

4. Osmoregulace a exkrece toxických produktů metabolismu

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

Podle formy vylučovaného odpadního dusíku (**obr. 1**) dělíme živočichy na:

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

4.1. Exkrece odpadních látek

Hlavním vylučovacím orgánem hmyzu jsou - Malpighické trubice (**obr. 2**). Jsou to jednoduché trubicovité žlázy, které ústí do zažívacího traktu zpravidla na rozhraní mezenteronu a proctodea. Jsou ektodermálního původu, nemají však kutikulu ani jí homologickou intimu. Malpighické trubice zpravidla volně plavou v hemocélu podél proctodea a jejich počet kolísá od několika kusů (ploštice) po asi 200 (saranče); chybí u mšic. Někdy jsou spojeny anastomózami. Jejich připojení na zažívací trakt zpravidla označuje hranici mezi středním a zadním střevem (**obr. 2**). Jsou tvořeny jednovrstevným epitelem s velkými buňkami v podobě plástu, na kterých se nachází tyčinkovité nebo kartáčkovité útvary - mikroklky, mikrovilli. Buňky Malpighických trubic obsahují velké množství mitochondrií, protože jsou metabolicky velmi aktivní. Na povrchu trubic může být slabá vrstva svaloviny zajišťující pohyb (**obr. 2 a 3**).

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

Proces tvorby moči

Každá Malpighická trubice se skládá z horního, distálního (průsvitného) konce a dolního proximálního (nepřůsvitného) konce (**obr. 4**). 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. Hlavním exkrečním produktem je - kyselina močová, která vzniká z různých dusíkatých zdrojů (**Obr. 5**). Primární moč obsahuje 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) (**Obr. 5**), hypoxantin a samozřejmě vodu. Samotná kyselina močová se vylučuje jako taková nebo ve formě solí (draselných, sodných).

Obecně má primární moč má vysoký obsah K^+ a hlavně Cl^- iontů, naopak obsah Na^+ je relativně nižší. Některé látky se do lumenu Malpighických trubic dostávají aktivním transportem (**Obr. 6**) za spotřeby energie z ATP - jsou to kyselina močová, K^+ ionty, které pak zajišťují gradient osmotického tlaku odpovědný za pasivní přesun vody, dále pak prolin (později se využívá jako energetický zdroj v rektálních buňkách), nemetabolizovatelné a toxické látky. Naopak Cl^- ionty (elektrická rovnováha), cukry a aminokyseliny jsou filtrovány pasivně. Jak pasivní, tak i aktivní transport se děje buď transcelulární dráhou přes buňky nebo paracelulární dráhou mezi buňkami Malpighických trubic. Paracelulární cesta je pomalejší, protože jednotlivé buňky jsou spojeny desmozomy, které významně snižují permeabilitu, a také proto, že celková plocha buněk je daleko větší než plocha jejich spojů.

Primární moč postupuje směrem do proximální části Malpighických trubic a cestou se dále modifikuje odčerpáváním vody, iontů (**viz obr. 4**) (především draselných a sodných, které se resorbují jako hydrogenuhličitan) a cukrů. Vzniká tak zakalená suspenze - definitivní moč. Urát je v ní vysrážen (nepřůsvitná část) a postupuje dále do zadního střeva. Zde se obsah Malpighických trubic míjí 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, ovšem za značné spotřeby energie ATP.

U sladkovodního hmyzu se však chloridové buňky mohou nacházet nejen ve střevě, ale i v epidermis, a to buď izolovaně nebo ve skupinách (**obr. 7**). Pro chloridové buňky jsou charakteristické hluboce vnořené útvary plasmatické membrány a velké množství mitochondrií někdy na tyto membrány navázaných. Kutikula na povrchu buňky bývá perforována nebo např. u jepic kryta pouze epikutikulou o tloušťce 0,5 μm .

U Trichopter se chloridové buňky shlukují dohromady a vytváří - chloridové epitelium umístěné na dorsálním povrchu některých abdominálních segmentů. U larev komárů tvoří epitelium struktury zvané anální papily (**obr. 7**). Jejich velikost značně kolísá v nepřímé závislosti na koncentraci iontů ve vodě. Pokud např. chováme larvy komára *Culex* ve vodovodní vodě, která má obecně velmi nízký obsah chloridových a sodných iontů (pod 6 ‰), tak dojde ke zvětšení těchto papil a ty jsou schopny svou zvýšenou činností udržet koncentraci těchto iontů v hemolymfě na odpovídající úrovni. Teprve po přemístění pokusných larev do destilované vody dojde k poklesu iontů v hemolymfě.

Řízení exkrece a osmoregulace

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

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

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

4.2. Kryptonefrický systém

U některých zástupců Coleopter, Lepidopter a Hymenopter se vytváří exkrecně osmotické zařízení zvané - kryptonefrický systém (**obr. 8**), který zajišťuje téměř úplnou dehydrataci a iontovou reabsorpci výkalů a umožňuje přežití těchto zástupců v extrémně suchých podmínkách (zrniny uložené v silu, vysušené kůže atd). Mechanismus funkce kryptonefrického systému spočívá v tom, že distální konce Malpighických tubic jsou v kontaktu s rektální stěnou prostřednictvím - perinefrické membrány. Toto spojení umožňuje transport iontů - převážně KCl - a jejich akumulaci v Malpighických tubicích, což vytváří silný osmotický gradient, který vychytává vodu z perinefrického prostoru i samotného rekta. Takto získaná tekutina pak prochází do proximální části Malpighických tubic, kde se dostává do hemolymfy nebo se recykluje v rektu.

Kryptonefrický systém dokonce umožňuje využívat vodu ze vzdušné vlhkosti v rektu, což je nejlépe prozkoumáno u larev potemníka *Tenebrio molitor* (**obr. 9**).

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

- suchozemský hmyz - (**obr. 10**) produkce primární moči závisí na aktivním transportu draselných (někdy i sodných) iontů do Malpighických tubic následovaném pasivním pohybem aniontů, převážně chloridových, z důvodů ustavení elektrické rovnováhy. Přímá

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

- *sladkovodní hmyz* - (**obr. 11**) má tendenci ztrácet soli z těla do hypotonického prostředí přes permeabilní kutikulu. Sodné, draselné a chloridové ionty jsou reabsorbovány v rektu, voda se vylučuje. Výsledkem je pak hypotonická moč. Sůl je získávána potravou a také vychytáváním análními papilami.

- *slanovodní hmyz* - (**obr. 11**) žije v hypertonickém prostředí (ve slaných jezerech někdy v silně hypertonickém), musí tedy čelit ztrátám vody osmotickou cestou a nadměrnému příjmu solí, které získává jak s vodou, tak i s potravou. Tomu čelí produkcí hypertonické moči s vysokým obsahem sodných, draselných, hořečnatých i chloridových iontů.