

## Dýchací soustava

Dýchání je výměna plynů mezi organismem a okolním prostředím. Přesněji řečeno, je to proces, během něhož difunduje z vnějšího prostředí do tělních tekutin oběhového systému živočicha kyslík potřebný pro udržení metabolismu a během něhož se naopak tělní tekutiny zbavují kysličníku uhličitého, což je odpadový produkt metabolických procesů. Tento proces probíhá (až na řídké případy, kdy živočich může přežít období dočasné kyslíkové deficiencie) bez ustání po celý život jedince. Protože kyslík je v těle rozváděn tělními tekutinami, váže se na dýchací soustavu úzce (myšleno topograficky) oběhový systém. Efektivnost dýchání je proto tím větší, čím tenší je hranice mezi vnějším prostředím obsahujícím kyslík (voda nebo vzduch), a čím relativně větší je povrch přes který k této difuzi dochází. Těmito fyzikálními parametry je ovlivňována morfologie dýchacích orgánů.

epidermální  
a kožní  
dýchání

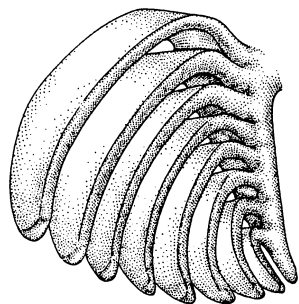
Nejprimitivnější způsob přijímání kyslíku z okolního prostředí je celým povrchem těla, přes epidermis. Lze tak přijímat jak kyslík z vody, tak i vzdušný kyslík, avšak v případě suchozemských živočichů musí být přitom tělo zvlhčeno. Je zajímavé, že jestliže jsou živočichové adaptováni k epidermálnímu dýchání vzdušného kyslíku (což je výhodnější, protože ve vzduchu je větší množství kyslíku než ve vodě), nejsou schopni přijímat kyslík z vody. Proto se žížala ve vodě utopí, přestože je u ní vyvinuto epidermální dýchání. Epidermální dýchání je vyvinuto u všech skupin vodních bezobratlých. U obratlovců se dýchání děje ve formě výměny plynů přes kůži a proto se nazývá **kožní dýchání**. Tento způsob může být za sníženého metabolismu (např. během hibernace) zcela dostatečný, zvláště je-li je pokožka tvořena malým počtem vrstev a není-li kryta keratinizovaným materiálem. Vytvořil se u vodních obratlovců a u obojživelníků, tedy obratlovců, kteří mají permanentně vlhkou kůži. Vlhká kůže usnadňuje dýchání, protože kyslík musí být pro difuzi přes membránu vázán v tekutině. Proto je u všech suchozemských živočichů povrch dýchacích orgánů vždy zvlhčen.

Protože dýchání celým povrchem značně závisí na celkové velikosti těla (efektivnější dýchání je u drobných živočichů, vzhledem k poměru mezi povrchem těla a jeho objemem) a aktivitě živočicha, vyvinuly se u mnohobuněčných a pohyblivých živočichů speciální dýchací orgány, i když dýchání celým povrchem těla se u nich v omezené míře zachovává jako doplňkové.

střevní  
dýchání

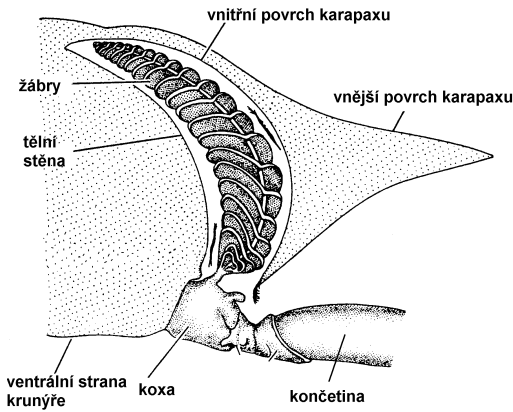
U všech vodních bezobratlých se dýchání děje rovněž povrchem trávicí soustavy; připočteme-li k tomu ještě dýchání povrchem těla, jde o výměnu plynů přes celý povrch, který přichází do styku s okolním vodním prostředím. Z tohoto stavu se vyvinulo dýchání přes stěnu střeva, které je za tímto účelem značně rozvětvené. Střevo tak patří do kategorie orgánů, které umožňují dýchání, avšak nevznikly speciálně za tímto účelem. **Střevní dýchání** je umožněno tím, že sliznice střeva je permeabilní membránou, prostupnou nejen pro rozpuštěné živiny, ale i pro plyny. Někteří mořští bezobratlí (např. ostnokožci, některé druhy hmyzu) se specializovali k tomuto způsobu dýchání natolik, že střevem nasávají a vypuzují vodu, což lze považovat za jakési dýchací pohyby. U některých ostnokožců (např. sumýšů) jsou na střevě bohatě větvené slepé výběžky, které slouží výlučně k dýchání.

žábry



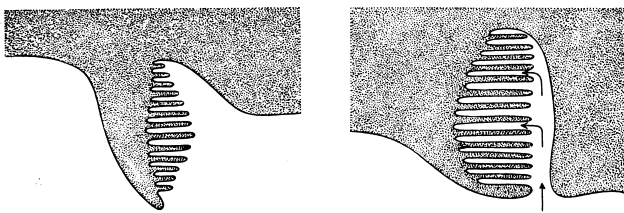
Obr. 194 Stavba žaber měkkýšů.  
Podle Brusca a Brusca (1990).

U vodních bezobratlých živočichů (bez ohledu na to, zda žijí ve slaném či sladkovodním prostředí) se vytvořily **žábry (branchiae)**. Jsou to vychlípené okrsky povrchu těla (jsou tedy ektodermálního původu), uzpůsobené k difuzi plynů. Znamená to, že povrch těla je zde zredukován do podoby tenké povrchové membrány, která je bohatě vaskularizována (protkaná cévami obsahujícími tělní tekutiny) a většinou bohatě zřasena, čímž se zvětšil povrch, přes který difuze probíhá. Tyto vychlípené okrsky těla nevznikly primárně za účelem dýchání, nýbrž byly to původně přívěsky vzniklé v souvislosti s pohybem, jak naznačují bohatě vaskularizované dorzální větve parapodií kroužkovců (tzv. notopo-



Obr. 195 Epipodit kraba přeměněný na žábry. Podle Kaestnera (1980), z Brusca a Brusca (1990).

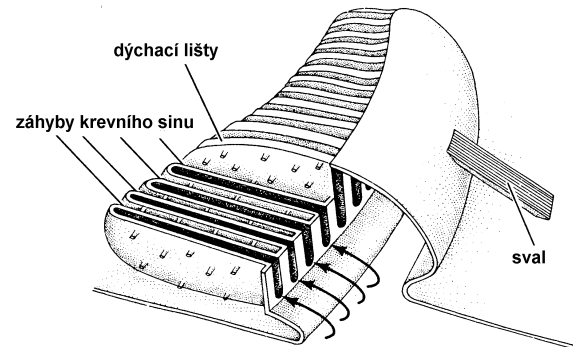
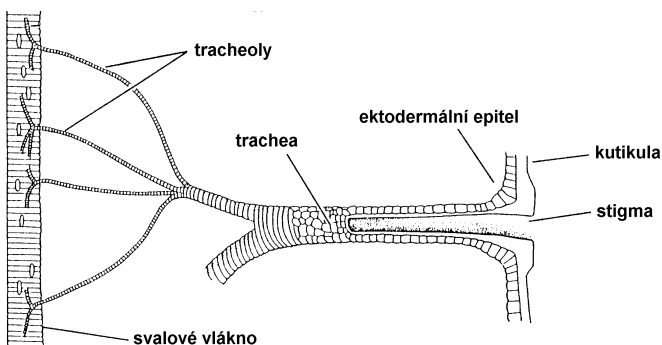
dia; viz kap. Pokryv těla a opěrná soustava, obr. 82). Dýchací funkci si ponechaly i dorzální větve končetin členovců (epipodity). Protože žábry mohou vzniknout z topograficky značně různorodého materiálu, je zřejmé, že se pod názvem žábry zahrnují orgány, které nejsou navzájem zcela homologické. U mlžů se podílejí žábry na filtraci potravních částic z vody a nazývají se **ctenidia** (sing. **ctenidium**).



Obr. 196 Schema stavby a původu plicních vaků štírů z končetiny opatřené žaberními lupínky hrotatců. Podle Hesseho, z Langa a kol. (1970).

U suchozemských živočichů by žábry nemohly plnit svoji funkci, protože by bylo obtížné udržovat dýchací epithel neustále ve zvlhčeném stavu. Navíc žábry jsou velmi jemné a tudíž zranitelné orgány. Proto se u terestrických živočichů v nejjednodušším případě žábry zanořily pod povrch těla, čímž vznikly tzv. **plicní vaky**. Předpokládá se, že u ancestrálních forem podobných hrotatcům se zadečkové nožky opatřené žaberními lupínky vchlípily pod povrch těla, čímž vznikly plicní vaky suchozemských pavoukovců. Stěny těchto vaků vybíhají v bohatě řasené dýchací lišty, na povrch těla komunikují pouze malým otvorem zvaným stigma. Dýchací orgány podobné plicním vakům se vyvinuly rovněž u některých terestrických plžů (Pulmonata); otevírají se na povrch těla otvorem zvaných **pneumostom**. V tomto případě se však vyvinuly ze stěny pláště a jsou tedy derivátem plášťové dutiny.

Zcela jiným orgánem dýchání jsou **vzdušnice (tracheje)**, které sice vznikají rovněž vchlípením ektodermu, avšak na rozdíl od žaber, které zajišťují výměnu plynů mezi vnějším prostředím a tělními tekutinami rozvádějícími kyslík po těle vzdušnice přivádějí vzduch přímo k jednotlivým tělním orgánům a tkáním. Jsou to tedy bohatě větvené trubice, které se otvírají na povrch těla, a uvnitř končí jedinou koncovou buňkou. Z toho je patrné, že oběhový systém se u živočichů, kteří dýchají vzdušnicemi, uplatňuje pouze k rozvodu živin, nikoliv plynů. Krátký transport plynů mezi tracheálními trubicí a tkání však obstarávají rovněž tělní tekutiny, a to v terminálních úsecích drobných větviček (**tracheol**). Nehledě tudíž na odlišnou topografii zůstává princip přenosu kyslíku



Obr. 197 Schema funkce plicního vaku. Vzduch (znázorněný šipkami) je nasáván v důsledku zvětšování a zmenšování vaku stigmaty mezi dýchací lišty, kde je kyslík předáván do krevního oběhu. Podle Barnese (1980).

plicní vaky

vzdušnice

Obr. 198 Schema vzdušnice a jejích větviček, vedoucích vzduch k buňkám svalového vlákna. Podle Barnese (1980), z Brusca a Brusca (1990).

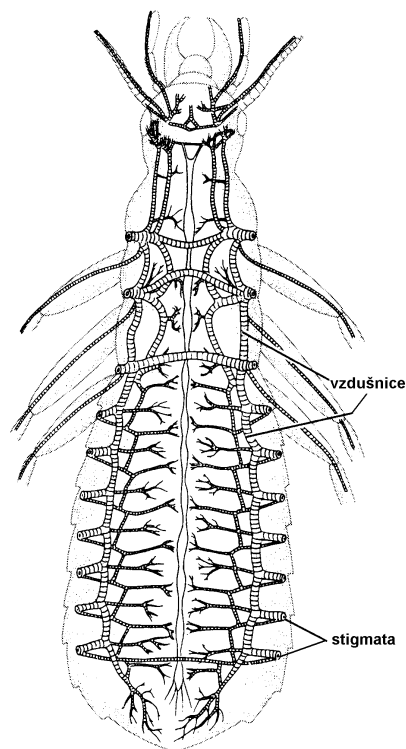
ke tkáním stejný jako u žaber. Tracheoly jsou tenké (0,2-1  $\mu\text{m}$ ), což znemožňuje ventilaci a proto musí být transport plynů zajišťován prostřednictvím difuze v tekutinách. Protože jsou vzdušnice ektodermálního původu, je jejich výstelka svlékána spolu s kutikulou (výstelka tracheol však svlékána není). Stěny vzdušnic jsou zpevněny chitinózními spirálními zesíleními zvanými **taenidie**, které – podobně jako spirály pera – dovolují změny v délce, ale udržují stálou světlost.

Vzdušnice se nejen bohatě větví, ale často mezi sebou anastomozují, čímž se vytváří složitá tracheální pletěň. Tato pletěň nepřivádí vzduch pouze nejkratší cestou k orgánům a tkáním, nýbrž umožňuje, aby vzduch tělem živočicha do určité míry cirkuloval. U některých druhů hmyzu je tak vzduch nasáván hrudními a vypuzován zadečkovými stigmaty, což vytváří jakýsi druh “průchozí” dýchací soustavy. Dýchací pohyby obstarává svalstvo zadečku.

U terestrických korýšů se vyvinuly orgány k dýchání vzdušného kyslíku, které jsou svojí stavbou a funkcí velmi podobné vzdušnicím. Jsou to tenkostěnné, trubicovité, větvené invaginace ektodermálního epithelu, které však nezasahují až k příslušným orgánům a tkáním, nýbrž kyslík přechází do krve kolující v pleopodech a teprve ta jej přivádí k orgánům. Jsou to v podstatě žábry (tedy epipodit, soudě podle topografického vztahu ke končetině), adaptované k příjmu vzdušného kyslíku. Protože zasahují hluboko do těla a na povrch komunikují pouze malým otvorem, zůstává celý jejich povrch vlhký. Pro jejich zdánlivou podobnost se vzdušnicemi se označují jako **nepravé vzdušnice (pseudotracheje)**.

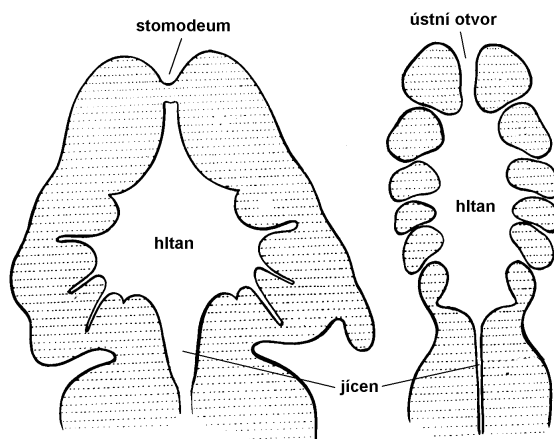
Z předchozího je patrné, že vodní bezobratlí živočichové dýchají, bez ohledu na dosažený stupeň evoluce, celým povrchem těla, a že tento způsob dýchání je doplněn dýcháním prostřednictvím stěn trávicí trubice (ponejvíce střeva). Toto dýchání je doplněno žábry, které u kroužkoců a členovců vznikly modifikací epipoditu, u jiných (např. měkkýšů) vznikly evaginací povrchu těla. U suchozemských bezobratlých se dýchání celým povrchem těla zredukovalo, protože tělo je kryto ochrannou kutikulou. Dýchání zajišťují orgány, které vznikly zanořením žaber pod povrch těla a jejich přizpůsobením k dýchání atmosférického kyslíku, nebo invaginací povrchového epithelu.

Naproti tomu vodní obratlovci mají dýchací soustavu omezenou vždy na přední část trávicí trubice. Voda je nasávána do ústní dutiny střídavým otvíráním a zavíráním ústního otvoru a žaberních štěrbin (případně skřelového otvoru, jestliže jsou žaberní oblouky v suboperkulárním prostoru a kryty skřelemi), v důsledku čehož vzniká v dutině ústní a hltanu střídavě podtlak (při nasávání) a přetlak (při vypuzování). Voda je z hltanu vypuzována žaberními štěrbinami, které – jak již bylo řečeno – ústí buď jednotlivě přímo na povrch těla nebo do ožaberního prostoru pod operkulární sérií dermálních kostí. Některým rybám však stačí proud vody, který vzniká při lokomoci.



Obr. 199 Hlavní systém vzdušnic u hmyzu. Podle Barnese (1980).

nepravé  
vzdušnice



Obr. 200 Horizontální řez hlavovou částí embrya žáby ve stadiu evaginace hltanu a doposud zachované přepážky mezi stomodeem a hltanem (vlevo) a žaloka ve stadiu úplně proražených žaberních štěrbin (vpravo). Podle Romera a Parsonse (1977).

Vlastní výměna plynů probíhá v **žábrech (branchiae)**, což jsou bohatě cévně zásobené okrsky tenkostěnné povrchové sliznice, lokalizované původně na stěně žaberních štěrbin nebo na povrchu elementů vyztužujících stěny žaberních štěrbin. Přepážky oddělující žaberní štěrbinu jsou vyztuženy **žaberními oblouky (arcus branchiales)**; viz obr. 139). Žaberní štěrbinu vznikají embryonálně jako řada váčků, které se vychlipují z laterální stěny prvostřeva v úseku budoucího hltanu; tato část je tedy entodermálního původu. Zvětšují se a během svého růstu směrem k povrchu těla prorážejí mesoderm. Proti nim rostou obdobné in-vaginace povrchového ektodermu, s nimiž následně splynou. Povrch žaberní štěrbinu je tedy derivátem entodermu a ektodermu. Žaberní oblouky (tvořené primárně enchondrální kostí a skládající se z řady elementů; viz výše kap. Pokryv těla a opěrná soustava) jsou derivátem neurální lišty.

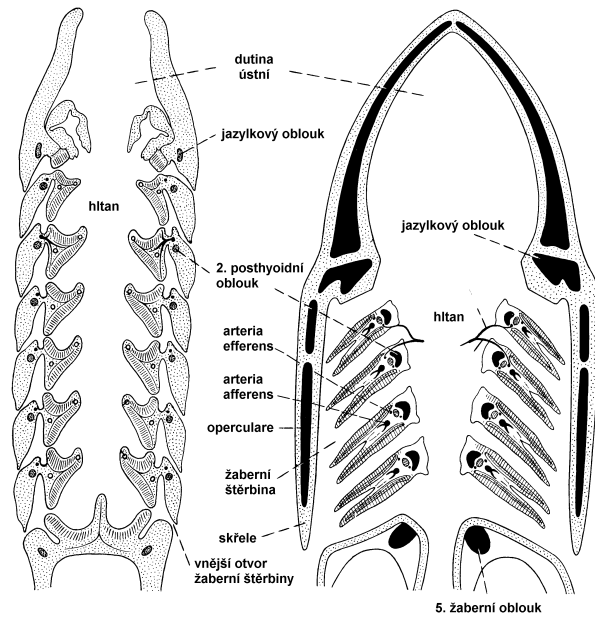
Do přepážek mezi jednotlivými žaberními oblouky zasahují u embrya výběžky coelomu, které sice v dospělosti zanikají, ale z jejichž stěn vzniká žaberní svalstvo. Probíhají zde rovněž cévy (aa. branchiales afferentes a aa. branchiales efferentes), které k žabřům přivádějí odkysličenou krev a odvádějí okysličenou, a rovněž nervy. Vlastní žábry se u čelistnatců vytvářejí z ektodermální části stěn žaberních štěrbin, avšak u kruhoústých vznikají z entodermu (obr. 201).

Kosterní výztuha žaber se skládá z elementů žaberních oblouků, na ně nasedajících a do dutiny ústní směřujících žaberních tyčinek, a žaberních paprsků směřujících laterálně. Tenkostěnný žaberní epithel je bohatě zvrásněn do podoby paralelních lamel. Jestliže jsou žábry umístěny jak na rostrálním, tak i na kaudálním povrchu žaberní přepážky, označují se tyto žábry jako **holobranchiae**. Jestliže jsou žábry jen na jednom povrchu (rostrálním nebo kaudálním), označují se jako **hemibranchiae**.

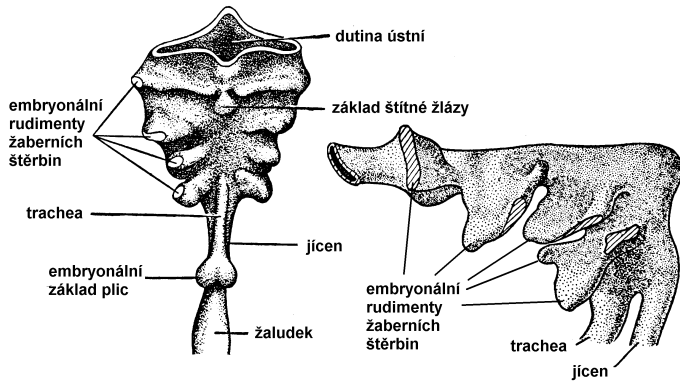
U kruhoústých a Chondrichthyes komunikují žaberní štěrbinu s vnějším prostředím jednotlivě. U čelistnatců je žaberní štěrbinu mezi čelistním a jazykovým obloukem často redukována, nenese žábry, a nazývá se **spiraculum**. Zachovává si však původní cévní a nervové zásobení a u některých žraloků se zde mohou sekundárně vytvořit žábry, které jsou však novotvarem; nazývají se **pseudobranchiae**. U Osteichthyes se vytváří pohyblivý kryt z dermálních kostí (operkulární série), který jednak chrání žábry, jednak se svými pohyby podílí na vzbuzování proudu vody při dýchání.

Vnější žábry larev dvojdyšných a násadoploutvých ryb (*Polypterus*) a larev obojživelníků se zakládají na výbězcích některého z elementů žaberního oblouku nebo na rudimentech některého z nich. Protože u pulců žab slouží žábry i jako filtrační zařízení pro získávání potravy, mohou být žábry různým způsobem morfologicky uzpůsobeny. U neotenických obojživelníků jsou žábry na rudimentech žaberních oblouků, které se nemetamorfovaly v jazyku (tzv. **hyobranchiální aparát**).

U suchozemských obratlovců je vzduch určený k dýchání nasáván vnějšími nozdrami (sing. **naris externa**), které jsou homologické s předním párem vnějších nozder u ryb (viz str. 162). U lalokoploutvých ryb a suchozemských tetrapodů jsou ve stropu přední části ústní dutiny vytvořeny vnitřní nozdry (sing. **naris interna**, resp. **choana**), kterými se dostává do ústní dutiny voda (u lalokoploutvých ryb) nebo vzduch (u suchozemských tetrapodů) i při uzavřeném ústím

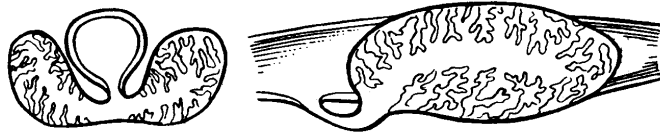


Obr. 201 Schema znázorňující na horizontálním řezu hlavovou částí těla kruhoústých (vlevo) a čelistnatců (vpravo) rozdíl v pozici žaber v důsledku jejich embryonálního původu. Podle Jarvika (1964).

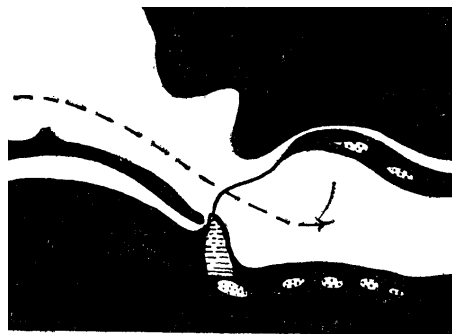


Obr. 202 Pohled na přední část trávicí trubice embrya savce (člověk) z ventrální (vlevo) a laterální strany (vpravo), se základem plic a žaberních štěrbin. Podle Areye, z Romera a Parsonse (1977).

dýchací trubice zvané **průdušnice**, resp. **trachea**) uzavíratelným otvorem zvaným **glottis** (záklopka se nazývá **epiglottis**). V těsném sousedství glottis se dýchací trubice poněkud rozšiřuje a u savců je zde umístěn hlasový orgán tvořený soustavou svalů a chrupavek, zvaný **larynx**.



Obr. 203 Schematické znázornění embryonálního původu plic. Podle Deana, z Romera a Parsonse (1977).



plice



plicní vaky

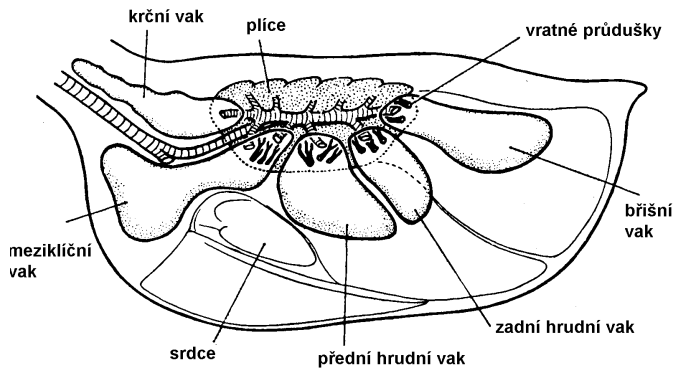
Obr. 204 Schematické znázornění činnosti měkkého patra a epiglottis v úseku křížení dýchacích a polykacích cest v nosohlтанu koně při dýchání (nahore) a polykání (dole). Epiglottis znázorněna tečkovaně. Podle Grodzinského a kol. (1976).

otvoru. V dalším průběhu jsou u obratlovců, kteří nemají vytvořené sekundární ústní patro, dýchací cesty totožné s průběhem trávicí trubice. U obratlovců se sekundárním ústním patrem se tato společná část zredukovala na úsek nosohlтанu, kde se průběh dýchacích cest kříží s průběhem trávicí trubice (v rozsahu ústní dutiny jsou dýchací cesty umístěny dorzálně, za nosohlтанem ventrálně). Tato část se nazývá **nosohlтан (nasopharynx)**. Směrem dopředu je tato část uzavíratelná pohyblivou slizniční řasou zvanou měkké patro (viz výše kap. Trávicí soustava), směrem dozadu (do

průdušnice se štěpí na **průdušky (bronchi)** a ty dále na **průdušinky (bronchioli)**, které jsou již uvnitř plic. Hlasový orgán ptáků (**syrix**) je umístěn v bifurkaci tracheje, nemá tedy stejnou lokalizaci jako larynx savců.

Skutečnost, že trachea je umístěna ventrálně od hltanu je způsobena tím, že plice lalokoploutvých ryb a suchozemských tetrapodů vznikají embryonálně jako ventrální výchlipka hltanu. Podobná struktura vzniká u paprskoploutvých ryb v podobě vzdušného měchýře, který se však vychliphuje z dorzální strany trávicí trubice a navíc postrádá jakoukoliv funkci související s dýcháním, protože slouží výlučně jako hydrostatický orgán.

**Plice (pulmo)** jsou vakovité, primárně párový orgán (jediná plíce je např. u hadů), jehož vnitřní prostor je členěn septy do podoby komůrek (**alveoli**). Septa zvětšují povrch, přes který dochází k výměně plynů. U různých skupin obratlovců je tato vnitřní stavba různě komplikovaná (např. u obojživelníků je poměrně jednoduchá, protože část plic je vyplněna jednolitou a nečleněnou dutinou, u savců je naopak v podobě drobných a hustých houbovitých alveol). Nasávání a vypuzování vzduchu z plic nastává působením pohybů spodiny dutiny ústní, rozšiřováním a zužováním žeberního koše, případně u savců (a v analogické podobě rovněž u krokodýlů) činností svalu označovaného jako **bránice (diaphragma)**. U ptáků jsou plice relativně malé, avšak efektivnost dýchání je zvyšována tzv. **plicními va-**



Obr. 205 Pozice plicních vaků u ptáků a jejich vztah k plicím. Podle Goodriche, z Romera a Parsonse (1977).

ky, které zasahují do nejrůznějších částí těla a dokonce i do dřevnaté dutiny některých kostí. Nepodílejí se na výměně plynů, ale fungují jako reservoáry vzduchu. Po vdechnutí prochází vzduch poměrně rychle skrze plíce do zadních vzdušných vaků, z nich pak přes plíce do předních vzdušných vaků, a z nich pak opět přes plíce je vydechován.