

Classe: **Insecta**
 Ordem: **Diptera**
 Família: **Chironomidae**

As larvas vivem em ambiente de hipóxia crônica (10-50mmHg PO₂) e possuem Hb como pigmento respiratório **na hemolinfa**.



Transcriptomes reveal expression of hemoglobins throughout insects and other Hexapoda

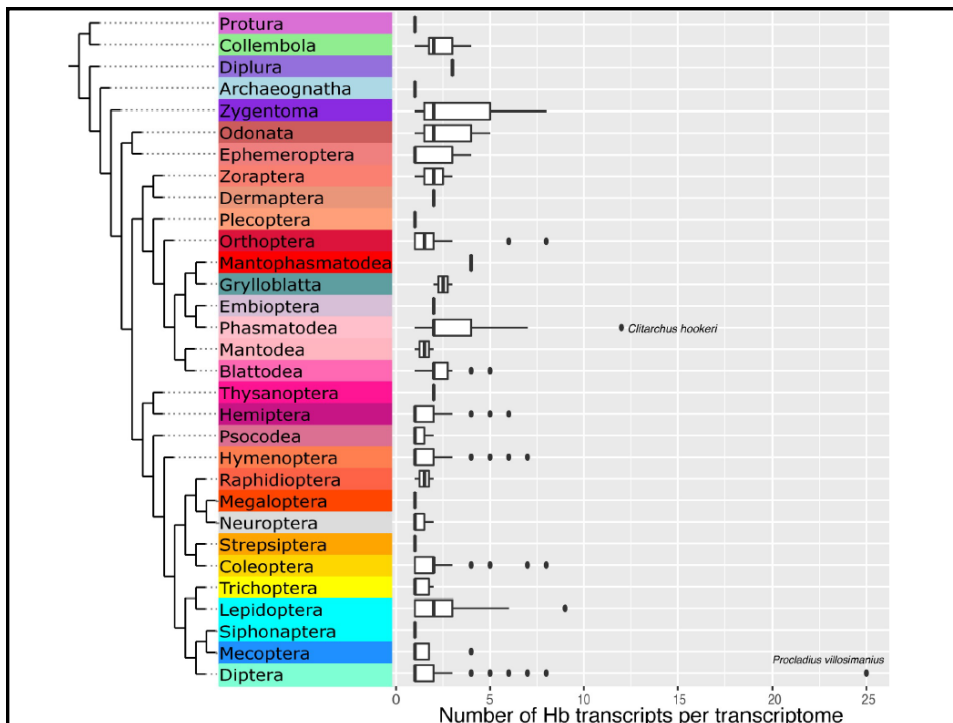
Accepted: May 21, 2020

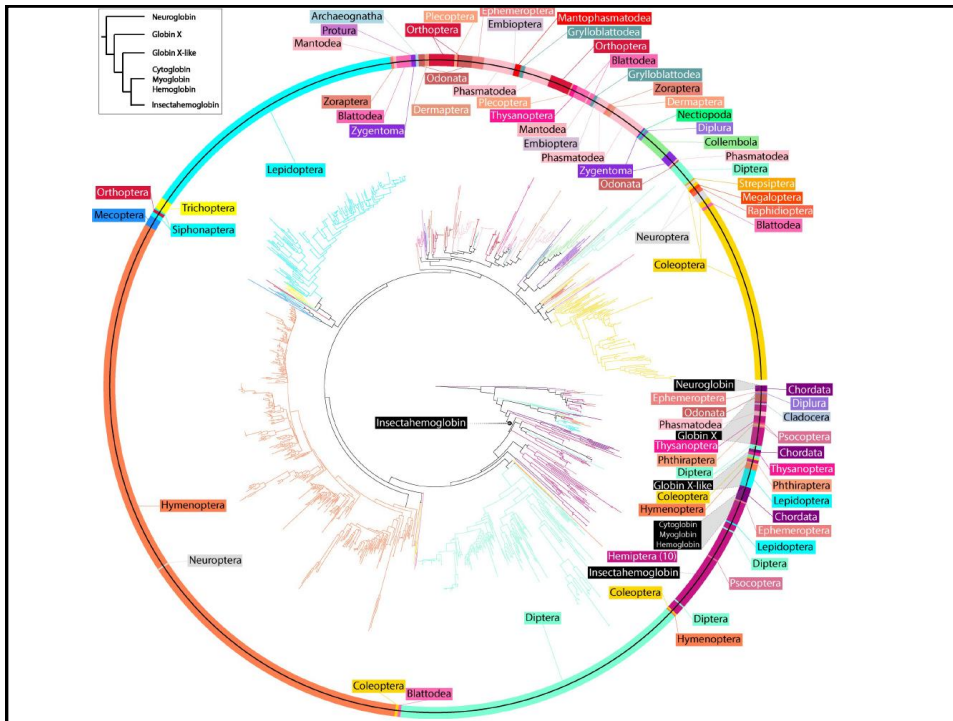
Published: June 5, 2020

Hollister W. Herhold^{1*}, Steven R. Davis, David A. Grimaldi

Table 1. Insects with characterized hemoglobins.

ORDER Genus—Species	Family	Life Stage	Forms	Respiratory?	Location	Fe2+ binding/Structure
DIPTERA:						
<i>Chironomus</i> spp.	Chironomidae	larvae	various	Yes	extracellular	Monomers, dimers
<i>Chironomus tentans</i>	Chironomidae	adult	Ctglob1	no?	extracellular	
<i>Drosophila melanogaster</i>	Drosophilidae	adult	Dmglob1	probably*	intracellular	Hexa-coordinate/ Monomer
			Dmglob2	no?	intracellular	Monomer
			Dmglob3	no?	intracellular	Monomer
<i>Anopheles gambiae</i>	Culicidae	larva	Agglob1	probably*	intracellular	
			Agglob2	probably*	intracellular	
<i>Aedes aegypti</i>	Culicidae	larva	Agglob1	probably*	intracellular	
			Agglob2	probably*	intracellular	
<i>Gasterophilus intestinalis</i>	Oestridae	larva	Giglob1	Yes	intracellular	Pentacoordinate/ Dimer
<i>Glossina morsitans</i>	Glossinidae		Gmglob1	probably*	intracellular	
HYMENOPTERA:						
<i>Apis mellifera</i>	Apidae	all?	Amglob1	probably*	intracellular	
HEMIPTERA:						
<i>Acyrtosiphon pisum</i>	Aphididae	all?	Apglob1	probably*	intracellular	
<i>Aphis gossypii</i>	Aphididae	all?	Agglob1	probably*	intracellular	
<i>Anisops assimilis</i>	Notonectidae	all?	Agglob1	Yes	intracellular	Penta-coordinate/ Monomer, hexamer
<i>Anisops deanei</i>	Notonectidae	all?	Adglob1	Yes	intracellular	Penta-coordinate/ Monomer, hexamer
			Adglob2	Yes	intracellular	Penta-coordinate/ Monomer, hexamer
			Adglob3	Yes	intracellular	Penta-coordinate/ Monomer, hexamer
<i>Buenoa confusa</i>	Notonectidae	all?	Bcglob1	Yes	intracellular	Monomer, dimer
<i>Buenoa macrotibialis</i>	Notonectidae	all?	Bmglob1	probably*	intracellular	Monomer, dimer
<i>Macrocorycia geoffroyi</i>	Corysidae	all?	Mglob1	Yes	intracellular	
<i>Nilaparvata lugens</i>	Delphacidae	all?	Nlglob1	probably*	intracellular	
COLEOPTERA:						
<i>Dascillus cervinus</i>	Dascillidae	all?	Dcglob1	probably*	intracellular	
<i>Tribolium castaneum</i>	Tenebrionidae	all?	Tcglob1	probably*	intracellular	
LEPIDOPTERA:						
<i>Bombyx mori</i>	Bombycidae	all?	Bmglob1	probably*	intracellular	
<i>Samiaynthia ricini</i>	Saturniidae	all?	Scglob1	probably*	intracellular	





Balço de Águia e Solutos

- Regulaço de a composiço osmótica (H₂O) e iônica (diversas funço) dos líquidos corpóreos
- Essencial para manter a integridade do espaço intracelular – HOMEOSTASE

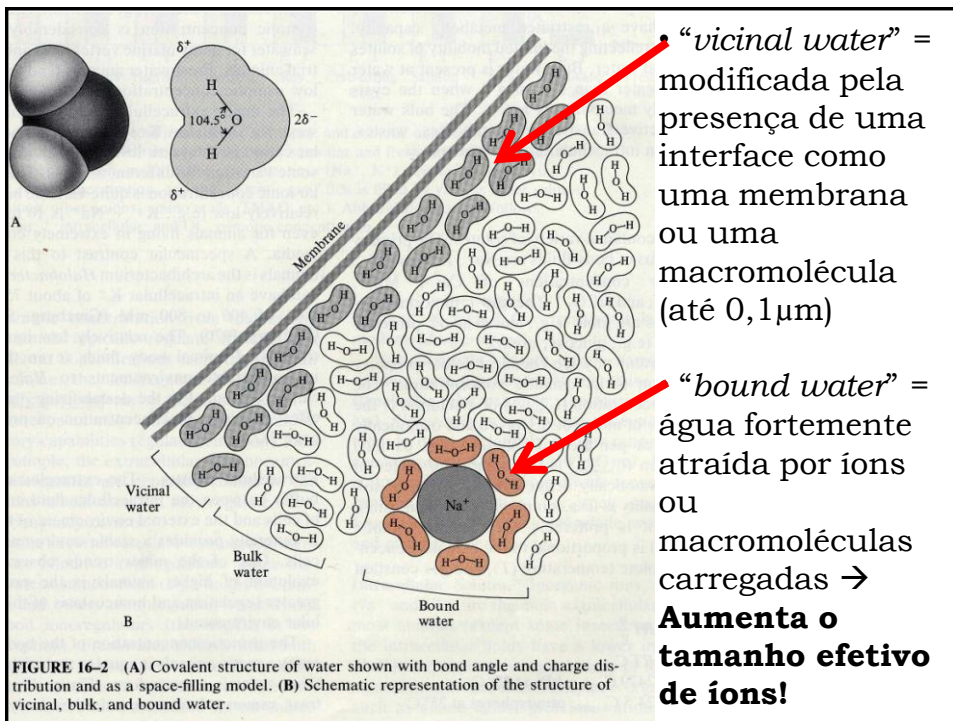
Águia:

- representa 60-90% de um animal
- solvente universal para uma variedade grande de solutos

Balanço de Água e Solutos

Água:

- água líquida tem propriedades físicas únicas = solvente universal
- Ligação H-O 40% iônica e 60% covalente → dipolar
- pode formar ligações secundárias com moléculas adjacentes (ligação de hidrogênio)
 - estável em cristais de gelo
 - instáveis em água líquida
- “*bulk water*” = massa de água
- “*vicinal water*” = água vicinal, da redondeza
- “*bound water*” = água ligada



Água:

- “*bulk water*” = massa de água
- “*vicinal water*” = água vicinal, da redondeza
- “*bound water*” = água ligada
- uma parte da água intracelular é água vicinal e água ligada (presença de solutos)
- relação entre conteúdo de água e atividade metabólica:
 - “ovos” (= cistos desidratados) de *Artemia* em diapausa: **0,15mlH₂O/g = anhidrobióticos** e ametabólicos → água ligada, não permitindo movimento de solutos
 - **0,15-0,6mlH₂O/g** = água vicinal presente com **atividade metabólica limitada** (mobilidade limitada de solutos)
 - **>0,6mlH₂O/g = atividade metabólica normal** devido a presença da massa de água, permitindo transporte efetivo de solutos

Água:

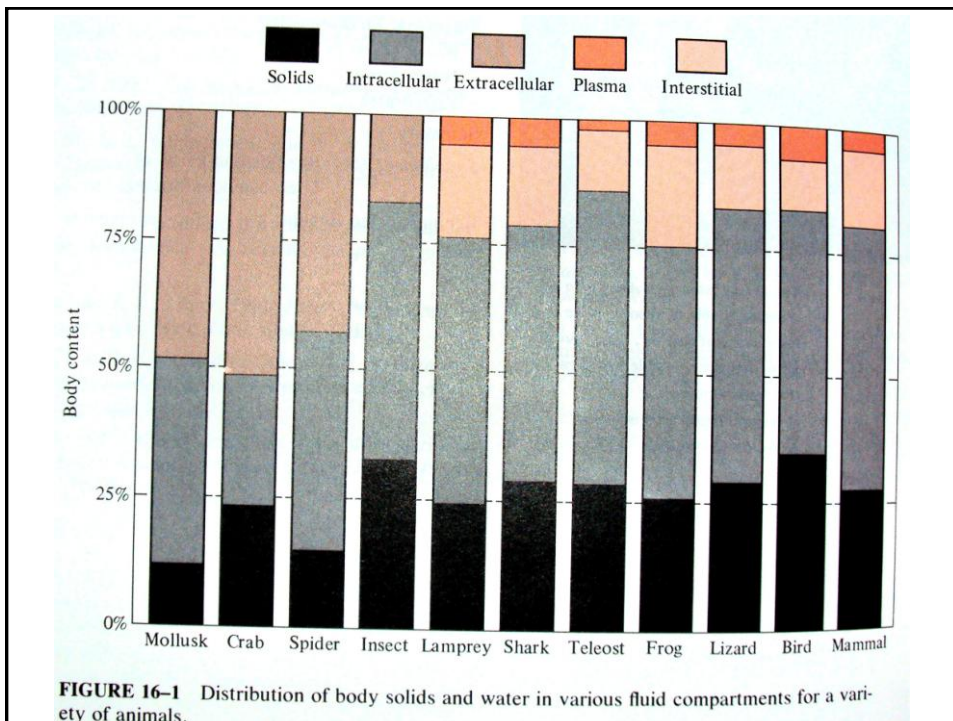
- distribuição variável entre os animais
 - **espaço intracelular**
 - **espaço extracelular**
 - volume intravascular (plasma e linfa)
 - volume extravascular (intersticial)

• Exp.:

Aplysia: 95% do corpo é água e 30% dessa água é água intracelular



Teleostei: 70% do corpo é água e 80% dessa água é água intracelular



Balço de Água e Solutos

Solutos:

- íons inorgânicos: Na^+ , K^+ , Cl^- , Ca^{2+} , Mg^{2+} , SO_4^{2-} , PO_4^{3-} , HCO_3^-
- solutos orgânicos iônicos: aminoácidos, proteínas
- solutos orgânicos não iônicos: glicose, uréia

• **Osmolaridade:** ?

• **Osmolalidade:** ?

Balanço de Água e Solutos

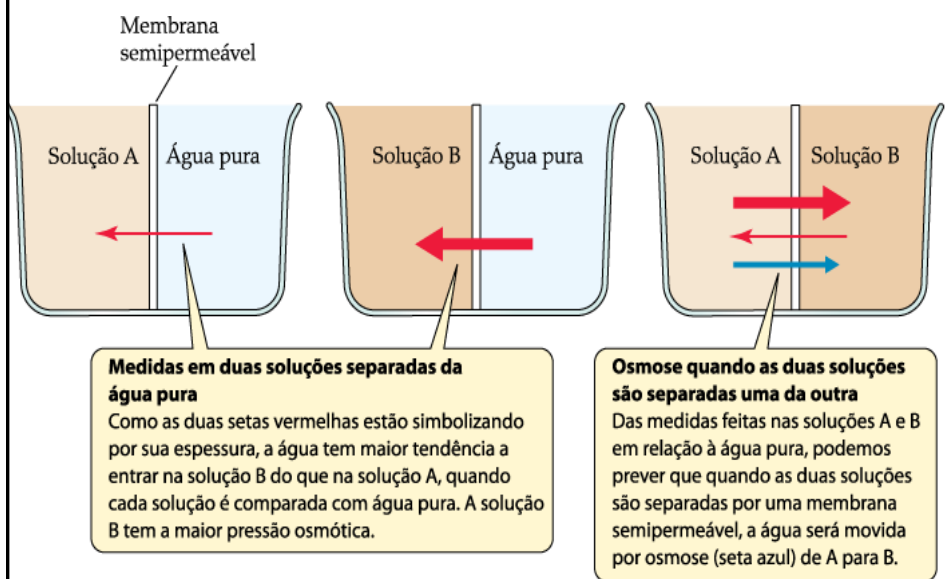
Solutos:

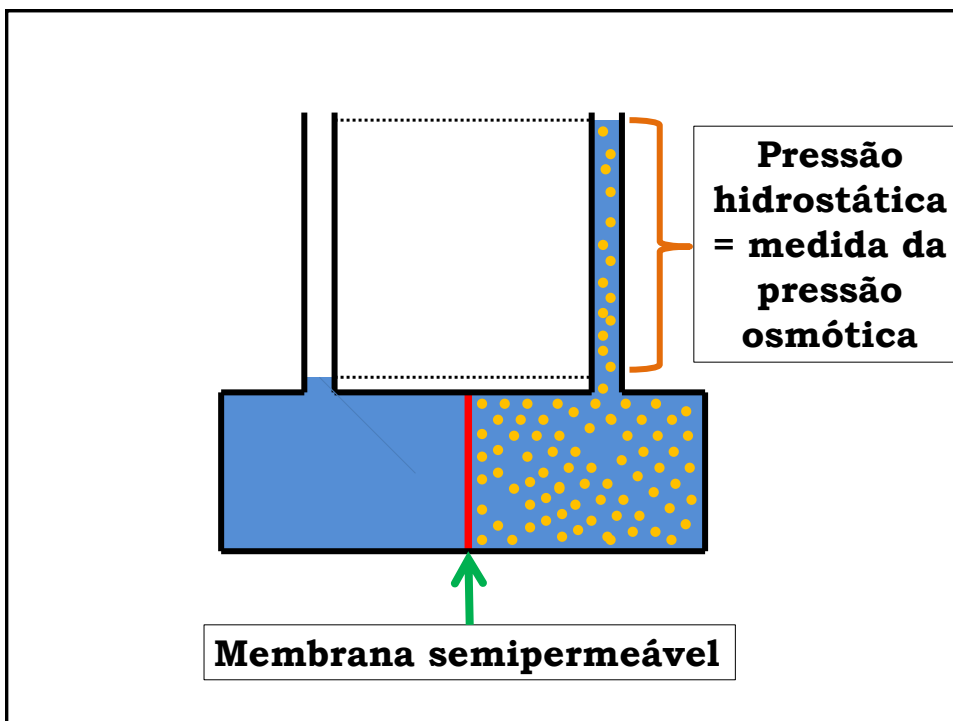
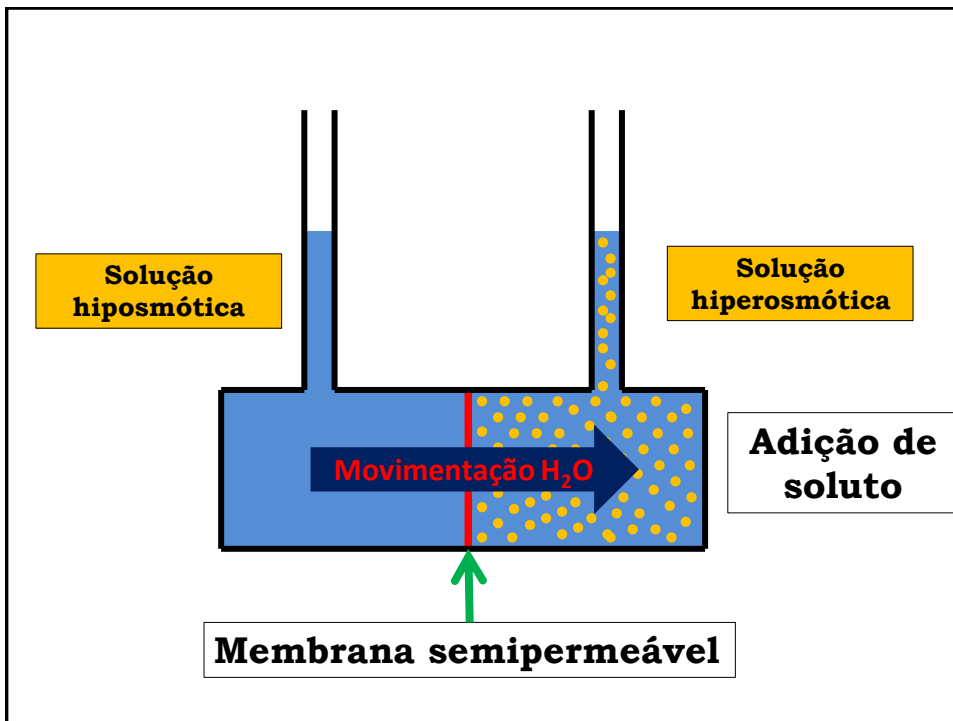
- íons inorgânicos: **Na⁺**, **K⁺**, **Cl⁻**, **Ca²⁺**, **Mg²⁺**.
SO₄²⁻, **PO₄³⁻**, **HCO₃⁻**
- solutos orgânicos iônicos: aminoácidos, proteínas
- solutos orgânicos não iônicos: glicose, uréia

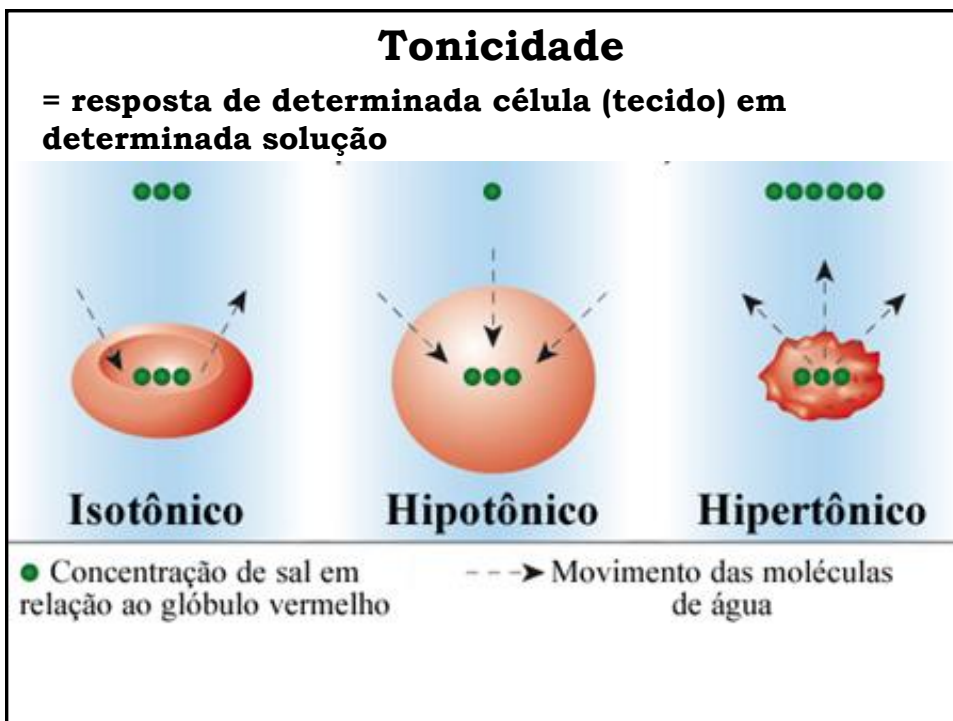
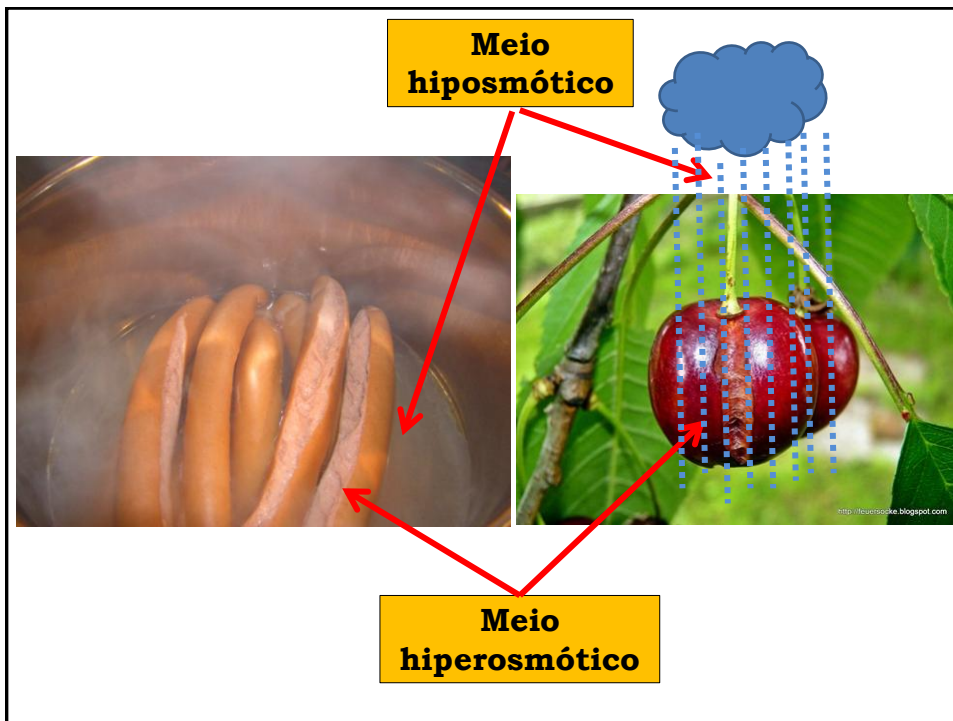
• **Osmolaridade:** número de partículas osmoticamente ativas de soluto contidas em um **litro** de solução. Dependente de temperatura!

• **Osmolalidade:** o número de partículas osmoticamente ativas de soluto presentes em um **quilograma** do solvente.

Osmose







Tonicidade

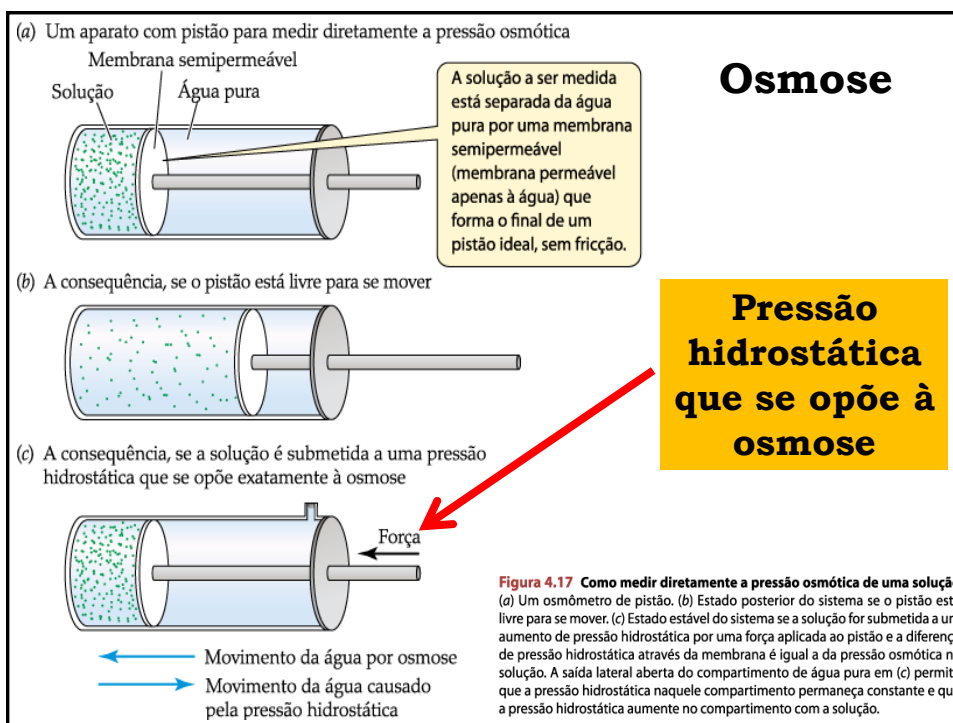
= resposta de determinada célula (tecido) em determinada solução

Tonicidade \neq Osmolaridade!

Exp.: Ovos de ouriço-do-mar mantêm um volume constante em uma solução de NaCl que é isosmótico em relação à água do mar, mas eles incham se mergulhados em uma solução de CaCl_2 que é isosmótica em relação à água do mar!!!!

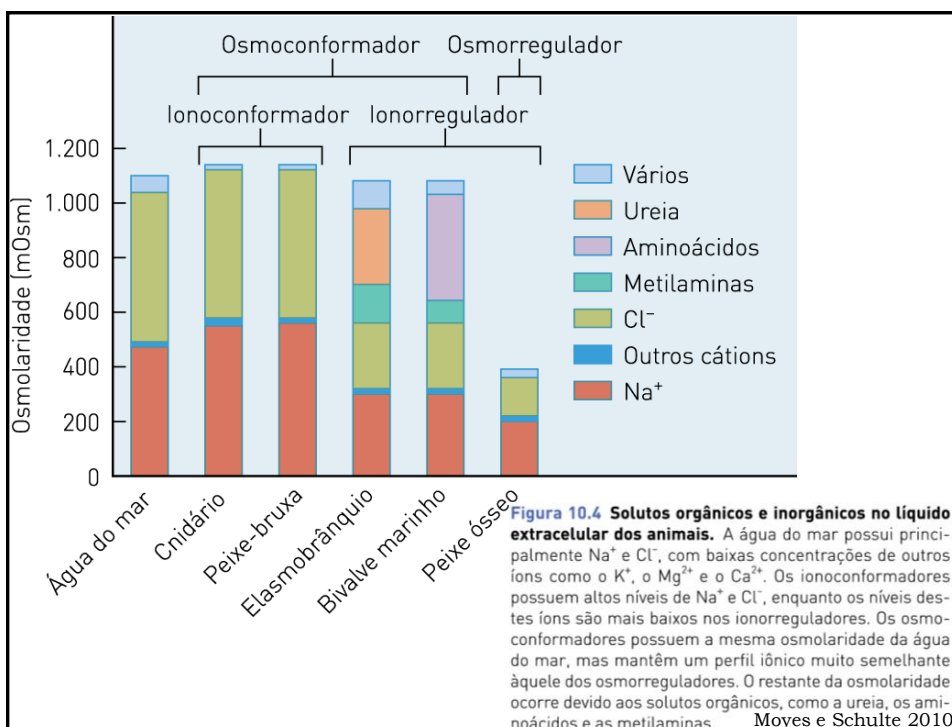
NaCl é isotônico, mas CaCl_2 é hipotônico em relação aos ovos!!!

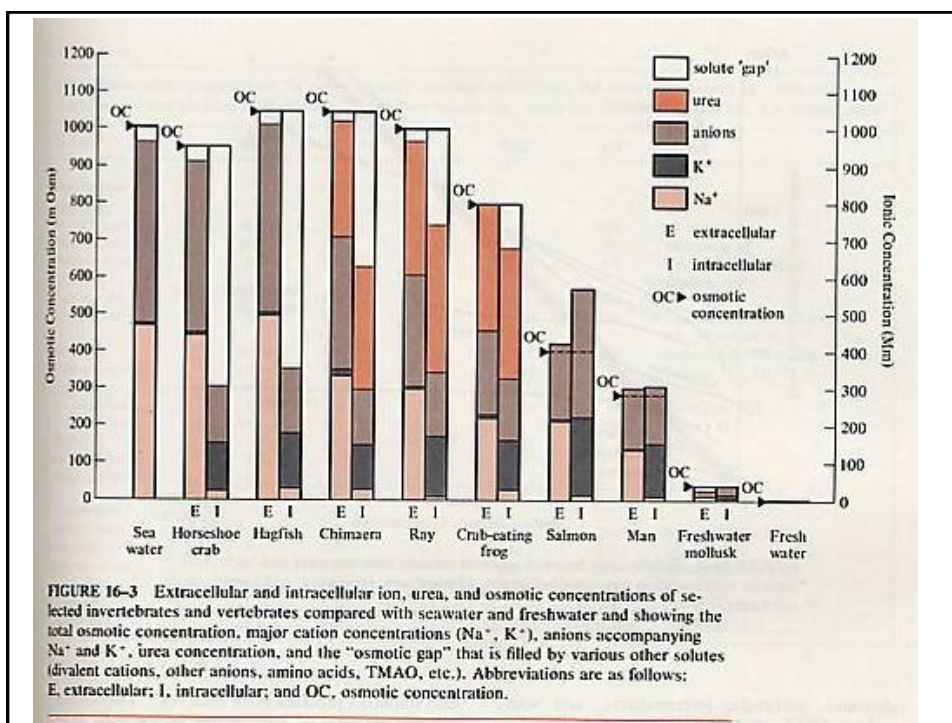
Tonicidade depende da taxa de acúmulo de soluto na célula, bem como da concentração da solução



QUADRO 14.2
Principais íons inorgânicos dos tecidos

Íon	Distribuição	Principais funções
Na ⁺	Principal cátion extracelular	É a maior fonte de pressão osmótica extracelular Fornece energia potencial para o transporte de substâncias através das membranas celulares Origina corrente para o interior da célula para excitação da membrana
K ⁺	Principal cátion citossólico	É fonte de pressão osmótica citossólica Estabelece o potencial de membrana Origina corrente para fora para repolarização da membrana
Ca ²⁺	Baixa concentração nas células	Regula a excitação e a contração muscular É envolvido na manutenção da união entre células Regula muitas enzimas e outras proteínas celulares; age como segundo mensageiro
Mg ²⁺	Intra- e extracelular	Age como co-fator para muitas enzimas (p. ex., ATPases)
HPO ₄ ²⁻ ; HCO ₃ ⁻	Intra- e extracelular	Tampona a concentração de H ⁺
Cl ⁻	Principal ânion extracelular dos tecidos	É um contra-íon para cátions inorgânicos





Balanço de Água e Solutos

Solutos extracelulares:

- tampão entre o meio e o líquido intracelular
- fornece meio constante para as células
- Tendência na evolução: maior regulação e homeostase do líquido extracelular

• Osmoconformadores: concentração osmótica dos líquidos corpóreos iguais à do meio

• Osmorreguladores: mantêm a concentração dos líquidos corpóreos diferentes às do meio

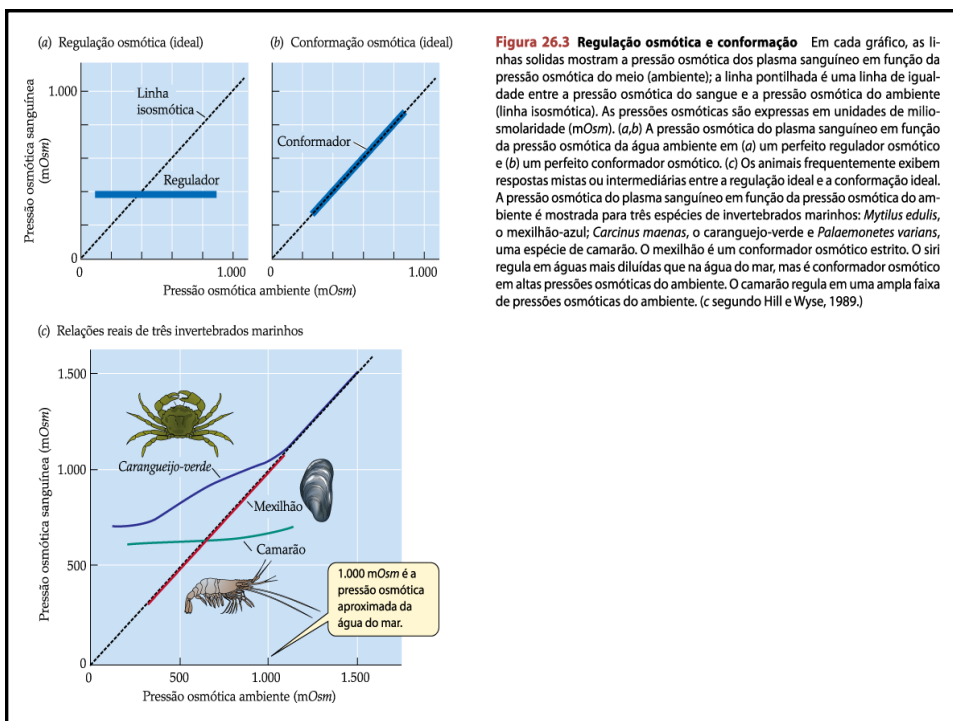
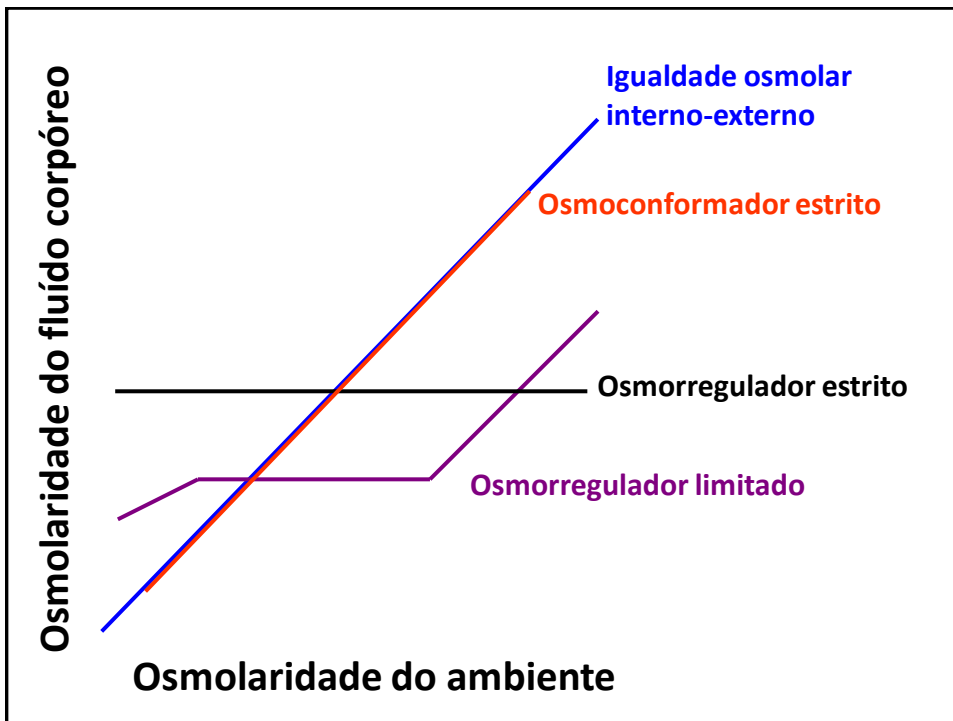
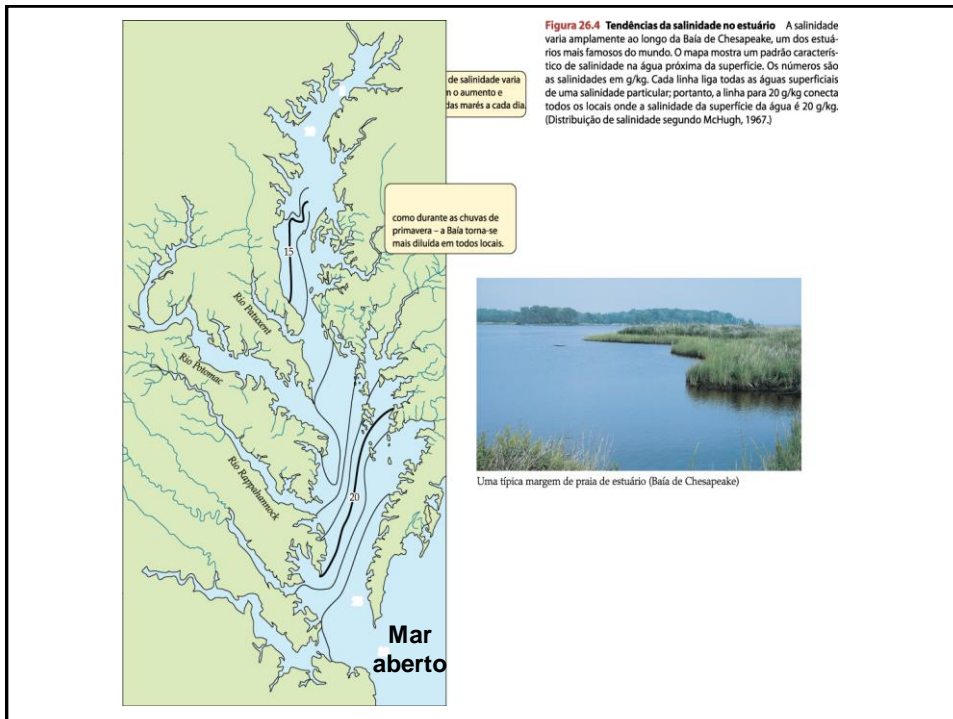


Figura 26.3 Regulação osmótica e conformação Em cada gráfico, as linhas sólidas mostram a pressão osmótica dos plasma sanguíneo em função da pressão osmótica do meio (ambiente); a linha pontilhada é uma linha de igualdade entre a pressão osmótica do sangue e a pressão osmótica do ambiente (linha isosmótica). As pressões osmóticas são expressas em unidades de miliosmolaridade (mOsm). (a,b) A pressão osmótica do plasma sanguíneo em função da pressão osmótica da água ambiente em (a) um perfeito regulador osmótico e (b) um perfeito conformador osmótico. (c) Os animais frequentemente exibem respostas mistas ou intermediárias entre a regulação ideal e a conformação ideal. A pressão osmótica do plasma sanguíneo em função da pressão osmótica do ambiente é mostrada para três espécies de invertebrados marinhos: *Mytilus edulis*, o mexilhão-azul; *Carcinus maenas*, o caranguejo-verde e *Palaeomonetes varians*, uma espécie de camarão. O mexilhão é um conformador osmótico estrito. O sirí regula em águas mais diluídas que na água do mar, mas é conformador osmótico em altas pressões osmóticas do ambiente. O camarão regula em uma ampla faixa de pressões osmóticas do ambiente. (c segundo Hill e Wyse, 1989.)



Balanco de Água e Solutos

Solutos extracelulares:

- tampão entre o meio e o líquido intracelular
- fornece meio constante para as células
- Tendência na evolução: maior regulação e homeostase do líquido extracelular
- Osmoconformadores: concentração osmótica dos líquidos corpóreos iguais à do meio
- Osmorreguladores: mantêm a concentração dos líquidos corpóreos diferentes às do meio
- Ionoconformadores: concentração de íons igual a do meio
- Ionorreguladores: concentração de íons diferente a do meio
- estenoalino versus euriálico = baixa vs. alta tolerância à variação da osmolaridade

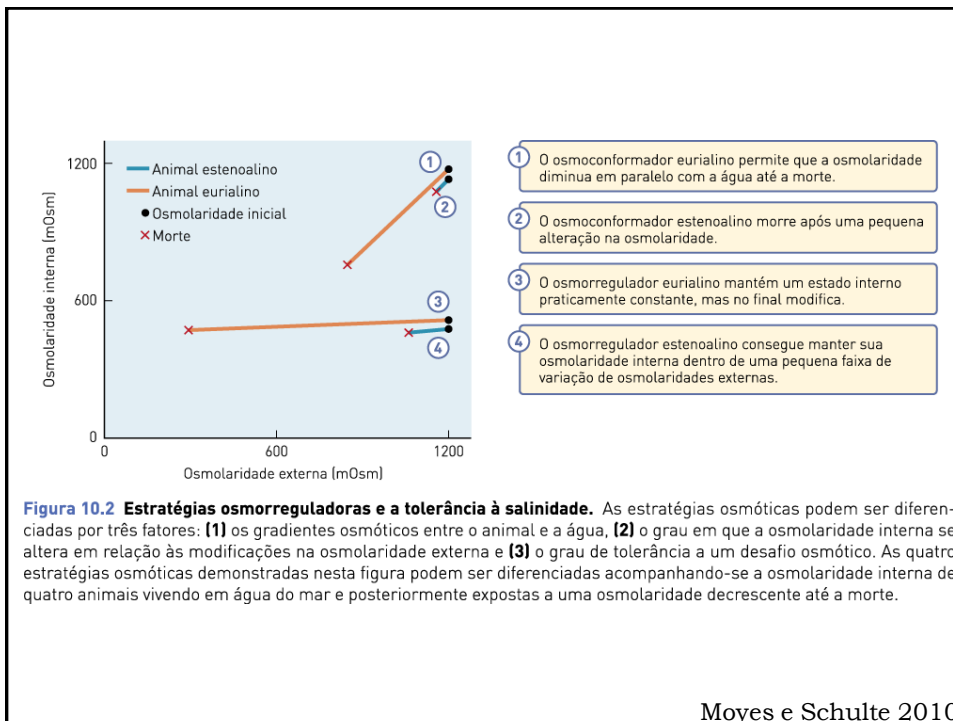
OSMOREGULAÇÃO EM AMBIENTES AQUÁTICOS



OSMOREGULAÇÃO EM AMBIENTES AQUÁTICOS



Animais estenoalinos (toleram somente faixa osmótica estreita) e eurialinos (toleram grandes variações na salinidade)



Balanco de Água e Solutos

Passagem de solutos e água pela membrana celular:

- Difusão simples; difusão através de canais; transporte facilitado
- Transporte mediado por carreador (uniporte, simporte, antiporte)
- Transporte ativo

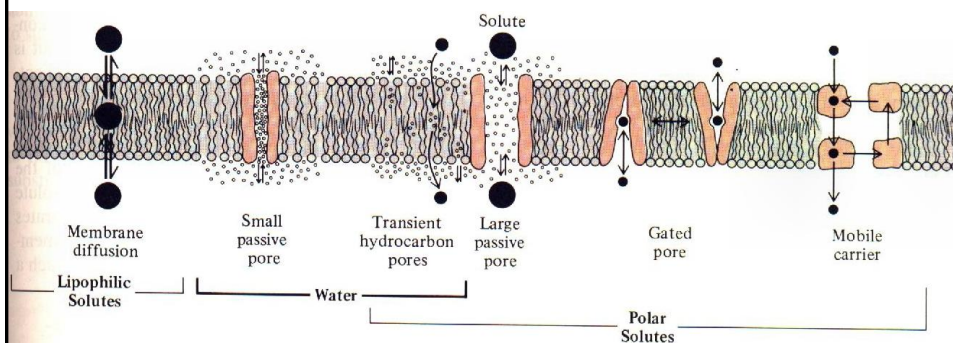
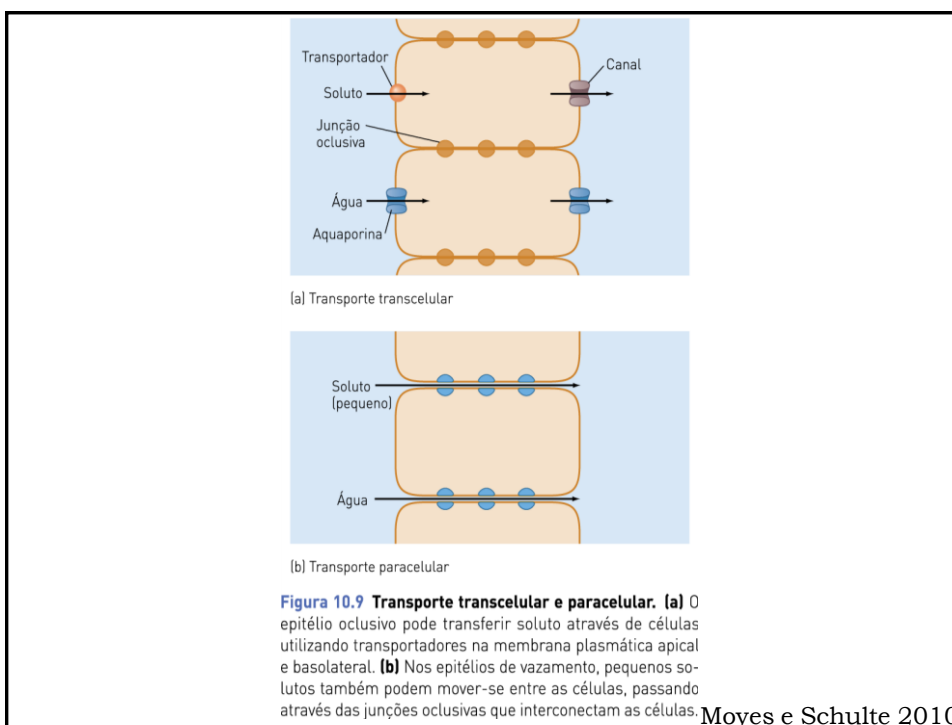
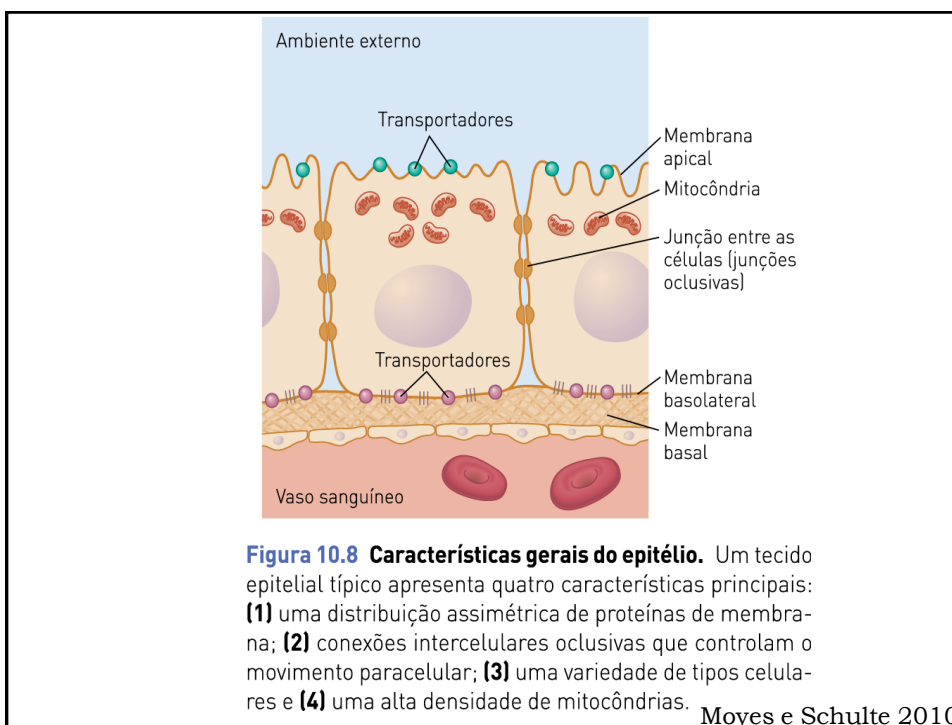


FIGURE 6-3 Possible mechanisms for permeation of cell membranes by water, lipophilic solutes, and polar solutes (e.g., ions). Lipophilic solutes can diffuse directly through the membrane because they are lipid soluble. Water may permeate through the spaces between hydrophobic lipid molecules, specific water pores, or other pores; polar solutes may permeate through the lipid bilayer but are more likely to permeate through specific pores, gated pores, or "ferryboat" mobile carriers.



Balanço de Água e Solutos

Regulação do volume intracelular:

- Membrana celular muito permeável à água mas muito menos permeável para solutos = membrana semipermeável

→ Água se difunde rapidamente através da membrana celular seguindo o seu gradiente osmótico

→ Mudança de volume celular que necessita a regulação rápida de solutos

Equilíbrio Osmótico e Iônico

Meio osmótico

Trocas osmóticas entre os animais e seus meios

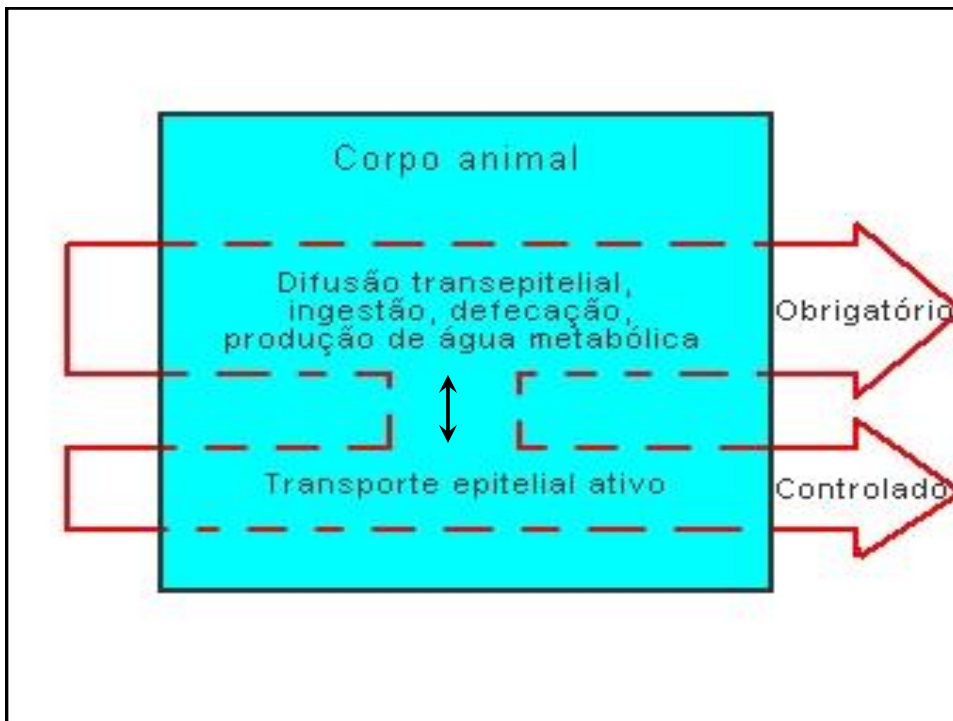
Mecanismos osmorregulatórios

Eliminação de resíduos tóxicos de nitrogênio

Problemas de Osmorregulação

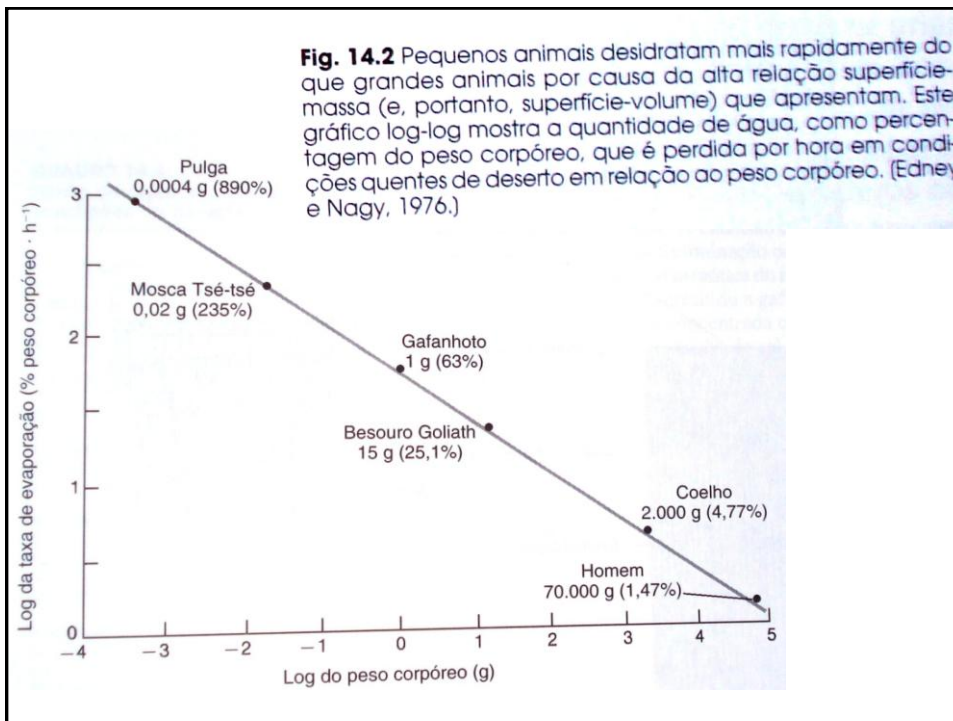
- Requerimentos básicos
 - Retenção de quantidades apropriadas de água
 - Presença de vários solutos nos compartimentos intra- e extracelular
- Muitos animais: água do mar = meio extracelular
- Maioria dos Vertebrados: Meio extracelular = 1/3 da concentração da água do mar
- Meio intra- e extracelular:
 - diferenças osmóticas pequenas
 - diferenças iônicas significantes

- Locais especializados para osmorregulação
- Órgãos de excreção
- Homeostase
- Trocas osmóticas obrigatórias:
 - Difusão transepitelial
 - Ingestão
 - Defecação
 - produção de água metabólica
- Trocas osmóticas reguladas:
 - transporte ativo epitelial



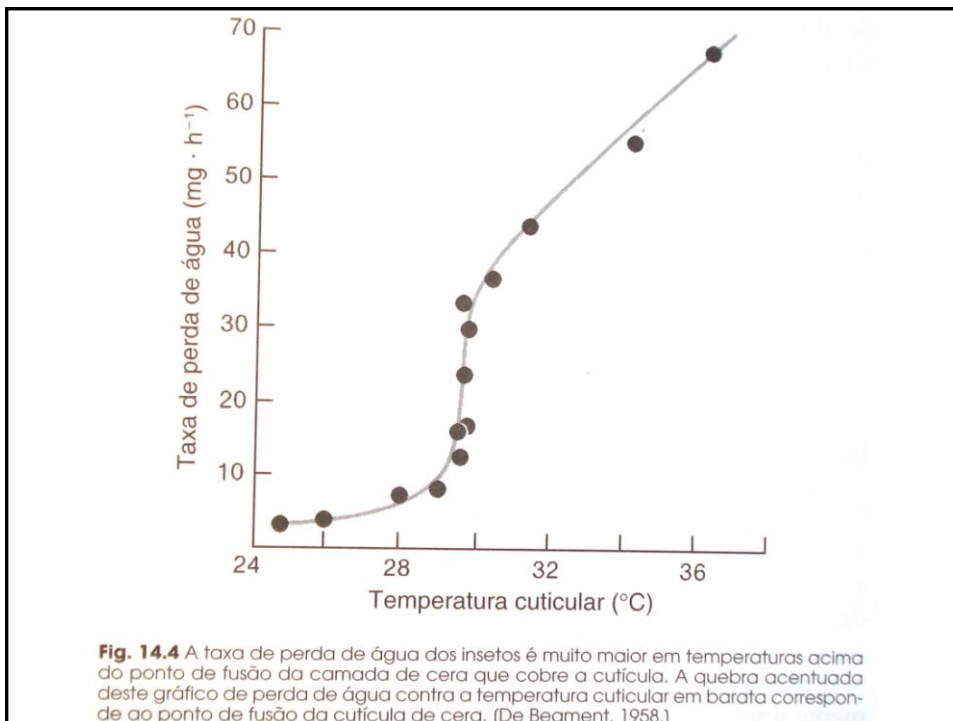
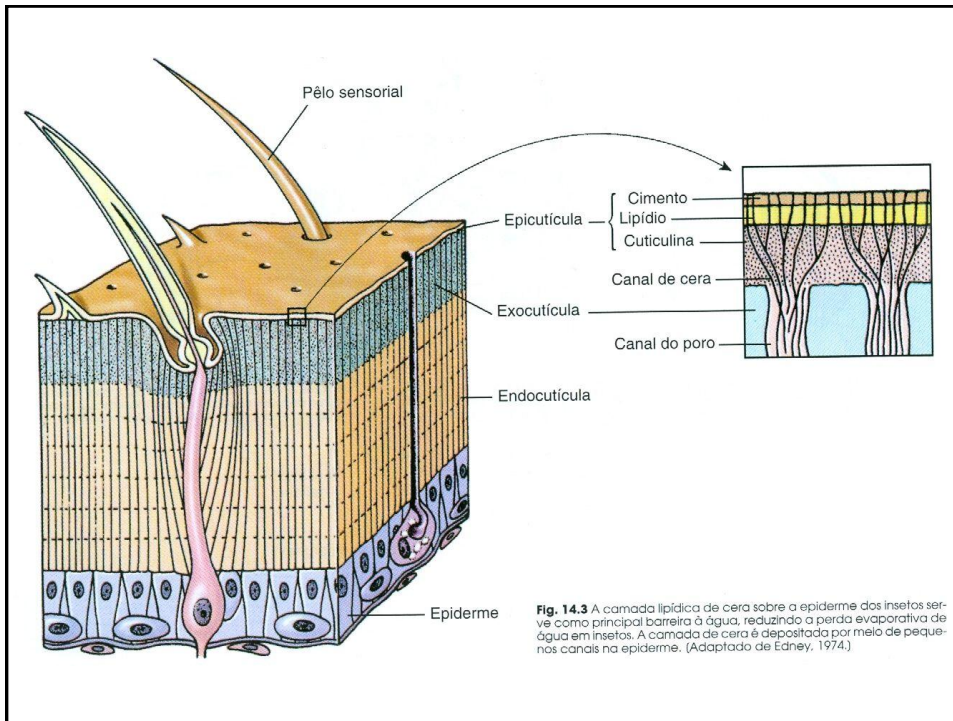
Troca obrigatória de Íons e Água

- Gradientes entre o animal e seu meio
- Razão Superfície-Volume



Troca obrigatória de Íons e Água

- Gradientes entre o animal e seu meio
- Razão Superfície-Volume
- Permeabilidade da Epiderme
 - movimento transcelular ou paracelular
 - Aquaporina
 - permeabilidade da pele variável
 - Reservatório de água
 - cutícula dos insetos (cera)



- Ingestão de alimentos, Fatores metabólicos e Excreção
 - água metabólica

QUADRO 14.5
Produção de água metabólica durante a oxidação dos alimentos

	Alimento		
	Carboidratos	Gorduras	Proteínas
Gramas de água metabólica por grama de alimento	0,56	1,07	0,40
Kilojoules gastos por grama de alimento	17,58	39,94	17,54
Gramas de água metabólica por kilojoules gastos	0,032	0,027	0,023

Fonte: Edney e Nagy, 1976.

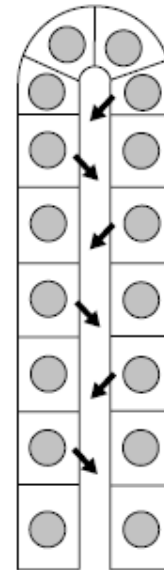
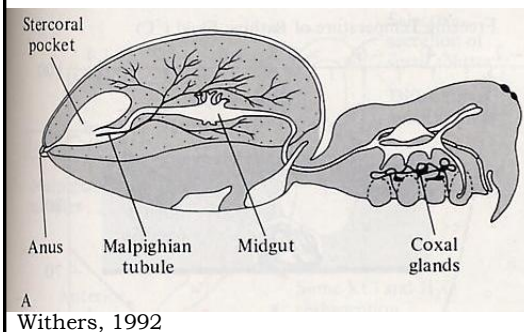
**RATO CANGURU DE 35g (66% de H₂O corpórea)
100g DE CEVADA – 4 SEMANAS A 25°C E UR=20%**

Ganho	ml	Perda	ml
Água de oxidação	54,0	Urina	13,5
Água do Alimento	6,0	Fezes	2,6
		<u>Evaporação</u>	<u>43,9</u>
TOTAL	60	TOTAL	60

- Ingestão de alimentos, Fatores metabólicos e Excreção
 - água metabólica
 - carga de sal na dieta
 - água usada na excreção (capacidade de concentração de urina)
 - urina hiperosmótica em mamíferos e pássaros:
 - Alça de Henle nos rins (multiplicação do mecanismo de contracorrente)

Órgãos de Excreção

- **Túbulos de Malpighi**
 - Sem filtração da hemolinfa
 - Só transporte ativo



Active transport

Schmidt-Rhaesa 2007

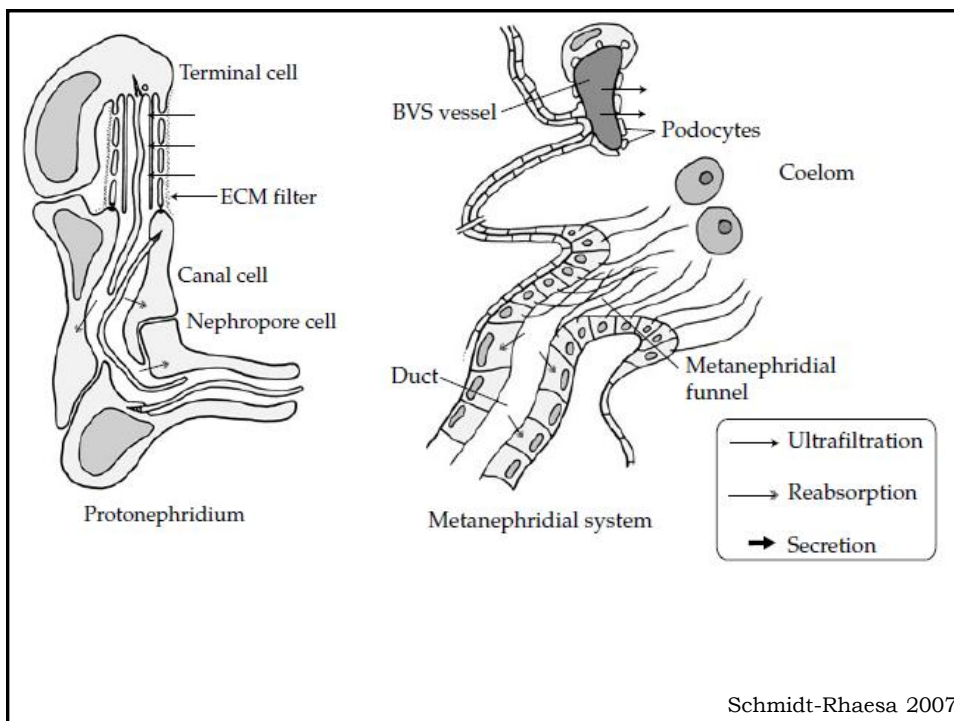
Órgãos de Excreção

- Processos básicos
 - Ultra**filtração**
 - pressão sanguínea, membrana semipermeável
 - **Transporte ativo**
 - Movimento de soluto contra gradiente eletroquímico
 - requer dispêndio de energia metabólica
 - **secreção** ativa (para a luz do órgão excretor)
 - **reabsorção** ativa (da luz para o corpo)
- Geralmente combinação dos dois tipos

Razão U/P	Envolvimento na excreção		Efeitos na composição do plasma sanguíneo
	Efeitos na excreção de água	Efeitos na excreção de solutos	
U/P = 1 (urina isosmótica)	A água é excretada na mesma relação para solutos que predomina no plasma sanguíneo.	Solutos são excretados na mesma relação para água que predomina no plasma sanguíneo.	A formação de urina deixa a razão de solutos e água no plasma sanguíneo inalterada, assim não altera a pressão osmótica do plasma.
U/P < 1 (urina hiposmótica)	A água é preferencialmente excretada. A urina contém mais água em relação aos solutos do plasma.	Solutos são preferencialmente retidos para excreção. A urina contém menos soluto em relação à água do plasma.	A razão de solutos e água no plasma é alterada para cima. A pressão osmótica do plasma é aumentada.
U/P > 1 (urina hiperosmótica)	A água é preferencialmente retida para excreção. A urina contém menos água em relação aos solutos do plasma.	Solutos são preferencialmente excretados. A urina contém mais solutos em relação à água do plasma.	A razão de solutos e água é alterada para baixo. A pressão osmótica do plasma é diminuída.

Figura 26.7 A interpretação do significado da razão osmótica U/P. Os termos *soluta* e *solutos* referem-se ao número total de partículas osmóticas efetivamente dissolvidas.

Hill et al., 2012



Tipos funcionais

- Órgãos excretores não especializados
 - Vacúolos contráteis de protozoários
 - Nefrídios de invertebrados
 - Rins de vertebrados
 - Túbulos de Malpighi de insetos

- Órgãos excretores especializados
 - Brânquias (crustáceos, peixes)
 - Glândulas retais (elasmobrânquios)
 - Glândulas de sal (répteis, aves)
 - Fígado (vertebrados → hemácias → bile)
 - Intestino (insetos)

Classificação

- Nenhum demonstrado
 - Celenterados
- Vacúolos contráteis
 - Protozoários
 - Esponjas

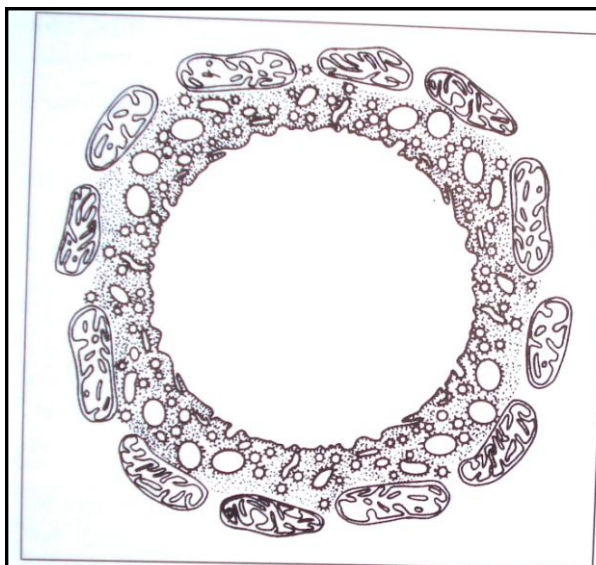
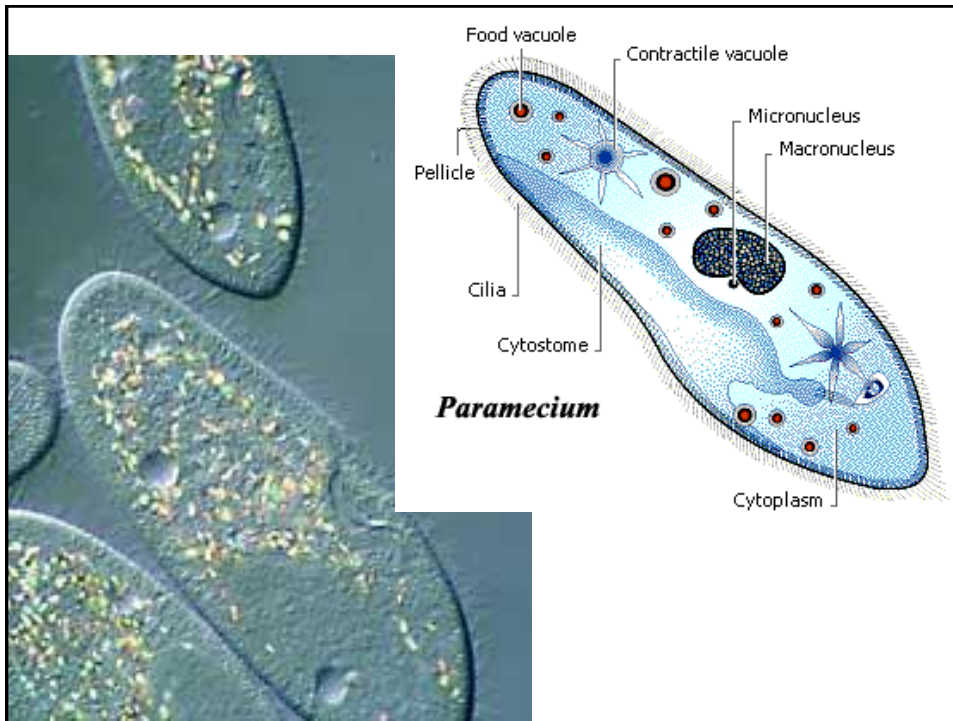
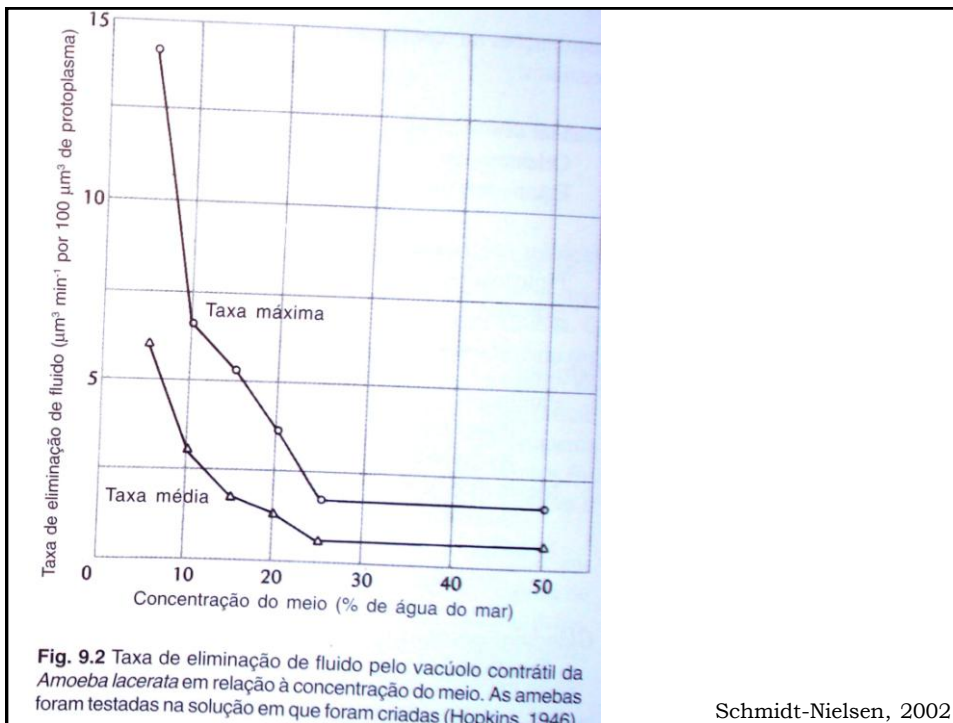


Fig. 9.1 O vacúolo contrátil da *Amoeba proteus* é envolto por uma membrana e circundado por uma camada de minúsculas vesículas que são preenchidas por fluido e que parecem esvaziar-se no vacúolo. Ao redor dessa estrutura, há uma camada de mitocôndrias, que provavelmente fornecem energia para o processo de secreção (baseado em Patterson, 1980).

Vavúolos contráteis

- Protozoários e esponjas
- água doce
- mudança cíclica no volume

Schmidt-Nielsen, 2002



▪ **Nefrídios**

- Protonefrídio fechado
 - Platelmintos
 - Asquelmintos
- Metanefrídio, extremidade aberta
 - Anelídeos
- Nefrídio
 - Moluscos
- Glândulas antenais (glândula verde)
 - Crustáceos
- Rins
 - Vertebrados

Schmidt-Nielsen, 2002

Estruturas tubulares para excreção

- Nefrídio
- Protonefrídio

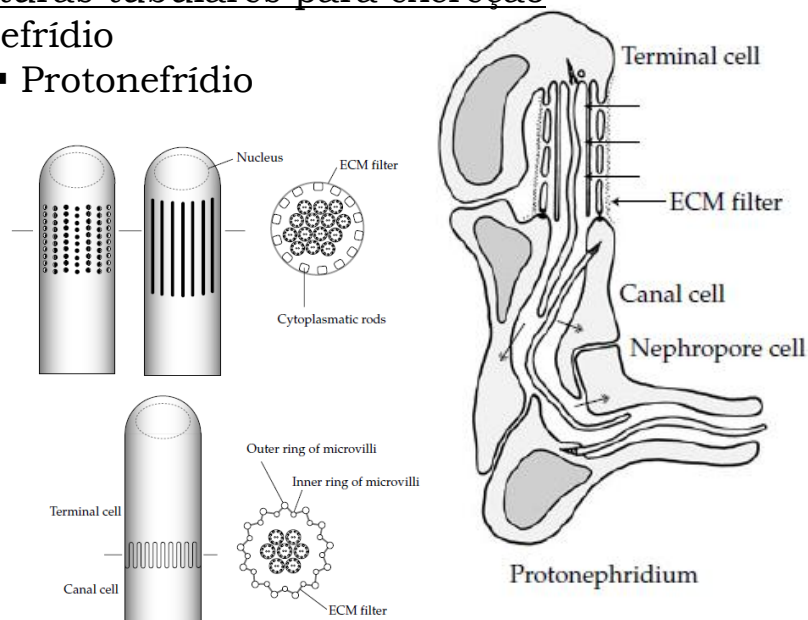


fig. 9.2. Schematic representation of different designs in terminal cells. On top are cells with pores or slits; cross section at indicated level shows the filter composed of ECM covering the pores or slits. Below is a weir, where the filtration area is composed of microvilli from the terminal and the canal cell; cross section is from the level indicated.

Schmidt-Rhaesa 2007

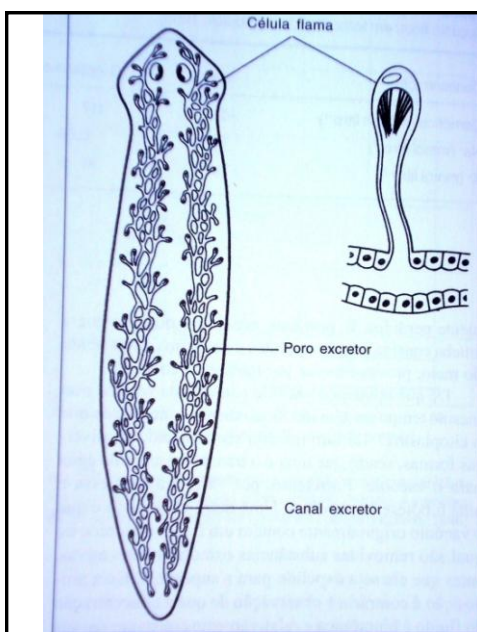


Fig. 9.3 O sistema excretor de uma planária é intensamente ramificado. O fluido excretado é inicialmente formado nos solenócitos ou células flama e a seguir transferido para os ductos dos nefrídios, sendo expelido pelos poros excretores.

Estruturas tubulares para excreção

- Protonefrídio
 - **Célula terminal**
 - **Célula de canal**
 - **Célula do poro**
 - tubo simples ou ramificado que tem acesso ao meio externo por meio de um poro (poro do nefrídio)
- protonefrídio: extremidade interna fechada e com fundo cego
 - geralmente em animais sem celoma
 - um único cílio = **solenócito**
 - muitos cílios = **célula flama**
 - ultrafiltração (Inulina)
- **Filtração e reabsorção**

Schmidt-Nielsen, 2002

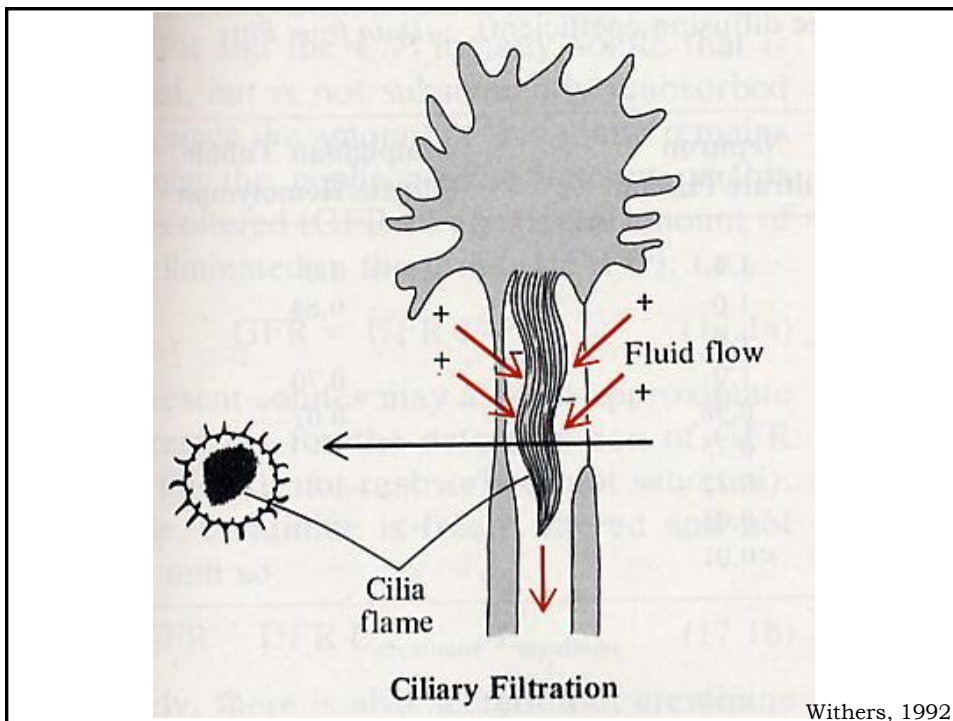
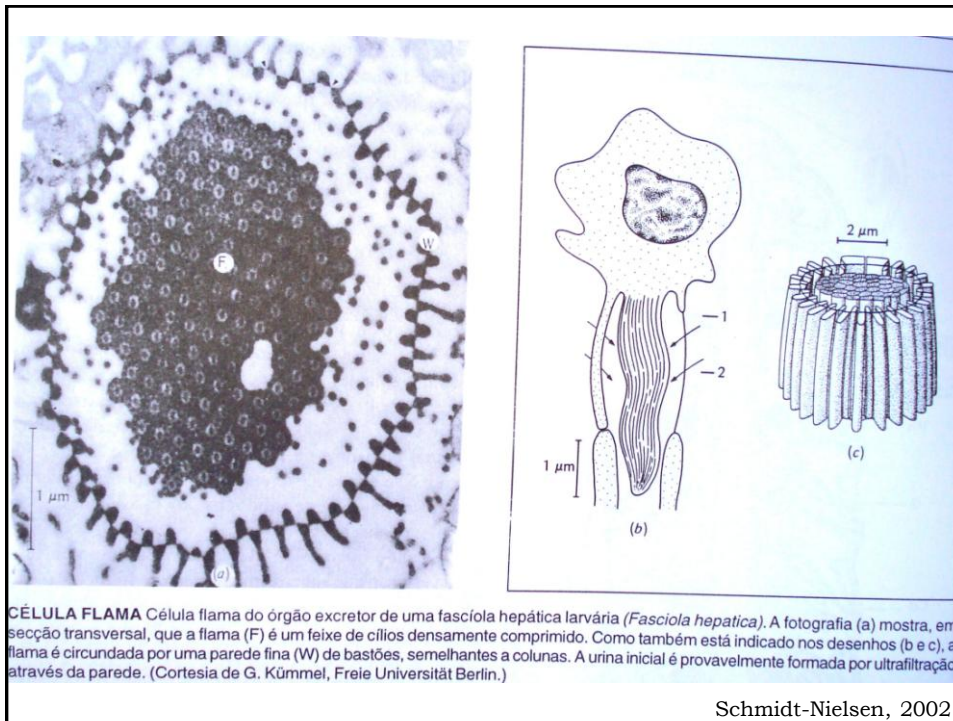


Table 9.1 Characteristics of terminal cells in protonephridia of bilaterian animals. Table includes number of cilia, number of microvilli directed into the lumen of the terminal cell, and the shape of the filtration site.

	Cilia	Microvilli	Filtration site	Selected references
Gastrotricha Macrodasyda	1	8	Pores or slits	Teuchert 1973, Neuhaus 1987, Ruppert 1991
Gastrotricha Chaetonotida, Pauctubulatina	2	16	Pores or slits	Brandenburg 1962, Kieneker 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
Eurotífera	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

Schmidt-Rhaesa 2007

Estruturas tubulares para excreção

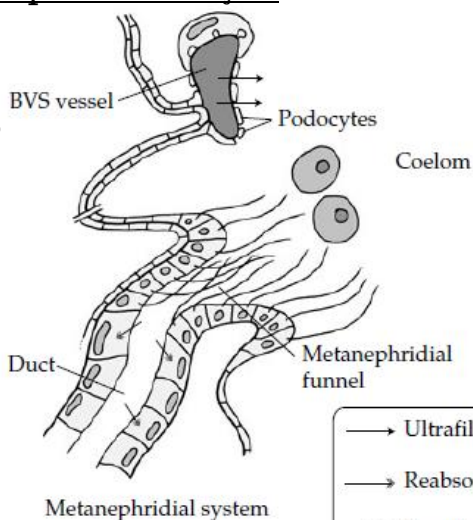
- Nefrídio
 - Metanefrídio

• faz conexão com a cavidade do corpo por meio de uma estrutura em forma de **funil** (nefridióstoma ou nefróstoma)

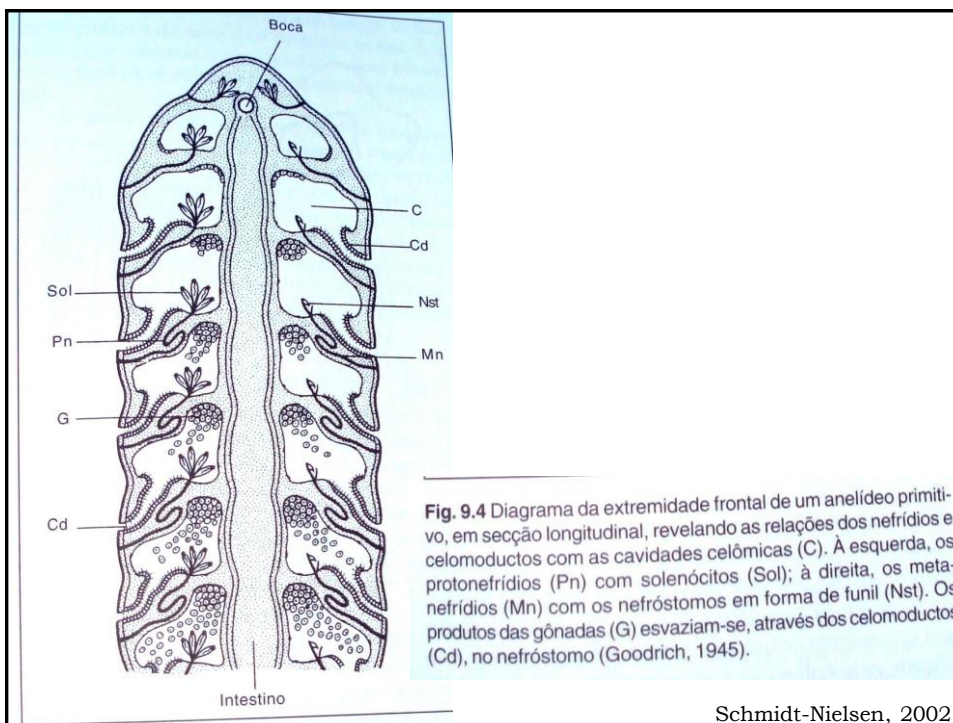
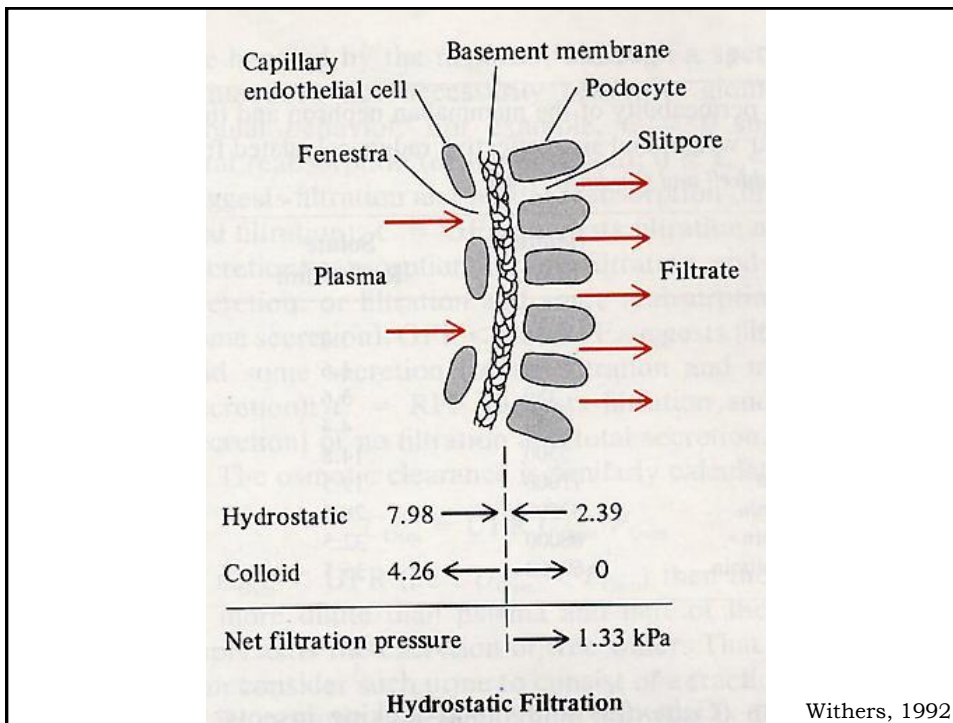
• Fluido do celoma escoo no nefrídio através de um nefróstoma em forma de funil e à medida que percorre as alças do duto, sua composição é modificada

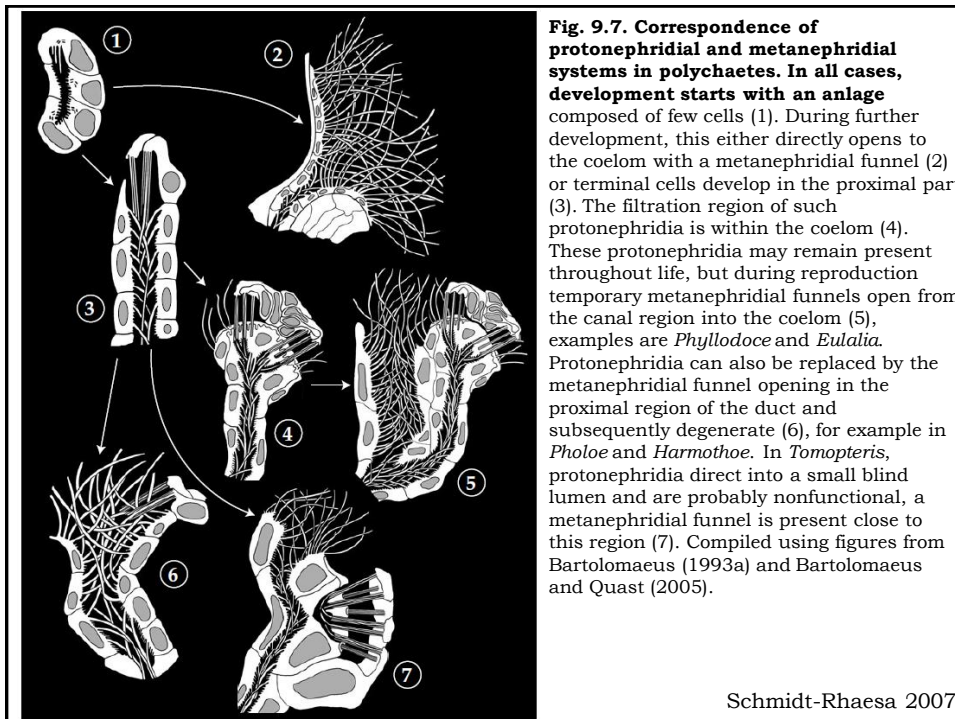
→ Urina hiposmótica

• **Filtração com auxílio do sistema circulatório** e reabsorção



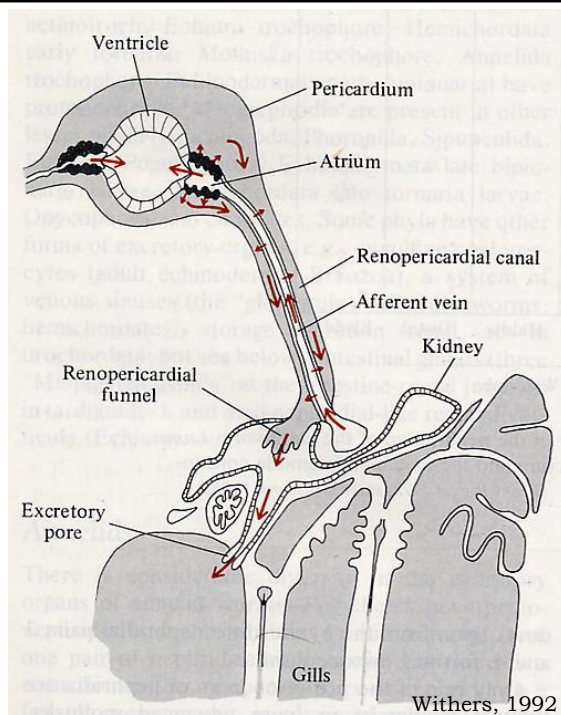
Schmidt-Rhaesa 2007

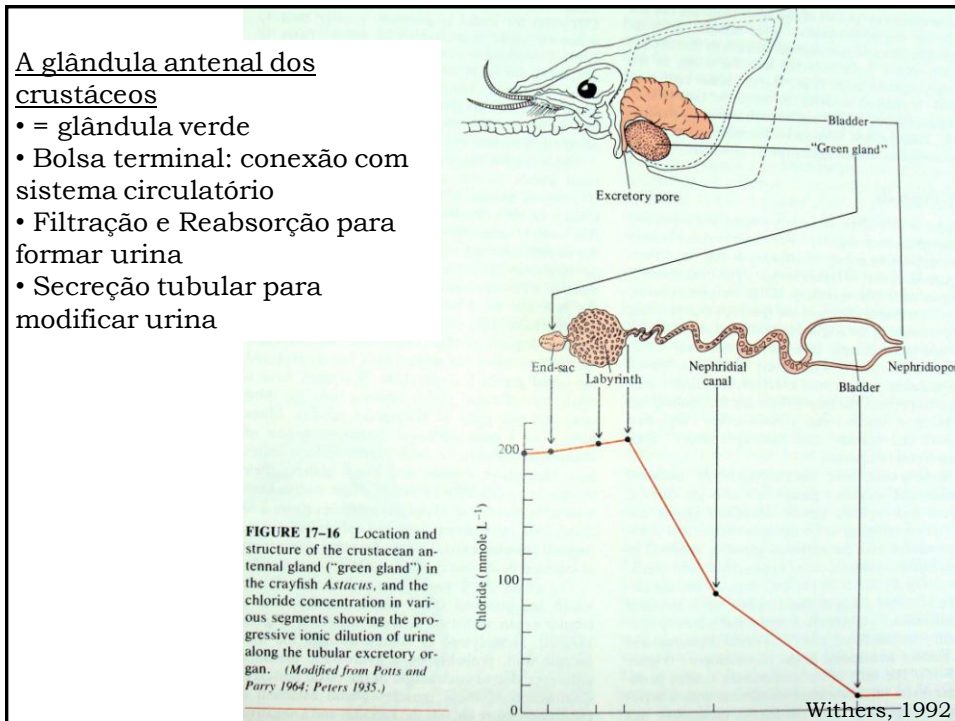
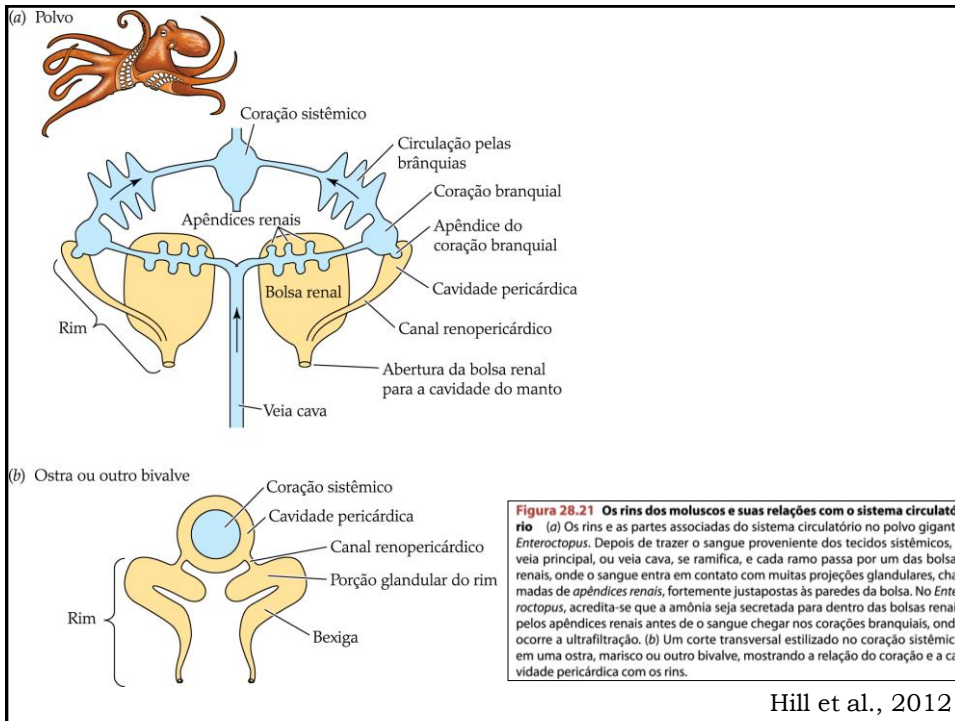


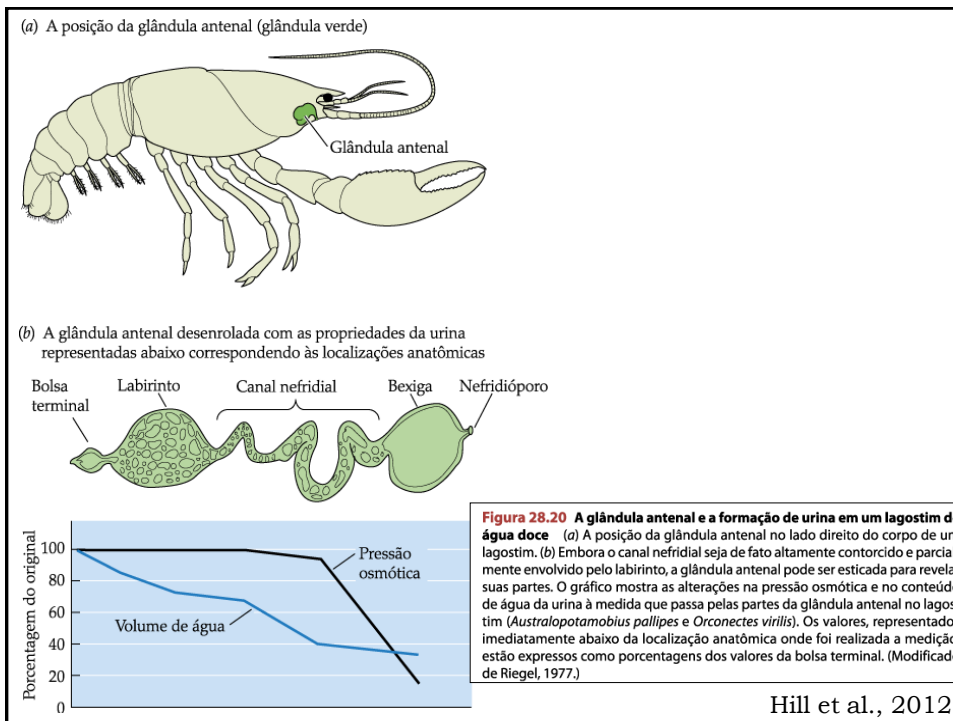


O rim dos moluscos:

- Todos (tanto marinho como de água doce) formam fluido excretor inicial através da ultrafiltração do sangue (pericárdio → ducto renopericardial) → Filtração e reabsorção seletiva
- Secreção ativa de certas substâncias

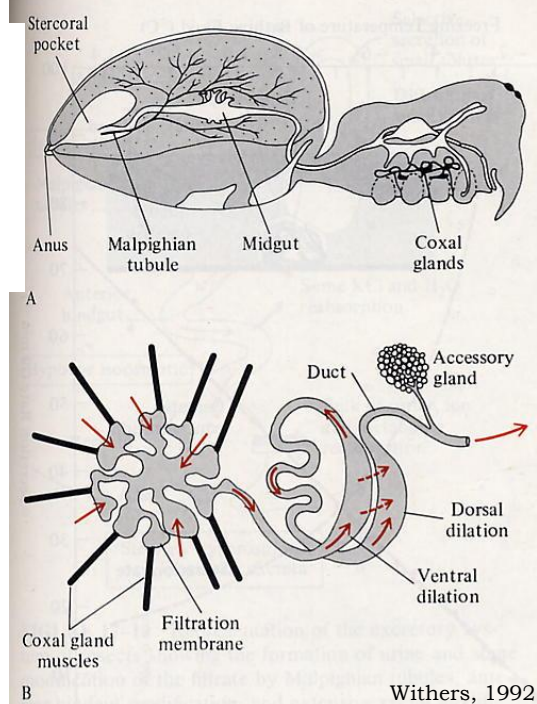


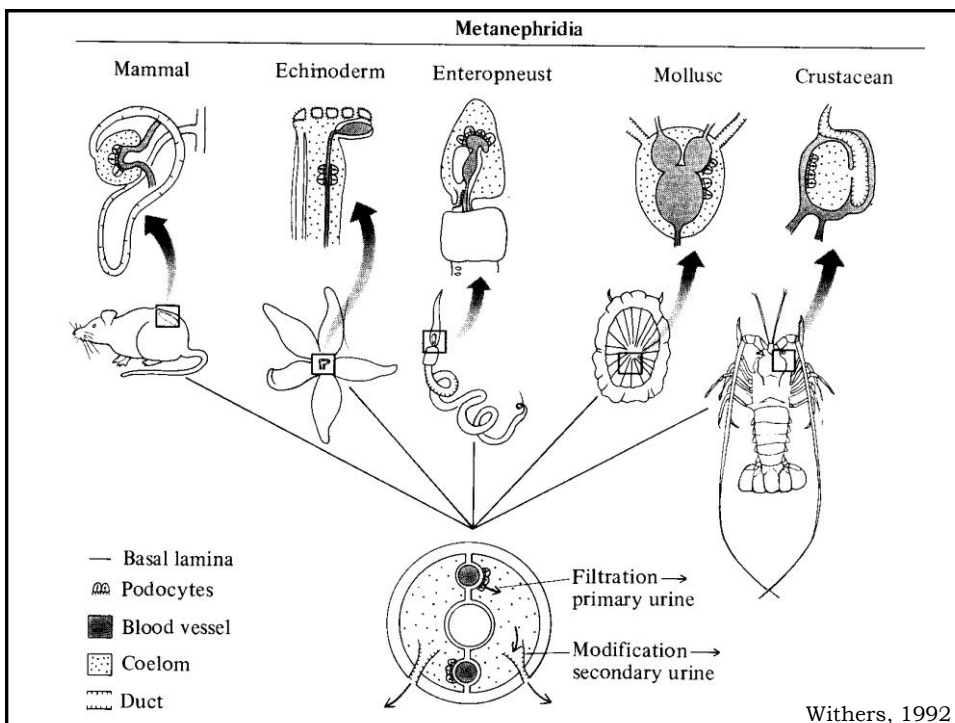
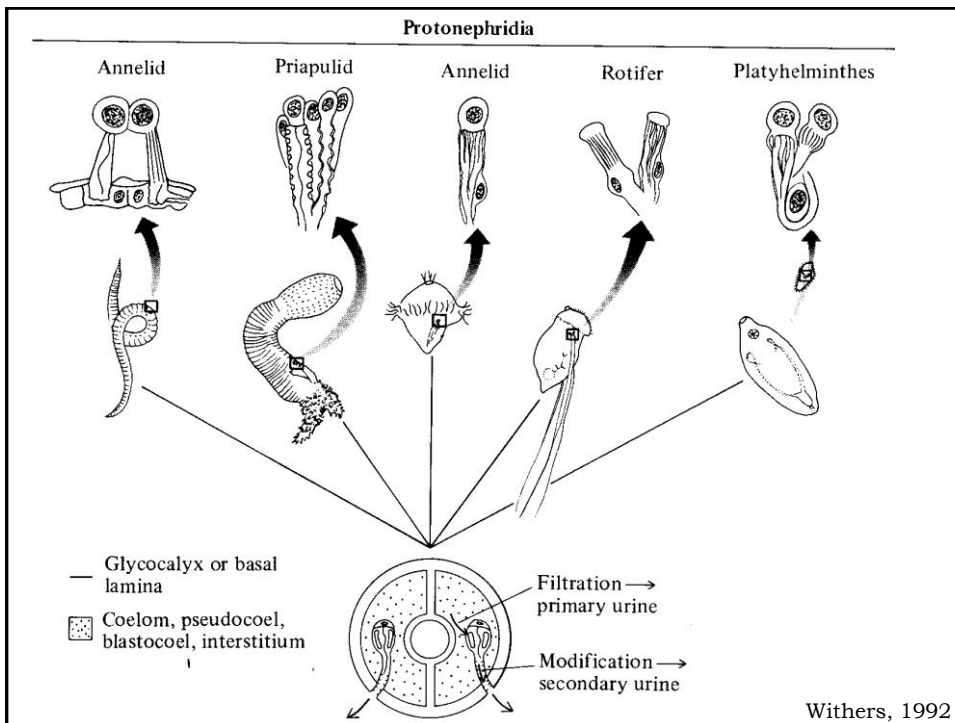


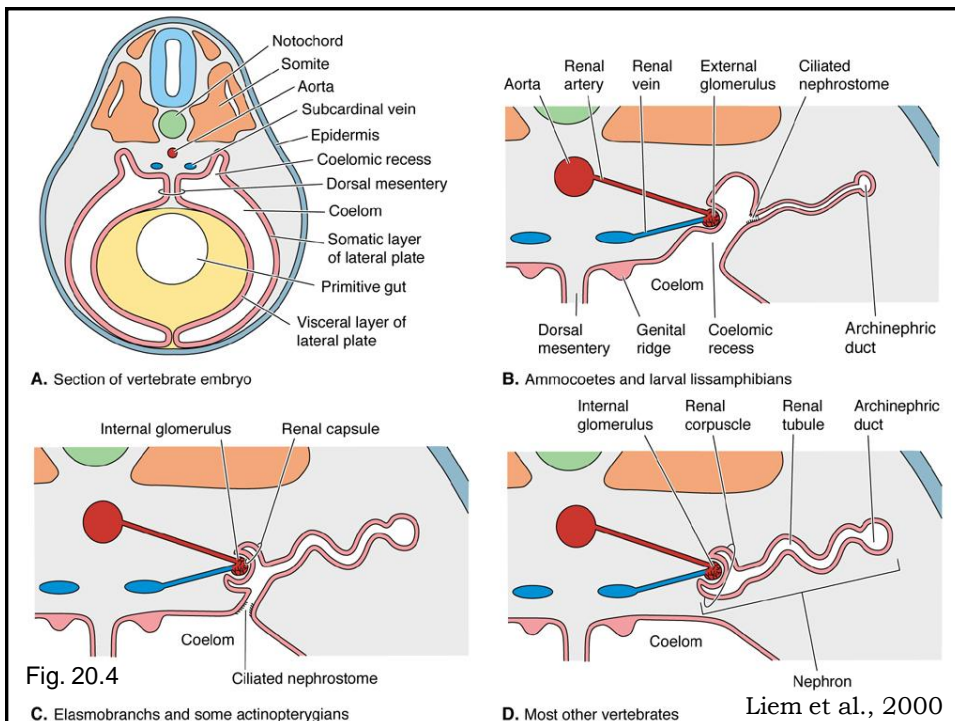
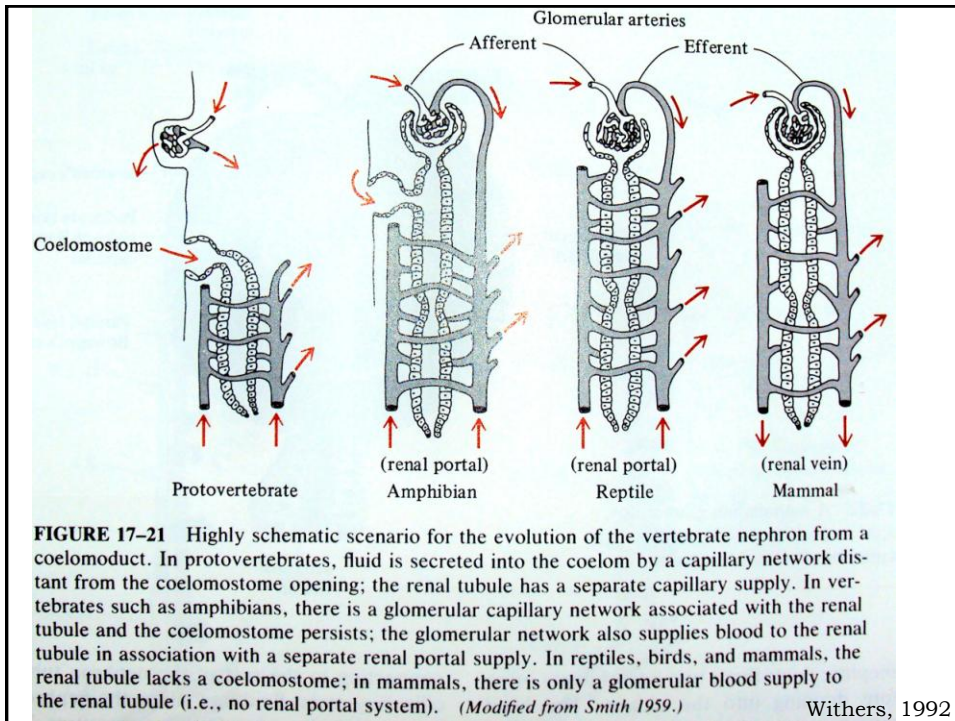


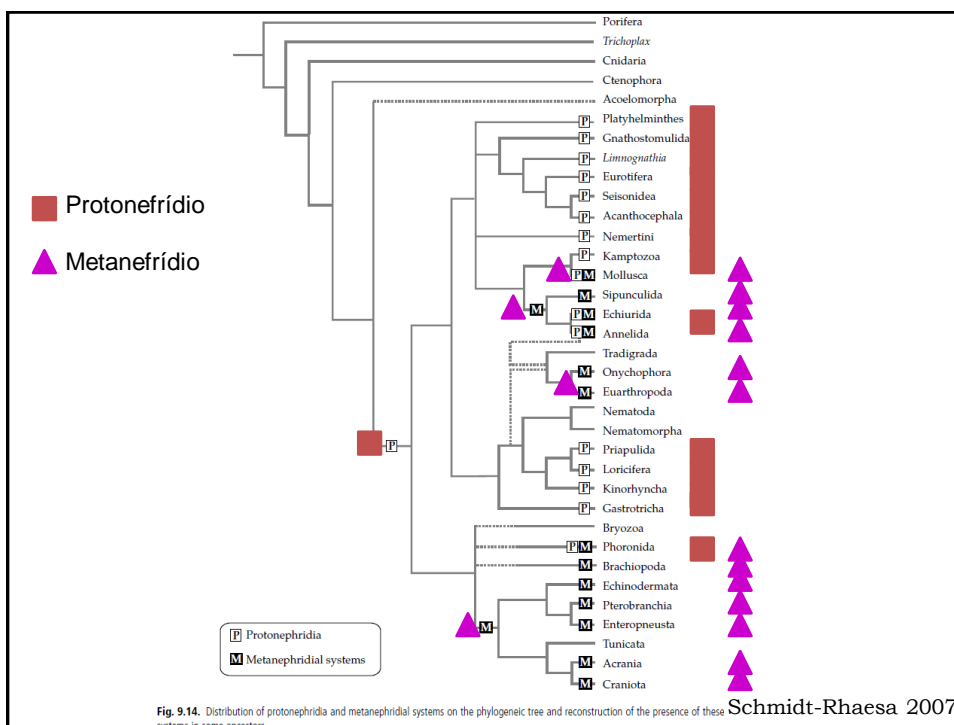
Aracnídeos

- glândula coxal (relacionada embriologicamente com a glândula antenal dos crustáceos)
 - filtração de hemolinfa
- túbulos de Malpighi









Evolution de sistemas excretoras: Conclusão

- Sistemas baseados no transporte ativo são raros, estruturalmente de difícil comparação e espalhados pela árvore filogenética → origem independente
- Nefrídios (órgãos de excreção baseados na filtração) são muito mais comuns
- Apesar da variação considerável na estrutura dos protonefrídios existem semelhanças que indicam um ancestral comum na evolução dos nefrídios.
- Organização mais simples de protonefrídio: três células
- Presença desse tipo de protonefrídio em Gastrotricha, Gnathostomulidae, e larvas de *Magelona mirabilis* (Annelida) indica sua condição plesiomórfica.
- Sendo assim, a presença de um cílio com oito microvíli também parece ser a condição ancestral (coanócito com as mesmas características = célula terminal pode ser célula epidermal modificada)
- Metanefrídios supostamente evoluírem em diversos grupos por convergência atrelado a presença de um celoma (evoluído independentemente)
- Colocar as informações numa filogenia → metanefrídios evoluírem várias vezes: em moluscos, no ancestral dos (Annelida + Sipunculida + Echiurida), no ancestral de Deuterostomia, no ancestral de Onychophora e Euarthropoda).

Schmidt-Rhaesa 2007