

Р. С. ПЕРСОН

ДЕЙСТВИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА СВЯЗЫВАНИЕ УГЛЕКИСЛОТЫ КРОВЬЮ НЕКОТОРЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

(Представлено академиком Л. А. Орбели 11 XI 1949)

Вопрос о влиянии температуры на способность крови связывать CO_2 , а следовательно, и на щелочно-кислотное равновесие разработан сравнительно мало. Между тем этот вопрос представляет исключительный интерес прежде всего для сравнительной физиологии, так как без его разрешения невозможно сопоставлять данные, полученные на пойкилотермных и гомойотермных животных, и делать какие-либо заключения относительно эволюции дыхательной функции крови.

Первое указание на то, что понижение температуры увеличивает способность крови связывать CO_2 встречается еще у И. М. Сеченова⁽¹⁾. Вслед затем рядом исследователей⁽²⁻⁴⁾ были изучены различные факторы, обуславливающие влияние температуры; прежде всего действие ее на константы диссоциации буферных систем крови. Эти работы разъяснили важные стороны механизма действия температуры на кровь. Однако большинство из них характеризуется рядом особенностей, снижающих их ценность; 1) почти ни в одной из работ не исследована температура ниже 18° ; 2) большей частью сравнивались данные, полученные лишь при двух температурах; 3) исследовался узкий круг теплокровных, главным образом, лабораторных животных и человек; 4) полученные данные не применялись для анализа конкретных физиологических условий того или иного организма.

Попытка Эндреса⁽⁵⁾ проанализировать влияние температуры на кровь хомяка и роль этого влияния в физиологии зимней спячки основана, к сожалению, на очень незначительном и недостаточно достоверном материале.

Настоящая работа была предпринята в связи с исследованием особенностей дыхательной функции и щелочно-кислотного равновесия крови у крапчатого суслика в период бодрствования и спячки⁽⁶⁾. Ставилась задача изучить влияние температуры на способность крови связывать CO_2 у суслика и незимнесящих млекопитающих — кролика и морской свинки.

Данные экспериментов и их обсуждение. Основным методом исследования являлось изучение кривых абсорбции CO_2 окисленной крови при различных температурах. На основании данных газометрических анализов производилось вычисление рН крови по формуле Гассельбальха (с учетом поправок на температуру). Кровь морской свинки, двух бодрствующих и двух спящих сусликов исследовалась при температурах 5, 18 и 38° , а кровь двух кроликов, кроме того, и при 28° .

Картина влияния температуры на кривую абсорбции CO_2 во всех случаях сходна. Данные некоторых опытов представлены нами графически. Из кривых на рис. 1 видно, что понижение температуры вызывает резкое возрастание способности крови связывать CO_2 . Если в качестве меры высоты кривой взять находимое графически содержание CO_2 при давлении CO_2 в 40 мм ртуты (CO_2^{40}), то действие температуры будет количественно выражаться возрастанием этой величины при падении температуры на 1° ($\Delta\text{CO}_2^{40}/\Delta t$). Соответствующие величины вычислены нами для каждой исследованной пробы крови в интервалах температур $38-5^\circ$, $38-18^\circ$ и $18-5^\circ$.

Оказалось, что во всех случаях величина $\Delta\text{CO}_2^{40}/(38-5^\circ)$ колеблется в общем в довольно узких пределах — от 1,01 до 1,17 объемн. $\%$. При сравнении результатов различных опытов можно сделать вывод, что влияние температуры не зависит от щелочного резерва крови.

Какого-либо значительного различия в величине $\Delta\text{CO}_2^{40}/(38-5^\circ)$ между сусликом и неспящими животными не наблюдается; разница

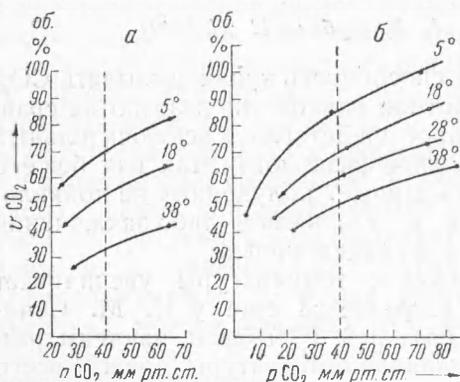


Рис. 1. Влияние температуры на кривую абсорбции CO_2 ; а — суслик бодрствующий, б — кролик

между сусликом и кроликом оказалась не больше, чем разница между кроликом и морской свинкой. У суслика во время спячки влияние температуры как будто несколько больше, чем в период бодрствования, однако и здесь разница невелика и не превышает индивидуальных различий.

Если все значения $\Delta\text{CO}_2^{40}/(38-5^\circ)$ расположить в порядке их возрастания, то данные для одного и того же вида оказываются рядом. Это указывает на возможность видовых отличий в этом отношении. Для окончательных заключений по этому

вопросу необходимо собрать больший сравнительный материал по отдельным видам. Возможно, что видовые отличия обусловлены различной кислородной емкостью крови, от которой, как показала Эйзенман (4), зависит величина $\Delta\text{CO}_2^{40}/\Delta t$.

Для сравнения действия температуры в разных интервалах температур величина $\Delta\text{CO}_2^{40}/\Delta t$ подсчитывалась отдельно для $38-18^\circ$ и для $18-5^\circ$. Во всех случаях с понижением температуры ее действие усиливалось: $\Delta\text{CO}_2^{40}/(18-5^\circ)$ всегда больше, чем $\Delta\text{CO}_2^{40}/(38-18^\circ)$.

Понижение температуры вызывает не только повышение кривой абсорбции CO_2 , но и изменение ее наклона. Разница в содержании CO_2 при давлении CO_2 30 и 60 мм рт. ст. во всех случаях с понижением температуры несколько возрастает.

При анализе механизма действия температуры на кривую абсорбции CO_2 крови прежде всего встает вопрос, как действует температура на растворенную и связанную CO_2 в отдельности. Производился подсчет количества растворенной углекислоты при разных температурах; связанная углекислота определялась как разность общей CO_2 и растворенной для каждой данной точки кривой. Все пробы дают сходную картину. На рис. 2 представлен графический анализ одного из опытов (кролик). Как видим из рис. 2, с понижением температуры количество растворенной CO_2 (при данном давлении CO_2) возрастает, причем это возрастание неравномерно: чем ниже температура, тем

увеличение растворимости CO_2 при снижении температуры больше.

Однако изменение количества общей CO_2 под влиянием температуры никак не может быть сведено лишь к изменению количества растворенной CO_2 . Это видно из того, что количество связанной CO_2 также резко возрастает с понижением температуры. Величина $\Delta\text{CO}_2^{40}/(38 - 5^\circ)$ для связанной CO_2 равна 0,95 объемн. %, тогда как $\Delta\text{CO}_2^{40}(38 - 5^\circ)$ общей CO_2 для этой пробы крови равняется 1,07. Таким образом, лишь около 11% действия температуры относится за счет повышения количества растворенной CO_2 .

Количество связанной CO_2 , однако, само зависит от количества растворенной CO_2 , т. е. от ее концентрации вследствие закона действующих масс. Достаточно ли одной этой зависимости, чтобы объяснить действие температуры на связанную CO_2 ? Для ответа на этот вопрос на рис. 2 представлена зависимость количества связанной CO_2 от количества растворенной CO_2 при разных температурах. Рисунок показывает, что хотя и произошло значительное сближение кривых, полученных при разных температурах, но совпадения их нет. Следовательно, разница в концентрации растворенной CO_2 хотя и играет значительную роль в возникновении температурных различий, но не объясняет всего увеличения способности крови химически связывать CO_2 при снижении температуры.

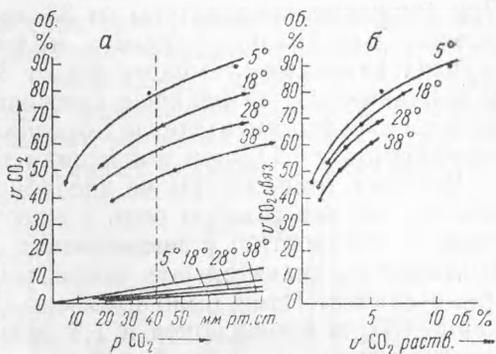


Рис. 2. Влияние температуры на кривую абсорбции CO_2 . Кролик: а — связанная и растворенная CO_2 крови, б — связанная CO_2 крови в зависимости от растворенной

Химически связанная CO_2 , как известно, находится в крови, главным образом, в форме бикарбонатов и некоторое количество CO_2 — в виде непосредственного соединения с Hb. Количество бикарбонатов в крови существенным образом зависит от условий ее физико-химического равновесия. Установлено, что при снижении температуры изменяются следующие характеристики крови как буферной системы.

1. Растворимость. Этот фактор уже разобран.

2. Константа диссоциации угольной кислоты. Выяснено (2), что с понижением температуры рК формулы Гассельбальха возрастает, т. е. константа диссоциации угольной кислоты уменьшается, а это значит, что кислота становится слабее. Это в свою очередь должно снижать количество бикарбонатов при понижении температуры.

3. Константа диссоциации Hb. Установлено (3), что снижение температуры сдвигает изоэлектрическую точку белков крови, и в частности гемоглобина, в щелочную сторону. Вследствие этого Hb становится более слабой кислотой, что должно увеличивать количество бикарбонатов при снижении температуры.

Подробный анализ вопроса (6) показывает, что понижение температуры сильнее снижает кислотность Hb, чем уголекислоты, следствием чего является увеличение количества бикарбонатов в крови.

Помимо белковой буферной системы, некоторую роль в связывании CO_2 играет и фосфатный буфер, константа диссоциации которого также подвержена действию температуры. Небезразлично для щелочно-кислотного равновесия крови и действие температуры на константу диссоциации воды. И, наконец, на повышение кривой абсорбции CO_2 при понижении температуры влияет возрастание количества карбами-

новых соединений. Несомненно, оно играет существенную роль, особенно при низких температурах. Весьма возможно, что увеличение влияния температуры на кривую абсорбции CO_2 при понижении температуры, а также зависимость действия температуры от кислородной емкости крови обусловлены карбаминовыми соединениями.

Способность крови связывать CO_2 — один из факторов, определяющих ее щелочно-кислотное равновесие и теснейшим образом связанный с изменениями концентрации водородных ионов. В литературе, к сожалению, нет надежных данных по вопросу об изменении рН крови в зависимости от температуры при физиологических условиях, т. е. при том или ином известном давлении CO_2 . В лучшем случае такие определения делались лишь в пределах температур $38-20^\circ$.

Мы подсчитывали концентрацию водородных ионов при постоянном давлении CO_2 равном 40 мм рт. ст. Все опыты дали сходную картину. При снижении температуры от 38 до 5° изменения рН крови незначительны, максимальный размах колебаний — 0,09. При этом во всех случаях изменение температуры от 38 к $28-18^\circ$ вызывает небольшое возрастание рН, дальнейшее снижение температуры связано с уменьшением рН. Это уменьшение обусловлено прогрессивным возрастанием растворимости CO_2 при понижении температуры.

Влияние температуры на способность крови связывать CO_2 , видимо, играет важную роль у животных с переменной температурой тела. В частности, у зимнеящих млекопитающих рядом авторов наблюдалось значительное возрастание содержания CO_2 в крови во время спячки. Нами было показано ⁽⁶⁾, что у спящих сусликов содержание CO_2 в крови почти в 1,5 раза больше, чем у бодрствующих. Приведенные в настоящей работе данные свидетельствуют, что резкое повышение содержания CO_2 в крови во время спячки в значительной степени обусловлено прямым влиянием температуры на кровь.

Институт морфологии животных
им. А. Н. Северцова
Академии наук СССР

Поступило
20 X 1949

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ И. М. Сеченов, О поглощении угольной кислоты соляными растворами и кровью, СПб, 1879. ² W. C. Stadie and E. A. Martin, Journ. Biol. Chem., 60, 191 (1924). ³ W. C. Stadie, J. H. Austin and H. W. Robinson, *ibid.*, 66, 901 (1925). ⁴ A. I. Eisenman, *ibid.*, 99, 359 (1933). ⁵ G. Endres, ZS. f. d. ges. exp. Med., 43, 311 (1924). ⁶ Р. С. Персон, Связывание углекислоты кровью и щелочно-кислотное равновесие у *Citellus suslica* G. в период бодрствования и спячки, Диссертация, М., 1949.