

# ЛЕКЦИЯ 23. МЕХАНИЗМЫ ГАЗООБМЕНА

23. 1. Газообмен между альвеолярным воздухом и кровью: движущая сила газообмена, показатели парциального давления  $O_2$  и  $CO_2$  в альвеолярном воздухе и напряжения этих газов в артериальной венозной крови и в тканях. Факторы, способствующие газообмену в легком.

Диффузия газов в легких и транспорт газов кровью. Переносчиком кислорода из альвеолярного воздуха к тканям тела и углекислого газа от тканей тела к легочным альвеолам служит кровь. Рассмотрим, в каком состоянии находятся эти газы в крови и какие факторы обуславливают их поглощение кровью и выделение из крови.

Газы могут находиться в жидкости в состоянии простого физического растворения (абсорбции) и химической связи. При этом количество газа, которое может растворяться в жидкости, зависит от ее состава, объема, давления газов над жидкостью, температуры и природы исследуемого газа, а также количества растворенных в жидкости веществ. Все эти факторы определяют т.н. абсорбционный коэффициент, т.е. тот объем газа, который может раствориться в 100 мл жидкости при 0° С и давлении газа 760 мм. Hg. Чем ниже температура и больше давление, тем больше газа растворится в жидкости.

Если над жидкостью находится смесь газов, то каждый газ растворяется в ней соответственно его парциальному давлению в смеси. Если газы растворены в жидкости, применяют термин "напряжение", аналогичный термину "давление". В общем случае при соприкосновении жидкости со смесью газов диффузия и растворение их в жидкости определяется разностью парциальных давлений и напряжений этих газов в жидкой и газообразной фазе. Газ по градиенту давления (напряжения) поступает в сторону меньшего давления (напряжения).

Парциальное давление газов во вдыхаемом воздухе равно для кислорода 256 мм Hg, для азота 600 мм Hg. При расчете парциального давления газов в альвеолярном воздухе следует учитывать напряжение в нем водяных паров, парциальное давление которых при температуре тела равно 47 мм Hg. При 14,3% кислорода его парциальное давление в альвеолярном воздухе равно 102 мм Hg, углекислого газа - 5,6% и 40 мм Hg, азота - 80% и 571 мм Hg.

При таком парциальном давлении в альвеолярном воздухе соответственно абсорбционным коэффициентам кислорода и углекислого газа их содержание в 100 мл крови должно было бы быть 0,25 мл кислорода, 2,69 мл углекислоты, 1,04 мл азота. Однако из крови можно извлечь гораздо больше кислорода и углекислоты. Это свидетельствует о том, что эти газы находятся в крови не только в физически растворенном виде, но и в химически связанном состоянии. Кислород почти весь связан с гемоглобином, углекислота - частью с гемоглобином, частью с бикарбонатами.

Максимальное количество кислорода, которое может быть поглощено 100 мл крови, называется удельной кислородной емкостью. Она зависит от содержания в крови Hb. Грамм Hb связывает 1,34 мл кислорода. Если в крови содержится 140 г/л Hb, то 100 мл крови связывают 19 мл кислорода. В этом случае общая кислородная емкость крови составляет около 95-100 мл., и может удовлетворить потребность организма в кислороде в течение 3-4 минут при условии полной деоксигенации Hb к этому моменту (как у кита)

Артериальная кровь здорового человека содержит 18-20% кислорода, 50-52% углекислоты и около 1% азота. Венозная кровь соответственно 12% кислорода, 55-56% углекислого газа и 1% азота.

Приведенные цифры показывают, что венозная кровь, пройдя по капиллярам легкого, обогащается кислородом и теряет углекислый газ. Артериальная кровь в тканях теряет кислород и обогащается углекислотой. Поскольку азот в газообмене не участвует, содержание его в венозной и артериальной крови одинаково.

Напряжение кислорода в артериальной крови равно 100 мм Hg, углекислого газа 40 мм Hg, в венозной же крови эти цифры составляют соответственно 40 мм O<sub>2</sub> и 46 мм CO<sub>2</sub>. За короткое время пребывания крови в легочных капиллярах напряжение газов в крови практически сравнивается с их парциальным давлением в альвеолярном воздухе.

Анатомо-физиологическая структура легкого создает исключительно благоприятные условия для газообмена. Установлено, что респираторный аппарат представлен 300 миллионами альвеол и приблизительно таким же количеством капилляров. Общая поверхность альвеол составляет около 100 кв. метров, а толщина легочной мембраны всего 0,3-2,0 мк. Физико-химические свойства тканей легочной мембраны таковы, что растворимость в ней кислорода составляет 0,024, а углекислоты 0,567, т.е. почти в 20 раз больше. Это исключает возможность нарушений диффузии углекислоты в любых условиях жизнедеятельности организма.

Скорость диффузии кислорода через легочную мембрану в покое равна у взрослого человека 15-30 мл на 1 мм Hg в минуту. Это значит, что при разнице напряжения кислорода в 1 мм в минуту в кровь поступает 15-30 мл кислорода. При интенсивной мышечной работе эта величина может возрасти до 60 мл, что зависит от расширения легочных капилляров. Скорость диффузии углекислого газа значительно больше.

Количество физически растворенных газов составляет очень небольшую часть общего количества газов, транспортируемых кровью. Это обусловлено способностью крови переносить газы в форме химических соединений, составляющих основную емкость крови. Отношения между растворенными и химически связанными частями газов определяются формулой:

$$A = K + a P/760,$$

где A = количество газа в крови, K- количество химически связанного газа, a - коэффициент растворимости, P - парциальное давление газа в растворе.

Равновесие между кровью и газом определяется в этих условиях не только их растворением, но и тем, что молекулы, проникшие в кровь, все время улавливаются веществами, вступающими с ними в соединение, и следовательно, перестают существовать как свободные молекулы. Только после того, как молекулы, уловленные кровью, насытят всю газовую смесь за счет химического соединения, последующие молекулы остаются свободными и развивают в растворе напряжение, равное парциальному давлению газа в контактирующем с кровью воздухе. Так, из 19% кислорода артериальной крови только 0,3% растворены в крови, остальной газ связан с Hb.

# Диффузия газов через аэрогематический барьер.

- В организме газообмен  $O_2$  и  $CO_2$  через альвеолярно-капиллярную мембрану происходит с помощью диффузии. Диффузия  $O_2$  и  $CO_2$  через аэрогематический барьер зависит от следующих факторов: вентиляции дыхательных путей; смешивания и диффузии газов в альвеолярных протоках и альвеолах; смешивания и диффузии газов через аэрогематический барьер, мембрану эритроцитов и плазму альвеолярных капилляров; химической реакции газов с различными компонентами крови, и наконец от перфузии кровью легочных капилляров.
- Диффузия газов через альвеолярно-капиллярную мембрану легких осуществляется в два этапа. На первом этапе диффузионный перенос газов происходит по концентрационному градиенту через тонкий аэрогематический барьер, на втором — происходит связывание газов в крови легочных капилляров, объем которой составляет 80—150 мл, при толщине слоя крови в капиллярах всего 5—8 мкм и скорости кровотока около  $0,1 \text{ мм} \cdot \text{с}^{-1}$ . После преодоления аэрогематического барьера газы диффундируют через плазму крови в эритроциты.
- Значительным препятствием на пути диффузии  $O_2$  является мембрана эритроцитов. Плазма крови практически не препятствует диффузии газов в отличие от альвеолярно-капиллярной мембраны и мембраны эритроцитов.
- Общие закономерности процесса диффузии могут быть выражены в соответствии с законом Фика следующей формулой:  $M/t = \Delta P / XSK\alpha$ , где  $M$  — количество газа,  $t$  — время,  $M/t$  — скорость диффузии,  $\Delta P$  — разница парциального давления газа в двух точках,  $X$  — расстояние между этими точками,  $S$  — поверхность газообмена,  $K$  — коэффициент диффузии,  $\alpha$  — коэффициент растворимости газа.
- .

- В легких  $\Delta P$  является градиентом давлений газа в альвеолах и в крови легочных капилляров. Проницаемость альвеолярно-капиллярной мембраны прямо пропорциональна площади контакта между функционирующими альвеолами и капиллярами ( $C$ ), коэффициенту диффузии и растворимости ( $K$  и  $\alpha$ ).
- Анатомо-физиологическая структура легких создает исключительно благоприятные условия для газообмена: дыхательная зона каждого легкого содержит около 300 млн. альвеол и приблизительно аналогичное число капилляров, имеет площадь 40—140 м<sup>2</sup>, при толщине аэрогематического барьера всего 0,3—1,2 мкм.
- Особенности диффузии газов через аэрогематический барьер количественно характеризуются через диффузионную способность легких. Для O<sub>2</sub> диффузионная способность легких — это объем газа, переносимого из альвеол в кровь в минуту при градиенте альвеолярно-капиллярного давления газа 1 мм рт.ст. Согласно закону Фика, диффузионная способность мембраны аэрогематического барьера обратно пропорциональна ее толщине и молекулярной массе газа и прямо пропорциональна площади мембраны и в особенности коэффициенту растворимости O<sub>2</sub> и CO<sub>2</sub> в жидком слое альвеолярно-капиллярной мембраны

# Содержание газов в альвеолярном воздухе.

- Выше было указано парциальное давление газов в альвеолярной газовой смеси, которое поддерживается на достаточно постоянном уровне, несмотря на возможные изменения режима легочной вентиляции. Потребление кислорода отражает интенсивность клеточного метаболизма. Конечным продуктом метаболизма является  $\text{CO}_2$ . Отношение образующегося в результате окисления  $\text{CO}_2$  к количеству потребляемого в организме  $\text{O}_2$ , называется дыхательным коэффициентом.
- В условиях покоя в организме за минуту потребляется в среднем 250 мл  $\text{O}_2$  и выделяется около 230 мл  $\text{CO}_2$ .
- Из всего  $\text{O}_2$  вдыхаемого воздуха (21 % от всего объема) в кровь через аэрогематический барьер в легких поступает только 1/3. Нормальное парциальное давление газов в альвеолярном воздухе поддерживается в том случае, если легочная вентиляция равна 25-кратной величине потребляемого  $\text{O}_2$ . Другим обязательным условием поддержания нормальной концентрации газов в альвеолярном воздухе является оптимальное отношение альвеолярной вентиляции к сердечному дебиту (Q):  $V_{\text{альв}}/Q$ , которое обычно соответствует 0,8—1,0. Для газообмена в легких подобное отношение является оптимальным. Различные зоны легких не представляют собой идеальную модель для поддержания оптимального отношения  $V_{\text{альв}}/Q$ , поскольку альвеолы неравномерно вентилируются воздухом и перфузируются кровью.
- Для поддержания определенного состава альвеолярного воздуха важна величина альвеолярной вентиляции и ее отношение к уровню метаболизма, т. е. количеству потребляемого  $\text{O}_2$  и выделяемого  $\text{CO}_2$ . При любом переходном состоянии (например, начало работы и др.) необходимо время для становления оптимального состава альвеолярного воздуха. Главное значение имеют оптимальные отношения альвеолярной вентиляции к кровотоку.

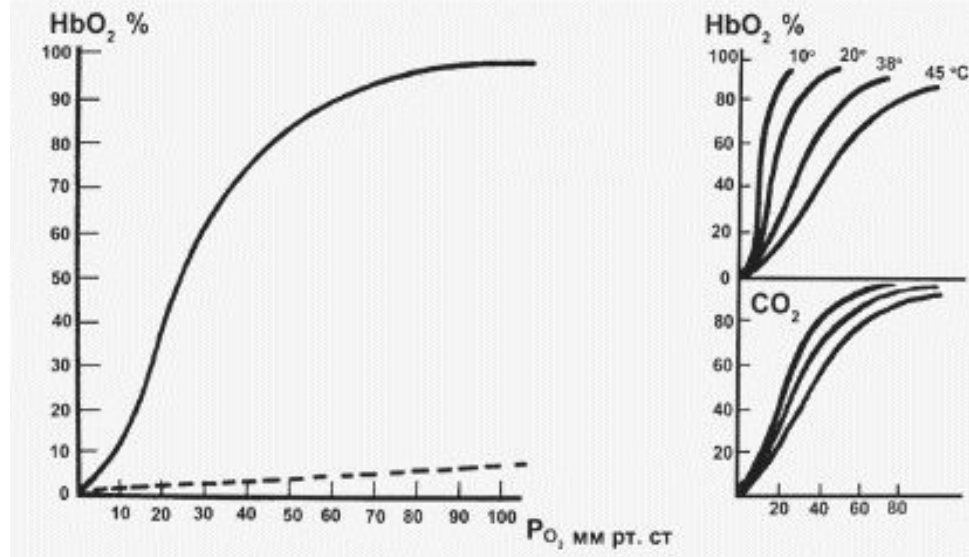
# 23. 2. Транспорт O<sub>2</sub> и CO<sub>2</sub> кровью. Газообмен между кровью и тканями.

- Связывание кислорода гемоглобином. Транспорт O<sub>2</sub> из альвеол в кровь и транспорт CO<sub>2</sub> из крови в альвеолы осуществляется с помощью диффузии. Транспорт газов осуществляется в физически растворенном и химически связанном виде. Физические процессы, т. е. растворение газа, не могут обеспечить запросы организма в O<sub>2</sub>. Подсчитано, что физически растворенный O<sub>2</sub> может поддерживать нормальное потребление O<sub>2</sub> в организме (250 мл/мин), если минутный объем кровообращения составит примерно 83 л/мин в покое. Наиболее оптимальным является механизм транспорта O<sub>2</sub> в химически связанном виде.
- В количественном отношении формы транспортируемого газа значительно различаются, так как количество растворенного физически газа невелико. Однако следует отметить, что хотя количество физически растворенных O<sub>2</sub> и CO<sub>2</sub> невелико, эта часть газов крови играет огромную роль в жизнедеятельности организма. Дело в том, что прежде чем связаться с определенными веществами крови газы должны быть доставлены к ним в физически растворенном состоянии.
- Содержание физически растворенного газа в жидкости зависит от парциального давления (или напряжения в жидкости) и коэффициента растворимости. В артериальной крови при 37 °C содержание физически растворенного кислорода составляет 0,3 мл на 100 мл крови, а углекислого газа – 2,6 мл на 100 мл крови.
- Гемоглобин (Hb) способен избирательно связывать O<sub>2</sub> и образовывать оксигемоглобин (HbO<sub>2</sub>) в зоне высокой концентрации O<sub>2</sub> в легких и освобождать молекулярный O<sub>2</sub> в области пониженного содержания O<sub>2</sub> в тканях. При этом свойства гемоглобина не изменяются и он может выполнять свою функцию на протяжении длительного времени.

- Гемоглобин переносит  $O_2$  от легких к тканям. Эта функция зависит от двух свойств гемоглобина: 1) способности изменяться от восстановленной формы, которая называется дезоксигемоглобином, до окисленной ( $Hb + O_2 \rightleftharpoons HbO_2$ ) с высокой скоростью (полупериод 0,01 с и менее) при нормальном  $PO_2$  в альвеолярном воздухе; 2) способности отдавать  $O_2$  в тканях ( $HbO_2 \rightleftharpoons Hb + O_2$ ) в зависимости от метаболических потребностей клеток организма.
- Большая часть  $O_2$  переносится в виде химического соединения с гемоглобином –  $HbO_2$ . Это видно из того, что в цельной артериальной крови в покое находится 20 мл  $O_2$  на 100 мл крови. Поскольку молекула  $Hb$  состоит из четырех субъединиц, а каждая из них связывает по одной молекуле  $O_2$ , то одна молекула кислорода связывает 4 моля  $O_2$
- Следовательно, при молекулярной массе гемоглобина в 64 500 г гемоглобина связывает 1,39 мл  $O_2$ . Фактически эта величина несколько меньше, так как часть молекул гемоглобина находится в неактивном виде и составляет 1,34–1,36 мл.
- Кривая диссоциации оксигемоглобина. Реакция, отражающая присоединение кислорода к гемоглобину подчиняется закону действующих масс. Это означает, что соотношение между  $Hb$  и  $HbO_2$  зависит от содержания физически растворенного кислорода. Отношение количества оксигемоглобина к общему количеству гемоглобина (в %) в крови называется насыщением гемоглобина кислородом
- Если гемоглобин полностью дезоксигенирован, то насыщение составляет 0%, если гемоглобин полностью насыщен кислородом, то насыщение составляет 100%.



Рис. 42. Кривая диссоциации гемоглобина.  
Справа вверху - влияние температуры на кривую диссоциации



Метаболические факторы являются основными регуляторами связывания  $O_2$  с гемоглобином в капиллярах легких, когда уровень  $O_2$ , pH и  $CO_2$  в крови повышает сродство гемоглобина к  $O_2$  по ходу легочных капилляров. В условиях тканей организма эти же факторы метаболизма понижают сродство гемоглобина к  $O_2$  и способствуют переходу оксигемоглобина в его восстановленную форму — дезоксигемоглобин. В результате  $O_2$  по концентрационному градиенту поступает из крови тканевых капилляров в ткани организма.

Графическая зависимость насыщения гемоглобина кислородом от напряжения  $O_2$  называется кривой диссоциации оксигемоглобина. Эта кривая имеет S-образную форму (Рис. 43). Такая форма имеет большой физиологический смысл. В области высокого напряжения кислорода, составляющего в артериальной крови около 95 мм рт. ст. (молодые люди в покое), насыщение составляет 97%. В этой области максимального насыщения степень насыщения мало зависит от напряжения кислорода. Поэтому насыщенность гемоглобина кислородом сохраняется на высоком уровне даже при существенных сдвигах в напряжении кислорода. Крутой наклон кривой диссоциации означает, что в области средних и малых концентраций кислорода, даже небольшие изменения в содержании кислорода приводят к существенной отдаче его. Это облегчает отдачу кислорода тканям. В состоянии покоя в области венозного конца капилляра напряжение  $O_2$  примерно равно 40 мм рт. ст., что соответствует 73% насыщению. Если в результате потребления кислорода его напряжение снизится всего на 5 мм рт. ст., то насыщение гемоглобина кислородом уменьшится на 7%. Высвобождающийся  $O_2$  может быть сразу же

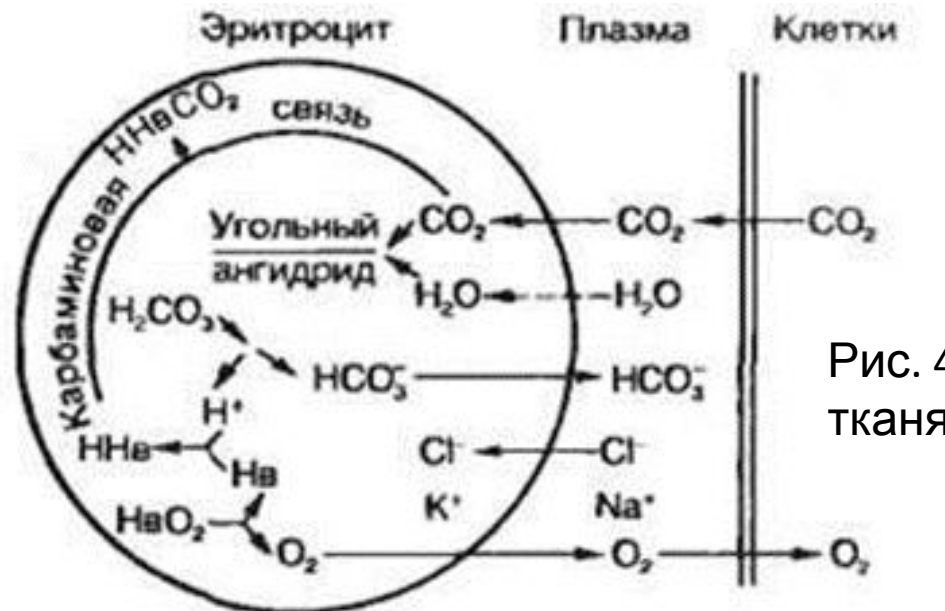
# Артерио-венозная разница по O<sub>2</sub>.

- Так как содержание кислорода в артериальной крови составляет 0,2 л на 1 л крови, а в венозной – 0,15 л, то артерио-венозная разница достигает 0,05 л O<sub>2</sub> на 1 л крови. Следовательно, в норме при прохождении крови через капилляры используется лишь 25% кислорода. Разумеется, это средняя величина. Она неодинакова в разных органах и тканях и зависит от функционального состояния организма, т.е. интенсивности метаболизма.
- Факторы, влияющие на кривую диссоциации оксигемоглобина. Кривая диссоциации обусловлена, главным образом, химическими свойствами гемоглобина. В то же время существует ряд факторов, влияющих на наклон этой кривой, но не изменяющих при этом ее S-образный характер. К таким факторам относят температуру, рН, напряжение CO<sub>2</sub> и некоторые другие.
- При понижении температуры наклон кривой возрастает, при повышении температуры наклон кривой уменьшается. У теплокровных этот эффект проявляется только при гипотермии и при лихорадочной реакции.
- При закислении среды сродство гемоглобина к O<sub>2</sub> уменьшается, так как кривая уплощается. Этот эффект носит название эффекта Бора. Величина кислотности крови тесно связана с содержанием CO<sub>2</sub>. Поэтому понятно, что при повышении напряжения CO<sub>2</sub> рН снижается и это вызывает уплощение кривой, т.е. снижение сродства гемоглобина к кислороду. Эффект Бора имеет биологический смысл, так как способствует отдаче кислорода там, где выше интенсивность метаболизма, например в работающих мышцах.

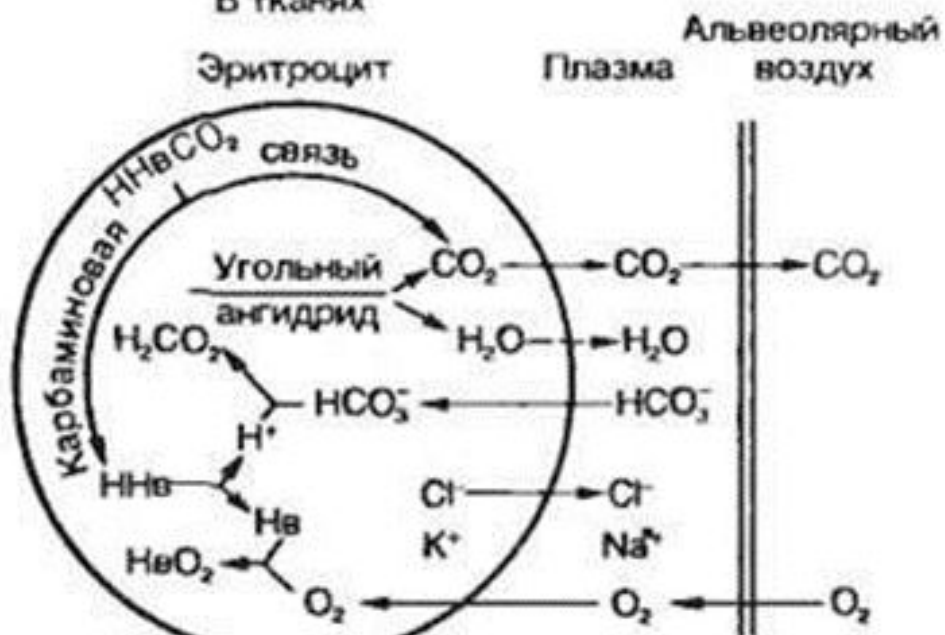
- Под кислородной емкостью крови понимают количество  $O_2$ , которое связывается кровью до полного насыщения гемоглобина. При содержании гемоглобина в крови 8,7 ммоль/л кислородная емкость крови составляет 0,19 мл  $O_2$  в 1 мл крови (температура  $0^{\circ}C$  и барометрическое давление 760 мм рт. ст., или 101,3 кПа). Величину кислородной емкости крови определяет количество гемо-глобина, 1 г которого связывает 1,36—1,34 мл  $O_2$ . Кровь человека содержит около 700—800 г гемоглобина и может связать таким образом почти 1 л  $O_2$ .
- Физически растворенного в 1 мл плазмы крови  $O_2$  очень мало (около 0,003 мл), что не может обеспечить кислородный запрос тканей. Растворимость  $O_2$  в плазме крови равна 0,225 мл/л/кПа-1. С другой стороны, известно, что при напряжении  $O_2$  в артериальной крови капилляров, равном 100 мм рт.ст. (13,3 кПа), на мембранах клеток, находящихся между капиллярами, эта величина не превышает 20 мм рт.ст. (2,7 кПа), а в митохондриях равна в среднем 0,5 мм рт. ст. (0,06 кПа).
- Обмен  $O_2$  между кровью капилляров и клетками тканей также осуществляется путем диффузии. Концентрационный градиент  $O_2$  между артериальной кровью (100 мм рт.ст., или 13,3 кПа) и тканями (около 40 мм рт.ст., или 5,3 кПа) равен в среднем 60 мм рт.ст. (8,0 кПа). Изменение градиента может быть обусловлено как содержанием  $O_2$  в артериальной крови, так и коэффициентом утилизации  $O_2$ , который составляет в среднем для организма 30—40%. Коэффициентом утилизации кислорода называется количество  $O_2$ , отданного при прохождении крови через тканевые капилляры, отнесенное к кислородной емкости крови.

# Перенос углекислого газа.

- Поступление  $\text{CO}_2$  в легких из крови в альвеолы обеспечивается из следующих источников: 1) из  $\text{CO}_2$ , растворенного в плазме крови (5—10%);
- 2) из гидрокарбонатов (80—90%);
- 3) из карбаминовых соединений эритроцитов (5—15%), которые способны диссоциировать.
- Для  $\text{CO}_2$  коэффициент растворимости в мембранах аэрогематического барьера больше, чем для  $\text{O}_2$ , и составляет в среднем  $0,231 \text{ ммоль/л-1/кПа-1}$  поэтому  $\text{CO}_2$  диффундирует быстрее, чем  $\text{O}_2$ . Это положение является верным только для диффузии молекулярного  $\text{CO}_2$ . Большая часть  $\text{CO}_2$  транспортируется в организме в связанном состоянии в виде гидрокарбонатов и карбаминовых соединений, что увеличивает время обмена  $\text{CO}_2$ , затрачиваемое на диссоциацию этих соединений.
- Эндотелий капилляров проницаем только для молекулярного  $\text{CO}_2$  как полярной молекулы ( $\text{O} - \text{C} - \text{O}$ ). Из крови в альвеолы диффундирует физически растворенный в плазме крови молекулярный  $\text{CO}_2$ . Кроме того, в альвеолы легких диффундирует  $\text{CO}_2$ , который высвобождается из карбаминовых соединений эритроцитов благодаря реакции окисления гемоглобина в капиллярах легкого, а также из гидрокарбонатов плазмы крови в результате их быстрой диссоциации с помощью фермента карбоангидразы, содержащейся в эритроцитах.
- Углекислый газ, также как и кислород транспортируется в форме физически растворенного и химически связанного газа. Физически растворено 10% газа от общего количества, 10% образует карбаминовую связь с гемоглобином, 35% транспортируется в виде бикарбонатов в эритроците, 45% – в виде бикарбонатов в плазме.



В тканях



В легких

Диффузия  $\text{CO}_2$  из тканей в кровь. Обмен  $\text{CO}_2$  между клетками тканей с кровью тканевых капилляров осуществляется с помощью следующих реакций: 1) обмена  $\text{Cl}^-$  и  $\text{HCO}_3^-$  через мембрану эритроцита; 2) образования угольной кислоты из гидрокарбонатов; 3) диссоциации угольной кислоты и гидрокарбонатов (рис. 43).

Рис. 43. Участие эритроцитов в обмене  $\text{O}_2$  и  $\text{CO}_2$  в тканях и в легких

Химические реакции связывания  $\text{CO}_2$  сложнее, чем связывание  $\text{O}_2$ . Это вызвано тем, что механизмы, ответственные за транспорт  $\text{CO}_2$ , должны одновременно обеспечивать поддержание кислотно-основного равновесия и тем самым гомеостаза организма в целом.

Углекислый газ, поступивший по градиенту напряжения из тканей в капилляры, в небольшом количестве остается в форме физического растворенного газа, остальная часть химически связывается. Прежде всего, гидратируется  $\text{CO}_2$ :  

$$\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{H}_2\text{CO}_3$$

В плазме эта реакция протекает медленно, а в эритроцитах в 10 000 раз быстрее благодаря присутствию в них фермента карбоангидразы. Затем угольная кислота, будучи слабой и нестойкой диссоциирует;  

$$\text{H}_2\text{CO}_3 \rightarrow \text{HCO}_3^- + \text{H}^+$$

- Ионы  $\text{HCO}_3^-$  – выходят в плазму, а вместо них в эритроцит поступают анионы хлора – так сохраняется электрический заряд клетки. По мере поступления  $\text{CO}_2$  образуются в эритроцитах и  $\text{H}^+$ . Однако это не приводит к сдвигу pH, так как оксигемоглобин более слабая кислота, чем угольная и может связать большее количество ионов  $\text{H}^+$ .
- В ходе газообмена  $\text{CO}_2$  между тканями и кровью содержание  $\text{HCO}_3^-$  в эритроците повышается и они начинают диффундировать в кровь. Для поддержания электронейтральности в эритроциты начнут поступать из плазмы дополнительно ионы  $\text{Cl}^-$ . Наибольшее количество бикарбонатов плазмы крови образуется при участии карбоангидразы эритроцитов.
- Углекислый газ связывается также непосредственно аминокетильными группами гемоглобина, образуя карбаминогемоглобин. При поступлении крови в капилляры легких эти реакции протекают в обратном направлении и  $\text{CO}_2$  диффундирует в альвеолы. Карбаминовый комплекс  $\text{CO}_2$  с гемоглобином образуется в результате реакции  $\text{CO}_2$  с радикалом  $\text{NH}_2$  глобина. Эта реакция протекает без участия какого-либо фермента, т. е. она не нуждается в катализе. Реакция  $\text{CO}_2$  с Hb приводит, во-первых, к высвобождению  $\text{H}^+$ ; во-вторых, в ходе образования карбаминовых комплексов снижается сродство Hb к  $\text{O}_2$ . Эффект сходен с действием низкого pH. Как известно, в тканях низкое pH потенцирует высвобождение  $\text{O}_2$  из оксигемоглобина при высокой концентрации  $\text{CO}_2$  (эффект Бора). С другой стороны, связывание  $\text{O}_2$  гемоглобином снижает сродство его аминокетильных групп к  $\text{CO}_2$  (эффект Холдена).

- Зависимость содержания  $\text{CO}_2$  в крови от его напряжения, выраженная графически, называется кривой связывания  $\text{CO}_2$ . Между кривыми для связывания  $\text{CO}_2$  и кривой диссоциации оксигемоглобина существует принципиальная разница. Она состоит в том, что для  $\text{CO}_2$ - кривая не имеет плато насыщения.
- Процесс выведения  $\text{CO}_2$  из крови в альвеолы легкого менее лимитирован, чем оксигенация крови. Это обусловлено тем, что молекулярный  $\text{CO}_2$  легче проникает через биологические мембраны, чем  $\text{O}_2$ . По этой причине он легко проникает из тканей в кровь. К тому же карбоангидраза способствует образованию гидрокарбоната. Яды, которые ограничивают транспорт  $\text{O}_2$  (такие как  $\text{CO}$ , метгемоглобинообразующие субстанции — нитриты, метиленовый синий, ферроцианиды и др.) не действуют на транспорт  $\text{CO}_2$ .
- Блокаторы карбоангидразы, например диакарб, которые используются нередко в клинической практике или для профилактики горной или высотной болезни, полностью никогда не нарушают образование молекулярного  $\text{CO}_2$ . Наконец, ткани обладают большой буферной емкостью, но не защищены от дефицита  $\text{O}_2$ .
- По этой причине нарушение транспорта  $\text{O}_2$  наступает в организме гораздо чаще и быстрее, чем нарушения газообмена  $\text{CO}_2$ . Тем не менее при некоторых заболеваниях высокое содержание  $\text{CO}_2$  и ацидоз могут быть причиной смерти.