

## 14.

## Exkrece a osmoregulace

*Všechny živé organizmy aktivně udržují koncentrace látek ve svém těle co nejbliže optima – v rámci tolerovatelných mezí. Vylučovací (exkreční) orgány se vyvinuly především proto, aby tuto vnitřní stálost zabezpečovaly po linii exportní – odstraňování těch látek, které překročily fyziologické koncentrace. Naopak import látek tělu chybějících zabezpečuje především trávicí soustava a některé specializované epitelové povrchu těla.*

### 14.1. Vylučování jako udržování koncentrací

Vžitá definice, že exkreční orgány jsou specializovány na vylučování škodlivých látek, by zasluhovala určité zpřesnění. Zda je určitou látku třeba z těla vypudit nebo ne, je do značné míry otázkou její aktuální koncentrace. Přirozeně, skutečně toxické metabolity budou mít nižší koncentrační limit pro vylučování než látky tělu vlastní. Ale i voda, sodíkové ionty nebo glukóza – tedy látky, na nichž je život postaven – se stávají objektem vylučovacích procesů, překročí-li optimum, na něž je organismus adaptován. Toto optimum je ovšem druhově velmi typické – co je pro jednoho živočicha toxická koncentrace, nemusí pro jiného znamenat žádné ohrožení. Škodlivost nebo potřeba látek je závislá na prostředí v němž živočich žije. V dalších odstavcích zjistíme, že právě při hospodaření s vodou a solemi řeší různé organizmy naprosto odlišná zadání. Právě **udržování osmotického tlaku** (osmolality) vnitřního prostředí a **objemu tělních tekutin** – **hospodaření se solemi a vodou** patří mezi dominantní úkoly vylučovacích soustav.

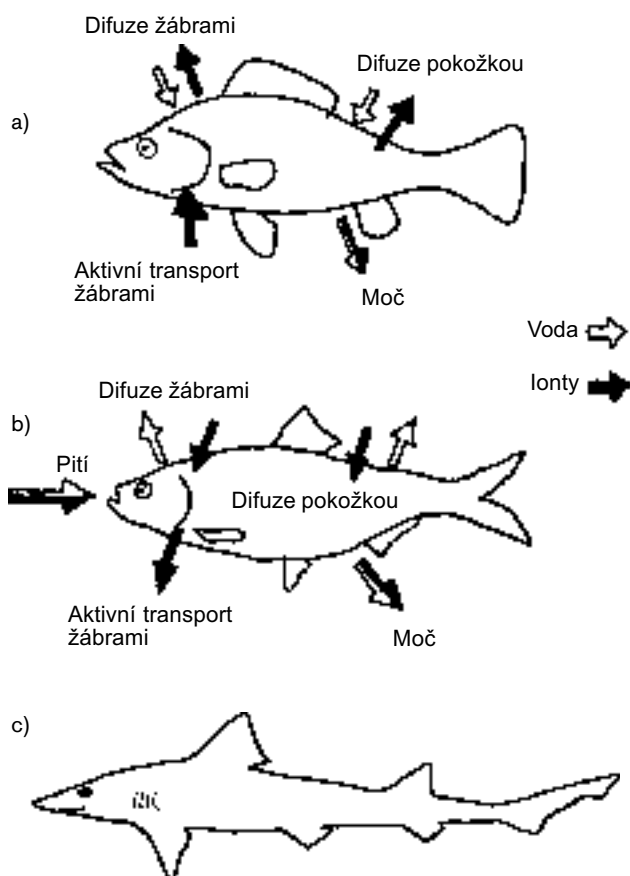
V tomto světle můžeme definovat exkreční látky jako:

- 1) Již dále nevyužitelné zplodiny a zbytky metabolismu.
- 2) Látky sice pro organismus potřebné a využitelné, ale v daném momentu pro svoji koncentraci nadbytečné.
- 3) Nosiče vylučovaných látek.
- 4) Látky organismu cizorodé (léčiva, drogy, alkaloidy, toxiny apod.)

### 14.2. Dostupnost vody určuje formu exkrece

Pro udržení osmolality tělních tekutin je u vodních živočichů zásadní, žijí-li ve sladké či slané vodě (obr. 14.1.).

**Sladká voda** představuje prostředí vůči tělním tekutinám hypotonické, slaná zpravidla hypertonické. U sladkovodních živočichů má voda tendenci osmoticky pronikat do těla a soli naopak difuzí z těla ven (obr. 14.1.a).



Obr. 14.1. 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 izosmotické.

Pro udržení osmotického tlaku se vyvíjejí epitelové povrchy s velkým povrchem a výkonnými transportními pumpami čerpajícími ionty z vody proti velmi strmému gradientu.

Sladkovodní ryby tak čerpají ionty z vody **prostřednictvím žaber** nebo larvy vodního hmyzu přes tzv. **anální papily**. Přebytková voda odchází s močí.

**Mořští živočichové** řeší opačný problém. Voda je získávána pitím, přebytečné soli vylučovány zase aktivními pumpami v epitelu žaber, tentokrát směrem do vody (obr. 14.1. b).

Jsou i jiné cesty, jak udržet homeostázu osmolality v mořské vodě. Např. u žraloků je krev izosmotická vůči moři, díky vysoké koncentraci močoviny. Takovou strategii nazýváme **ureo-osmo-konformní**. Jistá energie je ušetřena na absenci masivního vylučování solí a potřebě pití, ovšem není to zadarmo: produkce močoviny a mechanismy tolerance vůči ní také spotřebovávají energii (obr. 14.1.c).

Dostupnost vody je určující i pro způsob, jakým se živočichové zbavují skutečně toxického odpadu. Metabolismus aminokyselin a nukleových kyselin totiž produkuje dusíkaté odpadní látky, z nichž prvotní je **amoniak**. Ten je extrémně **toxický** a je potřeba se ho zbavovat již v nízkých koncentracích. Díky tomu, že je velmi dobře rozpustný, odchází u vodních druhů obratlovců i bezobratlých přímo povrchem těla prostou difuzí anebo rozpuštěn ve velkých objemech vylučované vody. Jen málo terestrických (suchozemských) zvířat vylučuje amoniak ve výkalech, v moči, případně do vzduchu. Těmto živočichům říkáme **amonotelní**.

Zejména pro terestrické živočichy musí existovat jiná forma vylučování dusíkatých odpadů. Mají obecně omezený přístup k vodě a amoniak je nutno koncentrovat přeměněním na **močovinu** (viz str. 34) za spotřeby 4 ATP na jednu molekulu močoviny. Je méně toxická než amoniak, dobře rozpustná a odchází s koncentrovanou, vůči krvi hyperosmotickou močí. Do této skupiny **ureotelních** živočichů patří korýši, ostnokožci, paryby, většina měkkýšů a savci včetně člověka.

Mnoho suhomilných členovců, plžů, plazů a ptáků extrémně šetřících vodou konvertuje amoniak na kyselinu močovou nebo jiné deriváty purinu. Ty jsou nerozpustné a mohou být vylučovány ve vysokých koncentracích s minimálními ztrátami vody ve formě husté pasty. Jde o živočichy **purinotelní, urikotelní**.

V průběhu ontogenetického vývoje může dojít ke změně exkrece. Např. žijí-li želvy ve vodě, vylučují amoniak a močovinu, žijí-li však na suchu, vylučují především kyselinu močovou a malé množství močoviny. V embryonálním vývoji ptáků se postupně vystřídají všechny typy exkrece dusíkatých látek.

### 14.3. Výměna vody a iontů u suchozemských živočichů

Při přechodu na souš byli vodní živočichové vystaveni nebezpečí dehydratace. Udržení vodní bilance je závislé na tom, zda jsou mechanismy ztráty vody v rovnováze s mechanismy regulujícími její příjem. Voda se ztrácí z těla **vypařováním**, které nastává z celkového povrchu těla a z dýchacích orgánů. Touto cestou jsou ztrátami

vody ohroženi zejména malí živočichové s relativně velkým tělesným povrchem. U hmyzu se největší množství vody ztrácí tracheální soustavou, u plazů zase povrchem těla (kolem 60 %). Velikost **ztrát vody močí** je dána tím, v jaké formě vylučují živočichové dusíkaté zplodiny z těla. Někteří živočichové (především hmyz), mají schopnost ukládat kyselinu močovou v těle, a to především v kutikule a tukové tkáni. Produkce hyperosmotické moči se stala podmínkou osídlení souše pro hmyz a většinu obratlovců. **Ztráty vody výkaly** závisejí na tom, jak dokonale je vstřebávána voda z potravy v trávicí trubici. Dokonalá resorpce vody ze střeva je vlastní mnoha suhomilným druhům.

Naopak vodu do organismu získávají živočichové především **pitím** a **v potravě** – někteří živočichové přijímají extrémně suchou potravu, zejména některé druhy hmyzu. **Metabolickou vodu získávají** spalováním organických látek, kdy 1 g glukózy může poskytnout asi 0,6 ml metabolické vody. **Absorpce vzdušné vlhkosti** byla prokázána u několika druhů hmyzu.

U některých vyšších obratlovců (plazů a ptáků), kteří sekundárně osídlili moře a následkem toho přijímají potravu s velkým množstvím solí, se vyvinuly další orgány, kterými nadbytek solí z těla odstraňují. Jsou to solné žlázy, které jsou u ptáků a želv umístěny v malých prohlubeninách nad očima.

### 14.4. Fylogenetický vývoj exkrečních orgánů

Úkoly kladené na exkreční systém plní původně transport **povrchem těla**. Tento způsob exkrece je typický zejména pro jednobuněčné a mnohé vodní živočichy. Již jsme zmínili **epiteliální exkreční povrch** rybích žaber nebo análních papil. Jinou modifikací exkrece povrchem těla je např. pocení, nebo svlékání pokožky.

Pro nižší bezobratlé zůstávají typické procesy **exocytózy**. U **jednobuněčných** žijících v prostředí o nižším osmotickém tlaku plní osmoregulační funkci tzv. **pulzující vakuola**, která odstraňuje exocytózou přebytečnou vodu i odpadní látky z buňky. U **houbovců**, kde probíhá trávení potravy ještě intracelulárně, odcházejí exkreční látky z buněk do vnitřních tělních dutin a odtud pak ven z těla. Podobně ani u intracelulárně trávicích **žahavců** nejsou specializované exkreční orgány. U vyšších skupin bezobratlých mohou být exkreční látky vychytávány a odstraňovány z těla buď ještě specializovanými buňkami nebo již exkrečními orgány.

Specializovanými buňkami jsou například **chlorakogenní buňky** máloštětinatců (Oligochaeta) nasedající na střeva a cévy nebo **bloudivé amoeboidní buňky** ostnokožců (Echinodermata) plnící exkreční funkci spolu s ambulakrální soustavou.

Speciální vnitřní exkreční orgány jsou vyvinuty od hlístů, přes kroužkovce, pásnice, měkkýše a členovce a také u obratlovců. Jde opět o specializované transport-

ní epitely, organizované nyní ovšem jako **vnitřní povrch uzavřeného tubulu**, na jedné straně nasávajícího tělní tekutinu, na straně druhé otevírajícího se ven z těla. Přestože se jedná o celou škálu orgánů různé složitosti od **protonefridií** přes **metanefridie**, **Malpighické trubice** až k **savcím ledvinám**, můžeme si všimnout řady společných principů.

## 14.5. Tubulární exkreční orgány

Do tubulu je vždy přiváděna tělní tekutina určená k exkreční úpravě. Při průchodu tubulem je **primární moč postupně upravována** – látky, které jsou nadále užitečné jsou **resorbovány zpět** do oběhu (podobně jako ve střevě), odpadní látky v tubulu zůstávají a nakonec odcházejí se **sekundární močí** z těla ven. Ta je nakonec vůči krvi hypo- nebo hyperosmotická, zpravidla v závislosti na tom, jaké vodní ztráty si může živočich dovolit.

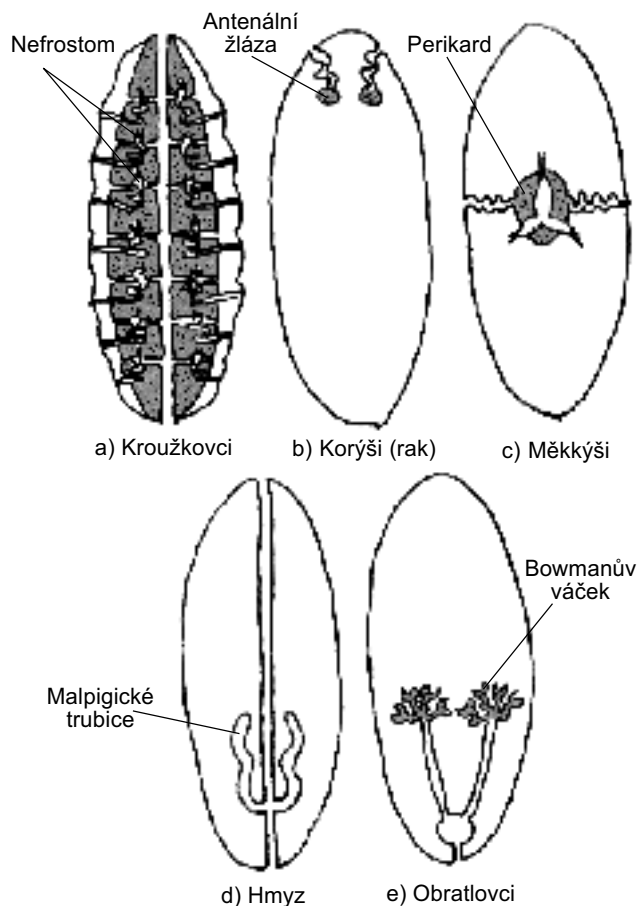
### 14.5.1. Produkce primární moči

je většinou založena na **ultrafiltraci**, kdy hydrostatický tlak žene krev nebo hemolymfu skrze semipermeabilní membránu do nitra tubulu. Takový podtlak nasávající hemolymfu do tubulu je u **protonefridií nižších bezobratlých** (ploštěnci a pásnice) vyvoláván kmitáním bičíků **plaménkových buněk**, jimiž kanálek v intersticiu začíná. Seskupením protonefridií a jejich vyústěním do jednoho sběrného kanálku vznikají tzv. **solenocyty** (u některých mnohoštětnatců a ještě i u kopinatce).

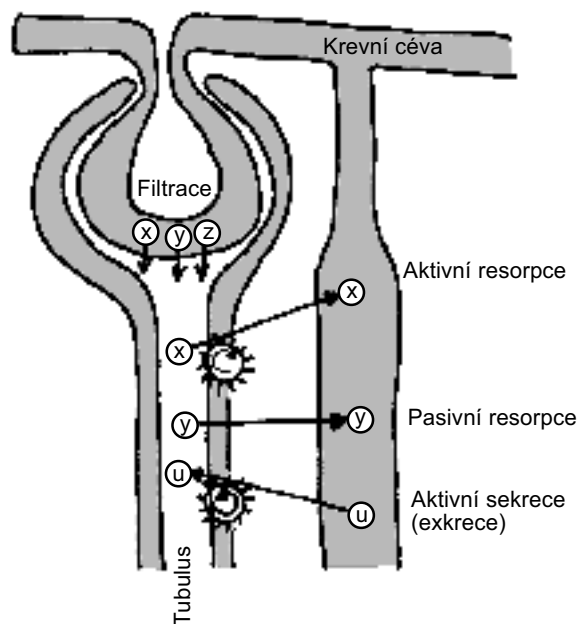
Podobně víření brv **obrvené nálevky** (nefrostomu) **metanefridií** u kroužkovců vyvolává tlak potřebný k filtraci. Za odvozené od metanefridií se také považují filtrační systémy, u kterých je krev či hemolymfa přefiltrovávána tlakem udržovaným srdeční aktivitou. Platí to u **měkkýšů**, kde je krev filtrována přes srdeční stěnu **do osrdečníku**, **antenálních žláz koryšů**, **kyčelních žláz pavoukoců** nebo **ledvin obratlovců**. Metanefridie jsou do značné míry spojeny s existencí uzavřené cévní soustavy u célomát (obr. 14.2.). Od protonefridií nasávajících hemolymfu volně z tělních dutin je patrná vývojová tendence k filtrování krve uzavřené již v cévním systému. Obrvená nálevka původních metanefridií volně přiložená ke krevní cévě se vyvíjí v uzavřený váček těsně objímající cévní klubičko (ledviny).

Jiný je nasávací mechanismus u **Malpighických žláz hmyzu**, které se jako slepé tubuly, spojené na jedné straně se střevem, volně vznášejí v hemolymfě. Do nich je voda se soluty strhávána spolu s aktivně čerpanými ionty. Motorem filtrace tedy není hydrostatický tlak.

Obecně filtraci podléhají především molekuly vody, iontů a organických látek do určité velikosti. Plazmatické bílkoviny do filtrátu neprocházejí. Přehled základních transportních toků mezi tubulem a krví je na obr. 14.3.



Obr. 14.2. Vztah exkrečních orgánů k célomové dutině (šedě). U célomát jsou exkrečním ústrojím metanefridie spojené s existencí cévní soustavy, u hmyzu však není célom zachováno a exkreci zajišťují malpighické trubice. Cévy nejsou zakresleny.



Obr. 14.3. Základní typy transportu látek mezi krví a močí v ledvinách. Filtrát je při průchodu tubulem upravován jednak zpětnou resorpcí, jednak dodatečnou sekrecí látek, které filtraci neprošly.

### 14.5.2. Úpravy primární moči

probíhají jinak v **proximální**, jinak v navazující **distální** části. V proximální části jsou zpětně resorbované objemy zpravidla obrovské (až 99 %). Pro organismus je výhodnější nejprve prohnat filtrací vše a pak to, co je tělu užitečné, opět stáhnout zpět, než riskovat opomenutí toxické molekuly v oběhu. V kontrastu s masivními iontovými a vodními toky je jen malá změna osmolality moči. V proximální části se spolu s ionty a vodou resorbují zejména glukóza a aminokyseliny. Obráceně se **aktivní sekrecí** mohou selektivně ještě dostat do filtrátu ty látky, které neprošly filtrací.

V **distálních částech** se „dolaďuje“ finální složení moči přesně řízenými a poměrně malými iontovými toky doprovázenými již také jen malými změnami objemu, za vzniku hyperosmotické nebo hypoosmotické finální moči.

### 14.5.3. Stavba ledvin obratlovců

Exkrečním orgánem obratlovců jsou **ledviny**. Na podélném řezu ledvinou vyšších obratlovců lze rozlišit **vnější kůru a vnitřní dřevě**. Ledviny jsou odvozeny od metanefridií a u terestrických obratlovců jsou adaptovány na

minimalizaci vodních ztrát. Původní stavební plán metanefridiální nálevky přikládající se ke krevní cévě se mění. Céva vytváří v místě styku klubičko vlásečnic (glomerulus) a nálevka (Bowmanovo pouzdro) toto klubičko obklopí a hermeticky uzavře. Navazující tubulární oddíly podobně jako u metanefridií vytvářejí mnohočetné kličky. Tak je organizována základní strukturální a funkční jednotka ledvin – **nefron** (obr. 14.4.).

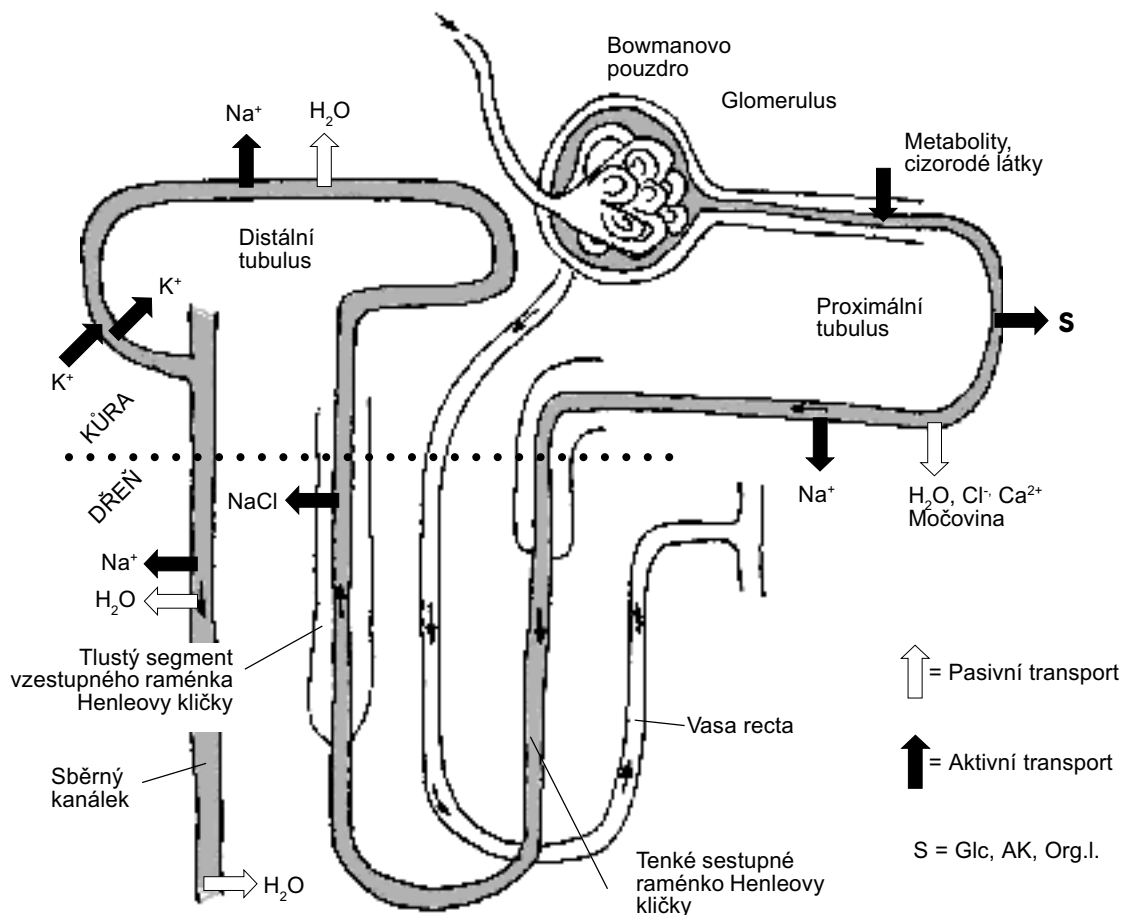
#### 14.5.3.1. Oddíly nefronu

**Ledvinová tělíska** jsou uložena v kůře ledvin a skládají se z **Bowmanova pouzdra a glomerulu**, který je do pouzdra vchlípen. Mezi oběma je prostor, do něhož je filtrována primární moč. Krev do glomerulu přivádí arteriola (vasa afferens), rozdělující se zde na kapiláry, které se opět spojují do odvodné cévy (vasa efferens), z níž pak vzniká peritubulární kapilární pletěň (vasa recta).

**Proximální tubulus** představuje nejdelší část nefronu, nejprve je stočený a pak přechází v přímou část.

**Henleova klička** má sestupnou tlustou část (směřující do dřevě), **tenké sestupné raménko** a tenkou část vzestupnou a **tlustý segment vzestupného raménka**.

**Distální tubulus** začíná tlustým segmentem, který přechází v část stočenou a ta ústí do sběrného kanálku.



Obr. 14.4. Schéma stavby nefronu a transportních dějů při tvorbě moči. Primární filtrát je cestou tubulem upravován sekrecí a resorpcí. V proximálním tubulu se spolu s  $\text{Na}^+$  resorbují organické látky, většina vody a iontů. Tlustý segment Henleovy kličky exportuje  $\text{NaCl}$  bez doprovodu vody a generuje vysokou osmolalitu dřevě. V distálním tubulu se dolaďuje iontové složení moči. Ve sběrném kanálku se odchodem vody do dřevě tvoří hyperosmotická moč.

**Sběrný kanálek** směřuje zpět z kůry do dřeně. Sběrné kanálky se spojují v papilární vývody ústící do **ledvinové pánvičky**.

Struktura a počet nefronů v ledvinách obratlovců jsou druhově typické. Např. v jedné ledvině vrabce je asi 30 tisíc nefronů, v ledvině slepice asi 200 tisíc, v ledvině myši 5 tisíc. V ledvině hovězího dobytka asi 4 miliony a v ledvině člověka asi 1 milion nefronů. Ledviny se liší rovněž tvarem. U některých je povrch ledvin zcela hladký (králík, pes, kůň, člověk), jiní mají ledviny laločnaté (skot), nebo rozdělené na úplně samostatné lalůčky (medvěd, tuleň, delfin).

Existují dva typy nefronů. Nefrony **kortikální**, které jsou téměř úplně umístěny v kůře ledviny a mají krátkou Henleovu kličku, a nefrony **juxtamedulární**, u nichž je glomerulus v kůře ledvin, ale blízko dřeně a Henleova klička je dlouhá a hluboko zasahuje do dřeně. 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 hospodářit s vodou. Z dalšího textu vysvitne proč.

Na celé architektuře nefronu je nápadné jak odlišně je řešena kůra od dřeně. Tubuly se kolmo k povrchu zanořují do hloubky dřeně, tam se otočí a těsně přiloženy k jiným tubulům stoupají opět vzhůru. Cévní systém zásobující ledvinu krví je řešen podobně. Toto vláseňkové antiparalelní uspořádání cévních, lymfatických a tubulárních drah je základem **protiproudého multiplikačního dřevného systému** umožňujícího vznik **hyperosmotické moči**.

#### 14.5.4. Vznik hyperosmotické moči

Pro terestrické obratlovce i bezobratlé je voda natolik cennou látkou, že se u nich vyvinuly mechanismy pro tvorbu odvodněné – hyperosmotické moči, ve které

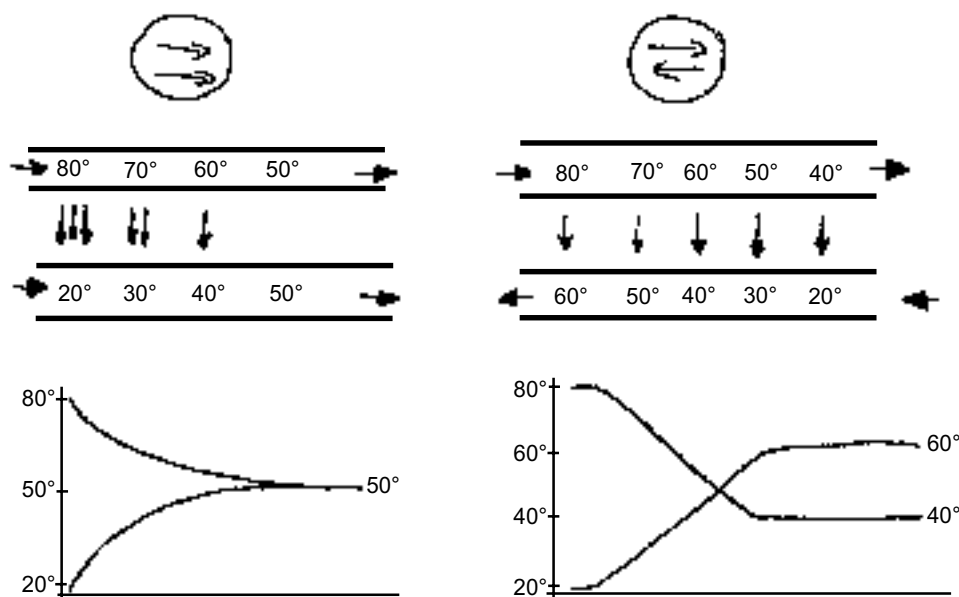
jsou odpadní látky maximálně koncentrovány. Vytvořit v prostředí těla hyperosmotickou tekutinu není jednoduchý problém, protože, jak již víme (str. 11), neexistují žádné specializované pumpy pro vodu, které by ji z tubulu jednoduše odčerpaly proti své síle odpadních solutů. Vodního toku (ať již transcelulárního nebo paracelulárního) lze dosáhnout pouze v podobě pasivního, osmotického doprovodu iontového toku. Odčerpáváme-li z tubulu ionty přes epitel pro vodu propustný („dřevý epitel“), voda ionty doprovází a osmolalita roztoku se nezmění. Při iontovém čerpání přes vodu nepropustné epitely (tight junctions) vznikne uvnitř hypoosmotická tekutina. Jedinou cestou k zahuštění a odvodnění moči je připravení hyperosmotického svého prostředí, kterým bude tubulus procházet a odevzdávat vodu, aniž by z něj soluty odcházel. Účinnost odvodňování se zvýší, bude-li proud houstnoucí moči v tubulu antiparalelní (protisměrný) vůči toku hypertonického, tubulus obklopujícího roztoku. Protiproudá výměna je také mechanismem umožňujícím vznik a udržení hyperosmotického mezibuněčného prostředí ve dřeni ledvin.

\*\*\*

Dovolme si v tomto místě odbočku k vysvětlení obecného principu protiproudé výměny, se kterou se ve fyziologických soustavách setkáváme při různých příležitostech (viz str. 42 a 85).

##### 14.5.4.1. Protiproudý multiplikační mechanismus

Dva proudy libovolných tekutin si budou po koncentračním spádu **nejúčinněji vyměňovat látky**, ale také např. teplo, budou-li jejich toky **obrácené** – proti sobě orientované, antiparalelní. Na obr. 14.5. je uvedeno srovnání účinnosti výměny stejnosměrných a protisměrných toků. Z obrázku je patrné, že (postupně klesající) tepelný gradient mezi stejnosměrnými toky vyvolá



Obr. 14.5. Srovnání stejnosměrné a protiproudé výměny na příkladě teplot. Zatímco při stejnosměrné gradient klesá, až se výsledná teplota ustaví na průměru, při protiproudé výměně je gradient po celé délce konstantní a výměna tepla je účinnější.

výměnu tepla, která na konci společného vedení vede ke srovnání teplot obou proudů na střední hodnotě. V případě antiparalelního toku je po celé délce gradient mezi toky konstantní. Čím delší je společné vedení, tím větších rozdílů mezi teplou a studenou stranou je možné dosáhnout.

Tento princip je využíván několika fyziologickými systémy, a to vždy v případech, kdy je třeba maximalizovat **účinnost výměny** libovolných difuzibilních látek mezi dvěma proudy (rozhraní voda-krev v žábrech) nebo když je třeba **prostorově oddělit tělní tekutiny** teplou od studené nebo hypertonicitou od hypotonické.

### 14.5.5. Děje v savčím nefronu

Zpřesněme si to, co jsme si doposud řekli obecně o různých dějích v tubulu na příkladu savčího nefronu podle obr. 14.4.

1) **Glomerulus Bowmanova váčku** produkuje filtrát. Za minutu bývá přefiltrováno až 25 % krve.

2) Velký objem primární moči je již v **proximálním tubulu** zredukován na 25 % mohutnou **resorpcí vody**. Jde o kombinaci aktivního transportu  $\text{Na}^+$  s některými

spřaženými kotransporty a antiporty (obr. 14.6.a). Resorpce  $\text{Na}^+$  z lumen tubulu do intersticia vyvolává vodní tok mezibuněčnými prostory děravého epitelu, který dále strhává (tah rozpustidla) řadu rozpuštěných solutů jako je  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{K}^+$  nebo močovina. Moč zůstává izoosmotická.

V proximálním tubulu se také do krve vrací glukóza, aminokyseliny a další organické látky procesem **sekundárního aktivního kotransportu**.

#### 14.5.5.1. Sekundární aktivní kotransport

V úvodní kapitole jsme se setkali s tím, že všeobecně rozšířeného sodíkového membránového gradientu využívají jedny buňky k přenosu informací (nervové) jiné jako zdroje energie pro transporty látek proti koncentračnímu spádu. Transport glukózy v proximálním tubulu nefronu, ale i ve střevě je nejvhodnějším příkladem. Membránový transportér má dvě vazebná místa – pro glukózu i pro sodík. S využitím energie sodíkové hnací síly je do buňky „protlačena“ i glukóza. Buňku tubulu už glukóza opouští pasivně, ale s pomocí přenašeče – tzv. **facilitovanou difuzí**. Takto je v proximálním tubulu zresorbováno až 99 % glukózy. Pro **aminokyseliny, fosfáty, laktát** a další látky se uplatňují podobné resorpční mechanismy. Extra/intracelulární gradient sodíku je trvale udržován  $\text{Na}/\text{K}$  pumpou.

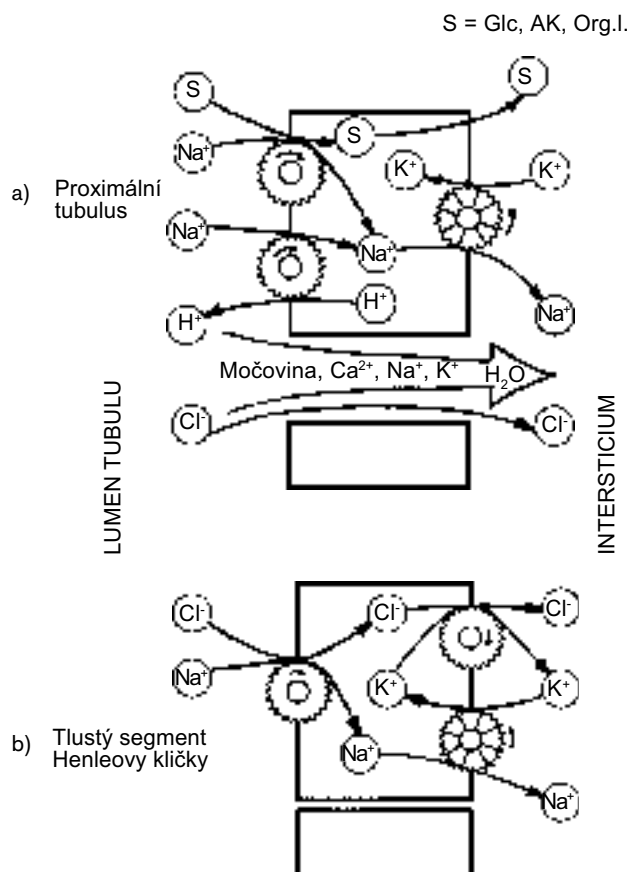
3) **Sestupné raménko Henleovy kličky** obsahuje epitel bez významnějších transportních specializací. Jinak je tomu ale v **tlustém segmentu vzestupného raménka**. Zde jsou pumpy a přenašeče vyčerpávající  $\text{NaCl}$  z tubulu do intersticia (obr. 14.6.b). Epitel tohoto segmentu je nepropustný pro vodu, která tedy nemůže iontový tok doprovázet. Stejně tak i permeabilita pro  $\text{Na}^+$  a  $\text{Cl}^-$  je malá a nemohou se pasivně vracet z intersticia do tubulu. Výsledkem je vznik **hypoosmotické moči a hyperosmotického intersticia dřeně**.

Antiparalelní toky v raménkách Henleovy kličky jsou základem **multiplikačního dřeňového systému**.

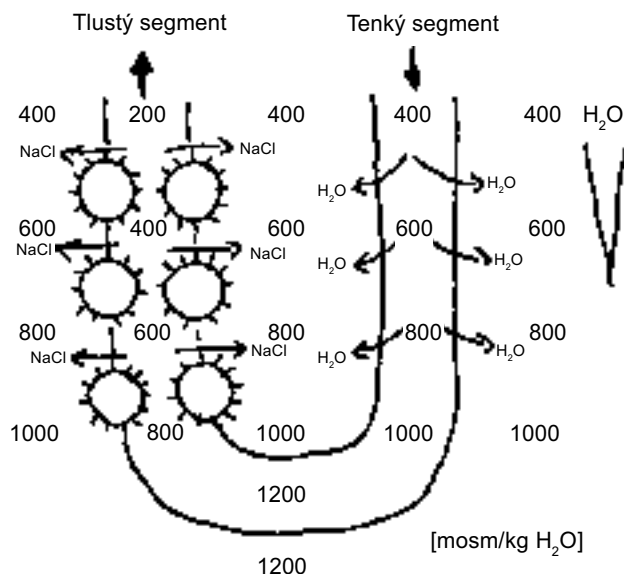
#### 14.5.5.2. Multiplikační dřeňový systém

Osmolalita dřeně je zvyšována  $\text{NaCl}$  vyčerpávaným v tlustém segmentu. Voda přicházející s močí paralelním sestupným raménkem v opačném směru je v celém společném průběhu vysávána do intersticia a osmolalita roste tím víc, čím hlouběji klička do dřeně zasahuje – čím delší je společný průběh. Hovoří se také o **osmotické stratifikaci dřeně** (obr. 14.7.).

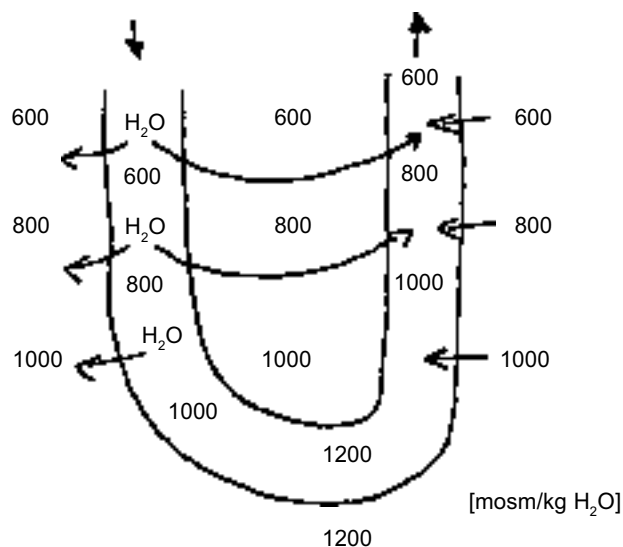
Podobně je organizována protiproudá výměna vody ve **vasa recta**, která ve skutečnosti vytváří složitou cévní pletěň kolem obou ramének (14.8. a 14.9.). Vodě krevní plazmy není dovoleno aby pronikla až do dřeně a naředovala ji. **Uniká zkratkami ze sestupné části cévy do částí vzestupné, aniž by vstoupila do dřeně**. Opačně také platí, že například močovina přestupuje ze vzestupného raménka, které ji odnáší z hypertonické dřeně



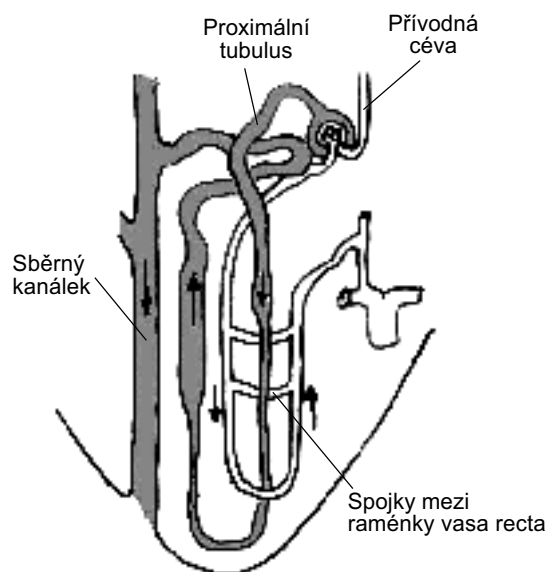
Obr. 14.6. Některé transportní procesy v tubulu. a) Z dutiny proximálního tubulu jsou organické látky transportovány do buněk epitelu sekundárním aktivním kotransportem energií  $\text{Na}^+$  gradientu. Do intersticia projdou usnadněnou difuzí.  $\text{Na}^+$  ionty následuje paracelulární voda, strhávající s sebou další látky. b) V tlustém segmentu Henleovy kličky se do intersticia dřeně přečerpávají  $\text{Na}^+$  a  $\text{Cl}^-$ . (Kolo s výztuží = aktivní transport.)



Obr. 14.7. Aktivní protiproudá multiplikace v Henleyově kličce (HK). V tlustém segmentu HK jsou čerpány do dřenej ionty  $\text{Na}^+$  a  $\text{Cl}^-$ . Pro vodu je však epitel nepropustný. Voda přicházející tenkým segmentem je zkratkami strhávána do intersticia a osmolalita roste tím víc, čím je klička delší. Dřeň ledvin je proto hyperosmotická.



Obr. 14.9. Protiproudá výměna vody ve vasa recta. Dřeň ledvin je zásobena krví cévou vasa recta. Voda přicházející s krví neproniká až do dřenej a nesnižuje její osmolalitu, protože uniká zkratkami z přívodného do odvodného raménka. Regulaci prokrvení lze regulovat i osmotickou savost dřenej a tím i množství moče.



Obr. 14.8. Architektura dřenej ledvin. Cévy a kanálky jsou vedeny paralelně do hloubky dřenej. Tím je umožněna protiproudá výměna vody a rozpuštěných látek už mezi přívodnými a odvodnými cestami a je tak oddělena hyperosmotická dřeň od kůry. Vasa recta tvoří celou pletěň kolem tubulu (nezakresleno) s řadou spojek. Jejich vazomotorikou je regulováno prokrvení a tedy osmolalita dřenej.

opět do raménka sestupného. Tak k vysoké osmolalite dřenej přispívá kromě zadržovaného  $\text{NaCl}$  i močovina. Krev je při průchodu dřenej stejně hyperosmotická jako dřeň samotná a vysoká osmolalita ledvinové dřenej je tak přes nutné krevní zásobení jen velmi málo narušována.

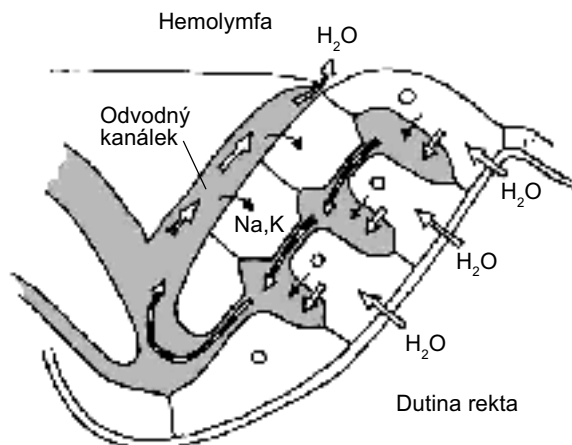
4) Pro distální tubulus platí, jak již bylo řečeno, že zde dochází k jemnému doladování objemu moče a ion-

tové rovnováhy podle celkové situace organismu. Zpětná resorpce  $\text{Na}^+$  a tedy i vody je pod přímým stimulačním vlivem **aldosteronu**.  $\text{Na}^+$  je po elektrochemickém spádu doprovázen  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{HCO}_3^-$ . Naopak  $\text{K}^+$ ,  $\text{H}^+$  a  $\text{NH}_3$  jsou sekretovány do lumen tubulu.

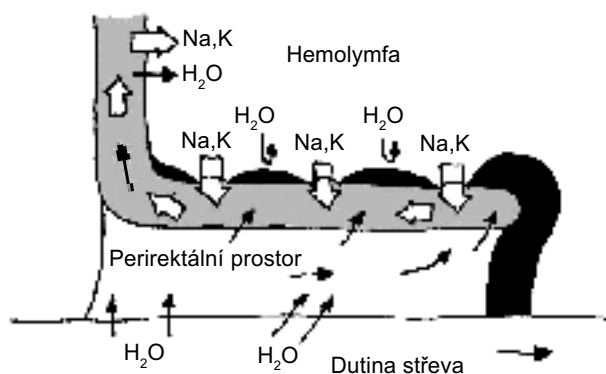
5) Ve sběrném kanálku jsou resorbovány zbytky  $\text{NaCl}$ , ale hlavně zde při průchodu dřenej dochází k úniku vody do intersticia a k **finálnímu zahuštění a vzniku hypertonické moče** až na asi 4x vyšší osmolalitu ve srovnání s plazmou. Průchodnost stěn sběrného kanálku pro vodu je pod stimulačním vlivem **antidiuretického hormonu**. Voda, která pronikne do dřenej je ihned odváděna do dřenej cévní pletěň (vasa recta). Savá osmotická síla koloidních bílkovin plazmy zajistí nasátí vody do krevního proudu, aniž by se narušila osmotická stratifikace dřenej.

#### 14.5.6. Rektální koncentrační systém hmyzu

I někteří bezobratlí, dosahují obdivuhodných schopností produkovat hyperosmotickou moč, resp. výkaly aniž by u nich byl vyvinut dokonalý protiproudý koncentrační systém. Konkrétně jde o druhy hmyzu žijící v suchých biotopech. Příkladem mohou být **rektální papily** některých much (obr. 14.10) nebo **kryptonefridiální komplex** suchomilných brouků (obr. 14.11). Voda je i zde tažena proudem aktivně čerpaných iontů. Zatímco ty cirkulují přes membrány v uzavřeném okruhu tam i zpět, takže jejich čistý tok je nulový, voda je doprovázena pouze v jednom směru – ze střeva do hemolymfy. Takový tok je umožněn separací prostor vedoucích vodu. V jedněch je epitel pro vodu propustný, ve druhých nepropustný.



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 nezakreslen).



Obr. 14.11. Krytonefridiální komplex je tvořen konci malpighických 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 je však následovat nemůže – epitel komplexu je pro ni nepropustný.

## 14.6. Vodní hospodářství a řízení exkreční činnosti ledvin

Buňky tkání musejí být **chráněny před kolísáním osmotického tlaku** extracelulárního prostoru a tím i svého objemu. Příjem většího množství NaCl potravou nebo ztráty vody (např. průjem, pocení) představují zásah do vodního hospodářství organismu, který je třeba negativním regulačním zásahem kompenzovat. Receptory tohoto regulačního okruhu jsou hlavně osmoreceptory v hypotalamu, regulujícím zásahem pak nervový vegetativní nebo hormonální povel. Např. vyloučení anti-diuretického hormonu (ADH) k cílovému orgánu – ledvinám. Při zmíněné situaci velkého příjmu NaCl bude nárůst osmolality vyřešen retencí vody.

Nervově je krevní průtok řízen tak, že sympatickým nervovým systémem se snižuje glomerulární filtrace a tedy i **diuréza** (vylučování moči). Parasimpatikem se naopak zvyšuje. Pocit žízně vedoucí k napití je jiným druhem zpětnovazebného zásahu vedoucího k obnově osmolality. Při nadměrné ztrátě vody z organismu (např. při velkém pocení) registrují osmoreceptory v supraoptickém jádru hypotalamu a v krční tepně osmotické změny, což vede ke zvýšení produkce ADH. Tento hormon pak působí na distální část ledvinového nefronu, kde zvyšuje zpětnou resorpci vody. Naopak při poklesu osmotického tlaku krve (nadbytku vody) bude diuréza stimulována.

Jsou v zásadě dva způsoby řízení **diurézy** v ledvinách: **řízení renální hemodynamiky** – prokrvení a **řízení tubulárních procesů**.

Pod řízení hemodynamiky spadá řízení průtoku krve jak glomerulárním, tak peritubulárním řečištěm mechanismy vazomotoriky přírodních a odvodných cév. Změnami prokrvení v peritubulárním řečišti – řízenými zkraty mezi sestupným a vzestupným raménkem – lze ovlivnit efektivnost multiplikačního systému dřeně. Zvýšení průtoku bude vést k většímu proplachování dřeně srážejícímu osmotický gradient a tím omezující zpětnou resorpci vody.

Co se týče řízení tubulárních procesů, zmiňme se o dvou nejdůležitějších hormonech ovlivňujících diurézu: **antidiuretický hormon (ADH)** ovlivňuje **propustnost** sběrného kanálku tím, že stimuluje vkládání aquaporinů (viz str. 11) do jeho membrány. Bez ADH je velmi malá, takže se z moči ve dření neresorbuje už žádná voda a diuréza je vyšší. Při žízni je produkován **aldosteron** (přes dvojici renin-angiotenzin) zvyšující **retenci Na<sup>+</sup>** v distálním tubulu a tím i retenci vody. Retence vody má přímý vliv na zvýšení krevního tlaku (viz str. 121).

**Regulace funkcí vývodných cest ledvin** se zabezpečuje zejména nervovými mechanismy. Vývodné cesty (močovody) mají vlastní nervovou síť, ze které vycházejí impulsy k peristaltickým kontrakcím těchto cest. Funkce močovodu řídí rovněž zvláštní nervová centra v prodloužené míše, mezimozku a mozkové kůře.

## 14.7. Ledviny a acidobazická rovnováha

Ledviny mají zásadní úlohu v řízení iontového složení krve a podílejí se proto významně i na funkcích udržování acidobazické rovnováhy (str. 61). V nejdůležitějším otevřeném pufrovacím systému savců  $\text{CO}_2/\text{HCO}_3^-$  zajišťují udržování poolu hydrogenuhličitanových aniontů a – spolu s plícemi – vylučování iontů  $\text{H}^+$ .

Sekrece iontů  $\text{H}^+$  do tubulu probíhá opět jako sekundární aktivní transport (antiport) výměnou za ionty sodíku především v proximálním tubulu (obr.14.6.a). Ionty  $\text{HCO}_3^-$  bohatě obsažené v primárním filtrátu, musejí být z tubulu resorbovány zpět. To se děje pomocí reakce



s  $H^+$  na  $CO_2 + H_2O$ .  $CO_2$  už snadno difunduje do buňky tubulu. Vzestup (nebo pokles)  $pCO_2$  v plazmě vede ke zvýšení (nebo snížení) sekrece  $H^+$  a tím i zpětné resorpce  $HCO_3^-$ , což je důležité pro kompenzaci výkyvů pH.

## 14.8. Juxtaglomerulární aparát

V místě přechodu vzestupného ramene Henleovy kličky do distálního tubulu tvoří buňky tubulu útvar zvaný **macula densa**, který se dotýká přívodné a odvodné arterioly glomerulu. Je to oblast cév obsahující speciální granulózní buňky. Všechny tyto uvedené buňky tvoří dohromady **juxtaglomerulární aparát**. Jeho poloha je velmi vhodná jednak pro analýzu složení moči jednak pro odesílání endokrinních signálů. Je však také inervován sympatickými vlákny. Uvolňuje do krve proteolytický enzym **renin**, jehož působením vzniká **angiotenzin II** (viz str. 125), způsobující vasokonstrikci v oběhové soustavě a zvýšení krevního tlaku. Jeho vliv na vylučování je jednak přes stimulaci uvolňování aldosteronu (viz str. 120) jednak přes přímé ovlivnění renální hemodynamiky. V obou posledních případech **zvyšuje krevní tlak stimulací zpětné resorpce vody**.

## 14.9. Moč

Výsledkem činnosti exkrečních orgánů je **moč**. Moč savců je čirá, slabě žlutá tekutina. Její chemické složení je výrazně odlišné od složení krevní plazmy a tkáňového moku. Obsahuje především vodu, ale i řadu organických a anorganických látek. Z anorganických převládají chloridy, dále bývají přítomny sírany, fosforečnany a uhličitany. V malém množství se v moči savců vyskytuje i amoniak. Z organických látek je v moči nejvíce sloučenin dusíku. Hlavní dusíkatou sloučeninou moči savců je močovina, v malém množství kyselina močová, kreatinin a ve stopách celá řada dalších látek.

Moč ryb je čirá, jasně žlutá tekutina. Její složení je druhově typické, ale závisí rovněž na velikosti ryb. Moč obojživelníků je rovněž čirá, bez sedimentu. Z organických látek je v ní nejvíce močoviny. Moč plazů je hustá, kašovitá, bělavé barvy. Moč ptáků obsahuje mnoho mukoidních látek a urátů, proto bývá hustá a hlenovitá. Obsahuje (podobně jako u plazů) více kyseliny močové, než močoviny ve srovnání s moči savců.

Dospělý člověk vyloučí denně 0,6–1,6 litrů moči. Během dne existuje ve vylučování moči (v diuréze) určitý biorytmus. Největší množství se vyloučí večer, nejméně ráno. Za patologických stavů se v moči vyskytují ve větším množství některé látky, vyskytující se za normálních okolností jen ve velmi malém množství. Jejich kvalitativní a kvantitativní hodnocení je proto důležité pro posouzení fyziologického stavu organismu.

## 14.10. Pomocné exkreční systémy

Kromě specifických pomocných exkrečních orgánů (např. výše uvedených solných žláz), existují také všeobecné pomocné (doplňující) orgány exkrečního charakteru. Patří sem především vícefunkční kůže.

**Kůže** je složena ze tří vrstev – **pokožky** (epidermis), **škáry** (cutis) a podkožního vaziva (subcutis). Pokožku tvoří několik vrstev epitelových buněk, které na povrchu rohovatí a odlupují se. Škára je složena z kompaktnější vrstvy (corium) a řídkého vaziva (tela subcutanea).

**Základní funkce kůže:** **1)** Vylučuje z těla exkreční látky (potem). **2)** Chrání tělo před vnějšími mechanickými a chemickými vlivy. **3)** Chrání organismus proti patogenům. **4)** Zúčastňuje se v procesech termoregulace. **5)** Zasahuje do metabolických dějů organismu (např. syntéza vitamínu D). **6)** Resorbuje celou řadu látek z prostředí. **7)** Jsou zde různé typy receptorů, zabezpečujících příjem informací z prostředí.

V kůži nacházíme rozmanité typy **keratinózních struktur** (srst, vlasy, peří). Jsou rovnoměrně rozmístěny na celém povrchu těla a místy dochází k jejich výraznému seskupení. Podobně kožní **potní žlázy** (glandulae sudoriporae) jsou po těle rozptýleny nebo seskupeny do určitých oblastí. Pot je čirá, bezbarvá tekutina. Obsahuje 98–99 % vody, bílkoviny, močovinu, amoniak, mastné kyseliny, aminokyseliny, soli a další látky. Např. v lidském potu je poměrně hodně kys. urokanové (vzniká z aminokyseliny histidinu působením enzymu histidinázy). Tato kyselina má pravděpodobně ochranný účinek proti UV záření. V kůži jsou rovněž **mazové žlázy**, které obvykle vyúsťují do vlasového váčku. Jejich produkt – maz (sebum) pokrývá kůži jako tenký film, chrání ji před UV zářením a jinými škodlivými vlivy. Specifický vztah k exkreci a homeostáze organismu mají i **slzné žlázy**. Jejich produkt – slzy, mají zvlhčovací funkci a očišťují oko od mechanických částic i bakterií.