

JANUSZ GILL

*Zakład Fizjologii Zwierząt
Wydział Biologii
Uniwersytet Warszawski
Miecznikowa 1, 02-096 Warszawa*

Prof. dr hab. Janusz GILL (2.06.1922–13.01.2010), z wykształcenia lekarz weterynarii, z wieloletniej praktyki zawodowej profesor Uniwersytetu Warszawskiego, nauczyciel akademicki i fizjolog zwierząt, a z wielkiej pasji – m.in. organizator i wykonawca badań na unikatowych obiektach: dzikich zwierzętach, żubrach, koniach. Prezentowany tu artykuł jest ostatnim dokonaniem Profesora, w którym pragnął podsumować swoje wieloletnie i dziś już zupełnie niemożliwe do przeprowadzenia doświadczenia o charakterze badań podstawowych. Chciał swoje wyniki, obserwacje i przemyślenia udostępnić szerszemu gronu odbiorców: studentom i lekarzom weterynarii, ekologom, a nawet bywalcom Ogrodów Zoologicznych czy miłośnikom programów przyrodniczych, tak licznie oferowanych przez różne stacje telewizyjne. Nie zdążył zobaczyć swojej pracy w druku, odszedł bowiem w momencie, kiedy inny wybitny profesor medycyny weterynaryjnej i znawca fizjologii dużych zwierząt, zapoznawał się z tekstem, nadesłanym do naszej Redakcji. Poniżej zamieszczamy fragmenty tej recenzji, uzasadniające publikację w KOSMOSIE artykułu, nieco odbiegającego formą od klasycznych prac, rozpowszechnianych na naszych łamach.

”...Praca dotyczy bardzo ważnej działalności naukowej Pana Profesora, jaką była działalność badawcza w Warszawskim Ogrodzie Zoologicznym, gdzie stworzono Laboratorium Fizjologiczne, unikatowe w skali światowej... Były to prace pionierskie i dużo wnoszące do wiedzy o zwierzętach dziko żyjących poddanych wysiłkowi w ogrodach zoologicznych. Nie zawsze to można przenieść na zwierzęta dziko wolno żyjące, czego Autor miał pełną świadomość.... recenzowana praca ma wybitnie charakter poznawczy i przede wszystkim historyczny.... przedstawione wyniki badań w aspekcie historycznym, w pełni odpowiadają zasadom przyjęcia pracy do druku... Dla historii, uważałem za stosowne zachować w całości stylistykę napisanej przez Pana Profesora pracy...”.

RÓŻNICE GATUNKOWE SSAKÓW NIEUDOMOWIONYCH W REGULACJI UKŁADU KRAŻENIOWO-ODDECHOWEGO

RYS HISTORYCZNY

Od początku istnienia naszej cywilizacji ludzi interesował fakt, że wyciekający z uszkodzonych powłok ciała zwierząt czerwony płyn

o nieznannej funkcji, niekiedy, zależnie od miejsca uszkodzenia, wpływał nierównomiernie, tj. naprzemiennie jego wpływ nasilał

się i spowalniał. Z czasem okazało się, że ten nierównomierny wyciek dotyczył tylko określonych przewodów o twardych ścianach, nazwanych potem tętnicami. Cienkościenne przewody nazwano żyłami, czerwony płyn – krwią, a obserwacje zwierząt *post mortem* sugerowały, że krew znajdowała się tylko w żyłach, natomiast tętnice były puste.

Interpretując to zjawisko, wielki lekarz i myśliciel starożytności, Arystoteles (384–322 p.n.e), sformułował teorię, że krew krąży wahałowo w żyłach, zaś tętnice rozprowadzają powietrze. Teoria ta przetrwała kilkaset lat i dopiero Claudius Galen (130–200) odkrył, że krew krąży także w tętnicach. Po upływie dalszych 13 stuleci Realdo Colombo (1559) opisał krwiobieg płucny, a Andrea Cesalpino (1552–1592) eksperymentalnie zbadał rolę serca i naczyń krwionośnych. Kolejny krok milowy stanowiło opublikowanie w 1628 r. przez angielskiego badacza Wiliama Harveya dzieła *Exercitatio anatomica de motu cordis et sanguinis in animalibus*, opisującego podstawy krążenia krwi w organizmie zwierzęcym, które pozostają aktualne do dziś. Nieco późniejsze (1686 r.), wykrycie przez Holendra Antoniego von Loevenhoecka naczyń włosowatych uzupełniło wiedzę o układzie krwionośnym kręgowców.

Kolejny etap w historii medycyny, to poszukiwanie metod pomiaru ciśnienia krwi

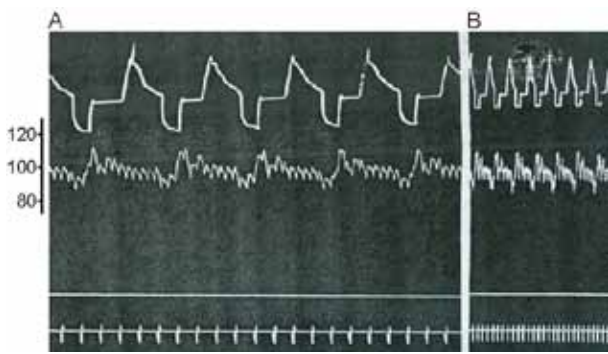
wypływającej z tętnic. Już w 1773 r. angielski mnich Stephen Hales zmierzył, że szklana rurka umieszczona w tętnicy szyjnej konia wypełnia się krwią do wysokości ok. 250 cm, po czym jej poziom opada prawie do 200 cm. Liczne, późniejsze próby mierzenia ciśnienia krwi uwieńczone zostały sukcesem dopiero ponad 100 lat później, kiedy Francuz Jean Luis Marie Poiseuille (1840 r.) wpadł na pomysł użycia rurki zgiętej w kształcie U, w której obu ramionach umieszczona rtęć pozwalała łatwiej mierzyć wielkość ciśnienia wyrażanego w mm słupa rtęci (mm Hg). Do chwili obecnej taki sposób określania wartości ciśnienia krwi, zwłaszcza u ludzi, jest nadal bardzo popularny. Kilka dziesiąt lat później, Carl F. Ludwig, dalsze ramię rurki wypełnionej rtęcią połączył z pisakiem, dzięki czemu stała się możliwa rejestracja zmian ciśnienia krwi. Urządzenie to, powszechnie znane jako manometr Ludwiga, było szeroko stosowane przez ponad 150 lat i jego użycie dostarczało wyników porównywalnych w badaniach prowadzonych na całym świecie. Dopiero elektronika wkraczająca do tego typu badań pod koniec XX w. zrewolucjonizowała dotychczasowe techniki rejestracji, wprowadzając zarazem cały szereg wątpliwości co do dokładności i interpretacji otrzymywanych pomiarów (RAISIS 2005a, b).

PRAKTYCZNE ZASTOSOWANIE MANOMETRU LUDWIGA DO POMIARÓW I REJESTRACJI CIŚNIENIA TĘTNICZEGO SSAKÓW NIEUDOMOWIONYCH

Powołanie w 1958 r. w Warszawskim Ogrodzie Zoologicznym Laboratorium Fizjologicznego stworzyło unikatową w skali światowej możliwość podjęcia badań eksperymentalnych na zwierzętach, wycofywanych z ekspozycji z różnych powodów. Celem ich było poznanie wrażliwości dzikich zwierząt, nie będących dotychczas obiektem doświadczalnych badań naukowych, na leki, środki znieczulające czy hormony, umożliwiając tym samym gromadzenie wiedzy o mechanizmach fizjologicznych, funkcjonujących u tych, niekiedy egzotycznych, gatunków. W niniejszym opracowaniu przedstawione zostaną niektóre wyniki wieloletnich doświadczeń, zmierzających do poznania reakcji układu krążenia (tętno, ciśnienie tętnicze) na neurohormony presyjne i depresyjne w warunkach podstawowych (narkoza) oraz po obciążeniu egzogennym kwasem mleko-

wym, symulującym niedotlenienie organizmu w wyniku zakwaszenia, związanego głównie z wysiłkiem fizycznym. Badania prowadzono na osobnikach różnych gatunków eliminowanych z polskich Ogródów Zoologicznych, np. ze względu na wiek, wady budowy, agresywność czy nie dające się leczyć samookaleczenia. Badaniami objęto przedstawicieli 14 gatunków ssaków, należących do głównych grup żywieniowych: roślinożerne, mięsożerne, wszystkożerne, gryzonie; łącznie przebadano ponad 100 osobników, reprezentujących różne gatunki.

Układ doświadczalny oparto na opracowanym wówczas we Francji modelu eksperymentu ostrego, pozwalającego weryfikować hipotezę (sformułowaną na podstawie doświadczeń na kotach) głoszącą, że niedotlenienie (zakwaszenie organizmu) znosi reaktywność układu krążenia na czynniki podno-



Ryc. 1. Kimograficzna rejestracja ruchów oddechowych (zapis górny) i ciśnienia tętniczego krwi (zapis środkowy, mmHg) żubra w narkozie eunarkonowej (zapis dolny – czas rejestracji, sekundy). A – powolny ruch taśmy; B – ruch szybszy.

szące ciśnienie krwi (JACZEWSKI i GILL 1957, GILL 1965). W tym celu zwierzęta w głębokiej narkozie poddawano kimograficznej rejestracji tętna, oddechu i ciśnienia krwi tętniczej w warunkach podstawowych, pod wpływem elektrycznego drażnienia dosercowych gałęzi nerwu błędnego (łac. *rami cardiaci n. vagi*) i pnia współczulnego (łac. *truncus sympathicus*) oraz po dożylnym podaniu kolejno: adrenaliny, noradrenaliny i acetylocholino (faza 0). Aby uzyskać te zapisy, po uśpieniu i odpowiednim ułożeniu zwierzęcia odsłaniano lewą tętnicę szyjną wspólną (łac. *a. carotis communis sinistra*), którą przez kaniulę łączono z manometrem rtęciowym

Ludwiga (rejestracja ciśnienia krwi), żyłę szyjną zewnętrzną (łac. *v. jugularis externa*) (tą drogą podawano hormony) oraz tchawicę, którą łączono z bębenkiem Mareya, za którego pośrednictwem rejestrowano tempo oddechów. Rejestracji wymienionych parametrów krążeniowo-oddechowych dokonywano przy użyciu kimografu, dziś już historycznego urządzenia, na którego obracającym się walcu delikatne końcówki pisaków kreśliły zapisy wartości zmieniających się w czasie. Prędkość obrotów walca była regulowana, dzięki czemu zapisywane zmiany można było analizować bardzo precyzyjnie – przykładowe zapisy uzyskane przy dwóch różnych tempach obrotu walca kimografu pokazano na Ryc. 1.

Druga część doświadczenia polegała na 15-minutowym, dożylnym wlewie roztworu kwasu mlekowego (w stężeniu 2 do 8%, w zależności od wielkości zwierzęcia, w tempie 1–2 ml/kg/min), uzyskując obciążenie 5–10 mg mleczanu/kg masy ciała. Po 6 min infuzji podawano hormony (faza A), ponownie podawano je bezpośrednio po zakończeniu wlewu (faza B) oraz po dalszych 15 min (odpoczynek, faza C). W każdej fazie wyliczano wielkość zmian ciśnienia krwi pod wpływem podawanych hormonów i wyrażano w % wartości wyjściowej. Dawki hormonów były w każdej fazie badania takie same, dostosowane do wielkości zwierzęcia i wynosiły odpowiednio: 2–3 µg/kg masy ciała dla adrenaliny i noradrenaliny oraz 0,45–0,70 mg/kg dla acetylocholino (GILL 1965).

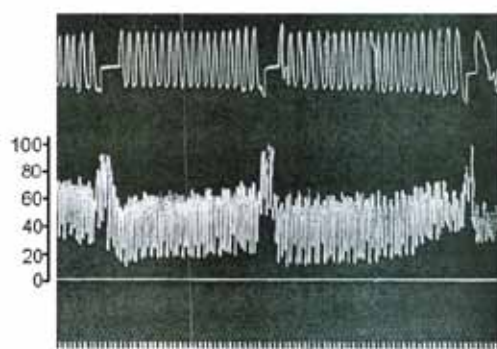
WYBRANE WYNIKI BADAŃ

Ciśnienie tętnicze krwi oraz tempo oddechów zwierząt laboratoryjnych i gospodarskich są wskaźnikami fizjologicznymi stosunkowo dobrze poznanymi, niewiele natomiast wiadomo o tych wartościach i ich regulacji u zwierząt nieudomowionych, przeważnie niedostępnych do badań doświadczalnych. W niniejszym opracowaniu przedstawione będą wybrane wyniki tych pomiarów, rzucające nowe światło na naszą wiedzę o porównawczej fizjologii krążenia kilku gatunków ssaków.

Na Ryc. 1 przedstawiono przykładowy zapis kimograficzny badanych wskaźników krążeniowo-oddechowych u żubra. Widoczny jest wpływ ruchów oddechowych klatki piersiowej na pracę serca i ciśnienie tętnicze,

które waha się w granicach 100–80 mmHg. Wdech (ruch pisaka w dół) ma charakter ciągły, natomiast wydech jest wyraźnie dwufazowy – być może jest to związane z wyraźnym dwutaktowym opieraniem przez zwierzę przedniej kończyny w czasie chodu (GILL 1999), ale brak dowodów doświadczalnych na poparcie tego przypuszczenia. Analogicznie wykonany zapis u bawoła indyjskiego (Ryc. 2) ujawnia bardzo niskie ciśnienie tętnicze krwi, mieszczące się w granicach 70–15 mmHg oraz fazy bezdechu, pojawiające się co ok. 20 oddechów, powodujące silny krótkotrwały wzrost ciśnienia tętniczego krwi.

Kolejny zapis (Ryc. 3), wykonany dla jaka tybetańskiego ujawnia tak bardzo wysokie, a nie przewidziane przez rejestratora, ciśnienie

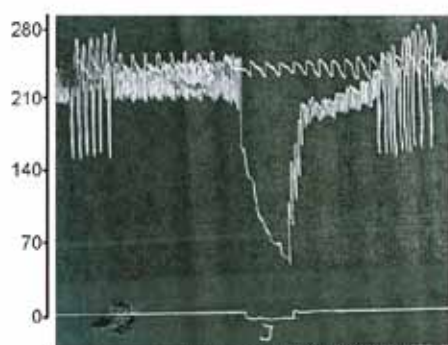


Ryc. 2. Kimograficzna rejestracja ruchów oddechowych i ciśnienia tętniczego krwi bawoła indyjskiego.

Widoczne okresy bezdechu i jego wpływ na ciśnienie krwi. Pozostałe objaśnienia jak na Ryc. 1.

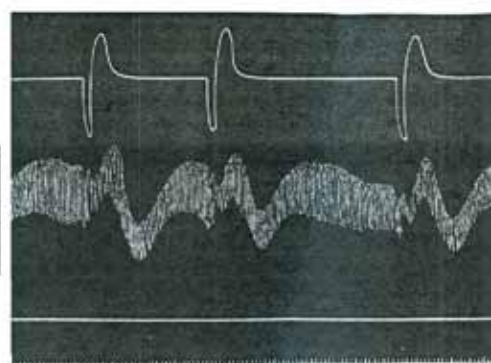
tętnicze krwi (250–210 mmHg), że zapis ciśnienia i oddechów wypadły w tym samym obszarze taśmy rejestrującej. Samoistne fazy spowolnienia oddechu powodują gwałtowne zmiany ciśnienia krwi (w granicach 280–160 mmHg), zaś w wyniku drażnienia dosercowej gałązki nerwu błędnego następuje zatrzymanie akcji serca i bardzo znaczny spadek ciśnienia krwi (punkt J na zapisie).

Wykonany w analogicznym układzie rejestracyjnym zapis tych samych parametrów dla niedźwiedzia brunatnego wygląda zupełnie inaczej (Ryc. 4). To obdarzone olbrzymią



Ryc. 3. Kimograficzna rejestracja ruchów oddechowych i ciśnienia tętniczego krwi jaka tybetańskiego.

Zapisy oddechów i ciśnienia w znacznej części pokrywają się, ponieważ urządzenia rejestrujące nie były przystosowane do zaskakująco wysokiego ciśnienia krwi (200–240 mmHg). J – spadek ciśnienia wywołany drażnieniem dosercowego odcinka nerwu błędnego. Pozostałe objaśnienia jak na Ryc. 1.



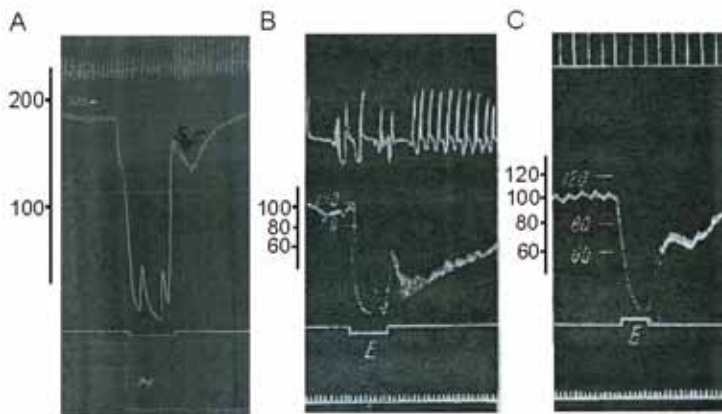
Ryc. 4. Kimograficzna rejestracja ruchów oddechowych i ciśnienia tętniczego krwi niedźwiedzia brunatnego w narkozie morfinowej.

Widoczny wpływ bardzo rzadko pojawiających się ruchów oddechowych klatki piersiowej na ciśnienie krwi. Pozostałe objaśnienia jak na Ryc. 1.

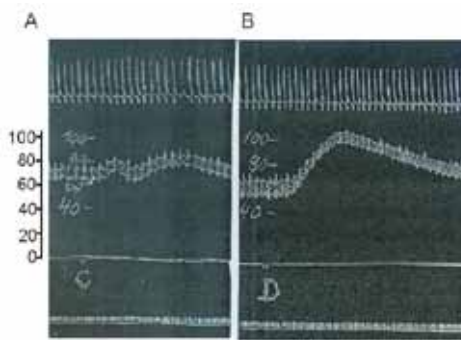
siłą fizyczną zwierzę okazało się całkowicie odporne na zwykle stosowane środki usypiające – można je było uśpić dopiero po zastosowaniu morfiny w dużych dawkach (dla średniej wielkości osobników było to 6–8 g, zaś u tych, które ważyły ponad 200 kg trzeba było zastosować nawet 10 g morfiny), co zapewne zaważyło na przebiegu zapisu. Oddechy są regularne, choć bardzo spowolnione (co 28–42 sek, a więc niewiele więcej niż jeden oddech na minutę), a ciśnienie krwi waha się od 240 do 150 mmHg. Zmiany ciśnienia tętniczego są wyraźnie skorelowane z ruchami oddechowymi klatki piersiowej: wdech (zapis schodzi w dół) zatrzymuje krew w dużych naczyniach, co daje krótkotrwałe zahamowanie pracy serca. Wydech, wywołując ucisk ścian klatki piersiowej na serce i naczynia, powoduje przejściowy wzrost ciśnienia tętniczego, po którym następuje spadek i wyrównanie.

Na kolejnych rysunkach pokazano reakcje układu krążeniowo-oddechowego badanych zwierząt na czynniki regulacyjne: drażnienie nerwu błędnego (Ryc. 5) i podawanie hormonów presyjnych: adrenaliny i noradrenaliny (Ryc. 6). Zarówno u żubra (Ryc. 1), jak i jaka (Ryc. 3) czy zajęcy (Ryc. 5) drażnienie nerwu błędnego powodowało zatrzymanie akcji serca i bardzo znaczący spadek ciśnienia krwi, natomiast podawanie żubrowi adrenaliny, a zwłaszcza noradrenaliny (Ryc. 6), nasilało akcję serca i podwyższało ciśnienie krwi.

Doświadczenia polegające na obciążaniu badanych zwierząt kwasem mlekowym, na-



Ryc. 5. Kimograficzna rejestracja ruchów oddechowych i ciśnienia tętniczego krwi i ich modyfikacja, wywołana drażnieniem dosercowej gałązki nerwu błędnego u żubra (zapis A), zająca w narkozie eunarkonowej (zapis B) i uretanowej (zapis C). E – drażnienie nerwu błędnego. Pozostałe objaśnienia jak na Ryc. 1.



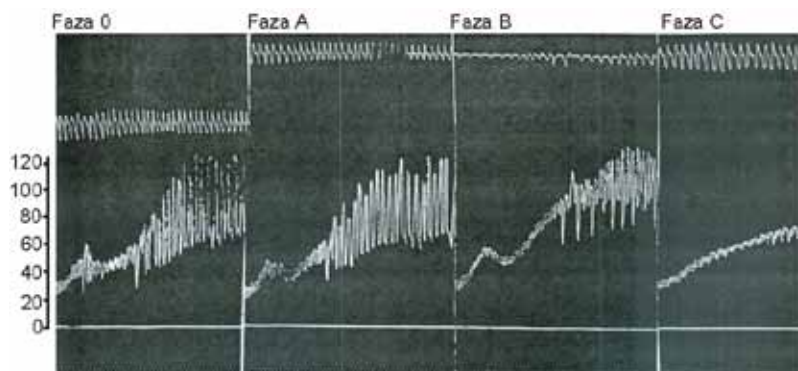
Ryc. 6. Kimograficzna rejestracja ruchów oddechowych (zapis górny) i ciśnienia tętniczego krwi (zapis środkowy, mmHg) żubra i ich modyfikacja, wywołana dożylnym podaniem adrenaliny (zapis A) i noradrenaliny (zapis B). C, D – moment podania hormonu.

Pozostałe objaśnienia jak na Ryc. 1.

śladowe powysiłkowe niedotlenienie organizmu, miały odpowiedzieć na pytanie, czy jest możliwe, aby zwierzę, którego jedyną obroną w sytuacji zagrożenia jest ucieczka, mogło wówczas tracić reaktywność układu sercowo-naczyniowego, czyli nie reagować na presyjne efekty adrenaliny i noradrenaliny. Zwierzęta otrzymujące przez 15 min dożylny wlew roztworu kwasu mlekowego

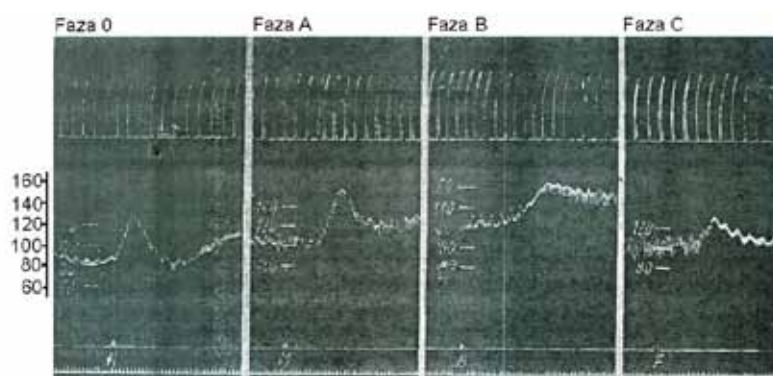
w odpowiednich fazach tej infuzji były ponownie poddawane działaniu adrenaliny i noradrenaliny, a wybrane fragmenty tych zapisów pokazano na kolejnych rycinach. U żubrów, którym w zależności od masy ciała, w ciągu 15 min podawano od 1920 do 4650 ml roztworu kwasu mlekowego, reaktywność na noradrenalinę nie różniła się od tej, jaką notowano w fazie wstępnej (faza 0), przed rozpoczęciem infuzji (Ryc. 7). Podobna też była reakcja na adrenalinę zaś acetylocholina powodowała wyraźne spadki ciśnienia. Co ciekawe, również u zająca (Ryc. 8) obciążenie kwasem mlekowym nie zmieniało odpowiedzi układu sercowo-naczyniowego na adrenalinę.

Analogiczne doświadczenia przeprowadzone na kotowatych (tygrysy bengalskie, lwy) wykazały zupełnie odmienne zależności (Ryc. 9): w warunkach podstawowych ciśnienie krwi tygrysa wzrasta w odpowiedzi na adrenalinę o ponad 30%, natomiast po obciążeniu kwasem mlekowym, mimo, że jest ono nadal wysokie (120–100 mmHg), to reaktywność na adrenalinę jest w zasadzie zniesiona (wzrost ciśnienia o 5 do 18%). Badane w tych warunkach lwy nie wytrzymały infuzji standardowego stężenia kwasu mlekowego, dopiero 5-krotne zmniejszenie dawki pozwoliło zarejestrować reakcje ciśnieniowe.



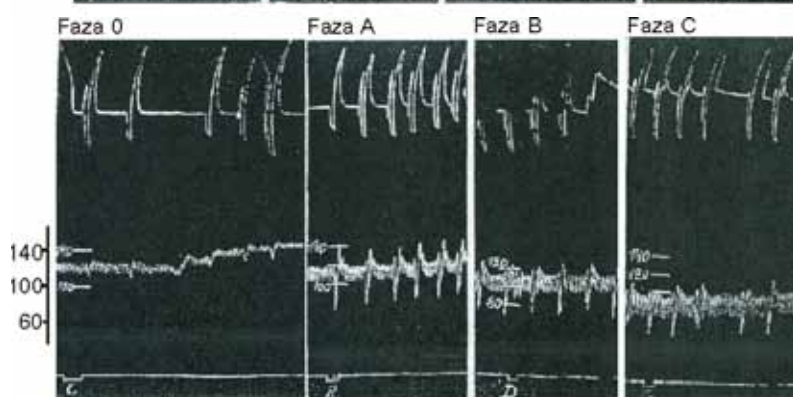
Ryc. 7. Wpływ 15-minutowej infuzji kwasu mlekowego na presyjne efekty adrenaliny u żubra w narkozie eunarkonowej.

Adrenalinę podawano przed rozpoczęciem infuzji (faza 0), w 6-tej minucie (faza A) i 15-tej minucie (faza B) infuzji oraz po 15 minutach odpoczynku (faza C). Pozostałe objaśnienia jak na Ryc. 1 oraz w tekście.



Ryc. 8. Wpływ 15-minutowej infuzji kwasu mlekowego na presyjne efekty adrenaliny u zająca w narkozie uretanowej.

Objaśnienia jak na Ryc. 7.



Ryc. 9. Wpływ 15-minutowej infuzji kwasu mlekowego na presyjne efekty adrenaliny u tygrysa bengalskiego.

Objaśnienia jak na Ryc. 7.

KONTEKST HISTORYCZNY PROWADZONYCH BADAŃ

Przedstawione wyniki należy analizować przede wszystkim w kontekście czasu, kiedy omawiane doświadczenia były przeprowadzane: czynnikiem determinującym ich przebieg były z jednej strony istniejące wówczas możliwości metodyczne (aparatura pomiarowa, dostępne preparaty anestetyczne), z drugiej zaś stosunkowa łatwość eksperymentowania na zwierzętach eliminowanych z hodowli czy ekspozycji w ogrodach zoologicznych. W omawianym okresie (poczynając od końca lat 50. ubiegłego wieku) dyplomowany lekarz medycyny czy weterynarii mógł bez żadnych ograniczeń prowadzić badania eksperymentalne, nie istniały bowiem wówczas przepisy ograniczające dostępność do zwierząt doświadczalnych czy wymagające uzyskiwania specjalnych zezwoleń na prowadzenie badań. Skoro zatem pojawiła się możliwość wykorzystania do doświadczeń niestandardowych zwierząt, stworzyło to niepowtarzalną okazję zgromadzenia danych o fizjologii zwierząt dziko żyjących, o których w dalszym ciągu wiemy bardzo niewiele.

Głównym czynnikiem ograniczającym były dostępne w kraju (w znanej ówczesnej sytuacji ekonomiczno-społecznej) środki po-

trzebne do narkozy. W tym okresie, tj. w latach 1952–1972, dostępne były jedynie barbituranowy eunarkon oraz wodzian chloralu, stosowane do usypiania dużych przeżuwaczy, lub morfina, podawana np. niedźwiedzom brunatnym, opornym na pozostałe środki anestetyczne. Wobec niewielkiego ich zróżnicowania okazało się niemożliwym przeprowadzenie doświadczeń na niektórych dzikich kotach (np. lwach), które zatem eliminowano bez możliwości pozyskania bezcennych dla nauki informacji o funkcjonowaniu ich układu krążenia i jego regulacji. Te jednak, które wykorzystano w doświadczeniach uwieńczonych powodzeniem, dostarczyły pionierskich i unikatowych informacji o swoistości gatunkowej reaktywności układu sercowo-naczyniowego na niedotlenienie i czynniki regulujące.

Odrębny aspekt stanowiła aparatura pomiarowa, której głównym elementem był powszechnie stosowany manometr rtęciowy Ludwiga, pokazujący wielkość ciśnienia krwi w mmHg, który nawet dotychczas ostał się wpływowi wielu nowych pomysłów w zakresie modyfikacji aparatury do pomiaru ciśnienia. Wykorzystuje się go do pośredniego

pomiaru ciśnienia, jako wielkość przeciwcisku, wywieranego w okolicy tętnicy. Pomiar bezpośredni jest natomiast metodą inwazyjną, wymaga bowiem otwarcia tętnicy i można go stosować jedynie w układach ostrych, terminalnych doświadczeń na zwierzętach – ta właśnie metoda była wykorzystywana w opisanych tu badaniach. W późniejszych latach powstało wiele nowoczesnych urządzeń rejestrujących ciśnienie tętnicze krwi, głównie dla potrzeb medycyny kosmicznej i lotniczej, a także pozwalających na badanie przepływu krwi w narządach (LASSEM i współaut. 1964). Jednakże autorzy tych prac nie ukry-

wają licznych trudności, jakie wiążą się ze stosowaniem tych pośrednich metod pomiaru ciśnienia (BUCKBERG i współaut. 1971; RALPH 2005 a, b).

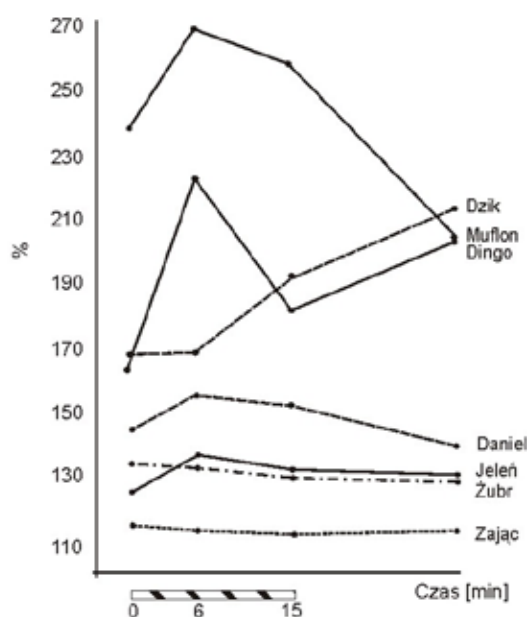
Zapis ciśnienia i oddechów prowadzony był na zakopconej taśmie obracającego się walca kimografu (na załączonych ilustracjach są to jasne linie kreślone przez końcówki przyrządów pomiarowych na ciemnym tle papieru kimograficznego), który, mimo obecnie archaicznego wyglądu, pozwalał, po zaznaczeniu szybkości obrotu, precyzyjnie rejestrować i wyliczać wielkość zmian mierzonych parametrów.

INTERPRETACJA ZAREJESTROWANYCH WYNIKÓW

Prezentowane tutaj wyniki odbiegają od standardowych wartości ciśnienia tętniczego krwi, znanych dobrze dla człowieka i zwierząt laboratoryjnych. Przykładem skrajnych adaptacji, związanych z warunkami życia w naturze, są dane dotyczące dwóch, żyjących w ZOO obok siebie i karmionych taką samą paszą, gatunków dużych przeżuwaczy: jaka tybetańskiego i bawoła indyjskiego. U żyjącego i pracującego przez tysiące lat w masywach górskich jako zwierzę pociągowe jaka tybetańskiego maksymalne ciśnienie tętnicze przekracza 250, a rozkurczowe 210 mmHg. Wartości te wykraczają poza nasze wyobrażenia o elastyczności naczyń krwionośnych, ale tylko u jednej, bardzo starej samicy jaka, stwierdzono w tętnicy szyjnej silne zmiany miażdżycowe. Natomiast bawół indyjski, zwany także wodnym, prezentuje ciśnienie tętnicze w granicach 70–15 mmHg. Powstaje zatem pytanie, w jaki sposób tak duże zwierzę może funkcjonować przy tak niskich wartościach ciśnienia krwi? Częściowe wyjaśnienie tego paradoksu można znaleźć wśród danych opisujących zachowanie się bawołów (CORCKILL 1974), które unikają stresów chowając się w sytuacjach krytycznych do wody, ponad którą wystawiają jedynie nozdrza, oczy i uszy, dzięki czemu zbędna jest mobilizacja układu krążeniowo-oddechowego. Pośrednie wartości zarejestrowano u żubra, zwierzęcia wagowo zbliżonego do bawoła, u którego ciśnienie wprawdzie wyższe (120–100 mmHg), może się wahać w znacznym stopniu, ale nie osiąga wartości nawet zbliżonych do tego, co znaleziono u jaka tybetańskiego. Zupełnie inny za-

pis uzyskano u niedźwiedzia brunatnego, który jednak jest trudny do porównywania z omówionymi powyżej ze względu na to, że uzyskano go w narkozie morfinowej, a więc innej niż u badanych przeżuwaczy – ze względów technicznych nie powstały zapisy w przypadku stosowania innego środka usypiającego.

Na zamieszczonych rycinach przedstawiono zapisy ciśnienia tętniczego i oddechów, uzyskanych dla przedstawicieli wybranych gatunków ssaków, różniących się wielkością, budową, temperamentem, behavioriem, a w konsekwencji – odpowiedzią na badane hormony presyjne w warunkach niedotlenienia, wywołanego obciążeniem kwasem mlekowym. Badaniami objęto jednak znacznie więcej gatunków i na kolejnej rycinie (Rys. 10) zestawiono wyniki, dotyczące odpowiedzi na adrenalinę podczas obciążenia kwasem mlekowym w grupie zwierząt, które na podstawie budowy i zachowania się określono jako „atletyczne” albo „biegacze”. Odpowiedź na adrenalinę (podawaną w porównywalnych dawkach przeliczonych na jednostkę masy ciała) rejestrowana w fazie 0 (przed rozpoczęciem wlewu mleczanu) była szczególnie wysoka u muflona i psa dingo i jeszcze bardziej wzrastała w fazie A (w 6. minucie infuzji). Natomiast zmiany reaktywności na adrenalinę u dzika odbiegają od wszystkich pozostałych. Zwraca tu uwagę, odnotowany u żubra i zająca, zupełny brak wpływu obciążenia kwasem mlekowym na reakcję na adrenalinę, podczas gdy u daniela i jelenia reaktywność wzrasta jedynie na początku (w fazie A), a potem powraca do wartości

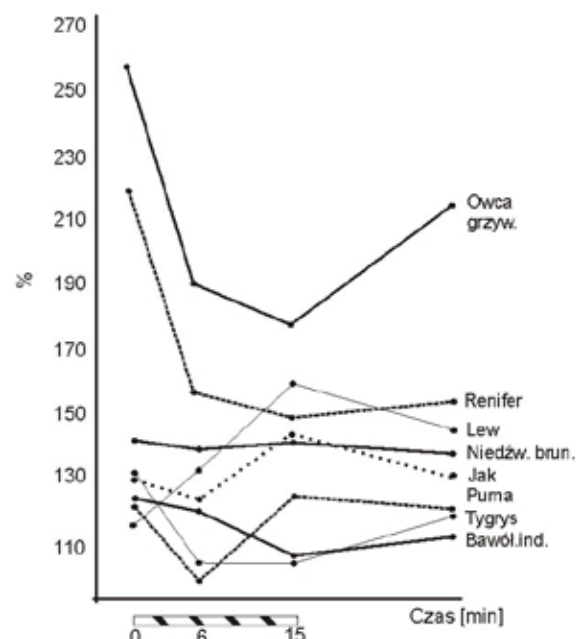


Ryc. 10. Wpływ 15-to minutowej infuzji kwasu mlekowego na presyjne efekty adrenaliny u wybranych przedstawicieli gatunków ssaków atletycznych (biegających).

Na osi x zakreskowaniem zaznaczono 15-to minutowy okres infuzji kwasu mlekowego. Na osi y – zmiana ciśnienia tętniczego krwi (% w stosunku do wartości ciśnienia podstawowego) w odpowiedzi na podanie takich samych dawek adrenaliny przed rozpoczęciem infuzji (0 min), w 6-tej i 15-tej minucie infuzji (odpowiednio 6 i 15 na odcinku zakreskowym) oraz po 15 min od zakończenia infuzji. Pozostałe objaśnienia w tekście.

wyjściowej, typowej dla „biegaczy”. Wyniki te można interpretować w taki sposób, że niezmienna w czasie silnego zakwaszenia wrażliwość receptorów na silnie presyjny hormon jakim jest adrenalina, pozwala pokonywać przedłużający się wysiłek fizyczny, związany z trybem życia „biegaczy”.

Kolejna rycina (Rys. 11) zawiera zestawienie wyników uzyskanych w analogicznym układzie doświadczalnym dla licznej grupy zwierząt, określonych jako „niebiegające”. Stwierdzone zależności są w tej grupie znacznie bardziej zróżnicowane, różnią się także od wyników, zarejestrowanych dla „atletów”. Wyróżniają się tu szczególnie wartości zarejestrowane dla owcy grzywiastej: ogromny efekt presyjny adrenaliny widoczny w fazie 0 znacznie się zmniejsza podczas infuzji mleczanu, aby w ciągu 15 min po jej zaprzestaniu znowu powracać w



Ryc. 11. Wpływ 15-to minutowej infuzji kwasu mlekowego na presyjne efekty adrenaliny u wybranych przedstawicieli gatunków ssaków niebiegających.

Objaśnienia jak na Ryc. 10.

kierunku reaktywności powyżej 200%. Jeśli je interpretować w powiązaniu z trybem życia, to nie dziwi spadek reakcji na adrenalinę w warunkach obciążenia, przy bardzo wysokim ciśnieniu wyjściowym (ponad 150 mmHg w fazie 0), bowiem w naturze osobniki tego gatunku z reguły bardzo wolno poruszają się wśród występow skalnych.

Zaskakujące są zmiany ciśnienia u renifera, zwierzęcia niewątpliwie biegającego, ale być może warunki życia i ruchu w tundrze przez tysiące lat wymagają reakcji bardziej siłowych niż szybkościowych. Jeszcze bardziej zastanawiające wyniki uzyskano dla jaka tybetańskiego. To, z budowy, atletyczne zwierzę, o bardzo wysokim ciśnieniu tętniczym, umiarkowanie reaguje na adrenalinę przed zakwaszeniem i w początkowej jego fazie, zaś pod koniec infuzji reaktywność znacznie wzrasta a po 15 min wypoczynku wraca do wartości wyjściowych. Podobna była reaktywność na noradrenalinę, dlatego zaliczamy ją do grupy zwierząt niebiegających a nie do atletycznych.

Reaktywność na adrenalinę u niedźwiedzia brunatnego jest taka sama jak u żubra i zająca, u których silne zakwaszenie nie modyfikuje odpowiedzi na hormon presyjny.

Być może ogromna masa mięśni pozwala „ignorować” zakwaszenie całego organizmu, podobnie jak u żubra. Nie zamieszczono tutaj wyników uzyskanych dla lwa, bowiem nie mogą być porównywane z pozostałymi, ponieważ uzyskano je w układzie doświadczalnym, w którym dawka kwasu mlekowego była 5-krotnie zmniejszona, w porównaniu do pozostałych badanych zwierząt. Tylko wówczas można było przetrzymać lwy przy życiu przez 15 min infuzji, dlatego reaktywność na adrenalinę mogła być zmieniona.

Wspólną cechą tej grupy zwierząt (nie atletycznych) była obserwacja, że zakwaszenie organizmu znosi całkowicie lub znacznie hamuje odpowiedź na presyjne działanie adrenaliny, a po 15 min wypoczynku reaktywność nie wraca do stanu wyjściowego. Zgrupowane tutaj zwierzęta zmuszone do wysiłku w warunkach naturalnych tracą pobudliwość receptorów, którą mogą zregenerować jedynie podczas dłuższego wypoczynku, którego brak grozi śmiercią.

PODSUMOWANIE

Przedstawione tutaj wyniki ujawniają zdumiewające różnice gatunkowe ssaków w funkcjonowaniu układu sercowo-naczyniowego i jego reakcji na czynniki egzogenne, zwłaszcza wysiłek fizyczny i związane z nim zakwaszenie organizmu. Na ich podstawie musimy zrewidować poglądy na fizjologię zwierząt, oparte na takich cechach zewnętrznych, jak budowa ciała i behavior.

Opierając się na znanym behaviorze przedstawicieli przebadanych gatunków zwierząt, wstępnie podzielono je na dwie podstawowe grupy: biegające (atletyczne, Ryc. 10) i niebiegające (Ryc. 11). Jednakże ze względu na to, że współcześnie żyjące zwierzęta odzwierciedlają historię swojego gatunku i zachodzące w niej procesy adaptacyjne (GILL 2006), konieczna okazała się korekta takiego podziału, oparta właśnie na reakcji układu sercowo-naczyniowego w odpowiedzi na czynniki pobudzające (podana adrenalina, a więc stres), działające w sytuacji obciążenia wysiłkiem fizycznym. Proponuję zatem wyodrębnić na tej podstawie trzy grupy ssaków:

Pierwsza grupa gatunków wyraźnie reagujących na działanie adrenaliny: muflon, pies dingo, daniel, jeleń i nieco mniej wyraźnie dzik. U tych zwierząt podczas zakwaszenia organizmu wzrasta pobudliwość układu sercowo-naczyniowego na czynniki presyjne, co w naturze pozwala biec dalej, bez konieczności wypoczynku.

Druga grupa atletycznych, biegających, reprezentowana tutaj przez żubry i zające. Ich organizm tak dalece neutralizuje wpływ zakwaszenia (niedotlenienia wysiłkowego), że w każdej fazie eksperymentalnego obciążenia mleczanem nie zmienia się ich reaktywność na adrenalinę.

Trzecia grupa to gatunki nieatletyczne, wśród których wyróżniają się owca grzywiasta i renifer. Odpowiadają na adrenalinę bardzo gwałtownym wzrostem ciśnienia, które już po 6 min obciążenia słabnie i nawet 15 min wypoczynku nie wystarcza aby powróciło do wartości wyjściowych. Zwraca także uwagę reakcja na adrenalinę jaka tybetańskiego, której zmiany w opisanym układzie doświadczalnym są zbliżone do tych, które zaobserwowano u pumy.

Prezentowane tu wyniki badań, opracowane po wielu latach od powstania, wydają się być interesujące z dwu powodów. Pierwszym z nich jest pokazanie, że nauczanie fizjologii zwierząt jedynie na modelach, niekiedy wirtualnych czy alternatywnych, nie powinno się odbywać bez znajomości różnorodności mechanizmów regulacyjnych, wynikających z historii rozwoju współczesnych gatunków. Po wtóre, coraz szerzej prowadzone na wydziałach weterynaryjnych nauczanie patologii zwierząt nieudomowionych, często egzotycznych w warunkach naszego klimatu, powinno uwzględniać swoistość gatunkową ich fizjologii. Do tych odbiorców adresuję owoce moich częściowo już zapomnianych doświadczeń.

PODZIĘKOWANIA:

Kolegom z Zakładu Fizjologii Zwierząt, prof. Krystynie Skwarło-Sońta i dr Pawłowi Majewskiemu serdecznie dziękuję za pomoc w opracowaniu materiału, a zwłaszcza za komputerową obróbkę zapisów kinegraficznych, bez której niemożliwa byłaby współczesna edycja materiałów archiwalnych.

SPECIES-RELATED DIFFERENCES IN THE CARDIO-VASCULAR SYSTEM REGULATION OF SOME UNDOMESTICATED MAMMALS

Summary

Development of the knowledge about the animal blood circulation along with the classical methods used for blood pressure measurement are briefly described. It has been supposed that the arterial blood pressure may differ importantly in various undomesticated mammalian species, and also should be different from that existing in humans, but the experimental proofs were lacking. In the late fifties of XX century I have obtained an exceptional opportunity to perform the terminal experiments on the individual representatives of the mammals eliminated from exposition in the Polish ZOO gardens for different reasons. I was, therefore, able to test experimentally the reactivity of cardiovascular and respiratory systems on the exogenous vasoactive hormones (adrenaline A, noradrenaline NA and acetylcholine ACh) applied to the deeply anesthetized animals non-treated additionally and submitted to the 15-min infusion of the lactic acid (LA), simulating general hypoxia evoked by the muscular effort. Surprisingly, in several "athletic species", i.e. able to perform long-lasting running, represented here by bison and hare, reactivity of the cardio-vascular system to the adrenergic stimulation was high and neither changed during LA infusion nor after 15-min lasting recovery. On the other hand, in some other species, like deer, fallow deer or wild boar, a very

high reactivity to A/NA seen already in the basal (pre-infusion) conditions, was strongly stimulated during LA-induced hypoxia, suggesting that in these species ability of the organism to perform long-lasting muscular effort (e.g. running without necessity to stop to take some rest) is possible due to the increased cardio-vascular reactivity to the adrenergic stimulation in the hypoxic conditions. Third way of the cardio-vascular reaction to the adrenergic stimulation was observed in "non-athletic species", e.g. in barbery sheep, in which high basal reaction to A treatment disappeared already after 6-min lasting LA infusion, was not observed at the end of 15-min lasting infusion and was not restored even during 15 min of recovery.

To summarize, selected experimentally obtained data clearly indicate that the different mechanisms involved in the regulation of so important physiological function as blood pressure and respiration should be considered in the term of the life history of each species. It seems to be essential when one consider physiology/pathology of several undomesticated mammals, frequently submitted to the rearing and medical treatment in the ZOO gardens, and also should be useful for veterinary students professional formation.

LITERATURA

- BUCKBERG G. D., LUCK J. C., PAYNE D. B. i współaut., 1971. *Some sources of error in measuring regulation blood flow with radioactive microspheres*. J. Appl. Physiol. 11, 598-604.
- COCKRILL W. R., 1974. *The husbandry and health of the domestic buffalo*. FAO, Rome.
- GILL J., 1965. *Regulacja ciśnienia krwi i oddechu oraz wpływ kwasu mlekowego na preesyjne efekty adrenaliny i noradrenaliny u zająca szaraka (Lepus europaeus Pallas 1778)*. Acta Physiol. Polon. 16, 81-103.
- GILL J., 1999. *Zarys fizjologii żubra*. Wyd. Serwus.
- GILL J., 2006. *Wspomnienia pracy ze zwierzętami*. Wyd. Sowa-Druk.
- JACZEWSKI Z., GILL J., 1957. *Regulation of blood pressure in the red deer (Cervus elaphus L.)*. Union Game Biol. 1-7.
- LASSEN N. A., LINDBERG J., MUNCK O., 1964. *Measurement of blood flow through skeletal muscle by intramuscular injection of xenon 133*. Lancet 189, 686-689.
- RAISIS A. L., 2005a. *Skeletal muscle blood flow in anaesthetized horses. Part I: Measurement techniques*. Vet. Anaesth. Analg. 32, 324-330.
- RAISIS A. L., 2005b. *Skeletal muscle blood flow in anaesthetized horses. Part II: Effect of anaesthetic and vasoactive agents*. Vet. Anaesth. Analg. 32, 331-337.

Niektóre z zamieszczonych w artykule fragmentów kimogramów są nie najwyższej jakości (zwłaszcza Ryc. 5 i 8). Zdecydowaliśmy się jednak pokazać je w takiej właśnie postaci ze względu na ich unikatową wartość porównawczą; nie chcieliśmy również poddawać ich daleko posuniętej obróbce komputerowej, aby nie utraciły swojego historycznego kolorytu.