

4. Osmoregulace a exkrece toxických produktů metabolismu

Během metabolismu živin vznikají v organismu odpadní látky. Nejvýznamnější jsou - oxid uhličitý, voda a odpadní dusík. Oxid uhličitý a voda se odstraňují dýcháním nebo tělním povrchem, případně výkaly. Odstranění odpadního dusíku vyžaduje přítomnost speciálních vylučovacích orgánů. Odpadní dusík vzniká v organismu ve formě - amoniaku, což je velmi toxická látka, která zpravidla prodělavá detoxikaci nejčastěji na močovinu nebo kyselinu močovou.

Podle formy vylučovaného odpadního dusíku (obr. 41) dělíme živočichy na:

1. Amonotelní - vylučují amoniak spolu s velkým množstvím vody, aby se naředěním snížila toxicita amoniaku; zpravidla vylučují i malé množství kyseliny močové (většina vodních bezobratlých, vodní hmyz)
2. Urikotelní - vylučují špatně rozpustnou kyselinu močovou s malým množstvím vody (např. suchozemský hmyz, plži - obecně živočichové, kteří žijí v suchém prostředí a musí s vodou šetřit)
3. Ureotelní - vylučují dobře rozpustnou močovinu spolu s větším množstvím vody (např. korýši, většina měkkýšů, ostnokožci, savci)

4.1. Exkrece odpadních látek

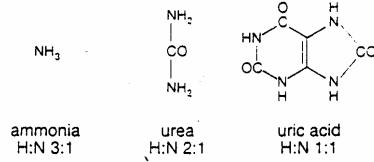
Hlavním vylučovacím orgánem hmyzu jsou - Malpighické trubice (obr. 42). Jsou to jednoduché trubicovité žlázy, které ústí do zažívacího traktu zpravidla na rozhraní mezenteronu a proctodea. Jsou ektodermálního původu, nemají však kutikulu ani jí homologickou intimu. Malpighické trubice zpravidla volně plavou v hemocélu podél proctodea a jejich počet kolísá od několika kusů (ploštice) po asi 200 (saranče); chybí u mšic. Někdy jsou spojeny anastomózami. Jejich připojení na zažívací trakt zpravidla označuje hranici mezi středním a zadním střevem (obr. 42). Jsou tvořeny jednovrstevným epitelem s velkými buňkami v podobě plástu, na kterých se nachází tyčinkovité nebo kartáčkovité útvary - mikroklky, mikrovilli. Buňky Malpighických tubic obsahují velké množství mitochondrií, protože jsou metabolicky velmi aktivní. Na povrchu tubic může být slabá vrstva svaloviny zajišťující pohyb.

U některých druhů hmyzu (Neuroptera) jsou Malpighické trubice modifikovány na snovací žlázy a produkují hedvábí.

Proces tvorby moči

Každá Malpighická trubice se skládá z horního, distálního (průsvitného) konce a dolního proximálního (neprůsvitného) konce (obr. 42). Do distální části se z hemolymfy dostává voda s rozpuštěnými odpadními látkami (proto je úsek průsvitný) a vzniká zde - primární moč,

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).



Obr. 41

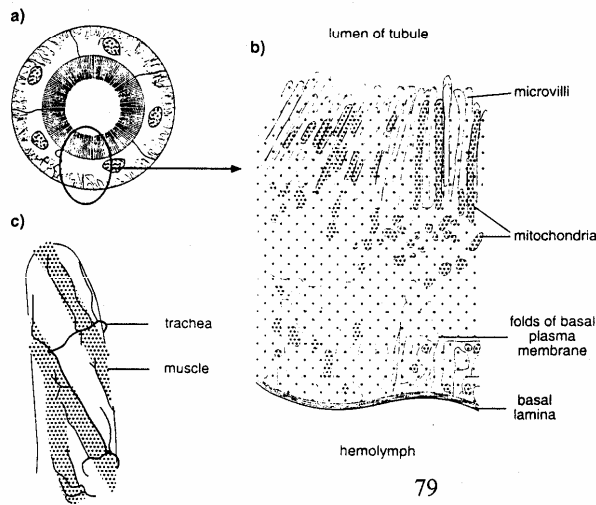
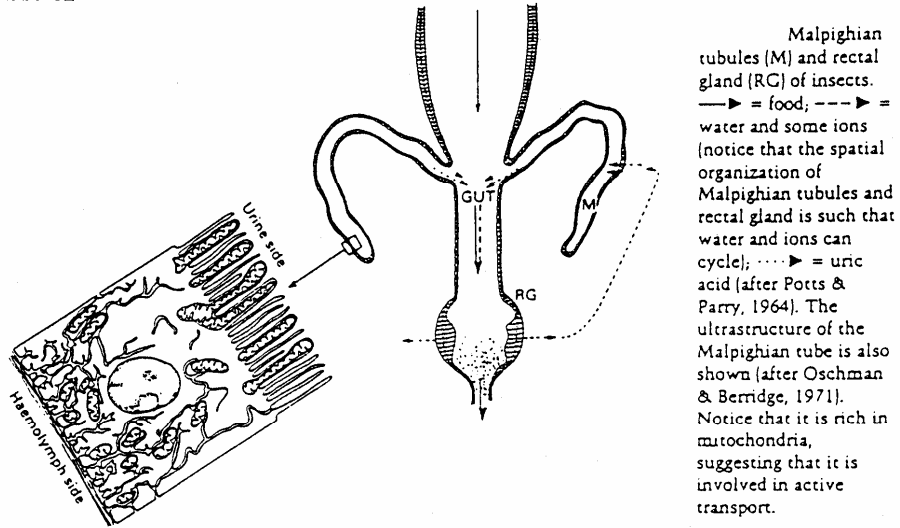


Fig. 18.1. Malpighian tubule. (a) Cross-section of a tubule. (b) Detail of part of one cell. (c) End of a Malpighian tubule of *Apis* showing the spiral muscle strands and the tracheal supply (after Wigglesworth, 1965).

Obr. 42

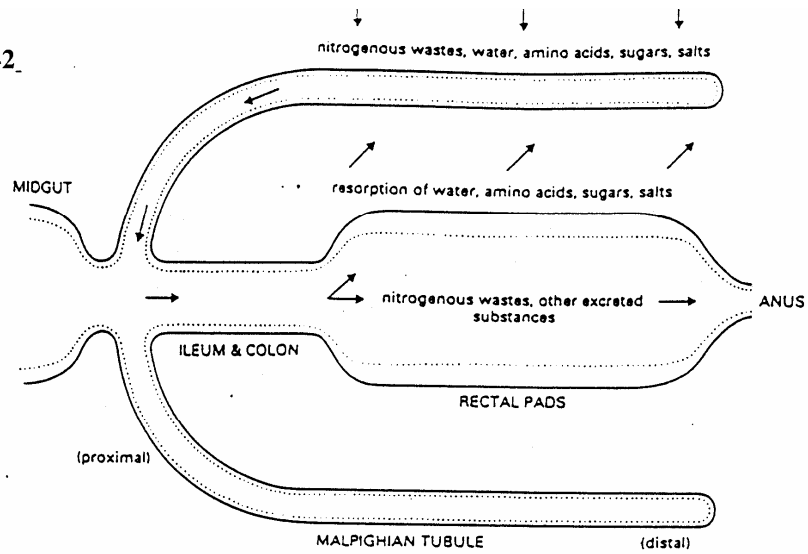


Fig. 3.17 Schematic diagram of a generalized excretory system showing the path of elimination of wastes. (After Daly *et al.*, 1978.)

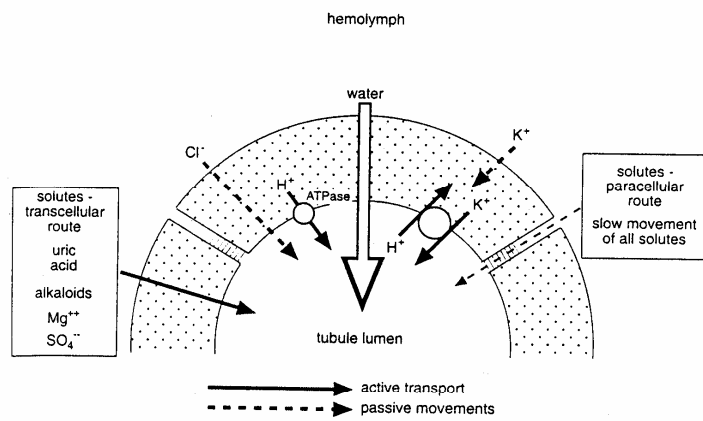
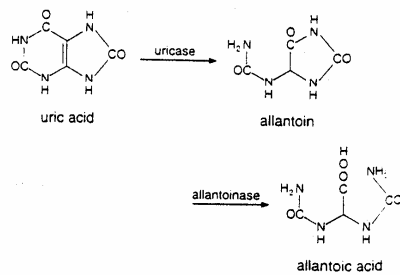


Fig. 18.5. Production of primary urine. Representation of the processes involved in the movement of water into the tubule and associated transcellular and paracellular movements of solutes (based on Maddrell & O'Donnell, 1992; Phillips, 1981).



Přeměna močoviny na allantoin a kyselinu alantoovou.

kteřá je izotonická s hemolymfou, ale iontové složení je jiné. Kromě hlavního exkrecečního produktu - kyseliny močové - obsahuje primární moč také malé množství močoviny, různé anorganické ionty Cl^- , PO_4^{3-} , Na^+ , K^+ , Ca^{++} , barviva (urochromy), pteridiny, aminokyseliny, cukry, látky odvozené od kyseliny močové jako allantoin, kyselinu alantoovou (např. u Heteropter) (obr. 42), hypoxantin a samozřejmě vodu. Samotná kyselina močová se vylučuje jako taková nebo ve formě solí (draselných, sodných).

Primární moč má vysoký obsah K^+ a hlavně Cl^- iontů, naopak obsah Na^+ je relativně nižší. Některé látky se do lumenu Malpighických trubic dostávají aktivním transportem (obr. 42) za spotřeby energie z ATP - jsou to kyselina močová, K^+ ionty, které pak zajišťují gradient osmotického tlaku odpovědný za pasivní přesun vody, dále pak prolin (později se využívá jako energetický zdroj v rektálních buňkách), nemetabolizovatelné a toxické látky. Naopak Cl^- ionty, cukry a aminokyseliny jsou filtrovány pasivně. Jak pasivní, tak i aktivní transport se děje buď transcelulární dráhou přes buňky nebo paracelulární dráhou mezi buňkami Malpighických trubic. Paracelulární cesta je pomalejší, protože jednotlivé buňky jsou spojeny desmozomy, které významně snižují permeabilitu, a také proto, že celková plocha buněk je daleko větší než plocha jejich spojů.

Primární moč postupuje směrem do proximální části Malpighických trubic a cestou se dále modifikuje odčerpáváním vody, iontů (především draselných a sodných, které se resorbují jako hydrogenuhličitan) a cukrů. Vzniká tak zakalená suspenze - definitivní moč. Urát je v ní vysrážen (neprůsvitná část) a postupuje dále do zadního střeva. Zde se obsah Malpighických trubic mísí se střevním obsahem, ze kterého je opět odčerpávána voda a značný podíl zbývajících iontů. Ionty se vychytávají prostřednictvím tzv. chloridových buněk (obr. 43), které jsou navzdory svému jménu schopny transportovat i jiné ionty než chloridové. Chloridové buňky jsou schopny tyto ionty vychytávat i při velmi nízké koncentraci proti koncentračnímu spádu, ovšem za značné spotřeby energie ATP. U sladkovodního hmyzu se však chloridové buňky mohou nacházet nejen ve střevě, ale i v epidermis, a to buď izolovaně nebo ve skupinách (obr. 43). Pro chloridové buňky jsou charakteristické hluboce vnořené útvary plasmatické membrány a velké množství mitochondrií někdy na tyto membrány navázaných. Kutikula na povrchu buňky bývá perforována nebo např. u jepic kryta pouze epikutikulou o tloušťce 0,5 μm .

U Trichopter se chloridové buňky shlukují dohromady a vytváří - chloridové epitelium umístěné na dorsálním povrchu některých abdominálních segmentů. U larev komárů tvoří epitelium struktury zvané anální papily (obr. 43). Jejich velikost značně kolísá v nepřímé závislosti na koncentraci iontů ve vodě. Pokud např. chováme larvy komára *Culex* ve vodovodní vodě, která má obecně velmi nízký obsah chloridových a sodných iontů (pod 6 ‰), tak dojde ke zvětšení těchto papil a ty jsou schopny svou zvýšenou činností udržet koncentraci těchto iontů v hemolymfě na odpovídající úrovni. Teprve po přemístění pokusných larev do destilované vody dojde k poklesu iontů v hemolymfě.

Obr. 43

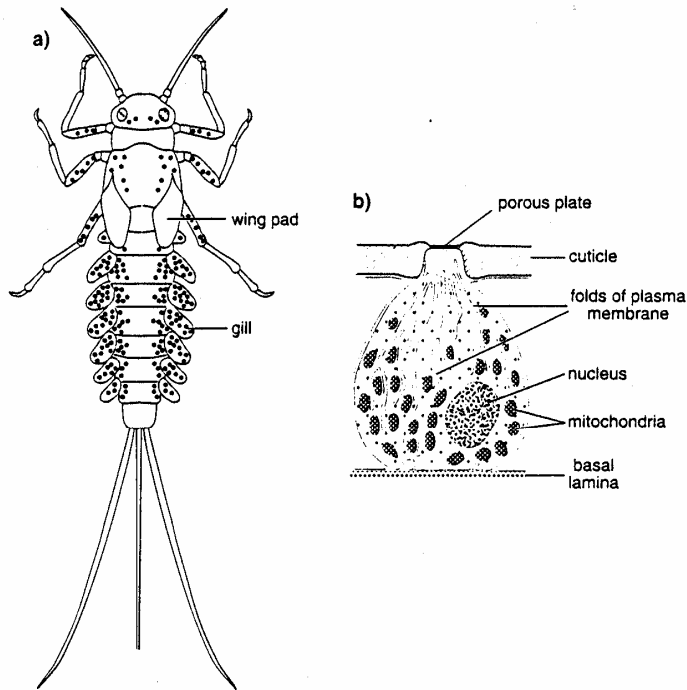


Fig. 18.2. Chloride cells in a mayfly larva (after Komnick, 1977). (a) Dorsal view of larva. Dots show positions of the chloride cells. Their size is greatly exaggerated. (b) Diagrammatic section through a chloride cell. In some chloride cells, the basal plasma membrane, rather than the apical membrane, is infolded.

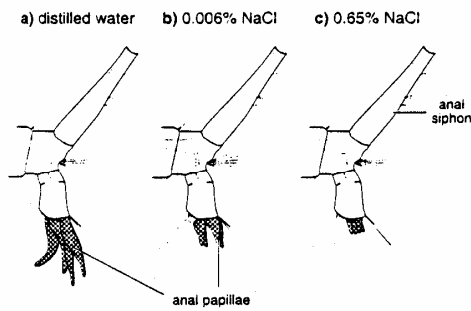


Fig. 18.3. Chloride epithelium. Posterior end of a mosquito larva showing the anal papillae (shaded), which contain the chloride epithelium. Their size is reduced in larvae reared in water containing higher salt concentrations (after Wigglesworth, 1965).

Řízení exkrece a osmoregulace

Přesuny odpadních látek včetně vody a solí mají podstatný vliv na udržování homeostázy v těle, proto jsou tyto procesy velmi pečlivě regulovány osmoregulačními mechanismy.

Vlastní diuréza je řízena hormonálně - diuretickým hormonem z corpora cardiaca (viz kap. 10.2.3.1.), který stimuluje produkci moči. Kromě něho bylo popsáno několik dalších diuretických a nebo antidiuretických peptidických faktorů z nervové soustavy nebo přímo z corpora cardiaca. Diuretický účinek mají také - leukokininy a cardioaccelerating peptides (viz kap. 10.2.3.4.). Naproti tomu činnost chloridových buněk a přesuny iontů v zadním střevě obecně jsou stimulovány dvěma neurohormony z corpora cardiaca - ion transport peptide, který řídí tuto činnost v ileu a chloride transport stimulating hormone, který je aktivní v rektu.

Odpadní produkty hmyzího metabolismu, především pak dusíkaté odpadní látky se mohou v těle hromadit a získávat druhotně nějakou biologickou funkci. Příkladem jsou - dusíkaté pigmenty (viz kap. 1.1.2.). Tyto látky pak mají funkci ochranného zbarvení, obranných mechanismů, mimiker atd. Jindy se odpadní látky hromadí v tukovém tělese v urátových buňkách (viz kap. 2.4.), které akumulují kyselinu močovou. Např. švábi *Periplaneta americana* neexkretují kyselinu močovou, ale ukládají uráty ve velkém množství v těle. Produkují také značné množství amoniaku, kterého se zbavují výkaly.

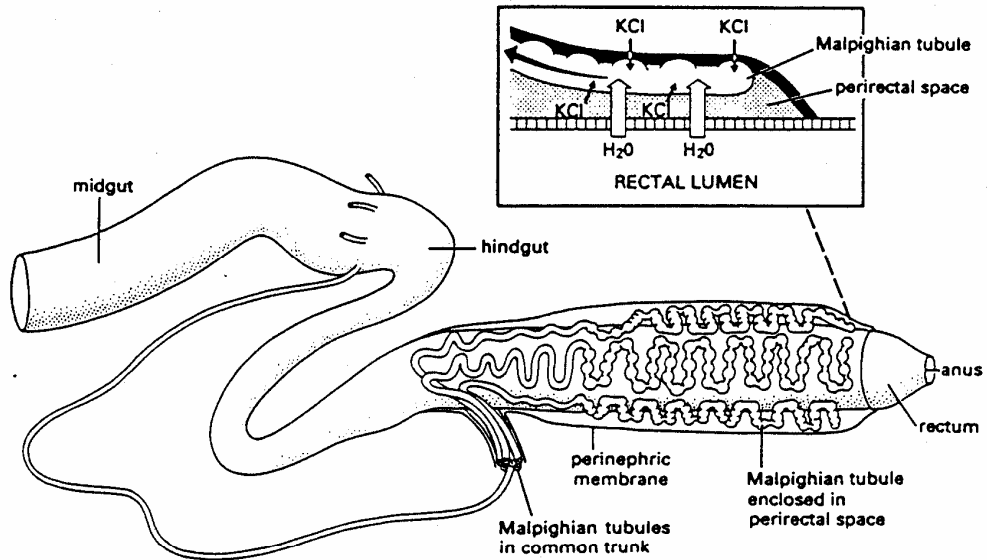
4.2. Kryptonefrický systém

U některých zástupců Coleopter, Lepidopter a Hymenopter se vytváří exkrementně osmotické zařízení zvané - kryptonefrický systém (obr. 44), který zajišťuje téměř úplnou dehydrataci a iontovou reabsorpci výkalů a umožňuje přežití těchto zástupců v extrémně suchých podmínkách (zrniny uložené v silu, vysušené kůže atd). Tento systém dokonce umožňuje využívat vodu ze vzdušné vlhkosti v rektu, což je nejlépe prozkoumáno u larev potměníka *Tenebrio molitor* (obr. 45). Mechanismus funkce kryptonefrického systému spočívá v tom, že distální konce Malpighických tubic jsou v kontaktu s rektální stěnou prostřednictvím - perinefrické membrány. Toto spojení umožňuje transport iontů - převážně KCl - a jejich akumulaci v Malpighických tubicích, což vytváří silný osmotický gradient, který vychytává vodu z perinefrického prostoru i samotného rekta. Takto získaná tekutina pak prochází do proximální části Malpighických tubic, kde se dostává do hemolymfy nebo se recykluje v rektu.

4.3. Produkce moči a osmoregulace u suchozemských, sladkovodních a slanovodních druhů hmyzu

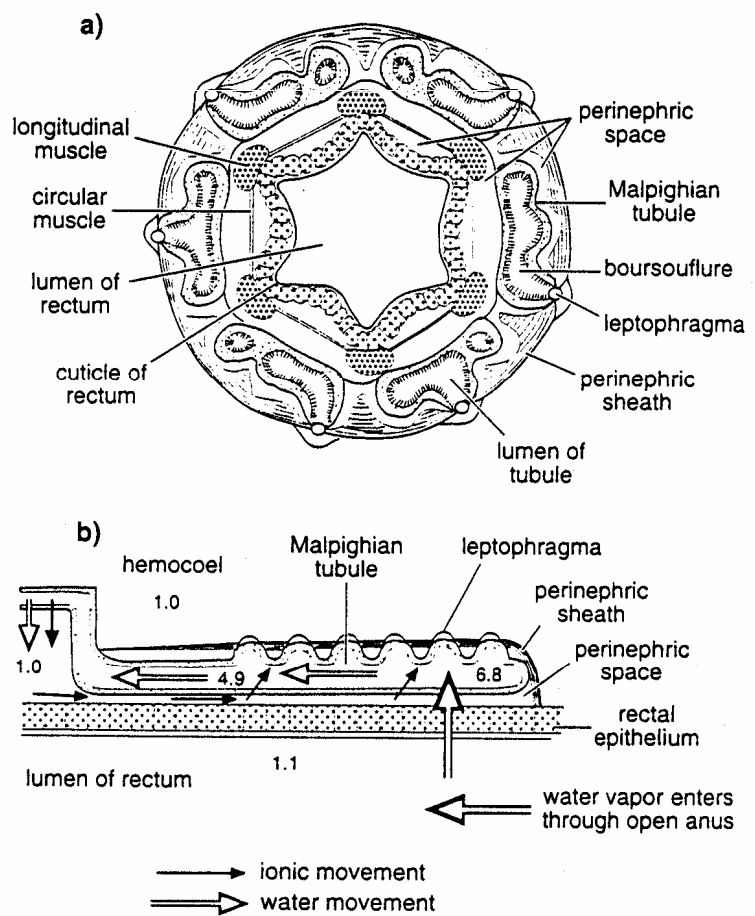
- suchozemský hmyz - (obr. 46) produkce primární moči závisí na aktivním transportu draselných (někdy i sodných) iontů do Malpighických tubic následovaném pasivním pohybem aniontů, převážně chloridových, z důvodů ustavení elektrické rovnováhy. Přímá exkrece takové moči by však znamenala obrovské ztráty uvedených iontů, tomu je však

BOX 3.4
CRYPTONEPHRIC SYSTEMS



Many larval and adult Coleoptera, larval Lepidoptera and some larval Symphyta have a modified arrangement of the excretory system which is concerned either with efficient dehydration of faeces before their elimination (in beetles) or ionic regulation (in plant-feeding caterpillars). These insects have a **cryptonephric system** in which the distal ends of the Malpighian tubules are held in contact with the rectal wall by the perinephric membrane. Such an arrangement allows some beetles that live on a very dry diet, such as stored grain or dry carcasses, to be extraordinarily efficient in their conservation of water. Water may even be extracted from the humid air in the rectum. In the cryptonephric system of the mealworm *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae), shown here, ions (principally potassium chloride, KCl) are transported into and concentrated in the six Malpighian tubules creating an osmotic gradient that draws water from the surrounding perirectal space and the rectal lumen. The tubule fluid is then transported forwards to the free portion of each tubule, from which it is passed to the haemolymph or recycled in the rectum. (After Grimstone *et al.*, 1968; Bradley, 1985.)

Fig. 18.14. Absorption of water vapor from the rectum of a beetle larva (*Tenebrio*). (a) Transverse section of the cryptonephridial complex (after O'Donnell & Machin, 1991). (b) Diagrammatic representation of ionic and water movements. It is assumed that ions are pumped into the Malpighian tubules from the hemolymph, but not via the leptophragmata, whose function is unknown. Numbers show the osmotic pressure in Osmol kg^{-1} . Note the very high levels in the Malpighian tubule (based on Machin, 1983; O'Donnell & Machin, 1991).



Obr. 46

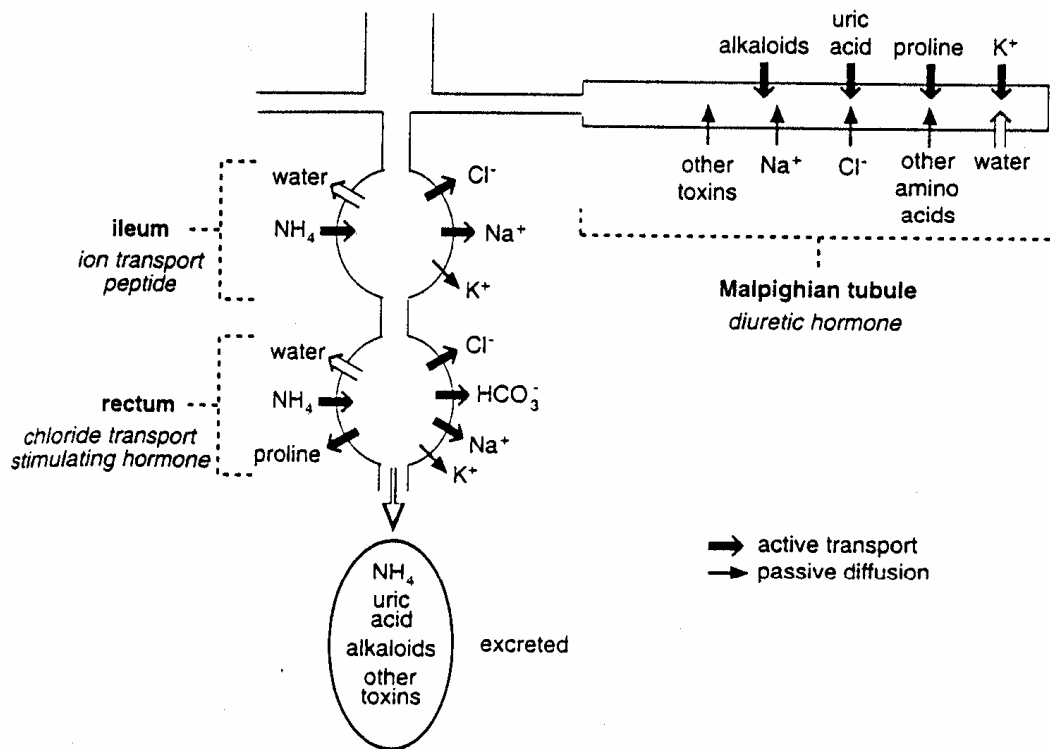


Fig. 18.7. Urine production and modification in a terrestrial insect (*Schistocerca*). Active transport of potassium into the Malpighian tubule leads to the osmotic movement of water and most other solutes follow passively. Many of the solutes are recovered as the urine moves through the hindgut, but ammonia is actively secreted into it. The hormones regulating the processes are shown in italics (partly based on Phillips & Audsley, 1995).

zabráněno jejich zpětným vychytáváním ve střevě a v rektu. Chloridové a sodné ionty jsou transportovány aktivně a draselné ionty se přesouvají pasivně díky elektrickému gradientu vytvořenému aktivním transportem. Tak může být vychytáno až 95 % sodných a 80 % draselných iontů z primární moči. Obdobně se zpětně vychytávají některé organické látky (glukóza, aminokyseliny).

- sladkovodní hmyz - (obr. 47) má tendenci ztrácet soli z těla do hypotonického prostředí přes permeabilní kutikulu. Sodné, draselné a chloridové ionty jsou reabsorbovány v rektu, voda se vylučuje. Výsledkem je pak hypotonická moč. Sůl je získávána potravou a také vychytáváním análními papilami.

- slanovodní hmyz - (obr. 47) žije v hypertonickém prostředí (ve slaných jezerech někdy v silně hypertonickém), musí tedy čelit ztrátám vody osmotickou cestou a nadměrnému příjmu solí, které získává jak s vodou, tak i s potravou. Tomu čelí produkcí hypertonické moči s vysokým obsahem sodných, draselných, hořečnatých i chloridových iontů.

5. Oběh tělních tekutin

Aby mohly tělní tekutiny plnit své funkce, musí v organismu obíhat - v tomto stavu je udržují různé typy cévních soustav. Cévní soustava je složitý trubicovitý systém cév, ve kterých kolují tělní tekutiny - krev, míza nebo krvomíza - hemolymfa. Některé cévy - tepny - jsou schopny peristaltickými pohyby měnit svůj průměr a uvádět tak tekutinu do pohybu. Často se některá z hlavních tepen mění v dutý svalnatý orgán - srdce. Jiné cévy - žil - slouží jako potrubí, kterým tekutina jen protéká.

Rozlišujeme 2 typy cévních soustav:

1. Otevřená cévní soustava - tělní tekutinou je hemolymfa, která je vedena ze srdce krátkými cévami do tělních dutin, kde se rozlévá mezi orgány, které tak zaplavuje přímo (obr. 48). Určité látky se z ní vstřebávají, jiné se do ní zase vylučují. Jinými cévami se hemolymfa nasává zase zpět do srdce. Výměna látek se tak děje difúzí mezi buňkami, tkáňovým mokem v mezibuněčných prostorech a hemolymfou.

2. Uzavřená cévní soustava - tělní tekutinou je krev, která koluje v uzavřených trubicích nebo míza, která se nachází v dutinách nebo má vlastní oběh (obratlovci). Krev je vedena ze srdce tepnami do drobných cévek - krevních vlásečnic (kapilár), které hustě prostupují všechny orgány. Ve směru toku krve se síť krevních vlásečnic zjednodušují, kapiláry se spojují ve větší cévky, které ústí do žil, které odvádí krev zpět do srdce. Krev tedy po celou dobu oběhu neopouští cévní soustavu. Výměna látek mezi buňkami a krví se děje přes stěny vlásečnic a tkáňový mok.

5.1. Hemolymfa hmyzu

U hmyzu se setkáváme s otevřenou cévní soustavou, ve které koluje - hemolymfa. Hemolymfa cirkuluje v dutině zvané - hemocél a omývá hmyzí orgány. Směr a rychlost jejího toku jsou regulovány vnitřními orgány. Hlavní roli hraje - dorsální céva - někdy nazývaná také srdce, která funguje jako peristaltická pumpa a rozhání hemolymfu do těla. Tomu napomáhá svalová kontrakce a pohyb dalších orgánů. Hemolymfa omývá vnitřní orgány, ale není v přímém kontaktu s jejich buňkami díky tomu, že jsou kryty bazální membránou, která může ovlivňovat výměnu materiálu mezi hemolymfou a vlastními orgány. Je zřejmé, že otevřený cévní systém má jen několik málo cév nebo kompartmentů (viz kap. 5.2.), které ovlivňují tok hemolymfy.

U druhů s měkkým povrchem těla (např. housenky motýlů), kde tělní tekutiny hrají roli hydrostatického skeletu, představuje obsah hemolymfy asi 20 - 40% hmotnosti těla. U druhů s pevným vnějším skeletem (imaga, nymfy) je to méně než 20%.