

Vylučovací soustava bezobratlých*

Obecně vzato proces vylučování u jakéhokoliv živočišného organismu zajišťuje, že se tělo zbaví odpadních produktů metabolismu, tedy látek, které jsou nebo by mohly potenciálně být pro organismus škodlivé. Jedná se především o kysličník uhličitý a vodu (jako produkty oxidace živin), v menším množství rovněž o amoniak a další dusíkaté sloučeniny (jako důsledek odbourávání aminokyselin vznikajících při trávení proteinů). Vylučování vody a sloučenin dusíku je těsně svázáno s osmoregulací, tzn. s udržováním konstantního množství vody a iontů v těle živočicha, což je důležité pro zajištění stabilního prostředí pro metabolické reakce.

vylučování
u mořských
bezobratlých

Struktura orgánu, který vylučování zajišťuje, přímo souvisí s typem prostředí, ve kterém organismus žije. Pokud to je mořská voda a je-li hlavní zplodinou metabolismu čpavek, není zapotřebí žádný speciální orgán, protože se amoniak rozpouští v tělní tekutině a v této podobě je z těla do okolního vodního prostředí vylučován přímo povrchovým epitelem nebo výstelkou střeva. Ztráta tělních tekutin je přitom bez problémů nahrazována příjmem vody zvnějšku, protože tělní tekutiny se u mořských živočichů svým složením příliš neliší od složení okolní mořské vody. Tento způsob vylučování se vyskytuje u nejrůznějších skupin mořských bezobratlých (např. u hub, žahavců, ostnokožců). Je tedy zřejmé, že vylučování toxických látek je úzce svázáno s vylučováním vody. U mořských živočichů udržování stálého vnitřního vodního režimu (tedy osmoregulace) nečiní žádný problém, protože tělní tekutiny a okolní mořská voda mají velmi podobné složení a ztráta tělních tekutin se tudíž může průběžně kompenzovat z okolního prostředí. Protože tělní tekutiny a okolní mořská voda mají přibližně stejný osmotický tlak (koncentrace solí je v obou tekutinách přibližně stejná), lze obě prostředí považovat za isotonická a osmoregulace probíhá samovolně.

vylučování
u sladko-
vodních
bezobratlých

Zcela jiná situace je u sladkovodních živočichů, kde tělní tekutiny představují vůči okolní vodě prostředí o výrazně vyšší koncentraci solí (tedy s vyšším osmotickým tlakem, neboli prostředí hypertonické). Za této situace se pokryv těla chová jako membrána umožňující vyrovnávat osmotické tlaky. Znamená to, že umožňuje propouštět do těla vodu (čímž by se ředily tělní tekutiny) a naopak difuzi solí z tělních tekutin do okolního (hypotonického) prostředí (což by znamenalo ztrátu iontů). Je evidentní, že tento nežádoucí dvojsměrný proces může kompenzovat pouze orgán, který zadrží v těle, při současném zachování konstantního množství vody, nezbytné procento solí. V této souvislosti je však nutné podotknout, že řada vodních živočichů je schopna měnit koncentraci svých tělních tekutin v závislosti na koncentraci okolního prostředí a tak se těmto změnám přizpůsobovat fyziologicky (např. vodní mlži žijící v mořském prostředí při ústí řek).

vylučování
u sucho-
zemských
živočichů

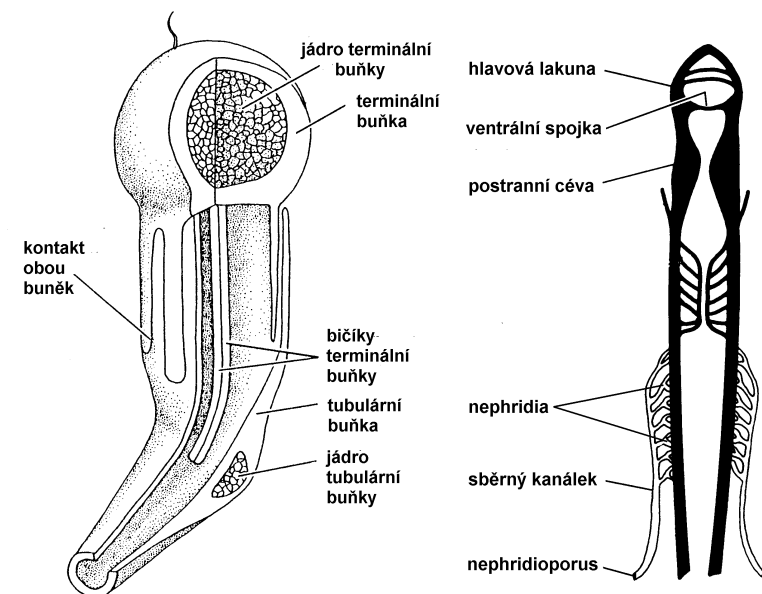
Ještě více se naráží na problém udržení dostatečného množství vody v těle suchozemských živočichů, kde kromě ztráty solí hrozí i dehydratace organismu. I v tomto případě je zapotřebí orgán, který zamezí nadměrnému výdeji solí a vody. V nejjednodušším případě zamezuje odparu vody kutikula (u členovců), avšak hlavní funkci mají vylučovací orgány, jejichž úkolem je přetvořit dusíkaté zplodiny metabolismu ve sloučeniny chemicky sice složitější, pro organismus však mnohem méně toxické. Je to proces energeticky náročný, avšak výhodou na druhé straně je, že se tyto sloučeniny mohou v těle hromadit v poměrně vysokých koncentracích, aniž by byly pro organismus nebezpečné. Vylučování těchto koncentrovaných roztoků znamená pro organismus mnohem menší výdej vody než jak je tomu u vodních živočichů. V této souvislosti je důležité, zda touto vylučovanou látkou je močovina nebo kyselina močová. Zatímco močovina je stále vázána na určité množství kapaliny, což samozřejmě znamená ztrátu vody s následnou nutností jejího doplnění, kyselina močová (která se ve vodě nejen obtížně rozpouští, ale je relativně málo toxická) může být vylučována v kašovitě či dokonce pevné podobě a tedy s minimálním

* U obratlovců je vylučovací soustava natolik úzce vázána na soustavu rozmnožovací, že je nelze od sebe oddělit a proto budou probrány jako jediná, tzv. močopohlavní soustava. U bezobratlých však oddělení obou soustav většinou nečiní potíže (výjimku tvoří případy, kdy vývody metanefridií slouží zároveň jako gonodunkty; viz str. 135) a výklad proto může být rozdělen do dvou zvláštních kapitol.

výdejem vody. Tento aspekt se někdy považuje za jednu ze stěžejních příčin úspěšného přechodu bezobratlých na souš. Je však nutné zdůraznit, že mnoho živočichů výdej močoviny a kyseliny močové navzájem kombinují, a to i podle momentální situace (dostatek vody či její deficit).

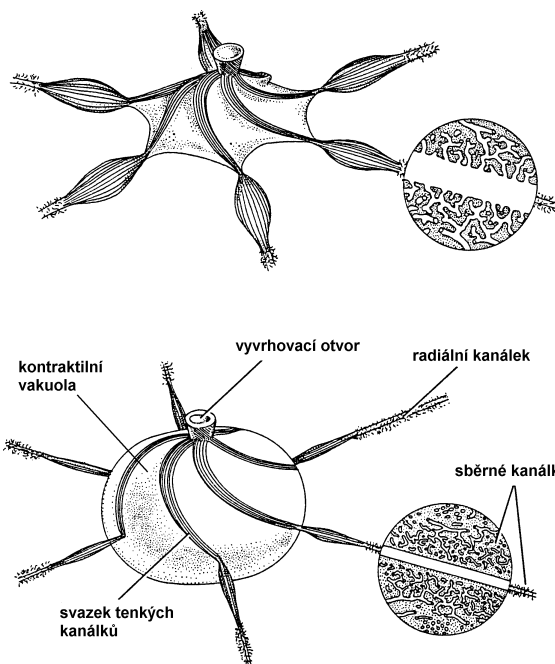
Tyto z hlediska fyziologie zjednodušující poznámky jsou nezbytné pro porozumění tomu, proč se u mořských bezobratlých nevyvinuly žádné speciální vylučovací orgány, ale proč jsou naopak dobře vyvinuty u sladkovodních a terestrických živočichů. Platí to již na protozoální úrovni, kde produkty metabolismu u sladkovodních prvoků sice mohou být z buňky vylučovány celým povrchem těla, avšak osmoregulační důvody (tedy předcházení přílišnému ředění cytoplasmy vodou) vedly ke vzniku specializovaných organel zvaných **kontraktilní vakuoly**. V těchto vakuolách se hromadí přebytečná tekutina a ta je pak jednorázově (prasknutím povrchu těla buňky) odváděna mimo buňku. U některých forem je kontraktilní vakuola stálou strukturou, do níž se přebytečná tekutina z okolí soustřeďuje sběrnými radiálními kanálky a vypuzuje jedním stálým otvorem. Osmoregulace pomocí kontraktilních vakuol se zachovala i u živočišných hub, které se přizpůsobily sladkovodnímu prostředí.

U mnohobuněčných se vyvinuly vylučovací orgány v podobě nefridií (sing. **nephridium**, pl. **nephridia**), jejichž typickým rysem je, že ústí přímo na povrch těla. Vytvářejí se v povrchové části těla ektodermálního původu. Jednodušší a evolučně původnější typ se nazývá protonefridie (**protonephridium**), jehož vnitřní část je tvořena jedinou **terminální buňkou**, od které



Obr. 229 Schema stavby protonefridie (část stěny odstraněna). Podle Wilsona a Webstera (1974), z Brusca a Brusca (1990).

Obr. 230 Schema znázorňující úzkou souvislost mezi vylučovací a cévní soustavou u pásnic. Podle Hymana (1951).



Obr. 228 Složitější kontraktilní vakuola u prvoka rodu *Paramecium*. Nahoře stav po vyprázdnění, dole stav při naplnění. Zvětšené části znázorňují detailní stavbu cytoplasmatických kanálků, které akumulují přebytečnou vodu z cytoplasmy. Podle Juranda a Selmana (1969), z Brusca a Brusca (1990).

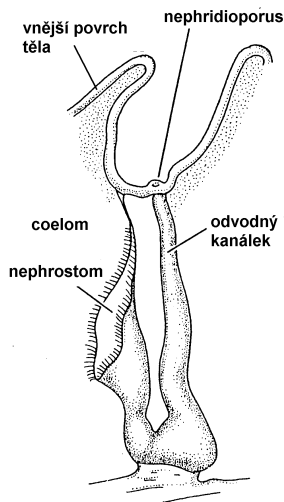
re vede vývodní kanálek (**nephridioduct**), který se otevírá na povrch těla jedním či více otvory (**nephridioporus**). Protonefridie se vyskytují ve dvou základních typech: jsou to jednak tzv. **plaménkové buňky**, u nichž kmitá v dutině kanálku celý chomáč brv, nebo **solenocyty**, kde je pouze jeden či dva bičíky. Plaménkové buňky patrně vznikly z jednodušších solenocytů. Kmitáním bičíků nebo brv se v kanálku vzbuzuje podtlak, v důsledku čehož se do něj nasává z okolních tkání tekutina obsahující metabolické zplodiny. Protonefridie se poprvé vyskytují u ploštěnců, což má zřejmě souvislost s vývojem mesodermu. Je možné, že proto-

vylučovací orgány jedno-buněčných

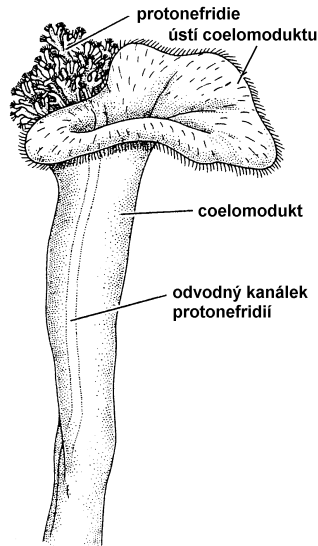
proto-nephridia

nefridie vznikly spíše z důvodů osmoregulace než kvůli vylučování zplodin metabolismu, protože se většinou vyskytují u sladkovodních a suchozemských živočichů, výjimečně u mořských, kde se vylučování děje difusí přes celý povrch těla (viz výše). Vylučovací funkce (byť získaná sekundárně) je však nezanedbatelná, na což lze usuzovat z toho, že u pásnic, kde se již vyskytuje primitivní cévní soustava (viz str. 120), obalují protonefridie stěny cév a odnímají tak z krve škodlivé zplodiny látkového metabolismu. Je to poprvé, kdy lze zaznamenat úzkou souvislost mezi vylučovací a cévní soustavou.

meta-nephridia



Obr. 231 Stavba metanefridie mnohoštětinatého červa. Nephrostom se otevírá do coelomové dutiny, nephroporus na povrch těla. Podle Goodriche (1945), z Brusca a Brusca (1990).



Obr. 232 Urogenitální soustava (protonephromixium) mnohoštětinatce. Podle Goodriche (1946), z Brusca a Brusca (1990).

Z protonefridií, které se vyskytují hlavně u živočichů bez coelomu (Acoelomata, Pseudocoelomata) a u živočichů s coelomem se vyskytují jen u larev, se pravděpodobně vyvinuly metanefridie (**metanephridium**). Na rozdíl od protonefridií se u nich kanálek otevírá širokým obrveným nálevkovitým ústím (**nephrostom**) do coelomového prostoru. Ústí mimo tělo je nezměněno. Celý orgán je tvořen větším množstvím buněk a může zahrnovat i oddíly, kde se tekutina před vyloučením z těla shromažďuje a zahušťuje; jestliže jsou tyto oddíly pod povrchem těla, jsou většinou ektodermálního původu. Průběh kanálku může být různým způsobem komplikován do kliček a závitů, což jeho délku prodlužuje. Je to z toho důvodu, že v kanálku dochází ke zpětné absorpci tekutin. U

měkkýšů se metanefridie často nazývají ledviny, protože jsou značně velké; otevírají se do perikardiálního coelomu, opačným směrem pak ústí do plášťové dutiny.

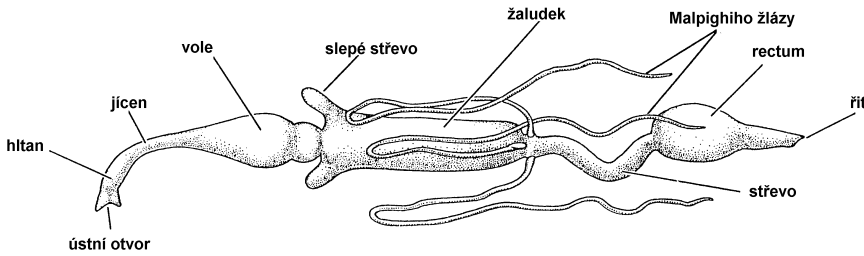
nephromixium

Protonefridie i metanefridie mohou úzce navazovat na zvláštní trubice, které vznikají z coelomové výstelky, do tělní dutiny se otevírají nálevkovitým ústím a na povrch těla ústí zvláštními póry. Nazývají se **coelomodukty** a přestože jsou velmi podobné metanefridiím, jsou specializovány na odvádění pohlavních buněk z těla. V primitivním stavu jsou nefridie a coelomodukty navzájem odděleny a tudíž dobře rozlišitelné, během evoluce však splynuly do jediného orgánu zvaného **nephromixium**, čímž se vytvořil močopohlavní (**urogenitální**) systém. Jestliže je nephromixium napojeno na protonefridie a má s nimi společný vývod, nazývá se **protonephromixium** (obr. 232), jestliže je napojeno na metanefridie, nazývá se analogicky **metanephromixium**. Protože nefridie vznikají z ektodermu a coelomodukt naproti tomu z mesodermu, je výsledné nephromixium složeného původu.

Protože u členovců se krev částečně vylévá do hemocoelu, metanefridie otevírající se široce do coelomu by u nich nemohly fungovat. Proto se u nich vylučovací orgány početně zredukovaly a modifikovaly (u vodních forem), u suchozemských (pavoukovci a hmyz) se vytvořily zcela nové orgány. U dospělců koryšů se metanefridie zachovaly v modifikované formě jako pár **tykadlových (antenálních) žláz** (protože ústí při bázi tykadel) nebo pár **čelistních (maxilárních) žláz** (ústí při bázi 2. maxily).

Malpighiho trubice

U suchozemských členovců (např. pavoukovců a hmyzu) se však zcela nezávisle na předchozích typech vyvinuly tzv. **Malpighiho trubice (malpighické žlázy)**. Jsou to dlouhé a tenké trubice, které zasahují jedním svým koncem do hemocoelu (avšak neotevírají se do něj), druhým ústí do střeva. Do trubice difunduje neselektivně z hemocoelu roztok solí i živin, který je v této

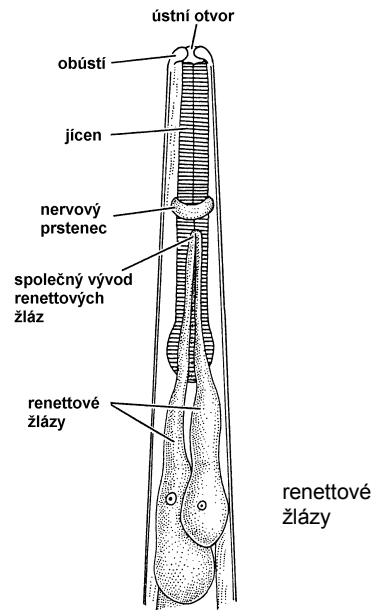


Obr. 233 Trávicí soustava hmyzu s Malpighiho trubnicemi. Podle Snodgrasse (1952).

podobě odváděn do střeva a teprve zde dochází k selekci: stěnou střeva se zpětně resorbují živiny a voda, a střevem odcházejí odpadní látky v podobě kyseliny močové.

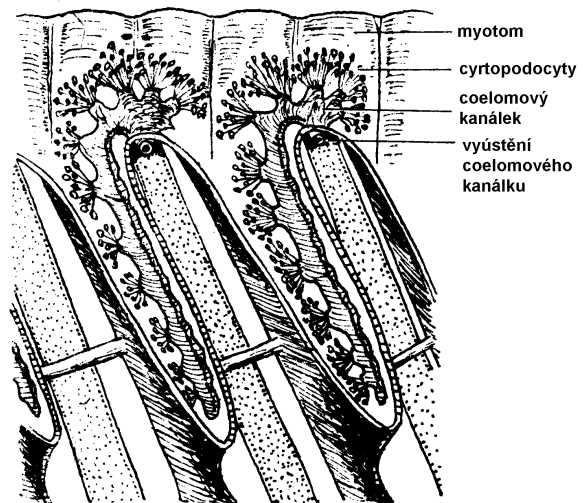
Je nutné se rovněž zmínit o vylučovacím ústrojí hlístic, o kterém se předpokládá, že rovněž vzniklo zcela nezávisle na nefridiích. Tvoří jej jediná vakovitá buňka protažená ve vylučovací trubici, která může samostatně nebo po spojení s obdobnou vylučovací buňkou protějšší strany těla ústit vylučovacím pórem na povrch těla. Tyto jednobuněčné vylučovací ústrojí se nazývají **renettové žlázy**. U mnoha parazitických druhů hlístic vakovitá část buňky zanikla a zchovala se pouze trubcovitá část, vytvářející podobu písmene H nebo převráceného Y.

Pozoruhodná situace je u bezlebečných, kteří mají segmentálně uspořádané vylučovací orgány (**cyrtopodocyty**) značně podobné solenocytům (za které se dříve považovaly) ploštěnců a zcela odlišné od jakéhokoliv typu ledvin obratlovců. Vznikají jako rourkovitá vychlípění coelomu, která se prodlužují a nakonec se otevírají jedním pórem do peribranchiálního prostoru. Původní spojení s coelomem se později uzavírá, takže cyrtopodocyty jsou slepě ukončené trubice prominující do coelomové dutiny. K povrchu těchto kanálků přiléhají kolmo špendlíkovité buňky, jejichž tenká rourkovitá část je spojena s dutinou kanálku. Do těchto buněk se infiltruje tekutina z coelomu, která je odváděna do coelomového kanálku a prostřednictvím něj mimo tělo.



Obr. 234 Pár renettových žláz u hlístice rodu *Rhabditis*. Podle Hymana (1951), z Brusca a Brusca (1990).

renettové žlázy



cyrtopodocyty bezlebečných

Obr. 235 Vylučovací orgány kopinatce. Podle Hoyera a Grodzinského, z Grodzinského a kol. (1976).