

3. Dýchání

Dýchací procesy zajišťují výměnu plynů v živočišném organismu - zahrnují tedy příjem kyslíku a výdej oxidu uhličitého jako jednoho z finálních odpadních produktů metabolismu. Jejich neustálý tok je základním předpokladem normálního průběhu oxidačních procesů, které hrají zásadní roli v energetickém i celkovém metabolismu živočichů.

U hmyzu se jako u zástupců vzdušnicovců vytváří dokonalá soustava trubic zasahující do všech částí těla – nazývá se tracheální dýchací soustava (obr. 1). Zajišťuje zásobování těla kyslíkem přímo, bez účasti tělních tekutin. V klasické podobě se vytváří u suchozemského a některých skupin vodního hmyzu, u jiných skupin vodního hmyzu doznává různých modifikací a přizpůsobení.

Tracheální soustava je odvozena od – integumentu – který je primárním dýchacím orgánem všech živočichů. U hmyzu je však tato funkce integumentu značně komplikována jeho stavbou a především přítomností pro plyny značně nepropustnou kutikulou. Difúze plynů přes ni je proto zvláště u suchozemského vzduchu zanedbatelná a ve většině případů naprosto nedostatečná pro zásobování těla kyslíkem. Proto se v průběhu evoluce hmyzu vytvořilo několik mechanismů zajišťujících efektivní zvýšení výměny plynů a umožňujících aktivní způsob života i určité zvětšování velikosti těla:

- zvětšení dýchacího povrchu - vzniká tracheální dýchací soustava, jejíž složitá stavba zajišťuje velké zvětšení dýchacího povrchu
- cílený tok kyslíku k buňkám – tento mechanismus je velmi efektivní, protože kyslík se dostává přímo na místo určení a cesta tkáňové difúze (viz kap. 3.1.1.) je velmi krátká
- udržování vysokého koncentračního spádu - výměna vzduchu v tracheální soustavě se uskutečňuje ventilačními pohyby, které zajišťují udržování vysokého koncentračního gradientu kyslíku mezi tkáněmi a okolním vzduchem

3.1. Tracheální orgány a dýchání u suchozemských druhů hmyzu

Tracheální soustava představuje systém otevřených trubic - trachejí neboli vzdušnic, složitě rozvětvených v těle (**obr. 2**). S vnějším prostředím komunikují tracheje otvory - průduchy - stigmaty neboli spirakuly a uvnitř těla se postupně větví a do tkání vstupují se podobě velmi jemných chodbiček - tracheol.

- spiraculum (stigma) (obr. 3) - je uzavíratelné a uzávěr funguje jako regulátor ventilace i jako filtr. Primitivní druhy hmyzu mají větší počet stigmat, obecně pár na každý postcephalický článek. Největší počet je však 10 párů (2 thorakální a 8 abdominálních), ale většinou se setkáváme s 8-9 páry, u Dipter s jedním párem a u řady larev vodního hmyzu stigmata chybí úplně, pak mluvíme o - apneustických larvách (viz **obr. 1f**). Neznamená to však, že zde není tracheální soustava vyvinuta, ale pouze to, že se tracheje neotevírají do vnějšího prostoru. Stigma se skládá z - atria a mechanické záklopy neboli valvy, která je

ovládána svalstvem odpovědným za otvírání a zavírání stigmat. Obvod stigmatu bývá silně chitinizován a od ostatní kutikuly je někdy kloubnatě oddělen. Atrium je často opatřeno různými zařízeními, která vdechovaný vzduch filtrují a zamezují vniknutí cizího tělesa do vzdušnice.

- tracheje - jsou to vchlípeniny kutikuly, které vedou vzduch přes silné - tracheální kmeny až do tracheol ve tkáních. Stavba tracheje (**obr. 4 a 5**) je obdobná jako u integumentu. Nacházíme zde ploché buňky tvořící epiteliální matrix, která je na vnější straně obalena bazální membránou. Směrem dovnitř epiteliální buňky vylučují kutikulu, která je stejně jako povrchová kutikula rozdělena na epi-, exo- a endokutikulu (ta může chybět). Celá kutikulární vrstva je jemná a nazývá se - tracheální intima. Vrstva exokutikuly má ve vzdušnicích zcela zvláštní tvar a funkci: netvoří zde souvislou vrstvu, ale je vyvinuta v podobě šroubovitě vinutého, velmi pevného a pružného vlákna, které udržuje vzdušnici ve stavu stálé napnutosti. Toto vlákno se nazývá - taenidium. Mezi vytvořenými závití taenidiem zpevněné vzdušnice se nachází pouze intima, kterou mohou difundovat plyny.

Objem tracheální soustavy se pohybuje mezi 5 - 50% tělního objemu, což ale závisí na vývojovém stadiu i druhově. Je zřejmé, že pohybově aktivnější druhy mají objemnější, a tedy výkonnější tracheální soustavu. U některých druhů se tracheje rozšiřují a vytváří tak prostor pro zásoby vzduchu. Někdy je rozšíření natolik velké, že se útvar nazývá - vzdušný vak (včela, kruhošví - Diptera) (**obr. 6, 7**). Vzdušný vak kromě dýchací funkce také zlepšuje letové vlastnosti. Vzdušné vaky mají zpravidla velmi tenké taenidium, to někdy může i chybět. Někdy se vzdušné vaky během vývoje redukují růstem okolních tkání.

- tracheoly (**obr. 8**) - během svého průběhu v těle se vzdušnice větví až do nejtenších tracheálních trubiček, které pronikají do orgánů a jejich tkání. Na koncích těch nejtenších vzdušnicových větévek, které ještě mají taenidium, se nachází hvězdicovité tracheální buňky. Z výběžků těchto buněk vybíhají kapilární trubičky zvané - tracheoly, které mají velmi jemnou kutikulu, jsou bez taenidia a jsou propustné jak pro plyny, tak pro kapaliny. Jejich průměr se pohybuje okolo 1 μm. Tracheoly pronikají mezi buňky jednotlivých orgánů a vytvářejí v nich - tracheolární síť. Úkolem tracheol je přivádět kyslík až do nitra jednotlivých tkání.

3.1.1. Mechanismus výměny plynů

Kyslík vstupuje do tracheální soustavy stigmaty a postupuje trachejemi do tracheol jednak na základě - difúze umožněné existencí koncentračního gradientu, který je zajištěn vysokým obsahem kyslíku ve vzduchu a nízkým obsahem ve tkáních a jednak na základě - ventilace. Z tracheol pak vstupuje kyslík přímo do tkání. Do tracheol se zároveň z tkání uvolňuje oxid uhličitý, který spolu s vodními parami postupuje tracheálním soustavou ven z těla.

Difúze

Difúze má v tracheální soustavě dvě fáze. První fází je transport kyslíku trachejemi neboli vzdušná difúze a druhou fází je transport kyslíku v cytoplazmě neboli tkáňová difúze. Rychlost difúze závisí na několika faktorech - molekulové hmotnosti, takže kyslík difunduje ve vzduchu rychleji než oxid uhličitý, koncentračním spádu a propustnosti systému. Kyslík difunduje ve vzduchu 100 000krát rychleji než ve vodě či tkáních, takže pro proces difúze kyslíku je limitující spíše cesta z konečků tracheol do mitochondrií tkáně než ze stigmat do tracheol. Délka tkáňové difúze je tak hlavním limitujícím faktorem velikosti tkání, obzvláště u létacích svalů, které mají vysoké požadavky na spotřebu kyslíku. Druhotně se tento fakt promítne i do možností velikosti celého hmyzího těla.

Je zajímavé, že ve vodném prostředí (tkáňová difúze) difunduje oxid uhličitý (přestože má vyšší molekulovou hmotnost než kyslík) asi 36krát rychleji než kyslík, takže limitující difúzní možnosti jsou dány kyslíkem nikoliv oxidem uhličitým. Ten se navíc díky své rozpustnosti může snadněji hromadit ve tkáních nebo v hemolymfě.

Malé množství kyslíku přijímá hmyz také difúzí přes kutikulu a integument, zpravidla je to však jen velmi malé procento. Většího významu tento způsob nabývá u endoparazitických a vodních druhů hmyzu, kde je spojen s apneustickou tracheální soustavou. Určitý význam může mít také u malých druhů s příznivým poměrem povrchu a objemu těla.

Předpokládá se, že difúze se uplatňuje jako výlučný mechanismus výměny plynů hlavně u malých druhů hmyzu nebo během abiotických stavů (např. kviescence).

Ventilace

K ventilaci tracheální soustavy dochází změnami jejího objemu (**obr. 9**). Tento proces však není tak jednoduchý, protože většina trachejí je kruhového průřezu a navíc vystužena taenidiem, což činí celý systém odolný proti změnám tlaku okolních tkání. Nicméně např. tracheální kmeny jsou schopny měnit objem a při stlačení vypuzují vzduch ven, zatímco při roztažení ho nasávají zpět. Mnohem efektnější je však činnost vzdušných vaků (**viz obr. 6**), kde jsou vdechové a výdechové objemy mnohem větší. Tato činnost je ve velké míře závislá na změnách tlaku hemolymfy, kterých je dosaženo snížením objemu abdomenu a přesunem hemolymfy mezi různými částmi těla. Toho je dosaženo především rytmickými dýchacími pohyby, které dělíme na - dorsoventrální zplošťování a rozepínání zadečku a teleskopické zasouvání a vysouvání tělních článků (**obr. 9**).

Vstup kyslíku do tkání

Do tkání se kyslík dostává přímo z koncové tracheální hvězdicovité buňky přes tracheoly (**obr. 10**). V základním klidovém stavu jsou tracheoly vyplněny – tkáňovým mokem neboli intersticiální tekutinou. Obsah tekutiny v tracheolách je výsledkem rovnováhy mezi kapilárními silami, které udržují tekutinu v tracheolách a mezi osmotickou silou látek v cytoplazmě zásobované tkáně, která vysává tekutinu z tracheol. V době klidu kdy je

osmotický tlak nízký, převládají kapilární síly, a proto jsou tracheoly vyplněny tekutinou. Pokud buňka potřebuje uvolnit energii a zvýšit metabolismus (pracující sval), dojde nejprve ke štěpení glykogenu na glukózu a další anaerobní metabolity, což má za následek růst osmotického tlaku, který převáží nad kapilaritou a tekutina je nasáta do tkáně. Vzduch postupující za tekutinou se tak dostává do přímého styku s tkání (svalem) a kyslík tak může být osmoticky odebírán buňkami přímo z konečků tracheol. Oxidačním procesem v tkáni pak dojde k poklesu osmotického tlaku a tekutina je kapilaritou nasávána zase zpět do tracheol. Potom se celý proces opakuje a probíhá stále dokola.

Řízení výměny plynů

Plynová výměna je u hmyzu pečlivě kontrolována nejen z důvodů (1) zásobování tkání kyslíkem a nutností (2) odstraňování oxidu uhličitého, ale přistupuje zde další, u hmyzu velmi významný faktor, a to je (3) ztráta vody během dýchacího procesu. Zvláště u suchozemských druhů hmyzu je intenzita dýchání vždy výsledkem kompromisu mezi potřebou kyslíku ve tkáních a ztrátou vody vydechovaným vzduchem. V období klidu (bez pohybu) jsou většinou stigmata zavřena a otevírají se pouze periodicky (**obr. 11, 12**), aby se co nejvíce omezily ztráty vody. U druhů dobře přizpůsobených suchému podnebí nacházíme stigmata velmi malá, hluboko zapuštěná do kutikuly a opatřená složitými kutikulárními výrůstky, které ztráty vody snižují na minimum.

Řízení výměny plynů je zajištěno jednak (1) otevíráním a zavíráním stigmat (činnost záklopy) a jednak (2) řízením dýchacích pohybů (**obr. 13**). Práce obou mechanismů je pečlivě koordinována. Tato koordinace umožňuje jednosměrný tok plynů v tracheálním systému - anteriorní stigmata tak zpravidla slouží k nádechu a posteriorní k výdechu plynů.

- činnost záklopy stigmatu - je kontrolována svaly inervovanými motoneurony z ganglií stejného nebo nejbližšího předního segmentu. Frekvence motorických impulsů závisí na všech třech faktorech - (a) potřebě kyslíku, (b) hromadění oxidu uhličitého i (c) množství vody v organismu.

- řízení ventilačních pohybů - je zajištěno abdominálními ganglii, jejichž motoneurony produkují rytmické impulsy s vysokou automacií. Tomu je nadřazeno centrum v metathorakálním gangliu. Spuštění ventilačních pohybů je ovlivněno především akumulací oxidu uhličitého a v menší míře také nedostatkem kyslíku v tracheální soustavě.

3.1.2. Buněčné dýchání u hmyzu

Dýchací proces zásobuje organismus kyslíkem a zajišťuje tak průběh biochemických procesů, při kterých dochází k oxidaci látek za uvolnění energie, která se chemicky konzervuje ve formě makroergických sloučenin ATP a využívá podle potřeby na zajištění životních funkcí organismu (**obr. 14**).

Metabolický proces vedoucí k uvolnění energie je zahájen – (1) anaerobní glykolýzou – při které se molekula glukózy štěpí na - kyselinu pyrohroznovou. To je spojeno se syntézou 2 molekul ATP. Další části metabolismu už jsou aerobní a zahrnují - (2) oxidační dekarboxylaci (aerobní pokračování glykolýzy), která představuje štěpení kyseliny pyrohroznové na acetyl-koenzym A. Ten vstupuje do - (3) Krebsova cyklu - což je soubor dehydrogenačních a dekarboxylačních reakcí, které odbourají acetyl-koenzym A na oxid uhličitý a vodík. Vodík je spalován - (4) oxidativní fosforylací na vodu za produkce energie. Aerobní část metabolismu produkuje 28 - 30 molekul ATP (na molekulu glukózy) - celkový energetický zisk je tedy 30 - 32 molekul ATP (**obr. 14, 15**).

Enzymatická výbava zajišťující hmyzí biochemické procesy za nedostatku kyslíku se částečně odlišuje od výbavy známé u obratlovců. U obratlovců dochází ve svalech za relativního nedostatku kyslíku k redukci pyruvátu na laktát, děj je katalyzován - laktátdehydrogenázou. Děje se tak proto, aby se regeneroval - oxidoval, nikotinamidadenindinukleotid: $\text{NADH}_2 \rightarrow \text{NAD}$ a byl tak k dispozici v dostatečném množství pro transport vodíku. U bezobratlých však zpravidla laktátdehydrogenáza chybí, a proto je zmíněná reakce nahrazena jinou reakcí - redukci dihydroxyacetonfosfátu na α -glycerol-fosfát za katalytického působení glycerol-fosfát-dehydrogenázou (**obr. 16**). Smyslem této reakce je stejně jako u obratlovců produkce volného nosiče H^+ kationtů - koenzymu NAD.

3.2. Tracheální orgány a dýchání vodních druhů hmyzu

Vlastnosti kyslíku - obsah kyslíku ve vzduchu je asi 21%, což je 210 000 ppm (parts per million), ale ve vodě maximálně pouze 15 ppm (ve studené, kyslíkem nasycené vodě). Přesto musí vodní hmyz kyslík z vody získávat, i když některé druhy mohou vydržet i delší dobu v anoxických podmínkách.

Obsah kyslíku ve vodě závisí na řadě faktorů - jako jsou teplota, salinita, parciální tlak. Ve stojatých vodách se při sycení vody kyslíkem uplatňuje především difúze, což je mechanismus značně pomalý. Obsah kyslíku v tekoucí vodě, a zvláště pak ve vodě studené, je mnohem vyšší, protože pohybem dochází k rychlejšímu prokysličení, než mechanismem prosté difúze. Kyslík je ve vodě také produkován zelenými rostlinami, ale na druhé straně je jimi zase spotřebováván při dýchání (v noci). Kyslík spotřebovávají i další vodní organismy včetně bakterií s řas - což může vést až k - bentické anoxii. Změny obsahu kyslíku ve vodě jsou tedy jak circadiálního tak sezónního charakteru.

Výměna plynů ve vodě - přestože je hmyzí kutikula pro kyslík značně nepropustná, tak se určité malé množství kyslíku do těla difúzí neustále dostává i ve vodě. Efektivnost tohoto mechanismu je však značně malá, množství takto získaného kyslíku může stačit jen nejmenšímu vodnímu hmyzu jako jsou počáteční instary některých Dipter a Trichopter. Větší

druhy musí získávat kyslík aktivně. Setkáváme se zde se dvěma strategiemi - příjem kyslíku z vody a příjem atmosférického kyslíku ze vzduchu. Obě metody mají velkou řadu modifikací, rozmanité způsoby realizace a někdy se rozdíl mezi nimi stírá.

3.2.1. Dýchání u hmyzu přijímajícího kyslík z vody

Vodní druhy hmyzu, které zvolily tuto strategii mají - uzavřený tracheální systém, což znamená, že jejich stigmata jsou nefunkční - apneustické druhy hmyzu. Patří sem např. larvy jepic, pošvatek, chrostíků, vážek, některých vodních brouků atd. Kyslík se u těchto druhů hmyzu dostává do těla prostřednictvím - tracheálních žáber (obr. 17). Jsou to lamelární, členité útvary kryté velmi tenkou kutikulou a jsou uspořádané tak, aby vytvářely co největší povrch a zásobovaly tak snadněji tělo kyslíkem. Jsou protkány normálními vzdušnicemi. V žábřích je kyslík zachycován dýchacím epitelem, odkud difunduje do tracheol žáber a dále se šíří v plynném stavu vzdušnicemi do tkání, kde se předává stejným způsobem jako je tomu u suchozemského hmyzu. Žábry jsou zpravidla abdominální nebo kaudální (obr. 17), ale mohou být i na bázi nohou, maxilách, anusu nebo dokonce v rektu, kde se nazývají - střevní tracheální žábry. Nacházíme je u vážek, kde je síť tracheol rozvětvena v rozšířené stěně konečníku (**obr. 18**). Kyslík se do nich dostává z vody nasávané a vypuzované rektem. Žábry často kmitají, jsou v blízkosti pohybových orgánů nebo jsou zvláště pak u druhů z rychle tekoucích vod omývány dobře okysličenou vodou. Cílem je zajistit rychlou výměnu a přísun čerstvé vody do blízkosti žáber.

U některých zástupců vodního hmyzu (pakomáři - Chironomidae, některé plošnice a mouchy) se v zásobování tkání kyslíkem uplatňuje krevní barvivo hemoglobin - tyto druhy tedy používají takového způsobu přenosu kyslíku, který je běžný u obratlovců. Hemoglobin je rozpuštěn v hemolymfě, kam proniká kyslík z vody přes kutikulu (v žábřech), naváže se na hemoglobin a je transportován do tkání. U některých parazitických druhů (střeček, *Gastrophilus*) se sycení hemoglobinu kyslíkem odehrává ve speciálních – hemoglobinových buňkách (obr. 19). Hmyzí hemoglobin se však některými vlastnostmi liší od obratlovcího. Obratlovcí hemoglobin má relativně nízkou afinitu ke kyslíku, váže ho ze vzduchu, tedy z prostředí, kde je kyslíku relativní nadbytek. Hmyzí hemoglobin se setkává jen s nízkým tlakem kyslíku, a aby ho mohl vůbec navázat, musí mít pro něj vysokou afinitu. Např. hemoglobin larev Chironomidů má molekulovou hmotnost 31,4 kDa, což je jen asi polovina hmoty hemoglobinu obratlovců a vyznačuje se přítomností pouze dvou hemových skupin (u obratlovců 4). Jeho velká afinita ke kyslíku se projevuje tím, že je nasycen z 50 % již při parciálním tlaku 100 Pa - ke stejnému nasycení je u obratlovcího hemoglobinu třeba tlaku 3000 Pa. Larvy Chironomidů sytí svůj hemoglobin kyslíkem tak, že kmitají tělem v okysličené vodě a urychlují tak pronikání kyslíku přes kutikulu a jeho vazbu na hemoglobin. Kyslík se z takového hemoglobinu uvolňuje, když pohyby ustanou nebo když to vyžaduje potřeba kyslíku ve tkáních. Funkce hemoglobinu zde tedy nespočívá v zajištění normálního

dýchání, ale spíše v zajištění zásobování kyslíkem v situacích, které vyžadují rychlý přesun kyslíku do určitých tkání, tedy především k určitým svalům. Tím je zabezpečena jejich aerobní činnost, i když pouze na omezenou dobu.

Uzavřený tracheální systém mají i někteří parazité - výměna plynů se děje přes kutikulu.

3.2.2. Dýchání u vodního hmyzu přijímajícího atmosférický kyslík

Některé druhy vodního hmyzu se chodí pravidelně nadechovat k hladině a jsou zcela nezávislé na obsahu kyslíku ve vodě (např. některé druhy Dipter). Jiné druhy mají značně neobvyklý zdroj kyslíku - mohou ho přijímat z vaskulárního systému kořenů nebo stonků vodních rostlin. Obecně platí, že zástupci vodního hmyzu získávající atmosférický kyslík mohou žít i ve značně znečištěných tůních nebo dokonce v ropných jezírkách.

Druhy s touto strategií si často vytváří zásoby vzduchu ve formě bublin pod křídly, kutikulárními výběžky, chlupy atd. Do bubliny proniká aktivně kyslík z vody, takže jde vlastně o určitý typ - fyzikálních žaber, protože se nejedná o pouhou zásobárnu vzduchu, ale o funkční “tracheální žábry”. Do bubliny ústí klasické spirakulum, kterým proudí vzduch do tracheálního systému.

Princip bubliny fungující na způsobu fyzikálních žaber spočívá v tom, že poskytuje organismu více kyslíku, než kolik je ho obsaženo v bublině při jejím vytvoření (**obr. 20**). Tehdy bublina zpravidla obsahuje 21 % kyslíku a 78 % dusíku. Během dýchání se však poměr obou plynů mění, jednak spotřebou kyslíku a vydechováním oxidu uhličitého a jednak difúzí uvedených plynů z bubliny do vody a naopak. Oxid uhličitý je velmi dobře rozpustný ve vodě, proto rychle z bubliny difunduje a nikdy ho v ní není příliš mnoho. Kyslíku v bublině pochopitelně rychle ubývá jeho utilizací v těle, což vede ke snížení jeho parciálního tlaku a naopak ke zvýšení parciálního tlaku dusíku (parciální tlak plynu je jeho podíl na celkovém tlaku plynů a nezáleží na jeho koncentraci ve směsi). To má za následek difúzi kyslíku z vody do bubliny a naopak difúzi dusíku z bubliny do vody. Tak je vzduch v bublině obohacován o nový kyslík, který může být organismem dále využíván. Celý proces je relativně velmi účinný, protože kyslík se dostává do bubliny 3krát rychleji než dusík z bubliny do vody. Výsledným efektem celého systému je tedy značné prodloužení životnosti bubliny díky přítomnosti dusíku, což prodlužuje dobu příjmu kyslíku z vody, takže bublina funguje jako opravdové žábry.

Bublinu je však nutno čas od času přece jen vyměnit, nejen z důvodů obnovy kyslíku, ale i kvůli obnově dusíku. Bez dusíku by totiž nemohlo docházet ke změnám parciálních tlaků během spotřeby kyslíku organismem a bublina by sloužila jako prostá zásobárna vzduchu - nikoliv jako žábry. Z tohoto důvodu také hmyz s experimentální bublinou tvořenou čistým kyslíkem (i ve vodě kyslíkem nasyceným) nepřežívá tak dlouho jako s bublinou obsahující dusík.

Četnost výměny vzduchu v bublině, a tedy její životnost záleží na aktivitě daného druhu hmyzu a na teplotě vody: nižší teplota vody zpomaluje metabolismus, snižuje spotřebu kyslíku a zvyšuje jeho obsah ve vodě a tím zásobování bubliny. U vyšší teploty je to naopak. Např. brouk rodu *Hydrous* může žít v zimním období pod vodní hladinou i několik měsíců bez vynoření. Aktivní hmyz musí obsah bubliny obnovovat mnohem častěji. Při teplotě vody nad 15°C účinnost celého systému velmi rychle klesá.

U některých druhů vodního hmyzu se netvoří bublina, ale na hydrofobních chlupcích se vytváří vzduchový film - plastron (**obr. 21**). Plastron pak funguje jako typické fyzikální žábry a kryje spotřebu těla kyslíkem, který proniká do plastronu difúzí. Mluvíme pak o - plastronovém dýchání. Většina objemu plastronu je tvořena dušíkem, což umožňuje udržování efektivního kyslíkového gradientu. Tloušťka plastronu je zpravidla dána délkou hydrofobních chlupů, které umožňují její tvorbu. U rodu *Aphelocheirus* (Hemiptera) je plastron držen chloupky dlouhými 5-6 μm o průměru 0,2 μm s hustotou 2,5 milionu/ mm^2 - takové chloupky jsou schopny vydržet tlak až 400 kN/m^2 .

Chloupky také mohou sloužit jako zařízení, které zabraňuje vstupu vody do tracheální soustavy (**obr. 22**).

Vzduchové rezervy mají kromě dýchací funkce i - hydrostatickou funkci.