

Глава 3

ФИЗИОЛОГИЯ

ДЫХАНИЯ

Дыхание — совокупность процессов, обеспечивающих потребление кислорода и выделение двуокиси углерода в атмосферу. В основе дыхательной функции лежат тканевые окислительно-восстановительные процессы, обеспечивающие обмен энергии в организме.

Сущность дыхания заключается в обеспечении процессов, при помощи которых животные и растительные клетки потребляют кислород, отдают двуокись углерода и переводят энергию в форму, доступную для биологического использования. Поступающий из окружающей среды кислород доставляется к клеткам, где он связывается с углеродом и водородом, которые отщепляются от высокомолекулярных веществ, включенных в цитоплазму. Конечные продукты превращений веществ, удаляемых из организма, — двуокись углерода, вода и другие соединения — содержат большую часть кислорода, поступающего в организм, остальной кислород входит в состав цитоплазмы. Кислород обеспечивает основные биохимические окислительные процессы, освобождающие энергию, поэтому нормальная жизнь и здоровье животных невозможны при недостаточном снабжении организма кислородом. При прекращении окислительных процессов животные погибают через несколько минут.

В процессе дыхания различают: обмен воздуха между внешней средой и альвеолами (внешнее дыхание или вентиляция легких), перенос газов кровью, потребление кислорода клетками и выделение ими двуокиси углерода (клеточное дыхание).

Эволюция дыхания. У одноклеточных организмов газы непосредственно проникают через оболочку клетки — диффузное дыхание. У низших многоклеточных, например червей, низших насекомых, обмен газами происходит через клетки поверхностных покровов — кожное дыхание. У низших позвоночных — рыб, амфибий, пресмыкающихся — уже есть специальные органы дыхания. У рыб органами дыхания служат жабры разнообразного строения — жаберное дыхание, у некоторых рыб, кроме жабр, имеется еще кожное и кишечное дыхание. Из кишечной трубки образован

плавательный пузырь, клетки которого активно поглощают кислород, например, у щуки — 35, у морского окуня — 88 %.

У большинства насекомых снабжение организма кислородом осуществляется через тончайшие сети ветвей трахеи.

У птиц, как и у рептилий, трахея делится на два бронха, которые, проходя сквозь легкие, открываются в воздушные мешки. Легкие сращены с костальной плеврой. Воздух через легкие поступает через разветвления бронхов и бронхиол в воздухоносные мешки. Наиболее крупные из них расположены в брюшной полости, а более мелкие — в грудной. Все они имеют отростки, проникающие в трубчатые кости конечностей. Диафрагма у птиц, как и у рептилий, отсутствует. Воздухоносные мешки как резервуары воздуха улучшают воздухообмен в легких, поддерживают тело птицы в полете, на воде, способствуют его охлаждению.

ВНЕШНЕЕ ДЫХАНИЕ

У млекопитающих газообмен почти полностью совершается в легких. Через кожу и пищеварительный тракт он осуществляется только в пределах 1—2 %. У лошадей во время напряженной работы кожное дыхание возрастает до 8 %.

В филогенезе дыхательного аппарата важное значение имело развитие и совершенствование дыхательной мускулатуры, обеспечивающей постоянную смену воздуха в легких, поэтому респираторные мышцы развиты хорошо.

Дыхание совершается ритмически, что обеспечивает поддержание постоянства напряжения двуокиси углерода (CO_2), концентрации водородных ионов (H^+) и напряжения

кислорода (O_2) в артериальной крови. Весь процесс газообмена протекает в легочных альвеолах, тесно соприкасающихся с сосудистыми капиллярами и эритроцитами (рис. 17).

Механизм вдоха и выдоха. Процесс дыхания обусловлен движением грудной клетки и растяжением легких. При спокойном дыхании, при вдохе (*инспирации*) дыхательная мускулатура сокращается, все ребра, поскольку они фиксированы в суставах, описывают дугу кверху и вперед и грудная клетка расширяется в продольном и поперечном направлениях. Расширению грудной клетки спереди назад способствует и сокращение диафрагмы. При вдохе положение сухожильного центра ее остается неизменным, а увеличиваются лишь мышечные участки. Диафрагма становится конусовидной.

Прекращение вдоха создает предпосылки для выдоха (*экспирации*): межреберные мышцы расслабляются и грудная клетка в силу эластичности и собственной тяжести возвращается в исходное положение, а оттесненные назад диафрагмой брюшные внутренности подаются вперед, и купол диафрагмы становится выпуклым. Спадающая грудная клетка равномерно сдвигает легкие, выжимая из них воздух. Участие различных мышц в дыхательном акте было выяснено с помощью регистрации их биопотенциалов (электромиография).

Выдох осуществляется обычно пассивно вследствие расслабления указанной мускулатуры. Однако при форсированном выдохе сокращаются внутренние межреберные и задние нижние зубчатые мышцы, а также мышцы живота. Вдох совершается несколько быстрее, чем выдох. У коров соотношение вдоха к выдоху по времени составляет 1:1,2.

Для регистрации дыхательных движений применяют метод *реопневмографии*. Он заключается в измерении электропроводности тканей, находящихся между двумя электро-

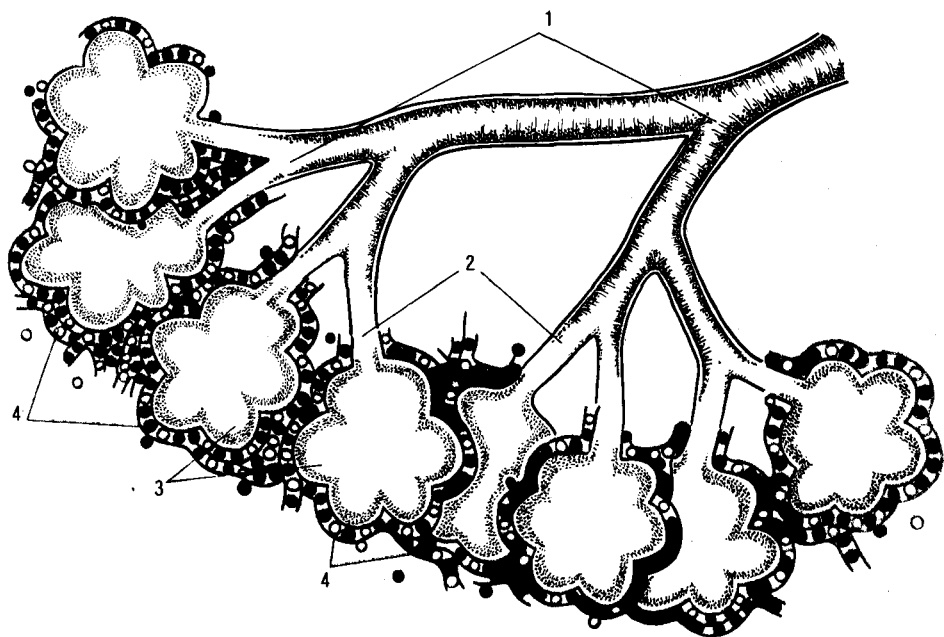
дами: грудь — тазовая конечность. В момент вдоха сопротивление тканей достигает максимума (1—2 Ом), а при выдохе — минимума. По данным реопневмограммы можно судить о частоте дыхательных движений, глубине дыхания, длительности вдоха и выдоха, что необходимо для оценки функционального состояния животного.

В механизме вдоха и выдоха большое значение имеет эластическая тяга легких, то есть постоянное стремление легких уменьшить свой объем. Она обусловлена наличием эластических волокон в стенке альвеол и поверхностным натяжением пленки (около $\frac{2}{3}$ эластической тяги), покрывающей внутреннюю поверхность альвеол.

Пленка состоит из нерастворимого в воде фосфолипида — сурфактанта, который стабилизирует поверхностное натяжение. При вдохе молекулы сурфактанта прилегают друг к другу менее плотно, что способствует усилению поверхностного натяжения. При выдохе молекулы прилегают более плотно, что снижает поверхностное натяжение жидкости и препятствует слипанию альвеол и ателектазу (спадению легких). Если бы внутренняя поверхность альвеол была покрыта водным раствором, поверхностное натяжение должно было бы быть в 5—8 раз больше. В таких условиях происходило бы полное спадение одних альвеол при перерастяжении других.

Отрицательное давление в плевральной полости. Легкие расположены в геометрически закрытой полости, образованной стенками грудной клетки и диафрагмой. Изнутри грудная полость выстлана плеврой, состоящей из двух листков. Один листок прилегает к грудной клетке, другой — к легким. Между листками имеется щелевидное пространство, или плевральная полость, заполненная плевральной жидкостью.

Грудная клетка в утробном периоде и после рождения растет бы-



17 Участок легкого с капиллярами (сильное увеличение):

1 — терминальная бронхиола; 2 — альвеолярные ходы; 3 — альвеолы; 4 — капилляры с эритроцитами

стрее легких. Кроме того, плевральные листки обладают большой всасывающей способностью. Поэтому в плевральной полости устанавливается отрицательное давление. Так, в альвеолах легких давление равно атмосферному — 760, а в плевральной полости — 745—754 мм рт. ст. Эти 10—30 мм и обеспечивают расширение легких. Если проколоть грудную стенку так, чтобы воздух вошел в плевральную полость, то легкие тут же спадутся (ателектаз). Это произойдет потому, что давление атмосферного воздуха на наружную и внутреннюю поверхность легких сравняется.

Легкие в плевральной полости всегда находятся в несколько растянутом состоянии, но во время вдоха их растяжение резко увеличивается, а при выдохе уменьшается. Это явление хорошо демонстрирует модель, предложенная Дондерсом (табл. IX).

Если подобрать бутылку, по объему соответствующую величине легких, предварительно поместив их в эту бутылку, и вместо дна натянуть резиновую пленку, выполняющую роль диафрагмы, то легкие будут расширяться при каждом оттягивании резинового дна. Соответственно будет изменяться величина отрицательного давления внутри бутылки.

Отрицательное давление можно измерить, если ввести в плевральное пространство инъекционную иглу, соединенную с ртутным манометром. У крупных животных оно достигает при вдохе 30—35, а при выдохе уменьшается до 8—12 мм рт. ст. Колебания давления при вдохе и выдохе влияют на движение крови по венам, расположенным в грудной полости. Так как стенки вен легко растяжимы, то отрицательное давление передается на них, что способствует расширению вен, их кровенаполнению и возврату венозной крови в правое предсердие, при вдохе приток крови к сердцу усиливается.

Типы дыхания. У животных различают три типа дыхания: реберный,

или грудной, — при вдохе преобладает сокращение наружных межреберных мышц; диафрагмальный, или брюшной, — расширение грудной клетки происходит преимущественно за счет сокращения диафрагмы; реберно-брюшной — вдох обеспечивается в равной степени межреберными мышцами, диафрагмой и брюшными мышцами. Последний тип дыхания свойственен сельскохозяйственным животным. Изменение типа дыхания может свидетельствовать о заболевании органов грудной или брюшной полости. Например, при заболевании органов брюшной полости преобладает реберный тип дыхания, так как животное оберегает больные органы.

Жизненная и общая емкость легких. В покое крупные собаки и овцы выдыхают в среднем 0,3—0,5, лошади — 5—6 л воздуха. Этот объем называют *дыхательным воздухом*. Сверх данного объема собаки и овцы могут вдохнуть еще 0,5—1, а лошади — 10—12 л — *дополнительный воздух*. После нормального выдоха животные могут выдохнуть приблизительно такое же количество воздуха — *резервный воздух*. Таким образом, при нормальном, неглубоком дыхании у животных грудная клетка не расширяется до максимального предела, а находится на некотором оптимальном уровне, при необходимости объем ее может увеличиваться за счет максимального сокращения мышц инспираторов. Дыхательный, дополнительный и резервный объемы воздуха составляют *жизненную емкость легких*. У собак она составляет 1,5—3 л, у лошадей — 26—30, у крупного рогатого скота — 30—35 л воздуха. При максимальном выдохе в легких еще остается немного воздуха, этот объем называют *остаточным воздухом*. Жизненная емкость легких и остаточный воздух составляют *общую емкость легких*. Величина жизненной емкости легких может значительно уменьшиться при некоторых заболеваниях, что при-

водит к нарушению газообмена.

Определение жизненной емкости легких имеет большое значение для выяснения физиологического состояния организма в норме и при патологии. Ее можно определить с помощью специального аппарата, называемого водяным спирометром (аппаратом «Спиро 1-В»). К сожалению, эти способы трудно применить в производственных условиях. У лабораторных животных жизненную емкость определяют под наркозом, при вдыхании смеси с высоким содержанием CO_2 . Величина наибольшего выдоха примерно соответствует жизненной емкости легких. Жизненная емкость изменяется в зависимости от возраста, продуктивности, породы и других факторов.

Легочная вентиляция. После спокойного выдоха в легких остается резервный, или остаточный, воздух, называемый также альвеолярным воздухом. Около 70 % вдыхаемого воздуха непосредственно поступает в легкие, остальные 25—30 % участия в газообмене не принимают, так как он остается в верхних дыхательных путях. Объем альвеолярного воздуха у лошадей составляет 22 л. Поскольку при спокойном дыхании лошадь вдыхает 5 л воздуха, из которых в альвеолы поступает только 70 %, или 3,5 л, то при каждом вдохе в альвеолах вентилируется только $\frac{1}{6}$ часть воздуха (3,5:22). Отношение вдыхаемого воздуха к альвеолярному называют *коэффициентом легочной вентиляции*, а количество воздуха, проходящего через легкие за 1 мин, — *минутным объемом легочной вентиляции*. Минутный объем — величина переменная, зависящая от частоты дыхания, жизненной емкости легких, интенсивности работы, характера рациона, патологического состояния легких и других факторов.

Воздухоносные пути (гортань, трахея, бронхи, бронхиолы) не принимают непосредственного участия в газообмене, поэтому их называют

6. Состав и парциальное давление газов вдыхаемого, выдыхаемого и альвеолярного воздуха *
(при барометрическом давлении 760 мм)

Газ	Состав воздуха, %			Парциальное давление воздуха, мм рт. ст.		
	вдыха- емый	выдыха- емый	альвеоляр- ный	вдыха- емый	выдыха- емый	альвеоляр- ный
Кислород	20,82	16,3	13,90	158,25	116,2	101,1
Двуокись углерода	0,03	4,0	5,62	0,30	28,5	40,0
Азот	79,15	79,7	80,48	596,45	568,3	571,8
Водяные пары (приблизительно)	От 0,5 во вдыхаемом до 6,5 % в выдыхаемом и альвеолярном воздухе					

* Если выход CO_2 из крови в альвеолярный воздух и переход O_2 из альвеолярного воздуха в кровь увеличивается, то при неизменной величине альвеолярной вентиляции CO_2 в альвеолярном воздухе растет, а O_2 падает. Наоборот, если обмен газов между альвеолярным воздухом и кровью не изменяется, а альвеолярная вентиляция возрастает, то в альвеолярном воздухе концентрация CO_2 будет падать, а O_2 увеличиваться.

вредным пространством. Однако они имеют большое значение в процессе дыхания. В слизистой оболочке носовых ходов и верхних дыхательных путей имеются серозно-слизистые клетки и мерцательный эпителий. Слизь улавливает пыль и увлажняет дыхательные пути. Мерцательный эпителий движениями своих волосков способствует удалению слизи с частицами пыли, песка и другими механическими примесями в область носоглотки, откуда она выбрасывается. В верхних дыхательных путях находится множество чувствительных рецепторов, раздражение которых вызывает защитные рефлексы, например кашель, чихание, фырканье. Данные рефлексы способствуют выведению из бронхов частиц пыли, корма, микробов, ядовитых веществ, представляющих опасность для организма. Кроме того, вследствие обильного кровоснабжения слизистой оболочки носовых ходов, гортани, трахеи согревается вдыхаемый воздух.

Объем легочной вентиляции несколько меньше количества крови, протекающей через малый круг кровообращения в единицу времени. В области верхушек легких альвеолы вентилируются менее эффективно, чем у основания, прилегающего к диафрагме. Поэтому в области верхушек легких вентиляция относительно

преобладает над кровотоком. Наличие вено-артериальных анастомозов и сниженное отношение вентиляции к кровотоку в отдельных частях легких — основная причина более низкого напряжения кислорода и более высокого напряжения двуокиси углерода в артериальной крови по сравнению с парциальным давлением этих газов в альвеолярном воздухе.

Состав вдыхаемого, выдыхаемого и альвеолярного воздуха. Атмосферный воздух содержит 20,82 % кислорода, 0,03 % двуокиси углерода и 79,03 % азота. В воздухе животноводческих помещений обычно содержится больше двуокиси углерода, водяных паров, аммиака, сероводорода и др. Количество кислорода может быть меньше, чем в атмосферном воздухе.

Выдыхаемый воздух содержит в среднем 16,3 % кислорода, 4 % двуокиси углерода, 79,7 % азота (эти показатели приведены в пересчете на сухой воздух, то есть за вычетом паров воды, которыми насыщен выдыхаемый воздух). Состав выдыхаемого воздуха непостоянен и зависит от интенсивности обмена веществ, объема легочной вентиляции, температуры атмосферного воздуха и др.

Альвеолярный воздух отличается от выдыхаемого большим содержанием двуокиси углерода — 5,62 % и

меньшим кислорода — в среднем 14,2—14,6, азота — 80,48 % (табл. 6). Выдыхаемый воздух содержит воздух не только альвеол, но и «вредного пространства», где он имеет такой же состав, как и атмосферный.

Азот в газообмене не участвует, но процентное содержание его во вдыхаемом воздухе несколько ниже, чем в выдыхаемом и альвеолярном. Это объясняется тем, что объем выдыхаемого воздуха несколько меньше, чем вдыхаемого.

Предельно допустимая концентрация двуокиси углерода в скотных дворах, конюшнях, телятниках — 0,25 %; но уже 1 % CO_2 вызывает заметную одышку, и легочная вентиляция увеличивается на 20 %. Содержание двуокиси углерода выше 10 % ведет к смерти.

ПЕРЕНОС ГАЗОВ КРОВЬЮ

Кровь служит переносчиком кислорода из альвеолярного воздуха к тканям и двуокиси углерода от тканей тела к легочным альвеолам. Количество газа, растворяющегося в крови, зависит от следующих факторов: состав жидкости, объем и давление газа вне жидкости, температура жидкости и физические свойства данного газа. Для определения степени растворимости газа введен показатель — коэффициент растворимости. Он отражает объем газа, который может раствориться в 1 мл жидкости при температуре 0 °C и давлении его, равном 760 мм рт. ст. Если над жидкостью находится несколько газов, то каждый из них растворяется соответственно его парциальному давлению.

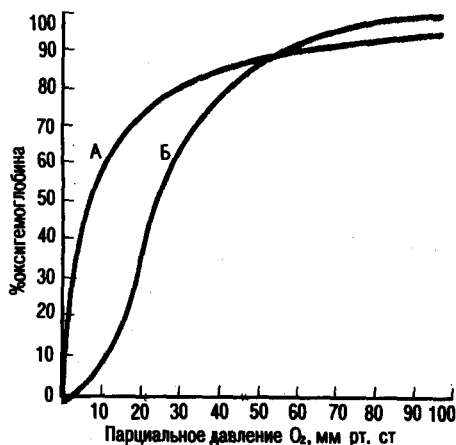
Парциальное давление — это часть общего давления газовой смеси, приходящегося на долю того или иного газа смеси. Парциальное давление можно узнать, если известны давление газовой смеси и процентный состав данного газа. Если общее давление газовой смеси обозначить P (мм рт. ст.), а содержание газа — а

(в объемных процентах), то парциальное давление газа p можно найти по формуле Дальтона: $p = P \frac{a}{100}$, за вычетом давления во-

дяного пара — 47 мм рт. ст. Например, при атмосферном давлении воздуха 760 мм рт. ст. парциальное давление кислорода составит примерно 21 % (от 760 мм), т. е. 159 мм рт. ст., азота — 79 % (от 760 мм), т. е. 596 мм рт. ст.

Если газы растворены в жидкости, то применяют термин «*напряжение*», что аналогично понятию «парциальное давление». У млекопитающих животных напряжение кислорода в крови ниже атмосферного. Так, в атмосферном воздухе оно равно 150 мм рт. ст., а при переходе его в клетки — несколькими миллиметрами, причем уровень напряжения кислорода непосредственно связан с местом его нахождения в данный период дыхания (альвеолярный воздух, артериальная и венозная кровь).

Связывание и перенос кислорода кровью. Кислород, поступающий в кровь, поглощается плазмой в незначительном количестве, основная же его часть переходит в эритроциты, где связывается с гемоглобином (Hb) и образует с кислородом непрочное, легко диссоциирующее соединение — оксигемоглобин — HbO_2 . Связывание кислорода гемоглобином зависит от напряжения кислорода в крови и является легкообратимым процессом. При понижении напряжения кислорода оксигемоглобин отдает кислород. Соотношение между парциальным давлением и количеством образовавшегося оксигемоглобина можно выразить кривой диссоциации оксигемоглобина, напоминающей по форме гиперболу (рис. 18). Нижняя часть кривых характеризует свойства гемоглобина в зоне низкого парциального давления кислорода, которые близки к имеющимся в тканях. Средняя часть кривой создает представление о свой-



18 Кривые диссоциации оксигемоглобина в водном растворе (А) и в крови (Б) при напряжении двуокиси углерода 40 мм рт. ст. (по Баркрофту)

ствах гемоглобина при тех величинах напряжения кислорода, которые имеются в венозной крови, а верхняя ее часть соответствует условиям, имеющимся в альвеолах легких. При парциальном давлении кислорода 80—100 мм рт. ст., то есть в тех условиях, которые имеются в альвеолах, он быстро поступает в кровь, и образуется оксигемоглобин. При низких парциальных давлениях кислорода, как это происходит в тканях, оксигемоглобин распадается, и кислород, освобождаясь, переходит в ткани.

На связывание кислорода гемоглобином влияет наличие двуокиси углерода. При одном и том же парциальном давлении в присутствии окиси углерода меньше связывается кислорода и кривая диссоциации оксигемоглобина смещается вправо. В связи с этим поступление CO_2 из тканей в кровь облегчает освобождение кислорода из оксигемоглобина и переход его в ткани. Наоборот, выделение из крови CO_2 в легких способствует связыванию кислорода гемоглобином.

В снабжении мышц кислородом при напряженной работе важную роль играет внутримышечный пиг-

мент миоглобин, который дополнительно связывает кислород. Связь кислорода с миоглобином более прочная, чем с гемоглобином. При этом существенное значение имеют ферментативные внутриклеточные процессы.

Количество кислорода, которое может быть связано 100 мл крови при полном переходе гемоглобина крови (Hb) в оксигемоглобин (HbO_2), составляет *кислородную емкость крови*. 1 г гемоглобина может связать 1,34 % мл кислорода, следовательно, если в крови содержится 14 % гемоглобина, то она способна связать 19 мл кислорода. У большинства животных кислородная емкость крови составляет 14,2—19,8 об % (табл. 7).

7. Кислородная емкость крови у разных видов животных, об %

Животные	Емкость крови	Животные	Емкость крови
Крупный рогатый скот	15,4	Кошки	15,0
Овцы	16,9	Кролики	16,0
Козы	14,2	Куры	15,0
Свины	17,8	Голуби	18,3
Лошади	14,9	Утки	15,4
Собаки	19,8	Гуси	14,6

Связывание и перенос углекислого газа кровью. В венозной крови содержится 50—58 об % двуокиси углерода, причем наибольшая ее часть содержится в плазме и эритроцитах в виде угольной кислоты, около 2,5 об % — в растворенном состоянии и 4—5 об % связано с гемоглобином в виде карбогемоглобина.

Образующаяся в тканях двуокись углерода легко диффундирует в кровь сосудистых капилляров большого круга кровообращения, так как напряжение CO_2 в тканях значительно выше его напряжения в артериальной крови. Двуокись углерода, растворяясь в плазме, диффундирует внутрь эритроцитов, где она под влиянием фермента карбоангидразы превращается в угольную кислоту: $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightleftharpoons \text{H}_2\text{CO}_3$. Поскольку вся

двуокись углерода в эритроцитарной плазме переходит в угольную кислоту, напряжение CO_2 внутри эритроцитов падает до нуля.

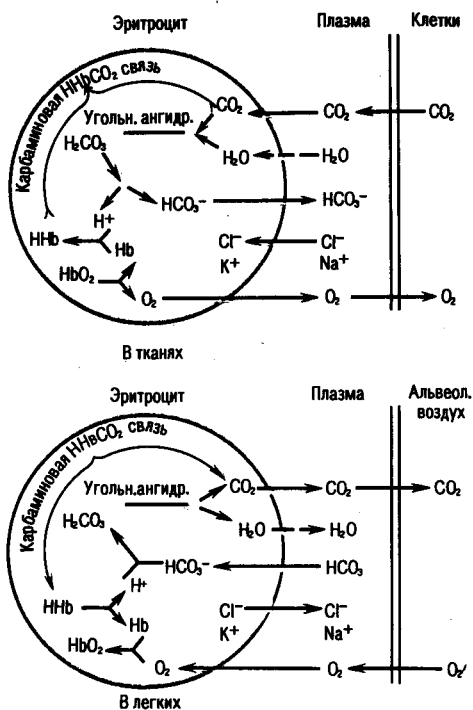
В связи с этим в эритроциты постоянно поступают новые порции CO_2 , концентрация ионов HCO_3^- , образующихся в эритроцитах, возрастает, и эти ионы начинают диффундировать в плазму. Здесь они присоединяют Na , образуя NaHCO_3 , освобождающийся хлор проникает в эритроциты (рис. 19).

Оксигемоглобин имеет константу диссоциации в 70 раз большую, чем дезоксигемоглобин. Оксигемоглобин — более сильная кислота, чем угольная, а дезоксигемоглобин — более слабая. Поэтому в артериальной крови оксигемоглобин, вытеснивший ионы K^+ из бикарбонатов, переносится в виде соли KNbO_2 . В тканевых капиллярах часть KNbO_2 отдает кислород и превращается в KNb . Из него угольная кислота, как более сильная, вытесняет ионы K^+ : $\text{KNbO}_2 + \text{H}_2\text{CO}_3 = \text{KNb} + \text{O}_2 + \text{KHCO}_3^-$.

Таким образом, превращение оксигемоглобина в гемоглобин сопровождается увеличением способности крови связывать двуокись углерода. Это явление получило название *эффекта Холдена*. Гемоглобин служит источником катионов K^+ , необходимых для связывания угольной кислоты в форме бикарбонатов. В эритроцитах тканевых капилляров образуется дополнительное количество бикарбоната калия, а также карбогемоглобин, а в плазме крови увеличивается количество бикарбоната натрия.

Бикарбонат с кровью попадает в капилляры малого круга кровообращения, где в эритроцитах происходит обратная реакция, и освобождающаяся двуокись углерода из крови поступает по законам диффузии в альвеолярный воздух.

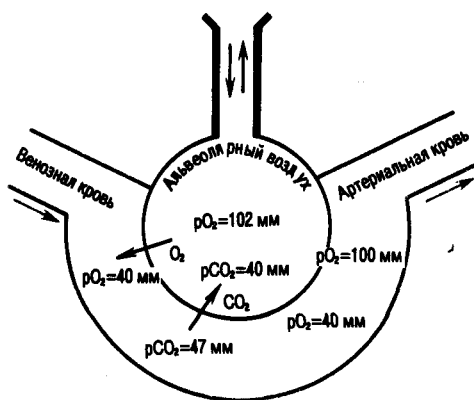
Газообмен в легких. Обмен газов между альвеолярным воздухом и венозной кровью малого круга крово-



19 Схема процессов, происходящих в эритроцитах при поглощении и отдаче кровью кислорода и двуокси углерода

обращения происходит вследствие разницы парциальных давлений кислорода ($102 - 40 = 62$ мм рт. ст.) и двуокси углерода ($47 - 40 = 7$ мм рт. ст.). Эта разница вполне достаточно для быстрой диффузии газов на поверхности соприкосновения стенки капилляров с альвеолярным воздухом (рис. 20). Двуокись углерода диффундирует через альвеолы примерно в 25 раз быстрее кислорода, поэтому достаточно разности давлений всего в 0,03 мм рт. ст. Даже при разнице в давлении O_2 в 30—35 мм через 1 см^2 альвеол проходит за минуту $6,7 \text{ см}^3$, а через всю поверхность альвеол человека — 6000 см^3 кислорода. Такая скорость и величина диффузии кислорода полностью обеспечивают максимальную интенсивную физическую работу.

Газообмен в тканях. В тканях кровь отдает O_2 и поглощает CO_2 .



20 Обмен газов через стенку альвеолы

Поскольку напряжение двуокиси углерода в тканях достигает 60—70 мм рт. ст., а в венозной крови только 46 мм рт. ст., то он диффундирует из тканей в тканевую жидкость и далее в кровь, делая ее венозной.

В газообмене кислорода важное значение имеет активная способность клеток энергично потреблять кислород. Поэтому его напряжение в протоплазме уменьшается и может быть равно нулевому значению. Вследствие этого кислород быстро проникает из крови капилляров большого круга кровообращения, где его напряжение составляет 100 мм рт. ст. и более, в тканевую жидкость, где давление 20—37 мм рт. ст.

Ткани потребляют приблизительно 8 об %, или 40 % всего кислорода, содержащегося в артериальной крови, но при усиленной мышечной работе потребление кислорода достигает 50—60 %. Количество кислорода, которое получают ткани из общего содержания в артериальной крови, выраженное в процентах, называют *коэффициентом утилизации кислорода*. Его можно вычислить определением разницы в содержании кислорода в артериальной и венозной крови. Повышению коэффициента утилизации кислорода способствует усиленное образование молочной и угольной кислот при значительной физической работе, а также раскры-

тие нефункционирующих капилляров в работающей ткани. Утилизации кислорода способствует повышение температуры работающих мышц и усиление ферментативно-энергетических процессов в клетках.

Клеточное дыхание. Окисление в тканях происходит в клетках и внеклеточном веществе. Оно включает: 1) отдачу водорода, или дегидрирование; 2) присоединение кислорода и 3) перенос электрона, или перемену валентности. Окисление начинается с дегидрирования, то есть вначале ферменты дегидразы активируют водород, входящий в состав окисляющегося вещества. Затем к водороду присоединяется кислород, и образуется вода, эта реакция происходит при участии железосодержащих дыхательных ферментов. В процессах окисления участвуют ферменты пероксидаза и оксидаза. Последняя легко присоединяет молекулярный кислород, при этом образуется перекись. Атом кислорода отщепляется от перекиси и переносится к другим трудноокисляемым веществам при помощи фермента пероксидазы.

В клеточном дыхании очень большую роль играет цитохромная система (цитохром + цитохромоксидаза). Цитохромы и флавопротеиды — переносчики водорода. В клеточном дыхании принимают также участие ферменты — переносчики аминокислот, фосфата и др.

Многие ферменты, участвующие в клеточном дыхании, являются производными витаминов группы В (В₁, В₂ и др.). Кроме того, в восстановительно-окислительных процессах в клетках принимает участие аскорбиновая кислота (витамин С). Интенсивность клеточного дыхания зависит от вида животного и его продуктивности.

Взаимосвязь дыхания и кровообращения. Отрицательное давление в плевральной полости обеспечивает венозный возврат крови в правое предсердие. Во время вдоха дав-

ление в брюшной полости увеличивается, что также способствует оттоку крови из венозных сосудов и капилляров брюшины и органов брюшной полости. Вследствие присасывающего действия грудной полости кровь выкачивается из большого круга кровообращения и наполняет кровеносные сосуды малого круга. Кроме того, при повышении кровяного давления рефлекторно тормозятся дыхательные движения вследствие раздражения рецепторов каротидного синуса. Напротив, падение артериального давления вызывает учащение дыхания и изменение его глубины.

Изменение дыхания зависит от частоты раздражения афферентных волокон рецепторов растяжения легких. Особенно много их в области корней легких. Эти так называемые ирритативные рецепторы обладают одновременно свойствами механо- и хеморецепторов. Они раздражаются при достаточно сильных изменениях объема легких. Часть ирритативных рецепторов возбуждается при обычных вдохах и выдохах. Раздражителями этих рецепторов могут быть аммиак, эфир, двуокись серы, табачный дым. Сильное возбуждение ирритативных рецепторов возникает при пневмотораксе, отеке легких, застое крови в малом круге кровообращения и вызывает одышку, кашель.

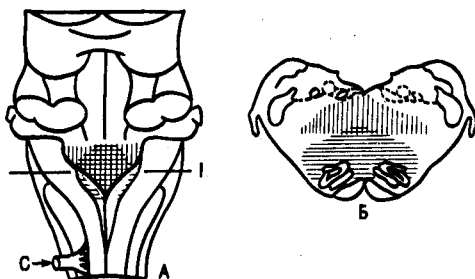
Асфиксия (удушье) возникает вследствие перерыва в дыхании, зависящего от разных причин; она может быть вызвана нарушением функции дыхательного центра, легких, крови или тканей. В этих случаях ткани не могут использовать кислород. Например, при воспалении легких альвеолы наполняются тканевой жидкостью, что препятствует оксигенации крови и вызывает асфиксию от недостатка кислорода.

Дыхание плода. В процессе утробного развития газообмен плода происходит через пупочные кровеносные сосуды, тесно контактирующие с кровью матери в плаценте. Эта связь при рождении обрывается, что приводит

к резкому понижению напряжения кислорода и быстрому накоплению в крови плода двуокиси углерода и других продуктов обмена. Нейроны дыхательного центра плода возбуждаются, что и вызывает первый вдох. Прекращение дыхания плода через кровь должно происходить быстро, так как медленное пережатие сосудов пуповины не способствует возбуждению дыхательного центра и плод может погибнуть, не сделав вдоха. Существенное значение имеет раздражение рецепторов носоглотки, кожи, мышц и внутренних органов, передающееся по центробежным нервам в дыхательный центр.

РЕГУЛЯЦИЯ ДЫХАНИЯ

Дыхание — саморегулирующийся процесс, в котором ведущее значение имеет дыхательный центр, расположенный в ретикулярной формации продолговатого мозга, в области дна четвертого мозгового желудочка (Н. А. Миславский, 1885). Он является парным образованием и состоит из скопления нервных клеток, формирующих центры вдоха (инспирация) и выдоха (экспирация), которые регулируют дыхательные движения. Однако точной границы между центрами вдоха и выдоха не существует, имеются лишь участки, где преобладают одни или другие (рис. 21). В верхней части варолиева моста находится центр пневмотаксии, контролирующей деятельность вышеуказанных центров. Во время вдоха он вызывает возбуж-



21 Дыхательные центры кошки:

А — дорсальная поверхность мозгового ствола; Б — поперечный разрез продолговатого мозга по горизонтальной линии (I); вертикальная штриховка — центр выдоха; горизонтальная штриховка — центр вдоха; С — первый шейный корешок

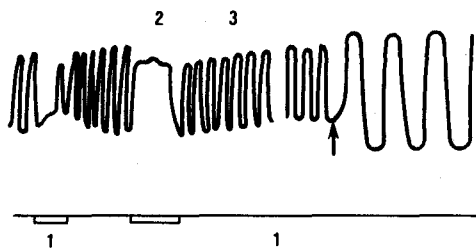
дение нейронов центра выдоха и таким путем обеспечивает ритмичное чередование (пневмотаксис) вдохов и выдохов*.

Дыхательная мускулатура и диафрагма получают нервные импульсы из дыхательного центра, поэтому они подчинены ритмическому возбуждению нейронов центра. Мотонейроны, аксоны которых образуют диафрагмальные нервы, находятся в области III — IV шейных сегментов, а мотонейроны, отростки которых образуют межреберные нервы, иннервирующие соответствующие межреберные мышцы, расположены в передних рогах грудного отдела спинного мозга.

В коре головного мозга имеется центр, регулирующий и приспособляющий дыхание к изменяющемуся состоянию организма. Таким образом, дыхательный центр в целом состоит из созвездия нейронов, расположенных на различных этажах центральной нервной системы.

От легких по блуждающим нервам дыхательному центру передаются центrostремительные импульсы. Рецепторы, расположенные в легких, и респираторные мышцы ритмически возбуждаются при растяжении и сжатии легких во время вдоха и выдоха. Импульсы, возникающие в легких во время вдоха, поступают в дыхательный центр и тормозят вдох, а при выдохе тормозят выдох. В этом заключается механизм саморегуляции дыхания. После перерезки блуждающего нерва указанная саморегуляция дыхания прекращается и животные начинают дышать глубоко и очень редко (рис. 22).

* Механизм периодической деятельности дыхательного центра полностью не выяснен. Неизвестна природа торможения инспираторных нейронов при смене вдоха и выдоха. Существует модель механизма дыхательного центра, включающая два процесса: генератор центрального инспираторного возбуждения (ЦИВ) и механизм выключения инспирации.



22 Влияние блуждающего нерва на ритм дыхания:

1 — раздражение нерва во время выдоха и 2 — вдоха; 3 — нормальное дыхание; стрелка — перерезка нерва

Возбудимость дыхательного центра изменяется под влиянием нервных импульсов, поступающих по симпатическим нервам. Если раздражать их, то возбудимость дыхательного центра усиливается, а дыхание учащается. Этим отчасти объясняют изменения ритма дыхания при эмоциях, общем возбуждении, сексуальном поведении, спаривании.

Нейроны дыхательного центра обладают свойством автоматии — автоматического возбуждения, связанного с обменом веществ в них и накоплением двуокиси углерода. Это было доказано в опытах с изолированным продолговатым мозгом, в котором наблюдали постоянные ритмические колебания биопотенциалов. Если даже перерезать все афферентные нервы, то и тогда в дыхательном центре некоторое время отмечаются ритмические колебания биопотенциалов, однако это не значит, что он может нормально работать без притока импульсов от легких, сокращающихся межреберных мышц и диафрагмы, а также независимо от газового состава притекающей к нему крови. Дыхательный центр функционирует по принципу рефлекса с обратной связью. Недостаток кислорода и накопление двуокиси углерода в крови приводят к возбуждению дыхательного центра и, следовательно, к ускорению ритма дыхания, что обеспечивает постоянство снабжения организма O_2 и удаление

из него CO_2 . Двуокись углерода, водородные ионы и состояние гипоксии вызывают усиление и ускорение дыхания, что связано с их воздействием через кровь на нейроны дыхательного центра, а также специальные хеморецепторы, стимулирующие напряжение двуокиси углерода и снижение напряжения кислорода. Они находятся в каротидных синусах и стенке дуги аорты.

Значение газового состава крови в регуляции дыхания было впервые выяснено Л. Фридриком (1871) в опыте с «перекрестным кровообращением». Для этого у двух собак перерезали, а затем соединяли сонные артерии и яремные вены. В результате такого перекрестного соединения голова одной собаки снабжалась кровью из туловища другой собаки и наоборот. Когда у одной из собак зажимали трахею и производили удушье (апноэ), у другой собаки появлялась резко выраженная одышка (диспноэ). Это доказывает, что у первой собаки вследствие недостатка кислорода произошло накопление CO_2 в крови и, как следствие, возбуждение дыхательного центра, усиление вентиляции легких.

Дыхательный центр может возбуждаться не только в результате поступления в него крови, насыщенной двуокисью углерода, но и под влиянием раздражений, идущих из сосудистых рефлексогенных зон, приходящих в состояние возбуждения при изменении химического состава крови (накопление CO_2 , недостаток кислорода, изменение концентрации водородных ионов).

Различное функциональное состояние организма отражается на частоте и глубине дыхания. Болевые реакции, холод, повышенная температура воздуха изменяют ритм дыхания. Во время отрывивания корма жвачные рефлекторно задерживают выдох, а при глотании у многих из них прекращается вдох.

Важное значение в рефлекторном поддержании тонуса дыхательного

центра играет слизистая оболочка носовых путей. Струя воздуха, проходящая через слизистую оболочку, раздражает чувствительные окончания тройничного нерва и повышает рефлекторно тонус центра.

Приспособление дыхания к изменениям условий внешней среды тесно связано с функцией высших отделов мозга. Так, у собак с удаленной корой полушарий дыхание в покое осуществляется без видимых отклонений, но при попытке сделать даже несколько шагов у них возникает резко выраженная одышка. Усиление дыхания можно выработать рефлекторно, сочетая специфические раздражения хеморецепторов сосудистых рефлексогенных зон с любым внешним раздражителем, например световым или звуковым.

В регуляции дыхания большое значение имеет сложная система информации высших центров об изменениях парциального давления кислорода и углекислого газа в крови при разнообразных условиях физической работы.

ЗАВИСИМОСТЬ ДЫХАНИЯ ОТ ВОЗРАСТА, ВИДА ЖИВОТНЫХ И РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ

Частота дыхательных движений у разных животных неодинакова и зависит от возраста, вида животных, уровня обмена веществ в организме, а также от температуры окружающей среды, атмосферного давления и некоторых других факторов (табл. 8).

8. Частота дыхательных движений в 1 мин

Вид животных	Частота дыхания	Вид животных	Частота дыхания
Лошадь	8—12	Олень	8—16
Крупный рогатый скот	10—30	Собака	10—30
Овца	8—20	Кошка	10—25
Коза	10—18	Кролик	10—15
Свинья	8—18	Крыса	100—150
Верблюд	5—12	Мышь	200

У новорожденных животных, как правило, дыхание более частое, но с возрастом частота дыхания постепенно уменьшается. Так, у поросят в первые недели жизни частота дыхания уменьшается с 42 до 31 дыхательного движения, у верблюжат — с 20—22 до 10—12 (к третьему месяцу), у телят — с 67 при рождении до 22 к 11-му месяцу.

Физическая работа, эмоциональное возбуждение, повышение температуры воздуха, пищеварение учащают дыхание. Во время сна дыхание более редкое. С увеличением частоты дыхания его глубина уменьшается. Частота и глубина дыхания зависят и от интенсивности обмена веществ. У высокопродуктивных коров частота дыхания равна 30, а у среднепродуктивных — 15—20 дыхательных движений в минуту. У коров-рекордисток частота дыхания, особенно в напряженный период лактации, значительно возрастает, что указывает на приспособление организма к высокому уровню обменных процессов, особенно при высококонцентратном кормлении.

Избыток CO_2 в крови и сдвиги pH в кислую сторону приводят к заметному углублению дыхания. Недостаток кислорода в крови вызывает учащение дыхания (табл. 9). При повышении температуры воздуха с 20 до 40 °C дыхание у 6-месячных телят учащается с 29 до 86 дыхательных движений в минуту, у коров при тех же условиях — с 16 до 32.

Чем старше животные, тем ярче выражено влияние высоких температур воздуха, ускоряющих ритм ды-

10. Влияние низкой температуры воздуха на частоту дыхания у телят (по Р. А. Нурыбековой)

Возраст	Температура воздуха				
	-5 °C	-10 °C	-15 °C	-20 °C	-25 °C
Новорожденные	45	40	40	35	30
10—15 дн.	30	28	25	25	23
1 мес	25	24	22	22	19
2 »	24	20	16	15	13
3 »	18	17	15	13	13

хательных движений. Чем меньше масса животного, тем выше у него частота дыхания.

Частота дыхания с понижением температуры воздуха уменьшается, а глубина дыхания увеличивается (табл. 10). Это связано с более рациональным расходом тепла через дыхательные пути и обогреванием вдыхаемого воздуха. Акт вдоха замедляется по сравнению с актом выдоха для уменьшения теплоотдачи.

Изменение дыхания при мышечной работе. Во время интенсивной физической работы вентиляция легких значительно усиливается, частота дыхания нарастает. Эти изменения могут возникнуть рефлекторно даже перед началом работы, но они выражены слабо. В начале напряженной работы мышц количество кислорода оказывается недостаточным для полного удовлетворения возросших потребностей в нем. Вследствие этого образующаяся молочная кислота не может полностью окислиться до H_2O и CO_2 , она быстро накапливается в мышцах и в значительном количестве поступает в кровь. Такое состояние называют *кислородной задолженностью*. Накопившаяся в мышцах молочная кислота (до 100—200 мг% вместо 15—24 в норме) быстро вытесняет угольную кислоту из ее связи с ионами натрия и калия, вследствие чего увеличивается напряжение двуокиси углеро-

9. Влияние температуры воздуха на частоту дыхания у телят (по Л. Д. Кравцовой)

Возраст	Температура воздуха		
	15 °C	35 °C	40 °C
Новорожденные	67	143	126
10—12 дн.	36	78	108
1 мес	32	78	82
2 »	31	60	73
11 »	22	57	75

да в крови и возбуждается дыхательный центр. При быстром беге у нетренированных лошадей наступает сильная одышка с хрипами, резко учащается сердцебиение (до 230 ударов в 1 мин), повышается кровяное давление.

Если заставить животное дышать в замкнутом пространстве, например производить вдох и выдох в герметизированную полость (мешок), то содержание двуокиси углерода будет постепенно увеличиваться, а парциальное давление кислорода — уменьшаться. На практике применяют способ так называемого *возвратного дыхания*, то есть дыхания в мешок, когда поступает воздух, который уже проходил через легкие животного и имеет пониженное содержание кислорода и двуокиси углерода. В результате такой тренировки дыхание у лошадей становится более глубоким, а частота сердечных сокращений не увеличивается; они успешно выступают в скачках и соревнованиях по троеборью. Воздействие на организм методом возвратного дыхания активизирует центральные регуляторные механизмы глубокого ритмического дыхания в условиях шадящего режима сердечной деятельности (Л. А. Парышева, 1981).

Дыхание при изменении атмосферного давления. Понижение атмосферного давления на высотах 2500—3000 м ведет к снижению парциального давления кислорода в альвеолярном воздухе до 55—60 мм рт. ст. При дальнейшем подъеме в горы парциальное давление еще больше снижается, соответственно падает и насыщение крови кислородом (гипоксемия), и наступает недостаточное снабжение тканей кислородом (гипоксия); последнее обусловлено недостаточным поступлением кислорода из альвеолярного воздуха в кровь. Такое состояние может возникнуть при низком парциальном давлении кислорода в атмосфере, недостаточной вентиляции легких, например при пневмотораксе или непроходимости

верхних дыхательных путей, в случае нарушения функции дыхательного центра при отравлении животных и др.

Анемическая гипоксия обусловлена понижением способности крови связывать кислород, то есть снижением кислородной емкости крови.

Острое кислородное голодание может приводить к потере сознания без предварительных неприятных ощущений. Животные, не адаптировавшиеся к горной местности, тяжело переносят недостаток кислорода в атмосферном воздухе. У них возникает сильная одышка, происходит «вымывание» углекислого газа из организма со сдвигом кислотно-щелочного отношения в щелочную сторону. Возникает газовый алкалоз, возбудимость дыхательного центра падает. Снижение насыщения крови кислородом до 14—35 % вызывает спазм кровеносных сосудов и прекращение биоэлектрической активности нейронов головного мозга.

У горных пород овец уменьшение парциального давления кислорода вызывает некоторые изменения в дыхании, однако они хорошо приспособились к условиям гипоксии. У них отмечают повышенное содержание эритроцитов в крови, пониженную чувствительность нейронов головного мозга к недостатку кислорода.

Высокогорные бараны архары и козлы имеют мощные рога, масса которых достигает 30 кг (почти 20 % общей массы животного). Установлено, что в рогах, расположенных на костных стержнях с обширными костномозговыми полостями, вырабатываются дополнительно эритроциты и гемоглобин, необходимые в условиях пониженного парциального давления кислорода на высоте 4—5 тыс. м.

Животным, обитающим на больших высотах, обычно свойственно высокое содержание гемоглобина в крови. У собак, выросших на высоте 4500 м, было больше на 40 % гемоглобина крови и на 67 % миоглобина в мышцах, чем у собак равнин. Если

животные поднимаются в горы, то количество гемоглобина в их крови возрастает и увеличивается ее кислородная емкость. Когда животные впервые попадают в условия гипоксии, эритроциты выходят из кровяных депо, например из селезенки, в циркулирующую кровь, а позднее под влиянием гормона эритропоэтина усиливается кроветворение. Синтез гемоглобина возрастает уже в первые 12 ч, а к третьему дню он достигает максимума. В норме эритропоэтин образуется в почках, в юкстагломерулярных клетках. По-видимому, почки реагируют на гипоксию. Тестостерон и пролактин усиливают действие эритропоэтина, а эстрогены ослабляют. Эритропоэтин воздействует на стволовые клетки костного мозга, побуждая их поглощать железо и продуцировать ретикулоциты.

На больших высотах организм страдает не только от недостатка кислорода, но и от недостатка двуокиси углерода в крови и тканях (гипокапния). Возбудимость дыхательного центра понижается, поэтому дыхание не усиливается настолько, насколько это требуется для удовлетворения потребности организма в кислороде. Если добавить к вдыхаемому воздуху некоторое количество двуокиси углерода (до 3 %), общее состояние организма при высотной болезни заметно улучшится.

Дыхание при повышенном барометрическом давлении. При спуске в глубину (работа в кессонах, опускание водолазов и др.) давление воздуха может достигать 8—10 атм, в таких случаях азот воздуха поступает в кровь (растворяется) в количестве, пропорциональном давлению. При быстром переходе от высокого давления к низкому азот быстро выделяется из крови, образуя в ней пузырьки, которые могут закупорить кровеносные сосуды (воздушная эмболия). При закупорке сосудов сердца или мозга наступают тяжелые расстройства; возможна даже смерть. Поэтому изменять дав-

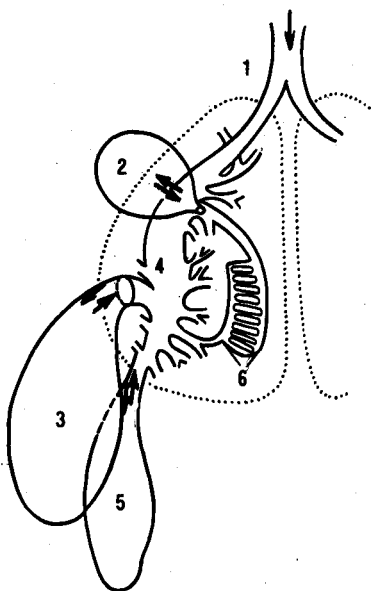
ление нужно медленно. В таких случаях азот будет постепенно выделяться из крови в воздух легких.

Иногда применяют искусственное повышение давления в специальной барокамере, куда помещают животное. При давлении в 6 атм происходит диффузия кислорода воздуха через кожу в кровь и ткани и насыщение их этим газом (гипербаризация). В таких случаях осуществляются сложные операции при включенном или искусственном дыхании, так как восстанавливается функция дыхательного центра.

ОСОБЕННОСТИ ДЫХАНИЯ У ПТИЦ

Дыхание у птиц в морфофункциональном отношении отличается от дыхания у млекопитающих животных. У них относительно длинная трахея, легкие прочно прикреплены к ребрам и отсутствует диафрагма. У птиц, кроме легких, имеются хорошо развитые воздухоносные мешки, расположенные в грудной и брюшной полостях и проникающие в трубчатые кости. В воздухоносных мешках газообмен не происходит, но они выполняют роль резервуаров воздуха, облегчают полет птиц, предохраняют их от перегрева.

При вдохе реберная стенка смещается назад и вниз и передняя часть грудобрюшной полости увеличивается. Засасывающийся воздух поступает в легкие и далее по мелким бронхам проникает в воздухоносные мешки. При выдохе грудная клетка сжимается и воздух из воздухоносных мешков проходит через легкие в обратном направлении. Таким образом, через альвеолы воздух проходит как во время вдоха, так и выдоха, дважды отдавая кислород в кровь (рис. 23). Особенно важную роль выполняют воздухоносные мешки во время полета птицы. В этот период грудная клетка остается неподвижной и воздух засасывается воздухоносными мешками при взмах крыльев.



23 Схема движения воздуха в воздухоносных путях птиц:

1 — первичный бронх; 2 — краниальный и 3 — каудальный грудные мешки; 4 — место перехода каудального мешка в средние бронхи; 5 — брюшной воздухоносный мешок; 6 — вторичные бронхи и парабронхи (по Е. Кольбу)

Частота дыхания у разных видов птиц неодинакова. Во время сна ритм дыхания замедляется.

Частота дыхательных движений у птиц в 1 мин

Куры	20—40
Утки	50—75
Гуси	15—25
Индюшки	12—14
Голуби	40—60

Легочная вентиляция в полете резко возрастает. Так, в покое у птиц массой 400 г она составляет 7,2, а в полете — 147 л в 1 ч. Частота дыхания в покое равняется 26, в полете — 487 дыхательным движениям в минуту. Частота пульса увеличивается в 2 раза (А. Д. Слоним, 1976).

Птицы чувствительны к недостатку кислорода. У уток сильная одышка возникает при снижении содержания его в воздухе на 1—2 %.

Регуляция дыхания у птиц сходна с регуляцией у млекопитающих, но недостаточно изучена. Если у кур перерезать блуждающий нерв, то ды-

хание резко замедляется, а при раздирании его центрального конца возможна остановка дыхания.

ГОЛОС ЖИВОТНЫХ

Звуки, издаваемые животными и птицами, — ржание, пение, мычание, лай — представляют собой гамму различных тембров и частот определенной высоты и силы. Каждому виду животных присущи свои, характерные для него звуки голоса. Причем здоровые животные обладают способностью формировать свой, типичный голосовой оттенок, в то время как больные животные обычно утрачивают это свойство, особенно при заболевании голосового аппарата и центральной нервной системы.

Анатомические особенности голосового аппарата объясняются строением гортани: у птиц нет надгортанника, но имеется нижняя гортань у бифуркации трахеи. У собак есть большие голосовые губы, направленные несколько вперед и вниз, что способствует образованию лающих звуков. У свиней голосовые губы разделены на передние, малые и задние, между которыми имеются маленькие кармашки. У крупного рогатого скота голосовые губы перпендикулярны к дну гортани, боковых кармашков нет.

Голос животных — сложная, многозвеньевая рефлекторная реакция. При образовании звуков голосовые связки, содержащие эластические и мышечные волокна, суживаются и при прохождении воздуха вибрируют. Просвет голосовой щели непрерывно изменяется, и в проходящем потоке выдыхаемого воздуха образуются звуковые волны. Возникновение голоса возможно только при сохранении иннервации и нормального тонуса мышц гортани, надгортанника, голосовых связок, а также при хорошо развитых легких и трахее.

Оттенки голоса животных и птиц в значительной степени изменяются

в связи с их поведением, а также с возрастом и полом. Например, по оттенку ржания лошади узнают об опасности, призывное ржание кобылы вызывает ответные реакции жеребенка.

ВЗАИМОСВЯЗЬ ОРГАНОВ ДЫХАНИЯ С ДРУГИМИ СИСТЕМАМИ ОРГАНИЗМА

Снабжая организм кислородом и отводя избытки двуокиси углерода, органы дыхания способствуют поддержанию гомеостаза. Сохранение нормальных физиологических констант организма (O_2 , CO_2 и pH артериальной крови) обеспечивается тесным взаимодействием систем дыхания и кровообращения. Насыщение артериальной крови кислородом в начале мышечной нагрузки понижается в результате дискоординации функций дыхательной и сердечно-сосудистой систем. Важная роль в установлении соответствия минутных объемов вентиляции и кровообращения отводится корригирующему влиянию коры полушарий мозга.

Органы дыхания анатомически связаны с системой кровообращения. Сердце млекопитающих лежит в ямке на поверхности легких и частично прикрывается ими. Под влиянием постоянной вентиляции легочная ткань всегда имеет более низкую температуру, чем сердечная мышца. В силу этого легкие отнимают часть тепла от сердца и охраняют его от перегрева. Дыхание служит важным фактором терморегуляции. Легкие теряют тепловую энергию, согревая вдыхаемый воздух, особенно при низкой температуре. С огромной поверхности легких при испарении воды теряется до 10 % всего отдаваемого организмом тепла. Большое значение имеют рефлекс, поступающие от органов носоглотки в тепловой центр; вдыхание холод-

ного воздуха вызывает повышение температуры тела.

Имеется взаимосвязь между органами дыхания и пищеварения. Движения грудной клетки и диафрагмы воздействуют на близкорасположенные печень и желудок. Физиологический массаж этих органов улучшает кровообращение в них, ускоряет движение и отток лимфы и желчи. Мышца диафрагмы помогает акту дефекации. Переполненный желудок может затруднять дыхание вследствие значительного давления на диафрагму, что наблюдается при перекорме. Некоторые газы (водород, метан), всасываясь в кровь из кишечника, выделяются с выдыхаемым воздухом.

Кожа принимает участие в газообмене. Дыхание через кожу дополняет внутреннее дыхание и способствует обмену двуокиси углерода, который выделяется через кожу. Обмен газов в коже происходит вследствие разницы их парциального давления и зависит от внешних факторов. Он возрастает при высокой температуре воздуха, физической работе, снижении атмосферного давления.

В зонах расположения потовых желез дыхание через кожу более выражено, чем в других местах. Сальные железы несколько ограничивают газообмен, так как они обычно заполнены секретом, который, покрывая кожу, препятствует потреблению кислорода.

Контрольные вопросы

1. Объясните, как осуществляется механизм вдоха и выдоха.
2. Как происходит транспорт кислорода кровью и выведение из организма двуокиси углерода?
3. Дайте характеристику регуляции дыхания.
4. Какие внешние и внутренние факторы влияют на дыхание?
5. В чем заключается взаимосвязь органов дыхания с другими системами организма?