

## CHƯƠNG V. THẬN VÀ SINH LÝ TIẾT NIỆU

### 1. Tiết Niệu

#### 1.1 Khái niệm và ý nghĩa của bài tiết

Trong quá trình trao đổi chất, vật chất dự trữ trong cơ thể không ngừng được biến đổi để giải phóng ra năng lượng, đồng thời sản sinh ra những sản phẩm thừa của quá trình dị hóa. Việc đưa những vật chất thừa hay có hại ra khỏi cơ thể gọi là bài tiết. Bài tiết là điều kiện cần thiết cho hoạt động sống vì sự tích tụ những sản phẩm thừa này có thể làm cho cơ thể trúng độc và chết.

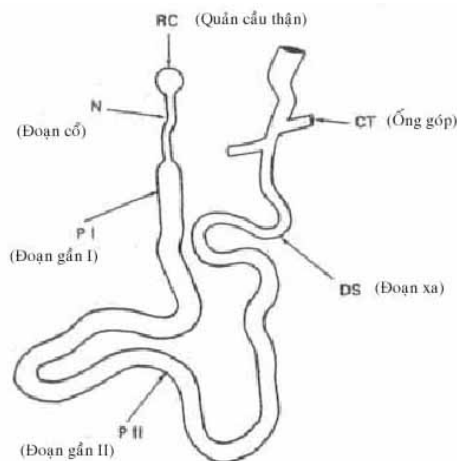
Ở cá, sản phẩm cuối cùng của quá trình trao đổi chất đạm (gọi chung là nitơ phi-protein như ammonia, urea, TMAO...), muối vô cơ và nước thừa chủ yếu thải ra theo nước tiểu. Một số muối vô cơ nào đó và nitơ phi-protein thải qua mang. Cho nên thận là cơ quan chủ yếu thải sản phẩm cuối cùng của quá trình trao đổi chất.

Thận là cơ quan bài tiết quan trọng. Ý nghĩa quan trọng không hạn chế trong việc tham gia bài tiết sản phẩm thừa của quá trình trao đổi chất; đồng thời với việc bài tiết nước và muối, nó còn tham gia vào quá trình trao đổi của nước và muối khoáng. Ngoài ra, trong việc duy trì áp suất thẩm thấu, thành phần muối và nồng độ ion  $H^+$  không thay đổi trong nội môi trường của cơ thể cũng nhờ sự hoạt động tích cực của thận.

#### 1.2 Cấu tạo và chức năng của thận

Thận của cá, giống như các động vật xương sống cao đẳng, được cấu tạo bởi những đơn vị chức năng là nephron hay còn gọi là vi quản thận. Một vi quản thận gồm có: (1) quản cầu thận và (2) phần ống.

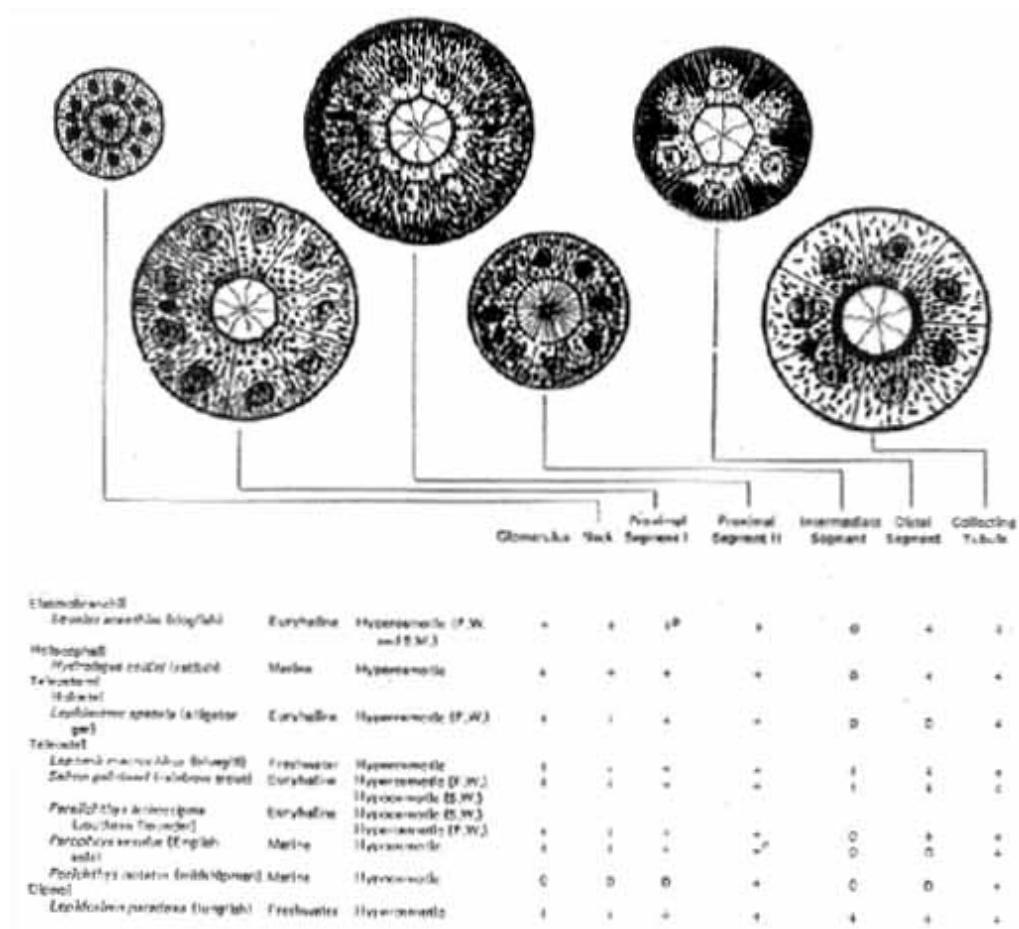
Thận của các loài cá thì rất nguyên thủy so với các động vật cao đẳng trên cạn. Cấu tạo của một đơn vị thận (vi quản thận) bao gồm các miền: quản cầu, đoạn cổ, đoạn gần thứ nhất, đoạn gần thứ hai, đoạn trung gian, đoạn xa, và hệ thống ống góp và ống tập trung. Tùy mức độ tiến hóa và tập tính sống mà vi quản thận của các loài cá có thể sở hữu hoặc thiếu một hay nhiều trong các miền trên. Chức năng của mỗi miền như sau:



H.18 Cấu trúc vi quản thận của cá

- Quản cầu: là một bộ phận có những chức năng điều hòa ban đầu bằng việc cung cấp một dịch lọc mà sau đó có thể được bổ sung một cách chọn lọc bằng sự tiết và tái hấp thu. Quản cầu cũng được xác nhận như một bộ phận để tổng khởi cơ thể nước thặng dư. Chứng minh cho điều này là sự vắng mặt của quản cầu ở nhiều cá xương biển hay tổng quát, các quản cầu cá xương biển tương đối không có sự phân bố mao mạch tốt và tỉ lệ lọc quản cầu (GFR) thấp. Trái lại quản cầu của cá xương nước ngọt có các xoang mao mạch

phân bố rộng với các vách mao mạch rất mỏng và GFR cao. Và ở các hình thức rộng muối, GFR thay đổi theo mùa và tạo ra một sự thích ứng được liên hệ với những sự di cư vào nước ngọt hay mặn.



H.19 Cấu trúc chi tiết vi quản thận của các loài cá

- Miền cổ: là một phần rất nguyên thủy của vi quản thận được cấu tạo bởi nhiều vi nhung mao, hiện diện ở tất cả loài cá ngoại trừ cá xương không quản cầu. Chức năng của nó dường như rất giống với bơm sơ cấp nhờ hoạt động dạng lông, và quan trọng trong việc đẩy các vật chất từ nang quản cầu (nang Bowman) vào trong xoang ống. Đoạn cổ đặc biệt quan trọng trong các hệ thống lọc áp suất thấp như ở tất cả các loài cá. Miền cổ biến mất ở các động vật xương sống cao đẳng, nhưng vẫn còn duy trì ở lưỡng cư.

- Đoạn gần thứ nhất: là một phần nguyên thủy khác của vi quản thận. Về hình thái học, nó tương ứng với ống lượn gần của động vật xương sống cao đẳng. Chức năng của nó có lẽ được liên hệ với sự tái hấp thu các chất hữu cơ như các amino acid, protein kích thước nhỏ, glucose và sự tái hấp thu đồng thẩm thấu (isosmotic) các ion hóa trị 1 ( $\text{Na}^+$  và  $\text{Cl}^-$ ) được lọc. Nó được chứng minh là không cần thiết ở cá có vi quản thận không quản cầu nên cũng thiếu đoạn này. Các chức năng khác có thể là tiết các phân tử hữu cơ như phenol red. Mặt khác sự hiện diện của nó không cần thiết cho sự bài tiết ion hóa trị 2 vì đoạn này vắng mặt ở những cá xương không có quản cầu.

- Đoạn gần thứ hai: đây là miền lớn nhất của vi quản thận của cả hai nhóm cá xương biển và nước ngọt. Vai trò của nó trong việc tái hấp thu các phân tử hữu cơ thì rất nhỏ; mặt khác nó có thể góp phần trong sự tiết các acid hữu cơ. Vì đoạn gần thứ hai tạo thành phần dài nhất của vi quản thận và là phần duy nhất của ống gần ở cá xương biển không quản cầu nên nó có thể đáp ứng chủ yếu cho sự tiết ion hóa trị 2. Nó cũng có thể góp phần trong sự tái hấp thu  $\text{Na}^+$  và tiết  $\text{H}^+$  trong sự cân bằng acid-base của máu.

- Đoạn trung gian: một cách tiêu biểu, nó là miền được cấu tạo bởi nhiều vi nhung mao và có thể tạo thành một phần được chuyên môn hóa của đoạn gần thứ hai. Ý nghĩa chức năng của miền này – mà vắng mặt ở nhiều loài cá xương biển – chưa được xác nhận. Nó có thể là một bơm thứ cấp nhằm góp phần tiếp tục đẩy chất dịch dọc theo ống vi quản thận. Đây là sự thuận lợi ở các hình thức nước ngọt vì sự tái hấp thu nước sẽ là cực tiểu.

- Đoạn xa: hiện diện ở cá xương nước ngọt và vài loài rộng muối, các cá sụn và cá phổi. Hình thái học của nó tương ứng với đoạn xa của lưỡng cư, nhánh đi lên của quai Henlé và các phần của ống xa ở hữu nhũ. Nó đã được xác nhận là có vai trò tái hấp thu  $\text{Na}^+$  tích cực. Sự tái hấp thu  $\text{Na}^+$  này là không đồng thẩm thấu, và ở các hình thức rộng muối tính thẩm nước của miền này có thể thay đổi.

Đoạn xa có thể có vai trò quan trọng trong việc tái hấp thu các ion hoá trị 1 và sự làm loãng nước tiểu ở các hình thức nước ngọt và rộng muối.

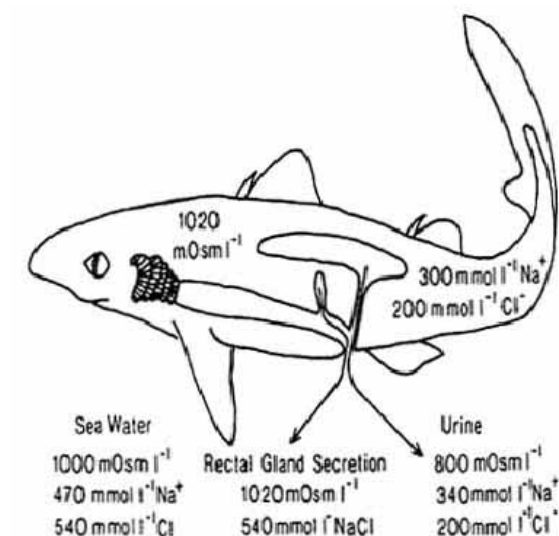
- Ống góp và các ống tập trung: hệ thống ống góp và ống tập trung cho thấy là cần thiết cho việc tạo thành một nước tiểu loãng bởi sự tái hấp thu các ion hoá trị 1 từ dịch lọc. Ống góp có thể có chức năng đào thải  $\text{Na}^+$  do lọc hay ngấm từ các dịch quanh ống.

## 2. Chức Năng Tiết Niệu của Thận Cá

### 2.1 Cá sụn

#### 2.1.1 Cấu trúc của vi quản thận

Các vi quản thận của cá sụn tiêu biểu rất dài và có các quản cầu với hơn  $10.000 \text{ mm}^3$  thể tích quản cầu/ $\text{m}^2$  bề mặt cơ thể. Ống vi quản thận bao gồm đoạn cổ dài, có vách mỏng và có lông mịn; phần đầu của đoạn gần thứ nhất có cùng đường kính như đoạn cổ có niêm mạc, phần sau có đường kính lớn hơn; đoạn gần thứ hai có đường kính lớn; ống xa bao quanh miền cổ không có niêm mạc và tận cùng bằng ống góp.



H.20 Đặc điểm NĐTT của cá sụn biển

## 2.1.2 Chức năng của thận

### • Cá sụn biển

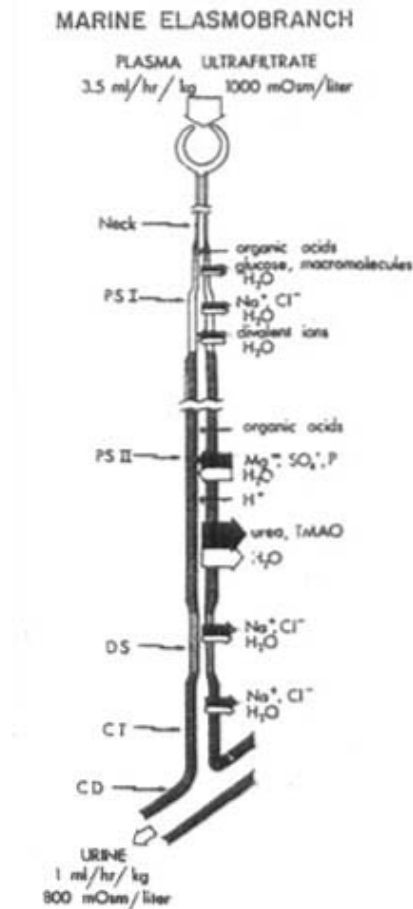
Tất cả cá sụn biển duy trì tình trạng nồng độ thẩm thấu của máu cao hơn (hyperosmotic) đối với môi trường biển của chúng. *Nồng độ thẩm thấu cao do sự kết hợp của một nồng độ điện phân máu tổng cộng giống như hay cao hơn một chút so với cá xương biển với sự giữ lại urea và trimethylamine oxide (TMAO) trong máu ở nồng độ vượt hơn so với bất cứ nhóm động vật khác.* Kết quả nước đi vào cơ thể bởi sự thẩm thấu như xảy ra ở cá xương nước ngọt. Các chất điện phân cũng có khuynh hướng đi vào bởi sự khuếch tán vì nồng độ của muối trong máu, đặc biệt  $\text{Na}^+$  và  $\text{Cl}^-$ , thì kém hơn ở nước biển. Ở trạng thái này cá sụn biển tương tự cá xương biển. Các cá sụn biển, ít nhất về lý thuyết, không cần uống nước như phần lớn cá xương biển. *Cơ quan bổ sung cho thận để loại bỏ muối là tuyến trực tràng hoạt động thay đổi và gián đoạn, tạo thành một chất dịch không màu, cùng NĐTT với huyết tương, thiếu một số lượng ý nghĩa về urea và chứa NaCl gần gấp đôi nồng độ của nó trong huyết tương.*

Tỉ lệ lọc quản cầu (GFR) ở cá sụn biển giới hạn từ 0,2-12 mL/giờ/kg và trung bình vào khoảng 0,4 mL/giờ/kg. GFR thì cao hơn nhiều đối với cá xương biển và tiến gần đến cá xương nước ngọt tiêu biểu.

*Các quản cầu hở với bề mặt lọc rất lớn của chúng cho thấy ngay cả những tỉ lệ lọc được quan sát này ở cá sụn biển thì thấp hơn nhiều so với những khả năng lọc cực đại.* GFR thay đổi rất lớn và có thể ngừng hoàn toàn trong vài giờ sau khi cá bị bắt hay bị thương. *Tỉ lệ lọc có thể được kiểm soát bởi hoạt động quản cầu gián đoạn, có nghĩa là bởi số lượng các quản cầu hoạt động ở một thời điểm nào đó.*

Nước tiểu của cá sụn biển luôn luôn có NĐTT thấp hơn máu (hypoosmotic), kém đậm đặc hơn máu khoảng 50-250 mosm/L. Thật ra độ lệch thẩm thấu qua ống được thiết lập ở cá sụn biển thì gần như lớn và có thể cao hơn độ lệch ngang qua các ống của thận cá xương nước ngọt

Khi được xử lý nhanh với nước biển pha loãng hay với kích thích của việc bắt giữ, cá sụn biển có thể giảm NĐTT nước tiểu ngay cả khi độ lệch thẩm thấu đạt tới 500 mosm/L. *Như vậy tính thấm của ống có thể được điều chỉnh và khả năng này, trong sự kết hợp với những điều chỉnh về tỉ lệ lọc quản cầu, tạo cho cá sụn có thể đáp ứng với những thay đổi của sự đi vào của nước ngang qua bề mặt cơ thể (thải bất kỳ lượng nước thừa xâm nhập từ môi trường bên ngoài).*



H.21 Hoạt động của VQT ở cá sụn biển

Sự tiến hóa của thận cá sụn như một bộ phận bài tiết nước đã tạo ra vấn đề bảo vệ những chất hòa tan có giá trị trong máu, đặc biệt các muối được lọc bởi quần cầu. Không giống với cá xương nước ngọt mà sự mất muối ngang qua bề mặt cơ thể cũng nhiều như bởi sự lọc của thận, cá sụn biển có khuynh hướng thu nhận muối từ môi trường biển xung quanh chúng bởi vì gần như tất cả các chất điện phân chính ở biển đậm đặc hơn ở các dịch cơ thể của chúng. Do đó vai trò của thận được xem như một cơ quan bình tuyến và điều hòa lâu dài các chất điện phân của máu. Như vậy có thể tiên đoán thận cá sụn biển có thể điều hòa mỗi loại ion một cách độc lập.

$Na^+$ ,  $K^+$ ,  $Ca^{2+}$  và  $Cl^-$  được tái hấp thu từ dịch lọc. Burger (1967) cho rằng sự tái hấp thu ống của  $Na^+$  là tích cực và của  $Cl^-$  là thụ động.

$Mg^{2+}$ ,  $SO_4^{2-}$  và  $HPO_4^{2-}$  được vận chuyển tích cực từ máu quanh ống đến xoang ống bởi những cơ chế tiết cần năng lượng. Số lượng tiết  $Mg^{2+}$  và  $HPO_4^{2-}$  xảy ra bình thường thấp hơn nhiều so với khả năng của thận.

Ở dogfish, *Squalus acanthias*, nước tiểu bị acid hóa ở phần lượn gần của ống. Việc tiêm những dung dịch acid hay kiềm tính vào trong máu của dogfish tạo ra sự rối loạn cấp tính của pH máu động mạch nhưng hầu như không thay đổi pH nước tiểu, mà vẫn giữ cố định ở khoảng 5,7 (5,4-6,0). Hodler và ctv. (1955) tìm thấy rằng việc xử lý nội tĩnh mạch với chất ức chế enzyme carbonic anhydrase là acetazolamide (Diamox) không làm biến đổi pH nước tiểu; chỉ ra rằng sự bài tiết  $H^+$  của thận không tùy thuộc vào carbonic anhydrase. Thận cá sụn biển không có vai trò quan trọng trong việc điều hòa ion  $H^+$ , mà những rối loạn cân bằng acid-base của máu được điều chỉnh bởi mang của cá thông qua hoạt động bài tiết  $H^+$  và  $HCO_3^-$  trực tiếp.

Phần lớn cá sụn biển dường như tương đối không khác nhau về những thay đổi trong hàm lượng urea và nồng độ thẩm thấu tổng cộng của máu, và sức chịu đựng rộng lớn này có thể giải thích tại sao quá nhiều cá sụn là rộng muối.

Cả hai urea và TMAO luôn luôn được tái hấp thu chống lại độ lệch về nồng độ của chúng nhưng không phải được loại trừ hoàn toàn khỏi nước tiểu.

Kempton (1953) khảo sát sự liên hệ giữa urea huyết tương được lọc và sự tái hấp thu urea ở cá smooth dogfish nhận thấy sự tái hấp thu urea tổng cộng và sự tái thu urea/mL lọc dịch thay đổi tỉ lệ nghịch với nồng độ urea huyết tương. Sự tái hấp thu của urea đôi khi hoàn toàn ở những nồng độ urea huyết tương thấp (tới 99% urea được lọc được tái hấp thu), thấp hơn ở những nồng độ urea huyết tương cao nhất (chỉ có 70% được tái hấp thu). Nhưng như một qui luật, một lượng thừa tương đối cố định khoảng 1-2 mg (0,35-0,7 mmoles) urea/mL lọc dịch không được tái hấp thu.

#### • Cá sụn nước ngọt

Smith (1931a) nghiên cứu trên loài sawfish nước ngọt (*Pristis microdon*) nhận thấy lượng nước tiểu trung bình là 10,4 (6,3 – 19,2) mL/kg/giờ. Những giá trị này lớn hơn nhiều so với lượng nước tiểu của cá xương nước ngọt bình thường cùng kích thước. Tỉ lệ lọc quần cầu (GFR) không được đo nhưng chắc chắn lớn hơn lượng nước tiểu.

Nồng độ thẩm thấu của nước tiểu là 55 mosm/L, bằng 10% NDTT của máu 550 mosm/L. Urea là chất thẩm thấu nước tiểu ưu thế (trung bình 14 mmoles/L), các nồng độ

(mmoles/L) trung bình của các chất điện phân nước tiểu được đo bởi Smith (1931a) là:  $\text{Cl}^-$ : 6,3;  $\text{PO}_4^{3-}$ : 6,9;  $\text{SO}_4^{2-}$ : 0,3;  $\text{K}^+$ : 2,2;  $\text{Na}^+$  không được đo nhưng ít nhất cũng bằng  $\text{Cl}^-$  trong nước tiểu để cân bằng tổng số anion. *Sodium, chloride và urea được tái hấp thu chống lại những độ lệch nồng độ lớn.* Smith (1931a) quan sát thấy rằng việc tiêm  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  vào trong máu tuần hoàn tạo ra một sự gia tăng lớn về sự bài tiết sulfate, nồng độ nước tiểu gia tăng từ 0,3-87 mmoles/mL. *Điều này chỉ rằng sawfish nước ngọt với các ống thận có khả năng để tiết sulfate mạnh mẽ (và hoàn toàn có thể đối với những ion hóa trị 2 khác) trong cùng phương thức của cá sụn biển.*

### • Tóm lại

Ngoại trừ urea hiện diện trong huyết tương và nước tiểu, chức năng của thận cá sụn (biển và nước ngọt) thì không khác nhau nhiều với những cá xương nước ngọt. Đặc biệt là sự tương đồng căn bản của chức năng thận ở cá sụn biển và cá sụn nước ngọt: cả hai là hyperosmotic đối với môi trường của chúng. Trong cả 2 nhóm cá, GFR thì cao và urea được tái hấp thu lớn lao từ nước tiểu. Cả 2 cá sụn biển và những đồng loại nước ngọt của chúng tái hấp thu  $\text{Na}^+$  và  $\text{Cl}^-$  chống lại những độ lệch về nồng độ và cả hai tạo thành nước tiểu hypoosmotic đối với máu. Hơn nữa, thận cá sụn nước ngọt có thể tiết các ion hóa trị 2 hiệu quả như thận cá sụn biển khi cần thiết. Những khác nhau về chức năng thận giữa hình thức nước ngọt và biển dường như chủ yếu là số lượng hơn là chất lượng, và sự xâm nhập vào nước ngọt của những cá sụn biển có lẽ không cần thiết những thay đổi gì đó chức năng của thận.

## 2.2 Cá xương nước ngọt

### 2.2.1 Cấu trúc của vi quản thận

#### *Cấu trúc của VQT có quản cầu ở cá xương nước ngọt*

Vi quản thận của cá xương nước ngọt tiêu biểu bao gồm các miền sau: (1) một thể thận (thể Malpighi) có chứa một quản cầu được phân bố mao mạch tốt, (2) miền cổ có lông mịn với chiều dài có thể thay đổi, (3) một đoạn gần thứ nhất với riềm bàn chải, (4) một đoạn gần thứ hai với riềm bàn chải kém phát triển, (5) một đoạn trung gian nhỏ mà sự hiện diện có thể thay đổi, (6) một đoạn xa, và (7) hệ thống ống góp.

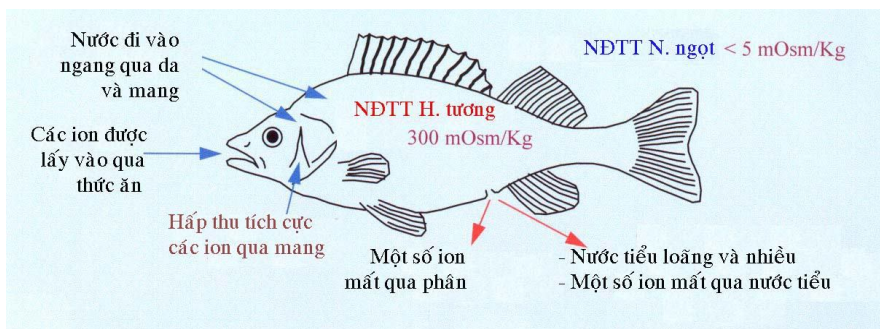
Những sự khác nhau chính giữa các loài cá về vi quản thận thường liên quan đến đoạn cổ, đoạn trung gian và đoạn xa: chúng khác nhau về sự hiện diện hay không, dài hay ngắn, có hay không có lông mịn.

### 2.2.2 Chức năng của thận ở cá xương nước ngọt

Cá xương nước ngọt cùng với tất cả các động vật nước ngọt là những động vật điều hòa hyperosmotic. *Sự nhạy cảm và điều hòa thành phần ion của máu được thực hiện bởi các hệ thống ngoại thận như mang cá.* Thận chủ yếu gìn giữ các chất điện phân được lọc. Nước tiểu thì loãng, thường gần như không có  $\text{Na}^+$  và  $\text{Cl}^-$  và thể tích của nó phải cân bằng với số lượng nước đi vào trong cơ thể từ môi trường loãng của động vật. Hai đặc trưng của ống thận là cần thiết đối với hoạt động hiệu quả của chức năng thận là: (1) một cơ chế tái hấp thu ion đơn hóa trị có hiệu quả, hoạt động trong sự liên kết với (2) một tính thấm thấu ống thận đối với nước của huyết tương được lọc.

## Sự lọc quản cầu và lượng nước tiểu

Lượng nước tiểu ở cá xương nước ngọt dĩ nhiên lớn hơn cá biển. Lượng nước tiểu thường được xem tương đương với tính thấm tổng cộng của bề mặt cơ thể đối với nước. Các yếu tố mà từ đó giúp xác định tính thấm nước qua bề mặt cơ thể cũng giúp xác định lượng nước tiểu.



H.22 Đặc điểm NĐTT của cá xương nước ngọt

Lượng nước tiểu và GFR có liên hệ chặt chẽ và thường là tương quan thuận; bởi vì một tỉ lệ gần như cố định của nước được lọc bởi quản cầu được tái hấp thu bởi các ống. Sự liên hệ chặt chẽ bởi lượng nước tiểu và GFR chứng tỏ sự hoạt động gián đoạn của quản cầu thận, vì khó mà giải thích bằng phương thức khác nào đó về những thay đổi lớn lao về GFR và lượng nước tiểu với sự thay đổi rất ít hay không có trong thành phần muối của nước tiểu và sự tái hấp thu nước gián đoạn. Vấn đề cần nghiên cứu là sự gián đoạn này là sự thay đổi về số lượng của quản cầu hoạt động hay sự thay đổi hoạt động đồng dạng khắp các vi quản thận.

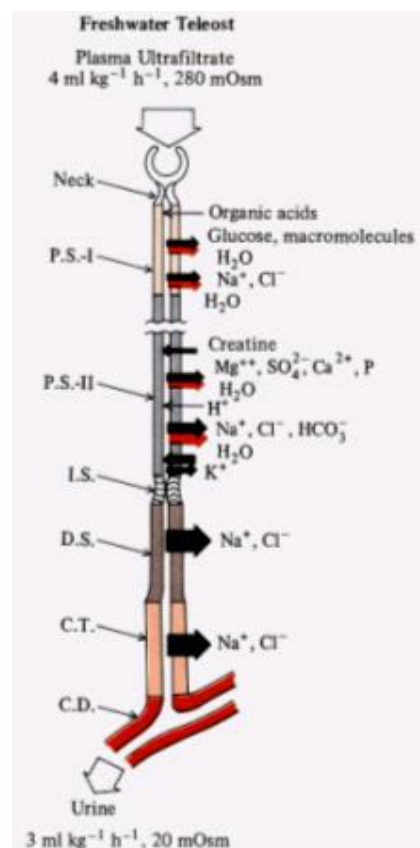
### Chức năng của ống

\* Sự tái hấp thu các chất điện phân

Một khi dịch siêu lọc huyết tương đi vào phần xoang của vi quản thận nó bắt đầu di chuyển xuống ống, được hướng dẫn bởi áp lực lọc thuần túy được xác nhận là lực đẩy chủ yếu, nó được bổ sung bởi hoạt động của các lông mịn hay sự co thắt giống như nhu động của các đoạn ống cấu tạo bởi các tế bào cơ trơn.

$\text{Na}^+$  và  $\text{Cl}^-$  được tái hấp thu gần như hoàn toàn từ dịch siêu lọc.

$\text{Na}^+$  được tái hấp thu tích cực từ các xoang ống trong sự kết hợp thụ động của  $\text{Cl}^-$ .  $\text{K}^+$  có thể kinh qua vừa tiết thực sự hay sự tái hấp thu thực sự chống lại độ lệch nồng độ của nó. Nồng độ trong nước tiểu của  $\text{K}^+$  và  $\text{Na}^+$  thay đổi thuận nghịch ở cá sucker trắng



H.23 Hoạt động của VQT ở cá xương nước ngọt

(*Catostomus commersonii*). Sự kiện này được giả thiết có sự hiện diện của một bơm trao đổi ion  $\text{Na}^+$  đối với  $\text{K}^+$ . Một sự giải thích khác đối với sự liên hệ bên trong của  $\text{Na}^+$  và  $\text{K}^+$  là rằng nếu tính thẩm của các thượng bì ống đối với  $\text{Na}^+$  cao hơn đối với các anion nào đó hiện diện trong nước tiểu tạo thành,  $\text{K}^+$  có thể thay thế cho  $\text{Na}^+$  để cân bằng điện thế anion tổng cộng, khi  $\text{Na}^+$  được tái hấp thu đặc biệt cao.

*$\text{Mg}^{2+}$  và  $\text{Ca}^{2+}$  được tái hấp thu mạnh mẽ chống lại sự sai biệt về nồng độ của chúng. Sự tái hấp thu tích cực của các chất điện phân từ lọc dịch xảy ra ít nhất một phần không có sự kết hợp thẩm thấu của nước; như vậy đoạn xa và hệ thống ống góp phải gần như không thấm đối với nước.*

#### \* pH của nước tiểu

Nước tiểu cá xương nước ngọt là đặc trưng acid như trong các cá xương biển. Không giống cá xương biển, sự acid hóa ở cá xương nước ngọt liên hệ tới một hệ thống carbonic anhydrase (CA) nhạy cảm với Diamox (acetazolamide) có vai trò quan trọng trong sự tái hấp thu bicarbonate. Trường hợp này cho thấy giống như hũu nhũ, hệ thống nhạy cảm Diamox định vị trong đoạn gần II. Nếu carbonic anhydrase bị ức chế bởi Diamox, sự tái hấp thu của  $\text{HCO}_3^-$ ,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$  và  $\text{Cl}^-$  bị giảm (nồng độ trong nước tiểu của chúng gia tăng) và nước tiểu bị kiềm hóa.

#### \* Sự hấp thu glucose

*Đoạn đầu của ống gần được cho rằng có vai trò trong sự tái hấp thu những thành phần hữu cơ của huyết tương được lọc như glucose, amino acid và các đại phân tử.*

Oguri (1968) nhận thấy rằng glucose được tái hấp thu lớn lao nhưng không bao giờ hoàn toàn được loại khỏi dịch lọc của cá xương nước ngọt. Điều này có lẽ do chiều dài tương đối ngắn của đoạn gần I trong phần lớn cá xương nước ngọt. Thường thường những hàm lượng đường trong nước tiểu cao nhất được tìm thấy trong cá có hàm lượng đường máu cao nhất.

#### \* Sự bài tiết của các hợp chất nitơ

*Số lượng nitơ tổng cộng được bài tiết trong nước tiểu của các loài cá khác nhau thay đổi từ 2,5-24,5%. Các nitơ này có nguồn gốc chủ yếu từ thức ăn. Cá được cho ăn, nitơ hữu cơ trong nước tiểu lớn hơn nhiều so với cá nhịn đói. Smith (1929b) đã tìm thấy sự phân bố của vài thành phần chứa nitơ khác nhau trong nước tiểu của 8 loài cá nước ngọt theo thứ tự độ giảm dần: creatine, urea, ammonia, amino acid, uric acid và creatinine. TMAO hiện diện trong nước tiểu của phần lớn cá xương biển thì không tìm thấy trong nước tiểu của cá chép (*Cyprinus carpio*).*

*Ở cá xương nước ngọt, mang là con đường chính qua đó ammonia và urea, các chất thải nitơ chính, được loại khỏi cơ thể. Thận chỉ góp phần loại thải những thành phần nitơ nhỏ bé chẳng hạn như creatine và uric acid.*

#### \* Sự điều chỉnh của thận trong sự bài tiết muối và nước trong môi trường có muối

Trong tự nhiên thận cá xương nước ngọt ít được đòi hỏi để điều chỉnh đối với những thay đổi NĐTT của môi trường. Tuy nhiên nhiều cá nước ngọt có thể tồn tại qua



những thời gian dài trong môi trường muối loãng. Ví dụ cá vàng (*Carassius auratus*) có thể sống trong 1/2 độ mạnh nước biển trong vài tháng. Những điều kiện môi trường này là không bình thường và có thể luôn luôn được tránh nếu cá được chọn một trong các môi trường trên. Điều đáng ngạc nhiên là ngay cả các loài hẹp muối cũng có thể sống trong những điều kiện có muối với NĐTT của môi trường không tương đương hay cao hơn dịch cơ thể của nó và với chất hòa tan trong dung môi chiếm ưu thế là NaCl. *Cá chỉ cần giảm sự sản xuất nước tiểu bởi thận và NaCl đi vào ngang qua mang. Những điều chỉnh chủ yếu này có thể được thực hiện trong thời gian vài phút hay ở phần lớn cá là 1-2 giờ. Đa số cá xương nước ngọt có thể cải tiến kiểu hoạt động về sự điều hòa trong môi trường có muối bằng cách gia tăng nồng độ thẩm thấu của nước tiểu. Sự điều chỉnh này của các ống thận đòi hỏi vài giờ đến vài ngày và không được quan sát trong các thí nghiệm ngắn hạn. Nếu cá xương nước ngọt được cho phép vài giờ hay vài ngày để thích ứng với một môi trường có muối, sự tái hấp thu ống của các ion hóa trị 1 sẽ dần dần giảm xuống.*

Tóm lại, sự điều chỉnh chủ yếu và hiệu quả nhất đối với sự gia tăng NĐTT của môi trường bên ngoài là *sự giảm GFR được thực hiện bởi sự ngừng hoạt động liên tục các quản cầu riêng biệt hay một phần của các quản cầu*. Nếu độ muối bên ngoài đạt gần NĐTT của dịch cơ thể, sự lọc quản cầu ngừng hoàn toàn và các quản cầu bắt đầu teo lại.

## 2.3 Cá xương biển

### 2.3.1 Cấu trúc của vi quản thận

#### - Cấu trúc của VQT có quản cầu

Một đơn vị thận tiêu biểu của một cá xương biển bao gồm các miền sau: (1) tiểu thể Malpighi có chứa các quản cầu, (2) một đoạn cổ có chiều dài thay đổi, (3) 2 hay 3 đoạn gần là thành phần quan trọng của đơn vị thận (đoạn thứ nhất của 3 đoạn này thì tương tự ở mức độ siêu cấu trúc với các ống lượn gần của hữu nhũ), (4) một đoạn trung gian mà sự hiện diện có thể thay đổi giữa đoạn lượn gần I và II, (5) ống góp, và (6) hệ thống ống tập trung.

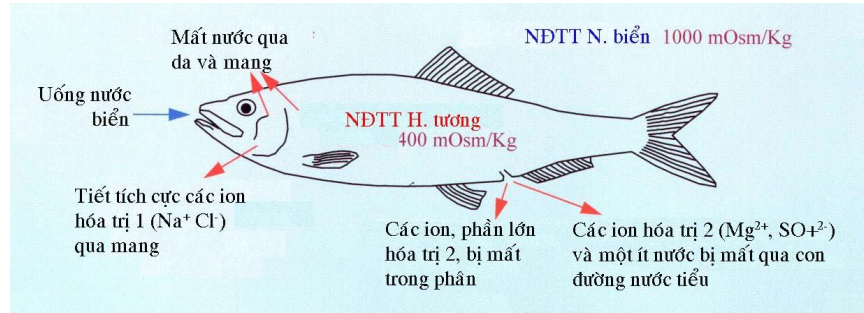
#### - Cấu trúc của VQT không có quản cầu

Cá xương biển có VQT không quản cầu hiện diện ở 6 họ, 13 giống và 23 loài. Vi quản thận chỉ bao gồm hai miền: (1) một đoạn đầu với riềm bàn chải và (2) một hệ thống ống dẫn góp ở cuối. Phần lượn gần của VQT không quản cầu thì giống tương đối với đoạn gần thứ hai của VQT có quản cầu, và hệ thống ống dẫn góp ở cá xương biển có VQT không quản cầu thì rất giống với cá xương biển có VQT có quản cầu.

### 2.3.2 Chức năng của thận ở cá xương biển

Thận của cá xương biển là một cơ quan chuyên môn hóa về chức năng. *Cấu trúc tương đối đơn giản của vi quản thận thiếu đoạn xa (là đặc trưng của nhiều loài rộng muối và gần như ở tất cả các loài cá nước ngọt) với các quản cầu thoái hóa hay vắng mặt là điều cần thiết vì thận hoạt động trong kiểu phức tạp của động vật điều hòa tình trạng NĐTT thấp hơn NĐTT của môi trường (hypoosmotic)*. Chức năng chuyên môn hóa này là bài tiết  $Mg^{2+}$  và  $SO_4^{2-}$ , là những sản phẩm của sự điều hòa thẩm thấu hơn là chất thải của quá trình trao đổi chất. Chúng đi vào ruột từ nước biển được uống một cách cố ý bởi cá như sự thay thế ban đầu lượng nước bị mất do thẩm thấu ngang qua bề mặt cơ thể. Một tỉ lệ nhỏ của

các ion hóa trị 2 được uống (thường < 20%) thấm qua màng nhầy ruột đi vào trong máu. Có những bằng chứng giá trị cho thấy tất cả  $Mg^{2+}$  và  $SO_4^{2-}$  hấp thu được bài tiết duy nhất



H.24 Đặc điểm NĐTT của cá xương biển

bởi thận (Hickman, 1968c). Các ion khác, một cách đáng kể là  $Na^+$ ,  $Cl^-$ ,  $K^+$  và  $Ca^{2+}$ , cũng được hấp thu từ ruột và xuất hiện trong nước tiểu nhưng thận không phục vụ như một phương thức duy nhất cho sự bài tiết của ion nào đó trong số chúng. Bởi vì ưu thế của thận cá xương biển là sự tiết  $MgSO_4$ , các quản cầu đã trở nên cấu trúc dư thừa. Hậu quả là tất cả các mức độ thoái hóa quản cầu đều hiện diện trong những cá xương hẹp muối, từ những cá có quản cầu phân bố mạch tốt đến những cá thiếu tất cả quản cầu. Các cá xương có VQT không quản cầu hoàn toàn được phát tán một cách ngẫu nhiên trong nhiều nhóm cá thuộc các bộ khác nhau; mặc dầu đã tìm thấy tất cả các nhóm cá của các họ nào đó hoàn toàn có VQT không quản cầu.

Trong số các cá xương biển có VQT có quản cầu thì bề mặt lọc tổng cộng hay số lượng và kích thước quản cầu cho thấy cá xương biển tổng quát ít có quản cầu phát triển tốt như cá xương nước ngọt.

\* Chức năng của ống

+ Thành phần nước tiểu

$Mg^{2+}$  là chất điện phân có trong tất cả các loài cá xương biển khác nhau, đó là cation ưu thế, và  $Cl^-$  là anion ưu thế trong nước tiểu. Nồng độ  $SO_4^{2-}$  thường kém hơn phân nửa của  $Mg^{2+}$  nhưng thỉnh thoảng có thể vượt quá  $Mg^{2+}$ .

Nồng độ của  $Na^+$  và  $K^+$  trong nước tiểu bình thường thấp và không phụ thuộc GFR. Phosphate nước tiểu dẫn xuất hoàn toàn từ thức ăn vì nó rõ ràng không có trong nước biển.

Tỉ lệ U/P của  $Ca^{2+}$  luôn luôn lớn hơn 1 nhưng không giống như  $Mg^{2+}$  và  $SO_4^{2-}$ ,  $Ca^{2+}$  được bài tiết bởi những con đường khác không được biết rõ như bởi thận.

+ Sự tiết ion hóa trị 2 của ống VQT

Nồng độ nước tiểu của  $Mg^{2+}$ ,  $SO_4^{2-}$  thì thường lớn hơn nồng độ của chúng trong huyết tương. Tỉ lệ U/P của  $Mg^{2+}$  và  $SO_4^{2-}$  có thể đạt 100-300 chứng tỏ các ion này được tiết tích cực vào trong nước tiểu.

Có ít nhất 2 hệ thống tải ion hóa trị 2, một cho các anion và một cho các cation. Bằng chứng là việc tiêm  $MgCl_2$  vào cơ làm giảm sự tiết  $Ca^{2+}$  và tiêm  $Na_2S_2O_3$  làm giảm sự tiết  $SO_4^{2-}$ .

Tỉ lệ U/P của  $\text{HPO}_4^{2-}$  thường lớn hơn 1 và có thể vượt quá 50 chứng tỏ nó được tiết thuần túy vào trong ống. Sự tiết  $\text{HPO}_4^{2-}$  có lẽ được kết hợp với hàm lượng phosphate khẩu phần và cường độ của sự giải phóng từ dự trữ phosphate mô.

+ Sự tiết ion  $\text{H}^+$

Nước tiểu cá xương biển thường biến động ở giới hạn acid và cơ chế tiết ion  $\text{H}^+$  là một cơ chế độc lập với hệ thống enzyme carbonic anhydrase (C.A). pH nước tiểu cá xương biển Sculpins hầu như hoàn toàn không bị ảnh hưởng bởi sự tiêm phosphate hữu cơ hay bicarbonate hay chất ức chế C.A là acetazolamide cho thấy, tương tự như cá sụn nhưng khác với cá xương nước ngọt, pH nước tiểu của cá xương biển được cố định về phía acid.

+ Sự bài tiết các sản phẩm cuối cùng nitơ

Một vài chất thải nitơ hiện diện trong nước tiểu ở cả hai cá xương biển quân cầu và không quân cầu nhưng những chất này chỉ chiếm tỉ lệ (%) nhỏ của nitơ tổng cộng được bài tiết bởi cá. *Ammonia*, *urea* và *TMAO*, những sản phẩm nitơ cuối cùng chính của cá xương được bài tiết lớn lao qua bề mặt mang. Tuy vậy thật cần thiết để bài tiết những vật chất nitơ có độ khuếch tán kém như *creatinine*, *creatinine* và *uric acid*.

+ Sự tái hấp thu thuộc ống của các chất điện phân

Ở tất cả cá xương biển, các ion hóa trị 1 như  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$  và  $\text{Cl}^-$ , do lọc hay ngấm vào ống, được tái hấp thu tích cực. Ở các hình thức VQT có quân cầu, số lượng của  $\text{NaCl}$  được lọc và được tái hấp thu có thể vượt xa số lượng  $\text{MgSO}_4$  được tiết, và các ion hóa trị 1 được thải chủ yếu qua mang.

+ Sự tái hấp thu thuộc ống của glucose

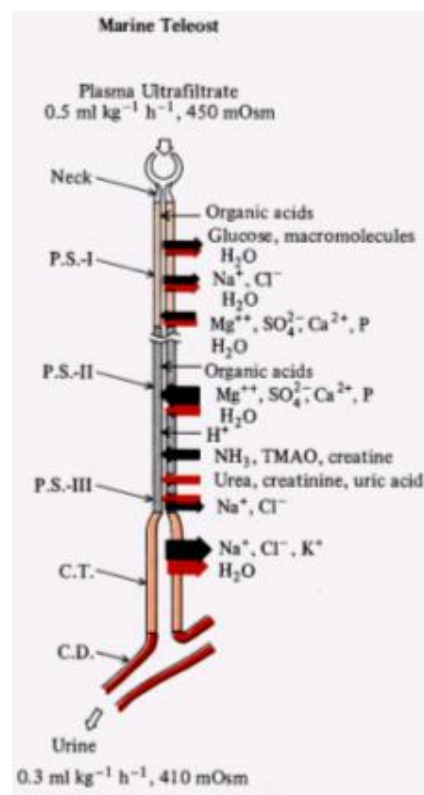
Glucose được tái hấp thu hoàn toàn ở cá xương biển có VQT có quân cầu hay không quân cầu (bình thường vắng mặt hay xuất hiện chỉ với những số lượng vết).

## 2.4 Cá xương rộng muối

### 2.4.1 Cấu trúc của vi quản thận

Vi quản thận của cá Southern flounder (*Paralichthys lethostigma*)

Ở loài này vi quản thận bao gồm các miền sau: một quân cầu được phân bố mạch tương đối nghèo, nhỏ; một đoạn cổ có lông, nhỏ, chiều dài trung bình; một đoạn gần thứ



H.25 Hoạt động của VQT ở cá xương biển

nhất; một đoạn gần thứ hai; một ống xa và một hệ thống ống dẫn góp. Các đoạn xa tương tự với những gì được quan sát ở cá xương nước ngọt hay ở các hình thức tiến hóa hơn bao gồm lưỡng cư.

#### *So sánh*

Sự thay đổi thì gần như rõ ràng ở những *đoạn trung gian và ở đoạn xa*. Đoạn trung gian có thể vắng mặt hay hiện diện hay không xác định được; nhưng một cách tương ứng, *các đoạn trung gian đã được hình thành chỉ với cá di cư xuôi dòng* (di cư ra biển: catadromous) nào đó hay các hình thức rộng muối nước ngọt mà cả 2 dành phần lớn đời sống trưởng thành của chúng ở nước ngọt.

Sự thay đổi tương tự xảy ra đối với đoạn xa. Một điều thú vị là *đoạn xa chỉ thiếu ở các loài rộng muối mà dành phần lớn đời sống của chúng ở môi trường nước biển* (di cư ngược dòng: anadromous); vì các cá xương hẹp muối biển tiêu biểu cũng không có đoạn xa.

#### **2.4.2 Chức năng của thận ở cá xương rộng muối**

*Các cá xương rộng muối có thể tồn tại trong một giới hạn rộng của các nồng độ muối* bằng cách thay đổi dần dần sự điều hòa dịch cơ thể khi được thích ứng đối với cả môi trường hyperosmotic cũng như hypoosmotic. Theo Gunter (1952), *khái niệm này bao gồm cả những hình thức di cư ngược dòng và xuôi dòng nhưng ngoại trừ các loài chỉ đôi khi đi vào các vịnh có độ muối thấp.*

#### **Sự phát triển của thận**

Có khuynh hướng cho rằng vi quản thận cá rộng muối có sự tương đương với cá hẹp muối của môi trường chính. *Nhưng tổng quát cá xương rộng muối có các quản cầu phát triển tốt.*

*Có một sự liên hệ xác định giữa sự phát triển quản cầu và tập tính sống. Cá xương biển rộng muối sống ở môi trường có độ muối thấp, trung bình có số lượng quản cầu nhiều hơn cá rộng muối ở môi trường có độ muối cao.*

*Như vậy, các loài rộng muối tiêu biểu có những tỉ lệ lọc cao hơn một cách có ý nghĩa khi ở nước ngọt so với khi ở biển, tương ứng với giải phẫu học về quản cầu.*

#### **Những điều chỉnh sinh lý đối với thay đổi nồng độ muối**

Phần lớn, nếu không nói là tất cả, các thành phần cấu trúc của vi quản thận cho thấy là tích cực điều chỉnh để tạo ra sự thích ứng trong toàn thể cơ quan (vi quản thận và thận). Những điều chỉnh quản cầu và ống không nhất thiết xảy ra đồng thời hay cùng hiệu quả đối với thay đổi nồng độ muối theo 2 hướng mặc dầu cả hai hầu như chắc chắn được kết hợp bởi một hệ thống điều hòa không xác định rõ. Sự bài tiết nước và các chất điện phân rõ ràng đáp ứng với một sự thay đổi của các hormone và chất trích từ tuyến nhưng ở hiện tại không có một hormone riêng biệt nào được xác định rõ ràng để điều hòa trạng thái chuyên biệt nào đó của chức năng này.

\* Sự lọc quản cầu

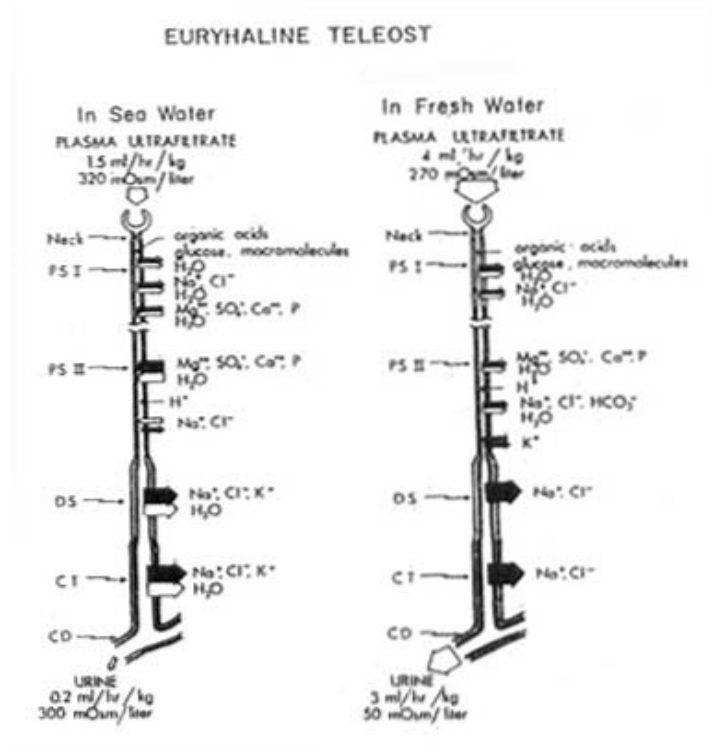
Cá rộng muối đã thích ứng với nước ngọt khi đi vào môi trường biển sẽ giảm GFR và lượng nước tiểu. Biên độ của những thay đổi này khác nhau ở những loài khác nhau. Ở cá chình Nhật Bản (*Anguilla japonica*), sự thích ứng của thận đối với nước biển là một quá trình điều chỉnh 2 giai đoạn. Khi cá chình Nhật Bản nước ngọt được vận chuyển vào trong nước biển, GFR và lượng nước tiểu giảm khoảng 30% tỉ lệ của chúng trong nước ngọt trong vòng 6 giờ. Sau đó khi cá chình đã trở nên thích ứng hoàn toàn với nước biển, GFR hồi phục và có thể tương đương hay thậm chí vượt xa GFR trung bình của cá chình đã được thích ứng với nước ngọt. Ở cùng thời điểm này tính thấm nước của ống gia tăng. Kết quả là lượng nước tiểu tiếp tục giảm trong khi GFR gia tăng vì sự tái hấp thu nước được lọc của ống được gia tăng nhiều hơn tỉ lệ lọc được gia tăng.

Đáp ứng của cá khi đi vào môi trường nước biển là sự giảm tức thời GFR như là một thích ứng nhất thời giúp cho cá giảm sự mất nước, đáp ứng này xảy ra trong vài giờ. Trong thời gian đó tính thấm của thượng bì ống đối với nước gia tăng dần dần vượt quá sự gia tăng GFR. Cá Southern flounder trưởng thành di cư về phía biển trong mùa thu, để trong mùa đông ở thềm lục địa và sau đó trở về môi trường muối loãng của đầm lầy và cửa sông. Ở những cá này GFR có hiện tượng thay đổi theo mùa. Những thí nghiệm với cá flounder cái được bắt và giữ qua năm trong một ao ở cửa sông cho

thấy GFR cao trong mùa hè và rất thấp, thậm chí bằng 0, trong mùa đông (Hickman, 1968a). Đây là một thích ứng có lợi cho cá trong điều kiện tự nhiên khi mùa hè chúng sống trong môi trường có độ muối loãng và mùa đông sống trong môi trường có độ muối cao. Tuy nhiên, không có sự thay đổi theo mùa có ý nghĩa về độ mặn trong ao chứa cá flounder thí nghiệm. Như vậy ngoài yếu tố độ mặn, sự thay đổi hoạt động quản cầu theo mùa còn được điều khiển bởi yếu tố môi trường như nhiệt độ, thời gian chiếu sáng và yếu tố nội sinh như độ thành thực sinh dục.

#### \* Chức năng của ống

Đối với những cá đã thích ứng với môi trường biển khi vào nước ngọt, hai điều chỉnh của ống xảy ra: (1) sự đình chỉ gần như hoàn toàn sự tiết thuốc ống về  $Mg^{2+}$  và  $SO_4^{2-}$ , và (2) sự giảm tính thấm nước thuốc ống. Sự thay đổi thứ nhất gần như tức thời khi cá ngừng uống nước biển, thời gian lâu hơn được đòi hỏi cho sự phát triển tính không thấm nước của ống. Điều này thay đổi đối với những loài khác nhau và những yếu tố khác



H.26 Hoạt động của VQT ở cá xương rộng muối

nhau như kích thước cơ thể, nhiệt độ. Các loài rộng muối rất nhỏ như *Fundulus heteroclitus*, *F. kansae* và *Periophthalmus* sp. dường như chịu đựng đặc biệt của sự thay đổi độ mặn đột ngột. Trong các mẫu nhỏ của cá bơn flounder *Platichthys flesus* được chuyển nhanh chóng từ nước biển vào nước ngọt, nồng độ thẩm thấu nước tiểu giảm chậm rồi nhanh chóng khoảng 6 giờ sau khi chuyển. Sự điều chỉnh hoàn toàn đòi hỏi 3-4 ngày trong loài này. Trong thời gian này, sự điều chỉnh  $\text{Na}^+$  nước tiểu gia tăng đáng kể. Trong các mẫu lớn (1 kg) Southern flounder rộng muối, *Platichthys lethostigma*, thậm chí cần 12-24 giờ để bắt đầu sự tạo thành nước tiểu loãng. Nếu sự vận chuyển vào nước ngọt là đột ngột,  $\text{Mg}^{2+}$  và  $\text{SO}_4^-$  rõ ràng biến mất trong nước tiểu và được thay thế bằng những nồng độ cao của  $\text{Na}^+$  và  $\text{Cl}^-$ , sau đó giảm dần dần khi các ống thận phát triển tính không thấm hiệu quả đối với nước để cho phép sự tái hấp thu các ion hóa trị 1 mà không có sự kết hợp của nước.