

ПРО ДЕЯКІ ПАРАМЕТРИ ГЕМОДИНАМІКИ ЧОРНОМОРСЬКИХ ДЕЛЬФІНІВ

В. С. Міщенко

*Відділ фізіології газообміну
Інституту фізіології ім. О. О. Богомольця АН УРСР, Київ*

В літературі є лише поодинокі праці, присвячені дослідженню деяких аспектів гемодинаміки дельфінів [15—17]. Ці праці, як і інші дослідження, пов'язані з вивченням морських ссавців, присвячені дослідженню гемодинамічних показників при зануренні тварин [7, 8, 11, 13—21, 25]. І хоч показано, що загальні закономірності змін гемодинаміки при зануренні, будучи виражені по-різному, все ж спільні для всіх пірнаючих ссавців [8, 25] (це саме характерно і для спеціально тренуваної людини), гемодинаміка дельфінів становить особливий інтерес. Це пов'язано з тим, що їх спосіб життя у водному середовищі зумовлює найвищий ступінь вираженості згаданих пристосувань гемодинаміки або якісь додаткові пристосувальні механізми.

Все це, а також той факт, що в умовах природного існування кожне своє дихання дельфін, пересуваючись під водою, пов'язує з винирюванням, не може не позначитися на параметрах гемодинаміки дельфіна і в умовах відносного спокою.

Ми вивчали частоту серцевих скорочень (ЧСС), хвилинний об'єм кровообігу (ХОК) і систолічний об'єм (СО), їх співвідношення із споживанням кисню, а також артеріо-венозну різницю кисню у афалін (*Tursiops truncatus*) і азовок (*Phocaena phocaena*) у стані відносного спокою.

Методика досліджень

Досліди проведені на 11 здорових тваринах (8 афалін вагою у середньому 165 кг, 16 визначень; три азовки вагою у середньому 28,5 кг, сім визначень), яких привчали до людей та до умов досліду. Під час досліду тварини лежали на м'якій підстилці нерухомо в морській воді (22—23°С) так, що вони витрачали мінімальну енергію на підтримання цього положення.

ЧСС реєстрували електрокардіографічно. Для визначення ХОК ми користувалися ацетиленовим методом Грольмана—Паріна—Хренова з деякими модифікаціями [5]. Особливості дихання дельфінів викликали спеціальні експерименти, які й дозволили визначити оптимальний час вдихання тваринами ацетиленової суміші (8—12% C_2H_2 і 20—22% O_2 в азоті), який у афалін становив 40—45 сек, а у азовок 20—30 сек, що доводиться на два-три дихальні цикли. Споживання кисню визначали як до дихання ацетиленовою сумішшю, так і після нього. В ряді випадків споживання кисню контролювали також і під час дихання сумішшю. Проводили два-три визначення ХОК, які слідували одне за іншим. Вони, як правило, давали досить добрий збіг результатів. Помилка поодиноких визначень ХОК, яка, видимо, включала і природні фізіологічні коливання цього показника, не перевищувала 10%. Водночас слід відзначити, що до оцінки визначених нами показників ХОК слід віднести з належною обережністю, оскільки теоретичні основи ацетиленового методу розроблені для

визначення ХОК у людини, і хоч нема видимих перешкод для застосування цього методу при визначенні серцевого викидання у дельфінів, все ж до остаточного судження про це можна підійти тільки після використання для цієї мети й інших методів.

Результати досліджень та їх обговорення

Аналіз частоти серцевих скорочень показав, що вона значною мірою змінюється протягом дихальної паузи — у афалін у середньому від 45 (41—49) до 115 (109—120) *уд/хв*, у азовок — від 97 (92—102) до 184 (179—188) *уд/хв*, тобто у афалін ці коливання більш значні

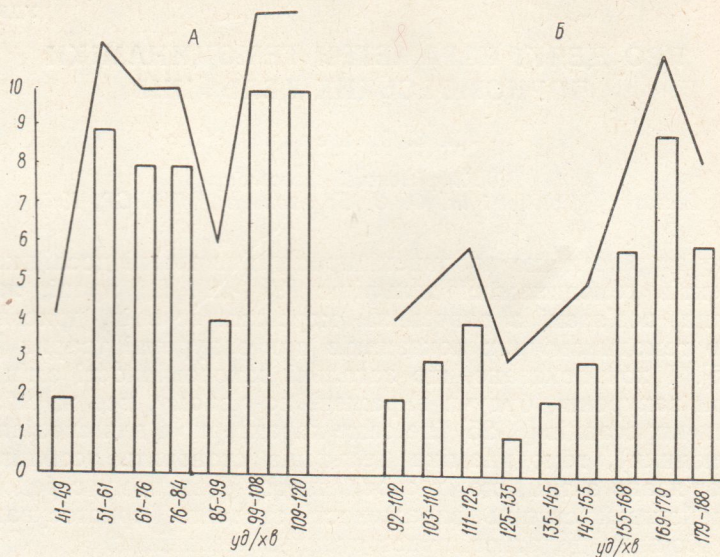


Рис. 1. Графік розподілу частоти пульсу у афалін (А) і азовок (Б) під час дихальної паузи.

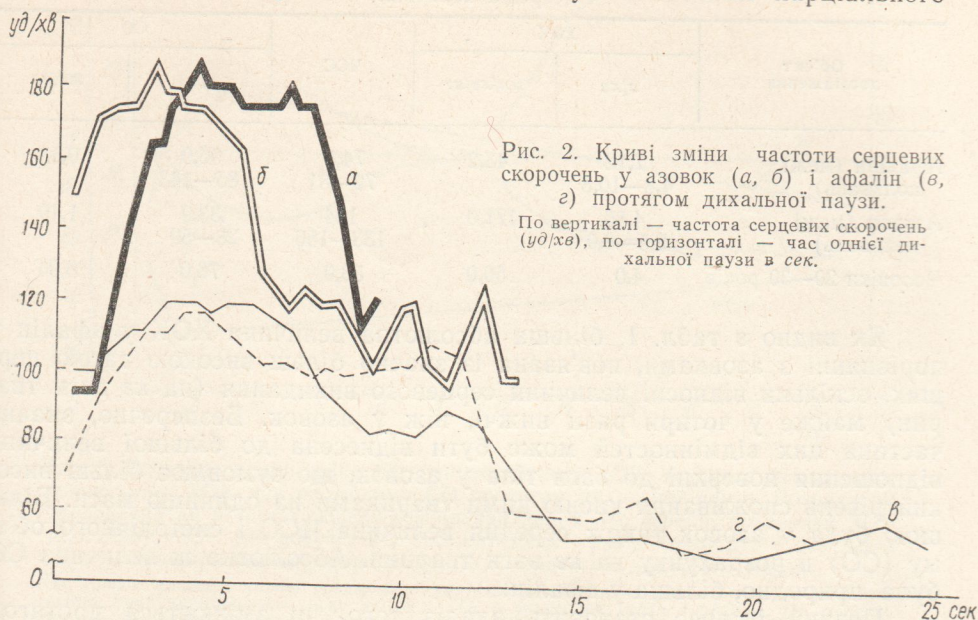
По вертикалі — кількість випадків, по горизонталі — *уд/хв*.

(у 2,5 рази), ніж у азовок (у 1,9 разів). У азовок зміна ЧСС відбувається значно інтенсивніше, оскільки вона здійснюється у них протягом більш короткої (у 2,8 рази) паузи, ніж у афалін (9,2 *сек* у порівнянні з 25,7 *сек*). Припущення про те, що така відміна ЧСС дельфінів від того, що є у людини, залежить тільки від більшої паузи між диханнями (як це відзначено у афалін), безпідставне, оскільки і у людини іноді спостерігається така ж природна частота дихання у спокої, як у азовок — 6,5 (5,2—9,6) *дих/хв*. Відомо, що і у людини відзначається деякий зв'язок між ритмом серця та дихання (синусова аритмія), хоч і слабо виражений [10]. Цілком можливо, що така значна зміна ЧСС протягом дихальної паузи відбиває й відмінність фізіологічних механізмів, які зумовлюють взаємозв'язок гемодинаміки та зовнішнього дихання. Видимо, таке уповільнення ритму серця у дельфінів протягом паузи у спокої розвивається так само, як і при пірнанні за механізмом вагусного гальмування. Проте імпульси, що викликають таку відповідь з боку серця, не можуть, очевидно, походити з рецептивних зон, які сигналізують занурення, як це відзначається у більшості пірнаючих хребетних [7, 8, 11, 12, 19], а скоріше з механорецепторів дихальної мускулатури і легень, а також з вазорецепторів лівого боку серця.

Аналіз графіка розподілу груп частот пульсу протягом дихальної паузи (рис. 1), як і кривих змін ЧСС протягом цього часу у окремих

тварин (рис. 2) показав, що зміни ЧСС як у афалін, так і у азовок мають закономірний характер. А саме, одразу після видиху — вдиху ЧСС збільшується. Після деякої стабілізації вона різко знижується, наче «переключаючись» на інший режим роботи, і досягає найнижчих показників наприкінці дихальної паузи.

Деякі із спостережуваних нами фактів дозволяють припустити зв'язок зміни ЧСС протягом дихальної паузи із зміною парціального



тиску респіраторних газів і насамперед pO_2 в альвеолах і в артеріальній крові, що відтікає від легень. Так, про це може свідчити те, що фаза стрімкого зниження ЧСС настає лише в останній третині паузи, коли запаси кисню в легенях значною мірою вичерпуються. Про це ж може свідчити певний зв'язок між ступенем зниження ЧСС і тривалістю паузи, так само як і одержані нами дані про більш швидку і значну зміну ЧСС у фазі стрімкого зниження при диханні гіпоксичною сумішшю (8—10% кисню). Цілком вірогідне припущення, що у стані спокою у дельфінів зниження pO_2 в альвеолах і крові є одним із факторів, що викликають або сприяють розвитку протягом паузи циркуляторних реакцій. Не заперечуючи значної ролі в цьому механорецепторної імпульсації дихальної мускулатури і легень, а також аферентної імпульсації з вазорецепторів на лівому боці серця, яка викликається змінами кровоструменя, що супроводжують дихальні рухи [4, 9, 10 та ін.], слід відзначити, що на користь нашого припущення свідчить і те, що характер зміни ЧСС (особливо в другій половині дихальної паузи) не відповідає описаному в літературі впливу дихальних рухів на серцевий ритм ссавців у фізіологічних умовах [10, 11 та ін.].

Це, нарешті, дозволяє гадати, що у дельфінів зміни парціального тиску респіраторних газів протягом дихальної паузи в альвеолах і в артеріальній крові мають високу питому вагу серед інших факторів, що беруть участь у регуляції пристосувальних змін кровообігу та в процесі його інтеграції з диханням.

У зв'язку з тим, що з кисневими параметрами крові найбільш тісно пов'язана не ЧСС, а, в кінцевому підсумку, величина об'ємної швидкості кровоструменя, значний інтерес становить визначення ХОК.

Наші експериментальні дані стосуються тільки характеристики середніх показників ХОК (табл. 1). Для визначення середнього систолічного об'єму була розрахована також середня ЧСС.

Таблиця 1

Хвилинний об'єм кровообігу (ХОК), частота серцевих скорочень (ЧСС), систолічний об'єм (СО) у дельфінів (афаліни, азовки) та у людини у стані спокою (середні величини)

Об'єкт дослідження	ХОК		ЧСС	СО	
	л/хв	мл/хв/кг		мл	мл/кг
Афаліни (межі коливань)	7,12 4,8—10,8	43,2	74,5 72—81	96,0 85—143	0,58
Азовки (межі коливань)	4,86 2,5—8,0	171,0	144 133—156	33,9 28—59	1,19
Чоловіки 20—30 років	4,0	50,0	53,0	76,0	0,94

Як видно з табл. 1, більша абсолютна величина ХОК у афалін у порівнянні з азовками, пов'язана із значно більш високою вагою перших, оскільки відносні величини серцевого викидання (на кг ваги тварин) майже у чотири рази нижчі, ніж у азовок. Безперечно, значна частина цих відмінностей може бути віднесена до більшої величини відношення поверхні до ваги тіла у азовок, що зумовлює більш високий рівень споживання кисню цими тваринами на одиницю маси. Більшою була у азовок також середня величина ЧСС і систолічного об'єму (СО) в розрахунку на кг ваги тварини. Абсолютна ж величина СО була, природно, більша у афалін.

Певний інтерес становить аналіз того, чи змінюється протягом дихальної паузи серцеве викидання, і які саме ці зміни. Навряд чи можна припустити, що такі значні зміни ЧСС за час дихальної паузи можуть компенсуватися змінами СО, спрямованими на підтримання величини ХОК.

На рис. 3 наведені розрахунки кривої зміни СО в тому випадку, якщо б серцеве викидання протягом дихальної паузи залишалося незмінним. Для розрахунку використана експериментально визначена крива ЧСС протягом дихальної паузи та експериментально обчислена середня величина ХОК у афалін. У цьому випадку, як видно з рис. 3, СО протягом кожної дихальної паузи, тобто приблизно за 25 сек повинен був би змінюватися в нашому прикладі від 68 мл на початку дихальної паузи до 164 мл наприкінці її, тобто майже в 2,5 рази. Такі значні зміни СО навряд чи можливі. Проте, виключити менш значні коливання СО нема підстав, особливо якщо взяти до уваги, що своєрідність дихання дельфінів передбачає збільшення питомої ваги присмоктувальної дії дихальних рухів на венозний приплив крові до серця.

Якщо ж виходити з літературних даних [8, 11, 12, 17, 20] про те, що у пірнаючих хребетних при зануренні систолічний об'єм практично не змінюється, а всі зміни співвідношення об'ємного кровотоку і тиску, які швидко настають при пірнанні, компенсуються вираженою брадикардією, то вірніше припустити, що у дельфінів протягом дихальної паузи зміни ХОК відбуваються пропорціонально ЧСС при незначних змінах СО.

У крайньому випадку ХОК (при постійному СО) повторюватиме хід кривої ЧСС і змінюватиметься в нашому прикладі від 11 л/хв у першій третині дихальної паузи до 5 л/хв в останній її третині.

Посередньо про незначну варіабільність СО у дельфінів може свід-

чити відзначений в наших дослідженнях факт, що при гіпоксичному впливі на дельфіна (вдихання газових сумішей) середні показники CO залишаються приблизно однаковими, незважаючи на зміни ЧСС .

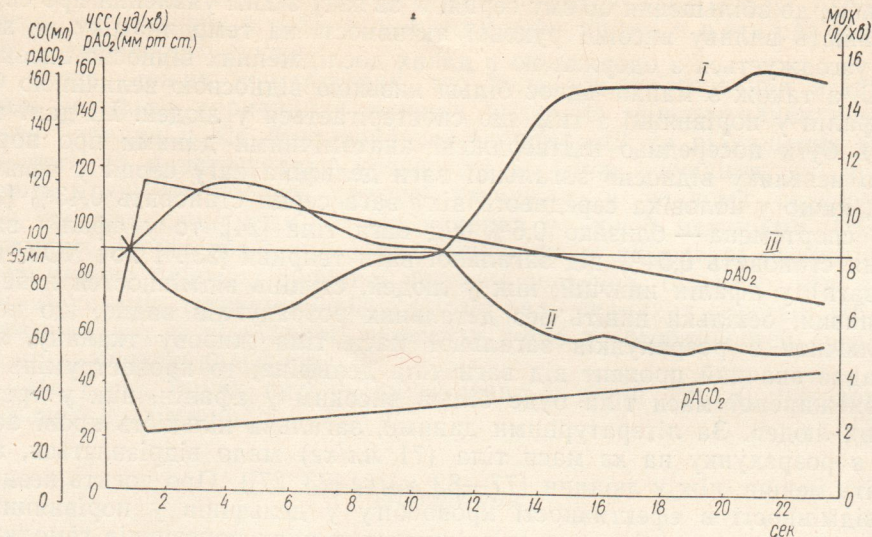


Рис. 3. Здогадна крива зміни CO при постійному ХОК , а також розрахована крива зміни ХОК при постійному CO протягом дихальної паузи. Розрахунок проведений на підставі експериментальних даних про середні показники ХОК ($8,5 \text{ л/хв}$), ЧСС (89 уд/хв), CO (95 мл) двох афалін (вага 215 і 220 кг) і експериментальні криві зміни ЧСС протягом дихальної паузи.

На графік нанесені також розраховані на підставі дослідних даних зміни за згаданий період часу парціального тиску кисню і CO_2 в альвеолах (рАО_2 і рАСО_2). По горизонталі — час однієї дихальної паузи в сек. I — CO , II — ЧСС , III — ХОК , CO , ЧСС (середній рівень).

Точка зору про непостійність ХОК протягом дихальної паузи більш обґрунтована і з позицій оптимальної регуляції серцевого викидання щодо транспорту респіраторних газів. Адже найбільший кровострумінь крізь легені доцільний тоді, коли в легенях найвищий рАО_2 і найнижчий рАСО_2 , тобто в першій половині дихальної паузи (рис. 3). І навпаки, підтримання високого кровоструменя крізь легені, коли в них рАО_2 становить лише 70 мм рт. ст. , а рАСО_2 — близько 55 мм рт. ст. (рис. 3), тобто в другій половині дихальної паузи, не буде економічним щодо легеневого газообміну.

Отже, якщо визнати, що брадикардія при пірнанні (рівноцінна зниженню ХОК) має компенсувати збільшення артеріального тиску, який виникає внаслідок вазоконстрикції великої кількості судинних лож [15, 17, 20, 25], то слід припустити, що не тільки при пірнанні, а й при диханні дельфіна у стані відносного спокою відбуваються такі самі, хоч і значно менш виражені перерозподільчі реакції кровоструменя, тобто можна гадати, що кровострумінь дельфінів коливається протягом дихального циклу з періодом коливання, який приблизно дорівнює тривалості дихальної паузи.

Певний інтерес становить порівняння згаданих гемодинамічних показників дельфінів із спостережуваними у людей (табл. 1). Для цього порівняння ми обрали дані, одержані нами при дослідженні людей з високою фізичною активністю — спортсменів високого класу, які тренуються у такому виді спорту, що вимагає прояву витривалості (веслування). Ми гадаємо, що це робить порівняння більш виправданим, оскільки добре відомо, що дельфіни відрізняються постійною високою руховою активністю.

Щодо наземних ссавців, в тому числі й людини, відомо, що високий рівень рухової активності призводить до зниження частоти серцевих скорочень і дихання, до зниження відносних величин ХОК у стані спокою, до збільшення об'єму серця. У зв'язку з цим уявлення про спрямованість впливу високої рухової активності на гемодинаміку не зовсім узгоджується з одержаною в даних дослідженнях відносно високою ЧСС, а також з майже вдвое більш низькою відносною величиною СО у афалін у порівнянні з тим, що спостерігається у людей. Ці дані можуть бути посередньо підтверджені анатомічними даними про порівняно невелику відносно загальної ваги дельфіна вагу серця у афалін. Так, якщо у чоловіка середнього віку вага серця становить 0,43% [27], а у спортсмена — близько 0,6% від ваги тіла [24], то у афалін вага серця становить 0,54% від загальної ваги тварини [23]. І хоч ХОК (на кг ваги) у афалін нижчий, ніж у людей, ступінь відмінностей непереконливий, оскільки навіть без детальних розрахунків видно, що коли виключити з розрахунків загальної маси тіла жирову тканину, яка складає значний процент від ваги тіла дельфіна, то кровоструміння на кг знежиреної маси тіла буде більш високим у афалін, ніж у тренуваних людей. За літературними даними, загальна кількість крові афалін з розрахунку на кг маси тіла (71 мл/кг) мало відрізняється, або навіть менша, ніж у людини (77—82 мл/кг [23, 27]). Про досить незначні відмінності в ефективності кровообігу у дельфінів у порівнянні з людьми свідчить порівняння співвідношення ряду показників гемодинаміки із споживанням при цьому кисню (табл. 2).

Таблиця 2

Споживання кисню (qtO_2), артеріо-венозна різниця ($C_{a-\bar{v}}O_2$), кисневий ефект серцевого скорочення ($qtO_2/ЧСС$) та відношення ЧСС до частоти дихання (ЧД) у дельфінів та у людей

Об'єкт дослідження	Споживання кисню		$C_{a-\bar{v}}O_2$ (об. %)	$qtO_2/ЧСС$ (мл/серп. скор.)	ЧСС/ЧД (серп. скор. на 1 дих.)
	мл/хв	мл/кг/хв			
Афаліни (межі коливань)	620 528—810	3,77	8,70 6,5—10,5	8,35	32,0
Азовки (межі коливань)	358 250—410	12,6	7,36 4,5—10,0	2,49	22,0
Чоловіки 20—30 років	278	3,50	6,95	5,25	6,5

Як видно з табл. 2, $C_{a-\bar{v}}O_2$ у стані спокою у афалін лише дещо (на 20%) вище, ніж у тренуваних людей. Якщо взяти до уваги літературні дані [3, 17, 22, 23] про те, що киснева ємкість крові у цих видів дельфінів у середньому дещо вища (19—26 об.%), ніж у людей (18—22 об.%), то коефіцієнт утилізації кисню з крові буде у спокої практично однаковий (0,33—0,37) у дельфінів і у тренуваних людей.

У зв'язку з цим зрозуміло, що відмінність між афалінами і азовками, а також між дельфінами і людьми у споживанні кисню, який доводиться на одне серцеве скорочення, приблизно відповідає відмінностям у величині систолічного об'єму.

Отже, у спокої гемодинаміка дельфінів за своєю економічністю і ефективністю щодо розглянутих показників істотно не відрізняється від того, що спостерігається у тренуваних людей.

Водночас, як це відомо і з літературних даних, і впливає з наших дослідів [1, 6], дихання дельфінів рідке, глибоке, з майже вдвое більшим використанням кисню з вдихуваного повітря, ніж у людей, тобто таке, яке відрізняє і тренуваних людей від нетренованих.

Наведені дані свідчать про дещо інші співвідношення ритмів діяльності системи зовнішнього дихання і кровообігу у спокої у дельфінів у порівнянні з людьми. Про це може свідчити вже такий простий показник, як кількість серцевих скорочень, які доводяться на одне дихання. Як це видно з табл. 2, у афалін вона майже в п'ять раз більша, ніж у тренуваних людей.

Отже, можна констатувати, що коли умови існування згаданих видів дельфінів спричинили значний вплив на пристосування зовнішнього дихання у бік його крайньої економізації та підвищення ефективності, то пристосування кровообігу до умов існування, які зумовлюють наявність високої рухової активності у водному середовищі, має, видимо, дещо відмінні від наявних у людей механізми. Цілком можливо, що це пов'язано з вже описаною в літературі специфічною анатомічною будовою судинної системи дельфіна, більшою, ніж у наземних ссавців, функціональною роллю ряду судинних сплетень [16, 25]. Можливо, що ці відмінності належать лише до особливостей організації стану спокою дельфінів.

Це і ряд інших питань, висвітлених у даній статті, потребують дальших досліджень.

Література

1. Колчинская А. З., Карандеева О. Г., Мищенко В. С., Шапунов В. М., Матишева С. К.—Бионика, 1971, 34.
2. Колчинская А. З., Мищенко В. С., Гуняди Б. К.—В сб.: III конфер. по экол. физиол., биол. и морфол., Новосибирск, 1967.
3. Коржув П. А., Булатова Н. Н.—В сб.: Труды Ин-та морфол. животных им. А. Н. Северцова, 1954, 6.
4. Лоога Р. Ю.—Физиол. журн. СССР, 1964, 10, 1227.
5. Мищенко В. С., Гуняди Б. К.—Физиол. журн. АН УРСР, 1970, 6, 774.
6. Мищенко В. С., Шапунов В. М., Матишева С. К.—Бионика, 1971, 56.
7. Andersen H.—Acta Physiol. Scand., 1963, 58.
8. Andersen H.—Physiol. Rev., 1966, 46, 2, 212.
9. Aviado D., Schmidt C.—Physiol. Rev., 1955, 35, 2, 247.
10. Davies C., Neilson J.—J. appl. Physiol., 1967, 22 (5).
11. Elsner H., Franklin D., Van Citters R.—Nature, 1964, 202, 809.
12. Eliassen E.—Cardiovascular Responses to Submersion Asphyxia in Avian Divers, Arbok, Univ., Bergen. Mat-Nat. ser., 1960.
13. Grinnel S., Irving L., Scholander P.—J. Cell. Comp. Physiol., 1942, 19, 341.
14. Irving L.—J. Am. Physiol., 1938, 122, 207.
15. Irving L.—Elective Regulation of the Circulation in Diving Animals, Berkeley, Les Angeles, 1966.
16. Irving L.—Respiration, 1964, 1, 5, 206.
17. Irving L., Scholander P., Grinnel S.—J. Cell. Comp. Physiol., 1941, 17, 145.
18. Irving L., Scholander P., Grinnel S.—J. Cell. Comp. Physiol., 1941, 18, 283.
19. Irving L., Scholander P., Grinnel S.—Am. J. Physiol., 1942, 135, 557.
20. Johansen K., Krog J.—Acta Physiol. Scand., 1—5, 46, 194.
21. Johansen K., Aaxhus T.—Am. J. Physiol., 1963, 205, 1167.
22. Kanwisher J., Sundnes S.—In: Whales, Dolphin and Porpoises, Berkeley, Les Angeles, 1956.
23. Ridgway S., Johnston D.—Science, 1966, 151, 3704.
24. Reindell H., Mussohoff K., Klepzig H.—Hdb. inn. Med., 1960, 9, 1, 913.
25. Scholander P.—Experimental Investigations on the Respiratory Functions in Diving Mammals and Birds. Hualradets Skriffer Norsce Videnscaps Acad. Oslo, 1940, 22.
26. Scholander P., Hammez D.—J. Appl. Physiol., 1962, 17, 184.
27. Spector W.—Handbook of Biological Data, 1956, 350.

ON SOME HAEMODYNAMIC PARAMETERS IN THE BLACK SEA DOLPHINS

V. S. Mishchenko

*The A. A. Bogomoletz Institute of Physiology, Academy of Sciences,
Ukrainian SSR, Kiev*

Summary

Results are presented of investigations concerning minute volume of circulation (by the acetylene method), systolic volume, heart systole frequency, artery-venous difference in oxygen in *Tursiops* and *Phocaena* at rest.

Analysis and characteristic (quantitative) are given of changes in a number of indices during a respiratory pause. Connection is shown between these changes and those in pO_2 and pCO_2 of arterial blood during a respiratory cycle.

A conclusion is made on similarity of a number of circulation quantity indices in *Tursiops* and their correlation with oxygen consumption in trained humans. Data are presented on a comparatively low efficiency of blood flow with respect to dolphins' organisms with oxygen as compared to external respiration efficiency. This might be associated with specific mechanisms for the dolphins circulation system adaptation to conditions for existence in water medium at a high motor activity.