

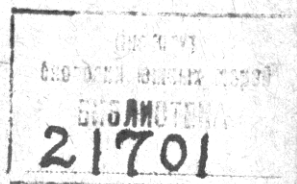
АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

ПРОВ 98

БИОЛОГИЯ МОРЯ

Вып. 15

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ
ОСНОВЫ ЭКОЛОГИИ
ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ



КИЕВ



1968

СРАВНИТЕЛЬНО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КРОВИ И КРОВОТВОРНЫХ ОРГАНОВ РЫБ И ВОДНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

П. А. КОРЖУЕВ, Т. Н. ГЛАЗОВА

Институт морфологии животных АН СССР

Водные условия существования в отличие от наземных характеризуются рядом особенностей, таких как относительное постоянство температуры, солевого состава, концентрации водородных ионов и др. Однако, может быть, наиболее существенной особенностью водных условий является то, что в воде резко ослаблено действие сил гравитации. Если в наземных условиях действие этих сил проявляется в полной мере, то в водных их действие резко ослаблено. Водные организмы находятся в воде во взвешенном состоянии и, следовательно, не затрачивают почти никаких усилий на поддержание собственного тела, тогда как у наземных животных траты энергии необходимы не только на передвижение организма, но и на поддержание его (Коржуев и Глазова, 1964).

Это, казалось бы, несущественное различие в действительности приводит к тому, что энергетика организма водных и наземных животных резко отличается. Игнорирование этого факта значительно затрудняет понимание особенностей биологии водных и наземных животных. Именно поэтому мы при сопоставлении особенностей физиологии и биохимии водных и наземных животных, в частности особенностей физиологии и биохимии крови, должны обязательно учитывать свойства воды как гипогравитационной среды. Тем более это необходимо сделать при сравнении особенностей крови рыб и водных млекопитающих как вторичноводных животных.

Для понимания специфических особенностей крови рыб и водных млекопитающих необходимо учитывать роль крови — важнейшего звена в обмене веществ у животных. Для рыб характерно непрерывное поступление кислорода через органы аэрации, тогда как у водных млекопитающих этот процесс носит пре-

рывистый характер, связанный с нырянием животного на определенный срок и, следовательно, с исключением внешнего дыхания. Это обстоятельство, несомненно, наложило отпечаток на особенности крови вторичноводных животных.

Экспериментальное изучение крови рыб и водных млекопитающих показало, что в организме рыб содержится очень мало крови, тогда как у водных млекопитающих ее значительно больше, несмотря на то, что активность рыб несколько не ниже активности вторичноводных животных. Меч-рыба, например, способна развивать скорость свыше 100 км/час, то есть такую же, как и наиболее быстрходные наземные млекопитающие.

Следовательно, причины, обуславливающие эти различия, должны быть иными.

По-видимому, одной из основных причин, определяющих различия в свойствах крови рыб и наземных позвоночных, является их существование в условиях разной гравитации. Водные млекопитающие, казалось бы, должны были приобрести особенности, свойственные рыбам. Однако пути поступления кислорода в организм у них сохранились прежними и благодаря этому конвергенция не наблюдается. Мы считаем целесообразным провести сравнительный анализ крови рыб и водных млекопитающих лишь по некоторым линиям, главным образом касающимся дыхательной функции крови. Имеются экспериментальные данные о количестве и качестве крови различных представителей рыб и водных млекопитающих.

Прежде всего следует отметить значительную разницу в свойствах крови различных групп рыб, определяемую не только филогенетическими, но и экологическими особенностями. Это касается не только особенностей эритроцитов, но и свойств самого гемоглобина.

Наиболее характерные особенности эритроцитов крови разных видов рыб следующие. Среднее количество эритроцитов в 1 мм³ крови костистых рыб — 1,82 млн., хрящевых — 0,16 млн. и круглоротых — 0,14 млн. Средний объем одного эритроцита костистых рыб равен 180 мкм³, хрящевых — около 1000 и у круглоротых — около 1900 мкм³ (табл. 1). Таким образом, наблюдается обратно-пропорциональная зависимость между числом эритроцитов и их средним объемом. Это означает, что в процессе эволюции рыб постепенно увеличивалась поверхность эритроцитов, так как при уменьшении объема эритроцитов пропорционально возрастает их поверхность.

Биологическое значение изменения размеров эритроцитов и их количества заключается в увеличении кислородпереносящей поверхности, что очень важно для энергетики организма.

Однако для полного понимания биологической роли эритроцитов недостаточно ограничиться характеристикой их как носи-

Таблица 1

Сравнение параметров крови некоторых рыб и водных млекопитающих

Вид	Количество эритроцитов в 1 мм ³ , млн.	Гематокрит, %	Гемоглобин, %	Объем одного эритроцита, μ^3	Количество гемоглобина в эритроците, мкг	Среднеклеточная концентрация гемоглобина, %	Авторы
Дельфин-азовка	6,11	49,0	19,7	80,0	32,2	40,2	Коржуев П. А.,
Дельфин-белобочка	5,65	48,0	19,1	84,9	33,5	41,1	Булатова Н. Н., 1952
Дельфин-афалина	4,19	46,8	19,0	106,7	43,4	41,0	Medway a. Geraci, 1964
Тюлень каспийский	3,49	40,6	14,2	117,1	40,8	34,8	Коржуев П. А., Глазова Т. Н., 1966
Пелагида	4,11	58,6	13,9	142,5	33,8	23,7	Коржуев П. А., Булатова Н. Н., 1952
Осетр	0,85	47,1	11,5	617,0	136,0	25,0	Коржуев П. А., 1963
Северюга	1,48	40,0	11,3	276,0	73,7	27,7	
Шип	1,42	34,3	11,8	230,0	33,1	25,4	
Скат шиповатый	0,19	20,0	3,1	1015,0	156,0	15,5	Коржуев П. А., Никольская И. С., 1951
Бычок мезогонус	—	22,0	1,1	—	—	—	Куличенко Н. И., 1960
Камбала	2,20	13,0	3,1	—	—	—	Коржуев П. А., Никольская И. С., 1951
Сарган	—	37,0	5,6	—	—	—	
Щука	1,29	30,0	7,3	182,0	36,3	20,0	
Сом	1,40	22,0	5,0	166,0	34,3	21,3	

телей гемоглобина. Необходимы данные о количестве крови в организме рыб.

Может показаться несколько необычным то, что количество крови в организме рыб не зависит от филогенетического положения. Так, у круглоротых рыб больше крови, чем у большинства костистых (табл. 2). В то же время и среди костистых рыб существуют видовые различия. Минимальное количество крови в организме рыб составляет 2,0, максимальное — 6,0% веса тела.

Значительное разнообразие наблюдается и в концентрации гемоглобина выражаемой в г%, которая определяет функциональные возможности крови при транспортировке кислорода. Максимальная концентрация гемоглобина у исследованных рыб дости-

Т а б л и ц а 2

Количество крови и гемоглобина в организме некоторых видов рыб

Объект исследования	Кровь, % веса тела	Гемоглобин		Автор
		г %	г на 1 кг ве- са тела	
Минога каспийская	7,3	13,0	8,6	Коржуев и Глазова, 1966
Минога речная	4,3	13,4	6,1	Иванова-Берг и Соколова, 1959
Акула катран	4,4	3,0	0,6	Коржуев и Глазова, 1963
Акула	4,8	—	—	Мартин, 1947
Скат хвостокол	2,3	3,7	0,7	Коржуев, 1950
Бычок кругляк	2,0	3,1	0,5	Коржуев, 1950
Камбала	4,2	1,5	0,6	Куличенко, 1960
Бычок кнут	4,6	1,1	0,5	Куличенко, 1960
Сарган	4,4	5,6	2,3	Коржуев и Никольская, 1951
Скумбрия	6,2	5,6	3,4	Куличенко, 1960
Севрюга	2,7	11,3	3,3	Коржуев, 1963
Стерлядь	2,8	10,7	2,7	Глазова, 1966
Карп	3,1	—	—	Коржуев и Никольская, 1951
Щука	2,0	9,8	1,5	Коржуев, 1950
Сом	4,2	7,1	1,8	Коржуев, 1950
Вьюн	5,9	11,6	7,5	Радзинская, 1960

гает в среднем 14,0 г%, минимальная — 1,0 г%. Такие колебания концентрации гемоглобина в крови рыб определяются в основном не филогенетическими особенностями, а образом жизни и условиями существования.

Правильно понять биологическое значение особенностей крови различных видов рыб можно лишь при одновременном учете количества крови и концентрации в ней гемоглобина. Это требование, однако, не всегда соблюдается исследователями. Действительно, сопоставление всех перечисленных параметров дает возможность получить представление о степени обеспеченности организма рыб гемоглобином. Степень обеспеченности организма рыб гемоглобином (г/кг веса тела) различна у рыб, отличающихся своей экологией. У донных малоподвижных рыб, например, всего около 0,5 г гемоглобина приходится на 1 кг веса тела, тогда как у скумбрии, севрюги — более 3 г, а у миноги и вьюна 7,0—8,0 г гемоглобина на 1 кг веса тела. Эти рекордные для рыб величины определяются особенностями их экологии. Миног изучали в период нерестовой миграции в пресных водах. В этот период в организме миног происходят изменения основных жизненно важных функций. В частности, выключается экзогенное питание. После нереста миноги гибнут. Возможно, в какой-то мере такая пере-

стройка организма определяет особенности крови миног, а именно, не только большое количество крови в организме, но и весьма высокую концентрацию гемоглобина в ней.

Вьюн — пресноводная рыба, обитает в условиях недостатка кислорода, вследствие чего развивается способность заглатывать воздух. Своеобразные условия обитания вьюна, видимо, являются причиной богатой обеспеченности его организма гемоглобином.

Достаточно богато обеспечены гемоглобином проходные и пелагические рыбы: пелагида — 15 г%, тунец — 17,5 (Barrett a. Williams).

Однако большинство морских и пресноводных рыб обладает весьма умеренным количеством крови и гемоглобина — около 2% крови от веса тела и около 2 г гемоглобина, приходящегося на 1 кг веса тела.

Если сравнить количество крови в организме и концентрацию в ней гемоглобина у рыб и водных млекопитающих, то можно заметить большие различия. Данных об особенностях крови водных млекопитающих в литературе немного, но они свидетельствуют о хорошей обеспеченности организма этих животных гемоглобином. Табл. 3 содержит сведения о крови дельфина и тюленя, из кото-

Т а б л и ц а 3

Характеристика крови вторичноводных млекопитающих

Животное	Гемато- крит, %	Гемо- глобин, г %	Кисло- родная емкость, об. %	Автор
Дельфин	35,0	16,6	22,2	Грин и Редфильд, 1933
Дельфин	—	23,1	30,9	Жоли, 1902
Дельфин-белобоч- ка	46,6	18,9	25,3	Коржуев и Булатова, 1952
Дельфин-афалина	48,0	19,1	25,6	Коржуев и Булатова, 1952
Дельфин-азовка	49,0	19,7	26,4	Коржуев и Булатова, 1952
Тюлень обычно- венный	48,0	21,8	29,3	Ирвинг, 1939
Тюлень каспийский	58,2	22,6	30,3	Коржуев и Глазова, 1966

рых видно, что концентрация гемоглобина в крови дельфинов и тюленей исключительно высока и в отдельных случаях превышает 23 г%. Это самые высокие величины, которые известны для крови современных животных. Кислородная емкость такой крови, т. е. способность связывать кислород, достигает 32,0 об. %. Наибольшая величина кислородной емкости крови рыб составляет лишь 18,0 мл кислорода, и то только у проходных и пелагических рыб, в частности миноги и пелагиды. В большинстве же случаев она колеблется в пределах 4,0—8,0 об. %.

Биологическое значение величины кислородной емкости можно выяснить, если известно общее количество крови в организме животного. К сожалению, данных о количестве крови у китообразных и ластоногих очень мало. У черноморских дельфинов нам удалось собрать количество вытекающей крови при забое, которое оказалось равным 3,5—4,0% веса тела. По аналогии с наземными млекопитающими можно считать, что кровь в организме дельфина составляет 8,0—9,0% веса тела, ибо у овец, например, вытекает из организма при забое 55,0—60,0% общего количества крови, определенного прижизненным методом (Коржуев, Никольская, Радзинская, 1961). Позднее нам удалось определить количество крови в организме дельфина-белобочки методом перфузии с применением витальной краски, причем были получены те же самые результаты — 8—9% веса тела (Коржуев и др., 1954; Коржуев и Глазова, 1966). Методом перфузии также было проведено определение общего количества крови в организме каспийского тюленя. Оказалось, что у каспийского тюленя количество крови в организме в среднем составляет 11,0% веса тела (колебания — 9,0—13,0%). Это означает, что обеспеченность организма гемоглобином у дельфина составляет около 12,0 г, тогда как у каспийского тюленя — в среднем 24,0 г на 1 кг веса тела.

Данных о количестве крови в организме дельфинов в мировой литературе мы не нашли. Что же касается тюленей, то в литературе известен всего лишь один случай, когда у молодого тюленя весом 70,0 кг прижизненно было определено количество крови, равное 10,0% веса тела (Irving, 1939).

У тюленей и дельфинов помимо гемоглобина крови имеется еще один весьма мощный очаг синтеза гемоглобина в виде поперечно-полосатой мускулатуры тела, который нужно учитывать, если речь идет об обеспеченности организма гемоглобином. Согласно нашим определениям, количество мышечного гемоглобина, приходящегося на 1 кг веса тела у тюленя, в среднем составляет около 15,0 г.

Таким образом, общая обеспеченность гемоглобином организма тюленя составляет около 40,0 г на 1 кг веса тела, достигая в отдельных случаях 50,0 г. Эти рекордные величины, по-видимому, свойственны только ластоногим, ибо по сравнению с дельфинами тюлени, несомненно, являются более совершенными ныряльщиками. Известно, что тюлень может нырять на срок до 15 мин, тогда как дельфины (дельфин-белобочка) — не более чем на 5 мин (Коржуев и Булатова, 1952).

Следовательно, водные млекопитающие, приспособляясь к условиям существования в воде и сохраняя наземный способ дыхания, вынуждены были резко усилить синтез гемоглобина, превысив синтетические возможности организма рыб в десятки и сотни раз. И все это для того, чтобы создать значительные ре-

зервы кислорода, позволяющие им выключать внешнее дыхание на длительное время.

Адаптация к специфическим условиям водного существования проявляется не только в увеличении количества гемоглобина, но и в изменении его качества. Так, гемоглобин разных представителей водных и наземных животных имеет разное сродство к кислороду. Это исключительно важная особенность дыхательных пигментов, которая практически определяет функциональные возможности гемоглобинов, особенно у водных животных как обитателей среды с непостоянным содержанием кислорода (у наземных животных парциальное давление кислорода в окружающей среде является величиной довольно постоянной; исключение составляют лишь высокогорные области и пещеры).

Сродство гемоглобинов к кислороду определяют с помощью построения кривых их диссоциации при разных парциальных давлениях кислорода. В свое время Август Крэг (1919) предложил для удобства сравнения кривых диссоциации оксигемоглобина крови различных животных сопоставлять две точки этих кривых, наиболее важных в биологическом отношении: напряжение кислорода, при котором гемоглобин насыщен на 95% («зарядное напряжение» — *loading tension*, или P_{95}), и напряжение кислорода, при котором гемоглобин насыщен только на 50% («напряжение отдачи» — *unloading tension*, или P_{50}). Пользуясь этими показателями можно выявить специфические особенности, свойственные гемоглобинам исследуемых животных.

В табл. 4 представлены некоторые данные, характеризующие величину сродства гемоглобинов крови различных представителей рыб и водных млекопитающих к кислороду. Обращает на себя внимание разнообразие величин сродства у разных видов рыб. Самое высокое сродство к кислороду 2,0—2,5 мм рт. ст. имеют гемоглобин крови угря, линя, щуки и миксины и самое низкое — ската, миноги, судака, скумбрии. Промежуточное положение занимают карпы, акулы.

Таким образом, величина сродства гемоглобина к кислороду определяется не филогенетическим положением рыб, а их экологическими особенностями. Интересно, что гемоглобин водных млекопитающих имеет весьма низкое сродство к кислороду: у морского льва — 40, у дельфина — 31 и у тюленя — 26 мм рт. ст. Это означает, что сродство гемоглобина к кислороду в значительной мере определяется тем напряжением кислорода, которое в норме типично для дыхания животного. Водные млекопитающие, сохранив воздушно-легочный тип дыхания, дышат воздухом, напряжение кислорода в котором составляет около 150 мм. рт. ст., т. е. таким, как и наземные животные. Кислородолюбивые рыбы, такие как судак, скумбрия, треска и скаты, имеют гемоглобин с относительно низким сродством к кислороду 17,0—20,0 мм. рт. ст.,

Таблица 4

Сродство гемоглобинов крови рыб и млекопитающих к кислороду

Объект исследования	Температура, °C	pH	Напряжение CO ₂ , мм рт. ст.	Напряжение O ₂ , при котором гемоглобин насыщен, мм рт. ст.	Автор
Скат — <i>Raja egl.</i>	—	7,38	—	26,0	Hall a. McCutcheon, 1938
Скат — <i>Raja ocellata</i>	10,4	7,8	1,0	20,0	Dill, Edwards, Florkin, 1932
Судак — <i>Lucioperca lucius</i>	16,0	—	0,3	19,5	Павлов, 1940
Скумбрия — <i>Scobmer scombrus</i>	15,0	—	0,0	18,0	Krogh a. Leitch, 1919
	20,0	—	1,0	17,0	Root, 1931
Морской петух — <i>Prionotus car</i>	20,0	—	1,0	16,0	Root, 1931
Морской петух — <i>Opsanus tau</i>	20,0	—	1,0	14,0	Root, 1931
Палтус — <i>H. hippoglossus</i>	15,0	—	0,0	10,0	Krogh a. Leitch, 1919
Карп — <i>Cyprinus carpio</i>	18,0	—	30,0	9,6	Wastl, 1928
Карп — <i>Cynrinus carpio</i>	—	—	—	5,0	Black a. Irving, 1937
Акула — <i>Sphyrna</i>	—	—	—	7,0	McCutcheon, 1947
Лещ — <i>Abramis brama</i>	16,0	—	0,3	5,0	Павлов, 1940
Линь — <i>Tinca tinca</i>	46,0	—	0,0	2,5	Павлов, 1940
Угорь — <i>Ang. anguilla</i>	17,0	—	0,0	2,5	Krogh a. Leitch, 1919
Щука — <i>Esox lucius</i>	17,0	—	0,0	2,5	Krogh a. Leitch, 1919
Минога морская — <i>P. marinus</i>	—	6,6	—	34,0	Wald a. Riggs, 1951
Минога речная — <i>L. fluviatili</i>	16,0	—	—	26,0	Павлов и Крашк, 1957
Миксина — <i>Pol. stouti</i>	—	—	—	2,0—4,0	Manwell, 1957
Морской лев — <i>Otaria</i>	38,0	—	44,0	40,0	Florkin a. Redfield, 1931
Дельфин — <i>Phocaena</i>	38,0	7,25	46,0	31,0	Green a. Redfield, 1933
Тюлень — <i>Phoca vitulina</i>	37,5	—	30,0	26,0	Irving a. oth., 1935

поскольку они обитают в условиях хорошей аэрации или низких температур, при которых кислород хорошо растворяется.

Заслуживает внимания и химическая природа гемоглобинов. До недавнего времени считали, что гемоглобин крови любого животного представляет собой гомогенное вещество, способное образовывать кристаллы, типичные для данного вида животных. В начале нашего столетия появились единичные работы, в которых доказывалось, что гемоглобин плодов животных отличается своими свойствами от гемоглобина взрослых животных, в частности имеет иную сопротивляемость к щелочам. Позднее было доказано, что гемоглобин эмбриона имеет иные формы кристаллов, иное сродство к кислороду. Тогда начали говорить о «фетальном» и «взрослом» гемоглобинах в организме одного и того же животного. В последние годы рядом ученых обнаружено, что гемоглобин

взрослого животного также в большинстве случаев не является гомогенным, а состоит из нескольких фракций. Более того, доказано, что разные виды гемоглобинов обладают и разными функциональными свойствами. В частности японский биохимик Канехиза Хашимото (1960) установил, что у взрослых дальневосточных лососей в крови содержатся два типа гемоглобина, которые были обозначены им как гемоглобин Ф и гемоглобин С. Гемоглобины различаются по электрофореграммам, растворимости, спектрам поглощения, теплоустойчивости, аминокислотному составу, форме молекул.

Гемоглобин С обладает более высоким сродством к кислороду, чем гемоглобин Ф. Так, гемоглобин Ф имеет полунасыщение кислородом при напряжении его, равном 30 мм рт. ст., а гемоглобин С — при 13 мм рт. ст. Автор высказывает предположение, что гемоглобин С имеет важное значение для жизни в пресных водах в период миграции, поскольку у пресноводных рыб сродство к кислороду более высокое, а гемоглобин Ф играет роль в период жизни в море. Такая же гетерогенная природа гемоглобина обнаружена и у осетровых рыб (Голованенко, 1964).

Сравнивать кровь рыб и водных млекопитающих, можно не только по гемоглобину, но и по белкам плазмы или сыворотки крови, играющих не менее важную роль в жизни животных вообще и водных животных в особенности.

Проведено много работ по изучению белкового состава плазмы, или сыворотки крови рыб (Адрианов, 1936; Сорвачев, 1957; Каипова, 1959; Хайлов, 1962; Головки, 1964; Королева, 1964; Demenier, 1934; Lustig u. Ernst, 1937; Drilhon, 1954, 1959; Cordier, Barnoud, Brandon, 1957, 1958, 1959; Drilhon, Fine, Daoulas, 1958; Bede, 1959; Ionas a. McLeod, 1960; Rall a. oth., 1961; и др.). В них доказано, что белки плазмы крови у рыб, как и у других представителей позвоночных животных, имеют гетерогенную природу, образуя целый спектр белковых фракций, различающихся по физико-химическим свойствам и функциональному значению.

Сравнительно недавно белки плазмы крови рассматривались лишь как высокомолекулярные соединения, имеющие значение только для поддержания на определенном уровне осмотического и онкотического давления, т. е. для регуляции водно-солевого обмена. За последние два десятилетия накопился большой экспериментальный материал, свидетельствующий о другой, не менее важной фракции белков плазмы крови: они служат источником аминокислот для синтеза белков органов и тканей, а также используются непосредственно для образования тканевых белков без предварительного глубокого расщепления до аминокислот (Капланский, 1962). Выявлена роль белков плазмы крови как переносчиков углеводов, липидов, пигментов, различных катионов и анионов. Обнаружена также ферментативная функция этих белков, в частности, в процессах свертывания крови и фибриноли-

за. Установлено, что один из этих белков — плазмин принимает участие в процессе фибринолиза, расщеплении кининов, обладающих свойствами вазодилататоров и оказывающих влияние на кровяное давление. Другой белок — церулоплазмин, специфический глобулин сыворотки, обладает оксидазным действием на ряд биогенных аминов и аскорбиновой кислоты, циркулирующих в крови.

Имеются данные, свидетельствующие о том, что белки плазмы могут переходить непосредственно не только в белки печени, но и в гемоглобин (Капланский, 1945), непосредственно переходя и в глобин гемоглобина. С другой стороны, белки печени могут переходить в белки плазмы крови. Известно, что важнейшие белки плазмы крови образуются в печени. Это касается фибриногена плазмы, протромбина, альбуминов, некоторых фракций глобулинов. β - и γ -глобулины могут, вероятно, синтезироваться в других органах и тканях (костный мозг).

В свете этих положений становятся понятными данные о динамике изменения белков плазмы крови рыб в зависимости от времени года, возраста и состояния организма рыб (нерестовые миграции, голодание).

Некоторые данные о белках плазмы крови рыб и водных млекопитающих представлены в табл. 5. Из таблицы видно, что у млекопитающих, в том числе и у водных, содержание белков в крови превышает 7,0 $\%$, тогда как у большинства рыб их значительно меньше (2,0—5,0 $\%$). Исключение составляют проходные рыбы, в частности угорь и нерка, концентрация белков в крови которых достигает 7,0 и 7,24 $\%$ соответственно.

Значительное количество работ, выполненных с помощью электрофореза, позволяет сделать дифференцированный анализ компонентов, образующих белковый спектр плазмы, который характеризует соотношение различных белковых фракций, в первую очередь альбуминов и глобулинов.

У разных видов рыб, как и у млекопитающих, концентрация белков крови и отдельных белковых фракций подвержена значительным изменениям, в связи с чем меняется и альбумино-глобулиновый коэффициент (табл. 5). Содержание белковых фракций и их соотношение меняются в зависимости от возраста и сезона года, а также и от физиологического состояния животного, например, при нерестовых миграциях или при голодании. Так, при метаморфозе миног появляется особая белковая фракция, по своей высокой подвижности напоминающая α -глобулин плазмы крови человека, которая в онтогенезе миноги постепенно увеличивается, достигая максимума у взрослых особей (Rall, Schwab, Lubrod, 1961). У однолеток радужной форели содержание белков изменяется с возрастом и в зависимости от времени года: летом — 5,4, зимой — 2,5 $\%$, а у двухлеток летом — 5,1, зимой — 3,8 $\%$ (Королева, 1964).

Сравнительная характеристика белков сыворотки крови разных животных

Вид	Общий белок	Альбумин, г %	Глобулин		β -глобулин, г %	γ -глобулин, г %	A/G	Автор
			α_1 , г %	α_2 , г %				
Дельфин	7,23	5,07	0,31	0,37	0,33	1,22	2,38	Medway a Geraci, 1965
Лошадь	7,40	2,91	1,08	0,90	0,86	1,68	0,66	
Собака	6,80	3,27	0,51	0,58	0,52	0,92	0,94	
Ставрида крупная	4,58	1,08	1,21	—	1,47	0,81	0,31	Головко, 1964
Ставрида мелкая	3,01	0,96	0,69	—	0,77	0,59	0,47	
Треска	3,70	0,98	—	0,71	1,55	0,46	—	Хайлов, 1962
Пикша	3,70	1,33	—	0,64	1,18	0,48	—	
Сайда	3,90	1,11	—	1,05	1,34	0,40	—	
Скорпена	3,50	0,48	0,31	1,50	1,23	0,04	—	Drilhon, Fine et Doualas, 1958
Мурена	5,60	0,11	0,90	1,23	3,36	—	—	
Угорь морской	4,90	0,12	0,90	1,19	2,68	—	—	
Угорь обыкновенный	6,80	1,12	—	0,65	5,03	—	—	Cordier, Barnoud, Brandon, 1959
Угорь обыкновенный	6,68	3,97	—	2,71	—	—	1,46	
Угорь обыкновенный	5,63	1,78	—	3,84	—	—	0,46	Demenier, 1934
Скат шиповатый	2,48	0,34	—	0,21	—	—	0,15	
Скат хвостокол	2,00	0,58	—	1,42	—	—	0,30	
Акула	2,40	1,32	—	1,08	—	—	1,22	Королева, 1964
Форель радужная летом	5,10	—	—	—	—	—	—	
Форель радужная зимой	3,80	—	—	—	—	—	—	
Форель радужная *	5,60	0,78	—	1,57	3,08	0,22	—	Drilhon, Fine et Doualas, 1958
Карась	2,66	—	—	—	—	—	0,54	
Карп	2,76	—	—	—	—	—	0,66	Адрианов, 1936
Плотва	3,53	—	—	—	—	—	0,22	
Окунь	4,85	—	—	—	—	—	0,86	Demenier, 1934
Линь	2,98	1,05	—	1,93	—	—	0,50	
Минога речная	2,31	—	—	—	—	—	—	Lustig a. Ernst, 1937

* Сезон не указан.

У проходных рыб наблюдается изменение уровня белков плазмы при миграции. Так, у лососевых рыб, в частности у мигрирующей красной нерки (*Oncorhynchus nerka*) в период нерестовой миграции концентрация белков плазмы крови снижается у сам-

цов с 6,21 до 4,67, а у самок с 7,24 до 5,45 г% (Jonas a. Mc Leod, 1960).

Меняется уровень и соотношение белковых фракций крови рыб и при голодании. У карпов-однолеток количество белков сыворотки крови при голодании в течение трех месяцев уменьшилось с 4,0 до 2,0 г% (Сорвачев, 1957). При голодании карпов-однолеток в течение шести месяцев в естественных условиях (зимовка) наблюдалось снижение концентрации альбуминов с 0,86 до 0,42 г%, а α -глобулинов соответственно с 1,71 до 0,71 г% (Сорвачев, 1957). В этом случае содержание β -глобулинов осталось практически без изменений, а содержание γ -глобулинов возросло с 0,37 до 0,66 г%.

Следует заметить, что все данные, касающиеся концентрации белков плазмы крови и соотношения различных белковых фракций, относительны, поскольку не известно, остается ли количество крови в организме рыб постоянным в процессе онтогенеза или в зависимости от времени года. Если общее количество крови в организме рыб в онтогенезе или в зависимости от времени года меняется, то может оказаться, что общее количество белков крови остается постоянным, или изменяется иначе, чем это показывают анализы капли плазмы крови. Пока этот момент не будет учитываться в исследованиях, вопрос останется открытым.

Количественно-качественный анализ крови рыб и водных млекопитающих предполагает также учет структур, ответственных за синтез всех компонентов крови. Ведь сосуды, в которых циркулирует кровь, только транспортируют ту продукцию, которую производят структурные образования, объединяемые общим названием «кровотворные органы». Обычно, когда говорят о кроветворных органах, подразумевают главным образом структуры, вырабатывающие форменные элементы крови — эритроциты, лейкоциты и тромбоциты. Однако одним из важнейших компонентов крови следует назвать также белки плазмы крови, которые вырабатываются в других органах. Если говорить о млекопитающих, в том числе и водных, то синтез гемоглобина и эритроцитов как носителей гемоглобина у взрослых животных происходит в костном мозгу.

В костном мозгу вырабатывается также и часть белой крови. Другая часть белой крови вырабатывается в лимфатических узлах. Белки плазмы крови вырабатываются главным образом в печени.

Можно предполагать, что объем продукции каждой из названных структур, должен соответствовать мощности этих структур, их объему, массе. Поэтому представляется весьма важным дать количественную характеристику кроветворных органов рыб и водных млекопитающих.

В табл. 6 приведен относительный вес кроветворных органов рыб и водных млекопитающих. Прежде чем анализировать эти данные, следует отметить, что кроветворные органы в филогенезе позвоночных животных не оставались неизменными, что кроветворение происходит не в одном каком-либо органе.

Таблица 6

Количественная характеристика кроветворных органов рыб и водных млекопитающих

Животное	Селезенка, 0/00	Почки, 0/00	Печень, %	Костный мозг, %	Мускулатура, %
Акула катран	2,7	7,1	23,1	—	—
Скат шиповатый	2,8	9,4	5,6	—	—
Сарган	0,6	10,2	4,6	—	—
Стерлядь	5,6	7,8	2,9	—	—
Севрюга	1,6	3,0	1,2	—	—
Окунь	1,6	7,3	1,6	—	—
Дельфин	—	—	—	2,6	36,0
Тюлень каспийский	4,9	7,9	4,2	1,81	28,0
Северный олень	—	—	—	6,8	—

Способностью к кроветворению обладают многие структуры организма. У рыб такими структурами являются селезенка, почки, кишечная стенка. У млекопитающих эти органы прямого отношения к кроветворению уже не имеют. Очагом синтеза гемоглобина у млекопитающих, в том числе и у водных, является костный мозг — органическая составная часть скелета. У рыб же скелет не имеет отношения к кроветворению.

Вторым очагом синтеза гемоглобина, чрезвычайно развитым у водных млекопитающих, является поперечнополосатая мускулатура. Например, на долю мышечного гемоглобина у каспийского тюленя приходится около 40,0% общего количества гемоглобина (Коржуев и Глазова, 1966). Из рыб лишь у немногих в мышечных комплексах содержится мышечный гемоглобин, и то в незначительном количестве. Например, у осетровых рыб мышечный гемоглобин имеется только в мышечных комплексах, приводящих в движение жаберные крышки, у карпов и ряда других рыб — в мышцах боковой линии. Во всех случаях концентрация его невелика.

Если сопоставить относительные веса кроветворных органов рыб и водных млекопитающих, то обращает на себя внимание чрезвычайно мощное развитие этих структур у млекопитающих по сравнению с рыбами. Вес органов рыб выражается в промилле, а органов водных млекопитающих — в процентах. Среди рыб имеется исключение — хрящевые живородящие рыбы. Так, у

катрана вес печени достигает 25,0% веса рыбы. Как ранее отмечалось, печень и у рыб, и у млекопитающих является важным органом синтеза белков плазмы крови, и мощное развитие печени у живородящих рыб подтверждает справедливость этого положения.

Высказанная в начале статьи мысль о том, что вода является гипогравитационной средой, подтверждается приведенными выше экспериментальными данными о свойствах красной крови — носительницы гемоглобина, в конечном счете определяющих энергетический уровень обмена веществ не только различных видов рыб, но и вторичноводных животных. Различия в степени обеспеченности организма гемоглобином, обнаруженные у водных млекопитающих, обусловлены специфическими особенностями путей поступления кислорода в организм, адаптированными к водным условиям существования.

ЛИТЕРАТУРА

Адрианов В. Б. Опыт сравнительного изучения крови пресноводных рыб. — Уч. зап. МГУ, сер. биол., 9, 1936.

Глазова Т. Н. Физиолого-биохимическая характеристика крови стерляди как пресноводной формы осетровых. — Тез. докл. Всесоюз. совещ. по экол. физиол. рыб. М., 1966.

Голованенко Л. Ф. Типы гемоглобина в онтогенезе осетра (*Acipenser Güldenstadii* Brandt.). Изв. ГосНИОРХ, 58, 1964.

Головко Н. И. Электрофоретическое исследование белков сыворотки крови «крупной» и «мелкой» ставриды Черного моря. — Тр. АзчерНИРО, 22, 1964.

Иванова-Берг М. и Соколова М. Сезонные изменения состава крови речной миноги (*Lampetra fluviatilis* L.). — Вопр. ихтиол., 13, 1959.

Каипова З. Н. Количество белка и белковый коэффициент сыворотки крови у некоторых позвоночных животных. — Изв. АН КазССР, 2 (12), 1959.

Капланский С. Я. Белки плазмы крови и их роль в процессах обмена в организме. Усп. совр. биол., 19, 1945.

Капланский С. Я. Функции белков крови в норме и при различных патологических состояниях. — В кн.: Химические основы процессов жизнедеятельности. Медиздат, М., 1962.

Коржуев П. А. Эколого-физиологические особенности осетровых рыб. — Вопр. ихтиол., 3, 1, 1963.

Коржуев П. А. Гемоглобин. «Наука», М., 1964.

Коржуев П. А. и др. Опыт количественного определения гемоглобина и костного мозга у обыкновенного черноморского дельфина. — В кн.: Морские млекопитающие. «Наука», М., 1964.

Коржуев П. А. и Булатова Н. Н. Дыхательная функция крови дельфинов. — Тр. ИМЖ, 6, 1952.

Коржуев П. А. и Булатова Н. Н. Эритроциты и гемоглобин черноморской пелагиды. — Тр. ИМИ, 6, 1952.

Коржуев П. А. и Глазова Т. Н. О конвергентных формах адаптации к внутриутробному типу развития у хрящевых рыб и млекопитающих. — Тез. докл. 4-го Всесоюз. совещ. эмбриологов. Ленинград, 1963.

Коржуев П. А. и Глазова Т. Н. Вода как гипогравитационная среда обитания животных. — Тез. докл. I съезда Всесоюз. гидробиол. об-ва, М., 1965.

Коржуев П. А. и Никольская И. С. Объем крови некоторых морских и пресноводных рыб. — ДАН СССР, 80, 6, 1951.

Коржуев П. А., Никольская И. С., Радзинская Л. И. Физио-

логические особенности постнатального развития овец породы советский меринос и прекоп.— Тр. ИМЖ, 35, 1961.

Королева Н. В. Содержание белка в сыворотке крови радужной форели.— Изв. ГосНИОРХ, 58, 1964.

Куличенко Н. И. Количество крови и гемоглобина у пелагических и донных морских рыб.— Журн. общ. биол., 21, 1, 1960.

Павлов В. А. Дыхательные свойства крови некоторых пресноводных рыб и их экологическое значение.— Изв. ВНИОРХ, 23, 1940.

Павлов В. А. и Кролик Б. Г. О дыхательных свойствах крови речной миноги *Lampetra fluviatilis*.— Тр. Ленингр. об-ва естествоиспыт. 73, 4, 1957.

Радзинская Л. И. Общее количество крови и гемоглобина в онтогенезе осетровых рыб в условиях искусственного выращивания. Канд. дисс., М., 1960.

Сорвачев К. Ф. Изменение белков сыворотки крови карпа во время зимовки.— Биохимия, 22, 5.

Хайлов К. М. Электрофоретическое исследование белков плазмы крови тресковых рыб.— Тр. Мурманск. морск. биол. ин-та, 4(8), 1962.

Barret J. a. Williams A. Hemoglobin content of the blood of fifteen species marine fishes.— Calif. Fish. and Game, 51, 3, 1965.

Bede M. The proteins and lipids of the plasma of some species of australian fresh and salt water fish.— J. Cell. Comp. Physiol., 54, 3, 1959.

Black E. a. Irving L. The effect of carbon dioxide upon the oxygen capacity of the blood of the carp *Cyprinus carpio*.— Trans. Roy. Soc. Canada, Biol. Sc., 31, 1937.

Cordier D., Barnoud R. et Brandon A. M. Variations de la proteinemie chez l'Anguille de mer (*Anguilla vulgaris* L.) sous l'influence de l'agression osmotique.— C. R. Sc. Soc. Biol., 153, 11, 1959.

Demenier G. Sur la teneur et serine et en globulinedu serum de quelques Poissons.— C. R. Sc. Soc. Biol., 115, 1934.

Dill D., Edwards H. a. Florkin M. Properties of the blood of the skate (*Raja oscillata*).— Biol. Bull., 67, 1932.

Drilhon A., Fine J. et Doualas F. Etude electrophoretique de quelques constituants seriques des poissons.— Ann. Inst. Oceanogr., 35, 2, 1958.

Florkin M. a. Redfield A. On the respiratory function of the blood of the sea lion.— Biol. Bull., 61, 1931.

Green A. a. Redfield A. On the respiratory function of the blood of the porpoise.— Biol. Bull. 64, 1933.

Hall F. a. McCutcheon F. The affinity of hemoglobin for oxygen in marine fisher.— J. Cell. Comp. Physiol., 11, 1938.

Hashimoto K., Yamaguchi Y., Matsuura F. Comparative studies on two hemoglobins of salmon.— Bull. Jap. Soc. Sc. Fish., 26, 8, 1960.

Irving L. Respiration in diving mammals.— Physiol. Rev., 19, 1939.

Irving L., Solandt O., Solandt D., Fisher K. Respiratory characteristics of the brood of the seal.— J. Cell. Comp. Physiol., 6, 1935.

Jonas R. a. McLeod R. Biochemical studies on sockeye salmon during spawning migration.— J. Fish. Res. Board of Canada, 17, 1, 1960.

Krogh A. a. Leith J. The respiratory function of the blood in fishes.— J. Physiol., 52, 1919.

Lustig B. u. Ernst T. Über den Eiweiszucker, Eiweissgehalt und Kohlenhydratindex der Sera und Körperflüssigkeiten verschiedener Tierarten.— Bioch. Zs., 289, 1937.

Manwell C. On the evolution of hemoglobin respiratory properties of the hemoglobin of the California hagfish *Polistoterna slouti*.— Biol. Bull., 115, 2, 1958.

Martin A. The blood volume of some elasmobranchs.— Federat. Proc., 6, 164, 1947.

McCutcheon F. Specific oxygen affinity of hemoglobin in elasmobranchs and turtles.— J. Cell. Comp. Physiol., 29, 1947.

Medway W. a. Geraci J. Hematology of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*).— Am. J. Physiol., 207, 6, 1964.

Medway W. a. Geraci J. Blood chemistry of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*).— Am. J. Physiol., 209, 1, 1965.

Rall D., Schwab P. a. Lubrod Ch. Alteration of plasma proteins at metamorphosis in the lamprey (*Petromyzon marinus* L.).— Science, 133, 3448, 1961.

Root R. The respiratory function of the blood of marine fishes.— Biol. Bull., 61, 1931.

Wald G. a. Riggs A. The hemoglobin of the sea lamprey *Petromyzon marinus* L.— J. Gener. Physiol. 35, 1951.

Wastl H. Beobachtungen über die Blutgase der Karpfenblutes.— Bioch. Zs., 197, 1928.

COMPARATIVELY-PHYSIOLOGICAL CHARACTERISTIC OF BLOOD AND BLOOD-FORMING ORGANS OF THE FISH AND AQUATIC MAMMALS

P. A. KORZHUJEV and T. N. GLAZOVA

Summary

The most significant factor of aquatic environment is Perhaps sharp reduction of activity of gravitation power. The Aquatic organisms practically spend on efforts on supporting their bodies in contrast to the ground animals. This factor is to be considered when comparing blood peculiarities of the fish and of secondary aquatic mammals. The quantitative—qualitative blood characteristic of different fish groups is defined not only phylogenetically, but also ecologically. One can get an idea of biological significance of blood peculiarities by simultaneous consideration of both blood amount, concentration of respiratory pigment of blood and power of erythropoiesis centres. The erythropoiesis centres of the aquatic animals are more considerably developed in contrast to the fish. In addition, the aquatic mammals musculature is a strong storage of oxygen containing myoglobin of high concentration. Lack of equal oxygen affinity of haemoglobin in both various species of the fish and the aquatic animals is one of the adaption forms to the specific conditions of aquatic environment.

Heterogenous nature of haemoglobins is closely associated with the value of oxygen affinity of haemoglobin.