

Проблемы, связанные с нырянием у млекопитающих и
птиц

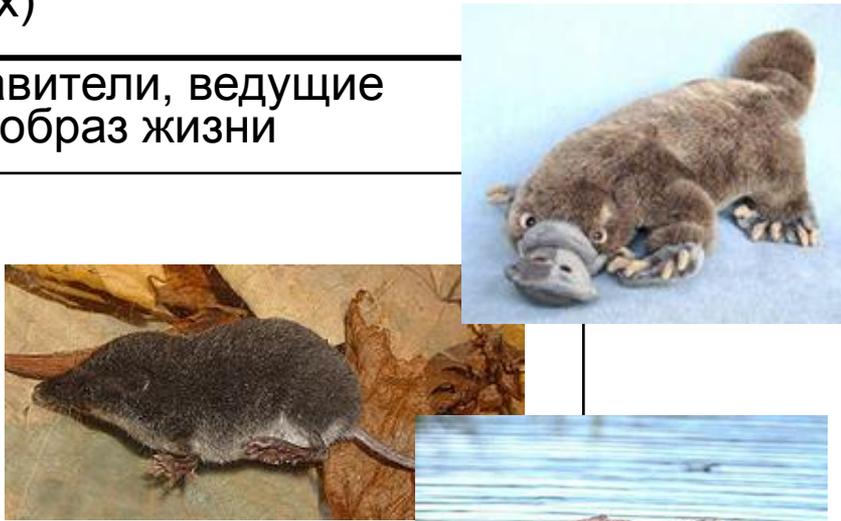
Как использовать ограниченный запас O_2 ?

Водные млекопитающие (они есть в большинстве основных отрядов, а некоторые отряды целиком состоят из водных животных)

Отряд	Представители, ведущие водный образ жизни
-------	---

Однопроходные
Сумчатые
Насекомоядные
Летучие мыши

Утконос
нет
Кутора
нет



Приматы
Грызуны
Зайцеобразные

нет
Бобр, ондатра
нет



Китообразные
Хищные
Ластоногие
Сирены

Киты (все виды)
Калан
Тюлени (все виды)
Морские коровы, ламантин, дюгонь (все виды)



Копытные
непарнокопытные
парнокопытные

Тапир
Бегемот



У птиц представители многих таксонов почти полностью перешли к водному образу жизни:

Пингвины



Гагары



Поганки



Трубноносые



Пеликаны



Цапли



Гусеобразные



Чайки



Чистики



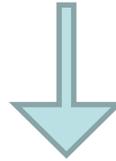
Опасности при погружении:

1. Кессонная болезнь
2. Токсичность O_2
3. Наркотический эффект газов
4. Прямое воздействие высокого давления

Кессонная болезнь

НО...

- Антарктический тюлень остается под водой до 43 мин на глубине до 600 м;
- Кашалот – до 1134 м (трансатлантический кабель...)



- Им не вредит образование пузырьков в крови и др. тканях
- Они предотвращают образование пузырьков
- У них не возникает перенасыщения газом



Scholander, 1940:

У китов объем трахеи (несжимаемой из-за костных колец) велик в сравнении с объемом легких.

Когда кит ныряет на глубину в 100 м давление (~11 атм) сжимает полностью легкие и воздух переходит в жесткую трахею (+ кровоток в легких минимальный)



N_2 не переходит в кровь!

Токсичность O₂

Чистый O₂ при P= 1 атм вреден для многих гомойотермов, вызывая неврологические симптомы. При P= 2 атм начинаются судороги.

Водолаз на глубине 40 м дышит сжатым воздухом в 5 атм (4+1; иначе грудная клетка будет сдавлена водой). Если это обычный воздух, где % O₂ = ~ 1/5, то P O₂ = 1 атм. □

снижение % O₂ до 1/10 газовой смеси □ P O₂ = 0.5 атм

Наркотический эффект N₂

Выражен на глубинах ≥ 100 м. У водолазов N₂ заменяют на He.

У диких животных этого эффекта нет – они не дышат под водой.

ОБЕСПЕЧЕНИЕ кислородом под водой



Способы увеличения времени пребывания ныряющих животных под водой. В скобках указаны варианты, которые мало распространены, маловероятны или неосуществимы по физиологическим причинам

Увеличение запаса кислорода

[Увеличение объема легких]

Увеличение объема циркулирующей крови и повышение содержания в ней гемоглобина

Увеличение количества мышечного гемоглобина

[Неизвестные способы запаса кислорода]

Использование анаэробных процессов

Образование молочной кислоты

[Использование неизвестных акцепторов водородных ионов]

Снижение потребления кислорода

Снижение интенсивности обмена

Водное дыхание

Кожное дыхание (лягушка, морские змеи, черепахи)

Дыхание через пищевод или прямую кишку (некоторые черепахи)

[Вдыхание воды в легкие (испробовано только в эксперименте)]

Запасы кислорода у тюленя и человека



Локализация кислорода	O ₂ , мл
Тюлень (30 кг)	
Воздух в легких (350 мл, 16% O ₂)	55
Кровь (4,5 л; 25 мл O ₂ на 100 мл)	1125
Мышцы (6 кг; 4,5 мл O ₂ на 100 г)	270
Вода в тканях (20 л; 5 мл O ₂ на 1 л)	100
Всего	1550
Мл O ₂ на 1 кг веса тела	52
Человек (70 кг)	
Воздух в легких (4.5 л; 16% O ₂)	720
Кровь (5 л; 20 мл O ₂ на 100 мл)	1000
Мышцы (16 кг; 1.5 мл O ₂ на 100 мл)	240
Вода в тканях (40 л; 5 мл O ₂ на 1 л)	200
Всего	2160
Мл O ₂ на 1 кг веса тела	31



Scholander, 1940

Более высокая кислородная емкость крови за счет:

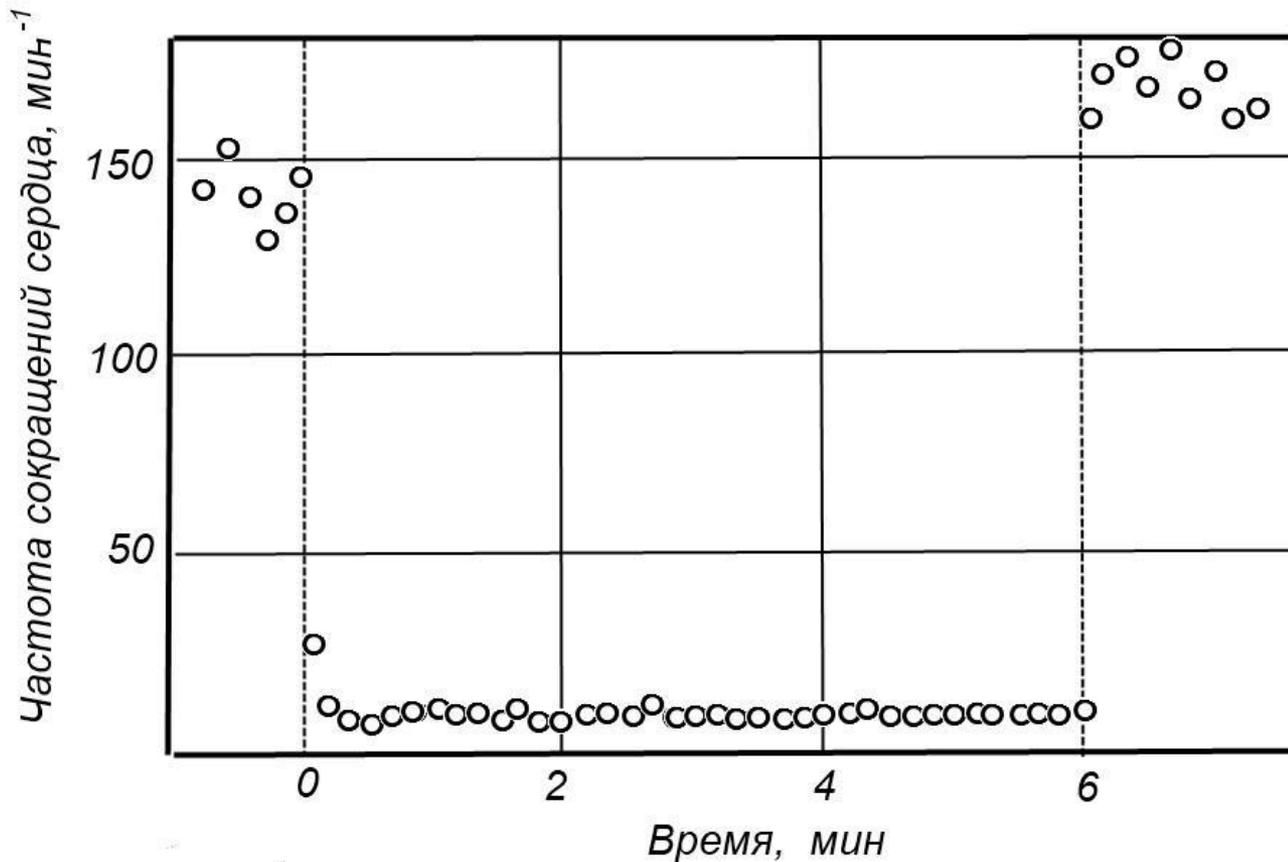
- + $> N$ эритроцитов $\text{lim } 60\%$, далее резкое $>$ вязкости крови и проблемы в работе сердца
- + $> N$ Hb без увеличения вязкости $\square > V$ циркулирующей крови \square тоже lim
- + $> O_2$ в мышцах (их красный цвет за счет миоглобина), % гемоглобина меньше, чем в крови, но зато масса мышц велика
- растворение O_2 в ткани (жире, где мало кров. сосудов) – малое значение

RMR тюленя - запаса O_2 хватит на 5 минут,
но тюлень проводит под водой \geq 15 минут

КАК ему это удастся?



Брадикардия = рефлекторное урежение ритма
сердца ~ в 10 раз и изменение в системе кровоснабжения



Когда тюлень ныряет, частота сокращений сердца у него быстро падает от примерно 140 до менее чем 10 ударов в минуту. Начало и конец пребывания под водой показаны пунктирными линиями (Elsner, 1965).

Но... артериальное давление остается тем же!

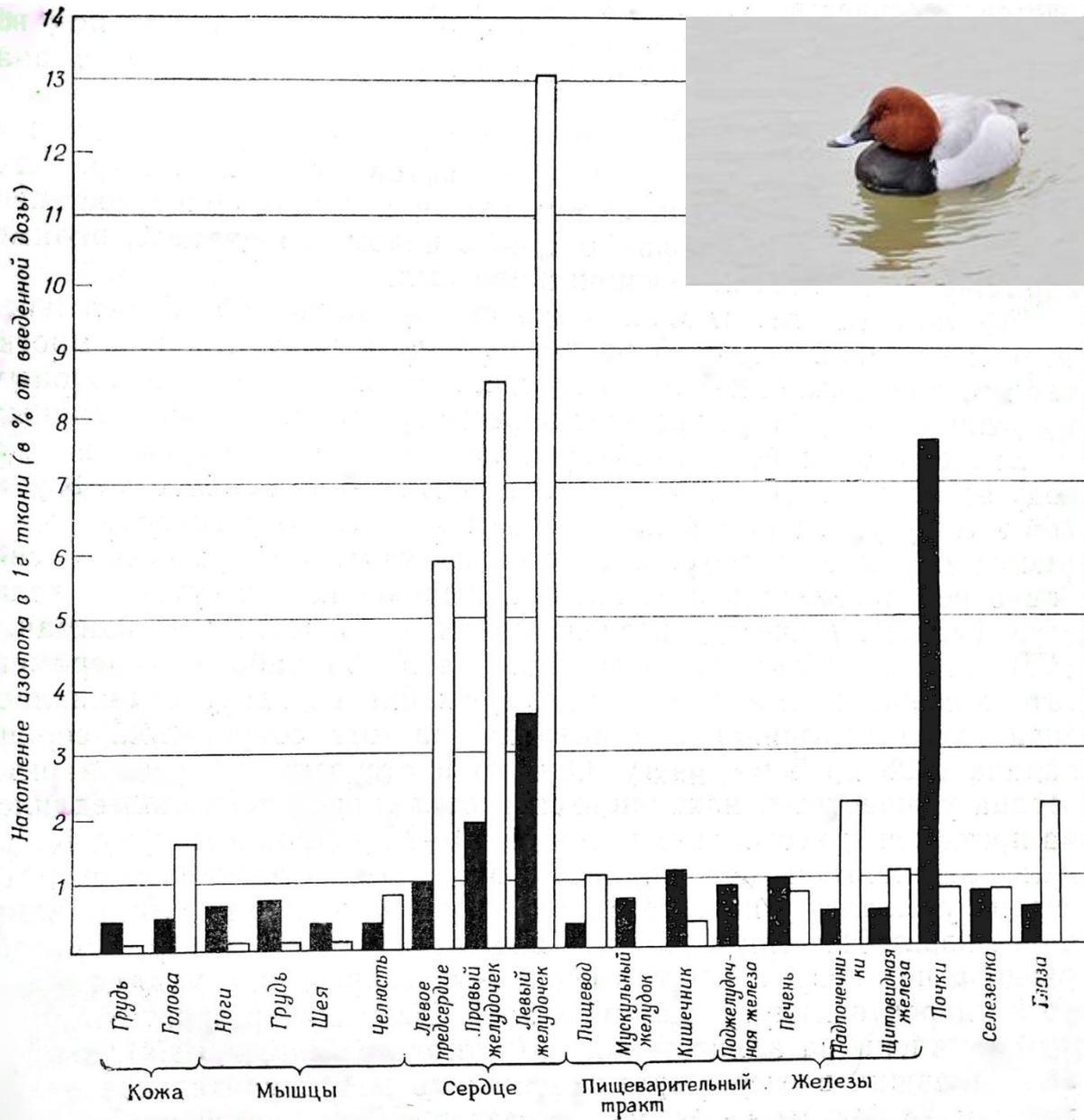


Сжатие периферических сосудов, уменьшение минутного объема сердца –

кровь поступает в жизненно важные органы – **в мозг, сердце, глаза**, - и не поступает в **органы брюшной полости и мышцы**. Почки слабо снабжаются кровью.

Мышцы переходят на анаэробный метаболизм и в них из-за отсутствия кровотока накапливается **молочная кислота**





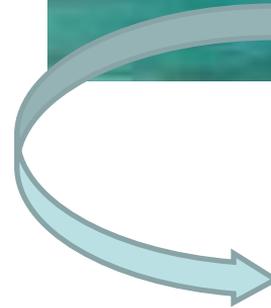
- Кровоснабжение при нормальном дыхании воздухом

- Во время пребывания под водой

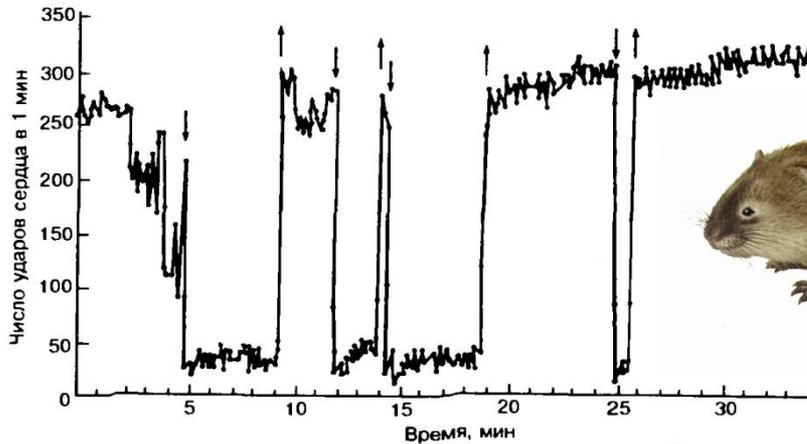
Уровень кровоснабжения определяли с помощью радиоактивного рубидия; высота столбиков соответствует накоплению рубидия в ткани, выраженному в процентах от введенного количества изотопа в расчете на 1 г ткани

Кровоснабжение различных органов у ныряющей утки (Johansen, 1964)

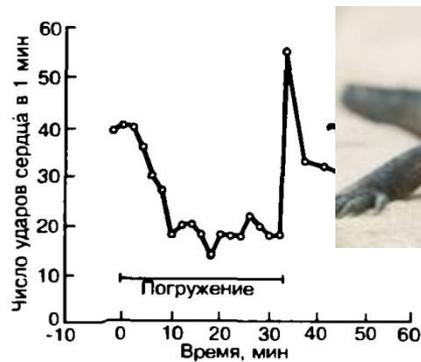
Животное «становится меньше»...



Брадикардия широко распространена среди ныряющих животных...



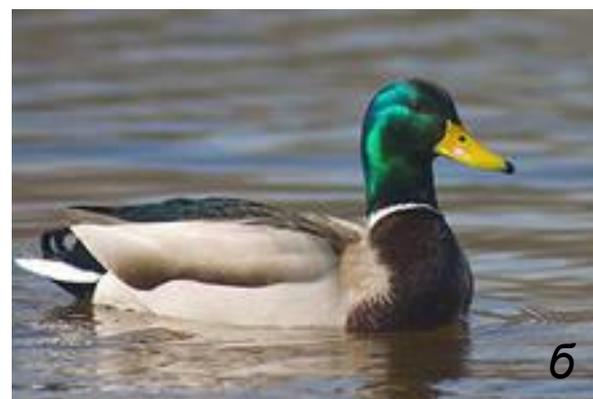
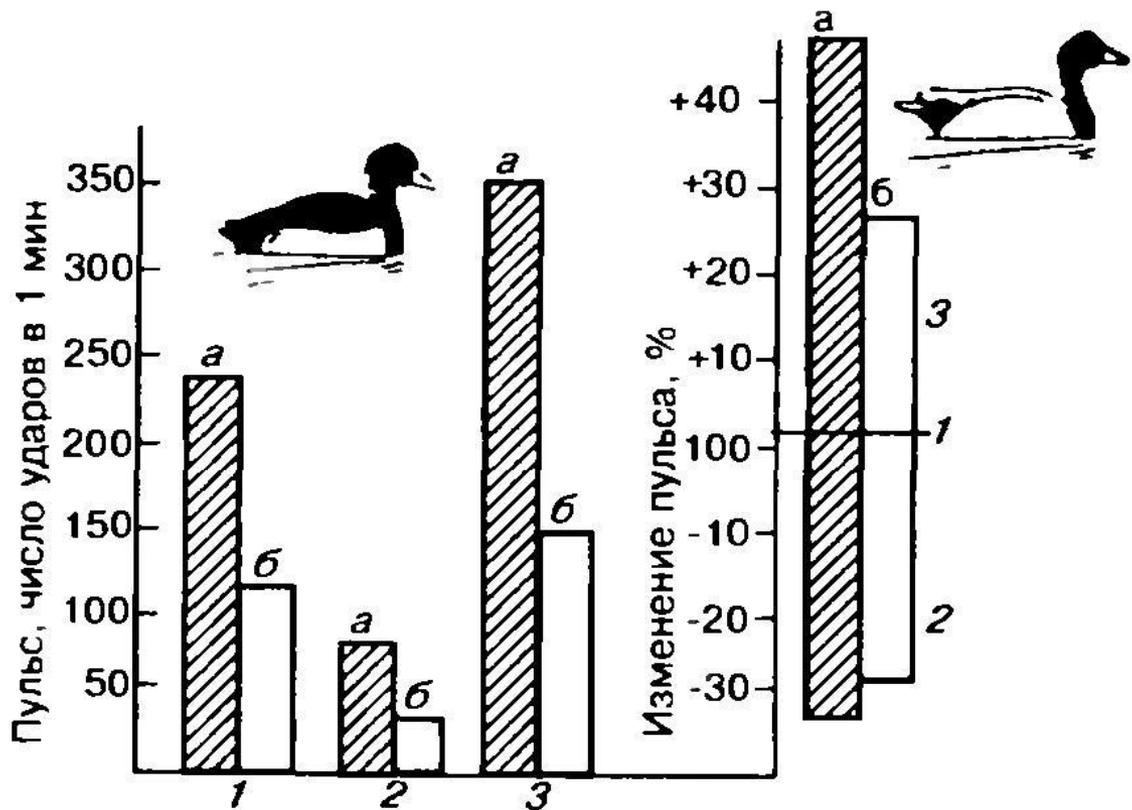
А – ондатра *Ondatra zibetica*



Б – Морская игуана *Amblyrhynchus cristatus*

Изменение сердечного ритма при нырянии (А- по В.Е. Соколову и др., 1982 и Б- G.Bartholomew, R.Lasiewski, 1965).

Стрелками отмечены моменты погружения и всплытия



Изменение сердечного ритма у хохлатой чернети *Aythya fuligula* (а) и кряквы *Anas platyrhynchos* (б) при нырянии (по В.П.Галанцеву, 1977).

1 - перед погружением, 2 – под водой на 30-й секунде, 3 - после подъема на поверхность.

В прежних работах брадикардию измеряли при насильственном погружении...

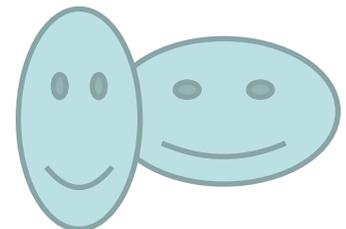


Опыты с аллигаторами и кайманами:

Метод

- Δ пульса (удары в мин)

- | | |
|---|----|
| •Насильственное погружение | 37 |
| •Радиотелеметрия в присутствии человека | 32 |
| •То же, но через несколько часов после ухода человека | 16 |
| •Радиотелеметрия, ныряли без человека | 2 |

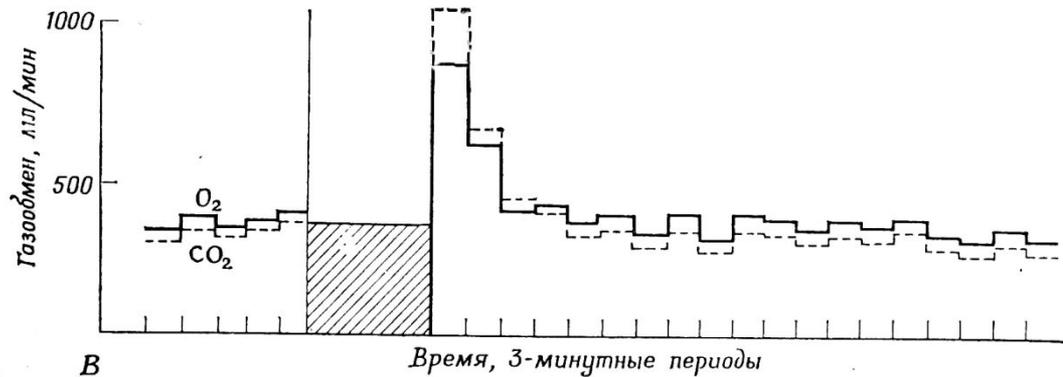
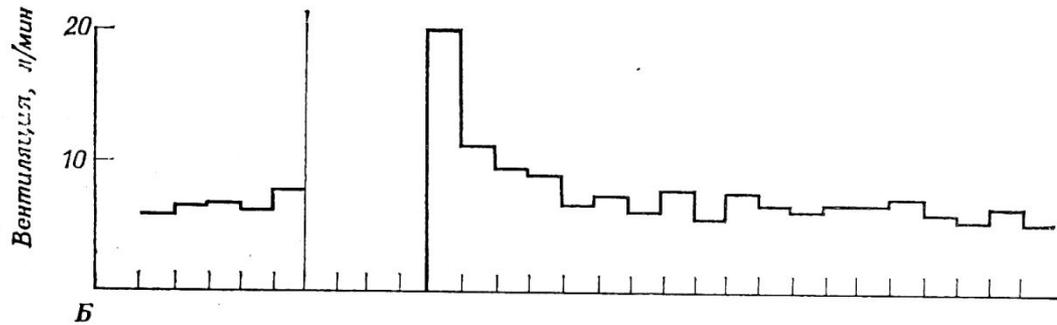
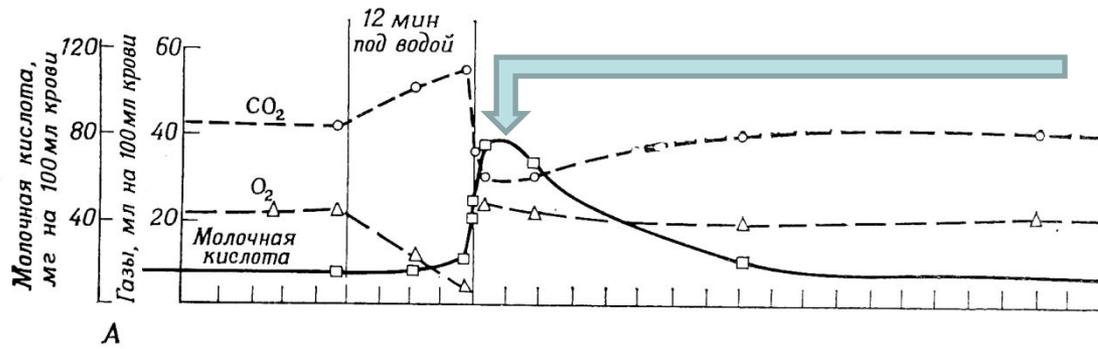


Выход на поверхность – выброс **молочной кислоты** в кровь.

Большая ее часть – для ресинтеза гликогена в печени и мышцах, меньшая - окисляется до CO_2

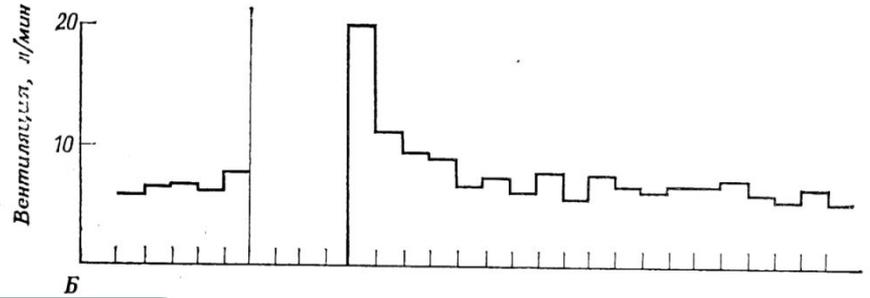
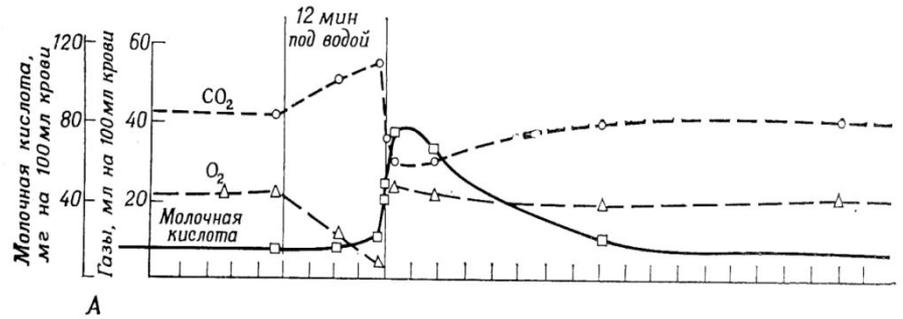
- обычно $\text{out CO}_2 \leq \text{in O}_2$
но... $\text{out CO}_2 \geq \text{in O}_2$ после выныривания

Выход на поверхность – выброс молочной кислоты в кровь.



- А – концентрация O₂, CO₂ и молочной кислоты в крови;
- Б – вентиляция легких;
- В – потребление O₂ и выделение CO₂ при дыхании

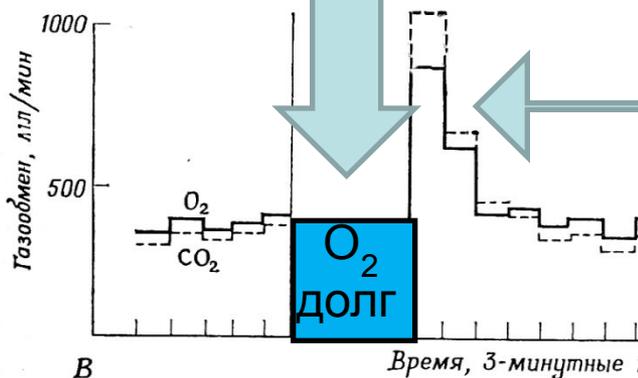
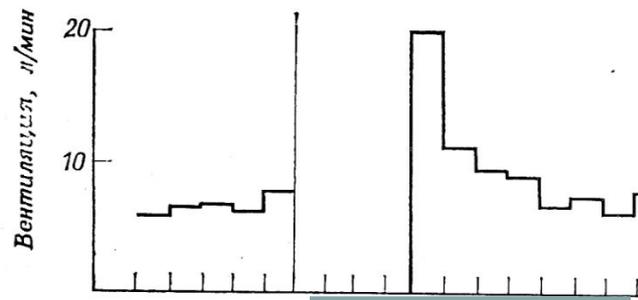
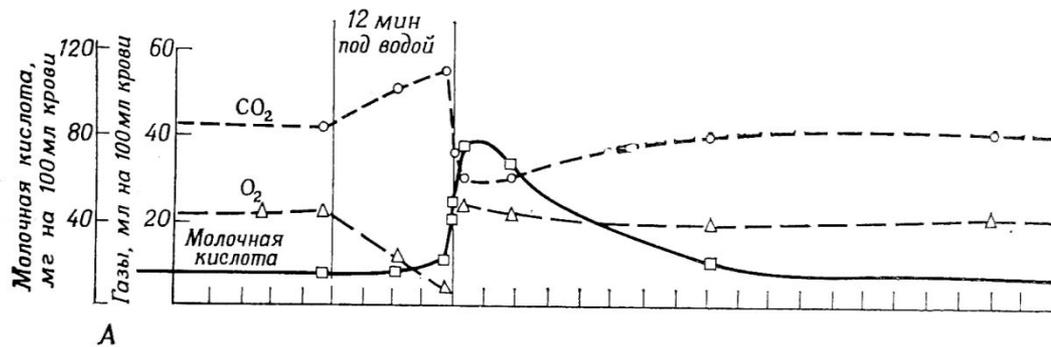
Дыхательный газообмен у тюленя весом 29 кг во время 12-минутного погружения в воду в условиях эксперимента (Scholander, 1940).



• Обычно $out\ CO_2 \leq in\ O_2$
 но после выныривания
 $out\ CO_2 \geq in\ O_2$

$RQ \leq 1$

Выход CO₂ из бикарбонатов



Ныряние –
 O₂ задолженность –
 Компенсация после
 выныривания - > in O₂

Компенсация не полная???

1. Компенсация есть, но она растянута во времени, и ее трудно установить на фоне обычных флуктуаций MR
2. Компенсация есть, но размер O_2 долга **меньше** ожидаемого из-за снижения уровня обмена

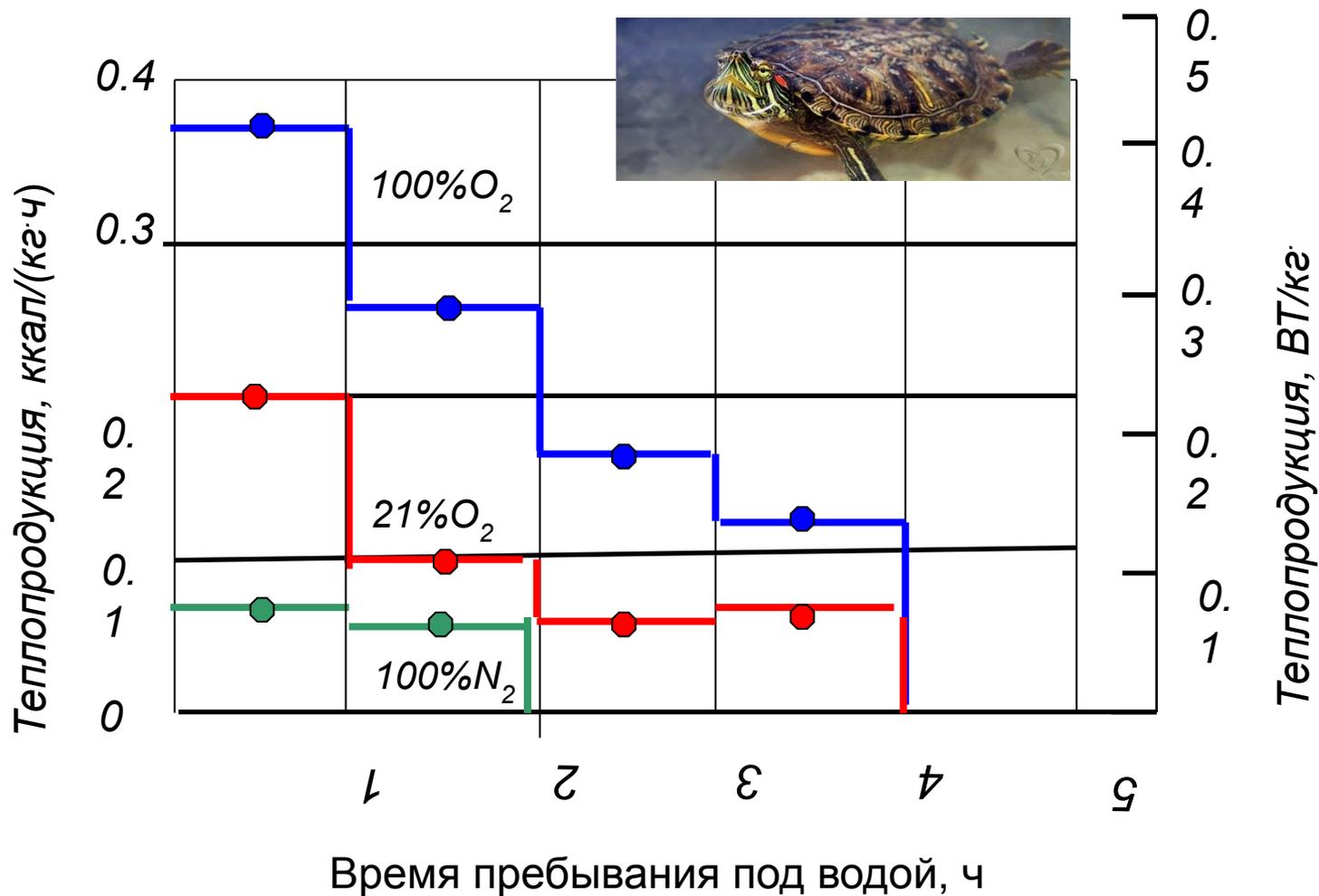
Второе более правдоподобно...

- Утки увеличивают потребление O_2 лишь на 1/3-1/4 от расчетного долга в длинной серии выныриваний и нет признаков задолженности по O_2
- Снижение MR ниже уровня покоя необычно (RMR \approx const.), но кровоснабжение почек (а они в том числе определяют RMR) почти прекращается,- в них приостанавливается клубочковая фильтрация и образование мочи. $\square < O_2$ задолженности.

Можно оценить по теплопродукции, хотя это методически сложно.

Экспериментальные опции с водными черепахами:
И под водой измеряли после дыхания до погружения

- обычным воздухом (21% O₂)
- чистым кислородом (100% O₂)
- чистым азотом (0% O₂)



У ныряющих черепах истинную интенсивность обмена можно определить по величине теплопродукции. Во время ныряния у черепахи, перед тем дышавшей атмосферным воздухом, уровень обмена постепенно снижается примерно до того же уровня, который устанавливается у черепахи, вдыхавшей перед нырянием чистый азот (Jackson, Schmidt-Nielsen, 1966).

- Сейчас показано, что под водой удельный метаболизм покоя у ламантинов в 5-10 раз, а у китов – в 14 раз ниже, чем у человека.

Способы увеличения времени пребывания ныряющих животных под водой.

Увеличение запаса кислорода

[Увеличение объема легких]

Увеличение объема циркулирующей крови и повышение содержания в ней гемоглобина

Увеличение количества мышечного гемоглобина

[Неизвестные способы запасания кислорода]

Использование анаэробных процессов

Образование молочной кислоты

[Использование неизвестных акцепторов водородных ионов]

Снижение потребления кислорода

Снижение интенсивности обмена

Водное дыхание

Кожное дыхание (лягушка, морские змеи, черепаха трионикс)

Дыхание через слизистые глотки, пищевод или прямую кишку (некоторые черепахи)

[Вдыхание воды в легкие (испробовано только в эксперименте)]

Дополнительные пути при водном дыхании черепах

Под водой основным органом дыхания черепахи является **глотка**, покрытая нитевидными сосочками и ворсинками, которые снабжены множеством капилляров. Так они могут оставаться под водой до нескольких часов.



Мягкотелая черепаха Кантори (*Pelochelys cantorii*) (пресные водоемы, Ю-В Азия, до 200 см)

Нильская мягкотелая черепаха (*Trionyx triunguis*) получает 30% кислорода через васкуляризованные сосочки в **глотке**, а остальное — через васкуляризованные участки **кожи**.

Тот же вариант у китайского дальневосточного трионикса *Pelodiscus sinensis*



У прудовых, каймановых и бокошейных черепах во время зимней спячки под водой **клоакальная бурса** обеспечивает дыхание.



Черепаха реки Фитцрой (*Rheodytes leukops*), (Австралия).

Вдыхание воды в легкие

- В 1 л H_2O кислорода \ll , чем в воздухе.
- Если под давлением \gg $\% \text{O}_2$ в H_2O , то??....
- Опыт: 8 атм - 200 мл O_2 в 1 л сбалансированного раствора (\sim O_2 плазме крови).
- Мыши выживали несколько часов, вдыхая оксигенированный физраствор
- гибель после опыта из-за спадания легких – смыв сурфактантов замена водного раствора синтетической жидкостью (фторуглеродистыми соединениями)