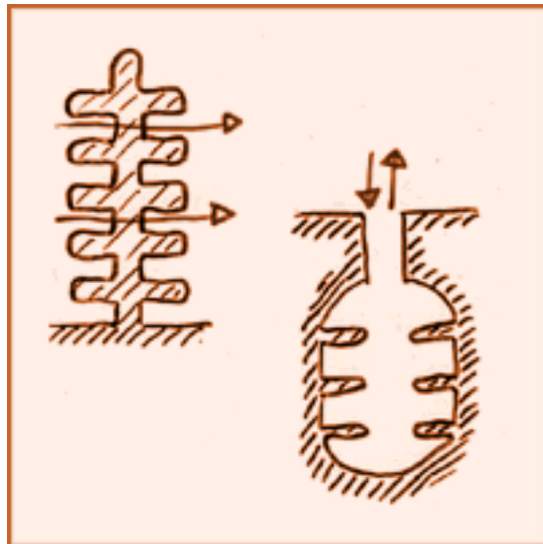


Anders Lundquist

Respiration



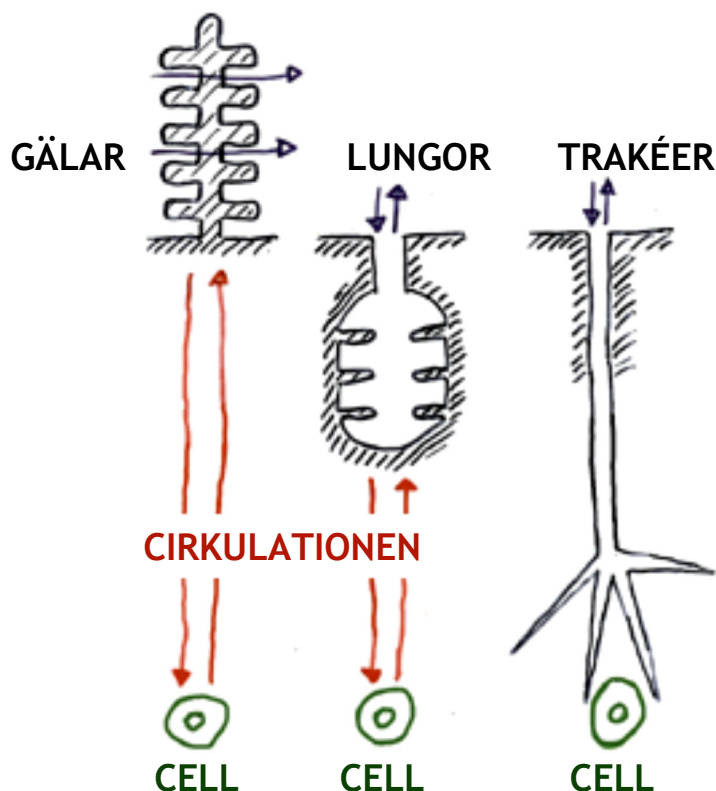
I några fall refereras till figurer i C Hickman, L Roberts, A Larson, H l'Anson, and D J Eisenhour: Integrated principles of zoology, 13th ed, McGraw Hill, 2005. Man torde ha behållning av texten även utan dessa bilder.

Institutionen för cell- och organismbiologi
Lunds universitet 2006 b

Respiration och andningsorgan

Respiration hos ett djur är, i fysiologisk mening, transporten av syrgas och koldioxid mellan ett djurs omgivning och dess vävnadsceller. Vi ska här diskutera transporten från omgivningen till djurets blod eller hemolymfa.

Ett andningsorgan är i princip en stor yta täckt av ett tunt epitel som står i kontakt med det omgivande mediet, vatten eller luft. Epitelets stora yta och ringa tjocklek gör att djuret erhåller en större transport av syrgas och koldioxid över det, mellan det medium som djuret lever i och dess blod. I djurvärlden finns i huvudsak tre typer av andningsorgan: **gälar**, **lungor** och **trakéer**. Se bilden nedan.



Trakéer är ett system av luftfyllda, blint slutande rör som finns hos insekter och en del andra landlevande leddjur. Trakéer sträcker sig (till skillnad från lungor) hela vägen från mynningar på kroppsytan in till vävnadernas celler.

Gälar är utbuktningar (**evaginationer**), i regel ytförstorade genom att de är kraftigt förgrenade. Lungor är inbuktningar (**invaginationer**), i regel ytförstorade genom att säckarna

har veck på insidan eller genom att de utgör förgrenade rör-system vars yttersta grenar slutar blint. Lungor och gälar har i regel gasutbyte med blod eller hemolymfa i ett cirkulationssystem. Detta system ombesörjer gastransporten inom kroppen, mellan andningsorgan och vävnader. Lungor användes nästan alltid av landdjur och gälar av vattenlevande djur. Det finns dock undantag från denna regel! Sjögurkor andas med lungor i vatten och en del landlevande krabbor med gälar på land.

Det är ingen tillfällighet att gälar och lungor är konstruerade så som de är. Innan vi kan börja diskutera det, måste vi behandla de mekanismer genom vilka syrgas och koldioxid transporteras i andningsorganen. Vi måste dessutom jämföra vatten och luft som livsmedium, ur fysikalisk och kemisk synpunkt.

Gastransport

Syrgas och koldioxid transporteras kortare sträckor med **diffusion**, längre sträckor med **massflöde** ("bulk flow"; **gasflöde** eller **vätskeflöde**). De båda transportmetoderna jämförs i tabellen nedan.

Massflöde av vätska eller gas

Nödvändigt för långväga transporter, i princip hur långt som helst

Hela mediet förflyttar sig, d.v.s. lösningsmedlet med alla lösta komponenter

Drivs av en tryckskillnad mellan olika regioner i mediet (strikt uttryckt av en skillnad i totalt energiinnehåll)

Diffusion

Effektivt bara vid korta transporter (kortare än ca 1 mm i vatten)

Enskilda partiklar (molekyler eller joner av ett visst slag) rör sig i mediet

Drivs av en koncentrationskillnad för ett visst partikelslag (eller, för joner, av en elektrisk potentialskillnad)

Små djur klarar sin gasutbyte enbart med hjälp av diffusion genom kroppsytan, mellan mediet utanför djuret och cellerna inne i kroppen. Platta eller långsträckta djur (t.ex turbellari-er och andra maskliknande djur) kan vara rätt stora och ändå ha korta diffusionsavstånd från kroppsytan till de innersta cellerna. Hos spongier ligger kroppscellerna nära kropps-

ytan eller kanalerna med flödande vatten och hos nässeldjur nära kroppsytan eller gastrovaskulärhålan. I båda fallen blir diffusionsavstånden korta och djuren kan därmed nå en avsevärd storlek, utan att ha särskilda respirationsorgan och cirkulationssystem. Flera av dessa djur har dessutom en låg syrgaskonsumtion, vilket bidrar till att de kan klara sig utan sådana organ.

De flesta större djur måste ha *ytförstorade respirationsorgan* som effektiviserar gastransporten genom kroppsytan. Denna transport sker fortfarande med *diffusion* som underlättas av att diffusionsbarriären är tunn och har stor yta. Stora djur måste dessutom i regel ventilera sina andningsorgan. **Ventilation** innebär att mediet transporteras till och från andningsepitetet med *gasflöde eller vätskeflöde*.

Avstånden inne i kroppen hos större djur är så stora att gastransporten mellan andningsorgan och vävnader i regel måste ske med *vätskeflöde* i ett *cirkulationssystem* bestående av hjärta och kärl. Djur med trakésystem är ett viktigt undantag. Hos dessa djur används inte cirkulationssystemet vid gastransporten. Hos vissa djur kan cirkulerande coelomvätska ersätta ett kärlsystem. Den kortväga transporten mellan kapillärblodet och vävnadernas celler sker återigen med *diffusion*.

Vatten och luft

Skillnaderna mellan vatten och luft som andningsmedium sammanfattas i nedanstående tabell:

Egenskap	Vatten	Luft
Syrgaskoncentration, g / l -----	Låg	Hög
Densitet, kg / l -----	Hög	Mycket låg
Dynamisk viskositet, cP -----	Hög	Låg
Diffusion av O ₂ och CO ₂ , mol/s -----	Långsam	Snabb
Värmekapacitet, J / (l · °C) -----	Mycket hög	Mycket låg
Värmeledningsförmåga, J / (s · cm · °C) ---	Hög	Låg

Notera det finns många fördelar med luft. Luft har en högre syrgaskoncentration och mycket lägre densitet än vatten. Detta innebär att luftandande djur, för att få en viss mängd syrgas, inte behöver transportera lika stora volymer medium. Den massa de behöver transportera är också mindre. Luft innehåller *30 gånger mer syrgas per liter* än vatten och *23 000 gånger mer syrgas per kilogram* än vatten! Energikostnaden för transport av medium är alltså mycket mindre

för luftandande djur. Till den låga energikostnaden bidrar också det faktum att luft har lägre viskositet än vatten, något som ger en avsevärt mindre resistans i andningsvägarna. Den effektivare diffusionen i luft gynnar också luftandarna. Det finns ofta ett stillastående skikt av medium närmast andningsepitelet. Ett vattenskikt försvårar diffusionen avsevärt mer än ett luftskikt.

Liv i luft möjliggör således en större syrgaskonsumtion och därmed en högre muskelaktivitet. Detta var sannolikt en av de viktigaste av de faktorer som ledde till att djuren en gång koloniserade landmiljön.

Trakésystem

Ett trakésystem består av luftfyllda, rörformiga inbuktningar från huden som förgrenar sig till allt mindre grenar. Trakésystemets insida är, precis som huden, täckt av en **kutikula**. Denna kutikula är med jämna mellanrum förtjockad till spiralformade lister som håller trakéerna utspända. Se fig 20-20.

De minsta trakégrenarna kallas **trakéoler** och slutar blint. Trakéolerna är av samma dimensioner som kapillärer och tunnväggiga. Genom deras väggar sker gasutbyte med diffusion mellan gasen inuti dem och vävnadsceller som ligger omedelbart intill dem. Hos många insekter är trakeolernas yttersta delar normalt fyllda med vätska. När vävnadens syrgaskonsumtion ökar så ansamlas metaboliter utanför trakéolerna. Dessa metaboliter drar förmodligen ut vatten ur trakéolerna med osmos, varvid den totala gasdiffusionsytan blir avsevärt större.

Trakésystemets öppningar på kroppsytan kallas **spirakler**. Det ursprungliga mönstret är att det finns ett par spirakler i varje segment, men antalet spirakler är ofta reducerat, i extrema fall till bara ett enda par. Det finns i regel längsgående trakéstammar som förbinder de segmentala trakésystemen med varandra och tvärgående som kopplar ihop vänster kroppshalva med höger.

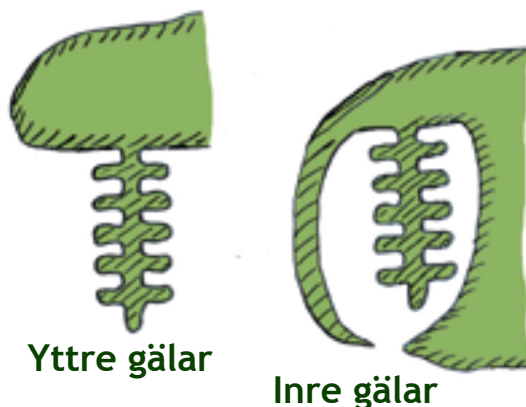
Spiraklerna är försedda med kitinhår som hindrar främmande partiklar från att komma in i trakésystemet. Spiraklerna är också försedda med **klaffar** som kan öppnas och stängas.

Klaffarna hålls öppna endast så länge som behövs för att gasutbyte ska kunna ske. Hos insekter i vila är ofta de flesta spiraklerna stängda och spiraklerna öppnas ofta bara periodvis. Detta bidrar till att minimera vattenförlusterna vid respirationen.

Hos små insekter kan gasutbytet mellan omgivningen och vävnaderna ske helt och hållet med **diffusion genom trakéerna**. Gastransporten underlättas då av att diffusionen har betydligt större räckvidd i luft än i vatten. Hos större insekter måste trakésystemets yttre delar **ventileras med hjälp av massflöde**, särskilt vid energikrävande aktiviteter som flygning. Exempelvis så kan pumpande rörelser med bakkroppen suga in eller pressa ut gas ur trakésystemet. Luftsäckar i trakésystemet kan därvid fungera som blåsbälgar.

Gälar

Det finns två huvudtyper av gälar, **yttre gälar** och **inre gälar**. Yttre gälar sitter fria på kroppsytan. Inre gälar är inneslutna i en gälkammare, men de är fortfarande utbuktningar från kroppsytan. Gälkammaren har två öppningar, en för inkommande vatten och en för utgående vatten.



Aktiv ventilation innebär att djuret själv ventilerar gälarna, **passiv** ventilation att djuret är beroende av vattenströmmar i omgivningen.

Yttre gälar finns bl.a. hos groddlarver, hos en del salamandrar och hos många fastsittande havsdjur. Så länge djuret inte rör sig så kan yttre gälar *aktivt* ventileras bara genom att föras fram och tillbaka i vattnet som åror, med en vridningsaxel i gälens bas. Denna ventilationsmetod är användbar

endast för små djur med små gälar. För större djur blir den alltför energikrävande. Yttre gälar kan också ventileras *passivt* genom strömmar i det omgivande vattnet. Fördelen med detta är att djuret inte behöver förbruka energi. Nackdelarna är att ventilationen blir mindre effektiv; den minskar när vattenströmmen minskar och det finns inga möjligheter att reglera den.

De flesta komplicerat byggda vattenlevande djur har *inre* gälar i en gälkammare som ventileras *aktivt*. Hos en del djur, t.ex. musslor, åstadkommes vattenströmmen **med hjälp av cilier** (flimmerhår). Men musslornas gälar är också filtreringsanordningar. Många musslor skulle förmodligen klara sitt syrgasutbyte enbart via mantelhålans vägg. Mera vanligt är att gälarna ventileras aktivt med hjälp av en **muskeldriven pump**. Så är fallet hos bl.a. fiskar, bläckfiskar och stora kräftdjur.

Evaginationer som fungera som gälar kan ha olika morfologi. De kan vara **enkla utskott** som papulae och tubfötter hos sjöstjärnor och den dorsala parapodiegrenen hos vissa polychaeter. De kan var **filamentösa** (trådlika) och förgrenade, ibland fjäderlikt, som hos många kräftdjur. Slutligen kan de vara **lamellära** (skivlika) som hos många mollusker och hos fiskar. Till den sista typen kan även bokgälarna hos dolk-svansarna (Xiphosurida) räknas, se fig 18-2.

Exempel på gäländning hos evertebrater

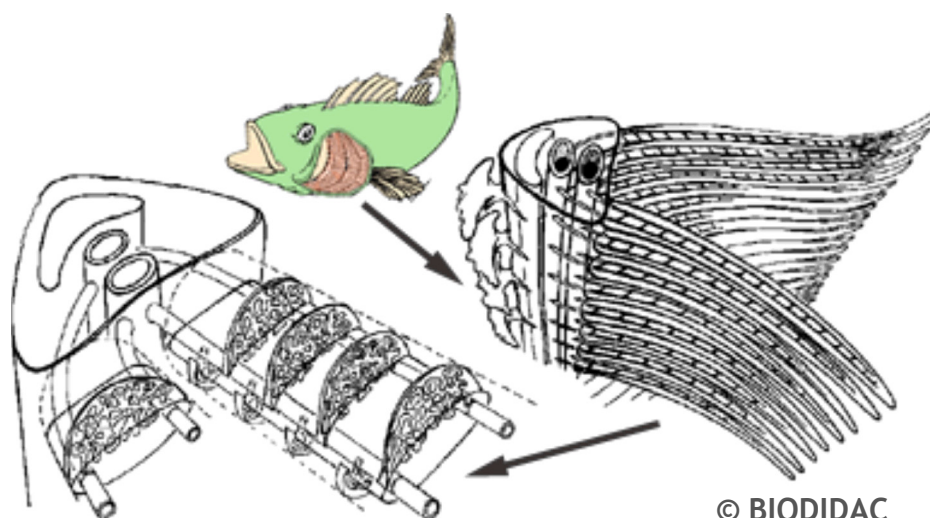
Hos **musslor** (Bivalvia) har de ursprungliga lamellära mol-luskgälarna omvandlats till en effektiv filtreringsanordning, se fig 16–29, 30 och 31. Vattnet kommer in i mantelhålan och passerar sedan genom porer in i rör som dorsalt tömmer sig i den utåtledande suprabranchialkammaren. Födopartiklar avskiljes när vattnet passerar in i porerna. Vattnet transporteras med hjälp av cilierörelser.

Hos **bläckfiskar** (Cephalopoda) sitter gälarna i mantelhålan som ventileras med hjälp av muskelkontraktioner i hålans vägg, se fig 16-38. Vattnet kommer in längs med mantelranden och pumpas ut genom den så kallade tratten, vilket möjliggör rörelse med hjälp av reaktionsdrift. Ventilationsmekanismen används alltså vid lokomotionen.

Hos **decapoda kräftdjur** (Decapoda) är gälarna belägna i gälhålor som bildas genom att karapax (ryggskölden) löper ner ventralt på båda sidor av thorax, se fig 19-6. Gälarna är ofta filamentösa och utgår från thorakalbenen eller thoraxväggen. Vattnet flyter *in* ventralt under karapax undre kant och *ut* framtill vid huvudet. Vattenströmmen drivs framåt av plattade utskott från det andra maxillparet (skafoognatiter) som åstadkommer ett undertryck i gälhålan när de rör sig framåt.

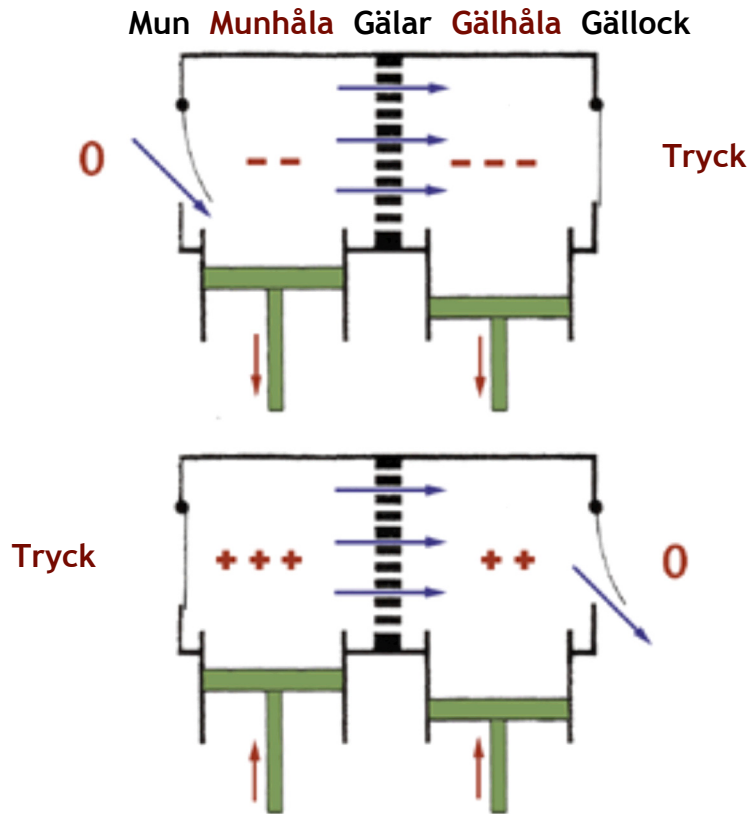
Gäländning hos teleoster

Hos teleosterna sitter gälarna mellan **buccalhålan** (**munhålan**) och den bakom denna belägna **gälhålan**. Se fig 24-29 och 31-20 och bild nedan. Det finns fyra dorsoventralt ordnade **gälbågar** på varje sida. Från varje gälbåge utgår två rader av **gälfilament**. Filament från angränsande gälbågar ligger så pass nära varandra att andningsvattnet måste passera mellan filamenten i filamentraderna. På filamentens översida och undersida sitter halvmånsformade skivor, **lameller**. Vattnet passerar mellan lamellerna. Andningsgaserna diffunderar mellan vattnet och kapillärblodet inuti lamellerna och passerar då genom epitelet på lamellernas båda sidor. Gälhålan yttre vägg utgörs av **gällocket** (**operculum**). De båda gällocken är rörliga. Med hjälp av dem kan **gälöppningarna** bakom fiskens huvud öppnas och stängas.



Hos teleoster fungerar både munhålan och de bakom denna liggande gälhålorna som muskeldrivna pumpar. Dessa båda

pumpar transporterar vattnet in genom munnen till munhålan, förbi gälarna, genom gälhålor och till slut ut genom de två gälöppningarna bakom fiskens huvud. Båda pumparna fungerar både som **sugpumpar** och **tryckpumpar**. Munöppningen och gälöppningarna under gällocken fungerar som **ventiler**. Se bilden nedan.



Inandning sker genom att både gälhåla och munhåla utvidgas när munnen är öppen och gällocken stängda. Gälhålepumpen arbetar dock med större kraft. Därvid uppkommer ett undertryck i munhålan och ett ännu större undertryck i gälhålan. Tryckskillnaderna driver då vattnet in i munnen, genom munhålan, förbi gälarna och in i gälhålan. Notera att **plus** och **minus** ovan anger grad av övertryck resp. undertryck relativt vattnet utanför fisken (vars tryck satts till 0).

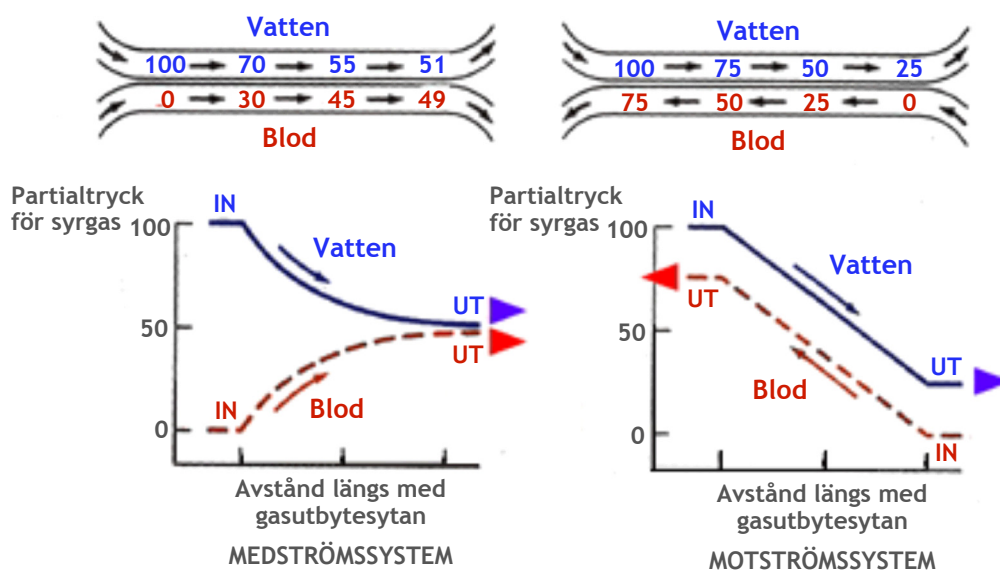
Utandning äger rum genom att både munhåla och gälhåla dras ihop med stängd mun och öppna gällock. Munhålepumpen arbetar dock med större kraft. Därvid uppkommer ett stort övertryck i munhålan och ett mindre övertryck i gälhålan. Tryckskillnaderna driver då vattnet från munhålan, förbi gälarna, genom gälhålan och ut ur fisken.

Genom den ovan beskrivna pumpmekanismen kan ett *kontinuerligt eller nästan kontinuerligt vätskeflöde* över gälarna

vid både inandning och utandning åstadkommas. Vissa fiskar slutar dock att pumpa vatten över gälarna när de simmar med hög hastighet. De håller bara munnen öppen och låter vattnet strömma genom gälarna, när de rör sig framåt. Notera att detta *inte* är passiv ventilation. Det krävs ju muskelaktivitet för att föra fisken framåt. Fisken måste dessutom förbruka mer energi för att röra sig framåt när munnen är öppen, eftersom resistansen då ökar. Vissa fiskar, som tonfiskar, makrill och en del hajar, simmar hela tiden och är aldrig stilla. Hos en del av dess fiskar lär pumpmekanismen vara så försvagad att fiskarna måste hålla sig i rörelse hela tiden.

Motströmssystem i gälar

Vattenflödet genom en gälkammare föbi inre gälar är nästan alltid **enkelriktat**, och gälkammaren har således en ingång och en separat utgång. Vattnet transporteras aldrig som luften i en lunga: först in och sedan tillbaka ut samma väg (s.k. **tidalt** ventilation). Om gälar ventilerades tidalt skulle energiåtgången bli alltför stor. Minns att ett kilogram vatten innehåller 23 000 gånger mindre syrgas än ett kilogram luft! Stora massor av medium måste alltså förflyttas vid gäländning och det hade blivit mycket kostsamt att först accelerera vattnet i en riktning och sedan i motsatt riktning. Ett intressant undantag är nejonögonen vars gälar ventileras tidalt genom gälöppningarna när de parasiterar på fiskar och inte kan ta in vatten genom munnen.



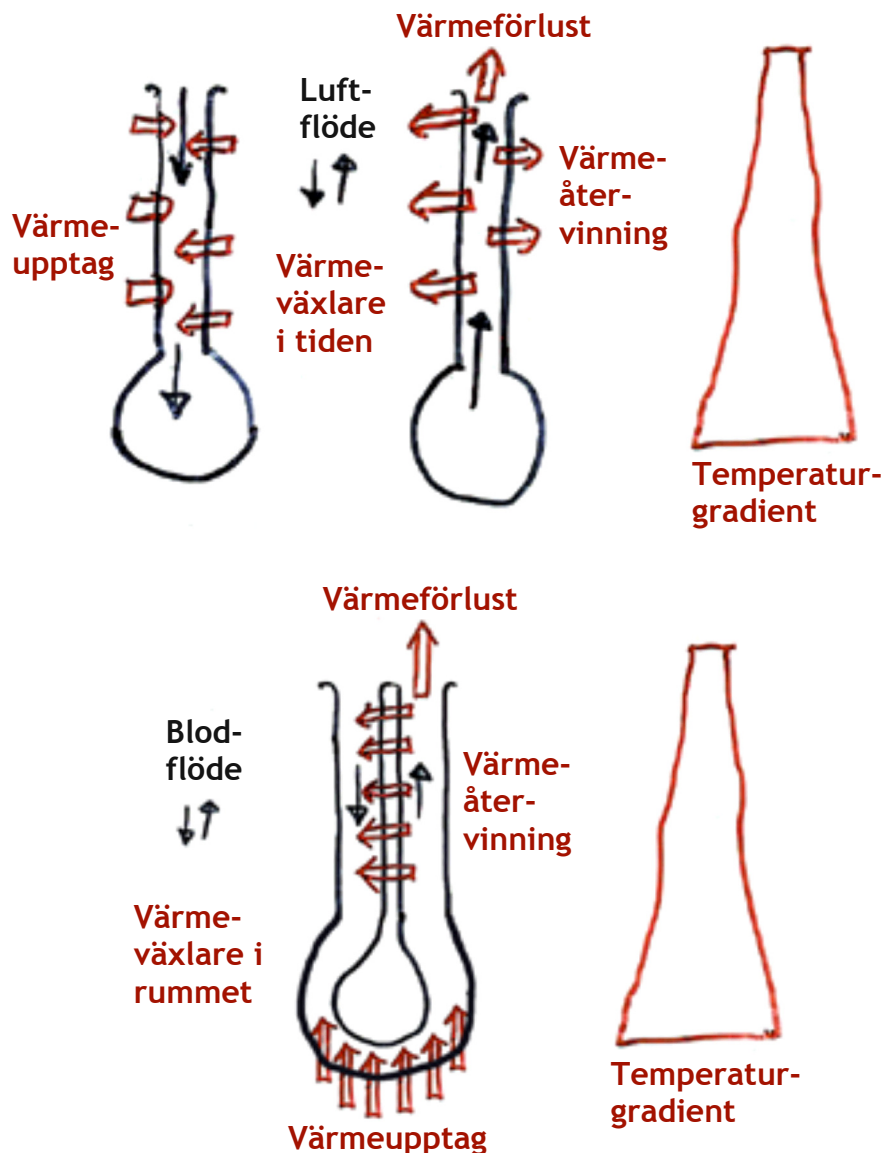
Det finns ytterligare en fördel med enkelriktad ventilation. Se bilden ovan. Gasutbytet kan bli effektivare med hjälp av

en s.k. **motströmsmekanism**. Det innebär att *vattnet flyter förbi gälen i motsatt riktning mot blodet inuti gälen*. Det syrgasfattiga blod, som just nått gälen, tar upp syrgas med diffusion från det syrgasfattiga vatten, som strax ska lämna gälen. Blodet fortsätter sedan att ta upp syrgas hela den tid det befinner sig i gälen. Det blod som strax ska lämna gälen är därför syrgasrikt, men det kan ändå ta upp syrgas, eftersom det möter ett ännu syrgasrikare vatten, som precis kommit in i gälen. *Genom denna mekanism får det blod som lämnar gälen en högre syrgashalt än det vatten som lämnar gälen, se pilspetsarna på figuren ovan!* Med ett medströmssystem är detta omöjligt, se figuren ovan. (Med halt menar vi här koncentration av *fria* syrgasmolekyler. Resonerar man strikt, handlar det om partialtryck för syrgas.)

Ytterligare en sak förtjänar att nämnas, när det gäller gäländning. Som framgår av tabellen, som diskuterades ovan, så har vatten högre värmekonduktivitet och högre värmekapacitet än luft. Den värme som ett vattenlevande djur producerar vid sin metabolism avges således mycket lätt i gälarna till det omgivande vattnet. Allt syrgasfattigt blod från hela kroppen passerar gälarna, innan det går ut till vävnaderna igen. Detta innebär att allt blod kyls i gälarna och det blod som lämnar gälarna är i temperaturjämvikt med det omgivande vattnet. Teoretiskt skulle en mindre respirationsyta eller ett större avstånd mellan gälarnas blodkärl och vattnet kunna leda till att inte all metabol värme avgavs till vattnet, men då skulle inte gälarna kunna fungera som gasutbytesorgan! *Det alltså omöjligt för vattenandande djur att hålla en högre temperatur i hela kroppen än omgivningens, d.v.s. att vara "varmblodiga" som däggdjur och fåglar.*

Som påpekats ovan, möjliggör liv på land en större syrgaskonsumtion. Detta i sin tur resulterar i att det kan produceras mer värme som biprodukt vid energimetabolismen. Eftersom djurets omgivning på land består av luft (som har låg värmekapacitet och värmekonduktivitet), så kan denna värme dessutom utnyttjas till att *hålla en jämn kroppstemperatur som är högre än omgivningens temperatur*. Stillastående luft används som värmeisolering i päls och fjäderdräkt. Värmeförlusterna vid ventilationen är dessutom lägre i luft än i vatten. Den tidala ventilationen spelar därvid en viktig roll. Se bilden nedan. Vid inandning så värms inandningsluften och de övre luftvägarnas väggar kyls då samtidigt ner. Vid

utandning återvinns mycket av värmen genom att den överförs från den varma utandningsluften till de kalla luftvägsväggarna. Luftvägarna fungerar således som ett motströms-system, en **värmeväxlare i tiden**. Allt detta gör att fåglar och däggdjur kan vara jämnvarma och därmed mera oberoende av omgivningens temperatur än växelvarma ("kallblodiga") djur. Men de betalar ett pris: *de måste ha en högre syrgaskonsumtion och en högre metabolism*. Därför behöver de också *mer föda* och de är mer sårbara i miljöer där det råder brist på syrgas eller på föda.



Det finns dock en del fiskar (bl.a. tonfiskar och några hajar) som håller en högre temperatur än vattnets i vissa organ, t.ex. simmusklerna. Se bilden ovan. Detta åstadkommes genom att blodkärlen till och från dessa organ ligger intill var-

andra och fungerar som ett motströmssystem, en **värmeväxlare i rummet**. I växlaren överförs värme från det utgående venösa blodet till det ingående arteriella blodet. Därför stannar en stor del av den värme organen producerar kvar i dem och deras temperatur blir högre än vattnets. Men om hela kroppen ska hållas varm, måste blodkärlen som går till och från gälarna fungera som ett motströmssystem, vilket förmodligen skulle försvåra ett effektivt gasutbyte!

Lungor

Lungor är, som nämnts ovan, blint slutande inbuktningar av kroppsytans epitel. Några små djur har **diffusionslungor**, i vilka gastransporten sker helt med diffusion. Eftersom diffusionsresistansen är mycket lägre i luft än i vatten, blir diffusionen effektivare i luft och får större "räckvidd".

De flesta djur med lungor är emellertid så stora att de måste ventileras sina lungor. De har **tidal** ventilation, d.v.s. luften förs först in i lungorna och sedan ut igen samma väg. Passiv ventilation genom yttre luftströmmar är naturligtvis omöjlig i lungor, eftersom ventilationen inte kan vara enkelriktad. Lungor ventileras i stället *aktivt* med *muskeldrivna pumpar*. Det finns två typer av ventilation. Med **övertrycksventilation** *pressas inandningsluften* ner i lungorna. Med **undertrycksventilation** *sugs inandningsluften* ner i lungorna.

Lungor hos evertebrater

Sjögurkor (Holothuroidea) andas vatten med sina så kallade vattenlungor. Se fig 22-22. Dessa lungor är pariga utbuktningar från kloaken och fungerar förmodligen också som exkretionsorgan. De ventileras tidalt med hjälp av muskelkontraktioner i kloakens vägg, dock med en låg andningsfrekvens. Problemen med att använda lungor och tidal ventilation i vatten diskuterades ovan.

Hos de landlevande **lungsnäckorna** (Pulmonata) har gälarna försvunnit och mantelhålan fungerar som en lunga. Gasutbytet sker genom mantelhållans väl vaskulariserade väggar, se fig 16-23. Hos många små snäckor fungerar mantelhålan förmodligen som en diffusionslunga. Stora snäckor venti-

lerar sin lunga genom muskelkontraktioner i mantelhålans golv.

Hos landlevande **krabbor** fungerar gälhålan som ett lungliknande andningsorgan med välvaskulariserad vägg. Hos en del av dessa krabbor finns gälarna kvar och kan fungera, åtminstone för att avge koldioxid.

Hos landlevande **gråsuggor** (Isopoda) fungerar de tvågrenade abdominalbenens (pleopodernas) tillplattade inre grenar som luftandande gälar medan de yttre grenarna fungerar som gällock. Hos vissa arter finns det invaginerade hålrum på gällockens undersida som fungerar som diffusionslungor.

Spindlar (Aranaeae) andas med trakéer, med boklungor eller med både trakéer och boklungor. Se fig 18-5. **Skorpioner** (Scorpiones) andas bara med boklungor. Boklungor är pariga ventrala inbuktningar i abdomen. Varje boklunga mynnar med en por på kroppsytan. En boklunga innehåller lameller som ligger ovanpå varandra som bladen i en bok. Inuti lamellerna flyter hemolymfa, mellan dem finns andningsluft. Hos många små spindelarter är boklungorna förmodligen diffusionslungor. Större arter ventilerar däremot lungorna.

Lungor hos vertebrater

Värt att notera är att alla vertebrater utom rundmunnarna (Agnatha) och broskfiskarna (Chondrichthyes) har lungor eller härstammar från djur med lungor. Lungor är ventrala pariga utbuktningar från magtarmkanalens främre del. Hos de flesta strålfeniga fiskar (Actinopterygii) har lungorna omvandlats till en simblåsa som ger fiskarna flytförmåga. Simblåsan har hos många av dessa fiskar kvar förbindelsen med magtarmkanalen. Hos andra har förbindelsen försvunnit. Hos åter andra har simblåsan helt försvunnit. Hos ett stort antal salamanderarter (familjen Plethodontidae) har lungorna helt försvunnit och andningen sker enbart genom huden.

Hos en del salamanderarter är lungorna enkla säckar, mindre ytförstorade än lungfiskarnas lungor. Se fig 31-21. Hos grodor och paddor är insidan ofta veckad med väsentligt större diffusionsyta. Hos en del reptiler påminner lungorna

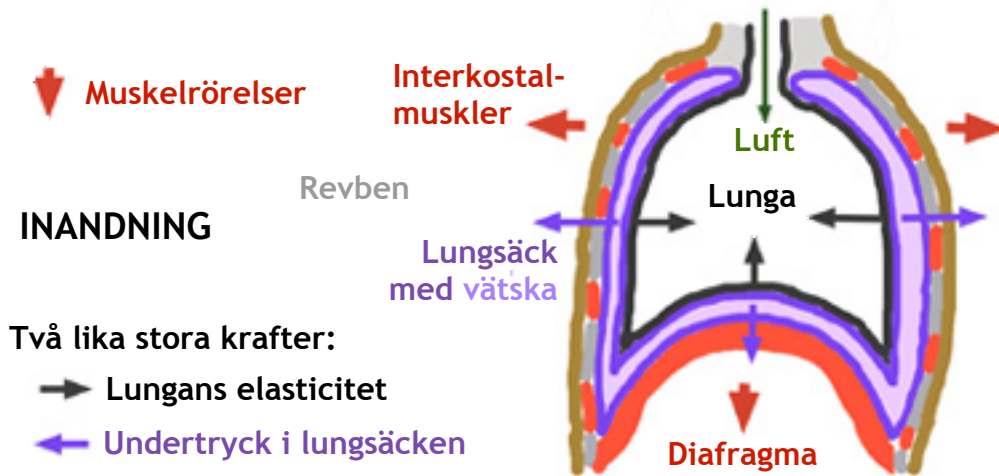
om grodornas. Hos andra reptiler har ytförstoringen drivits ett steg längre genom att lungorna är indelade i flera kamrarna (multikamerala lungor). Hos däggdjuren består lungorna av ett rikt förgrenat rörsystem av bronker och bronkioler i vilket de minsta bronkiolerna avslutas med **alveoler** (lungblåsor). Gasutbytet sker i de minsta bronkiolerna och, framför allt, i alveolerna. Fåglarnas lungor beskrives utförligt nedan.

Stjärtlösa groddjur (Anura) har *övertrycksventilation*. Se fig 31-23. De tar in luft i munnen genom att sänka munhålans golv med mun eller näsborrar öppna och röstspringan i struphuvudet stängd. Sedan höjer de munhålans golv med mun och näsborrar stängda och röstspringan öppen. Detta leder till att luft pressas ner i lungorna. Med denna ventilationsmetod går det att andas in flera gånger i följd, utan mellanliggande utandningar. Vi vet ju att grodor och paddor kan blåsa upp sig. Det framgår nedan att detta är omöjligt för däggdjur. Utandningen hos grodor sker passivt när de elastiska lungorna dras ihop, ibland delvis aktivt med muskelkontraktioner. Grodorna använder faktiskt samma munhålepump som ventilerar fiskarnas gälar. Deras ventilationsmetod är förmodligen sämre än den som finns hos andra landryggradsdjur, men den har den fördelen att den kan användas till att producera mycket kraftiga ljud, nämligen vid kväkandet.

Däggdjur, fåglar och de flesta reptiler har i stället *undertrycksventilation*. Nedan beskrivs ventilationsmekanismen hos däggdjur. Däggdjur ökar vid inandningen brösthålans volym dels genom att muskler mellan revbenen höjer bröstkorgen, dels genom att mellangärdesmuskeln (diafragma) i brösthålans botten kontraheras varvid den rör sig nedåt. Se fig 31-22.

Lungorna är elastiska säckar som under hela andningscykeln tenderar att dras ihop. Se bilden nedan (notera att den är färgkodad). De hindras emellertid från att kollapsa genom att de är hydrauliskt "upphängda" i brösthålans vägg med hjälp av ett tunnt vätskeskikt. Vätskeskiktet finns inuti de bägge lungsäckarna, som är belägna mellan lungorna och brösthålans vägg. I detta vätskeskikt råder ett undertryck relativt atmosfärstrycket. Det är detta undertryck som håller lungorna utvidgade. Eftersom vätskor är föga kompres-

sibla och föga utvidgningsbara, utvidgas inte vätskeskiktet, när de elastiska lungorna drar i det, i stället uppkommer ett undertryck i vätskan. Således följer lungorna med när bröst-hålans vägg rör sig utåt vid inandningen.



När lungorna utvidgas, sjunker lufttrycket i dem och luft sugns in i dem.

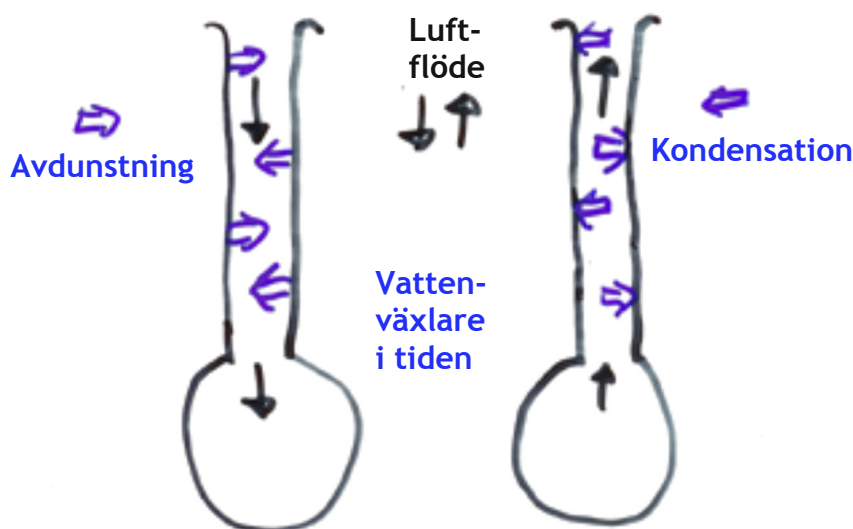
Utandningen sker i vila passivt genom andningsapparatens elasticitet. Vid forcerad utandning kan lungorna tömmas ytterligare med hjälp av utandningsmuskler, bland annat genom att bukmusklerna drar in buken och trycker på bukorganen vilka då pressar diafragman uppåt.

Fördelar och nackdelar med lungor

Vid tidal ventilation kan den luft som lämnar lungorna i bästa fall vara i *diffusionsjämvikt* med det blod som lämnar lungorna, vilket innebär att luft och blod har samma partialtryck för syrgas. När jämvikt har nåtts, kan ju inte ytterligare syrgas diffundera från luft till blod. *Lungor är härvidlag sämre än gälar med motströmssystem* och jämförbara med medströmssystem. Som nämnts ovan, är i sådana gälar med motströmssystem partialtrycket för syrgas *högre i det blod som lämnar gälarna än i det vatten som lämnar dem*.

Den oundvikliga frågan blir då följande. Varför har landdjur inte gälar? En ytförstoring med hjälp av förgrenade utbuktningar (som i gälar) är emellertid omöjlig i luft. För att inte cellerna ska torka ut, måste andningsepitelet vara täckt av ett vattenskikt. Hos gälar i luft gör tyngdkraften och vatten-

skiktets ytspänning att de föga hållfasta grenarna klibbar ihop, vilket leder till en drastisk minskning av respirationsytan och en ökning av diffusionsavstånden. Detta är orsaken till att fiskar kippar efter andan, när de kommer upp på land. Förstärkta gälar, som skulle kunna hålla sig utspända i luft, skulle få allt för stora diffusionsavstånd för att fungera väl. Men skulle man inte kunna tänka sig att lungorna bestod av fina rör som låg parallellt med varandra samt att vi andades in genom näsan, genom dessa rör och ut genom ett hål på ryggen? Denna lungkonstruktion möjliggör ett motströmssystem för syrgasutbyte, sådant som det som finns i gälar. Konstruktionen finns emellertid inte realiserad i djurvärlden, vilket får en att misstänka att den inte är funktionell. Så är det nog också. Om vi andades på detta vis, skulle vattenförlusterna och värmeförlusterna bli för stora, eftersom vattenväxlarna och värmeväxlarna i de övre luftvägarna inte skulle fungera. Vi förklarar nu hur dessa motströmssystem fungerar. Se bilden nedan.



Vi har tidigare mest pratat om fördelarna med landliv, men det finns naturligtvis också nackdelar. En av de största är att vatten är en bristvara på land. Utandningsluften innehåller vattenånga och ventilationen medför stora vattenförluster. *Vid tidal ventilation reduceras emellertid vattenförlusterna drastiskt genom att de övre luftvägarna fungerar som en motströmssystem i tiden.* När vi andas in kyls inandningsluften nässlemhinnan. Luften antar kroppstemperatur och mäts med vattenånga. När vi sedan andas ut varm mätsad luft, kyls denna av den kalla nässlemhinnan. Luften blir då övermättad på vattenånga och vattnet kon-

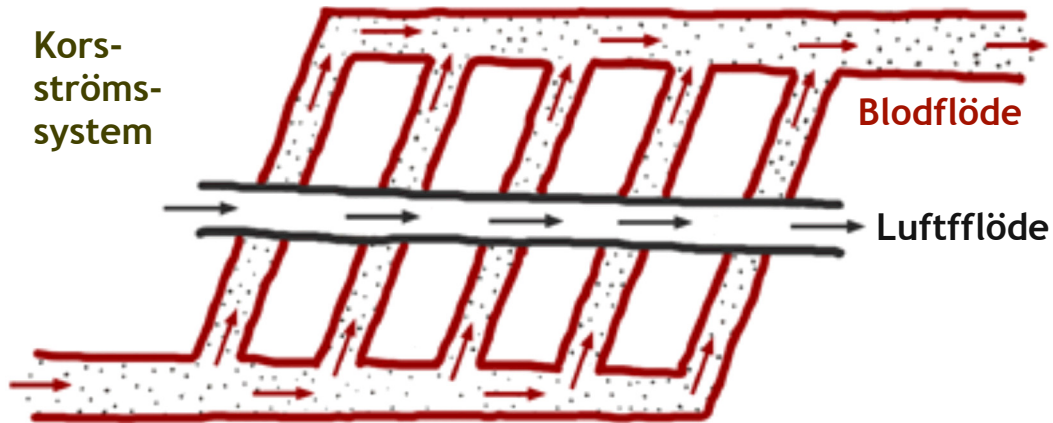
denseras i näsan som på en kall fönsterruta. Därmed sparas stora mängder vatten. Denna mekanism är särskilt välutvecklad hos ökendjur. Kamelens voluminösa nos innehåller enormt ytförstorade näsmusslor som gör motströmsväxlaren mycket effektiv. Notera att denna motströmsväxlare är en *motströmsväxlare i tiden*, vilket innebär att luften går ut och in genom *samma* rör vid *olika* tidpunkter). I en *motströmsväxlare i rummet* går mediet i motsatt riktning i *två* *närbelägna* rör *samtidigt*.

De övre luftvägarna fungerar dessutom som *värmewäxlare i tiden*. Detta har diskuterats ovan. Inandningsluften värms på väg ner mot lungorna och samtidigt kyls luftvägarnas väggar. Vid utandningen kyls utandningsluften av de nu kalla luftvägsväggarna och värme sparas. Detta är fördelaktigt för jämnvarma djur i en kall miljö. För kamelen i ökenvärmen är det en nackdel, men kamelen prioriterar vattenbalansen och har andra anpassningar som motverkar överhettning.

Vattnets ytspänning bidrar som nämnts till att gälar kollapsar i luft. Även lungor tenderar att kollapsa i luft på grund av ytspänningen i det vätskeskikt som, i kontakt med luften, bekläder andningsepitelet på lungornas insida. Men ytspänningen i detta skikt kan betydligt reduceras av detergent, så kallad **surfaktant**. Surfaktantmolekylerna ligger i gränsskiktet mellan vätska och luft, med en vattenlöslig del i vätskan och en fettlöslig del i luften. De minskar därmed attraktionskrafterna mellan vattenmolekylerna, till och med lungfiskar har surfaktant.

Ventilation hos fåglar

Vi har nu förklarat vad som gör tidal ventilation nödvändig hos landdjur. Enkelriktad ventilation skulle medföra allt för stora vattenförluster. Det går emellertid inte att sluta utan att behandla fåglarna. Fåglar har faktiskt lungor som består av fina, parallella rör med ett *enkelriktat* luftflöde genom själva lungan. Detta gör att gasutbytet kan ske med ett så kallat. **korsströmssystem**. Detta system är besläktat med motströmssystemet i gälar, om än inte lika effektivt. Det är emellertid betydligt effektivare än däggjurens tidala system. Se bilden nedan.



Hur undviker fåglarna då uttorkning? Svaret är att deras andningsapparat i sin helhet ventileras tidalt, trots att lungorna ventileras med en enkelriktad luftström. I de övre luftvägarna, ner till och med huvudbronkerna, passerar både inandningsluft och utandningsluft. Fåglarna har alltså samma motströmsväxlare i tiden som däggdjuren.

Fåglarnas lungor är stela och ändrar inte sin volym under ventilationen. Se fig 27-12.. Fåglarna är i stället försedda med ett antal luftsäckar som fungerar som blåsbälgar. Vid inandning sugas frisk luft genom de övre luftvägarna in i de bakre luftsäckarna. Vid nästa utandning går denna luft från de bakre luftsäckarna in i lungornas rörsystem. Vid påföljande inandning sugas samma luft från lungorna in i de främre luftsäckarna och vid den andra utandningen passerar den från de främre luftsäckarna ut genom de övre luftvägarna. Det åtgår alltså två andningscykler för en viss luftvolym att passera in genom näbben och ut igen!

Jämförande undersökningar saknas, men det förefaller vara en rimlig hypotes att fåglarna ventilerar sina lungor betydligt effektivare än däggdjuren och utan att förlora mer vatten på kuppen. Fåglarna skulle alltså i sin andningsapparat förena gälarnas fördelar med lungornas!