

Физиология дыхания: внешнее дыхание

- **Дыхание** – совокупность процессов, обеспечивающих поступление в организм кислорода, использование его для окисления органических веществ с освобождением энергии и выделением углекислого газа в окружающую среду.

ЭТАПЫ ДЫХАНИЯ

Различают несколько **этапов дыхания**:

1. **Вентиляция легких** - поступление воздуха в воздухоносные пути и обмен газов между альвеолами и окружающей средой;
2. **Газообмен в легких** - газообмен между альвеолярным воздухом и кровью;
3. **Транспорт газов кровью** – O_2 от легких к тканям и CO_2 от тканей организма к легким;
4. **Газообмен в тканях** – газообмен между кровью и тканями организма;
5. **Тканевое дыхание** - потребление O_2 тканями и выделение CO_2 .

Совокупность первого и второго этапов дыхания – это **внешнее звено дыхания**, обеспечивающее газообмен между окружающей средой и кровью.

Совокупность третьего, четвертого и пятого этапов дыхания - это **внутреннее звено дыхания**, в конечном итоге обеспечивающее тканевое (внутреннее) дыхание.

- **Конвекция** – перенос молекул газа с потоком газовой смеси и/или жидкости.
- **Диффузия** – движение частиц веществ, приводящее к выравниванию его концентрации в среде (например, движение молекул газа из области большего в область меньшего парциального давления).

Структуры, обеспечивающие внешнее звено дыхания

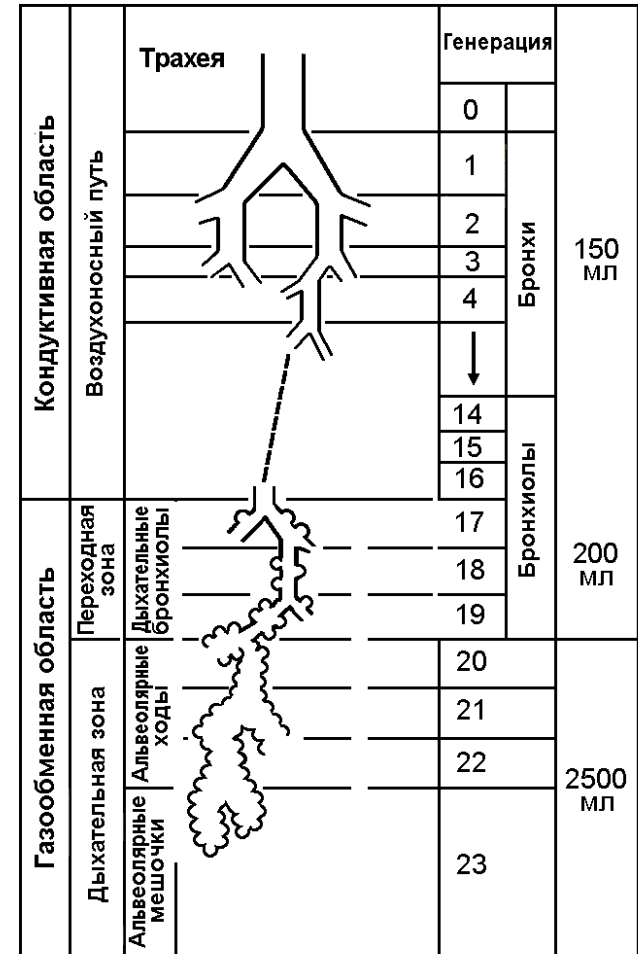
- Воздухоносный путь
- Легкие
- Грудная клетка

Функции воздухоносных путей –

1. доставка воздуха в альвеолы;
2. очищение вдыхаемого воздуха;
3. увлажнение вдыхаемого воздуха;
4. согревание воздуха

Функции легких -

1. Газообменная;
2. Недыхательные функции:
 - терморегуляторная;
 - поддержание pH;
 - защитная;
 - выработка и инактивация биологически активных веществ;
 - резервуар воздуха для голосообразования;
 - выделительная



Функции грудной клетки:

1. предохранение от высыхания и механического повреждения;
2. обеспечение изменения объема легких

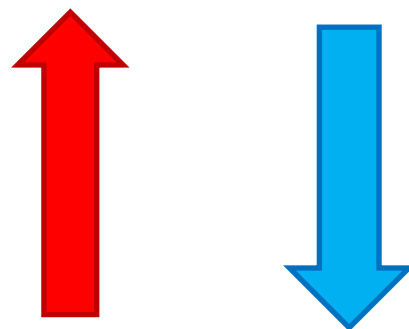
Механизм вдоха и выдоха

Дыхательный цикл включает две фазы:

- вдох (инспирацию)
- выдох (экспирацию).

Механизм вдоха

1. увеличение объема грудной клетки,
2. увеличение объема легких, ΔP
3. поступление воздуха в альвеолы



Механизм выдоха

1. уменьшение объема грудной клетки,
2. уменьшение объема легких, ΔP
3. выталкивание воздуха через воздухоносные пути

Внутриплевральное давление

- **Давление в герметично замкнутой плевральной щели** ниже атмосферного на 3-4 мм рт.ст. При спокойном вдохе разница в давлении возрастает до 9 мм рт.ст., при максимальном вдохе – до 20 мм рт.ст., при максимальном выдохе внутриплевральное давление становится почти равным атмосферному давлению.
- **Эластическую тягу легких (ЭТЛ) формируют:**
 - *поверхностное натяжение жидкости*, покрывающей внутреннюю поверхность альвеол;
 - эластиновые и коллагеновые волокна;
 - гладкие мышцы сосудов легких.
- **Пневмоторакс** - *нарушении герметичности плевральной щели.*

Сурфактант

- **лецитин** (фосфатидилхолин),
- триглицериды,
- холестерин,
- протеины (SP-A, SP-B, SP-C, SP-D),
- углеводы.

1. Сурфактант образуется в эпителиальных клетках типа II альвеол, слой около 50 нм.
2. *Период полураспада составляет 12-16 часов.*
3. **Активное поверхностное натяжение обусловлено межмолекулярными силами липофильных частей сурфактанта.**
4. **Сурфактанты начинают синтезироваться в конце внутриутробного периода. Их присутствие облегчает выполнение первого вдоха.**

Роль сурфактанта:

- *уменьшает поверхностное натяжение жидкости ;*
- *обладает бактериостатической активностью;*
- *облегчает диффузию кислорода из альвеол в кровь*

Легочная вентиляция

- ***Легочная вентиляция***, т.е. газообмен между атмосферным воздухом и легкими, зависит от *глубины дыхания (дыхательного объема) и частоты дыхательных движений*.
- **Статические и динамические показатели вентиляции легких**

Статические показатели вентиляции легких

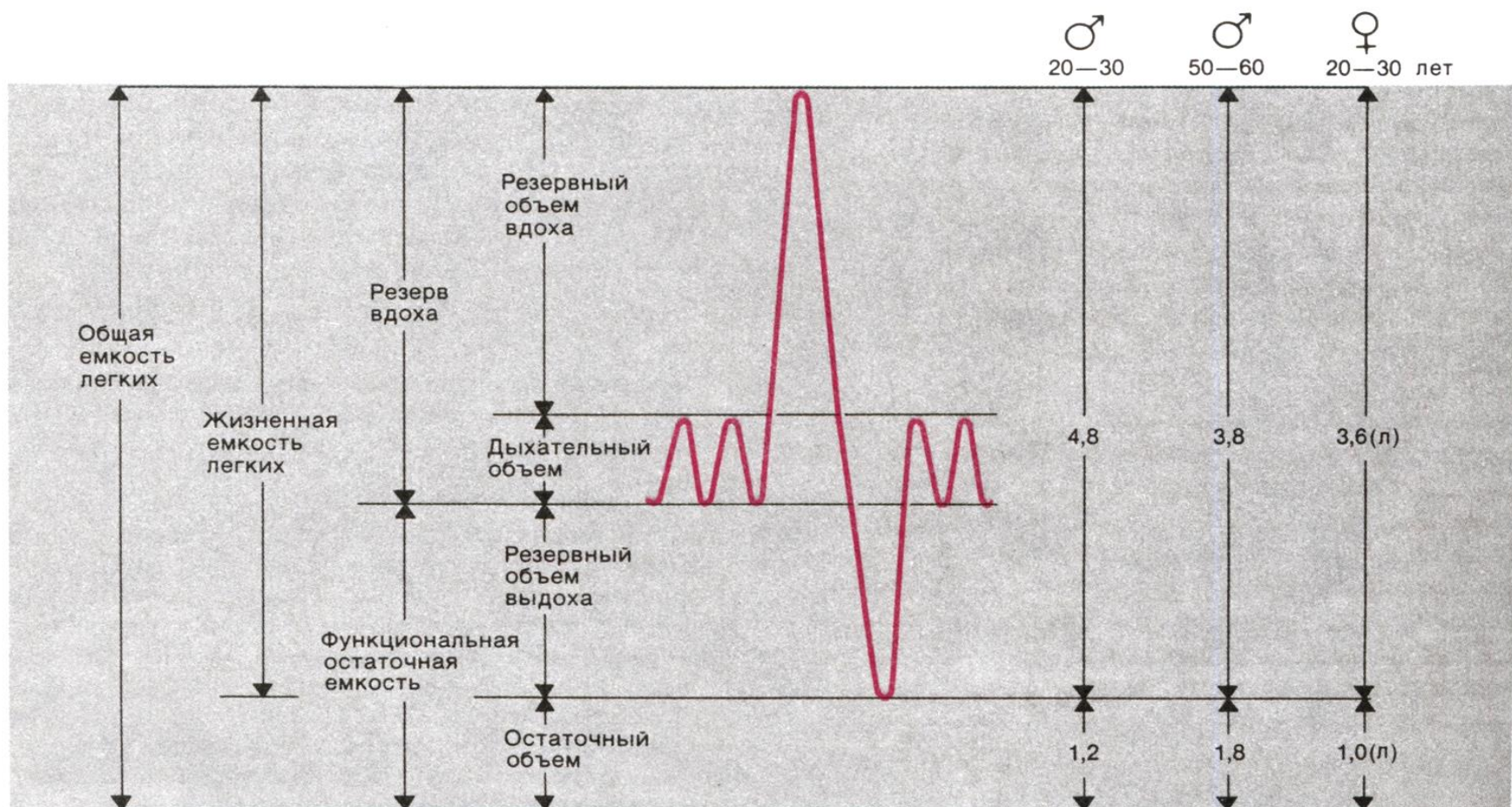
ОБЪЕМЫ:

- **Дыхательный объем (ДО)** – количество воздуха, которое человек вдыхает и выдыхает при спокойном дыхании ($N=0,5$ л).
- **Резервный объем вдоха (Ровд)** – количество воздуха, которое человек может дополнительно вдохнуть после нормального вдоха ($N=1,5 - 1,8$ л).
- **Резервный объем выдоха (Ровыд)** – количество воздуха, которое человек может дополнительно выдохнуть после спокойного выдоха ($N=1,0 - 1,4$ л).
- **Остаточный объем (ОО)** – количество воздуха, остающееся в легких после максимального выдоха ($N=1,0-1,5$ л).

ЕМКОСТИ:

- **Общая емкость легких (ДО+Ровд+Ровыд+ОО)** – количество воздуха, содержащегося в легких на высоте максимального вдоха.
- **Жизненная емкость легких - ЖЕЛ (ДО+Ровд+Ровыд)** – наибольшее количество воздуха, которое можно выдохнуть после максимального вдоха ($3,0-5,0$ л).
- **Емкость вдоха (ДО+Ровд)** – максимальное количество воздуха, которое можно вдохнуть после спокойного выдоха.
- **Функциональная остаточная емкость – ФОЕ (Ровыд+ОО)** – количество воздуха, остающееся в легких после спокойного выдоха.

Спирография



Анатомическое и функциональное мертвое пространство

- **Анатомическое мертвое пространство** – объем воздухоносных путей, в которых не происходит газообмена (кондуктивная область).
 - Это пространство включает носовую и ротовую полости, глотку, гортань, трахею, бронхи, бронхиолы.
 - **Объем мертвого пространства (МП)** зависит от роста и положения тела. Приблизительно считается, что у сидящего человека объем мертвого пространства в среднем составляет **2 мл на 1 кг массы тела**, т.е. 150 мл при массе тела 75 кг.
- При глубоком дыхании он увеличивается вследствие расширения бронхов с бронхиолами.
- **Функциональное мертвое пространство** – все участки дыхательной системы, в которых не происходит газообмена. К ним относят все воздухоносные пути и те альвеолы, которые не перфузируются кровью. В таких альвеолах газообмен невозможен, хотя их вентиляция происходит.

Динамические показатели вентиляции легких

1. *Минутный объем дыхания,*
 2. *минутный объем альвеолярной вентиляции,*
 3. *коэффициент легочной вентиляции.*
- **Минутный объем дыхания (МОД)** - это объем воздуха, вдыхаемого или выдыхаемого за 1 мин:
 $МОД = ДО \text{ (глубина дыхания)} \times ЧД \text{ (л/мин)}$
 - **Минутный объем альвеолярной вентиляции (МОАВ)** – это объем воздуха, достигающего альвеол за 1 мин: $МОАВ = ЧД \cdot (ДО - МП)$
 - **Коэффициент легочной вентиляции (КЛВ)** – часть воздуха, которая обменивается в легких при каждом вдохе: $КЛВ = (ДО - МП) / ФОЕ$

ГАЗООБМЕН В ЛЕГКИХ И ТКАНЯХ

Процесс газообмена между:

- вдыхаемым воздухом и альвеолярной газовой смесью,
- между альвеолярной газовой смесью и кровью,
- между кровью и тканью,

определяется **составом газов в указанных средах.**

Содержание дыхательных газов при спокойном дыхании (при атмосферном давлении 760 мм рт. ст.)

	O ₂		CO ₂		N ₂ и др. инертные газы		H ₂ O	
	об.%	мм.рт. ст.	об.%	мм.рт. ст.	об.%	мм.рт.с т.	об.%	мм.рт. ст.
Вдыхаемый воздух	20,87	160	0,03	0,2	78,60	596	0,5	3,8
Альвеолярная газовая смесь	13,5	104	5,3	40	74,9	569	6,3	47
Выдыхаемая смесь	15,5	120	3,7	27	74,6	566	6,2	47
Артериальная кровь		96-100		40			-	-
Венозная кровь		40		46			-	-
Ткань		10-15		60			-	-
Около митохондрий		0,1-1		70			-	-

- **Газообмен между вдыхаемым воздухом и альвеолами**

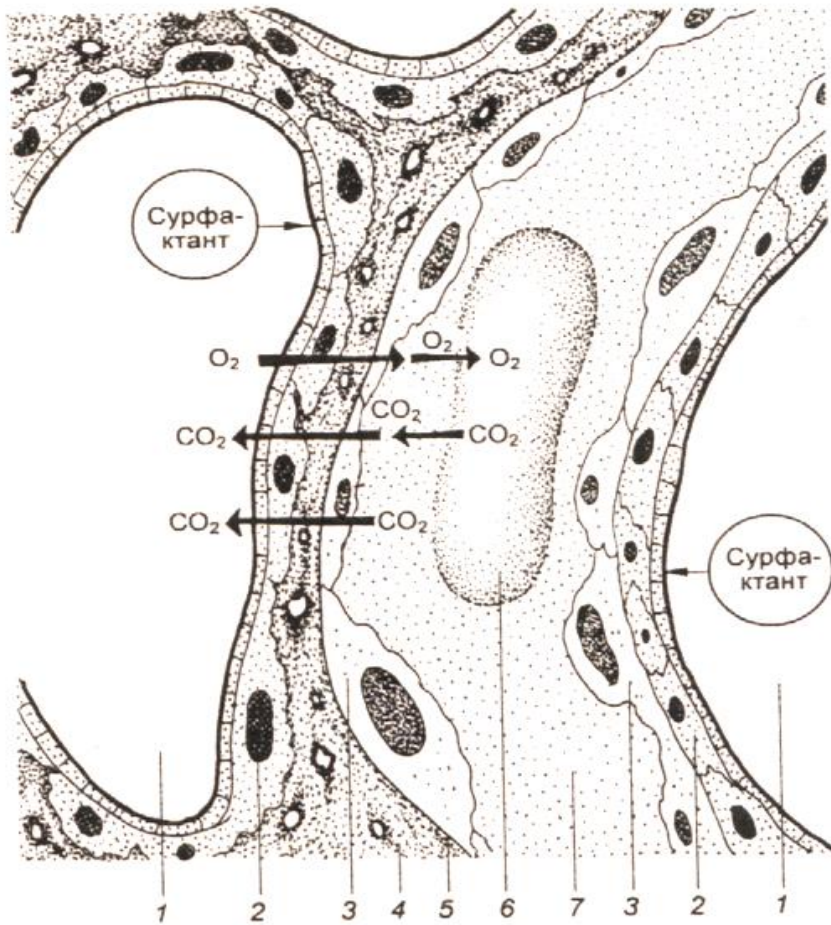
- Воздух поступает в бронхи до 17-й генерации *конвекционным* путем.
- Начиная с 17-й генерации бронхиол к струйному поступлению воздуха присоединяется *диффузионный* способ обмена O_2 и CO_2 .

- *Происходящий в воздухоносных путях перенос газов направлен на поддержание постоянства (гомеостаза) парциального давления O_2 и CO_2 в легочных альвеолах.*
- Постоянство (гомеостаз) состава альвеолярного газа обеспечивается **альвеолярной вентиляцией**

- При диффузии движущей силой газообмена является **разность парциальных давлений**, в данном случае между воздухоносными путями и альвеолами.
- Кислород диффундирует в альвеолы, а в противоположном направлении поступает углекислота.
- Согласно закону Дальтона, ***парциальное давление*** каждого газа в смеси **пропорционально его доле от общего объема**.
- Парциальное напряжение газа в жидкости численно равно парциальному давлению этого же газа над жидкостью в условиях равновесия.

- **Газообмен между легкими и кровью**

- Газообмен между альвеолярным воздухом и венозной кровью осуществляется путем **диффузии**.



Аэрогематический барьер:
1 – альвеола,
2 – эпителий альвеолы,
3 – эндотелий капилляра,
4 – интерстициальное пространство,
5 – базальная мембрана,
6 – эритроцит,
7 – капилляр.

- Газообмен между альвеолами и венозной кровью зависит от:
 - градиента давления газов в альвеолах и крови (60 мм рт. ст. для O_2 , 6 мм рт. ст. для CO_2);
 - коэффициента диффузии (коэффициент диффузии для CO_2 в легких в 23 раза больше, чем для O_2);
 - площади поверхности, через которую осуществляется диффузия (50-90 м²);
 - толщины мембраны (0,4 – 1,5 мкм);
 - функционального состояния мембраны.

- Парциальные давления O_2 и CO_2 в альвеолах зависят от *соотношения альвеолярной вентиляции к перфузии легких*.
- У взрослого человека в покое отношение или **коэффициент альвеолярной вентиляции составляет 0,8**.

- **Газообмен между кровью и тканями**

- Кислород и углекислый газ проникают из крови в клетки тканей путем **диффузии**, обусловленной разностью их парциальных давлений по обе стороны **гематопаренхиматозного барьера**, который включает:
 - эндотелий кровеносного сосуда,
 - клеточную мембрану
 - межклеточную жидкость

- **Газообмен между кровью и тканями зависит от:**
 - градиента давления газов между кровью и клетками (в среднем для O_2 99 мм.рт.ст, для CO_2 20 мм рт.ст.);
 - коэффициента диффузии;
 - площади поверхности, через которую осуществляется диффузия;
 - расстояния, которое проходит газ;
 - функционального состояния мембраны.

- **ТРАНСПОРТ КИСЛОРОДА И
УГЛЕКИСЛОГО ГАЗА КРОВЬЮ**

Газы переносятся кровью:

- в растворенном виде
- в виде химических соединений.

Напряжение газа равно парциальному давлению в газовой фазе, если жидкость привести в состояние термодинамического равновесия с находящимся над ней газом, и коэффициента растворимости.

Количество растворенных O_2 и CO_2 (в об.%) в артериальной и венозной крови (Roughton, 1964)

Газ	Артериальная кровь	Венозная кровь
Кислород	0,3	0,11
Углекислый газ	2,6	2,9
Азот	1	1

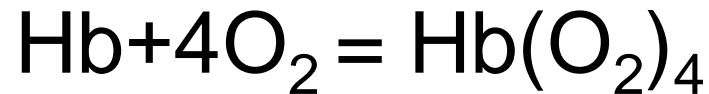
Растворенные O_2 и CO_2 определяют:

- парциальное напряжение P_{O_2} и P_{CO_2} ;
- определяют направление и скорость диффузии газов;
- количество HbO_2 и $HbCO_2$;
- являются важными факторами регуляции дыхания и кровообращения.

Транспорт кислорода

Кислород транспортируется в:

- физически растворенном виде (0,3 об.%)
- в форме **оксигемоглобина**.

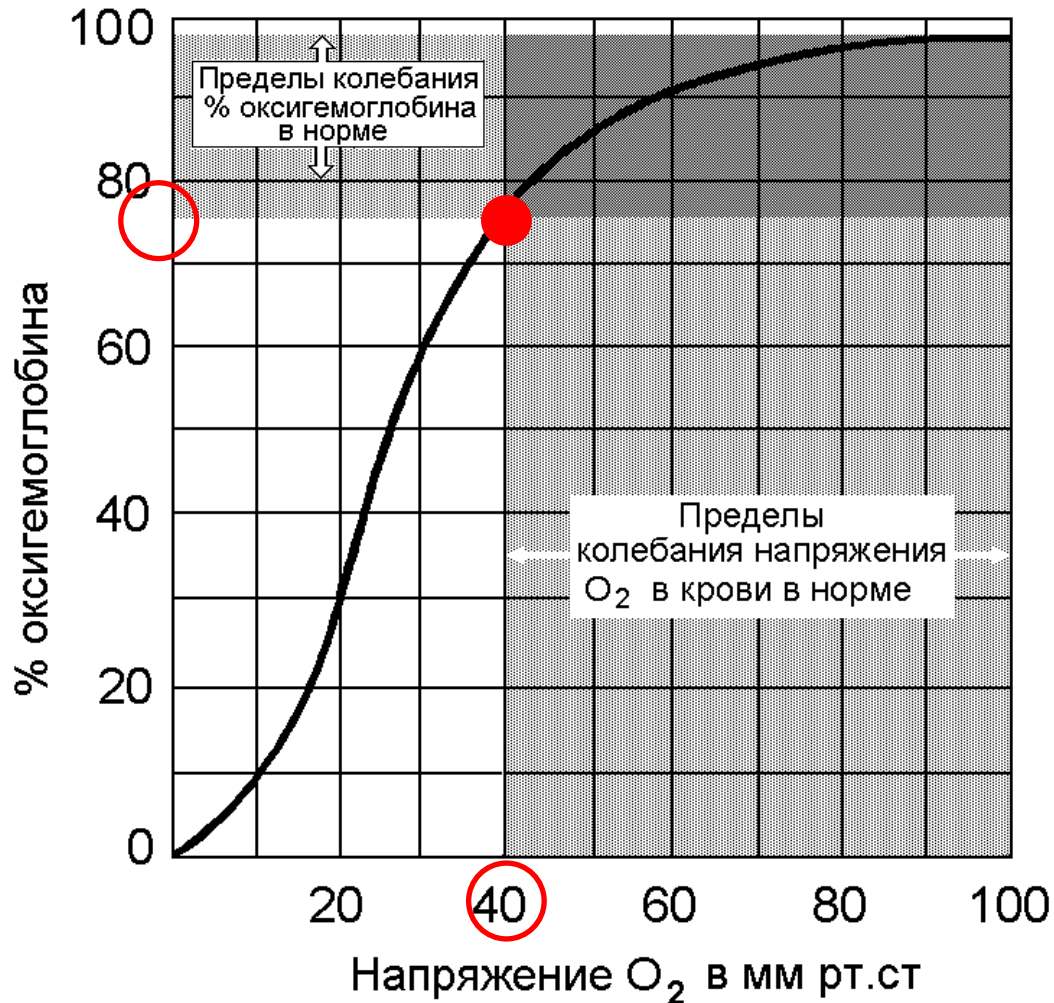


Реакция взаимодействия кислорода с гемоглобином называется **оксигенацией**

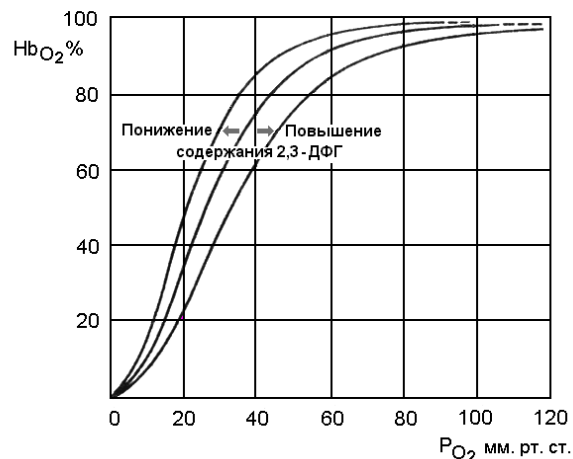
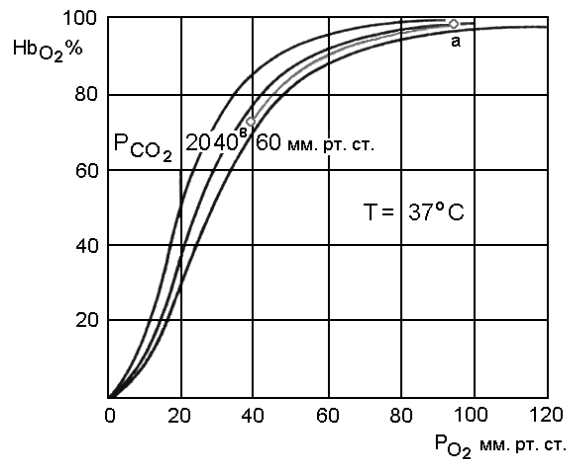
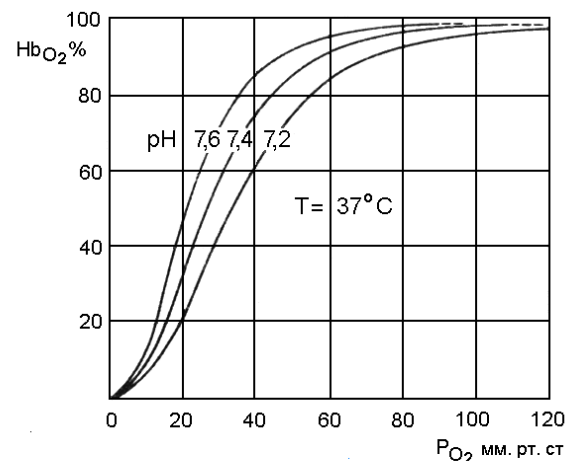
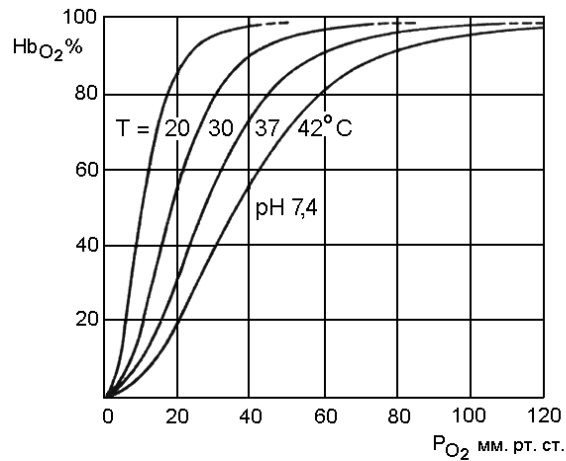
- **Количество кислорода, которое связывается кровью до полного насыщения гемоглобин - кислородная емкость крови.**
- Процент оксигемоглобина от общего содержания гемоглобина называется **кислородным насыщением (So_2) гемоглобина (сатурацией)**.

$$So_2 = \frac{[HbO_2]}{[Hb] + [HbO_2]} \cdot 100\%$$
- *Если гемоглобин полностью дезоксигенирован, то $So_2=0\%$, если же весь гемоглобин превратился в оксигемоглобин, то $So_2=100\%$.*

Кривая диссоциации оксигемоглобина



Факторы, влияющие на кривую диссоциации оксигемоглобина



Транспорт углекислого газа

Углекислый газ переносится в:

- физически растворенном виде (2,6 об. %);
- в составе химических соединений –
 1. бикарбоната (H_2CO_3),
 2. гидрокарбоната (HCO_3^-),
 3. солей натрия и калия,
 4. карбаминового соединения с гемоглобином (карбогемоглобина).

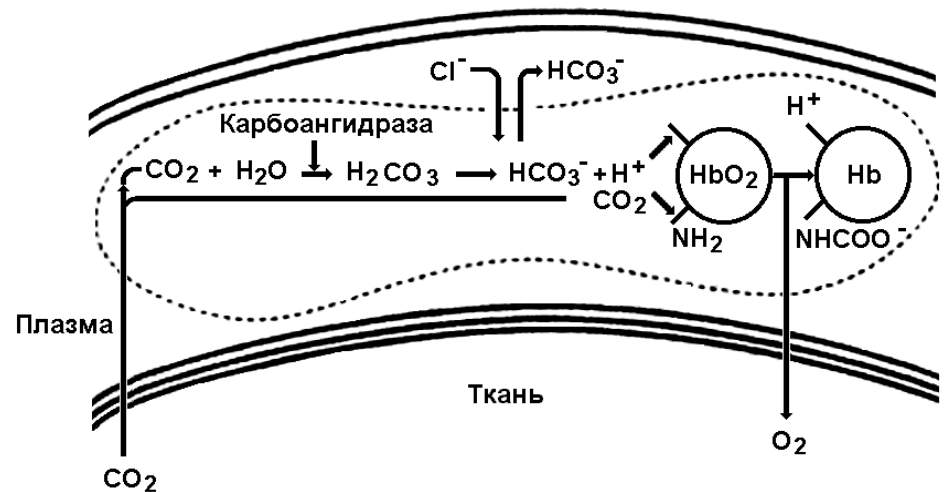
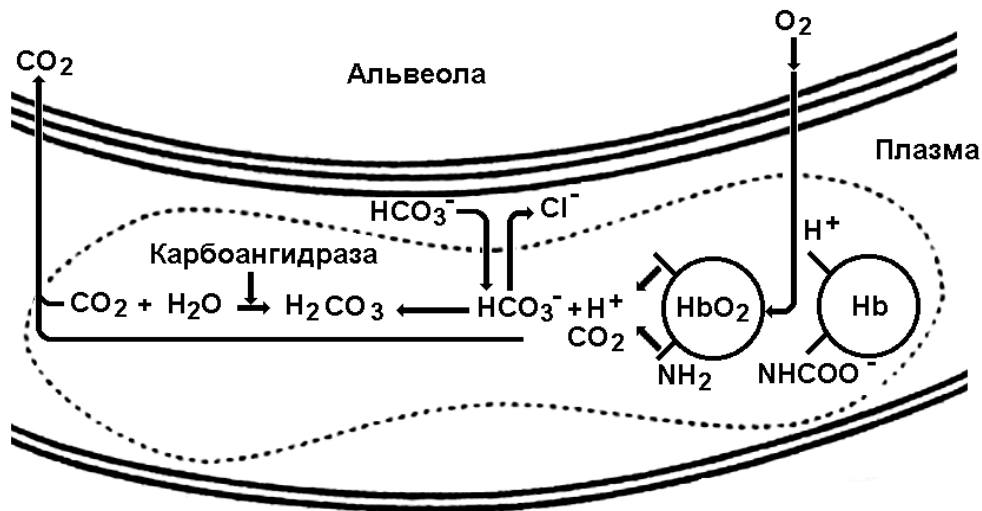
Проникший в кровь углекислый газ
вначале подвергается гидратации с
образованием **угольной кислоты**:

карбоангидраза



- С гемоглобином CO_2 связывается **через аминокруппы белкового компонента молекулы.**
- $\text{Hb-NH}_2 + \text{CO}_2 \leftrightarrow \text{Hb-NHCOOH}^- + \text{H}^+$
- Гемоглобин, связанный с CO_2 , называется **карбогемоглобин.**

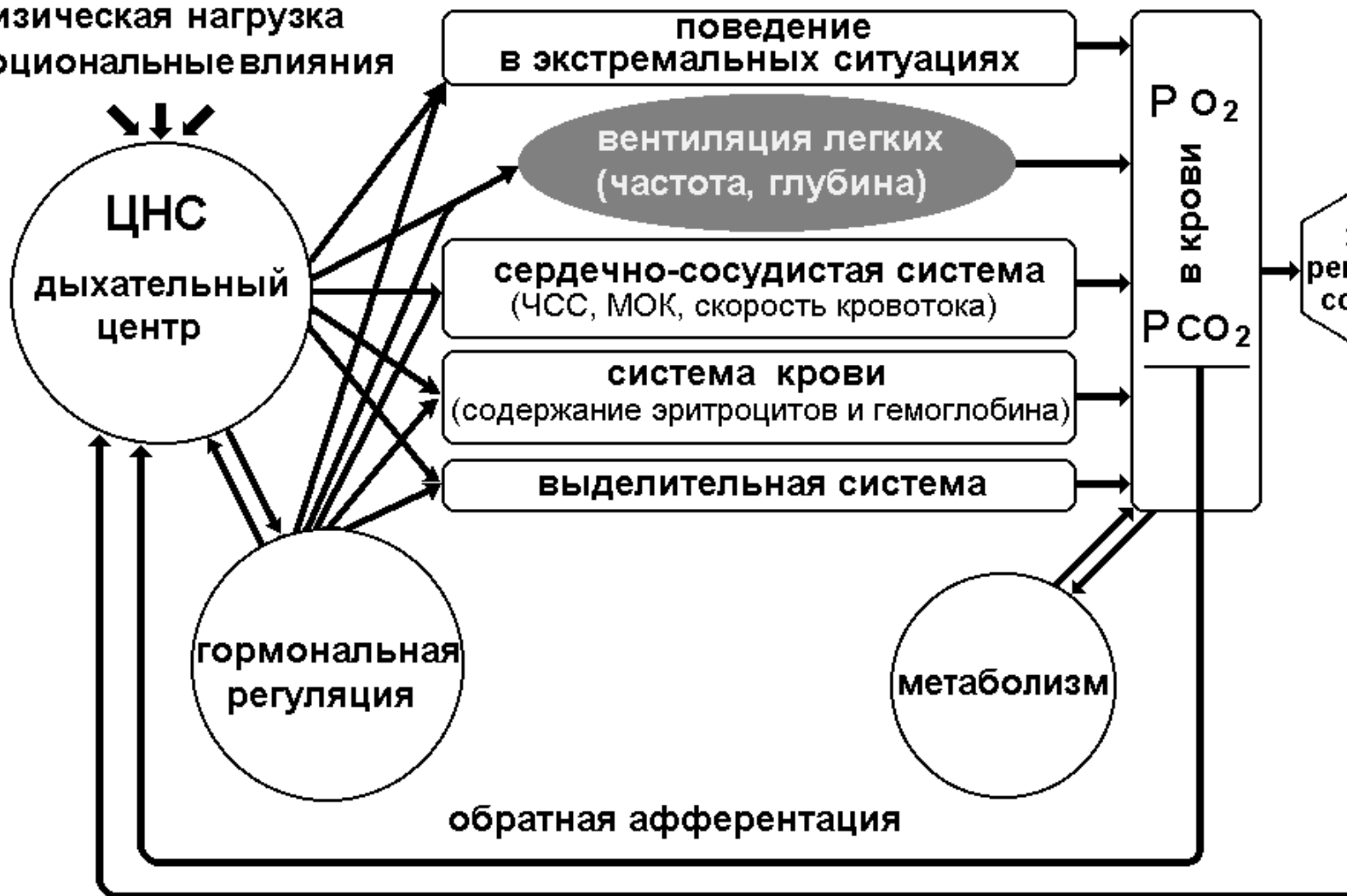
Химические реакции, происходящие в эритроцитах при газообмене в легких и тканях



МЕХАНИЗМЫ РЕГУЛЯЦИИ ДЫХАНИЯ

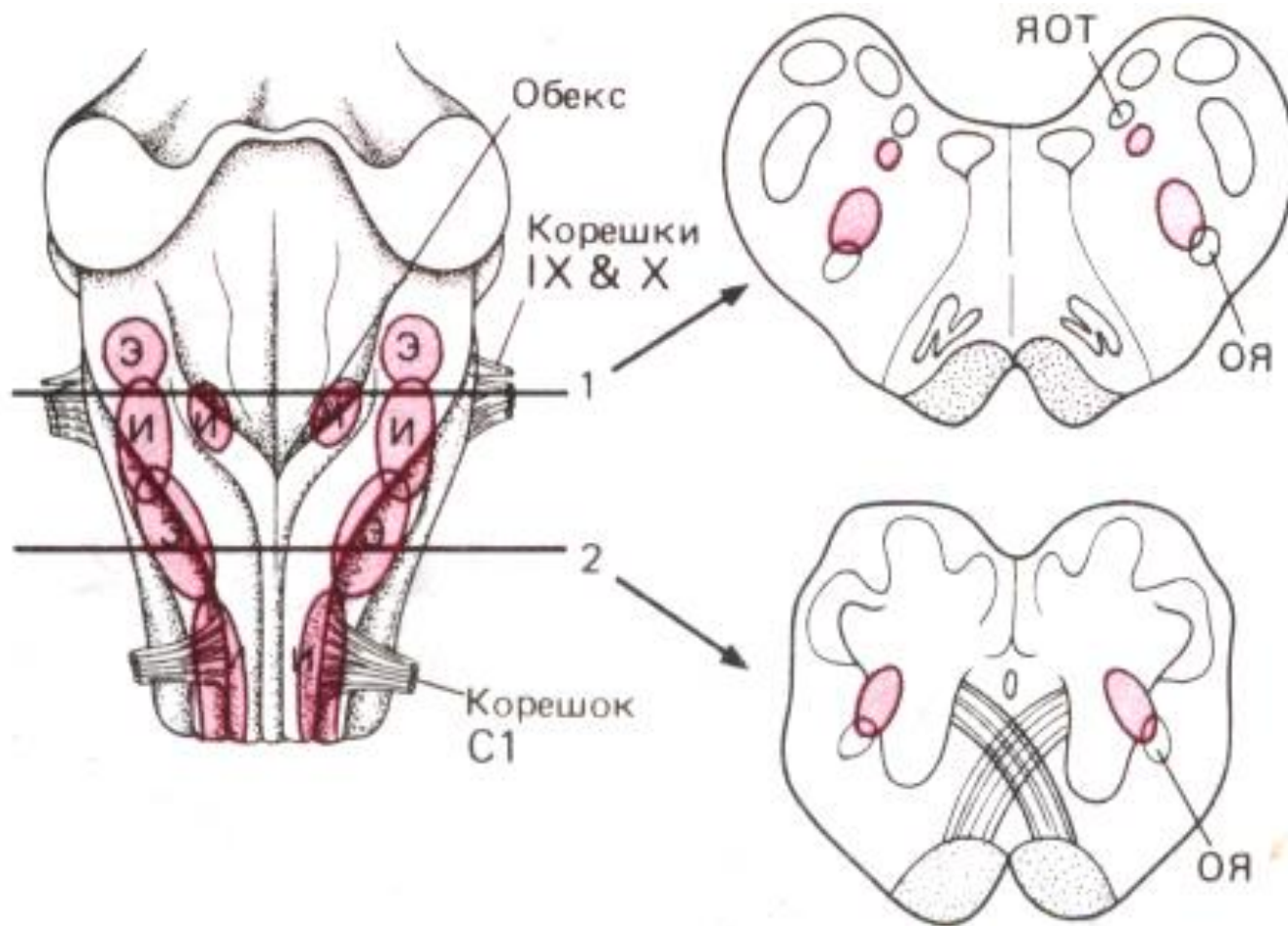
Функциональная система

ПО состав воздуха, t° ,
физическая нагрузка
эмоциональные влияния



ХАРАКТЕРИСТИКА ДЫХАТЕЛЬНОГО ЦЕНТРА

- *По современным представлениям* под дыхательным центром понимают сравнительно ограниченную совокупность нейронов в области продолговатого мозга, способных генерировать дыхательный ритм.
- 2 скопления нейронов ретикулярной формации, импульсная активность которых меняется в соответствии с фазами дыхательного цикла – **дорсальная группа ядер** и **вентральная группа ядер**.



Расположение инспираторных (И) и экспираторных (Э) нейронов в продолговатом мозгу кошки. Слева – дорсальная поверхность; справа – два поперечных среза, на которых изображены область скопления дыхательных нейронов (темным) и положения ядра одиночного тракта (ЯОТ) и обоюдного ядра (ОЯ). IX и X – корешки языкоглоточного и блуждающего нервов; C1 – корешок первого шейного спинномозгового нерва.

ЦЕНТРАЛЬНЫЙ ДЫХАТЕЛЬНЫЙ РИТМОГЕНЕЗ

- Ритмическая смена вдоха и выдоха обеспечивается циркуляцией возбуждения и реципрокного торможения в дыхательных нейронах продолговатого мозга, чей объединенный импульсный паттерн вызывает вдох и выдох — *колебательный дыхательный контур*

Дыхательный цикл

- **Дыхательный цикл**, задаваемый центральными нервными структурами продолговатого мозга, состоит из трех фаз (D.W. Richter, 1992):
 - **Инспираторная.**
 - **Постинспираторная** (плавное снижение активности инспираторных мышц.
 - **Экспираторная** (соответствует второй половине выдоха)

Генератор ритма состоит из механизмов включения и последующего выключения инспираторной и экспираторной активности (J.L.Feldman, 1986)

Дыхательные нейроны	Инспираторная	Постинспираторная	Экспираторная
Ранние инспираторные			
Полные инспираторные			
Поздние инспираторные			
Постинспираторные			
Полные экспираторные			
Поздние экспираторные			

Возбуждающее и тормозящее взаимодействие всех типов нейронов обеспечивает ритмическую деятельность дыхательного центра

Автоматия дыхательных нейронов

- Автоматия дыхательных нейронов отличается от истинной автоматии, свойственной клеткам проводящей системы сердца и гладкой мускулатуры.
- Дыхательные нейроны функционируют лишь при условиях:
 - Сохранности синаптических связей между различными группами дыхательных нейронов;
 - Наличия афферентной стимуляции со стороны центральных и периферических рецепторов, среди которых особая роль принадлежит хеморецепторам;
 - Поступления сигналов от других отделов ЦНС, вплоть до коры.

МОДУЛЯЦИЯ ДЫХАНИЯ

Все афферентные факторы, влияющие на глубину и частоту дыхания, можно разделить на специфические и неспецифические.

Среди **специфических** факторов выделяют влияние:

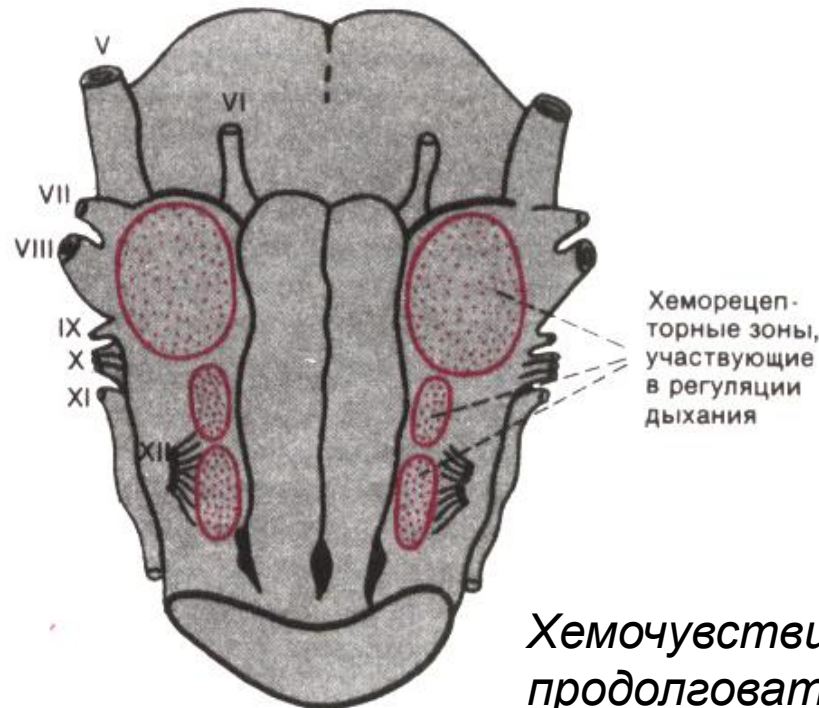
- P_{O_2} , P_{CO_2} , pH;
- импульсации с рецепторов растяжения легких;
- импульсации с проприорецепторов дыхательных мышц.

Среди **неспецифических** факторов выделяют влияние:

- импульсации с механорецепторов легких и верхних дыхательных путей;
- импульсации с барорецепторов рефлексогенных сосудистых зон;
- импульсации с механорецепторов кожи;
- температуры тела;
- гормонов и БАВ.

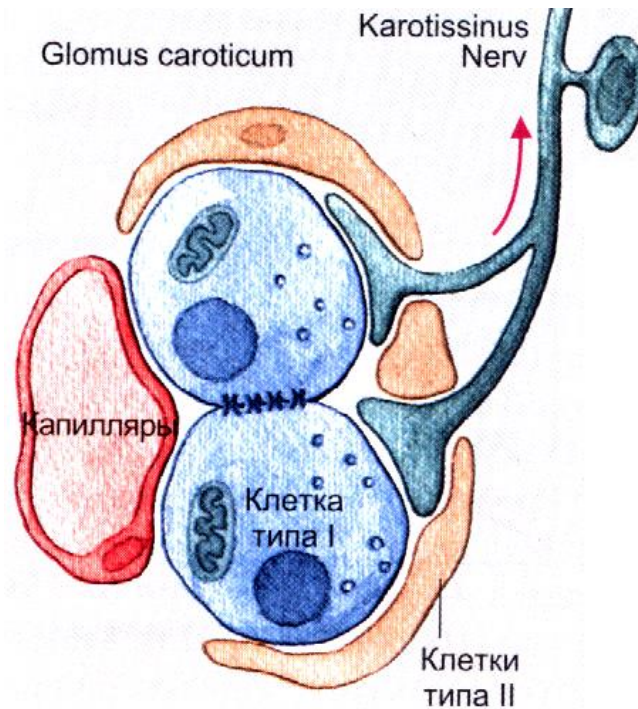
СПЕЦИФИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ РЕГУЛЯЦИИ ДЫХАНИЯ

- *Центральные бульбарные хеморецепторы;*



- **Периферические хеморецепторы**

Каротидные и аортальные тельца состоят из клеток нескольких типов, главной из которых является *гломусная клетка*



- Импulseзация с рецепторов растяжения легких. Рефлекс Геринга-Брейера
- Проприоцептивные афференты

НЕСПЕЦИФИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ РЕГУЛЯЦИИ ДЫХАНИЯ

Механорецепторы легких и верхних дыхательных путей

- *Ирритатные рецепторы;*
- *C-волокна (в том числе J-рецепторы или юкстаальвеолярные рецепторы);*
- *Рецепторы верхних воздухоносных путей;*

Кожные и висцеральные рецепторы

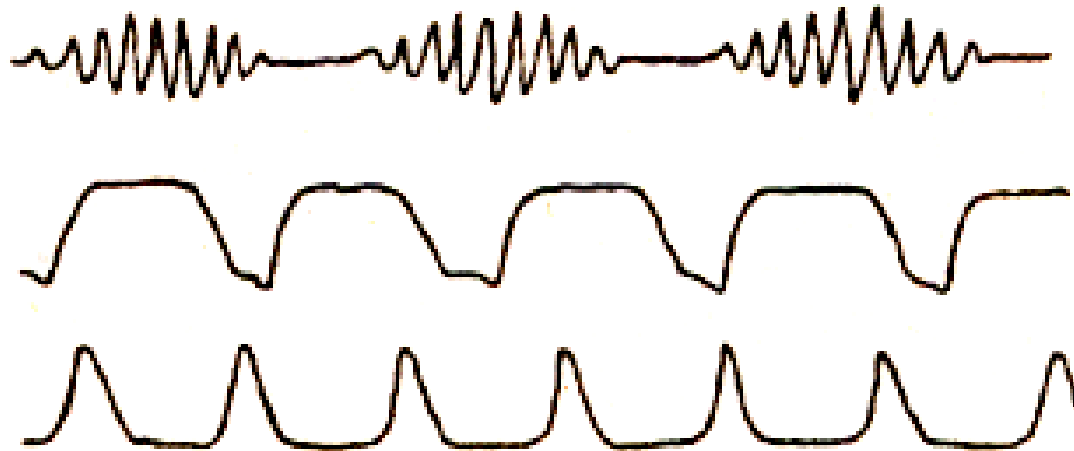
Температура тела

Гуморальная регуляция

РОЛЬ ВЫСШИХ ОТДЕЛОВ ЦНС В РЕГУЛЯЦИИ ДЫХАНИЯ

- Центральный дыхательный механизм находится под контролем высших надмостовых (супрапонтных) структур – мозжечка, среднего и промежуточного мозга, коры больших полушарий.

РАЗЛИЧНЫЕ ТИПЫ ДЫХАНИЯ



*Периодическое дыхание Чейн-Стокса (1);
Апнейстическое дыхание (2);
Гаспинг (3)*