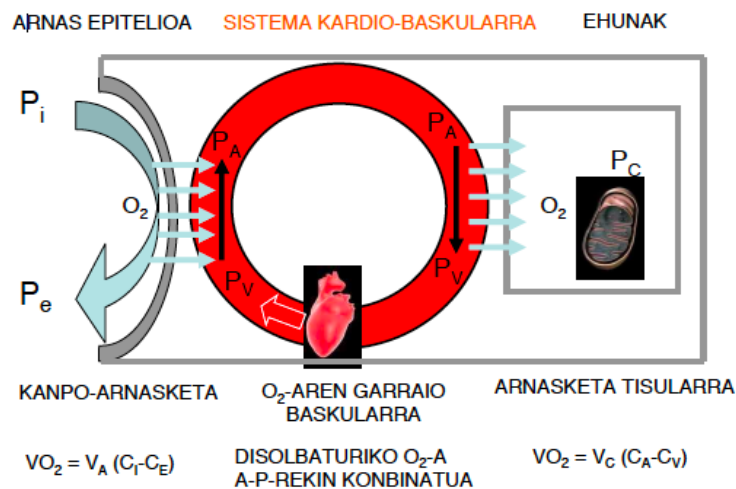


5. GAIA – ARNASKETA

ARNASKETA PROZESUA:



Arnasketan kanpo-arnasketa eta arnasketa tisularra burutzen dira, eta tartean, oxigenoaren garraio baskularra burutzen da:

1. **Kanpo-arnasketa:** Inguruneko oxigenoa arnas epitelioarekin kontaktuan jartzen da eta difusio prozesu bat ematen da, oxigeno horrek epitelioa zeharkatu eta animaliaaren sistema baskularrera sartzen denean. Horri kanpo-arnasketa deritzen, eta kanpo-arnasketan barneratzen den oxigeno kantitatea oxigenoaren presio inhalantearen eta barne medioko oxigeno presioaren arteko diferentziaren arabera izango da. Presio inhalantea askoz handiagoa bada, erraz barneratuko da oxigenoa, diferentzia txikia bada, aldiz, gutxiago. Difusio hori gertatzen denean, oxigenoaren $P_i > P_e$ izango da beti eta, modu berean, zirkulazio sistemako oxigenoaren $P_v < P_a$, oxigenoa gehituko baitzaio presio benosoari, presio arteriala lortuz.
2. **Oxigenoaren garraio baskularra:** difusioz barneraturiko oxigenoa zeluletara garraiatzeko zirkulazio sistema erabiltzen da. Garraio hori bi modutara eman daiteke: odolean disolbaturik edota arnas pigmentuei konbinatuta/lotuta.
3. **Arnasketa tisularra:** zelula mailan gertatzen den arnasketari deritzen, hau da, zirkulazio sistemako oxigenoa difusioz zelulara pasatzeko prozesuari. Kasu honetan, oxigenoaren presio arteriala eta zeluletako oxigeno presioaren arteko diferentziaren arabera izango da oxigeno transferentzia zelulara. Presio arteriala zeluletako oxigeno presio baino handiagoa bada, erraz pasatuko da oxigenoa zeluletara, aldiz, baliook parekoak badira ez. Arnasketa tisularra zeluletako mitokondrioetan ematen den oxigeno kontsumoa da.

Beraz, orotara, *animaliaaren oxigeno kontsumoa kanpoan dagoen oxigeno presioaren arabera* izango da.

HIPOXIA EGOERA ETA HORRI AURRE EGITEKO MEKANISMOAK:

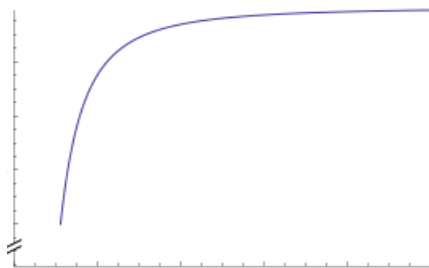
Ondorioz, hipoxia egoera batean (inguruneko oxigeno kontzentrazioa jeistean), animaliaaren oxigeno kontsumoa ere jeitsi egiten da eta horrek ATParen sintesi aerobikoa ere gutxitzen du (oxigenoa behar baita mitokondrioen bidez ATP sintetizatzeke). Egoera horretan, lan zelularra burutzeko beharrezkoa den ATP eskaria konpentsatzeko, animaliak ATP sintesi anaerobikoa soilik erabili dezake, baina soilik tarte batez! Izan ere, bide metaboliko horien sustratua agortu

egiten da eta momentu horretan ATP sintesia ATP eskaria baino txikiagoa da, eta beraz, desoreka batera heltzen da animalia. Zer gertatzen da?

ATP kontzentrazioa jeitsi egiten bada, Na^+/K^+ ATPasaren ponpaketak huts egiten du, mintza despolarizatu egiten da eta kaltzioa zitoplasman barneratu modu ez kontrolatuan. Horri kaltzioaren sarrera katastrofikoak esaten zaio. Ondorioz, proteasak, lipasak... aktibatu eta heriotza zelularra gertatzen da.

Oxieraenketa mekanismoak:

Animali batzuek, ordea, badituzte hipoxia egoera batean heriotza zelularra ekiditeko mekanismoak. Animalia **oxieraentzaileek** oxieraenketa mekanismoak dituzte: inguruneke oxigenoaren presio partziala (PO_2) normoxiatik hipoxiarantz jaisten denean, animalioek euren oxigeno kontsumoa (VO_2) konstante mantentzea lortzen dute.

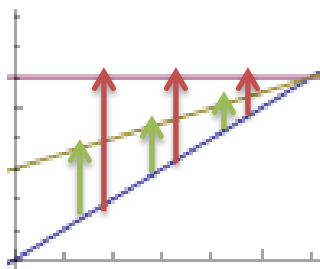


X ardatza $\gg \text{PO}_2$

Y ardatza $\gg \text{VO}_{2\text{std}}$

VO_2 -k konstante izateari utzi eta beherantz jeisten hasten den momentuan dagoen PO_2 presio kritikoa (P_k) izango da. Praktikan zaila izaten da presio kritikoa zein den zehaztea, errealitatea oso anitza baita.

Beste animalia batzuk ordea, **oxikomunztagarriak** dira, hau da, PO_2 aldatzen den heinean VO_2 aldatzen zaie, lerro isometrikoa jarraituz (lerro urdina). Ondorioz, tasa metabolikoa (R_{bas} , lerro gorria) mantentzeko bi mekanismo mota izan ditzakete:



X ardatza $\gg \text{PO}_2$

Y ardatza $\gg \text{VO}_{2\text{std}}$

- *ATP ekoizpen anaerobikoa emendatzea* PO_2 hipoxiarantz doan heinean. ATP ekoizpen hori partziala edo totala izan daiteke; totala denean R_{bas} lerro gorria izatera heldu daiteke, eta partziala denean lerro berdera soilik helduko da.

- *Tasa metaboliko basala (R_{bas}) jaitsi*; hau da, hipometabolismoa garatu. Ad/ Urpeko dortokek. (Ez dugu ikasiko hori nola egiten den).

Animaliek mekanismo bat, bestea edo biak erabili ditzakete bizirauteko, espeziearen arabera. Gainera, horiek ez dira eskusiboki animalia oximounztagarrietan agertzen diren mekanismoak; izan ere, oxieraentzaileek ere presio kritikotik pasatzen diren momentutik aurrera oxikomunztagarriek bezala jokatzeko dute, mekanismo horiek erabiliz.

ARNASKETAREN OINARRIZKO PRINTZPIOAK:

Arnasketan 3 prozesu nagusi daude:

1. **Kanpo-arnasketa:** arnas epitelioan burutzen da. Arnas medioa (ura/airea) arnas epiteliotik pasatzen da, eta korrante inhalantea (P_i) eta korrante exhalantea (P_e) ditu, barrurantzkoa eta kanporantzkoa.

$P_i = \text{PO}_2$ sartzen den korrante inhalantearena.

$P_e = \text{PO}_2$ sartzen den korrante exhalantearena.

$P_i > P_e$ da beti; difusio prozesu batez oxigenoa arnas mediotik barne mediora transferitzen delako. Hori da kanpo arnasketa.

Beraz, $VO_2 = V_a \cdot (C_i - C_e)$

VO_2 : Oxigeno kontsumoa (ml O_2 /h)

V_a : Arnas medioaren fluxua (bol (L,ml)/h)

- Bentilazio-tasa (izen orokorra)
- Eguraspén-tasa (kanpo medioa airea denean)
- Irrigazio-tasa (kanpo medioa ura denean)

$C_i - C_e$: Korrante inhalante eta exhalantearen arteko oxigeno kontzentrazio diferentzia: barne mediora askaturiko oxigenoa.

2. **Garraio baskularra**: barne medioko sistema kardiobaskularrak burutzen du. Barne medioko odol benosoaren PO_2 (P_v), ehunetatik datorrena hain zuzen, baxua izaten da. Kanpo arnasketatik lorturiko difusioko oxigenoa barne mediora sartzean, arterietako PO_2 (P_a) igo egiten da eta hori da berriro ere ehunetara doan odol fluxua, oxigenoz kargatua.

3. **Arnasketa tisularra**: ehunetan burutzen da. Kanpo-arnasketan bezala, oxigenoaren difusioa burutzen da, baina barne medio oxigenoz kargatu beharrean, hustu egiten da, oxigenoa zeluletara transferitzen baita. Ondorioz, $VO_2 = V_c \cdot (C_a - C_v)$

VO_2 : Oxigeno kontsumoa (ml O_2 /h)

V_c : Gastu kardiakoa (bol (L,ml) odol/h)

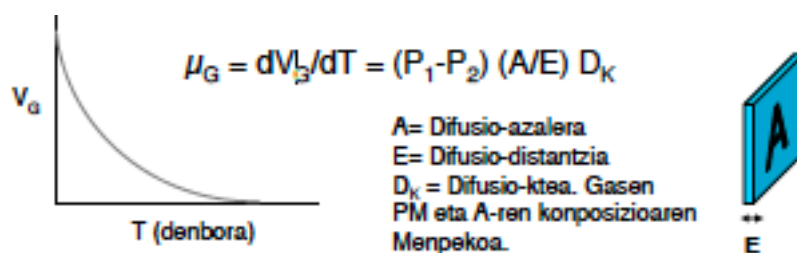
$C_a - C_v$: Arteriak eta benen arteko oxigeno kontzentrazio diferentzia: zeluletan utzitako oxigenoa. (%bol EDO ml O_2 /L odol)

Fick-en printzipioa:

$$VO_2 = V_a \cdot (C_i - C_e) = V_c \cdot (C_a - C_v)$$

Hau da, kanpo arnasketa eta arnasketa tisularrean ematen den oxigeno kontsumoa berdina dela; izan ere, ingurunetik jasotzen den oxigenoa da gero zelulek erabiltzen dutena.

Gasen difusioa:



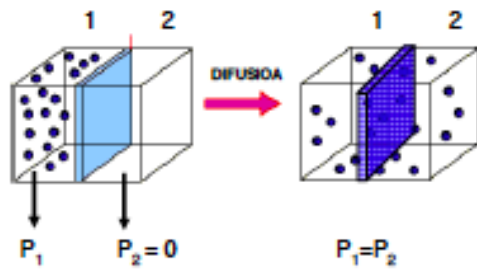
μ_G = Gasaren mugimendua.

$A = B_i$ ganbaren arteko ukipen-azalera. A zenbat eta handiagoa izan, orduan eta iragazkortasun handiagoa.

E = Difusio distantzia zenbat eta handiagoa izan, μ_G txikiagoa da.

D_K = Difusio konstantea gas bakoitzaren balio espezifikoak da. Pisu molekularrarekiko (PM) proportzionala izaten da eta difusio-azaleraren (A) konposizioaren menpekoa.

Difusio abiadura hasieran oso azkarra izaten da baina gerora motelduz doa. Zergatik?



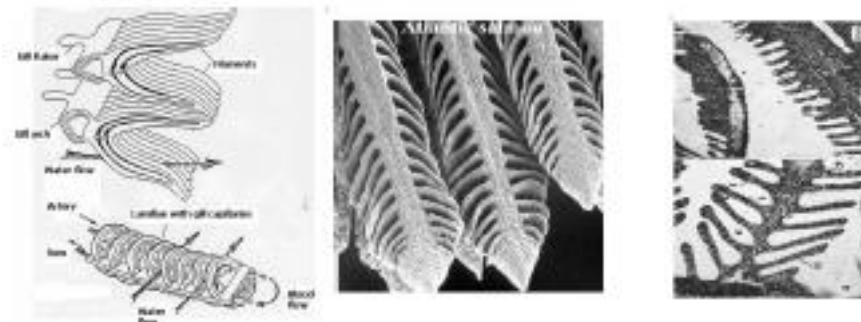
P_1 oso altua eta P_2 oso baxua denean, gradiente indarra handia da eta mintza iragazkorra bada joera handia dago 1-tik 2-ra pasatzeko. Baina P_1 jaisten eta P_2 igotzen doan heinean, bi presioak orekatu egiten dira.

ANIMALIEN ARNASKETA ORGANOAK:

Oro har, animaliek 2 arnasketa organo mota izan ditzakete: birikak edo brankiak. Hala ere, badaude bestelako organoak ere, esaterako intsektuen trakeak.

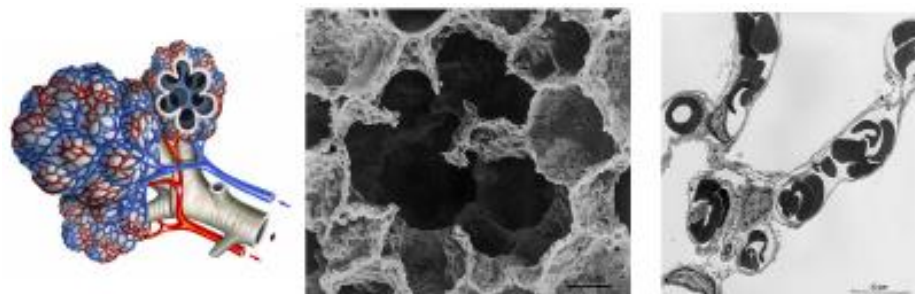
Brankiak:

Arnas epitelioaren ebaginazio bat da, hau da, kanporantz azalera handitzen duen epitelioaren emendatze bat. Filamentu bakoitzean lamelak ditu kokatuta eta horiek oso baskularizatuta egoten dira, horrela gasen trukea barne mediora burutu ahal izateko. Kapilareak filamentutik sartu, lamela egituraren ertzarekiko paralelo hedatu, eta berriro ere filamentutik ateratzen dira.



Birikak:

Birikak, aldiz, arnas epitelioaren inbaginazioak dira, hau da, kanporantz hedatu beharrean, barrurantz azalera handitzen duen epitelioaren emendatze bat. Birikak albeoloz osatuta daude eta albeoloak ere oso baskularizatuta daude.



Biriken 3. argazkian ikusten diren orban beltz horiek eritrozitoak dira (baskularizazioaren adierazle).

Bai birika eta bai brankietan *difusio distantzia txikia eta difusio azalera handia* izaten da. Horrela, etekin gehiago atereaz prozesuari.

Gay Lussac-en legea:

Gay Lussac-en legeak oxigenoaren presio partziala (PO_2) eta oxigenoaren kontzentrazioaren (C_{O_2}) arteko erlazioa ulertzeko balio du, oxigenoarena zein beste edozein gasena.

$$P V = n R T$$

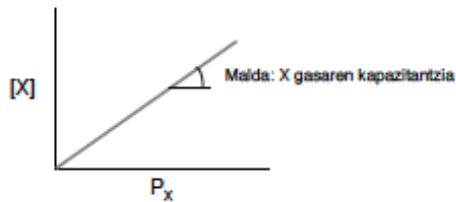
R: gasen konstantea = $0.08205 \text{ l atm / } ^\circ\text{K mol}$
 T: temperatura absolutoa ($^\circ\text{Kelvin}$)
 n: mol kopurua

Baldintza estandarretan: $V = n R T / P = 22.4 \text{ l}$

Gas baten presioa eta kontzentrazioaren arteko erlazioa.

$$n_x/V = [X] = P_x / RT$$

$$[X] = \text{mol x /litro}$$



Tenperatura zehatz batean gas mol baten $P \cdot V$ konstante mantentzen dela esan nahi du. Beraz, baldintza estandarretan ondoko balioak izango genituzke:

- $T^\circ = 273 \text{ }^\circ\text{K} = 0^\circ\text{C}$
- $P = 1 \text{ atm}$
- $V = 22,4 \text{ L}$

Daltonen legea:

Gas nahasketa batean, gas bakoitzak eragiten duen presio partziala gasaren frakzio molarrekiko proportzionala da.

$$PP_X = P_T * FM_X$$

$$P_T = PP_{N_2} + PP_{O_2} + PP_{CO_2} + PP_{B...}$$

$$P_{atm}(\text{itsas-mailan}) = 760 \text{ mmHg} = 1 \text{ atm} = 101000 \text{ Pa} = 1010 \text{ mbar.}$$

$$PP_{O_2} = P_T * FM_{O_2} = 760 \text{ mmHg} \times 21/100 = 160 \text{ mmHg.}$$

Airearen konposizioa:

- $O_2 = 21\% = 210 \text{ mlO}_2/\text{l aire}$
- $N_2 = 78\% = 780 \text{ ml N}_2/\text{l aire}$
- $CO_2 = 0.04\% \uparrow = 0.4 \text{ ml CO}_2/\text{l aire}$
- Bestelakoak: 0.92%

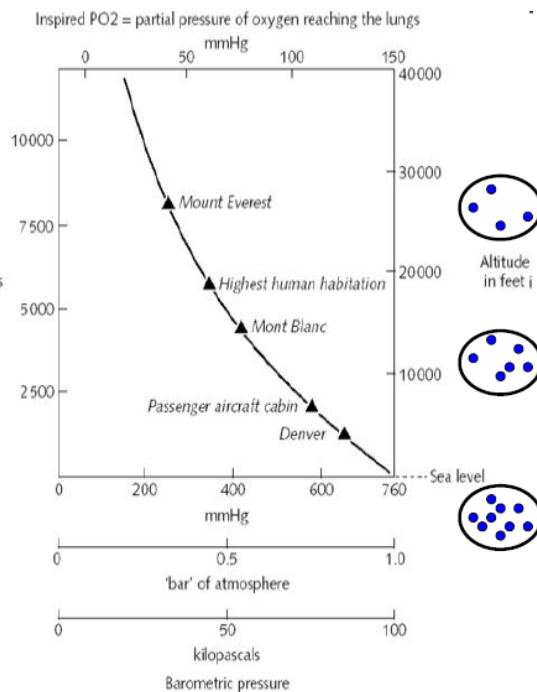
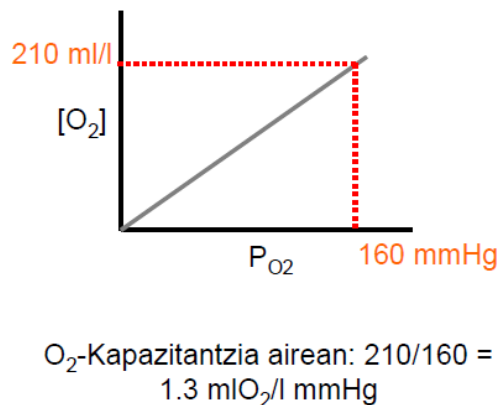
AIREAN (itsas-mailan)

URETAN

$PO_2 = 160 \text{ mmHg}$	$PO_2 = 160 \text{ mmHg}$
$[O_2] = 210 \text{ mlO}_2/\text{L aire}$	$[O_2] = (\text{ur gezan})$
	(10°C): $11,4 \text{ mg/L} \rightarrow (1 \text{ mol } O_2 = 32 \text{ g}; 1 \text{ mol gas} = 22,4); (22,4/32 = 0,7) \rightarrow 8,02 \text{ mlO}_2/\text{L}$
	(30°C): $7,9 \text{ mg/L} \rightarrow (1 \text{ mol } O_2 = 32 \text{ g}; 1 \text{ mol gas} = 22,4); (22,4/32 = 0,7) \rightarrow 5,6 \text{ mlO}_2/\text{L.}$
$O_2 \text{ kap} = 210/160 = 3,1 \text{ mlO}_2/\text{L mmHg}$	$O_2 \text{ kap} = 8,02/160 = 0,0501251 \text{ mlO}_2/\text{L mmHg}$
	$O_2 \text{ kap} = 5,6/160 = 0,0351 \text{ mlO}_2/\text{L mmHg}$

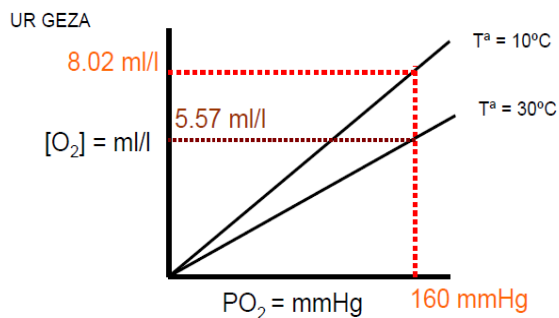
Uretan, oxigeno kantitate berdina arnasteko, ur kantitate askoz handiagoa arnastu behar da. Uretan O_2 -ren kontzentrazioa askoz baxuagoa delako.

- AIREAN**



- URETAN**

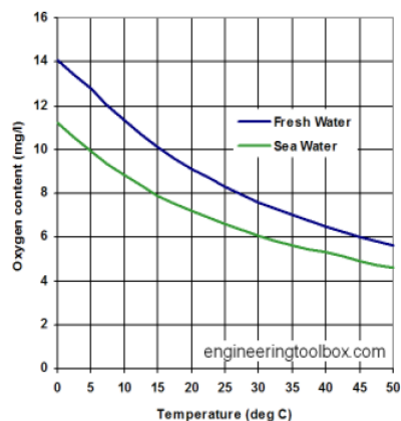
Oxigeno disolbatuaren kapazitantzia



UR GEZAN 10°C -TAN : O_2 -Kapazitantzia = $8.02/160 = 0.050 \text{ ml } O_2/\text{l mmHg}$

UR GEZAN 30°C -TAN : O_2 - Kapazitantzia = $5.57/160 = 0.034 \text{ ml } O_2/\text{l mmHg}$

OXIGENO-KONTZENTRAZIOA UR GEZAN ETA ITSAS URAN



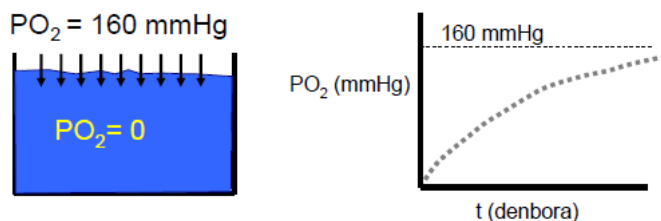
HIPOXIA NOIZ GERTATZEN DA? $PP_{O_2} \downarrow = P_T * FM_{O_2}$

P_T edo FM_{O_2} jaisten direnean \rightarrow zenbat eta altuago egon P_{atm} geroz eta balio txikiagoa dauka. Izan ere gure gainean dagoen aire zutabea txikiagoa da.

Oxigenoa fase likidoan:

Oxigenoan odolean garraiatzen da fase likidoan. Kanpoko eta barruko presio diferentziagatik O₂-a disolbatu egingo da likidoan. Prozesu hau geldoa da eta maximo batera iristen da (gas faseak daukan presio berdinerara iristen denean).

Oxigenoa fase likidoan



$$\text{OREKAN} \rightarrow \text{PO}_2 (\text{f.l}) = \text{PO}_2 (\text{f.g})$$

$$\text{LIKIDOAN, } [\text{O}_2] = \text{PO}_2 * \alpha \text{ O}_2 (\text{sol})$$

α =solugarritasuna. Gas ezberdinek solugarritasun ezberdina daukate.

CO₂-a O₂-a baino solugarriagoa da. Solugarritasuna bi faktoreen menpe dago: Tenperatura eta gazitasuna. T \uparrow eta gazitasuna \uparrow \rightarrow O₂ solugarritasuna \downarrow

Arnas-medioen arteko konparaketa:

VO₂= 5mlO₂/h.

AIREAN (itsas-mailan)	URETAN
Hasieran \rightarrow PO ₂ = 160 mmHg	Hasieran \rightarrow PO ₂ = 160 mmHg
Hasieran \rightarrow [O ₂]= 210mlO ₂ /L aire 1h ondoren \rightarrow 205mlO ₂ /L aire	Hasieran \rightarrow [O ₂]= 8 mlO ₂ /L ur 1h ondoren \rightarrow 3 mlO ₂ /L ur
PO ₂ (1h ondoren): 205/210*160 mmHg= 156mmHg.	PO ₂ (1h ondoren): 3/8*160mmHg= 60mmHg.

Presio aldaketa askoz handiagoa da uretan airean baino, airean ia ez da aldatzen.

PO₂ eta [O₂]: ARNAS-MEDIOEN ARTEKO KONPARAZIOA

URA

AIREA

[O ₂] (mlO ₂ /l)	8-6	210
DK (cm ₂ /atm min)	34 10 ⁻⁶	11
Dentsitatea (kg/l)	1	0.0013
Arnas-medio l/O ₂ l	143	4.8
Arnas-medio kg/O ₂ l	143	0.0062
Bero esp (cal/l °C)	1000	0.31
B-kond (cal/s cm °C)	0.0014	0.000057

(DK: difusioa.)

Uretan bizi den molusku batek bere inguruan geruza hipoxiko bat sortzen du, bere inguruko oxigenoa iada arnastu duelako ondorioz difusio abiadura oso geldo bat sortzen da. Moluskuaren inguruko ur berriztatzea geldoago ematen delako.

Airean bizi diren organismoak ordea, difusioa askoz azkarrago ematen da, bere inguruko airea azkar berriztatzen delako.

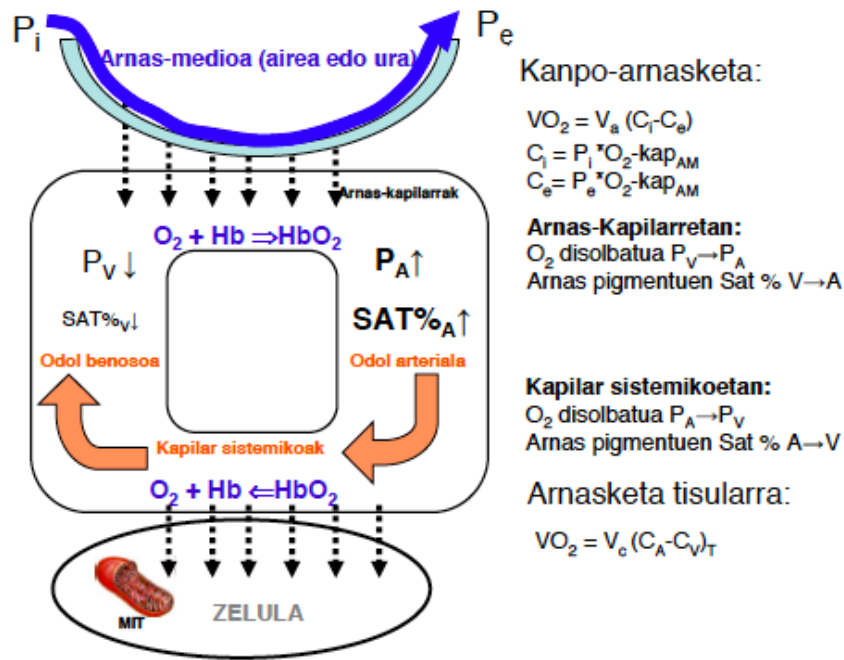
Zenbat litro ur behar dira 1L O₂ lortzeko? 1000ml O₂/7ml =2= **143L ur**. Eta 1000ml O₂ /210mlO₂= **4,8L aire**.

OXIGENOAREN GARRAIOA:

Oxigenoa kanpo mediotik barneratzen dugunean, bere presio presio inhalantea (Pi) da, eta arnas epiteliotik igaro ostean, berriz, presio exhalantea (Pe). Arnas epitelioa oso baskularizatuta dago oxigeno truke/difusio hori eman ahal izateko. Oxigenoa barne ingurunera pasatzen denean benetako presioa (Pv) eta bertako arnas pigmentuen saturazio portzentaia (SAT%v) hazi egiten dira, presio arteriala (Pa) eta arterietako arnas-pigmentuen saturazio portzentaia (SAT%a) lortuz:

Pi → ArnasEpitelioa → Pe.

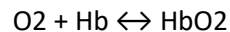
Pv eta SAT%v → Odol-Arnas epitelio trukea → Pa eta SAT%a.



Beraz, odolean oxigenoa garraiatzeko bi era daude:

- Oxigenoa odolean disolbaturik garraiatzea
- Oxigenoa arnas-pigmentuen bidez garraiatzea.

Arnas pigmentuak oxigenoa hartu eta odoleko oxigenoaren presio partzialean eragin gabe, molekula hauek garraiatzeko gaitasuna dute. Gizakiaren kasuan, esaterako, hemoglobina pigmentua dugu:



Arnas epitelioan oxigenoaren difusioa (trukea) gertatzen denean, ondorengo gertatzen da:

- O_2 disolbatuaren kontzentrazioa igo egiten da, eta beraz, baita odoleko oxigenoaren presio partziala ($P_V \rightarrow P_A$).
- O_2 disolbatua zenbat eta handiagoa izan, HbO_2 (Oxihemoglobina) kontzentrazioa igo egiten da eta Hb (Desoxihemoglobina) jeitsi egiten da ($SAT\%_V \rightarrow SAT\%_A$).

Ondorioz, P_A eta $\%SATA$ handiagoak dira P_V eta $SAT\%_V$ baino.

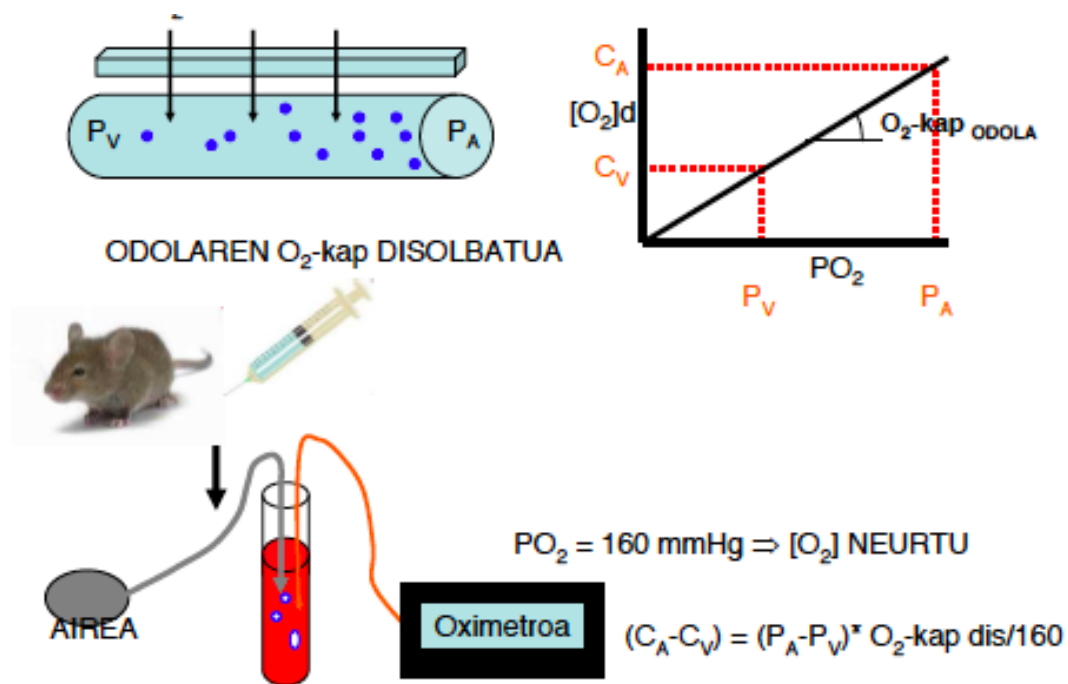
Behin barne medioan oxigenoa dagoela, arterietako oxigenoa kapilare sistemikoetan zeluletara pasatzen da difusioz eta ondorioz, hurrengoa gertatzen da:

- Oxigeno disolbatuaren kontzentrazioa jaitsi egiten da, difusioz zelulara pasatzen delako, eta berarekin odoleko oxigenoaren presio partziala ($P_A \rightarrow P_V$).
- Oxigeno gutxiago dagoenez, Hb gehiago eratu eta HbO_2 gutxiago geratzen da ($SAT\%_A \rightarrow SAT\%_V$).

Odolaren oxigenoa garraiatzeko gaitasuna:

Esasn bezala, odolak oxigenoa bi modutan garraiatu dezake: disolbaturik edota konbinatuta.

Oxigeno disolbatua: arnas epiteliotik oxigenoa arterietara pasatzen da, eta beraz, presioa aldatu egiten da ($P_V < P_A$).



Presio horiei dagozkien oxigeno kontzentrazioak zeintzuk diren jakiteko, odolaren **oxigeno kapazitate disolbatua** erabili behar da (konbertsioa egiteko).

$$C_D = (O_2 \text{ kap dis}) \cdot P$$

160mmHg-ko PO_2 eragiten dugu odol laginean eta oximetro bidez O_2 kontzentrazioa kalkulatu da; balio hori erreferentziatzat erabiltzen da.

Espezieen O_2 kapazitate disolbatua ez da oso desberdina izaten espezieetik espezierara; izan ere, odola gehienbat ura da eta beraz, odolaren balio hori urarenaren antzekoa da. O_2 kap disol = 5-8 mlO₂/L odol edo berdina dena, 0'5-0'8 mlO₂/100ml odol izan ohi da. (Bigarren unitate hori gehiago erabiltzen da animali fisiologian).

Nola neurtzen da C_a eta C_v , P_a eta P_v balioetatik abiatuz?

Demagun, P_v 40mmHg eta P_a 100mmHg direla, eta animaliaren O_2 kap dis=0,6 %bol. dela.

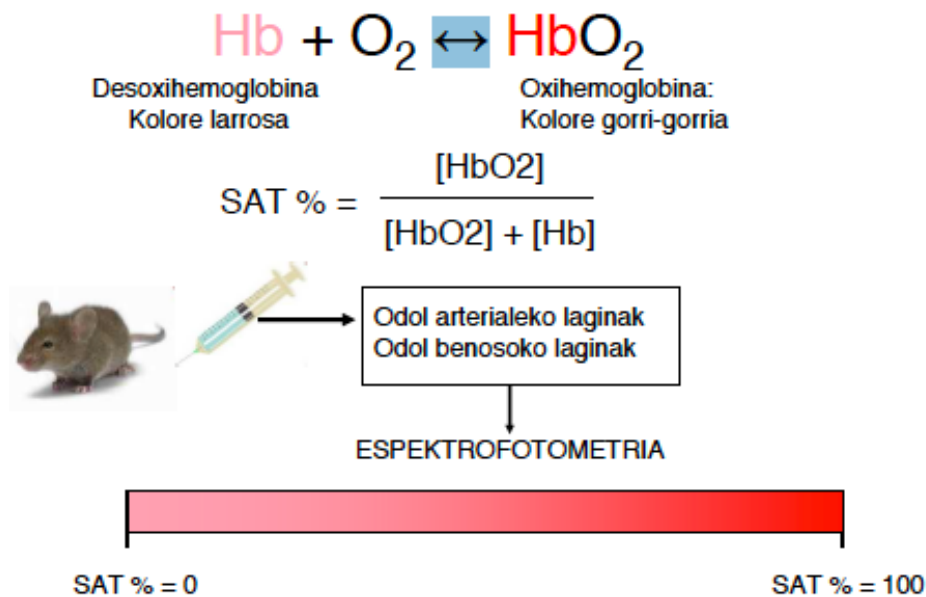
$$C_{vD} = (40/160) \cdot 0,6 = 0,15 \text{ \%bol}$$

$$C_{aD} = (100/160) \cdot 0,6 = 0,375 \text{ \%bol}$$

$$(C_{aD} - C_{vD}) = ((100-40)/160) \cdot 0,6 = 0,225 \text{ \%bol}$$

Oxigeno konbinatua: oxigeno konbinatua saturazio-portzentaiei bidez neurtzen da, hau da, hemoglobina molekula guztien artean zenbat oxihemoglobina pigmentu dauden azaltzen duen portzentaia; pigmentu guztien artean zenbatek duten oxigenoa loturik, alegia.

$$SAT\% = |HbO_2| / (|HbO_2| + |Hb|)$$

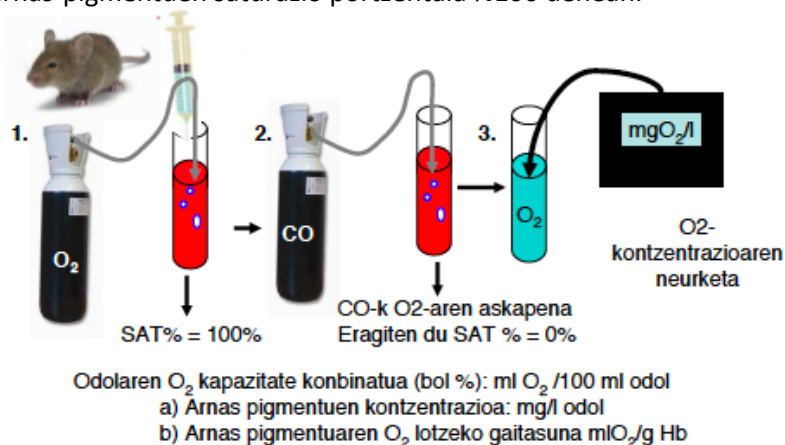


Hemoglobina pigmentu bat denez, kolore aldaketak ditu egoeraren arabera:

- Oxigenoarekin konbinatu gabe: kolore arrosa.
- Oxigenoarekin konbinatuta: kolore gorri bizia.

Beraz, espektrofotometro baten bidez erraz jakin daiteke odolaren saturazio portzentaia zein den (linealki proportzionalak baitira SAT% eta Abs).

Oxigeno kapazitate disolbatua dagoen eran, **oxigeno kapazitate konbinatua** ere badago eta zera adierazten du: pigmentuekin konbinatuta dagoen oxigeno kontzentrazioa (%bol unitateetan) arnas-pigmentuen saturazio portzentaia %100 denean.



Odol lagina ondo aireztaturik mantenduz, bere saturazio portzentaia %100 dela bermatzen da, eta gero CO (karbono monoxidoa) erabiltzen da neurketa egiteko; izan ere, hemoglobina pigmentuak afinitate handia du CO-rekiko. Hemoglobinarekin afinitate mailak handienetik txikienera hauek dira, hain zuzen: CO, CO_2 eta O_2 .

Ondorioz, kalkulua egiteko CO erabiltzen da. CO gehitzean laginari, konbinatutako oxigenoa askatu egiten dute pigmentuek eta COri lotzen dira. Askatzen den oxigenoa zein den kalkulatu da eta horren arabera oxigeno kapazitate konbinatua kalkulatu.

Oxigeno kapazitate konbinatuak aldakorrak dira espezetik espeziera, oxigeno kapazitate disolbatua ez bezala; izan ere, pigmentuaren zein egoeraren arabera gaitasun ezberdina izan dezake animalia batek oxigeno garraioa pigmentuen bidez burutzeko.

Odolaren O₂-kapazitatea animalia desberdinetan

Table 7.10 Oxygen-carrying capacity of bloods with pigments, from a range of animals.

Animal group	Pigment	ml O ₂ 100 ml ⁻¹
Nematode	Hb	1-3
Annelid	Hb	0.1-20
	He	3-6
Echiuran	Hb	4-5
Sipunculan	He	2-3
Cephalopod mollusc	Hc	3-4
Gastropod mollusc	Hc	1-3
Crustacean	Hb	2-3
	Hc	1-4
Insect	Hb	5-12
Elasmobranch	Hb	4-5
Teleost	Hb	4-20
Amphibian	Hb	6-10
Reptile	Hb	6-12
Bird	Hb	10-22
Mammal	Hb	14-32
Water	-	0.65

Hb, haemoglobin; He, haemerythrin; Hc, haemocyanin.

Taula: Animalia desberdinetan odoleko oxigeno kapazitate totalak (disolbatua + konbinatua).

Taularen arabera, animaliek urak baino oxigeno kapazitate askoz altuagoa dute euren odolatan, eta hori, pigmentuei esker lortzen da; esan bezala, oxigeno kapazitate disolbatua uraren balioen antzekoa izan ohi delako, eta beraz, kapazitate totalean diferentzia konbinatuak markatzen duelako espezetik espeziera. Animalia gehienek, 1-6 ml O₂/100ml odol tarteko kapazitate totala izaten dute, baina batzuek altuagoa.

Bestalde, ASFA altua duten animaliek oxigeno kapazitate altuak izaten dituzte odolean. Ugaztunek, esaterako, ASFA altua dutenez, oxigeno kapazitatea ere altuagoa dute.

Ca eta Cv disolbatu eta konbinatuen kalkuluak:

Zapaburuaren adibidea:

$$C_A \text{ konbinatua} = \text{SAT\%}_A * O_2\text{-Kap Konbinatua}$$

$$C_V \text{ konbinatua} = \text{SAT\%}_V * O_2\text{-Kap Konbinatua}$$

$$(C_A - C_V)_K = (\text{SAT\%}_A - \text{SAT\%}_V) * O_2\text{-Kap Konbinatua}$$



Odol arteriala: PA, SAT% A

Odol benosoa: PV, SAT% V

P_A	100 mmHg	$(C_A - C_V)_d = (100 - 40 / 160) * 0.6 \text{ bol\%} = 0.225 \text{ bol\%}$
P_V	40 mmHg	$(C_A - C_V)_K = (0.95 - 0.85) * 1.5 \text{ bol\%} = 0.15 \text{ bol\%}$
SAT\%_A	0.95	
SAT\%_V	0.85	
$O_2 \text{ kap}_D$	0.6 bol%	$(C_A - C_V)_T = (C_A - C_V)_d + (C_A - C_V)_K = 0.225 + 0.15 \text{ bol\%}$
$O_2 \text{ Kap}_K$	1.5 bol%	
V_C	15.4 ml/g h	$(C_A - C_V)_T = 0.375 \text{ bol\%} = 0.00375 \text{ mlO}_2/\text{ml odol}$

⇒ Ezkerreko datuekin eskumako kalkuluak egin dira.

Beraz, zein da oxigeno kontsumoa (VO_2)?

Adi unitateetara!

$$VO_2 = V_C (C_A - C_V)_T$$

$$VO_2 = 15.4 \text{ ml odol/ g h} * 0.00375 \text{ ml O}_2/\text{ml odol} = 0.05775 \text{ ml O}_2/\text{g h}$$

Pigmentuen ekarpena eta Ateratze-portzentaia:

Bi parametro fisiologiko hauek oso erabilgarriak dira:

- Pigmentuen ekarpena: oxigenoaren garraio baskularrean ekarpen osoarekiko pigmentuek egin duten ekarpena zein izan den adierazten du.

$$\text{PIGMENTUEN EKARPENA} = \frac{(C_A - C_V)_K}{(C_A - C_V)_T}$$

- Zapaburuaren kasuan: $0.15 / (0.15 - 0.225) = 0.4 \rightarrow \%40$

- Atzeratze-portzentaia (E): arterietan garraiatzen den oxigeno guztiarekiko zenbat erabiltzen den adierazten du.

$$\text{ATERATZE-PORTZENTAJEA (E)} = \frac{(C_A - C_V)_T}{C_A \text{ (totala)}}$$

- Zapaburuaren kasuan: 1,8tik 0,2%bol bakarrik erabili da.

- Nondik dator formula?

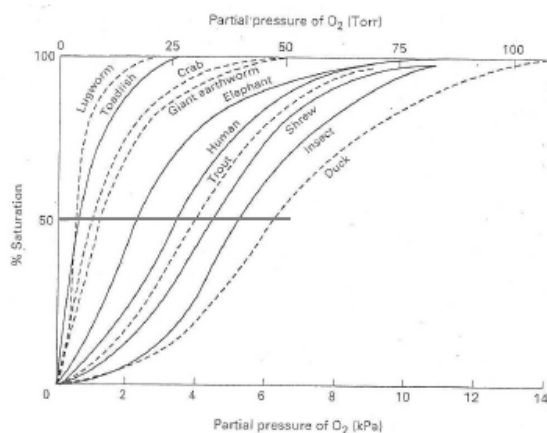
$$VO_2 = V_a \cdot (C_i - C_e) = V_c (C_a - C_v)_{\text{Totala}}$$

- U (erabilpen %) hau den bezala: $U = (C_i - C_e) / C_i$
- E hau da: $E = (C_a - C_v)_{\text{totala}} / C_{a\text{totala}}$; kasu honetan, 0,2 %bol.
 - $C_{a\text{totala}} = C_{a\text{disolbatua}} + \text{konbinatua}$; kasu honetan, 1,8 %bol.

Arnas pigmentuen disoziazio-kurbak: espezien arteko desberdintasunak.

Irudian espezie ezberdinek kurba ezberdina dutela ikusten da, kurba zenbat eta ezkerrerago egon, espezieak oxigenoarekiko afinitate altuagoa izango du. Izan ere, P_{50} geroz eta baxuagoa izango da. Grafikoan P_{50} balio oso ezberdinak agertzen dira. (kPa-tan ematen da presioa, 1 kPa = 7,5 mmHg).

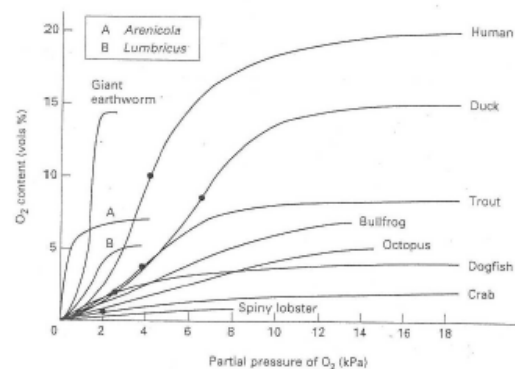
ARNAS PIGMENTUEN DISOZIAZIO-KURBAK: Espezieen arteko desberdintasunak



Lugworm: *Arenicola marina* (anelidoa).
Toadfish: *Opsanus tau* (Zapua, Arraina; Kordatua)
Crab: *Carcinus maenas* (Karramarroa, krustazoea)
Giant Earthworm: *Driloleirus americanus* (anelidoa)
Trout: Amuarraina (Kordatua)
Shrew: *Crocidura russula* (satitsua, mamalioa, kordatua)
Duck: Ahateia (Hegaztia, kordatua)

P_{50} : espezieen arteko aldakortasun handia

$(C_A - C_V)_K$: - disoziazio-kurba
- O_2 kapazitate konbinatua.



- Arnas pigmentuaren P_{50} eta animaliaren tamainaren arteko erlazioa

Zenbat eta animaliaren $W \downarrow$ izan, $P_{50} \uparrow$ eta O_2 -rekiko afinitatea \downarrow . Grafikoan agertzen den 1. kurba elefantearena da eta 8.na arratoiarena. VO_2 eskaria altua bada, P_{50} handitu egiten da.

Arnas pigmentuaren P_{50} -a eta animaliaren tamaina

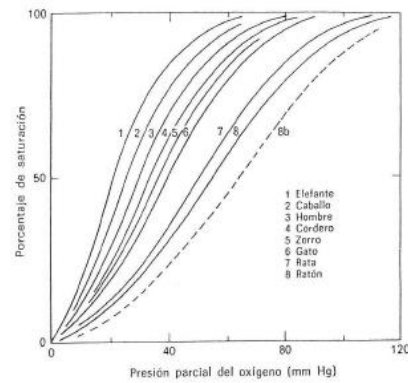


Figura 3-7. Curvas de disociación para el oxígeno de la sangre de mamíferos de diversos tamaños. Los mamíferos pequeños tienen una afinidad para el oxígeno más baja. Esto sirve para que la liberación de oxígeno en los tejidos permita mantener la elevada tasa metabólica de un animal de pequeño tamaño. La curva de trazos (8B) indica el efecto de la acidez sobre la sangre del ratón (8) (Efecto Bohr) (Schmidt-Nielsen, 1972, reimpreso de Federation Proceedings, 29: 1524-1532, 1970).

- P_{50} eta aktibitate-mailaren arteko erlazioa

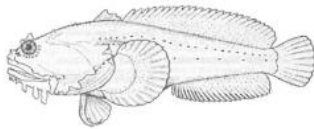
3 arrain ezberdinen aktibitate maila eta P_{50} , konparatu dira hurrengo grafikoan. Zapuak, aktibitate-maila oso baxua dauka eta bere kurba ezkerretara dago. Urraburuak aktibitate-maila altuagoa dauka eta bere kurba erdikoa da eta azkenik, berdela oso igerilari ona da eta aktibitate-maila oso altua dauka eta bere kurba eskubitara dago.

Hiru disoziazio-kurbak konparatuz, ikusten da:

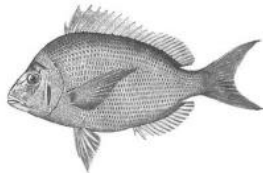
Aktibitate-maila ASFA $\uparrow \rightarrow$ VO_2 eskaria $\uparrow \rightarrow P_{50} \uparrow \rightarrow$ afinitate baxuko pigmentua daukala.

P_{50} -a eta aktibitate-maila

Batracoido (Opsanus tau). Zapua



Stenotomus chrysops (Egarridoak) Urraburu.



Scomber scombrus (Berdela)

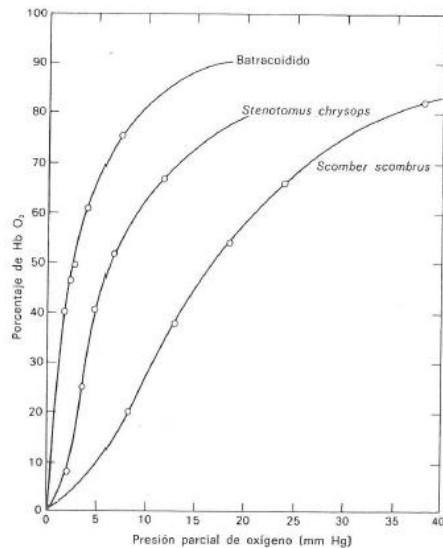
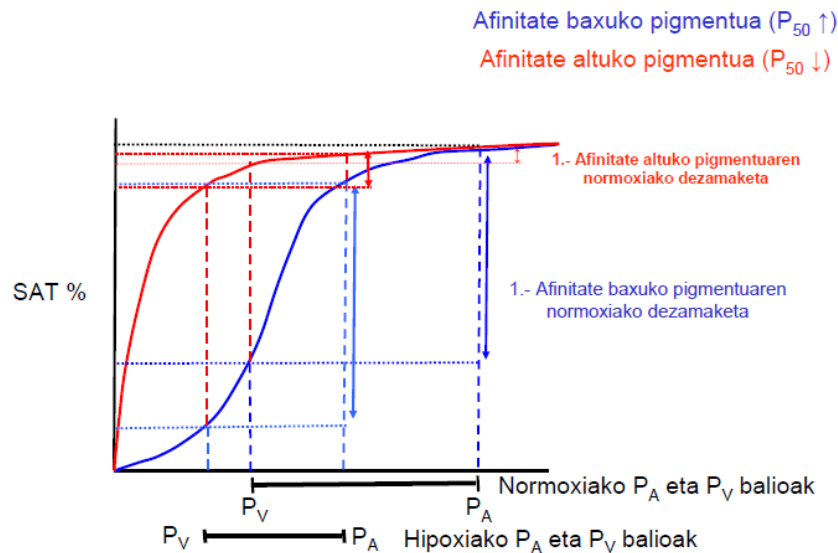


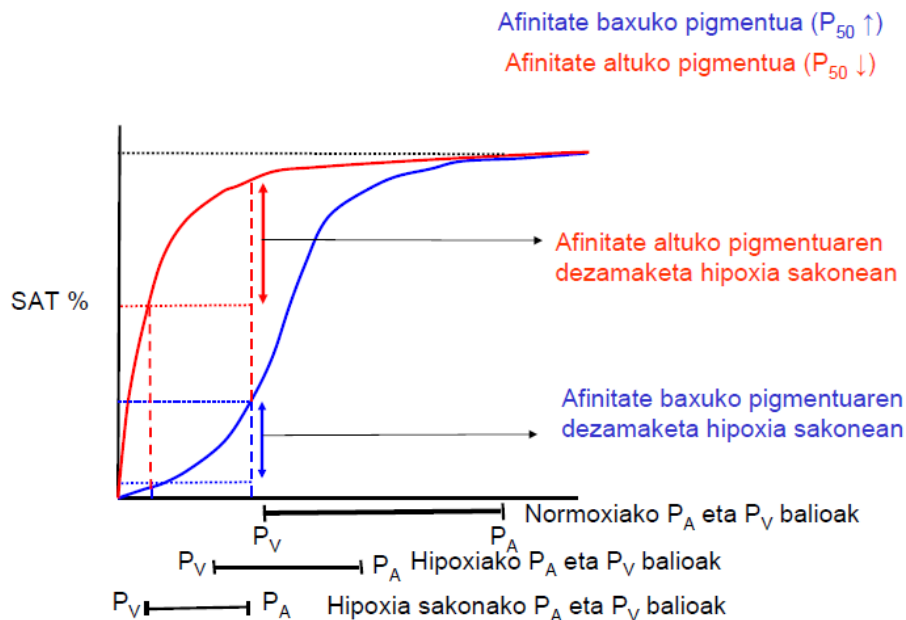
Figura 3-9. Los peces muy activos tienen curvas de disociación para el oxígeno situadas a la derecha de los peces más lentos. Por tanto, su sangre cede oxígeno a los tejidos con mayor facilidad: pH 7,38, 25° C (Hall y McCutcheon, 1938).

- Afinitate altuko eta baxuko pigmentuak

Afinitate altuko pigmentu baten disoziazio kurban, zenbat eta presio baxuko balioetara joan (ezkerrerantz), balio normoxikoetan ikusten da dezamaketa oso txikia ematen dela eta afinitate baxuko pigmentuetan dezamaketa handia. Beraz, afinitate baxuko pigmentuak oxigenoaren oso garraiatzaile onak dira normoxian.



Geroz eta P balio hipoxikoagoetan, afinitate altuko pigmentuek gehiago dezamatuko dute eta afinitate baxukoek gutxiago, beraz hipoxiako balioetan afinitate altuko pigmentuak izango dira oxigeno garraiatzaile onak.



Pigmentuen eragina esperimentalki frogatu daiteke. Bi espezie hauek P_{50} oso ezberdinak dituzte. Biak dira ur arnastaileak eta ez dira ia mugitzen. N (egoera normalean) eta

CO (karbono monoxidoarekin tratatutako medioan: izan ere, arnas pigmentuek afinitate handia daukate CO-ari eta O₂-aren garraioa konbinatua blokeatzen dute). Bi espezieak oxierantzaileak dira baina *Chironomus* oxierantzaileagoa izan ere, PO₂ asko jaisten denean mantendu egiten duelako O₂-ren ekarpena.

Taulan agertzen den ehunekoa: pigmentuaren ekarpena (geroz eta hipoxikoagoak diren egoeretan). *Sabella*-n ez da ia aldatzen afinitate gutxiko pigmentua daukalako eta *Chironomus*-en, afinitate altuko pigmentua duenez, oso baldintza hipoxikoetan ekarpen oso handia (%60) duela ikusten da. Beraz zenbat eta P₅₀ baxuago izan, orduan eta ekarpen handiago.

<i>Sabella</i>				<i>Chironomus</i> (larva)		
P ₅₀	8 - 29 mm Hg			0,1 - 0,6 mm Hg		
V O ₂ (mlO ₂ / g.h.)						
tO ₂ (mm Hg)	N	CO		N	CO	
150	0,52	0,36	31%	0,43	0,43	0 %
120	0,48	0,34	29%	0,42	0,42	0 %
90	0,43	0,30	30%	0,42	0,40	4,7%
60	0,35	0,24	31%	0,42	0,38	9,5%
30	0,23	0,15	34%	0,37	0,23	38%
10	0,09	0,07	22%	0,20	0,08	60%

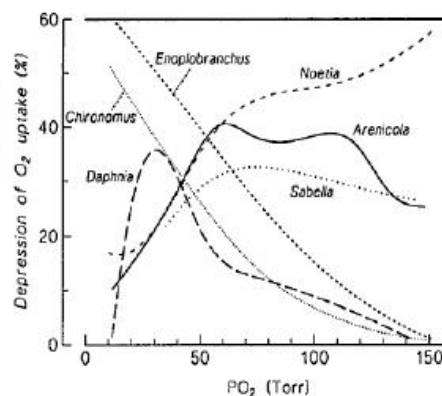


fig. 2. Depression of O₂ uptake of invertebrates at different O₂ tensions following CO-blockade of heme oxygenation, illustrating the role of Hbs in transporting O₂. Data are from the following sources: *Daphnia*, Ref. 239; *Chironomus*, Ref. 152; *Enoplobranchus*, Ref. 362; *Sabella*, Ref. 153; *Arenicola*, Ref. 352; *Noetia*, Refs. 124a and 630.

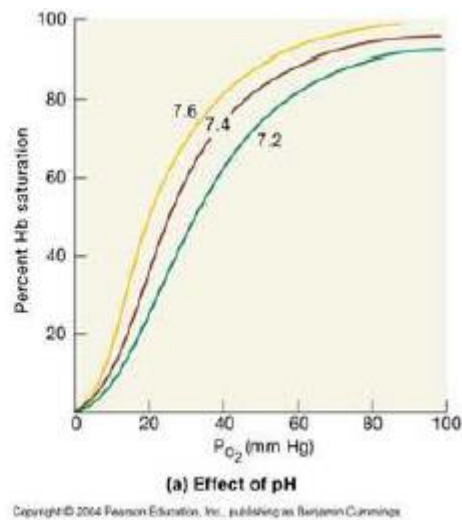
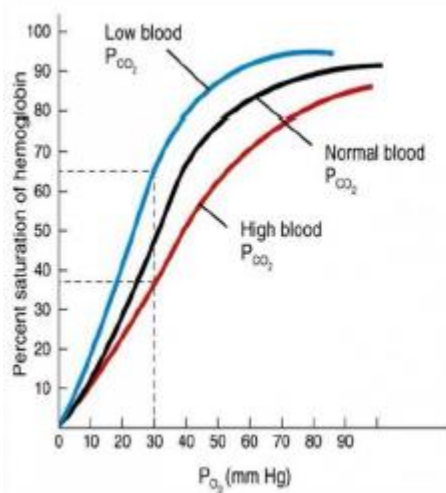


BOHR EFEKTUA (Ø)

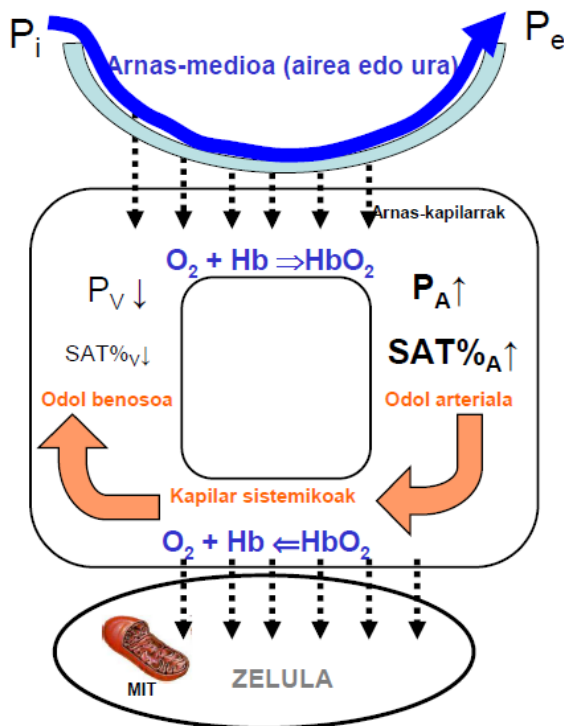
CO₂-presioaren (PCO₂: mmHg) aldaketak eta horrekin lotuta dagoen pH-aren aldaketak eragindako arnas pigmentuaren O₂-arekiko afinitatearen aldaketa. Bi efektuk eragiten dute:

- Efektua zuzena: PCO₂ igotzen denean → P₅₀ handitzen da eta ondorioz O₂-arekiko afinitatea gutxitzen da. CO₂ eta O₂-aren arteko lehia ematen da eta CO₂-a hemo taldera sartzen denean T konfigurazioa (egonkorra) hartzen du.
- Zehar efektua edo ez-zuzena: pH-arena. PCO₂ igotzen denean CO₂-aren kontzentrazioa igotzen da eta erreakzioa hau eskubirantz ematen da, $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \leftrightarrow \text{H}_2\text{CO}_3 \leftrightarrow \text{H}^+ + \text{HCO}_3^-$. Horrela protoiek medioa azidifikatuko dute pHa jaitsiz. Disoziazio kurbak neurtzean → P₅₀ igotzen dela eta pigmentuaren afinitatea jaisten dela ikusten da.

$$\phi = \frac{\Delta \log P_{50}}{-\Delta pH}$$



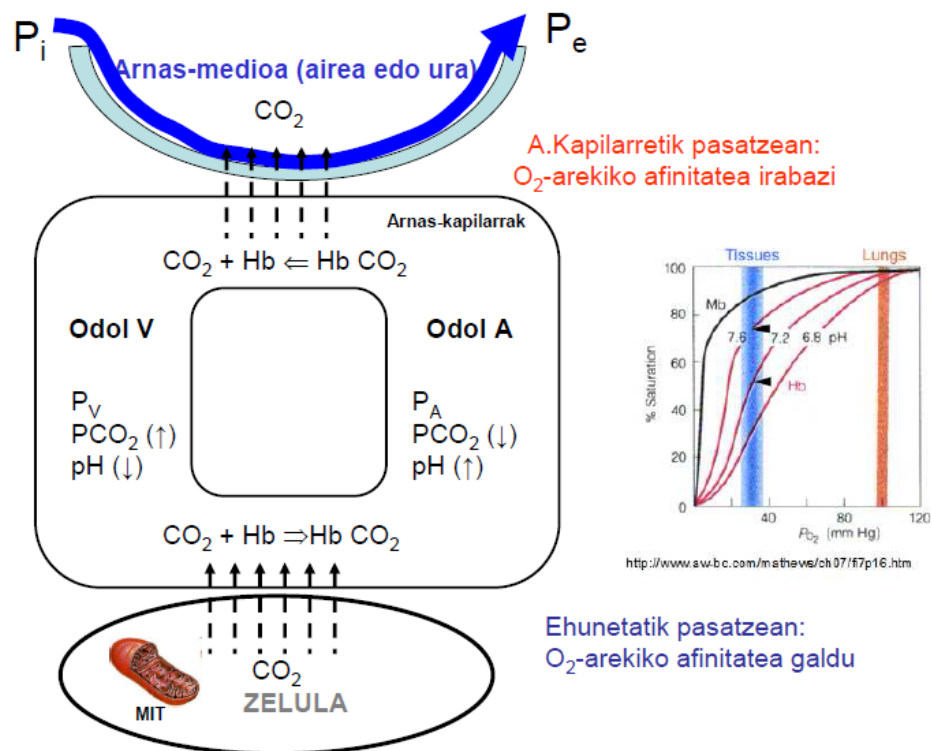
Afinitatea galtzeaz gain, SAT% maximoa ere jaitsi egiten da PCO_2 igotzen denean \rightarrow ROOT EFEKTUA. Askotan ezin dira bi efektuak bereiztu eta Bohr-Root efektuari buruz hitz egiten da.



Odola arnas epiteliotik pasatzean, odolaren pH-a igo egiten da $CO_2 + H_2O \leftrightarrow H^+ + HCO_3^-$ erreakzioak ezkererantz desplazatzen da eta orduan pigmentuak O_2 rekiko afinitatea igoko du. Kapilareetan, zelulek CO_2 askatzen dute eta ondorioz $CO_2 + H_2O \rightarrow H^+ + HCO_3^-$ erreakzioa eskumarantz desplazatzen da kapilareen barnean eta pH-a azidifikatzen da, ondorioz pH jaisten da eta orduan oxigenoarekiko afinitatea galdu egiten da, disoziazio kurba eskuinerantz desplazatzen da.

pH aldaketarik ez balego, oxigenoaren dezamaketa ez zen hain handia izango. Bohr-en efektuak dezamaketa totala izaten eta oxigenoa garraiatzen laguntzen du.

Ornodunetan pigmentuak eritrozitoen barruan agertzen dira. Eritrozitoetan anhidrasa karboniko entzima agertzen da. Entzima honek katalizatzen du erreakzio hau: $CO_2 + H_2O \rightarrow H^+ + HCO_3^-$. Erreakzio hau batez ere eritrozitoen barruan ematen da. HCO_3^- molekulak eritrozitoetatik kanporatu egiten dira Cl^- ioia sartuaraziz.

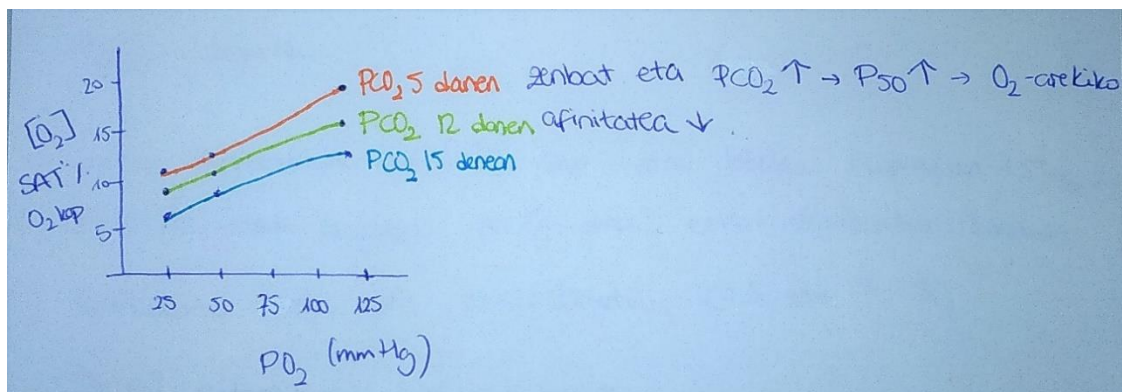


Bohr efektua espezie ezberdinetan

Zenbat eta animalia txikiagoa izan non oxigeno eskaria altuagoa den, bohr efektua handiagoa da. Ta alderantziz, zenbat eta animalia handiagoa izan bohr-en efektua txikiagoa izango da.

Adibidea: UBARROIAREN ARNAS PIGMENTUEKIN ATERAKO DATUAK.

Ubarroiaren odol-laginak hartu dira eta PO₂ eta PCO₂ ezberdinetan disoziazio-kurbak neurtu dira (in vitro).



Hegaldian, PCO₂, Pa eta Pv kalkulatu dira "in vivo" xunda bati esker:

Pa= 120 mmHg	PCO ₂ = 5 mmHg	A [O ₂]= 19,6 bol%
Pv= 50 mmHg	PCO ₂ = 12 mmHg	B [O ₂]= 10 bol%

$$Ca-Cv= 19,6-10= 9,6 \text{ bol\%}$$

Borh efektua gabe dezamaketa kalkulatu bagenu: $Ca-Cv=19,6-12=7,6$ bol%. Beraz, errealitatean gertatu denarekin alderatuz, dezamaketa 2 bol%-ko diferentzia dago. $2/9,6=0,208 \rightarrow \%21$ izango da Bohr-efektuen ekarpena.



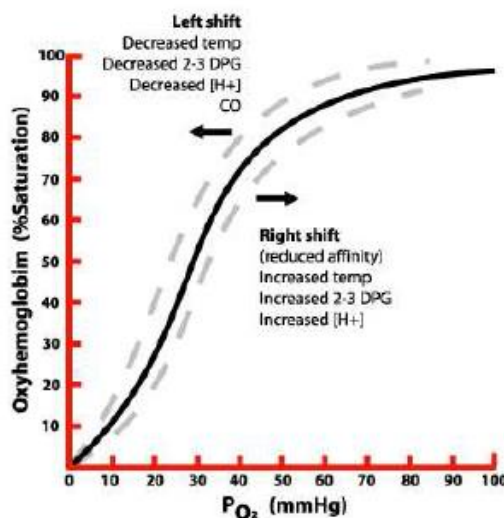
Bestelako eragileak: Fosfatodun Konposatu Organikoak (FKO)

2,3 DPG (mamalioetan), IP, ATP eta GTP konposatuen kontzentrazioak handitzean, P_{50} handitzen da eta ondorioz pigmentuaren O_2 -arekiko afinitatea txikitzen da.

$[FKO] \uparrow = P_{50} \uparrow = \text{afinitatea} \downarrow$

Konposatu hauek karga negatiboa daukate eta aminoazido batzuen R taldearekin lotzen dira \rightarrow T konfigurazioa (egonkorra) hartuz eta afinitatea gutxituz.

Efektu zuzenaz gain, badago beste zehar efektu bat ere: eritrozitoetan $[FKO]$ jaisten denean, H^+ -ak kanporatu egiten dira (Bohr efektua eraginez) eta ondorioz pHa igo egiten da. Honek P_{50} jaistea eragiten du eta horrela pigmentuaren afinitatea handitu egiten da.



Adibidea: *Anguilla anguilla* arrainak hipoxia kronikoari (15 egun) emandako erantzuna.

Esperimentu hau egiteko, Angila batzuk normoxian mantendu dira eta beste batzuk hipoxian 15 egunez. Hauen odol-laginak hartu dira eta disoziazio-kurbak kalkulatu dira pH ezberdinetan: 7,5 (hipoxian) eta 7,15 (normoxian).

Eritrozitoetako [ATP] neurtu da :

- Normoxian daudenak: $15,5 \mu\text{M/gHb}$
- Hipoxian daudenak: $8 \mu\text{M/gHb}$

[ATP] baxua denean, eritrozitoaren barnean karga negatibo gutxiago dago eta orduan protoiak atara egite dira \rightarrow odol plasma azidifikatuz. Azidifikazio hau kontrolatzeko (pH aldaketak kontrolatzeko) organismoak mekanismo batzuk ditu.

O₂ kapazitate konbinatua: $6,6 \rightarrow 9,8 \text{ bol}\%$

O₂ kapazitate disolbatua: $0,5 - 0,8$.

Nola handitu da O₂ kap. dis.? Pigmentu gehiago daudelako, [Hb] \uparrow dela. Hau posible da EPO hormonaren bidez, globulu gorri gehiago ekoiztea faboratzen duelako, eta ondorioz arnas pigmentu gehiago daude.

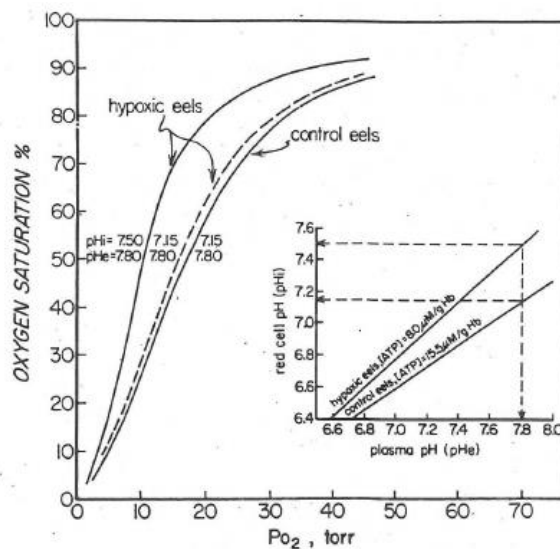


Figure 16. The O₂ equilibrium curves (20°C) of the blood of eels exposed to either moxia or 2 weeks of hypoxia. Also indicated in the insert are *in vivo* values of extracel and intracellular pH as affected by the concentration of ATP. [From (209).]

HEMOGLOBINAREN O₂-AREKIKO AFINITATEAREN ERREGULAZIOA. ADRENALINAREN PAPERA

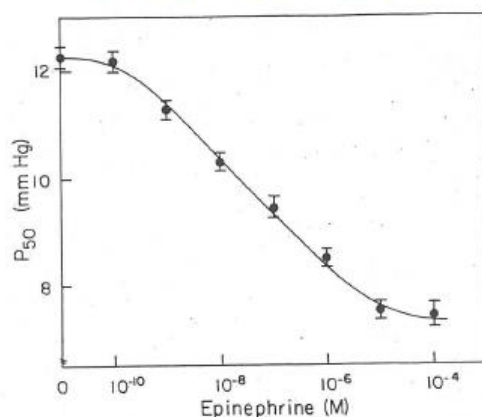


Figure 17. The effect of varying concentrations of epinephrine on the P_{50} values of washed erythrocytes from *Fundulus heteroclitus*. Bars indicate one standard error of the mean (SEM). [From (43).]

Adrenalinaren (epinefrina) kontzentrazioa altua denean, P_{50} -en balioa txikia da eta ondorioz, O₂-arekiko pigmentuaren afinitatea handitzen da.

Arrainetan, eritrozitoen mintzean β adrenergikoak daude eta hauei ADR lotzen zaie, AMPc-ak askatuz. Horrela, ATParen ekoizpena gutxitzen da.

HIPOXIARI EMANDAKO ERANTZUNAK: AKLIMATAZIOA

Aklimatazioaren adibide honetan, *Orconectes* krustazeoaren hipoxiari berehala (6h) ematen dion erantzuna eta denbora luzean egon ondoren (12 egun) emandako erantzuna aztertu da.

	Normoxia (160 mmHg)	Hipoxia (40 mmHg) 6h.	Hipoxia (40 mmHg) 12 egun
P_A	75 mm Hg	25 mm Hg	25 mm Hg
P_V	25 mm Hg	7 mm Hg	7 mm Hg
SAT % A	92 %	20 %	40 %
SAT % V	20 %	7 %	8 %
VO_2 (ml O ₂ /g h)	0.040	0.021	0.037
O ₂ kap-K (bol%)	2.0	2.0	3.0
O ₂ kap-D (bol%)	0.5	0.5	0.5
Q h (J/ g h)	0.8	0.8	0.74
$(C_A - C_V)_D$	0.156	0.05625	0.05625
$(C_A - C_V)_K$	1.440	0.260	0.960
$(C_A - C_V)_T$	1.596	0.31625	1.01625
V_C (ml/g h)	2.5	6.64	3.64

Taulan, *Orconectes rusticus* krustazeoak hipoxiari emandako erantzuna aztertzeko egin den esperimentu baten emaitzak agertzen dira. Normoxia: 160 mmHg. Hipoxia (40 mmHg). Hipoxiako baldintzei dagokionez, bapateko erantzuna eta erantzun kronikoa aztertu da, hau da: 6 orduko hipoxiako esposizioan (bapateko erantzuna) eta 12 eguneko aklimatazioa burutu ostean (aklimatazioa).

Kalkulatu oxigeno disolbatuaren eta oxigeno konbinatuaren dezamaketak $[(C_A - C_V)_D$ eta $(C_A - C_V)_K$], gastu kardiakoa (V_C : ml odol/g h), eta metabolismo anaerobioaren ekarpena hiru baldintzetan.

Taulari begira, esan daikete krustazeoa oxieraentzailea dela, presioa lau aldiz jaitsi denean, VO_2 erdira bakarrik jaitsi delako. Pi 160 mmHg-tan VO_2 0,04-tik Pi 40 mmHg-tan VO_2 0,021-era. Gainera, Q_{ox} kalkulatzeko badugu:

$$Q_{ox} \text{ (normoxian)} = 0,04 \times 20 = 0,8 \text{ J/gh}$$

$$Q_{ox} \text{ (6h)} = 0,021 \times 20 = 0,42 \text{ J/gh}$$

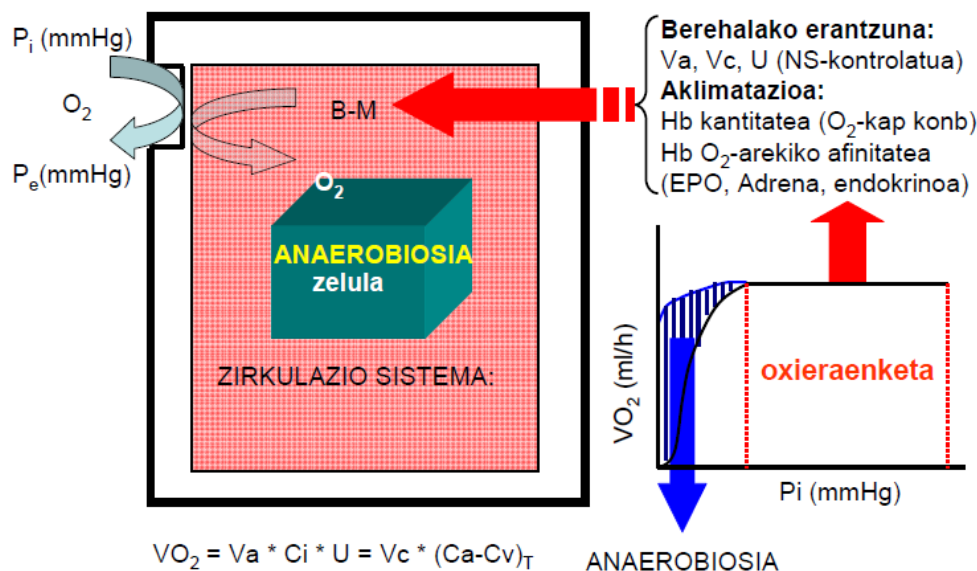
$$Q_{ox} \text{ (12h)} = 0,037 \times 20 = 0,74 \text{ J/gh}$$

Hipometabolismoari esker, Q_{ox} mantentzea lortu da aklimatazio denbora bat eta gero. Q_{ox} eta Q_h arteko diferentzia=metabolismo anaerobioak egiten duena da. 0,38 J/gh-ko diferentzia (%47).

Honetaz gain, taulari begira ikusten da O_2 kapazitate konbinatua 0,2-tik 0,3-ra igotzen dela. Hau posible izango da hormona batek (eritropoyetina) eragina izan duelako O_2 kap. konbinatuan, arnas pigmentu gehiago ekoiztuz.

12 egunetan hipoxian egon ondoren, oxigenoa lortzeko energia asko gastu behar du eta ondorioz, beste aktibitate batzuk egiteko energia gutxiago dauka V_c jaitsiz (6,64ml/gh-tik 3,64ml/gh-era).

INGURUMEN HIPOXIARI ANIMALIOK EMANDAKO ERANTZUN FISIOLAGIAKOA



Tarte batean, oxieraenketa mantendu egiten dela ikusi daiteke grafiakoan. Hau horrela mantentzeko bi era: bata, nerbio-sistemak muskuluen uzkurketa kontrolatzen du (berehalako erantzuna). Bigarrena, aklimatazioan, Hb kantitatea emendatu egin daiteke EPO edo adrenalinarekin lehenago ikusi dugun bezala. Erantzun hau kontrolatzen duena sistema endokrina da. Adrenalinak eritrozitoetan entzima batzuk aktibatzen ditu, kanalak sortuz eta horrela O_2 -arekiko afinitatea handitzen da.

Mekanismo hauek martxan jartzeari homeostasia deritzo. Kimiohartzaileak O_2 disolbatua “detektatzen” dute eta NS efektoreak martxan jartzen dituzte (muskuluen uzkurketa edo sistema endokrinoa).

Zelulak O_2 falta (anaerobiosia) igartzen duenean erantzun homeozinetikoa piztu. Zelula bakoitzak erantzuna garatuko du, kinasak aktibatuz (mekanismo anaerobioak martxan jarritz eta hipometabolismoa garatuz).