

DÝCHACÍ SOUSTAVA

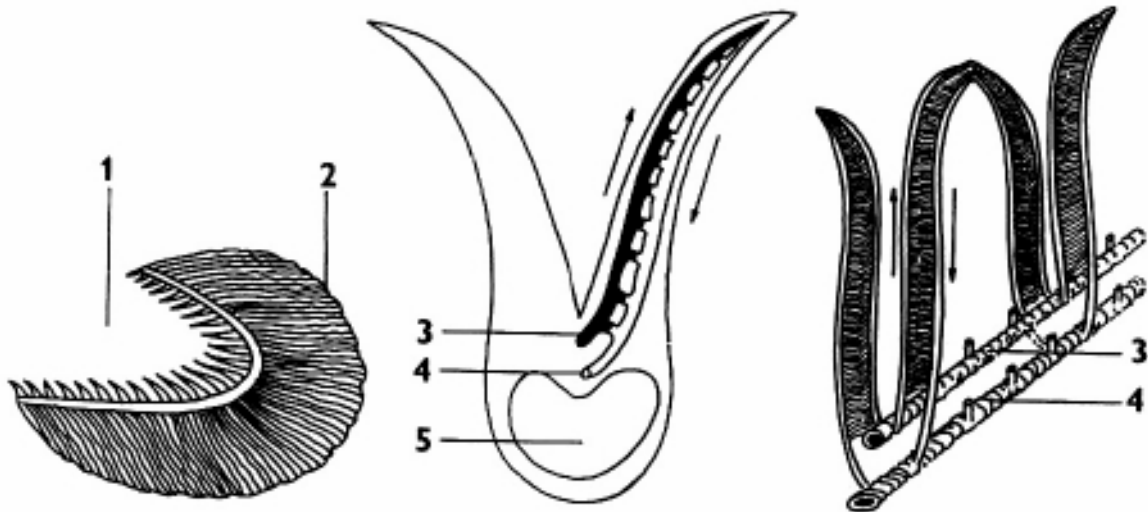
Specializovaným dýchacím orgánem ryb jsou žábry (*branchiae*), které jsou u kostnatých ryb umístěny na vnější (konvexní) straně párových kostí prvních čtyř žaberních oblouků. Pátý žaberní oblouk je volný a je buď rudimentární, nebo rozšířený a nese požerákové zuby. Žaberní aparát je uložen v žaberní dutině, která je kryta skřelovými kostmi. Zadní a spodní okraj skřelí je navíc lemován kožní řasou (*membrana branchiostegalis*), umožňující dokonalé uzavření žaberní dutiny. Vlastní dýchací aparát je tvořen dvěma řadami žaberních lístků (tzv. **primární žaberní lamely**) na každém oblouku. Povrch těchto žaberních lístků je dále zvětšen příčnými řasami, vytvářejícími tzv. **sekundární žaberní lamely**. Primární žaberní lamely jsou vyztuženy chrupavkou nebo kostěnými výběžky a jejich pohyb je ovládán vlastními svaly. Sekundární žaberní lamely jsou kryty jednovrstevným epitelem a jsou vybaveny bohatou sítí krevních kapilár. Představují vlastní aktivní povrch k výměně plynů o veliké ploše. Například u okouna říčního dosahuje povrch těchto sekundárních lamel 163.584 mm^2 a 70% tohoto povrchu tvoří vlastní respirační plocha. Pohybově aktivnější rybí druhy mají obecně větší povrch žaberního aparátu.

Každý žaberní oblouk je krven dvěma nad sebou uloženými cévami, probíhajícími při konvexní straně oblouku. Horní tepna přivádí odkysličenou krev ze srdce (*arteria branchialis afferens*). Pod ní probíhá tepna odvádějící okysličenou krev (*arteria branchialis efferens*). Lamely žaberního aparátu mohou být často poškozovány parazity, plísněmi a také odpadními vodami. Žaberní tkáň je však schopna regenerace, která probíhá u plůdku rychleji než u dospělých ryb.

K získávání potřebného množství kyslíku musí mít ryba pro jeho přestup do organismu lehce propustnou plochu a možnost udržovat kolem této plochy vysoký parciální tlak kyslíku. Toho dosahuje neustálou výměnou vody na žaberních lamelách pomocí dýchacích pohybů úst, skřelí a primárních žaberních lamel. U rychle plovoucích pelagických ryb (např. makrely) je žaberní aparát dokonale oplachován proudem vody přiváděným otevřenými ústy, bez zapojení dýchacích pohybů. Podobně dýchací pohyby skřelí ustanou, když rybě zavedeme do úst trubičku s provzdušněnou vodou. V průběhu evoluce se u ryb vytvořil efektivně pracující dýchací aparát, který jim umožňuje vysoké využití kyslíku rozpuštěného ve vodě. Žábry kostnatých ryb pracují při normálním nasycení vody kyslíkem s 50-80% účinností a ryba střední velikosti potřebuje k oplachování žaber 3-4 l vody za hodinu.

Dýchací rytmus ryby (periodické pohyby skřelí a úst) reaguje na nepoměr mezi přísunem kyslíku do organismu a jeho aktuální potřebou, čímž plní kompenzační funkci. Dýchací rytmus se

zrychluje při zvýšení potřeby organismu v zásobování kyslíkem a při snížení parciálního tlaku kyslíku ve vodě.



Obr. 22: Stavba žaberního aparátu kostnatých ryb
 1 *spinae branchiales*, 2 primární žaberní lamely 3 *arteria branchialis afferens*,
 4 *arteria branchialis efferens*, 5 žaberní oblouk (Podle Nadaud, 1974 a Hardera, 1975)

Dýchací frekvence:

kapr obecný	30-40 za minutu (při 12-16°C)
	3-4 za minutu (při 0,5-1 °C)
pstruh duhový	60-70 za minutu (při 10°C a konc. O ₂ 7,5 mg.l ⁻¹)
	140-150 za minutu (při 10°C a konc. O ₂ 2 mg.l ⁻¹)

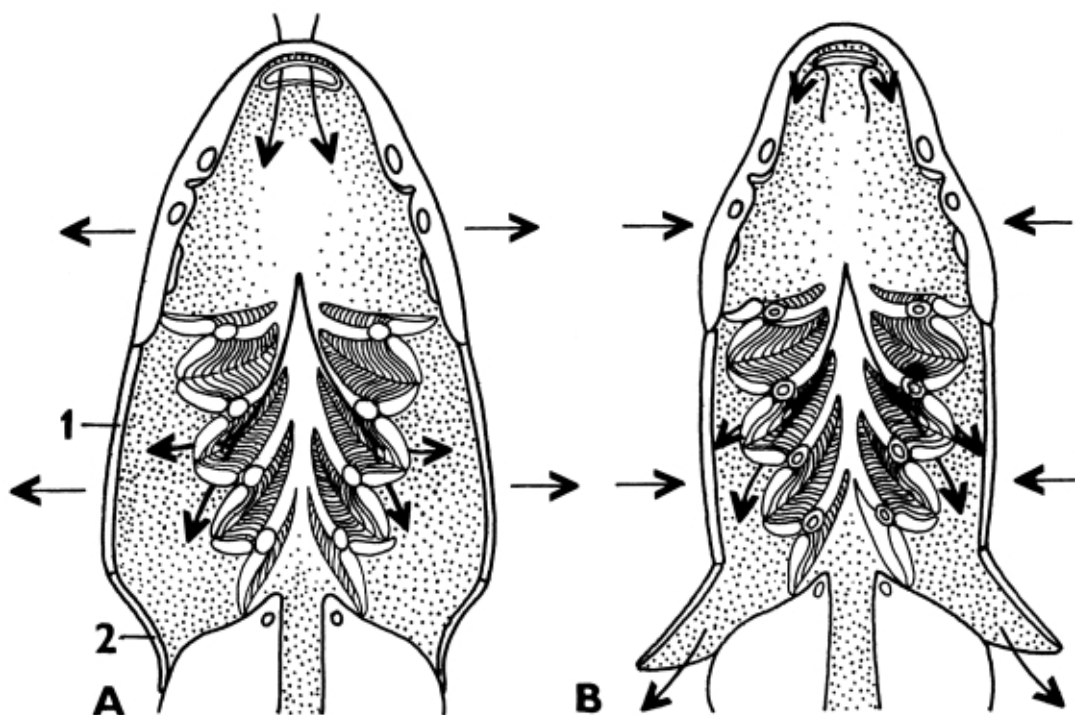
Nedostatek kyslíku vyvolává u ryb řadu adaptačních reakcí. Dochází nejen ke zrychlení dýchací frekvence žaberního aparátu, ale i k hlubším dýchacím pohybům ústní dutiny. Ryby se také snaží přesunout na místa s příznivějším kyslíkovým režimem (hladina, přítok). Dochází u nich ke snížení celkové úrovně metabolismu, pohybové aktivity a ke snížení nebo až zastavení příjmu potravy. Snížení nasycení vody kyslíkem na 50% normální hodnoty vyvolává u ryb hypoxii, která může být provázena reverzibilním bobtnáním erytrocytů. K tomuto jevu dochází zřejmě vlivem zvýšení koncentrace krevního laktátu. Při vyjmutí ryby z vody se vyřadí žaberní aparát z funkce tím,

že se žaberní lístky slepí. Tím se výrazně zmenší jejich absorpční plocha a dochází k asfyxii organismu.

Dýchací frekvenci také ovlivňuje věk a velikost ryby. Mladší a menší ryby mají frekvenci rychlejší. Určitý vliv má i pohlavní příslušnost, mličáci mívají vyšší dýchací frekvenci než jikernačky. Dýchací frekvence se zvyšuje s rostoucí teplotou vody a také při stresových stavech organismu.

Při normálním fyziologickém stavu nalézáme v krvi ryb extrémně nízkou hladinu oxidu uhličitého, což je dáno jeho vysokou rozpustností ve vodě. Zvýšená koncentrace CO_2 ve vodním prostředí (např. vlivem eutrofizace nebo organického znečištění) se projeví zvýšenou hladinou CO_2 v rybí krvi, což může mít při déletrvajícím stavu za následek ukládání vápenatých solí v ledvinách a v žaludku (nefrokalcinóza). Zvýšená hladina CO_2 v krvi také způsobuje podráždění dýchacího centra ryby v prodloužené míše.

Žaberní aparát neplní v rybím organismu pouze dýchací funkci, ale je současně také důležitým orgánem exkrece a osmoregulace. U ryb je 60-90% zplodin dusíkového metabolismu vylučováno v amoniakální formě. Přitom jejich exkrece močí je relativně nevýznamná, protože přes 90% těchto zplodin ryba vylučuje právě žábry. Žábry současně významně ovlivňují hospodaření organismu s vodou a anorganickými ionty a také se podílejí na výměně tepla mezi organismem a prostředím. Přechod tepla přes žábry představuje 10-30% celkové tepelné výměny.



Obr. 23: Funkce žaberního aparátu kostnatých ryb
A otevřená ústa, uzavřená žaberní dutina
B uzavřená ústa, otevřená žaberní dutina
 1 skřelové kosti, 2 *membrana branchiostegalis*

Kožní dýchání

Ryby nezískávají kyslík rozpuštěný ve vodě pouze žábami, ale také pomocí kůže. Kožní dýchání je fylogeneticky prvotní a během vývoje sice bylo nahrazeno žaberním, ale jeho určitý podíl zůstal u ryb zachován. Podíl kožního dýchání na zásobování rybího organismu kyslíkem je druhově rozdílný a je také výrazem adaptace rybího druhu na životní podmínky prostředí se sníženým obsahem kyslíku. Z rybářské praxe je známo, že kapr obecný nebo karas obecný se udrží při životě řadu hodin i mimo vodu, pouze ve vlhkém prostředí. Podle intenzity kožního dýchání jsou ryby rozdělovány do **3 skupin**:

1. Ryby přizpůsobené podmínkám s nízkou koncentrací kyslíku, u nichž podíl kožního dýchání pokrývá 17-22% kyslíkové bilance (např. úhoř říční, sumec velký, kapr obecný).
2. Reofilní rybí druhy, žijící u dna, u nichž podíl kožního dýchání představuje 10-13% (např. jeseterovíť).

3. Ryby žijící v čisté a dobře prokysličené vodě, u nichž je podíl kožního dýchání nízký a dosahuje pouze 3-9% (např. lososovití, okoun říční).

Vzdušné dýchání

Vedle žaberního a kožního dýchání, které řadíme mezi **vodní způsoby dýchání**, mohou některé rybí druhy ještě přímo využívat i atmosférický kyslík tzv. **vzdušným dýcháním**. Mezi vzdušné způsoby dýchání patří **dýchání střevní, pomocí plynového měchýře, labyrintu a ústní dutiny**.

Střevní dýchání je z našich rybích druhů známo u piskoře pruhovaného (*Misgurnus fossilis*). Vzduch přijatý ústy u hladiny je polknut do střeva, které je v zadní části vybaveno sítí krevních kapilár, jejichž prostřednictvím dochází k difúzi kyslíku do krve. V tomto úseku střeva nedochází k resorbci živin potravy. Přebytný, nevstřebaný vzduch potom v závislosti na rybím druhu odchází z těla přes řitní otvor nebo žaberní dutinou. U piskoře pruhovaného může střevní dýchání pokrývat až 30% potřeby organismu.

Dýchací funkce plynového měchýře je vyvinuta u ryb skupiny Physostomi, které mají zachováno spojení plynového měchýře se zadní částí jícnu. Polknutý vzduch u hladiny prochází přes ductus pneumaticus do plynového měchýře, kde slouží jako rezerva, dodávající organismu kyslík při stavu hypoxie. Zpravidla platí, že pohybově aktivnější rybí druhy mají v plynu plynového měchýře vyšší obsah kyslíku (dravé druhy 20-35%). Tímto pomocným dýcháním si zejména dravé ryby vylepšují kyslíkovou bilanci při dlouhodobějším polykání kořisti, během něhož žaberní aparát nemůže dokonale pracovat.

Labyrint je speciální dýchací orgán vyvinutý v nadžaberní dutině některých druhů ryb, žijících v tropických vodách s nedostatkem kyslíku. Je tvořen kostěnými lamelami, vybíhajícími z prvního epibranchiale, pokrytými dobře vaskularizovaným epitelem, uzpůsobeným na resorbci vzdušného kyslíku. Žábry těchto ryb mají na 3. a 4. žaberním oblouku redukovaný počet žaberních lístků, jsou tedy méně výkonné a nejsou schopny samostatně pokrývat potřeby organismu kyslíkem rozpuštěným ve vodě.

Pomocné dýchání dutinou ústní je známo u řady druhů kaprovitých ryb při jejich ohrožení stavem asfyxie. Tyto ryby při nouzovém dýchání nasávají u hladiny vzduch do dutiny ústní a atmosférický kyslík částečně vstřebávají na patře a zejména prokrvené patrové bulvě. Současně ovšem také omývají žábry více prokysličenou vodou z povrchové vrstvy vodního sloupce.

Dýchání u embryí a larev ryb

V průběhu ontogeneze se žaberní aparát ryby dokonale vyvíjí až během juvenilního období a svoji hlavní dýchací funkci přebírá postupně tím, jak roste dýchací kapacita žaber. Proto embrya a larvy ryb musejí mít vyvinuty další plochy, resorbující kyslík rozpuštěný ve vodě. Nejjednodušší způsob resorbce rozpuštěného kyslíku je dýchání celým povrchem těla. Tento způsob je velmi dobře vyvinut u larev pelagických ryb, prodávajících vývoj v dobře prokysličené povrchové vrstvě vody. U ostatních druhů ryb je nedostačující. U embryí a larev kaprovitých ryb jsou navíc dobře vyvinuty Cuvierovy cévy, rozvětvené cévy hřbetní a ocasní ploutve a kapilární síť na skřelích, které představují hlavní dýchací orgány. Ty postupně involují a hlavní dýchací funkci přebírají žábry. U téhož rybího rodu, ale i druhu mohou existovat výrazné rozdíly ve stupni rozvoje resorbčních ploch pro rozpuštěný kyslík v závislosti na podmínkách prostředí. Proto rybí larvy sice systematicky vzdálené, ale vyvíjející se v podobných ekologických podmínkách, mají mnohem podobnější embryonální systém dýchání než ryby systematicky blízké, ale prodávající vývoj v rozdílných ekologických podmínkách. Čím je prostředí chudší na obsah kyslíku, tím déle si larvy udržují embryonální dýchací orgány. U raných vývojových stadií ryb také přichází v úvahu pouze vodní způsoby dýchání, nikoliv vzdušné.