

Evoluce vylučovací soustavy

Funkce

- odstranění škodlivých látek a odpadních produktů metabolismu z těla
- udržování objemu tělesných tekutin, optimální koncentrace látek
- osmoregulace

Funkce

Osmoregulace: udržování konstantního množství vody a iontů v těle pro zajištění stabilního prostředí pro metabolické reakce

- Ve slané vodě (izotonické prostředí): samovolná difúze vody a iontů mezi prostředím těla a okolím dle koncentrace
- Ve sladké vodě (hypotonické prostředí): voda neustále přitéká do těla, kde je vyšší koncentrace rozpustných látek -> potřeba aktivně vylučovat vodu z těla a transportovat ionty z prostředí do těla
- Na souši: výparem, dýcháním a vylučováním z těla odchází voda i ionty -> potřeba mechanismů na úsporu vody a přeměnu NH_3 na méně toxické sloučeniny

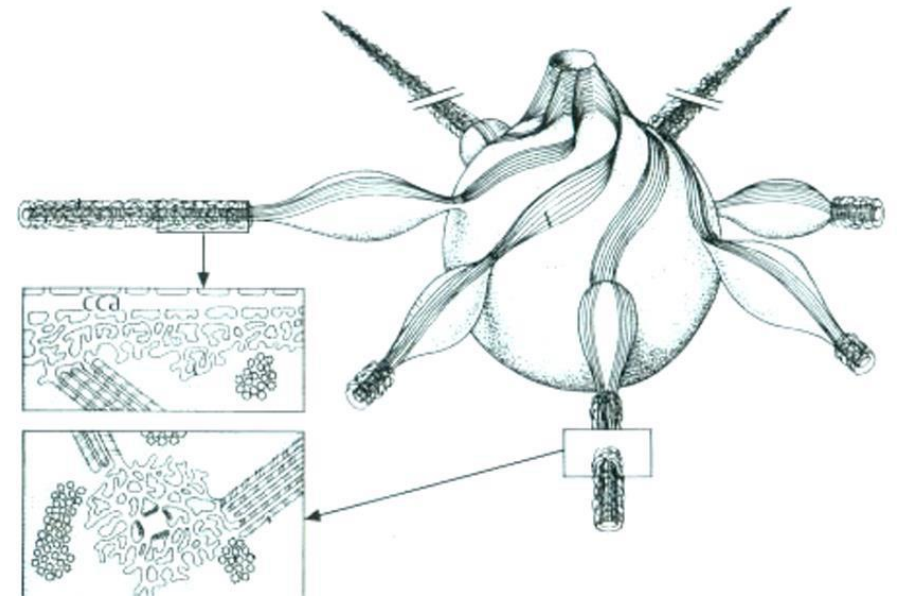
Funkce

Odpadní produkty:

- Primární odpadní produkt: **amoniak NH_3**
 - vedlejší produkt metabolismu aminokyselin, nutné se vyhnout akumulaci-pro buňky toxický i v malých koncentracích
 1. čistý NH_3 rozpustný v H_2O -difúze povrchem těla, mořští živočichové ve výkalech, moči-amonotelní živočichové
 2. přeměna na méně toxické sloučeniny:
 - močovina-rozpustná v H_2O , ureotelní živočichové (Mollusca, Pancrustacea, Ambulacraria)
 - kyselina močová-hustá pasta, nerozpustná v H_2O , urikotelní (Gastropoda, Arthropoda)
 - guanin
- Využitelné látky v nadbytečné koncentraci
- Nosiče látek vylučovaných z těla
- Metabolity, cizorodé látky (alkaloidy, toxiny, léky), zplodiny

„Protista“

- Difúze přes povrch buňky (mořští)
- Kontraktilní vakuoly a exocytóza (sladkovodní)
 - osmoregulační= pulsující, exkreční vakuoly
 - hromadění tekutiny a poté prasknutí povrchu buňky
 - běžně jsou přítomné i u sladkovodních prvoků
 - u nálevníků (Ciliophora) mají složitou a charakteristickou stavbu, hromadění tekutiny ve sběrných kanálcích, vyprazdňování se děje aktivním stahem vakuoly, vyloučení vyvrhovacím otvorem



Bazální: „Porifera“, Placozoa, Cnidaria, Ctenophora

- Žádné vylučovací orgány nebo struktury
- Difúze odpadních produktů na buněčné úrovni



Bilateria

pravé vylučovací orgány pouze u Bilateria (kromě bazálních Acoelomorpha, Chaetognatha)

2 hlavní principy

- Aktivní transport a ultrafiltrace-buďto kombinace nebo pouze aktivní transport
 1. **Ultrafiltrace:** probíhá mezi dvěma oddíly s tekutinou (roli hrají tělní dutiny), tekutina z tkání je dovnitř tubulu hnána hydrostatickým tlakem, filtrace přes mimobuněčnou hmotu- její vlákna zadrží větší částice (proteiny) a prochází malé molekuly (voda, ionty, močovina)
- filtrovaná tekutina – primární moč, po modifikaci – sekundární moč
 2. **Aktivní transport:** sekrece a resorpce látek buňkami, energeticky nákladnější, dochází k reabsorpci vody, soli a dalších potřebných živin

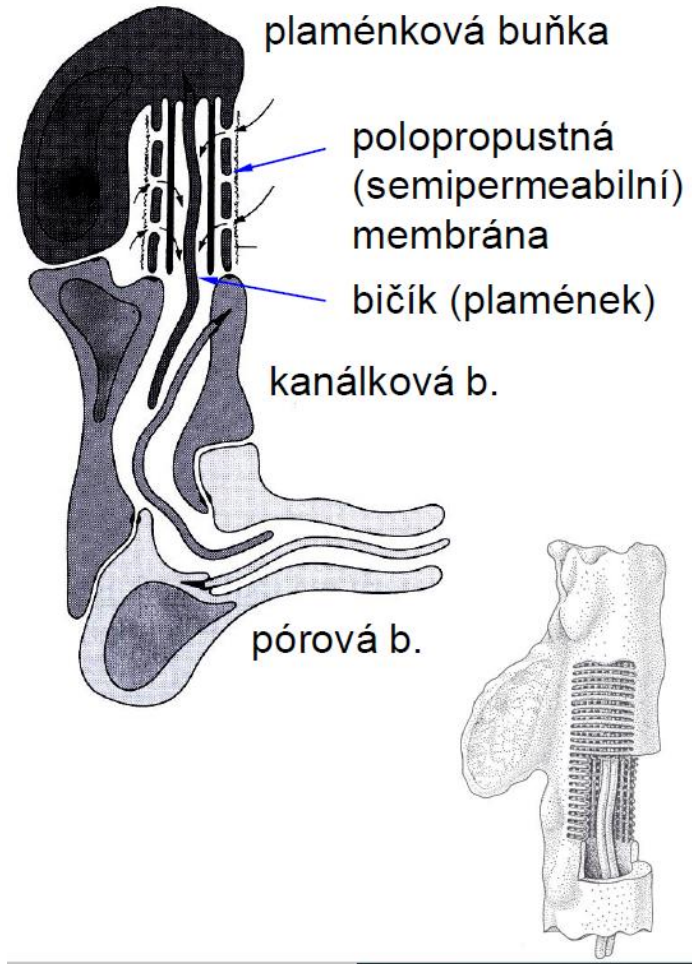
Eubilateria-novinky

První vylučovací orgány – nefridia (tubulární):

- Primárně vznikla kvůli osmoregulaci ve sladké vodě, sekundárně využívána k vylučování
1. Protonefridia: ektodermální původ
uzavřená
jen u prvoústých a u larev
u prvoústých slouží i jako gonodukty
 2. Metanefridia: mezodermální původ
otevřená do célomových dutin
célomová tekutina je už primární moč
filtrována přes podocyty
může sloužit k odvodu gamet z coelomu
- u některých skupin vylučovací orgány založené pouze na aktivním transportu – Malpighiho trubice, exkreční orgány hlístic

Protonefridia

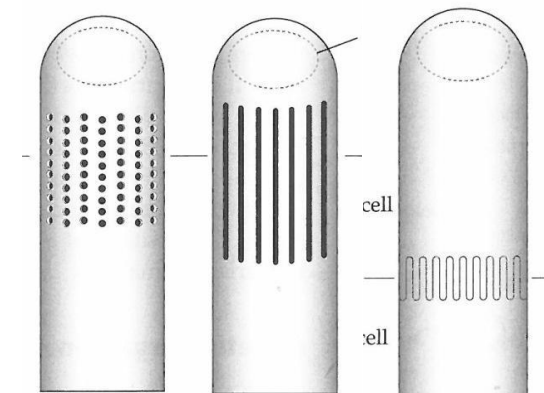
protonefridium



- původní, jednodušší, uzavřené
- živočichové bez pravého céloemu a larvy

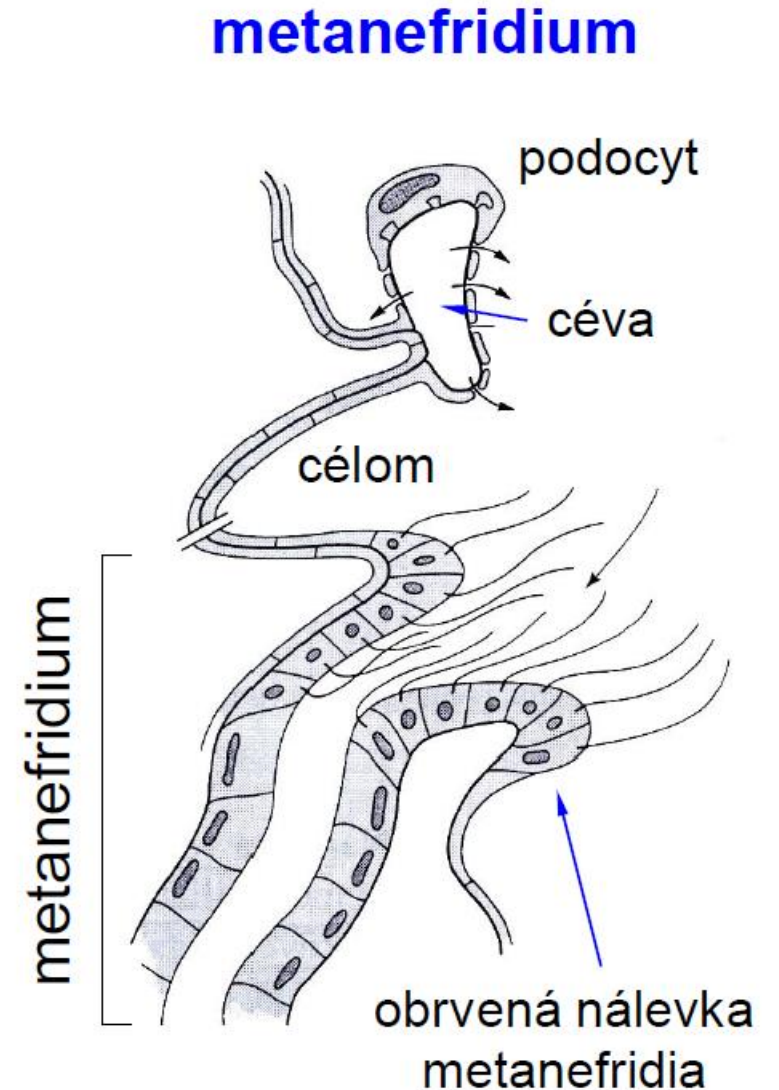
Stavba:

- terminální buňka s bičíky (plaménková buňka, solenocyt) ultrafiltrace probíhá: přes póry, štěrby nebo na kontaktu terminální a kanálkové buňky, kolem mimobuněčná hmota-bariéra, filtrace kmitání bičíků terminální buňky v dutině pohání filtraci
- vývodný kanál (nephridioduct, kanálková buňka)-resorpce látek
- vylučovací pór (nephridioporus, pórová buňka)-kanálek ústí pórem na povrch těla



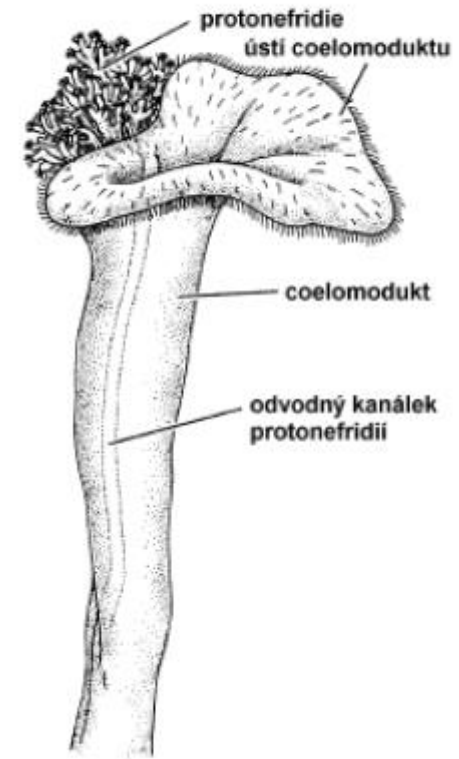
Metanefridia

- vznik z protonefridií
 - otevřené do célokové dutiny
 - živočichové s pravým célomem a uzavřenou CS
 - Stavba: specializované buňky-podocyty: obvykle obalují cévu kolem nich mimobuněčná hmota- ultrafiltrace do célova
- obrvená nálevka (nefrostom)-řasinky kmitají, nasávání primární moči do odvodného kanálku (nefridiodukt)
->resorpce a sekrece->vznik sekundární moči
ústí nefridioporem na povrch



Nephromixia

- urogenitální systém
- nefridia a s nimi splývají coelomodukty - vylučování pohlavních buněk
- protonephromixium nebo metanephromixium



Protonefridia

Table 9.1 Characteristics of terminal cells in protonephridia of bilaterian animals. Table includes number of cilia, number of microvilli directed into the lumen of the terminal cell, and the shape of the filtration site.

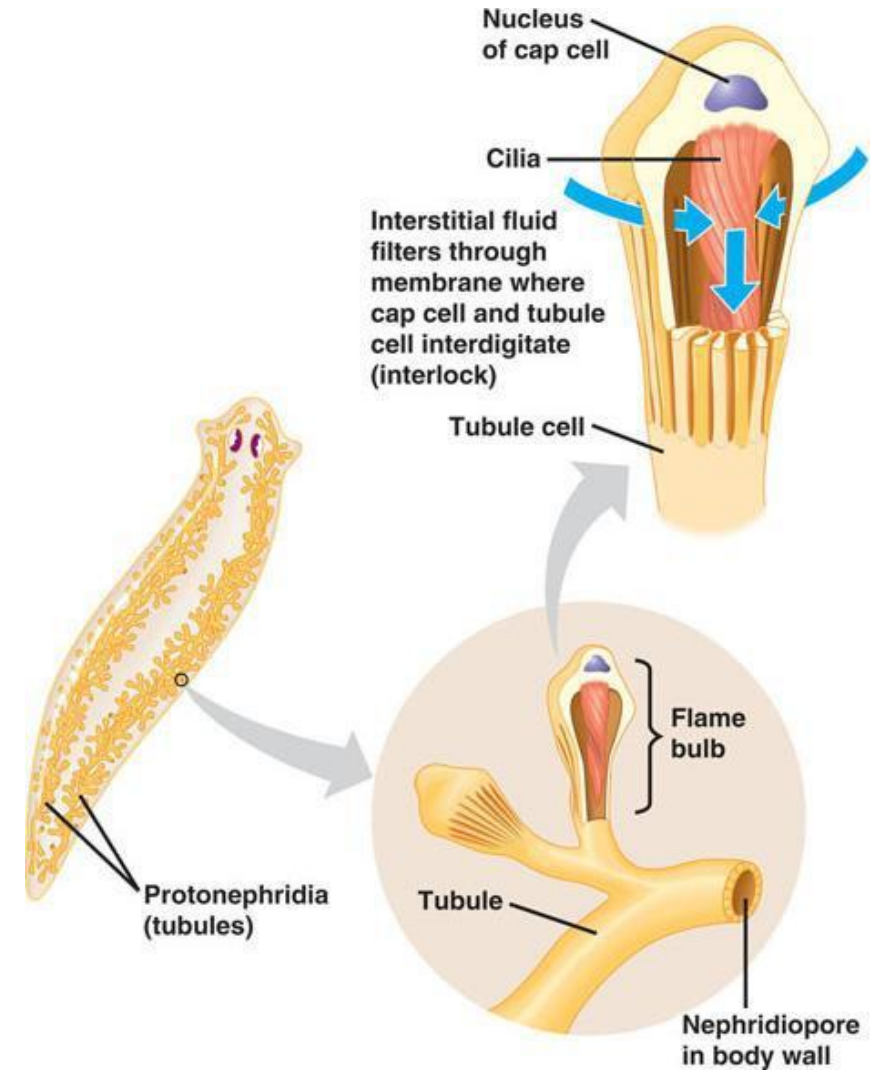
	Cilia	Microvilli	Filtration site	Selected references
Gastrotricha Macrodasyida	1	8	Pores or slits	Teuchert 1973, Neuhaus 1987, Ruppert 1991
Gastrotricha Chaetonotida, Paucitubulatina	2	16	Pores or slits	Brandenburg 1962, Kieneke et al. 2007
Loricifera	1	9	Microvilli	Kristensen 1991
Kinorhyncha	2	Many	Microvilli	Neuhaus 1988, Kristensen & Hay-Schmidt 1989, Kristensen & Higgins 1991
Priapulida , larva	1	Many	Between attaching terminal cells	Lemburg 1999
Priapulida , adult	Many	Many		Kümmel 1964, Storch & Alberti 1986, Lemburg 1999
Platyhelminthes Catenulida	2	Varying number	Slits	Ehlers 1985a, 1994c
Platyhelminthes Rhabditophora	4 or more	–	Slits or 2-cell weir	Ehlers 1985a
Gnathostomulida	1	8	Slits	Lammert 1985
Limnognathia	1	9–10	?, probably microvillar weir	Kristensen & Funch 2000
Eurotifera	2 to many	Few to about 20	Slits	Clément & Wurdak 1991, Ahlrichs 1995
Seisonidea	Many	–	Pores	Ahlrichs 1993b
Acanthocephala	Many	–	Probably pores leading into spongy system	Dunagan & Miller 1986a, b, 1991
Symbion	8–9	Many	?	Funch 1996
Nemertini	Many	Many	Meandering slits	Bartolomaeus 1985, 1988, Turbeville 1991
Kamptozoa	Many	Many	Meandering slits between adjacent terminal cells	Franke 1993
Mollusca , larva	Many	Many	Slits	Brandenburg 1966, Bartolomaeus 1989a
Echiura , dwarf male of <i>Bonellia</i>	Many	Absent	Porous system of terminal cell	Schuchert 1990
Annelida Polychaeta, larvae	1–many	Many	Slits	Smith & Ruppert 1988 Bartolomaeus & Ax 1992
Annelida Polychaeta, adults	1–many	Many	ECM between microvilli	Smith & Ruppert 1988
Annelida Myzostomida	6–9	10 per cilium	Slits	Pietsch & Westheide 1987
Phoronida , larva	1	7–9	Slits	Bartolomaeus 1989c

Lophotrochozoa

Platyhelminthes:

pouze protonefridia, různé tvary, primárně slouží jako osmoregulační orgány, většina zplodin je vyloučena difúzí přes tělní povrch

- Catenulida (řetěznatky): nepárová (ostatní 1-více párových)
 - Rhabditophora: mnoho párů protonefridií s brvami, propojených exkrečními kanálky po stranách těla
- více kanálků (Tricladida), dva (Trematoda), čtyři - pár dorsálních a pár ventrálních v každém článku propojených transverzálním kanálkem (Cestoda)
- nefridioporů hodně (Tricladida), jeden za močovým měchýřem (Trematoda), dva na posledním článku (Cestoda)



Gastrotricha: protonefridia

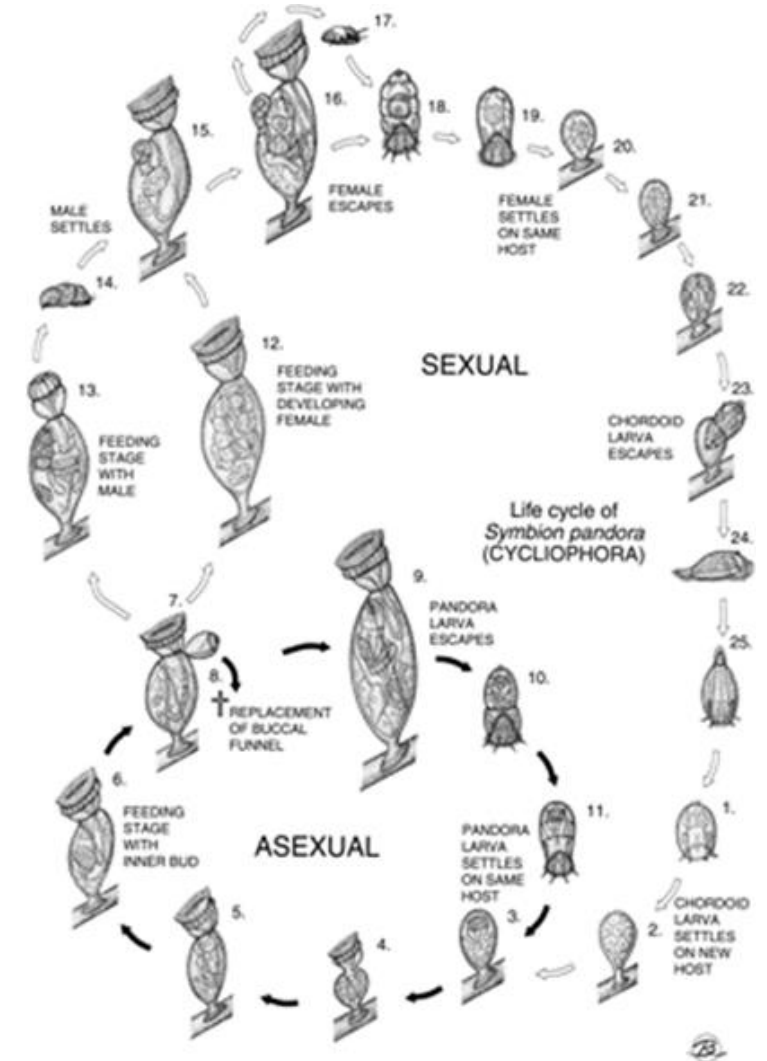


Entoprocta (Kamptozoa):

mořské druhy jeden pár protonefridií, jediný sladkovodní druh *Urnatella gracilis* párový systém větvených kanálků a mnoha terminálních orgánů složených ze 2 terminálních buněk



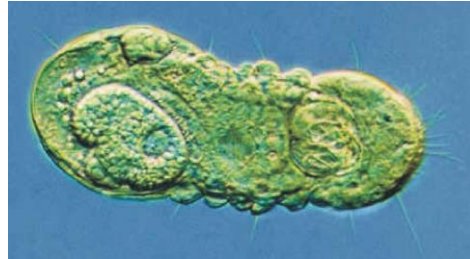
Cycliophora: vylučovací orgány nalezeny pouze u pandora larvy, 1 pár protonefridií



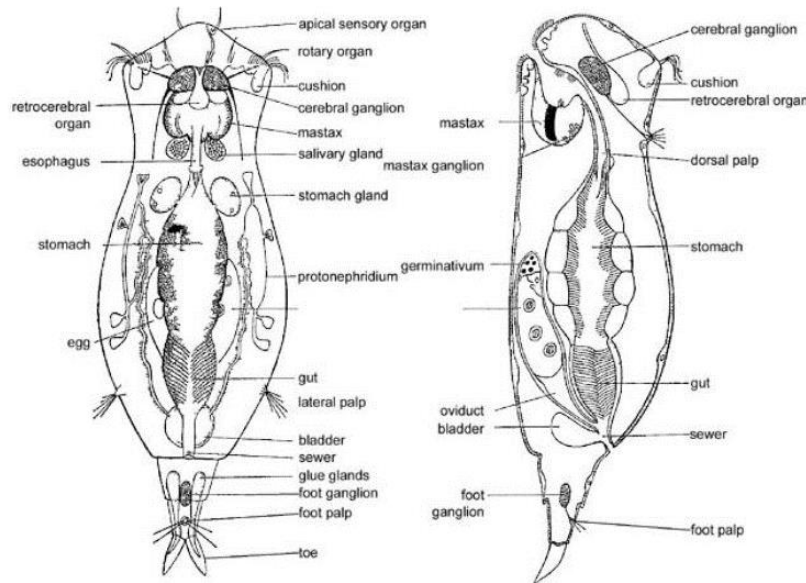
Gnathostomulida:
1-5 párů protonefridií



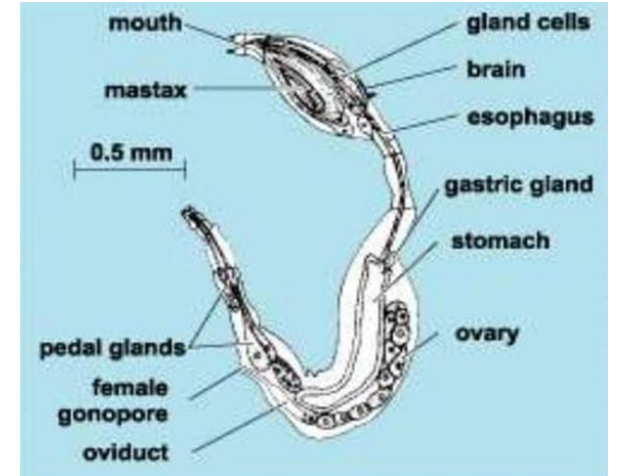
Micrognathozoa:
Limnognathia maerski
2 páry protonefridií



„Rotifera“:
Párová protonefridia
po stranách těla ústící
do močového měchýřku



Seisonidea:
1 pár protonefridií



Acanthocephala:
u většiny chybí, protonefridia pouze
u taxonu Archiacanthocephala (bazální
pozice, sekundární ztráta?), ústí do
gonoduktů – urogenitální systém



Lophotrochozoa

Mollusca:

Larvy: pár protonefridií

Dospělci: **perikardiodukty** (VS metanefridiálního typu)

- filtrace přes podocyty z hemocelu do céloму

= perikardu

- perikardiodukty vedou z célomu, rozšiřují se, vznikají velké útvary někdy nazývané ledviny

- ústí exkrečním pórem do plášťové dutiny

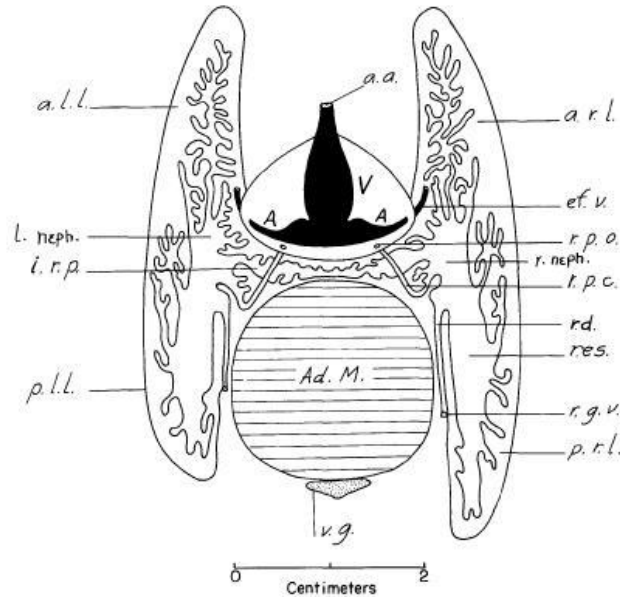
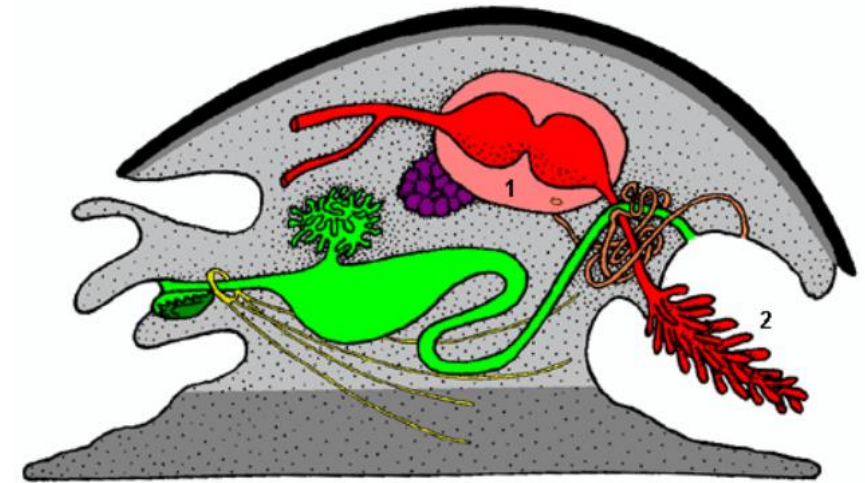
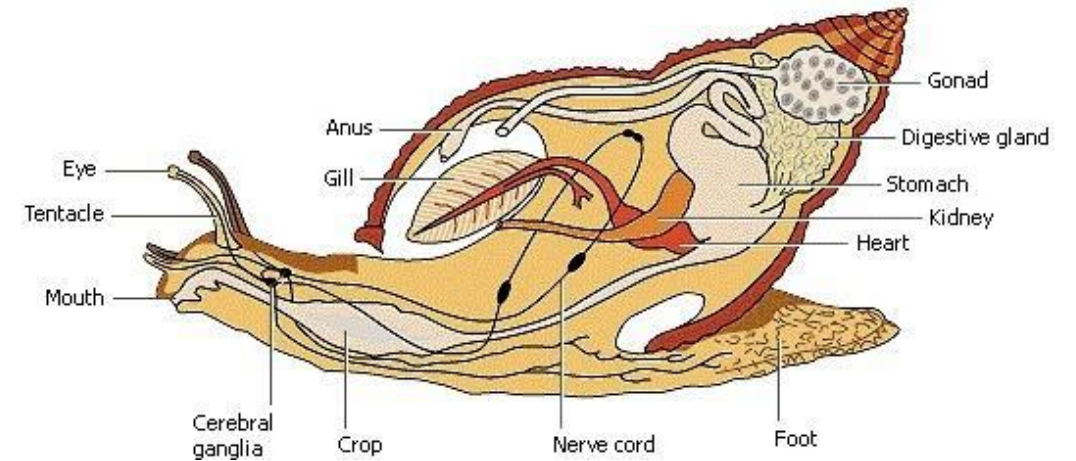


FIGURE 244.—Diagram of the excretory system of *C. virginica* based on examination of a series of transverse sections. Viewed from the anterior side. Gonads and their ducts, blood vessels, and blood sinuses are not shown. The pericardium wall is dissected and pulled down. A—auricle; a.a.—anterior aorta; Ad.M.—adductor muscle; a.l.l.—anterior left limb; a.r.l.—anterior right limb; ef.v.—efferent vein; i.r.p.—internephridial passage; l.neph.—left nephridium; p.l.l.—posterior left limb; p.r.l.—posterior right limb; r.d.—renal duct; r.neph.—right nephridium; res.—reservoir; r.g.v.—reno-gonadal vestibule; r.p.c.—reno-pericardial canal; r.p.o.—reno-pericardial opening; V—ventricle; v.g.—visceral ganglion.

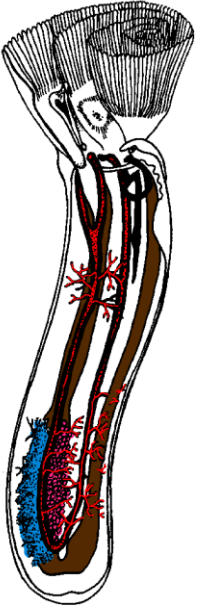


Bivalvia

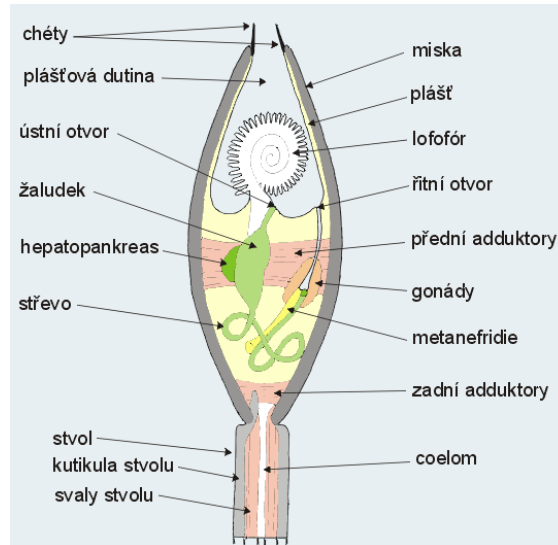
Lophotrochozoa

Brachiozoa: dospělci metanefridia

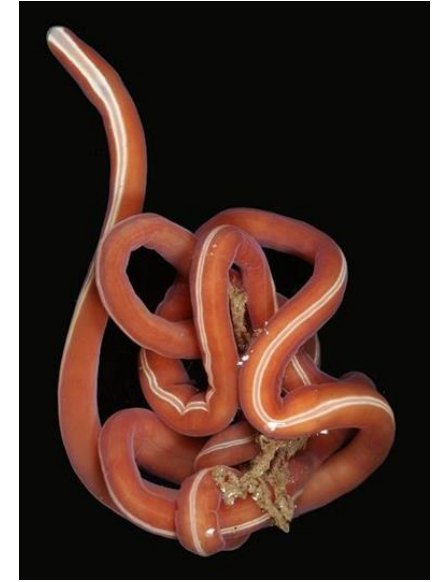
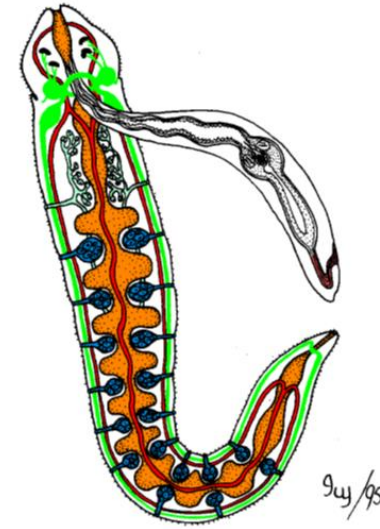
- Phoronida (chapadlovky)- larvy protonefridia, dospělci pár metanefridií, nálevka v metacelu, exkreční pór v blízkosti vývodu TS



- „Brachiopoda“-metanefridia



Nemertea: modifikovaná protonefridia napojená na CS, jeden nebo více párů



Sipuncula:

1 nebo 2 metanefridia



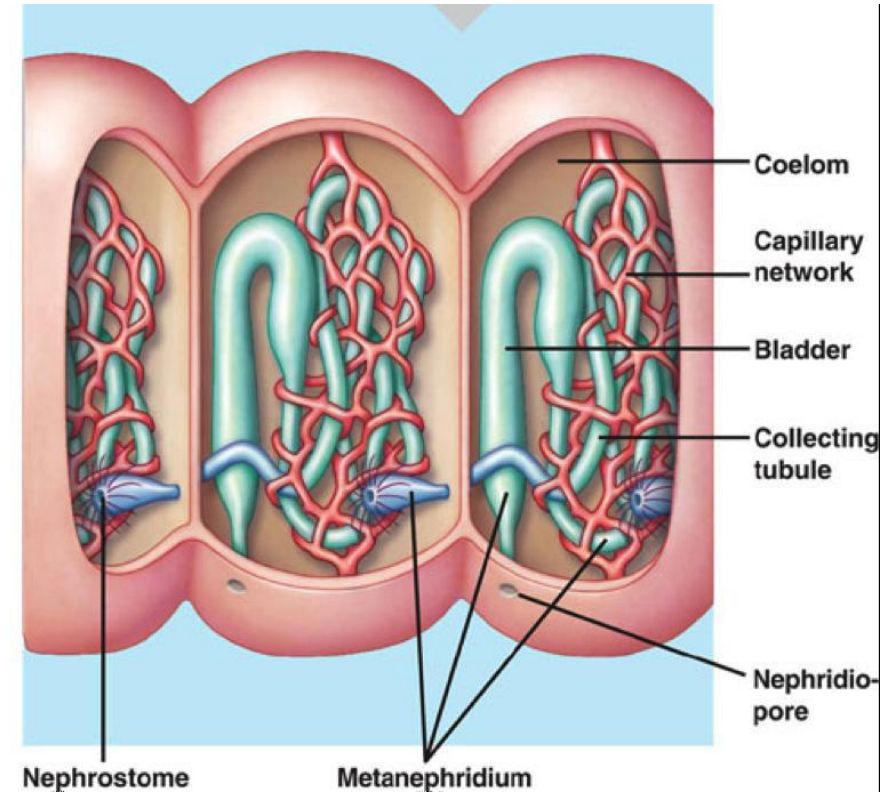
Lophotrochozoa

Annelida:

velká diverzita

Obecně:

- trochoforové larvy: jeden pár protonefridií (často zachovány u dospělců jako „hlavová ledvina“ v prostomiu)
- Dospělci: metanefridia
- podocyty v cévní stěně, filtrace do coelomu
- obrvený nefrostom v zadní části článku
- kanálek prochází septem do článku následujícího, stáčí se do smyček
- rozšířená část trubice (močový měchýř) ústí na ventrální straně těla



- Echiurida: protonefridie u mikroskopického samečka *Bonellia viridis*, dospělci metanefridia
- Clitellata: v každém segmentu 1 pár metanefridií (kromě prvního a posledního), u embryí protonefridia (dříve než se formuje célo a CS)

Ecdysozoa: Nematoida:

Nematoda:

nefridia chybí

- **renetové (exkreční, kožní) žlázy** – u většiny zástupců, jednobuněčné, ústí na ventrální straně

- **exkreční kanálky** – jen u Chromadorea, jedna velká buňka tvaru H

- aktivní transport, nebo difúze povrchem těla



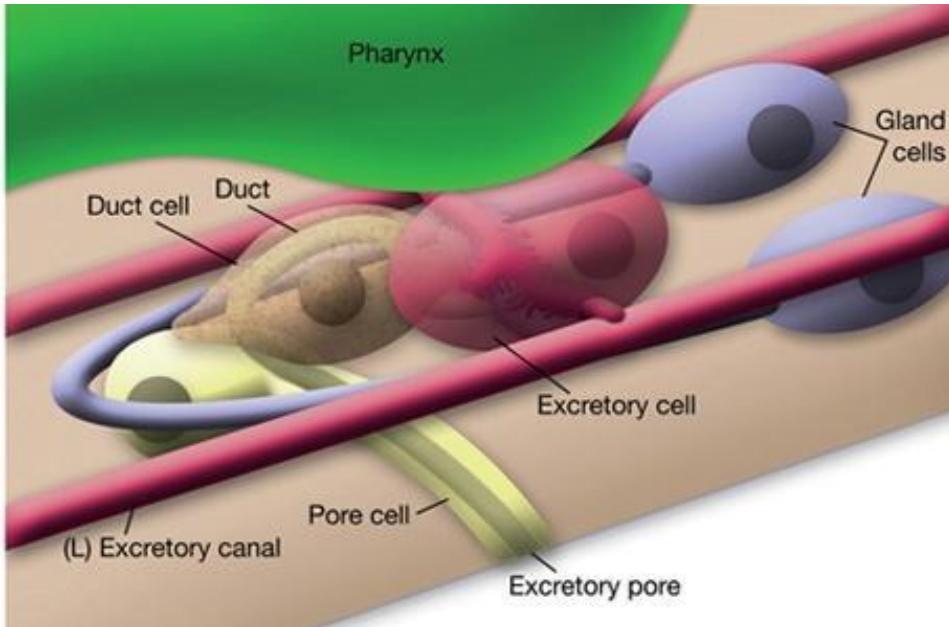
Loricifera:

protonefridia



Kinorhyncha, Priapulida: protonefridia, více terminálních buněk splývá v terminální orgán

U Priapulida se spojuje vývodný kanál a gonodukt -> protonephromixium (urogenitální systém)



Ecdysozoa:

Arthropoda

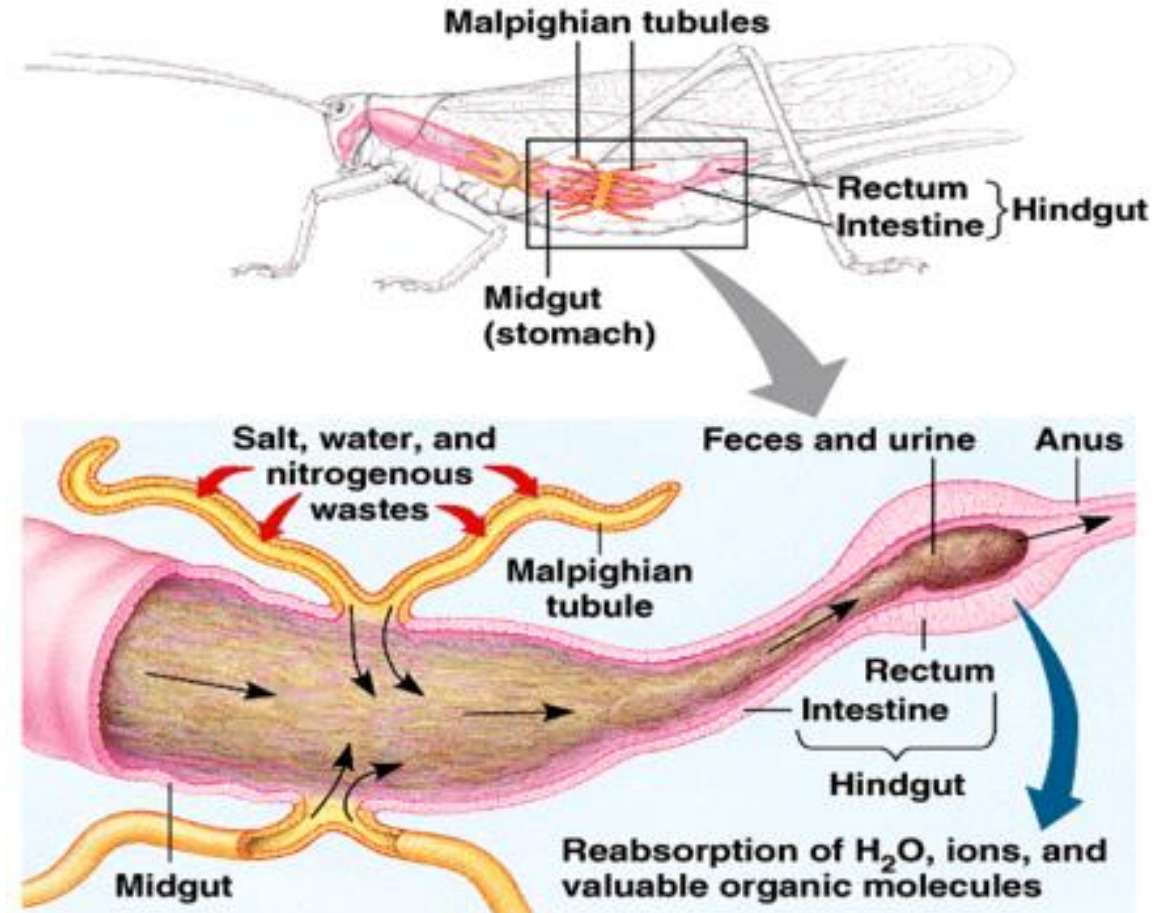
1) metanefridiálního typu (modifikace metanefridií)

- označovány podle lokalizace:
coxální žlázy: ústí na bázi hrudních končetin (Arachnida)
maxilární žlázy: ústí na bázi 2.páru čelistí („Crustacea“, Myriapoda)
antenální žlázy: ústí na bázi 2.páru tykadel („Crustacea“)
labiální žlázy: ústí na labiu (Entognatha)

2) Malpighiho trubice (= malpighické žlázy)
- ústí do TS (Arachnida, Ectognatha)

3) nefrocyty v mixocelu
- depoziční fce (Arachnida, Ectognatha)

4) vylučování povrchem těla
- u vodních organismů, přes málo sklerotizované části těla – končetiny, žábra



Arthropoda



Pycnogonida: VS chybí



•Xiphosura: 4 páry coxálních žláz



•Arachnida: pár coxálních žláz, obvykle 1-2 páry Malpighiho trubic, orgány s depoziční funkcí – Araneida, Ophilionida



Myriapoda:

pár Malpighiho trubic, pár maxilárních žláz



Pentastomida: VS chybí

„Crustacea“:

- maxilární žlázy:

Branchiopoda, Branchiura, Isopoda, Cephalocarida, Remipedia, Mysidacea

- antenální žlázy:

Decapoda, Amphipoda, Isopoda, Mysidacea, Copepoda, Ostracoda

- u drobných korýšů vylučování povrchem končetin

Hexapoda:

- Entognatha, „Thysanura“ – labiální žlázy, redukce Malpighiho trubic

- Pterygota: Malpighiho trubice, obvykle mnoho (až 150 u švábů)

- modifikace VS podle typu potravy nebo prostředí – např. kryptonefrický systém (brouci) – zadržování vody v suchém prostředí, filtrační komora (Hemiptera) – vylučování přebytečného množství vody z tekuté potravy



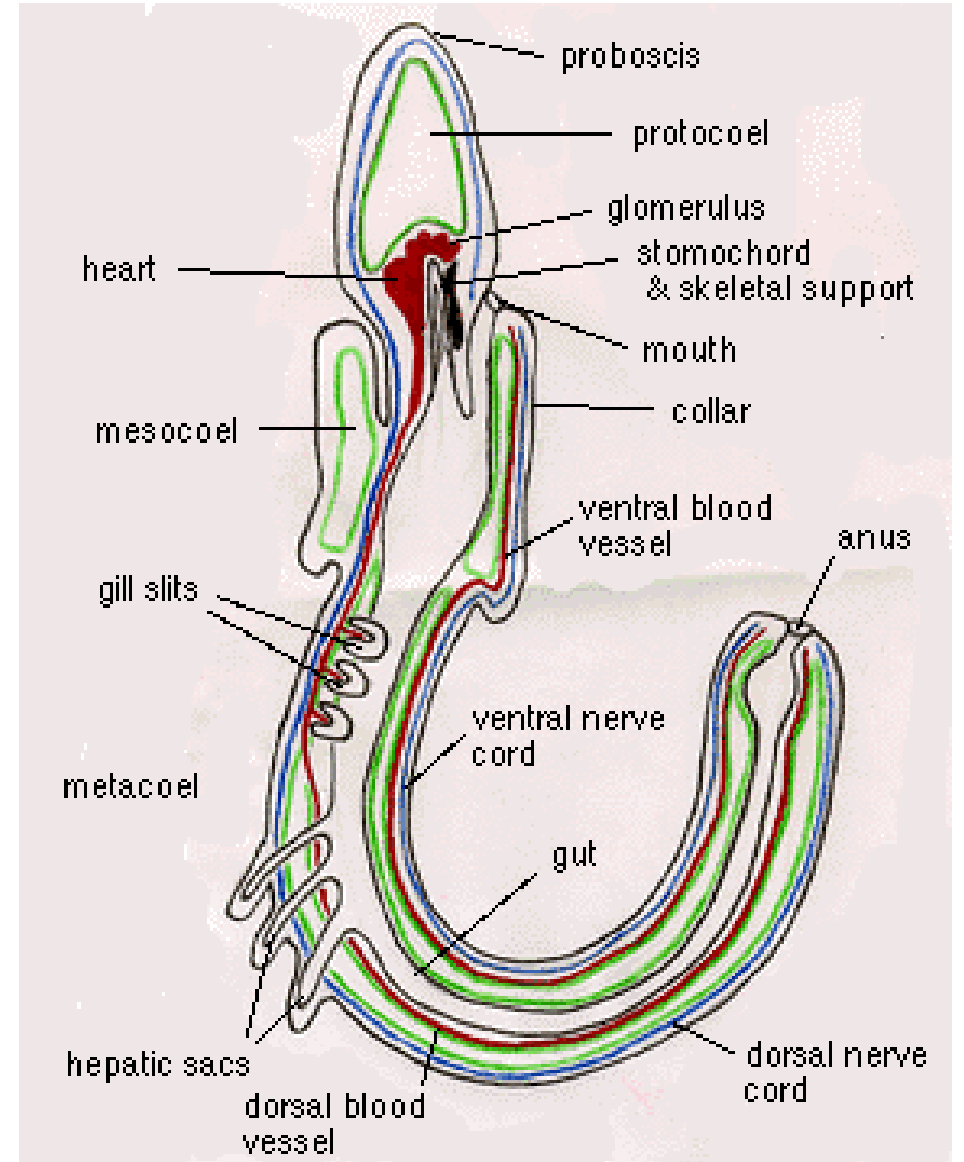
Deuterostomia

Hemichordata (polostrunatci)



VS typu metanefridií, u larev i dospělců

- těsně spjato s CS: přední část srdce = glomerulus – četné záhyby s podocyty ve stěnách
- filtrace krve poháněna kontrakcemi srdce – vzniká primární moč v lumenu protosomia
- vstřebávání látek okolními tkáněmi (tedy i funkce zásobovací) – vzniká sekundární moč
- sek. moč odchází kanálkem (= samotné metanefridium) přes hydropór z těla
- homologické s axiálním orgánem ostnokožců



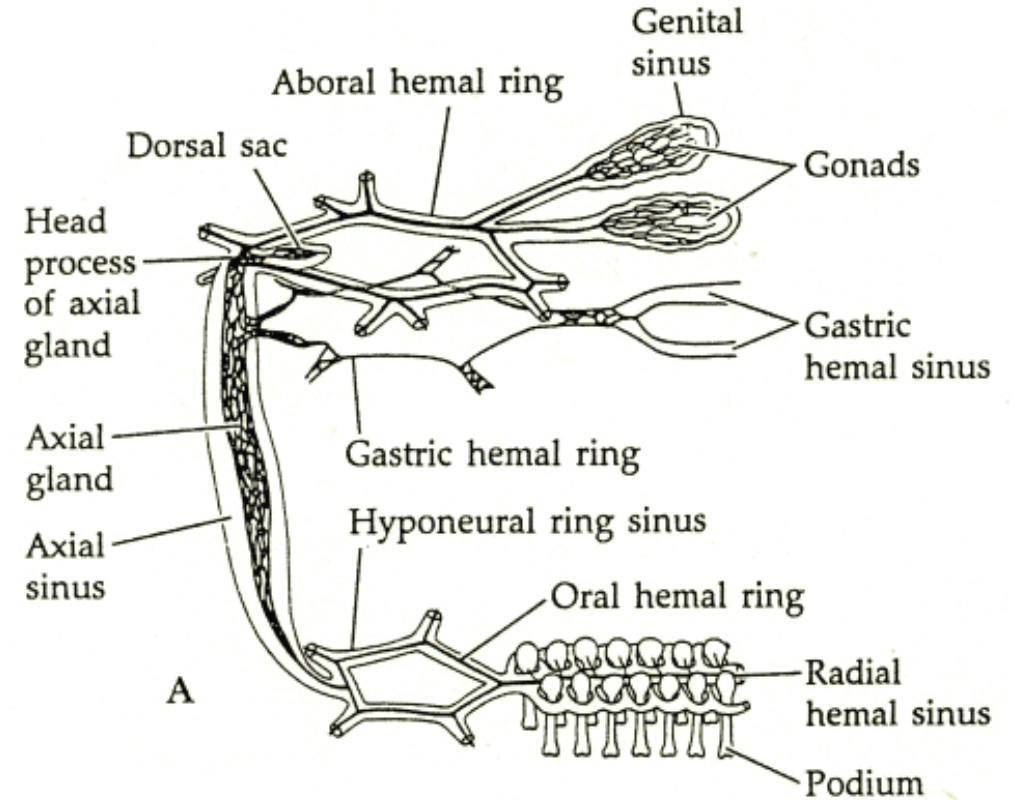
Deuterostomia




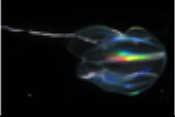
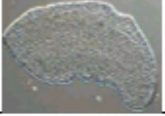



Echinodermata (ostnokožci)





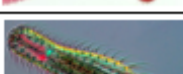
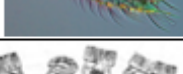








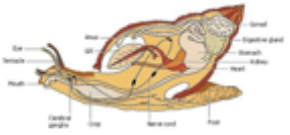







axiální orgán – modifikovaná metanefridia

- v embryogenezi vzniká spolu s pseudohemální soustavou z levého protocelu
- stavba: axiální žláza, tj. céva pseudohemálního systému, uložena podél kamenného kanálku v axiálním sinu, tj. původní protoceol
- filtrace z axiální žlázy do axiálního sinu, exkrety odchází hydroporem
- celómocyty – fagocytóza škodlivin, po naplnění odchází z těla
- vylučování i povrchem podíí a u sumýšů povrchem těla










taxon		způsob vylučování	
	"Protista"	difúze povrchem těla, pulzující vakuoly	
	Metazoa		
	"Porifera"	difúze povrchem těla	
	Cnidaria	difúze povrchem těla	
	Ctenophora	difúze povrchem těla	
	Placozoa	difúze povrchem těla	
	Bilateria	nefridia	
	Acoelomorpha	difúzí povrchem těla	
	Eubilateria		
	Protostomia	protonefridia i metanefridia	
	Chaetognatha	difúze povrchem těla	
	Lophotrochozoa		
	Platyhelminthes	protonefridia	


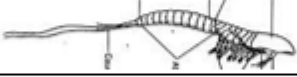








taxon		způsob vylučování	
	Catenulida	protonefridia	1 nepárové
	Rhabditophora	protonefridia	mnoho párů po stranách těla, propojené exkrecními kanálky
	Tricladida	protonefridia	více exkrecních kanálků, větvená struktura, mnoho nefridiopórů
	Trematoda	protonefridia	2 exkrecní kanálky, močový měchýř, 1 nefridiopór na konci těla
	Cestoda	protonefridia	4 exkrecní kanálky, 2 nefridiopóry na konci těla
	Gastrotricha	protonefridia	1-9 párů
	Entoprocta	protonefridia	pár
	Cycliophora	protonefridia	pár, pouze u larev
	Gnathostomulida	protonefridia	1 až 5
	Micrognathozoa	protonefridia	2
	Syndermata		
	"Rotifera"	protonefridia	pár po stranách těla, složitá stavba, syncytiální, močový měchýř
	Acanthocephala	protonefridia	jen u jednoho řádu, syncytiální, urogenitální systém

taxon		způsob vylučování	
	Mollusca	perikardiodukty (metanefridia), protonefridia u larev	perikard - perikardiodukty (ledviny) - plášťová dutina
	Gastropoda	perikardiodukty (metanefridia), protonefridia u larev	1
	Bivalvia	perikardiodukty (metanefridia), protonefridia u larev	2
	Cephalopoda	perikardiodukty (metanefridia)	
	Nautiloidea	perikardiodukty (metanefridia)	4
	Coleoidea	perikardiodukty (metanefridia)	2
	Brachiozoa		
	Phoronida	metanefridia, protonefridia u larev	pár, metacel - mesocel, odvod gamet
	"Brachiopoda"	metanefridia	1-2 páry, célom - plášťová dutina, odvod gamet
	Nemertea	protonefridia	napojeny na CS, přední část těla, nefridiopór laterálně

taxon		způsob vylučování	
	Sipuncula	metanefridia	1 až 2
	Annelida	metanefridia, protonefridia u trochofory	pár v každém článku (kromě prvního a posledního), célom - nefrostom - nefridioduct - močový měchýř - nefridiopor ventrálně
	Hirudinida	metanefridia	nefrostom proniká do laterálních célomových chodeb
	Myzostomida	protonefridia	5 párů
	Ectoprocta	povrchem těla, hnědé těleso	hnědé těleso - depoziční funkce
	Ecdysozoa		
	Scalidophora	protonefridia	pár, urogenitální systém
	Nematoida		
	Nematomorpha	povrchem těla	
	Nematoda	exkretční kanálky, renetové (exkretční, kožní) žlázy	na principu aktivního transportu, renetové žlázy jednobuněčné, exkretční kanálek jedna buňka tvaru H, vyústění ventrálně

taxon		způsob vylučování	
	Enoplea	renetové (exkreční, kožní) žlázy	
	Chromadorea	exkreční kanálky, renetové (exkreční, kožní) žlázy	
	Panarthropoda		
	Onychophora	metanefridia	v každém článku pár, ústí samostatně u báze nohou
	Tardigrada	Malpighiho trubice	3, ústí do střeva
	Arthropoda		
	Pycnogonida	povrchem těla	
	Euchelicerata		
	Xiphosura	coxální žlázy	4 páry, ústí na bázi kráčivých končetin
	Arachnida	coxální žlázy, Malpighiho trubice, orgány s depoziční fci	pár c. x. na ústí různých párů kráčivých končetin, 1-2 páry M.t., depoziční fce.: nefrocyty, guanocyty, záhyby TS
	Myriapoda	maxilární žlázy, Malpighiho trubice	pár m.ž., pár M. t.

taxon		způsob vylučování	
	Pancrustacea		
	Pentastomida	povrchem těla	
	"Crustacea"	maxilární žlázy, antenální žlázy, povrchem těla	m.ž.ústí na páru 2. páru maxil, a.ž. na bázi 2. páru tykadel; dýchání povrchem nohou u drobných korýšů
	Branchiura	maxilární žlázy	
	Branchiopoda	maxilární žlázy	
	Malacostraca	maxilární žlázy	
	Mysidacea	antenální žlázy, maxilární žlázy	
	Isopoda	antenální žlázy, maxilární žlázy	
	Amphipoda	antenální žlázy	
	Decapoda	antenální žlázy	
	Copepoda	antenální žlázy	

taxon		způsob vylučování	
	Ostracoda	antenální žlázy	
	Cephalocarida	maxilární žlázy	
	Remipedia	maxilární žlázy	
	Hexapoda	původně Malpighiho trubice	ústí do pyloru
	Entognatha	labiální žlázy	redukce M. t.
	"Thysanura"	labiální žlázy	redukce M. t.
	Pterygota	Malpighiho trubice	obvykle mnoho, modifikace a specializace - např. kryptonefrický systém, filtrační komora
	Deuterostomia	pouze metanefridiálního typu	
	Xenoturbellida	povrchem těla	
	Hemichordata	metanefridiálního typu	glomerulus - protosoma - hydropór
	Echinodermata	axiální orgán (metanefridiálního typu)	axiální žláza v axiálním sinu - hydropór

Zdroje

- Schmidt-Rhaesa, A. 2007: *The Evolution of Organ Systems*. Oxford University Press, New York, 358 pp.
- přednášky Fylogeneze a diverzita bezobratlých (prof. RNDr. Michal Horsák, Ph.D.)
- Roček, Z. (1998). Obecná morfologie živočichů. Přírodovědecká fakulta MU.
- Fox R. 2004: Invertebrate Zoology OnLine: Laboratory Exercises to Accompany. <http://lanwebs.lander.edu/faculty/rsfox/invertebrates/>