

# **Перенос дыхательных газов кровью**

# Наиболее важные функции крови

1. **Транспорт питательных веществ** от пищеварительного тракта к тканям и местам накопления (жировой ткани, печени) и от них.
2. **Транспорт метаболитов** (например, молочной кислоты от мышц к печени), который делает возможной метаболическую специализацию тканей.
3. **Транспорт веществ, подлежащих экскреции**, из тканей к выделительным органам, из органов, где они образуются (например, мочевины в печени), к почкам.
4. **Транспорт газов (кислорода и двуокиси углерода)** между дыхательными органами и тканями, запасание кислорода.
5. **Транспорт гормонов** (например, быстродействующего адреналина и медленнодействующего гормона роста).
6. **Транспорт клеток**, не выполняющих дыхательной функции (например, лейкоцитов у позвоночных); кровь насекомых не имеет отношения к дыханию, но она переносит кровяные клетки многих типов.
7. **Перенос тепла** из глуболежащих органов к поверхности тела для его рассеяния (особо важно для крупных животных с высокой интенсивностью обмена веществ).
8. **Передача силы** (например, для локомоции у дождевых червей; для разрыва кутикулы при линьке у ракообразных; для движения таких органов, как пенис, сифон двустворчатых моллюсков и т.п.; для разгибания ног у пауков; для ультрафильтрации в капиллярах почек).
  - **Свертывание.** Способность к свертыванию, присущая многим жидкостям, играющим роль крови или гемолимфы, служит для предотвращения потери крови.
10. **Поддержание «внутренней среды»**, подходящей для клеток в отношении pH, ионного состава, питательных веществ и т.д.

# Перенос $O_2$ кровью или гемолимфой

в виде растворенного газа  
(многие беспозвоночные)

с помощью дыхательных  
пигментов, способных  
обратимо связывать  $O_2$   
(беспозвоночные и все  
позвоночные)

Кровь млекопитающих:

$O_2$  в растворе 0.2 мл /100 мл

$O_2$ , связан. гемоглобином 20 мл /100 мл

# Молекулярные веса и локализация ( в клетках или в плазме крови) дыхательных пигментов у различных животных

	В клетках		В плазме	
	Животные	Молекулярный вес	Животные	Молекулярный вес
Гемоглобин	Млекопитающие	~68 000 <sup>1)</sup>	Олигохеты	
	Птицы	~68 000 <sup>1)</sup>	<i>Lumbricus</i>	2 946 000
	Рыбы	~68 000 <sup>1)</sup>	Полихеты	
	Круглоротые		<i>Arenicola</i>	3 000 000
	<i>Lampetra</i>	19 100	<i>Serpula</i>	3 000 000
	<i>Myxine</i>	23 100	Моллюски	
	Полихеты		<i>Planorbis</i>	1 539 000
	<i>Notomastus</i>	36 000	Насекомые	
	Иглокожие		<i>Chironomus</i>	31 400
	<i>Thyone</i>	23 600		
	Моллюски			
	<i>Arca</i>	33 600		
Насекомые				
<i>Gastrophilus</i>	34 000			
Хлорокруорин			Полихеты	
			<i>Spirographis</i>	3 400 000
Гемоэритрин	<i>Sipunculus</i>	66 000		
	<i>Phascolosoma</i>	120 000		
Гемоцианин			Моллюски	
			<i>Helix</i>	6 680 000
			(Головоногие)	
			<i>Rossia</i> (кальмар)	3 316 000
			<i>Octopus</i>	2 785 000
			<i>Eledone</i>	2 791 000
			Членистоногие	
			<i>Limulus</i>	1 300 000
			(Ракообразные)	
		<i>Pandalus</i>	397 000	
		<i>Palinurus</i>	447 000	
		<i>Nephrops</i>	812 000	
		<i>Homarus</i>	803 000	

<sup>1)</sup> Мол. вес мышечного гемоглобина (миоглобина) равен 17 000.

## Упаковка гемоглобина (Hb) в клетку – эритроцит

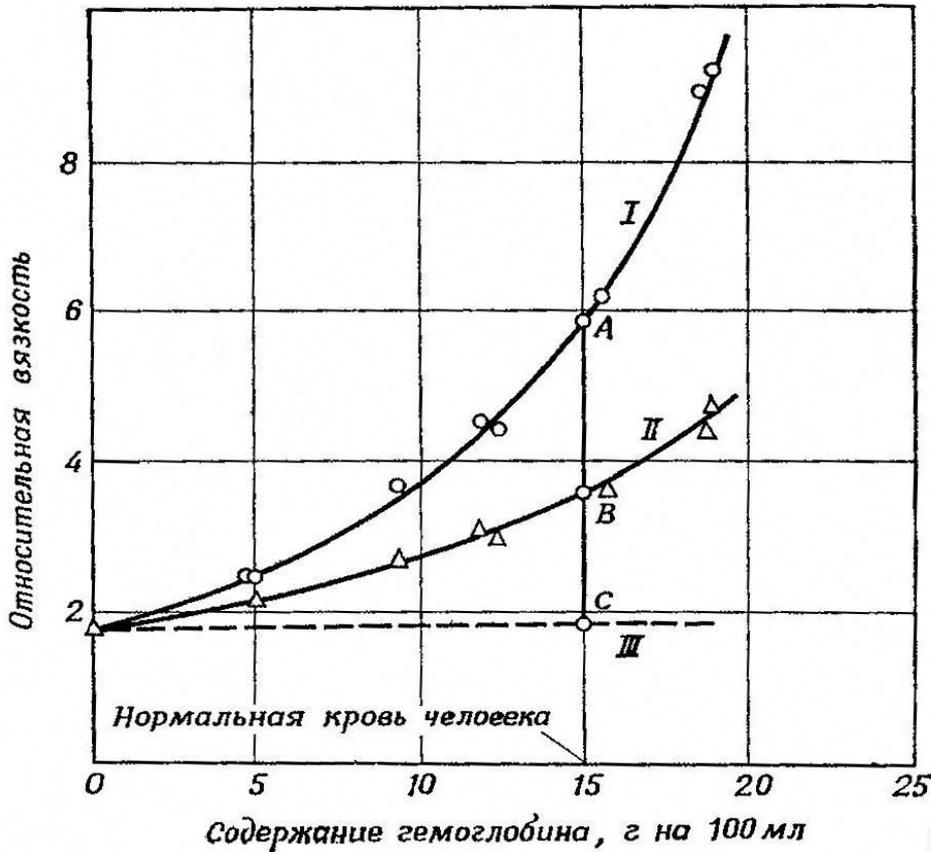
В плазме крови на связь  $O_2$  с Hb влияют орг. фосфаты и неорганические в-ва.

• В эритроците может быть подобрана среда ~~≠~~ плазме.

• Вязкость ?

В плазме – 7% белков; если Hb выйдет из эритроцитов, то количество белков достигнет >20%. Однако УЗ гемолиз эритроцитов приводит даже к понижению вязкости крови в сравнении с интактной кровью .





I – вязкость крови козы  
с интактными эритроцитами

II – относительная вязкость  
гемолизированной крови

III - вязкость плазмы тех же  
проб крови



## Влияние содержания гемоглобина на вязкость крови

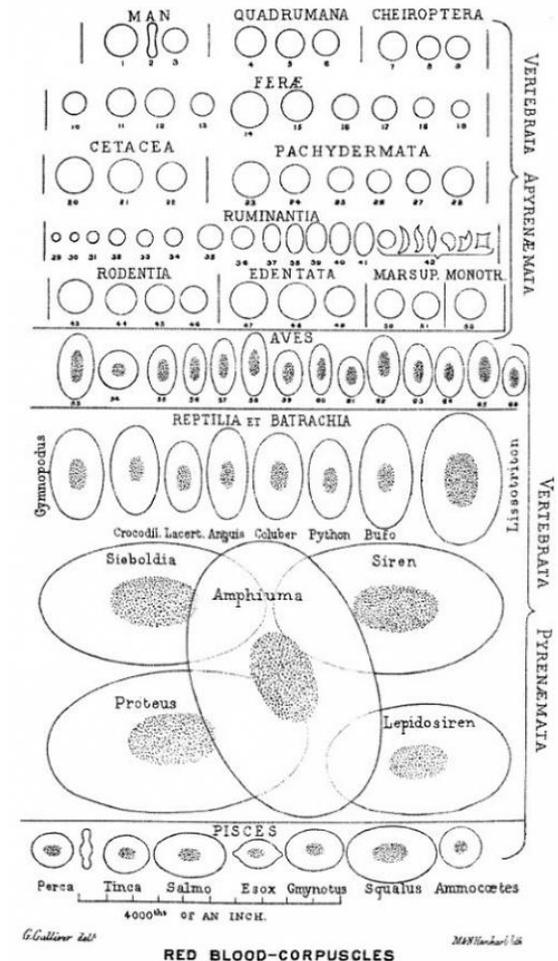
Представлено отношение вязкости крови к вязкости чистой воды (принятой за 1). Сравнение точек А, В и С показывает, что у раствора гемоглобина вязкость примерно вдвое меньше, чем у интактной крови с тем же общим содержанием гемоглобина (Schmidt-Nielsen, Taylor, 1968).

# ? Размеры эритроцитов ?

У саламандр эритроциты в 100-200 раз больше, чем у млекопитающих (3.5-10 мкм). 1 мкм = 10<sup>-6</sup>м

Вариация в размерах между таксонами

Таксоны	Средний наибольший диаметр, мкм
Хрящевые рыбы	25
Костистые рыбы	20
Бесхвостые земноводные	25
Хвостатые амфибии	30
Рептилии (ящерицы)	9
Птицы	12
Млекопитающие	5-8

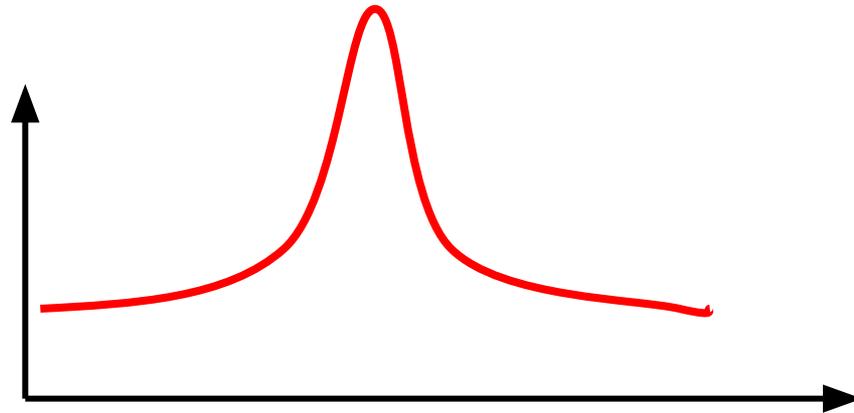


# ? Размеры эритроцитов ?

## Вариация внутри вида (особи)

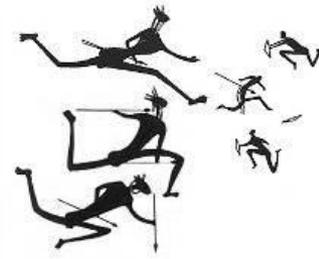
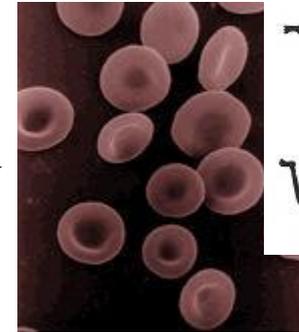
У человека средний диаметр эритроцита 7.5 мкм. Как и у других животных, размеры эритроцитов варьируют (6–9 мкм).

Примерно 70% эритроцитов имеют диаметр 7–8 мкм,  
15% - 8–9 мкм  
15% - 6–7 мкм.



? Наличие ядра в эритроцитах?

У млекопитающих – безъядерные

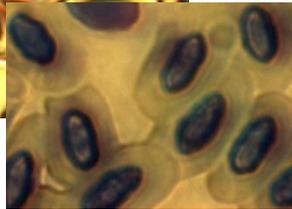


*H. sapiens*

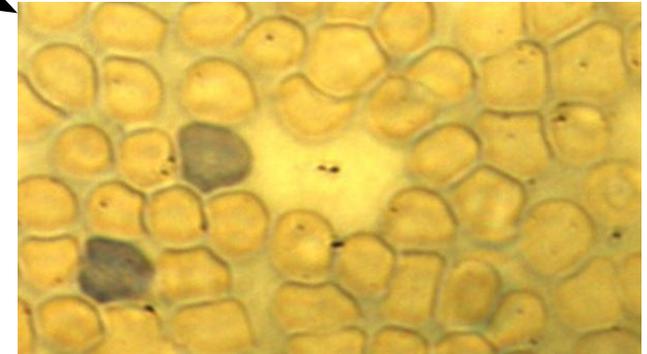
У др. позвоночных – с ядрами



*Parus major*

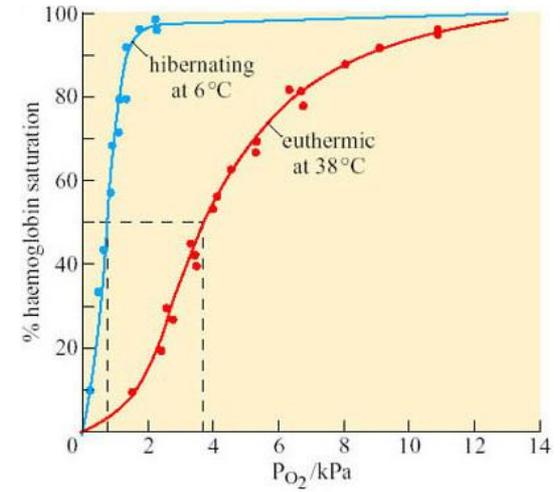
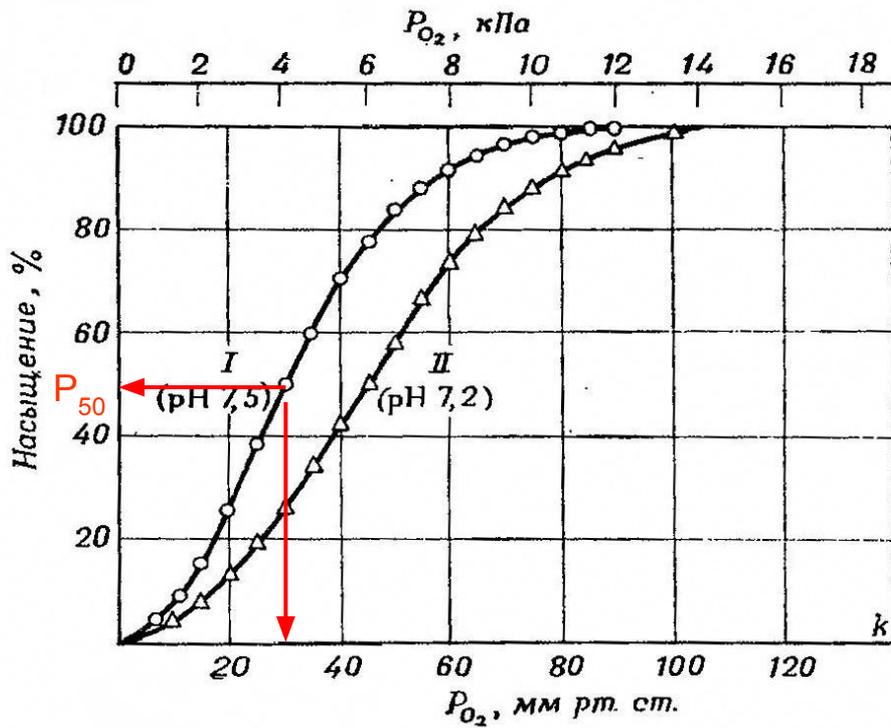


*Ficedula hypoleuca*



*Myodes glareolus*





Кривые кислородной диссоциации у сусликов, находящиеся в обычном состоянии ( $T_b = 38^\circ\text{C}$ ) и в состоянии зимней спячки ( $T_b = 6^\circ\text{C}$ ). Прерывистая линия показывает  $P_{O_2}$ , когда происходит полунасыщение гемоглобина кислородом (Musacchia, Volkert, 1971)

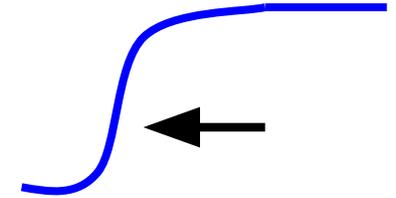
## Кривые кислородной диссоциации для крови голубя

I – кривая, полученная при нормальных для организма птицы условиях: температура  $41^\circ\text{C}$ ,  $P_{CO_2}$  35 мм рт.ст., pH 7,5;  
 II – кривая, полученная после сдвига pH с 7,5 до 7,2 без изменения  $P_{CO_2}$ . (Lutz et al., 1973).

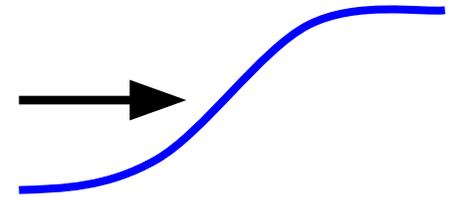
Для кривой I  $P_{50} = 30$  мм рт. ст. (4 кПа)  $\rightarrow$   $\frac{1}{2}$  Hb,  $\frac{1}{2}$  HbO<sub>2</sub>

## Разнообразие кривых КД:

- **А.** Больше сродство к кислороду  
(= Hb меньше отдает O<sub>2</sub>) – сдвиг **влево**



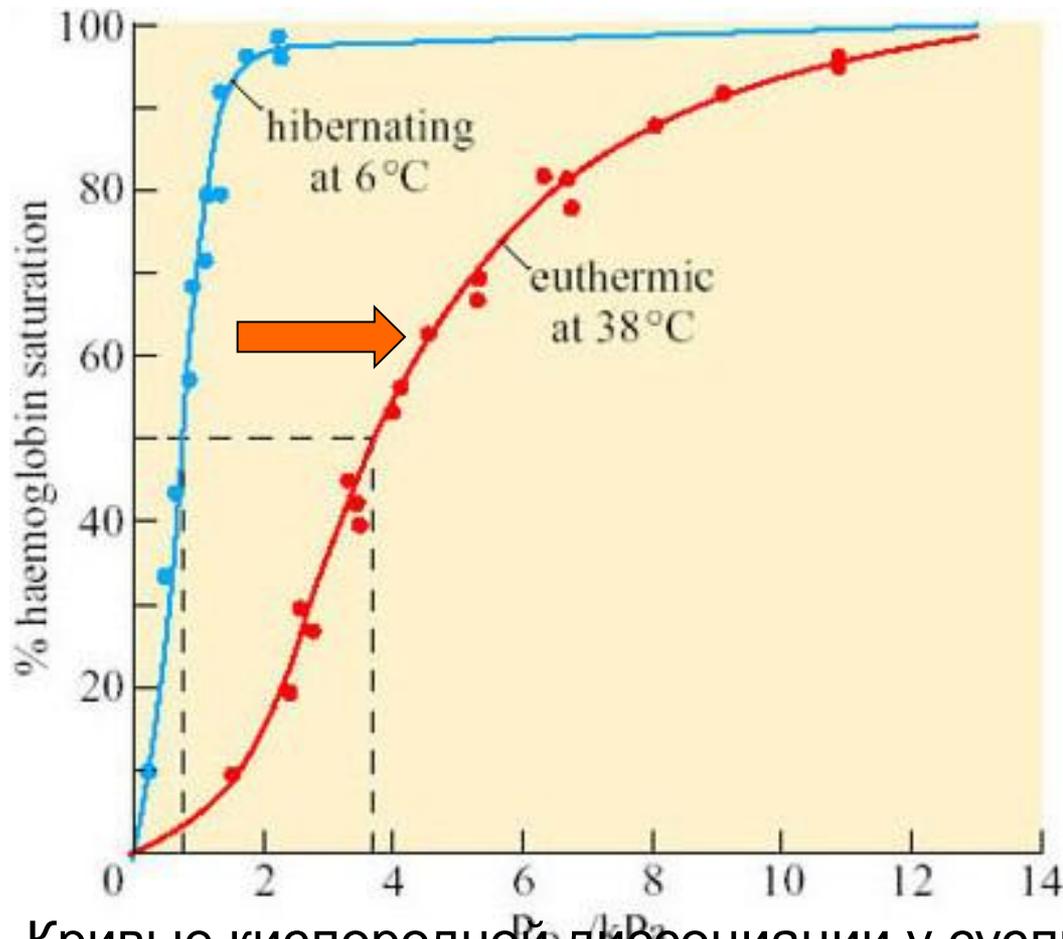
- Меньше сродство к кислороду  
(= Hb легче отдает O<sub>2</sub>) – сдвиг **вправо**



- **Б.**  $\text{Hb} \leftrightarrow \text{HbO}_2 \sim \frac{F}{P_{\text{O}_2}}$



Факторы влияния: T<sub>a</sub>, pH, ионная среда, орг. фосфаты

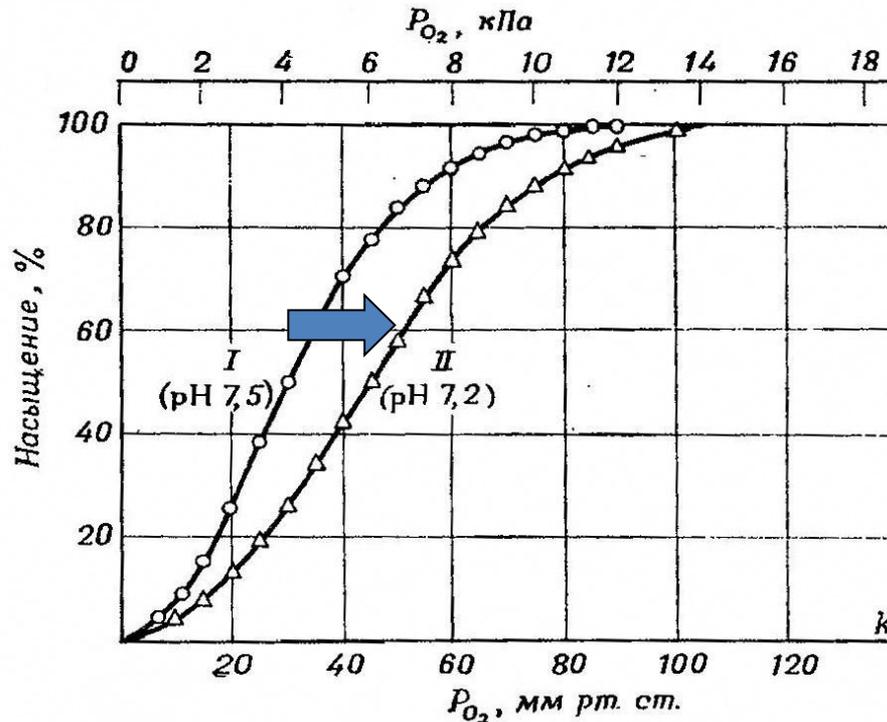


У гомойотермов  
увеличение  $T_b$   
при нагрузке или  
лихорадке  $\rightarrow$   
>потребности в  $O_2$

Кривые кислородной диссоциации у сусликов, находящихся в обычном состоянии ( $T_b = 38^\circ\text{C}$ ) и в состоянии зимней спячки ( $T_b = 6^\circ\text{C}$ ). Прерывистая линия показывает  $P_{O_2}$ , когда происходит полунасыщение гемоглобина кислородом (Musacchia, Volkert, 1971)

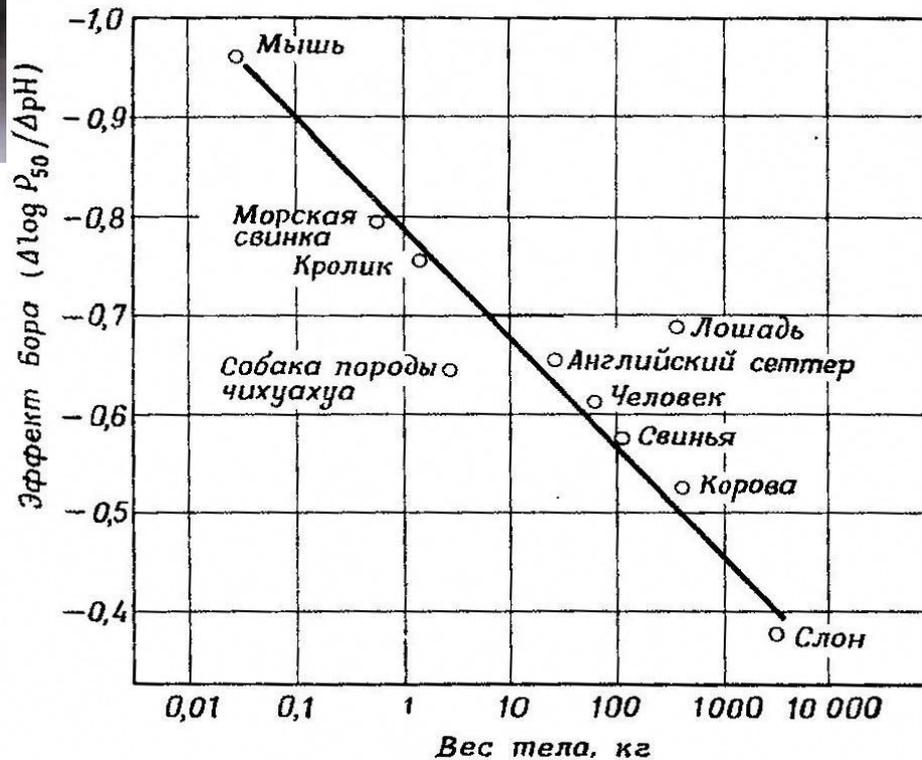
# Влияние рН и CO<sub>2</sub>

Б. рН  
Эффект Бора



В капиллярах тканей эффект Бора облегчает доставку тканям O<sub>2</sub>

Кривые кислородной диссоциации для крови голубя (Lutz et al., 1973)  
I – кривая, полученная при нормальных для организма птицы условиях: температура 41 °С, P<sub>CO<sub>2</sub></sub> 35 мм рт.ст., рН 7,5; II – кривая, полученная после сдвига рН с 7,5 до 7,2 без изменения P<sub>CO<sub>2</sub></sub>.



Б. рН  
Эффект Бора

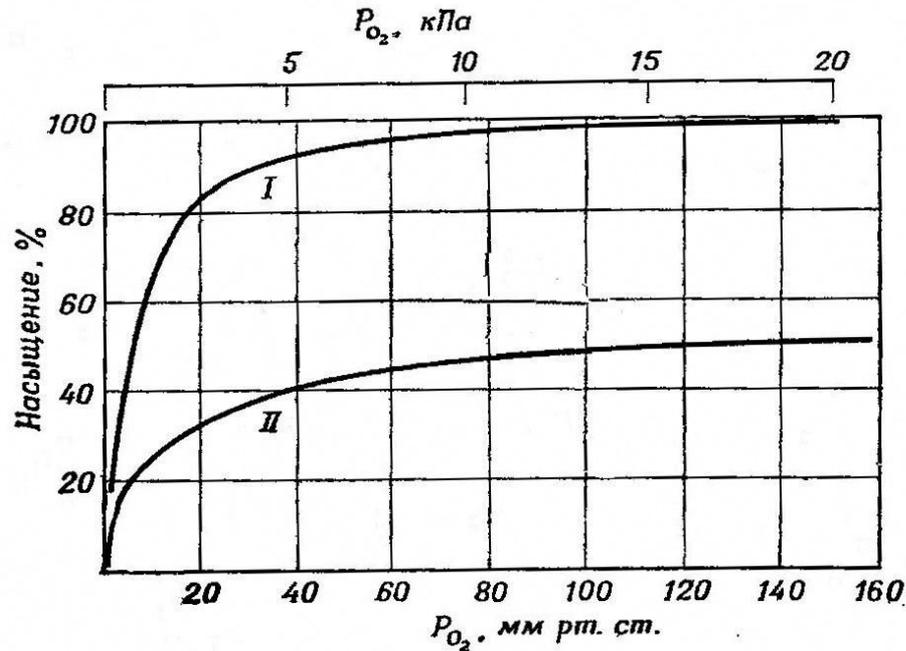
В  
к  
а  
п



**Связь между величиной эффекта Бора (сдвиг  $P_{50}$  при  $\Delta pH=1$ ) и размерами тела.**

Гемоглобин мелких животных обнаруживает больший сдвиг Бора (т.е. более чувствителен к кислоте), чем гемоглобин крупных животных, и, следовательно, при данном  $PO_2$  отдает больше кислорода.

## Б. рН Эффект Рута



Кривые кислородной диссоциации для крови рыбы *Opsanus* при 15°C, I – кривая для цельной крови в отсутствие  $CO_2$ ; II- кривая для цельной крови при давлении  $CO_2$  25 мм рт. ст. (3,3 кПа) (Root et al., 1939).

2 типа Hb:

- 1) нечувствительный к рН;
- 2) высокочувствит. к рН.

Зачем рыбам нечувств. Hb?

Мах усилий → много мол.

кислоты → избегание гибели от асфиксии

Обыкновенная рыба-жаба *Opsanus tau* способна реветь с громкостью свыше 100 децибел, как корабельная сирена

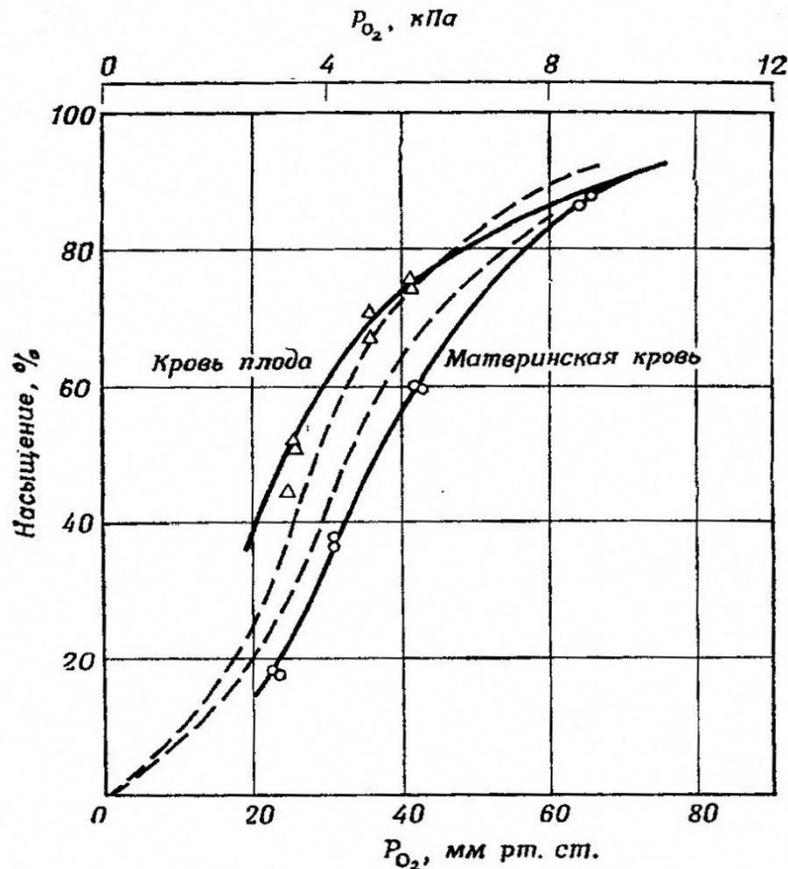
## Влияние органических фосфатов

Раствор чистого Hb  $\rightarrow$   $>$  сродства к  $O_2$ , чем у цельной крови.

Если раствор Hb +ДФГ (2,3- дифосфоглицерат = промежуточный продукт гликолиза)  $\rightarrow$   $<$  сродства к  $O_2$  = интактным клеткам.

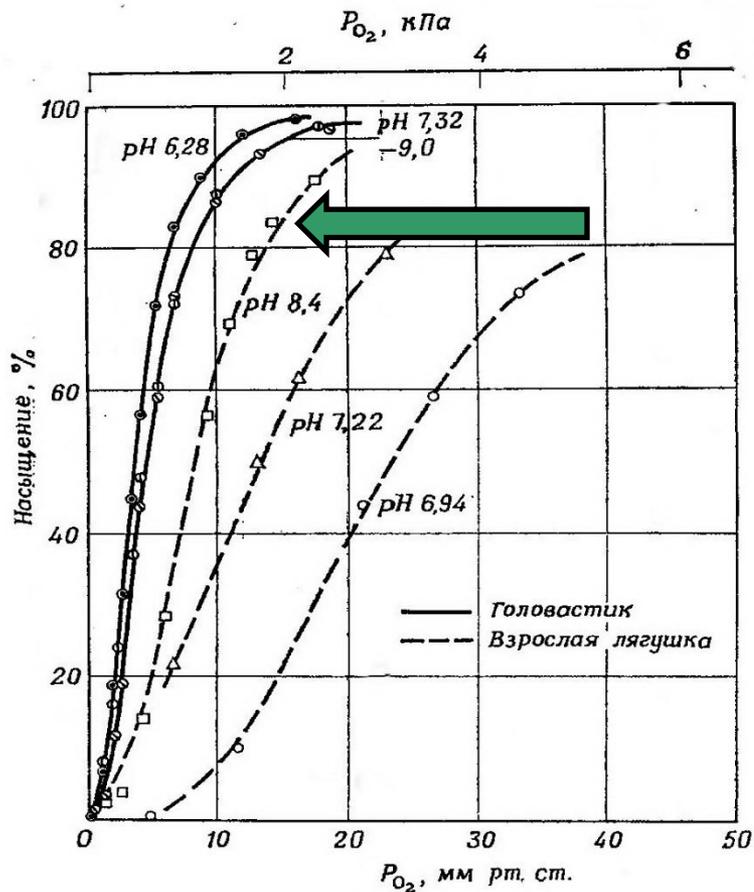
У высокогорных жителей  $>$ % ДФГ  $\rightarrow$  сдвиг КД вправо

Освобожденные от ДФГ Нв крови плода и матери имеют сходное сродство к  $O_2$ , но у интактного Нв плода сродство к  $O_2$  больше, чем у интактного Нв матери.



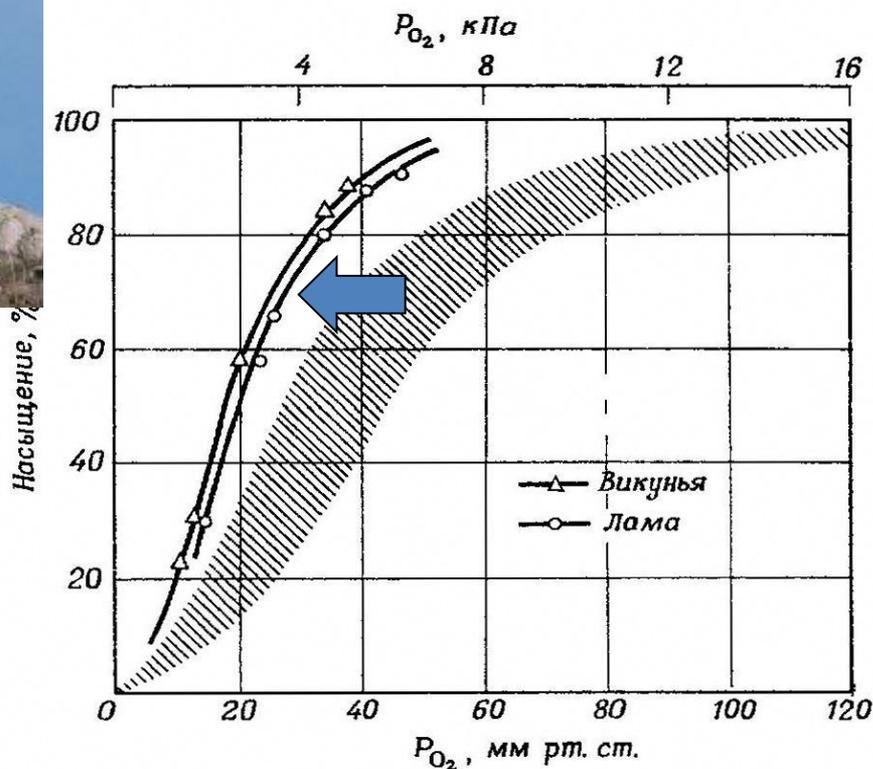
Кривые кислородной диссоциации для крови беременной козы и плода. Более высокое сродство к кислороду у крови плода способствует передаче ему  $O_2$  в плаценте. Пунктиром показаны пределы, в которых лежат кривые для небеременных взрослых коз (Barcroft. 1935).

После рождения фетальный Нв исчезает и замещается Нв взрослого. Сходный эффект (сдвиг КД влево) – у куриных эмбрионов и головастика.



Кривая кислородной диссоциации для крови головастика лежит левее, чем у взрослой лягушки (т.е. кровь головастика имеет большее сродство к  $O_2$ ). Кроме того, кровь головастика почти нечувствительна к кислоте, тогда как у крови взрослой лягушки сдвиг Бора хорошо выражен (Riggs, 1951).

A.

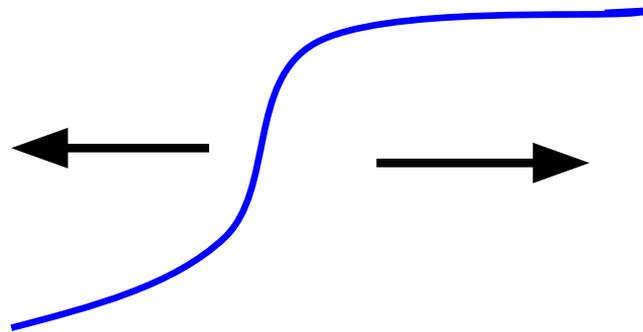


Кривые кислородной диссоциации для крови ламы и викуньи располагаются слева от кривых для других млекопитающих (заштрихованная область).  
Большее сродство к кислороду у крови этих животных способствует поглощению  $O_2$  при низких давлениях, характерных для больших высот (Hall et al., 1936).

Сродство к  $O_2$  играет роль

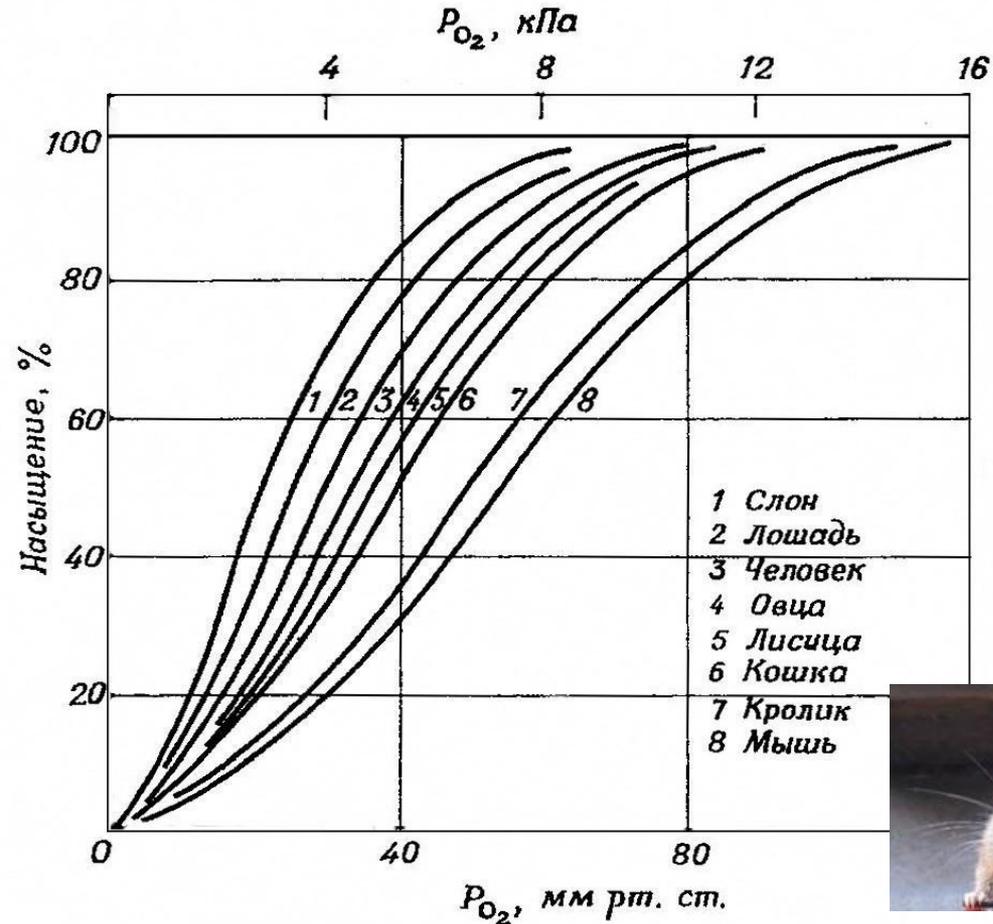
1) В легких, где Hb  
связывается с  $O_2$

2) В тканях, где Hb  
отдает  $O_2$



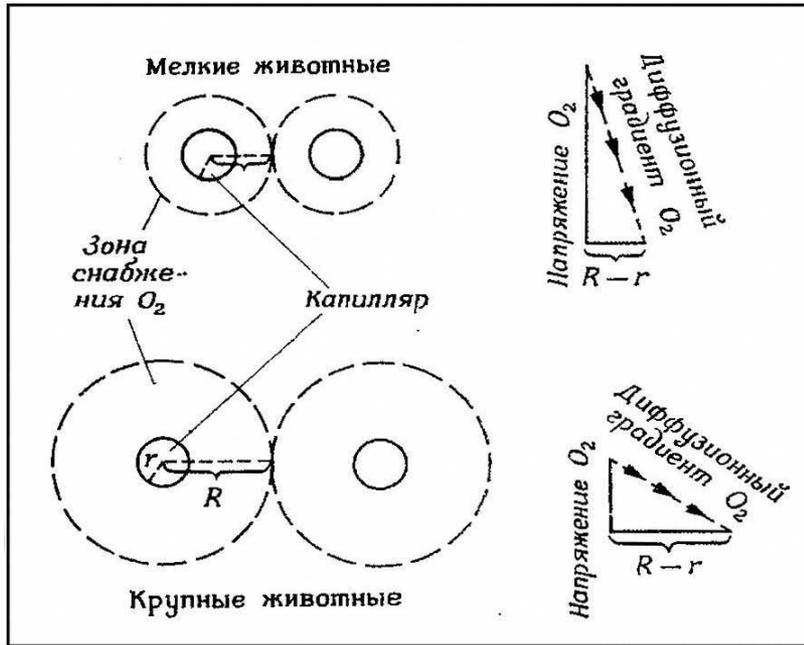
Любая КД = компромисс между 1) и 2)

Обычно кровь отдает ~ 50%  $O_2$  тканям ~ = полунасыщению  $Hb$



Кривые кислородной диссоциации для крови млекопитающих разных размеров (Schmidt-Nielsen, 1972).

У мелких млекопитающих сродство к кислороду ниже. Это помогает доставке  $O_2$  тканям и поддержанию высокой интенсивности метаболизма, характерной для мелких животных.



Лошадь

Мышь

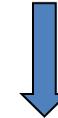
700 кг

0.020 кг

Потребление  $O_2$

1.7 мкл/г мин

28 мкл/г мин



X 16 = различие в диффуз. градиентах от капилляров к клетке

> Дифф. градиента =  $F(x_1, x_2)$

□  $X_1 = <$  пути диффузии

□  $X_2 = >$   $P_{O_2}$  в месте его отдачи

Вокруг каждого капилляра можно выделить приблизительно цилиндрическую область, в которой ткань получает кислород путем диффузии из этого капилляра. Крутизна диффузных градиентов зависит от радиуса тканевого цилиндра ( $R$ ), радиуса капилляра ( $r$ ) и разности парциальных давлений  $O_2$  в крови и ткани.

В реальности:

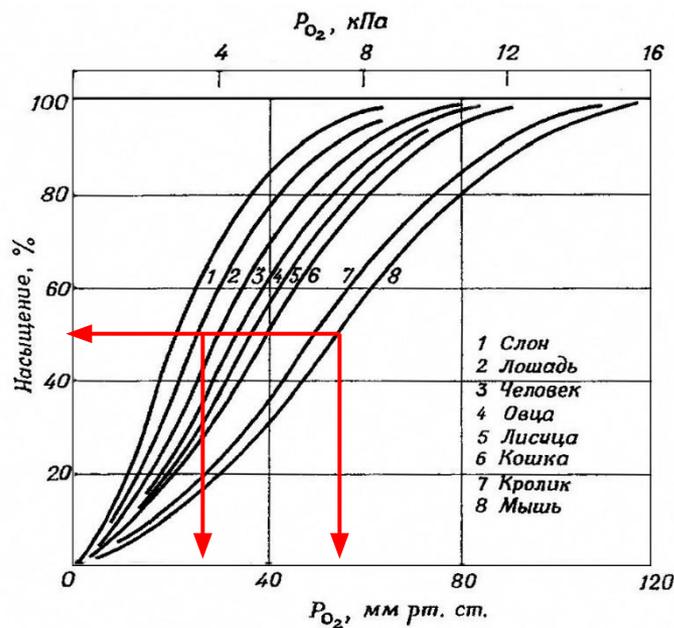
Мышь

Лошадь

1) 2000 капилляров/мм<sup>2</sup>

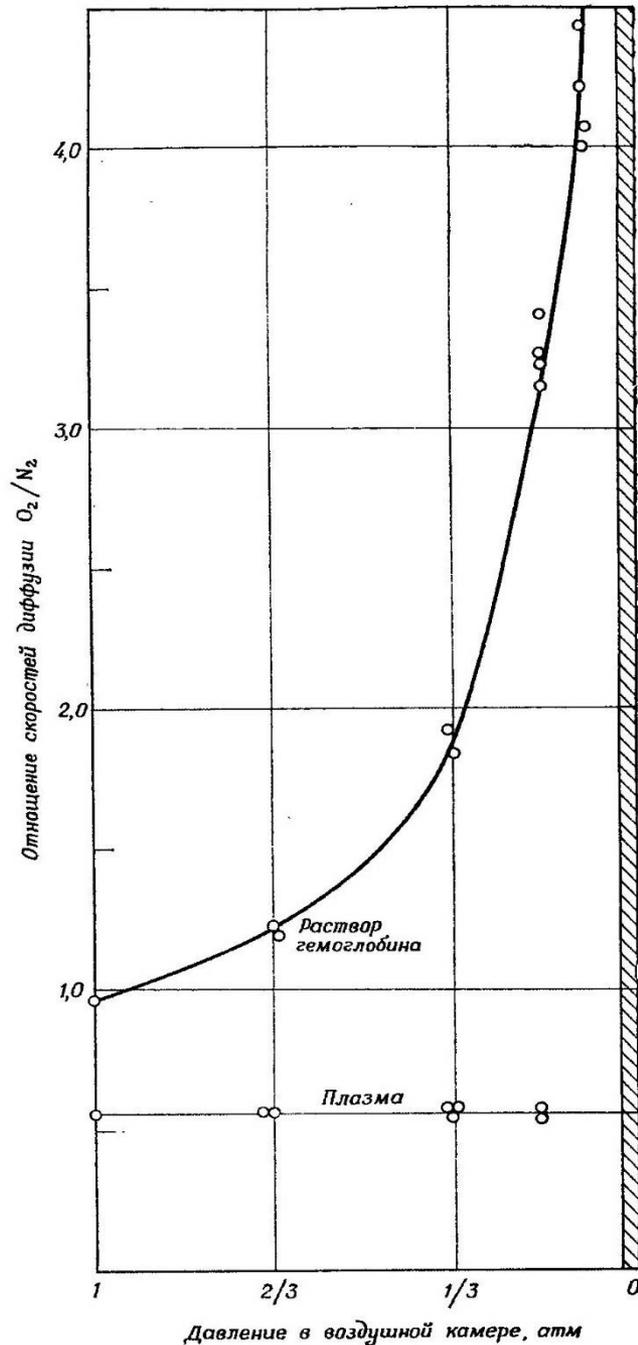
<1000капилляров/мм<sup>2</sup>

2)  $P_{50} >$  в 2.5 раз

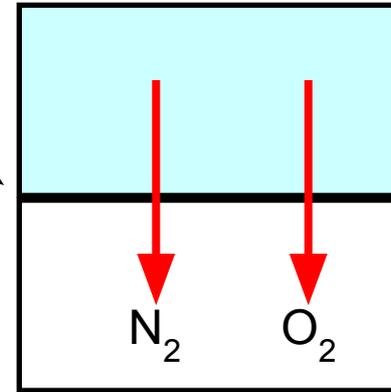


Т.е. оба пути  
используются

# Облегченная диффузия в растворах Нв



Мембрана, смоченная:  
1)  $H_2O$   
2) Плазмой  
3) Раствором гемоглобина



Диффузия кислорода и азота в вакуум через слой плазмы крови всегда осуществляется в соотношении 0,5:1. Относительная скорость диффузии  $O_2$  через раствор гемоглобина больше (=1) и возрастает с уменьшением давления. Заштрихованная полоска справа – давление водяных паров, одинаковое по обе стороны мембраны.

Другие пигменты: Гемоцианин не ускоряет диффузию (очень большие молекулы).

~ Механизм облегчения диффузии  $O_2$  связан с тепловым движением молекул в растворе. Миоглобин (17000 vs 68000) еще более ускоряет диффузию. Эффект облегчения  $\sim 1/M^{0.5}$

ИТАК:

- Ускорение диффузии, когда на выходе  $P \sim \rightarrow 0$
- Перенос  $O_2$  = простая диффузия + **дополнительный эффект Hb**
- Облегчение сильнее при  $> \% Hb$
- Скорость переноса  $\sim 1/M^{0.5}$

Физиологическая роль Работаящая мышца на некотором расстоянии от капилляра имеет  $P O_2 \sim 0 \rightarrow$  идеальное условие для диффузии, т.к.  $P O_2$  в капилляре = среднему между артериальной и венозной кровью.

Эксперименты на грудной мышце голубя  $\rightarrow$  миоглобин переносит большую часть  $O_2$ , потребляемого мышцей.

Увеличение %Hb в тканях беспозвоночных, обитающих в местах с нехваткой  $O_2$ .

**Нематоды** в кишечнике овцы дышат более интенсивно, чем должны были бы при максимальной диффузии, но без эффекта облегчения. У них много Hb в клетках и они могут ускорять диффузию  $O_2$  при очень низких  $P_{O_2}$  в кишечнике хозяина.

Растения, фиксирующие азот. В клубеньках на корнях обитают бактерии, использующие атм.  $N_2$  для синтеза N-содержащих орг. соединений. В клубеньках есть **леггемоглобин**, необходимый для связывания  $N_2$ . Для него  $P_{50} = 0.04$  мм рт. ст.  $\rightarrow$  поток связанного  $O_2$  в 10 000-100 000 раз больше потока растворенного  $O_2$   $\rightarrow$  Поддерживается синтез АТФ, расходуемой для фиксации  $N_2$ .

# Эволюционный аспект распространения Hb среди представителей разных таксонов

	В клетках		В плазме	
	Животные	Молекулярный вес	Животные	Молекулярный вес
Гемоглобин	Млекопитающие	~68 000 <sup>1)</sup>	Олигохеты	
	Птицы	~68 000 <sup>1)</sup>	<i>Lumbricus</i>	2 946 000
	Рыбы	~68 000 <sup>1)</sup>	Полихеты	
	Круглоротые		<i>Arenicola</i>	3 000 000
	<i>Lampetra</i>	19 100	<i>Serpula</i>	3 000 000
	<i>Myxine</i>	23 100	Моллюски	
	Полихеты		<i>Planorbis</i>	1 539 000
	<i>Notomastus</i>	36 000	Насекомые	
	Иглокожие		<i>Chironomus</i>	31 400
	<i>Thyone</i>	23 600		
	Моллюски			
	<i>Arca</i>	33 600		
	Насекомые			
<i>Gastrophilus</i>	34 000			
Хлорокруорин			Полихеты	
			<i>Spirographis</i>	3 400 000
Гемоэритрин	<i>Sipunculus</i>	66 000		
	<i>Phascolosoma</i>	120 000		
Гемоцианин			Моллюски	
			<i>Helix</i>	6 680 000
			(Головоногие)	
			<i>Rossia</i> (кальмар)	3 316 000
			<i>Octopus</i>	2 785 000
			<i>Eledone</i>	2 791 000
			Членистоногие	
			<i>Limulus</i>	1 300 000
			(Ракообразные)	
			<i>Pandalus</i>	397 000
			<i>Palinurus</i>	447 000
			<i>Nephrops</i>	812 000
			<i>Homarus</i>	803 000

<sup>1)</sup> Мол. вес мышечного гемоглобина (миоглобина) равен 17 000.

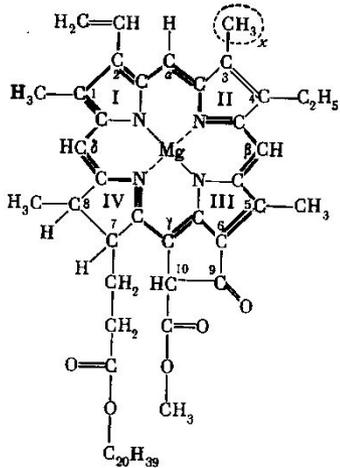
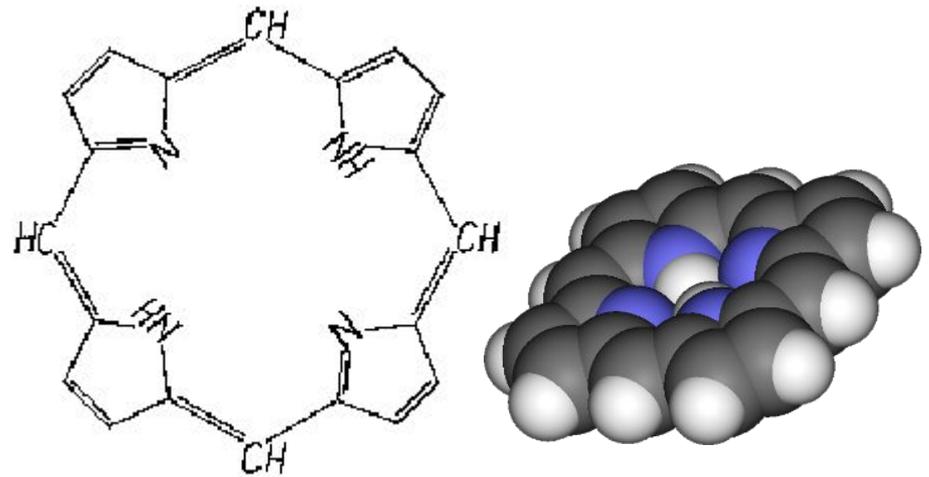


Рис.3. Структурная формула хлорофилла а .  
х - положение альдегидной группы в хлорофилле в



$C_{55}H_{70}O_6 N_4Mg$

При потере молекулой хлорофилла магния, фитола или циклопентанового кольца получается ряд производных, некоторые из которых приведены в табл.20.

Т а б л и ц а 20

Хлорофиллы и некоторые его производные

Соединение	Магний	Фитол
Хлорофилл	+	+
Хлорофиллид	+	-
феофитин	-	+
феофорбид	-	-

Структура молекулы хлорофилла определяет ряд важнейших его свойств. Ядро хлорофилла, содержащее атомы азота, обладает гидрофильными свойствами. Хвост молекулы благодаря наличию липофильного спирта фитола обладает гидрофобными свойствами.

Основа гема – порфириновое ядро – есть в молекулах ферментов–цитохромов у всех растений и животных. Небольшие перестройки → образование Hb с обратимой связью с  $O_2$  → закрепление мутаций («простая» выгода) → включение в имеющуюся систему макропереноса

## КД у беспозвоночных

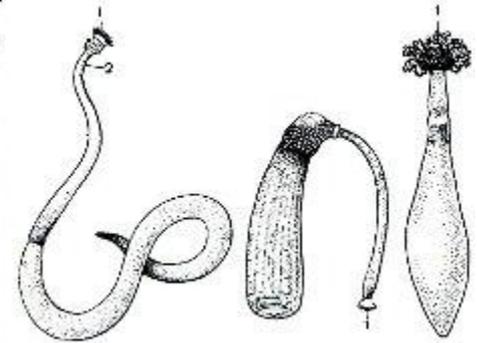
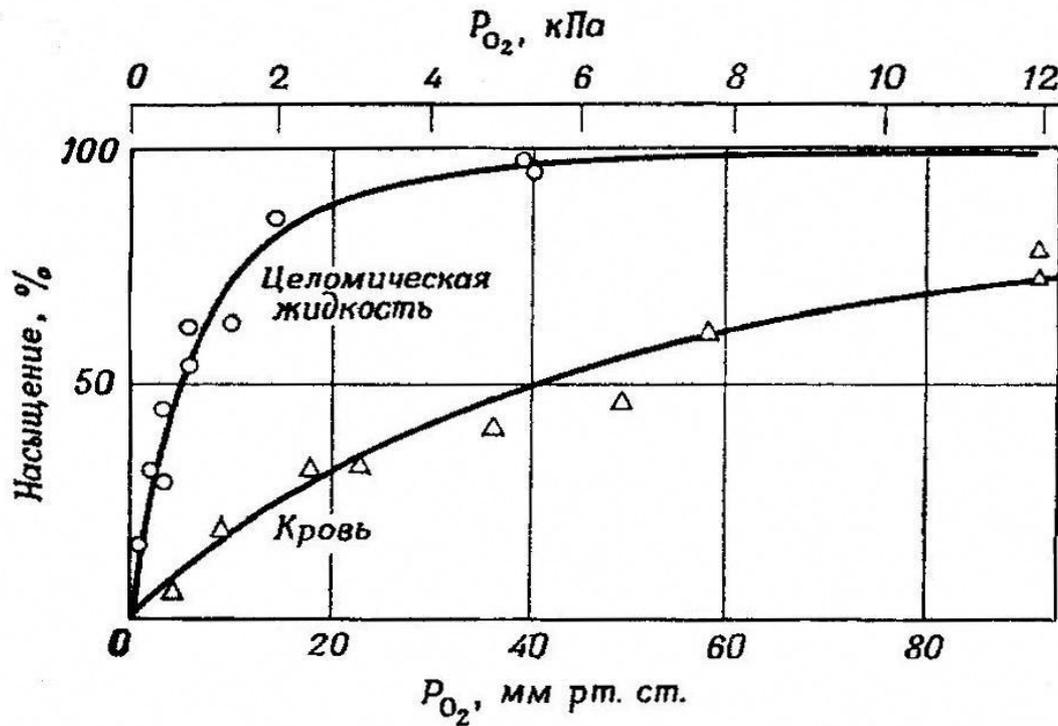
У многих – высокое сродство к  $O_2$ .

Дв. моллюск *Phacoides*  $P_{50}$   
0.2 мм рт. ст.

Личинки комара *Chironomus* 0.1- 0.6 мм рт. ст.  
(часто живут в среде с низким  $P_{O_2}$ ) при  $T_a$  5-24 °C

У многих беспозвоночных % Hb возрастает при обитании в среде, бедной  $O_2$  (дафнии, артемии и др.)

# Гемозэритрин

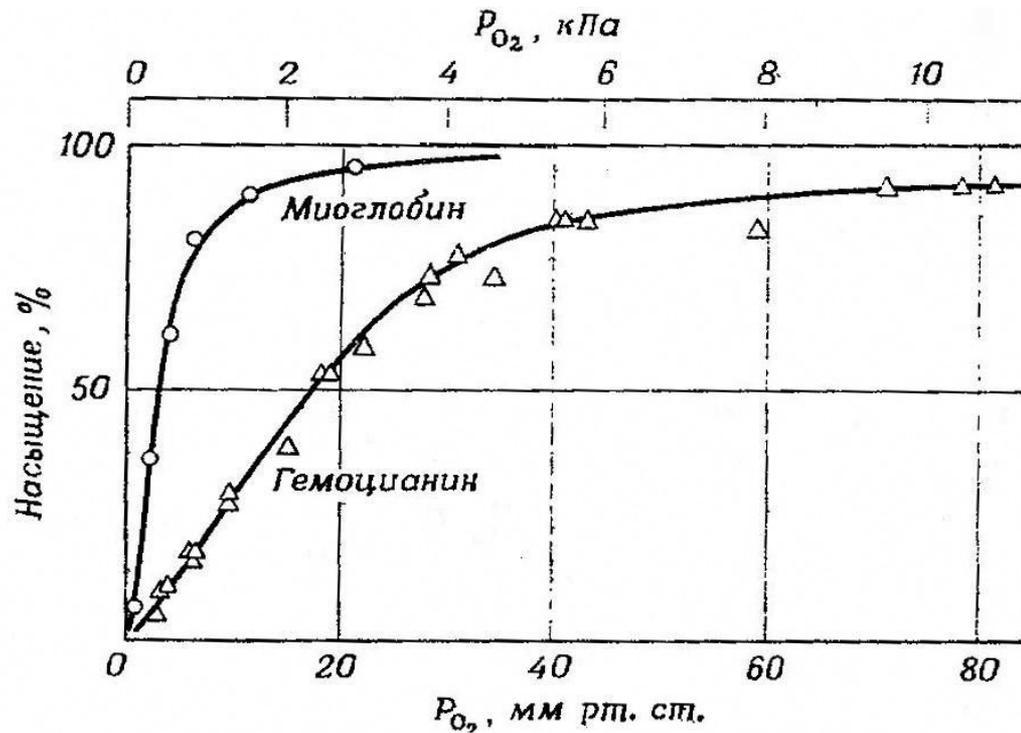


Кривые кислородной диссоциации для гемозэритрина из крови и целомической жидкости сипункулиды *Dendrostomum zostericum* (Manwell, 1960).

**Сипункулиды** (*Sipuncula* или *Sipunculida*, от [лат.](#) *siphunculus* — дудочка), тип морских червеобразных организмов.

р. Siphonosoma – целомическая жидкость уступает крови по сродству к  $O_2$  – другой образ жизни, где щупальца – орган питания, а не дыхания.

# Гемоцианин



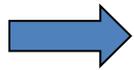
Кривые кислородной диссоциации для гемоцианина (из крови) и миоглобина (из мышц радулы) боконервного моллюска *Cryptochilon* (Manwell, 1958).

# Перенос $\text{CO}_2$

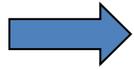
Кровь в тканях – отдает  $\text{O}_2$  и забирает  $\text{CO}_2$ ;  
Кровь в легких – отдает  $\text{CO}_2$  и забирает  $\text{O}_2$

Млекопитающие:

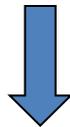
венозная кровь в легких	550 см <sup>3</sup> $\text{CO}_2$ / 1л;
артериальная кровь из легких	500 см <sup>3</sup> $\text{CO}_2$ / 1л.



Кровь в легких отдает лишь малую часть  $\text{CO}_2$ :  
 $\Delta$  арт/венозн. = 50 мл  $\text{CO}_2$  / 1л



Как происходит транспорт диоксида углерода?  
Поведение диоксида углерода в растворе...



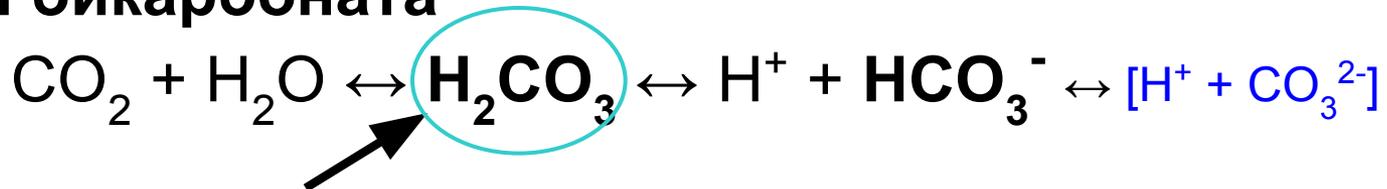
$\Sigma \text{CO}_2$  в крови  $\gg \gg \text{CO}_2$ , растворенного в жидкости при данном  $P_{\text{CO}_2}$ .

Большая часть диоксида углерода находится в виде других хим. соединений, а не в форме растворенного газа.

### Два наиболее важных соединения:

1. Ионы бикарбоната;
2. Соединения диоксида с Нв (он присоединяется к концевым аминогруппам, а не месту связывания кислорода).

#### 1. Ионы бикарбоната



угольная кислота ведет себя как слабая кислота с константой диссоциации  $8.0 \cdot 10^{-7} \Rightarrow [-\log] \Rightarrow \text{pK} = 6.1$  ( $T_b = 37^\circ$ )

Уравнение Хендерсона-Хассельбаха:

$$[\text{H}^+][\text{A}^-]/[\text{HA}] = K$$

$$\rightarrow [\text{H}^+] = K [\text{HA}] / [\text{A}^-] \rightarrow [-\log]$$

$$\rightarrow \text{pH} = \text{pK} - \log [\text{HA}] / [\text{A}^-]$$

$$\rightarrow 7.4 = 6.1 - \log [\text{HA}] / [\text{A}^-]$$

$$\rightarrow \log [\text{HA}] / [\text{A}^-] = -1.3$$

$$\rightarrow [\text{H}_2\text{CO}_3] / [\text{HCO}_3^-] = 1/20 = 0.05$$

При pH = 7.4 1 часть CO<sub>2</sub> существует в виде угольной кислоты, а 20 частей- в виде иона бикарбоната.

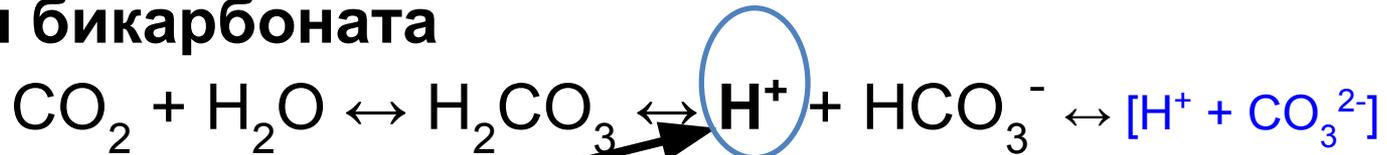
$\Sigma \text{CO}_2$  в крови  $\gg \gg \text{CO}_2$ , растворенного в жидкости при данном  $P_{\text{CO}_2}$ .

Большая часть диоксида находится в виде других хим. соединений, а не в форме растворенного газа.

Два наиболее важных соединения:

1. Ионы бикарбоната;
2. Соединения диоксида с Hb (он присоединяется к концевым аминогруппам, а не месту связывания кислорода).

### 1. Ионы бикарбоната



ион  $\text{H}^+$  связывается с различными буферными

веществами крови и поэтому  $\text{CO}_2$  слабо влияет на pH крови:

pH артер. крови = 7.45;

pH вен. крови = 7.42;  $\Delta = 0.03$

## Важнейшие буферные вещества крови:

- Система угольная кислота  $\leftrightarrow$  бикарбонат
- Фосфаты
- Белки (содержат группы, которые могут диссоциировать и как кислоты, и как основания)

Hb – основной буфер (максимальное содержание среди белков крови); на 2-ом месте – белки плазмы.

# Кривые Диссоциации (КД) для $\text{CO}_2$

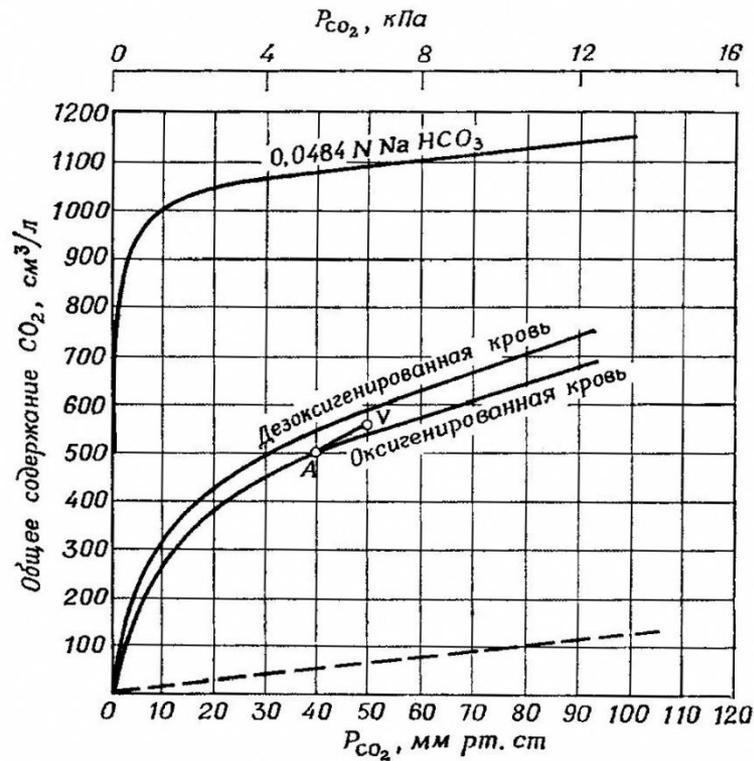
- Количество  $\text{CO}_2$ , поглощаемого кровью =  $F (P_{\text{CO}_2})$   
→ можно построить КД, аналогичные КД для  $\text{O}_2$ .

Различные КД для оксигенированной и дезоксигенированной крови:

$\text{HbO}_2$  более сильная кислота, чем  $\text{Hb}$ . Кровь с  $\text{HbO}_2$  хуже связывает  $\text{CO}_2$

Обратная сторона эффекта Бора – если добавить в кровь  $\text{CO}_2$  (кислоту), то произойдет сдвиг в реакции





A-V – функциональная КД

Кривые диссоциации для  $\text{CO}_2$ , полученные в опытах с кровью млекопитающих (Winton, Bayliss, 1955).

Для оксигенированной и дезоксигенированной крови кривые несколько различаются. Линия **A-V** представляет собой физиологическую кривую диссоциации *in vivo*, отражающую различие между артериальной и венозной кровью. Прерывистая линия – количество  $\text{CO}_2$ , удерживаемое в воде в случае физического раствора.

## CO<sub>2</sub> при водном дыхании

$$RQ = \text{CO}_2 / \text{O}_2 = \text{lim} [0.7-1.0]$$

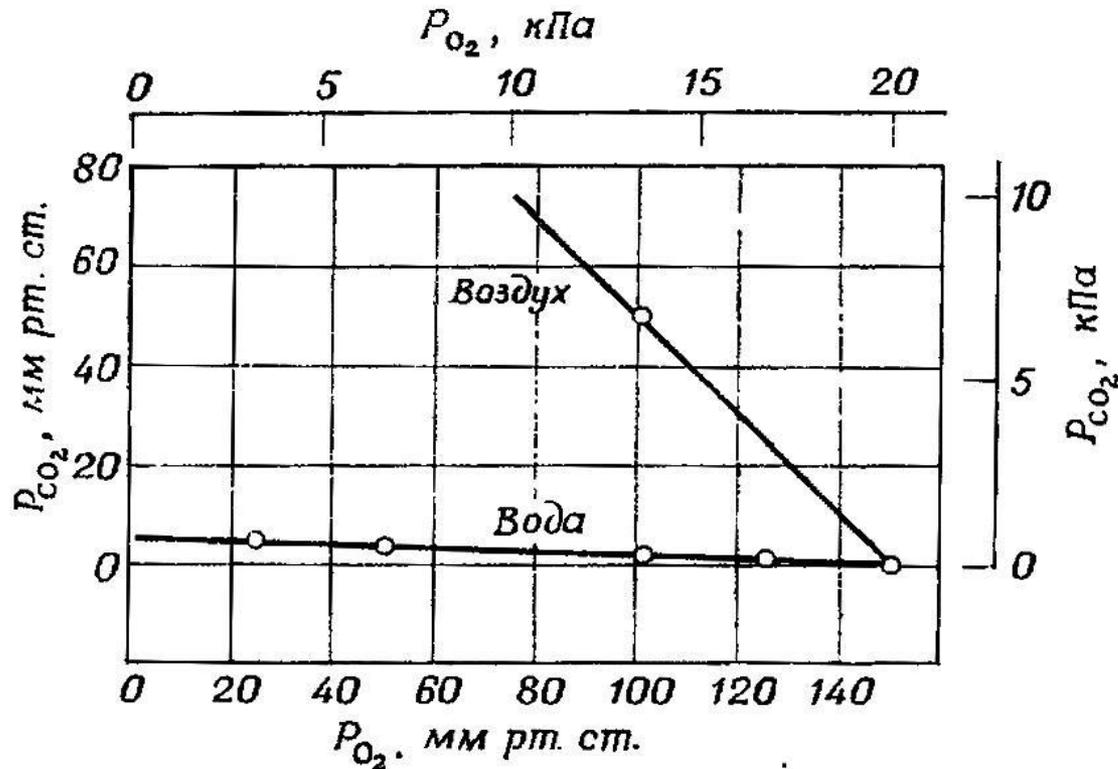
Пусть  $RQ = 1$

1) **На воздухе** - 21% O<sub>2</sub> во вдыхаемом воздухе и 16% в выдыхаемом или ~ 5% CO<sub>2</sub> в выдыхаемом воздухе

или в использованном воздухе:

< P<sub>O<sub>2</sub></sub> на 50 мм рт ст → >P<sub>CO<sub>2</sub></sub> на 50 мм рт ст

2) **В воде**  $n \text{ O}_2 = n \text{ CO}_2$ , но P<sub>O<sub>2</sub></sub> не равно P<sub>CO<sub>2</sub></sub> из-за различной растворимости газов в воде.



Соотношение между  $P_{O_2}$  и  $P_{CO_2}$  в воздухе и воде в случае, когда дыхательный коэффициент (ДК) равен единице (Rahn, 1966).

$CO_2$  диффундирует через жабры так же легко, как и  $O_2$ . Поэтому  $P_{CO_2}$  в крови рыб  $\leq 5$  мм рт ст (у наземных – в 10 раз больше). Сильное различие водного и воздушного дыхания в отношении влияния на кисл.-щел. баланс. Проблемы для амфибодных животных.

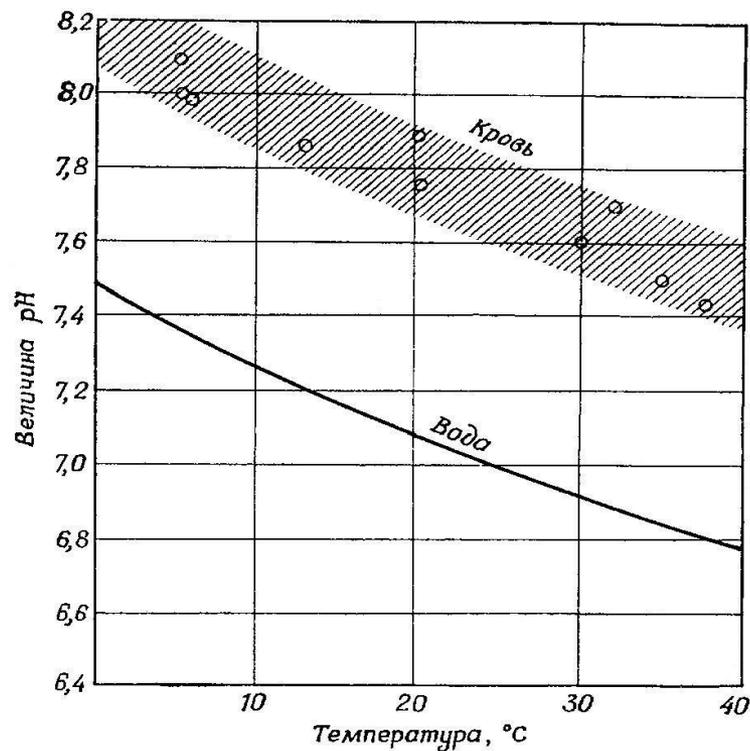
# Концентрация $\text{CO}_2$ в крови и pH

Принципиальное различие водных и сухопутных животных по %  $\text{CO}_2$  в крови - на порядок.

При большой вариации по  $\text{CO}_2$  pH мало изменяется.

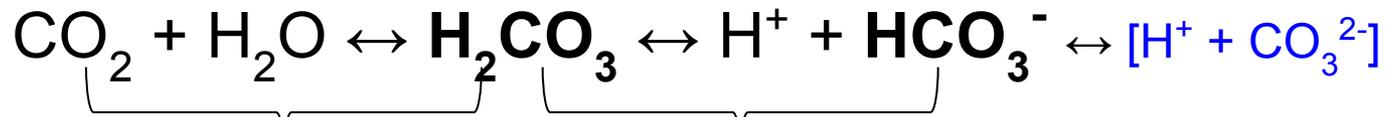
= Больше единообразие позвоночных по pH, чем можно было ожидать по вариации  $\text{CO}_2$ .

Это достигается соответствующими адаптациями К-Щ баланса [регуляцией % Na (свободного бикарбоната натрия) = «щелочному резерву» крови].



Величины рН крови позвоночных (представителей всех классов), измеренные при нормальной для каждого животного температуре тела. Штриховкой указан диапазон наблюдаемых значений; сплошной линией внизу представлена зависимость нейтрального рН воды от температуры (Rahn, 1966).

# Скорость переноса дыхательных газов между тканью и кровью

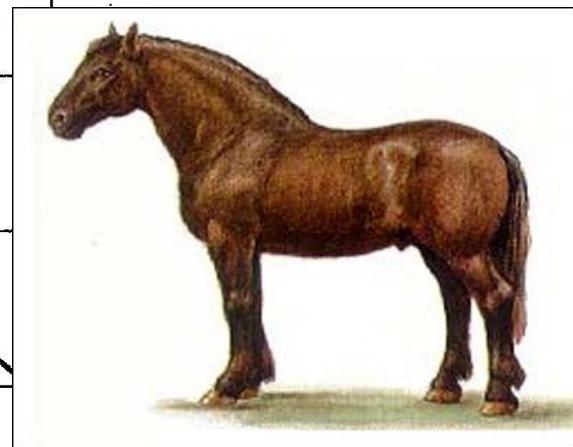
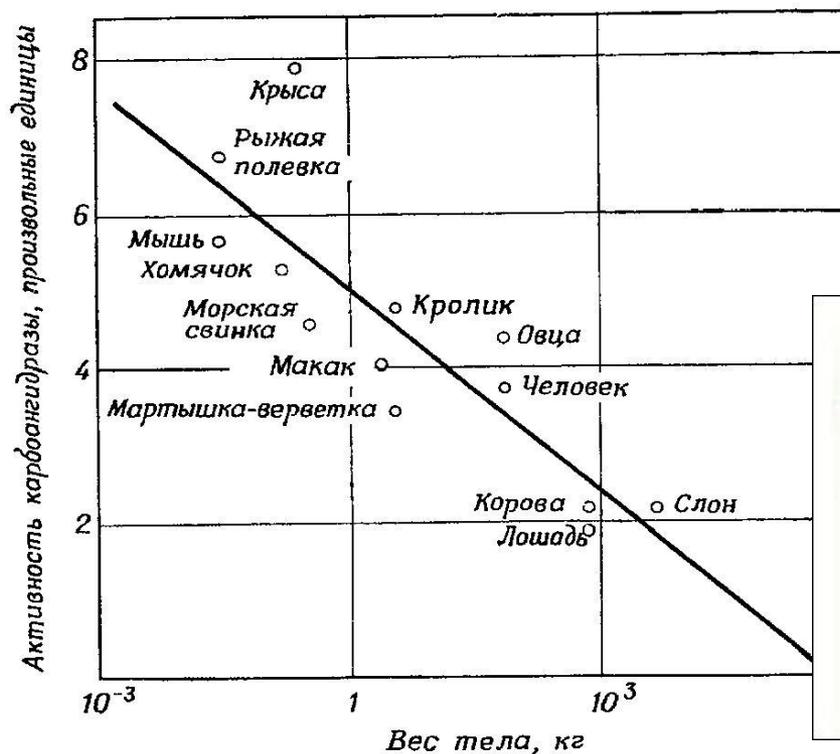


минуты-секунды

доли секунды – физиологически  
МГНОВЕННО

В капилляре кровь пребывает доли секунд. Как она успевает получить  $\text{CO}_2$  из ткани и отдать его в легких?

Фермент **КАРБОАНГИДРАЗА** (есть в эритроцитах, но не в плазме) катализирует как гидратацию, так и дегидратацию углекислоты. Вначале считали, что именно этот фермент обеспечивает транспорт  $\text{CO}_2$



Активность карбоангидразы в крови млекопитающих связана с размерами тела: она тем выше, чем меньше животное

Когда  $\text{CO}_2$  попадает в кровь, **КАРБОАНГИДРАЗА** обеспечивает мгновенное образование угольной кислоты.



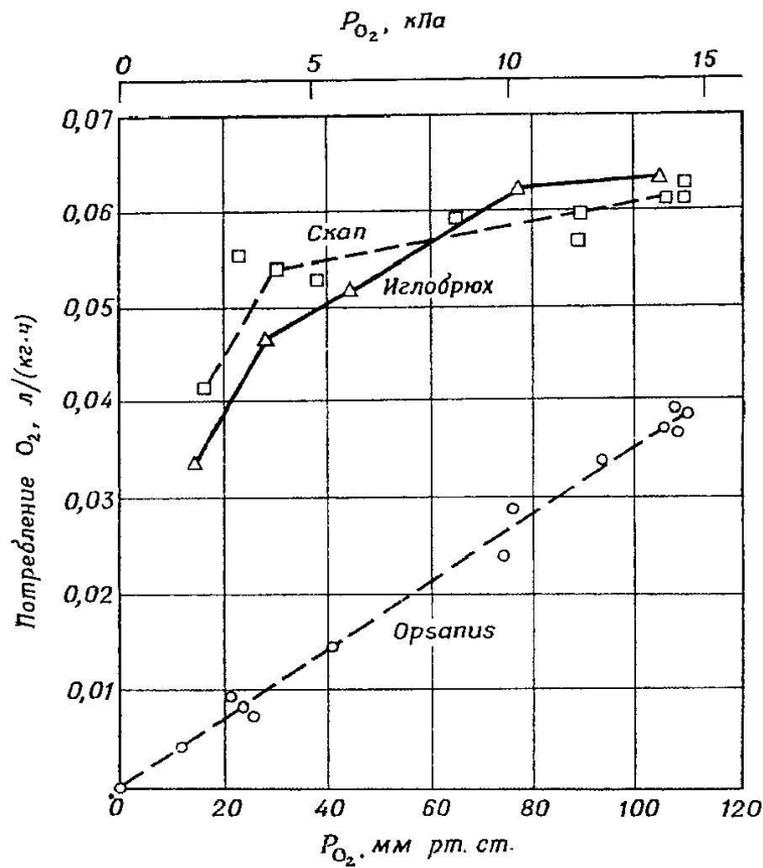
В присутствии угольной кислоты чувствительный к кислоте оксигемоглобин быстро отдает кислород, который поступает в ткань (проявление эффекта Бора):



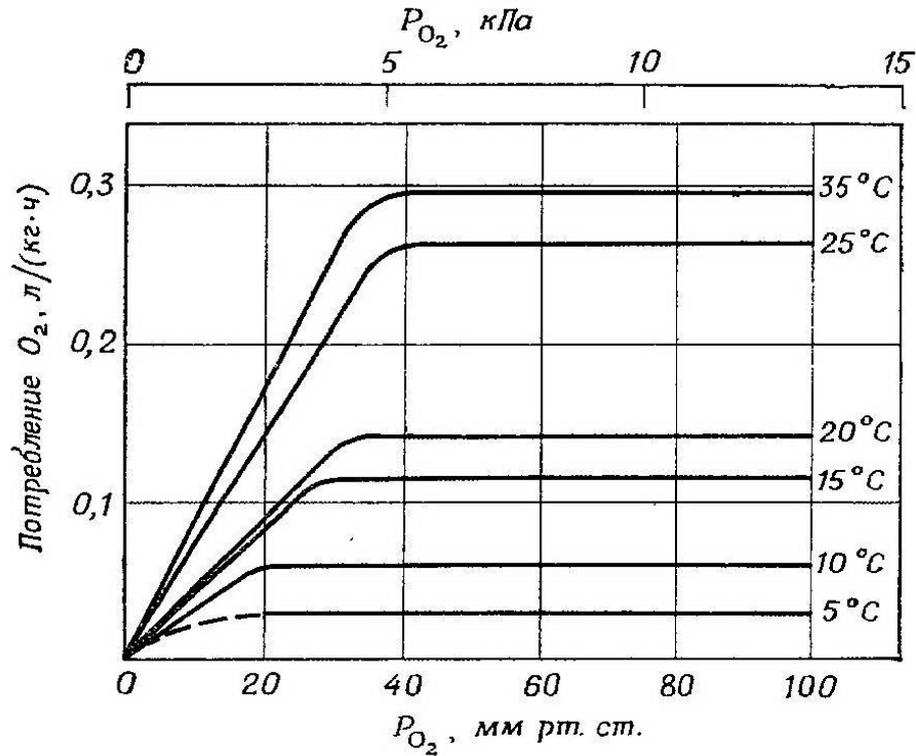
Т.о. **КАРБОАНГИДРАЗА** обеспечивает быстрое высвобождение  $\text{O}_2$  и его перенос из крови в ткани

# Концентрация $O_2$ в среде и интенсивность метаболизма

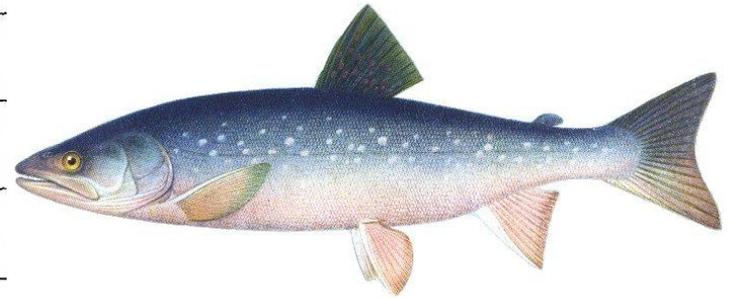
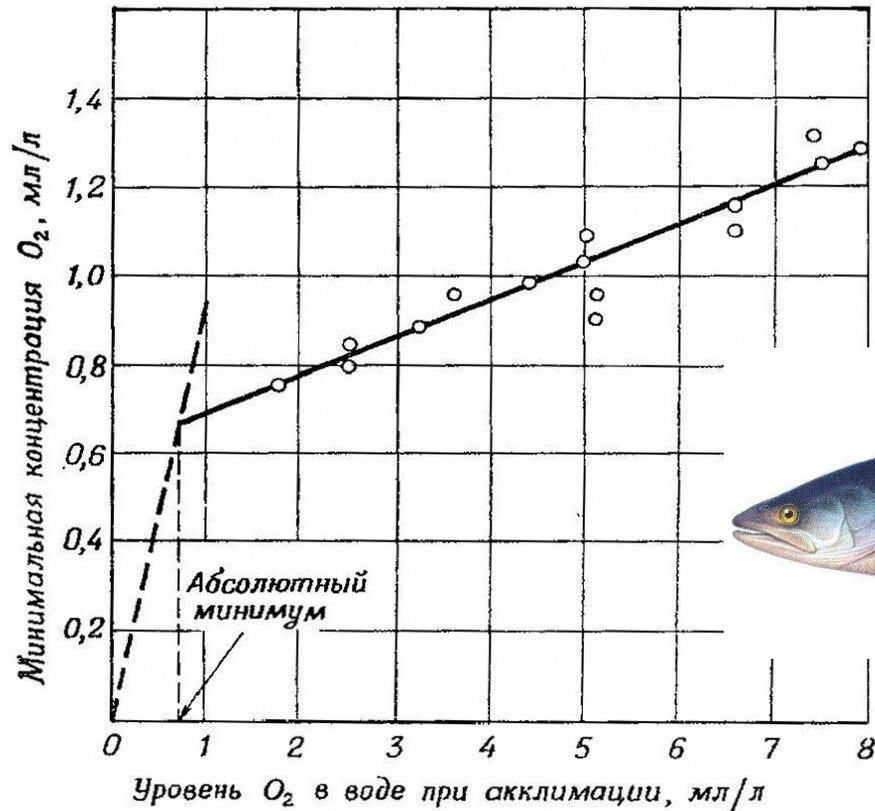
У млекопитающих MR покоя практически не меняется даже при очень сильной вариации %  $O_2$ . Это скорее правило или исключение?



Потребление кислорода у рыб зависит от его парциального давления ( $P_{O_2}$ ) в воде. У иглобрюха и скапа оно уменьшается по мере снижения  $P_{O_2}$  лишь в небольшой степени, и только при очень низких уровнях  $P_{O_2}$  потребление кислорода быстро падает. У третьей рыбы - Orsanus – потребление кислорода прямо пропорционально изменению  $P_{O_2}$  в воде на всем диапазоне измерений (Hall, 1929).



При низких концентрациях кислорода его потребление золотой рыбкой прямо пропорционально содержанию его в воде, но в области более высоких значений  $P_{O_2}$  этой зависимости нет (Fry, Hart, 1948).



Если гольцов предварительно выдерживать в воде с пониженным содержанием кислорода, они становятся более устойчивыми к недостатку O<sub>2</sub> и у них снижается минимальный для выживания уровень O<sub>2</sub> (Shepard, 1955).