

5. RESPIRACE

výměna plynů mezi tělem a prostředím, zejména O₂ a CO₂

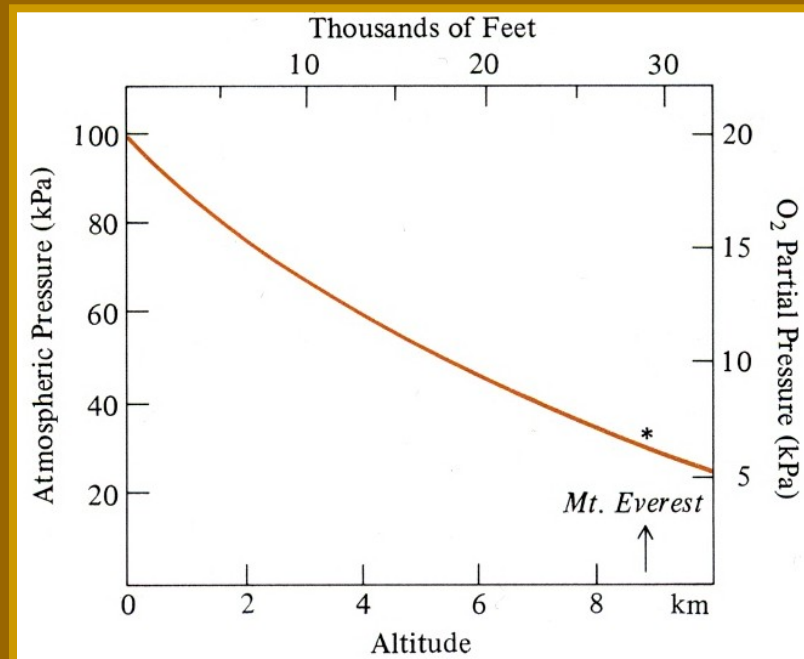
- vnější respirace (dýchací cesty, výměna plynů v tkáních)
- vnitřní respirace (na úrovni buněčného metabolismu)

prakticky všechny chemické reakce provázející život

se odehrávají ve vodě => rozpustnost O₂ a CO₂ ve vodných roztocích

Zastoupení jednotlivých plynů
ve vzduchu (0 m n.m.)

kyslík	20,948
oxid uhličitý	0,0315
dusík	78,084
argon	0,934
neon	0,002
helium	0,005
ostatní	< 0,0002
metan	
krypton	



Změny barometrického a parciálního O₂ a CO₂ v různém prostředí (kPa)

vzduch	pO ₂	%O ₂	pCO ₂	%CO ₂	P _b
8848 m n.m.	6,9	21	0,01	0,03	250
5500 m n.m.	10,6	21	0,01	0,03	380
0 m n.m.	21,1	21	0,03	0,03	760
-10 m (H ₂ O, ppm)	41,1	21	0,06	0,03	1520
-100 m (H ₂ O, ppm)	231,5	21	0,33	0,03	8360
-1000 m (H ₂ O, ppm)	2135,8	21	3,06	0,03	76760

zvířecí nory

sysel 1	15,9	15,5	3,85	3,8	760
sysel 2	10,9	13,7	6,25	6,2	760
rypoš	14,1	14	4,78	4,8	760
klokaní kapsa	15,8	15,7	5,32	5,3	760

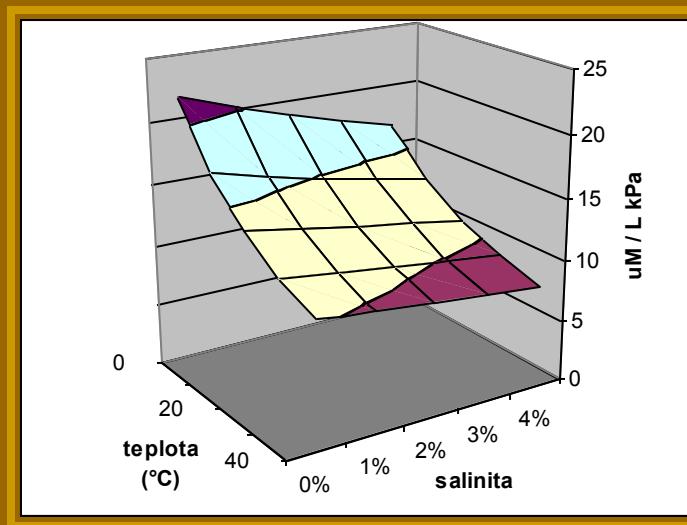
voda	ppm O ₂	ppm CO ₂
normálně	8-10	0,02
-1000 m	8-10	0,02



Rozpustnost plynů ve vodě v závislosti na teplotě a salinitě

Rozpustnost plynů ve vodě v závislosti na teplotě ($\mu\text{M}/\text{kPa}$)

$^{\circ}\text{C}$	O_2	CO_2	N_2	He
0	21,7	767,5	-	-
10	16,9	531,2	-	-
20	13,7	386,8	6,82	-
30	11,6	294,9	-	-
37	10,6	250,5	5,61	3,75
40	10,2	234,8	-	-



Srovnání rozpustnosti a koncentrace plynů ve vodě a jejich kapacitance/koncentrace ve vzduchu (20°C)

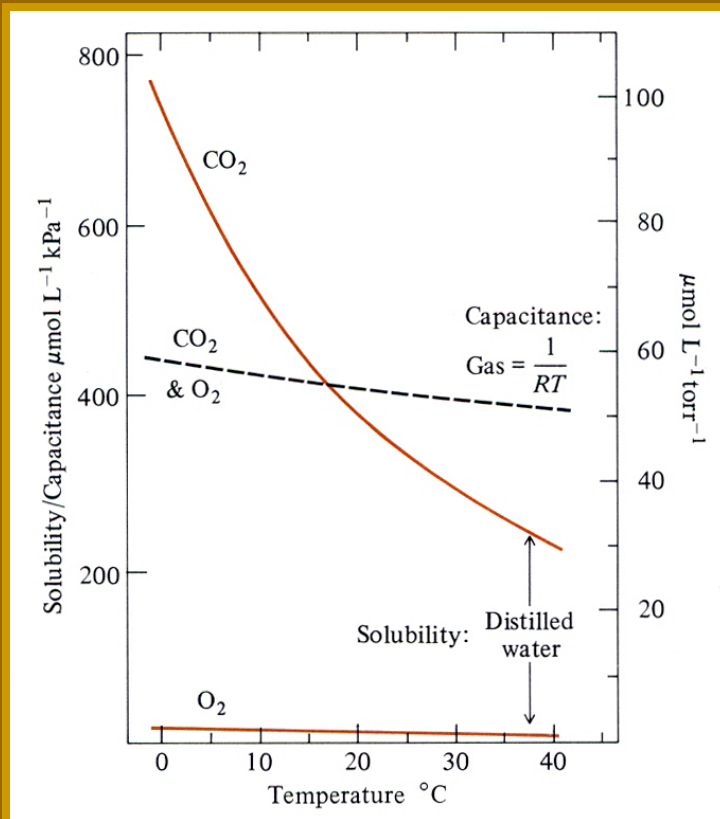
	rozpustnost / kapacitance*		koncentrace**	
	voda	vzduch	voda	vzduch
O_2	0,331	9,88	6,98	209,5
CO_2	9,30	9,88	0,31	0,3
N_2	0,164	9,88	13,5	790,2

*ml / liter kPa

**ml / liter

Rozpustnost O_2 ve vodě v závislosti na salinitě a teplotě ($\mu\text{M}/\text{kPa}$)

$^{\circ}\text{C}$	Salinita	0%	1%	2%	3%	4%
0		21,7	20,2	18,9	17,7	16,6
10		16,9	15,8	14,8	13,9	13,1
20		13,7	12,9	12,2	11,5	10,8
30		11,6	11,0	10,4	9,86	9,33
40		10,2	9,71	9,26	8,73	8,35



Grafické vyjádření závislosti rozpustnosti / kapacity O_2 a CO_2 na teplotě ve vodě a vzduchu.

Příjem plynů je také ovlivněn jejich **difúzí**, náhodným tepelným přesunem z jednoho místa na druhé, pohybem závislejícím na vlastnostech materiálu, teplotě, tlaku a koncentračním gradientu.

- v organismech se uplatňuje jen na velmi malé vzdálenosti

Difúzní koeficienty (cm^2 / s) pro O_2 a CO_2 pro různé biologické materiály

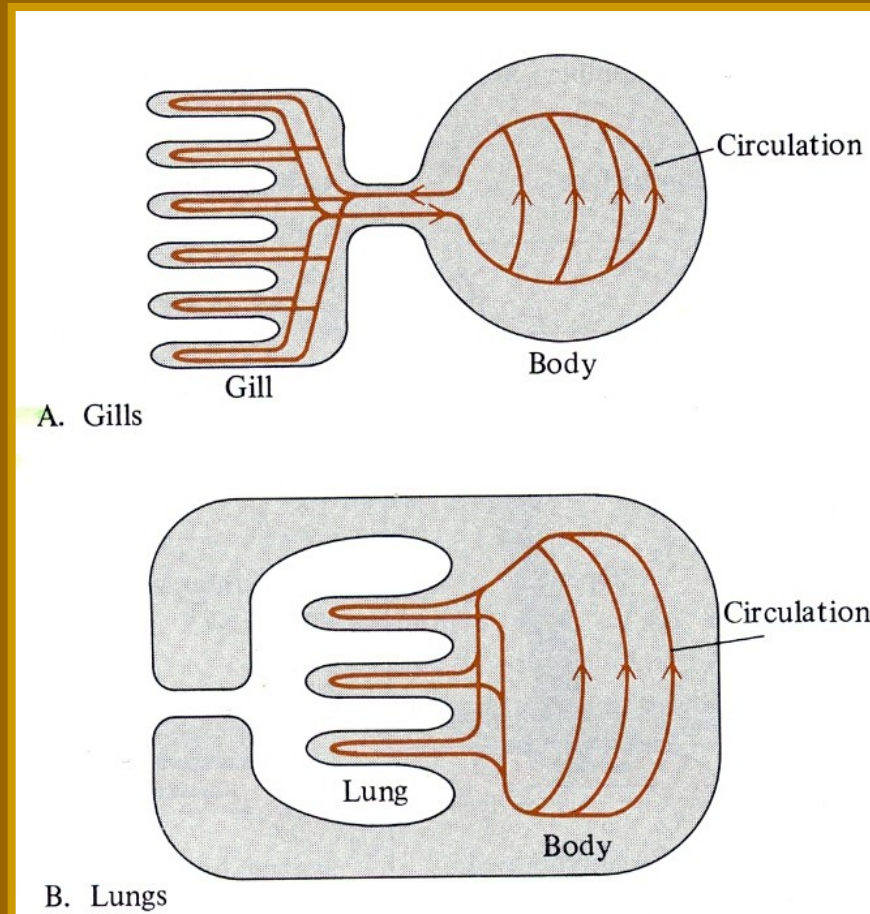
	O_2	CO_2
vzduch ($0^\circ C$)	0,178	0,139
($20^\circ C$)	0,20	
voda ($20^\circ C$)	20×10^{-6}	18×10^{-6}
($37^\circ C$)	33×10^{-6}	
lidské plíce ($37^\circ C$)	23×10^{-6}	
svaly ($20^\circ C$)	14×10^{-6}	
kůže mloka ($25^\circ C$)	14×10^{-6}	
pojivová tkáň ($20^\circ C$)	12×10^{-6}	
rosol žabího vajíčka ($20^\circ C$)	$10,2 \times 10^{-6}$	
obal žraločího vajíčka ($15^\circ C$)	$3,0 \times 10^{-6}$	
kůže úhoře ($14^\circ C$)	$2,4 \times 10^{-6}$	
obal lososí jikry ($5-15^\circ C$)	$1,8 \times 10^{-6}$	
Chitin ($20^\circ C$)	$0,7 \times 10^{-6}$	

RESPIRAČNÍ SYSTÉM OBRATLOVCŮ

Zobecněné schématické znázornění respiračního systému

A) vnější žábry

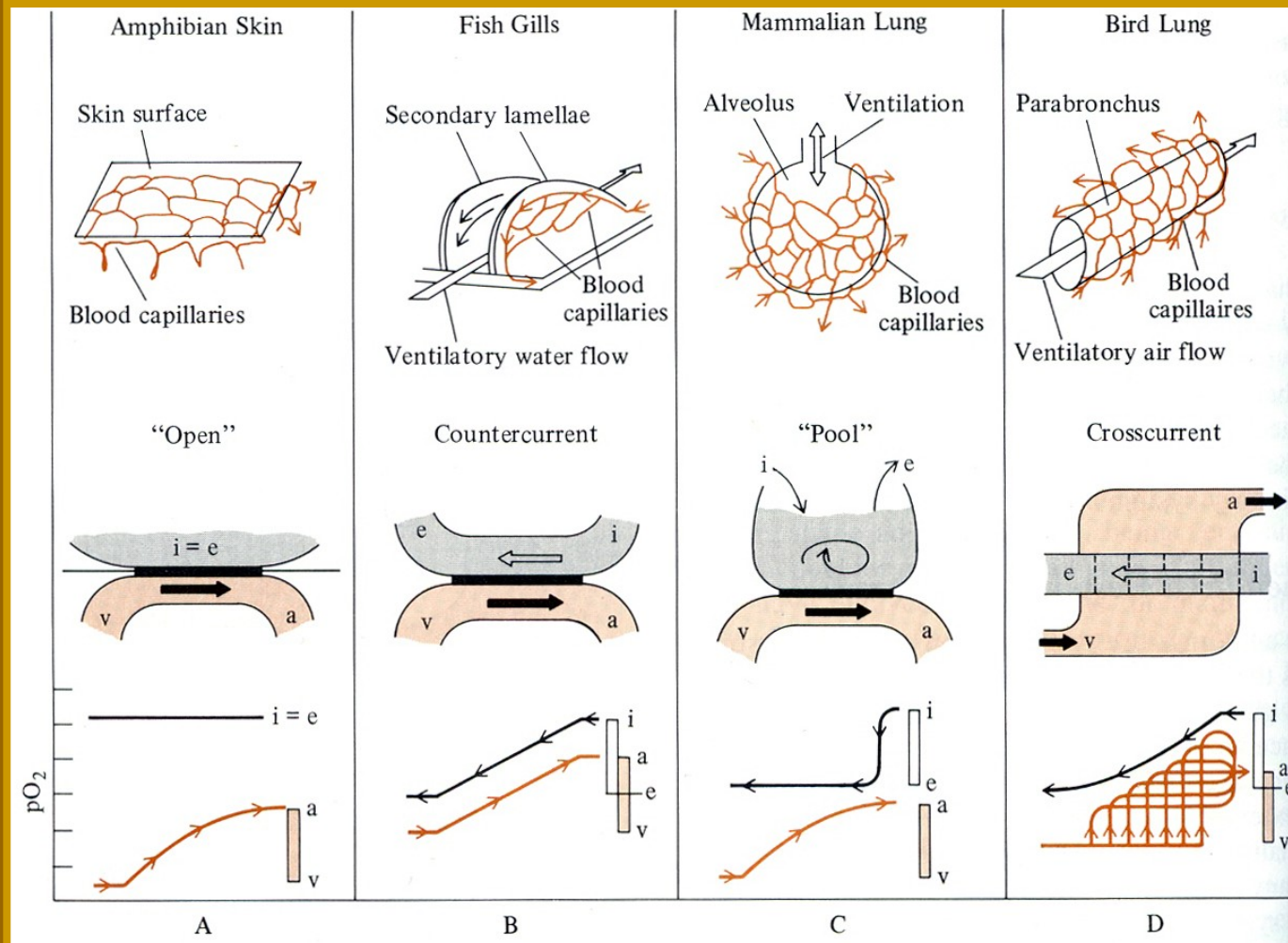
B) vnitřní plíce



Způsoby výměny plynů u obratlovců

hladina O_2 na : i – příjmu; e – výdeji;

v : a – arteriích; v – vénách



RESPIRACE VE VODĚ

1) Povrchem těla, kožní dýchání

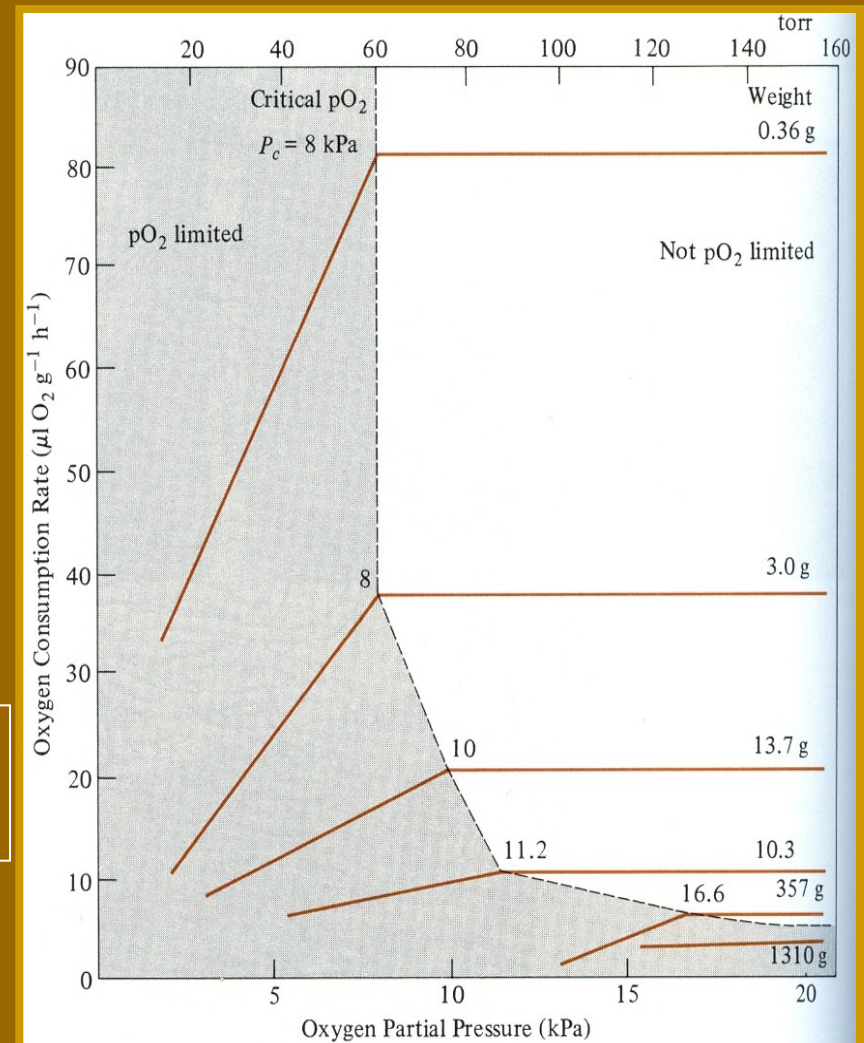
- mnohé ryby
 - úhoři a murény, sumci, vranky
 - mnohé rybí larvy
- mnozí obojživelníci
- někteří plazi



Mlok surýn (*Siren*), má malé plíce i žábry, O_2 přijímá hlavně povrchem těla – hustá síť vlásečnic, tenká kůže + celkově větší plocha povrchu než plíce s žábry, dobře vyvinutý cirkulační systém.



Vliv velikosti těla ~ proporce hmota x povrch u surýna (*Siren*) a jeho schopnost přijímat O_2 kožním dýcháním



Největší vodní obratlovci nemající dostatečně vyvinuté spec. dýchací orgány

(plíce jsou malé a prakticky nefunkční)

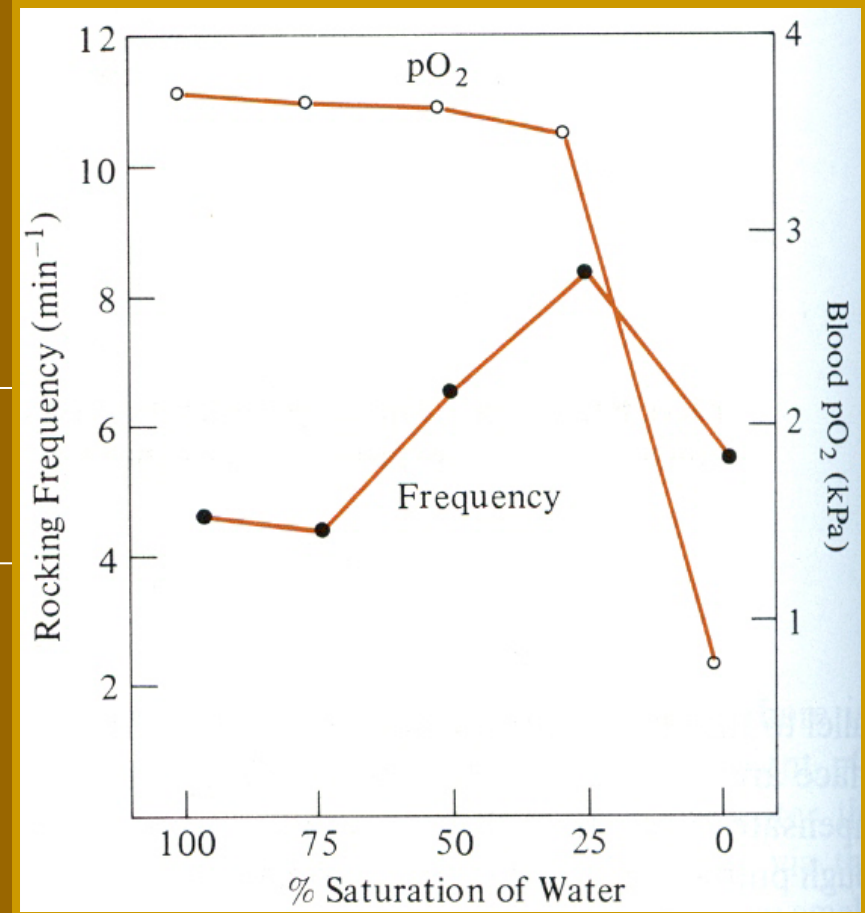
Velemloci - *Cryptobranchus*, obývají intenzivně tekoucí vody



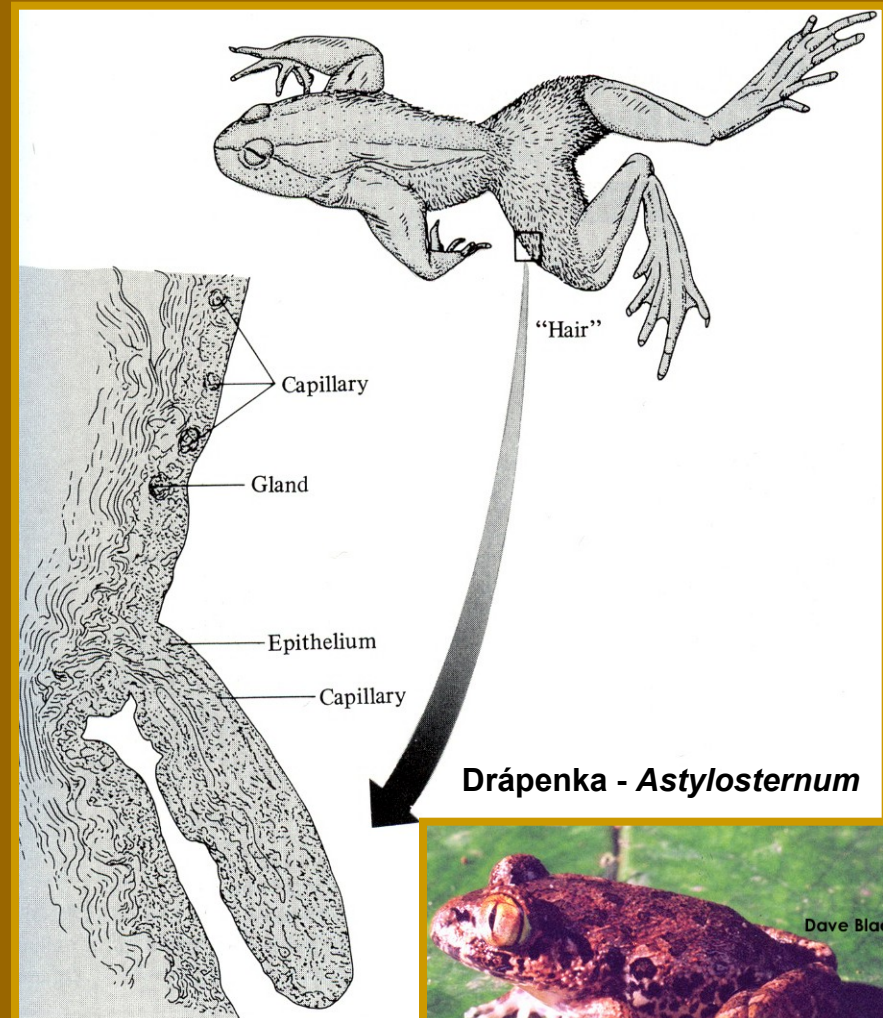
Intenzita vlnění mlouka
Cryptobranchus a hladina
 O_2 v jeho krvi



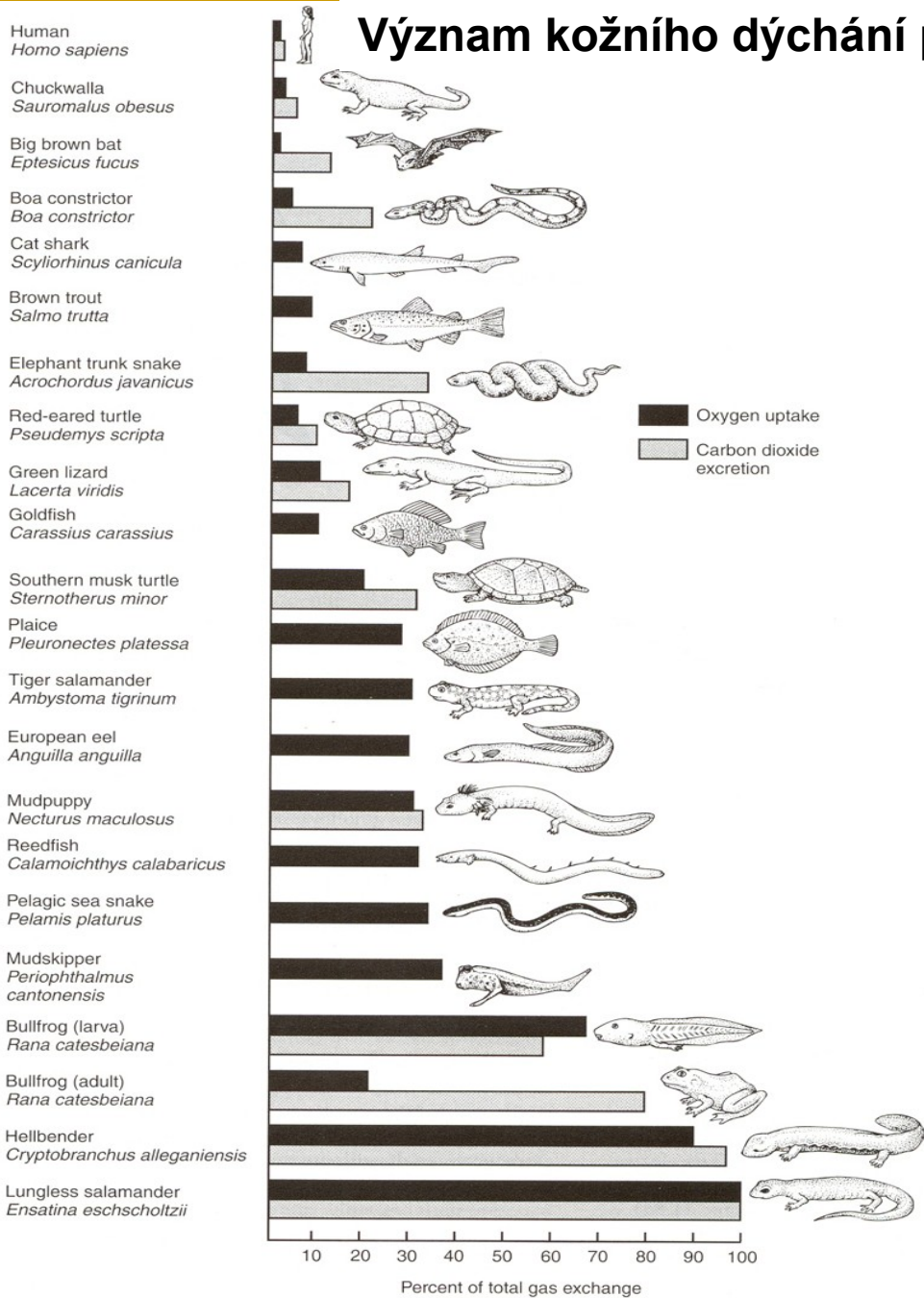
Missouri; photo by E. Routman



Také některé žáby zvětšují svůj tělní povrch záhyby kůže (americké Vodnice) nebo vláskovitými útvary (africké Drápenky) s bohatou sítí krevních kapilár



Význam kožního dýchání pro různé skupiny obratlovců



2) vnější vláknité žábry

- často během zvýšené aktivity nebo při nedostatku O₂
- v průběhu embryonálního vývoje (příčnoústí / *Elasmobranchii* – žraloci a rejnoci)
 - také nutriční funkce
- někteří sumci, jeseteři, veslonosi, lezouni, samice dvojdyšných ryb (*Lepidosiren*) při hlídání hnízda
- mnozí vodní mloci
- larvy většiny ryb



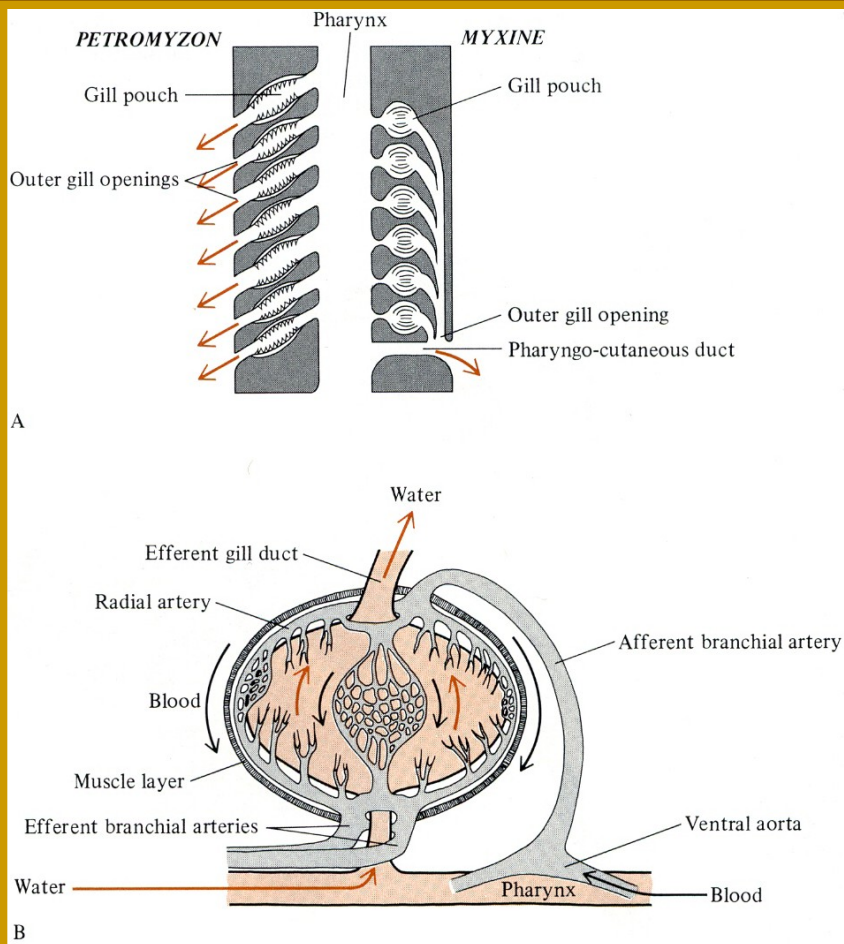
Velmi dobře vyvinutá keříčkovité/vláknité žábry, kterými je schopen za nedostatku O_2 ve vodě mávat, zvyšovat tak proudění vody kolem nich a tím zlepšovat příjem O_2 .
Intenzita pohybu žaber koreluje s přístupností O_2 ve vodě
=> čím méně O_2 , tím intenzivnější pohyby.

Žábronoš skvrnitý (*Necturus maculosus*)



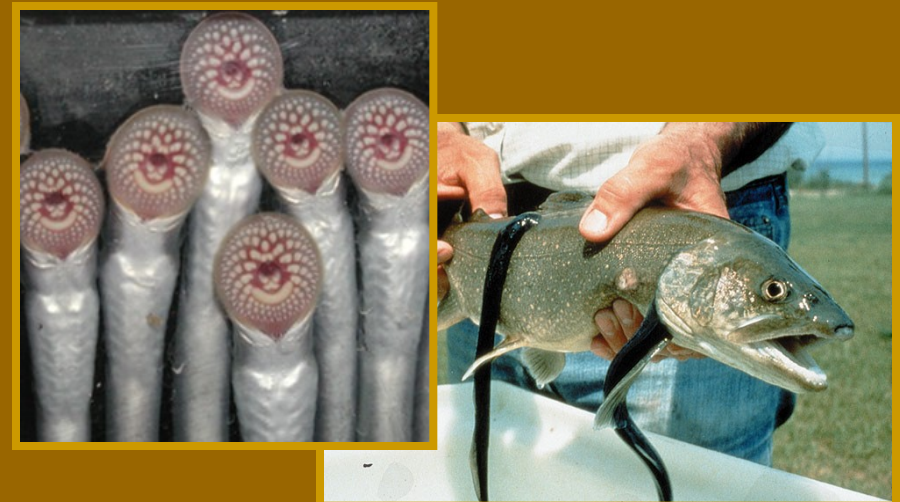
3) Vnitřní lamelární žábry - většina ryb

- přesto příjem O_2 pokožkou u např. kapra může tvořit 6%-20% (nízký pO_2 – vysoký pO_2), u mnoha ryb a paryb příjem a výdej O_2 a CO_2 pokožkou je pod 5% - metabolismus pokožky



Žábry kruhoústých (mihule a sliznatky)
5-15 párů žaberních váčků napojených na hltan

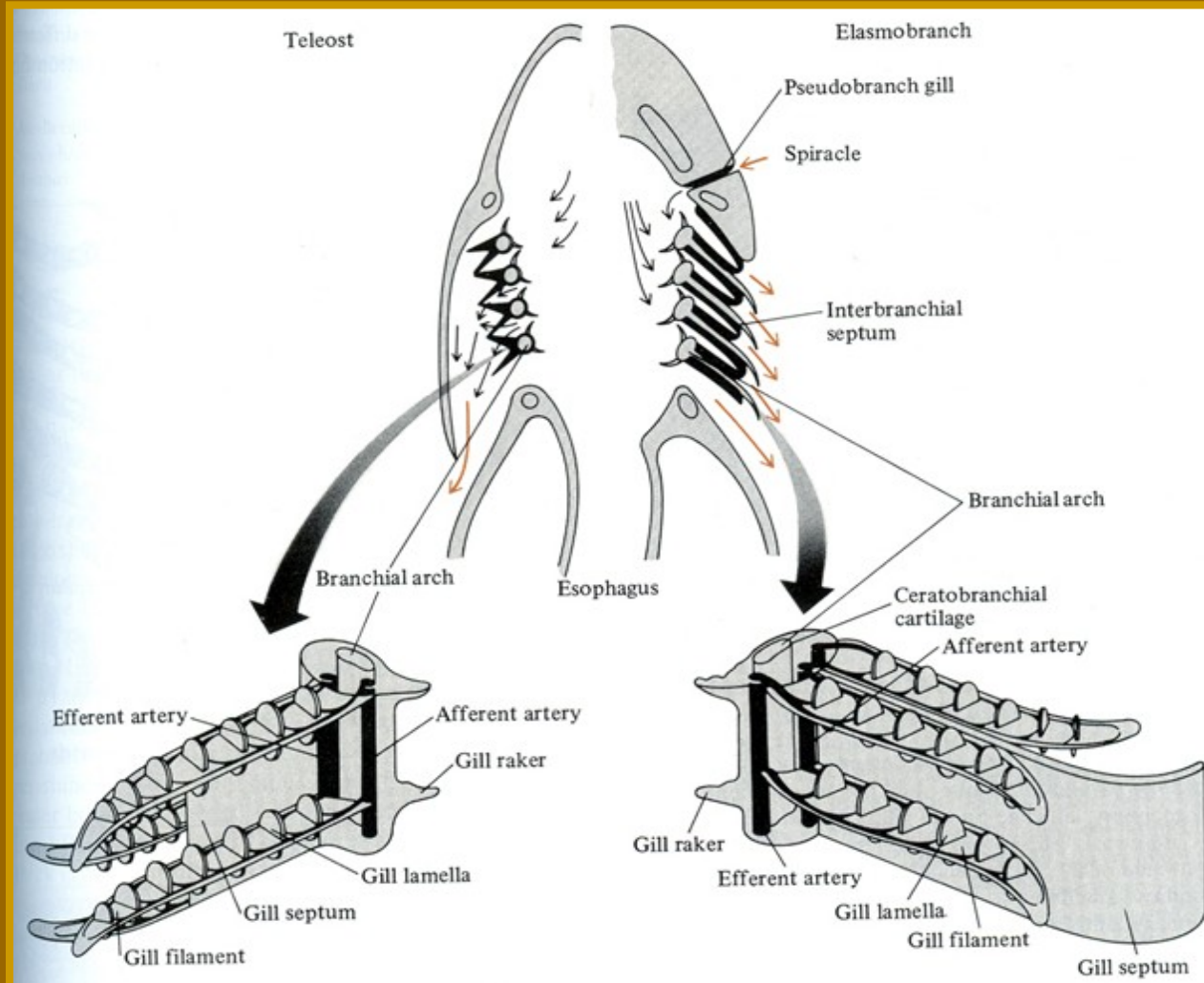
Mihule (*Petromyzon*) – příjem vody i přes žaberní otvory
Sliznatky (*Myxine*) – příjem vody přes hltan



Pokročilé žábry kostnatých ryb (*Teleostei*) a příčnoústých (*Elasmobranchii*)

nejčastěji 4 páry žaberních oblouků

- 5-7 párů žaberních štěrbin



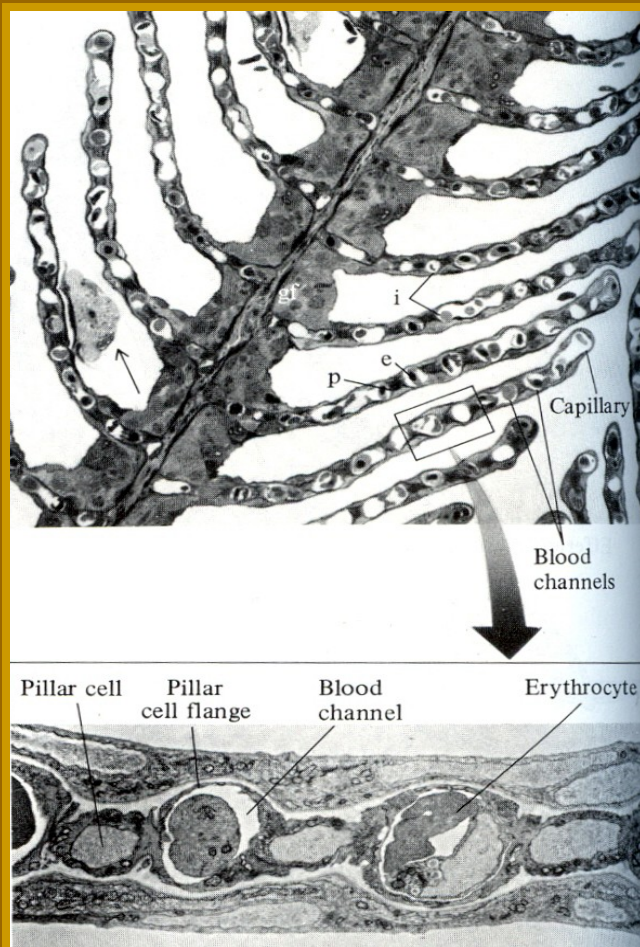
Celková plocha žaber - počet žaberních oblouků

- počet žaberních filament a lamel

- plocha jednotlivých lamel (místo výměny plynů)

- aktivní ryby => více filament a lamel

(oproti pomalým a vzduch dýchajícím rybám)



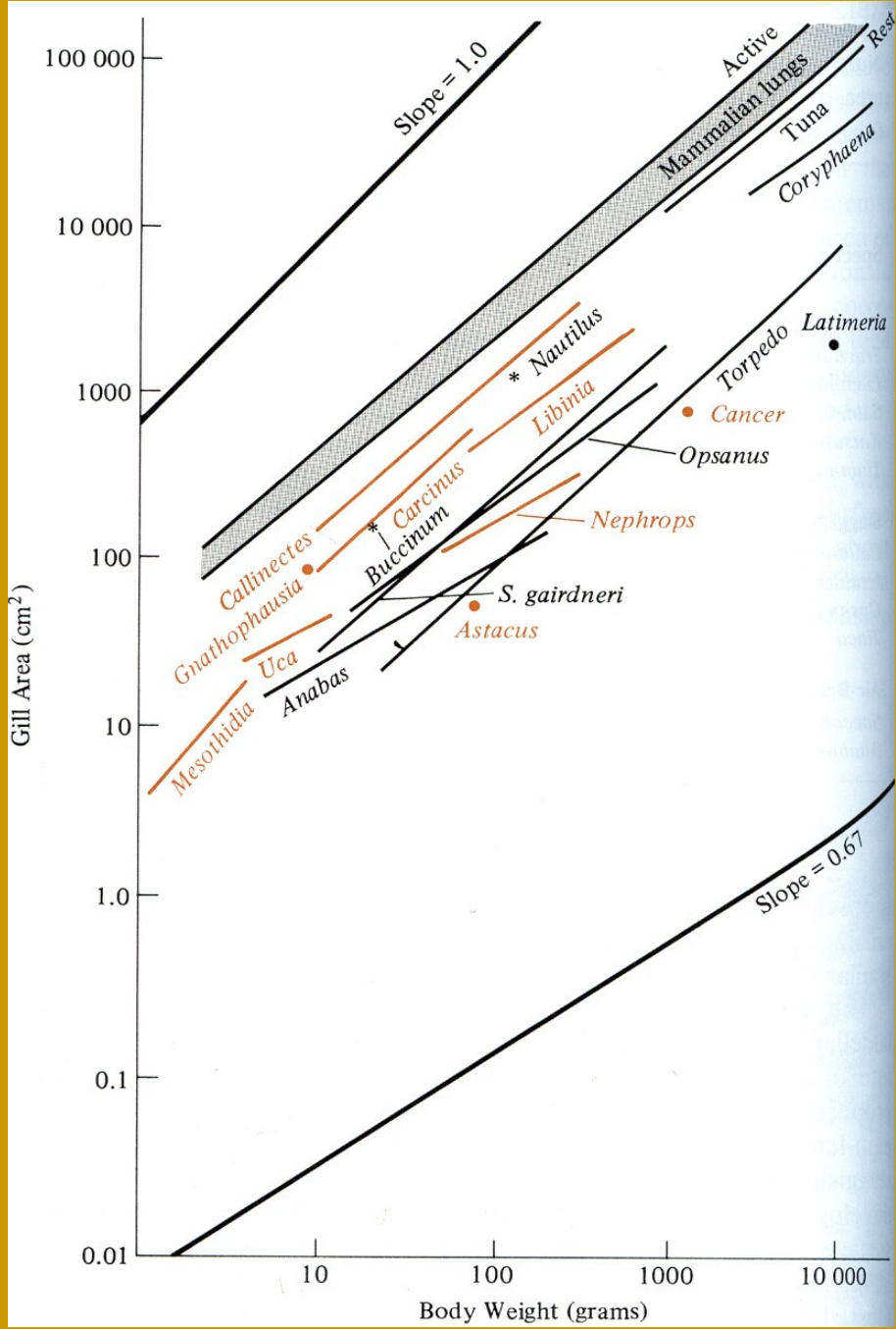
Mikroskopická struktura žaberních lamel tresky (*Gadus*)



Počty žaberních filament, lamel, plocha žaber a difuzní vzdálenosti *voda-krev* pro různě aktivní druhy ryb

	velikost (kg)	počet filament (total)	počet lamel (na mm, jedna strana)	plocha (cm ² /g)	difúzní vzdálenost (μ)
aktivní druhy					
kranas (<i>Trachurus</i>)	0,03	1665	39	7,8	2,2
candát (<i>Lucioperca</i>)	0,07	1811	15	18	-
pstruh (<i>Salmo</i>)	0,4	1606	19	2,0	6,4
tuňák (<i>Katsuwonus</i>)	3,3	6066	32	13,5	0,6
tuňák (<i>Thunnus</i>)	26,6	6480	24	8,9	-
pomalé druhy					
vřetenka (<i>Callionymus</i>)	0,04	478	16	2,1	-
sumeček (<i>Ictalurus</i>)	0,25	-	10	1,2	-
dřas mořský (<i>Opsanus</i>)	0,25	660	11	1,9	5
lín (<i>Tinca</i>)	0,27	1764	22	1,8	2,5
vzduch dýchající ryby					
lezoun (<i>Anabas</i>)	0,06	567	21	0,6	10
keříčkovec (<i>Saccobranchnus</i>)	0,04	658	23	0,7	3,6

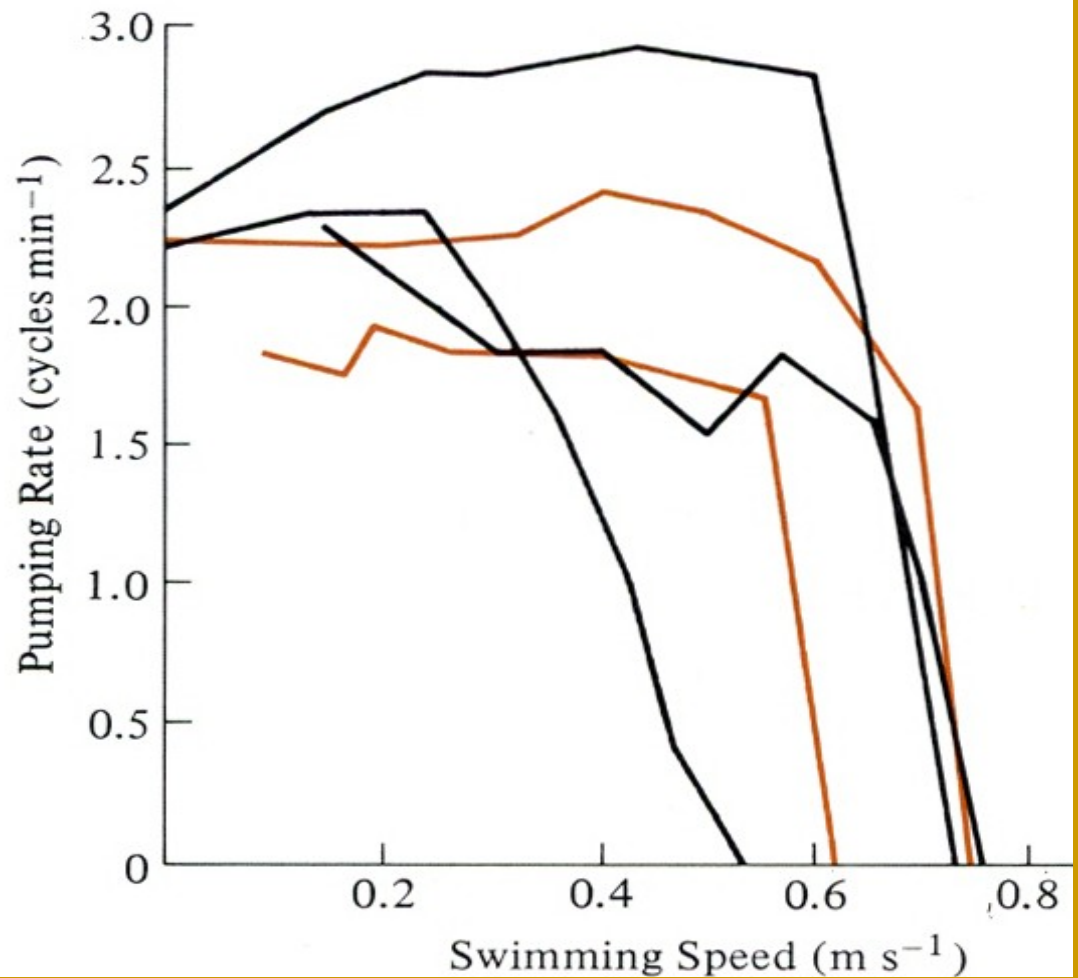
Závislost velikosti těla a celkové plochy žaber u ryb, korýšů a měkkýšů(*)



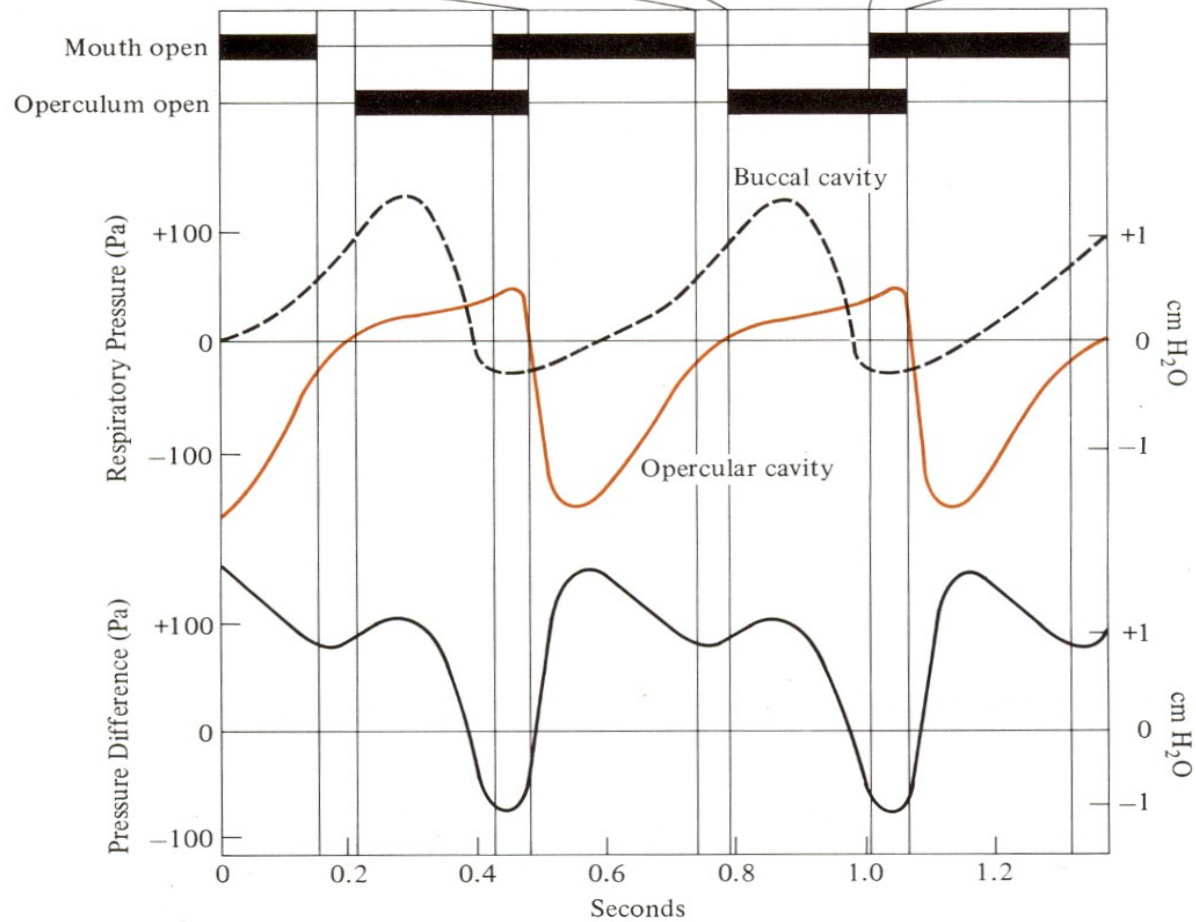
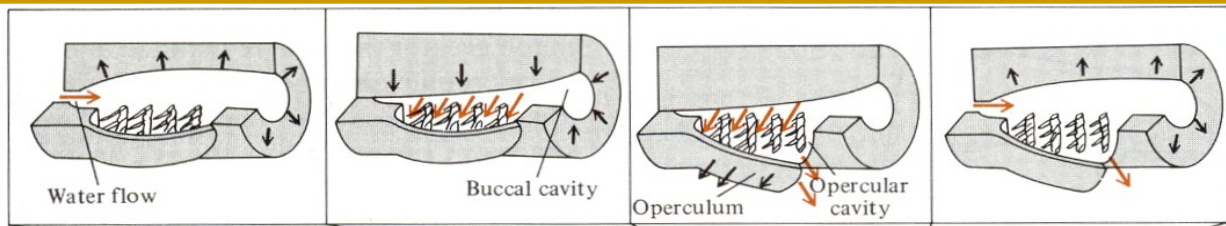
- přenos O_2 z vody do krve difúzí
- ochranný sliz na povrchu žaber má stejný difúzní koeficient pro O_2 jako voda (s poklesem pH se ale snižuje)
- přívod vody k žábrům - podtlakem v ústní dutině (kontrakce svaloviny)
 - pohybem skřelí
 - nárazová ventilace (aktivně se pohybující žraloci a ryby)
 - nárazová ventilace je účinnější než pumpování ústa/skřele (bukální pumpování)
- účinnost extrakce O_2 pro rybí žábry je 20-60%
- odhadovaná energetická náročnost respirace: 5-15% klidového metabolismu
- energetická spotřeba O_2 na respirační práci při aktivitě se může zvýšit až 30x při 5 násobném navýšení celkové spotřeby O_2 (pro pstruha)



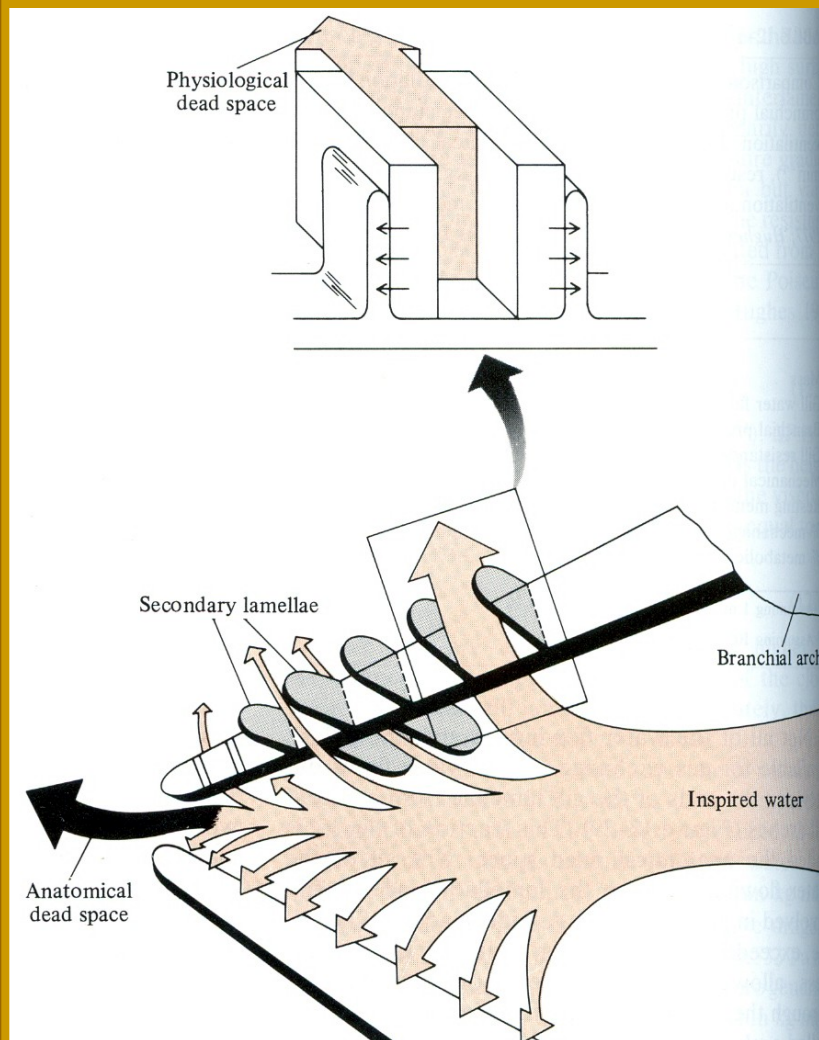
Přechod mezi pumpováním ústa/skřele a nárazovou ventilací v závislosti na rychlosti plavání u makrel



Ventilační cyklus pumpy ústa/skřele ryb (bukální pumpování)



Znázornění fyziologického a anatomického mrtvého prostoru lamelárních rybích žaber



- Některé ryby (např. karasi) za nedostatečného nasycení vody O_2 nabírají do tlamy kyslík
- zvyšují nasycenost vody v tlamě O_2
 - polykají ho => vstřebávání O_2 v trávicím systému

Regulace respirace

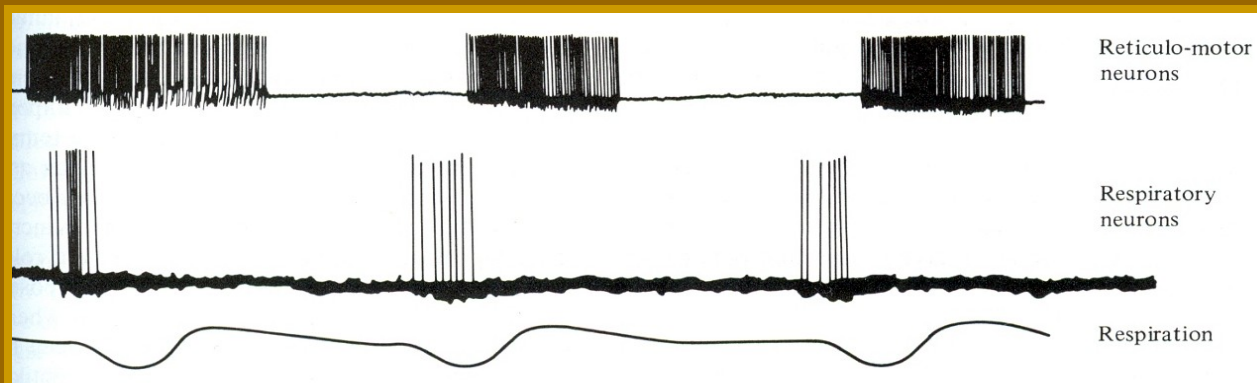
- skupina neuronů v centrálním nervovém systému, centrum v prodloužené míše – pacemaker (společné všem obratlovcům), u ryb však nejsou další pomocná ganglia, narozdíl od vyšších obratlovců
- sensory citlivé zejména na parciální tlak O_2 v krvi (parciální tlak CO_2 se ve vodním prostředí mění jen velmi málo, vysoká rozpustnost CO_2)
- lokalizace sensorů není úplně jasná, u ryb mohou být: v ústní dutině, v žaberní dutině, v cévách, nebo v mozku.
- ventilační pohyby dále ovlivňují stresové situace: osmotický stres, mechanický stres, chemické stimuly, znepokojení/vylekání, teplota
- samotná změna teploty mozkového kmene vede ke změně rytmu ventilačních pohybů

Pstruh duhový

- O₂ receptory podílející se na regulaci ventilace v mozku a aortě
- receptory regulující tepovou frekvenci jsou ale v žaberní dutině



Záznam neurální aktivity regulace žaberní ventilace u žraloka (*Squalus*)



FYZIOLOGICKÉ DŮSLEDKY VODNÍ RESPIRACE

	<i>voda</i>	<i>vzduch</i>
hustota (kg/l)	0,999	0,00123
viskozita (centiPoise)	1,14	0,018
O₂ difúzní koeficient (cm ² /s)	0,000025	0,198
obsah O₂ (ml/l)	1-6	210
specifické teplo (J/l °C)	4184	1,234
tepelná vodivost (mJ/cm/s/°C)	6025	252



- vysoká viskozita => pomalý, energeticky náročný průtok media (vody)
- malý obsah O₂ => je potřeba aby celkově protekl velký objem média
vodní => pro 1ml O₂ ~ 1l (1kg) vody
suchozemský => pro 1ml O₂ ~ 25ml (25mg) vzduchu
- velká tepelná kapacita: 1ml O₂ - metabolické teplo = 0,005°C /1l vody
= 800°C /vydechovaný vzduch

**celkově malý příjem O₂ => nízký metabolický obrat / snadná unavitelnost
=> prakticky nemožná termoregulace**