

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ ГИДРОБИОНТОВ

УДК 612.017:574.64+504.45.054-034

**СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ИММУНОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ
МЕХАНИЗМОВ РЕАГИРОВАНИЯ МОЛОДИ ОСЕТРА СИБИРСКОГО
И КАРПА ОБЫКНОВЕННОГО НА ДЕЙСТВИЕ КАДМИЯ**

© 2009 г. Т.Б. Лапирова, Е.А. Заботкина, Л.В. Балабанова, Е.А. Назарова

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,

пос. Борок Ярославской обл. 152742

Поступила в редакцию 12.10.2007 г.

Окончательный вариант получен 05.03.2008 г.

В работе приводятся данные о влиянии экспозиции в сублетальных концентрациях соли кадмия на структурно-функциональное состояние иммунной системы молоди сибирского осетра и обыкновенного карпа. Исследованиями показано, что токсический стресс вызывает общую неспецифическую реакцию, затрагивающую органный, тканевой, клеточный и субклеточный уровни иммунной системы, однако механизмы реагирования имеют видовые особенности.

ВВЕДЕНИЕ

Известно, что токсический стресс вызывает у рыб развитие однотипных неспецифических реакций, направленных на снижение повреждающего эффекта токсиканта и быстрейшую адаптацию организма к меняющимся условиям среды (Ведемейер и др., 1981; Мартемьянов, 2001). Ведущая роль в осуществлении этих реакций принадлежит иммунной системе (Кондратьева, Киташова, 2002). Имунофизиологические механизмы, обеспечивающие сохранение постоянства внутренней среды, включаются на самых ранних этапах воздействия как биотических, так и абиотических факторов (Лапирова, 2000).

Несмотря на большое сходство структуры и функций иммунной системы в целом у разных видов рыб, представители далеко отстоящих в филогенетическом плане таксонов имеют некоторые особенности. Поэтому при общем сходстве адаптивных реакций весьма важным является исследование различий в реакции рыб разных систематических групп на однотипное воздействие. В литературе в основном приводятся данные по влиянию загрязняющих веществ на соотношение лейкоцитов крови и кроветворных органов, в меньшей степени – на структуру тканей иммунокомпетентных органов, и совсем слабо изучена реакция гуморальных неспецифических факторов иммунитета разных видов рыб.

Целью работы явилось сравнение изменений широкого ряда структурно-функциональных показателей иммунной системы рыб разных таксономических групп на одинаковое токсическое воздействие. В задачу исследования входил анализ динамики сдвигов относительных масс иммунокомпетентных органов и содержания в них лизоцима, концентрации общего белка сыворотки крови и ее защитных свойств, лейкоцитарной формулы, а также изучение ультраструктуры лейкоцитов иммунокомпетентных органов молоди сибирского осетра и карпа обыкновенного после экспозиции в сублетальных концентрациях соли кадмия.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Эксперименты проводили на молоди сибирского осетра *Acipenser baerii* (возраст 2 месяца, средняя масса 11,4 г) и обыкновенного карпа *Cyprinus carpio* (годовики, средняя масса 91,2 г). В качестве токсического агента использовали нитрат кадмия $Cd(NO_3)_2$.

Применяемые концентрации токсиканта (в расчете на ион металла): для осетра – 0,03, для карпа – 5 мг/л, что составило 0,1 и 0,2 от LC_{50} соответственно. Опыты продолжались 28-30 суток, проводили их в летний период при средней температуре воды около 20 ± 2 °С, сходном гидрохимическом режиме и ежедневном кормлении рыбным фаршем. Отбирали по 5 рыб каждой группы на каждую точку.

Периферическую кровь для получения сыворотки и мазков получали из хвостовой вены методом каудэктомии, после чего проводили биоанализ. Индексы внутренних органов рассчитывали как отношение массы органа к массе рыбы без внутренностей. Содержание общего белка сыворотки крови определяли рефрактометрически и выражали в мг%. Анализ бактериостатической активности сыворотки крови (БАСК) осуществляли нефелометрическим методом (Методические указания..., 1987) с использованием в качестве тест-организмов живой суточной культуры *Aeromonas hydrophila*, результаты представляли в процентах угнетения роста культуры. Экстракты тканей иммунокомпетентных органов получали по общепринятым методикам (Каграманова, Ермольева, 1966; Вихман, Генералова, 1991). В полученном супернатанте лизоцим определяли высокочувствительным нефелометрическим методом (Практикум по иммунологии, 2002) и рассчитывали содержание фермента в мкг на мг сырого веса ткани.

Для подсчета лейкоцитарной формулы мазки крови фиксировали и окрашивали по Романовскому-Гимза стандартным методом. При определении лейкоцитов просчитывали не менее 200 клеток на одном мазке, пользуясь классификацией Н.Т. Ивановой (1983, 1995). Ультраструктуру лейкоцитов почек и селезенки обоих видов рыб изучали при помощи трансмиссионного микроскопа JEM-100С при ускоряющем напряжении 80 kV. Методы фиксации и подготовки материала для цитологических исследований описаны ранее (Балабанова, Заботкина, 1988).

Результаты подвергали статистической обработке в программе Excel. Данные представляли в виде средних значений \pm ошибка средней. Достоверность различий определяли по t-критерию Стьюдента при $P \leq 0,05$ (Лакин, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Индексы органов. У осетра под действием кадмия значимых изменений индексов органов не обнаружено, в то время как у карпа токсикант вызвал изменения относительных масс всех исследованных органов (рис. 1). Индексы почек (рис. 1.1) и селезенки (рис. 1.2) в течение срока наблюдений значительно снижались (на 45 и 55% соответственно). По гепатосоматическим индексам, напротив, отмечено достоверное превышение относительно контроля (около 10%) в течение 3-х недель с начала опыта (рис. 1.3).

Общий белок. Действие кадмия на показатели сывороточного белка также было различным: у осетра в течение первых двух недель показатель достоверно превышал контрольные цифры в среднем на 17% (рис. 2.1). У карпа, напротив, уровень общего белка у подопытных рыб в течение эксперимента постепенно снижался и к 28-м суткам различие стало статистически достоверным, достигнув 26% от контроля (рис. 2.2).

Бактериостатическая активность сыворотки крови. Следует отметить, что показатели БАСК осетра даже у рыб контрольной серии были очень низкими, варьируя от нуля до нескольких процентов. Защитные свойства сыворотки крови подопытных рыб были подавлены полностью и прирост тест-бактерий был выше, чем в контроле.

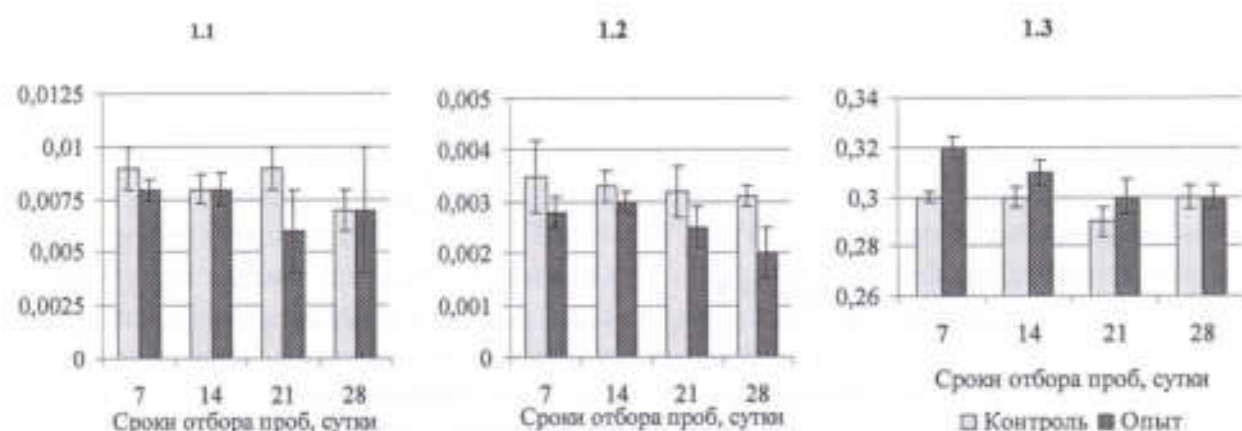


Рис. 1. Индексы иммунокомпетентных органов карпа: 1.1 – почки; 1.2 – селезенка; 1.3 – печень.
Fig. 1. The somatic index of carp immunocompetent organs: 1.1 – kidney; 1.2 – spleen; 1.3 – liver.

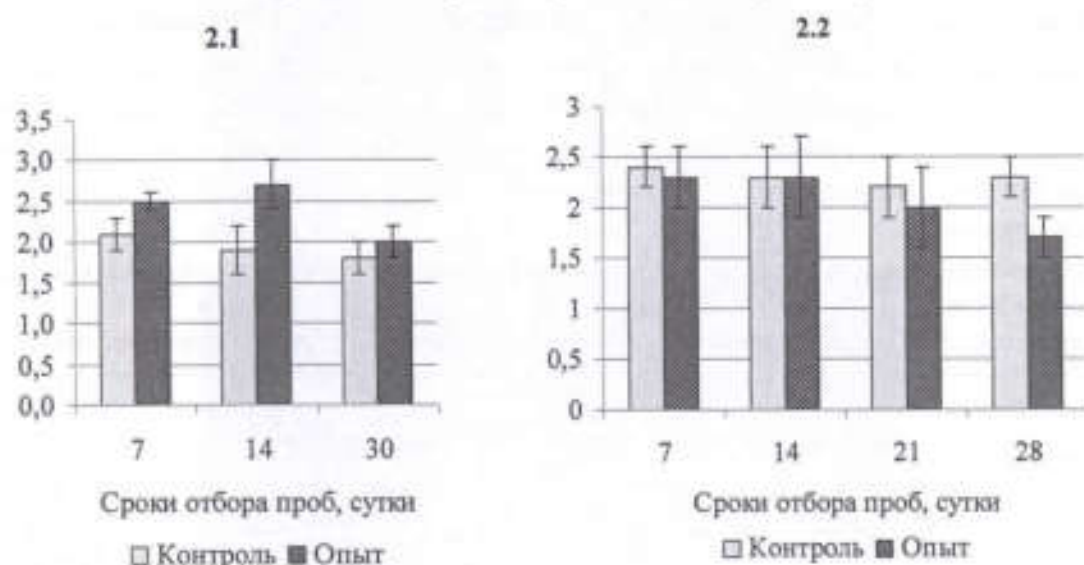


Рис. 2. Концентрация общего белка сыворотки крови (мг%): 2.1 – осетр; 2.2 – карп.
Fig. 2. The concentration of serum blood total protein (mg%): 2.1 – sturgeon; 2.2 – carp.

У карпа выявлена совершенно иная картина. Уровень БАСК контрольных рыб в течение эксперимента колебался от 50 до 60%, кадмий стимулировал выработку защитных соединений, и в первые две недели сыворотка крови подопытных рыб подавляла рост тест-бактерий соответственно в 1,4 и 1,2 раза активнее, чем у контрольных рыб. Затем показатель стал снижаться и к концу эксперимента достиг контрольного уровня.

Лизоцим тканей иммунокомпетентных органов. У осетров контрольной группы концентрация фермента в тканях в течение всего срока наблюдений существенно не менялась. Наиболее высокий уровень содержания лизоцима был выявлен в селезенке: в среднем он составил 5-8 мкг/мг ткани. Воздействие кадмия вызвало сильные колебания показателя: на начальном этапе концентрация фермента возросла на порядок, через 2 недели снизилась на 25%, после чего вновь вышла на контрольный уровень (рис. 3.1). В печени концентрация фермента была невысока, около 1 мкг/мл. В течение эксперимента увеличения содержания в ней лизоцима не выявлено, но его уменьшение отмечено в тот же срок и примерно такое же, что и в селезенке (рис. 3.2).

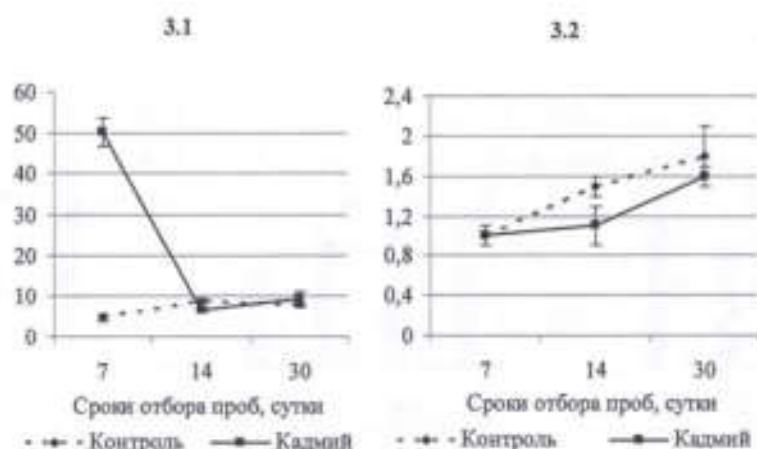


Рис. 3. Содержание лизоцима в тканях осетра (мкг/мг ткани): 3.1 – селезенка; 3.2 – печень.
Fig. 3. The contents of sturgeon tissue lysozyme (µg/mg of tissue): 3.1 – spleen; 3.2 – liver.

В экстрактах селезенки и печени карпа активность лизоцима не выявлена.

Реакция лейкоцитов крови. В лейкоцитарной формуле осетра произошел ряд статистически достоверных сдвигов. На 7-е сутки отмечено низкое процентное содержание лимфоцитов (на 26%) и увеличение (трехкратное) доли эозинофилов по сравнению с последующими показателями. Эозинофилия отмечалась и через 14 суток с начала эксперимента (табл.).

Таблица. Относительное содержание лейкоцитов периферической крови осетра и карпа после экспозиции в соли кадмия $X \pm mX$.

Table. Relative content of peripheral blood leukocytes of sturgeon and carp after cadmium salt exposition ($X \pm mX$).

| Типы лейкоцитов, % | | | | | | |
|--------------------|-----------|----------------------------|----------------------------|----------------------------|-------------|-----------|
| Осетр | | | | | | |
| Сроки отбора, сут. | Лимфоциты | Нейтрофилы палочко-ядерные | Нейтрофилы сегментоядерные | Эозинофилы | | |
| 7 | 57,8±3,9* | 2,6±1,4 | 4,80,8 | 34,4±3,6* | | |
| | 83,7±5,6 | 3,5±0,5 | 3,3±0,5 | 9,5±1,9 | | |
| 14 | 86,2±2,4 | 1,4±0,9 | 2,0±1,3 | 10,4±1,5* | | |
| | 87,2±7,6 | 3,2±0,7 | 3,6±1,9 | 6,0±0,9 | | |
| 30 | 78,6±1,2 | 5,8±0,9 | 7,0±1,8 | 8,6±0,6 | | |
| | 77,8±6,9 | 6,6±1,5 | 5,4±1,5 | 10,2±1,8 | | |
| Карп | | | | | | |
| Сроки отбора, сут. | Лимфоциты | Метамие-лоциты | Нейтрофилы палочко-ядерные | Нейтрофилы сегментоядерные | Эозино-филы | Моно-циты |
| 7 | 90,3±8,2 | 1,2±0,7 | 2,7±0,4 | 2,8±0,6 | 1,5±0,5 | 1,5±0,4 |
| | 90,5±6,7 | 2,5±0,6 | 2,9±0,5 | 2,1±0,3 | 1,0±0,3 | 1,0±0,3 |
| 14 | 91,2±9,0 | 2,0±0,4 | 3,1±0,6* | 1,7±0,3* | 1,5±0,6 | 0,9±0,3 |
| | 93,2±10,2 | 2,0±0,6 | 1,8±0,5 | 1,0±0,2 | 1,0±0,2 | 1,0±0,4 |
| 21 | 91,1±5,0 | 2,8±0,4 | 3,3±0,8* | 2,1±0,4* | 0,2±0,1 | 0,5±0,3 |
| | 93,0±6,3 | 2,5±0,5 | 1,5±0,4 | 0,5±0,2 | 1,5±0,6 | 1,0±0,4 |
| 28 | 90,0±11,3 | 3,0±0,6 | 3,3±0,4* | 1,6±0,3 | 1,5±0,6 | 0,6±0,4 |
| | 96,5±7,8 | 2,7±0,8 | 0,5±0,3 | 1,0±0,5 | 0 | 0 |

Примечание: в числителе – показатели опытных рыб, в знаменателе – контрольных; * данные, достоверно отличающиеся от контроля.

Notes: numerator – the parameters of test fish; denominator – the parameters of control fish; * datas significant differences relative to control.

У карпа значимые сдвиги в соотношении лейкоцитов выявлены лишь по нейтрофилам: начиная с 14 суток и до конца наблюдений, максимальное превышение доли этих клеток по сравнению с контролем достигало до 4,2 и 6,6 раз по сегменто- и палочкоядерным формам соответственно.

Ультраструктура клеток. Ультратонкое строение лейкоцитов сибирского осетра описано ранее в работе Л.В. Балабановой (1998б). После 30-суточной экспозиции осетра в растворе соли кадмия при электронно-микроскопическом исследовании было выявлено изменение структуры внутриклеточных органелл иммунокомпетентных клеток. Практически во всех типах лейкоцитов, и особенно в их бластных формах, наблюдали изменение структуры митохондрий: набухание, просветление матрикса, часто – разрушение крист (рис. 4.1-4.6). В то же время следует отметить, что структура макрофагов подопытных рыб не отличалась от таковой контрольных.

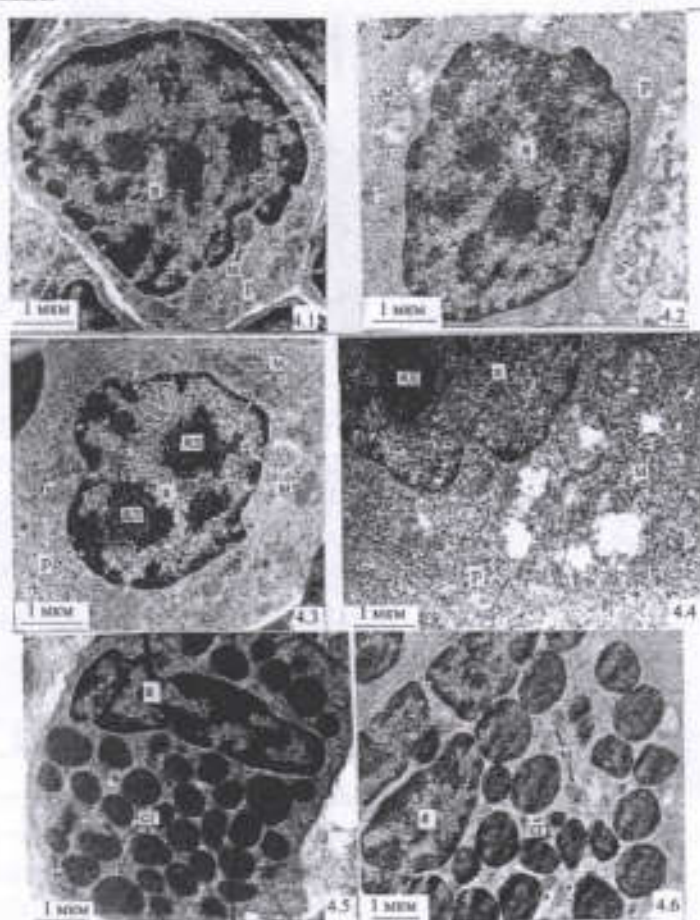


Рис. 4. Ультраструктура малых лимфоцитов (4.1, 4.2), бластных форм клеток (4.3, 4.4) и эозинофилов (4.5, 4.6) иммунокомпетентных органов сибирского осетра: 4.1, 4.3, 4.5 – контроль; 4.2, 4.4, 4.6 – 30 сут. в воде с добавлением кадмия.

Обозначения: гэр – гранулярный эндоплазматический ретикулум, м – митохондрия, р – рибосомы, сг – специфичная гранула, я – ядро, яд – ядрышко.

Fig. 4. The ultrastructure of small lymphocytes (4.1, 4.2), blast cells (4.3, 4.4) and eosinophils (4.5, 4.6) of immunocompetent organs of Siberian sturgeon: 4.1, 4.3, 4.5 – control; 4.2, 4.4, 4.6 – 30 days at exposure in cadmium salt.

Designation: m – mitochondria; n – nucleus; nl – nucleolus; r – ribosome; rer – rough endoplasmic reticulum; sg – specific granule.

В работах П. Ценини (Cenini, 1984) и Л.В. Балабановой (1997а) приводится подробное описание ультраструктуры лейкоцитов карпа в норме. После 14 суток экспозиции в токсиканте в малых лимфоцитах и миелоидных клетках карпа наблюдали набухание и лизис матрикса митохондрий (рис. 5.1-5.4). Кроме того, было отмечено появление лизосом в гранулоцитах туловищной почки и селезенки, а также увеличение количества опустошенных гранул в эозинофилах и пятнистость гранул базофилов (рис. 5.3-5.4), появление фагосом в базофилах и частичный лизис цитоплазмы нейтрофилов селезенки.

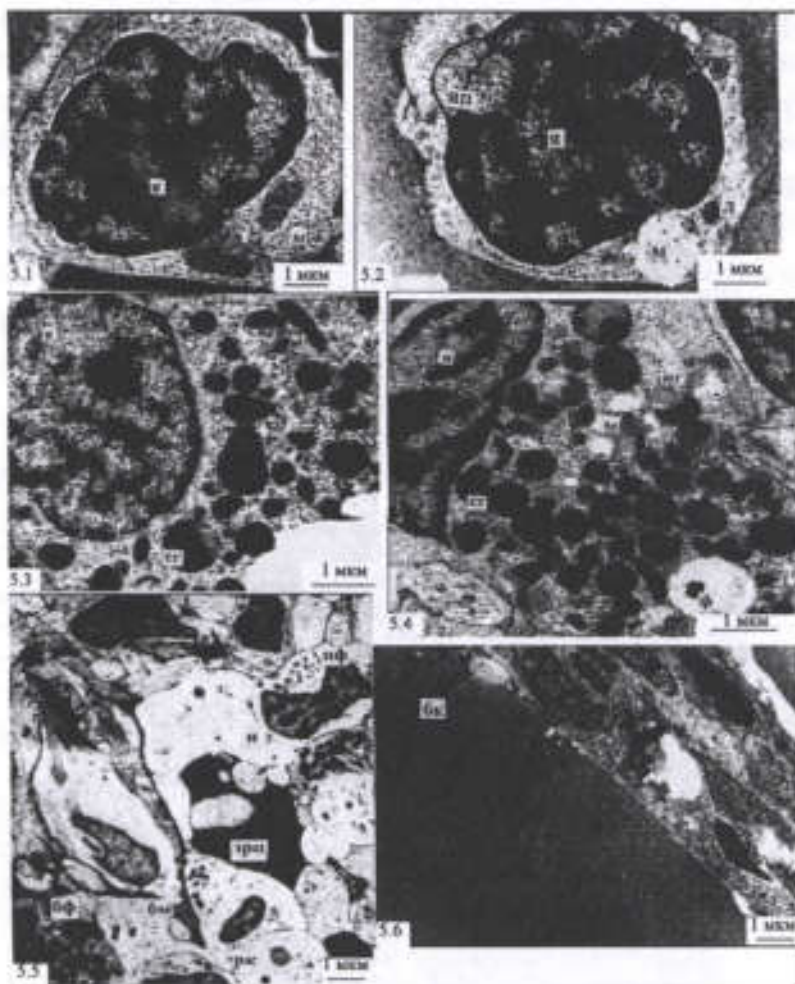


Рис. 5. Ультраструктура клеток карпа: малых лимфоцитов (5.1 – селезенка, контроль; 5.2 – туловищная почка, 14 суток экспозиции в воде с добавлением кадмия), базофилов (5.3 – селезенка, контроль; 5.4 – туловищная почка, 14 суток экспозиции); некроз ткани селезенки (5.5 – 21 сут. экспозиции); белковая капля в ткани туловищной почки (5.6 – 28 сут. экспозиции).

Обозначения: аГ – аппарат Гольджи, бк – белковая капля, бм – базальная мембрана, бф – базофил, кц – клеточный центр, л – лизосома, и – зона некроза ткани, нф – нейтрофил, рк – разрушенная клетка, эри – эритроцит, яп – ядерная петля, остальные обозначения как на рисунке 3.

Fig. 5. The ultrastructure of carp cells: the small lymphocyte (5.1 – the spleen, control; 5.2 – the trunk kidney, 14 days of cadmium exposure); the basophil (5.3 – the spleen, control; 5.4 – the trunk kidney, 14 days of cadmium exposure); necrotic zone in spleen (5.5 – 21 days of cadmium exposure); protein drop in trunk kidney (5.6 – 28 days of cadmium exposure).

Designation: Ga – Golgi apparatus, pd – protein drop; bm – basal membrane, bph – basophil, cc – cell center, l – lysosome, nz – necrotic zone, nph – neutrophil, dc – destructed cell, ec – erythrocyte, nl – nucleus loop. Other designations are the same as Fig. 3.

Через 21 суток отмечали очаги некроза интерстициальной ткани почек, в селезенке были выявлены разрушенные мелано-макрофагальные центры, крупные фагосомы и включения в одиночных макрофагах, повреждение митохондрий в малодифференцированных клетках и более крупные гранулы в эозинофилах (рис. 5.5).

Через 28 суток в туловищной почке наблюдали крупные белковоподобные включения, нетипично крупные гранулы в нейтрофилах и эозинофилах, набухание и повреждение внутренней структуры митохондрий, лизосомы в плазматических клетках (рис. 5.6). В селезенке отмечали повреждение митохондрий лимфоцитов.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Как показывают полученные результаты, действие кадмия привело к сдвигу широкого ряда показателей, как у осетра, так и у карпа. При этом детали протекания адаптивной стрессовой реакции у рыб разных видов несколько отличались.

Так, действие токсического стресса не вызвало значимых изменений относительных масс органов у осетра, у карпа этот показатель оказался более чувствительным: снижение индексов селезенки и почек к концу срока наблюдений может указывать на функциональные нарушения трофических процессов в органах.

Рост гепатосоматических индексов является адаптивным ответом на усиление детоксикационной функции печени в отношении чужеродных веществ (Goede, Barton, 1990). Рост показателя у карпа наступает вскоре после начала воздействия и сохраняется в течение довольно продолжительного периода, что вызвано, как показано гистологическими исследованиями, стазом кровеносных сосудов и, как следствие, увеличением массы крови в органе.

Основная масса белков плазмы крови у рыб синтезируется в печени, поэтому закономерным следствием изменения гистологической структуры органа явилось нарушение протеосинтеза. Падение уровня сывороточного белка у карпа может быть следствием снижения интенсивности синтеза белка, а также усилением катаболических процессов при достаточно длительной экспозиции в токсиканте. Изменение концентрации общего белка сыворотки выявлено и у осетра, однако, направленность сдвига была противоположной. Возрастание показателя у осетра на первых этапах эксперимента, вероятно, вызвано активизацией выработки белков «стресса».

У обоих видов рыб на начальном этапе воздействия кадмия выявлено возрастание показателей врожденного гуморального иммунитета, характерное для неспецифической стрессовой реакции, однако механизмы этого явления были не одинаковы. Так, сыворотка крови осетра практически не угнетала рост используемой тест-культуры, в то же время в селезенке, содержащей значительные скопления лимфомиелоидной ткани, отмечен резкий рост содержания лизоцима.

Известно, что активность данного защитного фактора у разных видов рыб неодинакова, как правило, содержание его выше у хищных рыб, у мирных карповых рыб лизоцим обнаруживается в незначительных концентрациях и лишь у 30-40% особей (Аминева, Яржомбек, 1984). В тканях исследованных нами карпов активность данного фермента не была выявлена, однако они имели довольно высокие показатели антимикробных свойств сыворотки крови, которые стали еще выше через 7 суток после воздействия токсиканта. Полученные результаты свидетельствуют, не только о видовой специфике отдельных

составляющих общего гуморального ответа, но и о том, что они не всегда задействованы все одновременно.

Хрящевые ганоиды, к которым относят осетровых, принадлежат к числу наиболее древних рыб. Костистые являются более молодой в эволюционном плане группой, чье развитие на самых ранних этапах пошло независимо от хрящевых ганоидов (Галактионов, 2005). Несмотря на сходство общей картины в целом, состав и соотношение лейкоцитов периферической крови исследуемых рыб имеют видовые особенности. Моноциты в периферической крови осетровых встречаются довольно редко, наличие у осетровых базофильных гранулоцитов признается не всеми исследователями (Житенева и др., 2001); у карпа доля базофилов в лейкоцитарной формуле оказалась также очень мала, изменений показателя под действием токсиканта не произошло, поэтому в таблице этот тип лейкоцитов не представлен. У карпа эозинофилы не были обнаружены, в то время как у осетра относительное количество этих клеток было довольно значительно и в контрольной группе; у подопытных же рыб действие кадмия вызвало резкое повышение показателя, что свидетельствует об активной их роли у этого вида в поддержании гомеостаза в условиях токсического стресса.

Таким образом, гранулоцитоз, как составляющая общей стрессовой реакции, был отмечен у обоих видов, однако, проявлялся несколько по-разному: у осетра достоверно возросла доля эозинофилов, у карпа – нейтрофилов.

Как показано клиническими исследованиями, эозинофилия периферической крови и тканей и сопутствующий апоптоз эозинофилов, обеспечивающий поддержание клеточного гомеостаза, являются характерной чертой аллергических заболеваний (Rojas et al., 2000). Поскольку одноименные типы лейкоцитов у животных разных систематических групп в основном выполняют сходные функции, можно говорить об алергизации организма осетра при действии ионов кадмия. Однако ключевая роль в поддержании иммунного гомеостаза, а именно, включение в этот процесс других клеток, в том числе и эозинофилов, у рыб, как и у высших позвоночных, принадлежит нейтрофилам (Бережная, 1988). Поэтому, можно предположить, что у карпа, как представителя филогенетически более молодой по сравнению с осетровыми группы рыб, основную роль в реакции на воздействие внешних факторов играют именно эти клетки.

Анализ тонкой структуры клеток показал, что иммуноциты карпа оказались более чувствительными к действию токсиканта, чем осетра, поскольку у карпа изменения затронули как многие типы клеток, так и большее количество клеточных органелл. Общим для обоих видов рыб было изменение структуры митохондрий – основных субъединиц, обеспечивающих клетки энергией. Повреждение структуры митохондрий у рыб, принадлежащих к разным таксономическим группам, токсикантами различной природы зафиксировано нами и ранее (Заботкина, Микряков, 1996, 1997; Балабанова, 1989, 1997б, 1998а, 1998б; Балабанова, Степанова, 2000). По-видимому, это – неспецифическая реакция клеточных органелл, связанная с нарушением целостности и проницаемости мембранных компонентов и запуском, вследствие этого, аутолитических процессов. Структурное повреждение митохондрий относят также к одному из признаков стресса (Панин, 1983).

Следует отметить, что клетки туловищной почки и селезенки карпа отреагировали на экспозицию в соли кадмия по-разному. В туловищной почке повреждение структуры

митохондрий наблюдали одновременно в клетках как миелоидного, так и лимфоидного ряда, тогда как в селезенке сначала наблюдали изменение этих структур в миелоидных клетках, и лишь к концу срока наблюдений – лимфоидных. Возможно, это связано с функциональными особенностями органов, поскольку почка выполняет фильтрацию сыворотки крови, обладает всасывающей способностью, тогда как в селезенке не протекают активные фильтрационные процессы.

Интересным фактом является изменение структуры специфичных гранул у карпа и неизменность их у сибирского осетра, свидетельствующие о возможном выбросе ферментов, содержащихся в них, в том числе литических, в межклеточное пространство и, далее, в кровь. Это, по нашему мнению, может быть причиной различного уровня протективных свойств сыворотки крови, выявленного нами в данном эксперименте.

Увеличение количества нейтрофильных гранулоцитов и изменение структуры их специфичных гранул в туловищной почке карпа, наблюдаемое через 4 недели экспозиции, совпадает с возрастанием в эти же сроки доли зрелых форм нейтрофилов в кровяном русле. Это свидетельствует об активном формировании этого типа клеток, их созревании непосредственно в сосудистой системе и переносе с кровью по организму к местам воспаления, а также позволяет предположить изменения в содержании ферментов в специфичных гранулах. Данное предположение подтверждается наличием очагов некроза в интерстициальной ткани почек и появлением в них незрелых форм нейтрофилов, что может быть результатом как ускоренной дифференцировки из плюрипотентных стволовых клеток *in situ*, так и инфильтрацией этих клеток из крови. Отсутствие изменений в структуре специфичных гранул гранулоцитов осетра может быть результатом различий в устойчивости мембран клеточных органелл к действию токсиканта.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из приведенных результатов следует, что изменения, вызванные действием сублетальных концентраций соли кадмия, проявляются у обоих видов рыб на органном, тканевом, клеточном и субклеточном уровнях. Эти изменения отражают проявление неспецифической стрессовой реакции, сопровождающейся нарушением функционирования внутренних органов, колебаниями уровня содержания сывороточных белков, ростом показателей активности неспецифических гуморальных факторов, гранулоцитозом периферической крови, разрушением некоторых внутриклеточных структур и т.д. Тем не менее, протекание неспецифической стрессовой реакции имеет у каждого вида свои особенности. Разные звенья механизма поддержания гомеостаза у осетра и карпа проявляют неодинаковую чувствительность к однотипному токсическому воздействию.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аминева В.А., Яржамбек А.А. Физиология рыб. М.: Легкая промышленность, 1984. 200 с.
- Балабанова Л.В. Морфофункциональные изменения гранулоцитов карпа в бескальциевой среде. VII Всесоюз. конф. по экологической физиологии и биохимии рыб. Тез. докл. Ярославль, 1989. С. 24-25.
- Балабанова Л.В. Ультраструктура иммунокомпетентных клеток почек рыб сем. Cyprinidae // Биология внутренних вод. 1997а. №2. С. 65-69.
- Балабанова Л.В. Влияние кадмия на ультраструктуру иммунокомпетентных клеток мозамбикской тилпии *Oreochromis mossambicus* // Цитология. 1997б. Т. 39. №8. С. 677-680.

Балабанова Л.В. Влияние аммония и декальцинации среды на ультраструктуру гранулоцитов карпа // Цитология. 1998а. Т. 40. №2/3. С. 144-146.

Балабанова Л.В. Влияние тяжелых металлов на ультраструктуру иммунокомпетентных клеток селезенки и почек осетра *Acipenser baeri* Brandt // Биология внутренних вод. 1998б. №2. С. 80-85.

Балабанова Л.В., Заботкина Е.А. Ультраструктура клеток иммунной системы карпа *Cyprinus carpio* L. в норме и при иммунизации // Цитология. 1988. Т. XXX. №6. С. 657-661.

Балабанова Л.В., Степанова В.М. Хроническое действие нафталина и дихлофоса на иммунокомпетентные клетки мозамбикской тилляпии (*Oreochromis mossambicus* Peters) // Биология внутренних вод. 2000. №4. С. 146-155.

Бережная Н.М. Нейтрофилы и иммунологический гомеостаз. Киев: Наукова думка, 1988. 192 с.

Ведемейер Г.А., Мейер Ф.П., Смит Л. Стресс и болезни рыб. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1981. 128 с.

Вихман А.А., Генералова Л.П. Методические указания по количественному анализу гуморальных факторов резистентности в органах и тканях рыб. М.: ВНИИПРХ, 1991.

Галактионов В.Г. Эволюционная иммунология: учеб. пособие. М.: ИКЦ «Академкнига», 2005. 408 с.

Житенева Л.Д., Макаров Э.В., Рудницкая О.А. Эволюция крови. Ростов-на-Дону: Деловой мир, 2001. 114 с.

Заботкина Е.А., Микряков В.Р. Влияние карбофоса на иммунокомпетентные клетки и структуру селезенки карпа // Цитология. 1996. Т. 38. №4-5. С. 551-554.

Заботкина Е.А., Микряков В.Р. Реакция иммунокомпетентных клеток печени карпа на воздействие карбофоса // Докл. РАН. 1997. Т. 352. №4. С. 562-564.

Иванова Н.Т. Атлас клеток крови рыб. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1983. 184 с.

Иванова Н.Т. Система крови. Материалы к сравнительной морфологии системы крови человека и животных. Ростов-на-Дону, 1995. 156 с.

Каграманова Л.К., Ермольева З.В. Сравнительная характеристика методов определения активности лизоцима // Антибиотики. 1966. Т. 11. №10. С. 917-919.

Кондратьева И.А., Китаишова А.А. Функционирование и регуляция иммунной системы рыб // Иммунология. 2002. №2. С. 97-101.

Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.

Латирова Т.Б. Изменения показателей белой крови карпа под влиянием карбофоса и иммунизации // Биология внутренних вод. 2000. №3. С. 102-106.

Мартемьянов В.И. Стресс у рыб: адаптивный и негативный аспекты. В сб.: Экологические проблемы онтогенеза рыб: физиолого-биохимические аспекты. М.: Изд-во МГУ, 2001. С. 283-294.

Методические указания по определению уровня естественной резистентности рыб к инфекционным болезням. М.: Госагропром РСФСР, 1987. 38 с.

Панин Л.Е. Биохимические механизмы стресса. Новосибирск: Наука, 1983. 232 с.

Практикум по иммунологии: учеб. пособие / Под ред. И.А. Кондратьевой, В.Д. Самуилова. М.: Изд-во МГУ, 2002. 224 с.

Cenini P. The ultrastructure of leucocytes in carp (*Cyprinus carpio* L.) // J. Zool. 1984. V. 204. №4. Pp. 509-520.

Goede R.W., Barton B.A. Organismic Indices and Autopsy-Based Assessment as Indicators of Health and Condition of Fish // Amer. Fisheries Society Symposium. 1990. V. 8. Pp. 93-108.

Rojas R.E., Martinez J.N.E., Martinez A.N.E., Garfias B.J. Apoptosis en la enfermedad alergica // Rev. Alergia Mex. 2000. V. 47. №4. Pp. 134-137.

**THE COMPARATIVE ANALYSIS OF IMMUNOPHYSIOLOGICAL
MECHANISMS RESPONSE ON THE INFLUENCE OF CADMIUM
WITH THE YEARLINGS OF SIBERIAN STURGEON AND CARP**

© 2009 y. T.B. Lapirova, E.A. Zabotkina, L.V. Balabanova, E.A. Nazarova

I.D. Papanin Institute of biology of inland water, Russian Academy of Sciences

In the article the data on the influence of exposition at Cd salt sublethal concentrations on structure-functional status of immune system of Siberian sturgeon and common carp yearlings is given. The investigations have shown that the toxic stress causes a total nonspecific response, affecting organ, tissue, cellular and subcellular levels of immune system, still response mechanisms are species-specific.