

London, 1964,
ysis.— Phy-

до редакції
1975 р.

УДК 612.66.026:612.17:612.74

I. M. Маньковська, Л. Ю. Мельников, М. Г. Бухман

IMAL

anoxybiotic
ospheres and
of lactic acid
normothermia
pronounced
rs).
reactions a
y of aerobic
The found
ir ecological

ВІКОВІ ЗМІНИ ДИХАННЯ В ЧЕРВОНИХ І БІЛИХ М'ЯЗАХ ЩУРІВ

Валовим показником інтенсивності окисних процесів у тканинах є, як відомо, споживання ними кисню. Результати досліджень вікової динаміки цього показника, одержані різними авторами для одних і тих же тканин, суперечливі. Так, щодо основної тканини організму — м'язової — багато авторів показали, що в міру росту і розвитку тварин інтенсивність споживання кисню різними м'язами знижується [1, 6, 20, 31 та ін.].

Водночас є дані про те, що ендогенне дихання міокарда і скелетних м'язів дорослих особин посилюється в порівнянні з молодими, а окислення більшості екзогенних субстратів у м'язовій тканині з віком не змінюється [23].

Літературні відомості щодо споживання кисню м'язами на пізніх етапах онтогенезу також суперечливі. Є дані як про зниження дихання міокарда і скелетних м'язів при старінні [1, 6, 9, 25], так і про незначну зміну [7, 18, 20] або посилення його [22].

Питання про споживання кисню м'язами з різним рівнем енергетичного обміну (червоні і білі скелетні м'язи) вивчене досить повно у дорослих тварин [30, 32, 33, 37 та ін.]. Проте відомості про вікові зміни цього показника в червоних і білих м'язах практично відсутні в літературі.

В більшості праць онтогенетичні зміни тканинного дихання досліджували у повітряних середовищах. Проте є вказівки на те, що середовище з 21% вмістом кисню є для тканинних препаратів гіпероксичним [5, 26]. Крім того, в різні вікові періоди умови тканинного дихання (pO_2 , кількість субстратів тощо) істотно змінюються [25]. Так, при старінні показана тенденція до зниження pO_2 у різних тканинах [14]. Водночас зниження тканинного pO_2 нижче певного рівня є фактором, що лімітує споживання кисню в м'язах [45]. В літературі є лише дані Богацької [6], одержані при дослідженні вікових зрушень дихання міокарда в умовах різного парціального тиску кисню в середовищі.

Ми вивчали інтенсивність споживання кисню серцевим, червоними і білими скелетними м'язами тварин різного віку як у повітряному середовищі, так і в середовищі зі зниженим вмістом кисню. Зміни тканинного дихання зіставляли з віковими зрушеннями активності ключового ферменту головного шляху окислення — цитохром-с-оксидази, що досліджували в тих самих м'язах.

Методика досліджень

Досліди проведені на 94 білих щурах-самцях лінії Вістар трьох вікових груп — статевонезрілих (1—1,5 місяця), дорослих (12 місяців), і старих (28—32 місяці).

Досліджували міокард (лівий шлуночок), *m. gastrocnemius* (ділянки, що містять, в основному, білі волокна) і *m. soleus* (центральна частина, що складається з червоних волокон) [19].

Інтенсивність тканинного дихання вимірювали в дрібних шматочках м'язів [26] манометричним методом в апараті Варбурга у повітряному середовищі і в середовищі з 1,3% вмістом кисню ($pO_2 \sim 10$ мм рт. ст.). Заповнення манометричних посудин виготовленою гіпоксичною сумішшю здійснювали з балона через мікрорентиль з допомогою «гребінія». Склад суміші аналізували з допомогою газоаналізатора типу ГВВ-2. Результати визначення інтенсивності споживання кисню виражали у величинах QO_2 (мкл $O_2/1$ мг сухої ваги тканини/1 год).

Активність цитохром-с-оксидази (1.9.3.1) визначали колориметричним методом Штрауса [44] і виражали в індофенольних одиницях за 1 хв інкубації. Кількість білка визначали за методом Лоурі [41].

Статистичну обробку цифрового матеріалу здійснювали за методом Ст'юдента.

Результати досліджень

При дослідженні тканинного дихання м'язів у повітряному середовищі встановлено (табл. 1), що червоні м'язи дорослих шурів споживають кисню більше, ніж білі, на 44% ($p < 0,01$). У статевонезрілих і старих шурів ця відмінність недостовірна ($p > 0,05$ в обох випадках).

Таблиця 1

Інтенсивність споживання кисню міокардом і скелетними м'язами щурів різного віку у повітряному середовищі

Вік (місяці)	QO ₂ Газове середовище—повітря					
	Міокард		<i>m. soleus</i>		<i>m. gastrocnemius</i>	
	<i>n</i>	<i>M</i> ± <i>m</i>	<i>n</i>	<i>M</i> ± <i>m</i>	<i>n</i>	<i>M</i> ± <i>m</i>
1—1,5	13	1,58 ± 0,08	8	1,66 ± 0,10	14	1,80 ± 0,10
12	15	1,38 ± 0,09	9	2,18 ± 0,29	12	1,22 ± 0,10
28—32	11	1,56 ± 0,19	11	2,56 ± 0,16	8	2,05 ± 0,22

Дихання червоних м'язів достовірно інтенсивніше, ніж міокарда у дорослих і старих щурів (на 36,7%, $p < 0,05$ і 48,4% $p < 0,01$ відповідно), у статевонезрілих щурів ця відмінність неістотна ($p > 0,5$). Дихання більших м'язів не має достовірних відмінностей з диханням міокарда в досліджуваних вікових групах ($p > 0,1$; $p > 0,2$ і $p > 0,1$ відповідно). У жіночо-шкірному

При аналізі вікових змін тканинного дихання встановлено, що воно змінюється в онтогенезі у різних м'язів по-різному. В білих скелетних м'язах QO_2 з віком (від 1—1,5 до 12 місяців) знижується на 47,5% ($p < 0,001$). У старих тварин інтенсивність споживання кисню білими м'язами значно підвищується в порівнянні з дорослими (на 68%, $p < 0,001$), дещо перевищуючи при цьому рівень QO_2 у статевонезрілих ($p > 0,05$).

В червоних скелетних м'язах можна відзначити тенденцію до підвищення QO_2 в онтогенезі. Так, QO_2 у старих тварин достовірно вище, ніж у одномісячних (на 60,3%, $p < 0,001$). Водночас збільшення це здійснюється поступово, в результаті чого достовірних відмінностей між QO_2 червоних м'язів статевонезрілих і дорослих, а також дорослих і старих щурів встановити не вдалося ($p > 0,05$ в обох випадках).

Споживання кисню міокардом проявляє тенденцію до зниження у віковий період від 1—1,5 до 12 місяців, хоч це зменшення (на 14,5%) не є достовірним ($p>0,05$). У старих тварин інтенсивність споживання кисню міокардом дещо вища, ніж у дорослих, і майже однакова в порівнянні з статевонезрілими ($p>0,05$ в обох випадках).

Отже, QO_2 міокарда не виявляє значних вікових коливань у досліджуваних тварин.

При порівнянні спо-
скелетними м'язами у по-
i 2) виявилося, що в ос-
63,3, 66,2, 71,1% — у одн-
лих і на 80,1, 73,8, 79,5%
найбільш «нестійкою» до-
м'язова тканина старих

Інтенсивність споживання к

Вік (місяці)	<i>n</i>	Місце

При дослідженнях що закономірності спів м'язами між собою (чера) в окремих вікових дженні у повітряному сивності тканинного ді

При старінні спо-
(табл. 2). Найбільш і
(на 47%, $p < 0,01$), м-

(на 47%), $p < 0,1$), які в більш м'язах вони недостатні.

оксидази, яка є показником м'язах щурів різного віку тканини; для тканинних окисних процесів ваги тканини, карді достовірно вища у джуваних вікових груп ніж у порівнянні з міністю достовірна лише (від 1—1,5 до 12 місяців) змінюється ($p > 0,05$) перерахунку на 1 мг ферменту підвищується значно — в більші тваринами.

Букман

ив [26] воловиці виготовленого Результа O_2 (мкл методом сть білка ента.

середо- спожи- рілих і падках). ця 1 різного віку

memius

$M \pm m$
0 ± 0,10
22 ± 0,10
6 ± 0,22

окарда у повідно), дихання більша в додатку). що воно скелетних за 47,5% лими м'язами ($p < 0,001$), ($p > 0,05$). до підвищено-стовірно-більшення мінностей у дорослих тканин). зниження у 14,5%) не дихання кисова в по- відно) у дослі-

При порівнянні споживання кисню міокардом, червоними і білими скелетними м'язами у повітряному і гіпоксичному середовищах (табл. 1 і 2) виявилось, що в останньому випадку воно значно знижувалось (на 63,3, 66,2, 71,1% — у одномісячних тварин; на 62,2, 66,4, 74,1% — у дорослих і на 80,1, 73,8, 79,5% — у старих відповідно). З цих даних видно, що найбільш «нестійкою» до зниження pO_2 у газовому середовищі виявилась м'язова тканина старих тварин, особливо міокард і білі скелетні м'язи.

Таблиця 2

Інтенсивність споживання кисню міокардом і скелетними м'язами щурів різного віку в гіпоксичному середовищі

Вік (місяці)	QO_2 Газове середовище: N_2 —98,7 %, O_2 —1,3 %					
	Міокард		<i>m. soleus</i>		<i>m. gastrocnemius</i>	
	<i>n</i>	$M \pm m$	<i>n</i>	$M \pm m$	<i>n</i>	$M \pm m$
1—1,5	9	0,58 ± 0,06	13	0,56 ± 0,08	11	0,52 ± 0,07
12	13	0,59 ± 0,08	11	0,86 ± 0,06	10	0,53 ± 0,04
28—32	11	0,31 ± 0,04	9	0,67 ± 0,05	12	0,42 ± 0,05

При дослідженнях у гіпоксичному середовищі встановлено (табл. 2), що закономірності співвідношень показників споживання кисню різними м'язами між собою (червоні і білі м'язи, міокард і скелетна мускулатура) в окремих вікових групах залишаються такими ж, як і при дослідженнях у повітряному середовищі. Проте динаміка вікових змін інтенсивності тканинного дихання м'язів у цих двох випадках різна.

З віком (від 1—1,5 до 12 місяців) збільшується інтенсивність дихання червоних м'язів на 34,9% ($p < 0,001$), а QO_2 міокарда і білих м'язів істотно не змінюється (табл. 2).

При старінні споживання кисню різними м'язами знижується (табл. 2). Найбільш інтенсивно це зниження позначається в міокарді (на 47%, $p < 0,01$), менше — в червоних м'язах (на 22%, $p < 0,05$), у білих м'язах воно недостовірне ($p > 0,05$).

Встановивши особливості вікових зрушень інтенсивності окисних процесів у м'язах з різним характером енергетичного обміну, ми намагалися зіставити ці зрушення з віковими змінами активності цитохром-с-оксидази, яка є показником рівня аеробного метаболізму тканини.

В табл. 3 наведені показники активності ЦХО в серцевому і скелетному м'язах щурів різних вікових груп. Ці показники обчислювали на 1 мг білка тканини; для визначення ролі активності ЦХО в усьому обсязі тканинних окисних процесів перераховували активність ЦХО на 1 мг вологої ваги тканини. Встановлено (табл. 3), що активність ЦХО в міокарді достовірно вища, ніж у червоних і білих м'язах тварин усіх досліджуваних вікових груп. Більшою активністю ЦХО відрізняються червоні м'язи у порівнянні з білими у тварин усіх вікових груп, проте ця відмінність достовірна лише у дорослих щурів (на 44,9%, $p < 0,05$). З віком (від 1—1,5 до 12 місяців) активність ЦХО в червоних м'язах істотно не змінюється ($p > 0,05$), а в білих — знижується на 38,7% ($p < 0,001$, в перерахунку на 1 мг білка). При старінні активність досліджуваного ферменту підвищується в червоних м'язах (на 47,7%, $p < 0,001$) і особливо значно — в білих (на 59,1%, $p < 0,001$) у порівнянні з дорослими тваринами.

Активність цитохром-с-оксидази (ЦХО) міокарда і скелетних м'язів щурів різного віку

Вік (місяці)	<i>n</i>	Активність ПХО, індофенольні одиниці на 1 мг білка за 1 хв інкубації		
		Міокард	<i>m. soleus</i>	<i>m. gastrocnemius</i>
1—1,5	8	0,203±0,015	0,096±0,018	0,080±0,01
12	8	0,621±0,035	0,089±0,001	0,049±0,005
28—32	10	0,768±0,089	0,170±0,021	0,120±0,01

Активність ЦХО міокарда (в перерахунку на 1 мг вологої тканини) проявляє тенденцію до підвищення в процесі росту і розвитку тварин, і при старінні дещо підвищується, проте ці вікові коливання недостовірні. При розрахунку на 1 мг білка тканини активність ЦХО міокарда підвищується в онтогенезі безперервно, досягаючи найвищих показників у старості.

Обговорення результатів досліджень

При аналізі одержаних даних привертає увагу та обставина, що відмінності в споживанні кисню та активності ЦХО червоних і білих м'язів найбільш значні у дорослих тварин і менше виражені у одномісячних і старих. Відомо, що в ранньому постнатальному періоді скелетні м'язи щура мало диференційовані в біохімічному і функціональному відношенні [2, 35, 40]. З віком вони все більш чітко поділяються на червоні (тонічні) і білі (тетанічні). При цьому в червоних м'язах починають переважати процеси окисного фосфорилювання, а в білих — анаеробного гліколізу [36, 37 та ін.], що й визначає різне споживання кисню цими м'язами. За нашими даними, вікове збільшення відмінностей у споживанні кисню між червоними і білими м'язами здійснюється як внаслідок підвищення інтенсивності дихання в червоних м'язах, так і внаслідок зниження його в білих. При старінні зменшення згаданої відмінності здійснюється в результаті більш значного підвищення QO_2 в білих м'язах в порівнянні з червоними (при дослідженні у повітряному середовищі). Одержані дані щодо згладження відмінностей між червоними і білими м'язами за інтенсивністю тканинного дихання і активністю ЦХО в процесі старіння зіставлювані з фактами зменшення при цьому відмінностей у вмісті глікогену, міоглобіну і амінокислот, активності аль-долази, швидкості включення амінокислот у білки [19, 39].

Результати наших дослідів узгоджуються також з даними про те, що відмінності в характеристиках білих і червоних м'язів за швидкістю об'ємного кровотоку і вираженістю функціональної гіперемії нівелюються при старінні [38].

Далі слід підкреслити, що при дослідженнях у повітряному середовищі виявлено підвищення інтенсивності тканинного дихання червоних і білих м'язів при старінні. Механізми цього явища потребують дальншого дослідження. Насамперед воно може бути пов'язано зі зниженням при старінні фосфатного потенціалу [22]. Наші дані щодо більш значного підвищення споживання кисню в білих м'язах підтверджують припущення про те, що при старінні в м'язовій тканині збільшується частка вуглеводів як субстрату окислення [23].

Отже, одержані дані про м'язів та незмінний рівень pO_2 у домо достатньої доставки к де pO_2 становить 159 mm Hg цитохром-с-оксидази відповіріння не завжди здійснюють процесів [3, 22].

Ці результати узгоджують підвищення активності ридинових коферментів у мозину [27] тощо.

Згадані (та деякі інші ції до нестачі кисню [4] і чаються тканинні компенса-

Проте аналіз даних про нізму в газовому середовищі (тобто при дефіциті достатності такої адаптації). Йдет до гіпоксії (в результаті з високостійких), мають підвищено можуть витримувати хання. Наші дослідження них препаратів (особливо знижується. Очевидно, в стінень аеробного метаболізму видно, спостережуване збільшуванням проводжується ефективним фактором — збільшенням сировини [8]. Літературні дані [2] ні в м'язовій тканині виникнення і застосування якої відповідає гіпоксії [15].

З високою вірогідністю тація здійснюється по малому накопиченню енергії, який тканини до нестачі кисню та [8, 12, 15, 18].

Безумовно, слід підкреслити біоенергетичної характеристики лише з урахуванням паралельного генерування енергії в різних

Одержані дані щодо зм'язової тканини в онтогенезі зрушень кисневих режимів лічні потреби м'язової тканини ватно забезпечуються високою до м'язів, зокрема, оптимальною функцією крові (КТФК) [11], нані з підвищеною функцією недостатньо розвинутих тка
в міру зниження інтенсивності [13 та ін.] та погіршення її за збільшення вмісту міoglobіну мітохондрій, активно функціонуючи

Отже, одержані дані про підвищену інтенсивність дихання скелетних м'язів та незмінний рівень дихання міокарда при старінні в умовах завідомо достатньої доставки кисню до тканини (дослідження у середовищі, де pO_2 становить 159 мм рт. ст.), а також про підвищення активності цитохром-с-оксидази відповідають уявленню про те, що в процесі старіння не завжди здійснюється первинне ослаблення тканинних окисних процесів [3, 22].

Ці результати узгоджуються з встановленими у старих тварин фактами підвищення активності цитохромної і сукциноксидазної систем, піридинових коферментів у м'язах [6], зростання АТФазної активності міозину [27] тощо.

Згадані (та деякі інші) зміни схожі з проявами тканинної адаптації до нестачі кисню [4] і дозволяють припустити, що в старості включаються тканинні компенсаторні механізми на фоні наростаючої гіпоксичної і циркуляторної гіпоксії [6, 28].

Проте аналіз даних про споживання кисню м'язами старіючого організму в газовому середовищі, де pO_2 становить близько 10 мм рт. ст. (тобто при дефіциті доставки кисню в тканину), показав неповноцінність такої адаптації. Йдеться про те, що тканини тварин, адаптованих до гіпоксії (в результаті акліматизації, тренування або індивідуально високостійких), мають підвищену стійкість до нестачі кисню [4, 5 та ін.], тобто можуть витримувати більший дефіцит кисню без пригнічення дихання. Наші дослідження показали, що при старінні стійкість тканинних препаратів (особливо міокарда) до дефіциту кисню, навпаки, значно знижується. Очевидно, в старості неможливо підтримувати високий рівень аеробного метаболізму при зниженні pO_2 у м'язовій тканині. Очевидно, спостережуване збільшення активності ЦХО при старінні не супроводжується ефективним для розвитку адаптації тканини до гіпоксії фактором — збільшенням спорідненості термінальної оксидази до кисню [8]. Літературні дані [25] посередньо свідчать про те, що при старінні в м'язовій тканині виникає дефіцит янтарної кислоти, посилене утворення і застосування якої в мітохондріях є основою тканинної адаптації до гіпоксії [15].

З високою вірогідністю можна припустити, що при старінні ця адаптація здійснюється по малоекективному шляху активації анаеробного накопичення енергії, який не може забезпечити підвищення стійкості тканини до нестачі кисню та посилити відновні можливості організму [8, 12, 15, 18].

Безумовно, слід підкреслити, що використання наших даних для біоенергетичної характеристики м'язової тканини в онтогенезі можливе лише з урахуванням паралельного дослідження вікових особливостей генерування енергії в різних м'язах.

Одержані дані щодо змін споживання кисню та активності ЦХО м'язової тканини в онтогенезі не можна розглядати у відриві від вікових зрушень кисневих режимів організму [11—13, 16, 24 та ін.]. Так, метаболічні потреби м'язової тканини у ранньому постнатальному періоді адекватно забезпечуються високою інтенсивністю поетапної доставки кисню до м'язів, зокрема, оптимальними параметрами кисеньтранспортної функції крові (КТФК) [11—13, 24] і капіляризації м'язів [10] у поєданні з підвищеною функцією симпато-адреналової системи [2] на фоні недостатньо розвинутих тканинних механізмів утилізації кисню. З віком, в міру зниження інтенсивності доставки кисню у м'язову тканину [11—13 та ін.] та погіршення її капіляризації [10, 17], одночасно відбувається збільшення вмісту міoglobіну, активності окисних ферментів, кількості мітохондрій, активно функціонуючих елементів [2, 6, 19, 25 та ін.]. Щі

біохімічні особливості найбільш виражені у зрілому віці в червоних м'язах, високі метаболічні потреби яких у кисні та субстратах окислення забезпечуються більш високим рівнем капіляризації та об'ємної швидкості кровотоку у порівнянні з білими м'язами [30, 42, 43].

Розвиток тканинних механізмів утилізації кисню може сприяти підтриманню споживання кисню на певному рівні і навіть підвищенню його з віком. Спостережуване при старінні «напруження» окисних систем м'язової тканини не може забезпечити необхідний рівень споживання кисню м'язами старіючого організму, про що свідчать факти зниження коефіцієнта утилізації кисню організмом [12] та інтенсивності споживання кисню на одиницю маси м'язів [21]. Для цього є передумови у вигляді різкого погіршення доставки кисню в м'язову тканину, яке полягає в порушенні рівномірності вентиляції легень та співвідношення між вентиляцією і кровотоком у легенях, зниженні дифузійної здатності легень, артеріальній гіпоксемії, порушенні КТФК внаслідок зниження кисневої ємкості крові і артеріалізації крові в легенях, значному зменшенню питомої величини об'ємного кровотоку в м'язах, зниженні вмісту міоглобіну та рівня капіляризації, порушенні мікроциркуляції [3, 7, 10—13, 16, 17, 19, 28, 29]. Ці зміни можуть так погіршити умови доставки кисню м'язову тканину при старінні, що, незважаючи на можливе включення додаткових механізмів, направлених на підтримання тканинного розподілу кисню, зниження його нижче певного рівня зумовить зменшення споживання кисню м'язами в умовах цілісного організму.

Література

1. Ангелова-Гатева П. Възрастови особености на енергообмяната при хиподинамия.— Автореф. на дис. канд., София, 1971.
2. Аршавский И. А.— Роль энергетических факторов в качестве ведущих закономерностей онтогенеза.— В кн.: Ведущие факторы онтогенеза, Киев, 1972, 43—72.
3. Аршавский И. А., Розанова В. Д., Сирый Л. А. Особенности и механизмы, определяющие неодинаковую потребность в кислороде в разные возрастные периоды.— В кн.: Дыхание, газообмен и гипоксические состояния в пожилом и старческом возрасте, Киев, 1975, 33—39.
4. Барбашова З. И. Акклиматизация к гипоксии и ее физиологические механизмы.— М.—Л., 1960.
5. Бerezовский В. А. Напряжение кислорода в тканях животных и человека.— Киев, 1975.
6. Богацкая Л. Н. Возрастные особенности энергетического обмена и его регуляция в сердечной мышце. Автореф. докт. дисс., Киев, 1968.
7. Богоралик В. Г. Энергетический обмен стареющего организма и состояние системы энергетического обеспечения.— В кн.: IX Междунар. конгресс геронтологов, Киев, 1972, т. 3, 303.
8. Гринберг Л. Н. О двух возможных путях тканевой адаптации к гипоксии. В сб.: Оксидиотические и аноксиботические процессы при экспериментальной и клинической патологии, Киев, 1975, 70—71.
9. Гришко Ф. І. Деякі показники біологічних властивостей м'язової і нервової тканин в онтогенезі.— Фізіол. журн. АН УРСР, 1965, 11, 3, 340—347.
10. Иванова С. Ф. Опыт изучения кровеносных капилляров скелетных мышц позвоночных животных (в зависимости от уровня организации и функциональной активности). Автореф. канд. дисс., Новосибирск, 1971.
11. Колчинская А. З. Недостаток кислорода и возраст, Киев, 1964.
12. Колчинская А. З. О регулировании кислородных режимов организма в старческом возрасте.— В кн.: IX Международный конгресс геронтологов, Киев, 1972, т. 3, 338.
13. Колчинская А. З. Кислородные режимы организма ребенка и подростка, Киев, 1973.
14. Коркушко О. В., Иванов Л. А. Об интенсивности тканевого дыхания факторах, его определяющих, в пожилом и старческом возрасте.— Физиол. ж. СССР, 1970, 56, 1813—1819.
15. Кондрашова М. Н. Адаптация к гипоксии посредством переключения метаболизма на превращения янтарной кислоты.— М., 1973, 112—116.
16. Лазур Н. В. Середній вік: Дыхание, газообмен.— В кн.: Дыхание, газообмен в возрасте, Киев, 1975, 40—44.
17. Ленская Г. Н. Возрастные особенности и механизмы гипоксии в тканях.— В кн.: Дыхание, газообмен в возрасте, Киев, 1975, 11, 115—120.
18. Литовченко А. Я. Энергетика при мышечной деятельности.— В кн.: Дыхание, газообмен в возрасте, Киев, 1975, 197—202.
19. Маньковська І. М. Особенности и механизмы гипоксии в скелетной мускулатуре.— В кн.: Дыхание, газообмен в возрасте, Киев, 1975, 197—202.
20. Нагорный А. В. Норма и патология гипоксии.— М., 1963.
21. Рабинович Э. З. Особенности и механизмы гипоксии в скелетной мускулатуре.— В кн.: Дыхание, газообмен в возрасте, Киев, 1975, 197—202.
22. Разумовиц А. Н. Энергетика при мышечной деятельности.— В кн.: Дыхание, газообмен в возрасте, Киев, 1975, 197—202.
23. Сиднев Б. Н. Особенности и механизмы гипоксии в скелетных мышцах.— В кн.: Дыхание, газообмен в возрасте, Киев, 1975, 197—202.
24. Филиппов М. М. Изменение динамики деятельности организма.— М., 1975.
25. Форлькис В. В. Регуляция кровообращения.— М., 1975.
26. Хавкина И. В. Особенности и механизмы гипоксии в скелетных мышцах.— В кн.: Дыхание, газообмен в возрасте, Киев, 1975, 197—202.
27. Хилько О. К. Вікові зміни дихання.— Укр. біохім. ж., 1975, 2, 350.
28. Чеботарев Д. Ф. Особенности и механизмы гипоксии в пожилом и старческом возрасте.— В сб.: Дыхание, газообмен в возрасте, Киев, 1975, 197—202.
29. Чеботарев Н. Д. Особенности и механизмы гипоксии в пожилом и старческом возрасте.— В сб.: Дыхание, газообмен в возрасте, Киев, 1975, 197—202.
30. Шошенко К. А. Особенности и механизмы гипоксии в скелетных мышцах.— В кн.: Регуляция кровообращения, Киев, 1975, 197—202.
31. Юнусов А. Ю. Особенности и механизмы гипоксии в скелетных мышцах.— В кн.: Регуляция кровообращения, Киев, 1975, 197—202.
32. Ashmole C. R., Doe from different Fiber Type 146, 4, 967—971.
33. Beatty C., Young M. Mechanisms of various Types of Muscles in the Cat Hindlimb.
34. Close R. Dynamic Properties of Various Types of Muscles in the Cat Hindlimb.
35. Close R. Development.— J. Physiol.
36. Domonkos J. The Metabolism.— Arch. Biochem.
37. Domonkos J., Latzko II Oxidative Metabolism.
38. Folkow B., Halick with Respect to Blood Flow in the Hindlimb during Rest and Exercise.— Microvasc. Res.
39. Gutmann E. Different Ontogenetic Stages.— In: Progr.
40. Gutmann E., Sygona L. Latissimus Dorsi of the Rat.— Arch. Biochem.
41. Lowry O. H., Rosebrough N. J. Protein Measurement with the Folin Phenol Reagent.— J. Biol. Chem.

- лизма на превращения янтарной кислоты.— В сб.: Митохондрии. Биохимия и ультраструктура, М., 1973, 112—129.
16. Лазур Н. В., Середенко М. М. К оценке эффективности дыхания в старости.— В кн.: Дыхание, газообмен и гипоксические состояния в пожилом и старческом возрасте, Киев, 1975, 40—44.
 17. Ленская Г. Н. Возрастные изменения васкуляризации скелетных мышц крыс в зависимости от характера физических нагрузок.— Архив анат., гистол. и эмбриол., 1971, 11, 115—120.
 18. Литошенко А. Я. Возрастные особенности соотношения путей образования энергии при мышечной деятельности различной интенсивности и длительности. Автореф. канд. дисс., Киев, 1970.
 19. Маньковська І. М. Вікові особливості вмісту та розподілу міоглобіну в серці і скелетній мускулатурі.— Фізiol. журн. УРСР, 1973, 19, 4, 477—484.
 20. Нагорний А. В., Никитин В. Н., Буланкин И. Н. Проблема старения и долголетия, М., 1963.
 21. Рабинович Э. З. Особенности энергетики и температурной устойчивости в связи с меняющимися характеристиками скелетной мускулатуры у старых крыс и развивающихся в условиях гиподинамии.— В сб.: Старение клетки, Киев, 1970—71, 378—384.
 22. Разумович А. Н. Энергообразующие системы при старении организма.— В сб.: Обмен и функции стареющего организма, Минск, 1969, 25—31.
 23. Сиднев Б. Н., Чернышева Н. П. Регуляция энергетического обмена в паренхиматозных органах белых крыс в онтогенезе.— В кн.: Дыхание, газообмен и гипоксические состояния в пожилом и старческом возрасте, Киев, 1975, 99—106.
 24. Филиппов М. М. Изменение кислородтранспортной функции крови при мышечной деятельности динамического характера. Автореф. канд. дисс., Киев, 1975.
 25. Форолькис В. В. Регулирование, приспособление и старение, Л., 1970.
 26. Хавкина И. В. Оксилитерный энергетический обмен в сердечной мышце крыс, тренированных к гипоксии.— В сб.: Оксидиотические и аноксиотические процессы при экспериментальной и клинической патологии, Киев, 1975, 219—221.
 27. Хилько О. К. Вікові зміни вмісту сульфгідрильних груп і АТФазної активності міозину.— Укр. біохім. ж., 1965, 37, 1, 8—13.
 28. Чеботарев Д. Ф., Коркушко О. В. Некоторые особенности газообмена в пожилом и старческом возрасте.— В кн.: Дыхание, газообмен и гипоксические состояния в пожилом и старческом возрасте, Киев, 1975, 7—17.
 29. Чеботарев Н. Д. Особенности диффузионной способности легких у долгожителей.— В сб.: Дыхание, газообмен и гипоксические состояния в пожилом и старческом возрасте, Киев, 1975, 53—55.
 30. Шошенко К. А. Об архитектонике капиллярного русла в скелетных мышцах.— В кн.: Регуляция кровообращения в скелетных мышцах, Рига, 1973, 11—26.
 31. Юнусов А. Ю., Ходжиматов В. А., Маматхалилов М. Дыхательная активность некоторых тканей в различные возрастные периоды.— В кн.: Материалы X научной конф. по возрастной морфологии, физиологии и биохимии, М., 1971, т. 2, 350.
 32. Ashmole C. R., Doegge L. Ca²⁺-Stimulated Respiration in Mitochondria isolated from different Fiber Types of normal Chick Muscle.— Proc. Soc. Exp. Biol. Med., 1974, 146, 4, 967—971.
 33. Beatty C., Young M. K., Bocek R. M. Respiration and Metabolism by homogenates of various Types of Muscle.— Amer. J. Physiol., 1972, 223, 5, 1232—1236.
 34. Buller A. J., Eccles J. C., Eccles R. M. Differentiation of Fast and Slow Muscles in the Cat Hindlimb.— J. Physiol., 1960, 150, 399—416.
 35. Close R. Dynamic Properties of Fast and Slow Skeletal Muscles of the Rat during Development.— J. Physiol., 1964, 173, 74—95.
 36. Domonkos J. The Metabolism of the Tonic and Tetanic Muscles. I. Glycolytic Metabolism.— Arch. Biochem. Biophys., 1961, 95, 138—143.
 37. Domonkos J., Latzkovits L. The Metabolism of the Tonic and Tetanic Muscles. II Oxidative Metabolism.— Arch. Biochem. Biophys., 1961, 95, 144—146.
 38. Folkow B., Halicka H. D. A Comparison between «Red» and «White» Muscle with Respect to Blood Supply, Capillary Surface Area and Oxygen Uptake during Rest and Exercise.— Microvasc. Res., 1968, 1, 1—14.
 39. Gutmann E. Differentiation of Metabolism in Muscles of different Function during Ontogenesis.— In: Progress in Brain Research, Amsterdam, 1968, 22, 566—574.
 40. Gutmann E., Sugový J. Metabolic Differentiation of the Anterior and Posterior Latissimus Dorsi of the Chicken during Development.— Physiol. Bohemoslov., 1967, 16, 232—243.
 41. Lowry O. H., Rosebrough N. J., Farr A. L., Randall R. J. Protein Measurement with the Folin Phenol reagent.— J. Biol. Chem. 1951, 193, 265—275.

42. Reis D. J., Wooten G. F., Hollenberg M. Differences in Nutritient Blood Flow of Red and White skeletal Muscle in the Cat.—Amer. J. Physiol., 1967, 213, 592—596.
 43. Romanul F., Boston M. Capillary Supply and Metabolism of Muscle Fibers.—Arch. Neurol., 1965, 12, 5, 497—509.
 44. Straus B. W. Colorimetric microdetermination of cytochrome-oxidase.—J. Biol. Chem., 1954, 207, 733—744.
 45. Whalen W. J. Intracellular pO_2 : a Limiting Factor in Cell Respiration.—Amer. J. Physiol., 1966, 211, 862—868.

Відділ гіпоксичних станів
Інституту фізіології ім. О. О. Богомольця
АН УРСР, Київ

Надійшла до редакції
19.XII 1975 р.

УДК 612.273.2:612.17:6

I. N. Man'kova skaja, L. Ju. Mel'nikov, M. G. Buhman

RESPIRATION AGE CHANGES IN RED AND WHITE MUSCLES OF RATS

Summary

The article deals with study in age dynamics of intensity of oxygen consumption by the cardiac, red and white skeletal muscles of albino rats in the gaseous media with different partial pressure of oxygen as well as the age changes in the activity of cytochrome-c-oxidase of the muscular tissue.

The ontogenetic shifts different by size and direction were established in intensity of the tissue respiration and activity of cytochrome-c-oxidase in the muscles with different level of energy metabolism. The data are obtained concerning the age changes in stability of the animals muscular tissue to oxygen deficit.

Department of Hypoxic States,
the A. A. Bogomoletz Institute of Physiology,
Academy of Sciences, Ukrainian SSR, Kiev

Катехоламіної діяльності міокарда [19, 20] — несомненно, одноразове вивчення [5, 6, 15] — несподівано виявило, що вони тривале і сильне зменшення метаболізму, г

В літературі зистентність означення адреналіну від меншої дози (0

Ми вивчаємо на резистентів механізми цієї вивчені дії на дія цих регуляцій серця.

Досліди просувурах вагою 130-
Гіпоксію вис
(барометричний т
відведені чорній
від початку «підн
валість збережені

валеть збережені.
Вивчали дік-
Дози поступово з-
до початку «підні-
ного розчину хлої».

Інтенсивніст
в апараті Варбур
рівнює кількості
в розрахунку на 1

Поглинання бухова (1951) в 10 г ваги тварин протягі 1—2 год.