

Dýchací systémy

Zadání: Jak dostat O_2 k buňkám?

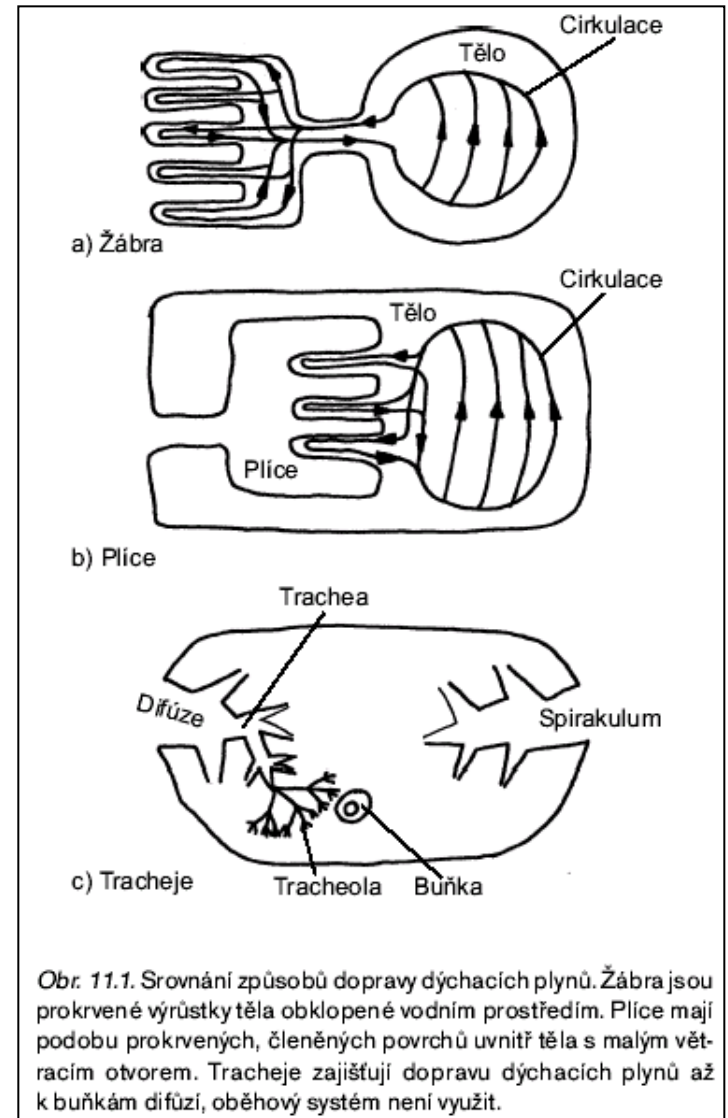
Difúze bez přidavných povrchů < 1mm velikosti

Pro účinnost difuze je zásadní:

- maximální plocha,
- maximální gradient
- minimální vzdálenost pro difuzi

Voda a souš – rozdílné podmínky pro stavbu a funkci.

Voda primární prostředí.



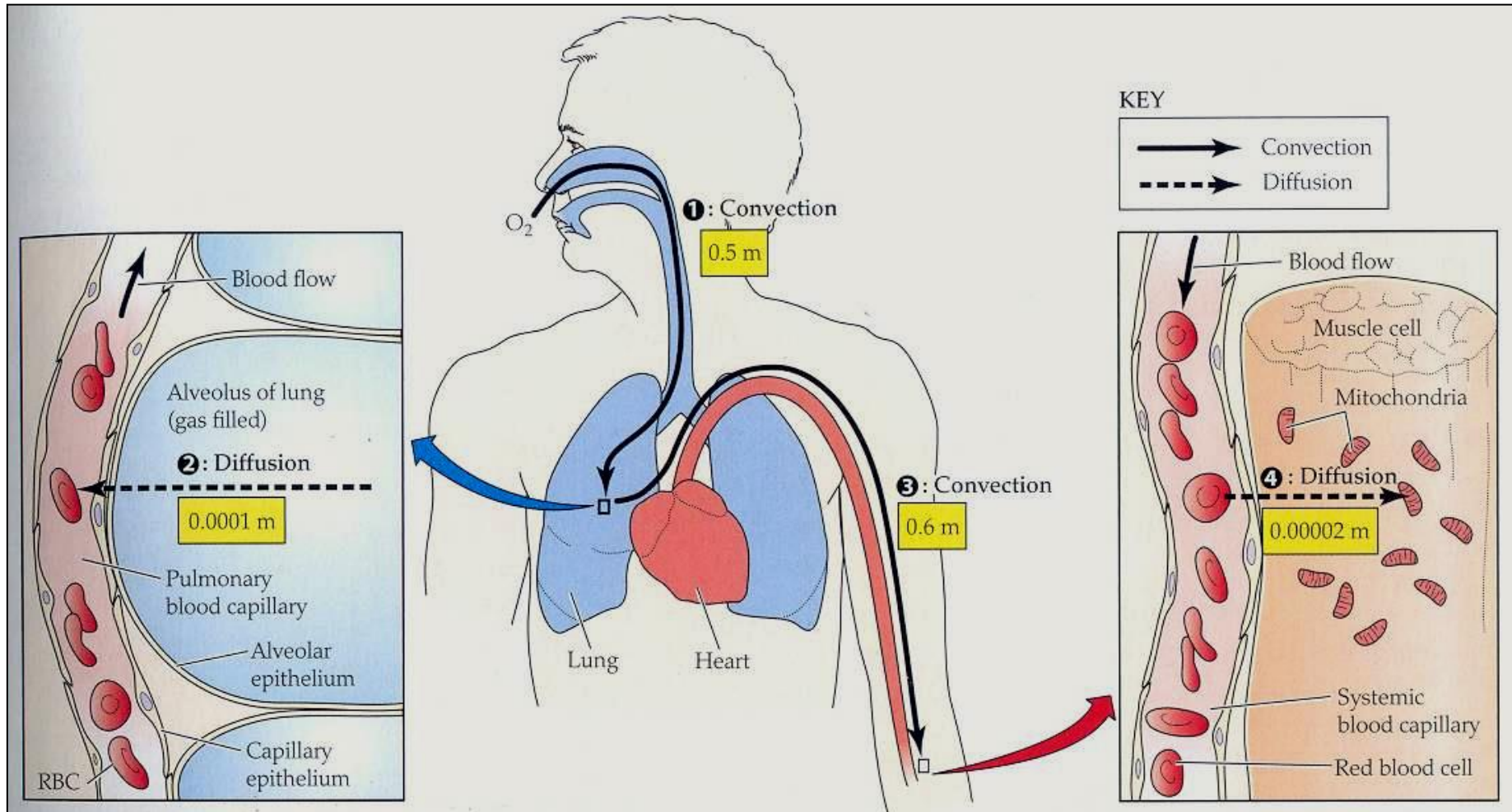
Variace na téma žábry – vnější výrůstky.



Pokud dovolí vodě pronikat kanály do hloubi těla, může být členěn i vnitřní povrch: dutiny houbovců, septa u korálnatců, ambulakrální soustava ostnokožců, rektální žábry vážek.

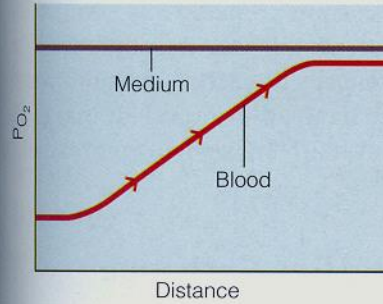
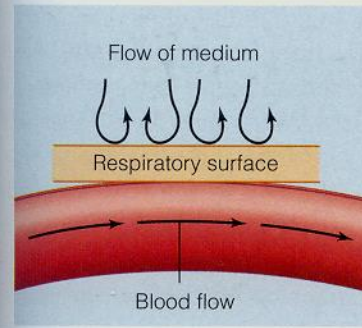


Konvekce se střídá s difuzí: vzduch(voda) -> krev -> mitochondrie

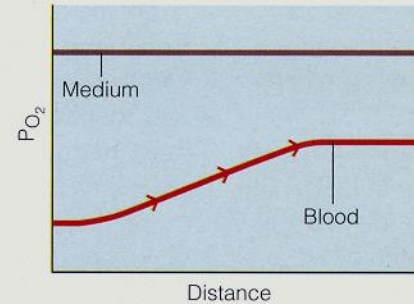
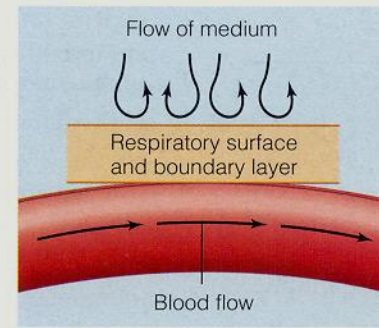


Záleží na směru proudění médií.
Ventilace a tok krve.

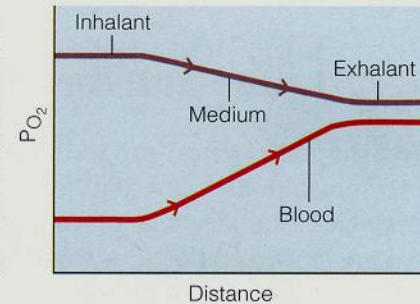
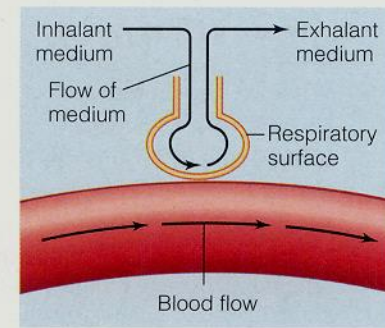
Vzdálenosti a směry.
Optimální výměna přes co nejtenčí povrch a protiproudým tokem.



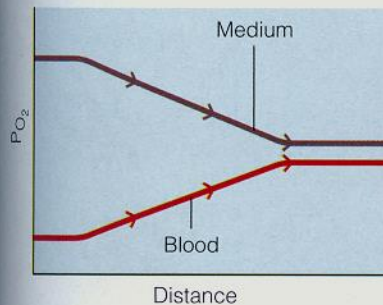
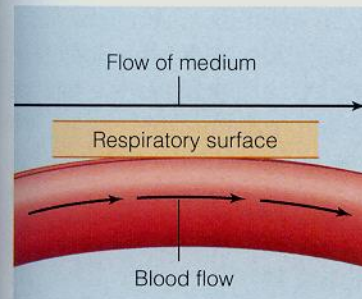
(a) Nondirectional ventilation (fully mixed medium and thin respiratory surface)



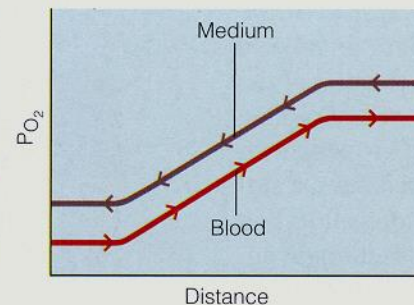
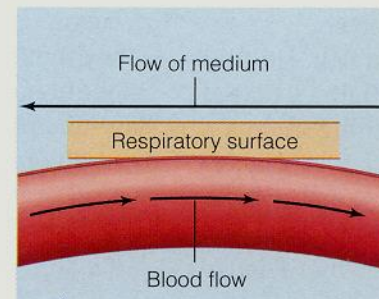
(b) Nondirectional ventilation (poorly mixed medium or thick respiratory surface)



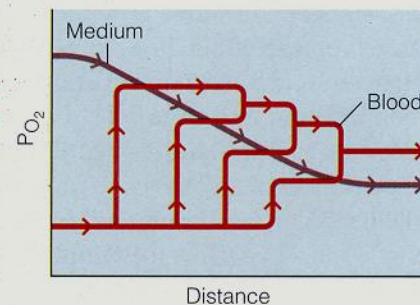
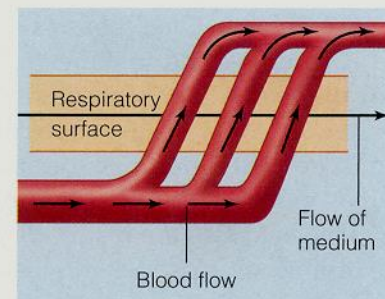
(c) Tidal ventilation



(d) Concurrent flow

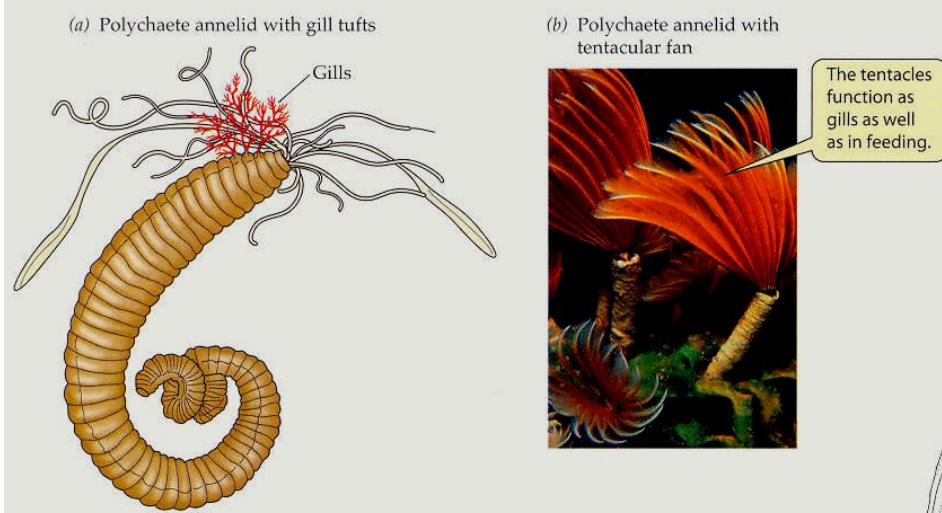


(e) Countercurrent flow

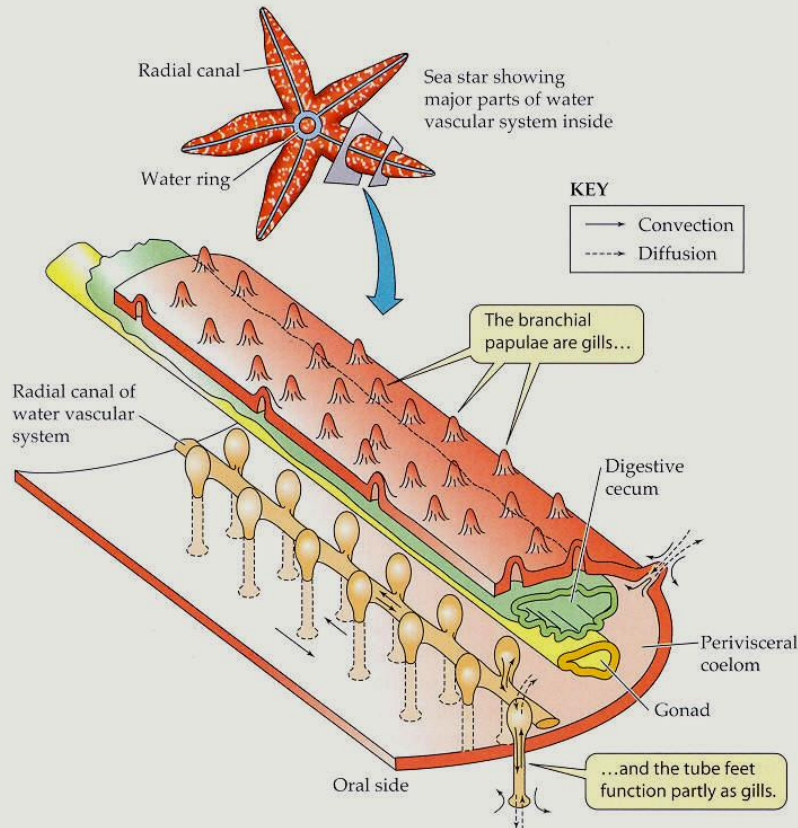


(f) Crosscurrent flow

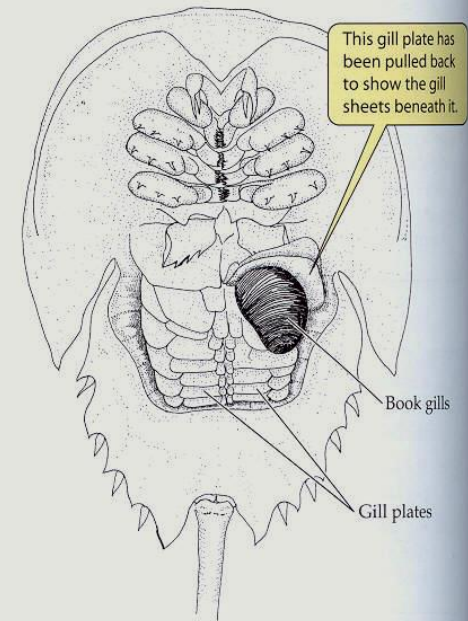
Voda:
 Jak dosáhnout
 proudění přes
 velký povrch?



(c) Sea star with branchial papulae and tube feet used as gills



(d) Horseshoe crab with book gills



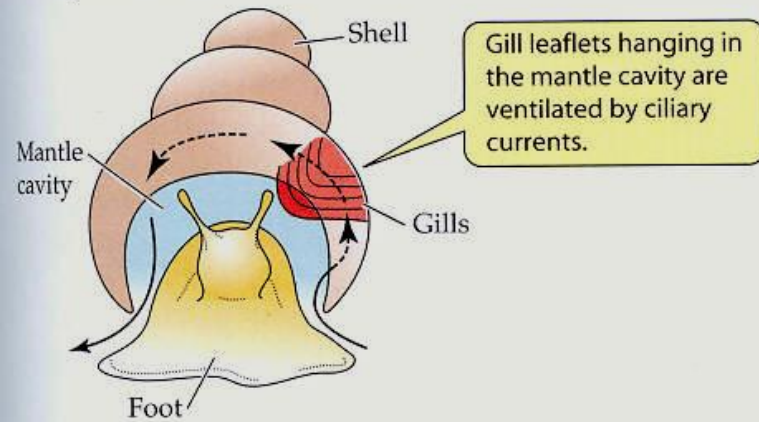
Cilie na povrchu
 chapadel (žaber)
 obstarávají ventilaci
 u mnohoštětinatých
 červů.

Branchiální papily
 hvězdice zvětšují
 povrch.

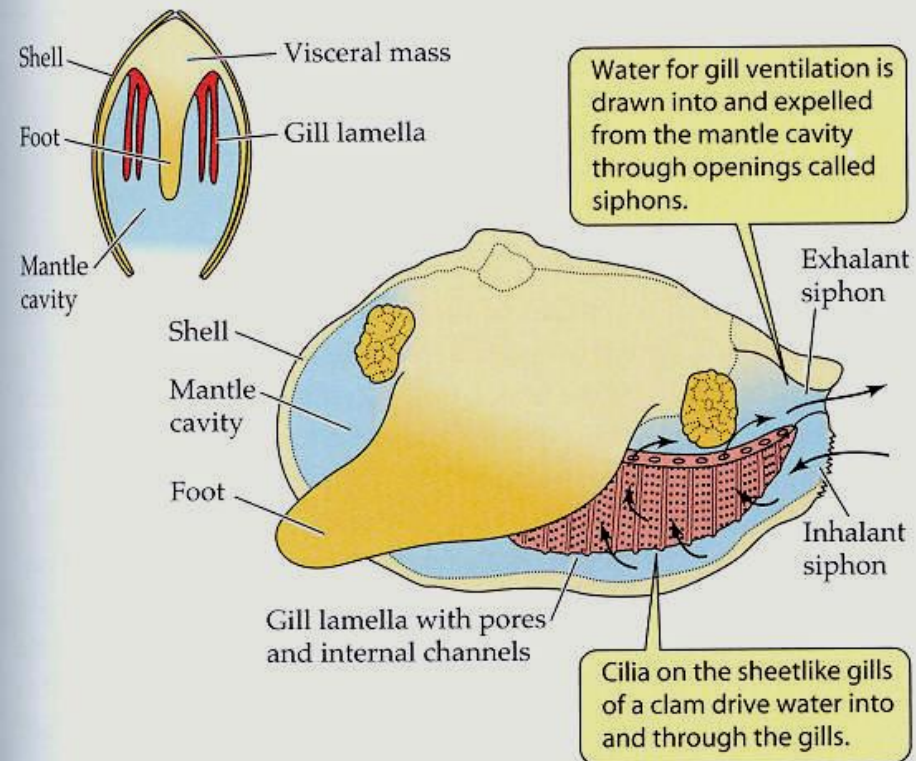
Figure 21.25 A diversity of gills in aquatic invertebrates (a) This terebellid worm (*Amphitrite*), a type of marine annelid, lives inside a tube it constructs and can pump water in and out of the tube. (b) This fanworm, another type of marine annelid, also lives in a tube, but when undisturbed, projects its well-developed array of pinnately divided tentacles into the ambient water. The tentacles are used for both feeding and respiratory gas exchange; they are ventilated by ciliary currents. (c) Sea stars bear many thin-walled, finger-like projections from their coelomic cavity, termed branchial papulae ("gill processes"), on their upper body surfaces; respiratory gases pass between the coelomic fluid and ambient water by diffusion through the walls of the papulae. In much the same way, gases diffuse between the coelomic

Figure 21.26 The diversification of the breathing system in molluscs

(a) Aquatic snail

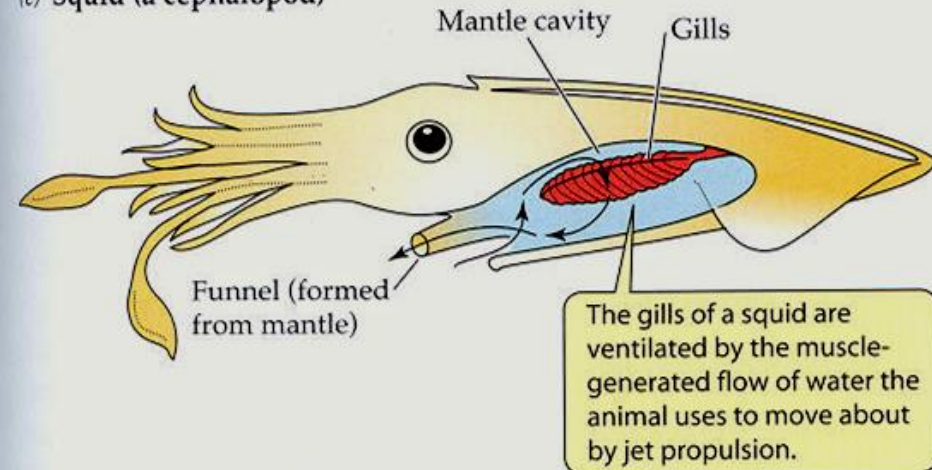


(b) Clam (a lamellibranch mollusc)

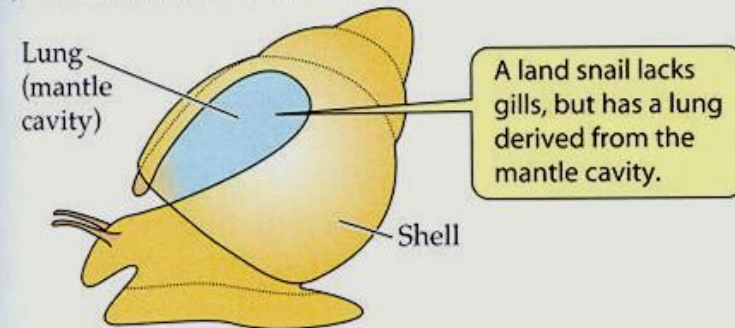


Měkkýši jsou primárně vodní. Velká diverzifikace jediného stavebního základu
 – plášťové dutiny
 ventilační proud – cilie, svaly
 Hlavonožci protiproud vody a krve
 Suchozemští jen malým otvorem vpouští vzduch a plyny postupují difúzí.

(c) Squid (a cephalopod)



(d) Pulmonate land snail

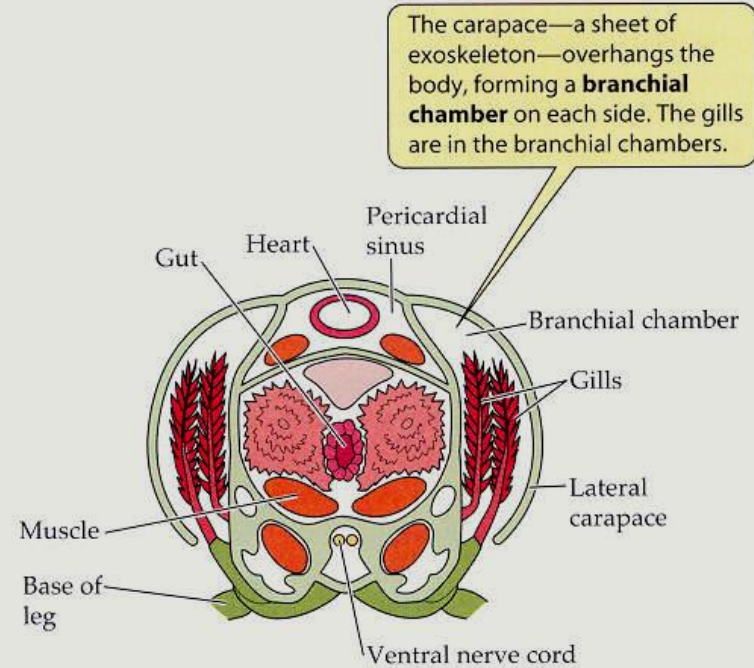


Ventilace korýšů

Karapax, dvě postranní žaberní dutiny, žábra jsou keříčkovitá, hřebínkovité výběžky na bázi nohou (epipodity). Jsou kryty kutikulou, ale ta je tenká a permeabilní. Ventilace je svalová, bez cilií, pomocí čerpadla - stažitelného přívěsku - ležícího vpředu těla a ženoucí vodu jedním směrem ke hlavě. Nasávána je na více místech – usměrněný tok – protiproudá výměna.

Někteří krabi obsadili souš – zvláště v tropech. Semiterestriční mají stále žábra, která jsou podpírána kutikulárním povrchem. Navíc se u nich objevuje tendence ke zřasené a vaskularizované výstelce žaberní dutiny při redukci žaber. To se velmi podobá tomu, co známe od měkkýšů.

(a) A transverse section through the thorax of a crayfish



(b) A lateral view showing the gills under the carapace

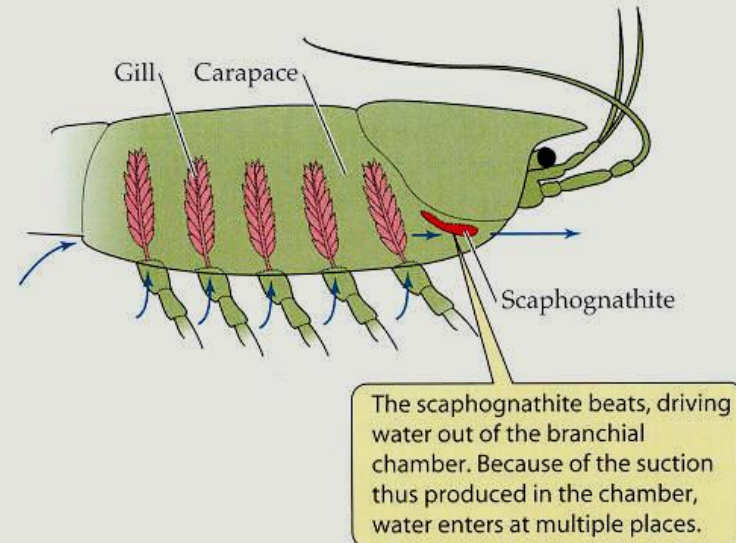


Figure 21.27 The gills and ventilation in a crayfish

Kolísající nabídka O₂ ve vodě.

jak se vyrovnat s kolísající dostupností kyslíku:

1. zvětšit dýchací povrch
2. použít dýchací pigmenty s vyšší afinitou
3. zvýšit ventilační a cirkulační proudění

- Gastrophilus* – larva střečka
- Planorbis* – okružák
- Daphnia* – hrotnatka (perloočko)
- Biomphalaria* – okružák
- Chironomus* - pakomár

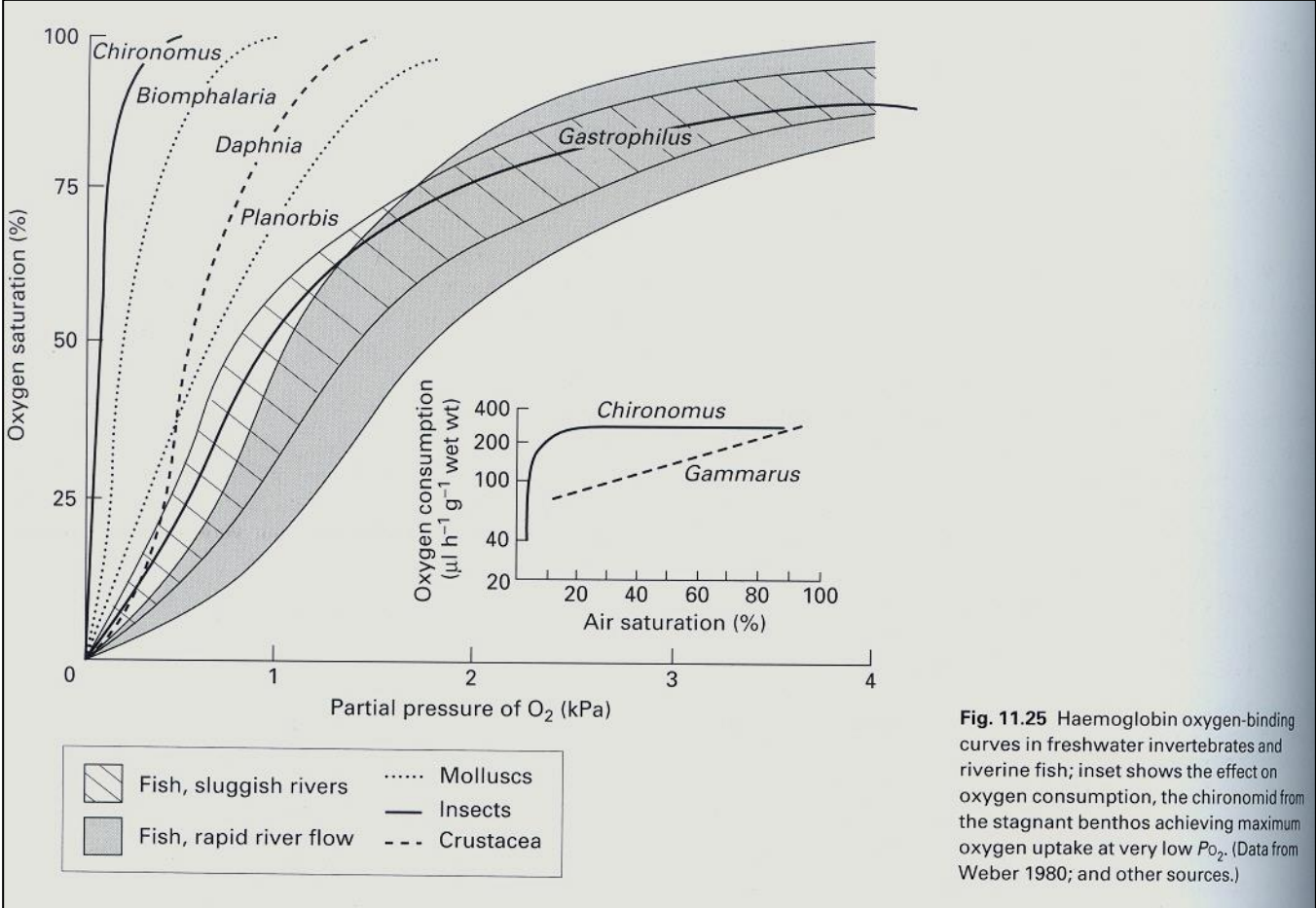


Fig. 11.25 Haemoglobin oxygen-binding curves in freshwater invertebrates and riverine fish; inset shows the effect on oxygen consumption, the chironomid from the stagnant benthos achieving maximum oxygen uptake at very low P_{O₂}. (Data from Weber 1980; and other sources.)

S menší dostupností O₂ se křivka stává strmější

Dissolved Oxygen

Although water is a liquid, it usually contains a significant amount of dissolved oxygen (DO) plus small amounts of other gasses. Icy cold water (0 ° C) can hold as much as 4.9% oxygen by volume. However, as the water's temperature increases its ability to hold oxygen decreases. The chart below lists the maximum amount of oxygen that can be dissolved in water at different temperatures:

<i>Temperature (Celsius)</i>	<i>Oxygen (Max. % by volume)</i>
0	4.9
10	3.8
20	3.1
30	2.6

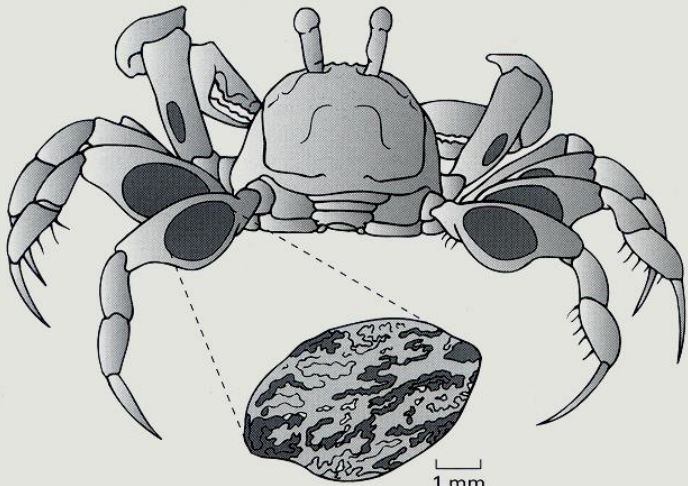
DO is highest in cold mountain streams where the water is aerated by waterfalls and rapids. Insects living here can usually rely on gills, plastrons, or cuticular respiration to meet their metabolic demand for oxygen. Shallow lakes and ponds with warm, quiet water have less potential to hold DO so insects may need to rely more heavily on air bubbles or snorkel-like breathing tubes. In water polluted by organic wastes, bacteria consume nearly all of the DO and create a near-anaerobic environment. Insects that manage to survive under these conditions usually get all of their oxygen directly from the atmosphere.

Množství O₂ rozpuštěného ve vodě je závislé na teplotě.

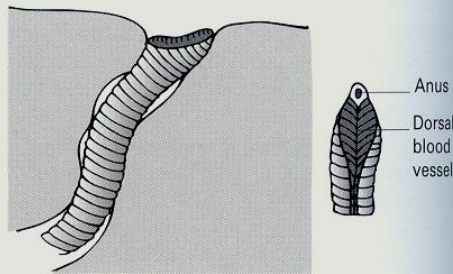
V chladných vodách si hmyz vystačí se žábrami, plastronem, kutikulárním dýcháním.

V mělkých a teplých stojatých vodách potřebuje otevřenou soustavu – bublinu jako zásobu nebo „šnorchl“

Sand-bubbler crab: cutaneous patches on upper limbs



'Lung' in the oligochaete *Alma*, by folding of rear end of body



Suchozemští – plíce
Prokrvené dutiny uvnitř
těla

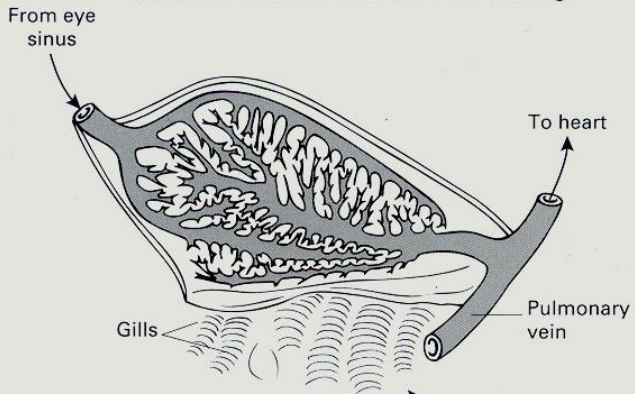
Plíce terestrických krabů
jsou tuhé a nekolabují na
souši.

Pohybující se nohy kraba
přispívají k ventilaci. Tenká
kutikula.

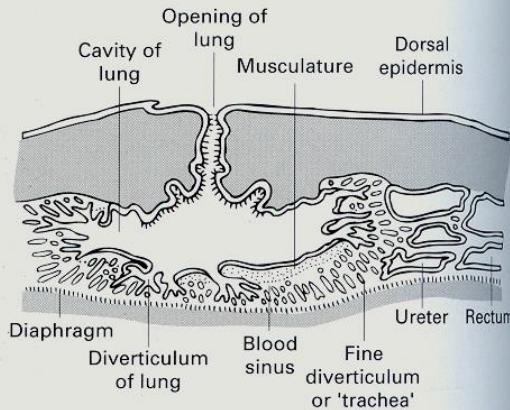
Dýchací sval plic pavouků.

Další problém: zamezit
ztrátám vody

Branchial chamber of soldier crab used as lung



Lung of a slug



Lung book of spider

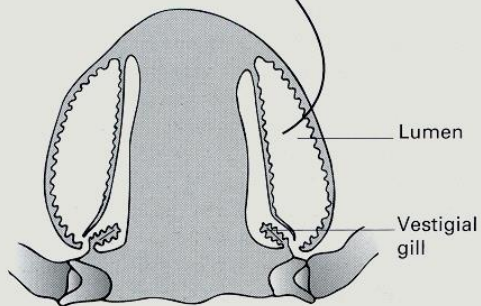
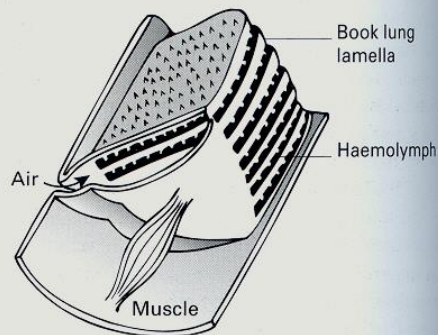
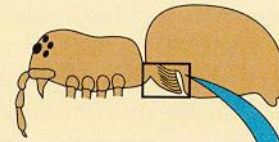


Fig. 13.36 Respiratory surfaces in a range of land invertebrates: cutaneous patches, lung books and lungs.

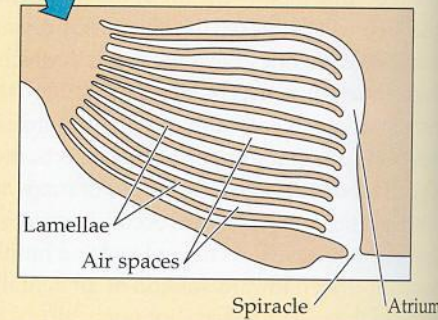
BOX 21.3 The Book Lungs of Arachnids

Some arachnids possess a novel type of respiratory structure, the **book lung**. Scorpions have only book lungs. Many species of spiders also have book lungs, but they may have systems of tracheae as well. The number of book lungs in an individual arachnid varies from a single pair (as in certain spiders) to four pairs (in scorpions). Book lungs are invaginations of the ventral abdomen, lined with a thin chitinous cuticle. Each book lung consists of a chamber, the atrium, which opens to the outside through a closable ventral pore, the spiracle (see figure). The dorsal or anterior surface of the atrium is thrown

into many lamellar folds: the "pages of the book." Blood streams through the lamellae, whereas the spaces among the lamellae are filled with gas. The lamellae commonly number into the hundreds. The blood-to-gas distance across their walls is often less than $1\ \mu\text{m}$. Some book lungs may function as diffusion lungs, whereas others are clearly ventilated by pumping motions. They oxygenate the blood, which then carries O_2 throughout the body.



A book lung The section shows the internal structure of a book lung in a two-lunged spider. (After Comstock 1912.)



První pavoukovci – štíři a primitivní pavouci mají plíce připomínající žábra – jako listy knihy. Podobné má ostrorep. Jsou to invaginace kutikuly tvořící mnoho vzduchových štěrbin. U pokročilejších vznikly trubicovité výběžky až do tkání – vzdušnice.

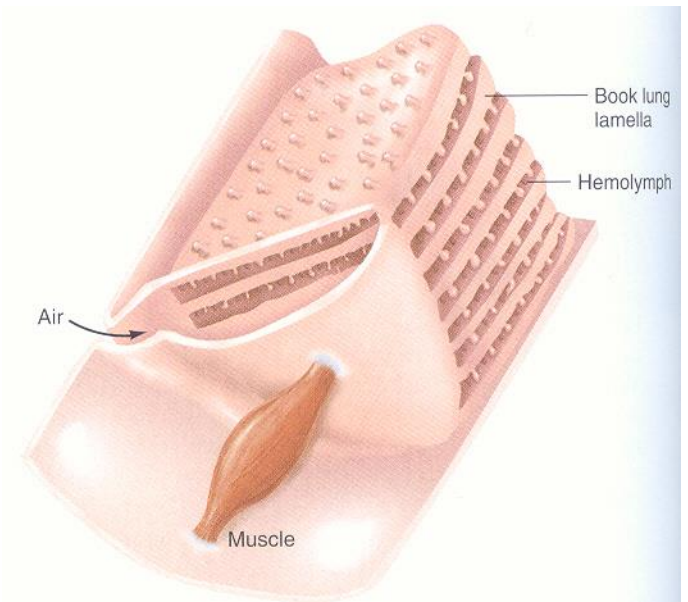
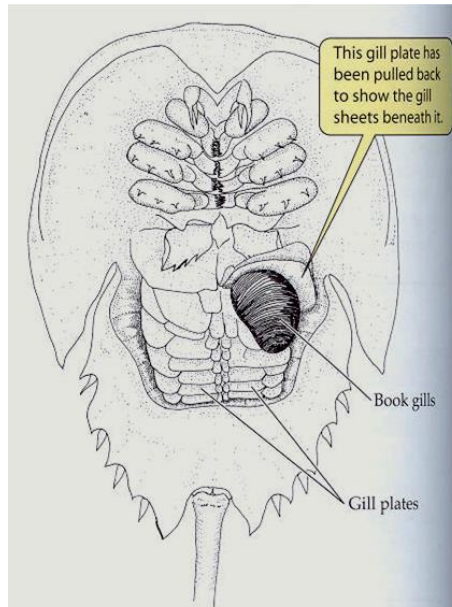
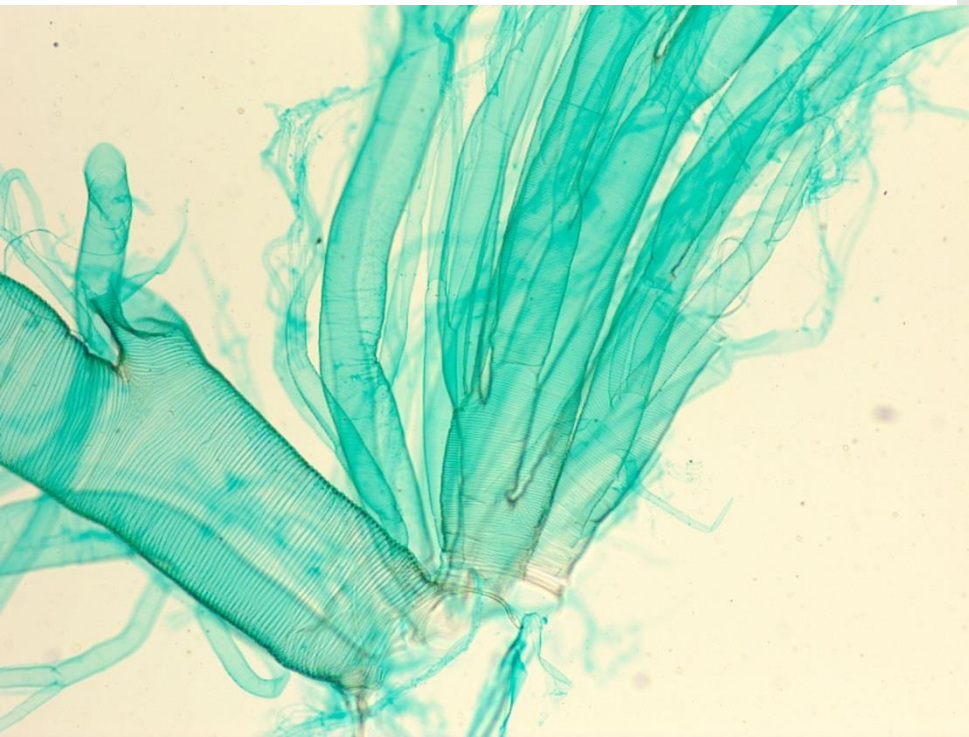


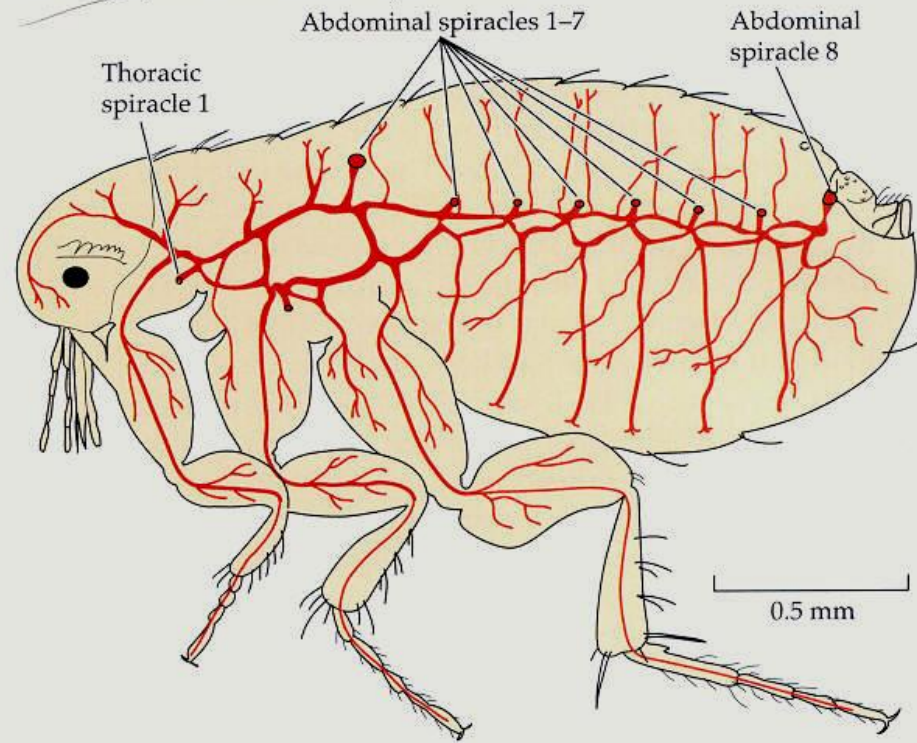
Figure 11-8 • Book lung of a spider. Scorpions also have this

Difuze nebo i aktivní ventilace. Pouhý 1 um přes stěnu.

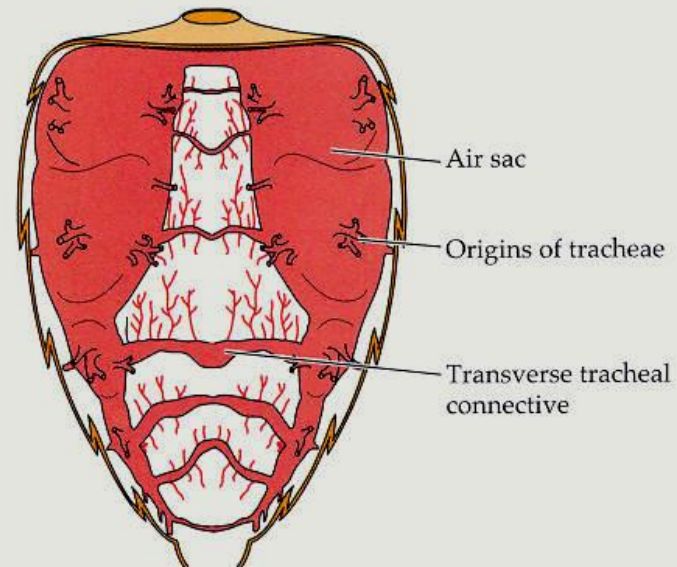
Tracheje – unikátní řešení pro souš.
Difuze plynů probíhá v plynném prostředí
10000x rychleji než ve vodě
Omezení nutnosti cirkulace, barviv.
Difuze+ventilační pohyby.
Zajistí až 30x vyšší spotřebu bez O_2
dluhu.



(b) Major parts of the tracheal system in a flea



(c) Air sacs in the abdomen of a worker honeybee



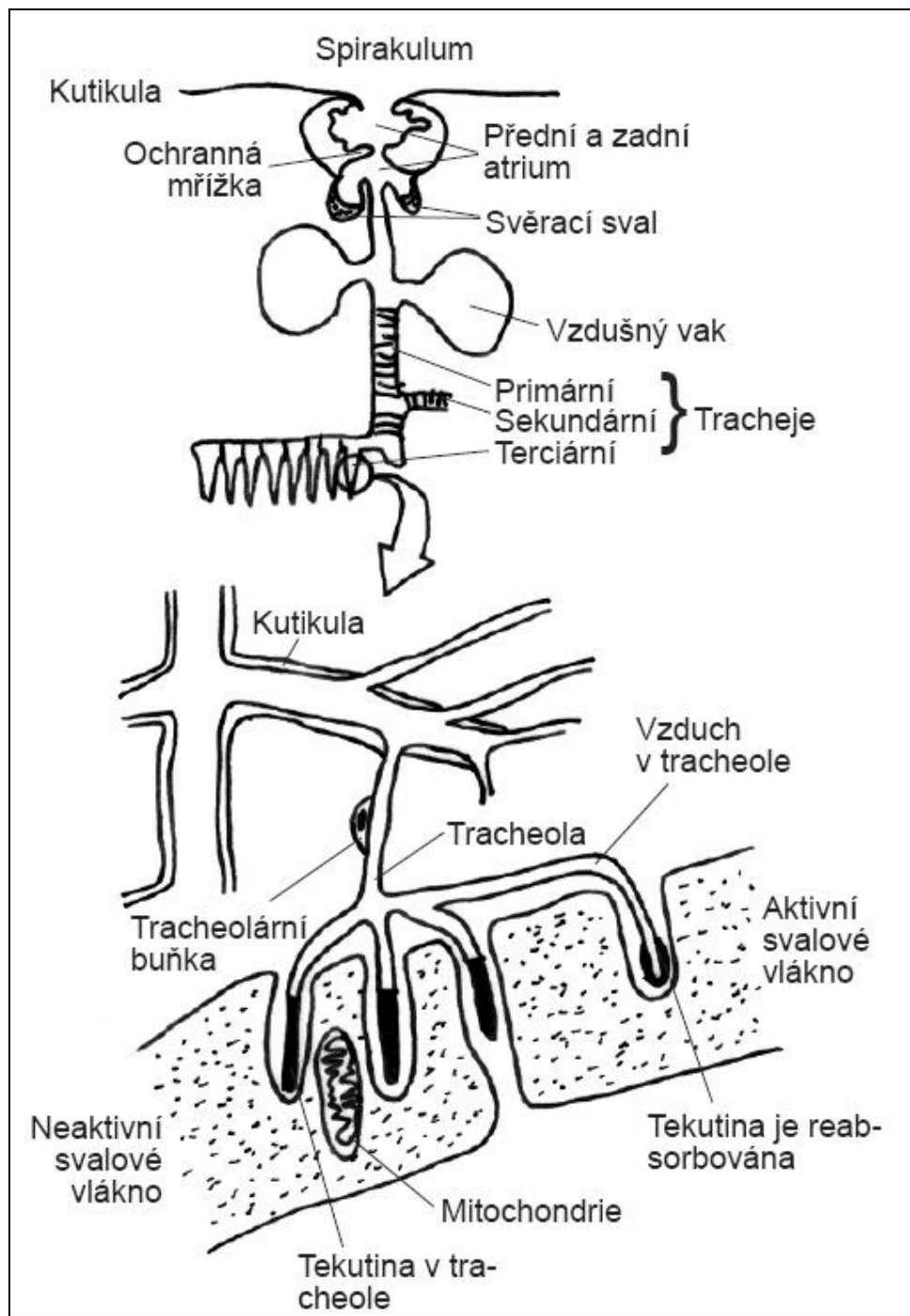
Plynná fáze od povrchu až k buňkám.
Regulace proudění.

Hvězdicovitá buňka, výběžky $<1\mu\text{m}$,
tvořící peritoneální membrány na povrchu
tkání.

Stěny tracheol na konci jsou asi $0.02\mu\text{m}$

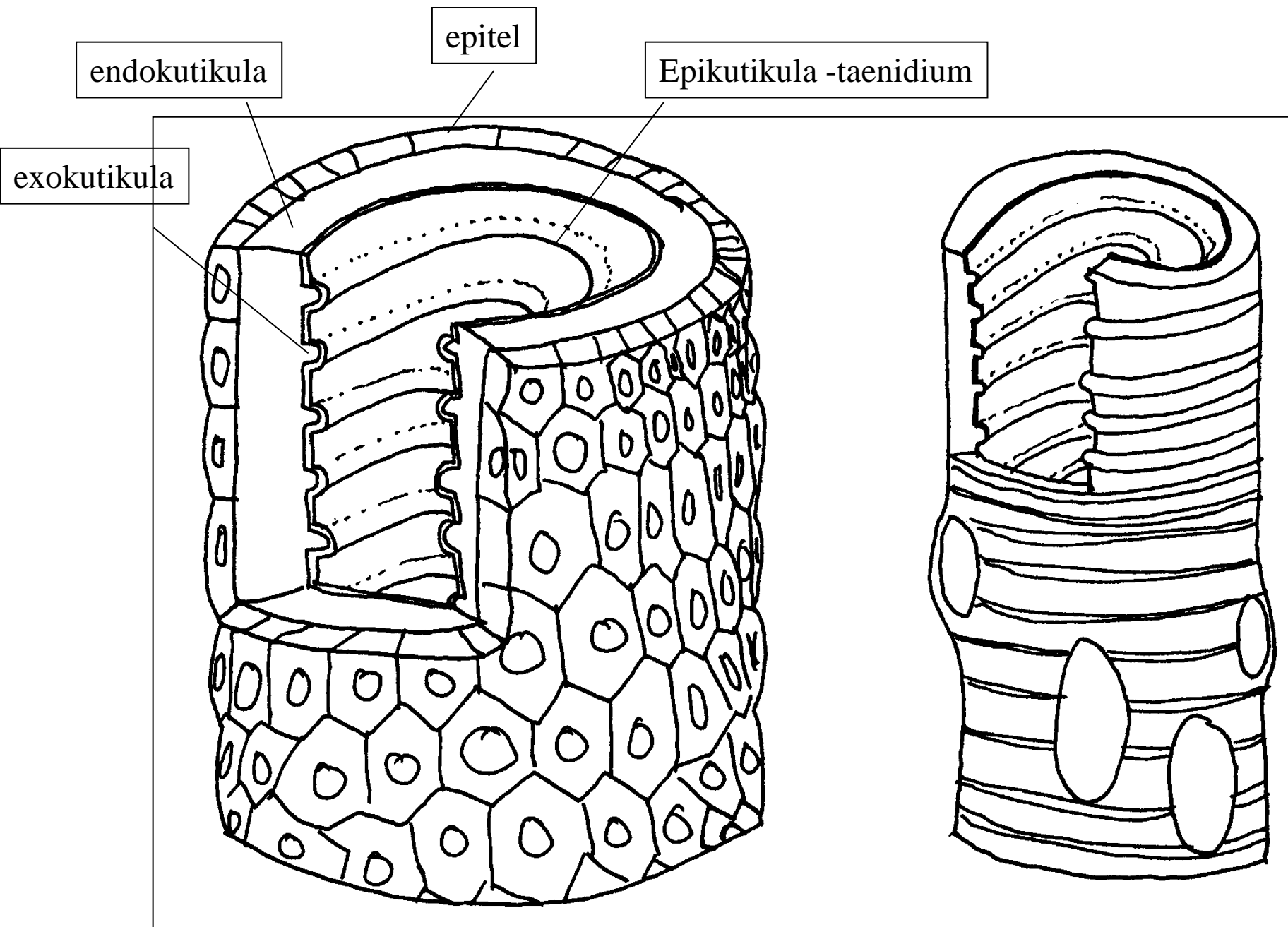
U většiny orgánů a tkání běží tracheoly
mezi buňkami. U létacích svalů však
tracheoly penetrují dovnitř svalových
buněk. Vchlípeniny buněčné membrány
dovolují tracheolám dostat se do těsné
blízkosti shluků mitochondrií. Nervový
systém, rektální žlázy a další aktivní
orgány jsou také bohatě zásobeny
trachejemi. Žádná buňka zákeřnice
Rhodnius není od tracheoly vzdálena více
než přes 2-3 sousední buňky.

Pohyb tekutiny v zakončeních reguluje
difuzní vzdálenosti. Aktivní sval má lepší
okysličení. Vodní film je nicméně nutnou
podmínkou pro přechod plynů.







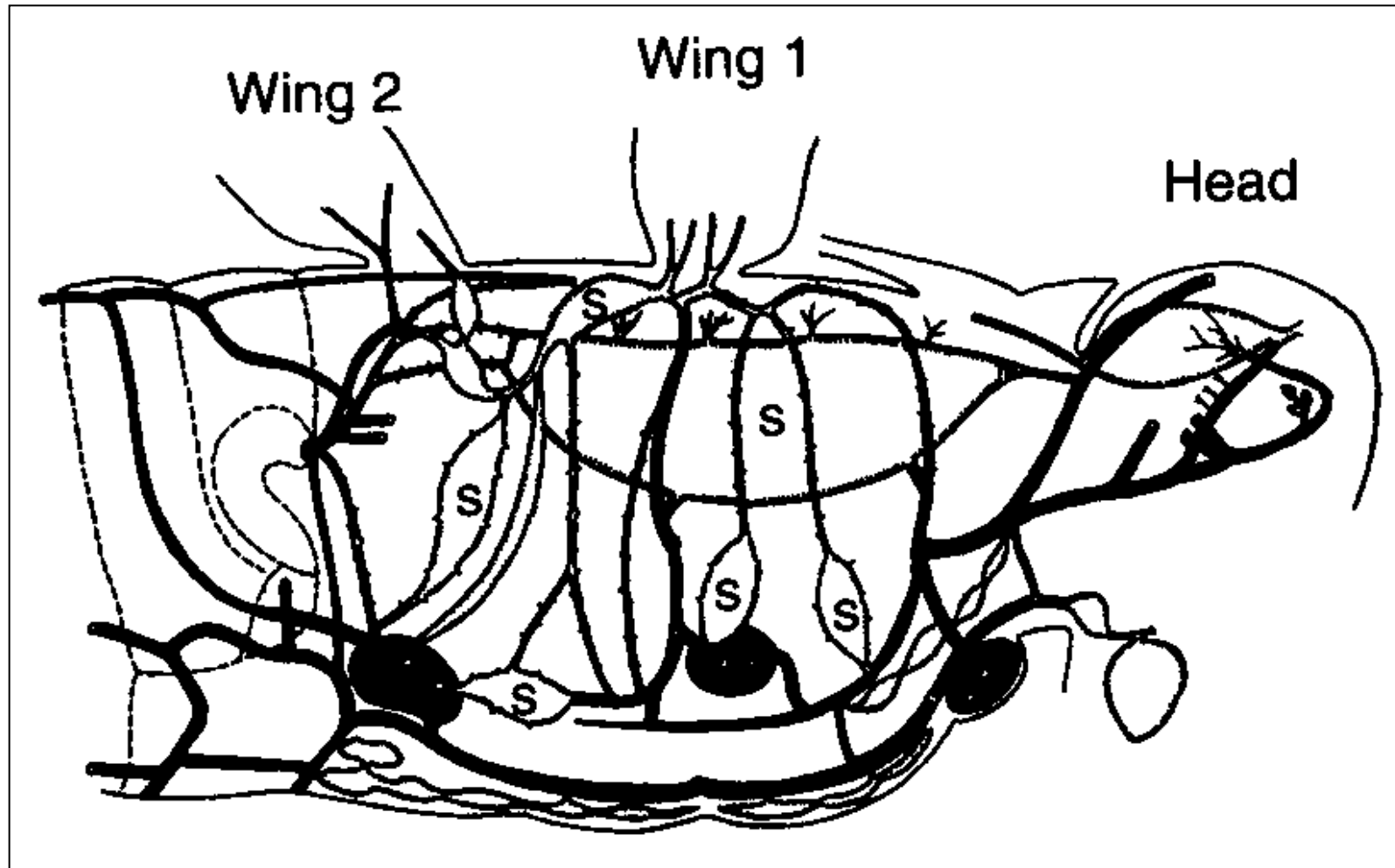


Vzdušné vaky u intenzivně metabolizujících druhů pomáhají ventilaci.

Makroskopická ventilace (kobylka, včela).

Pumpování zadečku - 40 l/kg.hod

Tracheální vaky u svalů – 250 l/kg.hod



Hlavní pohyby tělní stěny sloužící ventilaci tracheálního systému jsou:

1. dorzoventrální zplošťování abdomenu (sarančata, brouci atd.)
2. vysunování a zasunování abdominálních článků (Hymenoptera a Diptera).

Vymění až 2/3 objemu – podobně jako u člověka.

Mikroskopická ventilace.

Tracheal Respiration in Insects Visualized with Synchrotron X-ray Imaging.
Science 24 January 2003: vol. 299. no. 5606, pp. 558 – 560.

Nečekaný objev bořící dogma o pouze difuzní ventilaci:

Brouci, mravenci atd.

Výměna vzduchu je mnohem větší, než by odpovídalo jen zvnějšku pozorovatelným změnám objemu zadečku a hrudi.

Video

Nervové řízení ventilace: kompromis mezi ztrátami vody a nutnou výměnou.
 Diskontinuální dýchání. „Výbuchy CO₂“. Je snad metabolismus cyklický?
 Ochranný podtlak – CO₂ se lépe rozpouští a opouští plyn v trachejích -> podtlak.

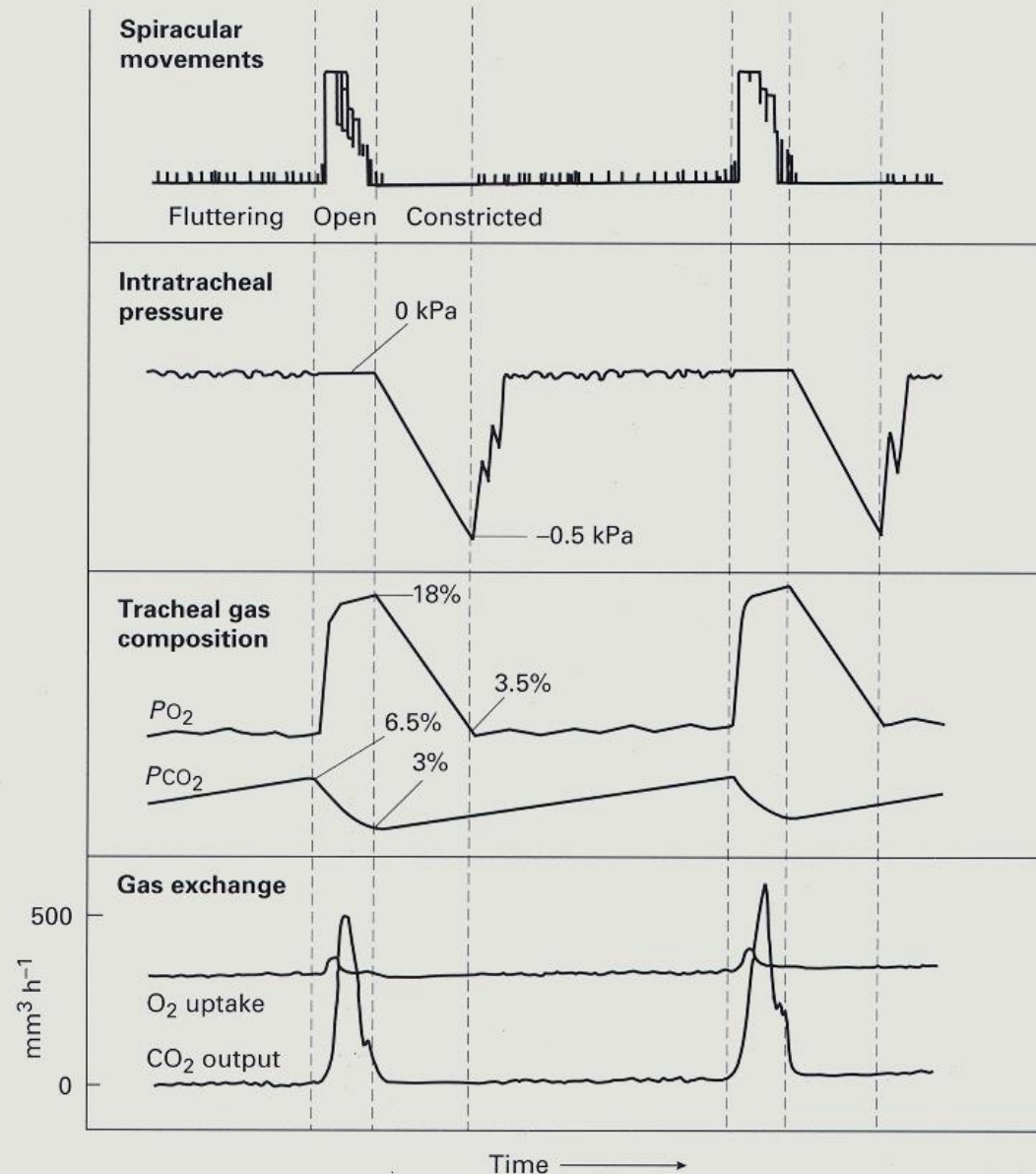
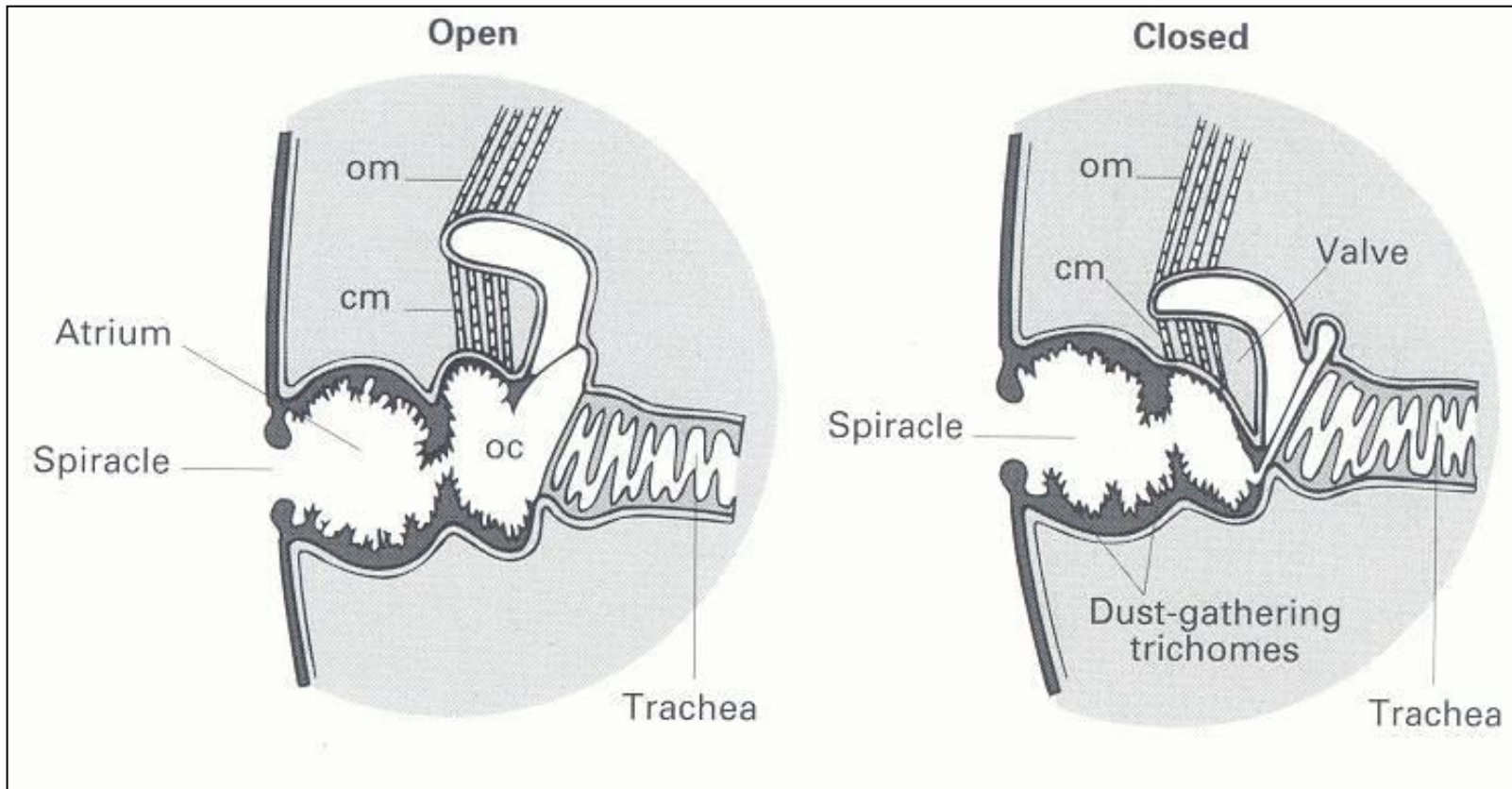


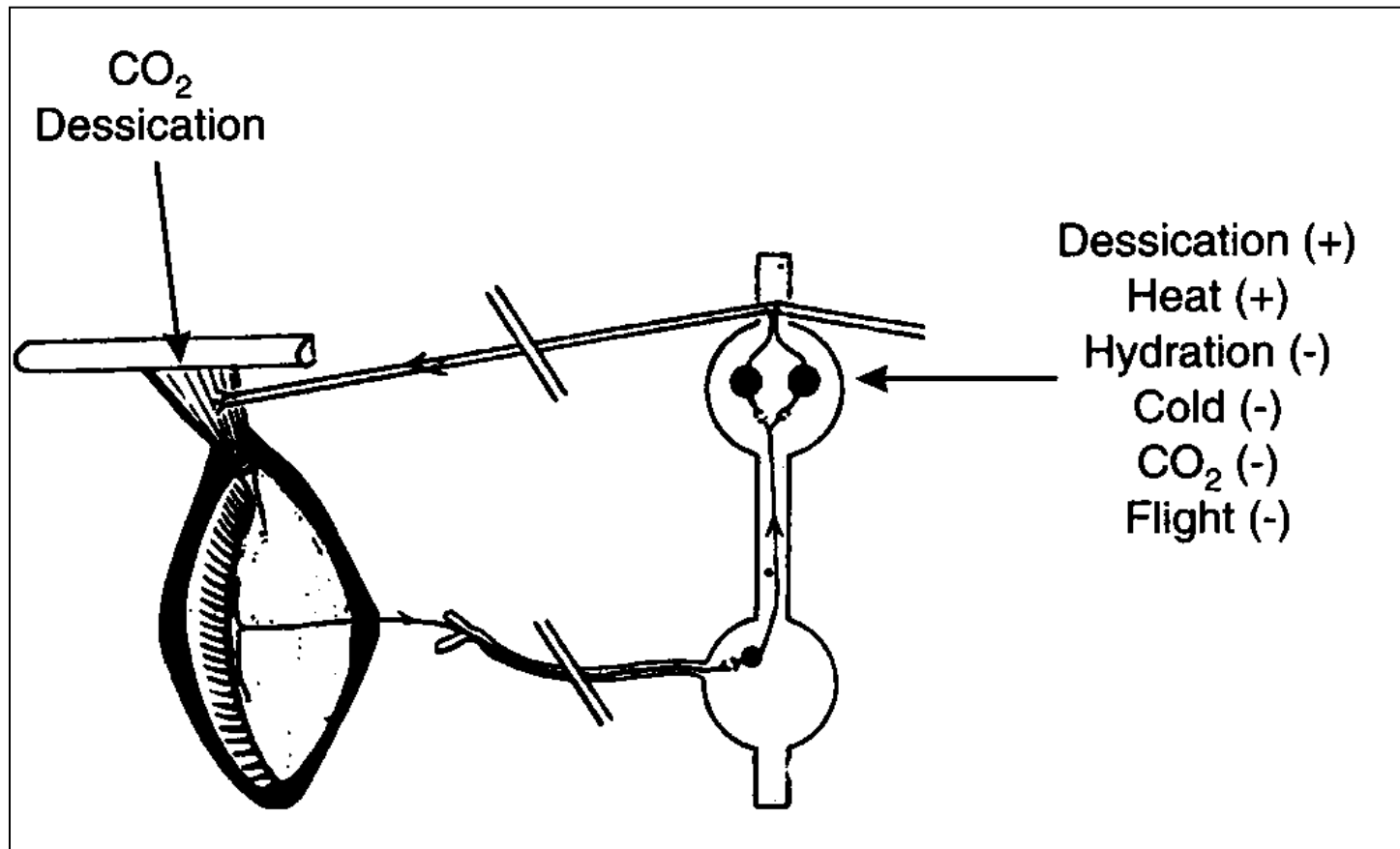
Fig. 13.40 Discontinuous respiration in a silkworm pupa, showing spiracle movements and the patterns of pressure and gas exchange in the tracheae. (Reprinted from *Journal of Insect Physiology* 12, Levy, R.I. & Schneiderman, H.A., Discontinuous respiration in insects. IV. Changes in intratracheal pressure during the respiratory cycle of silkworm pupae, pp. 465–492, copyright 1996, with permission from Elsevier Science.)

Otevírací a zavírací mechanismus spirakul mravence.



Nervové řízení zavírání spirakul musí řešit kompromis mezi ztrátami vody a nutnou výměnou. Jednotlivé tělní články u *Libellula* a u jiných druhů mají značnou autonomii a mohou samostatně vykonávat dýchací pohyby, i když jsou z těla vypreparovány. Primární centra v abdominálních gangliích jsou poměrně málo citlivá k chemickým podnětům. Mnohem citlivější jsou nadřazená, sekundární centra ve hrudi, obvykle v prothorakálním gangliu.

Oddělení hrudi – v zadečku se rytmus zpomalí. Dekapitace - jen přechodná desynchronizace.



Řízená difuze a konvekce

U blechy nedochází k žádným dýchacím pohybům. V klidu u ní probíhá dýchání jen dvěma páry stigmat (1. a 8. abdominální pár), přičemž dochází často k jejich rytmickému otevírání a zavírání (5-10 vteřin).

Při pohybu blechy se však otevírají i thorakální stigmata. Otevírání stigmat je také kladně ovlivňováno intenzitou trávicích procesů, zráním vajíček a zvýšením teploty. Podobně i zvýšený obsah CO_2 ve vzduchu má za následek otevírání stigmat na delší dobu, čímž ovšem dojde ke zvýšeným ztrátám vody z těla.

Např. u *Rhodnius*, která je velmi odolná proti vyschnutí, vede vystavení suchému vzduchu s příměsí CO_2 ke smrti ztrátou vody.



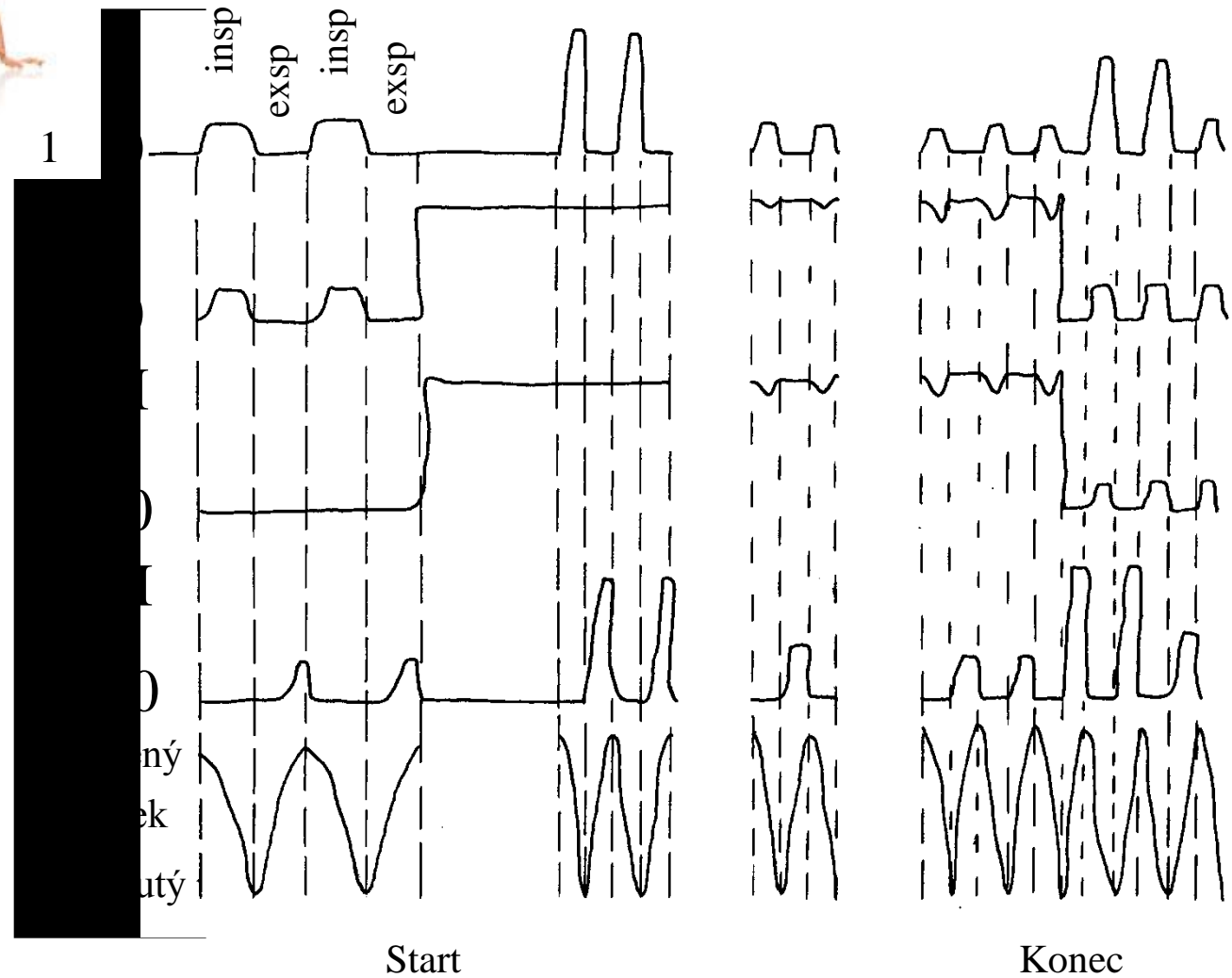
Adult *Rhodnius prolixus*, a kissing bug.
WHO/TDR/Stammers

Schistocerca



Nejen difuze.

Usměrněný proud vzduchu v závislosti na aktivitě.



Získá vodu z atmosféry a z vydýchnutného vzduchu.
Kondenzace na chladnějším povrchu.

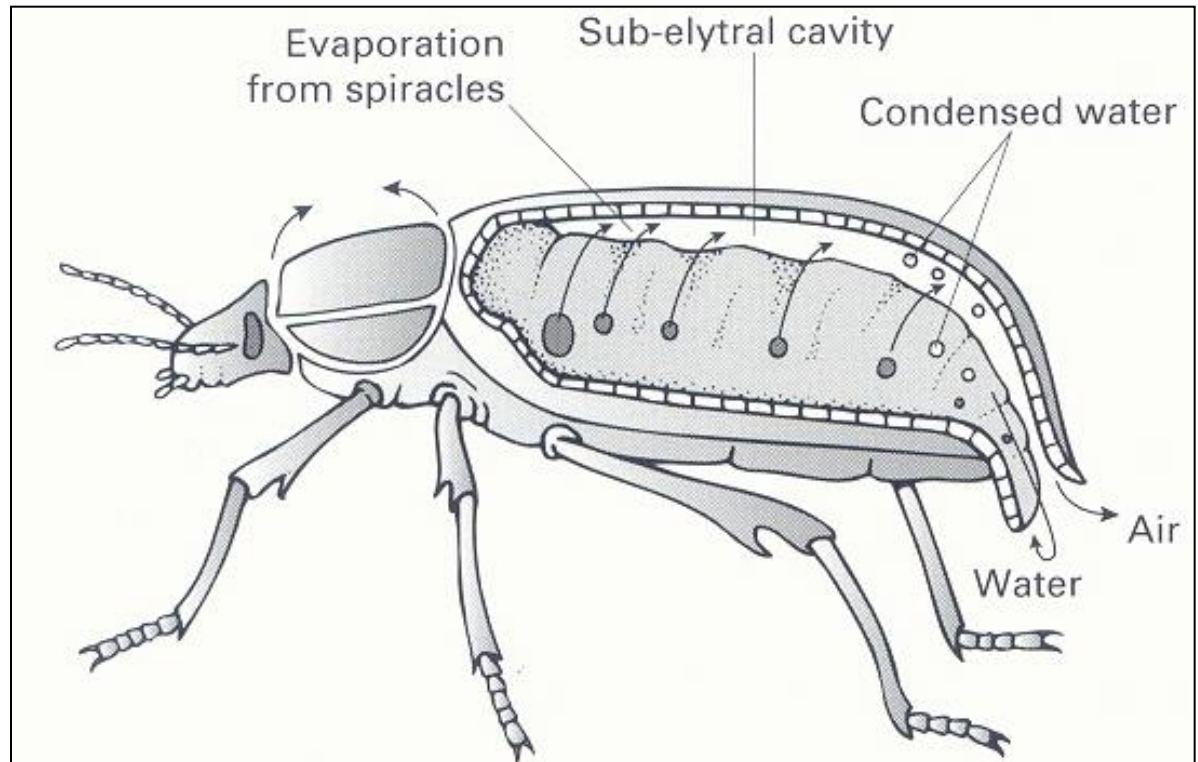
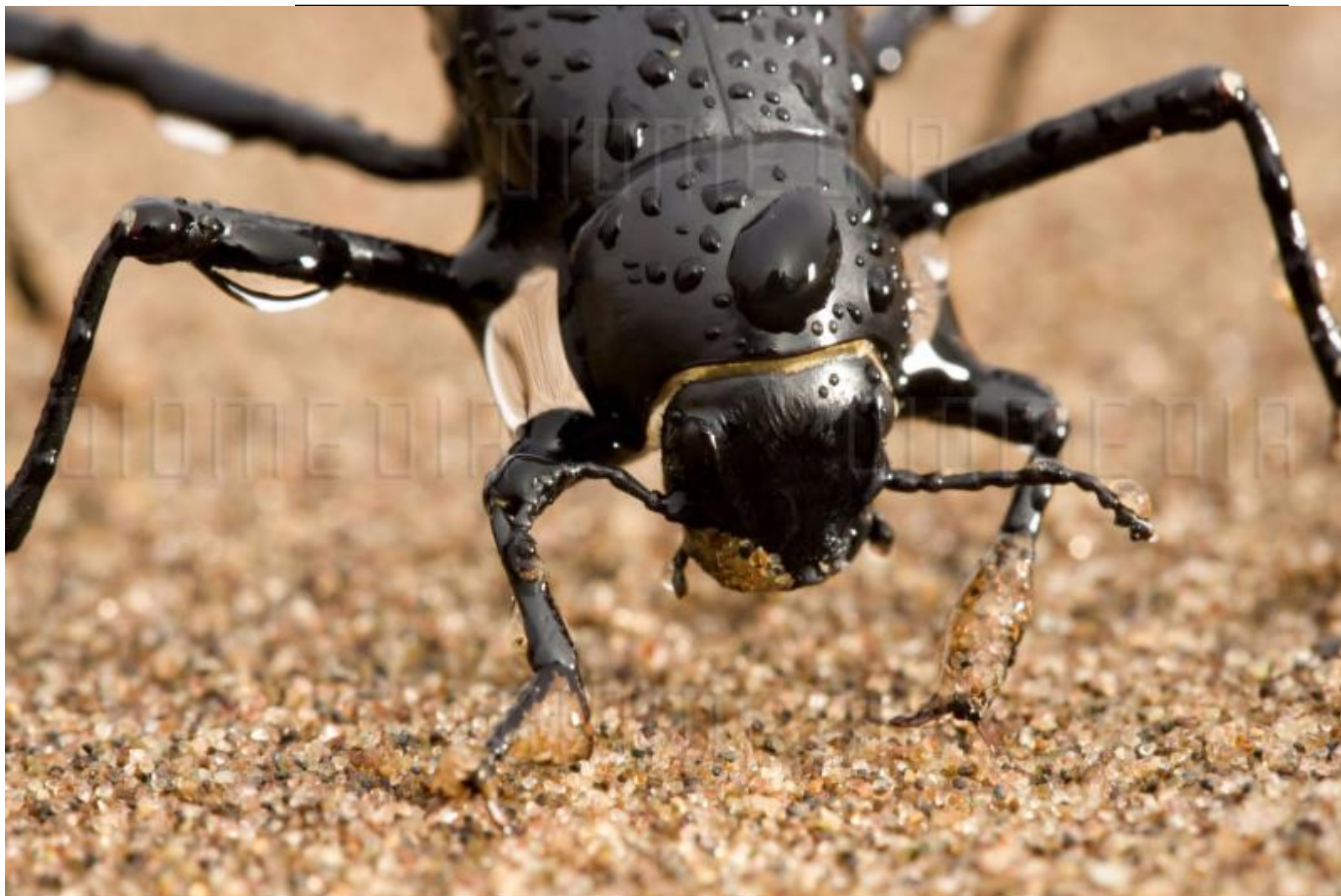


Fig. 14.18 The sub-elytral cavity of a tenebrionid beetle, into which the spiracles open, allowing the cavity to act as a condensation chamber, water being returned to the body via the anus. (Adapted from Ahearn 1970.)

Zisk vody z atmosféry a z vydýchnutného vzduchu.
Kondenzace na chladnějším povrchu.



Vodní hmyz: otevřená nebo uzavřená soustava trachejí.

Uzavřená: tracheální, rektální žábra.

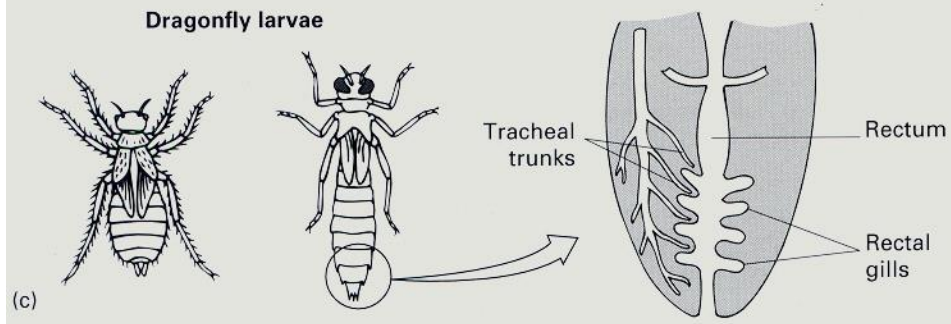
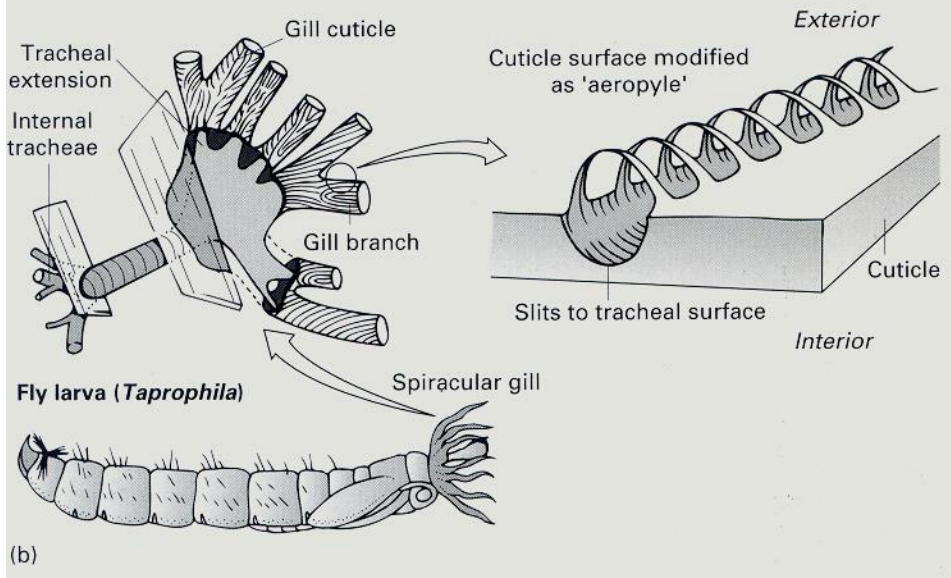
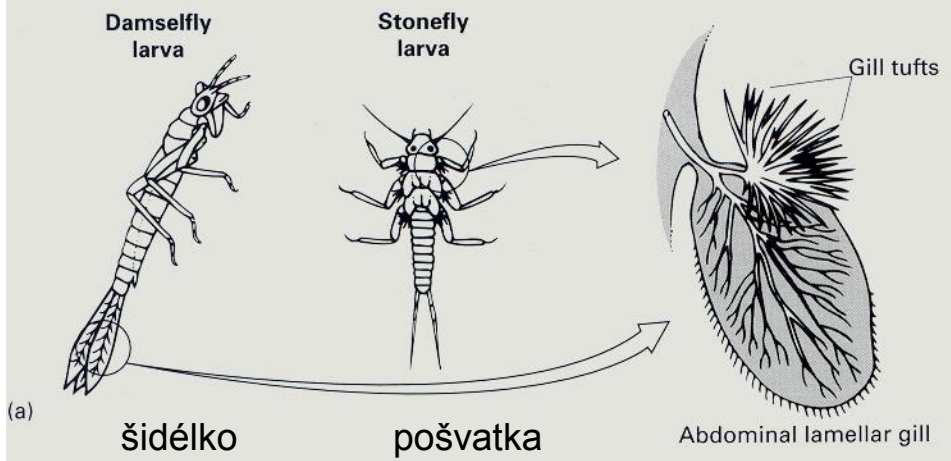
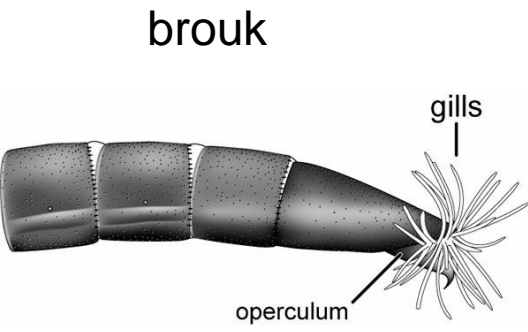


Fig. 11.23 Respiration in freshwater insects. (a) Tracheal gills in damselfly and stonefly. (b) Spiracular gills in an aquatic fly larva. (c) Rectal gills in dragonfly. (Adapted from Hinton 1957 and other sources.)

Dissolved Oxygen

Although water is a liquid, it usually contains a significant amount of dissolved oxygen (DO) plus small amounts of other gasses. Icy cold water (0 ° C) can hold as much as 4.9% oxygen by volume. However, as the water's temperature increases its ability to hold oxygen decreases. The chart below lists the maximum amount of oxygen that can be dissolved in water at different temperatures:

<i>Temperature (Celsius)</i>	<i>Oxygen (Max. % by volume)</i>
0	4.9
10	3.8
20	3.1
30	2.6

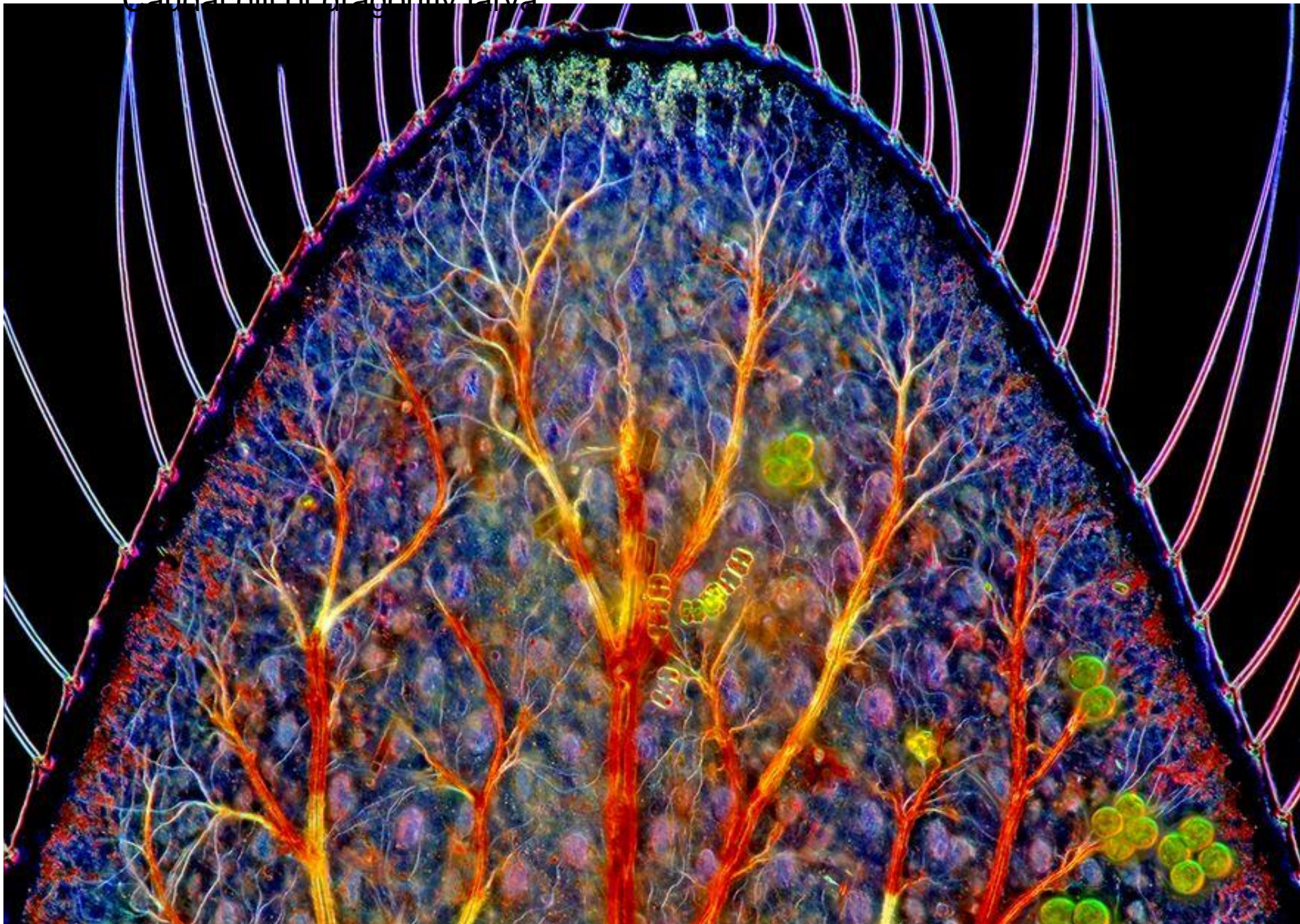
DO is highest in cold mountain streams where the water is aerated by waterfalls and rapids. Insects living here can usually rely on gills, plastrons, or cuticular respiration to meet their metabolic demand for oxygen. Shallow lakes and ponds with warm, quiet water have less potential to hold DO so insects may need to rely more heavily on air bubbles or snorkel-like breathing tubes. In water polluted by organic wastes, bacteria consume nearly all of the DO and create a near-anaerobic environment. Insects that manage to survive under these conditions usually get all of their oxygen directly from the atmosphere.

Množství O₂ rozpuštěného ve vodě je závislé na teplotě.

V chladných vodách si hmyz vystačí se žábrami, plastronem, kutikulárním dýcháním.

V mělkých a teplých stojatých vodách potřebuje otevřenou soustavu – bublinu jako zásobu nebo „šnorchl“

Caudal gill of dragonfly larva

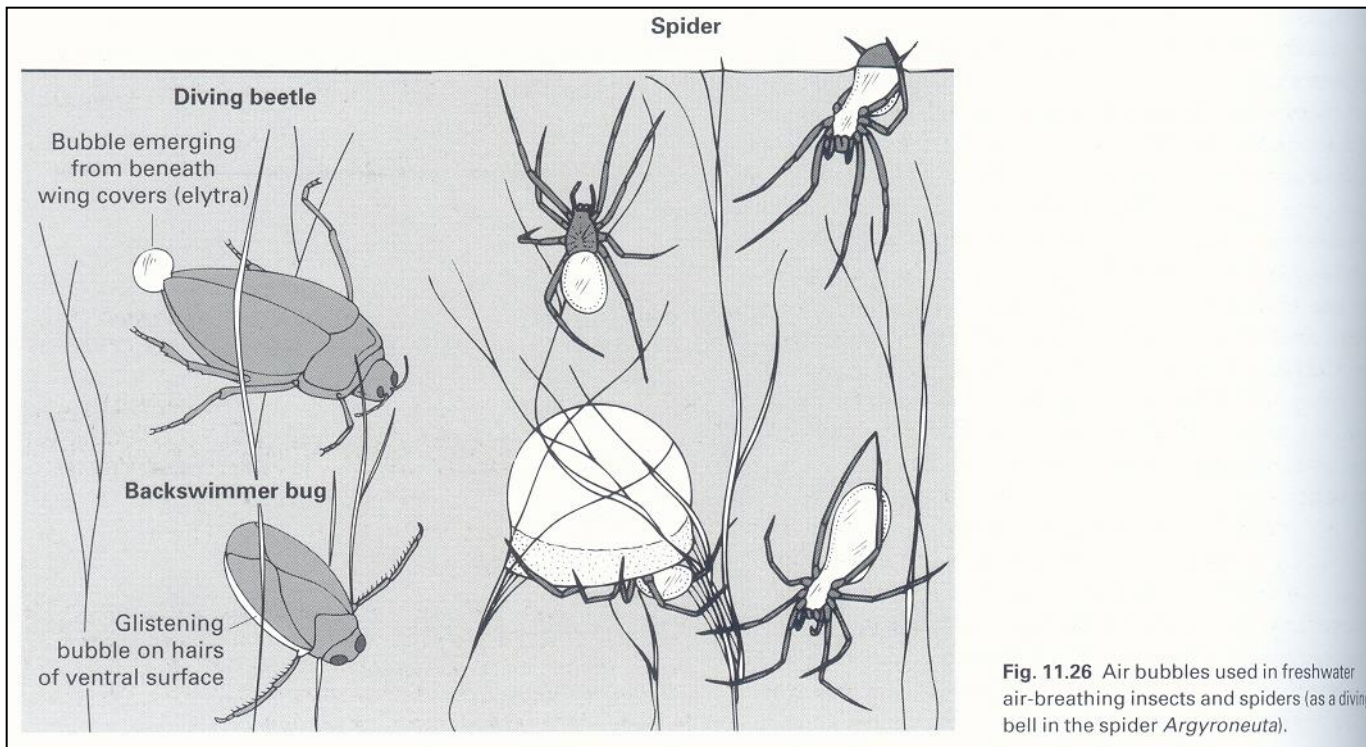




Otevřená:

Z hladiny - trubička larev pestřenek např. rodu *Eristalis* nebo sifon komárů opatřený na konci stigmaty, či zvláštním způsobem upravená tykadla vodomila *Hydrophilus* apod.





Otevřená:
Nebo vzduch s sebou. Vzduchové bubliny
Jejich objem se mění.





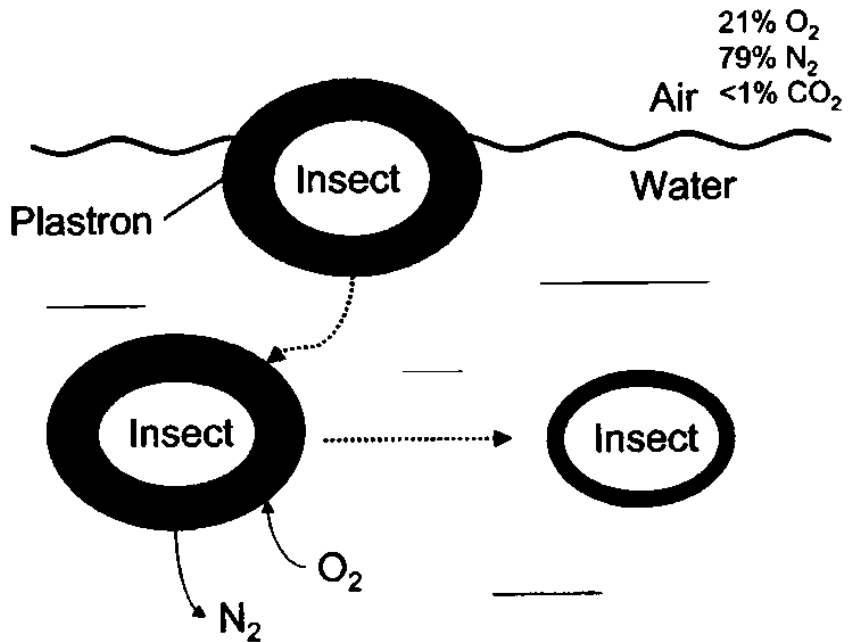


© - Josef Hlasek
www.hlasek.com
Dytiscus circumcinctus ac7200

1. FUNKCE HYDROSTATICKÁ. Zásoba vzduchu má především funkci hydrostatickou, která se uplatňuje při výstupu hmyzu k hladině, při zaujímání vhodné polohy při obnovování zásoby vzduchu. Při pevnění-li se na tělo znakoplavky závaží, kompenzuje zvětšení hustoty těla zvětšením objemu vzduchové bubliny. Naopak při připevnění kousku korku neobnovuje bublinu, zůstává pod hladinou až do vyčerpání kyslíku a hyne.

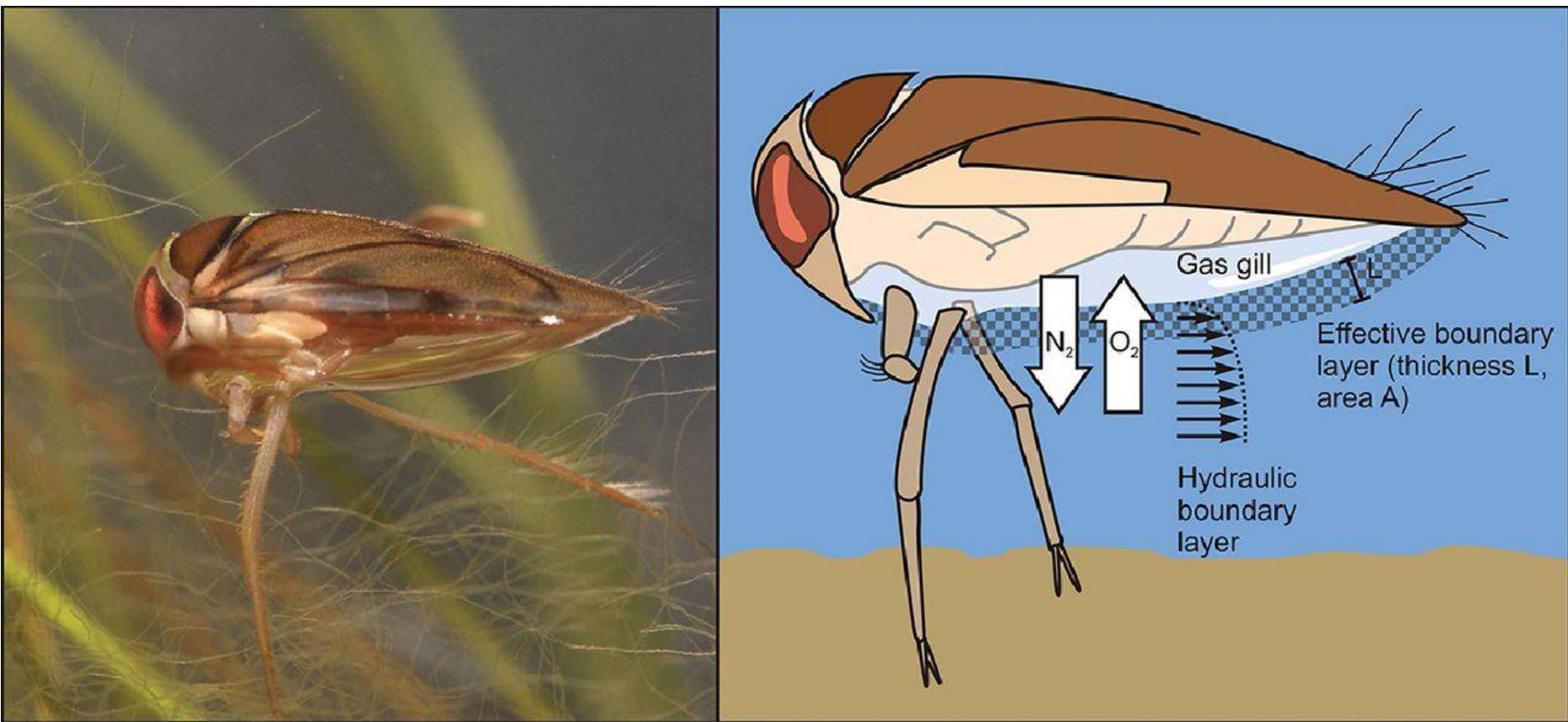
2. FUNKCE ZÁSOBÁRNÝ KYSLÍKU. Potápník *Dytiscus* je schopen pojmout pod krovky určité množství vzduchu. Z tohoto množství může odebírat kyslík až do obsahu 1%. Pak zásobu vzduchu opět obnovuje vystoupením k hladině. Zvětšíme-li uměle prostor pod krovkami např. odstraněním blanitých křídel, je rezerva kyslíku větší, což se projeví i v prodloužení doby pobytu pod hladinou.

3. FUNKCE PROSTŘEDNÍKA při získávání kyslíku rozpuštěného ve vodě. Schopnost vzduchové bubliny (filmu) fungovat jako žábry spočívá v tom, že difuzní koeficient O₂ mezi vodou a vzduchem je více než 3krát vyšší než difuzní koeficient N₂. Je-li tedy tlak O₂ rozpuštěného ve vodě větší než parciální tlak O₂ ve vzduchové bublině, pak má kyslík větší tendenci k pronikání z vody do bubliny a dusík naopak k přecházení z bubliny do vody.



Znakoplavka *Notonecta* přežije 7 hodin ve vodě nasycené vzduchem, 35 minut ve vodě nasycené kyslíkem a jen 5 minut ve vodě nasycené dusíkem. Ve druhém případě tedy přežívá jen 1/10 doby ve srovnání s prvním případem, přesto že měla v rezervě 5krát více kyslíku, protože v nepřítomnosti dusíku nemohlo docházet k difuzi kyslíku z vody do bubliny. Proces difuze nemůže jít donekonečna, protože dusík z bubliny se postupně rozpouští ve vodě a je-li znakoplavka nucena zůstat potopena, přechází postupně všechnen plyn z bubliny do vody.

Životnost bubliny závisí na její počáteční velikosti, spotřebě zvířete a hloubce ponoru. Bylo spočítáno, že až 7x vyšší objem O₂ se dostane do bubliny z vody než v ní zpočátku bylo, než bublina zanikne.



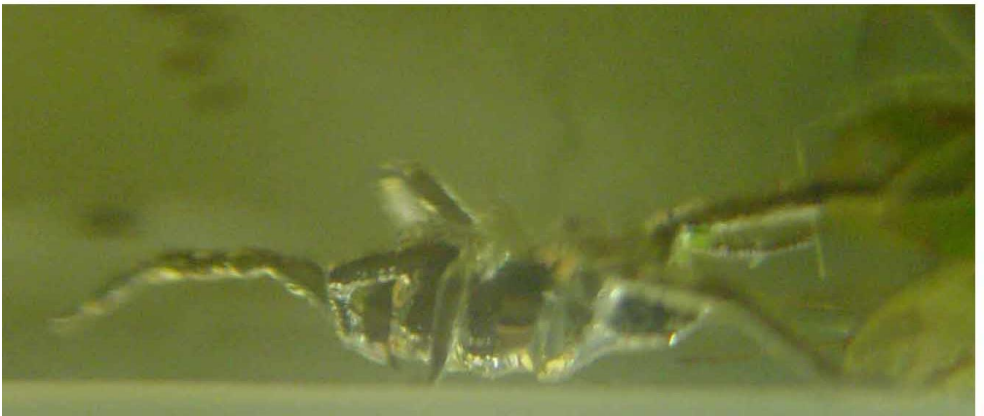
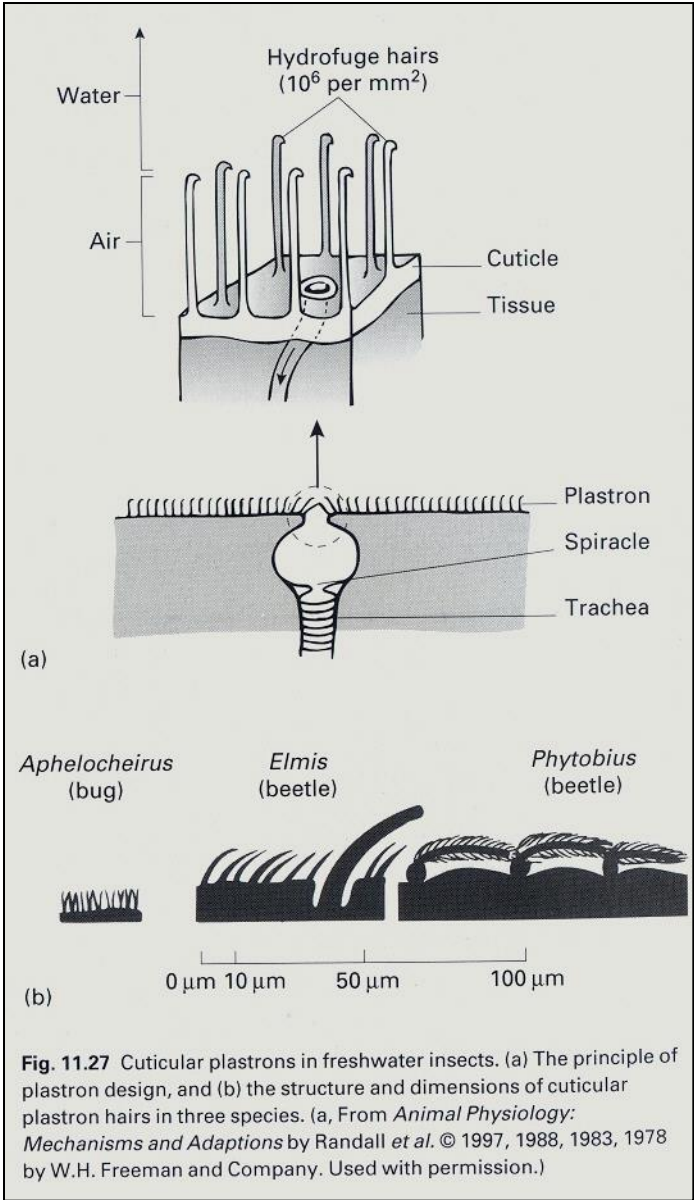
Stačí vzduchový film k pokrytí metabolických potřeb hmyzu?

Možná, že ne... Záleží také na stlačitelnosti, teplotě, pohybu...

Journal of Experimental Biology 2013 216: 164-170; doi: 10.1242/jeb.070276

Plastronové dýchání – permanentní vzduchový film. Je potřeba jej udržovat povrchovými strukturami. Podobá se spíše uzavřené dýchací sst – tzv. fyzikální žábra.

ploštice *Aphelocheirus*, larvy brouků *Phytobius*, *Elmis*, pavouci



Krevní žábry

Nemají tracheje, přijímají O₂ osmoticky do hemolymfy. U larev pakomárů přenáší barvivo erytrokruorin.



Tracheální plíce

Tracheální žábry jsou známa už dlouho, ale tracheální plíce patří mezi nejnovější objevy hmyzí fyziologie. U housenek některých druhů nalezeny hojné skupiny jemných tracheí zavěšené v dutinách s hemolymfou. Celý tracheální systém jsou vlastně plíce – kyslík ze stigmat je přenesen do hemolymfy nebo na barvivo krevní buňky.

Erytrocyty existují i u bezobratlých:

Někteří kroužkovci, měkkýši, pásnice, ostnokožci.

Jaderné, větší, slouží i jiným účelům než jen transport plynů.

Dýchací pigmenty

Jsou to nosiče kyslíku a jsou tvořeny proteinem, na který je navázán kov (Fe nebo Cu) - **metaloproteiny**. Obyčejně jsou zbarvené, proto dostaly název dýchací pigmenty.

S **hemoglobinem** se setkáváme u Echinodermat, podobný pigment u Annelidů, pásnic. Výjimečně u korýšů a hmyzu (erytrokruorin u larev pakomárů).

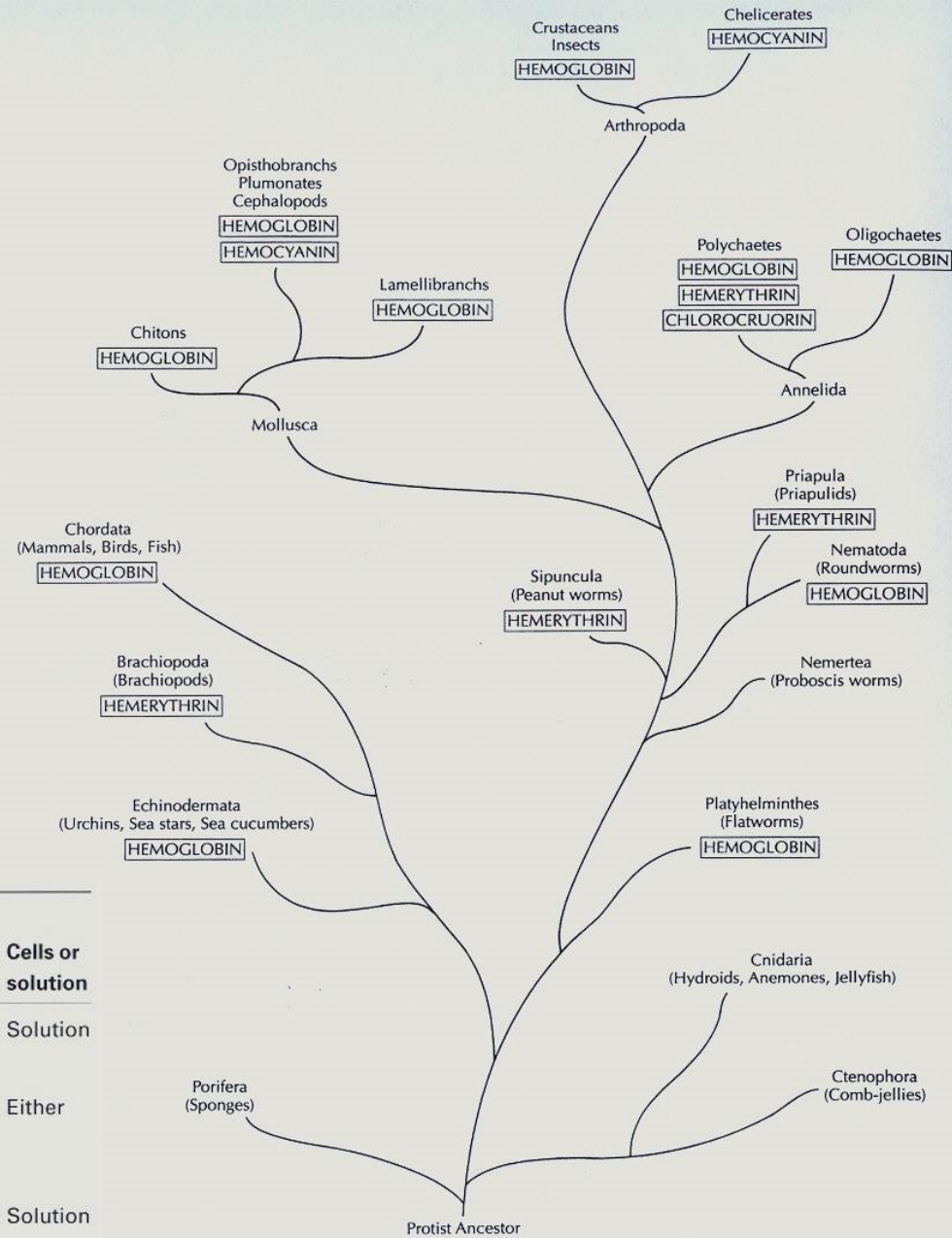
Žlutozelený **chlorokruorin** (Fe vázané na porfyrin – jiný než hem) se vyskytuje rozpuštěný v krvi některých mořských kroužkovců.

Fialový **hemerytrin** je vázán na krevní buňky mořských polychétů, hlavatců, sumýšovců. Železo není součástí porfyrinu, ale je vázáno přímo na bílkovinu.

Modrý **hemocyanin** je rozpuštěn v hemolymfě téměř všech měkkýšů a korýšů. Měď se váže přímo na bílkovinu. Když je oxidován, zmodrá.

Pigmenty jsou někdy vázány na krvinky někdy volně rozpuštěny v plasmě. Výhoda uzavření hemoglobinu v erytrocytech je např., že chemické prostředí uvnitř buněk se může výrazně lišit od poměrů v plasmě. Reakce mezi O_2 a Hb je totiž silně ovlivňována anorganickými ionty stejně jako fosfáty .

Krevní barviva:



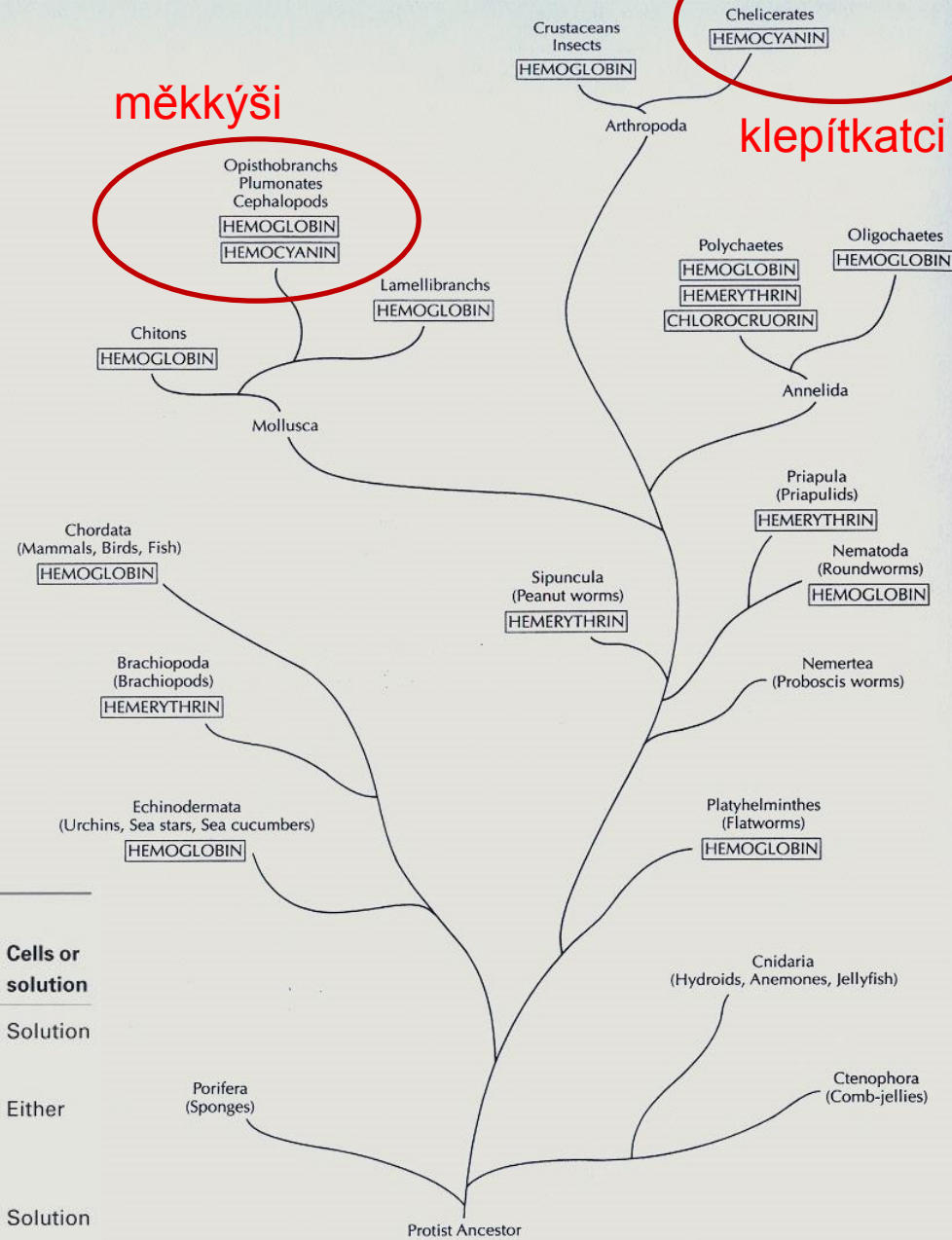
Pigment	Structure	Colour (+ change)	Oxygen capacity (ml g ⁻¹)	Molecular weight (kilodaltons)	Cells or solution
Haemocyanin	Protein + Cu ²⁺	Blue (colourless)	0.3–0.5	25–7000	Solution
Haemoglobin	Protein + haem + Fe ²⁺	Red (purple/blue)	1.2–1.4	16–2000	Either
Chlorocruorin	Protein + haem + Fe ²⁺	Green	0.6–0.9	3000	Solution
Haemerythrin	Protein + Fe ²⁺	Violet (colourless)	1.6–1.8	16–125	Either

tion of respiratory pigments across
 ps. Notice the widespread occurrence
 hemerythrin as compared to hemocyanin
 Also notice the general lack of pattern
 in any one pigment's distribution.
 [Phylogeny from Brusca and Brusca 1990]

Krevní barviva:

měkkýši

klepítkatci



Pigment	Structure	Colour (+ change)	Oxygen capacity (ml g ⁻¹)	Molecular weight (kilodaltons)	Cells or solution
Haemocyanin	Protein + Cu ²⁺	Blue (colourless)	0.3–0.5	25–7000	Solution
Haemoglobin	Protein + haem + Fe ²⁺	Red (purple/blue)	1.2–1.4	16–2000	Either
Chlorocruorin	Protein + haem + Fe ²⁺	Green	0.6–0.9	3000	Solution
Haemerythrin	Protein + Fe ²⁺	Violet (colourless)	1.6–1.8	16–125	Either

tion of respiratory pigments across
 ps. Notice the widespread occurrence
 hemerythrin as compared to hemocyanin
 Also notice the general lack of pattern
 in any one pigment's distribution.
 [Phylogeny from Brusca and Brusca 1990]

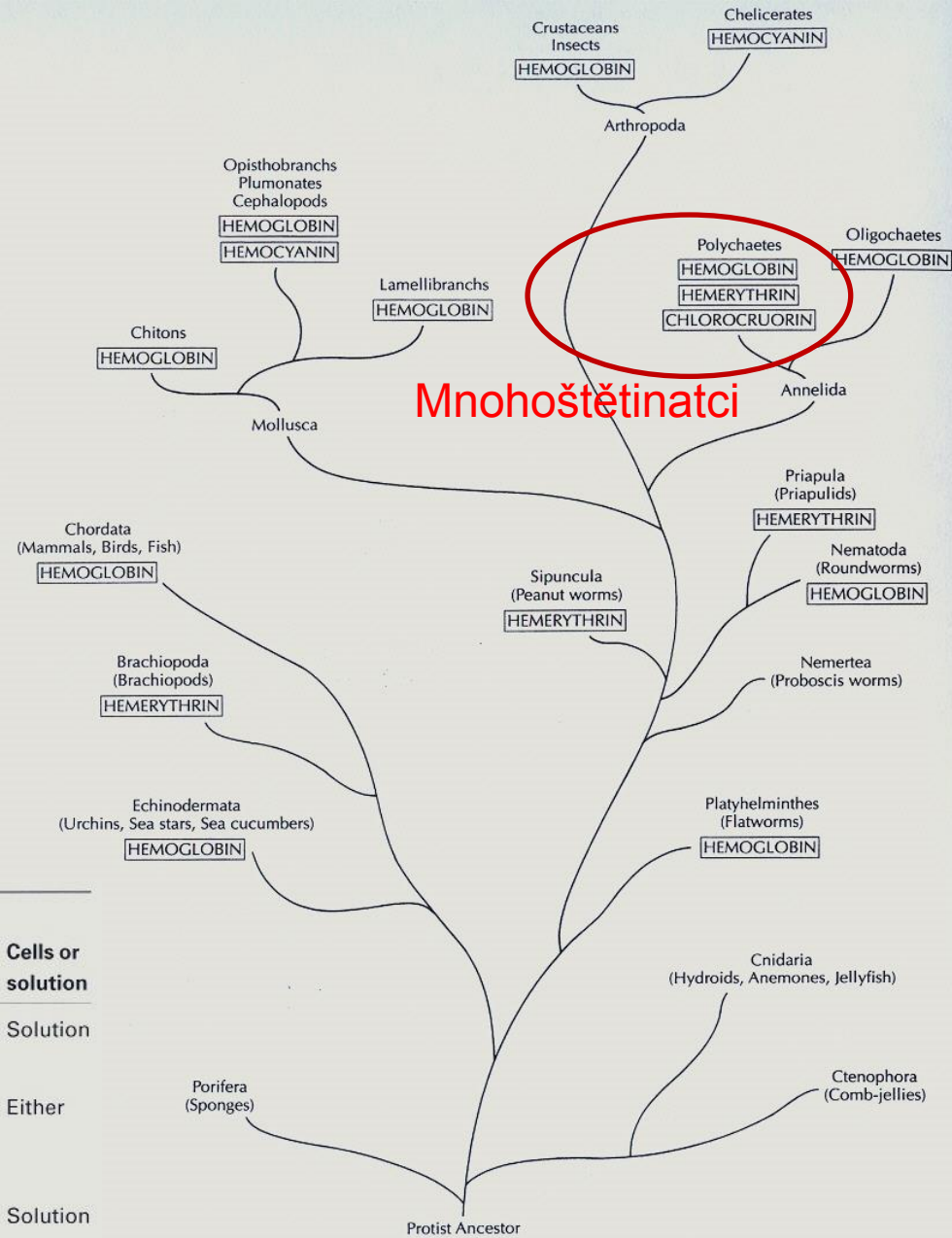
Krevní barviva:



Pigment	Structure	Colour (+ change)	Oxygen capacity (ml g ⁻¹)	Molecular weight (kilodaltons)	Cells or solution
Haemocyanin	Protein + Cu ²⁺	Blue (colourless)	0.3–0.5	25–7000	Solution
Haemoglobin	Protein + haem + Fe ²⁺	Red (purple/blue)	1.2–1.4	16–2000	Either
Chlorocruorin	Protein + haem + Fe ²⁺	Green	0.6–0.9	3000	Solution
Haemerythrin	Protein + Fe ²⁺	Violet (colourless)	1.6–1.8	16–125	Either

tion of respiratory pigments across
 ps. Notice the widespread occurrence
 hemerythrin as compared to hemocyanin
 Also notice the general lack of pattern
 in any one pigment's distribution.
 [Phylogeny from Brusca and Brusca 1990]

Krevní barviva:



Pigment	Structure	Colour (+ change)	Oxygen capacity (ml g ⁻¹)	Molecular weight (kilodaltons)	Cells or solution
Haemocyanin	Protein + Cu ²⁺	Blue (colourless)	0.3–0.5	25–7000	Solution
Haemoglobin	Protein + haem + Fe ²⁺	Red (purple/blue)	1.2–1.4	16–2000	Either
Chlorocruorin	Protein + haem + Fe ²⁺	Green	0.6–0.9	3000	Solution
Haemerythrin	Protein + Fe ²⁺	Violet (colourless)	1.6–1.8	16–125	Either

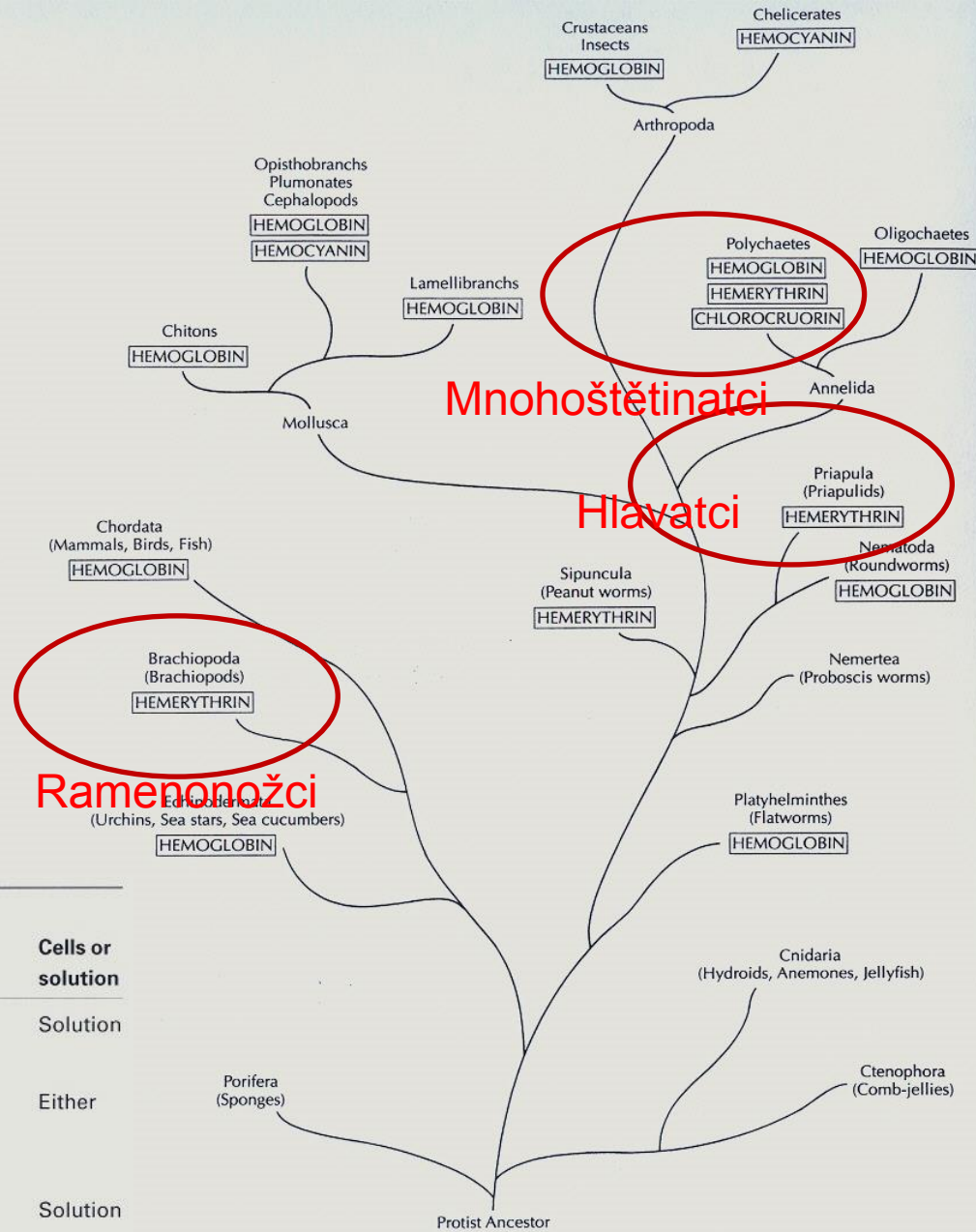
tion of respiratory pigments across
 ps. Notice the widespread occurrence
 hemerythrin as compared to hemocyanin
 Also notice the general lack of pattern
 in any one pigment's distribution.
 [Phylogeny from Brusca and Brusca 1990]

Krevní barviva:

Brachiopoda
ramenonožci



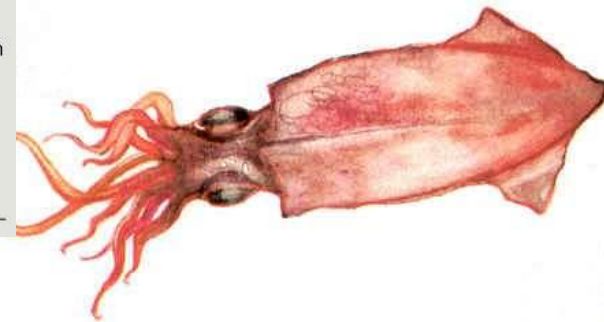
Priapulida
hlavatci



Pigment	Structure	Colour (+ change)	Oxygen capacity (ml g ⁻¹)	Molecular weight (kilodaltons)	Cells or solution
Haemocyanin	Protein + Cu ²⁺	Blue (colourless)	0.3–0.5	25–7000	Solution
Haemoglobin	Protein + haem + Fe ²⁺	Red (purple/blue)	1.2–1.4	16–2000	Either
Chlorocruorin	Protein + haem + Fe ²⁺	Green	0.6–0.9	3000	Solution
Haemerythrin	Protein + Fe ²⁺	Violet (colourless)	1.6–1.8	16–125	Either

tion of respiratory pigments across
ps. Notice the widespread occurrence
hemerythrin as compared to hemocyanin
Also notice the general lack of pattern
in any one pigment's distribution.
[Phylogeny from Brusca and Brusca 1990]

Dýchací pigmenty – limit výkonu.



Pigment	Structure	Colour (+ change)	Oxygen capacity (ml g ⁻¹)	Molecular weight (kilodaltons)	Cells or solution
Haemocyanin	Protein + Cu ²⁺	Blue (colourless)	0.3–0.5	25–7000	Solution
Haemoglobin	Protein + haem + Fe ²⁺	Red (purple/blue)	1.2–1.4	16–2000	Either
Chlorocruorin	Protein + haem + Fe ²⁺	Green	0.6–0.9	3000	Solution
Haemerythrin	Protein + Fe ²⁺	Violet (colourless)	1.6–1.8	16–125	Either

Ryby a hlavonožci - podobný způsob života, ale handicap u hlavonožců. Oliheň spotřebuje dvakrát tolik kyslíku jako stejně velká ryba k plavbě poloviční rychlostí. Koncentrace hemocyaninu u hlavonožců zvyšuje i viskozitu krve. I tak odnáší krev z žáber pouze 5vol%. Hemoglobin v erythrocytech má více než dvojnásobnou kapacitu.

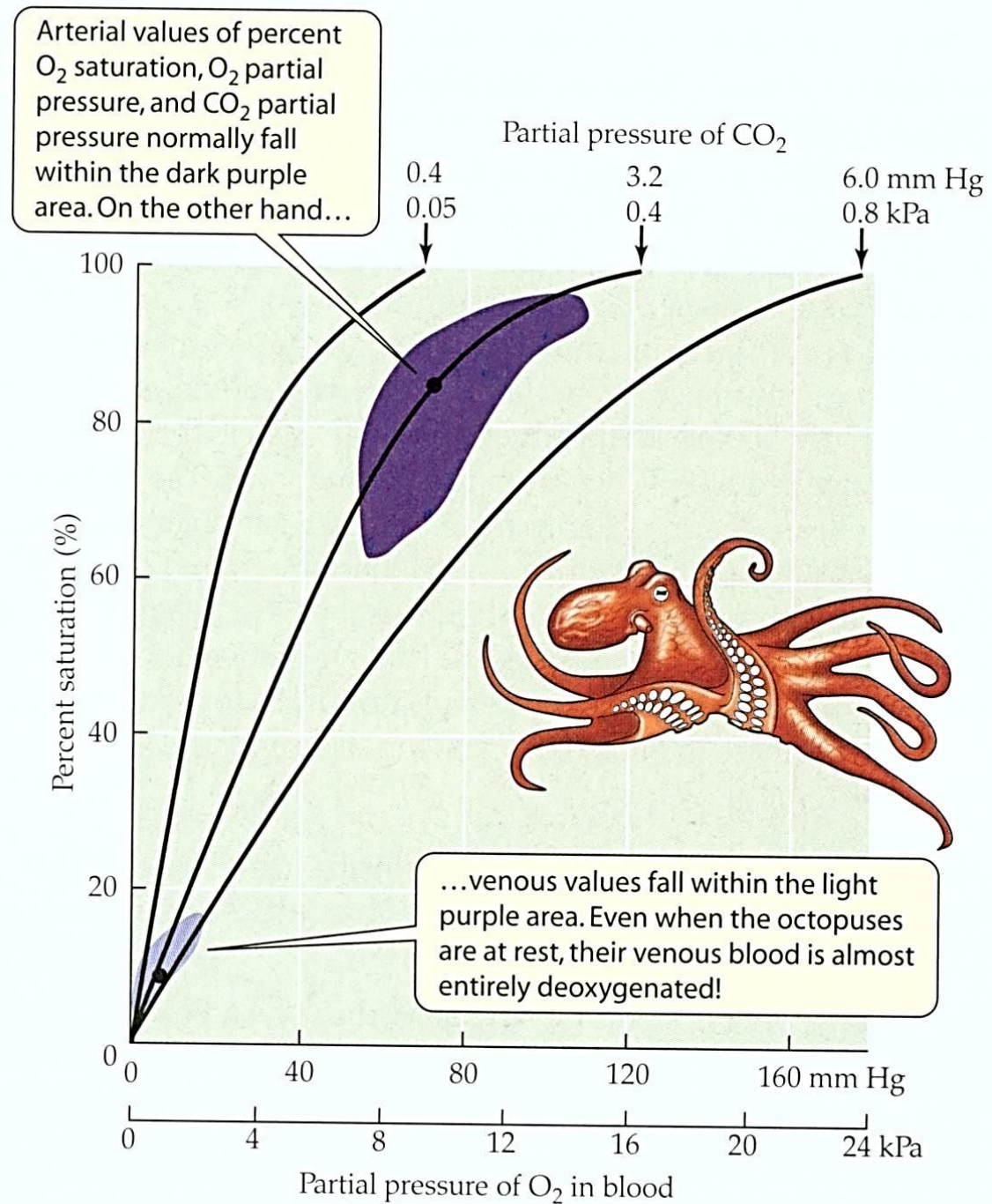
I když je hlavonožec v klidu, nemá na rozdíl od obratlovců žádnou kyslíkovou rezervu ve venózní krvi, ta je téměř deoxygenovaná. Začne-li pracovat, jedinou cestou k zásobení je zvýšení oběhového výkonu. Ryby mají ještě velkou rezervu ve smíšené venózní krvi.

Náročný typ pohybu a typ barviva, který dovoluje malou rezervu kyslíku vede k malé výkonnosti hlavonožců.

Chobotnice v klidu v prokysličené vodě.

Chobotnice nemá žádnou venózní rezervu kyslíku.

Různé tlaky CO_2 ukazují Bohrův efekt hemocyaninu.



Hb a Her rozšířenější než Hc a Chc.
 Bez jasné evoluční linie.

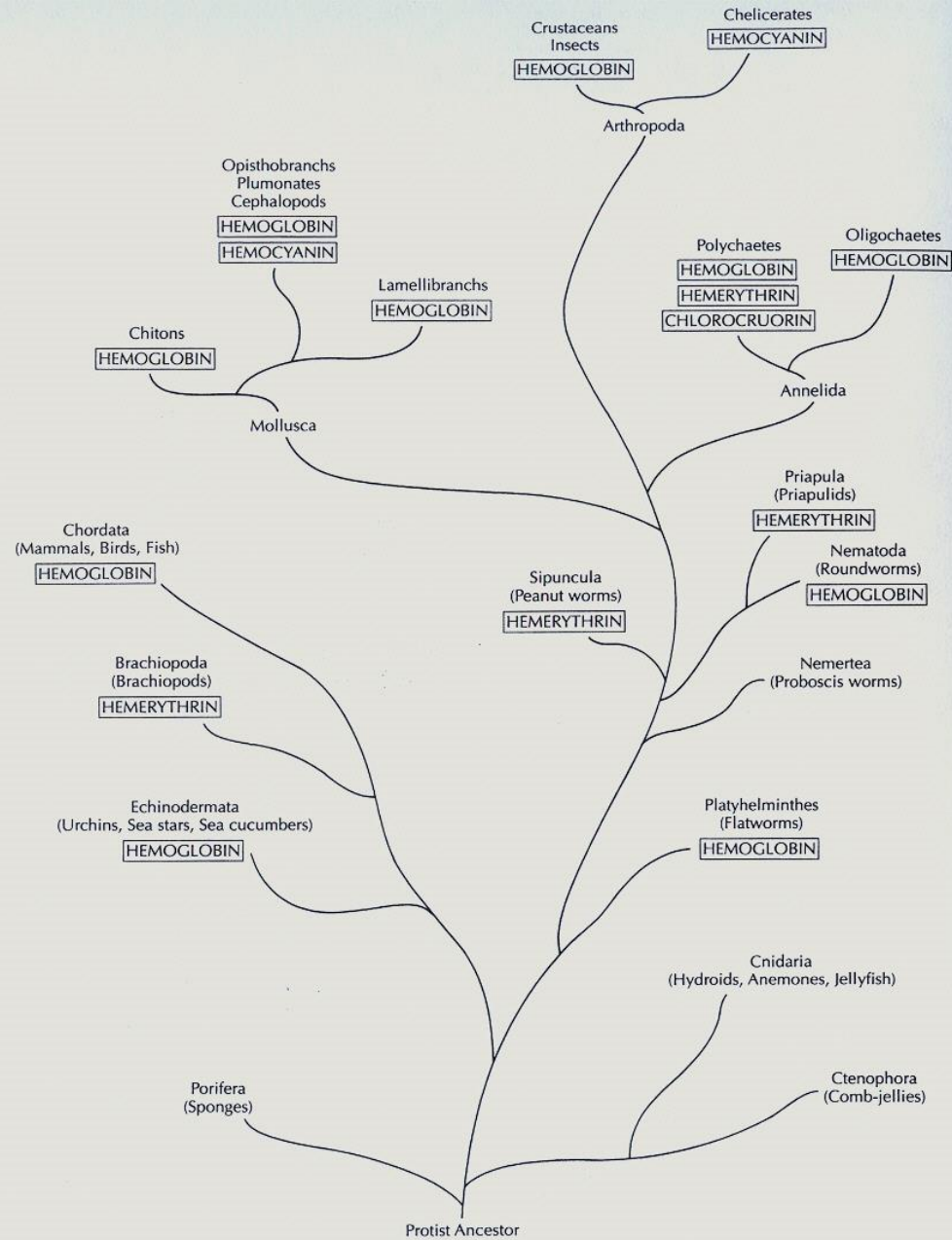


Figure 2.1 Distribution of respiratory pigments across several animal groups. Notice the widespread occurrence of hemoglobin and hemerythrin as compared to hemocyanin and chlorocruorin. Also notice the general lack of pattern

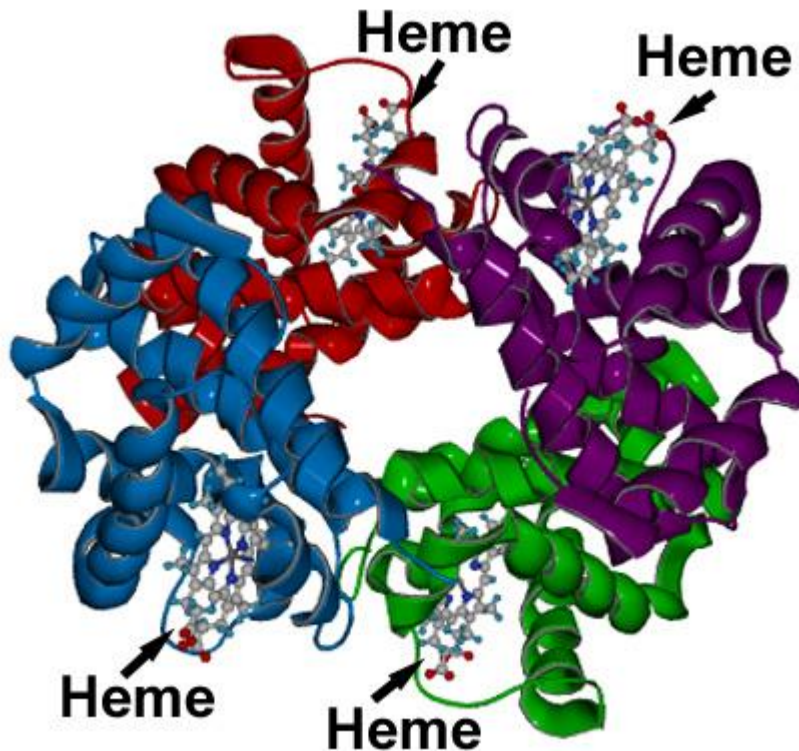
in any one pigment's distribution.
 [Phylogeny from Brusca and Brusca 1990]

Vyšší výkon srdce nebo lepší pigment?

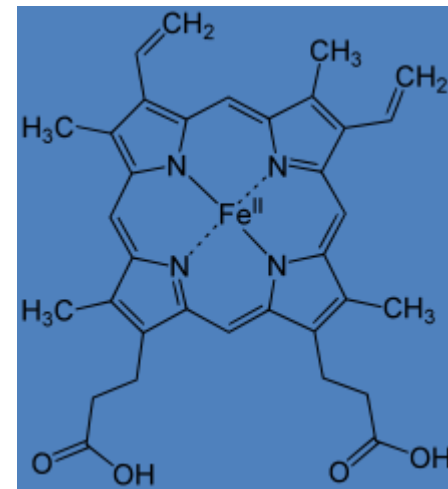
Čím větší je kapacita krve přenášet kyslík, tím menší množství jí potřebuje srdce pumpovat k pokrytí potřeb. U krabů je nepřímá úměra mezi množstvím hemocyaninu a srdečním výkonem. Existuje tu kompromis mezi nároky na produkci barviva a nároky na výkonnost srdce. Která volba je lepší? Zdá se, že pro vysoce aktivní zvířata je klíčová vysoká kyslíková kapacita krve, pro pomalá je neekonomické investovat do vysoké koncentrace pigmentu.



Hemoglobin má mezi barvivy unikátní schopnost zvyšovat (usnadňovat) difuzi O_2 přes membrány. Je to dáno jeho velikostí a pohyblivostí. Roztoky s Hb absorbují mnohem lépe O_2 než s jinými barvivy. Bezobratlí, kteří mají hemoglobin, žijí často v prostředích s nízkým parc. tlakem kyslíku (např. střevní paraziti).



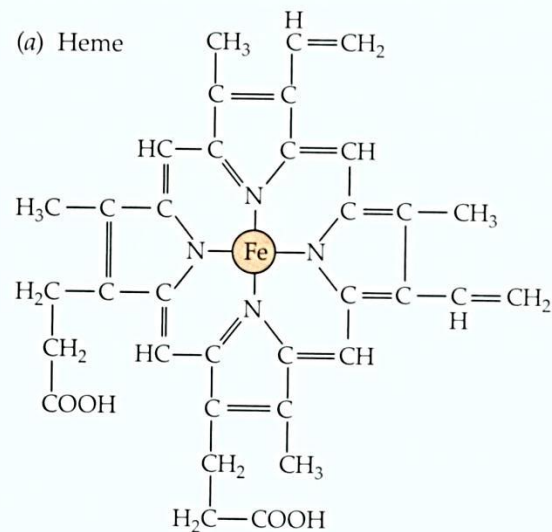
Tetramerní Hb savců



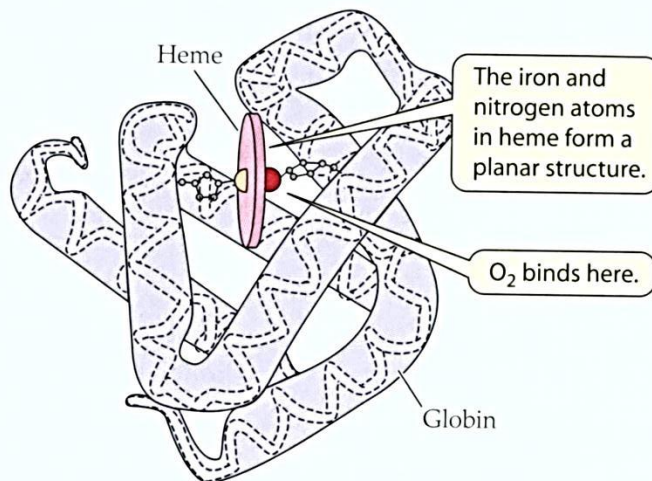
porfyrin

myoglobin

620 Chapter 24



(b) Whale myoglobin: An example of a single heme-globin complex



(c) Mammalian adult blood hemoglobin: A tetramer consisting of four heme-globin subunits

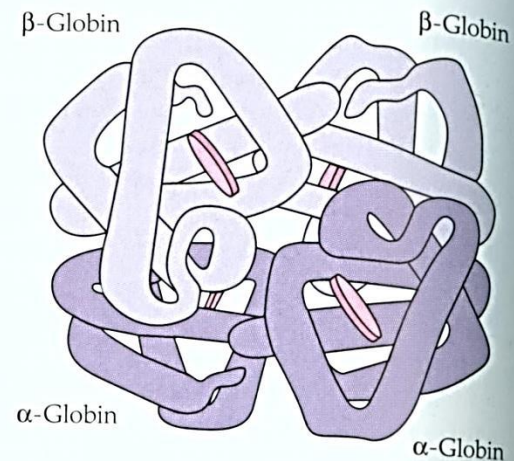
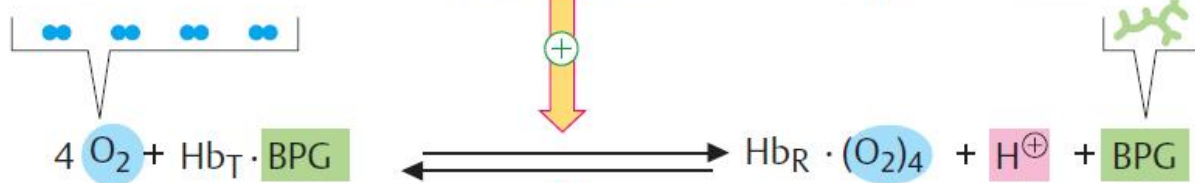
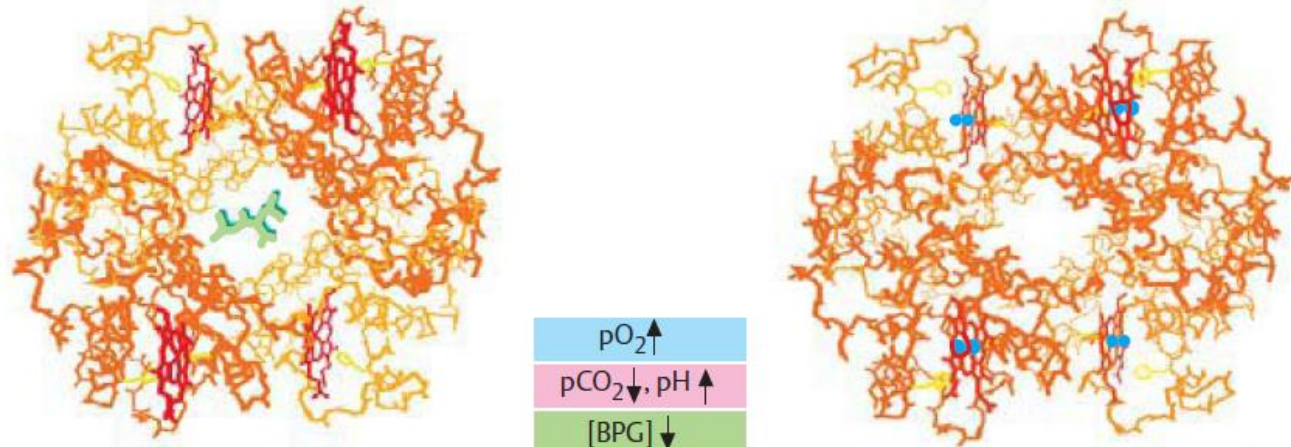


FIGURE 24.1 The chemical structure of hemoglobin (a) The structure of heme: Ferrous iron is complexed with protoporphyrin. The

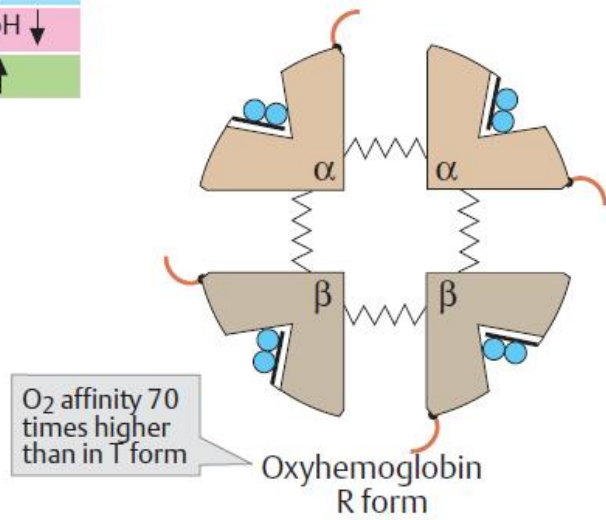
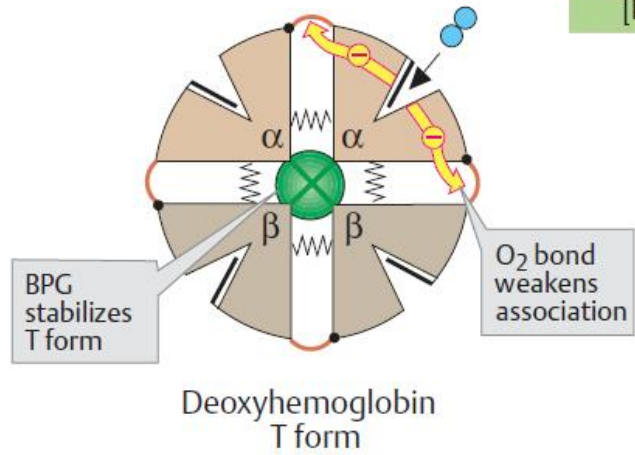
Navázání O_2 na Hb se podobá kontaktu enzymu se substrátem. Specificky a nekovalentně (slabou vazbou). Po vazbě Hb změnil konformaci (alosterický efekt), která změnila afinitu dalších podjednotek. Jsou tu i další vazebná místa (H^+ , CO_2 – alosterické ligandy měnící afinitu ke O_2).

B. Hemoglobin: allosteric effects



$\text{pO}_2 \uparrow$
 $\text{pCO}_2 \downarrow, \text{pH} \uparrow$
 $[\text{BPG}] \downarrow$

$\text{pO}_2 \downarrow$
 $\text{pCO}_2 \uparrow, \text{pH} \downarrow$
 $[\text{BPG}] \uparrow$



Formy Hb:
Alosterický efekt
navazování kyslíku

T-tensed
R-relaxed (větší
afinita)

Vlivy:

- pH
- Bohrův efekt: CO_2 snižuje afinitu
- BPG – bis fosfo glycerát – meziprodukt glykolýzy. Navázání uvolňuje O_2

Formy Hb:
Alosterický efekt
navazování kyslíku

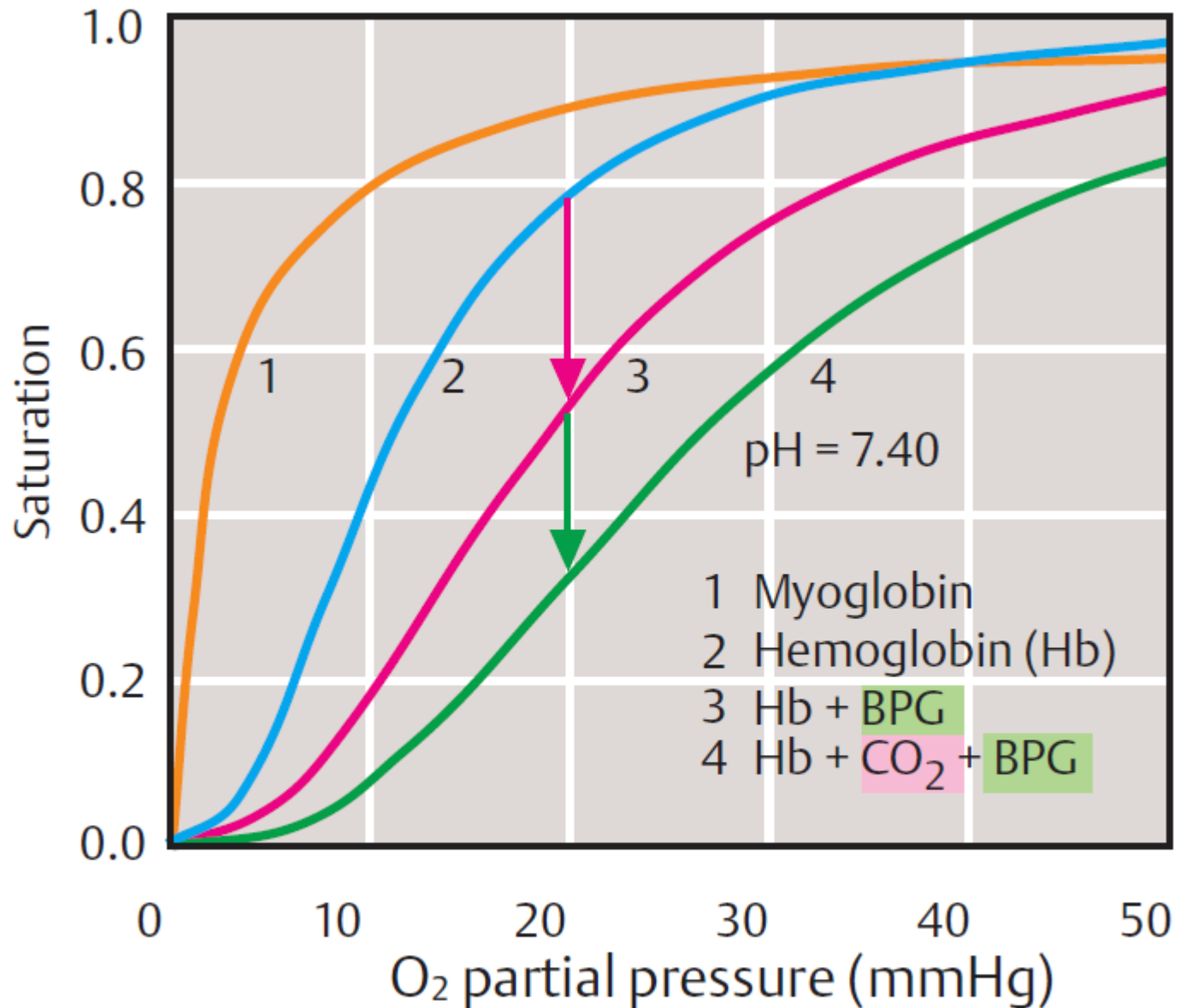
T-tensed
R-relaxed (větší
afinita)

Vlivy:

- pH

- Bohrův efekt: CO_2
snižuje afinitu

- BPG – bis fosfo
glycerát –
meziprodukt
glykolýzy. Navázání
uvolňuje O_2



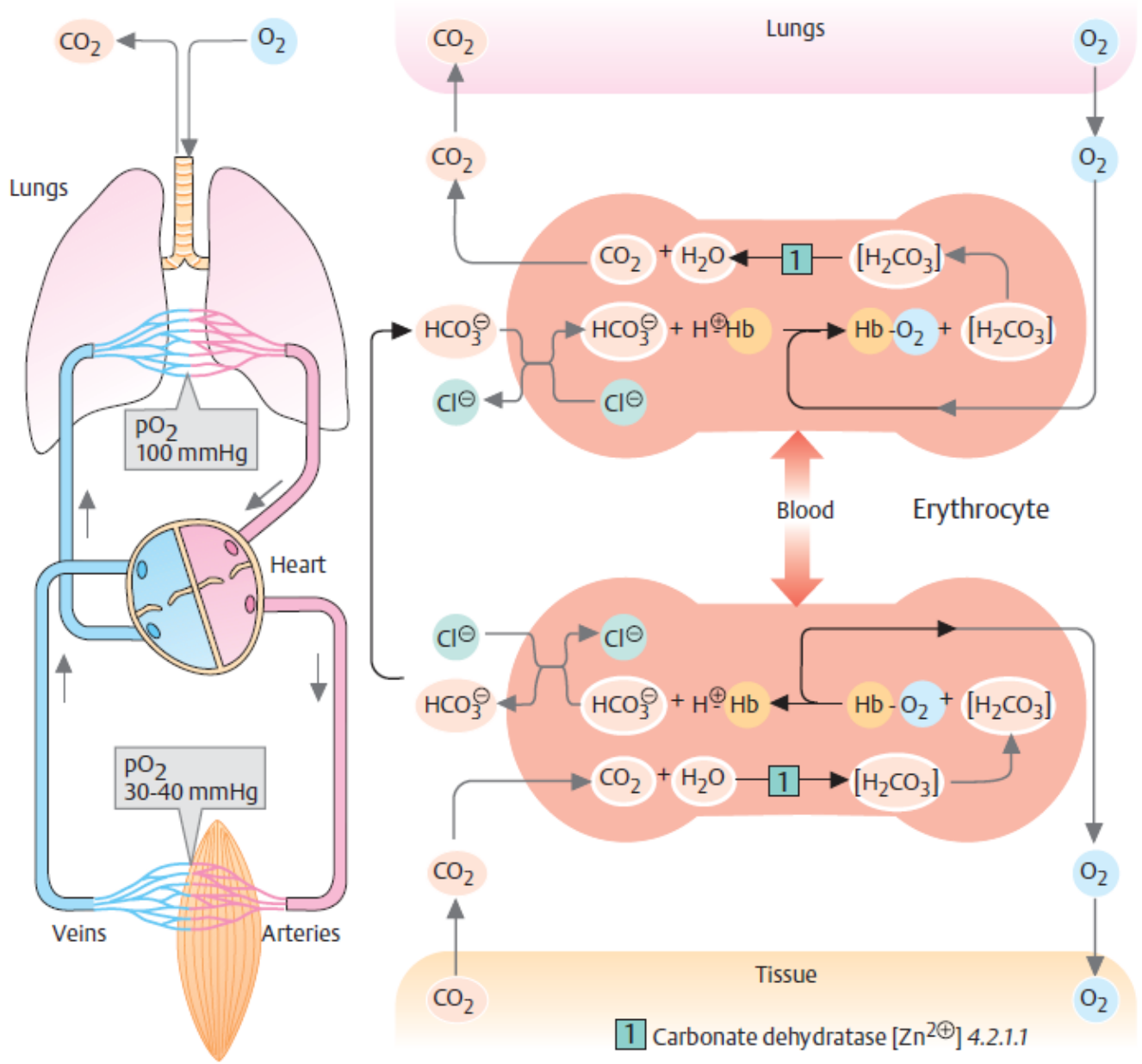
2. Saturation curves

D. Hemoglobin and CO₂ transport

- CO₂ je:
- přeměňován na uhličitán
 - vázán na Hb.

CO₂ a O₂ se vzájemně vytěsňují

Ery slouží k přenosu i přeměně CO₂



Proč sigmoidní křivka saturace Hb?

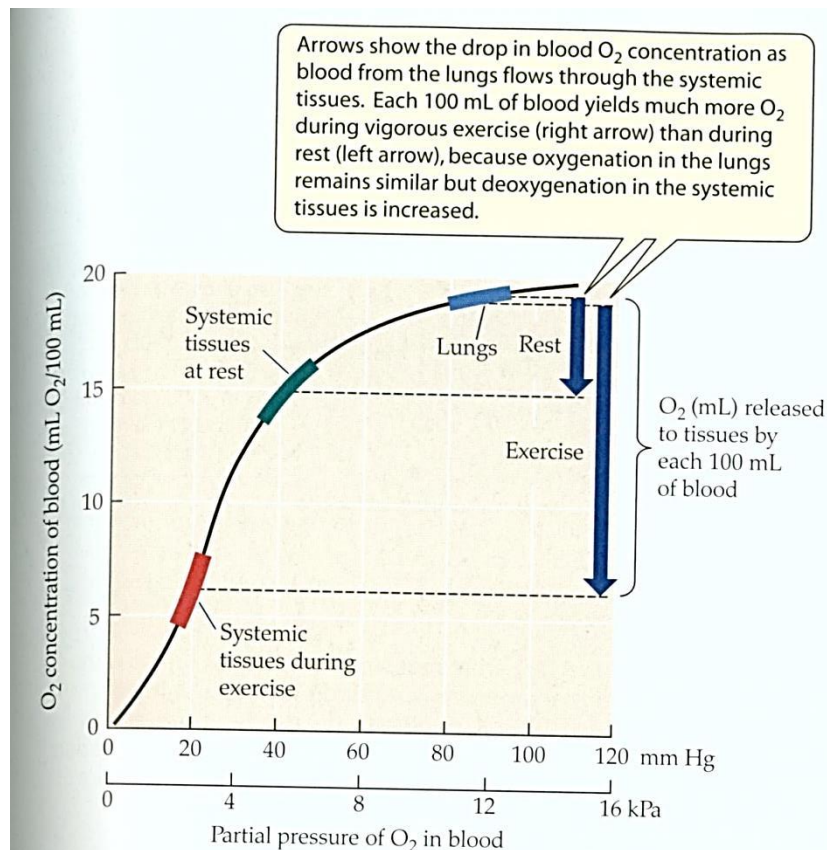


FIGURE 24.5 Oxygen delivery by human blood at rest and during vigorous exercise. The oxygen equilibrium curve shown is that for human arterial blood (see Figure 24.4b). The thickened, shaded areas on the curve show representative ranges of blood O_2 concentration and O_2 partial pressure in the lungs (blue), the systemic tissues during rest (green), and the systemic tissues during vigorous exercise (red). The vertical purple arrows to the right show how much O_2 is delivered to the tissues by each 100 mL of blood during rest and exercise. All values are semi-quantitative; the intent of this diagram is conceptual rather than literal. Tissue values are mixed venous blood values. Effects of pH and other variables of the blood-hemoglobin milieu are not included.

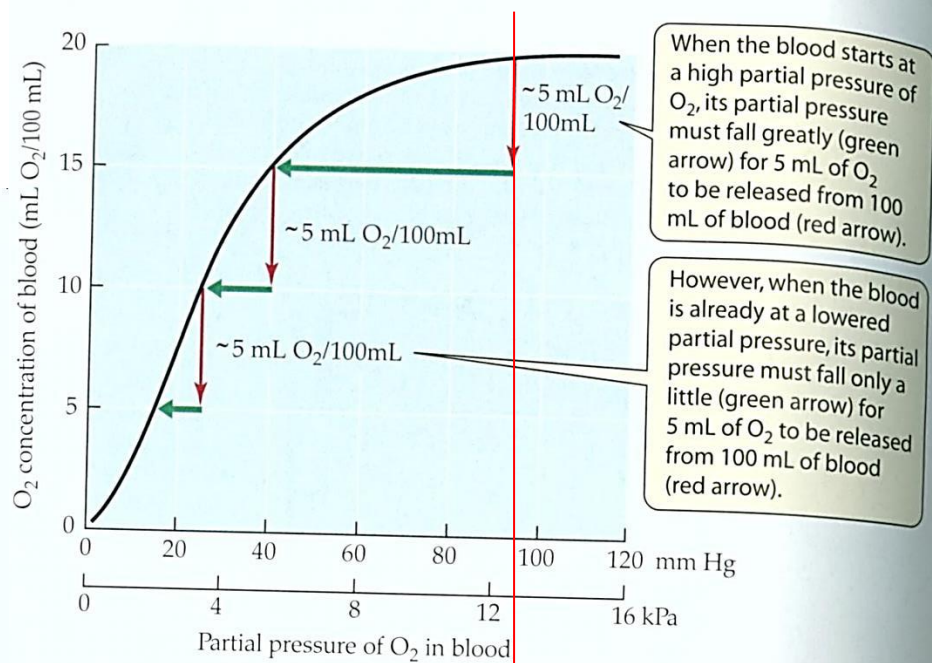


FIGURE 24.6 As the O_2 partial pressure of blood falls, less and less of a drop in partial pressure is required to cause unloading of 5 mL of O_2 from each 100 mL of blood. Each green horizontal arrow depicts the drop in O_2 partial pressure required to cause the unloading depicted by the red vertical arrow to its right. The oxygen equilibrium curve shown is that for human arterial blood (see Figure 24.4b).

Pracující sval dostane mnohem víc kyslíku než sval v klidu

Kolísající nabídka O2 ve vodě.

jak se vyrovnat s kolísající dostupností kyslíku:

1. zvětšit dýchací povrch
2. použít dýchací pigmenty s vyšší afinitou
3. zvýšit ventilační a cirkulační proudění

- Gastrophilus* – larva střecha
- Planorbis* – okružák
- Daphnia* – hrotnatka (perloočko)
- Biomphalaria* – okružák
- Chironomus* - pakomár

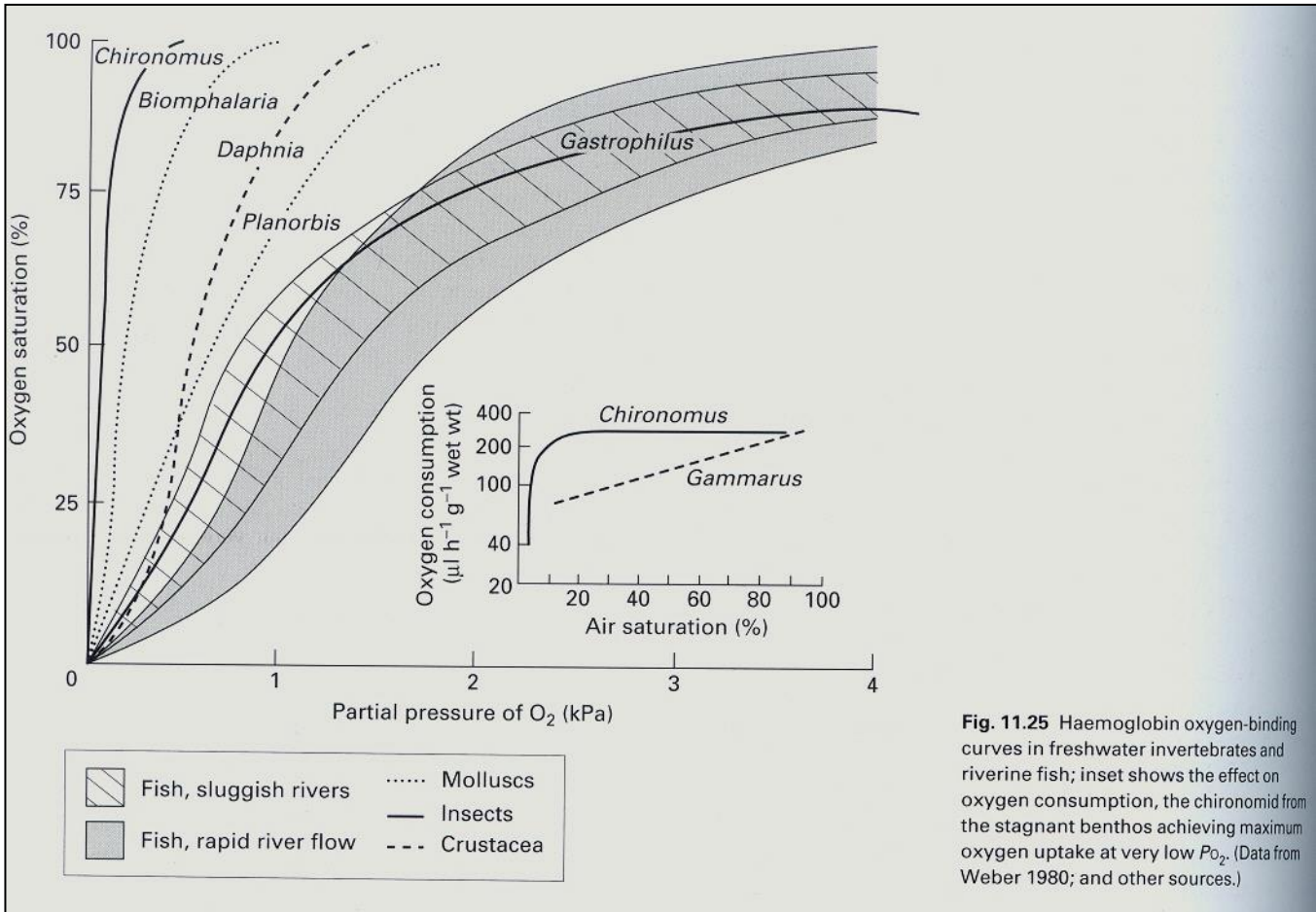


Fig. 11.25 Haemoglobin oxygen-binding curves in freshwater invertebrates and riverine fish; inset shows the effect on oxygen consumption, the chironomid from the stagnant benthos achieving maximum oxygen uptake at very low P_{O_2} . (Data from Weber 1980; and other sources.)

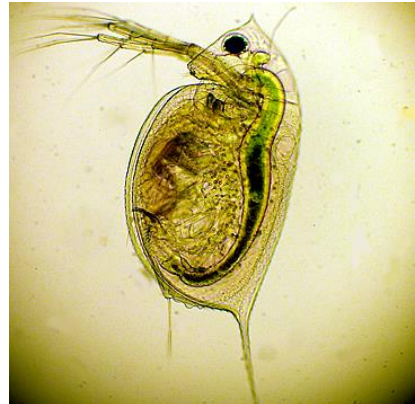
U mnoha bezobratlých jsou disociační křivky položeny hodně vlevo a strmě tedy stoupají – afinita hemoglobinu mlže *Phacoides* nebo larvy *Chironomus* je velmi vysoká. I zde je vliv pH a teploty. V životě se tyto druhy setkávají s obdobími velmi nízkých koncentrací O₂. Pokud jsou chováni v prostředí s nízkým O₂, generují mnohem více hemoglobinu - např. korýšek *Daphnia*.

Často jsou v různých tělních kompartmentech pigmenty dva a musejí spolupracovat. Měkkýš *Cryptochiton* má hemocyanin v krvi a myoglobin ve svalech. Podobně jako u obratlovců je i afinita myoglobinu ve svalech vyšší než krevního barviva – zde hemocyaninu.

p₅₀ – parc tlak poloviční nasycenosti

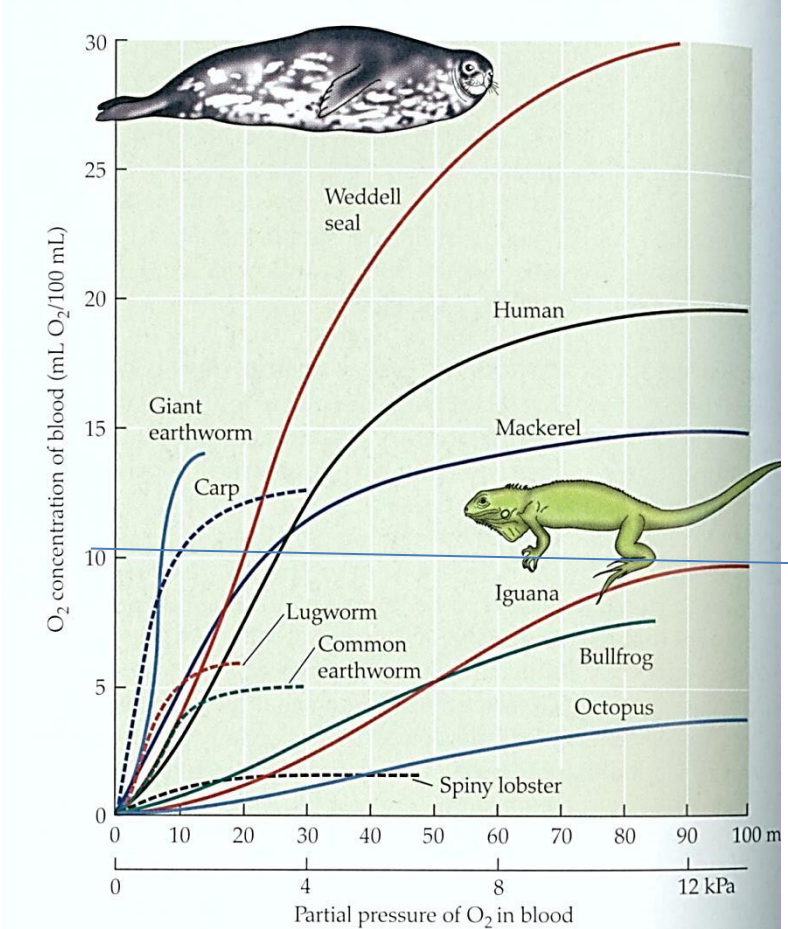


Chironomus



Daphnia

p₅₀



Aklimace na hypoxii díky respiračním pigmentům

Daphnia (perloočka) v hypoxii produkuje HIF a ten vede k jinému složení pigmentů. Nová mRNA se objeví v řádu minut, a hemoglobin s jiným poměrem podjednotek a vyšší afinitou se objeví za 18 h. P_{50} klesá (afinita roste) a koncentrace Hb rovněž. S Hb zčervená.

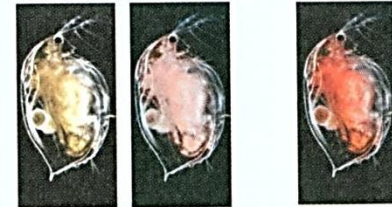
Modří krabi za této situace zvednou koncentraci Cu^{2+} v krvi. Ten stáhnou z kutikuly a afinita hemocyaninu stoupne.



Daphnia

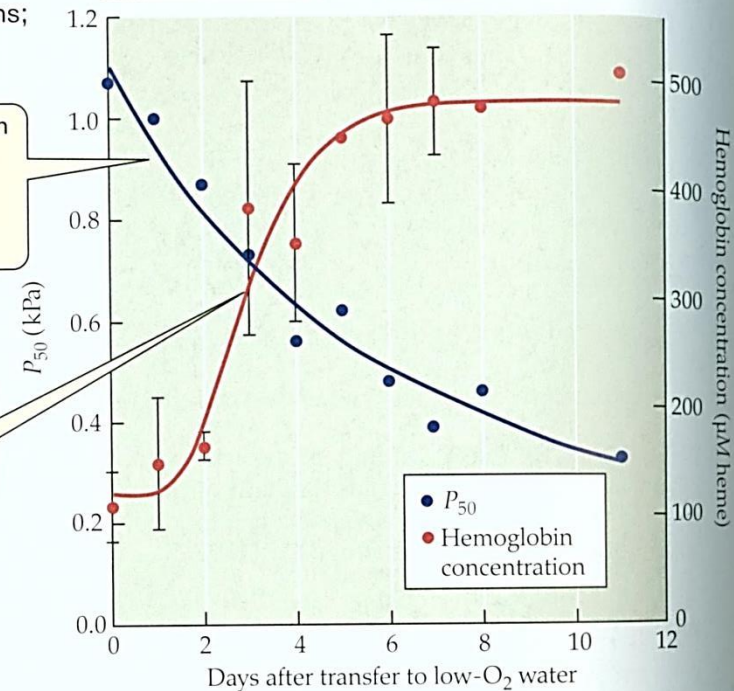


poor water, their O_2 transport
 gene expression The water
 er and were transferred at time 0
 15% as high as in well-aerated
 emoglobin were then monitored
 otographs. Symbols are means;
 al. 2004; photos courtesy of



The O_2 affinity of hemoglobin dramatically rises (P_{50} falls) because of synthesis of new molecular forms while simultaneously...

...the total concentration of hemoglobin in the blood sharply increases to a new plateau.



nature of the
 se of the low
 t only in the
 advantages

