



УДК 591.11:597.556.31:612.22

И. А. Парфенова¹, аспирант, А. А. Солдатов², канд. биол. наук, ст. н. с.

¹Таврический национальный университет им. В. И. Вернадского, Симферополь, Украина

²Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского Национальной академии наук Украины, Севастополь, Украина

ЭРИТРОГРАММА ЦИРКУЛИРУЮЩЕЙ КРОВИ СКОРПЕНЫ В УСЛОВИЯХ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ ГИПОКСИИ

В экспериментальных условиях исследовано влияние гипоксии (концентрация O_2 в воде – 1.7 – 1.8 мг л⁻¹) на морфометрические характеристики циркулирующей эритроцитарной массы у черноморской скорпены (*Scorpaena porcus* L.). Показано, что в условиях дефицита кислорода происходит рост среднечеточного объема, увеличение размеров ядер эритроцитов и их ядерно-плазматических отношений. Данные изменения затрагивают более 50 % клеток. В крови повышается содержание малодифференцированных эритроидных форм: базофильных и полихроматофильных нормобластов. Обсуждаются процессы, лежащие в основе данных изменений.

Ключевые слова: гипоксия, эритрограмма крови, цитометрия эритроцитов, эритроцитарные индексы, рыбы

Гипоксия является одним из распространенных явлений в водах Мирового океана, и Черное море не является в этой связи исключением. Зона с устойчиво низким содержанием кислорода в воде (не более 2 мг л⁻¹) обнаружена на его северо-западном шельфе [1]. Она имеет ширину около 30 миль и захватывает придонные слои воды вдоль морского побережья. В настоящее время отмечена активная реколонизация данной акватории организмами различных трофических уровней [8]. Это позволяет предположить, что с течением времени здесь может возникнуть уникальная для черноморского региона экосистема, способная существовать в условиях острого дефицита кислорода.

Изучение характера течения молекулярных и физиологических процессов в организме гидробионтов, устойчивых к внешней гипоксии, позволило выявить ряд принципиальных особенностей в организации цито-

хромного комплекса, обмене белков, углеводов [4, 10, 13] и ряда других систем. Особый интерес представляют системы, связанные с транспортом и утилизацией кислорода, функциональная роль которых в условиях гипоксии существенно понижается. При исследовании клеток крови рыб был обнаружен феномен свелинга (набухания) циркулирующих эритроцитов и определены механизмы, стоящие за данным явлением [18, 19]. Описаны случаи прямого (амитотического) деления зрелых эритроцитов, индуцируемые внешней гипоксией [21]. Функциональный смысл подобных реакций не всегда до конца ясен и требует дальнейшего изучения.

Одним из массовых и устойчивых к гипоксии видов в Черном море является представитель донной ихтиофауны – скорпена (*Scorpaena porcus* L.). Предварительные исследования показали, что она способна выдерживать 15 – 20 %-ное насыщение воды кислородом в

течение 2-х и более месяцев без видимых признаков асфиксии [9]. Исследованию морфометрических характеристик циркулирующей эритроцитарной массы у данного вида в норме и условиях экспериментальной гипоксии и посвящена настоящая работа.

Материал и методы. Работа выполнена на базе ИнБЮМ НАН Украины. Рыбу отлавливали в Севастопольской бухте. Использовали взрослых особи скорпены (длина тела 10.7 – 17.0 см, вес 83.6 – 133.7 г) в состоянии относительного покоя (стадия зрелости гонад II – III). При постановке экспериментов применяли специально изготовленный стенд, который позволял длительно поддерживать в воде заданную температуру и концентрацию кислорода. Опытные группы рыб в количестве 3 – 4 особей помещали в камеру объемом 13.5 л. Содержание кислорода в воде снижали в течение 2.5 – 3.0 ч прокачиванием азота с 8.5 – 9.0 до 1.7 – 1.8 мг л⁻¹ (20 % насыщения). Температура воды поддерживалась на уровне 15 ± 1°C. Экспозиция составила 90 мин (срочная адаптация) и 40 сут (долговременная адаптация). Контрольные группы рыб содержались при 100 % насыщении воды кислородом. Смену воды в камерах проводили ежедневно для удаления остатков пищи и метаболитов.

В момент изъятия особей из камеры для предотвращения развития стресса применяли уретановый наркоз [5]. Кровь получали путем отсечения хвостового стебля. В качестве антикоагулянта применяли гепарин.

Концентрацию гемоглобина в крови контролировали при помощи гемиглобинцианидного метода. Применяли стандартный набор реактивов ООО «Агат-мед» (Россия). Число эритроцитов в крови подсчитывали в камере Горяева [2]. Гематокрит определяли путем центрифугирования образцов крови в гепаринизированных капиллярах (750 г; 30 мин). Центрифугирование проводили в специальном гематокритном роторе (центрифуга MPW-310, Польша). На основании полученных значений рассчитывали эритроцитарные индексы: сред-

неклеточный объем (*MCV*), среднеклеточное содержание (*MCH*) и среднеклеточную концентрацию гемоглобина (*MCHC*) [2]. Расчеты выполняли по следующим формулам:

$$MCH = \frac{Hb}{Er}; MCHC = \frac{Hb}{Ht} \cdot 10; MCV = \frac{Ht}{Er} \cdot 10,$$

где: *Hb* – концентрация гемоглобина в крови (г л⁻¹);

Er – число эритроцитов в крови (млн мкл⁻¹);

Ht – гематокрит (%).

Мазки крови окрашивали по комбинированному методу Паппенгейма [2]. На мазках подсчитывали процентное содержание незрелых эритроидных форм: пронормобластов, базофильных и полихроматофильных нормобластов. Объем выборки – 500 клеток на мазок.

При помощи окуляр-микрометра на мазках измеряли большой и малый диаметры у зрелых эритроцитов (*L_c*; *B_c*) и их ядер (*L_n*; *B_n*). Измерения проводили под иммерсией при увеличении в 1500х. Объем выборки – 100 клеток на один мазок. На основании значений *L_n* и *B_n* по формуле эллипсоида вращения рассчитывали объем ядра эритроцита (*V_n*) [7]:

$$V_n = \frac{\pi \cdot L_n \cdot B_n^2}{6}$$

Для сравнительной оценки изменений *MCV* и *V_n* определяли индекс: *V_n* / *MCV* (ядерно-плазменное отношение).

Цифровой материал обработан статистически при помощи *t*-критерия Стьюдента. Результаты представлены как $\bar{x} \pm S\bar{x}$.

Результаты. Эксперименты по изучению влияния гипоксии на организм скорпены были выполнены в условиях срочной (90 мин) и долговременной (40 сут) адаптации.

Гематологические исследования. Кратковременная адаптация к гипоксическим условиям не приводила к изменению числа эритроцитов, концентрации гемоглобина в крови и гематокрита у рыб. Значения контролируемых показателей оставались на уровне контрольных величин (табл. 1).

Табл. 1. Гематологические характеристики и эритроцитарные индексы скорпены в условиях нормо- и гипоксии

Table 1. Hematological parameters and erythrocyte indexes of *Scorpaena porcus* under normoxic and hypoxic conditions

Показатели	Экспозиция 90 мин				Экспозиция 40 сут			
	Нормоксия		Гипоксия		Нормоксия		Гипоксия	
	<i>n</i>	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	<i>n</i>	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	<i>n</i>	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	<i>n</i>	$\bar{x} \pm S\bar{x}$
Гемоглобин, г л ⁻¹	9	54.6±3.5	7	56.2±2.4	8	33.8±1.6	8	36.1±2.2
Эритроциты, (10 ¹²) л ⁻¹	9	0.86±0.07	7	0.89±0.04	8	0.58±0.03	8	0.63±0.03
Гематокрит, %	9	24.8±2.3	7	24.9±1.5	8	14.4±0.8	8	19.2±1.6
<i>MCH</i> , пг	9	64.1±1.7	7	63.6±1.7	8	58.9±2.3	8	57.5±1.7
<i>MCHC</i> , %	9	19.9±0.7	7	22.7±0.8	8	23.6±0.4	8	19.2±0.7
<i>MCV</i> , мкм ³	9	324.4±4.5	7	282.4±12.6	8	250.7±12.7	8	307.4±17.5

Примечание: *n* – число особей; *MCH* – среднеклеточное содержание гемоглобина; *MCHC* – среднеклеточная концентрация гемоглобина; *MCV* – среднеклеточный объем

Среди эритроцитарных индексов, напротив, наблюдались выраженные изменения. Среднеклеточная концентрация гемоглобина (*MCHC*) повышалась на 14.1 % ($p < 0.01$), а среднеклеточный объем (*MCV*) снижался на 12.9 % ($p < 0.01$). Содержание же гемоглобина в отдельно взятом эритроците (*MCH*) не изменялось. Такое соотношение процессов свидетельствует о дегидратации плазмы крови и отражает сморщивание циркулирующих эритроцитов.

В условиях долговременной адаптации концентрация гемоглобина и число эритроцитов в крови также оставались на уровне контрольных значений. Различия не были статистически выражены. Гематокритная же величина, напротив, существенно повышалась. В сравнении с контролем различия составили 33.3 % ($p < 0.05$). Изменение эритроцитарных индексов позволяло сделать вывод о наличии свелинга (набухания) у циркулирующих эритроцитов: *MCHC* снижалось на 18.6 % ($p < 0.001$), а *MCV* повышалось на 22.6 % ($p < 0.05$) при сохранении значения *MCH*.

Морфологические характеристики циркулирующих эритроцитов. Просмотр препаратов контрольной группы рыб под микроскопом показал, что зрелые эритроциты скорпены, как и у большинства морских костистых рыб, являются эллипсоидными клетками с вытянутым ядром темно-фиолетового цвета. Ядерный хроматин был сильно конденсирован,

что позволяет говорить о низкой функциональной активности ядра. Цитоплазма представляла собой прозрачную, гомогенную среду, светло-розовой или серовато-розовой окраски.

В условиях экспериментальной гипоксии у эритроцитов скорпены визуально не отмечали изменения окраски цитоплазмы и наличие каких-либо деформаций. Однако клетки при этом становились более крупными и приобретали более округлую форму, явно увеличивался объем их ядер. Подобные изменения были лучше всего выражены у особей, находящихся в условиях острого дефицита кислорода в течение 40 сут (долговременная гипоксия). Отмеченные изменения побудили нас провести цитометрические исследования, результаты которых представлены ниже.

Экспериментальная гипоксия вызывала увеличение содержания в крови незрелых эритроидных форм в 2.2 – 2.5 раза как в условиях срочной ($p < 0.01$), так и долговременной адаптации ($p < 0.001$) (табл. 2). Рост был обусловлен преимущественно увеличением в крови размеров популяции полихроматофильных нормобластов. При кратковременной гипоксии содержание данных форменных элементов повышалось в 2.32 раза ($p < 0.01$), а при долговременной – в 2.22 раза ($p < 0.001$). В условиях срочной гипоксии в крови отдельных рыб отмечали также появление одиночных

базофильных нормобластов. Размеры их популяции у отдельных особей достигали 1.5 % циркулирующей эритроцитарной массы. В ус-

ловиях долговременной гипоксии данные эритроидные элементы в крови рыб не выявлялись.

Табл. 2. Содержание незрелых эритроидных элементов в крови скорпены в условиях нормо- и гипоксии
Table 2. Content of immature erythroid elements in blood of *Scorpaena porcus* under normoxic and hypoxic conditions

Показатели	Экспозиция – 90 мин		Экспозиция – 40 сут	
	Нормоксия	Гипоксия	Нормоксия	Гипоксия
Незрелые эритроциты (общее содержание), %	1.55±0.51 (6)	3.79±0.45 (11)	1.79±0.30 (8)	3.97±0.33 (8)
Полихроматофильные нормобласты, %	1.55±0.51 (6)	3.59±0.40 (11)	1.79±0.30 (8)	3.97±0.33 (8)
Базофильные нормобласты, %	-	0.21±0.14 (11)	-	-

Примечание: в скобках указано число особей

Цитометрические характеристики циркулирующих эритроцитов. Как уже отмечалось, долговременная экспериментальная гипоксия вызывала существенное увеличение среднеклеточного объема (*MCV*) эритроцитов скорпены. Это нашло отражение и в изменении линейных размеров клеток красной крови.

Рост объема клетки в ходе эксперимента может быть обусловлен, как минимум, изменением трех линейных характеристик: большого диаметра (L_c), малого диаметра (B_c) и толщины эритроцита. Большой диаметр (L_c) совпадал у контрольной и опытной групп рыб (табл. 3).

Табл. 3. Цитометрические характеристики циркулирующей эритроцитарной массы скорпены в условиях нормо- и гипоксии

Table 3. Cytometrical parameters of circulating erythrocytes of *Scorpaena porcus* under normoxic and hypoxic conditions

Показатели	n	Условия эксперимента	
		Нормоксия	Гипоксия
L_c , мкм	8	13.90±0.17	14.20±0.21
B_c , мкм	8	8.63±0.20	9.62±0.22
L_c-B_c , мкм	8	5.27±0.16	4.58±0.21
L_m , мкм	8	5.31±0.13	5.89±0.09
B_m , мкм	8	3.72±0.13	4.15±0.09
V_m , мкм ³	8	39.3±3.9	53.4±2.83
V_m/MCV	8	0.160±0.019	0.178±0.014

Примечание: n – число особей; L_c , B_c – большой и малый диаметры эритроцита; L_m , B_m – большой и малый диаметры ядра эритроцита; V_m – объем ядра эритроцита; MCV – среднеклеточный объем

Различия в 2.2 % не были статистически выражены. Значения же малого диаметра, напротив, повышались на 11.5 % ($p<0.01$). Непропорциональное изменение L_c и B_c привело к уменьшению эллипсоидности клеток циркулирующей эритроцитарной массы. Разница между L_c и B_c уменьшилась на 13.1 % ($p<0.05$). Нельзя также исключать из внимания возможность увеличения толщины эритроцита, однако, данный показатель не определялся, так как это требует применения метода поляризационной микроскопии.

Характер распределения значений большого и малого диаметров представлен на рис. 1.

Заметных изменений в распределении L_c не наблюдали, если не считать несколько более выраженный максимум (14.5 мкм) у опытной группы рыб. В распределении B_c смещение максимума также не происходило. Однако клетки, у которых B_c был меньше 7 мкм, исчезали из кровотока вообще. Размерный класс эритроцитов 7 – 9 мкм сокращался более чем в 3.5 раза. Одновременно в крови возрастало число клеток, у которых B_c превышал 10 мкм в 3.5 раза.

Пребывание особей скорпены в условиях гипоксии сопровождалось также увеличением объема ядер у циркулирующих эритроцитов (табл. 3).

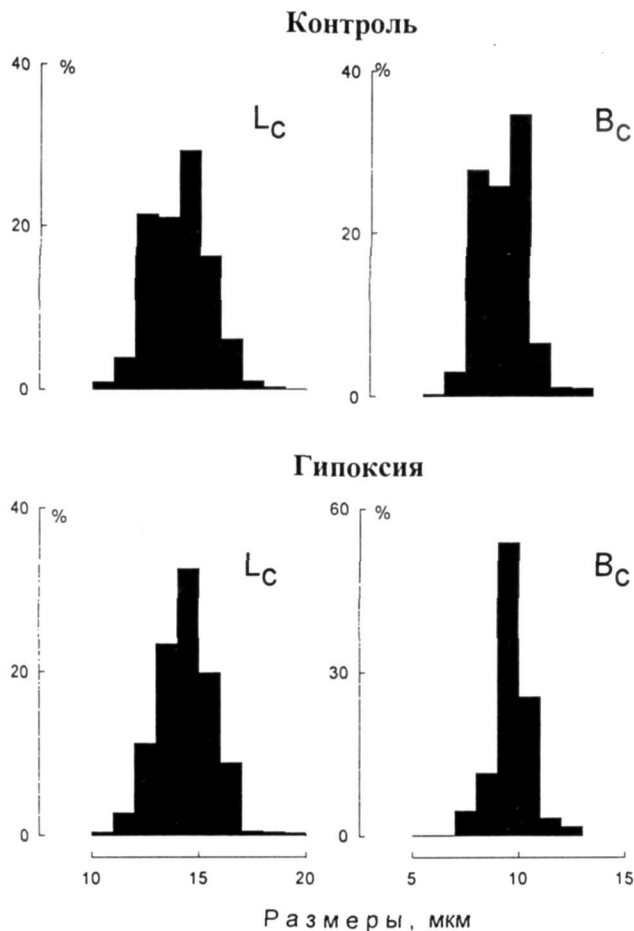


Рис. 1. Гистограммы распределения линейных размеров эритроцитов скорпены в условиях нормо- и гипоксии (n = 800 клеток)

Fig. 1. Distribution of erythrocyte geometrical parameters in *Scorpaena porcus* under normoxic and hypoxic conditions (n = 800 cells)

Расчеты, проведенные по формуле эллипсоида вращения, показали рост объема ядра на 35.9 % ($p < 0.05$) относительно контрольной группы рыб. Рост объема ядра клеток происходил на фоне увеличения как большого (L_n), так и малого (B_n) его диаметров. Изменения составили соответственно 10.9 % ($p < 0.01$) и 11.6 % ($p < 0.05$).

Анализ распределений объемов ядер у эритроцитов контрольной и опытной групп рыб позволил выявить ряд выраженных изменений. Максимум распределения по данному признаку у особей, находящихся в условиях нормоксии, приходился на 27.5 мкм^3 . На гисто-

грамме при этом выявлялся второй максимум в области значений – 42.5 мкм^3 . Это свидетельствовало о существовании в кровотоке двух популяций эритроцитов (рис. 2).

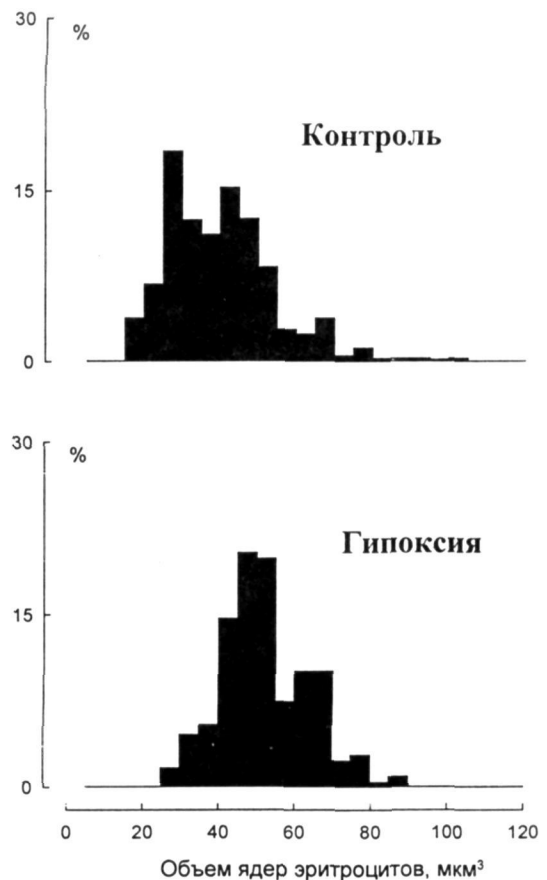


Рис. 2. Гистограммы распределения объемов ядер эритроцитов скорпены в условиях нормо- и гипоксии (n = 800 клеток)

Fig. 2. Distribution of erythrocyte nucleus volume in *Scorpaena porcus* under normoxic and hypoxic conditions (n = 800 cells)

У рыб, испытывающих действие гипоксии, происходило пропорциональное смещение обоих максимумом на 20 мкм^3 вправо. Клетки с объемом ядра менее 27.0 мкм^3 в крови вообще не обнаруживались, тогда как у контрольных рыб их доля составляла 28.9 %. При этом в кровотоке возрастало число эритроцитов с объемом ядра более 57 мкм^3 . На них приходилось 26.3 % эритроцитарной массы, против 8.7 % у контрольной группы рыб.

Как уже отмечалось, гипоксия вызывала рост объема клеток красной крови у скорпены. Сопоставление этого процесса с изменением объема ядер позволяет говорить о непропорциональности выявленных эффектов. Рост размеров ядер был выражен в большей степени. Это отражает ядерно-плазматическое отношение (V_n/MCV), представленное в табл. 3. Данная величина в условиях эксперимента была на 11.3 % выше значений, зарегистрированных для контрольной группы рыб.

Обсуждение. В ходе исследований был зарегистрирован ряд направленных изменений, происходящих в крови скорпены в условиях экспериментальной гипоксии:

- рост объема (свелинг) циркулирующих эритроцитов;
- увеличение размеров ядер клеток красной крови и ядерно-плазменных отношений;
- повышение содержания в крови незрелых эритроидных форм в относительно короткий промежуток времени.

Свелинг эритроцитов. Анализ гематологических характеристик скорпены показал, что концентрация гемоглобина и число эритроцитов в крови в условиях экспериментальной гипоксии не изменялись. В то же время значения гематокрита претерпевали явно выраженный рост. Расчет эритроцитарных индексов позволил констатировать существенное увеличение MCV , которое происходило на фоне снижения $MCHC$ при стабильных значениях MCH . Такое соотношение показателей позволяет говорить о гидратации цитоплазмы циркулирующих клеток, которая в конечном итоге приводит к их набуханию и сопровождается ростом среднечелочного объема.

Случаи свелинга клеток красной крови в условиях внешней гипоксии описаны для многих рыб [18, 19]. В основе данного явления лежит трансмембранный обмен Na^+/H^+ , который индуцируется повышением концентрации катехоламинов в крови [18]. Выход H^+ из клетки предотвращает значительное изменение рН

эритроцита в условиях плазменного ацидоза, что способствует нормальному функционированию его молекулярных систем, прежде всего гемоглобина. Одновременно происходит поступление Na^+ в клетку, что повышает осмотическое давление и сопровождается оводнением эритроцита. По-видимому, эти процессы и определяли увеличение объема клеток красной крови у скорпены в условиях дефицита кислорода.

Необходимо отметить, что свелинг циркулирующих эритроцитов в условиях гипоксии развивался не сразу. Ему предшествовала реакция противоположного порядка, которая впервые была зарегистрирована в настоящей работе у скорпены в условиях краткосрочной адаптации (90 мин). Объем эритроцитов снижался, а $MCHC$ росла, что отражало развитие процесса дегидратации цитоплазмы. Данная реакция может быть связана с тем, что при гипоксии снижается реабсорбция воды в почках и жабрах гидробионтов [23]. Это, в свою очередь, может определяться низкой продукцией альдостерона и вазопрессина. Показано, что альдостерон индуцирует синтез белка в клетках, который участвует в активном транспорте Na^+ через эпителиальную мембрану [11]. В связи с этим можно предположить, что гипоксия, ограничивая продукцию альдостерона в корковом слое надпочечников, снижает реабсорбцию воды в почках и усиливает тем самым гипертонию плазмы крови. Это, в свою очередь, приводит к сморщиванию эритроцитов и активизирует Na^+/H^+ обмен на мембранах клеток, что с течением времени сопровождается свелингом циркулирующих эритроцитов.

Увеличение объема ядер эритроцитов. Гидратация цитоплазмы эритроцитов в условиях гипоксии должна была также приводить и к набуханию их ядер, что в действительности и имело место. Однако, как уже отмечалось, объем ядер клеток скорпены увеличивался более значительно, чем следовало бы ожидать в результате простого процесса оводнения. Это

видно из соотношения изменений MCV и V_n соответственно на 22.6 % ($p < 0.05$) и 35.9 % ($p < 0.05$). Одновременно увеличивалось и ядерно-плазматического отношения (V_n/MCV).

Увеличение объема ядра клетки обычно наблюдается в следующих случаях [7]: функциональной активизации структуры, полиплоидии, токсического действия.

О каком-либо токсическом действии на организм скорпены в наших экспериментах говорить не приходится. Даже, если оно и имело место, то было адекватным как для опытной, так и контрольной групп рыб.

Полиплоидия у рыб может быть индуцирована на ранних стадиях онтогенеза и вызывается методом «температурного скачка» [16]. Гипоксия не является фактором, индуцирующим эндомиоз и полиплоидию ядер. Случаи подобных эффектов не описаны.

Функциональная активизация ядра – более вероятный механизм, объясняющий увеличение его размеров. Известно, что гидратация цитоплазмы клетки и белковый синтез – явления, которые обычно совпадают [7]. Поэтому поступление воды в эритроцит в условиях гипоксии, по-видимому, активизирует биосинтетические процессы в клетке. Доказательством тому являются зарегистрированные изменения в гемоглобиновой системе кругляка в условиях гипоксии, которые невозможны без участия ядра эритроцита [22]. Окончательное же заключение по данному поводу могут дать только дополнительные эксперименты с использованием методов автордиографии (3H -лейцин).

Не следует исключать из внимания и процесс дедифференцировки эритроцитов, так как в условиях острой гипоксии функциональная значимость данной клетки для организма постепенно утрачивается. Дедифференцировка повышает функциональную активность ядра и усиливает биосинтетические процессы в клетке, которые направлены на ее качественную трансформацию. Подобные результаты были описаны для ядерных эритроцитов амфибий:

увеличение размеров их ядер происходило на фоне снижения содержания гемоглобина в клетке [3]. В наших экспериментах среднеклеточное содержание гемоглобина (MCH) оставалось постоянным. Это означает, что функциональная активизация функций ядра имела в данном случае несколько иное назначение.

Число незрелых эритроидных форм в крови. Как уже отмечалось, гипоксия вызвала существенное повышение содержания в циркулирующей крови рыб незрелых эритроидных форм: полихроматофильных и базофильных нормобластов. Данная информация в целом не является новой. Ранее подобные результаты были описаны для различных вариантов экспериментальной гипоксии, асфиксии и анемии (фенилгидразин- HCl) [15, 20, 21]. Многие авторы связывают это с активизацией пролиферативной активности эритроидного ростка гемопоза, о чем свидетельствует увеличение интенсивности включения 3H -тимидина как на уровне периферического кровообращения, так и кроветворной ткани (почки, селезенка) [14, 21].

Особенностью настоящего исследования являлось то, что факт роста содержания незрелых эритроидных элементов в крови происходил достаточно быстро – спустя 90 мин с момента воздействия. Известно, что эритропоэз является сравнительно инерционным процессом и не может быть реализован в столь короткий промежуток времени. Объяснить полученные результаты можно только сбросом в кровотоки незрелой эритроцитарной массы из кроветворных органов. Известно, что селезенка у рыб совмещает функцию кроветворения и депо крови [12, 17]. Сокращение ее приводит к выбросу в кровь не только старой, но и молодой эритроцитарной массы. Это должно сопровождаться одновременно увеличением кислородной емкости крови. Однако в нашем случае концентрация гемоглобина и число эритроцитов в крови фактически не изменились. Последнее может быть связано с тем, что функция депо крови в организме донных рыб

развита слабо [6]. Поэтому сокращение селезенки приводит к выбросу в кровоток преимущественно небольших количеств молодых эритроцитов и слабо влияет на кислородную емкость крови в целом.

Выводы. 1. В условиях долговременной экспериментальной гипоксии (около 40 сут) у особей скорпены происходил рост значений гематокрита. Концентрация гемоглобина и число эритроцитов в крови не изменялись. Данная реакция была обусловлена свелингом циркулирующих клеток красной крови вследствие гидратации их цитоплазмы, о чем свидетельствовал характер изменения эритроцитарных индексов. Ей предшествовала реакция

сморщивания эритроцитов, которая развивалась в условиях краткосрочной адаптации особей к гипоксии (90 мин). **2.** Экспериментальная гипоксия вызывала рост объема ядер и ядерно-плазменных отношений у зрелых эритроцитов скорпены. Данные изменения затрагивали более 50 % циркулирующих клеток красной крови. **3.** В условиях гипоксии происходило повышение содержания в крови скорпены полихроматофильных нормобластов и появление менее дифференцированных форм – базофильных нормобластов. Реакция развивалась на ранних этапах эксперимента (90 мин) и удерживалась затем на протяжении 40 суток.

1. Берлинский Н. Н., Дыханов Ю. М. К вопросу о формировании придонной гипоксии в северо-западной части Черного моря // Экология моря. – 1991. – Вып. 38. – С. 11-15.
2. Золотницкая Р. П. Методы гематологических исследований / Лабораторные методы исследования в клинике (справочник). – Москва: Медицина, 1987. – С. 106-148.
3. Мэттсон П. Регенерация - настоящее и будущее. – М.: Мир, 1982. – 175 с.
4. Савина М. В. Механизмы адаптации тканевого дыхания в эволюции позвоночных. – С.-Петербург: Наука, 1992. – 200 с.
5. Солдатов А. А. Физиологические аспекты действия уретанового наркоза на организм морских рыб // Гидробиол. журн. – 2003. – 39, N1. – С. 51 - 63.
6. Солдатов А. А. Формирование резервов депо крови в онтогенезе морских рыб // Экология моря. – 1992. – Вып. 42. – С. 46 -55.
7. Таукэ К. Введение в количественную цитогистологическую морфологию. – Бухарест: Изд-во Академии Респ. Румынии, 1980. – 291 с.
8. Фацук Д. Я., Самышев Э. З., Себах Л. К., Шляхов В. А. Формы антропогенного воздействия на экосистему Черного моря и ее состояние в современных условиях // Экология моря. – 1991. – Вып. 38. – С. 19-27.
9. Шульман Г. Е., Столбов А. Я., Солдатов А. А. и др. Метаболические реакции черноморских рыб на долговременную экспериментальную гипоксию // Гидробиол. журн. – 2003. – 39, N1. – С. 21 - 30.
10. Almeida-Val V. M. F., Val A. L., Duncan W. P. et al. Scaling effects on hypoxia tolerance in the Amazon fish: contribution of tissue enzyme levels // Comp. Biochem. Physiol. – 2000. – 125B. – P. 219 - 226.
11. Edelman I. S., Fanestil D. D. Mineralocorticoids / Biochem. Action of hormones. V. 1. –New York: Academic Press, 1972. – P. 321 - 364.
12. Galindez E.J., Aggio M.C. The spleen of *Mustelus schmitti* (*Chondrichthyes, Triakidae*): a light and electron microscopic study // Ichthyol. Res. – 1998. – 45. – P. 179 - 186.
13. Hageman L., Soendergaard T., Weile K. et al. Aspects of blood physiology and ammonia excretion in *Nephrops norvegicus* under hypoxia // Comp. Biochem. Physiol. –1990. – 97A. – P. 51 - 55.
14. Houston A. H., Murad A. Erythrocyte dynamics in fish: recovery of the goldfish from acute anemia // Can. J. Zool. Rev. Can. Zool. – 1995. – 73. – P. 411-418.
15. Houston A. H., Roberts W. C., Kennington J. A. Hematological response in fish: pronephric and splenic involvements in the goldfish // Fish Physiol. Biochem. – 1996. – 15. – P. 481 - 489.
16. Kim D. S., Jo Y. Y., Lee T. Y. Induction of triploidy in mud loach and its effect on gonad development and growth // Aquaculture. – 1994. – 120, N3-4. – P. 263 - 270.
17. Kita J., Itazawa Y. Release of erythrocytes from the spleen during exercise and splenic constriction by adrenaline infusion in the rainbow trout // Jap. J. Ichthyol. – 1989. – 36. – P. 48 - 52.
18. Perry S. F., Thomas S. The effects of endogenous of exogenous catecholamines on blood respiratory

- status during acute hypoxia in rainbow trout // J. Comp. Physiol. – 1991. – **161B**. – P. 489 - 497.
19. *Plante S., Chabot D., Dutil J.* Hypoxia tolerance in Atlantic cod // J. Fish Biol. – 1998. – **53**, N 6. – P. 1342 - 1356.
20. *Rothmann C., Levinshal T., Timan B.* et al. Spectral imaging of red blood cells in experimental anemia of *Cyprinus carpio* // Comp. Biochem. Physiol. – 2000. – **125A**. – P. 75 - 83.
21. *Soldatov A. A.* The effect of hypoxia on red blood cells of flounder: a morphologic and autoradiographic study // J. Fish Biol. – 1996. – **48**. – P. 321 - 328.
22. *Soldatov A. A.* The reasons of high resistance of *Neogobius melanostomus* P. to external hypoxia: comparative investigations // Baltic Sea Science Cong.: Abstr. (Stockholm, Sweden, Nov. 25 - 29, 2001). – Stockholm: Mar. Res. Center, 2001. – P. 304.
23. *Soulier P., Peyraud-Waitzenegger M., Peyraud C.* Respiratory and cardiovascular effects of hypoxia in the european eel // Arch. Int. Physiol., Biochem. Biophys. – 1991. – **99**, N 5. – P. 124 - 132.

Поступила 27 апреля 2005 г.

Еритрограма циркулюючої крові скорпени в умовах експериментальної гіпоксії. І. О. Парфьонова, О. О. Солдатов. Досліджено в експериментальних умовах вплив гіпоксії (концентрація O_2 – 1.7 - 1.8 мг л⁻¹) на морфометричні характеристики еритроцитарної маси у чорноморської скорпени (*Scorpaena porcus* L.). Показано, що в умовах дефіциту кисню відбувається зріст середньоклітинного об'єму, підвищення розмірів ядер еритроцитів та їх ядерно-плазматичних відношень. Дані зміни торкалися більш 50 % клітин. У крові підвищується рівень незрілих еритроїдних форм: базофільних і поліхроматофільних нормобластів. Обсуджуються процеси, лежачі у основі даних змін.

Ключові слова: гіпоксія, еритрограма крові, цитометрія еритроцитів, еритроцитарні індекси, риби

Erythrogram of *Scorpaena porcus* circulating blood under experimental hypoxia conditions. I. A. Parfyonova, A. A. Soldatov. The hypoxia affect (oxygen concentration – 1.7 - 1.8 mg l⁻¹) on morphologic and size parameters of *Scorpaena porcus* L. circulating erythrocytes was investigated in experimental conditions. Swelling of erythrocytes, increase of volume of their nucleus and rise of nuclear-plasma ratio were found under oxygen deficiency. This phenomenon was described for more than 50 % of red blood cells. Hypoxia increased content of immature erythroid form in blood (polychromatic and basophilic erythroblasts). The processes determining of these reactions were discussed.

Key words: hypoxia, blood erythrogram, erythrocyte sizes, erythrocyte indexes, fish