

УДК 612.626

В. И. Богомолец, Н. Н. Журавлева, Б. С. Сушко

НАПРЯЖЕНИЕ КИСЛОРОДА В КРОВИ И ТКАНЯХ НЕКОТОРЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

В настоящее время собрано много данных о напряжении кислорода в крови и различных органах теплокровных животных. Для холодно-кровных эти сведения крайне ограничены. Определено напряжение кислорода в мышцах выюнов, лягушек, и черепах [2]. У беспозвоночных такие измерения вообще не проводились, несмотря на то, что эти животные используются для изучения эволюции дыхания. Такие исследования сопряжены с определенными методическими трудностями, связанными со своеобразием анатомии и физиологии этих животных.

Мы изучали напряжение кислорода (P_{O_2}) в тканях и гемолимфе речного рака и некоторых моллюсков.

Методика исследований

Объектами исследований были виноградная улитка (*Helix pomatia*), катушка (*Planorbis corneus*), беззубка (*Anadonta*) и речной рак (*Astacus fluviatilis*). Опыты проводились в осенний период. Выловленных животных до опыта содержали в аквариуме (за исключением виноградной улитки, которая была в террариуме) и подкармливали; они находились в активном состоянии. Внутритканевое P_{O_2} у рака измеряли в трех участках тела: в грудной части, клешне и брюшке. В хитиновом покрове прокалывали отверстие, куда на глубину 10 мм вводили остеклованный открытый платиновый электрод диаметром 0,2 мм. Диффузионный ток, пропорциональный напряжению кислорода, измеряли на полярографе LP-7.

P_{O_2} в гемолимфе рака определяли закрытым электродом типа Кларка на биологическом микроанализаторе ОР-925 фирмы «Radelkis». Поскольку кровеносная система у рака не замкнута, пробы брали иглой со шприцом непосредственно из тканей различных участков тела животного. Полученные таким путем 0,3—0,5 мл гемолимфы впрыскивали по тонкой трубочке (1 мм в диаметре) в измерительную камеру анализатора объемом до 50 мкл. Первую порцию гемолимфы, которая контактировала с воздухом, выводили по такой же трубочке наружу. Таким образом, исследуемая гемолимфа с воздухом не контактировала.

При определении внутритканевого напряжения кислорода моллюсков применяли ту же методику, что и у раков, за исключением того, что платиновый остеклованный электрод был тоньше (0,1 мм) и его вводили в тело на меньшую глубину.

Гемолимфу у этих животных собирали стеклянной трубочкой длиной 60 мм и внутренним диаметром до 1 мм, которую вводили в область сердца. Благодаря некоторому давлению, создаваемому сердечными сокращениями, и капиллярным силам, трубочка быстро заполнялась гемолимфой. Затем ее извлекали из тела и в один из ее концов вводили остеклованный торцовый платиновый электрод (диаметр поверхности электрода 0,1 мм), а в другой — референтный — хлорсеребряный. Из открытых для атмосферного воздуха торцов трубочки кислород не мог за короткое время измерения диффундировать вглубь капилляра. Поэтому в середине трубочки, где находился электрод, P_{O_2} гемолимфы оставалось нативным.

Результаты исследований и их обсуждение

Результаты 27 измерений напряжения кислорода в тканях 10 раков приведены в табл. 1. Первичные промеры не сильно отличались друг от друга: наименьшим значением было 1,2, наибольшим — 7,8 мм рт. ст. Среднее значение в грудной части составляло $4,4 \pm 0,6$, в клешне — $4,6 \pm$

$\pm 0,7$ и в брюшке — $3,7 \pm 0,8$ мм рт. ст. Таким образом, P_{O_2} в различных частях тела практически одинаково. Не следует, однако, отбрасывать возможность неравномерного снабжения и потребления кислорода в тканях.

В табл. 2 представлены промеры напряжения кислорода в гемолимфе 13 раков. Несмотря на то, что у раков кровеносная система не замкнута, т. е. кровь частично движется внутри сосудов, выстланных эндотелием, другая же часть круговорота крови происходит в участках полости тела, не ограниченных специальными стенками (синусами), уже имеется определенная дифференциация на артериальную и венозную кровь. Десятиногие имеют сердечный мешок, к которому подходят жаберно-сердечные каналы, несущие от жабер оксигенированную кровь и брюшной венозный синус, от которого по приносящим жаберным сосудам обедненная кислородом кровь поступает к жабрам. Ввиду того, что гемолимфу брали из различных участков, становится понятным некоторое различие в P_{O_2} . Наименьшим значением было 3,4, а наибольшим — 18 мм рт. ст. По всей вероятности, низкие значения относятся к венозной крови, а высокие — к артериальной. Все остальные показатели относятся к крови, перемешанной в той или иной пропорции. Среднее значение, равное $10,2 \pm 1,1$ мм рт. ст., представляет собой P_{O_2} для большей по объему смешанной крови, находящейся в синусах.

Таблица 1

Напряжение кислорода в различных участках тела
речного рака, в мм рт. ст.

№ пп.	Грудная часть	Клешня	Брюшко
1	6,8	3,4	6,8
2	6,1	7,8	3,5
3	7,5	6,8	3,5
4	7,5	6,5	6,5
5	4,3	5,0	3,8
6	4,2	5,4	1,6
7	3,1	2,4	2,2
8	2,6	4,0	—
9	3,2	2,3	1,2
10	2,0	2,0	—
Средние значения	$4,4 \pm 0,6$	$4,6 \pm 0,7$	$3,7 \pm 0,8$

Таблица 2

Напряжение кислорода
в гемолимфе речного
рака, в мм рт. ст.

№ пп.	P_{O_2} в гемо- лимфе
1	6,8
2	6,1
3	15
4	8
5	12,5
6	3,4
7	7,8
8	12,5
9	6,8
10	10
11	8
12	18
13	8
Среднее значение	$10,2 \pm 1,1$

Данные по напряжению кислорода в тканях различных моллюсков представлены в сводной табл. 3. Они получены на 41 животном. Значения P_{O_2} у каждого животного незначительно отличались друг от друга. Среднее квадратное отклонение для каждой разновидности не превышало 0,5. Для виноградной улитки среднее значение составляло $3,05 \pm 0,3$, для катушки — $3,8 \pm 0,5$ и для беззубки — $2,4 \pm 0,4$.

Кровь исследовали только у брюхоногих моллюсков — виноградной улитки и катушки, которые имеют сердце и выраженную периферическую кровеносную систему. Кровь через аорту попадает в мелкие лаку-

ны соединительной ткани, теряет кислород и постепенно собирается в более крупные венозные лакуны. Отсюда она поступает к легким и, после оксигенации, возвращается в сердце. Поскольку пробы брали из перикарда или непосредственно из сердца, можно предполагать, что исследовали артериальную кровь. Однако утверждать этого нельзя, так как трубочка могла проткнуть сердце и наполниться восстановленной гемолимфой. Некоторый разброс значений напряжения кислорода в крови моллюсков, представленных в табл. 4, подтверждает это. Средняя величина для виноградной улитки составляла $21 \pm 1,8$, а для катушки — $6,9 \pm 0,2$ мм рт. ст.

Таблица 3

Напряжение кислорода в тканях моллюсков, в мм рт. ст.

№ пп.	Виноградная улитка	Катушка	Беззубка	№ пп.	Виноградная улитка	Катушка	Беззубка
1	2,3	4,9	1,4	12	2,6	—	—
2	4,2	7,0	2,8	13	6,3	—	—
3	4,1	3,5	3,6	14	3,5	—	—
4	2,2	2,8	1,5	15	3,4	—	—
5	1,3	4,8	1,1	16	3,7	—	—
6	1,7	2,2	3,7	17	2,4	—	—
7	1,8	3,3	1,2	18	2,0	—	—
8	4,1	6,0	3,7	19	2,1	—	—
9	3,7	2,9	—	20	2,3	—	—
10	3,8	1,4	—	21	4,3	—	—
11	2,2	2,7	—	Среднее значение	$3,1 \pm 0,3$	$3,8 \pm 0,5$	$2,4 \pm 0,4$

Таблица 4

Напряжение кислорода в гемолимфе моллюсков, в мм рт. ст.

№ пп.	Виноградная улитка	Катушка	№ пп.	Виноградная улитка	Катушка
1	35	5,5	8	16	7
2	33	3,5	9	12	4
3	24	10	10	24	11
4	17	11	11	16	7
5	18	7	12	20	6
6	22	6	13	28	8
7	18	3	14	—	9
			Среднее значение	$21 \pm 1,8$	$6,9 \pm 0,2$

Исследуемые животные принадлежат к разным типам — членистоногим и моллюскам. В свою очередь среди моллюсков имеются представители двух классов — пластинчатожаберных (беззубка) и брюхоногих — виноградная улитка и катушка, которая относится к подклассу легочных. Рак и беззубка дышат жабрами, а виноградная улитка и катушка — легкими. Рак, беззубка и катушка ведут водный образ жизни, а виноградная улитка — наземный. Несмотря на это, средние значения P_{O_2} у них довольно однотипны. Это убедительно доказывается при сравнении внутритканевых величин и гемолимфы в отдельности. Самая малая величина $2,4 \pm 0,4$ мм рт. ст. в ткани беззубки и самая большая —

$4,6 \pm 0,7$ мм рт. ст. в клешне рака. Показатели P_{O_2} в гемолимфе выше, чем в ткани. Известно, что эта закономерность сохраняется на всех уровнях животного мира. Обращает на себя внимание и тот факт, что у животного, ведущего наземный образ жизни, напряжение кислорода в гемолимфе в два-три раза выше, чем у водных.

Детализируя локализацию измерения P_{O_2} в «ткани», можно с уверенностью сказать, что в большинстве случаев исследуемая ткань относится к мышечной. Анатомия клешни и брюшка рака показывает, что эти части тела представляют собой мышечные скопления. То же самое относится и к «ноге» виноградной улитки и беззубки. Вопрос о напряжении кислорода в мышцах высших животных изучен довольно хорошо. Постулируется тезис об анатомической и физиологической неоднородности участков в одной и той же мышце (кровоснабжение, потребление кислорода, биофизические свойства и т. д. [4, 8—12]). Мозаичность свойств мышцы значительно возрастает при ее функционировании. Естественно, что P_{O_2} в различных участках мышцы высших животных в связи с неравномерностью кровоснабжения и тканевого дыхания должно значительно варьировать. Кроме того, при первичном введении полярографического электрода и изменении P_{O_2} влияют два фактора: сужение сосудов и компрессия ткани. Поэтому значения P_{O_2} при первом измерении бывают очень низкими. Исходя из изложенного, для получения абсолютных величин напряжения кислорода электрод несколько извлекают из глубины мышцы обратно по ходу раневого канала, и на этом пути несколько раз проводят промеры. Характер распределения величин анализируют путем построения гистограмм или кривых частотного распределения.

У беспозвоночных животных разнородность мышечных волокон изучена недостаточно. Их плотность по сравнению с высшими животными крайне мала и ткань легко прокалывается электродом. Поэтому фактор компрессии отсутствует. У ракообразных и моллюсков кровеносная система открыта, и гемолимфа движется по полостям между мышечными тяжами. Реакция кровеносной системы на введение чужеродного тела в этом случае отсутствует. Исходя из этого методика определения напряжения кислорода в мышцах раков и моллюсков была упрощена и сводилась к единичному измерению показателя диффузионного тока при первом же проколе.

Напряжение кислорода в мышцах и гемолимфе у беспозвоночных животных оказалось довольно низким по сравнению с наблюдаемым у теплокровных. По последним данным P_{O_2} мышц для различных представителей теплокровных и человека располагается вблизи 20—30 мм рт. ст. [2]. Это соответствует более ранним результатам, полученным путем вычисления среднего значения, составившего для мышцы 32 мм рт. ст. [13—14]. Прямые полярографические исследования различных авторов, проведенные калиброванными открытыми электродами, обнаруживали довольно близкие величины: у белых крыс — 26 ± 2 [7], 27 ± 3 [6] и 31 ± 2 мм рт. ст. [5], у кроликов — 25 ± 3 мм рт. ст. [1], у человека — 25—30 мм рт. ст. [3].

Однако, если сравнить данные, полученные на мышцах беспозвоночных и холоднокровных позвоночных животных, то различие значений снижается. Так, в боковой мышце выюнов в зимнее время напряжение кислорода составляло $3,6 \pm 0,6$ мм рт. ст. (2). Несколько более высокие величины получены в мышцах зимне-весенних лягушек — $11,1 \pm 1,1$ мм рт. ст. [2]. В летний же период оно составило $29,2 \pm 2,8$ мм рт. ст. [2]. Измерения, проведенные к концу лета — в августе — сентябре, обнаруживали еще более высокое значение — $41,0 \pm 3,2$ мм рт. ст. [2]. Напряже-

ние кислорода в икроножной мышце черепах, измеренное в летний период, оказалось достаточно высоким — $31,9 \pm 1,6$ мм рт. ст. На основании этого можно сделать вывод, что наиболее сравнимые результаты напряжения кислорода в мышцах относятся к животным, находящимся близко как по филогенетическому развитию (например ракообразные, моллюски, рыбы), так и по образу жизни (водный, наземный).

Выводы

1. Измерено напряжение кислорода в тканях и гемолимфе речного рака. В тканях грудной части, клешни и брюшке оно составляет соответственно $4,4 \pm 0,6$, $4,6 \pm 0,7$ и $3,7 \pm 0,8$ мм рт. ст.; в гемолимфе — $10,2 \pm 1,1$ мм рт. ст.

2. Измерено напряжение кислорода в тканях и гемолимфе различных моллюсков. В тканях виноградной улитки, катушки и беззубки оно составляет соответственно $3,1 \pm 0,3$, $3,8 \pm 0,5$ и $2,4 \pm 0,4$ мм рт. ст.; в гемолимфе виноградной улитки — $21,0 \pm 1,8$ мм рт. ст., а у катушки — $6,9 \pm 0,2$ мм рт. ст.

Литература

1. Алымкулов Д. А. Окислительные процессы после кровопотери в онтогенезе.— В кн.: Полярнографическое определение кислорода в биологических объектах. Тезисы II симп., К., 1972, с. 13—14.
2. Березовский В. А. Напряжение кислорода в тканях животных и человека. К., «Наукова думка», 1975, 278 с.
3. Березовский В. Я., Ротар А. Я. Напряжения кисню в литковому м'язі при денервації.— Фізіол. журн., 1968, 14, № 5, с. 625—630.
4. Беритов И. С. Общая физиология мышечной и нервной системы. М., Медгиз, 1956, 560 с.
5. Берништейн В. А. Напряжение кислорода в скелетной мышце и подкожной клетчатке крыс в процессе развития гипотермии.— В кн.: Полярнографическое определение кислорода в биологических объектах. Тезисы II симп. К., 1972, с. 20—21.
6. Берништейн В. А., Березовский В. А. Напряжение кислорода в скелетной мышце при гипотермии у ненаркотизированных крыс.— Бюл. эксперим. биол. и мед., 1968, 65, № 2, с. 36—38.
7. Кныш И. Т., Мосиенко В. С., Булах А. Д. Сравнительное изучение напряжения кислорода в нормальных и опухолевых тканях.— В кн.: Полярнографическое определение кислорода в биологических объектах. К., «Наукова думка», 1968, с. 271—275.
8. Комендиани П. А. О величине потребления кислорода нервными участками мышц сравнительно с безнервными.— Физиол. ж. СССР, 1937, 22, № 5, с. 587—592.
9. Лесафт П. Ф. Избранные труды по анатомии. М., «Медицина», 371 с.
10. Радзівевський О. Р. Про особливості кровопостачання «червоних» та «білих» м'язів.— Фізіол. журн., 1964, 10, № 6, с. 806—808.
11. Eberstain A., Goodgold J. Slow and fast twitch fibers in human skeletal muscle.— Am. J. Physiol., 1968, 215, N 3, p. 535—541.
12. Hidaka T., Toida N. Biophysical and mechanical properties of red and white muscle fibres in fish.— J. Physiol. (Lond.), 1969, 201, N 1, p. 49—59.
13. Kety S. S. Determinants of tissue oxygen tension.— Fed. Proc., 1957, 16, p. 666—670.
14. Kunze K. Significance of oxygen field measurements in Human muscle, with special remarks on P_{O_2} micro-needle electrodes in: Progr. Resp. Res., 1969, N 3, p. 153—157.

Лаборатория физиологии дыхания
Института физиологии
им. А. А. Богомольца АН УССР, Киев

Поступила в редакцию
23.XI 1977 г.

V. I. Bogomoletz, N. N. Zhuravleva, B. S. Sushko

OXYGEN TENSION IN BLOOD AND TISSUES OF SOME INVERTEBRATES

Summary

The electrochemical method for reducing the oxygen on open and close solid electrodes allowed measuring oxygen tension (P_{O_2}) in tissues and hemolymph of *Astacus fluviatilis*, *Helix pomatia*, *Planorbis corneus* and *Anadonta*.