

НАПРЯЖЕНИЕ КИСЛОРОДА В КРОВИ, СКЕЛЕТНЫХ МЫШЦАХ И ОСОБЕННОСТИ ТКАНЕВОГО МЕТАБОЛИЗМА У КЕФАЛИ-СИНГИЛЯ (*LIZA AURATA* RISSO, 1810) В УСЛОВИЯХ ОСТРОЙ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ ГИПОКСИИ

Солдатов А.А.

ФГБУН «Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН»

просп. Нахимова, 2, г. Севастополь 299011, РФ, e-mail: alekssoldatov@yandex.ru

Поступила в редакцию: 12.08.2018.

Аннотация. В условиях острого эксперимента исследовано влияние ранжированной гипоксии на напряжение кислорода в артериальной, венозной крови (P_aO_2 , P_vO_2) и скелетных мышцах (P_mO_2) кефали-сингиля (*Liza aurata*, Risso, 1810). Одновременно по содержанию лактата и величинам pH в крови и мышечной ткани оценен уровень анаэробных процессов в скелетных мышцах рыб. Контрольная группа кефалей содержалась при напряжении кислорода 160-162 гПа, температуре – 14-16 °С и фотопериоде: 12 часов день – 12 часов ночь. Экспериментальные группы рыб выдерживались в течение 15-ти суток при 85, 55 и 35 гПа при сходной температуре воды и фотопериоде. Напряжение кислорода снижали посредством барботажа воды азотом. Наиболее выраженные изменения отмечали при адаптации рыб к 55 и 35 гПа. Величины P_vO_2 и P_mO_2 (1-е сутки) понижались соответственно на 28-33 и 19-31 % ($p < 0,01$). Параллельно происходил рост содержания лактата, в большей степени в красной мышечной ткани, и снижение значений pH венозной крови, оттекающей от скелетных мышц, что отражало усиление анаэробных процессов. Содержание оседей кефали при 55 гПа в течение 10-15-ти суток приводило к почти полной компенсации отмеченных выше изменений. Концентрация лактата в мышцах, P_vO_2 и pH крови восстанавливались до уровня контрольных значений. При 35 гПа нормализации кислородного режима в мышечной ткани не наблюдали, что сопровождалось гибелью посадочного материала на 3-и сутки эксперимента.

Ключевые слова: гипоксия, напряжение кислорода, скелетные мышцы, кровь, лактат, pH, *Liza aurata*.

ВВЕДЕНИЕ

Термин “кислородный режим” был предложен в 1964 году [1]. Под ним понимают сбалансированное сочетание скоростей транспорта и утилизации кислорода с величинами напряжения кислорода (PO_2) альвеолярного воздуха, крови и тканей, характерных для каждого устойчивого состояния организма. Фактически речь идет о двух группах взаимосвязанных параметров:

- скоростях переноса кислорода на различных этапах его транспорта: поступление в легкие и альвеолы, диффузия через различные мембранные структуры, поглощение тканями, перенос артериальной и венозной кровью;
- парциальных давлениях кислорода в альвеолярном воздухе, тканях, артериальной и венозной крови.

Первая группа параметров ответственна за величины PO_2 в различных средах организма (альвеолярном воздухе, артериальной и венозной крови, тканях). Вторая – за скорости диффузии кислорода через мембранные структуры: альвеоло-капиллярный и гемато-паренхиматозный барьеры.

Среди тканей особая роль принадлежит скелетной мускулатуре. Переориентация ее метаболизма на усиление анаэробных процессов, может привести к изменению двигательной активности вида и повлиять на его дальнейшую судьбу в экосистеме. Особенно это актуально для рыб, у которых энергетические траты на обмен существенно преобладают над конструктивными процессами [2, 3]. Сведения относительно PO_2 в скелетных мышцах рыб крайне ограничены. При определении данной величины используются различные методические приемы (метод газовых карманов, микроэлектродная техника, оптико-волоконные сенсоры), что осложняет анализ полученной информации [4-7]. Показано, что величина PO_2 весьма чувствительна к состоянию организма рыб. Значения данного показателя зависят от содержания кислорода в воде [8, 9], температуры [10], солёности [7, 11], возраста [5], физической нагрузки [6] и ряда других факторов.

В настоящей работе в условиях эксперимента предпринята попытка определить величину PO_2 в скелетных мышцах и крови, при которых происходит усиление анаэробных процессов в тканях. Для этой цели намеренно был выбран пелагический оксифильный вид кефали-сингиля, у которого переход на анаэробный тип метаболизма должен происходить при сравнительно высоких величинах PO_2 .

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использовали взрослых оседей кефали-сингиля (*Liza aurata* Risso) обоего пола в возрасте 3-4 лет в состоянии относительного физиологического покоя. Вес тела рыбы составлял 140-250 г, длина – 22-27 см.

Экспериментальная часть работы выполнена с применением специально разработанного экспериментального стенда, который позволяет поддерживать требуемую концентрацию кислорода в воде и температуру в течение неограниченного периода времени. Температура воды в рабочей камере (200 л) поддерживалась на уровне 14-16 °С. Фотопериод: 12 часов день – 12 часов ночь. После адаптации к этим условиям (один день) содержание кислорода в воде снижали барботажем азота в течение 2,5-3,0 часов с 160-162 гПа (контроль) до 35 гПа мг л⁻¹, оставляя в процессе снижения группы особей при 85 и 55 гПа. Экспозиция к 85, 55 и 35 гПа составляла 15 суток. Регистрацию показателей, отбор проб крови и тканей проводили на 1, 10 и 15-е сутки содержания. В эксперименте каждой опытной группе рыб соответствовала контрольная. Контроль за содержанием кислорода в воде и температурой осуществляли потенциометрически. В работе применяли оксиметр ELWRO PRL T N 5221 (Poland).

Пробы артериальной и венозной крови получали соответственно пункцией дорсальной аорты (*aorta dorsalis*) и хвостовой вены (*vena caudalis*) в шприц под слой вазелинового масла [12]. Образцы мышечной ткани отбирали из большой белой боковой (*musculus lateralis magnus*) и поверхностной красной боковой (*musculus lateralis superficialis*) мышц, расположенных позади спинного плавника. В момент отбора проб и регистрации показателей применяли уретановую анестезию [13].

Напряжение кислорода в мышцах измеряли при помощи остеклованных платиновых микроэлектродов с диаметром кончика 4-6 мкм. Их изготавливали, состаривали и калибровали по методу, описанному ранее [14]. Для введения электродов кожу прокалывали на глубину 7-8 мм (белая мышца) и 3-5 мм (красная мышца), предварительно удалив чешую. По ходу движения электрода проводили отдельные измерения (100 для каждого типа мышечной ткани). Диффузионный ток кислорода при потенциале поляризации 0,55-0,65 В регистрировали с помощью усилителя постоянного тока ОР-925 (“Radelkis”, Венгрия). В качестве вспомогательного электрода применяли стандартный каломельный электрод. Данные, полученные от разных особей, объединяли и строили суммарные гистограммы распределения PO_2 , а также рассчитывали средневзвешенную величину (P_mO_2):

$$P_mO_2 = k_1 P_rO_2 + k_2 P_wO_2,$$

где k_1 и k_2 – коэффициенты соотношения красных и белых мышц в теле рыб, %;

P_rO_2 и P_wO_2 – напряжение кислорода в красных и белых мышцах.

Напряжение кислорода в пробах артериальной (P_aO_2) и венозной (P_vO_2) крови, а также величину pH измеряли на анализаторе ОР-210 (“Radelkis”, Венгрия). Среднекапиллярное напряжение кислорода (P_cO_2) рассчитывали по уравнению Баркрофта:

$$P_cO_2 = \frac{(P_aO_2 + 2P_vO_2)}{3}.$$

По величинам P_mO_2 и P_cO_2 определяли величину гемато-паренхиматозного градиента ($P_{c-m}O_2$):

$$P_{c-m}O_2 = P_cO_2 - P_mO_2.$$

Содержание лактата в крови и мышечной ткани определяли по ферментативному методу Хохорста [15] с помощью препарата лактатдегидрогеназы фирмы “Lacheme” (Чехия). Величины pH артериальной и венозной крови (pH_a, pH_v) определяли при помощи кислотно-щелочного анализатора ОР-210 (“Radelkis”, Венгрия).

Статистическая обработка и графическое оформление полученных результатов проведены с применением стандартного пакета Grapher (версия 1.25). Результаты представлены в виде $\bar{x} \pm S_x$. Значимость различий оценивали при помощи непараметрического U-критерия Манна, Уитни [16].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Напряжение кислорода в крови и мышечной ткани. Снижение концентрации кислорода в окружающей среде вызывало закономерное понижение напряжения кислорода в артериальной крови (P_aO_2) (табл. 1). При 85 гПа разница составила 22,4 % (p<0,001), при 55 гПа – 47,1 % (p<0,001) и при 35 гПа – 63,8 % (p<0,001). Эти величины устанавливались в начальный момент (1-2 сутки) и сохранялись в течение всего эксперимента.

Характер изменения P_vO_2 был несколько иной. При 85 гПа различий не было обнаружено. P_vO_2 оставалось на уровне контрольных значений. Начиная с 55 гПа, оно уменьшалось на 28,0 % (p<0,001) (1-2 сутки). Однако на 15-е сутки эксперимента происходила частичная компенсация и P_vO_2 повышалось, оставаясь на 9-10 % (p<0,05) ниже контрольного уровня. При 35 гПа напряжение кислорода в венозной крови достигало минимального уровня 27,3±0,9 гПа и в последующем не претерпевало существенных изменений. Сходная динамика была отмечена для среднекапиллярного напряжения кислорода (P_cO_2).

Таблица 1. Напряжение кислорода в крови и мышечной ткани кефали-сингиля в условиях экспериментальной гипоксии

Условия эксперимента	Напряжение кислорода, гПа ($\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$)								
	Кровь			Мышцы			$P_{c-m}O_2$		
	n	P_aO_2	P_vO_2	P_cO_2	n	P_rO_2		P_wO_2	P_mO_2
160-162 гПа (контроль)	19	90,5±1,5	40,7±0,6	57,3±0,6	10	28,1±0,4	7,24±0,17	9,84±0,24	46,6±0,6
85 гПа									
1-2 сутки	6	70,2±3,0	41,0±1,3	50,7±1,9	5	25,8±0,6	6,91±0,38	9,36±0,38	40,1±2,0
10 сутки	7	69,6±2,3	40,1±1,1	50,0±1,6	5	26,1±0,7	7,43±0,25	9,85±0,22	40,8±1,9
15 сутки	7	73,1±2,3	41,1±1,1	51,8±1,5	-	-	-	-	-
55 гПа									
1-2 сутки	7	47,9±1,2	29,3±0,9	35,5±0,8	5	20,1±0,5	6,15±0,31	7,95±0,24	28,4±0,6
10 сутки	7	49,1±0,8	37,1±1,5	41,1±1,2	5	24,4±0,6	7,32±0,21	9,54±0,18	31,5±1,1
15 сутки	8	49,5±0,9	37,0±1,3	41,2±1,1	-	-	-	-	-
35 гПа									
1-2 сутки	6	32,8±1,2	27,3±0,9	29,2±1,0	5	17,4±0,2	5,18±0,12	6,76±0,13	23,0±0,9
3 сутки	4	32,3±1,3	27,5±1,0	29,1±1,1	-	-	-	-	-

Примечание: n – число особей; P_aO_2 , P_vO_2 – напряжение кислорода в артериальной и венозной крови; P_cO_2 – среднекапиллярное напряжение кислорода; P_rO_2 , P_wO_2 – напряжение кислорода в красных и белых мышцах; P_mO_2 – среднемышечное напряжение кислорода; $P_{c-m}O_2$ – градиент напряжений кислорода между кровью и мышечной тканью

Анализ распределения напряжения кислорода в мышечной ткани кефали показал, что снижение концентрации кислорода в среде до 85 гПа не вызывало заметного изменения ее кислородного режима (рис. 1). Вместе с тем, при 55 гПа максимум распределения смещался влево соответственно на 6-8 гПа в красных и 2 гПа в белых мышцах. Увеличивалось число гипоксических зон в ткани (менее 8 гПа). Среднемышечное напряжение кислорода (P_mO_2) уменьшалось на 19,2 % ($p < 0,001$) (табл. 1). В наибольшей степени действию гипоксии были подвержены красные мышцы. Напряжение кислорода в них (P_rO_2) уменьшалось на 28,5 % ($p < 0,001$), тогда как в белых мышцах (P_wO_2) только на 15,1 % ($p < 0,01$). Эти результаты наблюдались на 1-2-е сутки эксперимента. Содержание особей кефали в данных условиях в течение 10-ти суток приводило к почти полной компенсации отмеченных выше изменений.

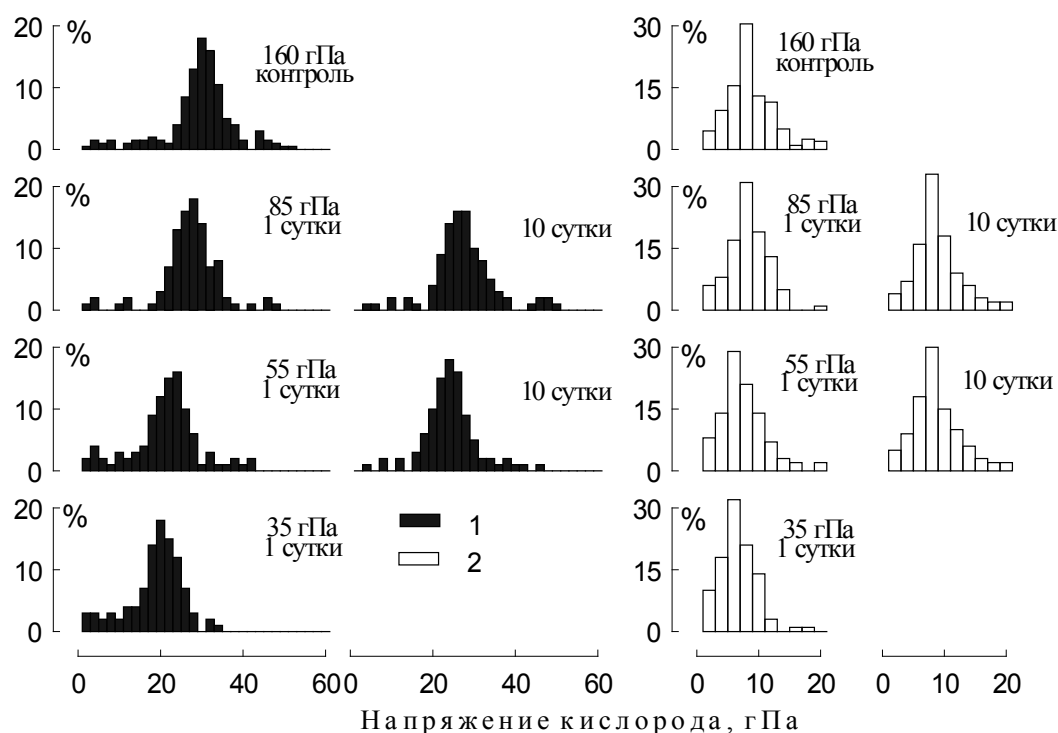


Рисунок 1. Распределение напряжения кислорода в красных (1) и белых (2) мышцах кефали-сингиля в условиях экспериментальной гипоксии. При 35 гПа величина смещения максимума распределения и рост числа гипоксических зон в ткани были еще более выражены, чем при 55 гПа. P_mO_2 уменьшалось на 31,3 % ($p < 0,001$). Нормализации кислородного режима ткани в данных условиях не наблюдали.

Следует обратить внимание на то, что снижение напряжения кислорода в крови и мышечной ткани в условиях экспериментальной гипоксии происходило с разной скоростью. В крови этот процесс развивался быстрее. Такая направленность изменений снижала существующий градиент концентраций ($P_{c-m}O_2$) на уровне гемато-паренхиматозного барьера, что должно было затруднять диффузию кислорода в мышечной ткани. Так, величина $P_{c-m}O_2$ при 35 гПа была в 2,03 раза ($p < 0,001$) ниже, чем у контрольной группы рыб (160-162 гПа).

Как видно из представленных результатов, организм кефали способен осуществлять направленную коррекцию PO_2 в мышечной ткани, несмотря на низкие значения P_aO_2 (адаптация к 55 гПа). Начальное снижение P_mO_2 в красных и белых мышцах полностью компенсировалось в течение 15-ти суточной акклимации к низкому напряжению кислорода в среде. Механизмы, определяющие этот процесс, будут рассмотрены ниже.

Уровень анаэробных процессов в мышечной ткани. При 85 гПа активизации анаэробных процессов в скелетных мышцах кефали не отмечали. Содержание лактата в крови и мышцах, pH артериальной и венозной крови оставались на уровне контрольных значений в течение всего периода наблюдений.

При 55 гПа в 1-2-е сутки эксперимента отмечали повышение содержания лактата в мышечной ткани (табл. 2). В красных мышцах рост составил 26,2 % ($p < 0,001$), в белых –10,0 % ($p < 0,01$). Одновременно происходило снижение pH в артериальной и венозной крови в среднем на 0,07-0,09 единиц ($p < 0,01$) и увеличение артерио-венозной разницы по pH на 77,3 % ($p < 0,001$). Содержание осебей кефали при 55 гПа в течение 10-15 суток нормализовало состояние мышечной ткани. Концентрация лактата в мышцах и pH крови восстанавливались до контрольного уровня.

При 35 гПа направленность процессов совпадала с таковой при 55 гПа (1-2 сутки), но была более выражена (табл. 2). Об этом свидетельствовало не только повышение содержания лактата в мышцах, но и рост его в периферической крови. Увеличение составило 33,9 % ($p < 0,001$). Состояние рыб при 35 гПа было неустойчиво. Гибель посадочного материала на 3-и сутки эксперимента происходила при еще более высокой концентрации лактата в мышцах и крови, а также значительном закислении внутренней среды организма.

Из представленных результатов видно, что, начиная с 55 гПа, в организме кефали развиваются компенсационные процессы, направленные на нормализацию кислородного режима и поддержание аэробных обменных процессов в мышечной ткани. Природа их может быть различной.

Известно, что понижение P_aO_2 индуцирует выработку катехоламинов почками рыб [17, 18]. Последние ответственны за развитие брадикардии и гипервентиляции жаберной полости в условиях гипоксии [18-20]. На этом фоне отмечается увеличение плотности капиллярной сети, что повышает площадь диффузионной поверхности и значительно сокращает толщину диффузионного слоя в тканях. Это наиболее эффективный процесс коррекции величины тканевого напряжения кислорода. Ранее показано, что капиллярная сеть скелетных мышц кефали-сингиля способна изменять число функционирующих капиллярных единиц в зависимости от функционального состояния мышечной ткани [21]. Поэтому данный процесс можно рассматривать в качестве основного, определяющего компенсационные изменения P_vO_2 и P_mO_2 у кефалей при адаптации их к 55 гПа.

Нормализации кислородного режима мышечной ткани может также способствовать изменение ее химического состава. Молекула кислорода липофильна по своей химической природе и лучше диффундирует в неполярной, чем в полярной среде [22, 23]. Из этого следует, что прирост содержания гидрофобных соединений или, напротив, понижение содержания воды должны облегчать диффузию кислорода в мышечной ткани. Насколько эти процессы могут быть реализованы в скелетных мышцах кефалей в течение 15-ти суточной адаптации к 55 гПа сказать сложно. Вместе с тем показано, что низкие значения PO_2 в тканях индуцируют синтез фосфолипидов и жирных кислот – важных составляющих клеточных мембран [24]. Участие липидов в коррекции тканевого PO_2 отмечено для сердечной мышцы [25, 26] и жабр ряда видов костистых рыб [27].

Таблица 2. Концентрация лактата в мышцах и pH крови кефали-сингиля в условиях экспериментальной гипоксии

Условия эксперимента	n	Лактат, мг г ⁻¹ (г ⁻¹)			pH		
		г	w	a	a	v	a - v
160-162 гПа (контроль)	19	1,68±0,04	2,10±0,04	115,2±3,2	7,81±0,01	7,79±0,01	0,022±0,002
85 гПа							
1-2 сутки	6	1,68±0,07	2,18±0,06	111,9±6,1	7,81±0,01	7,78±0,01	0,025±0,004
10 сутки	7	1,72±0,06	2,11±0,07	107,4±8,7	7,83±0,02	7,81±0,02	0,019±0,004
15 сутки	7	1,66±0,07	2,16±0,06	103,0±4,7	7,79±0,01	7,77±0,01	0,017±0,003
55 гПа							
1-2 сутки	7	2,12±0,08	2,31±0,06	119,5±5,0	7,74±0,02	7,70±0,02	0,039±0,003
10 сутки	7	1,87±0,08	2,20±0,08	114,5±7,3	7,79±0,01	7,77±0,01	0,021±0,003
15 сутки	8	1,78±0,07	2,17±0,06	106,4±5,7	7,81±0,01	7,79±0,01	0,019±0,004
35 гПа							
1-2 сутки	6	2,24±0,07	2,74±0,10	154,3±9,8	7,70±0,02	7,65±0,02	0,045±0,008
3 сутки	4	2,31±0,07	2,88±0,20	168,1±10,2	7,68±0,02	7,63±0,02	0,048±0,005

Примечание: n – число рыб; г, w – красные и белые мышцы; a, v – артериальная и венозная кровь

Таким образом, полученные результаты позволяют сделать ряд обобщений. При понижении напряжения кислорода в воде в диапазоне 35-160 гПа происходит равномерное уменьшение аналогичных величин в артериальной, венозной крови и скелетных мышцах. Наиболее выраженные изменения отмечали при адаптации рыб к 55 и 35 гПа. Величины P_vO_2 и P_mO_2 (1-е сутки) понижались соответственно на 28-33 и 19-31 % ($p < 0,01$). Уменьшался диффузионный градиент ($P_{c-m}O_2$) в 1,5-2,0 раза, что осложняло диффузию кислорода мышечную ткань. Параллельно происходило усиление анаэробных процессов в мышцах, что отражал рост содержания лактата, в большей степени в красной мышечной ткани, и снижение значений pH венозной крови, оттекающей от скелетных мышц. Содержание осебей кефали при 55 гПа в течение 10-15-ти суток приводило к почти полной компенсации отмеченных выше изменений. Концентрация лактата в мышцах, P_vO_2 и pH крови восстанавливались практически до уровня контрольных значений. При 35 гПа нормализации кислородного режима в мышечной ткани не наблюдали. Это сопровождалось гибелью посадочного материала на 3-и сутки эксперимента.

Работа выполнена в рамках госзадания (номер гос. регистрации № 0828-2018-0003) и при частичной поддержке гранта РФФИ (проект № 16-04-00135а).

Список литературы / References:

1. Лауэр Н.В., Колчинская А.З. О системе регулирования кислородных режимов организма на разных этапах онтогенетического развития. *Нейро-гуморальная регуляция в онтогенезе*. Киев: Наук. думка, 1964, с. 29-31. [Lauer N.V., Kolchinskaya A.Z. On the system of regulation of oxygen regimes of the organism at different stages of ontogenetic development. *Neuro-humoral regulation in ontogenesis*. Kiev: Naukova dumka, 1964, pp. 29-31. (In Russ.)]
2. Shulman G.E., Love R.M. The Biochemical Ecology and Marine Fishes. *Adv. Mar. Biol.*, 1999, vol. 36, p. 347.
3. Maina J.N. Fundamental structural aspects and feature in the bioengineering of the gas exchangers: comparative perspectives. *Adv. Anat. Embriol. Cell Biol.*, 2002, vol. 163, no. III-XII, pp. 1-108.
4. Garey W.F., Rahn H. Gas tensions in tissues of trout and carp exposed to diurnal changes in oxygen tension of the water. *J. Exp. Biol.*, 1970, vol. 52, no. 3, pp. 575-582.
5. Rombough P.J. Intravascular oxygen tension in cutaneously respiring rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) larvae. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1992, vol. 101A, no. 1, pp. 23-27.
6. McKenzie D.J., Wong S., Randall D.J., Egginton S., Taylor E.W., Farrell A.P. The effects of sustained exercise and hypoxia upon oxygen tension in the red muscle of rainbow trout. *J. Exp. Biol.*, 2004, vol. 207, pp. 3629-3637.
7. Soldatov A.A. Mass-transfer, utilization, and diffusion of oxygen in skeletal muscles of the stenohaline goby *Gobius cobitus* Pallas under conditions of hypoosmotic medium. *J. Evolutionary Biochem. Physiol.*, 2012, vol. 49, no. 2, pp. 215-222.
8. Fanta E., Lucchiari P.H., Bacila M. The effect of environmental oxygen and carbon dioxide levels on the tissue oxygenation and the behavior of Antarctic fish. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1989, vol. 93A, no. 4, pp. 819-831.
9. Солдатов А.А., Парфенова И.А. Стехиометрия цитохромов и напряжение кислорода в скелетных мышцах морских рыб. *Укр. биох. журн.*, 2014, т. 96, № 2, с. 60-67. [Soldatov A.A., Parfenova I.A. The stoichiometry of cytochromes and oxygen tension in skeletal muscles of marine fish. *Ukr. Biochem. J.*, 2014, vol. 96, no. 2, pp. 60-67. (In Russ.)]
10. Солдатов А.А., Парфенова И.А. Напряжение кислорода в крови, скелетных мышцах и особенности тканевого метаболизма кефали-сингиля в условиях экспериментальной гипотермии. *Пробл. криобиологии*, 2009, т. 19, № 3, с. 290-300. [Soldatov A.A., Parfenova I.A. Oxygen tension in blood, skeletal muscles and features of tissue metabolism of mullet under experimental hypothermia. *Cryobiology problems*, 2009, vol. 19, no. 3, pp. 290-300. (In Russ.)]
11. Масленникова Л.С., Попова Н.И. Содержание кислорода в мышечной ткани молоди симы и мальмы при адаптации к морской воде. *6 Всес. конф. по экол. физиол. и биохимии рыб*, сент., 1985. Тез. докл. Вильнюс, 1985. с. 141-142. [Maslennikova L.S., Popova N.I. Oxygen content in muscle tissue of sima and malma during adaptation to sea water. *6 All-Union Conf. Ecol. Physiol. Biochem. Fish*, Sept., 1985, Vilnius, 1985, pp. 141-142. (In Russ.)]
12. Houston A.H. Blood and circulation. *Methods for fish biology*. N-Y.: Amer. Fish. Society, 1990, pp. 273-334.
13. Soldatov A.A. Physiological Aspects of Effects of Urethane Anesthesia on the Organism of Marine Fishes. *Hydrobiol. J.* (Begell House), 2005, vol. 41, no. 1, pp. 113-126.
14. Березовский В.А. *Напряжение кислорода в тканях животных и человека*. Киев: Наукова думка, 1975, 276 с. [Berezovsky V.A. *Oxygen tension in animal and human tissues*. Kiev: Naukova Dumka, 1975, 276 pp. (In Russ.)]
15. Ещенко Н.Д. Определение содержания молочной кислоты в тканях и активности лактатдегидрогеназы в тканях. *Методы биохимических исследований (липидный и энергетический обмен)*. Л.: Изд-во ЛГУ, 1982, с. 222-226. [Eschenko N.D. Determination of lactic acid content in tissues and activity of lactate dehydrogenase in tissues. *Methods of biochemical studies (lipid and energy metabolism)*. Leningrad: LSU Publ. House, 1982, pp. 222-226. (In Russ.)]
16. Ребров О.Ю. *Статистический анализ медицинских данных. Применение пакета прикладных программ STATISTIKA*. М.: Медиа Сфера, 2002, 305 с. [Rebrov O. *Statistical analysis of medical data. The use of the software package STATISTIKA*. Moscow: Mediya Sfera, 2002, 305 p. (In Russ.)]
17. Perry S.F., Fritshe R., Kinkead R., Nilsson S. Control of catecholamins release *in vivo* and *in situ* in the atlantic cod (*Gadus morhua*) during hypoxia. *J. Exp. Biol.*, 1991, vol. 155, pp. 549-566.

18. Thomas S., Perry S.F., Pehnee Y., Maxime V. Metabolic alkalosis and the response of the trout, *Salmo fario*, to acute severe hypoxia. *Respir. Physiol.*, 1992, vol. 87, no. 1, pp. 91-104.
19. Peyraud-Waitzenegger M. Simultaneous modifications of ventilation and arterial PO₂ by catecholamines in the eel, *Anguilla anguilla* L.: participation of α and β effects. *J. Comp. Physiol.*, 1979, vol. 129B, no. 4, pp. 343-354.
20. Crocker C.E., Cech J.J. Effects of hypercapnia on blood-gas and acid-base status in the white sturgeon, *Acipenser transmontanus*. *J. Comp. Physiol.*, 1998, vol. 168B, no. 1, pp. 50-60.
21. Солдатов А.А., Парфенова И.А. Плотность капиллярной сети и диффузионные характеристики скелетных мышц донных и пелагических рыб. *Актуальные вопросы биологической физики и химии*, 2016, т. 1, с. 19-23. [Soldatov A.A., Parfenova I.A. The density of the capillary network and diffusion characteristics of skeletal muscle of demersal and pelagic fish. *Russian Journal of Biological Physics and Chemistry*, 2016, vol. 1, pp. 19-23. (In Russ.)]
22. Bailey J.R., Sephton D.H., Driedzic W.R. Oxygen uptake by isolated perfused fish hearts with differing myoglobin concentration under hypoxic conditions. *J. Mol. Cell. Cardiol.*, 1990, vol. 22, no. 10, pp. 1125-1134.
23. Londraville R.L., Sidell B.D. Ultrastructure of aerobic muscle in antarctic fishes may contribute to maintenance of diffusive fluxes. *J. Exp. Biol.*, 1990, vol. 150, pp. 205-220.
24. Phleger C.F. Lipid synthesis by *Antimora rostrata* an abyssal codling from the Kona coast. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1975, vol. 52B, no. 1, pp. 97-99.
25. O'Brien K.M., Sidell B.D. The interplay among cardiac ultrastructure, metabolism and the expression of oxygen-binding proteins in Antarctic fishes. *J. Exp. Biol.*, 2000, vol. 203, no. 8, pp. 1287-1297.
26. Chen H., Li D., Roberts G.J., Saldeen T., Mehta J.L. Eicosapentanoic acid inhibits hypoxia-reoxygenation-induced injury by attenuating upregulation of MMP-1 in adult rat myocytes. *Cardiovasc. Res.*, 2003, vol. 59, no. 1, pp. 7-13.
27. Weinstein J.E., Oris J.T., Taylor D.H. An ultrastructural examination of the mode of UV-induced toxic action of fluoranthene in the fathead minnow. *Pimephales promelas*. *Aquat. Toxicol.*, 1997, vol. 39, no. 1, pp. 1-22.

OXYGEN TENSION IN BLOOD, SKELETAL MUSCLE AND PECULIARITIES OF TISSUE METABOLISM IN *LIZA AURATA* (RISSO, 1810) UNDER CONDITIONS OF ACUTE EXPERIMENTAL HYPOXIA Soldatov A.A.

A.O. Kovalevsky Institute of Marine Biological Researches, Russian Academy of Sciences
Nakhimov Ave., 2, Sevastopol 299011, Russia, e-mail: alekssoldatov@yandex.ru

Abstract. The effect of ranked hypoxia on the oxygen tension in arterial blood, venous blood (P_aO_2 , P_vO_2) and skeletal muscles (P_mO_2) of mullet (*Liza aurata*, Risso, 1810) was studied under the conditions of acute experiment. At the same time, the level of anaerobic processes in the skeletal muscles of fish was estimated basing on the lactate content and pH values in blood and muscle tissue. The control group of mullets was maintained under the oxygen tension of 160-162 kPa, temperature of 14-16°C and photoperiod of 12 hours of light: 12 hours of darkness. Experimental groups of fish were kept for 15 days at 85, 55 and 35 kPa at a similar water temperature and photoperiod. Oxygen tension was reduced by bubbling water with nitrogen. The most pronounced changes were observed during the adaptation of fish to 55 and 35 kPa. The values of P_vO_2 and P_mO_2 (first day) decreased by 28-33 and 19-31 %, respectively ($p < 0.01$). In parallel, there was an increase in the lactate content, to a greater extent in the red muscle tissue, and a decrease in the pH of venous blood flowing from the skeletal muscles, which reflected the intensification of the anaerobic processes. Maintaining of a mullet at 55 kPa for 10-15 days resulted in nearly complete compensation of the changes mentioned above. The concentration of lactate in the muscles, P_vO_2 and blood pH was restored to the level of control values. At 35 kPa the normalization of the oxygen regime in the muscle tissue was not registered and the mullets died on the 3rd day of the experiment.

Key words: hypoxia, oxygen tension, skeletal muscles, blood, lactate, pH, *Liza aurata*.