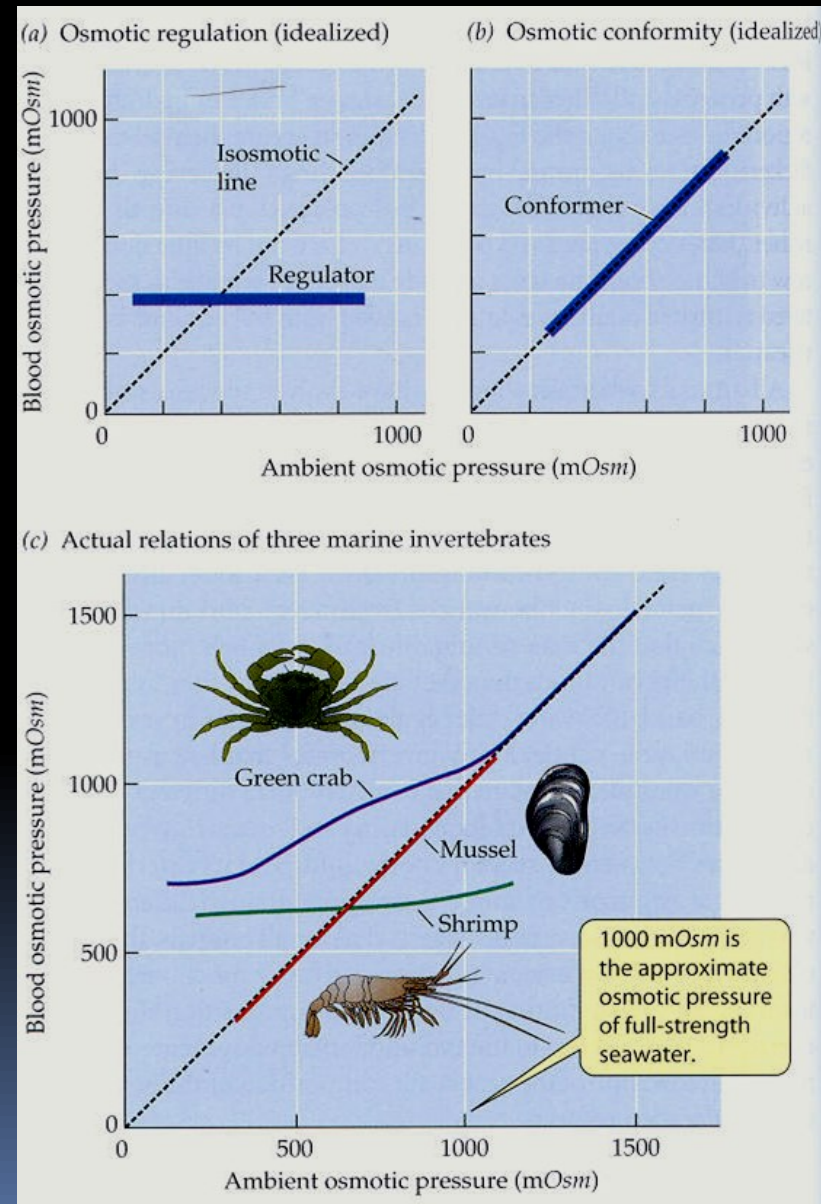


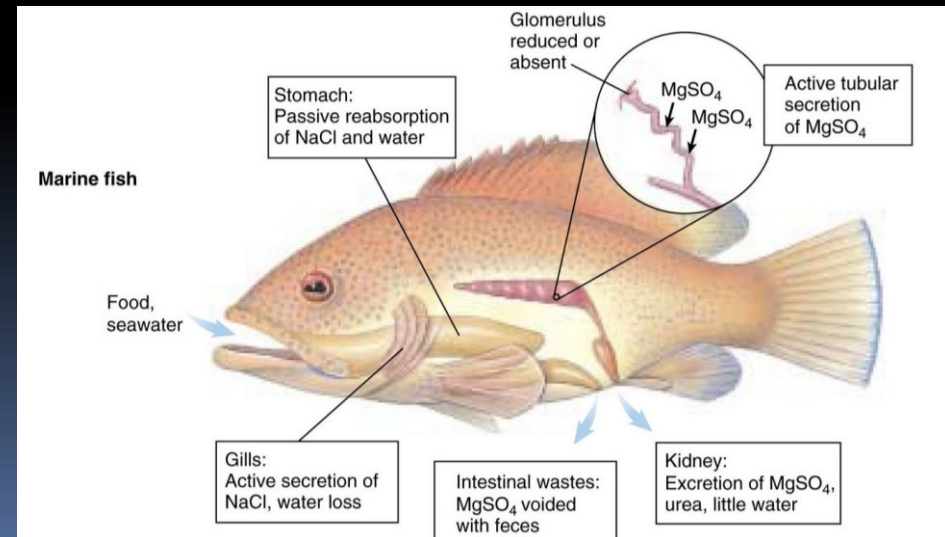
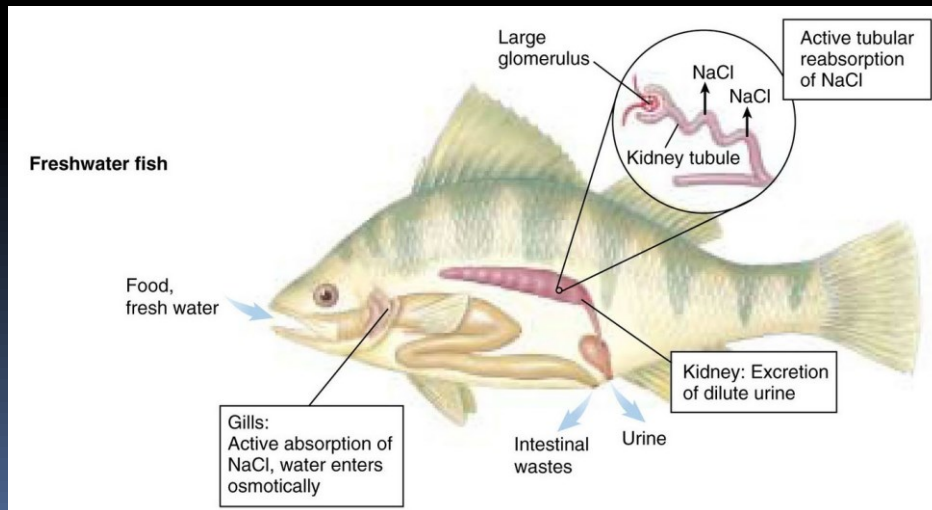
# Vylučování a vodní hospodářství

Úkol v udržování stálosti vnitřního prostředí:

- Koncentrace odpadních a toxických metabolitů
- Xenobiotika
- Koncentrace rozpuštěných látek – osmolalita
- Udržování pH
- Navzdory nerovnováze s okolím
  
- Exkrece a osmoregulace vzájemně úzce souvisí

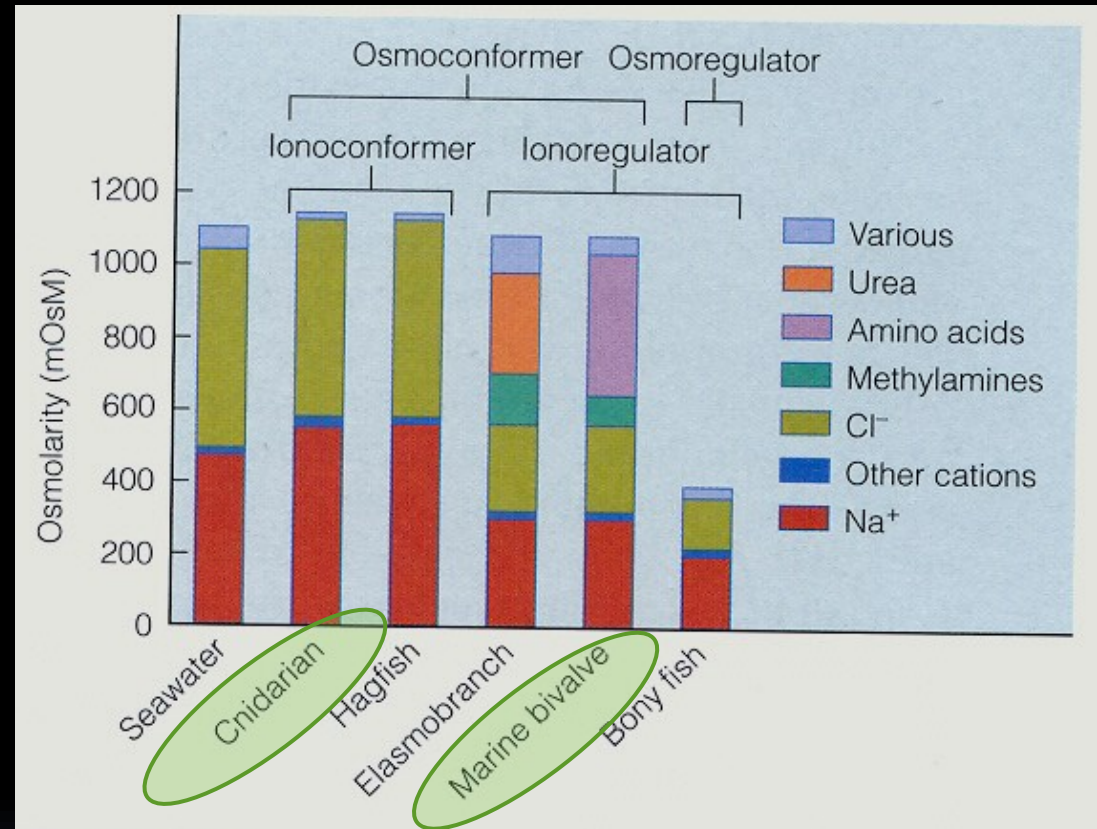


- Živé organismy obsahují vodní roztoky uzavřené v buňkách (intracelulární) a roztoky extracelulární oddělené od okolí epitelu tělesného povrchu. Objem buněk, a tak i koncentrace látek musejí být udržovány v úzkých limitech.
- Problémem je, že správné koncentrace uvnitř těla se mohou lišit od koncentrací 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<sup>+</sup> and Cl<sup>-</sup>, with lower levels of other ions such as K<sup>+</sup>, Mg<sup>2+</sup>, and Ca<sup>2+</sup>. Ionoconformers have high levels of Na<sup>+</sup> and Cl<sup>-</sup>, 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).

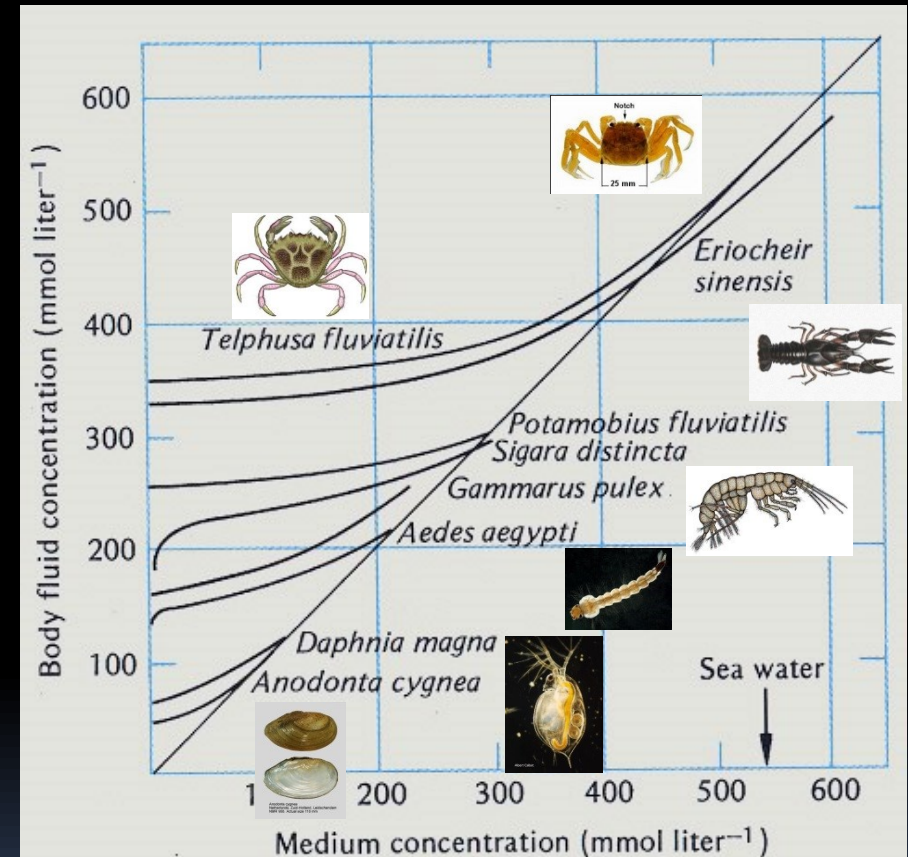
	Very abundant	Moderate	Absent
Algae	Chlorophytes	Other algae	
Plants	Angiosperms	Bryophytes	Conifers
Animals	Crustaceans (ostracods, cladocerans)	Planarians Bryozoans	Echinoderms Cephalopods
	Rotifers	Bivalves	
	Nematodes	Tardigrades	
	Oligochaetes	Other vertebrates	
	Gastropods		
	Insects		
	Teleosts		

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 – schopnost regulace omezená.

## Sladkovodní

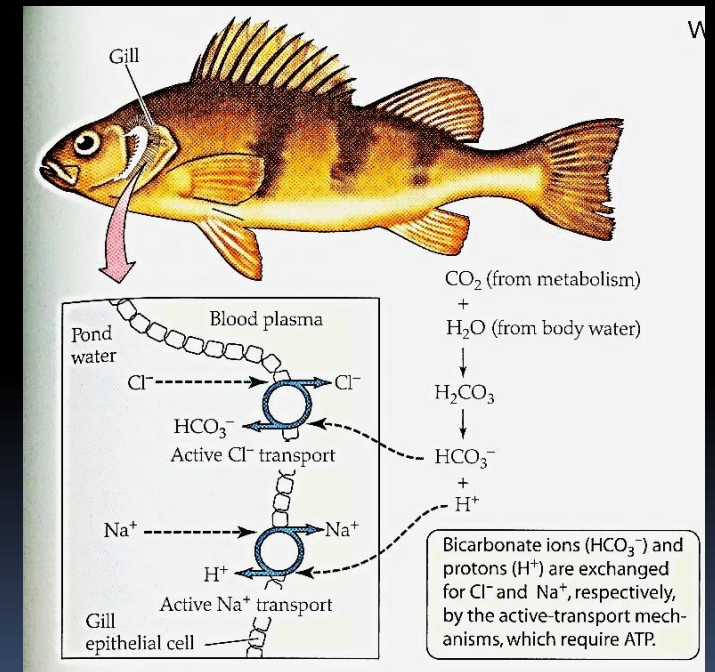
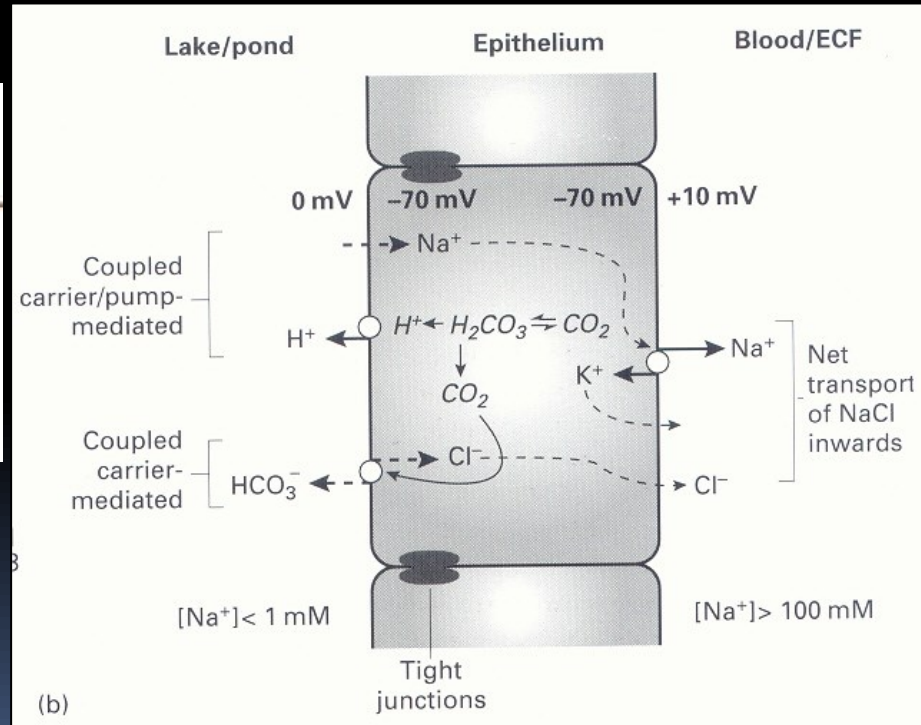


**Figure 8.3** Relation between the concentrations of body fluids and of medium in various fresh-water animals. Full-strength sea water is indicated by an arrow. Diagonal line indicates equal concentrations in body fluid and medium. [Beadle 1943]

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:

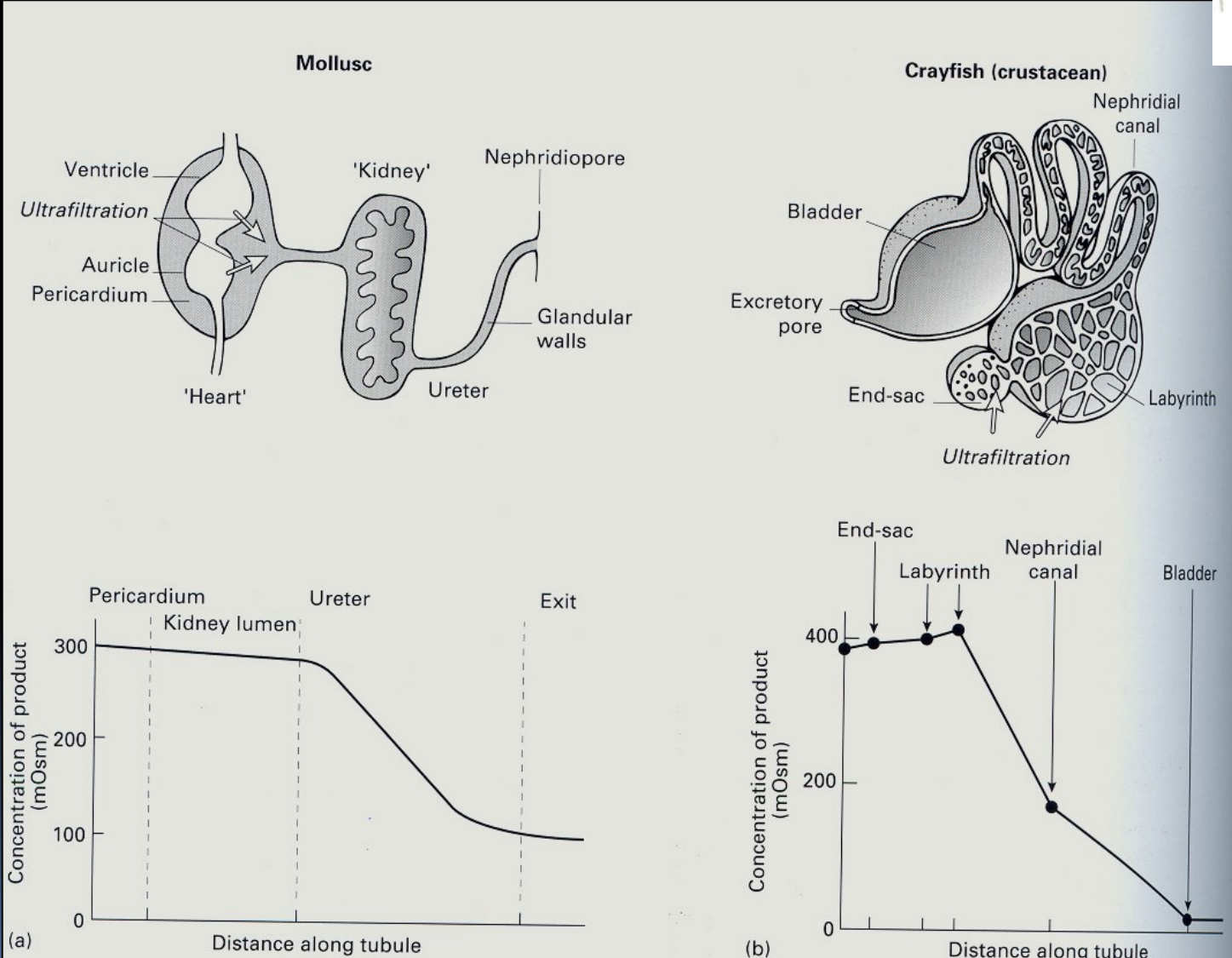
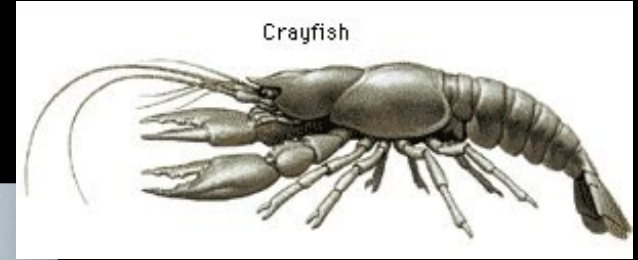
- Redukovanou permeabilitu povrchu: propustnost pro Na je mnohem nižší než u mořských
- Schopnost náboru (uptake) iontů: v pokožce, žábách (viz Obrázek dole).
- Hypoosmotickou moč: mechanismus transportu iontů je v zásadě stejný jako v žábách (obrázek). Jak prochází izoosmotická moč tubulem, resorbce iontů zpět bez 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  $HCO_3^-$ .  $NaCl$  tak jde proti  $H^+$  a  $CO_3^-$  (poskytováno  $CO_2$  z tělních tekutin).

# Tvorba hypotonické moči je ve sladké vodě nutná

## Jak prochází filtrát tubulem, jeho koncentrace klesá





## Brakičtí

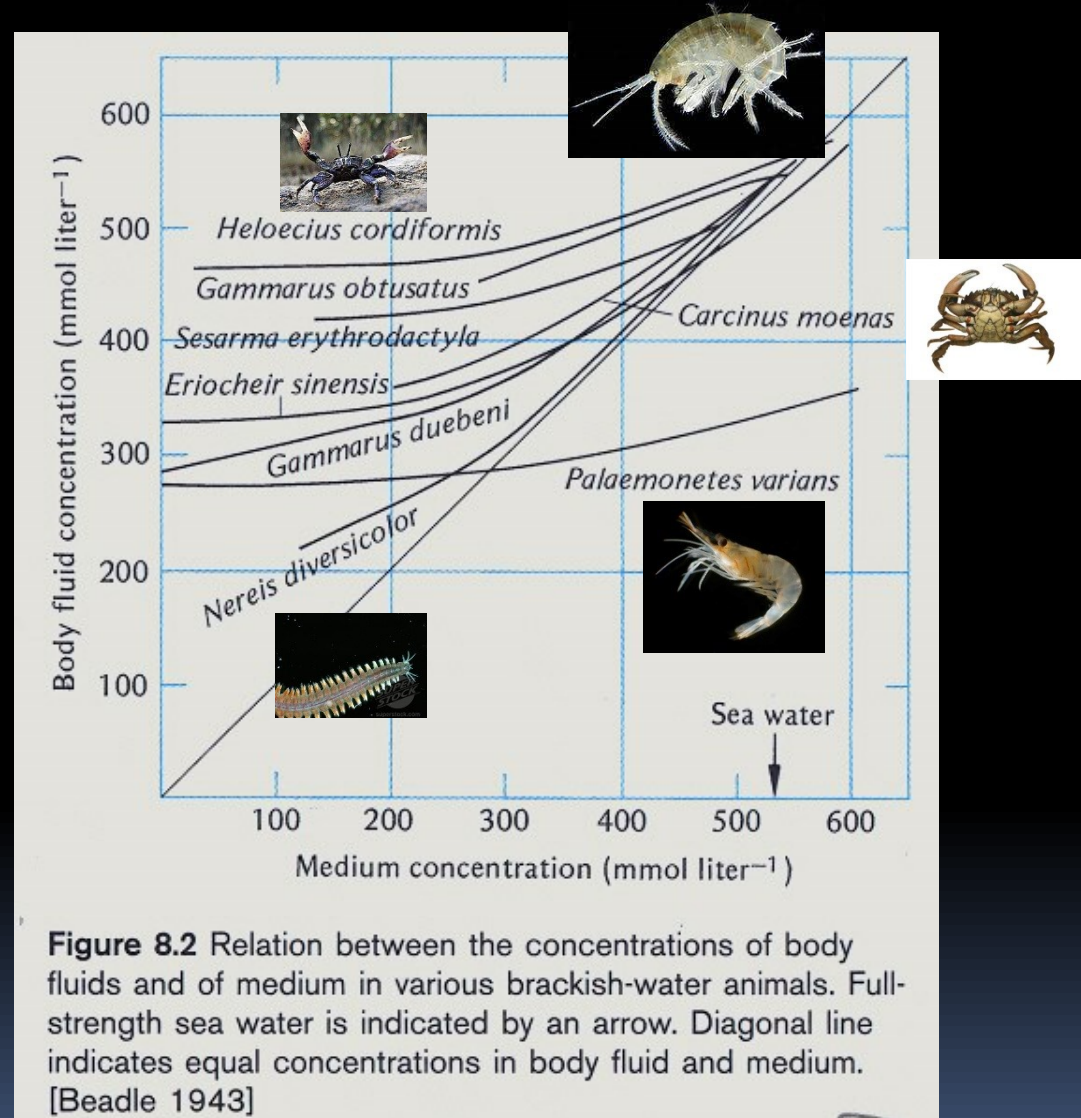
Proti sladké hyperosmotičtí, proti mořské vodě stále hypoosmotičtí.

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.

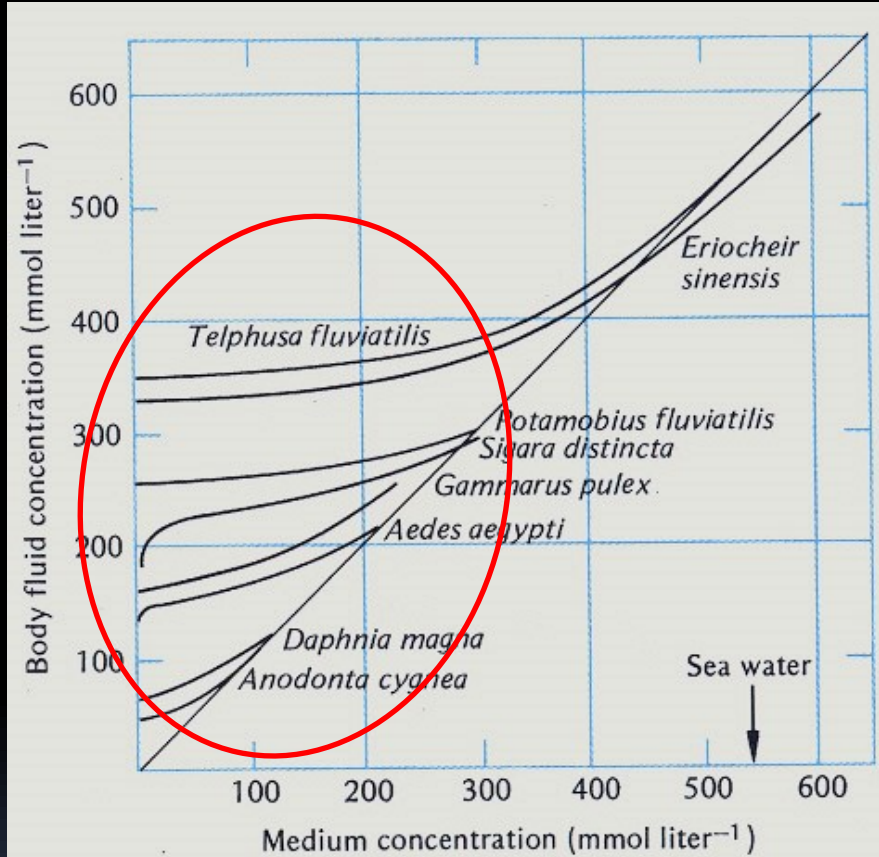
Aktivní osmoregulátoři by zředění vykompenzovali a zůstali hyperosmotičtí. Osmoregulátoři z dlouhodobého pohledu lépe zvládají výkyvy prostředí.

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.

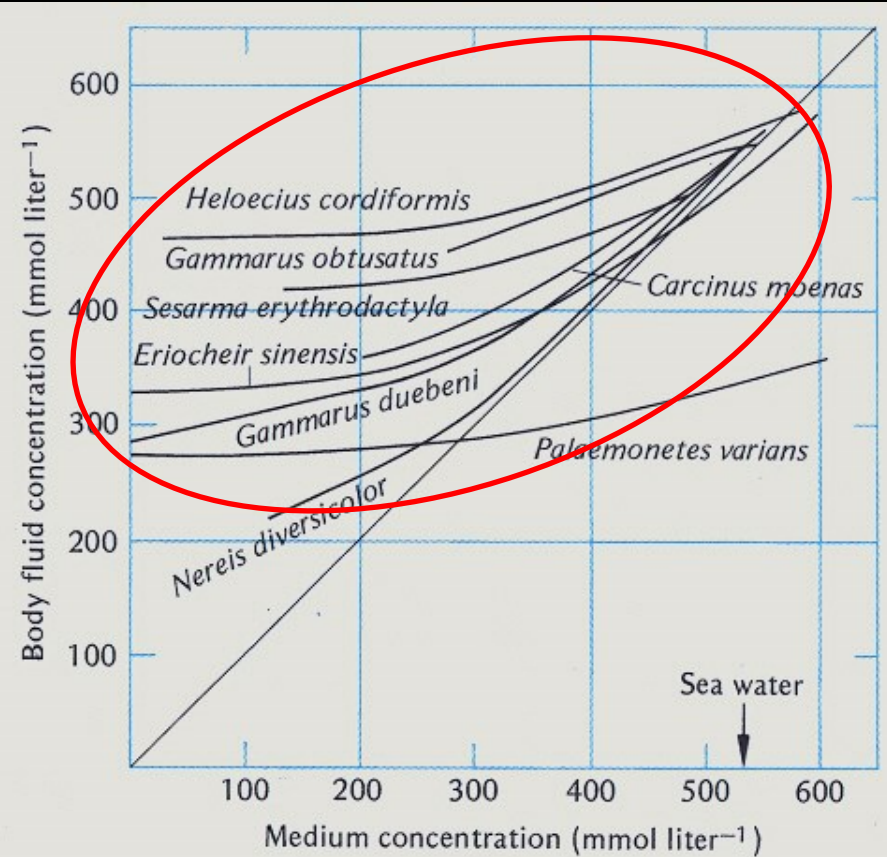
Garnát *Palaemonetes* je dokonalý regulátor.



## 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]

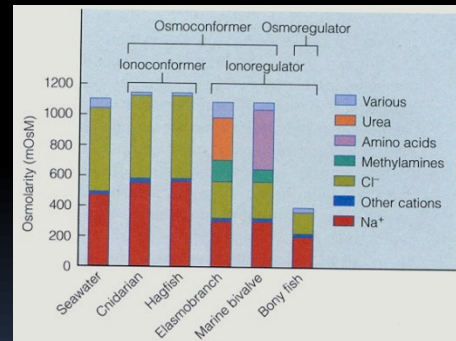


## Mořští

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 SO<sub>4</sub> – 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 izosmotičtí s okolím. Pár výjimek ale je: koryši 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

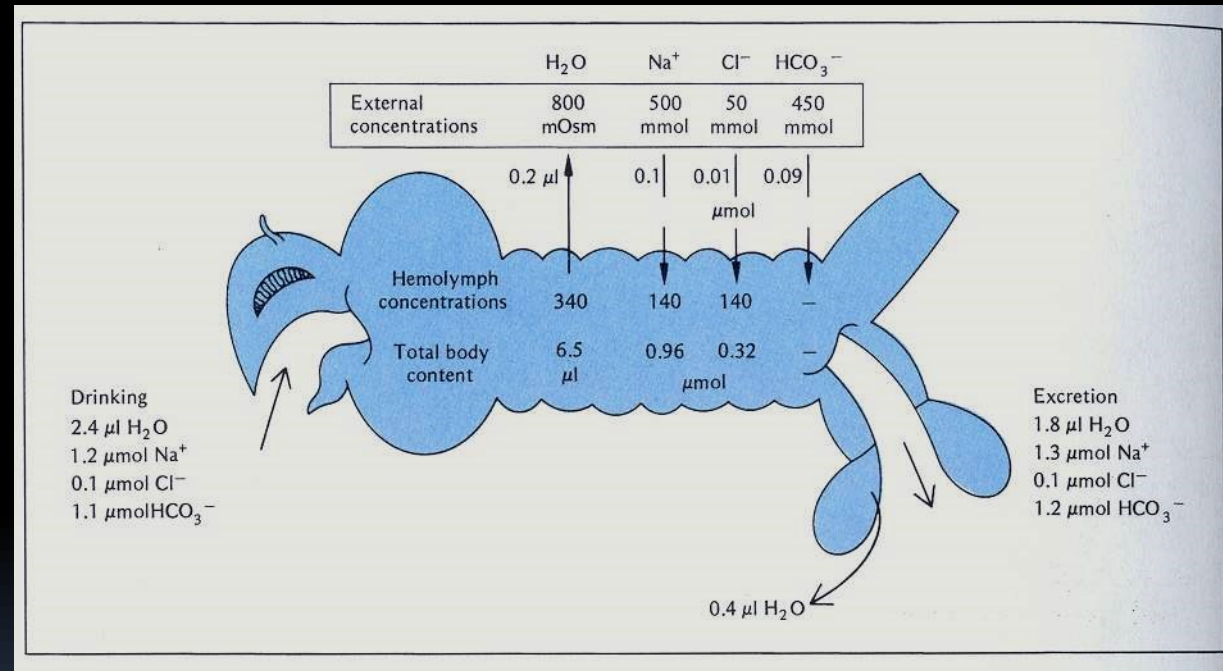
Hyporegulace je u mořských bezobratlých velmi vzácná a je-li, může to být znak druhotné invaze zpět do moře s nižší koncentrací solí. Jsou ale i vody zasolenější než je moře a s ní se pojí hypotonie.

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 žábřácích.



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). Všechn 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 koryšů vodních.

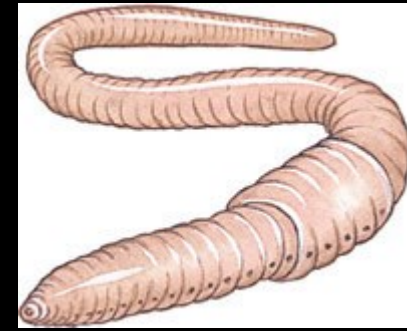
Hmyz žije i tam, kde není žádná volná voda. Protože 2/3 dospělého těla tvoří voda, musejí mít mimořádné prostředky k redukci vodních ztrát. Na druhé straně jsou i případy přebytku vody a s oběma extrémami se musí vypořádat.

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

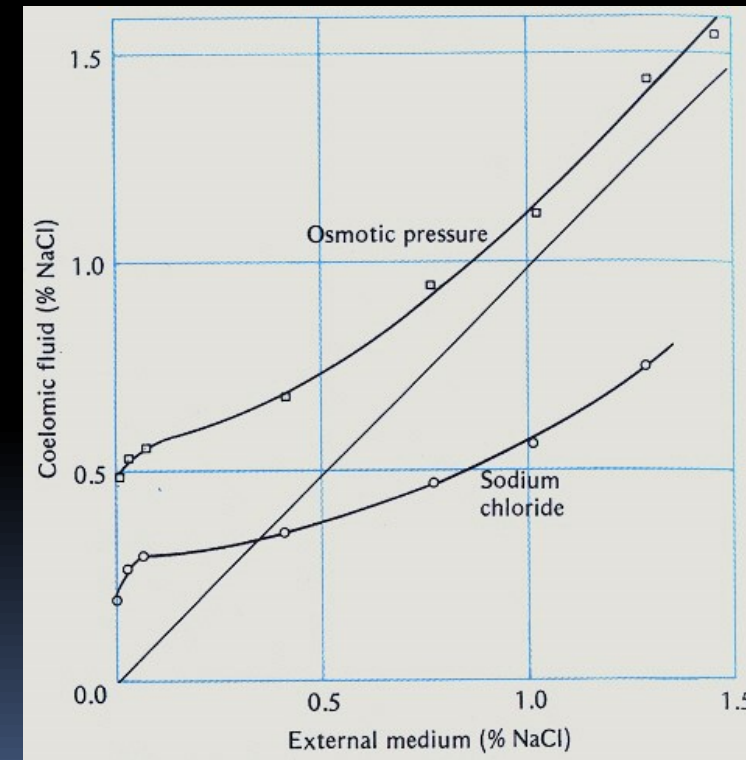
## Souš - Vlhký povrch těla

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 cm<sup>2</sup> 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 uhynie. 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 ale stále hypertonická vůči prostředí. Moč je také trvale hypotonická vůči tělním tekutinám.



## 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	
Mealworm	

**Table 8.8** Evaporation of water from the body surface of various animals at room temperature. The data are in orders of magnitude; exact figures vary with experimental conditions. All data refer to micrograms of water evaporated per hour from 1 cm<sup>2</sup> 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 dočasně zavíčkované blanitou 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 cm<sup>2</sup> 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 CO<sub>2</sub>, bílkoviny a nukleové kyseliny produkují toxické metabolity dusíku. Amoniak přerušuje nervový přenos tím, že nahrazuje draslík a také mění sacharidový a lipidový metabolismus.

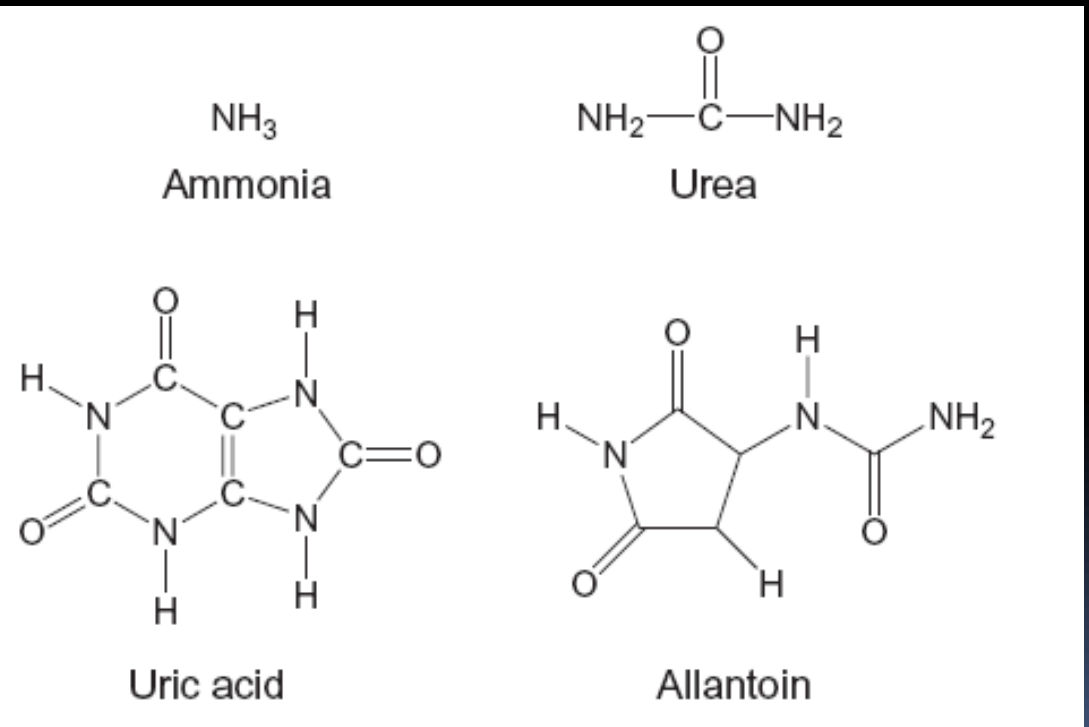
Je ale velmi dobře rozpustný a dobře prochází membránami a vodní druhy zvířat jej vylučují povrchem těla nebo žábry prostou difúzí (**Amonotelní**). Na každý gram amoniaku je potřeba 400ml vody

Odpadní produkty dusíkového metabolismu:

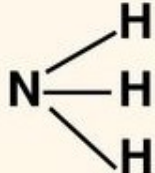
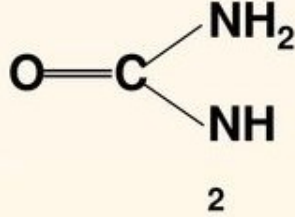
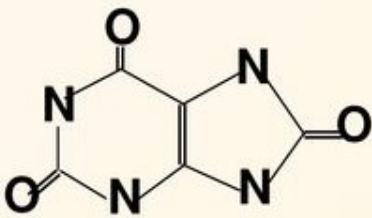
Amoniak

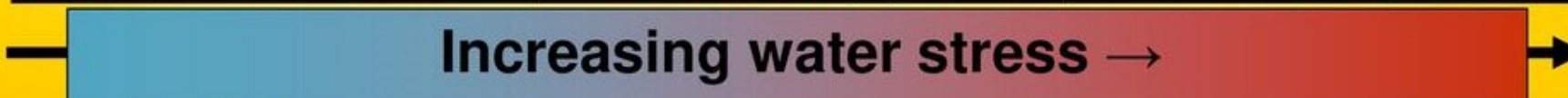
Močovina

Kyselina močová





# Amonotélie, ureotélie, urikotélie

<b>AMMONIA</b>	<b>UREA</b>	<b>URIC ACID</b>
$\text{NH}_3$	$\text{CO}(\text{NH}_2)_2$	$\text{C}_5\text{H}_4\text{O}_3\text{N}_4$
		
<b>Highly toxic</b>	<b>Moderately toxic</b>	<b>Not very toxic</b>
<b>Highly soluble</b>	<b>Moderately soluble</b>	<b>Insoluble</b>
<p>Excreted mainly by aquatic invertebrates, osteichthyes (bony fish) and tadpoles</p>	<p>Excreted by chondrichthyes (sharks and rays), terrestrial amphibians and mammals</p>	<p>Excreted by insects, most reptiles and all birds</p>





## Amonotélie, ureotélie, urikotélie

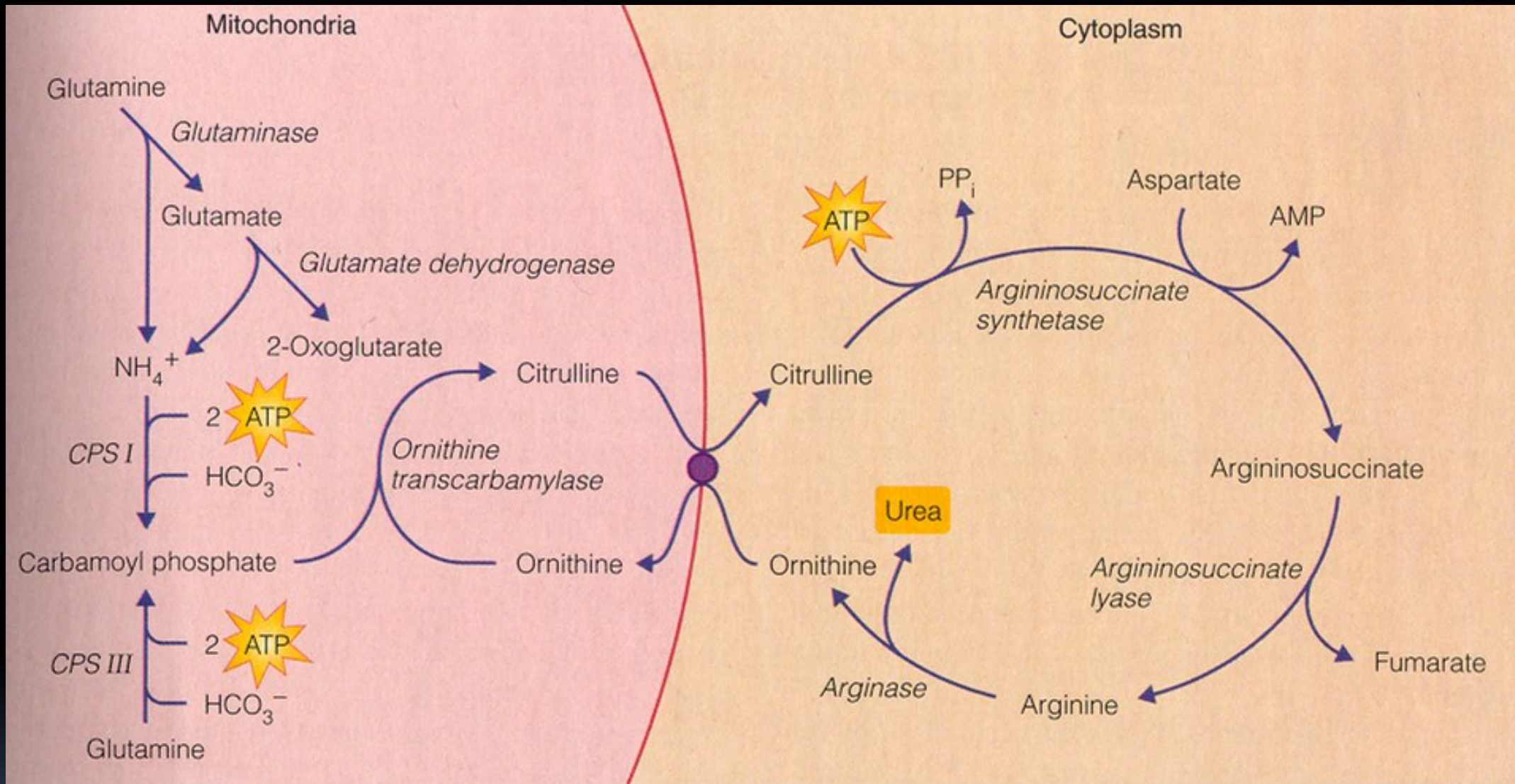
<b>Animal group</b>	Most aquatic animals	Mammals, most amphibians, some marine fish, some reptiles, and some terrestrial invertebrates	Birds, insects, and most reptiles
<b>Nitrogenous waste</b>	Ammonia or Ammonium ions	Urea	Uric acid
	$\text{NH}_3$ $\text{NH}_4^+$		
<b>Energy required for production</b>	None	Moderate	High
<b>Amount of water required for excretion</b>	High	Moderate	Low
<b>Toxicity of waste</b>	High	Low	Low

Dusíkaté exkreční látky hmyzu:

amoniak - masožravé larvy much, larvy Odonat, Trichopter, mšice

Často kyselina močová méně močovina (např. mol šatní)

U některých druhů se kyselina močová převádí na alantoin nebo až na kyselinu alantoovou (např. u Heteropter (*Dysdercus*)).



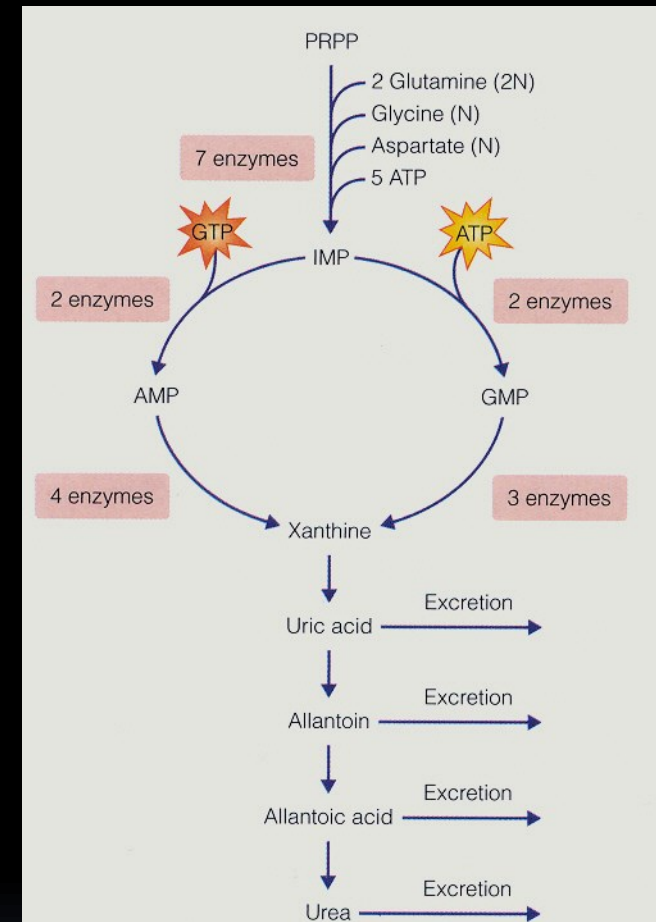
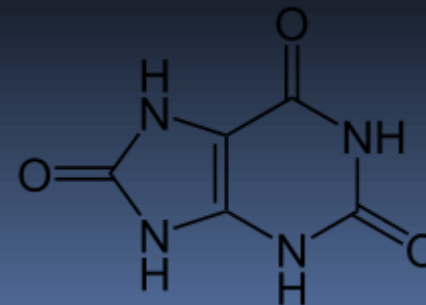
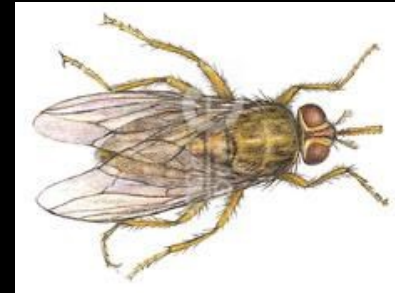
Terestričtí mají omezený přístup k vodě. Amoniak je přeměněn na méně toxickou močovinu za spotřeby 5 ATP na molekulu močoviny. Je méně toxická než amoniak a dobře rozpustná a odchází s močí - ureotelní. Objevila se ale v evoluci relativně pozdě, u terestrických bezobratlých, u hmyzu ale není dominantní. Převažující drahou syntézy je ornithinový cyklus. Část v mitochondriích, část v plazmě.

## Urikotelní - produkce kyseliny močové.

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 živí výhradně na bílkoviny bohatou krví, z každých 100mg potravy musí 47mg padnout na pokrytí energie nutné k exkreci dusíku.

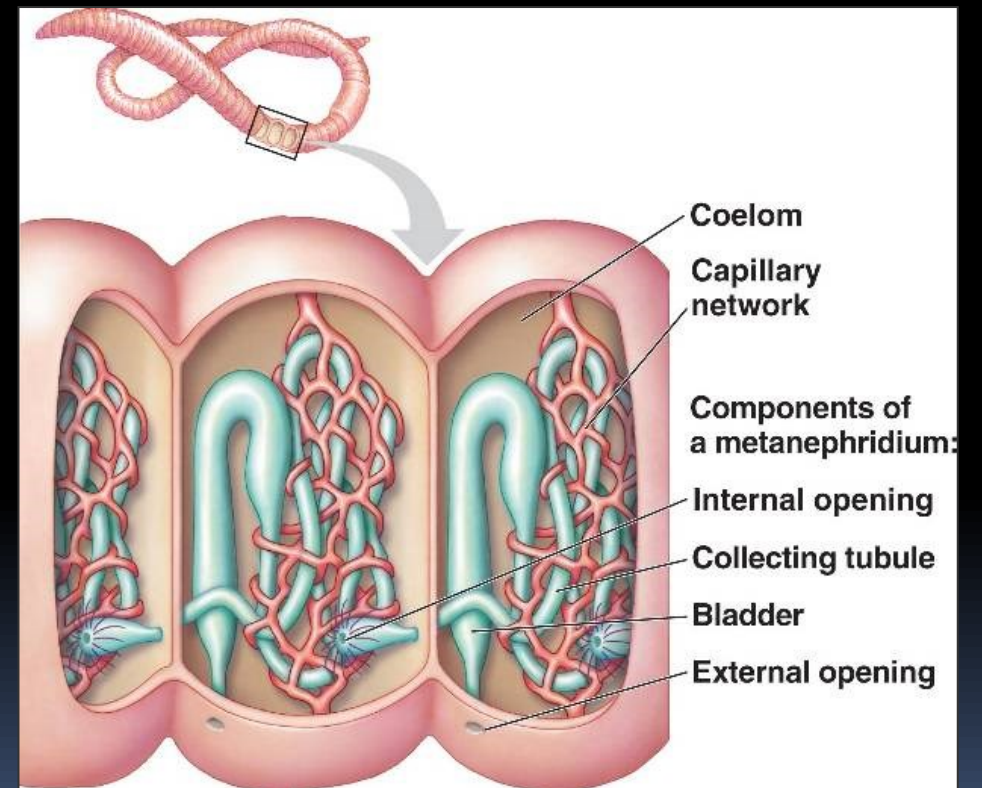


**Figure 10.17 Uric acid metabolism** A complex reaction network uses high-energy phosphate compounds to use amino acids as substrates to produce various nucleotides, and then break those nucleotides down for excretion. This pathway is also an important route of nitrogenous waste production. Amino acid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



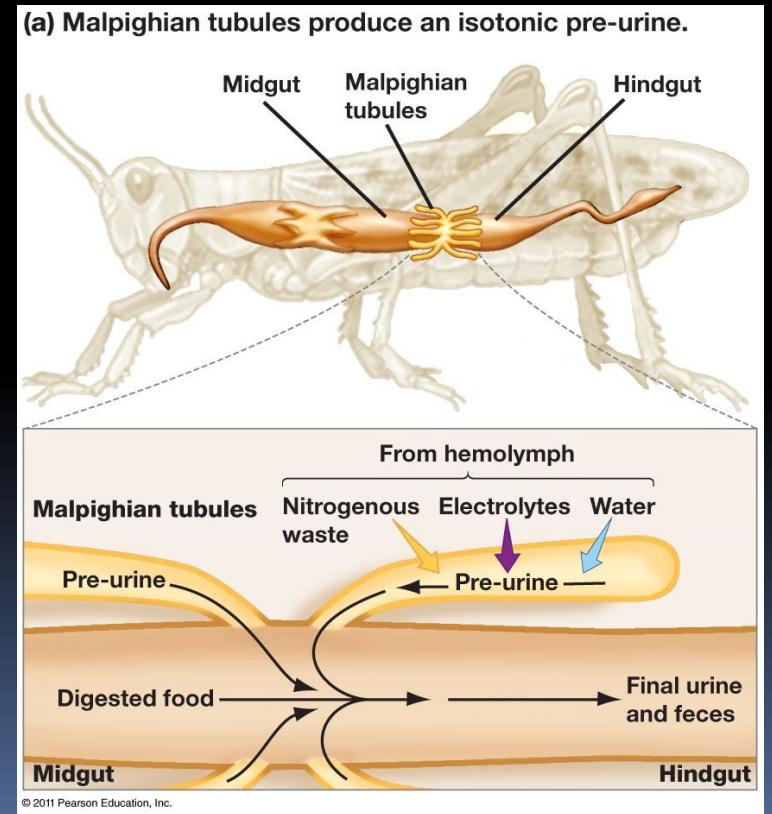
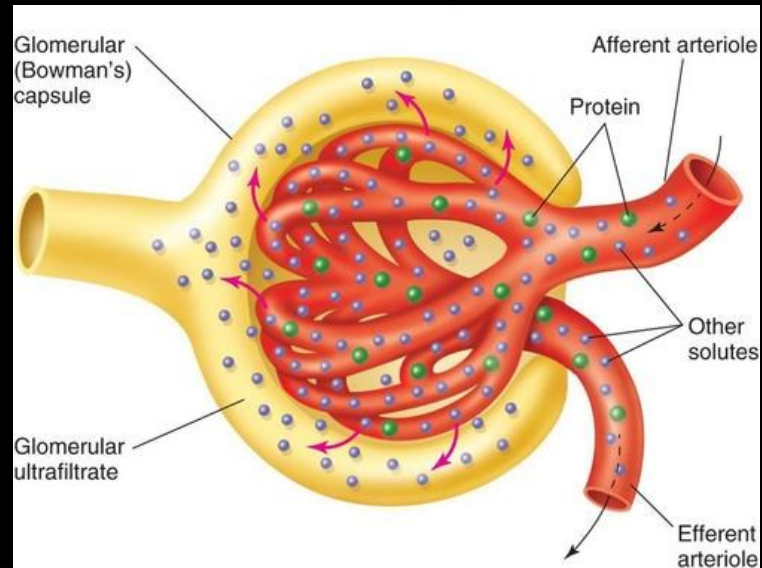
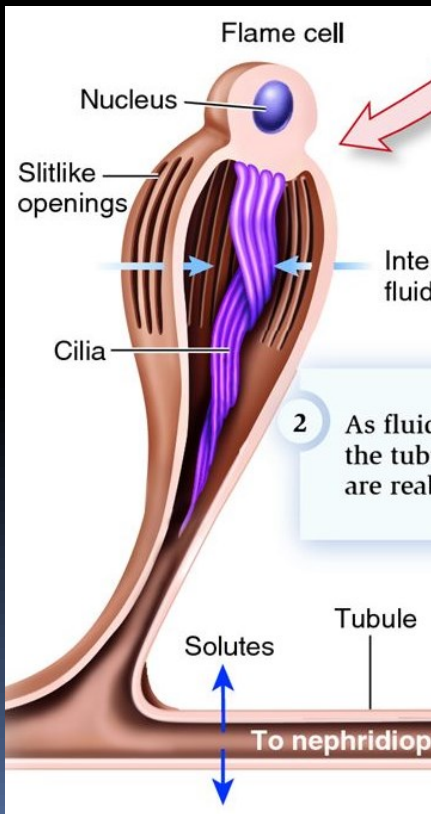
## Stavba exkretčních orgánů:

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



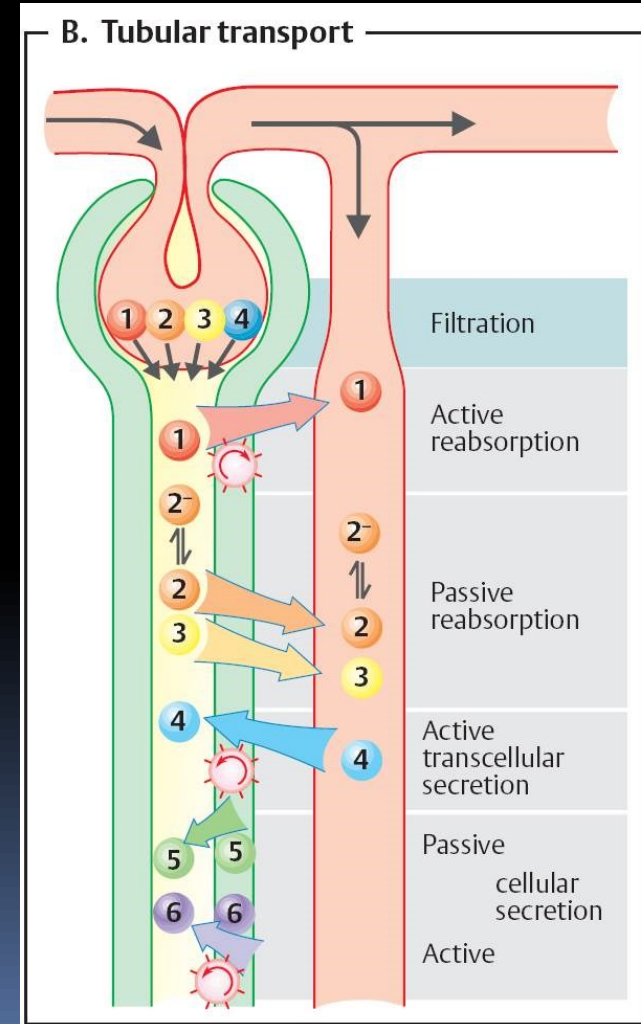
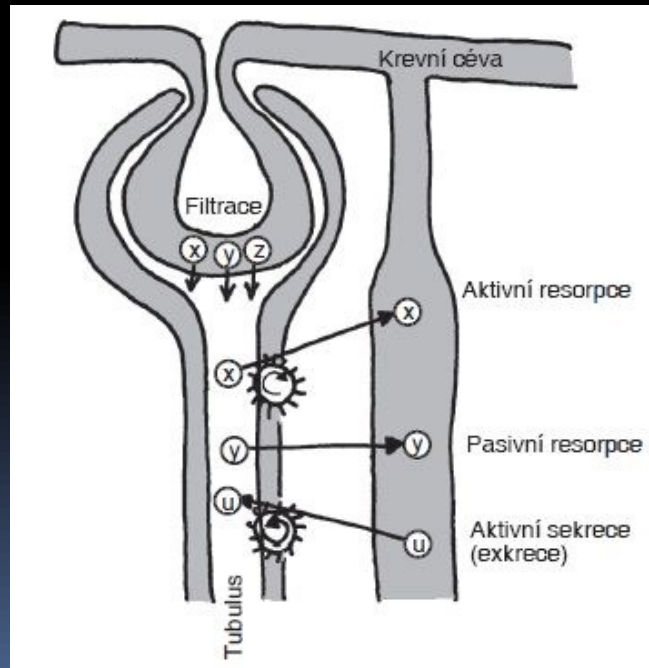
# Tubulární orgány: Tvorba a úprava primárního filtrátu.

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



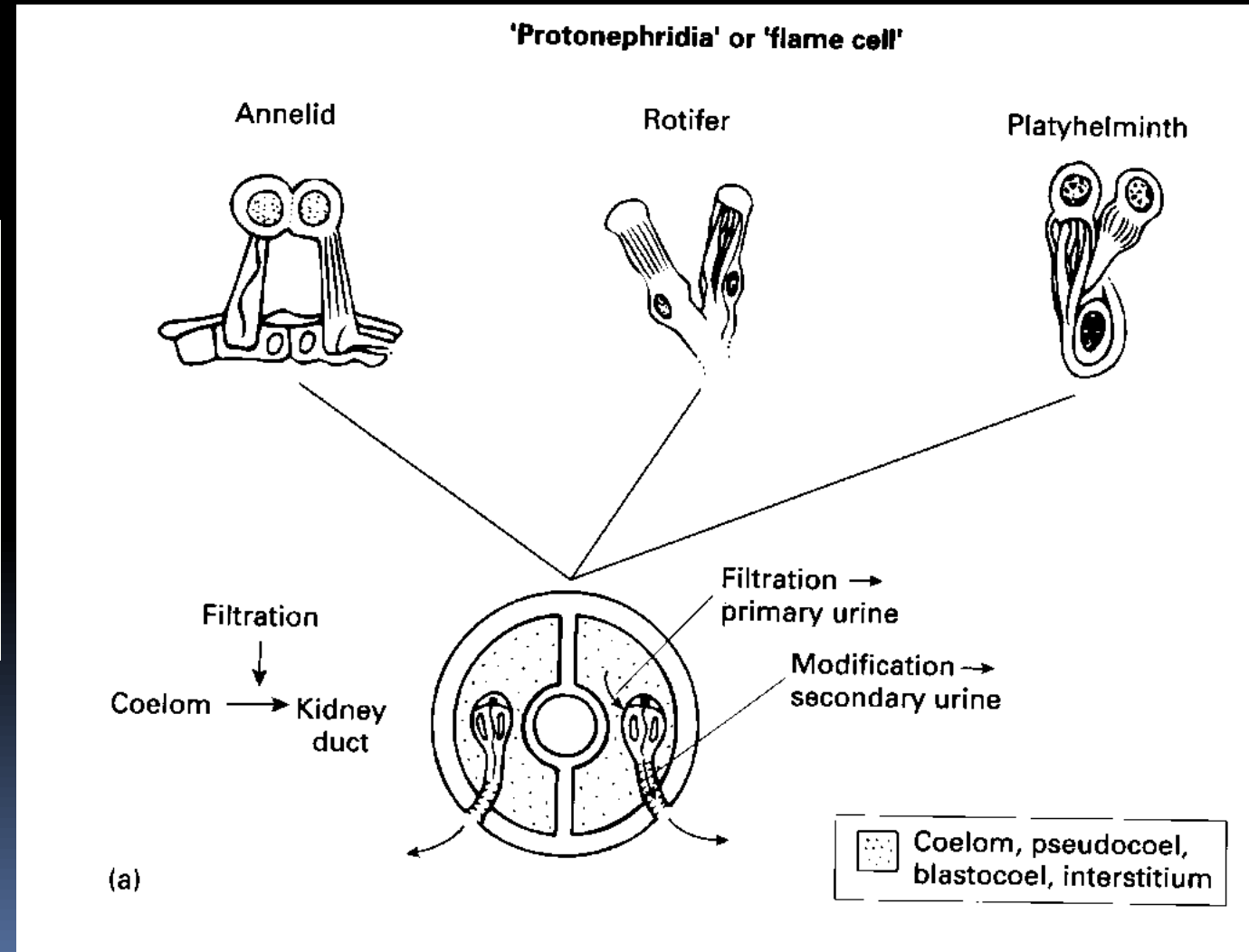
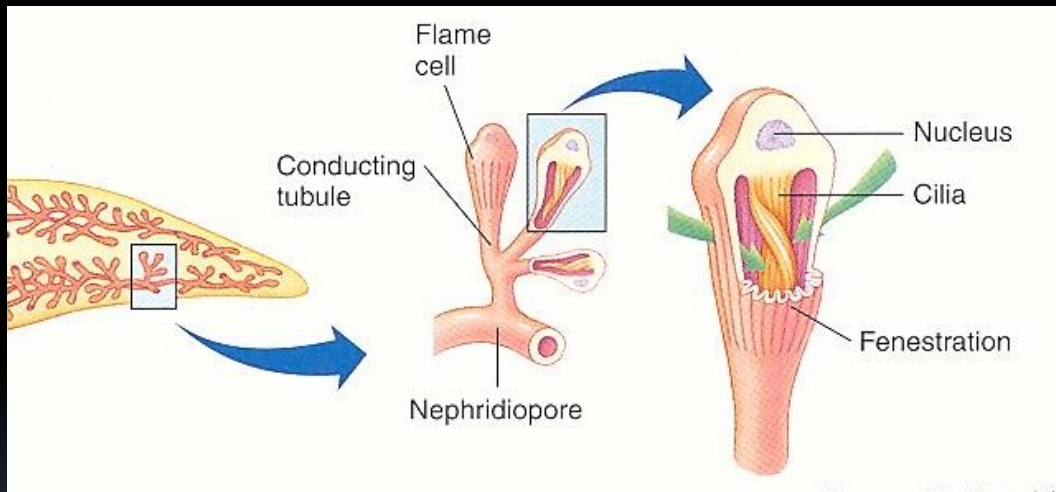
## Tubulární orgány: Tvorba a úprava primárního filtrátu.

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



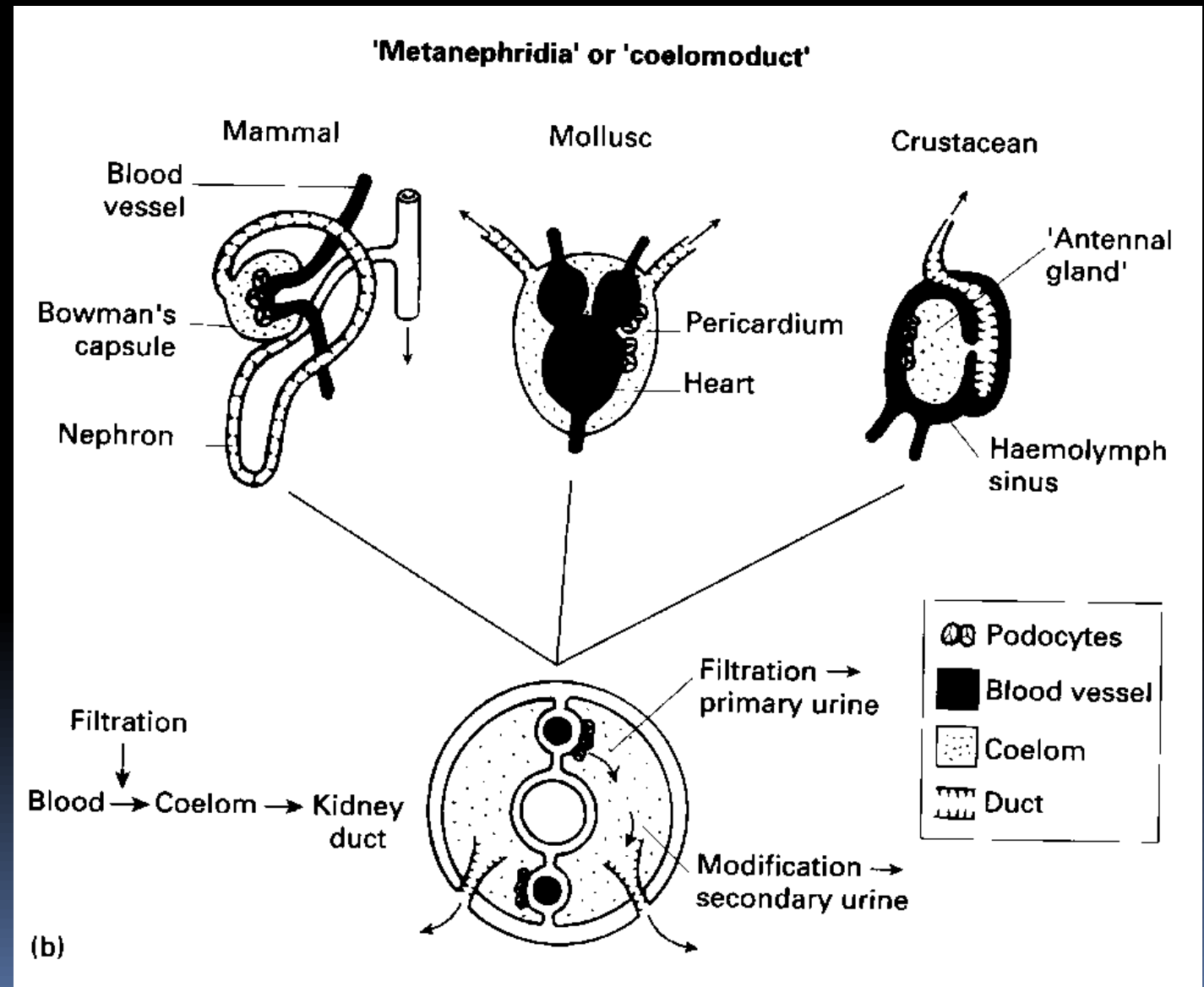
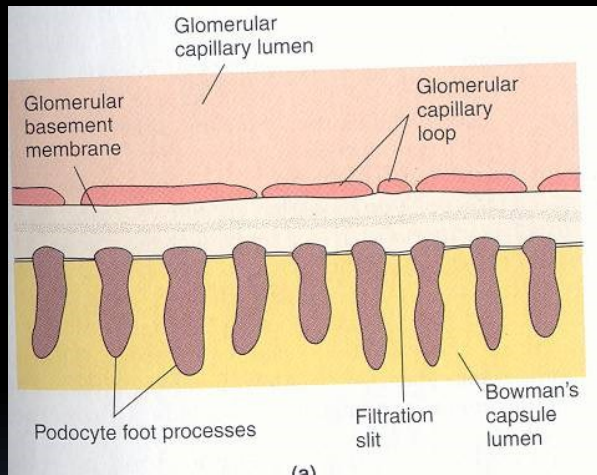


**Protonefrídie** jsou slepě končící buňky – **solenocyty** (jediný bičík) nebo **plaménkové buňky** (svazek cilií do nitra kanálku) nasávající do kanálku filtrát z (pseudo)coelomové dutiny. Nejlépe vyvinutá u sladkovodních druhů, které se musejí zbavovat vody. Většinou nemají žádnou úlohu v exkreci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



**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.

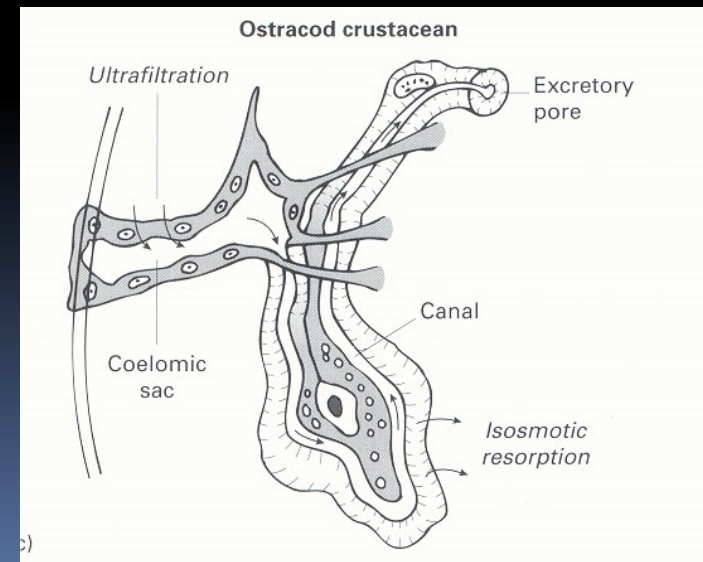
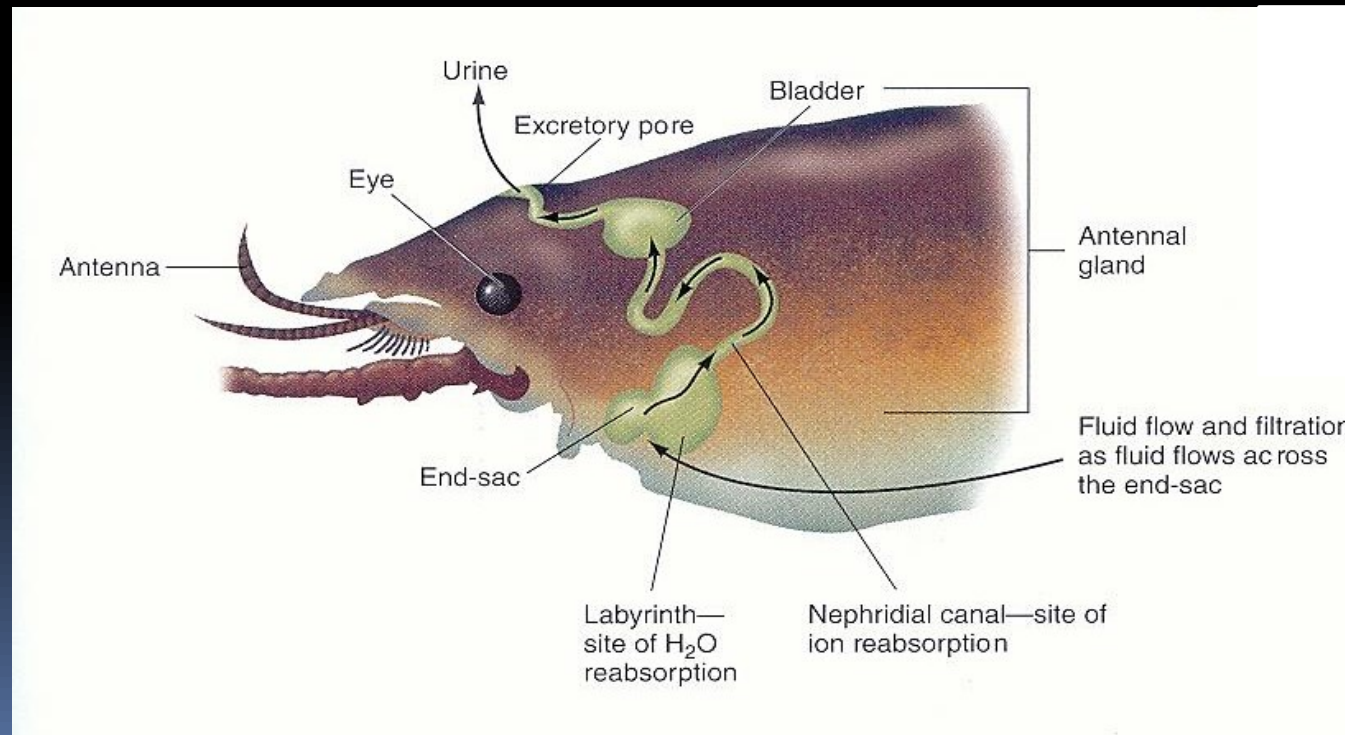
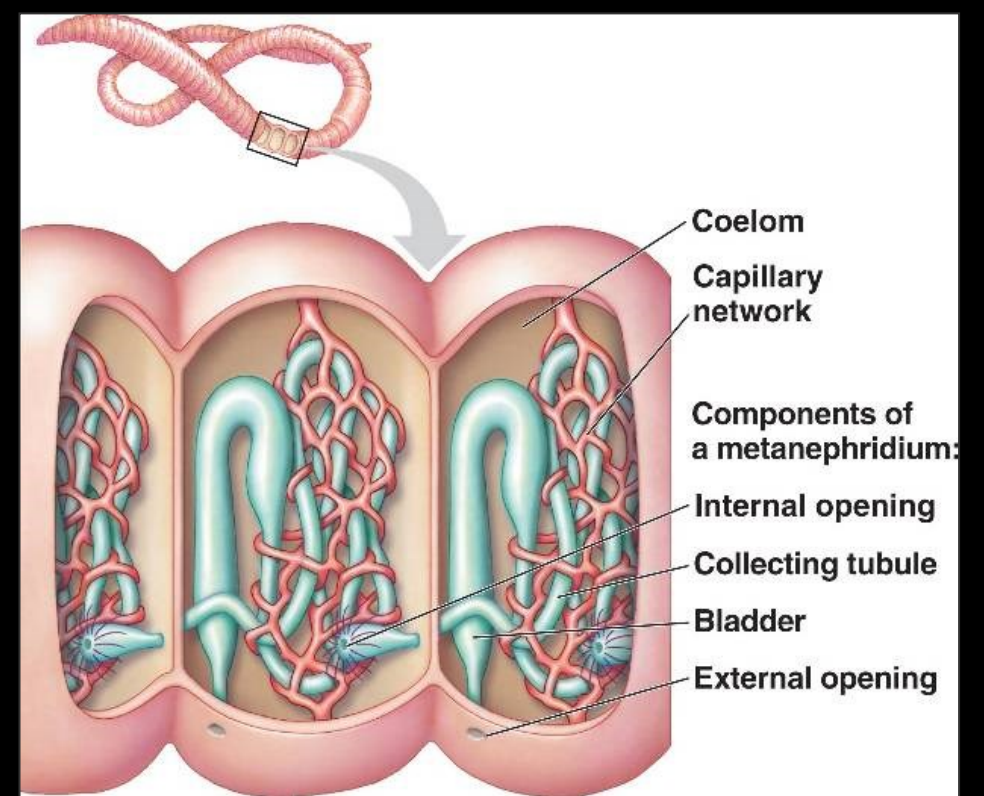
Podocyty – buňky „děravého“ epitelu nechávající mezi sebou filtrační štěrbinu



U dospělých kroužkoců 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**.

Ultrafiltrát se tlačí do koncové dutiny a je upravován v kanálu než je vyloučen exkretčním pórem



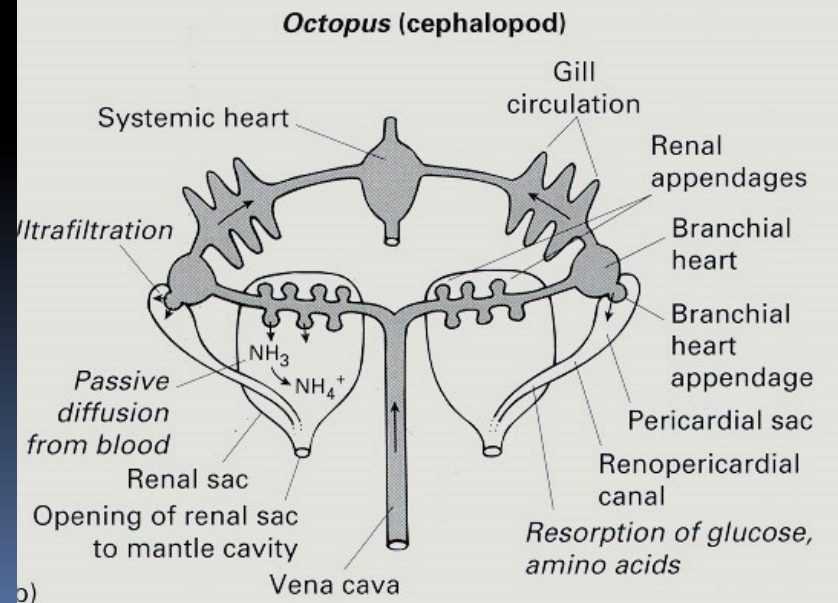
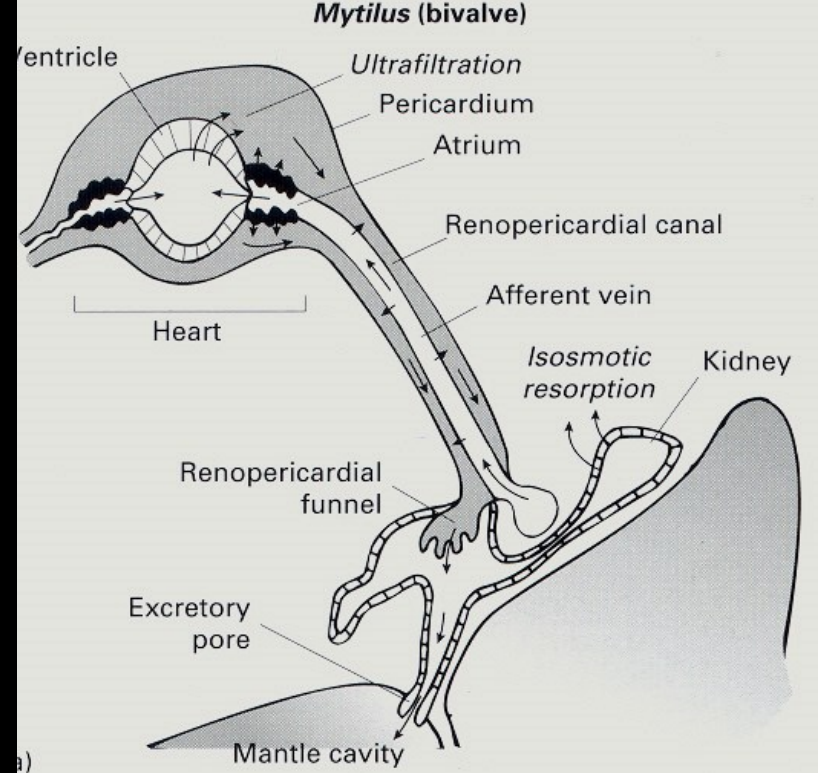




Slávka *Mytilus*

Také měkkýši mají metanefridie, a to ve spojení s perikardiální dutinou – využívají ultrafiltraci. Pak ústí nefridiální vaky do plášťové dutiny.

Močový měchýř je u hlavonožců. Renální výběžky jsou místa pro difuzi  $\text{NH}_3$  do měchýře.



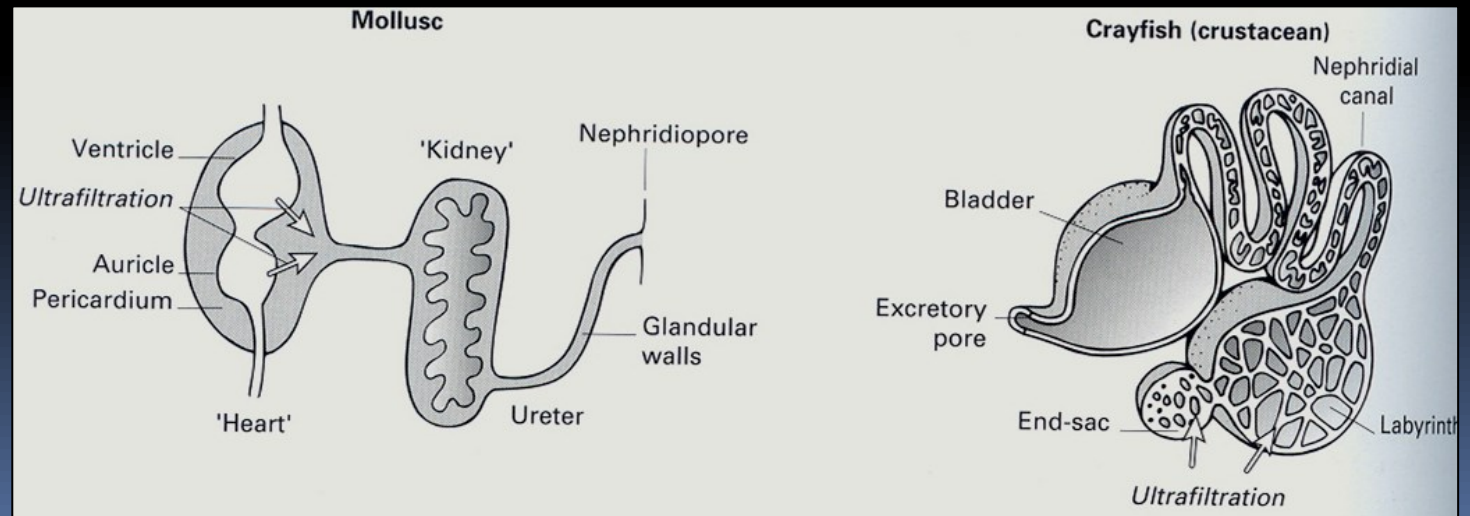
Přesné místo, kde filtrací vzniká primární moč je známo pouze u několika málo bezobratlých.

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.

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

Poněvadž se finální moč měkkýšů a korýšů 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 tubulární reabsorbací, 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 mohu 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.

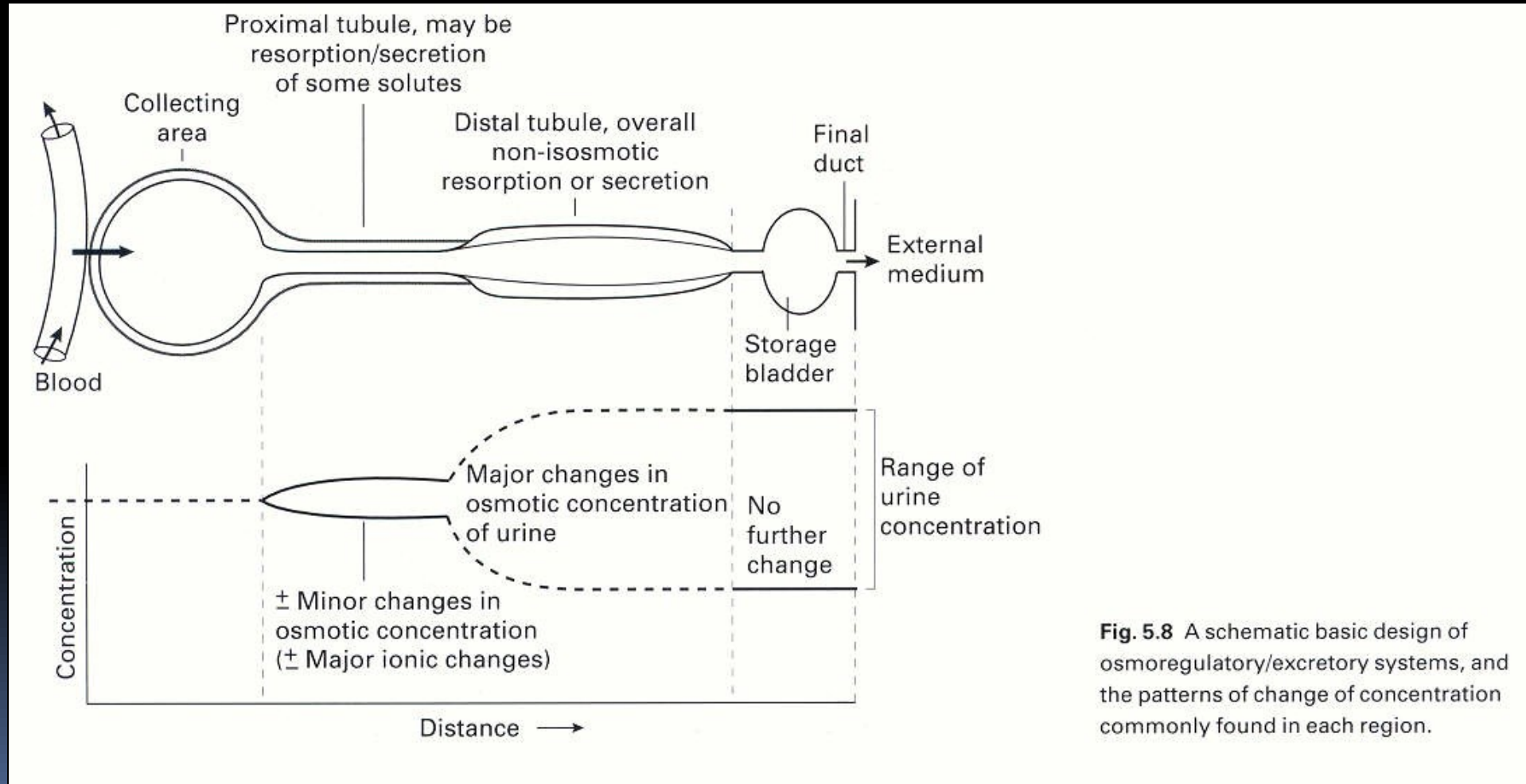
Proces je mnohem energeticky úspornější pro mořské živočichy.



## 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 sekreci 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 konečником pak tvoří systém účinně resorbující vodu s využitím podobných principů jako ledviny (protiproud).

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

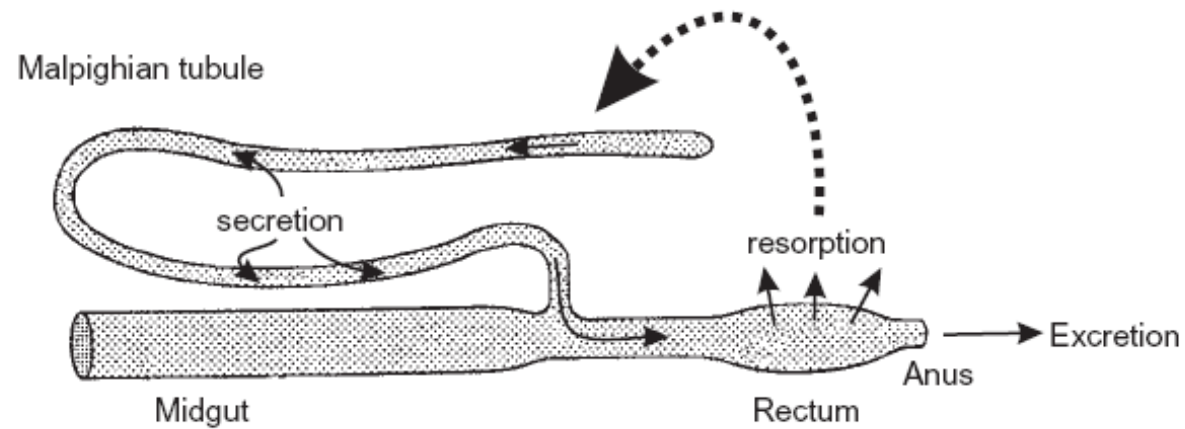
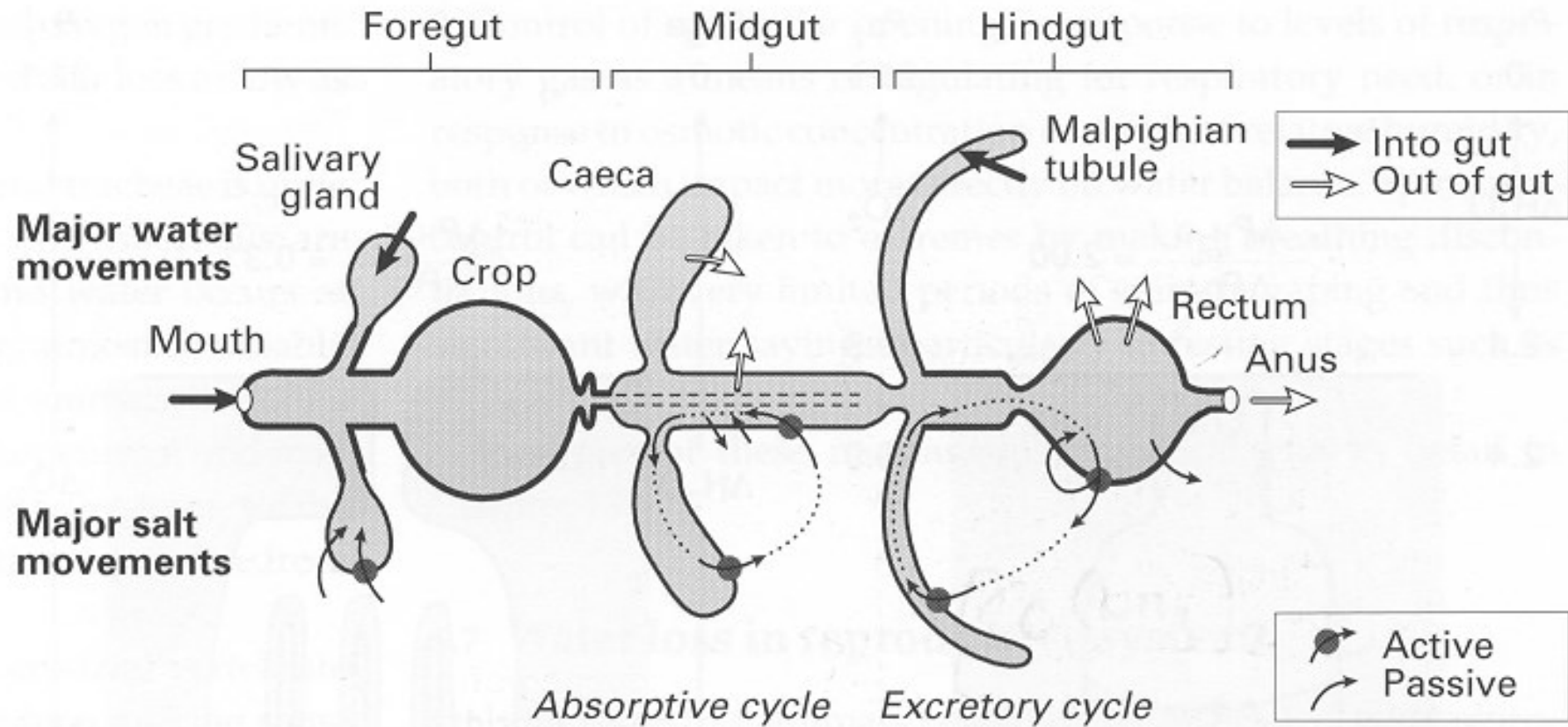


FIGURE 8.7. The overall mechanism of insect excretion. Fluid is taken up by the Malpighian tubules and moves to the hindgut, where the rectum resorbs some of the water, salts, and amino acids while the remainder is excreted.

# Koloběh vody a látek – spolupráce trávicích a vylučovacích pochodů.





## Malpigické trubice

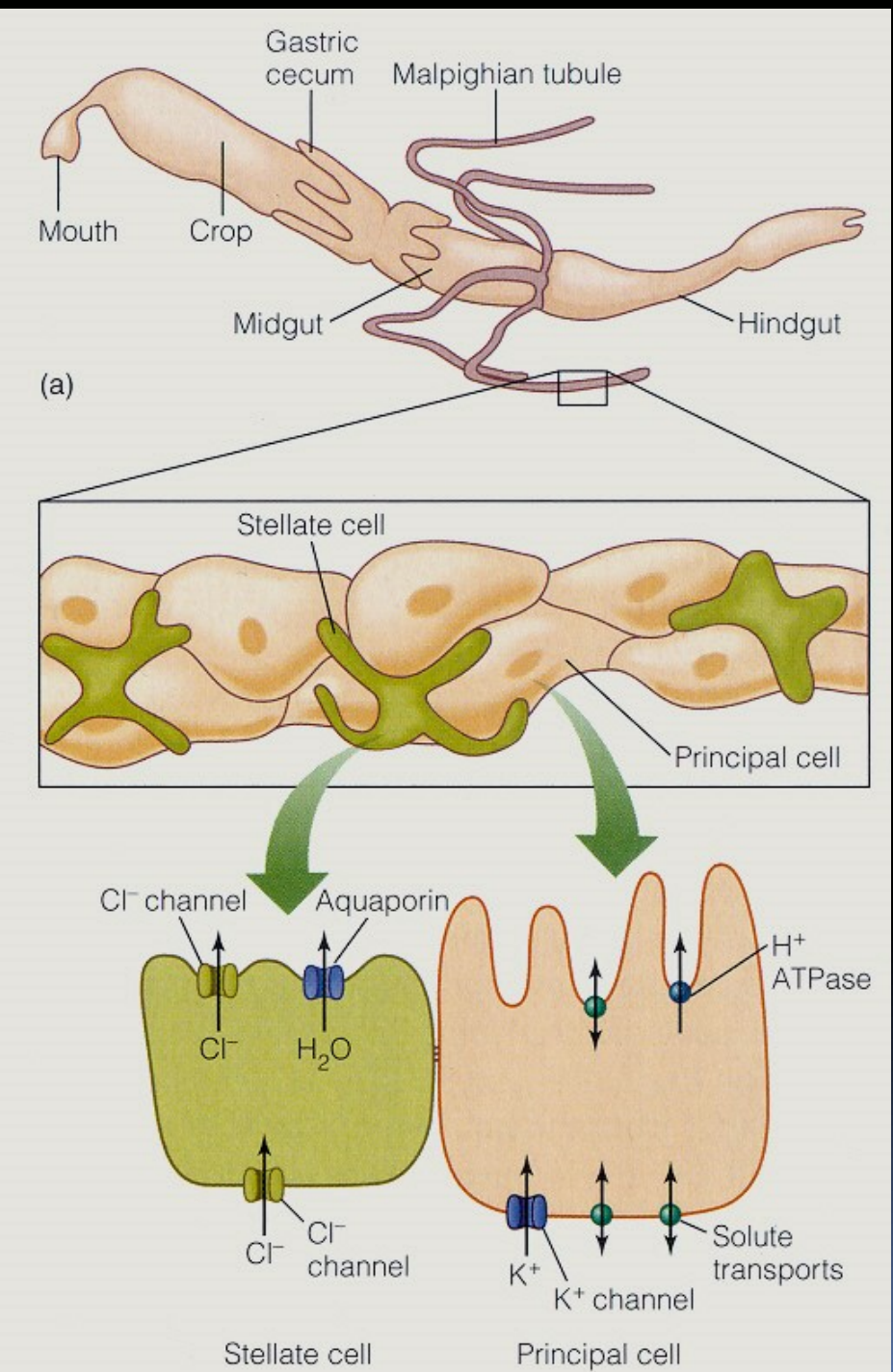
Malpighické trubice mohou mít na povrchu vrstvu svaloviny a jsou pak schopny aktivního pohybu. U různých druhů je jich 2 -250.

Malpigické tubuly dipter (mouchy, komáři) sestávají ze dvou typů buněk: velké základní (principal) a hvězdicovitých (stellate).

Základní (principal), 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 gradientem  $H^+$  vytvořeným ATPázami.

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

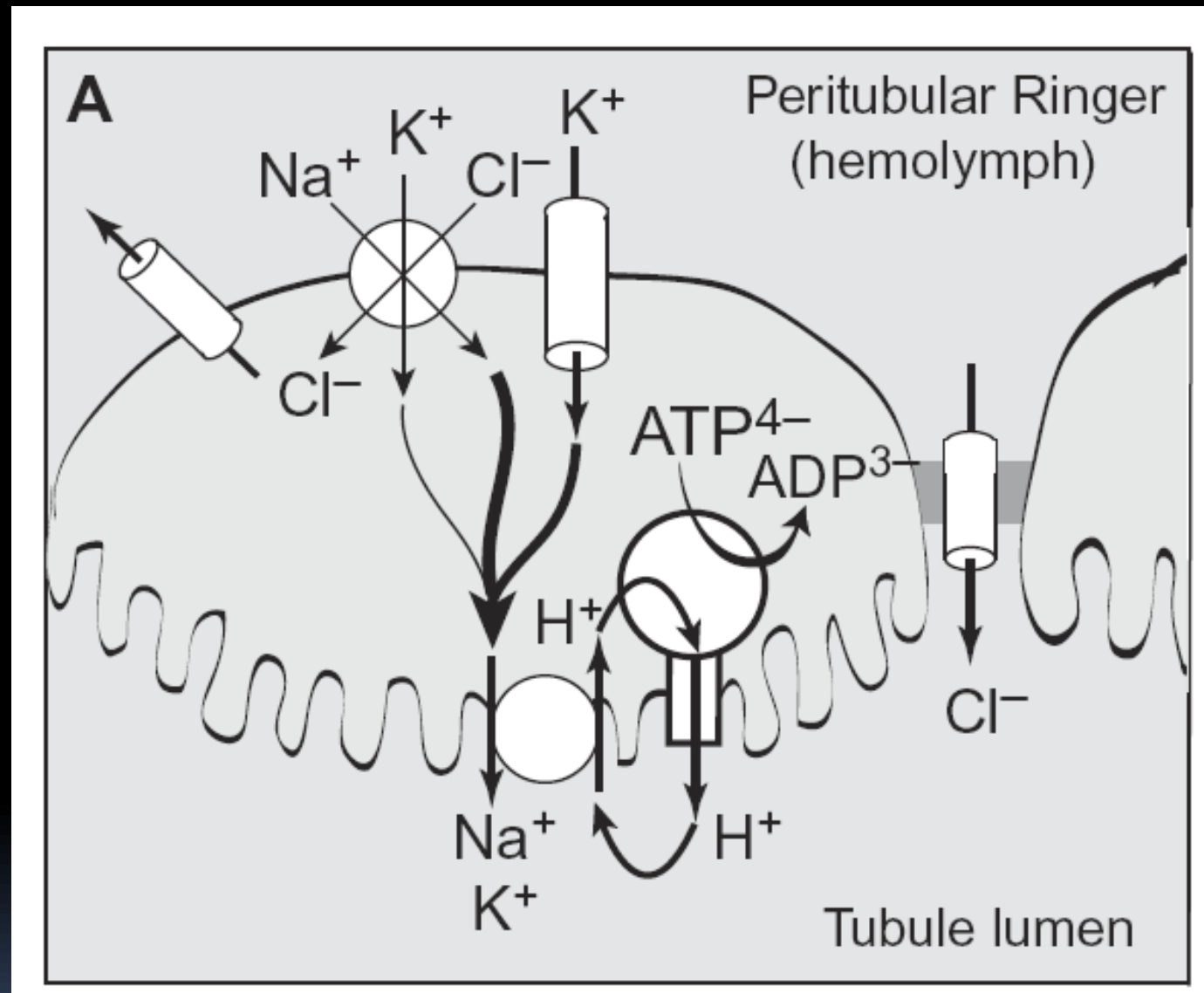


## Proud ionů z hemolymfy do lumen tubulu.

Na apikální straně  $H^+$  ATPáza exportuje  $H^+$ , čímž vytváří hnací sílu pro spřažené transporty ( $Na, K/H$ ).

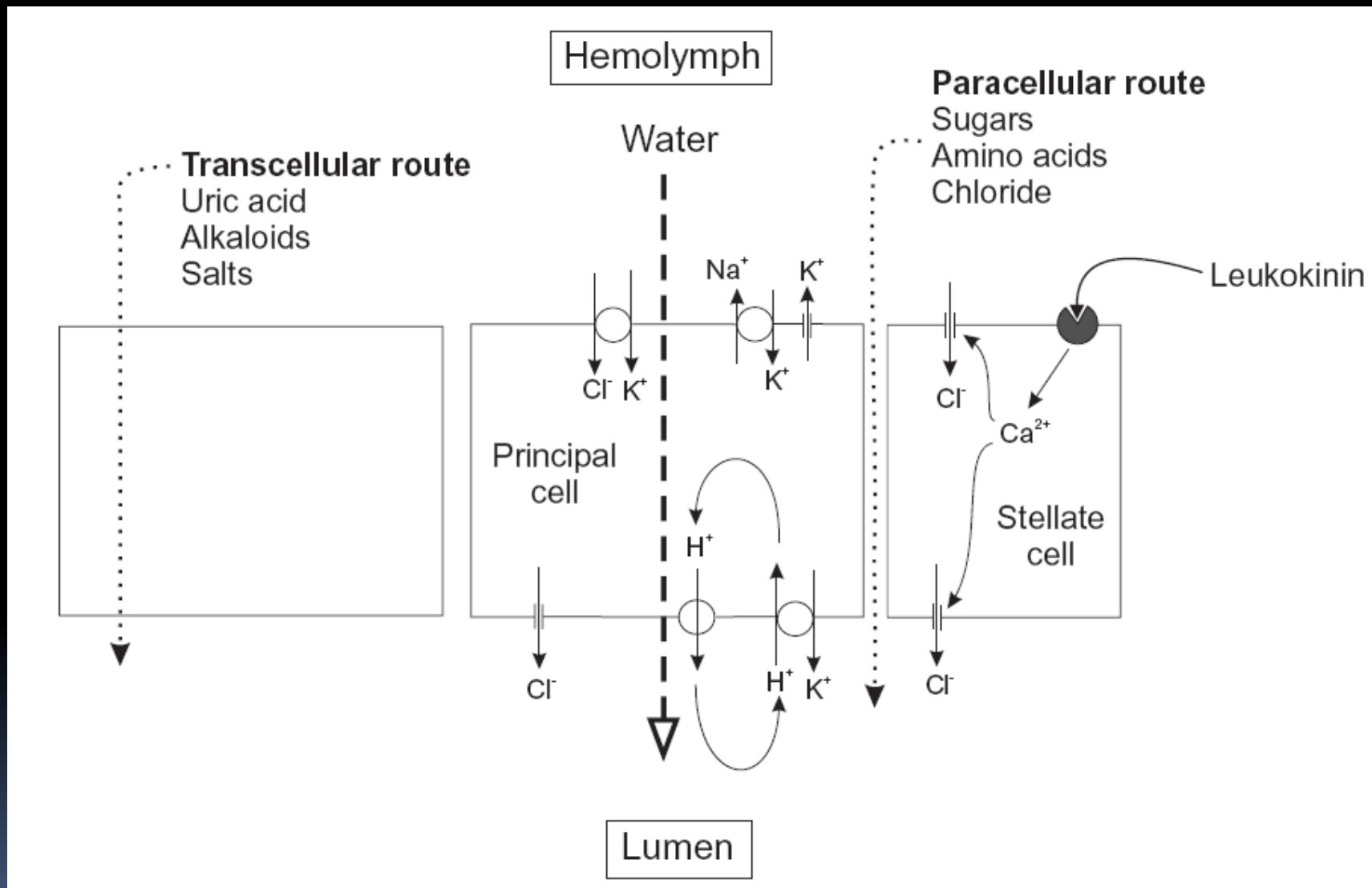
Basální membrána základních bb importuje  $K^+$  z hemolymfy přes  $K$  kanály.  $Na^+$  a  $K^+$  jsou importovány přes  $NaK-2Cl$  kotransportér.

Na rozdíl od většiny jiných transportních epitelů, zde nemá větší význam  $Na/K$  pumpa.



Filtrát vstupuje do tubulu jak paracelulárním tak transcelulárním transportem.

Proud vody táhne další rozpuštěné látky.





Moč obsahuje vodu, anorganické soli (chloridy a fosforečnany sodné, draselné, hořečnaté, vápenaté), ento-urochromy (žlutavé nebo zelenavé pigmenty), dále pak vlastní dusíkaté exkreční látky.

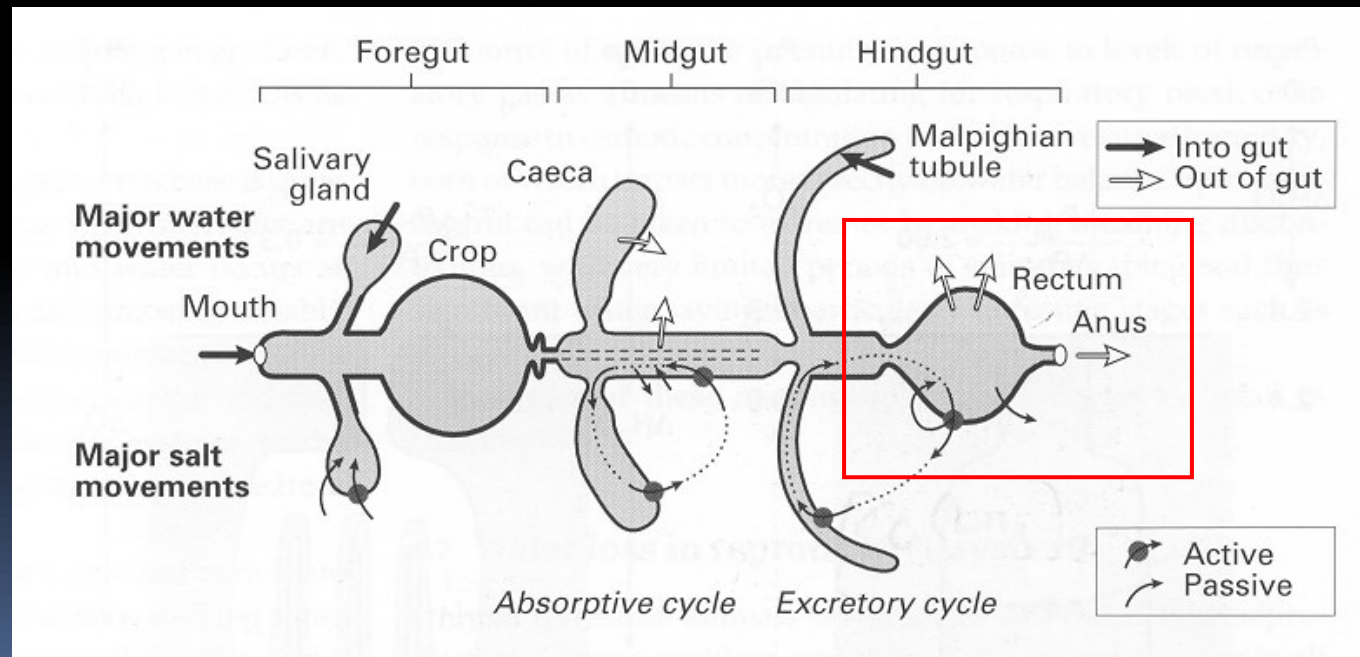
Každá Malpighická trubice se skládá z horního, distálního (průsvitného) konce a dolního proximálního (neprůsvitného) konce. Do distální části se z hemolymfy dostává voda s rozpuštěnými odpadními látkami (proto je úsek průsvitný) a vzniká zde **primární moč, která je izotonická s hemolymfou, ale iontové složení je jiné.**

Kromě hlavního exkrečního produktu - **kyseliny močové** - obsahuje primární moč také malé množství **močoviny**, různé **anorganické ionty**  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{PO}_4^{3-}$ ,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{++}$ , **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 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**, 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.



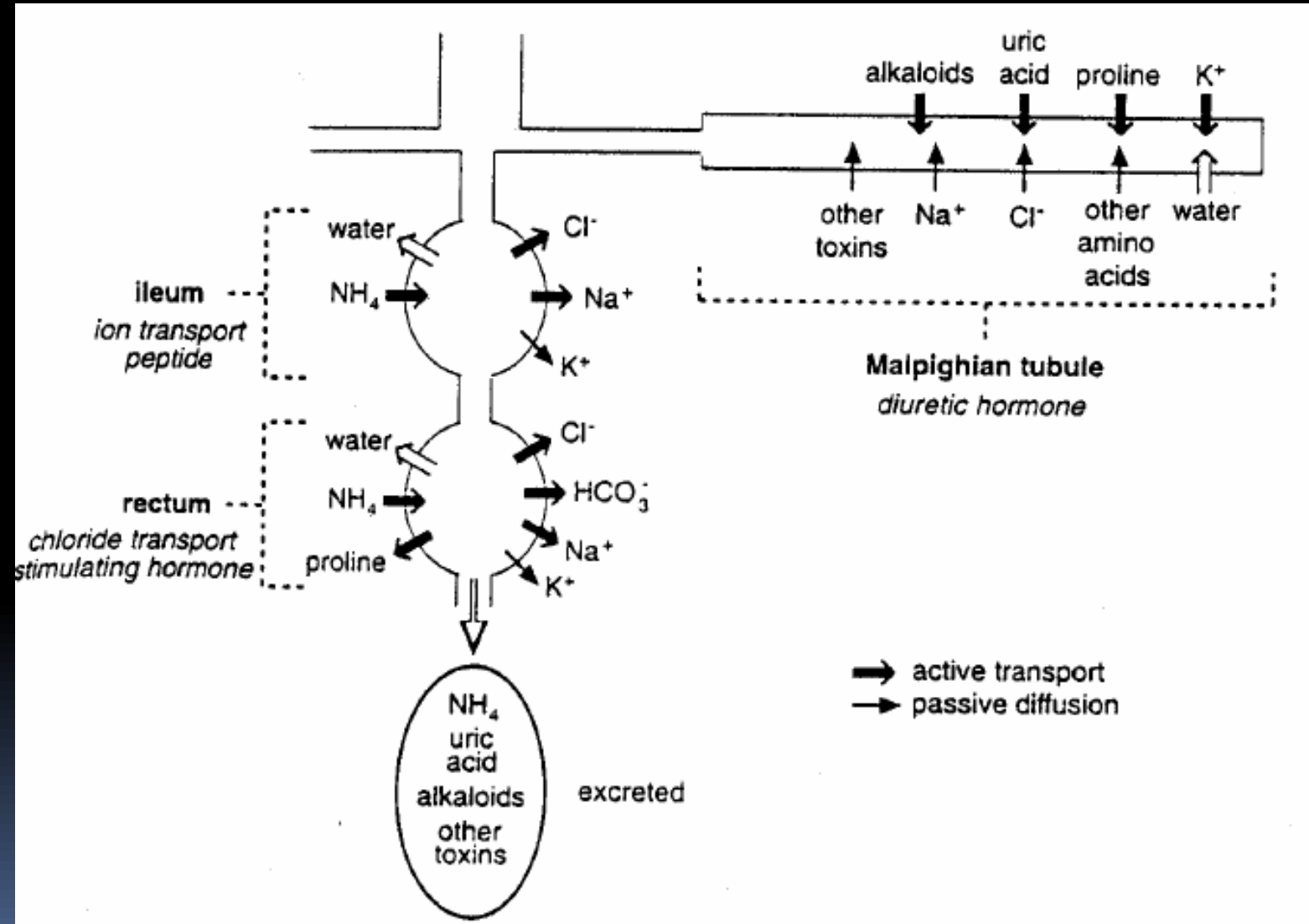


## Suchozemský hmyz

Celkově jde o reabsorpci KCl, NaCl a vody a exkreci amoniaku a protonů.

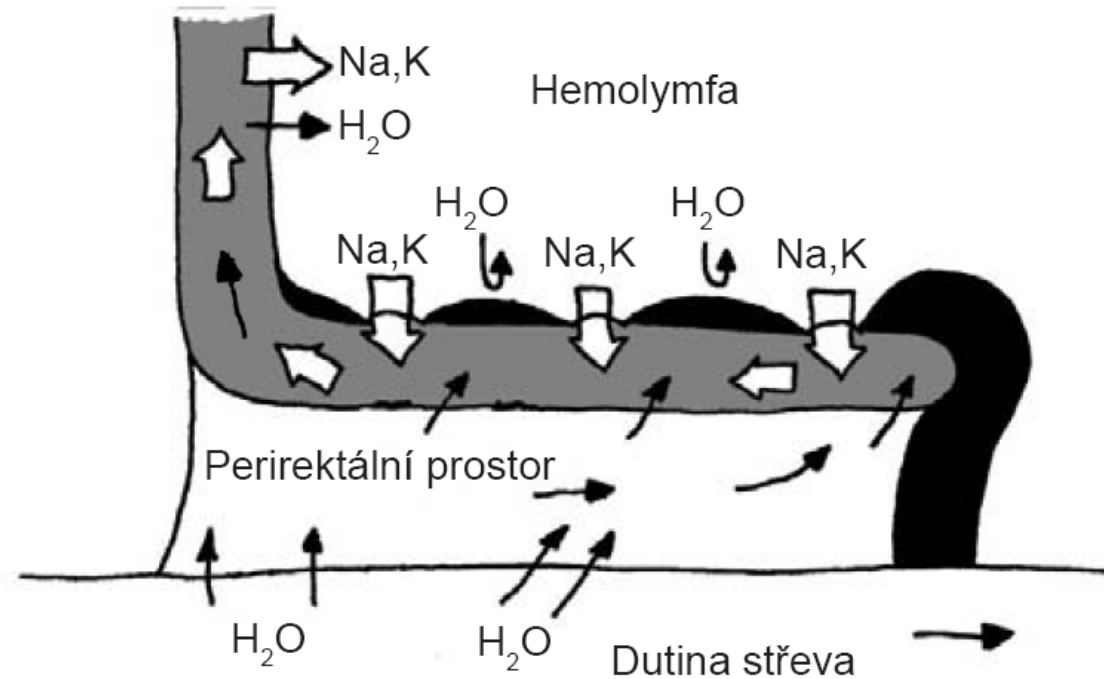
V moči zůstanou alkaloidy, toxiny, dusíkaté metabolity.

Omezené možnosti resorpce vody bez multiplikačního systému ledvin.



## Kryptonefridiální komplex

Protiproudý systém –  
připraví hyperosmotické  
prostředí



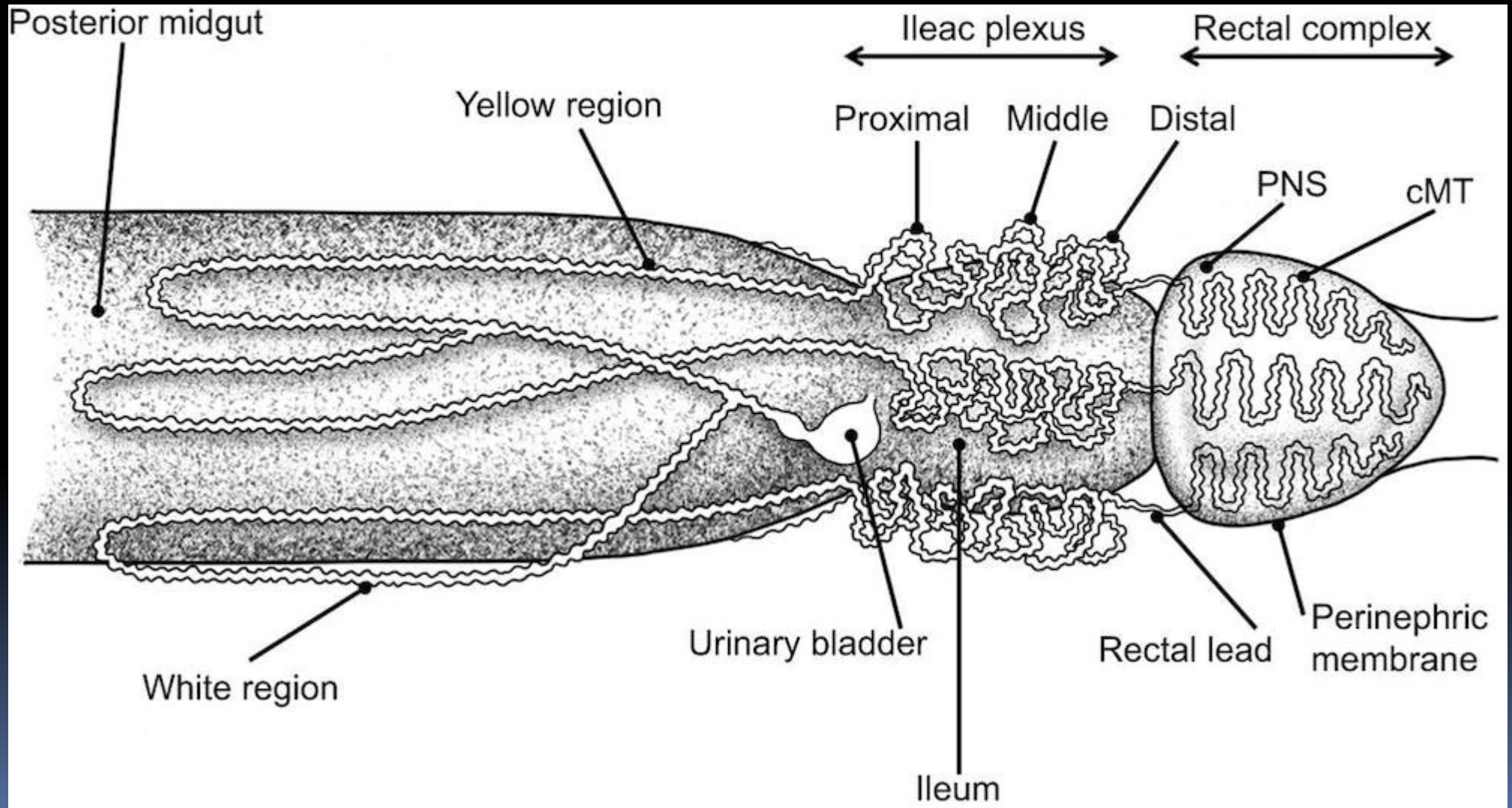
Obr. 14.11. Kryptonefridiální komplex je tvořen konci malpigických tubulů přiloženými ke střevu. Opačné proudy ve střevě a v tubulu si vyměňují vodu. Ta je z rekta nasávána do perirektálního prostoru hyperosmotickým prostředím, odtud pokračuje tubulem do hemolymfy. Soli jsou čerpány zpět do tubulu – jejich cirkulace je uzavřená. Voda 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. Odtud se ale nemůže vracet.

# Kryptonefridiální komplex

Protiproudý systém –  
připraví hyperosmotické  
prostředí

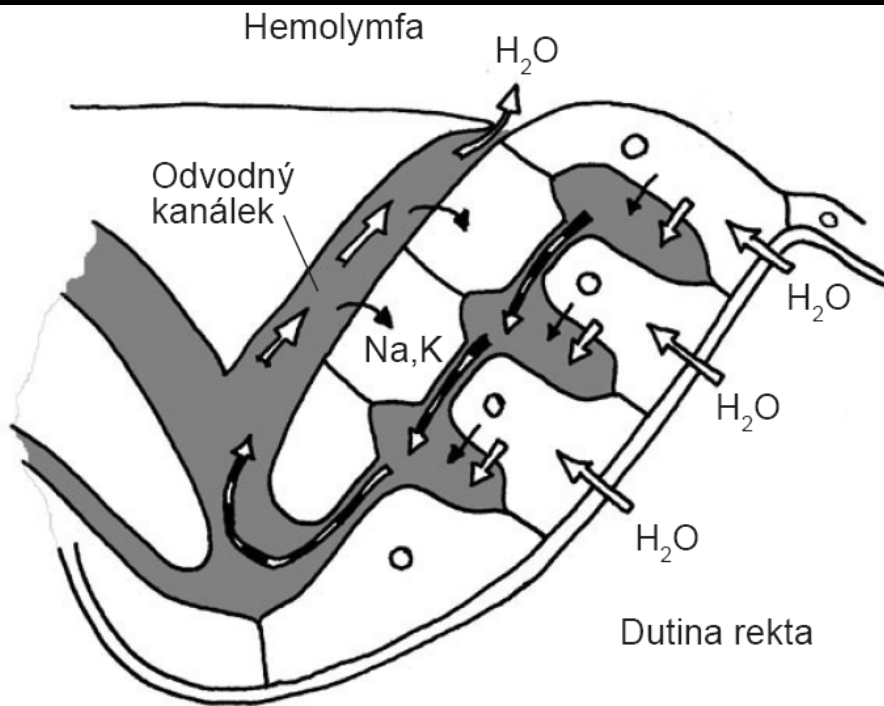
Kovolesklec, *Trichoplusia ni*





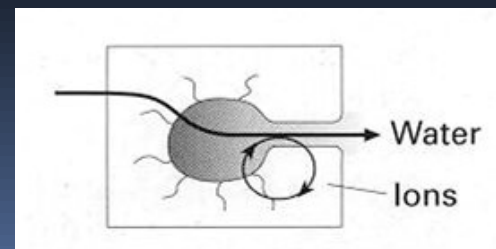
## Rektální papily

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).

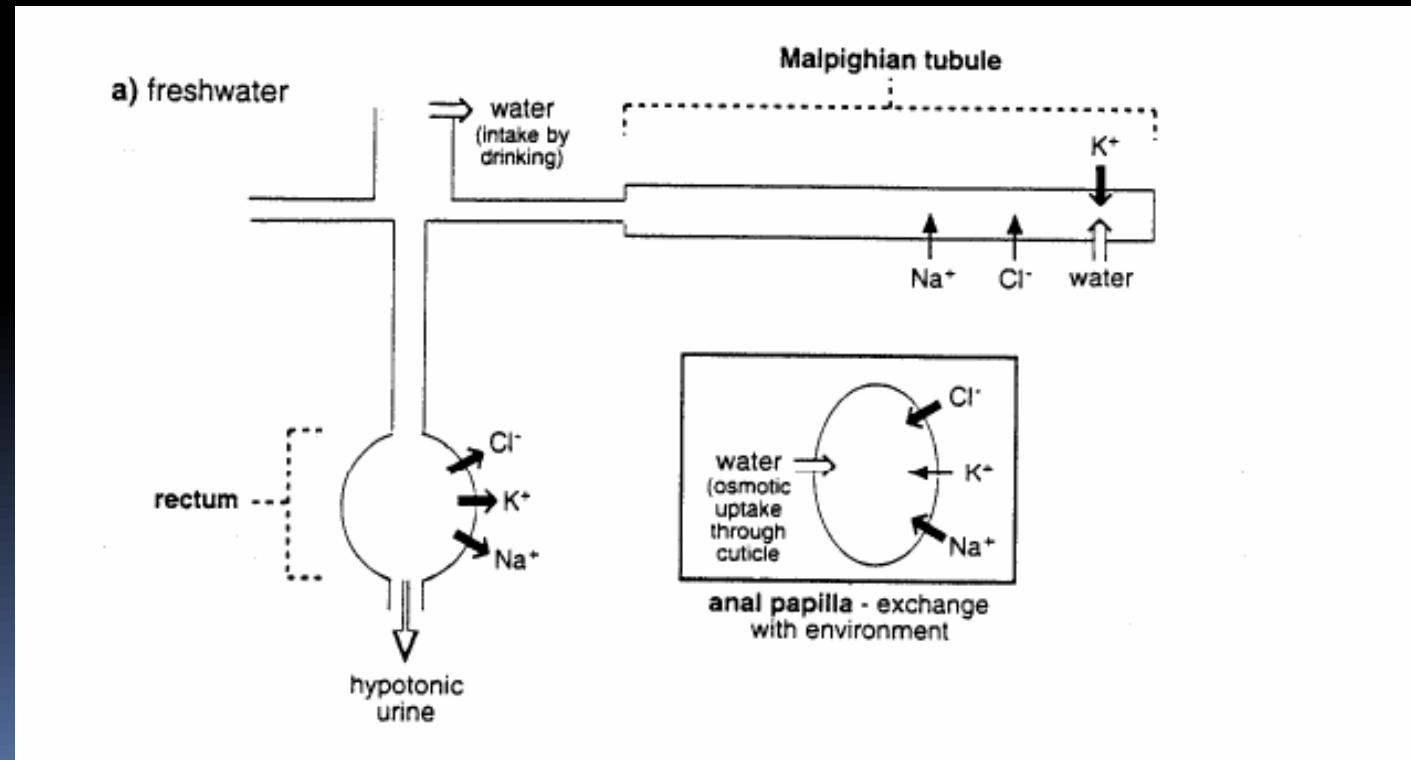
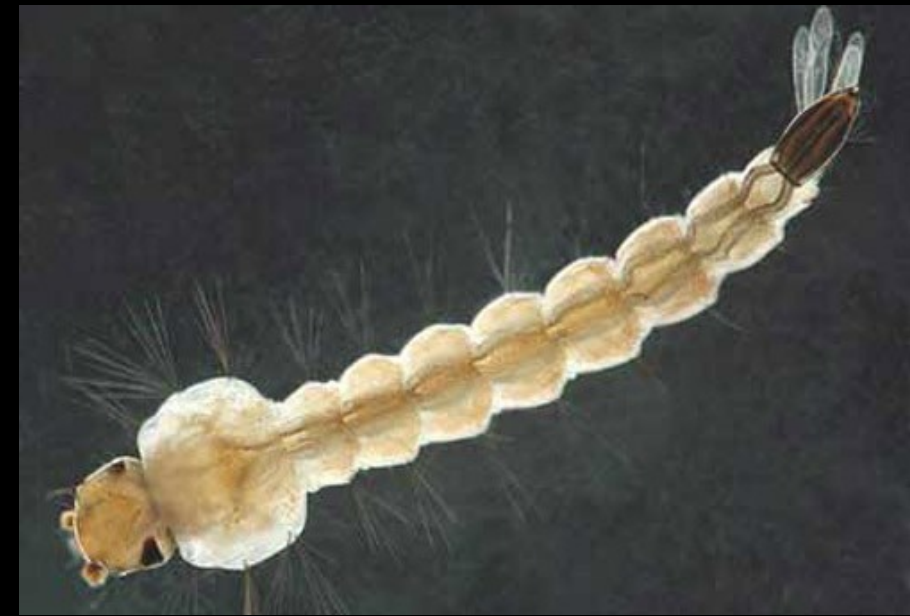
Tvorba hypersmotické moči – uzavřený koloběh solí, voda vysávána ze střeva.  
Záleží na propustnosti epitelu pro vodu – aquaporiny a mezibuněčné prostory.



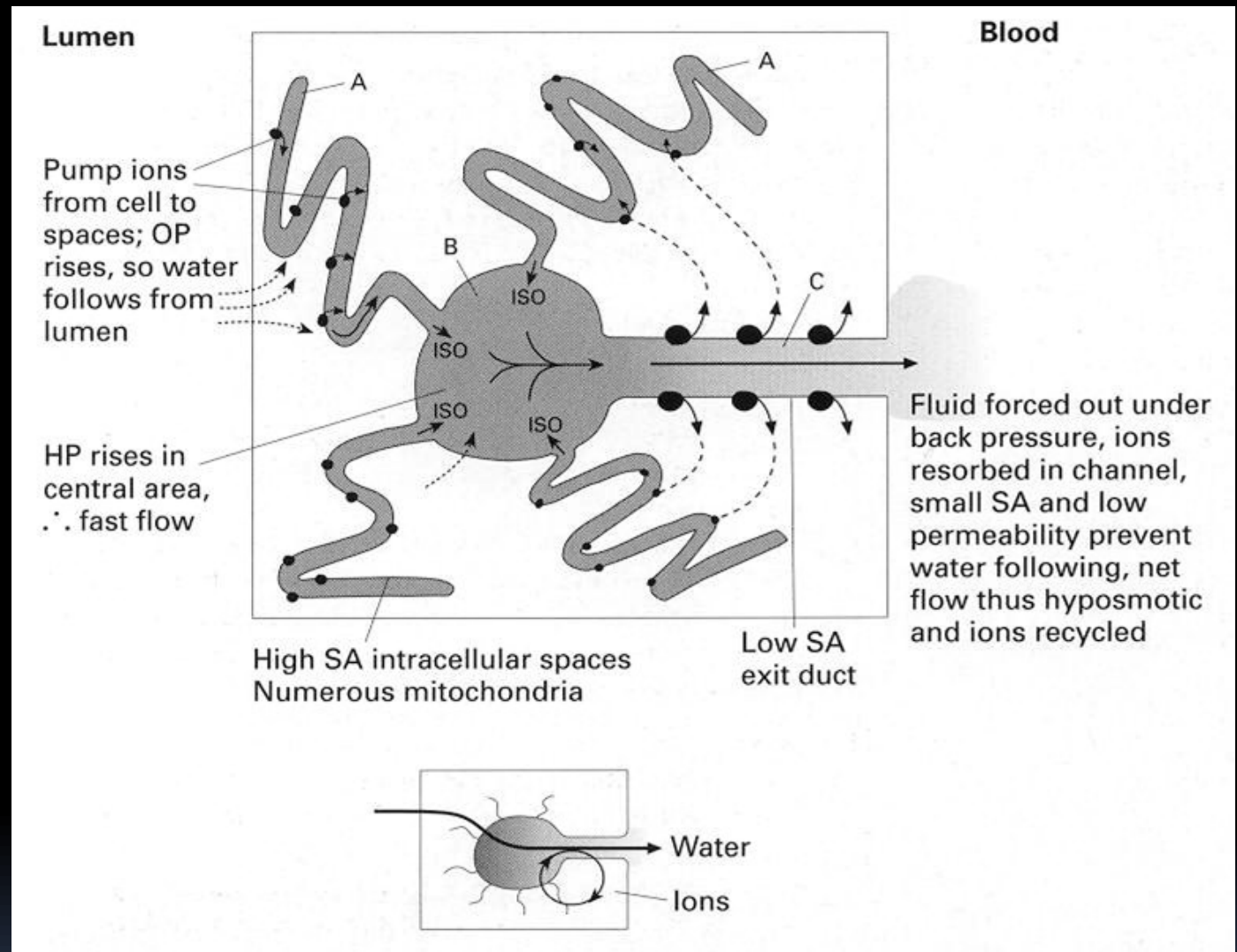
## Sladkovodní hmyz

Vylučováno značné množství čiré moče. U některých ve vodě žijících larev (komár) se i nadále vytváří kyselina močová, jiné se staly amonotelními. 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



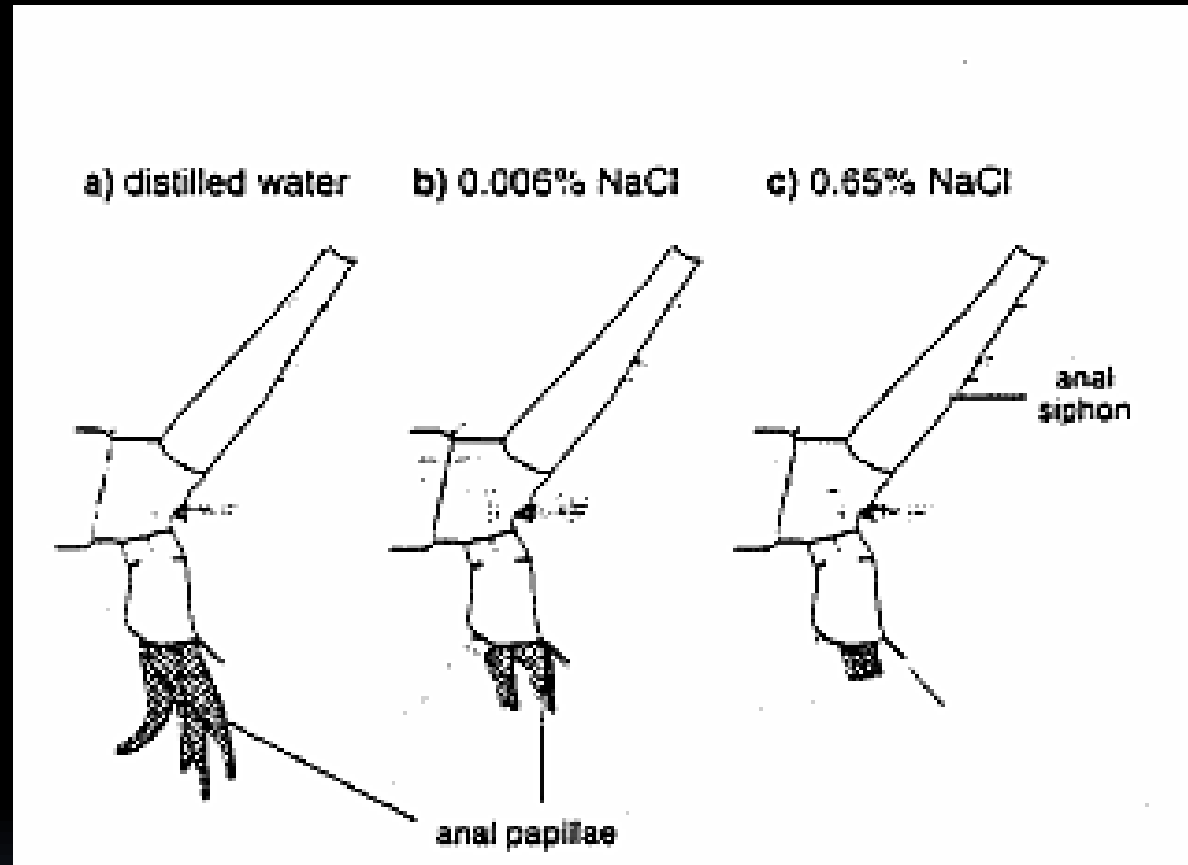
## Sladkovodní hmyz



Tvorba hypoosmotické moči – uzavřený koloběh solí, voda je nemůže následovat, zůstává ve střevě a vylučuje se.

Záleží tedy na propustnosti epitelu pro vodu – zda jsou přítomny aquaporiny a mezibuněčné prostory.

## Chloridové buňky a chloridový epitel



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.

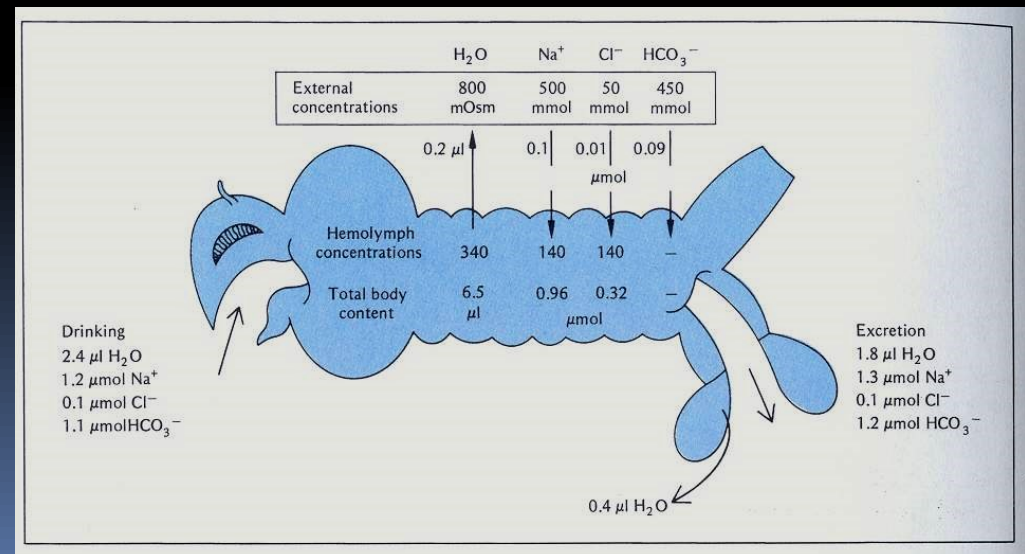
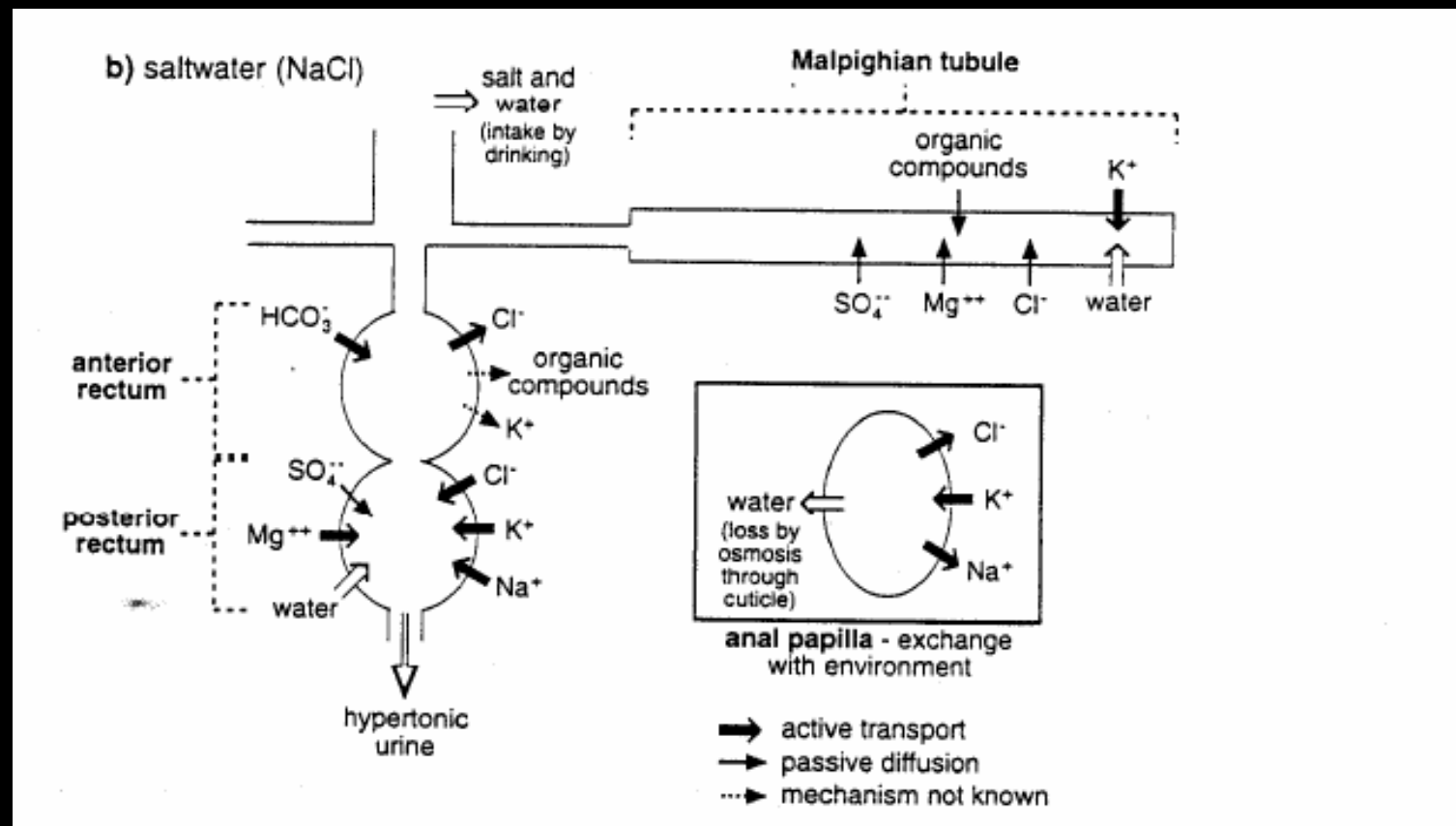


# Slanovodní hmyz

Už jsme viděli dříve. Zisk vody díky mohutnému pití je větší než její osmotické ztráty kutikulou.

Aktivní čerpání iontů do moči.

Moč je hyperosmotická jak vůči hemolymfě tak i externímu mediu.



## 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 také 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 IP<sub>3</sub>, 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 Malpighických tubulů. V hlavních bb se zvýší IP<sub>3</sub>, Ca, Ca-dependent nitric oxide synthase a guanylyl cykláza. Zvýší se aktivita H<sup>+</sup> 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.

