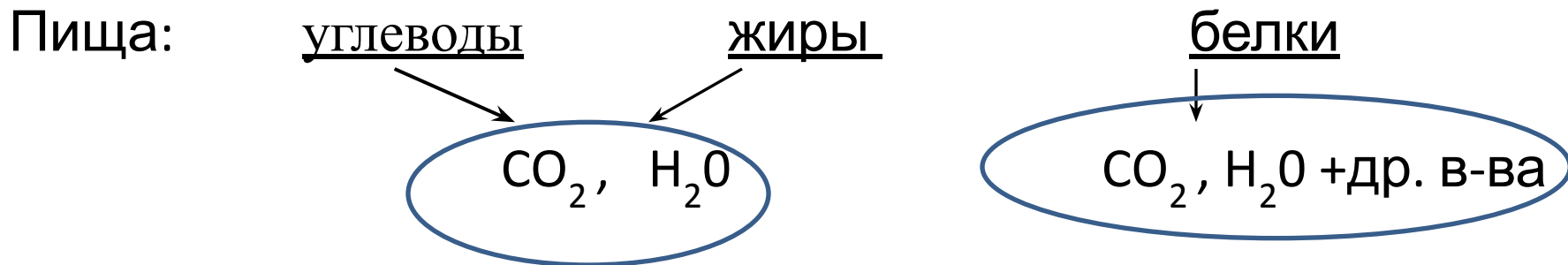


# Свойства дыхательных газов

Большинство животных удовлетворяют энергетические потребности за счет **окисления** компонентов пищи. Аэробный метаболизм дает в 10-20 раз больше энергии, чем анаэробный.



Поглощение O<sub>2</sub> и выделение CO<sub>2</sub> = ДЫХАНИЕ

Главный, а иногда единственный физический процесс поступления O<sub>2</sub> из внешней среды в клетку = **ДИФФУЗИЯ** = движение газа в виде растворенного вещества от высоких концентраций к низким.

Диффузия часто дополняется макропереносом  
(циркуляция крови),  
но диффузия – основа перемещения газов,  
участвующих в дыхании



Важно знать диффузионные свойства этих  
газов

# 1. Газы в воздухе

Состав сухого атмосферного воздуха (Otis, 1964).

Нормальный атмосферный воздух содержит также водяные пары в весьма изменчивом количестве. На долю более редких инертных газов (гелия, неона, криптона и ксенона), взятых вместе, приходится всего лишь 0,002%.

Компонент	Содержание, %
Кислород	20,95
Двуокись углерода	0,03
Азот	78,09
Аргон	0,93
Всего	100,00

До  $h = 100$  км - постоянство состава атмосферного воздуха поддерживается конвекционными токами; выше - +  $H_2$ , He, но этот слой мало интересен для физиологов...

С позиций физиологов,  
**если исключить водяные пары,**  
газовый состав атмосферы = const.



Равновесие между **потреблением**  $O_2$ ,  
окисляемого организмами до  $CO_2$ ,  
**и поступлением**  $O_2$ ,  
образующегося при поглощении  $CO_2$   
растениями

?? Сжигание угля, нефти, природных газов □  
истощение запасов  $O_2$  + возрастает %  $CO_2$  ??

Годы	% $O_2$
1900	20.948
2070	$20.946 \pm 0.006$

Если сожжены все  
известные запасы

топлива (расчет) 20.8 □ нет физиологических  
последствий

Небольшое > %  $CO_2$  □ физиологически слабый  
эффект, но не безвредно...

Небольшое  $\Delta$  поглощения солнечной радиации  $\square$   
**парниковый эффект**

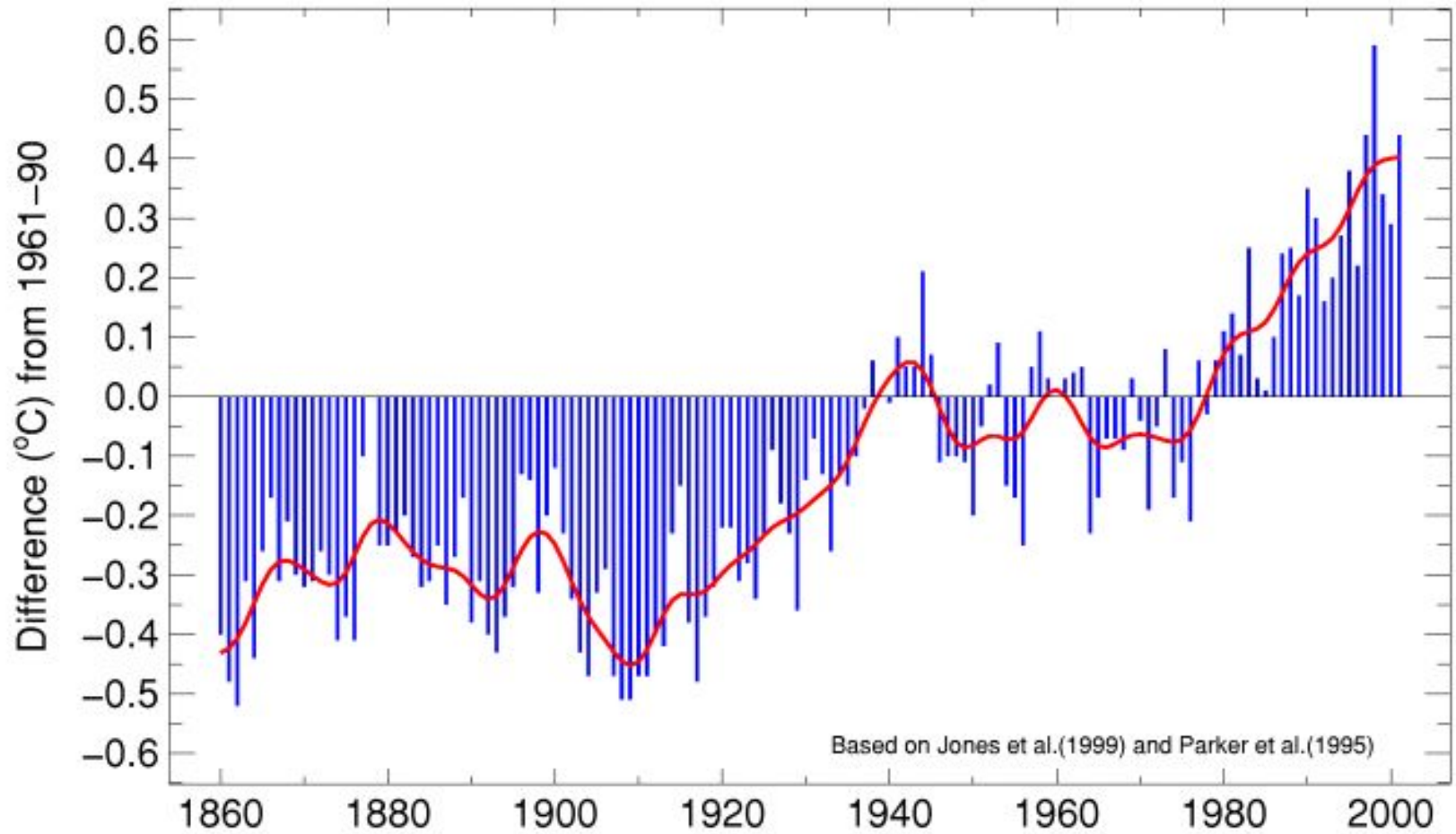
- Испускаемое Землей длинноволновое излучение поглощается  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$  парами.
- $\% \text{CO}_2 \times 2 \square > T_a$  на  $1.3^\circ\text{C}$ , если  $\% \text{H}_2\text{O}$  паров = const.
- $> T_a \square > \% \text{H}_2\text{O}$  паров  $\square$  экранирующий эффект  $\square > T_a$
- ...но увеличение влажности атмосферы  $\square$  увеличение облачности  $\square$  большее отражение солнечной радиации  $\square$   
 $< T_a$

...слабость моделей парникового эффекта...

????????????????



# Global Average Near-Surface Temperatures Annual anomalies, 1860 – Oct 2001



Based on Jones et al.(1999) and Parker et al.(1995)



Сильные вариации  $O_2$  в норах, внутри поверхностных слоев почвы:

В почве много окисляющихся веществ (органика, сульфид железа)  $\square < O_2$ .

Окислительные процессы =  $f(T_a, \text{влажность, обмен газами с атмосферой})$

Двоякая роль дождей  $\square$  1) блокировка почвенных пор ( $<$  окисления); 2)  $>$  влажности ( $>$  окисления)

Сильное изменение микроклимата

$< O_2$  до 15%  $> CO_2$  до 5%  $\square$  существенные физиологические последствия.

## 2. Водяные пары в воздухе

$> T_a$  □  $P_{H_2O}$  паров

0 °C

4.6 мм рт. ст. (= 0.61 кПа)

100 °C

760 мм рт. ст. (=101.33 кПа)

37 °C

47 мм рт. ст. (= 6.28 кПа)

(=  $T_b$  млекопитающего)

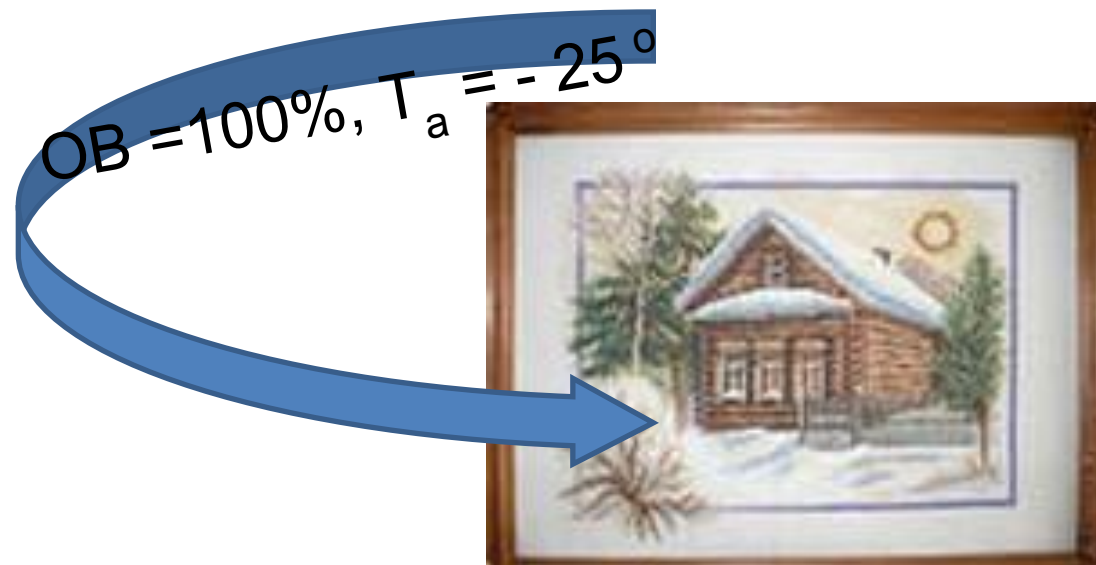
или пар занимает 6.2%  
объема воздуха

Воздух в легких насыщен парами при данной  $T_b$

Атмосферный воздух обычно не насыщен при данной  $T_a$

(если он насыщен, то его относительная влажность (ОВ) = 100%)

ОВ = удобная мера, но иногда важно знать конкретное количество воды (мг  $H_2O$ /л) ...

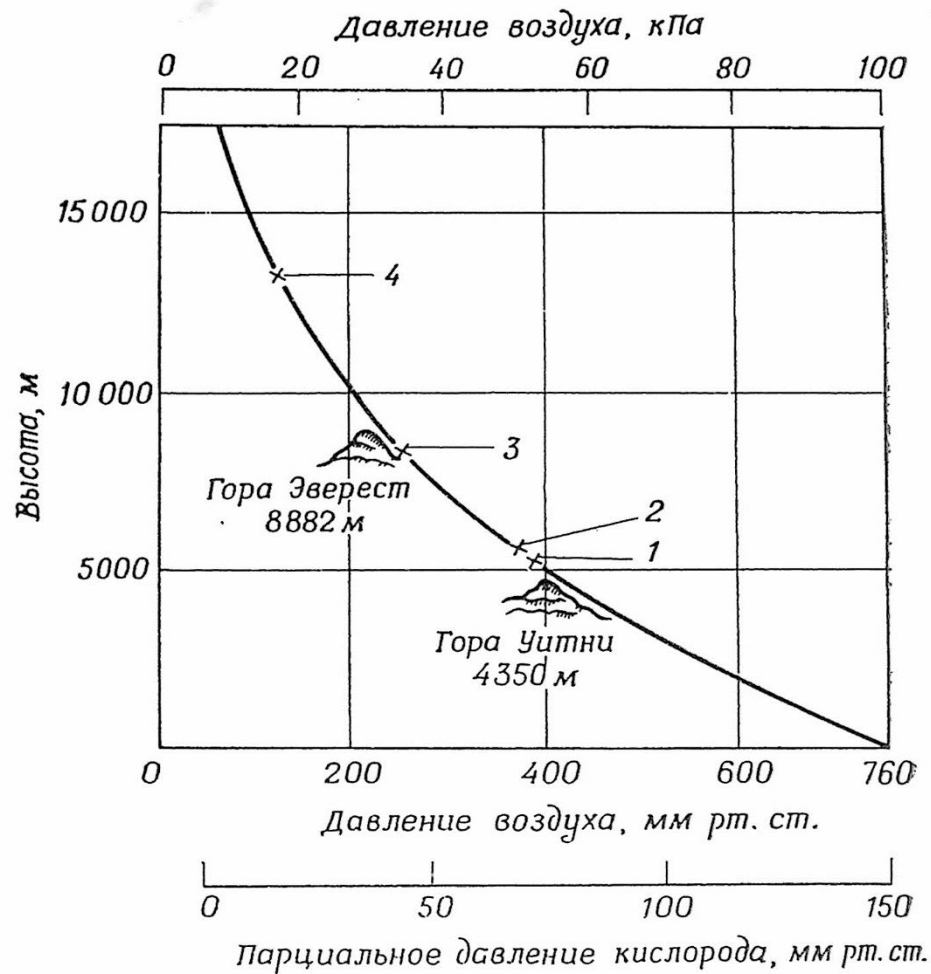


### 3. Высота и атмосферное давление

$h = 6000 \text{ m}$  □ проблема с выживанием из-за недостатка  $O_2$ , хотя его концентрация остается прежней = 20.95%.

	100%	20.95%.
На уровне моря	$P_{\text{атм}} = 760 \text{ мм}$	$P_{O_2} = 159 \text{ мм}$
$h = 6000 \text{ m}$	$P_{\text{атм}} = 380 \text{ мм}$	$P_{O_2} = 80 \text{ мм}$

Это падение парциального давления  $O_2$  □ физиологические последствия



### Зависимость атмосферного давления от высоты (Dejours, 1966).

1. Высота, на которой большинство неакклиматизированных людей теряет сознание от недостатка кислорода.
2. Наибольшая высота постоянных человеческих поселений.
3. Наибольшая высота, на которой акклиматизированные люди могут выжить несколько часов, вдыхая воздух.
4. Наибольшая высота, доступная для людей при дыхании чистым  $O_2$ .

## 4. Растворимость газов в воде

В условиях равновесия между воздухом и открытой водной поверхностью количество газа, растворенного в воде зависит от:

1) Природы газа

2)  $P_{\text{газа}}$  в газовой сфере

3)  $T_a$

4) От присутствия других веществ в растворе

1) При определенных  $P_{\text{газа}}$  и  $T_a$ :

$O_2$  растворяется в 2 раза больше, чем  $N_2$

$CO_2$  растворяется в ~30 раз больше, чем  $O_2$

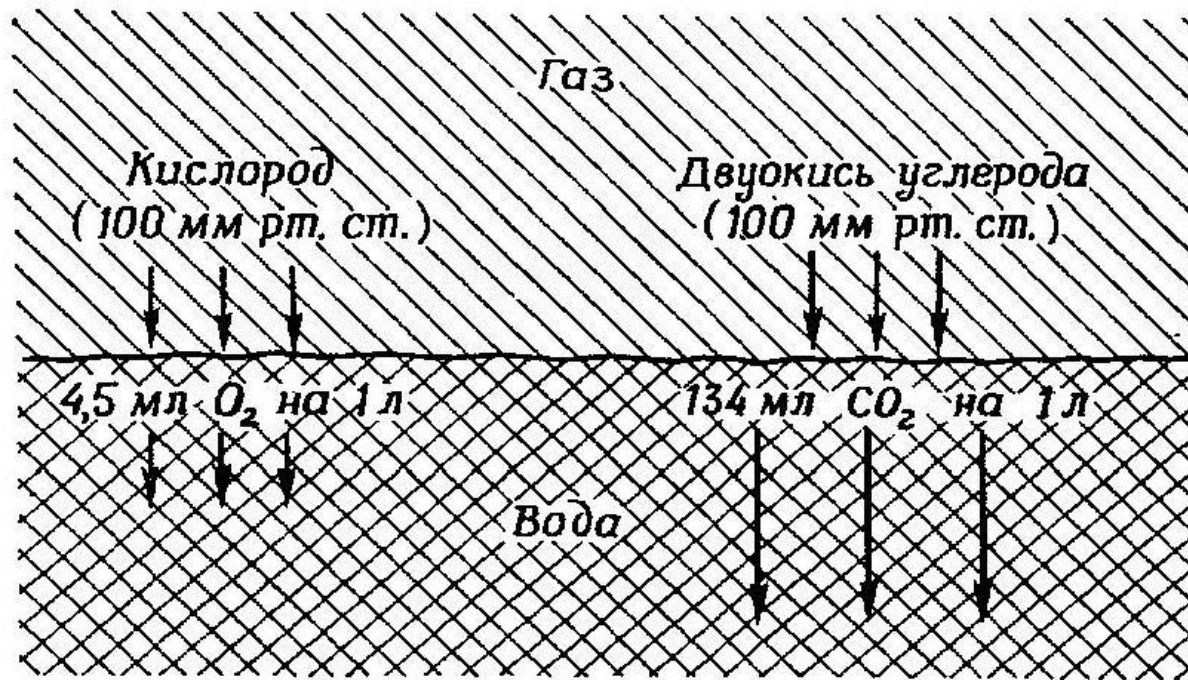
2) Каждый газ растворяется в соответствии со своим  $P_g$  в газовой сфере и независимо от других газов

Закон Генри:  $V_g = \alpha * (P_g / 760) * V_{H_2O}$

$\alpha$  – коэф. растворимости.  $V_g$  (мл) - при СТДС.

$$V_{CO_2} = 0.3 \text{ ml/1l } H_2O \quad V_{O_2} = 7 \text{ ml/1l } H_2O$$

СТДС: - стандартная  $T = 273^\circ K$ ,  $T = 0^\circ C$ ,  
- стандартное  $p = \sim 760 \text{ мм рт ст}$ ,  
- сухой воздух:  $P_B$  водяных паров = 0 мм рт ст.



### «Диффузия» O<sub>2</sub> и CO<sub>2</sub> между воздухом и водой.

При одинаковом парциальном давлении обоих газов в газовой фазе количество CO<sub>2</sub>, растворившейся у поверхности воды (при 15°C), в 29.8 раз больше, чем количество O<sub>2</sub>. Молекулы CO<sub>2</sub> диффундируют медленнее (со скоростью, составляющей 0,86 от скорости O<sub>2</sub>.  $v_{\text{диффузии}} \sim 1/M^{0.5}$ ), но благодаря их большей концентрации в поверхностном слое **при одинаковых давлениях в газовой фазе** в воду диффундирует в 25,6 раз больше CO<sub>2</sub>, чем O<sub>2</sub> ( $29,8 \cdot 0,86 = 25,6$ ).



3) В отличие от твердых веществ, растворимость газов уменьшается с увеличением  $T_a$

3+4) Количество кислорода, растворенного в пресной и Морской воде в условиях равновесия с атмосферным Воздухом (Krogh, 1941).

Температура, °C	В пресной воде, мл/л	В морской воде, мл/л
0	10,29	7,97
10	8,02	6,35
15	7,22	5,79
20	6,57	5,31
30	5,57	4,46

## 5. Парциальное давление и напряжение газа

Количество газа, растворенного в воде (жидкости), соответствует его парциальному давлению в газовой сфере.

$P_g$  = «напряжение» газа в воде.

$< P_g$  □ выход газа из воды до нового равновесия.

Если  $P_g = 0$  (=вакуум) □ весь газ экстрагируется из жидкости

# Водное дыхание

Мелкие организмы получают  $O_2$  только посредством диффузии

Более крупные имеют специализированные поверхности для газообмена и циркуляторную (кровеносную) систему □ транспорт  $O_2$  со скоростью  $\gg \gg$ , чем при диффузии

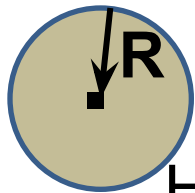
Выпячивания (жабры)

Выпячивания (легкие)

# 1. Животные без специализированных органов дыхания



Сфера: минимально возможная  $S$  при данном  $V$



$R$  – самый длинный путь для диффузии

Harvey, 1928:  $F_{O_2} = V_{O_2} * R^2 / 6K$

$F_{O_2}$  – % $O_2$  у поверхности (по отн. к атм.)

$V_{O_2}$  – потребление  $O_2$  (мл/г мин)

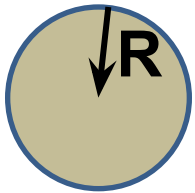
$R$  – радиус сферы, см

$K$  – константа диффузии (колич-во мл  $O_2$ , диффундирующего за 1 мин через  $1 \text{ см}^2 S$  при градиенте  $1 \text{ атм/см}$ )

# Животные без специализированных органов дыхания



Сфера: минимально возможная  $S$  при данном  $V$



$R$  – самый длинный путь для диффузии

Harvey, 1928:  $F_{O_2} = V_{O_2} * R^2 / 6K$

$F_{O_2}$  – % $O_2$  у поверхности (по отн. к атм.) = **? атм**

$V_{O_2}$  – потребление  $O_2$  (мл/г мин) = **0.001 (низкий даже для беспозвоночных)**

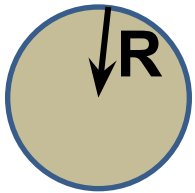
$R$  – радиус сферы, см = **1**

$K$  – константа диффузии (колич-во мл  $O_2$ , диффундирующего за 1 мин через  $1 \text{ см}^2 S$  при градиенте  $1 \text{ атм/см}$ ) =  **$11 * 10^{-6}$  (= для соединительной и многих других тканей)**

# Животные без специализированных органов дыхания



Сфера: минимально возможная  $S$  при данном  $V$



$R$  – самый длинный путь для диффузии

Harvey, 1928:  $F_{O_2} = V_{O_2} * R^2 / 6K$

$F_{O_2}$  – % $O_2$  у поверхности (по отн. к атм.) = **15 атм**

$V_{O_2}$  – потребление  $O_2$  (мл/г мин) = **0.001** (низкий даже для беспозвоночных)

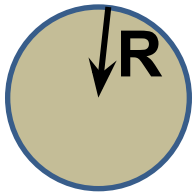
$R$  – радиус сферы, см = **1**

$K$  – константа диффузии (колич-во мл  $O_2$ , диффундирующего за 1 мин через 1 см<sup>2</sup>  $S$  при градиенте 1 атм/см) =  **$11 * 10^{-6}$**  (= для соединительной и многих других тканей)

# Животные без специализированных органов дыхания



Сфера: минимально возможная  $S$  при данном  $V$



$R$  – самый длинный путь для диффузии

Harvey, 1928:  $F_{O_2} = V_{O_2} * R^2 / 6K$

$F_{O_2}$  – % $O_2$  у поверхности (по отн. к атм.) = **? атм**

$V_{O_2}$  – потребление  $O_2$  (мл/г мин) = **0.001** (низкий даже для беспозвоночных)

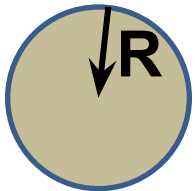
$R$  – радиус сферы, см = **0.1**

$K$  – константа диффузии (колич-во мл  $O_2$ , диффундирующего за 1 мин через  $1 \text{ см}^2$   $S$  при градиенте  $1 \text{ атм/см}$ ) =  **$11 * 10^{-6}$**  (= для соединительной и многих других тканей)

# Животные без специализированных органов дыхания



Сфера: минимально возможная  $S$  при данном  $V$



$R$  – самый длинный путь для диффузии

Harvey, 1928:  $F_{O_2} = V_{O_2} * R^2 / 6K$

$F_{O_2}$  – % $O_2$  у поверхности (по отн. к атм.) = **0.15 атм**

$V_{O_2}$  – потребление  $O_2$  (мл/г мин) = **0.001** (низкий даже для беспозвоночных)

$R$  – радиус сферы, см = **0.1**

$K$  – константа диффузии (колич-во мл  $O_2$ , диффундирующего за 1 мин через  $1 \text{ см}^2 S$  при градиенте  $1 \text{ атм/см}$ ) =  **$11 * 10^{-6}$**  (= для соединительной и многих других тканей)

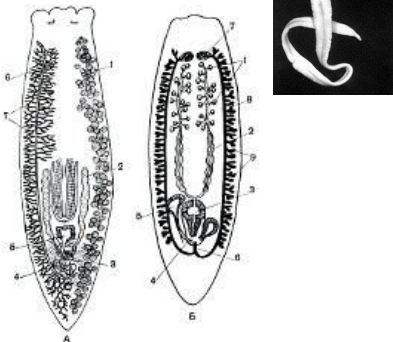


Вычисления для организма с  $R = 1\text{ мм}$  дают разумную величину, т. к. хорошо аэрируемая вода находится в равновесии с атмосферой с  $0.21\text{ атм } O_2$ .

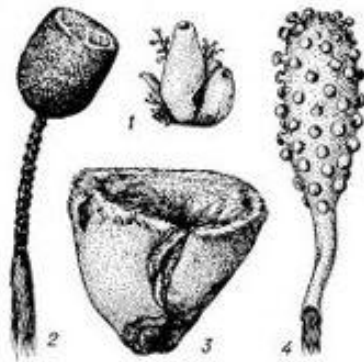
Только диффузией пользуются организмы, имеющие очень низкий уровень метаболизма:

- очень мелкие ( $< 1\text{ мм}$  - простейшие),
- либо с короткими путями диффузии

с уплощенным, нитевидным телом (плоские черви...)



со сложной поверхностью (полипы, губки)



медузы: тонкий слой органического вещества (1%), остальное – вода и соли



## 2. Водные животные, обладающие органами дыхания

- Жабры исходно были вывернуты наружу, у рыб – вторично вошли в полость тела.
- Чаще жабры – для дыхания в воде, а легкие – для дыхания на воздухе, но у голотурии легкие используются для дыхания в воде,



а у сухопутных крабов жабры - для дыхания на воздухе

Почему многие рыбы, изъятые из воды, погибают от удушья в условиях избытка  $O_2$  ?



# Вентиляция жабр

## Движение жабры в воде:

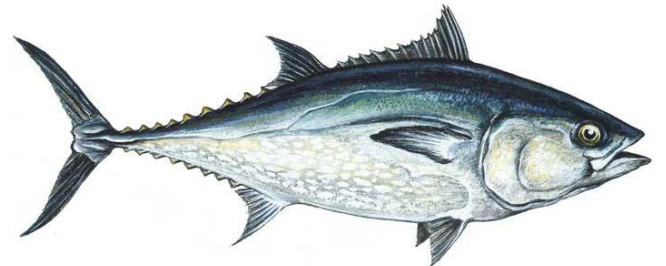
«практично» только для небольших размеров  $R$  (для личинок поденок). Требуется большая сила для преодоления сопротивления воды ( $\sim V^2$ ;  $E$  и мех. прочность  $\sim V^2$ ).

Водный американский протей *Necturus maculosus* (16-43 см!!) так делает, но движется очень медленно.

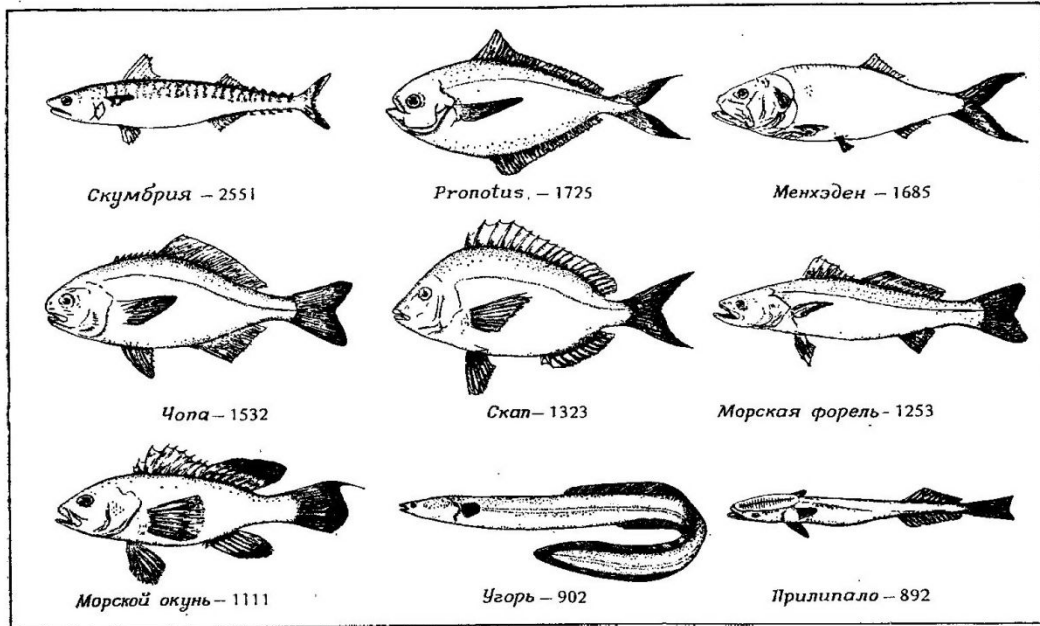


## Перемещение воды

- реснички (простейшие, в жабрах мидий)
- жгутики (губки)
- насосы (жабры у рыб, крабов): дешевле гнать воду медленно над большой  $S$ , чем быстро над малой  $S$ .
- перемещение тела + неподвижные жабры (пелагические рыбы – тунцы)



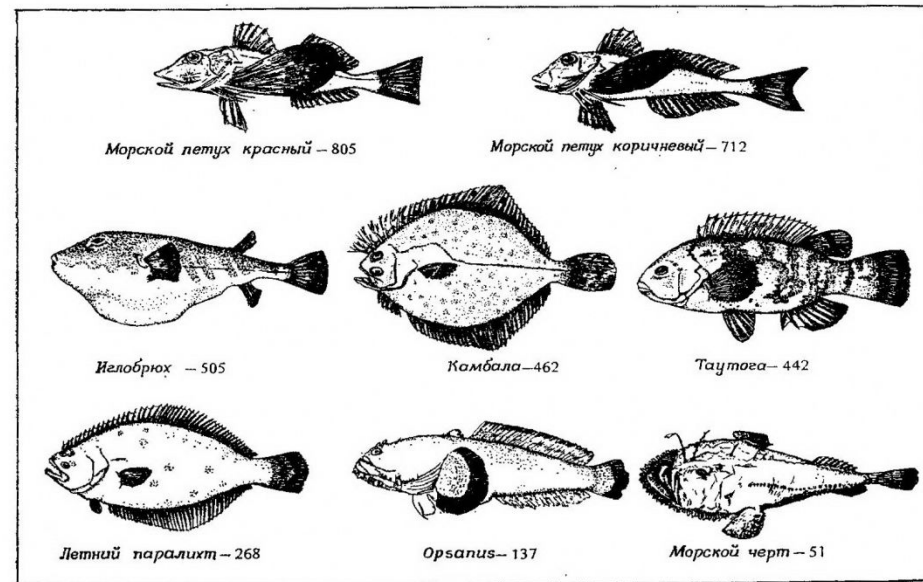
# Газообмен и ток воды



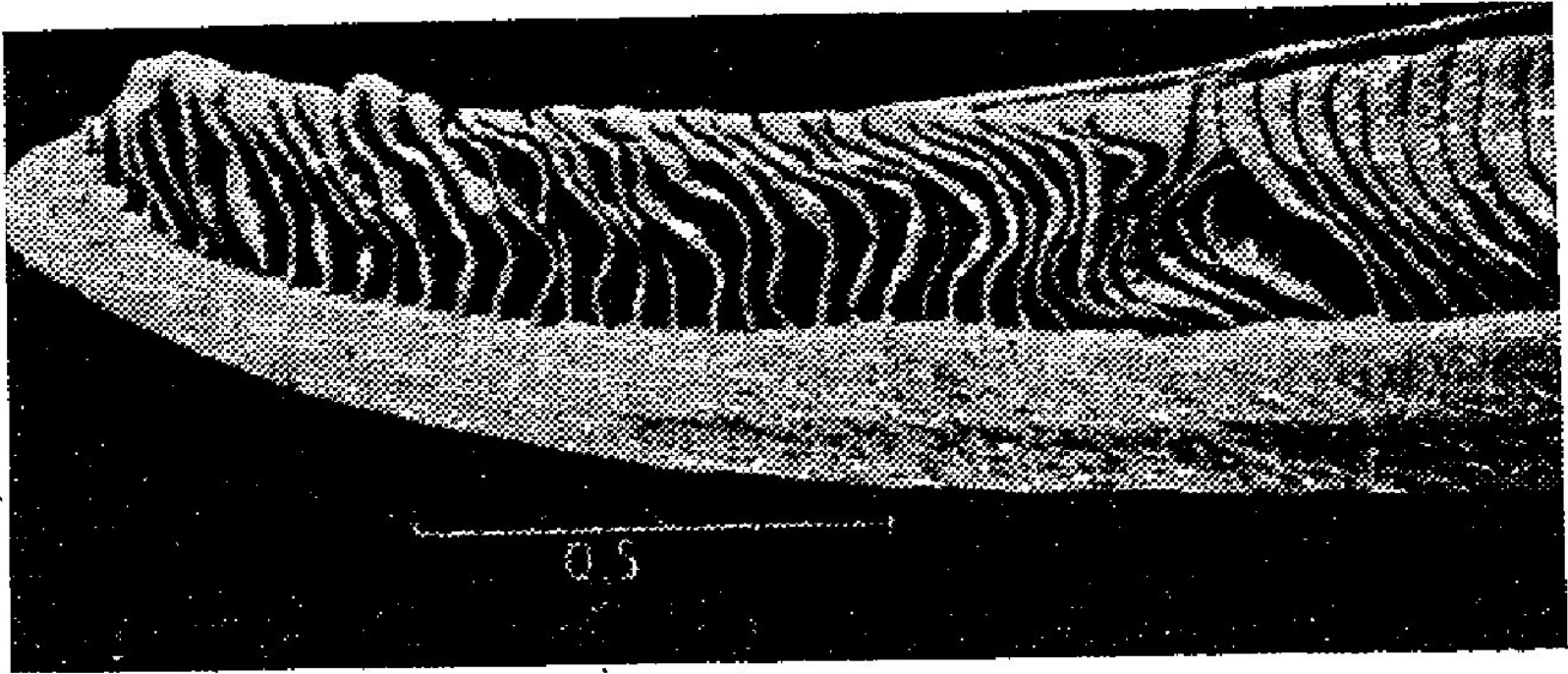
Цифры после названия рыбы – общая площадь жаберной поверхности, выраженная в произвольных единицах на 1 г веса тела рыбы

$S_{\text{жабр}} \propto V_{\text{газообмена}}$

У высокоактивных и быстро плавающих рыб площадь жабр больше, чем у медлительных придонных видов (Gray, 1954)

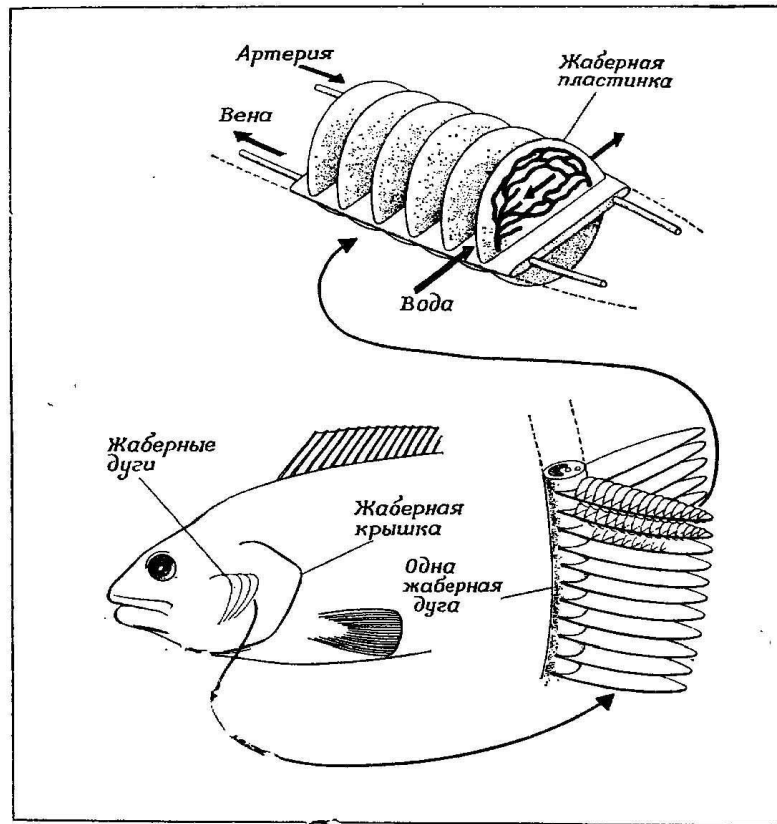


# Противоток

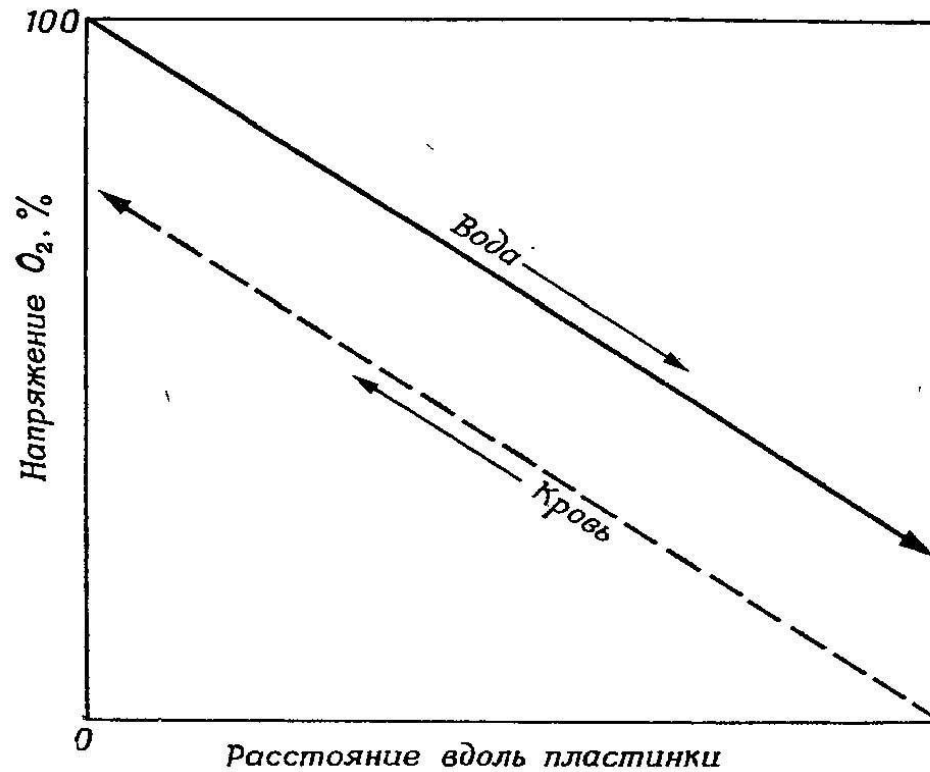


Жабра рыбы. Кончик одной жаберной нити форели. Вода течет между параллельно расположенными пластинками в направлении, перпендикулярном плоскости бумаги (Фото G.M.Hughes, Бристольский университет).

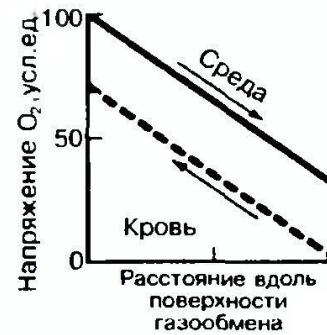
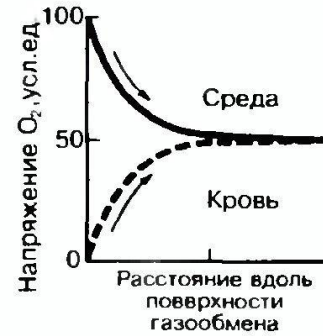
# Противоток



Жабры рыб состоят из нескольких жаберных дуг. Каждая дуга несет на себе по два ряда жаберных нитей. На каждой нити имеются тонкие параллельные дискообразные пластинки. Внутри этих пластинок кровь течет в направлении, обратном тому, в котором вода течет между пластинками (Randall, 1968).



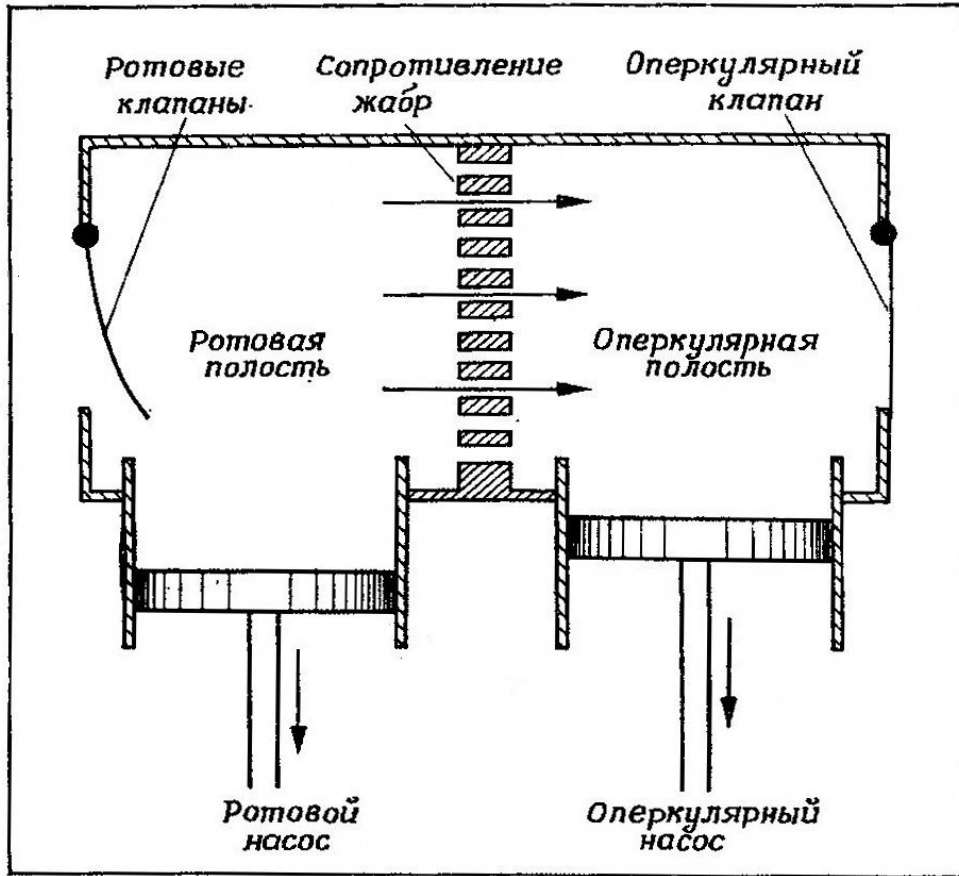
Противоток в жабрах рыб позволяет крови иметь на выходе из жабр почти такое же высокое напряжение кислорода, как у входящей воды. Вода отдает кислород на всем пути вдоль жаберной пластинки и, пройдя жабру, может потерять 80-90% исходного кислорода.



Эффективность обменных процессов между жидкостями, движущимися в одном и том же (А) и в противоположных направлениях (Б) (по R.Hill, 1976)



# Прокачивание воды через жабры



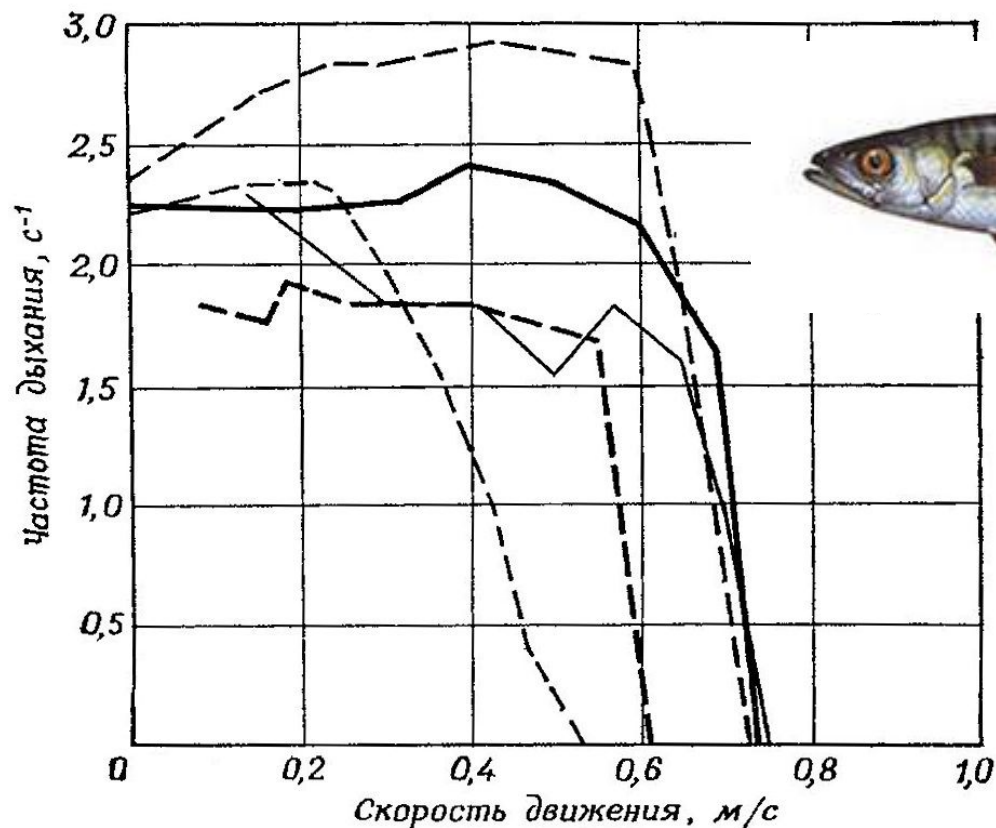
2 насоса:

- 1)  $> V$  за счет опускания дна ротовой полости;
- 2)  $> V$  за счет жаберных крышек + блок обратного тока воды.

Ток воды непрерывен, т.к.  $< P$  в 1-ой полости скомпенсировано еще меньшим  $P$  во 2-й.

Воду через жабры рыб прогоняет двойная система насосов. При помощи соответствующих клапанов эти насосы обеспечивают однонаправленный ток воды около жаберной поверхности (Hughes, 1960).

# Переход на таранную вентиляцию



Когда скорость движения макрели в воде возрастает до 0,5-0,8 м/сек, оперкулярный насос перестает действовать и рыба полностью переходит на дыхание с помощью таранной вентиляции жабр. Данные были получены на 5 особях весом 70 г (Roberts, 1975).

# Дыхание на воздухе

В широком масштабе успешная эволюционная адаптация к воздушному дыханию произошла у позвоночных, насекомых и паукообразных.

(+ некоторые улитки + небольшое количество др. б/п.)

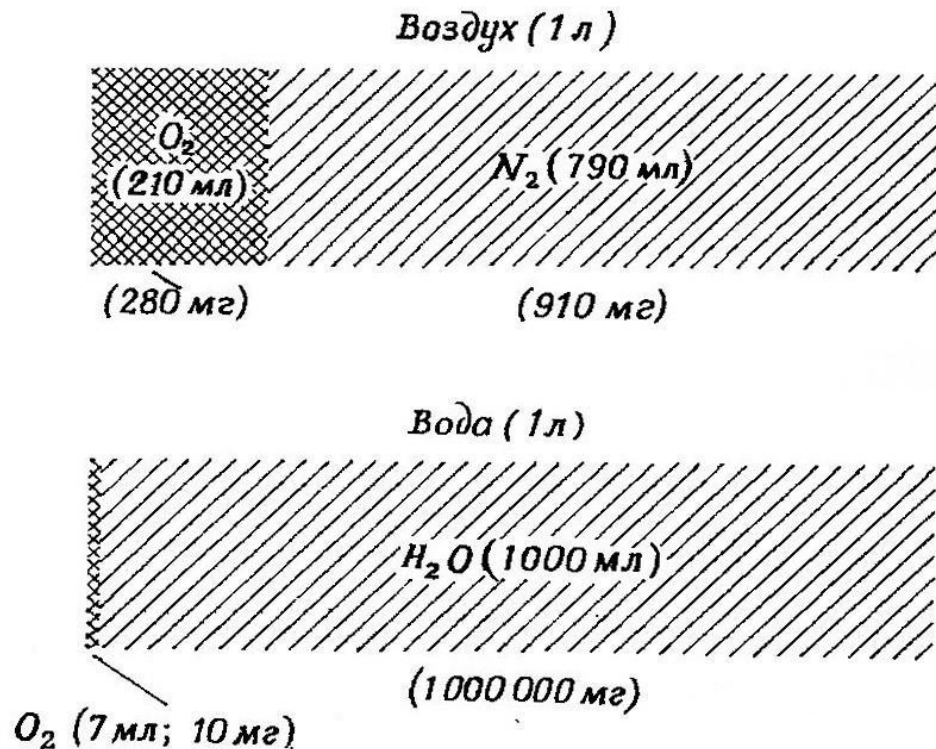
Атмосфера:

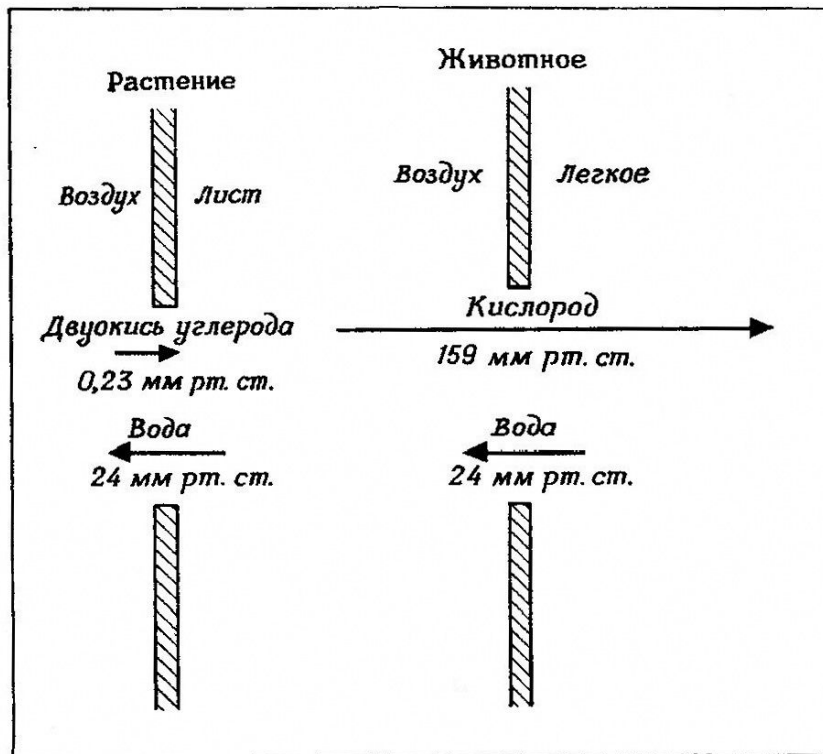
- Преимущество - высокая и постоянная %  $O_2$ . Высокая скорость диффузии  $O_2$  (в 10 000 раз выше, чем в воде при том же  $P_{O_2}$ ) □ расстояния диффузии в легких (несколько мм) >> расстояния диффузии в жабрах (доли мм) □ иные размеры элементов дыхательного органа
- Помеха – испарение  $H_2O$ . < испарения □ газообменные поверхности располагаются в полостях (легких), куда доступ воздуха ограничен □ точная регуляция обновления воздуха в легких по мере потребности в  $O_2$

Вода: чтобы получить 0.01 г  $O_2$ , надо прокачать инертную массу  $H_2O$ , большую в 100 000 раз.

Воздух: масса инертного газа больше массы  $O_2$  всего лишь в 3.5 раза (280 мг  $O_2$  vs 910 мг  $N_2$ ).

+ вязкость воды больше вязкости воздуха в 50 раз





Растениям трудно получать необходимое количество  $\text{CO}_2$  из атмосферы путем диффузии, не подвергая себя опасности огромной потери воды. Для животных получение кислорода без большой потери воды представляет меньшую проблему благодаря высокому парциальному давлению  $\text{O}_2$  в воздухе (оно в 700 раз больше, чем парциальное давление  $\text{CO}_2$ ).

# Органы дыхания на воздухе



## Жабры

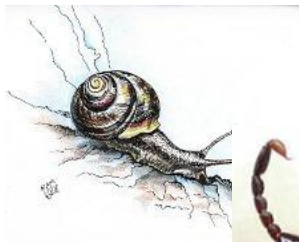
сухопутные крабы  
равноногие раки  
рыбы



## Легкие

### Диффузионные

сухоп. улитки  
равноногие раки  
скорпионы



### Вентиляционные

наземные  
позвоночные  
(большие  
размеры и  
высокий MR)



## Трахеи

насекомые  
пауки



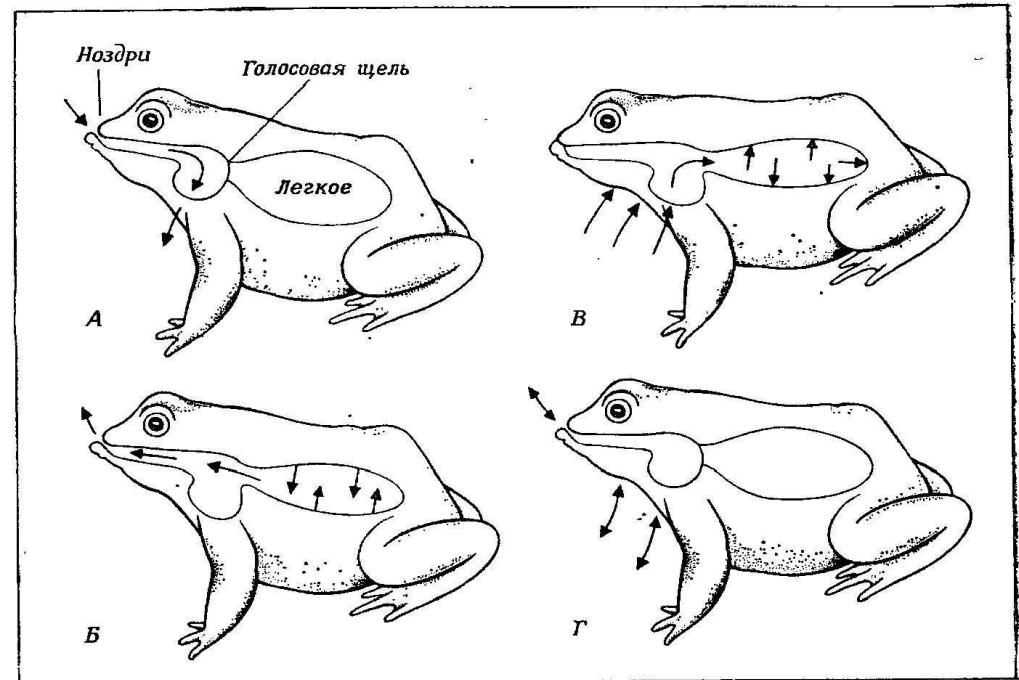
# Вентиляция легких у позвоночных

Нагнетательный насос амфибий

Всасывающий насос  
(рептилии, птицы,  
млекопитающие)

Дыхательный цикл у  
лягушки (*Rana*) (Gans, 1969).

- А. Воздух набирается в ротовую полость путем опускания ее дна.
- Б. Воздух выпускается из легких через верхнюю часть ротовой полости.
- В. Ноздри закрываются, воздух проталкивается в легкие.
- Г. Пока воздух удерживается в легких благодаря смыканию голосовой щели, цикл может быть повторен – см А.



Вариант (Г) аналогичен тому, что использует ящерица р. *Sauromalus* (ю-з Сев. Амер.), которая, раздуваясь, заклинивается в трещинах скал...

## Рыбы, способные дышать воздухом

Помимо двоякодышащих представители 17 родов рыб способны дышать воздухом.

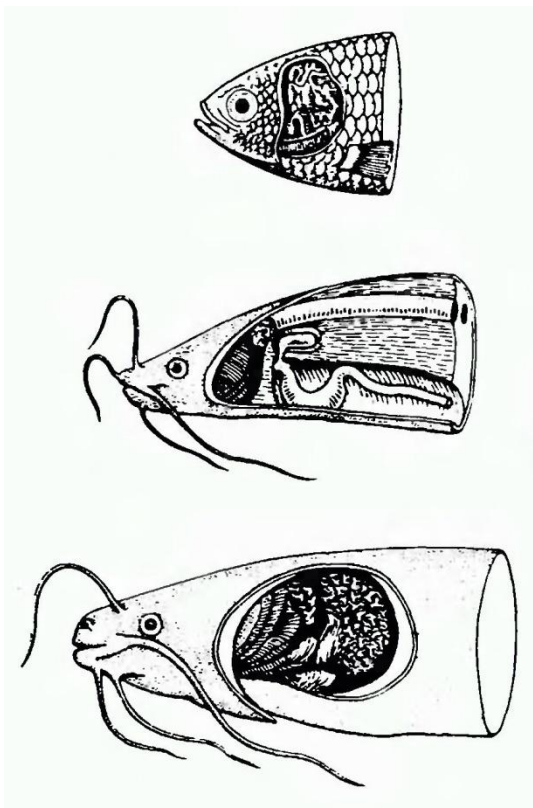
Экологические причины:

- нехватка  $O_2$
- периодические засухи

Увеличение слизистых оболочек + увеличение площади соприкосновения с воздухом + васкуляризация поверхностей

Разнообразие органов, используемых для воздушного дыхания





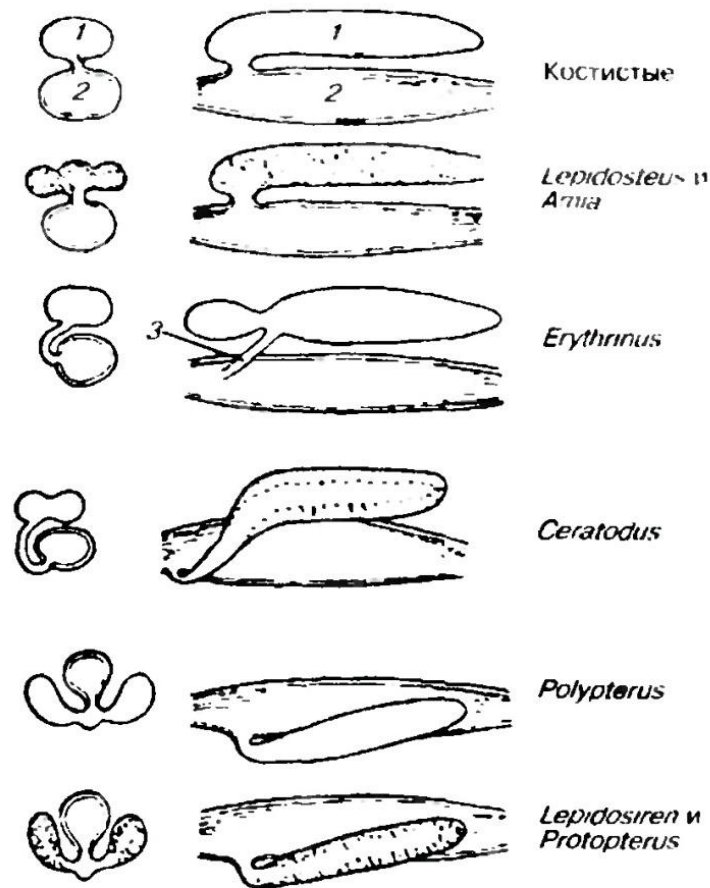
Рыба-ползун *Anabas*

Индийский сом  
*Saccobranchus*

Африканский  
шагающий сом  
*Clarias*

Органы дополнительного воздушного дыхания у рыб. Варианты васкуляризации околожаберной полости

(По J. Young, 1981)



Органы воздушного дыхания у рыб  
Варианты преобразования плавательного пузыря:

- 1 - плавательный пузырь (легкие)
- 2 – пищеварительный тракт
- 3 – воздушный проток

Рыбы, которые могут использовать дыхание воздухом как дополнительное или зависят от него полностью. Большинство их — современные костистые рыбы; только три последние в этом списке — настоящие двоякодышащие рыбы

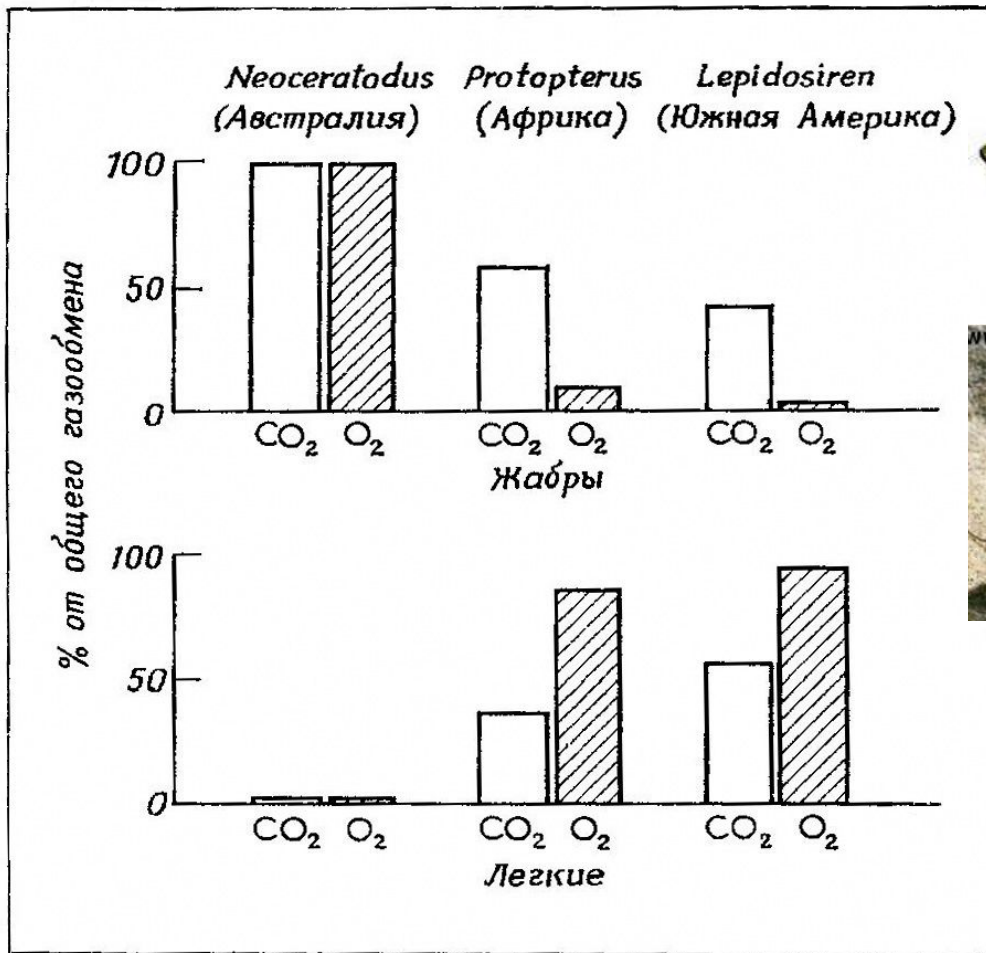
Орган, используемый для дыхания в воздухе	Рыба	Место обитания	Примечания
Жабра	<i>Symbranchus</i>	Южная Америка, пресные воды	Угреобразная рыба, не имеющая английского названия
Кожа	<i>Anguilla</i>	Северная Америка, Европа	Обыкновенный угорь; размножается в море; личинки мигрируют в пресную воду
Кожа	<i>Periophthalmus</i>	Побережья тропических эстуариев	Довольно обычная рыба, которую часто называют илстым прыгуном
Рот и оперкулярные полости	<i>Electrophorus</i>	Южная Америка, пресные воды	Электрический угорь
Рот и оперкулярные полости	<i>Anabas</i>	Юго-восточная Азия, пресные воды	Эту рыбу называют окунем-ползуном, но это в действительности не окунь, а родственник петушка ( <i>Betta</i> ) — сиамской бойцовой рыбке
Рот и оперкулярные полости	<i>Clarias</i>	Юго-восточная Азия (а также Флорида, в результате интродукции), пресные воды	Сом, известный также под названием шагающего сома
Рот и оперкулярные полости	<i>Gillichthys</i>	Тихоокеанское побережье Северной Америки	
Желудок	<i>Plecostomus</i>	Южная Америка, пресные воды	Небольшой сомик, которого часто содержат в аквариумах
Желудок	<i>Anicistrus</i>	Южная Америка, пресные воды	Сом, защищенный крупными шипами и костными пластинками
Кишечник	<i>Hoplosternum</i>	Южная Америка, пресные воды	Тоже из «броненосных» сомов (сомик-гоплостерн)
Плавательный пузырь	<i>Arapaima</i>	Южная Америка, реки	Самая большая в мире пресноводная рыба
Плавательный пузырь	<i>Amia</i>	Северная Америка, пресные воды	Ильная рыба; ареал простирается на север в области, где озера всю зиму покрыты льдом; принадлежит к примитивной группе костных рыб

Орган, используемый для дыхания в воздухе	Рыба	Место обитания	Примечания
Плавательный пузырь	<i>Lepisosteus</i>	Северная Америка, пресные воды	Панцирная щука, относится к примитивной группе костных рыб
Легкие	<i>Polypterus</i>	Африка, пресные воды	Бишир; имеет легкие, но не является настоящей двоякодышащей рыбой (см. текст)
Легкие	<i>Lepidosiren</i>	Южная Америка, пресные воды	Настоящие двоякодышащие рыбы.
Легкие	<i>Protopterus</i>	Африка, пресные воды	
Легкие	<i>Neoceratodus</i>	Австралия, пресные водоемы, реки	



## Рыбы, для которых дыхание воздухом обязательно

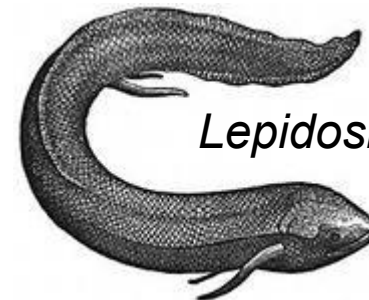
Рыба	Орган дыхания	Место обитания
<i>Protopterus</i>	Легкие	Африка
<i>Lepidosiren</i>	Легкие	Южная Америка
<i>Arapaima</i>	Плавательный пузырь	Южная Америка
<i>Hoplosternum</i>	Кишечник	Южная Америка
<i>Ophiocephalus</i>	Глоточные полости	Южная Азия и Африка
<i>Electrophorus</i>	Рот	Южная Америка



*Neoceratodus*

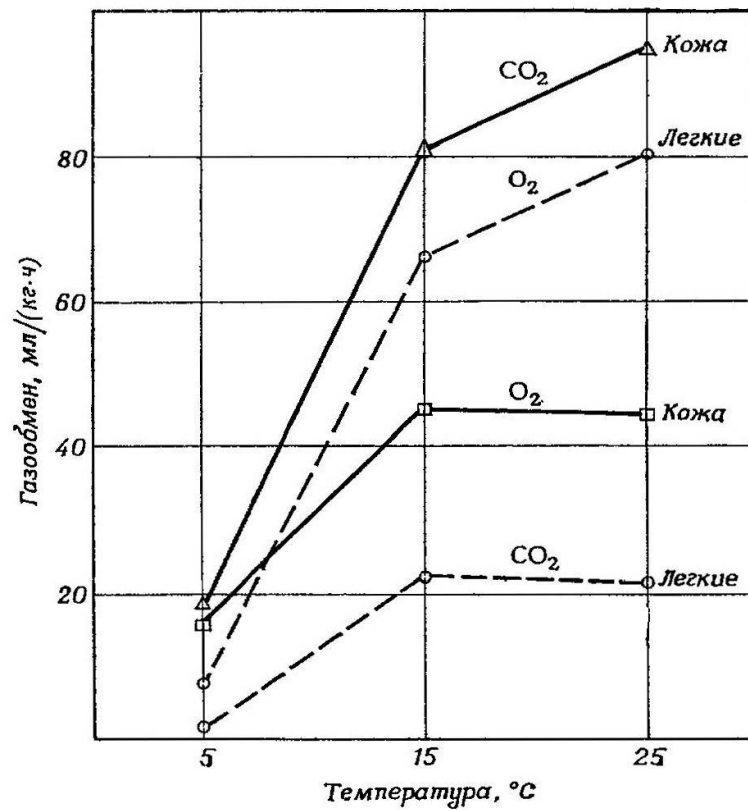


*Protopterus*

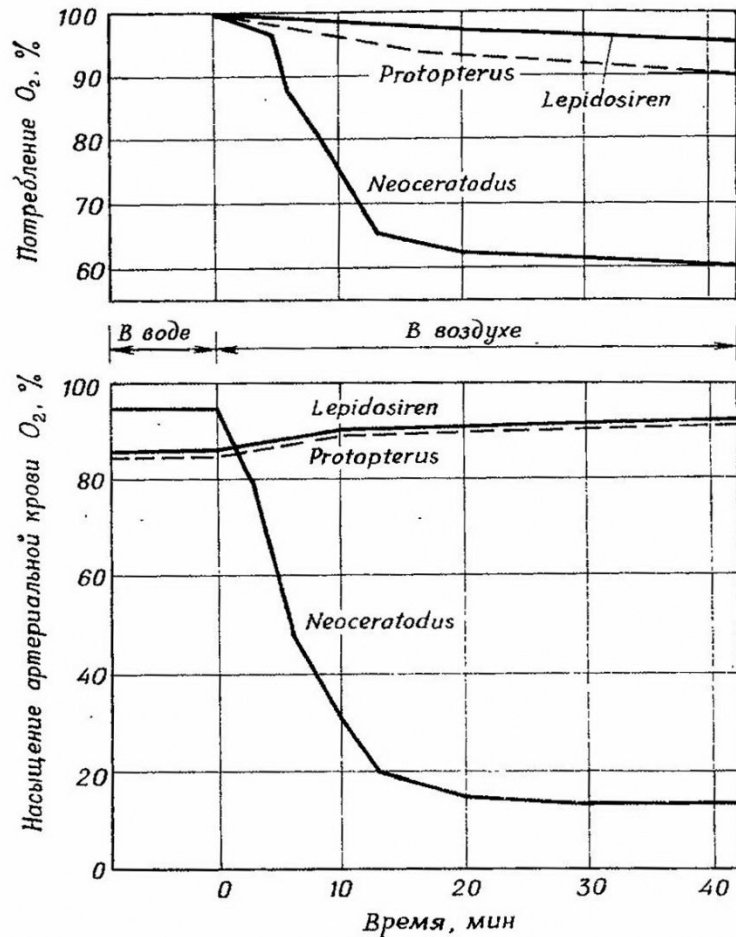


*Lepidosiren*

Относительная роль жабр и легких в дыхательном газообмене трех видов двоякодышащих рыб при содержании их в воде со свободным доступом к воздуху (Lenfant et al., 1970).



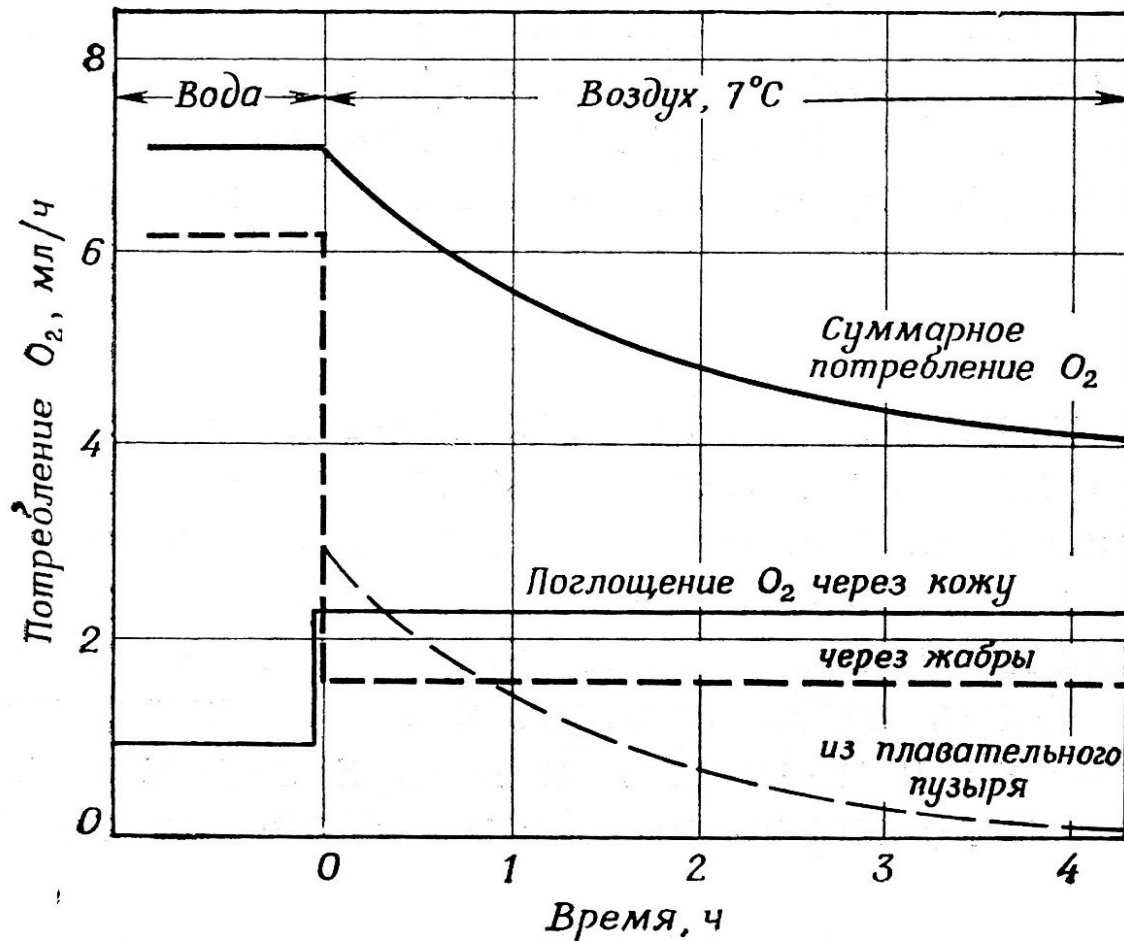
Легочный и кожный газообмен у жабы *Bufo americanus* при различных температурах (Hutchison et al., 1968)



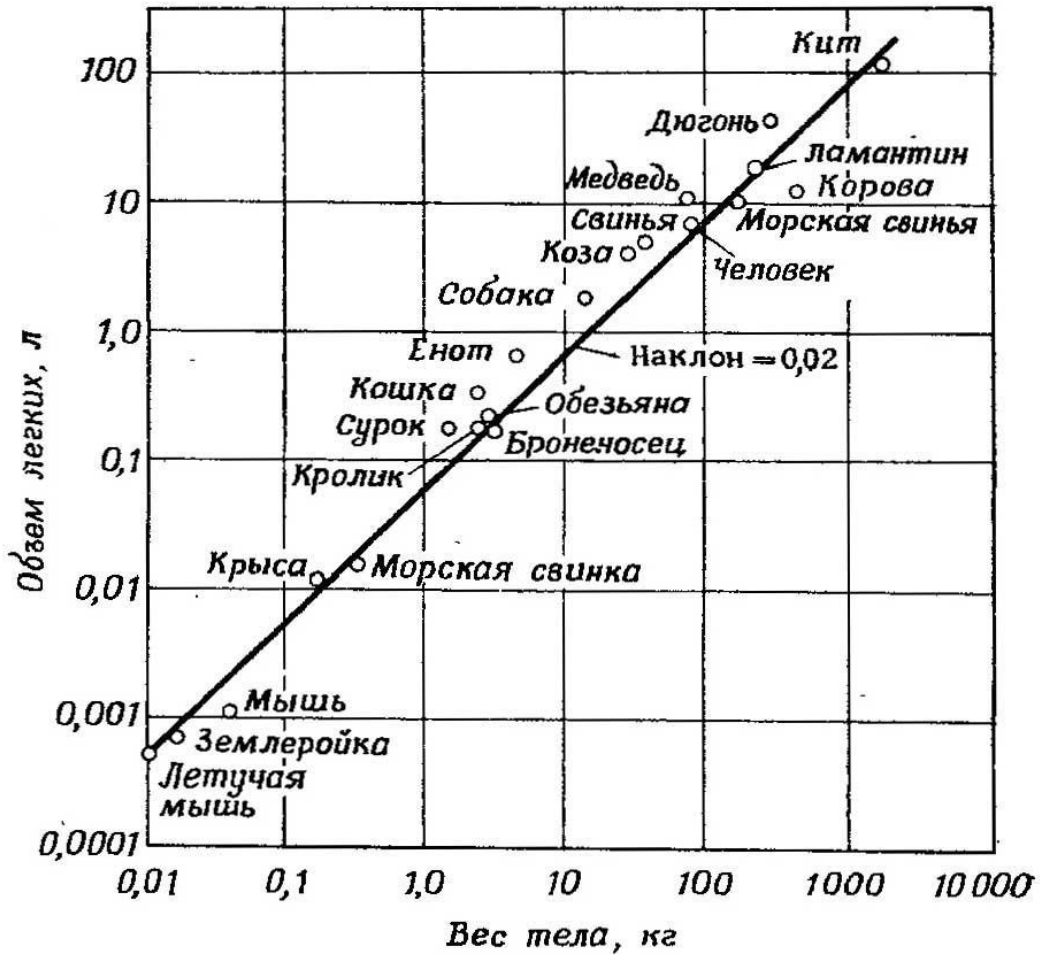
Когда африканских и южноамериканских двоякодышащих рыб вынимают

из воды, потребление кислорода у них почти не изменяется, а у Австралийской двоякодышащей рыбы оно при этом резко снижается;

Насыщение артериальной крови кислородом у австралийской рыбы соответственно падает (Lanfant et al. 1970)



Когда угря вынимают из воды (при 7°C), потребление кислорода у него постепенно уменьшается и стабилизируется на каком-то сниженном уровне. Вначале кислород берется из плавательного пузыря, а когда весь этот запас израсходован, суммарного поступления кислорода через кожу и жабры хватает для поддержания некоторого сниженного уровня потребления O<sub>2</sub> (Berg, Steen, 1965).



## РАЗМЕРЫ ЛЕГКИХ

$$Y = a \cdot x^b$$

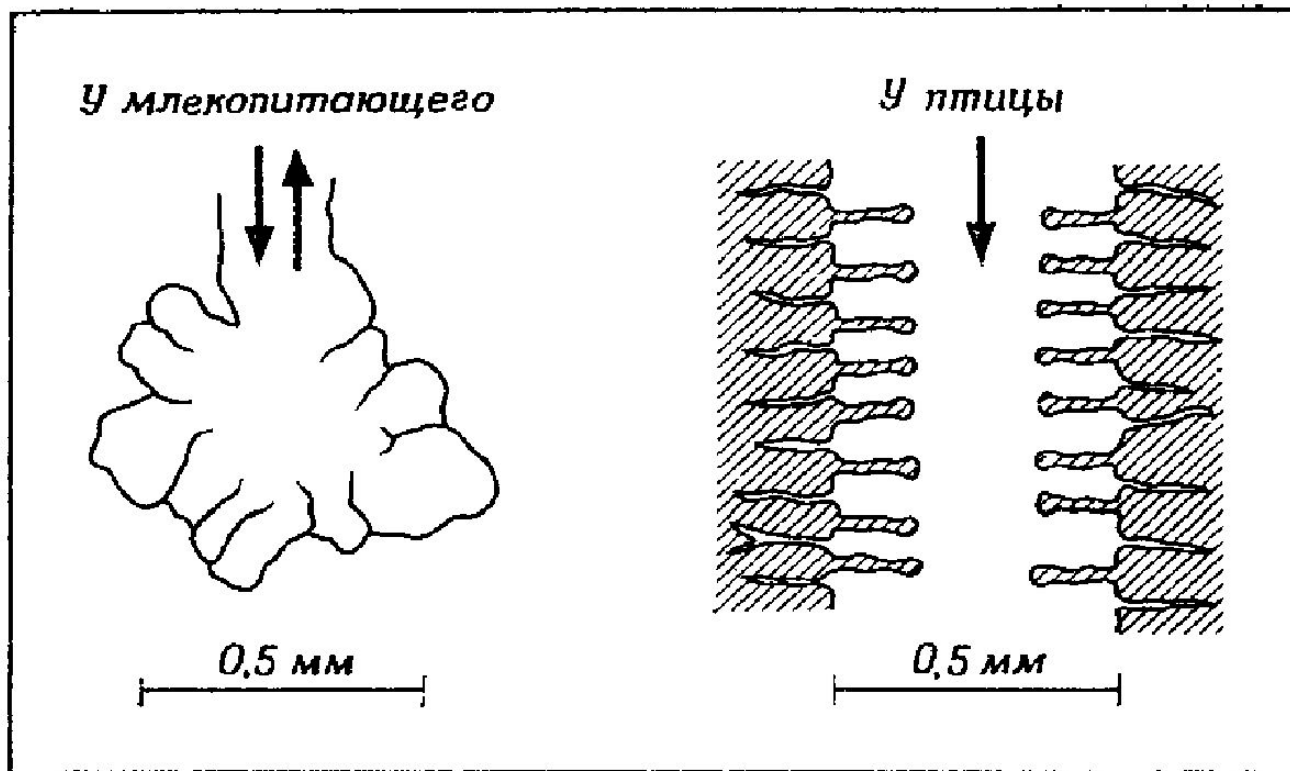
Размер легких не связан с масштабом:

$$b \sim 1$$

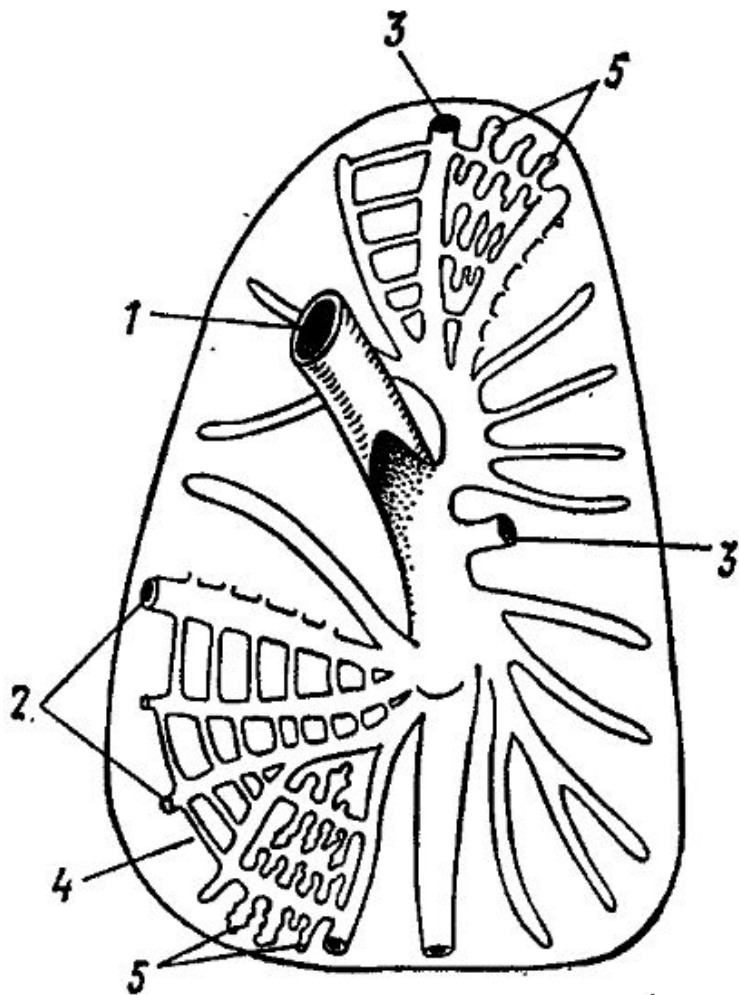
График зависимости объема легких от веса тела у различных млекопитающих. Величина легких является определенной функцией размеров тела (Tenney, Remmers, 1963).



Дыхание птиц.  
Особенности строения и функционирования  
легких

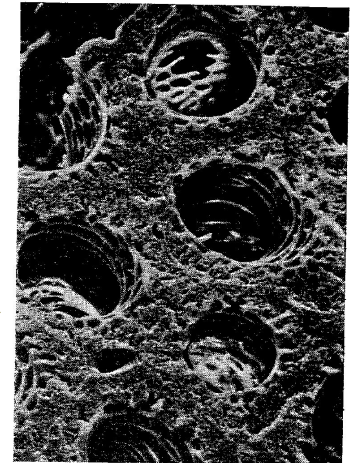


Самыми мелкими элементами легких у млекопитающих являются мешковидные альвеолы. В легких птиц тончайшие разветвления представляют собой открытые с обеих сторон трубки со сквозным проходом для воздуха (Schmidt-Nielsen, 1972).



## Схема строения легкого птицы:

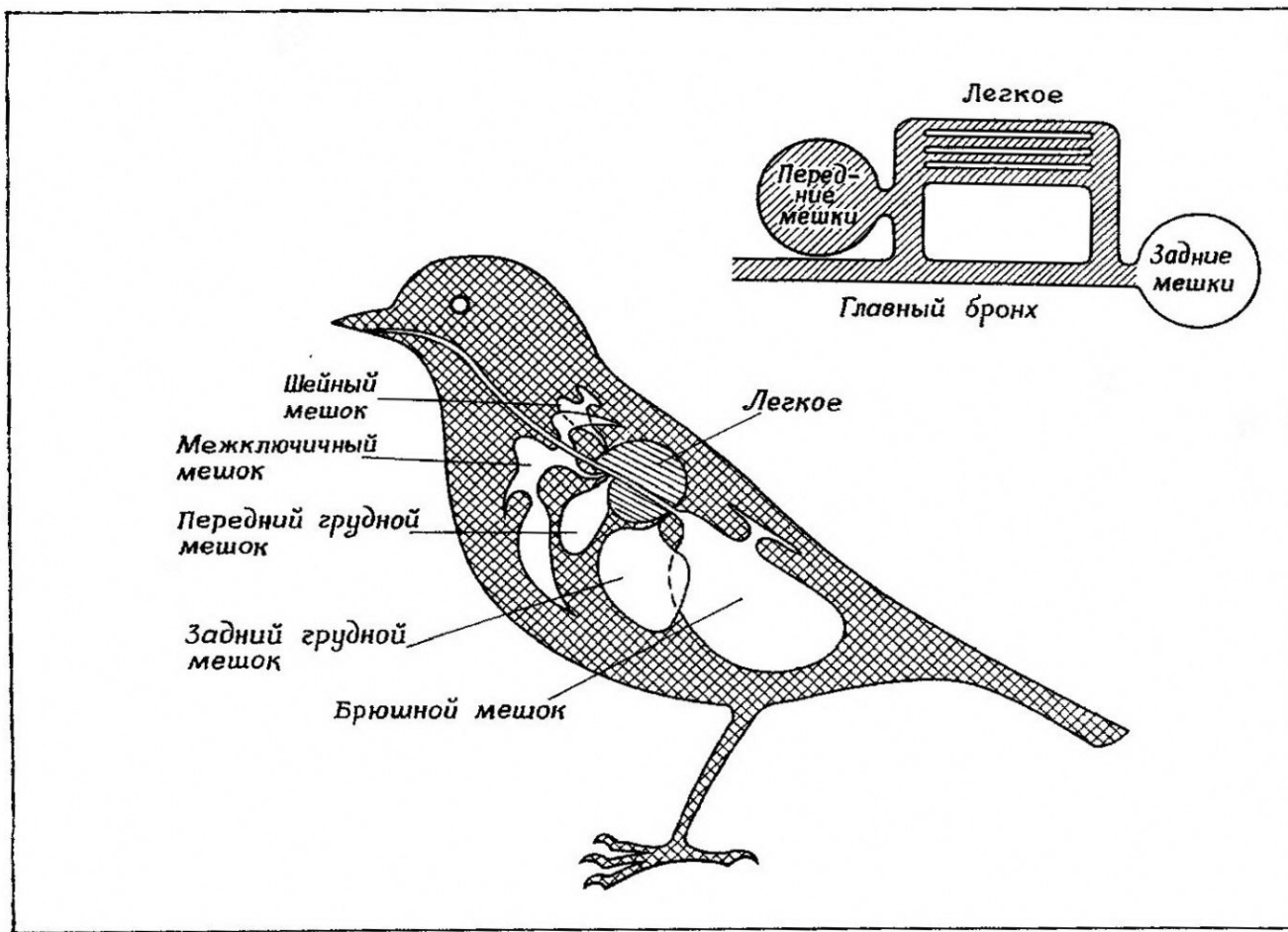
- 1 — бронх,
- 2 — вторичные бронхи,
- 3 — место соединения вторичного бронха с воздушным мешком.
- 4 — парабронхи,
- 5 — бронхиоли



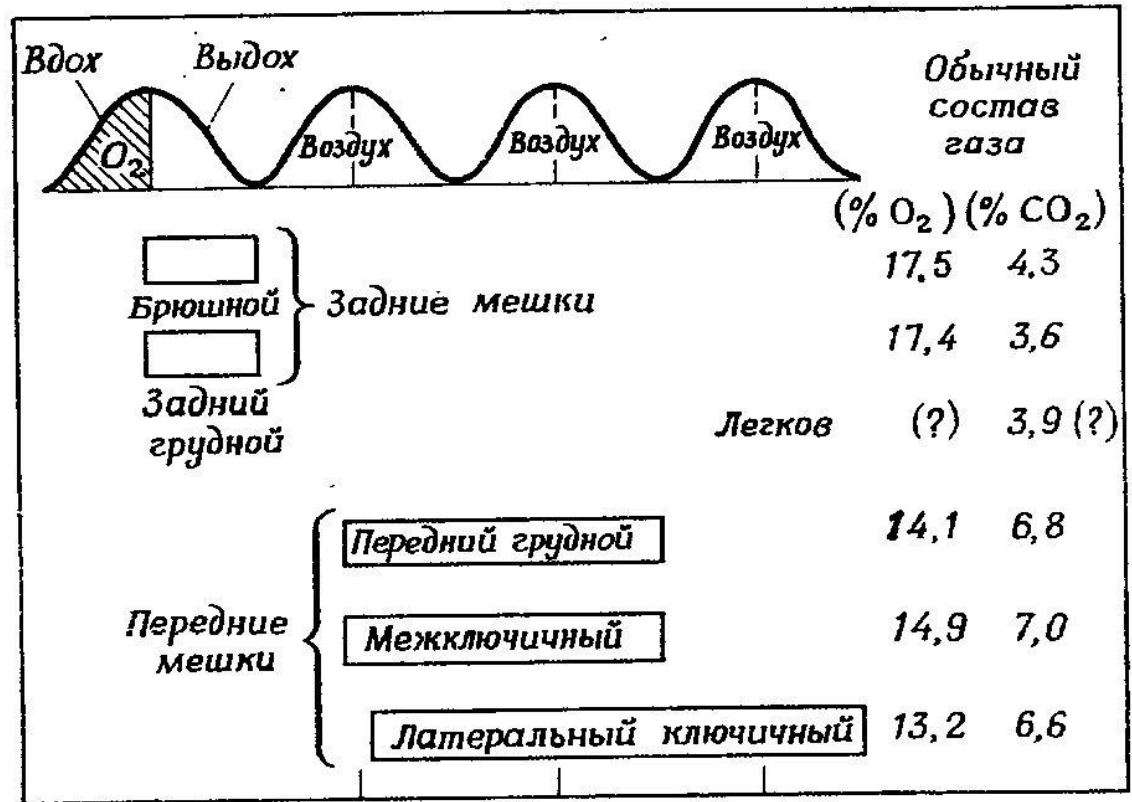
Поперечный срез легкого курицы. Видны цилиндрические трубки (парабронхи), обеспечивающие однонаправленный сквозной ток воздуха, характерный для птиц. Диаметр каждой трубки в данном случае немногим менее 0,5 мм (Фото предоставлено проф. Н.-R.Duncker, Гиссен, ФРГ).

Объем дыхательной системы у типичной птицы и типичного млекопитающего, весом 1 кг (По данным Lasiewski, Calder, 1971)

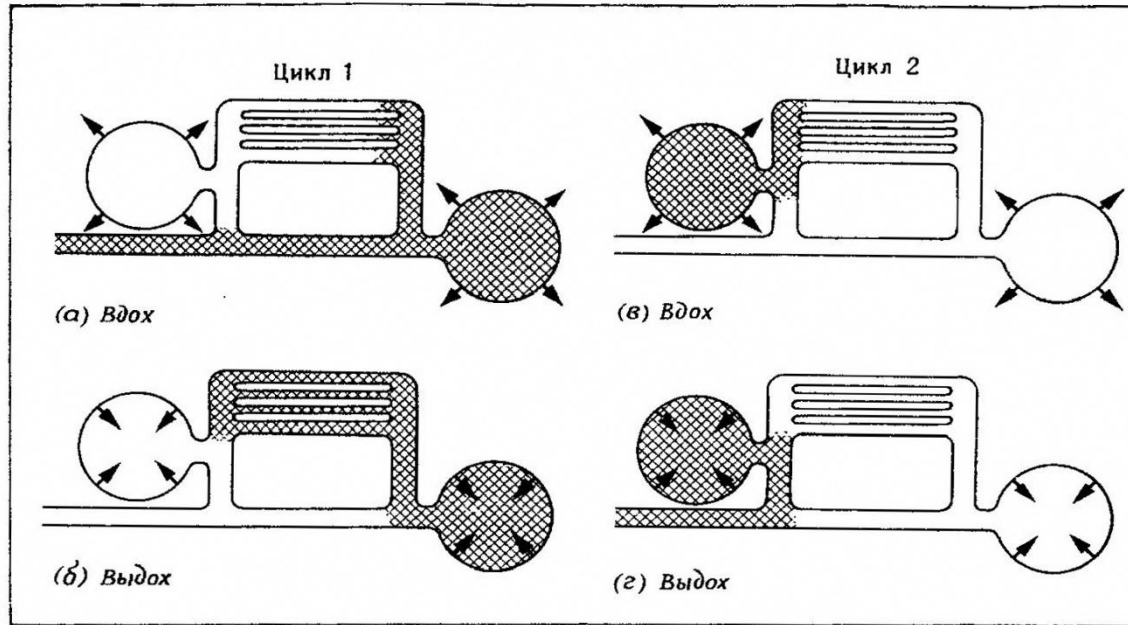
	Птица	Млекопитающее
Объем легких, мл	26,9 <sup>1)</sup>	53,5
Объем трахеи, мл	3,7	0,9
Объем воздушных мешков, мл	127,5	-
Общий объем дыхательной системы, мл	160,8	54,4
Дыхательный объем, мл	13,2	7,7
Частота дыхания, мин <sup>-1</sup>	17,2	53,5
<sup>1)</sup> Это общий объем легкого птицы, которое содержит только 9,9 мл...		



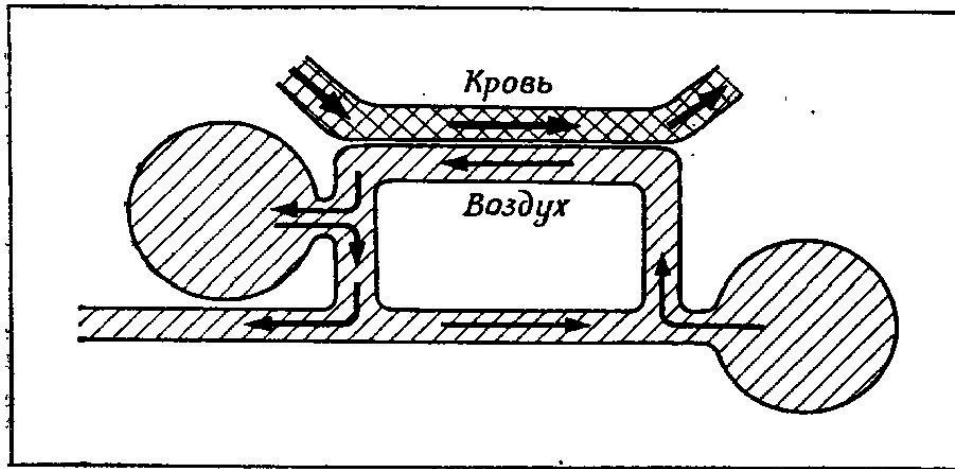
В теле птицы имеется несколько больших тонкостенных воздушных мешков. Парные легкие невелики и располагаются вдоль позвоночника. Главный бронх, который проходит сквозь легкое, сообщается как с легкими, так и с воздушными мешками. Вверху приведена схема такой системы, на которой для упрощения все передние мешки объединены в одно воздушное пространство, а все задние – в другое. (Schmidt-Nielsen, 1972).



Когда страусу дают один раз вдохнуть чистый кислород, а затем он дышит обычным воздухом, кислород играет роль метки. Раньше всего он обнаруживается в задних воздушных мешках. Только во время второго или третьего цикла дыхания этот газ появляется в передних мешках. Частота дыхания – примерно 6 циклов в минуту. Обычный состав газа в воздушных мешках указан справа (Schmidt-Nielsen et al., 1969).

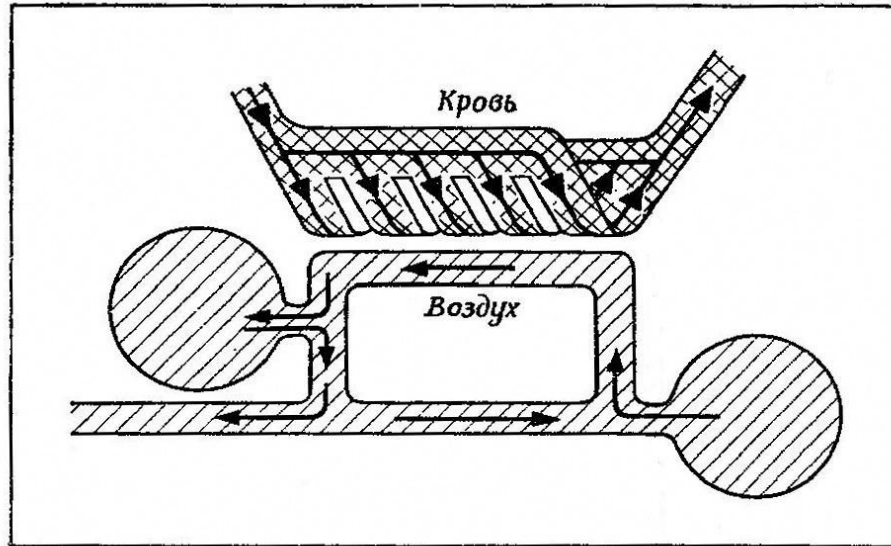


Движение газа, поступившего за один вздох, через дыхательную систему птицы. Прохождение газа по всему пути занимает два полных цикла дыхания (Bretz, Schmidt-Nielsen, 1972).



Газообмен в легком птицы на большой высоте (Schmidt-Nielsen, 1972).  
На упрощенной схеме показаны потоки крови и воздуха, проходящие через легкое в противоположных направлениях. Это позволяет оксигенированной крови иметь на выходе из легкого максимально возможное напряжение  $O_2$ .





В легком птицы кровь течет не по параллельным капиллярам, а скорее по сложной, мало упорядоченной сети. На упрощенной схеме показано, что выходящая из легкого кровь представляет собой смесь потоков, проходящих через разные части легкого и насыщенных кислородом в неодинаковой степени. Это вариант кровообращения с перекрестными потоками (Scheid, Piiper, 1972).

## К заключению

Преимущество дыхательной системы птиц в сравнении с млекопитающими: опыты в барокамере с равнинными видами. (Мыши, воробей, волнистый попугай. Симуляция высоты в 6100 м. Сходны по уровню обмена и сродству гемоглобина к кислороду).