

Водно-солевой обмен у животных, освоивших сушу

Жизнь на суше

- 1) Доступность O_2
- 2) Опасность высыхания

В широком масштабе переход на сушу совершили

- 1) Позвоночные (амниоты)
- 2) Членистоногие
(насекомые, паукообразные)

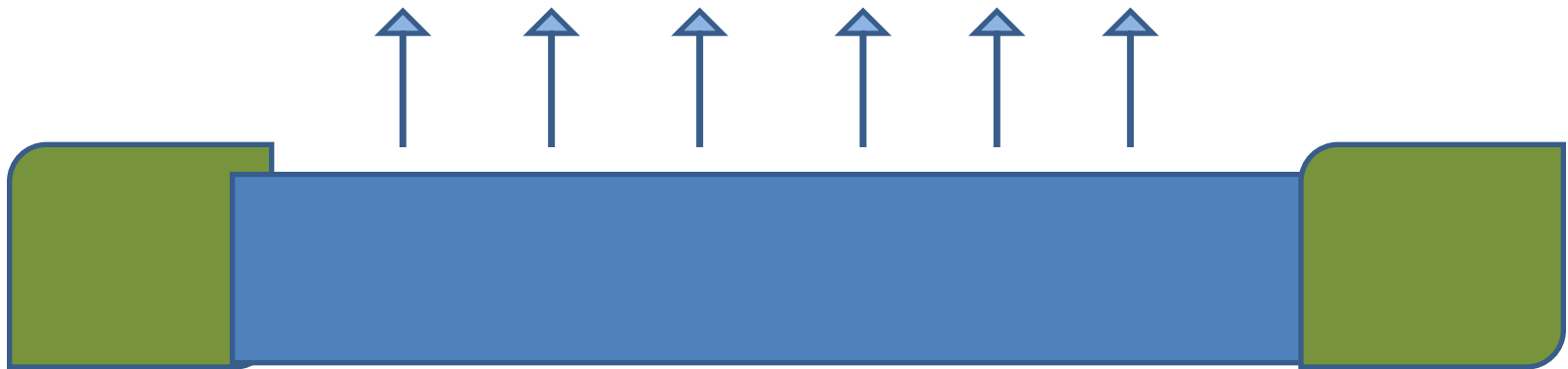
Они успешно решили проблему потери H_2O ...

Проблема потери H_2O

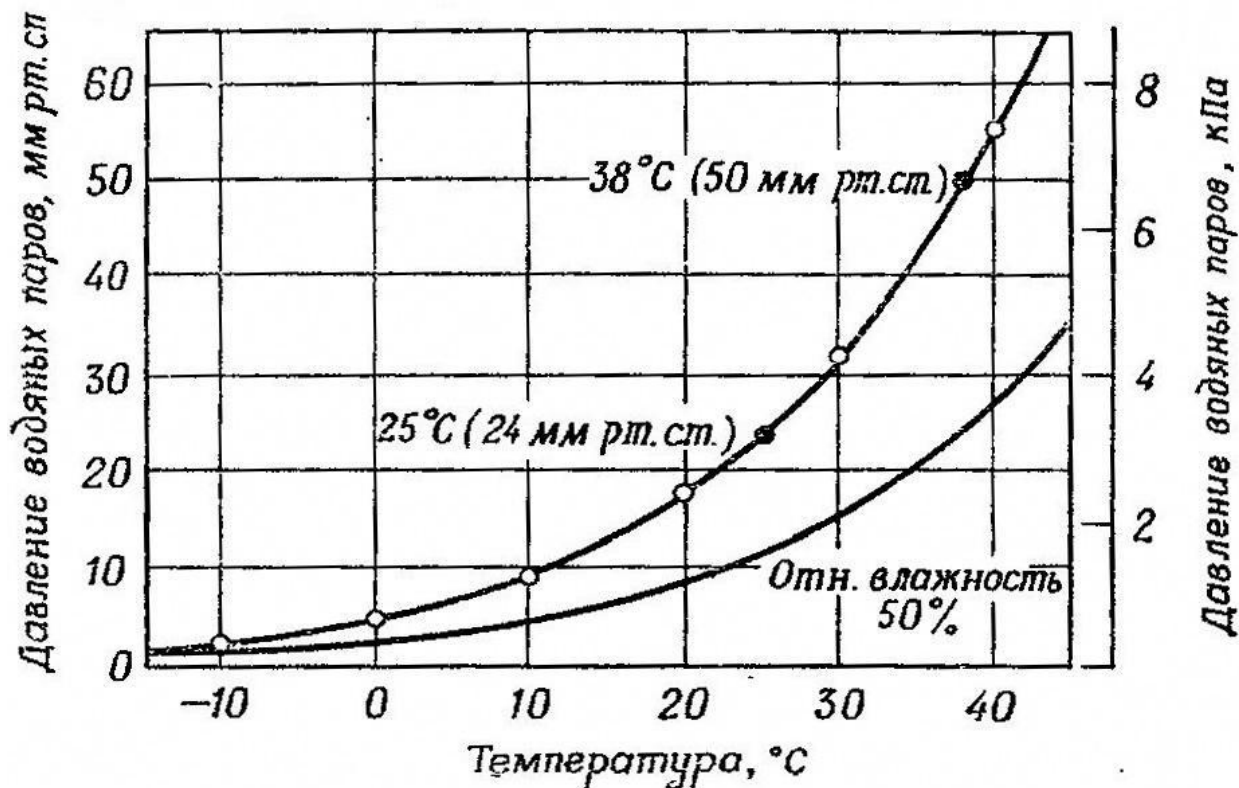
1. Физические факторы, влияющие на испарение.

Испарение с водной поверхности $>$ при $> T_a$.

В сухом воздухе испарение $>$, чем во влажном.



Давление водяных паров над свободной водной поверхностью быстро возрастает с повышением температуры (белые кружки, жирная линия). При температуре тела (38 °С) оно приблизительно в два раза больше, чем при комнатной температуре (25 °С), а при высокой температуре растет все круче.



Дефицит насыщения = $\Delta[P_{H_2O}$ над открытой водной S - P_{H_2O} в воздухе] = мера силы, обеспечивающей диффузию паров воды в воздух

Другие факторы, влияющие на скорость испарения воды:

- 1) Свободная или принудительная конвекция;
- 2) Барометрическое давление;
- 3) Размер и форма животного.

Животные с влажной и сухой



«Система, ограниченная паром» (Vapor-limited system)

С влажной поверхностью
□ интенсивное испарение
(диффузия + конвекция)

«Система, ограниченная оболочкой» (Membrane-limited system)

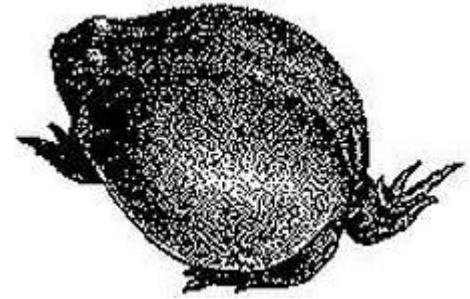
С ~ непроницаемой сухой
поверхностью □
слабое испарение
(дефицит насыщения +
конвекция не имеют
большого значения)

Дождевой червь	400
Лягушка	300
Саламандра	600
Садовая улитка, активная	870
Садовая улитка, неактивная	39
Человек (не потеющий)	48
Крыса	46
Игуана	10
Мучной червь	6
Иксодовый клещ	0.8

Испарение воды с поверхности тела различных животных при комнатной температуре. Цифры показывают порядок величины; точные значения меняются в зависимости от условий опыта. Все величины выражены в микрограммах воды, испаряющейся за 1 ч с 1 см² поверхности тела при дефиците насыщения 1 мм рт.ст. (0.13 кПа) (Schmidt-Nielsen, 1969)

ПАРАДОКС: некоторые амфибии приспособились к жизни в пустыне!

- Лягушки рода **Chiroleptes** в Австралии («австралийские жабы»). В засуху – в анабиозе в глубоких норах. Короткий влажный период – быстрое вылупление головастиков – размножение и быстрый метаморфоз до высыхания луж.



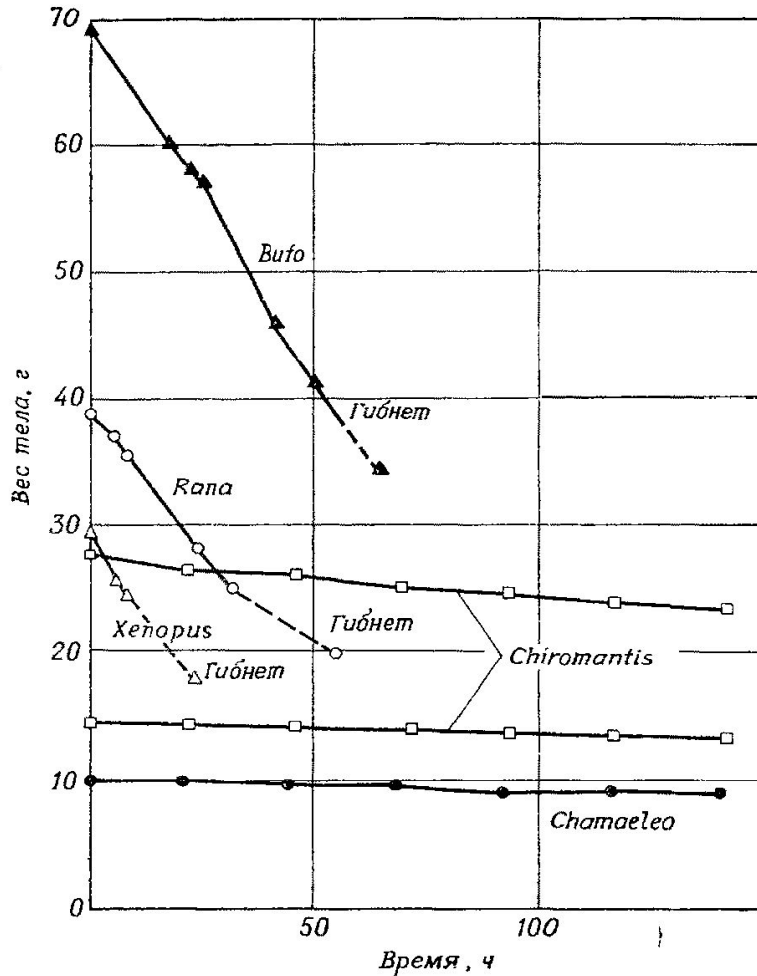
При впадении в спячку мочевой пузырь заполнен жидкой мочой (до 30% M_b) = основной запас воды в период спячки.

Аборигены утоляют жажду, откапывая этих лягушек.

Израсходование запасов жидкой мочи $\square > \%C$ жидкостей тела $\square >$ дегидратации крови и других тканей. (По физиологии спячки \sim похожи на двоякодышащих рыб, которые в сухом коконе внутри грунта могут существовать несколько лет, расходуя белки собственного тела. $\%C$ мочевины $>$ до 500 ммоль/л.

< Испарения с кожи не является путем
сбережения влаги у австралийских лягушек
[испарение с кожи у австралийских лягушек
~ = обычным. Лягушки ~~ = жабам с >
ороговевшей кожей].

- Но... а) южноафриканская лягушка р. **Chiromantis** в сухой среде теряет очень мало воды (~ = рептилиям).



У лягушки *Chiromantis* при 25°C и относительной влажности 30% испарение воды идет очень медленно - так же, как у рептилий (*Chamaeleo*). После 6 дней пребывания на воздухе потеря веса у нее лишь несколько граммов. Другие амфибии быстро теряют в весе. Жаба (*Bufo*) теряет около 40% веса и погибает через 2 дня, лягушка (*Rana*) гибнет через день, А шпорцевые лягушки *Xenopus*- меньше чем через 10 ч (Loveridge, 1970).

б) У южноамериканской квакши р.

Phyllomedusa испарение воды с кожи = 1/20 у др. видов. **Другой путь:** в коже есть железы, вырабатывающие восковидный секрет □ >>> водонепроницаемости гидрофобной кожи.

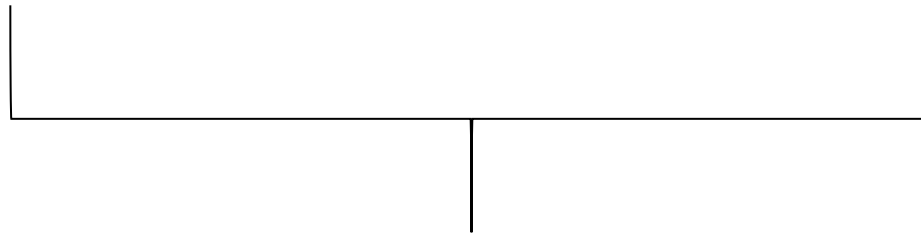


+ она выделяет **не мочевину**, как другие амфибии, а **мочевую кислоту**, как рептилии и птицы. Мочевая кислота требует меньше воды для выведения, чем мочевина.

Наземные позвоночные

Членистоногие

Амниоты



Водный баланс

Поступление воды

Потеря

ВОДЫ

- Питье
- Поглощение через S (из воды, из воздуха)
- С пищей
- Метаболическая вода**

- Испарение (с S тела, с S дыхательных органов)
- С фекалиями
- С мочой
- Другие пути (специфические выделения)

Разная выносливость к потерям воды при жизни в воде и на суше:

Млекопитающие:

до 10% потерь ухудшение состояния;

до 15-20% гибель многих.

Некоторые лягушки выдерживают до 40% потери воды. Очень немногие выживают при потерях $\geq 50\%$ воды.

Поступление и потеря воды в засушливых условиях

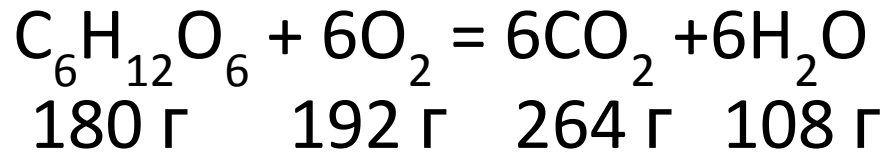
Поступление

- Питье - может не быть свободной воды;
- Поглощение через S (из воды, из воздуха) -
- С пищей - сочные плоды и листья – до 90% H_2O
- сухие семена 5-10% H_2O
- Метаболическая вода = вода окисления

Потеря

- Испарение
- С фекалиями } максимально концентрированные
- С мочой } экскреты
- Другие пути (специфические выделения)

а) окисление глюкозы



1 г глюкозы 0.60 г H₂O

а') окисление крахмала

1 г 0.56 г H₂O

б) окисление жира

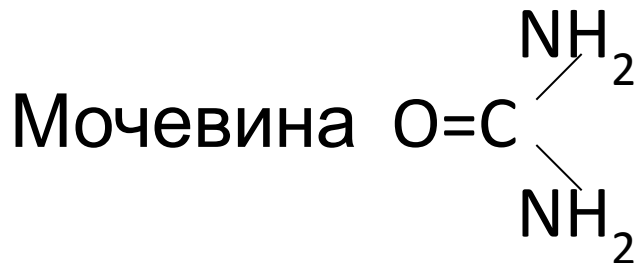
1 г 1.07 г H₂O

Но при данном уровне обмена жира окисляется в 2 раза меньше, чем углеводов
образуется в 2 раза меньше воды на единицу энергии.

в) окисление белка.

Азот белка образует экскреты, содержащие водород. Этот водород уходит и не окисляется до H_2O .

Выход метаболической воды = F (природа конечного продукта белкового обмена).



1 г белка - 0.39 г H_2O
2 атома H на 1 атом N

Мочевая кислота $C_5H_4O_3N_4$ 1 г белка - 0.50 г H_2O
1 атом H на 1 атом N

Важно для очень точных расчетов...

Количество воды, образующееся при окислении
различных
пищевых веществ (King, 1957; Schmidt-Nielsen, 1964)

Вещество	Образование воды, г H ₂ O на 1 г	Метаболическая энергия, ккал/г	Образование воды, г H ₂ O/ккал
Крахмал	0,56	4,2	0,13
Жир	1,07	9,4	0,11
Белок (при выделении мочевины)	0,39	4,3	0,09
Белок (при выделении мочевой кислоты)	0,50	4,4	0,11

Экскреция аммиака в онтогенезе наземной жабы *Bufo bufo* и водной шпорцевой лягушки *Xenopus laevis*, % от общего азота

стадия развития	<i>Bufo</i>	<i>Xenopus</i>
Задние конечности не видны	—	85
Задние конечности развиты на 3/4	80	—
Задние конечности функционируют	85	83
Задние конечности свободны. Хвостатая личинка	50	81
Хвост редуцируется	36	—
Хвост редуцирован	20	77
Взрослое животное	15	81



Рептилии, 4 отряда

Крокодилы Змеи Ящерицы Черепахи

местообитания

(вода)

(...+ сухие) (...+ сухие)

(...+ сухие)

Кожа сухая, чешуйчатая, ~ непроницаемая для H_2O .

Но... испарение с кожи у рептилий из аридной среды $<$, чем у водных, а у последних \lll , чем у амфибий.



Испарение воды с поверхности тела рептилий при 23-25° С.
 Все данные выражены в микрограммах воды на 1 см²
 поверхности тела при дефиците насыщения в 1 мм рт.ст.
 (Schmidt-Nielsen, 1969).

Кайман (*Caiman*)

65

Уж (*Natrix*)

41

Черепаша *Pseudemys*

24

Черепаша *Terrapene*

11

Игуана (*Iguana*)

10

Змея *Pituophis*

9

Ящерица *Sauromalus*

3

Пустынная черепаха (*Gopherus*)

3

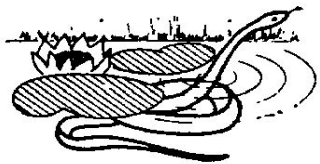


?? У рептилий с влажных поверхностей дыхательных путей испаряется > воды, чем с кожи??

Это не так...



Кожа	Д. п.
88%	12%



Уж (2,9)

Кожа	Д. п.
64%	36%



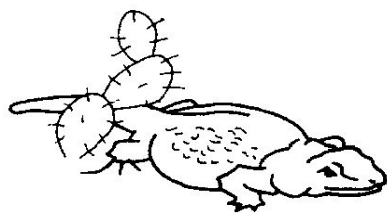
Гофриная змея (0,9)

Кожа	Д. п.
72%	28%



Игуана (0,8)

Кожа	Д. п.
66%	34%



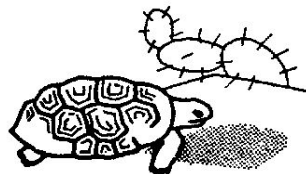
Sauromalus (0,3)

Кожа	Д. п.
76%	24%



Коробчатая черепаха (0,9)

Кожа	Д. п.
76%	24%



Пустынная черепаха (0,2)

У рептилий испарение с сухой кожи превышает потерю влаги с поверхности дыхательных путей и составляет от 66 до 88% всего испарения. В скобках указана суточная величина общего испарения (с кожи и из дыхательных путей) в граммах воды на 100 г веса тела. Она зависит от местообитания и у ужа в 10 раз превышает испарение у пустынной черепахи. Все наблюдения проведены в сухом воздухе при 23°C. Д.п. – дыхательные пути (Schmidt-Nielsen, 1969).

Чем суше постоянная среда обитания, тем более приспособлено животное к экономии влаги:
у пустынной гремучей змеи испарение с кожи
+д.п. = 0.5% M_b . Может прожить без воды 2-3
месяца, а в норе, где выше влажность, – еще
дольше.

Рептилии:

Многие выводят мочевую кислоту.

Потери воды с мочой зависят от конечного продукта белкового обмена. Для выведения мочевой кислоты требуется меньше воды, чем для выведения мочевины



Соотношение основных форм экскреции азота у разных видов черепах, % от общего азота (по V.Moyle, 1949).



Вид	Условия обитания	Аммиак	Мочевина	Мочевая кислота
<i>Kinocternon subrubrum</i>	Почти полностью водные	24,0	22,9	0,7
<i>Pelusios derbianus</i>	То же	18,5	24,4	4,5
<i>Emys orbicularis</i>	Полуводные, кормятся на суше, в болотах	14,4	47,1	2,5
<i>Kinixys erosa</i>	Влажные места; изредка встречаются в воде	6,1	61,0	4,2
<i>K. youngii</i>	Более сухие места	6,0	44,0	5,5
<i>Testudo denticulata</i>	Наземные влажные болотистые места	6,0	29,1	6,7
<i>T.graeca</i>	Очень сухие, почти пустынные места	4,1	22,3	51,9
<i>T.elegans</i>	То же	6,2	8,5	56,1



Птицы и
млекопитающие

Многие птицы и млекопитающие используют воду для активной испарительной теплоотдачи (полипноэ, пот). Сложно учесть эти потери среди других потерь воды.

Но... грызуны удобны для изучения H_2O баланса, так как у них

- нет полипноэ.
- мало кожных желез (они не играют существенной роли в потере H_2O).

Можно изучать неизбежные потери H_2O (испарение + экскреты) без учета затрат на TR

Водный баланс кенгуровой крысы в пустыне Сев. Америки



Сухая пища (семена и растительные материалы).
Способны ничего не пить неопределенно долго.

В теле 66% воды (= др. млекопитающим) = const.,
если несколько месяцев кормить сухим ячменем.

□ Вес = const. или увеличивается!

Почки способны концентрировать мочу гораздо сильнее,
чем почки млекопитающих, не живущих в пустыне.

Table 3: Urine concentrations and urine/plasma ratios in mammal species from different habitats. For land animals, the values are generally maximal, measured from dehydrated individuals (adapted from Willmer, 2000).

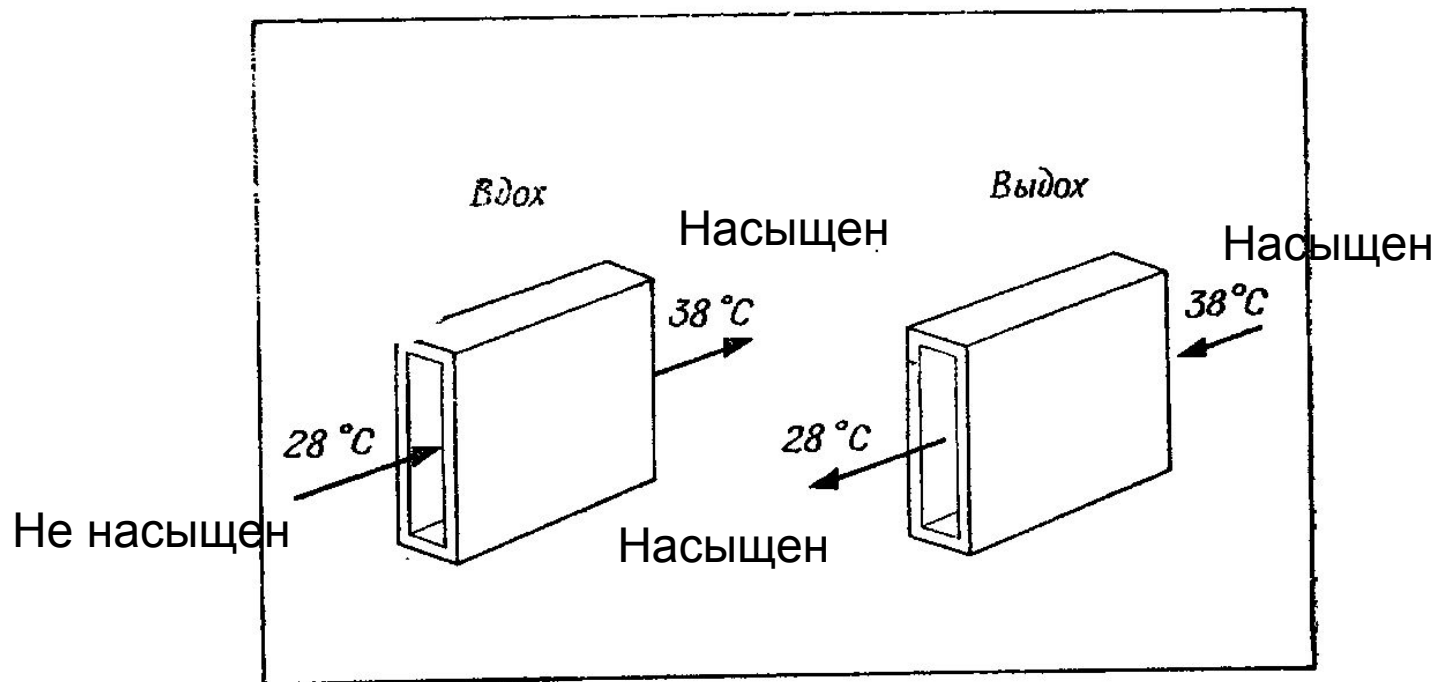
Mammal	U/P ratio
Small mammals	
rat	9
domestic cat	10
kangaroo rat	16
Large mammals	
beaver	1.7
human	4–5
porpoise	5
eland	6
camel	8

Из проекта The Open University “Animals at the extremes:...”

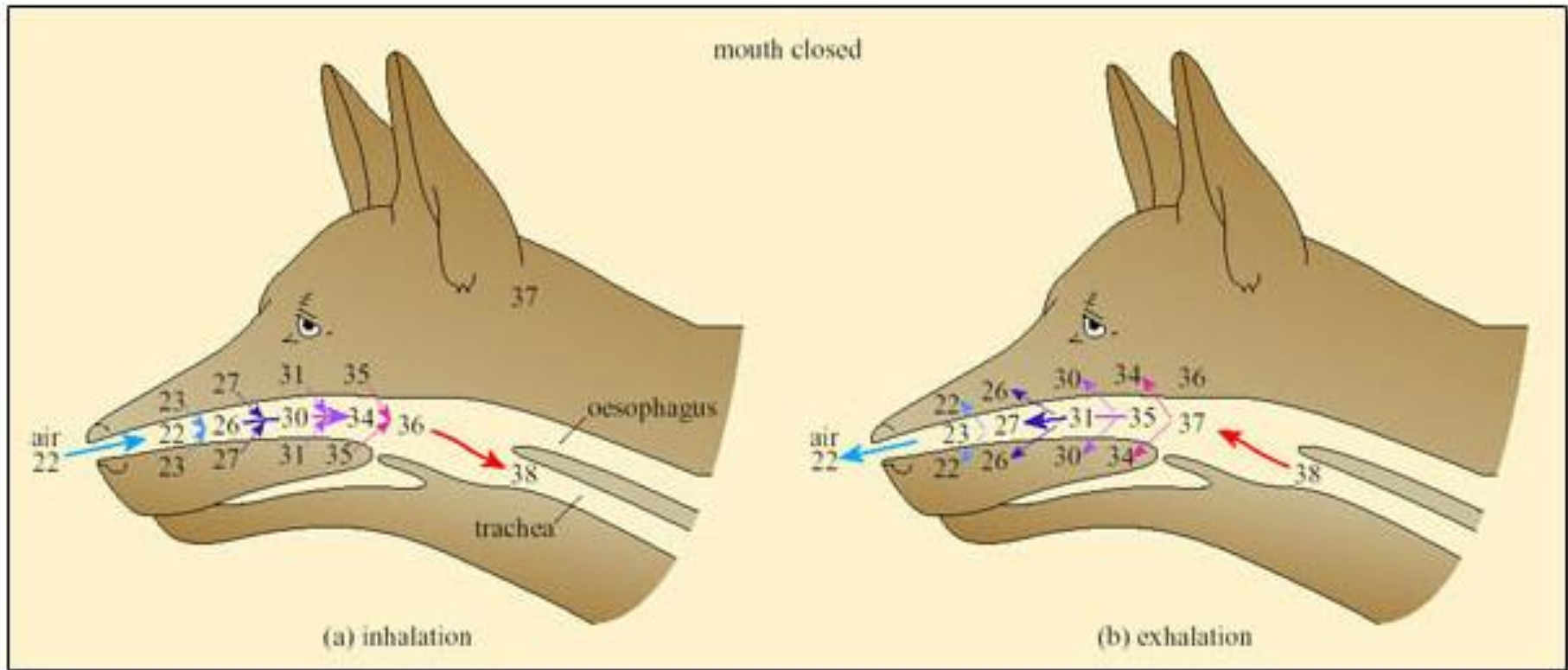
Общий водный баланс кенгуровой крысы за время, в течение которого животное потребляет 100 г ячменя (~ месяц)

Поступление воды	мл	Потеря воды	мл
Метаболическая вода	54,0	Моча	13,5
Вода, полученная извне	6,0	Кал	2,6
		Испарение	43,9
Общий приход воды	60,0	Общая потеря воды	60,0

$M_b = 35$ г; $T_a = 25^\circ\text{C}$; относительная влажность 20% (Schmidt-Nielsen, 1964). 6 г воды в 100 г ячменя. Кол-во метабол. H_2O рассчитано из ур-й окисления крахмала, белка и жира.

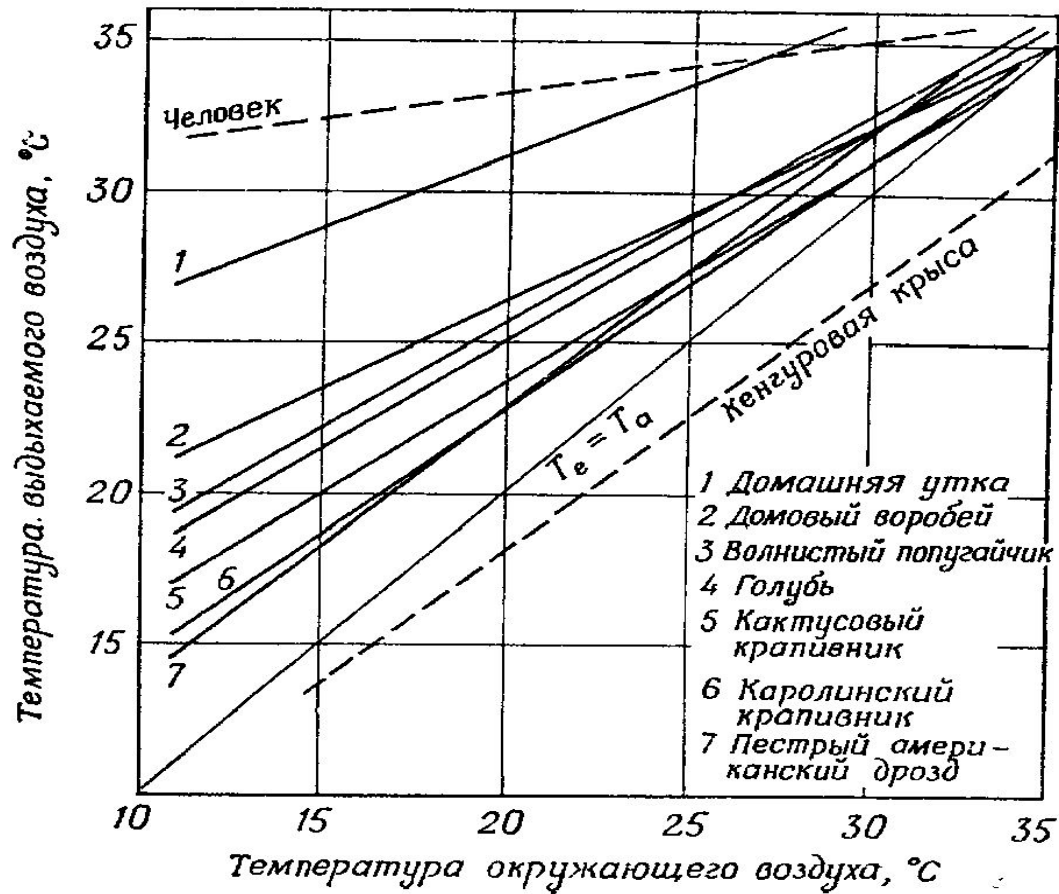


Модель теплообмена в носовых ходах (Schmidt-Nielsen, 1972). Окружающий воздух **не насыщен** влагой, температура его 28°C, температура тела 38°C. Проходя по носовым ходам (*слева*), вдыхаемый воздух согревается и поглощает водяные пары; в легкие он попадает уже **насыщенным** влагой и нагретым до 38°C. При выдохе (*справа*) воздух течет вдоль прохладных стенок и отдает тепло, а водяные пары конденсируются. К моменту завершения теплового и водного обмена температура выдыхаемого воздуха снижается до 28°C и он остается **насыщенным**.



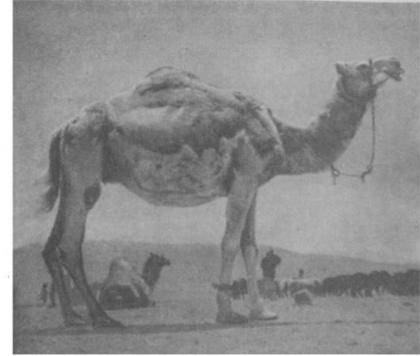
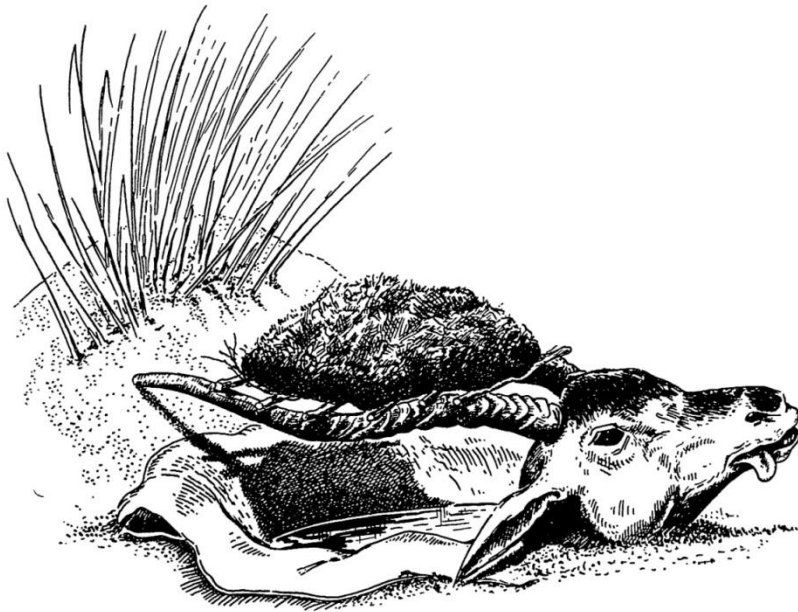
From Taylor (1977)

Taylor, C. (1977) Exercise and environmental heat loads. *International Review of Physiology: Environmental Physiology II*, 15. University Park Press



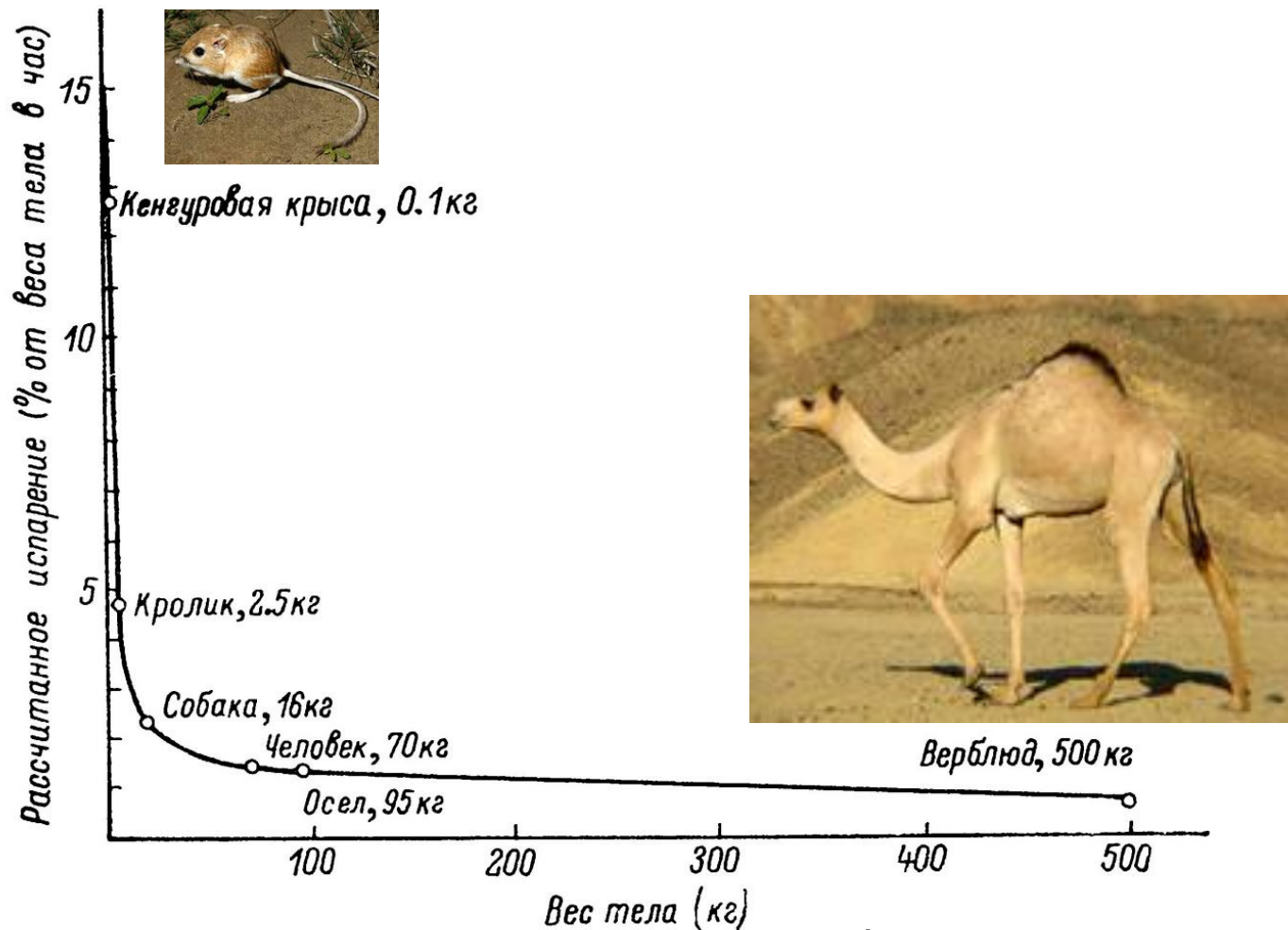
Температура выдыхаемого воздуха у семи видов птиц, измеренная в сухом воздухе (Schmidt-Nielsen et al., 1970). Температура тела птиц была между 40 и 42°C. Две из них, **кактусовый крапивник (5)** и **волнистый попугайчик (3)**, живут в пустыне, но по степени охлаждения воздуха (и, следовательно, по возмещению воды) не отличаются от птиц, обитающих в других местностях. Менее сильное охлаждение выдыхаемого воздуха отмечено у утки.

Еще о приспособлениях млекопитающих в пустыне...

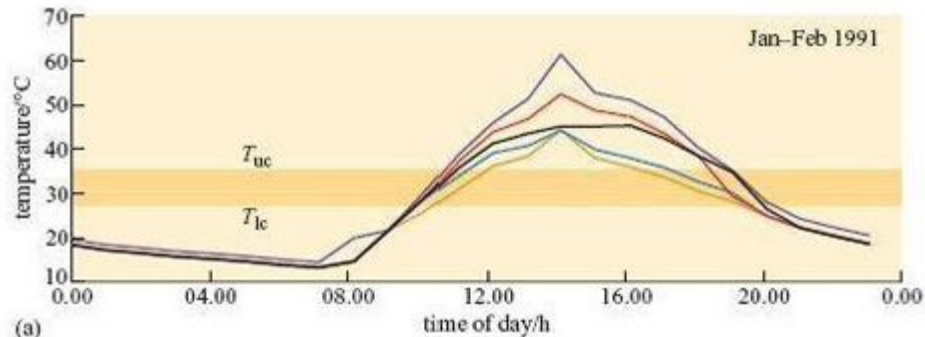


ВЕРБЛЮД (*CAMELUS DROMEDARIUS*)

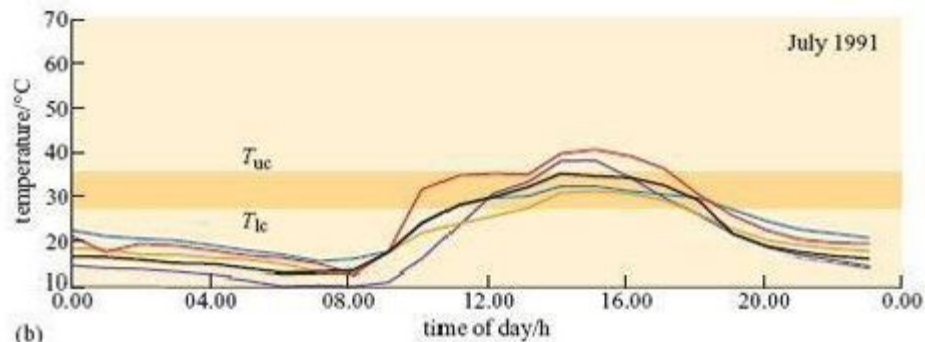
На нижней поверхности тела животного видны участки, покрытые длинной зимней шерстью, в то время как на верхних частях тела заметны следы стрижки и большая часть шерсти острижена. Второй верблюд, который виден между передними и задними ногами первого, демонстрирует, как, поджав под себя ноги, он уменьшает экспонируемую площадь поверхности. Фото д-ра Б. Ротенберга.



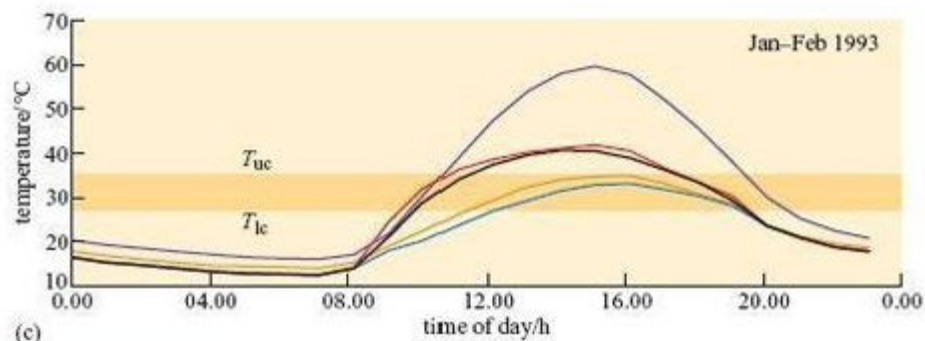
Расчитанная величина испарения, необходимого для поддержания постоянной температуры тела в жаркой пустыне у млекопитающих с различными величинами тела. Кривая расчитана из допущения, что тепловая нагрузка пропорциональна поверхности тела. Видно быстрое повышение теоретической «стоимости» терморегуляции у мелких млекопитающих.



(a)



(b)



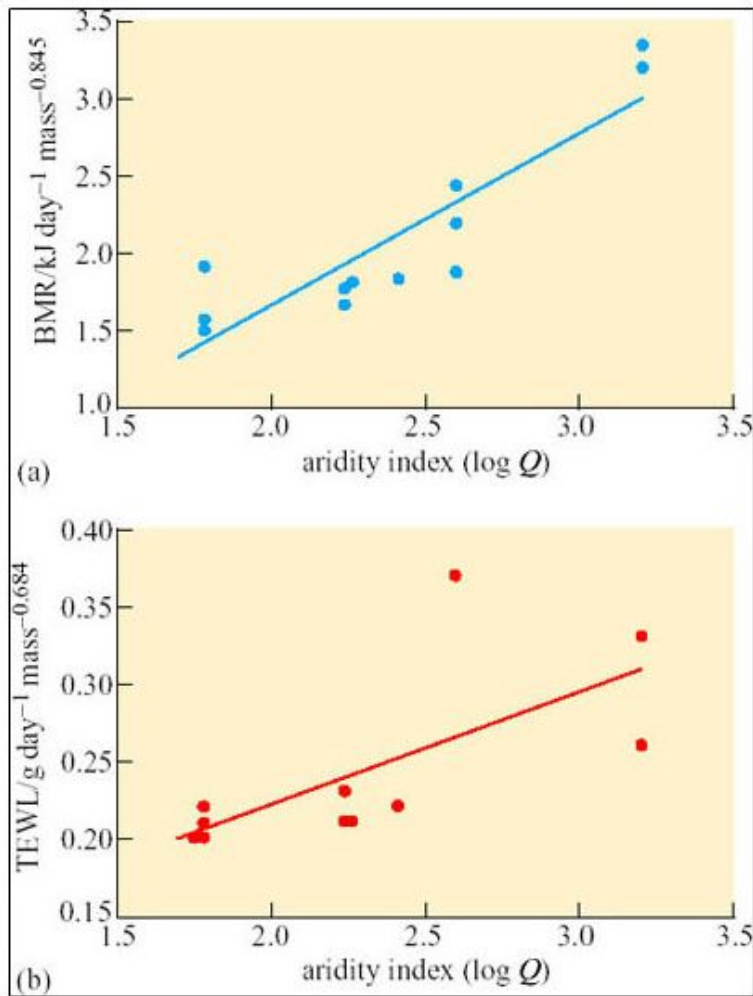
(c)

- T_e top of dune
- T_e base of dune
- T_e shade
- T_a

The dune lark (*Mirafra erythroclamys*)



(пустыня в Намибии)



Tieleman, I. et al. adaptation of metabolism and evaporative water loss ..., *Proceedings of the Royal Society of London*, 270. The Royal Society
 Tieleman, I. et al. adaptation of metabolism and evaporative water loss ..., *Proceedings of the Royal Society of London*, 270. The Royal Society

Из проекта The Open University “Animals at the extremes:...”

Figure 46: Mass-adjusted (a) BMR and (b) TEWL of 12 species of lark as a function of environmental aridity expressed as the aridity index, $\log Q$. Each point represents the mean value for each species.

Table 5: Mean values \pm SD for BMR and TEWL measured in two groups of hoopoe larks acclimated at 15°C and 36°C (data compiled from Williams and Tieleman, 2000).

T_a for acclimation	Body mass pre-acclimation/g	Body mass post-acclimation/g	BMR/kJ day ⁻¹	BMR/kJ day ⁻¹ g ^{-1*}	TEWL at 35° C/g H ₂ O day ⁻¹	TEWL at 25° C/g H ₂ O day ⁻¹
15°C	41.3 \pm 7.0	44.1 \pm 6.5	46.8 \pm 6.9	1.06	3.55 \pm 0.60	3.11 \pm 0.4
36°C	37.2 \pm 4.7	36.6 \pm 3.6	32.9 \pm 6.3	0.89	2.23 \pm 0.28	2.17 \pm 0.7
<i>P</i> for difference between means	> 0.25	< 0.04	< 0.03	< 0.05	< 0.003	< 0.008

Из проекта The Open University “Animals at the extremes:...”

Большой удодовый жаворонок *Alaemon alaudipes* обитает в пустынях на Аравийском полуострове, в Сирии, Афганистане, Пакистане и Индии.

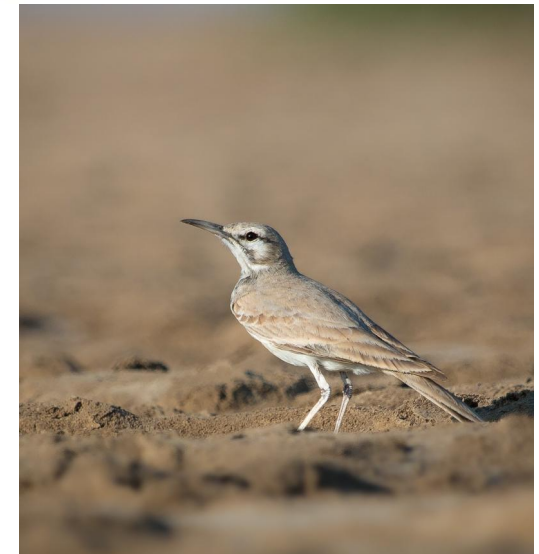


Table 8: Peromyscus species studied and their natural habitats (Mueller and Diamond, 2001)

Species	Body mass/g	Ancestral site	Habitat type	NPP/g C m ⁻² yr ⁻¹
<i>P. eremicus</i>	22.2 ± 2.8*	Nr Tucson Arizona	Sonoran desert	48
<i>P. melanophrys</i>	45.0 ± 6.3	Zacatecas in Mexico	<i>Yucca</i> /agave desert	67
<i>P. californicus</i>	43.5 ± 4.5	Santa Monica Mts, CA	Chaparral/coastal sage scrub	340
<i>P. maniculatus</i>	19.0 ± 1.4	Nr Ann Arbor, MI	Deciduous woodland and meadow	600
<i>P. leucopus</i>	19.1 ± 3.5	Nr Linville, NC	Deciduous/coniferous forest	604

Из проекта The Open University “Animals at the extremes:...”

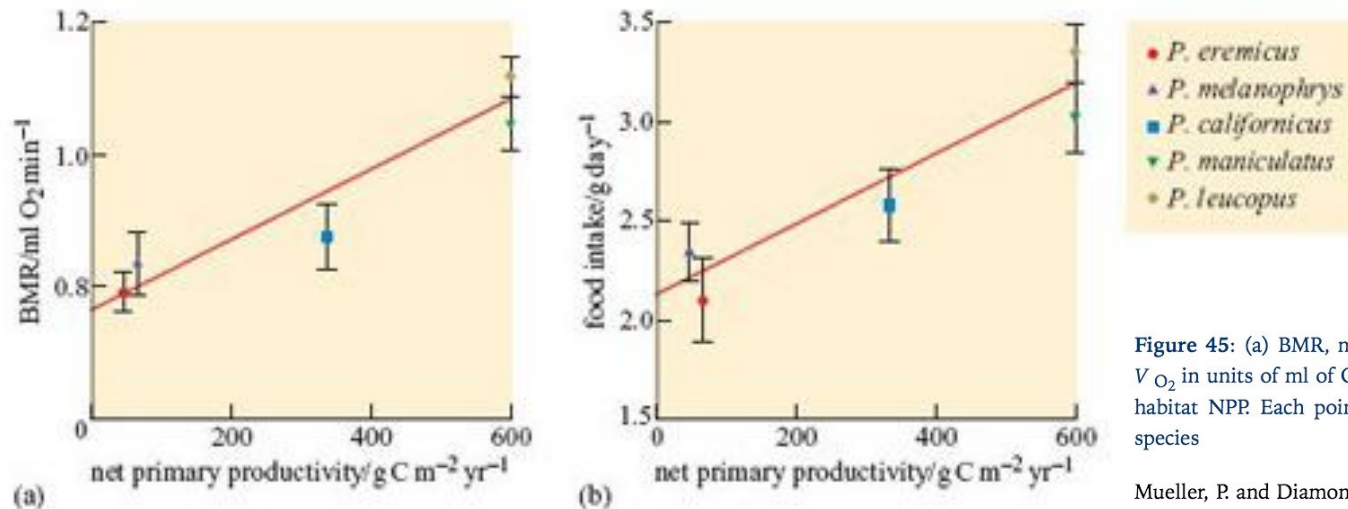
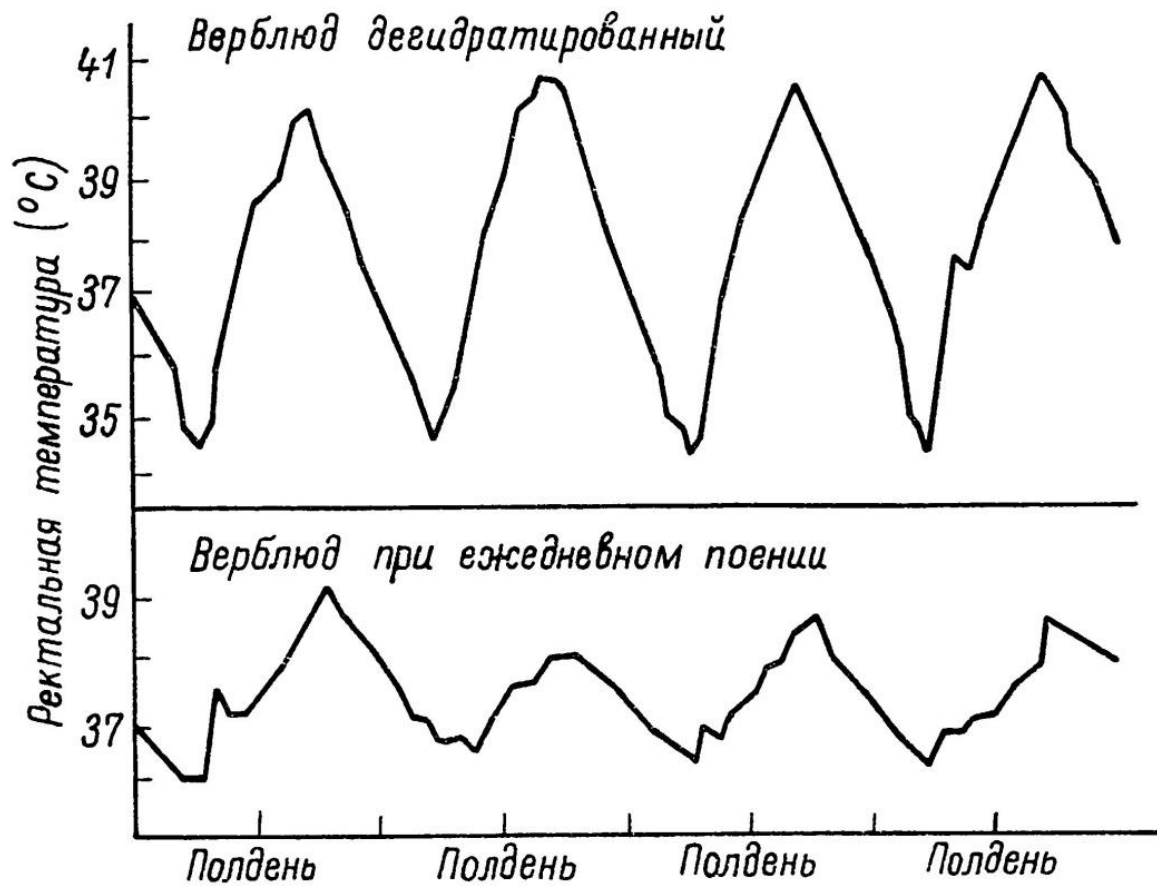


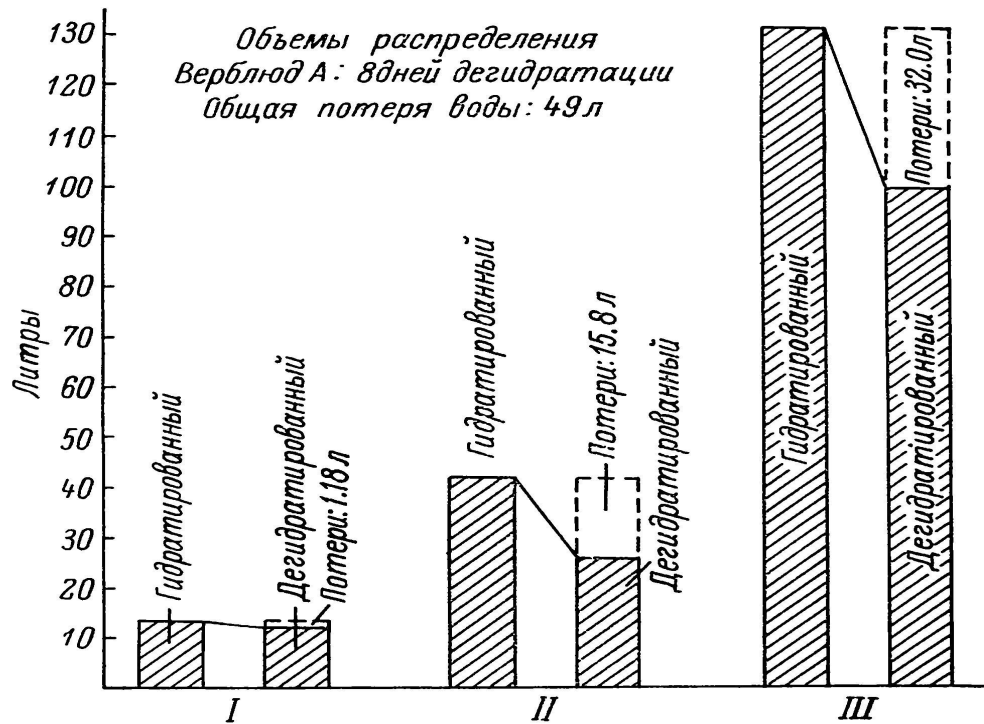
Figure 45: (a) BMR, measured as oxygen consumption (body-mass adjusted V_{O_2} in units of ml of O₂ min⁻¹) of five species of *Peromyscus* as a function of habitat NPP. Each point related to mean values (± SE) of 10–15 mice per species

Mueller, P. and Diamond, J. (2001) Metabolic rate and environmental productivity: well provisioned animals evolved to run and isle fast. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 98 (22) National Academy of Sciences Mueller, P.



У лишенного воды верблюда суточные колебания ректальной температуры могут достигать 5-6°C. Если его поить ежедневно, эти колебания будут много меньше. Из: Шмидт-Нильсен (301).

Верблюд весом в 500 кг за счет ослабл.гомойотермии экономит до 5 литра пота в день. Такой верблюд в состоянии покоя на солнце может терять до 10 л воды в день за счет пота, испарения с дых.путей и экскретов.



У дегидратированного верблюда, который потерял 49 л воды (32%), из межклеточной жидкости убыло значительно больше воды, чем из плазмы крови (I – плазма, II – интерстициальная жидкость, III – внутриклеточная жидкость)

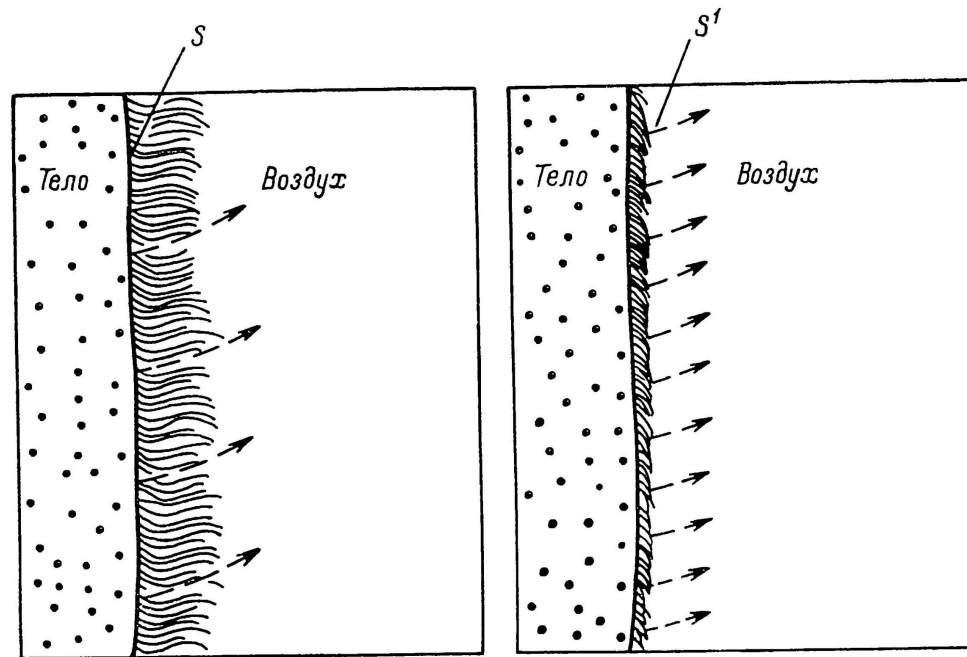
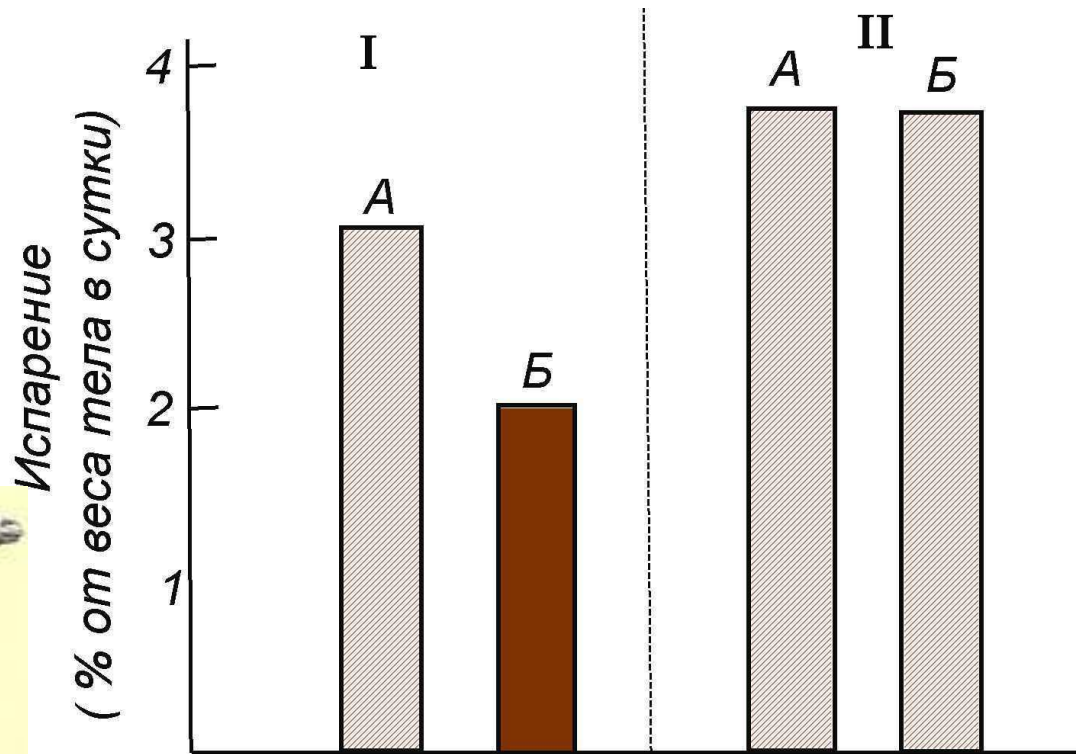


Рис. 10. Упрощенные диаграммы температурных градиентов кожа—поверхность меха у верблюда. Они показывают значение испарения в условиях, когда пот не смачивает шерсть. *Прерывистые стрелки* — испарение. *Слева*: если вода испаряется с поверхности кожи (S), последняя становится наиболее охлажденной частью системы; изолирующий сухой мех располагается между прохладной поверхностью кожи и горячим воздухом, и в результате приток тепла из окружающей среды снижается. *Справа*: если мех промокает и испарение происходит с его увлажненной поверхности (S^1), поверхность испарения соприкасается непосредственно с нагретым воздухом; кроме того, поток тепла от тела встречает теперь препятствие в виде слоя меха — значит, для поддержания необходимого уровня теплоотдачи приходится тратить значительно больше воды.



I. Остриженный верблюд (A) испаряет летом на 50% больше воды, чем покрытый шерстью (Б)

II. Второй верблюд был позднее острижен и его испарение увеличилось до уровня первого, остриженного ранее. Рост уровня испарения в II связан с повышением внешней температуры.



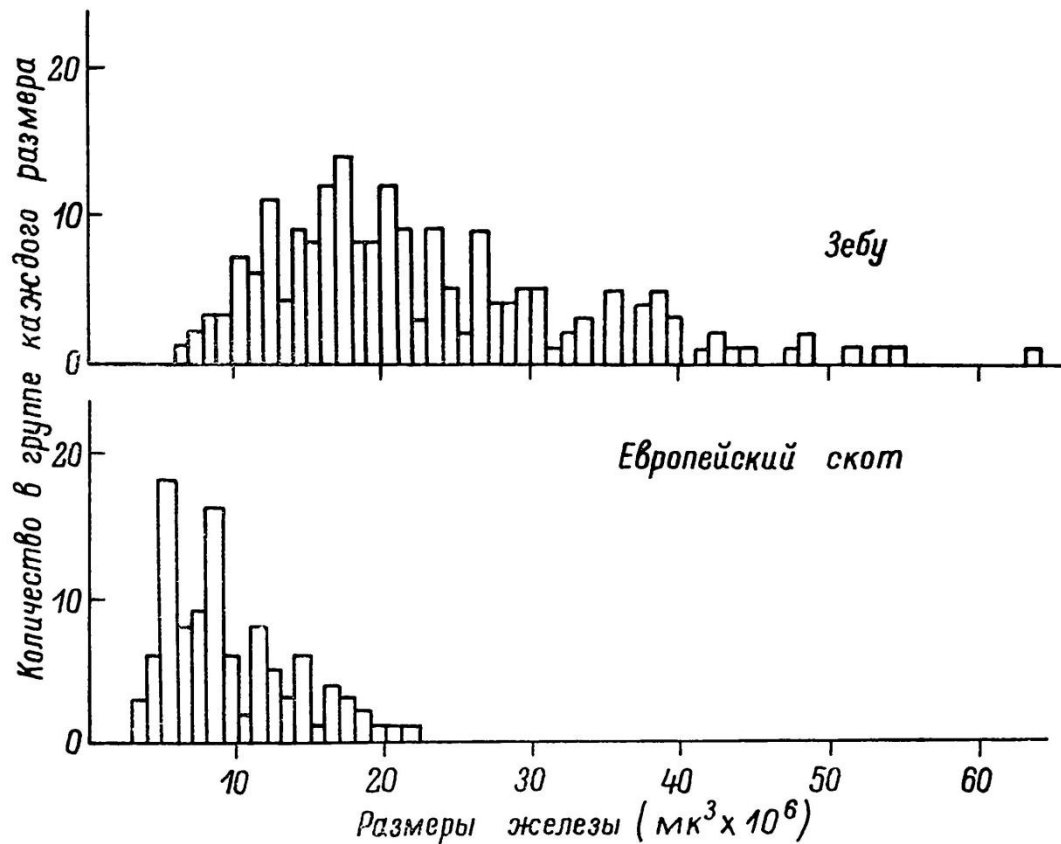
Т а б л и ц а 4

Образование воды и рассчитанная величина легочного испарения в сухом воздухе при уровне обмена 10 000 ккал.

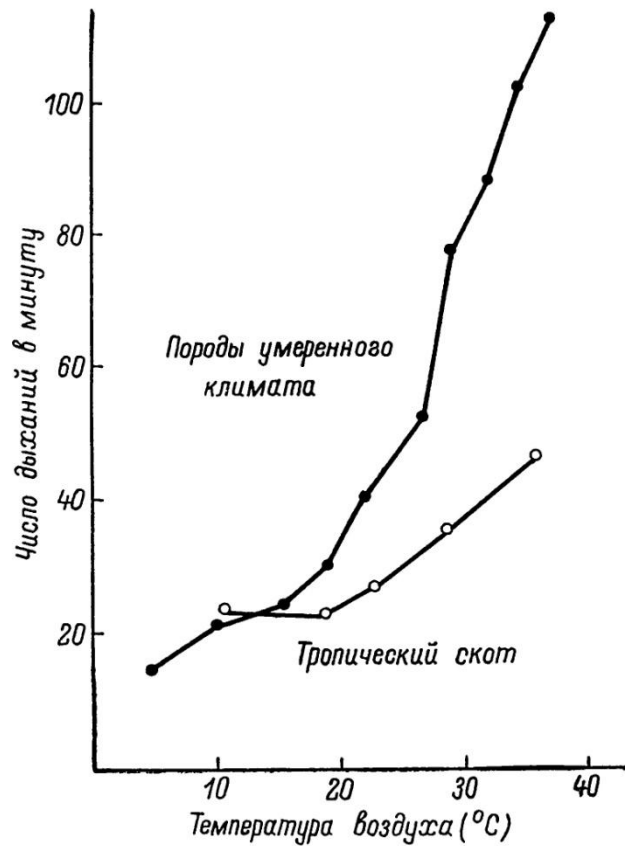
Подвергается ли окислению жир или крахмал — испарение в легких превышает количество образуемой воды. Чистая водопотеря несколько выше при метаболизации жира

	Используй- ванное вещество, кг	Окислитель- ная вода, кг	O ₂ , потраченный на окисление, л	Приблизитель- ное испарение в легких, кг
Жир . . .	1.06	1.13	2130	1.8
Крахмал .	2.39	1.33	1980	1.7

и в тропиках...



Потовые железы у индийского зебувидного скота много крупнее, чем у европейских пород. Общее количество потовых желез на единицу площади также несколько больше (Из: Ней и Хеймен (234))



Частота дыхания при высокой внешней температуре значительно меньше у тепловыносливых тропических пород, чем у пород умеренного климата.
из Финдли (124)

Морские позвоночные, дышащие воздухом

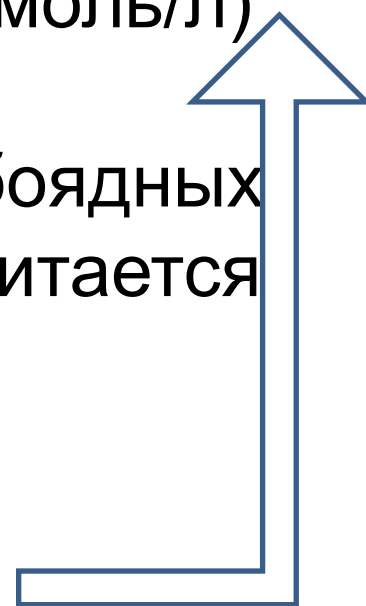
В отличие от рыб избегают многих осмотических проблем, так как дышат через легкие воздухом, а не проницаемыми для воды жабрами.

Но они ...

1) Вынуждены пить морскую воду (1000 мосмоль/л)

2) Потребляют много соли с пищей. У рыбообразных гораздо меньше проблем, чем у тех, кто питается б/п и растениями. **Почему?**

Но... все должны выделять мочевину или мочевую кислоту и терять при этом воду.



Пьют м. воду □

> %С солей в жидкостях тела

и они должны выводиться в %С \geq %С солей в морской воде (или в V воды $<$ V выпитой воды).

Иначе, нет прибыли воды в организме и произойдет его ОБЕЗВОЖИВАНИЕ.

- Почки **рептилий** не могут выводить мочу в %С $>$ %С в жидкостях тела.

- У **птиц** %С мочи $\leq 2 \times$ %С крови.

%С крови птиц = 300-400 мосмоль/л

$2 \times$ %С крови \leq 800 мосмоль/л ($<$ 1000 мосмоль/л)



Другие пути решения проблемы обезвоживания



Выведение соли **солевыми железами**

Рептилии – 3 отряда (ящерицы, змеи, черепахи) имеют представителей в море.

Солевые железы расположены на голове. Секрет содержит Na^+ Cl^- в %С>>, чем в м. воде. Железы работают не постоянно, а в ответ на солевую нагрузку.



У морской игуаны (питается морскими водорослями) секрет изливается в переднюю часть носовой полости, имеющей гребень, предотвращающий стекание секрета в глотку. Иногда игуана делает резкий выдох, разбрызгивая секрет через ноздри.

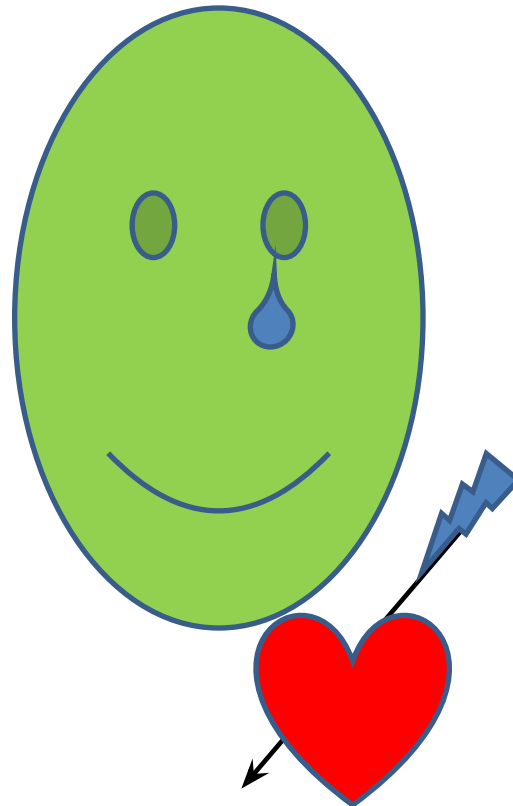
У растительноядных и хищных морских черепах железы расположены в орбитах глаз, открываясь протоком в заднем углу орбиты.

У морских змей железы открываются в ротовую полость.



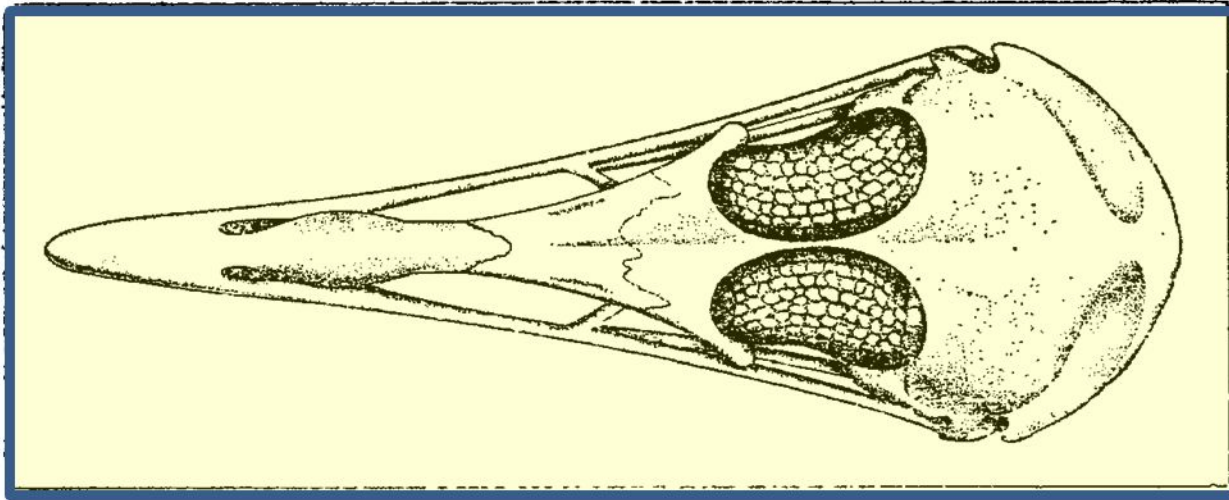
Кстати...

Слезы человека изоосмотичны по отношению к плазме крови и не играют роль в выведении солей



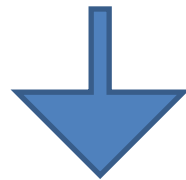
Солевые железы морских птиц

У всех морских птиц есть парные солевые железы. Расположены во впадине у орбиты каждого глаза. Открываются протоком в носовую полость (см. рис. черепа чайки по Schmidt-Nielsen, 1963)



Такие железы, но небольшого размера, есть и у многих наземных видов.

- Как и у рептилий, солевые железы птиц работают в ответ на солевую нагрузку. В остальное время они бездействуют – в отличие от почки, выделяющей мочу непрерывно.
- Состав секрета – ионы Na^+ Cl^- (+ следы не электролитов) в постоянной %С – в отличие от почки, когда %С мочи сильно варьирует.
- МВ отличия в %С секрета, связанные с экологией видов



Концентрация натрия в носовых выделениях различных птиц. Концентрация хлора в каждой пробе почти равна концентрации натрия; другие ионы содержатся лишь в небольших количествах (Schmidt-Nielsen, 1960).

КОРМ	Вид	Концентрация натрия, ммоль/л
рыба	Кряква	400-600
	Баклан	500-600
	Американский черный водорез	550-700
рыба +б/п	Пеликан бурый	600-750
	Чайка серебристая	600-800
	Клуша	700-900
	Пингвин Гумбольдта	725-850
планктон	Кайра	750-850
	Альбатрос черноногий	800-900
	Качурка северная	900-1100

Поразительная способность выделять соль:

- В опыте клуша выпивала м.воду до $1/10$ от M_b (= 7 л для человека) и выводила весь избыток соли за 3 часа;
- Через железу выводится Na^+ в 10 раз $>$, чем через клоаку;
- 1 г железы выводит 0.6 мл жидкости, а 1 г почки человека выделит $1/20$ этого количества при максимальном диурезе; + почка при максимальном диурезе, выделяя самую концентрированную мочу (но в 2 раза $<$ %С, чем у сол. железы) снижает скорость выделения до 1%.



Солевая железа морских птиц – одна из самых эффективных систем ионного транспорта

Выделения из носа и клоаки у клуши в течение 175 мин после введения в желудок морской воды в количестве, составляющем почти одну десятую веса ее тела (Schmidt-Nielsen, 1960).

Время, мин	Выделения из носа			Выделения из клоаки		
	Объем, мл	Концентрация натрия, ммоль/л	Количество натрия, ммоль	Объем, мл	Концентрация натрия, ммоль/л	Количество натрия, ммоль
15	2,2	798	1,7	5,8	38	0,28
40	10,9	756	8,2	14,6	71	1,04
70	14,2	780	11,1	25,0	80	2,00
100	16,1	776	12,5	12,5	61	0,76
130	6,8	799	5,4	6,2	33	0,21
160	4,1	800	3,3	7,3	10	0,07
175	2,0	780	1,5	3,8	12	0,05
Всего	56,3		43,7	75,2		4,41

Поразительная способность выделять соль:

- В опыте клуша выпивала м.воду до $1/10$ от M_b (= 7 л для человека) и выводила весь избыток соли за 3 часа;
- Через железу выводится Na^+ в 10 раз $>$, чем через клоаку;
- 1 г железы выводит 0.6 мл жидкости/мин, а 1 г почки человека выделит $1/20$ этого количества при максимальном диурезе; почка при максимальном диурезе, выделяя самую концентрированную мочу (но в 2 раза $<$ $\%C$, чем у сол. железы) снижает скорость выделения до 1%.



Солевая железа морских птиц – одна из самых эффективных систем ионного транспорта

Секреция жидкости солевой железой серебристой чайки
и почками человека
при максимальном водном диурезе

Скорость секреции	Солевая железа	Почки человека
На 1 кг веса тела (мл/мин)	0,5	0,24
На 1 г веса железы (мл/мин)	0,6	0,03

Поразительная способность выделять соль:

- В опыте клуша выпивала м.воду до $1/10$ от M_b (= 7 л для человека) и выводила весь избыток соли за 3 часа;
- Через железу выводится Na^+ в 10 раз $>$, чем через клоаку;
- 1 г железы выводит 0.6 мл жидкости, а 1 г почки человека выделит $1/20$ этого количества при максимальном диурезе; + почка при максимальном диурезе, выделяя самую концентрированную мочу (но в 2 раза $<$ $\%C$, чем у сол. железы) снижает скорость выделения до 1%.



Солевая железа морских птиц – одна из самых эффективных систем ионного транспорта

Концентрация натрия и калия (в миллимолях на литр) в морской воде и в секрете носовой солевой железы. Отношение Na^+/K^+ велико у морских видов и мало у наземных растительноядных животных.

	Na^+	K^+	Na^+/K^+
Морская вода	470	10	47
Серебристая чайка (<i>Larus</i>)	718	24	30
Морская черепаха <i>Lepidochelys</i>	713	29	25
Морская змея <i>Pelamis</i>	607	28	24
Морская игуана (<i>Amblyrhynchus</i>)	1434	235	6.7
Ложная игуана (<i>Ctenosaura</i>)	78	527	0.15



- У морских животных солевые железы более специализированы для выделения Na^+ и Cl^-
- У наземных - состав секрета = F (конкретной солевой нагрузки).

Концентрация ионов Cl⁻ в экскретах некоторых видов птиц при искусственной солевой нагрузке (по M.Smith, G.Bartholomew, 1966)



Вид	Особенности экологии	Cl ⁻ , мэкв/л
Сизый голубь <i>Columba livia</i>	Не испытывает недостатка воды и избытка солей	298
Плачущий голубь <i>Zenaidura macroura</i>	Обычен в пустыне, но не обходится без питьевой воды	327
Мексиканский чечевичник <i>Carpodacus mexicanus</i>	То же	370
Крапивник <i>Salpinctes obsoletus</i>	Пустынная насекомоядная птица, может обходиться без воды	372
Чернозобая овсянка <i>Amphispiza bilineata</i>	Пустынная зерноядная птица, может обходиться без воды	527
Саванный воробей <i>Passerculus sandwichensis</i>	Обитатель соленых болот	527-960



Морские млекопитающие

Сирены
Киты
Ластоногие



Пища разнообразна по %С.

Тюлени и киты едят рыбу, крупных б/п и планктон.

- Рыбы – низкая %С, много белка
- Двустворчатые моллюски (их едят антарктический крабоядный тюлень, морж) – изоосмотичны м. воде.
- Планктон (пища беззубых китов) - изоосмотичен м. воде.
- Водоросли (пища дюгоней и ламантинов) - изоосмотичны м. воде.

3 последних варианта – **высокая солевая нагрузка.**

Они не нуждаются в солевых железах, так как их почки способны выводить мочу в %С >, чем %С морской воды.

Мах %С Cl⁻ в моче кита = 820 ммоль/л >>, чем в морской воде (= 535 ммоль/л).

Влияние 1 л морской воды, введенной через рот, на водный баланс у человека и кита

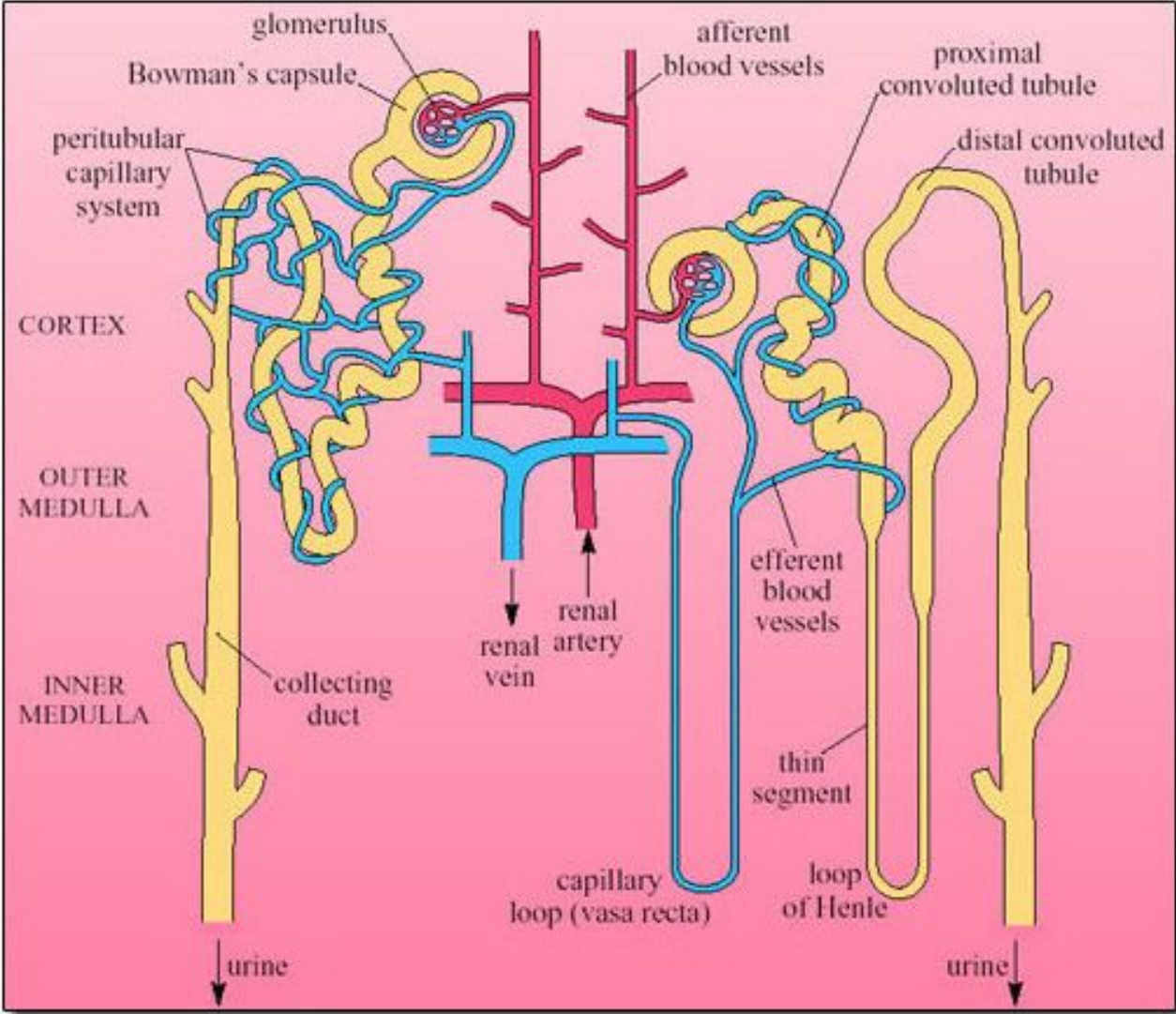


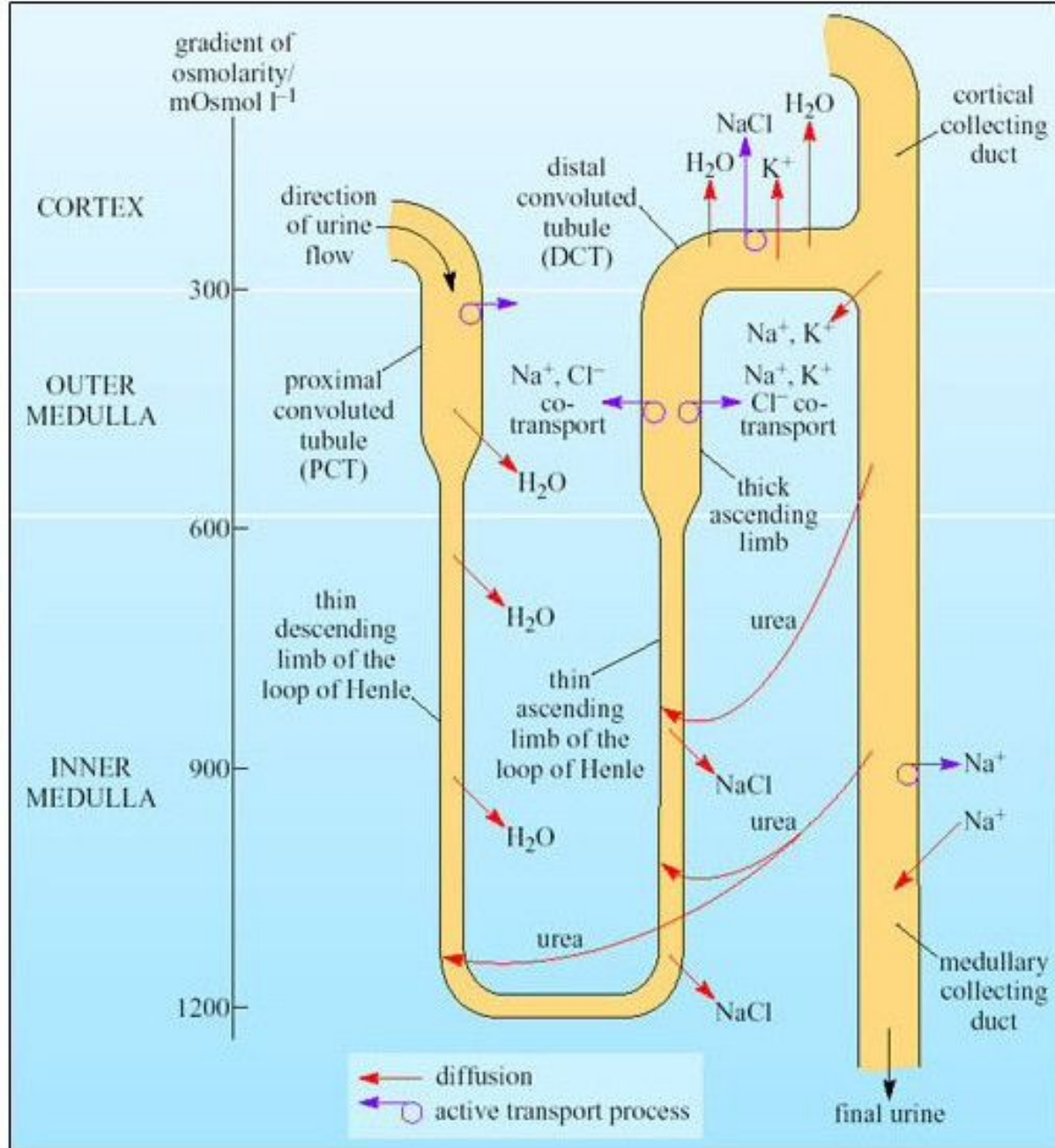
	Введенная вода		Образовавшаяся моча		Водный баланс. Пополнение или потеря воды, мл
	Объем, мл	Концентрация, ммоль/л	Объем,мл	Концентрация, ммоль/л	
Человек	1000	535	1350	400	-350
Кит	1000	535	650	820	+350

Для человека морская вода токсична и ведет к обезвоживанию

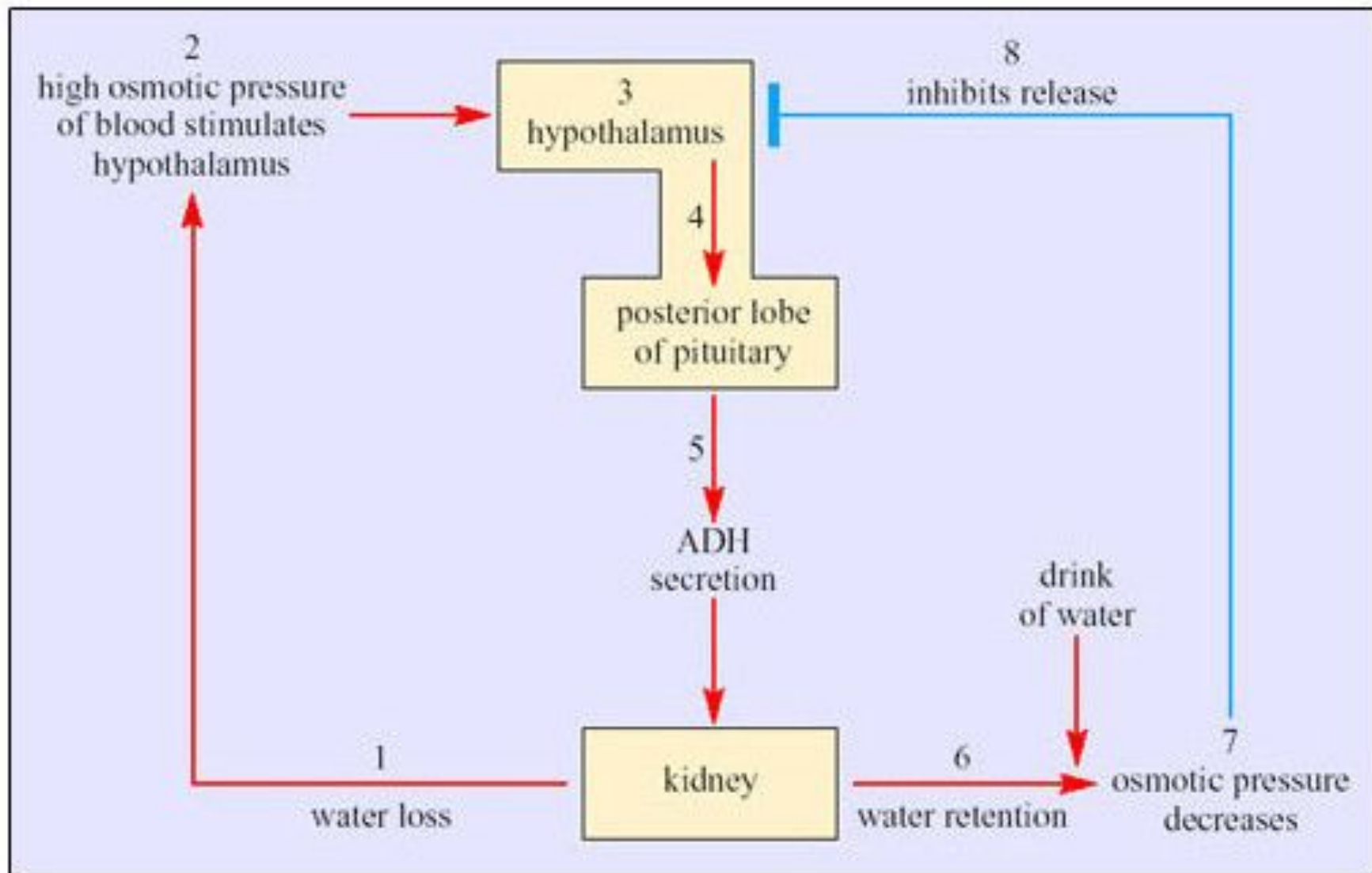
- Почки человека \square %С солей в моче < %С в морской воде
- $Mg^{2+} SO_4^{2-} \sim$ слабительному \square +потеря воды

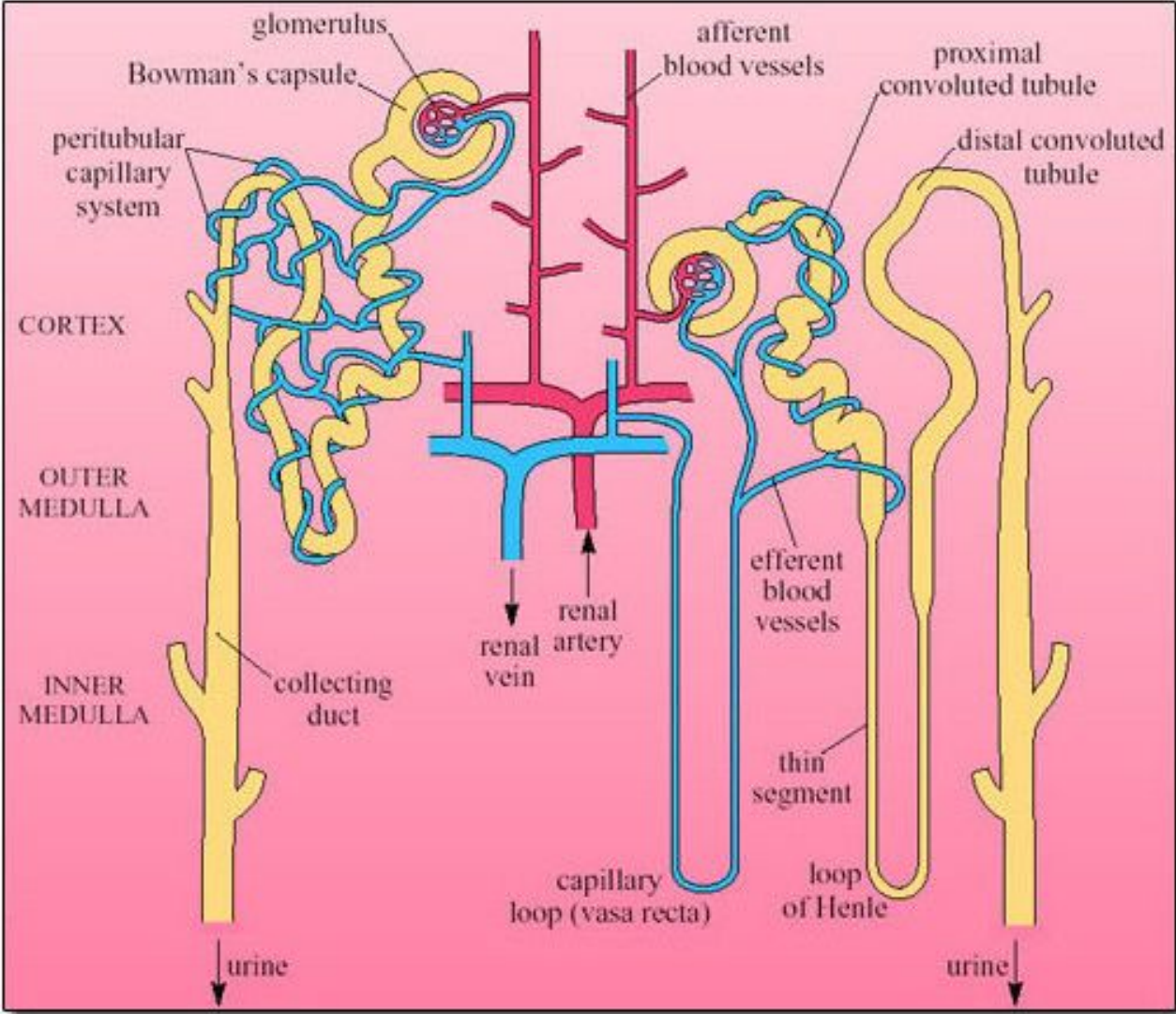






* The Bowman's capsule and the glomerulus together are sometimes referred to as the Malpighian body.





Важная особенность водного баланса морских млекопитающих - высокая % С их молока

повышенное количество жира и белка □

- быстрое развитие и активное жиросотложение у детенышей;
- ограниченность ресурсов H_2O у матери.

Состав и энергетическая ценность молока млекопитающих

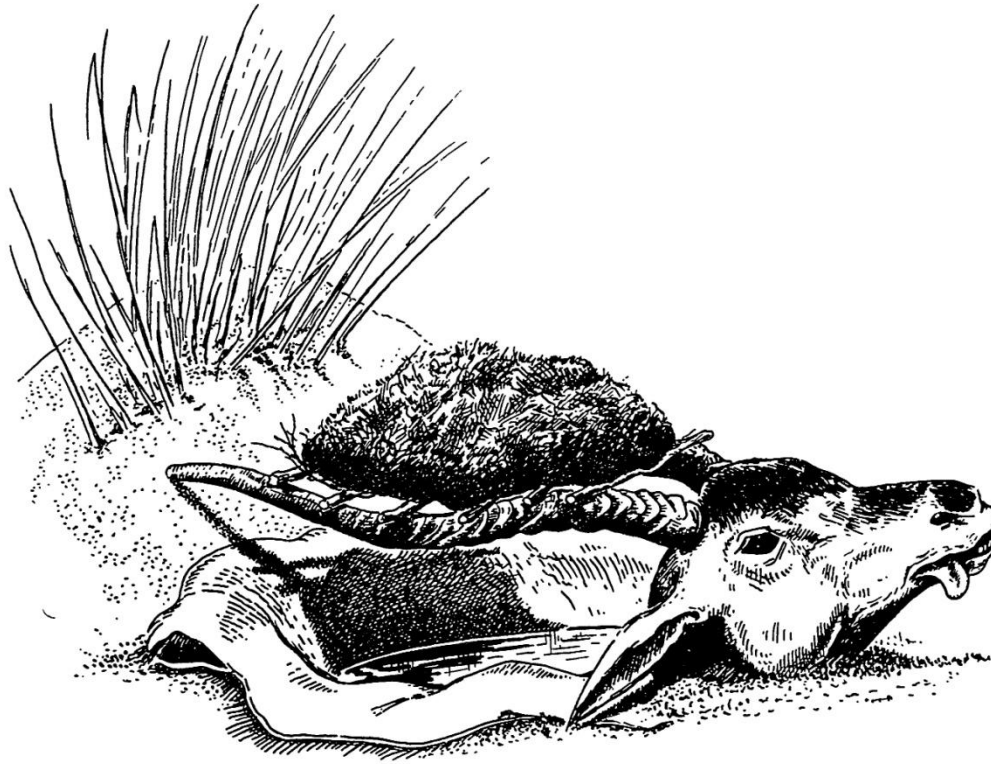
Животное	Состав, г на 100 г молока				Энергетическая ценность, ккал на 1 г H ₂ O
	H ₂ O	Жиры	Белки	Углеводы	
Корова ¹⁾	87,3	3,7	3,3	4,8	0,8
Человек ¹⁾	87,6	3,8	1,2	7	0,8
Гренландский тюлень ²⁾	45,3	42,7	10,5	0	9,9
Тюлень Уэддела					
среднее значение ³⁾	43,6	42,2	(14,1)	—	10,5
крайнее значение ³⁾	27,2	57,9	(19,5)	—	23

Значения в скобках относятся к общему количеству нежирных твердых веществ, но фактически это в основном белки, т.к. молоко тюленей почти не содержит углеводов.



- 1) Kon, Cowie, 1961
- 2) Siversten, 1935
- 3) Kooyman, Drabek, 1968





Чтобы получить жидкость из рубца антилопы аддакс, туземные охотники Сахары помещают содержимое желудка на палочки, уложенные в ряд поперек рогов. Жидкость стекает каплями на подложенную шкуру. (Из: Декейзер и Дериво (102)).