

УДК 597.552.51:612.112+612.111

О.Е. Мазур<sup>1</sup>, Т.Е. Буторина<sup>2</sup>, О.Ю. Бусарова<sup>2\*</sup><sup>1</sup> Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН,  
670047, г. Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6;<sup>2</sup> Дальневосточный государственный технический  
рыбохозяйственный университет,  
690087, г. Владивосток, ул. Луговая, 52б

### КЛЕТочный СОСТАВ КРОВИ *SALVELINUS MALMA* (SALMONIDAE) РЕКИ РАДУГА (КАМЧАТКА)

Исследован клеточный состав крови молоди и половозрелой мальмы *Salvelinus malma* из р. Радуга нижнего течения р. Камчатка. Эритроидный ряд представлен пролиферирующими (эритробласты, базофильные, полихроматофильные нормобласты), созревающими (оксифильные нормобласты) и зрелыми эритроцитами, лейкоцитарный ряд — бластными клетками, агранулоцитами и гранулоцитами. Для молоди характерна интенсификация пролиферативных процессов (большее число незрелых эритроцитов, больших и средних лимфоцитов, наличие бластных клеток), появление пойкилоцитов; для половозрелых гольцов — большее число гранулоцитов, в основном за счет палочкоядерных и сегментоядерных нейтрофилов ( $p < 0,01$ ). Отмечаются различия в картине крови молоди и половозрелых рыб на фоне инвазии патогенными гельминтами *Anisakis simplex*, *Eubothrium salvelini*, *Neoechinorhynchus salmonis*. Показатели клеточного состава крови свидетельствуют о широких адаптационных возможностях гемопоэза *S. malma*.

**Ключевые слова:** лососевые рыбы, гольцы рода *Salvelinus*, молодь рыб, кровь рыб, эритроциты, лейкоциты, иммунитет рыб, адаптации вида, паразиты рыб.

DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-371-384.

**Mazur O.E., Boutorina T.E., Busarova O.Yu.** Cell composition of blood for *Salvelinus malma* (Salmonidae) from the Raduga River (Kamchatka) // *Izv. TINRO*. — 2021. — Vol. 201, Iss. 2. — P. 371–384.

Hematopoiesis is a mechanism of multifunctional adaptation in vertebrates, including fish. Adaptive capabilities of populations are studied for a species of genus *Salvelinus* with high ecological plasticity. Char *Salvelinus malma* is represented in Kamchatka by the anadromous, river, brook, and several lake forms. Peripheral blood cells are investigated for this species juveniles and adults from the Raduga River in the lower Kamchatka River basin. The fish sampled in August 2013 were divided into two groups: sexually mature individuals (10 specimens) and juveniles (10 specimens).

\* Мазур Ольга Евгеньевна, кандидат биологических наук, научный сотрудник, e-mail: olmaz33@yandex.ru; Буторина Тамара Евгеньевна, доктор биологических наук, профессор, e-mail: boutorina@mail.ru; Бусарова Олеся Юрьевна, кандидат биологических наук, доцент, e-mail: olesyabusarova@mail.ru.

Mazur Ol'ga E., Ph.D., researcher, Institute of General and Experimental Biology, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 6, Sakhyanova, Ulan-Ude, 670047, Russia, e-mail: olmaz33@yandex.ru; Boutorina Tamara E., D.Biol., professor, Far-Eastern State Technical Fisheries University, 52b Lugovaya St., Vladivostok, 690087, Russia, e-mail: boutorina@mail.ru; Busarova Olesya Yu., Ph.D., assistant professor, Far-Eastern State Technical Fisheries University, 52b Lugovaya St., Vladivostok, 690087, Russia, e-mail: olesyabusarova@mail.ru.

The body length (AC) of mature chars (mean  $\pm$  standard deviation, range in brackets) was  $338.90 \pm 12.64$  (304.0–380.0) mm, the body weight —  $437.40 \pm 57.74$  (235.0–735.0) g, their sex ratio was close to 1 : 1. The length of juvenile chars was  $150.50 \pm 9.14$  (104.0–195.0) mm, the weight —  $33.90 \pm 6.19$  (10.1–68.8) g. Blood was sampled from the caudal vessel of alive fish immediately after catching, the blood smears were dried and fixed with May-Grunwald dye and then stained with azure-eosin. Composition of leukocytes and erythrocytes was determined on the stained blood smears. The blood cells were classified according to Ivanova (1983) and Zhiteneva et al. (1989). Statistical significance of the blood cells composition differences between fish groups was assessed using the Mann-Whitney U-test, after checking for normal distribution of characteristics (Kolmogorov-Smirnov test). The erythroid row of *S. malma* was represented by proliferating (erythroblasts, basophilic and polychromatophilic normoblasts), maturing (oxyphilic normoblasts) and mature erythrocytes, the leukocyte row — by blast cells, agranulocytes and granulocytes. The juveniles were characterized by intense proliferative processes (great number of immature erythrocytes, large and medium lymphocytes, presence of blast cells) and appearance of poikilocytes; the sexually mature chars were distinguished by greater number of granulocytes, mainly due to stab and segmented neutrophils ( $p < 0.01$ ). Parasitological analysis showed different infestation of the juvenile and adult chars by pathogenic helminths (*Anisakis simplex*, *Eubothrium salvelini*, *Neoechinorhynchus salmonis*) that influenced on their blood. Broad adaptive capabilities of *S. malma* hematopoiesis provided by wide morphological and functional diversity of blood cells are concluded that maintains homeostasis of the species. Blood indices for char from the Raduga River can be used to form reference intervals for monitoring physiological state of this species.

**Key words:** salmon, char, *Salvelinus*, juvenile, fish blood, red blood cell, white blood cell, fish parasite.

## Введение

Гемопозз является полифункциональным механизмом адаптации у позвоночных, в том числе у костистых рыб [Серпунин, 2002; Минеев, 2007; Akinrotimi et al., 2013; Witeska, 2013]. Кроветворная система рыб обладает высокой реактивностью в ответ даже на небольшие отклонения условий среды, клетки крови ответственны за развитие иммунных процессов в организме, а их структурные изменения служат индикаторами физиологического состояния как отдельных особей, так и популяции в целом [Минеев, 2007; Грушко, 2010; Королева, 2016; Oliveira et al., 2016; Рамазанова, Абдуллаева, 2017].

Исследование состояния кроветворной и иммунной систем у рыб — ценный инструмент для оценки здоровья и прогноза патологических состояний данной популяции рыб [Минеев, 2007; Грушко, 2010; Королева, 2016; Oliveira et al., 2016; Gordeev et al., 2017; Гордеев и др., 2019]. Факторы среды различной природы оказывают комплексное воздействие на гомеостаз рыб [Головина, Тромбицкий, 1989; Антропогенные модификации..., 2002; Есин и др., 2018]. Паразитарные инвазии могут выступать дополнительным патогенным фактором, инициирующим дестабилизационные процессы в иммунной системе и гемопозе [Blanar et al., 2005; Cadman, Lawrence, 2010; Del Rio-Zaragoza et al., 2011; Furtado et al., 2019]. Есть многочисленные данные, что гельминты оказывают модулирующее или угнетающее воздействие на иммунитет и гемопозз организма хозяина, что приводит к нарушению гомеостаза и развитию патологий [Blanar et al., 2005; Sitjà-Bobadilla, 2008; Cadman, Lawrence, 2010; Del Rio-Zaragoza et al., 2011; Dezfuli et al., 2016; Furtado et al., 2019].

Одним из уникальных объектов для изучения адаптационных возможностей популяций служат лососевые рыбы рода *Salvelinus*. Эти рыбы, возникшие в четвертичный период, широко распространены в водоемах Голарктики и обладают широкой экологической пластичностью, образуя множество видов и экологических форм [Савваитова, 1989; Klemetsen, 2013]. П-ов Камчатка — один из современных центров разнообразия мальмы *Salvelinus malma*, представленной проходной, речной, ручьевой и рядом озерных форм [Савваитова, 1989; Буторина и др., 2011; Есин, Маркевич, 2017]. Наибольшее экологическое богатство форм мальмы отмечают в бассейне р. Камчатка с максимальным разнообразием биотопов [Есин, Маркевич, 2017].

Для понимания экологической пластичности мальмы важно изучить адаптационные возможности и регуляторные механизмы ее гомеостаза. Однако исследования в этой области ограничены. Имеются сведения об иммунном статусе и некоторых биохимических показателях крови мальмы оз. Кроноцкого [Гордеев и др., 2017] и ручьевой мальмы вулканических рек п-ова Камчатка [Есин и др., 2018], но данные о клеточном составе крови гольцов Камчатки в литературе отсутствуют.

Настоящая работа посвящена изучению клеточного состава крови молоди и половозрелых рыб *Salvelinus malma* из р. Радуга (бассейн р. Камчатка) на фоне их зараженности паразитами.

### Материалы и методы

Река Радуга — правый приток р. Камчатка, в которую впадает в 35 км от ее устья, берет свое начало в отрогах хребта Кумроч, длина ее составляет 84 км [Бугаев, 2007]. Бассейн р. Камчатка занимает центральную часть п-ова Камчатка, площадь водосбора — 55900 км<sup>2</sup>, р. Камчатка берет начало на восточном склоне Срединного хребта (начало — р. Озерная) и впадает в Камчатский залив Тихого океана, ее длина — 758 км [Бугаев, 2007].

Сбор ихтиологического материала проводили 12–15 августа 2013 г. (56°13'54" с.ш. 162°01'41" в.д.). Половозрелых рыб (10 экз.) ловили спиннингом в нижнем течении р. Радуга, молодь (10 экз.) — гидробиологическим сачком в одном из небольших ручьев, впадающих в р. Радуга.

После поимки был проведен биологический анализ каждой рыбы, который включал измерения длины и массы тела (среднее значение ± стандартное отклонение, в скобках — диапазон значений) [Правдин, 1966]. Длина тела по Смитту (АС) половозрелых гольцов (старшая возрастная группа) составляла 338,90 ± 12,64 мм (304,0–380,0), масса — 437,40 ± 57,74 г (235,0–735,0), соотношение полов было близко к 1 : 1. Длина молоди гольцов (младшая возрастная группа) достигала 150,50 ± 9,14 мм (104,0–195,0), масса — 33,90 ± 6,19 г (10,1–68,8).

Кровь отбирали из каудального сосуда у живых рыб сразу после вылова. Мазки крови после высушивания на воздухе в течение 30 мин фиксировали красителем Май-Грюнвальда 3 мин с последующим окрашиванием азур-эозином в течение 30–40 мин\*. Популяционный состав лейкоцитов и качественный состав эритроцитов определяли на окрашенных мазках крови под микроскопом (увеличение ×100) с иммерсией. Различали следующие типы клеток: эритробласты, зрелые и незрелые эритроциты, бластные клетки лейкоцитарного ряда, лимфоциты, моноциты, нейтрофилы (миелоциты, метамиелоциты, палочкоядерные и сегментоядерные), базофилы. Лимфоциты разделяли цитометрически на малые (диаметр около 6 мкм), средние (6–8 мкм) и большие (8–12 мкм) [Иванова, 1983; Сементина, 2011; Sayed et al., 2019]. На каждом препарате измеряли продольный и поперечный диаметры лимфоцитов. Для определения процентного соотношения молодых и зрелых эритроцитов просматривали 1000 эритроцитов на мазке крови, для определения лейкоцитарной формулы производили подсчет не менее 200 лейкоцитов\*. Клетки крови идентифицировали до вида по классификации Н.Т. Ивановой [1983] и Л.Д. Житеневой с соавторами [1989]. Патологии клеток оценивали согласно атласам [Иванова, 1983; Житенева и др., 1989].

Паразитологический анализ проводили по общепринятой методике [Быховская-Павловская, 1985]. На наличие паразитов осматривали поверхность и полость тела, внутренние органы и мускулатуру рыб. При обнаружении паразитов их видовую принадлежность определяли с помощью Определителя паразитов пресноводных рыб СССР [1987]. Использовали следующие показатели зараженности [Bush et al., 1997]: экстенсивность инвазии (ЭИ) — доля зараженных рыб в выборке, %; индекс обилия (ИО) — среднее

\* Сборник инструкций по борьбе с болезнями рыб. М.: АМБ-Агро, 1999. Ч. 2. 252 с.

число паразитов, приходящихся на одну рыбу в выборке, экз.; интенсивность инвазии (ИИ) — число особей паразитов, приходящееся на одну зараженную рыбу в выборке, экз. Условную биомассу паразитов рассчитывали в соответствии с рекомендациями Г.Н. Доровских и В.Г. Степанова [2009].

Результаты исследований обрабатывали с помощью пакета программ Statistica 13.0. Для оценки статистической значимости различий между группами рыб после проверки на нормальность распределения характеристик (тест Колмогорова-Смирнова) применяли критерий Манна-Уитни (the Mann-Whitney *U*-test).

### Результаты и их обсуждение

Гематологический анализ мальмы показал, что дифференцировка клеточных элементов периферического звена гемопоэза происходит по линии эритропоэтического, агрануло- и гранулоцитопоэтического рядов, как у всех костистых рыб [Иванова, 1983; Головина, Тромбицкий, 1989; Blonar et al., 2005; Tavares-Dias, 2006; Грушко, 2010] (табл. 1).

Клеточный состав крови мальмы р. Радуга, %\* Таблица 1

Cell composition of blood of *S. malma* from the Raduga River, % Table 1

Показатель	Молодь	Половозрелые особи
<i>Эритроидный ряд</i>		
Эритробласты	0,90 ± 0,57	0,10 ± 0,09
Зрелые эритроциты	57,50 ± 3,01	81,80 ± 3,24**
Незрелые эритроциты, в том числе: базофильные, полихроматофильные, оксифильные нормобласты	41,60 ± 2,83	18,10 ± 3,29**
<i>Лейкоцитарный ряд</i>		
Бластные клетки	2,20 ± 0,58	0**
Агранулоциты, в том числе:	95,40 ± 0,95	88,80 ± 5,08
лимфоциты (общее число)	94,80 ± 1,01	88,80 ± 5,08
большие	17,0 ± 2,13	7,20 ± 1,92**
средние	23,0 ± 1,55	18,0 ± 3,06**
малые	54,80 ± 2,0	63,60 ± 6,70
моноциты	0,60 ± 0,29	0
Гранулоциты, в том числе:	2,40 ± 0,57	11,20 ± 5,09
нейтрофилы (общее число)	2,40 ± 0,57	10,80 ± 5,06
миелоциты нейтрофильные	0,20 ± 0,09	0
метамиелоциты нейтрофильные	0,50 ± 0,21	0,90 ± 0,26
палочкоядерные нейтрофилы	1,40 ± 0,34	4,10 ± 1,55
сегментоядерные нейтрофилы	0,30 ± 0,14	5,80 ± 3,45**
базофилы	0	0,40 ± 0,21

\* Среднее значение показателя и его ошибка.

\*\* Показатели, статистически различающиеся у молоди и половозрелых особей при  $p < 0,01$ .

**Эритроидный ряд** крови мальмы представлен пролиферирующими (эритробласты, базофильные и полихроматофильные нормобласты), созревающими (оксифильные нормобласты) и зрелыми эритроцитами (табл. 1).

В периферическом звене эритрона половозрелых рыб, по сравнению с аналогичными показателями молоди, отмечен более высокий уровень зрелых эритроцитов (в 1,4 раза) и более низкое число малодифференцируемых форм и эритробластов (соответственно в 2,3 и 9,0 раза) (табл. 1).

У мальмы р. Радуга, как молоди, так и половозрелых особей, отмечен высокий процент незрелых эритроцитов: у половозрелых рыб — 18,1 %, у молоди — 41,6 %. Для сравнения, у молоди каспийской кумжи уровень незрелых эритроцитов составлял

18,0–20,0 % [Головина, Тромбицкий, 1989], у молоди сигов оз. Имандра — до 5,0 [Антропогенные модификации..., 2002], у молоди арктического гольца Карелии — 0,8–8,9 [Анохина и др., 2012], у байкальского омуля — 9,7–15,2 [Мазур, Толочко, 2015], у молоди горбуши Сахалина — до 28,0 % [Шнайдер и др., 2019].

При проведении цитоморфологического анализа в крови молоди мальмы был отмечен пойкилоцитоз — гетерогенность эритроцитов по форме клеток (грушевидные формы). Пойкилоциты были найдены у 20 % молодых особей, и принадлежали они к ряду обратимых. У половозрелых рыб пойкилоциты не обнаружены.

Более высокий уровень незрелых эритроцитов в крови молоди и появление пойкилоцитов указывают на интенсификацию пролиферативных процессов в эритропоэзе. Выявленные гематологические трансформации закономерны при активизации метаболических процессов в период активного роста и развития молоди, тогда как показатели красной крови у половозрелых особей свидетельствуют о большей адаптационной устойчивости эритрона к внешним и внутренним воздействиям [Головина, Тромбицкий, 1989]. Большое число незрелых эритроцитов, отмеченное нами у рыб разных возрастных групп, может быть связано в том числе и с усилением метаболизма при максимальном прогревании воды в летние месяцы. Аналогичные изменения в эритроэне у рыб в связи с подъемом температуры воды отмечали и другие исследователи [Головина, Тромбицкий, 1989; Серпунин, 2002; Квасоварова, Анохина, 2011].

В целом представленные данные о мальме р. Радуга согласуются с исследованиями Пикеринга [Pickering, 1984, 1986] и Вирбикаса с соавторами [Virbickas et al., 2002], которые показали, что у неполовозрелых лососевых рыб доля эритроцитов меньше, чем у половозрелых, а их клеточный состав подвержен большей вариабельности.

**Лейкоцитарный ряд** крови мальмы представлен тремя группами клеток: бластные формы, агранулоциты и гранулоциты (табл. 1). У мальмы обеих возрастных групп агранулоциты представлены лимфоидной линией, а у молоди — также и моноцитарной. В крови половозрелых рыб, в отличие от молоди, отмечена циркуляция единичных базофилов, отсутствие бластных клеток и эозинофильных форм лейкоцитов (табл. 1).

У всех исследованных рыб в крови преобладали клетки лимфоидного ряда, что характерно для лососевых рыб [Zinkl et al., 1991; Антропогенные модификации..., 2002; Анохина и др., 2012; Мазур, Толочко, 2015] и в целом для костистых рыб [Иванова, 1983; Житенева и др., 1989; Gordeev et al., 2017]. Лимфоциты — главные эффекторные и регуляторные клетки иммунитета, ответственные за развитие адаптивных и иммунных реакций на антигенную стимуляцию [Иванова, 1983; Ройт и др., 2000; Кондратьева и др., 2001]. В процессе дифференцировки в ответ на антигенный стимул лимфоцит морфологически проходит стадии лимфобласта, большого, среднего и малого (зрелого) лимфоцита [Иванова, 1983; Ройт и др., 2000; Сементина, 2011; Sayed et al., 2019], поэтому соотношение содержания этих иммуноцитов отражает активность иммунной системы. У молоди мальмы, по сравнению с половозрелыми рыбами, число больших и средних лимфоцитов было выше (соответственно в 2,4 и 1,3 раза) (табл. 1). Такая интенсификация лимфопролиферативных процессов может быть обусловлена развитием защитных иммунных реакций.

У половозрелых особей мальмы отмечена циркуляция в крови лимфоцитов на разных стадиях развития (табл. 1), что свидетельствует о стабильном функционировании их иммунной системы. Межвозрастных различий в числе зрелых лимфоцитов нами не выявлено. Вместе с тем мы предполагаем, что значимо более низкий уровень незрелых лимфоцитов в крови у взрослых особей, возможно, инициирован инвазией патогенными паразитами (табл. 2). Это тем более вероятно, что есть данные об угнетении гельминтами иммунных реакций, в частности уменьшении числа лимфоцитов и снижении их функциональной способности [Мазур, Пронин, 2006; Del Rio-Zaragoza et al., 2011; Мазур, Толочко, 2015].

Молодь и половозрелая мальма различаются по занимаемым биотопам и характеру питания [Буторина и др., 2011]. Молодь держится в ручьях и питается преимуще-



Показатели зараженности гельминтами мальмы р. Радуга

Table 2

Indicators of *Salvelinus malma* infection by helminths from the Raduga River

Вид паразита	Молодь			Половозрелые особи		
	ЭИ	ИО	ИИ	ЭИ	ИО	ИИ
<i>Eubothrium salvelini</i> (Schrank, 1790)	70,0	4,9	7,0 (0–25)	100	12,9	12,9 (2–58)
<i>Proteocephalus longicollis</i> (Zeder, 1800)	10,0	0,1	1,0 (0–1)	0,0	0,0	0,0
<i>Crepidostomum farionis</i> (Muller, 1780)	40,0	1,0	2,5 (0–4)	20,0	0,9	4,5 (0–9)
<i>Anisakis simplex</i> (Rudolphi, 1809)	0,0	0,0	0,0	90,0	2,8*	3,1 (0–9)
<i>Cucullanus truttae</i> (Fabricius, 1794)	40,0	3,3	8,3 (0–13)	50,0	5,0	10,0 (0–24)
<i>Philonema oncorhynchi</i> (Kuitunen-Ekbaum, 1933)	10,0	0,1	1,0 (0–1)	20,0	0,2	1,0 (0–1)
<i>Salmonema ephemeridarum</i> (Linstow, 1872)	10,0	0,2	2,0 (0–2)	0,0	0,0	0,0
<i>Neoechinorhynchus salmonis</i> (Ching, 1984)	60,0	1,0	1,7 (0–4)	40,0	10,3	25,8 (0–53)
Среднее число особей паразитов, экз./рыбу	13,3 (0–49)			40,1 (0–129)		
Средняя условная биомасса паразитов, мг/рыбу	60,6 (2,3–382,6)			182,4 (14,7–1007,2)		

\* Показатели, статистически различающиеся у молоди и половозрелых особей гольцов на уровне  $p < 0,01$ .

Примечание. ЭИ — экстенсивность инвазии, %; ИО — индекс обилия, экз.; ИИ — интенсивность инвазии, экз.; в скобках указан диапазон значений показателей.

щественно личинками насекомых, старшие рыбы используют основное русло реки и переходят на питание рыбной пищей. В результате хищничества половозрелые гольцы аккумулируют гельминтов, в том числе и патогенных (табл. 2). Так, цестода *Eubothrium salvelini* оказывает серьезное патогенное воздействие на организм вплоть до гибели рыб [Boyce, 1979; Hoffmann et al., 1986]. Скребни семейства Neoechinorhynchidae, внедряясь в соединительную ткань, вызывают кровоизлияния, воспалительный процесс и развитие энтерита [Платонов, 2007; Jerônimo et al., 2017; Oliveira et al., 2019]. Личинки нематоды *Anisakis simplex* проникают через стенку желудка в полость тела, инициируя тяжелые воспалительные процессы и геморрагии с развитием перитонита и спаечных процессов [Buchmann, Mehrdana, 2016].

Индексы обилия патогенных видов гельминтов были выше у половозрелых рыб: *E. salvelini* — в 2,6 раза, *Neoechinorhynchus salmonis* — в 10,0 раза, среднее число паразитов в одной половозрелой рыбе больше в 3,0 раза, условная биомасса гельминтов — в 3,0 раза (табл. 2).

Гранулоциты в крови мальмы представлены нейтрофилами и базофилами (см. табл. 1). Нейтрофильные гранулоциты у исследуемых рыб включают клетки, находящиеся на разных стадиях пролиферации и дифференцировки: миелоциты и метамиелоциты (малодифференцируемые клетки), палочкоядерные (созревающие клетки) и сегментоядерные (зрелые клетки) формы. Нейтрофилы, наделенные эффекторными функциями фагоцитоза и киллинга чужеродных элементов, являются важнейшими компонентами врожденного иммунитета, продуцируют цитокины и хемокины [Ройт и др., 2000; Тотолян, Фрейдлин, 2000; Кондратьева и др., 2001; Cadman, Lawrence, 2010; Wang, Secombes, 2013].

Особенностью лейкоцитарного состава крови половозрелой мальмы, по сравнению с таковым молоди, явилось отсутствие нейтрофильных миелоцитов и более

высокое общее число нейтрофилов (в 4,5 раза), в основном за счет палочкоядерных (в 2,9 раза) и сегментоядерных (в 19,3 раза,  $p < 0,01$ ) форм (табл. 1). Пикеринг [Pickering, 1984, 1986] также сообщает о более высоком числе нейтрофилов в крови половозрелых особей *Salmo trutta* L. по сравнению с неполовозрелыми.

Следует отметить, что выявленные изменения гранулоцитарной реакции крови у исследуемой мальмы носили статистически незначимый характер и были обусловлены повышением уровня палочкоядерных и сегментоядерных нейтрофилов (соответственно до 8–17 и 22–32 %) только у двух взрослых особей. Эти особи были сильнее других рыб заражены *E. salvelini* (23 и 58 экз. червей в рыбе) и *N. salmonis* (45 и 53 экз.).

Вероятно, инвазия гельминтами половозрелых особей мальмы инициировала интенсификацию гранулоцитопоза как защитно-компенсаторный процесс в связи с активной миграцией нейтрофилов к очагам воспаления. Известно, что нейтрофилия развивается на фоне воспалительных и интоксикационных процессов в организме [Головина, Тромбицкий, 1989; Тотолян, Фрейдлин, 2000; Souza et al., 2019]. Подобное повышение уровня нейтрофилов в крови радужной форели обнаружено при диплостомозе [Höglund, Thuvander, 1990], нейтрофилию крови у лососевых рыб Махаджан с соавторами [Mahajan et al., 1979] связывают с заражением трематодой *Isoparorchis hypselobagri*, Пикеринг [Pickering, 1986] объясняет заражением эктопаразитами. В исследованиях Е.М. Скоробреховой и В.П. Никишина [2013] показано активное участие нейтрофилов в инкапсуляции скребня *Corynosoma strumosum* у хозяина. Фуртадо с соавторами [Furtado et al., 2019] зарегистрировали активную миграцию нейтрофилов в очаги воспаления при заражении сома *Rhamdia quelen* рачком *Lernaea cyprinacea*.

Сравнение наших результатов с аналогичными данными о гольцах из других регионов [Blanar et al., 2005; Анохина и др., 2012] показывает ряд различий. Так, у исследуемой молодежи мальмы р. Радуга число гранулоцитов было более низким по сравнению с таковым у годовиков арктического гольца в Канаде [Blanar et al., 2005], а у половозрелой мальмы р. Радуга был более низкий уровень нейтрофилов по сравнению с озерным гольцом топорской популяции [Анохина и др., 2012].

При сопоставлении с литературными данными по гематологии других видов лососеобразных, обитающих в естественных биотопах, клеточный состав крови мальмы р. Радуга принципиально от них не отличался, но тем не менее имел некоторые особенности. В крови мальмы присутствовали базофилы, тогда как у радужной форели и кижуча этот вид клеток на фоне циркуляции лимфоцитов, моноцитов и нейтрофилов не обнаруживался [Zinkl et al., 1991]. По сравнению с исследуемой мальмой в крови сигов оз. Имандра отмечена более высокая доля зрелых лимфоцитов, моноцитов и нейтрофилов [Антропогенные модификации..., 2002]. Выявленные различия в клеточном составе крови рыб были, вероятно, видоспецифичны и обусловлены разными условиями среды обитания и исходным иммунофизиологическим состоянием рыб.

### Заключение

Клеточный состав крови *Salvelinus malma* р. Радуга в целом соответствует гематологической картине, типичной для лососеобразных рыб. В крови у мальмы присутствовали клеточные элементы эритроцитарной, гранулоцитарной (нейтрофилы и базофилы), моноцитарной и лимфоидной линий. У молодых особей выявлена интенсификация пролиферативных процессов по линии эритро- и лимфопоэза. У половозрелых особей отмечены более низкие показатели лимфоидного и более высокие значения эритроидного и нейтрофильного зрелых ростков кроветворения. Отмечаются различия в картине крови молодежи и половозрелых рыб, обусловленные инвазией патогенными гельминтами *A. simplex*, *E. salvelini*, *N. salmonis*.

Широкое морфологическое разнообразие клеточных элементов крови у мальмы (на примере р. Радуга) свидетельствует о хороших адаптационных возможностях поддержания гомеостаза вида.

Показатели крови мальмы из р. Радуга, как антропогенно ненарушенной экосистемы, можно использовать для формирования референсных интервалов в мониторинговых исследованиях для оценки физиологического состояния как отдельных особей, так и популяции в целом.

### Благодарности

Авторы глубоко признательны к.б.н. М.Ю. Ковалеву и к.б.н. В.А. Паренскому (ННЦМБ ДВО РАН) за помощь в организации полевых работ и сборе ихтиологического материала.

### Финансирование работы

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке программы № 0271-2021-0002 (FWSM-2021-0002).

### Соблюдение этических стандартов

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

### Информация о вкладе авторов

О.Е. Мазур осуществила окрашивание мазков крови, проведение анализа популяционного состава клеток крови, статистическую обработку данных клеточного состава крови, выполнила работу по сбору и анализу литературных сведений об особенностях популяционного состава крови рыб. Т.Е. Буторина организовала и провела полевые исследования: выполнила работу по сбору ихтиологического и паразитологического материала, провела биологический анализ рыб, изучила питание рыб, сделала отбор крови рыб, подготовила мазки крови. О.Ю. Бусарова изучила зараженность рыб паразитами, осуществила редактирование и оформление рукописи. Все авторы участвовали в определении концепции исследования, написании статьи, обсуждении полученных результатов.

### Список литературы

Анохина В.С., Квасоварова А.Н., Щербак К.С. Характеристика крови и гистология половых желез заводского и дикого гольца озераго // Вестн. МГТУ. — 2012. — Т. 15, № 4. — С. 691–700.

Антропогенные модификации экосистемы озера Имандра : моногр. / под ред. Т.И. Моисеенко. — М. : Наука, 2002. — 403 с.

Бугаев В.Ф. Рыбы бассейна реки Камчатка (численность, промысел, проблемы) : моногр. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2007. — 192 с.

Буторина Т.Е., Бусарова О.Ю., Ермоленко А.В. Паразиты гольцов (Salmonidae: Salvelinus) Голарктики : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 2011. — 281 с.

Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб: руководство по изучению. — Л. : Наука, 1985. — 123 с.

Головина Н.А., Тромбицкий И.Д. Гематология прудовых рыб : моногр. — Кишинев : Штиинца, 1989. — 158 с.

Гордеев И.И., Микряков Д.В., Балабанова Л.В., Микряков В.Р. Клеточный состав периферической крови и некоторых органов кроветворения ската *Amblyraja georgiana* (Norman, 1938) (Rajiformes: Rajidae) из моря Скоша // Биол. моря. — 2019. — Т. 45, № 6. — С. 422–427. DOI: 10.1134/S0134347519060032.

Гордеев И.И., Микряков Д.В., Силкина Н.И. и др. Содержание иммунных комплексов и уровень окислительных процессов в крови и органах гольцов оз. Кронцкое (п-ов Камчатка) // Arctic Environmental Research. — 2017. — Т. 17, № 3. — С. 204–211. DOI: 10.17238/issn2541-8416.2017.17.3.204.



**Грушко М.П.** Клеточный состав кроветворных органов половозрелых самок представительниц классов рыб, земноводных и пресмыкающихся : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Астрахань : АГТУ, 2010. — 43 с.

**Доровских Г.Н., Степанов В.Г.** Методы сбора и обработки ихтиопаразитологических материалов : учеб. пособие. — Сыктывкар : СГУ, 2009. — 131 с.

**Есин Е.В., Маркевич Г.Н.** Гольцы рода *Salvelinus* азиатской части Северной Пацифики: происхождение, эволюция и современное разнообразие : моногр. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2017. — 188 с.

**Есин Е.В., Шульгина Е.В., Широков Д.А. и др.** Физиологическая адаптация молоди гольца *Salvelinus malma* (Salmonidae) к обитанию в загрязненных реках вулканических территорий Камчатки // Биология внутренних вод. — 2018. — № 2. — С. 57–69. DOI: 10.7868/S0320965218020079.

**Житенева Л.Д., Полтавцева Т.Г., Рудницкая О.А.** Атлас нормальных и патологически измененных клеток крови рыб. — Ростов н/Д : Ростиздат, 1989. — 112 с.

**Иванова Н.Т.** Атлас клеток крови рыб: сравнительная морфология и классификация форменных элементов крови рыб. — М. : Лег. и пищ. пром-сть, 1983. — 80 с.

**Квасоварова А.Н., Анохина В.С.** Морфофизиологическое тестирование гольца озера с рыбоводных заводов Мурманской области // Успехи соврем. естествознания. — 2011. — № 8. — С. 41–42.

**Кондратьева И.А., Киташова А.А., Ланге М.А.** Современные представления об иммунной системе рыб. Ч. 1. Организация иммунной системы рыб // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. — 2001. — № 4. — С. 11–20.

**Королева И.М.** Гематологические показатели сига обыкновенного *Coregonus lavaretus* в водоемах Кольского севера // Тр. ВНИРО. — 2016. — Т. 162. — С. 36–45.

**Мазур О.Е., Пронин Н.М.** Показатели крови и иммунной системы *Rutilus rutilus lacustris* (Cypriniformes: Cyprinidae) при инвазии плероцеркоидами *Ligula intestinalis* (Pseudophyllidea: Ligulidae) // Вопр. ихтиол. — 2006. — Т. 46, № 3. — С. 393–397.

**Мазур О.Е., Толочко Л.В.** Цитоморфологические и биохимические показатели байкальского омуля *Coregonus migratorius* при инвазии плероцеркоидами *Diphyllobothrium dendriticum* (Cestoda: Pseudophyllidae) // Изв. РАН. Сер. биол. — 2015. — № 2. — С. 155–163. DOI: 10.7868/S000233291502006X.

**Минеев А.К.** Морфологический анализ и патологические изменения структуры клеток крови у рыб Саратовского водохранилища // Вопр. ихтиол. — 2007. — Т. 47, № 1. — С. 93–100.

**Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР** / под ред. О.Н. Бауера. — Т. 3 : Паразитические многоклеточные. — Л. : Наука, 1987. — 583 с. (Определители по фауне СССР, изд. ЗИН АН СССР; вып. 149.)

**Платонов Т.А.** Паразитарные болезни рыб семейства Coregonidae Core, 1872 бассейна реки Лены // Сиб. вестн. сельскохоз. науки. — 2007. — № 11(179). — С. 69–72.

**Правдин И.Ф.** Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных) : моногр. — 4-е изд., перераб. и доп. — М. : Пищепромиздат, 1966. — 375 с.

**Рамазанова М.Г., Абдуллаева Н.М.** Изменения морфофизиологических показателей крови стерляди (*Acipenser ruthenus*) при их выращивании в искусственных условиях // Изв. Самар. НЦ РАН. — 2017. — Т. 19, № 2(3). — С. 513–517.

**Ройт А., Бростофф Дж., Мейл Д.** Иммунология : учеб. : пер. с англ. — М. : Мир, 2000. — 592 с.

**Саввантова К.А.** Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования) : моногр. — М. : Агропромиздат, 1989. — 224 с.

**Сементина Е.В.** Ихтиогематологические показатели как критерий условий выращивания и обитания рыб : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Калининград : КГТУ, 2011. — 23 с.

**Серпунин Г.Г.** Гематологические показатели адаптаций рыб : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Калининград : КГТУ, 2002. — 49 с.

**Скоробрехова Е.М., Никишин В.П.** Зависимость строения капсулы, окружающей скребня *Sorynosoma strumosum*, от видовой принадлежности естественного паразитического хозяина // Изв. РАН. Сер. биол. — 2013. — № 6. — С. 696–712. DOI: 10.7868/S0002332913050160.

**Тотоян А.А., Фрейдлин И.С.** Клетки иммунной системы : учеб. пособие. — СПб. : Наука, 2000. — 231 с.

**Шнайдер Т.А., Стекольников М.Ю., Зеленников О.В.** Состав форменных элементов крови у молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, выращенной на Лесном рыбоводном заводе Сахалинской области // Состояние и пути развития аквакультуры в Российской Федерации : мат-лы 4-й национ. науч.-практ. конф. — Саратов : Амирит, 2019. — С. 259–263.

**Akinrotimi O.A., Orlu E.E., Gabriel U.U.** Hematological responses of *Tilapia guineensis* treated with industrial effluents // Appl. Ecol. Environ. Sci. — 2013. — Vol. 1, Iss. 1. — P. 10–13. DOI: 10.12691/aees-1-1-3.

**Blanar C.A., Curtis M.A., Chan H.M.** Growth, nutritional composition, and hematology of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) exposed to toxaphene and tapeworm (*Diphyllobothrium dendriticum*) larvae // Arch. Environ. Contam. Toxicol. — 2005. — Vol. 48, Iss. 3. — P. 397–404. DOI: 10.1007/s00244-004-0064-6.

**Boyce N.P.** Effects of *Eubothrium salvelini* (Cestoda: Pseudophyllidea) on the growth and vitality of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka* // Can. J. Zool. — 1979. — Vol. 57, № 3. — P. 597–602. DOI: 10.1139/z79-070.

**Buchmann K., Mehrdana F.** Effects of anisakid nematodes *Anisakis simplex* (s.l.), *Pseudoterranova decipiens* (s.l.) and *Contracaecum osculatatum* (s.l.) on fish and consumer health // Food and Waterborne Parasitology. — 2016. — Vol. 4. — P. 13–22. DOI: 10.1016/j.fawpar.2016.07.003.

**Bush A.O., Lafferty K.D., Lotz J.M., Shostak A.W.** Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited // J. Parasitol. — 1997. — Vol. 83, № 4. — P. 575–583. DOI: 10.7939/R3J38KV04.

**Cadman E.T., Lawrence R.A.** Granulocytes: effector cells or immunomodulators in the immune response to helminth infection? // Parasite Immunol. — 2010. — Vol. 32, Iss. 1. — P. 1–19. DOI: 10.1111/j.1365-3024.2009.01147.x.

**Del Rio-Zaragoza O.B., Fajer-Ávila E.J., Almazán-Rueda P., Abdo de la Parra M.I.** Hematological characteristics of the spotted rose snapper *Lutjanus guttatus* (Steindachner, 1869) healthy and naturally infected by dactylogyrid monogeneans // Tissue and Cell. — 2011. — Vol. 43, Iss. 3. — P. 137–142. DOI: 10.1016/j.tice.2011.01.002.

**Dezfuli B.S., Bosi G., DePasquale J.A. et al.** Fish innate immunity against intestinal helminths // Fish Shellfish Immunol. — 2016. — Vol. 50. — P. 274–287. DOI: 10.1016/j.fsi.2016.02.002.

**Furtado W.E., Cardoso L., Figueredo A.B. et al.** Histological and hematological alterations of silver catfish *Rhamdia quelen* highly parasitized by *Lernaea cyprinacea* // Dis. Aquat. Organ. — 2019. — Vol. 135, № 2. — P. 157–168. DOI: 10.3354/dao03386.

**Gordeev I.I., Mikryakov D.V., Balabanova L.V., Mikryakov V.R.** Composition of leucocytes in peripheral blood of Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*, Smitt, 1898) (Nototheniidae) // Polar Research. — 2017. — Vol. 36, Iss. 1. — P. 1–4. DOI: 10.1080/17518369.2017.1374126.

**Hoffmann R., Kennedy C.R., Meder J.** Effects of *Eubothrium salvelini* Schrank, 1790 on arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), in an alpine lake // J. Fish Diseases. — 1986. — Vol. 9, Iss. 2. — P. 153–157. DOI: 10.1111/j.1365-2761.1986.tb00997.x.

**Höglund J., Thuvander A.** Indications of non-specific protective mechanisms in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* with diplostomosis // Dis. Aquat. Organ. — 1990. — Vol. 8, № 2. — P. 91–97. DOI: 10.3354/dao008091.

**Jerônimo G.T., Pádua S.B., Belo M.A.A. et al.** *Neoechinorhynchus buttnerae* (Acanthocephala) infection in farmed *Colossoma macropomum*: A pathological approach // Aquaculture. — 2017. — Vol. 469. — P. 124–127. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2016.11.027.

**Klemetsen A.** The most variable vertebrate on Earth // J. Ichthyol. — 2013. — Vol. 53, № 10. — P. 781–791. DOI: 10.1134/S0032945213100044.

**Mahajan C.L., Agrawal N.K., John M.J., Katta V.P.** Effect of the digenean *Isoparorchis hypselobagri* (Billet, 1898) on an airbreathing fish *Channa punctatus* (Bloch) with particular reference to biochemical and haematological changes // J. Fish Diseases. — 1979. — Vol. 2, Iss. 6. — P. 519–528. DOI: 10.1111/j.1365-2761.1979.tb00413.x.

**Oliveira A.T., Santos M.Q.C., Araújo M.L.G. et al.** Hematological parameters of three freshwater stingray species (Chondrichthyes: Potamotrygonidae) in the middle Rio Negro, Amazonas state // Biochemical Systematics and Ecology. — 2016. — Vol. 69. — P. 33–40. DOI: 10.1016/j.bse.2016.07.002.

**Oliveira M.I.B., Matos L.V., Silva L.A. et al.** The digestive tube of *Piaractus brachypomus*: gross morphology, histology/histochemistry of the mucosal layer and the effects of parasitism by *Neoechinorhynchus* sp. // J. Fish Biol. — 2019. — Vol. 94, Iss. 4. — P. 648–659. DOI: 10.1111/jfb.13934.

**Pickering A.D.** Changes in blood cell composition of the brown trout, *Salmo trutta* L., during the spawning season // J. Fish Biol. — 1986. — Vol. 29, Iss. 3. — P. 335–347. DOI: 10.1111/j.1095-8649.1986.tb04950.x.

**Pickering A.D.** Cortisol-induced lymphocytopenia in brown trout, *Salmo trutta* L. // Gen. Comp. Endocrinol. — 1984. — Vol. 53, Iss. 2. — P. 252–259. DOI: 10.1016/0016-6480(84)90250-8.

**Sayed A.E.-D.H., Mahmoud U.M., Muhammad O.I.** Comparative study of two carnivorous fish (*Parupeneus forsskali* and *Thalassoma klunzingeri*) from the Red Sea; hemato-biochemical parameters and cellular characterization // *Tissue and Cell*. — 2019. — Vol. 63. — P. 101–116. DOI: 10.1016/j.tice.2019.101316.

**Sitja-Bobadilla A.** Living off a fish: a trade-off between parasites and the immune system // *Fish Shellfish Immunol.* — 2008. — Vol. 25, Iss. 4. — P. 358–372. DOI: 10.1016/j.fsi.2008.03.018.

**Souza D.C.M., Santos M.C., Chagas E.C.** Immune response of teleost fish to helminth parasite infection // *Braz. J. Vet. Parasitol.* — 2019. — Vol. 28, № 4. — P. 533–547. DOI: 10.1590/s1984-29612019080.

**Tavares-Dias M.** A morphological and cytochemical study of erythrocytes, thrombocytes and leukocytes in four freshwater teleosts // *J. Fish Biol.* — 2006. — Vol. 68, Iss. 6. — P. 1822–1833. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2006.01089.x.

**Virbickas J., Jankauskienė R., Arbačiauskienė V. et al.** Myxobacteriosis of juvenile Salmonidae — an indicator of their weakening physiological status // *Acta Zool. Lituanica*. — 2002. — Vol. 12, Iss. 1. — P. 65–69. DOI: 10.1080/13921657.2002.10512488.

**Wang T., Secombes C.J.** The cytokine networks of adaptive immunity in fish // *Fish Shellfish Immunol.* — 2013. — Vol. 35, Iss. 6. — P. 1703–1718. DOI: 10.1016/j.fsi.2013.08.030.

**Witeska M.** Erythrocytes in teleost fishes: a review // *Acta Zool. Lituanica*. — 2013. — Vol. 23, Iss. 4. — P. 275–281. DOI: 10.1080/21658005.2013.846963.

**Zinkl J.G., Cox W.T., Kono C.S.** Morphology and cytochemistry of leucocytes and thrombocytes of six species of fish // *Comparative Haematology International*. — 1991. — Vol. 1, № 4. — P. 187–195. DOI: 10.1007/BF00235368.

## References

**Anokhina, V.S., Kvasovarova, A.N., and Shcherbak, K.S.,** Characteristics of blood and histology of the gonads of the factory and wild lakes charr, *Vestn. Murm. Gos. Tekh. Univ.*, 2012, vol. 15, no. 4, pp. 691–700.

*Antropogennyye modifikatsii ekosistemy ozera Imandra* (Anthropogenic modifications of the ecosystem of Lake Imandra), Moiseenko T.I., ed., Moscow: Nauka, 2002.

**Bugaev, V.F.,** *Ryby basseyna reki Kamchatki (chislennost', promysel, problemy)* (The fish of the Kamchatka River watershed (abundance, utilization, issues)), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2007.

**Butorina, T.E., Busarova, O.Yu., Ermolenko, A.V.,** *Parasites of char (Salmonidae: Salvelinus) from the Holarctic*, Vladivostok: Dal'nauka, 2011.

**Bykhovskaya-Pavlovskaya, I.E.,** *Parazity ryb: rukovodstvo po izucheniyu* (Fish Parasites: A Study Guide), Leningrad: Nauka, 1985.

**Golovina, N.A. and Trombitsky, I.D.,** *Gematologiya prudovykh ryb* (Hematology of pond fish), Kishinev: Shtiintsa, 1989.

**Gordeev, I.I., Mikryakov, D.V., Balabanova, L.V., and Mikryakov, V.R.,** The cell composition of the peripheral blood and some hematopoietic organs in the antarctic starry skate *Amblyraja georgiana* (Norman, 1938) (Rajiformes: Rajidae) from the Scotia sea, *Rus. J. Mar. Biol.*, 2019, vol. 45, no. 6, pp. 481–485. doi 10.1134/S1063074019060038

**Gordeev, I.I., Mikryakov, D.V., Silkina, N.I., Mikryakov, V.R., and Busarova, O.Yu.,** Content of immune complexes and the level of oxidative processes in blood and organs of chars in the Kronotskoe Lake (Kamchatka peninsula), *Arctic Environmental Research*, 2017, vol. 17, no. 3, pp. 204–211. doi 10.17238/issn2541-8416.2017.17.3.204

**Grushko, M.P.,** The cellular composition of the hematopoietic organs of sexually mature females of representatives of the classes of fish, amphibians and reptiles, *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Astrahan': AGTU, 2010.

**Dorovskikh, G.N. and Stepanov, V.G.,** *Metody sbora i obrabotki ikhtioparazitologicheskikh materialov* (Methods for collecting and processing ichthyoparasitological materials), Syktyvkar: SGU, 2009.

**Esin, E.V. and Markevich, G.N.,** *Gol'tsy roda Salvelinus aziatskoy chasti Severnoy Patsifiki: proiskhozhdeniye, evolyutsiya i sovremennoye raznoobraziye* (Charrs of genus *Salvelinus* of asian North Pacific: origin, evolution and modern diversity), Petropavlovsk-Kamchatskij: Kamchatpress, 2017.

**Esin, E.V., Shul'gina, E.V., Shirokov, D.A., Zlenko, D.V., and Leman, V.N.,** Physiological adaptations in juvenile dolly varden *Salvelinus malma* (Salmonidae) dwelling in polluted rivers of Kamchatkan volcanic territories, *Inland Water Biology*, 2018, vol. 11, no. 2, pp. 195–206. doi 10.1134/S1995082918020049

- Zhiteneva, L.D., Poltavceva, T.G., and Rudnitskaya, O.A.**, *Atlas normal'nykh i patologicheskii izmenennykh kletok krovi ryb* (Atlas of normal and pathologically altered blood cells of fish), Rostov-na-Donu: Rostizdat, 1989.
- Ivanova, N.T.**, *Atlas kletok krovi ryb: sravnitel'naya morfologiya i klassifikatsiya formennykh elementov krovi ryb* (Atlas of Fish Blood Cells: Comparative Morphology and Classification of Fish Blood Formed Elements), Moscow: Legkaya i Pishchevaya Promyshlennost', 1983.
- Kvasovaro, A.N. and Anokhina, V.S.**, Morphophysiological testing of lacustrine char from fish hatcheries of the Murmansk region, *Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya*, 2011, no 8, pp. 41–42.
- Kondratyeva, I.A., Kitashova, A.A., and Lange, M.A.**, Modern ideas about the immune system of fish. Part 1. Organization of the immune system of fish, *Vestn. Mosk. Gos. Univ., Ser. 16. Biologiya*, 2001, no. 4, pp. 11–20.
- Koroleva, I.M.**, Hematological indicators of common whitefish *Coregonus lavaretus* in the water bodies of the Kola north, *Tr: Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2016, vol. 162, pp. 36–45.
- Mazur, O.E. and Pronin, N.M.**, Parameters of the blood and immune system of *Rutilus rutilus lacustris* (Cypriniformes: Cyprinidae) during an invasion with pleurocercoids of *Ligula intestinalis* (Pseudophyllidae: Ligulidae), *J. Ichthyol.*, 2006, vol. 46, no. 5, pp. 399–403. doi 10.1134/S0032945206050067
- Mazur, O.E. and Tolochko, L.V.**, Cytomorphological and biochemical characteristics of the whitefish, Baikal omul *Coregonus migratorius*, infected by plerocercoids of *Diphyllobothrium dendriticum* (Cestoda: Pseudophyllidae), *Biol. Bull.*, 2015, vol. 42, no. 2, pp. 117–123. doi 10.1134/S1062359015020065
- Mineev, A.K.**, Morphological analysis and pathological changes in the structure of blood cells in fishes from Saratov reservoir, *J. Ichthyol.*, 2007, vol. 47, no. 1, pp. 87–93. doi 10.1134/S0032945207010092
- Opredelitel' parazitov presnovodnykh ryb fauny SSSR. T. 3: Paraziticheskie mnogokletochnye* (A Key to Parasites of Freshwater Fish of the USSR Fauna, vol. 3: Parasitic Multicellulars), Bauer, O.N., ed., Leningrad: Nauka, part 2, 1987.
- Platonov, T.A.**, Parasitic diseases of fish of Coregonidae Cope, 1872 family in the Lena Basin, *Sibirskij vestn. sel'skokhos. nauki*, 2007, no. 11(179), pp. 69–72.
- Pravdin, I.F.**, *Rukovodstvo po izucheniyu ryb* (Guide to the Study of Fish), Moscow: Pishchevaya Promyshlennost', 1939.
- Ramazanova, M.G. and Abdullaeva, N.M.**, Study of morphophysiological parameters of sterlet blood (*Acipenser ruthenus*) during their cultivation under artificial conditions, *Izvestiya Samarskogo Nauch. Tsentra RAN*, 2017, vol. 19, no. 2(3), pp. 513–517.
- Roitt, I., Brostoff, J., and Male, D.L.**, *Immunology*, London: Mosby-Wolfe, 2000.
- Savaitova, K.A.**, *Arkticheskiye gol'tsy (struktura populyatsionnykh sistem, perspektivy khozyaystvennogo ispol'zovaniya)* (Arctic char (structure of population systems, prospects for economic use)), Moscow: Agropromizdat, 1989.
- Sementina, E.V.**, Ichthyogematological indicators as a criterion for the conditions of fish growing and habitat, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Kaliningrad: KGTU, 2011.
- Serpunin, G.G.**, Hematological indicators of fish adaptations, *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Kaliningrad: KGTU, 2002.
- Skorobrekova, E.M. and Nikishin, V.P.**, Dependence of the structure of the capsule surrounding the acanthocephalan *Corynosoma strumosum* on the species of the natural paratenic host, *Biol. Bull.*, 2013, no. 6, pp. 696–712. doi 10.7868 / S0002332913050160
- Totolyan, A.A. and Freidlin, I.S.**, *Kletki immunnogo sistema* (Cells of the immune system), St. Petersburg: Nauka, 2000.
- Schneider, T.A., Stekolshchikova, M.Yu., and Zelennikov, O.V.**, Composition of blood corpuscles in juveniles of pink salmon *Oncorhynchus gorbusha* grown at the Forest Fish Hatchery of the Sakhalin Region, in *Sostoyaniye i puti razvitiya akvakul'tury v Rossiyskoy Federatsii: matly 4-y natsion. nauch.-prakt. konf.* (Proc. 4<sup>th</sup> National. Sci. Pract. Conf. "Status and development of aquaculture in the Russian Federation"), Saratov: Amirit, 2019, pp. 259–263.
- Akinrotimi, O.A., Orlu, E.E., and Gabriel, U.U.**, Hematological responses of *Tilapia guineensis* treated with industrial effluents, *Appl. Ecol. Environ. Sci.*, 2013, vol. 1, no. 1, pp. 10–13. doi 10.12691/aees-1-1-3
- Blanar, C.A., Curtis, M.A., and Chan, H.M.**, Growth, nutritional composition, and hematology of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) exposed to toxaphene and tapeworm (*Diphyllobothrium dendriticum*) larvae, *Arch. Environ. Contam. Toxicol.*, 2005, vol. 48, no. 3, pp. 397–404. doi 10.1007/s00244-004-0064-6



**Boyce, N.P.**, Effects of *Eubothrium salvelini* (Cestoda: Pseudophyllidea) on the growth and vitality of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, *Can. J. Zool.*, 1979, vol. 57, no. 3, pp. 597–602. doi 10.1139/z79-070

**Buchmann, K. and Mehrdana, F.**, Effects of anisakid nematodes *Anisakis simplex* (s.l.), *Pseudoterranova decipiens* (s.l.) and *Contracaecum osculatatum* (s.l.) on fish and consumer health, *Food and Waterborne Parasitology*, 2016, vol. 4, pp. 13–22. doi 10.1016/j.fawpar.2016.07.003

**Bush, A.O., Lafferty, K.D., Lotz, J.M., and Shostak, A.W.**, Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited, *J. Parasitol.*, 1997, vol. 83, no. 4, pp. 575–583. doi 10.7939/R3J38KV04

**Cadman, E.T. and Lawrence, R.A.**, Granulocytes: effector cells or immunomodulators in the immune response to helminth infection?, *Parasite Immunol.*, 2010, vol. 32, no. 1, pp. 1–19. doi 10.1111/j.1365-3024.2009.01147.x

**Del Rio-Zaragoza, O.B., Fajer-Ávila, E.J., Almazán-Rueda, P., and Abdo de la Parra, M.I.**, Hematological characteristics of the spotted rose snapper *Lutjanus guttatus* (Steindachner, 1869) healthy and naturally infected by dactylogyrid monogeneans, *Tissue and Cell*, 2011, vol. 43, no. 3, pp. 137–142. doi 10.1016/j.tice.2011.01.002

**Dezfuli, B.S., Bosi, G., DePasquale, J.A., Manera, M., and Giari, L.**, Fish innate immunity against intestinal helminths, *Fish Shellfish Immunol.*, 2016, vol. 50, pp. 274–287. doi 10.1016/j.fsi.2016.02.002

**Furtado, W.E., Cardoso, L., Figueredo, A.B., Marchiori, N.C., and Martins, M.L.**, Histological and hematological alterations of silver catfish *Rhamdia quelen* highly parasitized by *Lernaea cyprinacea*, *Dis. Aquat. Organ.*, 2019, vol. 135, no. 2, pp. 157–168. doi 10.3354/dao03386

**Gordeev, I.I., Mikryakov, D.V., Balabanova, L.V., and Mikryakov, V.R.**, Composition of leucocytes in peripheral blood of Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*, Smitt, 1898) (Nototheniidae), *Polar Research*, 2017, vol. 36, no. 1, pp. 1–4. doi 10.1080/17518369.2017.1374126

**Hoffmann, R., Kennedy, C.R., and Meder, J.**, Effects of *Eubothrium salvelini* Schrank, 1790 on arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), in an alpine lake, *J. Fish Diseases*, 1986, vol. 9, no. 2, pp. 153–157. doi 10.1111/j.1365-2761.1986.tb00997.x

**Höglund, J. and Thuvander, A.**, Indications of non-specific protective mechanisms in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* with diplostomosis, *Dis. Aquat. Organ.*, 1990, vol. 8, no. 2, pp. 91–97. doi 10.3354/dao008091

**Jerônimo, G.T., Pádua, S.B., Belo, M.A.A., Chagas, E.C., Taboga, S.R., Maciel, P.O., and Martins, M.L.**, *Neoechinorhynchus buttnerae* (Acanthocephala) infection in farmed *Collossoma macropomum*: A pathological approach, *Aquaculture*, 2017, vol. 469, pp. 124–127. doi 10.1016/j.aquaculture.2016.11.027

**Klemetsen, A.**, The most variable vertebrate on Earth, *J. Ichthyol.*, 2013, vol. 53, no. 10, pp. 781–791. doi 10.1134/S0032945213100044

**Mahajan, C.L., Agrawal, N.K., John, M.J., and Katta, V.P.**, Effect of the digenean *Isoparorchis hypselobagri* (Billet, 1898) on an airbreathing fish *Channa punctatus* (Bloch) with particular reference to biochemical and haematological changes, *J. Fish Diseases*, 1979, vol. 2, no. 6, pp. 519–528. doi 10.1111/j.1365-2761.1979.tb00413.x

**Oliveira, A.T., Santos, M.Q.C., Araújo, M.L.G., Lemos, J.R.G., Sales, R.S.A., Aride, P.H.R., Pantoja-Lima, J., Tavares-Dias, M., and Marcon, J.L.**, Hematological parameters of three freshwater stingray species (Chondrichthyes: Potamotrygonidae) in the middle Rio Negro, Amazonas state, *Biochemical Systematics and Ecology*, 2016, vol. 69, pp. 33–40. doi 10.1016/j.bse.2016.07.002

**Oliveira, M.I.B., Matos, L.V., Silva, L.A., Chagas, E.C., Silva, G.S., and Gomes, A.L.S.**, The digestive tube of *Piaractus brachypomus*: gross morphology, histology/histochemistry of the mucosal layer and the effects of parasitism by *Neoechinorhynchus* sp., *J. Fish Biol.*, 2019, vol. 94, no. 4, pp. 648–659. doi 10.1111/jfb.13934

**Pickering, A.D.**, Changes in blood cell composition of the brown trout, *Salmo trutta* L., during the spawning season, *J. Fish Biol.*, 1986, vol. 29, no. 3, pp. 335–347. doi 10.1111/j.1095-8649.1986.tb04950.x

**Pickering, A.D.**, Cortisol-induced lymphocytopenia in brown trout, *Salmo trutta* L., *Gen. Comp. Endocrinol.*, 1984, vol. 53, no. 2, pp. 252–259. doi 10.1016/0016-6480(84)90250-8

**Sayed, A.E.-D.H., Mahmoud, U.M., and Muhammad, O.I.**, Comparative study of two carnivorous fish (*Parupeneus forsskali* and *Thalassoma klunzingeri*) from the Red Sea; hemato-biochemical parameters and cellular characterization, *Tissue and Cell*, 2019, vol. 63, pp. 101–116. doi 10.1016/j.tice.2019.101316



**Sitjà-Bobadilla, A.**, Living off a fish: a trade-off between parasites and the immune system, *Fish Shellfish Immunol.*, 2008, vol. 25, no. 4, pp. 358–372. doi 10.1016/j.fsi.2008.03.018

**Souza, D.C.M., Santos, M.C., and Chagas, E.C.**, Immune response of teleost fish to helminth parasite infection, *Braz. J. Vet. Parasitol.*, 2019, vol. 28, no. 4, pp. 533–547. doi 10.1590/s1984-29612019080

**Tavares-Dias, M.**, A morphological and cytochemical study of erythrocytes, thrombocytes and leukocytes in four freshwater teleosts, *J. Fish Biol.*, 2006, vol. 68, no. 6, pp. 1822–1833. doi 10.1111/j.1095-8649.2006.01089.x

**Virbickas, J., Jankauskienė, R., Arbačiauskienė, V., Kazlauskienė, N., Vosylienė, Z., and Lukšienė, D.**, Myxobacteriosis of juvenile Salmonidae — an indicator of their weakening physiological status, *Acta Zool. Lituanica*, 2002, vol. 12, no. 1, pp. 65–69. doi 10.1080/13921657.2002.10512488

**Wang, T. and Secombes, C.J.**, The cytokine networks of adaptive immunity in fish, *Fish Shellfish Immunol.*, 2013, vol. 35, no. 6, pp. 1703–1718. doi 10.1016/j.fsi.2013.08.030

**Witeska, M.**, Erythrocytes in teleost fishes: a review, *Acta Zool. Lituanica*, 2013, vol. 23, no. 4, pp. 275–281. doi 10.1080/21658005.2013.846963

**Zinkl, J.G., Cox, W.T., and Kono, C.S.**, Morphology and cytochemistry of leucocytes and thrombocytes of six species of fish, *Comparative Haematology International*, 1991, vol. 1, no. 4, pp. 187–195. doi 10.1007/BF00235368

*Sbornik instruktsiy po bor'be s boleznyami ryb* (Collection of instructions for control of fish diseases), Moscow: AMB-Agro, 1999, part 2.

Поступила в редакцию 23.11.2020 г.

После доработки 1.03.2021 г.

Принята к публикации 21.05.2021 г.