

Tuần hoàn và Trao đổi khí



▲ Hình 42.1 Đặc điểm tua lông giúp động vật này sống sót như thế nào?

CÁC KHÁI NIỆM THEN CHỐT

- 42.1 Các hệ thống tuần hoàn liên kết các bề mặt trao đổi với các tế bào trên toàn cơ thể
- 42.2 Các chu kỳ co bóp được điều phối của tim điều khiển tuần hoàn kép ở động vật có vú
- 42.3 Kiểu phân bố huyết áp và dòng máu được thể hiện qua cấu trúc và sắp xếp của các mạch máu
- 42.4 Các thành phần của máu có chức năng trong trao đổi, vận chuyển và bảo vệ
- 42.5 Trao đổi khí diễn ra qua các bề mặt hô hấp chuyên hoá
- 42.6 Hít thở làm thông khí ở phổi
- 42.7 Những thích nghi về trao đổi khí gồm các sắc tố gắn kết và vận chuyển các khí

TỔNG QUAN

Các vị trí trao đổi

Động vật trong Hình 42.1 trông giống như một sinh vật trong một cuốn phim khoa học viễn tưởng, nhưng thực tế nó là một con cá rồng (axolotl), giống kỳ nhông quen sống ở các hồ nông thuộc miền trung Mexico. Các phần phụ màu đỏ giống lông thò ra từ đầu của con vật trắng bạch này là mang. Mặc dù sự có các mang ngoài là không phổ biến ở các động vật trưởng thành, nhưng chúng đáp ứng cho nhu cầu của các động vật trao đổi chất với môi trường.

Trao đổi giữa một con cá rồng hoặc một động vật nào khác và môi trường của nó cuối cùng diễn ra ở mức tế bào. Các nguồn mà các tế bào động vật cần, như các chất dinh dưỡng và oxygen (O_2) đi vào trong bào tương qua màng tế bào. Các sản phẩm chuyển hoá như carbon dioxide (CO_2) đi ra khỏi tế bào cũng phải qua màng. Ở các sinh vật đơn bào, sự trao đổi diễn ra trực tiếp với môi trường bên ngoài. Tuy nhiên, với hầu hết các sinh vật đa bào, sự trao đổi trực tiếp giữa từng tế bào và môi trường là không thể. Thay vào đó, các sinh vật này dựa vào các hệ thống thực hiện việc trao đổi với môi trường và vận

chuyển các chất giữa các vị trí trao đổi và phần còn lại của cơ thể.

Màu đỏ và cấu trúc chia nhánh của mang cá rồng phản ánh sự phối hợp chặt chẽ giữa trao đổi và vận chuyển. Các mạch máu nhỏ nằm gần với bề mặt của từng lá sợi ở mang. Qua bề mặt này, sự khuếch tán của O_2 từ nước xung quanh vào máu và CO_2 từ máu vào nước. Các khoảng cách ngắn cho phép khuếch tán nhanh chóng. Bơm của tim cá rồng đẩy máu giàu oxygen từ các lá mang tới tất cả các mô của cơ thể. Ở đó, các chất dinh dưỡng và O_2 cũng như CO_2 và các chất thải khác được trao đổi qua khoảng cách ngắn hơn nhiều.

Vì sự vận chuyển bên trong cơ thể và trao đổi khí có liên quan chức năng không chỉ ở cá rồng, mà ở hầu hết các động vật, nên chúng ta sẽ tìm hiểu cả hệ tuần hoàn và hô hấp trong chương này. Chúng ta sẽ khám phá sự thay đổi đáng chú ý về hình thức và tổ chức của các hệ thống này qua tìm hiểu các ví dụ từ một số loài. Chúng ta cũng sẽ nêu bật các vai trò của hệ tuần hoàn và hô hấp trong việc duy trì cân bằng nội môi dưới một phổ các căng thẳng về sinh lý và môi trường.

KHÁI NIỆM

42.1

Các hệ thống tuần hoàn liên kết các bề mặt trao đổi với các tế bào trên toàn cơ thể

Các động vật thực hiện việc trao đổi các phân tử với môi trường – lấy O_2 và các chất dinh dưỡng đồng thời thải CO_2 và các chất thải – rốt cuộc phải được thực hiện ở mọi tế bào trong cơ thể. Như bạn đã nghiên cứu trong Chương 7, các phân tử nhỏ không phân cực như O_2 và CO_2 có thể chuyển dịch giữa các tế bào và môi trường xung quanh bằng khuếch tán. Nhưng khuếch tán rất chậm với những khoảng cách trên vài milimeter, vì thời gian cần cho một chất khuếch tán từ nơi này đến nơi khác tỷ lệ thuận với bình phương của khoảng cách. Ví dụ, nếu mất 1 giây cho

một lượng glucose nhất định khuếch tán qua 100 μm , thì sẽ mất 100 giây để cho một lượng glucose tương đương khuếch tán qua 1 mm, và mất 3 giờ để khuếch tán qua 1 cm. Tương quan giữa thời gian khuếch tán và khoảng cách trở thành một thách thức lớn đối với sơ đồ cơ thể của bất kỳ động vật nào.

Cho rằng khuếch tán xảy ra nhanh chóng chỉ khi khoảng cách khuếch tán ngắn, vậy làm thế nào mỗi tế bào của động vật lại có thể tham gia vào sự trao đổi chất với môi trường? Chọn lọc tự nhiên tạo ra hai giải pháp chung cho vấn đề này. Giải pháp đầu tiên là kích thước và hình dạng của cơ thể bảo đảm cho nhiều hoặc tất cả các tế bào liên hệ trực tiếp với môi trường. Như vậy, mỗi tế bào có thể trao đổi vật chất trực tiếp với môi trường xung quanh. Kiểu sơ đồ cơ thể này chỉ thấy ở một số động vật không xương sống, gồm bọt biển, các động vật xoang tràn và giun dẹp. Giải pháp thứ hai thấy ở tất cả các động vật khác, đó là một hệ tuần hoàn lưu chuyển dịch giữa môi trường xung quanh của từng tế bào và các mô, nơi xảy ra sự trao đổi với môi trường.

Các xoang vị mạch

Hãy bắt đầu bằng quan sát các động vật không có hệ tuần hoàn riêng biệt. Ở những con thủy tức và các động vật xoang tràn khác, một xoang vị mạch có cả chức năng tiêu hoá và phân phối các chất cho toàn cơ thể. Như một con thủy tức được trình bày trên Hình 41.8, một lỗ mở đơn duy trì sự liên tục giữa dịch bên trong khoang và nước ở bên ngoài. Do vậy, cả các lớp mô bên trong và bên ngoài được tắm trong dịch. Chỉ có các tế bào của lớp trong tiếp cận trực tiếp với các chất dinh dưỡng, nhưng vì thành cơ thể chỉ gồm hai lớp tế bào, nên các chất dinh dưỡng khuếch tán qua một khoảng cách ngắn để tới các

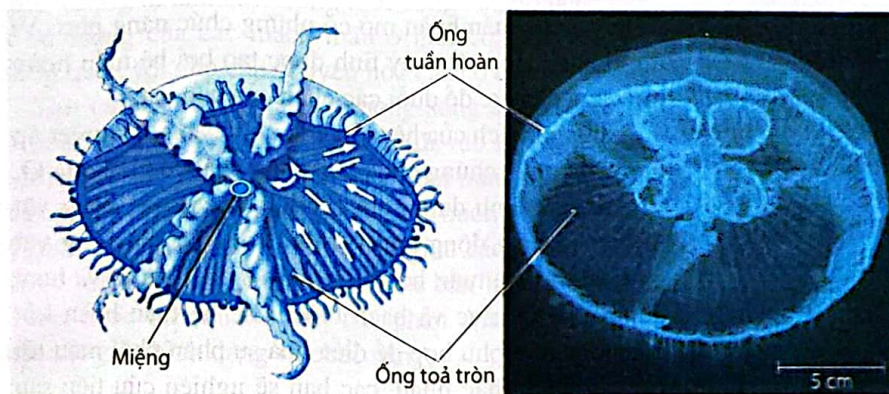
tế bào của lớp ngoài. Các nhánh mỏng của xoang vị mạch ở thủy tức mở vào trong các xúc tu. Một số động vật xoang tràn, như sứa, có các xoang vị mạch với kiểu phân nhánh rộng rãi (**Hình 42.2a**).

Planaria và những loại giun dẹp khác cũng không có hệ tuần hoàn. Sự kết hợp của một xoang vị mạch với một cơ thể dẹp là rất phù hợp cho sự trao đổi với môi trường (**Hình 42.2b**). Một cơ thể dẹp làm tối ưu hoá sự trao đổi kiểu khuếch tán bằng cách tăng diện tích bề mặt và giảm thiểu khoảng cách khuếch tán.

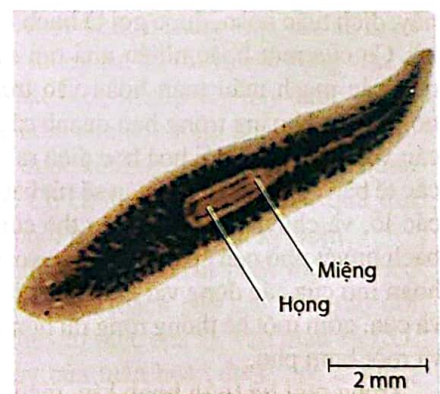
Hệ tuần hoàn mở và hệ tuần hoàn kín

Với các động vật có nhiều lớp tế bào, các khoảng cách khuếch tán là quá lớn để trao đổi đủ các chất dinh dưỡng và chất thải qua một xoang vị mạch. Ở các sinh vật này, một hệ tuần hoàn làm giảm thiểu khoảng cách các chất phải khuếch tán để đi vào hoặc rời khỏi một tế bào. Bằng cách vận chuyển dịch qua toàn cơ thể, hệ tuần hoàn liên kết chức năng giữa môi trường khí của các tế bào cơ thể với các cơ quan trao đổi khí, hấp thu các chất dinh dưỡng và thải bỏ các chất thải. Ví dụ, ở các động vật có vú, O_2 từ không khí hít vào khuếch tán chỉ qua hai lớp tế bào ở phổi trước khi tới máu. Hệ tuần hoàn có công năng nhờ tim đưa máu giàu oxygen tới tất cả các phần của cơ thể. Khi dòng máu toả ra khắp các mô cơ thể ở các mạch máu nhỏ, O_2 trong máu lại khuếch tán chỉ qua một khoảng cách ngắn trước khi đi vào dịch kẽ bao quanh các tế bào.

Một hệ tuần hoàn có ba thành phần cơ bản: dịch tuần hoàn, một hệ thống các ống nối và một bơm cơ là quả tim. Tim tạo sự tuần hoàn nhờ sử dụng năng lượng chuyển hoá để làm tăng áp suất thủy tĩnh của dịch tuần hoàn, dịch này sau đó chảy qua một vòng các mạch máu và trở về tim.



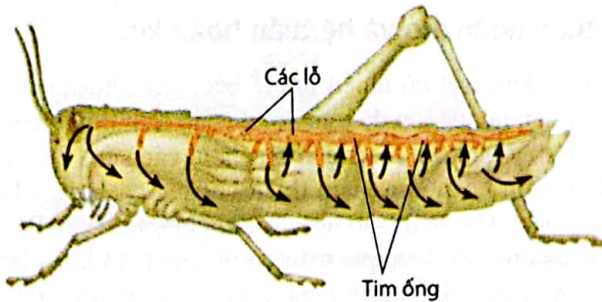
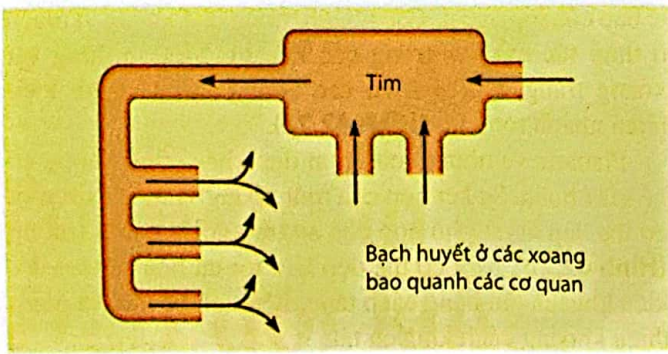
(a) Sứa nguyệt *Aurelia*, một động vật xoang tràn. Sứa ở đây được quan sát từ mặt dưới (mặt miệng). Miệng dẫn tới một xoang vị mạch gồm các cánh toả tròn (các ống) đi tới và đi ra từ một ống tuần hoàn. Các tế bào có lông chuyển lót các ống tuần hoàn dịch trong khoang được chỉ bằng các mũi tên.



(b) Con planaria *Dugesia*, một loại giun dẹp. Miệng và họng ở phía trung tâm dẫn tới một xoang vị mạch phân nhánh, được nhuộm màu nâu đậm trong mẫu vật này (LM).

▲ Hình 42.2 Vận chuyển nội dịch trong các xoang vị mạch.

ĐIỀU GÌ NẾU? Giả sử một xoang vị mạch được mở ở hai đầu, với dịch đi vào một đầu và đi ra ở đầu kia. Điều này có thể ảnh hưởng tới chức năng của xoang vị mạch như thế nào?



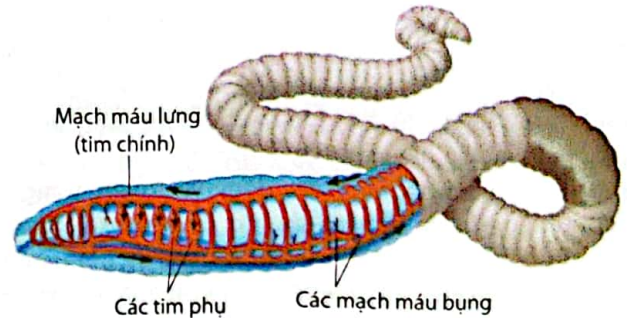
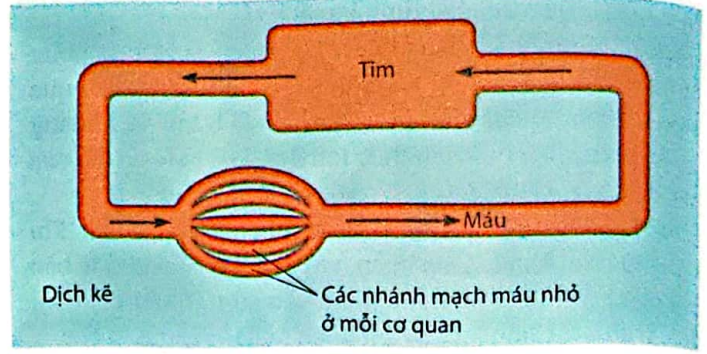
(a) **Một hệ tuần hoàn mở.** Trong một hệ tuần hoàn mở, như của châu chấu, dịch tuần hoàn được gọi là bạch huyết giống như dịch kê. Tim bơm bạch huyết qua các mạch máu vào trong các xoang, là các khoảng trống được lấp đầy dịch nơi các chất được trao đổi giữa bạch huyết và các tế bào. Bạch huyết trở về tim qua các lỗ, chúng có các van đóng lại khi tim co bóp.

▲ **Hình 42.3** Các hệ tuần hoàn mở và kín.

Các động vật chân khớp và phần lớn các động vật thân mềm có một hệ tuần hoàn mở, trong đó dịch tuần hoàn tắm trực tiếp các cơ quan (**Hình 42.3a**). Ở các động vật này, dịch tuần hoàn, được gọi là bạch huyết, cũng là dịch kê. Co của một hoặc nhiều quả tim sẽ bơm bạch huyết qua các mạch máu tuần hoàn vào trong các xoang kết nối, là các khoảng trống bao quanh các cơ quan. Ở trong các xoang, sự trao đổi hoá học diễn ra giữa bạch huyết và các tế bào cơ thể. Khi tim dẫn sẽ rút bạch huyết trở về qua các lỗ, và chuyển động của cơ thể cũng giúp tuần hoàn bạch huyết nhờ nén ép định kỳ các xoang. Hệ thống tuần hoàn mở của các động vật giáp xác cỡ lớn, như tôm hùm và cua, gồm một hệ thống rộng rãi hơn của các mạch máu và một bơm phụ.

Trong một hệ tuần hoàn kín, máu được giữ trong các mạch và khác biệt với dịch kê (**Hình 42.3b**). Một hoặc nhiều quả tim bơm máu vào các mạch máu lớn phân nhánh thành các mạch máu nhỏ hơn bao bọc lấy các cơ quan. Các vật chất được trao đổi giữa các mạch máu nhỏ và dịch kê tắm các tế bào. Các loài giun đốt (gồm giun đất), các động vật thân đầu (gồm mực và bạch tuộc) và các loài động vật có xương sống có các hệ tuần hoàn kín.

Thực tế là cả hệ tuần hoàn mở và kín đều phổ biến trong các động vật cho thấy mỗi hệ thống đều có những



(b) **Một hệ tuần hoàn kín.** Các hệ tuần hoàn kín lưu thông máu hoàn toàn trong các mạch máu, nên máu khác với dịch kê. Trao đổi hoá học diễn ra giữa máu và dịch kê, cũng như giữa dịch kê và các tế bào cơ thể. Ở giun đất, mạch máu lưng hoạt động như quả tim chính để bơm máu đi nhờ nhu động. Gắn đầu tận cùng phía trước của giun đất có năm cặp mạch vòng quanh ống tiêu hoá và hoạt động như các tim phụ.

ưu điểm riêng. Áp suất thuỷ tĩnh thấp liên quan với các hệ tuần hoàn mở làm chúng tiêu hao năng lượng ít hơn so với các hệ tuần hoàn kín. Ở một số động vật không xương sống, các hệ tuần hoàn mở có những chức năng phụ. Ví dụ, ở nhện, áp suất thuỷ tĩnh được tạo bởi hệ tuần hoàn mở cung cấp lực để duỗi các chân của con vật.

Những lợi ích của hệ tuần hoàn kín bao gồm huyết áp tương đối cao, chúng cho phép phân phát có hiệu quả O_2 và các chất dinh dưỡng tới các tế bào của các động vật to hơn và hoạt động hơn. Ví dụ, trong số các động vật nhuyễn thể, hệ tuần hoàn kín thấy ở các loài to và hoạt động nhất là mực và bạch tuộc. Các hệ tuần hoàn kín cũng đặc biệt phù hợp để điều hoà sự phân phối máu tới các cơ quan khác nhau, các bạn sẽ nghiên cứu tiếp sau trong chương này. Để nghiên cứu các hệ tuần hoàn kín chi tiết hơn, chúng ta sẽ tập trung vào các động vật có xương sống.

Tổ chức của các hệ tuần hoàn ở động vật có xương sống

Hệ tuần hoàn kín của người và các động vật có xương sống khác thường được gọi là hệ tim mạch. Máu tuần

hoàn tới tim và từ tim qua một mạng lưới mạch máu rộng rãi đến ngay nhiên: Tổng chiều dài của các mạch máu ở một người trưởng thành tầm vóc trung bình bằng hai lần chu vi trái đất ở xích đạo!

Các động mạch, tĩnh mạch và các mao mạch là ba loại chính của các mạch máu. Trong mỗi loại, máu chảy chỉ theo một chiều. Các **động mạch** đưa máu từ tim tới các cơ quan trên toàn cơ thể. Ở trong các cơ quan, các động mạch phân nhánh thành các **tiểu động mạch**, là các mạch máu nhỏ chuyển tiếp máu tới các mao mạch. Các **mao mạch** là các mạch máu rất nhỏ có thành mỏng và có các lỗ. Các mạng lưới của các mao mạch được gọi là các **giường mao mạch**, thâm nhập tất cả các mô và tế bào cách xa mao mạch nhất, cũng chỉ với khoảng cách bằng một vài lần đường kính tế bào. Qua thành mỏng của các mao mạch, các chất hoá học gồm các khí hoà tan, được trao đổi qua khuếch tán giữa máu và dịch kẽ xung quanh các tế bào. Ở đầu “cuối nguồn” của chúng, các mao mạch gom vào thành các **tiểu tĩnh mạch**, và các tiểu tĩnh mạch gom lại thành các **tĩnh mạch**, là các mạch máu đưa máu trở về tim.

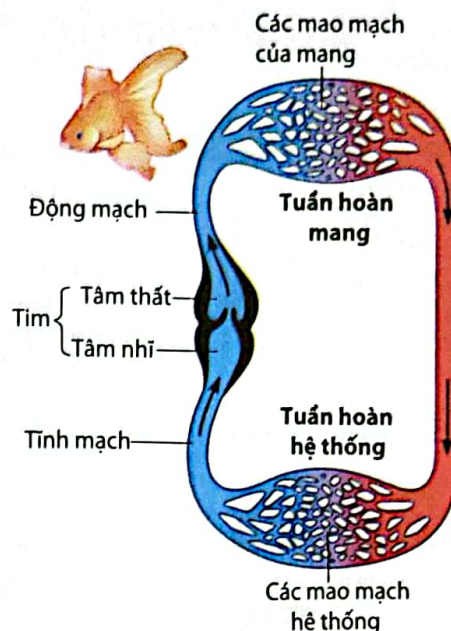
Các động mạch và tĩnh mạch được phân biệt bởi *chiều* chúng đưa máu, chứ không phải bởi thành phần O_2 hoặc các đặc điểm khác của máu mà chúng chứa. Các động mạch mang máu từ tim *tới* các mao mạch và các tĩnh mạch đưa máu *trở về* tim *từ* các mao mạch. Ở đây có một ngoại lệ: các tĩnh mạch của gan đưa máu giữa các cặp giường mao mạch. Ví dụ, tĩnh mạch của gan đưa máu từ các giường mao mạch ở hệ tiêu hoá tới các giường mao mạch ở gan (xem Chương 41). Từ gan, máu đi vào các tĩnh mạch gan dẫn máu tới tim.

Chọn lọc tự nhiên đã thay đổi các hệ tuần hoàn của các động vật có xương sống khác nhau cho phù hợp với mức độ hoạt động của chúng. Ví dụ, các động vật có mức chuyển hoá cao thường có các hệ tuần hoàn phức tạp hơn và tim khoẻ hơn so với các động vật có mức chuyển hoá thấp. Tương tự như vậy, trong mỗi động vật, độ phức tạp và số lượng của các mạch máu ở mỗi cơ quan cụ thể tương quan với nhu cầu chuyển hoá của cơ quan đó.

Tim của các động vật có xương sống có hai buồng cơ hoặc hơn. Buồng thu nhận máu đi vào tim được gọi là **tâm nhĩ**. Buồng đảm trách việc bơm máu ra khỏi tim được gọi là **tâm thất**. Số lượng của các buồng tim và mức độ tách biệt giữa chúng khác nhau giữa các nhóm động vật có xương sống, chúng ta sẽ còn bàn luận tiếp sau. Những khác biệt quan trọng này phản ánh sự phù hợp chặt chẽ giữa hình dạng và chức năng.

Tuần hoàn đơn

Ở các loài cá xương, cá đuối và cá mập, tim có hai buồng: một tâm nhĩ và một tâm thất. Máu qua tim một lần trong mỗi vòng hoàn thiện, sự sắp xếp này được gọi là **tuần hoàn đơn** (Hình 42.4). Máu đi vào tim góp lại ở tâm nhĩ trước khi chuyển sang tâm thất. Tâm thất co bơm máu tới mang, ở đây có sự khuếch tán thực của O_2 vào máu và CO_2 ra khỏi máu. Khi máu rời mang, các mao mạch gom



▲ **Hình 42.4** Tuần hoàn đơn ở cá. Cá có một tim hai buồng và một vòng tuần hoàn đơn.

vào một mạch máu đưa máu giàu oxygen tới các giường mao mạch ở khắp cơ thể. Sau đó máu trở về tim.

Trong tuần hoàn đơn, máu rời tim đi qua hai giường mao mạch trước khi trở về tim. Khi máu chảy qua một giường mao mạch, huyết áp tụt xuống đáng kể với lý do chúng ta sẽ giải thích ngay sau. Sự tụt huyết áp ở mang của cá xương, cá đuối hoặc cá mập làm hạn chế tốc độ máu chảy trong phần còn lại của cơ thể động vật. Tuy nhiên, khi con vật bơi, sự co và dẫn các cơ của nó giúp tăng tốc tuần hoàn vốn tương đối chậm này.

Tuần hoàn kép

Như giới thiệu trong **Hình 42.5**, ở trang tiếp, các hệ tuần hoàn của các động vật lưỡng cư, bò sát và các động vật có hai vòng tuần hoàn khác biệt, sự sắp xếp này được gọi là **tuần hoàn kép**. Các bơm cho hai vòng phục vụ cho các mô khác nhau nhưng được kết hợp lại thành một cơ quan đơn nhất, là quả tim. Có cả hai bơm trong một quả tim làm đơn giản hoá sự phối hợp của các chu kỳ bơm.

Một bơm, bên phải của tim, phân phối máu nghèo oxygen tới các giường mao mạch của các mô trao đổi khí, nơi đó có sự di chuyển thực của O_2 vào máu và CO_2 ra khỏi máu. Phần này của tuần hoàn được gọi là **vòng tuần hoàn phổi** (vòng phổi) nếu các giường mao mạch liên quan đều ở trong phổi, như ở các bò sát và động vật có vú. Nó được gọi là **vòng tuần hoàn phổi - da** nếu nó bao gồm các mao mạch ở cả phổi và da, như ở nhiều động vật lưỡng cư.

Sau khi máu giàu oxygen rời các mô trao đổi khí, nó đi vào một bơm khác, phần trái của tim. Tim này co sẽ đẩy máu tới các giường mao mạch ở các cơ quan và các mô khắp cơ thể. Sau trao đổi O_2 , CO_2 cũng như các chất

Khảo sát Tuần hoàn kép ở các động vật có xương sống

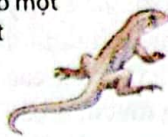
Các động vật lưỡng cư

Các động vật lưỡng cư có một tim ba buồng và hai vòng tuần hoàn: vòng phổi - da và vòng hệ thống.



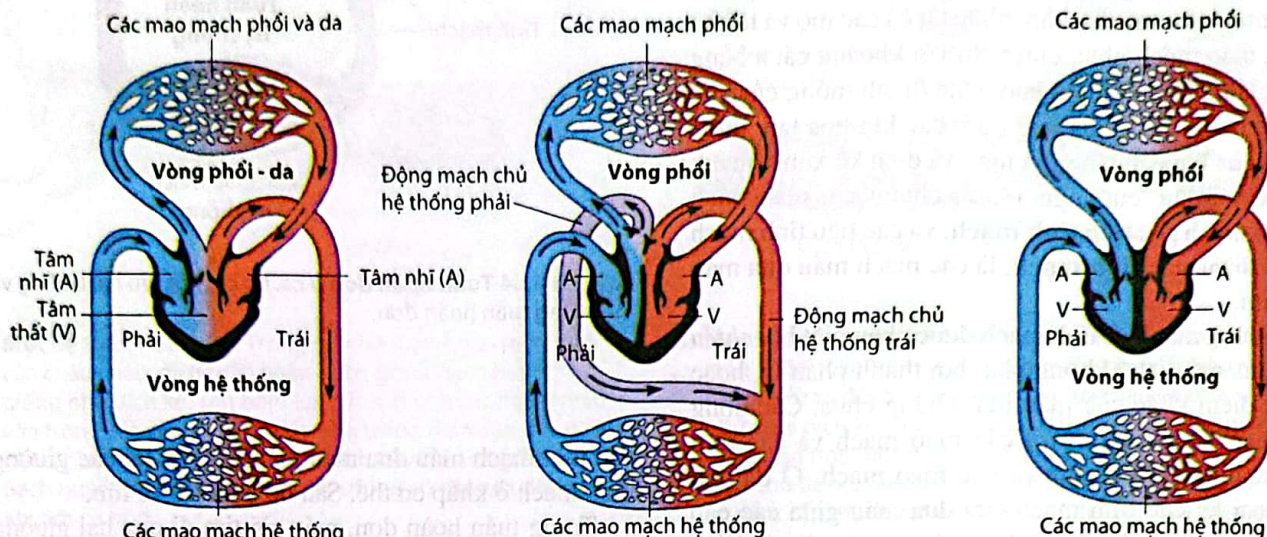
Các bò sát (ngoại trừ chim)

Thằn lằn, rắn và rùa có một tim ba buồng với một vách ngăn bán phần chia đôi tâm thất. Ở cá sấu vách ngăn hoàn thiện và tim có bốn buồng.



Các động vật có vú và chim

Các động vật có vú và chim có một tim bốn buồng. Ở chim các mạch máu lớn gần tim hơi khác so với minh hoạ, nhưng kiểu tuần hoàn kép cơ bản là giống.



Các vòng hệ thống gồm tất cả các mô cơ thể ngoại trừ các mô trao đổi khí nguyên thủy. Lưu ý rằng các hệ thống tuần hoàn được mô tả như ở động vật đối diện với bạn: nửa phải của tim được minh hoạ ở bên trái và ngược lại.

dinh dưỡng và chất thải, máu nghèo oxygen giờ trở về tim, hoàn thiện vòng hệ tuần hoàn hệ thống (vòng hệ thống).

Tuần hoàn kép cung cấp một dòng máu áp lực cao tới não, các cơ và các cơ quan khác, vì tim tái thiết lập lại áp lực máu đi tới các mô sau khi máu đi qua các giường mao mạch của phổi và da. Quả thực, huyết áp ở vòng hệ thống thường cao hơn nhiều so với ở vòng trao đổi khí. Điều này tương phản rõ với tuần hoàn đơn ở chỗ, như bạn đã đọc ở phần trước, máu chảy trực tiếp từ các cơ quan hô hấp tới các cơ quan khác dưới áp lực giảm thấp.

Những đặc điểm thích nghi của hệ tuần hoàn kép

Đã xem xét về các đặc điểm của tuần hoàn kép, bây giờ chúng ta hãy nghiên cứu những thích nghi ở tim của các nhóm động vật có xương sống khác nhau có kiểu tuần hoàn này. Như bạn sẽ xem những minh hoạ trong Hình 42.5.

Các loài lưỡng cưẾch và các động vật lưỡng cư khác có một tim ba buồng: hai tâm nhĩ và một tâm thất. Một dải hẹp trong tâm thất chuyển hướng phần lớn (khoảng 90%)

máu nghèo oxygen từ tâm nhĩ phải vào vòng phổi-da và phần lớn máu giàu oxygen từ tâm nhĩ trái vào tuần hoàn hệ thống. Khi ở dưới nước, ếch điều chỉnh tuần hoàn của nó, với phần lớn các bộ phận, dòng máu được ngăn không cho tới phổi vì lúc đó phổi không hoạt động. Dòng máu tiếp tục tới da, nơi hoạt động như vị trí duy nhất trao đổi khí khi ếch ở dưới nước.

Các loài bò sát (ngoại trừ chim) Rùa, rắn và thằn lằn có một tim ba buồng, với một vách bán phần chia tâm thất thành buồng trái và phải. Ở cá sấu Mỹ, cá sấu Nam Mỹ và các giống cá sấu khác có vách ngăn hoàn toàn, nhưng các vòng tuần hoàn phổi-da và vòng hệ thống lại nối với nhau ở nơi các động mạch ra khỏi tim. Khi cá sấu ở dưới nước, các van động mạch điều khiển phần lớn dòng máu từ vòng phổi-da tới vòng hệ thống qua điểm giao cắt này.

Các loài động vật có vú và chim Ở tất cả các loài động vật có vú và chim, tâm thất được phân tách hoàn toàn thành ra có hai tâm nhĩ và hai tâm thất. Nửa tim trái nhận và bơm máu giàu oxygen, trong khi nửa tim phải nhận và bơm máu nghèo oxygen.

Một tim bốn buồng khoẻ mạnh là một thích nghi then chốt hỗ trợ cho đặc điểm sống nội nhiệt của các động vật có vú và chim. Các động vật nội nhiệt sử dụng năng lượng gấp khoảng mười lần nhiều hơn so với các động vật ngoại nhiệt cùng kích thước; do vậy hệ tuần hoàn của chúng cần phải phân phối khoảng mười lần năng lượng và O_2 tới các mô của chúng (và cũng loại bỏ khoảng mười lần CO_2 và các chất thải khác). Sự di chuyển nhiều các chất này thực hiện được là nhờ các vòng tuần hoàn phổi và vòng tuần hoàn hệ thống áp lực cao, độc lập và nhờ tim có kích thước lớn bơm được khối lượng máu cần thiết. Như chúng ta đã bàn luận trong Chương 34, các động vật có vú và chim có nguồn gốc từ các loài động vật tổ tiên bốn chân khác nhau, và các tim bốn buồng của chúng đã tiến hoá độc lập – một ví dụ về sự tiến hoá hội tụ.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 42.1

1. Dòng bạch huyết chảy như thế nào qua một hệ tuần hoàn mở tương tự như dòng nước qua một vòi phun nước ngoài vườn?
2. Tim ba buồng có vách ngăn không hoàn chỉnh đã từng được coi là kém thích nghi về chức năng tuần hoàn hơn so với tim của động vật có vú. Đầu là ưu điểm của loại tim đó mà quan điểm này bỏ sót?
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Tim của một thai nhi người có một lỗ giữa tâm thất trái và phải. Trong một số trường hợp, lỗ này không khép kín hoàn toàn trước khi sinh. Nếu lỗ này đã không được phẫu thuật sửa lại, nó có thể ảnh hưởng tới nồng độ O_2 máu đi vào tuần hoàn hệ thống từ tim như thế nào?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 42.2

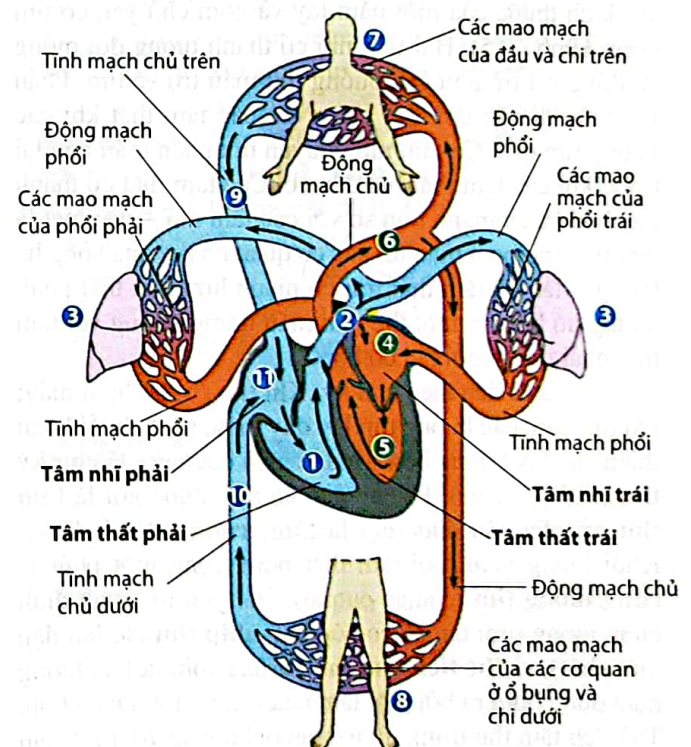
Các chu kỳ co bóp được điều phối của tim điều khiển tuần hoàn kép ở động vật có vú

Sự phân phối O_2 kịp thời tới các cơ quan của cơ thể là cần thiết. Ví dụ, các tế bào não chết trong vòng vài phút nếu sự cung cấp O_2 cho chúng bị gián đoạn. Làm thế nào hệ tim mạch của động vật có vú đáp ứng nhu cầu O_2 liên tục nhưng lại thay đổi của cơ thể? Để trả lời câu hỏi này, chúng ta cần xem xét các bộ phận của hệ thống tuần hoàn được sắp xếp như thế nào và mỗi bộ phận có chức năng ra sao.

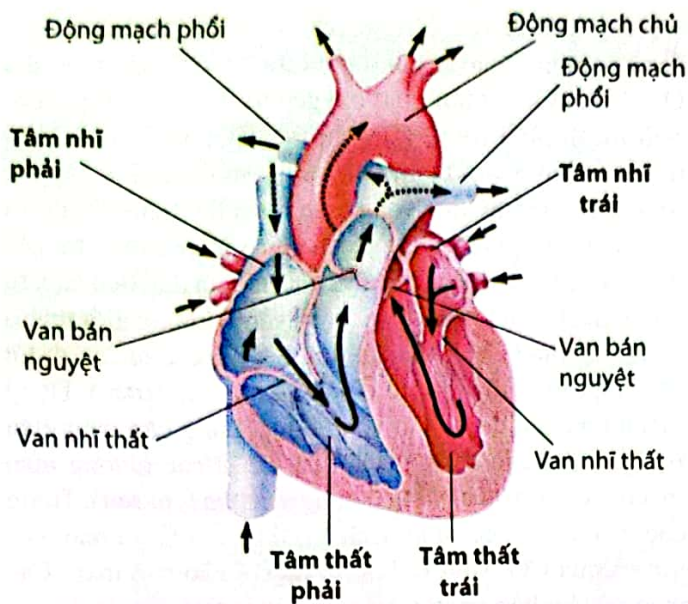
Tuần hoàn của động vật có vú

Trước tiên chúng ta hãy nghiên cứu tổ chức chung của hệ tim mạch của động vật có vú, bắt đầu với vòng phổi. (Các con số được khuyên tròn để cập tới các vị trí tương ứng trong Hình 42.6). ① Co của tâm thất phải bơm máu

tới phổi qua ② các động mạch phổi. Khi máu chảy qua ③ các giường mao mạch ở phổi trái và phổi phải, nó thu O_2 và nhả CO_2 . Máu giàu oxygen trở về từ phổi qua các tĩnh mạch phổi tới ④ tâm nhĩ trái. Tiếp theo, máu giàu oxygen chảy vào ⑤ tâm thất trái, bơm máu giàu oxygen tới các mô cơ thể qua vòng tuần hoàn hệ thống. Máu rời tâm thất trái qua ⑥ động mạch chủ, chuyển máu tới các động mạch dẫn đi khắp cơ thể. Các nhánh đầu tiên tách từ động mạch chủ là các động mạch vành (không giới thiệu) cung cấp máu cho chính cơ tim. Sau đó các nhánh đi tới ⑦ các giường mao mạch ở đầu và tay (chi trước). Động mạch chủ sau đó đi vào vùng bụng, cung cấp máu giàu oxygen cho các động mạch dẫn tới ⑧ các giường mao mạch ở các cơ quan vùng ổ bụng và chân (chi sau). Trong các mao mạch, có sự khuếch tán thực của O_2 từ máu vào mô và của CO_2 sinh ra bởi hô hấp tế bào vào máu. Các mao mạch nhập lại, tạo thành các tiểu tĩnh mạch chuyển tiếp máu vào tĩnh mạch. Máu nghèo oxygen từ đầu, cổ và chi trước được dẫn vào một tĩnh mạch lớn, ⑨ tĩnh mạch chủ trên. Một tĩnh mạch lớn khác, ⑩ tĩnh mạch chủ dưới, dẫn máu từ thân và chi sau. Hai tĩnh mạch chủ đổ máu vào ⑪ tâm nhĩ phải, từ đây máu nghèo oxygen chảy vào tâm thất phải.



▲ Hình 42.6 Hệ tim mạch động vật có vú: tổng quan. Chú ý rằng các vòng kép hoạt động đồng thời, không phải theo kiểu nối tiếp được đánh số trong sơ đồ. Hai tâm thất bơm gần như cùng lúc; trong khi đó một số máu đi vào vòng phổi, phần máu còn lại chảy vào vòng hệ thống.



▲ **Hình 42.7 Hệ tim mạch động vật có vú: cận cảnh.** Chú ý rằng các vòng đôi hoạt động đồng thời, không phải theo kiểu nối tiếp được đánh số trong sơ đồ. Hai tâm thất bơm gần như cùng lúc; trong khi đó một số máu đi vào vòng phổi, phần máu còn lại chảy vào vòng hệ thống.

Tim động vật có vú: Xem xét chi tiết

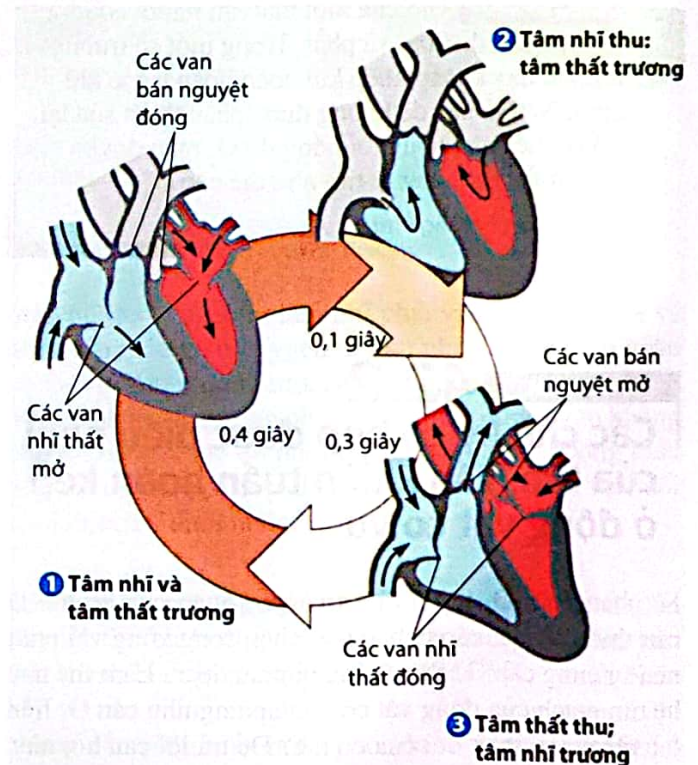
Dùng tim người làm ví dụ, giờ chúng ta hãy quan sát chi tiết hơn xem tim động vật có vú hoạt động như thế nào (**Hình 42.7**). Nằm sau xương ức, tim người tương đương với kích thước của một nắm tay và gồm chủ yếu cơ tim (xem Hình 40.5). Hai tâm nhĩ có thành tương đối mỏng và đóng vai trò như các buồng thu máu trở về tim. Phần lớn máu đi vào tâm nhĩ chảy vào các tâm thất khi các buồng tim dẫn. Co tâm nhĩ chuyển nốt phần máu còn lại trước khi các tâm thất bắt đầu co. Các tâm thất có thành dày hơn và co mạnh hơn so với các tâm nhĩ – đặc biệt là tâm thất trái bơm máu tới các cơ quan cơ thể qua vòng hệ thống. Mặc dù tâm thất trái co mạnh hơn tâm thất phải, nhưng nó bơm ra một thể tích máu tương đương với tâm thất phải trong mỗi lần co bóp.

Tim co và dẫn theo chu kỳ. Khi tim co, nó bơm máu; khi tim dẫn, các buồng tim lấy đầy máu. Một chuỗi hoàn thiện của hoạt động bơm và đẩy máu được gọi là **chu kỳ tim** (cardiac cycle). Pha co của chu kỳ được gọi là **tâm thu**, và pha dẫn được gọi là **tâm trương** (**Hình 42.8**). Khối lượng máu mỗi tâm thất bơm trong một phút là **cung lượng tim** (cardiac output). Hai yếu tố quyết định cung lượng tim: tần số co bóp hay **nhịp tim** (số lần đập một phút), và **thể tích tâm thu** (stroke volume), là lượng máu được bơm ra bởi một tâm thất trong một lần co bóp. Thể tích tâm thu trung bình ở người khoảng 70 ml. Nhân thể tích tâm thu này với nhịp tim lúc nghỉ khoảng 72 lần/phút cho ra cung lượng tim khoảng 5l/phút – tương đương với tổng thể tích máu trong cơ thể. Trong khi tập luyện nặng, cung lượng tim tăng khoảng năm lần.

Bốn van tim ngăn chảy ngược và giữ dòng máu chuyển động theo đúng chiều (xem Hình 42.7 và 42.8). Tạo thành

từ các mảnh mô liên kết, các van mở khi bị đẩy từ một phía và đóng khi đẩy từ phía kia. Một **van nhĩ thất** (AV) nằm giữa mỗi tâm nhĩ và tâm thất. Các van nhĩ-thất được neo bởi các sợi khỏe ngăn các van khỏi quay lộn ngược. Áp lực tạo bởi sự co bóp mạnh mẽ của các tâm thất làm đóng các van nhĩ-thất, giữ máu khỏi chảy ngược vào tâm nhĩ. Các **van bán nguyệt** nằm ở hai lối ra của tim: nơi động mạch chủ rời tâm thất trái và nơi động mạch phổi rời tâm thất phải. Các van này được đẩy mở ra bởi áp lực tạo ra trong lúc co bóp của các tâm thất. Khi các tâm thất dẫn, áp lực tạo thành trong động mạch chủ làm đóng các van bán nguyệt và ngăn chảy ngược. Bạn có thể theo dõi các sự kiện này hoặc bằng một chiếc ống nghe hoặc bằng cách áp sát tai vào lồng ngực của một người bạn (hoặc một chú chó thân thiết). Âm thanh có kiểu như “bùm-tắc, bùm-tắc, bùm-tắc”. Tiếng tim đầu tiên (“bùm”) được tạo bởi sự dội của dòng máu vào các van nhĩ-thất đã đóng. Tiếng tim thứ hai (“tắc”) được tạo bởi sự dội của dòng máu vào các van bán nguyệt đã đóng.

Nếu máu phụt ngược qua một van có khiếm khuyết, nó có thể tạo ra một âm thanh bất thường gọi là **tiếng thổi của tim**. Một số người có tiếng thổi của tim bẩm sinh;



▲ **Hình 42.8 Chu kỳ tim.** Với một người trưởng thành khi nghỉ có nhịp tim 72 lần/phút, một chu kỳ tim hoàn thiện khoảng 0,8 giây. ❶ Trong thì tâm trương (các tâm nhĩ và tâm thất dẫn) máu từ các tĩnh mạch lớn trở về các tâm nhĩ và tâm thất qua các van nhĩ thất. ❷ Sau đó là một giai đoạn ngắn của tâm nhĩ thu đẩy nốt một lượng máu còn lại ở tâm nhĩ xuống tâm thất. ❸ Trong giai đoạn còn lại của chu kỳ tim, tâm thất thu bơm máu vào các động mạch lớn qua các van bán nguyệt. Lưu ý rằng trong khoảng 0,1 giây của chu kỳ tim, tâm nhĩ dẫn và được làm đầy máu trở về từ các tĩnh mạch.

một số người khác, các van có thể bị tổn thương do nhiễm trùng (ví dụ, từ sốt thấp khớp). Khi một van bị tổn thương đủ nghiêm trọng để làm nguy hại sức khỏe, các nhà phẫu thuật có thể cấy ghép một van cơ học thay thế. Tuy nhiên, không phải tất cả các tiếng thổi của tim đều bị gây bởi một khiếm khuyết, và phần lớn khiếm khuyết về van tim không làm giảm hiệu suất của dòng máu tới mức cần phẫu thuật.

Duy trì nhịp tim

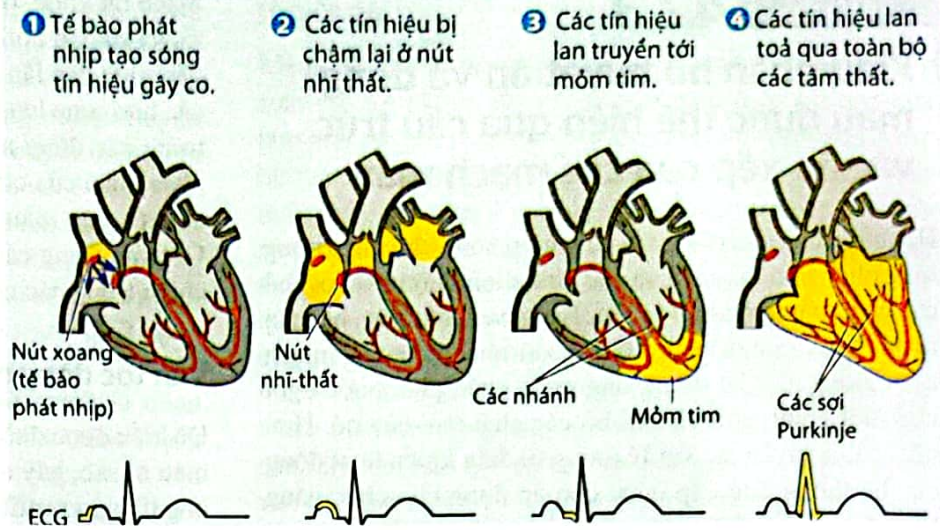
Ở các động vật có xương sống, nhịp tim bắt nguồn ở chính tim. Một số tế bào cơ tim có tính tự động, có nghĩa là chúng co và dẫn lại không cần tín hiệu từ hệ thần kinh. Bạn thậm chí có thể nhìn thấy sự co bóp nhịp nhàng này ở mô được

tách từ tim và đặt trong đĩa ở phòng thí nghiệm! Vì mỗi tế bào này có nhịp co bóp nội tại của nó, những co bóp của chúng được phối hợp trong quả tim nguyên vẹn như thế nào? Câu trả lời nằm ở một nhóm các tế bào tự động nằm trong thành của tâm nhĩ phải, gần nơi tĩnh mạch chủ trên đổ vào tim. Chùm các tế bào này được gọi là **nút xoang nhĩ (SA)**, hay **tế bào phát nhịp** và nó đặt tần số và thời gian cho các tế bào cơ tim co bóp. (Trái ngược với các động vật có xương sống, một số động vật chân khớp có các tế bào tạo nhịp nằm trong hệ thần kinh, ngoài tim).

Nút xoang nhĩ tạo ra các xung điện giống như các xung được tạo ra bởi các tế bào thần kinh. Vì các tế bào cơ tim được kết cặp về điện học qua các mối nối hở (xem Hình 6.32), nên các xung từ nút xoang nhĩ lan toả nhanh chóng trong mô tim. Thêm nữa, các xung này tạo thành các dòng được truyền dẫn tới da qua dịch cơ thể. Kiểm tra y học được gọi là **điện tâm đồ** (electrocardiogram, ECG hoặc đôi khi là EKG) dùng các điện cực đặt trên da để phát hiện và ghi lại các dòng này. Đồ thị thu được có hình dạng đặc trưng đại diện cho các giai đoạn trong một chu kỳ tim (**Hình 42.9**).

Các xung từ nút xoang nhĩ đầu tiên lan toả nhanh chóng qua thành của tâm nhĩ, làm cả hai tâm nhĩ co bóp cùng lúc. Trong khi co tâm nhĩ, các xung từ nút xoang nhĩ đạt tới các tế bào tự động khác nằm ở thành giữa tâm nhĩ phải và trái. Các tế bào này tạo thành một điểm chuyển tiếp được gọi là **nút nhĩ-thất**. Ở đây các xung chậm lại khoảng 0,1 giây trước khi lan toả tiếp tới thành của các tâm thất. Sự chậm lại này cho phép tâm nhĩ tổng hết máu hoàn toàn trước khi các tâm thất co. Sau đó, các tín hiệu từ nút nhĩ-thất được dẫn truyền qua khắp thành tâm thất bởi các sợi cơ chuyên biệt được gọi là các nhánh và các sợi Purkinje.

Các tín hiệu sinh lý làm thay đổi tốc độ của tim bằng cách điều hoà nút xoang nhĩ. Hai nhóm thần kinh, thần kinh giao cảm và phó giao cảm, đảm trách phần lớn việc



▲ Hình 42.9 Điều khiển nhịp tim. Chuỗi các sự kiện điện học ở tim được giới thiệu ở phần trên cùng; các thành phần tương ứng của một điện tim (ECG) làm rõ bằng màu vàng ở dưới. Ở bước 4, phần của điện tim bên phải của "sóng" vàng đại diện cho hoạt động điện kích khởi các tâm thất cho co bóp tiếp theo.

điều hoà này. Các thần kinh này có chức năng giống như dinh thúc ngựa và dây cương trong cưỡi ngựa: Một nhóm làm tăng tốc tế bào tạo nhịp, và nhóm kia làm chậm lại. Ví dụ, khi bạn đứng lên và bắt đầu bước đi, thần kinh giao cảm làm tăng nhịp tim của bạn, một sự thích nghi cho phép hệ tuần hoàn của bạn cung cấp thêm O_2 cần thiết cho các cơ tạo lực cho hoạt động của bạn. Nếu sau đó bạn ngồi xuống và thư giãn, thần kinh phó giao cảm làm giảm nhịp tim của bạn, một thích nghi để bảo tồn năng lượng. Các hormone được tiết vào máu cũng ảnh hưởng đến tế bào tạo nhịp. Ví dụ, epinephrine, hormone "chiến hay chạy" được chế tiết bởi tuyến thượng thận, làm nhịp tim tăng. Yếu tố thứ ba ảnh hưởng tới tế bào tạo nhịp là nhiệt độ cơ thể. Tăng chỉ $1^\circ C$ làm tăng nhịp tim lên khoảng 10 nhịp một phút. Đây là lý do tim bạn đập nhanh hơn khi bạn có sốt.

Đã nghiên cứu về hoạt động của bơm tuần hoàn, giờ chúng ta sang phần tiếp theo về các lực và cấu trúc ảnh hưởng tới dòng máu trong các mạch máu của mỗi vòng tuần hoàn.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 42.2

- Giải thích tại sao máu ở các tĩnh mạch phổi có nồng độ O_2 cao hơn so với máu ở các tĩnh mạch chủ, chúng cũng là các tĩnh mạch.
- Tại sao nút nhĩ-thất làm chậm truyền đạt xung điện từ nút xoang nhĩ và tâm nhĩ tới các tâm thất lại quan trọng?
- ĐIỀU GÌ NẾU?** Sau tập luyện đều đặn vài tháng, bạn thấy nhịp tim của bạn lúc nghỉ có giảm đi. Cho rằng cơ thể bạn bây giờ cần ít hơn các chu kỳ tim trong một thời gian nhất định, bạn kỳ vọng tìm thấy sự thay đổi nào khác trong chức năng của tim bạn lúc nghỉ? Giải thích.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

Kiểu phân bố huyết áp và dòng máu được thể hiện qua cấu trúc và sắp xếp của các mạch máu

Hệ tuần hoàn của động vật có xương sống cho phép dòng máu phân phối oxygen và các chất dinh dưỡng và loại bỏ các chất thải trên khắp cơ thể. Bằng cách như vậy, hệ tuần hoàn dựa vào một mạng lưới phân nhánh của các mạch máu giống như hệ thống ống nước phân phối nước ngọt cho một thành phố và loại bỏ các chất thải của nó. Hơn nữa, các nguyên tắc vật lý tương tự điều khiển hoạt động của hệ thống ống cấp nước còn áp dụng cho chức năng của các mạch máu.

Cấu trúc và chức năng mạch máu

Các mạch máu gồm có một lòng ống trung tâm (xoang) lót bởi một lớp **nội mạc**, là một lớp các tế bào biểu mô phẳng. Bề mặt trơn nhẵn của nội mạc làm giảm thiểu sức cản với dòng máu. Bao quanh nội mạc là các lớp mô khác nhau giữa các mao mạch, động mạch và tĩnh mạch, phản ánh các chức năng chuyên biệt của các mạch máu này.

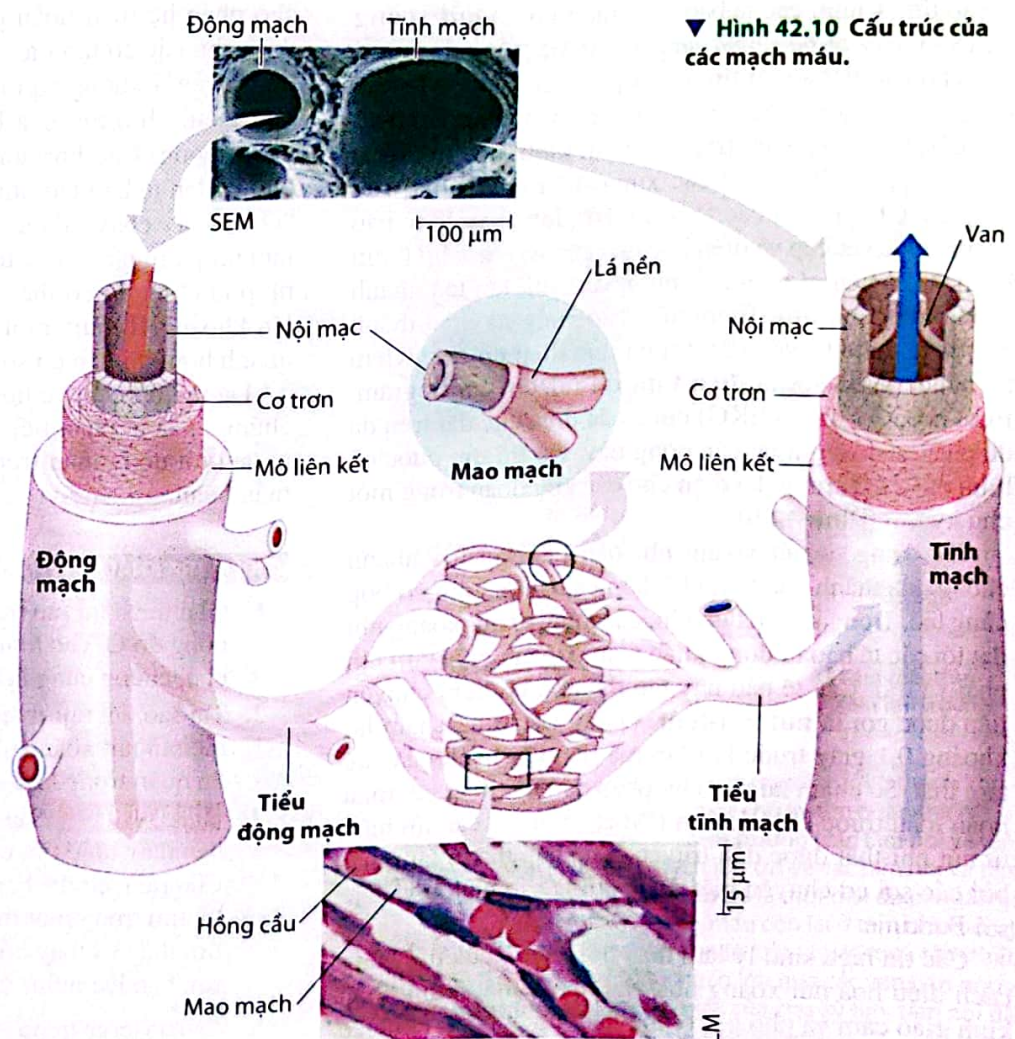
Các mao mạch là các mạch máu nhỏ nhất, có đường kính chỉ hơi nhỏ hơn đường kính của một hồng cầu (**Hình 42.10**). Các mao mạch cũng có thành rất mỏng, nó chỉ gồm nội mạc và lá nền. Tổ chức cấu trúc này tạo thuận lợi cho sự trao đổi các chất giữa máu trong các mao mạch và dịch kẽ.

Thành của các động mạch và tĩnh mạch có tổ chức phức tạp hơn so với các mao mạch. Cả động mạch và tĩnh mạch có hai lớp mô bao quanh nội mạc: một lớp áo ngoài của mô liên kết chứa các sợi chun, chúng cho phép mạch máu dãn và co lại, và một lớp giữa có cơ trơn và nhiều sợi chun hơn. Tuy nhiên, các động mạch và tĩnh mạch khác nhau theo nhiều phương diện quan trọng. Với một đường kính mạch máu nhất định, một động mạch có thành dày gấp khoảng ba lần thành tĩnh mạch (xem **Hình 42.10**). Thành dày của các động

mạch rất khỏe, thích hợp với áp lực máu cao do tim bơm ra, và sự đàn hồi của chúng giúp duy trì huyết áp khi tim dãn giữa các lần co bóp. Các tín hiệu từ hệ thần kinh và các hormone lưu hành trong máu tác động lên các cơ trơn trong các động mạch, kiểm soát dòng máu tới các phần khác nhau của cơ thể. Các tĩnh mạch có thành mỏng hơn chuyển tiếp máu trở về tim ở tốc độ và áp lực thấp hơn. Các van trong các tĩnh mạch duy trì dòng máu theo một chiều trong các mạch này (xem **Hình 42.10**).

Vận tốc dòng máu

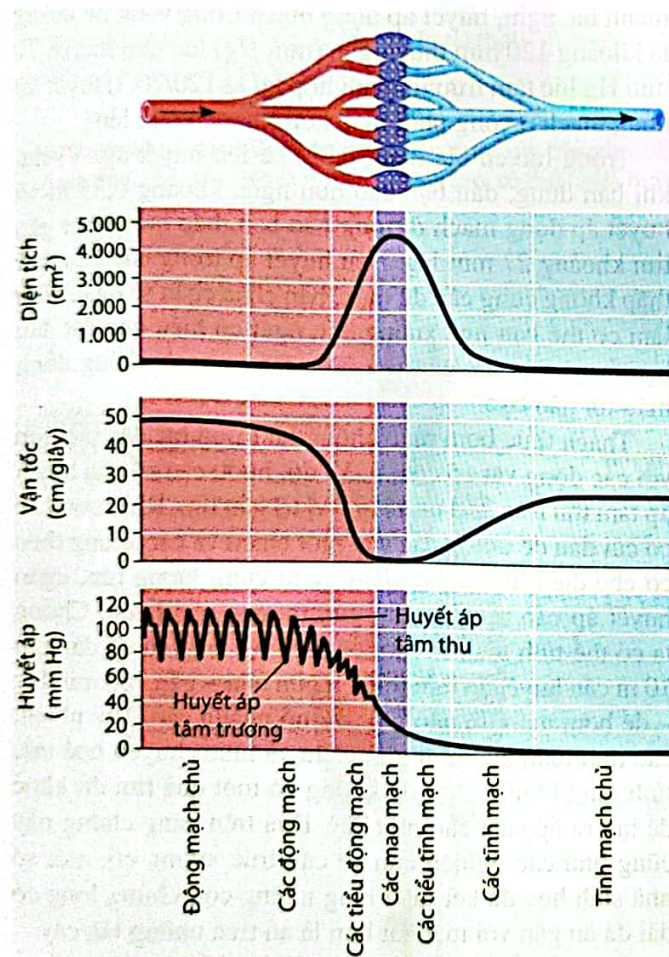
Để hiểu được đường kính mạch máu ảnh hưởng đến dòng máu ra sao, hãy xem xét nước chảy như thế nào qua một ống dày được nối với một vòi. Khi vòi được vận ra, nước chảy với cùng vận tốc ở mọi nơi trong ống. Tuy nhiên, nếu một vòi hẹp hơn được nối vào cuối của ống nước, nước sẽ ra khỏi vòi với vận tốc lớn hơn nhiều. Vì nước không bị nén dưới áp suất, thể tích của nước đi qua vòi trong một thời gian nhất định phải bằng với thể tích nước đi qua phần còn lại của ống. Diện tích thiết diện của vòi nhỏ hơn thiết diện của ống, nên tốc độ của nước tăng lên ở vòi.



▼ **Hình 42.10** Cấu trúc của các mạch máu.

Một trạng thái tương tự tồn tại trong hệ tuần hoàn, nhưng máu chảy *chậm* khi nó đi từ các động mạch tới các tiểu động mạch tới các mao mạch. Tại sao vậy? Lý do là số lượng các mao mạch rất lớn. Mỗi động mạch chuyển máu tới rất nhiều mao mạch và tổng diện tích thiết diện ở các giường mao mạch lớn hơn nhiều so với ở các động mạch hay bất kỳ phần nào khác của hệ tuần hoàn (**Hình 42.11**). Kết quả là giảm đáng kể vận tốc từ các động mạch tới các mao mạch: Máu chảy ở trong các mao mạch chậm hơn 500 lần (khoảng 0,1 cm/giây) so với ở động mạch chủ (khoảng 48 cm/giây).

Vận tốc dòng máu giảm ở các mao mạch là quan trọng cho chức năng của hệ tuần hoàn. Các mao mạch là các mạch máu duy nhất với thành mỏng đủ để vận chuyển các chất giữa máu và dịch kẽ. Dòng máu chậm qua các mạch máu tí xíu này giúp có đủ thời gian cho sự trao đổi chất diễn ra. Sau khi đi qua các mao mạch, dòng máu tăng tốc khi nó đi vào các tiểu tĩnh mạch và tĩnh mạch vì chúng có tổng diện tích thiết diện nhỏ hơn (xem Hình 42.11).



▲ **Hình 42.11** Mối quan hệ giữa diện tích thiết diện của các mạch máu, vận tốc dòng máu và huyết áp. Do tăng tổng diện tích thiết diện, vận tốc dòng máu giảm rõ ở các tiểu động mạch và vận tốc thấp nhất ở các mao mạch. Huyết áp, lực chính đẩy máu từ tim tới các mao mạch, cao nhất ở động mạch chủ và các động mạch khác.

Huyết áp

Máu, giống như tất cả các dịch, chảy từ các vùng có áp suất cao tới những nơi có áp suất thấp hơn. Co bóp của tâm thất tạo ra huyết áp, nó tạo ra một lực theo tất cả các hướng. Lực hướng theo chiều dài của một động mạch làm máu chảy ra xa khỏi tim là nơi áp suất cao nhất. Lực tạo ra chống lại thành đàn hồi của một động mạch làm dần thành, và sự co của các thành động mạch đóng vai trò quan trọng trong duy trì huyết áp, và do đó tạo dòng máu, qua cả chu kỳ tim. Khi máu đi vào hàng triệu tiểu động mạch và các mao mạch nhỏ xíu, đường kính hẹp của các mạch máu này tạo ra sức cản đáng kể với dòng chảy. Sức cản này làm hao bớt áp lực tạo bởi bơm tim khi máu đi vào các tĩnh mạch.

Những thay đổi về huyết áp trong chu kỳ tim

Huyết áp động mạch cao nhất khi tim co bóp trong thì tâm thất thu. Áp suất tại thời điểm này được gọi là **huyết áp tâm thu** (xem Hình 42.11). Các đỉnh về huyết áp tạo bởi những co bóp mạnh mẽ của các tâm thất làm căng dần các động mạch. Bằng cách đặt các ngón tay bạn lên cổ tay, bạn có thể cảm nhận được **nhịp đập** – sự phình lên nhịp nhàng của thành động mạch với mỗi nhịp tim. Sự tăng lên của áp suất một phần là do các lỗ mở hẹp của các tiểu động mạch cản trở dòng máu thoát khỏi các động mạch. Như vậy, khi tim co bóp, máu đi vào các động mạch nhanh hơn so với khi nó ra, và các mạch máu dần ra do tăng áp suất. Trong tâm trương, thành đàn hồi của các động mạch co lại. Do vậy, nên vẫn có huyết áp đáng kể, tuy thấp hơn, khi các tâm thất giãn (**huyết áp tâm trương**). Trước khi đủ máu chảy vào các tiểu động mạch để làm giảm toàn bộ áp suất ở các động mạch, tim co bóp trở lại. Vì các động mạch vẫn có áp suất qua suốt chu kỳ tim (xem Hình 42.11), nên máu liên tục chảy vào các tiểu động mạch và mao mạch.

Điều hoà huyết áp

Huyết áp dao động qua hai thang thời gian khác nhau. Mức đầu tiên là sự dao động huyết áp trong mỗi chu kỳ tim (xem đồ thị dưới cùng trong Hình 42.11). Huyết áp cũng dao động theo thang thời gian dài hơn trong đáp ứng với các tín hiệu làm thay đổi trạng thái của các cơ trơn trong thành động mạch. Ví dụ, căng thẳng thể chất và cảm xúc có thể kích phát các đáp ứng thần kinh và hormone làm các cơ trơn trong thành động mạch co lại, một quá trình được gọi là **co mạch**. Khi điều đó xảy ra, các tiểu động mạch thu hẹp, do vậy làm tăng huyết áp đầu nguồn ở các động mạch. Khi các cơ trơn giãn, các tiểu động mạch trải qua sự **dãn mạch**, tăng đường kính làm huyết áp trong các động mạch giảm xuống.

Co mạch và giãn mạch thường kết hợp với những thay đổi về cung lượng tim làm ảnh hưởng huyết áp. Sự phối hợp các cơ chế điều hoà này duy trì dòng máu thích hợp với các nhu cầu của cơ thể lên sự thay đổi của hệ tuần

hoàn. Ví dụ, trong tập luyện nặng, các tiểu động mạch ở các cơ hoạt động dân ra, làm tăng dòng máu giàu oxygen tới các cơ. Việc tăng dòng máu tới các cơ có thể gây giảm

huyết áp (và do vậy làm giảm dòng máu) trong cơ thể nói chung. Tuy nhiên, đồng thời cung lượng tim cũng tăng, nên giúp duy trì huyết áp và giúp tăng dòng máu.

Các thực nghiệm gần đây đã xác định được những phân tử đóng vai trò như các tín hiệu cho dẫn mạch và co mạch. Ba nhà khoa học ở Mỹ – Robert Furchgott, Louis Ignarro và Ferid Murad – đã chứng minh rằng khí nitric oxide (NO) là một chất cảm ứng chính cho dẫn mạch trong hệ tim mạch. Nghiên cứu của họ đã được vinh danh với giải Nobel năm 1998. Các nghiên cứu độc lập của Masashi Yanagisawa, một nghiên cứu sinh tại đại học Tsukuba ở Nhật Bản, đã xác định được một peptide, endothelin, là một chất cảm ứng mạnh làm co mạch (Hình 42.12). Như thảo luận trong cuộc phỏng vấn với TS. Yanagisawa trên trang 850-851, phát hiện của ông đã dẫn tới những khám phá chủ yếu về các tín hiệu điều hoà không chỉ đường kính mạch máu mà cả sự phát triển của hệ tiêu hoá.

Huyết áp và trọng lực

Huyết áp thường được đo ở động mạch cánh tay ở mức ngang với tim (Hình 42.13). Với một người 20 tuổi khỏe mạnh lúc nghỉ, huyết áp động mạch trong vòng hệ thống là khoảng 120 mm thủy ngân (mm Hg) lúc tâm thu và 70 mm Hg lúc tâm trương, phối hợp lại là 120/70. (Huyết áp động mạch ở vòng phổi thấp hơn sáu đến tám lần).

Trọng lực có tác dụng đáng kể lên huyết áp. Ví dụ, khi bạn đứng, đầu bạn cao hơn ngực khoảng 0,35 m và huyết áp động mạch ở trong não bạn thấp hơn ở nơi gần tim khoảng 27 mm Hg. Nếu huyết áp trong não bạn quá thấp không cung cấp đủ máu, bạn chắc chắn sẽ ngất. Nhờ làm cơ thể bạn ngã xuống đất, ngất có hiệu quả đặt đầu bạn ở ngang mức của tim, làm tăng nhanh chóng dòng máu tới não bạn.

Thách thức bơm máu chống lại trọng lực đặc biệt lớn với các động vật có cổ dài. Ví dụ, hươu cao cổ cần huyết áp tâm thu trên 250 mm Hg ở vị trí gần tim. Khi hươu cao cổ cúi đầu để uống, các van một chiều và các xoang theo cơ chế điều hoà ngược làm giảm cung lượng tim, ngăn huyết áp cao đó khỏi gây tổn thương não hươu. Chúng ta có thể tính toán ra một con khủng long có cổ dài gần 10 m cần huyết áp tâm thu lớn hơn nữa – gần 760 mm Hg – để bơm máu tới não khi đầu nó ngẩng cao. Tuy nhiên, các tính toán dựa trên giải phẫu và mức chuyển hoá ước tính rằng khủng long đã không có một quả tim đủ khỏe để tạo ra áp suất cao như vậy. Dựa trên bằng chứng này cũng như các nghiên cứu về cấu trúc xương cổ, một số nhà sinh học đã kết luận rằng những con khủng long cổ dài đã ăn gần với mặt đất hơn là ăn trên những tán cây.

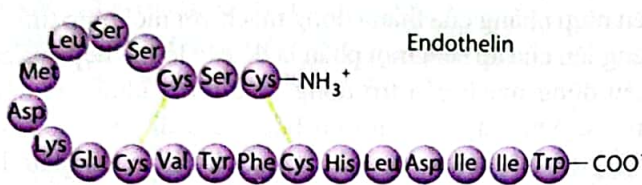
Trọng lực cũng là một yếu tố đáng kể với dòng máu ở các tĩnh mạch, đặc biệt là những tĩnh mạch ở chân. Mặc dù huyết áp ở các tĩnh mạch là tương đối thấp, song có một số cơ chế hỗ trợ cho máu tĩnh mạch trở về tim. Trước nhất, là những co bóp nhịp nhàng của các cơ trơn ở thành các tiểu động mạch và tĩnh mạch trong chuyển động của máu. Thứ hai và quan trọng hơn, là sự co bóp của

Hình 42.12 Tim hiệu

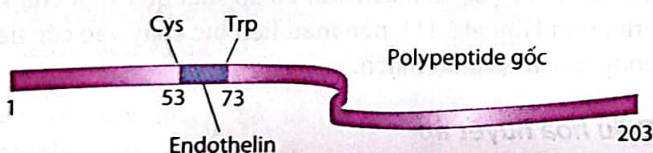
Các tế bào nội mạc điều khiển co mạch như thế nào?

THÍ NGHIỆM Năm 1988, Masashi Yanagisawa đã xác định yếu tố thuộc nội mạc làm co mạch ở các động vật có vú. Ông đã tách các tế bào nội mạc từ mạch máu và nuôi chúng trong môi trường dịch lỏng. Sau đó ông thu dịch có chứa các chất được tiết bởi các tế bào. Tiếp theo, ông nuôi một mẫu động mạch trong dịch. Mô động mạch co lại, cho thấy rằng các tế bào phát triển trong nuôi cấy đã tiết ra một yếu tố gây co mạch. Sử dụng các quy trình sinh hoá, Yanagisawa đã tách được các chất trong dịch dựa vào kích thước, điện tích và các đặc điểm khác. Sau đó ông đã kiểm tra mỗi chất về khả năng gây co mạch của nó. Sau một số bước tách chiết và nhiều lần kiểm tra, ông đã tinh chiết được yếu tố gây co mạch.

KẾT QUẢ Yếu tố co mạch, được Yanagisawa đặt tên là endothelin, là một peptide có chứa 21 amino acid. Hai cầu disulfide giữa các cysteine làm ổn định cấu trúc của peptide.



Sử dụng trình tự amino acid của peptide đó làm chỉ dẫn, Yanagisawa đã xác định được gene endothelin. Polypeptide được mã hoá bởi gene dài hơn endothelin, có 203 amino acid. Các amino acid trong endothelin nằm từ vị trí 53 (Cys) tới vị trí 73 (Trp) trong chuỗi polypeptide đó:



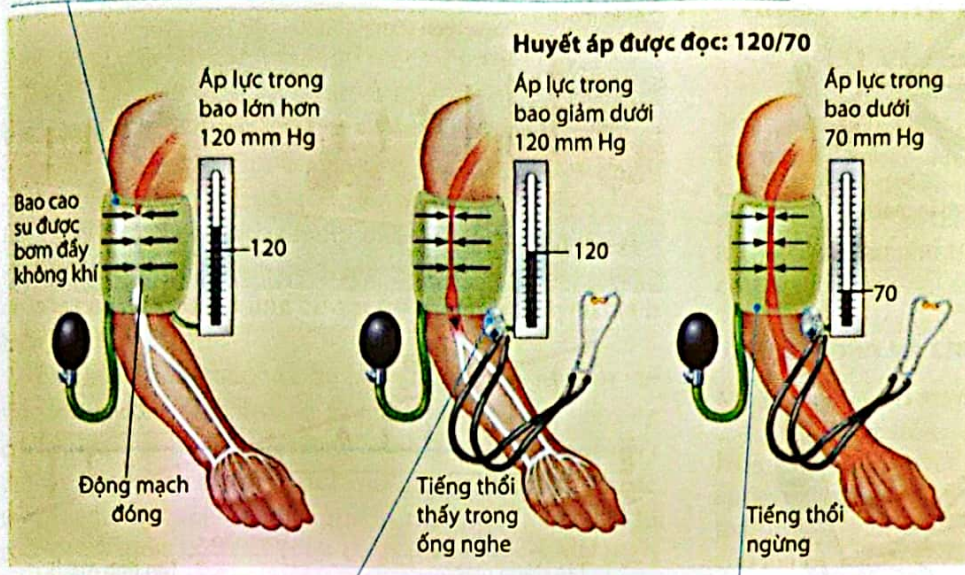
Yanagisawa cũng cho thấy rằng xử lý các tế bào nội mạc với các chất khác đã biết là làm tăng co mạch, như hormone epinephrine, đã làm tăng sản sinh mRNA cho endothelin.

KẾT LUẬN Các tế bào nội mạc phiên mã và dịch mã RNA thông tin của endothelin khi đáp ứng với các tín hiệu, như các hormone, lưu hành trong máu. Polypeptide sinh ra được phân cắt thành endothelin hoạt động, là chất gây co mạch, Yanagisawa và cộng sự sau đó đã chứng minh rằng các tế bào nội mạc cũng tạo ra các enzyme xúc tác sự phân cắt đó.

NGUỒN M. Yanagisawa et al., A novel vasoconstrictor peptide produced by vascular endothelial cells, *Nature* 332:411-415 (1988).

ĐIỀU GÌ NẾU? Cho rằng bạn biết về cấu tạo mô của nội mạc (xem Hình 40.5) và chức năng của endothelin, bạn dự đoán điều gì về vị trí chế tiết endothelin liên quan tới bề mặt tế bào nội mạc?

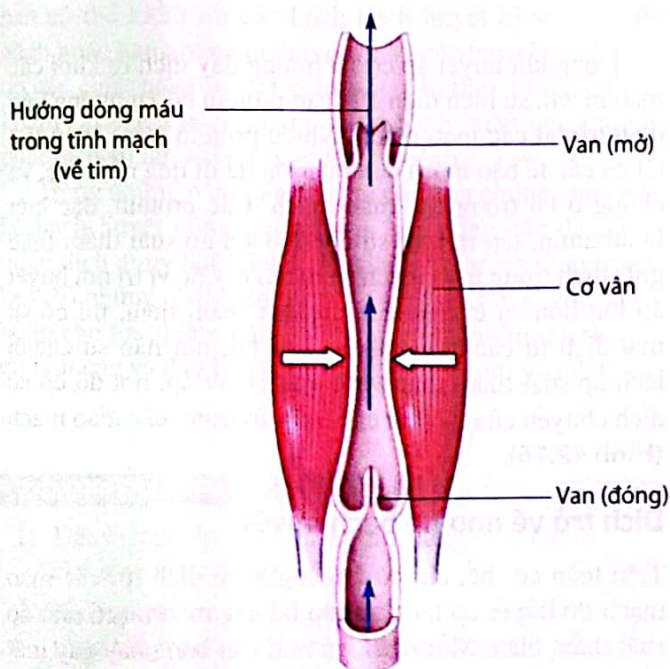
❶ Huyết áp kế là một bao cao su có thể bơm phồng được gắn với một đồng hồ đo áp suất, để đo huyết áp trong động mạch. Bao cao su được bơm phồng cho tới khi áp lực gắn với của động mạch làm dòng máu không qua được. Khi điều này xảy ra, áp lực của bao ép vượt huyết áp động mạch.



❷ Bao được xả hơi từ từ. Khi áp lực của bao giảm xuống dưới áp lực trong động mạch, máu phụt vào trong cánh tay tạo ra tiếng thổi nghe được bằng ống nghe. Áp lực đo tại thời điểm này là huyết áp tâm thu.

❸ Bao được xả hơi tiếp, cho tới khi dòng máu qua động mạch tự do và tiếng thổi mất đi. Áp lực tại thời điểm này là huyết áp tâm trương.

▲ **Hình 42.13 Đo huyết áp.** Huyết áp được ghi bằng hai số tách biệt bởi một dấu gạch chéo. Số đầu tiên là huyết áp tâm thu; số thứ hai là huyết áp tâm trương.



▲ **Hình 42.14 Dòng máu ở các tĩnh mạch.** Cơ cơ vân ép và làm hẹp các tĩnh mạch. Các vật mô trong các tĩnh mạch đóng vai trò như các van một chiều giữ máu chảy chỉ theo chiều về tim. Nếu bạn ngồi hay đứng quá lâu, thiếu hoạt động của cơ có thể làm chân bạn phồng do máu dồn lại trong các tĩnh mạch.

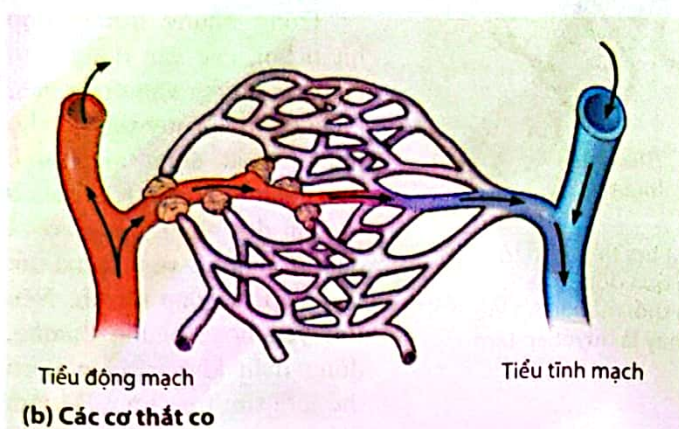
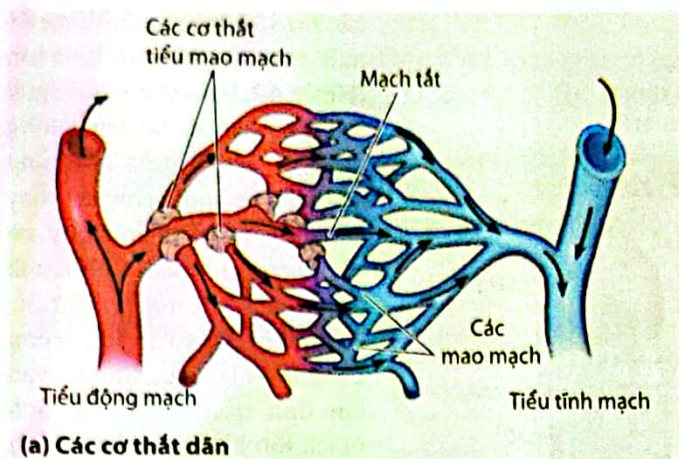
các cơ vân trong vận động ép máu qua các tĩnh mạch về tim (**Hình 42.14**). Điều này giải thích tại sao đi lại lên xuống định kỳ lối đi giữa hai hàng ghế trong một chuyến bay dài giúp ngăn chặn nguy cơ các cục đông máu hình thành trong các tĩnh mạch. Thứ ba, là sự thay đổi về áp suất trong khoang lồng ngực khi hít vào làm tĩnh mạch chủ và các tĩnh mạch lớn khác gần tim giãn ra và đẩy máu.

Trong những trường hợp hiếm hoi, các vận động viên chạy và những vận động viên khác có thể bị suy tim nếu họ ngừng hoạt động mạnh mẽ một cách đột ngột. Khi các cơ ở chân đột nhiên dừng co và giãn, ít máu trở về tim, mà tim vẫn tiếp tục đập nhanh. Nếu tim yếu hoặc bị tổn thương, dòng máu không đủ này có thể làm tim trục trặc. Để làm giảm nguy cơ thúc ép tim quá mức, các vận động viên được khuyến khích tiếp tục hoạt động nhẹ nhàng sau hoạt động nặng, như đi lại để “hạ nhiệt” cho tới khi nhịp tim đạt tới mức lúc nghỉ ngơi.

Chức năng mao mạch

Ở một thời điểm bất kỳ, chỉ có khoảng 5 – 10% các mao mạch của cơ thể có máu chảy qua chúng. Tuy nhiên, mỗi mô có nhiều mao mạch, tới mức mỗi phần của cơ thể đều được cung cấp máu vào mọi lúc. Các mao mạch ở não, tim, thận và gan thường được cấp đầy máu, nhưng nhiều vị trí khác cung cấp máu thay đổi theo thời gian khi máu chuyển từ một nơi này sang nơi khác. Ví dụ, dòng máu tới da được điều hoà để giúp kiểm soát nhiệt độ cơ thể, cung cấp máu tới ống tiêu hoá tăng lên sau bữa ăn. Trong tập luyện căng thẳng, máu được chuyển từ ống tiêu hoá và được cung cấp hào phóng hơn tới các cơ xương và da. Đây là một lý do tại sao tập luyện nặng ngay sau khi ăn một bữa no có thể gây khó tiêu.

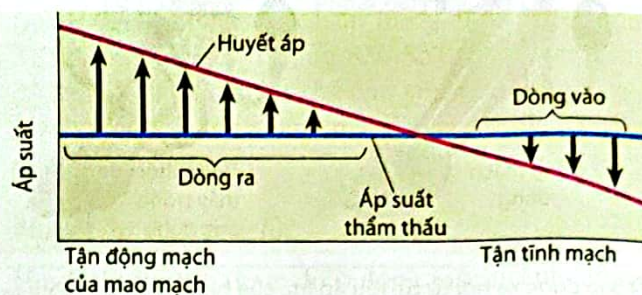
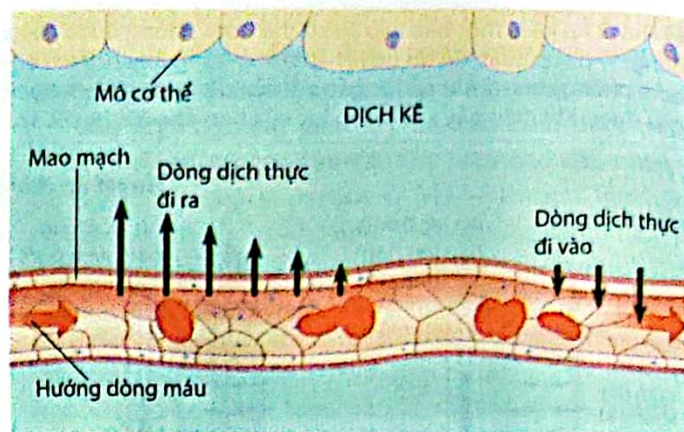
Cho rằng các mao mạch thiếu cơ trơn, làm thế nào để thay đổi dòng máu ở các giường mao mạch? Có hai cơ chế, cả hai đều dựa trên các tín hiệu điều hoà dòng máu tới các mao mạch. Một cơ chế liên quan tới việc co bóp của cơ trơn ở thành của tiểu động mạch, nó làm giảm đường kính mạch máu và giảm dòng máu tới các giường mao mạch tiếp giáp. Khi cơ trơn giãn, các tiểu động mạch giãn, cho phép máu đi vào các mao mạch. Một cơ chế



▲ **Hình 42.15 Dòng máu trong các giường mao mạch.** Các cơ thắt tiền mao mạch điều hoà lưu thông máu chảy vào các giường mao mạch. Một số máu chảy trực tiếp từ các tiểu động mạch tới tiểu tĩnh mạch qua các mao mạch được gọi là các kênh tắt, chúng thường xuyên mở.

khác làm thay đổi dòng máu, trình bày trên **Hình 42.15**, liên quan với hoạt động của các cơ thắt tiền mao mạch, là các vòng cơ trơn nằm ở chỗ đi vào các giường mao mạch. Các tín hiệu điều hoà dòng máu bao gồm các xung thần kinh, các hormone lưu hành trong dòng máu và các chất hoá học được sản sinh tại chỗ. Ví dụ, chất histamine được giải phóng bởi các tế bào ở một vị trí thương tổn làm dẫn cơ trơn, dẫn các mạch máu và tăng dòng máu. Các mạch máu dẫn cũng giúp cho các bạch cầu chống bệnh tật tiếp cận dễ dàng hơn tới các vi sinh vật xâm nhập.

Như bạn đã đọc, sự trao đổi cơ bản các chất giữa máu và dịch kẽ diễn ra qua thành nội mạc mỏng của các mao mạch. Một số chất được chuyển qua nội mạc trong các túi hình thành ở một phía bởi quá trình nhập bào và giải phóng các chất chứa ở phía đối diện bởi quá trình xuất bào. Các phân tử nhỏ, như O_2 và CO_2 , khuếch tán đơn giản qua các tế bào nội mạc hoặc qua các lỗ mở ở trong và giữa các tế bào liền nhau. Các lỗ mở này cũng tạo thành con đường để vận chuyển các chất hoà tan nhỏ như đường, muối và urê cũng như dòng dịch khổng lồ vào các mô nhờ huyết áp trong mao mạch.



▲ **Hình 42.16 Trao đổi dịch giữa các mao mạch và dịch kẽ.** Sơ đồ này giới thiệu một mao mạch lý thuyết trong đó áp suất thẩm thấu hằng định trên suốt chiều dài. Ở đầu tận động mạch, nơi huyết áp cao hơn áp suất thẩm thấu, dịch đi ra khỏi mao mạch vào trong dịch kẽ. Ở đầu tận tĩnh mạch, huyết áp thấp hơn áp suất thẩm thấu và dịch chảy từ dịch kẽ vào trong mao mạch. Ở nhiều mao mạch, huyết áp có thể cao hơn hoặc thấp hơn áp suất thẩm thấu qua toàn bộ chiều dài của mao mạch.

Trong khi huyết áp có xu hướng đẩy dịch ra khỏi các mao mạch, sự hiện diện của các protein có xu hướng kéo dịch trở lại các mao mạch. Nhiều protein trong máu (và tất cả các tế bào máu) đều quá lớn để đi qua nội mạc, và chúng ở lại trong các mao mạch. Các protein, đặc biệt là albumin, tạo ra một sự chênh lệch áp suất thẩm thấu giữa dịch trong mao mạch và dịch kẽ. Các vị trí nơi huyết áp lớn hơn sự chênh lệch áp suất thẩm thấu, thì có sự mất dịch từ các mao mạch. Trái lại, nơi nào sự chênh lệch áp suất thẩm thấu vượt quá huyết áp, nơi đó có sự dịch chuyển của dịch từ các mô vào trong các mao mạch (**Hình 42.16**).

Dịch trở về nhờ hệ bạch huyết

Trên toàn cơ thể, chỉ có khoảng 85% dịch rời các mao mạch do huyết áp lại tái nhập lại các mao mạch nhờ áp suất thẩm thấu. Mỗi ngày, sự mất cân bằng này gây mất khoảng 4 lít dịch từ các mao mạch vào các mô xung quanh. Cũng có hiện tượng lọt các protein máu, mặc dù là thành mao mạch không thấm nhiều với các phân tử lớn. Mất dịch và các protein quay trở về máu qua hệ bạch huyết, gồm một mạng lưới các mạch máu nhỏ hoà với các mao mạch của hệ tim mạch. Sau khi đi vào hệ

bạch huyết nhờ khuếch tán, dịch được gọi là bạch huyết; thành phần của nó cũng tương tự như của dịch kẽ. Hệ bạch huyết đổ vào các tĩnh mạch lớn của hệ tuần hoàn ở phía gốc cổ (xem Hình 43.7). Như bạn đã đọc ở Chương 41, sự hoà nhập của các hệ tuần hoàn và bạch huyết có chức năng chuyển các lipid từ ruột non vào máu.

Sự di chuyển của bạch huyết từ các mô ngoại vi tới tim dựa nhiều vào các cơ chế tương tự như cơ chế giúp máu chảy trong các tĩnh mạch. Giống như các tĩnh mạch, các mạch bạch huyết có các van ngăn dịch chảy ngược lại. Những co bóp nhịp nhàng của thành mạch giúp thu dịch vào trong các mạch bạch huyết nhỏ. Hơn nữa, những co bóp của cơ xương cũng có vai trò trong di chuyển bạch huyết.

Các bệnh liên quan với hệ bạch huyết làm nổi bật vai trò của nó trong việc duy trì sự phân bố dịch hợp lý trong cơ thể. Những gián đoạn trong vận động của bạch huyết thường gây phù, do tích lũy quá nhiều dịch trong các mô. Tắc dòng bạch huyết nghiêm trọng, như xảy ra khi có một số giun ký sinh nhất định trong các mạch bạch huyết, gây ra phồng quá mức của các chi hoặc các phần khác của cơ thể, là tình trạng gọi là bệnh chân voi.

Đọc theo mạch bạch huyết là các cơ quan được gọi là các **hạch bạch huyết**. Nhờ lọc bạch huyết và chứa các tế bào tấn công các virus và vi khuẩn, các hạch bạch huyết đóng vai trò quan trọng trong bảo vệ cơ thể. Bên trong mỗi hạch bạch huyết là một cấu trúc mô liên kết như kiểu tổ ong có các khoảng trống lấp đầy các tế bào bạch cầu. Khi cơ thể đang chống lại một nhiễm trùng, các tế bào này nhân lên nhanh chóng và các hạch bạch huyết phình ra và mềm hơn (điều này giải thích tại sao thấy thuốc của bạn có thể kiểm tra các hạch bạch huyết bị sưng ở cổ, nách hoặc háng bạn khi bạn ốm). Vì các hạch bạch huyết có các chức năng lọc và giám sát, các thầy thuốc có thể khám các hạch bạch huyết ở các bệnh nhân ung thư để phát hiện sự lan toả của các tế bào bệnh.

Trong những năm gần đây, đã có bằng chứng cho thấy hệ bạch huyết cũng có một vai trò trong các đáp ứng miễn dịch nguy hại, như những đáp ứng miễn dịch trong hen. Vì những phát hiện như vậy, hệ bạch huyết vốn đã bị bỏ lơ cho tới những năm 1990 đã trở thành một lĩnh vực rất tích cực và đầy hứa hẹn trong nghiên cứu y sinh học.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 42.3

1. Đây là nguyên nhân chính của dòng máu tốc độ chậm qua các mao mạch?
2. Những loại thay đổi ngắn hạn nào trong chức năng tim mạch là tốt nhất cho cơ xương để giúp một động vật thoát khỏi một tình huống nguy hiểm?
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Nếu bạn có những quả tim phụ được phân bố khắp cơ thể bạn, đâu là một ưu điểm và đâu có thể là một nhược điểm?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM

42.4

Các thành phần của máu có chức năng trong trao đổi, vận chuyển và bảo vệ

Như chúng ta đã bàn luận trước đây, dịch được vận chuyển bởi một hệ tuần hoàn mở là liên thông với dịch bao quanh các tế bào cơ thể và do vậy có cùng thành phần. Trái lại, dịch trong một hệ tuần hoàn kín có thể được chuyên biệt hoá hơn nhiều, như trường hợp với máu của các động vật có xương sống.

Thành phần và chức năng của máu

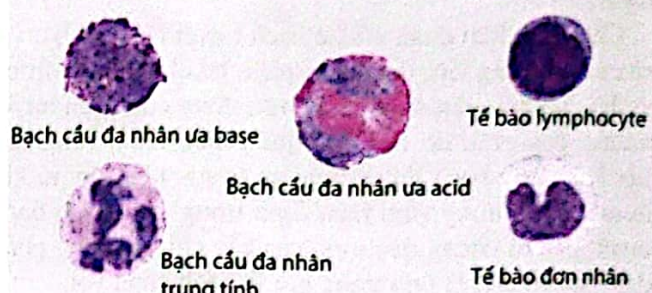
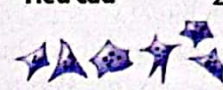
Máu động vật có xương sống là một mô liên kết gồm các tế bào lơ lửng trong một khối dịch gọi là **huyết tương**. Hoà tan trong huyết tương là các ion và protein, chúng cùng với các tế bào máu, có chức năng trong điều hoà thẩm thấu, vận chuyển và bảo vệ. Tách các thành phần của máu bằng một máy ly tâm cho thấy các thành phần tế bào (các tế bào và các mảnh tế bào) chiếm khoảng 45% thể tích của máu (**Hình 42.17**, trong trang bên). Phần còn lại là huyết tương.

Huyết tương

Trong số các chất hoà tan trong huyết tương là các muối vô cơ ở dạng các ion, đôi khi được coi là các chất điện giải của máu (xem Hình 42.17). Mặc dù huyết tương có tới 90% là nước, các muối hoà tan là một thành phần cơ bản của máu. Một số các ion này đậm cho máu, máu ở người thường có pH là 7,4. Các muối cũng quan trọng trong việc duy trì cân bằng thẩm thấu của máu. Thêm nữa, nồng độ của các ion trong huyết tương ảnh hưởng trực tiếp tới thành phần của dịch kẽ, nơi nhiều các ion này có vai trò thiết yếu trong hoạt động của cơ và thần kinh. Để đáp ứng tất cả các chức năng này, các chất điện giải huyết tương phải được giữ trong các dải nồng độ hẹp, một chức năng cân bằng nội môi chúng ta sẽ khám phá trong Chương 44.

Các protein huyết tương hoạt động như những chất đệm chống lại những thay đổi về độ pH, giúp duy trì cân bằng thẩm thấu giữa máu và dịch kẽ và đóng góp cho độ nhớt của máu. Các protein huyết tương cụ thể có các chức năng khác nữa. Các globulin miễn dịch hoặc các kháng thể giúp chống lại các virus và các yếu tố ngoại lai xâm nhập cơ thể (xem Chương 43). Các protein khác gắn kết với các lipid, các lipid không tan trong nước và có thể di chuyển trong máu chỉ khi được gắn với các protein. Một nhóm thứ ba các protein huyết tương là các yếu tố đông máu giúp nút các lỗ rò khi các mạch máu bị tổn thương. (Thuật ngữ *huyết thanh* là huyết tương đã được loại bỏ các yếu tố gây đông máu).

Huyết tương cũng chứa một loạt các chất khác nhau trong khi di chuyển từ phần này tới phần khác của cơ thể, bao gồm các chất dinh dưỡng, các chất thải chuyển hoá, các khí hô hấp và các hormone. Huyết tương có nồng độ protein cao hơn nhiều so với dịch kẽ, mặc dù cả hai dịch nếu không thì giống nhau. (Hãy nhớ là thành mao mạch không thấm nhiều với các protein).

Huyết tương 55%			Các thành phần tế bào 45%		
Thành phần	Chức năng chính		Loại tế bào	Số lượng Mỗi μl (mm^3) máu	Các chức năng
Nước	Dung môi cho các chất khác	Các thành phần máu tách biệt	Hồng cầu (tế bào máu đỏ)	5 - 6 triệu	Vận chuyển oxygen và giúp vận chuyển carbon dioxide
Các ion (các chất điện giải của máu) Natri Kali Calcium Magnesium Chloride Bicarbonate	Cân bằng thẩm thấu, đệm pH và điều hoà tính thẩm màng				
Các protein huyết tương Albumin Fibrinogen	Cân bằng thẩm thấu, đệm pH Đông máu		Bạch cầu (tế bào máu trắng)	5.000 - 10.000	Bảo vệ và miễn dịch
Các globulin miễn dịch (các kháng thể)	Bảo vệ				
Các chất được máu vận chuyển Dinh dưỡng (như glucose, các acid béo, các vitamin) Các sản phẩm thải chuyển hoá Các khí hô hấp (O_2 và CO_2) Các hormone			Tiểu cầu	250.000 - 400.000	Đông máu
					

▲ Hình 42.17 Thành phần của máu động vật có vú.

Các thành phần tế bào

Lơ lửng trong huyết tương là hai loại tế bào: hồng cầu vận chuyển O_2 , và các bạch cầu có chức năng bảo vệ (xem Hình 42.17). Máu cũng có các tiểu cầu, là các mảnh tế bào tham gia vào quá trình đông máu.

Hồng cầu Các tế bào máu đỏ, hay **hồng cầu**, là các tế bào máu có số lượng nhiều nhất. Mỗi microliter (μl , hoặc mm^3) máu người có 5-6 triệu hồng cầu và có khoảng 25 nghìn tỷ tế bào này trong 5 lít máu của cơ thể. Chức năng chính của chúng là vận chuyển O_2 và cấu trúc của chúng liên quan chặt chẽ với chức năng này. Các hồng cầu người là những đĩa nhỏ (đường kính 7-8 μm) lõm hai mặt – ở trung tâm mỏng hơn so với ngoài rìa. Hình dạng này làm tăng diện tích bề mặt, tăng cường tốc độ khuếch tán của O_2 qua màng tế bào. Các hồng cầu của động vật có vú trưởng thành không có nhân. Đặc điểm khác thường này tạo nhiều khoảng trống hơn trong các tế bào nhỏ xíu này cho **hemoglobin**, là protein chứa sắt vận chuyển O_2 (xem Hình 5.21). Các hồng cầu cũng không có ty thể và sinh ATP toàn bộ bằng chuyển hoá yếm khí. Vận chuyển oxygen có thể ít hiệu quả nếu các hồng cầu là ái khí và tiêu thụ mất một số O_2 chúng vận chuyển.

Dù kích thước nhỏ, một hồng cầu chứa khoảng 250 triệu phân tử hemoglobin. Mỗi phân tử hemoglobin

gắn tối đa với bốn phân tử O_2 , một hồng cầu có thể vận chuyển khoảng một tỷ phân tử O_2 . Khi các hồng cầu đi qua giường mao mạch của phổi, mang hoặc các cơ quan hô hấp khác, O_2 khuếch tán vào trong các hồng cầu và gắn với hemoglobin. Trong các mao mạch hệ thống, O_2 tách khỏi hemoglobin và khuếch tán vào trong các tế bào cơ thể.

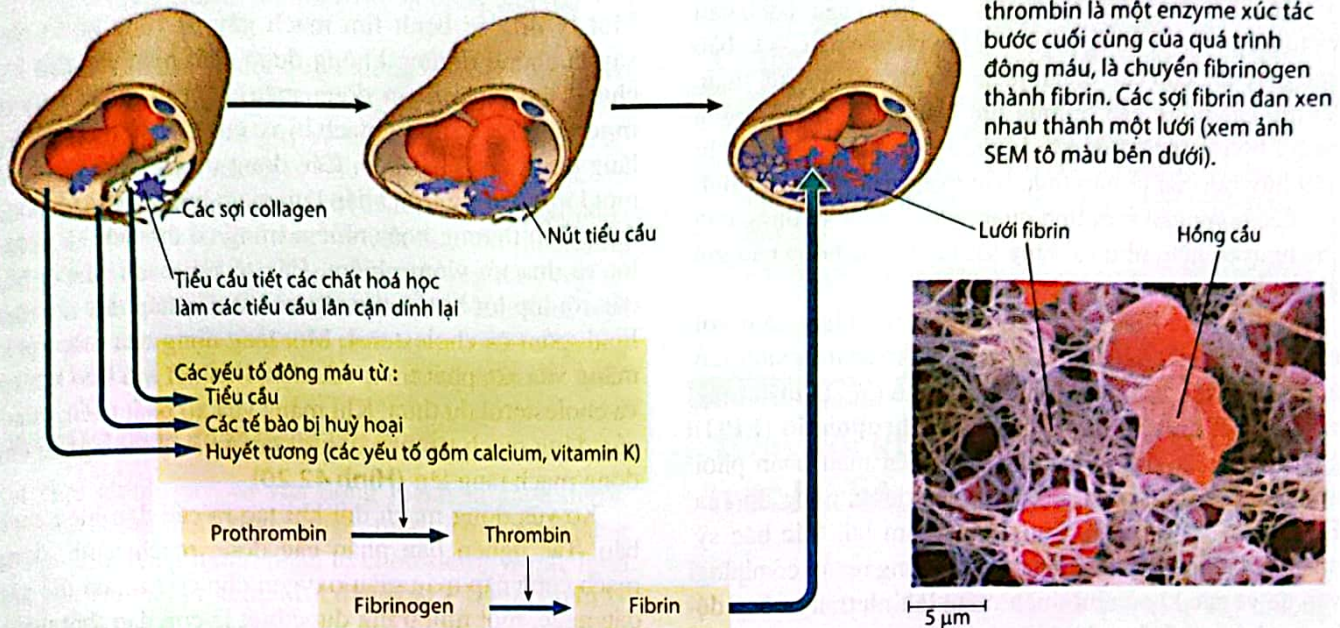
Bạch cầu Máu có năm loại tế bào máu trắng, hay các **bạch cầu**. Chức năng của chúng là chống nhiễm trùng. Một số thực bào, nuốt và tiêu hoá các vi sinh vật và những mảnh vỡ của các tế bào chết của chính cơ thể. Như chúng ta sẽ xem trong Chương 43, các bạch cầu khác, gọi là các tế bào lymphocyte, phát triển thành các tế bào B và T chuyên biệt đảm trách các đáp ứng miễn dịch chống lại các chất lạ. Bình thường, 1 μl máu người chứa khoảng 5.000–10.000 bạch cầu; số lượng của chúng tăng tạm thời bất kỳ khi nào cơ thể chống lại một nhiễm trùng. Không như hồng cầu, các bạch cầu cũng thấy ở ngoài hệ tuần hoàn, chúng tuần du trong cả dịch kẽ và hệ bạch huyết.

Tiểu cầu Tiểu cầu là phần tế bào chất được tách ra theo kiểu này chỗi từ các tế bào tủy xương chuyên biệt. Chúng có đường kính khoảng 2–3 μm và không có nhân. Các tiểu cầu có cả chức năng phân tử và cấu trúc trong đông máu.

❶ Quá trình đông máu bắt đầu khi nội mạc của mạch máu bị tổn thương làm cho mô liên kết ở thành mạch tiếp xúc với máu. Khi đó các tiểu cầu gắn kết với các sợi collagen ở mô liên kết và giải phóng một chất làm các tiểu cầu lân cận dính lại.

❷ Các tiểu cầu hình thành một nút tạo sự bảo vệ khẩn cấp chống mất máu.

❸ Nút bịt này được tăng cường bởi lưới fibrin khi mạch máu tổn thương nặng nề. Fibrin được hình thành qua một quá trình nhiều bước: Các yếu tố đông máu giải phóng từ các tiểu cầu kết dính hoặc các tế bào bị tổn thương hoà trộn với các yếu tố đông máu trong huyết tương, tạo thành một dòng thác hoạt hoá chuyển đổi một protein huyết tương gọi là prothrombin thành dạng hoạt hoá là thrombin. Tự thrombin là một enzyme xúc tác bước cuối cùng của quá trình đông máu, là chuyển fibrinogen thành fibrin. Các sợi fibrin đan xen nhau thành một lưới (xem ảnh SEM tô màu bên dưới).



▲ Hình 42.18 Đông máu.

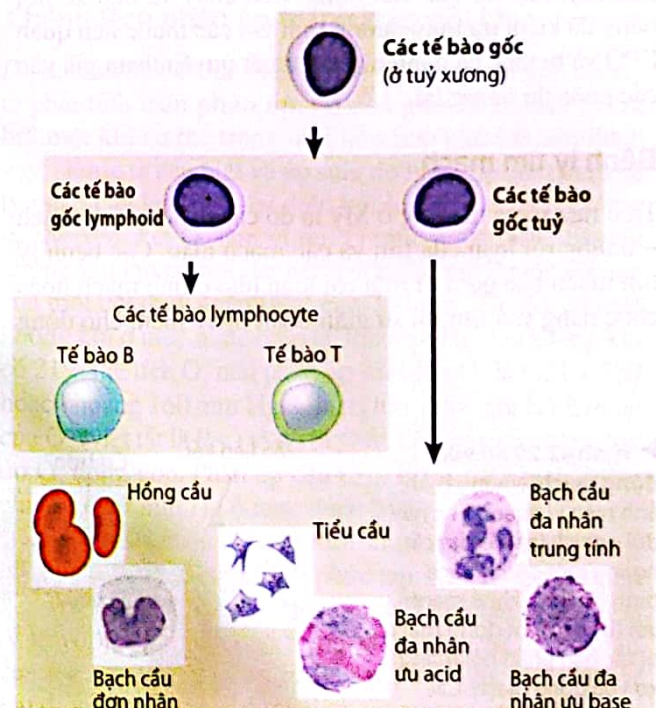
Đông máu

Vết cắt hoặc xây xước không phải là mối đe dọa sự sống vì các thành phần của máu hàn các mạch máu bị vỡ. Một vết vỡ ở thành mạch giải phóng các protein, chúng hấp dẫn các tiểu cầu và khởi phát sự đông máu, là sự biến đổi các thành phần dịch của máu thành một cục đông chắc. Chất gây đông hay chất bịt gắn lưu hành ở dạng bất hoạt gọi là fibrinogen. Đông máu liên quan sự biến đổi fibrinogen thành dạng hoạt động là **fibrin**, nó kết tập thành các sợi tạo thành bộ khung của cục đông. Sự hình thành fibrin là bước cuối cùng trong một chuỗi các phản ứng được kích hoạt bởi sự giải phóng của các yếu tố gây đông từ các tiểu cầu (Hình 42.18). Một đột biến di truyền ảnh hưởng tới bất kỳ bước nào trong quá trình đông máu sẽ gây ra bệnh ưa chảy máu, một bệnh có đặc điểm là chảy máu nhiều và thâm tím, thậm chí từ những vết cắt hoặc các va chạm nhỏ.

Các yếu tố chống đông trong máu thường tự phát ngăn đông máu khi không có vết thương. Tuy nhiên, đôi khi các cục đông có thể hình thành trong một mạch máu làm tắc dòng máu. Cục đông như vậy được gọi là **cục nghẽn**. Chúng ta sẽ tìm hiểu làm thế nào một cục nghẽn hình thành và sự nguy hiểm của nó trong chương này.

Tế bào gốc và sự thay thế các thành phần tế bào

Hồng cầu, bạch cầu và các tiểu cầu đều phát triển từ một nguồn chung: các **tế bào gốc** đa tiềm năng. Đây là nguồn bổ sung cho các quần thể tế bào máu của cơ thể (Hình 42.19). Các tế bào gốc sinh ra các tế bào máu nằm ở phần



▲ Hình 42.19 Sự biệt hoá của các tế bào máu. Một số tế bào gốc đa tiềm năng biệt hoá thành các tế bào lympho, sau đó chúng phát triển thành các tế bào B và T, là hai loại tế bào lympho có chức năng trong đáp ứng miễn dịch (xem Chương 43). Tất cả các tế bào máu khác biệt hoá từ các tế bào gốc tủy xương.

tuỷ đỏ của xương, đặc biệt là các xương sườn, xương sống, xương ức và xương chậu. Các tế bào gốc đa tiềm năng được gọi như vậy vì chúng có khả năng tạo thành nhiều loại tế bào – trong trường hợp này, là các dòng tế bào tuỷ xương và dòng lymphoid. Khi tế bào gốc bất kỳ phân chia, một tế bào con vẫn còn là một tế bào gốc trong khi tế bào kia thực hiện một chức năng chuyên biệt.

Qua đời sống của một người, các hồng cầu, bạch cầu và tiểu cầu được tạo ra từ những lần phân chia của tế bào gốc thay thế cho các thành phần tế bào già cỗi của máu. Ví dụ, các hồng cầu thường lưu hành chỉ trong khoảng ba tới bốn tháng trước khi bị thay thế; các tế bào già bị tiêu huỷ bởi các tế bào thực bào trong gan và lách. Sinh sản các hồng cầu mới liên quan với việc tái sử dụng của các nguyên liệu, như sử dụng sắt lấy từ các hồng cầu già trong các phân tử hemoglobin mới.

Một cơ chế điều hoà ngược âm tính, nhạy cảm với lượng O_2 tới các mô cơ thể từ máu, kiểm soát sự sinh sản hồng cầu. Nếu các mô không tiếp nhận đủ O_2 , thận tổng hợp và tiết một hormone gọi là **erythropoietin (EPO)** gây kích thích sinh sản hồng cầu. Nếu máu phân phối nhiều O_2 hơn mức các mô có thể sử dụng, nồng độ của EPO giảm và sinh sản hồng cầu chậm lại. Các bác sỹ dùng EPO tổng hợp để điều trị cho những người có những vấn đề về sức khoẻ như thiếu máu, là tình trạng nồng độ hemoglobin thấp hơn bình thường. Một số vận động viên tự tiêm EPO để làm tăng lượng hồng cầu, mặc dù việc này là một dạng doping máu đã bị cấm bởi uỷ ban Olympic quốc tế và các tổ chức thể thao khác. Trong những năm gần đây, một số các vận động viên chạy và đạp xe nổi tiếng đã kiểm tra thấy dương tính với các thuốc liên quan EPO và bị tước cả danh hiệu và truất quyền tham gia vào các cuộc thi tương lai.

Bệnh lý tim mạch

Trên nửa số ca tử vong ở Mỹ là do các bệnh lý tim mạch – những rối loạn của tim và các mạch máu. Các bệnh lý tim mạch bao gồm từ một rối loạn nhỏ ở tĩnh mạch hoặc chức năng van tim tới sự gián đoạn nguy hiểm cho dòng

máu tới tim hoặc não. Xu hướng phát triển các bệnh tim mạch nhất định mang tính di truyền nhưng nó cũng bị ảnh hưởng mạnh bởi lối sống. Hút thuốc, thiếu tập luyện và thức ăn giàu mỡ động vật đều làm tăng nguy cơ của một số bệnh tim mạch.

Xơ vữa mạch máu

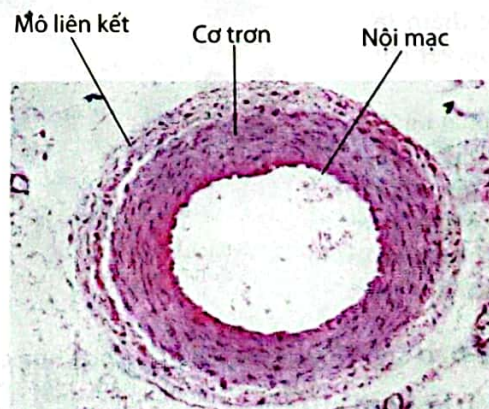
Một lý do các bệnh tim mạch gây tử vong nhiều như vậy là chúng thường không được phát hiện cho đến khi chúng gây gián đoạn dòng máu. Một ví dụ là **xơ vữa mạch máu**, các động mạch bị xơ cứng do tích lũy những lắng đọng của chất béo. Các động mạch khoẻ mạnh có một lớp lót trong trơn nhẵn làm giảm bớt sức cản tới dòng máu. Tổn thương hoặc nhiễm trùng có thể làm xù xì lớp lót và đưa tới viêm nhiễm. Các tế bào bạch cầu bị hấp dẫn tới lớp lót bị tổn thương và bắt đầu hấp thụ các chất lipid, gồm cả cholesterol. Một lắng đọng của mỡ, gọi là mảng xơ, phát triển đều đặn, liên kết mô liên kết sợi và cholesterol dư thừa. Khi mảng xơ phát triển, thành của động mạch trở nên dày và cứng và sự tắc nghẽn của động mạch tăng lên (**Hình 42.20**).

Xơ vữa động mạch đôi khi tạo ra các dấu hiệu cảnh báo. Tắc nghẽn bán phần các động mạch vành, động mạch cung cấp máu giàu oxygen cho cơ tim, có thể gây đau ngực, một tình trạng được biết là cơn đau thắt ngực. Đau chủ yếu cảm thấy khi tim lao động nặng trong căng thẳng thể chất hoặc cảm xúc, và nó báo hiệu rằng phần đó của tim không nhận đủ O_2 . Tuy nhiên, nhiều người bị xơ vữa động mạch hoàn toàn không biết về tình trạng của họ cho tới khi bị tai biến.

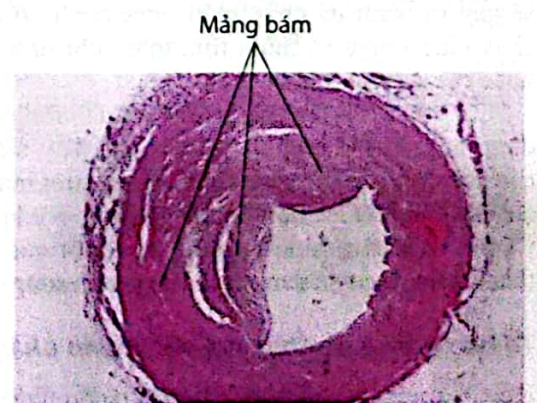
Những tai biến tim và đột quỵ

Nếu không nhận ra và không được điều trị, kết quả của xơ vữa động mạch thường là một tai biến tim hoặc một cú đột quỵ. Một **tai biến tim**, cũng được gọi là **nhồi máu cơ tim**, là tổn thương hoặc chết của mô cơ tim do tắc của một hoặc nhiều hơn các động mạch vành. Vì các động mạch vành có đường kính nhỏ, chúng đặc biệt dễ bị thương tổn khi tắc. Tắc nghẽn như vậy có thể huỷ hoại cơ tim nhanh

► **Hình 42.20 Xơ vữa động mạch.** Những hình ảnh hiển vi quang học này đối nghịch (a) một lát cắt ngang một động mạch bình thường (khỏe mạnh) với (b) của một động mạch bị tắc bán phần bởi mảng xơ vữa động mạch. Các mảng xơ vữa gồm chủ yếu là mô liên kết sợi và các tế bào cơ trơn bị các lipid xâm nhập.



(a) Động mạch bình thường



(b) Động mạch bị nghẽn một phần

chóng vì cơ tim đập đều đặn không thể sống không có O_2 kéo dài. Nếu tim ngừng đập, nạn nhân có thể sống sót nếu nhịp tim được khôi phục nhờ khôi phục tim phổi hoặc một số quy trình cấp cứu khác trong vòng vài phút khi bị tai biến. **Đột quy** là sự chết của mô thần kinh ở não do thiếu O_2 . Các đột quy thường do vỡ hoặc tắc các động mạch ở đầu. Các tắc động của đột quy và cơ hội sống sót của cá nhân phụ thuộc vào mức độ và vị trí của mô não bị tổn thương.

Các tai biến tim và đột quy thường do một cục nghẽn bít tắc một động mạch. Một bước chính trong sự hình thành nghẽn mạch là sự gãy vỡ của các mảng xơ vữa do một phản ứng viêm, tương tự như đáp ứng của cơ thể với một vết cắt bị nhiễm trùng (xem Hình 43.8). Một mảnh được giải phóng bởi vỡ mảng xơ vữa bị cuốn theo dòng máu, đôi khi nằm tại một động mạch trong não. Nghẽn mạch có thể xuất phát ở một động mạch vành hoặc một động mạch trong não, hoặc nó phát triển ở đâu đó trong hệ tuần hoàn và tới tim hoặc não qua dòng máu.

Điều trị và chẩn đoán bệnh tim mạch

Một chất chính gây xơ vữa động mạch là cholesterol. Cholesterol lưu hành trong huyết tương chủ yếu ở dạng các hạt gồm hàng nghìn phân tử cholesterol và các lipid khác gắn với một protein. Một dạng hạt – **lipoprotein tỷ trọng thấp (LDL)**, thường được gọi là “cholesterol xấu” – liên quan với sự lắng đọng của cholesterol trong các mảng xơ vữa động mạch. Một loại khác – **lipoprotein tỷ trọng cao (HDL)**, hay “cholesterol tốt” – làm giảm sự lắng đọng của cholesterol. Tập luyện làm giảm tỷ lệ LDL/HDL. Hút thuốc và tiêu thụ một số dầu thực vật đã chế biến gọi là các **chất béo dạng trans** (xem Chương 5) có tác dụng ngược lại. Nhiều người có nguy cơ cao với bệnh tim mạch được điều trị bằng các thuốc gọi là các statin, chúng làm giảm nồng độ LDL và do đó làm giảm tần suất các tai biến tim.

Sự nhận thức gần đây cho rằng viêm có vai trò trung tâm trong xơ vữa động mạch và sự hình thành cục nghẽn đang làm thay đổi chẩn đoán và điều trị bệnh tim mạch. Ví dụ, aspirin ngăn đáp ứng viêm, nó cũng giúp ngăn tái phát của các tai biến tim và đột quy. Các nhà nghiên cứu cũng tập trung chú ý vào protein phản ứng C (C-reactive Protein, CRP), nó được sản sinh từ gan và có trong máu trong các giai đoạn viêm cấp tính. Giống như nồng độ cao của cholesterol tỷ trọng thấp, sự hiện diện với số lượng lớn của CRP trong máu là một chỉ thị hữu ích cho bệnh lý tim mạch.

Tăng huyết áp (huyết áp cao) là một yếu tố khác góp phần cho tai biến tim và đột quy cũng như cho các vấn đề về sức khỏe khác. Theo một giả thiết, huyết áp cao mạn tính gây tổn thương nội mạc lót các động mạch, làm tăng hình thành mảng xơ vữa. Định nghĩa thông thường về tăng huyết áp ở người trưởng thành là huyết áp tâm thu trên 140 mm Hg hoặc huyết áp tâm trương trên 90 mm Hg. May mắn thay, tăng huyết áp khá đơn giản để chẩn đoán và thường có thể được kiểm soát bằng những thay đổi về khẩu phần ăn, tập luyện, thuốc men hoặc kết hợp của các biện pháp này.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM

42.4

1. Giải thích tại sao một thầy thuốc có thể ra chỉ lệnh đếm bạch cầu cho một bệnh nhân có các triệu chứng của một nhiễm trùng.
2. Các cục đông trong các động mạch có thể gây các tai biến tim và đột quy. Tại sao, và liệu nó có ý nghĩa để điều trị những người ưa chảy máu bằng cách đưa các yếu tố gây đông vào máu họ?
3. **ĐIỀU GÌ MỚI?** Nitroglycerin (thành phần chính trong thuốc nổ) đôi khi được kê đơn cho các bệnh nhân tim. Trong cơ thể, nitroglycerin được chuyển thành nitric oxide. Tại sao bạn có thể mong đợi nitroglycerin làm giảm đau ngực ở các bệnh nhân này?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM

42.5

Trao đổi khí diễn ra qua các bề mặt hô hấp chuyên hoá

Trong phần còn lại của chương này, chúng ta sẽ tập trung vào quá trình trao đổi khí. Mặc dù quá trình này thường được gọi là trao đổi hô hấp hoặc hô hấp, không nên nhầm nó với sự chuyển đổi năng lượng của hô hấp tế bào. Trao đổi khí là sự hấp thu phân tử O_2 từ môi trường và thải CO_2 ra môi trường.

Chênh lệch phân áp trong trao đổi khí

Để hiểu rõ về các lực điều khiển việc trao đổi khí, chúng ta phải tính toán **phân áp**, nó đơn giản là áp suất tạo ra bởi một khí cụ thể trong một hỗn hợp khí. Để làm được vậy, chúng ta cần biết về áp suất do hỗn hợp khí tạo ra và tỷ phần của hỗn hợp đại diện bởi một khí cụ thể. Chúng ta hãy xem xét O_2 làm ví dụ. Ở mức nước biển, áp suất không khí tạo ra một lực nén xuống tương đương với lực của một cột thủy ngân (Hg) cao 760 mm. Do đó, áp suất không khí ở mức nước biển là 760 mm Hg. Do không khí có 21% thể tích O_2 nên phân áp suất của O_2 là $0,21 \times 760$ hoặc khoảng 160 mm Hg. Giá trị này được gọi là **phân áp** của O_2 (viết tắt là P_{O_2}) vì đó là phần của áp suất không khí do O_2 đóng góp. Phân áp của CO_2 , P_{CO_2} , thấp hơn nhiều, chỉ đạt 0,29 mm Hg ở mực nước biển.

Tính toán phân áp với một khí hoà tan trong dung dịch, như nước, cũng không phức tạp. Khi nước được tiếp xúc với không khí, lượng của một khí hoà tan trong nước tỷ lệ với phân áp của nó trong không khí và độ hoà tan của nó trong nước. Cân bằng đạt được khi các phân tử khí đi vào và rời khỏi dung dịch với cùng tốc độ. Khi cân bằng, phân áp của khí trong dung dịch tương đương với phân áp của khí đó trong không khí. Do đó, P_{O_2} trong nước tiếp xúc với không khí ở mức nước biển phải là 160 mm Hg, giống như áp suất ở trong không khí. Tuy nhiên, **nồng độ** của O_2 trong không khí và nước khác nhau cơ bản vì O_2 hoà tan trong nước ít hơn nhiều so với ở trong không khí.

Một khi chúng ta đã tính toán được các phân áp, chúng ta có thể đoán được kết quả thực của khuếch tán khí tại các bề mặt trao đổi khí: Một khí luôn luôn khuếch tán từ một vùng có phân áp cao hơn tới vùng có phân áp thấp hơn.

Môi trường hô hấp

Các điều kiện cho trao đổi khí thay đổi đáng kể, phụ thuộc vào môi trường hô hấp – nguồn của O_2 – là không khí hay nước. Như đã lưu ý, O_2 có nhiều trong không khí, chiếm khoảng 21% của thể tích khí quyển trái đất. So sánh với nước, không khí kém đậm đặc hơn nhiều và kém nhớt, do vậy nó dễ dàng di chuyển và chảy qua các con đường nhỏ. Do vậy, thở khí là tương đối dễ dàng và không cần có hiệu suất đặc biệt. Ví dụ, người chỉ tách khoảng 25% O_2 trong khí chúng ta hít vào.

Trao đổi khí khi nước là môi trường hô hấp thì cần đòi hỏi lớn hơn nhiều. Lượng O_2 hoà tan trong một thể tích nước nhất định thay đổi nhưng luôn ít hơn so với trong một thể tích tương đương của không khí: Nước biển và nước ngọt nơi mà nhiều động vật sinh sống chỉ chứa khoảng 4–8 ml O_2 hoà tan trong mỗi lít, một nồng độ thấp hơn trong không khí tới 40 lần. Nước càng nóng và càng mặn thì càng ít O_2 có thể giữ trong đó. Nồng độ O_2 thấp của nước, mật độ cao và độ nhớt cao có nghĩa

là các động vật thuỷ sinh như cá và tôm phải tiêu thụ năng lượng đáng kể để thực hiện trao đổi khí. Với những thách thức này, những thích nghi đã tiến hoá nói chung ở các động vật thuỷ sinh cho phép chúng có hiệu năng cao trong trao đổi khí. Nhiều thích nghi này liên quan đến cấu trúc của các bề mặt trao đổi khí.

Các bề mặt hô hấp

Sự chuyên hoá về trao đổi khí thể hiện rất rõ trong cấu trúc của bề mặt hô hấp, phần cơ thể động vật diễn ra sự trao đổi khí. Giống như mọi tế bào sống, các tế bào thực hiện trao đổi khí có màng tế bào phải tiếp xúc với một dung dịch nước. Các bề mặt hô hấp bởi vậy luôn ẩm ướt.

Sự di chuyển của O_2 và CO_2 qua các bề mặt hô hấp ẩm ướt diễn ra hoàn toàn do khuếch tán. Tốc độ của khuếch tán tỷ lệ thuận với diện tích bề mặt xảy ra khuếch tán và tỷ lệ nghịch với bình phương khoảng cách các phân tử phải di chuyển qua đó. Nói cách khác, trao đổi khí nhanh khi diện tích khuếch tán lớn và con đường khuếch tán ngắn. Do đó, các bề mặt hô hấp có xu hướng rộng và mỏng.

Cấu trúc của một bề mặt hô hấp phụ thuộc chủ yếu vào kích thước của động vật và vào việc nó sống ở nước hay ở cạn, nhưng nó cũng bị ảnh hưởng bởi các nhu cầu chuyển hoá để trao đổi khí. Như vậy, một động vật nội



Chân bên (chức năng như mang)

(a) Giun biển. Nhiều giống giun nhiều tơ (các giun biển ngành Giun đốt) có một cặp các phần phụ được gọi là các chân bên ở mỗi đốt cơ thể. Các chân bên như các mang và cũng có chức năng bò và bơi.



Mang

(b) Tôm. Tôm và các động vật giáp xác khác có các mang dạng lông phủ bởi bộ xương ngoài. Các phần phụ chuyên hoá của cơ thể đẩy nước qua các bề mặt mang.



Mang

Chân ống

(c) Sao biển. Mang của sao biển là các phần nhô dạng ống đơn giản của da. Trung tâm rộng của mỗi mang là một phần mở rộng của xoang (xoang cơ thể). Trao đổi khí diễn ra nhờ khuếch tán qua bề mặt mang và dịch trong xoang lưu hành đi vào và ra khỏi mang, hỗ trợ cho vận chuyển khí. Các bề mặt của một chân ống ở sao biển cũng có chức năng trong trao đổi khí.

▲ **Hình 42.21** Sự đa dạng trong cấu trúc của các mang, những bề mặt cơ thể bên ngoài có chức năng trong trao đổi khí.

hiệt thường có diện tích bề mặt hô hấp lớn hơn so với một động vật ngoại nhiệt cùng kích thước.

Ở một số động vật tương đối đơn giản, như bọt biển, các động vật xoang tràng và giun dẹp, từng tế bào trong cơ thể gần với môi trường ngoài đủ để các khí có thể khuếch tán nhanh chóng giữa các tế bào và môi trường. Tuy nhiên, ở nhiều động vật, các tế bào của cơ thể không tiếp cận trực tiếp với môi trường. Bề mặt hô hấp ở các động vật này là một biểu mô mỏng và ẩm ướt tạo thành một cơ quan hô hấp.

Da là một cơ quan hô hấp ở một số động vật, bao gồm cả giun đất và một số động vật lưỡng cư. Ngay dưới da, một mạng lưới dày đặc các mao mạch làm tăng sự trao đổi khí giữa hệ tuần hoàn và môi trường. Vì bề mặt hô hấp phải giữ ẩm, các con giun đất và nhiều loài thỏ da khác có thể tồn tại qua thời gian dài chỉ khi ở các nơi ẩm ướt.

Bề mặt cơ thể nói chung của hầu hết các động vật không đủ diện tích để trao đổi khí cho toàn bộ sinh vật. Giải pháp là cơ quan hô hấp được gấp nếp mạnh hoặc được phân nhánh, do đó làm tăng diện tích bề mặt sẵn có để trao đổi khí. Mang, khí quản và phổi là những cơ quan như vậy.

Mang ở các động vật thủy sinh

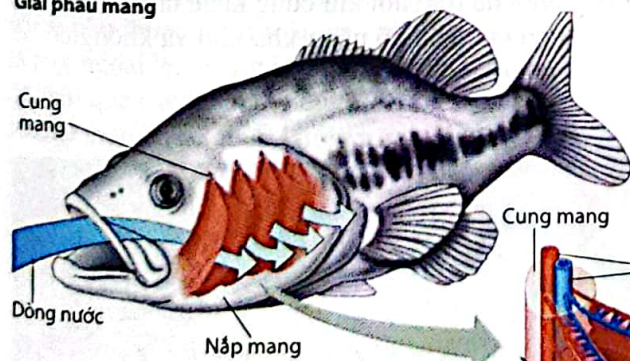
Mang là những phần gấp nếp phía ngoài của bề mặt cơ thể vốn được treo trong nước. Như minh họa trong **Hình 42.21**, trên trang này, sự phân bố của mang trên cơ thể có thể thay đổi đáng kể. Bất kể sự phân bố của chúng, mang thường có một tổng diện tích lớn hơn nhiều so với phần còn lại của cơ thể.

Chuyển động của môi trường hô hấp qua bề mặt hô hấp, một quá trình được gọi là **thông khí**, duy trì chênh

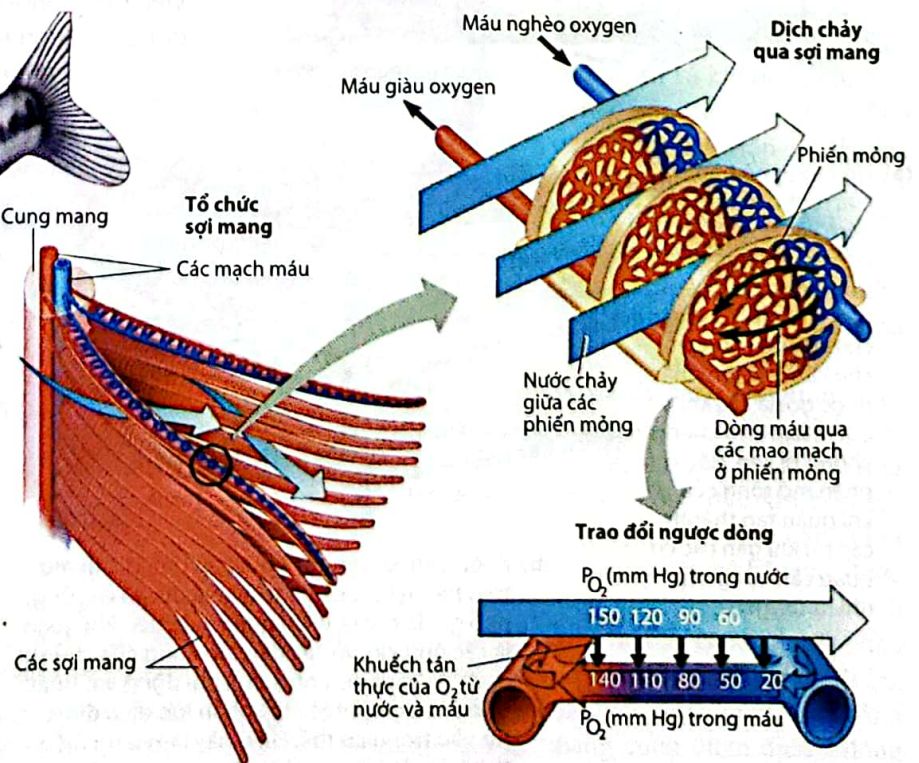
lệch phân áp của O_2 và CO_2 qua mang là cần thiết cho trao đổi khí. Để tăng cường thông khí, phần lớn các động vật có mang hoặc vận động mang qua nước hoặc vận động nước qua mang của chúng. Ví dụ, tôm và tôm hùm có các phần phụ kiểu bơi chèo lái dòng nước qua mang, còn trai và hến chuyển nước bằng các lông nhỏ. Bạch tuộc và mực thông khí qua mang bằng cách lấy nước vào và đẩy nước ra; với hiệu ứng phụ của vận động bằng cách đẩy kiểu phản lực. Cá sử dụng chuyển động bơi hoặc các vận động phối hợp của miệng và nắp mang để thông khí qua mang của chúng. Trong cả hai trường hợp, một dòng nước đi vào miệng, đi qua các khe ở họng, chảy qua mang và sau đó ra khỏi cơ thể (**Hình 42.22**).

Sự sắp xếp của các mao mạch ở một mang cá cho phép sự **trao đổi ngược dòng**, là sự trao đổi của một chất hoặc nhiệt giữa hai dung dịch chảy theo các chiều ngược nhau. Ở một mang cá, quá trình này làm tăng hiệu quả trao đổi khí. Vì máu chảy theo hướng ngược với hướng nước đi qua mang, ở từng điểm trong đường đi chuyển máu ít bão hòa O_2 hơn so với nước mà máu tiếp xúc (xem **Hình 42.22**). Khi máu đi vào một mao mạch mang, nó gặp nước và hoàn thiện sự dịch chuyển của nó qua mang. Nước sau khi tiếp xúc với máu ở phần đầu mao mạch, mặc dù bị lấy mất phần lớn O_2 hoà tan, nhưng vẫn có PO_2 cao hơn máu đi tới nên sự khuếch tán O_2 vào máu vẫn tiếp tục diễn ra. Khi máu tiếp tục hành trình của nó, PO_2 của máu tăng lên đều đều, nhưng nước nó gặp cũng như vậy, vì mỗi vị trí kế tiếp trên đường đi chuyển của máu tương ứng với một điểm trước đó trên đường đi chuyển của nước qua mang. Như vậy, chênh lệch phân áp hỗ trợ cho sự khuếch tán O_2 từ nước vào máu tồn tại trên suốt chiều dài của mao mạch.

Giải phẫu mang



▲ **Hình 42.22 Cấu trúc và chức năng của mang cá.** Một chú cá liên tục bơm nước qua miệng và qua các cung mang, sử dụng những chuyển động phối hợp của hàm và nắp mang (che mang) cho sự thông khí này. (Cá bơi có thể đơn giản mở miệng và để nước chảy qua mang nó). Mỗi cung mang có hai hàng sợi mang được tạo thành từ các đĩa phẳng gọi là các phiến mỏng. Máu chảy qua các mao mạch trong phiến mỏng lấy O_2 từ nước. Chú ý là dòng ngược chiều của nước và máu duy trì chênh lệch phân áp, theo đó, O_2 khuếch tán từ nước vào máu qua toàn bộ chiều dài của một mao mạch.



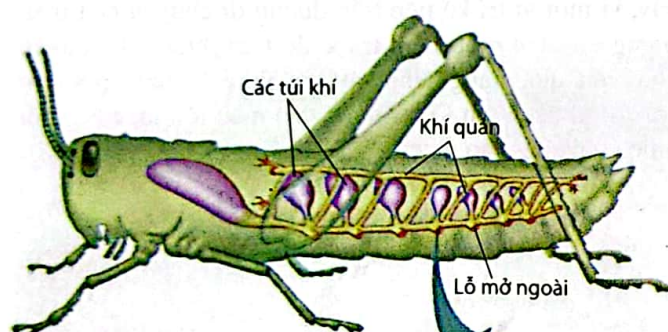
Các cơ chế trao đổi ngược dòng có hiệu quả rõ rệt. Ở mang cá, trên 80% O_2 hoà tan trong nước được tách ra khi nó đi qua bề mặt hô hấp. Sự trao đổi ngược dòng cũng đóng góp cho sự điều hoà nhiệt độ (xem Chương 40) và cho chức năng của thận động vật có vú, như chúng ta sẽ thấy trong Chương 44.

Mang nhìn chung không thích hợp cho một động vật sống trên cạn. Bề mặt rộng rãi của màng ẩm tiếp xúc trực tiếp với các dòng không khí trong môi trường có thể mất nước nhiều do bay hơi. Hơn nữa, mang có thể bị hỏng vì những sợi mảnh của chúng, không còn được nước hỗ trợ, có thể dính lại với nhau. Ở hầu hết các động vật trên cạn, các bề mặt hô hấp được khép kín trong cơ thể, được tiếp xúc với không khí qua các ống hẹp.

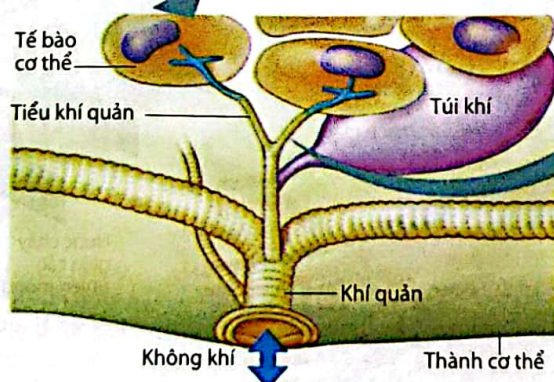
Hệ thống khí quản ở các côn trùng

Mặc dù cấu trúc hô hấp quen thuộc nhất trong số các động vật ở cạn là phổi, song thực tế phổ biến nhất là hệ thống khí quản của các côn trùng. Được tạo bởi các ống khí phân nhánh khắp cơ thể, hệ thống này là một biến đổi về bề mặt hô hấp trong. Các ống lớn nhất, được gọi là các khí quản, mở ra ngoài cơ thể (Hình 42.23a). Các nhánh nhỏ nhất mở gần với bề mặt của hầu hết mọi tế bào, nơi

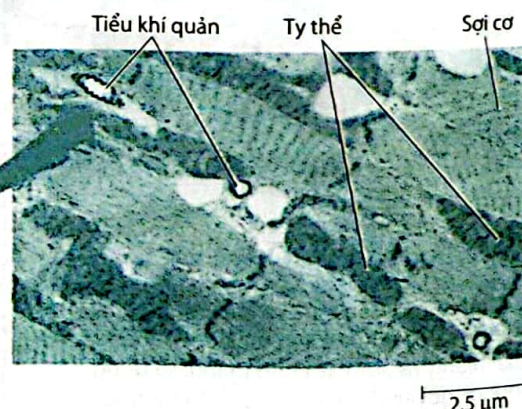
▼ Hình 42.23 Các hệ thống khí quản.



(a) Hệ thống hô hấp của một côn trùng gồm các ống phân nhánh, phân phối khí trực tiếp tới các tế bào cơ thể. Các vòng chitin tăng cường cho các ống lớn nhất được gọi là các khí quản, làm cho chúng không bị xẹp. Các phần mở rộng của khí quản tạo thành các túi khí gắn các cơ quan cần cung cấp nhiều oxygen.



(b) Không khí đi vào các khí quản qua các lỗ mở trên bề mặt thân côn trùng và đi vào các ống nhỏ gọi là các tiểu khí quản. Các tiểu khí quản là các ống kín, và các đầu tận cùng của chúng chứa dịch (màu xanh xám). Khi động vật hoạt động và dùng nhiều O_2 , phần lớn dịch được rút vào trong cơ thể. Điều này làm tăng diện tích bề mặt của các tiểu khí quản chứa khí khi tiếp xúc với các tế bào.



(c) Hình ảnh hiển vi ở trên giới thiệu các thiết kế của các tiểu khí quản ở một mảnh nhỏ của cơ bay ở côn trùng (TEM). Mỗi ty thể trong vô số ty thể ở các tế bào cơ nằm trong khoảng 5 μm của một tiểu khí quản.

khí được trao đổi do khuếch tán qua biểu mô ẩm lót đầu của các nhánh khí quản (Hình 42.23b). Vì hệ thống khí quản mang không khí trong khoảng cách rất ngắn đến tất cả các tế bào cơ thể côn trùng, nó có thể vận chuyển O_2 và CO_2 mà không có sự tham gia của hệ tuần hoàn mở của động vật.

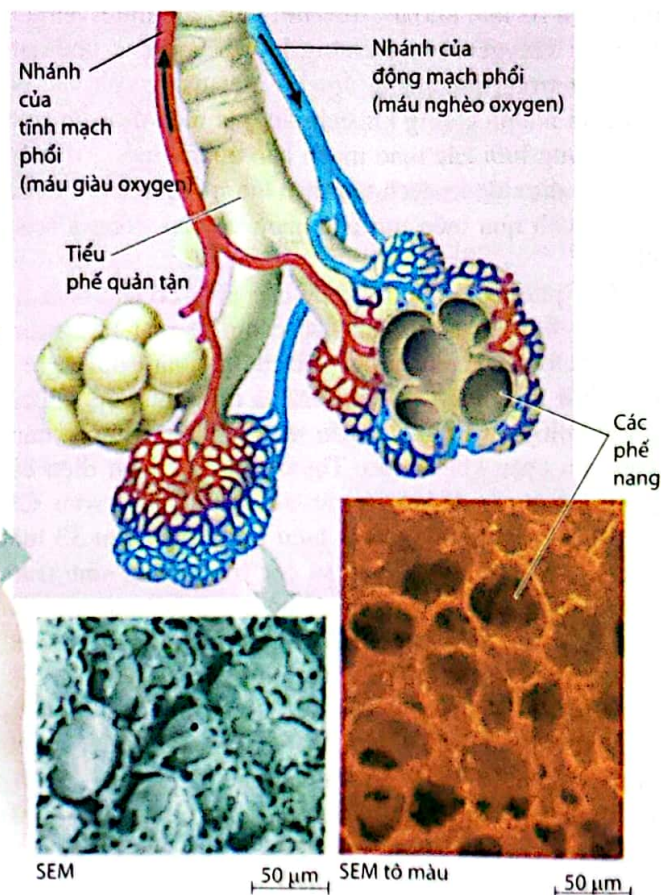
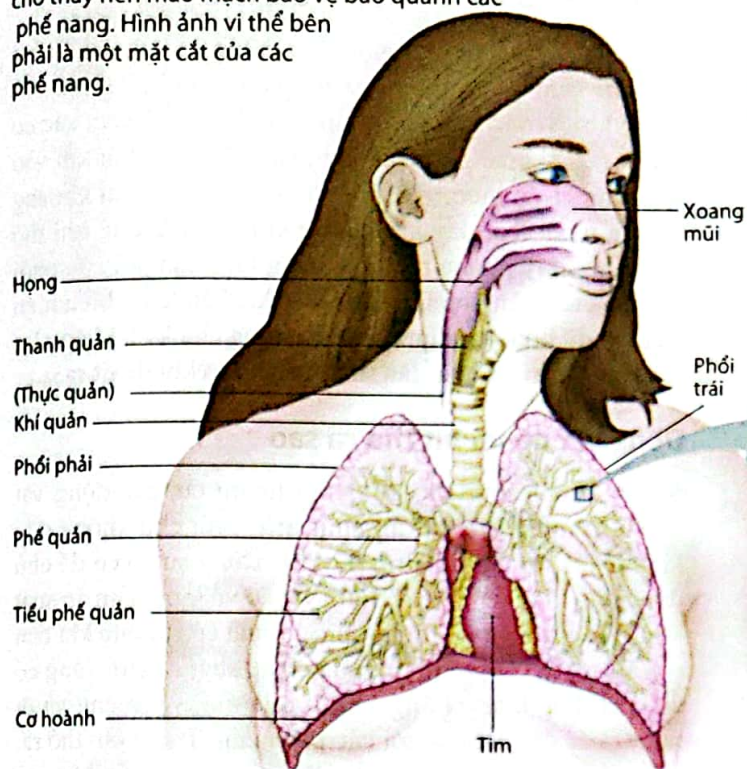
Với các côn trùng nhỏ, khuếch tán qua các khí quản đưa vào đủ O_2 và thải loại đủ CO_2 để hỗ trợ hô hấp tế bào. Các côn trùng lớn hơn đáp ứng nhu cầu năng lượng lớn qua thông khí các hệ thống khí quản với các vận động cơ thể nhịp nhàng để ép và dẫn các ống khí giống như các ống bẻ. Ví dụ, một côn trùng trong khi bay có một tốc độ chuyển hoá rất cao, tiêu thụ O_2 nhiều gấp 10 tới 200 lần so với khi nghỉ. Ở nhiều côn trùng bay, cơ và dẫn luân phiên của các cơ bay bơm không khí nhanh chóng qua hệ thống khí quản. Các tế bào cơ bay có nhiều ty thể hỗ trợ cho tốc độ chuyển hoá cao và các ống khí quản cung cấp nhiều O_2 cho mỗi cơ quan sinh ATP này (Hình 42.23c). Như vậy, những thích nghi của các hệ thống khí quản có liên quan trực tiếp tới năng lượng sinh học.

Phổi

Không giống như các hệ thống khí quản phân nhánh khắp cơ thể côn trùng, phổi là cơ quan hô hấp khu trú. Biểu hiện cho sự gấp nếp của bề mặt cơ thể, phổi thường được phân chia thành nhiều túi nhỏ. Vì bề mặt hô hấp của phổi không tiếp xúc trực tiếp với tất cả các phần khác của cơ thể, nên khoảng cách phải được nối nhờ hệ tuần hoàn, nó vận chuyển khí giữa các phổi và phần còn lại của cơ thể. Phổi đã tiến hoá ở các sinh vật với các hệ tuần hoàn mở, như nhện và sên đất cũng như ở các động vật có xương sống.

Trong số các động vật có xương sống không có mang, việc dùng phổi để trao đổi khí cũng khác nhau. Phổi của động vật lưỡng cư nếu có cũng khá nhỏ và không có bề

▼ **Hình 42.24 Hệ thống hô hấp của động vật có vú.** Từ xoang mũi và họng, không khí hít vào đi qua thanh quản, khí quản và các phế quản tới các tiểu phế quản, chúng tận hết ở các phế nang nhỏ được lót bởi một biểu mô mỏng và ướt. Các nhánh của các động mạch phổi mang máu nghèo oxygen tới các phế nang; các nhánh của các tĩnh mạch phổi vận chuyển máu giàu oxygen từ các phế nang trở về tim. Hình ảnh vi thể cho thấy nền mao mạch bao vệ bao quanh các phế nang. Hình ảnh vi thể bên phải là một mặt cắt của các phế nang.



mặt rộng để trao đổi khí. Thay vào đó các động vật lưỡng cư dựa chủ yếu vào sự khuếch tán qua các bề mặt khác của cơ thể, như da, để thực hiện trao đổi khí. Trái lại, hầu hết các bò sát (bao gồm mọi loài chim) và tất cả động vật có vú phụ thuộc hoàn toàn vào phổi để trao đổi khí. Rùa là một ngoại lệ; chúng bổ sung cho thở phổi với việc trao đổi khí qua các bề mặt biểu mô ẩm liên thông với miệng và hậu môn của chúng. Phổi và thở khí đã tiến hoá ở một số động vật có xương sống thuỷ sinh (bao gồm cả cá phổi) là những thích nghi để sống trong nước nghèo oxygen hoặc dùng một phần thời gian tiếp xúc với không khí (ví dụ, khi mực nước hồ rút đi).

Nhìn chung, kích thước và độ phức tạp của phổi có tương quan với mức chuyển hoá của động vật (và do vậy tốc độ trao đổi khí của nó). Ví dụ, phổi của động vật nội nhiệt có diện tích bề mặt trao đổi khí lớn hơn so với ở các động vật ngoại nhiệt cùng kích thước.

Các hệ thống hô hấp của động vật có vú: Cận cảnh

Ở các động vật có vú, một hệ thống các ống phân nhánh chuyển tiếp khí tới phổi, chúng nằm trong khoang lồng ngực (**Hình 42.24**). Không khí đi vào qua mũi và sau đó được lọc bởi các lông, được làm ẩm, làm ấm và lấy mẫu mùi khi khí chảy qua một mê lộ các khoảng trống trong xoang mũi. Xoang mũi dẫn tới họng, là giao lộ của các đường dẫn khí và dẫn thức ăn. Khi nuốt thức ăn, **thanh quản** (phần trên của đường hô hấp) chuyển động lên và

các đầu của nắp thanh quản che thanh môn (đầu mở của **khí quản**). Điều này cho phép thức ăn đi xuống thực quản tới dạ dày (xem Hình 41.11). Thời gian còn lại, thanh môn mở để thở.

Từ thanh quản, không khí đi vào các khí quản. Sụn tăng cường cho thành cả thanh quản và khí quản giữ cho phần này của khí đạo mở. Ở hầu hết các động vật có vú, thanh quản cũng có chức năng như một hộp âm thanh. Khí thở ra làm rung các **dây thanh âm**, là một đôi cơ đàn hồi ở thanh quản. Những âm thanh sinh ra khi các cơ trong hộp thanh âm căng, kéo dẫn các dây thanh âm làm rung chúng. Các âm thanh cao do các dây thanh âm dẫn căng rung nhanh; các âm thanh trầm do các dây thanh âm căng nhẹ rung chậm.

Từ khí quản chia nhánh thành hai **phế quản**, mỗi nhánh đi tới từng phổi. Trong phổi, các phế quản phân nhánh liên tiếp thành các ống dẫn nhỏ hơn gọi là các **tiểu phế quản**. Toàn bộ hệ thống các ống dẫn khí có hình dạng của một cái cây chống ngược, phần thân cây là khí quản. Biểu mô lót các nhánh lớn của cây hô hấp này được che bởi các lông chuyển nhỏ và một lớp màng niêm dịch mỏng. Dịch nhầy bắt bụi, phấn hoa và các hạt chất phân tán khác, và các lông chuyển đẩy niêm dịch đi lên họng, nơi đó nó có thể bị nuốt vào thực quản. Quá trình này, đôi khi được gọi là “thang cuốn niêm dịch”, đóng một vai trò quan trọng trong việc làm sạch hệ thống hô hấp.

Trao đổi khí diễn ra trong các **phế nang** (xem Hình 42.24), là các chùm túi khí ở đầu của các tiểu phế quản nhỏ nhất. Phổi người có hàng triệu phế nang, chúng có diện tích bề mặt khoảng 100 m^2 , gấp năm mươi lần diện tích da. Oxygen trong không khí đi vào các phế nang hoà tan trong lớp màng ẩm lót mặt trong của các phế nang và nhanh chóng khuếch tán qua biểu mô vào trong một mạng lưới các mao mạch bao quanh mỗi phế nang. Carbon dioxide khuếch tán theo hướng ngược lại, từ các mao mạch qua biểu mô phế nang và vào trong khoảng không.

Các phế nang nhỏ tới mức cần phải có các chất tiết chuyên biệt để làm giảm sức căng bề mặt trong dịch phủ bọc bề mặt của chúng. Các chất tiết này, được gọi là các **chất hoạt diện** (surfactant), là một hỗn hợp của các phospholipid và protein. Khi thiếu chúng, các phế nang xếp làm chặn khí đi vào. Thiếu các chất hoạt diện của phổi là một vấn đề lớn với các trẻ sinh non quá sớm. Các chất hoạt diện thường xuất hiện trong phổi sau 33 tuần phát triển phôi thai. Trong số các trẻ sơ sinh sinh trước tuần thứ 28, một nửa có vấn đề hô hấp nghiêm trọng. Các chất hoạt diện nhân tạo ngày nay được sử dụng thường quy để điều trị các trẻ sinh non như vậy.

Thiếu lông chuyển hoặc các dòng khí đủ để loại bỏ các hạt từ bề mặt của chúng, các phế nang sẽ dễ bị nhiễm bệnh. Các bạch cầu tuần tra các phế nang, nuốt các hạt lạ. Tuy nhiên, nếu quá nhiều hạt tới phế nang, các lớp bảo vệ có thể bị phá vỡ dẫn tới các bệnh làm giảm hiệu năng của trao đổi khí. Những thợ mỏ và các công nhân khác tiếp xúc với lượng lớn bụi đá rất dễ mắc bệnh bụi phổi, một bệnh không hồi phục và đôi khi là bệnh phổi chí tử. Hút thuốc cũng đưa các hạt gây phá huỷ vào trong các phế nang.

Đã nghiên cứu về đường chuyển dịch của khí khi chúng ta thở, chúng ta sẽ sang quá trình tiếp theo của hô hấp.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 42.5

1. Tại sao vị trí của các mô phổi ở trong cơ thể là một ưu điểm cho các động vật ở cạn?
2. Sau một cơn mưa lớn, giun đất chui lên mặt đất. Bạn có thể giải thích hành vi này như thế nào với xem xét về nhu cầu trao đổi khí của giun đất?
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Thành của các phế nang có các sợi đàn hồi cho phép các phế nang co giãn trong mỗi nhịp thở. Nếu các phế nang mất tính đàn hồi, trao đổi khí có thể bị ảnh hưởng ra sao? Giải thích.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 42.6

Hít thở làm thông khí ở phổi

Giống như cá, các động vật có xương sống ở cạn dựa vào thông khí để duy trì nồng độ O_2 cao và CO_2 thấp tại bề

mặt trao đổi khí. Quá trình thông khí phổi là **hít thở**, là sự hít vào và thở ra luân phiên. Nhiều cơ chế để chuyển dịch khí vào và ra khỏi phổi đã được tiến hoá, như chúng ta sẽ thấy khi xem xét sự hít thở ở các động vật lưỡng cư, động vật có vú và chim.

Động vật lưỡng cư hít thở thế nào

Một động vật lưỡng cư như ếch thông khí phổi nhờ **hít thở áp suất dương**, làm phình phổi lên nhờ áp lực của dòng khí. Trong giai đoạn đầu tiên của thì hít vào, các cơ hạ sàn của khoang miệng động vật lưỡng cư, hút khí vào qua mũi. Tiếp theo, với mũi và miệng đóng, sàn khoang miệng nâng lên, đẩy khí xuống khí quản. Trong khi thở ra, khí bị đẩy ngược ra ngoài bằng việc đàn hồi của phổi nhờ ép của thành cơ thể. Khi ếch dục kêu to để biểu hiện sự giận dữ hoặc tán tỉnh, chúng ngừng chu kỳ hô hấp này, hít không khí vào vài lần mà không cho khí thoát ra.

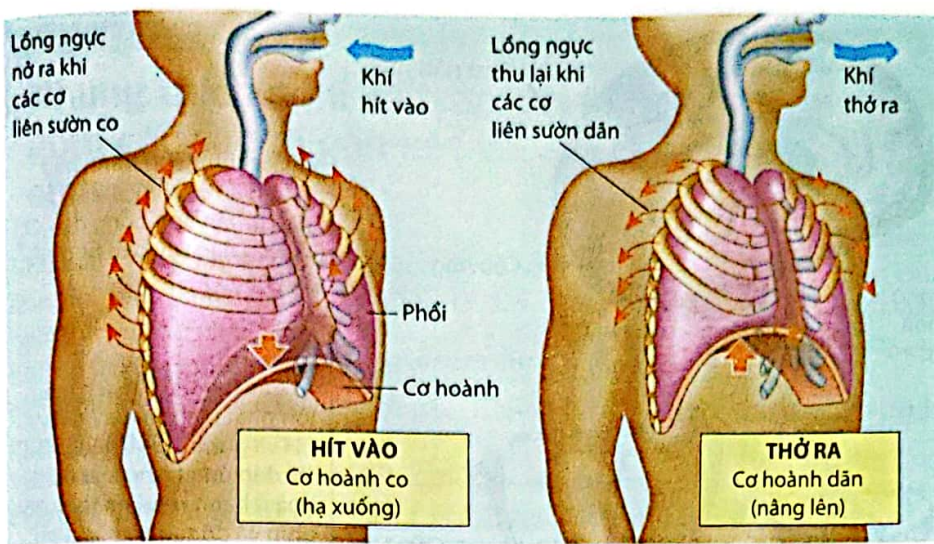
Động vật có vú hít thở ra sao

Không giống như các động vật lưỡng cư, các động vật có vú sử dụng **hít thở áp suất âm** – rút chứ không đẩy không khí vào phổi (**Hình 42.25**). Dùng sự co cơ để chủ động dẫn lồng ngực, các động vật có vú làm giảm áp suất không khí trong phổi dưới mức áp suất của không khí bên ngoài cơ thể. Vì khí đi từ vùng có áp suất cao tới vùng có áp suất thấp hơn, không khí đi qua mũi và miệng và đi xuống các ống hô hấp tới các phế nang. Trong khi thở ra, các cơ điều khiển lồng ngực giãn và thể tích của khoang lồng ngực giảm đi. Áp suất không khí tăng trong các phế nang ép không khí đi lên các ống hô hấp và ra ngoài cơ thể. Như vậy, hít vào luôn luôn là chủ động và cần hoạt động, còn thở ra thường là bị động.

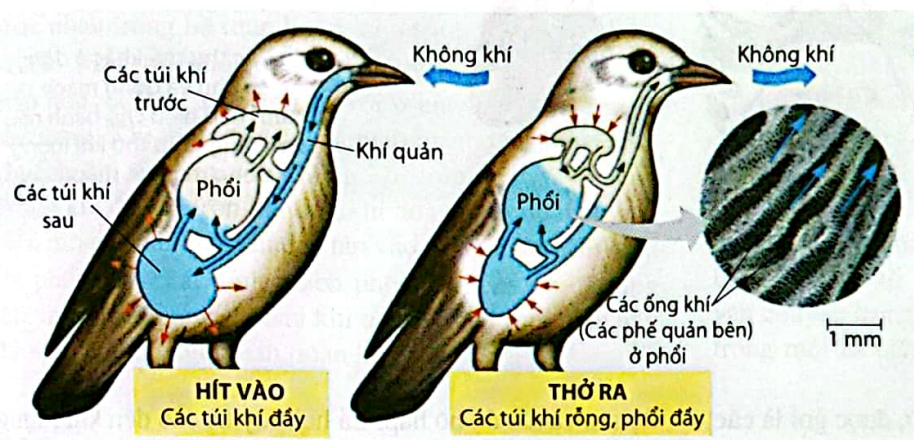
Dẫn khoang lồng ngực trong lúc hít vào liên quan tới các cơ liên sườn và **cơ hoành**, là một tấm cơ vân tạo thành đáy của lồng ngực. Co các cơ liên sườn làm giãn khung sườn, là thành trước của lồng ngực, nhờ kéo các xương sườn lên trên và xương ức ra trước. Đồng thời, cơ hoành co làm lồng ngực hạ xuống. Tác dụng hạ cơ hoành tương tự như pit-tông rút khỏi ống tiêm.

Trong khoang lồng ngực, một màng kép bao quanh phổi. Lớp trong của màng này gắn với mặt ngoài của phổi và lớp ngoài gắn với thành của lồng ngực. Một khoảng mỏng lấp đầy dịch chia tách hai lớp. Sức căng bề mặt trong dịch làm hai lớp áp sát nhau giống như một lớp nước mỏng: Các lớp có thể trượt lên nhau dễ dàng, nhưng chúng không thể bị tách ra một cách dễ dàng. Do vậy, thể tích của lồng ngực và thể tích của phổi thay đổi đồng thời.

Phụ thuộc vào mức độ hoạt động, các cơ khác của cơ thể cũng tham gia hỗ trợ hô hấp. Các cơ liên sườn và cơ hoành đủ để thay đổi thể tích phổi khi một động vật có vú nghỉ ngơi. Trong lúc hoạt động, các cơ khác của cổ, lưng và ngực tăng thể tích của khoang lồng ngực nhờ nâng lồng ngực. Ở những con kangaroo và một số loài khác, vận động làm chuyển động nhịp nhàng của các cơ



▲ **Hình 42.25** Hô hấp áp suất âm. Động vật có vú hít thở nhờ thay đổi áp suất khí trong phổi tương đối so với áp suất của không khí bên ngoài.



▲ **Hình 42.26** Hệ thống hô hấp của chim. Phình ra và xẹp lại các túi khí (các mũi tên đỏ) làm thông khí phổi, đẩy khí theo một chiều qua các ống nhỏ song song ở phổi được gọi là các phế quản bên (hình phóng đại, hiển vi điện tử). Trong khi hít vào, cả hai chùm túi khí phình ra. Các túi phía sau đẩy không khí sạch (màu xanh dương) từ bên ngoài, còn các túi phía trước đẩy không khí cũ (màu xám) từ phổi. Trong khi thở ra, cả hai chùm túi khí xẹp lại, đẩy khí từ các túi sau vào phổi và khí từ các túi trước ra khỏi hệ thống qua khí quản. Trao đổi khí diễn ra qua thành của các phế quản bên. Hai chu kỳ hít vào và thở ra là cần thiết để khí đi qua suốt hệ thống và ra khỏi cơ thể chim.

quản trong ổ bụng, bao gồm dạ dày và gan. Kết quả tạo ra một chuyển động bơm giống kiểu pit-tông đẩy và kéo cơ hoành, làm tăng thể tích khí chuyển động vào và ra khỏi phổi.

Thể tích của khí hít vào và thở ra với mỗi nhịp thở được gọi là **thể tích lưu thông**. Trung bình nó khoảng 500 ml ở người khi nghỉ. Thể tích khí lưu thông trong lúc hít vào tối đa và thở ra tối đa là **dung tích sống**, khoảng 3,4 lít và 4,8 lít lần lượt cho nữ và nam ở độ tuổi sinh viên. Không khí còn lại sau một lần thở ra hết sức được gọi là **thể tích cặn**. Khi chúng ta già đi, phổi mất tính đàn hồi và thể tích cặn tăng khi đo dung tích sống.

Vì phổi ở các động vật có vú không hoàn toàn trống rỗng

sau mỗi lần thở và vì hít vào xảy ra qua cùng đường như khi thở ra, nên mỗi lần hít vào có sự pha trộn không khí sạch với khí cặn đã mất oxygen. Do đó, P_{O_2} tối đa trong các phế nang thường thấp hơn trong không khí.

Chim hít thở thế nào

Thông khí ở chim vừa hiệu suất vừa phức tạp hơn ở các động vật có vú. Khi chim hít thở, chúng chuyển khí qua bề mặt trao đổi khí chỉ theo một chiều. Hơn nữa, không khí sạch đi vào không pha lẫn với khí đã qua trao đổi khí. Để mang không khí sạch vào phổi, chim dùng tám hoặc chín túi khí nằm ở mỗi bên phổi của chúng (**Hình 42.26**). Các túi khí không có chức năng trực tiếp trao đổi khí nhưng chúng hoạt động như những ống thổi làm không khí đi qua phổi. Thay cho các phế nang là các đường cụt, các vị trí trao đổi khí trong phổi chim là các kênh nhỏ được gọi là các **phế quản bên**. Lưu chuyển khí qua toàn bộ hệ thống – phổi và các túi khí – cần hai chu kỳ hít vào và thở ra. Ở một số đường lưu chuyển, hướng di chuyển của khí thay đổi (xem Hình 42.26). Tuy nhiên, trong các phế quản bên, khí luôn chảy theo cùng chiều.

Vì không khí trong phổi chim được làm mới với mỗi lần thở ra, P_{O_2} tối đa trong phổi ở chim cao

hơn so với ở các động vật có vú. Đây là một lý do làm chim hoạt động tốt hơn các động vật có vú ở độ cao. Ví dụ, người gặp khó khăn lớn trong việc thu đủ O_2 khi leo các đỉnh cao nhất trái đất như đỉnh Everest (8.850 m) ở Himalaya. Nhưng ngỗng đầu bằng và một số loài chim khác dễ dàng bay cao hơn Himalaya khi di cư.

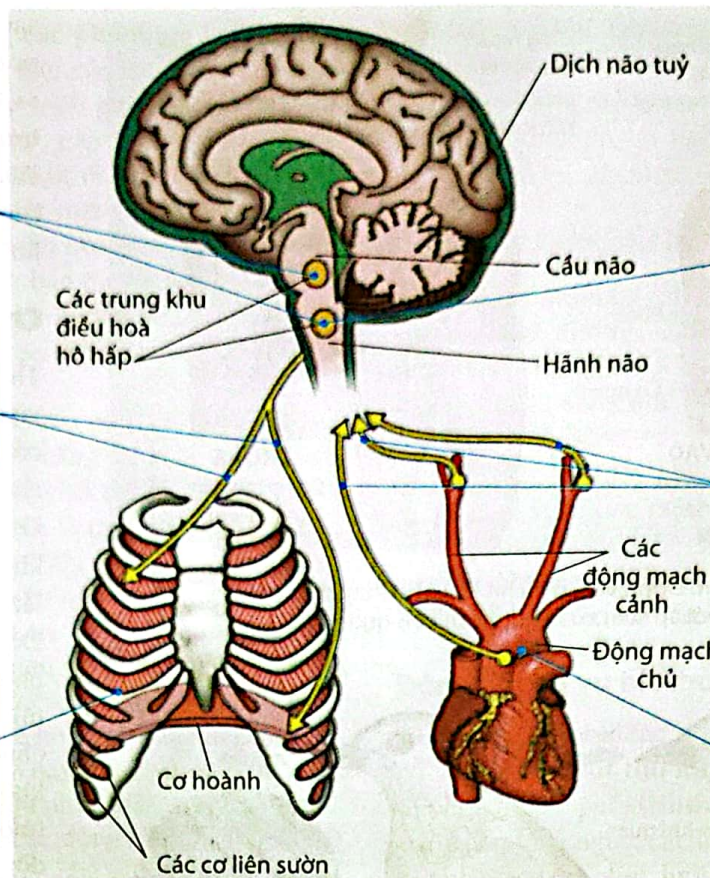
Điều hoà hô hấp ở người

Mặc dù bạn có thể tùy ý nhịn thở hoặc thở nhanh hơn và sâu hơn, song phần lớn thời gian bạn hô hấp được điều hoà bởi các cơ chế không tùy ý. Các cơ chế điều hoà này đảm bảo cho trao đổi khí được phối hợp với tuần hoàn máu và với nhu cầu chuyển hoá.

❶ Một trung khu điều hoà hô hấp ở hành não điều khiển nhịp thở cơ bản, và một trung khu ở cầu não điều hoà nó, làm hít vào và thở ra nhịp nhàng.

❷ Các dây thần kinh từ trung khu ở hành não gửi các xung tới cơ hoành và các cơ liên sườn, kích thích chúng co gây hít vào.

❸ Một người khi nghỉ ngơi các xung thần kinh này tạo khoảng 10 đến 14 lần hít vào mỗi phút. Giữa các kỳ hít vào, các cơ giãn ra và người ta thở ra.



❹ Các thụ thể ở hành não phát hiện sự thay đổi về pH máu (phản ánh nồng độ CO_2) và dịch não tủy bao bọc bề mặt não.

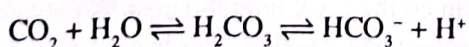
❺ Các thụ thể ở mạch máu lớn phát hiện sự thay đổi về pH và gửi xung về hành não. Để đáp ứng trung khu điều hoà ở hành não làm thay đổi nhịp và độ sâu hô hấp, làm tăng cả hai nếu lượng CO_2 tăng hoặc giảm cả hai nếu lượng CO_2 giảm.

❻ Các thụ thể khác ở động mạch chủ và động mạch cảnh báo hiệu cho hành não làm tăng nhịp thở khi lượng O_2 trong máu rất thấp.

▲ Hình 42.27 Điều hoà hít thở tự động.

Các mạng neuron điều hoà sự hít thở, được gọi là các trung khu điều hoà hô hấp, nằm ở hai vùng não, là hành não và cầu não (Hình 42.27). Điều hoà các vòng thần kinh ở hành não tạo nhịp hô hấp, còn các neuron ở cầu não điều hoà tốc độ hô hấp. (Số lượng và vị trí của các vòng thần kinh ở hành não là một chủ đề của các nghiên cứu sôi động). Khi bạn thở sâu, một cơ chế điều hoà ngược âm tính ngăn phổi khỏi bị giãn quá mức: Trong khi hít vào, các thụ thể phát hiện sự căng giãn của nhu mô phổi gửi các xung thần kinh tới các vòng điều hoà ở hành não làm ức chế hít vào thêm.

Trong điều hoà hít thở, hành não sử dụng pH của dịch mô xung quanh làm chỉ thị về nồng độ CO_2 máu. Lý do pH có thể được dùng theo cách này vì CO_2 máu là yếu tố quyết định chính độ pH của dịch não tủy, là dịch bao quanh não và tủy sống. Carbon dioxide khuếch tán từ máu vào dịch não tủy, nơi đó nó phản ứng với nước và tạo thành acid carbonic (H_2CO_3). H_2CO_3 sau đó có thể phân ly thành ion bicarbonate (HCO_3^-) và một ion hydrogen (H^+):



Tăng hoạt động chuyển hoá, như xảy ra trong lúc tập luyện, làm giảm pH do tăng nồng độ CO_2 trong máu. Trong đáp ứng, các vòng điều hoà của hành não làm tăng

độ sâu và tốc độ hô hấp. Cả hai duy trì cao đến khi lượng CO_2 cao quá được loại bỏ trong khí thở ra và pH trở về mức bình thường.

Nồng độ O_2 cao trong máu thường có tác dụng yếu lên các trung khu điều hoà hô hấp. Tuy nhiên, khi mức O_2 giảm rất thấp (ví dụ, ở trên cao), các thụ thể O_2 ở các động mạch chủ và động mạch cảnh ở cổ gửi các tín hiệu tới các trung khu điều hoà hô hấp, chúng đáp ứng nhờ tăng tần số hô hấp.

Điều hoà sự hít thở chỉ hiệu quả nếu nó được phối hợp với điều hoà của hệ tuần hoàn để thông khí phù hợp với dòng máu qua các mao mạch phế nang. Ví dụ, trong tập luyện, nhịp hô hấp tăng làm tăng O_2 thu vào và CO_2 thải ra, cùng với tăng cung lượng tim.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM

42.6

1. Làm thế nào tăng nồng độ CO_2 trong máu ảnh hưởng tới pH của dịch não tủy?
2. Giảm nhẹ pH máu làm tăng nhịp tim. Đây là chức năng của cơ chế điều khiển này?
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Cho rằng bạn gãy một xương sườn trong một cú ngã. Nếu đầu gãy của xương sườn xé một lỗ nhỏ trong các màng bao quanh phổi bạn, bạn trông đợi tác dụng nào lên chức năng phổi?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

Những thích nghi về trao đổi khí gồm các sắc tố gắn kết và vận chuyển các khí

Nhu cầu chuyển hoá cao của nhiều động vật đòi hỏi sự trao đổi một lượng lớn O_2 và CO_2 . Ở đây chúng ta sẽ nghiên cứu các phân tử của máu được gọi là các sắc tố hô hấp tạo thuận lợi cho sự trao đổi này qua sự tương tác của chúng với O_2 và CO_2 như thế nào. Chúng ta cũng sẽ nghiên cứu những thích nghi sinh lý cho phép các động vật hoạt động trong các điều kiện chuyển hoá cao hoặc PO_2 hạn chế. Là cơ sở cho khám phá các chủ đề này, chúng ta hãy tổng kết vòng trao đổi khí cơ bản ở người.

Phổi hợp tuần hoàn và trao đổi khí

Phân áp của O_2 và CO_2 trong máu thay đổi ở các điểm khác nhau trong hệ tuần hoàn, như trình bày trong **Hình 42.28**. Máu tới phổi qua các động mạch phổi có PO_2 thấp hơn và PCO_2 cao hơn so với ở không khí trong các phế nang. Khi máu đi vào các mao mạch phế nang, CO_2 khuếch tán từ máu vào không khí trong các phế nang. Trong khi đó, O_2 trong không khí hoà tan trong dịch phủ biểu mô phế nang và khuếch tán vào trong máu. Khi máu rời phổi trong các tĩnh mạch phổi, PO_2 của nó đã tăng lên và CO_2 đã giảm đi. Sau khi quay trở lại tim, máu này được bơm qua vòng tuần hoàn hệ thống.

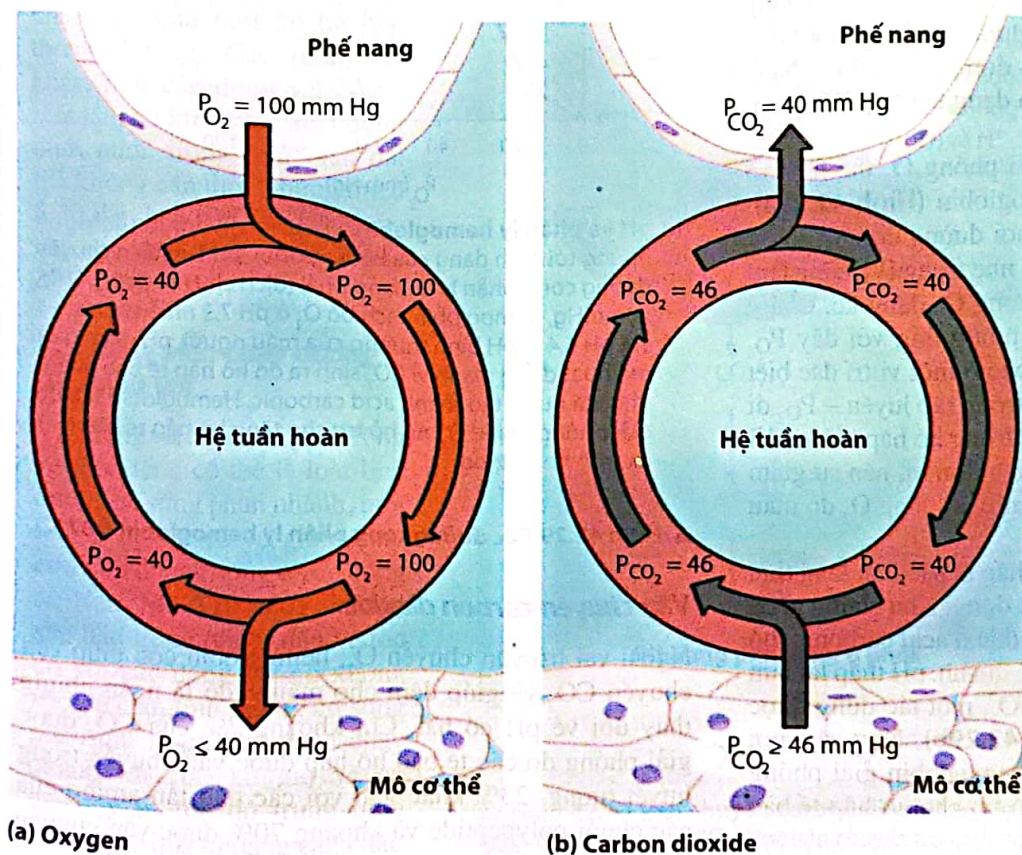
Trong các mao mạch mô, chênh lệch của phân áp tạo sự khuếch tán O_2 ra ngoài dòng máu và CO_2 vào máu. Những chênh lệch này tồn tại vì hô hấp tế bào trong ty thể của các tế bào gần mỗi mao mạch sử dụng O_2 và loại thải CO_2 vào dịch kẽ ở xung quanh. Sau khi máu thải O_2 và thu CO_2 , nó trở về tim và được bơm lại vào phổi.

Mặc dù điều này mô tả trung thực các đặc điểm của các động lực trao đổi khí ở các mô khác nhau, song vẫn bỏ sót vai trò quan trọng của các protein vận chuyển đặc biệt mà chúng ta sẽ bàn luận tiếp theo.

Các sắc tố hô hấp

Tính hoà tan thấp của O_2 trong nước (và cũng hoà tan thấp trong máu) trở thành vấn đề cho các động vật dựa vào hệ tuần hoàn để phân phối O_2 . Ví dụ, một người cần gần 2 lít O_2 mỗi phút trong tập luyện nặng, và tất cả phải được vận chuyển trong máu từ phổi tới các mô hoạt động. Tuy nhiên, ở nhiệt độ cơ thể và áp suất không khí bình thường chỉ có 4,5 lít O_2 có thể hoà tan vào trong một lít máu ở phổi. Thậm chí nếu 80% lượng O_2 đã hoà tan được đưa tới các mô (một tỷ lệ cao không tưởng), thì tim cũng vẫn cần phải bơm 555 lít máu mỗi phút!

Thực tế, ở các động vật sự vận chuyển phần lớn O_2 gắn với các protein nhất định được gọi là các sắc tố hô hấp. Các sắc tố hô hấp tuần hoàn cùng với máu hoặc bạch huyết và thường được chứa trong các tế bào chuyên biệt. Các sắc tố làm tăng nhiều lượng O_2 có thể được vận chuyển trong dịch tuần hoàn (tới khoảng 200 ml O_2 trong mỗi lít máu động vật). Trong ví dụ của chúng ta



◀ **Hình 42.28** Thu và thải các khí hô hấp.

ĐIỀU GÌ NẾU? Nếu bạn cố ý đẩy mạnh khí ra ngoài phổi mỗi lần bạn thở ra, điều này ảnh hưởng tới các giá trị trên các sơ đồ này như thế nào?

về người tập luyện với tốc độ phân phát O_2 80%, sự hiện diện của các sắc tố làm giảm cung lượng tim cần thiết để vận chuyển O_2 tới một mức kiểm soát được là 12,5 lít máu mỗi phút.

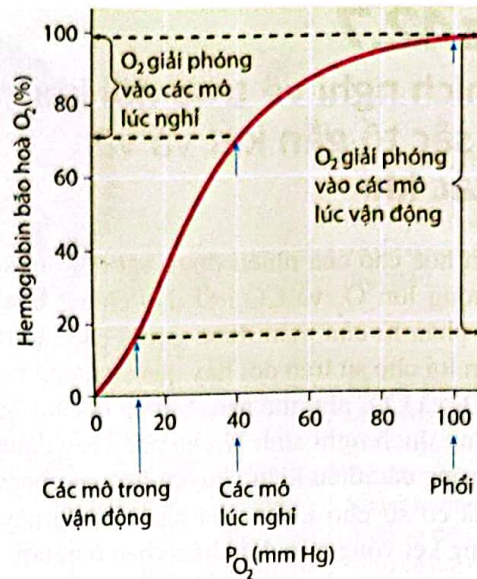
Nhiều sắc tố đã tiến hoá trong cây chủng loại động vật. Với một vài ngoại lệ, các phân tử này có một màu riêng (do vậy có thuật ngữ *sắc tố*) và chứa một protein gắn với một kim loại. Một ví dụ là sắc tố xanh *hemocyanin*, nó có đồng làm thành phần gắn oxygen và thấy ở các động vật chân khớp và nhiều động vật thân mềm. Sắc tố hô hấp của hầu hết các động vật có xương sống và nhiều động vật không xương sống là hemoglobin. Ở các động vật có xương sống, nó được chứa trong các hồng cầu.

Hemoglobin

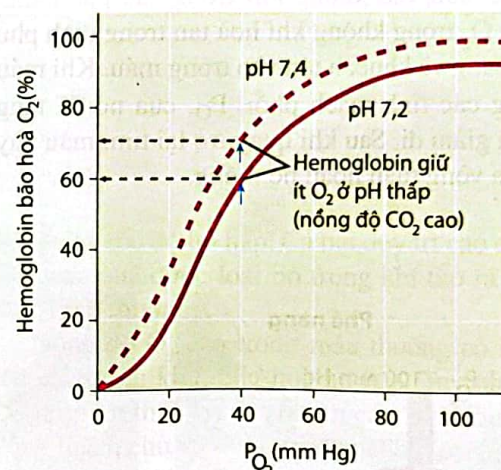
Hemoglobin của các động vật có xương sống gồm có bốn tiểu đơn vị (các chuỗi polypeptide), mỗi chuỗi có một cofactor gọi là một nhân hem có một nguyên tử sắt ở trung tâm. Mỗi nguyên tử sắt gắn với một phân tử O_2 ; do vậy một phân tử hemoglobin có thể mang bốn phân tử O_2 . Giống như tất cả các sắc tố hô hấp, hemoglobin gắn với O_2 một cách thuận nghịch, thu O_2 ở phổi hoặc mang và thải nó ở các phần khác của cơ thể. Quá trình này phụ thuộc vào sự phối hợp giữa các tiểu đơn vị hemoglobin (xem Chương 8). Khi O_2 gắn với một tiểu đơn vị, các tiểu đơn vị khác thay đổi chút ít về hình dạng, làm tăng ái lực của chúng với O_2 . Khi cả bốn phân tử O_2 đã được gắn kết và một tiểu đơn vị thải O_2 của nó thì ba tiểu đơn vị kia cũng nhanh chóng thải O_2 , vì sự thay đổi hình dạng kết hợp làm giảm ái lực của chúng với O_2 .

Sự phối hợp trong gắn và giải phóng O_2 thể hiện rõ trong đường cong phân ly hemoglobin (Hình 42.29a). Qua đây phản áp oxygen, P_{O_2} , nơi đường cong phân ly dốc nhanh, thậm chí một thay đổi nhẹ trong P_{O_2} cũng làm hemoglobin thu hoặc thải một lượng O_2 đáng kể. Chú ý rằng phần dốc của đường cong tương ứng với dãy P_{O_2} trong các mô cơ thể. Khi các tế bào ở một vị trí đặc biệt bắt đầu hoạt động mạnh – ví dụ, trong tập luyện – P_{O_2} đi vào vùng lân cận vì O_2 bị tiêu thụ trong hô hấp tế bào. Vì tác dụng của việc phối hợp các tiểu đơn vị, nên sự giảm nhẹ trong P_{O_2} cũng gây tăng khá nhiều lượng O_2 do máu thải ra.

Sự sản sinh của CO_2 trong hô hấp tế bào làm tăng thải O_2 của hemoglobin ở các mô hoạt động. Như chúng ta đã thấy, CO_2 phản ứng với nước, tạo thành acid carbonic, nó làm giảm pH của môi trường xung quanh. pH thấp lại làm giảm ái lực của hemoglobin với O_2 , một tác dụng được gọi là **dịch chuyển Bohr** (Hình 42.29b). Như vậy, nơi nào CO_2 sản sinh nhiều, nơi đó hemoglobin giải phóng nhiều O_2 hơn, để chúng có thể hỗ trợ cho hô hấp tế bào tốt hơn.



(a) **P_{O_2} và phân ly hemoglobin ở pH 7,4.** Đường cong cho thấy số lượng tương đối của O_2 gắn với hemoglobin được tiếp xúc với P_{O_2} khác nhau. Ở P_{O_2} 100mmHg, điển hình ở phổi, hemoglobin khoảng 98% bão hoà. Ở P_{O_2} 100mmHg, phổ biến quanh các mô khi nghỉ, hemoglobin bão hoà khoảng 70%. Hemoglobin có thể giải phóng thêm O_2 cho các hoạt động chuyển hoá cao, như mô cơ trong vận động.



(b) **pH và phân ly hemoglobin.** Vì các ion hydrogen ảnh hưởng tới hình dạng của hemoglobin, pH làm dịch chuyển đường cong phân ly O_2 sang phải (dịch chuyển Bohr). Ở P_{O_2} 40mmHg, hemoglobin tách bỏ O_2 ở pH 7,2 nhiều hơn so với pH 7,4 là pH bình thường của máu người. pH giảm ở các mô hoạt động mạnh vì CO_2 sinh ra do hô hấp tế bào phản ứng với nước, tạo thành acid carbonic. Hemoglobin sau đó giải phóng nhiều O_2 , nó hỗ trợ cho tăng hô hấp tế bào ở các mô hoạt động.

▲ Hình 42.29 Các đường cong phân ly hemoglobin ở 37°C.

Vận chuyển carbon dioxide

Ngoài vai trò vận chuyển O_2 , hemoglobin còn giúp vận chuyển CO_2 và giúp đệm cho máu – đó là ngăn những thay đổi về pH có hại. Chỉ khoảng 7% của CO_2 được giải phóng do các tế bào hô hấp được vận chuyển trong huyết tương. 23% khác gắn với các đầu tận amino của các chuỗi polypeptide và khoảng 70% được vận chuyển

trong máu dưới dạng các ion bicarbonate (HCO_3^-).

Như giới thiệu trong **Hình 42.30**, carbon dioxide từ các tế bào hô hấp khuếch tán vào trong huyết tương và sau đó vào hồng cầu. Ở đó CO_2 phản ứng với nước (được hỗ trợ bởi enzyme anhydrase carbonic) và tạo thành H_2CO_3 , và phân ly thành H^+ và HCO_3^- . Phần lớn H^+ gắn với hemoglobin và các protein khác, làm giảm thay đổi về pH máu. HCO_3^- khuếch tán vào trong huyết tương.

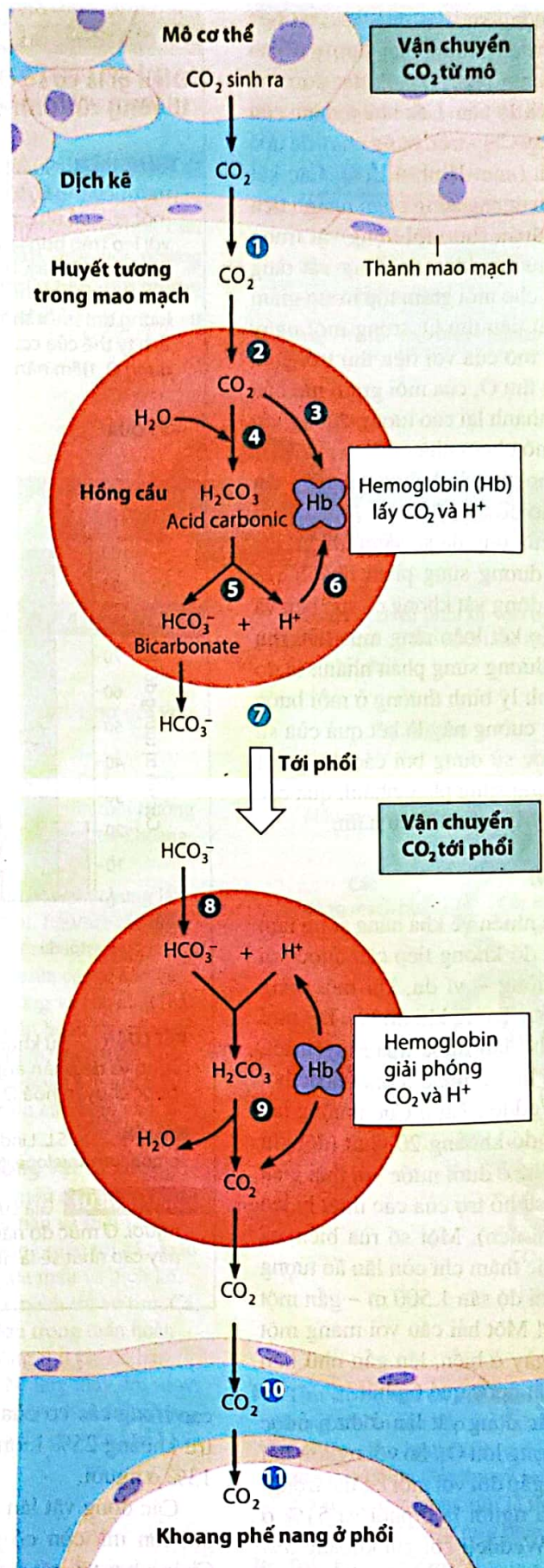
Khi máu chảy qua phổi, phân áp của CO_2 giúp khuếch tán CO_2 ra khỏi máu. Khi CO_2 khuếch tán vào trong các phế nang, lượng CO_2 trong máu giảm. Sự giảm này làm dịch chuyển cân bằng hoá học làm chuyển đổi HCO_3^- thành CO_2 , cho phép khuếch tán thêm CO_2 vào trong các phế nang.

Các lực sĩ động vật nổi tiếng

Với một số động vật, như những người chạy đường dài, những chú chim di cư và các động vật có vú, nhu cầu O_2 của các hoạt động thường ngày có thể vượt khả năng của một hệ hô hấp thông thường. Các động vật khác, như các động vật có vú biết lặn, có khả năng hoạt động dưới nước trong thời gian dài mà không cần thở. Những thích nghi tiến hoá nào cho các động vật này thực hiện được những điều kỳ diệu đó.

Vận động viên chạy đường dài tuyệt vời

Vận động viên chạy việt dã động vật nổi tiếng có thể là loài linh dương có sừng phân nhánh, một loài động vật có vú giống như con linh dương sống ở các đồng cỏ Nam Mỹ. Chỉ đứng thứ hai sau báo trong nhóm đầu về tốc độ với các động vật có xương sống ở cạn, linh dương có sừng phân nhánh có khả năng chạy nhanh tới 100 km/giờ và có thể duy trì tốc độ trung bình 65 km/giờ qua khoảng cách dài.



- Carbon dioxide sản sinh bởi các mô khuếch tán vào dịch kẽ và huyết tương.
- Trên 90% CO_2 khuếch tán vào hồng cầu, chỉ có 7% CO_2 ở dạng hoà tan trong huyết tương.
- Một số CO_2 được hemoglobin lấy và vận chuyển.
- Tuy nhiên phần lớn CO_2 phản ứng với nước trong hồng cầu, tạo thành acid carbonic (H_2CO_3) phản ứng được xúc tác bởi anhydrase carbonic trong hồng cầu.
- Acid carbonic phân ly thành bicarbonate (HCO_3^-) và một ion hydrogen (H^+).
- Hemoglobin gắn phần lớn với H^+ từ H_2CO_3 , ngăn H^+ làm toan máu và như vậy ngăn chuyển dịch Bohr.
- Phần lớn HCO_3^- khuếch tán từ huyết tương, ở đó nó được đưa vào dòng máu tới phổi.
- Ở phổi HCO_3^- khuếch tán từ huyết tương vào hồng cầu, gắn với H^+ được giải phóng từ hemoglobin và tạo thành H_2CO_3 .
- Acid carbonic được chuyển lại thành CO_2 và nước, CO_2 cũng được tách từ hemoglobin.
- CO_2 khuếch tán vào huyết tương và dịch kẽ.
- CO_2 khuếch tán vào khoang phế nang, từ đó nó bị đẩy ra ngoài khi thở ra. Giảm nồng độ CO_2 trong huyết tương làm phân ly H_2CO_3 thành CO_2 và nước trong hồng cầu (xem bước 9), một phản ứng ngược với phản ứng xảy ra ở gần các mô cơ thể (xem bước 4).

Hình 42.30 Vận chuyển carbon dioxide trong máu.
Ở ba dạng nào CO_2 được vận chuyển trong dòng máu?

Stan Lindstedt và các cộng sự của ông tại Đại học Wyoming và Đại học Bern đã muốn biết làm thế nào những con linh dương có sừng phân nhánh đạt được sự kết hợp tuyệt vời về tốc độ và độ bền. Các nhà nghiên cứu đã tập cho các linh dương này chạy trên băng chạy để ước tính mức tiêu thụ O_2 tối đa (xem Hình 40.18). Các kết quả đã quá ngạc nhiên: Linh dương sừng phân nhánh tiêu thụ O_2 gấp ba lần mức dự đoán cho một động vật trung bình cùng kích cỡ. Bình thường, khi các động vật tăng kích thước, mức tiêu thụ O_2 cho mỗi gram thể trọng giảm đi. Một gram mô chuột chủ tiêu thụ O_2 trong một ngày tương đương với một gram mô của voi tiêu thụ trong cả một tháng. Nhưng mức tiêu thụ O_2 của mỗi gram mô của một linh dương sừng phân nhánh lại cao tương đương với mức tiêu thụ của 10 gram mô chuột nhất.

Những thích nghi nào cho phép linh dương sừng phân nhánh tiêu thụ O_2 ở mức cao như thế? Để trả lời câu hỏi này, Lindstedt và cộng sự của ông đã so sánh nhiều đặc điểm sinh lý của các linh dương sừng phân nhánh với những con dê nhà, là những động vật không có sức bền và tốc độ cao (Hình 42.31). Họ kết luận rằng mức tiêu thụ O_2 cao bất thường của linh dương sừng phân nhánh là do sự tăng cường các cơ chế sinh lý bình thường ở mỗi bước chuyển hoá O_2 . Những tăng cường này là kết quả của sự chọn lọc tự nhiên, có lẽ được sử dụng bởi các động vật săn mồi đã săn đuổi linh dương sừng phân nhánh qua các bình nguyên rộng lớn ở Bắc Mỹ trên 4 triệu năm.

Các động vật có vú biết lặn

Các động vật khác biệt nhau nhiều về khả năng sống tạm thời ở các môi trường trong đó không tiếp cận được với môi trường hô hấp bình thường – ví dụ, khi một động vật thở khí bơi dưới mặt nước. Trong khi đó hầu hết mọi người, thậm chí cả những thợ lặn được huấn luyện tốt, cũng không thể nhịn thở lâu hơn 2 hoặc 3 phút hoặc bơi sâu hơn 20 m, thì hải cẩu Weddell Nam Cực thường lao xuống tới 200 – 500 m và ở đó khoảng 20 phút (đôi khi tới hơn một giờ). (Người có thể ở dưới nước với thời gian tương đương, nhưng chỉ với sự hỗ trợ của các thiết bị lặn chuyên dụng và các bình khí nén). Một số rùa biển, cá voi và những loài hải cẩu khác thậm chí còn lặn ấn tượng hơn. Hải cẩu voi có thể đạt tới độ sâu 1.500 m – gần một dặm – và ở đó khoảng 2 giờ! Một hải cẩu voi mang một thiết bị ghi đã trải qua 40 ngày ở biển, lặn gần như liên tục không lúc nào trồi lên mặt nước quá 6 phút.

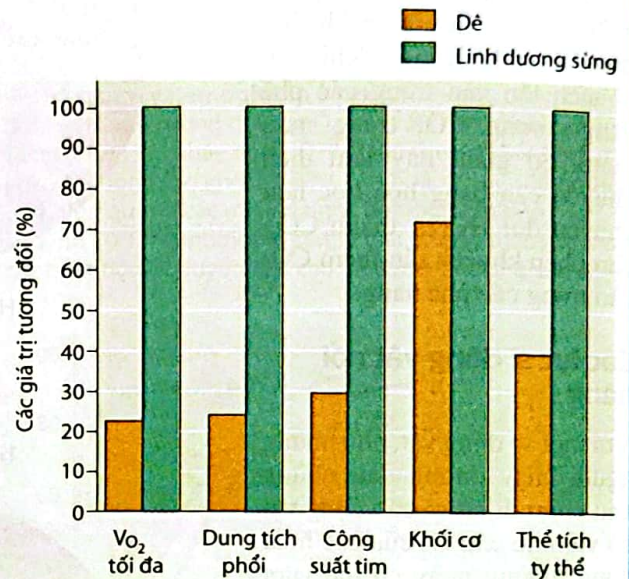
Một sự thích nghi của các động vật lặn ở dưới nước lâu là khả năng dự trữ một lượng lớn O_2 . So với người, hải cẩu Weddell có thể dự trữ O_2 gấp đôi với mỗi kg thể trọng. Khoảng 36% O_2 tổng số của người là ở phổi và 51% ở trong máu. Trái lại, hải cẩu Weddell chỉ giữ khoảng 5% số O_2 trong phổi khá nhỏ của chúng (và có thể thở ra trước khi lặn, nó làm giảm sức nổi), phần lớn 70% dự trữ ở trong máu. Hải cẩu có gấp đôi thể tích máu cho mỗi kg thể trọng so với người. Các động vật có vú biết lặn cũng có nồng độ protein dự trữ oxygen được gọi là myoglobin

Hình 42.31 Tìm hiểu

Điều gì là cơ sở cho mức tiêu thụ O_2 cao bất thường của linh dương sừng?

THÍ NGHIỆM Stan Lindstedt và cộng sự đã chứng minh rằng mức tiêu thụ O_2 tối đa ($VO_{2\text{ tối đa}}$) gấp năm lần mức của một con dê nhà, một động vật cùng kích cỡ đã thích nghi với leo trèo hơn là với chạy. Để phát hiện cơ sở sinh lý cho sự khác biệt này, họ đã đo các thông số sau ở cả hai động vật: dung tích phổi (một thông số về O_2 hấp thụ), cung lượng tim (một thông số về phân phối O_2), khối cơ và thể tích ty thể của cơ. (Hai thông số cuối là những số đo về sử dụng O_2 tiềm năng của cơ).

KẾT QUẢ



KẾT LUẬN Sự khác biệt trong $VO_{2\text{ tối đa}}$ giữa linh dương sừng và dê phản ánh những khác biệt tương đương ở mỗi bước chuyển hoá O_2 : hấp thụ, phân bố và sử dụng.

NGUỒN S.L. Lindstedt et al., Running energetics in the pronghorn antelope, *Nature* 353:748–750 (1991).

ĐIỀU GÌ NẾU? Giả sử bạn đã đo $VO_{2\text{ tối đa}}$ trong một nhóm người. Ở mức độ nào bạn kỳ vọng những người có giá trị này cao nhất sẽ là những người chạy nhanh nhất?

cao trong các cơ của chúng. Hải cẩu Weddell có thể dự trữ khoảng 25% lượng O_2 của nó trong cơ, so với chỉ có 13% ở người.

Các động vật lặn có vú không chỉ có dự trữ O_2 tương đối lớn mà còn có những thích nghi để bảo toàn O_2 . Chúng bơi với rất ít nỗ lực của cơ và thụ động trườn lên hoặc xuống nhờ thay đổi độ nổi của chúng. Nhịp tim của chúng và mức tiêu thụ O_2 giảm trong lúc lặn. Đồng thời, có các cơ chế điều hoà dẫn phần lớn máu tới não, tuỷ sống, mắt, tuyến thượng thận và nhau thai ở hải cẩu

chứa. Cung cấp máu tới các cơ bị hạn chế, hoặc trong lúc lặn dài nhất, thì giảm hẳn cung cấp. Trong lúc lặn trên 20 phút, các cơ của một hải cẩu Weddell tiêu thụ hết O_2 trong myoglobin và sau đó lấy ATP từ việc lên men thay cho việc hô hấp (xem Chương 9).

Những khả năng bất thường của hải cẩu Weddell và các động vật lặn thở khí khác giúp chúng lặn được lâu cho ta ví dụ về hai chủ đề có liên quan trong nghiên cứu về các sinh vật của chúng ta – sự đáp ứng với những thách thức của môi trường một cách ngắn hạn nhờ những điều chỉnh sinh lý và đáp ứng dài hạn nhờ kết quả của sự chọn lọc tự nhiên.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 42.7

1. Điều gì xác định việc O_2 và CO_2 khuếch tán vào trong hoặc ra ngoài các mao mạch trong các mô và gần các phế nang? Giải thích.
2. Dịch chuyển Bohr giúp phân phối O_2 tới các mô hoạt động như thế nào?
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Một bác sĩ có thể dùng bicarbonate (HCO_3^-) để điều trị một bệnh nhân bị thở rất nhanh. Bác sĩ đặt giả định nào về sinh hoá máu của bệnh nhân?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

Ôn tập chương 42

TÓM TẮT CÁC KHÁI NIỆM THEN CHỐT

KHÁI NIỆM 42.1

Các hệ thống tuần hoàn liên kết các bề mặt trao đổi với các tế bào trên toàn cơ thể (tr. 898-903)

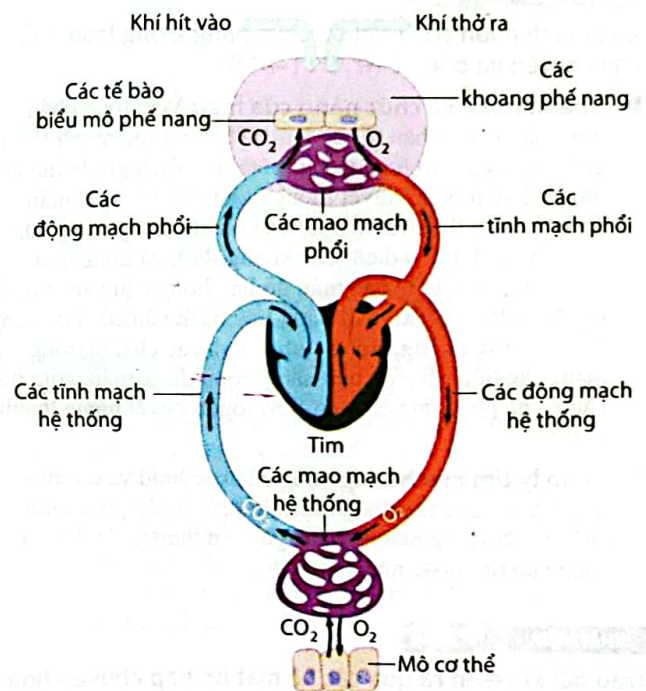
- **Các xoang vị mạch** Các xoang vị mạch ở các động vật nhỏ với cơ thể đơn giản điều hoà trao đổi giữa môi trường và các tế bào có thể đạt được nhờ khuếch tán qua khoảng cách ngắn.
- **Hệ tuần hoàn mở và kín** Vì khuếch tán nhìn chung là chậm nhưng qua các khoảng cách ngắn, hầu hết các động vật phức tạp có các hệ thống vận chuyển bên trong cơ thể. Các hệ thống này tuần hoàn dịch giữa các tế bào và các cơ quan trao đổi khí, chất dinh dưỡng và các chất thải với môi trường ngoài. Trong các hệ tuần hoàn mở của các động vật chân khớp và hầu hết thân mềm, dịch tuần hoàn tắm trực tiếp các cơ quan. Các hệ tuần hoàn kín lưu hành dịch trong một mạng lưới khép kín gồm các bơm và mạch máu.
- **Tổ chức của các hệ tuần hoàn ở động vật có xương sống** Ở các động vật có xương sống, máu chảy trong một hệ tim mạch khép kín gồm các mạch máu và một tim có hai tới bốn buồng. Các động mạch mang máu tới các mao mạch, là các vị trí trao đổi hoá học giữa máu và dịch kẽ. Các tĩnh mạch mang máu từ các mao mạch trở về tim. Cá, cá đuối và cá mập có một bơm tim đơn trong tuần hoàn của chúng. Các động vật có xương sống thở khí có hai bơm kết hợp trong một quả tim đơn. Những thay đổi về số lượng tâm thất và sự phân tách các buồng phản ánh những thích nghi với các môi trường và nhu cầu chuyển hoá khác nhau.

KHÁI NIỆM 42.2

Các chu kỳ co bóp được điều phối của tim điều khiển tuần hoàn kép ở động vật có vú (tr. 903-905)

- **Tuần hoàn của động vật có vú** Tim có các van quy định dòng máu chảy theo một chiều qua tim. Tâm thất phải bơm máu tới phổi, ở đó máu nhận O_2 và thải CO_2 . Máu

giàu oxygen từ phổi đi vào tim ở tâm nhĩ trái và được bơm tới các mô cơ thể nhờ tâm thất trái. Máu trở về tim qua tâm nhĩ phải.



- **Tim động vật có vú: Xem xét chi tiết** Nhịp tim được đo bằng số lần tim đập mỗi phút. Chu kỳ tim là một chuỗi các sự kiện gồm bơm máu và đẩy máu của tim, gồm có giai đoạn co gọi là tâm thu và một giai đoạn giãn gọi là tâm trương. Cung lượng tim là thể tích của máu được bơm bởi mỗi tâm thất trong một phút.
- **Duy trì nhịp tim** Các xung từ nút xoang nhĩ (SA) (tế bào tạo nhịp) của tâm nhĩ phải chuyển tới nút nhĩ thất (AV). Sau một chút chậm lại, chúng được truyền dọc các bó và sợi Purkinje. Tế bào tạo nhịp bị ảnh hưởng bởi thần kinh, hormone và nhiệt độ cơ thể.

KHÁI NIỆM 42.3

Kiểu phân bố huyết áp và dòng máu được thể hiện qua cấu trúc và sắp xếp của các mạch máu (tr. 906-911)

- ▶ **Cấu trúc và chức năng mạch máu** Các mao mạch có đường kính hẹp và thành mỏng tạo thuận lợi cho trao đổi chất. Các động mạch có thành dày và đàn hồi duy trì huyết áp. Các tĩnh mạch có các van một chiều góp phần đưa máu trở về tim.
- ▶ **Vận tốc dòng máu** Các quy luật vật lý điều khiển sự chuyển động của dịch qua các ống ảnh hưởng tới dòng máu và huyết áp. Vận tốc dòng máu thay đổi trong hệ tuần hoàn, thấp nhất ở các giường mao mạch do kết quả của diện tích cắt ngang của chúng lớn.
- ▶ **Huyết áp** Huyết áp thay đổi bởi những biến đổi trong cung lượng tim và sự thay đổi co thắt của các tiểu động mạch.
- ▶ **Chức năng mao mạch** Vận chuyển các chất giữa máu và dịch kẽ diễn ra qua thành mỏng của các mao mạch.
- ▶ **Dịch trở về nhờ hệ bạch huyết** Hệ bạch huyết đưa dịch trở về máu và song song với hệ tuần hoàn về mức độ và các cơ chế cho dịch chảy dưới áp suất thủy tĩnh thấp. Nó cũng có một vai trò quan trọng trong bảo vệ chống lại nhiễm trùng.

KHÁI NIỆM 42.4

Các thành phần của máu có chức năng trong trao đổi, vận chuyển và bảo vệ (tr. 911-915)

- ▶ **Thành phần và chức năng của máu** Máu toàn phần gồm các thành phần tế bào (các tế bào và các mảnh tế bào gọi là tiểu cầu) lơ lửng trong một dung dịch gọi là huyết tương. Các protein huyết tương ảnh hưởng tới pH máu, áp suất thẩm thấu và độ nhớt và có chức năng trong vận chuyển lipid, miễn dịch (các kháng thể), và đông máu (fibrinogen). Các tế bào máu đỏ hay hồng cầu vận chuyển O_2 . Năm loại tế bào máu trắng hay bạch cầu có chức năng trong bảo vệ chống các vi sinh vật và các chất lạ trong máu. Các tiểu cầu có chức năng trong đông máu, gồm một chuỗi các phản ứng chuyển fibrinogen huyết tương thành fibrin.
- ▶ **Bệnh lý tim mạch** Lắng đọng của các lipid và các mô trên lớp lót của các động mạch là yếu tố góp phần chính cho xơ vữa động mạch có thể gây tổn thương đe dọa sự sống cho tim hoặc não.

KHÁI NIỆM 42.5

Trao đổi khí diễn ra qua các bề mặt hô hấp chuyên hoá (tr. 915-920)

- ▶ **Chênh lệch phân áp trong trao đổi khí** Tại tất cả các vị trí trao đổi khí, các khí khuếch tán từ nơi có phân áp cao tới nơi có phân áp thấp.
- ▶ **Môi trường hô hấp** Không khí thuận lợi cho trao đổi khí vì nó có nồng độ O_2 cao, mật độ thấp và độ nhớt thấp.
- ▶ **Các bề mặt hô hấp** Các động vật cần có bề mặt hô hấp lớn và ẩm ướt để khuếch tán đủ O_2 và CO_2 giữa các tế bào của chúng và môi trường hô hấp, hoặc khí hoặc nước.
- ▶ **Mang ở các động vật thủy sinh** Mang là các nếp gấp ngoài của bề mặt cơ thể chuyên biệt cho trao đổi khí trong nước. Tính hiệu quả của trao đổi khí ở một số mang, gồm mang ở cá, tăng lên nhờ thông khí và dòng chảy ngược chiều của máu và nước.

- ▶ **Hệ thống khí quản ở các côn trùng** Khí quản của các côn trùng là các ống nhỏ phân nhánh xâm nhập cơ thể, mang O_2 trực tiếp tới các tế bào.
- ▶ **Phổi Nhện, sên đất và hầu hết các động vật có xương sống ở cạn có phổi trong.** Ở các động vật có vú, không khí hít vào qua mũi đi tới họng vào trong khí quản, phế quản, tiểu phế quản và tận hết ở các phế nang, nơi diễn ra sự trao đổi khí.

KHÁI NIỆM 42.6

Hít thở làm thông khí ở phổi (tr. 920-922)

- ▶ **Động vật lưỡng cư hít thở thế nào** Một động vật lưỡng cư thông khí phổi nhờ hít thở áp suất dương, nó đẩy khí xuống khí quản.
- ▶ **Động vật có vú hít thở ra sao** Các động vật có vú thông khí phổi nhờ hít thở áp suất âm, nó hút khí vào trong phổi. Thể tích phổi tăng do các cơ liên sườn và cơ hoành co.
- ▶ **Chim hít thở thế nào** Bên cạnh phổi, chim có túi hoặc chín túi khí hoạt động như các ống bể, làm khí đi qua phổi theo một chiều. Mỗi lần thở ra kết thúc lại làm mới khí trong phổi.
- ▶ **Điều hoà hô hấp ở người** Các trung tâm điều hoà ở hành não và cầu não điều hoà tốc độ và độ sâu của sự hít thở. Các thụ cảm phát hiện pH của dịch não tủy (phản ánh nồng độ O_2 trong máu) và hành não điều chỉnh nhịp thở và độ sâu để phù hợp với nhu cầu chuyển hoá. Điều hoà thứ phát với hít thở nhờ các thụ cảm ở động mạch chủ và cảnh theo dõi mức O_2 và CO_2 và pH máu.

KHÁI NIỆM 42.7

Những thích nghi về trao đổi khí gồm các sắc tố gắn kết và vận chuyển các khí (tr. 923-927)

- ▶ **Phổi hợp tuần hoàn và trao đổi khí ở phổi, chênh lệch phân áp giúp khuếch tán O_2 vào phổi và CO_2 ra khỏi cơ thể.** Hiện tượng ngược lại thấy ở các phần còn lại của cơ thể.
- ▶ **Các sắc tố hô hấp** Các sắc tố hô hấp vận chuyển O_2 làm tăng lượng O_2 mà máu hoặc bạch huyết có thể mang. Nhiều động vật chân đốt và nhuyễn thể có hemocyanin chứa đồng; các động vật có xương sống và nhiều động vật không có xương sống có hemoglobin. Hemoglobin cũng giúp vận chuyển CO_2 và hỗ trợ đệm cho máu.
- ▶ **Các lực sĩ động vật nổi tiếng** Mức tiêu thụ O_2 cao của linh dương có sừng phân nhánh giúp chúng có khả năng chạy tốc độ cao trên khoảng cách dài. Các động vật thở khí lặn sâu có dự trữ khí O_2 và sử dụng khí một cách từ từ.

KIỂM TRA KIẾN THỨC CỦA BẠN

TỰ KIỂM TRA

1. Hệ thống hô hấp nào dưới đây không có quan hệ mật thiết với việc cung cấp máu?
 - a. phổi của động vật có xương sống
 - b. mang của cá
 - c. hệ thống khí quản của côn trùng
 - d. da của giun đất
 - e. chân giả của giun nhiều tơ

2. Máu trở về tim của động vật có vú trong động mạch phổi trước hết đổ vào
- a. tĩnh mạch chủ.
 - b. tâm nhĩ trái.
 - c. tâm nhĩ phải.
 - d. tâm thất trái.
 - e. tâm thất phải.

3. Mạch đập là thông số trực tiếp về
- a. huyết áp.
 - b. thể tích tâm thu.
 - c. cung lượng tim.
 - d. nhịp tim.
 - e. nhịp thở.

4. Sự chuyển đổi fibrinogen thành fibrin
- a. xảy ra khi fibrinogen được giải phóng từ sự phân hủy tiểu cầu.
 - b. xảy ra bên trong tế bào hồng cầu.
 - c. liên quan đến cao huyết áp và có thể làm tổn thương thành động mạch.
 - d. có nhiều khả năng xảy ra một cách quá thường xuyên ở người bị bệnh máu khó đông.
 - e. là bước cuối cùng của quá trình đông máu, một quá trình có sự tham gia của nhiều yếu tố đông máu.

5. Trong hít thở áp suất âm, hít vào là kết quả từ
- a. áp lực không khí đẩy từ cuống họng vào phổi.
 - b. cơ hoành.
 - c. đàn các cơ của lồng ngực.
 - d. sử dụng các cơ của phổi làm đàn các phế nang.
 - e. co các cơ bụng.

6. Khi bạn nín thở, khí nào trong các khí sau đây của máu thay đổi đầu tiên dẫn đến bạn buộc phải hít thở?
- a. tăng O_2
 - b. giảm O_2
 - c. tăng CO_2
 - d. giảm CO_2
 - e. tăng CO_2 và giảm O_2

7. So sánh với dịch kẽ bao bọc các tế bào cơ hoạt động, máu đi đến các tế bào này trong các tiểu động mạch có
- a. P_{O_2} cao hơn.
 - b. P_{CO_2} cao hơn.
 - c. nồng độ bicarbonate lớn hơn.
 - d. pH thấp hơn.
 - e. áp suất thẩm thấu thấp hơn.

8. Phản ứng nào dưới đây là chủ yếu trong các tế bào hồng cầu di chuyển trong mao mạch phế nang? (Hb = hemoglobin)
- a. $Hb + 4O_2 \rightarrow Hb(O_2)_4$
 - b. $Hb(O_2)_4 \rightarrow Hb + 4O_2$
 - c. $CO_2 + H_2O \rightarrow H_2CO_3$
 - d. $H_2CO_3 \rightarrow H^+ + HCO_3^-$
 - e. $Hb + 4CO_2 \rightarrow Hb(CO_2)_4$

9. **HÁY VẼ** Hãy vẽ hai sơ đồ đơn giản so sánh các đặc điểm thiết yếu của hệ tuần hoàn đơn và hệ tuần hoàn kép.

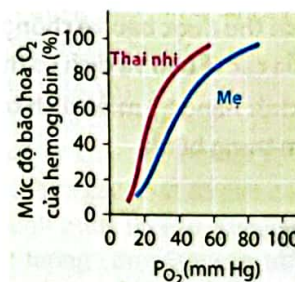
Đáp án cho câu hỏi trắc nghiệm có trong Phụ lục A.

LIÊN HỆ VỚI TIẾN HOÁ

10. Một trong số nhiều kẻ thù đột biến mà quái vật trong phim Godzilla phải chiến đấu là Mothra, một tạo hoá khổng lồ dạng bướm với sải cánh chừng vài tá feet. Sinh vật viễn tưởng khoa học này giống như vậy bị phê bình trên nguyên lý sinh lý học và hoá sinh học. Những vấn đề gì về hô hấp và trao đổi khí mà Mothra phải đương đầu? Các con côn trùng lớn nhất đã từng sống là chuồn chuồn kỷ Paleozoic có sải cánh tới nửa mét. Tại sao bạn lại nghĩ thực sự là côn trùng khổng lồ không thể tồn tại?

TÌM HIỂU KHOA HỌC

11. Hemoglobin của thai người khác biệt với hemoglobin của người trưởng thành. So sánh các đồ thị phân li của hai hemoglobin trong đồ thị dưới đây. Hãy đề xuất giả thuyết về chức năng của sự khác biệt này giữa hai phiên bản của hemoglobin.



KHOA HỌC, CÔNG NGHỆ VÀ XÃ HỘI

12. Hàng trăm công trình nghiên cứu đã cho thấy hút thuốc lá có liên quan với các bệnh tim mạch và bệnh phổi. Theo hầu hết các chuyên gia y tế, hút thuốc là nguyên nhân, có thể phòng ngừa được, dẫn đến chết sớm ở Hoa Kỳ. Những nhóm người chống hút thuốc lá cho rằng quảng cáo thuốc lá trên tất cả các phương tiện đều phải bị cấm hoàn toàn. Luận cứ nào ủng hộ việc cấm hoàn toàn quảng cáo thuốc lá? Luận cứ nào chống lại việc này? Bạn có ủng hộ hay chống đối lại việc cấm quảng cáo thuốc lá? Hãy bảo vệ quan điểm của bạn.