

К.А. Шошенко

Лекции по экологической физиологии

Лекция 5

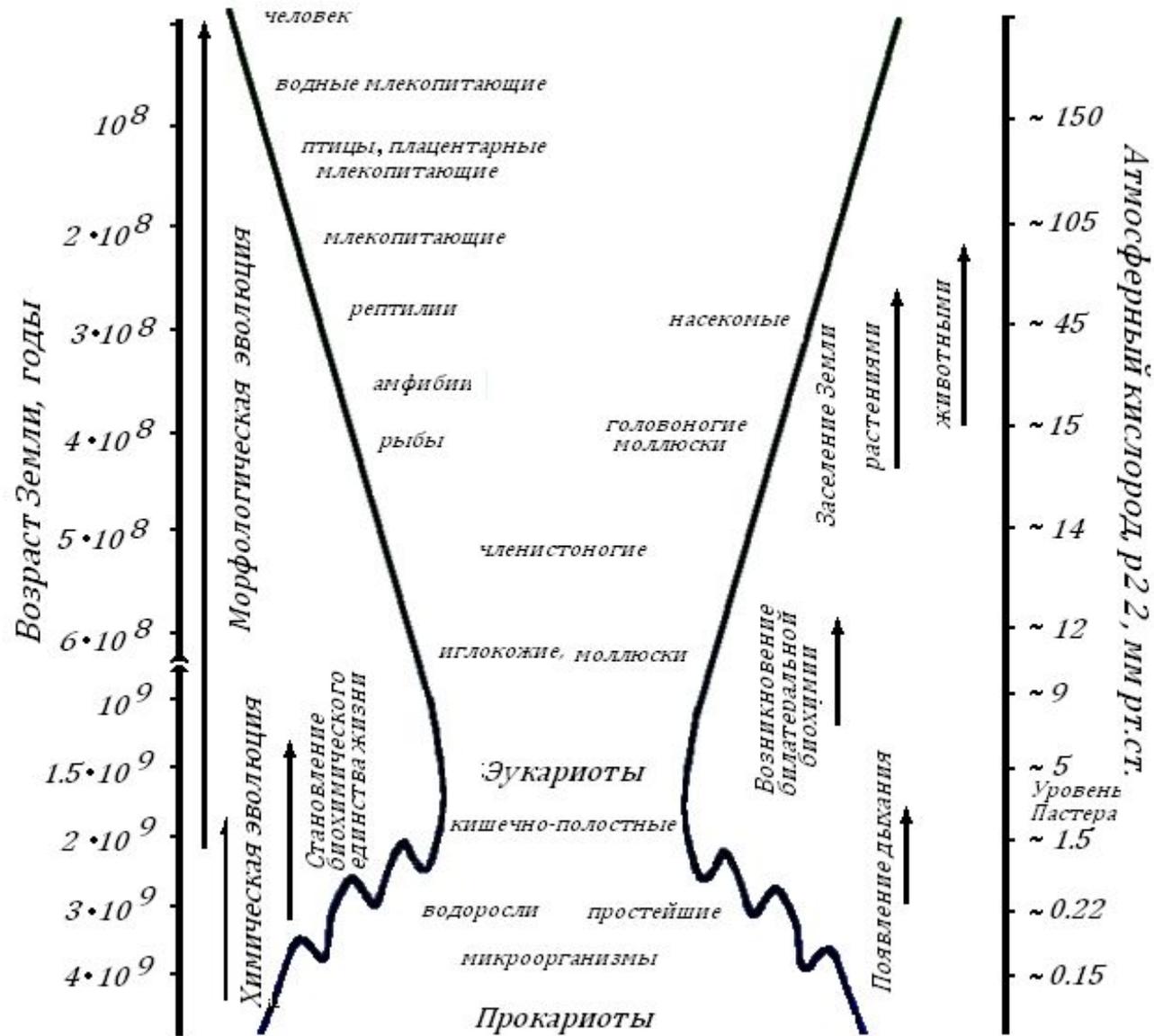
*Эволюция газов в атмосфере
Критическое давление кислорода.*



Принято считать, что развитие живых существ направлено от химического разнообразия и морфологической простоты к химической однородности и морфологическому разнообразию.

Примерно, первые 3 млрд. лет происходила химическая эволюция и устанавливалось биохимическое единство живых существ, и лишь потом началась морфологическая эволюция, в результате которой появились разные по форме и размеру животные и растения.

Морфологическое разнообразие и химическая однородность



Химическое разнообразие и морфологическая простота

**1. Примерно 4 млрд. лет тому назад, когда концентрация O_2 в атмосфере была в 1000 раз меньше современной (уровень Юри), появились первые микроорганизмы, черпающие энергию для своей жизнедеятельности из фотосинтеза.
В атмосферу стал поступать биогенный кислород.**

**2. Через 1.5-2 млрд. лет концентрация атмосферного O_2 увеличилась, примерно, в 10 раз (pO_2 около 1 мм рт. ст.), и существующие тогда микроорганизмы начали использовать кислород как акцептор электронов.
Появилось дыхание.**

Этот уровень концентрации O_2 называли именем Пастера.

**Предполагают, что случайно или нет микроорганизмы, способные к окислению, поселились в более крупных анаэробных клетках и стали обеспечивать эти клетки энергией, образуя для них АТФ.
Так в клетках появились митохондрии.**

Очень интересный период в эволюции животных начинается где-то 600 млн. лет тому назад и длится он 150-200 млн. лет.

За это время pO_2 в атмосфере увеличилось немного, примерно, с 10 до 15 мм рт. ст.

Однако именно в этот период формируется характерная для современных позвоночных сердечно-сосудистая система: замкнутая система трубок с O_2 –переносящим пигментом, с O_2 –поглощающими капиллярами (в органах дыхания), O_2 –отдающими капиллярами (в остальных органах) и с одним многокамерным сердцем, способным создавать давление, достаточное для протекания крови по 2-3 последовательно соединенным руслам

**Выход позвоночных на сушу
(около 350 млн. лет тому назад)
и возникновение легочного дыхания,
а также увеличение размеров животных
отдалили органные клетки от внешнего кислорода,
хотя требования к величине pO_2 на их поверхности
могли оставаться прежними.**

**Увеличение подвижности позвоночных,
а также появление теплокровности –
явления, связанные с ростом O_2 -запроса клеток,
(поэтому и более высокого pO_2 на их поверхности) -
– было возможным только при нарастании O_2 в атмосфере,
что действительно и происходило.**

Запомним три важных обстоятельства

- 1. Дыхание - получение энергии из питательных веществ, при разрушении их кислородом, появилось в живых структурах (диаметром 1-2 мкм) при pO_2 на их поверхности около 1 мм рт. ст.**
- 2. Эти структуры стали жить в более крупных клетках, превратившись в митохондрии.
Поэтому pO_2 на поверхности этих крупных клеток должно быть более высоким, чтобы сохранить необходимое pO_2 на поверхности внутриклеточных Мх.**
- 3. У многоклеточных организмов система переноса кислорода из внешней среды к органным клеткам должна обеспечивать эволюционно установленные и обязательные для окислительных процессов величины pO_2 на поверхности митохондрий, что приводило к повышению pO_2 на поверхности клеток,**

Животные – аэробы
(они получают энергию за счет окисления),
как правило,
обладают независимым типом дыхания:
его скорость не зависит
от концентрации кислорода в среде,
пока она остается выше уровня,
называемым критическим.

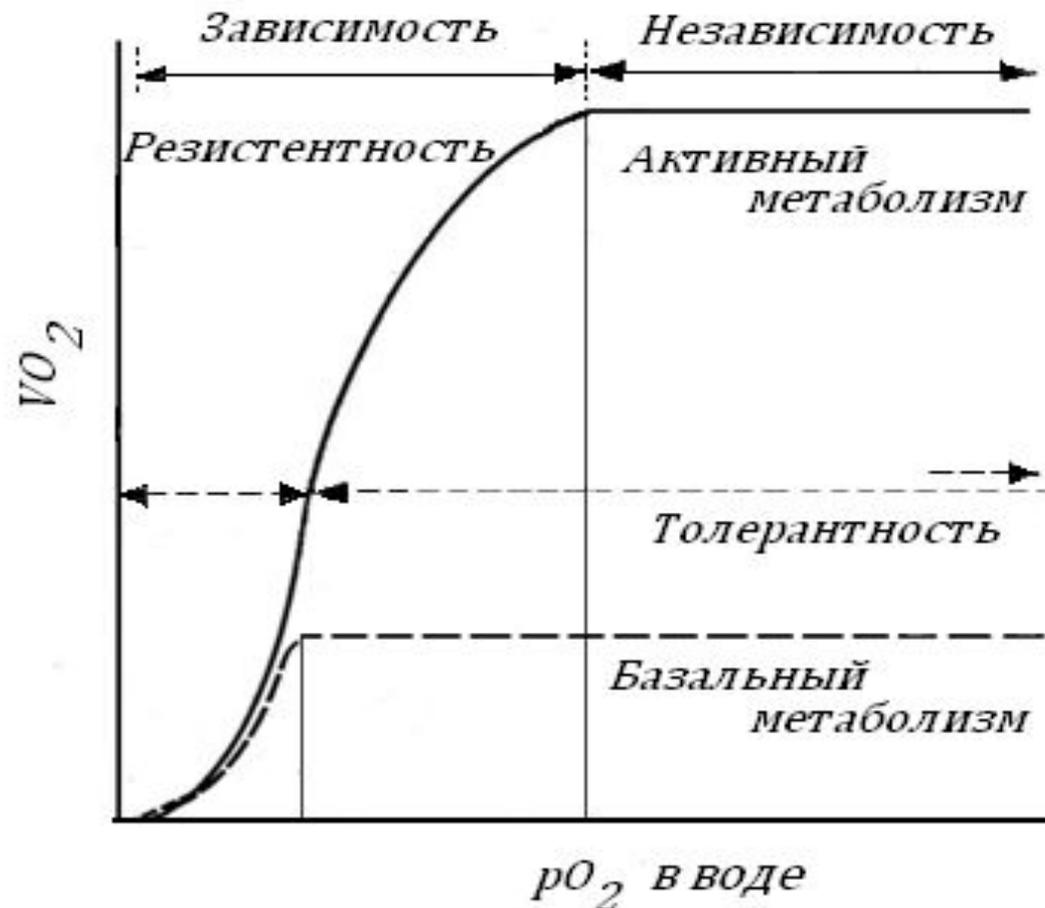


Рис. 41. Зависимость скорости потребления O_2 рыбой от парциального давления его в воде в покое и при плавании (Hughes, 1964), по: [41]. Показаны зоны толерантности и резистентности – неограниченной и ограниченной выживаемости. Вертикальные линии - критические pO_2 для активного и базального метаболизма.

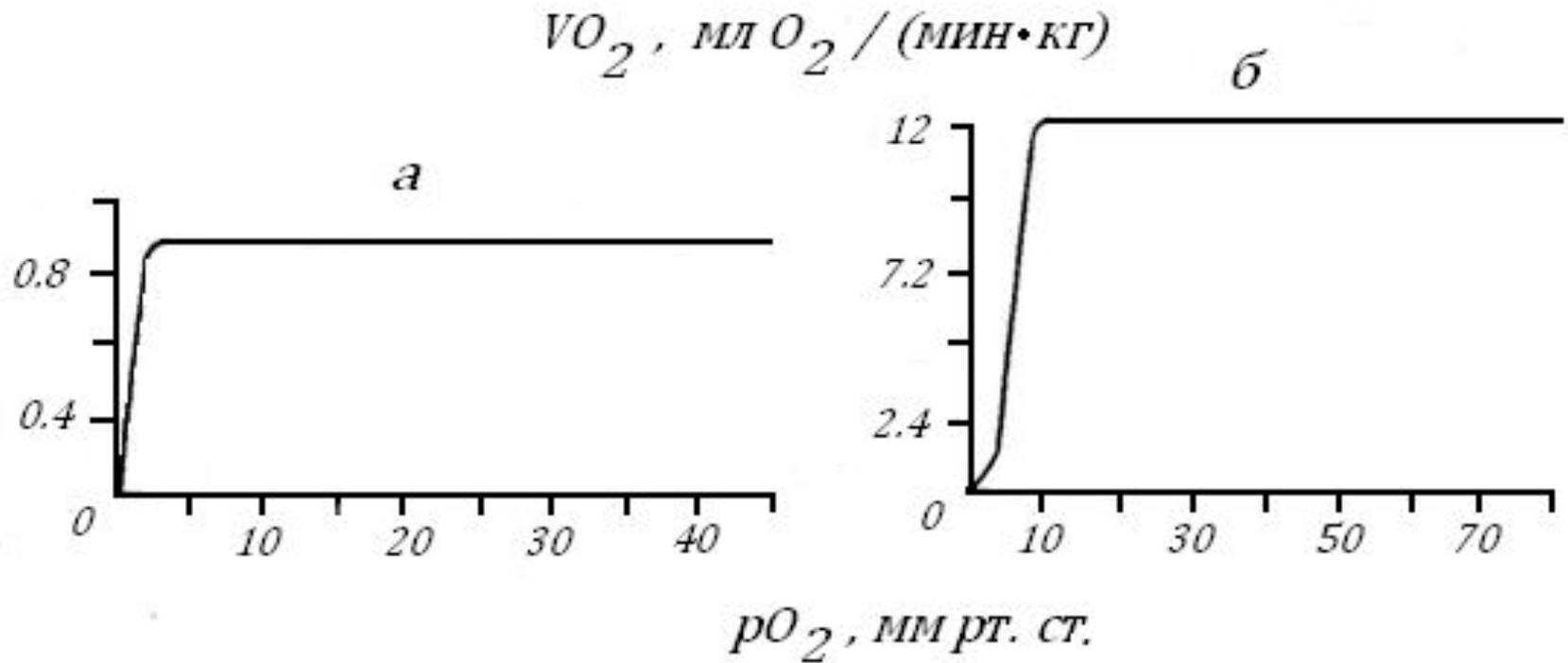


Рис. 42. Скорость потребления кислорода in vitro в зависимости от его содержания в среде волокнами белой (а) и красной (б) скелетных мышц байкальского хариуса [78].

Таблица 17. Параметры дыхания изолированных мышечных волокон зрелых позвоночных [5, 77]

Параметры волокна	Курица		Крыса		Нерпа		Хариус	
	1	2	3	4	5	6	7	8
Критическое pO_2 , мм рт. ст.	33	7.7	38	26	17	16	8.9	2.5
Скорость потребления O_2 , мл \square мин ⁻¹ \square кг ⁻¹	18	4.2	39	15	23	14	13	0.9
Диаметр волокна, мкм	67	67	65	76	53	54	75	150

Примечание. Исследовались волокна мышц:

- 1 и 2 - красная икроножная и белая грудная у домашней курицы,
 3 и 4 – - красная четырехглавая и белая прямая бедра у лабораторной крысы,
 5 и 6 – ременная с низкой концентрацией миоглобина и длиннейшая спины
 с его высокой концентрацией у байкальской нерпы,
 7 и 8 – боковые красная поверхностная и белая большая у байкальского хариуса.

Величины pO_2 крит,
для разных мышечных волокон теплокровных
могут колебаться от 8 до 38 мм рт. ст.

Кислородное голодание для этих волокон,
как и для разных тканевых клеток наступает,
когда концентрация кислорода
в окружающей их среде
становится ниже критической

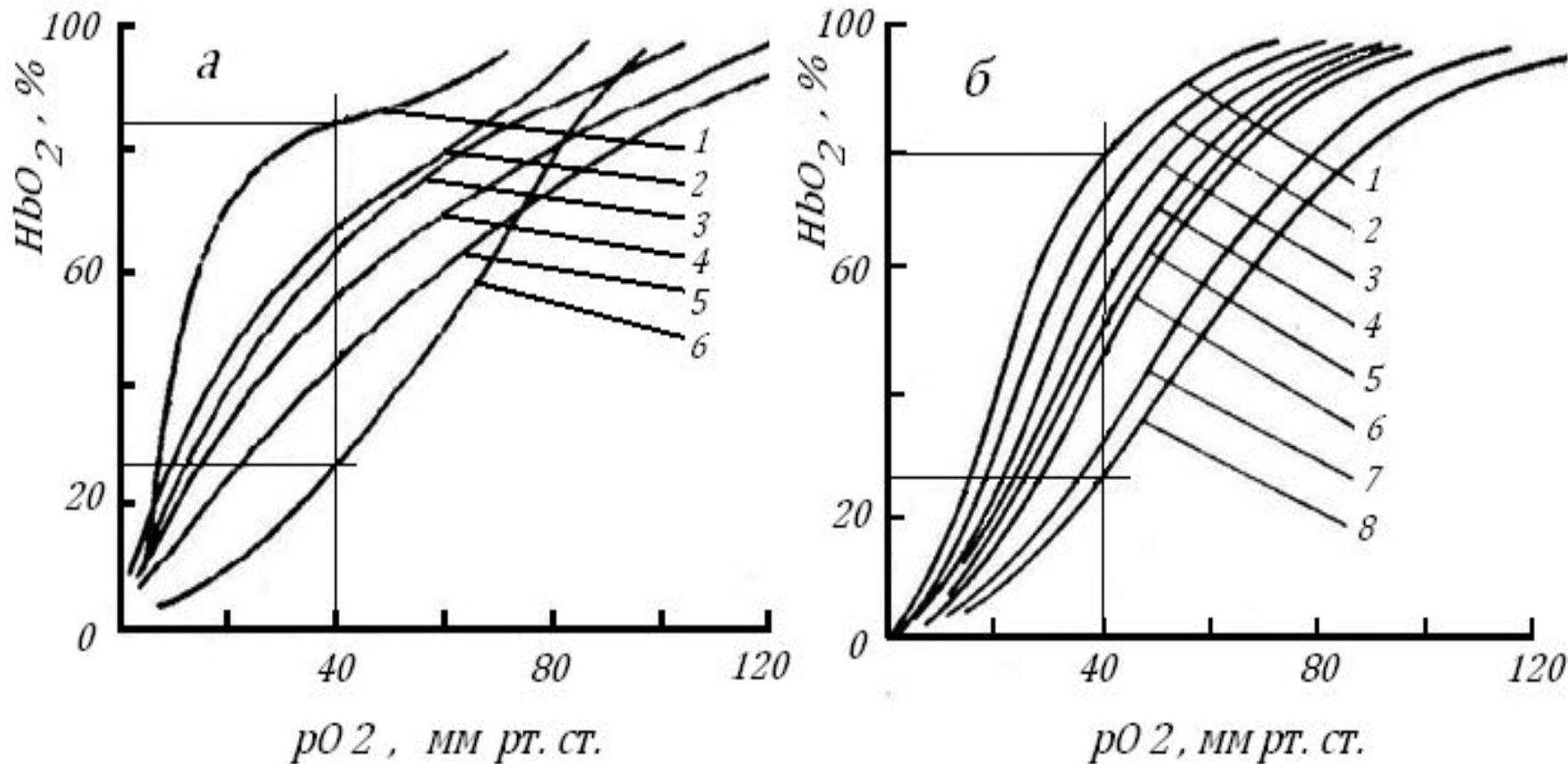


Рис. 15. Кривые диссоциации оксигемоглобина у млекопитающих с разной массой тела, **а** - (Филатова, 1944), по [47], **б** - [73].

По оси абсцисс – pO_2 в среде, по оси ординат - концентрация HbO_2 , %.

Звери на левом рисунке: 1 - лошадь, 2 - овца, 3 - степной хорек, 4 - кошка, 5 - желтый суслик, 6 - морская свинка; на правом рисунке: 1 - слон, 2 - лошадь, 3 - человек, 4 - овца, 5 - лиса, 6 - кошка, 7 - крыса, 8 - мышь

Судя по кривой диссоциации оксигемоглобина
наибольший выход из него кислорода
происходит во время снижения pO_2 в крови
от 80-50 до 20-5 мм рт. ст..

Это снижение pO_2 как раз и происходит
в период протекания крови по капилляру.

В норме наиболее низкий уровень pO_2
в капиллярной крови должен оставаться выше,
чем $pO_{2 \text{ крит}}$, для окружающих капилляр
паренхиматозных клеток и волокон.

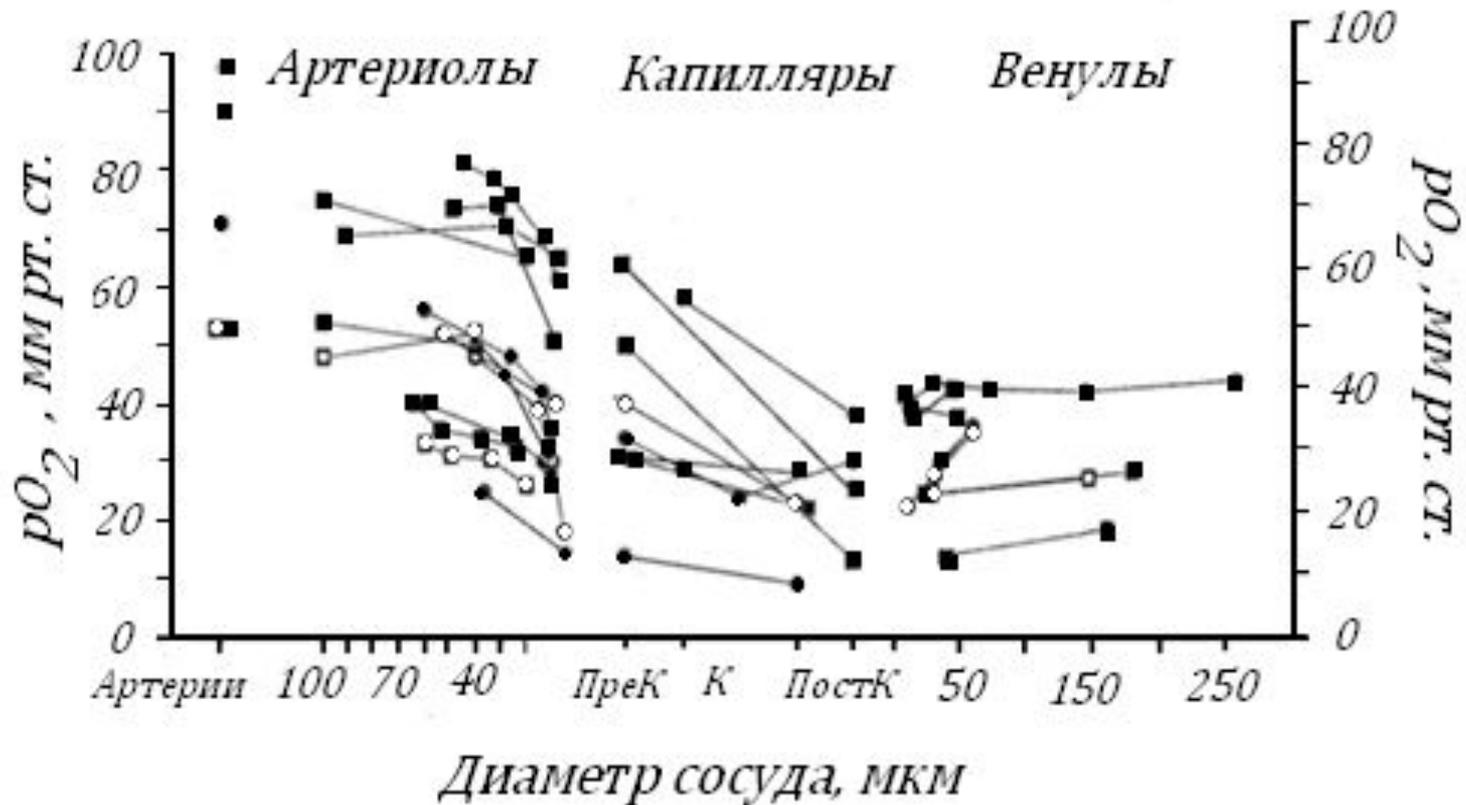


Рис. 43. Величины pO_2 в плазме кровеносных сосудах различных органов у лабораторных животных, измеренных исследователями в период 1972-1995 гг [104]. Соответствующие знаки и соединяющие линии показывают данные одной исследовательской группы. ПреК, К, ПостК – прекапилляры, капилляры и посткапилляры

Данные, полученные на мышцах хомячков, кошек, собак, миокарде собак и крыс и на мозговой коре кошек [103], четко показывают:

наибольшее падение pO_2 в капиллярном отделе (от 70 - 40 до 40 - 15 мм рт. ст.) соответствует самому резкому снижению кривой диссоциации оксигемоглобина.

Похожие данные были получены в сердце крыс и мозговой коре кошек [104].

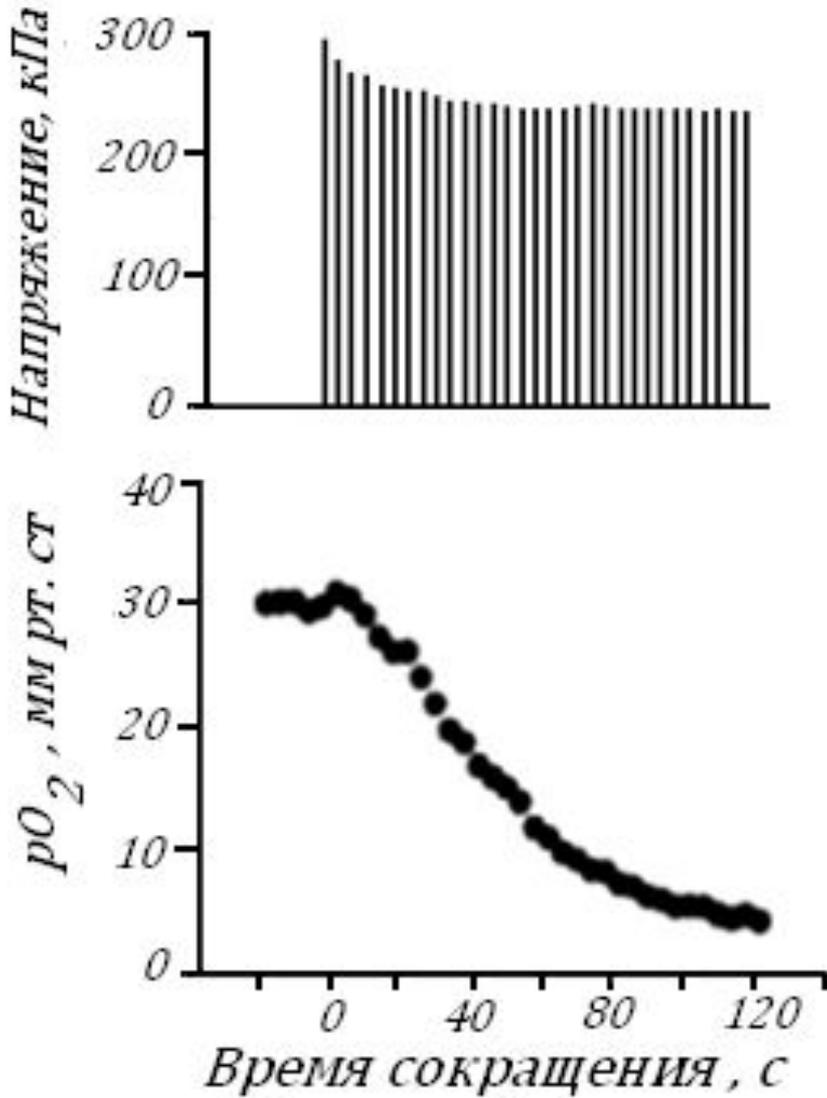


Рис. 44. Мышечное напряжение (вверху) и внутриклеточное pO_2 одиночного мышечного волокна лягушки в покое и во время 2-минутного тетанического изометрического сокращения (внизу) при раздражении электрическим током [94].

Морфологическое разнообразие и химическая однородность

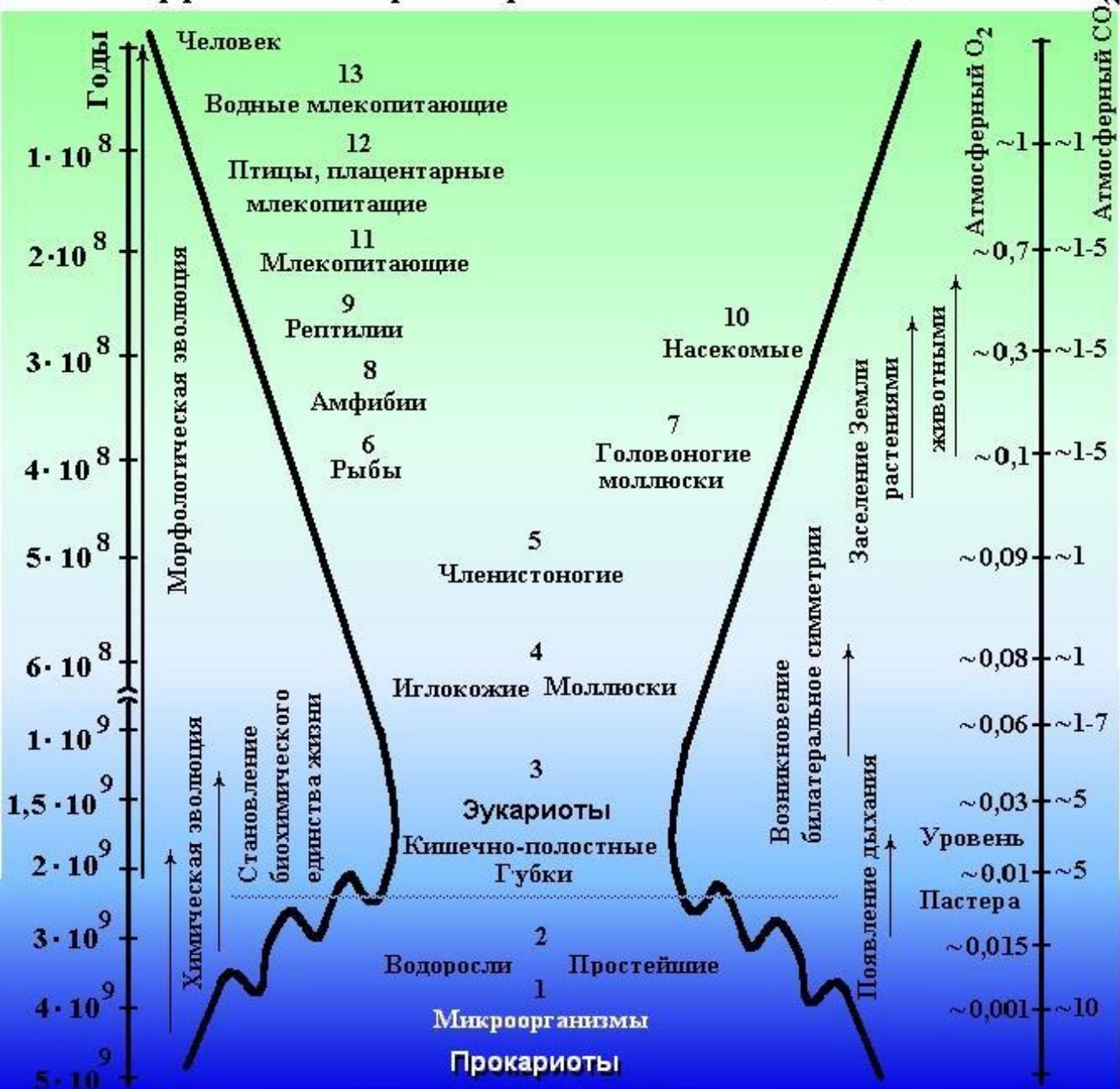


Схема развития кровеносной системы и земной атмосферы
 (по: Pirie, 1959; Беклемишев, 1964; Федотов, 1966; Руттен, 1973; Наумов, Карташев, 1974)

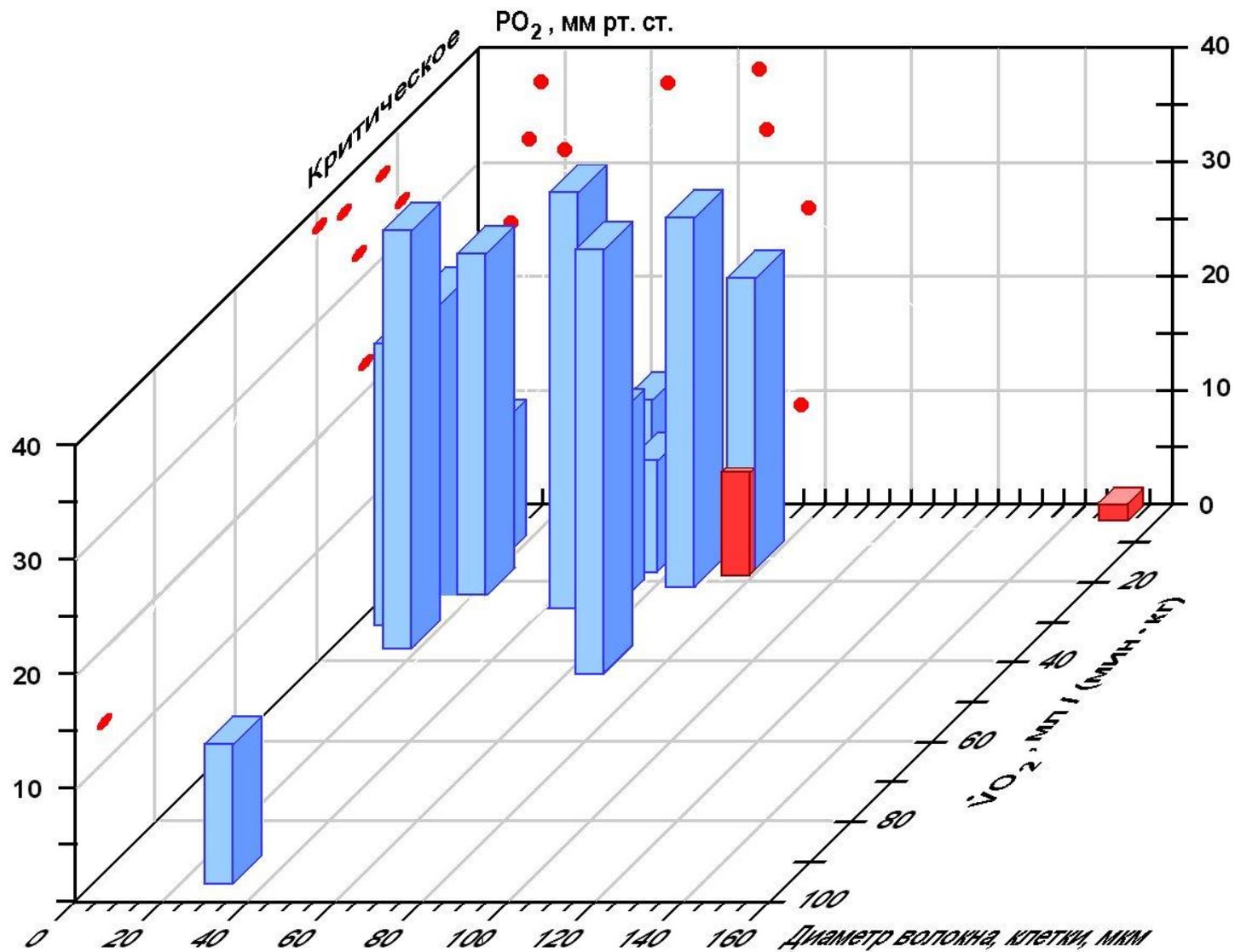
Период с $>0,11 PO_2$ (>16 мм Hg); $1 PCO_2$
 Увеличение размеров водных животных, выход животных на сушу, увеличение размеров сухопутных животных, появление теплокровности

Период от $0,08$ до $0,11 PO_2$ ($12 \rightarrow 16$ мм Hg); $1-5 PCO_2$
 Возникновение замкнутой кровеносной системы трубок с одним многокамерным сердцем, создающим давление, достаточное для протекания крови по 2-3 последовательно соединенным капиллярам содержащим руслом. Появление озонового слоя

Уровень Пастера: $0,01 PO_2$ (1,5 мм); $\sim 5 PCO_2$
 Возникновение аэробного дыхания в существовавших тогда прокариотах

Уровень Юри: $0,001 PO_2$; $10 PCO_2$ и выше
 Возникновение фотосинтеза, биогенного кислорода и анаэробного дыхания

Химическое разнообразие и морфологическая простота



по: Баранов и др., 1991;
2000