

Дыхание – совокупность процессов, обеспечивающих

- a) поступление кислорода в организм,
- b) использование кислорода в окислительно-восстановительных реакциях, снабжающих клетки энергией, необходимой для жизнедеятельности
- c) выделение углекислого газа, образовавшегося в этих окислительно-восстановительных реакциях, а также некоторых других продуктов этих реакций.

Дыхание – одна из основных жизненных функций.

Дыхание включает

1. Поступление газов к/от дыхательной поверхности (вентиляция)
2. Растворение кислорода (O_2) на дыхательной поверхности или переход растворенного CO_2 в газообразное состояние
3. Диффузия O_2 через дыхательную поверхность во внутреннюю среду организма, а CO_2 из внутренней среды во внешнюю. . Диффузия происходит по градиенту концентрации.
4. Транспорт газов внутри организма
5. Поступление O_2 в клетки, протекание окислительно-восстановительных реакций с запасанием энергии в виде АТФ, выделение образовавшегося CO_2 из клетки. .

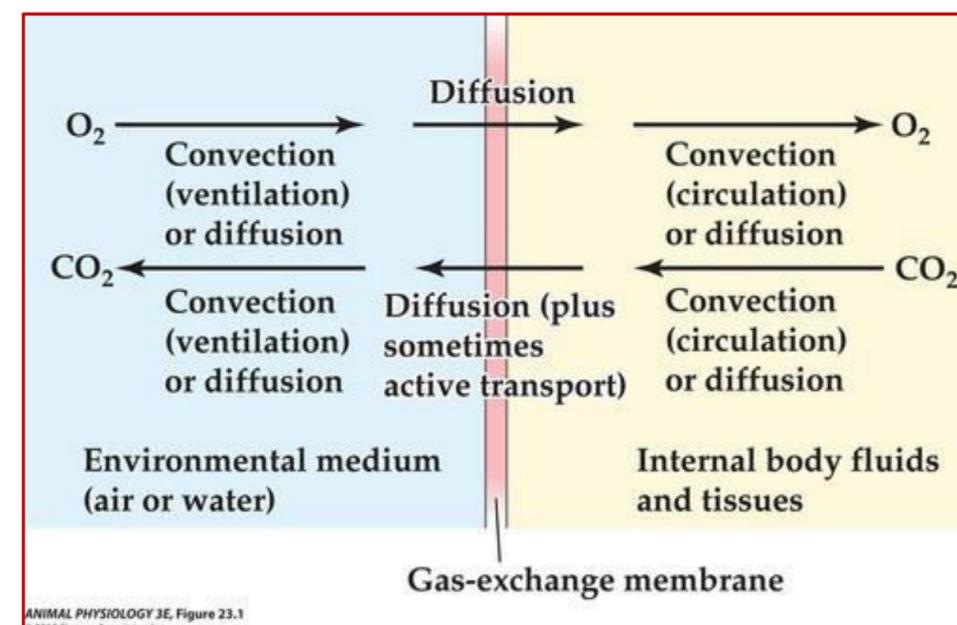
**Газообмен
или внешнее дыхание**

**Клеточное или тканевое
или внутреннее дыхание**

Дыхательная поверхность – поверхность, через которую происходит газообмен организма с внешней средой.

Такая поверхность должна быть

- проницаемой для O_2 и CO_2 ;
- тонкой – диффузия эффективна только на небольших расстояниях;
- влажной, эти газы диффундируют в растворе;
- большой – для поддержания достаточной скорости газообмена.



Сравнение дыхания в воде и на воздухе

- **Концентрация кислорода в воде меньше, чем в воздухе,** 0,5-1% в воде и 21 % в воздухе (приведены объемные доли). [\[ref\]](#)

Почему же тогда рыбы задыхаются на воздухе?

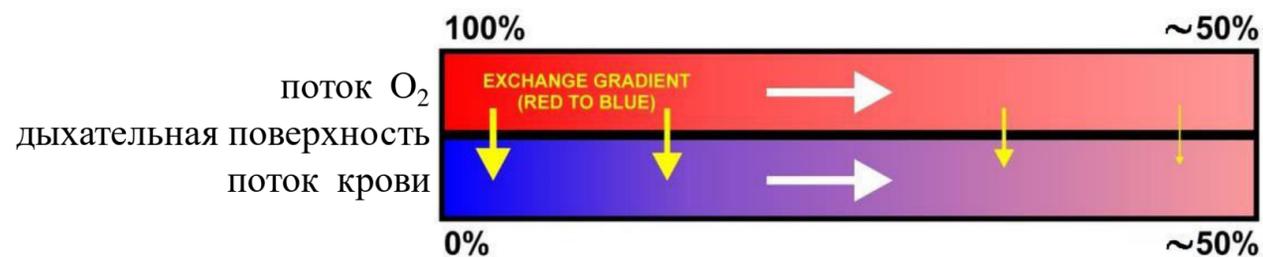
В холодной воде кислород растворяется примерно в 2 раза лучше, чем в теплой, например, при $t^{\circ}=0$ концентрация кислорода в морской воде составляет 0,8%, а при $t^{\circ}=20$ около 0,45%.

- **Диффузия кислорода в воде в тысячи раз медленнее, чем в воздухе**
- **Вода более плотная (в 800 раз) и более вязкая (в 50 раз), чем воздух .** Рыбы тратят на дыхание до 25% своей энергии, а наземные животные только 1-2%

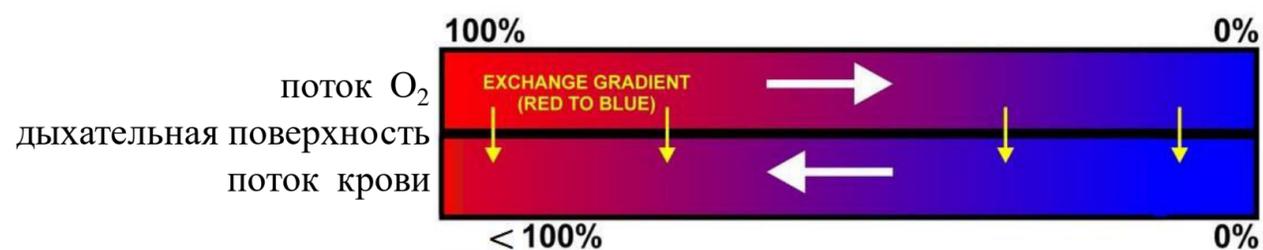
Основные приспособления для увеличения эффективности газообмена

- Увеличение площади дыхательной поверхности
- Увеличение сети тонких капилляров, оплетающих дыхательную поверхность.
- Использование принципа прототока там, где это возможно.
- Использование дыхательных пигментов, например, гемоглобина или гемоцианина, увеличивает поступление кислорода к клеткам

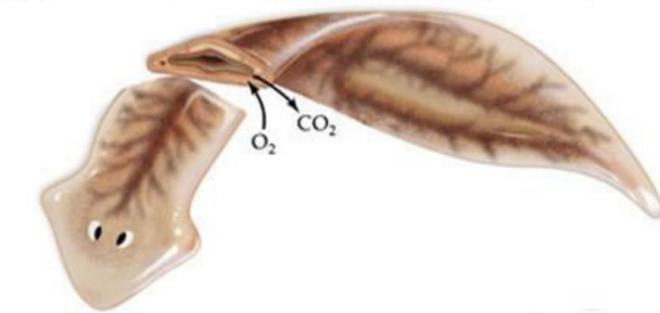
Прямоточный принцип работы устройства для газообмена



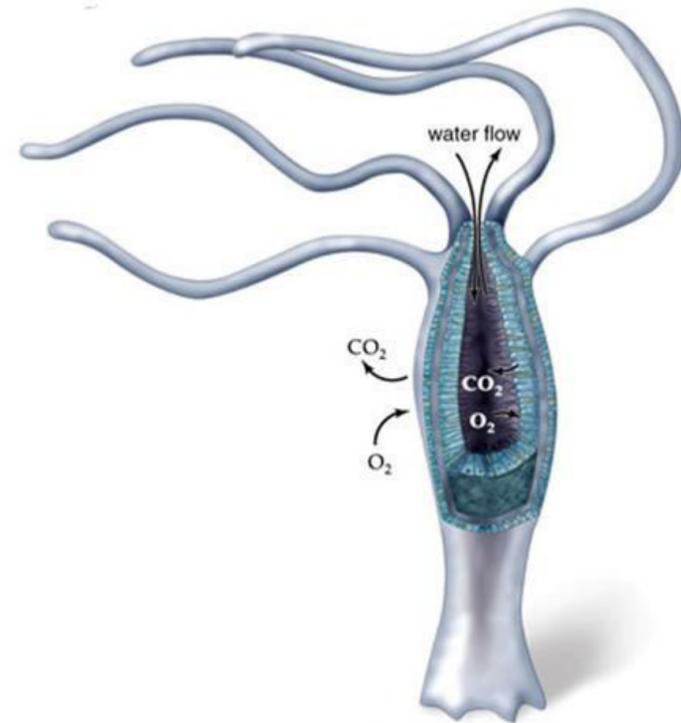
Противоточный принцип работы устройства для газообмена



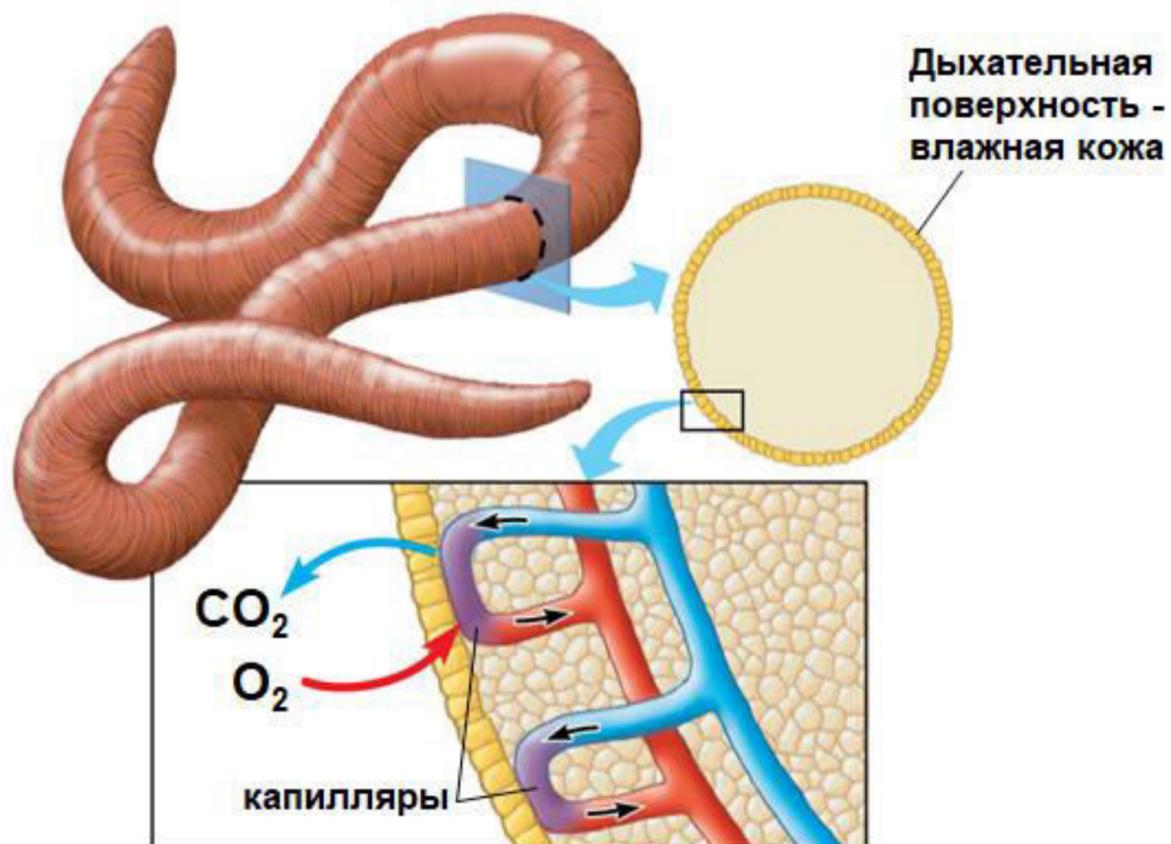
Самый простой способ газообмена – прямой газообмен между внешней средой и каждой клеткой в результате диффузии газов, т.н. диффузное дыхание.



Кислород в тканях медленно диффундирует. По некоторым расчетам диффузия при давлении в 1 атм может обеспечить кислородом клетки, лежащие на глубине не более 0,5-1,0 мм. [ref, ref, ref]



Кожное дыхание – газообмен через тонкую кожу между внешней средой и кровью или гемолимфой.



Кожное дыхание обнаружено и описано у многих животных, моллюсков, рыб, амфибий и даже у человека. Вопрос в том, насколько важна его роль. Так, у человека как и у других млекопитающих роль кожного дыхания ничтожна, оно обеспечивает не более 1% от общего газообмена. А вот безлегочные саламандры живут практически полностью за счет кожного дыхания. Кожное дыхание не обнаружено у птиц. Примеры кожного дыхания у рептилий (черепах и морских змей) скорее можно назвать примерами кишечного дыхания.

3 типа органов дыхания

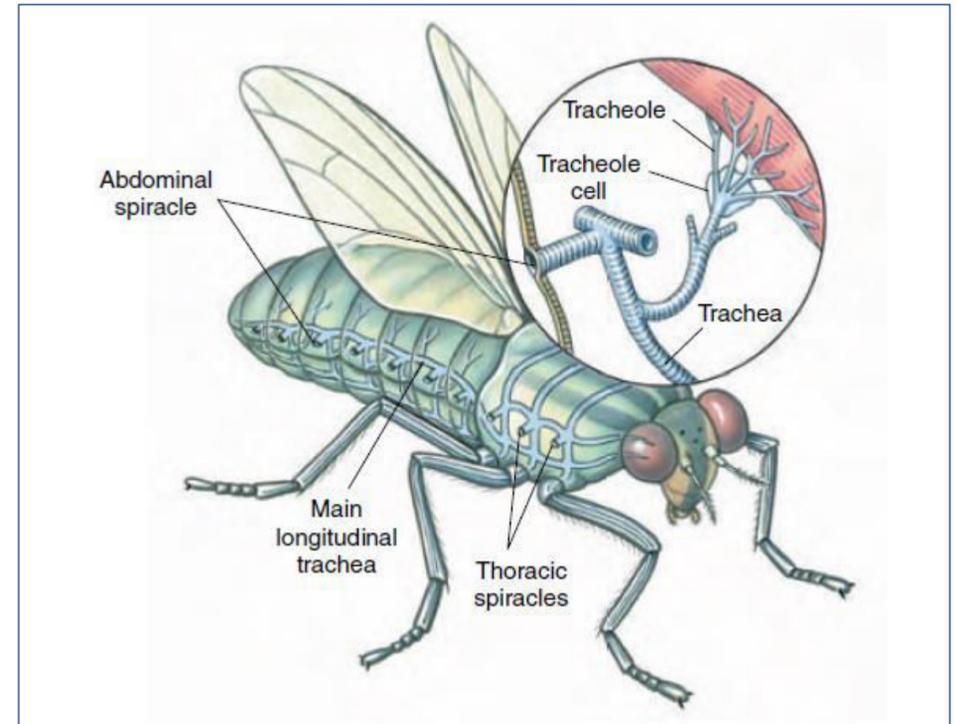
Chloëia sp. Морской многощетинковый червь



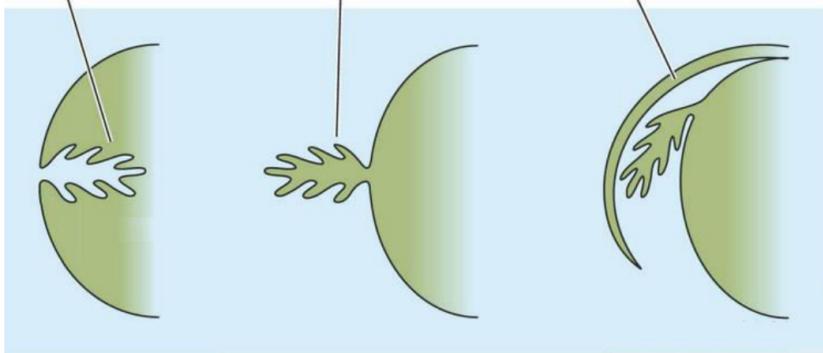
У всех первичноводных – жабры, внешние или внутренние

Почему жабры водных животных – это выпячивания на теле, а трахеи и легкие наземных животных – это втячивания?

Опишите преимущества и недостатки внутренних и наружных жабр.

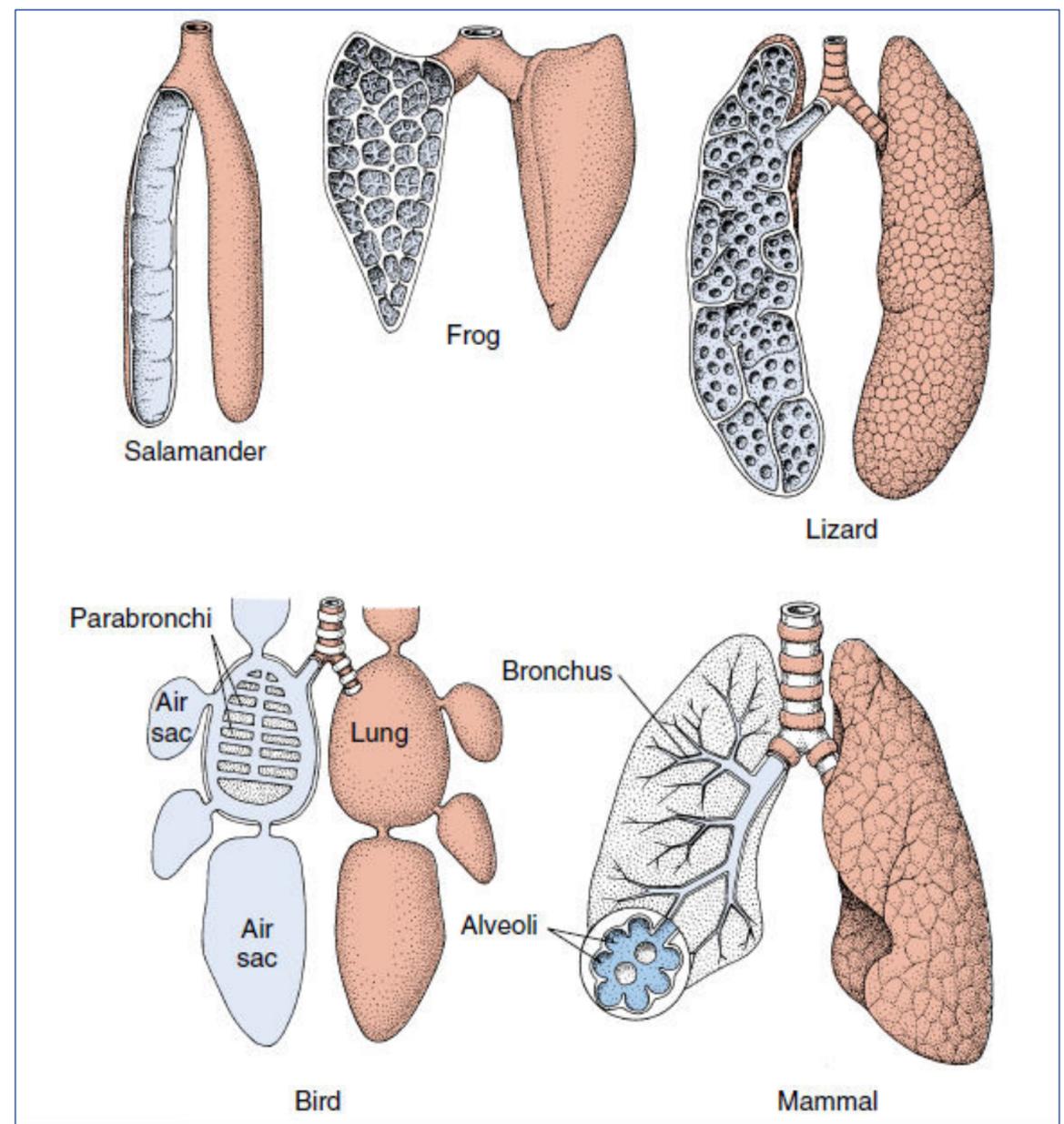


Легкие Наружные жабры Внутренние жабры

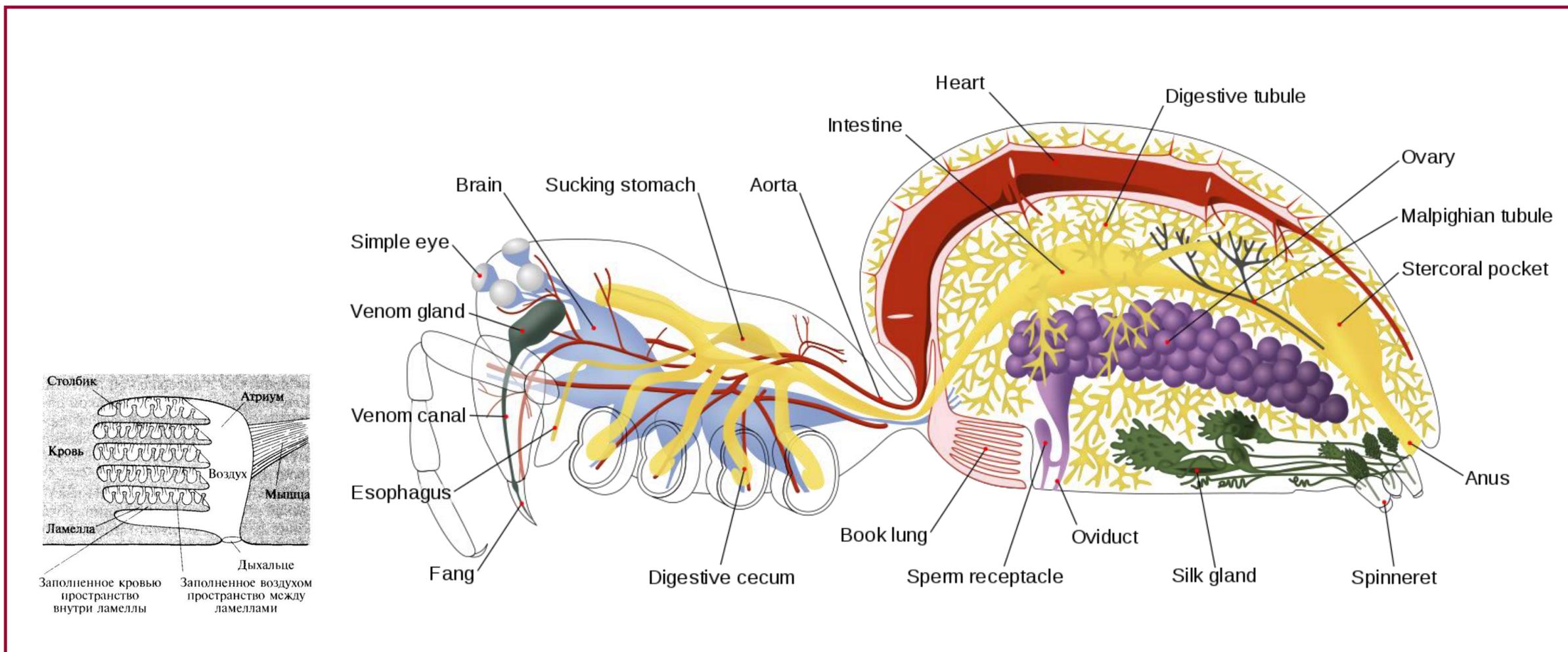
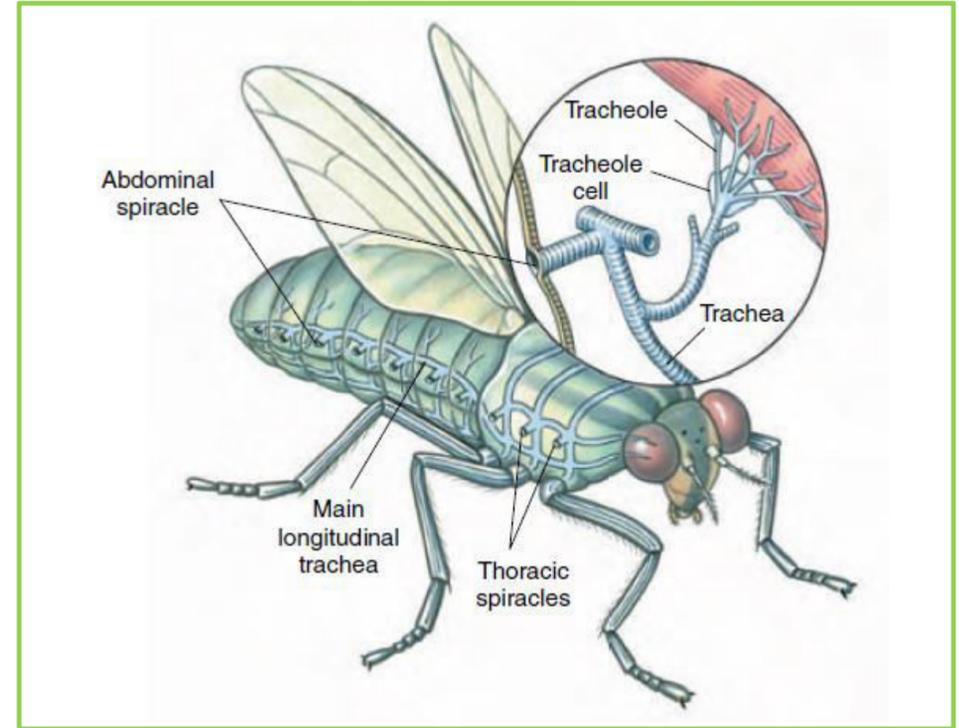
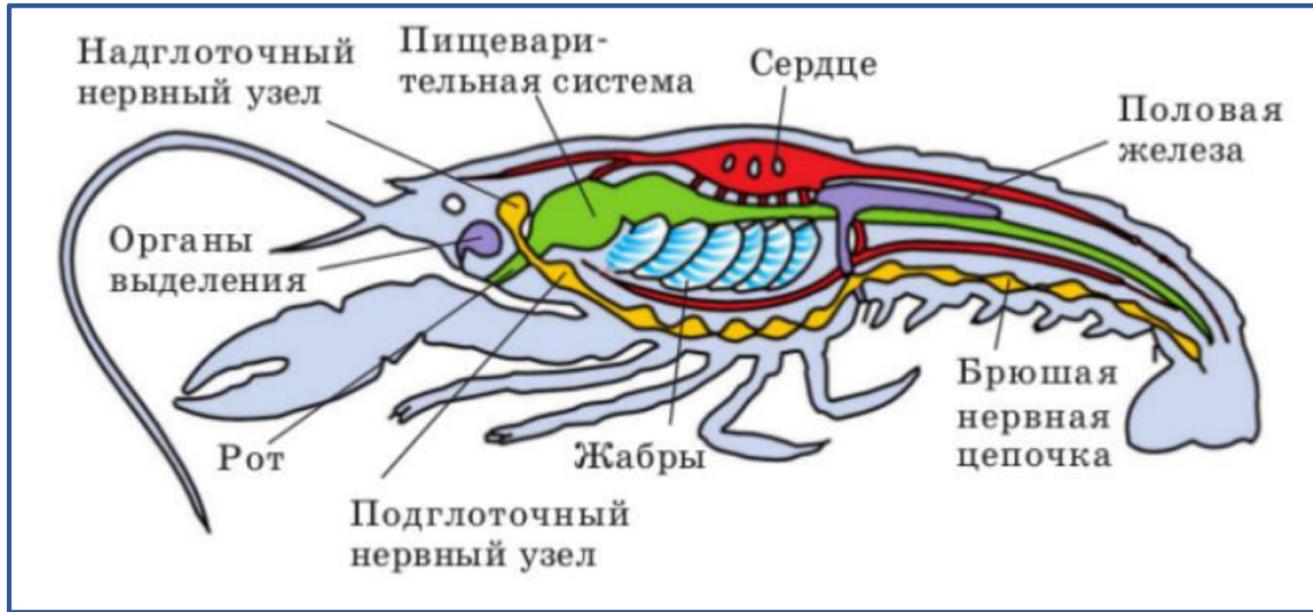


Легкие позвоночных (краткое описание)

1. Легкие амфибий- мешковидные, складчатые, слабоячеистые
2. Рептилии
Лёгкие ящериц и змей относят к ячеистому типу, имеющему существенно большую площадь газообмена, чем складчатое лёгкое амфибий . У черепах и крокодилов сложная система перегородок вдаётся в лёгкое так глубоко, что возникает губчатая структура, напоминающая лёгкие птиц и млекопитающих.
3. Птицы
Легкие имеют особое строение. Небольшие и малорастяжимые легкие образованы ветвлением бронхов на все более тонкие трубочки со сквозным проходом для воздуха. Легкие соединены с воздушными мешками.
4. Млекопитающие
Легкие гроздевидные, альвеолярного типа. Сложное внутрилёгочное бронхиальное древо, концевые веточки которого заканчиваются альвеолами

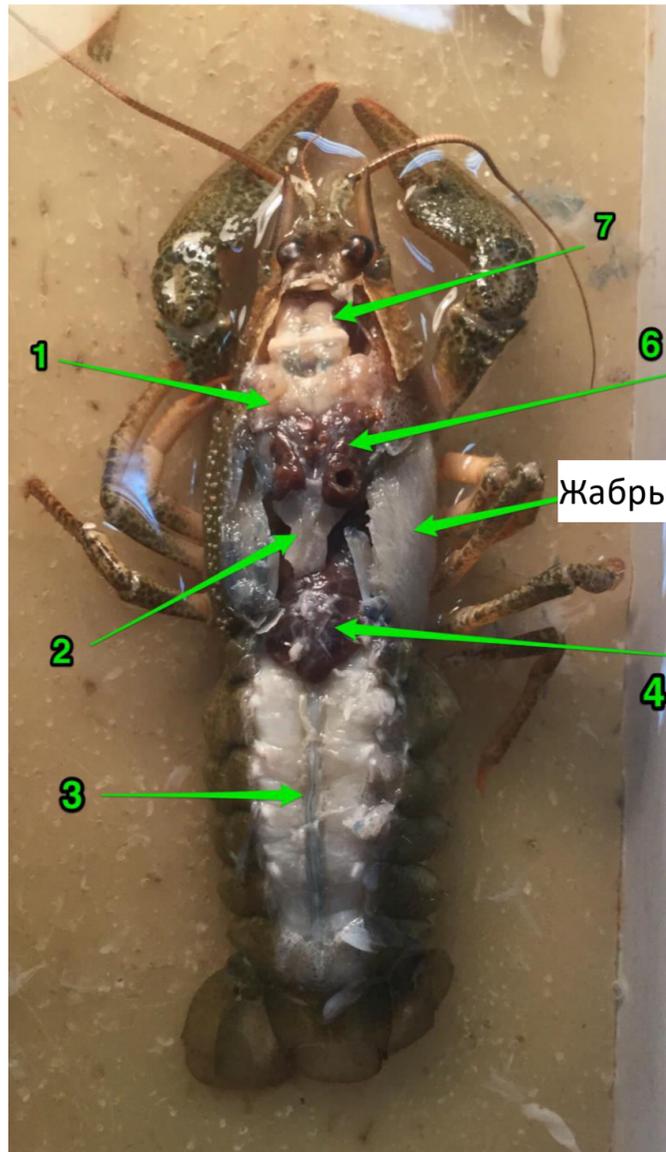


Органы дыхания членистоногих



Дыхание ракообразных

Жабры у ракообразных растут на основании конечностей



Речной рак

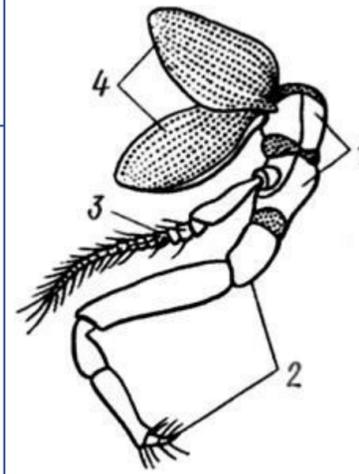
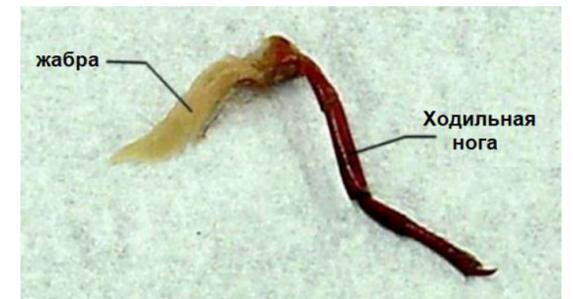
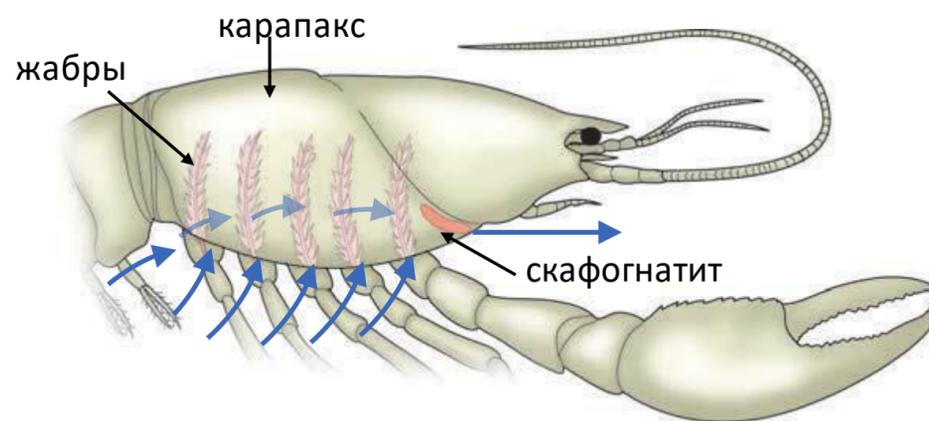
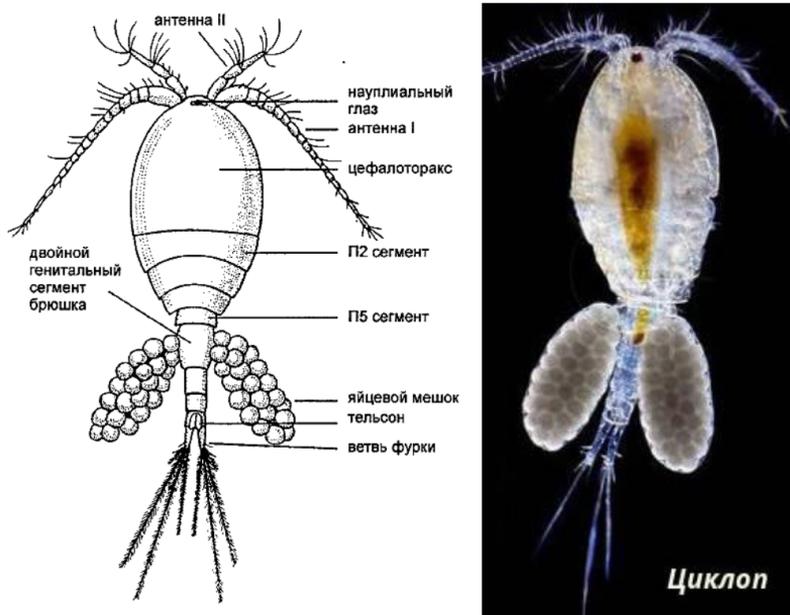


Схема строения примитивной конечности ракообразных (по Снодграссу):
1 - протоподит, 2 - эндоподит, 3 - экзоподит, 4 - эпиподиты - дыхательные придатки



Головогрудной щит (карапакс) защищает жабры от повреждений и быстрого высыхания, поэтому рак может некоторое время жить вне воды. Циркуляция воды в жаберной полости обеспечивается движением особого отростка второй пары нижних челюстей, скафогнатита, его еще называют черпачком или ковшиком. Скафогнатит производит до 200 машущих движений в 1 мин, вычерпывая воду из жаберной полости. В полости понижается давление, и туда поступает свежая вода.



У веслоногих рачков полностью отсутствуют специальные органы дыхания. Мелкие размеры, обилие выростов и тонкий хитиновый покров позволяют копеподам дышать всей поверхностью тела.

Пальмовый вор – вид рака-отшельника

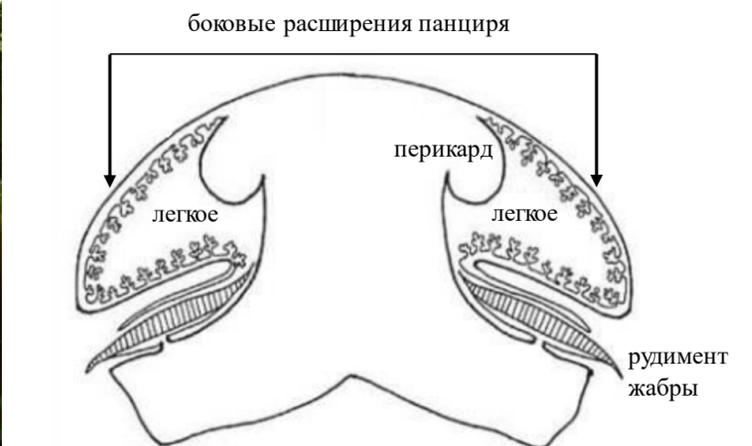


Схема строения пальмового вора (поперечный срез тела в области жаберной полости)

«У некоторых сухопутных крабов и раков-отшельников жаберные полости сильно расширены, а их внутренняя поверхность снабжена большим количеством капилляров, т.е. получают своеобразные лёгкие. У пальмового вора (*Birgus latro*) стенки этих полостей несут гроздевидные разветвлённые выросты, сильно увеличивающие дыхательную поверхность. Скафогнатиты нагнетают в дыхательные полости не воду, а воздух. Собственно жабры рудиментарны. Но, несмотря на такие эффективные приспособления к наземной жизни, это животное должно возвращаться в море для откладывания яиц.» (Вестхайде)

Органы дыхания насекомых – трахеи

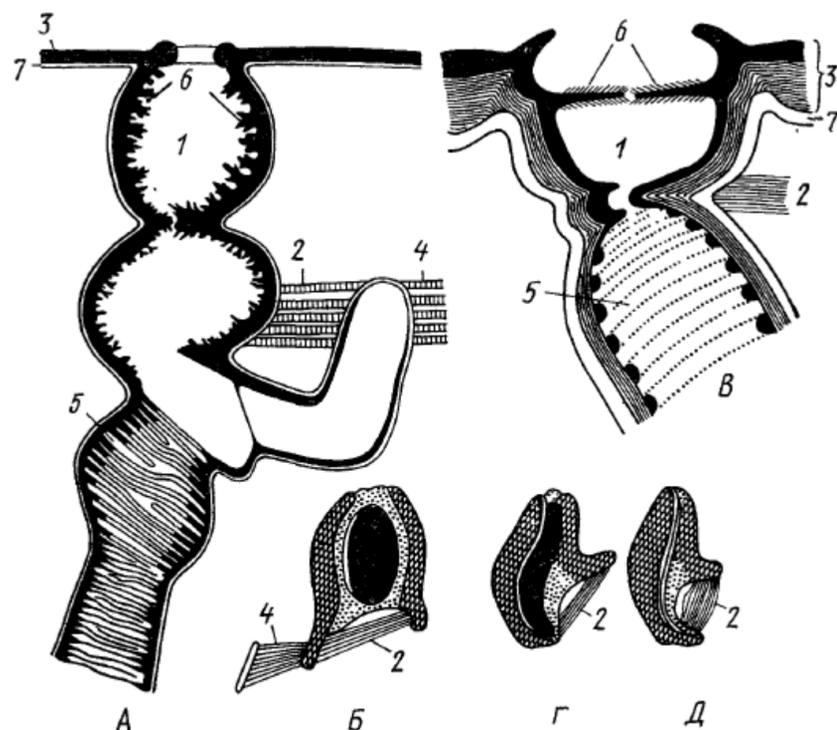
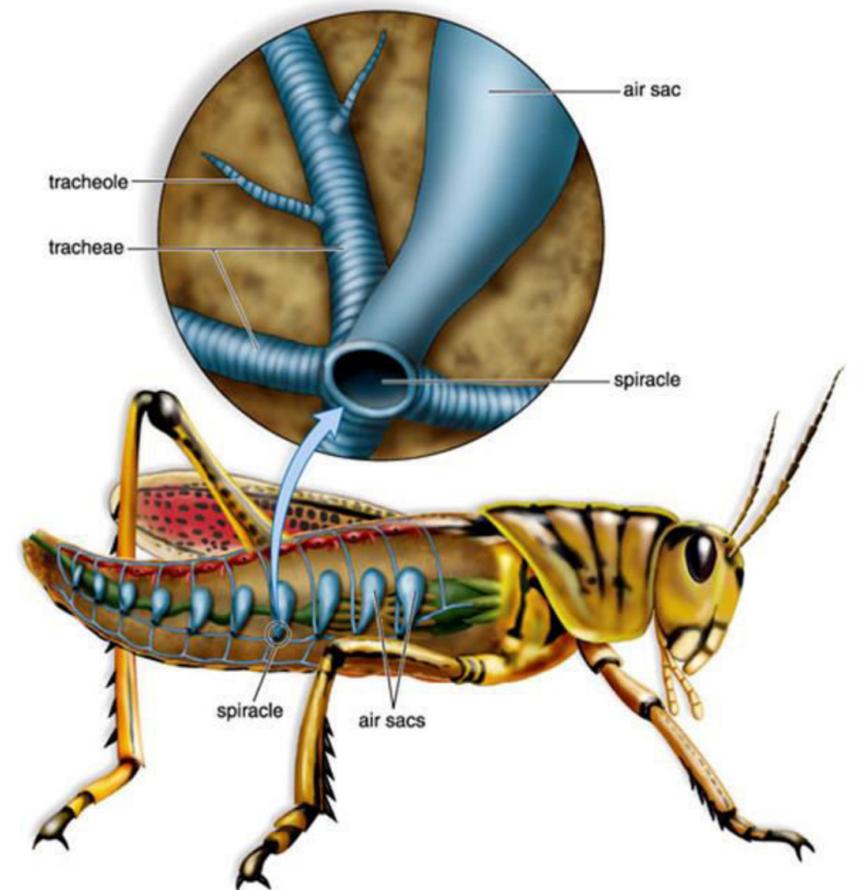
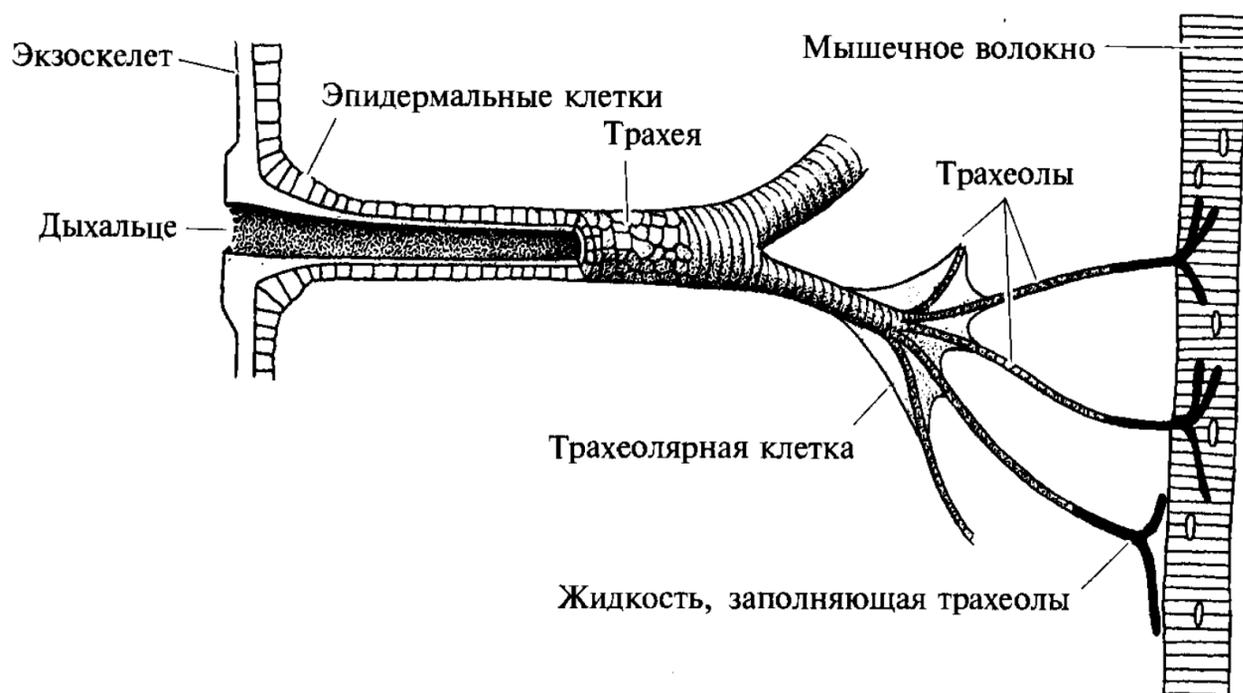


Рис. 13. Схема замыкательных аппаратов дыхалец (по Obenberger, 1952):
 А — продольный и Б — поперечный (дыхальце открыто) срезы через дыхальце, обслуживаемое двумя мышцами, В — продольный и Г—Д — поперечные (Г — дыхальце открыто, Д — дыхальце закрыто) срезы через дыхальце, обслуживаемое одной мышцей;
 1 — атриальная полость, 2 — мышца-закрываатель дыхальца, 3 — кутикула, 4 — мышца-открыватель дыхальца, 5 — трахеи, 6 — структуры, образующие фильтрующий аппарат дыхалец, 7 — эпителий

«Трахейная система образована серией впячиваний стенки тела, которые многократно ветвятся до мельчайших трубочек, опутывая все внутренние органы и ткани насекомых. За исключением головы и переднегрудного сегмента, остальные сегменты груди и брюшка насекомых несут по паре сообщающихся с внешней средой отверстий (дыхалец), от которых начинаются трахеи. Дыхальца расположены по бокам сегмента, и каждое служит клапаном, так как снабжено одной или двумя створками, к которым крепятся один-два небольших мускула. Двигая створки, эти мышцы регулируют размер отверстий, а значит и просвет трахей. Трахейные стволы и все их ветвления имеют характерную спиралевидную выстилку из жесткой кутикулы. Поэтому даже мельчайшие трубочки не спадаются, сохраняя просвет и поддерживая циркуляцию кислорода, углекислого газа и водяного пара внутри тела.

Вентиляция дыхательной системы достигается за счет скоординированной работы дыхальцевых клапанов. Например, у саранчи во время вдоха открываются 4 передних дыхальца (два грудных и два первых брюшных), а 6 задних закрываются, затем на время закрываются все дыхальца, после чего следует выдох: 4 передних остаются закрытыми, а 6 задних открываются. У насекомых с плотными покровами вентиляция усилена за счет специальных дыхательных движений, тогда как гусеницы и многие другие мелкие личинки их не производят. Дыхательные движения совершаются большей частью сегментами брюшка, но, например, у плавунца и водолюба в них вовлекаются и грудные сегменты. В большинстве случаев активным является сокращение брюшка, т.е. выдох. Оно происходит за счет сокращения систем продольных и поперечных мышц брюшного отдела. Расширение брюшка и вдох часто проходят пассивно в силу эластичности наружных покровов и внутренних органов.

Специальной модификацией трахейной системы являются воздушные мешки (на фото обозначено Sc). У многих хорошо летающих насекомых трахейные стволы образуют расширения, диаметр которых во много раз превышает диаметр этих стволков. Это и есть воздушные мешки. Помимо своего размера, они отличаются от нормальных трахей отсутствием спирального утолщения. Поэтому их полость спадается при выходе из них воздуха. Сжатия и расширения воздушных мешков происходят пассивно под действием мускулатуры, осуществляющей дыхательные движения, при которых меняется объем тела и давление на них передается через кровь и внутренние органы. Воздушные мешки также служат для увеличения объема воздуха, циркулирующего в дыхательной системе, их сравнивают с кузнечными мехами. Они особенно сильно развиты у хорошо летающих насекомых, (например у пчел), тогда как у нелетающих форм (в частности у рабочих муравьев) их размеры заметно меньше.»

Водные личинки и куколки насекомых

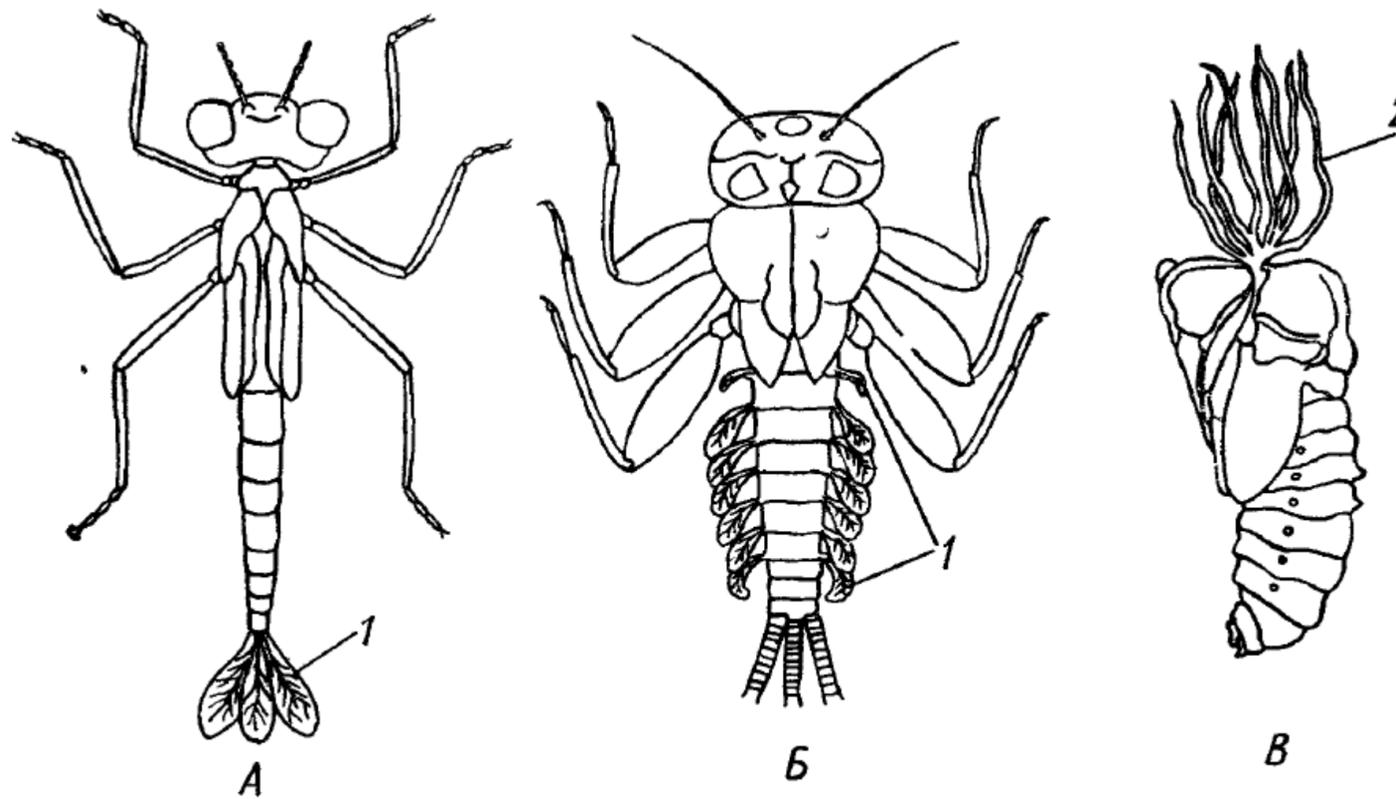
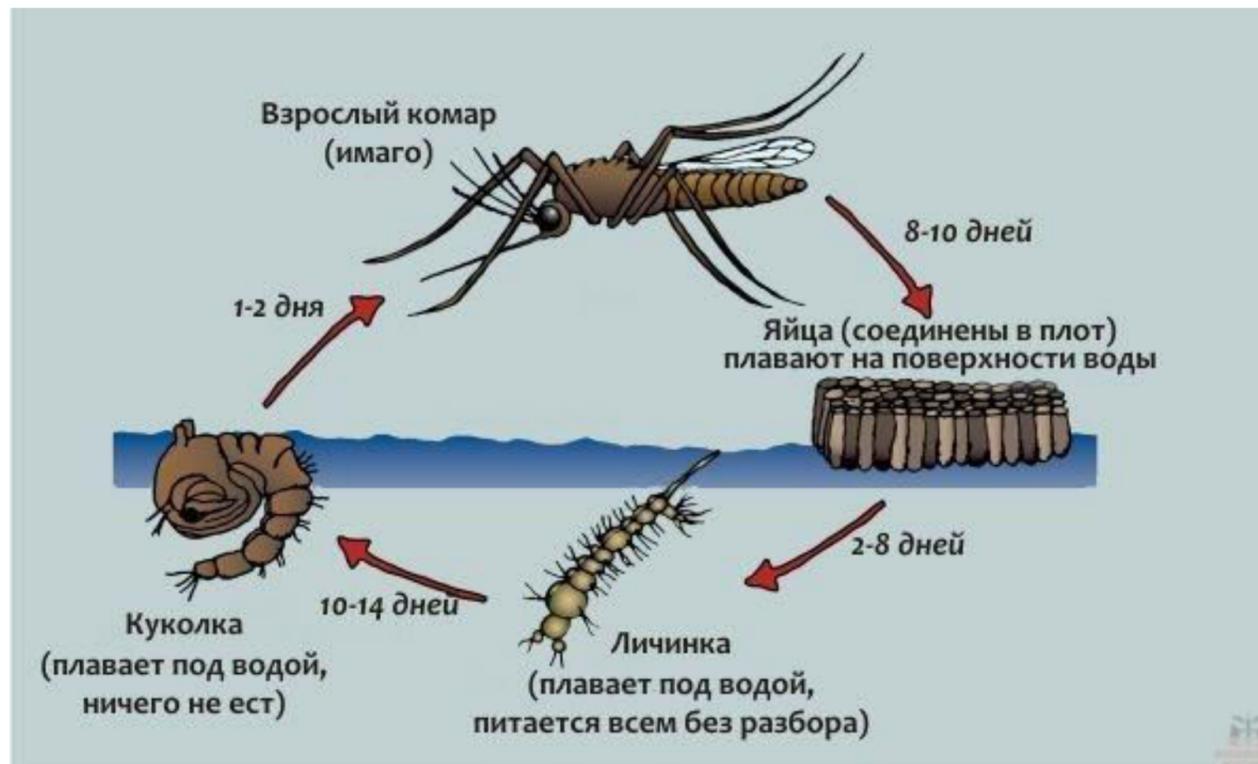
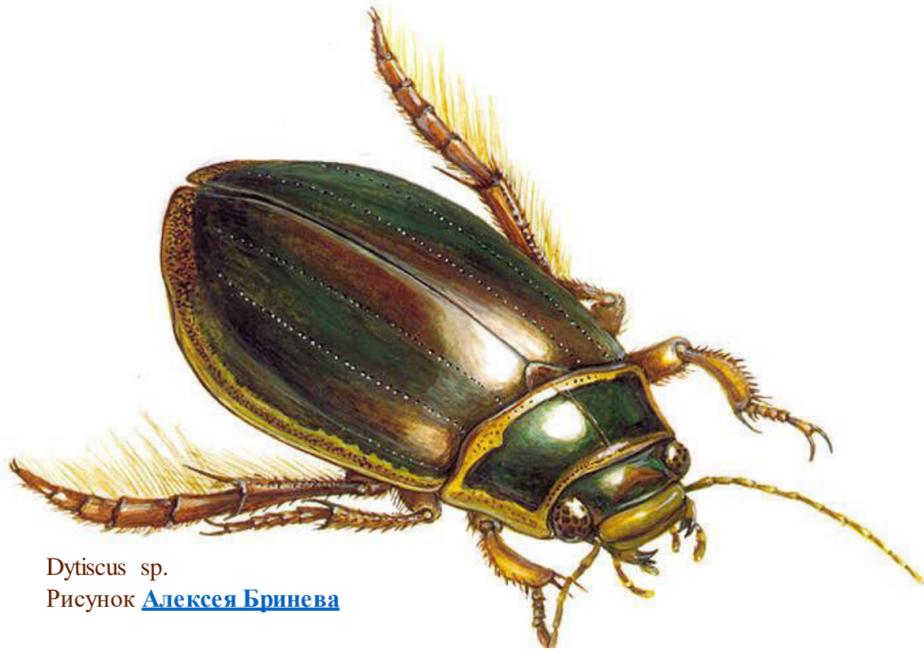


Рис. 9. Трахейные (1) и кутикулярные (2) жабры водных насекомых.
А — личинка стрекозы *Erythronma vindulum*, Б — личинка поденки *Ecdyonurus forcipula*, В — куколка мошки *Simulium*



Водные членистоногие, запасаящие воздух

Жуки-плавунцы



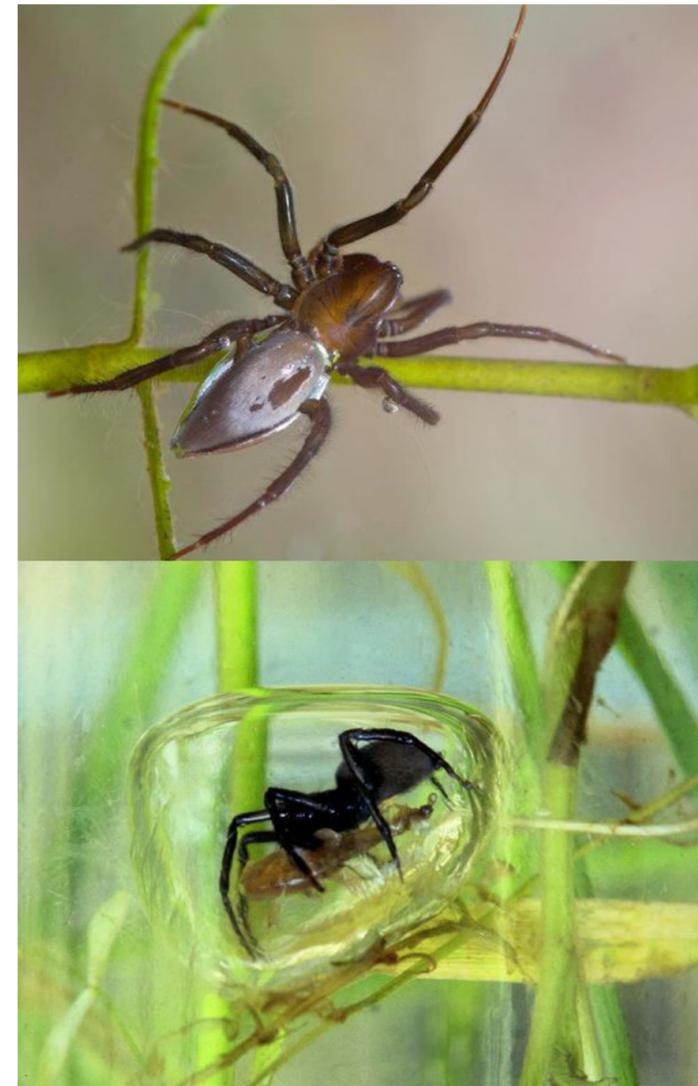
Dytiscus sp.
Рисунок [Алексея Бринева](#)

Время от времени жук задним концом тела прорывает поверхностную пленку воды и сокращением брюшка нагнетает воздух под надкрылья. Загнутые на боках и плотно прилегающие к брюшку надкрылья позволяют удерживать воздух.

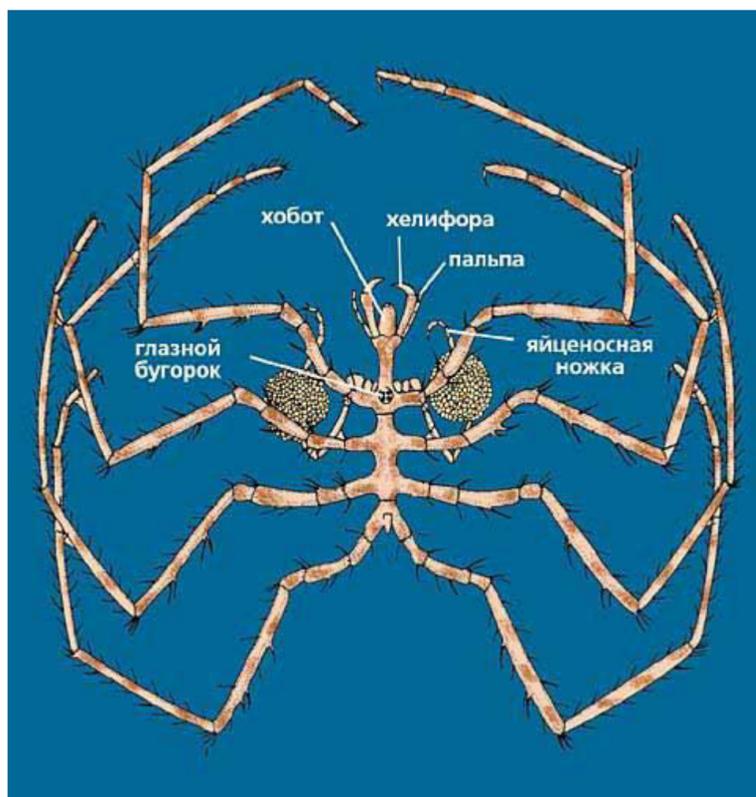
[Подробнее о плавунцах.](#)

Паук-серебрянка

[Видео](#)



Морские пауки



«Чтобы никого не вводить в заблуждение, сразу оговоримся - никаких пауков в море нет. Они вообще крайне неохотно покидают сушу; водный образ жизни ведет лишь один вид - обитающий в пресных водах паук-серебрянка (*Argyroneta aquatica*). Морские пауки - это особая группа беспозвоночных, которая наряду со всем знакомыми паукообразными, ракообразными и насекомыми входит в тип членистоногих. В зоологии морских пауков называют *Pantopoda* (от греч. *panioV* - весь и *podí* - нога), т.е. “состоящие из одних ног”, или *Pycnogonida* (от греч. *pisnoV* - частый, плотный и *gnic* - угол), т.е. “многоугольные” или “многоколенчатые” » [\[ref\]](#)

См. [также](#)

«Физическая» жабра

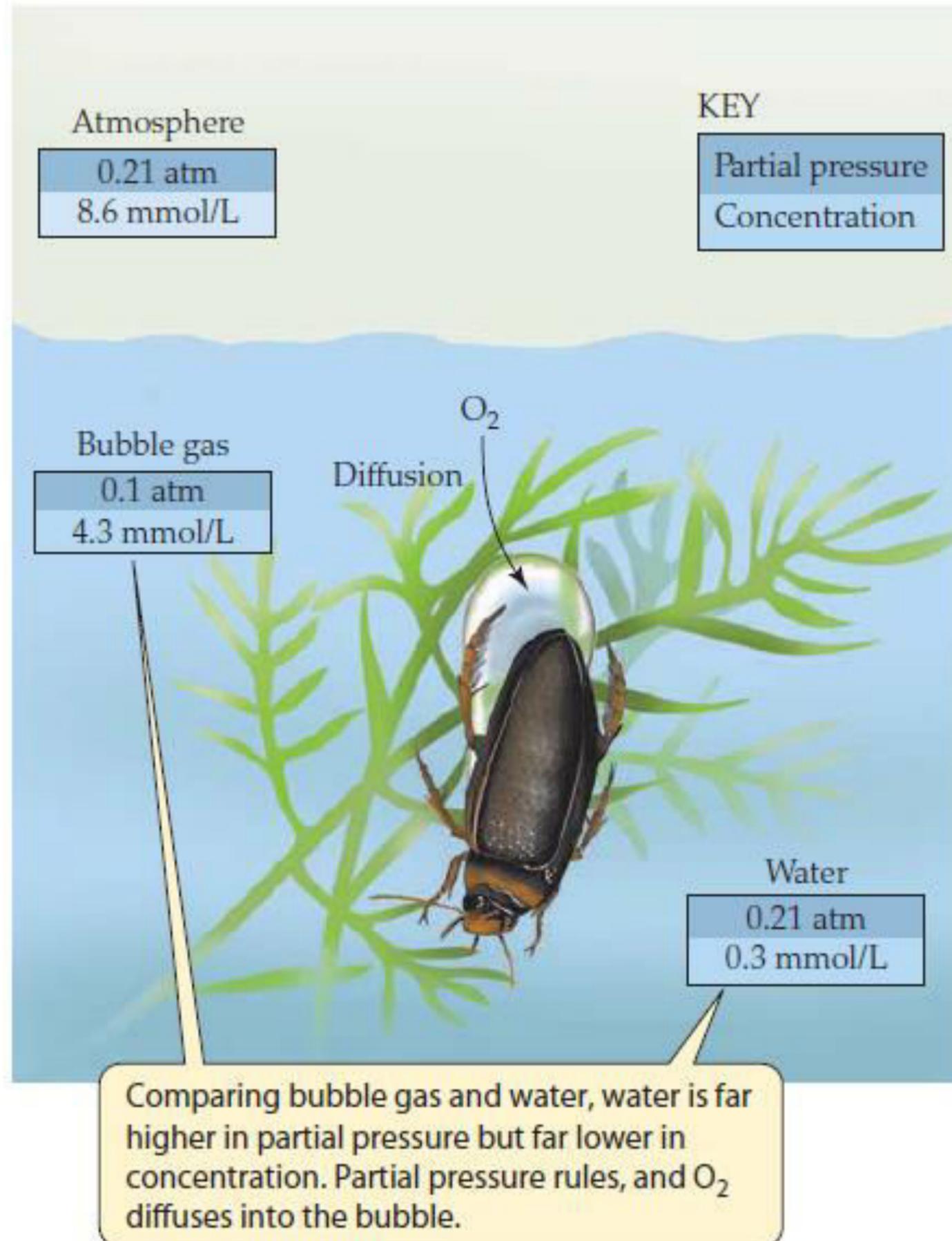


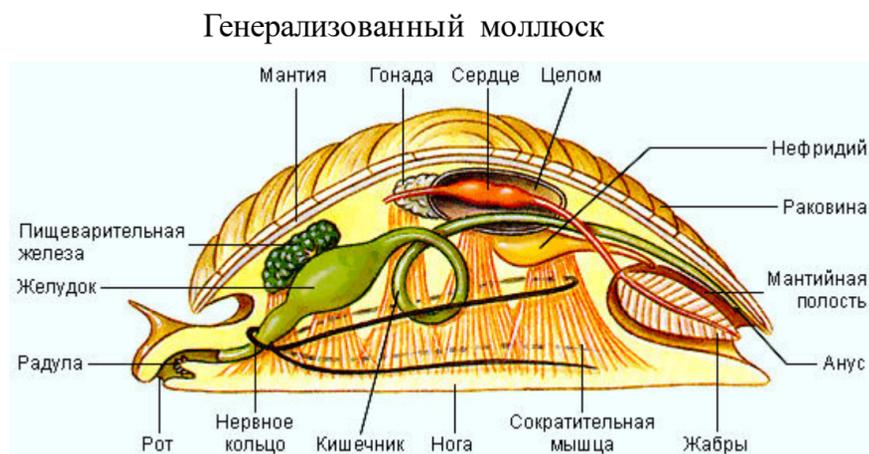
FIGURE 22.3 The function of a water beetle's bubble as a gill:

O₂ levels in the atmosphere, water, and bubble gas—and O₂ diffusion

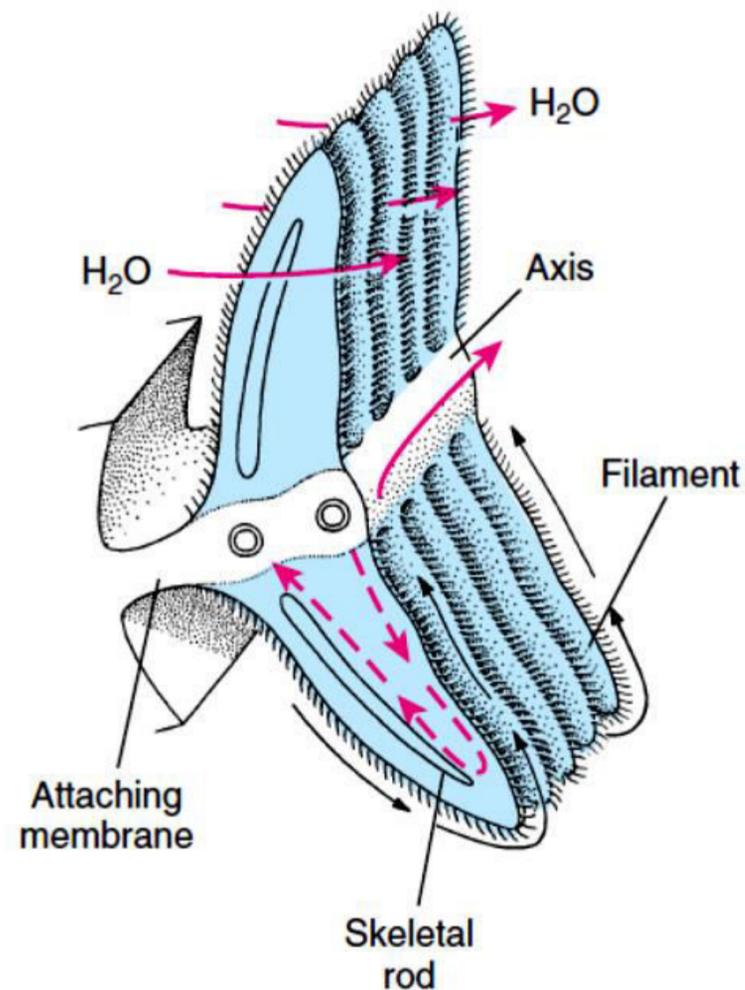
The upper value in each box is the partial pressure of O₂, and the lower value is the O₂ concentration. The beetle acquires each bubble from the atmosphere. Here the beetle is assumed to have used 50% of the O₂ originally in its bubble. The volume of the bubble is assumed to stay constant as O₂ is withdrawn; this is approximately true because the principal gas in the bubble, N₂, tends to remain in the bubble even as O₂ is used. Temperature is 20°C everywhere.

Органы дыхания моллюсков

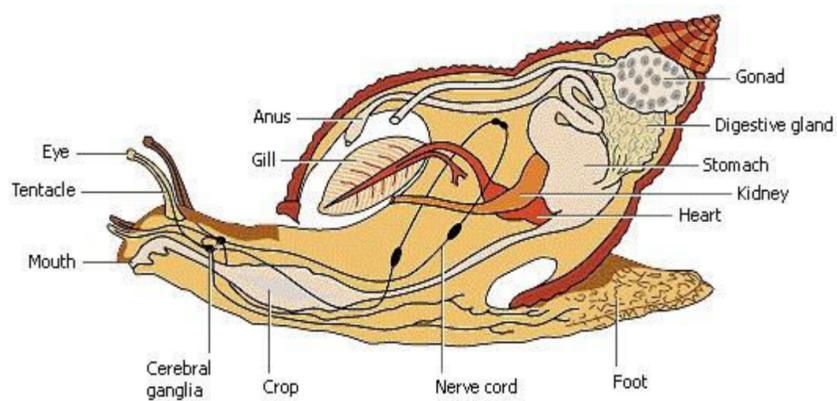
Базовый тип органов дыхания моллюсков – жабры-ктенидии, производные мантии



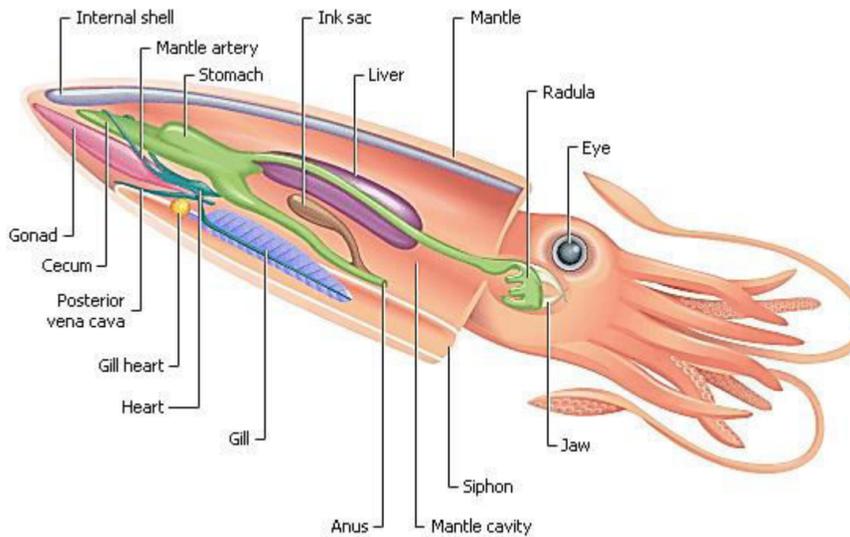
Ктенидии – первичные парные жабры моллюсков, расположенные в мантийной полости. Состоят из осевой пластины с 2 рядами многочисленных жаберных лепестков, покрытых мерцательным эпителием. Движение ресничек мерцательного эпителия обеспечивает циркуляцию воды вокруг ктенидия, что способствует газообмену между кровью и водой через стенки кровеносных сосудов и жаберных лакун, пронизывающих ктенидии. [ref]



Жабры-ктенидии у водных переднежаберных брюхоногих моллюсков



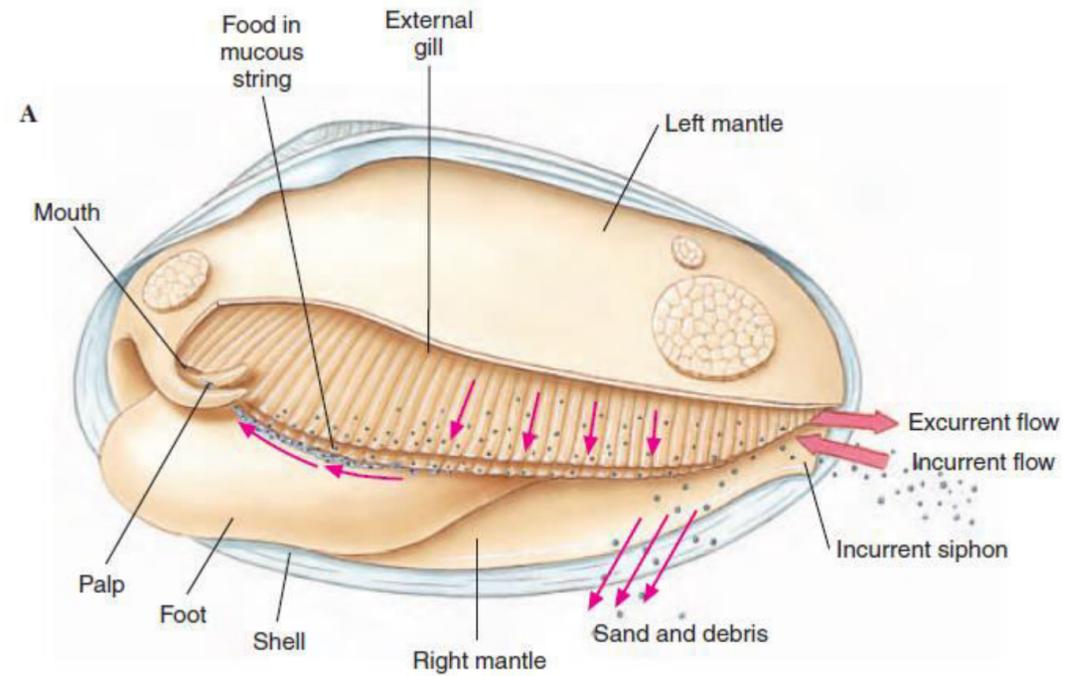
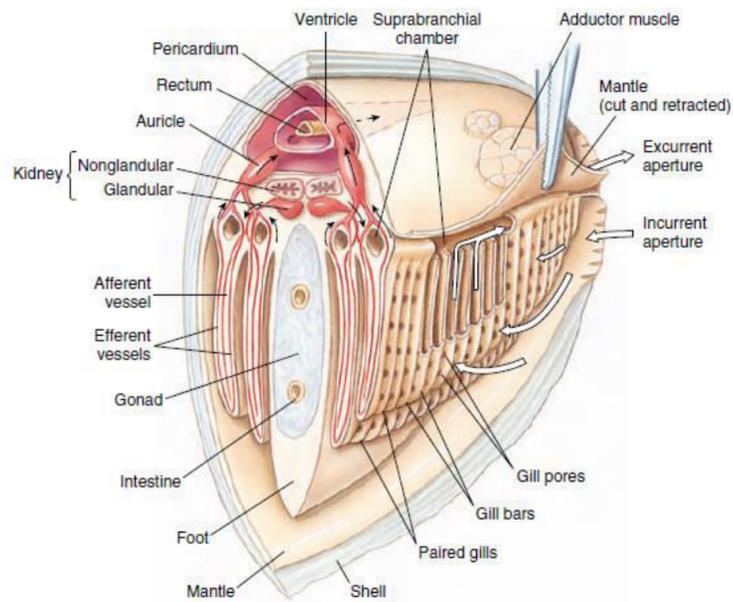
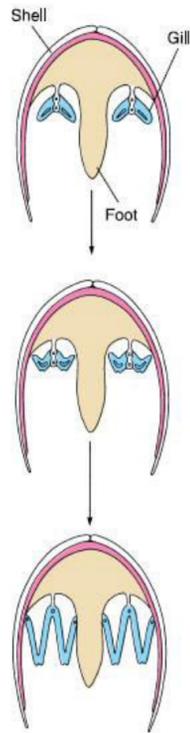
Жабры, производные ктенидиев у головоногих моллюсков



Головоногие – активно двигающиеся животные. Им нужно много кислорода. Движение ресничек не обеспечит достаточную вентиляцию жабр. С помощью сильных мышц в стенке мантии головоногие попеременно расширяют и сжимают мантийную полость, создавая сильный ток воды. Этот же ток используется не только для вентиляции жабр, но и для реактивного движения моллюска. Дополнительные жаберные сердца нагнетают венозную кровь в жабры. Большую роль у головоногих играет также дыхание через кожу.

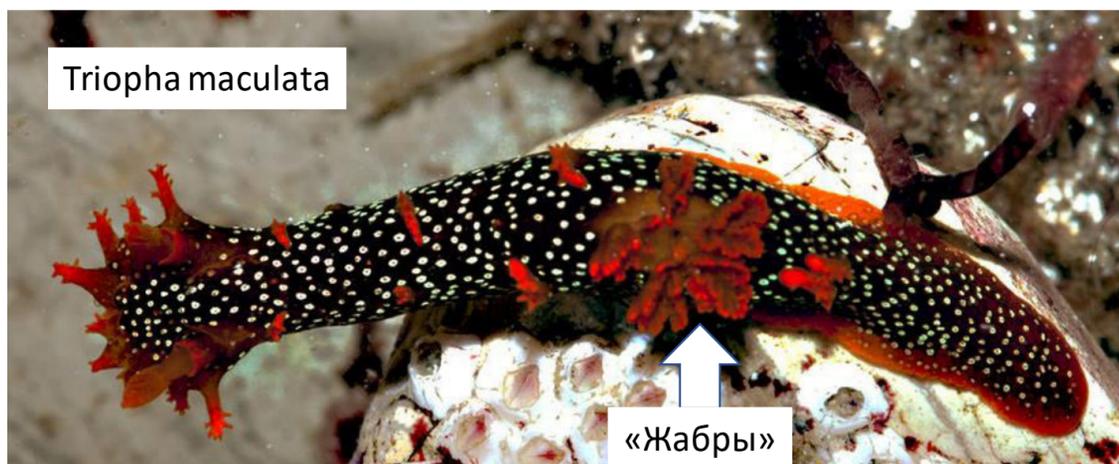
Пластинчатые жабры двустворчатых моллюсков также являются производными ктенидиев.

Такие жабры выполняют не только функцию газообмена, но и функцию питания, фильтруя мелкие пищевые частицы



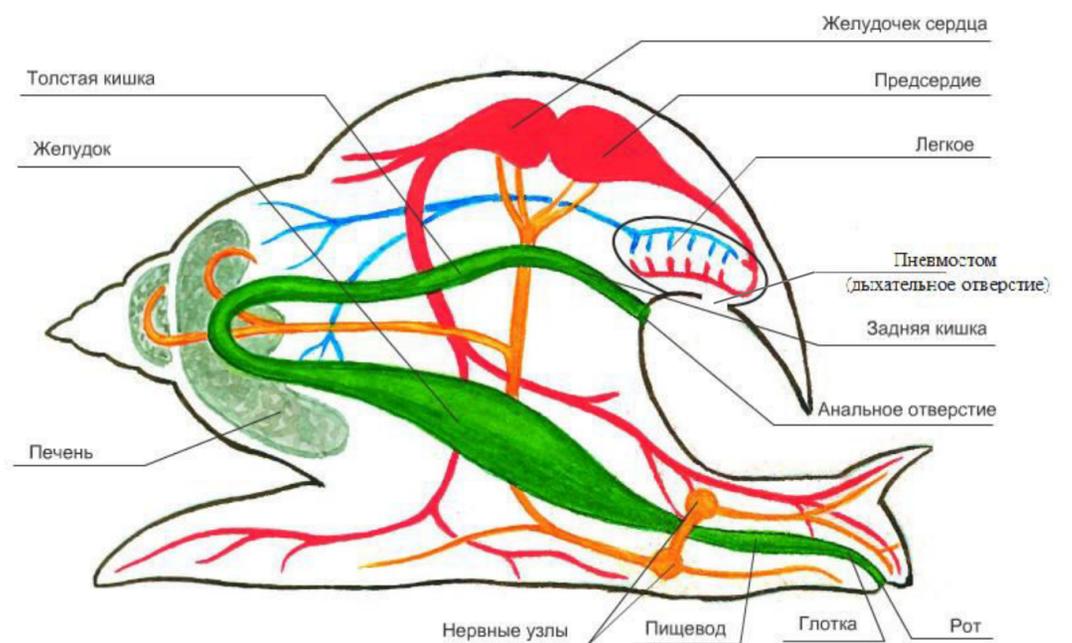
Голожаберные брюхоногие моллюски дышат с помощью специальных выростов на спине. Это так называемые вторичные жабры, к ктенидиям не имеют отношения.

[Подробнее о них](#)



Моллюски отряда легочных дышат с помощью «легких»

Такие «легкие» - это просто карманы мантийной полости, стенки кармана густо оплетены кровеносными сосудами. Карман открывается наружу плевростомом. Вентиляция бывает пассивной, и регулируется только открытием и закрытием плевростома. Бывает и активная вентиляция за счет поднятия и опускания нижней стенки легкого.



Морские ангелы (крылоногие моллюски)
Обитатели арктических морей.
Кожное дыхание.
[Подробнее о них](#)

Дыхание иглокожих

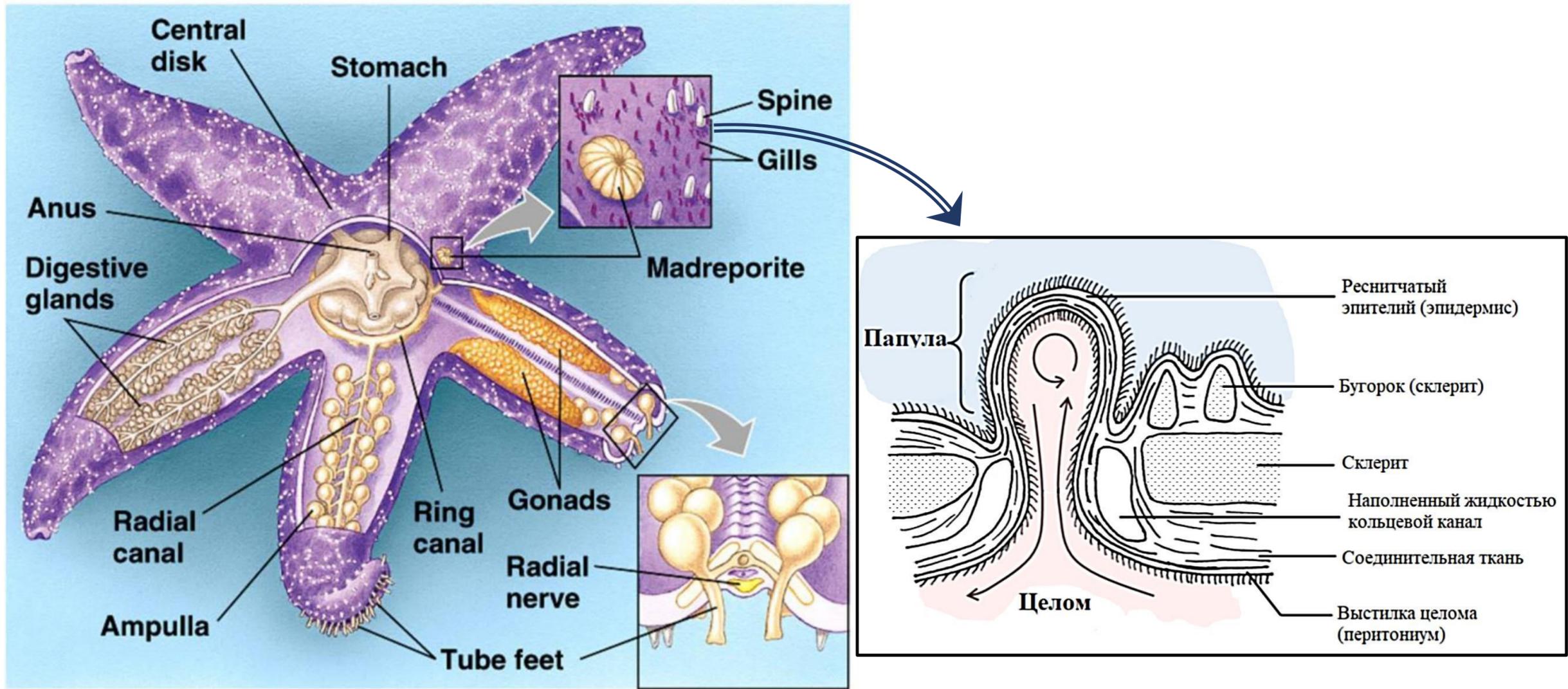
Газообмен у иглокожих происходит через всю поверхность тела. Системы органов, находящиеся глубже, обеспечиваются кислородом через целомическую жидкость. Большое участие в этом принимают амбулакральные ножки и шупальца.

Дополнительно к этому у ряда иглокожих есть специфические органы дыхания.

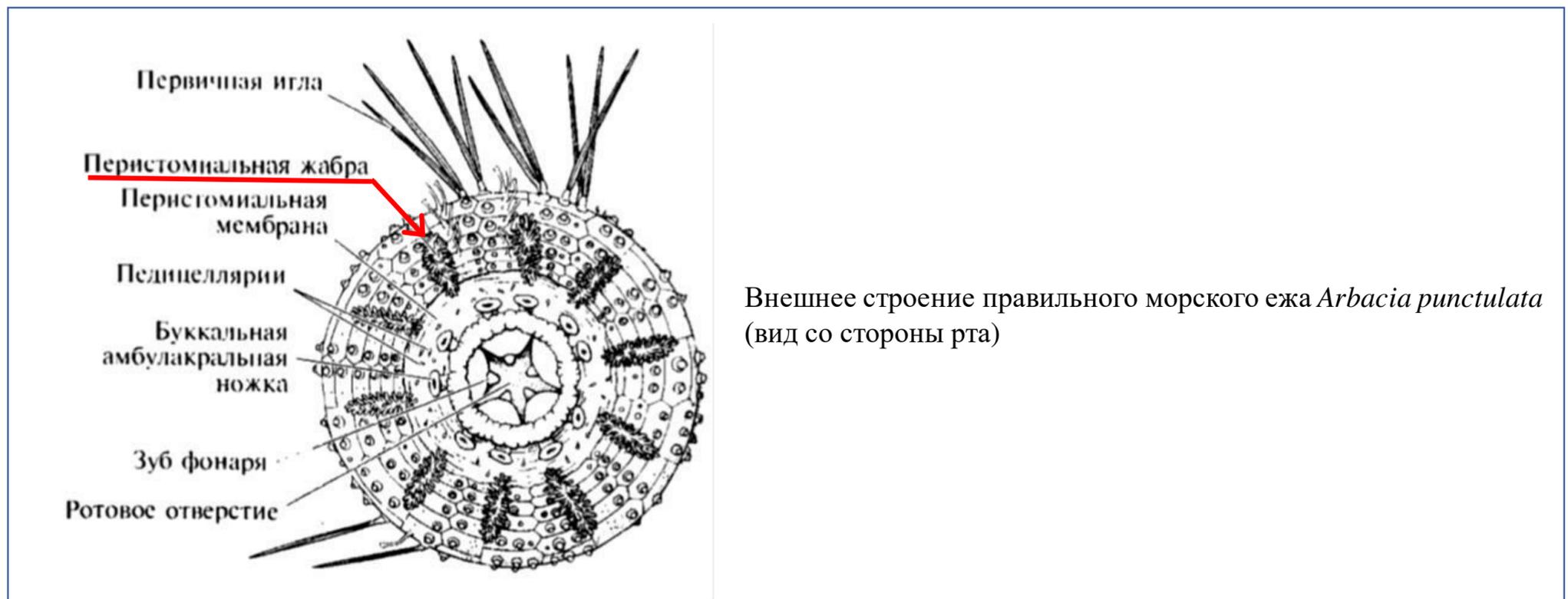
Кожными жабрами обычно называют

- 1) **папулы**, тонкостенные выпячивания на аборальной стороне морских звезд;
- 2) пучковидные **жабры** правильных морских ежей, мягкие кожистые выпячивания по кругу не далеко ото рта;
- 3) **бурсы** у офиур, кармановидные выпячивания на оральной поверхности.

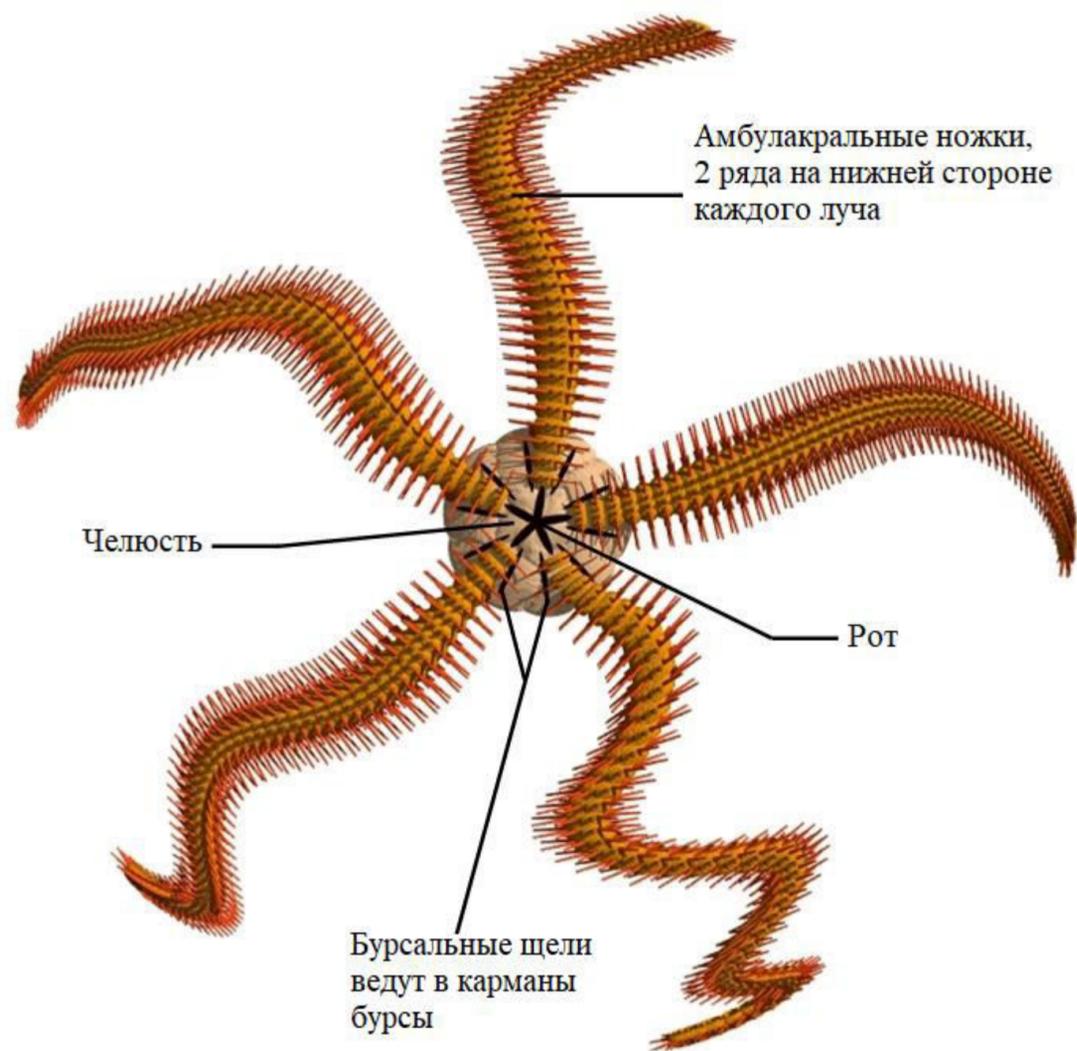
Оригинальным дополнительным специфическим органом дыхания являются **водяные лёгкие** голотурий, древовидно ветвящиеся выросты задней кишки.



Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.



Внешнее строение правильного морского ежа *Arbacia punctulata* (вид со стороны рта)



Вид офиуры со стороны рта

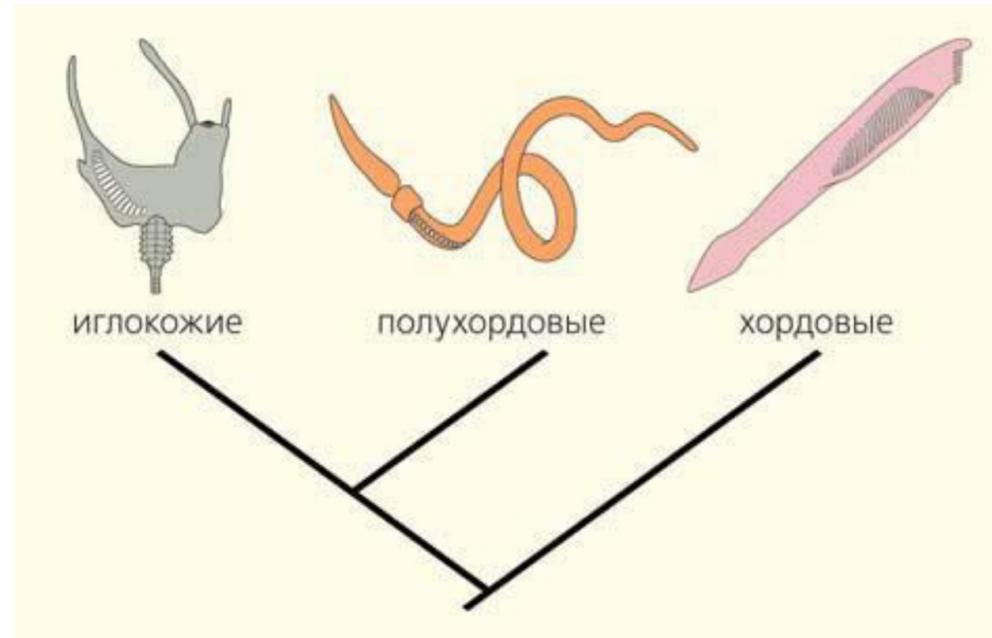
Голотурии (морские огурцы)



Водяные легкие голотурий

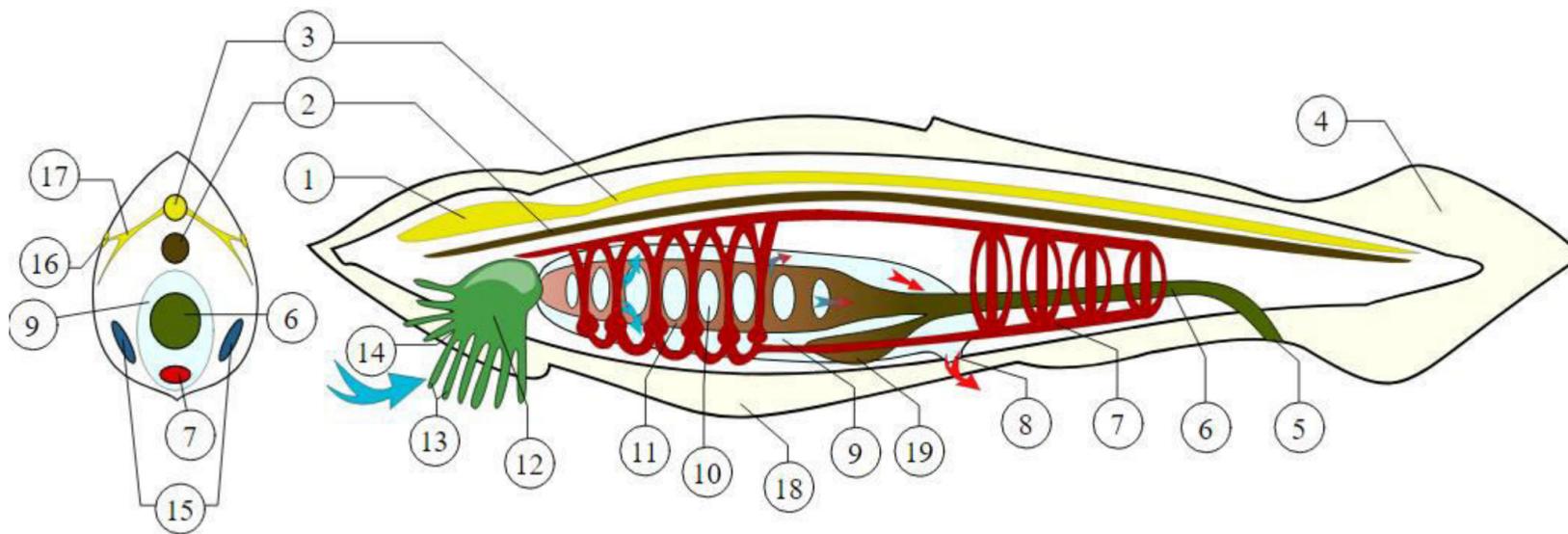
Респираторные деревья возникают как выросты стенки клоаки. Они представляют собой систему полых трубочек, замкнутых на кончике. Сокращение мышц-расширителей клоаки расширяют клоаку, в нее через анус входит морская вода. Затем сфинктер ануса закрывается, мышцы-расширители расслабляются, клоака резко сокращается, и вода с силой вбрасывается в респираторные деревья. За пять таких «вдохов» деревья наполняются. Сокращения деревьев выталкивают воду из системы («выдох»).

Дыхание ланцетника и жаберные щели



Три типа вторичноротых животных. В каждом типе есть представители с многочисленными жаберными щелями [ref]

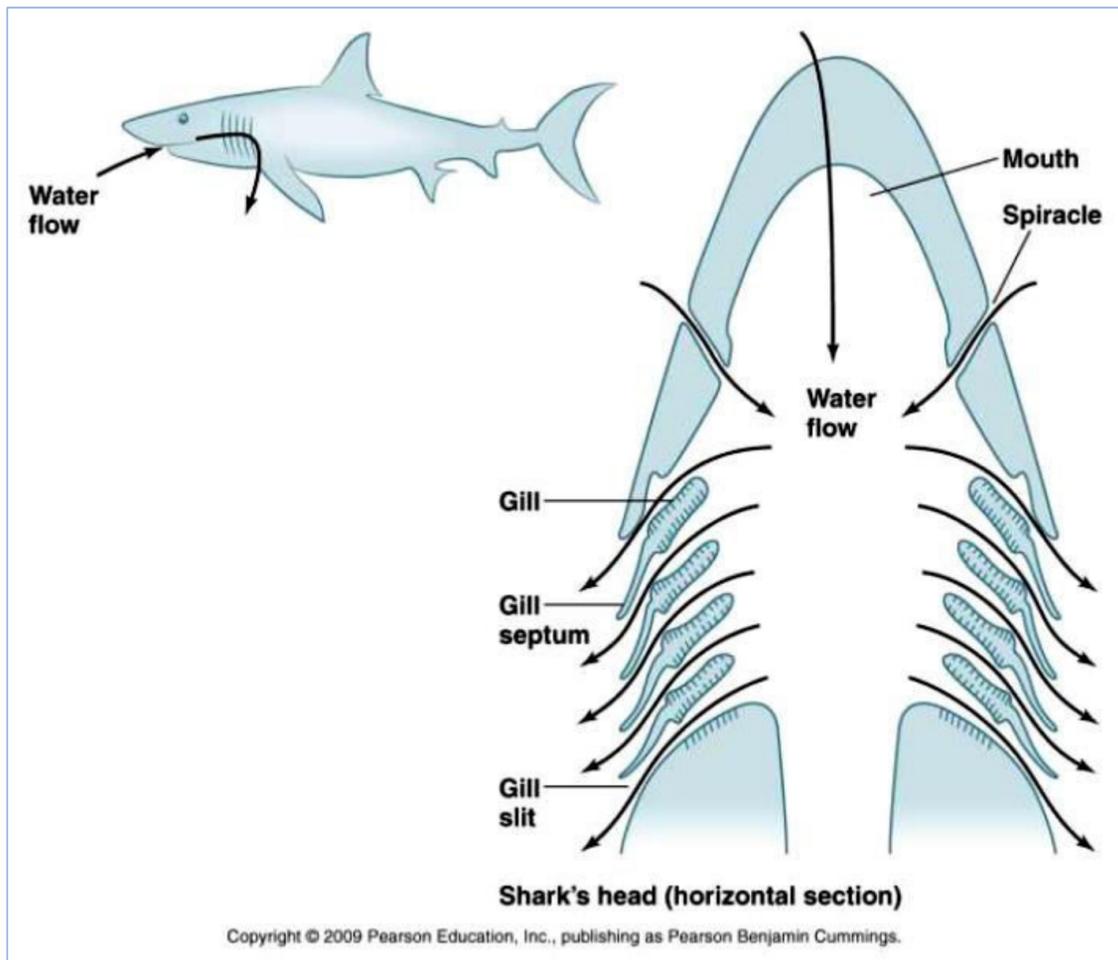
Ланцетника называют живым воплощением хордовых. Многочисленные жаберные щели есть, а дышит ланцетник через тонкую кожу. Основную роль в газообмене играют кожа, целом и атриальная полость.



1. Мозговой пузырьк
2. Хорда
3. Нервная трубка
4. Хвостовой плавник
5. Анальное отверстие
6. Задний отдел кишечника в виде трубки
7. Кровеносная система
8. Атриопор
9. Окологлоточная полость
10. Жаберная щель
11. Глотка
12. Ротовая полость
13. Околоротовые щупальца
14. Предротовое отверстие
15. Гонады (яичники/семенники)
16. Глазки Гессе
17. Нервы
18. Металлебральная складка
19. Слепой печёночный вырост



Дыхание хрящевых рыб – гулярное дыхание + таранная вентиляция

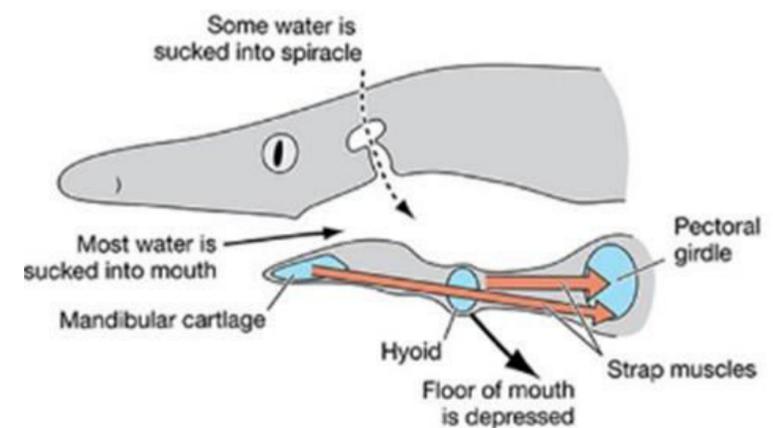


«**Органы дыхания** акул — жабры — расположены на пяти-семи парах жаберных дуг. Вентиляция происходит за счёт движения жаберных дуг, сжимающих и растягивающих глотку. Передние края жаберных щелей несут подвижную складку — клапан. Если давление в глотке становится меньше внешнего — клапан пассивно закрывается, и вода может войти в глотку только через рот. При сжатии глотки и закрытом рте клапан открывается, и вода через жаберные щели выходит наружу. При быстром плавании происходит так называемая таранная вентиляция: набегающий поток воды через открытый рот попадает в глотку, создавая там устойчивую зону повышенного давления.» Квашенко А.Н.

Гулярное дыхание – нагнетательный насос
Гулярное дыхание суть проглатывание.

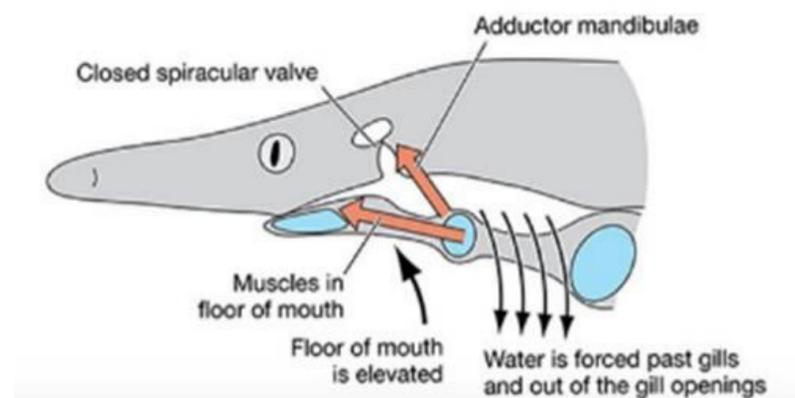
Заглатывание воды.

Работают мышцы дна ротовой полости



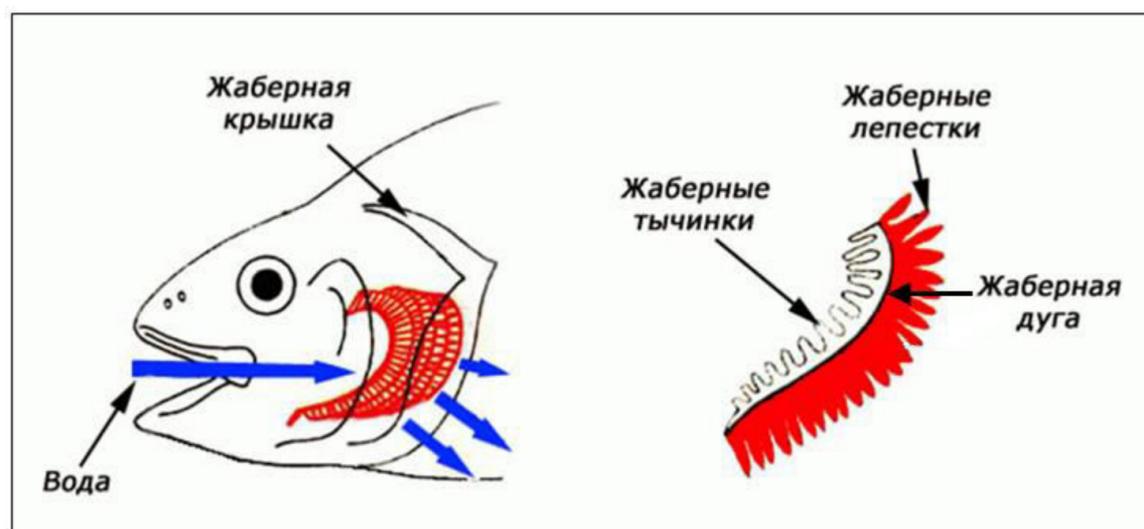
Выдавливание воды через жабры.

Работают мышцы дна ротовой полости



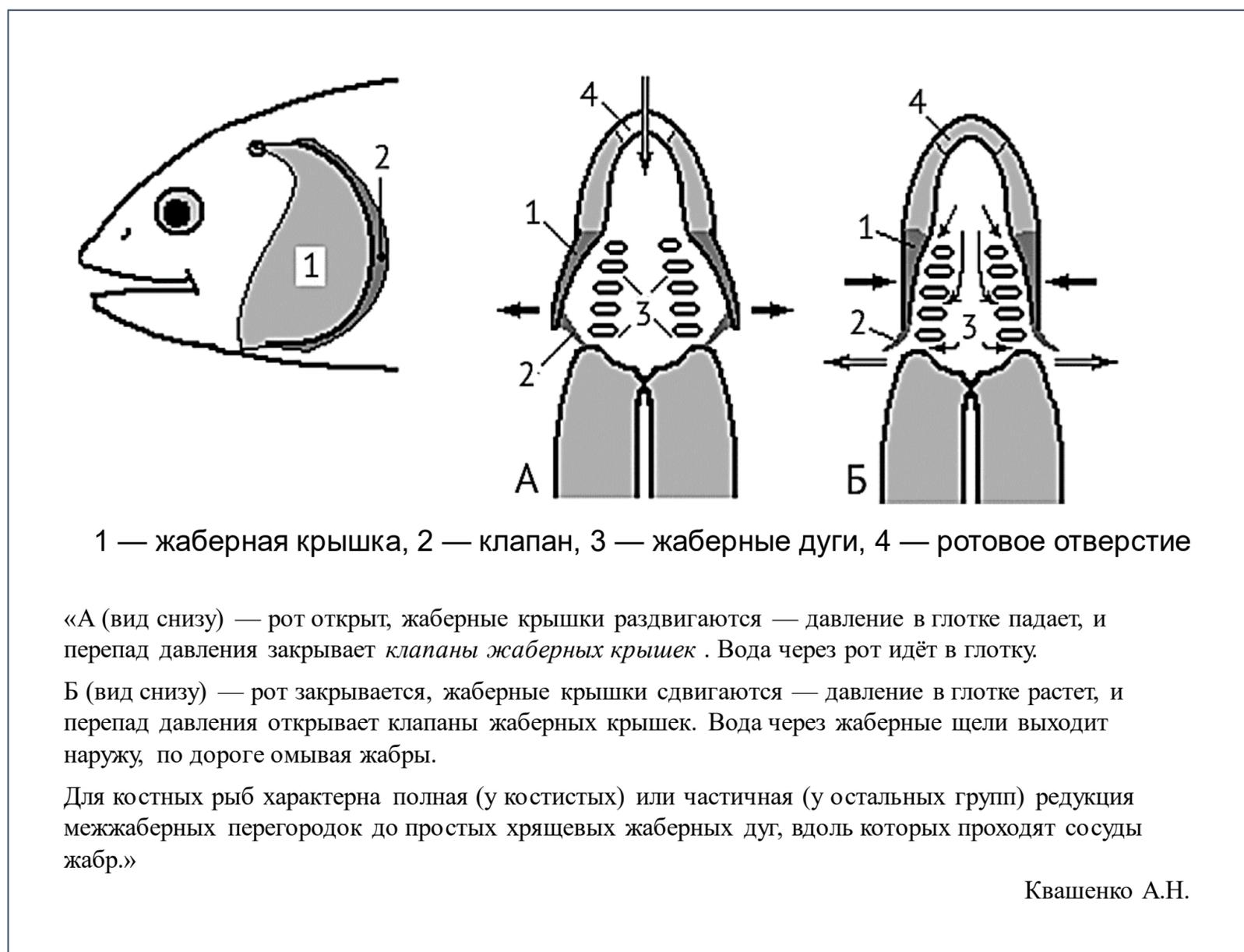
[Видео](#)

Дыхание костных рыб – согласованные движения рта и жаберной крышки. Нагнетательный насос рта + всасывающий насос жаберных крышек.



«Важнейшие отличия костных рыб от хрящевых:

- развитие, в той или иной степени, окостенений скелета;
- развитие в скелете головы **жаберных крышек**;
- развитие газовых выростов кишки — плавательного пузыря или лёгких.
- отсутствие кожных зубов. Вместо них развиваются другие типы чешуй, чаще всего — циклоидная или ктеноидная.» Квашенко А.Н.



Строение жабр хрящевых рыб

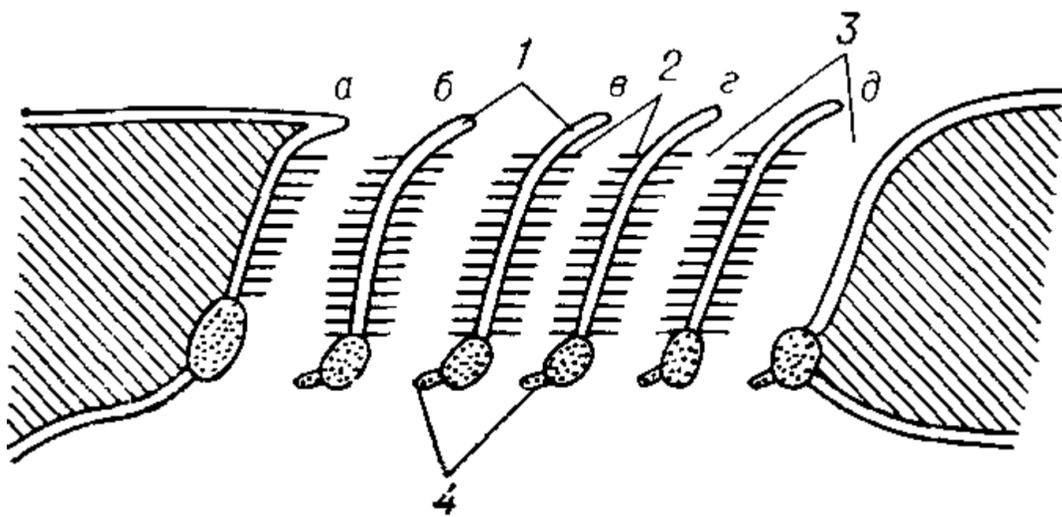
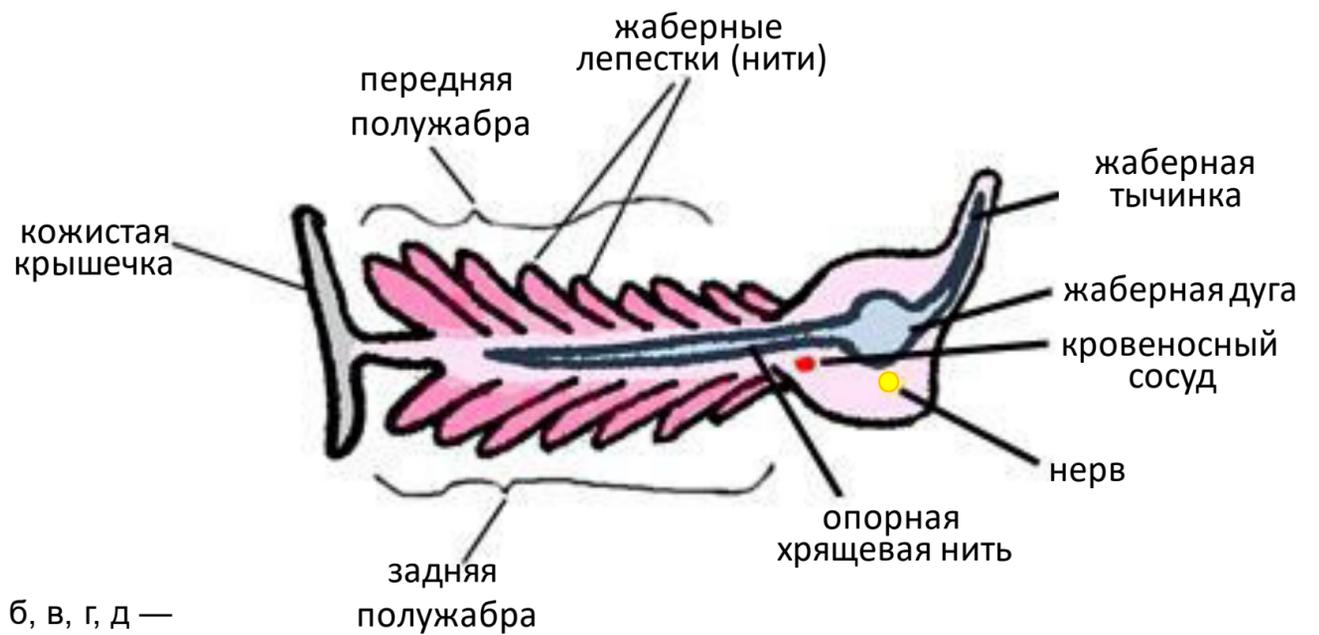
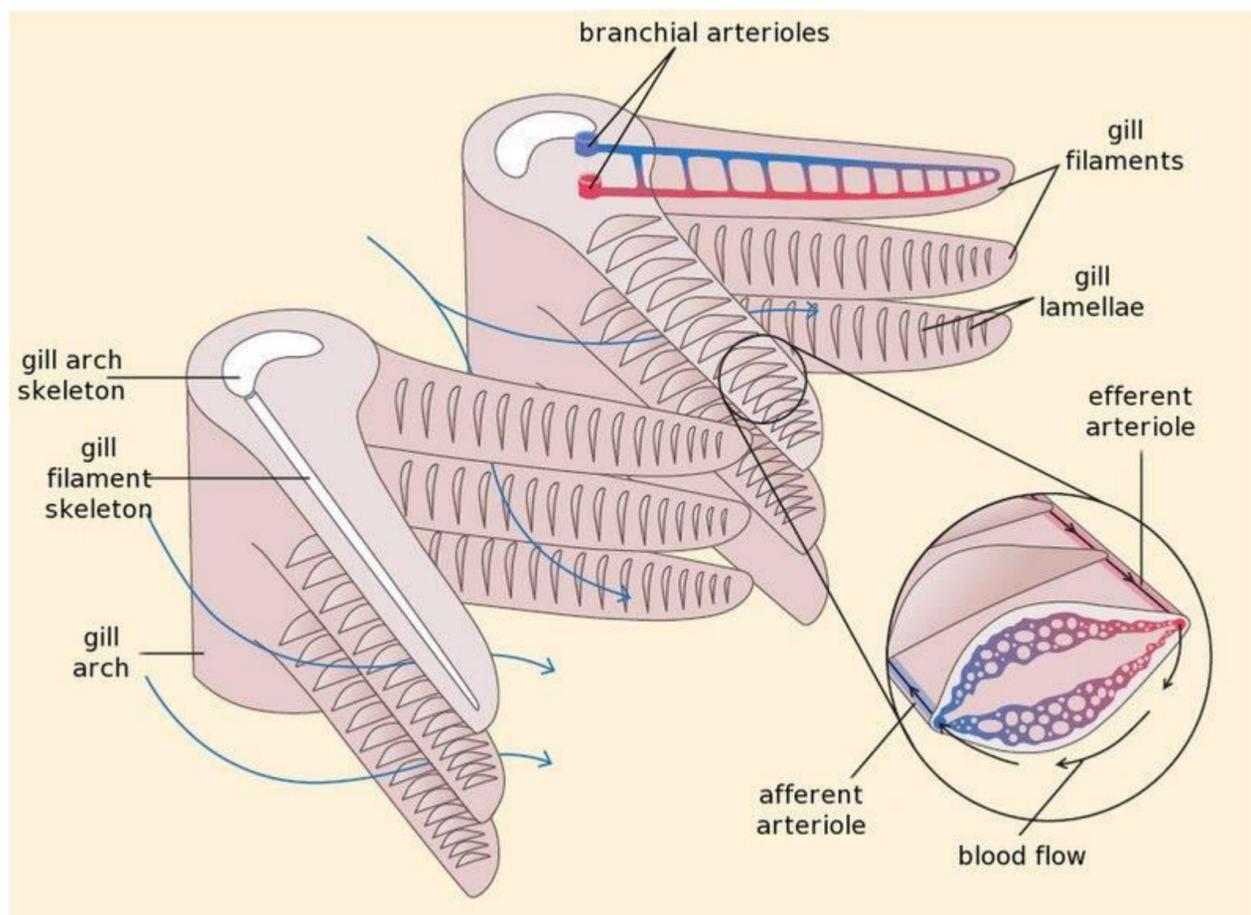


Схема жаберного аппарата хрящевой рыбы (акулы): 1 — межжаберные перегородки; 2 — жаберные лепестки; 3 — жаберные щели; 4 — жаберные тычинки; а — первая полужабра, б, в, г, д — целые жабры.

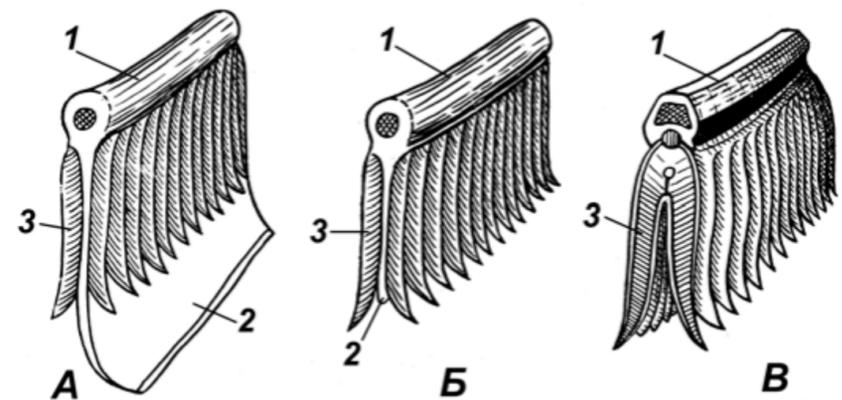
(Источник: «Биологический энциклопедический словарь.» Гл. ред. М. С. Гиляров; Редкол.: А. А. Бабаев, Г. Г. Винберг, Г. А. Заварзин и др. — 2-е изд., исправл. — М.: Сов. Энциклопедия, 1986.)



Строение жабр костистых рыб

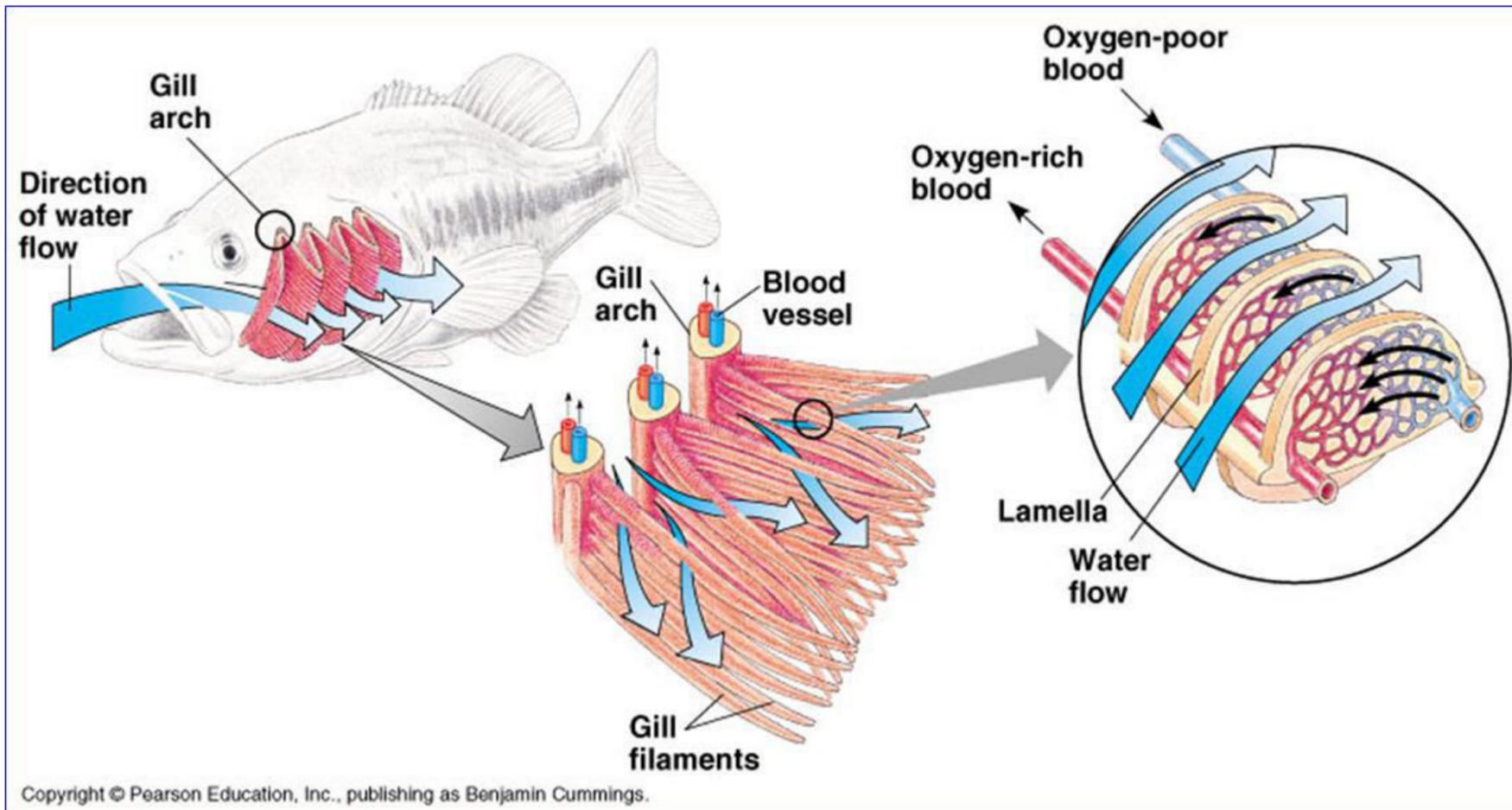


Сравнение общей схемы строения жабры у хрящевых и костистых рыб

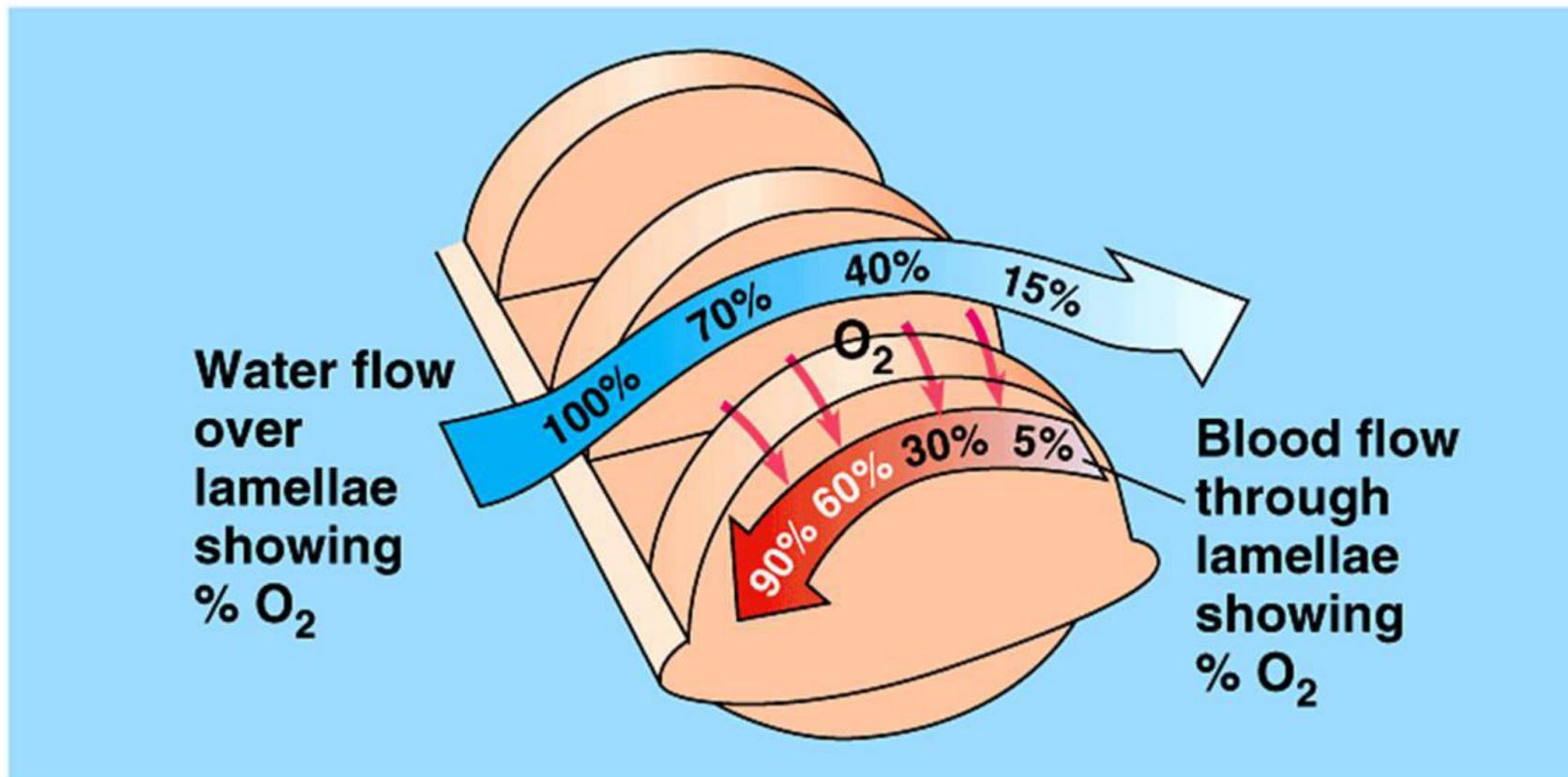


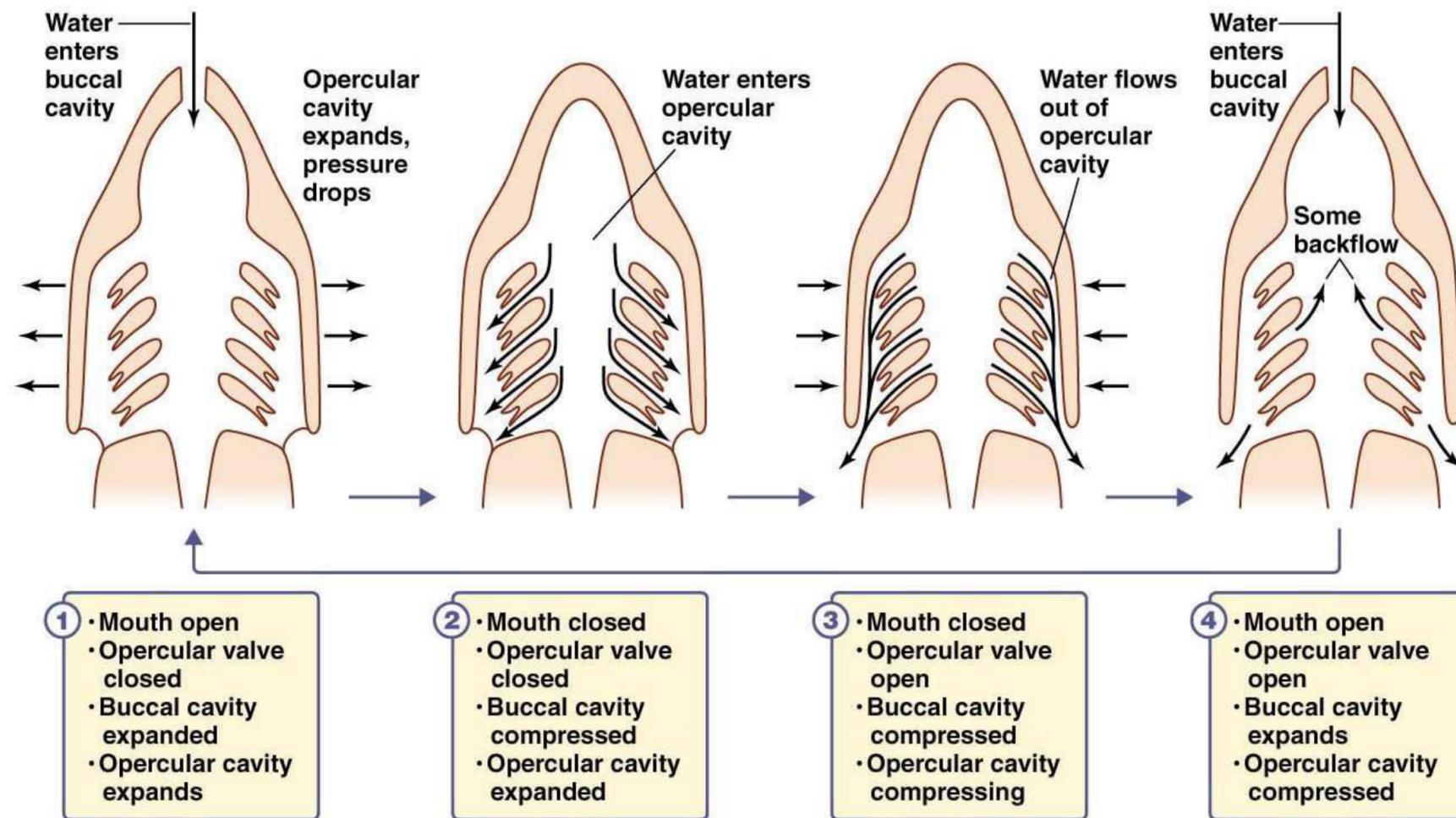
А — хрящевая рыба; Б — химера; В — костистая рыба

1 — жаберная дуга; 2 — жаберная перегородка; 3 — жаберные лепестки



Газообмен





(b) Ventilatory cycle of teleosts

Воздушное дыхание рыб

Похоже, что во всех группах костных рыб за исключением осетровых и сельдеобразных можно найти виды, способные к воздушному дыханию.

Дыхательной поверхностью может служить практически любая поверхность тела, соприкасающаяся с воздухом, - кожа, слизистые глотки, желудка или кишечника, модифицированные жабры или околожаберные полости, плавательные пузыри [ref].

Приспособления к воздушному дыханию особенно важны для пресноводных рыб, обитателей теплых часто пересыхающих водоемов с большим содержанием органических веществ и, следовательно, с низким содержанием кислорода

Кожное дыхание
Илистый прыгун

[почитать](#)
[посмотреть](#)



Двоякодышащие рыбы могут дышать не только с помощью жабр, но и с помощью легких, гомологичных легким тетрапод

протоптер



рогозуб



Панцирные щуки дышат с помощью плавательного пузыря



[Видео](#)

Полагают, что первоначально плавательный пузырь возник в эволюции в качестве органа дополнительного (воздушного) дыхания, поскольку он не мог служить эффективным поплавком, пока не достиг 7 % объема тела рыбы.

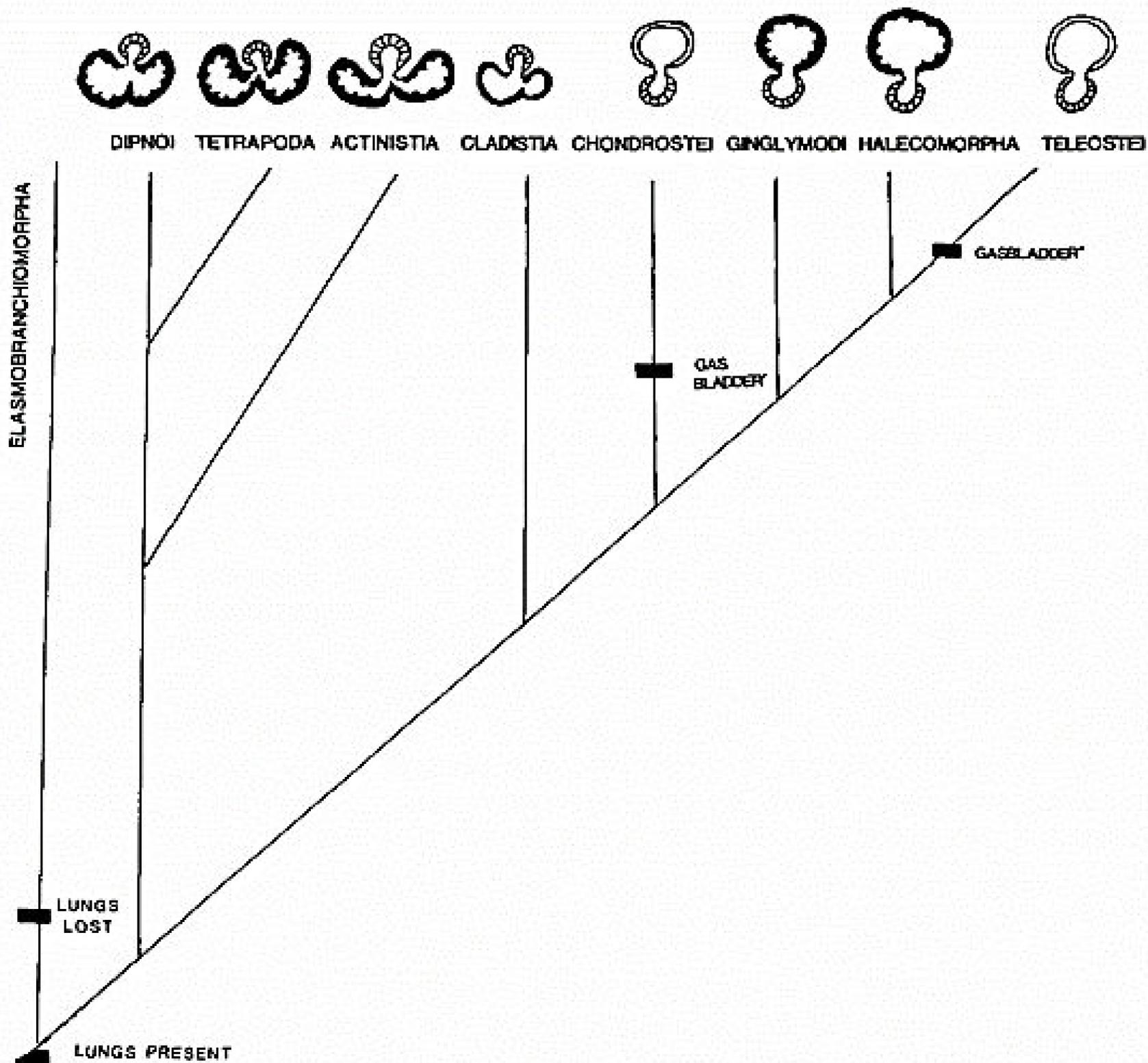
Плавательный пузырь и легкие двоякодышащих рыб возникли как выросты кишки. Они отличаются

- расположением, пузырь находится на спинной стороне тела, а легкие на брюшной
- сложностью строения, легкие устроены сложнее
- количеством, легкие обычно парные, а пузырь всегда один

[Рыбы, которым надоело жить в воде \(до 10 мин\)](#)

Эволюция легких и плавательного пузыря

Полагают, что первоначально плавательный пузырь возник в эволюции в качестве органа дополнительного (воздушного) дыхания, поскольку он не мог служить эффективным поплавком, пока не достиг 7% объема тела рыбы.

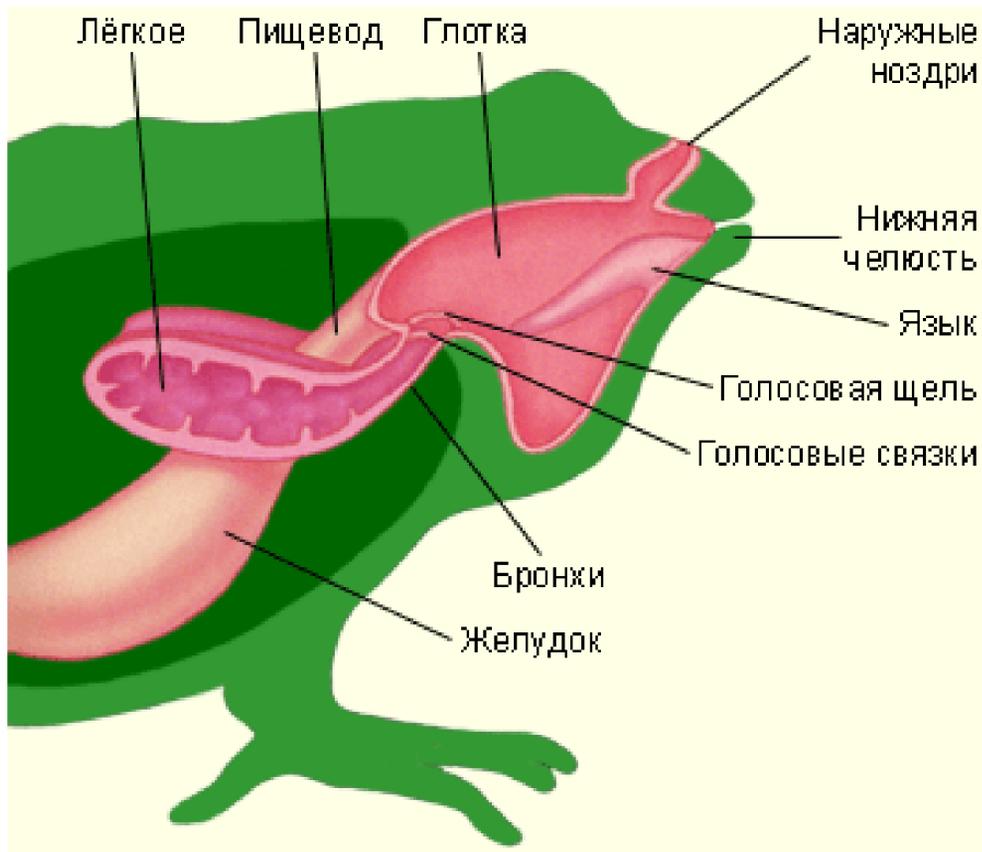


The evolutionary history of lungs and nonrespiratory gasbladders in vertebrates.

The phylogeny of lower vertebrates is originally based on multiple characters other than the lung (Lauder and Liem, 1983). Lungs are then superimposed on the phylogenetic scheme. Lungs originated very early in the placoderm fish *Bothriolepis*. Thus the presence of lungs is depicted at the stem of the phylogenetic tree. The evolutionary history of lungs is characterized by a complete loss of lungs in the Elasmobranchiomorpha, and two independent modifications of the lungs in the Chondrostei and in the Teleostei. Lungs are retained and elaborated in the monophyletic lineage constituting Dipnoi, Tetrapoda, Actinistia, and is retained in their more primitive form in the bichir's (*Cladistia*). The hypothesis of the independent origin of nonrespiratory gasbladders in the Chondrostei and Teleostei is based on the origin from the stomach of the chondrosteian gasbladder, while in primitive teleosts the gasbladder develops from the esophagus [ref]

Дыхание амфибий

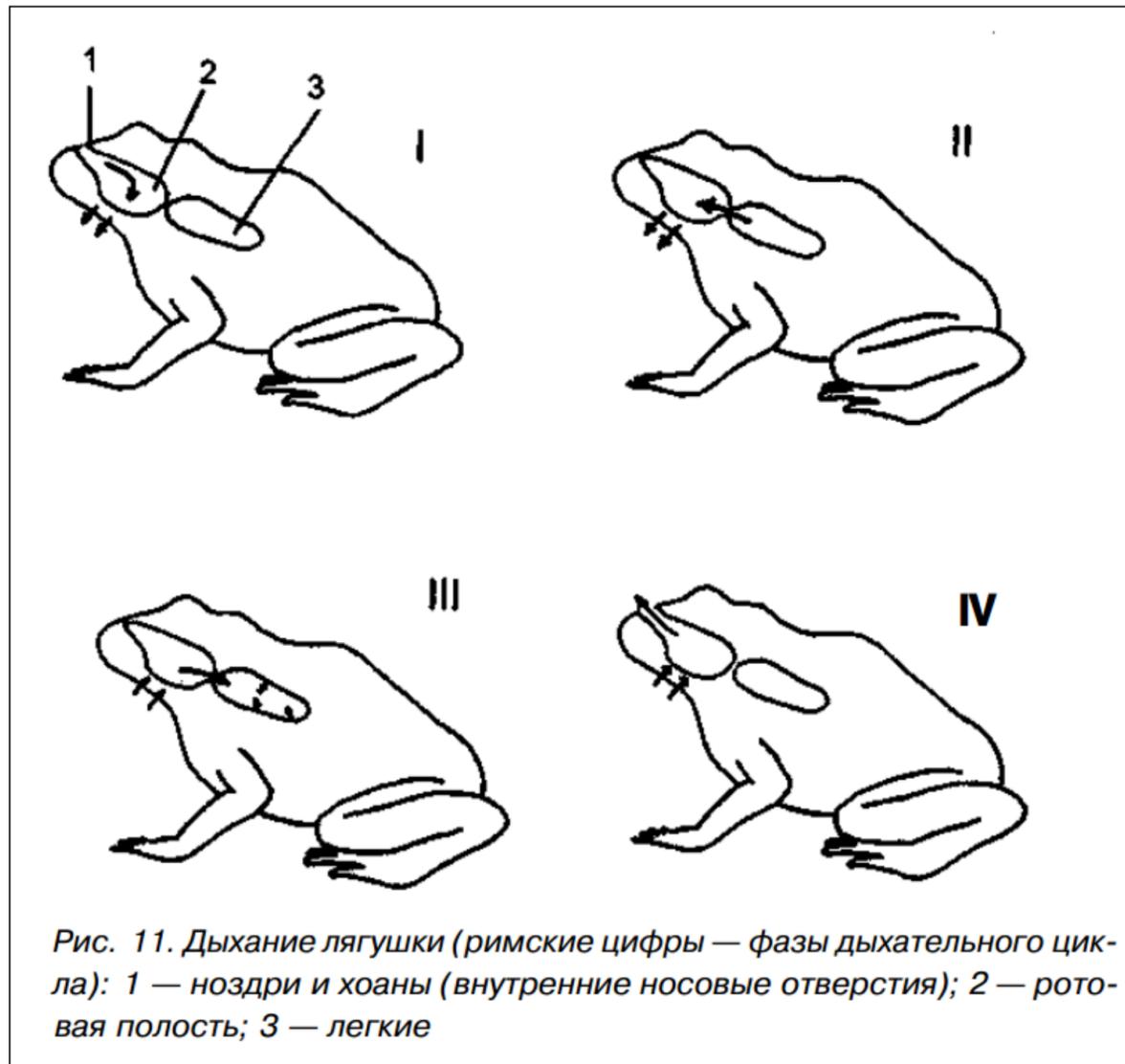
- Органы дыхания – легкие, кожа, слизистая оболочка ротоглоточной полости . У личинок – кожа и жабры.
- Вентиляция легких идет за счет движений дна ротоглоточной полости



Очень просто устроенные легкие имеют вид тонкостенных мешков со слабой внутренней поверхностью (за счет небольших выростов стенок органа)



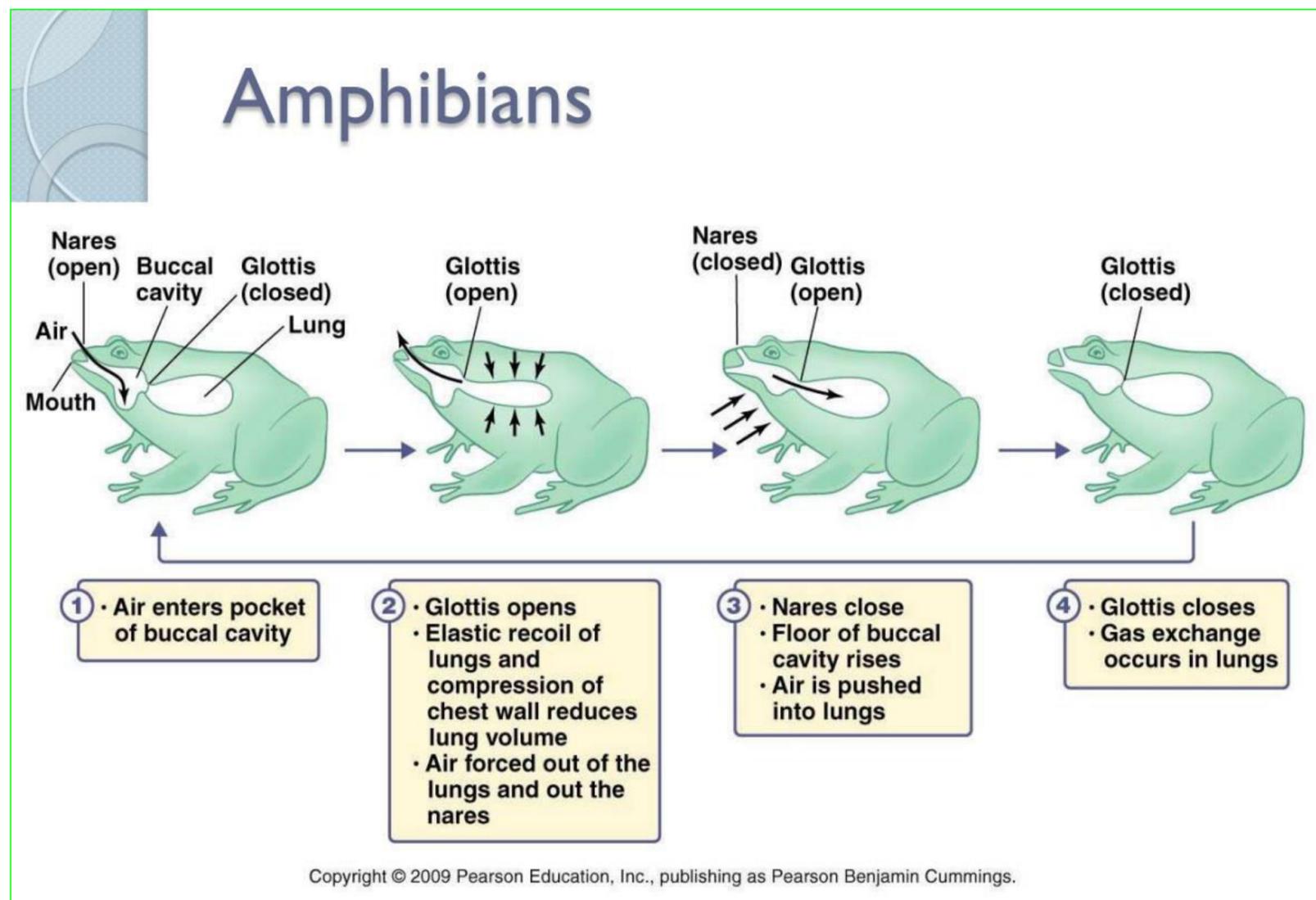
Дыхание амфибий. Вентиляция легких – гулярное дыхание.

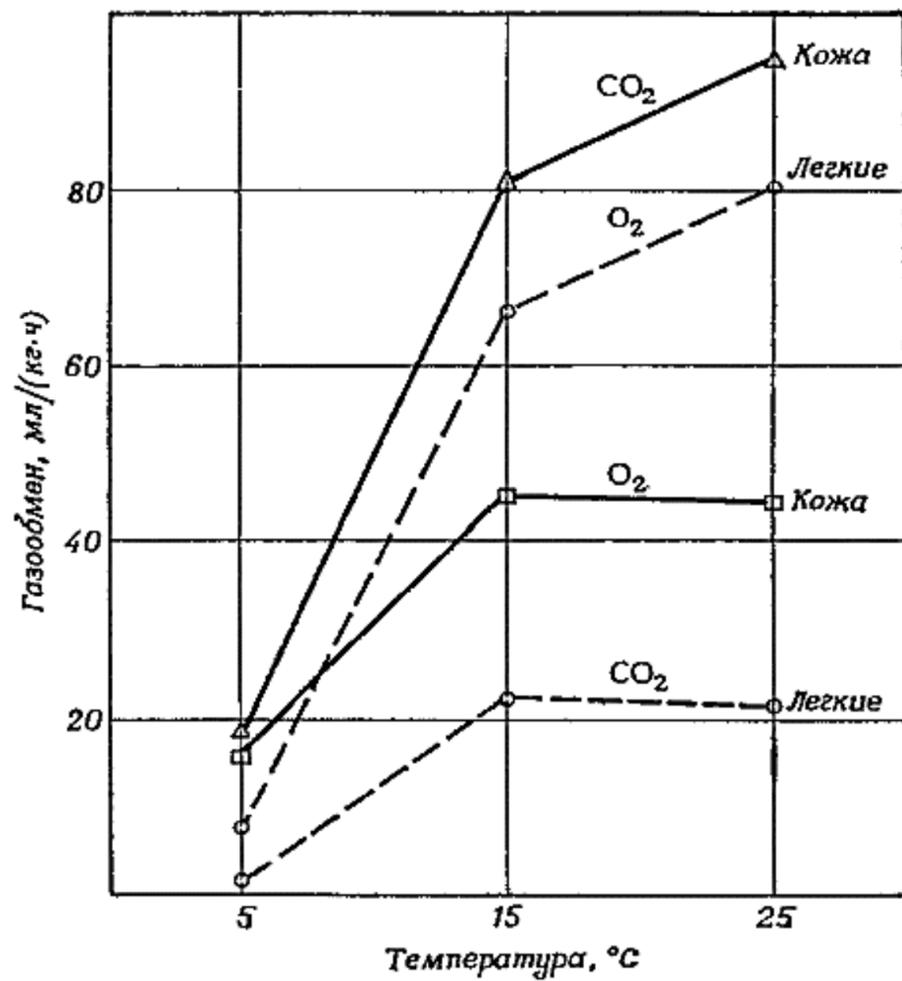


Нагнетательный ротоглоточный насос

Схема механизма дыхания лягушки.

- I — ротовая полость расширяется и в нее поступает воздух через открытые ноздри;
- II — ноздри закрываются, открывается гортанная щель и выходящий из легких воздух смешивается в ротовой полости с атмосферным воздухом;
- III — ноздри закрыты, ротовая полость сокращается и смешанный воздух нагнетается в легкие;
- IV — гортанная щель закрыта, дно ротовой полости прижимается к нёбу, выталкивая остатки воздуха наружу через открывшиеся ноздри;

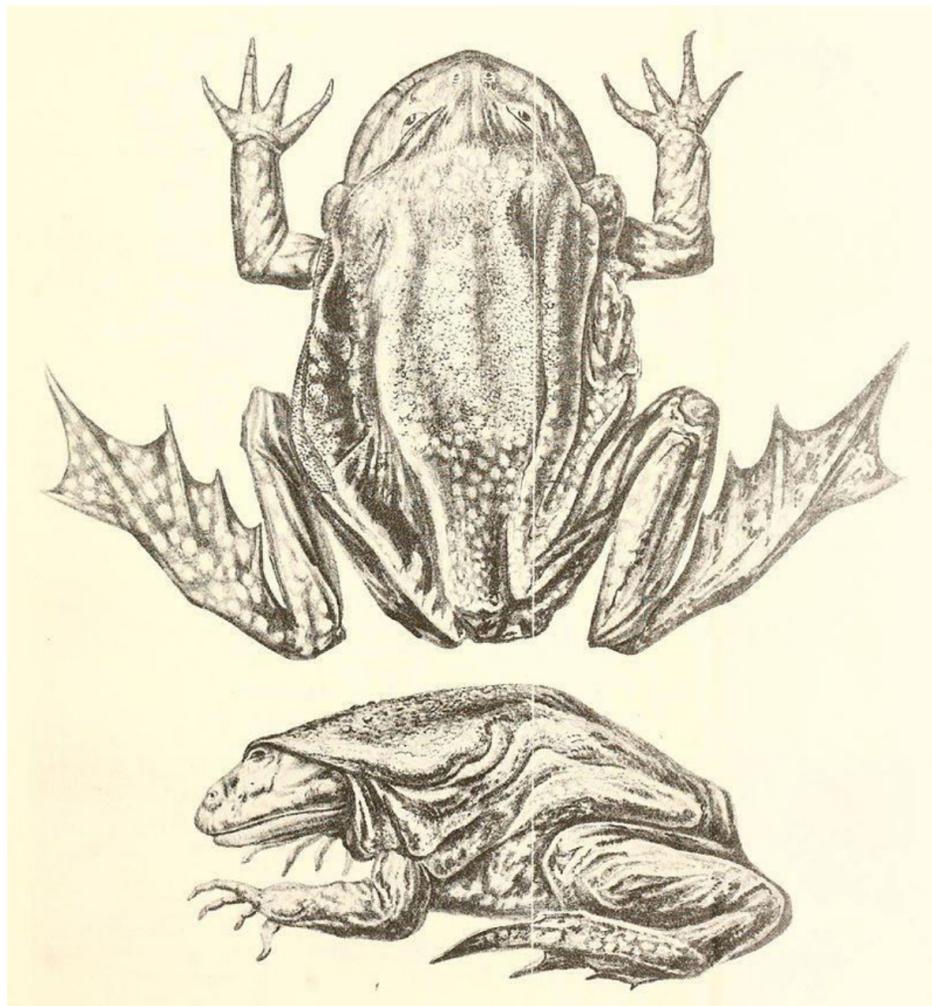




Кожное дыхание амфибий

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

Амфибии, практически полностью перешедшие на кожное дыхание:



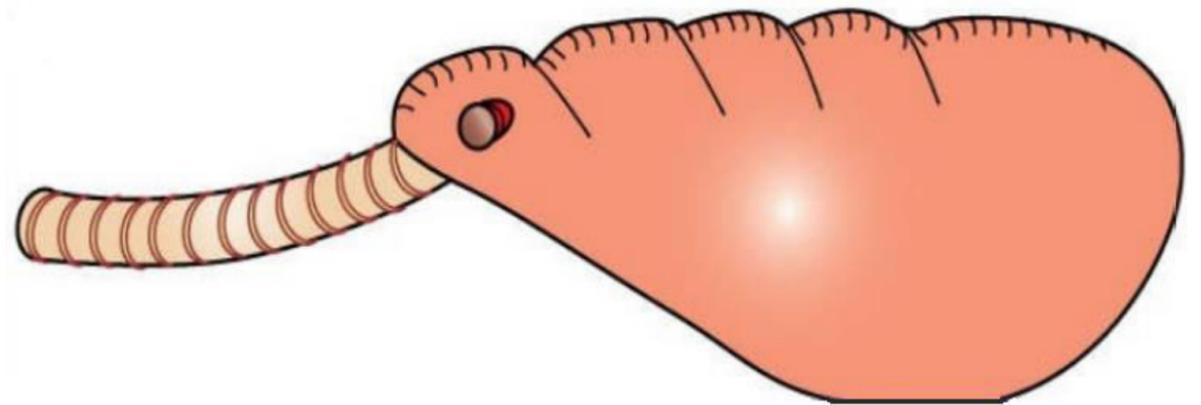
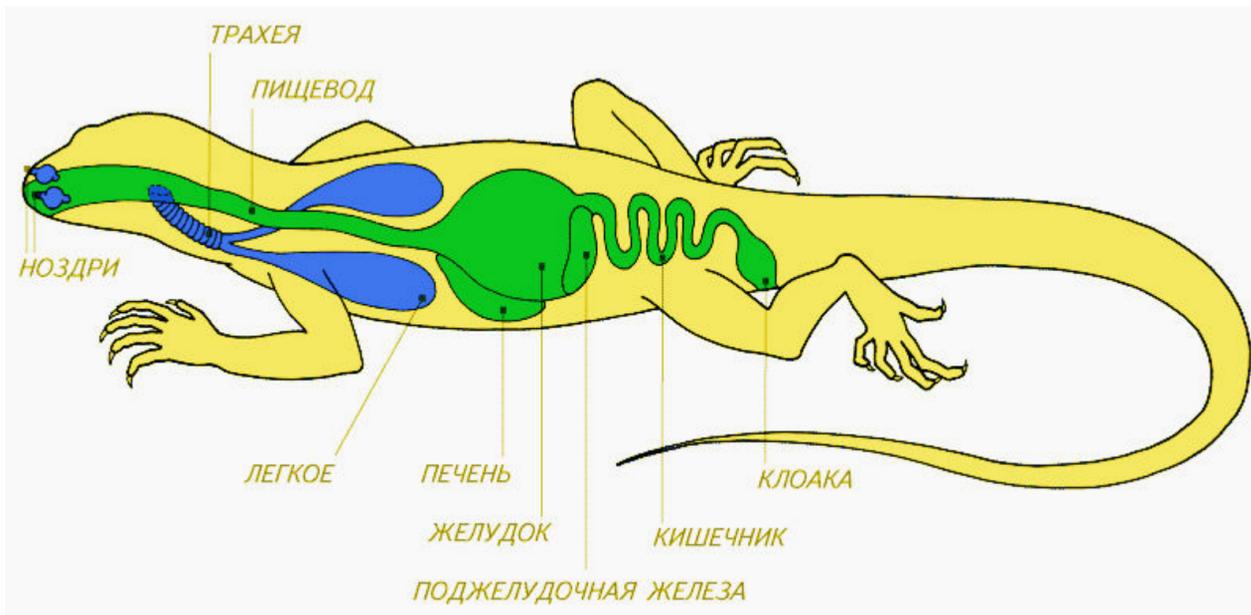
Титикакский свистун,
подробнее см [статью и видео](#)



Безлегочная саламандра (родниковая саламандра)

Дыхание рептилий. Строение легких.

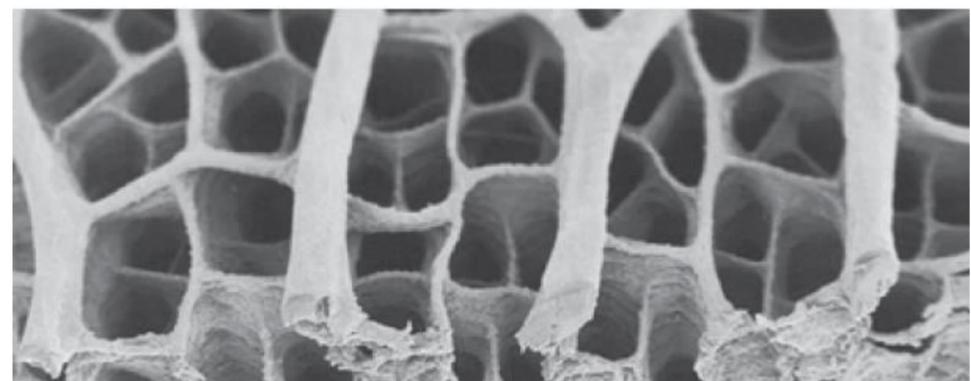
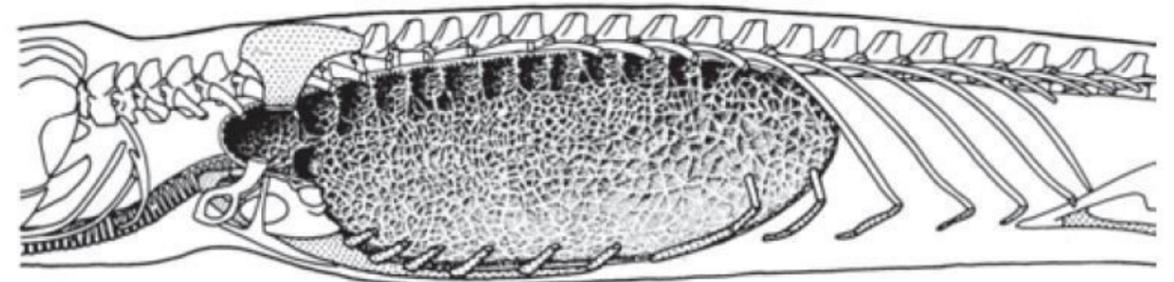
- Появляются воздухоносные пути - трахеи и бронхи. Воздухоносные пути четко подразделяются на верхние – носовую полость (у большинства видов она объединена с ротовой полостью, но у крокодилов и черепах эти полости разделены костным нёбом) и нижние – гортань, трахею и бронхи.
- Легкие имеют разнообразную форму и более сложное, чем у амфибий, строение. В отличие от последних, на внутренней поверхности легких рептилий образуются не мелкие выросты, а сложная сеть перегородок, которые формируют множество небольших внутренних ячеек, имеющих в совокупности гораздо большую поверхность, чем у мешковидного легкого амфибий.



Самый простой вариант строения легкого у большинства ящериц и змей – однокамерное легкое с общей центральной камерой.

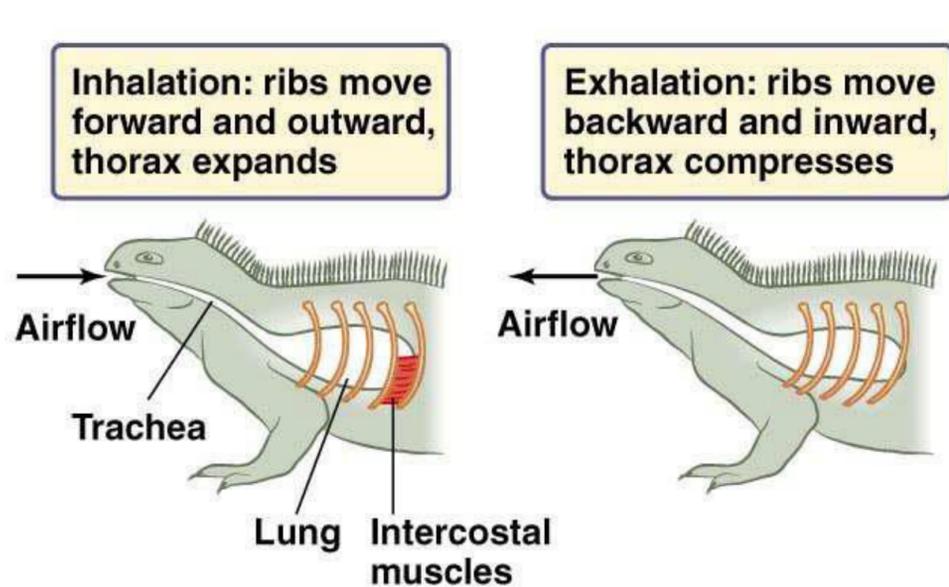
Стенки той части легкого, в которой идет активный газообмен образуют складки, пронизанные капиллярами. Внутренняя поверхность этой части легкого похожа на пчелиные соты.

Задняя часть легкого у некоторых животных, возможно, не участвует в газообмене, и сопоставима (?) с воздушными мешками птиц .

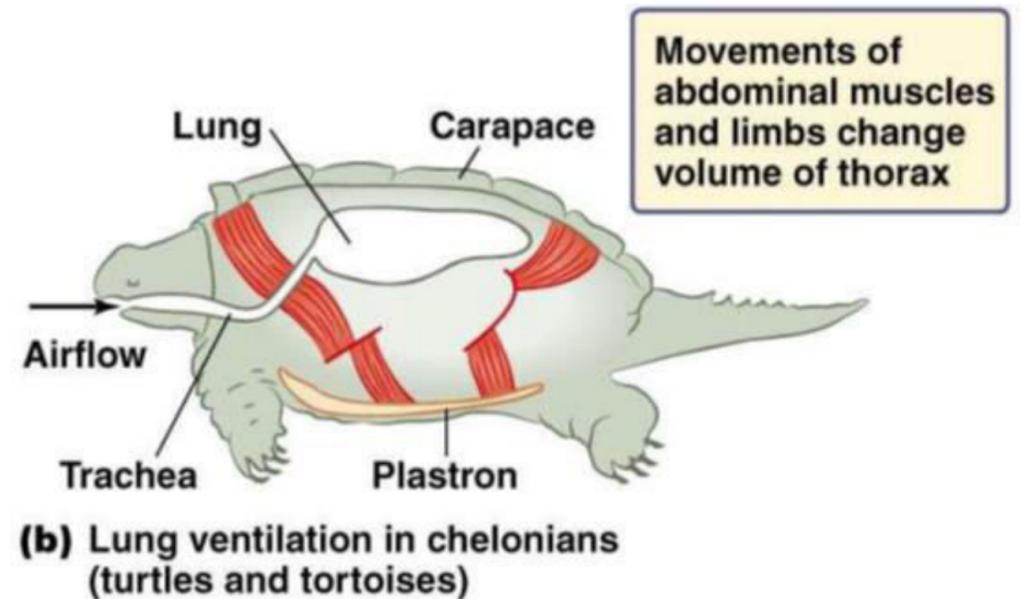


Дыхание рептилий. Вентиляция легких.

- Вентиляция легких происходит как у всех амниот по типу всасывающего насоса. Обеспечивается движением грудной клетки с помощью грудной и брюшной мускулатуры.



(a) Lung ventilation in lizards

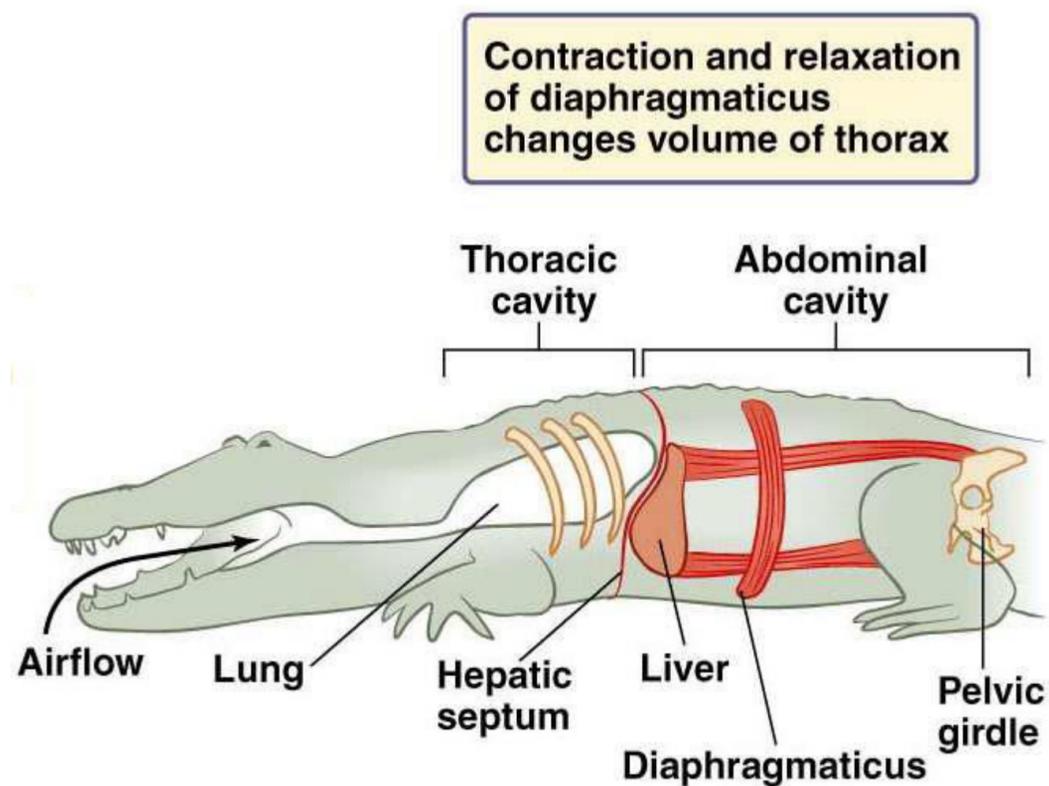


(b) Lung ventilation in chelonians (turtles and tortoises)

У черепах вентиляции лёгких способствуют различные группы мышц-антагонистов.

У пресноводных черепах помимо лёгочного дыхания присутствует и водное, осуществляемое через выстилку клоаки, ротоглоточной полости и стенку мочевого пузыря. Все пресноводные черепахи при длительном пребывании под водой и особенно в период зимовки используют преимущественно гликолиз [\[ref\]](#).

Морские черепахи не могут прожить на гликолизе. Зато они могут задерживать надолго дыхание и замедлять сердцебиение.

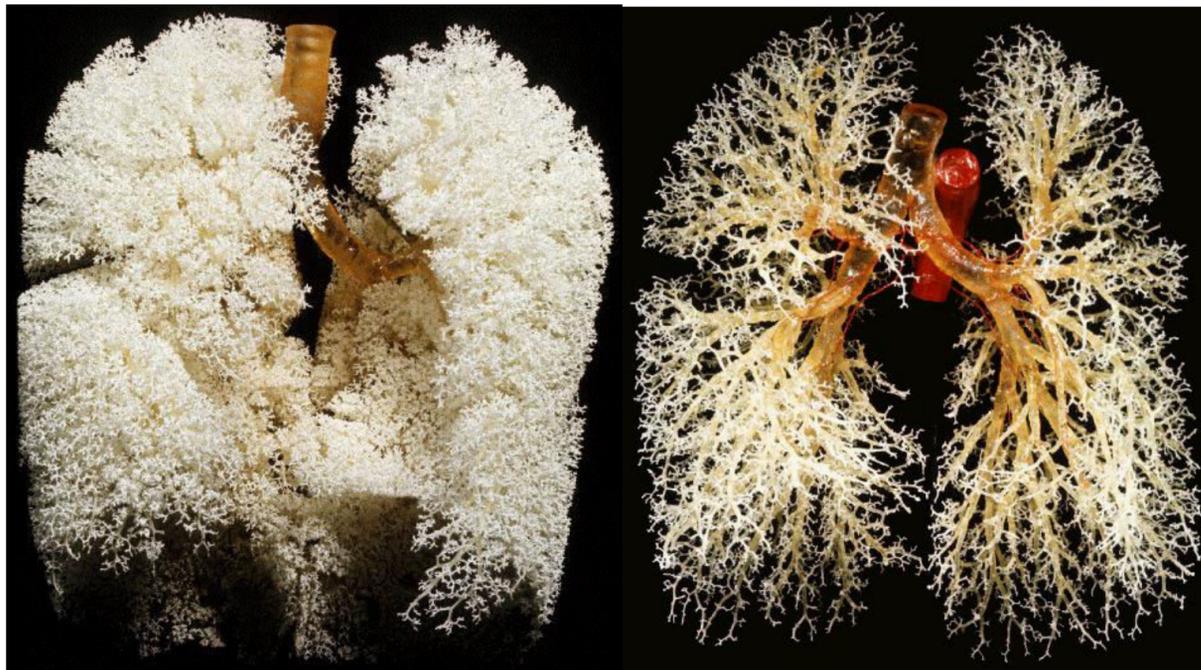


(c) Lung ventilation in crocodilians

В дыхании крокодилов помимо стандартных для амниот движений ребер важный вклад вносят

- 1) перемещение печени назад наподобие поршня при сокращении особой диафрагмальной мышцы; сокращение мышц брюшного пресса возвращает печень назад;
- 2) движения вверх и вниз лобковых костей вместе с брюшными рёбрами, изменяющие объём брюшной полости.

Дыхание млекопитающих. Строение легкого



Воздухоносные пути человека, слева целые легкие, справа – срез (заливка силиконовой резиной)

- Для легких млекопитающих характерно развитое бронхиальное дерево

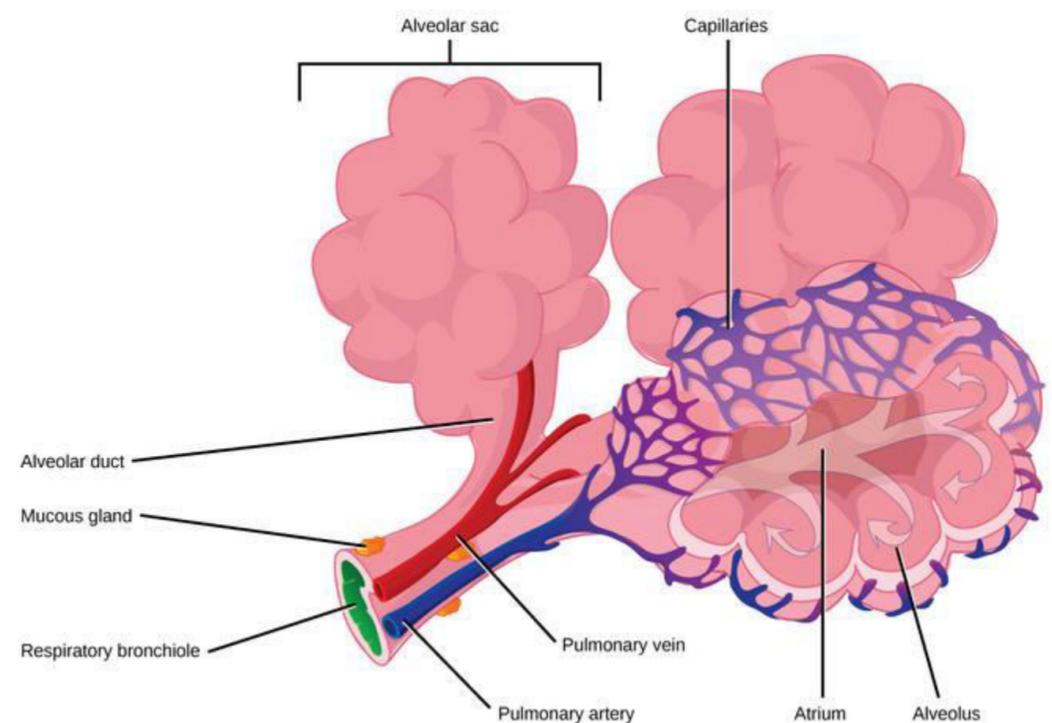
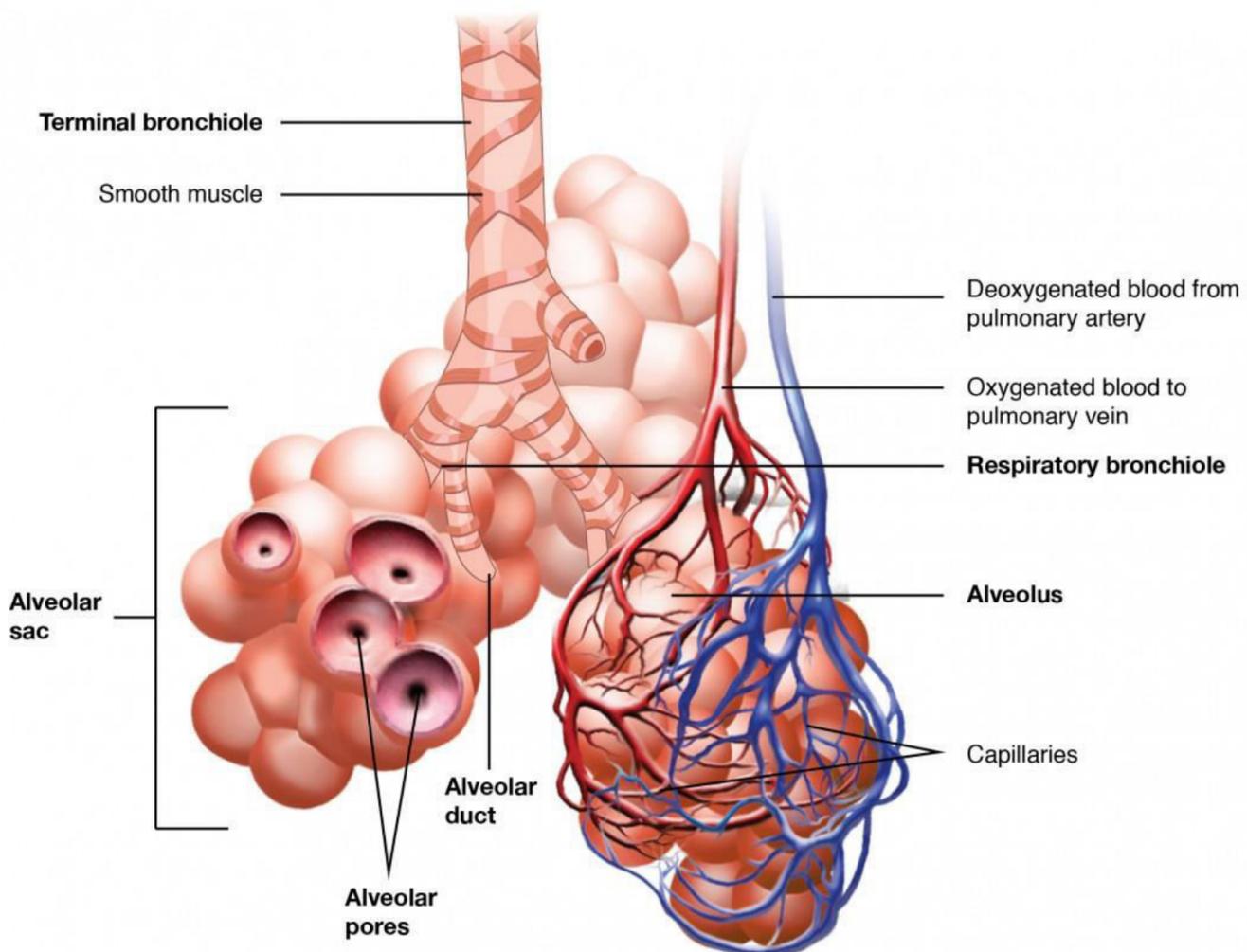
Трахея делится на 2 главных бронха, входящих в легкие.

В легких главные бронхи многократно ветвятся.

Самые мелкие бронхи переходят в бронхиолы, которые открываются в собранные гроздьями альвеолы.

- Газообмен происходит только в альвеолах.

Альвеолы – маленькие ячейки, их диаметр составляет 10-35 мкм. Но их общая площадь, площадь дыхательной поверхности очень велика, например, у человека она составляет около 100 м² при общей поверхности тела около 1 м².



Alveolar structure: Terminal bronchioles are connected by respiratory bronchioles to alveolar ducts and alveolar sacs. Each alveolar sac contains 20 to 30 spherical alveoli and has the appearance of a bunch of grapes. Air flows into the atrium of the alveolar sac, then circulates into alveoli where gas exchange occurs with the capillaries. Mucus glands secrete mucus into the airways, keeping them moist and flexible.

Схемы ветвления бронхов у человека (по Сапину и соавт)

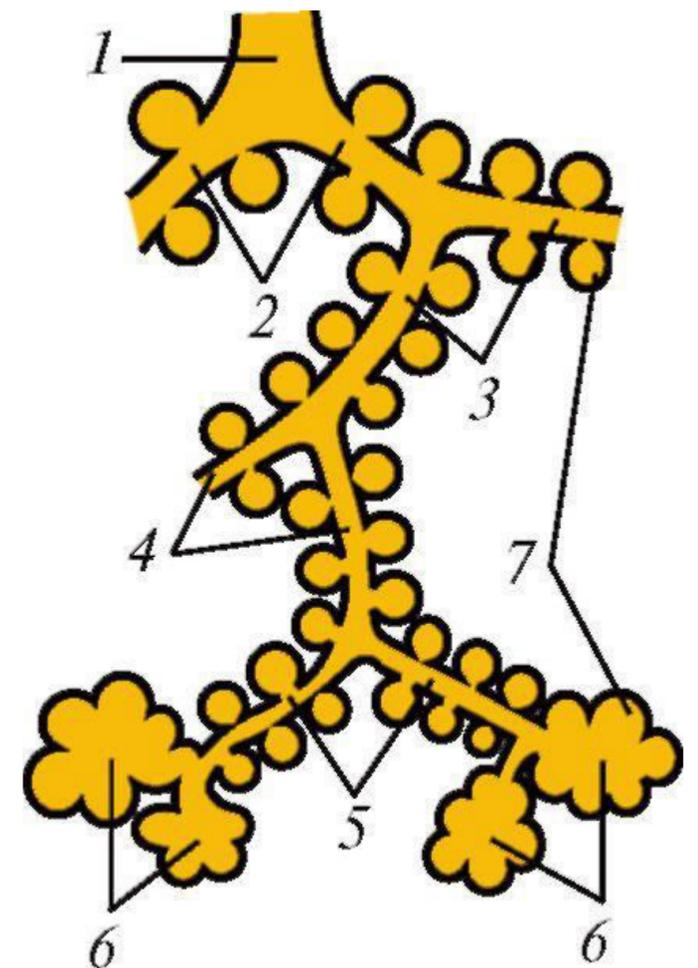
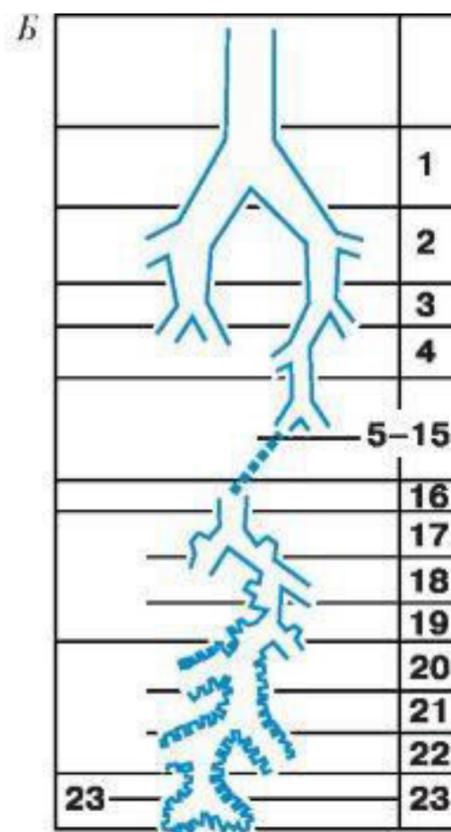
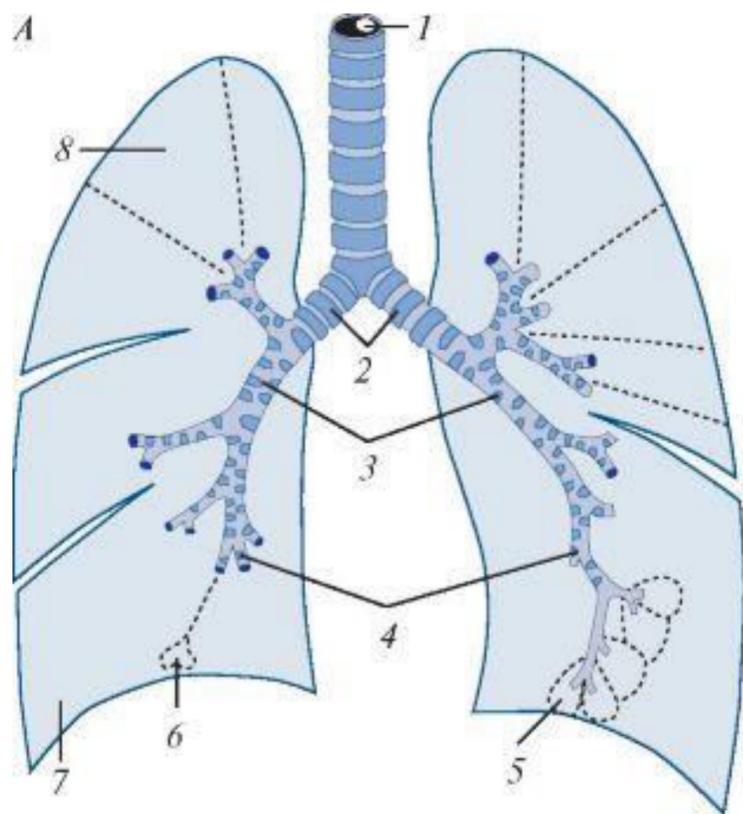


Рис. 56. Ветвление бронхов в правом и левом легких (схема): А: 1 - трахея; 2 - главные бронхи; 3 - долевые бронхи; 4 - сегментарные бронхи; 5 - долька; 6 - ацинус; 7 - нижняя доля правого легкого; 8 - сегмент; Б: 1, 2 - главные бронхи; 3, 4 - долевые и сегментарные бронхи; 5 - 15 - ветви сегментарных бронхов, дольковый бронх и его разветвления (не показаны); 16 - конечная бронхиола; 17 - 19 - дыхательные бронхиолы (три порядка ветвлений); 20 - 22 - альвеолярные ходы (три порядка ветвлений); 23 - альвеолярные мешочки

Рис. 59. Строение ацинуса легкого:
1 - терминальная бронхиола; 2 - дыхательная бронхиола 1-го порядка;
3 - дыхательные бронхиолы 2-го порядка; 4 - дыхательные бронхиолы 3-го порядка; 5 - альвеолярные ходы; 6 - альвеолярные мешочки; 7 - альвеолы

Дыхание млекопитающих. Вентиляция легких

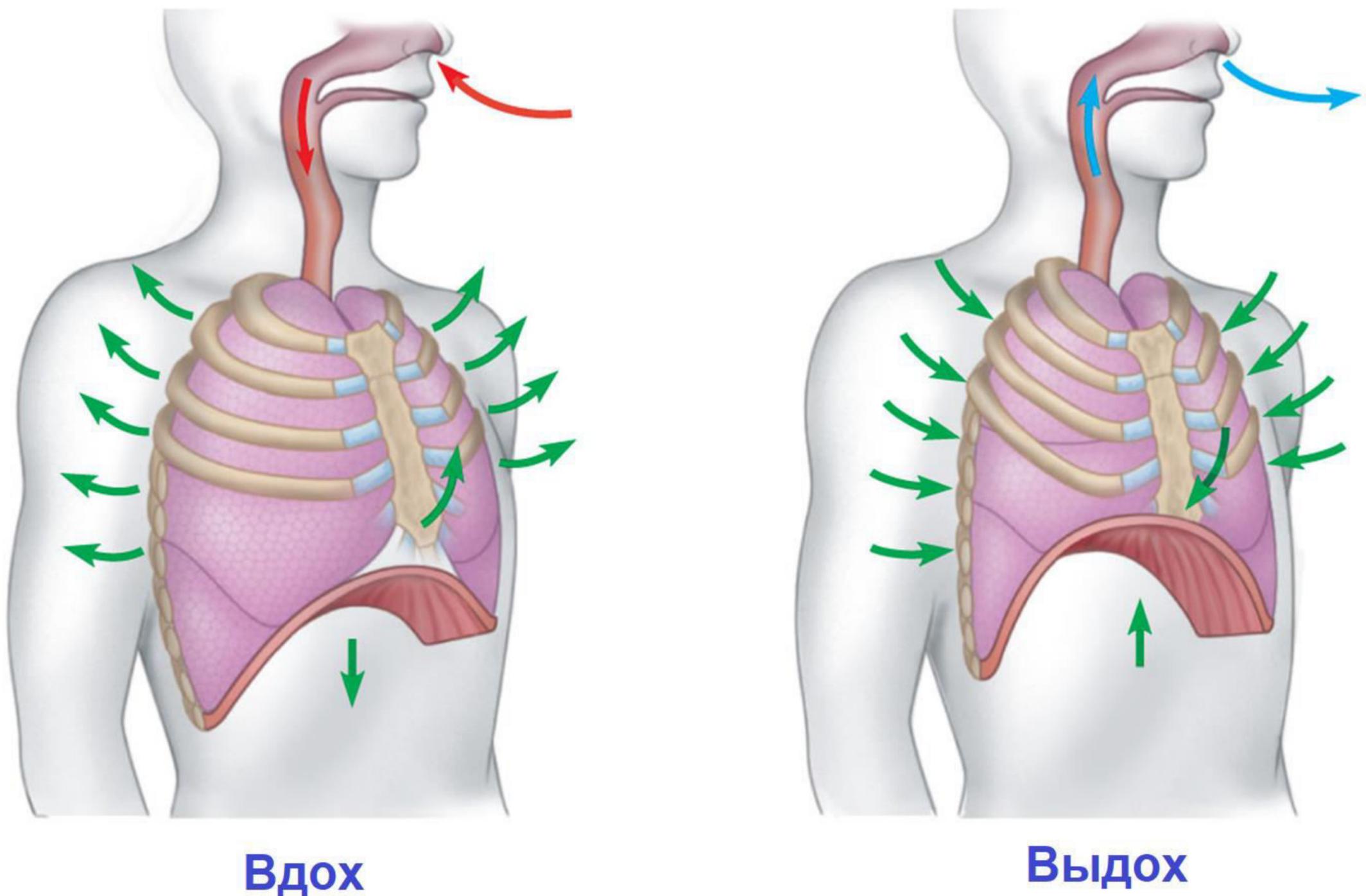
У млекопитающих вентиляция легких происходит по принципу всасывающего насоса, увеличение объема грудной клетки приводит к падению давления в легких и к всасыванию воздуха (вдох), уменьшение объема грудной клетки приводит к выдоху.

У млекопитающих есть два механизма изменения объема грудной клетки:

- 1) реберное дыхание (опускание и подъем ребер с помощью дыхательных мышц;
- 2) диафрагмальное дыхание (опускание и подъем диафрагмы).

В разном сочетании оба механизма работают у всех млекопитающих, так, например, у хищных преобладает реберное дыхание, а у копытных – диафрагмальное [\[ref\]](#).

При спокойном дыхании важнейшей дыхательной мышцей человек является диафрагма



Диафрагма – непарная мышечно-сухожильная перегородка, разделяющая грудную и брюшную полости.

Мышечные волокна поперечнополосатого типа.

Куполообразная форма диафрагмы обусловлена положением внутренних органов и разностью давлений в грудной и брюшной полостях.

Мышечные пучки диафрагмы начинаются на костной части VII-XII ребер или на их хрящах, на задней поверхности грудины и на поясничных позвонках.

Диафрагма в определенных местах соединена со внешним листком плевры сверху, а снизу со внешним листком брюшины.

Дыхание млекопитающих. Вентиляция легких.

Дыхательные мышцы человека

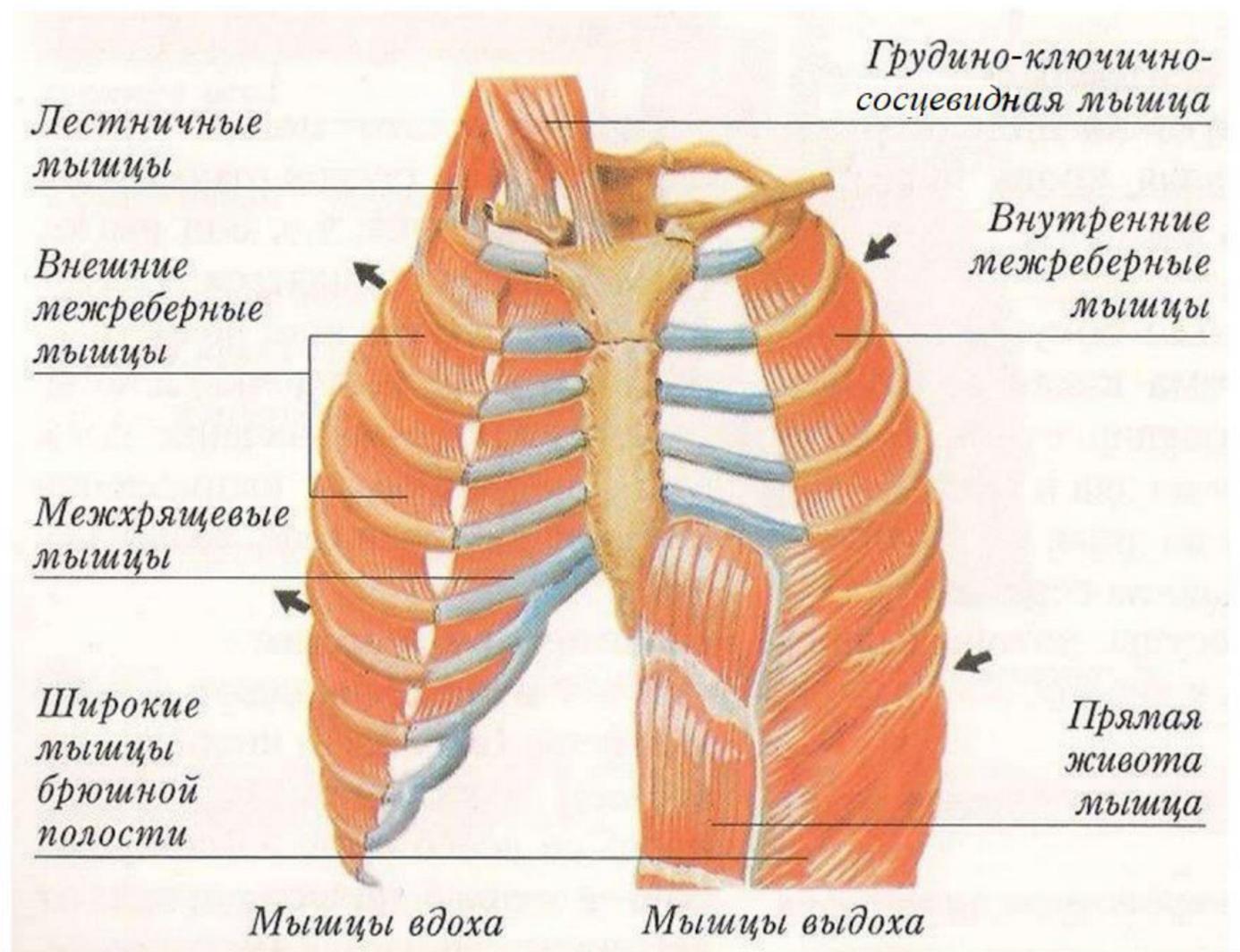
Мышцы вдоха. Мышцы выдоха

Важнейшие дыхательные мышцы при спокойном вдохе:
диафрагма,
лестничные мышцы,
межхрящевые мышцы.

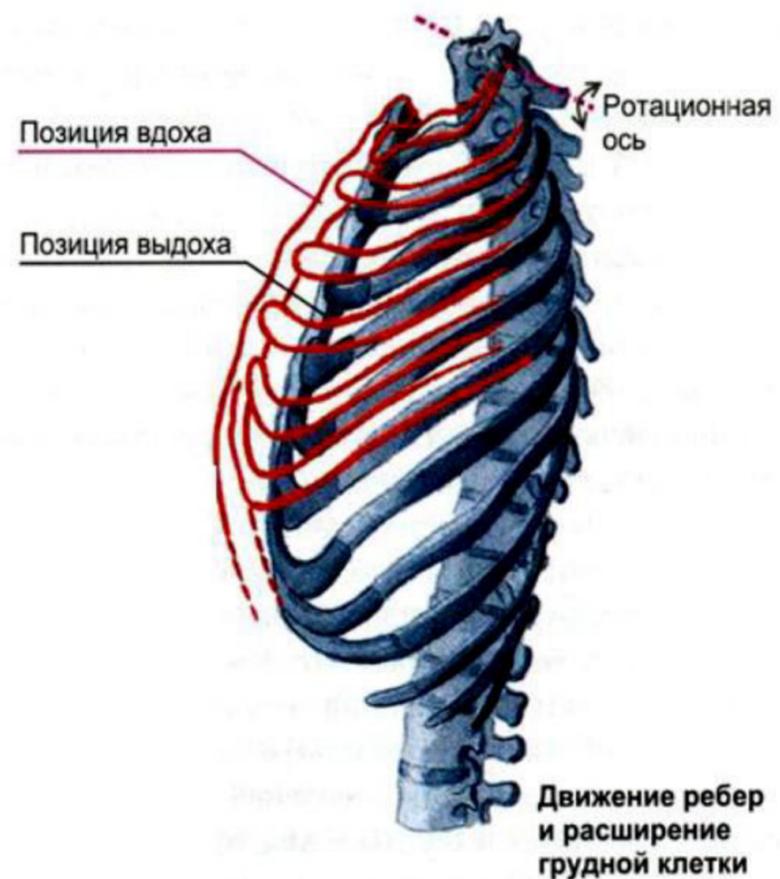
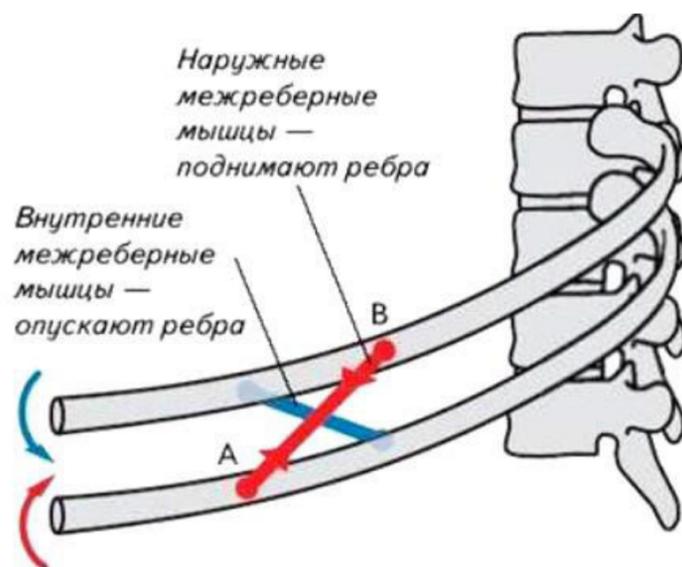
При физической нагрузке или при учащенном дыхании в действие вступают наружные межреберные мышцы и дополнительные мышцы (грудино-ключично-сосцевидные, большая и малая грудные мышцы)

При нормальном дыхании выдох происходит пассивно.

При учащенном дыхании в выдохе участвуют мышцы живота и внутренние межреберные мышцы.

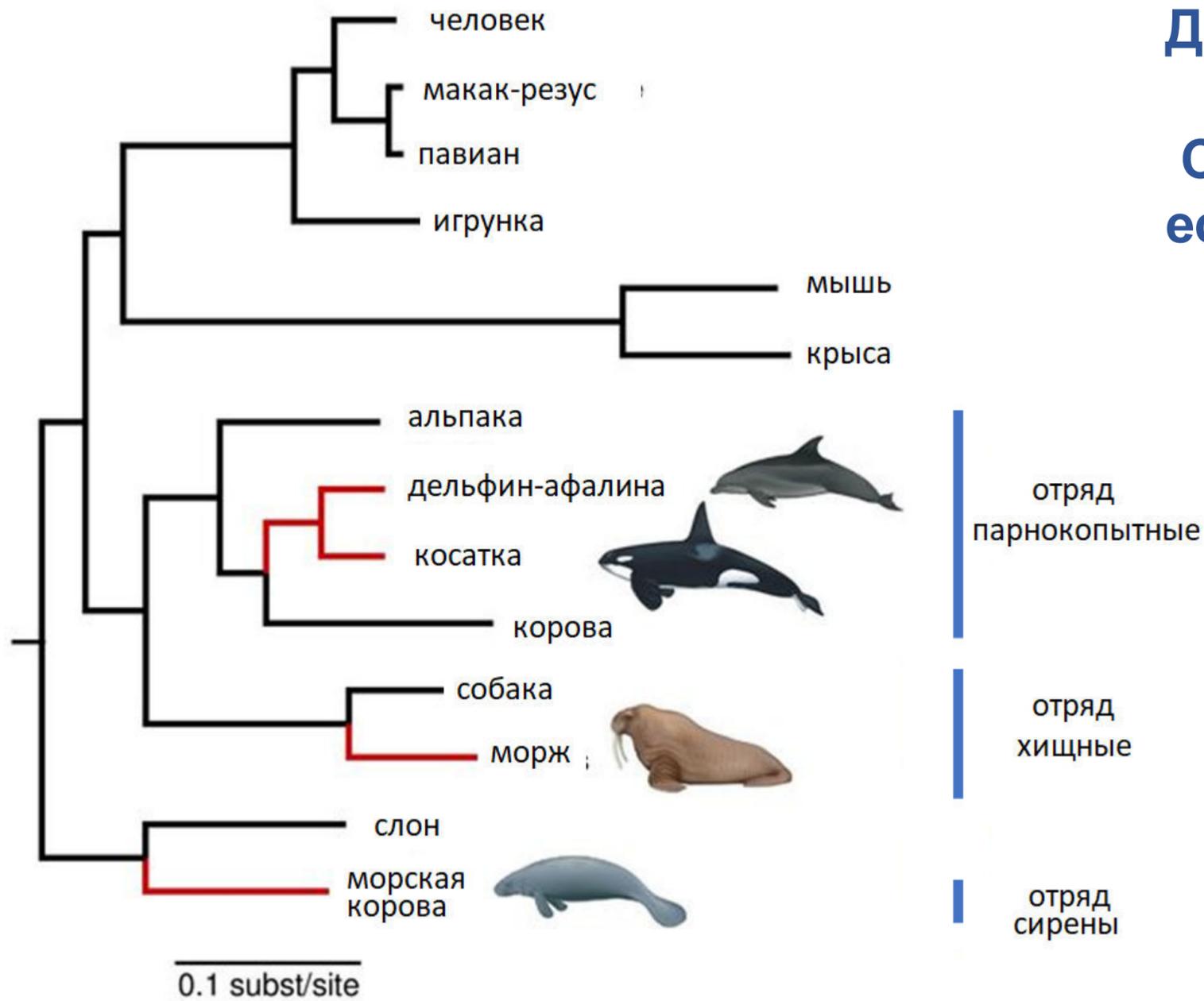


Работа межреберных мышц



Дыхание млекопитающих.

Среди млекопитающих
есть настоящие дайверы



Южный морской слон
(семейство Настоящие тюлени, отряд Хищные).
Южный морской слон – бывший чемпион по дайвингу
среди млекопитающих. Зафиксированы погружения
этих животных на глубину 2388 метра и
продолжительностью 120 минут [ref]



Кювьеров клюворыл
(семейство Клюворыловых, парвоотряд Зубатые киты, инфраотряд Китообразные, отряд Парнокопытные).
Кювьеров клюворыл – чемпион по дайвингу среди млекопитающих. Зафиксированы
погружения этих животных на глубину 2992 метра и продолжительностью 137,5
минуты [ref]

Млекопитающие-дайверы имеют целый ряд приспособлений, позволяющим им нырять на большую глубину и оставаться под водой на долгое время.

Эти приспособления работают на разных уровнях, на биохимическом, физиологическом, поведенческом.

Рассмотрите данные разных исследований в таблице ниже.

Какие выводы вы можете сделать из этой таблицы?

Советы:

- 1) будьте точны в формулировках;
- 2) небольшими различиями (например, порядка 20%) можно пренебречь

Коллекция экспериментальных данных из обзора К.В. Дэвиса, 2014 [\[ref\]](#)

Условные обозначения:

DVL – объем легких при погружении в мл на 1 кг общей массы тела, для наземного быка приведен обычный объем легких в тех же единицах,

BV – объем крови в мл на 1 кг общей массы тела,

Hb – масса гемоглобина в одном мл крови, умноженная на 100,

Масса мышц приведена в % от общей массы тела,

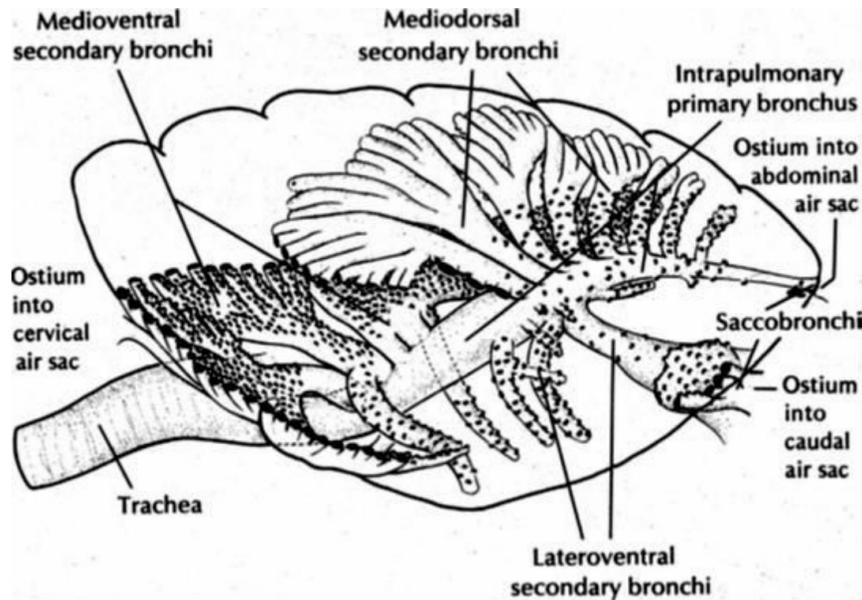
Mb – масса миоглобина на 1 г мышц, умноженная на 100

Таксон	Вид	DVL (мл · кг ⁻¹)	BV (мл · кг ⁻¹)	Hb (г · 100 · мл ⁻¹)	Масса мышц (%)	Mb (г · 100 · г ⁻¹)
о. Парнокопытные	(домашний?) бык	66	71	12	33	0.4
о. Сирены	Американский ламантин	37	80	13	40	0.5
о. Хищные клада Ластоногие сем. Ушастые тюлени	Калифорнийский морской лев	35	96	18	37	2.7
	Северный морской котик	44	109	17	30	3.5
о. Хищные клада Ластоногие сем. Моржовые	Морж	35	106	16	30	3.0
о. Хищные клада Ластоногие сем. Настоящие тюлени	Обыкновенный тюлень	30	132	21	30	5.5
	Тюлень Уэдделла	27	210	26	35	5.4
	Северный морской слон	27	250	25	28	6.5
о. Парнокопытные инфраотряд Китообразные сем. Дельфиновые	Бутылконосый дельфин	81	71	14	30	3.3
о. Парнокопытные инфраотряд Китообразные сем. Кашалотовые	Кашалот	54	200	22	34	5.4
о. Хищные сем. Куньи	Калан (морская выдра)	345	91	17	30	2.6

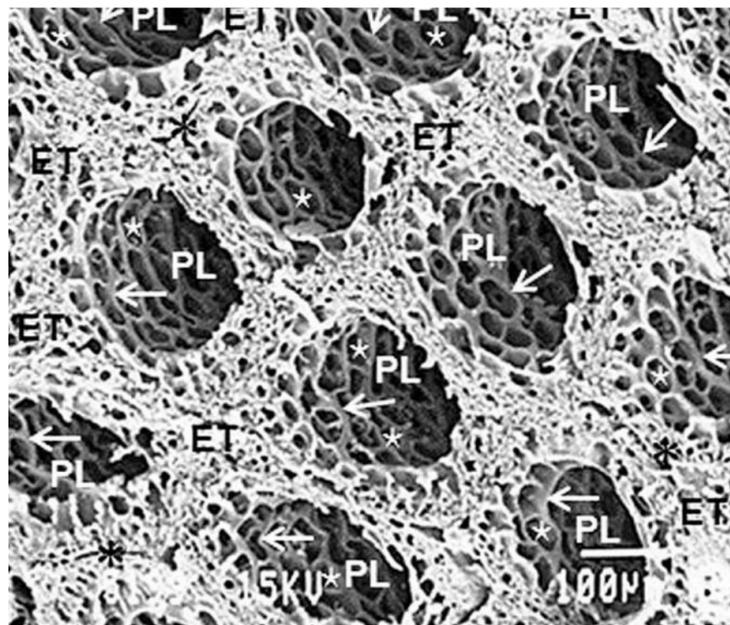
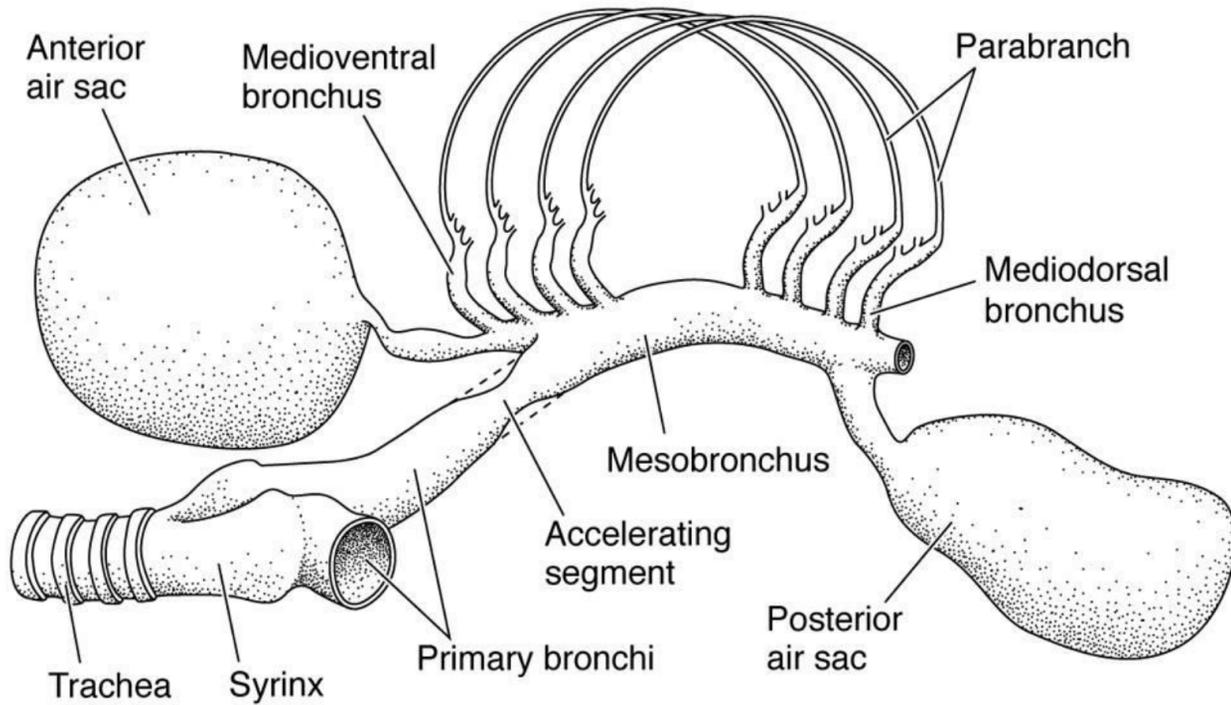
Дыхание птиц. Особенности строения дыхательной системы.

1. Структурно легкие представляют собой сквозную систему трубочек

- 1) Трахея делится на 2 главных (первичных) бронха. Первичные бронхи пронизывают легкие и открываются в брюшные воздушные мешки. Часть первичных бронхов внутри легких называют мезобронхами.
- 2) От мезобронхов отходят вторичные бронхи, их условно можно разделить на группу задних, передних и боковых вторичных бронхов. Задние (6-10 шт.) и передние (4-5 шт) вторичные бронхи ветвятся с образованием веерообразных структур. Расположение боковых нерегулярно и видоспецифично.
- 3) Задние вторичные бронхи соединены с передними множеством парабронхов (~75% третичных бронхов).



Вторичные бронхи расположены подобно веерам [ref]

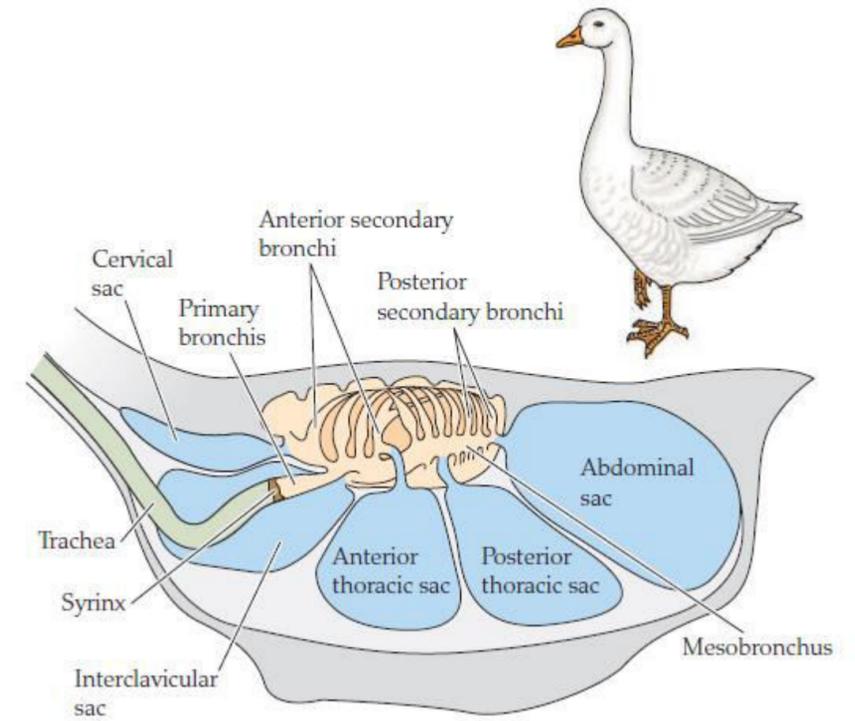


Парабронхи – тонкие трубочки от 0,5 до 1 мм в диаметре. Расположение парабронхов на поперечном срезе напоминает пчелиные соты. Стенки их пронизаны отверстиями, ведущими в воздушные капилляры. Каждый парабронх покрыт снаружи слоем «газообменной» ткани, на 90% состоящей из плотного переплетения воздушных и кровеносных капилляров. Соседние парабронхи и воздушные капилляры часто образуют анастомозы. Воздушные капилляры очень узки, 3-10 мкм в диаметре, мельче альвеол в лёгких млекопитающих (!0-35 мкм в диаметре). Это эффективно увеличивает поверхность контакта ткани лёгкого с воздухом, но и поверхностное натяжение влажной плёнки, которое препятствует растяжению лёгких.

Микрофотография [ref]

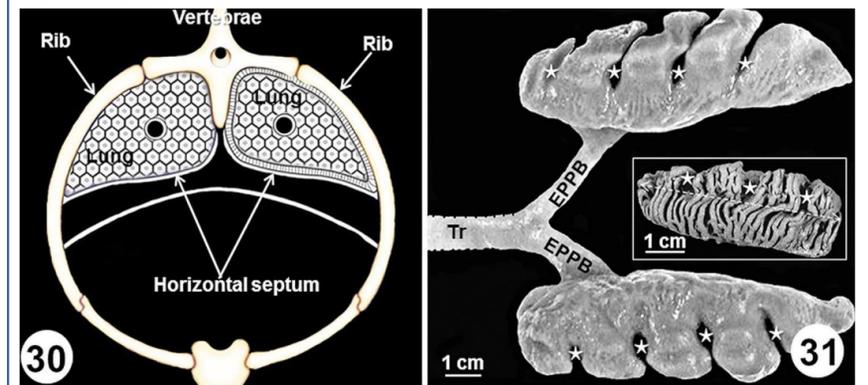
2. Легкие птиц соединены с воздушными мешками

- 1) У птиц обычно 9 воздушных мешков, 4 парных и один непарный (подключичный).
- 2) Воздушные мешки соединены с легкими: главный бронх входит в брюшной мешок, а остальные мешки отходят от вторичных бронхов.
- 3) Воздушные мешки практически не участвуют в газообмене. Их функция – **вентиляция легких**.
Расширение грудной клетки и брюшной полости при вдохе приводит к понижению давления в мешках и их заполнению воздухом. При выдохе скелетные мышцы сдавливают мешки. Таким образом, воздушные мешки, подобно кузнечным мехам, служат для втягивания и выталкивания воздуха.

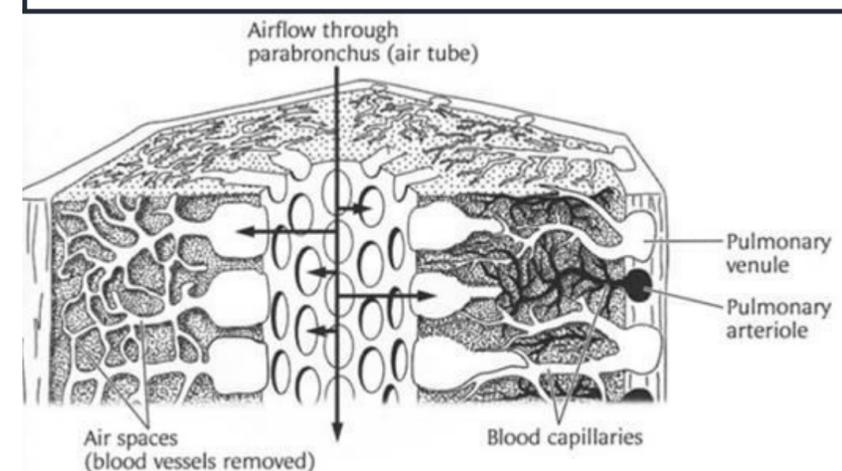


3. Легкие птиц практически не растяжимы

Легкие прижаты к позвоночнику и ребрам. Ребра просто вдавлены в легкие. Это и большое поверхностное натяжение влажной плёнки внутри воздушных капилляров препятствуют растяжению лёгких. Поэтому легкие не способны набирать воздух, а просто продуваются насквозь.

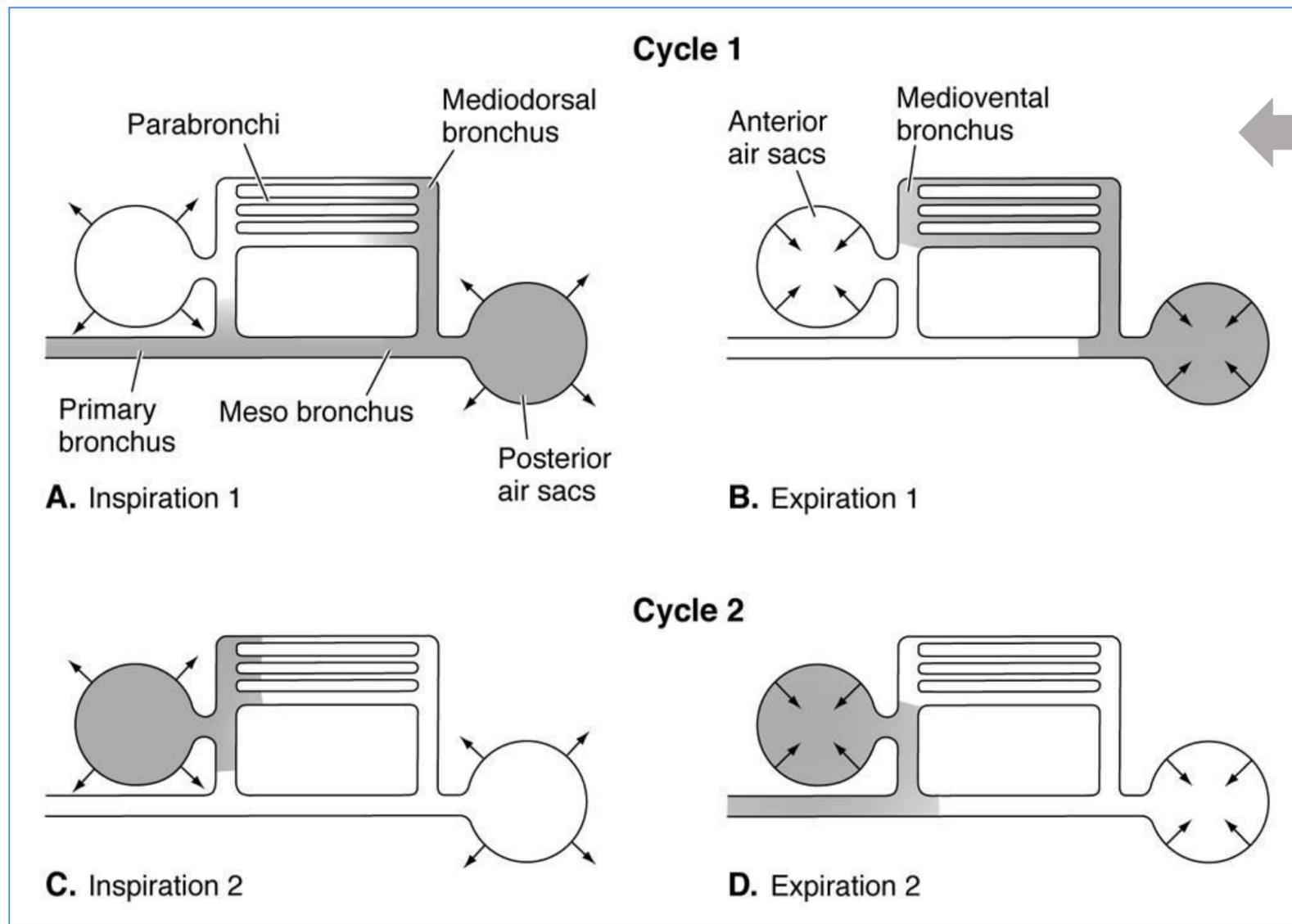


[ref]



Дыхание птиц – двойное дыхание

Дыхание птиц называют двойным, потому что за время дыхательного цикла воздух, богатый кислородом, проходит через легкие дважды — и при вдохе, и при выдохе

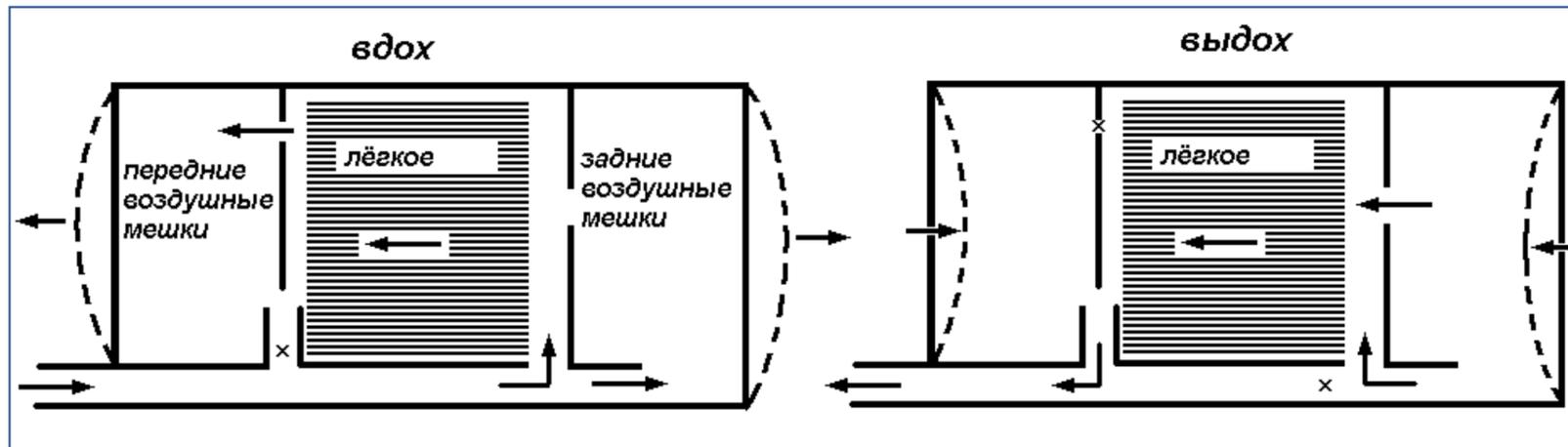


Наиболее популярная модель движения воздуха в дыхательной системе птиц.

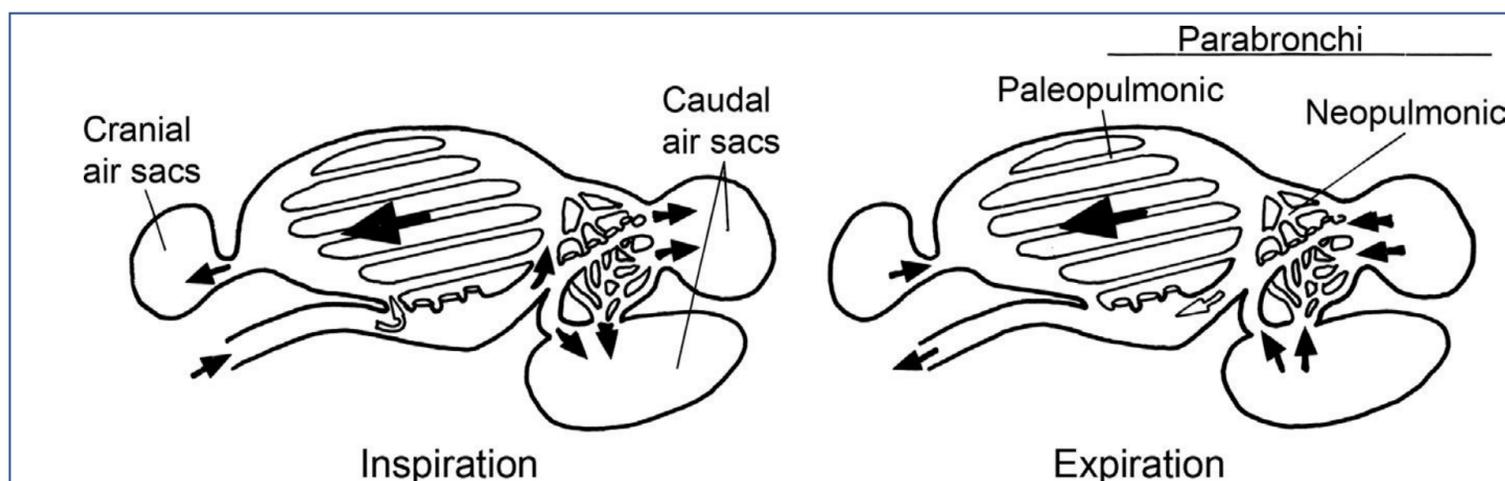
- Отработанный воздух выходит наружу при втором выдохе.
- Воздух в палеобронхах течет всегда в одном направлении
- Поток воздуха непрерывен

Однонаправленный поток воздуха через легкие птиц экспериментально обоснован. Но никаких анатомических структур типа клапанов или створок, направляющих этот поток, не обнаружено.

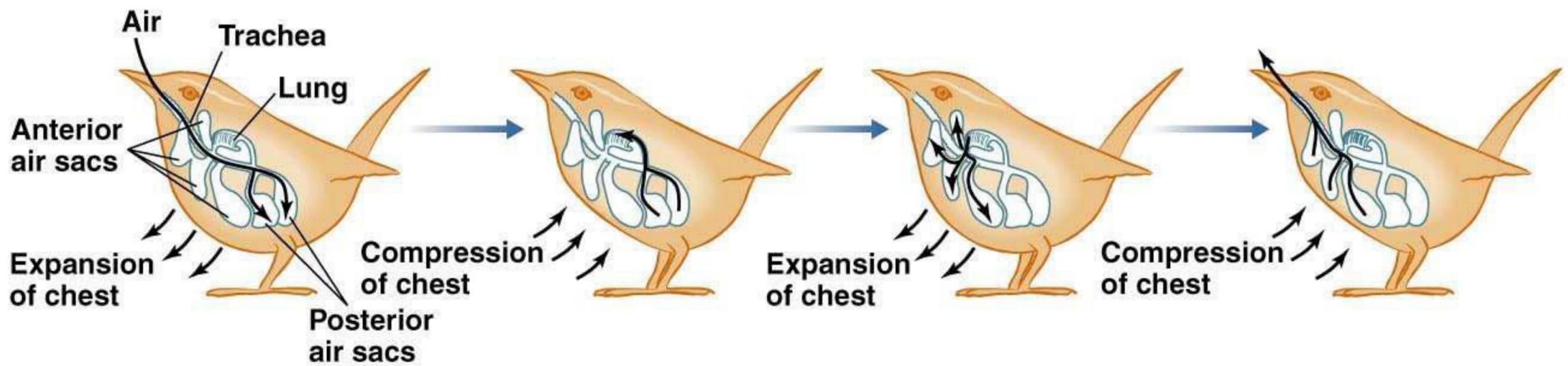
В некоторых учебниках можно встретить упрощенные схемы движения воздуха



Сплошные стрелки показывают направление тока воздуха, пунктирные стрелки — расширение или сужение воздушных мешков; × — место сужения стенок, прекращающее здесь ток воздуха в данной фазе. [ref]



На этой схеме показаны также нерегулярно расположенные неопульмонические парабронхи с двусторонним движением воздуха. Белые стрелки указывают место возможных шунтов.



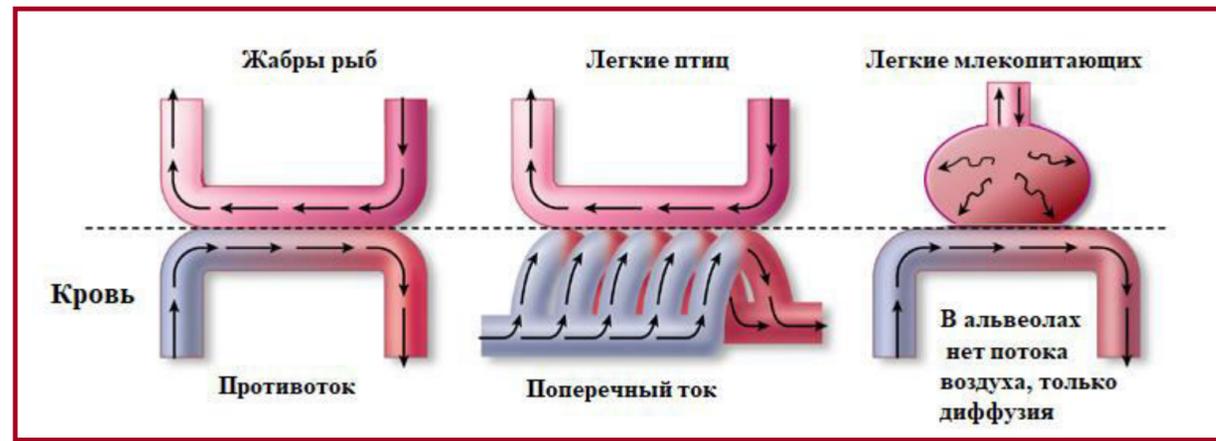
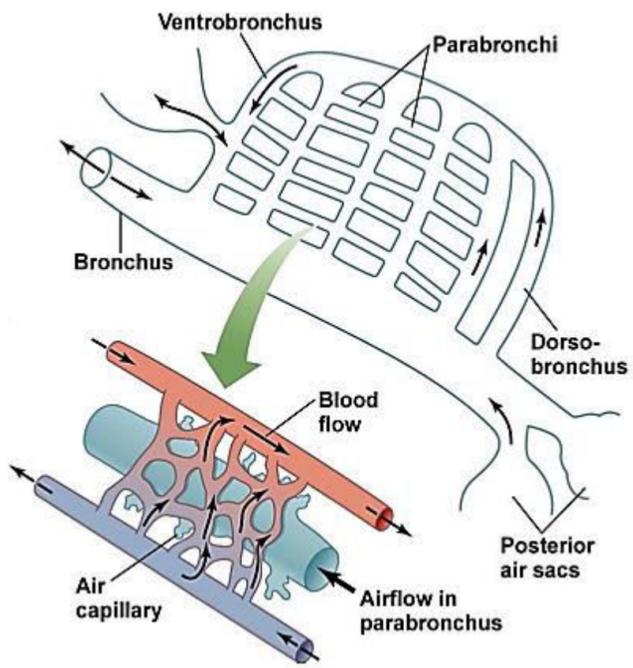
1 Expansion of the chest during the first inhalation causes fresh air to flow through the bronchi to the posterior air sacs.

2 Compression of the chest during the first exhalation pushes the fresh air from the posterior air sacs into the lungs.

3 Expansion of the chest during the second inhalation causes stale air to flow from the lungs into the anterior air sacs.

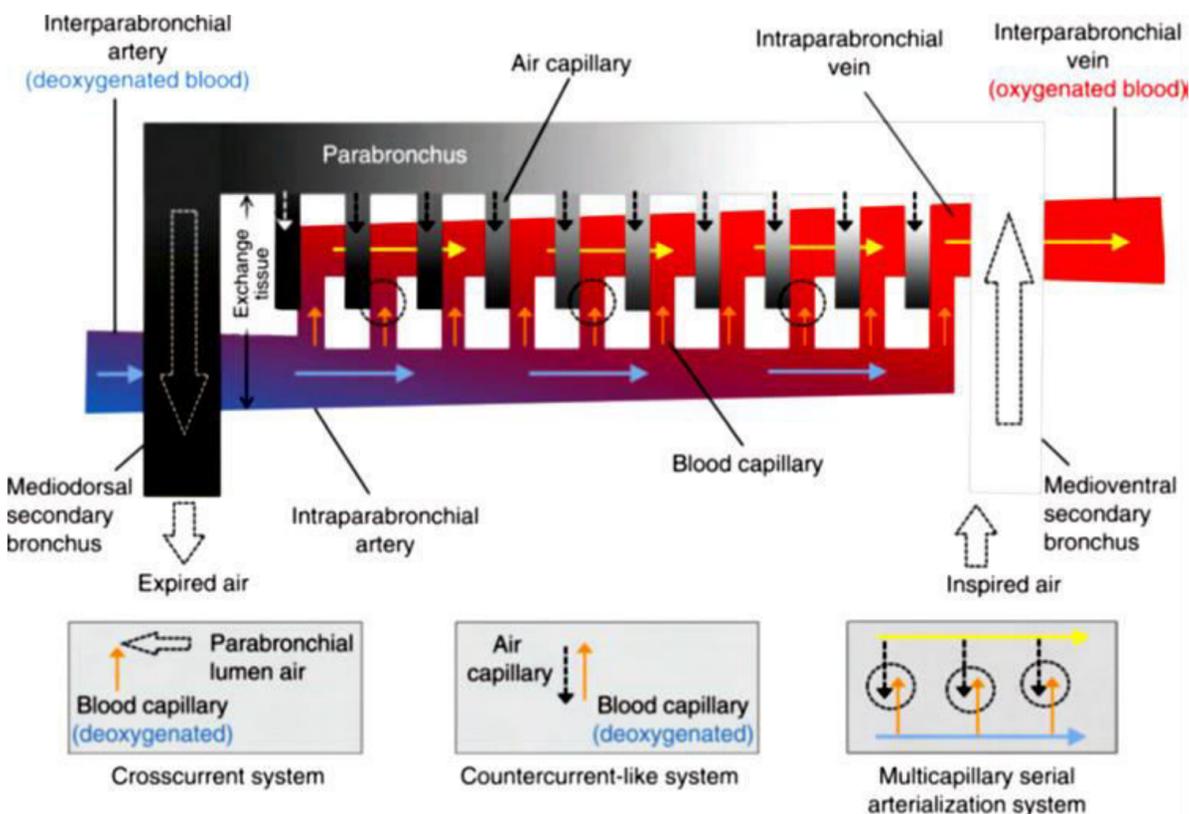
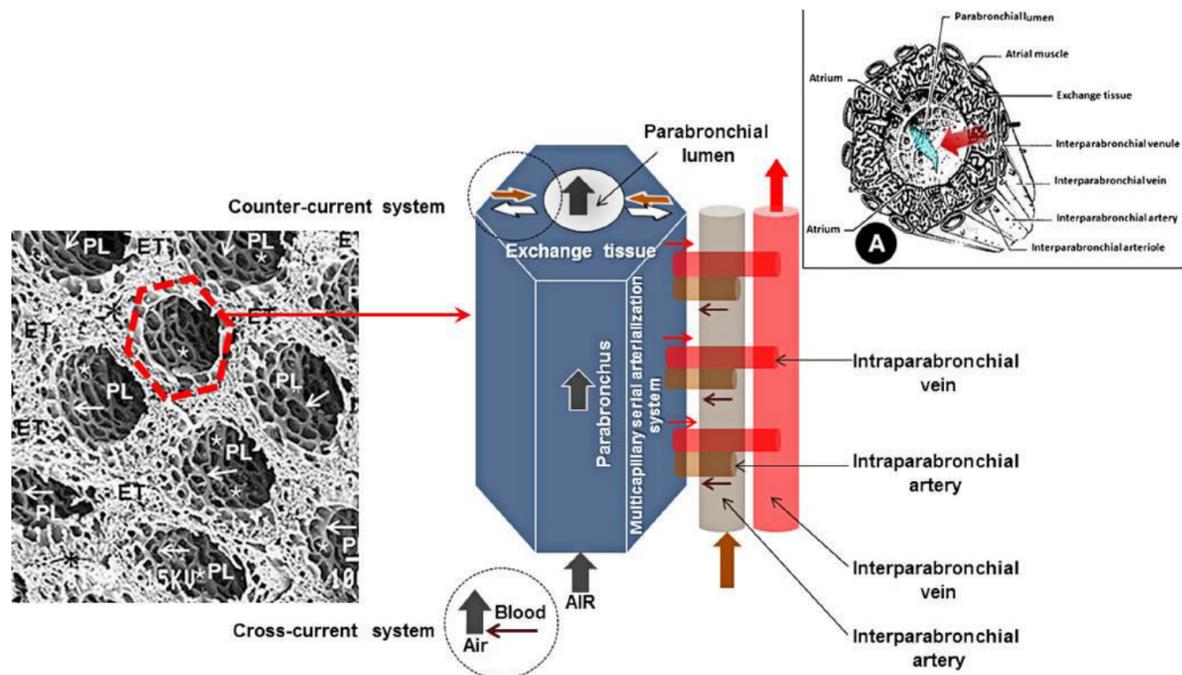
4 Compression of the chest during the second exhalation pushes stale air from the anterior air sacs out via the trachea.

Дыхание птиц. Особенности газообмена



Воздух в большинстве парабронхов движется непрерывно и в одном направлении. Это в принципе позволяет создавать противоточные механизмы газообмена.

Но птицы используют поперечнотоочный механизм. Это менее эффективный способ, чем газообмен на принципе противотока, но существенно более эффективный, чем у млекопитающих.

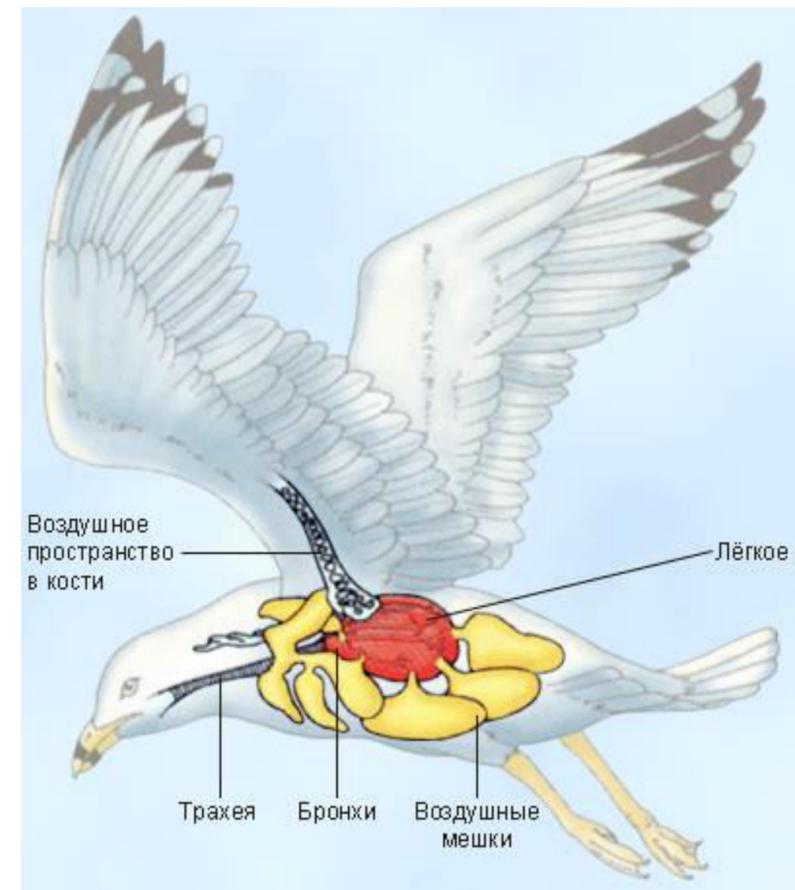


Дополнительно

Организация газообмена у птиц сложна. В системе газообмена участвуют 3 функциональные структуры:

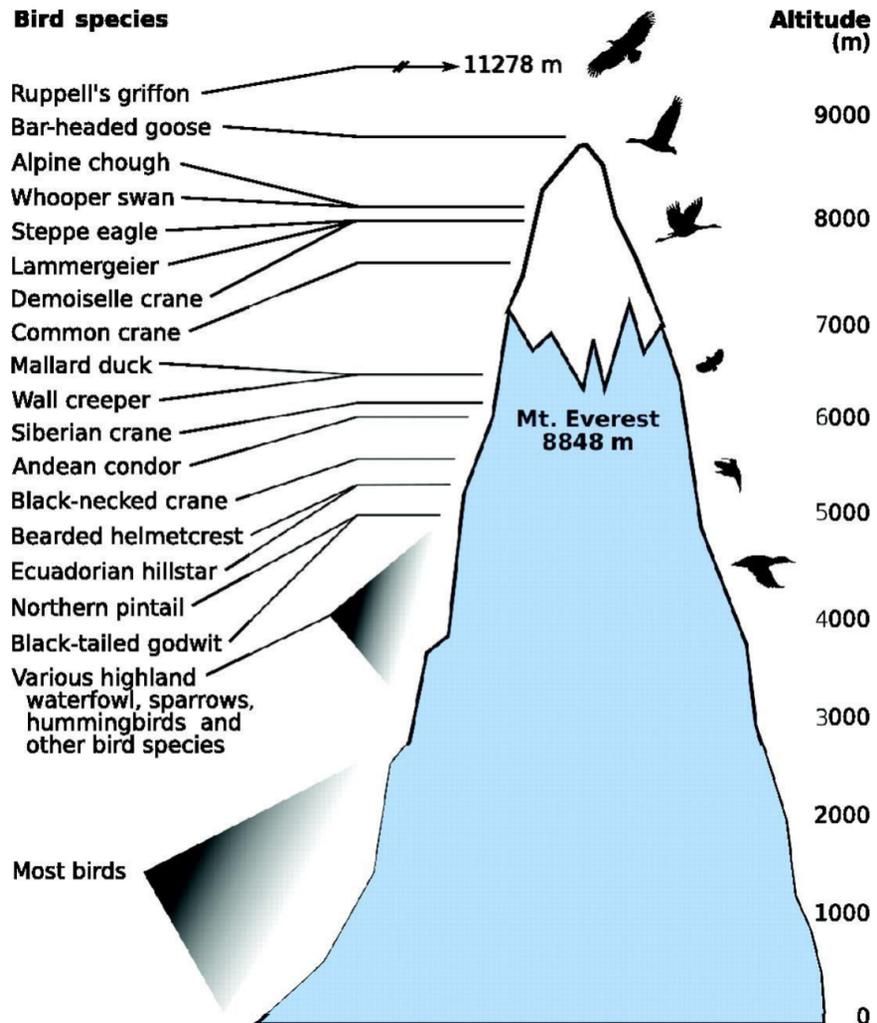
- 1) короткий участок контакта между воздушными и кровеносными капиллярами образует систему, похожую на противоточную; но похоже, что вклад противотока здесь минимален [\[ref\]](#)
- 2) поток воздуха в парабронхах перпендикулярен току крови в капиллярах (поперечнотоочный принцип);
- 3) капилляры, участвующие в газообмене, расположены серийно

Дыхание птиц



Высокая эффективность газообмена у птиц обеспечивается

- 1) большой площадью дыхательной поверхности;
- 2) тонкими стенками воздушных капилляров;
- 3) двойным дыханием (однаправленным непрерывным потоком воздуха через парабронхи при вдохе и выдохе);
- 4) поперечноточным потоком воздуха в парабронхах и током крови в кровеносных капиллярах;
- 5) серийным расположением кровеносных капилляров в зоне газообмена.



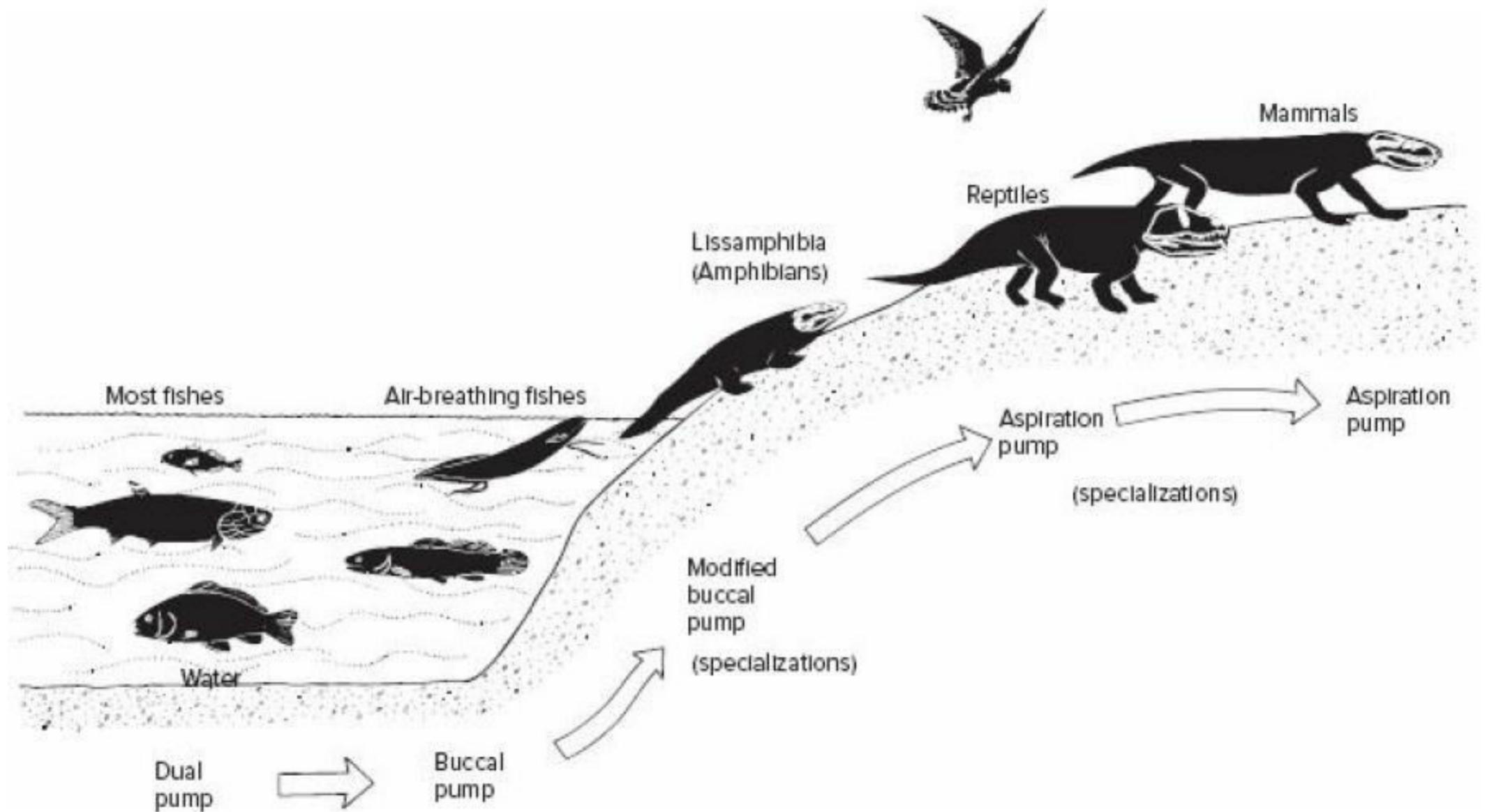


FIGURE 11.43 Evolution of ventilatory mechanisms. Water-breathing fishes irrigate their gills with a dual pump mechanism in which buccal and opercular cavities operate in tandem. Air-breathing fishes use a buccal pump mechanism, a modification of the dual pump in which the buccal cavity is the major mechanical component. In adult amphibians, lung ventilation is based on a modified buccal pump in which the opercular pump is lost entirely. However, the amphibian skull design is compromised because the buccal cavity must function in feeding and in lung ventilation. One solution is found in plethodontid salamanders. Gas exchange is taken over entirely by cutaneous respiration, and lungs are lost; therefore, the buccal cavity serves only feeding. In amniotes, the aspiration pump completely separates feeding from lung ventilation, uncoupling demands on the jaws for service in both activities. The basic dual and buccal pumps are specialized in many fishes. Bird respiration represents a specialization of the aspiration pump.

Дыхательные пигменты животных

1. Зачем нужны дыхательные пигменты ?

« В крови млекопитающих концентрация кислорода в растворенном состоянии составляет около 0,2 мл на 100 мл, а содержание кислорода, обратимо связанного с гемоглобином, может быть в 100 раз больше – около 20 мл на на 100 мл крови. Таким образом, растворенный кислород имеет ничтожное значение по сравнению с кислородом, присоединенном к гемоглобину.» [\[ref\]](#)

2. Зачем у позвоночных гемоглобин заключен в эритроцитах ?

У многих животных дыхательные пигменты растворены в крови (у большинства кольчатых червей) или в гемолимфе (у большинства моллюсков и ракообразных).

У позвоночных же гемоглобин находится в эритроцитах, а плазма крови не содержит растворенного пигмента.

Не совсем понятно, имеет ли это какое-либо приспособительное значение. Но были предложены следующие гипотезы.

1. Возможно, что большое количество небольших белков в плазме увеличивало бы вязкость крови.
2. Скорее всего, значение имеет постоянная среда внутри эритроцитов, отличная от состава плазмы.

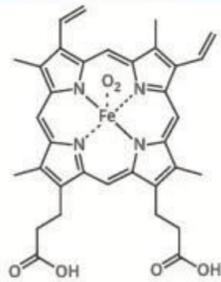
Четыре типа дыхательных пигментов в животных



Red

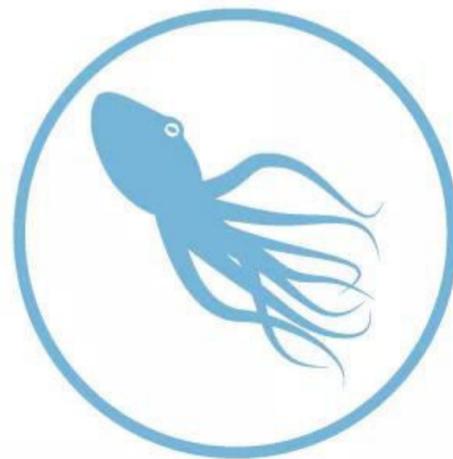
HUMANS AND THE MAJORITY OF OTHER VERTEBRATES

HAEMOGLOBIN



HAEM B
(oxygenated form)

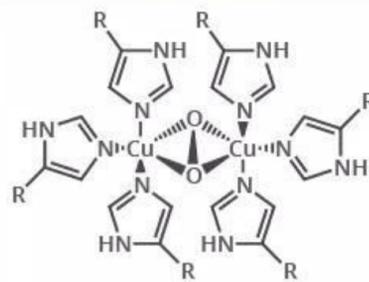
Haemoglobin is a protein found in blood, built up from subunits containing 'haems'. These haems contain iron, and their structure gives blood its red colour when oxygenated. Deoxygenated blood is a deep red colour - not blue!



Blue

SPIDERS, CRUSTACEANS, SOME MOLLUSCS, OCTOPUSES & SQUID

HAEMOCYANIN



HAEMOCYANIN
(oxygenated form; R = histidine residues)

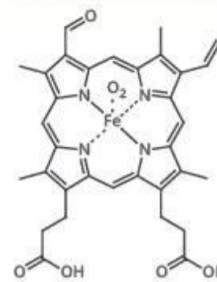
Unlike haemoglobin, which is bound to red blood cells, haemocyanin floats free in the blood. Haemocyanin contains copper instead of iron. When deoxygenated, the blood is colourless, but when oxygenated, it gives a blue colouration.



Green

SOME SEGMENTED WORMS, SOME LEECHES, & SOME MARINE WORMS

CHLOROCRUORIN



CHLOROCRUORIN
(oxygenated form)

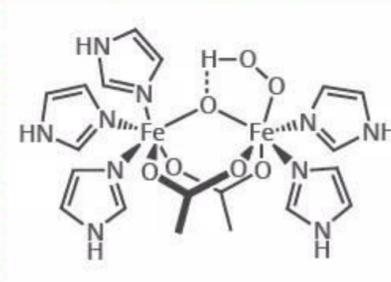
Chemically similar to haemoglobin; the blood of some species contains both haemoglobin & chlorocruorin. Light green when deoxygenated, it is green when oxygenated, although when more concentrated it appears light red.



Violet

MARINE WORMS INCLUDING PEANUT WORMS, PENIS WORMS & BRACHIOPODS

HAEMERYTHRIN

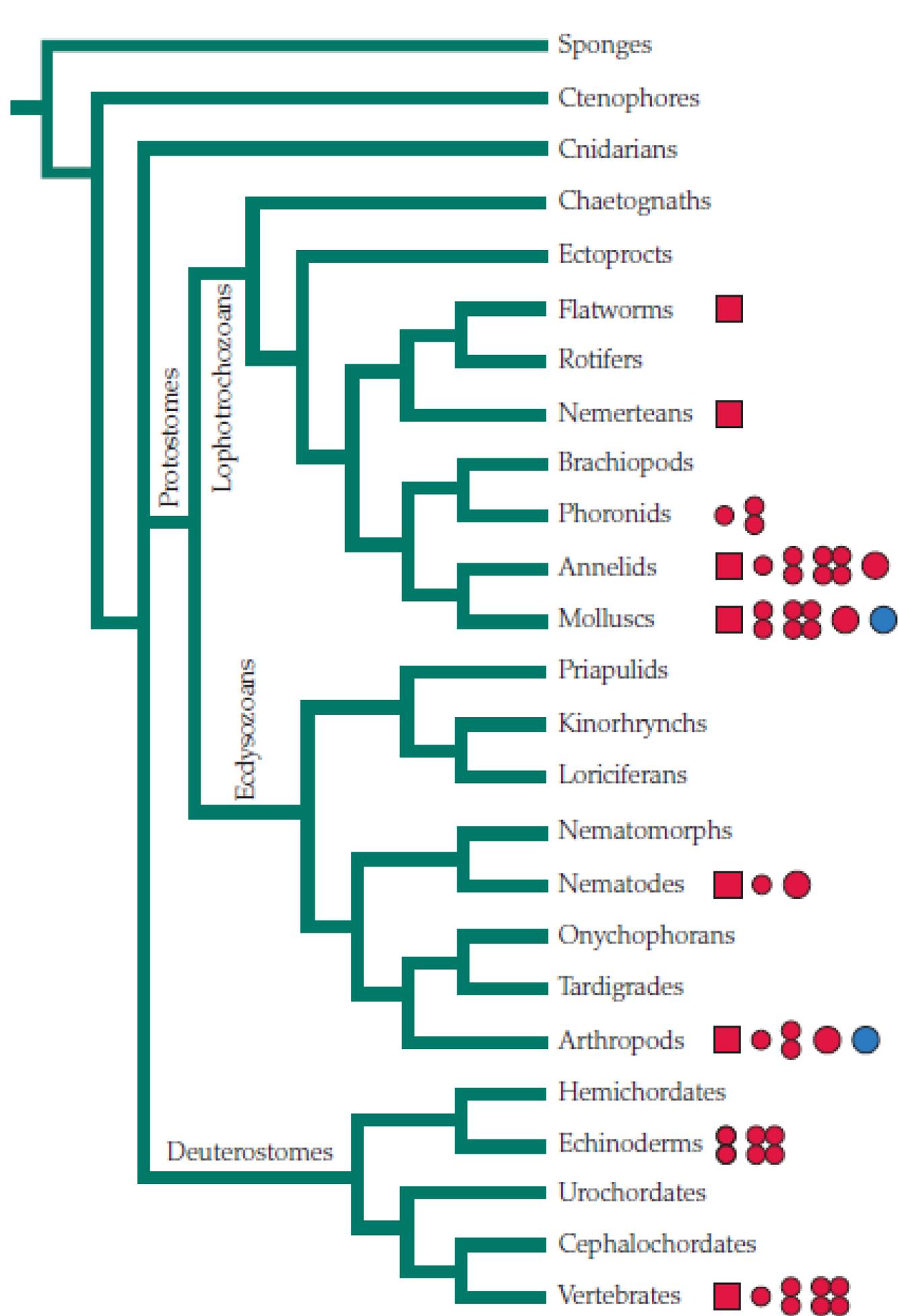


HAEMERYTHRIN
(oxygenated form)

Haemerythrin is only 1/4 as efficient at oxygen transport when compared to haemoglobin. In the deoxygenated state, haemerythrin is colourless, but it imparts a violet-pink colour when oxygenated.

Пигмент	гем	металл	Оксигенированная форма	Деоксигенированная форма	Происходит ли окисление при соединении с O ₂ ?
Гемоглобин	+	Fe ²⁺	яркокрасный	темнокрасный	нет
Гемоцианин	-	Cu ⁺ / Cu ²⁺	голубой	бесцветный	да
Гемэритрин	-	Fe ²⁺ / Fe ³⁺	От фиолетового до розового	бесцветный	да
Хлорокруорин	+	Fe ²⁺	окраска при разбавлении меняется от красной до зелёной	не меняется	нет

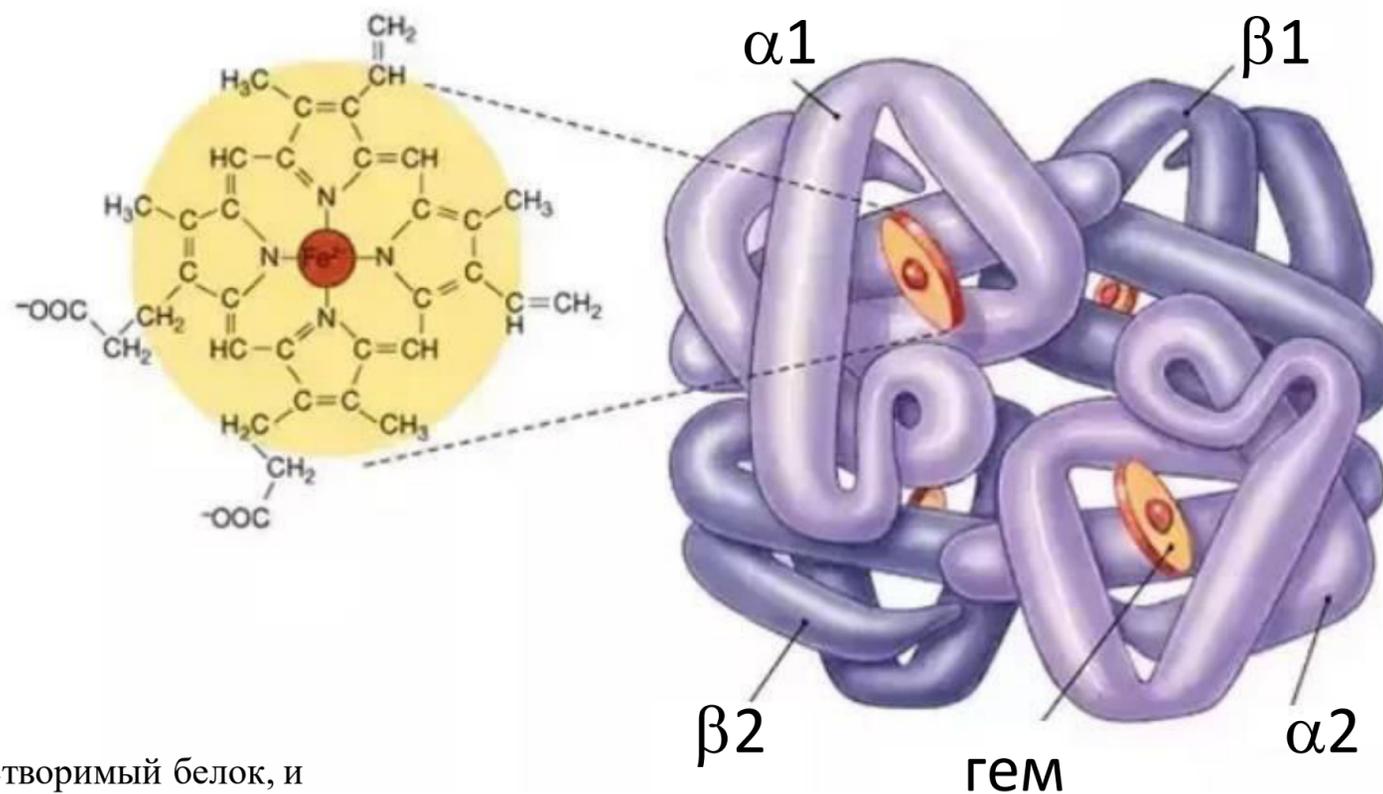
Главные дыхательные пигменты животных – гемоглобин и гемоцианин



KEY

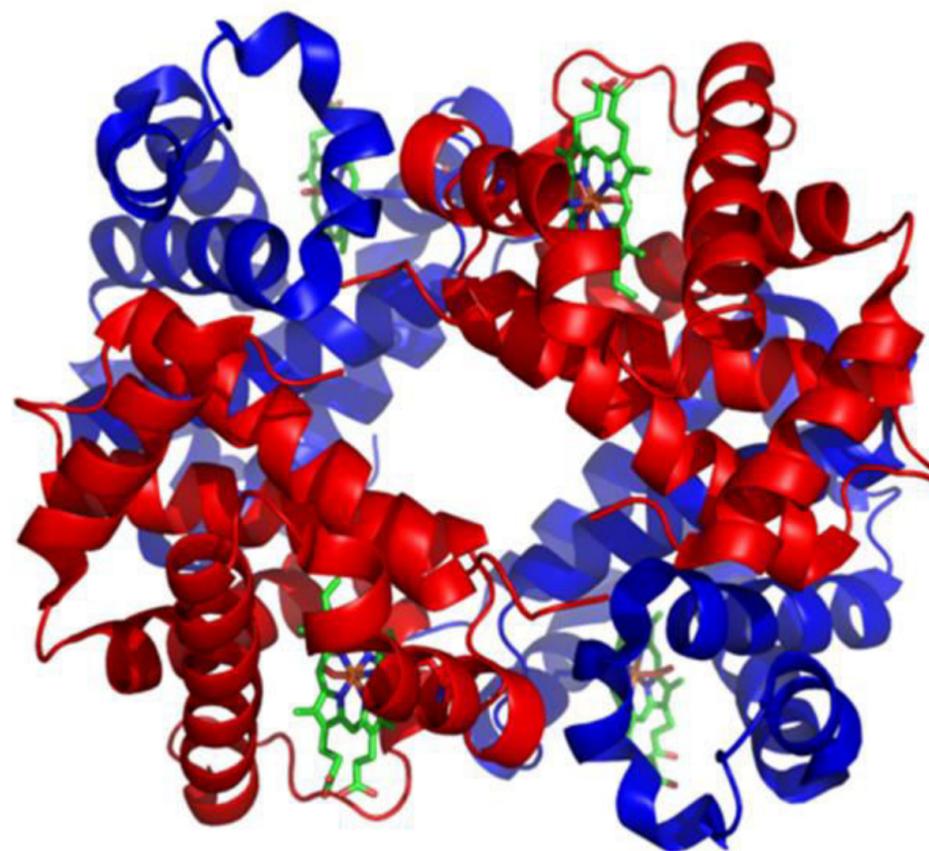
- Hemoglobin in muscle, neurons, neuron-support cells (glia), or other solid tissue
 - Hemoglobin in blood or other circulating fluid:
 - Monomers
 - Dimers
 - Tetramers
 - Polymers – Extracellular
 - Hemocyanin in blood
 - Polymers – Extracellular
- Note: A bracket groups Monomers, Dimers, and Tetramers with the text "Usually intracellular".

Гемоглобин человека



Основные характеристики молекулы гемоглобина

1. Гемоглобин – глобулярный белок, т.е. это водорастворимый белок, и молекулы имеют примерно сферическую форму
2. Гемоглобин имеет четвертичную структуру: молекула состоит из 4-х полипептидных цепей, из двух одинаковых альфа-цепей ($\alpha 1$ и $\alpha 2$) и двух одинаковых, но отличных от альфа-цепей бета-цепей. $\beta 1$ $\beta 2$
3. Гемоглобин – альфа-спиральный белок: единственный регулярный элемент вторичной структуры – это альфа-спирали.
4. Гемоглобин – сложный белок класса гемопротеинов: в состав молекулы входит небелковая часть, гем. Каждая из 4-х цепей гемоглобина связывает 1 молекулу гема.
5. Гемы в гемоглобине называют простетическими группами, т.к. молекулы гемов прочно связаны с белком.
6. В центре гемов гемоглобина скоординированы Fe^{2+} .



Structure of human hemoglobin. The proteins α and β subunits are in red and blue, and the iron-containing heme groups in green. From [PDB: 1GZX](https://www.rcsb.org/structure/1GZX) oxy T state haemoglobin: oxygen bound at all four haems

α-цепь, β-цепь гемоглобина и миоглобин гомологичны друг другу

CLUSTAL O(1.2.4) multiple sequence alignment

```

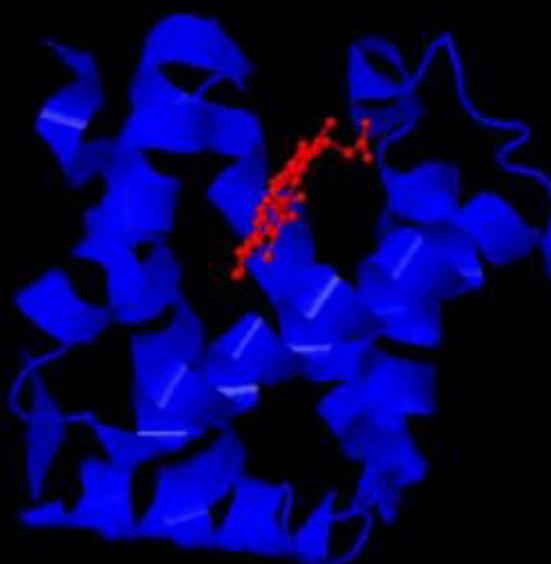
sp|P02144|MYG_HUMAN      -MGLSDGEWQLVVLNVWGKVEADIPGHGQEVLIIRLFKGGHPETLEKFDKFKHLKSEDEMKAS  59
sp|P69905|HBA_HUMAN     -MVLSPADKTNVKAAGKVGAAHAGEYGAELERMFLSFPTTKTYFPHFD-----LSHGS    53
sp|P68871|HBB_HUMAN     MVHLTPEEKSAVTALWGVVNV--DEVGGEALGRLLVVYPWTQRFVFESFGDLSTPDAVMGN    58
      : *:  :  *   ***** .   * * . * * : :  . * *   *   *   ..

sp|P02144|MYG_HUMAN     EDLKKHGATVLTALGGILKKKGHHEAEIKPLAQSHATKHKIPVKYLEFISECIIQVLQSK    119
sp|P69905|HBA_HUMAN     AQVKGHGKQVADALTNAVAHVDDMPNALSALSDLHAHKLRVDPVNFKLLSHCLLVTLAAH    113
sp|P68871|HBB_HUMAN     PKVKAHGKKVVLGAFSDGLAHLDNLKGTFATLSELHCDKLHVDPENFRLLGNVLVCVLAHH  118
      ..* ** . * * : . : : ..   : * : : * . * : :   : : : : : : : * :

sp|P02144|MYG_HUMAN     HPGDFGADAQGAMNKALELFRKDMASNYKELGFQG                               154
sp|P69905|HBA_HUMAN     LPAEFTPAVHASLDKFLASVSTVLTSKYR-----                               142
sp|P68871|HBB_HUMAN     FGKEFTPPVQAAYQKVVAGVANALAHKYH-----                               147
      :*   . . . : * : . . : : : * :
  
```



Миоглобин
(вся молекула)



α-цепь
гемоглобина)



β-цепь
гемоглобина)

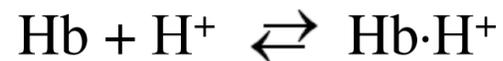
Роль гемоглобина в транспорте газов

3 реакции гемоглобина

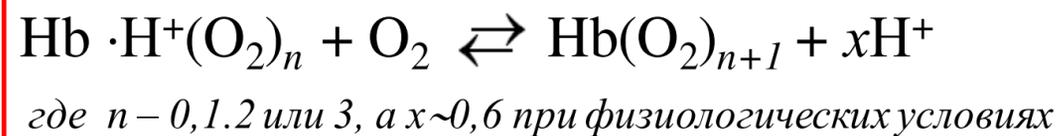
1) Образование координационной связи с молекулой кислорода. Обратимая реакция



2) Присоединение протона. Обратимая реакция.



Реакции 1) и 2) взаимосвязаны, можно написать такое суммарное уравнение



3) Образование ковалентной связи с молекулой углекислого газа

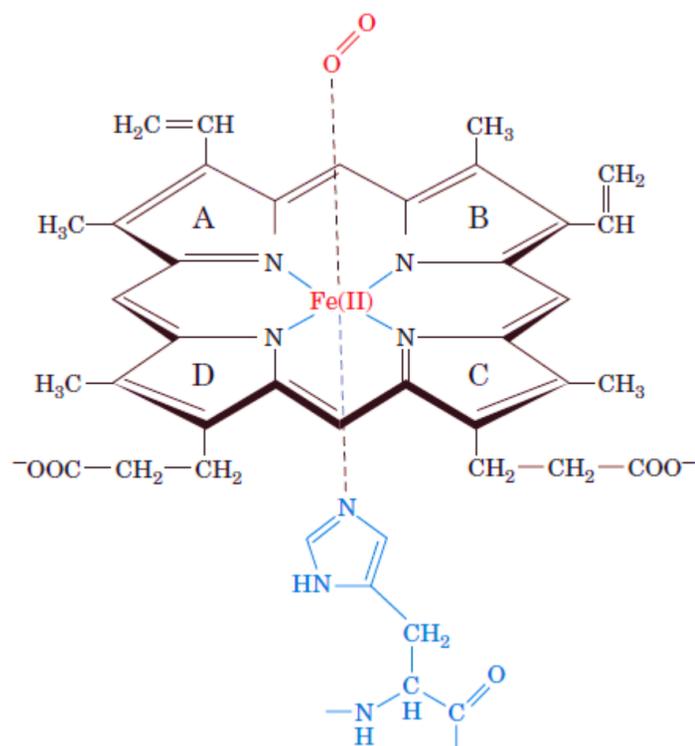
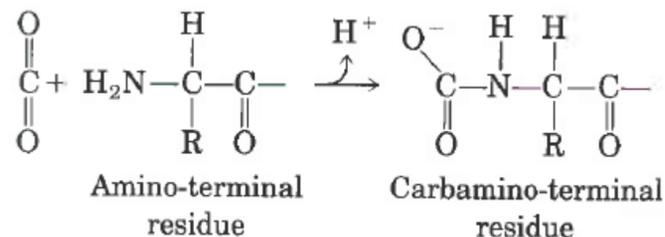
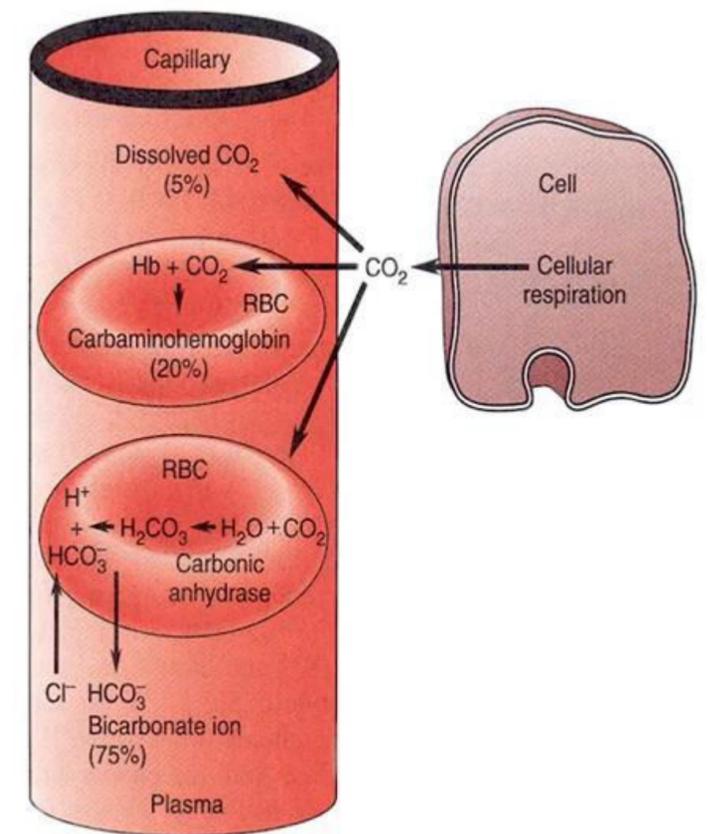


Figure 10-1 The heme group. Fe(II)-heme (ferroprotoporphyrin IX) is shown liganded to His and O₂ as it is in oxygenated myoglobin and oxygenated hemoglobin. Note that the heme is a conjugated system so that, although two of its Fe—N bonds are coordinate covalent bonds (bonds in which the bonding electron pair is formally contributed by only one of the atoms forming the bond), all of the Fe—N bonds are equivalent. The pyrrole ring lettering scheme is shown.

Роль гемоглобина в транспорте газов



Скоординированный транспорт газов кровью

Условные обозначения

■ Трансмембранный транспортный белок группы анионных обменников

▲ Реакция, катализируемая карбангидразой

