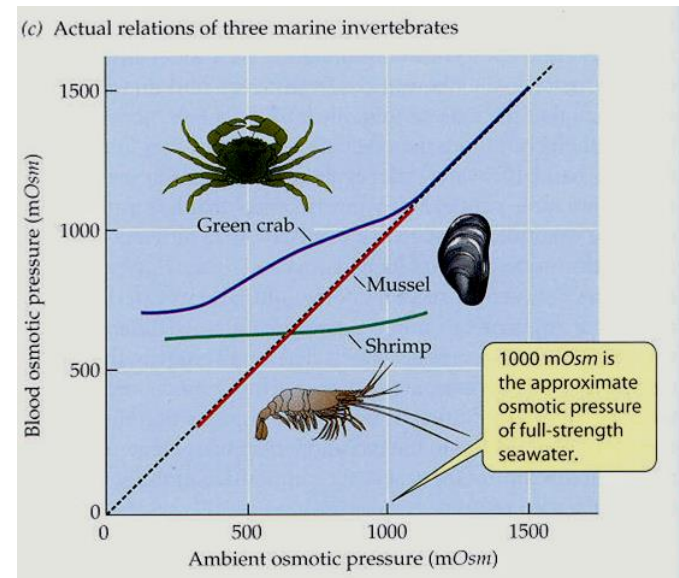
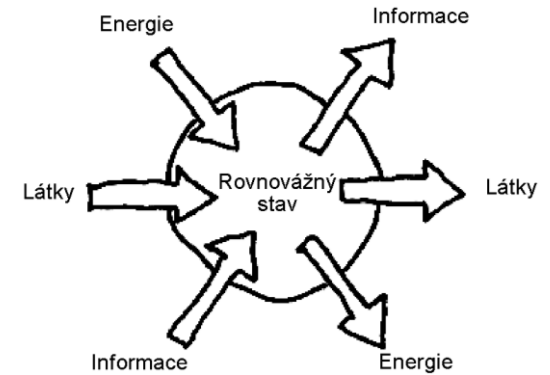


Vylučování a vodní hospodářství

Další z úkolů udržování vnitřního prostředí:

- Koncentrace odpadních a toxických látek
- I užitečné látky mohou škodit
- Koncentrace rozpuštěných látek – osmolalita
- Acidobazická rovnováha - pH
- Navzdory nerovnováze s okolím



Živé organismy obsahují vodní roztoky uzavřené v buňkách (intracelulární) a roztoky extracelulární oddělené od okolí epitelu tělesného povrchu. Objem buněk, a tak i koncentrace látek musejí být udržovány v úzkých limitech.

Problémem je, že správné koncentrace uvnitř těla se mohou lišit od koncentrací vnějších.

Živočichové se snaží zmenšit propustnost svých povrchů a mít toky pod kontrolou. I tak ale musí vynakládat energii na kompenzaci proniklých látek.

Problém je zcela opačný, jedná-li se o souš nebo sladkou vodu.

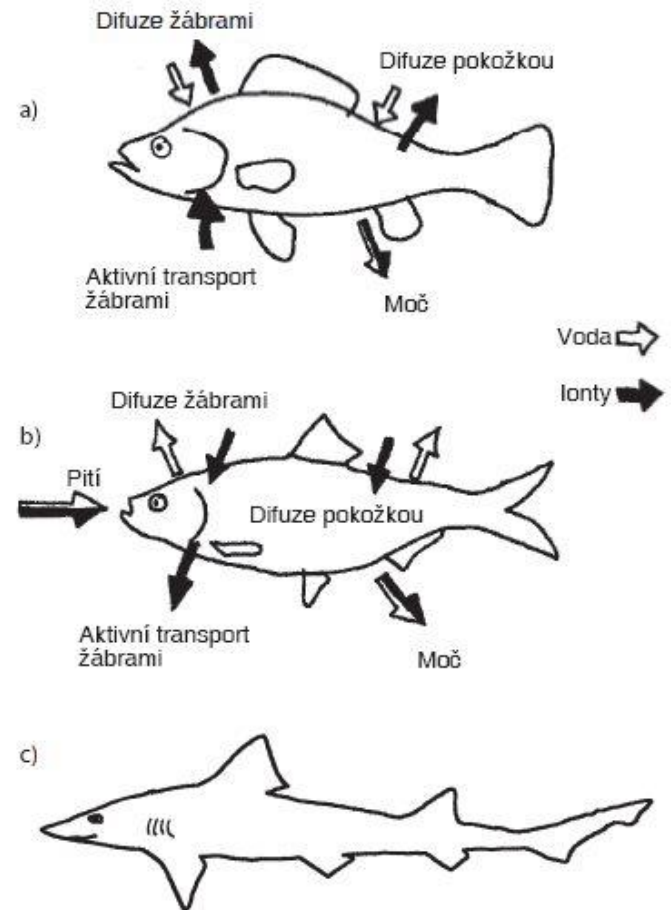
Hospodaření se solemi a vodou u vodních živočichů.

Sladkovodní, hyperosmotičtí

živočichové (a) musejí kompenzovat únik iontů do okolí a naopak pronikání vody do těla. Soli jsou aktivně importovány epitelem žaber. Voda odchází s močí.

Mořští, hypoosmotičtí živočichové

(b) naopak získávají vodu pitím a soli vylučují žábry a močí. Některé paryby (c) jsou díky vysoké koncentraci močoviny izoosmotické.

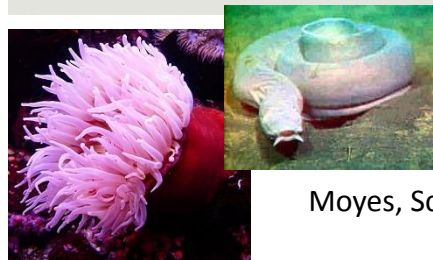
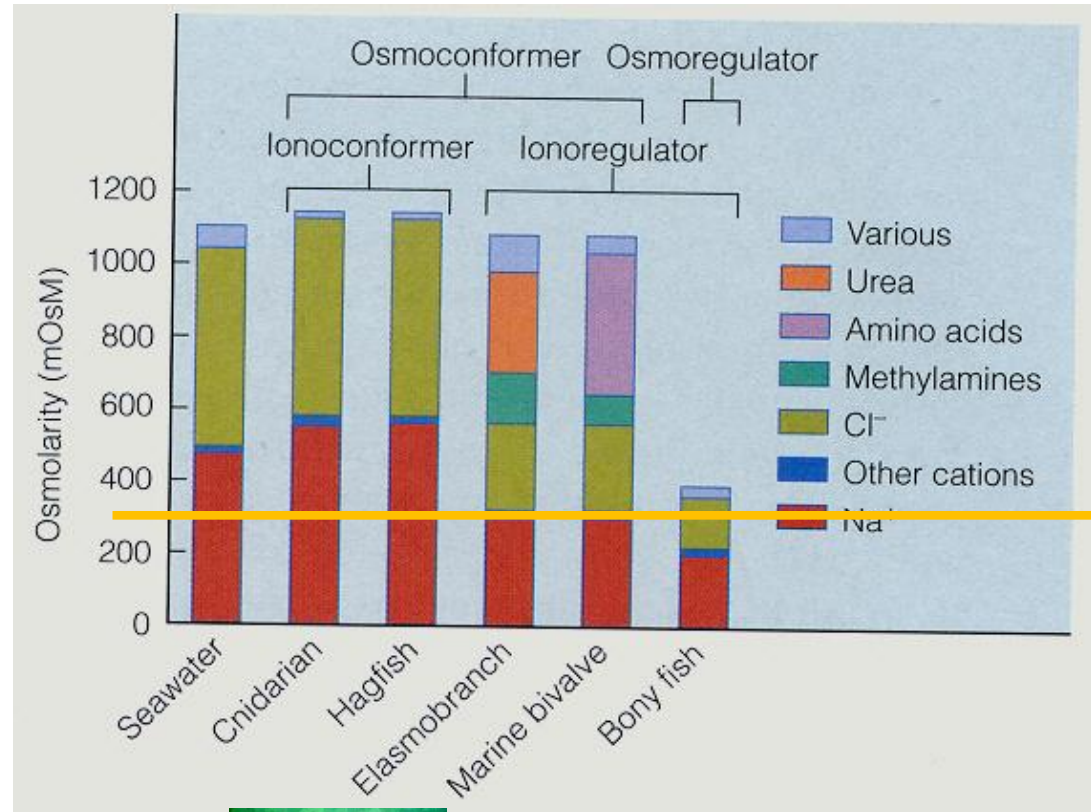


Ionoregulace předchází osmoregulaci.

V extracelulární tekutině většiny dominuje Na a Cl. Mořští ionokonforméři mají složení těchto iontů podobné jako je v mořské vodě.

U osmokonformních ionoregulátorů – měkkýši, žraloci – je velké množství anorganických iontů nahrazeno organickými.

Mořské ryby jsou hypotonické – jako člověk.



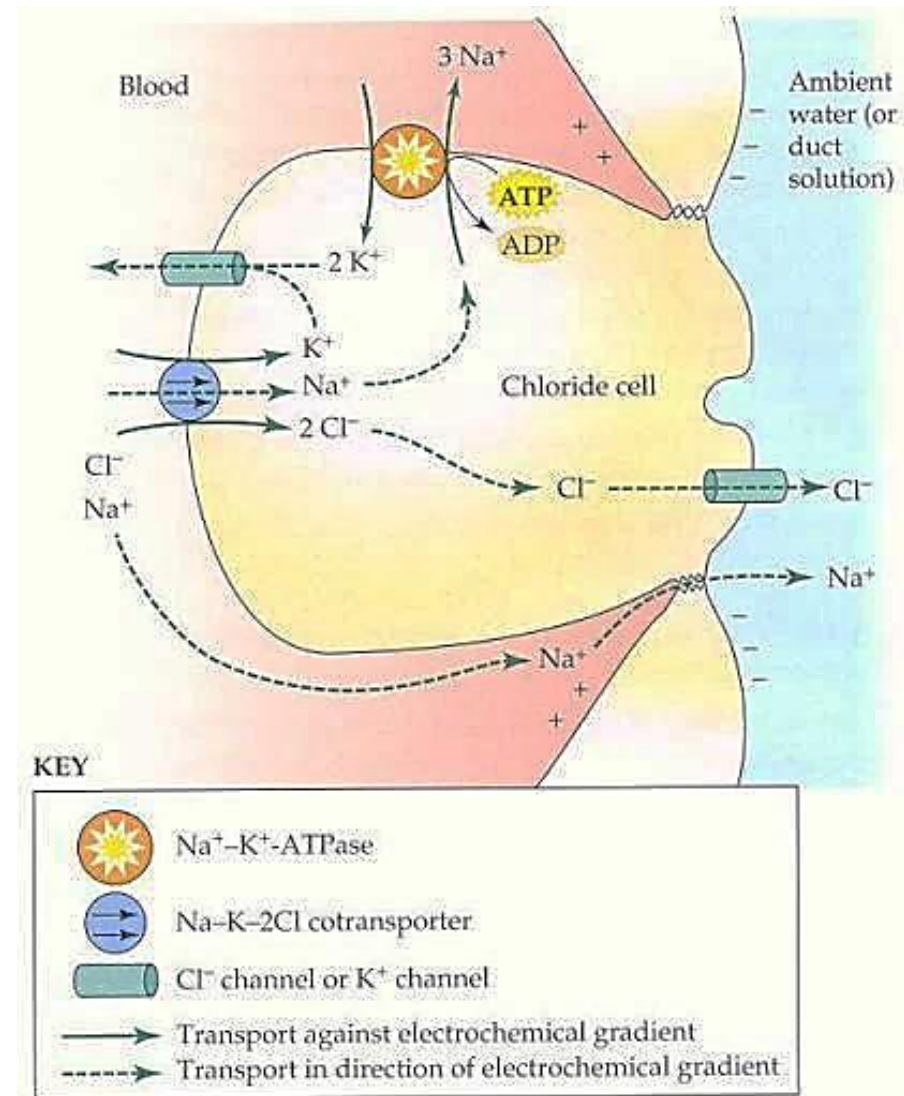
Mořští obratlovci musí soli čerpat ven

NaCl sekrece přes žábra mořské kostnaté ryby – tzv. chloridové buňky.

Stejný model se uplatní jako přídatná sekrece NaCl u žlaz mořských ptáků a želv.

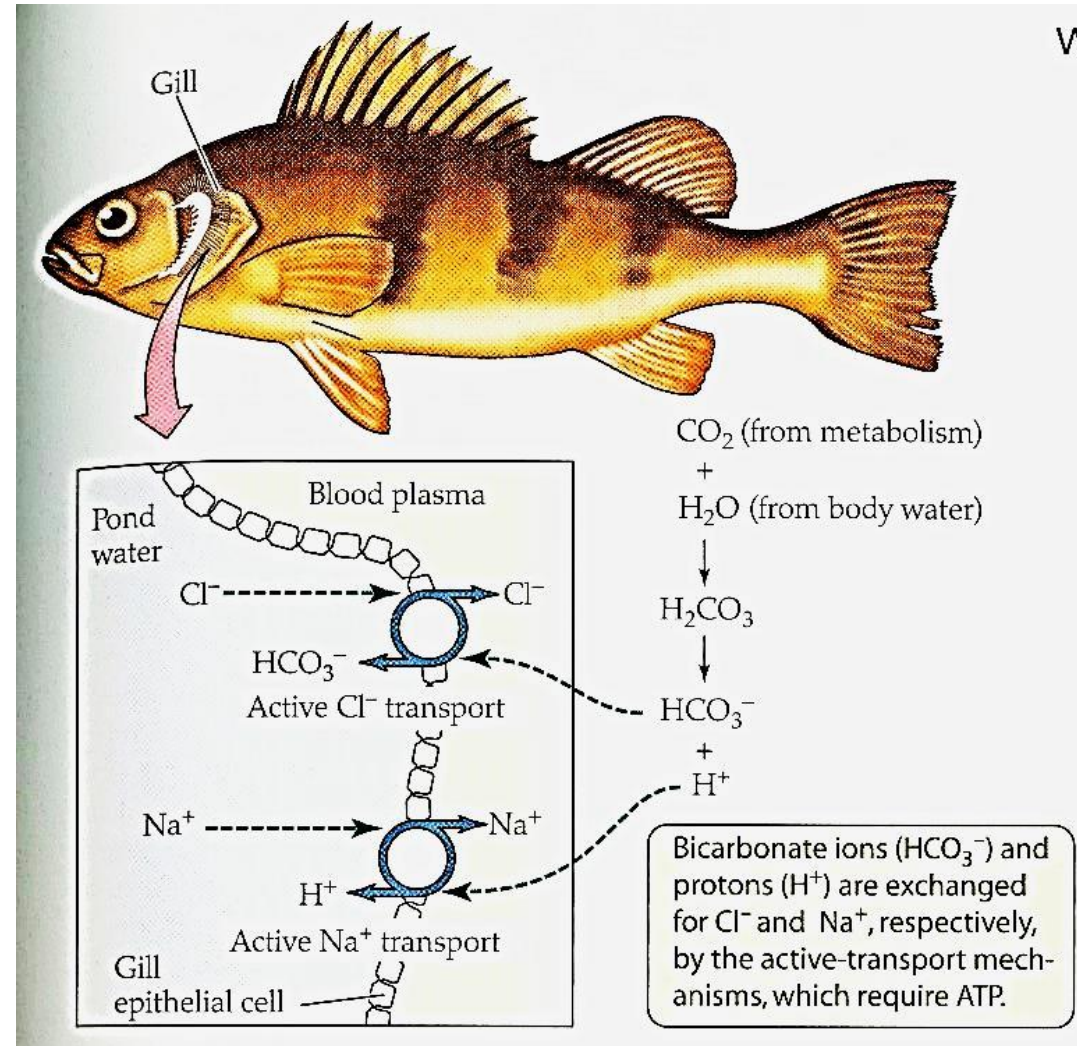


Solná žláza buřňáka



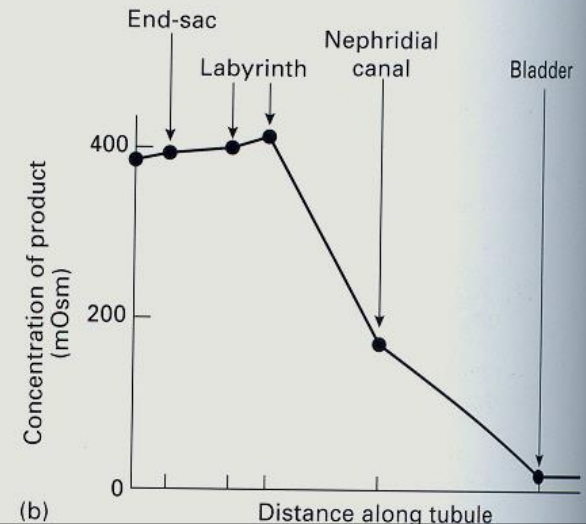
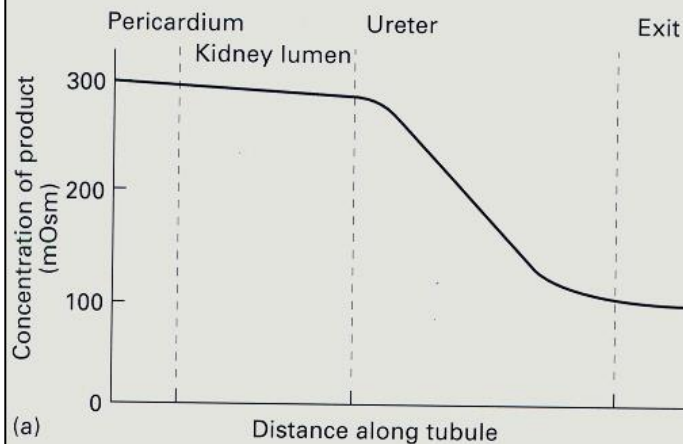
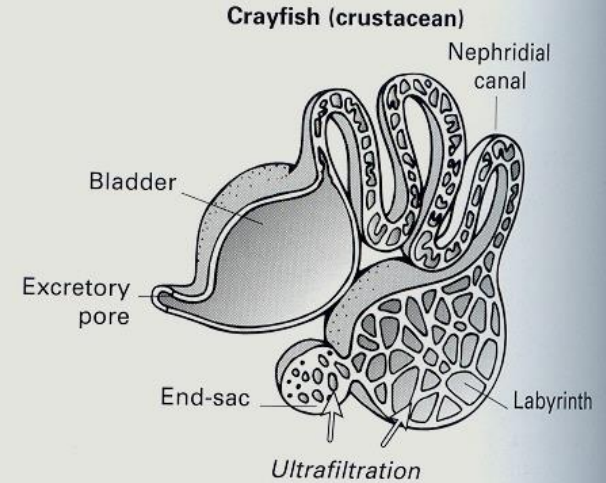
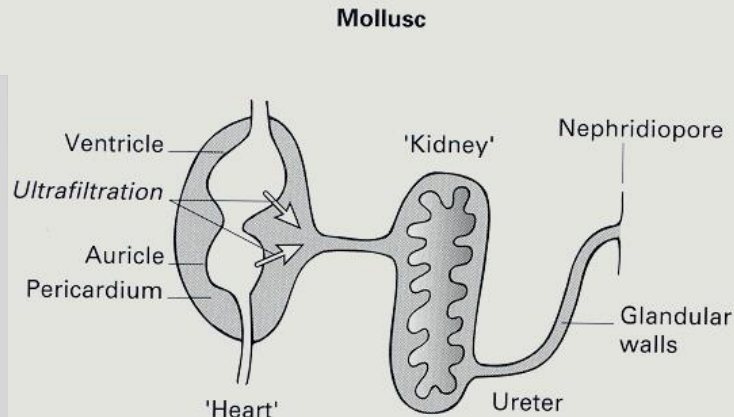
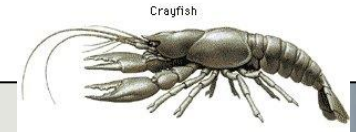
Ve sladké vodě je naopak třeba soli čerpat dovnitř

Aktivní Na^+ a Cl^- transport v epitelu žaber.



Ve sladké vodě je také třeba tvořit naředěnou moč

Jak prochází moč tubulem, její koncentrace klesá



Suchozemská prostředí

Největší výhodou je snadný přístup ke kyslíku. Ohrožující život je ale dehydratace. Skutečně masivní úspěšná invaze na souš se podařila jen dvěma taxonům: členovcům a obratlovcům, kteří dokážou žít i na nejsušších a nejteplejších biotopech planety.

Jsou ovšem i měkkýši, kterým se na suchu daří a někteří dokonce žijí i na pouštích. Jejich adaptace je spíše behaviorální.

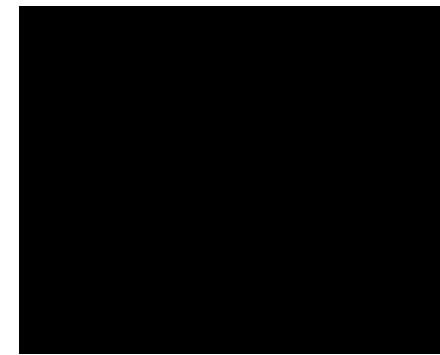
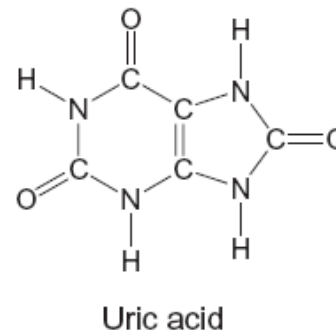
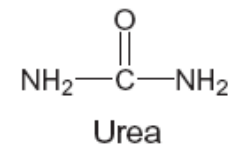
Dusíkatý odpad

Mimo vody a solí je nutno vylučovat koncové a vedlejší produkty metabolismu.

Na rozdíl od sacharidů nebo lipidů, které jsou metabolizovány až na CO₂, bílkoviny a nukleové kyseliny produkují toxické metabolity dusíku.

Molekuly tří nejběžnějších dusíkatých exkretčních produktů - amoniaku, močoviny a kyseliny močové. Nízký poměr H:N pro kyselinu močovou znamená, že na její syntézu bylo spotřebováno méně vody než u močoviny nebo amoniaku (vodíkový atom pochází z vody).

NH₃
Ammonia



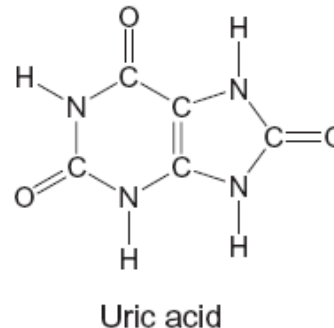
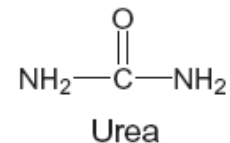
Dusíkatý odpad

Amoniak přerušuje nervový přenos tím, že nahrazuje draslík, také mění lipidový metabolismus, narušuje regulaci volných radikálů.

Je ale velmi dobře rozpustný a dobře prochází membránami a vodní druhy zvířat jej vylučují povrchem těla nebo žábry prostou difúzí (**Amonotelní**). Na každý gram amoniaku je potřeba 400ml vody

Molekuly tří nejběžnějších dusíkatých exkretčních produktů - amoniaku, močoviny a kyseliny močové. Nízký poměr H:N pro kyselinu močovou znamená, že na její syntézu bylo spotřebováno méně vody než u močoviny nebo amoniaku (vodíkový atom pochází z vody).

NH_3
Ammonia

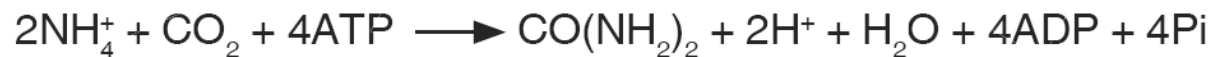
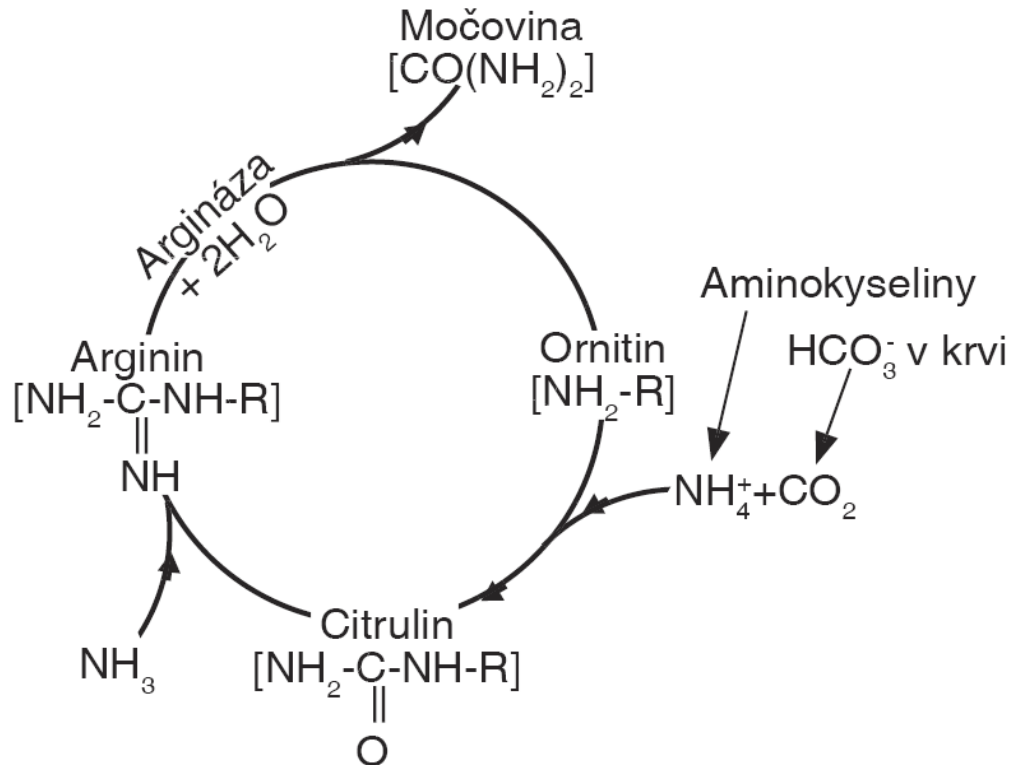


Dusíkatý odpad

Terestriční živočichové mají omezený přístup k vodě. Amoniak je přeměněn na méně toxickou močovinu za spotřeby ATP. Je dobře rozpustná a odchází s močí - **ureotelní**. Objevila se ale v evoluci relativně pozdě, u savců. Převažující drahou syntézy je ornithinový cyklus.

Ornithinový cyklus –
syntéza močoviny -
2,5 ATP/N

V játrech, močovina
putuje krví do ledvin



Problém s amoniakem

Část cyklu probíhá v mitochondriích.

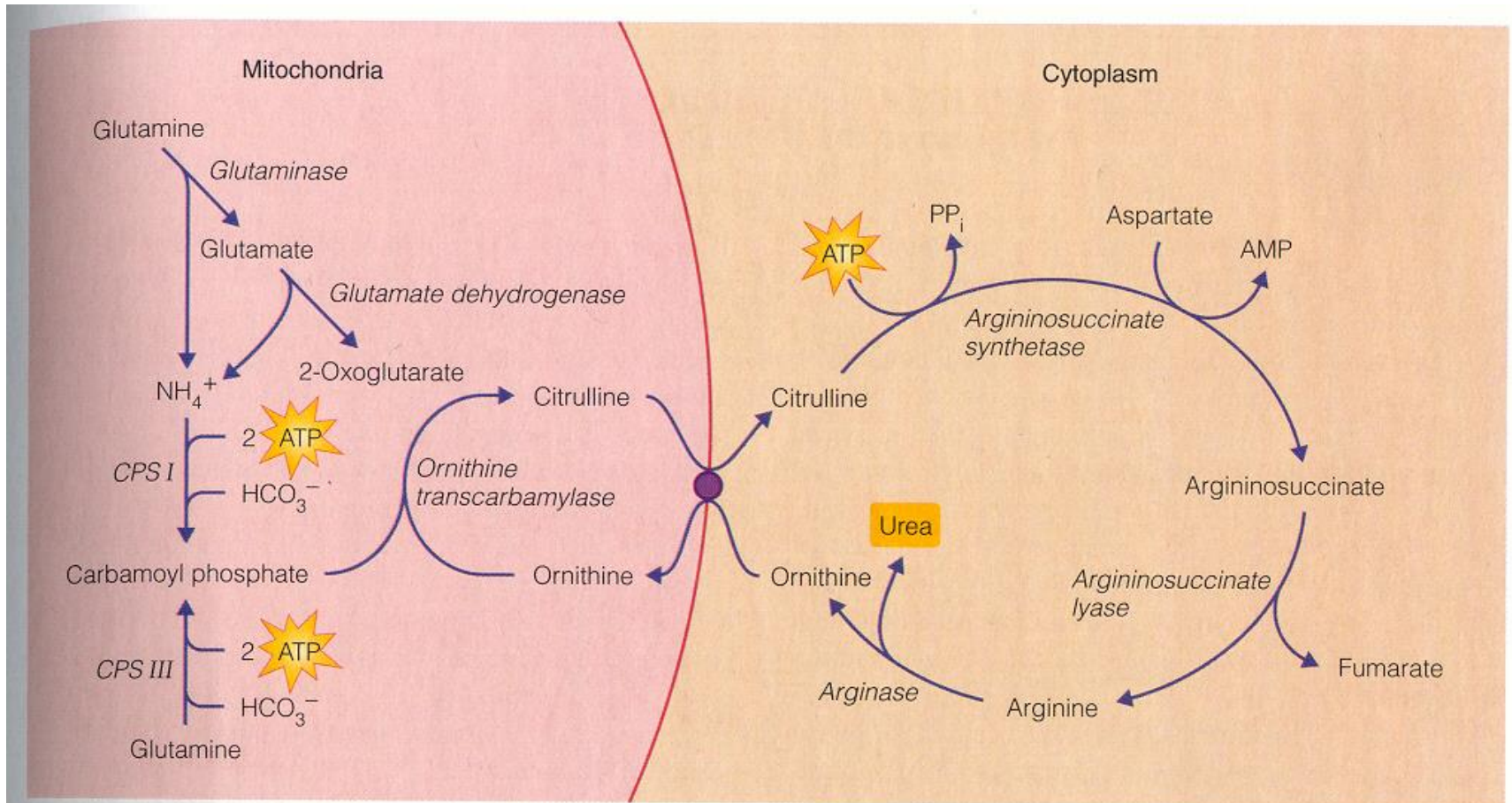


Figure 10.18 Ornithine-urea cycle Amino nitrogen in the form of either glutamine or NH_4^+ is used to produce carbamoyl phosphate, which enters the ornithine-urea cycle.

Problém s amoniakem

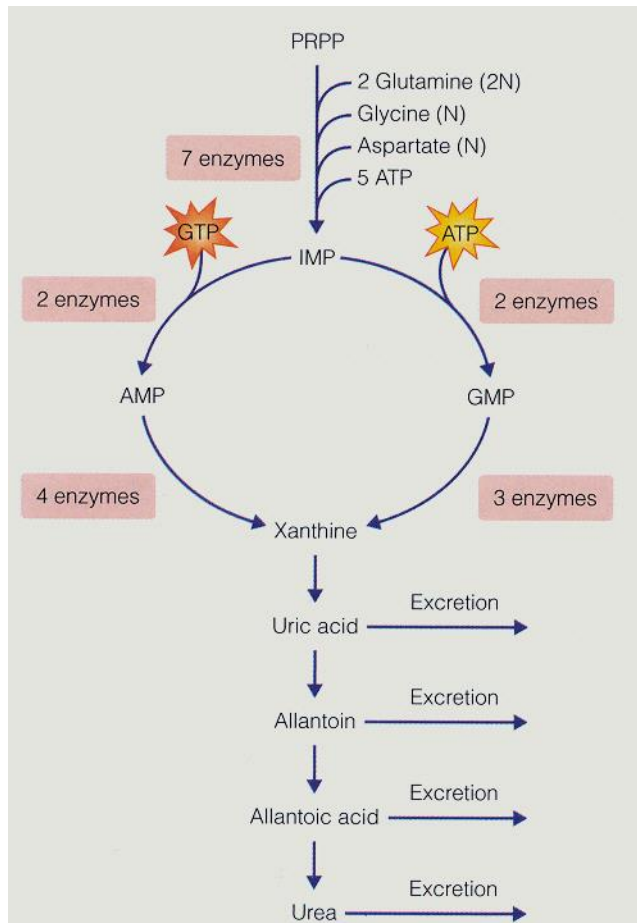
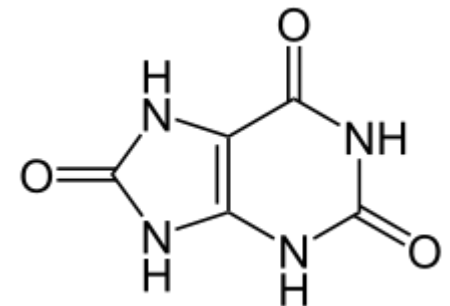


Figure 10.17 Uric acid metabolism A complex reaction network uses high-energy phosphate compounds to use amino acids as substrates to produce various nucleotides, and then break those nucleotides down for excretion. This pathway is also an important route of nitrogenous waste production. Amino acid nitrogen is transferred to uric acid, which, depending on the animal, may be excreted or further metabolized to produce other nitrogenous wastes. PRPP: 5-phosphoribosyl-1-pyrophosphate.

Mírně ekonomičtější je produkce kyseliny močové. – 1,75 ATP/N
Mnoho členovců včetně hmyzu, plazů a ptáků konvertuje amoniak na kyselinu močovou nebo jiné deriváty purinu. Ty jsou velmi nerozpustné a mohou být vylučovány ve vysokých koncentracích s minimálními ztrátami vody ve formě husté pasty - **purinotelní, urikotelní**.



Problém s amoniakem

Energeticky to není zadarmo:

U mouchy tse tse, *Glossina palpalis*, která se živí výhradně na bílkoviny bohatou krví, z každých 100mg potravy musí 47mg padnout na pokrytí energie nutné k exkreci dusíku.

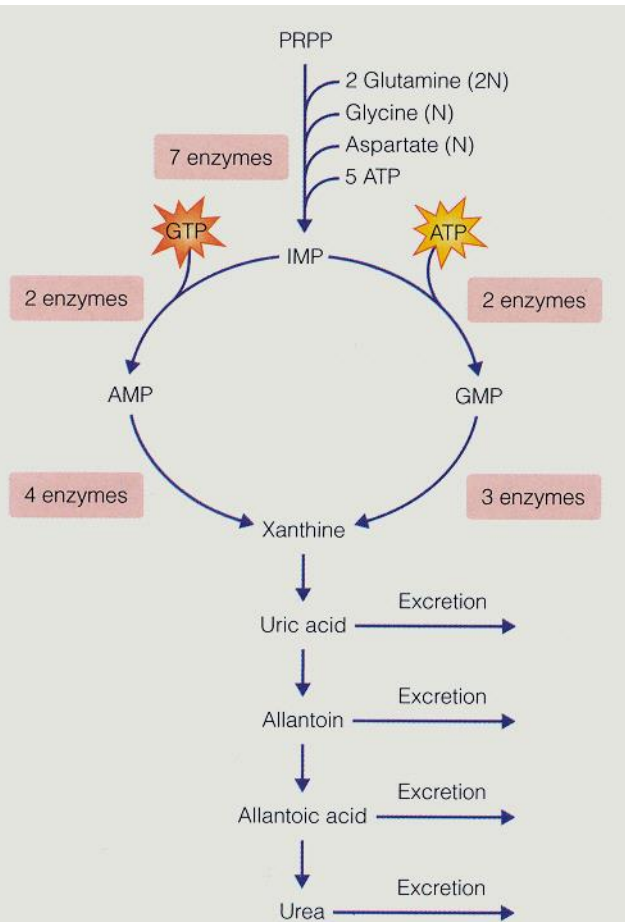
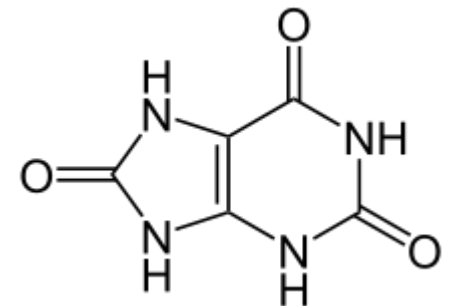
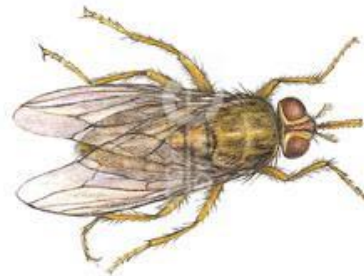
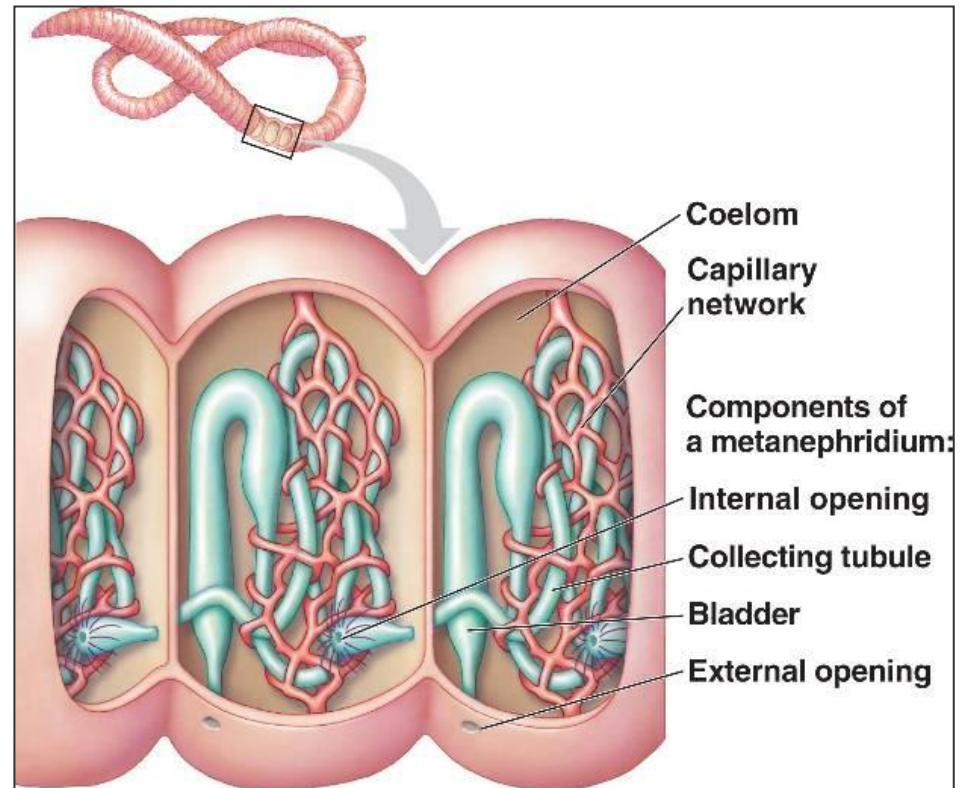


Figure 10.17 Uric acid metabolism A complex reaction network uses high-energy phosphate compounds to use amino acids as substrates to produce various nucleotides, and then break those nucleotides down for excretion. This pathway is also an important route of nitrogenous waste production. Amino acid nitrogen is transferred to uric acid, which, depending on the animal, may be excreted or further metabolized to produce other nitrogenous wastes. PRPP: 5-phosphoribosyl-1-pyrophosphate.



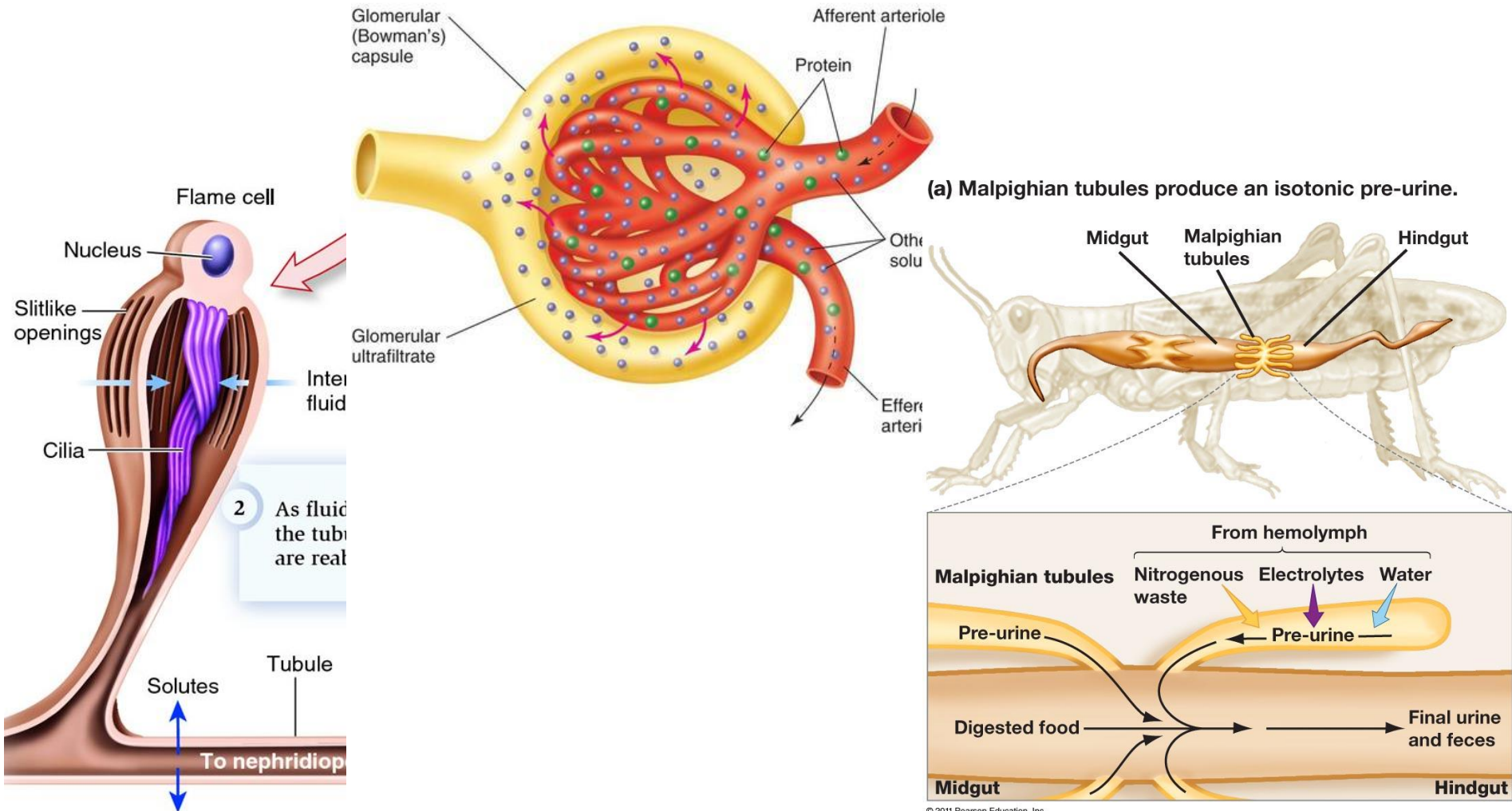
Stavba exkrečních orgánů:

- Epiteliální povrchy těla (žábry, papily)
- Tubulární orgány



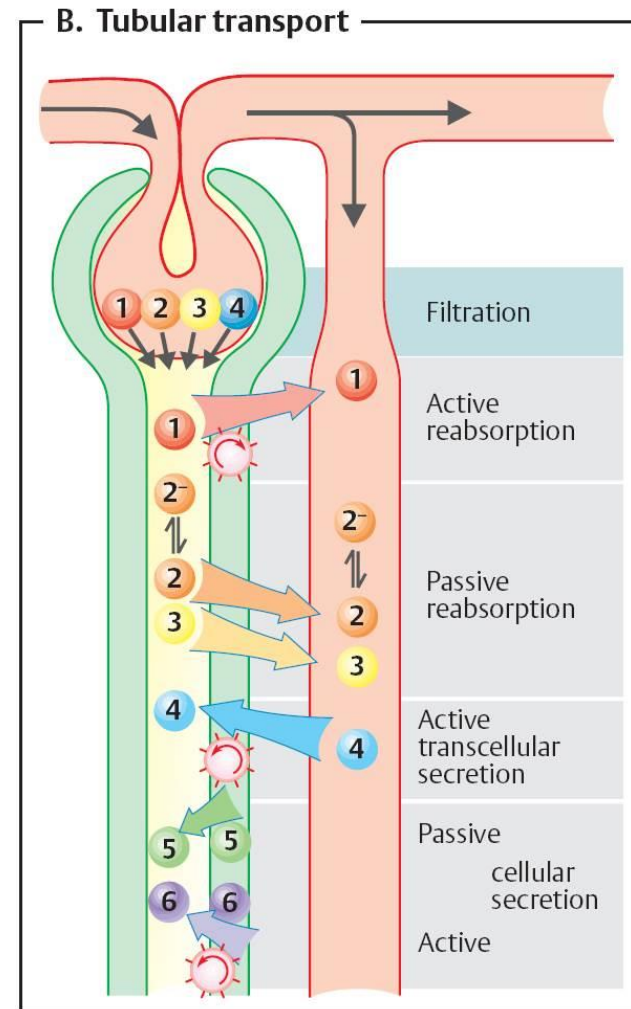
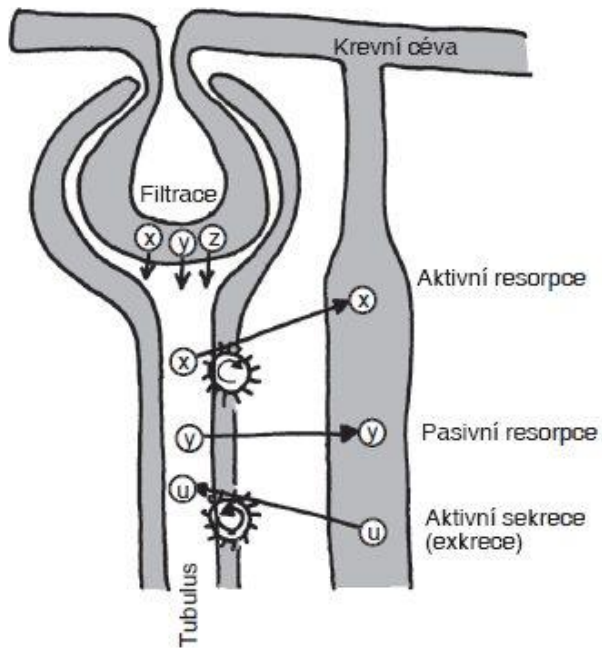
Tubulární orgány: Tvorba a úprava primárního filtrátu.

1. Tvorba:
 - a) Víření bičků/brv
 - b) Ultrafiltrace pod tlakem nebo
 - c) Osmotický tok



Tubulární orgány: Tvorba a úprava primárního filtrátu.

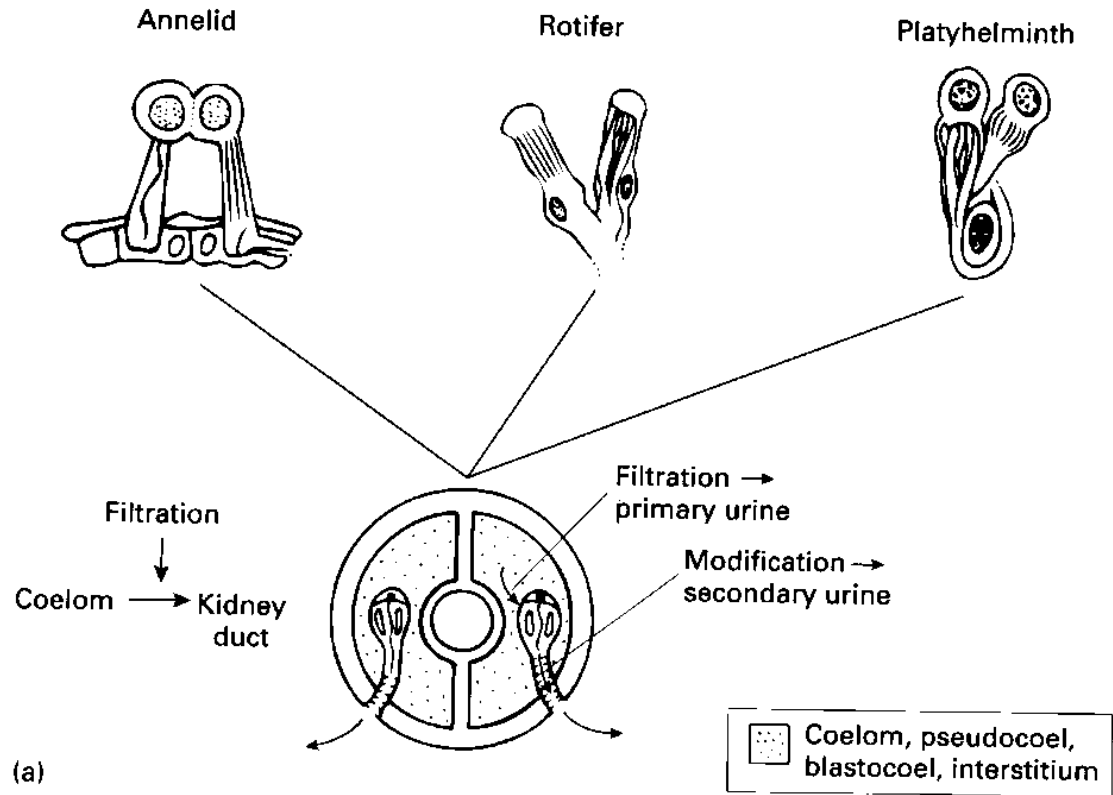
2. Úprava: a) zpětná Re(ab)sorbce,
 b) sekrece (exkrece)



Protonefridie.

Protonefrídie jsou slepě končící buňky – solenocyty (jediný bičík) nebo plaménkové buňky (svazek cilií do nitra kanálku) nasávající do kanálku filtrát z (pseudo)coelomové dutiny. Nejlépe vyvinutá u sladkovodních druhů, které se musejí zbavovat vody.

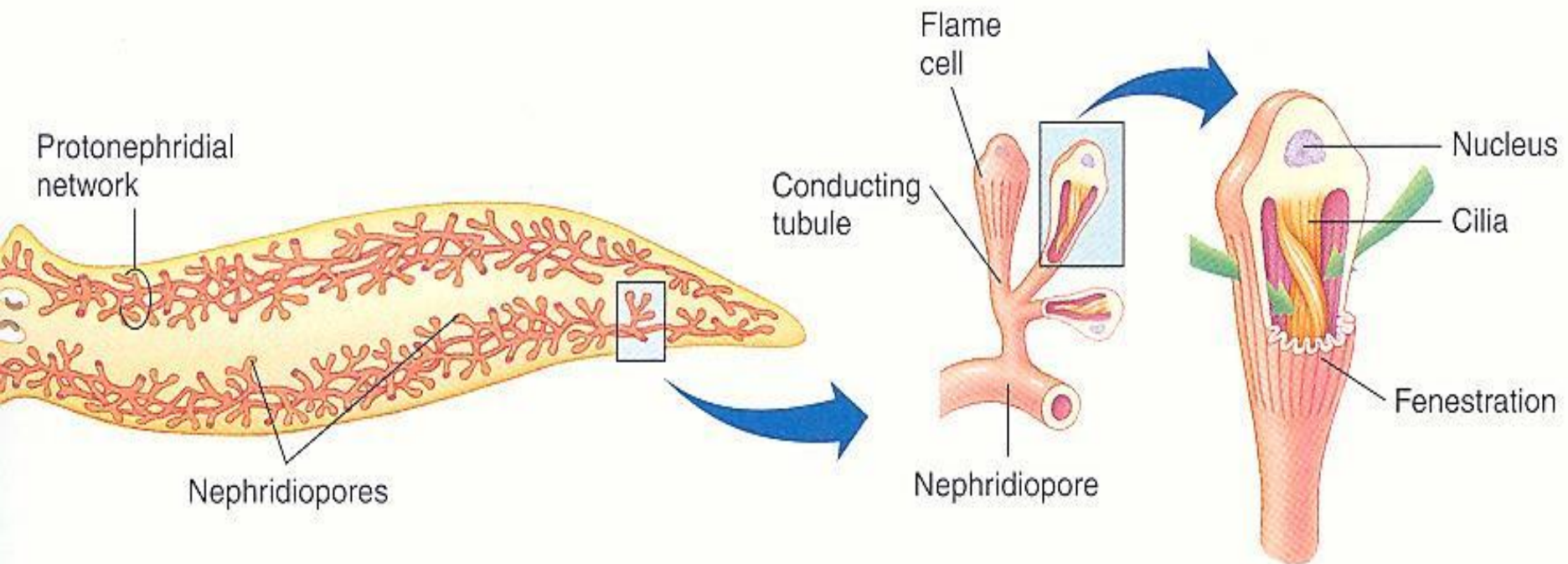
Většinou nemají žádnou úlohu v exkreci amoniaku, protože u těchto druhů jde přes tělní stěnu. Ploštěnci, hlísti, pásnice, vířníci



Protonefridie.

Protonefrídie jsou slepě končící buňky – solenocyty (jediný bičík) nebo plaménkové buňky (svazek cilií do nitra kanálku) nasávající do kanálku filtrát z (pseudo)coelomové dutiny. Nejlépe vyvinutá u sladkovodních druhů, které se musejí zbavovat vody.

Většinou nemají žádnou úlohu v exkreci amoniaku, protože u těchto druhů jde přes tělní stěnu. Ploštěnci, hlísti, pásnice, vířníci



Metanefridie

Jsou odvozenějším typem u živočichů s oddělenou cévní a coelomovou tekutinou a jejich lumen se otevírá do coelomového prostoru. Nejjednodušší podobou vstupu je obrvený kanálek (kroužkovci). Jsou typicky vázány na existenci cévní sítě a tlaku krve tvořící ultrafiltrací primární filtrát.

U hmyzu však není céloom zachován a exkreci zajišťují malpigické trubice.

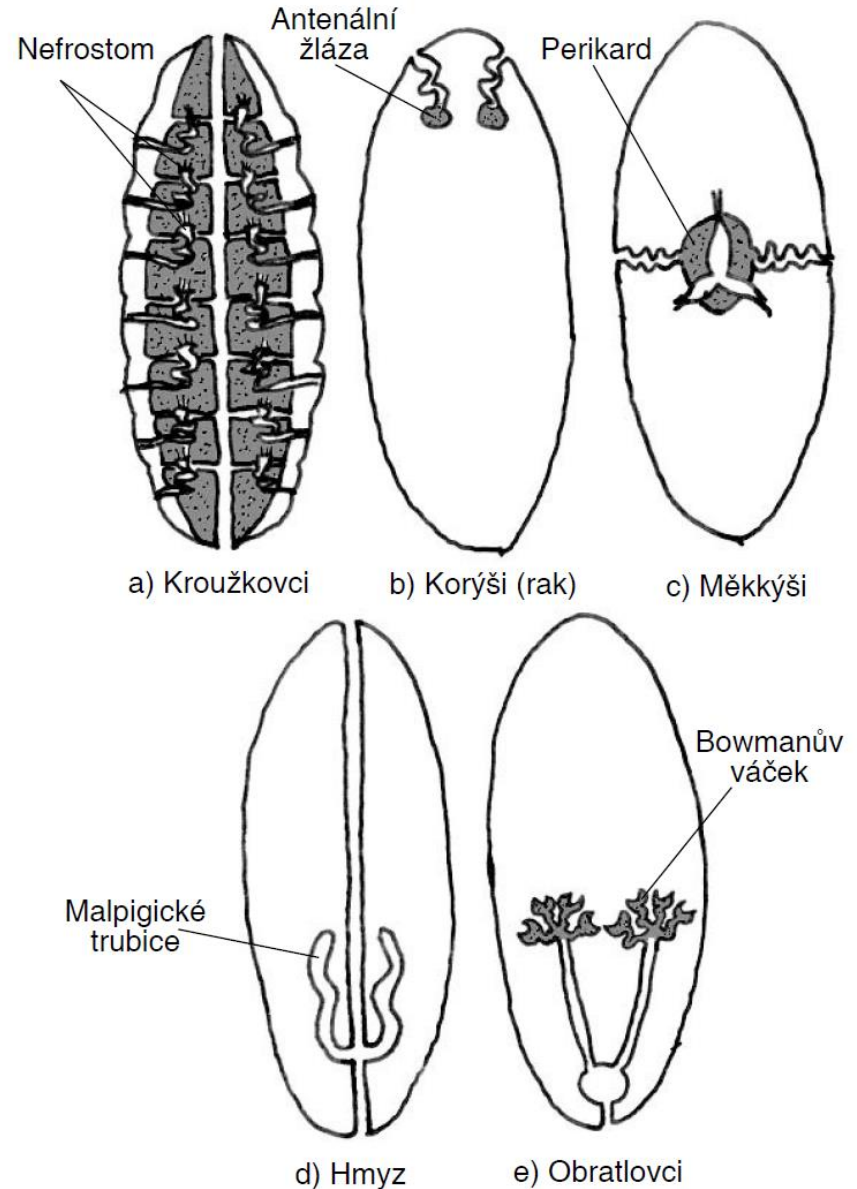
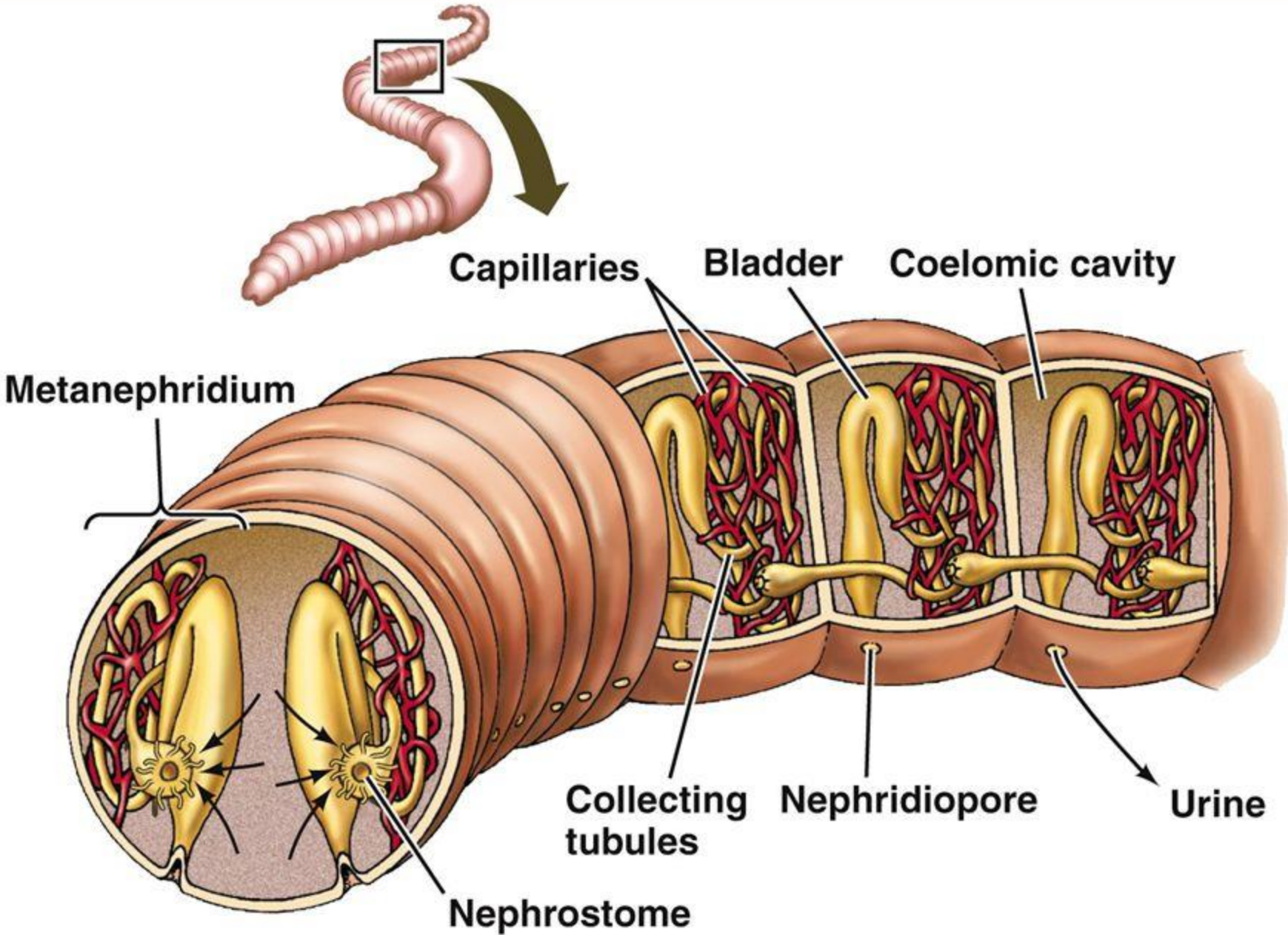


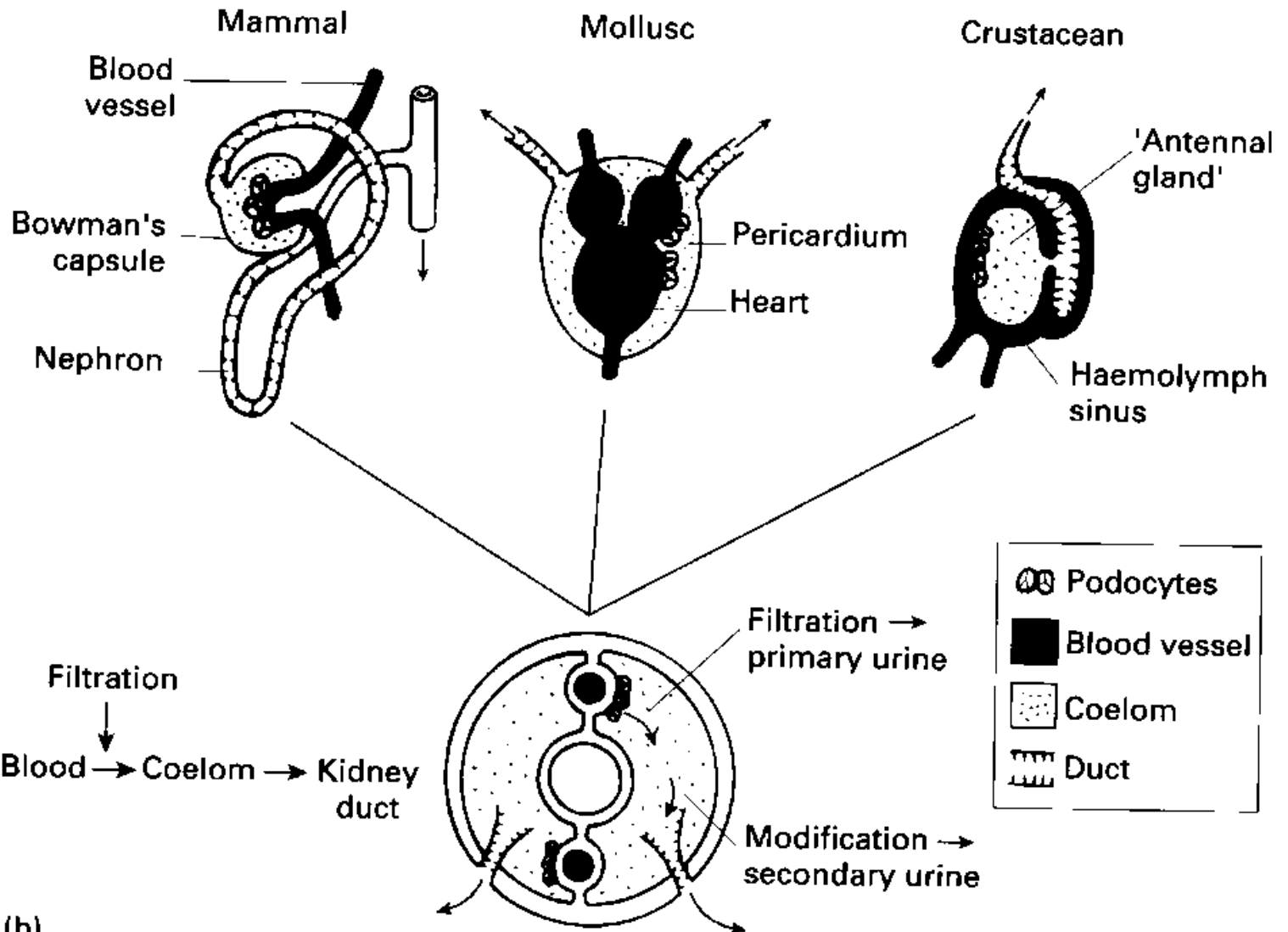
Figure 40.3 Metanephridia in Earthworms



Metanefridie

'Metanephridia' or 'coelomoduct'

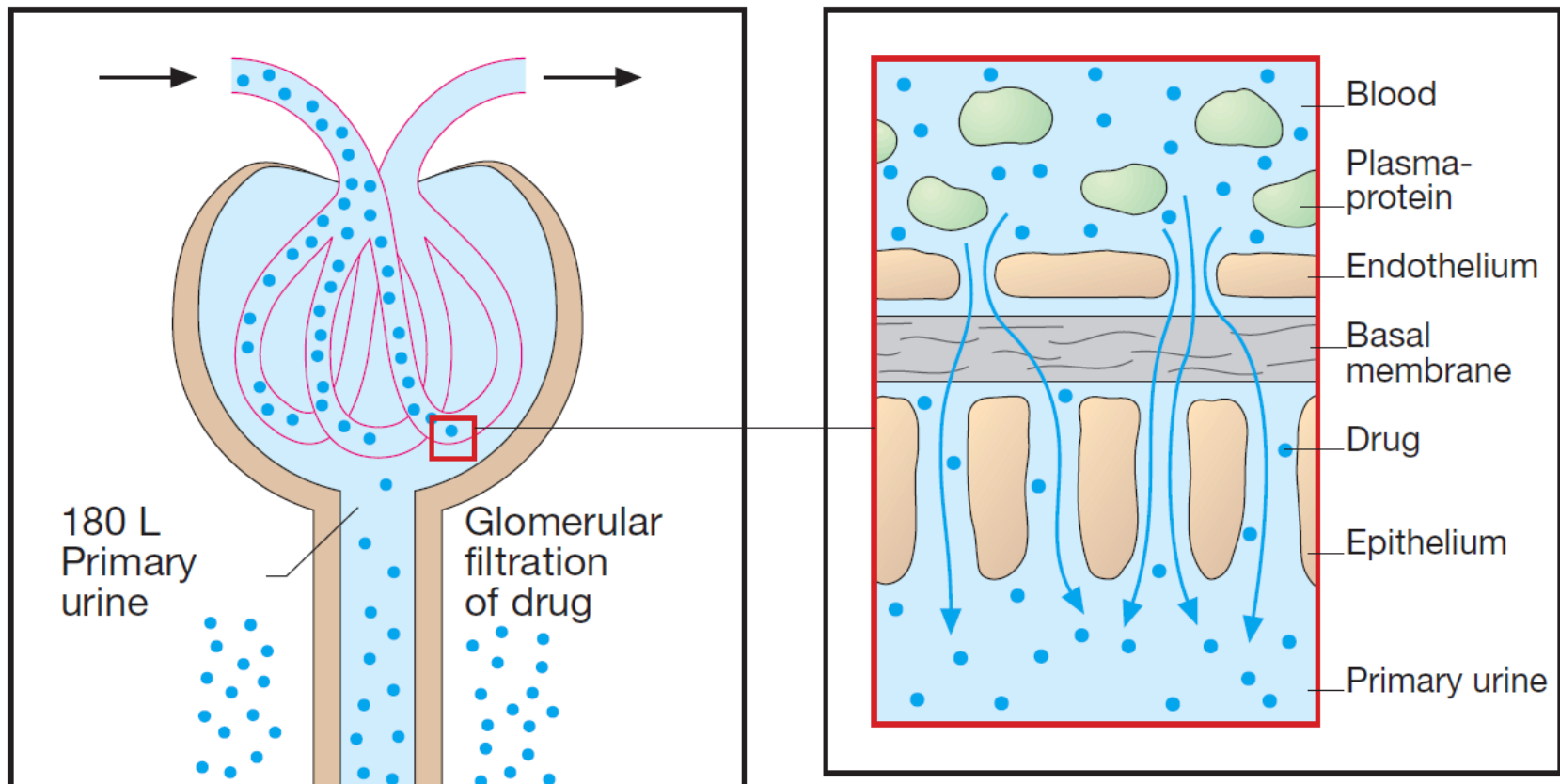
Oddělená krev a célová tekutina



(b)

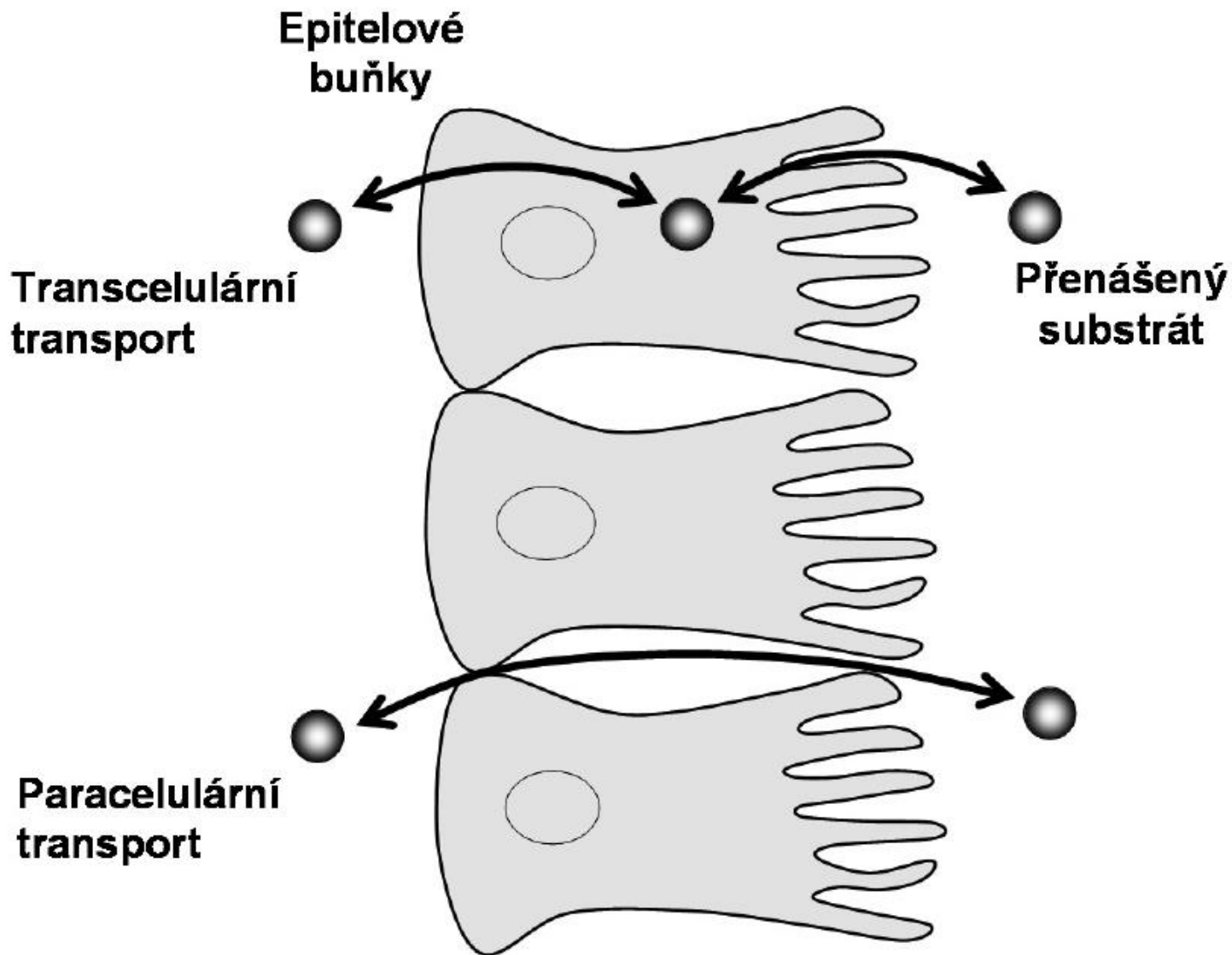
Metanefridie

Buňky „dřavého“ endotelu cév nechávají mezi sebou filtrační štěrby, kterými ultrafiltrací prochází primární filtrát. Plazmatické bílkoviny nebo krvinky ale neprojdou.



Paracelulární transport – určen „děravostí“ epitelu.

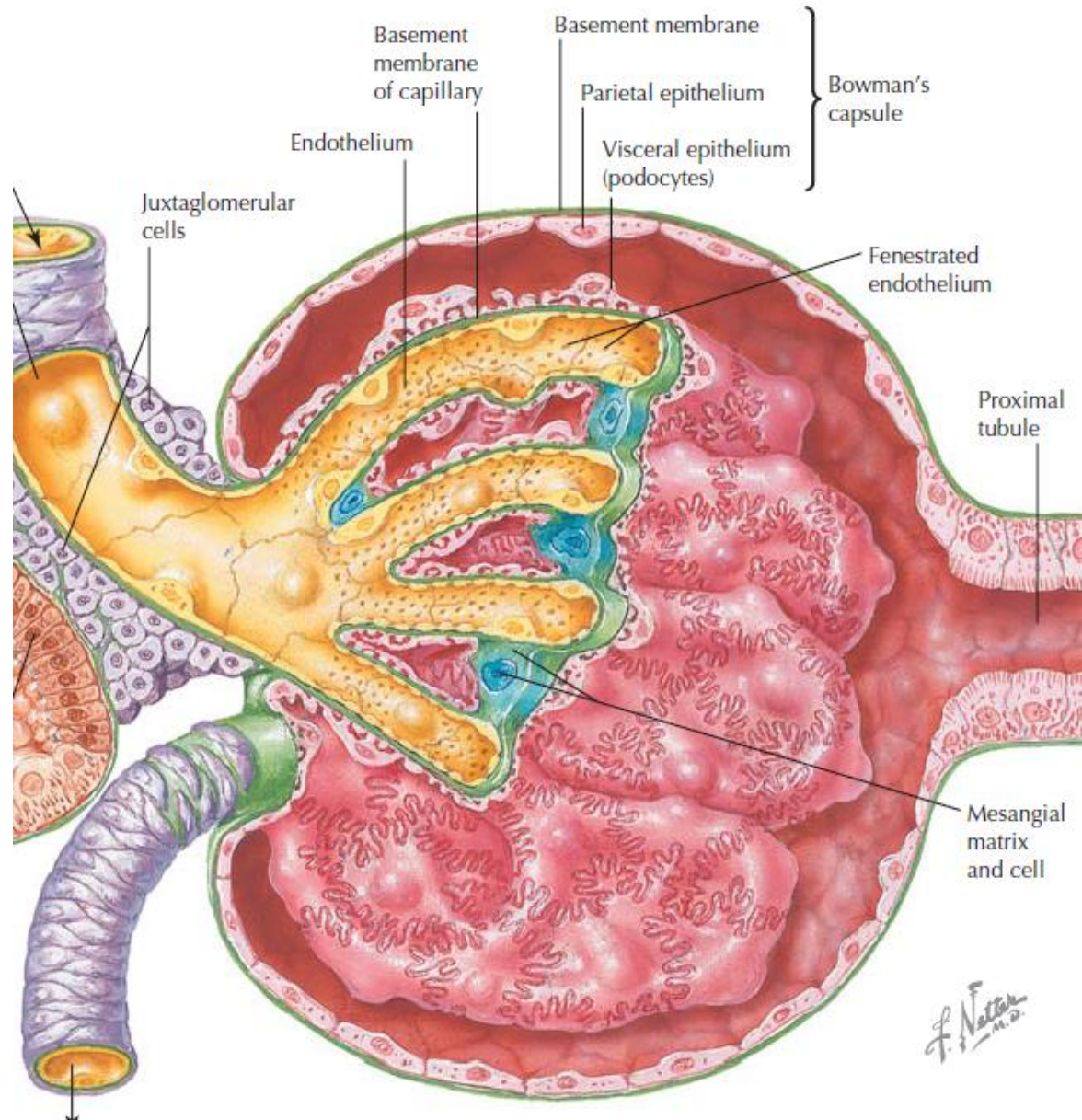
Transcelulární transport – určen propustností membrány (kanály, transportéry)



Ledvinný glomerulus savců je odvozen od metanefrií

Plazma je v glomerulárních kapilárách filtrována do Bowmanova prostoru a ultrafiltrát pokračuje do proximálního tubulu.

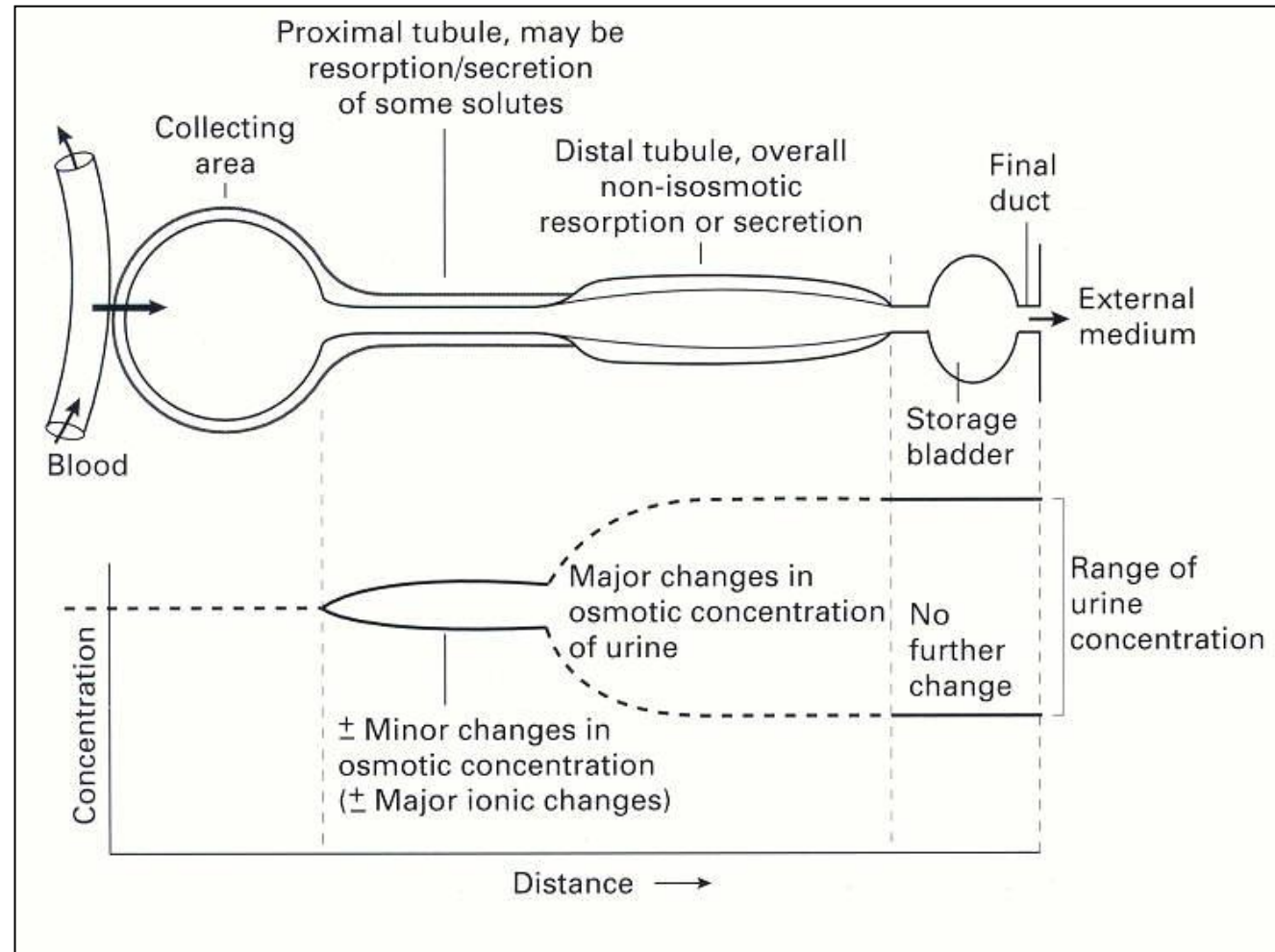
Fenestrováný endotel zajistí, že ultrafiltrát neobsahuje krvinky a plasmatické proteiny.



Tubulární orgány: Tvorba a úprava primárního filtrátu.

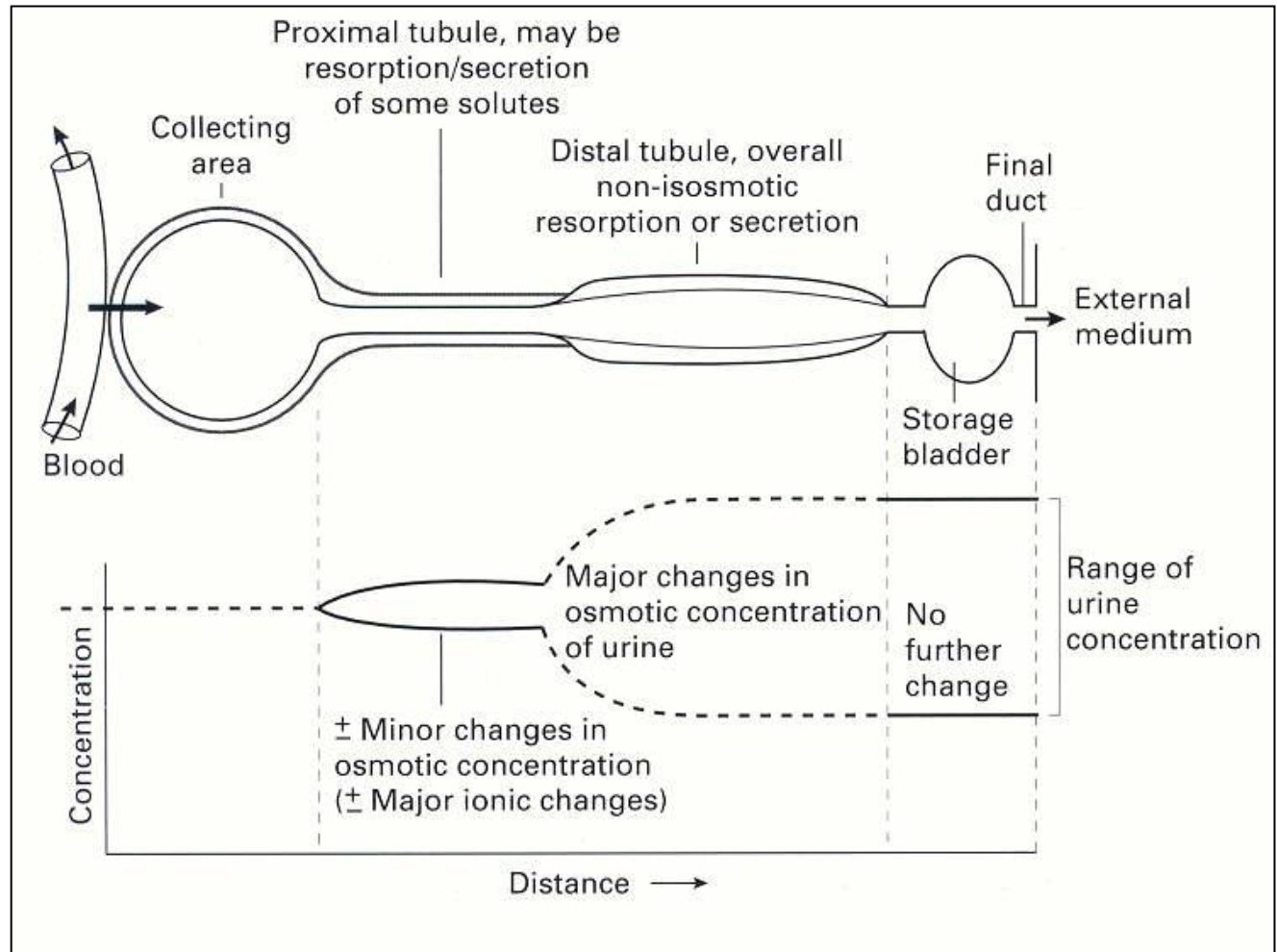
Proximální část - nejprve velké izoosmotické objemy (180l ultrafiltrátu denně)

Distální část - malé přesouvané objemy, ale velké změny koncentrace



Tubulární orgány: Tvorba a úprava primárního filtrátu.

Není přesouvání tak velkých objemů tam a zpět zbytečné? Ne, je jednodušší totiž transportovat zpět známé látky než všechny neznámé ven.



Úkoly savčích ledvin: nejen vylučování a řízení homeostázy, také endokrinní a metabolické funkce.

A. Functions of the kidneys

1. Excretion

Water
Salts
Metabolic wastes
Foreign substances

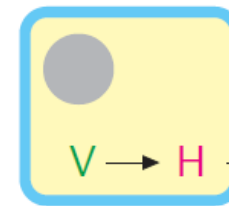


2. Homeostasis

Acid-base balance
Electrolyte balance

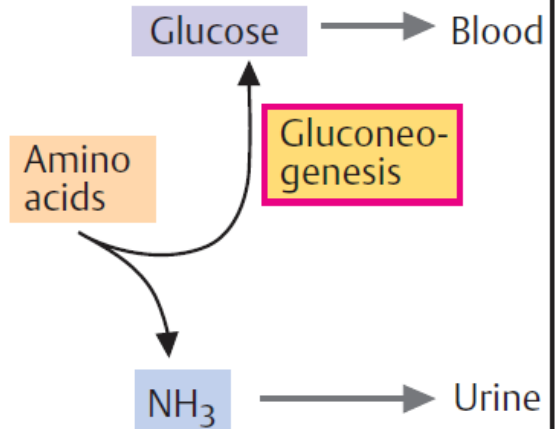


3. Hormone synthesis



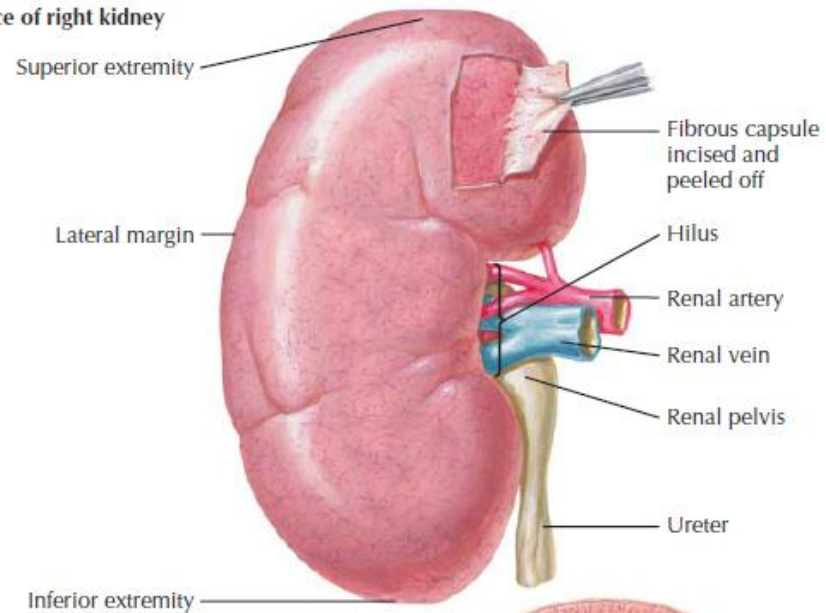
Erythropoietin
Calcitriol

4. Metabolism

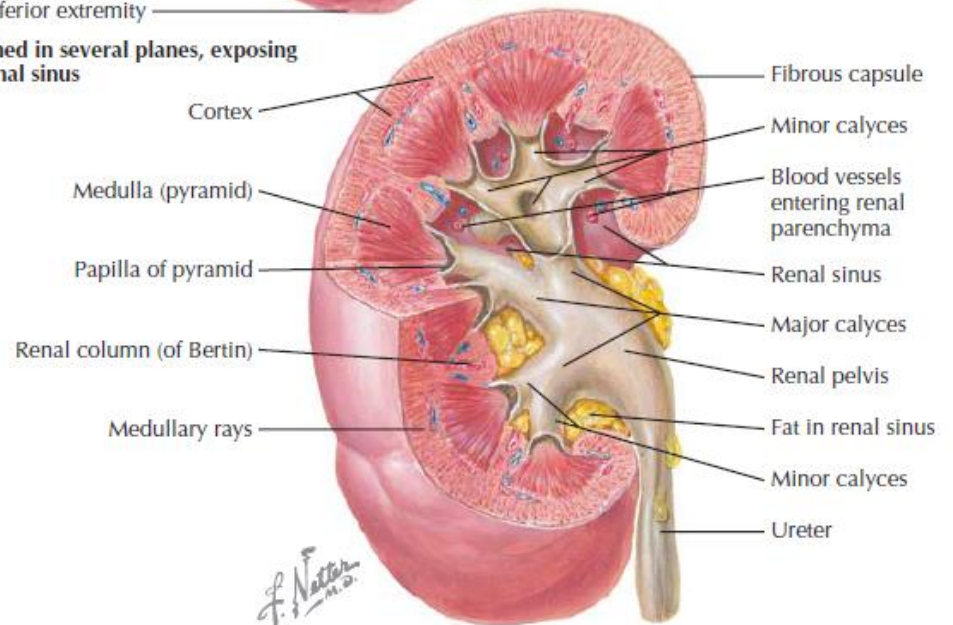


Anatomie:
Kůra a dřeň.
Přívod odvod krve.
Odvod moči.

A. Anterior surface of right kidney



B. Right kidney sectioned in several planes, exposing parenchyma and renal sinus



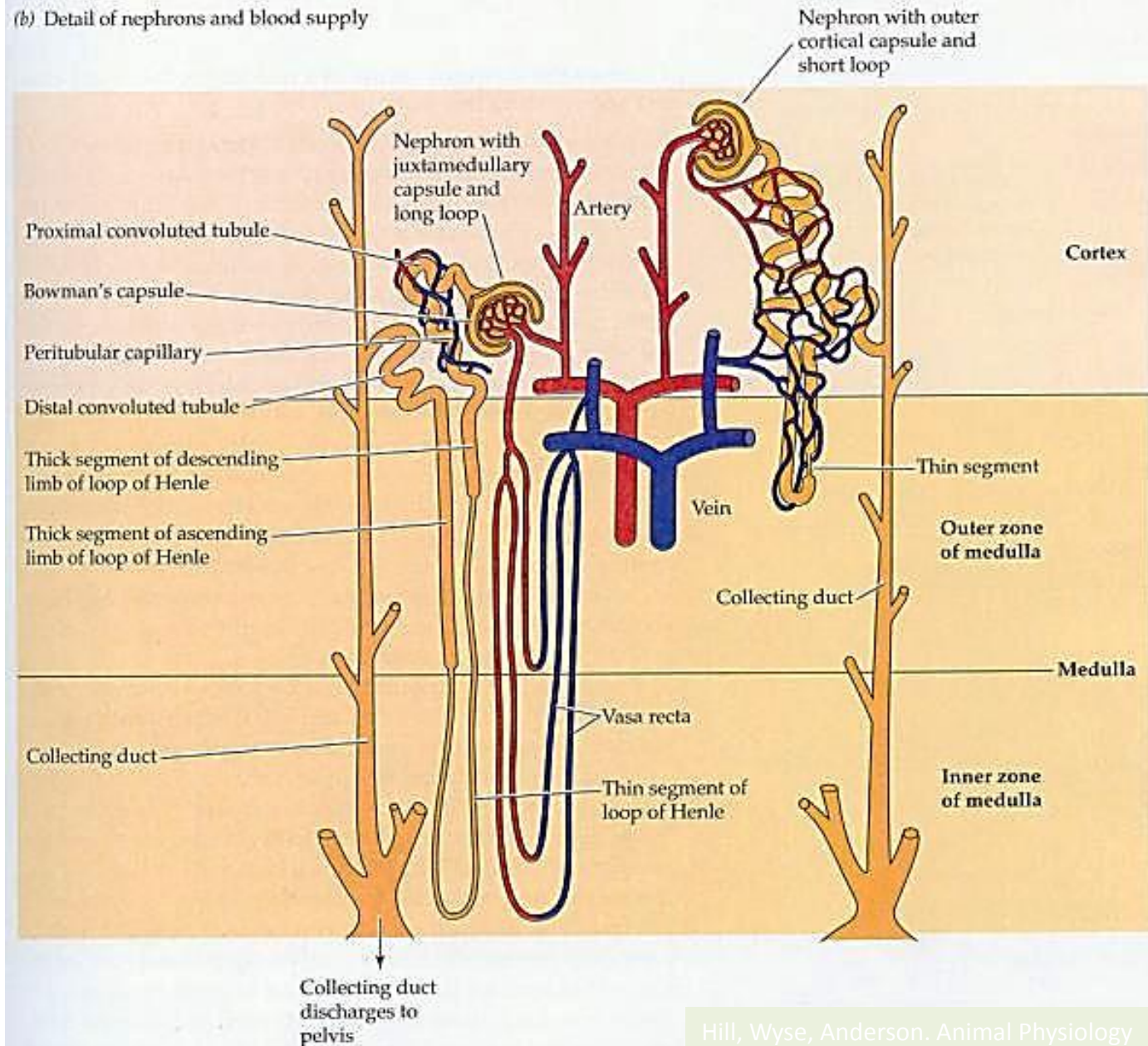
Architektura savčích ledvin: tvorba hypertonické moči

Anatomie:
Kůra a dřeň.

Kanálek
doprovázený
cévami hluboko
zasahující do
dřeně.

Proximální,
Henleova klička,
distální tubulus,
sběrný kanálek.

(b) Detail of nephrons and blood supply



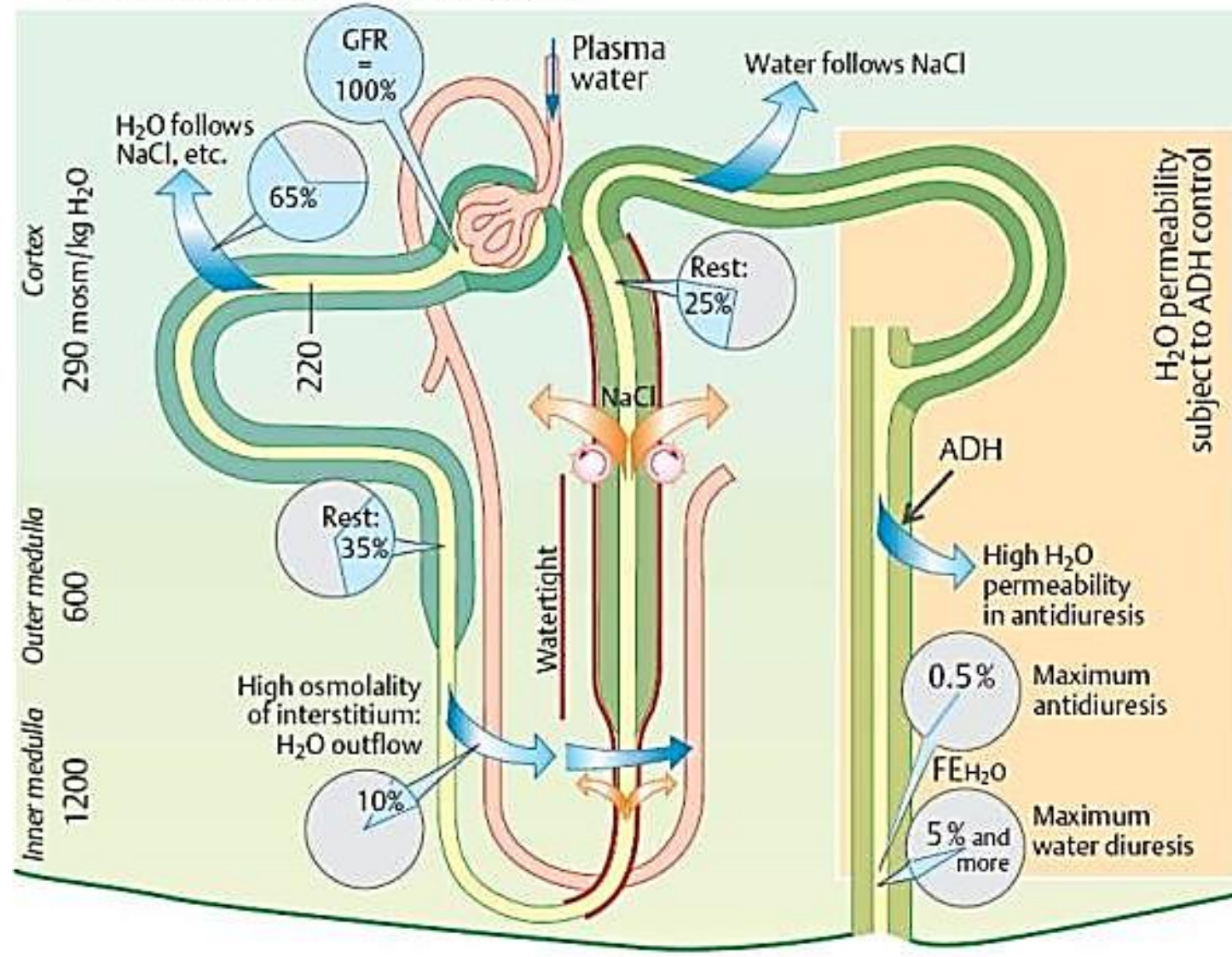
Úkol savčích ledvin: filtrace a zpětná resorpce vody

Finální moč má jen 0,5 – 5% vody.

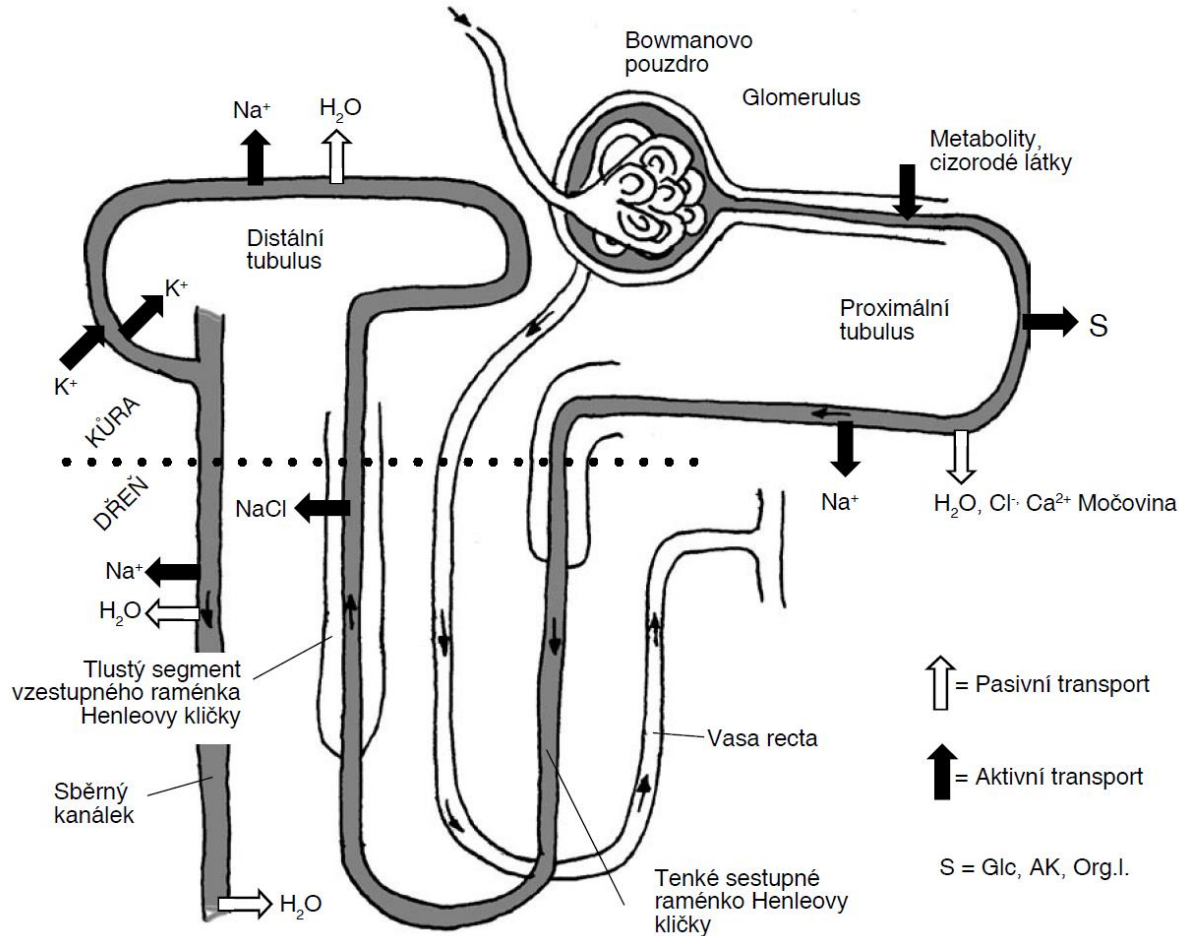
Problém:
Jak připravit odvodněnou moč?

Protože vodu nelze selektivně čerpat, jediná možnost je připravit hypertonické okolí tubulu.

– B. Water reabsorption and excretion



Tubulární orgány: Tvorba a úprava primárního filtrátu.

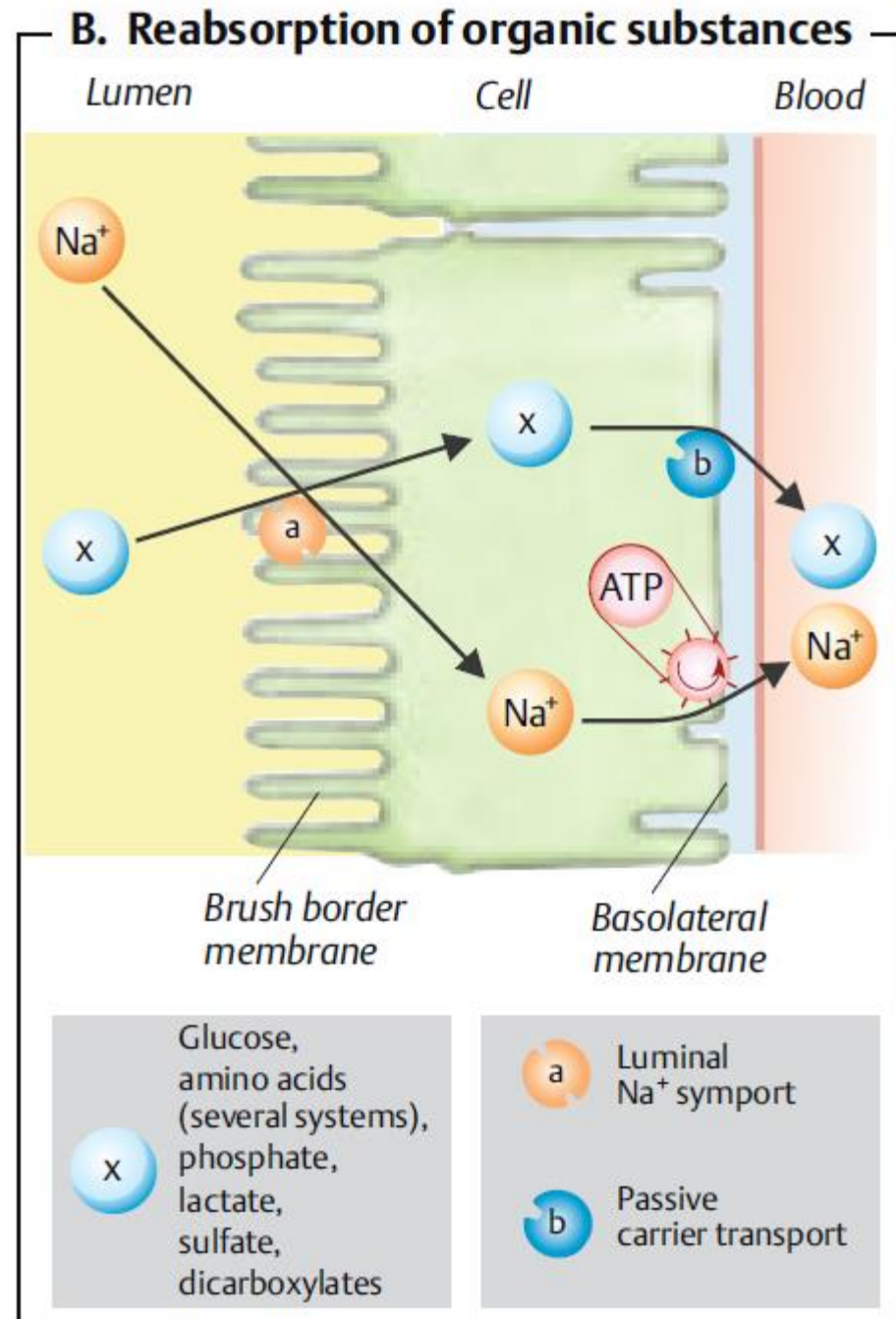


Obr. 14.7: Schéma stavby nefronu a transportních dějů při tvorbě moči. Primární filtrát je cestou tubulem upravován sekrecí a resorpcí. V proximálním tubulu se spolu s Na⁺ resorbují organické látky, většina vody a iontů. Tlustý segment Henleovy kličky exportuje NaCl bez doprovodu vody a generuje vysokou osmolalitu dřeně. V distálním tubulu se doladuje iontové složení moči. Ve sběrném kanálku se odchodem vody do dřeně tvoří hyperosmotická moč.

Proximální tubulus.

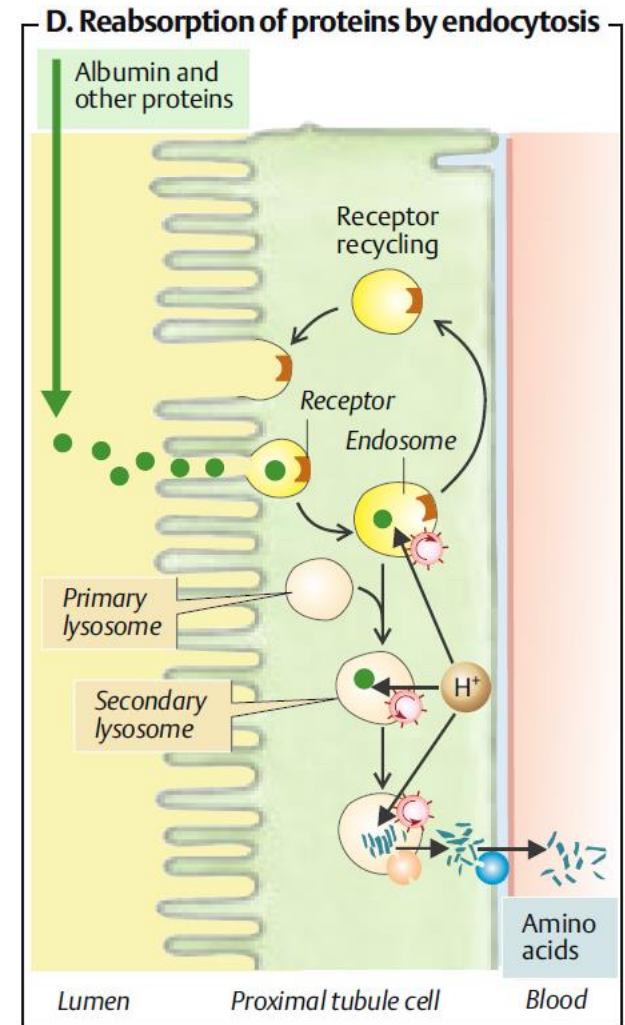
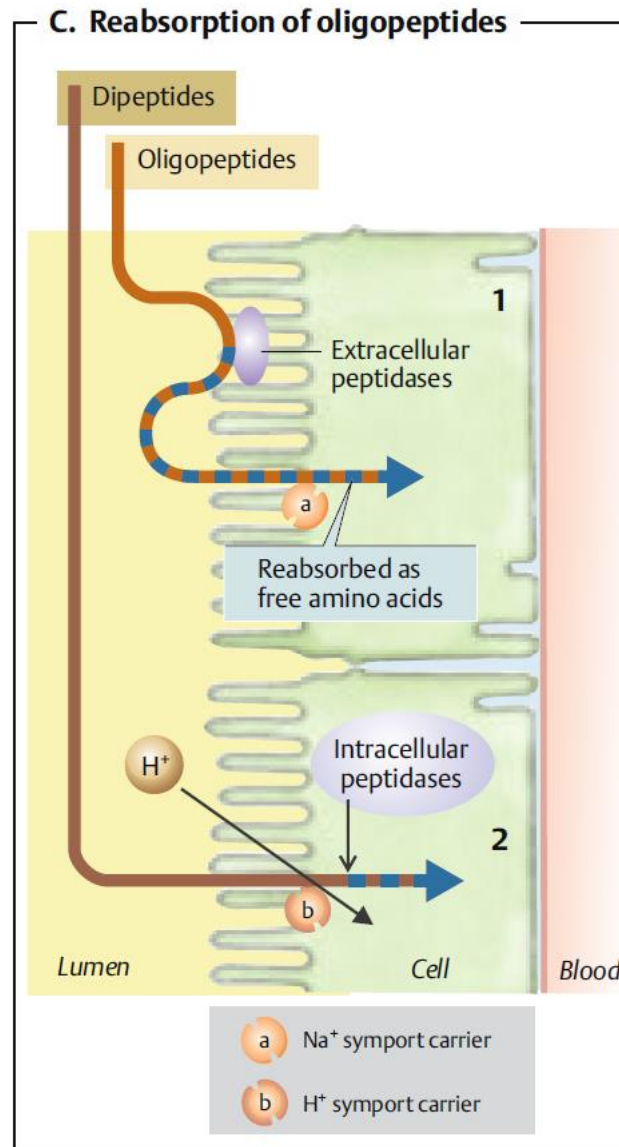
Úkol: vrátit co největší objem vody s užitečnými látkami.
Osmolalita se nemění.

Z dutiny proximálního tubulu jsou organické látky transportovány do buněk epitelu sekundárním aktivním kotransportem energií Na^+ gradientu. Do intersticia projdou usnadněnou difuzí.



Proximální tubulus.

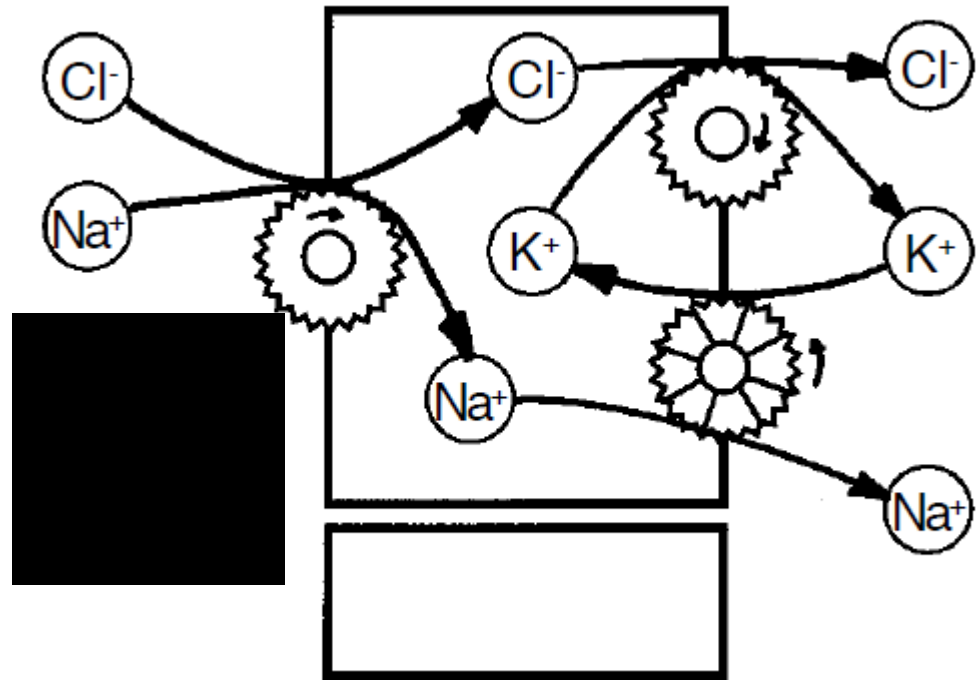
Užitečné peptidy se resorbují sekundárním aktivním transportem nebo endocytózou.



Tlustý segment Henleovy kličky

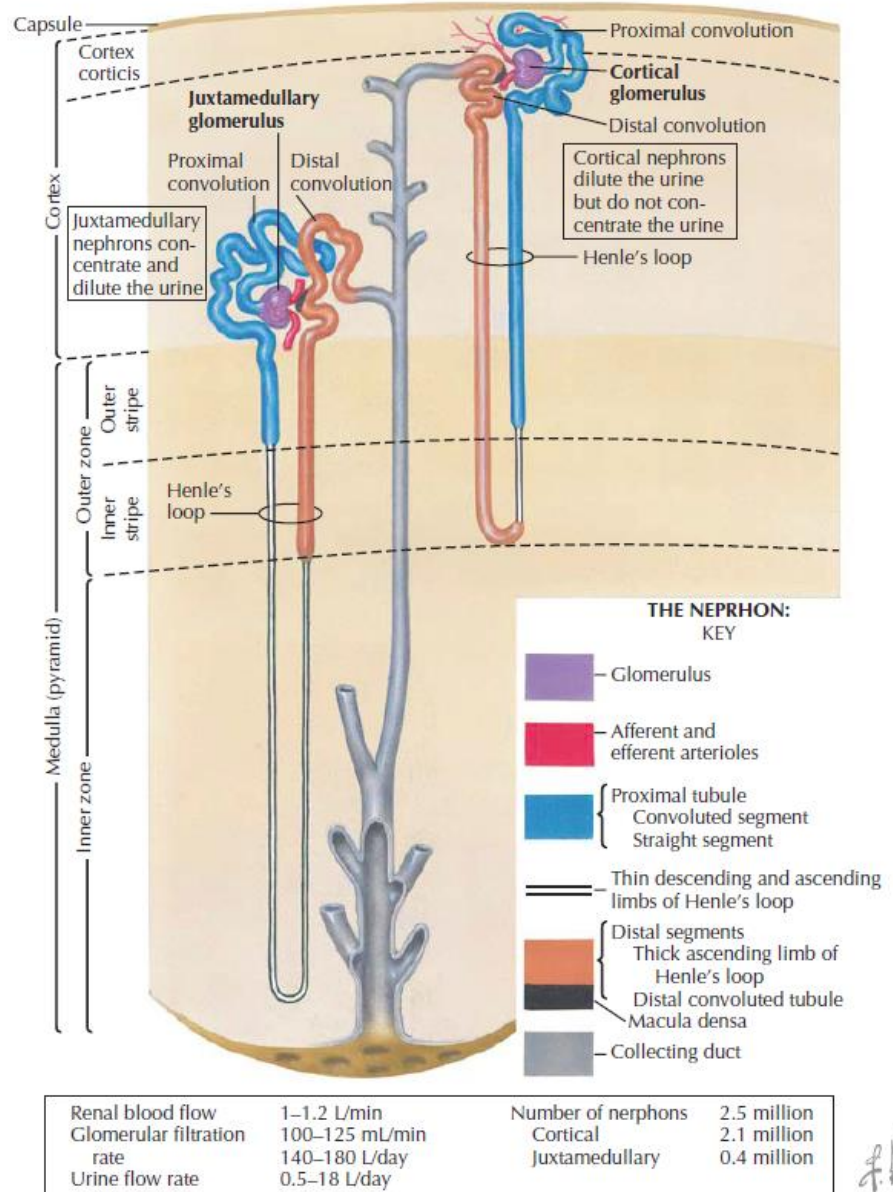
Úkol: vytvořit hypertonickou dřeň.

V tlustém segmentu Henleovy kličky se do intersticia dřeně přečerpávají Na^+ a Cl^- . (Kolo s výztuží = aktivní transport).

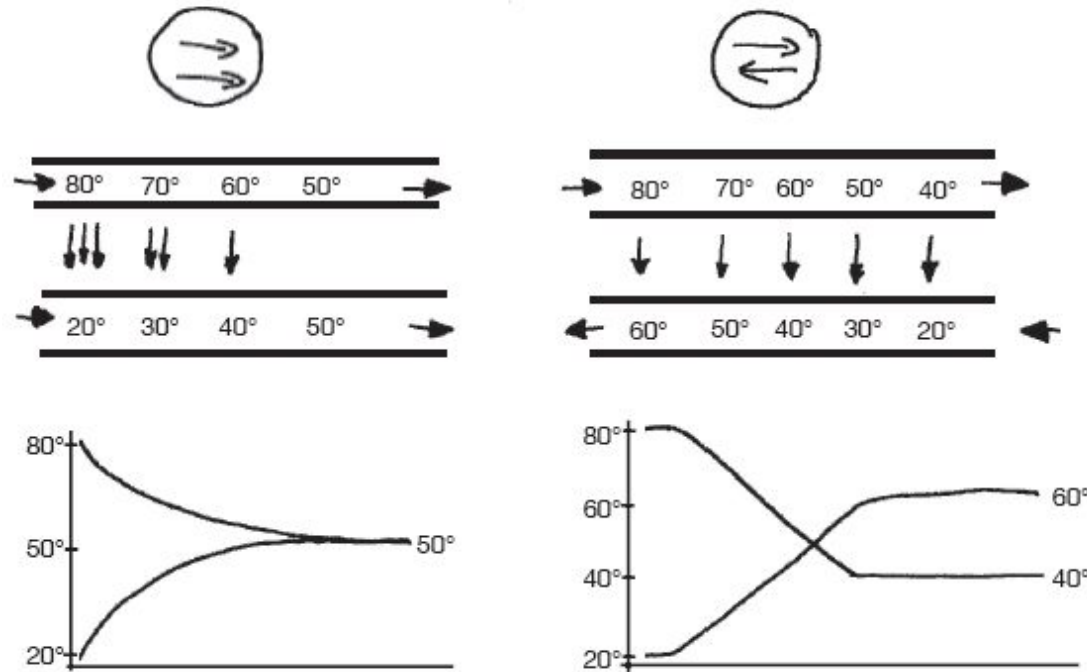


Dva druhy glomerulů podle potřeby šetřit vodou.

U člověka připadá sedm kortikálních nefronů na jeden juxtamedulární. Převaha juxtamedulárních nefronů je u živočichů, kteří žijí v pouštních a suchých oblastech a musí dobře hospodařit s vodou.



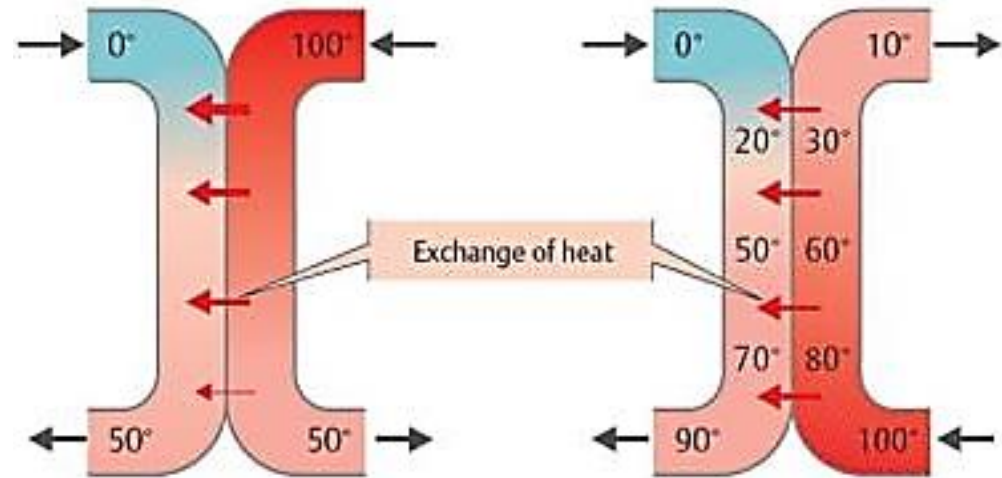
Jak oddělit hypertonickou dřeň od kůry? Protiproudý multiplikační systém



Obr. 14.9: Srovnání stejnosměrné a protiproudé výměny na příkladě teplot. Zatímco při stejnosměrné gradient klesá, až se výsledná teplota ustálí na průměru, při protiproudé výměně je gradient po celé délce konstantní a výměna tepla je účinnější.

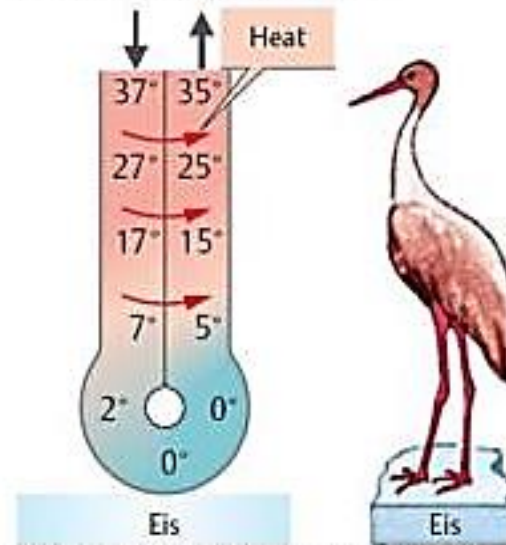
Jak oddělit hypertonickou dřeň od kůry? Protiproudý multiplikační systém

A. Countercurrent systems

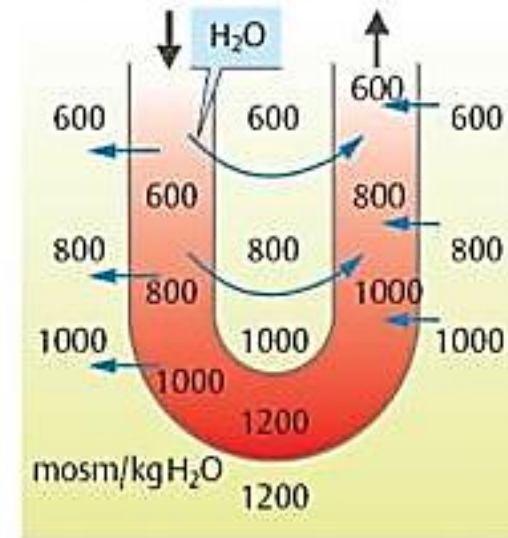


1 Simple exchange system

2 Countercurrent exchange



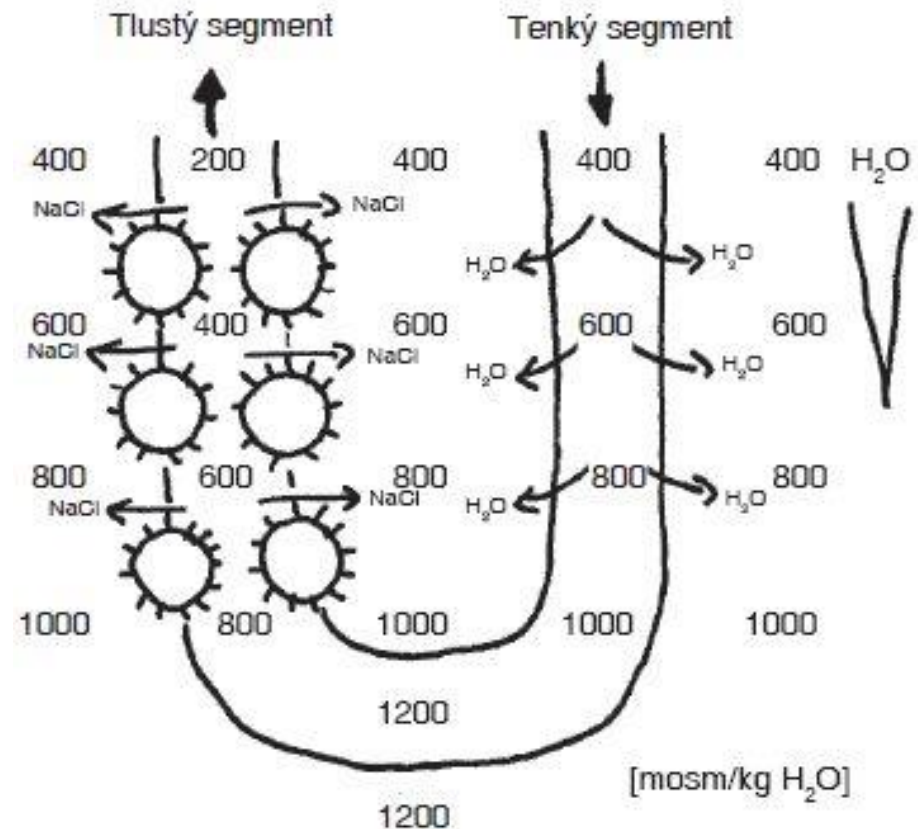
3 Countercurrent exchange (heat) in loop



4 Countercurrent exchange (water) in loop (e.g. vasa recta)

Multiplikační systém tvoří hypertonickou dřeň - tubulus.

Aktivní protiproudá multiplikace v Henleově kličce (HK). V tlustém segmentu HK jsou čerpány do dřene ionty Na^+ a Cl^- . Pumpy zvládnou 200 mosm. Pro vodu je však epitel nepropustný. Voda přicházející tenkým segmentem je zkratkami strhávána do intersticia a osmolalita roste s tím víc, čím je klička delší. Dřeň ledvin je proto hyperosmotická.

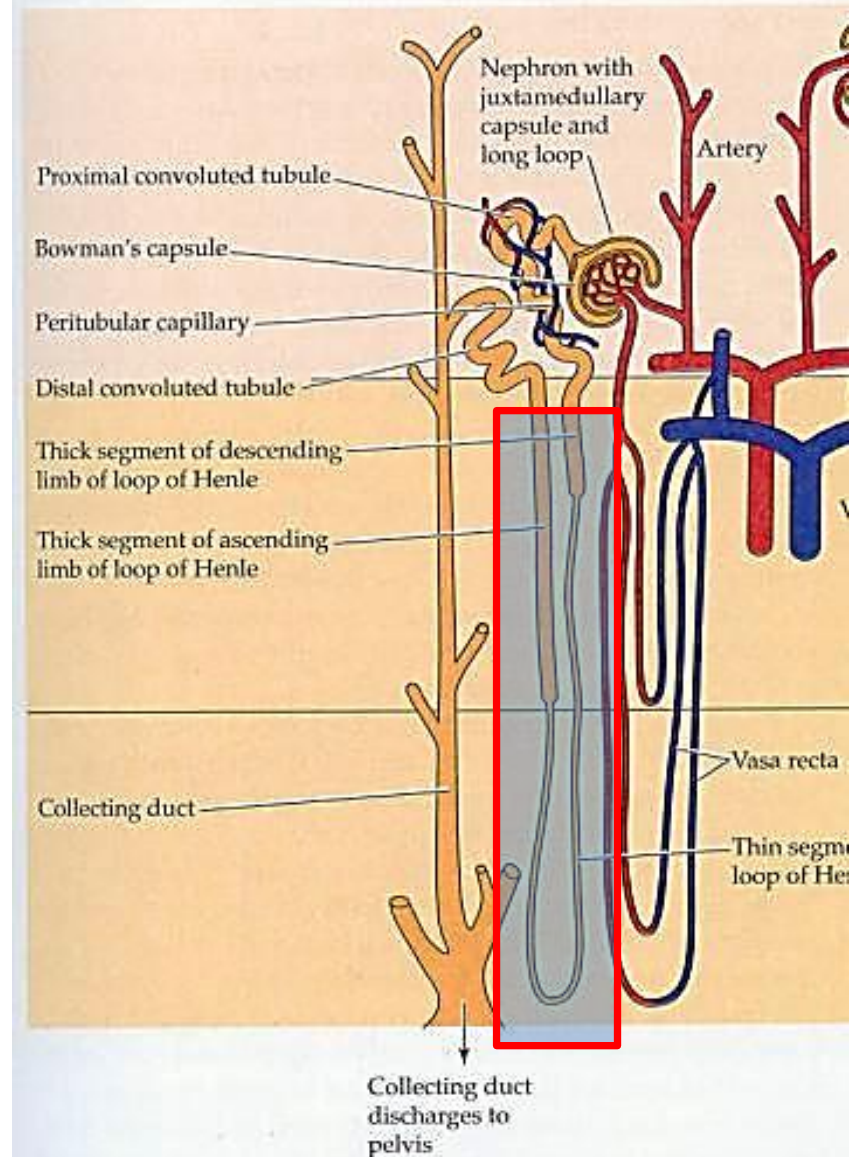


Multiplikační systém tvoří hypertonickou dřeň - céva.

Protiproudá výměna vody *ve vasa recta*. Dřeň ledvin je zásobena krví cévou *vasa recta*. Voda přicházející s krví neproniká až do dřene a nesnižuje její osmolalitu, protože uniká zkratkami z přívodného do odvodného raménka.

Regulací prokrvení lze regulovat i osmotickou savost dřene a tím i množství moče.

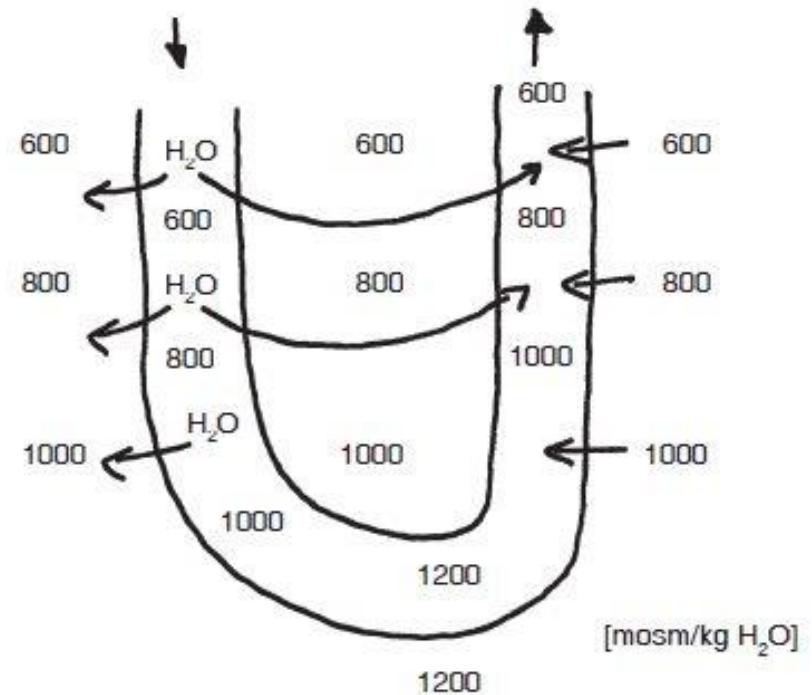
(b) Detail of nephrons and blood supply



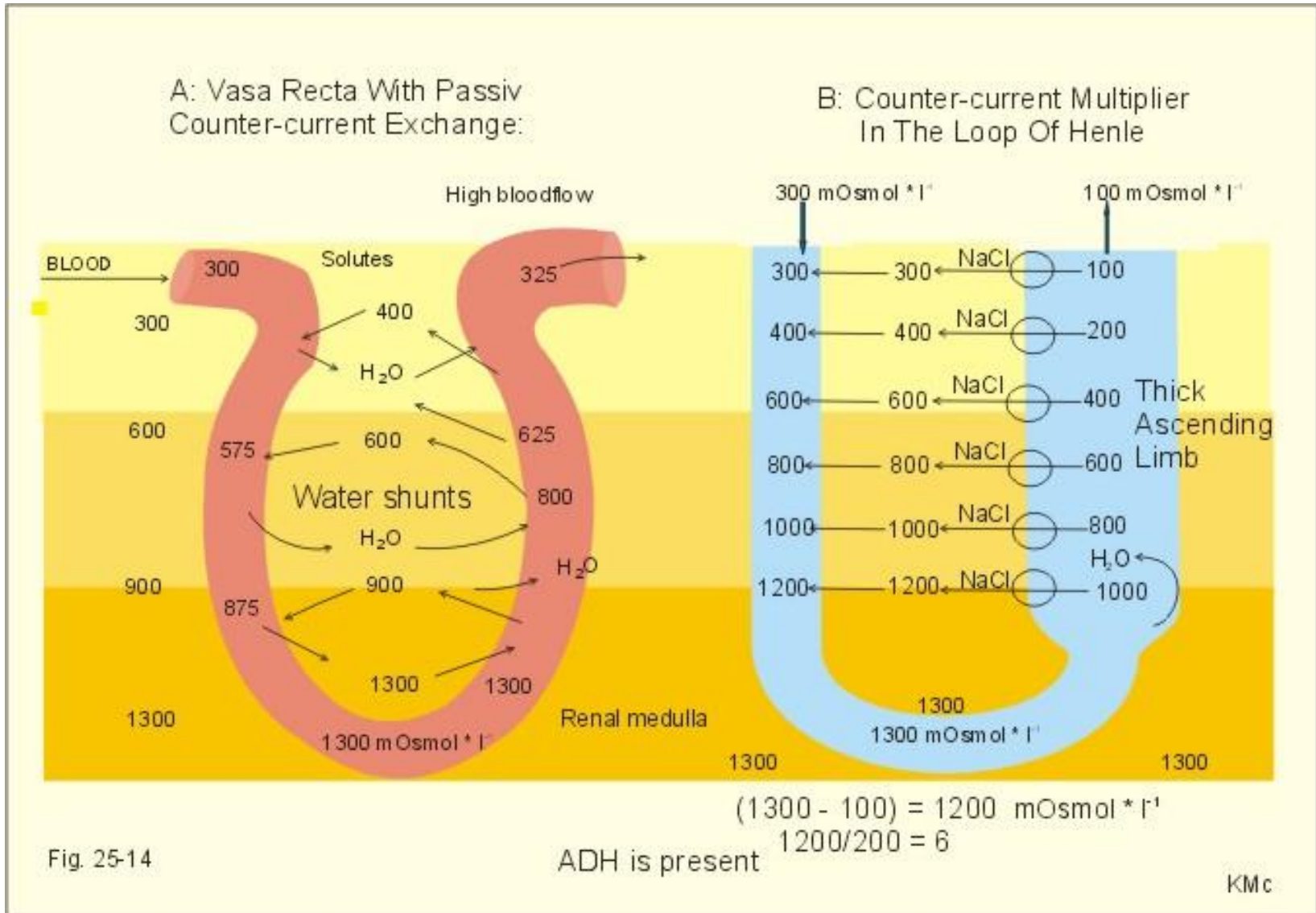
Multiplikační systém tvoří hypertonickou dřeň - céva.

Protiproudá výměna vody *ve vasa recta*. Dřeň ledvin je zásobena krví cévou *vasa recta*. Voda přicházející s krví neproniká až do dřeně a nesnižuje její osmolalitu, protože uniká zkratkami z přívodného do odvodného raménka.

Regulací prokrvení lze regulovat i osmotickou savost dřeně a tím i množství moče.



Multiplikační systém tvoří hypertonickou dřěň – tubulus a céva společně.



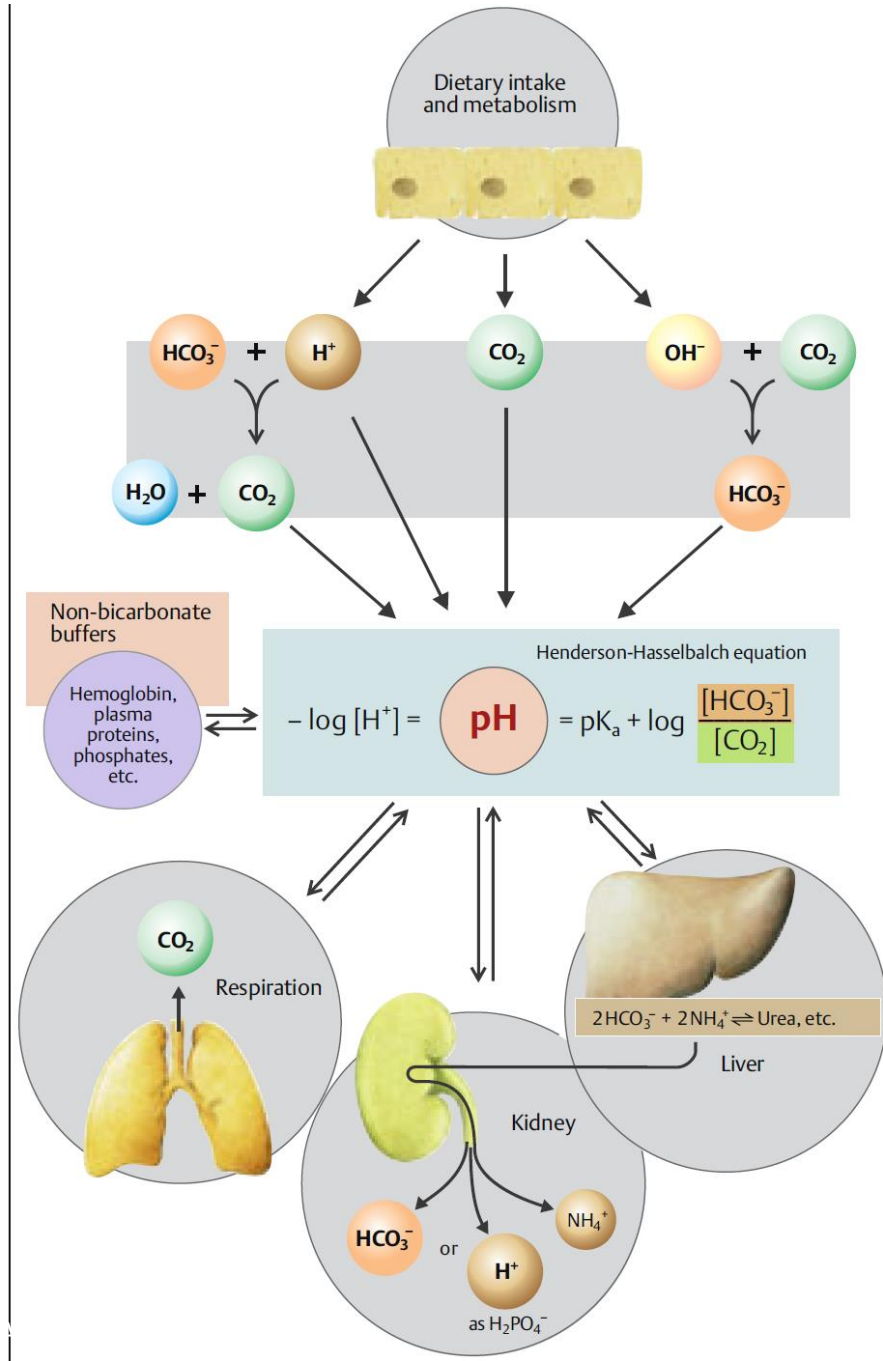
Ledviny a acidobazická rovnováha

Spolu s plícemi tvoří otevřený systém regulující pH (7,4).

Výkyvy pH ohrožují membránovou propustnost, distribuci elektrolytů.

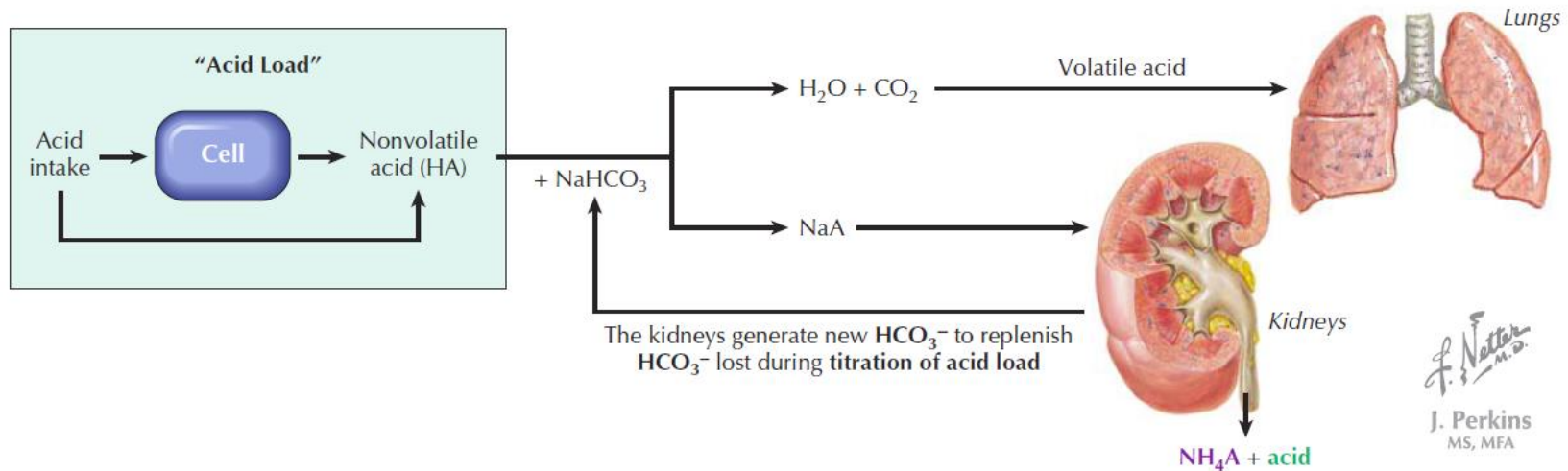
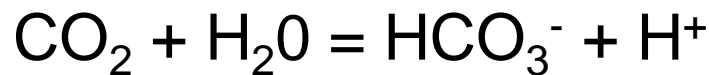
CO₂/HCO₃ systém

Ledviny regulují výdej HCO₃⁻, H⁺ a NH₄⁺ iontů.



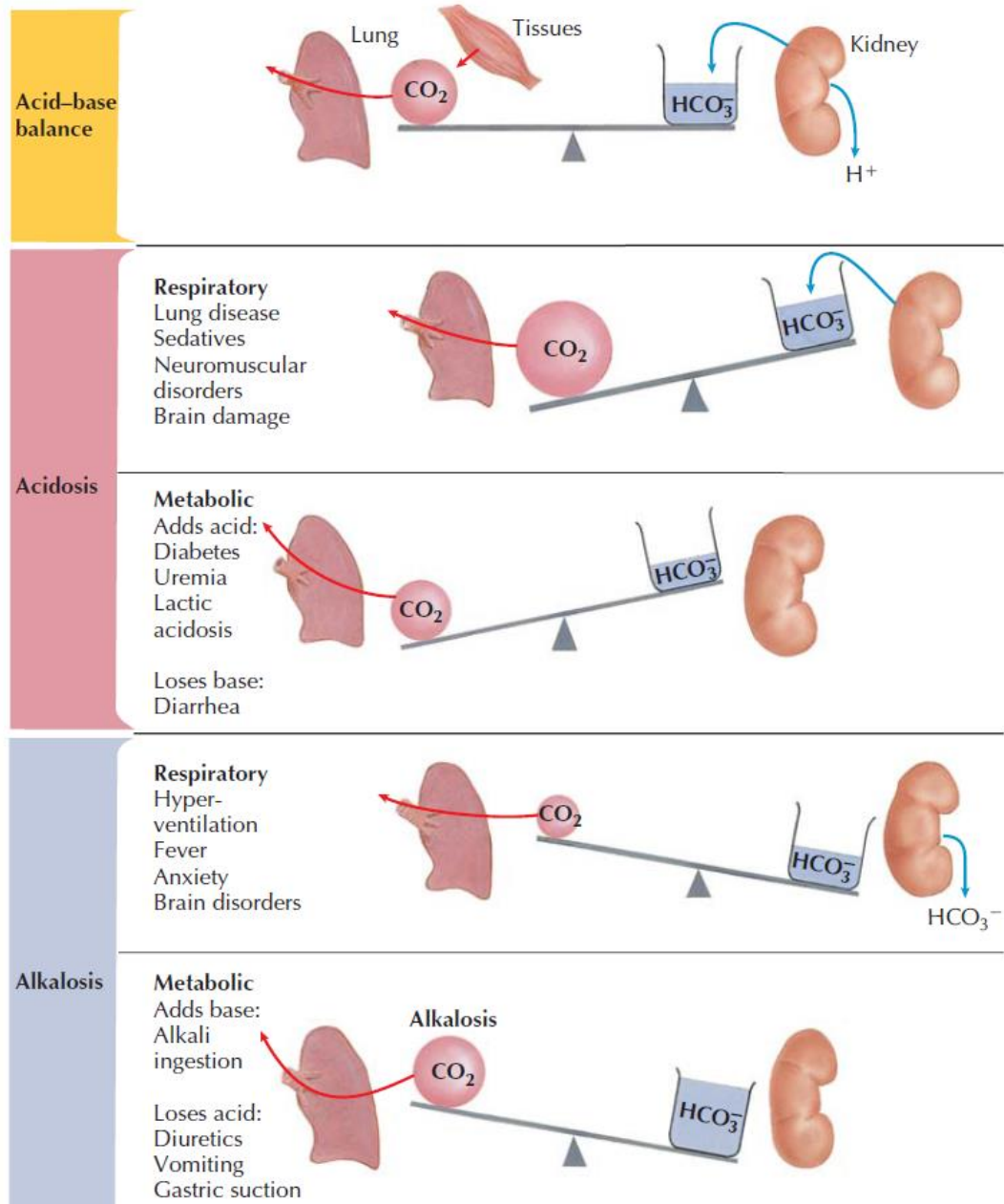
Ledviny a acidobazická rovnováha

Při acidóze nastupuje renální kompenzace. Ledviny exkretují větší množství H^+ (a NH_4^+) a více HCO_3^- se vrátí z filtrátu do krve. To umožní větší titraci kyselin a větší výdej CO_2 plícemi.



Ledviny a acidobazická rovnováha

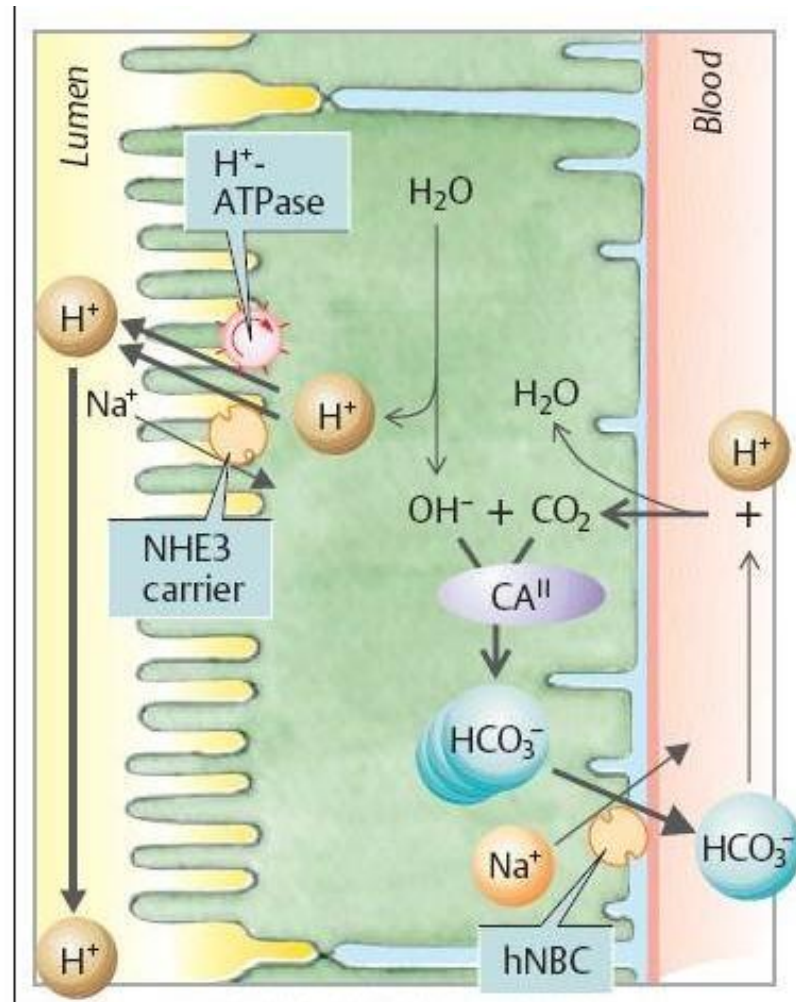
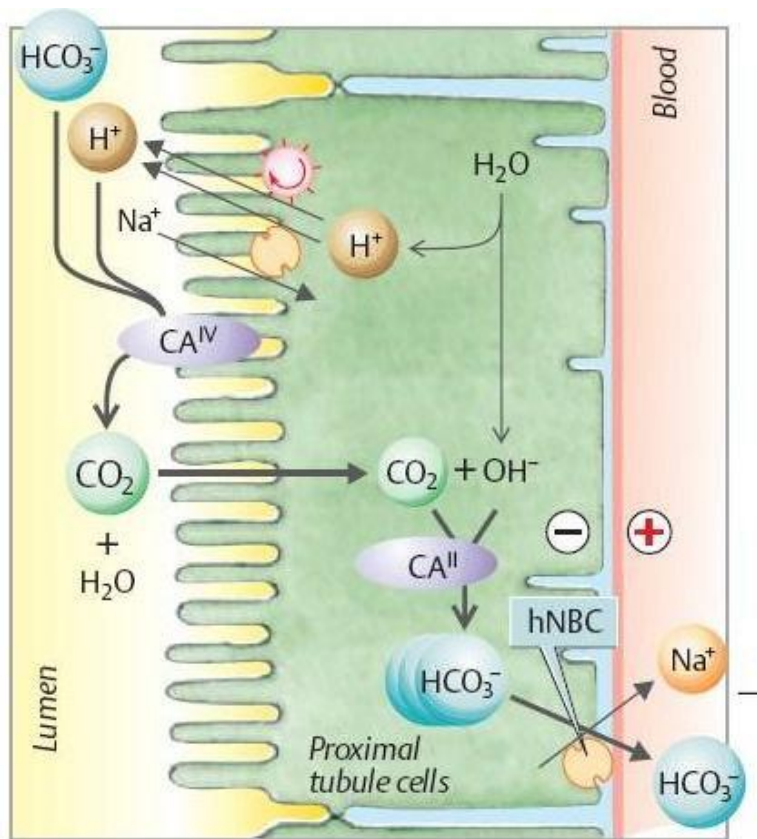
Acidóza a alkalóza:
Metabolické a
dýchací příčiny.
Ledviny a plíce
regulují hladiny
 CO_2 a HCO_3^-



Ledviny a acidobazická rovnováha

V proximálním tubulu exkrece H^+ a antiport H^+ a Na^+ .

Při acidóze: se víc HCO_3^- vrátí z filtrátu do krve.



A více H^+ se vyloučí do filtrátu.

Renin-angiotensin-aldosterone system

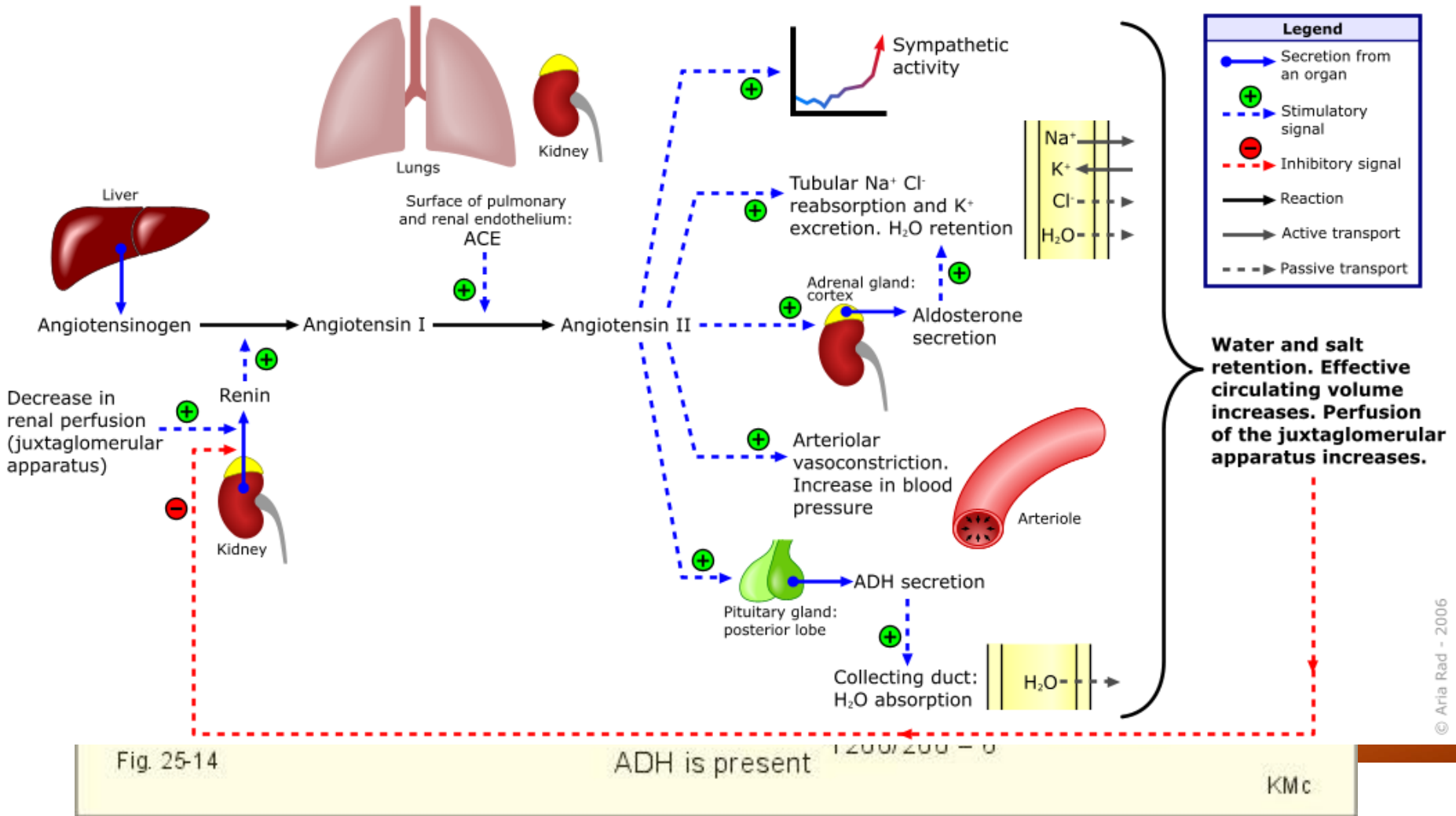
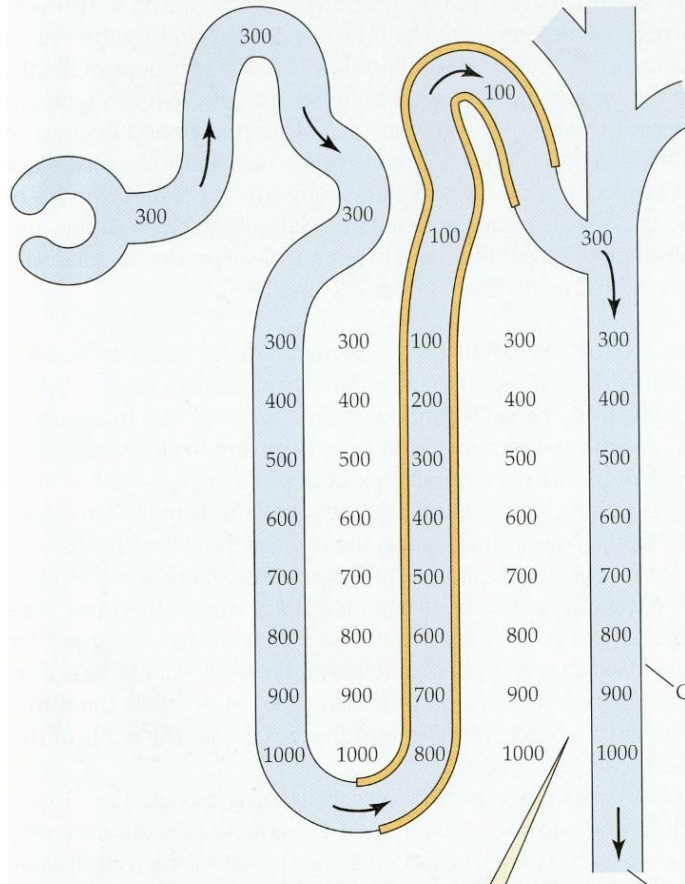


Fig. 25-14

Hormonální regulace tvorby moči - ADH

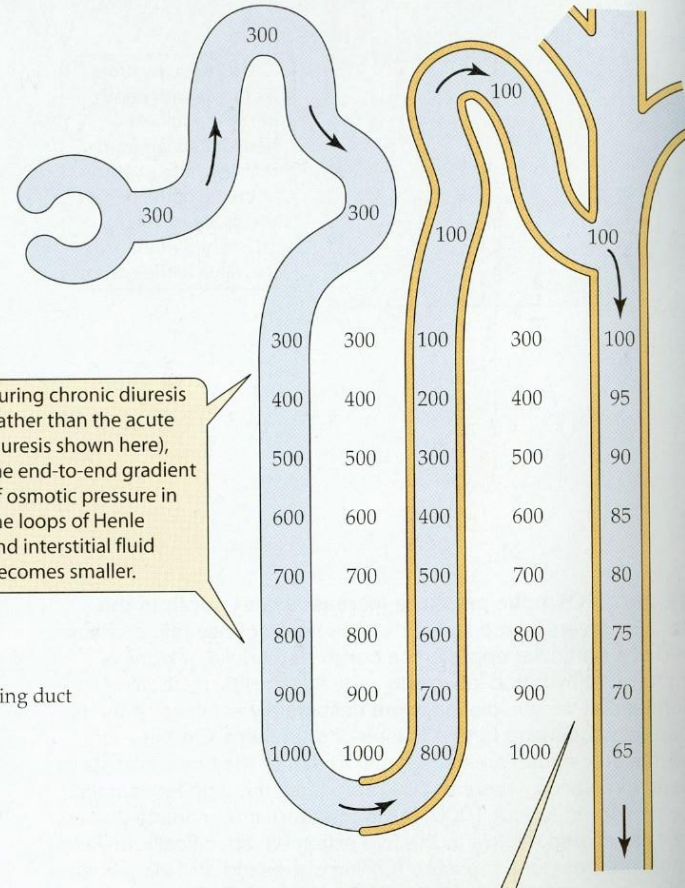
(a) Antidiuresis: kidney producing concentrated urine



In the kidney producing concentrated urine, the epithelial wall of the collecting ducts is freely permeable to water. Thus the tubular fluid comes to osmotic equilibrium with the gradient of increasing concentration in the medullary interstitial fluid.

Discharge of fluid from collecting duct to renal pelvis

(b) Diuresis: kidney producing dilute urine



During chronic diuresis (rather than the acute diuresis shown here), the end-to-end gradient of osmotic pressure in the loops of Henle and interstitial fluid becomes smaller.

In the kidney producing dilute urine, the epithelial wall of the collecting ducts is poorly permeable to water. Thus the tubular fluid is osmotically isolated from the medullary interstitial fluid and becomes ever-more dilute as NaCl is reabsorbed along the length of the collecting ducts.

Koncentrace moči roste, protože voda uniká, objem moči klesá

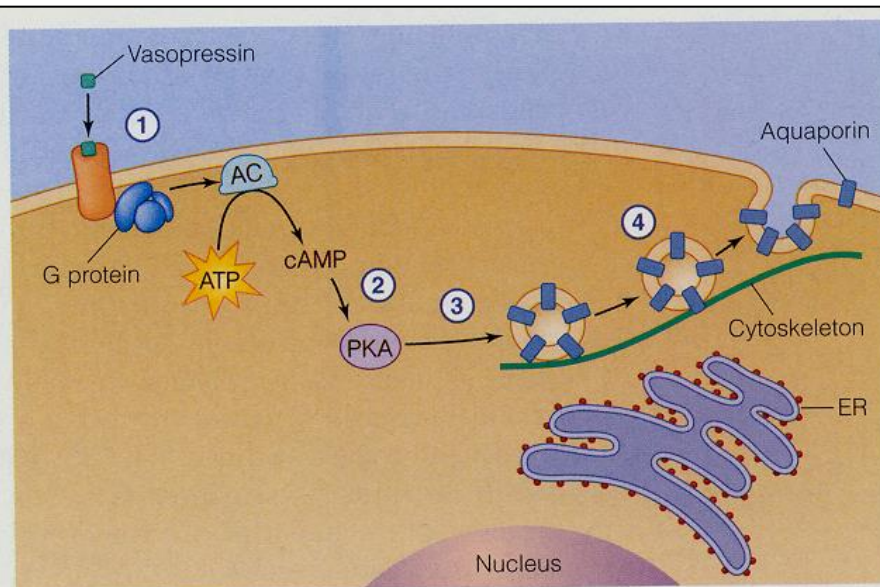
Koncentrace moči klesá, protože voda nemůže ven, objem moči roste

Hospodaření solemi a vodou

Hormony snižující diurézu při nedostatku vody:

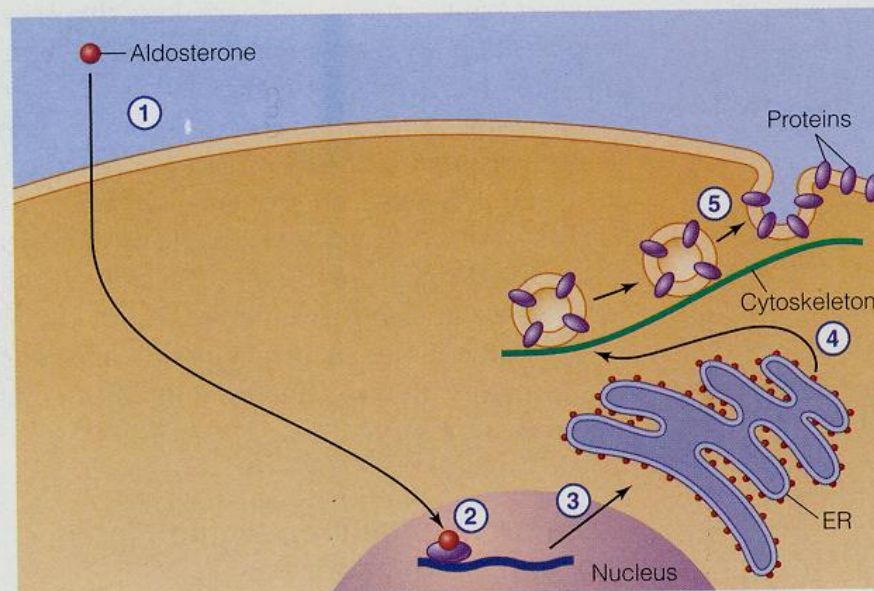
ADH (Vasopressin) – vkládá aquaporiny do membrány sběrného kanálku

Aldosteron – řídí syntézu a vložení transportérů Na^+ do membrány tubulu



(a) Vasopressin

- 1 Vasopressin binds G-protein-linked receptor.
- 2 Receptor activates adenylate cyclase, increasing cAMP and activating protein kinase A.
- 3 Phosphorylation of cytoskeletal and vesicle proteins occurs.
- 4 This triggers translocation of vesicle to the cell membrane, with insertion of aquaporins.



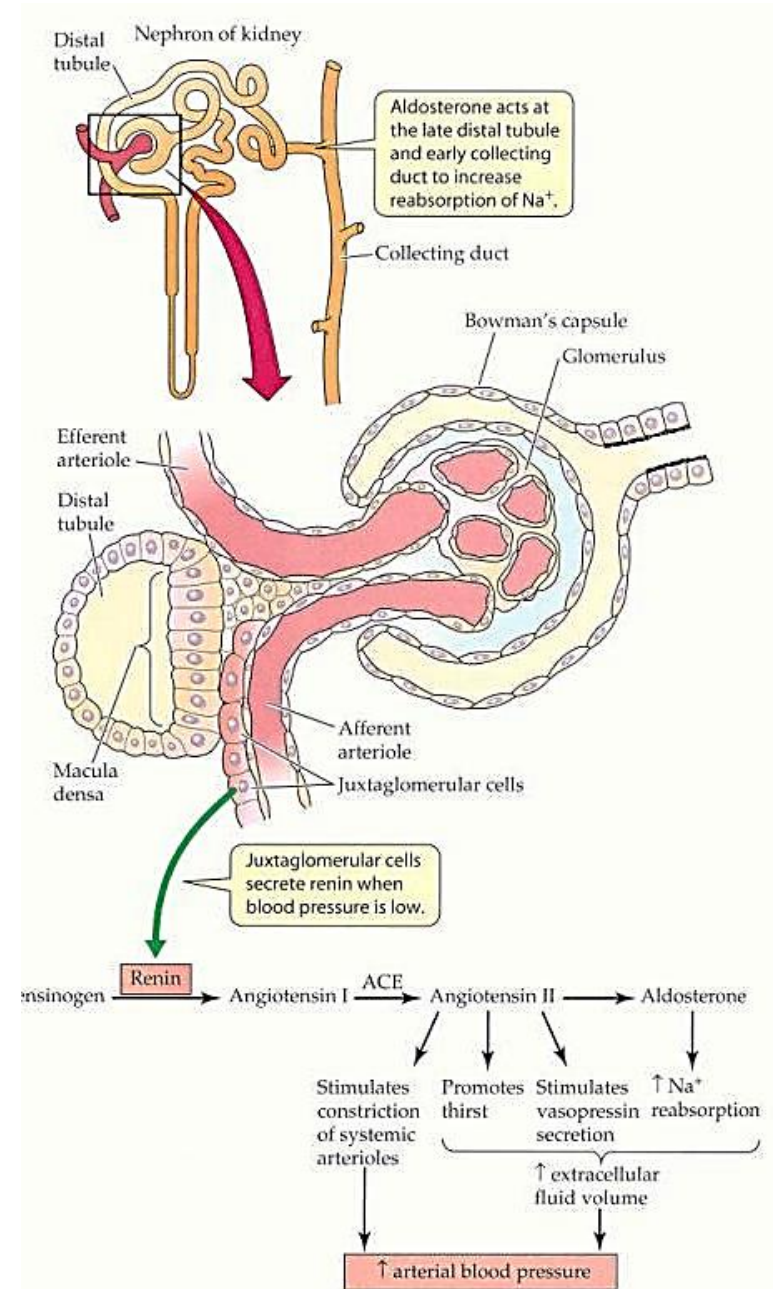
- 1 Aldosterone enters the cell by diffusion.
- 2 It binds to its receptor, a transcription factor.
- 3 Activated transcription factor stimulates transcription of genes for transporters.
- 4 New transporter proteins are made in the ER and exported in vesicles.
- 5 Vesicles containing proteins are sent to the plasma membrane.

Juxtamedulární aparát a regulace tvorby moči.

Juxtaglomerulární bb. monitorují NaCl v distálním tubulu a regulují tvorbu moči.

Renin – angiotensin - aldosteron

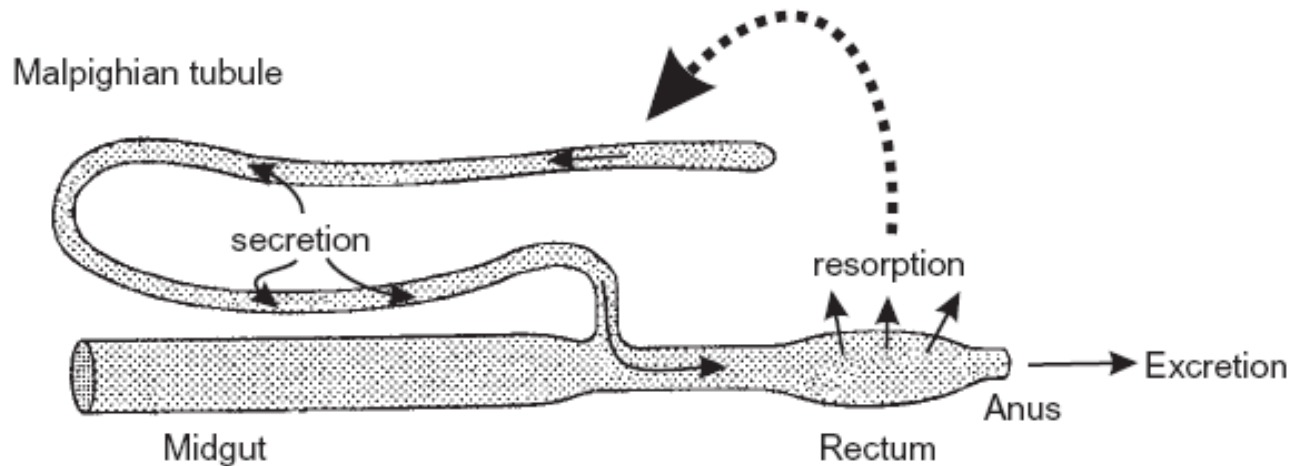
Obr. 14.20: Juxtaglomerulární aparát
Řídí osmolalitu, regulují objem a tlak krve.



Tubulární orgány: Tvorba a úprava primárního filtrátu.

Malpighické trubice hmyzu – jiná varianta tubulárního vylučování.
Proud vody hnaný ne tlakem, ale osmotickým gradientem –
adaptace na otevřený cévní sst.

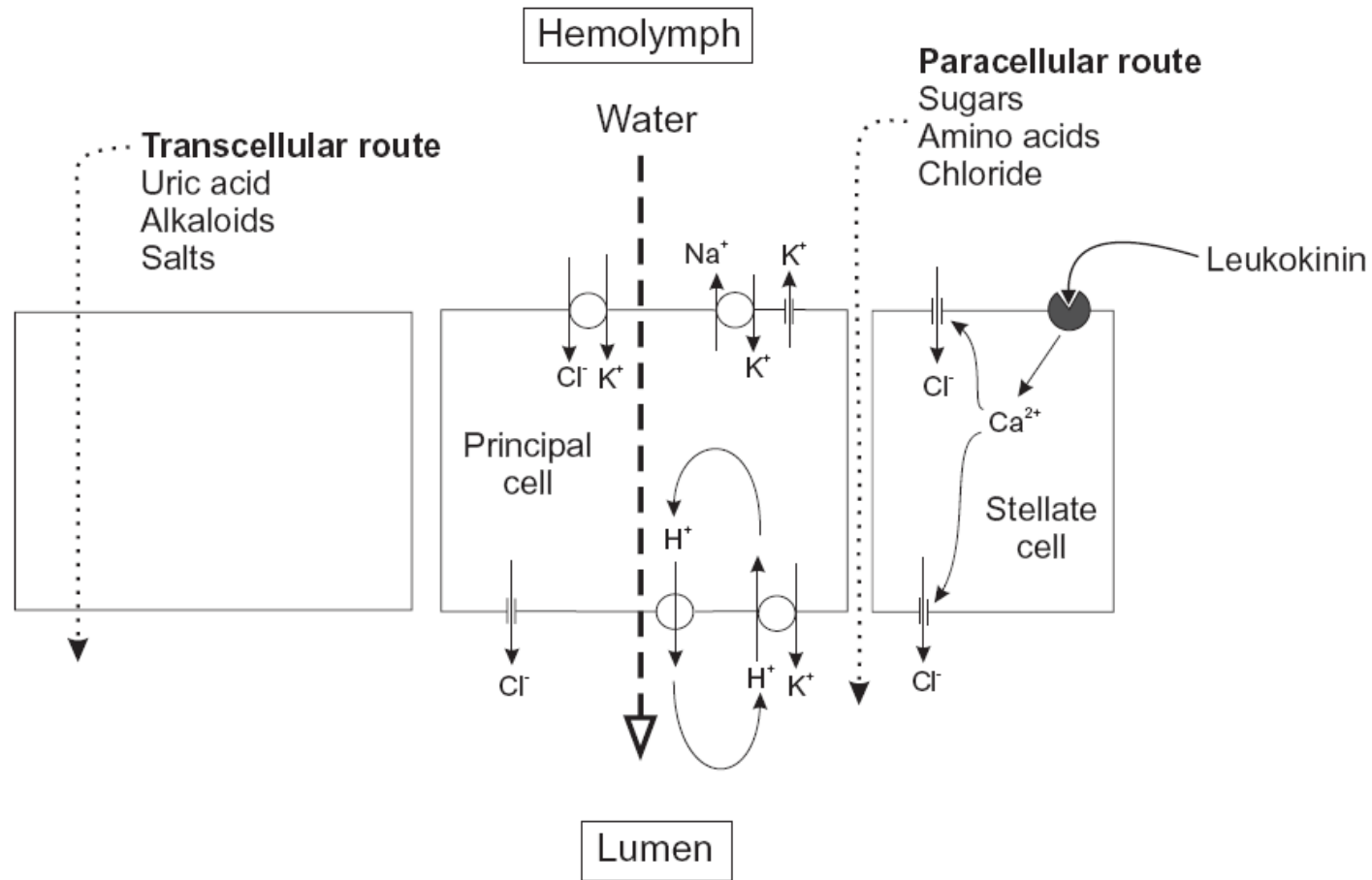
Napojují se na střevo a spolu s rektum tvoří mimořádně výkonný
systém šetřící vodu.



Malpigické trubice: Tvorba primárního filtrátu.

Filtrát vstupuje do tubulu jak paracelulárním tak transcelulárním transportem.

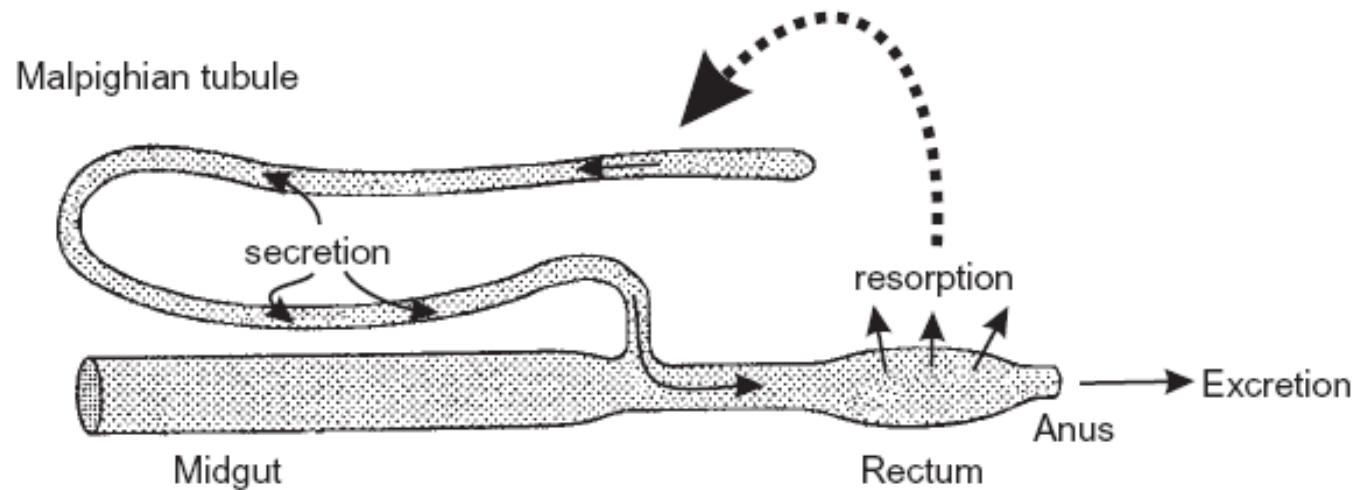
Tok iontů (KCl) doprovází voda strhávající rozpuštěné látky



Malpighické trubice: Úprava primárního filtrátu.

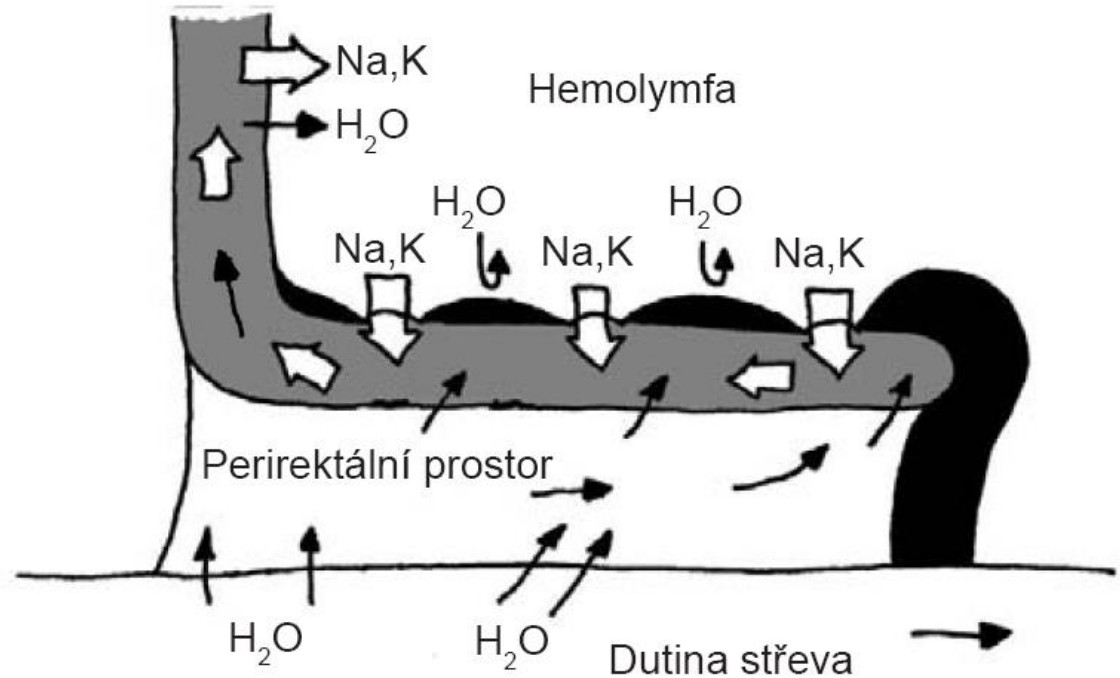
Filtrát vstupuje do tubulu jak paracelulárním tak transcelulárním transportem.

Průchodem tubulem a zejména rektum se upravuje a zahušťuje.



Malpigické trubice: Kryptonefridiální komplex.

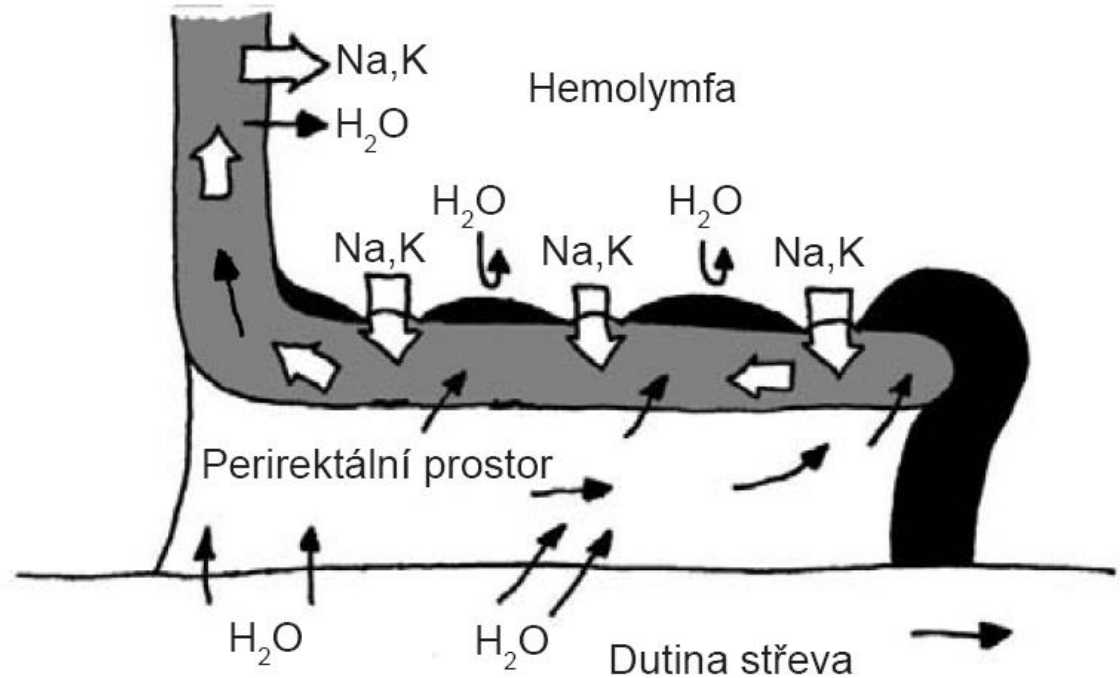
Analogie koncentračního sst. Protiproudý systém připraví hyperosmotické prostředí, do kterého se voda vrací a zůstává v těle. Výkaly zcela suché.



Resorbce vody probíhá až do třikrát vyšší rektální koncentrace iontů než je v hemolymfě. Pohyb vody přitom není způsoben hydrostatickým tlakem a děje se bez čistého toku iontů do hemolymfy.



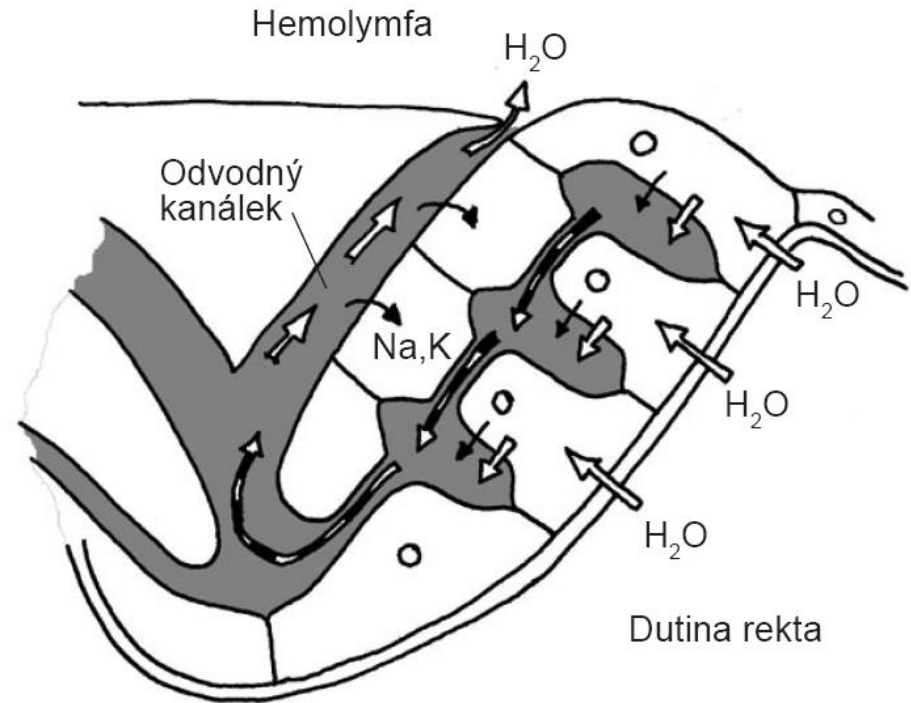
Malpigické trubice: Kryptonefridiální komplex.



Kryptonefridiální komplex je tvořen konci malpigických tubulů přiloženými ke střevu. Opačné proudy ve střevě a v tubulu si vyměňují vodu. Ta je z rekta nasávána do perirektálního prostoru hyperosmotickým prostředím, odtud pokračuje tubulem do hemolymfy. Soli jsou čerpány zpět do tubulu – jejich cirkulace je uzavřená. Voda však následovat nemůže – epitel komplexu je pro ni nepropustný.

Rektální papily

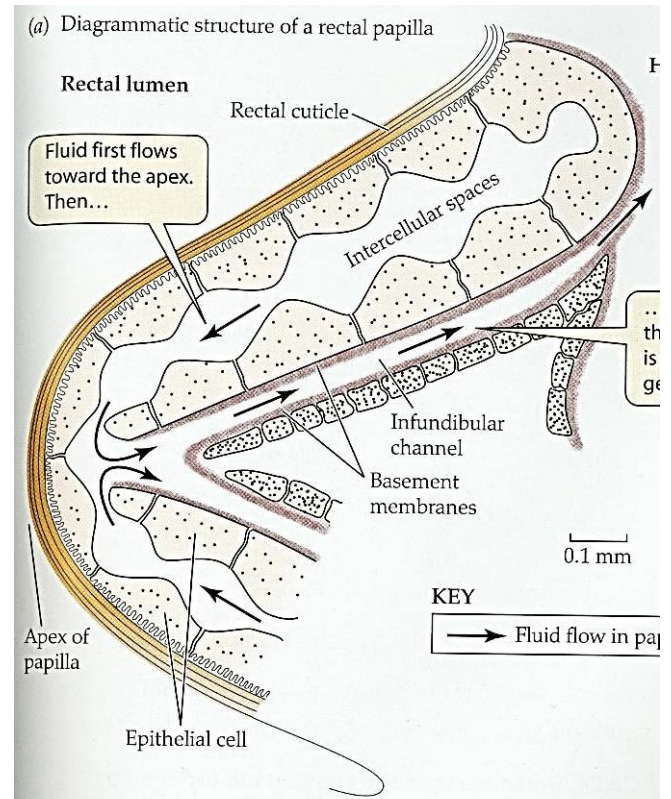
Podobný systém uzavřené cirkulace solí táhnoucí proud vody ze střeva do hemolymfy



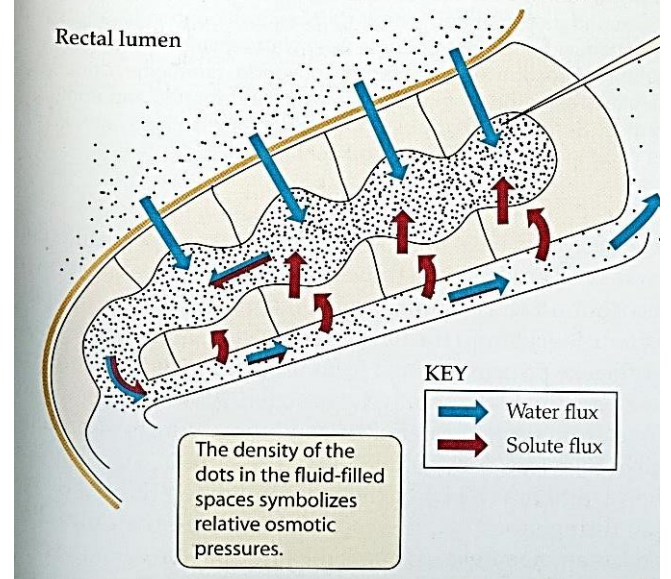
Obr. 14.10. Rektální papila much. Systémem dutin v papile cirkulují ionty v uzavřeném cyklu – tenké šipky. Vysoká osmolalita prostředí vysává vodu z rekta – bílé šipky. Voda však neprojde, na rozdíl od solí, zpět epitelem odvodného kanálku a proudí do hemolymfy. Zpětnému toku vody brání systém záklopek (není zakreslen).

Rektální papily

Soli cirkulují, voda protéká jednosměrně.



(b) Proposed processes of water absorption from the rectal lumen



Shrnutí

Koncentrace všech látek je třeba držet v limitech.
Velký objem filtrátu i zpětné resorpce: Jednodušší je transportovat zpět známé látky, než všechny neznámé ven.
Problém vzniku hypertonické moči: voda teče jen po koncentračním (nebo tlakovém) spádu.
Protiproudá výměna umožňuje vygenerovat a udržet strmý gradient osmolality od kůry ke dřeni.