterke neiging tot volumeverandering, althans binnen dat deel van hun tolerantiegebied waarin ze zich poikilosmotisch gedragen. Aanwezigheid van een exoskelet (crustaceeën), sluitbare schelpen (bivalve mollusken), of een operculum (prosobranche gastropoden) beperkt de osmotische wateropname. Bij relatief onbeschermden dieren (sommige mollusken, zeesterren en wormen) kan door het oplopen van de osmotische gradiënt het volume fors toenemen (Fig. 5). Meestal wordt zo'n volumetoename na enige tijd weer gereduceerd als gevolg van afgifte van osmotisch actieve stoffen. Dit verschijnsel wordt volumeregulatie genoemd. Het proces berust ten dele op verlies van elektrolyten maar daarbij speelt ook de afgifte van kleine organische moleculen, met name aminozuren waaronder taurine een heel belangrijke rol. Vrije amino-

zuren zijn vooral in het intracellulaire compartiment in relatief hoge concentraties aanwezig en die hoeveelheden zijn met name opvallend groot in de cellen van mariene dieren (Tabel 3). Hoe sterk de intracellulaire aminozuurconcentraties worden beïnvloed door verlaging van de saliniteit van het milieu wordt weergegeven in Figuur 6 voor de spiervezels van de strandkrab, *Carcinus*. Voor deze soort is het vastgesteld dat de aminozuren inderdaad door de cellen in het bloed worden afgegeven en vervolgens in de hepatopancreas worden afgebroken. Het proces gaat gepaard met een verhoogde uitscheiding van NH_4^+ . Bij terugplaatsing van het dier in normaal zeewater neemt de synthese van aminozuren toe en herstellen zich de concentraties, het eerst in de cellen, daarna ook in het bloed. Ook bij bivalve mollusken gaat osmoconformatie gepaard met aanzienlijke vermindering van aminozuren in de cellen en in het bloed.

Euryhalie conformeerders zijn bepaald niet zonder meer overgeleverd aan de osmotische fluctuaties van hun omgeving. Hun reacties onder die omstandigheden duiden erop dat regulatie van het lichaamsvolume voor hen belangrijker is dan handhaving van de interne osmotische concentratie. Bij veel conformeerders zijn de veranderingen in cellulaire aminozuurconcentraties tijdens de adaptatie groter dan die van de electrolyten. Tenslotte moet worden gewezen op gedragsaanpassingen. Het actief opzoeken van een gebied met een bepaalde saliniteit komt voor bij crustaceeën in estuaria of getijdenzones. Zeepokken in zeewater houden hun carapax geopend maar in 50% zeewater worden de kalkkleppen gesloten. Ook veel mollusken sluiten zich af bij verlaging van het zoutgehalte, b.v. door sluiten van de schelpen (mosselen) of het operculum (alijkruik). Bekend is dat wormen zich onder zulke omstandigheden ingraven in het sediment. Experimenteel is aangetoond dat door deze maatregelen de veranderingen in de samenstelling van het inwendig milieu verminderen.

Invertebraten van het zoete water:

Alle zoetwaterdieren zijn hyperosmotische reguleerders. De invertebraten van dit milieu zijn niet in staat tot hyporegulatie. Wanneer ze in verdund zeewater worden overgebracht neemt ook de osmotische waarde van hun intern milieu toe. Hun tolerantie is doorgaans beperkt tot een niveau dat overeenkomt met de normale, d.w.z. in zoetwater geldende osmolaliteit van hun bloed. Ze zijn dus betrekkelijk stenohalien. De osmoregulatorische problemen die deze dieren ondervinden zijn in beginsel dezelfde als die van de

osmoregulerende brakwaterdieren. Water wordt opgenomen door osmose via de permeabele delen van het lichaamsoppervlak en verlies van zouten. Het niveau waarop de lichaamsvloeistoffen worden gereguleerd ligt lager dan het niveau bij brakwatervormen maar vertoont eveneens grote verschillen (Fig. 2 en Tabel 4). De waterinflux wordt gecompenseerd door uitscheiding van urine. Bij dieren met een hoge permeabiliteit is ook de urineproductie groot. Bij de zwanemossel, *Anodonta cygnea* komt de urineproductie overeen met 45% van het lichaamsgewicht per dag. Bij dieren met een relatief goed afgedichte huid is de urineproductie laag. Bij de rivierkreeft, *Astacus fluviatilis*, bedraagt de urineproductie 8% en bij de Chinese wolhandkrab, *Eriocheir sinensis*, 3,6% van het lichaamsgewicht. In de nefridiën en nieren worden ionen gereabsorbeerd en, anders dan bij de brakwaterdieren, is de urine bij zoetwaterdieren doorgaans hyposmotisch ten opzichte van het bloed. Het tekort aan ionen wordt aangevuld door directe opname van ionen uit het milieu. Vooral crustaceeën bezitten een opvallende capaciteit tot actief transport van ionen via het kieuwepitheel. Het aandeel van deze twee factoren bij de handhaving van de ionenbalans is veranderlijk. Bij *Eriocheir* in zoetwater is de urine isosmotisch met het bloed en wordt het zoutverlies geheel gecompenseerd door opname van Na^+ en Cl^- via de kieuwen. *Astacus* neemt eveneens ionen op via het kieuwepitheel maar vertoont daarnaast een opmerkelijk vermogen tot ionenreabsorptie door de wand van de nierbuizen. Dit dier produceert urine met een Na^+ -concentratie die 0.5 % bedraagt van die van zijn bloed. De water- en zouthuishouding van *Astacus* wordt geïllustreerd in figuur 7. Ook bij aquatische insectlarven is de selectieve ionenopname goed ontwikkeld. Deze vindt plaats via de z.g. anale papillen. Bij een verblijf van muggelarven in ionenarm water ondergaan deze orgaanjes een sterke hypertrofie (fig. 8). Uiteraard speelt bij alle zoetwaterdieren ook de zoutopname via het voedsel een belangrijke rol bij de regulatie van de water- en zouthuishouding.

Aquatische vertebraten:

De gewervelden stammen af van mariene voorouders. Vrijwel zeker zijn de Ostracodermi de oudst-bekende, van huidbeenderen voorziene, kaakloze vertebraten (Agnatha) het zoete water binnengedrongen. In dit milieu heeft zich in elk geval de evolutie van de vissen, de eerste Gnathostomata, voltrokken tijdens het Siluur. De kraakbeenvissen of Chondrichthyes migreerden aan het eind van het Devoon naar zee. Thans zijn dit vrijwel

uitsluitend mariene dieren, de haaien en roggen. Sinds de Krijtperiode behoort ook een groot deel van de Osteichthyes, de beenvissen, tot de zeebewoners. De water- en zouthuishouding bij de huidige vertegenwoordigers van deze twee groepen vissen duidt erop dat bij de genoemde migraties naar het nieuwe milieu de osmoregulatorische aanpassingen op zeer verschillende wijzen tot stand zijn gekomen.

De osmotische condities van beenvissen in het zoete water komt overeen met die van de invertebraten. Deze vissen zijn hyperosmotisch en de osmolaliteit van hun bloedplasma varieert van 250 tot 350 mOsmol/l (Tabel 2). Derhalve worden ze geconfronteerd met twee problemen: osmotische wateropname en verlies van zouten wat voornamelijk via het enigszins doorlaatbare kieuwepitheel plaats grijpt. De osmotische waterinflux wordt gecompenseerd door de uitscheiding van een grote hoeveelheid urine, bij sommige soorten tot 30% van het lichaamsgewicht per dag. Deze hoge urineproductie komt tot stand door ultrafiltratie van het bloed in de nieren. Omdat tijdens het transport van het filtraat, de primaire urine, door de nierbuisjes een groot deel van de daarin aanwezige anorganische ionen en andere stoffen wordt gereabsorbeerd, is de uitgescheiden urine sterk hyposmotisch ten opzichte van het bloedplasma. Het verlies aan ionen via de urine en het ionenverlies dat het gevolg is van diffusie door het kieuwepitheel worden gecompenseerd door ionenopname uit het milieu. Dit laatste is de functie van de z.g. chloridecellen, gespecialiseerde cellen aan de basis van de secundaire kieuwlamellen (fig. 9). Aan de apicale zijde van deze cellen vindt hoofdzakelijk een uitwisseling van Na^+ tegen H^+ (of NH_4^+) en Cl^- tegen HCO_3^- (of OH^-) plaats. Vanuit de cel kunnen ionen actief, d.w.z. tegen een bestaande concentratiegradiënt in, getransporteerd worden. De benodigde energie wordt geleverd door fosfaatsplitsing van adenosinetrifosfaat (ATP) door specifieke transport-adenosinetrifosfatasen (ATP-asen). Zo worden de Na^+ en K^+ -concentraties in het bloed gereguleerd door het Na^+/K^+ -geactiveerde ATP-ase. Ca^{2+} wordt door een Ca^{2+} -gestimuleerd ATP-ase getransporteerd. Een en ander is schematisch weergegeven in figuur 10.

Ook de mariene beenvissen zijn osmoreguleerders. De osmotische waarde van hun bloedplasma is in het algemeen 10-15% hoger dan dat van zoetwatervissen. Zij zijn hyposmotisch en verliezen in hoofdzaak via het kieuwoppervlak water waar tevens influx van ionen plaatsvindt. Hun huid is minder permeabel dan die van zoetwatervissen, wat vermoedelijk samenhangt met de ruime beschikbaarheid van calcium dat de

aaneenhechting van de huidcellen bevordert en daarmee de paracellulaire diffusie van water en ionen beperkt. De mariene beenvissen hebben zich ontwikkeld uit zoetwatervormen. De glomerulaire nieren produceren grote hoeveelheden sterk verdunde urine. Zij moeten bij de osmoregulatorische aanpassing aan het zeewatermilieu een zeer nadelige factor hebben gevormd. Kenmerkend voor de in zee levende beenvissen is een urineproductie die veel lager is dan die bij hun verwanten van het zoete water. Zo produceert de paling, *Anguilla anguilla*, in zoetwater 84 ml en in zeewater slechts 15,1 ml urine per kg lichaamsgewicht per dag. Hoewel de urine isosmotisch is met het bloed, betekent de relatief geringe urineproductie dat de zoutuitscheiding langs deze weg beperkt is. Het waterverlies wordt gecompenseerd doordat deze vissen zeewater drinken. Water en monovalente ionen worden door de darmwand opgenomen. Het grootste deel van de divalente ionen, Ca^{2+} , Mg^{2+} en SO_4^{2-} wordt met de faeces uitgescheiden. Het teveel aan Na^+ - en K^+ -ionen in het bloed wordt via het kieuwepitheel uitgescheiden en wel via de chloridecellen die bij zoetwatervissen de opname van Na^+ en Cl^- uit het milieu verzorgen. Deze zoutuitscheiding via de chloridecellen staat bekend als extrarenale zoutsecretie. De osmoregulatorische processen bij de beenvissen zijn samengevat in figuur 7

De meeste beenvissen zijn stenohalien. Tot de euryhaliene soorten behoren enkele interessante vertegenwoordigers die periodiek van milieu veranderen. Zalmen trekken tegen de voortplantingstijd uit zee de rivieren op om daar te paaïen (anadrome migratie). Ook stekelbaarzen vertonen dit gedrag. De paling daarentegen verhuist van zoetwater naar zee om zich voort te planten (katadrome migratie), waarna de jonge glasaaltjes naar het zoete water migreren en daar volwassen worden. Vooral door onderzoek aan euryhaliene vissen is inzicht verkregen in de osmoregulatorische mechanismen bij vissen. Gebleken is dat bij adaptaties aan veranderde milieuomstandigheden hormonen een zeer belangrijke rol spelen. Dat geldt met name voor prolactine uit de hypofysevoorkwab, cortisol, geproduceerd door het interrenale weefsel, vasotocine uit de hypofyse-achterkwab, en wellicht ook voor het hypocalcine afkomstig uit de lichaampjes van Stannius.

Kraakbeenvissen: De osmoregulatie bij haaien en roggen verschilt sterk van die bij de beenvissen. Kraakbeenvissen zijn, op enkele uitzonderingen na, mariene vissen. De

concentratie van de anorganische ionen in hun lichaamsvloeistoffen is ongeveer dezelfde als die bij de beenvissen, hetgeen erop zou kunnen wijzen dat ze afstammen van zoetwatervormen. Ze zijn echter in osmotisch evenwicht met hun milieu, soms zelfs enigszins hyperosmotisch. Dit wordt veroorzaakt door een hoog ureumgehalte in bloed en weefsels. Ureum is een eindproduct van de eiwitstofwisseling dat door de nieren wordt uitgescheiden. Bij de mens is het ureumgehalte van het bloed 0,02-0,03%. Een hogere concentratie is toxisch. Bij haaien en roggen wordt ureum uit de voorurine gereabsorbeerd waarbij het gehalte in het bloed ruim 2% bereikt (bij de doornhaai ca. 370 mmol/l en bij de rog ca. 440 mmol/l). Huid en kieuwepitheel zijn bij deze dieren relatief impermeabel voor deze stof. Naast ureum draagt ook trimethylamineoxyde (TMAO) bij tot de hoge osmotische waarde van het bloedplasma.

Als gevolg van het aldus verkregen osmotisch evenwicht van het bloed treedt geen osmotisch waterverlies op. Wel veroorzaakt het verschil tussen de ionenconcentratie in het bloed en die in het zeewater een inwaartse netto diffusie van zouten door het kieuwepitheel. Net als bij de mariene beenvissen worden Ca^{2+} , Mg^{2+} , SO_4^{2-} en HPO_4^{2-} -ionen via de nieren uitgescheiden. Na^+ en Cl^- wordt door het bloed voornamelijk aan de rectale klier afgegeven, die het via de einddarm uitscheidt. Bij een hondshaai in zeewater produceert deze klier een secreet dat 500-560 mmol Na^+ per liter bevat, in een hoeveelheid van 0,47 ml per kg lichaamsgewicht per uur. De rectale klier van de kraakbeenvissen is een orgaan dat functioneel volkomen vergelijkbaar is met de chloridecellen van de mariene beenvissen.

Onder de haaien en roggen bevinden zich enkele zeer interessante zoetwatersoorten, b.v. de rog, *Potamotrygon* van het stroomgebied van de Amazone en de Orinoco. Deze soort is hyperosmotisch en stenohalien. De osmotische waarde van zijn bloed bedraagt ongeveer 300mOsmol/l en berust vrijwel uitsluitend op anorganische ionen. Het ureumgehalte is lager dan 1 mmol/l. Ook bij enkele andere soorten die periodiek in brakwater of zoetwater verblijven blijkt onder die omstandigheden vooral het ureumgehalte sterk verlaagd te zijn. Deze gegevens wijzen erop dat het voorkomen van veel ureum in het bloed bij kraakbeenvissen geen taxonomisch kenmerk is maar een fysiologische adaptatie, gericht op het verkrijgen van isoosmotischeiteit bij verblijf in zeewater.

Amfibieën: De meeste amfibieën zijn zoetwaterdieren of zijn althans gebonden aan habitats waar zoetwater aanwezig is. Hun osmoregulatorische problemen vertonen grote

overeenkomst met die van de zoetwatervissen. Het door de huid binnendringende water, bij diverse soorten oplopend tot 30% van het lichaamsgewicht per dag, wordt als urine uitgescheiden. De nieren hebben een aanzienlijk vermogen tot ionenresorptie. Actief transport van ionen uit de primaire urine naar het bloed vindt zowel plaats in de distale tubuli van de nefronen als via de wand van de urineblaas. De urine is in het algemeen dan ook sterk hyposmotisch ten opzichte van het bloed. Desondanks is de uitscheiding van zouten via de urine groot. Bij de groene kikker wordt 90% van de zouten verloren via de nieren. De overige 10% is het gevolg van diffusie door de huid. Het verlies aan zouten wordt ten dele aangevuld door de voedselopname en wordt voorts gecompenseerd door actief transport van ionen vanuit het milieu door de huid. In larvale stadia van de ontwikkeling vindt ook ionenabsorptie via het kieuwepitheel plaats.

De meeste aquatische amfibieën zijn stenohalien, maar er zijn enkele euryhaline soorten. *Rana cancrivora* vertoont bij verblijf in een zeewatermilieu een sterke verhoging van het ureumgehalte in het bloedplasma. De groene pad, *Bufo viridis*, tolereert zout water tot ongeveer 19 ‰. Ook bij deze soort neemt bij verhoogde saliniteit van het externe milieu de osmotische waarde van het bloedplasma toe, maar dit wordt vooral bereikt door een forse verhoging van het NaCl-gehalte en in veel mindere mate door stijging van de ureumconcentratie. Andere osmoregulatorische bijzonderheden over amfibieën komen ter sprake bij de behandeling van de landdieren.

Landdieren:

Het grote fysiologische voordeel van een terrestrische levenswijze is de beschikbaarheid van zuurstof. Per volume-eenheid bevat lucht ongeveer 30-maal zoveel zuurstof als zoetwater. De grootste bedreiging op het land is uitdroging. Ter voorkoming van dit laatste hebben landdieren een grote verscheidenheid van adaptaties ontwikkeld. Deels zijn het aanpassingen van de permeabiliteit van het lichaamsoppervlak, beperking van de glomerulaire filtratie in de nieren, het drinken van water en extrarenale zoutsecretie. Daarnaast zijn nieuwe mogelijkheden ontstaan, nl. resorptie van grote hoeveelheden water in de nieren, waardoor hyperosmotische urine kan gevormd worden, produktie van stikstofhoudende afvalstoffen waarvan de uitscheiding relatief weinig water vergt, de capaciteit om water te absorberen via speciale delen van het lichaamsoppervlak, het gebruik van metabolisch water en gedragsaanpassingen die gericht zijn op beperking van waterverlies door verdamping.

De overgang van een aquatische naar een terrestrische levenswijze kan vanuit zee, vanuit brak water of vanuit zoetwater geschieden. In alle gevallen beschikken semi-terrestrische dieren over het vermogen om hun lichaamsvloeistoffen te stabiliseren op een osmotische waarde overkomend met 1/3 van die van zeewater. Soms zijn deze dieren beschermd door een betrekkelijk impermeabel exoskelet (landkrabben, mangrovekrabben) of een schelp (veel landslakken). In enkele gevallen wordt water in de schelp meegedragen, zoals bij land-heremietkrabben. Andere soorten leven in de vochtige bodem of zijn gebonden aan een vochtrijk bovengronds microhabitat (naaktslakken, annelide wormen). Niet zelden zijn semi-terrestrische dieren voor hun voortplanting en ontwikkeling aangewezen op een tijdelijk verblijf in het water (alle landkrabben, de meeste amfibieën). Bepaalde soorten kikkers en padden kunnen perioden van extreme droogte overleven door het opslaan van water in de urineblaas, die daarbij soms 30% van het lichaamsgewicht bereikt. De zeer sterk verdunde urine fungeert als waterreserve tijdens de aestivatie (zomerslaap) in holen, diep in de grond.

Hoewel de overgang van zoetwater, waarin voortdurend overmatig water moet worden verwijderd, naar land, waar permanent waterverlies dreigt, het meest drastisch is, zijn de meeste diersoorten er juist via deze weg in geslaagd om een terrestrische levenswijze te verkrijgen. Deze paradoxale ontwikkeling heeft plaatsgevonden bij de evolutie van zowel de ongewervelde als de gewervelde dieren. De meeste terrestrische dieren compenseren hun zoutverlies door opname van zouten met het voedsel. Het is vooral de waterhuishouding die bijzondere aanpassingen vergt. Voor alle organismen geldt dat, over een zekere periode, het waterverlies gelijk moet zijn aan de wateropname.

Waterverlies door verdamping is een zeer complex proces. Het wordt bepaald door de structuur van de huid, het al of niet voorkomen van huidklieren, de lichaamstemperatuur, alsmede door milieufactoren, zoals de temperatuur en relatieve vochtigheid van de lucht en luchtbewegingen. Van bijzonder belang is ook de ademhalingsfunctie. Huidademhaling, b.v. bij wormen en amfibieën, vereist een dunne, vochtige, goed doorbloede huid, die sterk waterdoorlatend is. Maar ook ademhaling via een tracheeënstelsel of door middel van longen gaat altijd gepaard met waterverdamping. De grote variatie in de mate van waterverlies langs deze weg is weergegeven in Tabel 5.

Terrestrische invertebraten:

Wat betreft de ongewervelde dieren zijn de meest succesrijke terrestrische diergroepen te vinden onder de arthropoden: schorpioenen en spinnen (Chelicerata), pissebedden (Isopoda), insekten (Insecta) en duizendpoten (Myriapoda). Onderzoek over osmoregulatorische adaptaties is vooral gedaan bij insekten. Bij deze groep is het integument in hoge mate ondoorlaatbaar voor water, dank zij de aanwezigheid van een chitineus exoskelet, de cuticula, en vooral de epicuticula, een wasachtig laagje dat de cuticula bedekt. Bij pissebedden is de evaporatie via het lichaamsoppervlak aanmerkelijk groter dan bij insekten. De twee groepen hebben een overeenkomstige exoskeletstructuur maar bij de pissebedden ontbreekt een epicuticula. Daarmee hangt vermoedelijk samen dat landisopoden voornamelijk voorkomen in vochtige en donkere plaatsen. Datzelfde geldt trouwens voor duizendpoten waarbij eveneens een epicuticula ontbreekt. Het bezitten van een epicuticula mag ook als voorbereiding worden beschouwd op een aquatische levenswijze en vormt hier een bescherming tegen osmotische wateropname.

Meer dan de helft van de verdamping via het lichaamsoppervlak vindt plaats via het ademhalingsstelsel. Bij de meeste insekten worden de spiracula, de openingen waardoor de tracheeën met de buitenwereld in verbinding staan, zorgvuldig gereguleerd. Het openen en sluiten van de spiracula staat uiteraard in dienst van de ademhalingsfunctie, maar blijkt tevens te worden bepaald door de vochtigheid van de lucht. Bij de tsetsevlies, *Glossina*, zijn de spiracula voor 30% geopend bij een relatieve vochtigheid van de lucht van 60%, in droge lucht zijn ze slechts voor 10% geopend.

Voor dieren die in zeer droge habitats leven is de voornaamste bron van water de verbranding van voedingsstoffen (metabolisch water). De hoeveelheid water die bij de stofwisseling vrijkomt is afhankelijk van de aard van het voedsel. Glucose levert, per gram, 0,60 g, zetmeel 0,56 g en vet ongeveer 1,07 g water. Bij het vaststellen van de fysiologische betekenis van de produktie van metabolisch water moet men overigens ook de energieproduktie zelf in aanmerking nemen. Het blijkt dan dat voor diverse voedingsstoffen de hoeveelheid vrijkomend water per eenheid geleverde energie weinig verschilt.

Terrestrische vertebraten:

Bij de gewervelde dieren zijn de reptielen, vogels en zoogdieren in meerderheid echte landdieren. Een groot aantal soorten is uitstekend aangepast aan zeer droge gebieden. Net als bij de terrestrische invertebraten is ook bij de landvertebraten de permeabiliteit van de huid voor water sterk gedaald. Daarnaast zijn vooral de functies van de nieren, de urineblaas, de cloaca en de darm aangepast aan een terrestrische levenswijze.

Reptielen: Van de vier orden zijn de krokodillen semi-aquatisch en de andere groepen, slangen, hagedissen en schildpadden, grotendeels terrestrisch. De permeabiliteit voor water en ionen van de reptielehuid is slechts een fractie van die van de amfibie huid, maar vertoont niettemin een aanzienlijke variabiliteit. De gegevens weergegeven in figuur 11 duiden op het bestaan van een verband tussen de mate van waterverdamping via het lichaamsoppervlak en de habitat van de betreffende soort. Hoe droger het milieu, des te geringer de verdamping. Overigens is bij alle reptielen het waterverlies groter via de huid dan via de longen.

Ook met de uitscheiding van urine en faeces gaat water verloren. Bij de meeste reptielen ontbreekt een urineblaas, uitzonderingen zijn een aantal soorten hagedissen en schildpadden. Reptielen produceren een urine, die hyposmotisch of hoogstens isosmotisch is met het bloedplasma. De urine wordt in vloeibare of half-vloeibare toestand uitgescheiden in de cloaca en kan vandaar uit ook in de einddarm worden opgenomen. Cloaca en einddarm hebben een osmoregulatorische functie. Door de wand van deze organen wordt, vermoedelijk als gevolg van de relatief grote colloid-osmotische druk van het bloed, water gereabsorbeerd. Bij schildpadden worden tevens uit de urineblaas ionen en water in het bloed opgenomen. Bij landschildpadden fungeert de urineblaas als opslagplaats voor waterreserve, een situatie vergelijkbaar met die bij enkele paddesoorten in woestijngebieden. Ook bij zoetwaterschildpadden is de urineblaas een osmoregulatorisch orgaan, dat ionen vanuit de urine terugpompt in het bloed (Na^+ , Cl^- en HCO_3^-). Bij de moerasschildpad is bovendien aangetoond dat ionen uit het milieu kunnen worden opgenomen. Dit gebeurt via de cloaca die hiertoe periodiek wordt geïrrigeerd, maar ook via het slijmvlies van de farynx. Het osmotisch watertransport vanuit de cloaca, het rectum en de urineblaas bij de landreptielen wordt bevorderd doordat bij deze dieren het voornaamste stikstof-bevattende uitscheidingsproduct urinezuur is. Urinezuur is in

water slecht oplosbaar en precipiteert, hetgeen de osmotische waarde van de urine vermindert.

Vogels en zoogdieren. Bij deze diergroepen is het waterverlies via de huid in het algemeen groter dan bij de terrestrische reptielen. Dit hangt voornamelijk samen met hun hoge lichaamstemperatuur. Ook de verdamping via de ademhalingsorganen is groot, mede als gevolg van het hoge stofwisselingsniveau van deze homeotherme dieren. Een extra belasting althans bij omgevingstemperaturen boven die van de thermoneutrale zone vormt de waterverdamping die als afkoelingssysteem werkt. Bij kleine dieren is het waterverlies via het lichaamsoppervlak relatief groter dan bij grote dieren. Zo verliest een uil 4 % van zijn lichaamsgewicht per dag en een winterkoninkje 36 %. Voor zover bekend hebben vogels geen specifieke adaptieve mechanismen ontwikkeld om het waterverlies via huid en longen tegen te gaan. Het verlies wordt gecompenseerd door drinken, ook woestijnbewonende vogels zijn veelal in staat om van tijd tot tijd drinkwaterplaatsen te bezoeken. Verder wordt water opgenomen met het voedsel.

Een interessant mechanisme dat het bij de ademhaling optredende waterverlies beperkt, is ontdekt bij de woestijnbewonende kangoeroerat, *Dipodomys*. Het betreft de condensatie van waterdamp tijdens het uitademen van met waterdamp verzadigde lucht uit de longen (fig. 12). Bij de inademing wordt relatief koele lucht tijdens het doorstromen van de neusholten opgewarmd. De lucht neemt daarbij vocht op, terwijl de luchtwegen zelf worden afgekoeld. In de longen wordt het proces omgekeerd, de lucht staat warmte af aan het omringende weefsel en waterdamp condenseert. Het gecondenseerde water kan door het slijmvlies van de neusholten worden opgenomen of kan dienen om de waterdampspanning van de lucht die bij de volgende inademing binnenstroomt te verhogen. Dit mechanisme werkt dus zowel warmte- als waterbesparend. De mate van warmteuitwisseling tussen de lucht en de weefsels en de mate van waterverdamping, respectievelijk condensatie, zijn afhankelijk van het verschil tussen de lichaamstemperatuur en de luchttemperatuur, alsook van de vochtigheidsgraad van de lucht. Dit proces vindt in principe plaats bij alle homeotherme dieren. De effectiviteit wordt vooral bepaald door de structuur van de neusholten. Bij de mens en de meeste grote diersoorten zijn de neusholten wijd en is het contactoppervlak relatief klein. De afkoeling van de lucht bij uitademing bedraagt slechts enkele graden en bijgevolg is ook de condensatie beperkt. Bij kleine knaagdieren, zoals de kangoeroerat, zijn de neusholten

nauw en is het contactoppervlak vrij groot. De adaptieve betekenis van dit effect is vooral duidelijk bij soorten die in zeer droge gebieden leven en die, bij gebrek aan drinkwater en waterrijk voedsel, voor het in evenwicht houden van hun waterbalans zijn aangewezen op het beperken van het waterverlies. Voor de kangoeroerat is de waterbalans weergegeven in Tabel 6.

Een geheel andere vorm van reductie van waterverlies via het lichaamsoppervlak wordt bereikt door hyperthermie, het laten oplopen van de lichaamstemperatuur. Hyperthermie vermindert de noodzaak van verdamping via de huid (o.a. transpiratie). De adaptieve waarde voor de waterhuishouding is aangetoond bij enkele soorten vogels en zoogdieren, waaronder de kameel.

Ook bij vogels en zoogdieren vormt het waterverlies via urine en faeces een belangrijke factor voor de waterbalans. De situatie bij de vogels vertoont overeenkomsten met die bij de reptielen. Bij vogels ontbreekt een urineblaas en wordt zoals bij de reptielen water gereabsorbeerd via de wand van de cloaca en het rectum. Een uitzondering is de struisvogel die wel een urineblaas bezit. Als stikstof bevattend afvalprodukt wordt hoofdzakelijk urinezuur geproduceerd. Een belangrijke ontwikkeling is dat vogels in staat zijn om in de nieren zelf een zodanige hoeveelheid water te reabsorberen dat de urine hyperosmotisch wordt ten opzichte van het bloed. Doorgaans is de osmotische waarde van de urine ongeveer het dubbele van die van het bloed. Bij een aantal soorten die leven in zeer droge habitats kan de urine nog sterker worden geconcentreerd. Bijzonder sterk ontwikkeld is het urine concentrerend vermogen van de nieren van zoogdieren. Ook hier blijkt dat dit vermogen grote adaptieve betekenis heeft (Tabel 7).

Excretie:

De excretieorganen staan in belangrijke mate in voor het constant houden van het inwendige milieu. Naast het handhaven van de ionenconcentratie en het watergehalte gaat het bij excretie ook om het verwijderen van de eindprodukten van de stofwisseling die overtollig, onbruikbaar of giftig zijn. De uitwisseling van stoffen tussen het dier en zijn milieu is vooral bij hogere dieren veelal gelokaliseerd in tot organen omgevormde grensvlakken (kieuwen, longen, darmen, nieren, huid). De verschillende organen hebben gedeeltelijk dezelfde functie, de bijdrage die een bepaald orgaan levert in de regulatie van een bepaalde stof kan sterk variëren en blijkt vooral met het milieu samen te hangen. Karakteristiek voor deze organen is altijd een zeer nauw contact, over een sterk vergroot

oppervlak, tussen een lichaamsvloeistof enerzijds en het uitwendige milieu anderzijds. Op het grensvlak tussen beide treft men een epitheel aan dat gespecialiseerd is in het actief transport van bepaalde opgeloste bestanddelen.

Excretieorganen:

Bij vrijwel alle excretiesystemen die in het dierenrijk kunnen worden onderscheiden spelen twee basale processen een belangrijke rol bij de vorming van de urine, ultrafiltratie en actief transport. Ultrafiltratie ontstaat door verschillen in hydrostatische of osmotische druk waardoor water en daarin opgeloste kleine moleculen door een membraan met zeer kleine poriën wordt geperst. De gevormde vloeistof, de primaire urine, wordt gedurende de passage door de tubuli door secretie en reabsorptie omgevormd tot de eigenlijke urine. De excretieorganen van invertebraten vertonen een grote verscheidenheid in morfologische structuren (fig. 13). De mechanismen die leiden tot de vorming van de urine zijn in het algemeen vergelijkbaar met die in vertebraten. Over de nier van vertebraten en in het bijzonder zoogdieren is meer bekend dan over de verschillende uitscheidingsorganen bij invertebraten.

Zoogdiernier:

De nier bij zoogdieren is opgebouwd uit een groot aantal identieke functionele eenheden. Men zou de nier kunnen beschouwen als een bundeling van parallel geschakelde identieke orgaantjes, de nefronen. Een nefron is opgebouwd uit een lichaampje van Malpighi, bestaande uit het kapsel van Bowman, waarin zich een dicht kluwen van capillairen bevindt, de glomerulus (fig. 14). Het kapsel van Bowman heeft aanvankelijk een dubbele wand, maar de epitheelcellen van de binnenste laag ondergaan een algehele metamorfose. Zij verliezen hun onderling verband en krijgen een groot aantal uitlopers waarvan de uiteinden met een soort knopjes op de wand van de capillairen komen te liggen. Wellicht wordt door deze uitlopers de basilaire membraan afgescheiden die de binnenkant van de bloedcapillairen bedekt. In de wand van de bloedvaten ontstaan poriën. Via deze poriën is bloed in contact met de basilaire membraan die als filter werkt. De glomerulus ontvangt bloed uit de renale arterie via afferente arteriolen. De efferente arteriolen vormen een netwerk rond de renale tubuli. Bij alle vertebraten, behalve de

Cyclostomata en de zoogdieren wordt het capillaire netwerk rond de tubuli ook voorzien van veneus bloed uit de staart en de achterste ledematen (renaal-portaal systeem).

Aan het kapsel van Bowman ontspringt de tubulus. Hier kunnen we achtereenvolgens onderscheiden: het proximaal gewonden deel, de lis van Henle, waarvan de afdalende tak altijd een dun gedeelte bevat, terwijl de opstijgende tak alleen een dun gedeelte heeft wanneer de tubulus zich uitstrekt tot in de binnenste zone van de medulla (fig. 14). De opstijgende tak van de lis eindigt in het distaal gewonden deel van de tubulus, die op zijn beurt met vele andere eindigt in een verzamelbuis. De verzamelbuizen eindigen via het nierbekken in de ureter. De bloedvaten in het niermerg hebben in grote lijn ook een lisvormig verloop. Het aantal nefronen dat bij de mens voorkomt bedraagt 1×10^6 per nier, in totaal dus 2×10^6 . De grootte van de lichaampjes van Malpighi hangt min of meer samen met het milieu waarin het dier leeft.

Dieren met een groot wateroverschot, zoals zoetwaterbeenvissen en amfibieën, bezitten grote lichaampjes van Malpighi. Zoutwatervissen en reptielen leven onder fysiologisch droge omstandigheden en vertonen diengevolge weinig wateruitscheiding. De lichaampjes van Malpighi zijn dienovereenkomstig klein. Uitzonderingen worden aangetroffen bij de in zee levende haaien met grote lichaampjes van Malpighi, waarschijnlijk vanwege een hoge osmotische waarde in het bloed door een hoog ureumgehalte. Sommige vissen en kikkerlarven hebben geen glomeruli. Het nefron bestaat dan uit een analogon van het proximaal gewonden deel van de tubulus. Vogels en zoogdieren hebben relatief grote lichaampjes van Malpighi, waardoor veel waterverlies te verwachten is. Dit wordt echter teniet gedaan door een sterke resorptie van water, overeenkomstig de lengte van de tubulus.

Tegenstroomprincipe:

Tegenstroomsystemen komen in de natuur veel voor en vervullen verschillende functies. Een gelijkstroom uitwisselingssysteem bestaat bijvoorbeeld uit twee buizen waarin parallel koud water en warm water stroomt. Door de warmteuitwisseling tussen beide buizen zal uiteindelijk aan beide uiteinden water met dezelfde temperatuur naar buiten stromen. Een tegenstroom uitwisselingssysteem wordt bekomen wanneer de stroomrichting in een van de buizen wordt omgekeerd. Onder deze omstandigheden ontstaat over de hele lengte van het uitwisselingsoppervlak een temperatuurgradiënt zodat de warmteoverdracht veel

efficiënter verloopt. Hetzelfde principe kan worden toegepast op de uitwisseling van stoffen tussen twee systemen die zijn gescheiden door een permeabele wand. Bij een vloeistofstroom door een buis met een haarspeldvormige lus in contact met een koude omgeving gaat aan het omgebogen einde voortdurend warmte verloren, maar is de temperatuur van de uit de lus opstijgende vloeistof slechts weinig verschillend van de temperatuur van de in de lus dalende vloeistof. Een dergelijk systeem geeft bijvoorbeeld pinguïns en eenden de mogelijkheid om op ijs te staan.

In het niermerg worden door een dergelijk tegenstroomprincipe water en opgeloste stoffen uitgewisseld tussen het interstitium van het merg en het bloed in de vasa recta. Voorwaarde hiervoor is een stijgende osmotische potentiaal van de vloeistof in het interstitium naarmate dieper in het niermerg wordt afgedaald. Door het verschil in osmotische potentiaal diffundeert een deel van het water van het afdalende naar het opstijgende deel van de vasa recta. In omgekeerde richting diffunderen opgeloste stoffen vanuit het opstijgende deel naar het afdalende deel van de vasa recta (o.a. ureum). De hoge osmolariteit van het niermerg wordt daardoor niettegenstaande de noodzakelijke doorstroming met bloed constant gehouden.

Bij de mens wordt per dag door de glomeruli een 160 tot 180 liter filtraat geproduceerd. Iedere liter bevat 300 mOsmol aan opgeloste stoffen waarvan natrium-, chloride- en bicarbonaationen de belangrijkste zijn. Reeds in het proximale deel van de tubulus vindt actief transport van natriumionen plaats naar het interstitium van de cortex. Dit actieve transport wordt gevolgd door passief transport van chloride-ionen, terwijl water door osmose aan het lumen van de tubulus wordt onttrokken. De capillairen van de cortex zorgen voor een snelle afvoer van deze stoffen. In de proximale tubulus vindt door deze processen een reductie tot 80% van het oorspronkelijke filtraatvolume plaats. De concentratie uitgedrukt in mOsmol per liter vloeistof is bij de overgang van het proximale deel in de lis van Henle echter dezelfde als van het oorspronkelijke filtraat. Ook in de lis van Henle, speciaal in de dalende tak ervan, vindt diffusie van water plaats naar het interstitium, zodat bij het buigpunt van de lis het volume nog slechts 15% van het beginvolume van het filtraat bedraagt (fig. 15). De lis van Henle kan men als een afzonderlijk tegenstroommultiplicatiesysteem beschouwen. Het resultaat van een dergelijk systeem is het ontstaan van een corticomedullaire concentratiegradient. Deze concentratiegradient wordt bereikt doordat in de opstijgende tak van de lis zowel door passieve diffusie in het dunne segment als vooral actief transport in het dikke segment

NaCl wordt getransporteerd naar het interstitium met als gevolg een passieve diffusie van water uit de dalende tak. In de lis van Henle treedt hierdoor een toename van de concentratie van natriumchloride in de richting van het nierbekken en een afname in de richting van de cortex op. Het actief uitscheiden van natriumionen uit de stijgende tak van de lis staat onder invloed van het hormoon aldosteron.

De concentratiegradiënt die op deze wijze ontstaat is functie van de lengte van de lis van Henle. In het proximale deel van de tubulus komt de hoeveelheid opgeloste stoffen overeen met een osmolariteit van ongeveer 300 mOsmol per liter vloeistof. De concentratie gaat in de lis van Henle toenemen tot in het buigpunt. Vanaf het buigpunt neemt de concentratie weer af in de richting van het distale deel van de tubulus. In dit deel van de tubulus is de inhoud hypoosmotisch ten opzichte van het interstitium, terwijl op dezelfde hoogte de inhoud van de proximale tubulus isoosmotisch is met het interstitium (fig. 15). Het volume is sedert het buigpunt niet afgenomen en bedraagt nog steeds 15% van het oorspronkelijke volume. Immers in de opstijgende tak van de lis van Henle vindt geen diffusie van water plaats, daar deze impermeabel is voor water. Ook in de tubulus begeleidende bloedvaten wordt een concentratiegradient gevormd door hetzelfde tegenstroommultiplicatiesysteem. De doorbloeding van de medulla is veel geringer dan in de cortex. Slechts 1% van het bloed dat door de nier stroomt passeert de medulla, zodat het zout van de binnenste medulla niet wordt afgevoerd. De osmotische concentratie van de binnenste medulla wordt nog verhoogd door het ureum dat eraan wordt toegevoegd uit de verzamelbuis (fig. 15).

Onder omstandigheden van watergebrek is de hoeveelheid circulerend antidiuretisch hormoon (ADH) hoog, waardoor de epithelia van de distale tubuli en de verzamelbuizen permeabel zijn voor water. In de epitheliumcellen van de distale tubuli heeft actieve uitscheiding van natriumionen plaats, gevolgd door chloride ionen en water.

Aan het eind van de distale tubuli is de vloeistof isotonisch geworden. Het volume bedraagt nog slechts 5 % van het oorspronkelijke filtraat. In de verzamelbuizen komt het tot de vorming van hyperosmotische urine ten gevolge van wateronttrekking door osmose. Bovendien vindt er uitwisseling van natriumionen tegen kalium-, waterstof- of ammoniumionen plaats. Het eindvolume aan urine bedraagt in de regel niet meer dan 0,5 % van de oorspronkelijke hoeveelheid filtraat.

Bij waterdiurese, wanneer de concentratie van ADH in het bloed laag is, is het epithelium van de distale tubuli en verzamelbuizen impermeabel voor water, zodat de urine verdund

blijft en het volume groot is. De mate waarin de urine geconcentreerd kan worden is afhankelijk van de lengte van de lissen van Henle. Bij zoogdieren die in een vochtig milieu leven, zoals bevers, komen korte lissen van Henle voor, terwijl de woestijnrat lange lissen vertoont. De grootte van de medulla wordt bepaald door de lengte van de tubuli, die op haar beurt wordt bepaald door het milieu waarin het dier leeft.

Uit het glomerulair filtraat worden ook andere bruikbare stoffen actief gereabsorbeerd. In het proximale deel van de tubulus zijn dit onder andere eenvoudige suikers, aminozuren en vitamines en indien nodig albumine en hemoglobine. Deze actieve reabsorptie is slechts tot op zekere hoogte mogelijk. Er bestaat voor iedere stof een zogenaamde nierdrempel. Voor glucose is dat bij de mens ongeveer 10 mmol/l. Het normale glucosegehalte van het plasma bedraagt ca. 5 mmol/l. Wordt de nierdrempel overschreden, dan wordt glucose in de urine aangetroffen, hetgeen bij diabetespatiënten vaak het geval is. Stoffen als ureum, urinezuur en sulfaten worden weinig of niet geresorbeerd en komen in hoge concentraties in de urine voor.

Voorts zijn er stoffen die door de tubulusscellen worden uitgescheiden, zoals creatinine. Van een stof als inuline, een polymeer van fructose (molecuulgewicht 5,1 kdal), die noch door het organisme gemetaboliseerd noch in de tubulus gereabsorbeerd wordt, kan gebruik worden gemaakt om de filtratiecapaciteit van de nieren te bepalen. Stel dat in het plasma een concentratie P inuline aanwezig is en dat in de urine een concentratie U wordt gevonden, dan is de hoeveelheid plasma die per minuut gefiltreerd moet worden om de gevonden urineconcentratie op te leveren UV/P ml, met V het volume urine dat per minuut wordt geproduceerd. De mate waarin inuline geconcentreerd of verdund wordt is een maat voor o.a. de reabsorptie van water. Bij de mens wordt per dag tot 180 liter water gereabsorbeerd. Daar de hoeveelheid urine per etmaal ongeveer 1,5 liter bedraagt, blijkt meer dan 99% van het gefiltreerde water te worden gereabsorbeerd. In Tabel 8 wordt voor een aantal zoogdieren het urine concentrerend vermogen weergegeven. Naarmate het dier over minder water beschikt wordt dit vermogen groter.

Hormonale controle van water- en zouthuishouding:

De lichaamsvloeistoffen van gewervelden hebben met enkele uitzonderingen (o.a. prikken, slijmprikken en kraakbeenvissen) een osmolariteit van ongeveer 290 mosm/l. Door de opname van voedsel en water uit de darm kan deze waarde echter snel veranderen. Daar verandering van osmolariteit nadelig zijn voor de normale werking van

de lichaamsfuncties wordt de osmolariteit van de lichaamsvloeistoffen nauwkeurig gecontroleerd. Twee hormonen, het antidiuretisch hormoon (ADH) en aldosteron, reguleren samen de water- en zouthuishouding.

Wanneer het lichaam water verliest dat niet voldoende snel aangevuld wordt stijgt de osmolariteit van het bloed (o.a. zweten, urineren, diarree). Een stijging van de osmolariteit met slechts 3 mosm/l is voldoende om de secretie van ADH door de hypothalamus en de neurohypofyse te verhogen. ADH bereikt via het bloed de nier waar het de uitscheiding van water vermindert. Het gelijktijdige optredende dorstgevoel bevordert de aanvulling van water. Wanneer het lichaam teveel water bevat daalt de osmolariteit van het bloed. Hierdoor wordt de secretie van ADH geremd en de uitscheiding van water verhoogd.

Wanneer het lichaam een tekort aan natriumchloride vertoont daalt de osmolariteit van het bloed waardoor minder ADH wordt gesecreteerd en meer water uitgescheiden. Dit resulteert in een vermindering van het plasmavolume. De daling van het plasmavolume en eventuele daling van de bloeddruk zorgen voor de afscheiding van renine door de cellen van het juxtaglomerulaire complex. Dit leidt tot de vorming van angiotensine II dat de secretie van aldosteron door de bijnierschors stimuleert. Aldosteron bevordert de actieve resorptie van Na^+ ionen door de distale tubulus. Hierdoor stijgt de osmolariteit van het plasma terug, zodat meer ADH wordt gesecreteerd en de uitscheiding van water weer daalt tot een normaal pijl. Een verminderd plasmavolume leidt er bovendien toe dat de druk in het veneuze deel van de bloedsomloop terugloopt. Dit wordt onmiddellijk door druksensoren in de linker boezem van het hart aan de hypothalamus gemeld. Zo ontstaat een reflectorische afscheiding van ADH.

Wanneer het lichaam een teveel aan natriumchloride vertoont stijgt de osmolariteit van het bloed waardoor meer ADH wordt gesecreteerd en minder water uitgescheiden. Dit resulteert in een vermeerdering van het plasmavolume. Hierdoor wordt minder renine door de cellen van het juxtaglomerulaire complex uitgescheiden en daalt de vrijstelling van angiotensine II zodat de secretie van aldosteron door de bijnierschors vermindert en de actieve resorptie van Na^+ ionen door de distale tubulus daalt. Hierdoor daalt de osmolariteit van het plasma terug, zodat minder ADH wordt gesecreteerd en de uitscheiding van water weer stijgt tot een normaal pijl.

Renine-angiotensine systeem: Het juxtaglomerulaire apparaat is opgebouwd uit drie delen. De cellen van de macula densa gelegen aan het begin van de distale tubulus en de

granulacellen van het endotheel van de afferente en de efferente arteriolen van hetzelfde nefron. Beide lagen worden van elkaar gescheiden door een enkele laag interstitiumcellen. De ligging van het juxtaglomerulaire apparaat maakt het dus uitermate geschikt voor het controleren van de doorstroming van de glomerulus en urinesamenstelling aan het begin van de distale tubulus. De granulacellen bevatten het eiwit splitsende enzym renine dat in het bloed wordt vrijgesteld. Het renine splitst van het plasmaglobuline, angiotensinogeen, dat in de lever wordt aangemaakt, een peptide dat is opgebouwd uit 10 aminozuren, het angiotensine I. Van dit peptide worden door het enzym peptidyl-dipeptidase, dat in de longen wordt aangemaakt, twee aminozuren afgesplitst. Dit resulteert in de vorming van het uit 8 aminozuren opgebouwde angiotensine II. Angiotensine II veroorzaakt vasoconstrictie van de arteriolen wat resulteert in een verhoging van de bloeddruk. Ter hoogte van de nieren zorgt dit voor een daling van de renale doorbloeding. Ter hoogte van de bijnierschors stimuleert angiotensine II de vrijmaking van aldosteron dat de resorptie van Na^+ in de distale tubulus verhoogt. Bij een tekort aan extracellulair vocht is de activatie van het renine-angiotensine-aldosteron systeem dus zeer belangrijk.

Zoutklieren:

Eerder werd vermeld dat mariene vissen Na^+ - en Cl^- -ionen grotendeels uitscheiden via de kieuwen (beenvissen) of de rectale klieren (kraakbeenvissen). Ook bij reptielen en vogels die aan het zeewater als milieu gebonden zijn komt extrarenale zoutsecretie voor. Opgemerkt zij dat deze laatste diergroepen, evenals de mariene zoogdieren, wat hun osmotische eigenschappen betreft een grote overeenkomst vertonen met hun terrestrische verwanten. Het zijn echte long ademhalers en het ademhalingsoppervlak komt niet, zoals bij vissen, in contact met het zeewater. Ook hun huidstructuur biedt een grote mate van isolatie. Het voornaamste fysiologische verschil tussen de mariene amnioten en de echte landvertebraten is dat de eerstgenoemden met het voedsel en eventueel bij het drinken veel zouten opnemen. Niettemin, zijn alle mariene amnioten hypoosmotisch ten opzichte van hun milieu en de osmotische waarde van het bloedplasma is maar weinig hoger dan die van de terrestrische vertebraten.

Net zoals de landreptielen zijn de in zee levende reptielen in staat om hyperosmotische urine te produceren. Ook voor vogels bestaan er geen aanwijzingen dat de nieren bij

mariene vormen over speciale adaptaties beschikken. Gebleken is dat bij reptielen en vogels van het mariene milieu een teveel aan zouten wordt uitgescheiden door de zogenaamde zoutklieren. Bij vogels liggen deze klieren boven de oogkassen met een afvoerbuis die naar de neusholte loopt (fig. 16). Ongeveer dezelfde situatie bestaat bij de hagedissen. Bij zeeschildpadden liggen de zoutklieren in de oogkassen (orbitale klieren) en wordt het secreet als tranen uitgescheiden. Bij alle mariene vogels zijn de zoutklieren sterk ontwikkeld, vooral bij pelagische soorten (b.v. albatros, stormvogel). Relatief veel kleinere zoutklieren komen overigens voor bij een aantal terrestrische vogelsoorten. Anders dan de nieren, die voortdurend urine produceren, zijn de zoutklieren alleen actief bij zoutbelasting. Zowel de hoeveelheid secreet als de zoutconcentratie vertoont per soort verschillen (Tabel 7). Deze variabiliteit hangt samen met het milieu en de voedselkeuze. Functionele zoutklieren zijn voorts aangetoond bij een aantal woestijnbewonende reptielen en bij de struisvogel.

Buizen van Malpighi:

Bij insecten, spinnen en duizendpoten vormen de buizen van Malpighi samen met de einddarm het excretie- en osmoregulatiesysteem. De dunne en soms zeer lange en talrijke buizen van Malpighi zijn blind eindigende, vrij in de hemolymfe liggende tubuli die uitmonden in het achtereinde van de darm (fig. 13). Bij dieren met tracheeën is de bloeddruk in de hemolymfe zeer laag. Anders dan bij veel andere invertebraten en bij alle vertebraten, waar de urineproductie tot stand komt op grond van door de bloeddruk gedreven ultrafiltratie, wordt bij de insecten de urine gevormd door secretie van water en daarin opgeloste stoffen vanuit de hemolymfe via het eenlagig epitheel in de buizen van Malpighi. De drijvende kracht bij dit proces is vooral actief transport van K^+ -ionen (fig. 17). In het lumen van de buizen van Malpighi is de kaliumconcentratie het 6- tot 30-voudige van de kaliumconcentratie in de hemolymfe. Het watertransport vindt plaats op grond van de osmotische gradient. De meeste andere anorganische ionen volgen passief evenals organische verbindingen, waaronder stikstof bevattende afvalprodukten (vnl. urinezuur). De waterflux veroorzaakt een stroming van de inhoud van de buizen naar de einddarm. Resorptie van water, ionen en andere bruikbare stoffen vindt plaats in het rectum. De uiteindelijke samenstelling van de uitgescheiden urine is afhankelijk van de specifieke behoeften van het dier en weerspiegelt daarmee de heersende omgevingsom-

standigheden. Zo produceren zoetwaterinsekten en terrestrische insecten die water of waterhoudend voedsel tot hun beschikking hebben, isosmotische of hyposmotische urine. Insekten in droge gebieden reabsorberen veel water en hun urine is sterk geconcentreerd. Een extreme situatie vinden we bij de meeltor, *Tenebrio*, wiens voedsel praktisch watervrij is. Hier leidt de sterke waterresorptie door de wand van het rectum tot de produktie van zeer droge uitwerpselen met een osmotische waarde van 13000 mOsmol/l. Bij de meeltor zijn de caudale einden van de buizen van Malpighi via een membraan verbonden met het rectum en door drie compartimenten, nl. de lumina van de buizen, het lumen van de einddarm en de perirectale ruimte vindt als het ware een kringloop plaats met als netto resultaat de uitscheiding van voornamelijk organische afvalstoffen.

Excretie van organische stoffen:

Als eindproduct van de eiwit-, purine- of andere stofwisselingsprocessen komen een aantal organische verbindingen vrij die het lichaam verlaten. Het voornaamste eindproduct van de eiwitstofwisseling is ammoniak, dat bij de deaminatie van aminozuren ontstaat. De concentratie ervan in het bloed van de meeste dieren is doorgaans laag. Bij invertebraten is het gehalte veranderlijk en ligt tussen de 0.03 - 3,0 mmol/l. Bij vissen, amfibieën en reptielen is het minder dan 0.006 mmol/l en bij zoogdieren minder dan 0.002 mmol/l.

Insekten, slakken, landreptielen en vogels zetten ammoniak om in het vrijwel onoplosbare urinezuur, dat vaak in kristallijne vorm wordt opgeslagen. Tijdens de embryonale ontwikkeling van reptielen en vogels wordt deze stof tegen de eischaal afgezet. Spinnen vormen guanine, wat nog minder oplosbaar is dan urinezuur. Bij zoogdieren wordt bijna alle ammoniak via de ornithinecyclus in ureum omgezet. Deze stof is goed oplosbaar, maar minder toxisch dan ammonium. Menselijk bloed bevat 5,0 mmol ureum per liter. Ongeveer 50% van alle uitgescheiden stikstof is afkomstig van de afbraak van purinen. Hierbij kunnen urinezuur, allantoinezuur, ureum of ammoniak worden gevormd. In Tabel 9 en figuur 18 wordt een overzicht gegeven van de voornaamste vormen waarin stikstof-excretie bij verschillende diersoorten plaatsvindt. De wijze waarop een soort het merendeel van zijn stikstofafval uitscheidt is afhankelijk van de hoeveelheid water die het tot zijn beschikking heeft. Zo onderscheiden we: 1. ammoniakexcretie bij vele aquatische invertebraten, kikkervisjes, longvissen (zolang ze in het water leven) en beenvissen; 2. ureumexcretie bij amfibieën, sommige reptielen (landschildpadden) en zoogdieren en 3

urinezuurexcretie bij in droge omstandigheden levende reptielen en vogels. De dieren worden respectievelijk ammonioteel, ureoteel en uricoteel genoemd.

Tabel 1: Vergelijking van de intra-en extracellulaire ionensamenstelling van enkele dieren (concentraties in mmol/kg).

<i>organisme en weefsel, c.q vloeistof</i>	Na^+	K^+	Ca^{2+}	Mg^{2+}	Cl^-
<i>mens</i>					
erytrocyt	10,0	151,0	0,12	4,7	80,0
serum	143,0	5,0	4,9	1,9	103,0
<i>rat</i>					
spier	8,4	185,0	1,5	11,0	16,3
bloedplasma	145,0	9,6	3,6	1,9	116,0
<i>kikker</i>					
spier	11,4	112,6	2,5	11,3	10,5
bloedplasma	104,0	2,5	2,0	1,2	74,3
<i>Carcinus</i>					
spier	54,0	120,0	5,5	17,5	54,0
bloed	468,0	12,1	35,0	47,2	524,0
<i>Nephrops</i>					
spier	83,2	166,6	5,2	19,1	109,9
bloedplasma	517,0	8,6	16,2	10,4	527,0
<i>Buccinum</i>					
spier	62,4	82,1	7,8	35,0	121,0
bloed	413,0	7,7	10,6	42,0	–
zeewater	470,2	9,96	10,23	53,57	548,3

Tabel 2: Ionenconcentraties (in mmol/kg) bij enkele mariene dieren vergeleken met de ionenconcentraties van zeewater. Min of meer afwijkende concentraties zijn cursief gedrukt.

	Na^+	K^+	Ca^{2+}	Mg^{2+}	Cl^-	SO_4^{2-}	<i>totaal mOsmol/l</i>
zeewater	478	10,13	10,48	54,5	558	28,77	~ 1000
Coelenterata							
<i>Aurelia</i>	474	10,72	10,03	53,0	<i>580</i>	<i>15,77</i>	~ 1000
Annelida							
<i>Aphrodite</i>	476	10,50	10,45	54,6	557	26,50	~ 1000
Echinodermata							
<i>Echinus</i>	474	10,13	10,62	53,5	557	28,70	~ 1000
Mollusca							
<i>Mytilus</i>	474	12,00	11,90	52,6	553	28,90	~ 1000
<i>Loligo</i>	456	22,20	10,60	55,4	<i>578</i>	<i>8,14</i>	~ 1000
Crustacea							
<i>Maia</i>	488	<i>12,37</i>	<i>13,56</i>	<i>44,1</i>	554	<i>14,50</i>	~ 1000
<i>Carcinus</i>	531	<i>12,26</i>	<i>13,32</i>	<i>19,5</i>	557	<i>16,46</i>	~ 1000
<i>Nephrops</i>	541	<i>7,81</i>	11,95	<i>9,28</i>	552	<i>19,8</i>	~ 1000
Chordata							
<i>Myxine</i>	537	9,12	<i>5,87</i>	<i>18,0</i>	542	6,33	~ 1152
<i>Narcine</i>	<i>134</i>	7	<i>12</i>	3	<i>159</i>	—	~ 335
<i>Coregonus</i>	<i>141</i>	2,8	2,7	<i>1,7</i>	<i>117</i>	2,29	~ 267
<i>Hemileptidodus</i>	<i>148</i>	5,6	2,8	2,5	<i>170</i>	—	~ 330

Tabel 3: Vrije aminozuren in lichaamsvloeistoffen en weefsels in mmol/l celwater. T: terrestrisch; W: zoetwater; Z:: zeewater.

organisme	weefsel	totale hoeveel- heid	arginine	alanine	aspara- ginezuur	gluta- mine- zuur	glycine	proline	taurine
(T) rat	plasma	4	0,4	0,02	0,04	0,11	0,3	0,35	0,4
	spier	50	3,5	2,1	3,1	4,4	1,7	0,5	30,4
(T) <i>Helix</i>	bloed	1	0,2	?	0,03	0,17	0,13	spoor	7
	hersenen	28	4,2	?	0,4	4,3	1,2	0	7
(W) <i>Anodonta</i>	spier	18,4	1,4	3,0	4,7	2,9	2,6	0,1	+
(W) <i>Astacus</i>	bloed	5	1,4	0,2	0,1	2,0	0,8	0,3	7
	spier	186	14	66	1,4	6	24	23	++
(W) <i>Eriocheir</i>	spier	239	50	17	6	35	89	30	++
(Z) <i>Cancer</i>	bloed	3	0,20	0,21	0,02	0,07	0,47	0,34	
	spier	510	56	65	2	9	330	18	
(Z) <i>Mytilus</i>	spier	393	54	34	21,4	31	76	3,6	
(Z) <i>Arenicola</i>	huid- spierzak	525							

Tabel 4: Ionenconcentraties (in mmol/l) van lichaamsvloeistoffen van enige zoetwatervertegenwoordigers vergeleken met de ionenconcentraties van zeewater.

	Na^+	K^+	Ca^{2+}	Mg^{2+}	Cl^-	SO_4^{2-}
zeewater	478,3	10,13	10,48	54,5	558,4	28,77
invertebraten						
<i>Anodonta</i>	15,5	0,48	8,4	0,19	11,7	0,73
<i>Lymnaea</i>	57	1,8	4,9		43,9	
<i>Asellus</i>	137	7,4			125	
<i>Triops</i>	74	4,5	1,7	0,9	56,2	
vertebraten						
<i>Petromyzon</i>	139	6,2	2,4	1,9	113	
<i>Salmo</i>	144	6,0	5,3		151	
<i>Oncorhynchus</i>	147	8,6	3,4	0,6	117	
<i>Rana spec.</i>	104	2,5	2,0	1,2	74,3	1,9
<i>Caiman</i>	141	3,8	2,1	1,4	112	

Tabel 5: Verdamping van water door het lichaamsoppervlak bij verschillende dieren bij 20 °C bij een verzadigingstekort van 1 mmHg (0.13 kPa) .

	<i>µg water per uur per cm² lichaamsoppervlak</i>
regenworm	400
kikker	300
salamander	600
tuinslak (actief)	870
tuinslak (inactief)	39
mens	48
rat	46
leguaan	10
meelworm	6
kakkerlak	49*
woestijnsprinkhaan	22*
tsetsevlies	13*
mijt	2*
teek	0,8*

* Exclusief verdamping via het tracheeënstelsel.

Tabel 6: Waterbalans bij de kangoeroerat (*Dipodomys spectabilis*) over een periode van vier weken op een dieet van 100 gram gerst. Lichaamsgewicht 35 g; luchttemperatuur 25 °C; relatieve vochtigheid 20 %.

<i>wateropname, c.q. -vorming</i>	<i>ml</i>	<i>waterverlies</i>	<i>ml</i>
metabolisch water (oxydatie van voedsel)	54,0	urine	13,5
geabsorbeerd aan het voedsel	6,0	faeces	2,6
		verdamping (huid en longen)	43,9
totaal	60,0	totaal	60,0

Tabel 7: Natriumgehalte in de uitscheidingsvloeistof van de supra-orbitale klieren bij verschillende vogelsoorten.

<i>vogelsoort</i>	<i>natriumgehalte (mmol/l)</i>
wilde eend	400 - 600
aalscholver	500 - 600
schaarbek	550 - 700
bruine pelikaan	600 - 750
zilverbmeeuw	600 - 800
mantelmeeuw	700 - 900
Humboldt-pinguin	725 - 850
zeekoet	750 - 850
zwartvoet albatros	800 - 900
vaal stormvogeltje	900 - 1100
zeewater	470

Tabel 8: Urine concentrerend vermogen bij enkele zoogdieren.

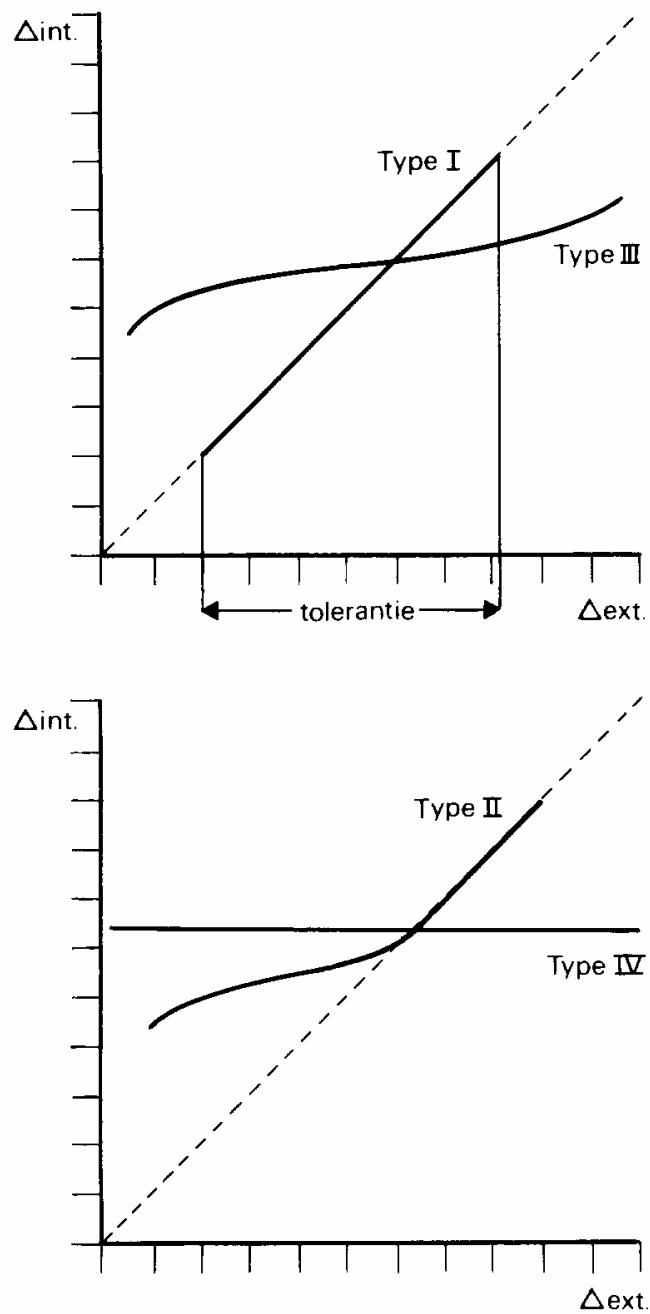
	<i>osmolariteit van de urine (Osmol/liter)*</i>	<i>U/P waarde**</i>
bever	0,52	2
varken	1,1	3
mens	1,4	4
laboratoriumrat	2,9	9
kat	3,1	10
kangoeroerat	5,5	14
sahararat	6,3	17
(Australische) springmuis	9,4	25

* Maximale waarde.

** Osmolariteit van de urine, gedeeld door de osmolariteit van het bloedplasma.

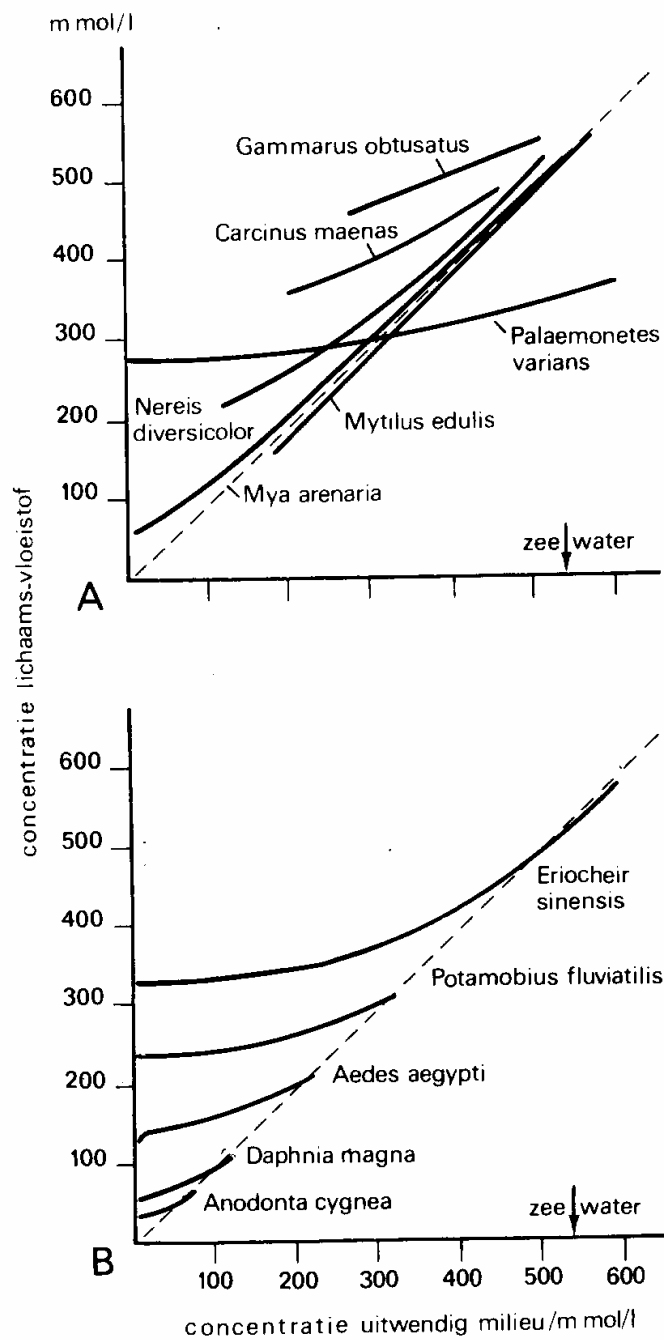
Tabel 9: Voornaamste vormen van stikstofexcretie bij verschillende diersoorten.

<i>voornaamste N-excretieprodukt</i>	<i>diersoorten</i>	<i>classificatie</i>
NH_4^+	zoet- en zoutwaterinvertebraten en beenvissen; larvaal en permanent in water levende amfibieën	ammoniootel
NH_3	land-isopoden	ammoniootel
NH_4^+ , ureum	terrestrische wormen, metamorfoserende amfibieën	gemengd ammoniootel-ureoteel
ureum	land-planariën, adulte amfibieën, zoogdieren	ureoteel
ureum, urinezuur	chelonide en rhynchocefalide reptielen	gemengd ureoteel-uricoteel
urinezuur	land-gastropoden, insecten, hagedissen, slangen, vogels	uricoteel
NH_4^+ , urinezuur	krokodillen	gemengd ammoniootel-uricoteel
guanine	schorpioenen, spinnen	guanoteel



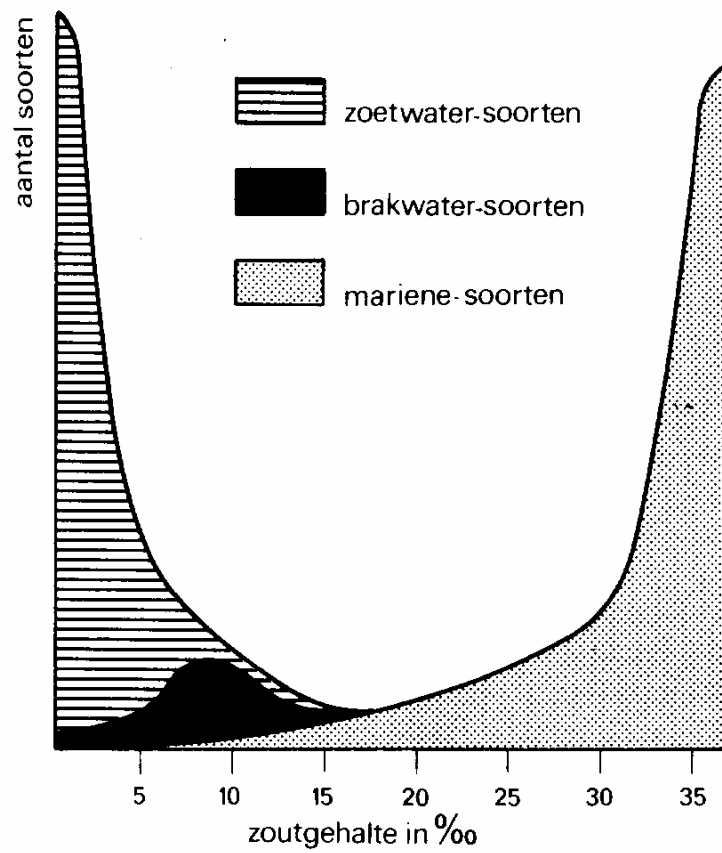
Figuur 1

Typen van osmoregulatorische capaciteit. Type I: osmoconformatie. Type II partiële hyperregulatie. Type III: hyper -en hyporegulatie. Type IV: volledige osmoregulatie. De onderbroken lijn is de isosmotische lijn. Voor type I is de tolerantiebreedte aangegeven.



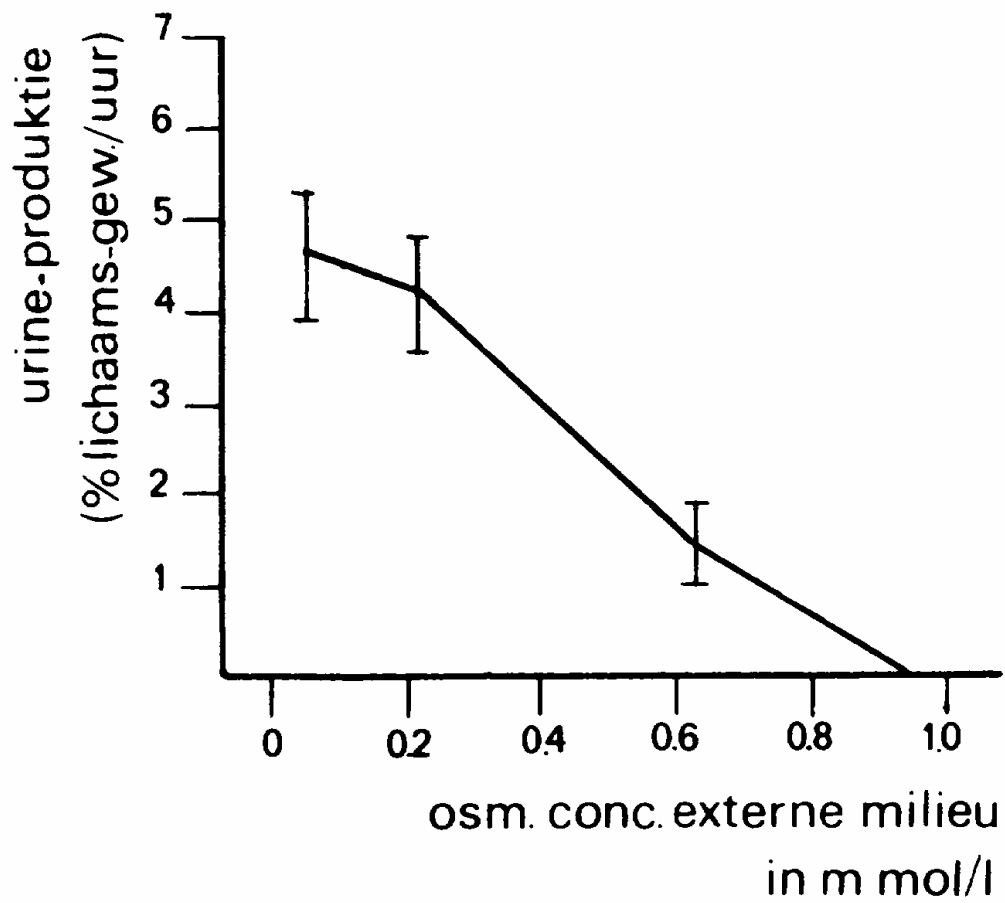
Figuur 2

Relatie tussen de concentratie van de lichaamsvloeistof en de concentratie van het inwendig milieu bij brakwaterorganismen (A) en zoetwaterorganismen (B). De diagonaal is de isoosmotische lijn.



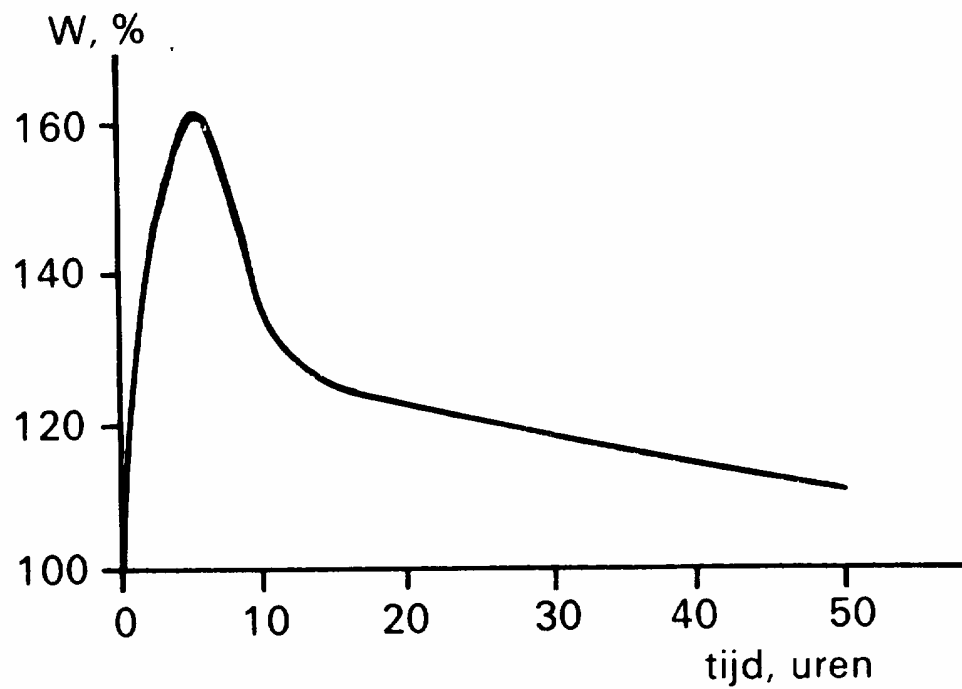
Figuur 3

Relatieve rijkdom van de fauna karakteristiek voor zoetwater, brakwater en zeewater.



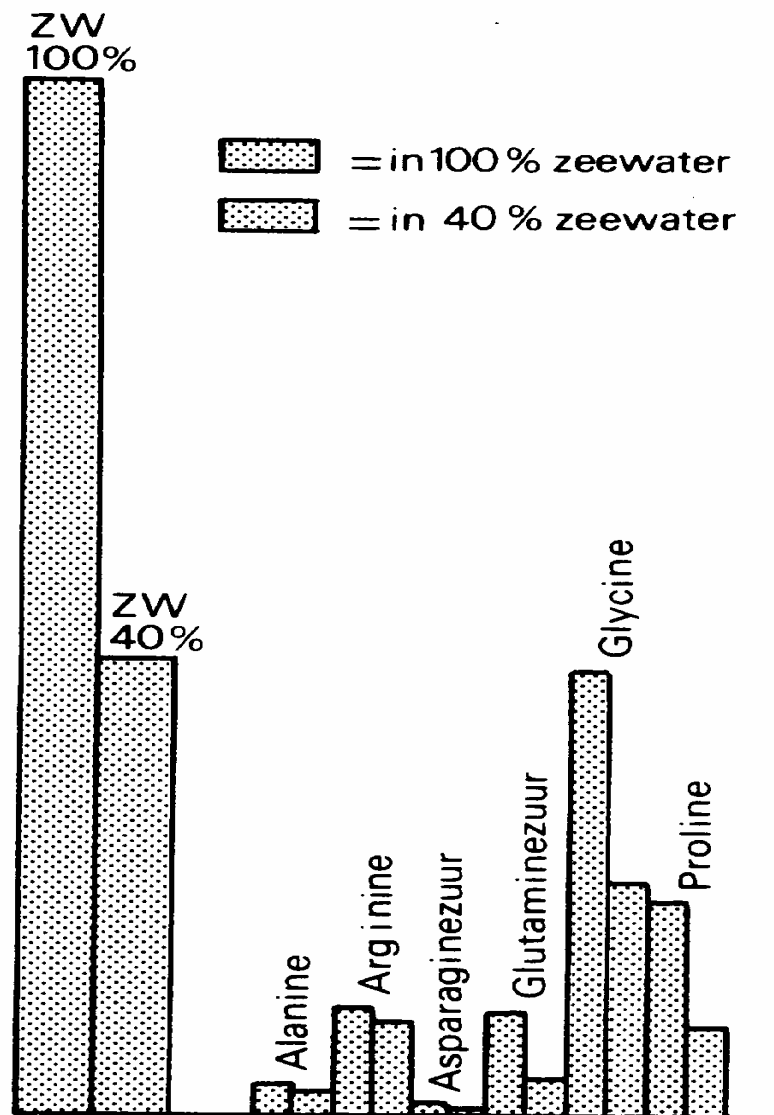
Figuur 4

Urineproductie door het kreeftje *Gammarus oceanicus* in functie van het zoutgehalte van het water.



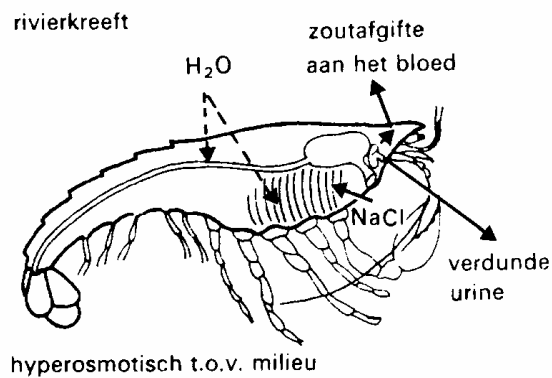
Figuur 5

Gewichtsverandering bij de zager, *Nereis diversicolor*, bij overplaatsing van zeewater naar brakwater. Na een initiële stijging van het lichaamsgewicht door osmotische wateropname herstelt zich het oorspronkelijke gewicht.

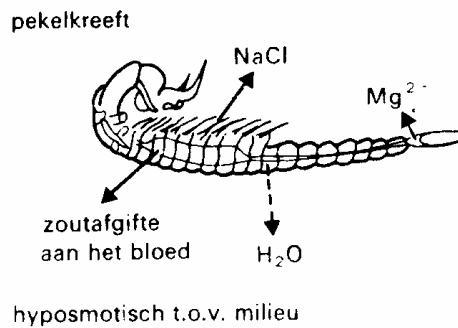
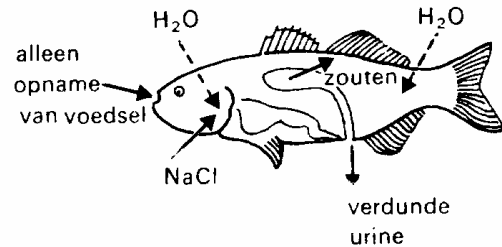


Figuur 6

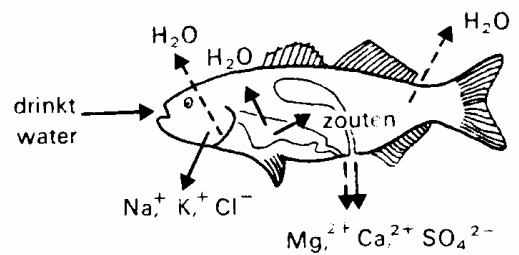
Effect van de zoutconcentratie van het uitwendige milieu op het gehalte aan aminozuren en gehalte afzonderlijke aminozuren in spiervezels van de strandkrab, *Carcinus maenas*.



zoetwaterbeenvvis hyperosmotisch t.o.v. milieu

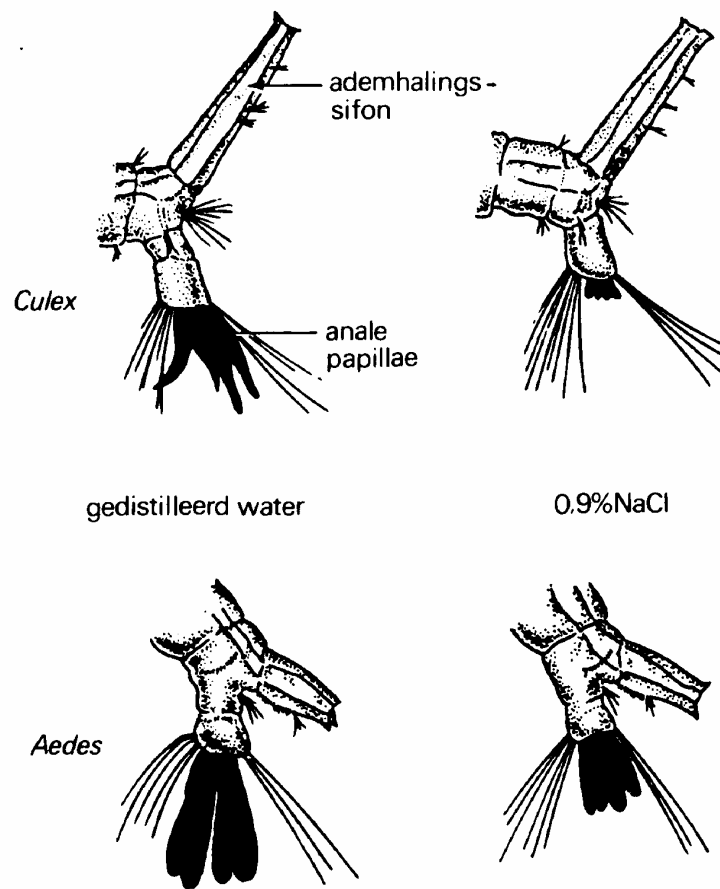


zoutwaterbeenvvis hyposmotisch t.o.v. milieu



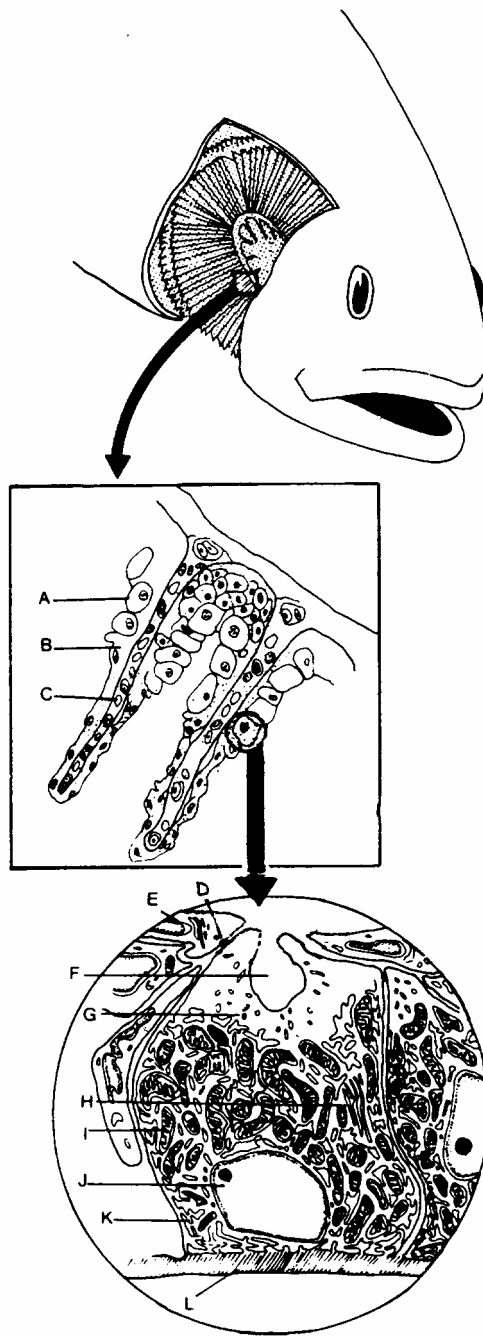
Figuur 7

Schematische voorstelling van de belangrijkste wegen voor water en zoutverplaatsing in kreeftachtigen en beenvissen uit zoet-en zoutwater.



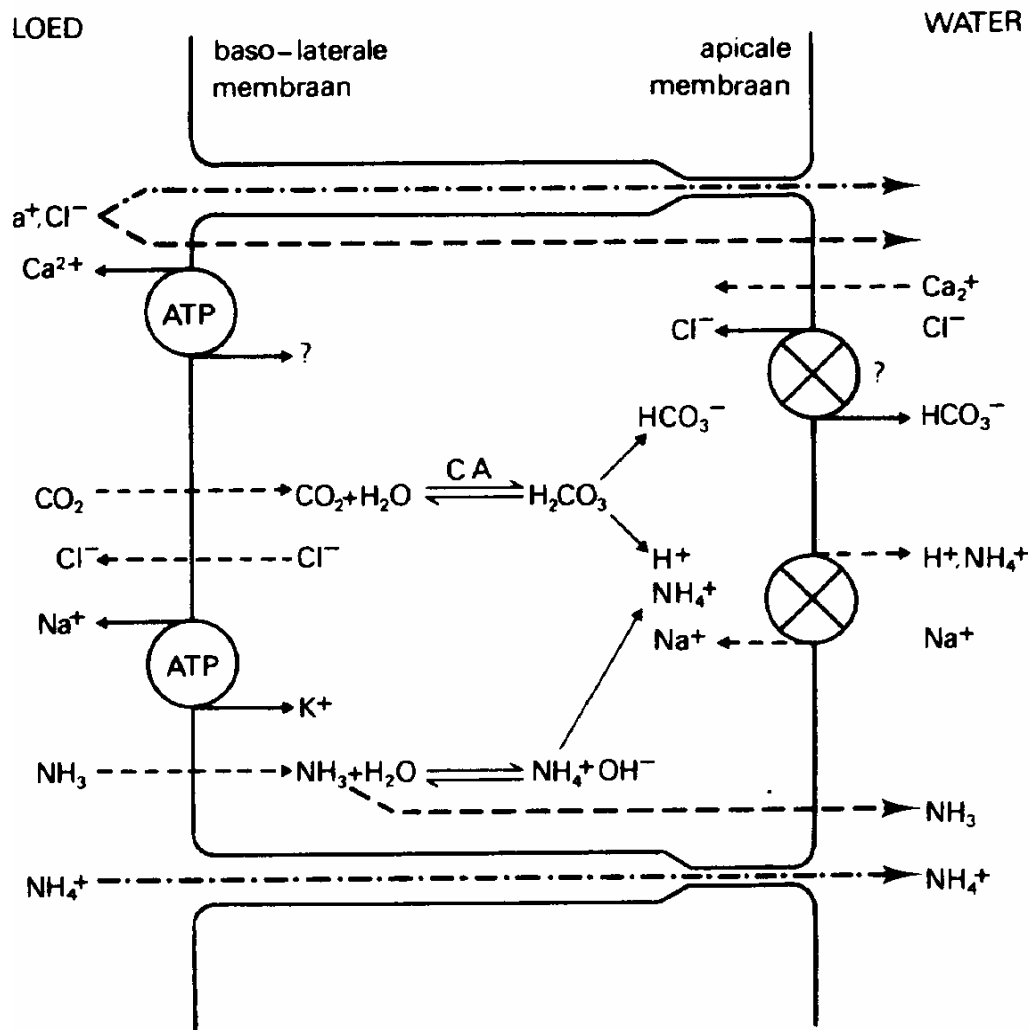
Figuur 8

Anale papillen van de larven van de muggen, *Culex pipiens* en *Aedes aegypti* na verblijf van de dieren in gedistilleerd water of in 0.9 % NaCl.



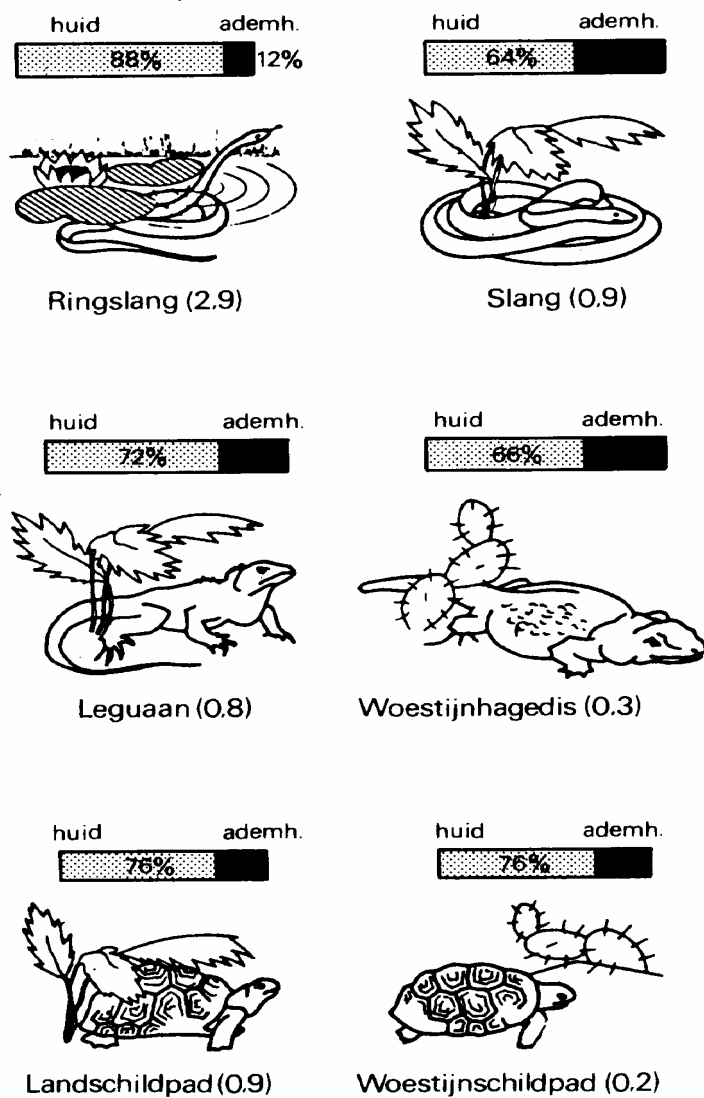
Figuur 9

Schematisch overzicht van een vissekieuw, secundaire kieuwlamellen en een chloridecel. A chloridecel; B kieuwepitheel; C: bloedruimte; D tight junction; E epitheelcel; F apicale ruimte; G glycogeen granule; H Golgi apparaat; I mitochondrium; J kern; K tubulair systeem; L basale lamina.



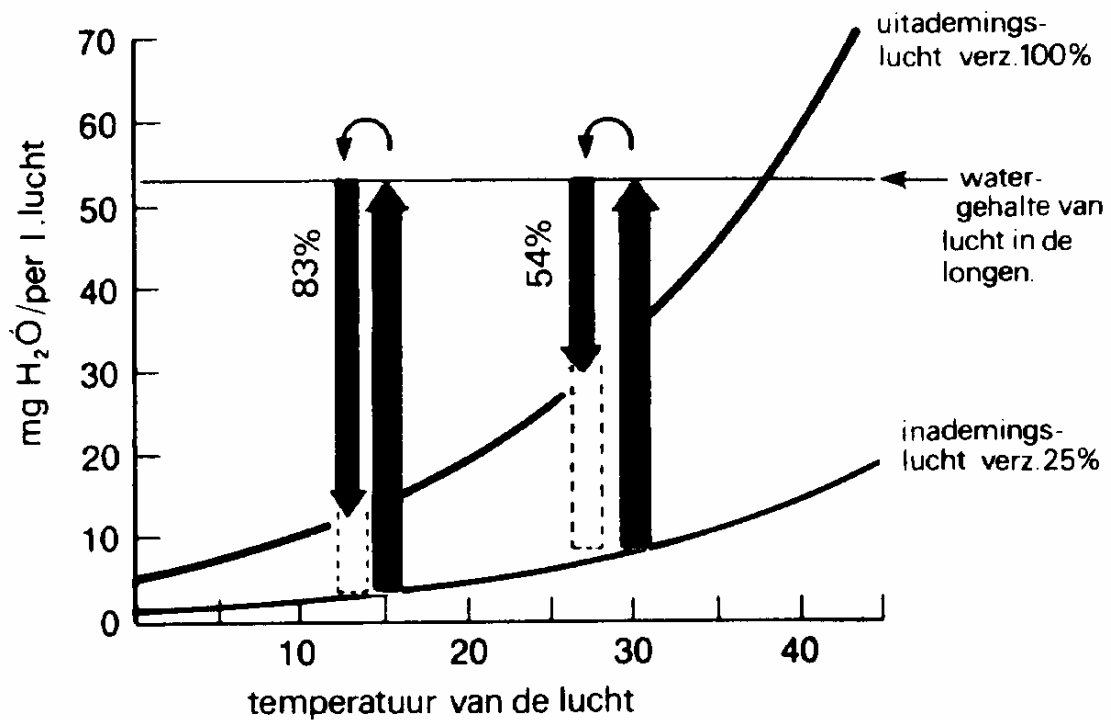
Figuur 10

Diffusie en actief transport van ionen via het kieuwepitheel bij zoetwatervissen. De ionendiffusie is zowel transcellulair (-----) als paracellulair (- - - - -). Het transport komt grotendeels tot stand door uitwisseling van Na^+ tegen H^+ en NH_4^+ , en van Cl^- tegen HCO_3^- en OH^- via de apicale membraan. Ionspecifieke transport ATP-assen bevinden zich aan de basolaterale membraan. C.A. koolzuuranhydrase.



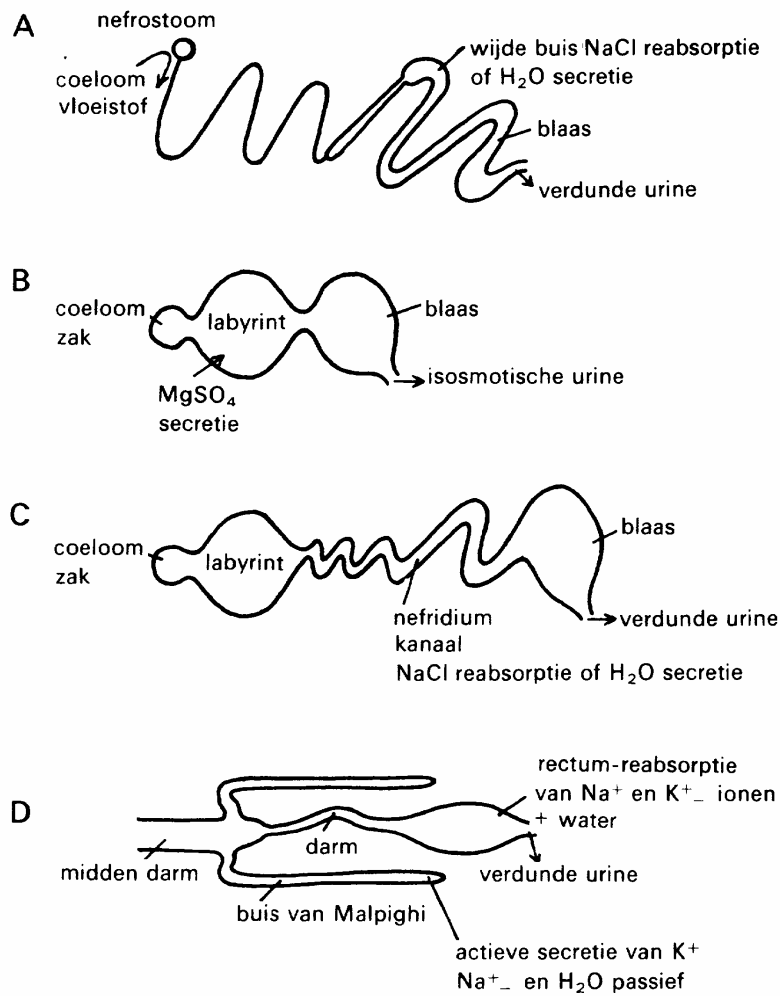
Figuur 11

Waterverlies door verdamping via de huid en de ademhaling bij een aantal reptielen van vochtige (links) en droge (rechts) habitats. De getallen naast de soortnaam betreffen het totale verlies door verdamping in gram water per 100 gram lichaamsgewicht.



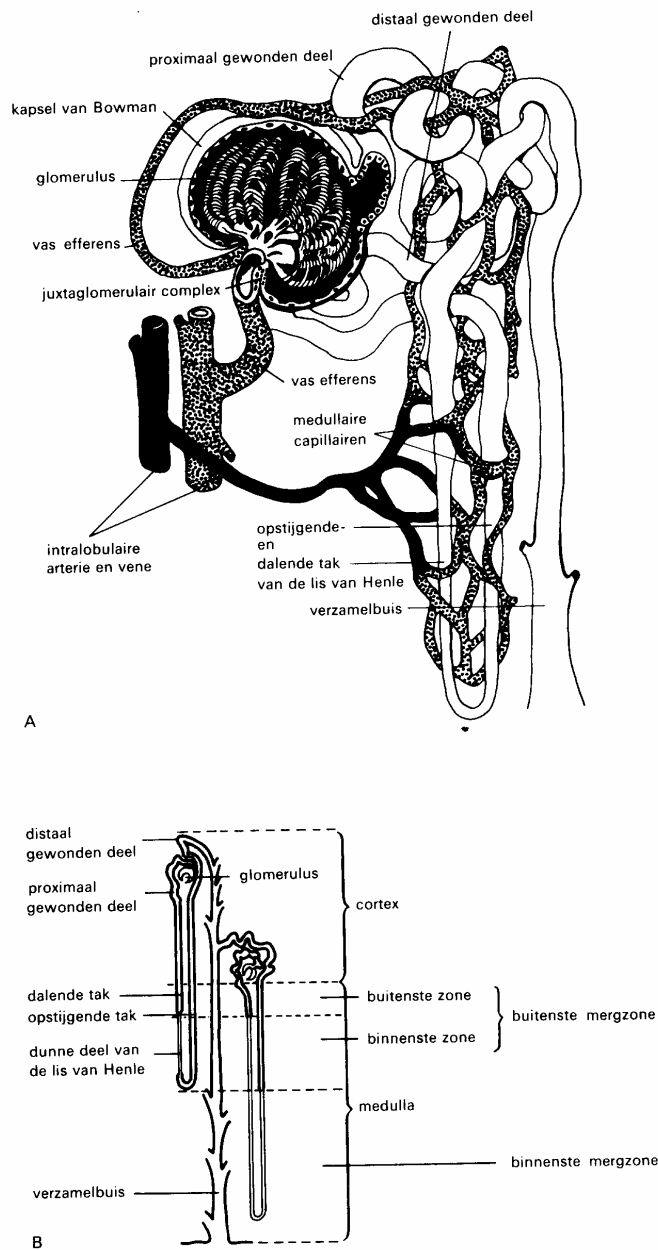
Figuur 12

Waterbesparend effect door condensatie tijdens de uitademing bij de kangoeroerat bij 15 en 30 $^{\circ}\text{C}$. (relatieve vochtigheid 25 %). De opwaarts e pijlen geven de hoeveelheden water weer die nodig zijn om de ingeademde lucht te verzadigen bij een lichaamstemperatuur van 38 $^{\circ}\text{C}$. De neerwaartse pijlen geven de hoeveelheden water weer die tijdens de uitademing condenseren en worden bespaard (resp. 83 en 54 %). De gestippelde delen geven het waterverlies aan.



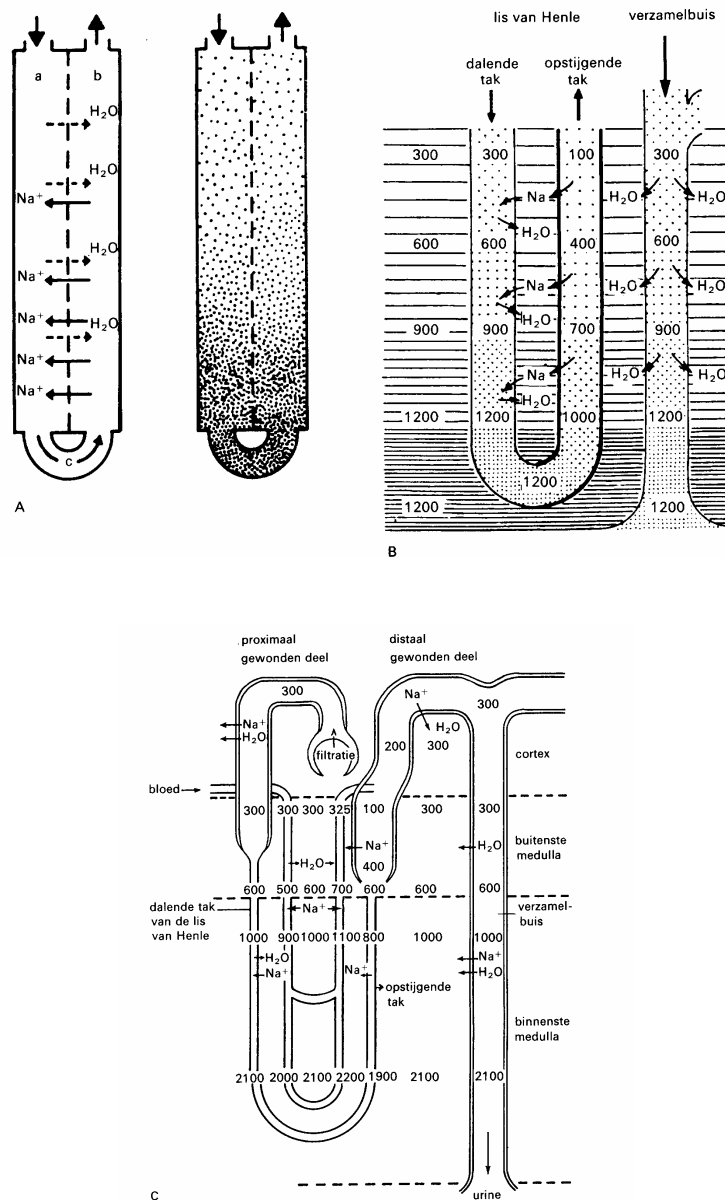
Figuur 13

Enkele bij invertebraten voorkomende typen van excretieorganen: A.. de regenworm *Lumbricus terrestris*; B. de zeekreeft, *Homarus vulgaris*; C. de rivierkreeft, *Astacus fluviatilis*; D. de muggelarve, *Aedes aegypti*.



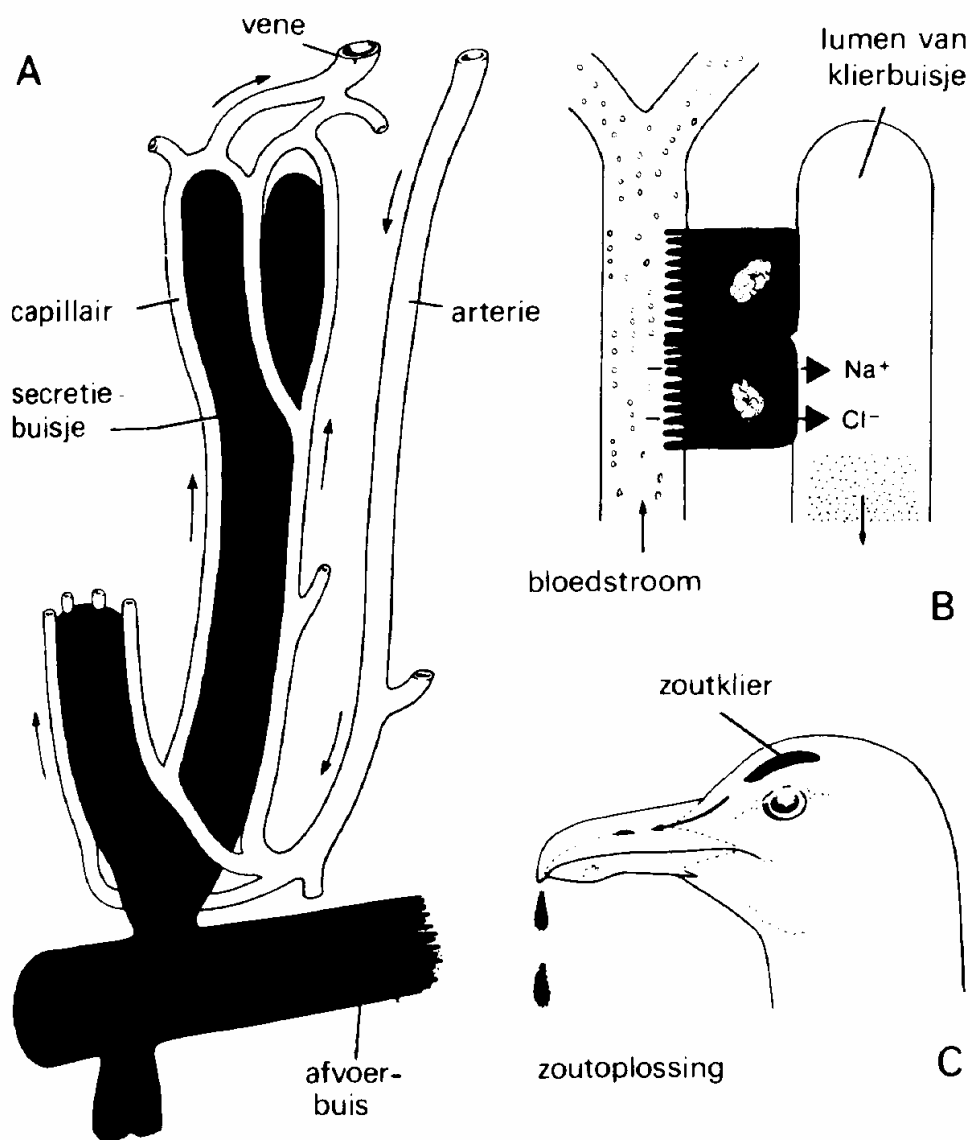
Figuur 14

A. Overzicht van de bouw van een nefron met de aan-en afvoer van de bloedcapillairen.
 B. Overzicht van de ligging van de tubuli in de verschillende zones van de nier. Het dunne deel van de lis van Henle dat in de dalende tak begint in de buitenste mergzone zet zich alleen dan voort in de stijgende tak wanneer deze gelegen is in de binnenste mergzone.



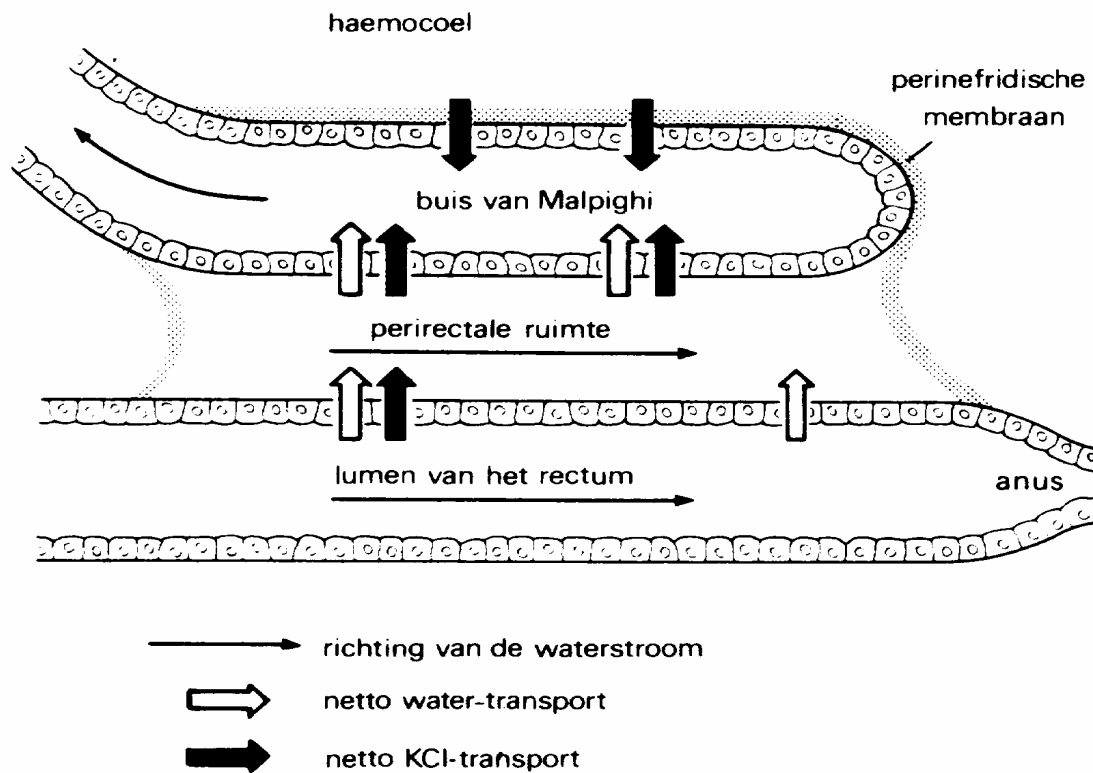
Figuur 15

A: Schematische voorstelling van een tegenstroommultiplicatiesysteem. Door het systeem acb stroomt een oplossing. Tussen a en b bevindt zich een semipermeabele wand. Door een verschil in hydrostatische druk tussen a en b ontstaat er een tegenstroom-multiplicatie met een concentratieverhoging in c voor gevolg. Dit effect zal worden versterkt wanneer er actief transport van de opgeloste stof plaats vindt van b naar a., gevolgd door watertransport van a naar b. B en C: de situatie zoals ze in de nier voorkomt. De concentraties van de tubulaire vloeistof, het bloed en het interstitiële vocht zijn gegeven in mosm/l. De opstijgende tak van de lis van Henle is relatief ondoorlaatbaar voor water in tegenstelling tot de andere delen van de tubulus en de verzamelbuis. Anti diuretisch hormoon verhoogt de permeabiliteit en dientengevolge het watertransport van het lumen naar het interstitium in de distale tubulus en verzamelbuis.



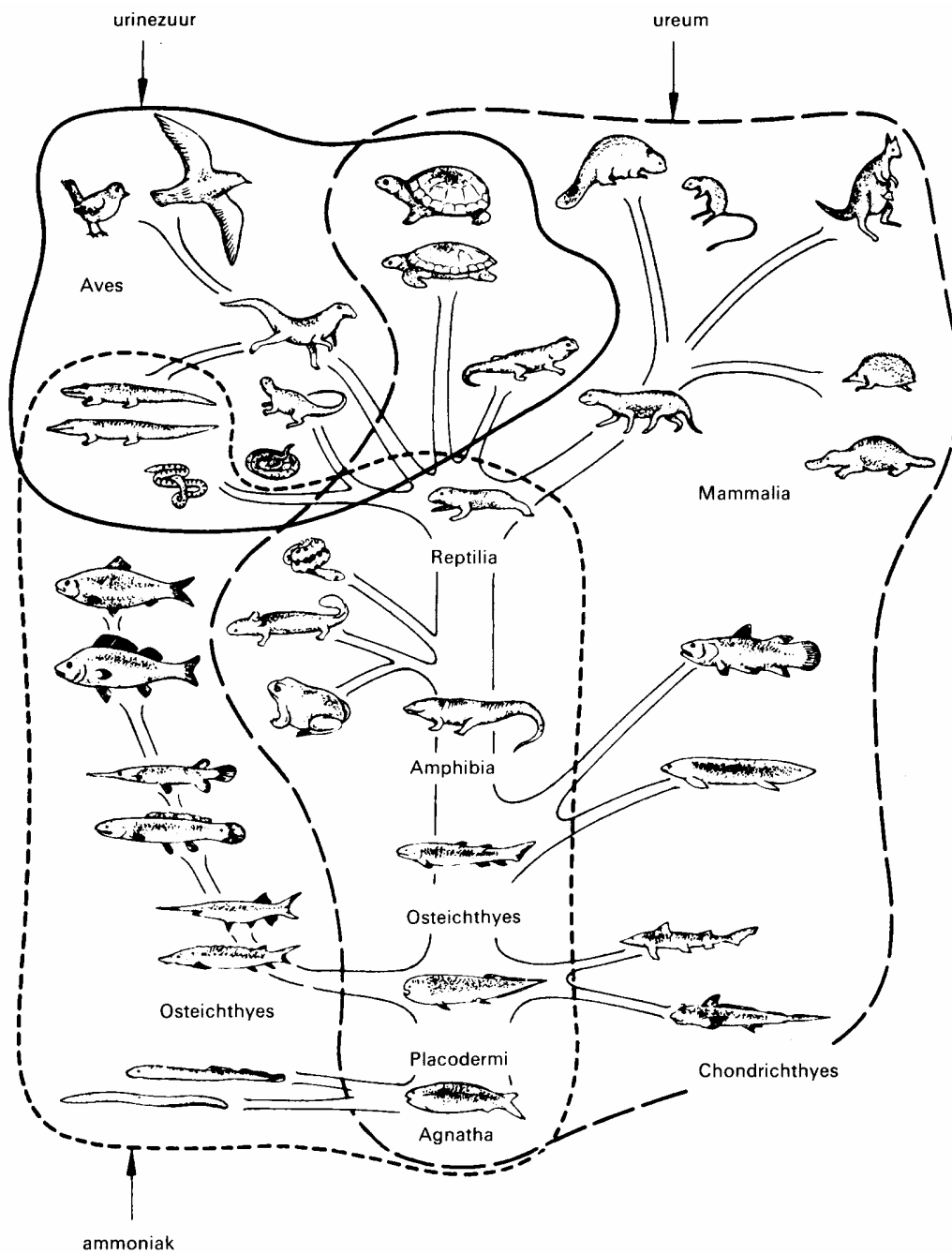
Figuur 16

Bouw en functie van de supra-orbitale zoutklier bij vogels. A: Vertakte klierbuisjes met daaraan parallel verlopende capillaire vaten. Kliervocht en bloed stromen in tegengestelde richting, waardoor het cellulaire ionentransport over een maximale lengte van de klierbuisjes tot stand komt. B: De klierzellen zijn aan de basale zijde voorzien van microvilli. en bezitten veel mitochondriën. C: De afvoerbuis eindigt in de neusholte, vanwaar het secretieproduct langs de snavel wordt afgevoerd.



Figuur 17

Mechanisme voor reabsorptie van water uit het rectum bij de meeltor (*Tenebrio molitor*). De buizen van Malpighi zijn via een membraan verbonden aan de einddarm. Actief transport van K^+ ionen door de epithelia van het rectum en de buizen van Malpighi veroorzaakt een KCl-gradiënt die osmotisch transport van water ten gevolge heeft. Hierdoor wordt water voor het merendeel aan het rectum onttrokken.



Figuur 18

Evolutie van de stikstofexcretie bij vertebraten. Drie typen worden onderscheiden ammoniotele (ammoniak), uricotele (ureum) en ureotele (urinezuur) dieren.