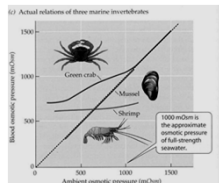
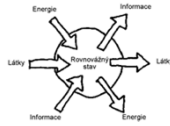


Vylučování a vodní hospodářství

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.

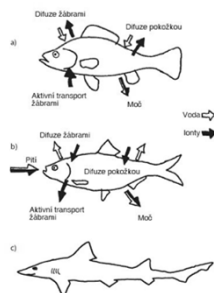
Živočichové se snaží zmenšit propustnost svých povrchů a mít toky pod kontrolou. I tak ale musí vynakládat energii na kompenzaci proniklých látek.

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.



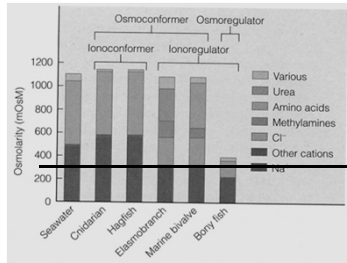
Mořští, hypoosmotičtí živočichové

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

Ionoregulace nemusí být nutně i osmoregulace

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.



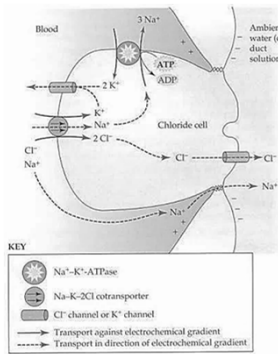
Moyes, Schulte. Principles of Animal Physiology

Mořští obratlovci musí soli čerpat ven

NaCl sekrece přes žábry mořské kostnaté ryby – tzv. chloridové buňky. Stejný model se uplatní jako přídavná sekrece NaCl u žlaz mořských ptáků a želv.



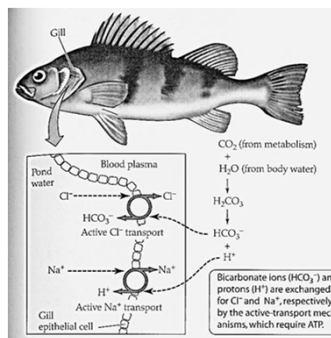
Solná žláza buňháka



Hill, Wyse, Anderson. Animal Physiology

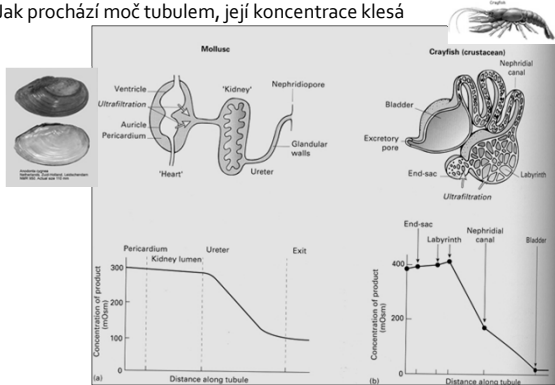
Ve sladké vodě je naopak třeba soli čerpat dovnitř

Aktivní Na⁺ a Cl⁻ transport v epitelu žaber.



Hill, Wyse, Anderson. Animal Physiology

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.

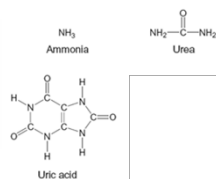
Jsou ovšem i měkkýši, kterým se na suchu daří a někteří dokonce žijí i na pouštích. Jejich adaptace je spíše behaviorální.

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).

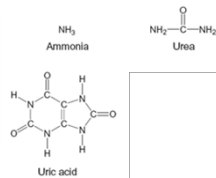


Dusíkatý odpad

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 žábami prostou difúzí (**Amonotelni**). 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).

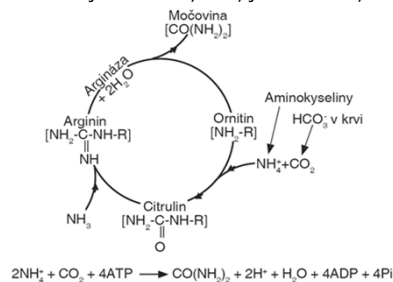


Dusíkatý odpad

Terestříčtí živočichové mají omezený přístup k vodě. Amoniak je přeměněn na méně toxickou močovinu za spotřeby ATP. Je dobře rozpustná a odchází s močí - **ureotelni**. 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.

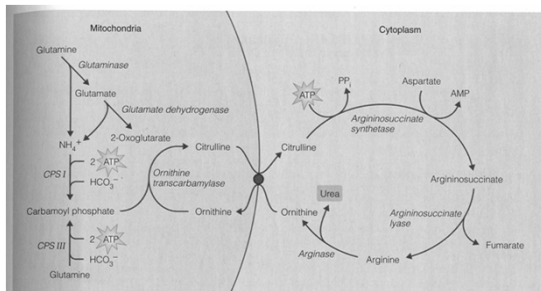


Figure 10.18 Ornithine-urea cycle Amino nitrogen in the form of either glutamine or NH_4^+ is used to produce carbamoyl phosphate, which enters the ornithine-urea cycle.

Moyes, Schulte. Principles of Animal Physiology

Problém s amoniakem

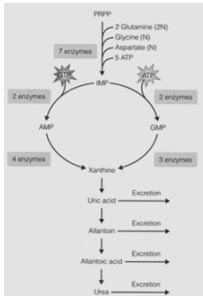
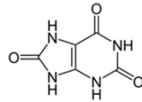


Figure 10.17 Úric acid metabolism A complex reaction network uses high-energy phosphate compounds to use amino acids as substrates to produce various nucleotides, and then break those nucleotides down for excretion. This pathway is also an important route of nitrogenous waste production. Amino acid nitrogen 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-guanophosphate.

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

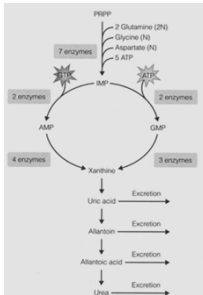
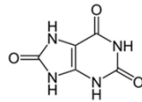


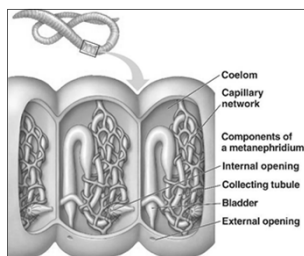
Figure 10.17 Úric acid metabolism A complex reaction network uses high-energy phosphate compounds to use amino acids as substrates to produce various nucleotides, and then break those nucleotides down for excretion. This pathway is also an important route of nitrogenous waste production. Amino acid nitrogen 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-guanophosphate.

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



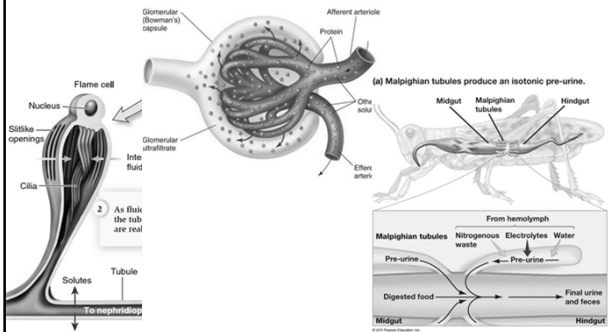
Stavba exkretčních orgánů:

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



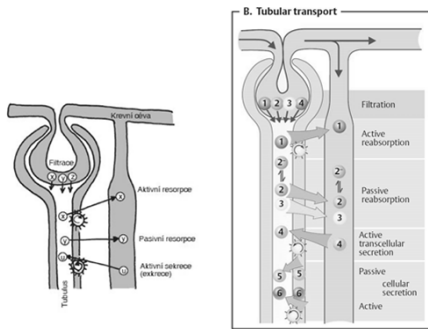
Tubulární orgány: Tvorba a úprava primárního filtrátu.

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



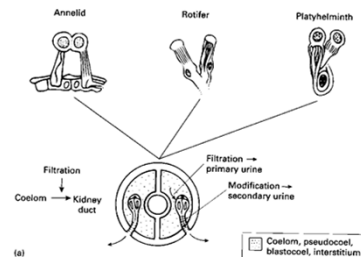
Tubulární orgány: Tvorba a úprava primárního filtrátu.

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



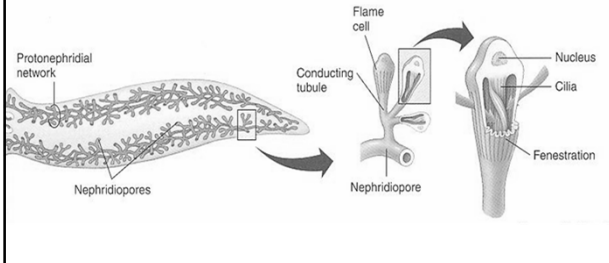
Protonefridie.

Protonefridie 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



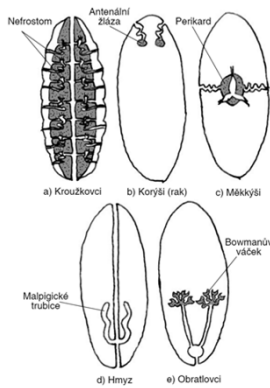
Protonefridie.

Protonefridie jsou slepě končící buňky – solenocyty (jediný bičík) nebo plaménkové buňky (svazek cílů 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



Metanefridie

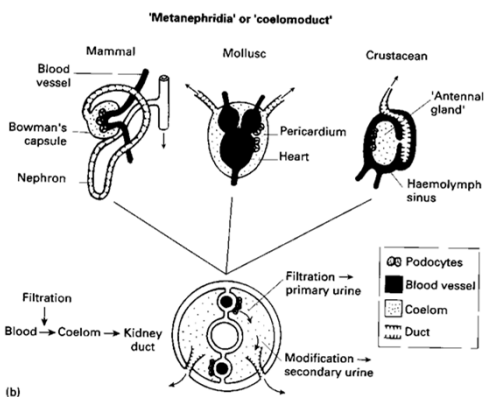
Jsou odvozenějším typem u živočichů s oddělenou cévní a coelomovou tekutinou a jejich lumen se otevírá do coelomového prostoru. Nejjednodušší podobou vstupu je obrvený kanálek (kroužkovci). Jsou typicky vázány na existenci cévní sítě a tlaku krve tvořící ultrafiltraci primární filtrát.



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

Metanefridie

Oddělená krev a célomová tekutina



Metanefridie

Buňky „děravého“ endotelu cév nechávají mezi sebou filtrační štěrbinu, kterými ultrafiltraci prochází primární filtrát. Plazmatické bílkoviny ale neprojdou.

Lullmann, Mohr, Hein. Colour atlas of Pharmacology

Paracelulární transport – určen „děravostí“ epitelu.
Transcelulární transport – určen propustností membrány (kanály, transportéry)

Epitelové buňky

Transcelulární transport

Přenášený substrát

Paracelulární transport

Ledvinný glomerulus savců je odvozen od metanefridií

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

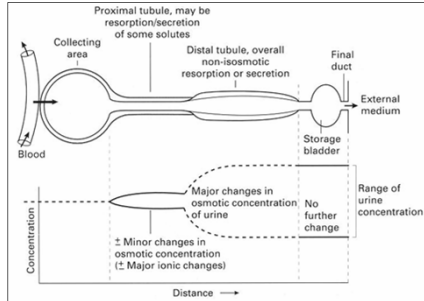
Fenestrováný endotel zajistí, že ultrafiltrát neobsahuje krvinky a plasmatické proteiny.

Mulroney, Myers. Netter's Essential Physiology

Tubulární orgány: Tvorba a úprava primárního filtrátu.

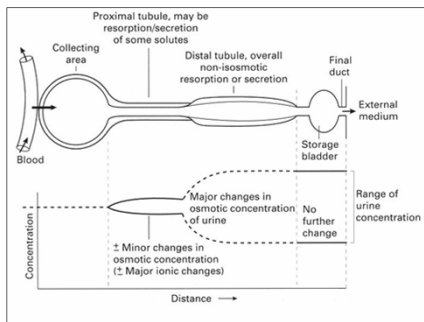
Proximální část - nejprve velké izoosmotické objemy (180l ultrafiltrátu denně)

Distální část - malé přesouvané objemy, ale velké změny koncentrace

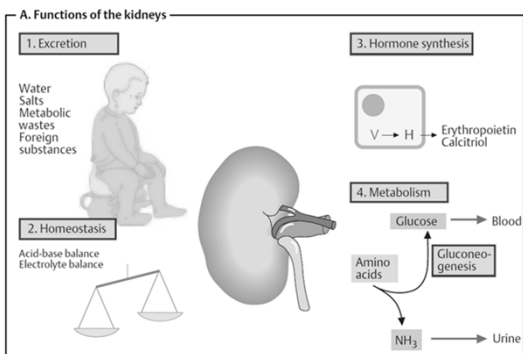


Tubulární orgány: Tvorba a úprava primárního filtrátu.

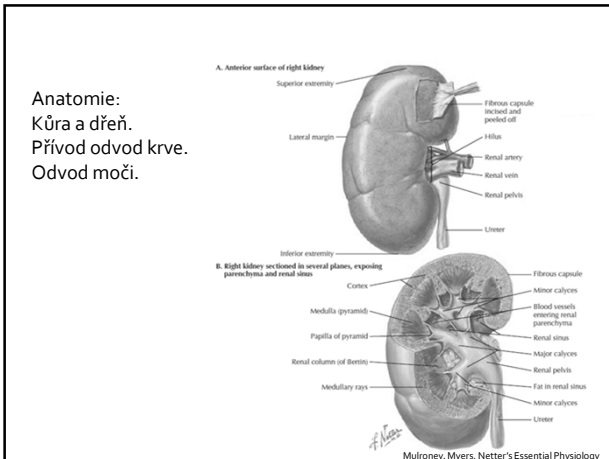
Není přesouvání tak velkých objemů tam a zpět zbytečné? Ne, je jednodušší totiž transportovat zpět známé látky než všechny neznámé ven.

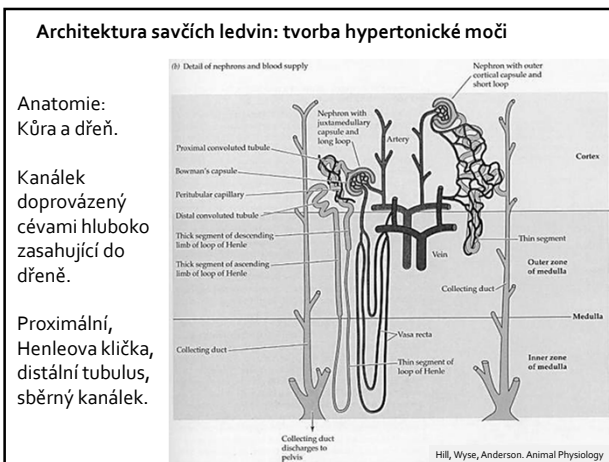


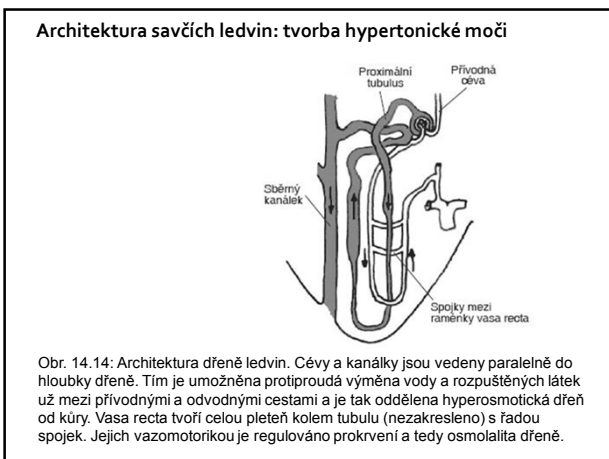
Úkoly savčích ledvin: nejen vylučování a řízení homeostázy, také endokrinní a metabolické funkce.



Podle: Koolman, Color Atlas of Biochemistry, 2nd edition © 2005 Thieme







Úkol savčích ledvin: filtrace a zpětná resorpce vody

Finální moč má jen 0,5 – 5% vody.

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

B. Water reabsorption and excretion

Silbernagl, Despopoulos. Atlas fyziologie člověka.

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 resorpce. V proximálním tubulu se spolu s Na⁺ resorbují organické látky, většina vody a iontů. Tlustý segment Henleovy klíčky exportuje NaCl bez doprovodu vody a generuje vysokou osmolalitu dřeně. V distálním tubulu se dolaďuje iontové složení moči. Ve sběrném kanálku se odchodem vody do dřeně tvoří hyperosmotická moč.

Proximální tubulus.

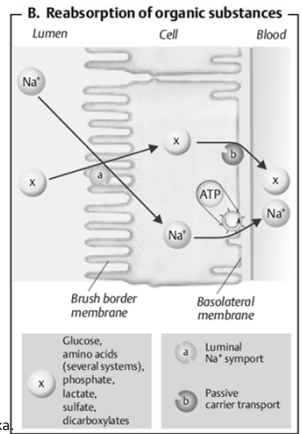
Úkol: vrátit co největší objem vody s užitečnými látkami. Osmolalita se nemění.

Z dutiny proximálního tubulu jsou organické látky transportovány do buněk epitelu sekundárním aktivním kotransportem energií Na⁺ gradientu. Do intersticia projdou usnadněnou difuzí. Kromě toho: Na⁺ ionty následuje paracelulární voda, strhávající s sebou další látky. (Kolo s výztuží = aktivní transport).

Proximální tubulus.

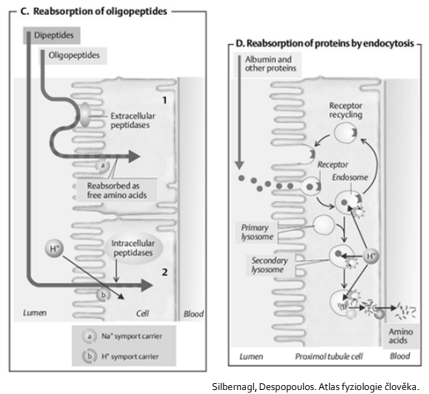
Úkol: vrátit co největší objem vody s užitečnými látkami. Osmolalita se nemění.

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



Proximální tubulus.

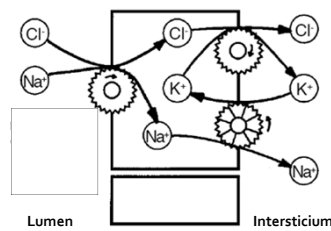
Užitečné peptidy se resorbují sekundárním aktivním transportem nebo endocytózou.



Tlustý segment Henleovy kličky

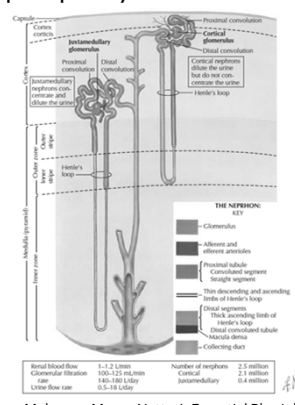
Úkol: vytvořit hypertonicou dřeň.

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



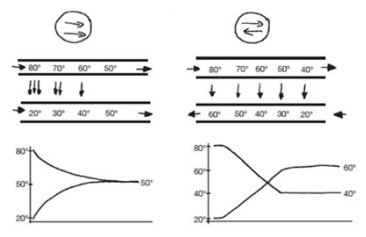
Dva druhy glomerulů podle potřeby šetřit vodu.

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.



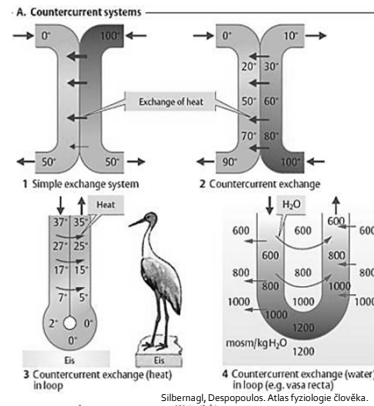
Mulroney, Myers. Netter's Essential Physiology

Jak oddělit hypertonickou dřev 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.

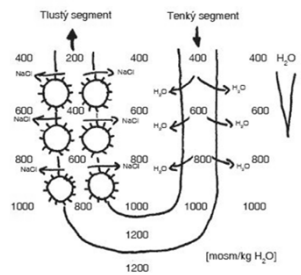
Jak oddělit hypertonickou dřev od kůry? Protiproudý multiplikační systém



Sibbematl, Despopoulos. Atlas fyziologie člověka.

Multiplikační systém tvoří hypertonickou dřeň - tubulus.

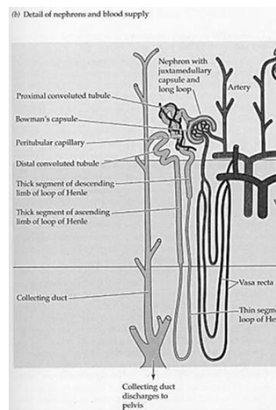
Aktivní protiproudá multiplikace v Henleově kličce (HK). V tlustém segmentu HK jsou čerpány do dřene ionty Na^+ a Cl^- . Pro vodu je však epitel nepropustný. Voda přicházející tenkým segmentem je zkratkami strhávána do intersticia a osmolalita roste s tím víc, čím je klička delší. Dřeň ledvin je proto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

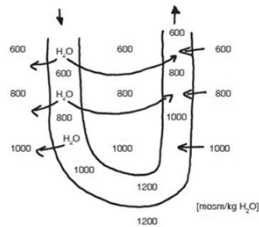
Regulací prokrvení lze regulovat i osmotickou savost dřene a tím i množství moče.



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 přívodního do odvodního raménka.

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



Multiplikační systém tvoří hypertonickou dřev – tubulus a céva společně.

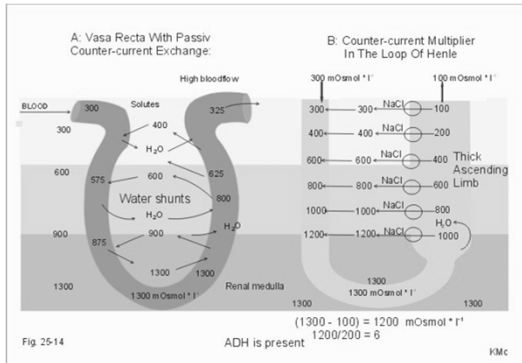


Fig. 25-14

ADH is present

KMc

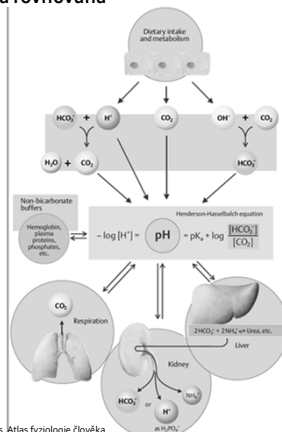
Ledviny a acidobazická rovnováha

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

Výkyvy pH ohrožují membránovou propustnost, distribuci elektrolytů.

CO₂/HCO₃ systém

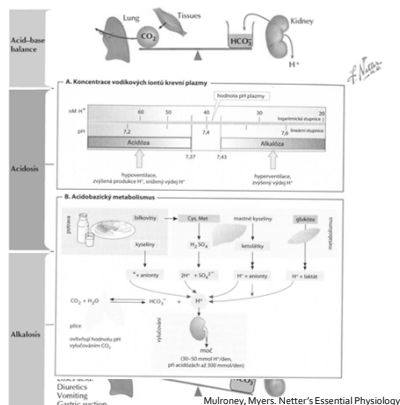
Ledviny regulují výdej HCO₃⁻, H⁺ a NH₄⁺ iontů.



Silbernaq, Despopoulos, Atlas fyziologie člověka.

Ledviny a acidobazická rovnováha

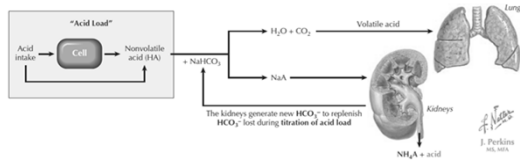
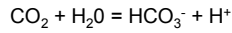
Acidóza a alkalóza: Metabolické a dýchací příčiny. Ledviny a plíce regulují hladiny CO₂ a HCO₃⁻



Mulroney, Myers, Netter's Essential Physiology

Ledviny a acidobazická rovnováha

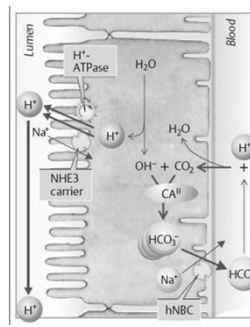
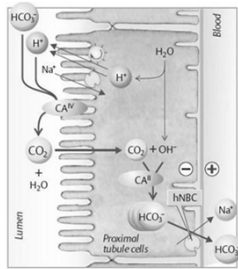
Při acidóze nastupuje renální kompenzace. Ledviny exkretují větší množství H^+ (a NH_4^+) a více HCO_3^- se vrátí z filtrátu do krve. To umožní větší titraci kyselin a větší výdej CO_2 plícemi.



Mulroney, Myers. Netter's Essential Physiology

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.

Silbermagl, Despopoulos. Atlas fyziologie člověka.

Regulace tlaků

Renin-angiotensin-aldosterone system

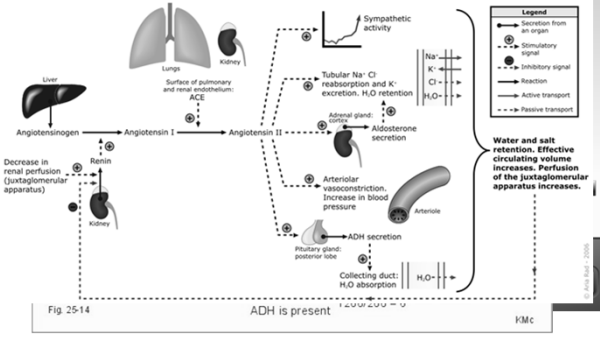
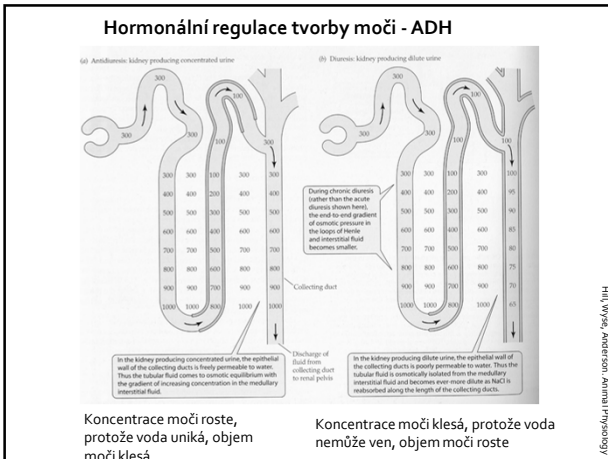
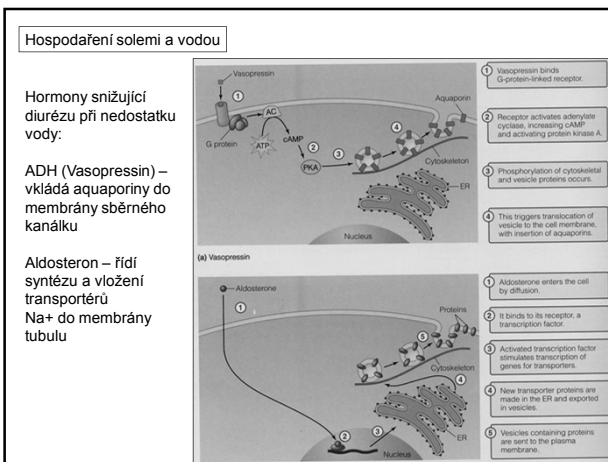
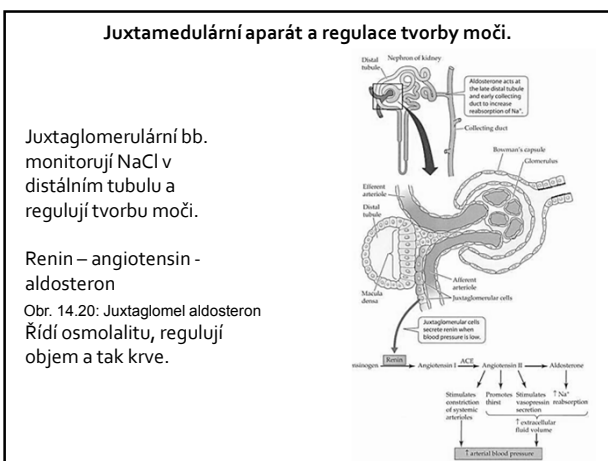


Fig. 25-14

KMc

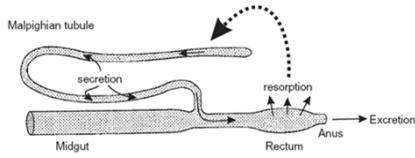






Tubulární orgány: Tvorba a úprava primárního filtrátu.

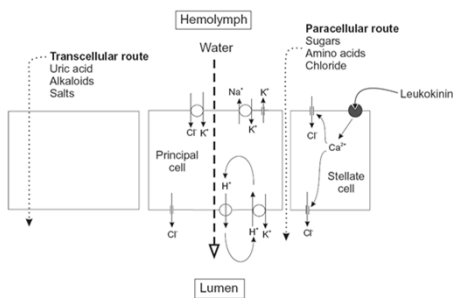
Malpighické trubice hmyzu – jiná varianta tubulárního vylučování. Proud vody hnaný ne tlakem, ale osmotickým gradientem – adaptace na otevřený cévní sst. Napojují se na střevo a spolu s rektum tvoří mimořádně výkonný systém šetřící vodu.



Malpighické trubice: Tvorba primárního filtrátu.

Filtrát vstupuje do tubulu jak paracelulárním tak transcelulárním transportem.

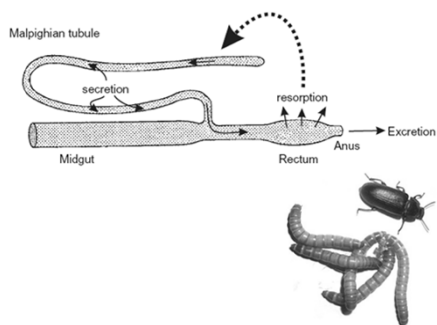
Tok iontů (KCl) doprovází voda strhávající rozpuštěné látky



Malpighické trubice: Úprava primárního filtrátu.

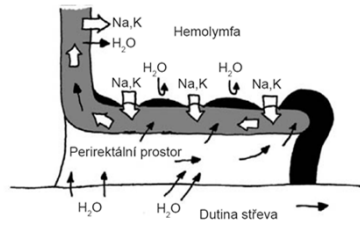
Filtrát vstupuje do tubulu jak paracelulárním tak transcelulárním transportem.

Průchodem tubulem a zejména rektum se upravuje a zahušťuje.



Malpighické trubice: Kryptonefridiální komplex.

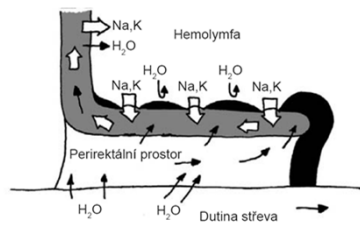
Analogie koncentračního sst. Protiproudý systém připraví hyperosmotické prostředí, do kterého se voda vrací a zůstává v těle. Výkaly zcela suché.



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.



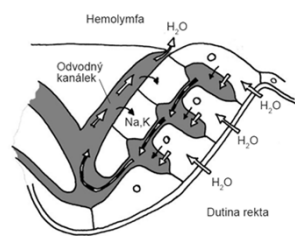
Malpighické trubice: Kryptonefridiální komplex.



Kryptonefridiální komplex je tvořen konci malpighických tubulů přiloženými ke střevu. Opačné proudy ve střevě a v tubulu si vyměňují vodu. Ta je z rektu 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

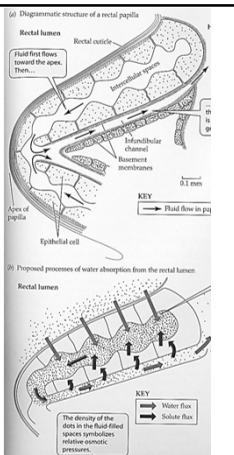
Podobný systém uzavřené cirkulace solí táhnoucí proud vody ze střeva do hemolymfy



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

Rektální papily

Soli cirkulují, voda protéká jednosměrně.



Shrnutí

Koncentrace všech látek je třeba držet v limitech. Velký objem filtrátu i zpětné resorbce: 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.
