

Dýchací systémy



Zadání: Jak dostat O_2 k buňkám?

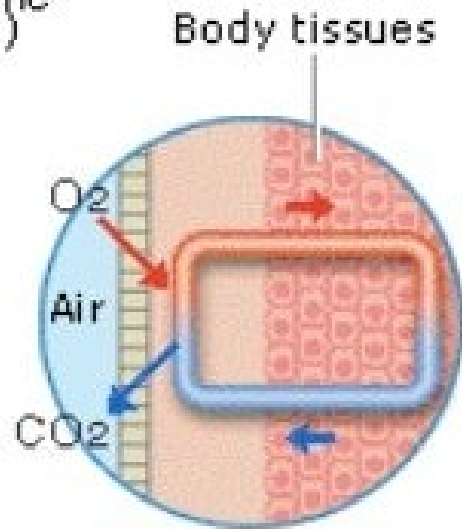
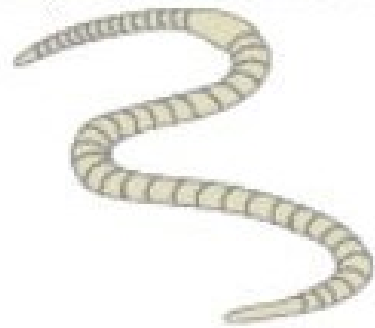
Difúze bez přidavných povrchů a/nebo transportu k buňkám jen asi do 1mm velikosti

Voda a souš – rozdílné podmínky

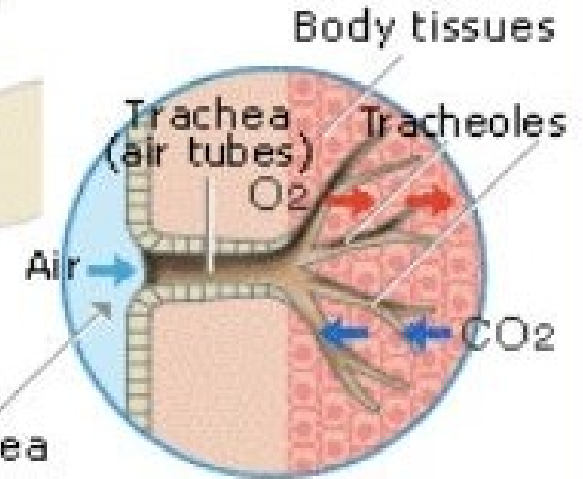
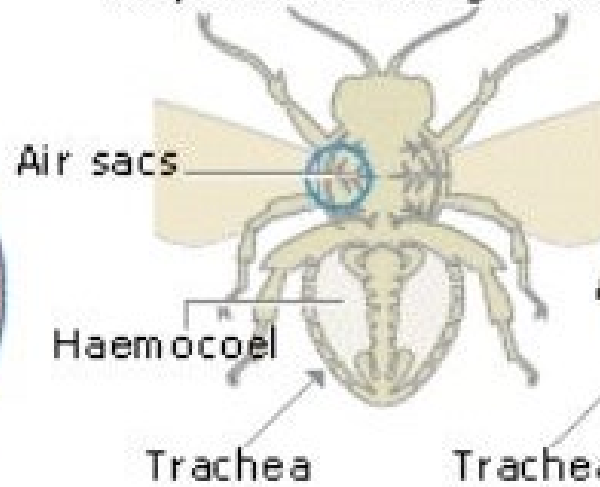
Dopravu zajistí hemolymfa/krev nebo tracheje ?

Dýchací systémy

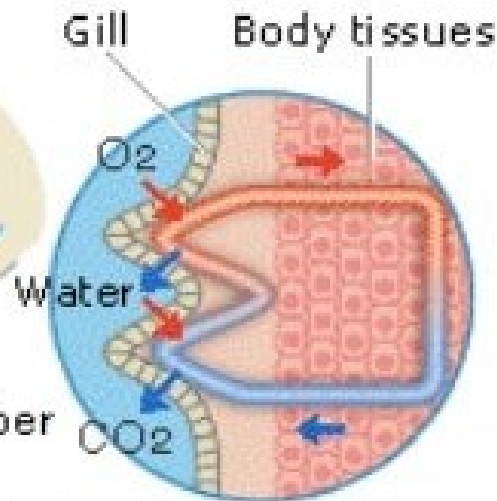
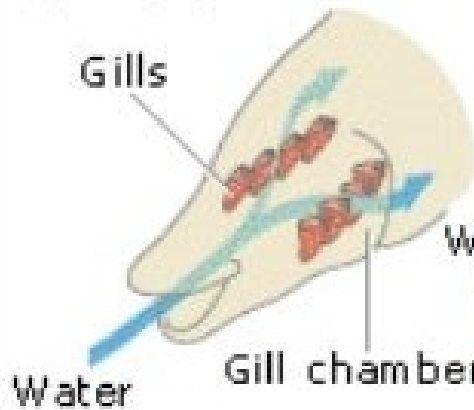
Respiration through the skin (e.g. earthworm)



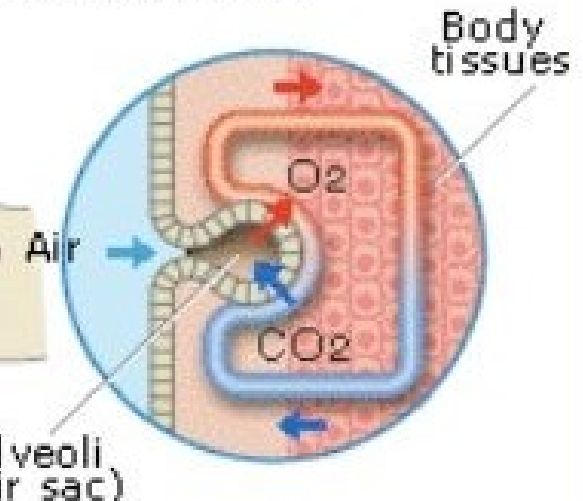
Respiration through tracheae (e.g. insects)



Respiration through gills (e.g. fish)

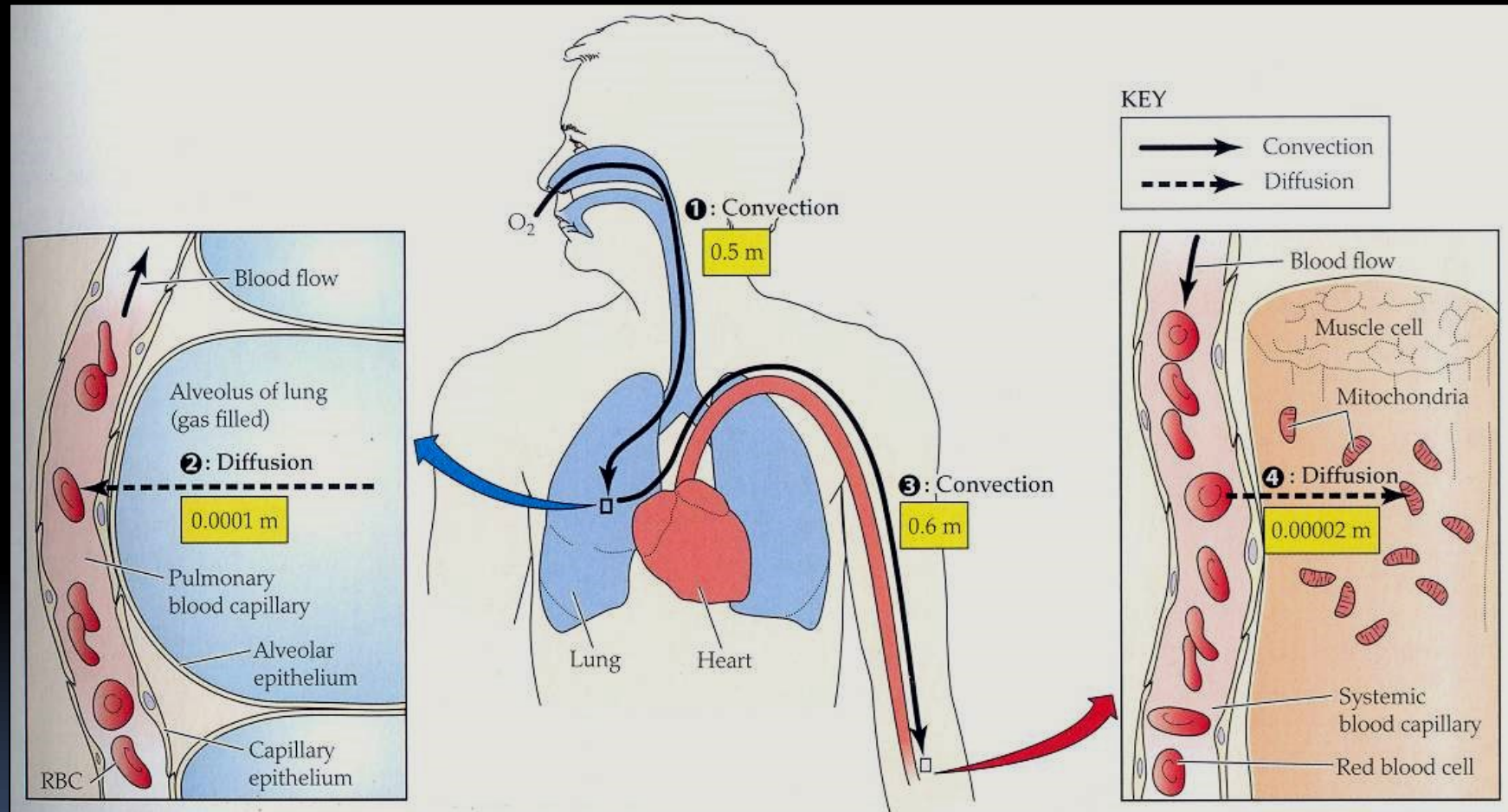


Respiration through lungs (e.g. dog)



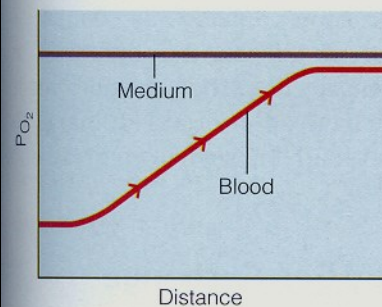
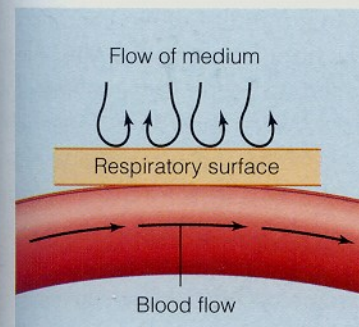
Konvekce se střídá s difuzí: vzduch (voda) - krev - mitochondrie

- Pro účinnost difuze je zásadní:
- maximální plocha,
 - maximální gradient (ventilace)
 - minimální vzdálenosti pro difuzi

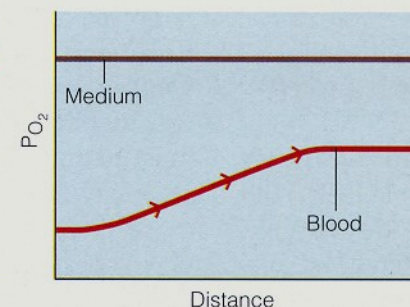
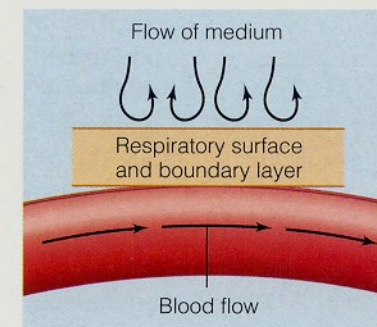


**Záleží na směru proudění médií.
Ventilace a tok krve.**

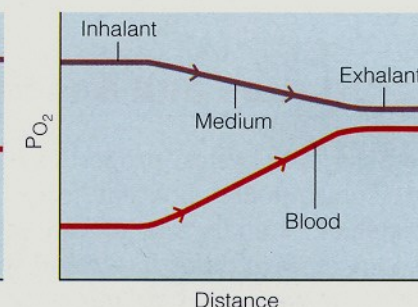
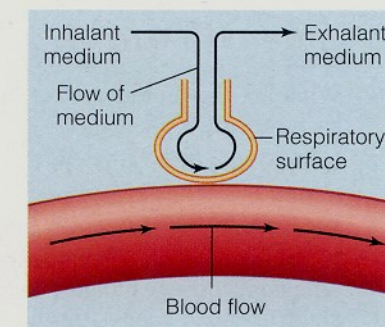
**Vzdálenosti a směry.
Pro udržení gradientu pro difuzi je
optimální výměna přes co nejtenčí
epitel s protiproudým tokem.**



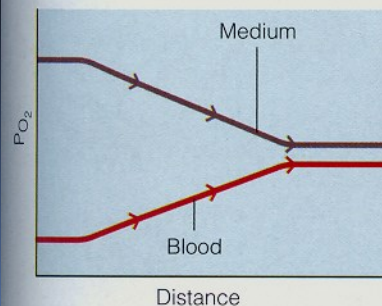
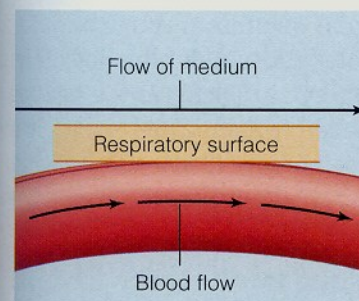
(a) Nondirectional ventilation (fully mixed medium and thin respiratory surface)



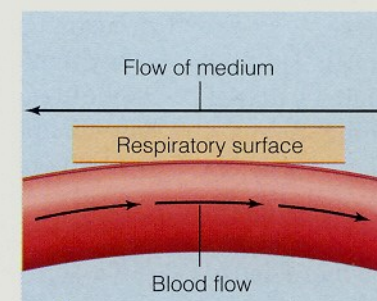
(b) Nondirectional ventilation (poorly mixed medium or thick respiratory surface)



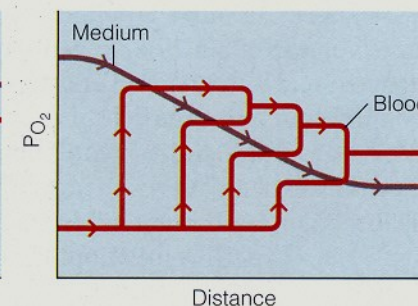
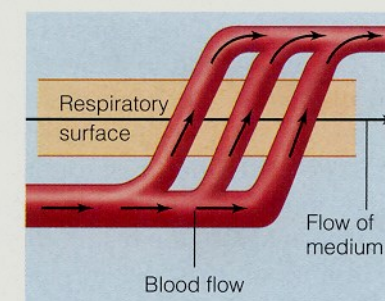
(c) Tidal ventilation



(d) Concurrent flow



(e) Countercurrent flow



(f) Crosscurrent flow

Voda: Variace na téma žábra – vnější výrůstky.



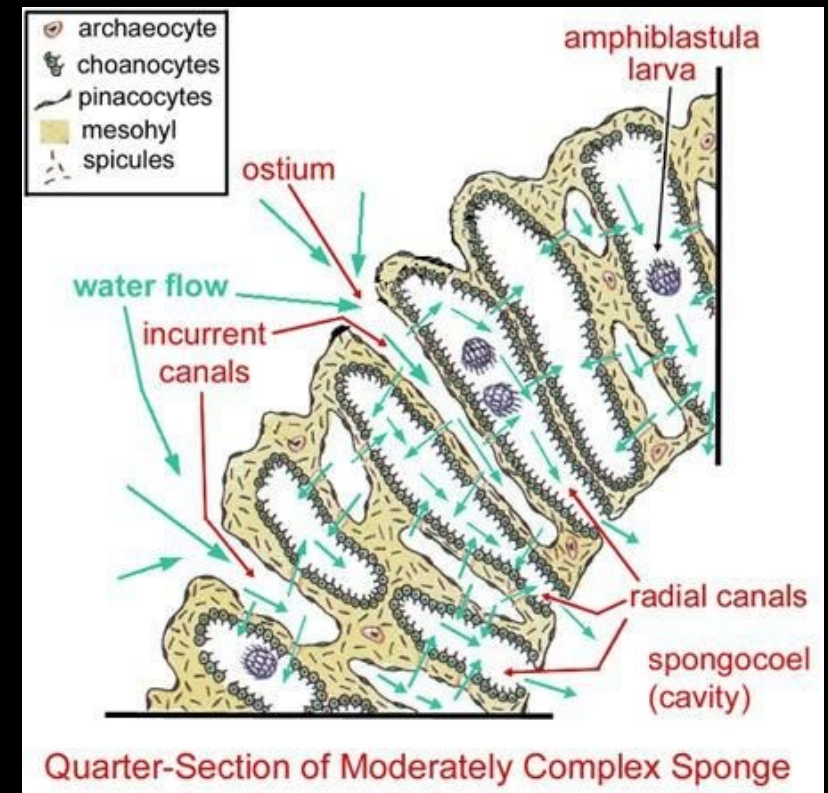
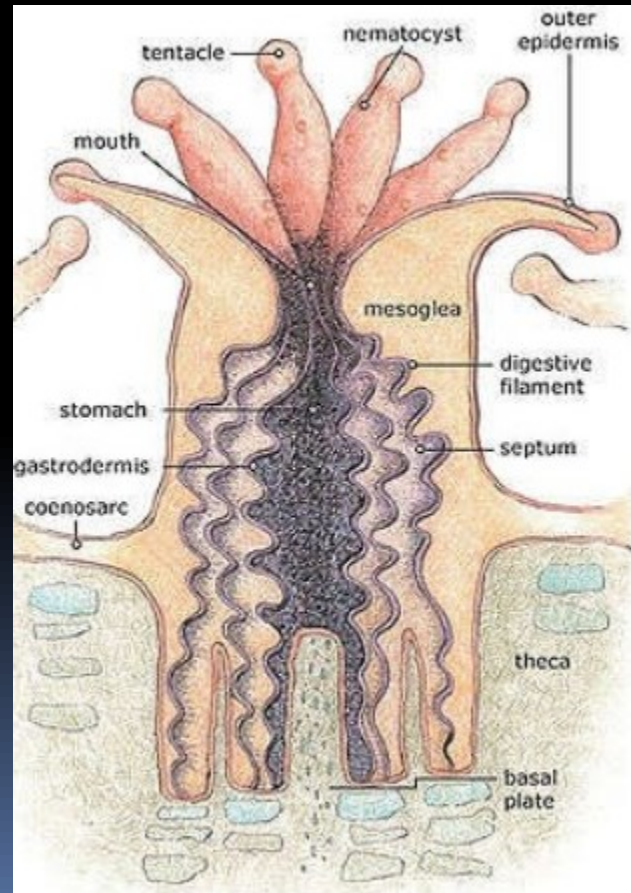
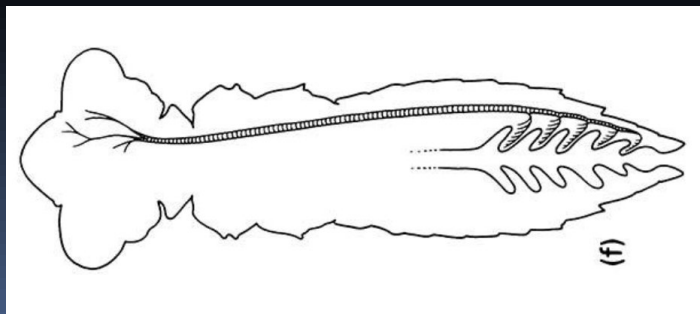
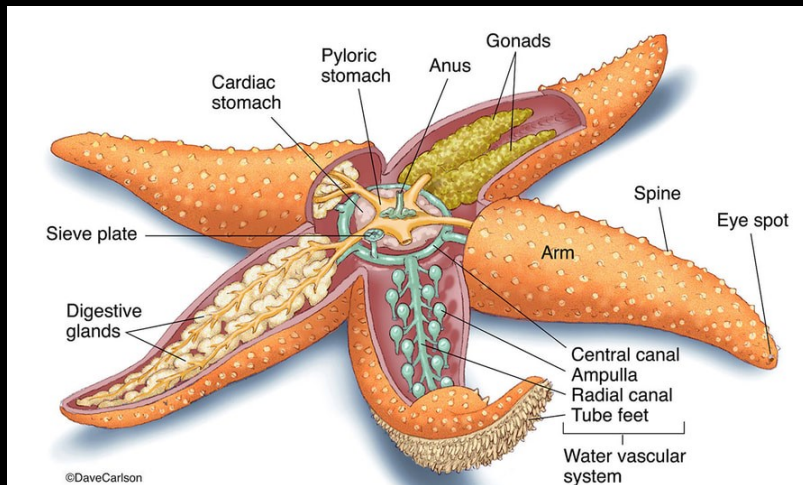
Annelida



Annelida

Voda: Variace na téma žábra – vnitřní dutiny.

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



Voda:
Jak zajistit proudění přes velký povrch?

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

Branchiální papily hvězdice zvětšují povrch.

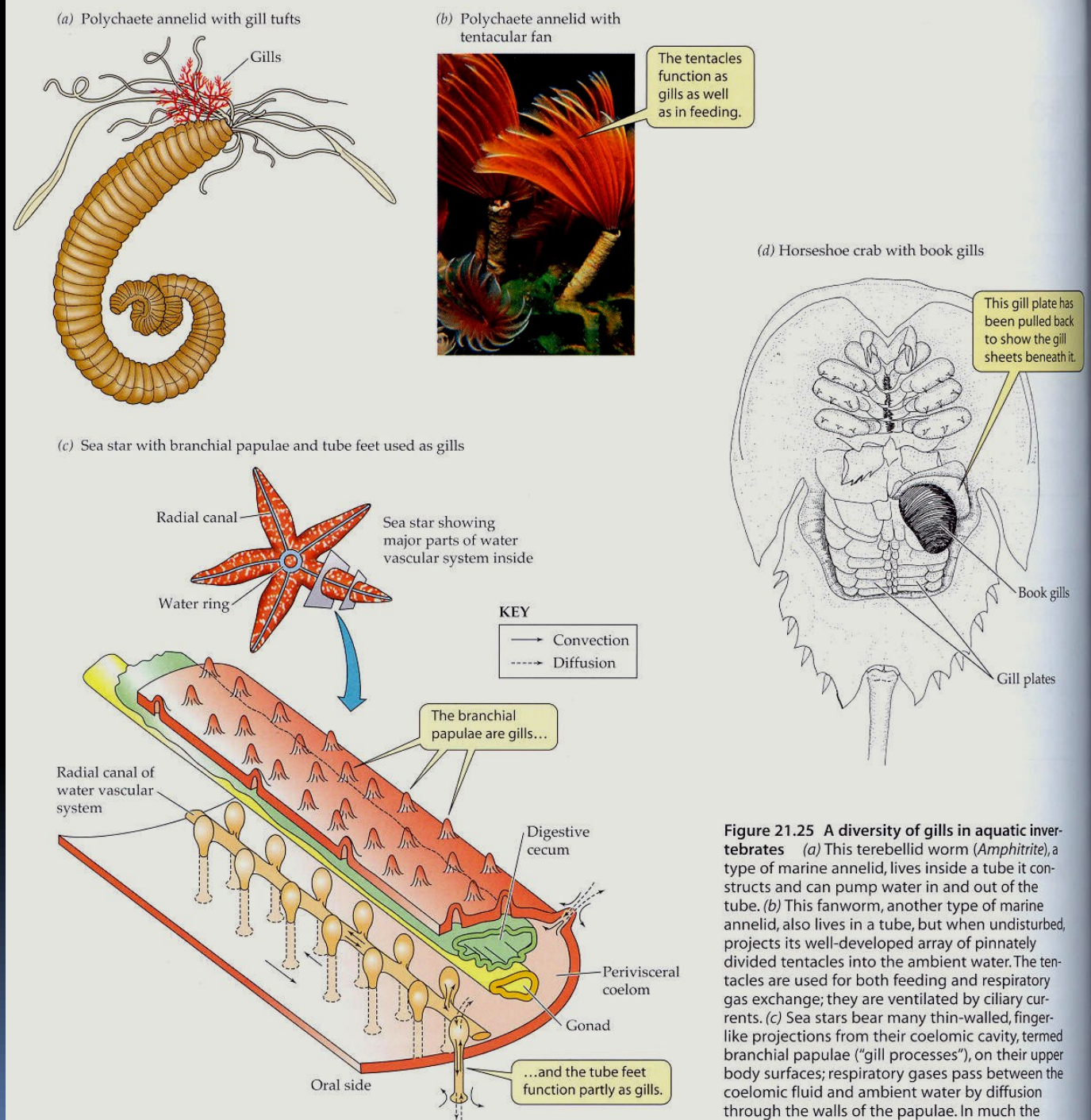


Figure 21.25 A diversity of gills in aquatic invertebrates (a) This terebellid worm (*Amphitrite*), a type of marine annelid, lives inside a tube it constructs and can pump water in and out of the tube. (b) This fanworm, another type of marine annelid, also lives in a tube, but when undisturbed, projects 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

Ventilace měkkýšů

Měkkýši jsou primárně vodní. Velká diverzifikace jediného stavebního základu – plášťové dutiny ventilační proud zajistí cilie nebo svaly

Hlavonožci umí vytvořit protiproud vody a krve

Suchozemští jen malým otvorem vpouští vzduch a plyny postupují difúzí.

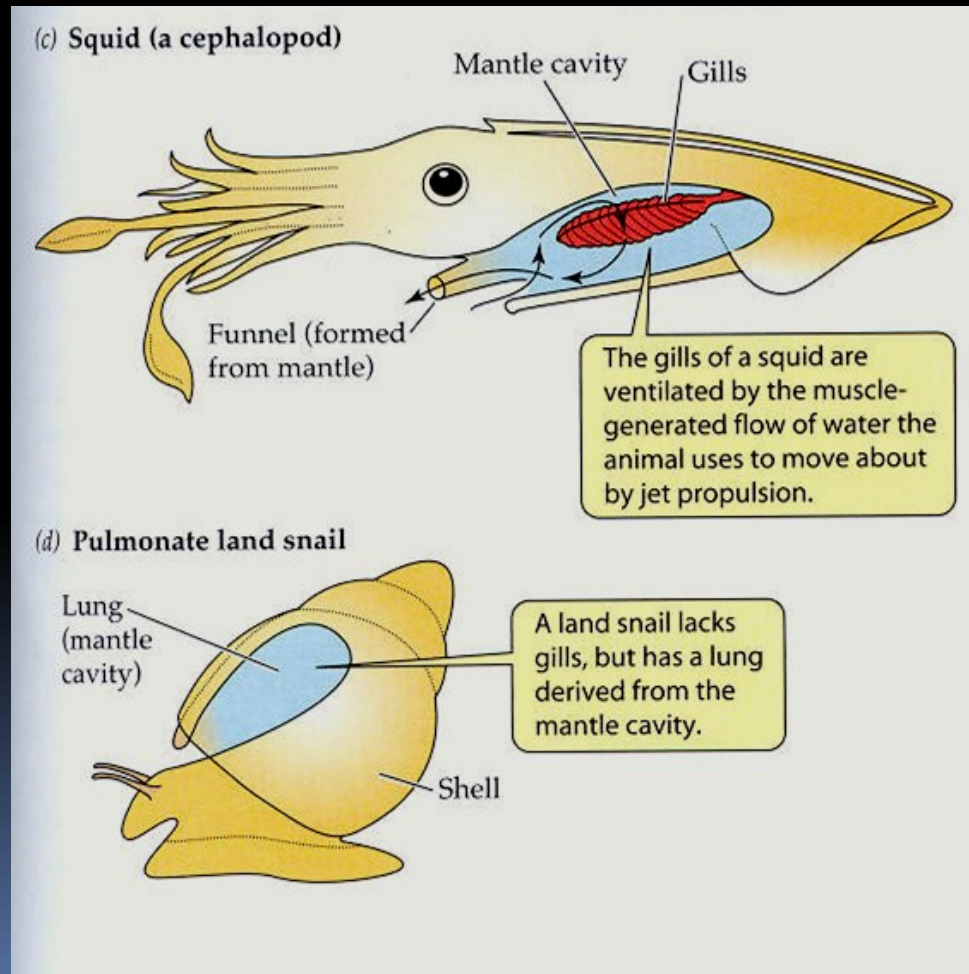
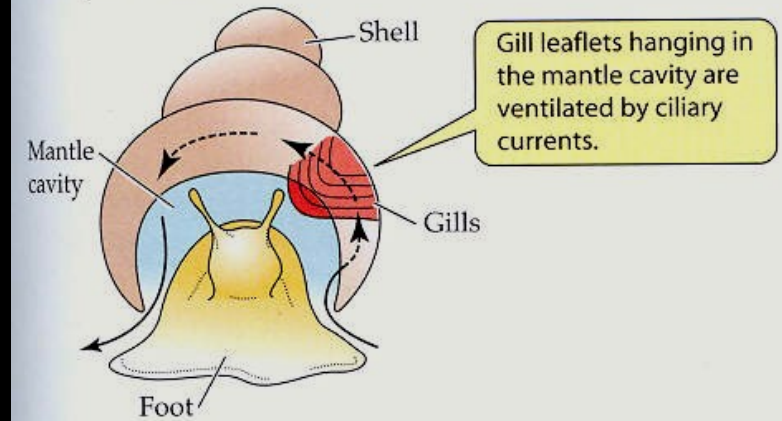
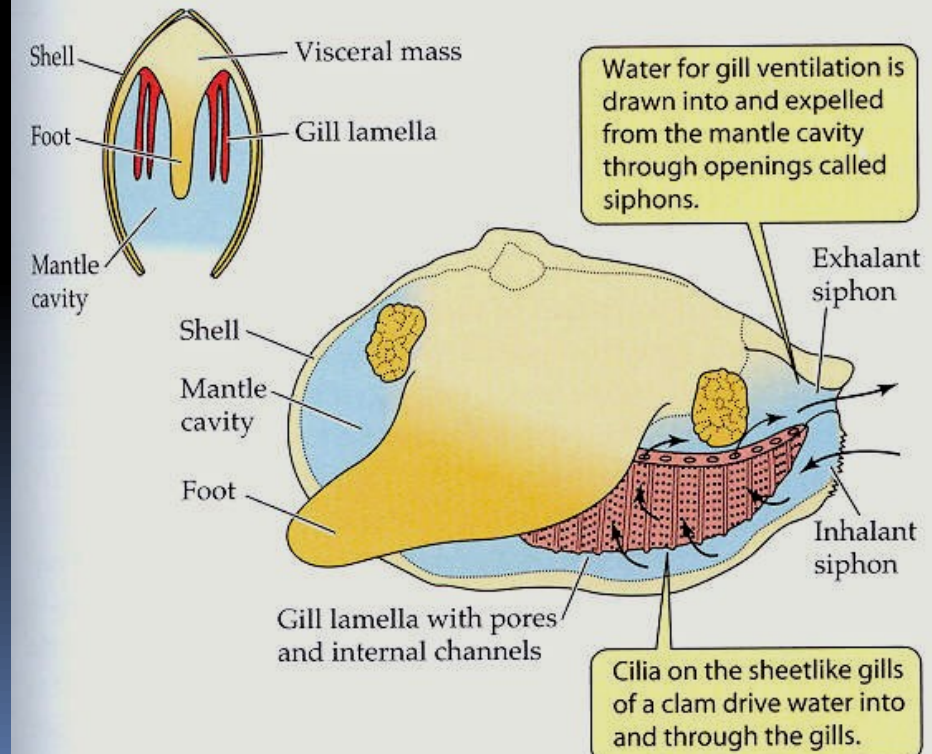


Figure 21.26 The diversification of the breathing system in molluscs

(a) Aquatic snail



(b) Clam (a lamellibranch mollusc)

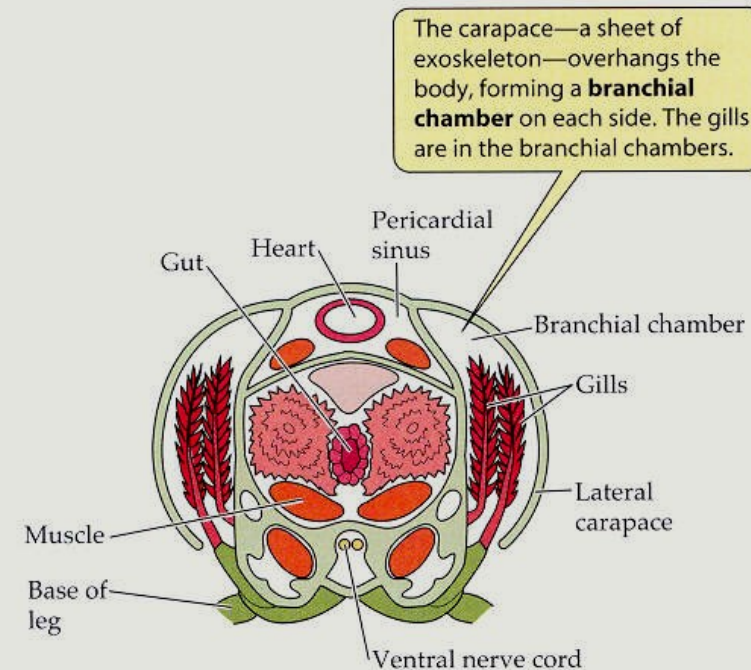


Ventilace vodních koryšů

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 k hlavě. Nasávána je na více místech – usměrněný tok – protiproudá výměna.

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



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

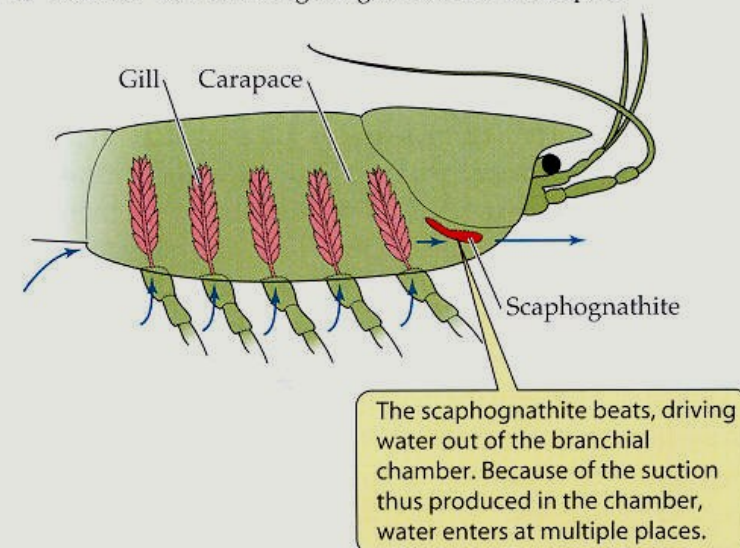


Figure 21.27 The gills and ventilation in a crayfish

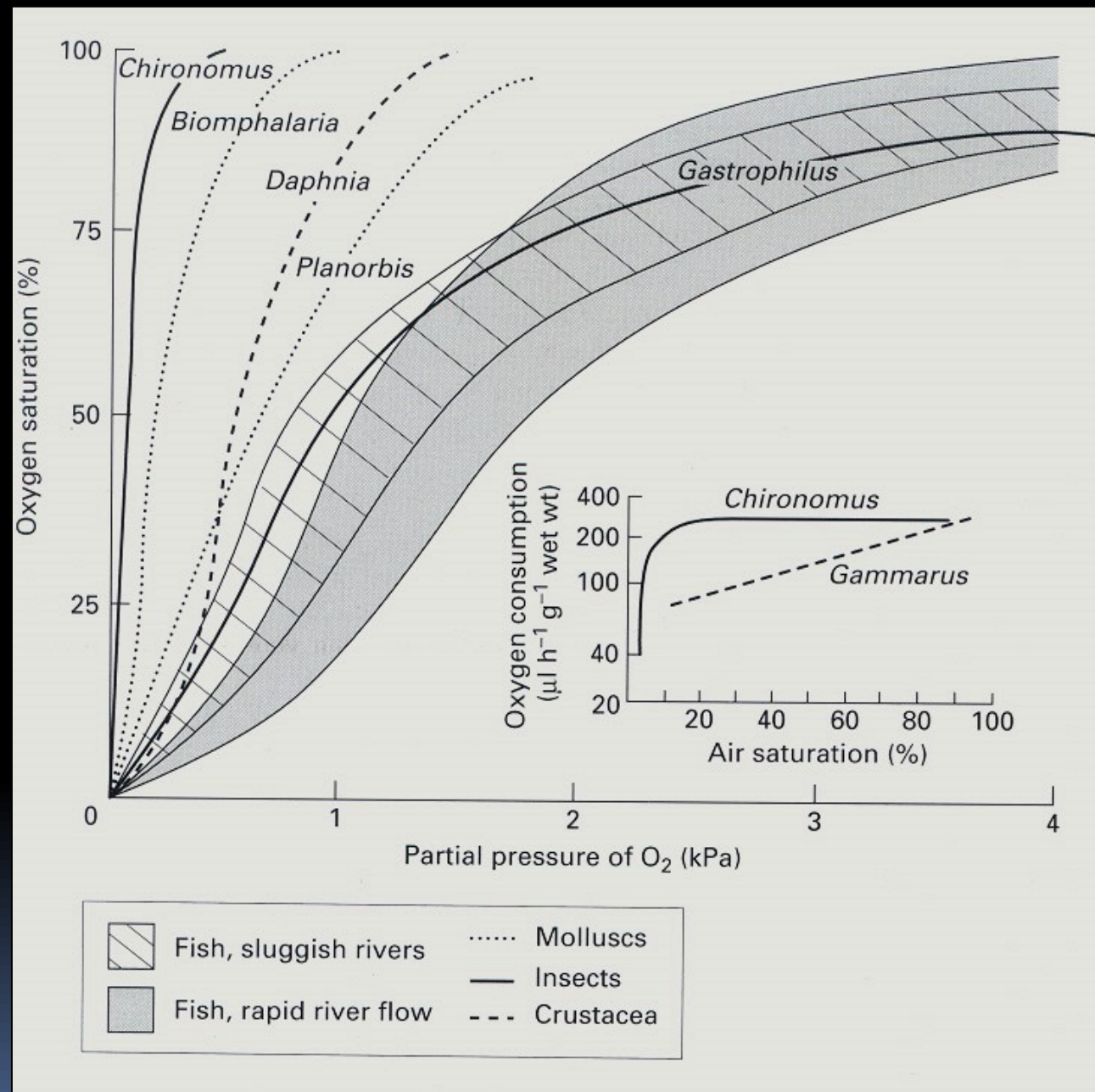
Kolísající nabídka O₂ ve vodě.

jak se vyrovnat s horší dostupností kyslíku,
(vliv teploty vody – viz později):

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

S menší dostupností O₂ se
křivka vazby O₂ na Hb stává
strmější



Suchozemští – plíce Prokrvené dutiny uvnitř těla

Mnohem snazší přístup ke kyslíku.
Další problém: zamezit ztrátám vody – pak jen malý otvor do nitrotělní dutiny.

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.

Plíce terestrických krabů jsou tuhé a nekolabují na souši. Pohybující se nohy kraba přispívají k ventilaci. Tenká kutikula.

Listovité plíce pavouka (viz dále)

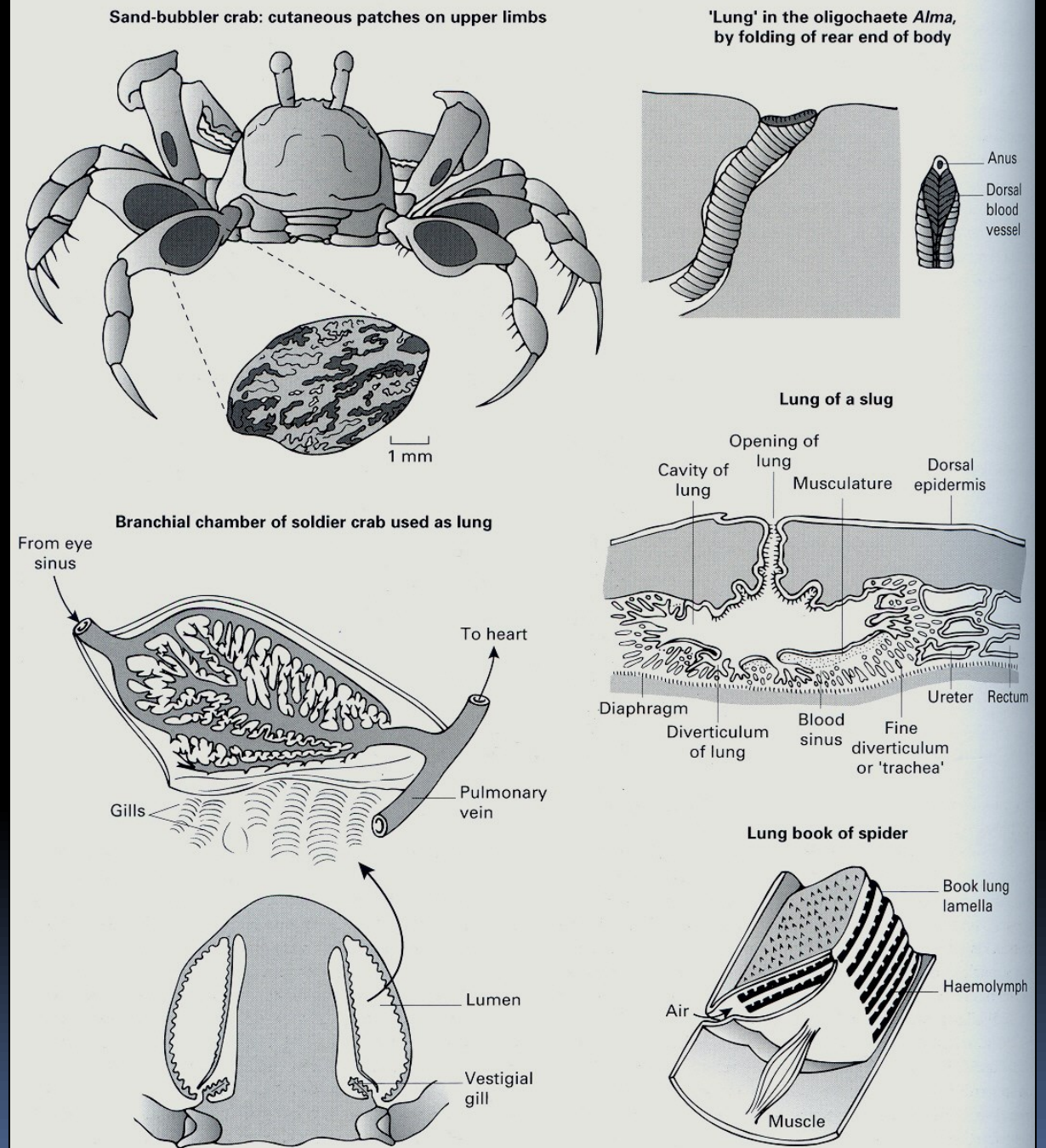


Fig. 13.36 Respiratory surfaces in a range of land invertebrates: cutaneous patches, lung books and lungs.

První pavoukovci – štíři a primitivní pavouci mají plíce připomínající žábra – jako listy knihy. Jsou to invaginace kutikuly tvořící mnoho vzduchových štěrbin.

Nebo zároveň mají i trubicovité výběžky až do tkání – vzdušnice.

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.

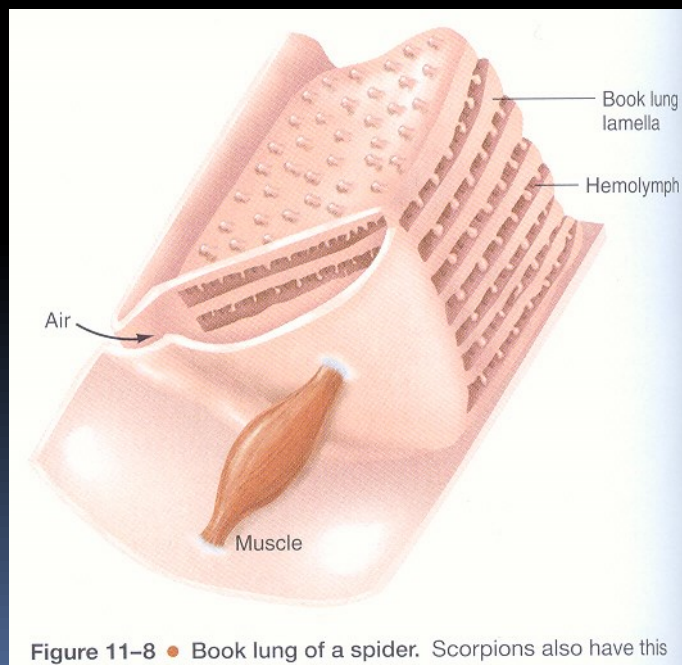
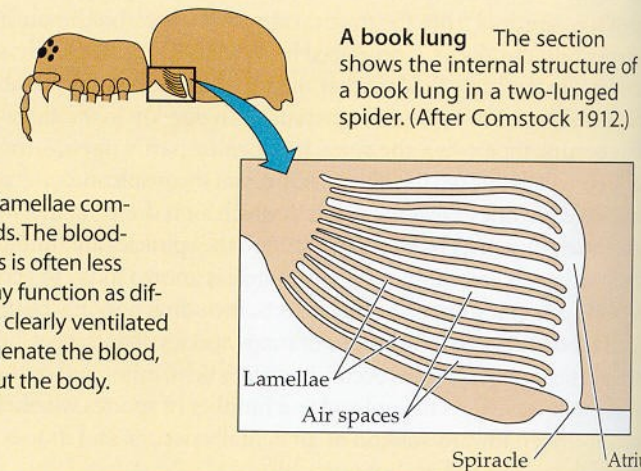
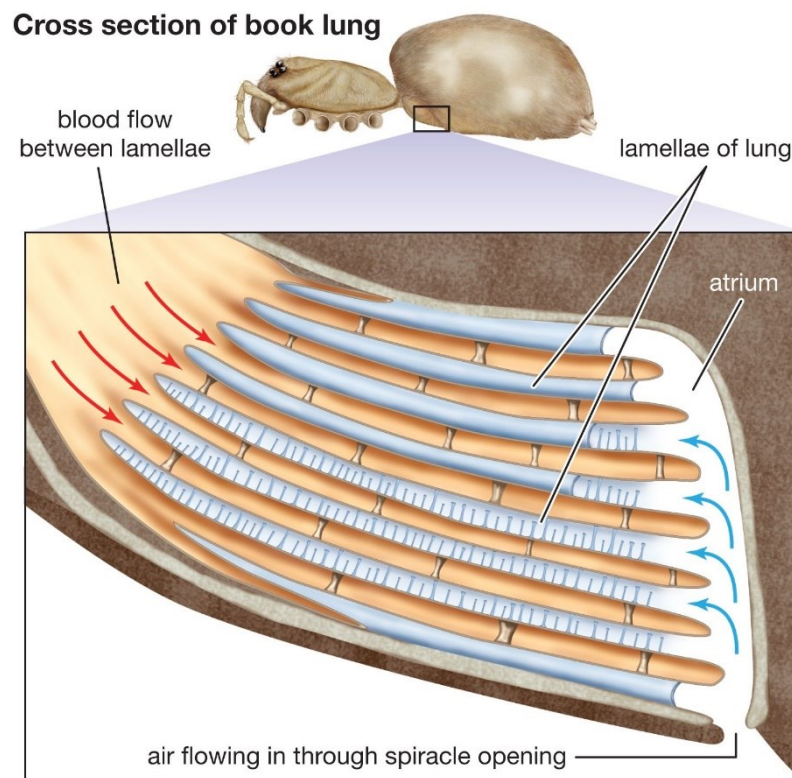


Figure 11-8 • Book lung of a spider. Scorpions also have this

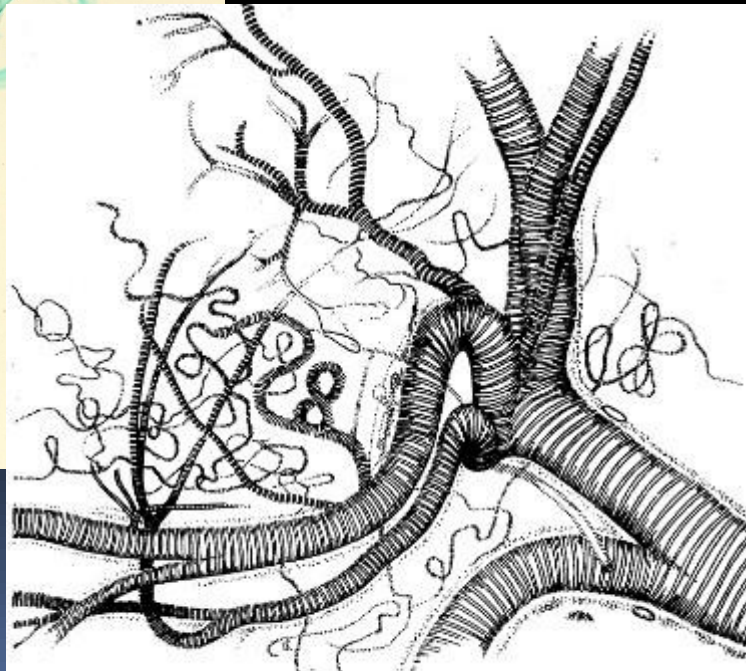
Difuze nebo i aktivní ventilace přes stovky lamel. Pouhý 1 um přes stěnu. Někdy stačí difuze, jindy svalovou ventilací.

Cross section of book lung



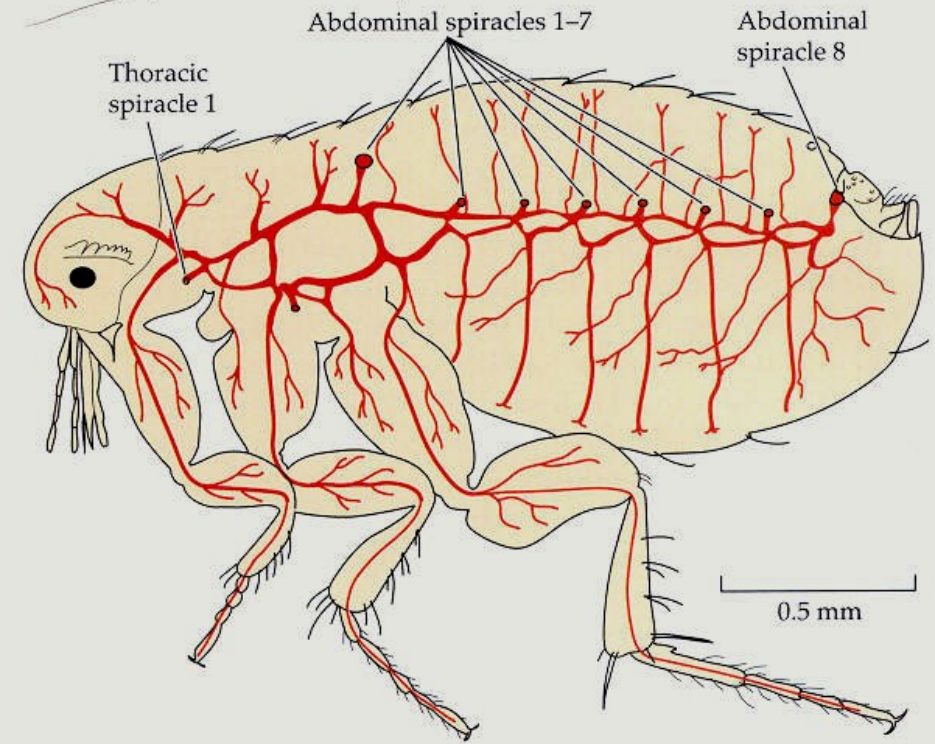
Tracheje – unikátní řešení pro souš. Difuze plynů probíhá v plynném prostředí 10.000x rychleji než ve vodě

Omezení nutnosti cirkulace, barviv.
Difuze + ventilační pohyby.
Zajistí až 30x vyšší spotřebu bez O₂ dluhu.

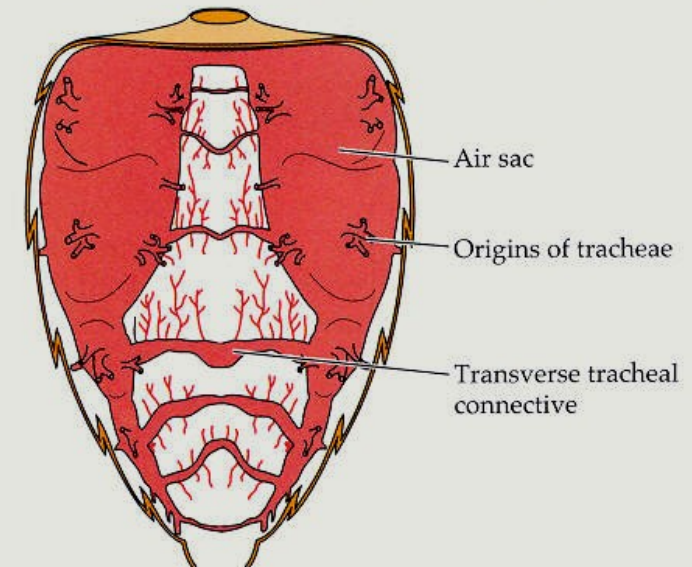


Obr. 133 Vetvení vzdušnic /tracheí/ hmyzu

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



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



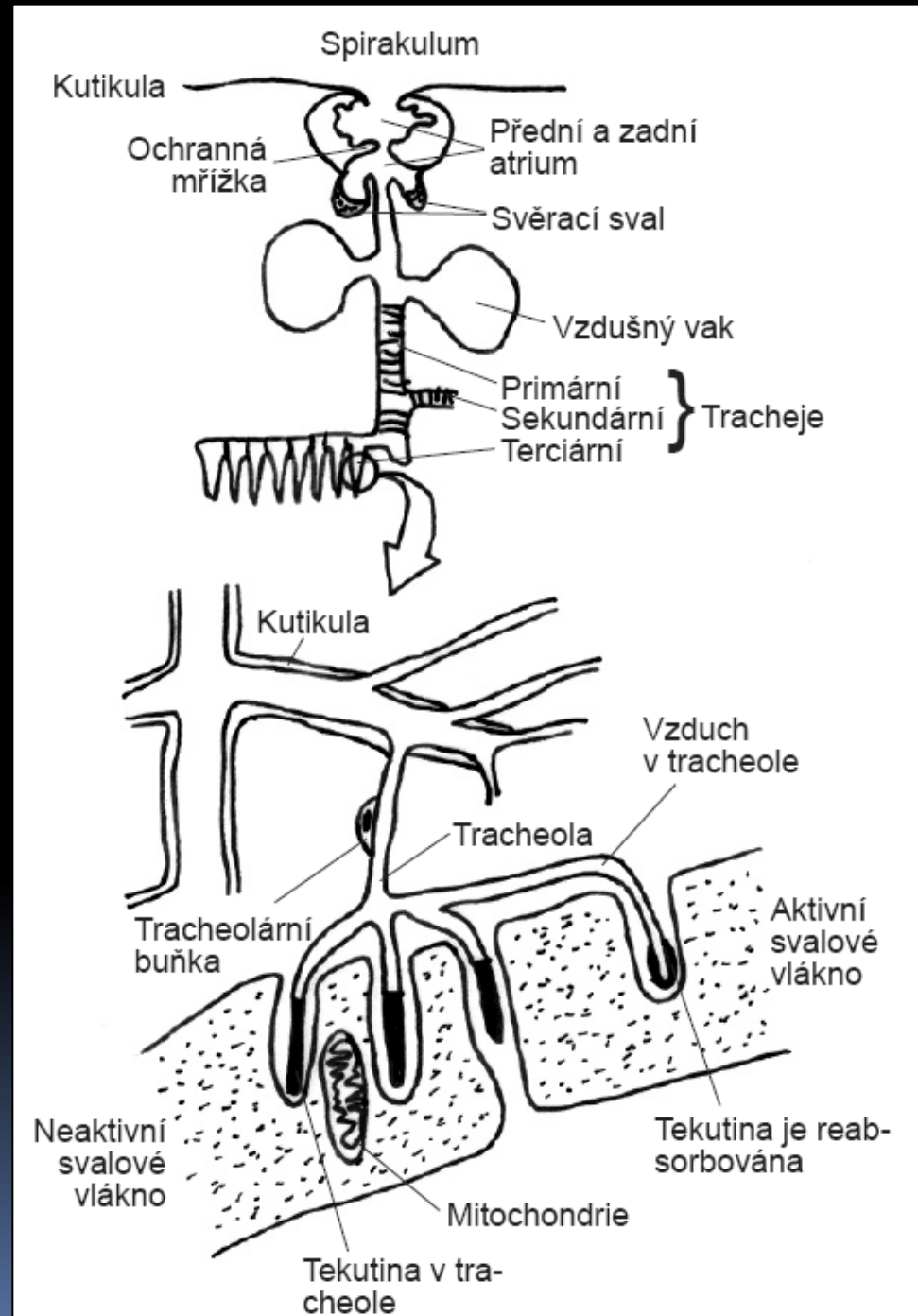
Tracheje - plynná fáze od povrchu až k buňkám.
Regulace proudění.

Hvězdicovitá (tracheolární) 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 – podle aktivity svalu a jeho osmotické savosti. Aktivní sval má lepší okysličení – analogie s vazomotorickou regulací savců. Vodní film uvnitř tracheoly je nicméně nutnou podmínkou pro přechod plynů.

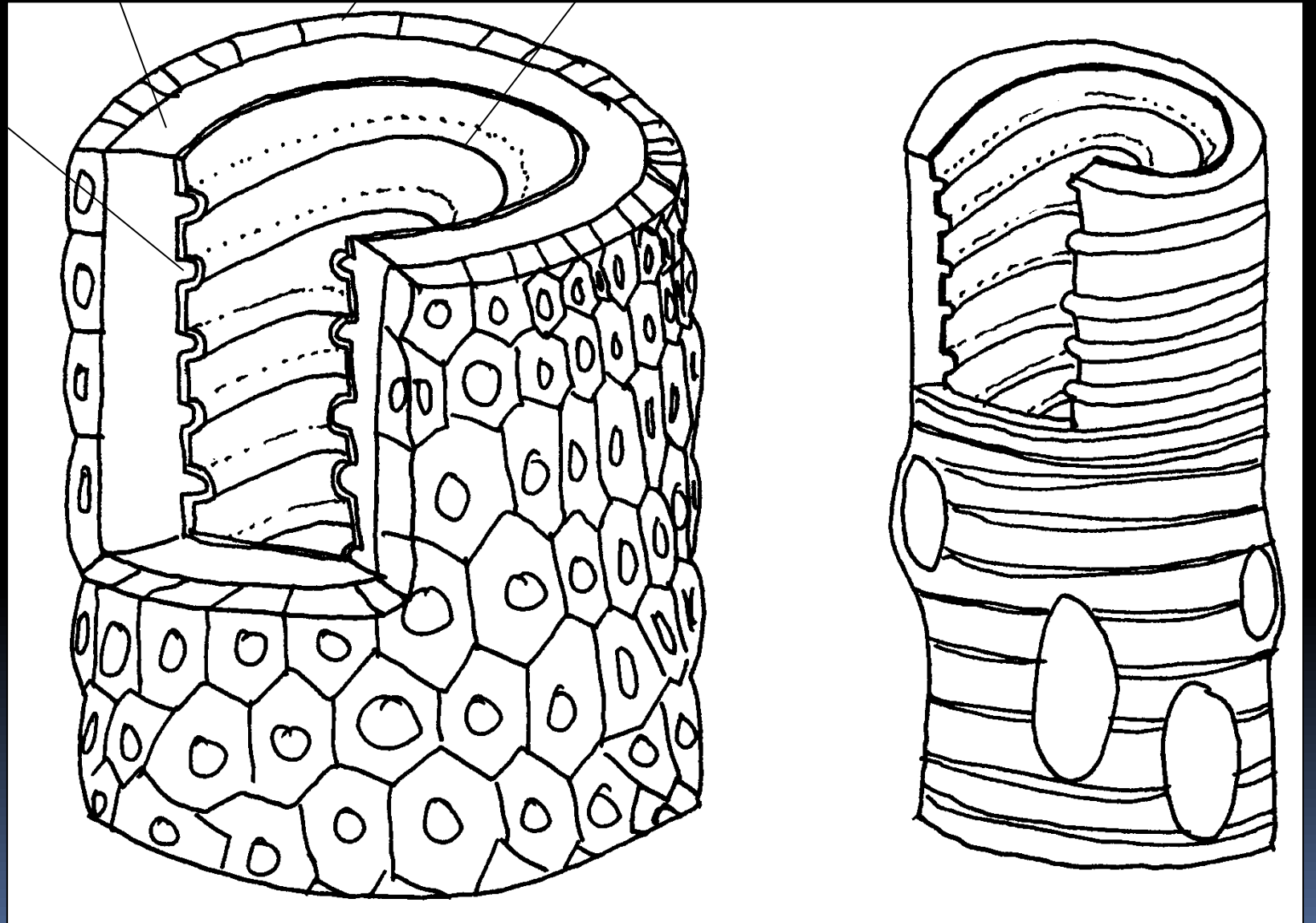




Stavba tracheje dodržuje
vrstvy kutikuly

endokutikula epitel Epikutikula -taenidium

exokutikula

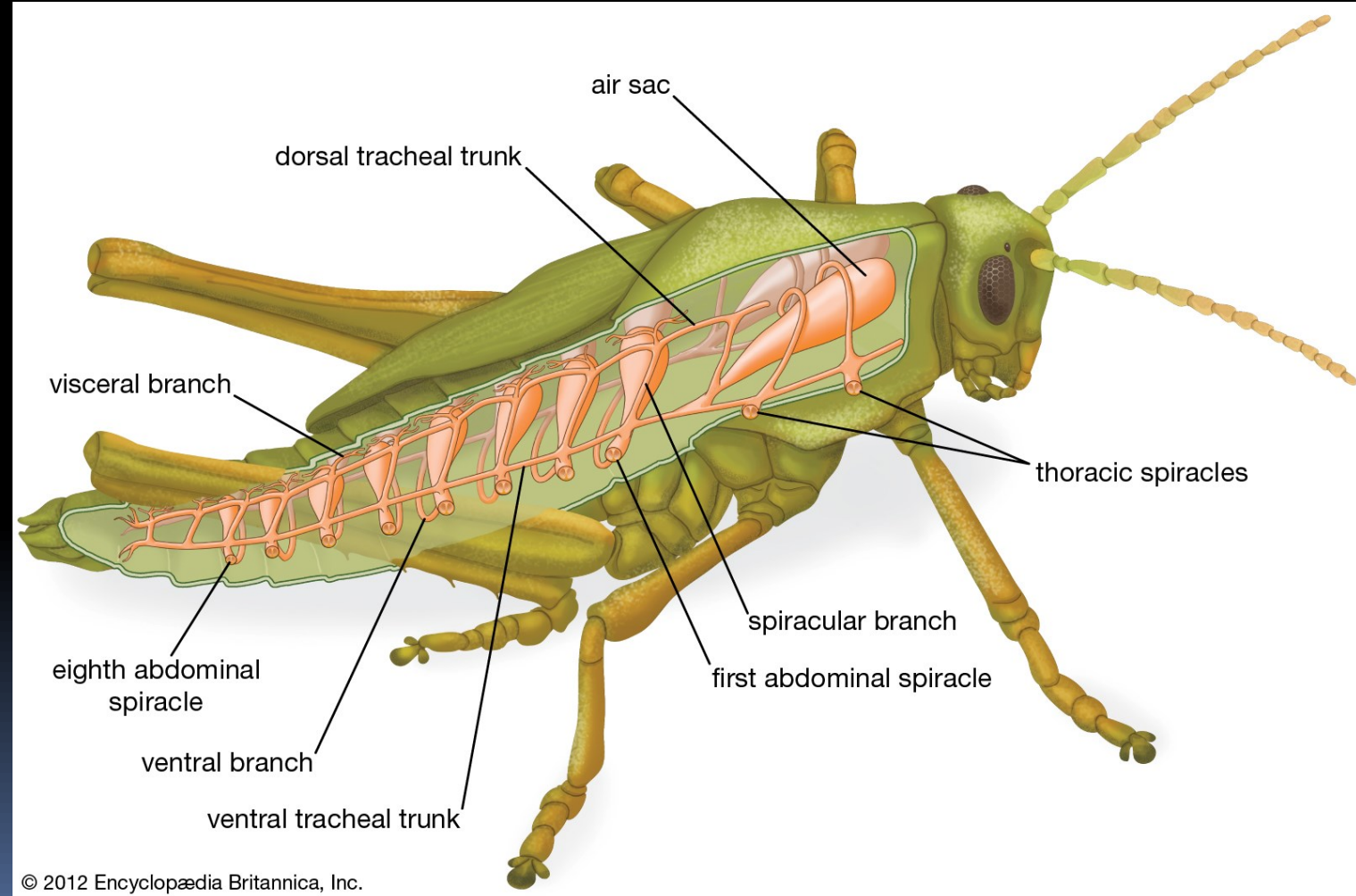


Epidermis na povrchu
Svlékají se

Taenidium

- spirálová výztuž z epikutikuly
- brání kolapsu stlačením nebo
podtlakem

Vzdušné vaky u intenzivně metabolizujících druhů pomáhají ventilaci.
I když difuze mnohým stačí, známe i makroskopickou ventilaci (kobylka, včela).
Pumpování zadečku - 40 l/kg.hod
Tracheální vaky stlačované svaly – 250 l/kg.hod



Hlavní **ventilační pohyby** tělní stěny 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.

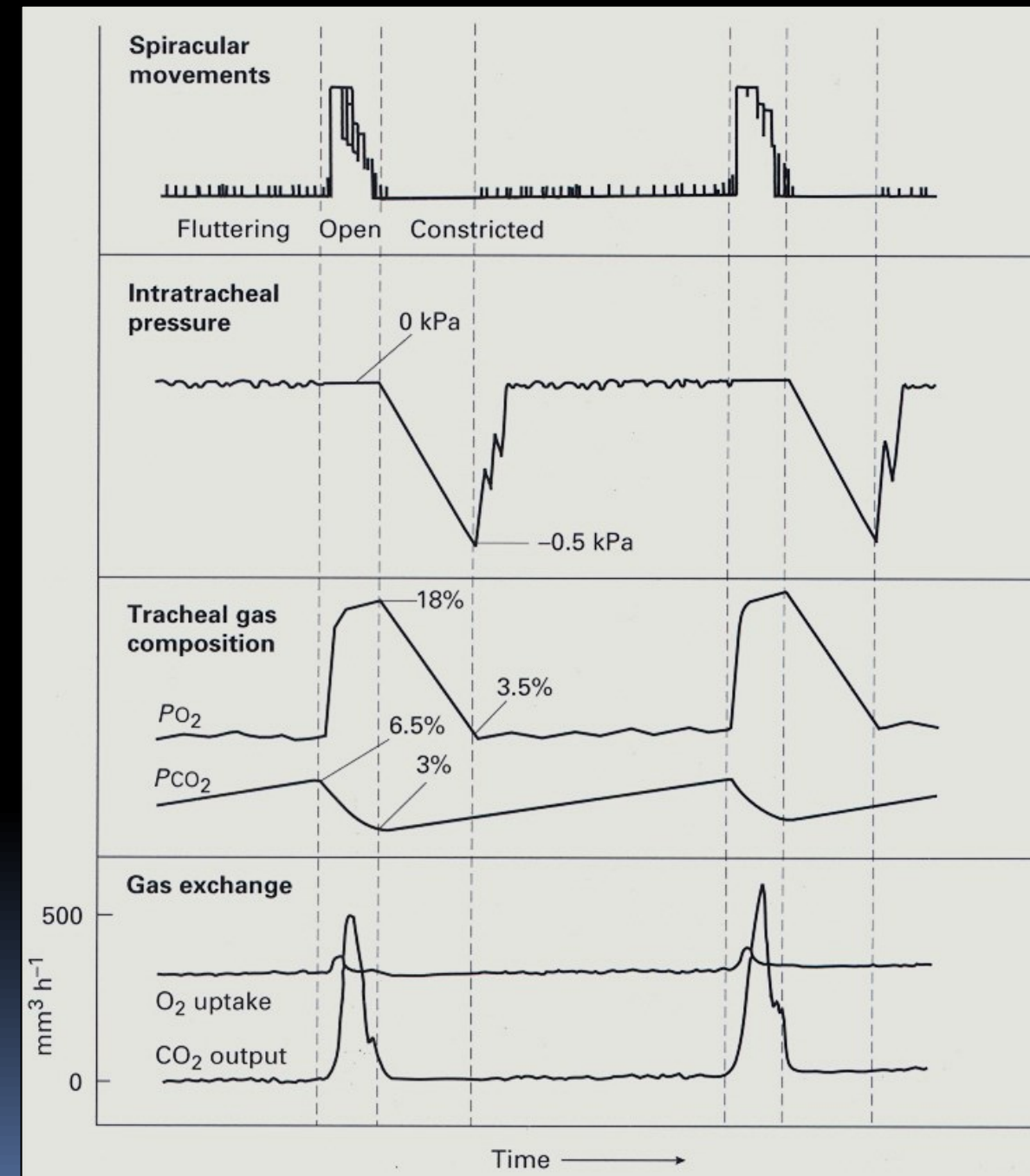
[Video](#)

Nervové řízení ventilace: kompromis mezi ztrátami vody a nutnou výměnou.

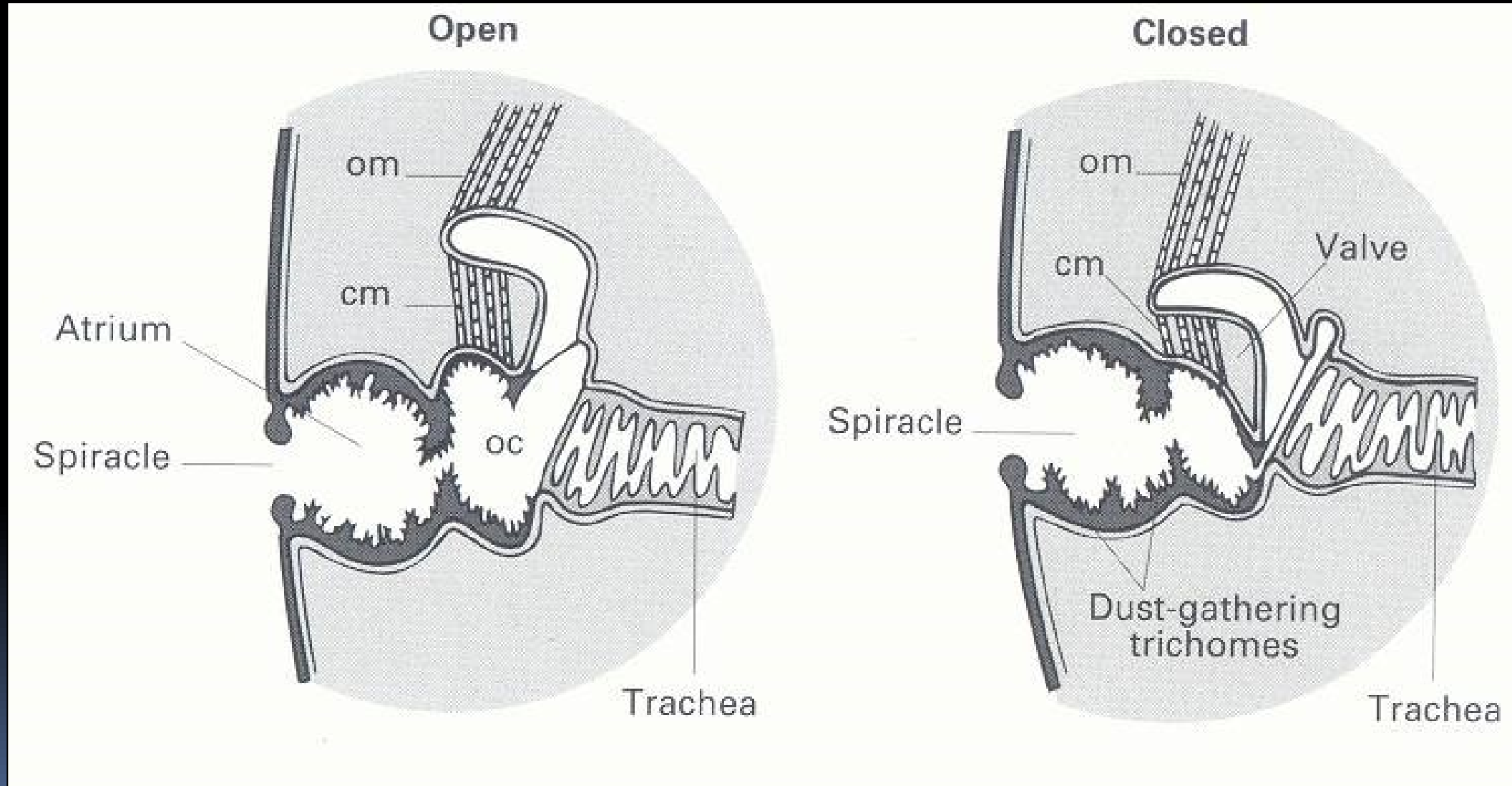
Diskontinuální dýchání. „Výbuchy CO₂“. Je snad metabolismus cyklický?

Ochranný podtlak – CO₂ se lépe rozpouští do hemolymfy a opouští plyn v trachejích -> podtlak chrání před ztrátami vody.

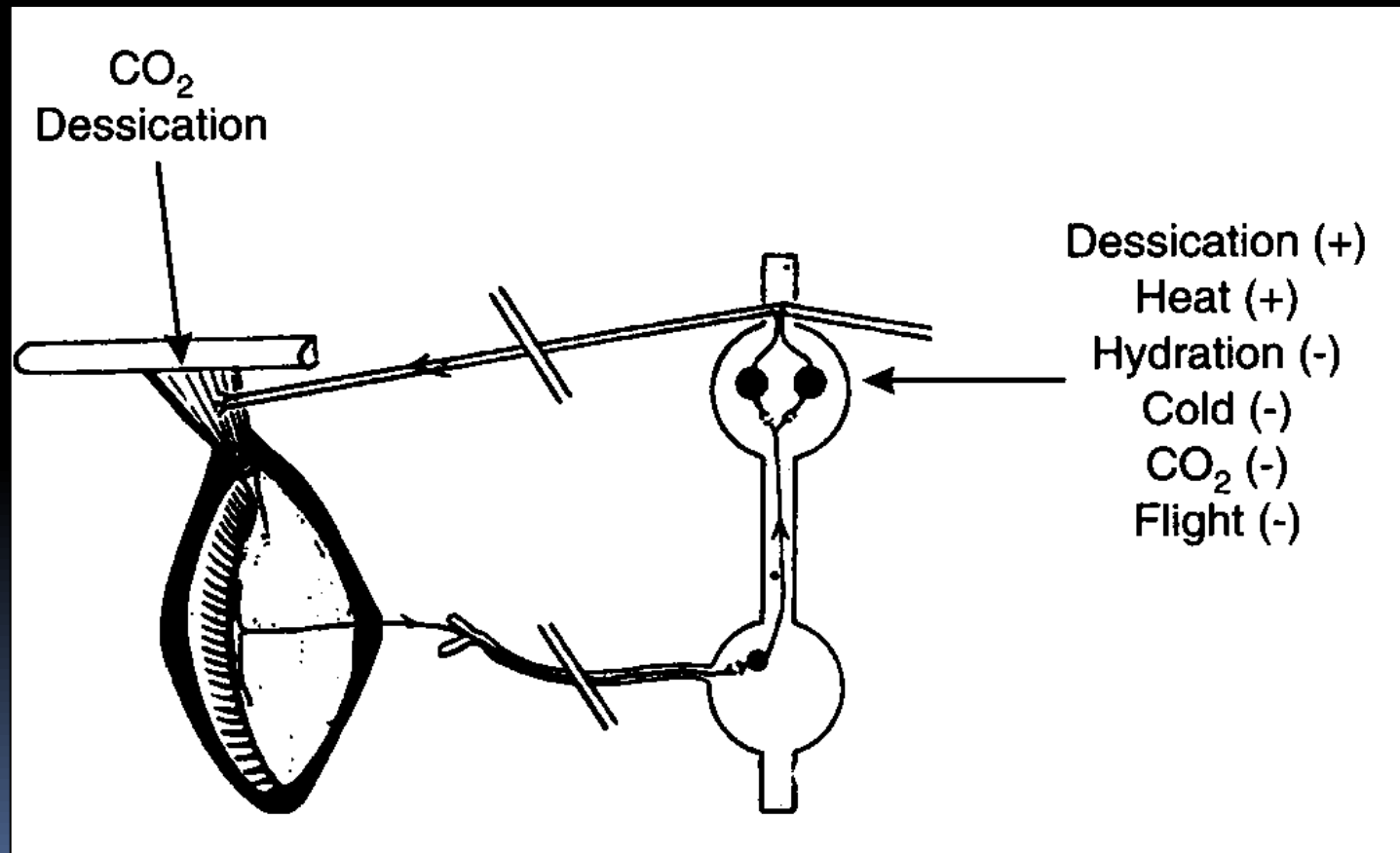
Lépe je krátce a intenzivně „vyvětrat“.



Otvírací 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.

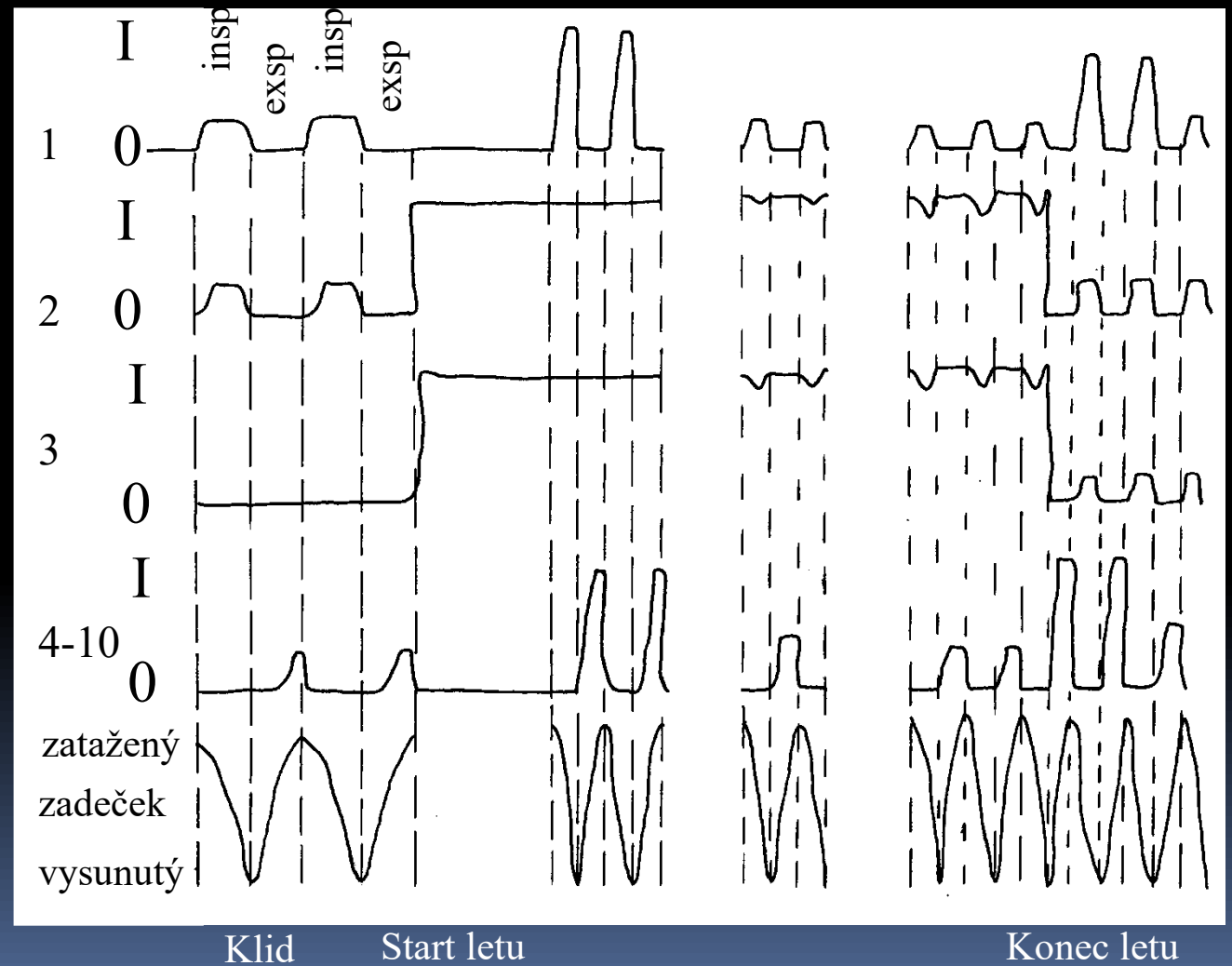


Řízená difuze a konvekce

Usměrněný proud vzduchu v závislosti na aktivitě.

1-3 spirakula hrudi, 4-1 zadečková

Zadeček jako měchy varhan



Vodní hmyz:

otevřená nebo uzavřená soustava trachejí.

Uzavřená: žábra jako vnější keříčky z kutikuly protkané trachejemi. Na straně nebo konci zadečku. Nebo vodu nasávají do rektálních žaber

Otevřená – spirakulární, mohou využívat vzduchovou bublinku (*plastron*) jako zásobník nebo i žábra

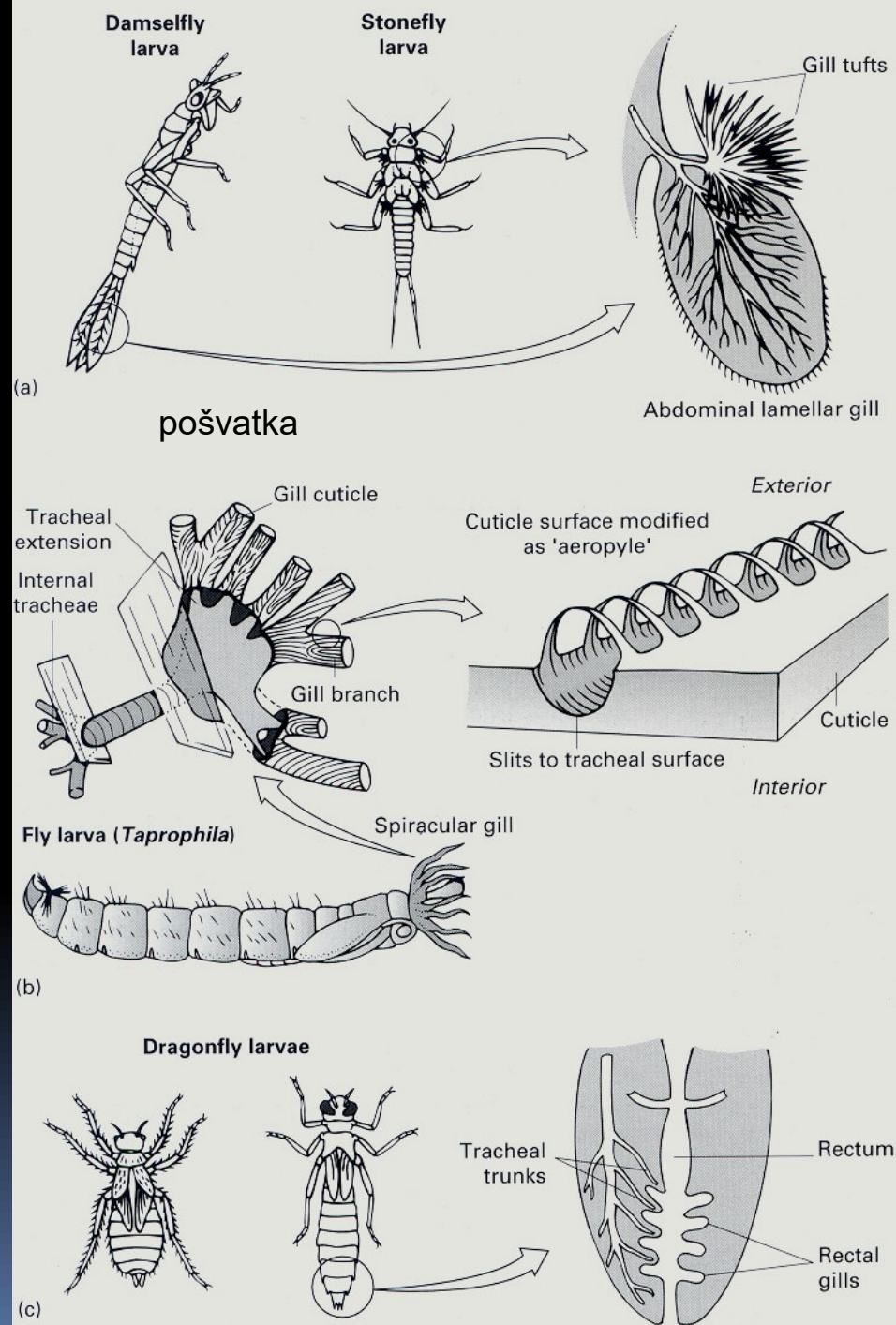
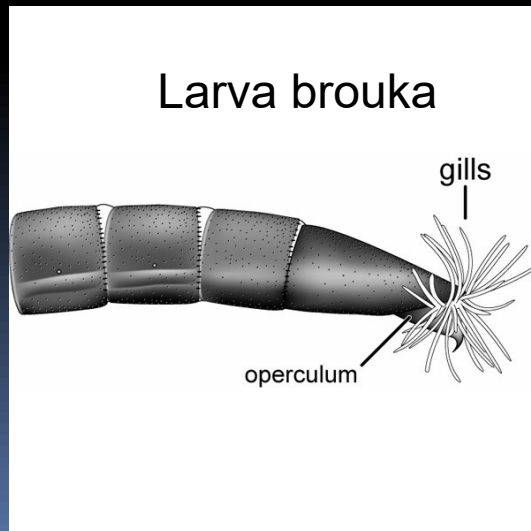


Fig. 11.23 Respiration in freshwater insects. (a) Tracheal gills in damselfly and stonefly. (b) Spiracular gills in an aquatic fly larva. (c) Rectal gills in dragonfly. (Adapted from Hinton 1957 and other sources.)

Uzavřený tracheální systém

Larva vážky

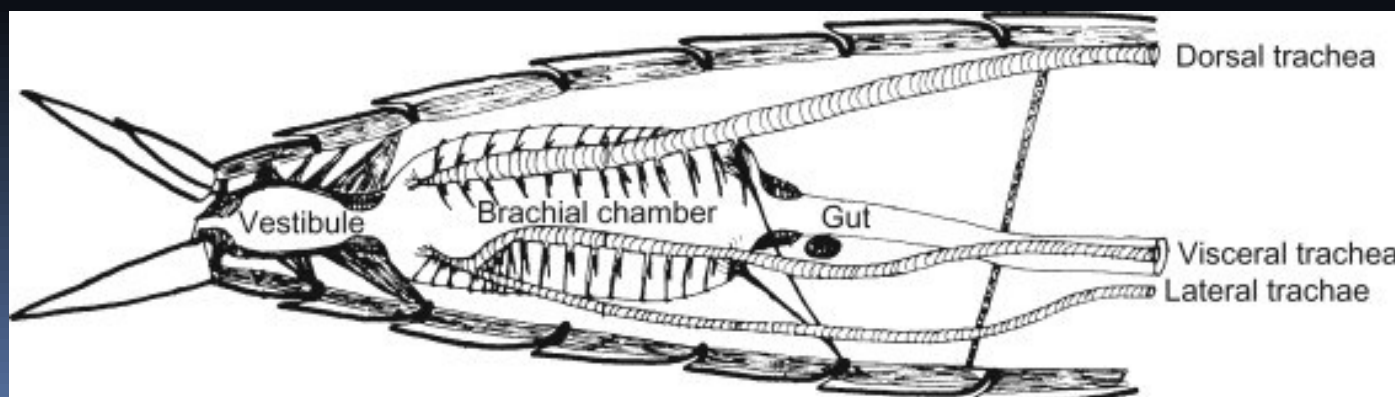


shutterstock.com · 1407297140

Larva jepice



Rektální žábra vážky



Dorsal trachea

Vestibule

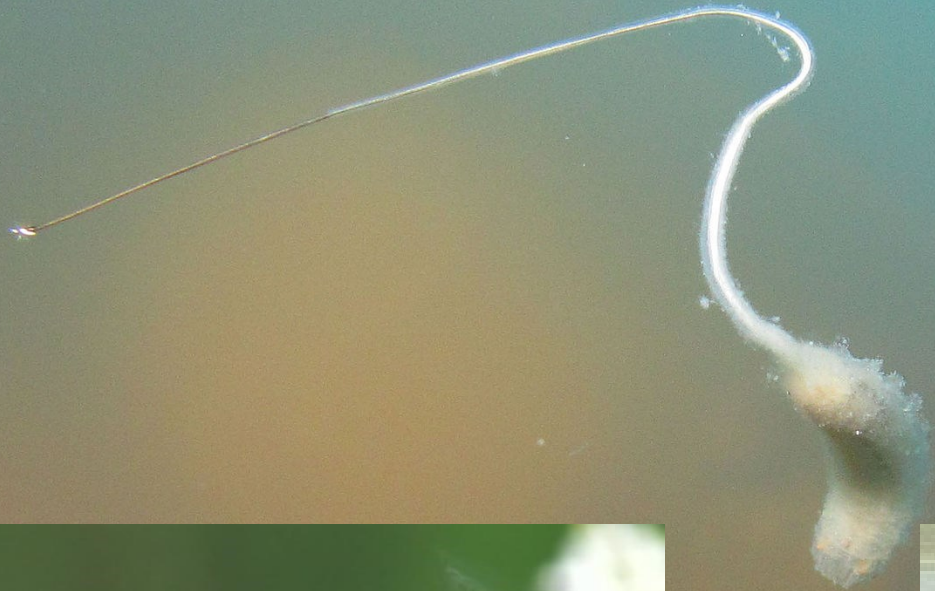
Brachial chamber

Gut

Visceral trachea

Lateral trachae





0,03125x

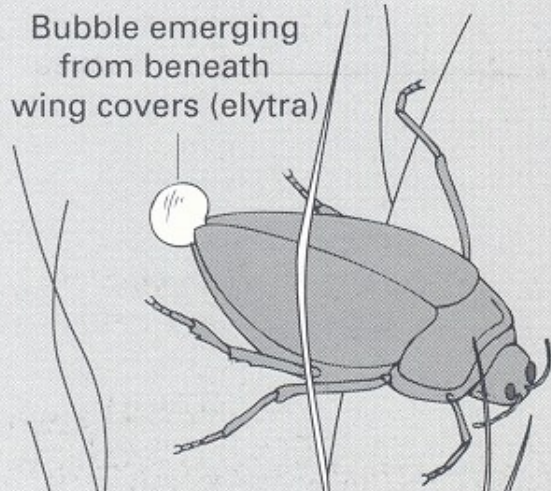


Otevřená:

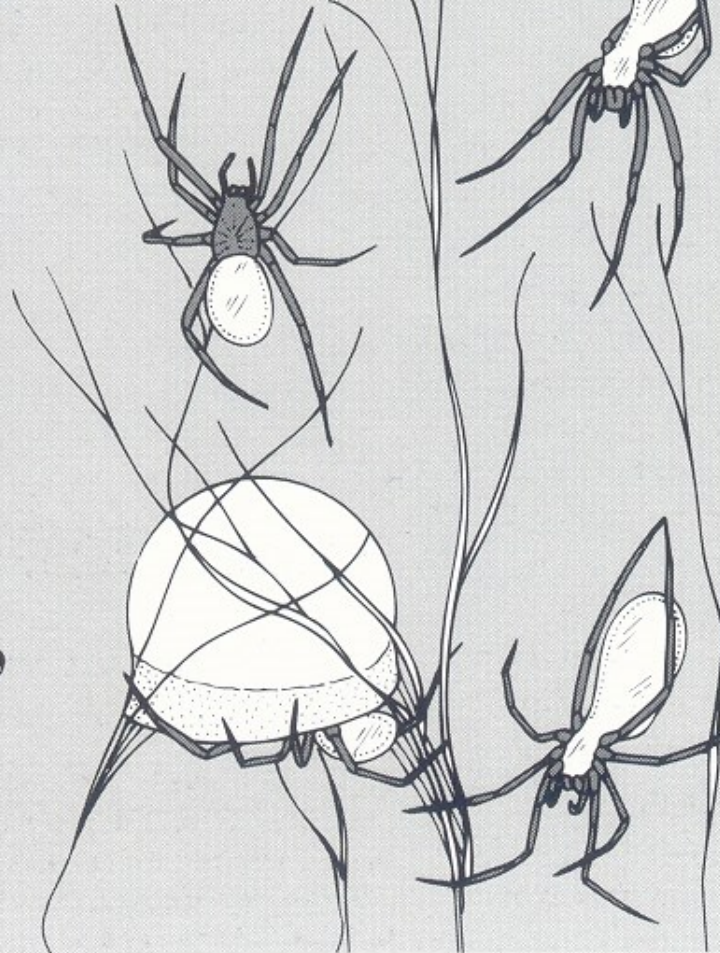
Z hladiny - trubička larev pestřenek např. rodu *Eristalis* nebo sifon komárů opatřený na konci stigmaty, či zvláštním způsobem upravená tykadla vodomila *Hydrophilus* apod.

Diving beetle

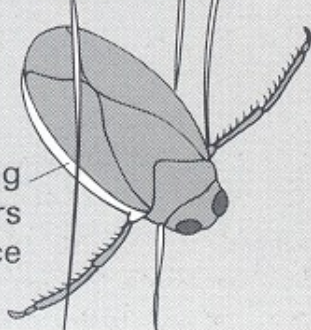
Bubble emerging
from beneath
wing covers (elytra)



Backswimmer bug



Glistening
bubble on hairs
of ventral surface



© Jan Hamrsky
www.lifeinfreshwater.net



Otevřená:

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

Bublina vzduchu – k čemu všemu dobrá

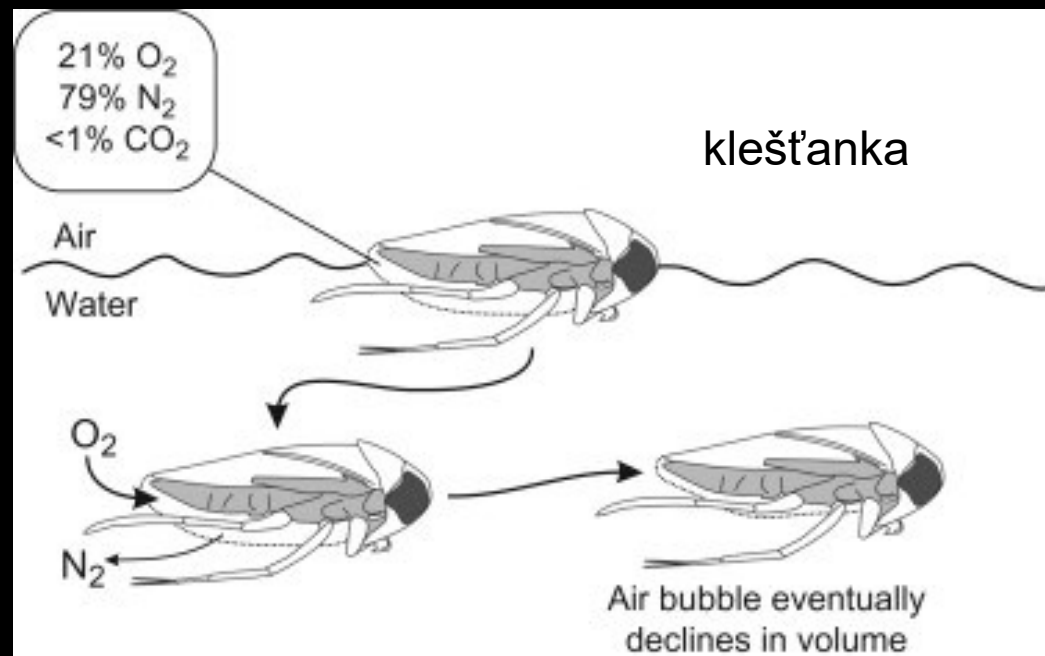


1. FUNKCE HYDROSTATICKÁ. Zásoba vzduchu má především funkci hydrostatickou, která se uplatňuje při výstupu hmyzu k hladině, při zaujímání vhodné polohy při obnovování zásoby vzduchu. Při pevně-li se na tělo znakoplavky závaží, kompenzuje zvětšení hustoty těla zvětšením objemu vzduchové bubliny. Naopak 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.

Bublina vzduchu – plastron



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 všechny 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.

Plastronové dýchání – permanentní vzduchový film. Je potřeba jej udržovat povrchovými strukturami. Podobá se spíše uzavřené dýchací sst – tzv. fyzikální žábra.
 plošnice *Aphelocheirus*, larvy brouků *Phytobius*, *Elmis*, pavouci

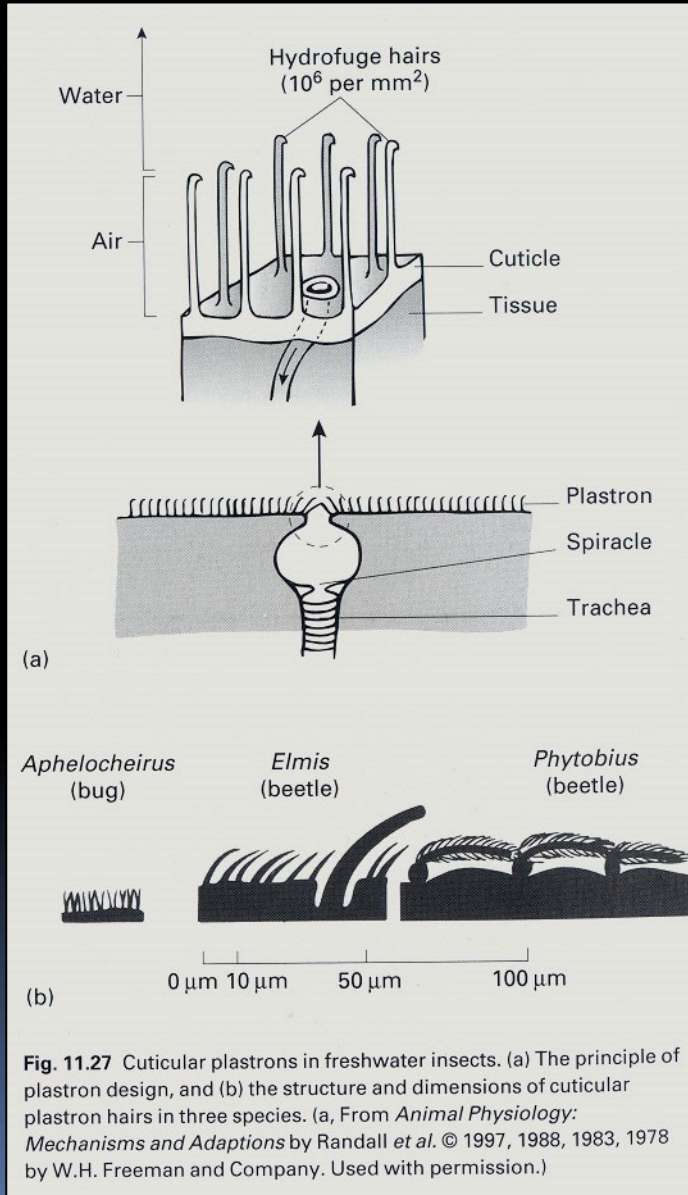
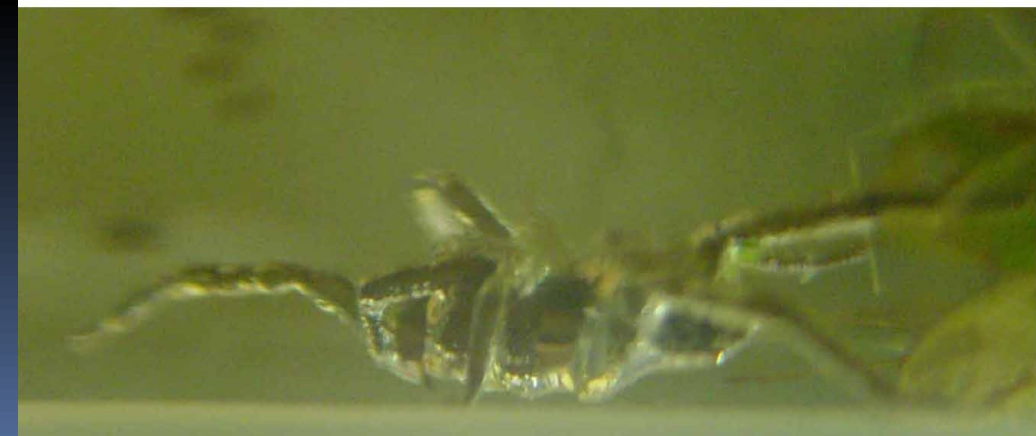


Fig. 11.27 Cuticular plastrons in freshwater insects. (a) The principle of plastron design, and (b) the structure and dimensions of cuticular plastron hairs in three species. (a, From *Animal Physiology: Mechanisms and Adaptions* by Randall *et al.* © 1997, 1988, 1983, 1978 by W.H. Freeman and Company. Used with permission.)



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“

V organicky znečištěných vodách bakterie spotřebují všechno O₂.

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

Vzácnější způsoby dýchání

Krevní žábry

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



Tracheální plíce

Tracheální žábry jsou známa už dlouho, ale tracheální plíce patří mezi mladé 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 krevních buněk.

Erytrocyty existují i u bezobratlých:

Někteří kroužkovci, měkkýši, pásnice, ostnokožci.

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

Dýchací pigmenty - barviva

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.

Jejich vlastnosti limitují metabolické výkony. Syntéza je ale také náročná. Kompromisy mezi přenosem kyslíku a syntézou.

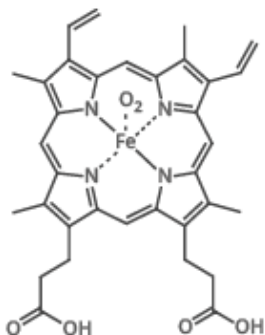
Pigmenty jsou někdy vázány na krvinky někdy volně rozpuštěny v plasmě. Výhoda uzavření hemoglobinu v erythrocytech je např., že chemické prostředí uvnitř buněk se může výrazně lišit od poměrů v plasmě. Reakce mezi O_2 a Hb je totiž silně ovlivňována anorganickými ionty stejně jako fosfáty .

Dýchací pigmenty - barviva

Red

HUMANS AND THE MAJORITY OF OTHER VERTEBRATES

HAEMOGLOBIN



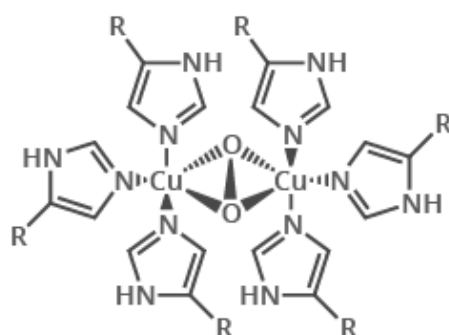
HAEM B
(oxygenated form)

Haemoglobin is a protein found in blood, built up from subunits containing 'haems'. These haems contain iron, and their structure gives blood its red colour when oxygenated. Deoxygenated blood is a deep red colour - not blue!

Blue

SPIDERS, CRUSTACEANS, SOME MOLLUSCS, OCTOPUSES & SQUID

HAEMOCYANIN



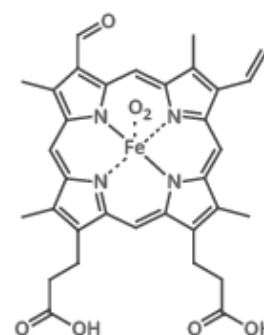
HAEMOCYANIN
(oxygenated form; R = histidine residues)

Unlike haemoglobin, which is bound to red blood cells, haemocyanin floats free in the blood. Haemocyanin contains copper instead of iron. When deoxygenated, the blood is colourless, but when oxygenated, it gives a blue colouration.

Green

SOME SEGMENTED WORMS, SOME LEECHES, & SOME MARINE WORMS

CHLOROCRUORIN



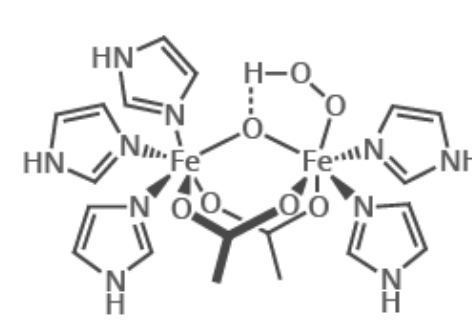
CHLOROCRUORIN
(oxygenated form)

Chemically similar to haemoglobin; the blood of some species contains both haemoglobin & chlorocruorin. Light green when deoxygenated, it is green when oxygenated, although when more concentrated it appears light red.

Violet

MARINE WORMS INCLUDING PEANUT WORMS, PENIS WORMS & BRACHIOPODS

HAEMERYTHRIN

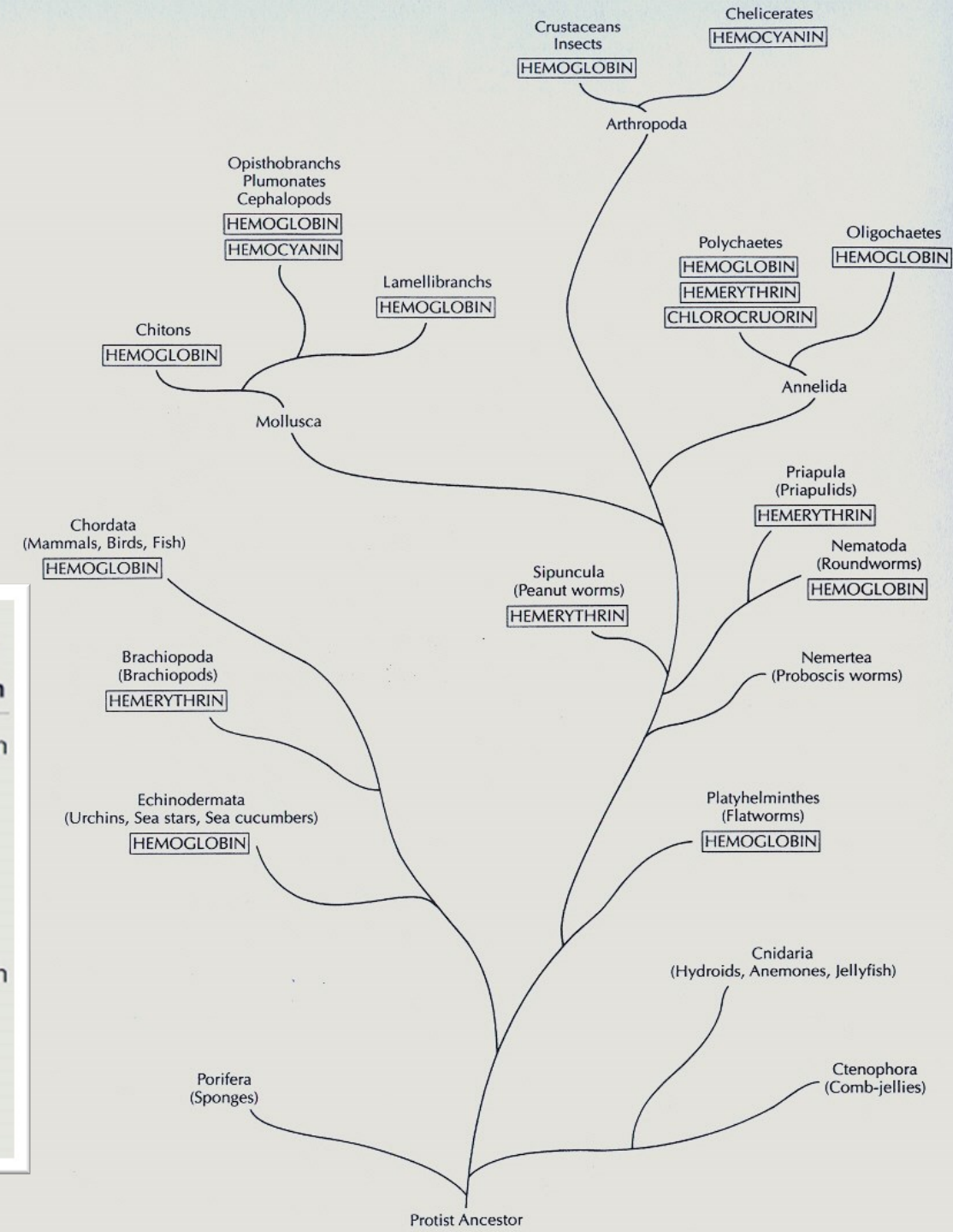


HAEMERYTHRIN
(oxygenated form)

Haemerythrin is only 1/4 as efficient at oxygen transport when compared to haemoglobin. In the deoxygenated state, haemerythrin is colourless, but it imparts a violet-pink colour when oxygenated.



Dýchací pigmenty - 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

Hemoglobin a hemerythrin jsou nejrozšířenější.

Dýchací pigmenty - barviva

Brachiopoda
ramenonožci

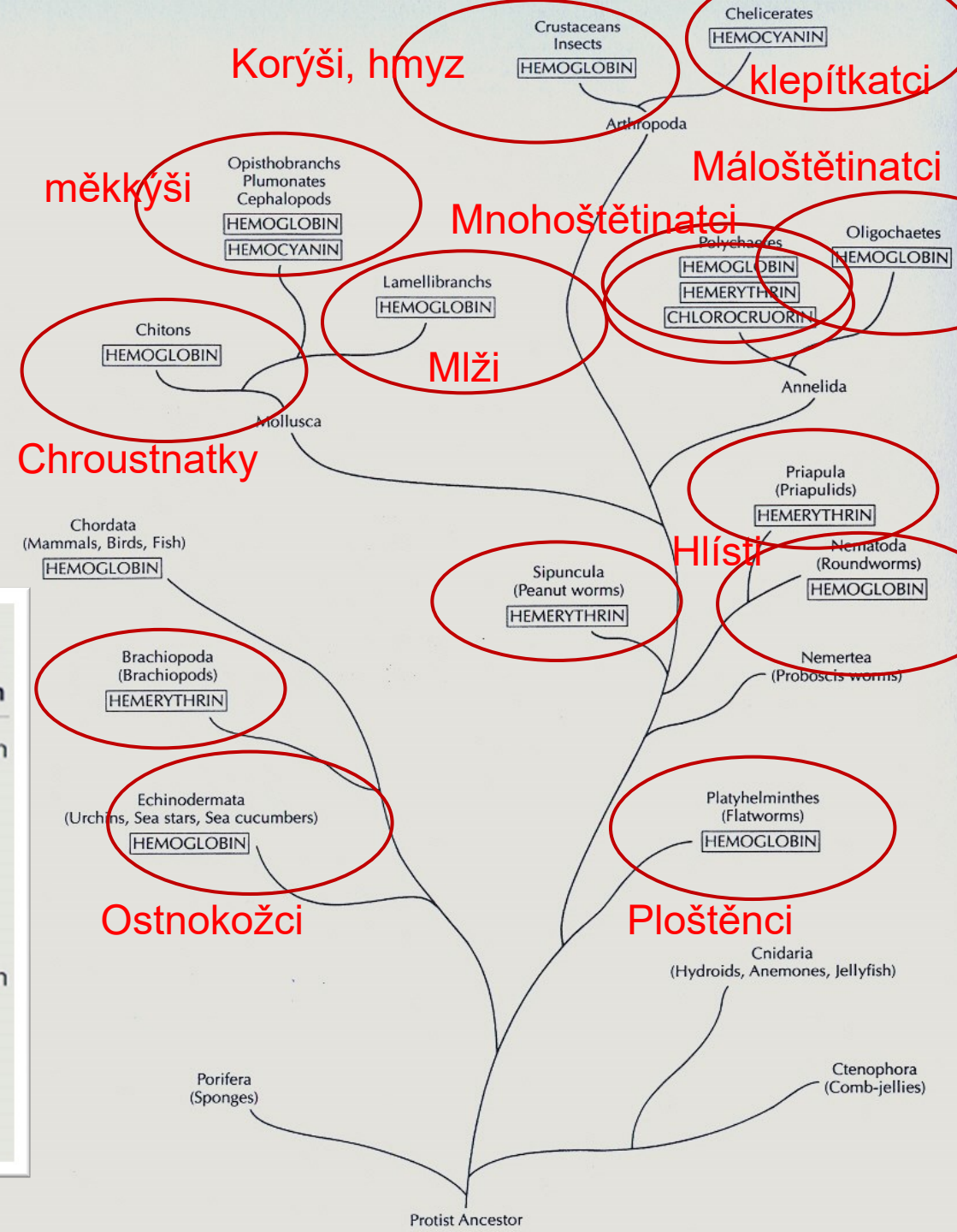


Priapulida
hlavatci



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

Bez jasné evoluční souvislosti.



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.

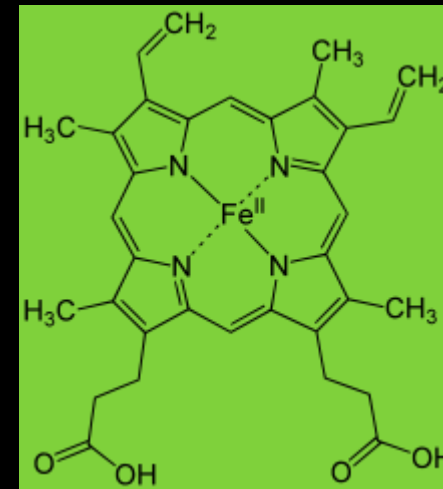
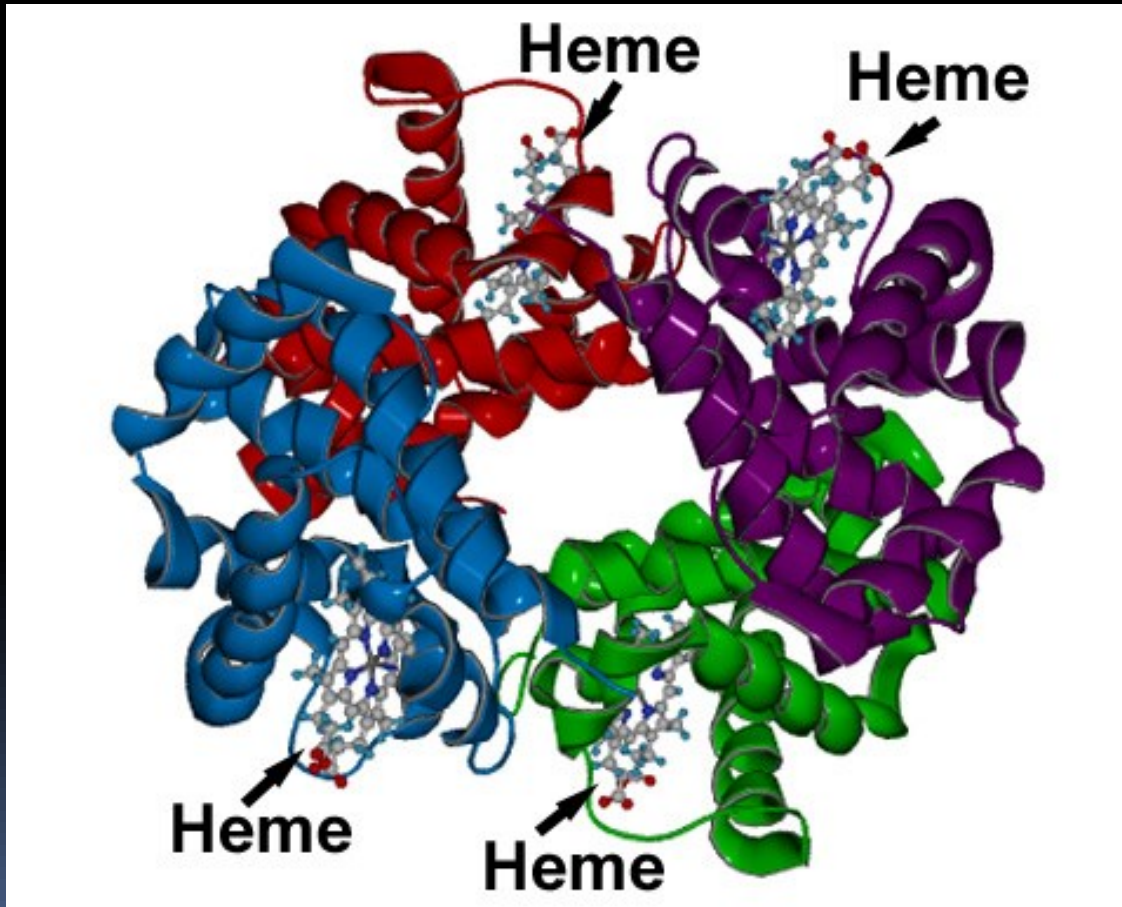
Vyšší výkon srdce nebo lepší pigment?

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.



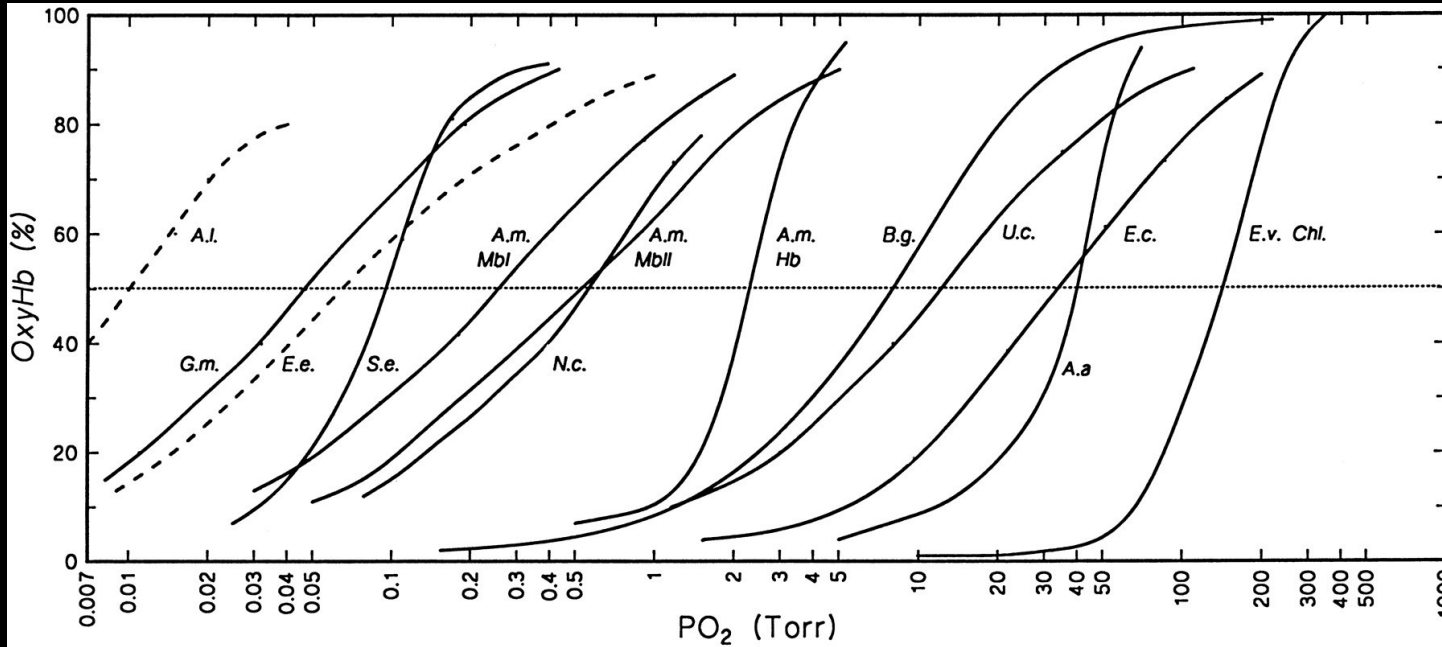
Hemoglobin má mezi barvivy unikátní schopnost zvyšovat (usnadňovat) difuzi O_2 přes membrány. Je to dáno jeho velikostí a pohyblivostí. Roztoky s Hb absorbují mnohem lépe O_2 než s jinými barvivy. Bezobratlí, kteří mají hemoglobin, žijí často v prostředích s nízkým parc. tlakem kyslíku (např. střevní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



porfyrin

Tetramerní Hb savců

Sigmoidní saturační křivka Hb



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

Obrovská variabilita v počtu podjednotek i tvaru saturačních křivek.

Intracellular Hbs		Mw (kD)
Monomeric		Mb, nerve & coelomic Hb, <i>Chironomus</i> * 17
Dimeric		Bivalve RCs, <i>Chironomus</i> * 34
Tetrameric		Bivalve RCs, Insect tracheal cells Vertebrate RCs 68
Polymeric		<i>Glycera dibranchiata</i>
Multi-subunit Hbs		
Hexagonal bilayer 12 dodecamers		Annelida, Vestimentifera 3600 3 trimers, 3 monomers, 3 linkers (144 heme-chains, 36 linkers) <i>Lumbricus, Arenicola, Riftia</i>
2 dodecamers		Vestimentifera, Pogonophora ~400
Pentagonal bilayer 10 dodecamers		Pulmonate Molluscs 1700 5 dimers <i>Helisoma, Planorbis, Biomphalaria</i>
Multi-domain, Multi-subunit Hbs		
2 or 3 subassemblies		Polychaeta 4-domain subunits 115 or 174 <i>Branchiopolynoe</i>
Quadrangular bilayer		Nematoda 8 (2-domain) subunits 328 <i>Ascaris, Parascaris</i>
Penta-/Octagonal bilayers		Branchiopod crustaceans
	2 (9-domain) subunits	<i>Artemia</i> (Anostracan) 250
	10 (2-domain) "	<i>Cyzicus</i> (Conchostracan) 300
	16 (2-domain) "	<i>Daphnia</i> (Cladoceran) 490
	24 (2-domain) "	<i>Lepidurus</i> (Notostracan) 800
"Rods" 14 - 24 domains		Bivalve molluscs 800 - 12000 <i>Astarte</i> <i>Cardita</i>

*Extracellular in *Chironomus* larvae

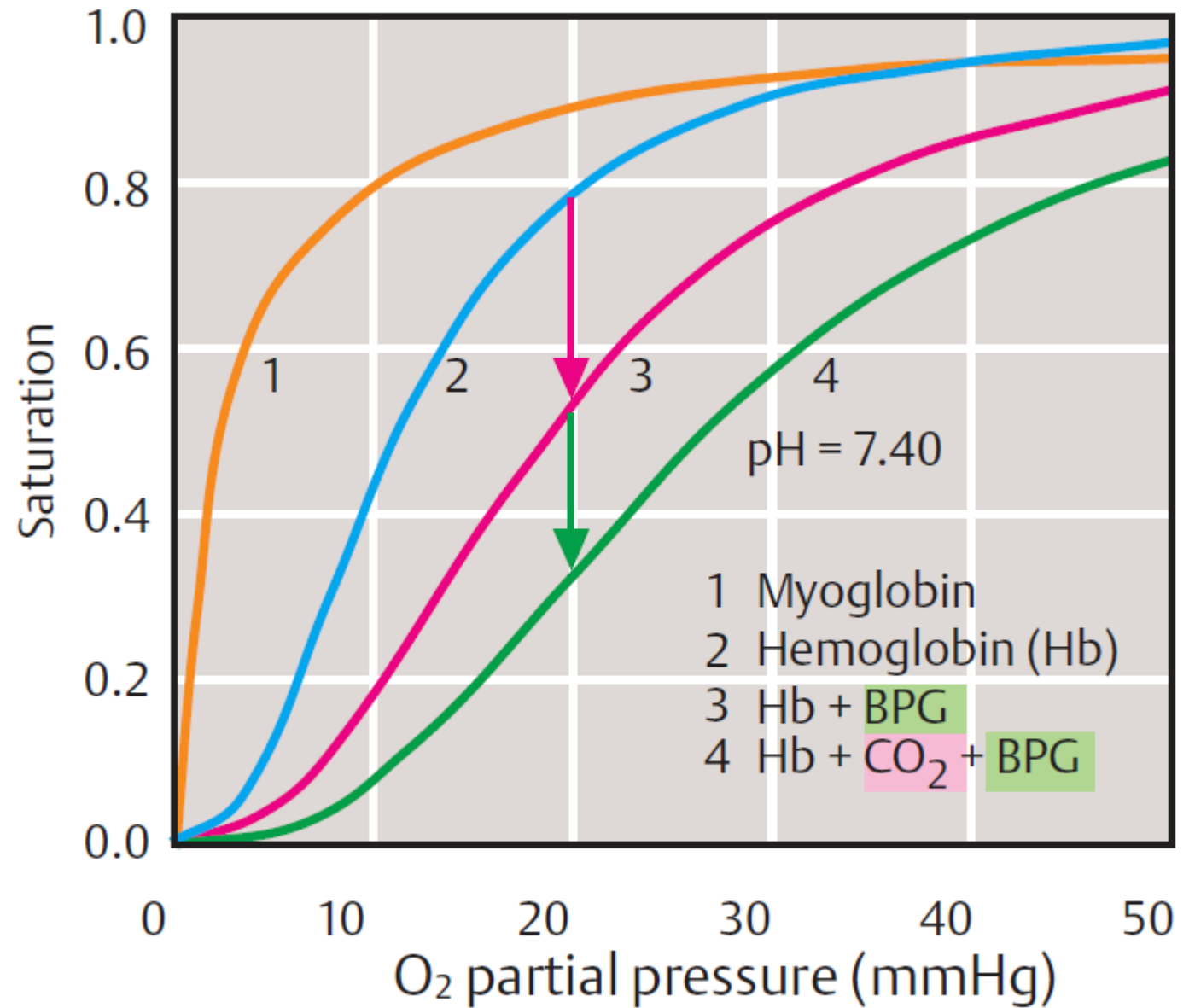
Formy Hb při oxigenaci:

Alosterický efekt navazování kyslíku

T-tensed
R-relaxed (větší afinita)

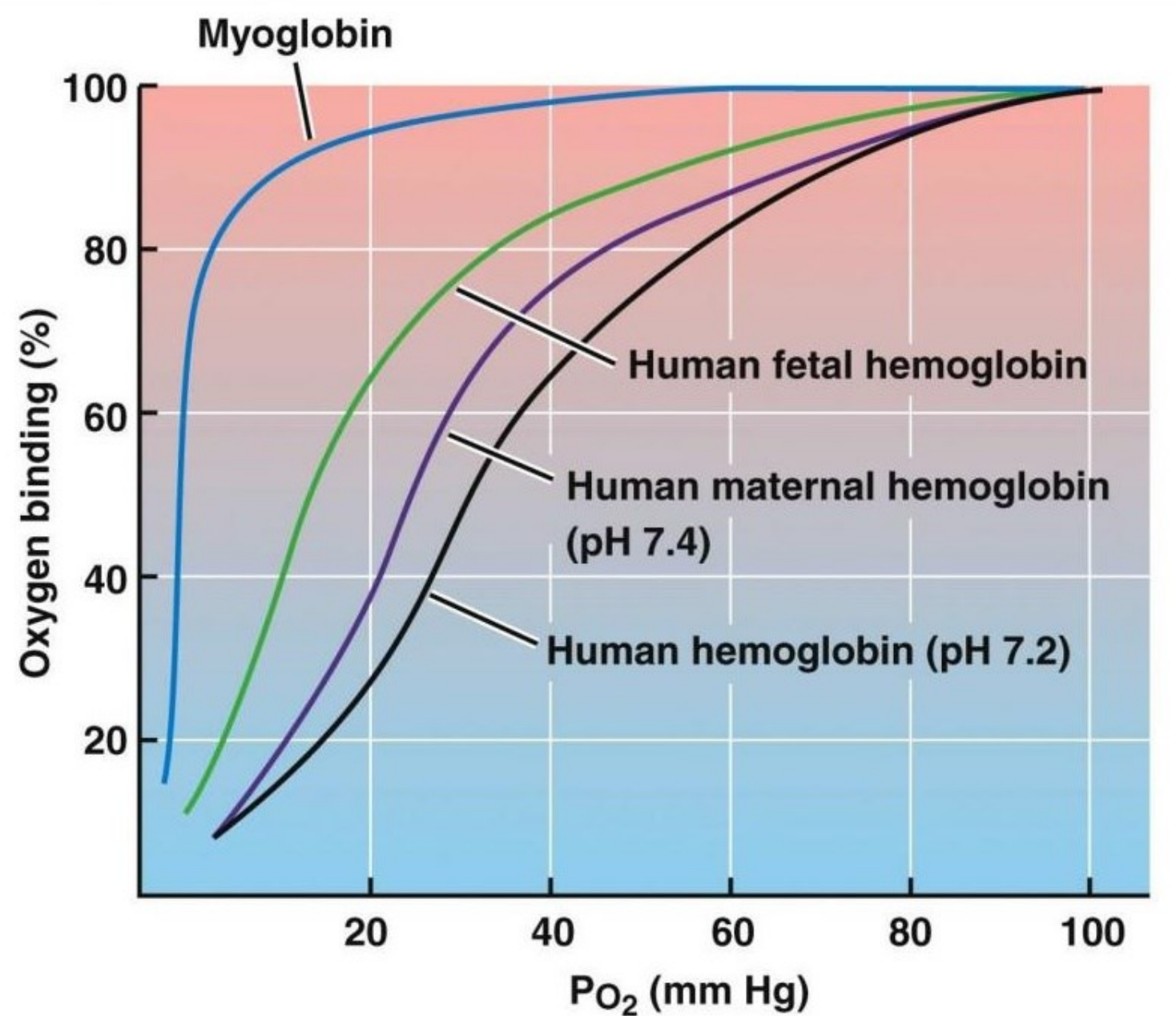
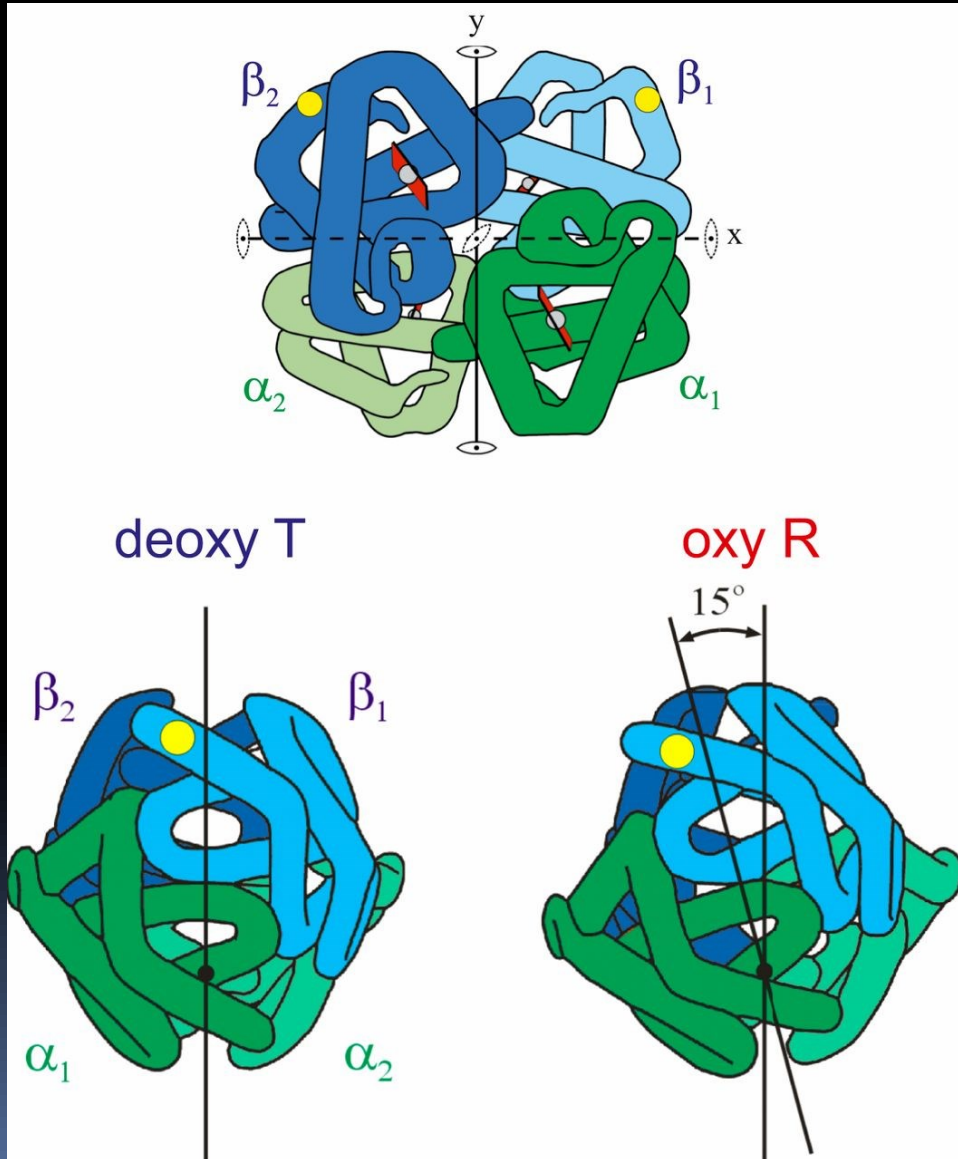
Vlivy:

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



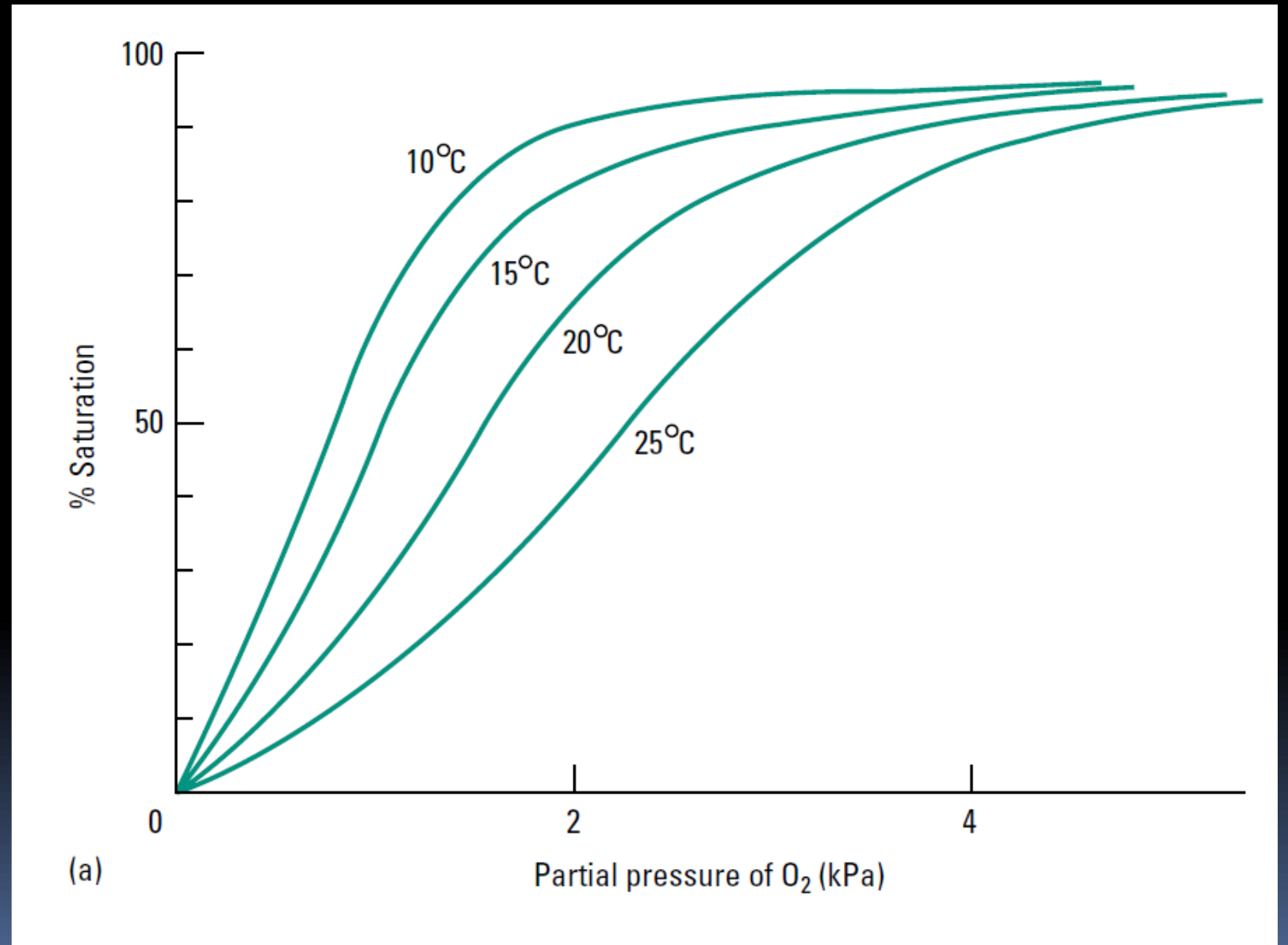
2. Saturation curves

Hb and oxygen binding



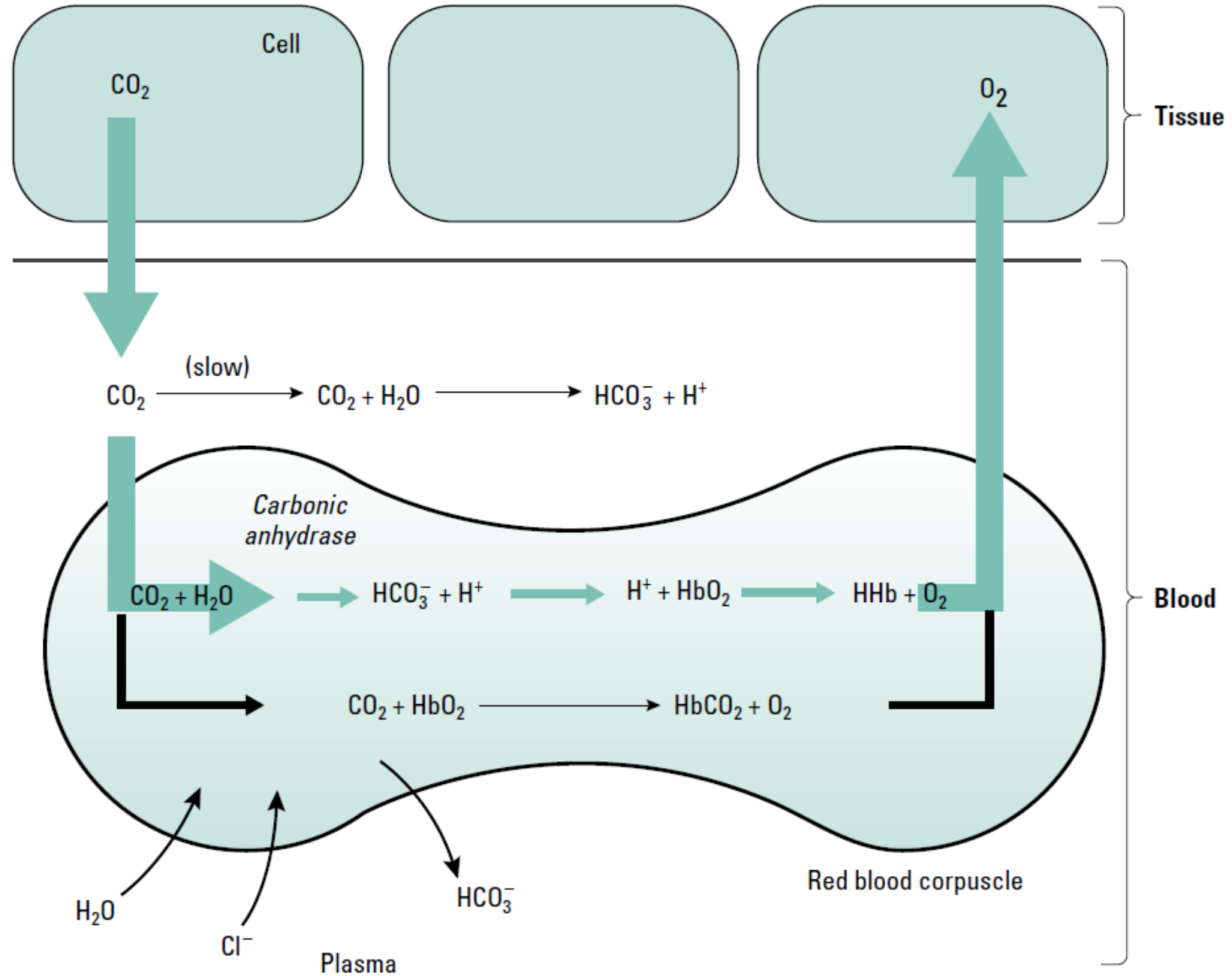
Vliv teplota na afinitu:

Teplota snižuje afinitu hemocyaninu langusty



CO₂ je:

- přeměňován na uhličitan (pomalu i rychle)
- vázán na Hb.

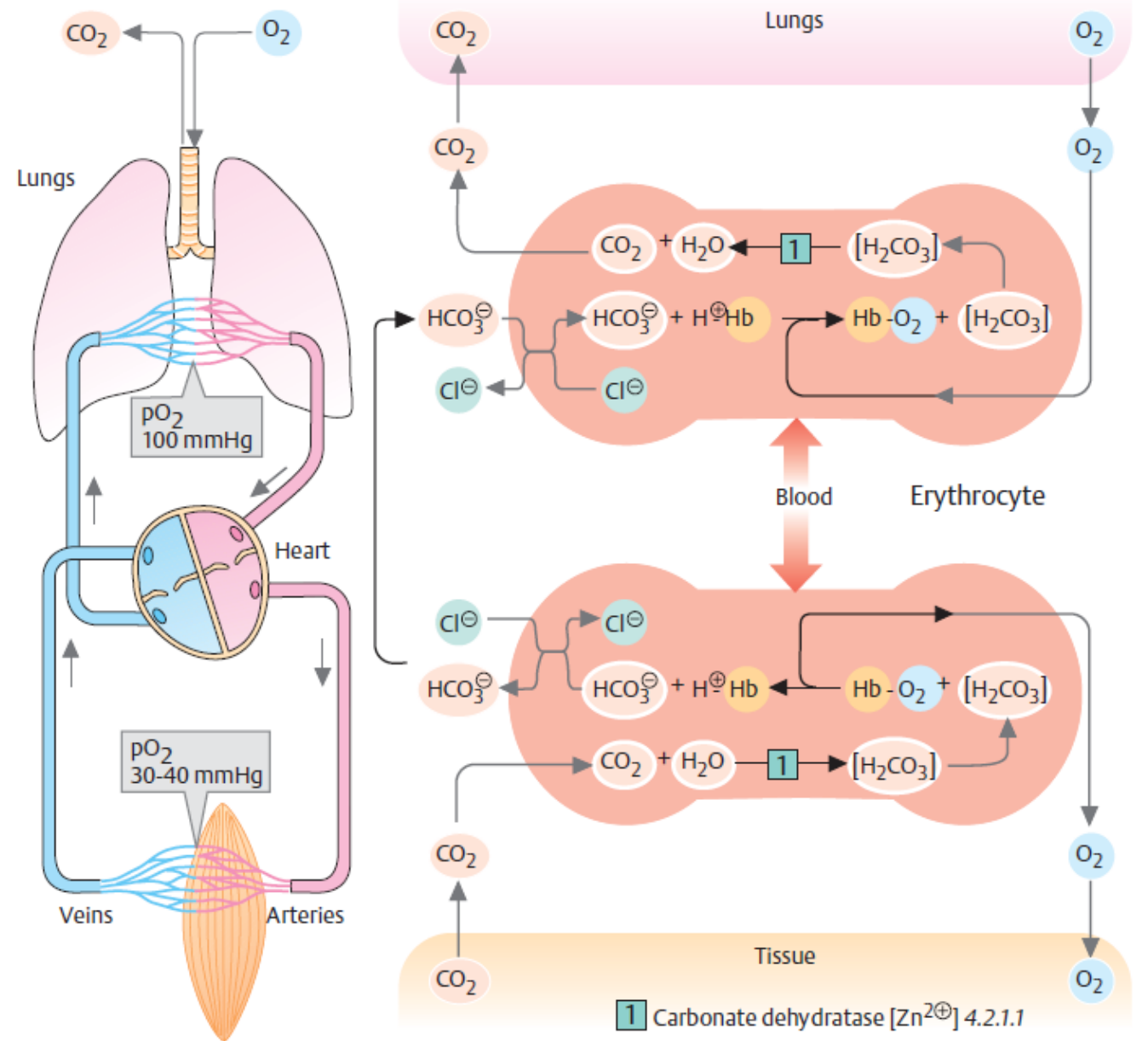


CO₂ je:

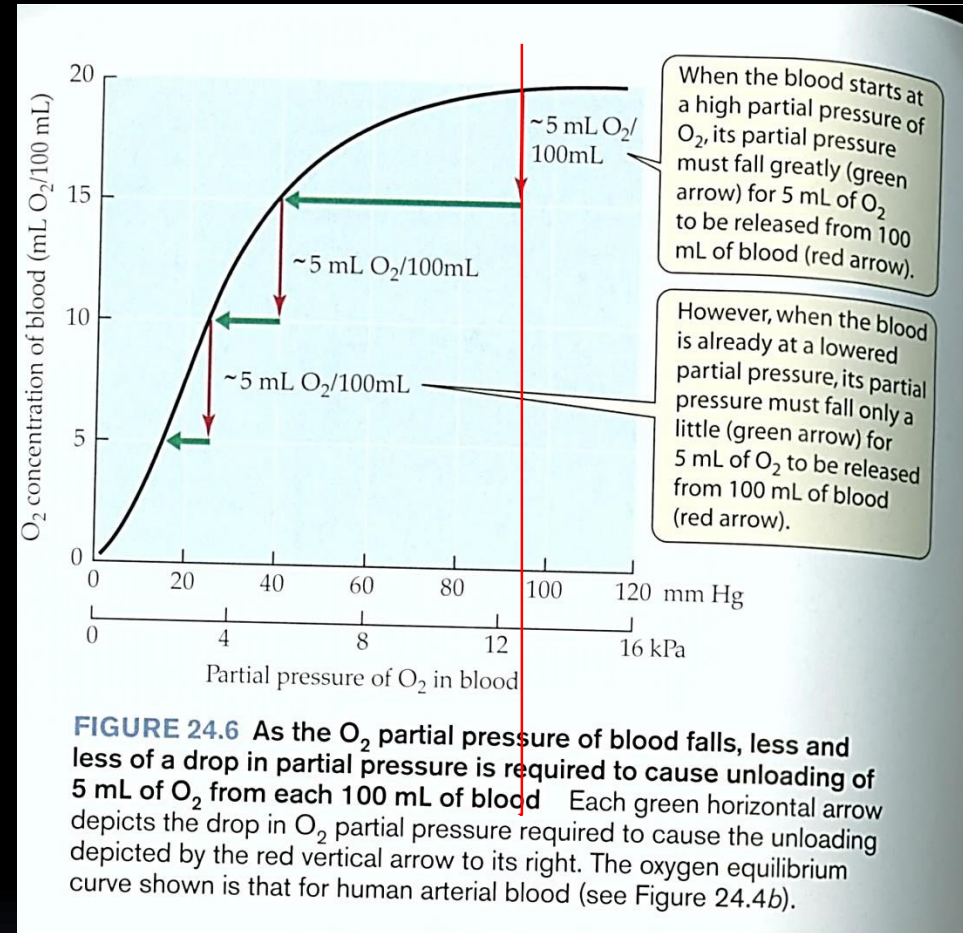
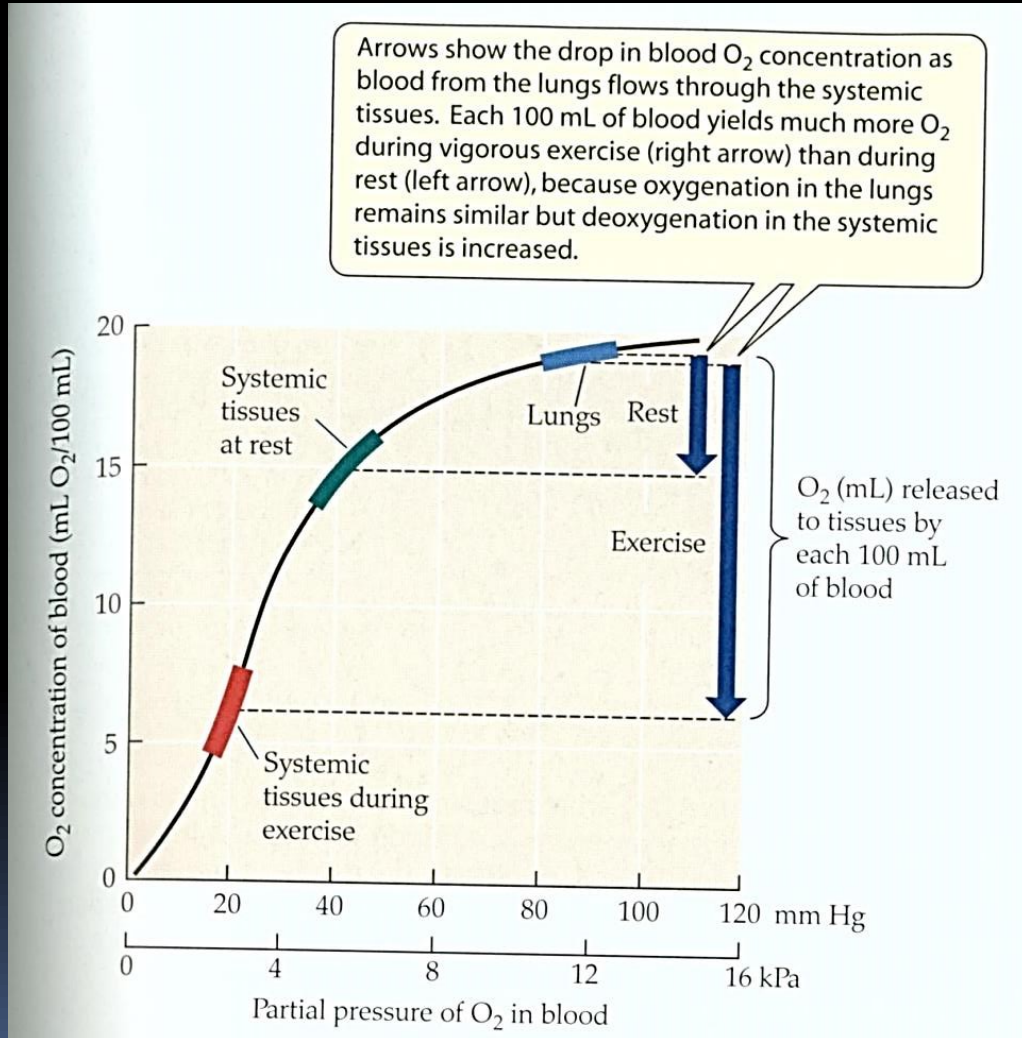
- přeměňován na uhličitán
- vázán na Hb.

CO₂ a O₂ se vzájemně vytěsňují

D. Hemoglobin and CO₂ transport



Jaký je význam sigmoidní křivky saturace Hb?



Pracující sval dostane mnohem víc kyslíku než sval v klidu

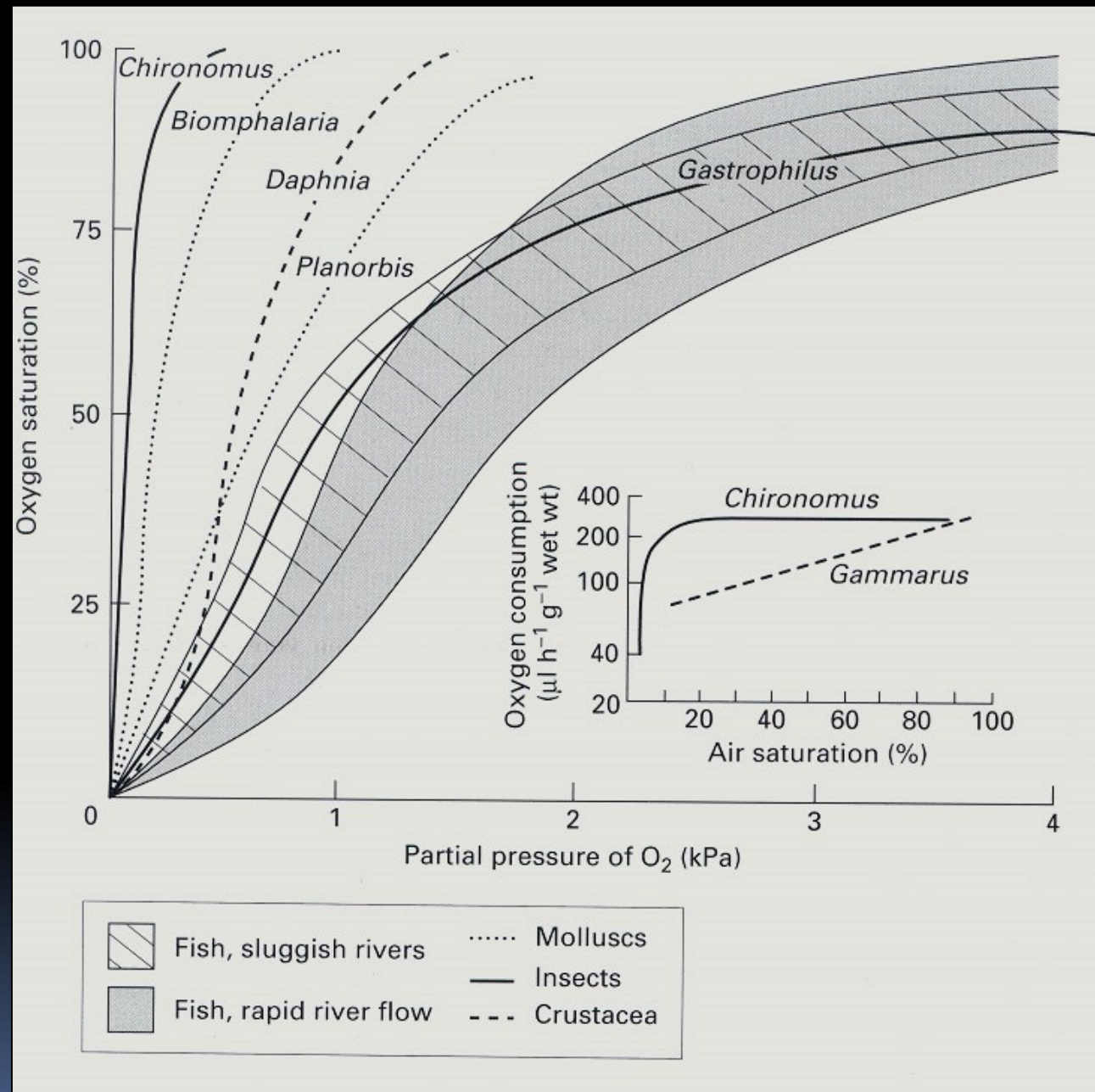
Kolísající nabídka O₂ ve vodě.

jak se vyrovnat s horší dostupností kyslíku,
(vliv teploty vody – viz později):

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

S menší dostupností O₂ se
křivka vazby O₂ na Hb stává
strmější



U mnoha bezobratlých jsou disociační křivky položeny hodně vlevo a strmě tedy stoupají – afinita Hb larvy pakomára *Chironomus* je velmi vysoká. Australská žížala *Megascolides* - pískovník rybářský, žížala. Tyto druhy se potkávají s obdobími velmi nízkých koncentrací O₂.

Nezáleží jen na tvaru, ale i na absolutní kapacitě. Chobotnice má jen zlomek proti ostatním.

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.

Pokud jsou chováni v prostředí s nízkým O₂, generují mnohem více hemoglobinu - např. korýšek *Daphnia*.

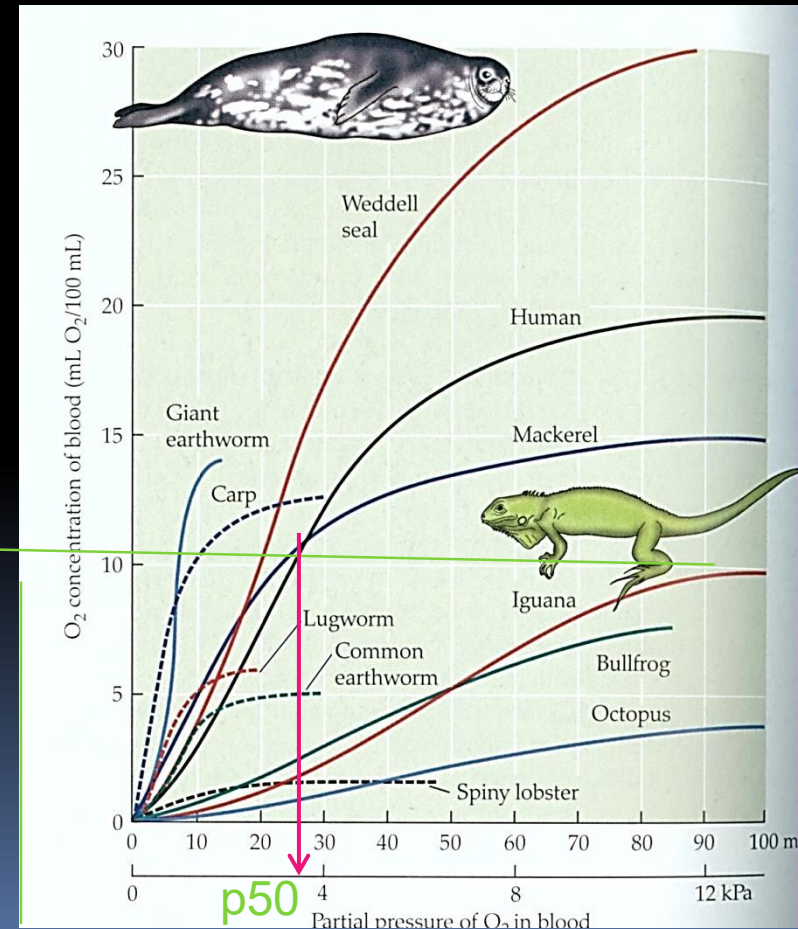
p50 – parc tlak poloviční nasycenosti



Chironomus



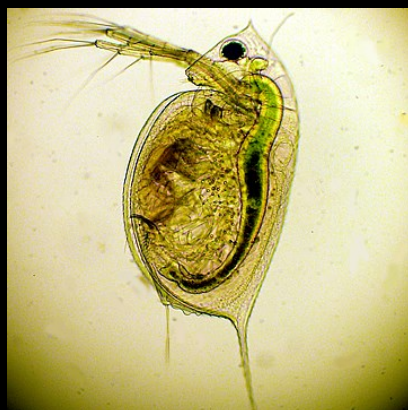
Daphnia



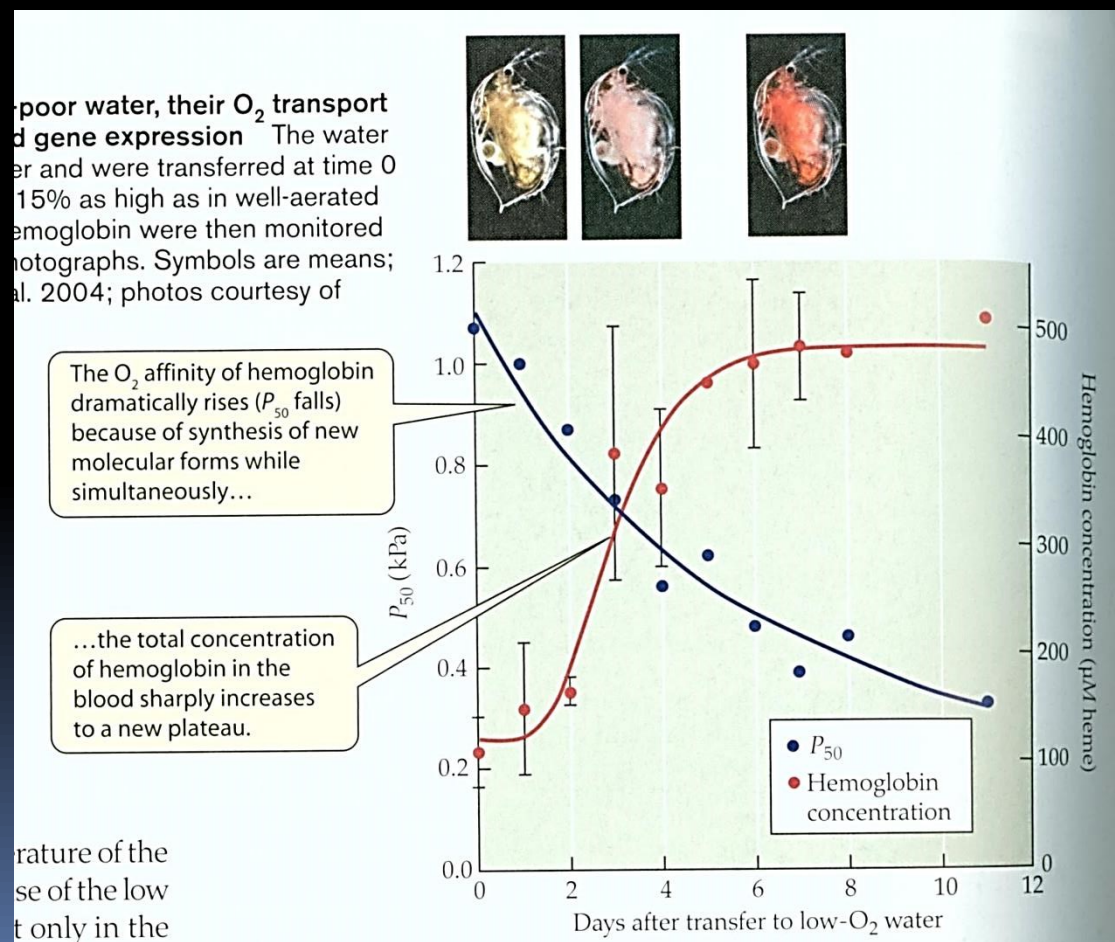
Aklimace hrotnatky na hypoxii díky respiračním pigmentům

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 roste. S Hb zčervená. Je to ale náročný proces.

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



Daphnia



temperature of the
use of the low
t only in the
advantages

