

Промысловые виды и их биология

УДК: 597.553.2:576.7

Особенности гематологических показателей байкальского омуля в естественных и лабораторных условиях*А.С. Фомина¹, Л.В. Суханова²*¹ Байкальское отделение ФГБНУ ВНИРО («БайкалНИРО»), г. Улан-Удэ² Лимнологический институт СО РАН (ФГБУН «ЛИН СО РАС»), г. Иркутск

E-mail: anafoma@mail.ru

В результате исследований определены клеточный состав органов иммунной защиты (головная почка, селезенка) и лейкоцитарная формула для рыб байкальского омуля в условиях аквариальной и в естественных условиях нерестовой миграции. Показано, что кровь молоди омуля отличается сравнительно более высоким содержанием малодифференцированных нейтрофильных гранулоцитов и моноцитов, колебания в общем содержании лимфоцитов составляли 40–99%, в среднем общее содержание лимфоцитов составило 69%. В мазках периферической крови и отпечатках головной почки и селезенки по морфологическим и тинкториальным свойствам выявлены эозинофилы, нейтрофилы и базофилы. В головной почке половозрелых особей в нерестовый период среднее содержание лимфоцитов составляет 74,41%, содержание макрофагов в головной почке выше по сравнению с таковым у молоди и составляет в среднем 2,25%.

Ключевые слова: байкальский омуль, лейкоцитарная формула, селезенка, головная почка.

DOI: 10.36038/2307-3497-2020-181-84-91

ВВЕДЕНИЕ

Важнейшим компонентом оценки физиологического статуса организма является анализ гематологических показателей и системы иммунитета. На фоне увеличивающегося прессинга антропогенных факторов среды в рыбоводной практике все большее значение приобретают изучение морфологических нарушений форменных элементов крови, оценка цитофизиологических параметров крови и иммунного статуса популяций промысловых рыб. Результаты фи-

зиологических исследований в ряде случаев служат фундаментом для корректировки мероприятий рыбоводной практики, а также могут существенно дополнить данные при прогнозировании динамики популяций в естественных условиях. Пронефрос (передняя, или головная почка) костистых рыб является основным гемопоэтическим и иммунным органом [Кондратьева, Киташова, Ланге, 2001]. Селезенка рыб является периферическим органом иммунной защиты рыб, основная функция которого связана

с гемопоэзом и развитием иммунного ответа [Zapata, 1982], ряд авторов отмечает в ней предшественников всех элементов крови [Fänge, Nilsson, 1985]. Поэтому данные о соотношении популяций разных клеток в этих органах иммунной защиты дают представления в целом об интенсивности и направленности защитных реакций организма.

Байкальский омуль *Coregonus migratorius* (Georgi, 1775) является самым многочисленным промысловым видом озера Байкал и относится к озёрно-речным проходным сиговым. Нагул рыб происходит в оз. Байкал, на нерест омуль идёт во впадающие в него реки (главным образом, Селенга, Верхняя Ангара, Баргузин, речки Посольского сора) [Смирнов, Шумилов, 1974].

В данной работе приведены результаты по морфологии крови и органов иммунной защиты байкальского омуля с целью установления референсных значений основных морфологических показателей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работ, освещающих показатели периферической крови и органов иммунной системы молоди байкальского омуля, нет. В данной работе приведены первые результаты исследований системы крови и гемопоэза молоди байкальского омуля в условиях аквариальной. Поскольку в отечественной и зарубежной литературе в достаточном объеме

приведены результаты исследований по аналогичным параметрам для рыб нерестового периода, для сравнения мы так же приводим данные по особям нерестового байкальского омуля. Так как в настоящее время аквакультуры нерестующего омуля нет, материал взят от особей из естественных условий обитания.

Биологический материал от взрослых особей байкальского омуля был получен в период нерестовой миграции (зал. Черкалов Сор оз. Байкал, 6 сентября 2015 г.) от самок и самцов байкальского омуля селенгинской популяции. Отлов рыб проводили стандартной жаберной сетью, с ячейей 36, 38 мм и длиной 150 м. Общая экспозиция сети составила 2 часа, средняя глубина воды 2,5 м, температура воды — 11–12 °С. В связи с отсутствием свободных от паразитов особей и наличием рыб со смешанными инвазиями для исследований были отобраны особи с одинаковым уровнем заражённости паразитами (2–7 экз.). Для получения прижизненного гистологического материала особей извлекали из сети живыми по 1–2 экземпляра, не выбирая сеть из воды до конца. Забор материала проводили в течение 10 минут.

Аквакультура молоди байкальского омуля получена на базе уникальной научной установки «Экспериментальный пресноводный аквариумный комплекс байкальских ги-

Таблица 1. Биологические параметры исследуемых особей нерестового омуля естественных условий и молоди из аквариальной возрастом 1+

№	Молодь 1+		Половозрелые нерестующие особи		
	Вес, г	Промысловая длина, см	Вес, г	Промысловая длина, см	Пол
1	7	8,6	427	32	♀
2	6	8,8	429	32	♂
3	5	8,5	430	34,1	♂
4	6	7,8	398,5	33	♂
5	4	7,5	439	35	♂
6	3,5	7,4	423	31,8	♂
7	3,5	7,1	441	35,5	♂
8	3	6	453,7	34,3	♂
9	9	9,6	486	36	♂
10	7	8,6	501	37,2	♀

дробиионтов» ЛИН СО РАН (далее — ПАК) и Байкальского музея ИНЦ СО РАН. Биологические параметры исследуемых особей отражены в табл. 1.

Все работы по искусственному оплодотворению и дальнейшему выращиванию молоди омуля в ЦКП ПАК проводили в соответствии с рекомендациями [Черняев, 1982]. Молодь годовалых особей содержалась в 240-литровых аквариумах (60 × 50 × 80 см) с проточной системой (1,4 л/мин). Кормление молоди осуществлялось комбикормом (Aller Futura EX, Aller Aqua Company).

Отпечатки головной почки и селезёнки рыб изготавливали после каудоэктомии и забора периферической крови для подсчёта лейкоцитарной формулы. Далее отпечатки органов и мазки крови подсушивали и фиксировали в пластиковых бюксах. Затем в лабораторных условиях микропрепараты окрашивали по Романовскому-Гимза [Меркулов, 1969]. Идентификацию видов клеток и их подсчёт проводили под световым микроскопом Микмед-5 при увеличении в 1000 раз. При идентификации клеточного состава придерживались классификации Н. Т. Ивановой [1983]. Число исследованных рыб в каждой возрастной группе составило 10 экземпляров.

Результаты обработаны статистически в программах MS Excel 2003 и Statistica 6.0 для непараметрических данных (Mann — Whitney U-тест) при уровне достоверности $p < 0,05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

При исследовании отпечатков органов и мазков крови дифференцированы клетки лимфоидного ряда (лимфоциты малые, лимфоциты большие), гранулоциты (миелоциты нейтрофильные и эозинофильные, зрелые гранулоциты), клетки моноцитарно-макрофагального звена (промоноциты и моноциты, макрофаги). Также были идентифицированы бластные клетки. Результаты исследований эритроидного ряда в данной работе не приводятся.

В крови молоди байкальского омуля выявлены большие и малые лимфоциты. Колебания в общем содержании лимфоцитов у молоди составляли 40–99%, в среднем общее содержание лимфоцитов составило 69% (табл. 2). Анализ популяций лимфоцитов показал, что преобладающими клетками являются малые лимфоциты, на их долю приходится у молоди в возрасте 1+ в среднем 86%. Относительное содержание лимфоцитов в головной почке и селезёнке ниже и в среднем составляет 60 и 52%, соответственно (табл. 3).

Среди клеток гранулоцитарного ряда в периферической крови молоди преобладали нейтрофильные гранулоциты. На долю нейтрофильных гранулоцитов, включая все стадии дифференцировки, приходится около 21%. При этом почти половину составляют сегментоядерные нейтрофилы (9,41%). Содержание эозинофилов в периферической крови молоди байкальского омуля невелико

Таблица 2. Лейкоцитарная формула периферической крови *Coregonus migratorius* (Georgi, 1775) в естественных и лабораторных условиях ($M \pm m_x$)

Показатель, %	Молодь 1+	Половозрелые особи в нерестовый период [Мазур, Толочко, 2015]
Лимфоциты (большие и малые)	69,04±2,94	79,9±1,72
Бластные клетки	2,63±0,89	0,2±0,1
Моноциты	5,22±0,59	1,5±0,56
Сегментоядерные нейтрофилы	9,41±0,99	9,3±1,2
Палочкоядерные нейтрофилы	2,55±0,45	7,8±1,24
Нейтрофильные миелоциты и метамиелоциты	8,65±0,80*	0,9±0,26 3,4±1,62
Эозинофилы	1,5±0,78	0

* Приведено общее количество малодифференцированных нейтрофильных гранулоцитов. Здесь и далее: M — среднее значение, m_x — стандартная ошибка.

и составило 1,5%, что ниже по сравнению с таковым в головной почке и селезёнке в 2 и 2,6 раза, соответственно (табл. 3).

У половозрелых рыб в нерестовый период содержание лимфоцитов в лейкоцитарной формуле составляет 79,9%. Общее содержание нейтрофилов всех стадий дифференцировки чуть выше, чем в крови молоди, и составляет 21,4%. Однако, популяционный состав нейтрофилов половозрелых особей несколько отличается от такового у молоди, у нерестующих особей сравнительно выше содержание палочкоядерных нейтрофилов и ниже содержание малодифференцированных клеток. Эозинофилы в периферической крови нерестующих рыб не выявлены. Самые низкие значения приходятся на относительное содержание бластных клеток (менее 0,5%) и моноцитов (1,5%) (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты исследований показали, что кровь байкальского омуля как у особей в возрасте 1+, так и у половозрелых нерестующих рыб имеет типичный лимфоидный характер с преобладанием малых лимфоцитов. Преобладание в лимфоидном ряду зрелых малых лимфоцитов для рыб закономерно, и, по мнению Т.И. Моисеенко [1997], у здоровых рыб лимфоциты должны быть пред-

ставлены в основном зрелыми формами, а молодые и созревающие клетки встречаются единично. Колебания в общем содержании лимфоцитов у молоди составляли 40–99%, в среднем общее содержание лимфоцитов составило 69%. Сходные значения содержания лимфоцитов получены у молоди европейского сига *Coregonus lavaretus*, общее число лимфоцитов колеблется в диапазоне 57,0–99,0% [Шахова, 2016]. У половозрелых рыб в нерестовый период содержание лимфоцитов в лейкоцитарной формуле составляет 79,9%. Для европейского сига озер Мурманской области данный показатель колеблется в пределах 85–95% [Королева, 2016].

Существенно отличаются и средние показатели у молоди относительно нерестовых особей содержания в крови моноцитов, эозинофилов и палочкоядерных нейтрофилов [Мазур, Толочко, 2015]. В крови годовалых рыб байкальского омуля содержание моноцитов относительно половозрелых нерестующих рыб выше в 3,48 раз (у половозрелых рыб содержание моноцитов составляет 1,5%). Гранулопоз у молодых особей, вероятно, идёт более интенсивно, о чем свидетельствует сравнительно высокое содержание малодифференцированных гранулоцитов (табл. 3).

Как показывают литературные источники, общее содержание нейтрофилов всех ста-

Таблица 3. Соотношение лейкоцитов в иммунокомпетентных органах *Coregonus migratorius* (Georgi, 1775) в естественных и лабораторных условиях

Показатель, %	Молодь 1+		Половозрелые особи в нерестовый период
	Головная почка	Селезёнка	Головная почка
Пролимфоциты	3,35±0,12	2,07±0,78	9,05±1,09
Лимфоциты	60,40±2,13	52,40±3,14	74,41±1,35 ¹
Бластные клетки	17,46±2,21	30,09±2,72	5,22±0,72
Эозинофилы	2,85±0,23	3,95±0,97	1,85±0,59
Миелоциты эозинофильные	1,0±0,28	0,57±0,14	0,85±0,26
Нейтрофилы сегментоядерные	7,17±1,09	0,37±0,17	0,91±0,29 ¹
Нейтрофилы палочкоядерные	4,96±0,87	0,57±0,19	0
Нейтрофильные миелоциты и промиелоциты	1,90±0,65	4,89±0,94 ¹	0,55±0,22
Клетки моноцитарно-макрофагической системы	0,91±0,32	0,85±0,16	2,25±0,35

¹ Достоверность различий значений нерестового омуля относительно содержания в головной почке молоди при $p \leq 0,05$.

дий у молоди европейского сига и пеляди навеской до 25 г ниже по сравнению с таковым у молоди байкальского омуля и колеблется в пределах 13–16% [Игнатов и др., 2019; Шахова, 2016]. Содержание нейтрофилов у нерестового байкальского омуля так же выше по сравнению с таковым у европейского сига. Для европейского сига доля нейтрофильных гранулоцитов в периферической крови не превышает 10% [Королева, 2016].

При исследовании отпечатков органов иммунной системы установлено, что лимфопоз интенси́внее идёт в головной почке (табл. 3). Полученные результаты согласуются с данными для других видов рыб [Лапинова и др., 2017].

При сравнении классов клеток гранулоцитарного ряда головной почки и селезёнки выявляется преобладание в последней юных клеток, что свидетельствует о наличии начальных стадий дифференцировки гранулоцитов в селезёнке. Кроме того, соотношение клеток в лимфоидных органах указывает на то, что у молодых особей интенсивность гранулопоэза значительно выше по сравнению с рыбами нерестового периода (табл. 3). В почках молоди содержание нейтрофильных и эозинофильных гранулоцитов всех стадий развития выше по сравнению с таковым у особей нерестового периода. Увеличение доли нейтрофилов в крови рыб в нерестовый период на фоне их относительного снижения в органах гемо- и иммунопоэза указывает на активную миграционную способность нейтрофилов и их перераспределение в периферическую кровь в период нереста рыб. Следует отметить, что среди гранулоцитов байкальского омуля нами были идентифицированы клетки с округлой базофильной грануляцией и слабооксифильной цитоплазмой (в табличных данных не представлены). Эти клетки, по предварительным результатам, были отнесены нами к базофилам. Содержание этих клеток в головном отделе почки байкальского омуля в нерестовый период невелико. В норме базофилы идентифицированы в крови и органах гемопоэза костистых рыб [Флерова, 2012].

Отнесение гранулоцитов к определённым видам клеток для ряда видов рыб затрудни-

тельно, в литературных источниках имеется ряд противоречащих данных, что вызвано видоспецифичностью клеток и разными методами исследований [Ainsworth, 1992]. Ранее гранулоциты у эндемичных рыб озера Байкал не выявлялись [Яхненко, Клименков, 2009]. Ясность в идентификации гранулоцитов рыб озера Байкал возможно внести при дополнении имеющихся морфологических данных результатами гистохимических исследований и электронной микроскопии.

Изменение содержания клеток моноцитарного происхождения у нерестующих особей в целом отражает их способность мигрировать в периферические ткани, а также, вероятно, связано с участием макрофагов не только в процессах антигенной презентации, но и в резорбции компонентов репродуктивной ткани.

Содержание клеток лимфоидного ряда нерестующих рыб напротив достоверно выше по сравнению с таковым у рыб годовалого возраста. Изменения соотношения клеток лимфоидного и гранулоцитарного рядов у рыб нередко носят сезонный характер и в целом связаны с системой адаптационных изменений организма рыб. Именно в осенний период у рыб отмечается снижение относительного содержания гранулоцитов относительно доли этих клеток у рыб в летний период [Мурадова, Сиротина, 2016]. В естественных условиях обитания рыбы подвергаются воздействию различных стрессирующих факторов, повышаются заражённость паразитами и естественная смертность, поэтому усиление лейкопоэза у рыб в период нерестовой миграции является свидетельством развития адаптационного синдрома; увеличение содержания лимфоцитов — основных клеток иммунной защиты рыб, является необходимым условием для формирования адекватного иммунного ответа в условиях возрастающей антигенной нагрузки в нерестовый период.

Однако, чтобы дать объективную оценку динамики гематологических параметров байкальского омуля необходимо проведение дополнительных исследований с расширением выборки с учётом сезонных и возрастных параметров. В перспективе планирует-

ся расширить данный спектр исследований с увеличением возрастной выборки рыб в условиях аквариальной и сравнить полученные данные с материалом естественных условий обитания в разные возрастные периоды и фазы жизненного цикла байкальского омуля.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, с применением световой микроскопии и методов гематологических исследований нами идентифицированы клетки крови и органов иммунной защиты (головная почка и селезёнка) байкальского омуля в разные периоды жизненного цикла. В периферической крови содержание основных клеток иммунной защиты лимфоцитов у рыб возрастной категории 1+ в условиях аквариальной составляет в среднем 69%, в нерестовый период в естественных условиях — 79,9%. Процесс лимфопоэза и гранулопоэза интенсивнее идёт у рыб возрастной категории 1+ и сосредоточен главным образом в головной почке, начальные стадии гранулопоэза идентифицированы в селезёнке рыб.

Из клеток гранулоцитарного ряда по предварительным данным идентифицированы эозинофилы, нейтрофилы и базофилы. С целью определения типа и основных функций клеток гранулоцитарного ряда исследования необходимо продолжить с привлечением методов гистохимического и электронномикроскопического анализа.

Работа проведена при финансовой поддержке грантов: РФФИ 18-34-20015 мол_a_вед, РФФИ и Правительства Иркутской области № 17-44-388081 p_a; 17-44-388106 p_a и 17-44-388107 p_a и государственного задания № 0345-2019-0002 (AAAA-A16-116122110066-1) (ЛИН СО РАН. Молекулярная экология и эволюция живых систем...).

ЛИТЕРАТУРА

Иванова Н.Т. 1983. Атлас клеток крови рыб: Сравнительная морфология и классификация форменных элементов крови рыб. М.: Лёгкая и пищевая пром-сть. 80 с.

Игнатов Н.Н., Рябуха Е.А., Сафроненков Б.П., Артюхин А.В. 2019. Результаты работ по выращиванию пеляди *Coregonus peled* в Магаданской области // Вопросы рыболовства. Т. 20. № 2. С. 225–332.

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

Кондратьева И.А., Киташиова А.А., Ланге М.А. 2001. Современные представления об иммунной системе рыб // Вестник Московского университета. сер.16. № 4. С. 11–20.

Лапирова Т.Б., Флёрова Е.А., Юрченко В.В., Морозов А.А. 2017. Защитные системы иммунокомпетентных органов рыб разных экологических и систематических групп // Вопросы ихтиологии. Т. 57. № 3. С. 338–346.

Мазур О.Е., Толочко Л.В. 2015. Цитоморфологические и биохимические показатели байкальского омуля *Coregonus migratorius* при инвазии плероцеркоидами *Diphyllbothrium dendriticum* // Известия РАН. Серия биологическая. № 2. С. 155–162.

Меркулов Г.А. 1969. Курс патологистологической техники. М.: Медицина. 424 с.

Моисеенко Т.И. 1997. Теоретические основы нормирования антропогенных нагрузок на водоёмы Субарктики. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. 261 с.

Мурадова Л.В., Сиротина М.В. 2016. Мониторинг состояния популяции карася серебряного (*Carassius gibelio*) озера Каменик Костромской области // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 18. № 2. С. 150–154.

Смирнов В.В., Шумилов И.П. 1974. Омули Байкала. Новосибирск: Наука. 160 с.

Флёрова Е.А. 2012. Клеточная организация почек костистых рыб (на примере отрядов Cypriniformes и Perciformes). Ярославль: ФГБОУ ВПО «Ярославская ГСХА». 140 с.

Черняев Ж.А. 1982. Воспроизводство байкальского омуля. М.: Лёгкая и пищевая пром-сть. 128 с.

Шахова Е.В. 2016. Морфофизиологическая характеристика молоди европейского сига (*Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758)), выпущенной в Куршский залив Балтийского моря в 2015 году // Вестник рыбохозяйственной науки. Т. 3. № 4. С. 28–34.

Яхненко В.М., Клименков И.В. 2009. Особенности состава и структуры клеток крови рыб пелагиали и побережья озера Байкал // Известия РАН. Серия биологическая. № 1. С. 46–54.

Ainsworth A.J. 1992. Fish granulocytes: morphology, distribution, and function // Annual Review of Fish Diseases. Т. 2. С. 123–148.

Fänge R., Nilsson S. 1985. The fish spleen: structure and function. // Experientia. Vol. 41. Is. 2. P. 152–158.

Zapata A. 1982. Lymphoid organs of teleost fish. III. Splenic lymphoid tissue of *Rutilus rutilus* and *Gobio gobio* // Devel. Comp. Immunol. Vol. 6. P. 87–94.

Поступила в редакцию 30.06.2020 г.
Принята после рецензии 27.08.2020 г.

Commercial species and their biology

Features of Hematological Parameters of the Baikal Omul in Natural and Laboratory Conditions

A.S. Fomina¹, L.V. Suhkanova²¹ Baikal Branch of FSBSI «VNIRO» («BaikalNIRO»), Ulan-Ude, Russia² Limnological institute SB RAS (FSBIS «LIN SB RAS»), Irkutsk Russia

E-mail: anafoma@mail.ru

As a result of investigation, of the leucocytic formula and ratio of immune defense organs cells (head kidney and spleen) for fishes Baikalian omul in aquarium and natural conditions of spawning migration were determined. The blood of young omul is comprised by the relatively high number of low-differentiated neutrophil granulocytes and monocytes. The total number of lymphocytes varied in the range 44–99%, and the mean value was 69%. Based on the methods of the morphologic and tinctorial distinguishing the eosinophil, neutrophil and basophil cells there were detected in the peripheral blood smears, head kidney and spleen prints. The average ratio of lymphocytes in the head kidney of mature individuals is 74.41%, and the ratio of macrophages is higher than in juveniles and its average value is 2.25%.

Keywords: *Coregonus migratorius*, leucocytic formula, spleen, head kidney.

DOI: 10.36038/2307-3497-2020-181-84-91

REFERENCES

- Ivanova N.T. 1983. Atlas kletok krovi ryb: Sravnitel'naya morfologiya i klassifikaciya formennykh ehlementov krovi ryb [Atlas of fishes' blood cells: Comparative morphology and classification of blood corpuscles of fishes]. M.: Legkaya i pishchevaya prom-st'. 80 s.
- Ignatov N.N., Ryabuha E.A., Safronenkov B.P., Artyuhin A.V. 2019. Rezul'taty rabot po vyrashchivaniyu pelyadi *Coregonus peled* V Magadanskoj oblasti [Results of work on cultivation of pelad (*Coregonus peled*) in the Magadan region] // Voprosy rybolovstva. T. 20. № 2. S.225–332.
- Koroleva I.M. 2016. Gematologicheskie pokazateli siga obyknovennogo *Coregonus lavaretus* v vodoyomah Kol'skogo severa [Hematological indices of whitefish *Coregonus lavaretus* in the waters of the Kola North] // Trudy VNIRO. T. 162. S.36–45.
- Kondrat'eva I.A., Kitashova A.A., Lange M.A. 2001. Sovremennye predstavleniya ob immunoj sisteme ryb [Modern understanding of the immune system of fish] // Vestnik Moskovskogo universiteta. Ser.16. № 4. S.11–20.
- Lapirova T.B., Flerova E.A., Yurchenko V.V., Morozov A.A. 2017. Zashchitnye sistemy immunokompetentnykh organov ryb raznykh ehkologicheskikh i sistemicheskikh grupp [Protective systems of immunocompetent organs in fishes from different ecological and systematic groups] // Voprosy ikhtiologii. T. 57, № 3. S. 338–346.
- Mazur O.E., Tolochko L.V. 2015. Tsitomorfoloichesie i biokhimicheskie pokazateli bajkal'skogo omulya *Coregonus migratorius* pri invazii plerotserkoidami *Diphyllbothrium dendriticum* [Cytomorphological and biochemical characteristics of the whitefish, Baikal omul *Coregonus migratorius*, infected by plerocercoids of *Diphyllbothrium dendriticum* (Cestoda: Pseudophyllidae)] // Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya. № 2. S. 155–162.
- Merkulov G.A. 1969. Kurs patologogistologicheskoy tekhniki [Course of patalogogystologic technics]. M.: Meditsina. 424 s.
- Moiseenko T.I. 1997. Teoreticheskie osnovy normirovaniya antropogennykh nagruzok na vodoemy Subarktiki [Theoretic basis of antropologic

- load standardization on water bodies of Subarctic]. Apatity: Izd-vo KNTS RAN. 261 s.
- Muradova L. V., Sirotina M. V.* 2016. Monitoring sostoyaniya populyatsii karasya serebryanogo (*Carassius gibelio*) ozera Kamenik Kostromskoj oblasti [Monitoring of silver Prussian carp population (*Carassius gibelio*) in Kamensk Lake of Kostroma Oblast] // *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN*. T. 18. № 2. S. 150–154.
- Smirnov V. V., Shumilov I. P.* 1974. Omuli Bajkala [The omules of Lake Baikal]. Novosibirsk: Nauka, Sib. otd. 160 s.
- Flyorova E. A.* 2012. Kletochnaya organizaciya pochek kostistyh ryb (na primere otrjadov Cypriniformes i Perciformes) [Cellular organization of the kidneys of teleost fishes (on the example of the orders Cypriniformes and Perciformes)]. Yaroslavl': FGBOU VPO "Yaroslavskaya GSKHA". 140 s.
- Chernyaev Zh. A.* 1982. Vosproizvodstvo bajkal'skogo omulya [Reproduction of Baikalian omul]. M.: Legkaya i pishchevaya prom-st'. 128 s.
- Shakhova E. V.* 2016. Morfofiziologicheskaya kharakteristika molodi evropejskogo siga (*Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758)), vypushchennoj v Kurshskij zaliv Baltijskogo morya v 2015 godu [Morpho-physiological characteristics of European whitefish (*Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758)) fry released into the Couronian Lagoon of the Baltic sea in 2015] // *Vestnik rybokhozyajstvennoj nauki*. 2016. T. 3. № 4. S. 28–34.
- Yakhnenko V. M., Klimenkov I. V.* 2009. Osobennosti sostava i struktury kletok krovi ryb pelagiali i pribrezh'ya ozera Bajkal [Specific features of blood cell composition and structure in fishes from the pelagial and coastal zones of Lake Baikal] // *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya*. № 1. S. 46–54.
- Ainsworth A. J.* 1992. Fish granulocytes: morphology, distribution, and function // *Annual Review of Fish Diseases*. V. 2. P. 123–148.
- Fänge R., Nilsson S.* 1985. The fish spleen: structure and function // *Experientia*. Vol. 41. Is. 2. P. 152–158.
- Zapata A.* 1982. Lymphoid organs of teleost fish. III. Splenic lymphoid tissue of *Rutilus rutilus* and *Gobio gobio* // *Devel. Comp. Immunol.* Vol. 6. P. 87–94.

TABLE CAPTIONS

- Table 1.** Biological parameters of the studied individuals of spawning omul in natural conditions and juveniles (age 1+) in aquarium.
- Table 2.** The leucocytic formula of *Coregonus migratorius* (Georgi, 1775) in natural and laboratory conditions ($M \pm mx$).
- Table 3.** The ratio of leukocytes in the immunocompetent organs of *Coregonus migratorius* (Georgi, 1775) in natural and laboratory conditions.