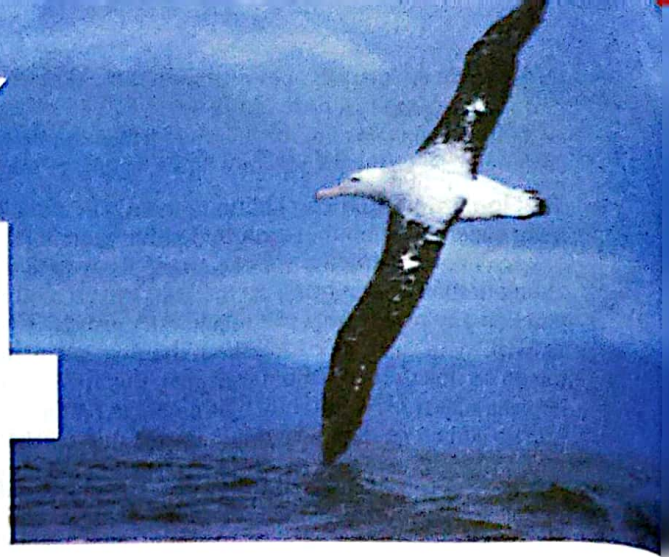


Điều hoà thẩm thấu và bài tiết



▲ Hình 44.1 Làm thế nào chim hải âu lớn uống nước mặn mà không bị ốm?

CÁC KHÁI NIỆM THEN CHỐT

- 44.1 Điều hoà thẩm thấu cân bằng hấp thu và mất nước và chất tan
- 44.2 Các chất thải nitrogen của động vật phản ánh sự phát sinh chủng loại và nơi ở của chúng
- 44.3 Các hệ thống bài tiết đa dạng là những biến thể về hệ thống ống
- 44.4 Nephron được tổ chức để xử lý từng bước dịch lọc của máu
- 44.5 Các vòng hormone liên kết chức năng thận, cân bằng nước và huyết áp

TỔNG QUAN

Hoạt động cân bằng

Với một sải cánh đạt tới 3,5 m, là loài chim lớn nhất, chim hải âu lớn (*Diomedea exulans*) bay liệng trên đại dương khiến chúng ta không thể không chú ý đến chúng (Hình 44.1). Tuy nhiên, hải âu lớn khiến ta phải chú ý không chỉ vì kích thước của nó. Loài chim to lớn này ở trên biển cả ngày lẫn đêm suốt cả năm, và trở về đất liền chỉ để sinh đẻ. Một người với chỉ có nước mặn để uống sẽ chết vì mất nước, nhưng với cùng các điều kiện thì hải âu lớn vẫn phát triển.

Sinh tồn không có nước ngọt, hải âu lớn dựa vào sự điều hoà thẩm thấu, quá trình phổ biến để các động vật kiểm soát nồng độ các chất tan và cân bằng hấp thu và mất nước. Trong môi trường dịch của các tế bào, mô, cơ quan, sự điều hoà thẩm thấu là thiết yếu. Với các hệ thống sinh lý để hoạt động thích hợp, nồng độ tương đối của nước và các chất tan phải được giữ trong giới hạn tương đối hẹp. Ngoài ra, các ion như natri và calcium phải được duy trì ở các nồng độ cho phép hoạt động bình thường của cơ, neuron và các tế bào cơ thể khác. Do vậy, điều hoà thẩm thấu là một quá trình cân bằng nội môi.

Một số chiến lược để kiểm soát nước và chất tan đã được tiến hoá, phản ánh các thách thức điều hoà thẩm thấu khác nhau và thường rất nghiêm trọng mà các sinh vật thường gặp trong môi trường. Các động vật sa mạc sống trong một môi trường có thể nhanh chóng làm mất nước cơ thể của chúng. Dù là một môi trường hoàn toàn khác biệt, hải âu lớn và những động vật biển khác cũng gặp vấn đề lớn về mất nước. Thành công trong những

hoàn cảnh như vậy phụ thuộc chủ yếu vào việc bảo toàn nước, và với nhiều loài chim biển và cá xương biển là phải loại bớt muối thừa. Trái lại, các động vật nước ngọt sống trong một môi trường đe dọa làm ngập và hoà loãng các dịch cơ thể. Các sinh vật này sống sót bằng cách hạn chế hấp thu nước, bảo tồn các chất tan và hấp thu muối từ môi trường của chúng.

Để bảo vệ môi trường dịch cơ thể, các động vật phải đối phó với một chất chuyển hoá nguy hại sinh ra do phân giải protein và các acid nucleic. Phân giải các phân tử chứa nitrogen giải phóng ammonia, một chất rất độc. Một số cơ chế khác nhau cũng đã được tiến hoá cho sự bài tiết, quá trình loại bỏ các chất chuyển hoá nitrogen và các chất thải khác. Vì các hệ thống bài tiết và điều hoà thẩm thấu có liên hệ về cấu trúc và chức năng ở nhiều động vật nên chúng ta sẽ xem xét cả hai quá trình trong chương này.

KHÁI NIỆM

44.1

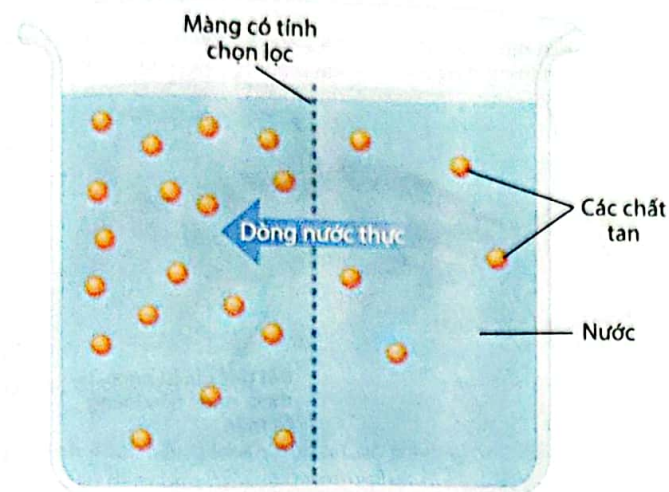
Điều hoà thẩm thấu cân bằng hấp thu và mất nước và chất tan

Giống như điều hoà nhiệt phụ thuộc vào sự cân bằng giữa sinh và mất nhiệt (xem Chương 40), điều hoà thành phần hoá học của dịch thể phụ thuộc vào sự cân bằng giữa hấp thu và mất nước và các chất tan. Quá trình điều hoà thẩm thấu này dựa phần lớn vào các vận động có kiểm soát của các chất tan giữa dịch cơ thể và môi trường ngoài. Vì nước đi theo các chất tan nhờ thẩm thấu, tác dụng cuối cùng là điều hoà cả thành phần chất tan và nước.

Thẩm thấu và áp suất thẩm thấu

Tất cả các động vật – bất chấp nguồn gốc phát sinh chủng loại, môi trường hoặc loại chất thải tạo ra – đều đối mặt với nhu cầu giống nhau về điều hoà thẩm thấu. Qua thời gian, hấp thu nước và mất nước phải cân bằng. Nếu hấp thu nước quá nhiều, các tế bào động vật bị phồng lên và vỡ ra; nếu mất nước nhiều, chúng teo lại và chết (xem Hình 7.13).

Nước vào và ra khỏi tế bào nhờ thẩm thấu. Lưu ý từ Chương 7 là thẩm thấu, một trường hợp đặc biệt của



Phía áp suất thẩm thấu cao: Nồng độ chất tan cao
Nồng độ H_2O tự do thấp

Phía áp suất thẩm thấu thấp: Nồng độ chất tan thấp
Nồng độ H_2O tự do cao

▲ Hình 44.2 Nồng độ chất tan và thẩm thấu.

khếch tán, là sự chuyển động của nước qua một màng có tính thẩm chọn lọc. Nó xảy ra bất kỳ khi nào hai dung dịch ngăn bởi màng có sự khác biệt về áp suất thẩm thấu, hay **độ thẩm thấu** (tổng nồng độ chất tan được tính bằng nồng độ phân tử gam, hay số mol chất tan trong một lít dung dịch). Đơn vị đo áp suất thẩm thấu sử dụng trong chương này là milliOsmole trên lít (mOsm/l); 1 mOsm/l tương đương với nồng độ chất tan tổng số của 10^{-3} M. Áp suất thẩm thấu của máu người khoảng 300 mOsm/l, trong khi đó nước biển có áp suất thẩm thấu khoảng 1.000 mOsm/l.

Nếu hai dung dịch phân cách bởi một màng có tính thẩm chọn lọc có cùng áp suất thẩm thấu, chúng được gọi là **đồng áp suất thẩm thấu**. Ở các điều kiện này, các phân tử nước liên tục đi qua màng theo hai chiều với tốc độ tương đương. Nói cách khác, không có sự chuyển động thực của nước do thẩm thấu giữa hai dung dịch đẳng trương. Khi hai dung dịch khác nhau về áp suất thẩm thấu, một có nồng độ các chất tan lớn hơn được gọi là **áp suất thẩm thấu cao**, và dung dịch loãng hơn được gọi là **áp suất thẩm thấu thấp** (Hình 44.2). Dòng nước do thẩm thấu đi từ dung dịch ưu trương sang dung dịch nhược trương.*

Những thách thức về thẩm thấu

Một động vật có thể duy trì cân bằng nước theo hai cách. Một cách là trở thành loại **biến đổi thẩm thấu**, nó đồng áp suất thẩm thấu với môi trường. Cách thứ hai là trở thành loại **điều hoà thẩm thấu**, nó kiểm soát áp suất thẩm thấu nội môi độc lập với áp suất thẩm thấu của môi trường.

* Trong chương này, chúng tôi sử dụng các thuật ngữ **đồng áp suất thẩm thấu**, **áp suất thẩm thấu cao** và **áp suất thẩm thấu thấp** để đề cập chuyên biệt tới áp suất thẩm thấu, thay cho các thuật ngữ quen thuộc hơn là **đẳng trương**, **nhược trương** và **ưu trương**. Các thuật ngữ sau áp dụng cho đáp ứng của các tế bào động vật – chúng phình ra hay teo đi – trong các dung dịch đã biết nồng độ chất tan.



▲ Hình 44.3 Cá hồi đỏ (*Oncorhynchus nerka*), những động vật điều hoà thẩm thấu rộng muối.

Tất cả các động vật biến đổi thẩm thấu là các động vật biến. Vì áp suất thẩm thấu nội môi của một động vật biến đổi thẩm thấu là giống với của môi trường, nên không có xu thế thu hay mất nước. Nhiều loài biến đổi áp suất thẩm thấu sống trong nước có thành phần ổn định và vì vậy có áp suất thẩm thấu nội môi hằng định.

Điều hoà thẩm thấu cho phép động vật sống trong những môi trường không thích hợp cho các động vật biến đổi thẩm thấu, như động vật nước ngọt và trên cạn. Nó cũng cho phép nhiều động vật biến duy trì áp suất thẩm thấu nội môi khác với áp suất thẩm thấu của nước biển. Để sinh tồn trong môi trường áp suất thẩm thấu thấp, động vật điều hoà thẩm thấu phải thải nước thừa. Trong môi trường áp suất thẩm thấu cao, động vật điều hoà thẩm thấu lại phải lấy nước vào để bù cho việc mất thẩm thấu.

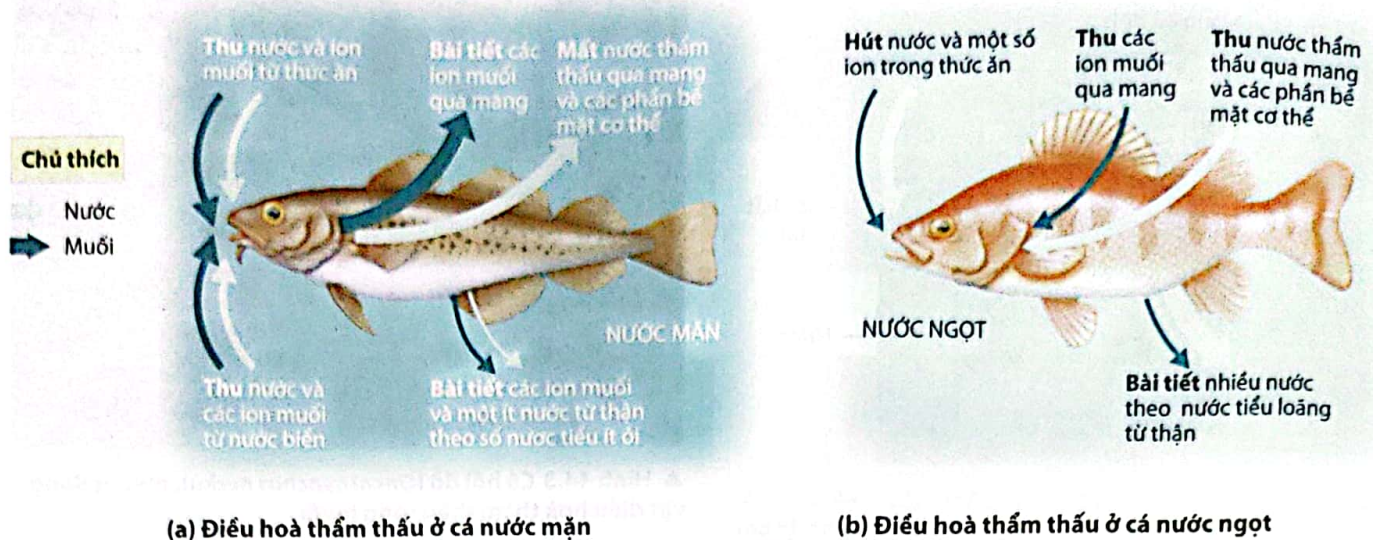
Phần lớn động vật, dù là loại biến đổi thẩm thấu hay điều hoà thẩm thấu, đều không thể chịu đựng được những thay đổi lớn về áp suất thẩm thấu ngoại môi và được gọi là động vật **hẹp muối** (stenohaline, từ chữ Hy Lạp *stenos*, hẹp, và *halos*, muối). Ngược lại, các động vật **rộng muối** (euryhaline, từ chữ Hy Lạp *eurys*, rộng), bao gồm một số động vật biến đổi thẩm thấu và điều hoà thẩm thấu có thể sống khi có dao động lớn về áp suất thẩm thấu ngoại môi. Nhiều loài hàu và trai bị và không bị thủy triều phủ là những động vật biến đổi thẩm thấu rộng muối; ví dụ tương tự về các động vật điều hoà thẩm thấu rộng muối là cá vược sọc và nhiều loài cá hồi (Hình 44.3).

Tiếp theo, chúng ta sẽ xem xét một số thích nghi cho điều hoà thẩm thấu đã tiến hoá ở các động vật nước mặn, nước ngọt và trên cạn.

Các động vật biến

Các động vật biến không xương sống hầu hết thuộc loại biến đổi thẩm thấu. Áp suất thẩm thấu của chúng (tổng nồng độ các chất tan) giống với của nước biển. Vì vậy, chúng không gặp những thách thức lớn về cân bằng nước. Tuy nhiên, vì chúng khác biệt đáng kể với nước biển về nồng độ của những chất tan đặc biệt, nên chúng phải vận chuyển tích cực các chất tan này để duy trì sự hằng định nội môi.

Nhiều động vật biến có xương sống và một số động vật biến không xương sống thuộc loại điều hoà thẩm thấu. Với hầu hết các động vật này, biển là môi trường hút nước



▲ Hình 44.4 Điều hoà thẩm thấu ở cá xương nước ngọt và cá xương biển: so sánh.

mạnh. Ví dụ, những cá xương, như cá tuyết trong **Hình 44.4a**, liên tục mất nước do thẩm thấu. Những loài cá đó cân bằng nước bị mất bằng cách uống nhiều nước biển. Sau đó chúng sử dụng cả mang và thận để loại bỏ muối. Ở mang, các tế bào chloride chuyên hoá vận chuyển tích cực ion chloride (Cl^-) ra ngoài, và ion natri (Na^+) đi theo thụ động. Ở thận, các ion calcium, magiê và sulfat thừa được bài tiết cùng với mất một ít nước.

Một chiến lược điều hoà thẩm thấu độc đáo khác đã được tiến hoá ở cá mập và những loài cá sụn khác (các động vật có bộ xương sụn; xem Chương 34). Giống như các cá xương, cá mập có nồng độ muối nội môi ít hơn nhiều so với nồng độ muối nước biển, nên có xu hướng khuếch tán muối từ nước vào trong cơ thể, đặc biệt là qua mang. Tuy nhiên, không giống như cá xương, cá mập biển lại không phải là loại áp suất thẩm thấu thấp so với nước biển. Giải thích cho điều này là các mô của cá mập có nồng độ chất urea cao, đây là chất thải nitrogen do chuyển hoá protein và acid nucleic (xem Hình 44.9). Các dịch cơ thể của chúng cũng có trimethylamin oxide (TMAO), một phân tử hữu cơ để bảo vệ các protein khỏi bị urea phá huỷ. Tóm lại, muối, urea, TMAO và các chất khác được duy trì trong các dịch cơ thể của cá mập tạo ra một áp suất thẩm thấu rất gần với của nước biển. Vì lý do này, cá mập thường được coi là loại biến đổi thẩm thấu. Tuy nhiên, vì nồng độ chất tan trong các dịch cơ thể của chúng thực tế lớn hơn 1.000 mOsm/l, nên nước vào cơ thể cá mập chậm qua thẩm thấu và trong thức ăn (cá mập không uống nước). Dòng nước vào nhỏ này được thải qua nước tiểu do thận cá mập. Nước tiểu cũng loại bỏ một số muối khuếch tán vào trong cơ thể cá mập; phần còn lại bị mất đi qua phân hoặc bị bài tiết bởi một cơ quan gọi là tuyến trực tràng.

Các động vật nước ngọt

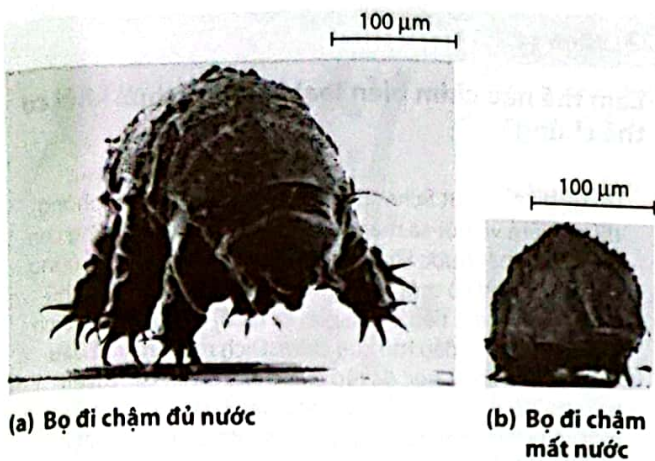
Các vấn đề về điều hoà thẩm thấu của các động vật nước ngọt trái ngược với của động vật biển. Các dịch cơ thể

của động vật nước ngọt phải có áp suất thẩm thấu cao vì các tế bào của động vật không thể chịu được nồng độ muối thấp như của nước hồ hay sông. Có dịch cơ thể với áp suất thẩm thấu cao hơn của môi trường, các động vật nước ngọt có vấn đề về thu nước do thẩm thấu và mất muối do khuếch tán. Nhiều động vật nước ngọt, gồm cá, giải quyết vấn đề về cân bằng nước bằng cách gần như không uống nước và bài tiết nhiều nước tiểu rất loãng. Đồng thời, muối mất do khuếch tán và theo nước tiểu được bồi phục nhờ ăn. Cá nước ngọt, như cá rô trong **Hình 44.4b**, cũng bồi phục muối nhờ hấp thu qua mang. Các tế bào chloride ở mang cá vận chuyển tích cực Cl^- vào cơ thể và Na^+ đi theo.

Cá hồi và những cá loại rộng muối khác di cư giữa vùng nước mặn và nước ngọt có những thay đổi đáng kể về trạng thái điều hoà thẩm thấu. Trong khi sống ở biển, cá hồi thực hiện điều hoà thẩm thấu giống như những cá biển khác bằng cách uống nước và thải muối thừa qua mang. Khi chúng di cư tới vùng nước ngọt, cá hồi ngừng uống và bắt đầu chế xuất nhiều nước tiểu loãng. Đồng thời, mang của chúng bắt đầu lấy muối từ môi trường loãng – giống như những cá đã sống cả đời trong nước ngọt.

Các động vật sống trong nước tạm thời

Mất nước cực nhiều, hay *sấy khô*, là đại hoạ với hầu hết động vật. Tuy nhiên, một số động vật không xương sống nước ngọt sống trong ao đầm tạm thời và trong các màng nước quanh các hạt đất có thể mất hầu hết nước cơ thể mà vẫn sống sót. Những động vật này đi vào trạng thái ngủ khi môi trường sống của chúng khô đi, sự thích nghi này được gọi là **sống khan nước** ("sự sống không có nước"). Trong số những ví dụ đáng kinh ngạc nhất là bọ đi chậm, hay gấu nước (**Hình 44.5**). Chiều dài dưới 1 mm, những con vật không xương sống bé nhỏ này có ở biển, nước ngọt và cả ở các môi trường ẩm ướt trên cạn. Ở trạng thái hoạt động đủ nước, khoảng 85% thể trọng của chúng là



▲ **Hình 44.5** Sống khan nước. Con bọ đi chậm (gấu nước) sống ở ao đầm tạm thời và ở những hạt nước trong đất và các cây ướt (SEM).

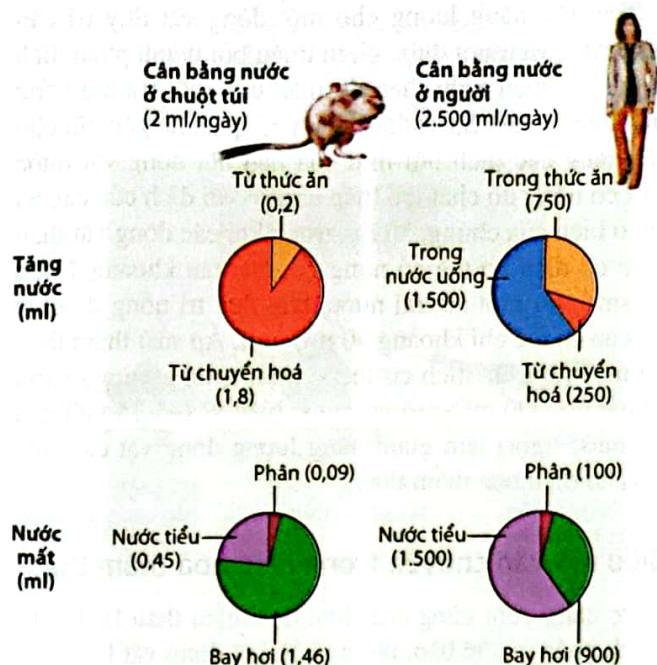
nước, nhưng chúng có thể mất nước tới chỉ còn dưới 2% và tồn tại ở trạng thái bất hoạt, khô như bụi, trong cả chục năm hoặc hơn. Cho thêm nước vào thì chỉ trong vòng vài tiếng những con bọ đi chậm có nước lại sẽ bò ra và đi kiếm ăn.

Sống khan nước cần sự thích nghi giữ cho màng tế bào nguyên vẹn. Các nhà nghiên cứu vừa mới bắt đầu tìm hiểu xem làm thế nào bọ đi chậm sống sót trong khô hạn, nhưng các nghiên cứu về giun tròn sống khan nước (ngành Nematoda) cho thấy các cá thể bị sấy khô có chứa lượng lớn đường. Đặc biệt, một đường đôi gọi là trehalose dường như bảo vệ các tế bào bằng cách thay thế nước vốn thường kết hợp với các protein và lipid màng. Nhiều côn trùng sống sót sau đóng băng trong mùa đông cũng sử dụng trehalose làm chất bảo vệ màng, giống như một số cây cối chống lại khô hạn.

Các động vật trên cạn

Nguy cơ mất nước là một vấn đề điều hoà lớn với các thực vật và động vật cạn. Ví dụ như người, sẽ chết nếu họ mất khoảng 12% nước cơ thể (lạc đà sa mạc có thể chịu được gấp đôi mức mất nước đó). Các thích nghi làm giảm mất nước là then chốt để sống sót trên cạn. Như lớp cuticle góp phần cho sự thành công của thực vật trên cạn, các lớp che phủ cơ thể của hầu hết các động vật cạn giúp ngăn mất nước. Ví dụ, các lớp sáo của bộ xương ngoài côn trùng, vỏ của ốc cạn, và các lớp tế bào da chết bị sừng hoá che phủ hầu hết các động vật có xương sống, gồm cả người. Nhiều động vật trên cạn, đặc biệt là những loài sống ở sa mạc, là động vật hoạt động về đêm, chúng làm giảm mất nước qua bay hơi vì nhiệt độ thấp và độ ẩm tương đối cao của không khí ban đêm.

Dù có những thích nghi này và những thích nghi khác nữa, hầu hết các động vật trên cạn mất nước qua nhiều đường: qua nước tiểu và phân, qua da, và từ bề mặt ẩm ướt ở các cơ quan trao đổi khí. Các động vật trên cạn duy trì cân bằng nước bằng cách uống và ăn các thức ăn mềm và sản sinh nước chuyển hoá qua hô hấp tế bào. Một số



▲ **Hình 44.6** Cân bằng nước ở hai động vật có vú trên cạn. Chuột túi sống ở Nam Mỹ, ăn chủ yếu là các hạt khô và không uống nước. Một con chuột túi lấy nước chủ yếu từ chuyển hoá tế bào và mất nước chủ yếu do bay hơi trong trao đổi khí. Trái lại, người lấy nước ở thức ăn và đồ uống và mất nhiều nhất qua nước tiểu.

động vật sa mạc, gồm nhiều loài chim ăn côn trùng và bò sát, thích nghi tốt để giảm thiểu mất nước giúp chúng có thể sống sót mà không cần uống nước. Một ví dụ đáng chú ý là chuột túi: nó mất rất ít nước và 90% được thay bằng nước sinh ra từ chuyển hoá (**Hình 44.6**); phần 10% còn lại lấy từ lượng nước ít ỏi trong thức ăn hạt của nó.

Năng lượng học của điều hoà thẩm thấu

Khi một động vật duy trì sự khác biệt về áp suất thẩm thấu giữa cơ thể với môi trường bên ngoài thì cần có sự tiêu tốn năng lượng. Vì khuếch tán có xu hướng làm cân bằng các nồng độ trong một hệ thống, các động vật điều hoà thẩm thấu phải sử dụng năng lượng để duy trì các chênh lệch thẩm thấu làm nước vào và ra. Chúng làm vậy nhờ vận chuyển tích cực để điều chỉnh nồng độ các chất tan trong các dịch cơ thể chúng.

Tiêu tốn năng lượng để điều hoà thẩm thấu phụ thuộc vào sự khác biệt ra sao giữa áp suất thẩm thấu của động vật với của môi trường, phụ thuộc vào việc nước và các chất tan di chuyển thuận lợi ra sao qua bề mặt của động vật, và phụ thuộc vào việc cần bao nhiêu công sức để bơm các chất tan qua màng. Điều hoà thẩm thấu chiếm khoảng 5% hoặc hơn mức độ chuyển hoá khi nghỉ của nhiều loài cá xương nước mặn và nước ngọt. Với tôm biển, các động vật giáp xác nhỏ sống ở Hồ Muối Lớn bang Utah và những hồ cực mặn khác, sự chênh lệch giữa áp suất thẩm thấu nội môi và ngoại môi rất lớn, và tiêu tốn cho điều hoà thẩm thấu cũng vì vậy mà khá cao – khoảng 30% của mức độ chuyển hoá khi nghỉ.

Tiêu tốn năng lượng cho một động vật duy trì cân bằng nước và muối được giảm thiểu bởi thành phần dịch cơ thể đã thích nghi theo độ mặn của môi trường sống của động vật đó. So sánh các loài có quan hệ gần gũi cho thấy rằng các dịch nội môi của hầu hết động vật nước ngọt có nồng độ chất tan thấp hơn so với dịch của các bà con ở biển của chúng. Ví dụ, trong khi các động vật thân mềm có dịch cơ thể có nồng độ chất tan khoảng 1.000 mOsm/l, thì một số trai nước ngọt duy trì nồng độ chất tan của cơ thể chỉ khoảng 40 mOsm/l. Áp suất thẩm thấu giảm rõ rệt giữa dịch cơ thể và môi trường xung quanh (khoảng 1.000 mOsm/l với nước biển và 0,5-15 mOsm/l với nước ngọt) làm giảm năng lượng động vật cần tiêu tốn cho điều hoà thẩm thấu.

Biểu mô vận chuyển trong điều hoà thẩm thấu

Chức năng cuối cùng của điều hoà thẩm thấu là duy trì thành phần của tế bào, nhưng hầu hết động vật làm điều này gián tiếp qua kiểm soát thành phần dịch nội môi bao bọc các tế bào. Ở côn trùng và các động vật khác có hệ tuần hoàn mở, dịch này là bạch huyết (xem Chương 42). Ở các động vật không có xương sống và các động vật khác có hệ thống tuần hoàn kín, các tế bào được tắm trong dịch kẽ có chứa một hỗn hợp các chất tan được kiểm soát gián tiếp nhờ máu. Duy trì thành phần của các dịch như vậy tùy thuộc vào các cấu trúc từ các tế bào điều hoà chuyển động của chất tan, cho tới các cơ quan như thận động vật có xương sống.

Ở phần lớn các động vật, điều hoà thẩm thấu và chất thải chuyển hoá phụ thuộc vào một số loại **biểu mô vận chuyển** – là một hay một số lớp tế bào biểu mô chuyên biệt điều hoà chuyển động của chất tan. Các biểu mô vận chuyển di chuyển các chất tan đặc hiệu với số lượng có kiểm soát theo các hướng cụ thể. Biểu mô vận chuyển thường sắp xếp thành các mạng lưới ống phức tạp có diện tích bề mặt rộng. Một số biểu mô vận chuyển hướng trực tiếp ra môi trường ngoài, một số khác xếp thành các kênh nối ra ngoài qua một cửa mở trên bề mặt cơ thể.

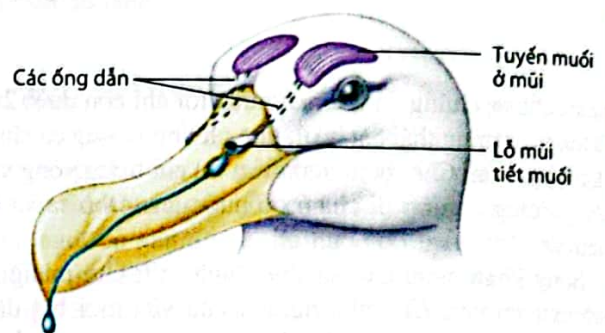
Biểu mô vận chuyển giúp cho hải âu lớn sinh tồn trên biển đã không được khám phá ra trong nhiều năm. Một số nhà khoa học gợi ý là các loài chim biển thực tế không uống nước, xác nhận rằng mặc dù chim có hút nước vào miệng nhưng chúng không nuốt. Nghi vấn về ý tưởng này, Knut Schmidt-Nielsen và cộng sự đã tiến hành một thực nghiệm đơn giản nhưng nhiều ý nghĩa (**Hình 44.7**).

Khi Schmidt-Nielsen chứng minh, sự thích nghi giúp cho hải âu lớn và các loài chim biển khác duy trì cân bằng muối nội môi là một tuyến mũi chuyên biệt. Khi loại bỏ muối natri chloride thừa khỏi máu, tuyến mũi dựa vào sự trao đổi ngược dòng (**Hình 44.8**). Nhớ lại từ Chương 40 là sự trao đổi ngược dòng diễn ra giữa hai dịch phân cách bởi một hoặc một số màng và chảy theo các chiều ngược nhau. Ở tuyến mũi của hải âu lớn, kết quả thực là tiết ra dịch mặn hơn nước biển. Như vậy, mặc dù uống nước biển mang đến nhiều muối, nhưng chim trên thực tế lại hấp thu thêm nước. Trái lại, người uống một lượng nước

Hình 44.7 Tim hiệu

Làm thế nào chim biển loại bỏ muối thừa khỏi cơ thể chúng?

THÍ NGHIỆM Knut Schmidt-Nielsen và cộng sự, tại phòng thí nghiệm về núi-sa mạc-đảo ở Maine, đã cho những con chim biển bắt được không có gì ngoài nước biển để uống. Tuy nhiên, chỉ có một lượng nhỏ muối mà chim tiêu thụ thấy trong nước tiểu. Phần còn lại đã bị cô đặc trong dịch trong nhả ra từ đầu mỏ của chim. Dịch muối này từ đâu ra? Các nhà khoa học đã tập trung chú ý vào các tuyến mũi, một cặp cấu trúc thấy trong đầu của mọi chim. Tuyến mũi của chim biển lớn hơn nhiều so với của chim đất liền, và Schmidt-Nielsen đã giả thuyết rằng tuyến mũi có chức năng loại bỏ muối. Để kiểm tra giả thuyết này, các nhà nghiên cứu đã đưa một ống nhỏ qua ống dẫn tới tuyến mũi và rút dịch ra.



KẾT QUẢ Dịch rút ra từ tuyến mũi của chim biển có dung dịch NaCl gần như tinh khiết. Nồng độ muối là 5%, mặn gấp gần hai lần nước biển (và nhiều lần mặn hơn nước mắt người). Các mẫu dịch đối chứng lấy từ các tuyến khác ở đầu cho thấy không có vị trí nào có nồng độ muối cao.

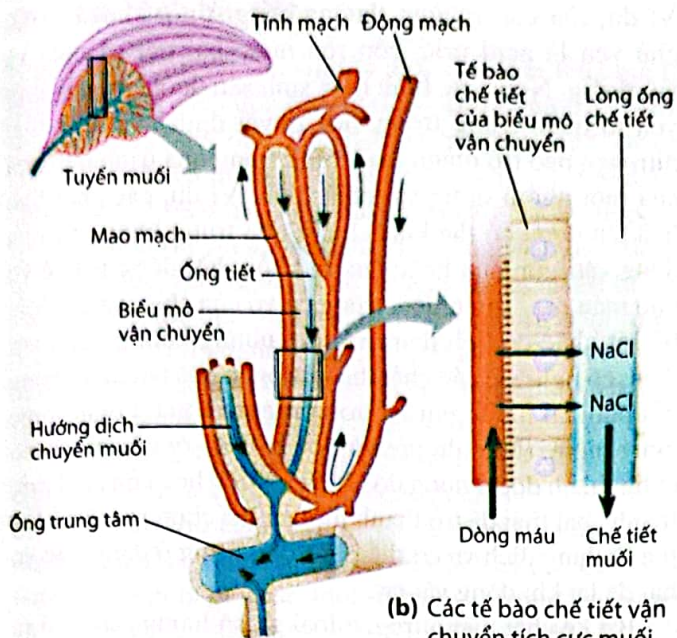
KẾT LUẬN Chim biển sử dụng tuyến mũi của chúng để thải loại muối thừa khỏi cơ thể. Các cơ quan này giúp cho các loài như chim mòng biển và hải âu lớn có thể sống được trên biển. Các cấu trúc tương tự, được gọi là tuyến muối, có chức năng tương tự ở rùa biển và kỳ nhông biển.

NGUỒN K. Schmidt-Nielsen et al., Extrarenal salt excretion in birds, *American Journal of Physiology* 193:101-107 (1958).

ĐIỀU GÌ NẾU? Tuyến mũi giúp cho chim biển loại bỏ muối thừa chúng thu được từ con mồi và nước biển. Loại mồi động vật được chim biển ăn ảnh hưởng như thế nào lên lượng muối nó cần thải ra sao?

biển nhất định buộc phải sử dụng một lượng nước lớn hơn để thải muối, do vậy kết quả là họ bị mất nước.

Biểu mô vận chuyển có chức năng duy trì cân bằng nước cũng thường có chức năng loại bỏ các chất thải chuyển hoá. Chúng ta sẽ xem các ví dụ về chức năng phối hợp này trong phần kế tiếp về các hệ thống bài tiết của giun đất và côn trùng, cũng như thận của động vật có xương sống.



(a) Thiết đồ này giới thiệu một trong số hàng nghìn ống tiết trong tuyến bài tiết muối. Mỗi ống xếp bởi lớp biểu mô vận chuyển bao quanh các mao mạch và đổ vào ống trung tâm.

(b) Các tế bào chế tiết vận chuyển tích cực muối (NaCl) từ máu vào các ống. Dòng máu chảy ngược với dòng tiết chế muối. Bằng cách duy trì sự chênh lệch nồng độ muối trong ống (nước), hệ thống ngược dòng này làm tăng vận chuyển muối từ máu vào lòng ống.

▲ Hình 44.8 Trao đổi ngược dòng ở tuyến mũi thải muối.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 44.1

1. Chuyển động của muối từ nước môi trường vào máu của cá nước ngọt cần tiêu tốn năng lượng dạng ATP. Tại sao?
2. Tại sao không phải bất kỳ động vật nước ngọt nào cũng là loài biến đổi thẩm thấu?
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Các nhà nghiên cứu thấy rằng lạc đà đứng dưới nắng cần nhiều nước khi lông của nó bị cắt, mặc dù thân nhiệt của nó vẫn như nhau. Bạn có thể kết luận gì về mối quan hệ giữa điều hoà thẩm thấu và bao bọc bằng lông?

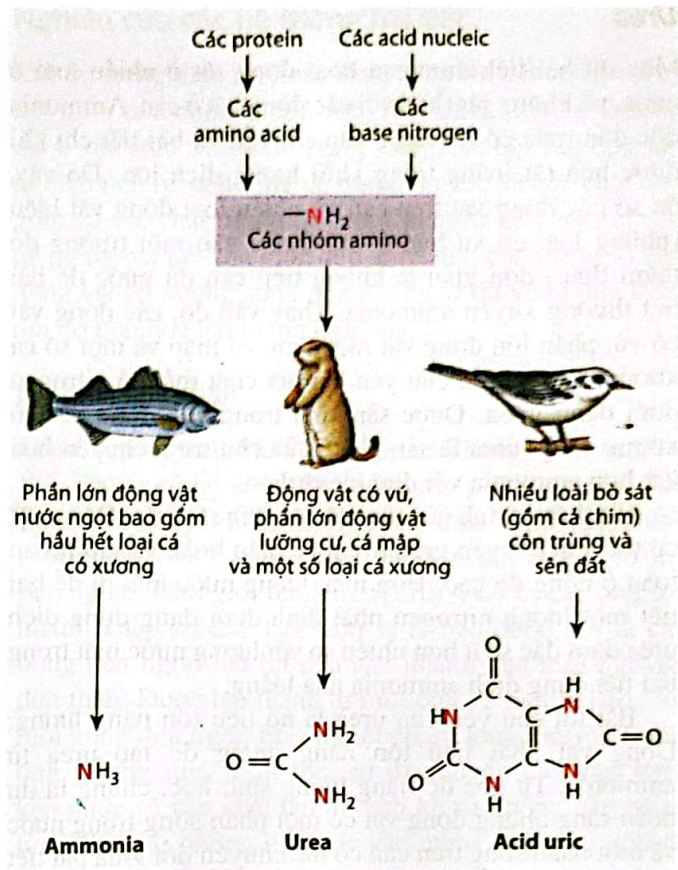
Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM

44.2

Các chất thải nitrogen của động vật phản ánh sự phát sinh chủng loại và nơi ở của chúng

Vì đa phần chất thải chuyển hoá phải được hoà tan trong nước để bài tiết ra khỏi cơ thể, loại và số lượng của chất thải có thể có tác động lớn lên cân bằng nước của động vật. Về khía cạnh này, một số chất thải quan trọng nhất là sản phẩm phân huỷ chứa nitrogen của các protein và



▲ Hình 44.9 Các chất thải nitrogen.

acid nucleic (Hình 44.9). Khi các protein và acid nucleic bị phân giải để lấy năng lượng hoặc chuyển đổi thành carbohydrat hoặc chất béo, các enzyme loại bỏ nitrogen ở dạng ammonia (NH_3). Ammonia rất độc, một phần vì ion ammonium (NH_4^+) của nó cản trở sự phosphoryl hoá oxy hoá. Mặc dù một số động vật bài tiết ammonia trực tiếp, nhiều loài sử dụng năng lượng để chuyển đổi nó thành các chất ít độc hơn trước khi bài tiết.

Các dạng chất thải nitrogen

Các động vật bài tiết chất thải có nitrogen như ammonia, urea hoặc acid uric. Các dạng khác nhau này thay đổi nhiều về độc tính và chi phí năng lượng để sản sinh chúng.

Ammonia

Vì ammonia có thể chịu đựng được ở nồng độ rất thấp nên các động vật bài tiết chất thải chứa nitrogen như ammonia cần nhiều nước. Bởi vậy, bài tiết ammonia là phổ biến nhất trong các loài ở nước. Có tính hoà tan cao, các phân tử ammonia dễ dàng đi qua màng và mất do khuếch tán vào nước ở xung quanh. Ở nhiều động vật không xương sống, giải phóng ammonia diễn ra khắp bề mặt cơ thể. Ở cá, phần lớn ammonia mất khi NH_4^+ đi qua biểu mô của mang; thậm chí bài tiết chỉ một lượng nhỏ chất thải nitrogen.

Urea

Mặc dù bài tiết ammonia hoạt động tốt ở nhiều loài ở nước, nó không phù hợp với các động vật ở cạn. Ammonia độc đến mức có thể được vận chuyển và bài tiết chỉ khi được hoà rất loãng trong khối lượng dịch lớn. Do vậy, đa số các động vật trên cạn và nhiều loài động vật biển (những loài có xu hướng mất nước vào môi trường do thẩm thấu) đơn giản là không tiếp cận đủ nước để bài tiết thường xuyên ammonia. Thay vào đó, các động vật có vú, phần lớn động vật lưỡng cư, cá mập và một số cá xương và rùa biển chủ yếu bài tiết chất thải có nitrogen dưới dạng urea. Được sản sinh trong gan động vật có xương sống, urea là sản phẩm của chu trình chuyển hoá kết hợp ammonia với dioxide carbon.

Ưu điểm chính của urea là độc tính rất thấp. Động vật có thể vận chuyển urea trong hệ tuần hoàn và giữ nó an toàn ở nồng độ cao. Hơn nữa, lượng nước mất đi để bài tiết một lượng nitrogen nhất định dưới dạng dung dịch urea đậm đặc sẽ ít hơn nhiều so với lượng nước mất trong bài tiết dung dịch ammonia pha loãng.

Bất lợi chủ yếu của urea là nó tiêu tốn năng lượng: Động vật phải tiêu tốn năng lượng để tạo urea từ ammonia. Từ góc độ năng lượng sinh học, chúng ta dự đoán rằng những động vật có một phần sống trong nước và một phần sống trên cạn có thể chuyển đổi giữa bài tiết ammonia (nhờ vậy tiết kiệm năng lượng) và bài tiết urea (giảm mất nước do bài tiết). Quả thực, nhiều động vật lưỡng cư bài tiết chủ yếu là ammonia khi chúng còn là những nòng nọc ở nước và chuyển sang bài tiết urea khi chúng trở thành những con trưởng thành sống trên cạn.

Acid uric

Côn trùng, ốc cạn, nhiều loài bò sát và cả chim đều bài tiết **acid uric** như chất thải nitrogen chủ yếu. Acid uric tương đối không độc và không hoà tan hoàn toàn trong nước. Do vậy nó có thể được bài tiết dưới dạng sệt và mất nước rất ít. Đây là ưu điểm lớn với các động vật ít tiếp cận nước, nhưng cũng có sự tiêu tốn: sản sinh acid uric thậm chí còn tiêu tốn năng lượng nhiều hơn sinh urea, cần lượng ATP đáng kể để tổng hợp từ ammonia.

Nhiều động vật và cả người, sản sinh ra một lượng nhỏ acid uric do sản phẩm phân hoá purine. Những bệnh làm phá vỡ quá trình này phản ánh những vấn đề có thể nảy sinh khi một sản phẩm chuyển hoá không hoà tan được. Ví dụ, một khiếm khuyết di truyền trong chuyển hoá purine làm chónó hình thành sỏi acid uric ở bàng quang. Người có thể phát triển bệnh *gout*, một chứng viêm đau các khớp do lắng đọng các tinh thể acid uric. Chế độ ăn có mô động vật giàu purine có thể làm tăng viêm. Một số khủng long có vẻ như cũng bị ảnh hưởng tương tự: xương hoá thạch của khủng long ăn thịt *Tyrannosaurus rex* có tổn thương khớp đặc trưng của bệnh gout.

Ảnh hưởng của tiến hoá và môi trường lên chất thải nitrogen

Nhìn chung, loại chất thải nitrogen tùy thuộc vào lịch sử tiến hoá và nơi ở của động vật, đặc biệt là nguồn nước.

Ví dụ, rùa cạn (chúng thường sống ở nơi khô) bài tiết chủ yếu là acid uric, còn rùa nước bài tiết cả urea và ammonia. Ngoài ra, hình thức sinh sản dường như là một yếu tố quan trọng trong việc quyết định loại chất thải nitrogen nào trở thành loại chính trong quá trình tiến hoá của một nhóm động vật nhất định. Ví dụ, các chất thải hoà tan được có thể khuếch tán qua trứng không vỏ của động vật lưỡng cư hoặc đưa ra khỏi phôi động vật có vú nhờ máu mẹ. Tuy nhiên, trứng có vỏ của chim và các loài bò sát khác có tính thấm với khí nhưng không thấm với dịch, có nghĩa là các chất thải nitrogen hoà tan giải phóng bởi phôi có thể bị giữ lại trong trứng và tích lũy tới mức nguy hiểm. (Mặc dù urea ít độc hại so với ammonia, nó cũng thành độc ở nồng độ rất cao.) Tiến hoá của acid uric thành chất thải đã trở thành một ưu thế chọn lọc vì nó kết tủa từ dung dịch và có thể giữ trong trứng ở dạng đặc vô hại để lại khi động vật nở.

Bất kể chất thải nitrogen loại gì, số lượng sản sinh ra bởi một động vật đều đi đôi với tiêu tốn năng lượng. Động vật máu nóng sử dụng năng lượng ở mức cao, ăn nhiều và sản sinh nhiều chất thải nitrogen hơn các động vật máu lạnh. Lượng chất thải nitrogen cũng liên quan tới thức ăn. Động vật săn mồi, chúng lấy năng lượng chính từ protein, bài tiết nhiều nitrogen hơn các động vật dùng chủ yếu là lipid hoặc carbohydrate làm nguồn năng lượng.

Đã nghiên cứu về các dạng chất thải nitrogen và mối liên quan với các nhánh tiến hoá, nơi ở và tiêu thụ năng lượng, chúng ta sẽ đi tiếp tới các quá trình và hệ thống sử dụng để bài tiết các chất thải này và các chất thải khác.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 44.2

1. Đây là ưu điểm khi acid uric là chất thải nitrogen trong môi trường khô cạn?
2. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Giả sử chim và người đều mắc bệnh gout. Tại sao giảm lượng purine trong thức ăn giúp cho người nhiều hơn so với chim?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 44.3

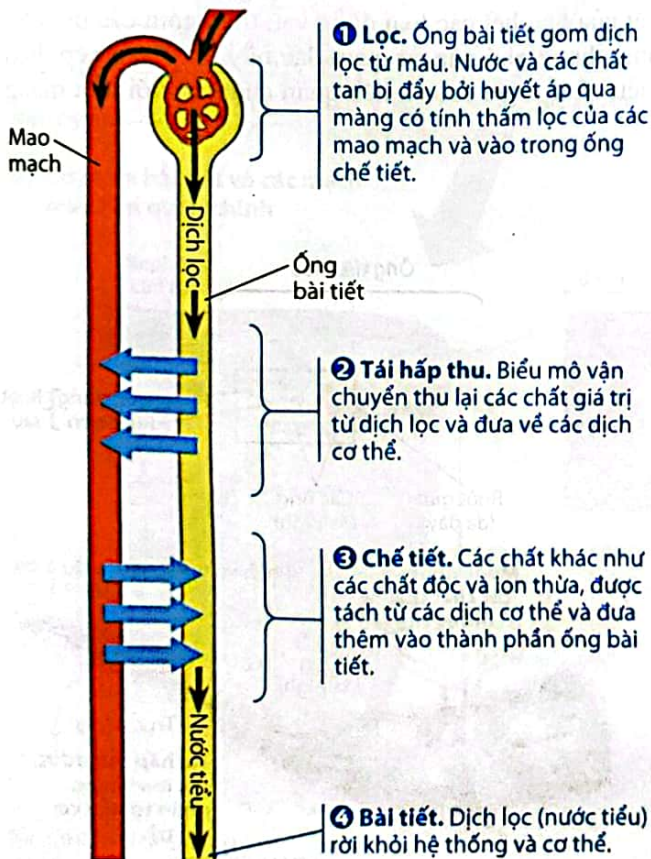
Các hệ thống bài tiết đa dạng là những biến thể về hệ thống ống

Động vật dù sống trên cạn, trong nước mặn, hoặc trong nước ngọt, cân bằng nước đều phụ thuộc vào sự điều hoà vận chuyển của chất tan giữa các dịch nội môi và môi trường ngoài. Phần lớn sự vận chuyển này được điều khiển bởi các hệ thống bài tiết. Những hệ thống này là trung tâm cho cân bằng nội môi vì chúng loại bỏ các chất thải chuyển hoá và kiểm soát thành phần dịch cơ thể. Trước khi mô tả các hệ thống bài tiết cụ thể, chúng ta hãy xem xét quá trình cơ bản của bài tiết.

Các quá trình bài tiết

Nhiều loài động vật sản sinh ra một chất thải lỏng gọi là nước tiểu qua các bước cơ bản được giới thiệu trên **Hình 44.10**. Trong bước đầu tiên, dịch cơ thể (máu, dịch xoang cơ thể, hay bạch huyết) tiếp xúc với màng có tính thẩm chọn lọc của biểu mô vận chuyển. Đa số trường hợp, áp lực thủy tĩnh (huyết áp ở nhiều loài động vật) điều khiển quá trình lọc. Các tế bào, các protein và các phân tử lớn khác không thể qua màng tế bào biểu mô và ở lại trong dịch cơ thể. Trái lại, nước và các chất tan nhỏ, như muối, đường, amino acid và các chất thải nitrogen đi qua màng, tạo thành một dung dịch gọi là **dịch lọc**.

Dịch lọc được chuyển thành dịch thải nhờ sự vận chuyển đặc hiệu các chất vào hoặc ra khỏi dịch lọc. Quá trình **tái hấp thu** chọn lọc lấy lại các phân tử hữu ích và nước từ dịch lọc và trả chúng lại cho dịch cơ thể. Các chất tan giá trị – gồm glucose, một số muối, vitamin, hormone và amino acid – được tái hấp thu nhờ vận chuyển tích cực. Các chất tan không quan trọng và chất thải để lại trong dịch lọc hoặc được đưa thêm vào nhờ quá trình **chế tiết** chọn lọc, quá trình này cũng nhờ vận chuyển tích cực. Bơm một số chất tan khác nhau giúp điều chỉnh chuyển động thẩm thấu của nước vào trong hoặc ra khỏi dịch lọc. Ở bước cuối cùng – **bài tiết** – dịch lọc đã xử lý được giải phóng khỏi cơ thể là nước tiểu.



▲ **Hình 44.10** Các chức năng then chốt của hệ thống bài tiết: **khái quát**. Hầu hết các hệ thống bài tiết sản xuất dịch lọc nhờ lọc áp suất các dịch cơ thể và sau đó điều chỉnh nồng độ của dịch lọc. Sơ đồ này được mô hình hoá theo hệ thống bài tiết của động vật có xương sống.

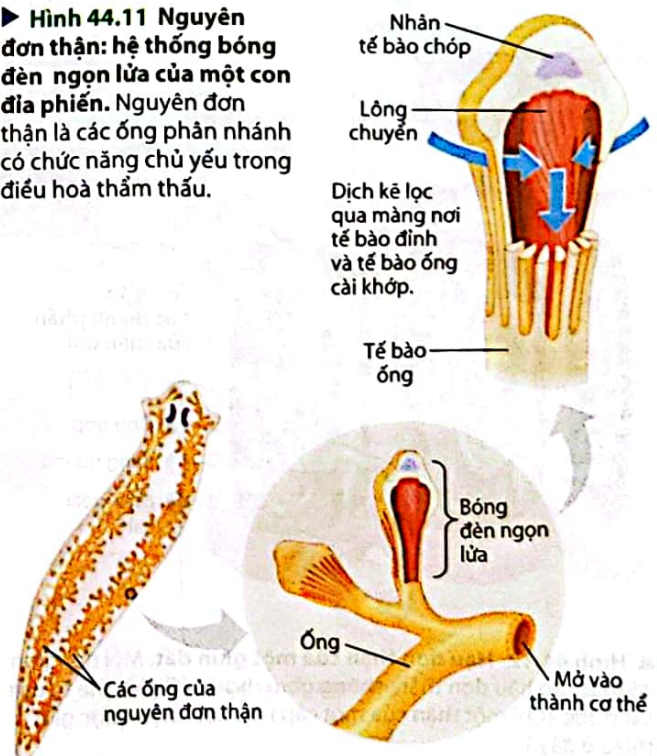
Nghiên cứu các hệ thống bài tiết

Các hệ thống thực hiện các chức năng bài tiết cơ bản thay đổi giữa các nhóm động vật. Tuy nhiên, chúng thường được cấu trúc trên một mạng lưới phức tạp các ống tạo ra diện tích bề mặt rộng để trao đổi nước và các chất tan, gồm cả các chất thải nitrogen. Chúng ta sẽ xem xét các hệ thống bài tiết của giun dẹp, giun đất, côn trùng và các động vật có xương sống như những ví dụ về những biến đổi do tiến hoá lên mạng lưới ống.

Nguyên đơn thận

Giun dẹp (ngành Platyhelminthes) không có xoang cơ thể, chúng có hệ thống bài tiết được gọi là **nguyên đơn thận (protonephridium)**. Nguyên đơn thận tạo thành một mạng lưới các ống một đầu kín nối ra các lỗ mở bên ngoài. Như giới thiệu trên **Hình 44.11**, các ống tỏa nhánh khắp cơ thể. Các đơn vị tế bào được gọi là các **bóng đèn ngọn lửa** bị đầu các nhánh của mỗi nguyên đơn thận. Được tạo thành từ một ống và một tế bào mũ, mỗi bóng đèn ngọn lửa có một chùm lông thò vào trong ống. Trong quá trình lọc, sự di chuyển của các lông kéo nước và các chất tan từ dịch kẽ vào bóng đèn ngọn lửa giúp giải phóng dịch lọc vào mạng lưới ống. (Sự di chuyển của các lông giống như một ngọn lửa bập bùng; bởi vậy mà có tên là **bóng đèn ngọn lửa**). Dịch lọc đã xử lý sau đó đi ra ngoài qua các ống dưới dạng nước tiểu. Nước tiểu được bài tiết bởi giun dẹp sống ở nước ngọt có nồng độ chất tan thấp, giúp giữ cân bằng hấp thu thẩm thấu nước từ môi trường.

► **Hình 44.11** Nguyên đơn thận: hệ thống bóng đèn ngọn lửa của một con đĩa phiến. Nguyên đơn thận là các ống phân nhánh có chức năng chủ yếu trong điều hoà thẩm thấu.

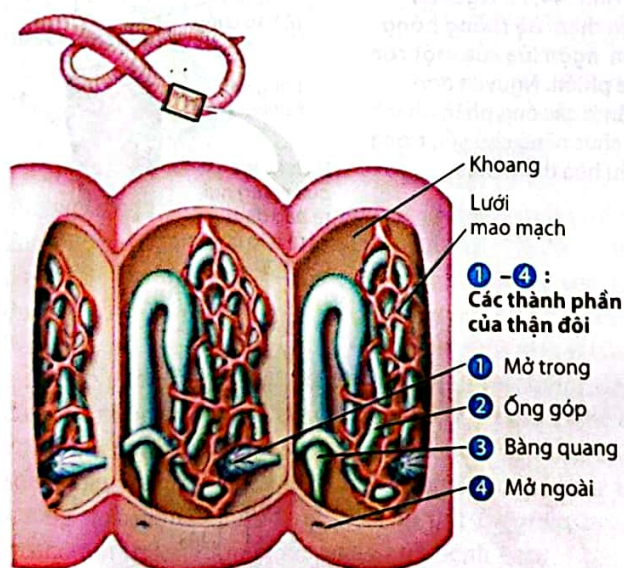


Các nguyên đơn thận cũng thấy ở trùng bánh xe, một số giun đốt, ấu trùng thân mềm, và động vật lưỡng tiềm (xem Hình 34.4). Chức năng của nguyên đơn thận thay đổi ở các động vật này. Ở giun dẹp nước ngọt, nguyên đơn thận đóng vai trò chủ yếu là điều hoà thẩm thấu. Phần lớn các chất thải chuyển hoá khuếch tán ra ngoài qua bề mặt cơ thể hoặc được bài tiết vào trong xoang vị mạch và được thải qua miệng (xem Hình 33.10). Tuy nhiên, ở một số giun dẹp ký sinh, chúng đóng áp suất thẩm thấu với dịch xung quanh của vật chủ của chúng, chức năng chính của nguyên đơn thận là thải các chất thải nitrogen. Chọn lọc tự nhiên đã làm nguyên đơn thận thích nghi với các nhiệm vụ khác nhau trong các môi trường khác nhau.

Hậu đơn thận

Hầu hết các giun đốt, như giun đất, có hậu đơn thận (*metanephridium*), là các cơ quan bài tiết mở vào trong xoang cơ thể (Hình 44.12). Mỗi đốt giun có một cặp hậu đơn thận nhúng trong dịch xoang và được bao bọc bởi một mạng lưới mao mạch. Một phễu có lông bao quanh lỗ mở trong. Khi lông chuyển động, dịch bị rút vào trong ống góp, nó gồm cả một túi đựng mở ra ngoài.

Hậu đơn thận của giun đất có cả chức năng bài tiết và điều hoà thẩm thấu. Khi nước tiểu đi dọc theo ống, biểu mô vận chuyển lốt lông ống tái hấp thu hầu hết các chất tan và đưa chúng trở về máu trong mao mạch. Các chất thải nitrogen còn ở trong ống và được bài tiết ra ngoài. Giun đất sống ở nơi ẩm ướt và thường bị hút nước bởi thẩm thấu qua da. Hậu đơn thận của chúng cân bằng



▲ Hình 44.12 Hậu đơn thận của một giun đất. Mỗi đốt giun có một cặp hậu đơn thận, chúng gom dịch xoang cơ thể từ đốt sát trước. (Chỉ một thận của một cặp hậu đơn thận được giới thiệu ở đây.)

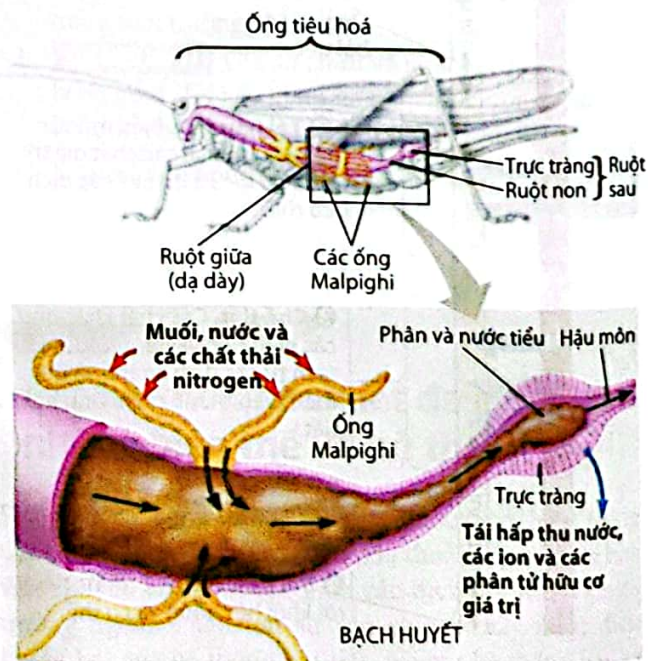
dòng nước vào bằng cách tạo ra nước tiểu bị hoà loãng (áp suất thẩm thấu thấp so với dịch cơ thể).

Các ống Malpighi

Côn trùng và các động vật chân khớp trên cạn khác có cơ quan được gọi là các ống Malpighi để loại bỏ các chất thải nitrogen và cũng có chức năng điều hoà thẩm thấu (Hình 44.13). Các ống Malpighi kéo dài từ các đầu bị kín trong bạch huyết (dịch tuần hoàn) tới các lỗ mở đổ vào trong ống tiêu hoá. Bước lọc vốn phổ biến ở các hệ thống bài tiết khác lại không có ở đây. Thay vào đó, biểu mô vận chuyển lốt ống tiết các chất tan nhất định, gồm cả các chất thải nitrogen, từ bạch huyết vào lòng ống. Nước theo các chất tan vào trong ống nhờ thẩm thấu, và dịch sau đó đi vào trực tràng. Ở đây, phần lớn chất tan được bơm ngược vào bạch huyết, và hấp thu nước bởi thẩm thấu tiếp theo. Các chất thải nitrogen – chủ yếu là acid uric – bị thải ở dạng khô cùng với phân. Có khả năng bảo toàn nước rất hiệu quả, hệ thống bài tiết của côn trùng là một sự thích nghi thiết yếu đóng góp cho sự thành công của các động vật này trên cạn.

Thận

Ở các động vật có xương sống và một số động vật dây sống khác, một cơ quan gọi là thận có chức năng trong điều hoà thẩm thấu và bài tiết. Giống như các cơ quan bài tiết của hầu hết các loài động vật, thận gồm các ống. Số ống phong phú của cơ quan đặc này được sắp xếp theo kiểu có tổ chức cao và liên quan chặt chẽ với một mạng



▲ Hình 44.13 Các ống Malpighi của côn trùng. Các ống Malpighi là các túi ngoài của ống tiêu hoá để loại bỏ các chất thải nitrogen và có chức năng trong điều hoà thẩm thấu.

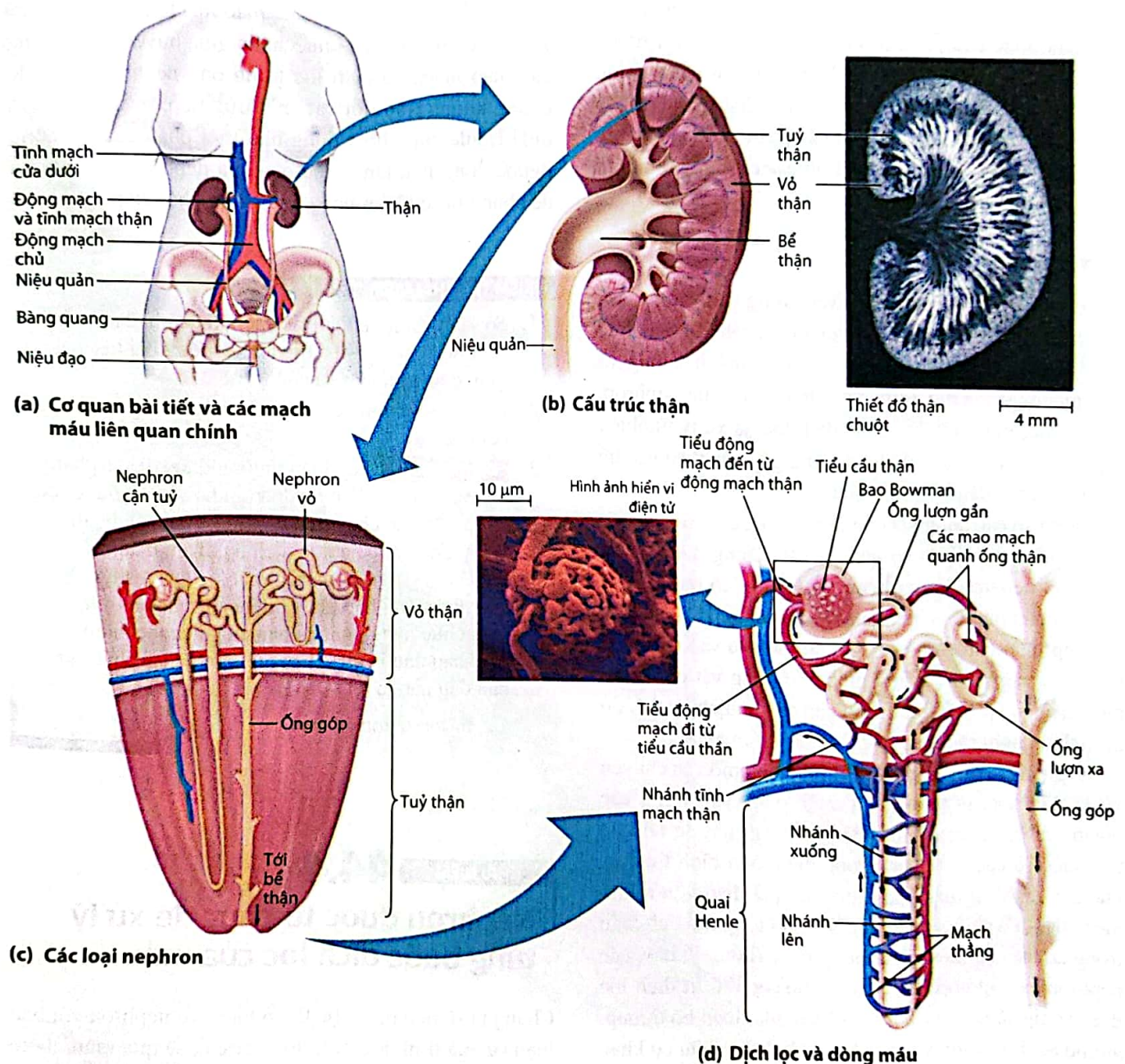
lưới mao mạch. Hệ thống bài tiết của động vật có xương sống cũng gồm các ống và các cấu trúc khác mang nước tiểu từ ống ra khỏi thận và cơ thể.

Thận động vật có xương sống thường không phân đôi. Nhưng cá mút đá là những động vật dây sống không xương sống lại có thận có các ống bài tiết được sắp xếp phân đôi; như vậy, cấu trúc bài tiết của tổ tiên động vật có xương sống có thể cũng phân đoạn.

Cấu trúc hệ thống bài tiết của động vật có vú

Như một đạo đầu để khám phá chức năng thận, chúng ta hãy xem xét kỹ hơn những con đường đi của các dịch

trong hệ thống bài tiết của động vật có vú. Hệ thống bài tiết của động vật có vú tập trung vào một cặp thận. Ở người, mỗi thận dài khoảng 10 cm và được cung cấp máu bởi động mạch thận và dẫn đi bởi tĩnh mạch thận (**Hình 44.14a**). Dòng máu qua thận rất lớn. Thận chỉ chiếm khoảng 1% khối lượng cơ thể nhưng nhận khoảng 25% lượng máu rời tim. Nước tiểu rời mỗi thận qua một niệu quản, và cả hai niệu quản dẫn vào bàng quang chung. Trong khi tiểu tiện, nước tiểu bị đẩy ra khỏi bàng quang qua một ống gọi là niệu đạo, đổ ra ngoài gần âm đạo ở nữ và qua dương vật ở nam. Tiểu tiện được điều hoà bởi các cơ thắt gắn với chỗ nối niệu đạo và bàng quang.



▲ **Hình 44.14** Hệ thống bài tiết của động vật có vú.

Thận động vật có vú có vùng vỏ thận ngoài và vùng tuỷ thận trong (**Hình 44.14b**). Các ống bài tiết rất nhỏ và các mạch máu liên quan xếp chặt cả hai vùng. Đan dệt xuôi ngược qua vùng vỏ và tuỷ là **nephron**, đơn vị chức năng của thận động vật có xương sống. Một nephron gồm một ống dài và một cuộn mao mạch gọi là **tiểu cầu thận** (**Hình 44.14c và d**). Đầu tận cùng bịt kín của một ống tạo thành một phình hình chén, gọi là **bao Bowman**, nó bao quanh tiểu cầu thận. Mỗi thận người có khoảng một triệu nephron, với tổng chiều dài ống thận khoảng 80 km.

Lọc máu

Lọc máu diễn ra khi huyết áp đẩy dịch từ máu trong tiểu cầu thận vào lòng bao Bowman (xem Hình 44.14d). Các mao mạch có lỗ và các tế bào chuyên biệt của bao cho nước và các chất tan nhỏ đi qua, nhưng không cho các tế bào máu hoặc các phân tử lớn như protein huyết tương qua. Như vậy, dịch lọc trong bao Bowman chứa muối, glucose, các amino acid, các vitamin, chất thải nitrogen và các phân tử nhỏ khác. Vì lọc các phân tử nhỏ là không chọn lọc, nên dịch lọc có nồng độ các chất này tương tự như ở trong huyết tương.

Đường đi của dịch lọc

Từ bao Bowman, dịch lọc đi vào trong ống lượn gần, phân đầu trong ba vùng chính của nephron. Tiếp theo là **quai Henle**, có hình kẹp tóc với một nhánh xuống và một nhánh lên. Ống lượn xa, vùng cuối của nephron, đổ vào ống góp, nơi đây nhận dịch lọc đã xử lý từ nhiều nephron. Dịch lọc này đổ từ các ống góp của thận vào bể thận rồi được dẫn vào niệu quản.

Trong số các động vật có xương sống, chỉ có động vật có vú và một số chim có quai Henle. Trong thận người, 85% các nephron là **nephron vỏ**, chúng có quai Henle ngắn và gần như ở hoàn toàn vùng vỏ thận. 15% khác là các **nephron cận tuỷ**, có các quai mở sâu vào vùng tuỷ thận. Các nephron cận tuỷ giúp cho động vật có vú tạo nước tiểu có áp suất thẩm thấu cao so với dịch cơ thể, đó là sự thích nghi rất quan trọng để bảo toàn nước.

Nephron và ống góp được lót bởi biểu mô vận chuyển xử lý dịch lọc, để tạo thành nước tiểu. Một trong các nhiệm vụ quan trọng nhất của biểu mô này là tái hấp thu nước và các chất tan. Trong điều kiện bình thường, khoảng 1.600 lít máu chảy qua hai quả thận người mỗi ngày, thể tích này gấp khoảng 300 lần tổng thể tích máu trong cơ thể. Từ lượng lưu thông máu khổng lồ này, các nephron và ống góp chế xuất ra khoảng 180 lít dịch lọc đầu. Trong số này, 99% nước và gần như toàn bộ đường, amino acid, vitamin và các chất dinh dưỡng hữu cơ khác bị tái hấp thu vào máu, để chỉ còn khoảng 1,5 lít nước tiểu được bài tiết.

Các mạch máu liên quan với nephron

Mỗi nephron được cung cấp máu bởi một **tiểu động mạch đến**, tách từ động mạch thận và phân nhánh để tạo thành các mao mạch của tiểu cầu thận (xem Hình 44.14d). Các mao mạch hợp lại khi chúng rời tiểu cầu thận, tạo thành một **tiểu động mạch đi**. Các nhánh của mạch máu này tạo thành các mao mạch quanh ống thận, chúng bao quanh ống lượn gần và xa. Phần thứ ba của các mao mạch kéo dài xuống và tạo thành các **mạch thẳng** là các mao mạch có hình kẹp tóc phân phối cho quai Henle dài của các nephron cận tuỷ.

Hướng dòng máu trong các mao mạch của mạch thẳng ngược lại với hướng của dịch lọc trong các quai Henle lân cận (xem Hình 44.14d). Nói cách khác, mỗi phần lên của mạch thẳng nằm cạnh với phần xuống của quai Henle, và ngược lại. Cả các ống và các mao mạch nằm trong dịch kẽ, qua đó nhiều chất khuếch tán giữa huyết tương trong các mao mạch và dịch lọc trong ống nephron. Mặc dù chúng không trao đổi vật chất trực tiếp, mạch thẳng và quai Henle cùng hoạt động như một phần của hệ thống ngược dòng làm tăng hiệu quả của nephron, là một chủ đề chúng ta sẽ khám phá thêm trong phần tiếp.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM

44.3

1. So sánh và đối chiếu các cách khác nhau mà các chất thải chuyển hoá đi vào hệ thống bài tiết của giun dẹp, giun đất và côn trùng.
2. Đầu là chức năng của quá trình lọc trong hệ thống bài tiết?
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Suy thận thường được điều trị bằng lọc máu, trong đó máu đưa ra khỏi cơ thể được lọc và sau đó cho chảy trên một mặt của màng bán thấm. Dịch được gọi là dịch lọc thẩm thấu chảy theo hướng ngược lại trên mặt kia của màng. Để thay thế sự tái hấp thu và tiết các chất tan trong thận chức năng, thành phần của dịch lọc thẩm thấu ban đầu là quan trọng. Thành phần chất tan ban đầu nào là tốt?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM

44.4

Nephron được tổ chức để xử lý từng bước dịch lọc của máu

Chúng ta sẽ tiếp tục cuộc thám hiểm về nephron với bàn luận về quá trình lọc. Sau đó chúng ta sẽ quan tâm thêm việc các ống thận, mao mạch và các mô xung quanh cùng hoạt động ra sao.

Từ dịch lọc của máu tới nước tiểu: Xem xét chi tiết hơn

Trong phần này, chúng ta sẽ đi theo dịch lọc theo con đường của nó trong nephron và ống góp, kiểm tra xem làm thế nào mỗi vùng đóng góp vào việc xử lý từng bước dịch lọc thành nước tiểu. Các con số được khuyến tròn tương ứng với các số trong **Hình 44.15**.

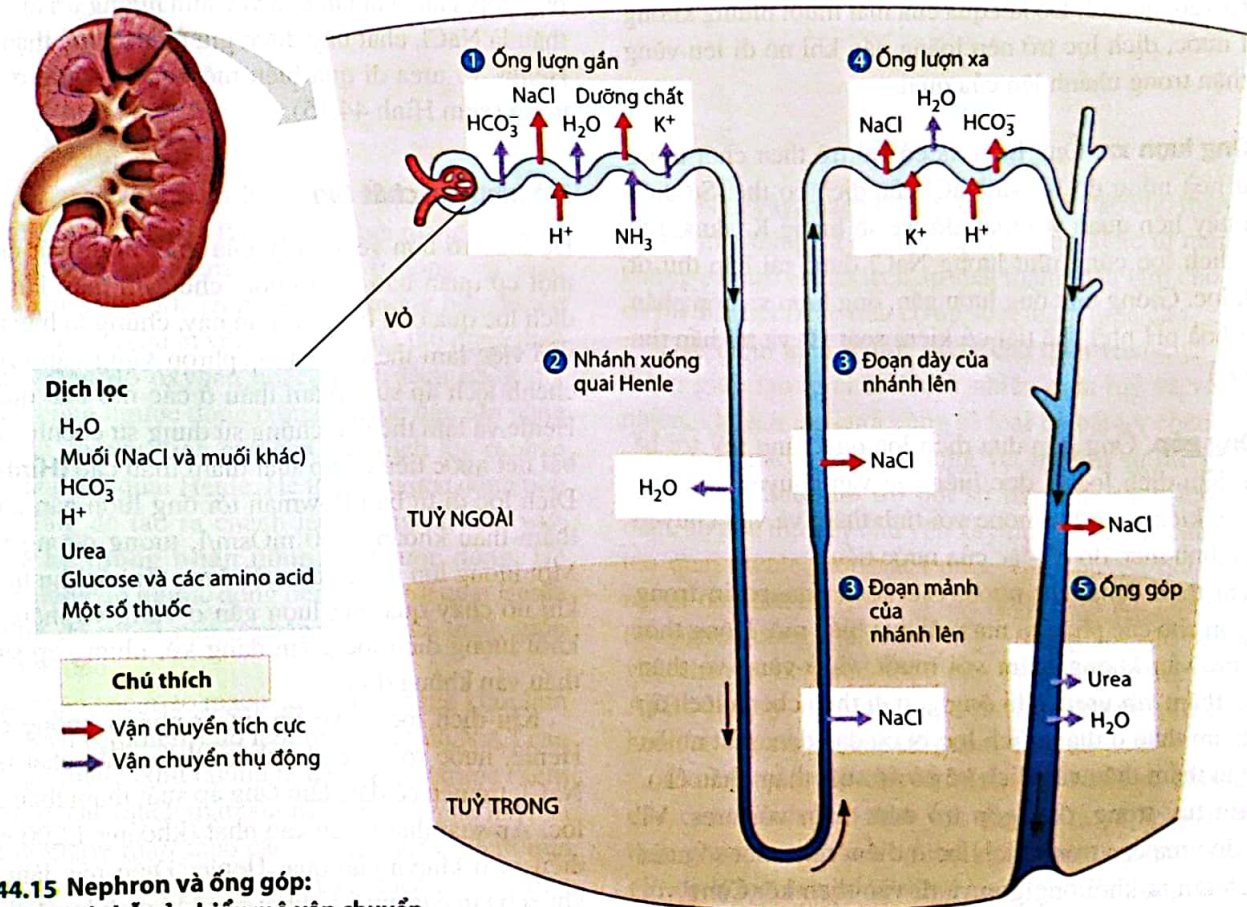
1 Ống lượn gần. Tái hấp thu trong ống lượn gần là quan trọng để thu lại các ion, nước và các chất dinh dưỡng giá trị từ lượng dịch lọc ban đầu rất lớn. NaCl (muối) trong dịch lọc khuếch tán vào các tế bào của biểu mô vận chuyển, nơi Na^+ được vận chuyển tích cực vào dịch kẽ. Sự vận chuyển chất tích điện dương này ra khỏi ống thận điều khiển sự vận chuyển thụ động của Cl^- . Khi muối dịch chuyển từ dịch lọc vào dịch kẽ, nước cũng đi theo nhờ thẩm thấu. Muối và nước sau đó khuếch tán từ dịch kẽ vào các mao mạch quanh ống. Glucose, amino acid, ion kali (K^+) và các chất cơ bản khác cũng được vận chuyển tích cực hoặc thụ động từ dịch lọc vào dịch kẽ và sau đó vào các mao mạch quanh ống.

Xử lý dịch lọc trong ống lượn gần giúp duy trì pH hằng định tương đối trong các dịch cơ thể. Các tế bào

của biểu mô vận chuyển tiết H^+ nhưng cũng tổng hợp và tiết ammonia, nó hoạt động như một chất đệm để lấy H^+ ở dạng các ion ammonia (NH_4^+). Dịch lọc càng acid, các tế bào càng chế xuất và tiết nhiều ammonia, và nước tiểu của động vật có vú thường có một số ammonia từ nguồn này (mặc dù phần lớn chất thải nitrogen được bài tiết ở dạng urea). Các ống lượn gần cũng tái hấp thu khoảng 90% đệm bicarbonate (HCO_3^-) từ dịch lọc, đóng góp thêm cho cân bằng pH trong các dịch cơ thể.

Khi dịch lọc đi qua ống lượn gần, các chất bài tiết trở nên đậm đặc. Nhiều chất thải rời các dịch cơ thể trong quá trình lọc không chọn lọc và lưu lại trong dịch lọc trong khi nước và các muối được tái hấp thu. Ví dụ, urea được tái hấp thu ở tốc độ thấp hơn nhiều so với muối và nước. Một số chất có độc tính khác được bài tiết tích cực vào dịch lọc từ các mô xung quanh. Ví dụ, các thuốc và độc tố đã được xử lý ở gan đi từ các mao mạch quanh ống vào dịch kẽ. Các phân tử này đi vào ống lượn gần, nơi đó chúng được bài tiết tích cực từ biểu mô vận chuyển vào trong lòng ống.

2 Nhánh xuống quai Henle. Tái hấp thu nước tiếp tục khi dịch lọc đi vào nhánh xuống quai Henle. Ở đây có nhiều kênh nước tạo bởi các protein aquaporin làm biểu



▲ Hình 44.15 Nephron và ống góp:

các chức năng tại chỗ của biểu mô vận chuyển.

? Một số tế bào ở các ống thận tổng hợp các chất tan hữu cơ để duy trì thể tích tế bào bình thường. Nơi nào ở thận, bạn có thể thấy các tế bào này? Giải thích.

mô vận chuyển cho nước đi qua tự do. Trái lại, ở đó gần như không có các kênh cho muối và các chất phân tử hoà tan nhỏ khác, tạo ra tính thấm rất thấp cho các chất này.

Với nước, để ra khỏi ống bằng thẩm thấu, dịch kẽ quanh ống phải có áp suất thẩm thấu cao hơn dịch lọc. Điều kiện này có được trên toàn chiều dài của nhánh xuống, vì độ thẩm thấu của dịch kẽ tăng dần từ vùng vỏ ngoài tới vùng tuỷ trong của thận. Như vậy, dịch lọc trải qua sự mất nước và tăng nồng độ chất tan ở mọi điểm trên đường đi xuống theo nhánh xuống.

④ **Nhánh lên quai Henle.** Dịch lọc đi tới đỉnh của quai và sau đó đi trong nhánh lên khi nó trở về vùng vỏ. Không giống nhánh xuống, nhánh lên có biểu mô vận chuyển có các kênh ion, nhưng không có kênh nước. Như vậy, màng này không thấm với nước. Thiếu tính thấm với nước là rất hiếm trong các màng sinh học và là quan trọng với chức năng của nhánh lên.

Nhánh lên có hai vùng chuyên biệt: một đoạn mỏng gần đỉnh quai và đoạn dày sát với ống lượn xa. Khi dịch lọc đi lên trong đoạn mỏng, NaCl đã cô đặc trong nhánh xuống, khuếch tán ra khỏi ống có tính thấm đi vào dịch kẽ. Sự chuyển động của NaCl này ra ngoài ống giúp duy trì áp suất thẩm thấu của dịch kẽ trong vùng tuỷ thận. Chuyển động của NaCl ra khỏi dịch lọc tiếp tục ở đoạn dày của nhánh lên. Ở đây, biểu mô vận chuyển tích cực NaCl vào dịch kẽ. Do kết quả của mất muối nhưng không mất nước, dịch lọc trở nên loãng dần khi nó đi lên vùng vỏ thận trong nhánh lên của quai.

⑤ **Ống lượn xa.** Ống lượn xa có vai trò then chốt trong điều hoà nồng độ K^+ và NaCl của dịch cơ thể. Sự điều hoà này liên quan với thay đổi về số lượng K^+ được tiết vào dịch lọc cũng như lượng NaCl được tái hấp thu từ dịch lọc. Giống như ống lượn gần, ống lượn xa góp phần điều hoà pH nhờ chế tiết có kiểm soát H^+ và tái hấp thu HCO_3^- .

⑥ **Ống góp.** Ống góp đưa dịch lọc qua vùng tuỷ tới bể thận. Khi dịch lọc đi dọc biểu mô vận chuyển của ống góp, sự kiểm soát hormone với tính thấm và vận chuyển quyết định mức độ cô đặc của nước tiểu.

Khi thận đang giữ nước, các kênh aquaporin trong ống góp cho các phân tử nước đi qua biểu mô. Đồng thời biểu mô vẫn không thấm với muối, và ở vùng vỏ thận không thấm với urea. Khi ống góp đi theo chênh lệch áp suất thẩm thấu ở thận, dịch lọc bị cô đặc dần, mất nhiều nước do thẩm thấu vào dịch kẽ có áp suất thẩm thấu cao. Ở vùng tuỷ trong, ống góp trở nên thấm với urea. Vì nồng độ urea cao trong dịch lọc ở điểm này, một số urea khuếch tán ra khỏi ống góp và đi vào dịch kẽ. Cùng với NaCl, urea này góp phần cho áp suất thẩm thấu cao của dịch kẽ ở vùng tuỷ. Kết quả cuối cùng là nước tiểu có áp suất thẩm thấu cao so với dịch cơ thể.

Trong chế xuất nước tiểu loãng chứ không phải là nước tiểu đặc, thận tái hấp thu tích cực muối mà không cho nước thẩm thấu theo. Tại những thời điểm này, biểu mô thiếu các kênh nước và NaCl được vận chuyển tích cực ra khỏi dịch lọc. Như chúng ta sẽ thấy ngay sau đây, trạng thái của biểu mô ống góp được điều hoà bởi các hormone để cùng duy trì cân bằng nội môi với áp suất thẩm thấu, huyết áp và khối lượng máu.

Chênh lệch chất tan và bảo toàn nước

Khả năng của thận động vật có vú bảo toàn nước là một sự thích nghi then chốt cho đời sống trên cạn. Ở người, áp suất thẩm thấu của máu khoảng 300 mOsm/l, nhưng thận có thể bài tiết nước tiểu cô đặc gấp bốn lần – khoảng 1.200 mOsm/l. Một số động vật có vú có thể làm còn tốt hơn: chuột nhảy của Australia sống ở vùng sa mạc khô, chúng có thể sản xuất nước tiểu có áp suất thẩm thấu khoảng 9.300 mOsm/l, nó đậm đặc gấp 25 lần của máu động vật.

Ở thận động vật có vú, sản sinh nước tiểu có áp suất thẩm thấu cao là có thể vì phải tiêu tốn nhiều năng lượng cho vận chuyển tích cực các chất tan chống lại chênh lệch nồng độ. Các nephron – đặc biệt là quai Henle – có thể được coi là bộ máy tiêu thụ năng lượng để tạo ra sự chênh lệch nồng độ thích hợp cho tách nước từ dịch lọc ở ống góp. Hai chất tan chủ yếu ảnh hưởng tới áp suất thẩm thấu là NaCl, chất này được giữ ở vùng tuỷ thận bởi quai Henle, và urea đi qua biểu mô của ống góp ở vùng tuỷ trong (xem Hình 44.15).

Mô hình hai chất tan

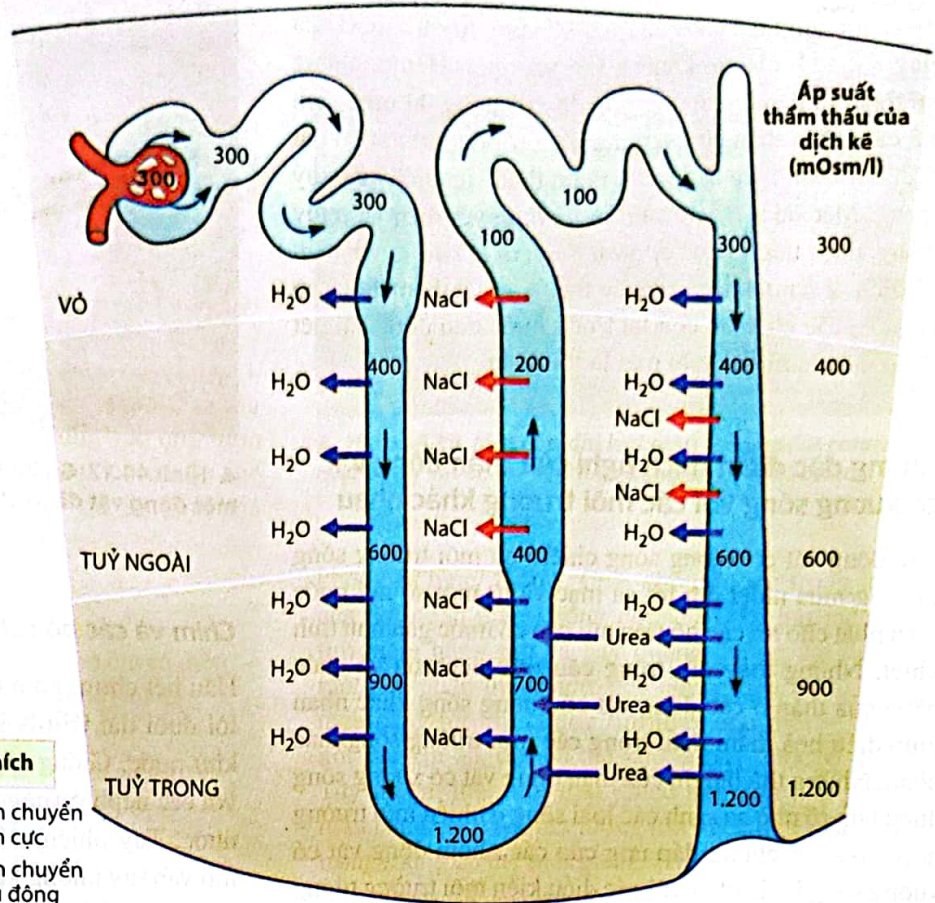
Để hiểu rõ hơn về sinh lý của thận động vật có vú như một cơ quan bảo toàn nước, chúng ta hãy lần lại dòng dịch lọc qua ống bài tiết. Lần này, chúng ta hãy tập trung vào việc làm thế nào các nephron vùng cận tuỷ duy trì chênh lệch áp suất thẩm thấu ở các mô bao quanh quai Henle và làm thế nào chúng sử dụng sự chênh lệch đó để bài tiết nước tiểu có áp suất thẩm thấu cao (Hình 44.16). Dịch lọc đi từ bao Bowman tới ống lượn gần có áp suất thẩm thấu khoảng 300 mOsm/l, tương đương với máu. Một lượng lớn nước và muối được tái hấp thu từ dịch lọc khi nó chảy qua ống lượn gần ở vùng vỏ thận. Do vậy, khối lượng dịch lọc giảm đáng kể, nhưng áp suất thẩm thấu vẫn không đổi.

Khi dịch lọc từ vỏ tới tuỷ ở nhánh xuống của quai Henle, nước rời ống nhờ thẩm thấu. Các chất tan, gồm NaCl, trở nên cô đặc, làm tăng áp suất thẩm thấu của dịch lọc. Áp suất thẩm thấu cao nhất (khoảng 1.200 mOsm/l) diễn ra ở khuỷu của quai Henle. Điều này làm tăng sự khuếch tán của muối ra khỏi ống khi dịch lọc đi theo vòng lượn và đi vào nhánh lên, nơi đó cho muối mà không cho nước đi qua. Khuếch tán NaCl từ nhánh lên giúp duy trì áp suất thẩm thấu cao ở dịch kẽ của tuỷ thận.

Hình 44.16 Thận người có đặc nước tiểu như thế nào: mô hình hai chất tan. Hai chất tan góp phần tạo áp suất thẩm thấu của dịch kẽ: NaCl và urea. Quai Henle duy trì chênh lệch NaCl dịch kẽ, nó tăng ở nhánh xuống và giảm ở nhánh lên. Urea khuếch tán vào dịch kẽ của tuỷ từ ống góp (phần lớn urea trong dịch lọc là ở ống góp và được bài tiết). Dịch lọc tạo ba thay đổi giữa vùng vỏ và tuỷ: đầu tiên đi xuống, rồi đi lên và sau đó đi xuống tiếp ở ống góp. Khi dịch lọc chảy trong ống góp vượt áp suất thẩm thấu của dịch kẽ, nhiều nước đi ra khỏi ống bằng thẩm thấu, do đó cô đặc các chất tan, gồm cả urea, ở lại trong dịch lọc

ĐIỀU GÌ NẾU? Thuốc furosemide chặn các chất đồng vận chuyển với Na^+ và Cl^- trong nhánh lên quai Henle. Tác dụng nào của thuốc này lên khối lượng nước tiểu mà bạn mong đợi?

Chú thích
 Vận chuyển tích cực
 Vận chuyển thụ động



Chú ý là quai Henle có hệ thống ngược dòng, như những cơ chế làm tăng hấp thu oxygen bởi mang cá (xem Hình 42.22) hay làm giảm mất nhiệt ở động vật máu nóng (xem Hình 40.12). Trong những trường hợp đó, cơ chế ngược dòng liên quan với chuyển động thụ động theo chênh lệch nồng độ oxygen hoặc chênh lệch nhiệt độ. Trái lại, hệ thống ngược dòng ở quai Henle tiêu tốn năng lượng để vận chuyển tích cực NaCl từ dịch lọc ở phần trên của nhánh lên quai Henle. Hệ thống ngược dòng tiêu tốn năng lượng để tạo ra chênh lệch nồng độ như vậy, được gọi là **hệ thống nhân nồng độ ngược dòng**. Hệ thống nhân nồng độ ngược dòng liên quan với quai Henle duy trì nồng độ muối cao ở phần trong của thận, giúp thận tạo nước tiểu.

Điều gì ngăn các mao mạch của mạch thẳng khỏi làm mất chênh lệch (gradient) do làm mất nồng độ NaCl cao ở dịch kẽ tuỷ thận? Như chúng ta đã lưu ý từ trước (xem Hình 44.14d), các mạch máu xuống và mạch máu lên của mạch thẳng mang máu theo các hướng ngược nhau qua chênh lệch áp suất thẩm thấu. Khi các mạch máu xuống mang máu về phía tuỷ trong, nước ở máu bị mất đi và NaCl tăng lên do khuếch tán. Những dòng này được bảo toàn khi dòng máu ngược về vỏ thận trong các mạch máu lên, với nước tái nhập vào máu và muối khuếch tán ra

ngoài. Như vậy, mạch thẳng có thể cung cấp cho thận các chất dinh dưỡng và các chất quan trọng khác từ máu mà không cản trở chênh lệch áp suất thẩm thấu làm cho thận có thể bài tiết nước tiểu có áp suất thẩm thấu cao.

Đặc điểm kiểu ngược dòng của quai Henle và mạch thẳng giúp tạo ra chênh lệch nhiều giữa tuỷ và vỏ. Tuy nhiên, khuếch tán cuối cùng sẽ loại bỏ bất kỳ chênh lệch thẩm thấu nào trong mô động vật trừ khi sự hình thành chênh lệch được hỗ trợ bởi sự tiêu tốn năng lượng. Ở thận, sự tiêu tốn này chủ yếu xảy ra ở đoạn dày của nhánh lên quai Henle, nơi NaCl được vận chuyển tích cực ra ngoài ống thận. Thậm chí với những lợi ích của sự trao đổi ngược dòng, quá trình này – cùng với các hệ thống vận chuyển tích cực khác của thận – tiêu thụ đáng kể ATP. Như vậy, với kích thước của nó, thận có mức chuyển hoá cao nhất trong các cơ quan.

Do kết quả vận chuyển tích cực NaCl ra khỏi đoạn dày của nhánh lên, dịch lọc thực tế là có áp suất thẩm thấu giảm so với dịch cơ thể khi nó tới ống lượn xa. Bây giờ dịch lọc đi xuống vùng tuỷ, lần này trong ống góp thẩm với nước nhưng không thẩm với muối. Do vậy, thẩm thấu tách nước từ dịch lọc khi nó đi từ vỏ tới tuỷ và gặp dịch kẽ có áp suất thẩm thấu tăng. Quá trình này cô đặc muối, urea và các chất tan khác trong dịch lọc. Một số

urea đi ra khỏi phần dưới của ống góp và góp phần làm áp suất thẩm thấu cao của dịch kẽ vùng tuỷ trong. (Urea này được tái chế do khuếch tán vào quai Henle, nhưng sự thoát ra liên tục từ ống góp duy trì nồng độ urea dịch kẽ cao). Khi thận cô đặc nước tiểu tối đa, nước tiểu đạt 1.200 mOsm/l, đó là áp suất thẩm thấu của dịch kẽ ở tuỷ trong. Mặc dù *đồng áp suất thẩm thấu* với dịch kẽ ở tuỷ trong, nước tiểu vẫn có *áp suất thẩm thấu cao* so với máu và dịch kẽ ở nơi khác trong cơ thể. Áp suất thẩm thấu cao này cho các chất tan còn lại trong nước tiểu được bài tiết từ cơ thể nhưng nước bị mất là tối thiểu.

Những đặc điểm thích nghi của thận động vật có xương sống với các môi trường khác nhau

Các động vật có xương sống chiếm cứ môi trường sống từ rừng mưa nhiệt đới tới sa mạc và từ một số nơi nước mặn nhất cho tới các hồ trên núi cao có nước gần như tinh khiết. Những thay đổi trong cấu trúc nephron và chức năng của thận ở các động vật có xương sống khác nhau giúp điều hoà thẩm thấu trong các môi trường sống khác nhau. Những thích nghi của thận động vật có xương sống được làm rõ nhờ so sánh các loài sống ở nhiều môi trường hoặc so sánh những đáp ứng của các nhóm động vật có xương sống khác nhau tới các điều kiện môi trường tương đương.

Động vật có vú

Nephron cận tuỷ, với các đặc điểm làm cô đặc nước tiểu, là thích nghi then chốt cho cuộc sống ở cạn, giúp cho các động vật có vú loại bỏ đi muối và các chất thải nitrogen mà không lãng phí nước. Như chúng ta đã thấy, khả năng đáng chú ý của thận động vật có vú tạo ra nước tiểu có áp suất thẩm thấu cao phụ thuộc vào sự sắp xếp chính xác của các ống và ống góp ở vỏ và tuỷ thận. Ở khía cạnh này, thận là một trong những ví dụ rõ nhất về việc làm thế nào chức năng của một cơ quan có liên hệ không thể tách rời với cấu trúc của nó.

Các động vật có vú bài tiết nước tiểu áp suất thẩm thấu cao nhất, như chuột nhảy của Australia, chuột túi Bắc Mỹ, và những động vật có vú sa mạc khác, đều có quai Henle mở sâu vào vùng tuỷ. Quai dài duy trì chênh lệch thẩm thấu nhiều ở thận, làm nước tiểu trở nên rất đặc khi nó đi từ vỏ tới tuỷ trong ống góp.

Trái lại, hải ly, chuột xạ và những động vật có vú ở nước khác sống nhiều ở nước ngọt và hiếm khi bị mất nước có các nephron quai tương đối ngắn, làm khả năng cô đặc nước tiểu thấp hơn nhiều. Các động vật có vú ở cạn sống ở các điều kiện ẩm ướt có quai Henle dài trung bình và khả năng tạo nước tiểu trung bình về nồng độ so với nước tiểu do các động vật có vú sa mạc và nước ngọt tạo ra.



▲ Hình 44.17 Gà lôi đuôi dài (*Geococcyx californianus*), một động vật đã thích nghi tốt về bảo tồn nước.

Chim và các bò sát khác

Hầu hết chim, gồm cả hải âu lớn (xem Hình 44.1) và gà lôi đuôi dài (Hình 44.17), sống ở những môi trường bị khử nước. Giống như các động vật có vú, chim có thận với các nephron cận tuỷ đã chuyên biệt hoá trong bảo tồn nước. Tuy nhiên, các nephron của chim có quai Henle mở vào tuỷ không xa như ở các động vật có vú. Như vậy, thận chim không thể cô đặc nước tiểu có áp suất thẩm thấu cao như thận động vật có vú tạo ra. Mặc dù chim có thể tạo nước tiểu áp suất thẩm thấu cao, sự thích nghi bảo tồn nước chính của chúng là có acid uric làm chất thải nitrogen. Vì acid uric có thể được bài tiết ở dạng sệt, nó làm giảm thể tích nước tiểu.

Thận của các bò sát, chỉ có các nephron vùng vỏ, tạo nước tiểu đồng áp suất thẩm thấu hoặc áp suất thẩm thấu thấp so với của dịch cơ thể. Tuy nhiên, biểu mô của buồng được gọi là ổ nhóp giúp bảo tồn dịch nhờ tái hấp thu một số nước trong nước tiểu và phân. Cũng như chim, phần lớn bò sát khác bài tiết chất thải nitrogen là acid uric.

Cá nước ngọt và động vật lưỡng cư

Cá nước ngọt có áp suất thẩm thấu cao so với môi trường, do vậy chúng phải bài tiết nước thừa liên tục. Trái với các động vật có vú và chim, cá nước ngọt tạo khối lượng nước tiểu lớn và rất loãng. Thận của chúng có nhiều nephron, tạo ra dịch lọc ở mức độ cao. Cá nước ngọt bảo tồn muối bằng cách tái hấp thu các ion từ dịch lọc trong ống lượn xa, để nước lại.

Thận động vật lưỡng cư có chức năng rất giống như của cá nước ngọt. Khi ở nước ngọt thận của ếch bài tiết nước tiểu loãng trong khi da tích lũy muối từ nước nhờ vận chuyển tích cực. Trên cạn, nơi mất nước là vấn đề lớn nhất cho điều hoà thẩm thấu, ếch bảo tồn dịch cơ thể bằng tái hấp thu nước qua biểu mô của bàng quang.

Cá xương nước mặn

Mô của cá xương biển lấy muối thừa từ xung quanh và mất nước. Những thách thức về môi trường này trái ngược với những gì bà con nước ngọt của chúng gặp phải. So sánh với cá nước ngọt, cá biển có ít nephron hơn, nephron nhỏ hơn và không có ống lượn xa. Thêm vào đó, thận của chúng có các tiểu cầu thận nhỏ hơn, và một số thiếu hoàn toàn tiểu cầu thận. Cùng với các đặc điểm này, mức lọc thấp và bài tiết rất ít nước tiểu.

Chức năng chính của thận ở cá xương nước mặn là loại bỏ các ion hoá trị hai (những ion tích điện $2+$ hoặc $2-$) như calcium (Ca^{2+}), magnesium (Mg^{2+}) và sulfate (SO_4^{2-}). Cá biển lấy các ion hoá trị hai nhờ uống nước biển. Chúng tự loại bỏ các ion này bằng cách tiết chúng vào ống lượn gần của nephron và bài tiết chúng trong nước tiểu. Sự chế tiết nhờ mang duy trì nồng độ thích hợp các ion đơn hoá trị (tích điện $1+$ hoặc $1-$) như Na^+ và Cl^- .

KIỂM TRA KHÁI NIỆM

44.4

1. Số lượng và chiều dài của các nephron chỉ ra điều gì về nơi ở của cá? Những đặc điểm này tương quan ra sao với mức sản xuất nước tiểu?
2. Nhiều thuốc làm biểu mô ống góp kém thấm với nước. Uống những thuốc đó có ảnh hưởng như thế nào tới đầu ra của thận?
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Nếu huyết áp trong tiểu động mạch đến dẫn tới một tiểu cầu thận giảm đi, mức lọc máu trong bao Bowman bị ảnh hưởng ra sao? Giải thích.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM

44.5

Các vòng hormone liên kết chức năng thận, cân bằng nước và huyết áp

Ở các động vật có vú, cả khối lượng và áp suất thẩm thấu của nước tiểu được điều chỉnh theo cân bằng muối nước và mức tạo urea của động vật. Trong hoàn cảnh muối vào nhiều và nước sản ít, động vật có vú có thể bài tiết urea và muối trong một ít nước có áp suất thẩm thấu cao và mất nước tối thiểu. Nếu muối hiếm và dịch lấy vào nhiều, thận có thể loại nước thừa và mất ít muối bằng cách tạo ra nhiều nước tiểu áp suất thẩm thấu thấp. Những lúc như vậy, nước tiểu có thể hoà loãng ở mức 70 mOsm/l , so với áp suất thẩm thấu 300 mOsm/l ở máu người.

Dơi hút máu Nam Mỹ giới thiệu trên **Hình 44.18** minh hoạ tính linh hoạt của thận động vật có vú. Loài dơi này ăn đêm hút máu các loài chim và động vật có vú lớn. Dơi sử dụng bộ răng sắc nhọn để tạo lỗ nhỏ trên da con mồi rồi hút máu từ vết thương (động vật mồi thường



▲ **Hình 44.18** Một con dơi hút máu (*Desmodus rotundus*), một động vật có vú với hoạt động bài tiết độc đáo.

không bị nguy hiểm), Chất chống đông trong nước bọt của dơi ngăn máu không đông. Vì dơi hút máu thường tìm kiếm hàng giờ và bay quãng đường dài để định vị một nạn nhân thích hợp, nên chúng tiêu thụ càng nhiều máu càng tốt khi chúng tìm thấy con mồi – nhiều đến nỗi sau khi ăn, dơi có thể không bay được vì quá nặng. Tuy nhiên, thận dơi thải nhiều nước đã hấp thu từ bữa máu bằng cách bài tiết lượng lớn nước tiểu loãng tới 24% trọng lượng cơ thể mỗi giờ. Đã mất đủ trọng lượng để bay lên, dơi có thể bay về chỗ đậu trong một hang hoặc cây rỗng, và nó ở đó cả ngày.

Ở chỗ trú đậu, dơi gặp một vấn đề điều hoà khác. Phần lớn chất dinh dưỡng nguồn gốc từ máu ở dạng protein. Tiêu hoá protein sinh ra lượng urea lớn, nhưng nơi dơi đậu lại thiếu nguồn nước uống cần thiết để hoà loãng urea. Thay vào đó, thận của chúng chuyển sang sản sinh lượng nước tiểu ít nhưng đậm đặc (tới 4.600 mOsm/l), đây là sự điều chỉnh để loại urea trong khi vẫn bảo tồn nước tối đa. Khả năng của dơi hút máu thay đổi nhanh chóng giữa sản sinh lượng lớn nước tiểu loãng và lượng nước tiểu ít có áp suất thẩm thấu rất cao là phần chủ chốt trong sự thích nghi của nó với nguồn thức ăn bất thường.

Hormone chống lợi niệu

Sự phối hợp của điều hoà thần kinh và hormone kiểm soát chức năng điều hoà thẩm thấu của thận động vật có vú. Một hormone chính trong vòng điều hoà này là **antidiuretic hormone (ADH)**, còn gọi là **vasopressin**. ADH được sản xuất ở vùng dưới đồi ở não và dự trữ ở thùy sau tuyến yên nằm ngay dưới vùng dưới đồi. Các tế bào thụ cảm thẩm thấu ở vùng dưới đồi theo dõi áp suất thẩm thấu của máu và điều hoà giải phóng ADH từ thùy sau tuyến yên.

Để hiểu vai trò của ADH, chúng ta hãy xem xét điều gì xảy ra khi áp suất thẩm thấu của máu tăng, như sau tiêu hoá thức ăn mặn hoặc mất nước qua mồ hôi. Để đáp ứng với tăng áp suất thẩm thấu trên ngưỡng 300 mOsm/l , nhiều ADH được giải phóng vào trong

đồng máu (**Hình 44.19a**). Khi ADH tới thận, đích chính của nó là ống lượn xa và ống góp. Ở đó, ADH tạo những thay đổi làm biểu mô thấm nhiều với nước. Kết quả tăng tái hấp thu nước làm cô đặc nước tiểu, làm giảm thể tích nước tiểu, và làm áp suất thẩm thấu của máu trở về mức bình thường. (Chỉ tăng nước trong thức ăn và uống có thể đưa áp suất thẩm thấu trở về mức 300 mOsm/l.) Khi áp suất thẩm thấu của máu giảm xuống, một cơ chế điều hoà ngược âm tính làm giảm hoạt động của các tế bào thụ thể thẩm thấu ở vùng dưới đồi, và sự tiết ADH cũng giảm đi.

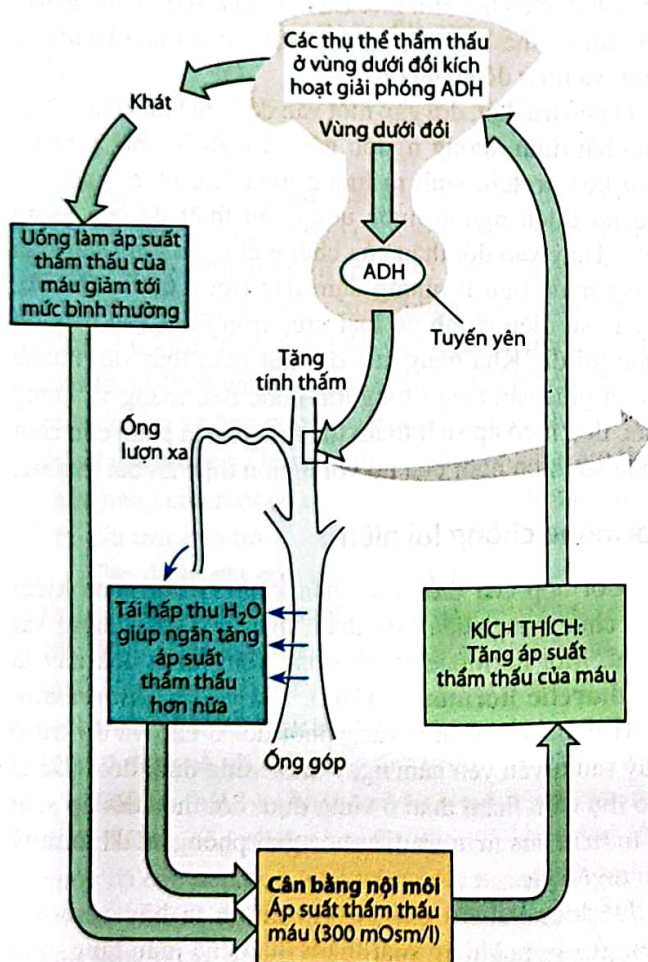
Giảm áp suất thẩm thấu của máu dưới mức bình thường có một loạt hiệu ứng đối ngược. Ví dụ, lượng nước lấy vào nhiều dẫn tới giảm tiết ADH tới mức rất thấp. Kết quả giảm tính thấm của ống lượn xa và ống góp làm giảm tái hấp thu nước, làm thải nhiều nước tiểu loãng. (Lợi niệu đề cập tới sự tăng tiểu tiện, và ADH được gọi là hormone chống lợi niệu vì nó đối nghịch với trạng thái này.)

ADH ảnh hưởng tới nước vào thận nhờ điều hoà các kênh nước chọn lọc được tạo bởi các aquaporin. Gắn ADH với các phân tử thụ cảm dẫn tới tăng tạm thời số lượng phân tử aquaporin trên màng ống góp (**Hình 44.19b**). Các kênh tăng thêm giữ nước lại, làm giảm khối lượng nước tiểu.

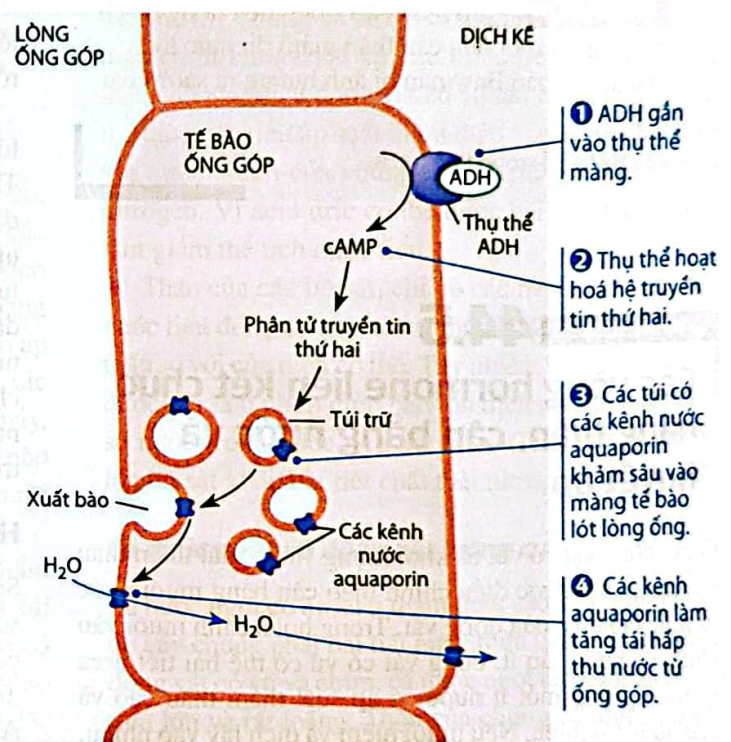
Những đột biến cản trở sản sinh ADH hoặc làm bất hoạt các gene thụ thể ADH làm ngăn tăng số lượng kênh như vậy cũng cản trở đáp ứng của ADH. Rối loạn có thể gây mất nước trầm trọng và mất cân bằng chất tan do sản sinh nước tiểu rất loãng với khối lượng nhiều bất thường. Những triệu chứng này làm bệnh có tên: đái tháo nhạt (từ tiếng Hy Lạp - *diabetes insipidus* có nghĩa "đi qua" và "không vị").

Nhà nghiên cứu người Hà Lan Bernard van Oost và cộng sự đã tìm hiểu liệu những đột biến ở gene aquaporin có thể cũng gây đái tháo nhạt. Nhờ đã tìm thấy những đột biến gene aquaporin ở bệnh nhân, họ đã tiến hành xác định liệu những thay đổi có gây mất chức năng của các kênh nước hay không (**Hình 44.20**).

Cùng với những nghiên cứu trước đây, các thực nghiệm của các nhà nghiên cứu Hà Lan chứng minh rằng nhiều khiếm khuyết di truyền có thể phá vỡ sự điều hoà cân bằng nước trong cơ thể của ADH. Thậm chí khi không có những thay đổi di truyền như vậy, các chất nhất định có thể thay đổi sự điều hoà áp suất thẩm thấu. Ví dụ, rượu có thể làm rối loạn cân bằng nước do ức chế giải phóng ADH, gây mất nước tiểu nhiều (nó có thể gây một số triệu chứng khó chịu do uống rượu). Bình thường, áp suất thẩm thấu của máu, ADH giải phóng và tái hấp thu nước



(a) Vùng dưới đồi góp phần vào cân bằng nội môi về áp suất thẩm thấu của máu bằng gây khát và giải phóng ADH.



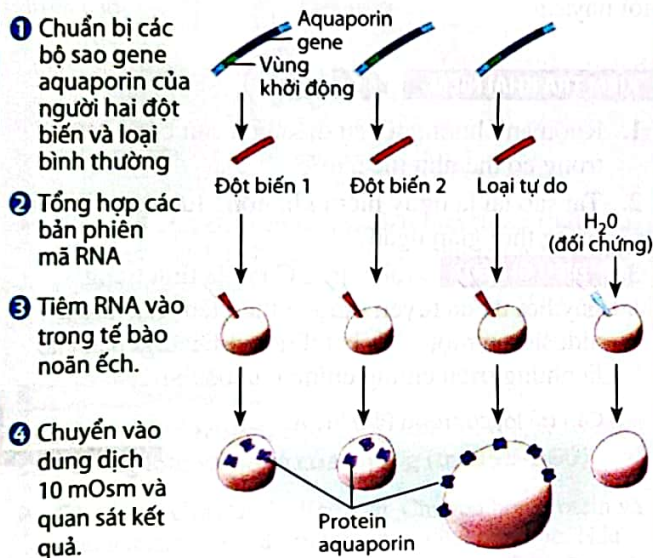
(b) ADH tác động lên ống góp ở thận làm tăng tái hấp thu nước.

▲ **Hình 44.19** Điều hoà tái hấp thu dịch do hormone chống lợi niệu (ADH).

▼ Hình 44.20 Tìm hiểu

Những đột biến aquaporin có thể gây đái tháo nhạt?

THÍ NGHIỆM Bernard van Oost và cộng sự ở Đại học Nijmegen ở Hà Lan, đã nghiên cứu một bệnh nhân bị đái tháo nhạt, nhưng có gene thụ thể ADH bình thường. Giải trình tự DNA của bệnh nhân cho thấy có hai đột biến khác nhau, một đột biến ở mỗi bản sao của một gene aquaporin. Để xác định liệu mỗi đột biến đã ngăn sự hình thành kênh, họ đã nghiên cứu các protein đột biến ở tế bào có thể được điều khiển và được nghiên cứu bên ngoài cơ thể. Tế bào họ chọn là noãn ếch, chúng có thể thu thập với số lượng lớn từ một ếch cái trưởng thành và sẽ biểu hiện gene lạ. Các nhà nghiên cứu đã tổng hợp mRNA từ các dòng gene aquaporin bình thường và đột biến và tiêm RNA tổng hợp vào các tế bào noãn. Trong các noãn bào, bộ máy tế bào đã dịch RNA thành các protein aquaporin. Để xác định liệu các protein aquaporin đột biến đã tạo ra các kênh nước có chức năng, các nhà nghiên cứu đã chuyển noãn bào từ một dung dịch 200 mOsm sang dung dịch 10 mOsm. Sau đó họ đã đo mức phình bằng kính hiển vi quang học và tính toán tính thấm của các noãn bào với nước.



KẾT QUẢ

Tiêm RNA	Tính thấm ($\mu\text{m}/\text{giây}$)
Aquaporin bình thường	196
Không tiêm	20
Aquaporin đột biến 1	17
Aquaporin đột biến 2	18

KẾT LUẬN Vì mỗi đột biến làm bất hoạt kênh nước aquaporin, bệnh của bệnh nhân có thể là do các đột biến này.

NGUỒN P. M. T. Deen et al., Requirement of human renal water channel aquaporin-2 for vasopressin-dependent concentration of urine, *Science* 264:92-95 (1994).

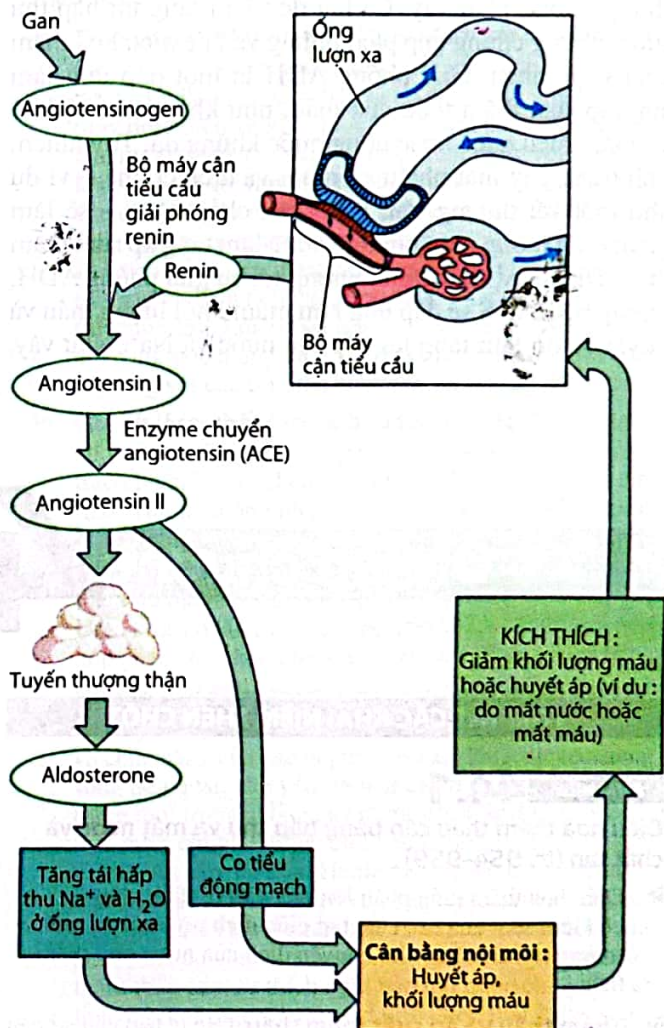
ĐIỀU GÌ NẾU? Nếu bạn đo nồng độ ADH ở những bệnh nhân có đột biến thụ thể ADH và ở những bệnh nhân có đột biến aquaporin, điều gì bạn hy vọng tìm thấy, so sánh với các đối tượng bình thường?

ở thận đều liên quan trong một vòng điều hoà ngược góp phần cho hằng định nội môi.

Hệ Renin-Angiotensin-Aldosterone

Một cơ chế điều hoà thứ hai giúp duy trì cân bằng nội môi là hệ renin-angiotensin-aldosterone (RAA). Hệ RAA liên quan tới một tổ chức đặc biệt gọi là bộ máy cận tiểu cầu (juxtaglomerular apparatus, JGA), nằm gần tiểu động mạch đến cung cấp máu cho tiểu cầu thận (Hình 44.21). Khi huyết áp hoặc khối lượng máu ở tiểu động mạch đến tụt (ví dụ, do mất máu hoặc giảm muối vào), bộ máy cận tiểu cầu giải phóng enzyme renin. Renin khởi động các phản ứng hoá học cắt một protein huyết tương gọi là angiotensinogene, tạo ra một peptide gọi là angiotensin II.

Có chức năng như một hormone, angiotensin II làm tăng huyết áp nhờ co các tiểu động mạch, gây giảm dòng máu tới các mao mạch gồm cả các mao mạch thận. Angiotensin II cũng kích thích tuyến thượng thận làm giải phóng một hormone gọi là aldosterone. Hormone này tác động lên các ống lượn xa của nephron làm chúng tái hấp thu thêm natri (Na^+) và nước và tăng khối lượng máu và huyết áp.



▲ Hình 44.21 Điều hoà huyết áp và khối lượng máu bởi hệ renin-angiotensin-aldosterone (RAAS).

Vì angiotensin II tác động theo nhiều cách gây tăng huyết áp, các thuốc ngăn sản sinh angiotensin II được sử dụng rộng rãi để điều trị tăng huyết áp (huyết áp cao mạn tính). Nhiều thuốc là các chất ức chế đặc hiệu với enzym chuyển angiotensin (angiotensin converting enzyme, ACE), chúng xúc tác bước hai trong sản sinh angiotensin II. Như giới thiệu trong Hình 42.21, renin giải phóng từ bộ máy cận tiểu cầu tác động lên một chất lưu hành là angiotensinogene tạo thành angiotensin I. Men chuyển angiotensin ở biểu mô mạch máu, đặc biệt là ở phổi, sau đó loại đi hai amino acid từ angiotensinogene I, tạo thành một angiotensin II hoạt hoá. Ngăn chặn hoạt động của men chuyển angiotensin bằng thuốc gây ngăn sản sinh angiotensin II và do vậy thường làm giảm huyết áp về mức bình thường.

Thận điều hoà cân bằng nội môi

Hệ renin-angiotensin-aldosterone hoạt động như phần của vòng điều hoà ngược phức tạp tạo cân bằng nội môi. Tụt huyết áp và khối lượng máu gây giải phóng renin từ bộ máy cận tiểu cầu. Đổi lại, tăng huyết áp và khối lượng do một số hoạt động của angiotensin II và aldosterone làm giảm giải phóng renin.

Các chức năng của ADH và hệ RAAS có vẻ như thừa, nhưng không phải vậy. Cả hai đều làm tăng tái hấp thu nước, nhưng chúng gặp phải những vấn đề điều hoà thẩm thấu khác nhau. Giải phóng ADH là một đáp ứng làm tăng áp suất thẩm thấu của máu, như khi cơ thể bị khô do mất nhiều nước hoặc uống nước không đủ. Tuy nhiên, tình trạng gây mất nhiều cả muối và dịch cơ thể – ví dụ như một vết thương lớn, hoặc tiêu chảy nặng – sẽ làm giảm khối lượng máu nhưng không làm tăng áp suất thẩm thấu. Điều này không ảnh hưởng tới sự giải phóng ADH, nhưng hệ RAAS sẽ đáp ứng làm giảm khối lượng máu và huyết áp do làm tăng tái hấp thu nước và Na^+ . Như vậy,

ADH và hệ RAAS là cộng sự trong cân bằng nội môi. Chỉ mình ADH sẽ làm giảm nồng độ Na^+ do kích thích tái hấp thu nước ở thận, nhưng hệ RAAS giúp duy trì áp suất thẩm thấu của dịch cơ thể ở mức bình thường nhờ kích thích tái hấp thu Na^+ .

Một hormone khác, **peptide thải natri tâm nhĩ** (atrial natriuretic peptide, ANP), đối ngược với hệ RAAS. Thành của tâm nhĩ giải phóng ANP trong đáp ứng với tăng khối lượng máu và huyết áp. ANP ức chế giải phóng renin từ bộ máy cận tiểu cầu, ức chế tái hấp thu NaCl của ống góp và làm giảm giải phóng aldosterone từ tuyến thượng thận. Như vậy, ADH, hệ RAAS và ANP tạo ra một hệ thống kiểm tra và cân bằng tinh vi để điều hoà khả năng của thận trong kiểm soát áp suất thẩm thấu, nồng độ muối, khối lượng và huyết áp. Vai trò điều hoà chính xác của ANP là lĩnh vực đang được nghiên cứu tích cực.

Ở tất cả động vật, các bộ máy sinh lý phức tạp chúng ta gọi là các cơ quan hoạt động liên tục để duy trì cân bằng nước và các chất tan và bài tiết các chất thải nitrogen. Các chi tiết chúng ta đã nghiên cứu trong chương này chỉ gợi ý tới sự phức tạp vô cùng của các cơ chế hormone và thần kinh liên quan trong điều hoà các quá trình hằng định nội môi này.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 44.5

1. Rượu ảnh hưởng tới sự điều hoà cân bằng nước trong cơ thể như thế nào?
2. Tại sao lại là nguy hiểm khi uống lượng nước lớn trong thời gian ngắn?
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Hội chứng Conn là tình trạng gây bởi u của tuyến thượng thận làm tiết nhiều aldosterone một cách bất thường. Điều gì bạn cho là những triệu chứng chính của bệnh này?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

Ôn tập chương 44

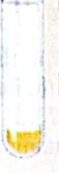
TÓM TẮT CÁC KHÁI NIỆM THEN CHỐT

KHÁI NIỆM 44.1

Điều hoà thẩm thấu cân bằng hấp thu và mất nước và chất tan (tr. 954-959)

- **Điều hoà thẩm thấu** phần lớn dựa vào sự dịch chuyển có kiểm soát của các chất tan giữa dịch nội môi và môi trường ngoài, cũng như chuyển dịch của nước nhờ thẩm thấu.
- **Thẩm thấu và áp suất thẩm thấu** Các tế bào cần sự cân bằng giữa tăng thẩm thấu và mất nước. Thu nước vào và mất nước được cân bằng nhờ nhiều cơ chế điều hoà thẩm thấu trong các môi trường khác nhau.

- **Những thách thức về thẩm thấu** Động vật biến đổi thẩm thấu, tất cả đều là các động vật biển, là dòng áp suất thẩm thấu với môi trường và không điều hoà áp suất thẩm thấu của chúng. Trong số các động vật biển, hầu hết các động vật không xương sống là các động vật biến đổi thẩm thấu.
- **Năng lượng học của điều hoà thẩm thấu** Các động vật điều hoà thẩm thấu tiêu tốn năng lượng để kiểm soát thu nước và mất nước lần lượt trong môi trường có áp suất thẩm thấu thấp và áp suất thẩm thấu cao. Cá mập có áp suất thẩm thấu hơi cao hơn so với nước biển vì chúng giữ urea. Các động vật ở cạn đấu tranh với sự mất nước quá nhiều qua những thích nghi về hành vi, các cơ quan bài tiết bảo toàn nước, uống và thực phẩm ăn vào có hàm lượng nước cao. Các động vật ở nước tạm thời có thể là loại sống khan nước.

Động vật	Dòng vào/dòng ra	Nước tiểu
Cá nước ngọt. Sống trong nước ít đặc hơn các dịch cơ thể; cá có xu hướng thu nước, mất muối.	Không uống nước Muối vào (vận chuyển tích cực qua mang)  Muối ra	 ▶ Khối lượng nước tiểu nhiều ▶ Loãng hơn các dịch cơ thể
Cá xương nước mặn. Sống trong nước đặc hơn các dịch cơ thể; cá có xu hướng mất nước, thu muối.	Uống nước Muối vào H_2O ra  Muối ra (vận chuyển tích cực qua mang)	 ▶ Khối lượng nước tiểu ít ▶ Nước tiểu hơi loãng hơn các dịch cơ thể
Động vật có xương sống trên cạn. Môi trường trên cạn; xu hướng mất nước cơ thể vào không khí.	Uống nước Muối vào (qua miệng)  H_2O và muối ra	 ▶ Khối lượng nước tiểu vừa phải ▶ Nước tiểu đặc hơn các dịch cơ thể

- ▶ **Biểu mô vận chuyển trong điều hoà thẩm thấu** Cân bằng nước và loại bỏ chất thải phụ thuộc vào biểu mô vận chuyển, đó là các lớp tế bào biểu mô chuyên biệt điều hoà sự chuyển dịch của các chất tan cần cho loại bỏ chất thải và làm dịu bớt những thay đổi trong dịch cơ thể.

KHÁI NIỆM 44.2

Các chất thải nitrogen của động vật phản ánh sự phát sinh chủng loại và nơi ở của chúng (tr. 959-960)

- ▶ **Các dạng chất thải nitrogen** Chuyển hoá protein và acid nucleic tạo ra ammonia, một chất thải độc. Hầu hết động vật ở nước bài tiết ammonia qua bề mặt cơ thể hoặc biểu mô của mang vào trong nước xung quanh. Gan của các động vật có vú và hầu hết các động vật lưỡng cư chuyển đổi ammonia thành urea ít độc hơn, nó được đưa tới thận, được cô đặc, và bài tiết với lượng nước mất tối thiểu. Acid uric là chất thải nitrogen ít hoà tan được bài tiết trong nước tiểu dạng sệt ở sên đất, côn trùng và nhiều bò sát và cả chim.
- ▶ **Ảnh hưởng của tiến hoá và môi trường lên chất thải nitrogen** Loại chất thải nitrogen được bài tiết phụ thuộc vào lịch sử tiến hoá và nơi ở của động vật. Lượng chất thải nitrogen được tạo ra đi đôi với lượng năng lượng và lượng protein thức ăn của động vật.

KHÁI NIỆM 44.3

Các hệ thống bài tiết đa dạng là những biến thể về hệ thống ống (tr. 960-964)

- ▶ **Các quá trình bài tiết** Hầu hết các hệ thống bài tiết sinh nước tiểu bằng cách tinh lọc dịch lọc có nguồn gốc từ dịch cơ thể. Các chức năng chủ chốt của phần lớn các hệ thống bài tiết là lọc (áp lực lọc dịch, tạo ra dịch lọc); sản sinh nước tiểu từ dịch lọc nhờ tái hấp thu (giữ lại các chất tan

có giá trị từ dịch lọc); và chế tiết (thêm các chất độc và các chất tan khác từ dịch cơ thể và dịch lọc).

- ▶ **Nghiên cứu các hệ thống bài tiết** Dịch ngoại bào được lọc vào nguyên đơn thận của hệ thống bóng đèn ngọn lửa ở giun dẹp; những ống này bài tiết dịch loãng và có thể cũng có chức năng trong điều hoà thẩm thấu. Mỗi đốt của giun đất có một cặp hậu đơn thận một đầu mở để gom dịch xoang cơ thể và sản sinh ra nước tiểu loãng. Ở côn trùng, các ống Malpighi có chức năng trong điều hoà thẩm thấu và loại bỏ chất thải nitrogen từ bạch huyết. Côn trùng tạo ra chất thải tương đối khô, là một thích nghi quan trọng với đời sống ở cạn. Thận, cơ quan bài tiết của các động vật có xương sống, có chức năng bài tiết và điều hoà thẩm thấu.
- ▶ **Cấu trúc hệ thống bài tiết của động vật có vú** Các ống bài tiết (gồm các nephron và ống góp) và các mạch máu liên quan tạo nên thận. Lọc diễn ra khi huyết áp đẩy dịch từ máu trong các tiểu cầu thận vào lòng bao Bowman. Lọc các phân tử nhỏ không có tính chọn lọc, và dịch lọc ban đầu có hỗn hợp các phân tử nhỏ với nồng độ các chất này tương tự như của huyết tương. Dịch từ nhiều nephron chảy vào ống góp. Niệu quản chuyển nước tiểu từ bể thận tới bàng quang.

KHÁI NIỆM 44.4

Nephron được tổ chức để xử lý từng bước dịch lọc của máu (tr. 964-969)

- ▶ **Từ dịch lọc máu tới nước tiểu: Xem xét chi tiết hơn** Các nephron kiểm soát thành phần của máu nhờ lọc, chế tiết và tái hấp thu. Chế tiết và tái hấp thu ở ống lượn gần thay đổi nhiều về khối lượng và thành phần của dịch lọc. Nhánh xuống của quai Henle có tính thấm với nước nhưng không thấm với muối; nước dịch chuyển qua thẩm thấu vào dịch kẽ có áp suất thẩm thấu cao. Nhánh lên có tính thấm với muối nhưng không thấm với nước, muối rời đi khi dịch lọc đi lên trước tiên qua khuếch tán rồi sau đó qua vận chuyển tích cực. Ống lượn xa và ống góp đóng vai trò chính trong điều hoà nồng độ Na^+ và K^+ của dịch cơ thể. Ống góp mang dịch lọc qua túy tới bể thận và có thể đáp ứng với các tín hiệu hormone để tái hấp thu nước.
- ▶ **Chênh lệch chất tan và bảo toàn nước** Ở thận động vật có vú, hoạt động phối hợp của quai Henle và ống góp đảm trách phần lớn về chênh lệch thẩm thấu làm cô đặc nước tiểu. Một hệ thống nhân nồng độ ngược dòng liên quan quai Henle duy trì chênh lệch nồng độ muối ở trong thận, giúp thận tạo nước tiểu cô đặc. Nước tiểu có thể bị cô đặc thêm do nước đi khỏi dịch lọc nhờ thẩm thấu ở ống góp. Urea khuếch tán ra ngoài ống góp khi nó đi tới túy trong, góp phần cho chênh lệch áp suất thẩm thấu của thận.
- ▶ **Những đặc điểm thích nghi của thận động vật có xương sống với các môi trường khác nhau** Hình thái và chức năng của các nephron ở các động vật có xương sống liên quan chủ yếu tới nhu cầu điều hoà thẩm thấu trong môi trường sống của động vật. Các động vật có vú ở sa mạc, chúng bài tiết chủ yếu là nước tiểu có áp suất thẩm thấu cao, có quai Henle mở sâu xuống vùng túy thận, còn các động vật có vú sống ở môi trường ẩm hoặc nước có quai Henle ngắn hơn và bài tiết nước tiểu ít đặc hơn. Mặc dù chim có thể sản sinh nước tiểu có áp suất thẩm thấu cao, sự thích nghi bảo tồn nước chủ yếu ở chim là loại bỏ nitrogen dạng acid uric được thải ở dạng sệt. Hầu hết các loài bò sát ở cạn khác đều bài tiết acid uric. Cá nước ngọt và động vật lưỡng cư sản sinh nhiều nước tiểu rất loãng. Thận của cá xương biển có mức lọc thấp và bài tiết rất ít nước tiểu.

KHÁI NIỆM 44.5

Các vòng hormone liên kết chức năng thận, cân bằng nước và huyết áp (tr. 969-972)

- ▶ **Hormone chống lợi niệu** ADH được giải phóng từ thủy sau tuyến yên khi áp suất thẩm thấu của máu tăng trên mức bình thường. ADH làm tăng tính thấm của biểu mô với nước ở ống lượn xa và ống góp của thận. Tính thấm tăng ở ống góp nhờ tăng số lượng các kênh nước ở màng.
- ▶ **Hệ Renin-Angiotensin-Aldosterone** Khi huyết áp hoặc khối lượng máu ở tiểu động mạch đến giảm, renin được giải phóng từ bộ máy cân tiểu cầu (JGA) gây chuyển angiotensinogen thành angiotensin II. Hoạt động như một hormone, angiotensin II làm tăng huyết áp do co các tiểu động mạch và gây giải phóng hormone aldosteron. Tăng huyết áp và khối lượng máu lại làm giảm giải phóng renin.
- ▶ **Thận điều hoà cân bằng nội môi** ADH và hệ RAAS có tương tác nhưng chức năng khác nhau. Peptide thải natri tâm nhĩ (ANP) ngược với hoạt động của hệ RAAS.

KIỂM TRA KIẾN THỨC CỦA BẠN

TỰ KIỂM TRA

1. Không giống hậu đơn thận của giun đất, nephron của động vật có vú
 - a. liên quan chặt chẽ với một mạng lưới mao mạch.
 - b. tạo nước tiểu bằng cách thay đổi thành phần dịch bên trong ống.
 - c. có chức năng trong điều hoà thẩm thấu và bài tiết.
 - d. tiếp nhận dịch lọc từ máu thay cho dịch xoang cơ thể.
 - e. có biểu mô vận chuyển
2. Điều nào sau đây *không phải* là một đáp ứng bình thường với áp suất thẩm thấu tăng của máu người?
 - a. tính thấm với nước của ống góp tăng
 - b. sinh nhiều nước tiểu loãng
 - c. giải phóng ADH bởi thủy sau tuyến yên
 - d. khát tăng
 - e. giảm sản xuất nước tiểu
3. Áp suất thẩm thấu cao ở tuỷ thận được duy trì bởi tất cả những điều sau *ngoại trừ*
 - a. khuếch tán muối từ đoạn mỏng của nhánh lên quai Henle
 - b. vận chuyển tích cực muối từ vùng trên của nhánh lên
 - c. sắp xếp không gian của các nephron cận tuỷ
 - d. khuếch tán urea từ ống góp
 - e. khuếch tán muối từ nhánh xuống quai Henle
4. Chọn lọc tự nhiên làm tăng tỷ lệ cao nhất các nephron cận tuỷ ở loài nào sau đây?
 - a. rái cá sông
 - b. loài chuột nhắt sống ở rừng mưa nhiệt đới
 - c. loài chuột nhắt sống ở rừng lá rộng ôn đới
 - d. loài chuột sống ở sa mạc
 - e. hải ly

5. Quá trình nào ở nephron là ít chọn lọc nhất?
 - a. lọc.
 - b. tái hấp thu
 - c. vận chuyển tích cực
 - d. chế tiết
 - e. bơm muối bởi quai Henle
6. Động vật nào sau đây thường tạo khối lượng nước tiểu thấp nhất?
 - a. cá mập biển
 - b. cá hồi nước ngọt
 - c. cá xương biển
 - d. cá xương nước ngọt
 - e. cá mập sống ở hồ nước ngọt Nicaragua
7. Cá phổi châu Phi, thường thấy ở các hồ nước ngọt nhỏ tù đọng, tạo chất thải nitrogen dạng urea. Đây là ưu điểm của thích nghi này?
 - a. Urea lấy ít năng lượng để tổng hợp hơn so với ammonia.
 - b. Các hồ nhỏ tù đọng không có đủ nước để hoà loãng ammonia độc.
 - c. Urea độc nhiều làm hồ không sống được với các động vật cạnh tranh tiềm năng.
 - d. Urea hình thành dạng tủa không tan.
 - e. Urea làm mô cá phổi có áp suất thẩm thấu thấp so với hồ.
8. **HÃY VẼ** Dùng Hình 44.4 làm ví dụ, phác hoạ sự trao đổi muối (NaCl) và nước giữa cá mập và môi trường biển của nó.

Đáp án cho câu hỏi trắc nghiệm có trong Phụ lục A.

LIÊN HỆ VỚI TIẾN HOÁ

9. Chuột túi Merriam (*Dipodomys merriami*) sống ở Bắc Mỹ từ vùng rừng lạnh, ẩm tới sa mạc nóng. Cho rằng chọn lọc tự nhiên đã gây ra những khác biệt về bảo toàn nước giữa các quần thể *D. merriami*, đặt một giả thiết liên quan mức mất nước do bay hơi tương đối của quần thể sống ở vùng ẩm ướt so với sống ở vùng khô. Sử dụng một cảm biến độ ẩm để phát hiện sự mất nước do bay hơi của chuột túi, làm thế nào có thể kiểm tra giả thiết của bạn?

TÌM HIỂU KHOA HỌC

10. Bạn đang khám phá chức năng thận ở chuột túi. Bạn đo khối lượng nước tiểu và áp suất thẩm thấu, lượng chloride (Cl^-) và urea trong nước tiểu. Nếu nguồn nước cung cấp cho động vật được chuyển từ nước máy sang dung dịch NaCl 2%, thay đổi nào về áp suất thẩm thấu của nước tiểu bạn trông đợi? Làm thế nào bạn xác định được nếu sự thay đổi này chắc chắn là do một thay đổi trong bài tiết Cl^- hoặc urea?