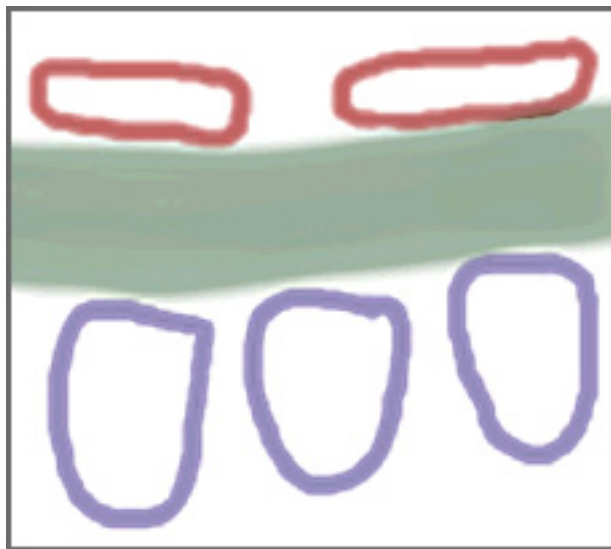


Anders Lundquist

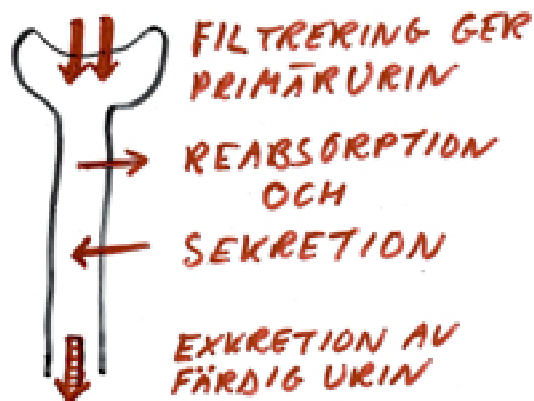
Exkretionsorgan



I några fall refereras till figurer i C Hickman, L Roberts, A Larson, H l'Anson, and D J Eisenhour: Integrated principles of zoology, 13th ed, McGraw Hill, 2005. Man torde ha behållning av texten även utan dessa bilder.

Exkretion och exkretionsmekanismer

Exkretion innebär att kemiska substanser avlägsnas från kroppen. Det handlar om skadliga ämnen och avfallsprodukter. Men det gäller också vissa nyttiga ämnen som vi har för mycket av i kroppen. Exkretionen bidrar till upprätthållandet av **homeostasen** (se kompendiet "Osmoreglering"). Exkretionsorgan kan bland annat reglera mängder och koncentrationer av olika oorganiska joner och vatten i kroppen, extracellulärvätskans osmolaritet och extracellulärvätskans vätejonkoncentration (pH). **Osmolariteten** är ett mått på den totala koncentrationen av osmotiskt aktiva partiklar. Exkretionsorgan kan också avlägsna kvävehaltiga slutprodukter som bildas vid metabolismen (t.ex. urinämne och urinsyra) samt främmande substanser (t.ex. gifter och läkemedel). Dessa funktioner kan ofta utföras av flera olika organ, men hos de flesta djur finns det ett organ som sköter huvuddelen av exkretionen, till exempel njurarna hos däggdjuren.



De finns tre grundprocesser som bidrar till bildandet av den färdiga urinen. Ämnen kan *tillföras* den blivande urinen genom **filtrering** eller **sekretion** och *bortföras* från den genom **reabsorption**.

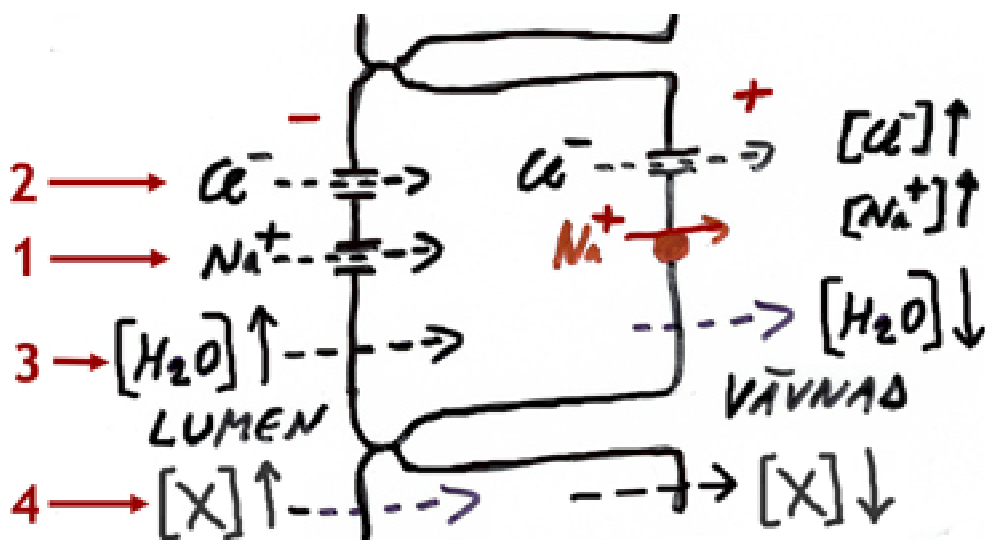
- Vid **filtrering** pressas en vätska (vanligen blodplasma eller hemolymfa) av tryck (vanligen blodets eller hemolymfans tryck) genom en barriär som fungerar som ett filter. Denna barriär släpper igenom vatten, lågmolekylära organiska ämnen och oorganiska joner, men den släpper inte igenom makromolekyler, som proteiner. Det bildade filtratet samlas

i exkretionsorganets **lumen** (hålrum). Filtrering saknas bland annat hos insekter.

- Vid **sekretion** transporteras kemiska ämnen genom ett epitel till den blivande urinen, antingen genom epitelcellernas två plasmamembraner eller mellan epitelcellerna.
- Vid **reabsorption** återvinnes material som tidigare tillförts den blivande urinen genom antingen filtrering eller sekretion. Transporten sker genom ett epitel, antingen genom epitelcellernas två plasmamembraner eller mellan epitelcellerna.

När sekretion och reabsorption äger rum genom cellmembraner sker transporten med olika typer av **diffusion** eller **aktiv transport**, för vatten genom **osmos**. Se "Transport över plasmamembraner och epitel" i kompendiet "Osmoreglering". Transport mellan epitelceller sker med **diffusion** eller **osmos**.

Nedan visas ett enkelt exempel på hur reabsorption kan tänkas gå till. Det **luminala** plasmamembranet vetter mot exkretionsorganets hålrum, det **basolaterala** membranet vetter mot vävnaden utanför.

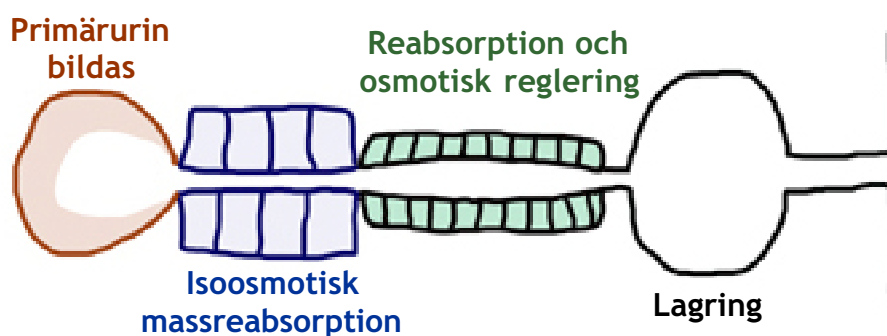


Natriumjoner (1) transporteras aktivt ut ur cellen på vävnadssidan. Denna transport håller natriumkoncentrationen låg inne i epitelcellen. Natriumkoncentrationen är hög i lumen. Därmed kan natriumjoner diffundera nerför sin koncentrationsgradient genom det luminala membranet och in i cellen (till exempel genom natriumkanaler). Nu har natriumjoner reabsorberats. Men

tack vare natriumtransporten har vi (2) fått en positiv nettoladdning på vävnadssidan och en negativ i lumen, alltså en elektrisk potentialskillnad. Denna potentialskillnad driver de negativa **kloridjonerna** över epitelet (till exempel genom kloridkanaler eller mellan cellerna). Transporten av natriumjoner och kloridjoner har höjt osmolariteten (3) på vävnadssidan och sänkt den i lumen, annorlunda uttryckt så har vattenkoncentrationen stigit i lumen och sjunkit på vävnadssidan. **Vatten** kan nu transporteras med osmos från lumen till vävnadssidan (till exempel genom vattenkanaler eller direkt genom membranet). Nu har natriumjoner, kloridjoner och vatten reabsorberats. När vatten reabsorberas (4) ökar koncentrationen av andra ämnen, X, i lumen och deras koncentration minskar på vävnadssidan. Då kan dessa ämnen reabsorberas nedför sina koncentrationsgradienter, under förutsättning att epitelet är **permeabelt** (genomsläppligt) för dem. Även andra ämnen än natrium kan reabsorberas aktivt. Många nyttiga ämnen reabsorberas till och med fullständigt och uppträder därför inte i urinen.

En fjärde process som ibland förekommer i exkretionsorgan är en syntes av ämnen i organets epitel. Dessa ämnen avges direkt till den blivande urinen.

Exkretionsorganens uppbyggnad och funktion



Ett exkretionsorgan består i princip av ett rör bildat av epitel. Rörsystemet innehåller ofta fyra huvuddelar:

- En första del där den så kallade **primärurinen** bildas och samlas upp. Primärurinen modifieras sedan i de följande delarna.
- Ett rörsegment där primärurinen modifieras genom sekretion och reabsorption **utan att dess osmolaritet förändras**.

Vätskan som lämnar detta segment har således samma osmolaritet som djurets extracellulärvätska. Ofta reabsorberas huvuddelen av primärurinen här.

- Ett rörsegment där urinen ytterligare modifieras genom sekretion och reabsorption **samtidigt** som dess osmolaritet ändras. Den färdiga urinen kan bli **hypoosmotisk**, **isoosmotisk** eller **hyperosmotisk** i förhållande till djurets extracellulärvätska. Se kompendiet "Osmoreglering".
- Ett utvidgat rörsegment där den **färdiga urinen kan lagras**. Hos vissa djur kan urinen ytterligare modifieras i detta segment.

Primärurin kan bildas på två sätt: genom **sekretion** eller genom **filtrering**.

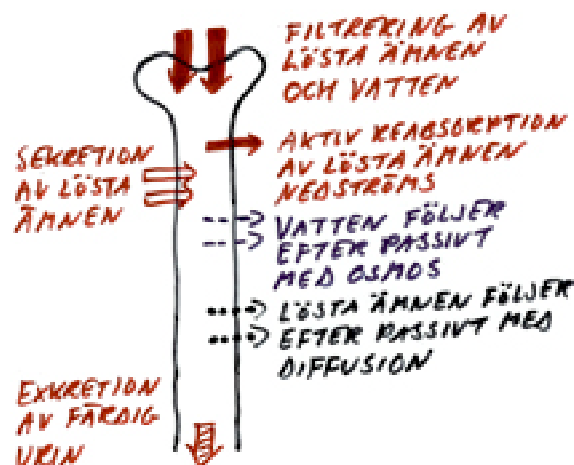


När primärurinen bildas med **sekretion** börjar exkretionsorganets rörsystem blint. I organets första del sker en aktiv sekretion av lösta ämnen, vanligen natriumjoner eller kaliumjoner. På grund av den elektriska potentialskillnad som uppkommer kan negativa joner följa efter in i lumen. Ansamlingen av joner i lumen höjer osmolariteten där och sänker den utanför röret, vilket gör att vatten drivs in i lumen med hjälp av osmos. Andra lösta ämnen finns utanför röret, men de finns inte i lumen. Därför kan dessa ämnen diffundera nerför sina koncentrationgradienter in lumen, förutsatt att de kan passera genom epitelet.

Nedströms i exkretionsorganet sker sedan **reabsorption**. Principerna för reabsorptionen är desamma som för bildningen av primärurinen. Aktiv reabsorption av vissa lösta ämnen leder till en

osmotisk reabsorption av vatten. När vattnet lämnar lumen stiger koncentrationerna av andra lösta ämnen där, samtidigt som deras koncentration sjunker utanför röret när vätskan där späds ut. Således uppkommer koncentrationsgradienter för dessa andra lösta ämnen. De reabsorberas nedför dessa gradienter, förutsatt att de kan passera genom epitelet.

Produktion av primärurin genom sekretion får betraktas som en anpassning till vattenbrist och förekommer hos relativt få djurgrupper. Mekanismen finns bland annat hos vissa marina teleoster. Marina teleoster lider vattenbrist, eftersom de förlorar vatten med osmos (se kompendiet "Osmoreglering"). Även insekterna, den största av alla djurgrupper, producerar sin primärurin med sekretion. Vissa insekter kan producera stora volymer primärurin per tidsenhet på detta sätt.



När primärurinen bildas genom **filtrering** ansamlas filtratet, som beskrivits ovan, i exkretionsorganets första del och filtratet utgör primärurinen. I de följande delarna av exkretionsorganet sker sedan sekretion, oftast aktivt. Där sker också reabsorption efter samma principer som beskrivits ovan för exkretionsorgan som bildar primärurin genom sekretion.

Bildning av primärurin genom filtrering förekommer hos många djurgrupper, till exempel oligochaeter, många mollusker, många kräftdjur samt alla vertebrater utom de ovan nämnda marina fiskarna. Ofta filtreras stora mängder primärurin som sedan reabsorberas till allra största delen. Detta är naturligtvis energimäsigt kostsamt och man kan fråga sig vad det medför för fördelar.

Med en hög filtreringstakt har man en *icke selektiv* mekanism genom vilken *alla lösta ämnen* kan tillföras urinen. Med en specifikt reglerbar och hög reabsorptionstakt har man en *selektiv* mekanism genom vilken exkretionen av *varje enskilt ämne* mycket snabbt kan ökas eller minskas. Därmed får man en mycket effektiv reglering av extracellulärvätskans sammansättning.

Exempel på exkretionsorgan hos evertebrater

De flesta exkretionsorgan hos evertebrater är inte väl undersökta. Ofta finns det flera hypoteser om mekanismerna.

Kontraktila vakuoler avlägsnar vatten från cellen hos sötvattenlevande protister, spongier och nässeldjur, se fig 11-16. Exkretion av andra ämnen sker troligen genom cellmembranet. Cellerna tar osmotiskt upp vatten som måste avlägsnas. Enligt en hypotes pumpas vätejoner aktivt in i vakuolen och vätekarbonatjoner följer med, eventuellt drivna av den elektriska potentialskillnad som uppkommer. Vatten följer osmotiskt efter jonerna. "Primärurinen" bildas således med sekretion. Vakuolen tömmer med jämna mellanrum sitt innehåll till omgivningen med exocytos. Vätejonerna och vätekarbonatjonerna bildas ur kolsyra:



Kolsyran uppkommer när koldioxid från metabolismen reagerar med vatten. Den senare reaktionens hastighet kan höjas med hjälp av ett enzym (karboanhydras). Nettoresultatet av exkretionen blir att vatten och koldioxid avlägsnas.

Protonefridier är blint börjande rör som finns bland annat hos acoelomata phyla och hjuldjur, se fig 30-5. Hos planarier finns i början av röret en **flamcell**. I flamcellens hålighet finns en bunt flageller. När flagellerna slår skapas troligen ett undertryck i håligheten som suger in vätska genom de tunna delarna av flamcellens vägg. Dessa delar fungerar sannolikt som filtreringsmembraner. Primärurinen bildas således med filtrering. Reabsorption och sekretion sker troligen sedan nedströms i epitelröret och röret tömmer sitt innehåll genom en por på kroppsytan.

Metanefridier är öppna rör som finns bland annat hos annelider och mollusker, se fig 30-6. Hos en vanlig daggmask börjar röret med en cilierad trätt (**nefrostom**) i coelomet inuti ett segment.

Primärurinen utgörs av coelomvätska som förmodligen filtrerats från blodkapillärer utanför coelomet genom coelomväggen. Vätskan förs in i tratten och vidare genom röret med hjälp av cilier. Röret går sedan vidare till det bakomliggande segmentet, där det bildar slingor omgivna av blodkapillärer. Röret är differentierat i delar med olika morfologi. Till slut vidgas det till en urinblåsa som mynnar på kroppsytan. I början av röret sker det en isoosmotisk reabsorption och i slutet reabsoreras joner i högre grad än vatten, varvid en hypoosmotisk urin bildas. Vätskan i marken har låg osmolaritet, så daggmasken kan betraktas som ett landlevande sötvattensdjur.

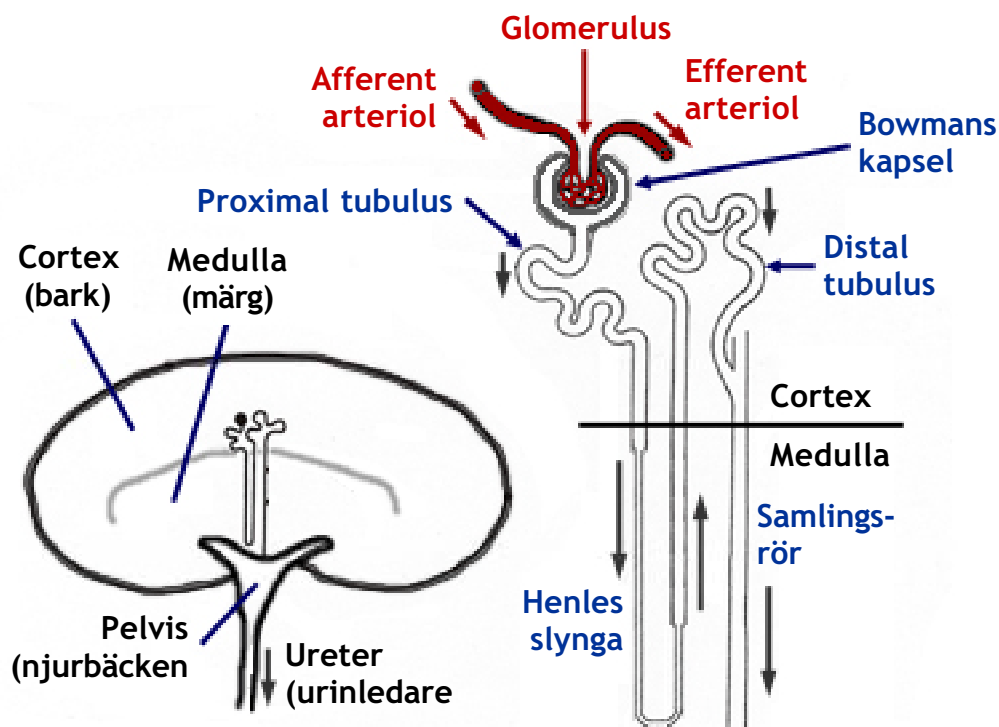
Antennkörtlar finns hos många kräftdjur i huvudet, se fig 30-7. En antennkörtel börjar med **ändsacken** (coelomsäcken). In i den filtreras sannolikt proteinfri hemolymfa. Därefter följer den så kallade **labyrinten**, en rörformad **nefridiekanal** och till sist **urinblåsan** som mynnar på huvudet vid den andra antennen. Filtratet modifieras med reabsorption och sekretion på sin väg genom körteln. Nefridiekanalen finns hos sötvattensarter och saknas hos marina arter. Den anses därför vara ett segment som gör urinen hypoosmotisk.

Malpighiska kärl finns hos insekter, se fig 30-8. De är blint börjande rör som mynnar i tarmen i det område där mellantarmen övergår i baktarmen. Primärurinen bildas med sekretion i den inledande avsnittet av de malpighiska kärlen. Sekretionen drivs vanligen av en aktiv kaliumtransport. Reabsorption sker sedan både i de malpighiska kärlets nedre delar och, framför allt, i baktarmen. Huvudkväveexkretionsprodukten urinsyra faller ur i de senare delarna av systemet i form av kaliumurater. Hos vissa insekter bildar baktarmen så kallade **rektalkörtlar** som bland annat reabsorberar vatten. Hos insekter som lever i torr miljö kan den kombinerade urinen och avföringen koncentreras till i det närmaste fast form. Insekter, fåglar och däggdjur är, såvitt man vet, de enda djur som kan bilda en hyperosmotisk urin.

Vertebratnjurens morfologi

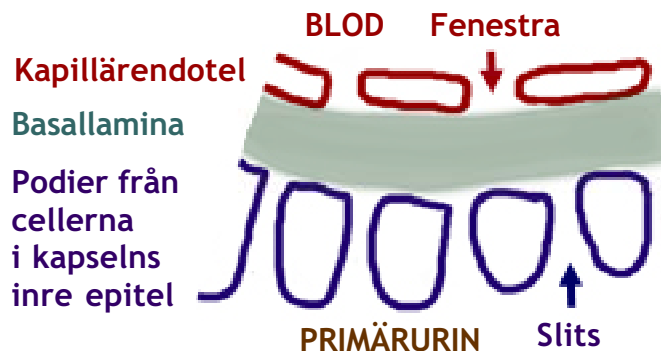
Hos föregångaren till nutidens vertebrater fanns sannolikt en parig njure med många segmentalt anordnade öppna, nefrostomförsedda rör, **archinephros**. Se fig 30-9. Nästa utvecklingssteg var

förmodligen **pronephros** som nu uppträder i det främre avsnittet av den njurbildande vävnaden under embryonalutvecklingen, men kvarstår endast hos pirålar och vissa benfiskar. Den längre bak belägna **mesonephros** fungerar endast embryonalt hos amnioter (reptiler, fåglar och däggdjur), men bildar tillsammans med den bakre delen av den njurbildande vävnaden den fungerande njuren (**opisthonephros**) hos övriga vuxna ryggradsdjur. Hos vuxna amnioter fungerar den bakre delen av den njurbildande vävnaden som njure, **metanephros**. Metanephros har fått en ny utförsång, **ureter**. Den gamla utförsången degenererar hos honorna, men har hos hannarna övertagits av testiklarna. Hos alla nu levande ryggradsdjur bildas primärurinen av filtreringsanordningar, **njurkorpuskler**, som utbildats embryonalt i närheten av nefrostomerna. I vissa enstaka fall kvarstår dock nefrostomerna.



Däggdjursnjurens uppbyggnad framgår ovanstående förenklade bild. Filtrering sker från kapillärblodet i den så kallade **glomerulus**. Primärurinen hamnar i en behållare som kallas **Bowmans kapsel**. Glomerulus och kapsel kallas tillsammans för **njurkorpuskel**. Kapseln är i princip en intryckt epitelboll, sluten så när som på en öppning som för primärurinen vidare till **tubulussystemet**. Filtreringsbarriären (se figuren på nästa sida) består av tre delar: ett kapillärepitelet försett med öppningar (fenestrerat

endotel), en extracellulär basallamina samt kapselns inre epitel med slitsar mellan epitelcellernas utskott (podierna).

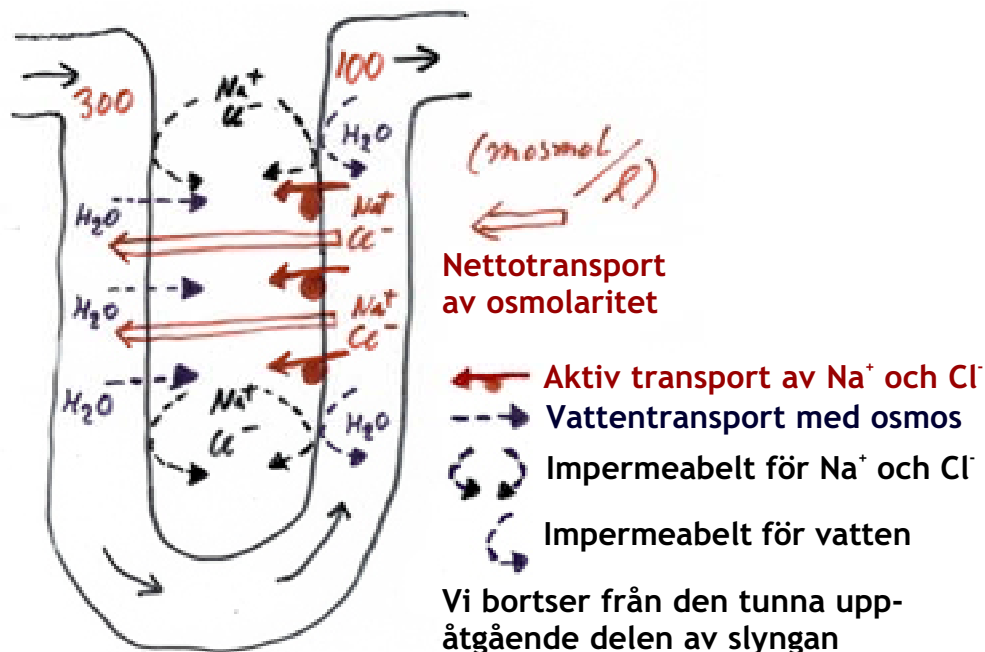


Tubulussystemet består av ett epitelrör som är differentierat i olika delar. Det första rörsegmentet är **proximala tubulus** som vindlar sig i barken. Därpå följer en hårnålsformad slynga, **Henles slynga**, som går ner i märgen. Slyngan består av en nedåtgående tunnväggig del, en uppåtgående tunnväggig del (som vi inte behandlar här) samt en tjockväggig uppåtgående del som når upp i barken. Därefter följer i barken den vindlande **distala tubulus** och ett förbindelsestycke (som vi inte behandlar här). De hittills beskrivna delarna kallas gemensamt för **nefron**. Flera nefron mynnar i ett **samlingsrör** som börjar i barken och sedan löper genom märgen och släpper ut den färdiga urinen i njurbäckenet.

En **afferent** (tillförande) **arteriol** för blodet till glomeruluskapillärerna. En **efferent** (bortförande) **arteriol** för det fortfarande syrgasrika blodet till ett nytt kapillärsystem som försörjer resten av nefronet och samlingsrören. I barken är detta kapillärsystem format som ett nätverk (de peritubulära kapillärerna). I märgen går kapillärerna (*vasa recta*) ner som hårnålslyngor, parallella med Henles slyngor och samlingsrören, för att sedan i barken tömmas i vensystemet.

Reglering av vattenexkretion hos däggdjur

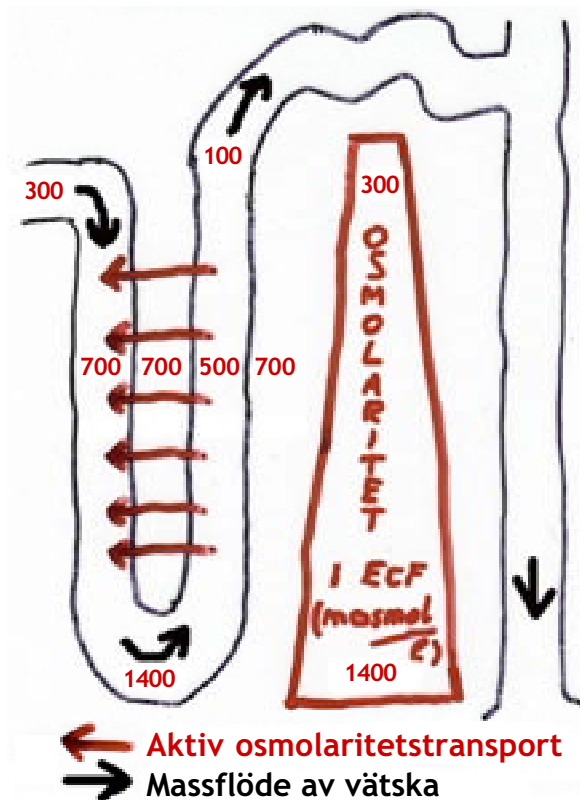
Däggdjur kan vid vattenbrist producera en **hyperosmotisk** urin (med högre osmolaritet än extracellulärvätskan) och vid vattenöverskott en **hypoosmotisk** urin (med lägre osmolaritet än extracellulärvätskan). Urinens osmolaritet regleras med hjälp av hormonet **ADH (vasopressin)** som kommer från hypofysens baklob. ADH (antidiuretiskt hormon) är ett vattensparande hormon som minskar urinutsöndringen.



Med hjälp av det tubulusavsnitt som kallas **Henles slynga** produceras en vertikal osmotisk gradient i njurens märg. Se bild ovan. Natriumjoner och kloridjoner transporteras **aktivt** (uppför sina koncentrationsgradienter) ut ur den **uppåtgående** skänkeln. När natrium och klorid ansamlas i interstitiet utanför slyngan, ökar osmolariteten där och vatten drivs ut ur den **nedåtgående** skänkeln med hjälp av **osmos**. *Nettoeffekten blir att en del osmolaritet förs från den uppåtgående till den nedåtgående skänkeln.* Därmed kommer en del av den osmolaritet, som förs in i slyngan, inte att lämna den. *I stället förflyttas denna osmolaritet från den uppåtgående till den nedåtgående skänkeln och sedan ner mot botten av slyngan.*

Osmolaritetstransporten sker samtidigt på *många* horisontella nivåer i slyngan (se bilden på nästa sida) något som ger en *förstärkningseffekt*: osmolariteten stiger successivt i vätskan, när den rör sig neråt i den nedåtgående skänkeln. Resultatet blir en **mycket stor vertikal osmotisk gradient** med hög osmolaritet längst ner i märgen. Eftersom den nedåtgående skänkeln är permeabel för vatten kommer den gradient som finns i den också att finnas utanför den i märgens interstitium (cellmellanrum). Henles slyngas funktion är i första hand *inte* att reabsorbera vatten och salt. *Henles slyngas väsentliga funktion är att skapa denna vertikala osmotiska gradient i märgens interstitium.*

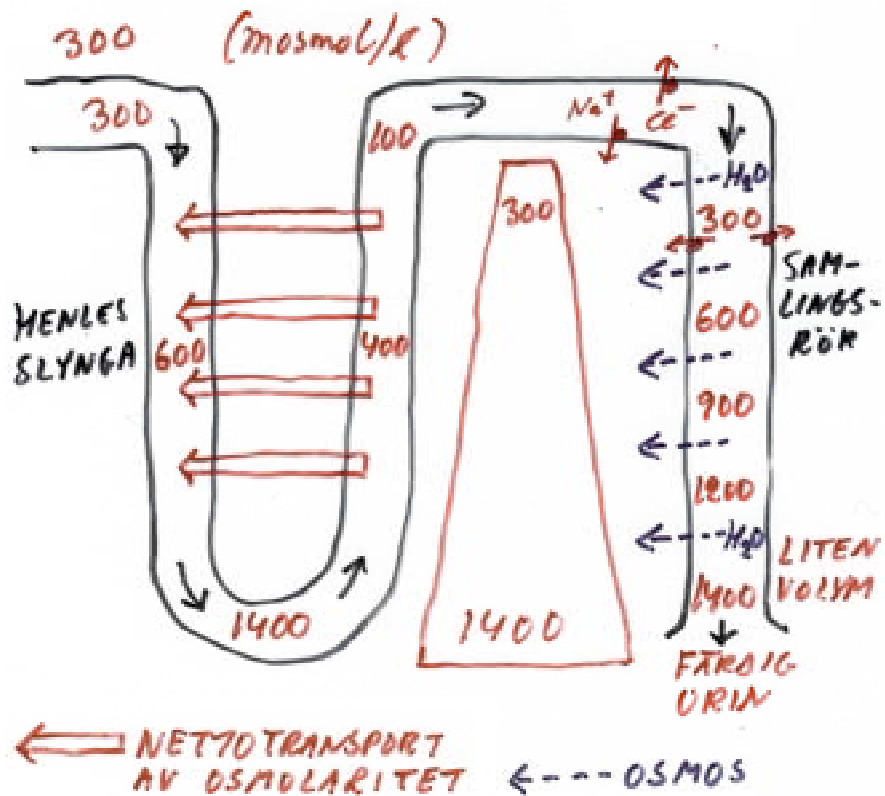
Blodflödet genom märgen tenderar att skölja bort den vertikala gradienten, även om det är anordnat så att denna effekt minimeras. Det uppkommer då en balans mellan blodflödets bortsköljande effekt och de energikrävande processer som bygger upp den vertikala gradienten (motströmsflödet som ytterst drivs av hjärtat samt den aktiva transporten av natriumjoner och kloridjoner). Detta resulterar hos människan i en osmolaritet på 1 400 mosmol/l längst ner i märgen, hos ökenlevande däggdjur en avsevärt högre osmolaritet.



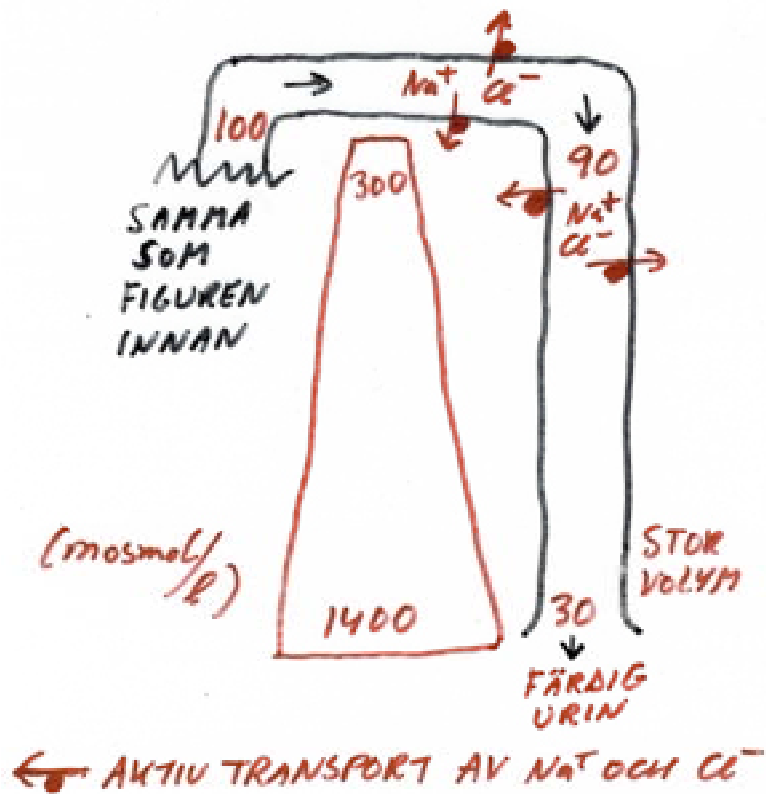
Den vertikala osmotiska gradienten i märgens interstitium utnyttjas för att med osmos reabsorbera vatten från samlingsrören som ju löper ner i märgen mot njurbäckenet.

Om *ADH*-halten är hög är samlingsrörens permeabilitet för vatten hög. Se övre bilden på nästa sida. Då absorberas mycket vatten från rören med osmos. Natrium och klorid stannar däremot till största delen kvar inuti rören. **Resultatet blir en liten mängd starkt hyperosmotisk urin.** *ADH*-insöndringen ökar när extracellulärvätskans osmolaritet ökar och när blodtrycket sjunker, stimuli som båda signalerar att det finns för lite vatten i kroppen. Figuren upptill på nästa sida visar situationen vid mycket kraftig uttorkning och maximal *ADH*-halt i blodet.

Maximalt hyperosmotisk urin hos människa (kraftig uttorkning)

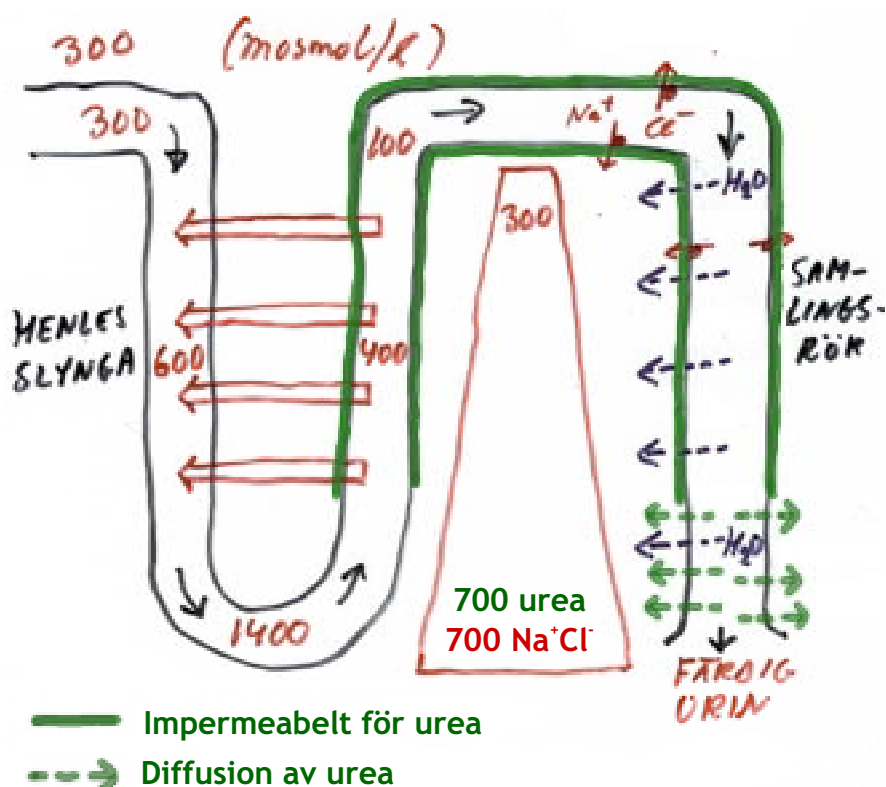


Maximalt hypoosmotisk urin hos människa (diabetes insipidus)



Om ADH-halten är låg är samlingsrörens permeabilitet för vatten låg. Se nedre bilden på föregående sida. Då reabsorberas mycket lite vatten från samlingsrören. Samtidigt sker det en viss aktiv uttransport av både natrium och klorid från samlingsrören. Resultatet blir en mycket stor mängd starkt hypoosmotisk urin. Figuren nedtill på föregående sida visar situationen vid fullt utvecklade *diabetes insipidus* (en sjukdom som beror på ADH-brist) då det inte finns någon ADH alls i blodet.

Under normala förhållanden pendlar ADH-halten i blodet mellan de ovan beskrivna extremerna så att osmolariteten i extracellulärvätskan bibehålles. Insöndring av ADH till blodet stimuleras främst av en sänkt osmolaritet i extracellulärvätskan, något som signalerar att kroppen har vattenbrist. Även ett sänkt blodtryck, en annat tecken på vattenbrist, stimulerar ADH-insöndringen.



Ungefär hälften av den höga osmolariteten längst ner i märgen utgörs av urea (700 mosmol/l hos människan). Se ovanstående bild. Den tjocka uppåtgående delen av Henles slynga, distala tubuli och samlingsrören är impermeabla för urea, utom samlingsrören längst ner i märgen. När vatten lämnar de övre samlingsrören, koncentreras urean i dem till den grad att urea längst ner

i mörgen diffunderar ut i interstitiet, nerför sin koncentrationsgradient. Därmed ackumuleras urea i interstitiet, samtidigt som urinen får en mycket hög ureakoncentration.

Natriumreabsorptionen kan också regleras. Den stimuleras av hormonet **aldosteron** från binjurarnas bark. Kloridjoner följer alltid med natriumjonerna, för elektroneutralitetens skull. Vatten följer efter jonerna, av osmotiska skäl. Aldosteron kan alltså, liksom ADH, ge en ökad vattenreabsorption.

Njurar hos andra vertebrater än däggdjur

Henles slynga finns bara hos däggdjur och fåglar. De båda grupperna har utvecklat likartade urinkoncentreringsmekanismer oberoende av varandra, men mekanismerna är dåligt kända hos fåglar. Däggdjur har två typer av nefron: nefron med långa slyngor (som vi diskuterat här) och nefron med korta slyngor (som bara når en kort bit ner i mörgen). Fåglar har också två typer av nefron: däggdjurslika nefron (med Henles slynga) och reptillika (utan slynga och därmed utan koncentreringsförmåga). Henles slynga har utvecklats ur ett intermediärt tubulussegment som finns hos många andra vertebrater.

Vertebrater som helt eller delvis lever i sötvatten (till exempel limniska teleoster) har ofta stora njurkorpuskler som möjliggör produktion av en riklig urin. De har också välutvecklade distala tubuli, i vilka urinen görs hypoosmotisk. Marina teleoster, å andra sidan, har små njurkorpuskler och saknar ofta distala tubuli, eftersom de producerar en liten mängd isoosmotisk urin. Ibland kan de till och med sakna njurkorpuskler och producera primärurin med hjälp av sekretion.