

# SROVNÁVACÍ FYZIOLOGIE OBRATLOVCŮ

(Podpořeno FRVŠ 1555/2009)

E-mail: [jipa@sci.muni.cz](mailto:jipa@sci.muni.cz)  
Tel: 532 146 223

# 1. ÚVOD

## VNĚJŠÍ a VNITŘNÍ PROSTŘEDÍ

Vnější prostředí:

### atmosféra

procentuální zastoupení jednotlivých plynů

barometrický tlak (poměrný tlak jednotlivých plynů je konstantní)

teplota, záření

### voda

salinita (osmomolarita), iontové složení,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$

obsah rozpuštěných plynů, zejména  $\text{O}_2$  a  $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \leftrightarrow \text{H}^+ + \text{HCO}_3^-$

(voda je přirozeně slabě alkalická, je však pufrovaná  $\text{H}^+$  ionty za vzniku  $\text{HCO}_3^-$ )

teplota

hydrostatický tlak

koncentrace molekul => koncentrační gradienty, rychlosť chem. reakcií

teplota => rychlosť chemických reakcií a tekutost lipidů (stabilita membrán)

tlak => mechanický stres

proudění ~ tepelná i látková výměna

záření ~ chemické reakce

**Vnitřní prostředí:**

**Extracelulární (mezibuněčné) x Intracelulární (uvnitř buněk)**

**Všichni obratlovci aktivně (dynamická rovnováha) regulují parametry svého vnitřního prostředí a zachovávají ho tak prakticky konstantní. Toto udržování stabilního vnitřního prostředí se nazývá homeostáza. Nejpozději vyvinutí živočichové, jako jsou savci a ptáci, regulují homeostázi nejdokonaleji (nejkomplikovaněji).**

# Homeostáza

nemusí být ale přesně regulována pouze fyziologickými mechanismy, ale i vnějším prostředím.

*Např. některé ryby žijící v ledovém oceánu antarktidy mají stejnou teplotu těla jako okolní voda (-1,9 °C). Jak teplota vody, tak jejich těl se nemění v průběhu roku o více jak 1 °C, což je srovnatelné či i méně než teplota lidského těla v průběhu dne.*

Zachovat stabilní všechny parametry nemusí být u různých druhů stejně důležité, např. teplota.

Vedle homeostáze existuje ještě enantiostasis, což je stav kdy je určitá funkce zachována změnou několika fyziologických proměných.

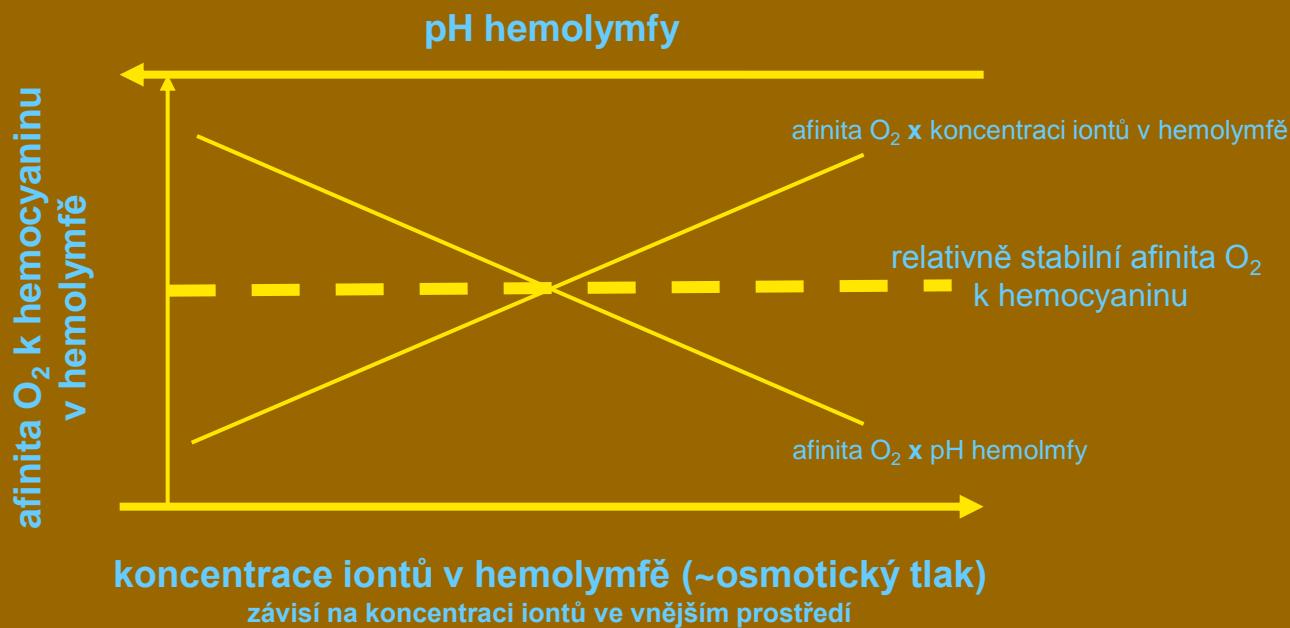
## Enantiostasis

zachování metabolických a fyziologických funkcí při změně vnějších podmínek



## Příklad enantiostasis – přenos kyslíku u *Callinectes sapidus*

Některí krabi při přenosu z mořské vody do bracké sníží koncentraci iontů a osmotický tlak svých tělních tekutin, tím se zvýší hladina amoniaku a tím pádem i pH jeho hemolymfy. A ačkoliv za nízké koncentrace solí v hemolymfě jejich respirační barvivo (hemocyanin) má nižší afinitu ke kyslíku, tak vyšší pH tuto afinitu zvyšuje a celkově tak zůstane úroveň transportu kyslíku hemolymfou během přenosu z mořské vody do bracké nezměněna.



# ADAPTACE

## Adaptace – evoluční adaptace

- > výsledkem jsou možnosti fyziologické adaptace, rozsah (plasticita) tolerance a rezistence
  - > cílem pak přežít a mít potomky (fitness)
  - > jednotlivé vlastnosti nemusí vždy vypadat jako nejlepší řešení, je třeba zachovat jejich celkovou souhru
  - > všichni obratlovci jsou relativně velcí živočichové (většina v dospělosti > 10g), z toho plyne i jejich značná strukturní složitost a nutnost kvalitního řízení
    - neuroendokrinní systém s centrální jednotkou (integrace vnějších a vnitřních signálů)
- (nejmenší obratlovci – ~ 7-8mm, ≤ 1mg)



## *Užívané předpony*

poikilo –, veličina se mění

homeo -, veličina se nemění

Př. s tělní teplotou: V obou případech se může uplatňovat jak regulace (aktivně řízeno organismem), tak přizpůsobení vnějšímu prostředí. Člověk je homeotermní s termoregulací, ryby antarktických vod jsou homeotermní přizpůsobením se danému prostředí. Tyto předpony tedy nevypovídají o fyziologické regulaci dané veličiny. Člověk je však endotermní a většina ryb ektotermní.

ekto -, vnější

ento -, vnitřní

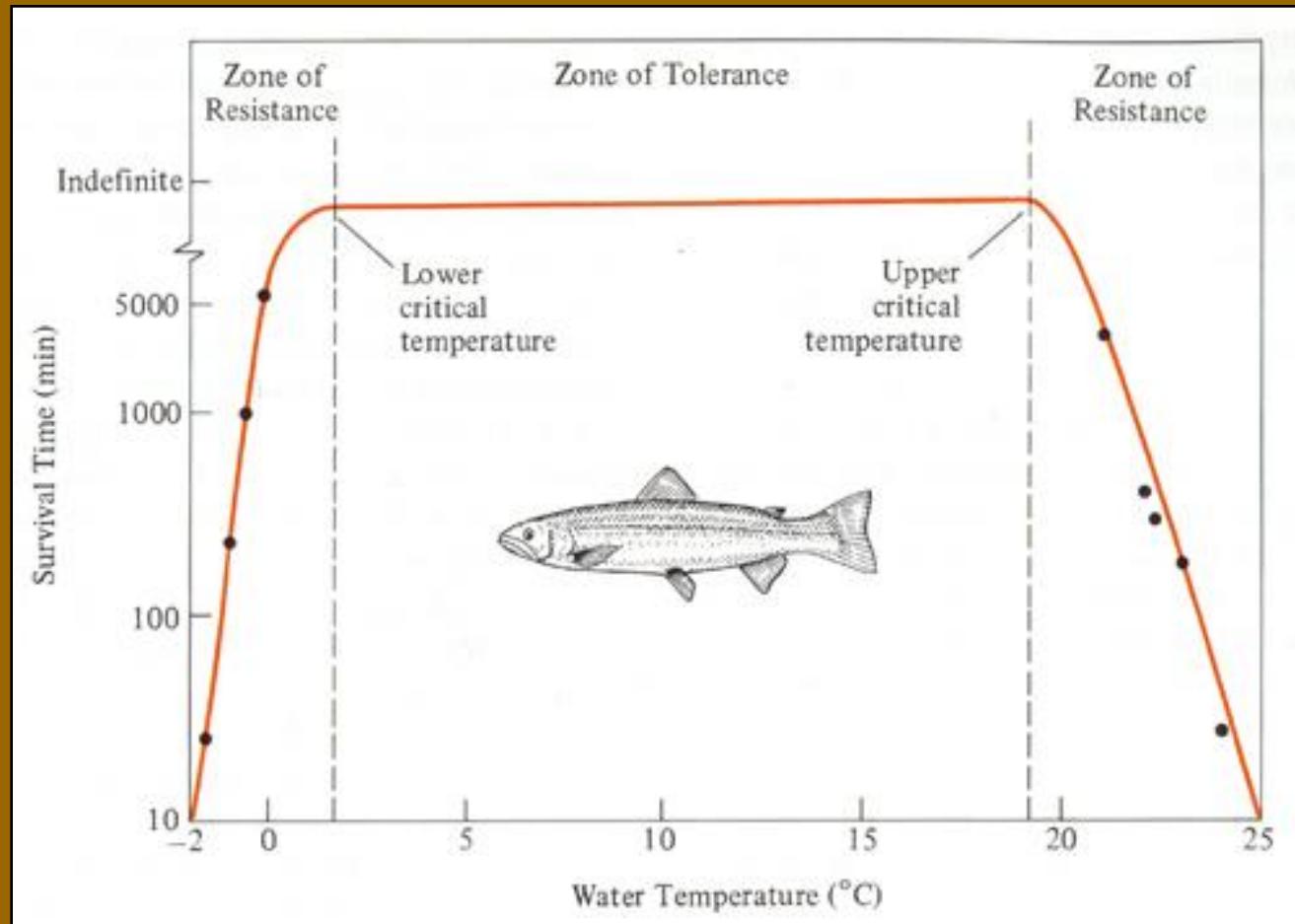
eury -, široká míra tolerance pro danou veličinu

steno -, úzká míra tolerance pro danou veličinu

## Tolerance x Rezistence

tolerance - rozpětí parametrů prostředí, kdy organismus přežívá

rezistence – rozpětí parametru prostředí mezi dolní a horní hranicí tolerance  
a okamžitou smrtí jedince

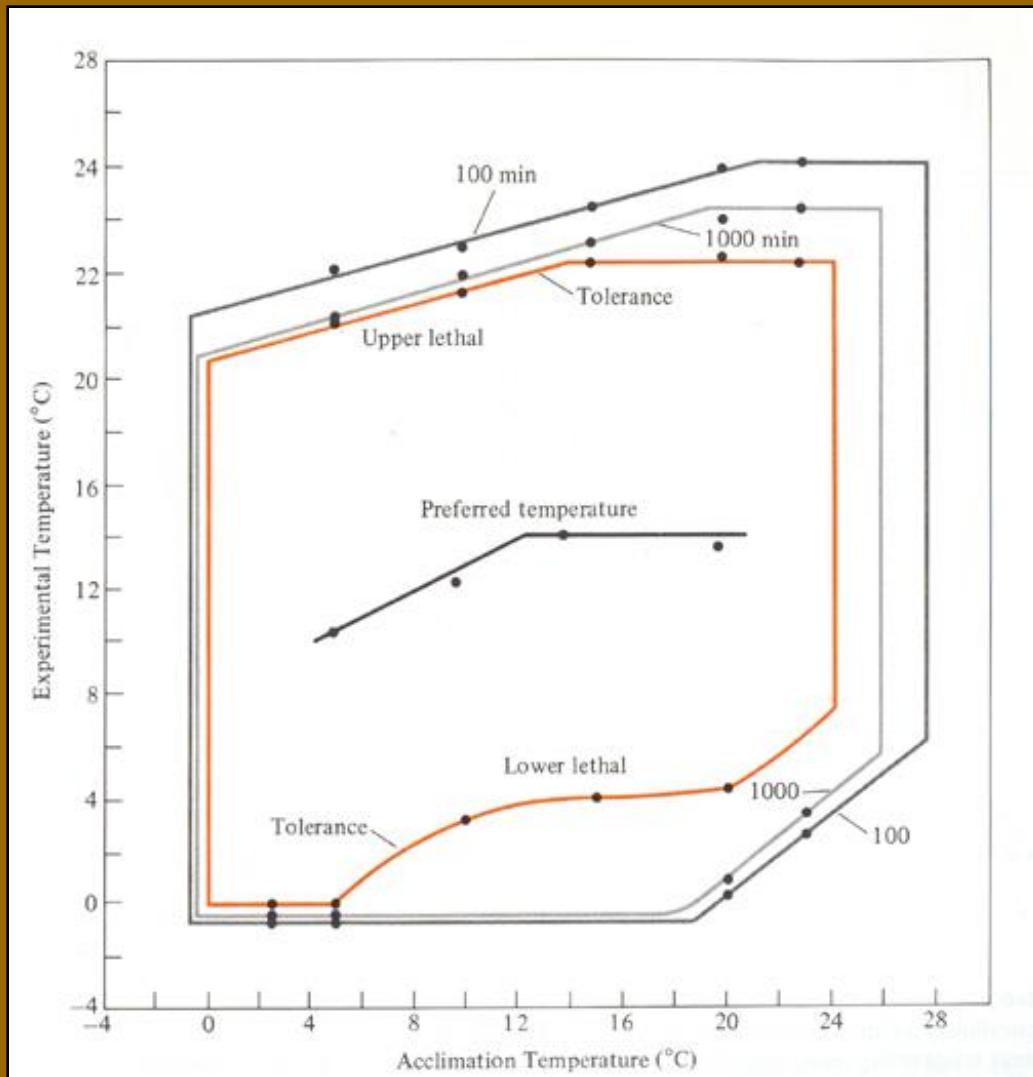


Př. : Tolerance a rezistence pstruha na teplotu vody

## Fyziologická adaptace – aklimatizace (+ aklimace)

**Aklimatizace** – posunutí hranic tolerance, např. v důsledku sezónních změn

**Aklimace** – aklimatizace v kontrolovaných laboratorních podmínkách (často změna jen jednoho parametru)



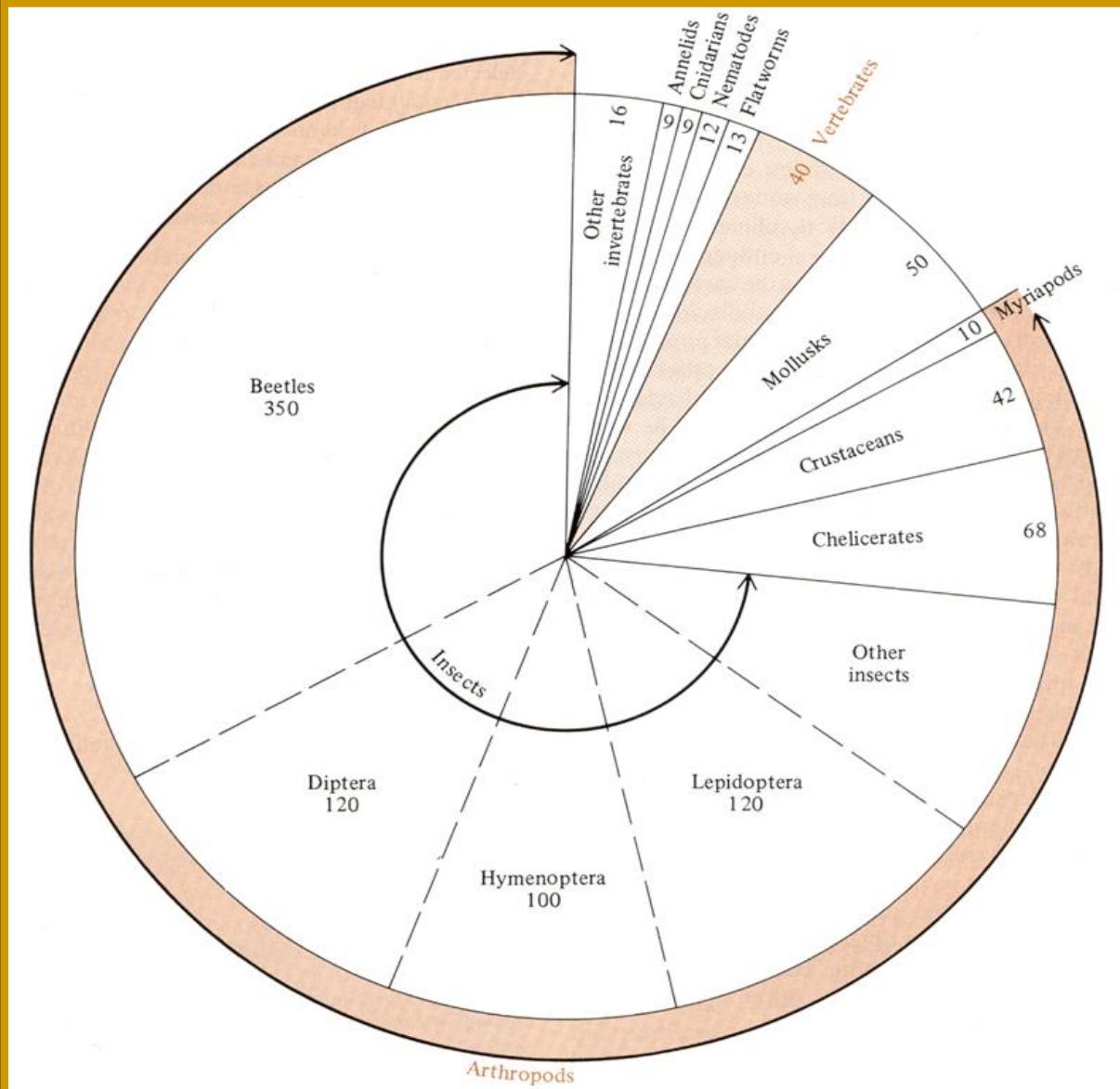
Př.: Polygon teplotní tolerance pstruha aklimovaného na různou teplotu v rozsahu 0 – 24°C.

# Srovnání počtu druhů u jednotlivých živočišných skupin (v tisících)

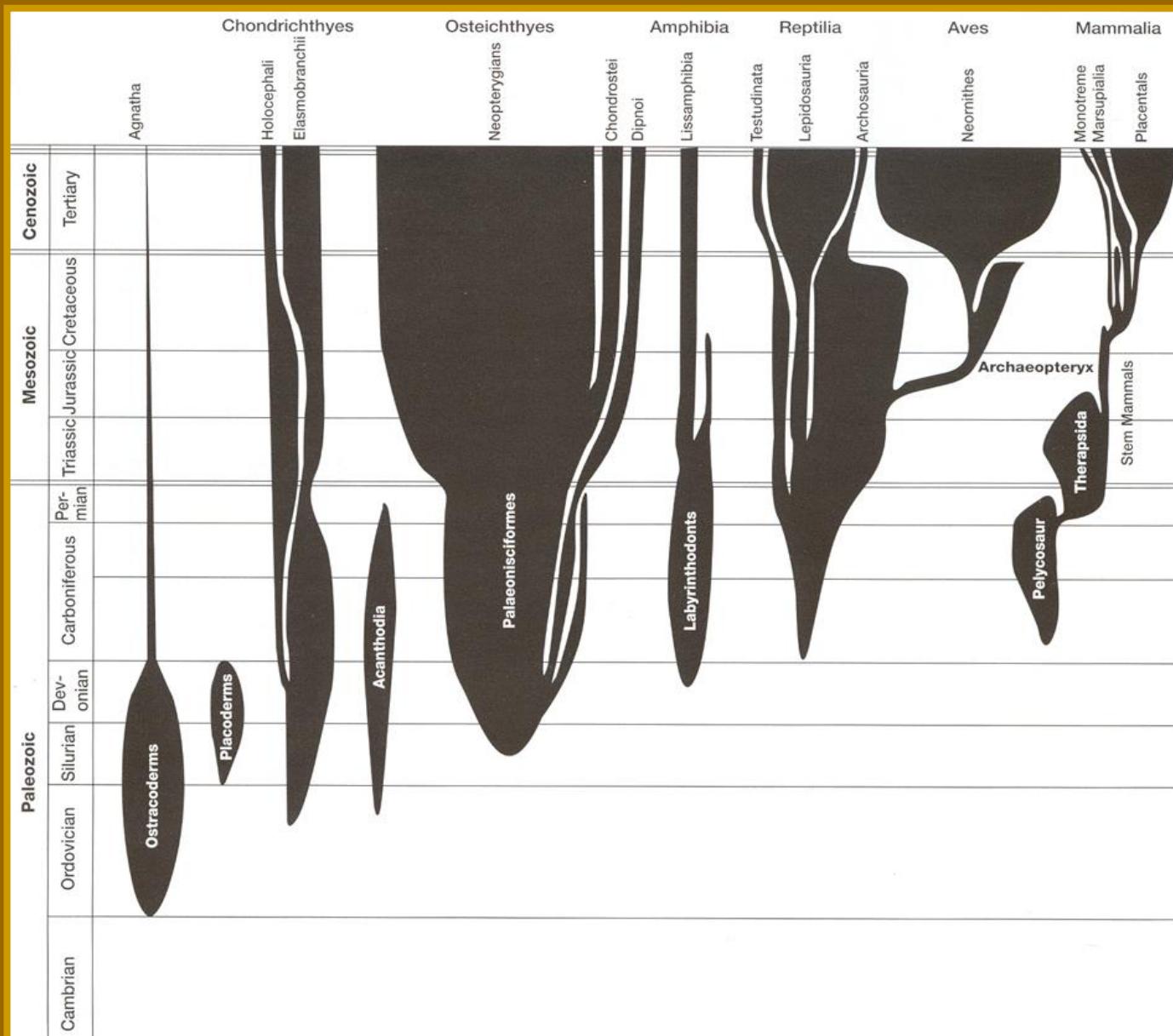
Obratlovci – 3,7%

Bezobratlí – 96,3%

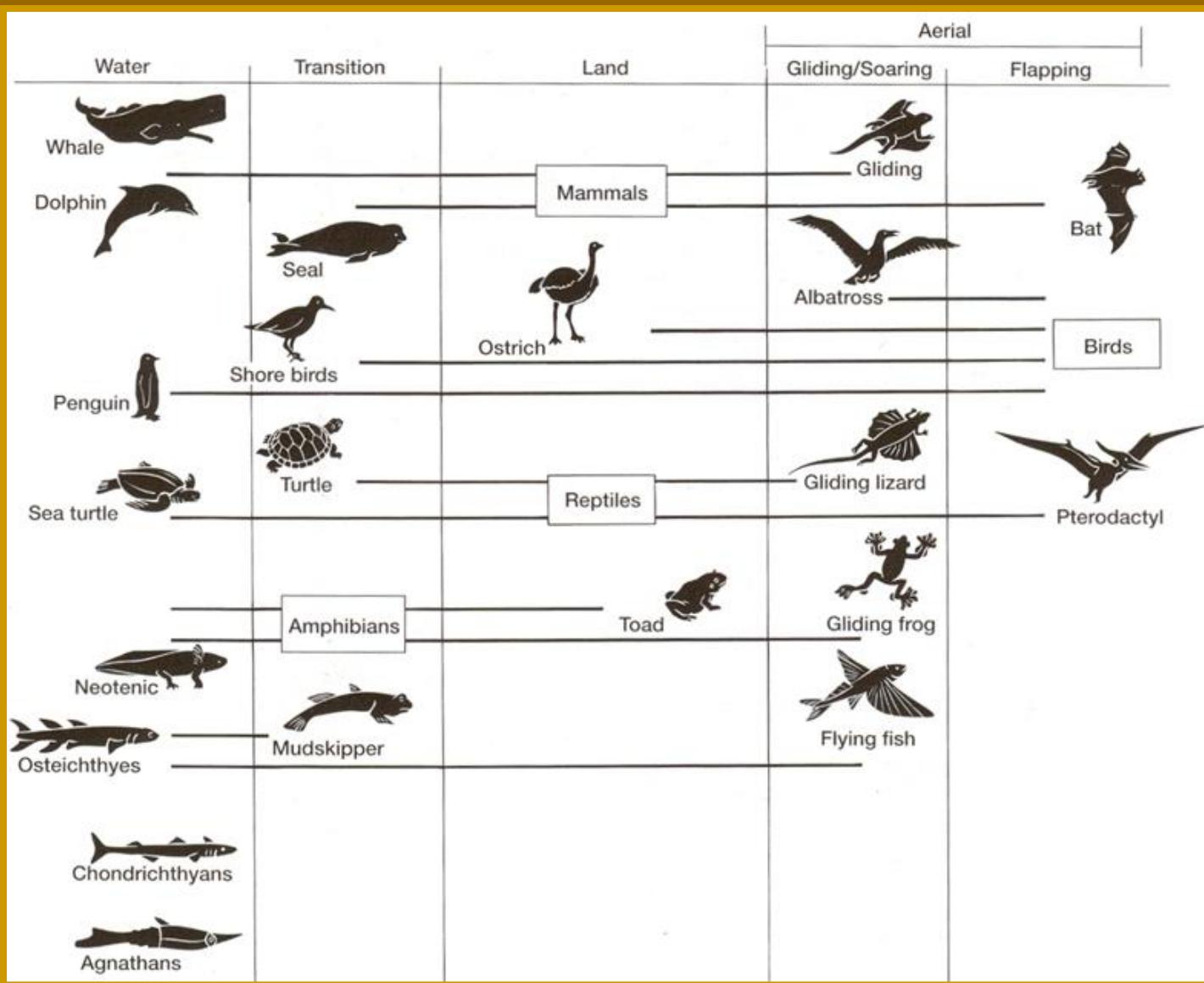
Členovci – 86%



# Fylogenetická četnost jednotlivých skupin obratlovců



# Convergence tvarů u obratlovců



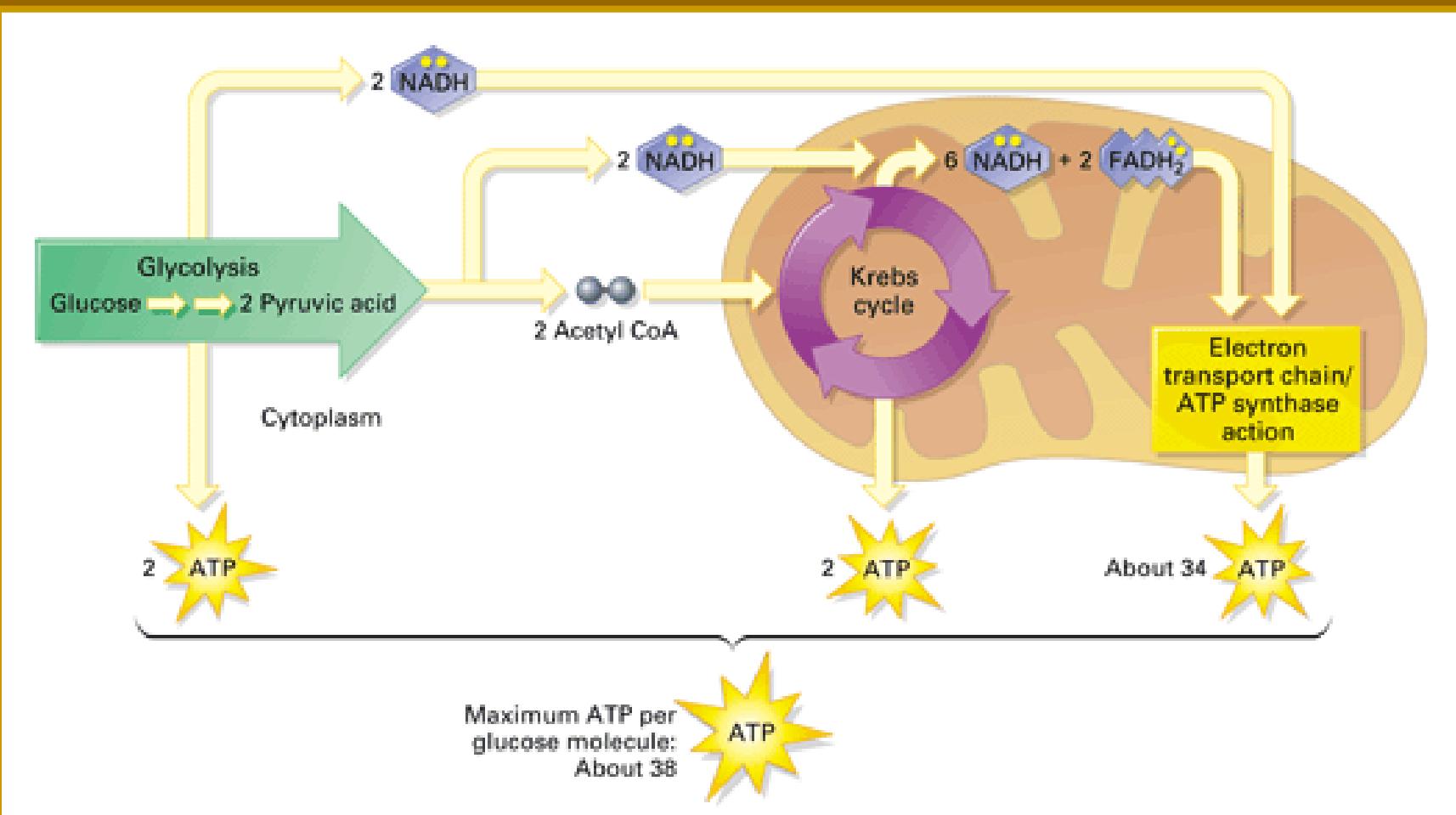
## 2. ENERGETIKA & METABOLIZMUS

- soustavný tok energie, zajišťující dostatek univerzálního energetického přenašeče a donoru – ATP využívaném v celkovém metabolismu  
=> zajištění membránových gradientů ( $\text{Na}^+/\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$  pumpy), pohybu, metabolismu proteinů, sacharidů, lipidů,... + *produkce tepla*
- část chemické energie je uchovávána také v ADP, AMP a creatín fosfátu
- metabolismus všech obratlovců je závislý na kyslíku a chemické energii získané oxidací vhodných substrátů - aerobní metabolismus.

Aerobním metabolismem je vytvářeno 95 % ATP (*mitochondrie*)

Anaerobní metabolismu tvoří jen 5% ATP (*v cytoplasmě buněk*)

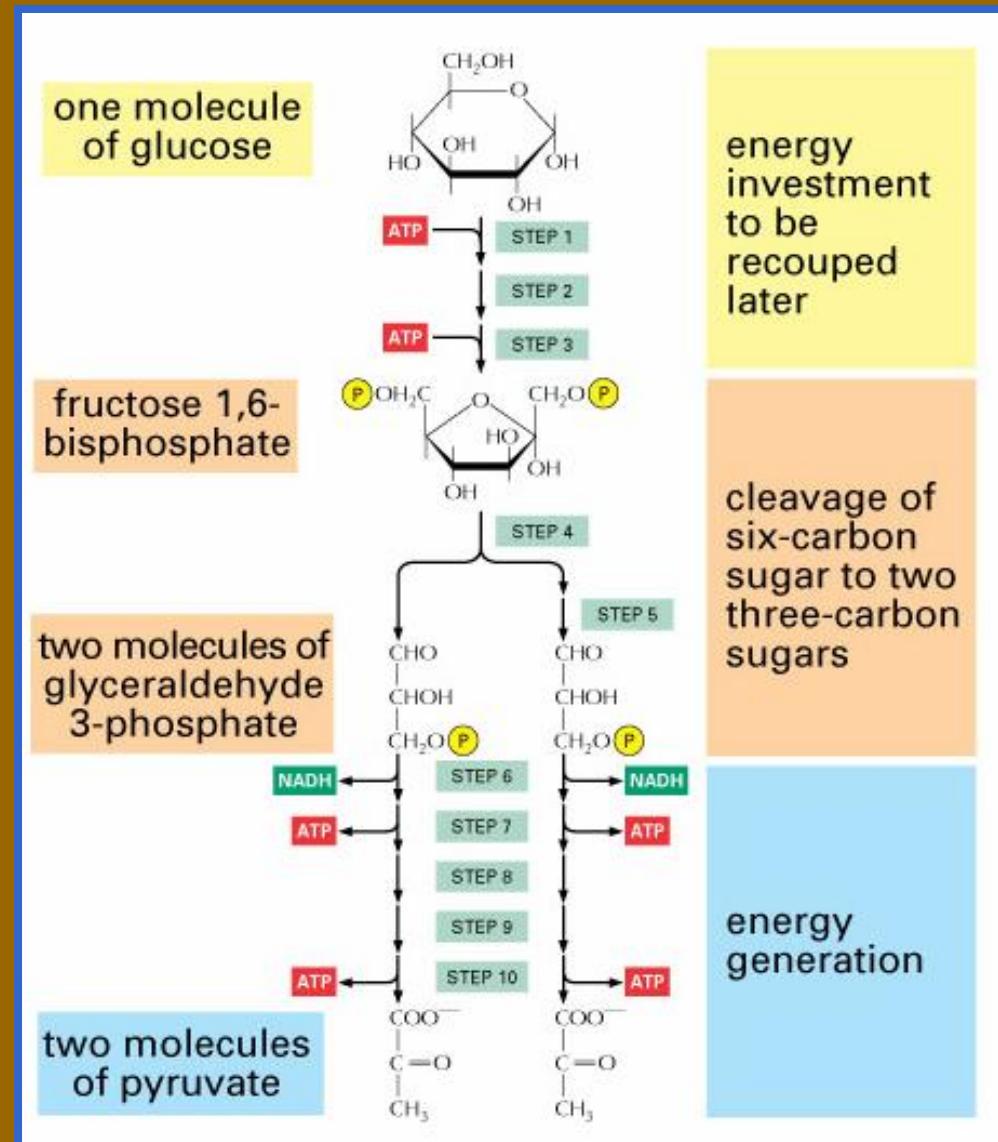
# Základní schéma energetického metabolismu buňky (AEROBNÍHO)



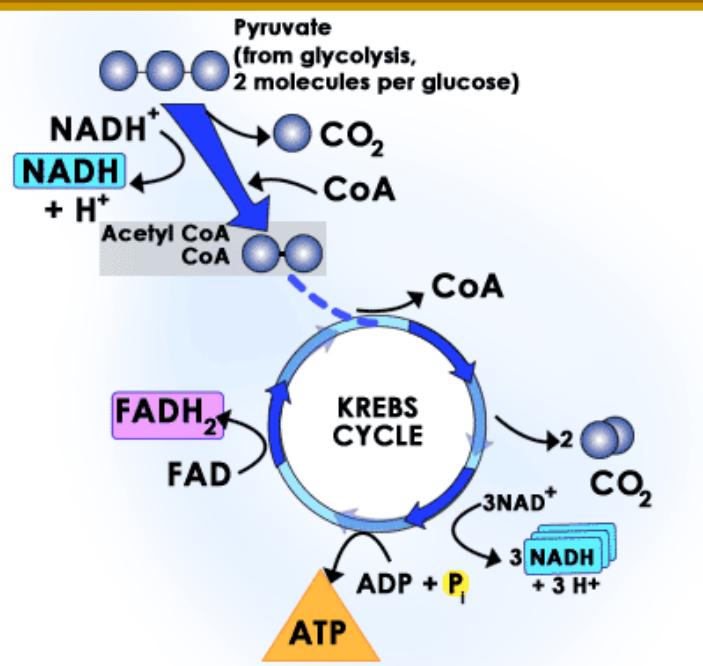
# GLYKOLÝZA

(Embden-Meyerhofova dráha)

- ❖ substrát glukóza
- ❖ produkt pyruvát (~> laktát)  
(laktát inhibuje glykolýzu)
- ❖ nespotřebovává se kyslík  
=> anaerobní proces  
neprodukuje se  $\text{CO}_2$   
(Krebsův cyklus)

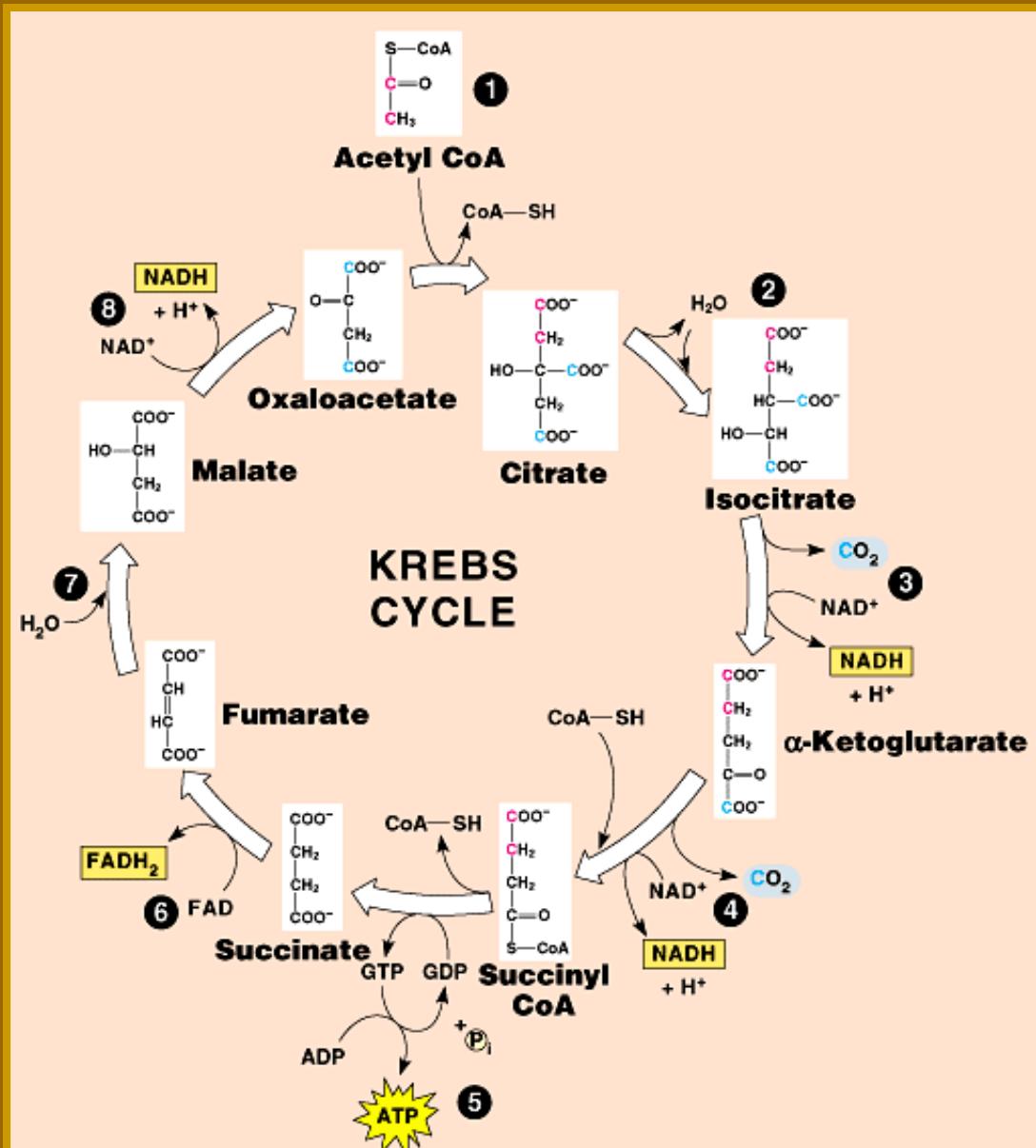


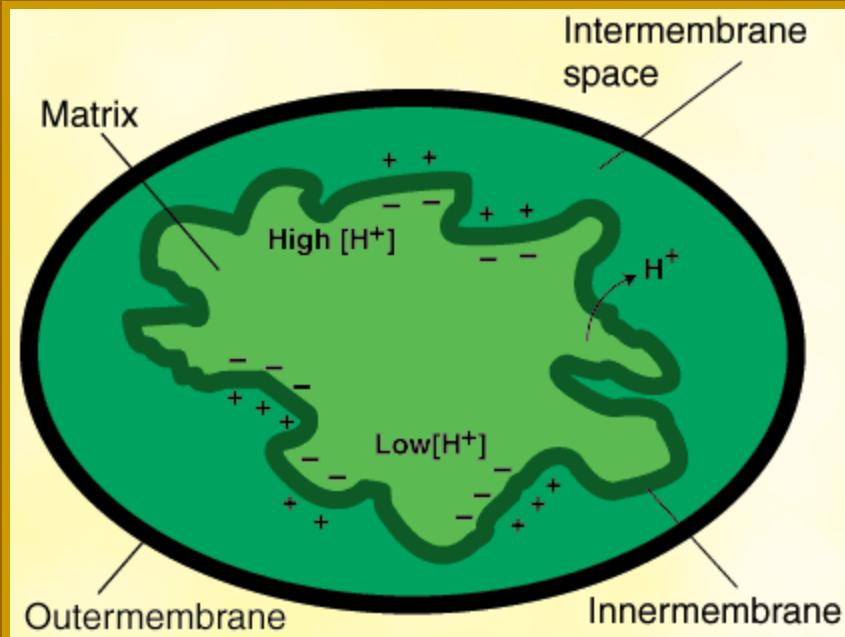
$$1 \text{xglukóza} + 2 \text{xATP} \Rightarrow 2 \text{xpyruvát (laktát)} + 4 \text{xATP} + 2 \text{xNADH} + 2 \text{xH}^+ (-2 \text{x NADH} + 2 \text{x H}^+)$$



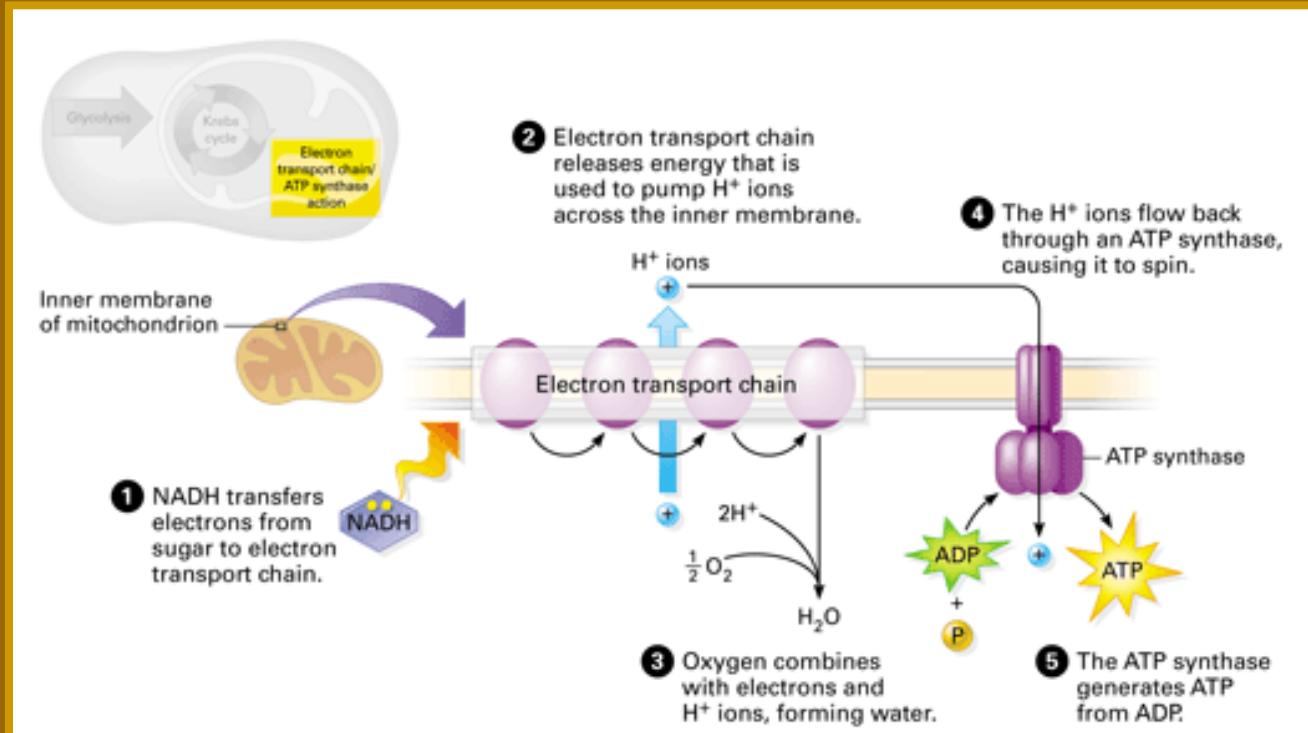
## Krebsův (citrátový) cyklus

1xATP + 3xNADH + 1xFADH





❖ **Krebs. cyklus => dostatek NADH a FADH pro tvorbu protonového gradientu v mitochondriích jako pohonu ATPsyntetáz**



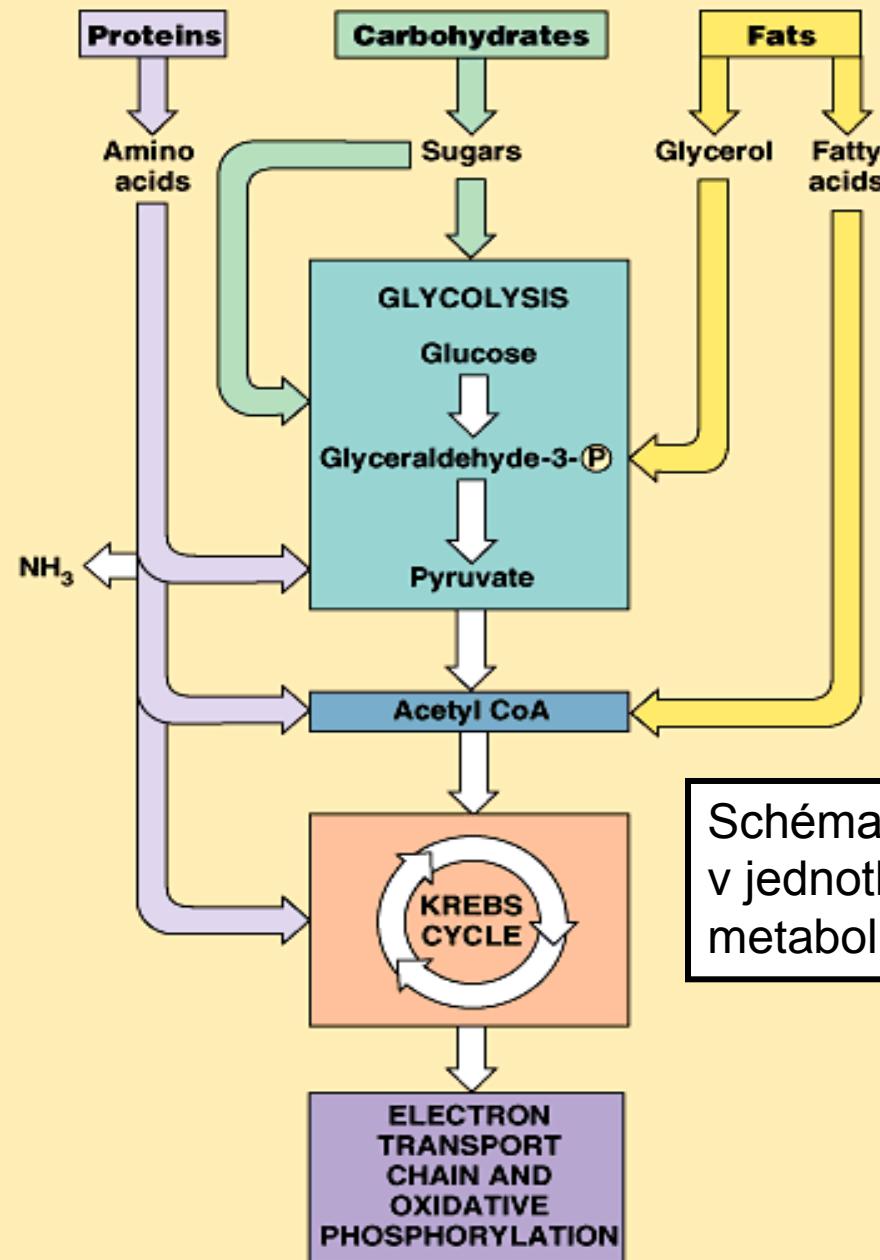


Schéma zapojení proteinů a lipidů v jednotlivých krocích energetického metabolismu

# Lipidy jako substrát pro energetický metabolismus

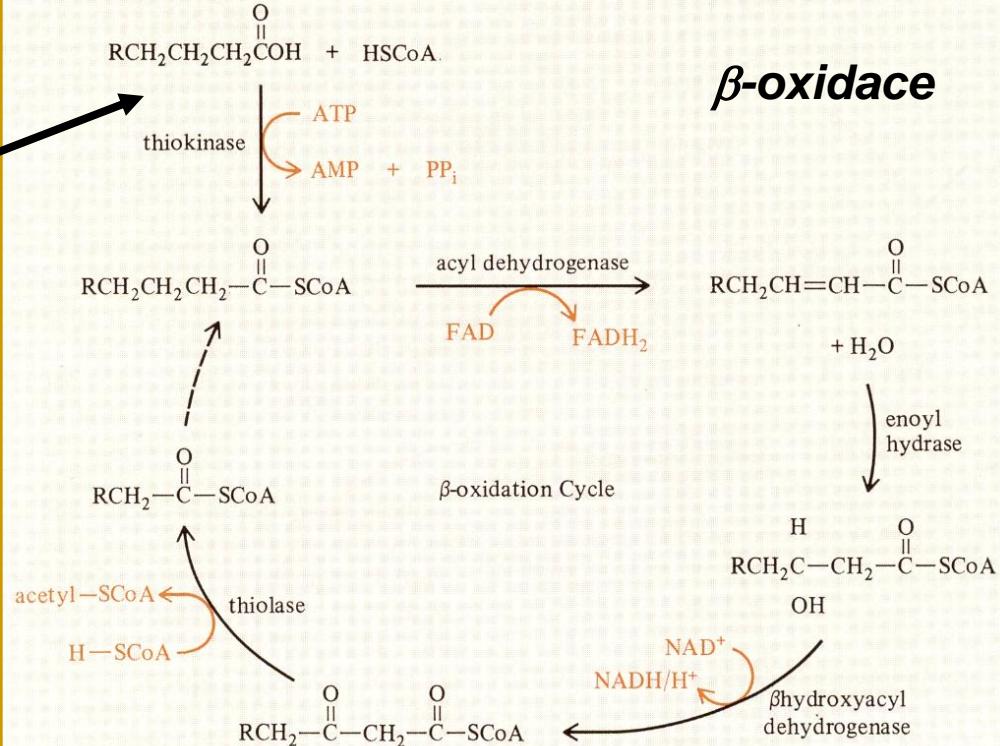
triglyceridy

glycerol

mastné kyseliny

glykolýza

**$\beta$ -oxidace**



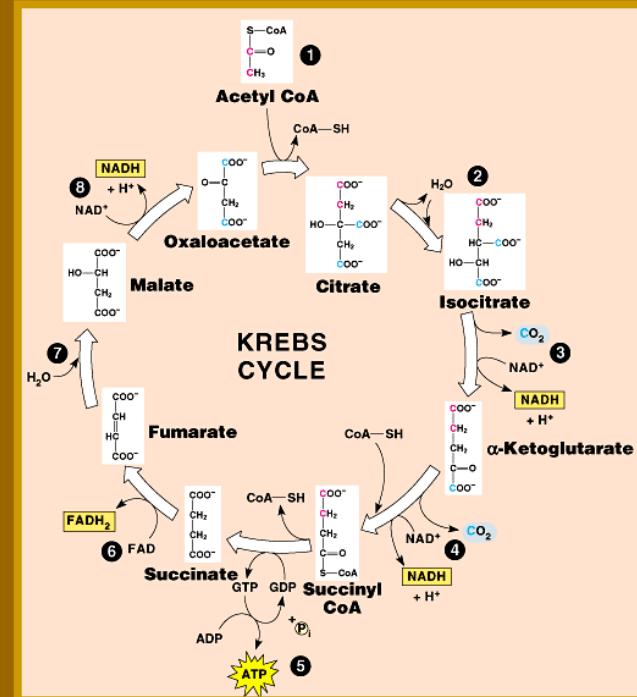
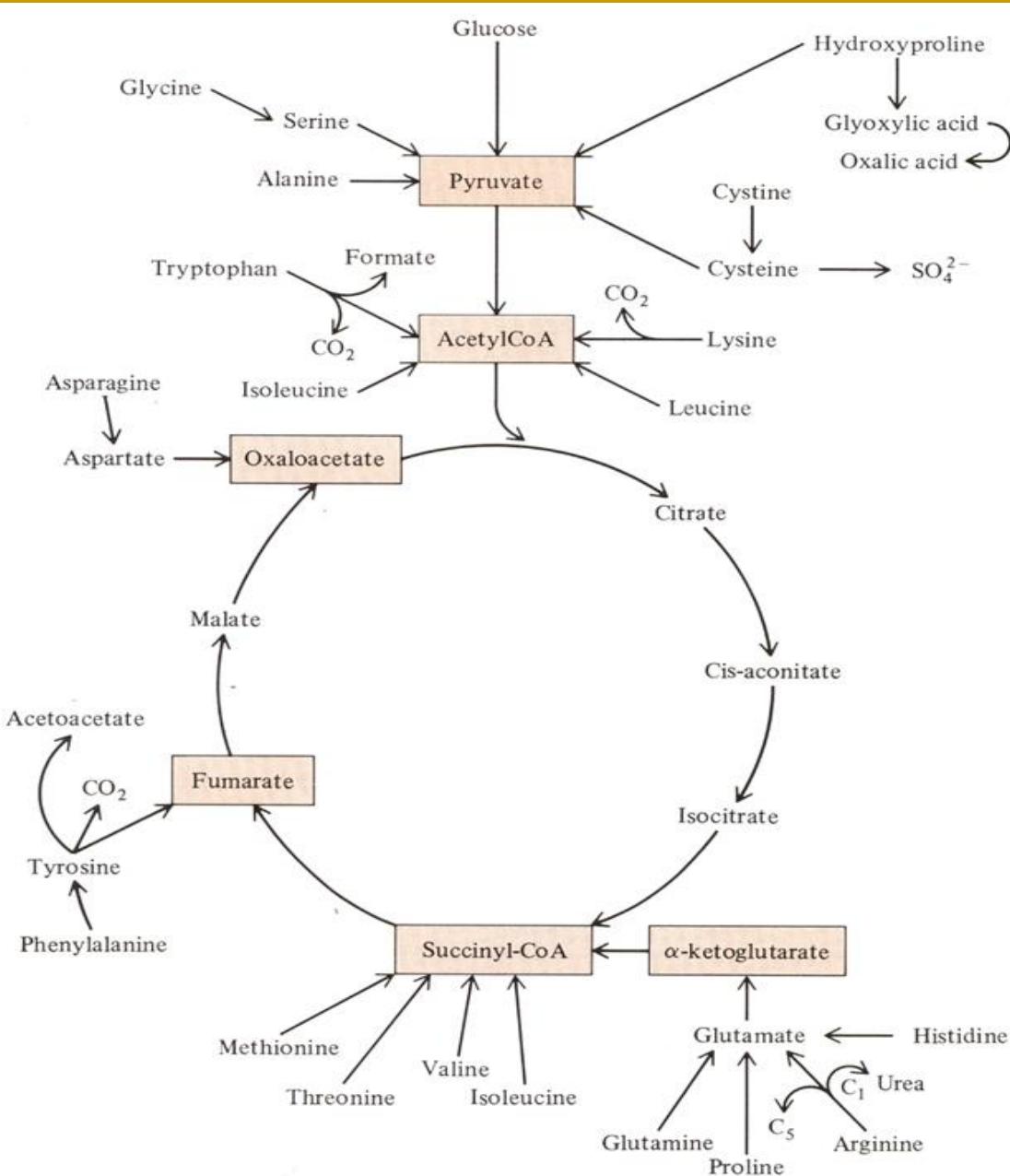
$\beta$ -oxidation of Palmitic Acid ( $\text{CH}_2$ )<sub>15</sub> COOH; 7 turns of cycle

palmitic acid	$\xrightarrow{\quad}$	palmitoyl-SCoA	$-1\text{ATP}, -1\text{PP}_i$
7 FADH <sub>2</sub> + 7 NADH/H <sup>+</sup> + 7 O <sub>2</sub>	$\xrightarrow{\quad}$	7FAD + 7NAD + 14H <sub>2</sub> O	+ 35 ATP
8 acetyl-SCoA + 16 O <sub>2</sub>	$\xrightarrow{\quad}$	16CO <sub>2</sub> + 16 H <sub>2</sub> O	+ 96 ATP

palmitic acid + 23 O <sub>2</sub> + 129 ADP	$\xrightarrow{\quad}$	16CO <sub>2</sub> + 16 H <sub>2</sub> O + 129 ATP	$\Delta G^\circ = -5851$
palmitic acid + 23 O <sub>2</sub>	$\xrightarrow{\quad}$	16CO <sub>2</sub> + 16 H <sub>2</sub> O	$\Delta G^\circ = -9791$

**$\beta$ -oxidace probíhá v mitochondriích,  
vazba na děje elektornového transportu  
na mitochondriální membráně**

# Aminokyseliny (proteiny) jako substrát pro energetický metabolismus



	Intermediates	Products	ATP
ALANINE	Pyruvate NADH/H <sup>+</sup> NH <sub>3</sub>	CO <sub>2</sub> $\frac{1}{2}$ urea	18 3 $-\frac{2}{2}$ $\frac{19}{19}$
TRYPTOPHAN	Alanine Acetyl-CoA NH <sub>3</sub>	Formate CO <sub>2</sub> , $\frac{1}{2}$ urea CO <sub>2</sub> $\frac{1}{2}$ urea	0 19 30 $-\frac{2}{2}$ $\frac{47}{47}$
CYSTEINE		SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> CO <sub>2</sub> $\frac{1}{2}$ urea	1 18 $-\frac{2}{2}$ $\frac{17}{17}$
MEAT PROTEIN	Amino acids	4.11 CO <sub>2</sub> 0.70 urea 0.034 SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	

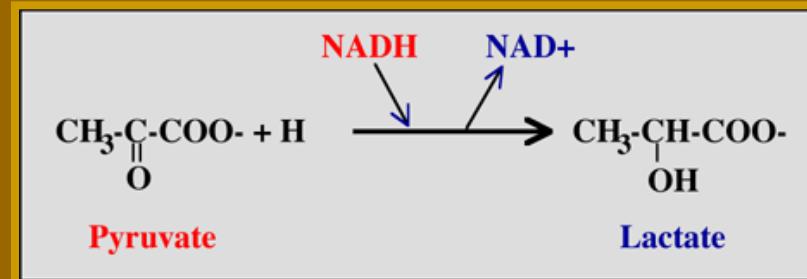
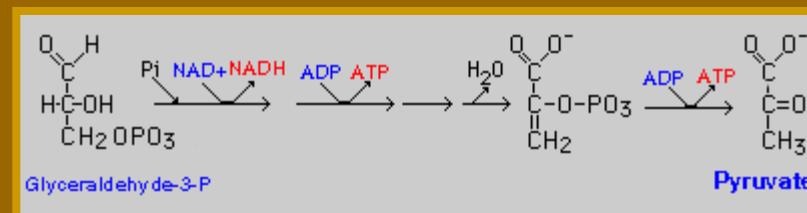
## ANAEROBNÍ METABOLIZMUS

Nedostatek kyslíku: hypoxie ---> anoxie

(nejen nedostatek v prostředí, ale i v tkáních např. v důsledku větší spotřeby kyslíku při zvýšené námaze)  
=> alternativní metabolické dráhy

**Samotná glykolýza je nejvýznamnější dráha anaerobní syntézy ATP u obratlovců**

- neodbouraný pyruvát je snadno přeměněn na laktát, vysoká koncentrace laktátu způsobuje akumulaci pyruvátu a tím zastavení glykolýzy.

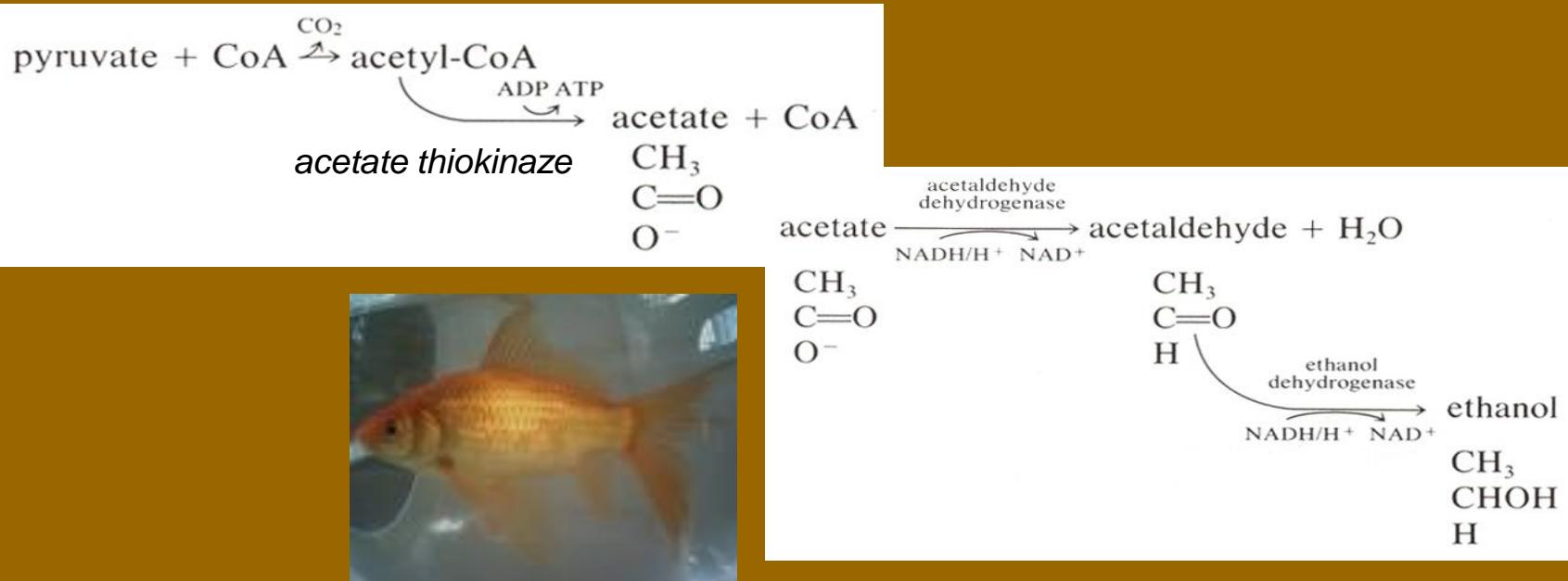


=> pro co největší využití nutná schopnost odstranit/odbourat laktát  
nebo zvýšit rezistenci k jeho vysoké koncentraci

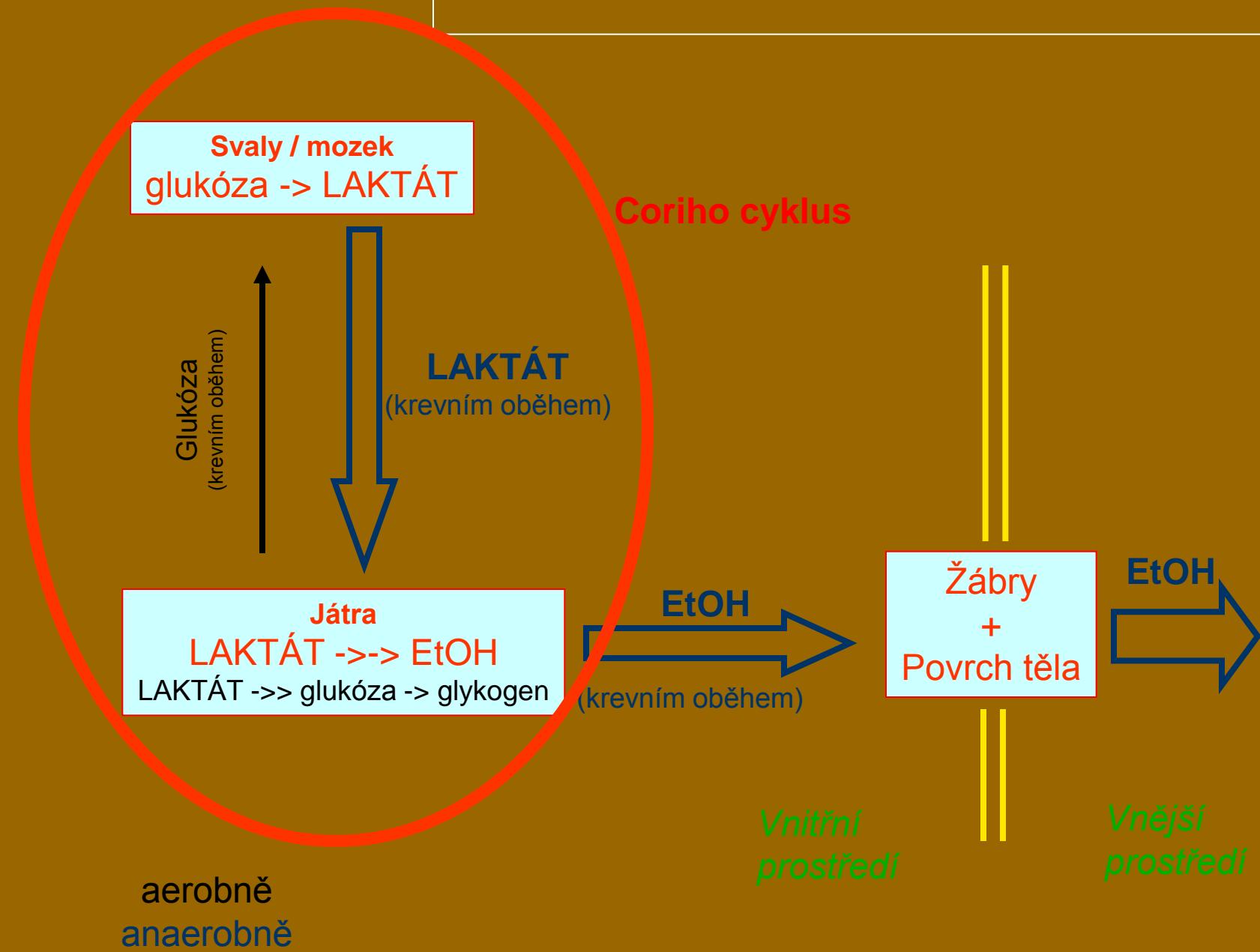
# Obratlovci obecně malé možnosti ve využití anaerobních metabolických drah pro celkovou produkci energie

(nejlépe vyvinuto pravděpodobně u ryb)

A. U některých ryb (kaprovití) prokázána schopnost metabolizovat acetyl-CoA na acetát -> acetaldehyd -> etanol



# Obraty klíčových látek anaerobní glykolýzy v tkáních karase

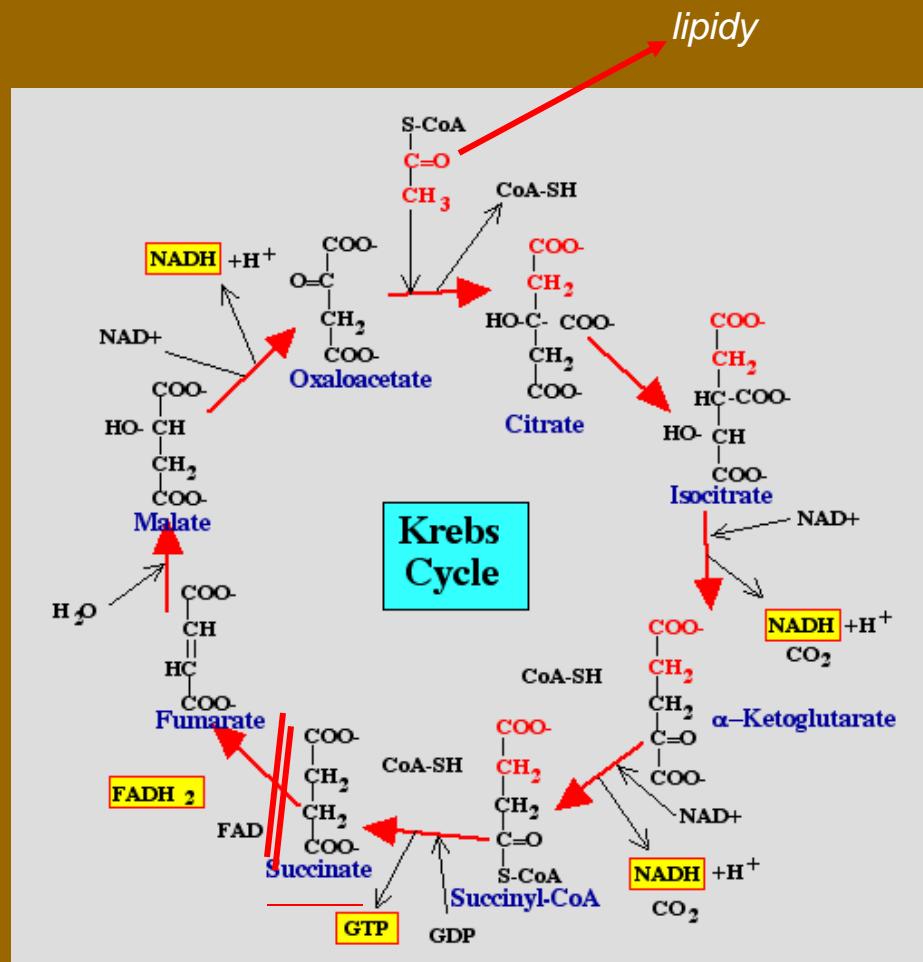


## B. Různé koncové metabolity

### - succinát

- **lipidy** (*elongace acetylCoA*)

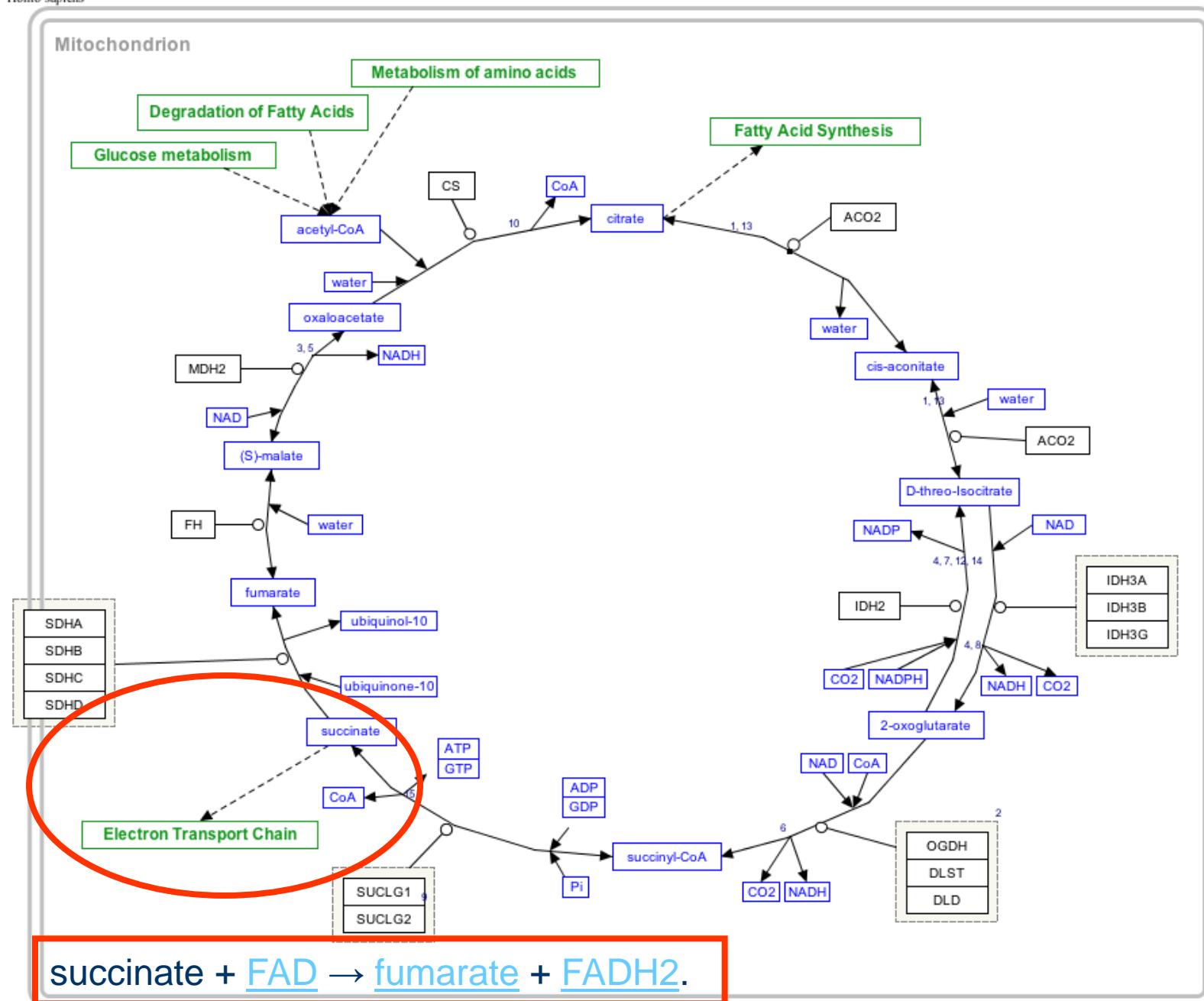
(Opačný proces k  $\beta$ -oxidaci,  
probíhá však v cytoplasmě)



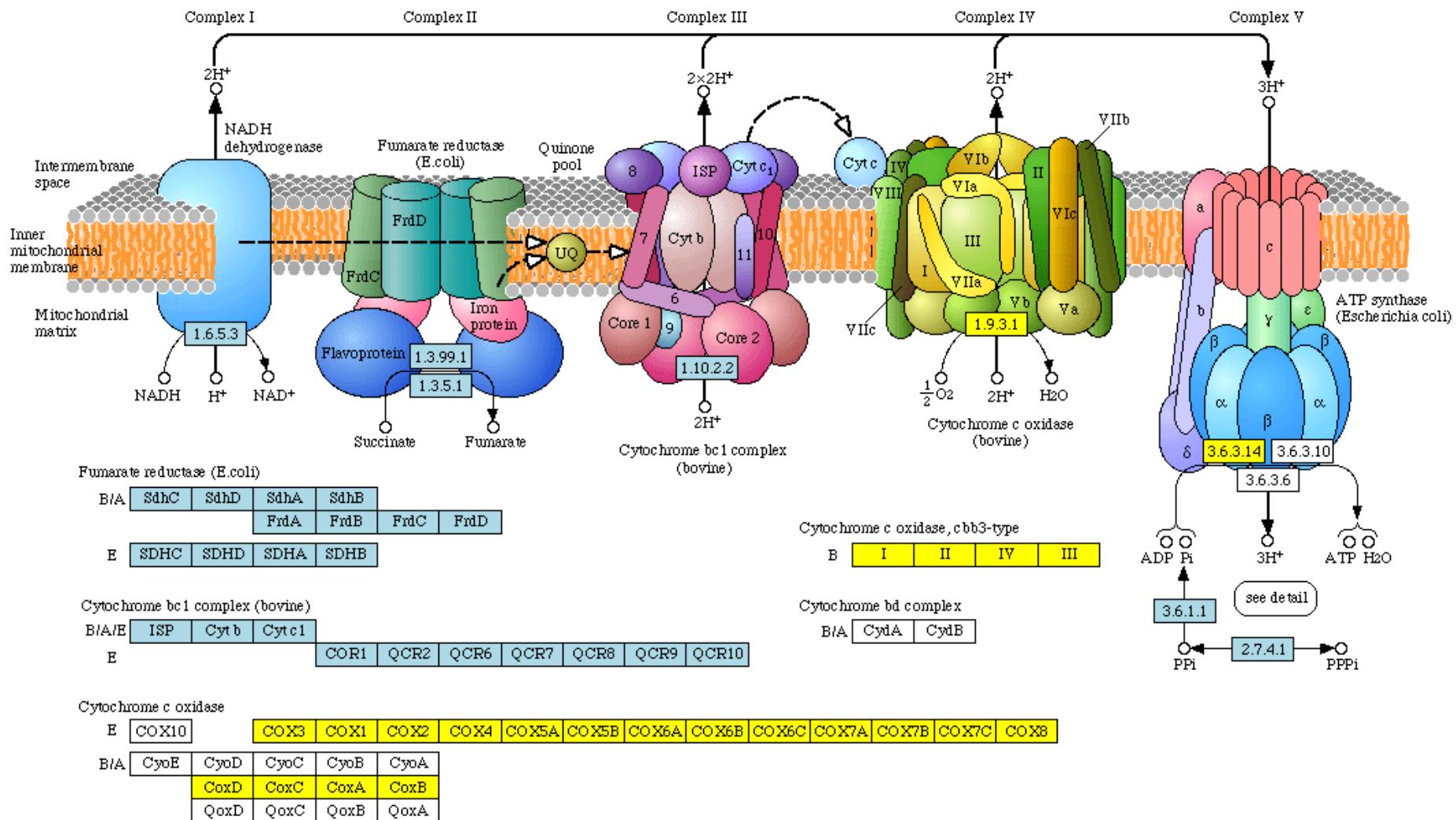
- amoniak (deaminace aminokyselin ve spřažených reakcích)



\*) Vážáno na možnost vyloučit amoniak do vnějšího (vodního) prostředí.



## OXIDATIVE PHOSPHORYLATION



## C. Variabilita koncentrace enzymů glykotýzy a Krebsova cyklu a rezistence ke zvýšené koncentraci laktátu v červených a bílých svalových fibrilách.

Arapaima x tuňák (Euthynnus)



	BF	ČF	BF	ČF
<b>Anaerobní</b>				
<i>pyruvát kináza</i>	103	134	1295	195
<i>Lactát dehydrogenáza</i>	260	263	5492	514
<b>Aerobní</b>				
<i>citrát syntáza</i>	1,7	3,3	2,1	20,6
<i>malát dehydrogenáza</i>	140	221	718	723
<i>glutamát dehydrogenáza</i>	1,3	3,1	3,0	5,9
<i>glutamát-oxaloacetát transamináza</i>	11,2	54,4	43	102
jednotky enzymové aktivity				

**červená svalovina** / pomalá  
 - převažují menší tmavé fibrily s množstvím mitochondrií a myoglobinu  
 - vytrvalost a stabilita

**bílá svalovina** / rychlá  
 - převažují větší bílé fibrily s menším množstvím mitochondrií a myoglobinu  
 - rychlé kontrakce  
 - vysoká ATPasová a glykolytická aktivita ale malé zásoby a rychle se unaví

## Změny v koncentraci metabolitů v červené a bílé svalovině po nástupu svalové aktivity tuňáka

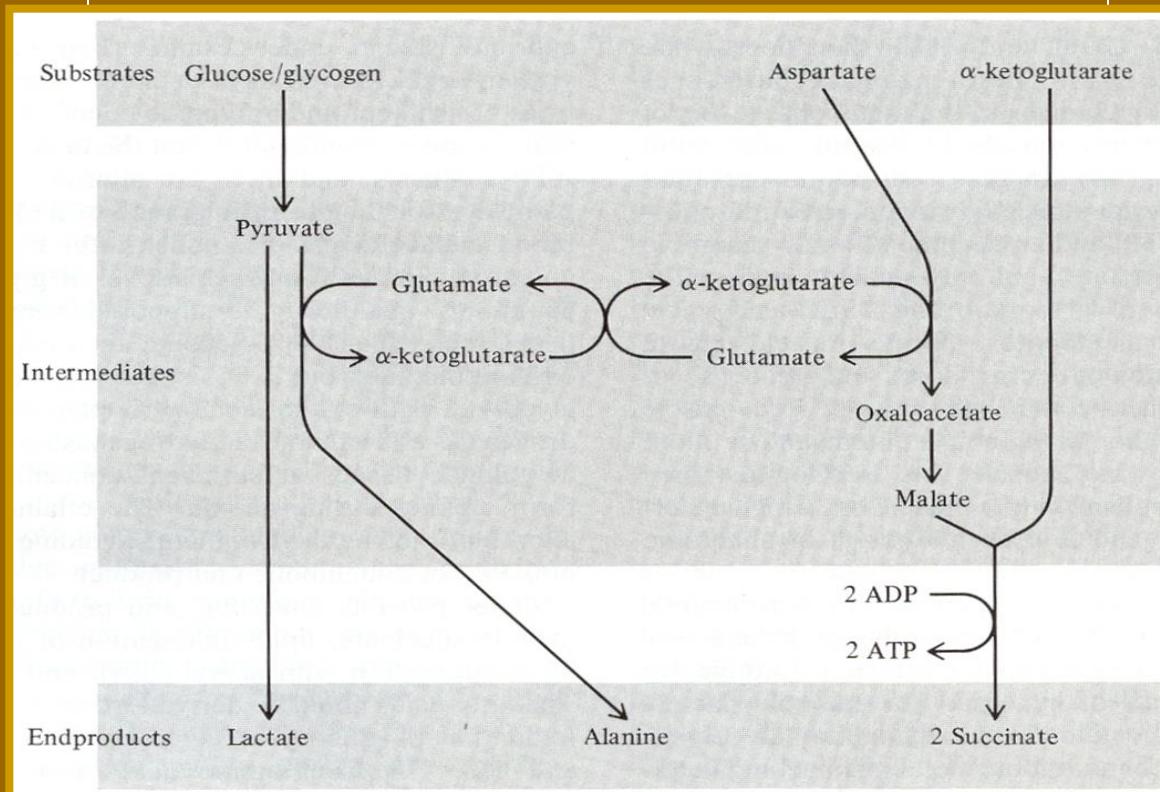
(μM na g živé váhy)

Kreatin fosfát	-1,73	-12,90
ATP	-0,87	-2,60
Glykogen	-1,70	-22,80
Glykolýza	Glukóza	-0,13
	Glukóza-6-fosfát	+0,41
	Fruktóza-6-fosfát	-0,21
	Fruktóza-1,6-fosfát	-0,06
	Di(OH)acetonfosfát	-0,05
	Glyceraldehyd-3-fosfát	-0,04
Citrátový cyklus	Citrát	+0,08
	α-Ketoglutarát	-0,02
	Malát	+0,13
Laktát	+5,9	+70,95

Periferní tkáně s menším prokrvením a nižším krevním tlakem, (např. bílá svalovina) produkují zejména laktát, ten pak difunduje do tkání s větším prokrvením a tím i snadnější dostupností kyslíku (např. játra, červená a srdeční svalovina) kde je dále oxidován na další anaerobní produkty jako je etanol nebo mastné kyseliny. Předpokládá se, že v játrech jsou tyto pochody navíc spřaženy s anaerobním metabolismem aminokyselin.

**Ostatní obratlovci (obojživelníci, plazi, ptáci a savci)** jsou odkázáni prakticky pouze na energii z glykolýzy. Jiné koncové produkty než laktát (např. sukcinát, alanin, etanol) se objevují jen v minimální míře.

**Schéma metabolismu substrátů na koncové produkty v průběhu anaerobního metabolismu vyších obratlovců**



## Srovnání hladin laktátu v jednotlivých tkáních, zásob glykogenu a pH krve u neaktivní a vysílené žáby (*Xenopus laevis*)

	<i>neaktivní</i>	<i>vysílená</i>
Jaterní glykogen (g%)	<b>10,4</b>	<b>9,3</b>
Svalový glykogen ( <i>Gastrocnemius</i> , g%)	<b>1,8</b>	<b>0,7</b>
Celkový laktát (mg%)	<b>11</b>	<b>213</b>
Laktát v krvi (mg%)	<b>42</b>	<b>177</b>
Laktát v játrech (mg%)	<b>29</b>	<b>144</b>
Laktát ve svalu ( <i>Gastrocnemius</i> , mg%)	<b>98</b>	<b>289</b>
pH krve	<b>7,62</b>	<b>6,89</b>



Někteří obojživelníci a plazi dlouhodobě snášejí hypoxii / anoxii, což je dáno velkou tolerancí k vysokým koncentracím laktátu v tkáni, a to zejména tolerancí k narušení acidobasické rovnováhy, která vede až k uvolňování  $\text{Ca}^{2+}$  iontů z kostí do plasmy.

Želva (*Chrysemys*) ponořená 180 dní do vody sycené  $\text{N}_2$ .

	<i>normoxie</i>	<i>anoxie</i>
laktát v krvi	$\sim 50\text{mM}$	$>200\text{mM}$
$\text{Ca}^{2+}$ v plasmě	$4\text{mM}$	$>120\text{mM}$



Až 2/3  $\text{Ca}^{2+}$  jsou vázány na laktát. Předpokládá se, že takto vysoká koncentrace  $\text{Ca}^{2+}$  v plasmě ovlivňuje i přenos nervového vzniku a regulaci kontrakce svaloviny (U této želvy *in vitro* prokázáno, že zvýšení hladiny  $\text{Ca}^{2+}$  zvyšuje srdeční kontrakci).

## Změny v zastoupení jednotlivých metabolitů v krvi tuleně ( $\mu\text{M}$ ) před a po potopení

$\mu\text{M}$	před potopením	po potopení	změna
<b>Aspartát</b>	96	73	-23
<b><math>\alpha</math>-Ketoglutarát</b>	200	110	-90
<b>Succinát</b>	40	280	+240
<b>Alanin</b>	300	650	+350
<b>Laktát</b>	9 000	16 000	+7000



U těchto ploutvonožců bylo také zjištěno využívání metabolismus aminokyselin k zisku energie, odhaduje se však že jeho energetický přínos představuje 1-2% energie získané anaerobně, většina energie je získána z glykolýzy.

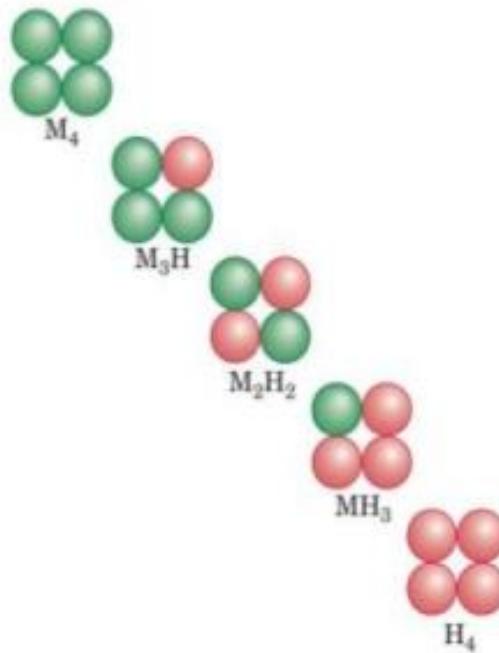
	Koncentrace laktátu v krvi (mM)		Navýšení koncentrace laktátu	Zisk ATP (mM)	ATP tuleň / ATP člověk
	normal	potopení/ aerobní práh			
tuleň	9	16	1.8x	7	9-14x
člověk	2	2.5-3	1.25-1.5x	0.5 - 0.75	

# LDH a laktát $\leftrightarrow$ pyruvát na tkáňové úrovni u savců

## Enzyme Regulation

The isozymes of lactate dehydrogenase (LDH). The electrophoresis gel depicts the relative isozyme types found in different tissues.

(a)



(b)

Liver

Muscle

White cells

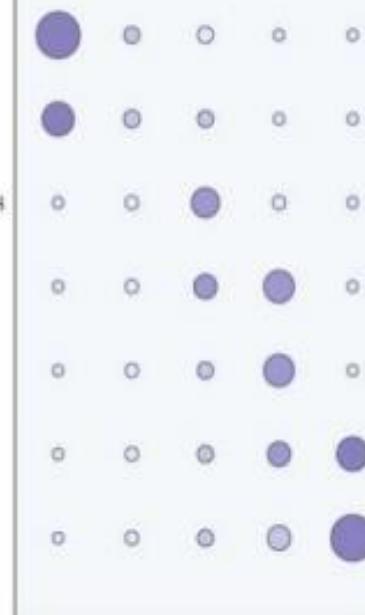
Brain

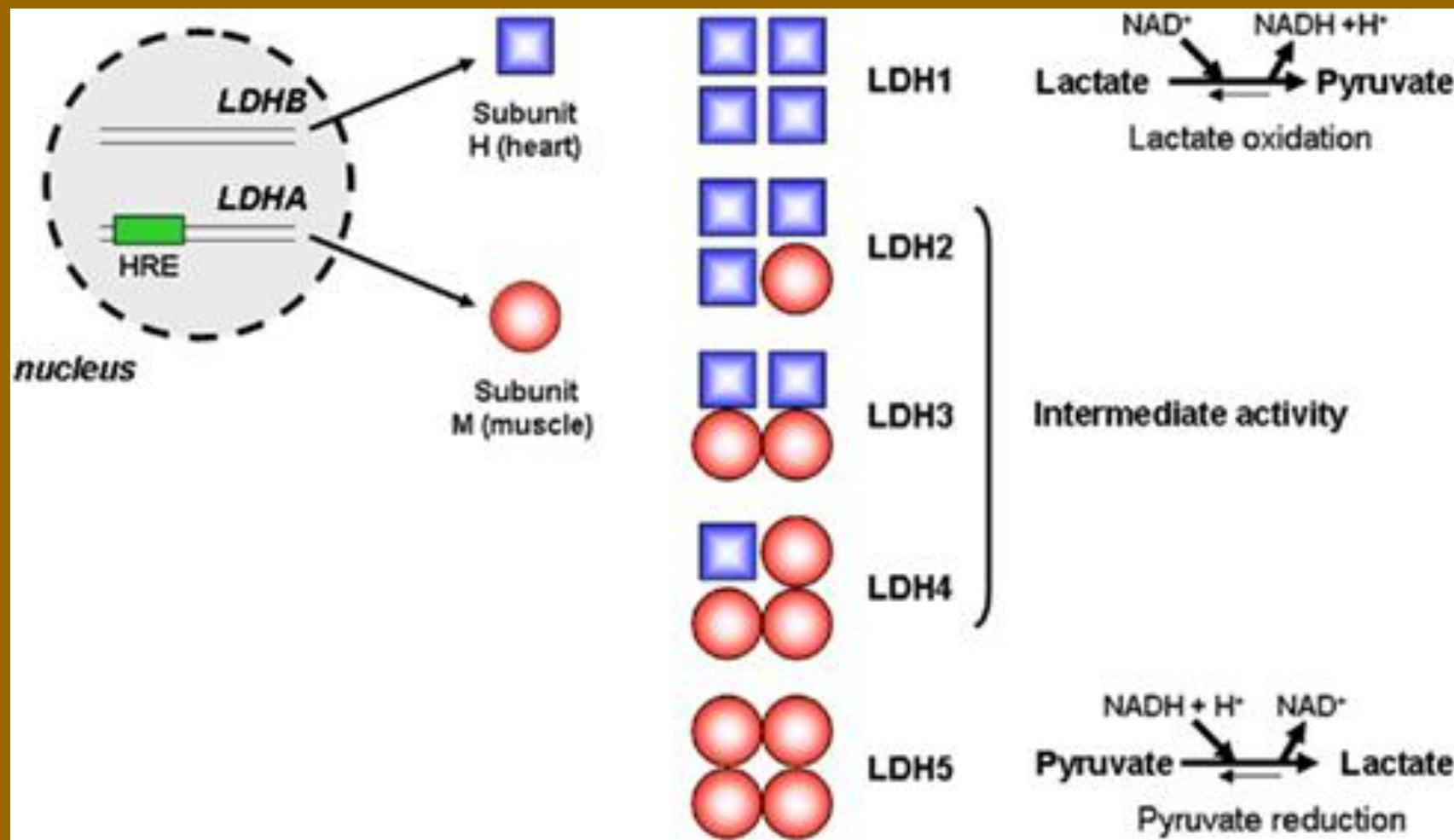
Red cells

Kidney

Heart

	V	IV	III	II	I
M <sub>4</sub>	●				
M <sub>3</sub> H		○	○	○	○
M <sub>2</sub> H <sub>2</sub>			●	○	○
MH <sub>3</sub>				●	○
H <sub>4</sub>					●





Organ	LDH activity (U/g)	% Activity of isozymes					
		LDH-X	LDH-V	LDH-IV	LDH-III	LDH-II	LDH-I
Liver <sup>b</sup>	451 ± 100		96.2	3.6			
Heart	426 ± 180		10.8	21.8	29.9	28.1	10.5
Kidney	364 ± 93		10.1	19.8	30.3	28.5	11.2
Brain	113 ± 15		9.4	24.4	28.5	22.6	14.8
Spleen <sup>b</sup>	75 ± 21		95.8	4.1			
Testis	66 ± 13	32.5	4.9	5.2	12.4	28.3	16.1
Serum	2.7 ± 0.9 <sup>c</sup>		97.1	1.9	0.7	0.1	

## SHRNUTÍ

Univerzálním donorem energie v živém systému je molekula ATP.

Pro obratlovce je prakticky jediným významným zdrojem energie (ATP) za anearobních podmínek glykolýza. Limitujícím faktorem pro její plné využití je hromadění laktátu, který

- a) inhibuje vlastní glykolýzu => STOP produkce ATP**
- b) narušuje acidobasickou rovnováhu organismu.**

Laktát se akumuluje při svalové práci (nedostatečně rychlý přísun kyslíku) a nebo během hypoxie a anoxie. K odbourání laktátu jsou pak nutné aerobní podmínky, kromě svaloviny se velká část laktátu odbourává a nebo přeměňuje zpět na glukózu v játrech a vrací se krevním oběhem zpět do mozku a svalů (***Coriho cyklus***). U člověka je hladina laktátu v krvi relativně stabilní až do 70% pracovní zátěže (anaerobní / hyperlaktemický práh (*threshold*)) , se zvyšující zátěží se pak hladina laktátu lineárně zvyšuje.

U homiotermních regulátorů (savci, ptáci), je tento zisk z hlediska jejich energetické bilance celkově nedostatečný a uplatňuje se zejména krátkodobě při svalové práci.

Srovnání klidové spotřeby kyslíku, produkce laktátu při aktivitě a čas potřebný k jeho odbourání

	mlok	potkan
<b>Aerobní metabolismus</b>		
ml O <sub>2</sub> za hodinu	3,9	120
mmoly ATP za hodinu	1,09 (3,58)	33,6 (3,57)
<b>Anaerobní metabolismu</b>		
akumulovaný laktát (mg)	153	90
ATP z laktátu (mmoly)	2,6 (58,85)	1,5 (60,00)
<b>Aerobní odbourání laktátu</b>		
ATP z odbouraného laktátu (mmoly)	30,6	18
potřebný čas (minuty)	1680	32

Produkce ATP jak při aerobním tak anaerobním metabolismu je relativně stejná jak u mloka tak potkana, mlok ale více toleruje laktát a tak si může dovolit vytvořit více ATP v anaerobní fázi glykolýzy.

### 3. CELKOVÁ ENERGETIKA & METABOLIZMUS

Chemická energie



- Teplo
- Chemická energie
- Práce

O<sub>2</sub>



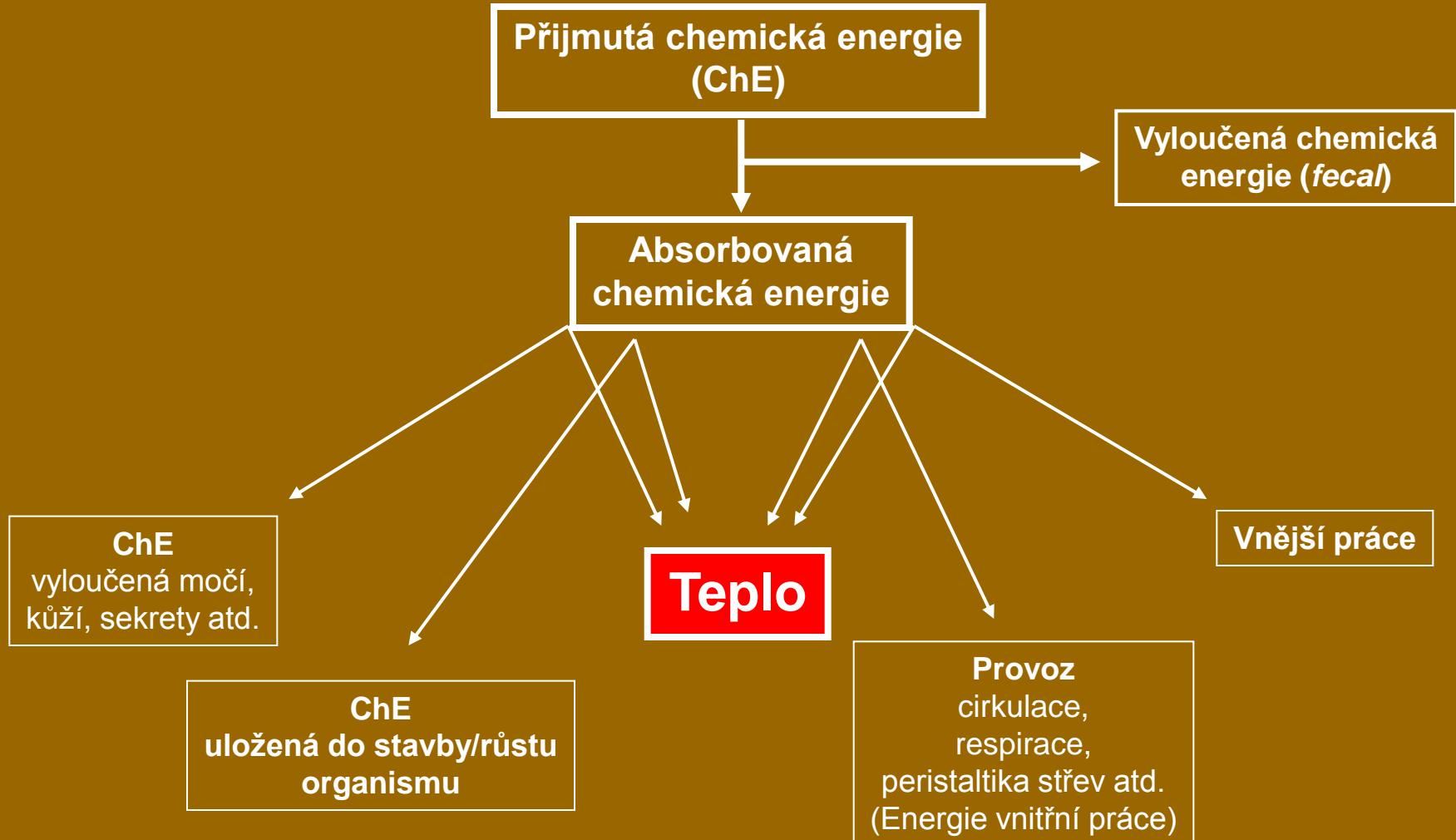
CO<sub>2</sub>

Přímá a nepřímá kalorimetrie

teplo

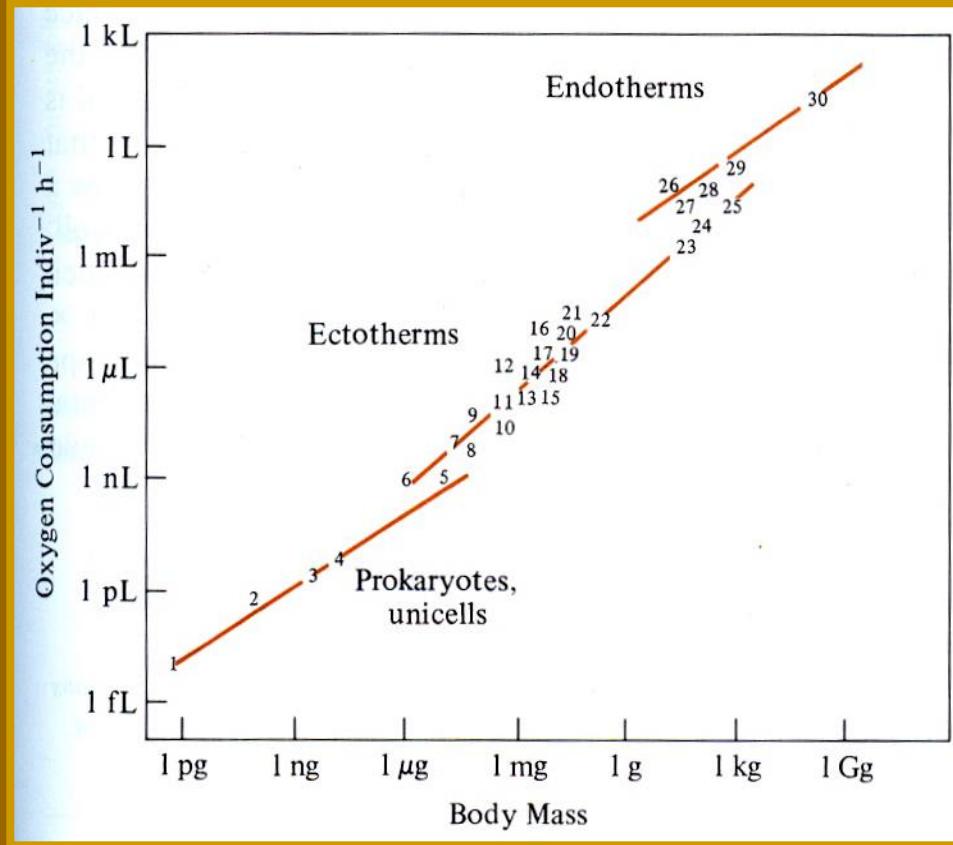
Respirační kv(q)ocient – RQ

vydaný CO<sub>2</sub> na přijatý O<sub>2</sub>  
cukry – 1  
lipidy – 0,7  
proteiny – 0,84 (je třeba započítat i dusík)



# Srovnání spotřeby $O_2$ (intenzita metabolismu) a velikosti těla u různých skupin organismů

## 3 hlavní kategorie organismů – jednobuněční, mnohobuněční ektotermové a endotermové



1 bacteria; 2 fungi, 3 flagellates, 4 ciliates, 5 rhizopods, 6 nematodes, 7 microcrustaceans, 8 acari, 9 collembolans, 10 isopteran larvae, 11 enchytraeids, 12 coleopteran larvae, 13 isopteran adults, 14 formicid workers, 15 lumbricid cocoons, 16 phalangiids, 17 diplopods, 18 araneans, 19 isopods, 20 mollusks, 21 coleopteran adults, 22 lumbricid adults, 23 macrocrustaceans, 24 fish, 25 reptiles, 26 small mammals, 27 chiropterans, 28 birds, 29 primitive mammals, and 30 large mammals. Data for unicells are corrected to 10° C, and data for endothermic animals are corrected to 39° C.

- Se zvyšující se složitostí, se zvyšují i energetické nároky
- Metabolismus je úměrný celkovému povrchu buněk (skok z jednobuněčných k mnohobuněčným organismům)

## Nárůst u endotermů je dán i dalšími faktory

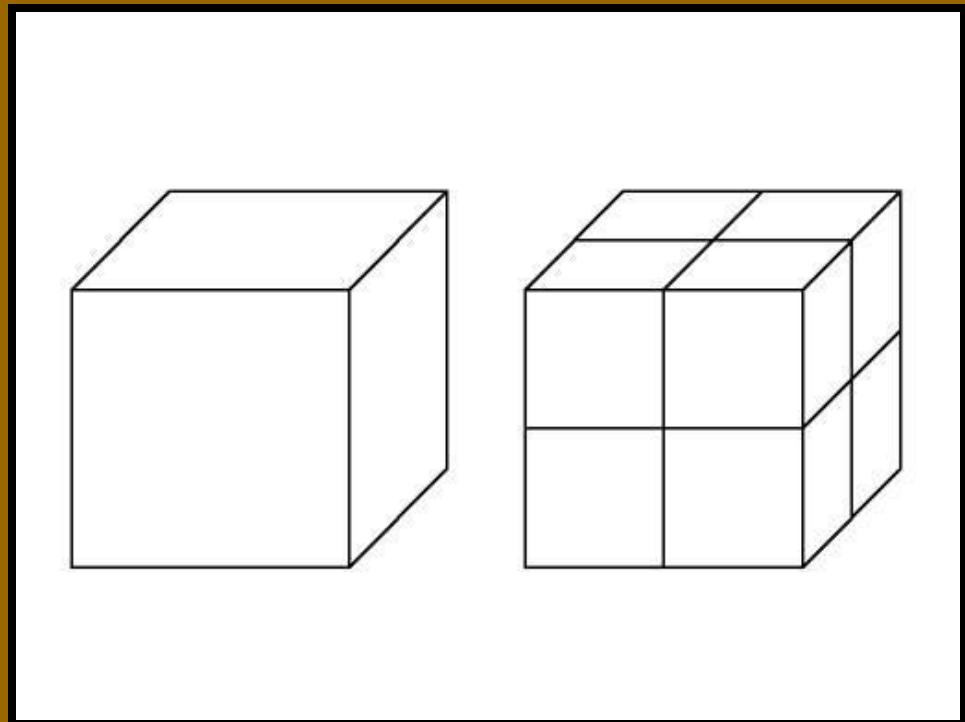
Např. Rubnerův povrchový zákon se zvětšováním povrchu u homiotermních regulátorů se zvětšuje i jejich metabolismus

## Model zvětšení povrchů pro stejnou velikost jednobuněčného x mnohobuněčného organismu

jednobuněční (1m, pro krychli)  
povrch –  $6m^2$  ( $6 \times 1 \times 1$ )

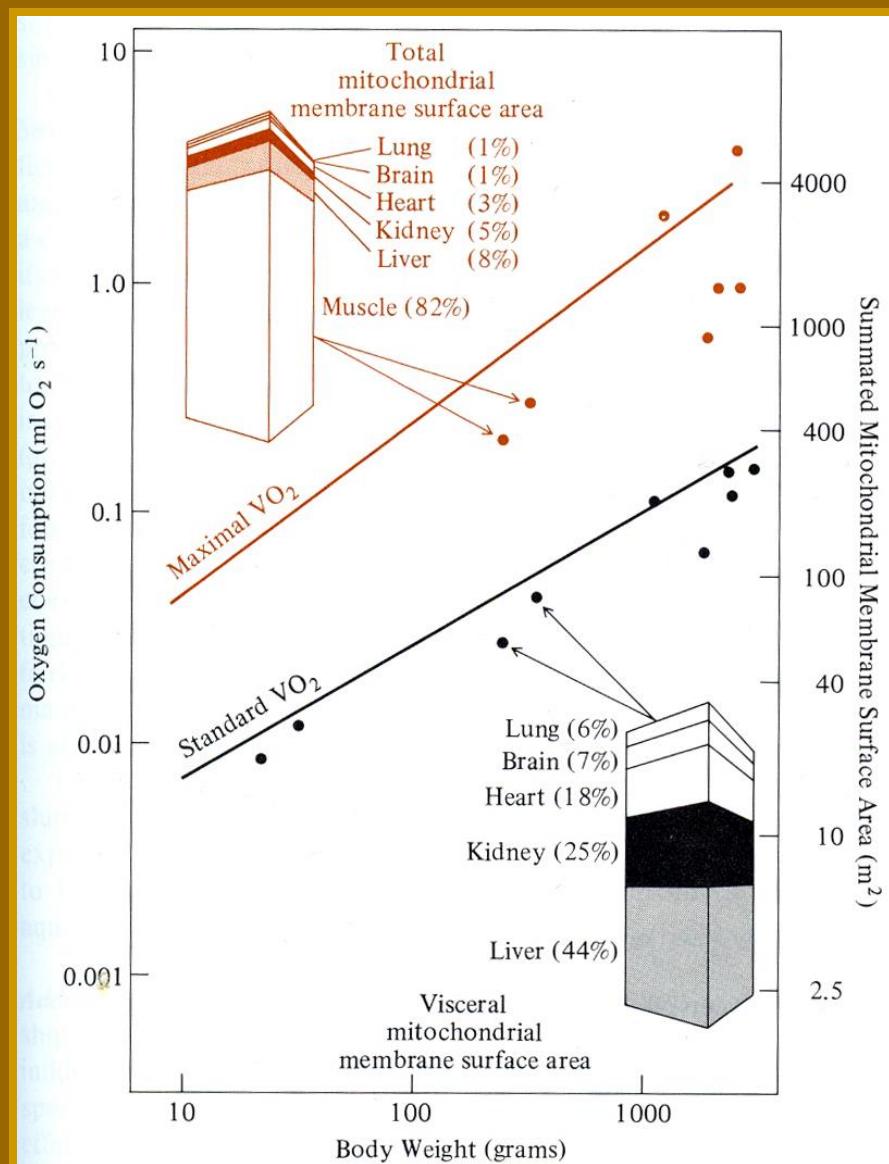
mnohobuněční (1m, pro krychli, 1000 buněk)  
povrch –  $60m^2$  ( $1000 \times (6 \times 0,1 \times 0,1)$ )

=> ~ 10x (9,8x) větší metabolismus

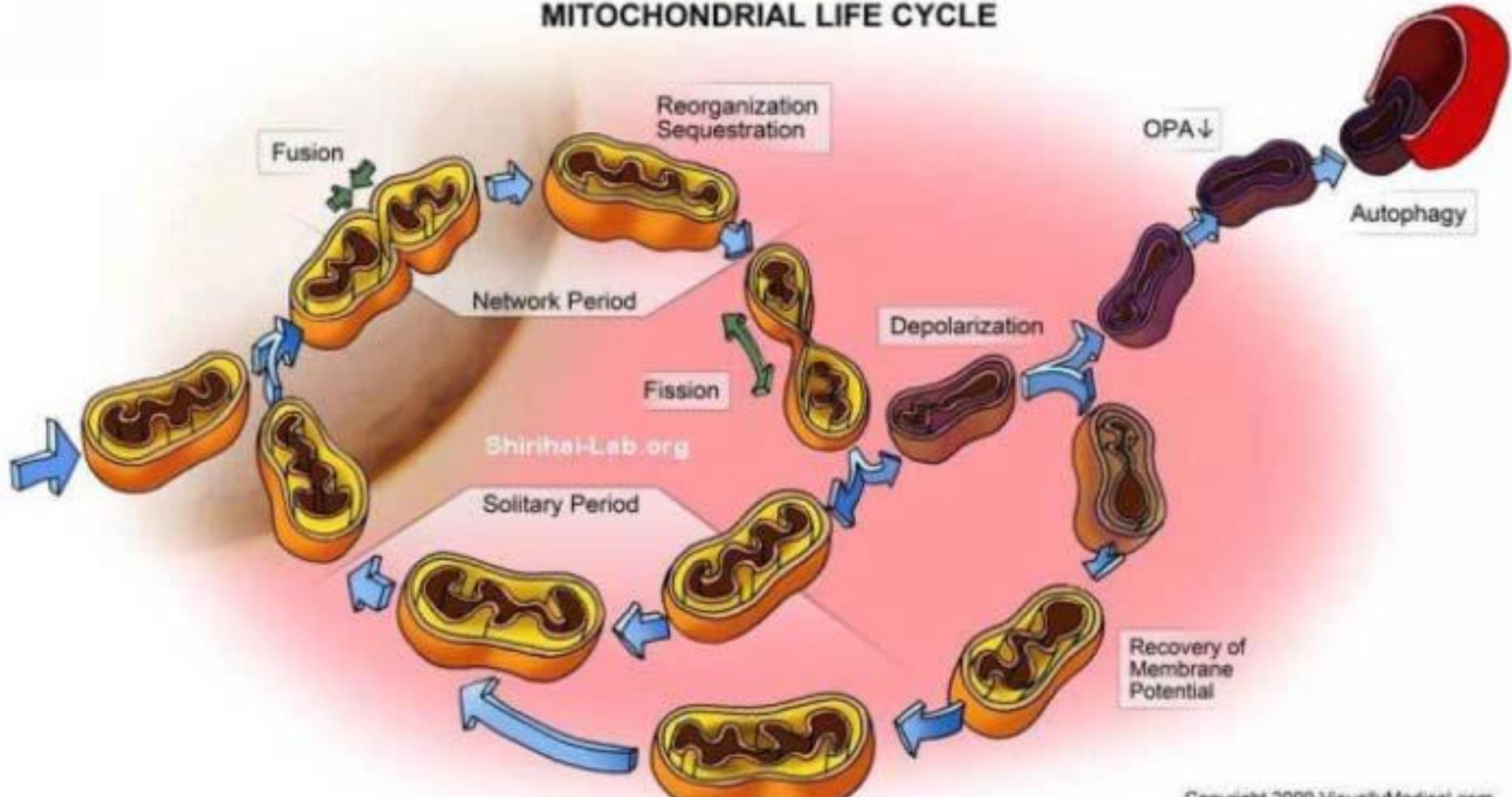


Jedním z nejklíčovějších parametrů korelujících s intenzitou metabolismu je celková plocha membrán mitochondrií. I při podobné morfologii a biochemizmu mají savci o něco větší (i plocha crist) a četnější mitochondrie něž ostatní endotermové. Proporcionální zastoupení v jednotlivých tkáních/orgánech je si ale celkově velice podobné.

**Proporce** mezi spotřebou kyslíku, velikostí těla a plochou mitochondriálních membrán pro různé tkáně (plíce, mozek, srdce, ledviny, játra, kosterní svaly) u savců.



## MITOCHONDRIAL LIFE CYCLE



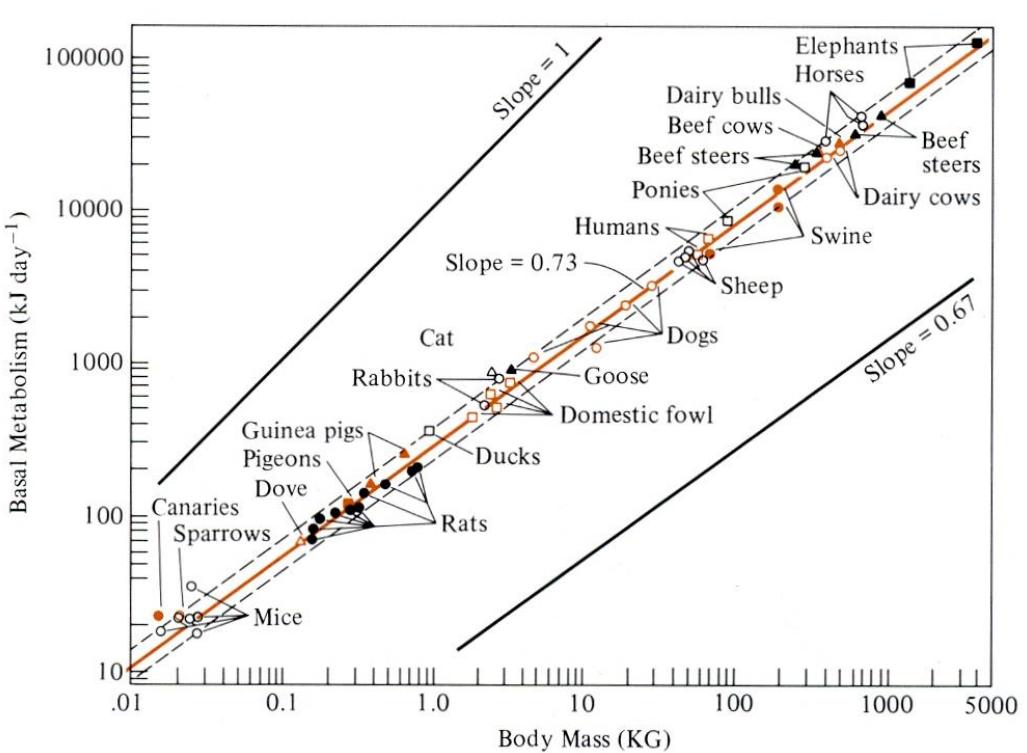
Na buněčné úrovni je množství a maturace mitochondrií regulována také aktuální dostupností kyslíku -> částečně i ochrana před ROS  
-> hospodárnost systému

Srovnání tělní teploty, velikosti orgánů, standardního / basálního metabolismu celkového a jater, a náročnosti jaterního  $\text{Na}^+$  transportu u ještěrky (*A. nuchalis*) a myši (*M. musculus*).

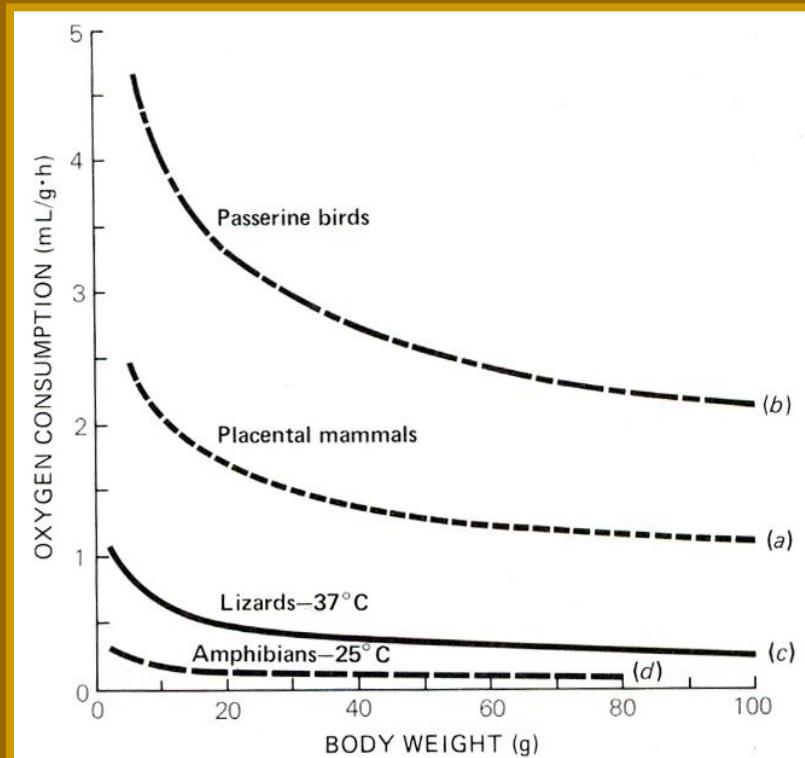


	ještěrka	myš	poměr myš/ještěrka
hmotnost těla (g)	34,3	32,1	1,1
teplota těla ( $^{\circ}\text{C}$ )	37,0	36,8	1,0
velikost jater (% celkem)	10,7	20,7	1,9
velikost ledvin (% celkem)	1,9	5,9	3,1
velikost srdce (% celkem)	1,1	2,8	2,5
velikost mozku (% celkem)	1,7	5,5	3,3
<b>VO<sub>2</sub> (ml O<sub>2</sub> / g h)</b>			
celkem	0,2	1,62	8,1
játra (in vitro, per gram)	0,9	4,59	5,1
Na <sup>+</sup> transport (in vitro, per gram)	0,22	1,97	9,0
<b>objem mitochondrií (%)</b>			
	12,4	16,0	1,3
<b>mitochondriální povrchy</b>			
total (m <sup>2</sup> )	3,4	10,2	3,0
cristae (m <sup>2</sup> /g)	15,5	22,9	1,5
vnitřek (m <sup>2</sup> /g)	0,79	1,34	1,7
cytochrom oxidáza (nmol O <sub>2</sub> /mg min)	11,2	30,0	2,7

Celkově je intenzita metabolismu lineárně úměrná velikosti organismu



relativně, však menší organismy mají intenzitu metabolismu vyšší.



Pro konstitutivně endotermní organismy jsou ~1.5 - 2g pravděpodobně mezní hmotností pro zachování homeostáze (netopýrek thajský, bělozubka nejmenší a kolibřík (*Mellisuga helenae*)).

Intenzita bazálního  
a standardního  
metabolismu u ekto-  
a endotermních  
obratlovců



<b>watt / kg</b>	<b>normální teplota (°C)</b>	<b>normální metabolismus</b>	<b>metabolizmus při 38 °C (korekce)</b>
<b>Savci</b>			
ježura <i>Zaglossus</i>	38	3,34	3,34
ježura <i>Tachyglossus</i>	32	0,86	1,53
ptakopysk <i>Ornithorhynchus</i>	32	0,98	1,81
<b>Edentata</b>			
<i>Marsupialia</i>	32	2,21	3,8
<i>Insectivora</i> (primitivní)	33	1,69	2,66
zlatokrt	35	2,37	3,00
bělozubky	36	2,76	3,63
rejsci	38	6,7	8,0
		13,4	13,4
<b>Ptáci</b>			
nelétaví/běžci	37	2,10	2,31
ptáci obecně	40	4,05	3,37
pěvci	41	7,40	5,62
<b>Plazi</b>			
želvy	20	0,15	0,58
ještěři	30	0,40	1,02
hadí	30	0,48	1,02
krokodýli	23	0,29	1,06
<b>Obojživelníci</b>			
bezzobuzí (červoři)	25	0,15	0,25
mloci	20	0,06	0,33
bezplící mloci	20	0,07	0,36
žáby	20	0,21	1,07



## Intenzita metabolismu x aktivita organismu

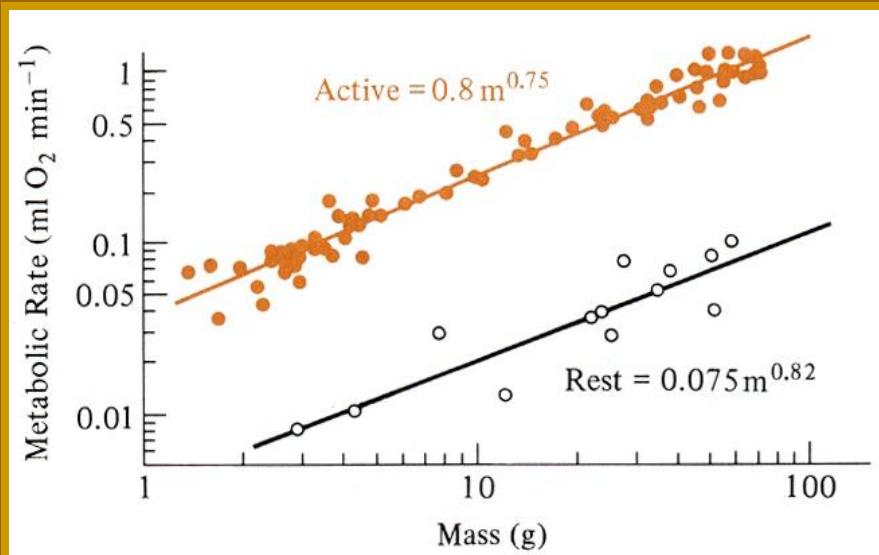
**savci** mají schopnost zvýšit metabolismus (spotřeba  $O_2$  při maximální aktivitě oproti spotřebě  $O_2$  pro bazální metabolismus)

- < 4 kg, ~ 8.3x
- větší savci (pes, člověk, kůň) ~ 11.5x

**ektotermové** mají schopnost zvýšit metabolismus 5 – 10x



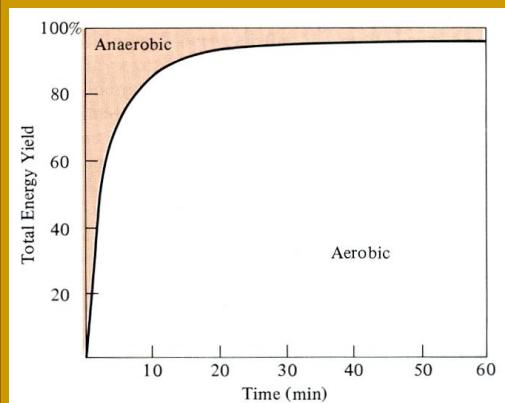
Intenzita metabolismu u ropuchy *Bufo boreas* v klidu a v průběhu aktivity v závislosti na její velikosti



Human basal metabolic rate and metabolic rate with various forms of graded activity. Values are  $\text{J min}^{-1}$ .  
(Data from Passmore and Durnin 1955.)

Basal	4.2
Lying at ease	6.3
Sitting at ease	6.7
Standing at ease	7.1
Walking: 1 $\text{km hr}^{-1}$	8.4
Driving car	11.7
Walking: 4 $\text{km hr}^{-1}$	14.2
Walking: 6 $\text{km hr}^{-1}$	20.9
Cricket batting	25.1
Walking: + 15% incline/3 $\text{km hr}^{-1}$	26.4
Tennis	29.7
Walking: 8 $\text{km hr}^{-1}$	33.5
Rapid marching	40.6
Squash	42.7
Climbing vertical ladder	48.1
Walking in loose snow: 20 kg load	84.5
Ax work: 51 blows $\text{min}^{-1}$	100.9
Carrying 60 kg upstairs	128.4

Nástup aktivity a zastoupení anaerobního a aerobního metabolismu u člověka.

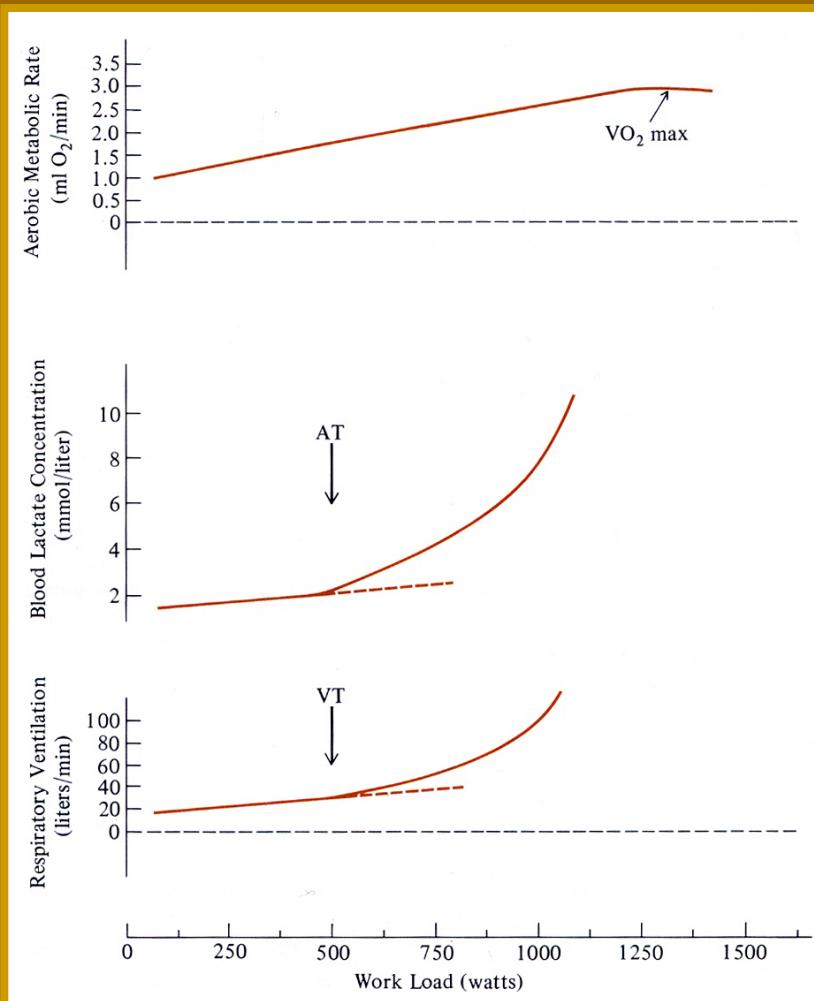


**Metabolismus obratlovců je limitován dostupností kyslíku a energetických zdrojů (a enzymovou kapacitou)**

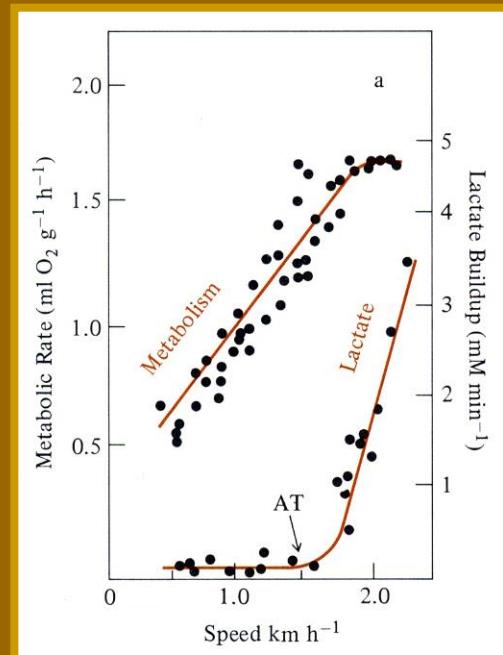
	aktivita	produkce ATP $\mu\text{mol} / \text{g min}$	aerobně	anaerobně	celkově	% anaerobně
<b>Savci</b> hraboš	30 sec	23,2	12,6	35,8	35 %	
<b>Hadi</b> chřestýš	5 min	2,1	3,2	5,4	60%	
<b>Ještěrka</b> <i>Aniella</i>	2 min	2,0	7,1	9,2	78%	
<b>Obojživelníci</b> skokan	3 min	2,9	0,8	3,7	21%	

# Nástup anaerobního prahu u člověka a varana.

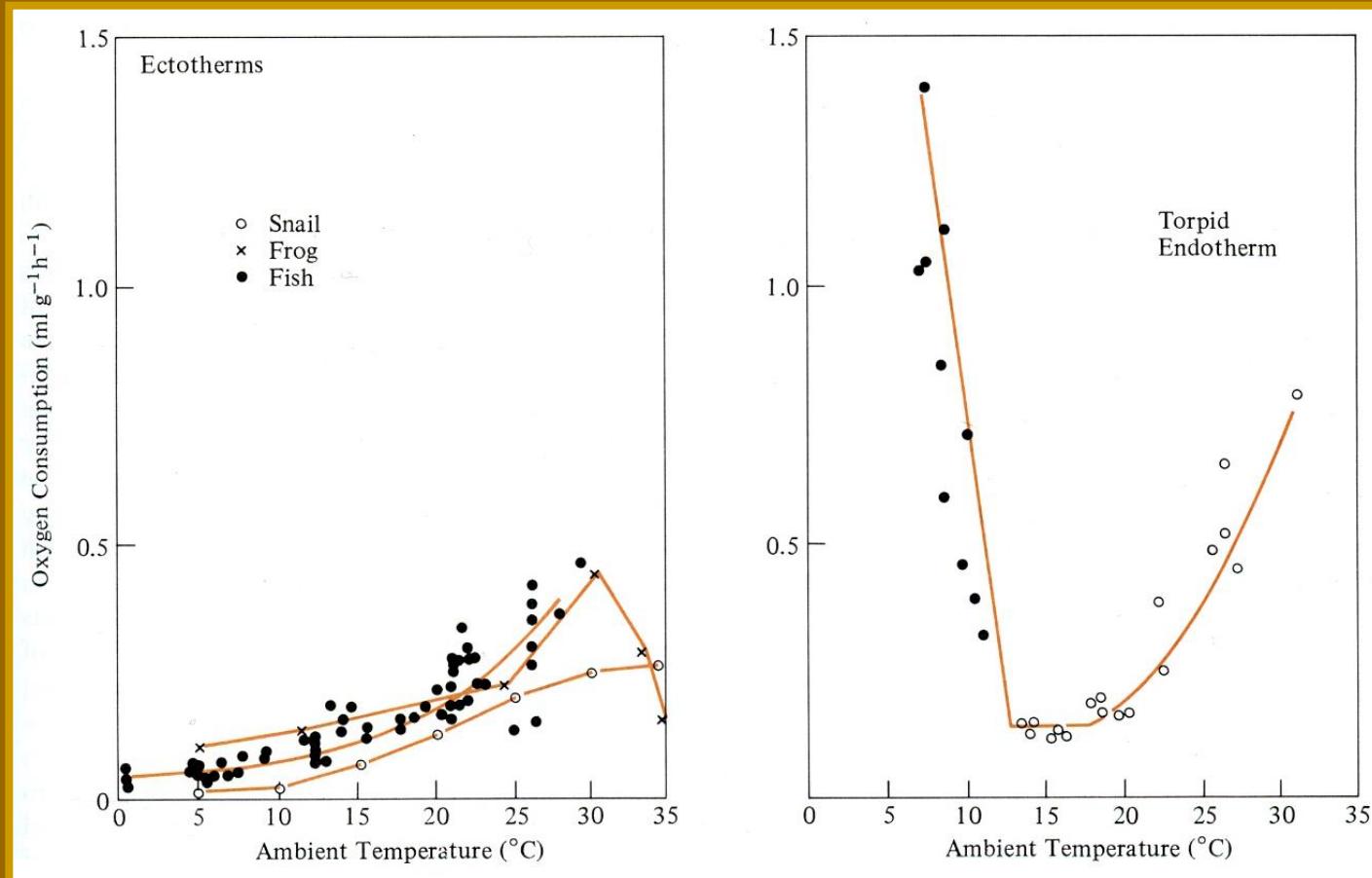
Poměry mezi prací (watt) aerobním metabolismem (spotřeba  $O_2$ ), koncentrací laktátu v krvi a respirací u atleta.



Anaerobní práh / threshold  
u varana (*V. exanthematicus*).



## Závislost intenzity metabolismu a teploty prostředí



Intenzita metabolismu se mění i s příjmem potravy (dostupnost substrátů) a s dostupností kyslíku:

- a) **metaboličtí regulátoři** (většina obratlovců)
- b) **metaboličtí konformeři** (většina bezobratlých a někteří vodní obratlovci)
  - intenzita metabolismu odpovídá dostupnosti  $\text{O}_2$  z prostředí