

Dýchací orgány členovců

Na příkladu dýchacích orgánů členovců (Arthropoda) můžeme ukázat, jak organismy s různou evoluční historií řeší základní fyziologické potřeby. Dýchání je ovlivněno několika fyzikálními principy, s nimiž se členovci vypořádali v některých aspektech odlišně, zatímco v jiných podobně jako obratlovci. Představíme si hlavní typy dýchacích orgánů a doporučíme zástupce členovců, na kterých je můžeme ve výuce demonstrovat. Článek věnuji památce svého učitele prof. Jaroslava Smrže (1950–2018), který na přednáškách nadchl řadu studentů pro kouzelný svět bezobratlých. Výklad prokládal neuvěřitelnou zásobou vtipných historek, které nám pomáhaly si velké množství nových informací zapamatovat. S oblibou říkal: „Pro evoluci není žádný problém vytvořit nový orgán. A už vůbec není problém starý orgán předělat na něco jiného a dát mu novou funkci.“

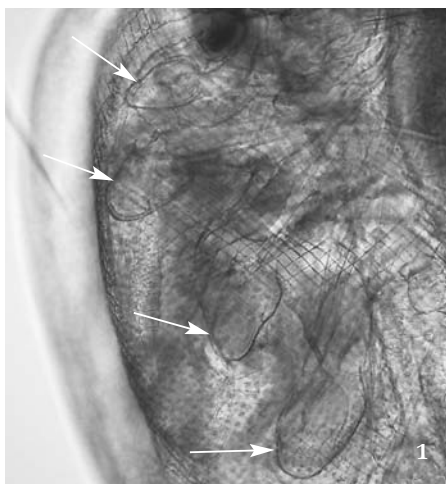
Fyzikální principy

Každý živočich, s výjimkou těch, kteří částečně nebo zcela přešli na anaerobní metabolismus, se snaží získat z prostředí dostatečné množství kyslíku a dopravit ho do tkání. Zároveň musí ze svých tkání a ven z těla odvádět oxid uhličitý. Difuze plynů ve vodě, a tedy i tělních tekutinách, je ve srovnání se vzduchem velmi pomalá. Kyslík se ve vodě rozpouští poměrně špatně a jeho rozpustnost klesá s rostoucí teplotou a salinitou. Oxid uhličitý se v tělních tekutinách rozpouští výrazně lépe. Reaguje s vodou na kyselinu uhličitou, která dále disociuje na vodíkové kationty a hydrogenuhličitanové anionty. S prostou difuzí dýchacích plynů mezi tkáněmi a prostředím si vystačí jen drobní živočichové s velkým poměrem povrchu těla vůči jeho objemu. Ti větší potřebují oběhovou soustavu, jež zajišťuje cirkulaci tělních tekutin, urychluje výměnu dýchacích plynů, rozvádí živiny a plní řadu dalších funkcí.

Povrch těla členovců kryje různě silná kutikula, pro dýchací plyny omezeně propustná. Nejmenší zástupci s tenkou kutikulou (např. larvy koryšů, někteří chvostokoci, štírenky a někteří roztoči) dýchají celým povrchem těla. U větších se vytvářejí specializované orgány – místa se ztenčenou a zřasenou kutikulou, poskytující pro výměnu plynů co největší plochu. Dýchací povrchy musí živočich udržovat vlhké, aby se ve vodním filmu mohl rozpouštět kyslík. U vodních živočichů jsou dýchací orgány většinou vychlípené ven z těla, u suchozemských naopak zanořené do tělní dutiny a s okolím komunikují jen drobnými otvory, což omezuje ztráty vody při dýchání. V průběhu evoluce vzniklo několik typů dýchacích orgánů členovců a jejich modifikací tak, jak různé skupiny vystupovaly z vody na souš a opět se do ní vracely.

Cévní soustava

Členovci mají cévní soustavu otevřenou, tělní tekutina se z cév (arterií) rozlévá volně do těla a omývá jednotlivé orgány. V český



1 Žaberní váčky na hrudních nožkách hrotnatky (*Daphnia* sp., viz šipky)

psané literatuře se označuje jako hemolymfa (krvomíza) a termín krev se používá výhradně u živočichů s uzavřenou cévní soustavou. Anglicky píšící autoři používají termín krev (blood) volněji, i u živočichů s otevřenou cévní soustavou (Brusca a Brusca 2002). Velcí členovci, např. raci, ostrorepi nebo štíři, mívají cévní soustavu rozvinutější, u drobných zástupců bývá redukovaná (např. u perlooček) nebo zcela chybí (u většiny roztočů). Pohyb hemolymfy zajišťuje srdce umístěné v perikardiální dutině (osrdečníku) na hřbetní straně, nad trávicí soustavou. Původním typem u členovců je trubicovitá hřbetní céva, která prochází celým tělem a v každém článku těla má jeden pár otvorů (ostií). Ostiemi se z perikardiální dutiny nasává do hřbetní cévy okysličená hemolymfa, přicházející z dýchacích orgánů. Tepající hřbetní céva vede okysličenou hemolymfu směrem k hlavě a v různé míře se větví do dalších cév. Odvozeným typem např. u krevet, raků a krabů je srdce váčkovité, které vzniklo zkrácením a rozšířením hřbetní cévy. Má menší počet ostií a vycházejí z něj arterie

do různých částí těla. Některé skupiny členovců mají u hlavy nebo u báze končetin i další přídatná srdce, která udržují v cévní soustavě vyšší tlak.

Trubicovité srdce (hřbetní cévu) můžeme dobře pozorovat při pitvě většího hmyzu, jako jsou švábi nebo strašilky (Buchar a kol. 1993), kde ovšem, vzhledem k přítomnosti vzdušnic (viz dále), neplní funkci rozvodu kyslíku. Váčkovité srdce s jedním párem ostií a krátkou aortou lze ukázat na mikroskopickém preparátu živé hrotnatky (*Daphnia*). Její srdce se stahuje asi čtyřikrát za sekundu a při větším zvětšení vidíme i pohyb krevních buněk v tělní dutině. Abychom hrotnatku nerozmačkli krycím sklíčkem, je vhodné na jeho spodní stranu nalepit do rohů kuličky včelího vosku (velké 0,5–1 mm, viz Lelláková a kol. 1992).

Dýchací pigmenty

Efektivitu oběhové soustavy zvyšuje přítomnost krevních barviv (dýchacích pigmentů), která na sebe vážou několika násobně více kyslíku, než by odpovídalo jeho rozpustnosti ve vodě. V různých skupinách členovců jde o hemocyanin nebo hemoglobin – na rozdíl od obratlovců nejsou obsaženy v krevních buňkách, ale rozpouštěné volně v hemolymfě. Hemocyanin je bez navázaného kyslíku bezbarvý, v oxidované formě modrý. Vyskytuje se u většiny klepítkačů (Chelicerata), některých stonožkoců (Myriapoda) a rakovců (Malacostraca) a ve své hemolymfě jej pravděpodobně měli také trilobiti. Červený hemoglobin mají některé skupiny koryšů a hmyzu. Hmyz ho ale k transportu plynů používá zřídka, protože tuto roli plní převážně vzdušnice. Členovci krevní barviva využívají nejen pro transport kyslíku do tkání, ale mohou si s jeho pomocí vytvářet zásobu kyslíku pro období nedostatku v okolí. Nejznámějším příkladem jsou sytě červené larvy pakomárů, jimž zásoba kyslíku vázaného na hemoglobin pomáhá přežít v anaerobním prostředí bahna a slouží jim také k detoxikaci jedovatého sulfanu. Podobně se tvorba hemoglobinu indukuje při nedostatku kyslíku ve vodě u hrotnatek, které jsou pak nápadně růžové.

Žábry

Členovci se, stejně jako většina živočišných kmenů, vyvinuli v moři. Původním typem jejich dýchacích orgánů jsou tedy žábry, v nichž proudí hemolymfa, absorbuje kyslík z vodního prostředí a přenášá ho ke tkáním. U většiny vodních členovců se nacházejí na končetinách. Původní končetina členovců je dvou- nebo vícevětévná, což můžeme dobře pozorovat např. na plovacích nohách koryšů, ostrorepů a fosilních trilobitů nebo na tykadlech koryšů. Jednovětévné kráčivé nohy pavoukoců, stonožkoců, jiných koryšů a hmyzu zřejmě představují odvozený stav.

U koryšů se žábry obvykle vytvářejí jako ploché tenkostěnné výběžky na vnější straně bazálních článků končetin, případně na vnějších větvích rozvětvených končetin. Končetiny při plavání pravidelně kmitají dopředu a dozadu, což k žábřám zároveň přivádí čerstvou okysličenou vodu. Krevety, raci a krabi mají jemné a často složité členěné žábry na vnější straně bazálních článků kráčivých hrudních nohou. Jsou

ukryté v žaberní dutině pod hlavohrudním krunýřem (karapaxem), a chráněné tak před poškozením a vyschnutím. Proud čerstvé vody do žaberní dutiny zajišťuje kmitavým pohybem lupínkovitý výběžek druhého páru čelistí, scaphognatid, což dobře uvidíme na živém rakovi nebo krabovi v akváriu. U kapřivců a některých dalších vodních korýšů slouží k dýchání ztenčená spodní stěna karapaxu.

Žaberní lupínky jsou snadno viditelné v mikroskopu na hrudních nožkách hrotnatky (obr. 1). Vhodným objektem je také žabronožka solná (*Artemia salina*), která má tyto lupínky na všech 11 párech veslovitých plovacích nohou. Zmražené žabronožky se prodávají jako krmivo pro rybičky a dají se naložit do lihu a dlouhodobě uchovat pro použití ve výuce. Žábry krevet, raků a krabů v žaberní dutině lze pozorovat jen při pitvě po odstranění postranních částí karapaxu nebo na svlečkách. Podrobný návod pitvy raka uvádějí Jan Buchar a kol. (1993). Můžeme na ni využít nepůvodní invazní druhy, např. raka pruhovaného (*Orconectes limosus*) nebo akvarijního raka mramorovaného (*Procambarus virginalis*). Zajímavá je i pitva tzv. tygří krevety (*Penaeus monodon*), která je k dostání čerstvá i mražená v prodejnách mořských plodů a má podobnou stavbu těla.

Pozoruhodným typem žaber se vyznačují ostrorepi (*Xiphosura*), starobylí velcí mořští klepátkatci. Poprvé se objevili v siluru a do dnešní doby přežily jen čtyři druhy. Žábry mají na zadní straně plochých zadečkových plovacích končetin. Tvoří je velký počet tenkých lamel, naskládaných na sobě jako listy knihy (anglicky book gills – knihovité žábry).

U vyhynulých trilobitů většina autorů uvádí, že k dýchání jim sloužily hustě uspořádané jemné lamely na vnější větvi (exopoditu) nerozlišených nohou, které jsou svrchu kryté postranními částmi krunýře. Nejnovější studie ukazují, že tyto lamely mají velmi podobnou stavbu jako žábry ostrorepů a jejich dýchací funkce je tedy pravděpodobná (Hou a kol. 2021). Jiní autoři naopak dokládají, že lamely na vnější větvi končetin trilobitů byly svou stavbou pro dýchání nevhodné a pouze přiháněly oxygenu vodu k tenkostěnné spodní straně krunýře, která sloužila k dýchání, obdobně jako u dnešních kapřivců (Suzuki a Bergström 2008).

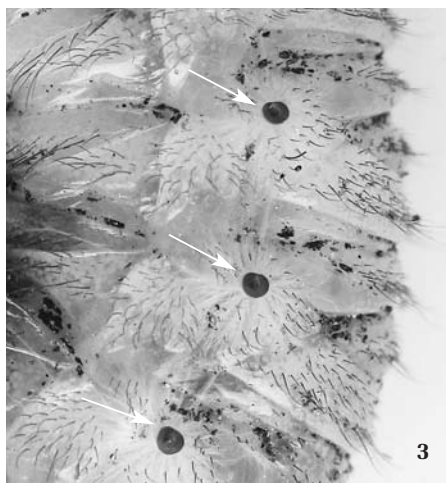
Plicní vaky

Jednotlivé linie členovců osídlily suchozemské prostředí nejméně čtyřikrát nezávisle na sobě a vyvinulo se u nich několik typů dýchacích orgánů vhodných pro příjem vzdušného kyslíku. Prvním z nich jsou plicní vaky pavoukocvů. Nacházejí se na spodní straně zadečku a navenek ústí úzkými štěrbinami. Uvnitř vaku je velký počet lamel zřasené kutikuly uspořádaných jako listy v knize (book lungs – knihovité plíce). Lamely jsou trvale udržovány vlhké a povrch mají zvrásněný nebo pokrytý drobnými výrůstky, aby se navzájem neslepily a mohl mezi nimi proudit vzduch. Uvnitř lamel proudí hemolymfa, která se oxygenuje a pokračuje přívodními cévami do perikardiální dutiny a do srdce.

Štíři mají čtyři páry plicních vaků. Dva páry se vyskytují u primitivních pavouků



2 Detail plicního vaku na vnitřní straně svlečky sklípkanu překrásného (*Grammostola pulchra*)



3 Stigmata a prosvítající vzdušnice na straně zadečku larvy zlatohlávka (*Cetonia* sp.)

sklípkošů a sklípkanů a dále u bičovců (*Uropygi*), krátkochlostů (*Schizomida*) nebo krabovců (*Amblypygi*). U moderních pavouků je zachován jen první pár a druhý byl nahrazen vzdušnicemi. Ostatní skupiny recentních pavoukocvů dýchají vzdušnicemi nebo prostým povrchem těla.

Plicní vaky jsou většinou považovány za homologické s žábami na zadečkových končetinách ostrorepů, zřejmě nejbližších žijících příbuzných pavoukocvů. Vznik vaků si můžeme vysvětlit tak, že se původní žábry při přechodu na souš zanorily do tělní dutiny. Velmi podobná mikroskopická stavba obou typů dýchacích orgánů tuto teorii podporuje. Plicní vaky mají navíc podobnou stavbu i ve všech skupinách pavoukocvů, takže pravděpodobně vznikly jen jednou (blíže např. Scholtz a Kamenz 2006).

Dobře jsou vidět na břišní straně zadečku štírů nebo sklípkanů. Živí jedinci je mají naplněné vzduchem, proto jsou nápadně bělavé a na tmavém zadečku lépe patrné než na fixovaném materiálu. Se štíry i sklípkanými je nutné manipulovat opatrně, jsou jedovatí. Stavbu plicních vaků si prohlédneme i na svlečkách, protože se při ekdyzi svléká jejich kutikulární výstelka. Pod binokulární lupou se ukáže jemná lamelární struktura (obr. 2).

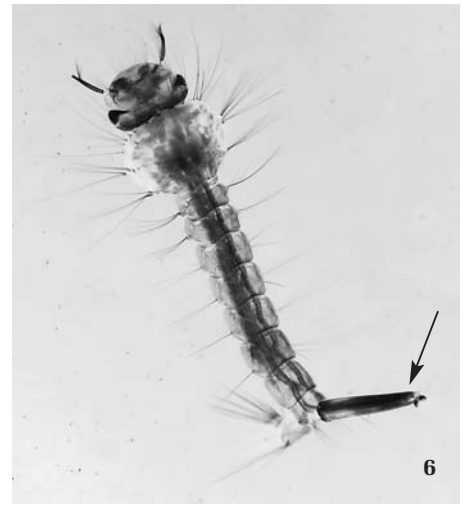
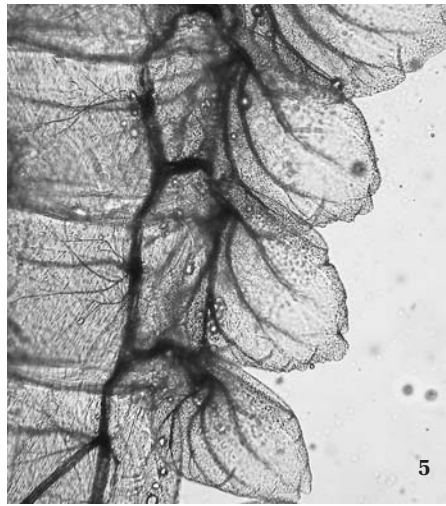
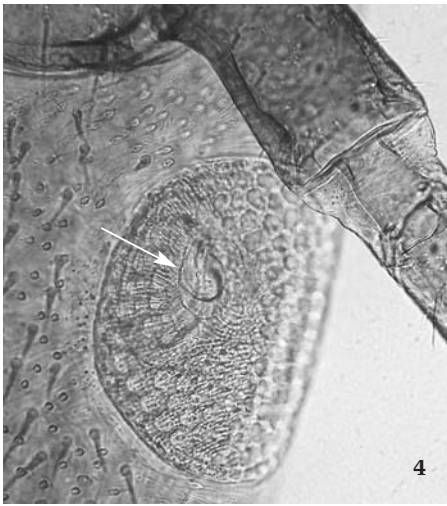
Vzdušnice

Dalším typem dýchacích orgánů suchozemských členovců jsou vzdušnice (tracheje) – tenké a většinou rozvětvené a navzájem propojené trubice, vedoucí vzduch z povrchu těla přímo do tkání. Hemolymfa se tedy na přenosu dýchacích plynů podílí jen v malé míře nebo vůbec. Díky výrazně rychlejší difuzi plynů ve vzduchu v porovnání s tělními tekutinami oxygenuje vzdušnice tkáň mnohem efektivněji než jiné typy dýchacích orgánů, a umožňují tedy i tak náročné procesy jako aktivní let hmyzu. Vzdušnice mají obrovský aktivní povrch, kterým komunikují s tkáněmi. Na povrchu těla ústí jen několika páry drobných otvůrků, označovaných jako stigmata (spirakula, obr. 3 a 4). Při dýchání proto dochází k poměrně malým ztrátám vody. Stigmata bývají opatřena chloupky nebo trny, jež brání vnikání nečistot a dále snižují odpor vody. Někdy jsou vybavena také osvalenou chlopní, která je může v případě potřeby uzavřít. Výměnu vzduchu ve vzdušnicích většinou zajišťuje rytmické stahování a uvolňování zadečku, což lze sledovat např. u vos nebo včel.

Stěnu vzdušnic tvoří jedna vrstva dlaždicovitých buněk, na vnitřní straně pokrytých tenkou kutikulární výstelkou, což ukazuje na jejich ektodermální původ. Výstelka se při svlékání odvrhuje spolu s vnější kostrou a je vidět na svlečkách vážek, švábů či strašilek. Má v sobě spirálovitě nebo prstencovitě uspořádanou výztuha (taenidium), pod mikroskopem tedy připomíná hadici od vysavače. Takto uspořádaná výztuha udržuje při pohybu stálý průsvit vzdušnic a brání ucpání, ale zároveň jim umožňuje natahovat se do délky. Nejenčí koncové části vzdušnic, tracheoly, výstelku nemají. Jde o jednobuněčné útvary s rozvětvenými trubičkami a vrůstají do tkání, u křídlatého hmyzu dokonce přímo do svalových vláken. Tracheoly jsou v klidu vyplněné tekutinou, která se při větší spotřebě kyslíku vstřebává a tracheola se plní vzduchem.

Vzdušnice se zřejmě vyvinuly u několika skupin nezávisle na sobě. Kromě pravých členovců se vyskytují u drápkocvů (*Onychophora*). Ústí na povrch jejich těla velkým počtem drobných stigmat. Na každém tělním článku jich mají několik desítek, takže jsou drápkovci jen málo chráněni proti vysychání a žijí v prostředí s vysokou vzdušnou vlhkostí. Z každého stigmatu vstupuje do těla trs nevětvených a vzájemně nepropojených vzdušnic, který zásobuje kyslíkem jen malou část živočicha.

V rámci šestinožých (*Hexapoda*) jsou vzdušnice nejdokonalěji vyvinuté u pravého hmyzu, zatímco u některých chvostoků a hmyzenek chybějí. Dále se nacházejí u stonožkovců, kde jsou dobře rozvinuté u stonožek i mnohonožek. Jak jsme již uvedli, u moderních pavouků vznikly zřejmě přeměnou druhého páru plicních vaků. Původ vzdušnic u dalších skupin pavoukocvů není jasný. U velmi rychle běžících solifug (*Solifugae*) dosáhly srovnatelného stupně rozvoje jako u křídlatého hmyzu. Poměrně jednoduše stavěné vzdušnice s malým počtem stigmat mají sekáci (*Opiliones*), štírci (*Pseudoscorpiones*), roztočovci (*Ricinulei*) a také většina roztočů.



Vzdušnice můžeme ukázat při pitvě prakticky každého většího zástupce hmyzu, např. švába, strašilky nebo saranče, u kterých jako hustá síť prostupují všechny orgány. Po zalití pitvaného živočicha vodou je snadno odlišíme od okolní tkáně podle stříbřitého vzhledu. K prozkoumání mikroskopické stavby stačí udělat nativní preparát ve vodě z prakticky kteréhokoli kusu tkáně. Na preparátu svalové tkáně bývají rozlišitelné tracheoly, keříčkovité prorůstající přímo do svalových vláken. Vzdušnice uvidíme také na měkkých larvách hmyzu s průsvitnou kutikulou, jako jsou ponravý zlatohlávků nebo chroustů. Po stranách měkkého bělavého zadečku mají nápadná stigmata, umístěná na drobných sklerotizovaných destičkách (obr. 3). Tracheální soustavu si lze prohlédnout i u klíštat (Ixodida), s jedním párem stigmat na sklerotizovaných destičkách po stranách těla, za posledním párem nohou (obr. 4).



Dýchání vodního hmyzu

Vzdušnice jsou uzpůsobeny pro příjem vzdušného kyslíku, proto se u různých skupin vyvinulo několik modifikací umožňujících jejich použití i pod vodou. Náměty na pozorování dýchání vodního hmyzu popisuje např. Lubomír Hanel (2018). U larev několika řádů primárně vodního hmyzu jsou otvory tracheální soustavy trvale uzavřené a výměnu dýchacích plynů s okolním prostředím obstarávají tracheální žábry. Jde o tenkostěnné lístkovité, keříčkovité nebo nitkovité vychlípeniny kutikuly, do kterých prorůstají rozvětvené a vzduchem naplněné tracheje. Stěnou žaber do nich přechází kyslík z vody. U larev jepic (Ephemeroptera) vyrůstají různé tvarované tracheální žábry po stranách zadečku (obr. 5) a na živé larvě jsou patrné jejich rytmické pohyby, zajišťující přísun okysličené vody. Larvy šidélka a motýlic (Odonata: Zygoptera) mají na konci zadečku tři lupínky tracheálních žaber, sloužících zároveň k plavání. Robustní larvy vážek podřádu Anisoptera naproti tomu dýchají pomocí rektálních tracheálních žaber v rozšířené koncové části střeva, do které aktivně nasávají vodu. Při vyrušení vodu z rekta prudce vystřikují, což jim dodá „raketový pohon“ vpřed (viz např. Chaudhari a kol. 2018). U různých čeledí pošvatek (Plecoptera) se keříčkovité tracheální žábry nacházejí na hlavě, hrudi či konci zadečku, nebo zcela chybějí. U larev

- 4 Sklerotizovaná destička se stigmatem na břišní straně samičky klíšťate obecného (*Ixodes ricinus*)
 5 Tracheální žábry na zadečku larvy jepice čeledi Baetidae
 6 Larva komára rodu *Culex* s dýchací trubičkou (sifonem) na konci zadečku
 7 Pseudotracheje na prvních dvou párech zadečkových nožek stínky rodu *Porcellio*. Snímky J. Mourka

chrostíků (Trichoptera) vyrůstají keříčkovité nebo vláknité tracheální žábry po stranách či na spodní straně zadečku, u některých zástupců scházejí. Larvy střechatek (Megaloptera) mají na stranách zadečku zvláštní typ článkovaných tracheálních žaber, které vznikly pravděpodobně přeměnou zadečkových končetin.

Larvy některých skupin hmyzu, jež se do vodního prostředí vrátily druhotně, se čas od času nadechují z vodní hladiny pomocí dýchací trubičky (sifonu) na konci zadečku, kterou si nabírají čerstvý vzduch přímo do vzdušnic. Toto přizpůsobení najdeme u larev i dospělců vodní plošnice splešťule blátivé (*Nepa cinerea*), larev komárů rodu *Culex* (obr. 6), potápníků, bráněnek a některých pestřenek. Pohyblivé kukly komárů se nadechují dvojicí krátkých trubiček na svrchní straně hlavohruď.

Třetím typem přizpůsobení hmyzu pro dýchání ve vodě jsou tzv. fyzikální plíce dospělců potápníků nebo larev i dospělců klešťanek, znakoplavek a řady dalších vodních ploštic. Při nadechování vysouvají z hladiny část zadečku pokrytou nesmáčivými chloupky, a vytvoří si tak vzducho-

vou bublinu, kterou nosí pod krovkami, polokrovkami nebo na břišní straně těla. Během dýchání klesá v bublině parciální tlak kyslíku, takže do ní difunduje kyslík z vody. Bublina se postupně rozpouští, je tedy nutné ji čas od času u hladiny obnovit. Na podobném principu funguje plastron, popsáný např. u vodní plošnice hlubenky skryté (*Aphelocheirus aestivalis*). Na těle pokrytém krátkými hustými chloupky se při ponoření vytváří trvalá tenká vrstvička vzduchu, která slouží k výměně plynů s okolní vodou. Hlubenka tedy může žít v rychle tekoucí vodě, aniž by se musela vynořovat k hladině.

Dýchací orgány suchozemských koryšů

Vedle šestinohých, považovaných dnes za vnitřní skupinu koryšů (Pancrustacea), přešly k částečně nebo plně suchozemskému životu také některé skupiny koryšů v úzkém slova smyslu. Jsou to např. krabi. Jejich preadaptací pro život na souši je těsně uzavřená žaberní dutina, která s okolím komunikuje jen dvěma páry drobných otvorů a udržuje žábry ve vlhkém stavu. Krab palmový (*Birgus latro*) v dospělosti žije trvale na souši. Žábry má silně redukováné a k dýchání vzdušného kyslíku využívá hlavně zřasenou stěnu žaberní dutiny, hustě protkanou cévami.

Další úspěšní kolonizátoři souše jsou stejnonožci (Isopoda), především stínky. Vodní stejnonožci, jako např. beruška vodní (*Asellus aquaticus*), dýchají žábry na plochých končetinách na spodní straně zadečku. Tento typ dýchání využívají i některé suchozemské stínky, které žijí ve vlhkém prostředí a žábry si udržují trvale vlhké pomocí „vodovodního systému“ kanálků v kutikule. U dalších stínek, schopných žít i v suchém prostředí, se na dvou nebo více párech zadečkových končetin vytvořily rozvětvené váčky naplněné vzduchem – pseudotracheje (obr. 7), které fungují podobně jako plicní vaky pavoukovic.

Pozorování různých typů dýchacích orgánů členovců nabízí pozoruhodné objekty a může zaujmout i ty žáky, kteří se zajímají spíše o technologická řešení a principy fungování a pro které je systém bezobratlých nezajímavý a těžko stravitelný.

Použitou literaturu, barevné fotografie a další obrázky najdete na webu Živý.