

## 12.

## Fyziologie dýchacího systému

*Energie uložená v chemických vazbách je většinou živočichů uvolňována s pomocí atmosférického nebo ve vodě rozpuštěného kyslíku za vzniku  $CO_2$ . U mnohobuněčných organismů vyvstává problém jak zajistit účinnou dopravu těchto plynů z okolního média až k jednotlivým buňkám tkání a zpět.*

**Všechny buňky přijímají a odevzdávají dýchací plyny** svým povrchem přes membránu volně – prostými **difuzními silami** po koncentračním spádu. Platí to i pro jednobuněčné organismy a difuze přes povrch těla je dostatečná dokonce i pro mnoho mnohobuněčných zvířat – zvláště pro malá a nepohyblivá. Jak již víme, čas potřebný pro difuzi však prudce roste s difuzní vzdáleností. **Tím je limitována velikost těl** mnohobuněčných spoléhajících na povrchovou difuzi na méně než asi 1 mm v průměru – aby mohla být výměna plynů ještě dostatečně efektivní – a také jejich metabolická aktivita je nutně nízká.

Větší živočichové musí také respektovat vzdálenostní limit pro difuzi a zajistit transport plynů mezi atmosférou (nebo vodou) až k buňkám speciálními dopravními cestami, **hemolymfou, krví** nebo **trachejemi**. Navíc mají **poměr povrch/objem** těla tak nepříznivý, že musí vyvinout **speciální členité dýchací povrchy** s mnohem větší plochou než má tělo samotné – **plice** nebo **žábry**. Vytvářejí také **ventilační mechanismy** ženoucí přes ně dýchací médium a uvnitř těla **cirkulační systém** distribuující kyslík k buňkám.

Všimněme si však nejprve vlastností prostředí z něhož a do něhož živočichové dýchají. Pojem dýchání (respirace) se používá ve dvojím významu. Dýchání ve smyslu aerobních metabolických pochodů uvolňujících energii v buňce je tzv. **vnitřní dýchání**. **Vnější dýcháním** se rozumí komunikace mezi buňkou a atmosférou (nebo vodou). Zde je řeč o druhém případě.

### 12.1. Prostředí pro dýchání

**Život na Zemi vznikl pravděpodobně za anaerobních podmínek** ve vodním prostředí. S nárůstem atmosférického kyslíku začínají živočichové využívat **energeticky mnohem výhodnější kyslíkové oxidace živin**.

**Vzduch** je směsí několika plynů s největším podílem dusíku (asi 78,08 %), kyslíku (20,94 %) a argonu (0,93 %). Dále je přítomen oxid uhličitý (asi 0,03 %), vodík, ozón, oxidy dusíku, vodní pára, metan, vzácné plyny a další látky (exhaláty). Se změnou nadmořské

výšky se výrazně mění barometrický tlak a tím i parciální tlaky jednotlivých složek.

Voda obsahuje rozpuštěný vzduch se stejným procentuálním složením, ale s nižšími parciálními tlaky ( $pO_2$ ,  $pCO_2$ ). Život limitující množství kyslíku ve vodě je ovlivňováno mnoha faktory, z nichž nejdůležitější jsou teplota a přirozené provzdušňování. Zatímco v 1 litru vzduchu je průměrně asi 210 cm<sup>3</sup> O<sub>2</sub>, obsahuje 1 litr říční vody při normální teplotě asi 8 cm<sup>3</sup> O<sub>2</sub> a 1 litr mořské vody asi 6,8 cm<sup>3</sup>. Na množství O<sub>2</sub> ve vodě má vliv hlavně teplota (např. při teplotě 25 °C je množství O<sub>2</sub> rozpuštěného ve vodě jen asi poloviční než při teplotě 0 °C) a dále také tlak vzduchu, znečištění vody rozkládajícími se látkami, proudění vody apod.

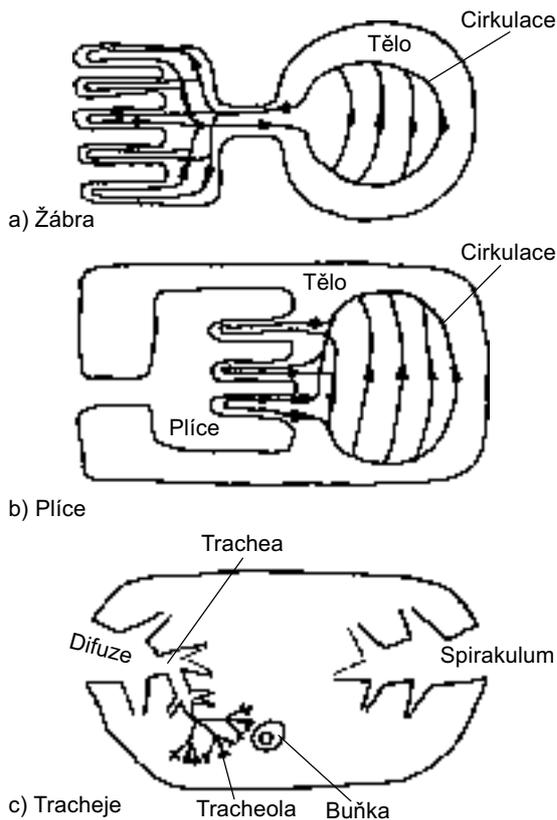
**Obě prostředí přinášejí naprosto odlišné podmínky** od energetické náročnosti pohybu, přes různou nabídku kyslíku, hydrostatické síly až ke zcela opačné dostupnosti vody. Přejít živočichů z prvotního vodního prostředí na souš znamenal, mimo jiných adaptací, i dalekosáhlé **změny ve způsobech dýchání**.

### 12.2. Respirační systémy v různých prostředích

#### 12.2.1. Voda

**Vodní živočichové** využívají ke zvětšení plochy kontaktu s rozpuštěným vzduchem **žábry**. **Žábry** jsou svou stavbou typicky bohatě členěné **vychlípeniny** tělesného povrchu do vnějšího vodního prostředí (obr. 12.1.a). Mohou mít rozmanitý tvar od jednoduchého **tělního výrůstku** přes **keříčkovité útvary** k **lamelárním žábrám** ryb připomínající lístky s přesně usměrněným proudem vody i průtokem krve.

**Ventilační průtok vody** žábry zlepšující výměnu O<sub>2</sub> a CO<sub>2</sub> je zajišťován pumpovacími pohyby, vířením brv, pohybem žaber nebo celého živočicha vodou. Tento vnější ventilační proud vody může být až 20krát intenzivnější než vnitřní průtok krve. Zabezpečit takovou ventilaci vyžaduje **nemalé energetické investice**, zvláště



Obr. 12.1. Srovnání způsobů dopravy dýchacích plynů. Žábry jsou prokrvené výrůstky těla obklopené vodním prostředím. Plíce mají podobu prokrvených, členěných povrchů uvnitř těla s malým větracím otvorem. Tracheje zajišťují dopravu dýchacích plynů až k buňkám difúzí, oběhový systém není využit.

když si uvědomíme, že voda je husté a viskózní prostředí. Vodní prostředí má navíc poměrně **nízký obsah  $O_2$  ve srovnání s atmosférickým vzduchem** a tato celková energetická náročnost dýchání předurčuje **vodní živočichy** k relativně **nízkému metabolickému výkonu**. Jistou kompenzací těchto nevýhod představuje hydrostatické nadlehčování těla vodním prostředím – vodní živočichové na svou lokomoci vynaloží podstatně méně energie než stejně těžcí jedinci na souši.

### 12.2.2. Souš

Přechod z vody na souš znamenal pro živočichy zásadní přestavbu dýchacích orgánů na **plíce, tracheje** nebo **kožní modifikace přenosu plynů**.

Původní stavba žaber se na vzduchu ukazuje jako nefunkční. Žábry (jakožto výrůstky nadnášené hydrostatickým vztlakem vody) na suchu vlastní vahou a změněným povrchovým napětím kolabují. Jejich roli musí převzít, opět bohatě členěný a prokrvený, ale **uvnitř těla uložený povrch** nezávislý na vodní opoře z vnějšku, ale udržovaný jako dutina v rozepnutém stavu a chráněná vnější oporou těla – **plíce** (obr. 12.1.b).

Na počátku cesty k plicím obratlovců stojí pravděpodobně **plicní vaky** dvoudyšných ryb vzniklé jako **vnitř-**

**ní vychlípeniny střeva**, do kterých se vzduch dostával polykáním, přičemž **role kožního dýchání** byla stále značná. S postupující nezávislostí na vlhkém prostředí zaniká role kožního dýchání a místo toho se objevují stále dokonaleji členěné plíce.

Pro **suchozemské organizmy** platí, že mají **přístup ke kyslíku** mnohem **snazší**, při nižší metabolické náročnosti. Na druhé straně se však museli první terestričtí živočichové vyrovnat s novým problémem – **ztrátami vody** odparem z dýchacích povrchů. Ty totiž musejí být pro optimální přechod plynů stále vlhké. Malý dýchací otvor, jímž plíce komunikují s atmosférou, a který omezuje vodní odpar na minimum, představuje vhodné řešení.

Specifickou adaptací na dýchání atmosférického vzduchu jsou **vzdušnice – tracheje** (obr. 12.1.c). Jde o dokonalejší dopravní systém nahrazující krevní cirkulaci tím, že dopravuje kyslík přímo do tkání (viz dále).

## 12.3. Protiproudá výměna plynů

Při přechodu kyslíku ze vzduchu nebo vody do krve anebo přechodu  $CO_2$  směrem opačným, se uplatňuje princip **protiproudé výměny** – obecný fyziologický princip umožňující nejefektivnější výměnu látek (či tepla) po koncentračním (či teplotním) spádu mezi dvěma proudícími médii. Blíže o něm bude pojednáno v kapitole o vylučování (obr. 14.5. na str. 107). Jak u žaber měkkýšů či ryb, tak u savčích nebo ptačích plic je patrná tendence **usměrnit proudy dýchacího média a proud krve** tak, aby směřovaly **proti sobě**. Tím je difuzní přechod plynů optimalizován.

## 12.4. Fylogeneze dýchacích systémů

### 12.4.1. Dýchání ve vodě

Nejjednodušší organizmy (prvoci, houby, láčkovci, kroužkovci) s relativně malým tělem a nízkou úrovní metabolismu mohou vyměňovat plynné látky přímo s vnějším vodním prostředím difuzními pochody přes povrch těla.

**Žábry** nacházíme na různém stupni rozvoje (viz výše) počínaje některými kroužkovci. U mořských **mnohoštětinatců** se setkáváme s žábry umístěnými na postranních nečlávkovaných přívěscích (parapodiích). U **měkkýšů** se vyvinuly nejrůznější typy žaber. Žábry mlžů jsou uzpůsobeny k filtrování potravy. Plicní vaky plicnatých plžů budou vzpomenuy dále. U kmene **ostnokožců** je vyvinuta soustava vodních cév (ambulakrální systém). Tenká stěna ambulakrálních nožek umožňuje vedle funkce přidržovací a pohybové i výměnu plynů. Výjimku tvoří sumýši, u nichž se vyvinul ojedinelý orgán – **vodní plíce**. Jsou to dvě mnohonásobně větvené trubice vybíhající z konečniku do tělní dutiny, do nichž je činností svalů nasávána mořská voda.

V rámci kmene **členovců** rozlišujeme několik systémů dýchání. Někteří drobní členovci dýchají celým povrchem těla (z podkmene korýšů např. buchanky). U třídy **pavoukoců** se setkáváme s plicními vaky, které komunikují se vzduchem zpravidla dvěma průduchy po stranách pohlavního otvoru. Ze spodní stěny vaku vybíhají lupénky naplněné hemolymfou, do níž se dostává kyslík. **Korýši** jsou převážně vodní členovci a dýchají nejčastěji členitými keříčkovitými nebo vláknitými dýchacími výrůstky umístěnými na krunýři nebo na končetinách, jejichž pohyb zajišťuje ventilaci.

I **primitivní obratlovci** ještě do značné míry využívají **kožní dýchání nebo také prokrvený, perforovaný hltan sloužící původně k filtrování vody přinášející potravu**. U ryb jsou žabry, odvozené od stěn hltanu, uloženy v žaberní dutině kryté skřelemi. Řady žaberních plátek jsou upevněny na žaberních obloucích, vytvářejíce jakési síto, kterým musí voda protékat. **Tenké stěny jsou prostoupeny četnými kapilárami**. Přes tyto stěny se uskutečňuje výměna dýchacích plynů.

Dýchací pohyby ryb se uskutečňují nasáváním vody do úst následkem poklesu spodní čelisti. Při otevření úst se současně odchlípí žaberní víčko a zvětší se prostor dutiny ústní. Měkký lem žaberního víčka přitom zůstane lpět na těle a uzavře tak vývod ze žaberní dutiny. Nasátá voda potom proudí k žábrám. Při uzavření úst žaberní víčko poklesne, měkký lem se odchlípí od těla a voda může ze žaberní dutiny vytékat. Podnětem pro zvýšení frekvence dýchacích pohybů u ryb je zejména pokles obsahu kyslíku ve vodě.

Kromě dýchání žabrami se může výměna plynů ve vodním prostředí uskutečňovat i na jiných místech povrchu těla. Dostí velký význam má povrchové **kožní dýchání**. Mnohé druhy ryb dýchají v prvních dnech života jen povrchem těla. Obojživelníci sice mohou přežít bez plic, ale zahynou, selže-li jim dýchání povrchem těla. Je-li vyšší potřeba kyslíku, vytvářejí se na povrchu těla zvláštní záhyby, nebo výrůstky.

U některých druhů ryb (např. piskoř, mřenka, sekavec) se vyskytuje **střevní dýchání**. Ryba polyká atmosférický vzduch, ze kterého se kyslík odčerpává bohatě prokrvenou sliznicí střeva. Vychlípeniny střeva – **plicní vaky** – hrají již zásadní roli v dýchání **dvojdyšných ryb**. Stejným způsobem vzniká i plovací (plynový) měchýř hlavní vývojové linie kostnatých ryb, který však druhotně převzal funkci hydrostatického zařízení. U dvojdyšných ryb vzniká již malý krevní oběh, zasahující do měchýře. Odtud jde částečně okysličená krev do hlavy a žaber. Jde o vývojový **přechod k dýchání na vzduchu**.

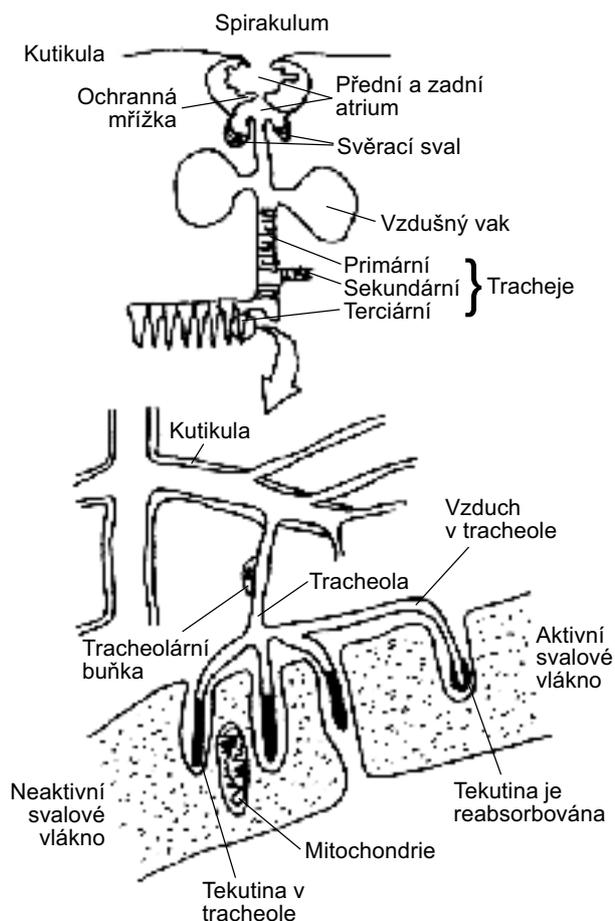
## 12.4.2. Dýchání na vzduchu

### 12.4.2.1. Vzdušnicové dýchání

Vzdušnice (tracheje) se vyvinuly zejména u **hmyzu** (ale i jiných členovců). Vznikly vchlípením (invaginací) pokožky do nitra těla. Jsou vyztuženy chitínovým spirálovitým vláknem (taenidiem), které udržuje jejich značnou pružnost a zabraňuje

promáčknutí jejich stěn. Při svlékání larev se svléká i celá chitínová a kutikulární výstelka vzdušnic. Proto je doba svlékání kritickým životním obdobím pro hmyz.

Rozvětvená síť trubic vedoucích vzduch, strukturou odvozených od kutikuly, je **alternativou vůči dopravnímu systému cévnímu** jiných intenzivně metabolizujících druhů bezobratlých. Cévní systém hmyzu je pak skutečně vyvinut jen velmi spoře. Trachejemi se přivádí vzduch až k jednotlivým buňkám (obr. 12.2). Na povrch těla ústí tracheje otvůrkami opatřenými svěrači – **stigmaty**.



Obr. 12.2. Stavba tracheálního systému hmyzu. Spirakulem (stigma) ústí na povrch těla, v atriu je vzduch filtrován od nečistot, svěrač umožňuje řízené otevírání stigmat. Pohyb tekutiny ve slepých koncích tracheol ve tkáních optimalizuje difúzní vzdálenosti pro dýchací plyny – podle aktivity tkáně.

Pozoruhodné je, že veškerá výměna plynů je poháněna pouze difúzními silami. Účinnost tracheálního systému spočívá především v tom, že se plyny pohybují v plynné fázi, kde je jejich difúze o několik řádů rychlejší, než ve fázi kapalně. Jen u neaktivnějších druhů hmyzu je pohyb plynů v trachejích usnadňován pohyby tělní stěny, buď dorzoventrálním zplošťováním abdomenu, nebo teleskopickým zasouváním a vysouváním abdominálních článků. **Proud vzduchu uvnitř těla je také řízen a usměřován aktivním otevíráním a zavíráním**

**stigmat.** Řada druhů minimalizuje ztráty vody udržováním trvalého podtlaku a jen během občasných a krátce trvajících „erupcí CO<sub>2</sub>“ tracheální systém intenzivně provětrává.

Tracheje hmyzu jsou zakončeny **koncovou, tracheolární buňkou** hvězdicovitého tvaru, kde se tracheje rozpadají na **tracheoly** – velmi tenká slepá zakončení zasahující do tkání a vyplněná tekutinou. Pohyb tekutiny sem a tam v zakončeních je vyvoláván různou savou bobtnací silou svalových koloidů zatíženého a relaxovaného svalu a optimalizuje difuzní vzdálenosti pro kyslík.

#### 12.4.2.1.1. Dýchání vodního hmyzu

Hmyz je skupinou suchozemskou, přesto bylo vodní prostředí některými druhy sekundárně kolonizováno, což si vynutilo určitá přizpůsobení. Dýchání hmyzu ve vodním prostředí lze rozdělit podle toho, zda je tracheální systém uzavřený nebo otevřený.

**1) Vodní hmyz s uzavřeným tracheálním systémem** má tracheje vůči vnějšku úplně uzavřeny. Ty pak vytvářejí síť pod kutikulou, přes kterou do nich plyny z vody a zpět difundují (podobně jako v pravých žábřích mezi krví a vodou). Tak mohou být vzdušnicemi protkány **vnější výrůstky** (tracheální žábry) po stranách zadečku (larvy jepic), na konci zadečku (larvy zygoterních vážek), na hrudi či jiných částech těla (larvy pošvatek, chrostíků, muchniček). **Vnitřní** (konečnickové, rektální) tracheální žábry se vyskytují pouze u larev **anisopterních vážek**. Jejich střevo se po stranách měchýřkovitě rozšiřuje a z tracheálních rozvětvení vystupují jemně lupínky s tracheálním vlášením. Ventilace rektálních žaber je zajištěna nasáváním vody do rekta a jejím vypuzováním.

**2) Jiné druhy vodního hmyzu využívají atmosferický kyslík** a mají tracheální systém i průduchy utvářeny stejně jako hmyz suchozemský (**otevřený tracheální systém**).

Příslušníci čeledi **potápníkovitých** (Dytiscidae) nabírají vzduchovou bublinu do prostoru pod krovkami. Zavěšují se u hladiny zadečkem vzhůru, nadzvednou krovky a podtlakem nasají bublinu (při pohybu ve vodě je pak poznáme podle vyčnívající části bubliny).

**Vodomilovití** (Hydrophilidae) se zavěšují na hladině přídí těla, ohýbají kyjovitá tykadla, která jsou pokryta velkým množstvím hydrofobních chloupků k ventrální straně těla, rovněž porostlé těmito nesmáčivými chloupky. Proto se vodomilové ve vodě stříbřitě lesknou (jako samet ponořený pod vodou). Do jejich vzduchové vrstvy ústí také průduchy. Vodomil bez tykadla by nemohl ve vodě žít.

Larvy potápníků a vodomilů nabírají vzduch do tracheálního systému průduchy na konci zadečku.

Z **vodních ploštic** jmenujme **znakoplavky** (nabírají vzduch zadní částí do dvou podélných kanálků na břišní straně těla, krytých hustými brvami), **bodule** (čerpají vzduch do prostoru pod polokrovkami), **klešťanky** (nabírají vzduch mezi hlavou a hrudí do nesmáčivé vrstvy chloupku na břišní straně těla), **splešťule** a **jehlanky** (spojení se vzduchem obstarává dýchací trubice, sífón, na konci těla).

Otevřený tracheální systém se vyskytuje také u larev některých **dvoukřídých**. Dýchací sífón mají např. larvy a kukly **komárů** nebo larvy **pestřenek** podčel. Eristalinae.

U těch druhů hmyzu s otevřeným tracheálním systémem, které dovedou hromadit bublinky vzduchu nebo tvořit vzduchový film na různých částech těla (**plastron**), se ustaluje rovnováha mezi plynným obsahem bubliny a plyny rozpuštěnými ve vodě. Když se dýchacími pochody ve vzdušné zásobě sníží obsah O<sub>2</sub>, difunduje O<sub>2</sub> rozpuštěný ve vodě opět do bubliny až se obnoví rovnováha. Toto **fyzikální dýchání** může poskytovat v době nízké aktivity (např. na jaře a na podzim, před diapauzou v akinezi) a ve vodě bohatém na kyslík dostačující množství O<sub>2</sub> na poměrně dlouhou dobu. Na principu fyzikální výměny plynů probíhá i dýchání našeho vodního pavouka **vodoucha stříbřitého** (*Argyroneta aquatica*), který si staví pod vodou zvonovité, asi 2 cm velké a dole otevřené hnízdo. Do něho přinese na svém chlupatém těle velkou bublinu vzduchu, jíž je obklopen a která se pak adhezí udržuje mezi chlupy jeho těla a O<sub>2</sub> se dostává průduchy do plicních vaků.

**3) Krevní žábry** se u hmyzu vyskytují velmi vzácně. Zatímco tracheální žábry přijímají O<sub>2</sub> z vody za součinnosti trachejí, které se v nich velmi jemně větví, krevní žábry nemají žádné tracheje a přijímají O<sub>2</sub> z vody osmoticky do hemolymfy, která jej přenáší. Z naší fauny mají krevní žábry larvy **pakomárů**. Nacházejí se na zadečku v podobě jemných výběžků. Hemolymfa těchto larev obsahuje dýchací barvivo **erytrokruorin**, podobné hemoglobinu, které dovede vázat kyslík.

\* \* \*

U některých **bezobratlých** se vyskytují bohatě prokrvené povrchy těla. Přejdem k samostatným dýchacím orgánům je např. plášťová dutina měkkýšů. U plicnatých plžů byly redukovány keříčkovité žábry (ktenidia) a **stěna plášťové dutiny je bohatě protkána vlásečnicemi**. Tak se dostává velké množství krve (obsahující hemocyanin) do styku se vzduchem, který vniká do plášťové dutiny dýchacím otvorem. Také mnozí **korýši a pavouci mají plicní dutiny** vchlípené (invagované) z povrchu těla.

#### 12.4.2.2. Dýchání plicemi

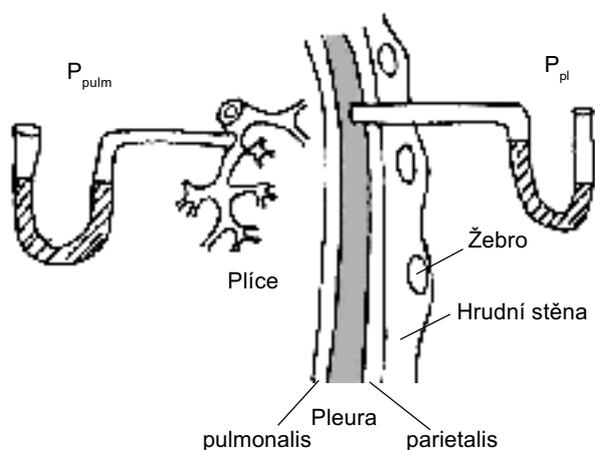
**Plice obratlovců** jsou zpravidla párový vakovitý orgán uložený v hrudní dutině (u červorů a hadů levá plíce chybí). Jejich původ je dáván do souvislosti s plicními vaky – vchlípeninami trávicí trubice dvojdyšných ryb. S atmosférou jsou plíce spojeny **dýchacími cestami**. Základní strukturní a funkční jednotkou plic je **plicní alveola**. Zde se uskutečňuje vlastní výměna plynů mezi organizmem a prostředím. Alveoly jsou obklopeny vlásečnicemi. K vrstvě epiteliálních buněk alveol (plicních sklípků) těsně přiléhají endoteliální buňky krevních kapilár. Výměna plynů probíhá přes alveolokapilární stěnu o síle asi 1 mm, děje se difuzí podle koncentračního spádu a je velmi rychlá. Plocha tvořena alveolami činí u člověka asi 90 m<sup>2</sup>, což je 40krát více než plocha kožního povrchu.

Plicní dýchání se u jednotlivých skupin obratlovců během fylogeneze modifikovalo. Např. plíce žab jsou poměrně jednoduché vaky. Dýchací pohyby zajišťují svaly ve spodní části ústní dutiny, takže žáby plní plíce přetlakem „polykaného“ vzduchu. Ptákům se vyvinul komplikovaný systém vzdušných vaků, které mají vedle nadlehčovací i dýchací funkci. Ptáci mají ve srovnání se savci relativně menší plíce, rozdílnou mechaniku dýchání při stání a za letu, nemají pleurální vak, ani dokonale vyvinutou bránicí. Mezi průduškami a průdušnicí mají ptáci zvláštní hlasový orgán – syrinx s blanitými hlasivkami.

Plíce savců jsou dokonale vyvinuté, neboť musí zabezpečovat dostatek kyslíku pro intenzivní metabolické děje. Vzduch do nich přichází **nozdrami a ústy** a přechází **dýchacími cestami** (průdušnice, průdušky, průdušinky) až do **plicních alveol**. Vdechovaný vzduch se při průchodu dýchacími cestami ohřívá a nasycuje vodními parami. **Řasinkový epitel sliznice** dýchacích cest **zachycuje prachové částice** a chemické látky z ovzduší.

Plíce jsou houbovitá, elastická a pružná tkáň, která spontánně kolabuje, není-li udržována přetlakem uvnitř nebo podtlakem vně. Plíce nemohou být na bránicí a dýchací svaly nijak přímo napojeny a těžko si představit svalový systém, který by účinně plíce roztahoval všemi směry bez existence hydraulického a utěsněného vodního obalu kolem plic s konstatním podtlakem (obr. 12.3.). Mezi oběma pleurálními listy, **plicnicí** (pleura pulmonalis) a **pohrudnicí** (pleura parietalis), v tzv. **pleurální štěrbině** je tenká vrstvička tekutiny. Ačkoli plíce mají díky elasticitě a povrchovému napětí v alveolech tendenci se smršťovat, nemohou, protože jim to okolní podtlak nedovolí. Dostane-li se do pleurální dutiny vzduch (např. **pneumotoraxem**), plíce samovolně kolabují.

Jestliže se při nádechu roztahuje hrudní koš, ve štěrbině se zvyšuje podtlak a plíce pasivně nasávají vzduch.



Obr. 12.3. Uložení savčích plic v hrudní dutině. Plíce jsou udržovány v rozepnutém stavu díky trvalému podtlaku v intrapleurální štěrbině ( $P_{pl} < P_{pulm}$ ) vyplněné vrstvičkou tekutiny. Při nádechu se hrudní stěna rozpíná, plíce ji musí následovat a pasivně nasávají vzduch.

#### 12.4.2.2.1. Povrchové napětí v alveolách

Poddajnost – pasivní roztažitelnost plic – závisí mj. na povrchovém napětí. Tyto síly vznikají na hraniční ploše mezi plynem a tekutinou. Laplaceův zákon popisuje tlakové poměry vyvolané povrchovým napětím tekutiny analogické s poměry, které jsou např. na mýdlové bublině. V malé bublině panuje větší tlak než ve velké a jsou-li spojeny, malá se vyprázdní – splaskne – ve prospěch té větší. To by platilo i pro mikroskopické alveoly, kdyby nebyl vnitřní povrch alveol pokryt fosfolipidovým filmem – tzv. surfaktantem. Poškození plic při otravě  $O_2$  je také částečně zaviněno porušením surfaktantu vedoucím k plicnímu edému.

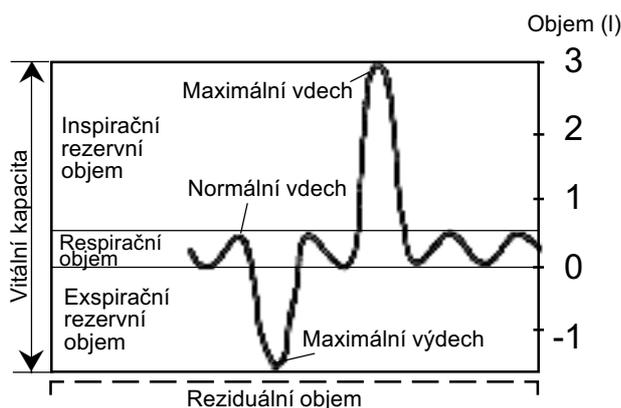
#### 12.4.2.2.2. Ventilace

Výměna vzduchu mezi plicemi a okolním prostředím se nazývá **plicní ventilací**. Je uskutečňována pravidelným střídáním **vdechu** (inspirium) a **výdechu** (expirium). Vdech se uskutečňuje pomocí **mezižebních svalů** a zejména **bránice**, které zvětšují objem hrudní dutiny. Tyto pohyby jsou pasivně sledovány pružnou plicní tkání. Výdech se děje zpětným účinkem elastických složek plic a hrudníku po uvolnění svalů po vdechu.

Významnou funkční charakteristikou plic je **frekvence dýchání** (počet dechů za minutu). Je závislá na celkové velikosti metabolismu živočichů. Počet klidových dýchacích pohybů je u malých savců větší, než u velkých. U koně činí 8–16 vdechů za minutu, u člověka 15–20, u potkana 100–150, u myši až 200. **Minutová plicní ventilace** (minutový objem plic) je objem vzduchu, který prošel plicemi za jednu minutu při klidovém dýchání. U člověka činí v klidu asi 7,5 l za minutu (dechový objem = 500 ml krát 15 dechů/min), u koně asi 40–50 l/min.

Množství vzduchu, které u člověka přijde za klidového dýchání do plic při každém vdechu, nebo množství, které se při každém klidovém výdechu vypudí se nazývá **dechový (respirační) objem** (obr.12.4.). Je to přibližně 500 ml vzduchu. Nadto lze při maximálním nadechnutí nabrat do plic další objem vzduchu, který se nazývá **inspirační rezervní objem** (u člověka je to asi 2.500 ml vzduchu). Po klidovém výdechu lze z plic maximálním vydechnutím vypudit ještě asi 1.000 ml vzduchu, což je **expirační rezervní objem**. Souhrn respiračního, inspiračního a expiračního objemu nazýváme **vitální kapacitou plic**. Ta je měřítkem maximálních možností plicní ventilace.

I po maximálním výdechu zůstává v plicích jistý objem vzduchu, který se nazývá **reziduální objem**. Ten se skládá z části zvané **objem kolapsový** (uvolňuje se z plic pouze při plicním kolapsu – pneumotoraxu), a z části zvané **objem minimální** (dostává se do plic prvním nadechnutím při porodu).



Obr. 12.4. Dýchací objemy.

Do plic se přivádí ze všech tkání krev. Ta zde má být nasycena kyslíkem a zbavena oxidu uhličitého. Výměna plynů v plicích se děje pomocí dýchacích pohybů a je řízena tak, aby složení **alveolárního vzduchu** zůstávalo stále stejné. Alveolární vzduch obsahuje cca 13 obj. %  $O_2$ , 4–5,5 obj. %  $CO_2$  (atmosférický vzduch má asi 0,7x více  $O_2$  a 100x méně  $CO_2$ ).

## 12.5. Dýchací barviva

Na přenos dýchacích plynů mezi plícemi, krví a ostatními tkáněmi těla má podstatný význam chemická vazebnost kyslíku a oxidu uhličitého na **dýchací barviva**. **Množství plynů, které jsou přenášeny krví fyzikálně rozpuštěné, je totiž zanedbatelně malé.** Tyto speciální pigmenty schopné reverzibilně vázat kyslík, byly na nižším stupni fylogenetického vývoje pouze rozpuštěny v tělní tekutině, později se vážou na speciální krevní buňky – erythrocyty. U živočichů je známo několik typů krevních barviv: **1) Hemoglobiny, 2) Myoglobiny, 3) Chlorokruoriny, 4) Hemerytriny, 5) Hemocyaniny, 6) Hemovanadiny.**

Věnujme se nejprve nejprostudovanějšímu z nich – hemoglobinu.

### 12.5.1. Hemoglobiny

Jsou to poměrně univerzálně rozšířené pigmenty v živočišné říši. Jejich molekula je složena z bílkovinné složky – **globinu**, který může mít více podjednotek (domén) a prostetické skupiny – **hemu** (obr. 12.5.). **Hem** je komplex porfyrinového skeletu s iontem  $Fe^{2+}$  uprostřed kruhu. Hemoglobiny jednotlivých živočišných skupin nemají stejnou strukturu. V hemoglobinech bezobratlých se počty domén globinu i hemu různí. **U obratlovců se globin skládá ze čtyř domén, přičemž každá váže jeden hem.** Obratlovcí hemoglobin se nalézá v erythrocytech, u některých bezobratlých je volně rozpuštěný v tělních tekutinách.



Obr. 12.5. Jedna ze čtyř podjednotek lidského hemoglobinu. Globulární protein váže jeden hem (porfyrinový kruh s atomem železa).

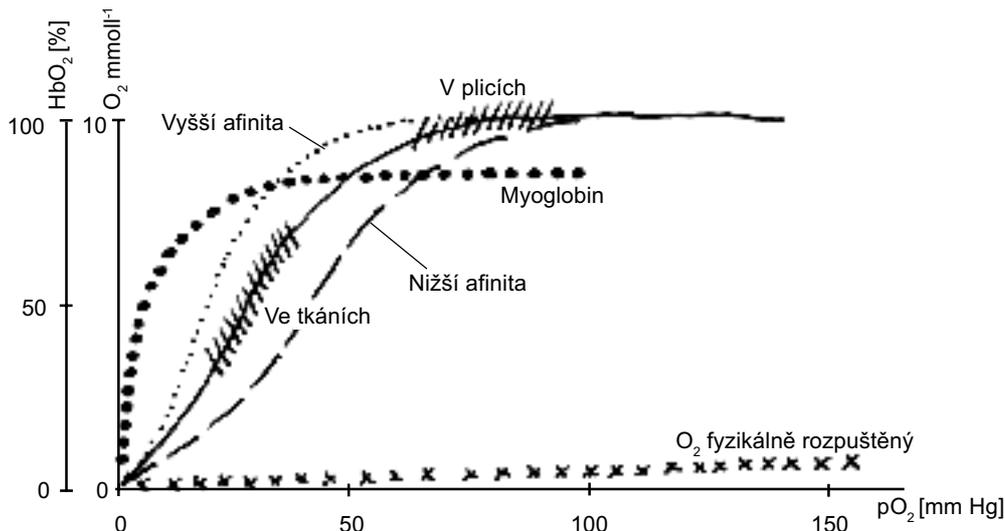
Každé ze čtyř  $Fe^{2+}$  reverzibilně váže jednu molekulu  $O_2$  – **oxygenace**. Oxygenace hemoglobinu je fyziologickým dějem, při kterém se mocenství centrálního dvojmocného atomu železa nemění a vzniká derivát hemoglobinu nazývaný **oxyhemoglobin (HbO, oxyHb)**. Za určitých okolností však **oxidací** může vzniknout derivát **methemoglobin (MetHb)**, kde dvojmocné železo se mění na trojmocné a ztrácí schopnost další kyslíkové vazby. Methemoglobin vzniká při otravách oxidačními činidly (např. peroxidem vodíku, ferrokyanidem draselným), nebo při vdechování ozónu. Vazebnost kyslíku na trojmocné železo je ireverzibilní, organismus se „dusí“ nedostatkem kyslíku.

Vazbou oxidu uhelnatého s hemoglobinem vzniká **karbonylhemoglobin (COHb)**. Tato vazba je až 300krát pevnější, než vazba kyslíku s hemoglobinem. Proto již při nízkých koncentracích CO ve vdechovaném vzduchu je blokována značná část hemoglobinu a klesá transportní schopnost krve pro kyslík. Při otravách kyanovodíkem vzniká **cyanhemoglobin**. Hemoglobin na sebe váže rovněž oxid uhličitý (viz dále) za vzniku **karbami-nohemoglobinu (HbCO<sub>2</sub>)**.

U dospělého člověka je přítomen **adultní hemoglobin (HbA)**, plod má **fetální hemoglobin (HbF)**. Fetální hemoglobin se liší od adultního dvěma polypeptidovými řetězci, což zvyšuje jeho afinitu ke kyslíku. Proto se může sytit fetální krev kyslíkem při jeho nižším parciálním tlaku.

Množství transportovaného kyslíku vázaného na hemoglobin závisí především na parciálním tlaku kyslíku a na koncentraci hemoglobinu v krvi. Pro transport kyslíku do tkání je velmi významná **afinita Hb** vůči kyslíku, dobře popsatelná **disociační (saturační, vazebnou) křivkou hemoglobinu** (obr. 12.6.).

Množství kyslíku vázaného na hemoglobin není lineárně závislé na jeho parciálním tlaku – disociační křivka má **sigmoidní tvar**. Tento tvar je dán postupnými změnami afinity všech 4 hemů k  $O_2$ . Jakmile se naváže  $O_2$  na první hem, zvýší afinitu k  $O_2$  u druhého atd. Křivka myoglobinu, který má jen jednu podjednotku, má tvar jednoduché hyperboly.



Obr. 12.6. Saturační, vazebné křivky hemoglobinu (Hb) mají sigmoidní tvar. Afinita Hb ke kyslíku se může měnit (vliv teploty, pH), posun křivky doprava znamená nižší afinitu. Šrafované jsou pracovní rozsahy: ve tkáních je nižší  $pO_2$  a křivka je nejstrmější –  $O_2$  se nejlépe uvolňuje. V plicích je křivka plochá – důsledky změn  $pO_2$  (např. s nadmořskou výškou) jsou malé. Myoglobin má jen jednu jednotku a jiný tvar křivky.

Esovitý průběh má své pozitivní důsledky: Klesne-li  $pO_2$  při pobytu ve vysokých nadmořských výškách z normálních 100 mmHg na 60 mmHg, množství  $HbO$  klesne pouze asi o 10 %. Plató v horní části tedy tvoří významný bezpečnostní faktor pro zajištění dodávky kyslíku při měnících se tlacích. Naopak prudký pokles afinity hemoglobinu pro  $O_2$  při nižším (ale ještě ne nulovém) syčení Hb kyslíkem usnadňuje uvolnění  $O_2$  z Hb v periferních kapilárách.

Jestliže obsah Hb v krvi stoupne nebo klesne, posune se vazbová křivka nahoru nebo dolů. Křivka také může být různými faktory posunuta doprava či doleva. **Posunutí křivky doprava** znamená **menší afinitu** Hb ke kyslíku – váže se méně; stejné hladiny saturace je dosaženo při vyšším tlaku.

#### 12.5.1.1. Faktory ovlivňující afinitu Hb ke kyslíku

**Živočišný druh:** Průběh křivky je specifický pro jednotlivé živočišné druhy. **Menší živočichové** mají disociační křivky **posunuté více vpravo**, neboť spotřebovávají relativně více kyslíku na gram hmotnosti těla. Vazba kyslíku s hemoglobinem je u nich labilnější (kyslík se lehčeji uvolňuje z vazby). Živočichové žijící trvale **ve vyšších nadmořských výškách** (lama) mají křivku strmější, posunutou **doleva**.

**Teplota:** čím je vyšší, tím méně kyslíku hemoglobin může vázat a disociační křivka se posouvuje **vpravo**.

**Vliv nadmořské výšky:** afinita ke kyslíku je větší u živočichů adaptovaných na velké nadmořské výšky – disociační křivka se posouvá **vlevo**.

**Vliv pH:** **Pokles pH** snižuje afinitu hemoglobinu ke kyslíku a disociační křivka hemoglobinu pro kyslík se stává plošší a posouvá se **doprava**. Při vyšším pH se posouvá **doleva**.

**Vliv oxidu uhličitého:** je-li v krvi větší množství  $CO_2$ , disociační křivka se posouvá **doprava** a je plošší.  $CO_2$  ulehčuje uvolnění kyslíku z oxyhemoglobinu, což je pro organizmy velice důležité, zejména jsou-li ve vydýchaném prostředí, nebo při zvýšeném metabolismu. Přítomností  $CO_2$  je vazebnost kyslíku s hemoglobinem labilnější. Závislost schopnosti hemoglobinu vázat kyslík na koncentraci  $CO_2$  a pH se nazývá **Bohrův efekt**.

#### 12.5.1.2. Transport kyslíku krví

Kyslík se krví přenáší ve dvou formách: jednak fyzikálně rozpuštěný v plazmě, jednak chemicky vázaný na molekuly hemoglobinu.

Množství kyslíku v rozpuštěné formě je zanedbatelně malé (asi 3 ml kyslíku na litr krve). **Převážná část je vázána na hemoglobin** (až 98 % celkového množství).

Když jsme si vyjmenovali faktory ovlivňující afinitu  $HbO_2$ , snadno nyní pochopíme, jak je zajištěn přestup  $O_2$  z alveolů do Hb na erythrocytech a naopak odevzdání kyslíku v kapilárách periferním tkáním. **V kapilárách alveolů** ve srovnání s kapilárami tkáně panuje: nižší teplota, vyšší pH, nižší  $pCO_2$ , vyšší  $pO_2$ . Všechny tyto faktory znamenají **maximální saturaci Hb kyslíkem**. V periferních kapilárách jsou opačné podmínky a kyslík vstupuje do intersticia.

#### 12.5.1.3. Transport oxidu uhličitého krví

Hlavním konečným produktem metabolismu je  $CO_2$ ,  $CO_2$  vzniklý v buňkách se fyzikálně rozpustí a difunduje po koncentračním spádu do krve kapilár. V krvi zůstává **z menší části fyzikálně rozpuštěn, z větší části je chemicky vázán**. V plicích se opět uvolňuje z vazby a difunduje do alveolů, odkud je vydýcháván do atmosféry.

12.5.1.3.1. Chemická vazba  $\text{CO}_2$  v erythrocytech

Přeměna rozpuštěného  $\text{CO}_2$  na chemicky vázaný se odehrává v erythrocytech (obr. 12.7.). Jde o dvě paralelní reakce: **1) Přeměna na hydrogenuhličitanové ionty** ( $\text{HCO}_3^-$ ). Takto se přenáší většina – asi 67 %  $\text{CO}_2$ . **2) Karbaminovazba s bílkovinami Hb**, při které vzniká **karbaminohemoglobin** ( $\text{HbCO}_2$ ).

**Ad 1)** Při reakci  $\text{CO}_2$  s vodou vzniká kyselina uhličitá disociující na hydrogenuhličitanové a vodíkové ionty. Rovnice tvorby hydrogenuhličitanu je:

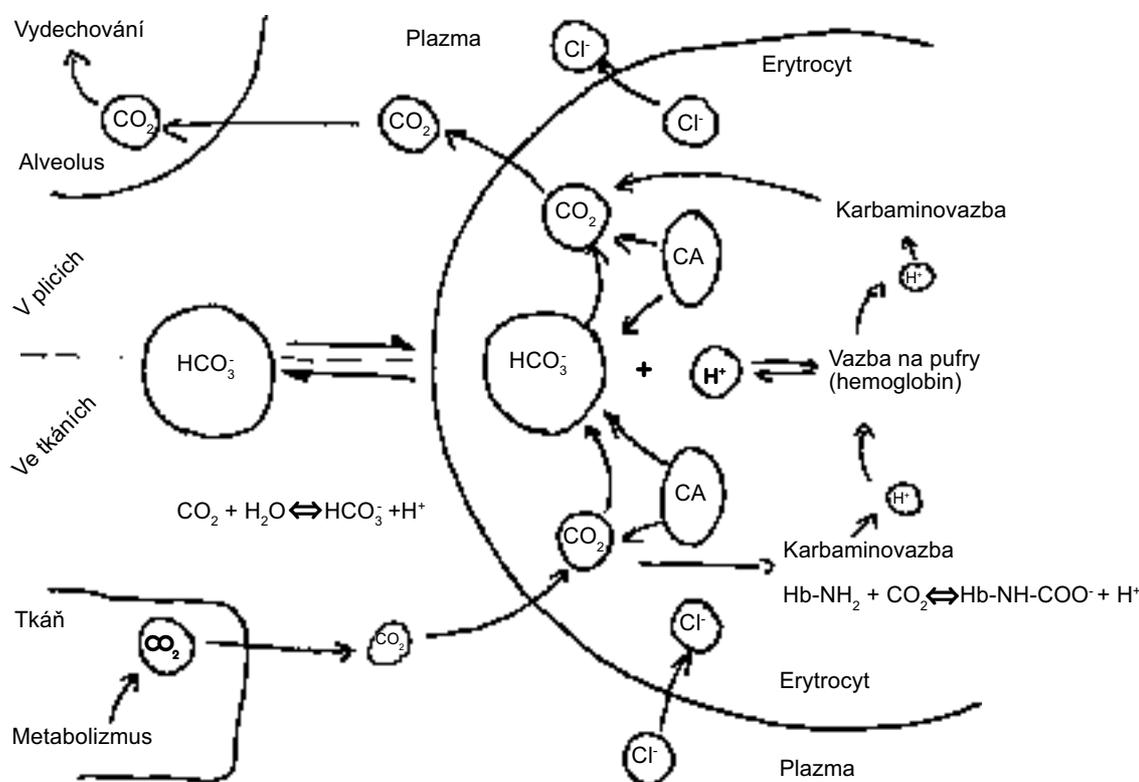


Reakce oxidu uhličitého s vodou se odehrává i v plazmě, ale velmi pomalu. V erythrocytech probíhá asi 250krát rychleji díky přítomnému enzymu **karbonátdehydratáze (karboanhydráza)**. Reakce se urychlí natolik, že krátká doba kontaktu erythrocytu s kapilárami (pod 1 s) stačí na přeměnu  $\text{CO}_2$  na  $\text{HCO}_3^-$ . Vzniklé **vodíkové ionty** potom **reagují s hemoglobinem**, mění jeho molekulární strukturu a **vytěsňují na něho navázaný kyslík**. Ionty  $\text{HCO}_3^-$  **přecházejí z krvinek do plazmy a jsou přenášeny krví k plicním alveolám**. Aby se udržela iontová rovnováha při přesunu iontů  $\text{HCO}_3^-$  z krvinek do plazmy, přecházejí zase naopak ionty  $\text{Cl}^-$  z plazmy do krvinek. Tato výměna se nazývá **Hamburgerův shift**, nebo též **chloridový posun**.

**Ad 2) Karbaminovazba s bílkovinami hemoglobinu:**

Takto v obou reakcích **vstupuje zleva plynný  $\text{CO}_2$  a vznikající ionty  $\text{H}^+$  jsou pufovány hemoglobinem**. Přeměna  $\text{HbO}$  na  $\text{Hb}$  v kapilárách periferních tkání zvyšuje vazbu  $\text{CO}_2$ . Zesílené odebrání iontů  $\text{H}^+$  redukováním hemoglobinem (viz str. 61) totiž podporuje směr rovnice doprava – chemickou vazbu  $\text{CO}_2$  na bílkoviny.

Když potom venózní krev prochází **plicními kapilárami**, děje se začnou probíhat **obráceně**: zprava doleva. Nejprve začne difundovat kyslík z alveol do krve, neboť jeho parciální tlak je v plicích vyšší. Dostává se do krvinek, kde reaguje s redukováním hemoglobinem. Vzniklý **oxyhemoglobin** je silnější kyselinou než hemoglobin redukovaný – **má nižší schopnost vázat  $\text{H}^+$  a ty se uvolňují**. Vodíkové ionty uvolněné při vzniku oxyhemoglobinu reagují potom s ionty  $\text{HCO}_3^-$ . Karboanhydráza za přítomnosti značně urychluje zpětnou přeměnu kyseliny uhličitá na oxid uhličitý a vodu. Uvolňuje se plynný  $\text{CO}_2$ , jenž difunduje z krvinek přes krevní plazmu a přes alveolokapilární membránu do plic. Snížený obsah hydrogenuhličitanových iontů v krvinkách se doplňuje difúzí těchto iontů z plazmy. Aby se udržela iontová rovnováha, přesouvají se chloridové ionty obráceným směrem, tzn. z krvinek do plazmy.



Obr. 12.7. Transport  $\text{CO}_2$  krví.  $\text{CO}_2$  vznikající ve tkáních se dostává do erythrocytů, kde je jeho přeměna na ionty  $\text{HCO}_3^-$  katalyzována enzymem karbonátdehydratázou (CA). Ve formě  $\text{HCO}_3^-$  je transportován krví. Jinou cestou je jeho vazba na hemoglobin erythrocytu – karbaminovazba. V obou případech vznikající ionty  $\text{H}^+$  jsou pufovány hemoglobinem (Hb). V plicích se sníží pufovací schopnost Hb a reakce probíhají opačně. Plynný  $\text{CO}_2$  odchází difúzí do plic.

Vedle toho se  $\text{CO}_2$  opět uvolňuje i z karbaminovazeb a difunduje do alveolů, protože je v nich nižší parciální tlak než ve venózní krvi.

### 12.5.2. Ostatní dýchací barviva

**Myoglobiny** (červená svalová barviva). Stavebně jde o „monomerní hemoglobiny“ s jedním hemem a jednoduchým globinem. Jsou to rezervní dýchací pigmenty ve tkáních vyšších skupin živočichů, kterými si zabezpečují dostatek kyslíku, je-li omezena jeho dodávka z vnějšího prostředí. Myoglobin má význam zejména pro potápějící se živočichy (např. delfini mají až 3,5krát více myoglobinu než suchozemští savci). Při infarktu myokardu se část srdečního myoglobinu uvolňuje do krve.

**Chlorokruoriny.** Jsou to dýchací barviva obsahující železo. Jsou volně rozpustěny v krvi a jejich afinita ke kyslíku je poměrně malá. Vyskytují se u některých mnohoštětinatců.

**Hemerytriny.** Jde o krevní barviva (opět s iontem železa) sloužící k udržování zásob kyslíku živočichů žijících v nepříznivých podmínkách (bahenní kroužkovci nebo mořští sumýšovci).

**Hemocyaniny.** Jde o respirační pigmenty rozpustěné v hemolymfě a obsahující ion mědi vážící se přímo na globin. V oxidované formě se jeví jako modře zbarvené, v redukované formě jsou bezbarvé. Nacházíme je v hemolymfě **korýšů** a **měkkýšů**.

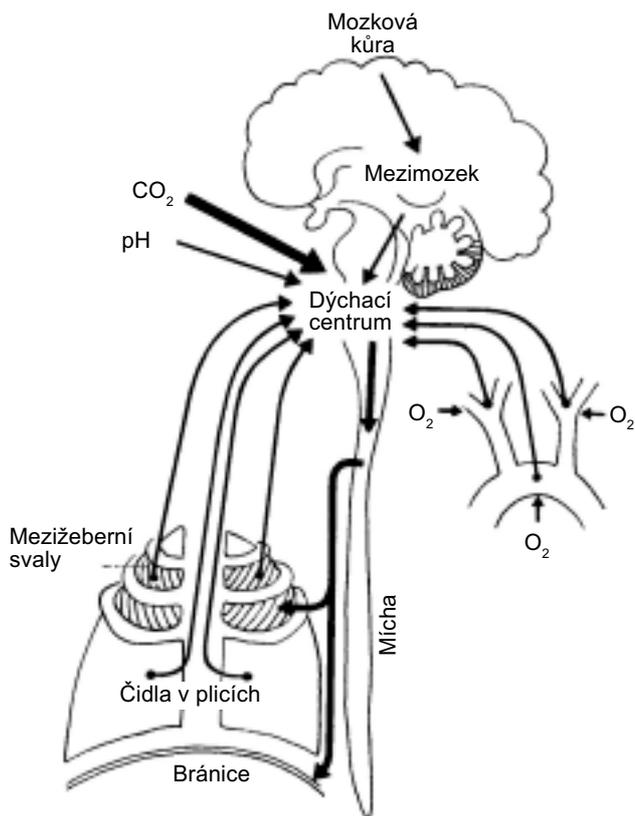
**Hemovanadiny** mají v prostetické skupině vanad. V živočišné říši se vyskytují velice zřídka (např. u pláštěnců).

## 12.6. Regulace dýchání

Při řízení intenzity dýchání se uplatňují **nervové regulační mechanismy** centrálního nervového systému (CNS) udržující **stálost koncentrace  $\text{O}_2$  a  $\text{CO}_2$**  v krvi nebo hemolymfě. Musí tak sladovat intenzitu výměny plynů s metabolickými nároky. U členovců jsou dýchací pohyby jednotlivých článků ještě dosti autonomní, ovšem už i zde pod centrální nadřazenou kontrolou CNS. Zpětnovazebná řídicí smyčka zahrnuje sensitivní, centrální a motorickou složku. Jako první zachytí aktuální potřebu organismu sensitivní **chemoreceptory registrující parciální tlaky  $\text{O}_2$  a  $\text{CO}_2$**  ( $\text{pCO}_2$  a  $\text{pO}_2$ ). Z vyhodnocovacího centra pak jdou povely motoneuronům, které řídí intenzitu ventilace, ale také povely měnící průsvit dolních dýchacích cest a plicních cév.

U vodních živočichů je parciální tlak  $\text{CO}_2$  díky dobré rozpustnosti ve vodě zpravidla velmi nízký. Proto je jako indikátor stavu využíván spíše  $\text{pO}_2$ . U suchozemských je primárním stimulantem ventilace  $\text{CO}_2$ .

U **savců** jsou dýchací svaly inervovány z krční a hrudní míchy (obr. 12.8.). K motoneuronům v míše přicházejí dráhy z **prodloužené míchy**, kde jsou odděleně lokalizovány **inspirační** a **expirační** neurony – **dýchací centrum**. Tyto skupiny jsou střídavě aktivní, takže se udržuje **dýchací rytmus**. Do dýchacího centra vedou také vstupy z **mechanoreceptorů dýchacích svalů** – je monitorováno napětí plic. Rozpětí plic inhibuje inspiraci a zahajuje expiraci a naopak.



Obr. 12.8. Řízení dýchacích pohybů. Dýchací centrum v prodloužené míše je informováno o parciálním tlaku  $\text{O}_2$  a  $\text{CO}_2$  v krvi, o pH krve a také o napětí dýchacích svalů. Automaticky, ale pod vlivem vyšších částí mozku, řídí rytmicitu nádechu a výdechu podle metabolických potřeb organismu.

Stupeň automatické dýchací aktivity je určen především parciálními tlaky  $\text{O}_2$  a  $\text{CO}_2$ . **Periferní chemoreceptory** jsou zejména v oblouku aorty a karotickém sinu. Při poklesu  $\text{pO}_2$  je dýchání prostřednictvím dostředivých vláken stimulováno. Závislost frekvence AP z těchto receptorů na pokles  $\text{pO}_2$  se ještě zvýší, stoupá-li zároveň  $\text{pCO}_2$ . Na vzestup  $\text{pCO}_2$  a tím i pokles pH v likvoru reagují i **centrální chemoreceptory** přímo v prodloužené míše a ventilace se zvýší.

Autonomní řízení ventilace na úrovni **prodloužené míchy a kmene je ovšem ještě pod nadřazeným vlivem** vyšších mozkových struktur včetně **kůry**. Tak se na rytmu a intenzitě dýchání projeví takové vlivy jako emoční stavy, řeč, kašel, zpěv, tělesná teplota atd.

Při řízení ventilace při nástupu tělesné námahy se uplatňuje **anticipační zpětná vazba**. Proprioreceptory ve svalectech a šlachách při zvýšené svalové námaze stimulují dýchání dokonce dříve než by došlo ke zvýšení  $\text{pCO}_2$  následkem svalové práce. Tím se organismus připraví na metabolickou zátěž a velmi pohotově eliminuje propad  $\text{pO}_2$ .

Dlouhodobý nedostatek kyslíku je řešen **hormonálním** zásahem **erythropoetinu z ledvin** zvyšujícím tvorbu a tím i počty erytrocytů.

## 12.7. Terminologie a výskyt zátěžových stavů

Dostanou-li se organizmy do prostředí s nižším parciálním tlakem kyslíku, vzniká u nich stav, který nazýváme **hypoxie**. Vzniklý nedostatek kyslíku kompenzují zvýšeným provzdušňováním plic – **hyperventilací**, intenzivnější cirkulací krve a efektivnějším vychytáváním kyslíku hemoglobinem. Citlivost k hypoxii je u jednotlivých druhů živočichů různá. K hypoxii jsou rezistentní některé druhy ptáků (kachny, husy, kondori). Na nedostatek kyslíku je naopak velice citlivá např. kočka. Je-li organizmus vystaven hypoxickým podmínkám prostředí delší dobu, postupně se **adaptuje** na snížený parciální tlak kyslíku. Při ní se zefektivní plicní ventilace a srdeční činnost, zvýší se počet erytrocytů, zlepši se zásobování tkání kyslíkem apod.

Úplný nedostatek kyslíku v organizmu se nazývá **anoxie**. Dostanou-li se organizmy do prostředí s vyšším barometrickým tlakem, tedy do prostředí s vyšším parciálním tlakem kyslíku (např. při potápění), vzniká u nich stav nazývaný **hyperoxie**. Toxicita kyslíku se pak projevuje prostřednictvím tvorby volných kyslíkových radikálů. Při potápění se parciální tlaky dýchacích plynů zvyšují každých 10 m hloubky v mořské vodě o 110,3 kPa. Rychlost potá-

pění i návrat do vzdušných podmínek se musí uskutečňovat podle určitého programu. Nebezpečí hrozí zejména při rychlém vynořování (kesonová choroba, choroba potápěčů), kdy se uvolňují plyny (zejména dusík) ze tkání do krevního oběhu ve formě bublinek a hrozí tak plynová embolie.

Řada mořských savců a potápějících se ptáků se může rychle potápět a vynořovat z poměrně velkých hloubek. Při ponoření se jim inhibují dýchací reflexy, zastaví se ventilace plic a poklesá tepová frekvence. Naopak se zvýší kyslíková kapacita krve zásobující přednostně mozek a srdce na úkor prokrvení periferních částí těla.

\* \* \*

Na závěr problematiky vnějšího dýchání si připomeňme něco málo z kapitoly o **metabolizmu**:

Trvalý nedostatek kyslíku v určitých typech vodního prostředí vyvolává u některých živočišných skupin dočasnou, nebo trvalou **anaerobiózu**. Dočasní anaerobionti jsou především živočichové žijící v bahně, nebo přezimující ve vodách s nízkým obsahem kyslíku. Trvalými anaerobionty jsou zejména endoparazitická hlísti a tasemnice. U anaerobiontů při anaerobní glykolýze vzniká nejen kyselina mléčná, ale také další organické kyseliny (jantarová a nižší i vyšší mastné kyseliny) a oxid uhličitý.