

Промысловые виды и их биология

УДК 597.56–111

Сравнительный анализ состава лейкоцитов периферической крови и кроветворных органов наваги и налимаТ.А. Суворова¹, Р.А. Шаяхметов², Д.В. Микряков¹

¹ Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (ФГБУН «ИБВВ им. И.Д. Папанина»), п. Борок

² Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова (ФГБОУ ВО «МГУ им. М.В. Ломоносова»), г. Москва

E-mail: tanya@ibiw.yaroslavl.ru

Состав лейкоцитов отражает видовые и экологические особенности рыб, а соотношение отдельных типов клеток — функциональное состояние организма и характер влияния биотических и абиотических стресс-факторов. В настоящее время лейкоцитарный состав хорошо изучен у представителей различных систематических и экологических групп, однако недостаточно работ по сравнительному анализу у морских и пресноводных рыб одного семейства, тогда как это важно для оценки качества среды обитания и состояния здоровья рыб. Для получения таких данных проведено изучение состава лейкоцитов наваги и налима — ценных промысловых представителей отряда Трескообразные Gadiformes. Навага была отловлена на Беломорской биологической станции МГУ им. Н.А. Перцова на северо-западном побережье Кандакшского залива Белого моря в августе 2014 г., а налим — на Волжском плёсе Рыбинского водохранилища в декабре-январе 2014–2015 гг. Сравнительное исследование лейкограмм наваги и налима показало различия процентного соотношения некоторых клеточных элементов, однако достоверные отличия зафиксированы в содержании нейтрофилов и бластных форм клеток в периферической крови. Выявленные незначительные отличия между показателями у исследуемых видов рыб, вероятно, связаны с сезоном года и видовыми особенностями.

Ключевые слова: налим *Lota lota*, навага *Eleginus nawaga*, лейкоциты, кровь, почка, селезёнка.

ВВЕДЕНИЕ

В последние годы возрос интерес к сравнительным иммунологическим исследованиям, в частности, к изучению клеток иммунной системы рыб — лейкоцитов. Они определяют работу иммунной системы, синтезируют большинство иммунологических молекул, в т. ч. специфических антител, и выполняют разноо-

бразные физиологические и иммунологические функции. К основным типам клеток белой крови рыб относят лимфоциты, моноциты, нейтро-, эозино- и базофилы. Состав лейкоцитов отличается у различных по высоте организации и экологии видов, обитающих в пресноводных и морских экосистемах [Иванова, 1983; Головина, Тромбицкий, 1989; Микряков, 1991; То-

чилина, 1994; Серпунин, 2002; Галактионов, 2005; Грушко и др., 2009; Яхненко, Клименков, 2009; Назарова, Заботкина, 2010; Минеев, Калинин, 2012; Заботкина и др., 2015; Ellis, 1977; Gordeev et al., 2017; и др.].

Вместе с тем, имеющиеся сведения о составе, морфологических особенностях и количественной динамике лейкоцитов у пресноводных и морских рыб не позволяют эффективно использовать показатели белой крови в качестве биоиндикатора оценки качества среды обитания и мониторинга состояния здоровья рыб. В литературе недостаточно работ, посвящённых сравнительному анализу состава лейкоцитов у морских и пресноводных видов рыб. Они касаются исследований лейкоцитарного состава периферической крови [Иванов и др., 2018], головного и туловищного отделов почек [Назарова, Заботкина, 2010], относительного числа различных форм лейкоцитов в крови больных и здоровых рыб [Маклакова, 2012], PAS-положительных лейкоцитов периферической крови [Barber, Westermann, 1978], состава и функций гранулоцитов [Ainsworth, 1992]. Получение и накопление таких данных важно для изучения функционирования иммунной системы рыб и экологического состояния водоёма.

В настоящей работе проведено сравнительное исследование состава лейкоцитов рыб сем. Тресковые (*Gadidae*) на примере наваги *Eleginus nawaga* Kolreuter, 1770 (*Gadiformes: Gadidae*) и налима *Lota lota* L., 1758 (*Gadiformes: Lotidae*).

Навага — морская прибрежная холодолюбивая рыба нагуливается летом, питается многощетинковыми червями и рачками. Длина тела обычно до 30 см, весит до 250 г, но встречаются особи до 53 см и весом 1,1 кг. Половой зрелости достигает в 2–4 года. Нерестится с декабря по февраль только в солёной воде при температуре минус 1–1,5 °С [Рыбы ..., 2013].

Налим — пресноводный вид, нерестится и нагуливается в холодное время года, питается беспозвоночными, ракообразными, рыбой. Средняя длина тела составляет от 40 до 60 см, вес 1–1,5 кг. Половой зрелости достигает в возрасте 2–7 лет. Нерестится в декабре–феврале при температуре воды около 0 °С [Атлас ..., 2002].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследование проводили на 5 половозрелых особях наваги средней массой 87 ± 8 г, длиной $24,7 \pm 5$ см и 3 особях налима средней массой 728 ± 143 г, длиной 45 ± 4 см. Рыб отлавливали в разные сезоны года. Навага была отловлена на Беломорской биологической станции МГУ им. Н.А. Перцова на северо-западном побережье Кандалакшского залива Белого моря в августе 2014 г. донными удочками с лодки, а налимом — на Волжском плёсе Рыбинского водохранилища в декабре-январе 2014–2015 г. г. посредством ставных сетей и жерлиц.

Кровь отбирали из хвостовой вены у налима сразу после вылова, а у наваги через сутки после выдерживания в аэрированной воде. Каплю крови наносили на обезжиренное предметное стекло, делали мазок. Мазки-отпечатки почки и селезёнки делали со среза исследуемого органа. После этого препараты сушили и фиксировали в 96%-ном этаноле 30 мин. Подсохшие мазки и мазки-отпечатки окрашивали по Романовскому-Гимза. Препараты просматривали под световым микроскопом «Биомед-6ПР1-ФК» ($\times 360$), анализируя в каждой мазке 200 клеток белой крови. Лейкоциты идентифицировали и считали относительное количество лимфоцитов, нейтрофилов, эозинофилов, моноцитов и бластных форм клеток согласно классификации Ивановой [1983].

Статистическую обработку результатов исследования проводили по стандартным алгоритмам, реализованным в пакете программ (Statistica) с использованием t-теста ($p < 0,05$).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Состав лейкоцитов обоих видов имеет сходный характер и представлен такими же типами клеток, как и у других видов рыб [Иванова, 1983; Головина, Тромбицкий, 1989]. В исследуемых тканях и органах наваги и налима обнаружены отличия процентного содержания разных форм лейкоцитов (табл.). Белая кровь исследованных рыб носит ярко выраженный лимфоидный характер. Содержание остальных типов клеток (нейтрофилов, эозинофилов, моноцитов) не превышало 3%, за исключени-

Таблица. Состав и соотношение лейкоцитов в периферической крови и иммунокомпетентных органах, %

Лимфоциты	Моноциты/ макрофаги	Нейтрофилы		Эозинофилы	Бластные формы
		ПЯ	СЯ		
Периферическая кровь, %					
<u>86,90±1,66</u>	<u>3,00±0,50</u>	<u>1,00±0,41</u>	<u>0,10±0,10</u>	<u>0,20±0,12</u>	<u>7,30±0,48</u>
89,66±0,66	1,00±0,00*	3,33±1,42	2,16±0,44*	0	3,16±1,16*
Почки, %					
<u>90,10±0,99</u>	<u>0,30±0,12</u>	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>9,60±1,02</u>
85,66±5,93	0,50±0,28	0,83±0,16	2,50±1,80	0	9,83±3,37
Селезёнка, %					
<u>88,40±0,96</u>	<u>0,80±0,25</u>	<u>0,90±0,29</u>	<u>0,40±0,29</u>	<u>0</u>	<u>9,50±0,70</u>
94,83±2,04*	1,00±0,57	0,33±0,33	0	0	3,83±1,58*

* Достоверные отличия между видами.

Примечания: Над чертой — навага, под чертой — налим. ПЯ — палочкоядерные, СЯ — сегментоядерные.

ем бластных форм клеток. Процентное содержание лейкоцитов в крови наваги согласуется с данными, полученными М.Е. Маклаковой [2012]. Картина крови налима, отловленного в преднерестовый—нерестовый период, сходна с данными, полученными на двухлетних особях налима, за исключением наличия базофилов [Пронина и др., 2017], и отличается содержанием нейтрофилов, моноцитов и бластных форм клеток от особей, отловленных в августе—сентябре на плёсах Рыбинского водохранилища [Заботкина и др., 2015].

Сравнительное исследование лейкограмм наваги и налима показало различия процентного соотношения некоторых форм клеток. В крови наваги, по сравнению с налимом, выше содержание моноцитов и бластных клеток и ниже — лимфоцитов и нейтрофилов, а также присутствуют эозинофилы. В почке значимых отличий не обнаружено, кроме отсутствия гранулоцитов у наваги. В селезёнке исследуемых видов зафиксированы достоверные отличия содержания лимфоцитов и бластных форм клеток.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Лимфоциты — центральные клетки иммунной системы, которые подразделяются на две основные субпопуляции: Т- и В-лимфоциты. Т- лимфоциты осуществляют функции распознавания чужеродных тел, разрушения антигена, формирования специфического иммунитета и адаптации рыб к паразитам и ток-

сическим факторам, а В-лимфоциты функцию синтеза антител, образования предшественников антителообразующих клеток и формирования клеток памяти. Гранулоциты и моноциты участвуют в фагоцитозе микроорганизмов, синтезе медиаторов иммунного ответа, специфических факторов иммунитета, регуляции иммуно- и гранулопоэза [Петров, 1987; Микряков, 1991; Ройт и др., 2000; Хаитов и др., 2002; Галактионов, 2005; Manning, Nakanishi, 1996; Van Muiswinkel, Vervoorn-Van Der Waal, 2006]. Юные незрелые или бластные формы клеток у пресноводных видов могут составлять до 10%. Их доля в лейкограмме зависит от видовых и экологических особенностей рыб [Иванова, 1983; Головина, Тромбицкий, 1989]. В доступной литературе отсутствуют сведения о функциональном значении этих клеток в реализации иммунологических функций и патологических процессов.

Отличия в количественном содержании различных форм лейкоцитов в исследуемых тканях и органах связаны с особенностями структурно-функциональной организации системы гемопозеза. Периферическая кровь, находящаяся в русле сосудов, служит транзитом иммунокомпетентных клеток, в котором проявляется суммарный эффект изменения активности иммунной системы [Лебедев, Понякина, 1990]. Почки — основной орган кроветворения у костистых рыб, в нём присутствуют все типы клеток лимфо-миелоидной ткани на разных стадиях развития. Селезён-

ка — место лимфо- и гранулопоэза [Иванова, 1983; Микряков, 1991; Заботкина, Микряков, 1996; Ellis, 1977; Zapata, 1979; Secombes et al., 1983]. Выявленные отличия в процентном соотношении лейкоцитов у исследуемых видов рыб связаны с комплексом факторов: видовыми и экологическими особенностями, сезоном года (навага отловлена в нагульный период, а налим — в преднерестовый-нерестовый), способами отлова и продолжительности времени отбора проб у рыб после поимки. Однако для определения степени влияния каждого из вышеперечисленных факторов на состав и процентное содержания лейкоцитов у наваги и налима требуется проведение дополнительных исследований.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, проведённые исследования состава лейкоцитов периферической крови, почки и селезёнки налима и наваги показали сходства и различия. Наличие в лейкограммах обоих видов рыб более высокого или более низкого содержания разных форм клеток зависело от исследуемой ткани и органа. Полученные результаты наблюдений указывают на целесообразность дальнейших исследований по изучению состава лейкоцитов и выявления отличий между морскими и пресноводными видами рыб.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФАНО России (тема № АААА-А18-118012690123-4).

ЛИТЕРАТУРА

- Атлас пресноводных рыб России. 2002 / Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука. Т. 2. 253 с.*
- Галактионов В.Г. 2005. Эволюционная иммунология. М.: ИКЦ «Академкнига». 408 с.*
- Головина Н.А., Тромбицкий И.Д. 1989. Гематология прудовых рыб. Кишинев: Штиинц. 156 с.*
- Грушко М.П., Ложниченко О.В., Федорова Н.Н. 2009. Гемопоз у осетровых рыб. Астрахань: Триада. 190 с.*
- Заботкина Е.А., Микряков В.Р. 1996. Влияние карбофоса на иммунокомпетентные клетки и структуру селезёнки карпа // Цитология. № 4–5. С. 551–554.*
- Заботкина Е.А., Лапирова Т.Б., Середняков В.Е., Нестерова Т.А. 2015. Экологическая пластичность гематологических показателей пресноводных костистых рыб // Труды ИБВВ. Вып. 72(75). С. 16–29.*
- Иванов А.А., Пронина Г.И., Корягина Н.Ю. 2018. Гематология пойкилотермных гидробионтов. Иркутск: ООО «Мегапринт». 133 с.*
- Иванова Н.Т. 1983. Атлас клеток крови рыб. М.: Лег. и пищ. пром-сть. 184 с.*
- Лебедев К.А., Понякина И.Д. 1990. Иммунограмма в клинической практике. М.: Наука. 224 с.*
- Маклакова М.Е. 2012 г. Иммуно-физиологический статус у рыб из природных популяций и аквакультуры в норме и при патологии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва. 25 с.*
- Микряков В.Р. 1991. Закономерности формирования приобретенного иммунитета у рыб. Рыбинск: ИБВВ РАН. 153 с.*
- Минеев А.К., Калинин Е.А. 2012. Особенности лейкоцитарной формулы у плотвы (*Rutilus rutilus* Linnaeus, 1758) из водоёмов разного типа (на примере Саратовского водохранилища и малых рек Республ. Удмуртия) // Известия Самарского НЦ РАН. № 1. С. 213–217.*
- Назарова Е.А., Заботкина Е.А. 2010. Особенности лейкоцитарного состава почек у некоторых видов пресноводных и морских костистых рыб // Биология внутренних вод. № 2. С. 92–97.*
- Петров Р.В. 1987. Иммунология. М.: Медицина. 416 с.*
- Пронина Г.И., Петрушин В.А., Терентьев П.В., Петрушин А.Б. 2017. Сравнительная физиолого-иммунологическая оценка сома обыкновенного (*Silurus glanis*) и налима (*Lota lota*) // Ветеринария, зоотехния и биотехнология. № 6. С. 107–111.*
- Ройт А., Бростофф Дж., Мейл Д. 2000. Иммунология. Пер. с англ. М.: Мир. 592 с. (Roitt I., Brostoff J., Male D. Immunology. 5th ed. London: Mosby International Ltd., 1998. 423 p.)*
- Рыбы в заповедниках России. 2013. В двух томах (под ред. Ю.С. Решетникова). Т. 2. Морские рыбы. М.: Т-во научных изданий КМК. 673 с.*
- Серпунин Г.Г. 2002. Гематологические показатели адаптаций рыб: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Калининград: КГТУ. 49 с.*
- Точилина Л.В. 1994. Лейкоцитарная формула морских рыб // Гидробиологический журнал. Т. 30. № 3. С. 50–57.*
- Хаитов Р.М., Игнатъева Г.А., Сидорович И.Г. 2002. Иммунология. 2-е изд., перераб. и доп. М.: Медицина. 536 с.*
- Яхненко В.М., Клименков И.В. 2009. Особенности состава и структуры клеток крови рыб пелагиали и прибрежья озера Байкал // Известия РАН. Серия биологическая. № 1. С. 46–54.*

- Ainswort A.J. 1992. Fish granulocytes: morphology, distribution and function // Annual Rev. of Fish Diseases. 2, 123–148.
- Barber D.L., Westermann J.E. 1978. Observations on development and morphological effects of histamine liberator 48/80 on PAS-positive granular leukocytes and heterophils of *Catostomus commersoni* // J. Fish Biol. 13(5):563–574.
- Ellis A.E. 1977. The leucocytes of fish: a review // J. Fish. Biol. V. 11. № 5. P. 453–491.
- Gordeev I.I., Mikryakov D.V., Balabanova L.V., Mikryakov V.R. 2017. Composition of leucocytes in peripheral blood of Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*, Smitt, 1898) (Nototheniidae) // Polar Res. V. 36:1, 1374126, DOI:10.1080/17518369.2017.1374126
- Manning M.J., Nakanishi T. 1996. The specific immune system: cellular defenses. London. Academic Press. P. 160–206.
- Secombes C.J., Van Groningen J.M., Egberts E. 1983. Ontogeny of the immune system in carp (*Cyprinus carpio* L.). The appearance of antigenic determinants on lymphoid cells detected by mouse anti-carp thymocyte monoclonal antibodies // Dev. comp. immunol. Vol. 7. P. 455–464.
- Van Muiswinkel W., Vervoorn-Van Der Wal B. 2006. The immune system of fish // Fish Diseases and Disorders. Vol. 1. P. 678–701.
- Zapata A.G. 1979. Ultrastructural study of the teleost fish kidney // Develop. and Comp. Immunol. № 3. P. 55–65.

Поступила в редакцию 21.06.2018 г.
Принята после рецензии 24.09.2018 г.

Commercial species and their biology

Comparative analysis of the composition of leukocytes of peripheral blood and hematopoietic organs of Navaga and Burbot

T.A. Suvorova¹, R.A. Shayakhmetov², D.V. Mikryakov¹

¹I.D. Papanin' Institute for Biology of Inland Waters RAS (FSBIS «IBIW RAS»), Borok

²M.V. Lomonosov Moscow State University (FSBEI HE «MSU»), Moscow

The composition of leukocytes reflects the species and ecological characteristics of fish, and the ratio of individual cell types is the functional state of the organism and the nature of the influence of biotic and abiotic stress factors. Currently, the leukocyte composition is well studied in representatives of various systematic and ecological groups, however, comparative analysis in marine and freshwater fish of one family is not enough, whereas it is important for assessing the quality of the habitat and the state of fish health. To obtain such data, a study was made of the composition of leucocytes of navaga and burbot-valuable cod-shaped representatives of the order Gadiformes. Navaga was caught at the Belomorsk Biological Station of the Moscow State University. ON. Pertsov on the northwestern coast of the Kandalaksha Gulf of the White Sea in August 2014, and burbot on the Volga ridge of the Rybinsk Reservoir in December-January 2014–2015. A comparative study of leukograms Navaga and burbot showed a difference in the percentage ratio of some cellular elements, but significant differences were recorded in the content of neutrophils and blast cell forms in peripheral blood. The revealed insignificant differences between the indices of the fish species under study are probably related to the season of the year and specific features.

Keywords: burbot *Lota lota*, navaga *Eleginus nawaga*, leukocytes, blood, kidney, spleen.

REFERENCES

- Atlas presnovodnyh ryb Rossii* [Atlas of Freshwater Fishes of Russia]. 2002. / Pod red. Y.S. Reshetnikova. M.: Nauka. T. 2. 253 s.
- Galaktionov V.G.* 2005. Ehvolucionnaya immunologiya: uchebnoe posobie [Evolutionary Immunology: The Manual]. M.: IKC Akademkniga. 408 s.
- Golovina N.A., Trombickij I.D.* 1989. Gematologiya prudovyh ryb [Hematology of Pond Fish]. Kishinev: Shtiinca. 156 s.
- Grushko M.P., Lozhnichenko O.V., Fedorova N.N.* 2009. Gemopoez u osetrovyyh ryb [Hemopoiesis in Sturgeons]. Astrahan': Triada. 190 s.
- Zabotkina E.A., Mikryakov V.R.* 1996. Vliyanie karbofosa na immunokompetentnye kletki i strukturu selezhenki karpa [The effect of malathion on immunocompetent cells and spleen structure of carp] // *Citologiya*. № 4–5. С. 551–554.
- Zabotkina E.A., Lapirova T.B., Serednyakov V.E., Nesterova T.A.* 2015. Ehkologicheskaya plastichnost' gematologicheskikh pokazatelej presnovodnyh kostistyh ryb [Ecological plasticity of hematological parameters of fresh-water teleost fish] // *Fiziologiya i biokhimiya vodnyh zhivotnyh / otv. red. G.M. Chujko*. Yaroslavl': Kancler. (RAN, Institut biologii vnutrennih vod im. I.D. Papanina. Trudy: vyp. 72(75), 2015). S. 16–29.
- Ivanov A.A., Pronina G.I., Koryagina N. Yu.* 2018. Gematologiya pojkilotermyh gidrobiontov [Hematology of poikilothermic hydrobionts]. Irkutsk: OOO «Megaprint». 133 s.
- Ivanova N.T.* 1983. Atlas kletok krovi ryb [The Atlas of Blood Cells of Fish]. M.: Leg. i pishch. prom-st'. 184 s.
- Lebedev K.A., Ponyakina I.D.* 1990. Immunogramma v klinicheskoy praktike [Immunogram in clinical practice]. M.: Nauka. 224 s.
- Maklakova M.E.* 2012. Immuno-fiziologicheskij status u ryb iz prirodnyh populyacij i akvakul'tury v norme i pri patologii [Immune-physiological status of fish from natural populations and aquaculture in norm and pathology]: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Moskva. 25 s.
- Mikryakov V.R.* 1991. Zakonomernosti formirovaniya priobretnennogo immuniteta u ryb [Patterns of Formation of Acquired Immunity in Fish]. Rybinsk: IBVV RAN. 153 s.
- Mineev A.K., Kalinin E.A.* 2012. Osobennosti lejkocitarnoj formuly u plotvy (*Rutilus rutilus* Linnaeus, 1758) iz vodoyomov raznogo tipa (na primere Saratovskogo vodohranilishcha i malyh rek Respubliki Udmurtiya) [Specific features the leukocyte formula in roach (*Rutilus rutilus* Linnaeus, 1758) from water bodies of different types (by the example of the Saratov reservoir and small rivers of the Republic of Udmurtia)] // *Izvestiya Samarskogo NC RAN*. № 1. S. 213–217.
- Nazarova E.A., Zabotkina E.A.* 2010. Osobennosti lejkocitarnogo sostava pochek u nekotoryh vidov presnovodnyh i morskikh kostistyh ryb [Specific features the composition of leukocytes in the kidneys of some specific of freshwater and marine bony fishes] // *Biologiya vnutrennih vod*. № 2. S. 92–97.
- Petrov R.V.* 1987. Immunologiya [Immunology]. M.: Medicina. 416 s.
- Pronina G.I., Petrushin V.A., Terent'ev P.V., Petrushin A.B.* 2017. Sravnitel'naya fiziologo-immunologicheskaya ocenka soma obyknovennogo (*Silurus glanis*) i nalima (*Lota lota*) [Comparative physiological and immunological assessment of catfish (*Silurus glanis*) and burbot (*Lota lota*)] // *Veterinariya, zootekhnika i biotekhnologiya*. № 6. S. 107–111.
- Ryby v zapovednikah Rossii* [Fishes in nature reserves of Russia]. 2013. V 2 t. (pod red. Y.S. Reshetnikova). T. 2. Morskie ryby. M.: T-vo nauchnyh izdanij KMK. 673 s.
- Serpunin G.G.* 2002. Gematologicheskie pokazateli adaptacij ryb: Avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk. Kaliningrad [Hematological parameters of fish adaptation, Extended Abstract of Doctor Sci. (Biol) Dissertation]; KGTU. 49 s.
- Tochilina L.V.* 1994. Lejkocitarnaya formula morskikh ryb [Leukocyte formula of marine fish] // *Gidrobiologicheskij zhurnal*. T. 30. № 3. S. 50–57.
- Haitov R.M., Ignat'eva G.A., Sidorovich I.G.* 2002. Immunologiya [Immunology]: Uchebnyk. 2-e izd., pererab. i dop. M.: Medicina. 536 s.
- Yahnenko V.M., Klimenkov I.V.* 2009. Osobennosti sostava i struktury kletok krovi ryb pelagialii i pribrezh'ya ozera Bajkal [Specific features the composition and structure of blood cells of pelagic fish and the coastal waters of Lake Baikal] // *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya*. № 1. s. 46–54.
- Ainswort A.J.* 1992. Fish granulocytes: morphology, distribution and function // *Annual Rev. of Fish Diseases*. 2, 123–148.
- Barber D.L., Westermann J.E.* 1978. Observations on development and morphological effects of histamine liberator 48/80 on PAS-positive granular leukocytes and heterophils of *Catostomus commersoni* // *J. Fish Biol.* 13(5):563–574.
- Ellis A.E.* 1977. The leucocytes of fish: a review // *J. Fish Biol.* V. 11. № 5. P. 453–491.
- Gordeev I.I., Mikryakov D.V., Balabanova L.V., Mikryakov V.R.* 2017. Composition of leucocytes in peripheral blood of Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*, Smitt, 1898) (Nototheniidae) // *Polar*

- Res. V. 36:1, 1374126, DOI:10.1080/17518369.2017.1374126
- Manning M.J., Nakanishi T. 1996. The specific immune system: cellular defenses. London. Academic Press. P. 160–206.
- Secombes C.J., Van Groningen J.M., Egberts E. 1983. Ontogeny of the immune system in carp (*Cyprinus carpio* L.). The appearance of antigenic determinants on lymphoid cells detected by mouse anti-carp thymocyte monoclonal antibodies // Dev. comp. immunol. Vol. 7. P. 455–464.
- Van Muiswinkel W., Vervoorn-Van Der Wal B. 2006. The immune system of fish // Fish Diseases and Disorders. Vol. 1. P. 678–701.
- Zapata A.G. 1979. Ultrastructural study of the teleost fish kidney // Develop. and Comp. Immunol. № 3. P. 55–65.

TABLE CAPTIONS

Table. Composition of leukocytes in peripheral blood and immunocompetent organs, %.