
Te land, ter zee en in de lucht

Fysiologie van de waterhuishouding van mens en dier in een systematische en evolutionaire context

Prof. dr. Filip Lardon, Universiteit Antwerpen

Inleiding

De zoutconcentratie in ons lichaam verraadt onze evolutionaire afkomst uit de zee. De verkenning en bevolking van de rivieren en het land vanuit de prehistorische zeeën was een van de grootste mijlpalen tijdens de evolutie, maar ook een van de moeilijkste. Organismen werden geconfronteerd met andere chemische omgevingsconcentraties en met een bijna totaal verlies van een waterig milieu. Verschillende fysiologische vernuftigheden waren noodzakelijk om aan dit nieuwe biotoop aan te passen. Het zijn deze unieke mechanismen die wij als mens nog steeds met ons meedragen. Onze waterhuishouding, osmoregulatie en excretiemechanismen zijn staaltjes van topfysiologie die het ons mogelijk maken om de terrestrische horizonten vlot te verkennen.

1. Belangrijke fysiologische en fysicochemische principes: homeostase, diffusie, osmose, toniciteit

Een zeer belangrijk fysiologisch principe voor verschillende levensvormen is "homeostase". Homeostase is het vermogen om het inwendig milieu van een organisme constant te houden, om zo de stabiliteit, het (cellulair) metabolisme en de overlevingskansen optimaal te houden. Alle levensvormen krijgen ermee te maken, van eencelligen tot complexe meercellige organismen zoals de mens. Bij ons zijn meerdere processen homeostatisch geregeld, zoals de lichaamstemperatuurregulatie, de ademhaling en de concentratie van (bio)moleculen en ionen intracellulair en in het inwendig milieu, de interstitiële vloeistof (zie verder). Op deze manier beschermt ons lichaam zich tegen veranderende omstandigheden van buitenaf en zijn wij in staat om te overleven in een toestand waarin onze individuele cellen niet zouden overleven. Maar het handhaven van homeostase eist ook zijn tol; het is een energieverslindend werkingsmechanisme, zeker wanneer de omgeving extremer gaat verschillen van het inwendige milieu. Gegeven het onderwerp van de bijscholing en van deze voordracht zal er voornamelijk toegespitst worden op de homeostatische regeling van concentraties in waterig milieu, binnen en buiten het lichaam. Daarvoor moeten eerst enkele andere fysicochemische principes opgefrist worden: diffusie, osmose en toniciteit.

Een levend organisme kan zich niet onttrekken aan de wetten van de fysica en de chemie. In bepaalde omstandigheden streeft de natuur naar een gelijkmaken van concentraties van stoffen. Denk maar even aan het suikerklontje in de thee, waarbij er aanvankelijk een erg hoge suikerconcentratie is in de buurt van het suikerklontje en er geen suiker aanwezig is enkele centimeters van het klontje vandaan, terwijl er na verloop van tijd een egale concentratie van suiker is in het gehele kopje thee. De watermoleculen en de suikermoleculen zullen zich vrij bewegen in het kopje en na verloop van tijd gelijk verdeeld zijn over het gehele volume. Men spreekt in dit voorbeeld van "diffusie". Ingewikkelder wordt het wanneer niet alle moleculen vrij kunnen bewegen in het beschouwde volume. Het typische schoolvoorbeeld is het scheiden van twee compartimenten door een semipermeabel membraan. Stel dat in het bovenstaande voorbeeld het kopje thee aldus wordt onderverdeeld in twee compartimenten en dat het semipermeabel membraan, dat de twee compartimenten scheidt, wel doorlaatbaar is voor watermoleculen, maar niet voor grotere suikermoleculen. Om het natuurlijke streven naar gelijke concentraties mogelijk te maken is er slechts een

uitweg; water doorheen het semipermeabel membraan sturen van het compartiment met lage suikerconcentratie naar het compartiment met hoge suikerconcentratie, om daar de suikermoleculen meer te verdunnen. In dit geval spreekt men van "osmose". Het fysische resultaat zal een volumevergroting zijn van het compartiment met initieel hoge suikerconcentratie. Dit principe kan nu vertaald worden in een cellulair voorbeeld. Neem een cel met een fysiologische concentratie van zouten en suikers en breng deze cel in een oplossing met veel minder of geen zouten en suiker, zoals gedestilleerd water (denk in dit verband aan het gevaar van overmatig drinken van gedestilleerd water). De celmembraan kan beschouwd worden als een semipermeabel membraan, waardoor osmose er voor zal zorgen dat er water naar binnen in de cel geduwd wordt. Het fysicochemisch verschijnsel is zo sterk dat de cel dusdanig kan zwellen tot ze openbarst of lyseert. Omgekeerd zal het onderbrengen van een fysiologisch normale cel in een vloeistof met hogere zoutconcentratie (neem als voorbeeld water uit de Dode Zee) ervoor zorgen dat de cel volledig gedehydrateerd wordt; al het water zal naar buiten lekken omwille van het osmotisch principe om buiten de cel de zoutconcentratie te gaan verdunnen. Enkel in een omgevende vloeistof met gelijke concentraties van opgeloste moleculen zal de cel zonder adaptatiemechanismen normaal kunnen verder bestaan.

De vergelijking van concentraties tussen de verschillende compartimenten kan gemaakt worden als men deze concentraties correct uitdrukt; men gebruikt daarvoor in regel de "osmolariteit" (hoeveelheid opgeloste stof per volume-eenheid oplossing, i.c. water). Wanneer specifiek vergeleken wordt met de gedragingen van de cel spreekt men over "toniciteit". Bij een uitwendige concentratie die gelijk is aan de inwendige concentratie van de cel spreekt men over een isotone vloeistof, en analoog zal men spreken over hypertone of hypotone vloeistoffen, afhankelijk of de concentratie van opgeloste moleculen resp. groter of kleiner is dan de concentratie binnenin de cel. Tenzij adaptatiemechanismen zal een cel typisch zwellen en eventueel lyseren in een hypotone vloeistof en dehydrateren en verschrompelen in een hypertone vloeistof.

Het hoeft geen betoog dat de genoemde principes erg belangrijk zijn voor het vervolg van het verhaal; een organisme dat in een omgeving leeft met andere concentraties van water, zouten en suikers dan het inwendige of intracellulaire milieu, zal heel wat adaptatiemechanismen moeten doorvoeren om homeostase of zelfs (cel)overleving te kunnen handhaven. Dit is het onderwerp van de volgende inhoudspunten.

2. Van zee over rivieren naar land: organismen als osmoconformers of osmoregulators

2.1. De eerste levende organismen: eencelligen en ongewervelden in de prehistorische zeeën

Op grond van biologische en geologische gegevens wordt algemeen aangenomen dat levende organismen in de zee zijn ontstaan. Na de vorming van allerlei complexe organische verbindingen ontstonden systemen met een zeker graad van organisatie, waaruit zich uiteindelijk de eerste eencellige organismen hebben ontwikkeld. Bij deze primitieve eencelligen was er reeds een celmembraan (of voorloper daarvan) en kwam de samenstelling van het intracellulaire milieu, zeker wat betreft anorganische componenten, geheel overeen met die van het externe milieu, de (prehistorische) zee (in dit geval dus isotoon). Dat de eerste levende organismen zich in de zee konden handhaven en zich verder ontwikkelen, is mede te danken aan de fysische en chemische stabiliteit van het zeewater, waardoor er een "homeostatisch" milieu op zichzelf bestond (zeker in de prehistorie met een zeer wisselende luchtatmosfeer t.g.v. vulkaanuitbarstingen, blikseminslagen en vorming van gasmengsels, waren de zeeën een veel evenwichtiger leefomgeving). In een later stadium zijn uit de eencelligen in dit stabiele milieu de meercellige organismen ontstaan.

Bij eencelligen vormt de celmembraan de grens tussen het intracellulaire milieu en het omgevend externe milieu. Zij functioneert als een selectieve barrière (vgl. met semipermeabel

membraan) waardoor voedingsstoffen, excretiestoffen en ademhalingsgassen uitgewisseld kunnen worden met de omgeving. Bij meercellige organismen ontwikkelt zich een vloeistofcompartiment, extracellulair, maar wel inwendig. In zijn eenvoudigste vorm bestaat dit medium uit zgn. interstitiële vloeistof. Dit laatste zal sterk bijdragen tot het handhaven van de homeostase van het organisme. Bij complexere meercellige organismen komt daarbij dan de bloedsomloop en andere stelsels om uitwisseling met het echte externe milieu en homeostase te onderhouden. Ondanks dit beschermend inwendig milieu zal het organisme wel blootgesteld worden aan de externe buitenwereld, direct via de buitenste cellen en via de organen, weefsels en cellen die per definitie in contact staan met de buitenwereld; o.a. kieuwen, longen, zintuigen, spijsverteringskanaal, voortplantingsorganen, huid. Een isotoon extern milieu blijft dus een belangrijk voordeel.

2.2. Het verlaten van de zeeën en verkennen van rivieren en meren

Zoals gesteld waren de eerste eencelligen en meercellige organismen in de prehistorische zeeën wellicht nagenoeg volledig isotoon met het externe milieu. Het verhaal wordt geheel anders voor de eerste organismen die de zeeën verlieten en zich stroomopwaarts in de rivieren begaven. Wellicht werden door overbevolking en predatie in de zeeën sommige organismen “gedwongen” om andere isotopen op te zoeken, en werden ze zo geconfronteerd met een andere vijandige omstandigheid: een niet-isotoon extern milieu. Zoals eerder gesteld zal een cel, isotoon t.o.v. zeewater (zoals de eerste eencelligen), in een hypotoon milieu (zoals ‘zoet’ water uit de rivieren) snel zwellen en lyseren, dus vooraleer organismen in staat waren om dergelijk nieuw milieu te bevolken, moesten er belangrijke adaptatiemechanismen ontwikkeld worden om de levensbedreigende fysicochemische effecten van osmose bij te sturen.

Het meest eenvoudige en wellicht primitief voorbeeld van een dergelijk adaptatiemechanisme is te vinden bij het pantoffeldiertje of *Paramecium*. Dit eencellig organisme bevolkt ‘zoete’ waters, waardoor er, volgens het osmotisch principe, water binnenstroomt doorheen de membraan. Een eerste aanpassing die dit organisme onderging is het slechter doorlaatbaar worden voor water. Dat heeft echter als nadeel dat in water opgeloste voedingsstoffen ook moeilijker binnen geraken, dus een volledige afsluiting voor water is geen optie. Er zal dus blijvend een beperkte hoeveelheid water binnendringen, maar bij *Paramecium* wordt dit ondervangen door een zgn. ‘kloppende vacuole’. Dit is een celorganelletje dat water terug naar buiten ‘pompt’, a rato van het binnensijpelend water t.g.v. osmose. Dit is dus een voorbeeld van een belangrijke aanpassing om osmotische lyse tegen te gaan, maar uiteraard wel slechts mogelijk voor eencellige organismen.

Meercellige organismen die zich aanpassen aan een wisselend of niet-isotoon extern milieu moeten in eerste instantie een zgn. “osmoregulatorische” capaciteit ontwikkelen. Osmoregulatie is het vermogen tot aanpassing aan de variërende osmolariteit van het uitwendig milieu. Bij dieren wordt een onderscheid gemaakt tussen “osmoconformers” en “osmoregulators”. Osmoconformers zijn dieren die de osmolariteit van hun inwendig milieu gelijk laten (variëren) met het uitwendig milieu, osmoregulators houden hun inwendig milieu constant, ondanks een andere of variërende osmolariteit van het uitwendig milieu. Niet geheel onterecht kan er een vergelijking getrokken worden met koudbloedige en warmbloedige dieren. Tussen strikte osmoconformers en strikte osmoregulators komen er ook vormen van gedeeltelijke osmoregulatie voor, bijvoorbeeld een situatie waarbij osmoregulatie enkel mogelijk is bij lagere osmolariteit van het uitwendige milieu. Het is bovendien gebruikelijk om aquatische dieren in te delen naar de mate waarin ze bestand zijn tegen variaties in het zoutgehalte van hun uitwendig milieu. Dieren met een in dit opzicht beperkte tolerantie worden “stenohalien” genoemd, terwijl zgn. “euryhaliene” dieren zich kunnen aanpassen aan relatief sterke stabiliteitsveranderingen. Een gekend voorbeeld maakt dit duidelijk: de zalm is een euryhaliene osmoregulator, perfect in staat om te overleven in zowel zout zeewater als in ‘zoet’ water van de rivieren waarin hij gaat paren. Een voorbeeld van een euryhaliene osmoconformer is de mossel, die door de getijdewerking (zeker aan riviermondingen) vaak te maken heeft met wisselende osmolariteit van het uitwendig milieu.

Om het mechanisme achter dit osmoregulatorisch vermogen te verduidelijken, enkele voorbeelden.

De kabeljauw is een zeevis met een inwendige osmolariteit die lager is dan die van het zeewater. Daardoor verliest hij in principe constant water door osmose en raakt hij gedehydrateerd. Hij moet dus veel water opnemen, maar dat kan enkel door het drinken van zout water (omwille van zijn habitat). Omdat zijn inwendig milieu zo te zout zou worden, heeft de kabeljauw in zijn kieuwen en in zijn (primitieve) nieren speciale transportepitheelcellen die in staat zijn om Cl^- actief buiten te pompen (Na^+ volgt dan passief). In de nieren worden ook nog andere ionen geëxcreteerd met een minimaal verlies aan water.

Een bijzonder geval is de haai. De inwendige zoutconcentratie is, zoals bij de mariene beenvissen, lager dan deze van het omgevend zeewater, zodat ook daar verwacht wordt dat ze dehydrateren. Nochtans is de inwendige osmolariteit van de haai ongeveer gelijk aan deze van het zeewater en drinken haaien niet. Dit is te wijten aan een verhoogde inwendige concentratie van andere moleculen en ionen. Zo is bij de haai de inwendige ureumconcentratie opzettelijk verhoogd om deze osmolariteit hoog te houden. Bovendien bevat het inwendige milieu van de haai ook trimethylamineoxide die de aanwezige proteïnen beschermt tegen de schadelijke invloeden van hoge concentraties ureum. Daardoor is de inwendige osmolariteit van de haai zelfs iets hoger dan deze van het omgevend zeewater. Het weinig teveel aan water dat nog binnendringt via de huid en de voeding wordt dan geëxcreteerd door de nieren.

Een heel ander verhaal wordt het voor zoetwaterorganismen. Het inwendige milieu is hier hyperosmotisch t.o.v. het omgevende water, waardoor er water binnendringt en zouten verloren worden. Zoetwatervissen, zoals de baars, drinken daarom nagenoeg niet en produceren zeer veel verdunde urine. Ze hebben bovendien in de kieuwen eveneens speciale transportepitheelcellen die ditmaal Cl^- actief naar binnen kunnen pompen.

De zalm, als bijzondere euryhaliene osmoregulator, is in staat om te switchen tussen beide hierboven beschreven mechanismen, afhankelijk van zijn tijdelijke habitat.

2.3. Het verlaten van zeeën, rivieren en meren en verkennen van land

De verkenning en bevolking vanuit het waterig milieu van zeeën, rivieren en meren naar het droge land was een van de grootste mijlpalen tijdens de evolutie, maar ook een van de moeilijkste. Ook hier lag wellicht een overbevolking en sterke predatie in de zeeën en rivieren aan de basis, die dieren toch forceerden om het droge land te betreden. Hiervoor waren echter zeer gespecialiseerde en multipale aanpassingen nodig vooraleer de eerste organismen ontstonden die heel onafhankelijk werden van een waterige leefomgeving (volledige onafhankelijkheid van water bestaat uiteraard niet voor het leven). Om een voorbeeld te geven, de mens zal sterven indien hij slechts 12% van zijn lichaamswater verliest (kamelen kunnen tot 25% verlies weerstaan).

Er zijn evolutionair verschillende onafhankelijke mechanismen ontstaan die terrestrisch leven mogelijk gemaakt hebben. Onder hen zijn de veranderingen in huid (bv. waxlaag op pantser bij insecten, gekeratiniseerde huidlaag bij vertebraten (bv. neushoorn maar ook de mens)), ontwikkeling van een exoskelet, een schaal (vb. huisslak) en een eierschaal (de eerste gewervelde landdieren, de amfibieën, waren zonder harde eierschaal nog steeds afhankelijk van de zeeën en rivieren voor hun voortplanting en ontwikkeling). Als noot kan hier aangehaald worden dat ook een inwendig skelet (en zeker de ruggengraat) heeft bijgedragen tot de mogelijkheden voor terrestrisch leven; door de zwaartekracht waren grote mariene organismen zonder skelet simpelweg fysisch niet in staat om rechtop te blijven bij afwezigheid van de opwaartse kracht van water.

Ondanks deze fysische aanpassingen verliezen landorganismen nog steeds veel water via verdamping (de eerste terrestrische dieren waren wellicht nachtdieren, die zo minder water verloren t.g.v. verdamping), via de huid, via urine en feces en via de longen. Dit verlies moet continu gecompenseerd worden door drinken en eten en/of door metabole productie van

water (via cellulaire respiratie; $C_6H_{12}O_6 + 6 O_2 \rightarrow 6 CO_2 + 6 H_2O$). Noemenswaardig wat betreft dit laatste is de woestijnspringmuis, die zeer weinig water verliest (zeer lage urineproductie) en zeer weinig moet drinken, en 90% van zijn waternood metabool produceert. Bij de mens is dit geheel anders, hij neemt voornamelijk water op via drank en voedsel en verliest het meeste via de urineproductie.

Een andere belangrijke evolutionaire ontplooiing was de ontwikkeling van gespecialiseerd transportepitheel (hierboven reeds aangehaald bij de kieuwen van de vis). Dit epitheel is in staat om selectief bepaalde moleculen of ionen tegen te houden, terwijl andere wel kunnen passeren. Vaak gebeurt dit d.m.v. (al dan niet energiebehoevende) (ionen)pompen die selectief kunnen transporteren en sluiten. Dit epitheel zal later ook de basis vormen voor de selectieve excretie van metabole afvalstoffen uit het lichaam zonder al te veel waterverlies, dit zal verder aan bod komen bij de bespreking van de excretiesystemen. Hier wordt als voorbeeld de neusklier van de albatros aangehaald. Deze zeevogel blijft dag en nacht op zee en komt vaak slechts eenmaal per jaar aan land. Om toch water op te nemen is de albatros, zeer uniek als vogel, in staat om zeewater te drinken (als bv. de mens zeewater drinkt zal hij snel dehydrateren omdat zijn inwendige cellen dan veel water verliezen omwille van osmose). De albatros heeft hiervoor unieke zout-excreterende neusklieren met zeer speciaal transportepitheel en gebruikt het tegenstroomprincipe bloedsomloop-klierkanaal om NaCl terug uit te scheiden en weg te draineren.

3. Excretie van afvalstoffen

Noodzakelijke excretie van metabole afvalstoffen (van het cellulair metabolisme) vormt een bijkomend probleem bij terrestrische organismen. De meeste van deze afvalstoffen moeten namelijk opgelost worden in water, waardoor er bij de excretie onvermijdelijk een belangrijke hoeveelheid water verloren gaat. Ook hierbij moesten landorganismen op allerlei evolutionaire aanpassingen wachten om zo optimaal mogelijk afvalproducten te verwijderen met een minimum aan waterverlies.

3.1. Verschillende vormen van nitrogene afvalproducten

De belangrijkste cellulaire afvalproducten zijn afkomstig van aminozuren en proteïnen die gemetaboliseerd worden (ten behoeve van opbouw, groei en energievoorziening). Stikstof wordt daarbij verwijderd in de vorm van ammonium (NH_3). Ammonium is echter zeer schadelijk, mede omdat het in ionaire vorm (NH_4^+) interfereert met de oxidatieve fosforylatie in het lichaam (oxidatieve fosforylatie staat in voor stofwisseling en energievoorziening via celademhaling met gebruik van O_2). Hoewel sommige dieren ammonium direct uitscheiden, wordt dit bij de meeste diersoorten eerst omgezet in minder toxische moleculen. De reden dat slechts weinig soorten het ammonium direct uitscheiden is dat ammonium enkel door het lichaam tolereerbaar is bij zeer lage concentraties, zodat excretie van ammonium zeer verdunde urine vereist, met dus veel verlies aan water. Excretie van nitrogene afvalproducten via ammonium zal dus enkel maar gezien worden bij waterdieren die het zich kunnen veroorloven om veel verdunde urine te excreteren (zie hoger). Ammonium is in zijn ionaire vorm ook gemakkelijk excreteerbaar via epitheel in bv. de kieuwen, waarna het bij vissen snel verdwijnt in het externe milieu.

Veel andere waterorganismen (zoals sommige beenvissen en haaien) en de meeste landorganismen (zoals de meeste amfibieën en zoogdieren) zetten het toxische ammonium in de lever eerst om in ureum. Het voordeel hiervan is het relatief minder schadelijke karakter van deze stof, zodat ureum zonder problemen kan rondcirculeren in het lichaam en kan opgeslagen en geëxcreteerd worden in hogere concentraties (dus met veel minder waterverlies). Nadeel van deze omzetting naar ureum is de energiebehoefte. Bij veel amfibieën ziet men dan ook ammoniumexcretie wanneer ze in water vertoeven en ureumexcretie wanneer ze op het land zijn (zo zullen dikkopjes ammonium produceren en volwassen kikkers vnl. ureum).

Bij insecten, landslakken, de meeste reptielen en vogels wordt er dan weer een andere afvalstof geëxcreteerd, m.n. urinezuur. Het voordeel van urinezuur is de andere oplosbaarheid in water waardoor het als een soort halfvaste 'pasta' kan uitgescheiden worden met een absoluut minimale hoeveelheid water. Grote voordeel van de omzetting naar urinezuur is dus het extreem lage waterverlies bij excretie, nadeel is de nog grotere energiebehoefte voor de omzetting. Een bijkomend nadeel is dat urinezuur, wanneer aanwezig in hoge concentraties, kan uitkristalliseren en in deze vorm schade teweeg kan brengen aan bepaalde weefsels zoals in gewrichten (cf. jicht, waarbij de noot kan gemaakt worden dat op fossiele dinosaurusskeletten ook vaak restanten van ernstige jichtaandoeningen te zien zijn).

3.2. Excretiesystemen

Bij landdieren is het een kwestie van metabole afvalstoffen te verwijderen uit het lichaam met een minimale hoeveelheid water. Naast de hierboven besproken verschillende productie en omzetting van afvalproducten, hebben zich evolutionair ook verschillende excretiesystemen ontwikkeld (afhankelijk van species en habitat), die de afvalproducten uitscheiden, maar pas na filtratie en reabsorptie van water. Alle complexere excretiesystemen zijn gebaseerd op eenzelfde principe: een tubulair systeem waarbij het bloed of lichaamsvloeistoffen worden gefilterd, water wordt gereabsorbeerd, toxische stoffen worden gesecreteerd en waarbij tenslotte het filtraat wordt geëxcreteerd. Het complex van tubuli zorgt voor een grote oppervlakte voor uitwisseling van water en (afval)stoffen.

Een typisch primitief excretiesysteem (voorloper van de complexere systemen van gewervelden) bestaat uit zgn. "protonephridia", hetgeen wordt gezien bij platwormen en andere kleine ongewervelden. De protonephridia zijn tubuli die eindigen en 'hangen' in de lichaamsholte en allemaal 'aangesloten' zijn op een centraal afvoerkanaal. Aan het einde van elk protonephridium zit een gecilieerde cel die in staat is om het lichaamsvocht door te laten stromen en te filteren. Het filtraat wordt via het centrale afvoerkanaal geëxcreteerd. Protonephridia zijn in sommige soorten ook in staat om het osmotisch principe te compenseren.

Bij de ringwormen (zoals de regenworm) worden al ingewikkeldere excretiesystemen gezien onder de vorm van zgn. "metanephridia". Elk segment van de regenworm heeft een paar metanephridia waarrond een capillair netwerk zit voor filtering van de lichaamsvloeistoffen. Elk metanephridium heeft (per segment) zijn eigen opening voor excretie van de urine. De metanephridia van de regenworm zijn ook in staat om de urine al dan niet te verdunnen, afhankelijk van de osmoregulatorische noodzaak.

Insecten hebben excretiesystemen die bestaan uit zgn. "tubes van Malpighi" die in de lichaamsholte 'hangen', maar die hun excretieopening niet rechtstreeks naar buiten, maar in het spijsverteringskanaal hebben. Het transportepitheel van de tubes van Malpighi zorgen voor secretie van afvalstoffen, maar filtratie en reabsorptie van water is hier afwezig. In de plaats wordt zeer efficiënt water gereabsorbeerd in het rectum, waar feces en urine samenkomen. Op deze manier kunnen insecten hun afvalstoffen (vnl. onder de vorm van urinezuur) zeer sterk concentreren tot een bijna droge 'pasta'. Het is wellicht dankzij deze efficiënte wijze van waterreabsorptie, dat insecten tot uitermate succesvolle landdieren heeft gemaakt.

Bij gewervelde organismen ontwikkelden zich speciale en complexe excretieorganen, "nieren" genaamd. De basis, een tubulair systeem, blijft bestaan, maar het orgaan bestaat uit een zeer uitgebreid en uitermate goed georganiseerd netwerk van talrijke tubuli, die omgeven worden door een capillair netwerk van bloedvaten. Zo bestaat de menselijke nier uit ongeveer 1,3 miljoen afzonderlijk werkende eenheden, de "nefronen". Het bloed wordt eerst gefilterd in de zgn. "glomerulus", waarna het naar de proximale tubulus migreert. Vervolgens gaat het filtraat naar de "lus van Henle" met een lange dalende en daarna stijgende tubulus. Daarna

komt de distale tubulus, om tenslotte in een systeem van verzamelbuisjes en een centrale afvoerbuis uit te monden. De nierwerking berust op een filtratie van bloedplasma in de glomerulus, waarbij voorurine ontstaat, en een selectieve, gedeeltelijk actieve ingewikkelde resorptie en secretie in het tubulussysteem, die leiden tot het ontstaan van geconcentreerde urine. Het is duidelijk dat de nieren zeer complex gereguleerd worden en in staat zijn om, meestal na fysiologische en hormonale invloeden (feedbacksystemen), de excretie en waterhuishouding van het organisme in een perfecte balans te houden. De nieren zijn duidelijk een (voorlopig) evolutionair eindpunt van de zeer complexe ontwikkelingen en aanpassingen voor een leven in verschillende leefgebieden, waaronder de extreem moeilijke terrestrische habitat. De evolutionaire aanpassingen hierboven beschreven, met als ultieme mijlpaal de ontwikkeling van de nier, heeft de mens in staat gesteld om zich onafhankelijk van het oorspronkelijke zeehabitat te maken. Onze waterhuishouding, osmoregulatie en excretiemechanismen zijn staaltjes van topfysiologie die het ons mogelijk maken om de terrestrische horizonten vlot te verkennen.

Geraadpleegde en aanbevolen literatuur

Biology. NA Campbell, JB Reece. Eight edition 2008, Pearson International, ISBN 978-0-321-53616-7 / 0-321-53616-9

Biology, Life on Earth, with physiology. T Audesirk, G Audesirk, BE Byers. Eight edition, 2008, Pearson International, ISBN 0-13-203882-X

Human Physiology, an integrated approach. DU Silverthorn. Fifth edition 2010, Pearson International, ISBN 10: 0-321-60061-4 / ISBN 13: 978-0-321-60061-5

Biology. RJ Brooker, EP Widmaier, LE Graham, PD Stiling. 2008, McGraw-Hill, ISBN 978-0-07-110200-1

Eckert Animal Physiology, mechanisms and adaptations. D Randall, W Burggren, K French. Fourth edition 2001, WH Freeman and Company, ISBN 0-7167-2414-6