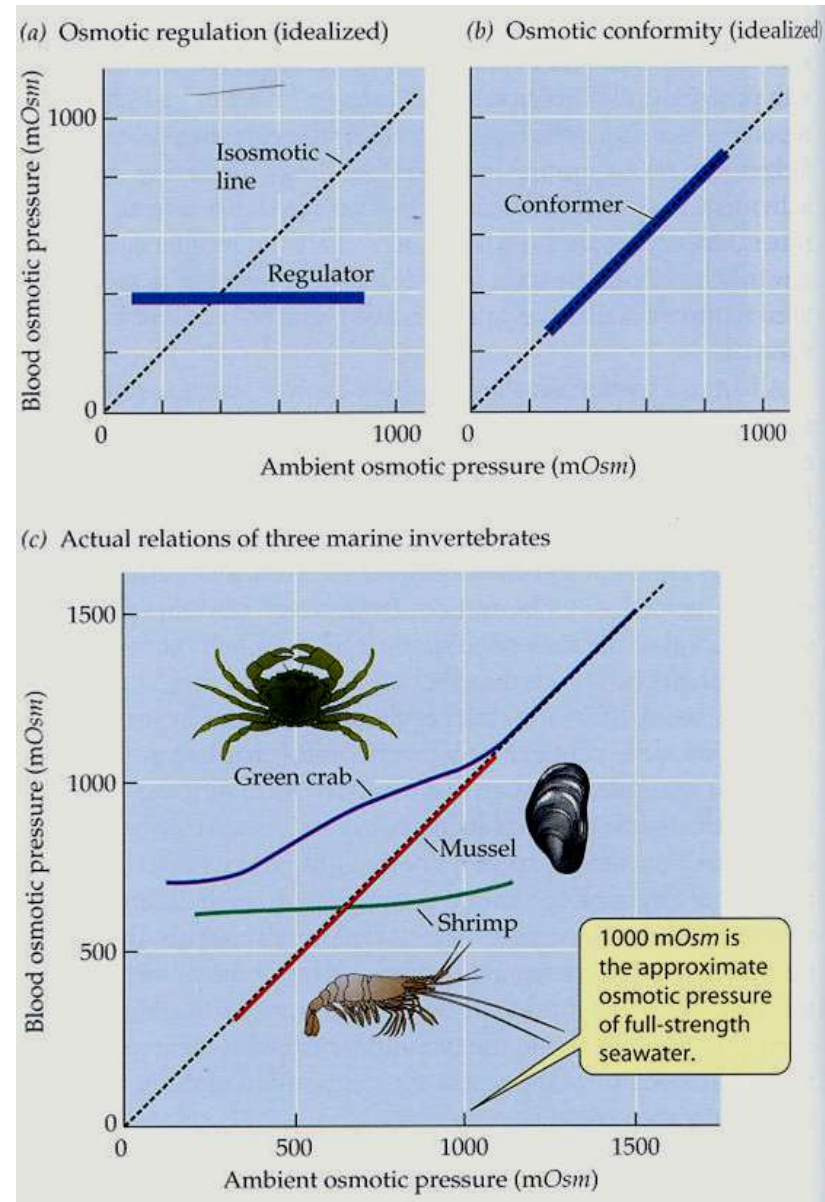


Vylučování a vodní hospodářství

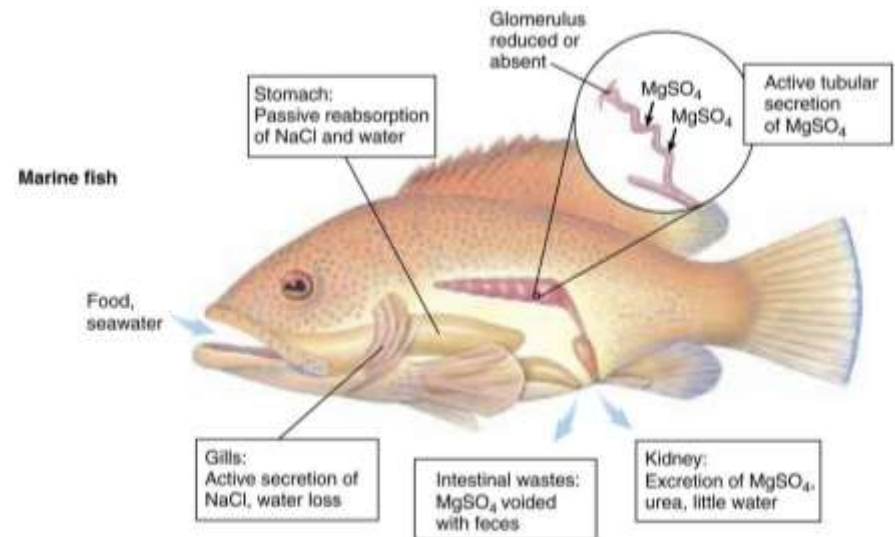
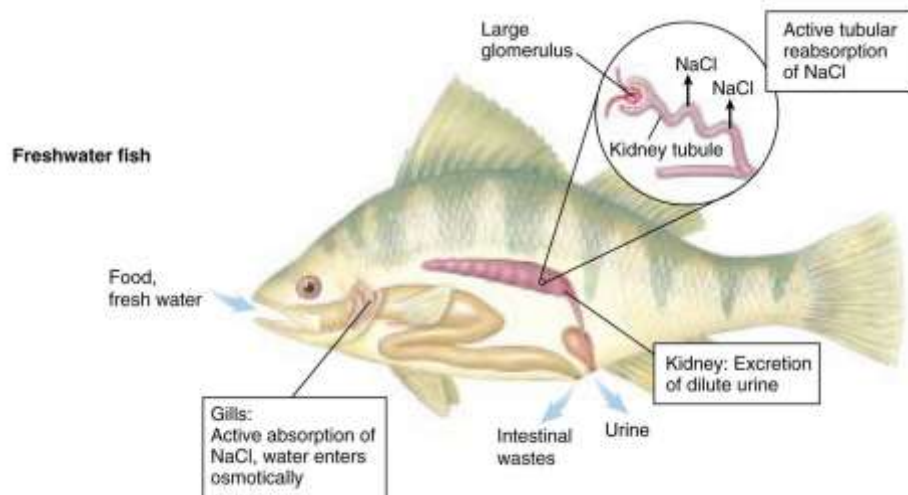
Úkol v udržování stálosti vnitřního prostředí:

- Koncentrace odpadních a toxických látek
- Koncentrace rozpuštěných látek – osmolalita
- Udržování pH
- Navzdory nerovnováze s okolím

- Exkrece a osmoregulace vzájemně úzce souvisí



- 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.



Ionoregulace nemusí být nutně i osmoregulace

V extracelulární tekutině většiny dominuje Na a Cl. Mořští ionokonforméři mají složení těchto iontů, stejně jako Mg a Ca podobné jako je v mořské vodě. U osmokonformních ionoregulátorů – mlži, žraloci – je velké množství anorganických iontů nahrazeno organickými.

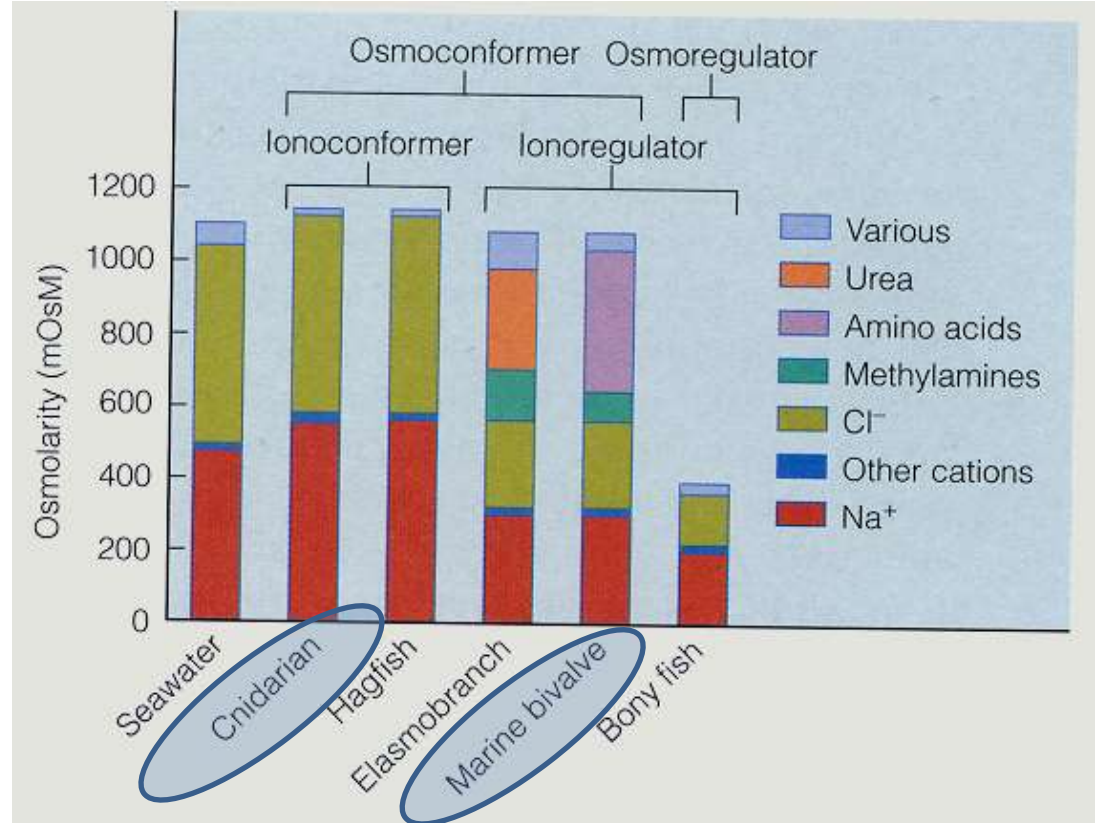


Figure 10.4 Organic and inorganic solutes in extracellular fluid of animals

Seawater is mainly Na⁺ and Cl⁻, with lower levels of other ions such as K⁺, Mg²⁺, and Ca²⁺. Ionconformers have high levels of Na⁺ and Cl⁻, whereas the levels of these ions are lower in ionoregulators. Osmoconformers have the same osmolarity as seawater but maintain an inorganic ion profile much like that of an osmoregulator. The remainder of the osmolarity is due to organic solutes, such as urea, amino acids, and methylamines.

Table 11.7 Relative success in freshwater habitats for different taxa (in terms of number of species).

	Very abundant	Moderate	Absent
Algae	Chlorophytes	Other algae	
Plants	Angiosperms	Bryophytes	Conifers
Animals	Crustaceans (ostracods, cladocerans)	Planarians Bryozoans Bivalves	Echinoderms Cephalopods
	Rotifers	Tardigrades	
	Nematodes	Other vertebrates	
	Oligochaetes		
	Gastropods		
	Insects		
	Teleosts		

Většina hlavních kmenů má zástupce jak v mořské tak sladké vodě, ale počet druhů v moři je mnohem větší. Ve sladké vodě vůbec nejsou ostnokožci a také celá skupina hlavonožců.

Sladkovodní regulátoři, hyperosmotičtí proti prostředí, ale vůči mořské v. hypoosmotičtí. Velké mezidruhové rozdíly v koncentracích jejich tělesných tekutin. Nesnesou vyšší salinitu.

Sladkovodní

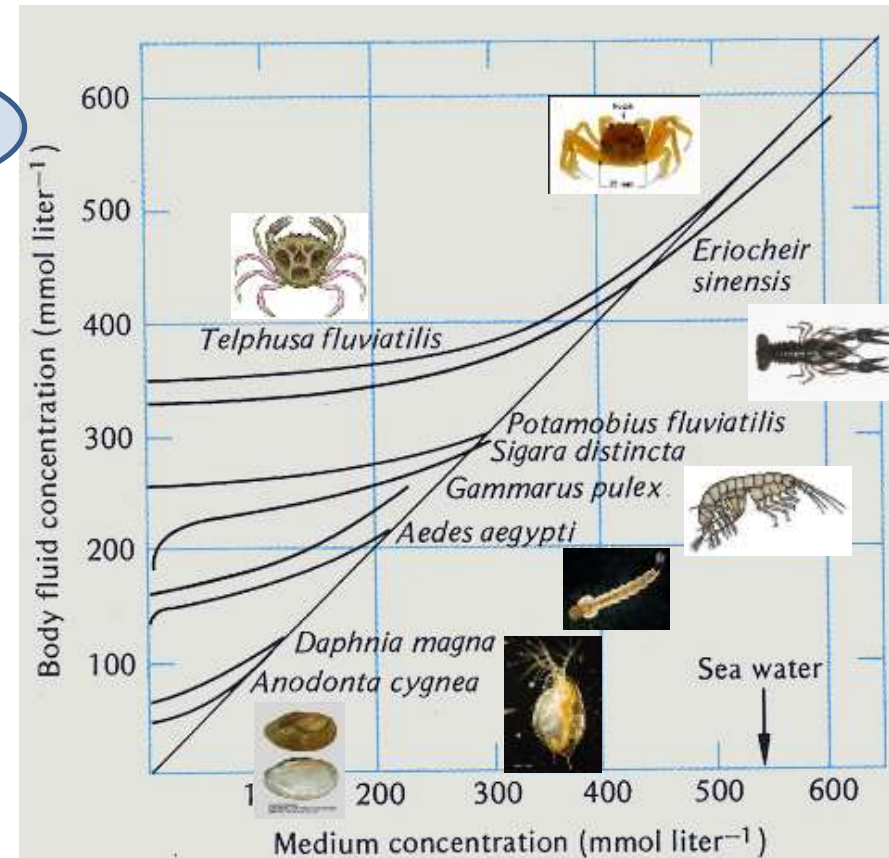


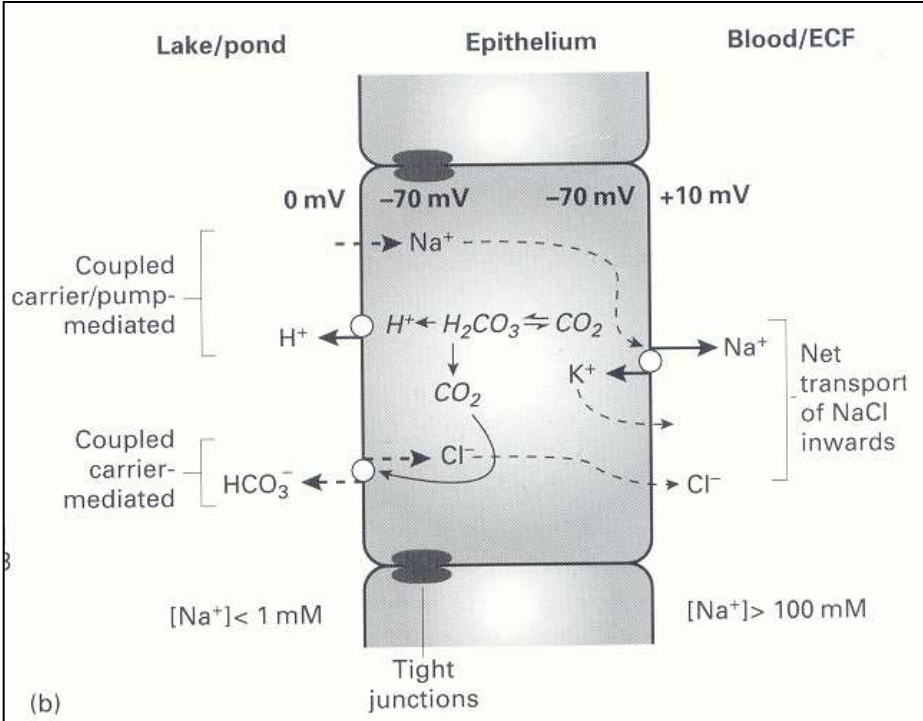
Figure 8.3 Relation between the concentrations of body fluids and of medium in various fresh-water animals. Full-strength sea water is indicated by an arrow. Diagonal line indicates equal concentrations in body fluid and medium. [Beadle 1943]

Základním problémem je pronikání vody a ztráty iontů. Musí se bránit naředění a „otoku“ buněk. Všichni sladkovodní musejí být do jisté míry regulátoři.

Musejí mít:

- Redukovanou permeabilitu povrchu: propustnost pro Na je mnohem nižší než u mořských
- Schopnost náboru (uptake) iontů: v pokožce, žábách (viz Obrázek dole).

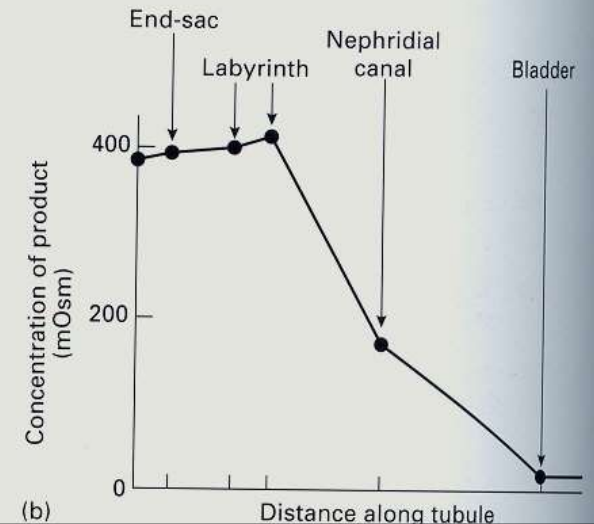
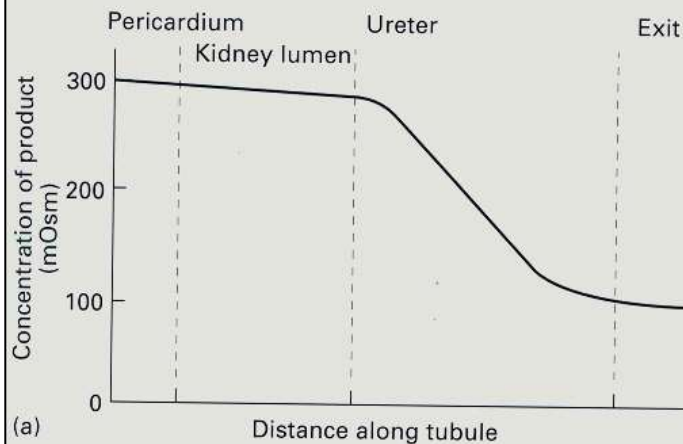
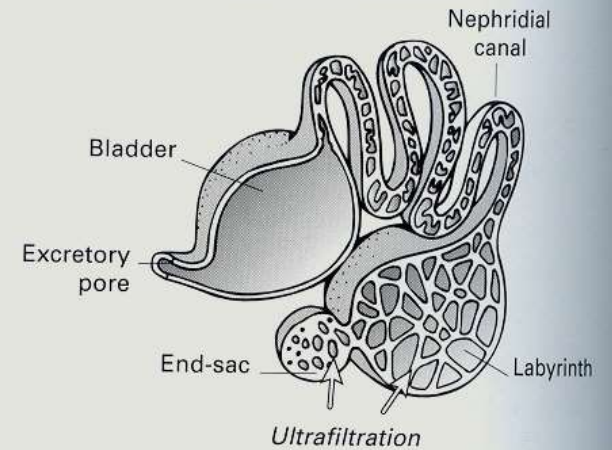
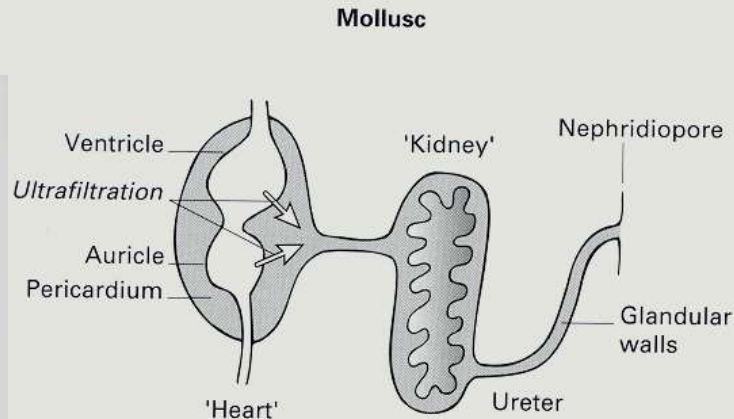
Hypoosmotickou moč: mechanismus transportu iontů je v zásadě stejný jako v žábách (obrázek). Jak prochází izoosmotická moč tubulem, resorbce iontů zpět bez dostatečně rychlého vodního toku vede k „odsolování“ moči. To je ale náročné. U sladkovodních mlžů se odhaduje cena 20% celkového energetického rozpočtu na udržení Na rovnováhy.



Rak a další sladkovodní: nábor iontů žábami. H⁺ čerpáno ven – vyšší el. gradient pro vstup Na. Cl⁻ se vyměňuje za HCO₃⁻. **NaCl tak jde proti H⁺ a CO₃⁻** (poskytováno CO₂ z tělních tekutin).

Sladká voda – tvorba hypotonické moči

Jak prochází filtrát tubulem, jeho koncentrace klesá



Brakičtí

Proti sladké hyper., proti mořské vodě stále hypoosmotičtí.

Ponoříme-li ústřici nebo mořskou hvězdicu do mořské vody naředěné např. na 80%, zjistíme po čase, že přežila a že má stejnou koncentraci jako voda – i když koncentrace jednotlivých iontů bude stále odlišná. Je tedy osmokonformérem.

Aktivní osmoregulátoři by zředění vykompenzovali a zůstali hyperosmotičtí. Osmoregulátoři z dlouhodobého pohledu lépe zvládají výkyvy prostředí.

Krab *Carcinus* nepřežije v brakické vodě zředění více než na 1/3 mořské vody. Jiný krab *Eriocheir* toleruje velká zředění a může penetrovat do sladké vody, i když rozmnožovat se tu nemůže. Garnát *Palaemonetes* dokonalý regulátor.

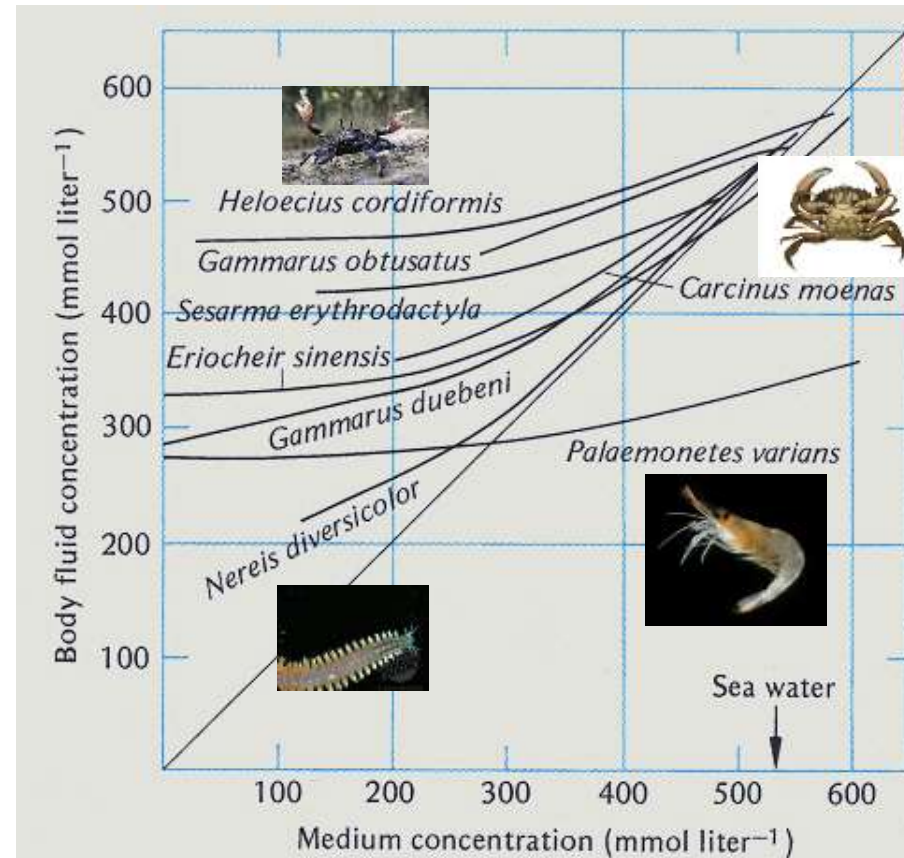


Figure 8.2 Relation between the concentrations of body fluids and of medium in various brackish-water animals. Full-strength sea water is indicated by an arrow. Diagonal line indicates equal concentrations in body fluid and medium. [Beadle 1943]

Posun proti sladkovodním

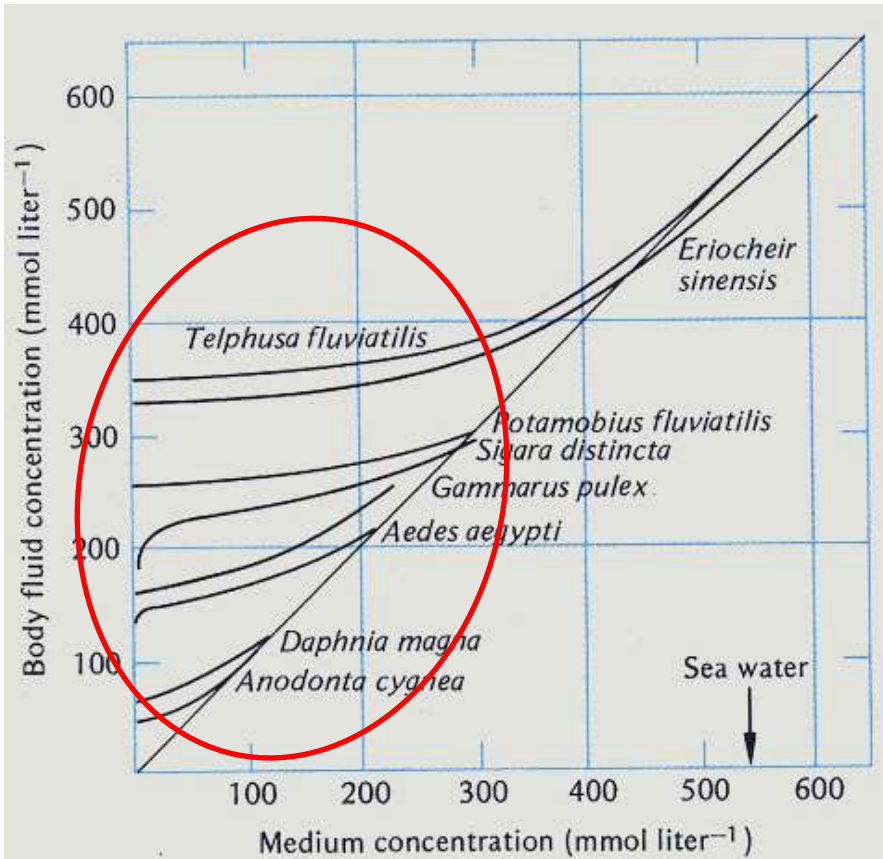


Figure 8.3 Relation between the concentrations of body fluids and of medium in various fresh-water animals. Full-strength sea water is indicated by an arrow. Diagonal line indicates equal concentrations in body fluid and medium. [Beadle 1943]

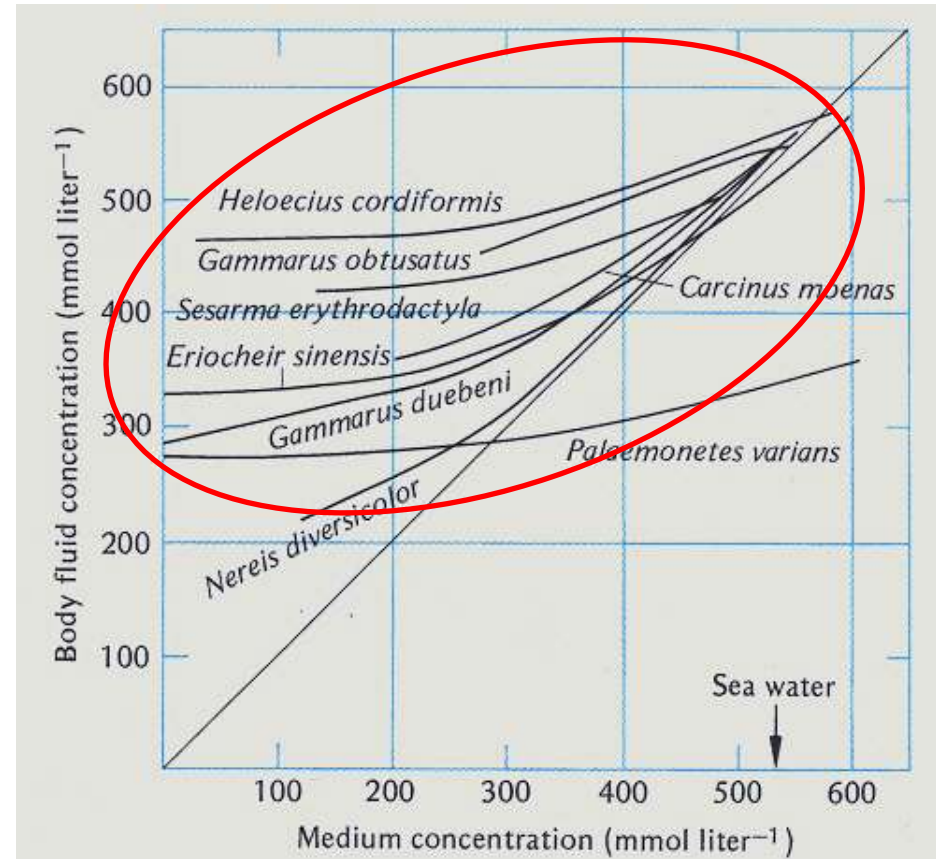


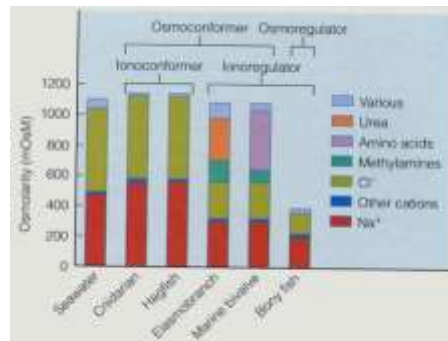
Figure 8.2 Relation between the concentrations of body fluids and of medium in various brackish-water animals. Full-strength sea water is indicated by an arrow. Diagonal line indicates equal concentrations in body fluid and medium. [Beadle 1943]

Mořští

Většina mořských bezobratlých má osmotickou koncentraci svých tělních tekutin rovnou té, která panuje v okolní vodě – jsou to osmokonforméři. Výhoda je v tom, že se nemusí vyrovnávat s problémem osmotického toku vody.

Ačkoliv všeobecně jsou mořští bezobratlí osmokonforméry, neznamená to, že jejich tělní tekutiny mají stejné iontové složení jako moře. Naopak, mnozí udržují koncentrace solí mimo rovnováhu s okolím (např. Mg, nebo SO₄ – i poloviční koncentrace). To předpokládá nejen dostatečně nepropustné povrchy (zejména žábra aj.), ale i účinné eliminační mechanismy. Řízená eliminace je úkolem exkrečních orgánů.

Ostnokožci nevykazují žádnou významnou regulaci žádného iontu. Láčkovec *Aurelia medusa*, reguluje pouze sulfáty, které drží pod koncentrací okolní vody. U tohoto zvířete sulfáty souvisí se vztlakovou silou nutnou k nadnášení. Vylučování těžkých sulfátových iontů zvíře nadlehčuje a brání potopení.



Je jen málo mořských bezobratlých, kteří nejsou izoosmotičtí s okolím. Pár výjimek ale je: korýši v salinních vodách (viz dále) a chobotnice obecná, která je vždy hyperosmotická vůči mořské vodě, se stálou potřebou vylučovat naředěnou moč a absorbovat soli z okolní mořské vody.

Osmoregulace v hypersalinní vodě

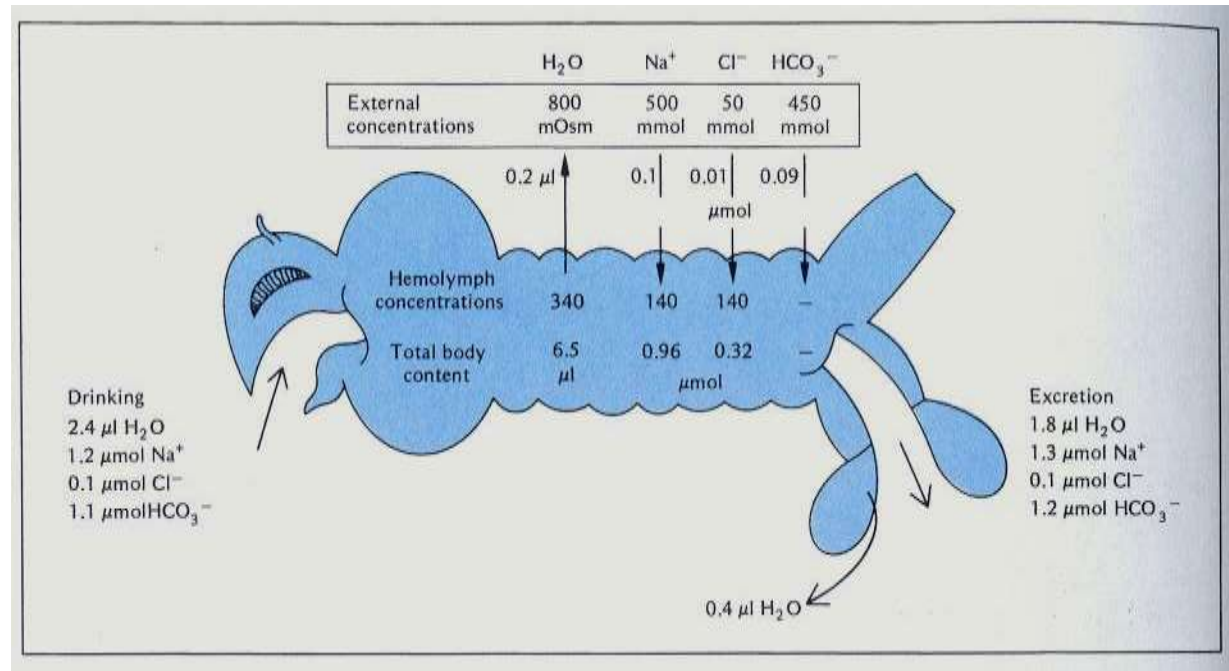
Hyporegulace je u mořských bezobratlých velmi vzácná a je-li, může to být znak druhotné invaze zpět do moře s nižší koncentrací solí než je v moři. Jsou ale i vody zasolenější než je moře a s ní se pojí hypotonie.

Žábronožka solná nepřežije ve sladké vodě, ale adaptuje se od vody odpovídající 1/10 mořské vody po solanku, která obsahuje 300g soli na litr. Je dobrým regulátorem: jednou je hyper, podruhé hypotonická. Dosahuje toho nejen omezenou permeabilitou, ale i aktivním transportem. V hypersalinním prostředí neustále polyká medium a osmotický tlak ve střevě je mnohem vyšší než v hemolymfě. Koncentrace Na a Cl je v hemolymfě nízká. Tyto ionty jsou aktivně odstraňovány v žábřích.



Také řada druhů larev komárů žije ve sladké vodě i vodě 3x slanější než je mořská. Jednou jsou hyper, podruhé hypoosmotičtí. Jde o rozsah 500x vyšší slanosti. Odpoví na vyšší salinitu vyšším pitím. Malpighické trubice a rektum pak zvládnou odstranit přísun solí. Anální papily, které jsou využívány pro import solí ve zředěné vodě, jsou patrně v eliminaci (exportu) solí nečinné.

Osmoregulace v hypersalinní vodě



Za jeden den larva *Aedes* vypije 2.4 ul vody, což je víc než 1/3 jejího vodního obsahu. Množství sodíku, které tak dostane do těla 1.2umol za den je obrovské – víc, než je obsah sodíku v těle (0.96umol). Všechnen tento sodík plus malé množství, které se dostane do těla přes povrch (0.1umol) je vyloučen. Množství vody k tomu potřebné (1.8ul) je menší než vypité (2.4ul), což pokryje ztráty vody osmózou do koncentrovaného okolí přes povrch těla (0.2ul) a z análních papil (0.4ul).

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 žijí 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.

Členovci

Co do počtu druhů nejúspěšnější suchozemští živočichové. Hmyz a pavouci jsou primárně suchozemští, jenom velmi málo z nich invadovalo do sladké vody a téměř žádné nenajdeme ve vodě mořské. V kontrastu s tím je ale většina korýšů vodních.

Hmyz žije i tam, kde není žádná volná voda. Protože 2/3 dospělého těla tvoří voda, musejí mít mimořádné prostředky k redukci vodních ztrát. Na druhé straně jsou i případy přebytku vody a s oběma extrémy se musí vypořádat.

Pro savce je fatální ztratit 15-20% tělní vody. Pro žáby 40%. Hmyz ale i více než 50% (při kryptobióze ještě víc!)

Souš - Vlhký povrch těla

Earthworm	400
Frog	300
Salamander	600
Garden snails, active	870
Garden snail, inactive	39
Man (not sweating)	48
Rat	46
Iguana lizard	10
Mealworm	6

Table 8.8 Evaporation of water from the body surface of various animals at room temperature. The data indicate orders of magnitude; exact figures vary with experimental conditions. All data refer to micrograms of water evaporated per hour from 1 cm² body surface at a vapor pressure difference of 1 mm Hg (0.13 kPa). [Schmidt-Nielsen 1969]

Žížala držená v suchém prostředí rychle ztrácí hmotnost v důsledku odpařování vody (tabulka), vodní ztráty pokožkou jsou vysoké a žížala brzy uhyne. Naopak ve sladké vodě bude pokožkou u dehydrované žížaly rychle absorbovat voda – pokožka je pro vodu dobře propustná. Žížala se chová jako typický sladkovodní konformér. Je-li ponořena do různě slaných roztoků (Obr.), zůstává stále hypertonická vůči prostředí. Moč je však trvale hypotonická vůči tělním tekutinám.

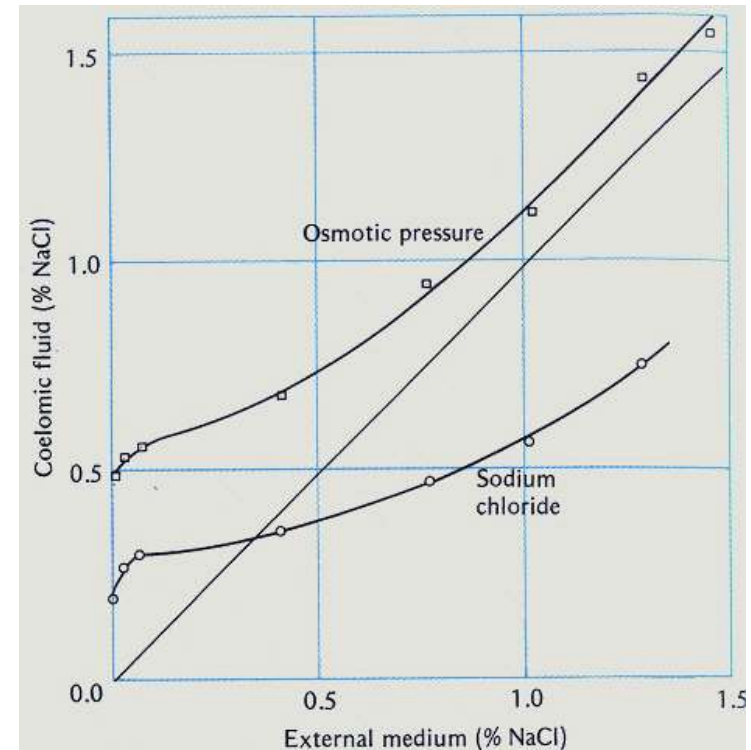
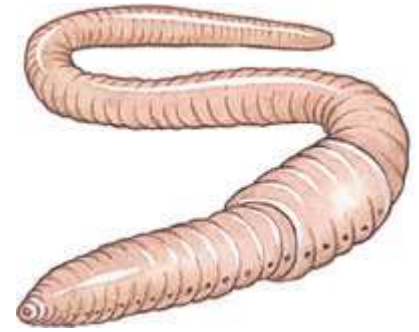


Figure 8.11 The earthworm, when placed in sodium chloride solutions of various concentrations, behaves like a typical fresh-water osmoregulator. It remains hyperosmotic to the medium at all concentrations, and more so at the lower concentrations. [Ramsay 1949]

Vlhký povrch těla

Earthworm	400
Frog	300
Salamander	600
Garden snails, active	870
Garden snail, inactive	39
Man (not sweating)	48
Rat	46
Iguana lizard	10
Mealworm	6

Table 8.8 Evaporation of water from the body surface of various animals at room temperature. The data indicate orders of magnitude; exact figures vary with experimental conditions. All data refer to micrograms of water evaporated per hour from 1 cm² body surface at a vapor pressure difference of 1 mm Hg (0.13 kPa). [Schmidt-Nielsen 1969]



Plži jsou také vlhčí a jejich evaporace je extrémně vysoká. Experimenty však nepotvrdily, že by hlen nějak ovlivňoval odpar. Měkkýši řeší nebezpečí spíše **behaviorálně** – jsou aktivní převážně po dešti a v noci. Naopak v suchých obdobích přežívají i na pouštích, ale inaktivní a v ulitě zavíčkované epifragmou. Ačkoliv jejich obsah vody je 80%, ani v horkém létě se nemění. Bez dehydratace vydrží zavíčkovaný a dormantní *Sphincterochila* i několik let.

Suchý povrch těla

Earthworm	400
Frog	300
Salamander	600
Garden snails, active	870
Garden snail, inactive	39
Man (not sweating)	48
Rat	46
Iguana lizard	10
Mealworm	6

Table 8.8 Evaporation of water from the body surface of various animals at room temperature. The data indicate orders of magnitude; exact figures vary with experimental conditions. All data refer to micrograms of water evaporated per hour from 1 cm² body surface at a vapor pressure difference of 1 mm Hg (0.13 kPa). [Schmidt-Nielsen 1969]



Opačný extrém – přežívají bez tekuté vody
Hmyzí adaptace viz dále

Dusíkatý odpad

Mimo vody a solí je nutno vyloučit 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. Amoniak přerušuje nervový přenos tím, že nahrazuje draslík a také mění sacharidový a lipidový metabolismus.

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).

NH3
Ammonia

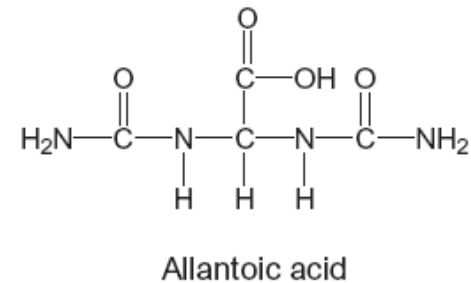
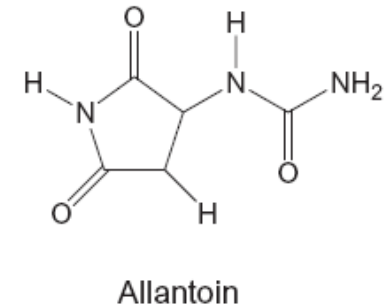
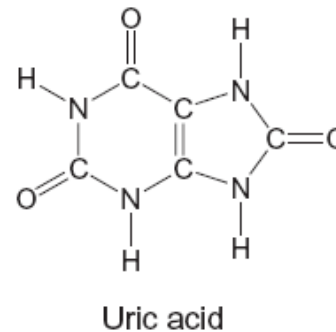
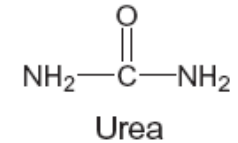
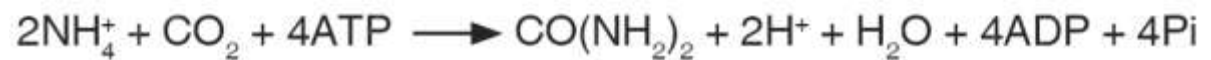
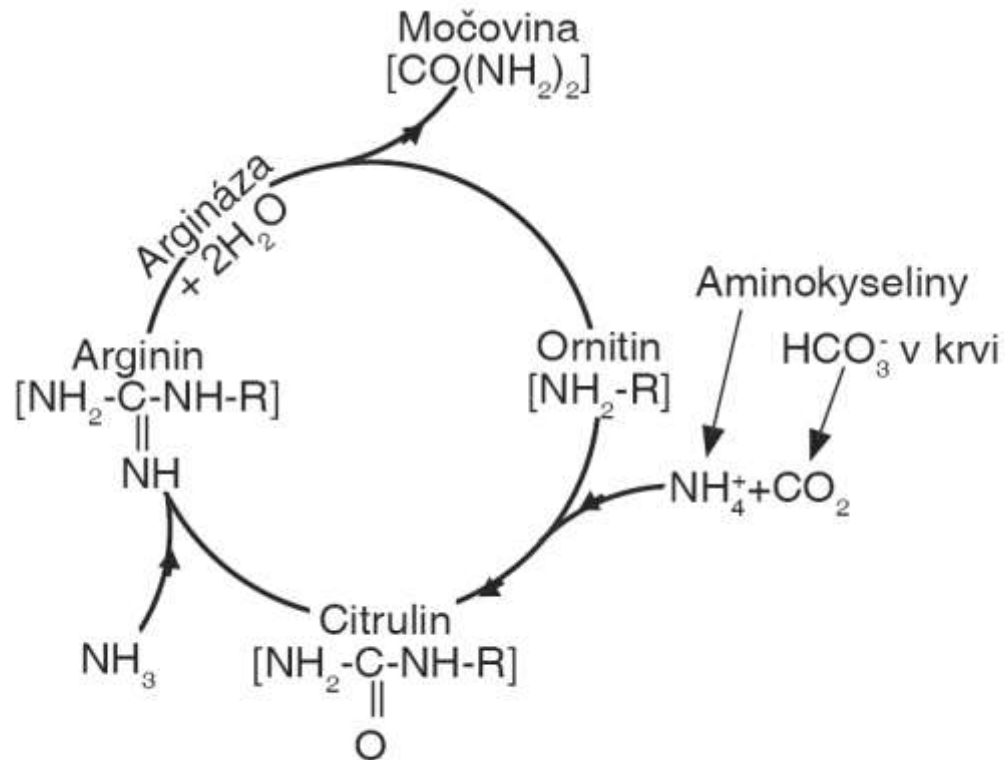


FIGURE 8.2. Excretory molecules that incorporate nitrogen.

Terestriční živočichové mají omezený přístup k vodě. Amoniak je přeměněn na méně toxickou močovinu za spotřeby 4 (5 ATP) na molekulu močoviny. Je méně toxická než amoniak a dobře rozpustná a odchází s močí - **ureotelní**. Objevila se ale v evoluci relativně pozdě, je nejčastější u savců. Převažující drahou syntézy je ornithinový cyklus. Ornithinový cyklus – syntéza močoviny - 2,5 ATP/N



Část cyklu probíhá v mitochondriích.

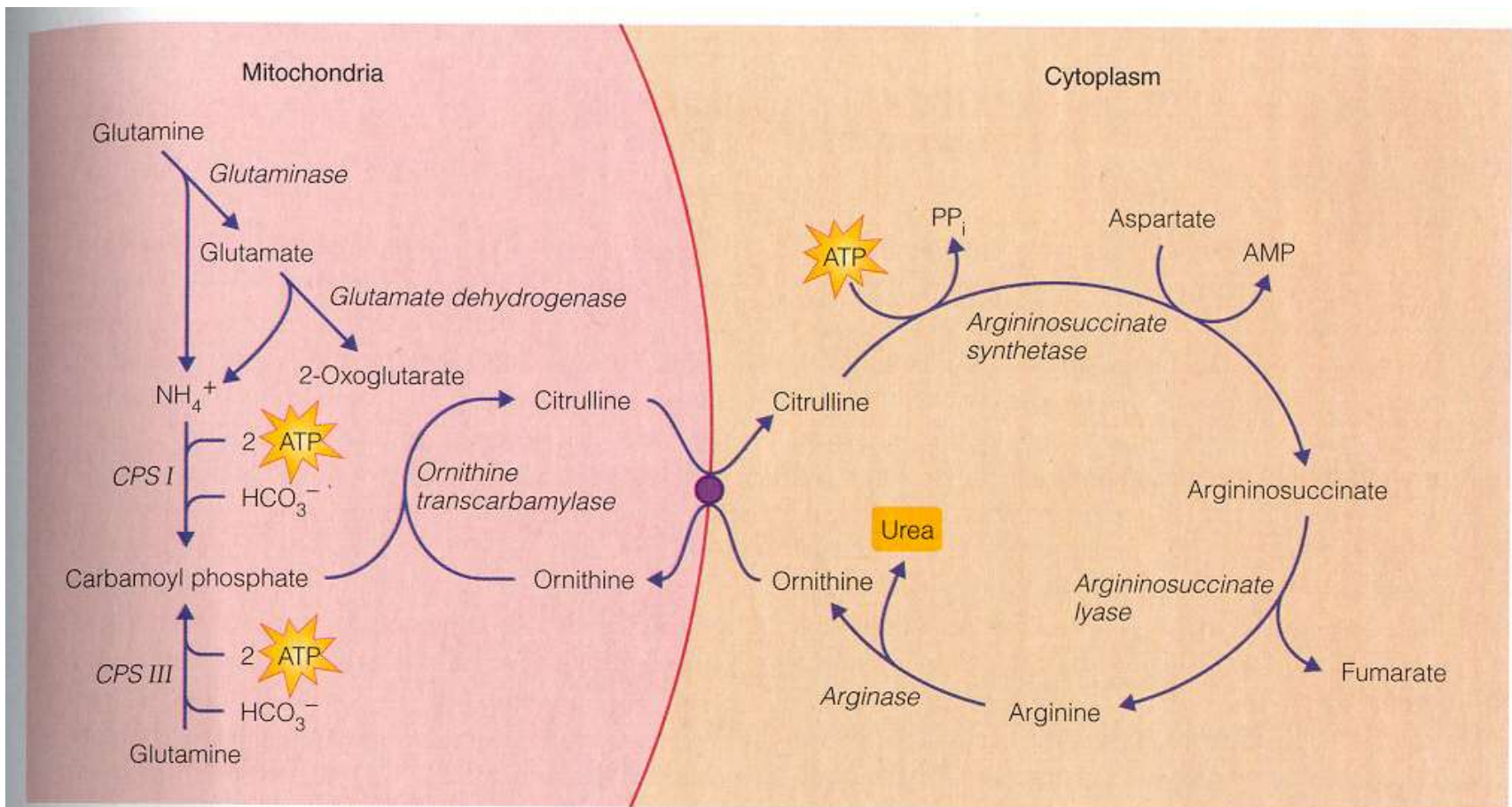


Figure 10.18 Ornithine-urea cycle Amino nitrogen in the form of either glutamine or NH_4^+ is used to produce carbamoyl phosphate, which enters the ornithine-urea cycle.

Mírně ekonomičtější je produkce kyseliny močové. – 1,75 ATP/N - **Urikotelní**

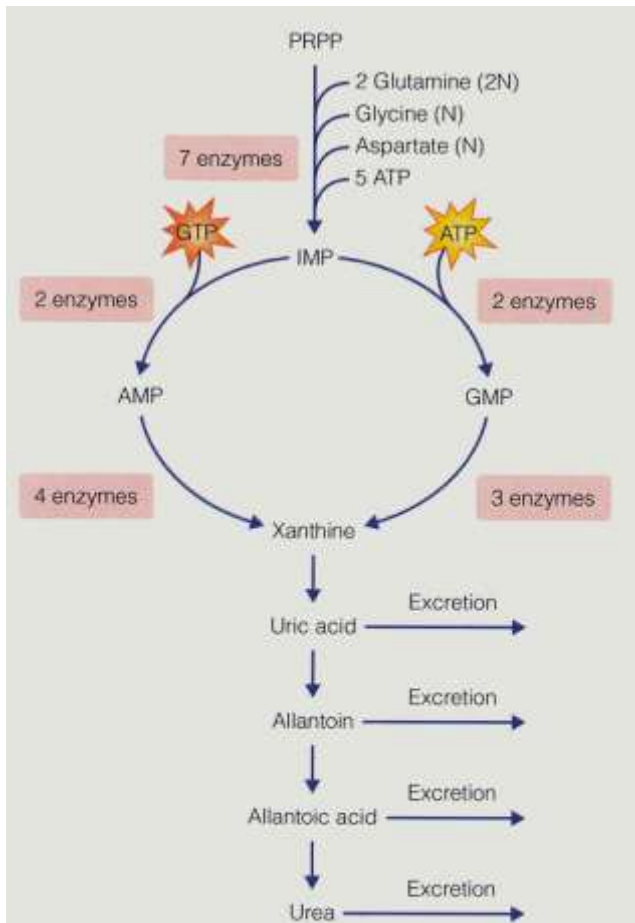
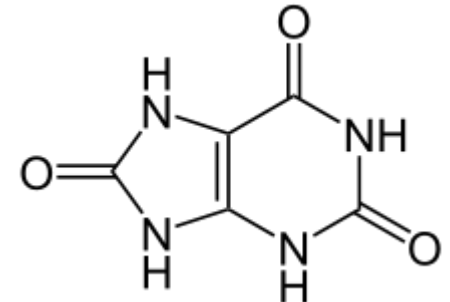
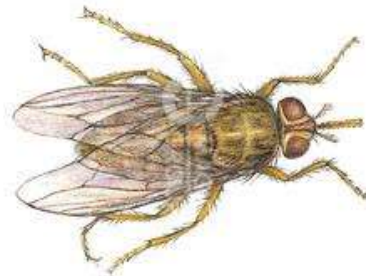


Figure 10.17 Uric acid metabolism A complex reaction network uses high-energy phosphate compounds to use amino acids as substrates to produce various nucleotides, and then break those nucleotides down for excretion. This pathway is also an important route of nitrogenous waste production. Amino acid nitrogen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

Mnoho členovců včetně hmyzu, plazů a ptáků konvertuje amoniak na kyselinu močovou nebo jiné deriváty purinu. Ty jsou velmi špatně rozpustné a mohou být vylučovány ve vysokých koncentracích s minimálními ztrátami vody ve formě husté pasty - **purinotelní, urikotelní**.

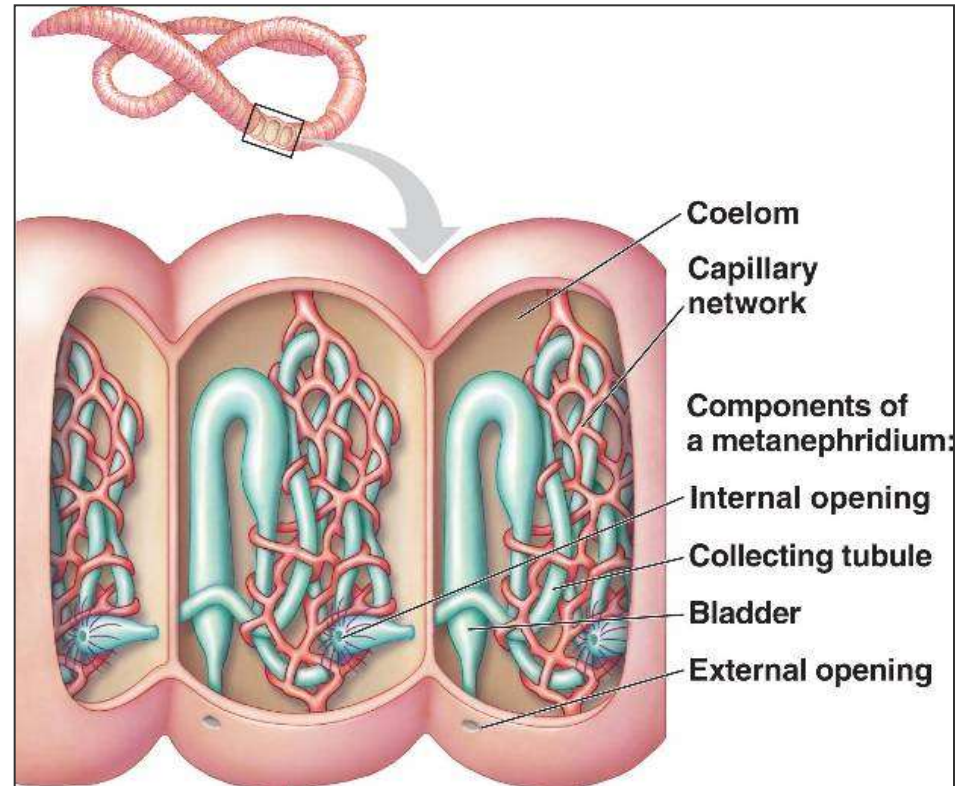
Je to starší dráha používaná konvergentní evolucí jak obratlovci tak bezobratlími. Řada zvířat může přepínat mezi amonotelií a urikotelií podle podmínek okolí (např. obojživelný apple snail (rod ampulárka).

Hmyz však platí za udržení pozitivní vodní bilance vysokou daň. Syntéza kyseliny močové z bílkovin vede ke ztrátám uhlíkových iontů, které by mohly být využity jinde a hlavně je energeticky velmi náročná. Existuje odhad, že u mouchy tse tse, *Glossina palpalis*, která se žíví výhradně na bílkoviny bohatou krví, z každých 100mg potravy musí 47mg padnout na pokrytí energie nutné k exkreci dusíku.



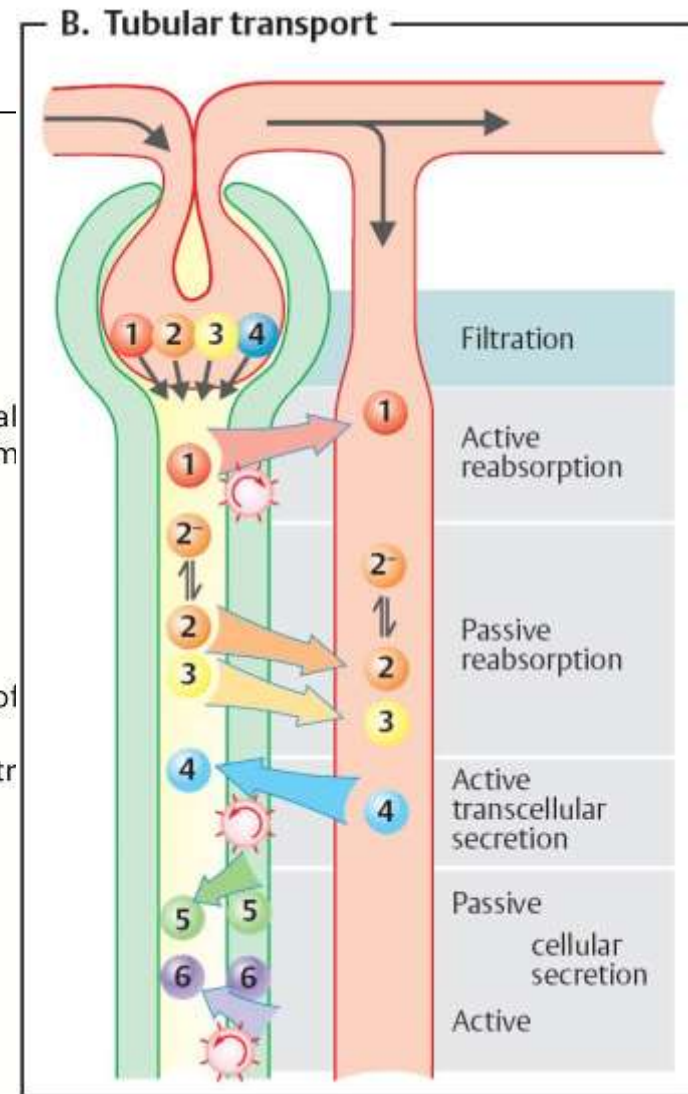
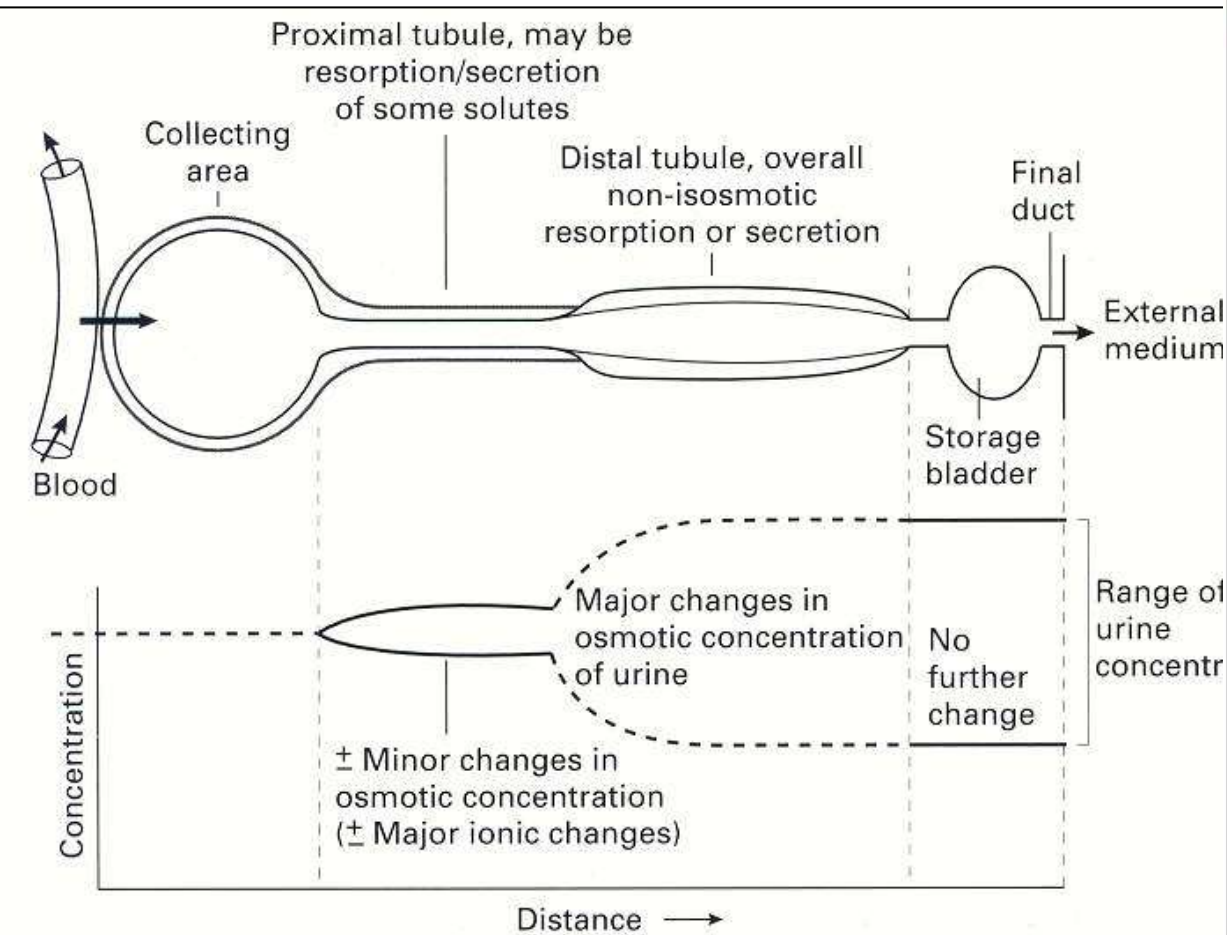
Stavba exkretčních orgánů:

- Intracelulární trávení hub a láčkovců – bez specializovaných exkretčních buněk a epitelů
- Volné buňky: Chlorakogenní b. Oligochaetů nasedající na střevo a cévy nebo bloudivé amoeboidní buňky ostnokožců plnicí exkretční funkci spolu s ambulakrální soustavou.
- Epiteliální povrchy těla (žábra, papily)
- Tubulární orgány

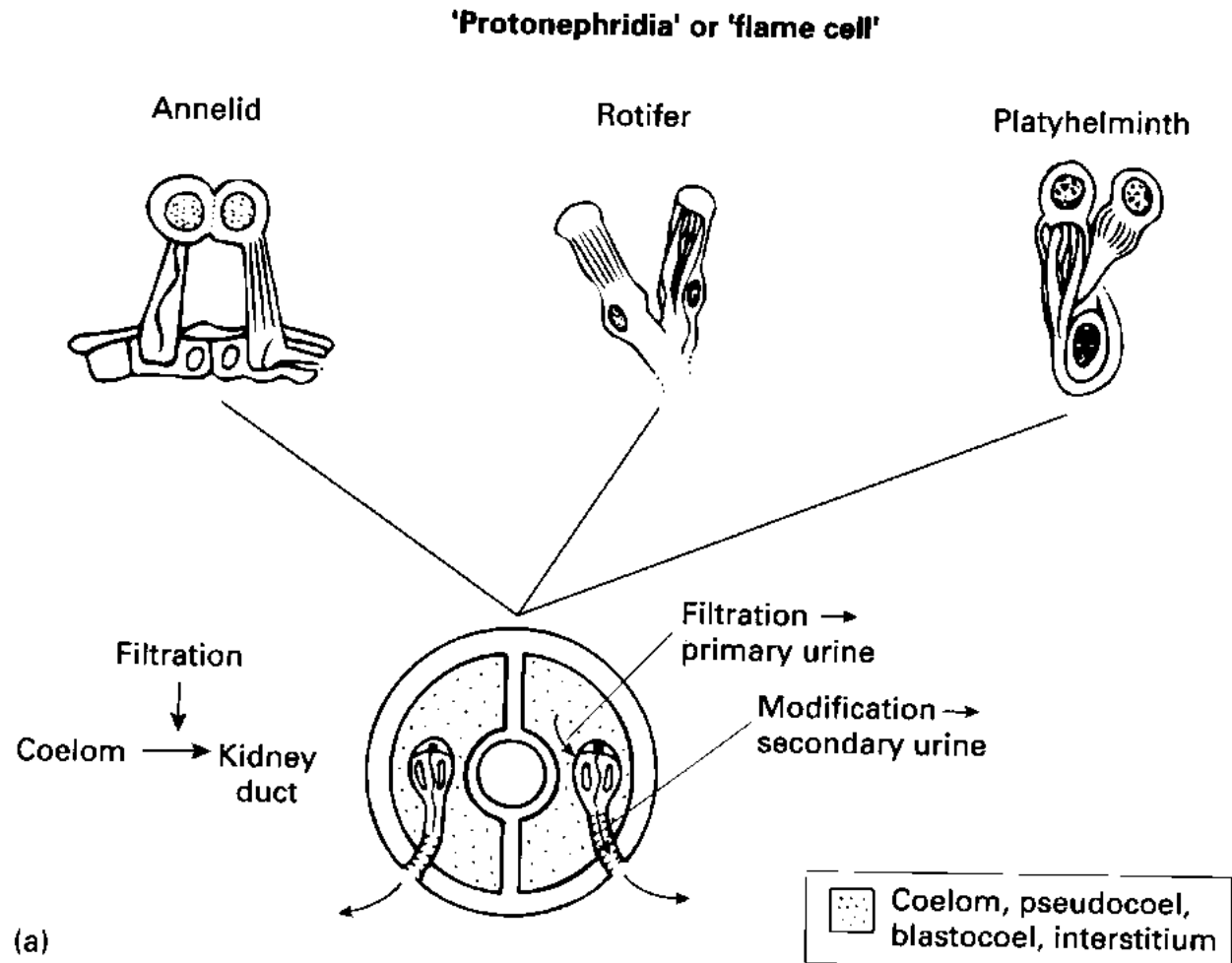


Tubulární orgány: Tvorba a úprava primárního filtrátu.

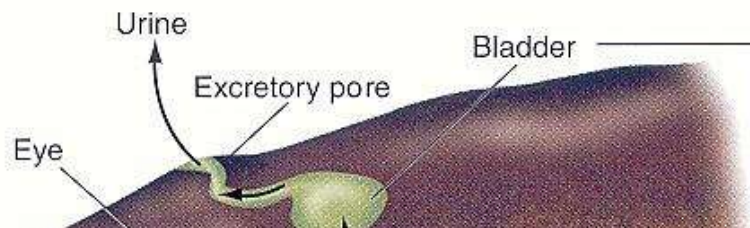
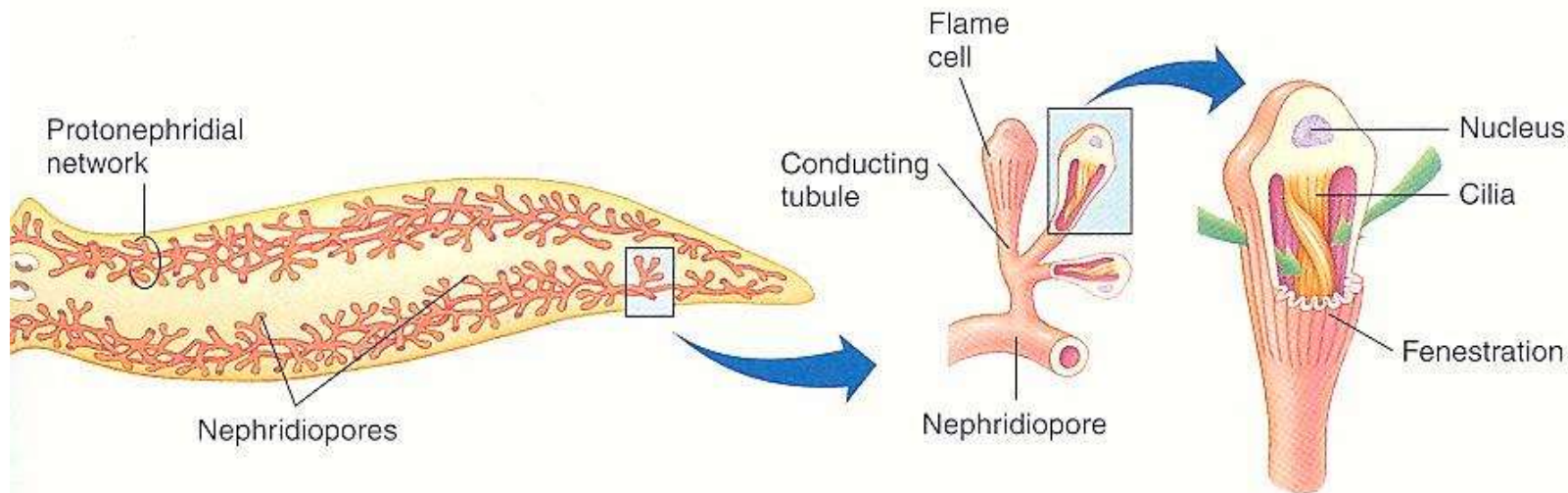
1. Tvorba: **a)** Víření bičků/brv **b)** Ultrafiltrace pod tlakem nebo **c)** Osmotický tok.
2. Úprava: zpětná Re(ab)sorbce, částečně i doplňující sekrece (exkrece)
Jednodušší je transportovat zpět známé látky než všechny neznámé ven



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 – bez cévní soustavy.



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 – bez cévní soustavy. Protože neexistuje tlak krve pro filtraci, musí být vytvořen podtlak bičíkem.

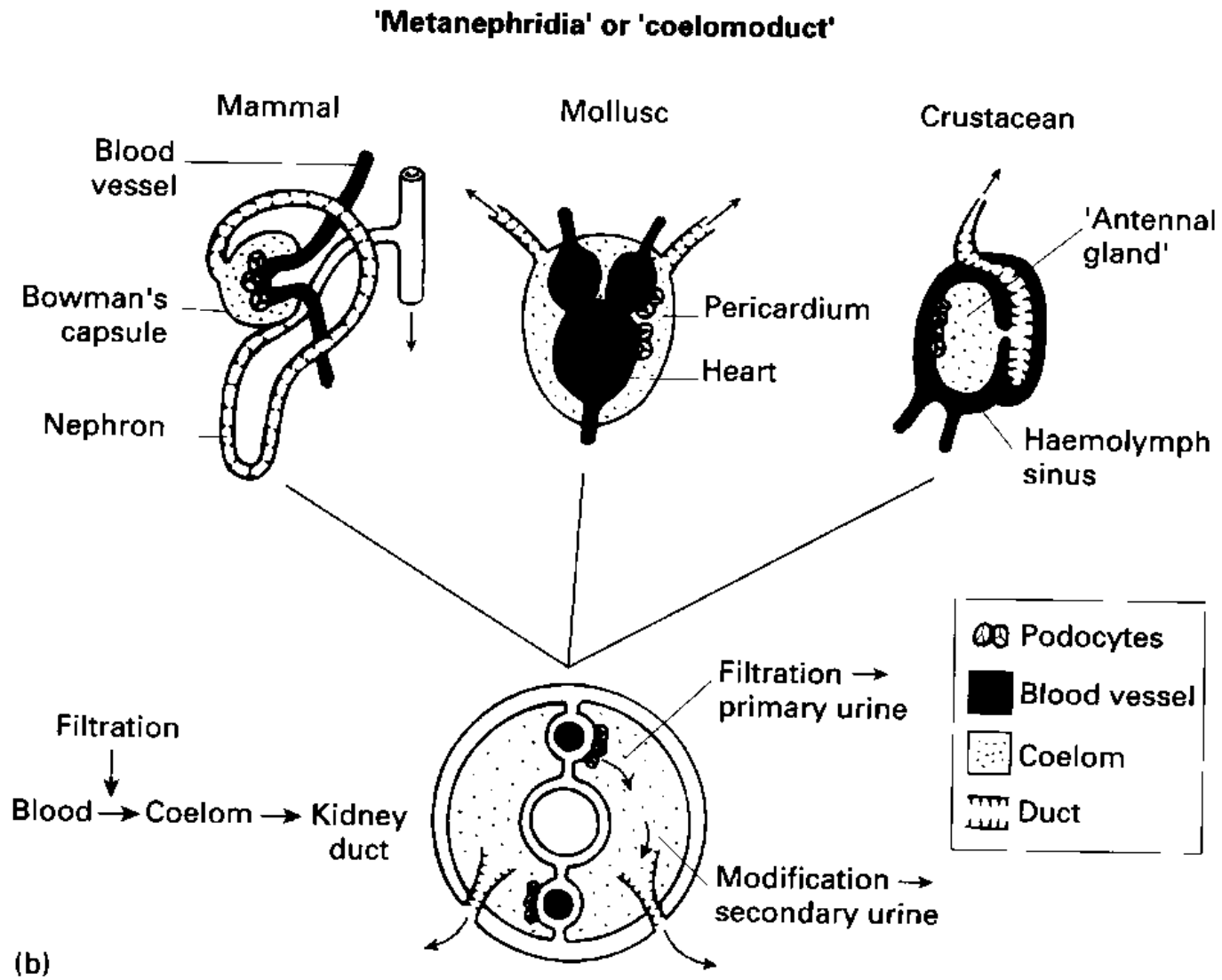
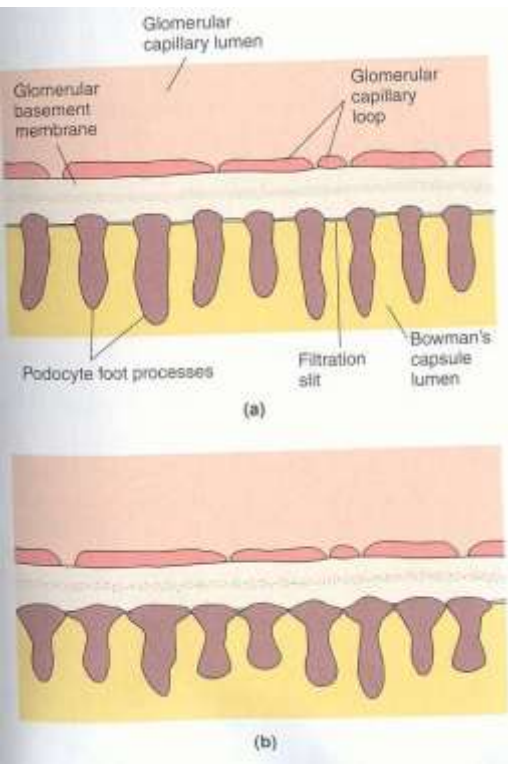


Antennal

Figure 12-5 • (a) General schematic for the organization of the protonephridia in a triclad flatworm *Dendrocoelum* and the detailed structure of a single protonephridium and its flame cell.

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). Vázáno na existenci cévní sítě a tlaku krve tvořící tzv. ultrafiltrací primární filtrát.

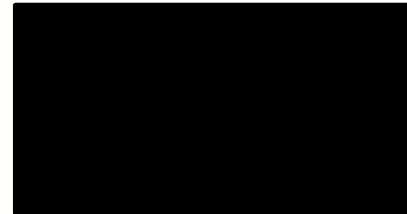
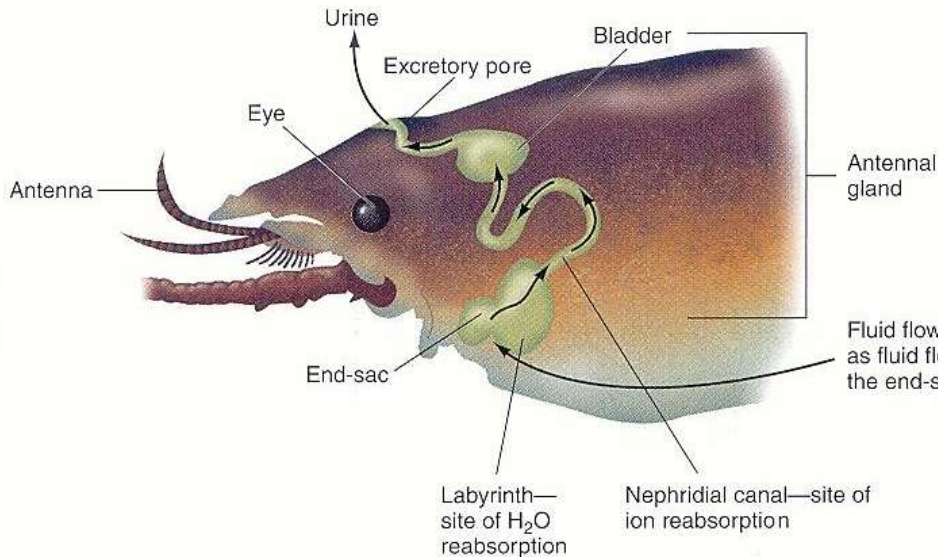
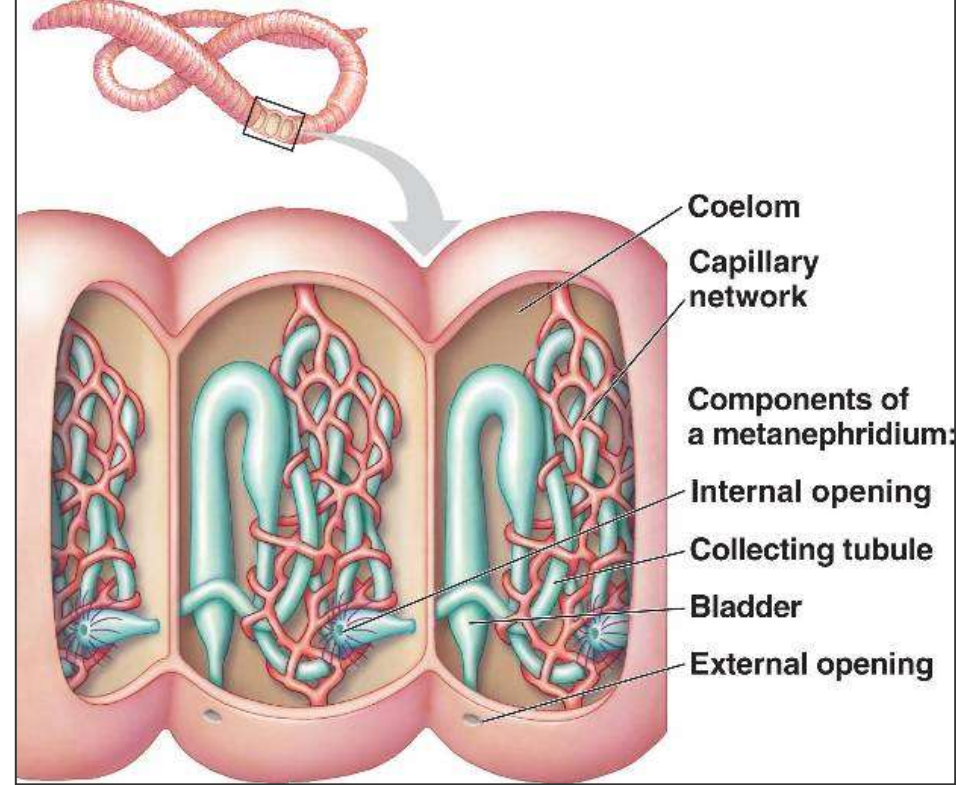
Podocyty –
buňky „děravého“
epitelu nechávající
mezi sebou filtrační
štěrbiny



(b)

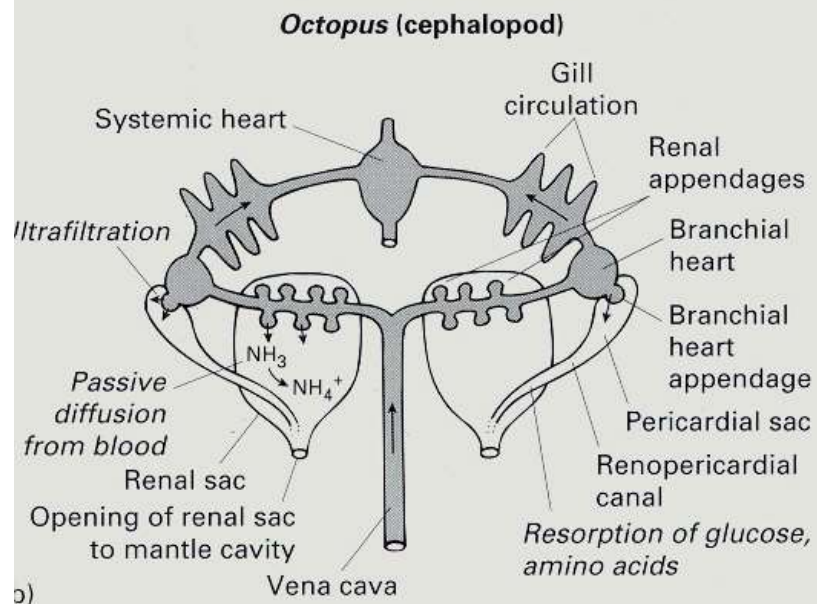
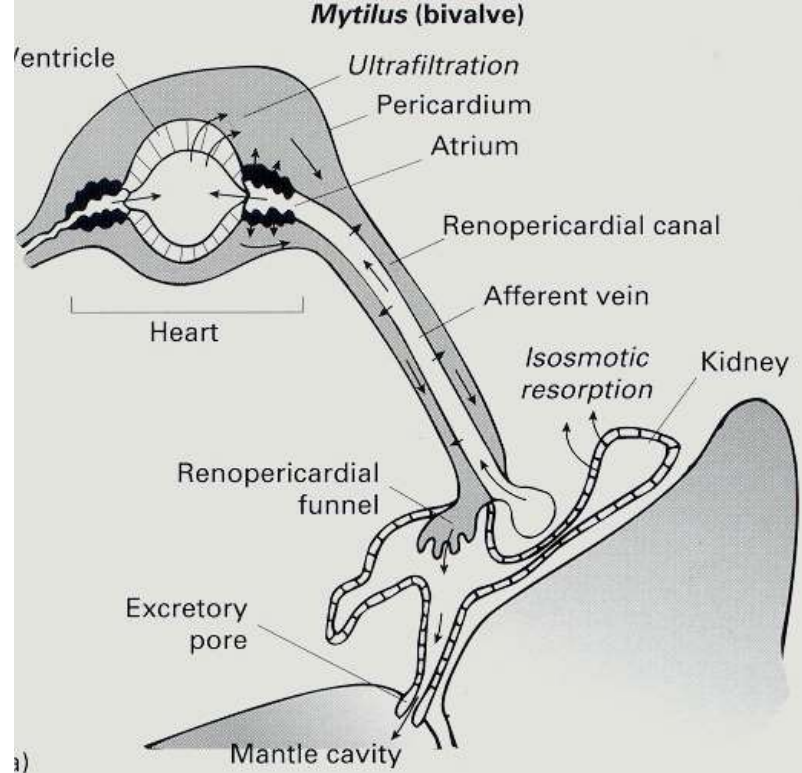
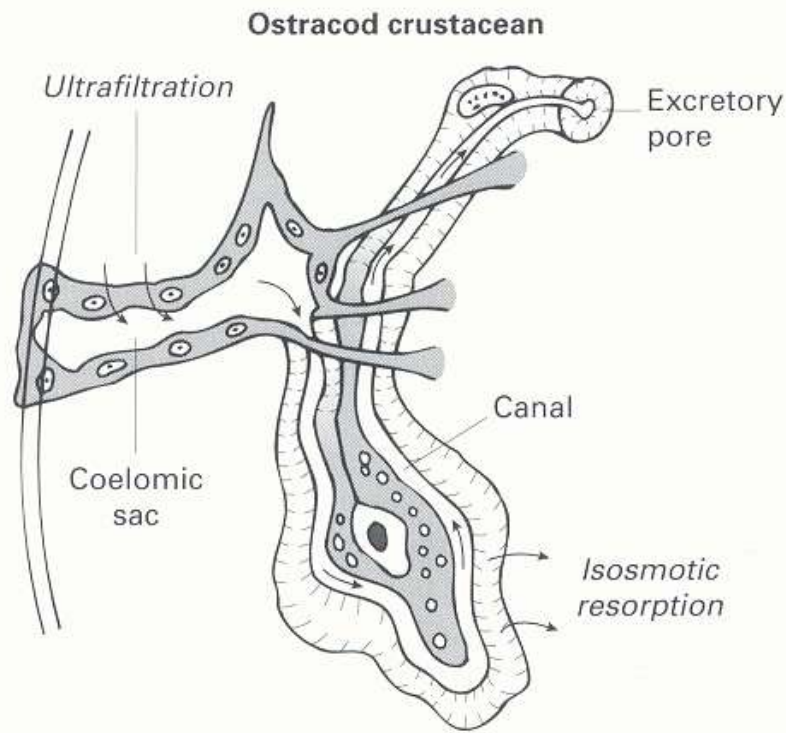
U dospělých kroužkovců existují segmentálně uložené metanefridie. Obrvená nálevka nasává filtrát.

U korýšů obvykle pouze 1 pár metanefridií (**antenální “zelené” žlázy**, nebo **maxilární žlázy** u nižších korýšů). U některých pavoukovitých jsou metanefridie vyvinuty jako **kyčelní – koxální žlázy**.



(b) the head region of a crustacean and the location and arrangement of the antennal gland (green gland).

(Sources: (a) From P. C. Withers, 1992, *Comparative Animal Physiology*, Fort Worth, TX; as modified from R. D. Barnes, 1987, *Invertebrate Zoology*, Philadelphia: Saunders, and G. Kummel, 1962, Zwei neue formen von cyrtocyten vergleich der bisher bekannten cyrtocyten und erörterung des begriffes "zelltyp," *Zeitschrift Zellforschung* 57:172–201. (b) From I. Kay, 1996, *Introduction to Animal Physiology*, New York: Springer, Figure 10.4, p. 166). Reprinted by permission.)



Vylučovacími orgány také měkkýšů jsou metanefridie ve spojení s perikardiální dutinou – využívají ultrafiltraci. Pak ústí nefridiální vaky do plášťové dutiny.

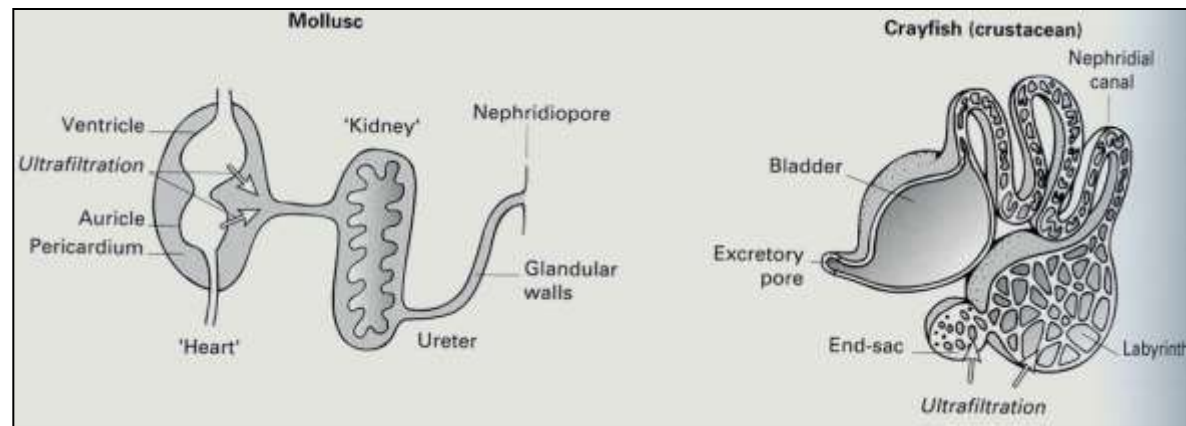
Fig. 9.6 A variety of kidneys from marine invertebrates. In molluscs (a,b) and crustaceans (c) there is a filtration system (from heart to pericardium in molluscs) followed by a short tubule where volume may be reduced by isosmotic resorption, but little or no change of concentration occurs. A terminal bladder or sac may be present. In the cephalopod (b) the renal appendages are a site for extra diffusion of NH_3 into the sac, where it is held by conversion to NH_4^+ by the pH conditions.

Přesné místo, kde filtrací vzniká primární moč je známo pouze u několika málo bezobratlých. U řady mořských i sladkovodních měkkýšů se filtrace odehrává přes stěnu srdce do perikardiální dutiny a filtrát je veden do „ledvin“ speciálním kanálkem. Glukóza, AK a esenciální elektrolyty jsou re(ab)sorbovány v ledvinách.

U langusty je hlavním orgánem osmoregulace tzv. antenální žláza, jejíž část (coelomosac) připomíná svou ultrastrukturou glomerulus savců.

Poněvadž se finální moč měkkýšů a koryšů liší od primárního filtrátu, osmoregulační orgány musí jak sekretovat látky do filtrátu, tak naopak i látky reabsorbovat. Reabsorbce elektrolytů je dobře viditelná u sladkovodních druhů, protože finální moč má nižší koncentraci solí než plasma nebo filtrát. Filtračně reabsorbční princip se vyvinul nezávisle u měkkýšů, členovců a strunatců a možná i jiných. Takový systém má tu vlastnost, že nízkomolekulární látky přecházejí do ultrafiltrátu ve stejné koncentraci jako jsou v plasmě. Fyziologicky důležité molekuly jako Glc, Na, K, Cl, Ca jsou pak reabsorbovány tabulární reabsorbci, přičemž toxické nebo nedůležité molekuly zůstávají v moči. Takový proces nepotřebuje aktivní transportní systémy toxických látek, a tedy ani umělých nebo všemožných látek neznámých a nechtěných, které se v prostředí mohou nalézat. Nevýhoda je energetická náročnost. Filtrace vyžaduje aktivní zpětný transport velkého množství solí ať už exkrečním orgánem samotným nebo spolupracujícími orgány jako jsou žábra nebo kůže.

Proces je mnohem energeticky úspornější pro mořské živočichy.



Úprava filtrátu:

Proximální část - nejprve velké izoosmotické objemy,

Distální část - malé přesouvané objemy, ale velké změny koncentrace

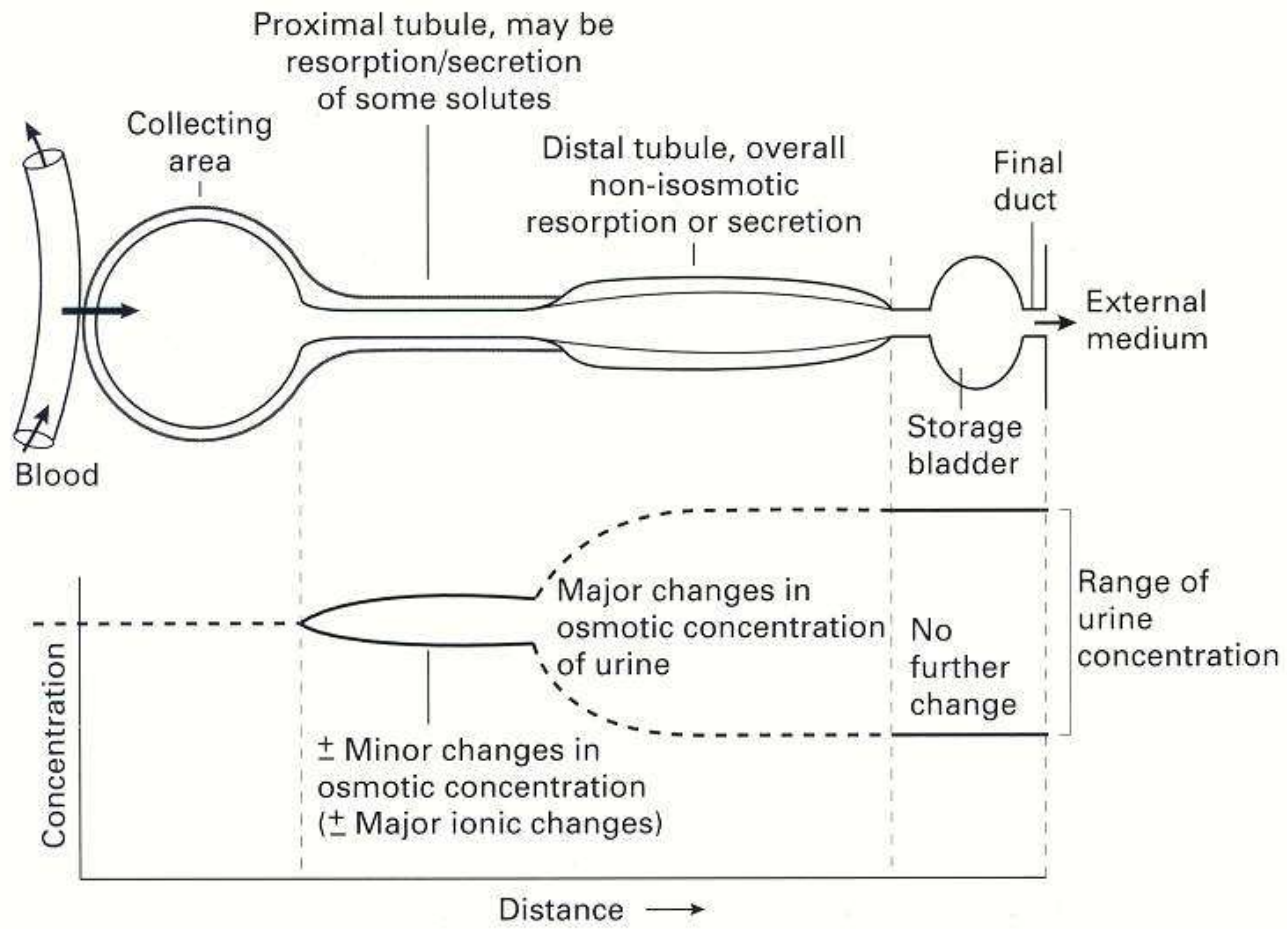


Fig. 5.8 A schematic basic design of osmoregulatory/excretory systems, and the patterns of change of concentration commonly found in each region.

Hmyz, pavouci

Bezobratlí, stejně jako obratlovci, používají mechanismy filtrace, reabsorpce a sekrece stejně jako obratlovci. Hmyz a pavouci žijící na souši jsou jediní bezobratlí známí tím, že umí produkovat koncentrovanou moč.

Hmyz může přežívat jak ve sladké vodě tak i aridních oblastech. Uvážíme-li jejich nevýhodný poměr povrch/objem, klade to na jejich osmoregulace mimořádné nároky. Např. u sarančete může při dehydrataci poklesnout objem hemolymfy až o 90%, ale iontová koncentrace je stále udržována konstantní. Když saranče pije vodu od mořské po kohoutkovou, její osmotický tlak hemolymfy se mění jen o 30%. Přitom nemůže spoléhat na filtrační aparát, protože nemá žádný uzavřený vysokotlaký cévní systém s hydrostatickým tlakem přes stěnu. Máme před sebou jiný mechanismus vytváření primární moči – totiž sekrecí pomocí membránových transportérů a tahu rozpustidla (solvent drag). Je to podobný proces jako u aglomerulárních ledvin některých mořských kostnatých ryb.

Malpigické trubice – slepě zakončené tubuly volně ležící v coelomové tekutině - se pravděpodobně vyvinuly nezávisle na předchozích typech. Jsou to primární vylučovací orgány hmyzu, ale pracují na jiném principu než je ultrafiltrace hydrostatickým tlakem jako u ledvin. Tekutina je filtrována do slepých konců aktivním transportem rozpuštěných látek spíše než tlakovou filtrací působenou tokem krve nebo kmitáním brv. Složení tubulární tekutiny může být následně modifikováno v dalších oddílech tubulu nebo střeva, do kterého tubuly ústí. Spolu s konečníkem pak tvoří systém účinně resorbující vodu s využitím podobných principů jako ledviny (protiproud).

Malpigické trubice – jiná varianta tubulárního vylučování.
Spolu s rektum mimořádně výkonný systém šetřící vodu.

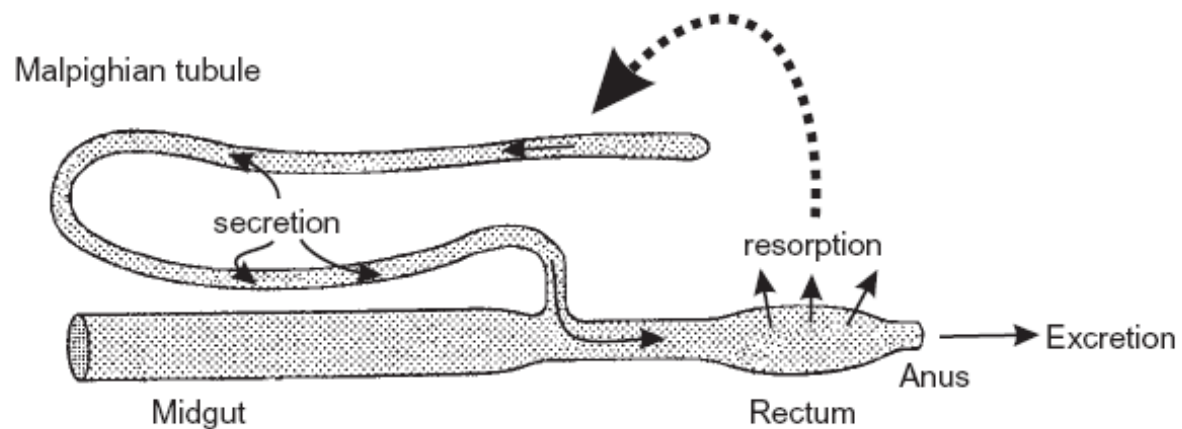
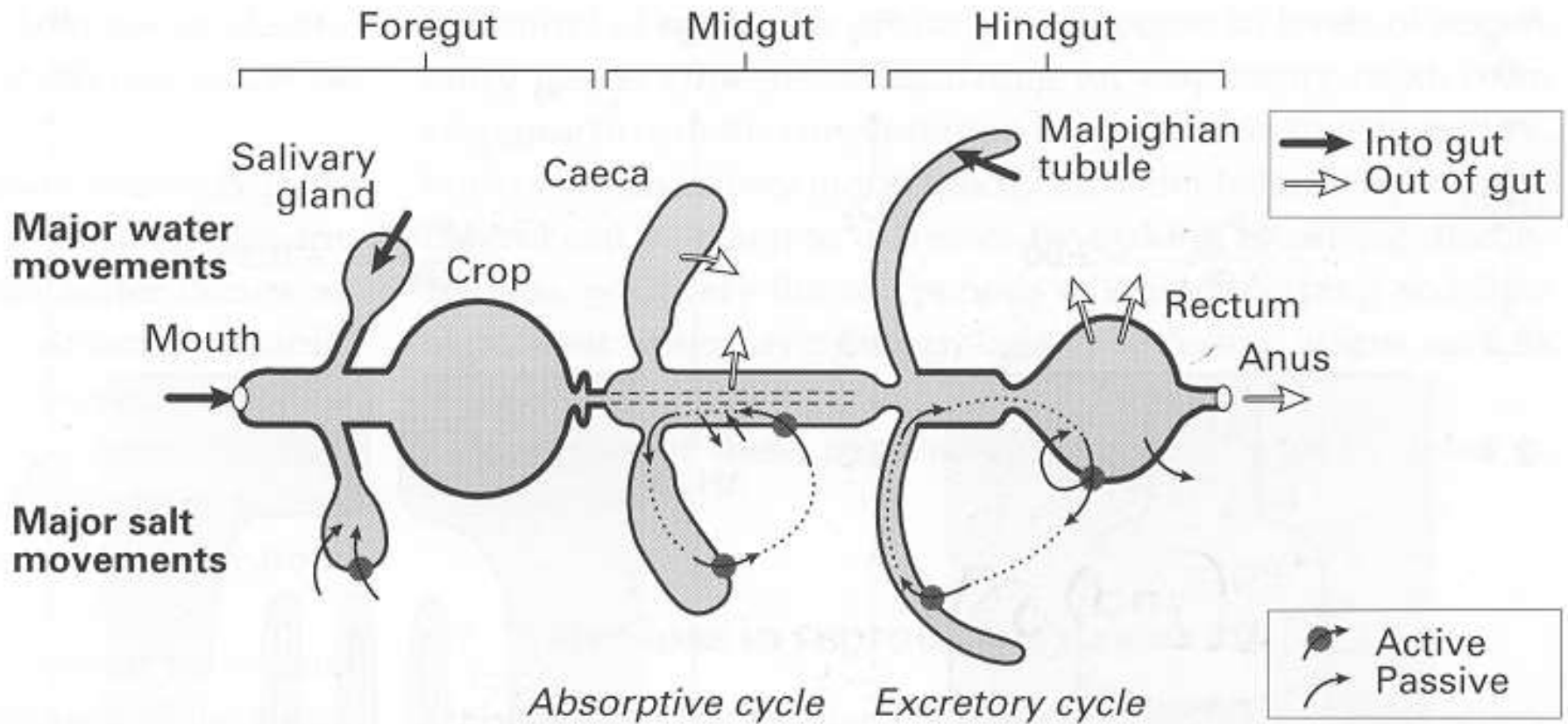
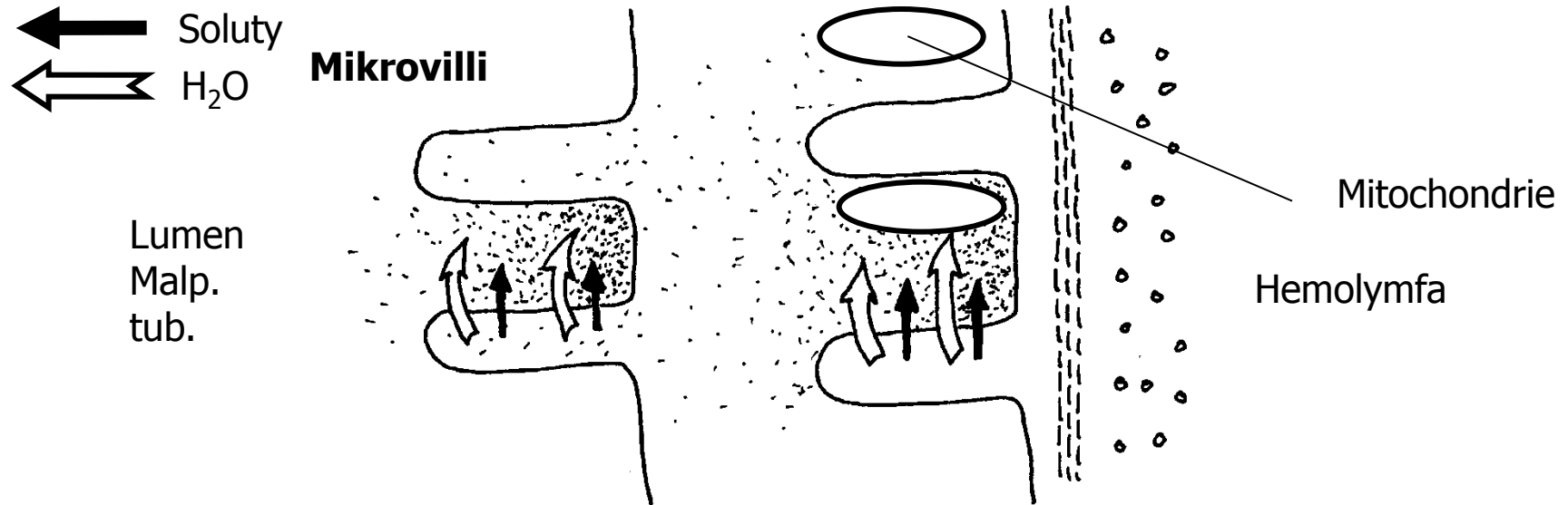


FIGURE 8.7. The overall mechanism of insect excretion. Fluid is taken up by the Malpighian tubules and moves to the hindgut, where the rectum resorbs some of the water, salts, and amino acids while the remainder is excreted.

Koloběh vody a látek – spolupráce trávicích a vylučovacích pochodů.



Transport vody a látek přes membránu Malpighické trubice



Trubice jsou tvořeny jednovrstevným epitelem složeným převážně z velkých buněk, jejichž povrch (okraj) je rýhován, nebo má podobu voštiny (plástu), v němž tyčinkovitá vlákna-mikrovilli (mikroklky) jsou velmi hustě vedle sebe a tvoří kartáčovitý okraj (povrch) buněk. V cytoplasmě je značné množství mitochondrií, které často pronikají do nitra mikroklků. Malpighické trubice mohou mít na povrchu vrstvu svaloviny a jsou pak schopny aktivního pohybu.

Malpighické tubuly dipter (mouchy, komáři) sestávají ze dvou typů buněk: velké základní (principal) a hvězdicovitých (stellate). Základní, zvané také sekreční, mají výrazné apikální mikrovily. Mikrovily obsahují dlouhé štíhlé mitochondrie, které se pohybují podle potřeby. Poskytují ATP pro aktivně pracující pumpy. Hlavní úloha základních bb je transport kationtů a jejich apikální membrána je plná transportérů hnaných zprostředkovaně gradientem H^+ vytvořeným ATPázami.

Hvězdicové bb mají méně mitochondrií a postrádají komplex apikálních mikrovilů. Jejich hlavní úlohou je transport Cl^- .

Basální membrána základních bb importuje K^+ z hemolymfy přes K kanály. Na^+ a K^+ jsou importovány přes $NaK-2Cl$ kotransportér. Na apikální straně H^+ ATPáza exportuje H^+ , čímž vytváří hnací sílu pro spřažené transporty ($Na, K/H$). Na rozdíl od většiny jiných transportních epitelů, nemá zde větší význam Na/K pumpa.

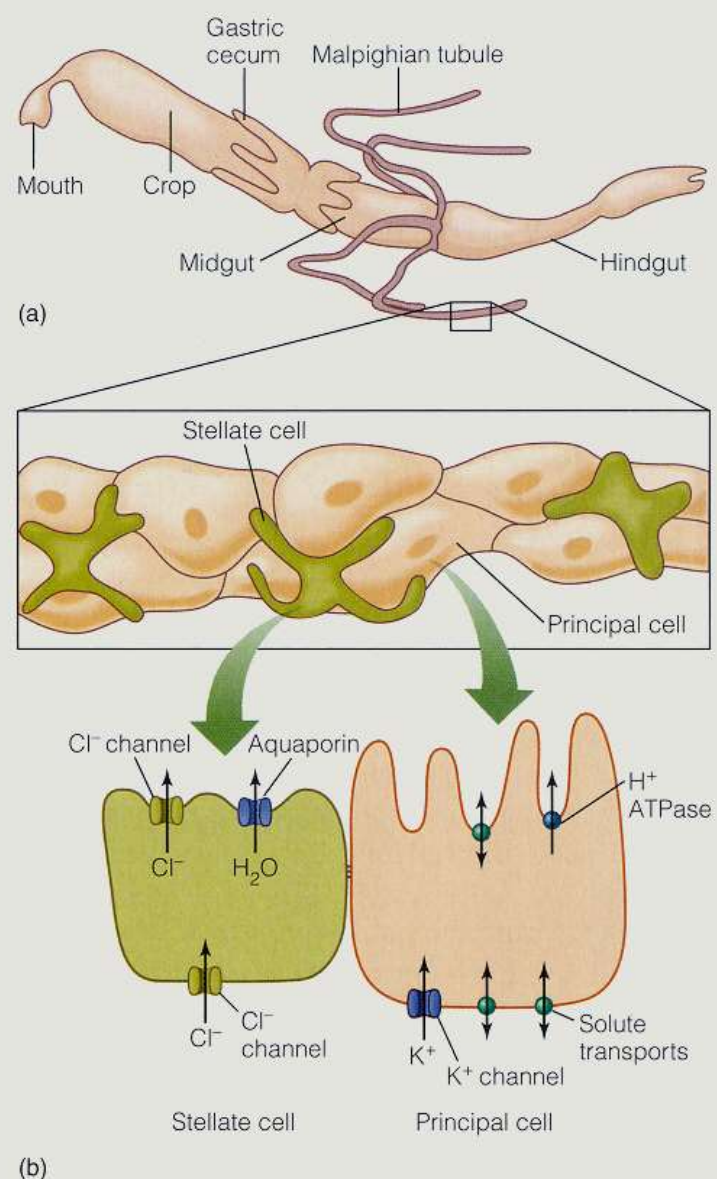
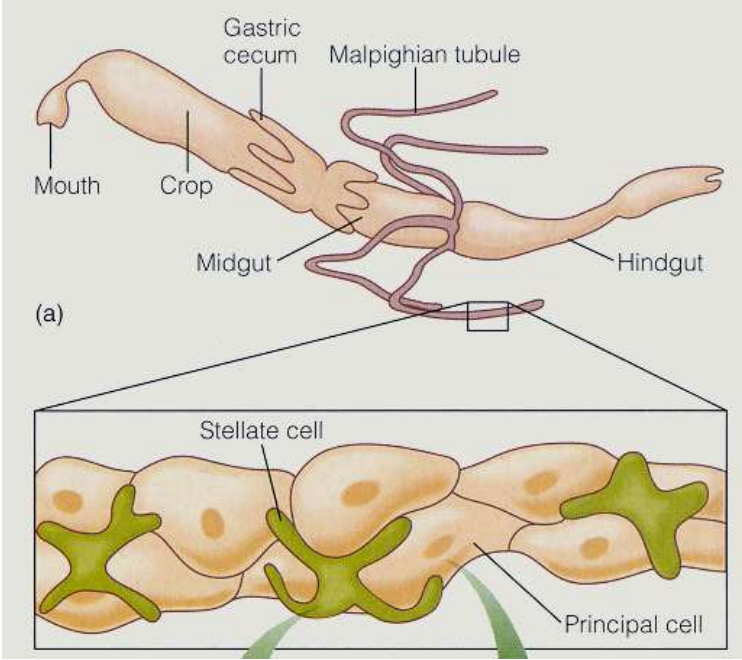


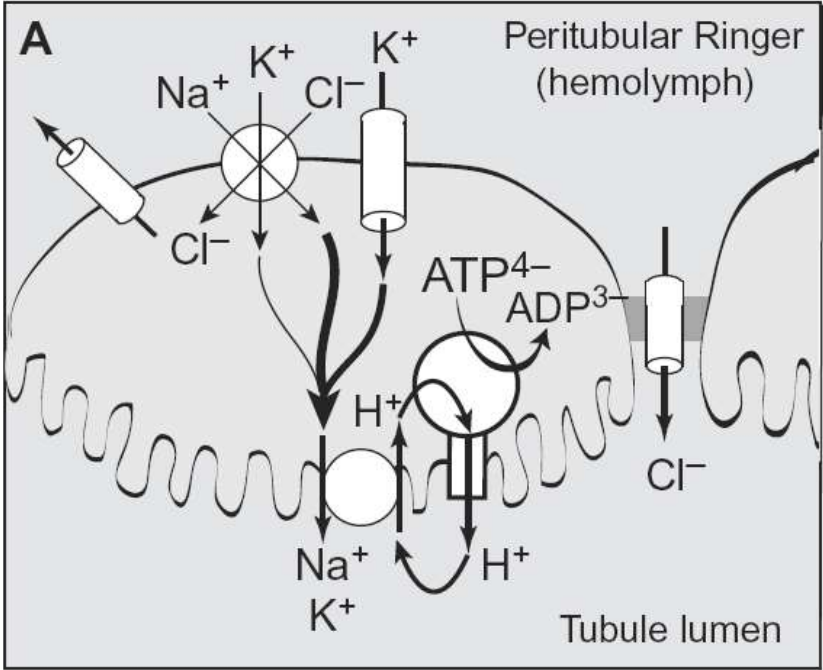
Figure 10.36 Insect Malpighian tubule structure and function (a) The Malpighian tubules, the insect kidney, empty into the digestive tract. Although many insects have four Malpighian tubules, the numbers can range from two to more than 250. (b) The tubule itself is composed of principal cells and stellate cells.

[Source: Modified from O'Donnell et al., 1996]

Malpighické tubuly dipter (mouchy, komáři) sestávají ze dvou typů buněk: velké základní (principal) a hvězdicovitých (stellate). Základní, zvané také sekreční, mají výrazné apikální mikrovily. Mikrovily obsahují dlouhé štíhlé mitochondrie, které se pohybují podle potřeby. Poskytují ATP pro aktivně pracující pumpy. Hlavní úloha základních bb je transport kationtů a jejich apikální membrána je plná transportérů hnaných zprostředkovaně gradientem H^+ vytvořeným ATPázami. Hvězdicové bb mají méně mitochondrií a postrádají komplex apikálních mikrovilů. Jejich hlavní úlohou je transport Cl^- .



Basální membrána základních bb importuje K^+ z hemolymfy přes K kanály. Na^+ a K^+ jsou importovány přes $NaK-2Cl$ kotransportér. Na apikální straně H^+ ATPáza exportuje H^+ , čímž vytváří hnací sílu pro spřažené transporty ($Na, K/H$). Na rozdíl od většiny jiných transportních epitelů, nemá zde větší význam Na/K pumpa.



composed of principal cells and stellate cells.
 [Source: Modified from O'Donnell et al., 1996]

Filtrát vstupuje do tubulu jak paracelulárním tak transcelulárním transportem.

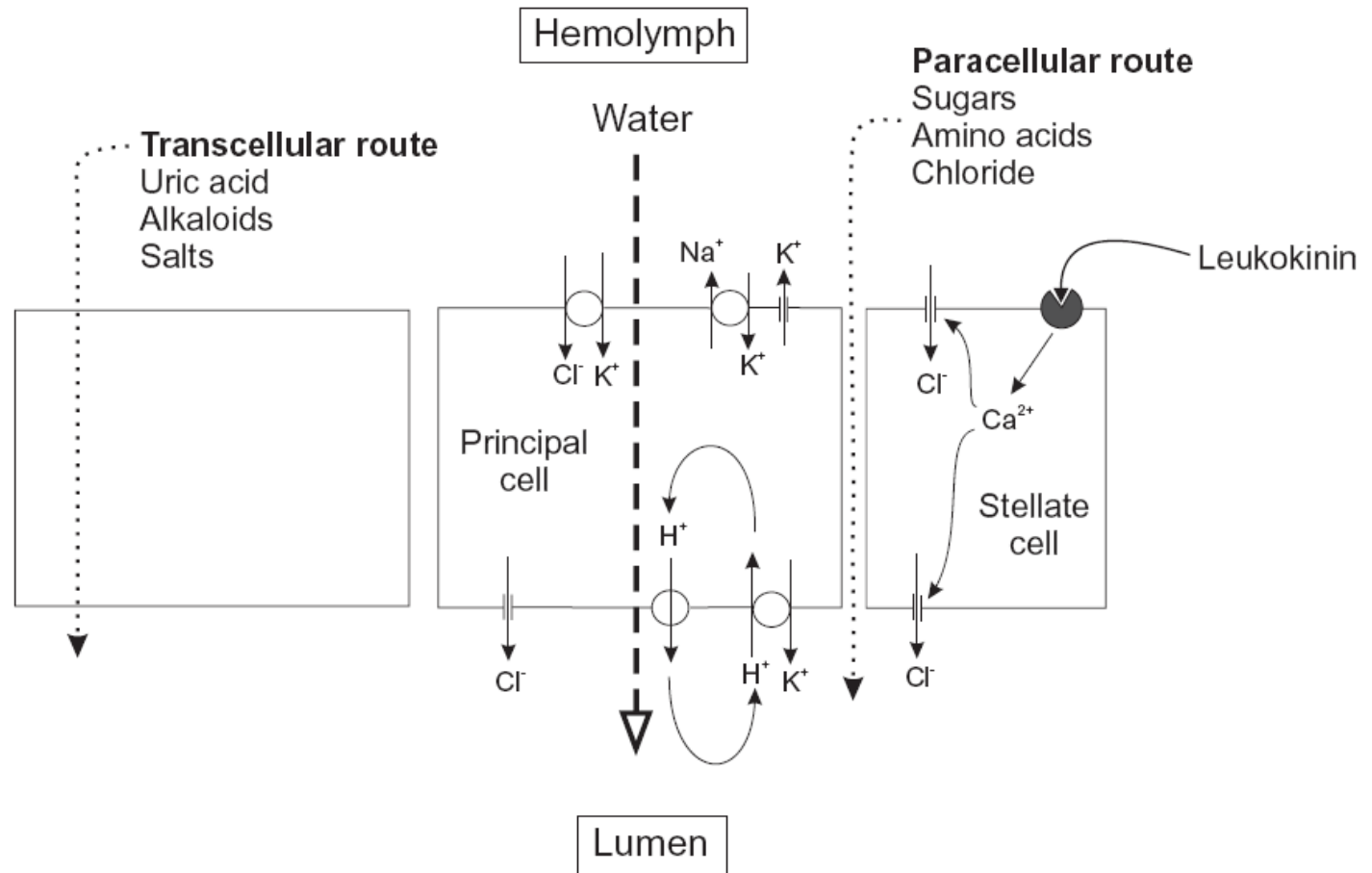


FIGURE 8.12. The transport of substances through the Malpighian tubule cells. The major ion movements result from the action of the V-ATPase that moves protons and energizes the cell membrane. Na/K ATPases actively transport ions from the hemolymph into the lumen, with ion channels allowing some passive transport. Some components move into the lumen by a transcellular route through the cells, while others move by a paracellular route between cells. Chloride ions move through stellate cells when the cells are stimulated by leucokinin. Adapted from Wang et al. (2004). Reprinted with permission.

Moč obsahuje vodu, anorganické soli (chloridy a fosforečnany sodné, draselné, hořečnaté, vápenaté), ento-urochromy (žlutavé nebo zelenavé pigmenty), dále pak vlastní exkrementní látky t.j. kyselinu močovou, méně močovinu (např. mol šatní), amoniak (masožravé larvy much, larvy Odonat, Trichopter, mšice). U některých druhů se kyselina močová převádí na alantoin nebo až na kyselinu alantoovou. Např. u některých Heteropter (*Dysdercus*) se vylučuje většina dusíku ve formě alantoinu.

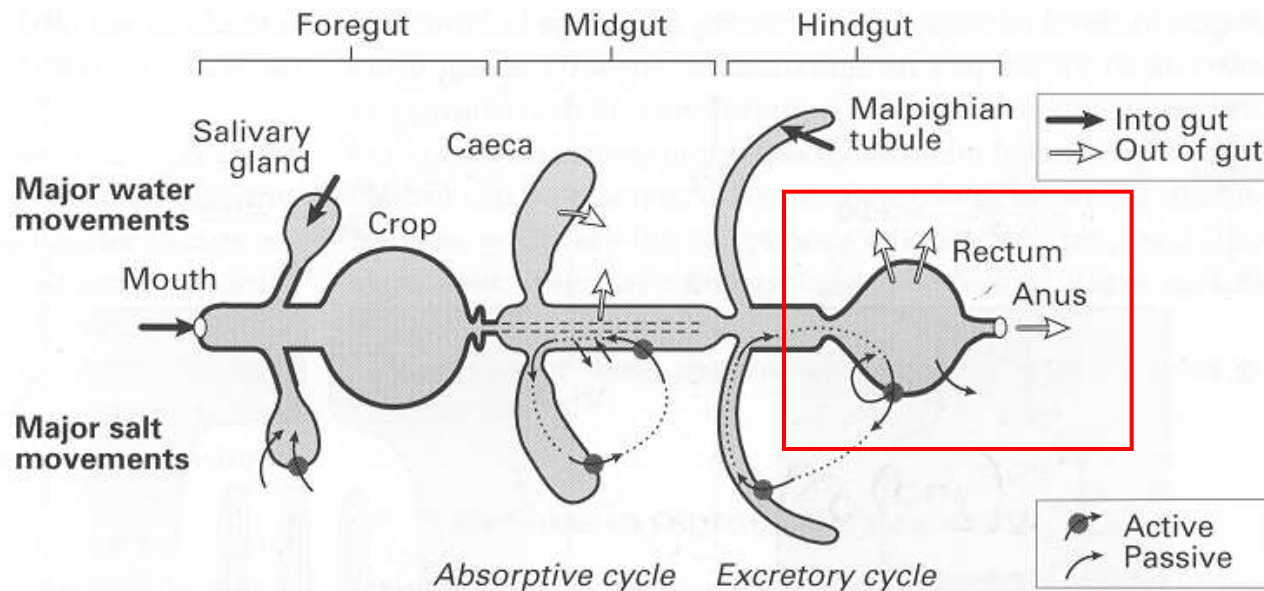
Každá Malpighická trubice se skládá z horního, distálního (průsvitného) konce a dolního proximálního (nepřůsvitného) konce. Do distální části se z hemolymfy dostává voda s rozpuštěnými odpadními látkami (proto je úsek průsvitný) a vzniká zde **primární moč, která je izotonická s hemolymfou, ale iontové složení je jiné**. Kromě hlavního exkrementního 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 alantoin, kyselinu alantoovou (např. u Heteropter), hypoxantin a samozřejmě vodu. Samotná kyselina močová se vylučuje jako taková nebo ve formě solí (draselných, sodných).

Primární moč postupuje směrem do proximální části Malpighických tubul 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 tubul mísí se střevním obsahem, ze kterého je opět **odčerpávána voda** a značný podíl zbývajících iontů.

Ionty se vychytávají prostřednictvím tzv. chloridových buněk, 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, za značné spotřeby energie ATP. U sladkovodního hmyzu se však chloridové buňky mohou nacházet nejen ve střevě, ale i v epidermis.

Selektivita hmyzího vylučovacího systému je lokalizována především do rekta. Rektální epitel a specializované rektální žlázy reabsorbují užitečné materiály z moči zpět do hemolymfy (stejně jako z obsahu středního střeva, který sem přichází). Nepotřebné materiály, nebo ty, pro které neexistuje reabsorbční systém, odcházejí z těla ven močí a výkaly.



Suchozemský hmyz

Celkově jde o reabsorpci KCl, NaCl a vody a exkreci amoniaku a protonů. Elektrogenní Cl pumpa a K kanály v apikální membráně zprostředkují KCl vtok z lumenu zadního střeva do buněk epitelu. Tok sodíku je spřažen s resorpcí AK a exkrecí NH₄. KCl pak odchází z buňky do hemolymfy příslušnými kanály v basolaterální membráně, zatímco Na je do hemolymfy čerpán Na/K pumpou. Protonová pumpa čerpá do střeva kyselé ionty.

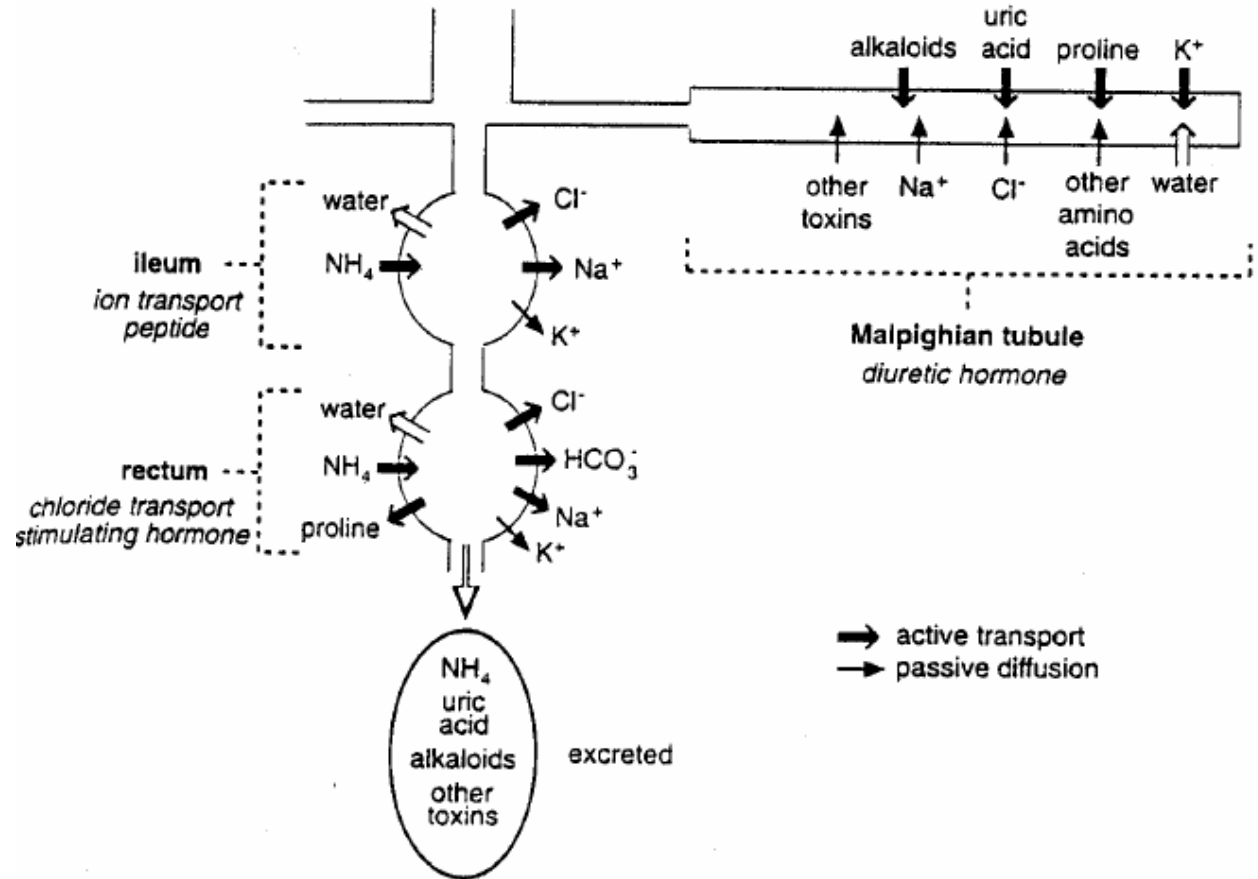
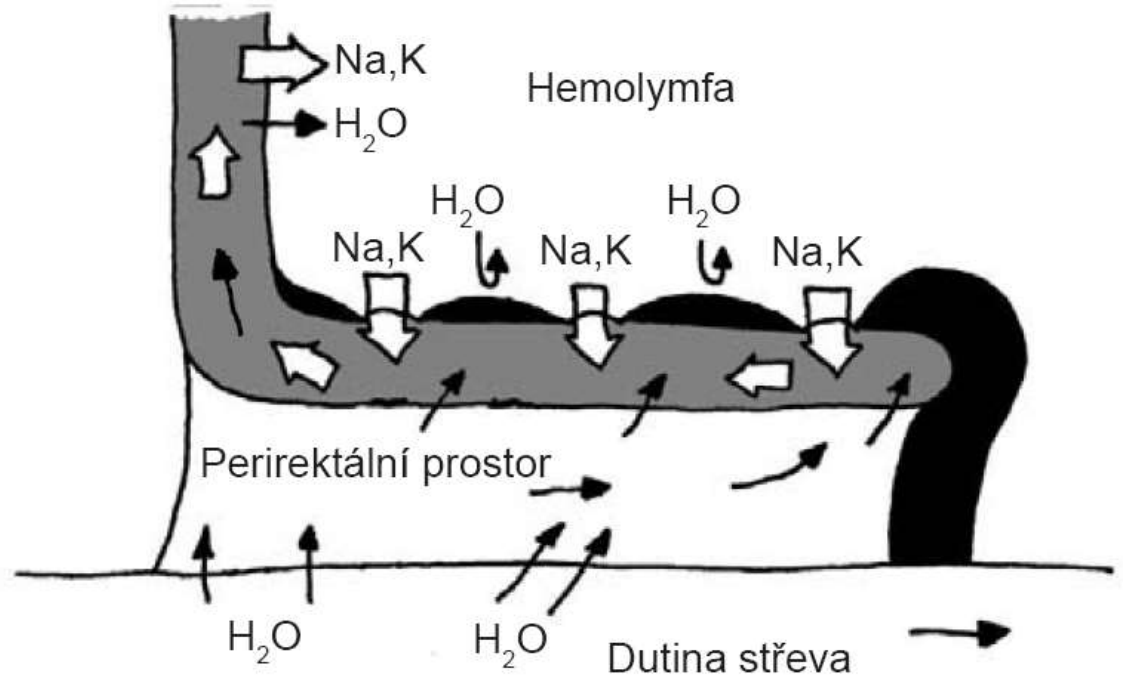


Fig. 18.7. Urine production and modification in a terrestrial insect (*Schistocerca*). Active transport of potassium into Malpighian tubule leads to the osmotic movement of water and most other solutes follow passively. Many of the solutes are recovered as the urine moves through the hindgut, but ammonia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

Protiproudý systém –
připraví hyperosmotické
prostředí

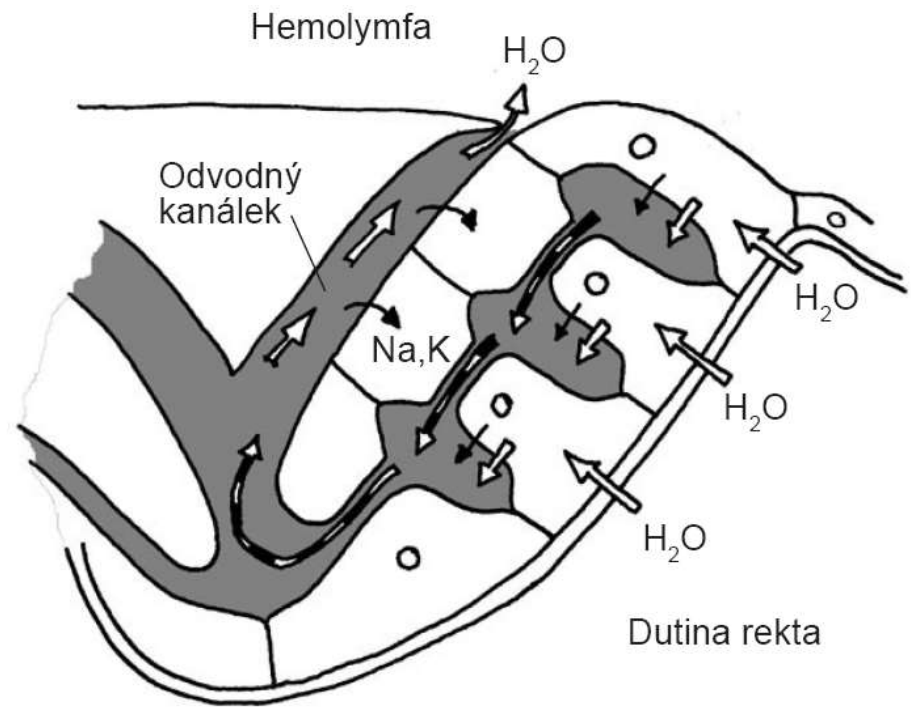


Obr. 14.11. Kryptonefridiální komplex je tvořen konci malpighic-
kých tubulů přiloženými ke střevu. Opačné proudy ve střevě
a v tubulu si vyměňují vodu. Ta je z rekta nasávána do perirek-
tálního prostoru hyperosmotickým prostředím, odtud pokračuje
tubulem do hemolymfy. Soli jsou čerpány zpět do tubulu – jejich
cirkulace je uzavřená. Voda je však následovat nemůže – epitel
komplexu je pro ni nepropustný.

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. Zatímco ionty cirkulují mezi hemolymfou a tubulem, voda je nasávána z perirektálního prostoru a pokračuje do hemolymfy.

Rektální papily

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

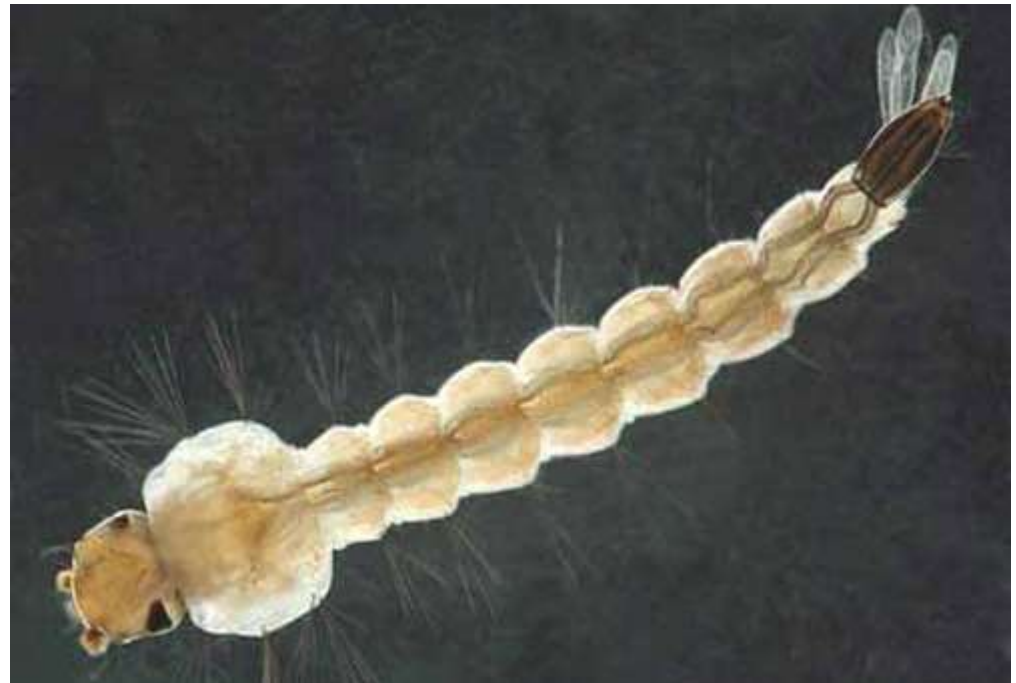
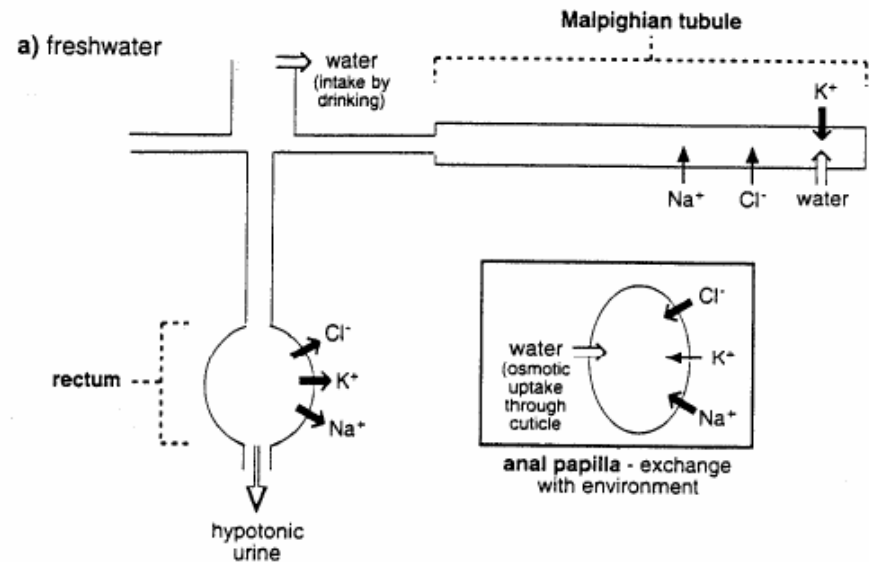


Obr. 14.10. Rektální papila much. Systémem dutin v papile cirkulují ionty v uzavřeném cyklu – tenké šipky. Vysoká osmolalita prostředí vysává vodu z rekta – bílé šipky. Voda však neprojde, na rozdíl od solí, zpět epitelem odvodného kanálku a proudí do hemolymfy. Zpětnému toku vody brání systém záklopek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

Sladkovodní hmyz

Vylučováno značné množství čiré moče. U některých ve vodě žijících larev (komár) se i nadále vytváří kyselina močová, jiné se staly amonothelními. Do urikotelního stavu se vrací až v přípravě na suchozemský život, t.j. ve stádiu kukly.

Značně nepropustný povrch těla pro soli (*Sialis*) a mimoto se soli velmi aktivně resorbují v zadním střevě. U larev komára *Aedes* mají mimoto tzv. anální papily schopnost resorbovat aktivně stopy chloridových, sodných a draselných iontů z vnějšího prostředí v němž žijí (ze sladké vody). Také žábry jiných druhů mají podobné funkce



Chloridové buňky a chloridový epitel

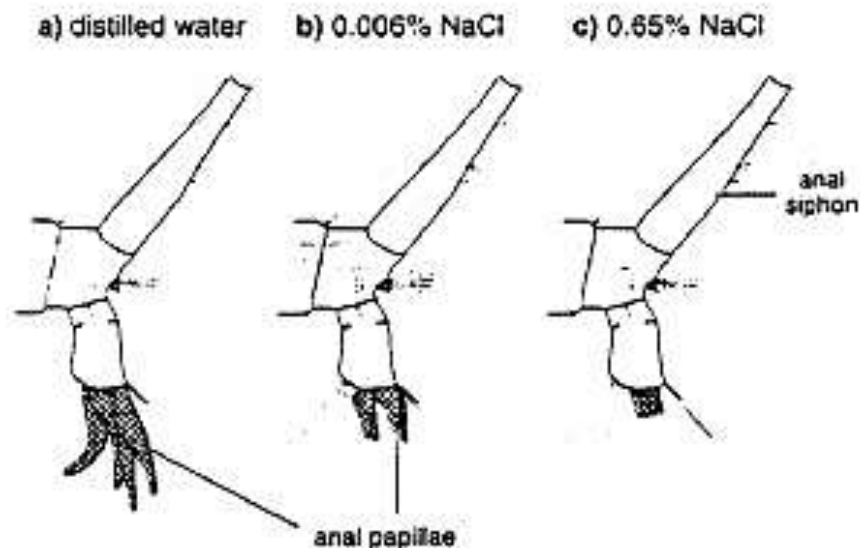


Fig. 18.3. Chloride epithelium. Posterior end of a mosquito larva showing the anal papillae (shaded), which contain the chloride epithelium. Their size is reduced in larvae reared in water containing higher salt concentrations (after Wigglesworth, 1965).

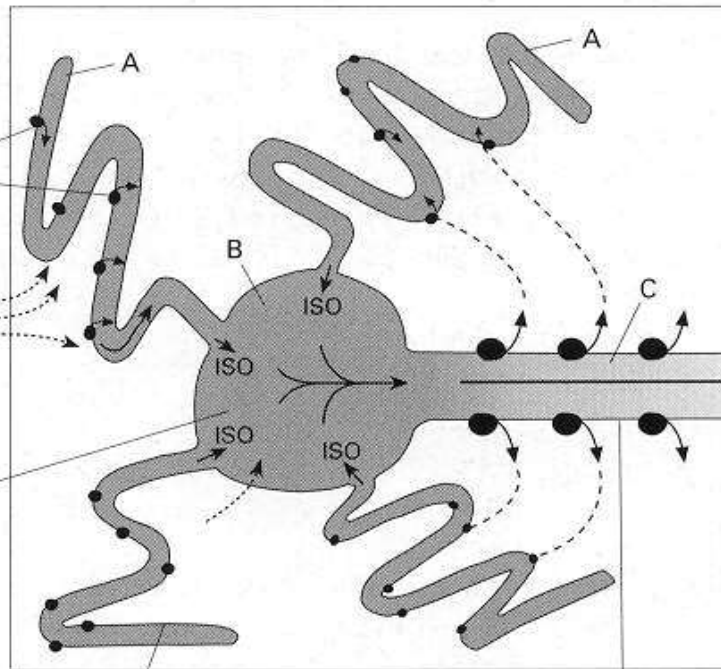
U larev komárů tvoří shluky chloridových buněk epitel čerpající ionty z vody do hemolymfy. Struktury jsou zvané anální papily. Jejich velikost značně kolísá v nepřímé závislosti na koncentraci iontu ve vodě. Pokud např. chováme larvy komára *Culex* ve vodovodní vodě, která má obecně velmi nízký obsah chloridových a sodných iontu (pod 6 ‰), dojde ke zvětšení papil. Podobně jepice.

Lumen

Blood

Pump ions from cell to spaces; OP rises, so water follows from lumen

HP rises in central area, ∴ fast flow



High SA intracellular spaces
Numerous mitochondria

Low SA
exit duct

Fluid forced out under back pressure, ions resorbed in channel, small SA and low permeability prevent water following, net flow thus hyposmotic and ions recycled

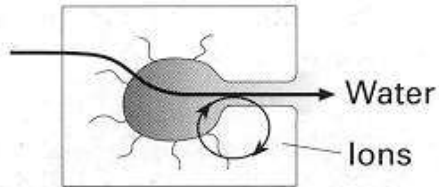


Fig. 5.14 A model for 'water transport' across a cell within a resorptive epithelium where solute recycling within the cell occurs and a fluid hyposmotic to the lumen is discharged into the blood, representing net water resorption. HP, hydrostatic pressure; ISO, isosmotic fluid; OP, osmotic pressure (or osmotic concentration); SA, surface area

Tvorba hypoosmotické moči – uzavřený koloběh solí, voda zůstává ve střevě.
Záleží tedy na propustnosti epitelu pro vodu – aquaporiny a mezibuněčné prostory.

Slanovodní hmyz

Už jsme viděli dříve. Zisk vody díky pití je větší než její osmotické ztráty kutikulou. Moč je hyperosmotická jak vůči hemolymfě tak i externímu mediu.

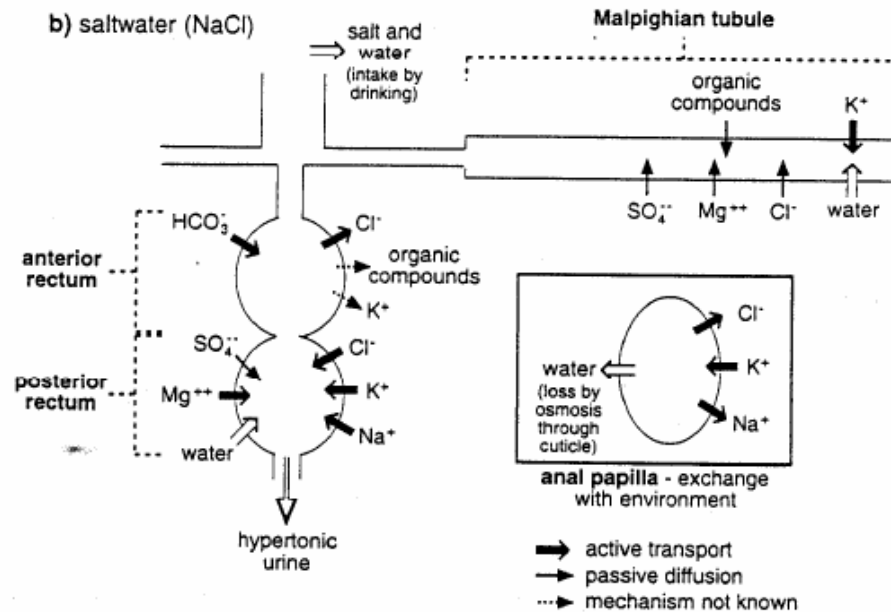
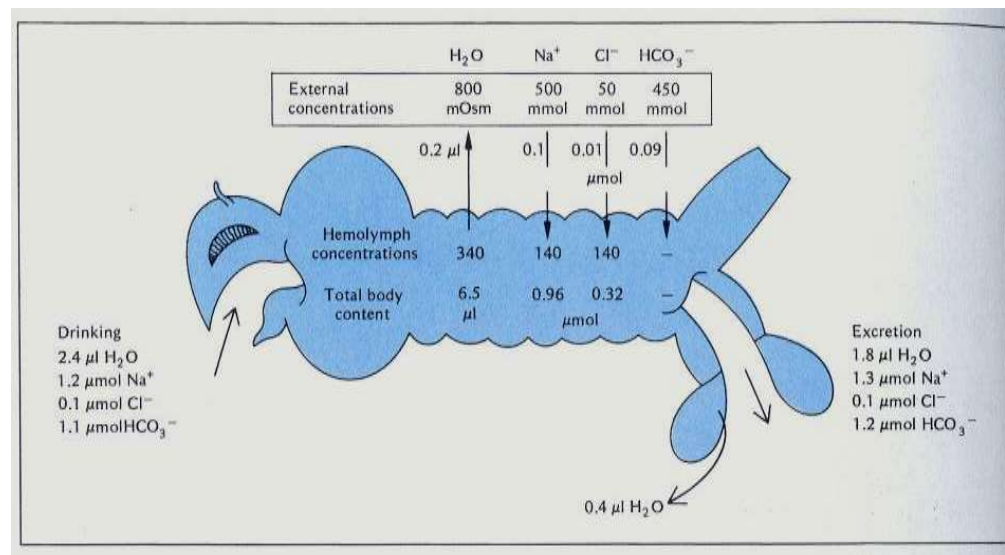


Fig. 18.8. Urine production and modification in aquatic insects (mosquito larvae). Nitrogenous excretory products not shown. (a) A freshwater insect, such as *Aedes aegypti*. The larva gains water by drinking and through the permeable cuticle of the anal papillae; excess water is removed as urine. (b) A saltwater insect, such as *Aedes campestris*. The gain of water due to drinking is greater than osmotic loss through the cuticle. Further water is lost in the urine. Note that although water is moved into the posterior rectum, the fluid produced there is hypertonic to the hemolymph and the medium (partly based on Bradley & Phillips, 1977b).



Hormonální řízení vodního hospodářství

V případě nadbytku vody například u známé zákeřnice Rhodnius se vylučují dva neurosekretorické hormony - **plastifikační** ze zakončení axonů v zadečku a **diuretický**, který je uvolňován ze zadečkových nervů. Podněty z tlakových receptorů zadečku po nasátí krví způsobí vylití DH z neurosekretorických buněk. DH působí na Malpighické tubuly, které začnou produkovat moč 600x rychleji. Podobná potřeba regulace je známá u sarančat, které zkonzumují denně stejné množství potravy jako samy váží. DH je ale tvořen v neurosekretorických buňkách v mozku a uvolňován z kardiálních tělísek. DH aktivuje transport kationtů hlavních buněk.

Hmyzí **myokininy** působí na hvězdicovité buňky, aktivuje fosfolipázu C, ta zvýší IP₃, který uvolní Ca z intercelulárních zásob. To vede ke vtoku Cl do lumen – neví se jak. Pohyb Cl vede k paralelnímu toku Na a K z hemolymfy do lumen.

Kardioakcelerační hormon sice popsán podle schopnosti zrychlovat srdce, ale také zvyšuje sekreci tekutiny do Malp. Tubulů. V hlavních bb se zvýší IP₃, Ca, Ca-dependent nitric oxide synthase a guanylyl cykláza. Zvýší se aktivita H⁺ ATPázy.

Existují však i antidiuretické faktory.

Pigmenty

Mimo kyseliny močové se mohou v epidermálních buňkách objevovat i barviva a pigmenty, které také mívají povahu exkrečních látek a vznikají obvykle jako vedlejší produkty syntetické činnosti buněk. Svůj biologický význam získávají zřejmě až druhotně. Patří sem např. **pterinové** pigmenty přítomné v šupinkách křídel motýlů nebo pod integumentem vos, deriváty antrachinonu u červců a u mšic.

Červeně a hnědě zbarvené **ommochromy** z očí hmyzu jsou odvozeny od kynureinu, který je oxidačním produktem tryptofanu.

Zeleně jsou zbarvené **insektoverdiny**, které jsou obvykle směsí žlutě zbarvených **karotenoidů** (získaných z potravy) a **biliverdinu**, který asi vzniká v těle hmyzu rozpadem hemoglobinu nebo cytochromů.

S potravou jsou někdy přijímány i **flavony**, které pak mohou být ukládány např. v křídlech některých motýlů.

Chrisopa carnea má v létě zelený, na podzim hnědý pigment; jde o směs biliverdinu a xantomatinu, který při hnědnutí postupně převládá.

V tukovém tělese se mohou hromadit odpadní látky v tzv. urátových bb.

