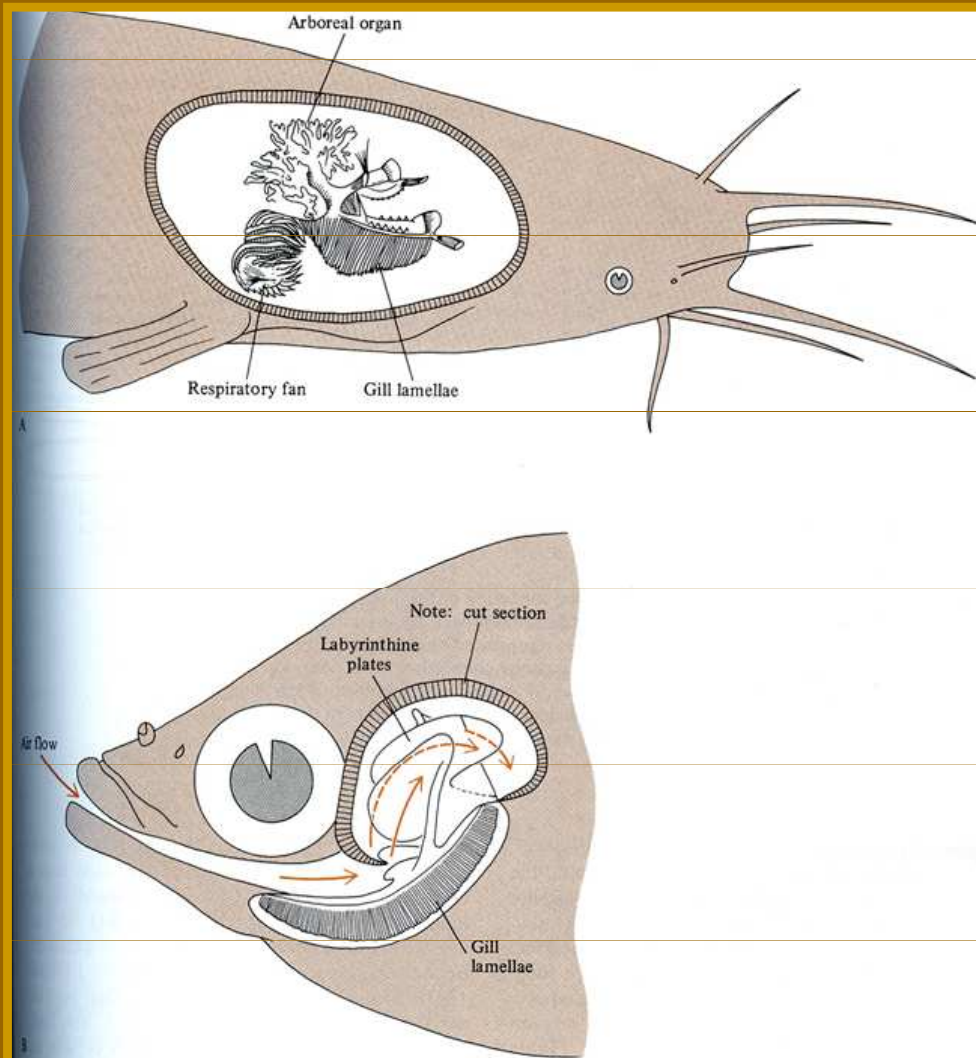


RESPIRACE ZE VZDUCHU

A) RYBY

respirační vaskularizované tkáně: kůže, epitely úst, žaludku, střeva, hltanové vaky, modifikované žábry (nadžábrové labyrinty), plynový měchýř, plíce



Keříčkovitý orgán keříčkovce *Clarias*



a nadžaberní labyrint guramy *Osphronemus*



	HABITAT	RESPIRAČNÍ TKÁŇ / ORGÁN
<i>Gymnotiformes</i>	řeky, bažiny	ústní dutina/hltan, žaberní dutina
<i>Polypteriformes</i>	sladké vody	zdušné vaky
<i>Synbranchiformes</i>	bažiny, rybníky	nadžaberní vzdušné vaky
<i>Siluriformes</i>	rybníky, bažiny, řeky	nadžaberní vzdušné vaky, keříčkovitý žaberní orgán žaludek, střevo, plynový měchýř
<i>Cypriniformes</i>	rybníky, tůňky, řeky, bentické vody	intestinum
<i>Perciformes</i>	rybníky, bažiny, řeky, skalnaté říčky	nadžaberní vzdušné vaky, žaberní dutina, kůže, ústní dutina, nadžaberní labyrint
<i>Anguilliformes</i>	řeky	kůže
<i>Amiiformes</i>	sladké vody	plynový měchýř
<i>Lepisosteiformes</i>	sladké vody	plynový měchýř
<i>Salmoniformes</i>	stojaté vody	plynový měchýř
<i>Osteoglossiformes</i>	sladké vody, bažiny	plynový měchýř
<i>Gonorynchiformes</i>	řeky	plíce
<i>Lepidosireniformes</i>	řeky	plíce

Evoluce plic a plynového měchýře jako derivátu hltanu

Bahníci



Bichiři



Trahiři



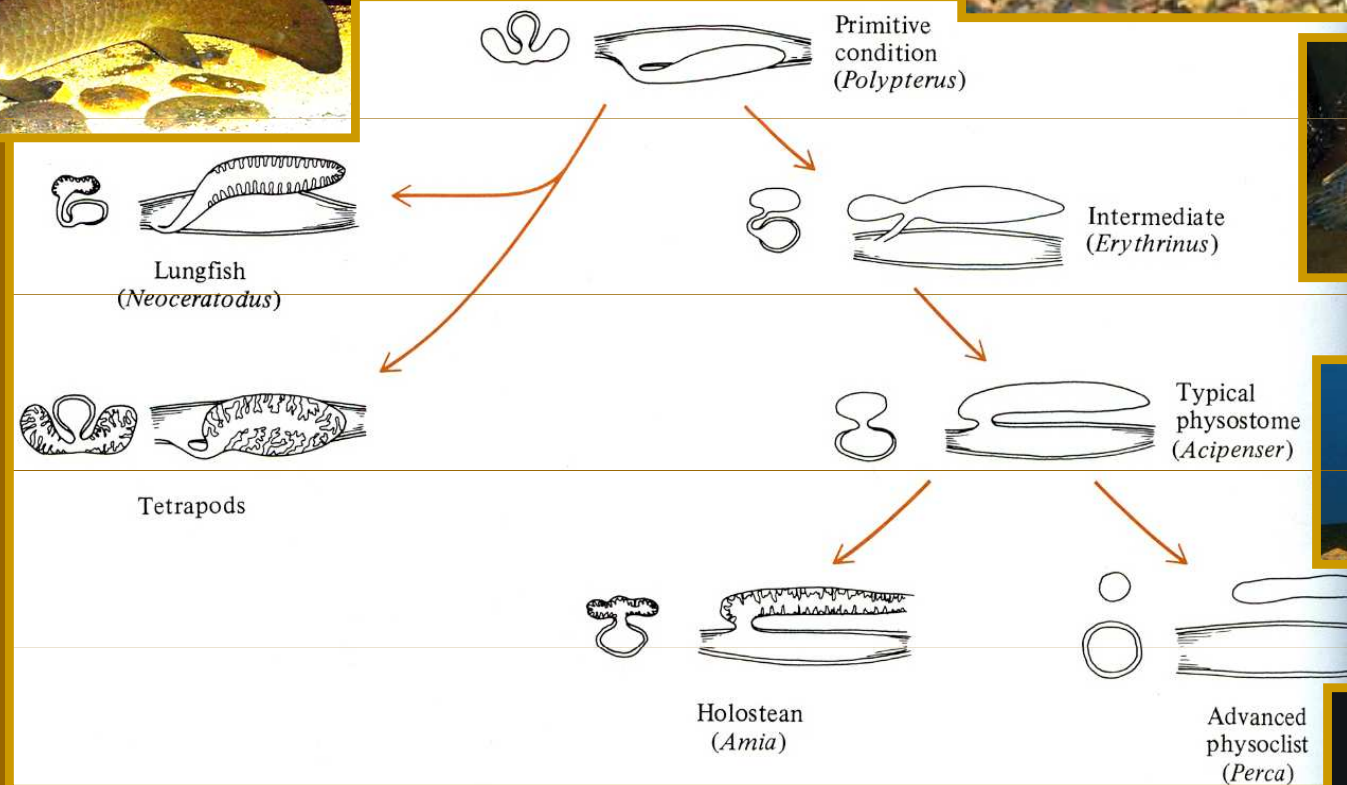
Jeseteři



Okounoví

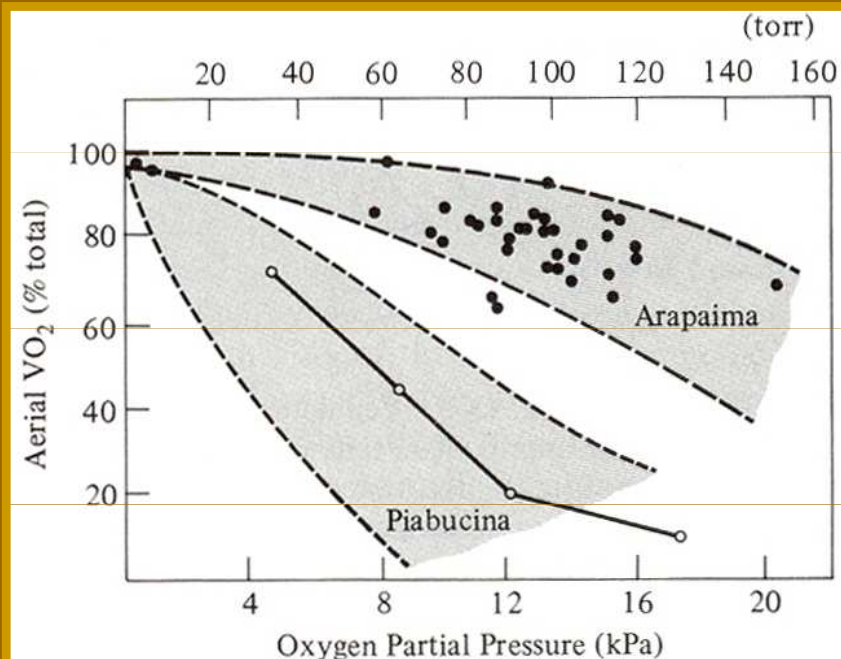


Amia (Kaprouni)



Podíl výměny O₂ ze vzduchu (A) a vody (V), respirační kvocient (RQ) ve vzduchu, vodě a celkově u vzduch dýchajících ryb v „normoxické“ vodě.

	velikost (g)	total O ₂ (ml/kg min)	% A/V(O ₂)	RQ(A/V/ total)
<i>Lepidosiren</i> plíce	500	0,37	96 / 4	0,45 / 6,7 / 0,73
<i>Protopterus</i> plíce	3250	0,19	89 / 11	0,25 / 4,7 / 0,75
<i>Lepisosteus</i> plynový měchýř	600	0,89	73 / 27	0,09 / 2,7 / 0,8
<i>Anabas</i> labyrint	40	1,88	54 / 46	0,2 / 2,29 / 1,17
<i>Amia</i> plynový měchýř	1200	1,5	35 / 65	0,6 / 1,4 / 1
<i>Neoceratodus</i> plíce	6000	0,25	0 / 100	- / 0,72 / 0,72



Znázornění přechodu mezi vzdušným a vodním dýcháním v závislosti na parciálním tlaku O₂ ve vodě u dvou ryb s odlišnou preferencí vodního a vzdušného dýchání (obě plynový měchýř).

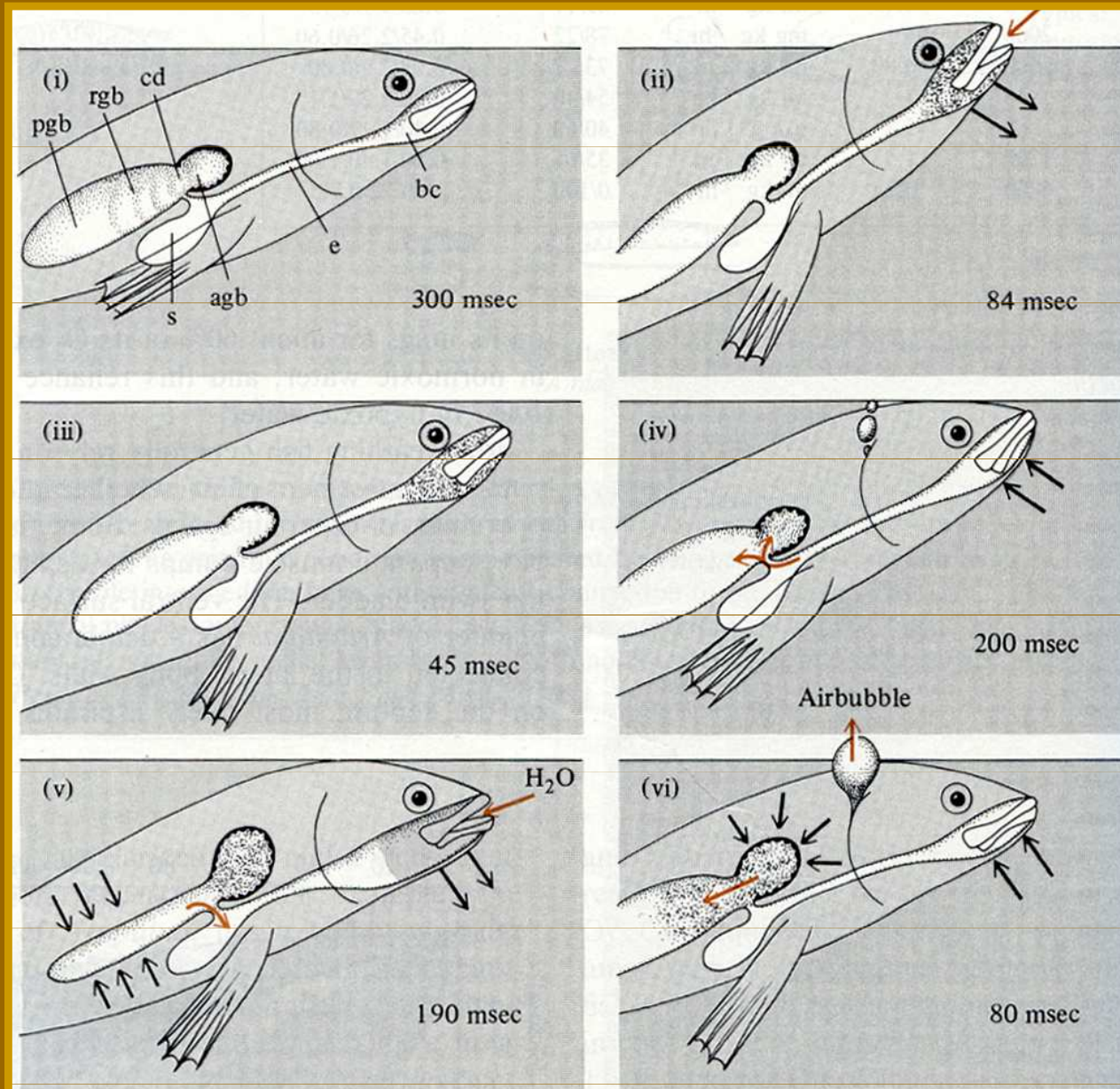


Arapaima –sladké vody

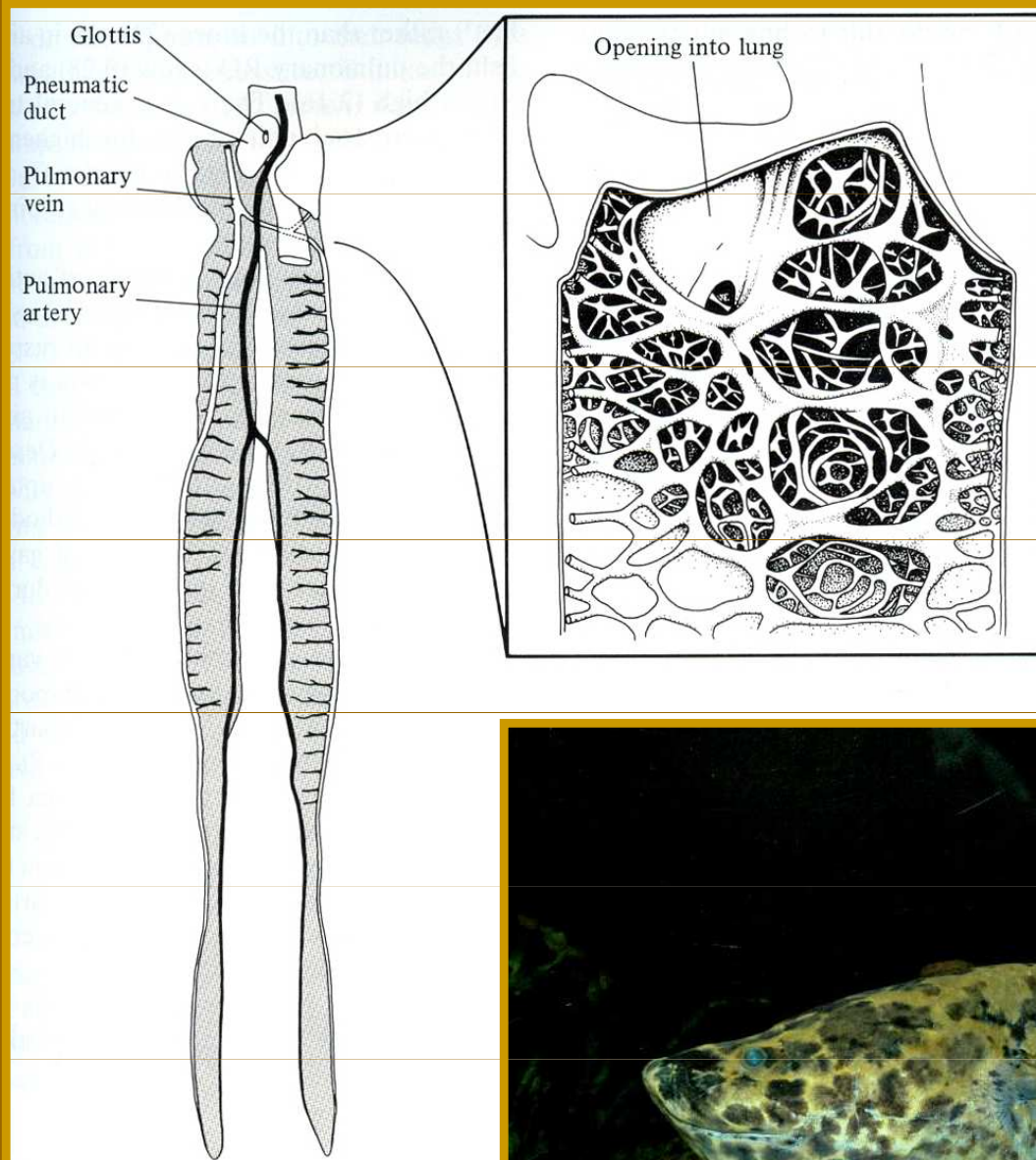


Piabucina - bažiny

Ventilační cyklus u trahira (*Hoplerythrinus unitaeniatus*)



bc – ústní dutina
 e – jícen
 s – žaludek
 agb – přední plynový měchýř
 rgb - respirační plynový měchýř
 pgb – zadní plynový měchýř
 cd – komunikační kanál



Velmi dobře vyvinuté plíce
bahníka východoafrického



B) OBOJŽIVELNÍCI

velká variabilita v rozvoji a využívání plic pro dýchání, obecně velký význam dýchání kůží, případně žábry

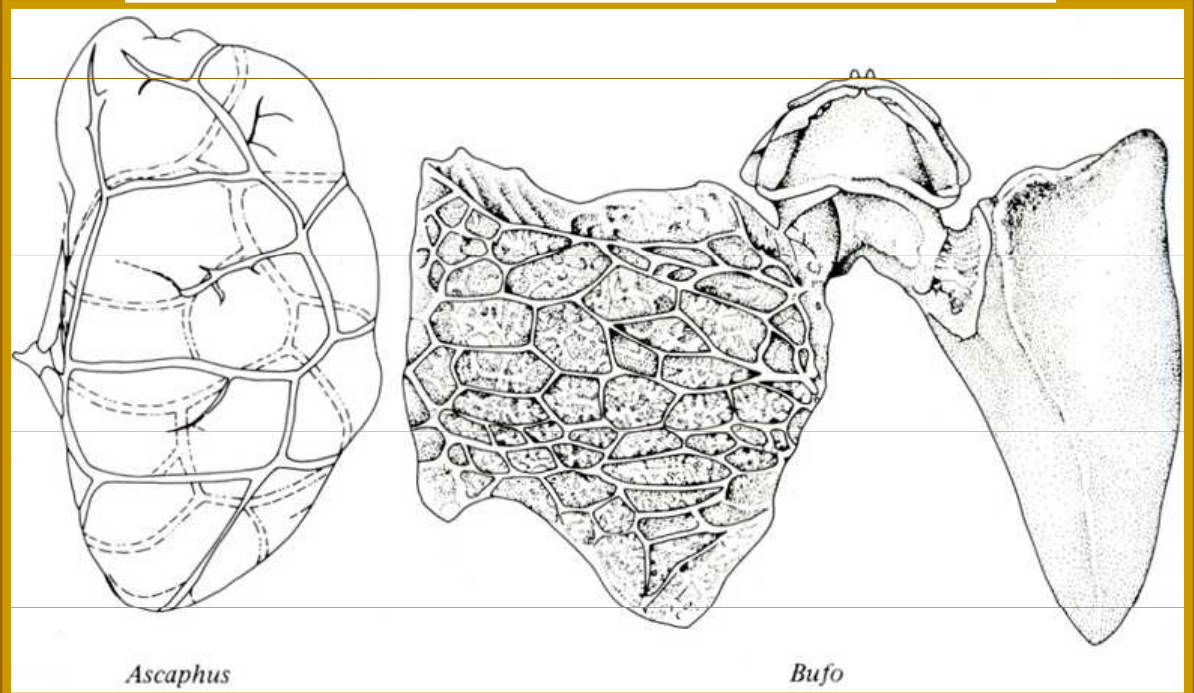
Zastoupení jednotlivých orgánů ve výměně O_2 a CO_2 u mloka (*Necturus*) při teplotě 25°C.

	O_2	CO_2
plíce	10 %	12 %
žábry	60 %	61 %
kůže	30 %	27 %
total	26,1	23,7
($\mu l O_2 / g h$)		



Bufo marinus

Různě vyvinuté plíce ocasatky (*Ascaphus*) a ropuchy (*Bufo*)



Ascaphus

Bufo

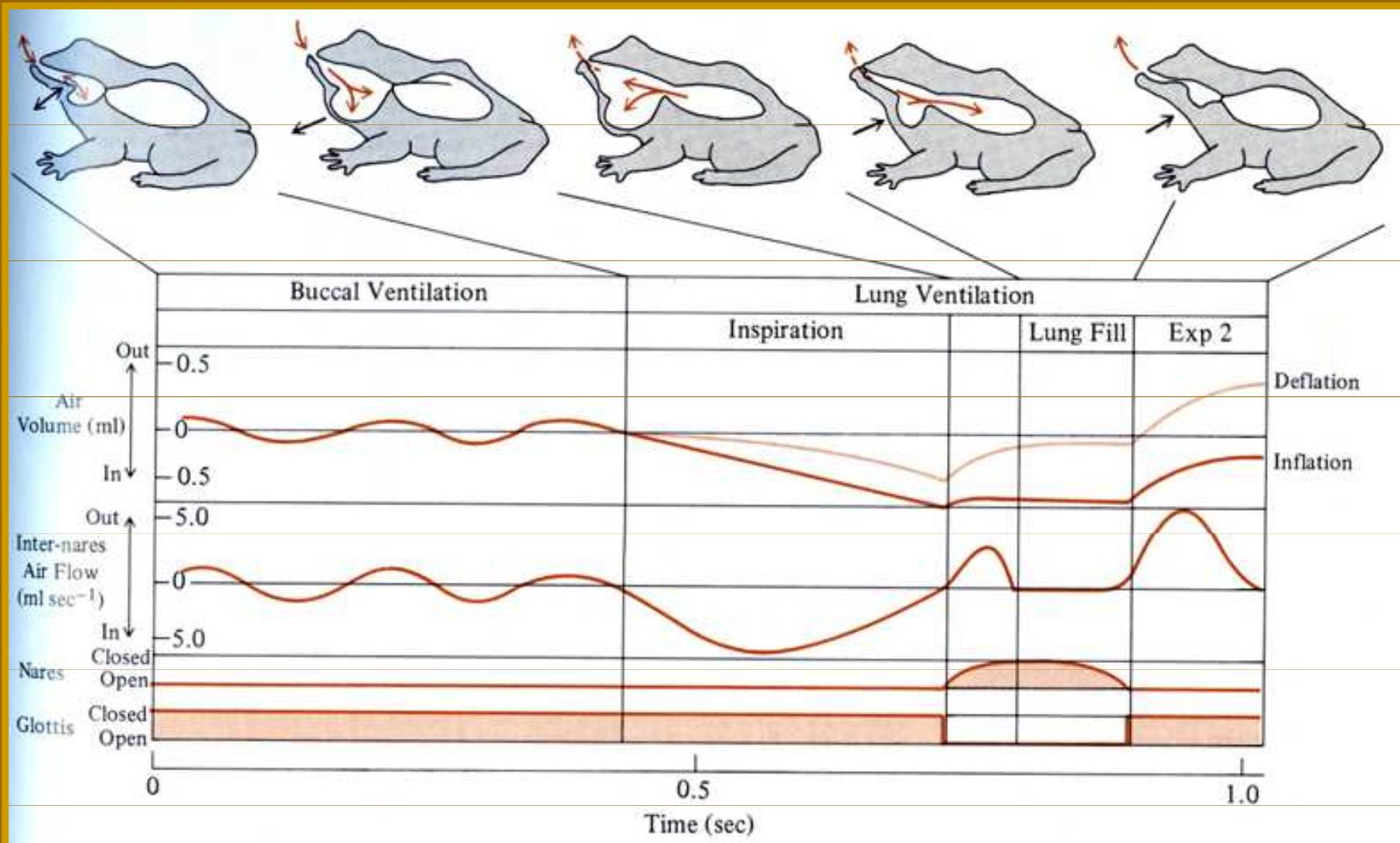


Ascaphus

© David Cannatella

Plicní ventilace u obojživelníků

- na rozdíl od vyspělejších skupin obratlovců, podobně jako vzduch dýchající ryby, nevyužívají k nasávání vzduchu negativní tlak v plicích

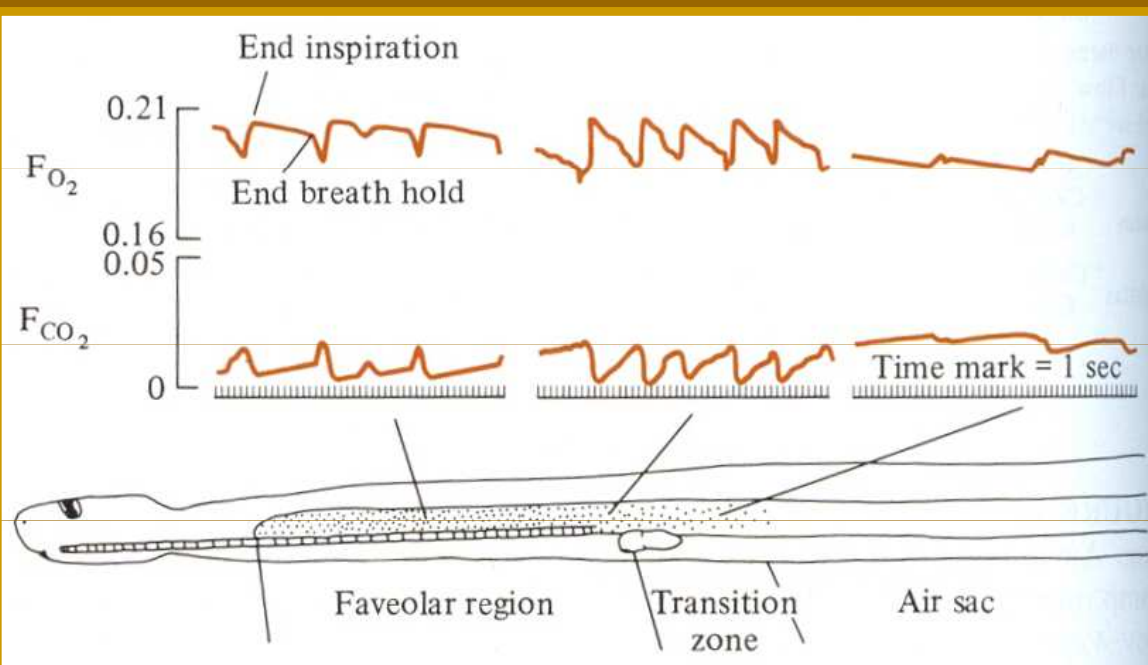
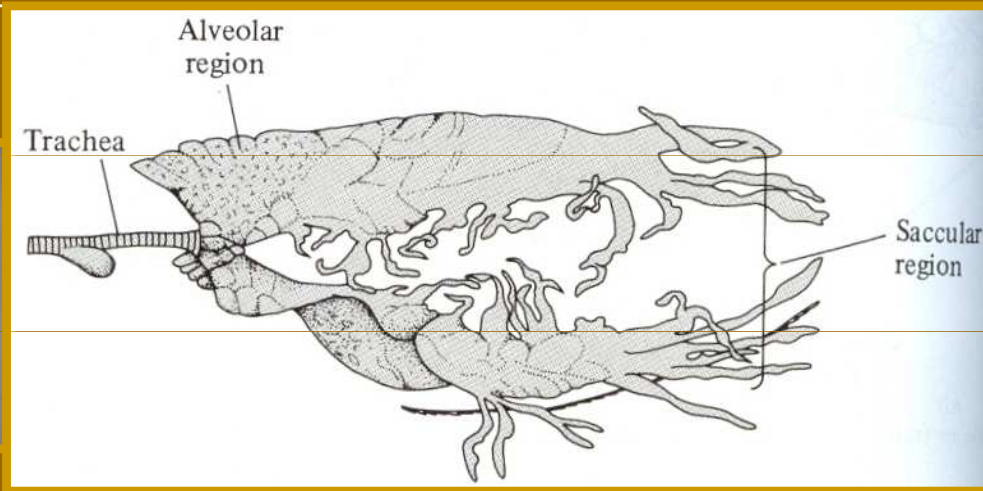


C) PLAZI

velká variabilita v rozvoji plic, ale dýchání je již na nich plně závislé,
poprvé s objevuje využití negativního plicního tlaku pro vdech

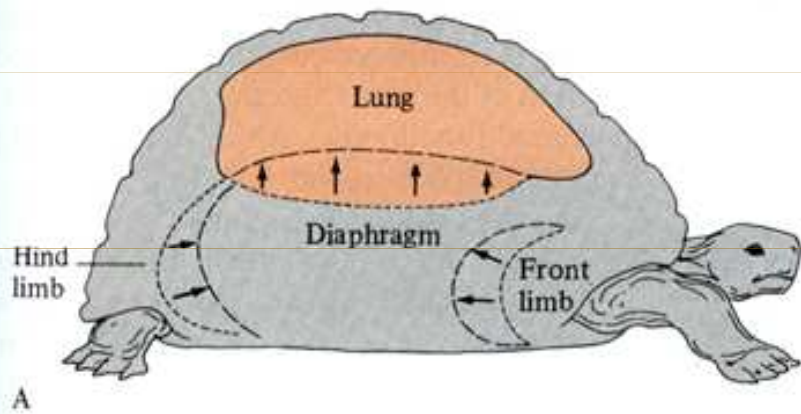
- dobře vyvinutá žebra a mezižební svaly

Rozvětvené plíce chameleona
(*Chameleon zeylanicus*)

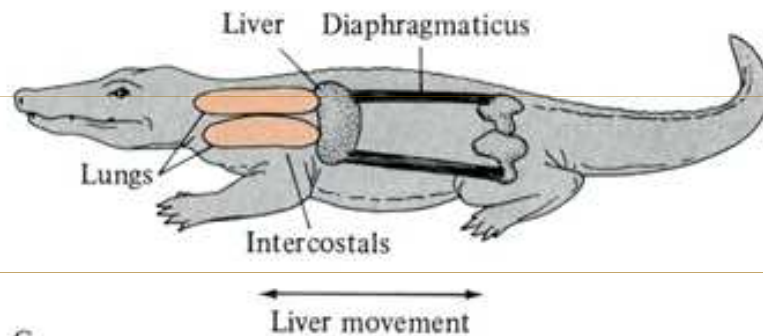
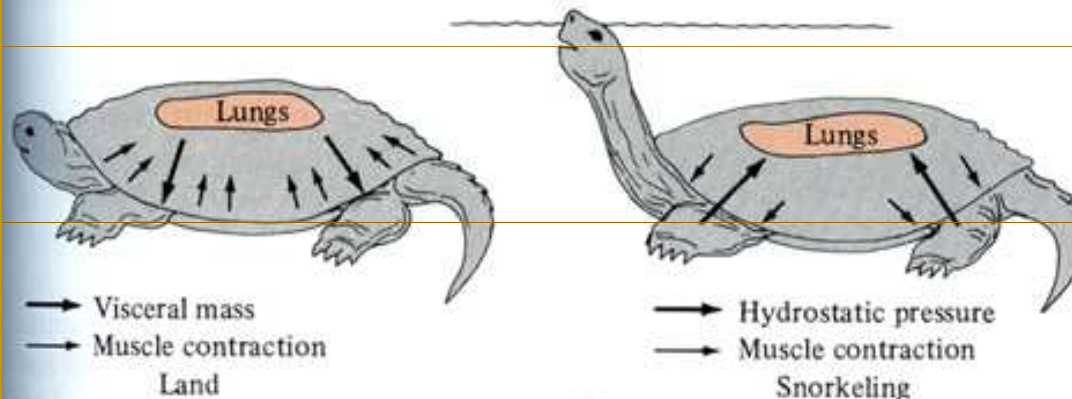


Dýchací cyklus a fluktuace O_2 a CO_2
v plíci zmije (*Vipera xanthina*)





Želvy mají srostlá a nepohyblivá žebra
=> mají dobře vyvinutou bránici, a zároveň
regulují tlak v plicích pohybem končetin



Krokodýlové, podobně jako hadi a ještěři
nemají bránici a pouze minimálně využívají
pohyb dobře vyvinutých žeber a mezižeber-
ních svalů k dýchacím pohybům. Rozpínání
plic zajišťují pohybem jater diafragmatikem

Plazi obývající vody (zejména krokodýli a želvy) využívají hydrostatický tlak pro pasivní výdech. Mnozí mají také větší podíl kožního dýchání než suchozemské druhy. Např. u mořských hadů při ponoření, kůže zprostředkuje výměnu až 94 % CO_2 a 33 % O_2 . Některé vodní želvy (*Amyda*, *Aspidonotus*) jsou schopny vstřebávat O_2 z vody sliznicí v ústech a hltanu. Amazonská želva (*Podocnemy(i)s*) je běžně schopná získat až 90 % potřebného O_2 rytmickým proplachováním kloaky okolní vodou. Želvy (*Trionyx*) při ponoření, také intenzivně využívají příjem O_2 z vody



Podocnemy(i)s

přes ústní a hltanovou sliznici, v menší míře také využívají kožní dýchání. Obecně, mnozí tetrapodi významnou část CO_2 uvolňují kůží.

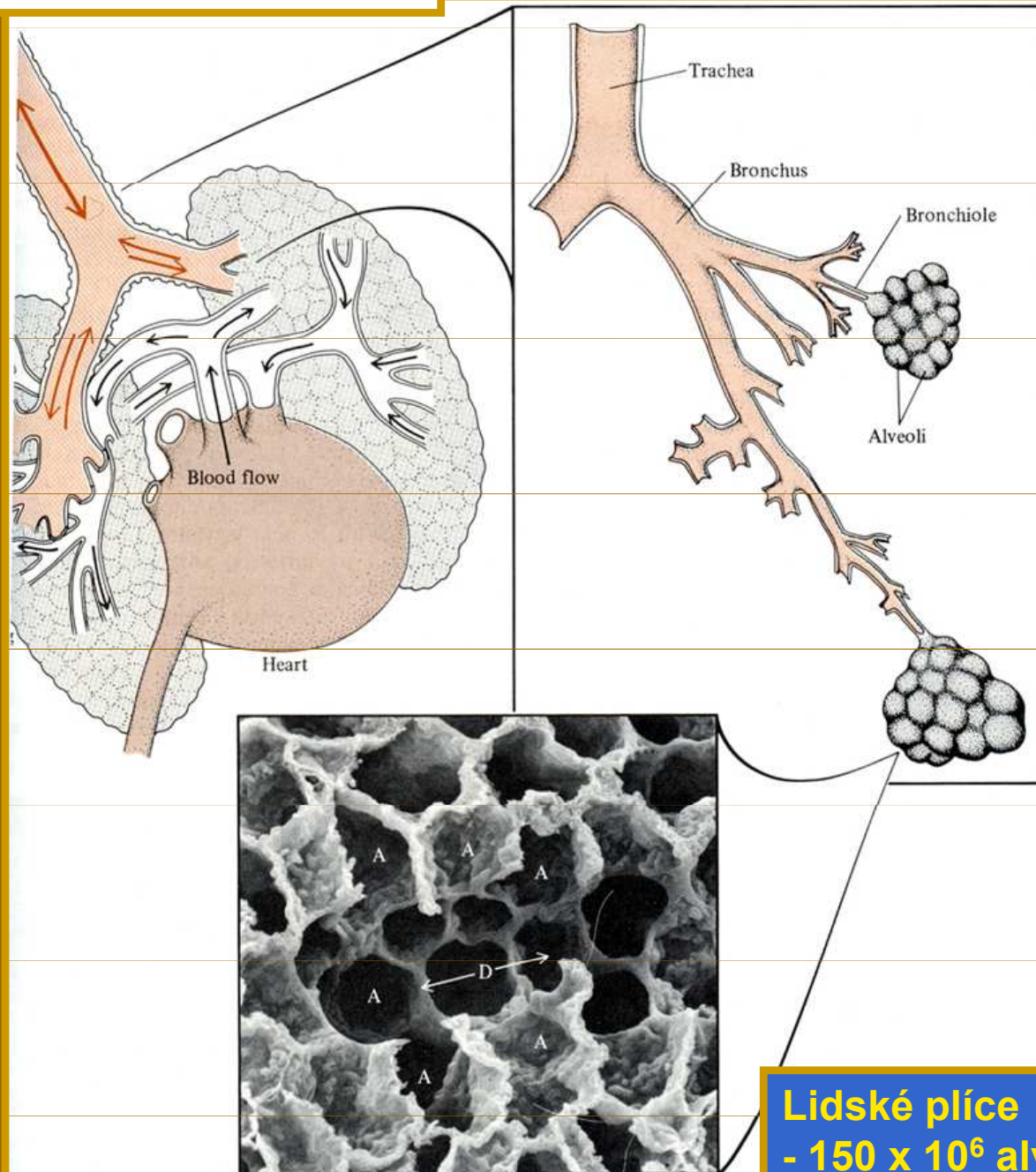


Laticauda colubrina

D) SAVCI

- **obecně velmi dobře vyvinuté plíce s nepostradatelnou funkcí pro dýchání**
- **ventilace je zprostředkována pohybem žeber a bránice**
- **u mnohých je plicní ventilace synchronizována s pohybem**
 - **klokani ~ pístový efekt při skocích**
 - **synchronizace s chůzí (různé poměry, 1:1, 1:2,..)**
 - **netopýři s máváním křídly (1:1)**
- **intenzita ventilace a perfúze není ve všech alveolech stejná**
 - horní (menší ventilace i perfúze) x dolní část plic**

Schéma savčích plic



Lidské plíce
- 150×10^6 alveolů o průměru 150-300 μm
- celková plocha alveolů = 80 $\text{m}^2 \sim 9 \times 9 \text{ m}$

E) PTÁCI

- pravděpodobně nejúčinněji vyvinuté plíce s nepostradatelnou funkcí pro dýchání
- v průběhu ventilace nemění svůj objem, ventilace je prováděna důmyslným systémem vzdušných vaků napojených na plíce a tracheu tyto vaky obklopují vnitřnosti a pronikají i do velkých dlouhých kostí (humerus, femur)
 - u plicních vaků se předpokládá i termoregulační funkce
- plicní ventilace synchronizována s pohybem - s máváním křídly (1:1)

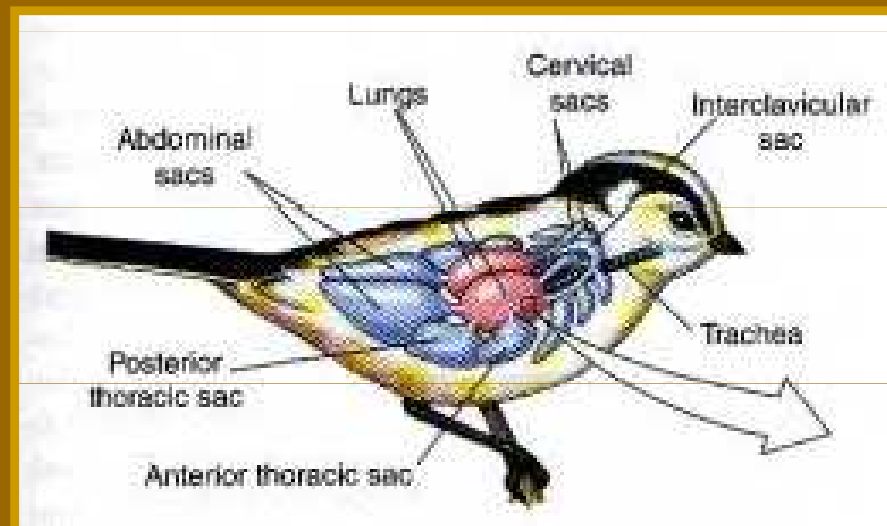
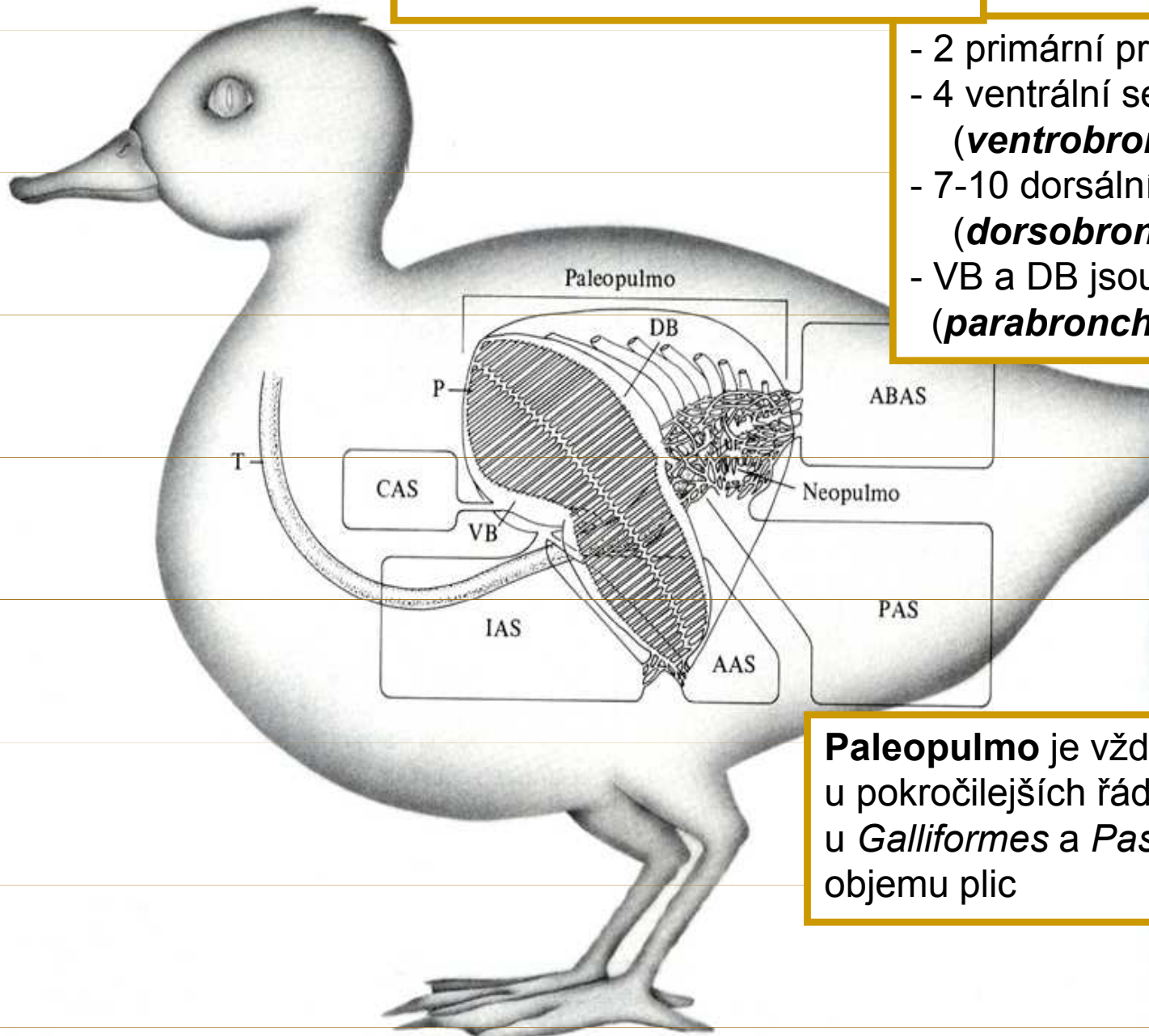


Schéma ptačích plic



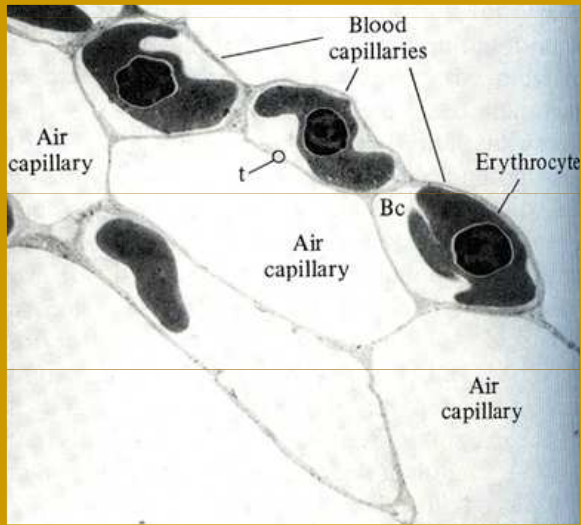
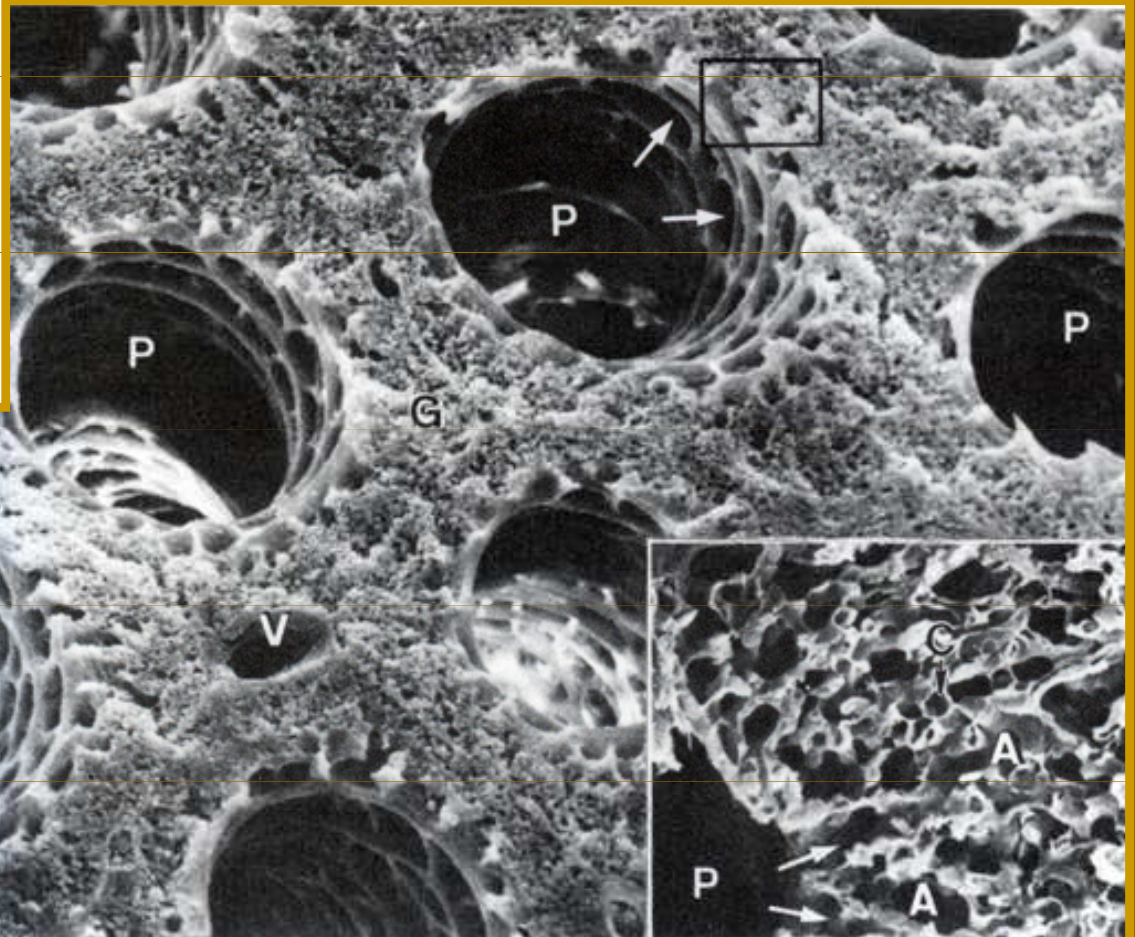
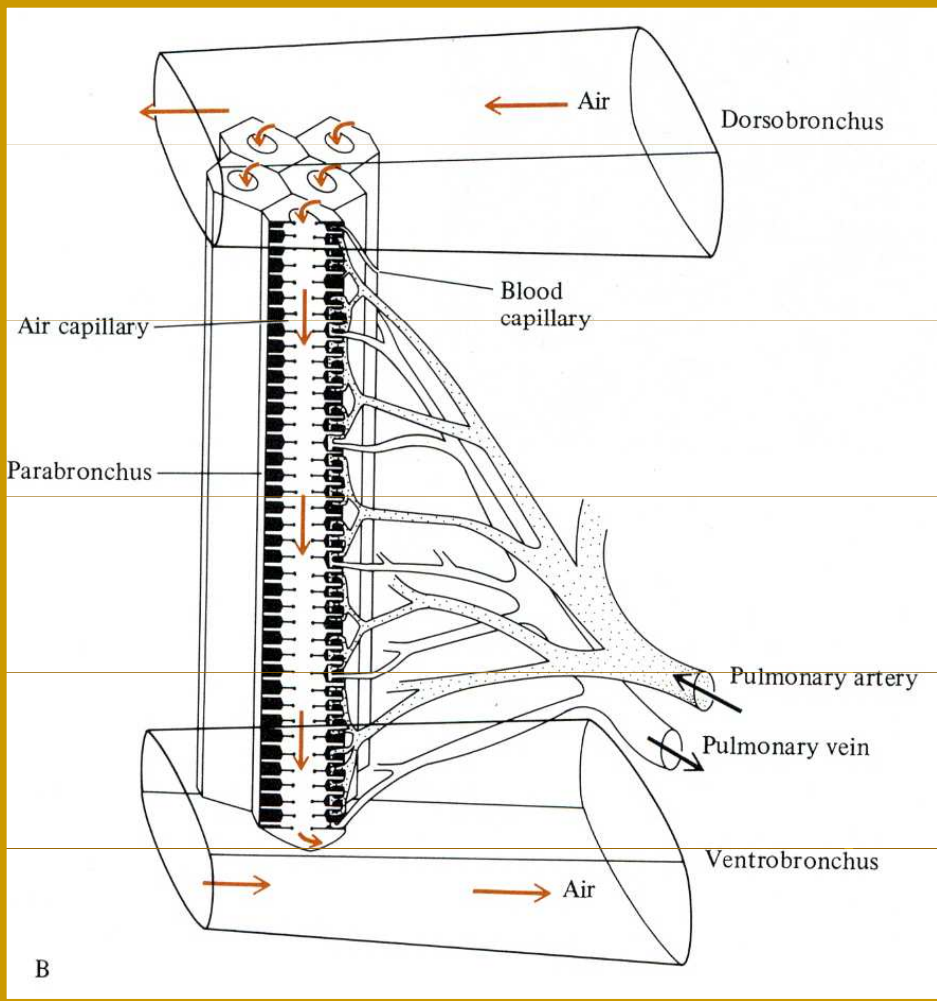
- 2 primární průdušnice (**bronchi**)
- 4 ventrální sekundární průdušnice (**ventrobronchi - VB**)
- 7-10 dorsálních sekundárních průdušnic (**dorsobronchi - DB**)
- VB a DB jsou spojeny množstvím kanálků (**parabronchi - P**)

Paleopulmo je vždy, **neopulmo** jen u pokročilejších řádů (např. emuové nemají), u *Galliformes* a *Passeriformes* tvoří až 25% objemu plic

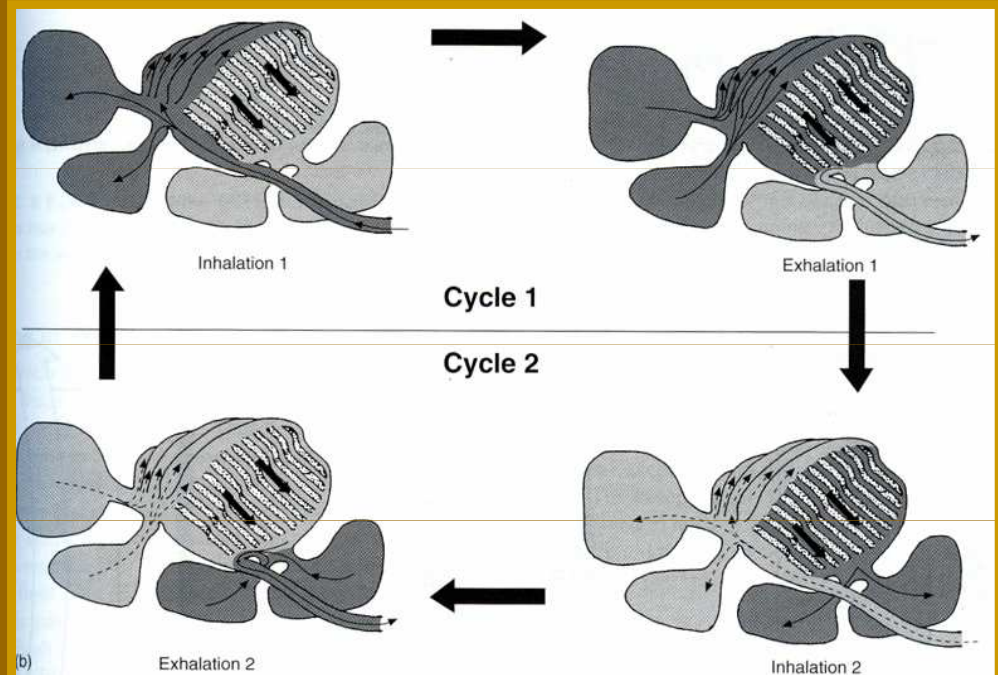
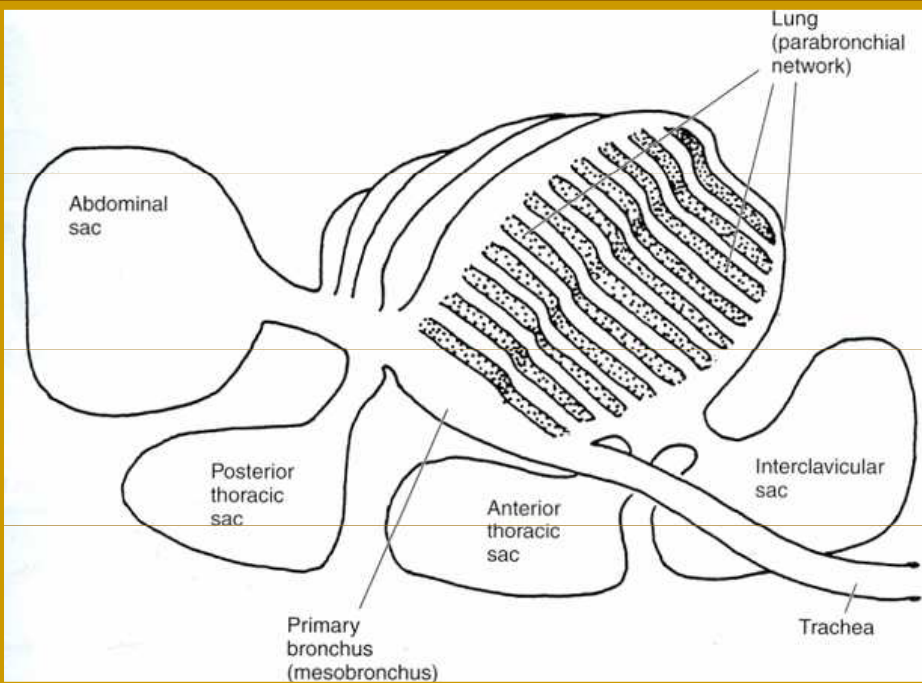
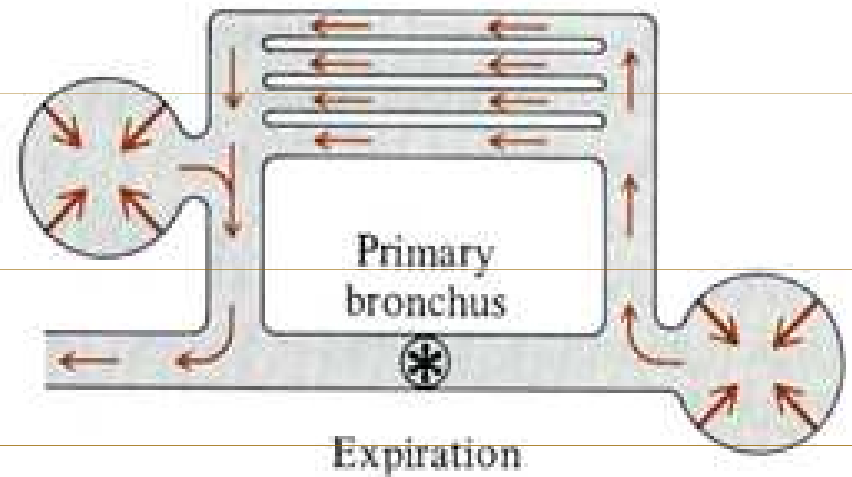
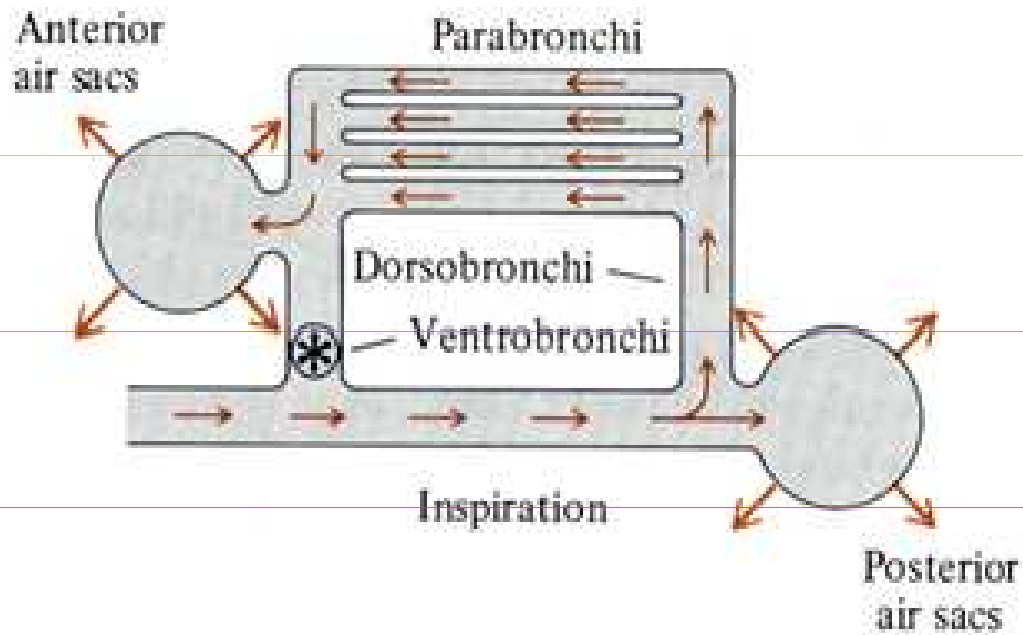
T – trachea; CAS – cervikální, IAS interclavikulární, AAS – anterio thorakální, PAS – posterio thorakální a ABAS – abdominální vzdušný vak

Mikroskopická struktura ptačích plic

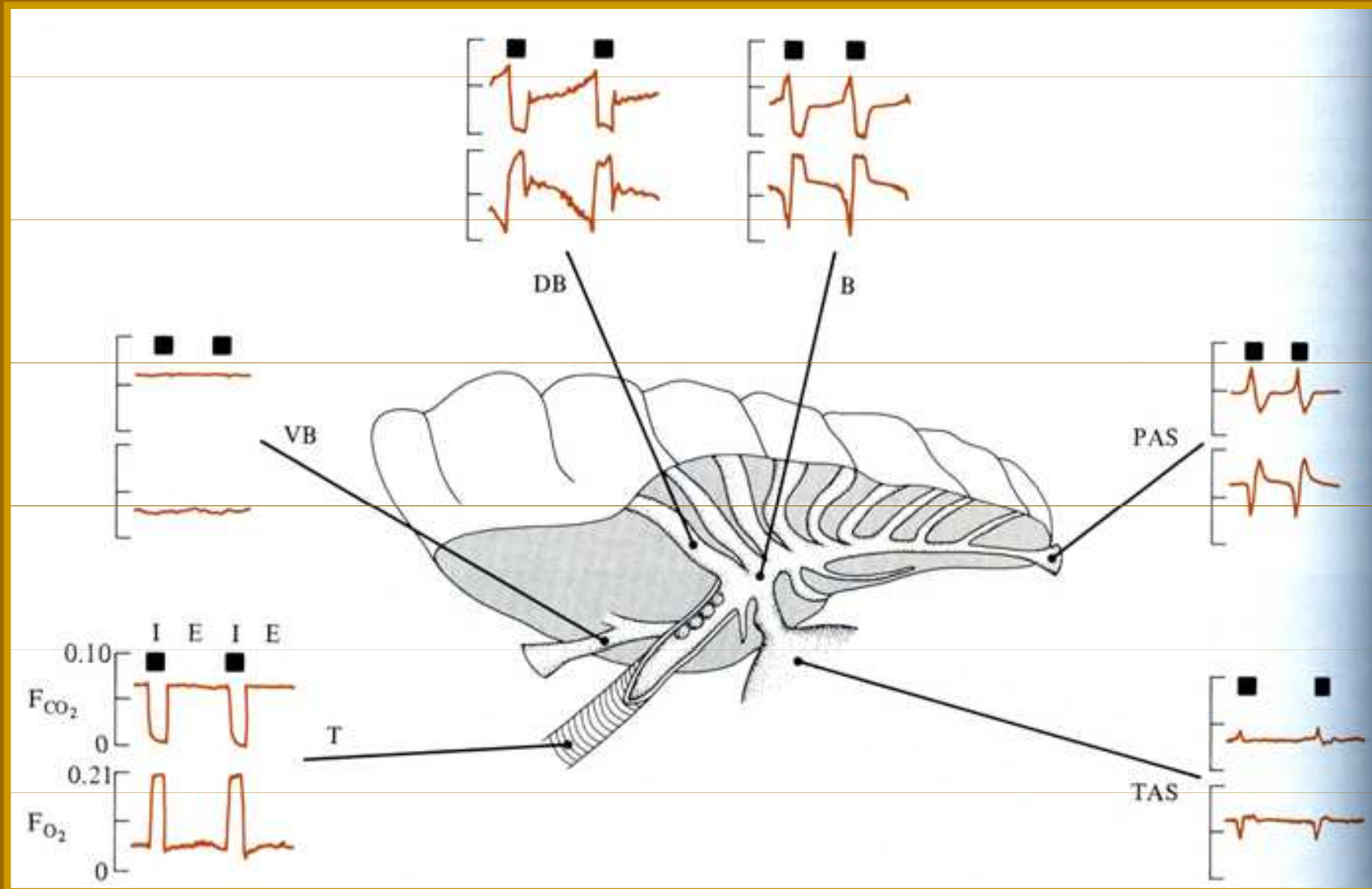
P – parabronchi, G – tkáň výměny plynů,
 A – vzdušné kapiláry, V – cévy, C – krevní kapiláry



Znázornění proudů inspirovaného a expirovaného vzduchu v plicích ptáků



Změny parciálních tlaků CO_2 a O_2 v jednotlivých částech plic ptáků při inspiraci (I) a expiraci (E) vzduchu



T – trachea, B – primární bronchus, PAS - posteriorní vzdušný vak,
TAS – thoratický vzdušný vak, VB – ventrobronchus, DB – dorso bronchus

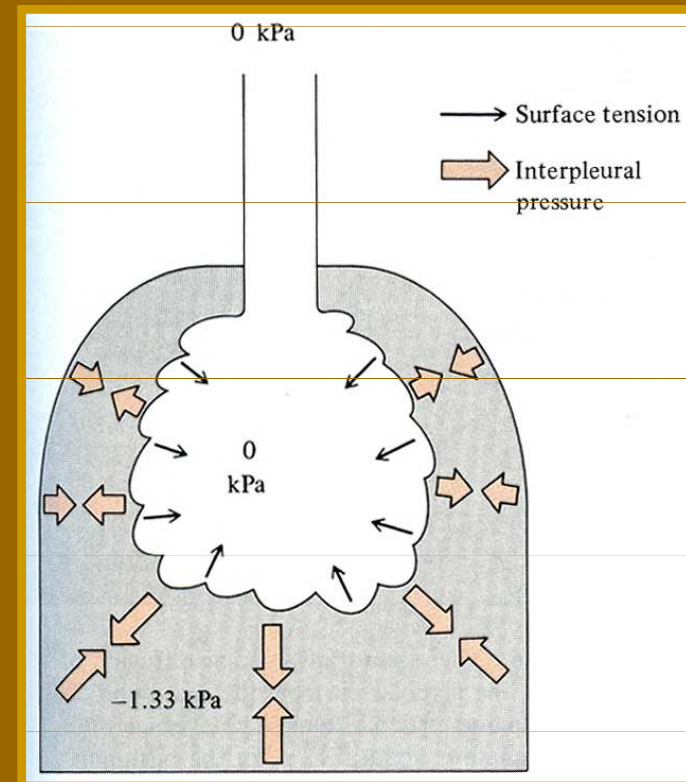
Principy plicní ventilace

Stabilizace alveolů

- je potřeba vyrovnat tlak povrchového napětí vody \sim smáčedla / surfaktanty
- dipalmityl-lecitin v kombinaci s proteiny

Povrchové napětí vody a různých povrchových filmů

	povrchové napětí (mN / m)
voda (0°C)	76,6
voda (20°C)	72,8
voda (40°C)	69,6
mýdlový roztok	25
10% butyl alkohol	26
povrchový film plynového měchýře karase	10-20
povrchový film plic kaprouna (<i>Amia</i>)	3,9
povrchový film plic bahníka (<i>Lepidosiren</i>)	1
povrchový film plic savců	1



Ventilace

- ventilační objem
- residuální objem
- anatomický mrtvý prostor
- fyziologický mrtvý prostor
- inspirační minutový objem

Parciální tlaky (kPa) plynů v různých částech plic člověka

	vzduch	mrtvý prostor	alveoly	vydechovaný vzduch
O ₂	21,1	19,8	13,8	15,9
CO ₂	0,039	0,037	5,32	3,59
vodní páry	0,53	6,25	6,25	6,25
N ₂	79,3	74,8	75,6	75,2
celkem	101	101	101	101

Transalveolární výměna plynů

- difúzní vzdálenost
- plicní difúzní kapacita O₂

Difúzní vzdálenosti mezi vnějším médiem a krví v kapilárách u různých vzduch dýchajících organismů

	difúzní vzdálenost (μm)
tlamovec (<i>Haplochromis</i>)	0,31-2,0
keříčkovec (<i>Saccobranthus</i>)	
žábry	3,6
vzdušné vaky	1,6
pokožka	98,0
lezoun (<i>Anabas</i>)	
žábry	10,0
nadžaberní dutina	0,21
labyrint	0,21
holub	0,1-1,4
vlaštovka	0,09
t'uhýk	0,17
potkan	0,13-0,26
člověk	0,36-2,5
rejsek	0,27

Plicní difúzní kapacita O_2 (PDK_{O_2} ; ml / min kPa kg)

keříčkovec (*Saccobranthus*)

žábry	0,024
vzdušný vak	0,029
pokožka	0,003

lezoun (*Anabas*)

žábry	0,007
nadžaberní dutina	0,054
labyrint	0,229

skokan (*Rana*)

0,027

varan (*Varanus*)

0,072

ještěr (*Tupinambis*)

0,049

želva (*Pseudemys*)

0,066

želva (*Testudo*)

0,114

slepice

0,580

vrabec

70

špaček

48

myš (aktivní)

7,5

rejsek (aktivní)

11,2

člověk (v klidu)

0,3

člověk (aktivní)

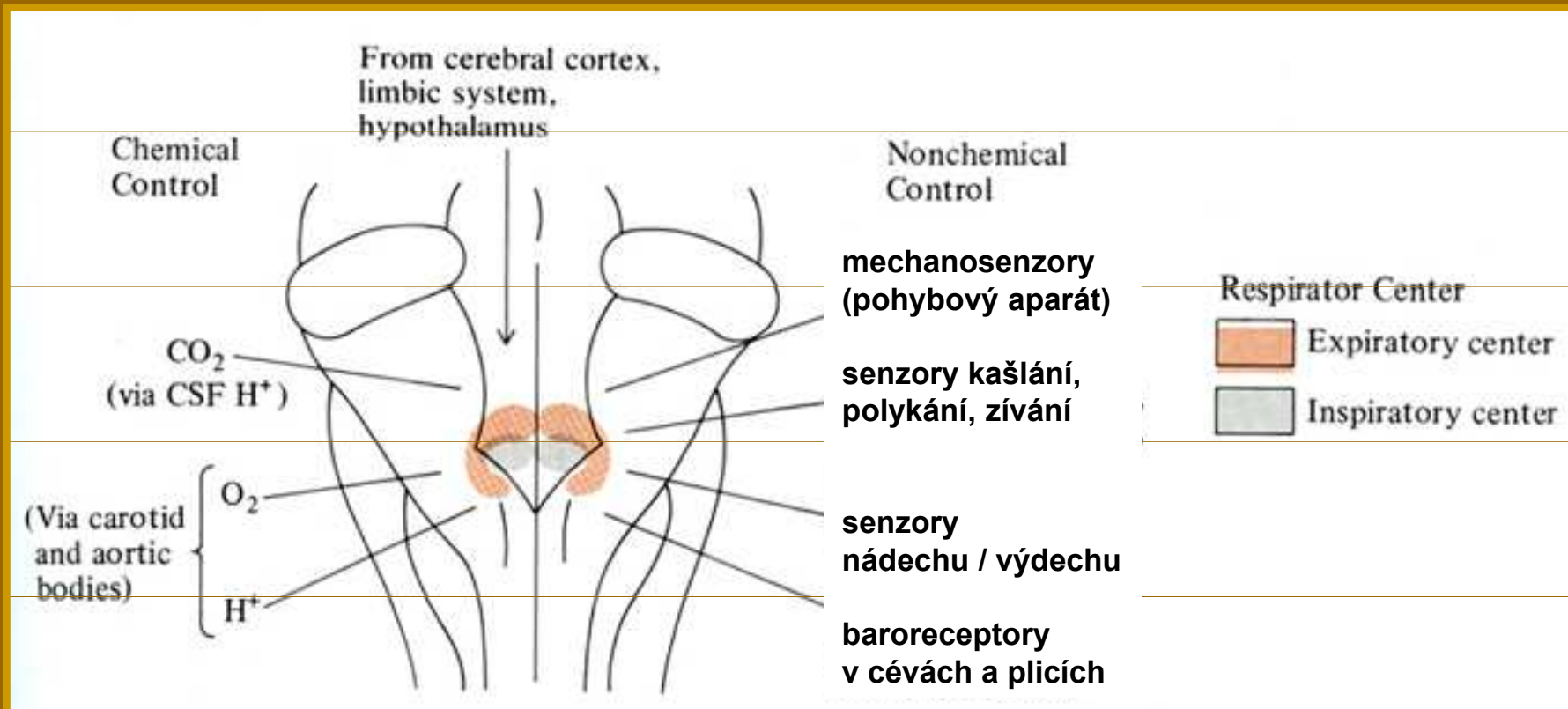
3,59

Řízení respirace

- respirace ve vodě – větší kapacita vody pro CO_2 než pro O_2
 - ~ parciální tlaky (p) CO_2 se mění jen málo
 - > receptory citlivější zejména na změny parciálních tlaků O_2

- respirace na vzduchu – stejná kapacita vzduchu pro CO_2 a O_2
 - ~ parciální tlaky se mění stejně
 - celkové množství O_2 v krvi (díky vazbě na hemoglobin) se přiměřeně nemění s poklesem $p\text{O}_2$ a s poklesem rozpuštěného O_2
 - > receptory citlivější zejména na změny parciálních tlaků CO_2

Schéma inspiračního a respiračního centra v prodloužené míše obratlovců



- křížová aktivace / inhibice mezi expir. a inspir. centrem
=> *základní dýchací rytmus*
- nadřazená centra Varolova mostu:
 - apneustické – stimuluje inspirační neurony
 - pneumotaxické – stimuluje expirační neurony
- kombinace aktivací center Varolova mostu a prodloužené míchy
=> *normální klidový respirační rytmus*

Obojživelníci

- receptory v aortě citlivé k hypoxii i hyperkapnii (shoda se savci)
- zřejmě nemají CO₂ receptory v plicích (na rozdíl od plazů a ptáků, ale napěťové receptory v plicích jsou citlivé k pCO₂)
- podobně jako u vzduch dýchajících ryb je senzitivita k vodnímu / vzdušnému pCO₂ a O₂ druhově specifická a zdá se závislá na preferenci v zdroji O₂ (vzduch x voda)

Plazi

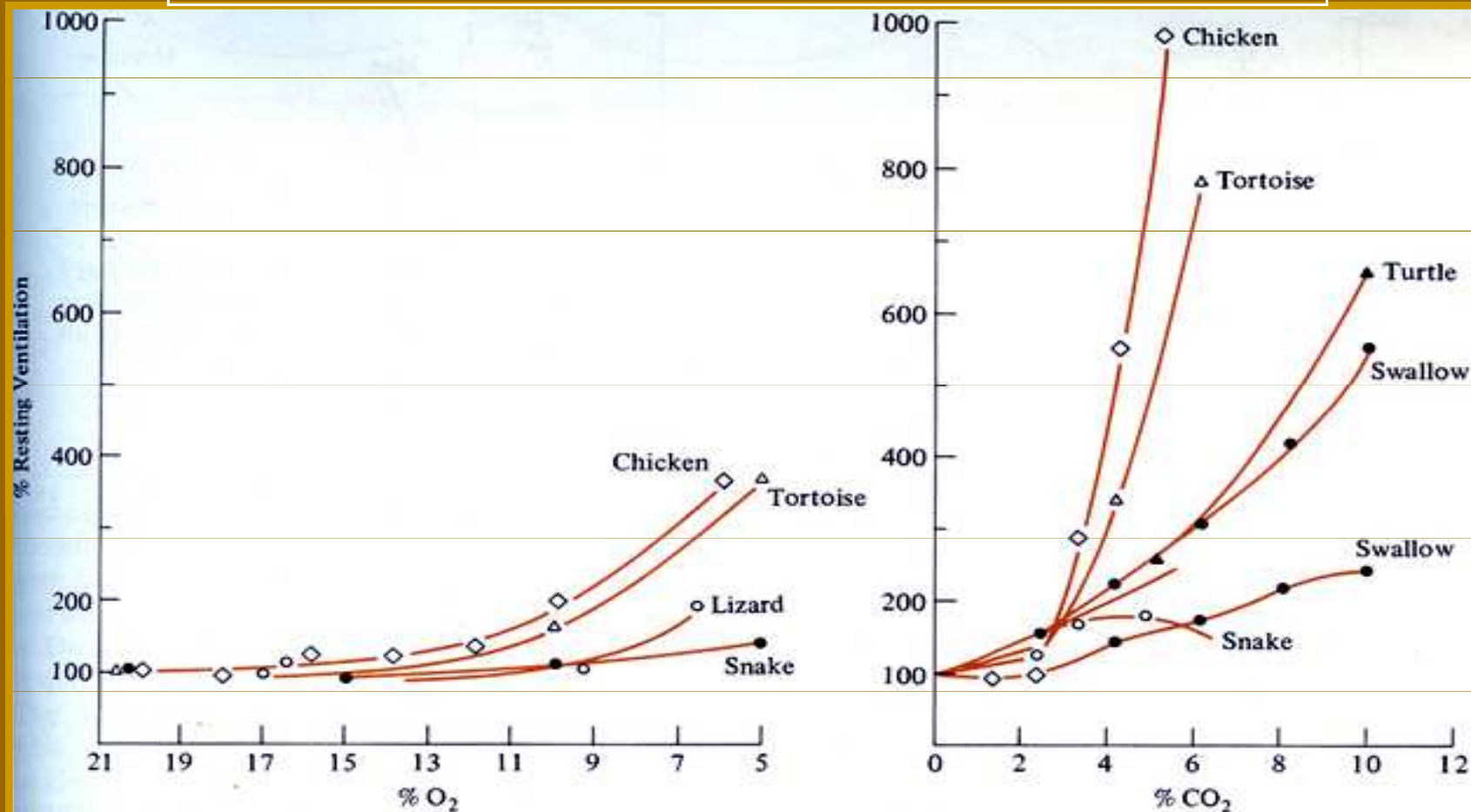
- pravděpodobně nemají chemoreceptory v aortě a krkavicích, ale mají CO₂ receptory v respiračním traktu
- u některých je ventilace regulována zejména pO₂ u jiných pCO₂
- hypoxie nebo hyperkapnie často vede k útlumu aktivity / metabolismu



Ptáci

- pro regulaci ventilaci je významnější hyperkapnie než hypoxie
- podobně jako u savců karotická a aortická tělíska
- receptory v dýchacím traktu (parabronchi) citlivé jen na $p\text{CO}_2$ (při vysokém $p\text{CO}_2 > 6.7$ kPa snížení frekvence akčních potenciálů)

Intenzita ventilace v závislosti na koncentraci O_2 a CO_2 u plazů a ptáků



Savci

- primární regulátor respirace je změna $p\text{CO}_2$

- 2 základní typy receptorů

- 1) *karotická a aortická tělíška*

- pravděpodobně původem z žaberních receptorů,

- jsou citlivé na změny $p\text{CO}_2$, $p\text{O}_2$ a pH

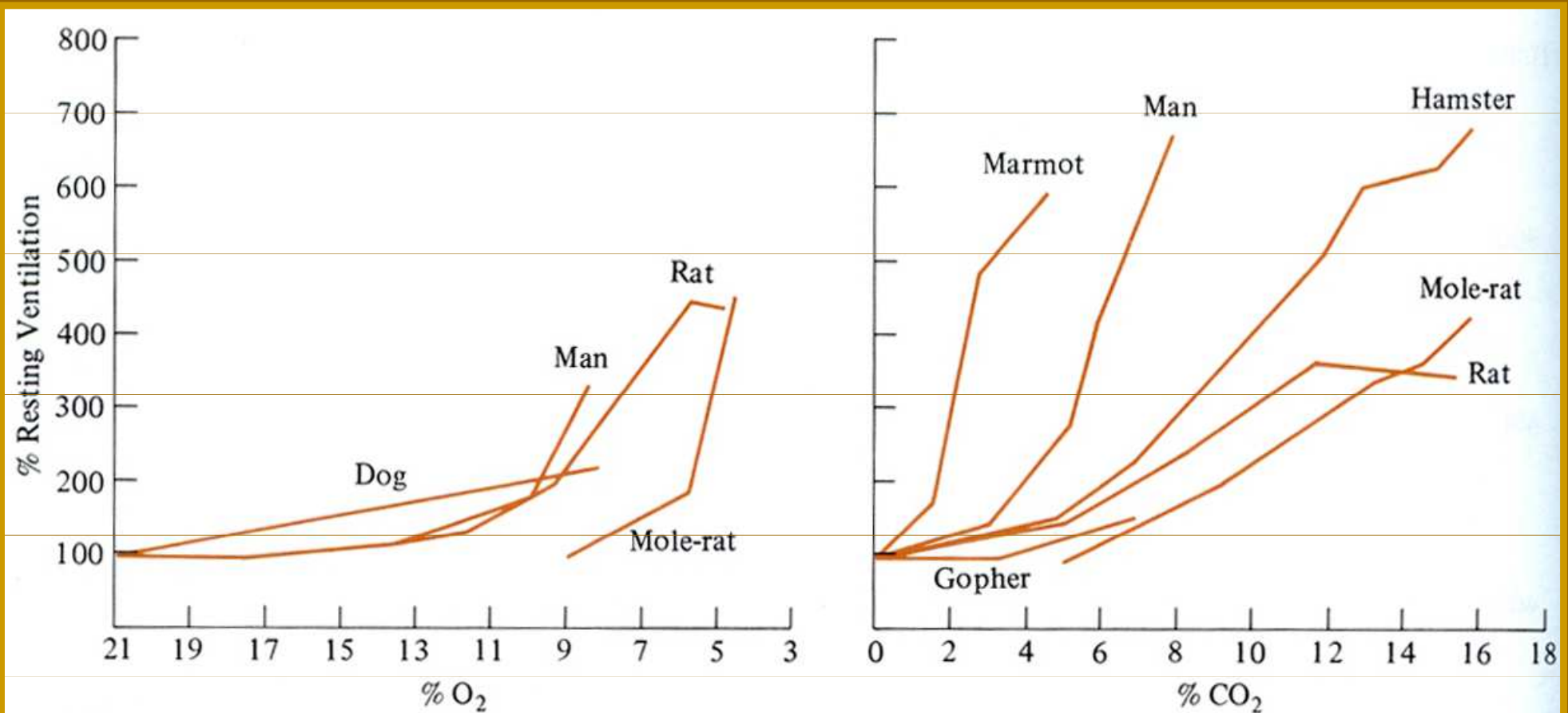
- 2) *centrální chemoreceptory* respiračního centra v prodloužené míše

- jsou citlivé na změnu koncentrace H^+ (pH) v mozkomíšním moku (CSF), jeho pH je přímo úměrné koncentraci CO_2 v krvi díky pronikání CO_2 mozko-krevní bariérou, která je nepropustná pro H^+

- citlivost k změně $p\text{CO}_2$ má adaptivní charakter ~ typicky u potápěčích se nebo hrabavých druhů (běžně jsou vystaveni hypoxii a hyperkapnii)

=> citlivost na zvýšené množství CO_2 je snížena

Intenzita ventilace v závislosti na koncentraci O_2 a CO_2 u různých savců



Marmot – svišť
Gopher – sysel
Mole-rat - rypoš



Potápění

- zadržetí dechu ~ zástava ventilace
- hydrostatický tlak ovlivňuje výměnu plynů
 - více O_2 a N_2 se ze vzduchu v plicích dostane do tělních tekutin
 - nebezpečí jejich rychlého uvolnění – Caissonova nemoc
 - vysoký pO_2 – toxicita a křeče
 - vysoký pN_2 - narkotizace
- hluboko se potápějící savci -> potopení s výdechem, kolaps alveolů
=> plyn jen v mrtvém prostoru plic (~nevstřebává se)
- mořští hadi a mořské želvy
 - pravděpodobně snížena citlivost k toxickému působení O_2 a narkotizaci N_2
 - nadbytečný N_2 uvolňují kůží do prostředí
 - krev vracející se z těla do srdce vynechá plíce (bypass – neoddělený plicní oběh)

Proporční zastoupení O₂, N₂ a CO₂ v organismu v závislosti na hloubce u potápěče s přístrojem

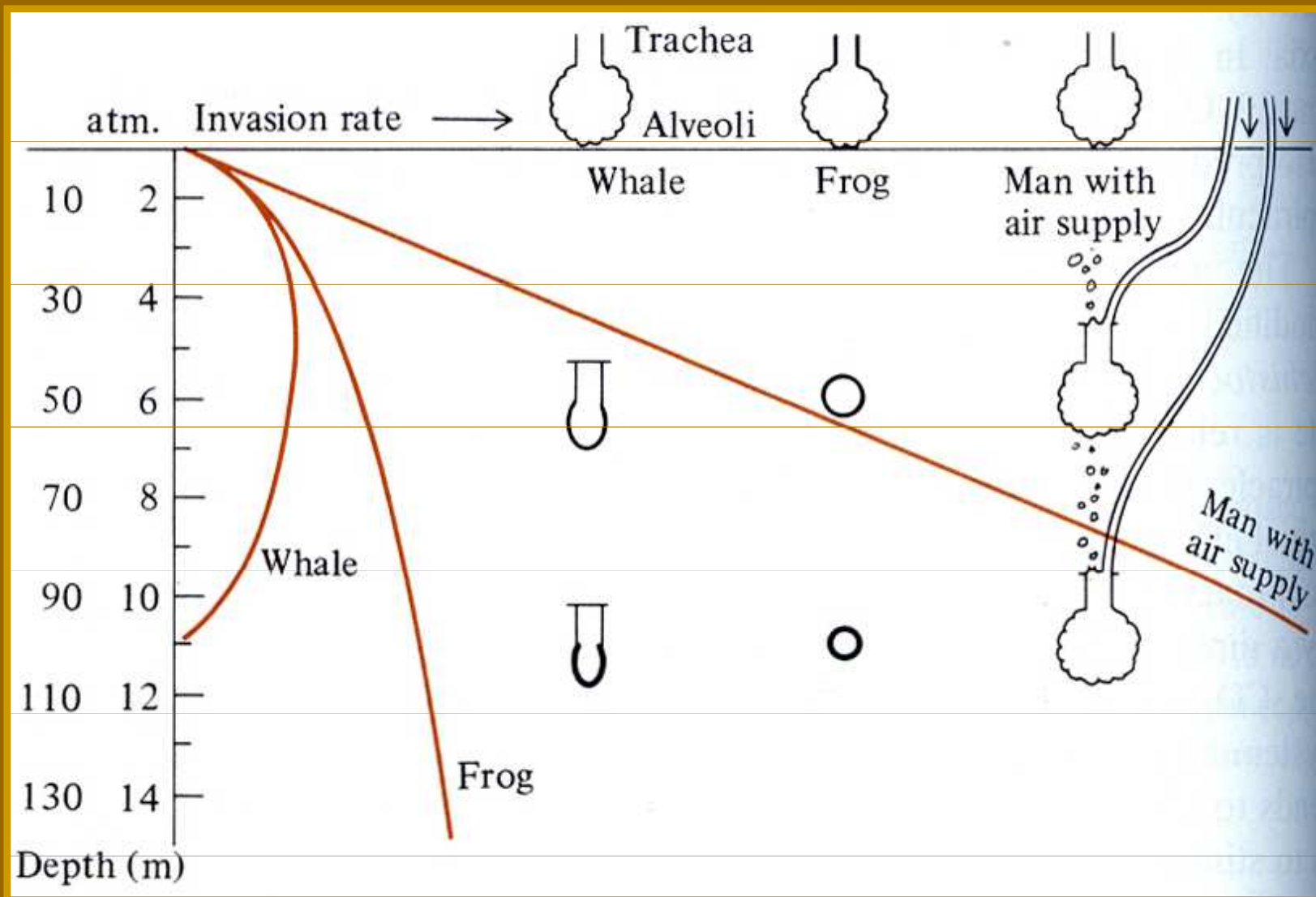
hloubka (m)	0	50	100	500
vnější tlak (kPa)	101	202	1111	5151
pO₂ (kPa)	21,1	42,4	233,5	1082,6
pN₂ (kPa)	79,8	159,7	878,3	4072,5
alveolární pCO₂ (kPa)	5,32	5,32	5,32	5,35
O₂ v plasmě (ml/l)	4,4	8,8	48,3	223,9
N₂ v tukách (ml/l)	53	106	582	2700

rozpustnost O₂ v plasmě – 0,209 ml / l kPa

rozpustnost N₂ v tukách – 0,67 ml / l kPa



Invazní obrat N_2 (invasion rate) u velryby a žáby (organisms s kolapsem alveolů / plic) a potápěče s přístrojem v závislosti na hloubce ponoření



Velké nadmořské výšky

- pokles barometrického tlaku – pokles parciálních tlaků
(poměrové zastoupení jednotlivých plynů se ale nemění)
-> zvyšuje se dehydratační stres

(- klesá teplota)

- primárně hyperventilace

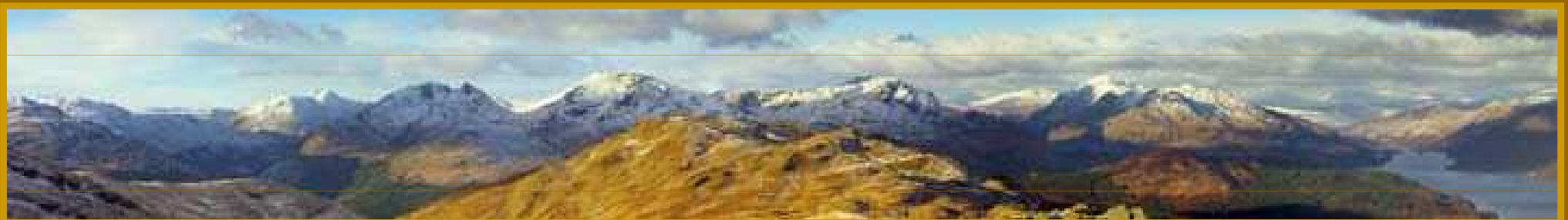
- maximální možný přísun O_2 , alveolární pO_2 se ale nemění

- klesá alveolární pCO_2 (normálně je pCO_2 závislé na produkci CO_2 a alveolární ventilaci)

=> pokles alveolárního CO_2 = pokles krevního CO_2 = inhibice respirace

- tento efekt je vyrovnáván metabolickou acidózou

=> zvýšení H^+ (pokles pH) v CSF = stimulace ventilace



Účinek nadmořské výšky na atmosférický tlak (AP), pO_2 a alveolární (a) pO_2 a pCO_2 u člověka (kPa)

výška(m)	AP	pO_2	p_aO_2	p_aCO_2
0	101	21,1	13,8	5,3
3100	70,6	14,6	8,9	4,8
6200	46	9,7	5,3	3,2
7100	<i>normální strop</i>			
8848	33	6,9	4,0	1,5
9200	30	6,3	2,8	-
12300	19	3,9	1,1	-
14460	<i>strop s doplňováním čistého O_2</i>			
15400	12	2,4	0,1	-
20000	6	1,3	0	0

- Ve 20 km je vnější tlak vodních par vyrovnaný se saturačním tlakem vodních par v plicích
=> v plicích není místo pro O_2 , N_2 , CO_2
- "Nad 20 km, začne na povrchu plic voda vařit

Výškové limity obratlovců

	výška (km)	lokality
obojživelníci		
<i>Salamandra</i>	3	Alpy
<i>Telmatobius</i>	3,8	Peru (Titicaca)
<i>Eleutherodactylus</i>	4,5	Peru (Andy)
<i>Bufo</i>	5	Himaláje
ryby		
pstruh	2,8	Alpy
pstruh	3,8	Peru (Titicaca)
Nemachilus	4,7	Himaláje
plazi		
africký scink	4	Tanzanie (Kilimanjaro)
Dipsosaurus dorsalis	4,9	Peru (Andy)
ještěrky	5,5	Himaláje
ptáci		
domácí drůběž	4	Asie, Amerika
různé druhy	4-6,5	Skalisté hory, Andy
sup	5-6	Himaláje
bernešky	<8,8	Himaláje
savci		
křečík	4	USA (Skalisté hory)
lidé	>4.5	Andy, Himaláje
lamy	4,8-5,4	Peru (Andy)
činchila	5	Peru (Andy)
Jak	5,8	Asie
jelen Taruca	6	Peru (Andy)