

УДК 597.2/5.576.31

ИССЛЕДОВАНИЕ РАЗМЕРНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК И МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ ЭРИТРОЦИТОВ У НЕКОТОРЫХ ЧЕРНОМОРСКИХ РЫБ РАЗНОГО ЭВОЛЮЦИОННОГО ПОЛОЖЕНИЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ

© 2019 г. Ю. А. Силкин¹ *, Е. Н. Силкина¹, В. Н. Черняева¹, В. Е. Василец¹

¹Кардагская научная станция им. Т.И. Вяземского – природный заповедник РАН – КНС–ПЗ РАН, пос. Курортное, Республика Крым, Россия

*E-mail: ysilkin@mail.ru

Поступила в редакцию 11.08.2017 г.

После доработки 27.12.2017 г.

Принята в печать 20.03.2018 г.

Проведён сравнительный анализ морфометрических показателей эритроцитов у двух видов хрящевых (Chondrichthyes) и пяти видов костистых (Teleostei) черноморских рыб разной естественной подвижности. На основании линейных размеров клетки и ядра рассчитаны объём, площадь и индекс формы клетки и ядра, удельная поверхность и полезный объём клетки, ядерно-цитоплазматическое отношение. Показано, что у исследованных хрящевых рыб (скатов) по сравнению с костистыми эритроциты крупнее: линейные размеры больше в 2–3 раза, объём – в 7–30 раз. У активно плавающих костистых рыб объём эритроцитов и их ядер меньше, чем у малоподвижных видов соответственно в 2–3 и 5–9 раз. Выявленные различия морфометрических характеристик эритроцитов хрящевых и костистых рыб рассматриваются как отражение направленности эволюционного процесса в сторону повышения энергетических возможностей кровеносной системы более “молодых” быстроплавающих костистых рыб.

Ключевые слова: рыбы, Chondrichthyes, Teleostei, эритроциты, морфометрия, реология крови.

DOI: 10.1134/S004287521901017X

У рыб, как и у всех позвоночных животных, кислородтранспортную функцию выполняют эритроциты. Характеристика показателей формы и размеров клеток крови рыб является важной информацией физиологического состояния организма. Известна взаимосвязь количества эритроцитов, уровня гемоглобина, гематокрита и лейкоцитарной формулы крови с температурой среды обитания, типом питания, образом жизни рыб (Житенева и др., 2004). У рыб, в отличие от высших позвоночных, эритроциты ядерные. Размеры их значительно крупнее, чем у человека, и варьируют в довольно большом диапазоне. Функциональные особенности различий в размерах и форме эритроцитов до сих пор дискутируются в литературе (Aliko, 2008). Предполагается, что крупные эритроциты – это признак примитивизма, а малый размер клеток способствует усилению транспирационной мощности за счёт увеличения захвата кислорода большим числом клеток малого размера. Однако не найдена корреляция между увеличением количества гемоглобина и изменением размера эритроцитов (Hawkey et al., 1991).

Американские исследователи (Snyder, Sheafor, 1999), рассматривая эритроцит как центральный объект в эволюции системы кровообращения, пришли к выводу, что изменение размеров эритроцитов коррелирует с изменением просвета (диаметра) капилляров. Выполняя кислородтранспортную функцию и преодолевая препятствия (изменения скорости течения, вязкость крови, диаметр и длину сосудов, особенно капилляров) при продвижении по сосудам, эритроцит может изменять свои морфологические параметры. Показано, что морфологические и диффузионные показатели капилляров у рыб зависят от интенсивности и величины выполняемой мышцами работы (Иванова, 1973; Солдатов, 2006). Локомоторная функция рыб находится в тесной взаимосвязи с их кровеносной системой, которая как транспортная система обеспечивает энергетический обмен метаболитами в мышцах и выведение побочных продуктов.

Продвижение эритроцитов по сосудам у рыб обеспечивается двухкамерным сердцем, частота сокращений которого, а также величина сосудистого давления меньше, чем у млекопитающих.

Казалось бы, движение крупных клеток должно быть затруднено, особенно в капиллярном отделе кровотока. Однако этого не происходит: и крупные, и мелкие клетки успешно справляются со своими функциями. Как показывают наблюдения Шмидт-Ниельсена (1982), ни низкое давление в капиллярах, ни несоответствие размера клетки просвету капилляра не являются препятствием для нормального функционирования всех органов и тканей у рыб. Также остаётся без объяснения феномен 20-кратного падения вязкости плазмы крови в сосудах позвоночных диаметром менее 300 мкм, названный эффектом Фареуса—Линдквиста (Fåhræus, Lindqvist, 1931).

Цель настоящего исследования — изучить размерные характеристики и морфологические особенности эритроцитов у некоторых видов черноморских рыб разного эволюционного положения и экологической специализации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектами исследования были взяты семь видов черноморских рыб: два вида хрящевых (Chondrichthyes) — морская лисица *Raja clavata* и скат-хвостокол *Dasyatis pastinaca*; пять видов костистых (Teleostei) — ставрида *Trachurus mediterraneus ponticus*, налим *Gaidropsarus mediterraneus*, бычок-кругляк *Gobius melanostopus*, морская собачка *Blennius sanguinolentus* и скорпена *Scorpaena porcus*. Согласно классификации Выхребенцева (1984,) исследуемые виды рыб относятся к трём категориям: 1 — быстроплавающие (ставрида), 2 — маневренно активные (налим) и маневренно придонные (бычок-кругляк, морская собачка, морская лисица и скат-хвостокол), 3 — малоподвижные (скорпена — хищник-засадчик).

Рыб отлавливали ставным неводом в весенний (преднерестовый) период у восточного побережья Крымского п-ова в районе горного массива Карадаг и доставляли в лабораторию в пластиковых баках объёмом 50 л с принудительной аэрацией. Транспортировка длилась 30–60 мин. До отбора проб крови рыб содержали в течение 2–3 сут. без кормления в ёмкостях с принудительной аэрацией: скатов — в бассейнах объёмом 1000 л (200 л/экз.), костистых рыб — в аквариумах объёмом 300 л (30 л/экз.). Температура воды для холодолюбивых рыб составляла 10–12°C, для теплолюбивых — 14–17°C.

У хрящевых рыб кровь отбирали шприцем из сердца, у костистых — пункцией хвостовой артерии стеклянной пипеткой. В качестве антикоагулянта использовали гепарин (“Спофа”, Чехия). Количество эритроцитов (млн кл/мкл) в цельной крови рыб определяли унифицированным методом подсчёта в камере Горяева (Меньшиков и др., 1987). Для морфологического анализа эритроци-

тов делали мазки крови, высушивали их на воздухе, фиксировали спиртом, окрашивали по Романовскому—Гимзе (Золотницкая, 1987). Эритроциты фотографировали с использованием светооптического микроскопа “Биолар” (Польша), оборудованного камерой Olympus C-7070.

Линейные размеры эритроцитов и их ядер определяли по фотографиям в компьютерной программе ImageJ 1.44p (Girish, Vijayalakshmi, 2004). Измеряли большой и малый диаметры (C_1 и C_2) 100 зрелых эритроцитов и у их ядер (N_1 и N_2). На основании полученных данных рассчитывали морфометрические характеристики. Объём клетки (V_c) и ядра (V_n), а также высоту (h) и площадь поверхности эритроцита (S_c) рассчитывали по уравнениям, приведённым в работе Кухаревой и Солдатова (2016). За полезный объём клетки (V) принимали разность между объёмами клетки и ядра ($V_c - V_n$). Индексы формы клетки (I_c) и ядра (I_n) определяли как отношение их малого диаметра к большому (C_2/C_1 и N_2/N_1), величину ядерно-плазматического отношения (ЯПО) — как отношение объёма ядра к объёму клетки (V_n/V_c),

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Морфометрические характеристики эритроцитов исследуемых рыб представлены в таблице. Наибольшие размеры эритроцитов и их ядер отмечены у хрящевых рыб. Величины больших и малых диаметров красных клеток у морской лисицы и ската-хвостокола сходны между собой и в два–три раза больше, чем у костистых рыб. Размеры эритроцитов у других представителей семейства Rajidae сопоставимы с нашими данными: *Raja eg-lantera* — 23.7 × 14.4 мкм, *R. laevis* — 28.4 × 17.5 мкм (Glomski et al., 1992). Очень крупные эритроциты (33.0 × 24.0 мкм) обнаружены у малоподвижного электрического ската *Torpedo marmorata* (Pica et al., 1983). У малоподвижных акул — черноморского катрана *Squalus acanthias* и тигровой акулы *Galeocerdo cuvieri* размеры эритроцитов составляют соответственно 21.7 × 15.9 и 22.5 × 16 мкм (Saunders, 1966). У быстроходных акул отмечена тенденция к уменьшению линейных размеров эритроцитов. Так, у американской куней акулы *Mustelus canis* размеры клеток составляют 19.1 × 13.8 мкм (Kish, 1951), а у длиннокрылой акулы *Carcharhinus longimanus* эритроциты ещё меньше — 17.9 × 12.8 мкм (Глазова, 1976).

Форма эритроцитов у исследованных скатов различается. Так, у лисицы эритроциты имеют вытянутую форму (длина клетки почти в 2 раза больше её ширины), а у хвостокола — более округлую (длина в 1.5 раза больше ширины). Величина индекса формы эритроцита у морской лисицы меньше, чем у хвостокола (0.52 против 0.65) и является самой низкой среди исследованных рыб.

Морфометрические параметры эритроцитов исследованных видов черноморских рыб ($M \pm m$)

Вид	Клетка						Ядро				ЯПО (V_n/V_c)		
	C_1	C_2	h	V_c	V	S_v МКМ ²	S_c/V_c	I_c	N_1	N_2		V_n МКМ ³	I_n
	МКМ						МКМ						
Ставрида <i>Trachurus mediterraneus ponticus</i>	7.8 ± 0.4 ($n = 6$)	5.0 ± 0.3 ($n = 6$)	1.8 ± 0.1 ($n = 6$)	58	53	89	1.5	0.64	3.5 ± 0.2 ($n = 7$)	1.7 ± 0.1 ($n = 7$)	5	0.48	
Налим <i>Gaidropsarus mediterraneus</i>	6.5 ± 0.3 ($n = 5$)	4.1 ± 0.2 ($n = 5$)	1.7 ± 0.1 ($n = 5$)	37	33	69	1.9	0.63	2.6 ± 0.3 ($n = 5$)	1.6 ± 0.1 ($n = 5$)	4	0.60	
Скорпена <i>Scorpaena porcus</i>	11.2 ± 0.3 ($n = 7$)	7.7 ± 0.1 ($n = 8$)	2.1 ± 0.2 ($n = 8$)	146	134	154	1.0	0.69	4.1 ± 0.4 ($n = 8$)	2.4 ± 0.2 ($n = 9$)	12	0.60	
Бычок-кругляк <i>Neogobius melanostomus</i>	10.1 ± 0.9 ($n = 12$)	7.6 ± 0.7 ($n = 15$)	2.0 ± 0.1 ($n = 15$)	146	109	134	0.9	0.75	5.1 ± 0.6 ($n = 8$)	3.7 ± 0.5 ($n = 10$)	37	0.72	
Морская собачка <i>Blennius sanguinolentus</i>	11.1 ± 1.0 ($n = 6$)	8.0 ± 0.4 ($n = 6$)	2.1 ± 0.1 ($n = 6$)	161	136	150	0.9	0.72	5.3 ± 0.5 ($n = 6$)	3.0 ± 0.3 ($n = 6$)	25	0.60	
Морская лисица <i>Raja clavata</i>	26.8 ± 1.6 ($n = 6$)	14.0 ± 0.9 ($n = 6$)	3.6 ± 0.2 ($n = 6$)	1116	1042	525	0.5	0.52	6.7 ± 0.4 ($n = 7$)	4.6 ± 0.3 ($n = 7$)	74	0.70	
Скат-хвостокол <i>Dasyatis pastinaca</i>	23.9 ± 1.8 ($n = 15$)	15.5 ± 1.3 ($n = 13$)	3.3 ± 0.2 ($n = 13$)	1398	898	464	0.3	0.65	10.6 ± 1.1 ($n = 13$)	9.5 ± 0.9 ($n = 13$)	500	0.90	

Примечание. C_1 , C_2 – большой и малый диаметры эритроцита, h – его высота; V_c , V – общий и полезный объём клетки, S_c – площадь поверхности эритроцита, I_c – индекс формы клетки; N_1 , N_2 – большой и малый диаметры ядра, V_n – его объём, I_n – индекс формы ядра, ЯПО – ядерно-плазматическое отношение; $M \pm m$ – среднее значение и его ошибка; n – число исследованных рыб.

Следует отметить, что форма ядер эритроцитов у скатов не следует за формой самих клеток — ядра более округлые: у лисицы $I_n = 0.7$, а у хвостокола — 0.9. Высота красных клеток крови, которая в принципе соответствует высоте ядра, у исследованных скатов также больше, чем у костистых рыб (3.3–3.6 против 1.7–2.1 мкм).

В поддержании эллипсоидной формы ядерных эритроцитов позвоночных важную роль играют краевые микротрубочки цитоскелета, которые образуются в процессе трансформации сфероидальных эритробластов. Важным является и то, что в процессе формирования эллипса вырабатываются вспомогательные актиноподобные белки, которые позволяют сохранять «память» формы даже после удаления краевых микротрубочек (Cohen et al., 1998).

Объём эритроцитов у лисицы и хвостокола сопоставим (1116 и 1398 мкм³), тогда как объём ядер различается: у лисицы он в 7 раз меньше, чем у хвостокола (74 против 500 мкм³). У лисицы объём клетки превышает объём ядра в 15 раз, а у хвостокола — менее чем в 3 раза. В связи с этим ЯПО эритроцита у лисицы в 5 раз меньше, чем у хвостокола. Полезный объём клетки (V) характеризует пространство, в котором могут располагаться гемоглобин и другие органеллы клетки, важен с точки зрения её кислородной ёмкости. У лисицы $V = 1042$ мкм³, а у хвостокола вследствие большого объёма ядра — 898 мкм³. В сравнении с костистыми рыбами эритроциты исследованных скатов по этому показателю имеют неоспоримое преимущество. Вместе с тем более крупные клетки должны иметь большие энергетические потребности. Ядерные эритроциты рыб относятся к аэробно дышащим клеткам и потребляют значительное количество кислорода (Ferguson et al., 1989). Действительно, базовое дыхание митохондриального комплекса эритроцитов у хвостокола почти в 2.5 раза выше, чем скорость потребления кислорода в суспензиях эритроцитов скорпены (14.6 ± 1.1 против 6.0 ± 0.6 пг/моль O₂/мин × 10⁶ кл.) (Силкин и др., 2017).

Площадь поверхности эритроцита у скатов в три раза больше по сравнению с маневренными и малоподвижными видами и в шесть раз больше по сравнению с активными костистыми рыбами. Несмотря на крупные размеры эритроцитов, их количество у лисицы не превышает 0.3×10^6 , а у хвостокола — 0.5×10^6 кл/мкл крови, т.е. суммарная площадь поверхности клеток и уровень гемоглобина у этих рыб низкие. Такая кровь не обладает большой кислородной ёмкостью, а с учётом низкого кровяного давления в кровеносной системе эта кровь, видимо, не наделена способностью к интенсивной газотранспортной функции, что выражается в образе жизни и подвижности этих рыб.

Морская лисица — холодолюбивая рыба, для которой характерны длительные передвижения во время нереста в поисках более глубоких прохладных мест. Объектами её питания служат активно плавающие виды (смарида *Spicara smaris*, скумбрия *Scomber scombrus*, хамса *Engraulis encrasicolus*, барабуля *Mullus barbatus barbatus*), что свидетельствует об активном образе жизни лисицы. Скот-хвостокол менее активен, для него характерны передвижения в ночное время, связанные с питанием донными моллюсками и ракообразными. Это теплолюбивая рыба, очень чувствительная к изменению температуры воды, при температуре ниже 6–7°C погибает (Световидов, 1964).

У исследованных костистых рыб размеры эритроцитов варьируют в широком диапазоне (таблица). Самые мелкие эритроциты отмечены у активного пловца ставриды и у подвижно-маневренного налима. У маневренных придонных рыб (бычок-кругляк, морская собачка) и малоподвижной скорпены эритроциты в 1.5 раза крупнее, а размер их ядер в 1.7 раз больше, чем у активных видов. Другие быстроплавающие рыбы также имеют эритроциты малого размера: у полосатого тунца *Katsuwonus pelamis* размеры эритроцитов составляют 8.0×6.4 мкм, у белого тунца *Thunnus alalunga* — 9.0×6.6 мкм (Alexander et al., 1980), у атлантической сельди *Clupea harengus* — 9.0×7.0 мкм (Boyar, 1962). Размеры эритроцитов у менее подвижных морских костистых рыб крупнее: у морского петуха *Prionotus carolinus* — 9.8×6.5 мкм, большеротого окуня *Micropterus salmoides* — 10.0×7.6 мкм, желтобрюхой камбалы *Limanda ferruginea* — 10.4×7.7 мкм, атлантической трески *Gadus morhua* — 12.2×9.0 мкм (Larsson et al., 1976; Glomski et al., 1992). У малоподвижных морских рыб эритроциты ещё больше: у европейского удильщика *Lophius piscatorius* — 13.6×9.5 мкм, у рыбы-жабы *Opsanus tau* — 14.9×12.9 мкм (Tyler, 1960; Larsson et al., 1976). Довольно крупные эритроциты отмечены у проходных рыб — у радужной форели *Parasalmo mykiss* (15.7×10.4 мкм) и угря *Anguilla anguilla* (15.0×12.0 мкм) (Glomski et al., 1992). У двух глубоководных рыб *Maurollicus mulleri* и *Vinciguerria lucetia*, живущих в условиях высокого давления, эритроциты небольшие и не имеют ядра — 7.5×3.0 мкм (Hansen, Wingstrand, 1960). Большой и малый диаметры эритроцитов 27 видов пресноводных костистых рыб варьируют в пределах соответственно 9.6–15.3 и 6.7–11.6 мкм (Заботкина и др., 2015).

Высота красных клеток крови у активных пловцов ставриды и налима также меньше, чем у придонных рыб (1.7–1.8 против 2.0–2.1 мкм), что укладывается в отмеченную закономерность роста линейных размеров эритроцитов с уменьшением подвижности рыб. Значения индекса формы эритроцитов у маневренно-придонных и малоподвижных видов выше, чем у активных пловцов

(0.69–0.75 против 0.63–0.64), т.е. эти клетки крови у первых видов более округлые. Форма ядер эритроцитов в основном совпадает с формой клетки, однако у ставриды ядро более вытянутое ($I_c = 0.48$).

Объём красных клеток крови у маневренно-придонных и малоподвижных рыб в два–три раза выше, чем у активных видов (146–161 против 37–58 мкм³). При этом объём ядер эритроцитов у первых не имеет чёткого вектора к росту с уменьшением их подвижности: у скорпены объём ядра существенно меньше (12 мкм³), чем у бычка-кругляка (37 мкм³) и морской собачки (25 мкм³). Значения ЯПО у исследованных костистых рыб варьируют от 0.08 (у скорпены) до 0.25 (у бычка-кругляка); активно плавающие ставрида и налима по этому показателю (0.09–0.11) занимают промежуточное положение. Полезный объём клетки у костистых рыб в 8–32 раза меньше, чем у исследованных хрящевых видов. Наименьшее полезное пространство в эритроцитах отмечено у налима и ставриды (33 и 53 мкм³), наибольшее – у скорпены и морской собачки (134 и 136 мкм³); бычок-кругляк по этому параметру занимает промежуточное положение (136 мкм³).

Площадь поверхности эритроцита у активно плавающих видов в два раза меньше, чем у маневренно-придонных и малоподвижных. Прослеживается отрицательная связь между размером эритроцитов и их содержанием в крови: у ставриды и налима их количество составляет соответственно 1.7 и 3.5, у скорпены и бычка – 1.4 и 1.2 млн кл/мкл крови. При сравнении значений удельной поверхности эритроцита (S_c/V_c) видно, что площадь поверхности клетки, приходящейся на единицу её объёма, увеличивается от хрящевых к костистым рыбам и достигает максимума у быстроплавающих видов.

Все перечисленные размерные характеристики эритроцитов костистых рыб обеспечивают их более высокие газотранспортные и энергетические возможности в целом. Если к этому добавить высокие значения гематокрита, гемоглобина, давления крови в сосудах и более совершенную капиллярную сеть, то становится понятным направление эволюции в совершенствовании кровеносной системы.

Вариабельность размеров эритроцитов у позвоночных известна давно и дискутируется уже на протяжении более 100 лет. Однако причины, лежащие в основе 30-кратной размерной вариабельности эритроцитов позвоночных, остаются загадкой. В эволюционном аспекте у эритроцитов позвоночных дважды наблюдался процесс уменьшения линейных размеров. Первый процесс отмечен в ряду водных животных: бесчелюстные (Agnatha) → пластиножаберные (Elasmobranchii) → костные (Osteichthyes) рыбы. Второй связан с появлением самых крупных эритроцитов у хвостатых земно-

водных (Urodela) с последующим уменьшением их у бесхвостых (Anura), чешуйчатых (Squamata) и млекопитающих (Mammalia) (Snyder, Sheafor, 1999). Основной вектор эволюционного процесса и в том и в другом случае направлен на повышение эффективности и мощности кровеносной системы, являющейся необходимым условием роста энергетических возможностей в ряду позвоночных животных. Исследованные нами хрящевые рыбы имеют довольно крупные эритроциты и ядра; по линейным размерам в 2–3 раза, а по объёмам в 3–26 раз большие, чем у костистых рыб. На наш взгляд, правильным вектором в объяснении вариабельности размерных характеристик является предположение о том, что эволюция работала над соответствием размерных характеристик одновременно капилляров и эритроцитов (Snyder, Sheafor, 1999). Соответствие размерных характеристик эритроцитов и капилляров основывается на том, что капилляры являются основным лимитирующим фактором в сердечно-сосудистой системе позвоночных. Уменьшение диаметра капилляров, необходимое для повышения диффузионного газообмена в тканях, неизбежно ведёт к повышению сопротивления в кровотоке. У всех позвоночных разница между диаметром капилляра и шириной эритроцита составляет как минимум 25% (Snyder, Sheafor, 1999). Деформационные нагрузки, которые испытывают эритроциты, и дополнительное сопротивление при прохождении клетками капиллярного отдела должны подразумевать создание специальных механизмов для понижения общего сопротивления кровотока. Наличие таких механизмов подтверждено открытием эффекта Фареуса–Линдквиста (Fåhræus, Lindqvist, 1931). Согласно этим наблюдениям в кровеносных сосудах позвоночных диаметром менее 300 мкм происходит 20-кратное падение вязкости крови. Причины этого явления в капиллярном отделе кровотока не ясны, и поиски объяснения этого феномена продолжаются до настоящего времени (Силкин, Силкина, 2017). Благодаря понижению вязкости крови крупные и мелкие эритроциты без видимых сложностей проходят сквозь капилляры и обеспечивают так называемое корпускулярное течение крови (Шмидт-Ниельсен, 1982). Улучшению деформационных возможностей крупных эритроцитов способствует наличие большего по сравнению с мелкими клетками мембранного резерва. Под мембранным резервом подразумевается наличие складчатости плазмолеммы, позволяющей изменять форму клетки при сохранении внутриклеточного объёма. Таким образом, можно полагать, что для функционирования эритроцитов является критически важным поддержание постоянным величины объёма. Наши наблюдения укладываются в концепцию того, что эволюция эритроцитов идёт в сторону увеличения суммарной площади поверхно-

сти, приходящейся на единицу объёма клетки благодаря уменьшению линейных размеров, а не роста мембранного резерва (Головко, 2010). Тем не менее, капиллярный отдел является самым “узким” местом для кровеносной системы, вносящим основной вклад в общее сопротивление в крови. Для преодоления возросшего сопротивления в кровотоке требуется повышение кровяного давления, которое должно обеспечить сердце.

Кровеносная система хрящевых и костистых рыб характеризуется наличием одного круга кровообращения и двухкамерного сердца. Мускулатура сердца у костистых рыб гладкая, а у хрящевых – поперечно-полосатая. Однако сердце хрящевых рыб имеет четыре отдела (венная пазуха, предсердие, желудочек, артериальный конус), и поэтому в нём происходит поэтапное, а не импульсное повышение давления, которое всё-таки ниже, чем у костистых рыб. Кровяное давление в брюшной аорте у хрящевых рыб может достигать 6.65×10^3 , а у костистых – до 15.96×10^3 Па (50 и 120 мм рт. ст.). Низкое кровяное давление в кровеносной системе хрящевых рыб предполагает наличие крупных по диаметру капилляров и более крупных эритроцитов. Тем не менее большие эритроциты сохраняют диффузионную эффективность газообмена в больших капиллярах, что подтверждается разнообразием и процветанием хрящевых рыб на протяжении более 200-миллионной истории их существования на нашей планете.

У костистых рыб сердце, как уже было сказано, способно обеспечить более высокое давление, что выражается в уменьшении размерных характеристик эритроцитов исследованных рыб. Причём образ жизни и естественная подвижность вносят дополнительный вектор в ранжирование размерных характеристик, направленный в сторону уменьшения эритроцитов от малоподвижных к быстроплавающим видам.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты нашего исследования показали, что различия морфометрических характеристик эритроцитов рыб являются отражением направленности эволюционного процесса, который в ряду хрящевые → костистые рыбы выразился повышением энергетических возможностей их кровеносной системы. В центре отбора, по гипотезе (Snyder, Sheafor, 1999), находилось соответствие сократительной возможности сердца, размеров эритроцитов и капилляров, необходимое для обеспечения газообмена между красными клетками крови и тканями рыб. Крупные эритроциты хрящевых рыб, бесспорно, имеют больший полезный объём клетки и большую площадь поверхности, позволяющие этим клеткам переносить большие объёмы кислорода. Такое соответствие отражает, по-видимому, возможности

сердца этих рыб, которое не способно создать высокое внутрисосудистое кровяное давление. Вследствие этого движение клеток и их оборот происходят с малыми скоростями. В свою очередь крупные капилляры не способны обеспечить плотную васкуляризацию тканей и в конечном счёте эта кровеносная система не может обеспечить большие объёмы переноса кислорода. В тканях этих рыб доля гликолиза по-прежнему высока и играет заметную роль в тех случаях, когда требуется повысить скорость движения при охоте или бегстве рыб.

Эволюция морфометрических характеристик эритроцитов с ростом подвижности костистых рыб характеризовалась уменьшением размеров клеток и увеличением их количества в крови, и такой тренд способствовал увеличению суммарной площади поверхности, приходящейся на единицу объёма клетки, и общей суммарной поверхности эритроцитов (Коржуев, 1971; Головко, 2010). Более высокое давление усиливает кровоток, а повышение капиллярной васкуляризации способствует большей эффективности в обеспечении тканей кислородом и питательными веществами. В конечном счёте такая система обладает более мощным аэробным потенциалом, способнымкратно увеличить обмен в тканях и в мышцах костистых рыб.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Выскребенцев Б.В.* 1984. Сравнительно-экологические аспекты изучения поведения некоторых морских рыб // Экологические аспекты поведения рыб. М.: Наука. С. 13–17.
- Глазова Т.Н.* 1976. Физиолого-биохимическая характеристика крови некоторых видов тропических рыб Тихого океана // Вопр. ихтиологии. Т. 16. Вып. 1 (96). С. 107–118.
- Головко С.Н.* 2010. Сравнительная характеристика мембранного резерва ядерных клеток крови позвоночных животных: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Белгород: БелГУ, 18 с.
- Житенева Л.Д., Марков Э.В., Рудницкая О.А.* 2004. Основы ихтиогематологии (в сравнительном аспекте). Ростов н/Д.: Эверест, 312 с.
- Заботкина Е.А., Лапирова Т.Б., Середняков В.Е., Нестеров Т.А.* 2015. Экологическая пластичность гематологических показателей пресноводных костистых рыб // Тр. ИБВВ РАН. Вып. 72 (75). Физиология и биохимия водных животных. С. 16–29.
- Золотницкая Р.П.* 1987. Методы гематологических исследований // Лабораторные методы исследования в клинике (справочник). М.: Медицина. С. 106–148.
- Иванова С.Ф.* 1973. Морфологические и диффузионные параметры капилляров в мышцах с различной функцией и величиной выполняемой нагрузки // Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии. Т. LXIV. № 3. С. 18–27.
- Коржуев П.А.* 1971. Эволюция, гравитация, невесомость. М.: Наука, 152 с.

- Кухарева Т.А., Солдатов А.А. 2016. Функциональная морфология эритроидных элементов крови *Neogobius melanostomus* P. в процессе клеточной дифференцировки // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. Т. 52. № 3. С. 233–237.
- Меньшиков В.В., Делекторская Л.Н., Золотницкая Р.П. и др. 1987. Лабораторные методы исследования в клинике (справочник) / Под ред. Меньшикова В.В. М.: Медицина, 368 с.
- Световидов А.Н. 1964. Рыбы Черного моря. М.: Наука, 552 с.
- Силкин Ю.А., Силкина Е.Н. 2017. Роль экто-АТФаз плазматических мембран эритроцитов в гемодинамике рыб // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. Т. 53. № 1. С. 62–72.
- Силкин Ю.А., Коротков С.М., Силкина Е.Н. 2017. Исследование биоэнергетических особенностей митохондрией эритроцитов черноморских рыб – морского кота (*Dasyatis pastinaca* L.) и скорпены (*Scorpaena porcus* L.) // Биофизика. Т. 62. Вып. 3. С. 540–546.
- Солдатов А.А. 2006. Органный кровоток и сосуды микроциркуляторного русла у рыб // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. Т. 42. № 3. С. 194–200.
- Шмидт-Нюельсен К. 1982. Физиология животных, приспособление и среда (в 2-х книгах). Книга 1. М.: Мир, 416 с.
- Alexander N., Laurs R.M., McIntosh A., Russell S.W. 1980. Hematological characteristics of albacore, *Thunnus alalunga* (Bonnaterrre), and skipjack, *Katsuwonus pelamis* (Linnaeus) // J. Fish Biol. V. 16. P. 383–395.
- Aliko V. 2008. Comparative blood cell morphology in the peripheral blood films from different vertebrate classes with an adaptation and evolutionary approach // Int. Conf. Biol. Environ. Sci. Tirana, Albania. P. 19–23. doi 10.13140/2.1.5193.600310.13140/2.1.5193.6003
- Boyar H.C. 1962. Blood cell types and differential cell counts in Atlantic herring, *Clupea harengus harengus* // Copeia. № 2. P. 463–465.
- Cohen W.D., Sorokina E., Sanchez I. 1998. Elliptical versus circular erythrocyte marginal bands: isolation, shape, conversion, and mechanical properties // Cell Motil. Cytoskeleton. V. 40. P. 238–248.
- Fähræus R., Lindqvist T. 1931. The viscosity of the blood in narrow capillary tubes // Amer. J. Physiol. V. 96. P. 562–568.
- Ferguson R.A., Tufts B.L., Boutilier R.G. 1989. Energy metabolism in trout red cells: consequences of adrenergic stimulation *in vivo* and *in vitro* // J. Exp. Biol. V. 143. P. 133–147.
- Girish V., Vijayalakshmi A. 2004. Affordable image analysis using NIH Image/Image // Indian J. Cancer. V. 41. № 1. P. 41–47.
- Glomski C.F., Tamburlin J., Chainani M. 1992. The phylogenetic odyssey of the erythrocyte. III. Fish, the lower vertebrate experience // Histol. Histopathol. V. 7. P. 501–528.
- Hansen V.K., Wingstrand K.G. 1960. Further studies on the non-nucleated erythrocytes of *Maurdicus mülleri* and comparisons with the blood cells of related fishes // Dana Rept. № 54. P. 1–15.
- Hawkey C.M., Bennett S.C., Cascjvne M.G., Kirkwood J.K. 1991. Erythrocyte size, number and haemoglobin content in vertebrates // Brit. J. Hematol. V. 77. P. 392–397.
- Kish B. 1951. Erythrocytes of fishes // Exp. Med. Surg. V. 9. P. 344–358.
- Larsson A., Johansson-Sjöbek M.-L., Fänge R. 1976. Comparative study of some haematological and biochemical blood parameters in fishes from the Skagerrak // J. Fish. Biol. V. 9. P. 425–440.
- Pica A., Grimaldi M.C., Della Corte F. 1983. The circulating blood cells of torpedoes (*Torpedo mamorata* Risso and *Torpedo ocellata* Rafinesque) // Ital. J. Zool. V. 17. P. 353–374.
- Saunders D.C. 1966. Elasmobranch blood cells // Copeia. № 2. P. 221–242.
- Snyder G.K., Sheafor B.A. 1999. Red blood cells: centerpiece in the evolution of the vertebrate circulatory system // Amer. Zool. V. 39. P. 189–198.
- Tyler J.C. 1960. Erythrocyte counts and hemoglobin determinations for two Antarctic nototheniid fishes // Stanford Ichthyol. Bull. V. 7. P. 199–201.