

УДК 591.111.1.597.555.5

## ГЕМАТОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ТРЕСКОВЫХ РЫБ (GADIDAE) СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ПАЦИФИКИ

© 2024 г. Г. И. Пронина<sup>1</sup> (ORCID: 0000-0002-0805-6784),  
А. М. Орлов<sup>2, 3, 4, 5, 6</sup> (ORCID: 0000-0002-0877-2553),  
Д. В. Артеменков<sup>7, \*</sup> (ORCID: 0000-0002-9051-697X), С. П. Бомко<sup>8</sup>, Е. В. Грицай<sup>8</sup>,  
А. А. Матвеев<sup>9</sup> (ORCID: 0000-0003-2101-6207)

<sup>1</sup>Российский государственный аграрный университет — Московская сельскохозяйственная академия им. К.А. Тимирязева (РГАУ-МСХА), Москва, 127550 Россия

<sup>2</sup>Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН (ИО РАН), Москва, 117218 Россия

<sup>3</sup>Дагестанский государственный университет (ДГУ), Махачкала, 367000 Россия

<sup>4</sup>Прикаспийский институт биологических ресурсов ДФИЦ РАН (ПИБР ДФИЦ РАН), Махачкала, 450077 Россия

<sup>5</sup>Томский государственный университет, Томск, 634050 Россия

<sup>6</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071 Россия

<sup>7</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), Москва, 105187 Россия

<sup>8</sup>Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО), Владивосток, 690091 Россия

<sup>9</sup>Камчатский филиал ВНИРО (КамчатНИРО), Петропавловск-Камчатский, 683000 Россия

\*e-mail: dmitriy.artemenkov@gmail.com

Поступила в редакцию 20.10.2023 г.

После доработки 12.02.2024 г.

Принята к публикации 20.03.2024 г.

Исследованы гематологические параметры периферической крови тихоокеанского минтая *Gadus chalcogrammus* Pallas, 1814, тихоокеанской наваги *Eleginus gracilis* (Tilesius, 1810) и тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* Tilesius, 1810 из Охотского моря. Анализ лейкоцитарной формулы исследованных видов позволил выявить большую долю сегментоядерных нейтрофилов и миелоцитов у минтая, что свидетельствует о значительном потенциале их клеточного фактора врожденного иммунитета и большей активности кортикостероидных гормонов. Наиболее активный эритропоэз отмечен у *G. chalcogrammus*, вероятно, это связано с характерными для вида существенными вертикальными миграциями, сопряженными с резким изменением давления и необходимостью обеспечения организма кислородом. Высокий уровень лейкопоэза, выявленный у тихоокеанской наваги, возможно, определяется экологическими адаптациями вида к обитанию как в пресной, так и в морской воде.

**Ключевые слова:** минтай тихоокеанский *Gadus chalcogrammus*, навага тихоокеанская *Eleginus gracilis*, треска тихоокеанская *Gadus macrocephalus*, эритропоэз, лейкограмма, Охотское море

DOI: 10.31857/S0134347524040011

Семейство тресковых Gadidae — весьма разнообразная группа костистых рыб, насчитывающая 21 валидный вид в составе 11 родов (Fricke et al., 2023). В настоящее время вылов тресковых составляет 9–11% от мирового улова, уступая по объемам только рыбам семейств скумбриевые Scombridae, сельдевые Clupeidae и анчоусовые Engraulidae (FAO Fisheries ..., 2023).

Большинство тресковых населяют северную часть Атлантического океана (12 видов в составе 9 родов), некоторые виды — преимущественно центральную часть Атлантики (4 вида 2 родов). В Северном Ледовитом океане встречаются 2 вида родов *Arctogadus* и *Boreogadus* (последний отмечен также в северной части Берингова моря). В Южном полушарии обитает

лишь один представитель семейства — южная путассу *Micromesistius australis* Norman, 1937. В Северной Пацифике наиболее обычны три вида тресковых: тихоокеанская навага *Eleginus gracilis*, которая встречается и в прилегающей Арктике, тихоокеанская треска *Gadus macrocephalus* и тихоокеанский минтай *G. chalcogrammus*, последний также встречается в Арктике (Световидов, 1948; Андрияшев, 1954; Линдберг, 1971; Hart, 1973; Dunn, Matarese, 1984; Mecklenburg et al., 2018).

Такому широкому распространению рыб семейства Gadidae в районах с разными условиями обитания способствовало формирование у них ряда физиологических адаптаций, в связи с чем исследование физиологических особенностей тресковых приобретает особую актуальность.

Клетки эритроидного и лейкоцитарного рядов выполняют разнообразные физиологические и иммунологические функции. Эритроциты рыб — это эллипсоидальные ядросодержащие клетки разного размера (102–800 мкм) и продолжительности жизни (13–500 дней). Эритроциты рыб не теряют ядра в процессе дифференцировки эритроидных клеток и экспрессируют гены паттерн-распознающих рецепторов (PRR), включая представителей семейства Toll-подобных рецепторов (TLR) и белков распознавания пептидогликана (PGRP), которые играют важную роль во врожденном иммунитете, так как способны к распознаванию специфических патоген-ассоциированных молекулярных паттернов (PAMP). Показано, что эритроциты рыб реагируют на лиганды TLR, активируя синтез интерферона (ИФН) типа I и цитокинов ИЛ-8 и CCL-4, а также продукцию нитритов. Известно, что продукция ИФН типа I представляет собой четко выраженный индикатор, который связывает врожденный и адаптивный иммунные ответы у животных, эритроциты которых не утратили ядра в процессе дифференцировки (Заводский и др., 2022).

Головная почка является основным местом эритропоэза у костистых рыб. Процесс эритропоэза у них аналогичен процессу образования красных кровяных клеток у других позвоночных и включает те же предшественники. У рыб наблюдается слабый барьер между кроветворной тканью и циркулирующей кровью, в которой присутствуют многочисленные незрелые

клетки, часто составляющие более 10% всех эритроцитов (Witeska, 2013). Установлено, что в норме эритроциты не представляют собой однородную массу клеток, выявляемую при микроскопировании мазка или препарата нативных эритроцитов, а образуют систему, в которой закономерно сочетаются клетки разных возрастов, морфологии и функционального состояния (Липунова, Скоркина, 2004).

Рыбы — это тип животных, обладающих как врожденной, так и адаптивной иммунной системой. Врожденная клеточная защита рыб включает в себя, прежде всего, фагоциты: гранулоциты (в большей степени нейтрофилы) и моноциты/макрофаги. У рыб присутствуют обладающие противоопухолевой активностью неспецифические цитотоксические клетки, которые считаются аналогами естественных киллерных клеток млекопитающих (Микряков, Балабанова, 1979; Ellis, 2001; Fischer et al., 2006).

Лимфоциты (В- и Т-клетки) отвечают за распознавание специфических патогенов и инициирование адаптивного иммунного ответа. В-клетки участвуют в гуморальном ответе, Т-клетки отвечают за клеточно-опосредованный ответ. После активации специфическим антигеном в растворимой форме или в ассоциации с маркером МНС (главного комплекса гистосовместимости) на антигенпрезентирующих клетках (APC) В-клетки пролиферируют и дифференцируются в клетки долговременной памяти и плазматические клетки, секретирующие антитела (Галактионов, 2005; Sarantseva et al., 2016).

Особенности биологии и поведения рыб, а также специфика среды их обитания отражаются на составе эритроцитов и лейкоцитов. По соотношению отдельных типов клеток можно судить о физиологическом состоянии рыб, наличии или отсутствии биотических и абиотических стресс-факторов (Иванова, 1983; Головина, Тромбицкий, 1989; Житенева и др., 1989; Точилина, 1994; Микряков и др., 2001; Parish et al., 1986). Количество эритроцитов демонстрирует значительную сезонную изменчивость и зависит от активности рыб, температуры воды и концентрации растворенного кислорода, а также от других факторов окружающей среды. Оно также зависит от возраста, пола, питания и репродуктивного статуса

Таблица 1. Информация о пробах тресковых рыб семейства Gadidae

| № | Вид                            | Длина<br>общая, см | Масса, г | Дата поимки | №<br>траления | Широта,<br>с. ш. | Долгота,<br>в. д. | Глубина,<br>м |
|---|--------------------------------|--------------------|----------|-------------|---------------|------------------|-------------------|---------------|
| 1 | <i>Gadus<br/>chalcogrammus</i> | 43.5               | 468      | 19.06.2019  | 64            | 52°52.0′         | 155°31.2′         | 61.3          |
| 2 |                                | 54.5               | 892      | 21.06.2019  | 81            | 53°21.9′         | 155°34.5′         | 59.8          |
| 3 |                                | 50.9               | 799      | 21.06.2019  | 81            | 53°21.9′         | 155°34.5′         | 59.8          |
| 4 | <i>Eleginus gracilis</i>       | 39.2               | 518      | 19.06.2019  | 64            | 52°52.0′         | 155°31.2′         | 61.3          |
| 5 |                                | 25.9               | 108      | 20.06.2019  | 71            | 50°02.0′         | 155°43.4′         | 50.4          |
| 6 | <i>Gadus<br/>macrocephalus</i> | 34.6               | 424      | 21.06.2019  | 82            | 53°22.0′         | 155°48.0′         | 40.1          |
| 7 |                                | 35.2               | 430      | 21.06.2019  | 82            | 53°22.0′         | 155°48.0′         | 40.1          |

и может отличаться в разных популяциях одного и того же вида. Как и у других позвоночных, эритроциты рыб содержат тетрамерные гемоглобины с разным сродством к кислороду, оно ниже у видов, живущих в хорошо насыщенной кислородом воде, и выше у испытывающих гипоксию. Часто в крови присутствуют несколько изоформ гемоглобина с разным сродством к кислороду, что считается адаптацией к переменной концентрации кислорода в воде. Эритроциты рыб чувствительны к загрязнению окружающей среды, и могут быть использованы в качестве биоиндикатора токсичности (Witeska, 2013).

Выявлено, что гранулярные лейкоциты — нейтрофилы, эозинофилы и базофилы — могут отражать тенденции в кратковременных, но интенсивных изменениях внутренней среды под влиянием внешних условий. Тогда как агранулоциты — лимфоциты и моноциты — являются маркерами хронического воздействия на организм. Это обусловлено длительными сроками циркуляции агранулярных клеток белой крови (Колесник и др., 2019). Анализ крови может быть информативным для выявления патологических процессов у рыб, хотя надежной интерпретации гемограмм рыб часто препятствует отсутствие эталонных значений (Clauss et al., 2008).

Цель работы — исследование гематологических параметров периферической крови у трех североатлантических видов рыб семейства Gadidae (*G. chalcogrammus*, *E. gracilis* и *G. macrocephalus*) и выявление их физиологических особенностей.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала для изучения клинических показателей крови рыб семейства Gadidae проводили в июне—июле 2019 г. в ходе научно-исследовательских работ на борту НИС “Профессор Кагановский” в Охотском море (50°2′А—57°39.8′А с. ш., 154°17.2′А—156°40.8′А в. д.). При проведении траловых работ использовали донный трал ДТ 27.1/33.7 м (27.1 м — длина верхней подборы и 33.7 м — периметр устья) со стандартным горизонтальным раскрытием 16.26 м и мелкой ячейной вставкой 10 мм в кутце.

Для проведения клинических исследований из уловов четырех тралений взяты 7 проб: минтай тихоокеанский — 3 экз., навага — 2 экз., треска тихоокеанская — 2 экз. (табл. 1). Пробы крови брали из хвостовой артерии свежельвленных рыб. Сразу изготавливали препараты мазков крови на предметных стеклах в двух повторностях на одну пробу. Затем мазки крови высушивали в темном проветриваемом месте до исчезновения влажного блеска. Высушенные препараты, обернув в бумагу, хранили при комнатной температуре и транспортировали в лабораторию для анализа (Иванов и др., 2013).

Состав эритроцитов и лейкоцитов определяли в препаратах периферической крови, окрашенных по Паппенгейму (Иванов и др., 2013). В каждом препарате определяли содержание основных типов клеток и относительное их количество под цифровым микроскопом Optika DM-15 (Польша) с увеличением 10×60. Идентификацию форменных элементов крови проводили по классификации Н.Т. Ивановой (1983). Результаты исследований обработаны стандартным пакетом программ (Statistica v. 12)

Таблица 2. Параметры периферической крови трех видов рыб семейства Gadidae

| Показатели                                    | Вид                             |                          |                                 |
|-----------------------------------------------|---------------------------------|--------------------------|---------------------------------|
|                                               | <i>Gadus chalcogrammus</i>      | <i>Eleginus gracilis</i> | <i>Gadus macrocephalus</i>      |
| Эритрограмма, %                               |                                 |                          |                                 |
| Гемоцитобласты, эритробласты                  | 0.3±0.3                         | —                        | —                               |
| Нормобласты                                   | 2.5±1.8                         | 1.1±0.2                  | 1.0±0.3                         |
| Базофильные эритроциты                        | <b>9.3±1.4<sup>МТ</sup></b>     | 5.1±1.3                  | <b>2.3±0.7<sup>МТ</sup></b>     |
| Сумма зрелых и полихроматофильных эритроцитов | <b>87.9±1.6<sup>МТ</sup></b>    | 93.8±3.9                 | <b>96.7±1.2<sup>МТ</sup></b>    |
| Лейкоцитарная формула, %                      |                                 |                          |                                 |
| Миелобласты                                   | —                               | 0.4±0.3                  | —                               |
| Промиелоциты                                  | 1.4±0.1                         | —                        | 0.3±0.3                         |
| Миелоциты                                     | <b>4.0±0.7<sup>МТ, МН</sup></b> | <b>1.0±0.2</b>           | <b>0.7±0.2</b>                  |
| Метамиелоциты                                 | 3.9±2.1                         | 2.8±0.3                  | 2.3±0.9                         |
| Палочкоядерные нейтрофилы                     | 1.7±0.9                         | 5.1±2.5                  | —                               |
| Сегментоядерные                               | <b>4.3±0.3</b>                  | <b>4.5±0.3</b>           | <b>1.3±0.7<sup>МТ, НТ</sup></b> |
| Эозинофилы                                    | —                               | —                        | —                               |
| Базофилы                                      | 1.0±0.5                         | 0.5±0.5                  | 0.7±0.3                         |
| Моноциты                                      | 2.0±1.5                         | 1.0±0.3                  | 1.3±0.9                         |
| Лимфоциты                                     | <b>81.7±1.7<sup>МТ</sup></b>    | 84.7±3.8                 | <b>93.4±1.8<sup>МТ</sup></b>    |

Примечание. “—” — клетки не обнаружены; разность достоверна при  $p \leq 0.05$  по сравнению с относительным количеством типов клеток (выделено жирным шрифтом): МТ — между минтаем и треской; МН — между минтаем и навагой; НТ — между навагой и треской.

с использованием t-теста при уровне достоверности  $p < 0.05$ , поскольку выборки прошли тест Колмогорова—Смирнова на нормальность распределения.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В эритрограмме доля созревающих клеток составила 3.3–12.1% (табл. 2), на базофильные эритроциты пришлось от 2.3±0.7% у трески до 9.3±1.4% у минтая, на нормобласты — от 1.0±0.3 до 2.5±1.8% соответственно. Самой многочисленной группой были зрелые эритроциты, которые составляли от 87.9±1.6% у минтая до 96.7±1.2% у трески.

Состав лейкоцитов у минтая, наваги и трески представлен теми же типами клеток (табл. 2), что и у пресноводных видов рыб: лимфоциты (диаметр 5.0 мкм), бластные клетки (диаметр 8.5–11.0 мкм), моноциты и нейтрофилы (диаметр 10.0–12.5 мкм). Основную долю в лейкоцитарной формуле составляют лимфоциты

(от 81.7±1.7% у минтая до 93.4±1.8% у трески). Далее в порядке убывания следуют сегментоядерные и палочкоядерные нейтрофилы (в сумме), все миелоцитные формы клеток (в сумме) и моноциты.

Метамиелоциты — это стадия гранулоцитов (микрофагов), участвующих в реакциях фагоцитоза. Доля миелоцитов у минтая значимо выше в сравнении с навагой ( $t = 4.12$  при  $p < 0.054$ ) и треской ( $t = 4.37$  при  $p < 0.049$ ).

ОБСУЖДЕНИЕ

Рассматриваемые виды тресковых рыб (Gadidae) были представлены особями средних и крупных размеров. Минтай тихоокеанский *Gadus chalcogrammus* — планктонофаг, навага тихоокеанская *Eleginus gracilis* — бентофаг и треска тихоокеанская *Gadus macrocephalus* — некто-бентофаг. Первый вид ведет бенто-пелагический образ жизни, встречается на глубинах от 0 до 1280 м с оптимальным диапазоном

30590 м, но более обычен в батиметрическом диапазоне от 50 до 250 м (Orlov, Tokranov, 2019). Ареал минтая в Пацифике простирается от вод Кореи, Японии и центральной Калифорнии на юге до Берингова пролива на севере; в Арктике и смежной Северной Атлантике *G. chalcogrammus* встречается до моря Бофорта на востоке и до вод Норвегии на западе (Orlov et al., 2021). Навага — типичный донный вид, широко распространенный на шельфе Северной Пацифики от берегов Кореи в Желтом море и зал. Пьюджет Саунд (США) на юге до Берингова пролива на севере; в Северном Ледовитом океане встречается от устья Лены в Восточно-Сибирском море до прол. Диз (Dease Strait) в Канадской Арктике (Chikurova et al., 2023). На большей части ареала обычно не опускается глубже 60 м, но в Японском море поимки *E. gracilis* зарегистрированы на глубине 200 м; может заходить довольно высоко вверх по течению рек и ручьев (Дубровская, 1954; Devries, 1982; Wolotira, 1985). Характер распространения тихоокеанской трески напоминает таковой наваги, но в Арктике *G. macrocephalus* встречается лишь в южной части Чукотского моря, прилегающей к Берингову проливу (Cooper et al., 2023). Тихоокеанская треска в Северной Пацифике зарегистрирована на тех же глубинах, что и минтай — от 0 до 1280 м, но оптимальными для этого вида являются глубины от 10 до 390 м (Orlov, Tokranov, 2019). Адаптационные особенности рассматриваемых видов к обитанию в пределах пространственных ареалов с разными термическими условиями и в широких батиметрических диапазонах отражаются на составе их эритроцитов и лейкоцитов, а соотношение отдельных типов клеток может характеризовать их физиологическое состояние.

Размеры и морфология клеток эритроидного ряда у минтая, наваги и трески (рис. 1) аналогичны этим характеристикам у других видов костистых рыб (Иванова, 1983; Головина, Тромбицкий, 1989). Среди клеток крови отмечены эритробласты (за исключением наваги и трески), нормобласты, базофильные эритроциты и зрелые полихроматофильные эритроциты (табл. 2).

Высокая доля молодых эритроцитов в периферической крови минтая свидетельствует о достаточно активном эритропоэзе, что оказалось не типичным для наваги и трески

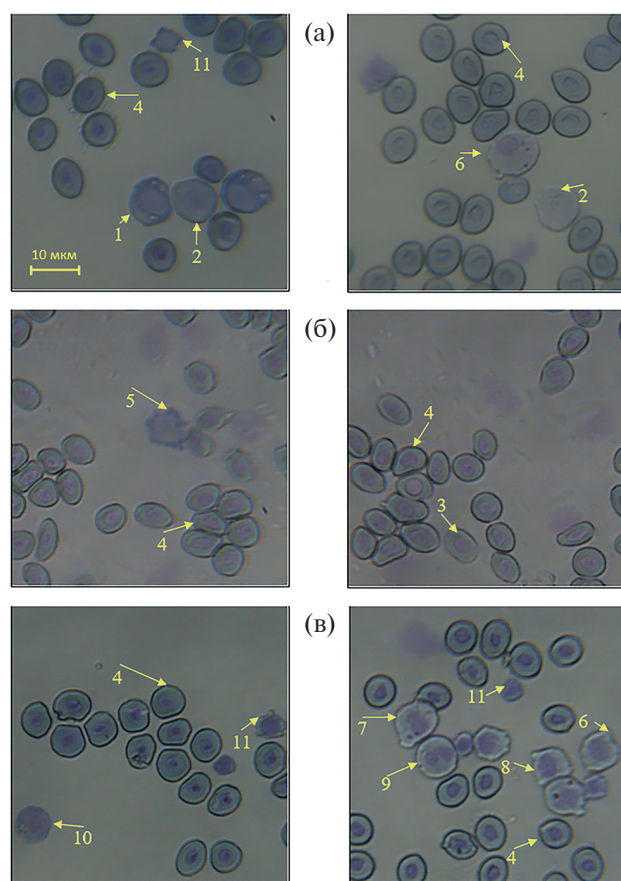


Рис. 1. Клетки крови минтая *Gadus chalcogrammus* (а), наваги *Eleginus gracilis* (б) и трески *Gadus macrocephalus* (в). Масштаб: 10 мкм. Условные обозначения: 1 — эритробласты, 2 — нормобласты, 3 — базофильные эритроциты, 4 — зрелые и полихроматофильные эритроциты, 5 — миелобласты, 6 — миелоциты, 7 — метамиелоциты, 8 — палочкоядерные нейтрофилы, 9 — сегментоядерные нейтрофилы, 10 — моноциты и 11 — лимфоциты.

(Головина, 1996). После периодов массового нереста, происходящего с февраля по начало марта у наваги и с марта по конец апреля у трески и минтая, в течение месяца длится физиологическое состояние покоя и восстановления, а затем период интенсивного нагула и кормления (Фадеев, 2005). Известно, что минтай совершает суточные кормовые вертикальные миграции от дна к поверхности моря в ночное время и в обратном направлении днем (Cohen et al., 1990); активный эритропоэз, вероятно, характеризует необходимую для этого физиологическую адаптацию. Такой же особенностью обладают многие другие планктонофаги, например, представители семейств Berycidae и Paralepididae. У них вертикальные миграции сопровождаются существенным изменением

давления и уровня обеспеченности организма кислородом (Пронина и др., 2021; Никитенко и др., 2022). Большое число незрелых клеток эритроидного ряда крови у минтая, вероятно, связано с необходимостью поддержания требуемого уровня кислорода в организме во время пищевых вертикальных миграций. У наваги и трески такого высокого содержания незрелых клеток эритроидного ряда не наблюдалось.

Следует заметить, что контроль количества эритроцитов в периферической крови осуществляется выделяемыми в кровь эритропоэтинами и ингибиторами эритропоэза, уровень которых определяется, прежде всего, обеспеченностью организма кислородом и интенсивностью обменных процессов (Федоров, 1976). Вероятно, повышенный уровень эритропоэтинов у минтая стимулирует эритропоэз и долю созревающих клеток.

Более высокая чем у трески доля зрелых сегментоядерных нейтрофилов в лейкограмме у минтая свидетельствует о большей фагоцитарной активности и о значительном потенциале клеточного фактора врожденного иммунитета. На эту же особенность указывают миелоидные формы клеток минтая. Ранее отмечалось, что пониженная температура воды и ее загрязненность органическими веществами стимулируют лейкопоэз за счет фагоцитирующих форм (Иванов и др., 2018). По нашим данным, увеличение доли бластных форм лейкоцитов наблюдается и у наваги, которая способна обитать в пресной воде (табл. 2).

Регуляция числа лейкоцитов осуществляется посредством гормонов, главным образом кортикостероидов, интенсивность секреции которых регулируется адренкортикотропным гормоном (Barton, 2002). Следовательно, можно предположить, что у минтая более активный, чем у наваги и трески лейкопоэз на фоне существенной доли незрелых лейкоцитов, обусловлен повышенным содержанием кортикостероидных гормонов.

Отсутствие эозинофилов у всех изучаемых видов рыб характеризует чистый паразитарный фон среды обитания исследованных особей. Известно, что эозинофилы появляются в крови как ответ на гельминтные инвазии или при аллергических реакциях (Иванов и др., 2018).

На физиологическую норму рассматриваемых видов тресковых указывает также присутствие

небольшой доли базофилов (от 0.5% у наваги и до 1.0% у минтая). Функцией базофилов является участие в иммунных реакциях за счет медиаторов воспаления, содержащихся в специфических гранулах (Иванов и др., 2013; Пронина, Корягина, 2015).

Таким образом, результаты изучения состава клеток эритроидного ряда показывают более активный эритропоэз у минтая, что, вероятно, является адаптацией вида к существенным вертикальным миграциям, сопряженным с резким изменением давления и необходимостью обеспечения организма кислородом. Состав лейкоцитов указывает на лимфоидный характер периферической крови минтая, наваги и трески. Большие доли зрелых сегментоядерных нейтрофилов и миелоцитов в лейкограмме минтая свидетельствуют о значительном потенциале его клеточного фактора врожденного иммунитета.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность капитану и экипажу НИС “Профессор Кагановский” за помощь и активное содействие в сборе научной информации.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджетов институтов. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Комиссия по биоэтике ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева (Протокол № 19 от 16.03.2024 г.) констатирует, что исследования проведены в соответствии с требованиями Европейской конвенции по защите позвоночных животных, используемых в экспериментальных и других научных целях (ETS № 123, Страсбург, 1986).

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андрияшев А.П. Рыбы северных морей СССР. Л.: АН СССР, 1954. 566 с.

- Галактионов В.Г. Эволюционная иммунология: учебное пособие. М.: Академкнига, 2005. 408 с.
- Головина Н.А., Тромбицкий И.Д. Гематология прудовых рыб. Кишинев: Штиинца, 1989. 156 с.
- Головина Н.А. Морфофункциональная характеристика крови рыб – объектов аквакультуры: автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1996. 53 с.
- Дубровская Н.В. Биология и промысел дальневосточной наваги: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Мосрыбвтуз, 1954. 15 с.
- Житенева Л.Д., Полтавцева Т.Г., Рудницкая О.А. Атлас нормальных и патологически измененных клеток крови рыб. Ростов н/Д.: Ростов, 1989. 111 с.
- Заводский Р.Ю., Шевченко Ю.А., Конева О.Ю. и др. Иммунорегуляторная роль эритроидных ядро-содержащих клеток // Иммунология. 2022. № 1. С. 103.
- Иванов А.А., Пронина Г.И., Корягина Н.Ю., Петрушин А.Б. Клиническая лабораторная диагностика в аквакультуре. Методические указания. М.: ТСХА, 2013. 50 с.
- Иванов А.А., Пронина Г.И., Корягина Н.Ю. Гематология пойкилотермных гидробионтов. Иркутск: Мегапринт, 2018. 133 с.
- Иванова Н.Т. Атлас клеток крови рыб. М.: Легкая и пищ. пром-сть, 1983. 184 с.
- Колесник Е.А., Нохрин Д.Ю., Грибовский Ю.Г. и др. Оценка лейкоцитарного профиля промысловой рыбы из озер Челябинской области // Аграрный вестн. Урала. 2019. № 8 (187). С. 39–44. [https://doi.org/10.32417/article\\_5d908b85dcb853.25473638](https://doi.org/10.32417/article_5d908b85dcb853.25473638)
- Линдберг Г.У. Определитель и характеристика семейств рыб мировой фауны. Л.: Наука, 1971. 472 с.
- Липунова Е.А., Скоркина М.Ю. Система красной крови. Сравнительная физиология: Монография. Белгород: Изд-во БелГУ, 2004. 216 с.
- Микряков В.Р., Балабанова Л.В. Клеточные основы иммунитета у рыб. Физиология и паразитология пресноводных животных. Л.: Наука, 1979. С. 57–64.
- Микряков В.Р., Балабанова Л.В., Заботкина Е.А. и др. Реакция иммунной системы рыб на загрязнение воды токсикантами и закисление среды. М.: Наука, 2001. 126 с.
- Никитенко А.И., Пронина Г.И., Орлов А.М. и др. О периферической крови у трех видов рыб с разной экологией (Scombridae и Berycidae) // Изв. РАН. Сер. биол. 2022. № 6. С. 1–6. doi 10.31857/S1026347022060117
- Пронина Г.И., Корягина Н.Ю. Референсные значения физиолого-иммунологических показателей гидробионтов разных видов // Вестн. Астрахан. гос. техн. ун-та. 2015. № 4. С. 103–108.
- Пронина Г.И., Орлов А.М., Артеменков Д.В. Параметры периферической крови двух видов глубоководных рыб семейства Веретенниковых (Paralepididae) // Изв. РАН. Сер. биол. 2021. № 4. С. 444–448. doi 10.31857/S1026347021030139
- Световидов А.Н. Трескообразные. Фауна СССР. Рыбы. Т. 9. Вып. 4. М.-Л.: Изд. АН СССР, 1948. 221 с.
- Точилина Л.В. Лейкоцитарная формула морских рыб // Гидробиол. журн. 1994. Т. 30. № 3. С. 50–57.
- Фадеев Н.С. Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2005. 366 с.
- Федоров Н.А. Нормальное кроветворение и его регуляция. М.: Медицина, 1976. 544 с.
- Barton B.A. Stress in fishes: a diversity of responses with particular reference to changes in circulating corticosteroids // Integr. Comp. Biol. 2002. V. 42. № 3. P. 517–525.
- Chikurova E.A., Orlov A.M., Shchepetov D.M., Orlova S.Y. Separated by space and time but united by kinship: Phylogeographical and phylogenetic history of two species of *Eleginus* (Gadidae) based on the polymorphism of *Cyt b* mitochondrial DNA gene // J. Ichthyol. 2023. V. 63. № 2. P. 216241. <https://doi.org/10.1134/s0032945223020042>
- Clauss T.M., Dove A.D.M., Arnold J.E. Hematologic disorders of fish // Vet. Clin. North Am.: Exot. Anim. Pract. 2008. V. 11. № 3. P. 445–462.
- Cohen D.M., Inada T., Iwamoto T., Scialabba N. FAO Species Catalogue. V. 10. Gadiform Fishes of the World (Order Gadiformes): an Annotated and Illustrated Catalogue of Cods, Hakes, Grenadiers and Other Gadiform Fishes Known to Date // FAO Fisheries Synopsis. № 125. V. 10. Rome: FAO, 1990.
- Cooper D.W., Cieciel K., Copeman L. et al. Pacific cod or tikhookeanskaya treska (*Gadus macrocephalus*) in the Chukchi Sea during recent warm years: Distribution by life stage and age-0 diet and condition // Deep Sea Res. Part II. 2023. V. 208. Art. ID 105241. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2022.105241>
- Devries A.L. Biological antifreeze agents in coldwater fishes // Comp. Biochem. Physiol. Part A: Physiol. 1982. V. 73. № 4. P. 627–640.

- Dunn J.R., Matarese A.C. Gadidae: Development and Relationships. New York: Am. Soc. Ichthyologists Herpetologists, 1984. P. 283–299.
- Ellis A.E. Innate host defense mechanisms of fish against viruses and bacteria // Dev. Comp. Immunol. 2001. V. 25. P. 827–839.
- FAO Fisheries and Aquaculture: FishStatJ – Software for Fishery and Aquaculture Statistical Time Series. <https://www.fao.org/fishery/en/statistics/software/fishstatj>. Accessed September 19, 2023.
- Fischer U., Utke K., Somamoto T. et al. Cytotoxic activities of fish leucocytes // Fish Shellfish Immunol. 2006. V. 20. P. 209–226. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2005.03.013>
- Fricke R., Eschmeyer W.N., Fong J.D. Eschmeyer's catalog of fishes: genera/species by family/subfamily. <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp> Accessed September 28, 2023.
- Hart J.L. Pacific Fishes of Canada // Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada. V. 180. Ottawa: Fish. Res. Board Can., 1973.
- Mecklenburg C.W., Lynghammar A., Johannesen E. et al. Marine fishes of the Arctic Region. V. 1. CAFF Monitoring Series Report 28. Akureyri, Iceland: Conservation of Arctic Flora and Fauna, 2018.
- Orlov A.M., Rybakov M.O., Vedishcheva E.V. et al. Walleye pollock *Gadus chalcogrammus*, a species with continuous range from the Norwegian Sea to Korea, Japan, and California: new records from the Siberian Arctic // J. Mar. Sci. Eng. 2021. V. 9. Art. ID 1141. <https://doi.org/10.3390/jmse9101141>
- Orlov A.M., Tokranov A.M. Checklist of deep-sea fishes of the Russian northwestern Pacific Ocean found at depths below 1000 m // Prog. Oceanogr. 2019. V. 176. Art. ID 102143. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2019.102143>
- Parish N., Wrathmell A., Hart S., Harris J.E. The leucocytes of the elasmobranch *Scyliorhinus vanicula* L. – a morphological study // J. Fish. Biol. 1986. V. 28. № 5. P. 545–561. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1986.tb05192.x>
- Sarantseva K.A., Laktionova L.V., Reutova E.V. et al. Immunology: immune response as leading protection factor against cancer // Zlokach. Opukholi. 2016. V. 2. P. 5–14. <https://doi.org/10.18027/2224-5057-2016-2-5-14>
- Witeska M. Erythrocytes in teleost fishes: a review // Zool. Ecol. 2013. V. 23. № 4. P. 275–281. <https://doi.org/10.1080/21658005.2013.846963>
- Wolotira R.J. Saffron Cod (*Eleginus gracilis*) in Western Alaska: The Resource and Its Potential // NOAA Technical Memorandum NMFS F/NWC-79, Seattle, Wash.: U.S. Department of Commerce, 1985.

## Hematological Features of Codfishes (Gadidae) from the Northwest Pacific

G. I. Pronina<sup>a</sup>, A. M. Orlov<sup>b, c, d, e, f</sup>, D. V. Artemenkov<sup>g</sup>, S. P. Bomko<sup>h</sup>,  
E. V. Gritsai<sup>h</sup>, and A. A. Matveev<sup>i</sup>

<sup>a</sup>Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy (RSAU-MTAA),  
Moscow, 127550 Russia

<sup>b</sup>Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117218 Russia

<sup>c</sup>Dagestan State University, Makhachkala, 367000 Russia

<sup>d</sup>Caspian Institute of Biological Resources, Dagestan Federal Research Center, Russian Academy of Sciences,  
Makhachkala, 367000 Russia

<sup>e</sup>Tomsk State University, Tomsk, 634050 Russia

<sup>f</sup>Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

<sup>g</sup>Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO), Moscow, 105187 Russia

<sup>h</sup>Pacific Branch, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (TINRO),  
Vladivostok, 690091 Russia

<sup>i</sup>Kamchatka Branch, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (KamchatNIRO),  
Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000 Russia

Hematological parameters of the peripheral blood of the walleye pollock *Gadus chalcogrammus* Pallas, 1814, saffron cod *Eleginus gracilis* Tilesius, 1810, and Pacific cod *Gadus macrocephalus* Tilesius, 1810 from the Sea of Okhotsk were studied. An analysis of the leukogram of the studied species revealed a large portion of segmented neutrophils and myelocytes in walleye pollock, which indicates a significant potential of the cellular factor of its innate immunity and a greater activity of corticosteroid hormones. The most active erythropoiesis observed in *G. chalcogrammus* is probably related to substantial vertical migrations, specific for the species, associated with sharp pressure variations and the necessity to provide the body with oxygen. The high level of leukopoiesis revealed in saffron cod is assumed to be caused by ecological adaptations of the species to inhabit both fresh and sea water.

**Keywords:** walleye pollock *Gadus chalcogrammus*, saffron cod *Eleginus gracilis*, Pacific cod *Gadus macrocephalus*, erythropoiesis, leukogram, Sea of Okhotsk