

## Úloha kyslíka v živote rýb - pozitíva a negatíva

Pozitívne pôsobenie kyslíka na živé organizmy je všeobecne známe. Ryby potrebujú k svojmu životu kyslík rovnako ako suchozemské stavovce, hoci spôsob ich dýchania je úplne odlišný. Keďže nemajú pľúca, kyslík musí prenikať z vody do krvi priamo cez tkanivá, ktoré sú v priamom kontakte s vodou, teda cez žiabre. Kyslík, ktorý má difundovať do krvi cez žiabre musí byť samozrejme rozpustený, pretože ryby nemajú schopnosť prijímať kyslík vo forme bubliniek. Odchyt rýb, transport a ich chov v zajatí má vážne metabolické nároky v mozgu, svaloch, srdci, žiabrach a ďalších tkanivách. Všeobecne ich nazývame stres, ale fyziologická situácia je omnoho komplikovanejšia. Stres spojený s odchytom a vypustením rýb do iného prostredia môže prispieť k úmrtnosti rýb. Pochopenie energetického metabolizmu rýb a faktorov, ktoré ho ovplyvňujú sú dôležité pre správne zaobchádzanie s rybami ich ošetrovanie po odchYTE. Pred zhodnotením rizík, ktoré súvisia s kyslíkom vo vode a pre ich pochopenie si priblížme aspoň v krátkosti fyziologické pochody spojené s funkciou kyslíka v organizme rýb.

### Energetický metabolizmus a potreba kyslíka

Energia, ktorá sa používa na zabezpečenie všetkých bunkových funkcií sa získava z adenzinotriphosphátu (ATP). Je potrebný na kontrakcie svalov, vedenie nervových impulzov v mozgu, činnosť srdca, na príjem kyslíka žiabrami atď. Ak bunka potrebuje energiu, rozpojením väzieb v ATP sa uvoľní energia. Vedľajším produktom tejto reakcie je adenzindifosfát (ADP) a anorganický fosfát. V bunke ADP a fosfát môžu znova reagovať cez komplikované metabolické deje a tvorí sa ATP. Väčšina sladkovodných rýb potrebuje veľké množstvo kyslíka v prostredí. Tento kyslík je potrebný hlavne ako "palivo" pre biochemické mechanizmy spojené s procesmi cyklu energie. Energetický metabolizmus, ktorý je spojený s kyslíkom je vysoko účinný a zabezpečuje trvalé dodávanie energie, ktorú potrebuje ryba na základné fyziologické funkcie. Tento metabolizmus sa označuje aeróbnym metabolizmusom.

Nie všetka produkcia energie vyžaduje kyslík. Bunky majú vyvinutý mechanizmus udržiavať dodávku energie počas krátkeho obdobia, keď je hladina kyslíka nízka (hypoxia). Anaeróbnym alebo hypoxickým energetickým metabolizmusom je málo účinný a nie je schopný produkovať dostatok energie pre tkanivá počas dlhého obdobia. Ryby potrebujú konštantný prísun energie. K tomu potrebujú stále a dostatočné množstvo kyslíka. Nedostatok kyslíka rýchlo zbavuje ryby energie, ktorú potrebujú k životu. Ryby sú schopné plávať nepretržite na dlhé vzdialenosti bez únavy v značnej rýchlosti. Tento typ plávania ryby využívajú pri normálnom plávaní a na dlhé vzdialenosti. Svaly, ktoré sa na tomto pohybe podieľajú, využívajú veľké množstvo kyslíka na syntézu energie. Ak majú ryby dostatok kyslíka, nikdy sa neunavia pri dlhodobom plávaní. Rýchle, prudké a vysokointenzívne plávanie trvá normálne iba niekoľko sekúnd, prípadne minút a končí fyzickým stavom vyčerpania. Tento typ plávania využívajú ryby pri love, migrácii proti prúdu alebo pri úteku. Tento typ pohybu úplne vyčerpá energetické zásoby. Obnova môže trvať hodiny, niekedy aj dni, čo závisí na prístupnosti kyslíka, trvaní rýchleho plávania a stupni vyčerpania energetických zásob. Ak sa napríklad ryba, ktorá bola pri odchYTE úplne zbavená energie, umiestni do inej nádrže, potrebuje množstvo kyslíka a kľudné miesto, kde by obnovila zásoby energie. Ak sa však umiestni do nádoby, kde je málo kyslíka, nedokáže obnoviť energiu a skôr či neskôr hynie. Nie nedostatok kyslíka zabíja rybu, ale nedostatok energie a neschopnosť obnoviť energetické zásoby. Je jasné, že to sú podmienky, ktoré extrémne stresujú ryby.

## Faktory ovplyvňujúce obnovu energie

Spolu so stratou energetických zásob počas rýchleho plávania narastá v tkanivách a krvi hladina laktátu. Keďže sa jedná o kyselinu, produkuje ióny vodíka, ktoré znižujú pH tkanív a dodávajú energiu do bunky. Tiež zvyšuje vylučovanie dôležitých metabolitov z bunky, ktoré sú potrebné pri obnove energie. Vylučovanie laktátu a obnova normálnej funkcie buniek môže trvať od 4 do 12 hodín. Pri tomto procese hrá dôležitú úlohu veľkosť tela, teplota vody, tvrdosť a pH vody a dostupnosť kyslíka.

- **Veľkosť tela:** Existuje pozitívna korelácia medzi anaeróbnym energetickým metabolizmom a potrebou energie. Väčšie ryby teda potrebujú viac energie na rýchle plávanie. To spôsobuje vyšší výdaj energie a dlhší čas obnovy.

- **Teplota vody:** Vylučovanie laktátu a iných metabolitov výrazne ovplyvňuje teplota vody. Väčšie zmeny teploty výrazne ovplyvňujú schopnosť rýb obnoviť energetické zásoby. Je preto potrebné sa vyvarovať veľkým zmenám teploty, ktoré znižujú schopnosť obnovy energie.

- **Tvrdosť vody:** Zníženie tvrdosti vody má dôležitý účinok na metabolizmus a acidobázickú rovnováhu krvi. Väčšina prác sa zaoberala vplyvom na morské druhy a nie je úplne jasné, či sú tieto výsledky prenosné aj na sladkovodné ryby. Keď sú sladkovodné ryby stresované, voda preniká cez bunkové membrány, hlavne žiabier a krv je redšia. Toto zriedenie krvi zvyšuje nároky na udržiavanie rovnováhy solí v organizme, čiže udržiavanie osmotickej rovnováhy. Viac sa dočítate nižšie.

- **pH vody:** V kyslejšom prostredí sú ryby schopné obnoviť energiu rýchlejšie. Vyššie pH tento proces výrazne spomaľuje, čo je rizikové pre druhy vyžadujúce vyššie pH, ako napr. africké cichlidy jazier Malawi a Tanganika.

## Regulácia osmotického tlaku - udržiavanie rovnováhy solí stresovaných rýb

Regulácia hladiny solí je základom života. Štruktúra a funkcia bunky úzko súvisí s vodou a látkami v nej rozpustenými. Ryba používa značnú energiu na kontrolu zloženia vnútrobunkových a mimobunkových tekutín. U rýb táto osmoregulácia spotrebuje asi 25 - 50% celkového metabolického výdaja, čo je pravdepodobne najviac spomedzi živočíchov. Mechanizmus, ktorý ryby využívajú na udržiavanie rovnováhy solí je veľmi komplikovaný a extrémne závislý na energii. Pretože účinnosť anaeróbného energetického metabolizmu je iba na úrovni 1/10 energetického metabolizmu v prostredí bohatom na kyslík, energetická potreba pre osmoreguláciu tkanív nie je možná iba anaeróbnym energetickým metabolizmom. Rýchly pokles hladiny ATP v bunke spôsobuje spomalenie až zastavenie funkcie bunkových iónových púmp, ktoré regulujú pohyb solí cez bunkovú membránu. Prerušenie činnosti iónovej pumpy spôsobuje stratu rovnováhy iónov v bunke a dochádza k riziku smrti bunky a ryby.

Sladkovodné aj morské ryby trvalo čelia nutnosti iónovej a osmotickej regulácie. Sladkovodné ryby, ktorých koncentrácia iónov v tkanivách je omnoho vyššia ako vo vode, musia regulovať príjem a stratu vody cez priepustné epiteliálne tkanivá a močom. Tieto ryby produkujú veľké množstvo moču, ktorého denné množstvo tvorí 20% hmotnosti tela. Obličky rýb sú vysoko účinné v odstraňovaní vody z tela a sú takisto účinné aj v zadržiavaní solí v tele. Zatiaľ čo veľmi malé množstvo soli preniká do moču, väčšina osmoregulačných dejov sa zabezpečuje žiabrami. Sodík je hlavný ión tkanív. Transport sodíka cez bunkovú membránu je vysoko závislý na energii a umožňuje ho enzým Na/K-ATP-áza. Tento enzým sa nachádza v bunkovej membráne a využíva energiu, ktorú dodáva ATP na prenos sodíka jedným smerom cez bunkovú membránu. Draslík sa pohybuje opačným smerom. Tento proces umožňuje

svalovú kontrakciu, poskytuje elektrochemický gradient potrebný na činnosť srdca a umožňuje prenos všetkých signálov v mozgu a nervoch. Väčšina osmoregulácie u rýb sa deje v žiabrach a funguje nasledovne: Čpavok sa tvorí ako odpadový produkt metabolizmu rýb. Keď sú ryby v pohybe, tvoria väčšie množstvo čpavku a ten sa musí vylúčiť z krvi. Na rozdiel od vyšších živočíchov, ryby nevyučujú čpavok močom. Čpavok a väčšina dusíkatých odpadných látok prestupuje cez membránu žiabier (asi 80 - 90%). Čpavok sa vymieňa pri prechode cez membránu žiabier za sodík. Takto sa znižuje množstvo čpavku v krvi a zvyšuje sa jeho koncentrácia v bunkách žiabier. Naopak, sodík prechádza z buniek žiabier do krvi. Aby sa nahradil sodík v bunkách žiabier a obnovila sa rovnováha solí, bunky žiabier vylúčia čpavok do vody a vymenia ho za sodík z vody. Podobným spôsobom sa vymieňajú chloridové ióny za bikarbonát. Pri dýchaní je vedľajší produkt CO<sub>2</sub> a voda. Bikarbonát sa tvorí, keď CO<sub>2</sub> z bunkového dýchania reaguje s vodou v bunke. Ryby nemôžu, na rozdiel od suchozemských živočíchov, vydýchnuť CO<sub>2</sub> a miesto toho sa zlučuje s vodou a tvorí sa bikarbonátový ión. Chloridové ióny sa dostávajú do bunky a bikarbonát von z bunky do vody. Týmto spôsobom sa zamieňa vodík za sodík, čím sa napomáha kontrole pH krvi.

Tieto dva mechanizmy výmeny iónov sa nazývajú absorpcia a sekrécia a vyskytujú sa v dvoch typoch buniek žiabier, respiračných a chloridových. Chloridové bunky vylučujú soli, sú väčšie a vyvinutejšie u morských druhov rýb. Respiračné bunky, ktoré sú potrebné pre výmenu plynov, odstraňovanie dusíkatých odpadných produktov a udržiavanie acidobázickej rovnováhy, sú vyvinutejšie u sladkovodných rýb. Sú zásobované arteriálnou krvou a zabezpečujú výmenu sodíka a chloridov za čpavok a bikarbonát. Tieto procesy sú opäť vysoko závislé na prístupnosti energie. Ak nie je dostatok energie na fungovanie iónovej pumpy, nemôže dochádzať k ich výmene a voda "zaplaví" bunky difúziou a to spôsobí smrť rýb.

### **Dôsledky nedostatku kyslíka v procese osmoregulácie**

Len niekoľko minút nedostatku kyslíka, membrána buniek mozgu stráca schopnosť kontrolovať rovnováhu iónov a uvoľňujú sa neurotransmitery, ktoré urýchľujú vstup vápnika do bunky. Zvýšená hladina vápnika v bunkách spúšťa množstvo degeneratívnych procesov, ktoré vedú k poškodeniu nervovej sústavy a k smrti. Tieto procesy zahŕňajú poškodenie DNA, dôležitých bunkových proteínov a bunkovej membrány. Tvorí sa voľné radikály a oxid dusitý, ktoré poškodzujú bunkové organely. Podobné procesy sa dejú aj v iných orgánoch (pečeň, svaly, srdce a krvné bunky). Ak sa dostane do bunky vápnik, je potrebné veľké množstvo energie na jeho odstránenie kalciovými pumpami, ktoré vyžadujú ATP. Ďalší dôsledok hypoxie je uvoľňovanie hormónov z hypofýzy, z ktorých u rýb prevažuje prolaktín. Uvoľnenie tohto hormónu ovplyvňuje prestupnosť bunkovej membrány v žiabrach, koži, obličkách, čreve a ovplyvňuje mechanizmus transportu iónov. Jeho uvoľnenie napomáha regulácii rovnováhy vody a iónov znižovaním príjmu vody a zadržiavaním dôležitých iónov, hlavne Na<sup>+</sup> a Cl<sup>-</sup>. Tým pomáha udržiavať rovnováhu solí v krvi a v tkanivách a bráni nabobtnaniu rýb vodou.

Najväčšia hrozba pre sladkovodné ryby je strata iónov difúziou do vody, skôr než vylučovanie nadbytku vody. Hoci regulácia rovnováhy vody môže mať význam, je sekundárna vo vzťahu k zadržiavaniu iónov. Prolaktín znižuje osmotickú priepustnosť žiabier zadržiavaním iónov a vylučovaním vody. Zvyšuje tiež vylučovanie hlienu žiabrami, čím napomáha udržiavať rovnováhu iónov a vody tým, že zabraňuje prechodu molekúl cez membránu. U rýb, ktoré boli stresované chytaním, prudkým plávaním, sa z tkanív odčerpáva energia a trvá niekoľko hodín až dní, kým sa jej zásoby obnovia. Anaeróbny energetický metabolizmus nie je schopný to zabezpečiť v plnej miere a je potrebné veľké množstvo

kyslíka. Ak je ho nedostatok, vedie to k úhynu rýb. Nemusia však uhynúť hneď. Rovnováha solí sa nemôže zabezpečiť bez dostatku kyslíka.

### **Potreba kyslíka**

Kyslík je hlavným faktorom, ktorý ovplyvňuje prežitie rýb v strese, nie teplota vody ani hladina solí. Predsa však je teplota hlavný ukazovateľ toho, koľko kyslíka vo vode je pre ryby dostupného a ako rýchlo ho budú môcť využiť. Maximálne množstvo rozpusteného kyslíka vo vode sa označuje hladina saturácie. Táto klesá so stúpaním teploty. Napr. pri teplote 21°C je voda nasýtená kyslíkom pri jeho koncentrácii 8,9 mg/l, pri 26°C je to pri koncentrácii 8 mg/l a pri 32°C len 7,3 mg/l. Pri vyšších teplotách sa zvyšuje metabolizmus rýb a rýchlejšie využívajú aj kyslík. Koncentrácia kyslíka pod 5 mg/l pri 26°C môže byť rýchlo smrteľná.

### **Vzduch a kyslík vo vode - môže aj škodiť**

Pri chove cichlíd sa často chovateľ snaží zabezpečiť maximálne prevzdušnenie vody veľmi silným vzduchovaním. Niektorí chovatelia využívajú možnosti prisávania vzduchu pred vyústením vývodu interného alebo externého filtra, iní používajú samostatné vzduchové kompresory, ktorými vháňajú vzduch do vody cez vzduchovacie kamene s veľmi jemnými pórmí. Oba spôsoby vzduchovania sú schopné vytvoriť obrovské množstvo mikroskopických bubliniek. Veľkosť bublín kyslíka alebo vzduchu môže významne zmeniť chémiu vody, stupeň prenosu plynov a koncentráciu rozpustených plynov.

Riziko poškodenia zdravia a úhynu rýb vzniká najmä pri transporte v uzavretých nádobách, do ktorých sa vháňa vzduch alebo kyslík pod tlakom. Určité riziko však vzniká aj pri nadmernom jemnom vzduchovaní v akváriách. Mikroskopické bublinky plynu sa môžu prilepiť na žiabre, skrely, kožu a oči a spôsobovať traumy a plynovú embóliu. Poškodenie žiabier a plynová embólia negatívne ovplyvňujú zdravie rýb a prežívateľnosť, obmedzujú výmenu plynov pri dýchaní a vedú k hypoxii, zadržiavaniu CO<sub>2</sub> a respiračnej acidóze. Čistý kyslík je účinné oxidovadlo. Mikroskopické bublinky obsahujúce čistý kyslík sa môžu prichytiť na lístky žiabier, vysušujú ich, dráždia, oxidujú a spôsobujú chemické popálenie jemného epiteliálneho tkaniva. Ak voda vyzerá mliečne zakalená s množstvom miniatúrnych bublín, ktoré sa prilepujú na skrely a žiabre alebo na vnútorné steny nádoby, je potrebné tieto podmienky považovať za potenciálne toxické a všeobecne nezdravé pre ryby. Ak je pôsobenie plynu v tomto stave dlhšie trvajúce a parciálny tlak kyslíka sa pohybuje okolo 1 atmosféry (namiesto 0,2 atm., ako je vo vzduchu), šanca prežitia pre ryby klesá. Stlačený vzduch je vhodný, ak sa dopĺňa kontinuálne v rozmedzí bezpečnej koncentrácie kyslíka, ale pôsobením stlačeného vzduchu alebo dodávaného pod vysokým parciálnym tlakom vo vode, môžu ryby prestať dýchať, čím sa zvyšuje koncentrácia CO<sub>2</sub> v ich organizme. To môže viesť k zmenám acidobázickej rovnováhy (respiračnej acidózy) v organizme rýb a zvyšovať úhyn. Čistý stlačený kyslík obsahuje 5-násobne vyšší obsah kyslíka ako vzduch. Preto je potreba jeho dodávania asi 1/5 pri čistom kyslíku oproti zásobovaniu vzduchom. Veľmi malé bubliny kyslíka sa rozpúšťajú rýchlejšie než väčšie, pretože majú väčší povrch vzhľadom k objemu, ale každá plynová bublina potrebuje na rozpustenie vo vode dostatočný priestor. Ak tento priestor chýba alebo je nedostatočný, mikrobubliny môžu zostať v suspenzii vo vode, prichytávajú sa k povrchom predmetov vo vode alebo pomaly stúpajú k hladine.

Mikroskopické bublinky plynu sa rozpúšťajú vo vode rýchlejšie a dodávajú viac plynu do roztoku než väčšie bubliny. Tieto podmienky môžu presycovať vodu kyslíkom, ak množstvo bubliniek plynu tvorí "hmlu" vo vode a zostávajú rozptýlené (v suspenzii) a kyslík s vysokým tlakom môže byť toxický kvôli tvorbe voľných radikálov. Mikroskopické vzduchové bublinky môžu tiež spôsobiť plynovú embóliu. Arteriálna plynová embólia a emfyzém tkanív môžu byť

reálne a tvoria nebezpečenstvo najmä pri transporte živých rýb. Je preto potrebné sa vyhnúť suspenzii plynových bublín v transportnej vode. Problém arteriálnej plynovej embólie počas transportu vzniká aj preto, že ryby nemajú možnosť sa potopiť do väčšej hĺbky (ako to robia ryby vypustené do jazera), kde je vyšší tlak vody, ktorý by rozpustil jemné bublinky v obehovom systéme. Dva kľúčové body zlepšujú pohodu veľkého počtu odchytených a stresovaných rýb pri transporte:

1. Zvýšiť parciálny tlak O<sub>2</sub> nad nasýtenie stlačeným kyslíkom a dodanie dost' veľkých bublín, aby unikli povrchom vody. Vzduch tvorí najmä dusík a mikroskopické bublinky dusíka tiež môžu prilipnúť na žiabre. Bublinky akéhokoľvek plynu prichytené na žiabre môžu ovplyvniť dýchanie a narušiť zdravie rýb. Ak sa transportujú ryby vo vode presýtenej bublinkami, vzniká pravdepodobnosť vzniku hypoxie, hyperkarbie, respiračnej acidózy, ochorenia a smrti.

2. Zvýšiť slanosť vody na 3-5 mg/l. Soľ (stačí aj neiodidovaná NaCl) je vhodná pri transporte rýb. V strese ryby strácajú ióny a toto môže byť pre ne viac stresujúce. Energetická potreba transportu iónov cez membrány buniek môže predstavovať významnú stratu energie vyžadujúcu ešte viac kyslíka. Transport rýb v nádobách, ktoré obsahujú hmlu mikroskopických bublín, môžu byť nebezpečné pre transportované ryby zvyšovaním možnosti oneskorenej smrti po vypustení. Ryby ransportované v akoby mliečne zakalenej vode sú stresované, dochádza k ich fyzickému poškodeniu, zvyšuje sa citlivosť k infekciám, ochoreniu a úhyn po vypustení po transporte. Po vypustení rýb, ktoré prežili prvotný toxický vplyv kyslíka, po transporte môžu byť kvôli poškodeným žiabram citlivejšie na rôzne patogény a následne sa môže vyskytovať zvýšený úhyn počas niekoľkých dní až týždňov po transporte. Veľmi prevzdušnená voda neznamenaá prekysličená. Veľmi prevzdušnená voda je často presýtená plynným dusíkom, ktorý môže spôsobiť ochorenie. Mikroskopické bublinky obsahujúce najmä dusík, môžu spôsobiť emfyzém tkanív pri transporte, podobne, ako je tomu u potápačov.

## Literatúra

- Cech, J.J. Jr., Castleberry, D.T., Hopkins, T.E. 1994. Temperature and CO<sub>2</sub> effects on blood O<sub>2</sub> equilibria in squawfish, *Ptychocheilus oregonensis*. In: *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 51, 1994, 13-19.
- Cech, J.J. Jr., Castleberry, D.T., Hopkins, T.E., Petersen, J.H. 1994. Northern squawfish, *Ptychocheilus oregonensis*, O<sub>2</sub> consumption and respiration model: effects of temperature and body size. In: *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 51, 1994, 8-12.
- Crocker, C.E., Cech, J.J. Jr. 1998. Effects of hypercapnia on blood-gas and acid-base status in the white sturgeon, *Acipenser transmontanus*. In: *J. Comp. Physiol.*, B168, 1998, 50-60.
- Crocker, C.E., Cech, J.J. Jr. 1997. Effects of environmental hypoxia on oxygen consumption rate and swimming activity in juvenile white sturgeon, *Acipenser transmontanus*, in relation to temperature and life intervals. In: *Env. Biol. Fish.*, 50, 1997, 383-389.
- Crocker, C.E., A.P. Farrell, A.K. Gamperl, Cech, J.J. Jr. 2000. Cardiorespiratory responses of white sturgeon to environmental hypercapnia. In: *Amer. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.*, 279, 2000, 617-628.
- Ferguson, R.A., Kieffer, J.D., Tufts, B.L. 1993. The effects of body size on the acid-base and metabolic status in the white muscle of rainbow trout before and after exhaustive exercise. In: *J. Exp. Biol.*, 180, 1993, 195-207.
- Hylland, P., Nilsson, G.E., Johansson, D. 1995. Anoxic brain failure in an ectothermic vertebrate: release of amino acids and K<sup>+</sup> in rainbow trout thalamus. In: *Am. J. Physiol.*, 269, 1995, 1077-1084.

- Kiefer, J.D., Currie, S., Tufts, B.L. 1994. Effects of environmental temperature on the metabolic and acid-base responses on rainbow trout to exhaustive exercise. In: *J. Exp. Biol.*, 194, 1994, 299-317.
- Krumschnabel, G., Schwarzbaum, P.J., Lisch, J., Biasi, C., Weiser, W. 2000. Oxygen-dependent energetics of anoxia-intolerant hepatocytes. In: *J. Mol. Biol.*, 203, 2000, 951-959.
- Laiz-Carrión, R., Sangiao-Alvarellos, S., Guzman, J.M., Martín, M.P., Miguez, J.M., Soengas, J.L., Mancera, J.M. 2002. Energy metabolism in fish tissues related to osmoregulation and cortisol action: Fish growth and metabolism. Environmental, nutritional and hormonal regulation. In: *Fish Physiol. Biochem.*, 27, 2002, 179-188.
- MacCormack, T.J., Driedzic, W.R. 2002. Mitochondrial ATP-sensitive K<sup>+</sup> channels influence force development and anoxic contractility in a flatfish, yellowtail flounder *Limanda ferruginea*, but not Atlantic cod *Gadus morhua* heart. In: *J. Exp. Biol.*, 205, 2002, 1411-1418.
- Manzon, L.A. 2002. The role of prolactin in fish osmoregulation: a review. In: *Gen. Compar. Endocrin.*, 125, 2002, 291-310.
- Milligan, C.L. 1996. Metabolic recovery from exhaustive exercise in rainbow trout: Review. In: *Comp. Biochem. Physiol.*, 113A, 1996, 51-60.
- Morgan, J.D., Iwama, G.K. 1999. Energy cost of NaCl transport in isolated gills of cutthroat trout. In: *Am. J. Physiol.*, 277, 1999, 631-639.
- Nilsson, G.E., Perez-Pinzon, M., Dimberg, K., Winberg, S. 1993. Brain sensitivity to anoxia in fish as reflected by changes in extracellular potassium-ion activity. In: *Am. J. Physiol.*, 264, 1993, 250-253.

S použitím uvedenej literatúry spracoval: *Robert Toman*