

К.А. Шошенко

Лекции по экологической физиологии

Лекция 6

Барометрическая гипоксия

Нырятельная гипоксия



Внешняя среда



Органы дыхания (легкие, жабры)



Кровеносная система + Кровь (O_2 -переносящий белок)



Внутриклеточные пути доставки O_2 в митохондриях



Скорость реакций с образованием и расходом АТФ



Вынос конечных продуктов из клетки и из организма



Таблица 18

**Состав сухого атмосферного воздуха,
%, (Otis, 1964), по: [71]**

Азот	78.09
Кислород	20.95
Аргон	0.93
Двуокись углерода	0.03

Таблица 19

**Парциальное давление (р) и концентрация (с)
кислорода и двуокиси углерода в крови
и альвеолярном газе человека [24]**

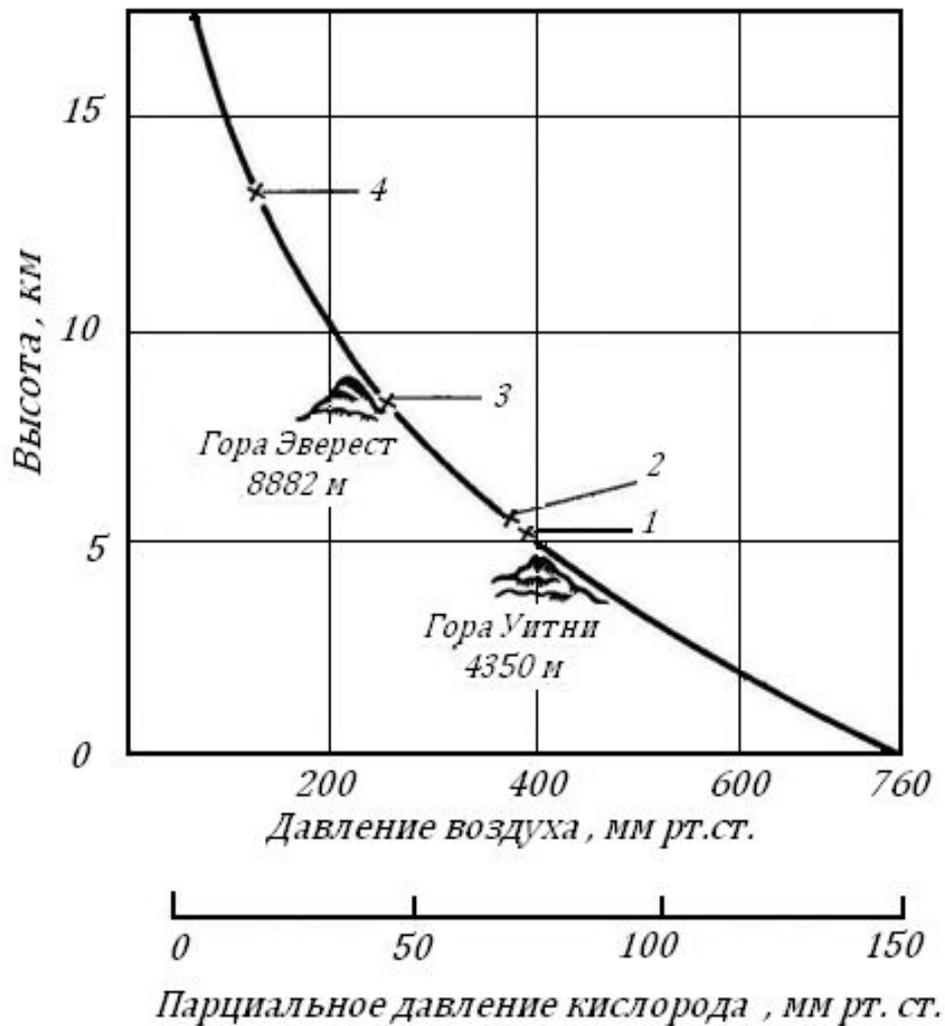
Среда	pO_2	pCO_2	cO_2	cCO_2
	мм рт. ст.		об. %	
Альвеолярный воздух	100-110	34-40	14-16	5.3-5.7
Артериальная кровь	92-103	36-41	19-20	48-52
Венозная кровь	37-40	43-50	12-15	53-58

**Гипоксия возникает,
когда давление кислорода (рО₂)
во внешней среде снижается:**

- 1. при падении барометрического давления,**
- 2. при снижении его концентрации
во вдыхаемом (альвеолярном) воздухе.**

,

**Первый случай – подъем в горы.
Второй случай – задержка дыхания,
например, при нырянии,**



1-высота, на которой большинство неакклиматизированных людей теряет сознание от недостатка кислорода,

2-наибольшая высота постоянных поселений человека,

3-наибольшая высота, на которой акклиматизированные люди могут выжить несколько часов, вдыхая воздух,

4-наибольшая высота, доступная человеку при дыхании чистым кислородом.

Рис. 45. Зависимость атмосферного давления и парциального давления кислорода от высоты (Dejours, 1966), по: [71].

У спортсменов максимальное время бега со скоростью 12 км/ч:

Уровень моря	–	30 мин
Высота 2270 м	–	11 мин
3490 м	–	2 мин

*У солдат максимальное потребление O_2 ,
мл O_2 /(мин·кг)*

Уровень моря	–	51
Высота 1700 м	–	52
3800 м	–	35

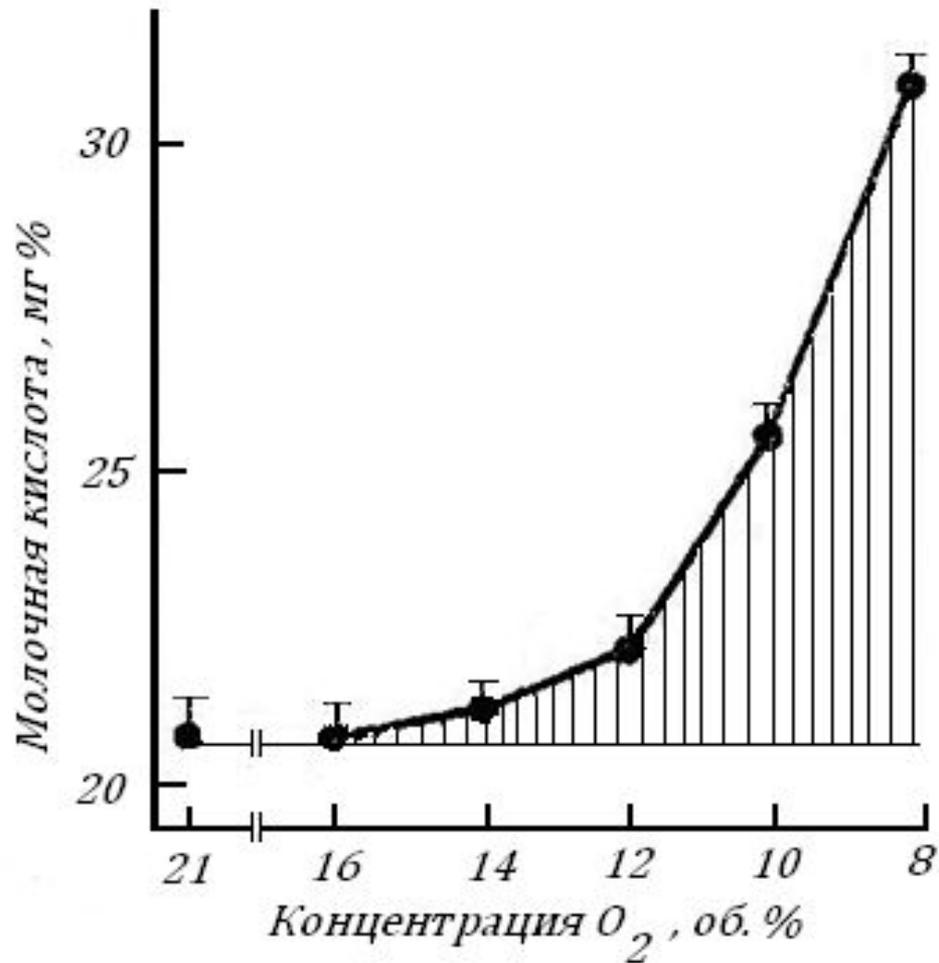


Рис. 46. Концентрация молочной кислоты в крови крыс, находящихся 1 ч в воздушной среде с разным содержанием кислорода [26]

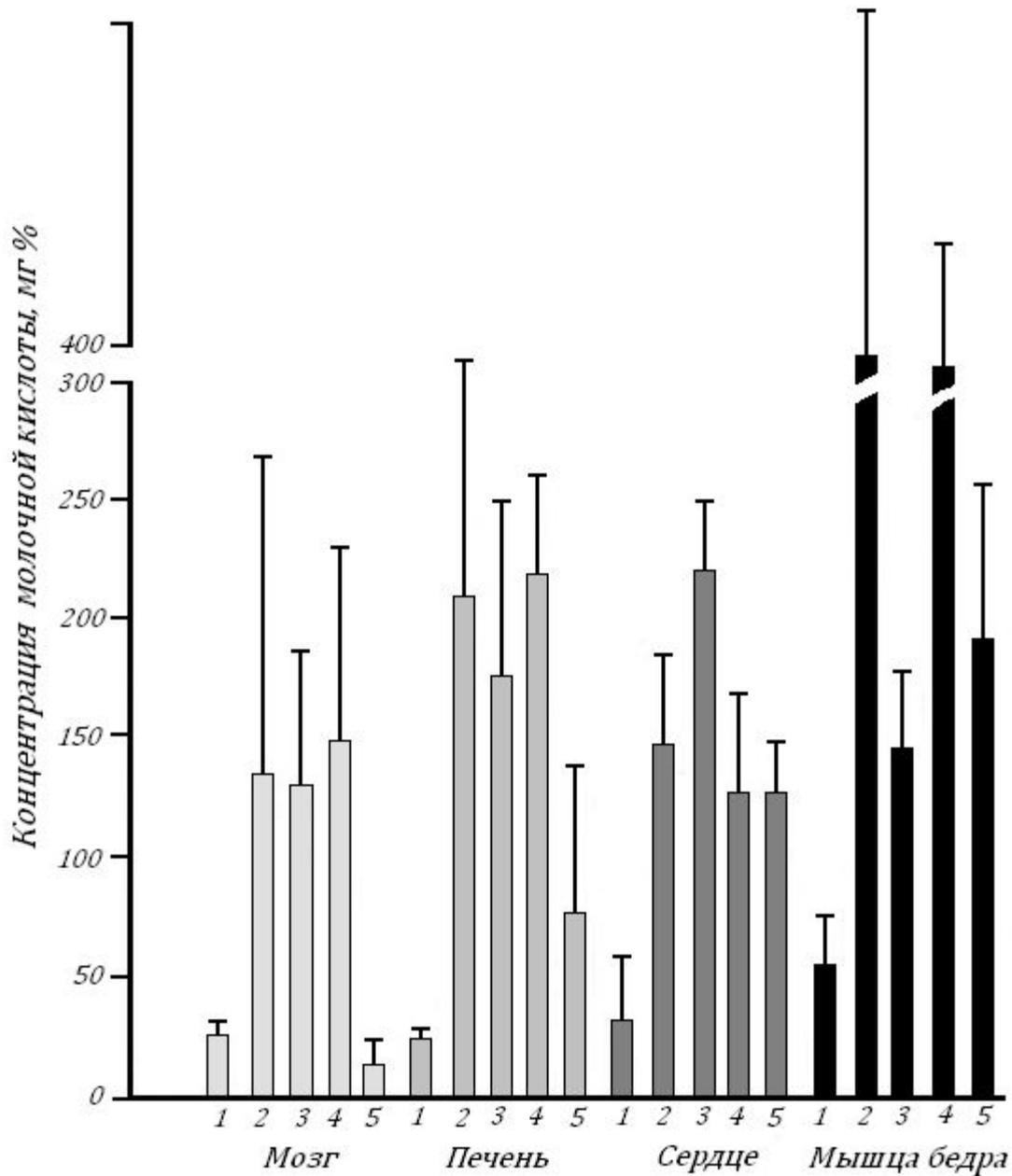


Рис. 47. Динамика концентрации молочной кислоты в тканях белых крыс во время пребывания в горах Тянь-Шаня на высоте 3200 м [79].

1 – исходное состояние на высоте 760 м.
 2, 3, 4, 5 – пребывание на высоте 6, 20, 30, 45 сут.



Рис. 48`. Физиологические изменения, протекающие в организме в процессе адаптации к гипоксии (Барбашова, 1964), по: [54].

Таблица 20

**Частота пульса у человека при изменении
высоты подъема в барокамере [32]**

Высота, м	Пульс/мин	
	покой	динамометрия
0	65	71
3000	76	84
4000	84	95
5000	94	105
6000	101	115
7000	107	123
8000	114	133

**У человека МОК, л/мин,
при дыхании воздушной смесью
с концентрацией кислорода 8.5%**

до	5 мин	10 мин
5.3	8.3	9.0

**Таблица 21. Показатели гемодинамики
во время пребывания в горах Тянь-Шаня, 3200 м [17]**

Показатель	Контроль 760 м	Сутки пребывания			
		2	15	30	60
Собаки					
Ударный объем, мл/100 г	6.0	5.5	6.0	6.1	5.1
Частота пульса в 1 мин	98	113	114	124	100
МОК, мл/(мин • 100 г легкого)	585	617	658	*754	506
Морские свинки					
Ударный объем, мл/100 г	3.9	4.5	4.0	4.9	3.6
Частота пульса в 1 мин	263	233	272	279	257
МОК, мл/(мин • 100 г легкого)	1014	1038	1089	*1357	943

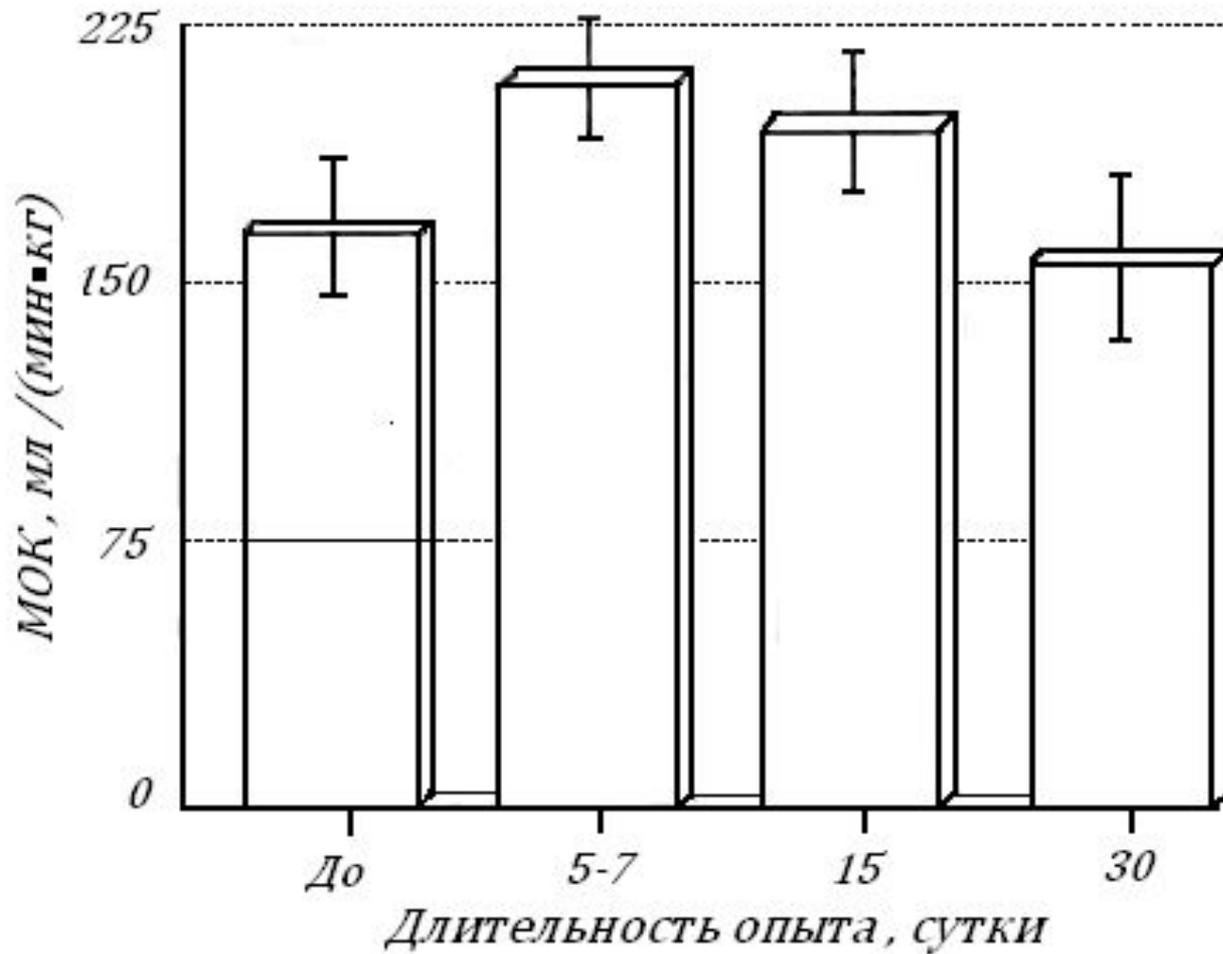


Рис. 49. Минутный объем кровообращения у спокойных собак во время месячного пребывания на высоте 3200 м над ур. м. [3].

Таблица 22.

**Органная скорость кровотока (мл/мин⁻¹ • кг⁻¹)
у спокойных собак во время пребывания
на высоте 3200 м над ур. м. [3].**

Орган	Высота 760 м контроль	Сутки на высоте 3200 м		
		5-7	15	30
Головной мозг	61	66	66	63
Сердце	70	101	90	72
Почки	254	324	308	274
Печень (артериальный)	12	47	42	34
Тонкий кишечник	26	66	41	40
Надпочечники	34	33	50	75
Щитовидная железа	60	71	72	53
Четырехглавая бедра	10	10	13	5
Трехглавая плеча	11	11	9	6
Прямая живота	10	10	10	6
Длиннейшая спины	6	7	8	8

Таблица 23.

**Показатели крови у здоровых мужчин среднего возраста,
впервые оказавшихся на разной высоте в Гималаях
(Nayar, 1965)**

Показатель	Высота, барометрическое давление и время обследования			
	Уровень моря 738 мм рт. ст.	3350 м (1 сут) 500 мм рт. ст.	3950 м (3 нед) 464 мм рт. т.	3950 м (8 нед) 464 мм рт. ст.
Эритроциты, млн / мм³	5.01	5.06	5.29	5.81
Гемоглобин, г%	15.2	15.5	16.6	17.1
Гематокрит, %	43.6	44.3	48.5	51.7

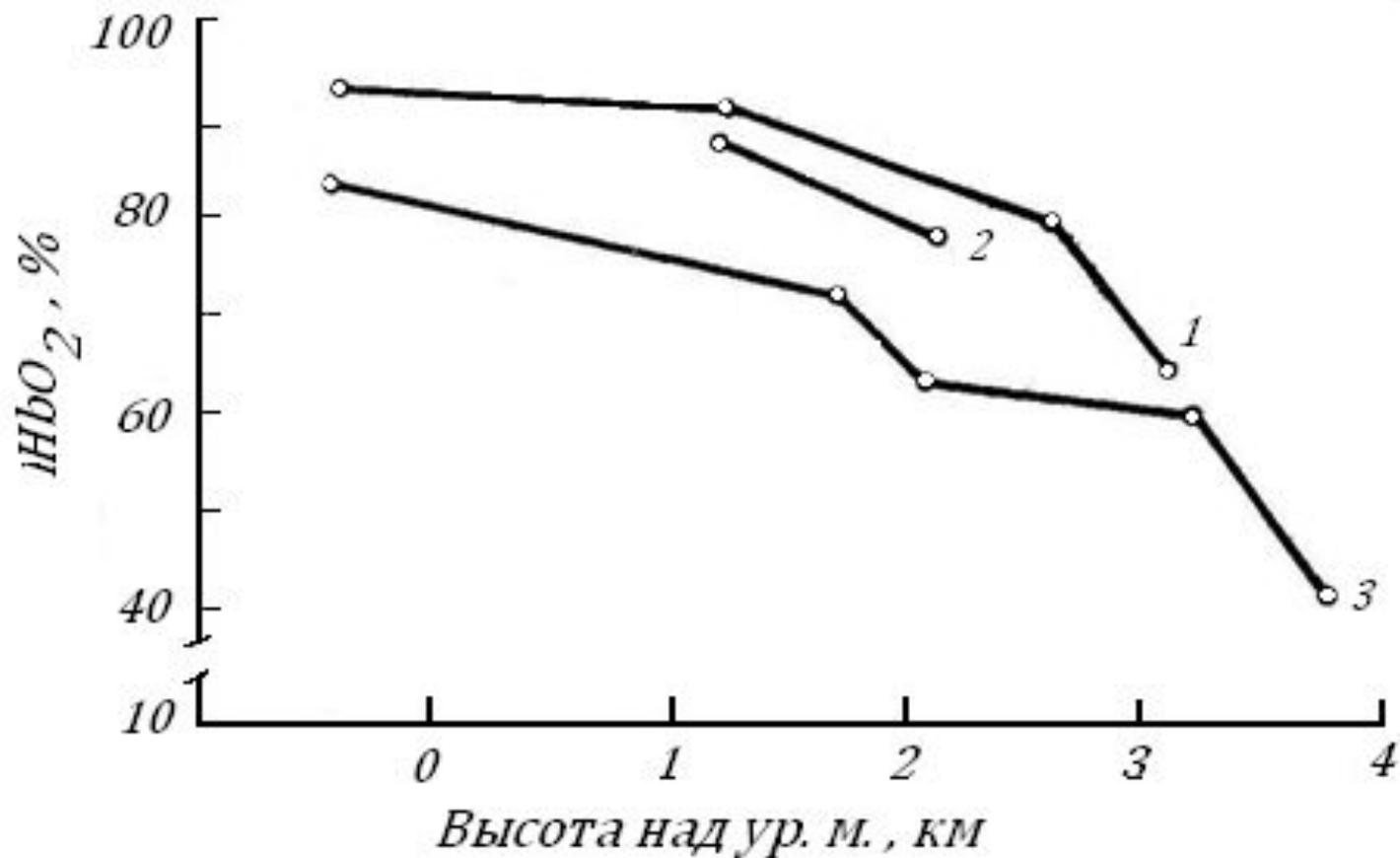


Рис. 50. Содержание оксигемоглобина в артериальной крови лам (1), грызунов - висунов (2) и овец (3), обитающих на разных высотах (Hall et al, 1936), по: [54]

Таблица 24

**Гематологические показатели у жителей разных высот
(Hurtado, 1964), по: [32]**

Показатель	Лима 0 м	Марокоча 4540 м
Объем крови, мл/кг Мт	80	100
Гемоглобин, г/кг Мт	756	1166
Эритроциты, млн/мм³	5.11	6.44
Гемоглобин, г/100 мл крови	12	21
Гематокрит, %	47	60

Таблица 25.

**Эритроциты, гемоглобин крови и миоглобин
в мышцах у собак, выросших на разных высотах
(Hurtado et al., 1937), по: [54]**

Высота	Масса тела, кг	Эритроциты, млн.	Нб крови, г/100 мл	Гематокрит, %	Миоглобин, г/100 г сухой ткани			
					диафрагма	сердце	мышцы ног	Грудные ышцы
Уровень моря	11	6.1	14	47	438	237	365	308
4530 м над у. м.	11	8.0	21	59	735	331	607	524

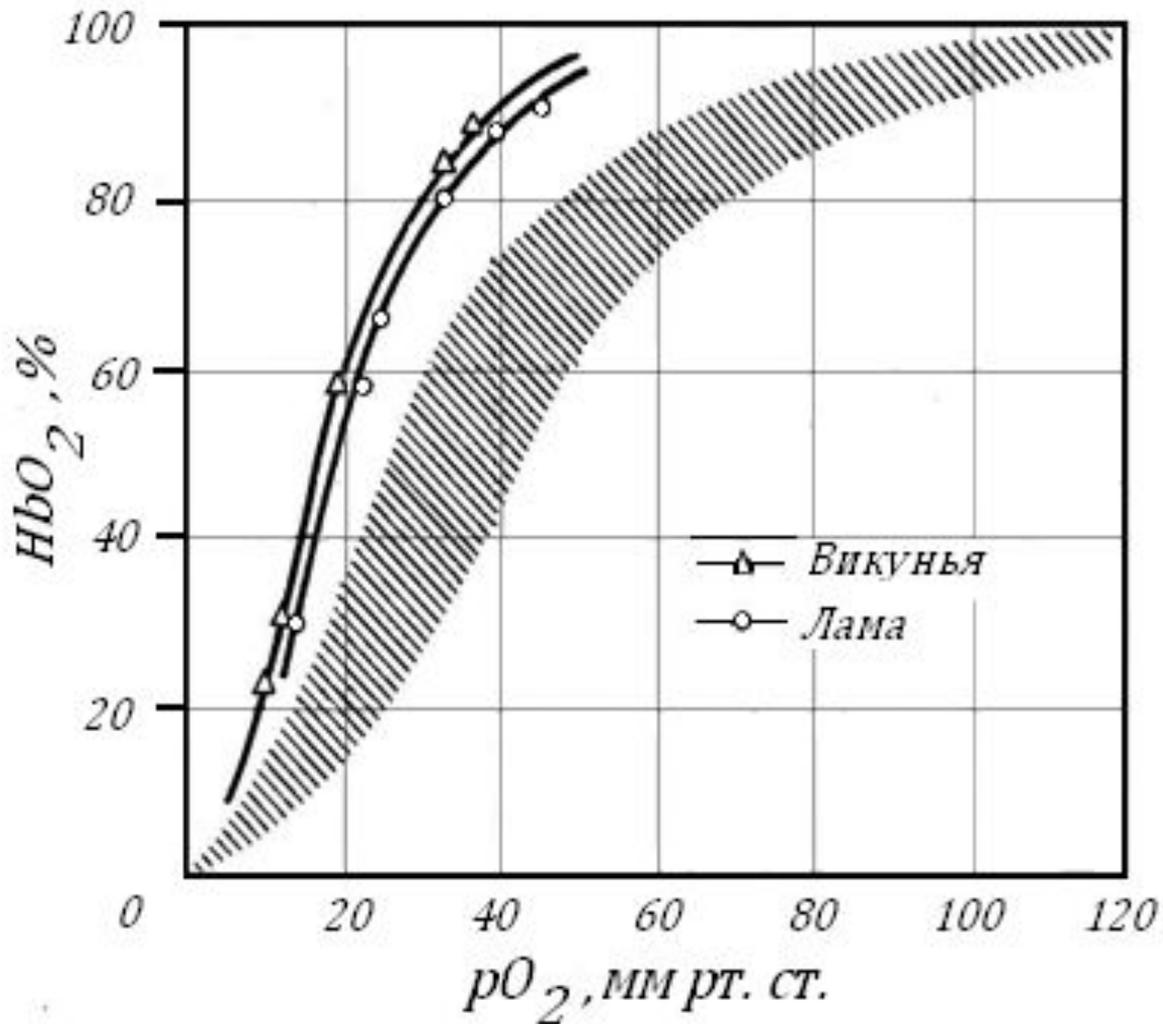


Рис. 51. Кривые диссоциации оксигемоглобина крови ламы и викуньи (слева) по сравнению с теми же кривыми у других млекопитающих (заштрихованная область)
Hall et al., 1936), по: [71]

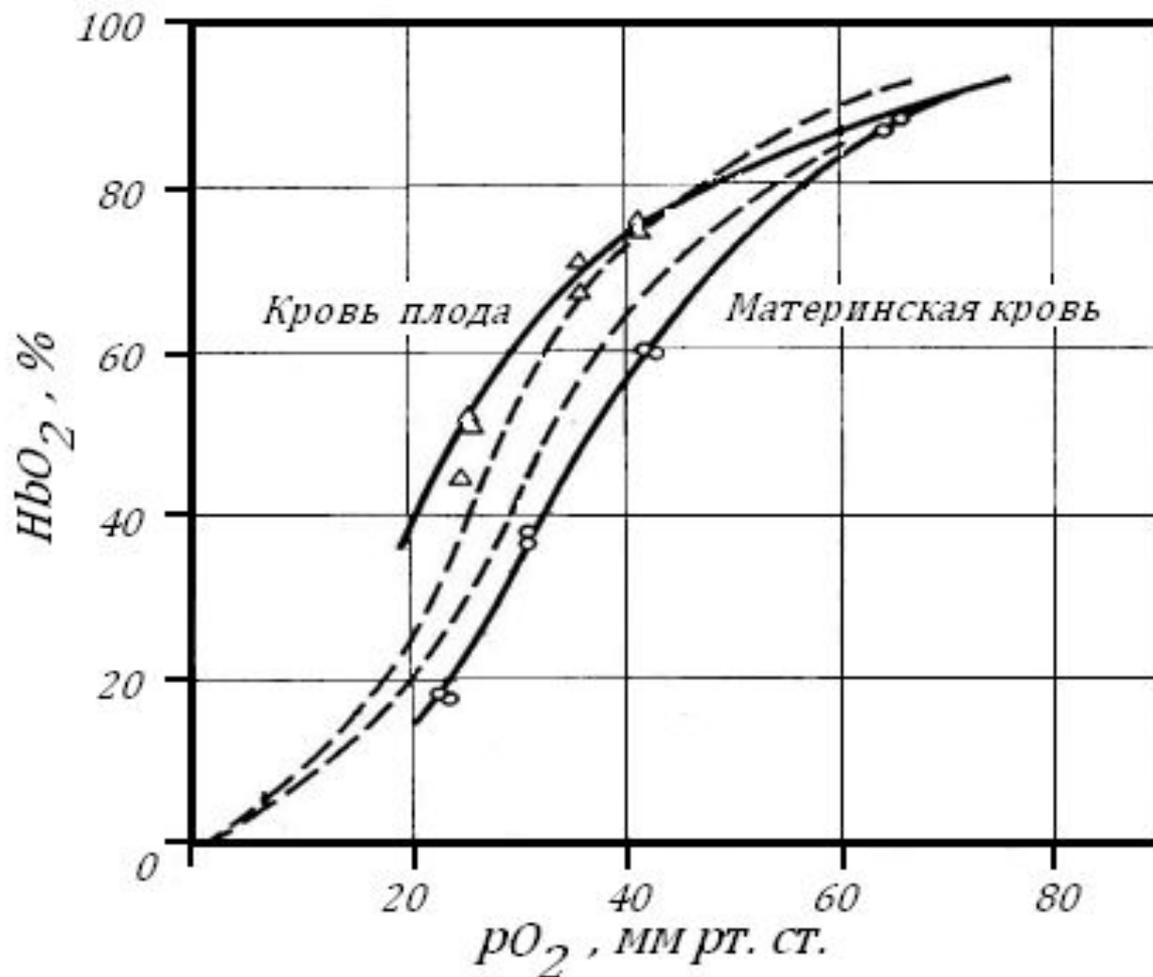


Рис. 52. Кривые диссоциации оксигемоглобина в крови беременной козы и ее плода (Barcroft, 1935); пунктиром показаны пределы, в которых лежат те же кривые для небеременных коз, по: [71].

При адаптации к гипоксии не всегда находят сдвиг кривой диссоциации HbO_2 влево, при котором сродство O_2 и белка Hb увеличивается, что улучшает оксигенацию гемоглобина в легких.

Чаще наблюдают сдвиг этой кривой вправо (он наблюдается у коз при беременности), при котором отрыв молекулы O_2 от Hb , облегчается что важно для тканей организма, поглощающих O_2 . Такой сдвиг наблюдают у человека - аборигена высокогорья.

Таблица 27

**Параметры легких у 24 мужчин
– аборигенов различных высот
(Gareila-Oyola, Saldana, 1974), по: [32]**

Параметры	Уровень моря	2761- 3000 м	3840- 4330 м
Общее число альвеол $\times 10^6$	287	300	337
Поверхность альвеол, m^2	61	75	80
Диаметр альвеолы, μm	264	283	287

Таблица 27

**Показатели дыхания, гемодинамики и крови
у новичков и рабочих (5 лет стажа) на высотах Кавказа**

Показатель	Киев 200 м	Терскол 2100 м		Карьер 3100 м	Станция «Мир» 3500 м	
	неадапти- рованные	неадапти- рованные	рабочие- горцы	шахтеры	неадаптиро- ванные	строители- горцы
МОД, л/мин	7.3	9.5	9.7	8.8	10.3	10.2
МОК, л/мин	5.0	5.0	5.3	4.4	4.7	4.4
ЧСС/мин	52	52	69	64	58	73
УО, мл	91	100	75	69	82	61
Нв, г%	15	15	16	16	15	17
НвО₂, %	96	87	93	92	79	83
Артерия О₂, об.%	19	17	20	19	15	19
АВО₂, об.%	5	5	6	8	5	9
VO₂, мл / (мин • кг МТ)	4.1	4.0	3.8	4.8	3.9	5.1

**Длительность бега до изнеможения
со скоростью 8 км/ч и подъемом 19°**

Уровень моря	Не спортсмены	7 мин
	Спортсмены	14 мин
Высота 4540 м	Аборигены	16 мин

**Основное различие этих двух групп рабочих
касается крови:
при длительном пребывании на большой высоте
концентрация в ней Hb
и насыщенность ее O₂ повышаются
и, самое интересное,
почти в 2 раза увеличивается системная AVO₂
(от 5% до 9%).**

**Это означает: у адаптированных рабочих
при небольшой разнице в величинах МОК
(4.7 и 4.4 л/мин)
выход O₂ из кровеносных сосудов растет,
что и обеспечивает у них неизменное,
а порой и повышенное потребление O₂.**

**Длительность бега до изнеможения
с $V = 8$ км/ч и подъемом 19°**

Уровень моря	Не спортсмены	7 мин
	Спортсмены	14 мин
Высота	Аборигены	16 мин

**У аборигенов
исходные показатели работы легких и сердца ниже,
а поверхность легочных альвеол выше.**

**Клеточные системы переноса и окисления питательных
продуктов (и кислорода) более эффективны (табл. 24 и 25).**

**Повышенная плотность капилляров в тканях,
и концентрация миоглобина в клетках,
пониженное сродство Hb к O₂ ,
возможно, более низкое критическое pO₂ для органических
клеток.**

**Образующийся в условиях гипоксии лактат,
ускоренно синтезируется в углеводы.**

**В результате скорость потребления O₂ аборигенами
в условиях низкого парциального pO₂
может сохраняться и даже повышаться.**

При острой дыхательной гипоксии

увеличиваются минутные объемы дыхания и кровообращения, доля анаэробной энергетики в клетках растет и в тканях повышается количество недоокисленных продуктов, таких как молочная кислота.

В результате резко падает жизнедеятельность организма и, как пример – снижается мышечная и умственная работоспособность

При длительной дыхательной гипоксии

- 1. МОК снижается даже ниже исходного уровня, МОД остается повышенным, альвеолярная поверхность легких увеличивается.**
- 2. Растут объем циркулирующей крови и концентрация Hb, меняется его сродство к O₂; у человека кривая диссоциации HbO₂ сдвигается вправо, что облегчает выход O₂ из молекулы HbO₂.**
- 3. Артерио-венозная разница O₂ увеличивается, что отражает ускорение транспорта O₂ из крови в ткани и возможное снижение pO_{2 крит} для тканевых клеток.**
- 4. В тканях появляется в заметных количествах миоглобин и ускоряются реакции связывания молочной кислоты.**
- 5. Работоспособность адаптированного человека растет, однако только у аборигенов она приближается к работоспособности человека, живущего на уровне моря.**

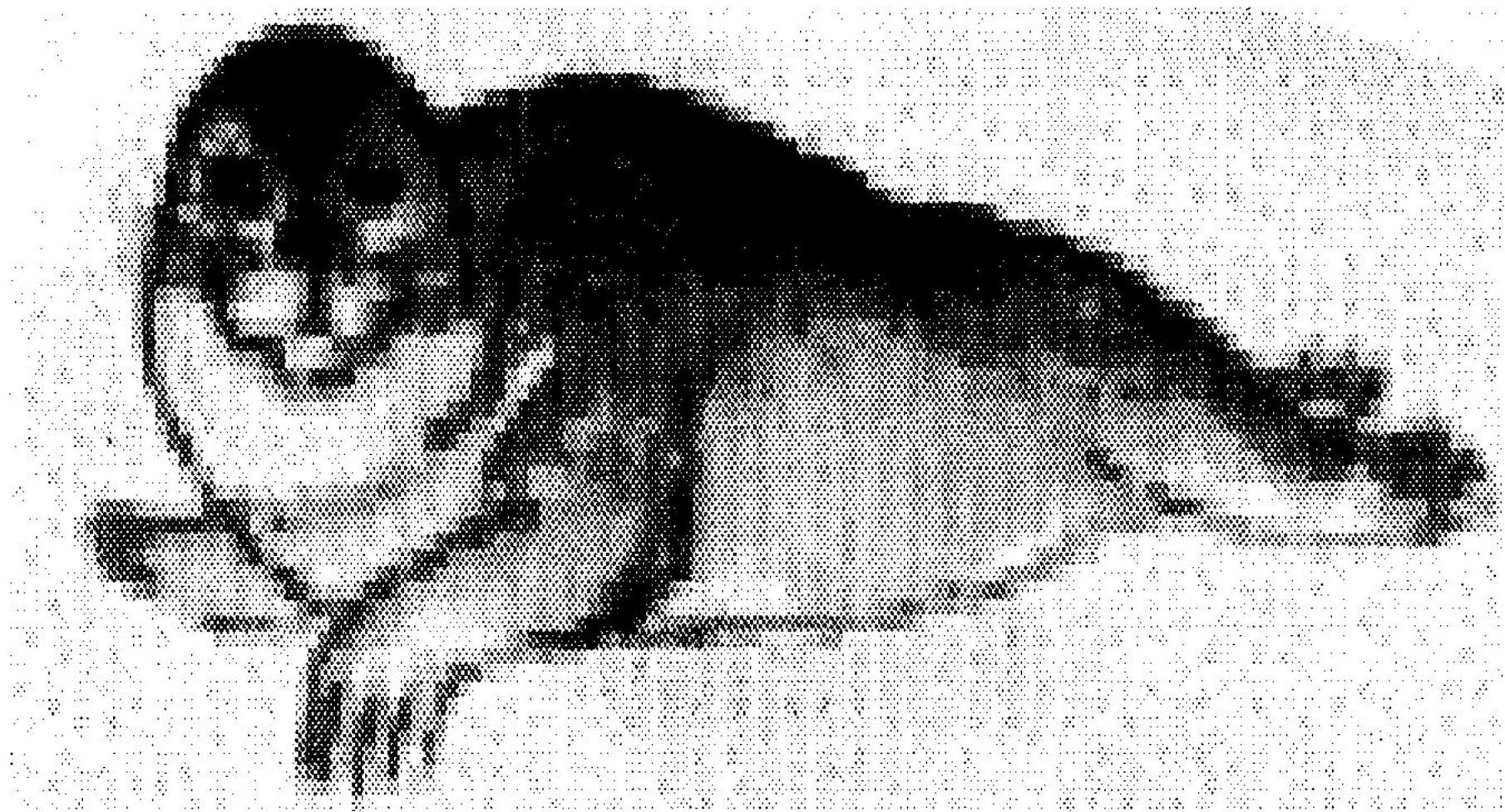


Таблица 28
Содержание кислорода в организме
водных млекопитающих, мл O₂/кг Мт [41, 95]

Животное	Легкие	Кровь		Ткани		Всего
		артерии	вены	миоглобин	в растворе	
Тюлень крылатка	12.6	14.3	22.6	27.2	2	78.7
Морская выдра	51.2	6.1	9.4	8.8	2	77.5
Тюлень обыкновенный	13.6	12.2	18.8	18.6	2	65.2
Морской котик	21.8	6.7	9.9	11.7	2	52.1
Морской лев	16.5	5.0	7.2	8.1	2	38.8

Таблица 29.

Показатели крови у морских млекопитающих [11]

Вид	Гематокрит, %	O₂-емкость, об. %
Норка американская	52	23
Тюлень серый	48	29
Тюлено Уэдделла	61	35
Дельфин белобочка	48	26

Таблица 30.

Запас кислорода в организме байкальского тюленя [37, 38]

Ткань	Щенки Мт 20 кг весной		Зрелые особи Мт 50 кг весной - осенью	
	мл O ₂ / кг	%	мл O ₂ / кг	%
Гемоглобин	33	60	45 – 57	63 - 61
Миоглобин	7	13	14 - 24	19 – 26
Легкие	7	13	5 – 5	7 – 5
Жировая ткань	6	12	7 - 7	10 – 7
Жидкости тела	1	2	1 – 1	1 - 1
Всего	55	100	72 - 94	100

При подсчетах было принято:

- 1) для связывания 1 мл O₂ требуется 746 мг Mb;
- 2) концентрация O₂ в артериальной крови щенков и взрослых составляет 30 и 37 об. %, а системная AVO₂ равна 7 об. %;
- 3) соотношение венозного и артериального отделов русла равняется 3;
- 4) коэффициент растворимости O₂ в жидкостях тела и жире равняется $3 \cdot 10^{-5}$ и $16 \cdot 10^{-5}$ мл•мл⁻¹ мм рт. ст.⁻¹;
- 5) масса жидкостей 15%;
- 6) среднее рO₂ в жидкостях и жире 70 мм рт. ст..

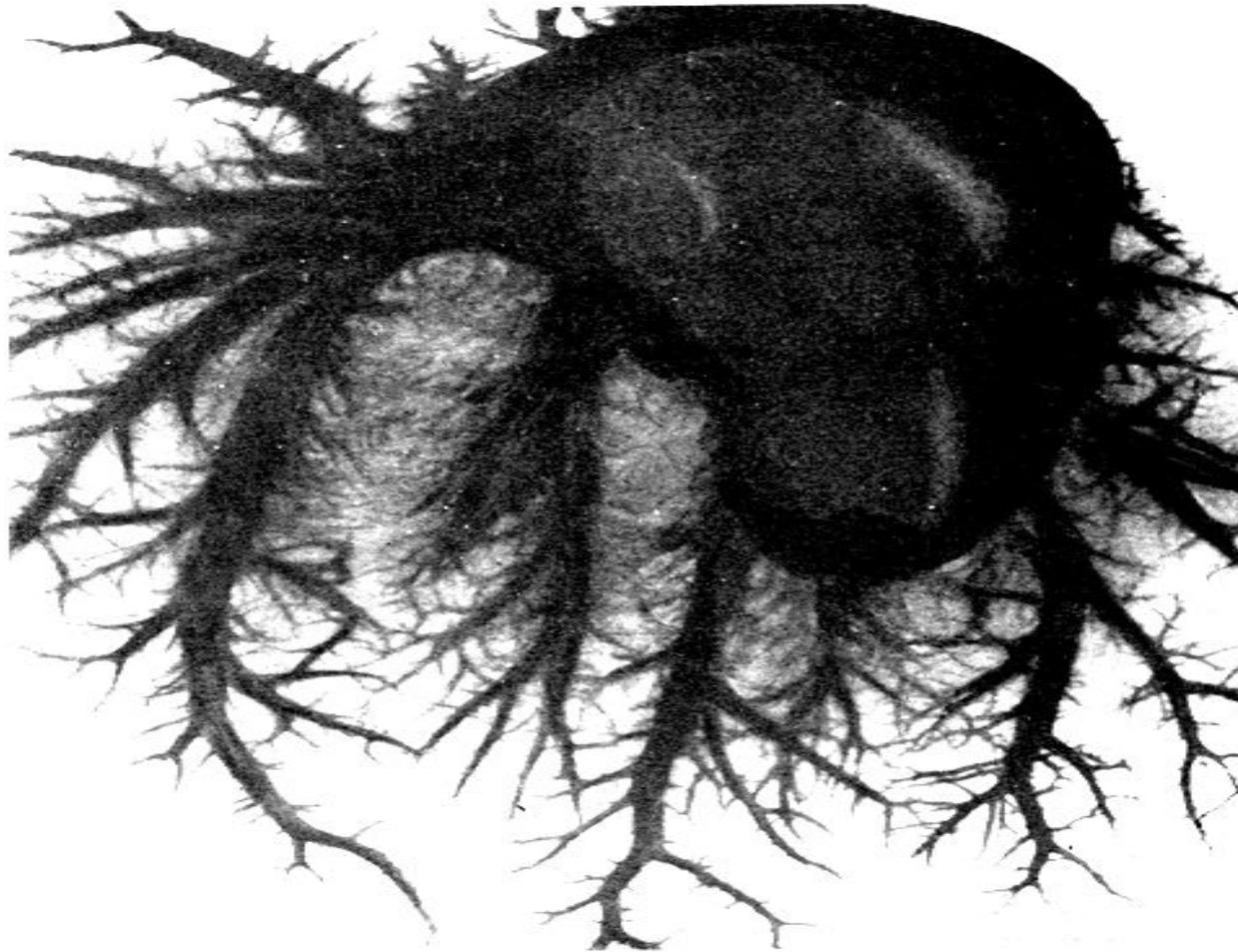


Рис. 55. Рентгенограмма печеночного венозного синуса и печеночных вен у морского котика [11]

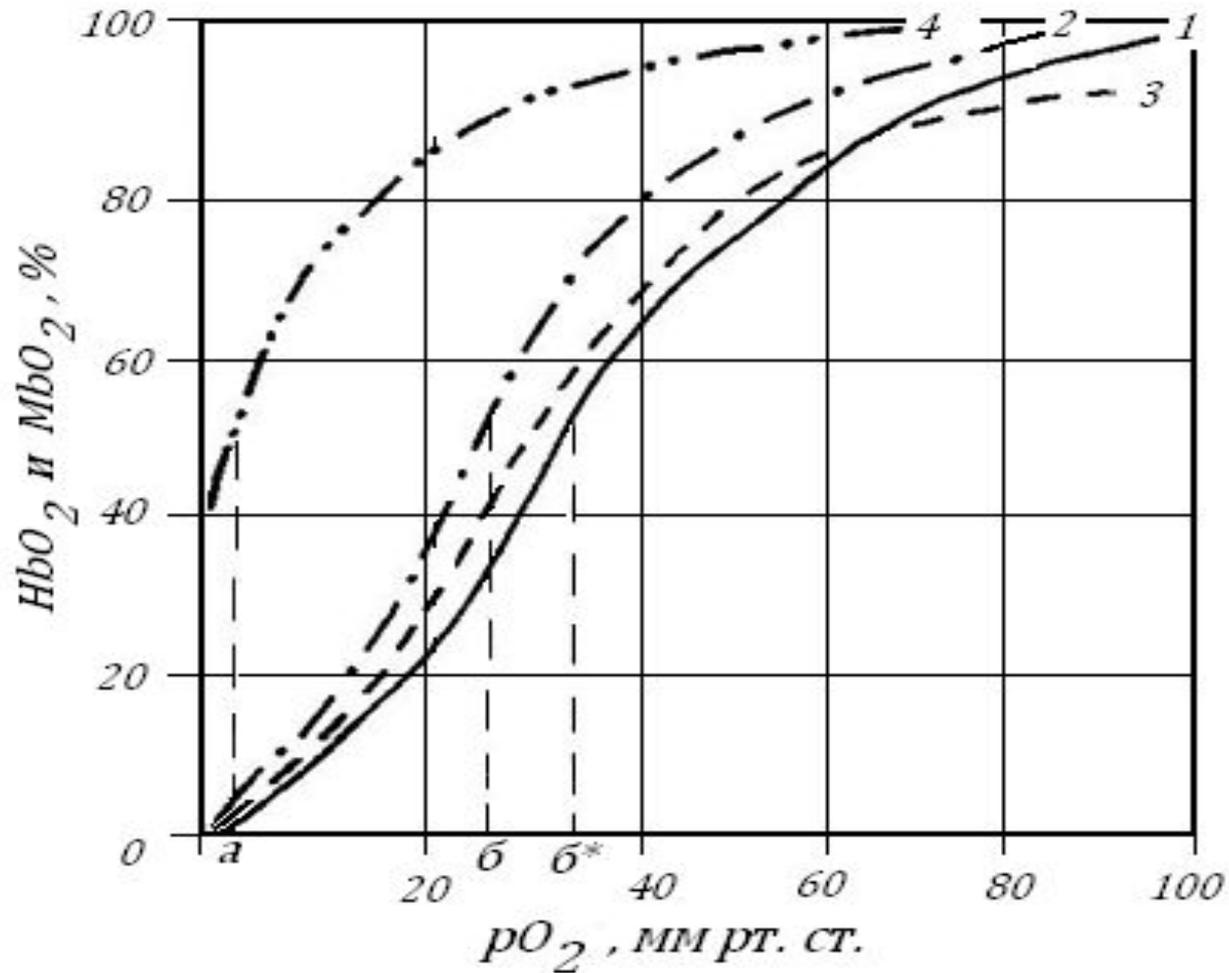


Рис. 56. Кривые диссоциации HbO₂ обыкновенного тюленя (1), хохлоча (2), серого тюленя (3) (Scholander, 1940; Lenfant et. al.,1970; Lapennas, Reeves, 1982) и MbO₂ у различных морских млекопитающих (Rossi-Fanelli, Antonini, 1958), по: [33]. По оси ординат степень их насыщения в %. Показаны pO₂ полунасыщения для Mb (a) и для Hb (б и б*).

**У морских млекопитающих
энергетика коротких пищевых ныряний
аэробна и обеспечена
депонированным кислородом.**

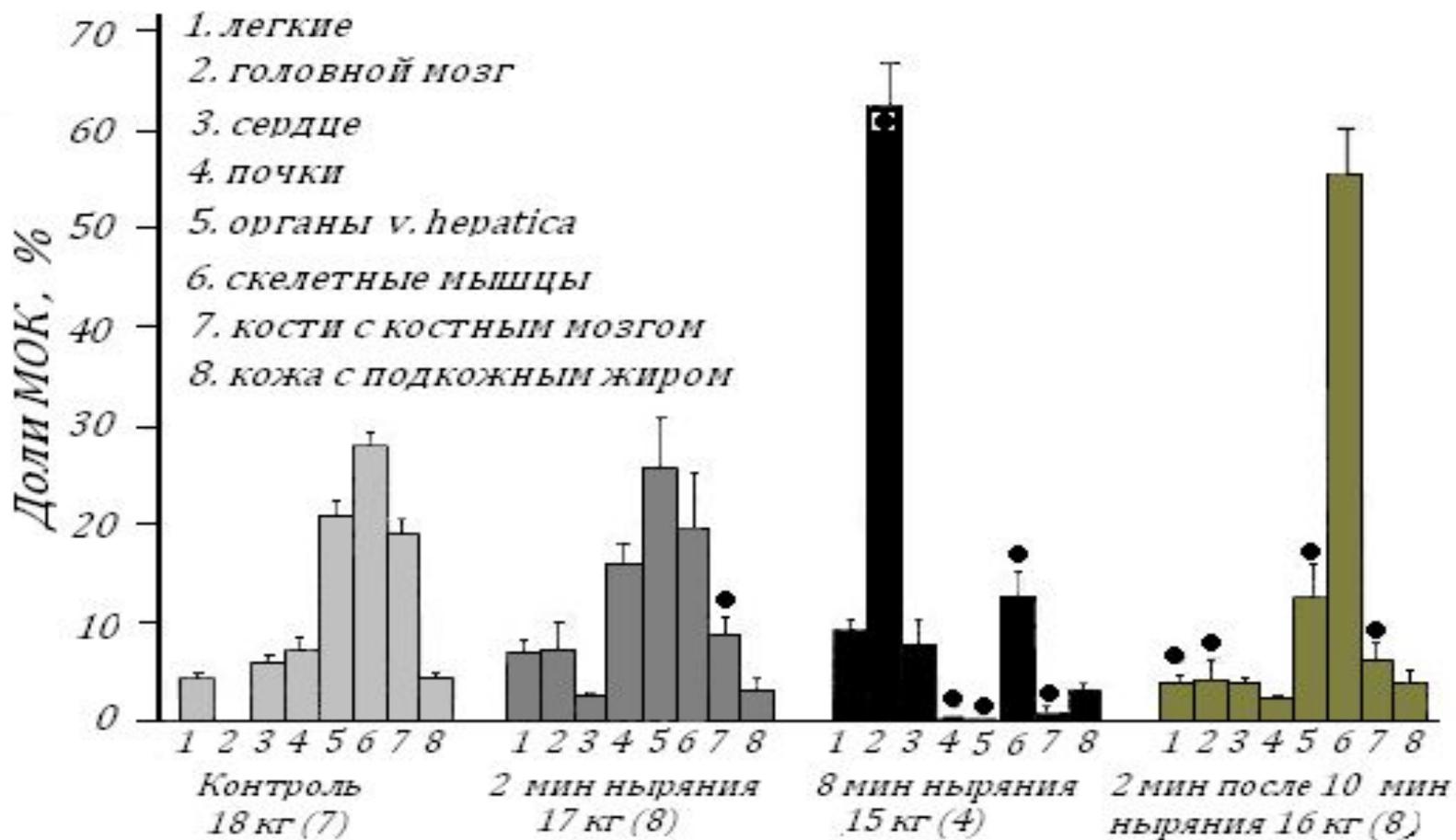


Рис. 57. Органные доли МОК у щенков байкальской нерпы при нырянии [5, 36, 76]. Внизу - средняя Мт и в скобках - число нерп. Показано различие с контролем (для головного мозга с коротким нырянием).

**Морские млекопитающие после исчерпания кислородных депо
(при длительных исследовательских ныряниях)
используют энергию анаэробного гликолиза [24, 65, 101].**

**Поэтому органы этих животных,
даже такие как головной мозг и почки, содержат много
гликогена с глюкозой, мМоль глюкозы / кг ткани:**

	Крыса	Собака	Тюлень Уэделла	Байкальская нерпа
Скелетные мышцы	26	31	40	30
Миокард	28	28	90	43
Головной мозг	3	4	12	28

Таблица 31.

**Количество углеводов в органах байкальской нерпы
с Мт 20 кг до, в конце 19-минутного ныряния и
через 2 мин после него [64]**

Орган	Гликоген + глюкоза			Лактат		
	до, мг/г	в конце, %	после, %	до, мг/г	в конце, %	после, %
Диафрагма	12.7	58	68	3.1	171	120
Сердце	12.3	69	98	3.7	124	108
Почки	7.4	72	97	1.1	175	129
Головной мозг	8.0	90	84	1.8	117	128
Печень	14.0	100	92	0.60	216	153

У ВОДНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ (по большей части это морские животные)

**Энергетика коротких пищевых ныряний
аэробна и обеспечена депонированным кислородом.**

Энергетика длительных ныряний обеспечивается

- а) запасами кислорода,**
- б) способностью сердечно-сосудистой системы к централизации кровотока (перераспределение кровотока в ЦНС),**
- в) энергией анаэробного гликолиза, в основном, гликогенолиза,**
- г) низкой чувствительностью нервных центров к повышению кислотности крови из-за накопления недоокисленных продуктов клеточных реакций [11].**

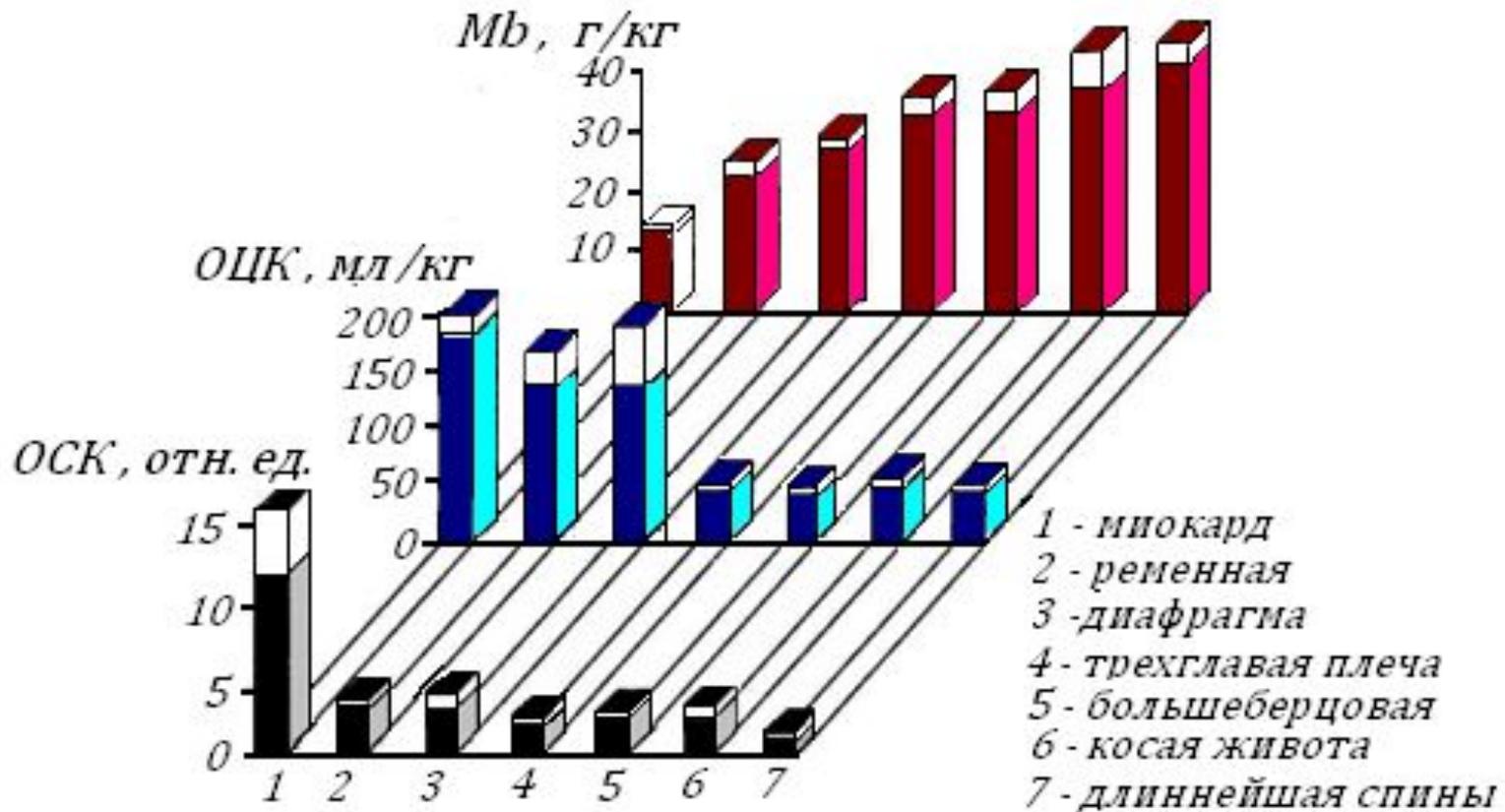


Рис. 58. Объемная скорость кровотока (ОСК), объем циркулирующей крови (ОЦК) и концентрация миоглобина (Mb) в скелетных мышцах щенков байкальской нерпы до ныряния [76]