

ЛЕЙКОЦИТЫ И ТРОМБОЦИТЫ ПЕРИФЕРИЧЕСКОЙ КРОВИ ТЮЛЬКИ ЧЕРНОМОРСКО-КАСПИЙСКОЙ (*CLUPEONELLA CULTRIVENTRIS*, NORDMANN 1840) ИВАНЬКОВСКОГО И УГЛИЧСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩ

Д. Ю. Трофимов*, О. Л. Цельмович, Е. А. Заботкина

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: *dytrof@ibiw.ru

Поступила в редакцию 12.09.2022

Впервые изучены гематологические показатели вида-вселенца в водоемы Волги – черноморско-каспийской тюльки (*Clupeonella cultriventris*, Nordmann, 1840) в водохранилищах Верхней Волги. Рутинными методами световой микроскопии изучены состав лейкоцитов и тромбоцитов, морфометрические характеристики клеток. Показано, что кровь тюльки имеет лимфоцитарный характер, но обнаружено увеличение количества гранулоцитов и их размеров на фоне снижения количества лимфоцитов у тюльки в нижнем участке Иваньковского – верхнем участке Угличского водохранилища, что может свидетельствовать о наличии антропогенного пресса. Доля тромбоцитов оказалась примерно в три раза выше доли лейкоцитов, что свидетельствует о высокой сворачиваемости крови тюльки. Изучены корреляции между характеристиками лейкоцитов и тромбоцитов и содержанием в воде основных катионов и анионов.

Ключевые слова: черноморско-каспийская тюлька, лейкоциты, тромбоциты, факторы среды, водохранилища Верхней Волги.

DOI: 10.47021/0320-3557-2022-17-34

ВВЕДЕНИЕ

Тюлька черноморско-каспийская *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) – один из наиболее ярких примеров успешного вселения вида в новые местообитания, встраивания в пищевые цепи и реализации стратегии выживания. Считается, что исходной формой для расселения по каскаду Волжских водохранилищ стали реликтовые популяции пресноводной формы тюльки, обитающие в пойменных озерах недалеко от г. Саратов [Slynko et al., 2010; Slynko, Kiyashko, 2012]. Появление тюльки в водохранилищах Верхней Волги было зафиксировано в конце XX века: в Рыбинском водохранилище этот вид впервые был обнаружен в 1994 г., в Иваньковском и Угличском водохранилищах – в 1999 г. [Slynko et al., 2002; Osipov, Dgebuadze, 2016], в Шекснинском – в 2000 г. [Slynko, Kiyashko, 2012]. Но только в Рыбинском водохранилище сформировалась супердоминантная популяция [Osipov, Dgebuadze, 2016].

Этот пелагический вид стал одним из основных в спектре питания хищных рыб Волжского каскада. Его доля в пищевом комке колебалась и составляла в отдельные годы от 20% (у берша) до 60% (у судака) [Степанов, 2011 (Stepanov, 2011); Зеленецкий и др., 2017 (Zelenetski et al., 2017); Ivanova et al., 2020]. Тюлька относится к короткоцикловым видам с порционным нерестом, ее возраст в Угличском и Иваньковском водохранилищах не превышает четырех лет [Степанов, 2011 (Stepanov, 2011), Slynko et al., 2002]. Многими авторами отмечены заметные колебания численности

вида в разные годы и значительное снижение ее во время зимовки [Степанов, 2011 (Stepanov, 2011); Kiyashko et al., 2012; Slynko, Kiyashko, 2012; Ivanova et al., 2020].

Анализ литературных данных показал, что основное внимание уделялось анализу возрастного состава популяций, темпу роста, питанию тюльки в водохранилищах Волги [Kiyashko et al., 2012; Osipov, Dgebuadze, 2016, Slynko, Kiyashko, 2012]. Единичные статьи посвящены исследованию особенностей водно-солевого обмена в периферической крови и тканях [Martemyanov, Borisovskaya, 2010] и состава пищеварительных ферментов в кишечнике у тюльки [Fillipov, Golovanova, 2010; Golovanova, Golovanov, 2011]. Есть сведения об эритрограмме, содержании гемоглобина и общего белка и лейкоцитарной формуле в периферической крови тюльки Рыбинского водохранилища [Андреева и др., 2013 (Andreeva et al., 2013); Заботкина и др., 2015 (Zabotkina et al., 2015); Andreeva, 2010]. Не обнаружено данных о составе лейкоцитов и тромбоцитов в периферической крови у тюльки из каких-либо других водохранилищ Волги.

Лейкограмма – один из универсальных показателей, который позволяет оценить общее состояние здоровья рыб, влияние на него различных факторов среды и заболеваний различной этиологии [Головина, Тромбицкий, 1989 (Golovina, Trombitskii, 1989); Житенева и др., 2003 (Zhiteneva et al., 2003); Розенберг и др., 2011 (Rozenberg et al., 2011); Минеев, 2013 (Mineev, 2013); Королева, 2016 (Koroleva,

2016)]. Известно, что соотношение различных форм лейкоцитов имеет сезонные, возрастные, видовые отличия [Головина, Тромбицкий, 1989 (Golovina, Trombitskii, 1989); Tierney et al., 2004]. На этот показатель влияют температура [Голованов и др., 2016 (Golovanov et al., 2016)], уровень гормонов (в том числе гормонов стресса) [Wojtaszek et al., 2002], паразитарные инфекции [Lapirova, Zabolotkina, 2018].

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Отбор проб. Материал для исследования отлавливали в августе 2019 г. в верхнем, центральном и нижнем участках Иваньковского (7 станций) и Угличского (6 станций) водохранилищ р. Волги в ходе рейса научно-

Цель работы – анализ состава, соотношения и морфометрических показателей лейкоцитов и тромбоцитов у тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) Иваньковского и Угличского водохранилищ и выявление факторов среды, оказывающих наибольшее влияние на гематологические показатели.

исследовательского судна (НИС) “Академик Топчиев” (рис. 1). Отлов проводили мальковым тралом с поводцами 5–10 м при 15 мин тралении.

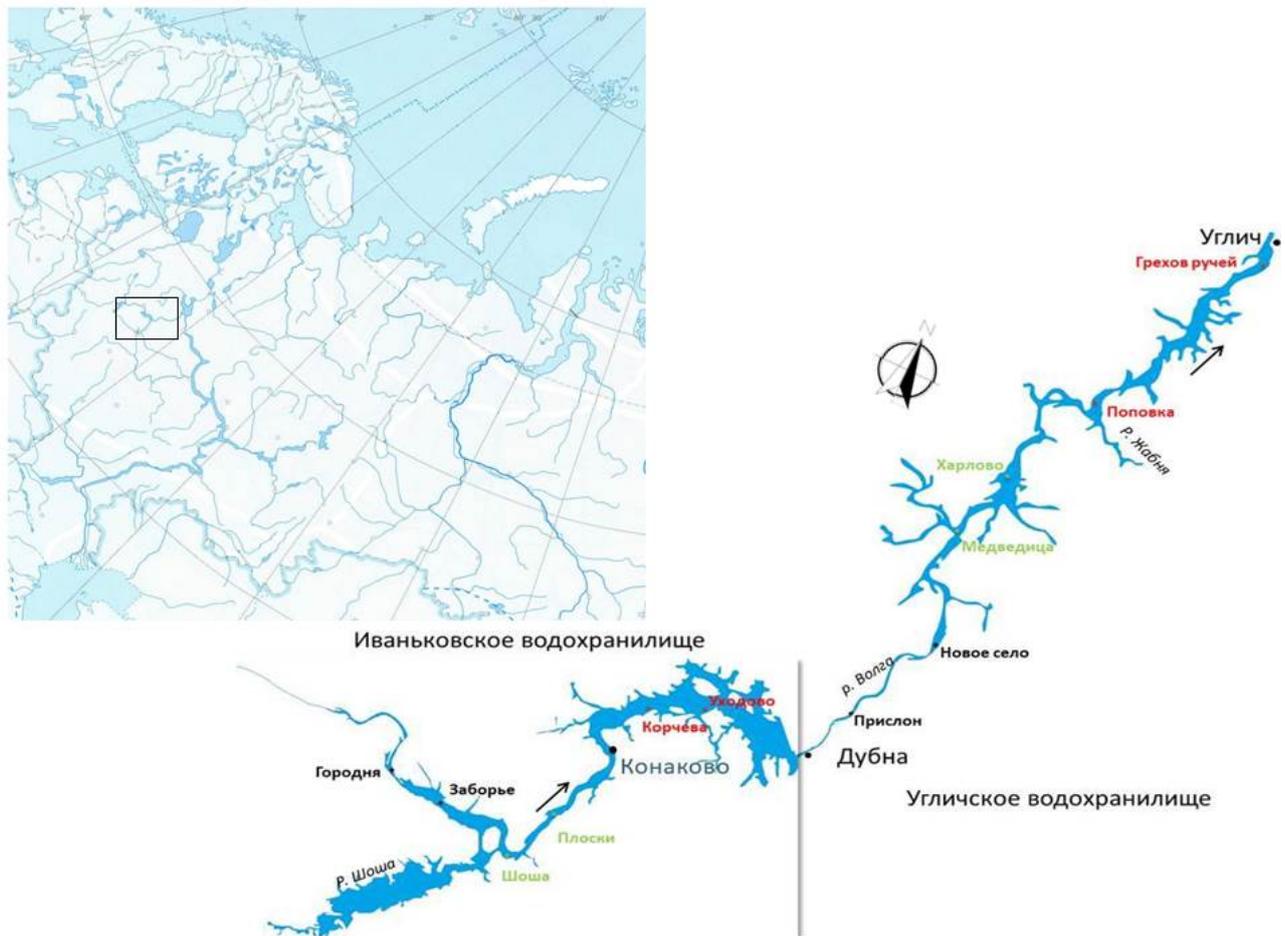


Рис. 1. Станции отбора проб на Иваньковском и Угличском водохранилищах. Черным цветом отмечены станции верхнего участка каждого водохранилища, зеленым – центрального, красным – нижнего. Стрелка указывает направление течения реки.

Fig. 1. Sampling stations at the Ivankovo and Uglich reservoirs. Stations in the upper section of each reservoir are marked in black, central in green, lower in red. The arrow indicates the direction of the river.

Характеристика водоемов. Иваньковское и Угличское водохранилища одни из самых старых в каскаде водохранилищ Верхней Волги (заполнены в 1937 и 1940 гг., соответственно). Они сходны по объему воды (1.12 и 1.24 км³, соответственно) и скорости течения

(3 м/с) [Экологические проблемы..., 2018 (Ekologicheskie problemy..., 2018)].

В Иваньковском водохранилище условно можно выделить 3 зоны: верхний узкий речной участок до устья р. Шоша, центральный – от устья Шоши до г. Конаково, и нижний – от Конаково до шлюза в г. Дубна.

Угличское водохранилище условно также делится на три части: верхняя (по течению), наиболее узкая, расположена от плотины в г. Дубна до устья Медведицы, средняя – до устья р. Жабня, и нижняя, самая глубокая, до плотины в г. Углич.

Воду для определения солевого состава отбирали с верхнего горизонта воды. Количественный химический анализ выполнен в ла-

боратории гидрологии и гидрохимии ИБВВ РАН по аттестованным методикам, внесенным в Госреестр и рекомендованным для целей экологического контроля [Методика измерений..., 2011, 2013 (Metodika izmerenij..., 2011, 2013)]. Гидрохимическая характеристика водохранилищ приведена в табл. 1. Наименования точек отбора материала приводятся по станции в зоне траления.

Таблица 1. Гидрологические и гидрохимические параметры Ивановского и Угличского водохранилищ

Table 1. Hydrological and hydrochemical parameters of the Ivankovo and Uglich reservoirs

Водохранилище Reservoir	Участок Section	Станция Station	T воды, °C	O ₂ *, мг/л mg/L	HCO ₃ ⁻ , мг/дм ³ mg/dm ³	Cl, мг/дм ³ mg/dm ³	SO ₄ ²⁻ , мг/дм ³ mg/dm ³	Ca ²⁺ , мг/дм ³ mg/dm ³	Mg ²⁺ , мг/дм ³ mg/dm ³	Na ⁺ , мг/дм ³ mg/dm ³	K ⁺ , мг/дм ³ mg/dm ³
Иваньковское Ivankovo	Верхний Upper	Городня Gorodnya	23.3	4.7	189.8	6.8	7.6	44.50	11.15	6.42	1.72
		Видогощь Vidogoshchi	23.1	4.4	198.3	7.2	8.7	48.14	11.12	5.98	1.77
	Центральный Central	Шоша Shosha	24.4	11.8	198.3	8.2	14.4	47.35	13.09	6.46	2.15
		Свердлово Sverdlovo	24.5	6.4	201.9	8.0	9.1	47.37	12.14	7.38	1.97
	Нижний Lower	Корчева Korcheva	24.2	6.5	180.0	6.6	9.6	42.71	11.24	5.85	1.75
Уходово Ukhodovo		24.5	7.5	188.6	5.3	9.8	45.72	10.42	5.84	1.88	
Угличское Uglich	Верхний Upper	Дубна Dubna	23.5	3.9	211.7	9.0	13.6	51.89	12.15	8.03	2.24
		Кимры Kimry	23.3	4.4	212.4	11.1	15.2	52.01	12.72	8.89	2.70
	Центральный Central	Медведица Medveditsa	24.7	8.7	234.3	10.5	11.9	55.78	14.00	9.23	2.36
		Нерль Nerl'	25	6.5	209.9	10.7	19.2	52.70	13.23	8.18	2.18
	Нижний Lower	Кашинка Kashinka	24.3	6.8	205.0	10.2	15.9	49.84	12.12	8.79	4.22
		Грехов руч. Grekhov ruchei	25.5	7.1	164.1	5.2	15.2	41.41	9.80	5.26	1.93

Примечание. “*” – данные приведены по статье Лазаревой с соавторами [Лазарева и др., 2018 (Lazareva et al., 2018)].

Note. “*” – data are given according to the article by Lazareva et al. [Lazareva et al., 2018].

Объект исследования. Объектом исследования служила тюлька. На каждой станции из улова отбирали не менее 10 особей. Измеряли длину и массу рыб. После вскрытия определяли пол рыб и стадию зрелости гонад [Правдин, 1966 (Pravdin, 1966)].

Гематологический анализ. Для приготовления мазка периферической крови после механического оглушения рыбы ее хвостовой стебель очищали от чешуи, осушали спиртовой салфеткой для удаления слизи, и после каудэктомии каплю крови помещали на предметное стекло и приготавливали мазок. Высушенные на воздухе мазки фиксировали этиловым спиртом, высушивали на воздухе и окрашивали краской Романовского-Гимза на фос-

фатном буфере при pH 7.0. Все дальнейшие исследования проводили при помощи цифрового микроскопа Keyence VHX-1000 под объективом Z-500 с встроенной программой морфометрического анализа.

Индекс обилия лейкоцитов определяли как среднее количество клеток на 100 полей зрения при постоянном увеличении x2000.

Определение лейкограммы. На каждом мазке подсчитывали не менее 200 лейкоцитов. Идентификацию клеток проводили по классификации Н.Т. Ивановой [Иванова, 1983 (Ivanova, 1983)]: были выявлены гемоцитобласты, моноциты, лимфоциты, миелоциты, метамиелоциты, палочкоядерные и сегментоядерные нейтрофилы. Долю каждого типа клеток выражали в %.

Относительное количество тромбоцитов рассчитывали как долю тромбоцитов от суммы всех лейкоцитов и тромбоцитов.

Состав тромбоцитов рассчитывали как относительное количество (%) различных форм тромбоцитов: круглых, веретеновидных и го-лоядерных [Волинкин, 2008 (Volynkin, 2008)].

Морфометрический анализ. Для уста-новления морфометрических характеристик форменных элементов крови измеряли ≥ 10 кл. каждого типа: длина и ширина клетки (боль-шой и малый диаметры клетки) в мкм, длина и ширина ядра (большой и малый диаметры яд-ра) в мкм. Рассчитывали площади клетки и ядра, результаты выражали в мкм² (1), ядерно-

цитоплазматическое отношение (ЯЦО), выра-жали в усл. ед. (2).

$$S = \pi Rr \quad (1)$$

где R – большая полуось, r – малая полуось

$$ЯЦО = \frac{S_{ядра}}{S_{клетки} - S_{ядра}} \quad (2)$$

Статистический анализ. Результаты исследования представлены в виде средних и их ошибок. Статистическая обработка и гра-фическое оформление результатов сделаны при помощи программ пакета Microsoft Office 2010 и STATISTICA с оценкой значимости различий по t-тесту Стьюдента и U-тесту Ман-на–Уитни ($p < 0.05$, $p < 0.01$).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Возраст, пол, размеры рыб. Длина и масса исследованных рыб приведены в табл. 2. Большая часть рыб имела трехлетний возраст, около 5% выловленных рыб – четырехлетний. В конце нагульного периода все рыбы имели стадию зрелости гонад II–III.

Таблица 2. Длина и масса тюльки Ивановского и Угличского водохранилищ

Table 2. The length and weight of tyulka from Ivanko-vo and Uglich reservoirs

Водохранилище Reservoir	Длина (M±m), мм Length (M±m), mm	Масса (M±m), г Weight (M±m), g
Иваньковское Ivankovo	64±12	3.7±2.4
Угличское Uglich	72±12	5.1±2.4
Рыбинское* Rybinsk*	77±3	5.8±1.5

Примечание. “*” – данные приведены по Степанову, 2011 [Степанов, 2011 (Stepanov, 2011)].

Note. “*” – data are given according to Stepanov [Stepanov, 2011].

Полученные данные сходны с показате-лями рыб, приведенными ранее в конце нагуль-ного периода для тюльки Рыбинского водохра-нилища [Степанов, 2011 (Stepanov, 2011)].

Индекс обилия лейкоцитов. Индекс оби-лия лейкоцитов позволяет косвенно оценить их количество в периферической крови [Лапирова, 2009 (Lapirgova, 2009)]. Индекс обилия лейкоци-тов в крови у тюльки снижается от верхних уча-стков водохранилищ к нижним и от Ивановско-го водохранилища к Угличскому (табл. 3).

Величина этого показателя у тюльки в водохранилищах Верхней Волги оказалась больше, чем у сига, выловленного в водоемах Кольского п-ва [Королева, 2016 (Koroleva, 2016)], сравнима с таковым молоди осетра [Ла-

пирова, 2009 (Lapirgova, 2009)], но существенно меньше, чем у карпов [Суворова и др., 2019 (Suvorova et al., 2019)]. Индекс обилия лейкоци-тов показывает интенсивность лейкопоза и зависит от ряда факторов. Показано уменьше-ние индекса обилия лейкоцитов при действии пестицидов у осетровых [Лапирова, 2009 (Lapirgova, 2009)], в период нереста у леща [Суворова и др., 2019 (Suvorova et al., 2019)]. Уровень дан-ного показателя, впервые определенный у дан-ного вида в нашем исследовании, позволяет предположить, что количество лейкоцитов у тюльки меньше, чем у карповых рыб. Он кос-венно свидетельствует о меньшем количестве лейкоцитов в крови у тюльки из Угличского водохранилища по сравнению с Ивановским, что может быть результатом влияния темпера-туры воды, содержания растворенного кисло-рода, доступности пищи. По данным Лазаревой с соавторами [Лазарева и др., 2018 (Lazareva et al., 2018)] в августе происходит резкое уменьшение содержания растворенного кисло-рода в придонных слоях Ивановского водохра-нилища. В результате, в верхнем участке Угличского водохранилища после сброса обед-ненных кислородом вод, дефицит растворенно-го кислорода отмечали не только в придонных слоях, но и у поверхности, что сказывается на показателях развития зоопланктона [Лазаре-ва и др., 2018 (Lazareva et al., 2018)], и, следова-тельно, доступности пищи.

Состав лейкоцитов. Результаты иссле-дования показали, что лейкограмма перифери-ческой крови тюльки Ивановского и Углич-ского водохранилищ (рис. 2) представлена следующими элементами белой крови: аграну-лоциты (лимфоциты и моноциты), бластные клетки, гранулоциты (миелоциты, метамиело-циты, палочко-(ПЯН) и сегментоядерные ней-трофилы(СЯН)).

Таблица 3. Индекс обилия лейкоцитов периферической крови тюльки в водохранилищах Верхней Волги**Table 3.** The index of abundance of leucocytes peripheral blood of tyulka in reservoirs of the Upper Volga

Водохранилище Reservoirs	Верхний участок Upper section	Центральный участок Central section	Нижний участок Lower section
Иваньковское Ivankovo	2.49±0.46 ^a	2.11±0.52	2.27±0.82
Угличское Uglich	1.94±0.38	1.95±0.38	1.62±0.25 ^a

Примечание. Верхний индекс показывает достоверные различия попарно.

Note. Superscript shows significant differences in pairs.

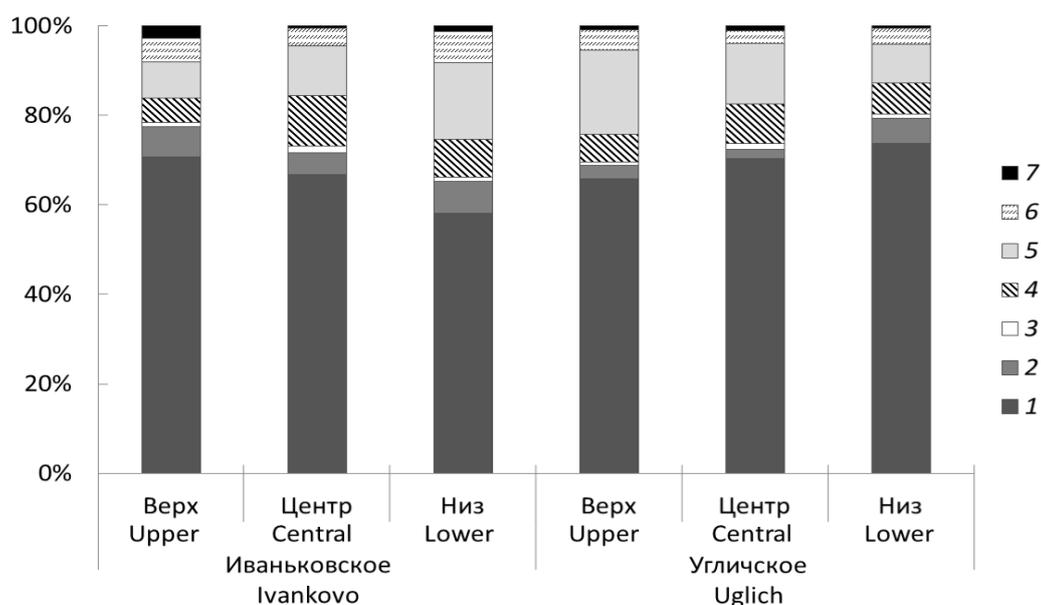


Рис. 2. Лейкограмма периферической крови тюльки Ивановского и Угличского водохранилищ. 1 – лимфоциты, 2 – моноциты, 3 – бласты, 4 – миелоциты, 5 – метамиелоциты, 6 – палочкоядерные нейтрофилы, 7 – сегментоядерные нейтрофилы.

Fig. 2. Peripheral blood leukogram of tyulka from Ivankovo and Uglich reservoirs. 1 – lymphocytes, 2 – monocytes, 3 – blasts, 4 – myelocytes, 5 – metamyelocytes, 6 – stab neutrophils, 7 – segmented neutrophils.

Соотношение долей различных форм лейкоцитов у тюльки отличается в Ивановском и Угличском водохранилищах. Относительное количество лимфоцитов снижается от верхних к нижним участкам Ивановского водохранилища, и напротив, возрастает в Угличском (от 73 до 58% (достоверно отличаются при $p < 0.05$) от 66 до 75%, соответственно). Их уровень в верхнем участке Ивановского и нижнем Угличского сравним с таковым, приводимым для рыб, выловленных в Рыбинском водохранилище [Заботкина и др., 2015 (Zabotkina et al., 2015)]. Доля моноцитов в крови увеличивалась от верхнего участка к нижнему у рыб, как в Ивановском, так и Угличском водохранилищах, но на всех станциях была больше, чем у тюльки Рыбинского водохранилища (2–7% в Ивановском и Углич-

ском и 0.8% в Рыбинском водохранилищах) [Заботкина и др., 2015 (Zabotkina et al., 2015)].

Относительное количество гранулоцитов (как незрелых (миелоцитов и метамиелоцитов), так и зрелых (ПЯН)), как и моноцитов, возрастало от верхнего к нижнему участку Ивановского водохранилища, и уменьшалось в Угличском. Доли метамиелоцитов в верхних и нижних участках водохранилищ достоверно отличались друг от друга (8.4 и 17.1% в Ивановском и 18.9 и 8.8% в Угличском водохранилище при $p < 0.05$). Относительное количество ПЯН варьировало от 3 до 6% и, так же, как и доли метамиелоцитов, было наибольшим в нижнем участке Ивановского и верхнем Угличского водохранилищ. СЯН были обнаружены только у половины исследованных рыб в обоих водохранилищах. Их доля

была наибольшей у рыб из верхнего участка Иваньковского водохранилища (рис. 2).

Известно, что снижение доли лимфоцитов (лимфопения) и повышение долей нейтрофилов (нейтрофилия) является неспецифической реакцией организма рыб на стресс, вызванный различными факторами: токсикантами органической и неорганической природы [Заботкина, Лапирова, 2003 (Zabotkina, Lapirova, 2003); Заботкина, Лапирова, 2004 (Zabotkina, Lapirova, 2004); Шеина, 2014 (Sheina, 2014); Davis et al., 2008; Grzelak et al., 2017; Aliko, 2018], изменением температуры воды [Голованов и др., 2016 (Golovanov et al., 2016)].

Невысокие доли СЯН, присутствие их только у половины исследованных рыб и высокое содержание незрелых форм нейтрофилов (миелоцитов и метамиелоцитов) позволяют предположить гибель зрелых форм клеток (сегментоядерных нейтрофилов), и поступление в периферическую кровь клеток из кроветворных органов [Грушко и др., 2010 (Grushko et al., 2010)].

Подобный характер изменения лейкограммы может свидетельствовать о том, что нижняя часть Иваньковского водохранилища является менее благоприятной для обитания тюльки из-за более высокой антропогенной нагрузки – воздействия сточных вод предприятий г. Конаково и распространения больших объемов сбросов подогретых вод Конаковской ГРЭС [Липатникова и др., 2014 (Lipatnikova, 2014); Томилина и др., 2018 (Tomilina et al., 2018); Григорьева и др., 2018, 2019 (Grigoreva et al., 2018, 2019)]. Как уже упоминалось выше, это влияние распространяется и на верхний участок Угличского водохранилища [Лазарева и др., 2018 (Lazareva et al., 2018) Кузовлев и др., 2019; (Kuzovlev et al., 2019)].

Состав тромбоцитов. Доля тромбоцитов в крови тюльки из Иваньковского и Угличского водохранилищ колебалась от 61 в верхнем участке Иваньковского водохранилища до 74% в центральном и нижнем участках Угличского водохранилища с уменьшением размаха колебаний показателя (рис. 3).

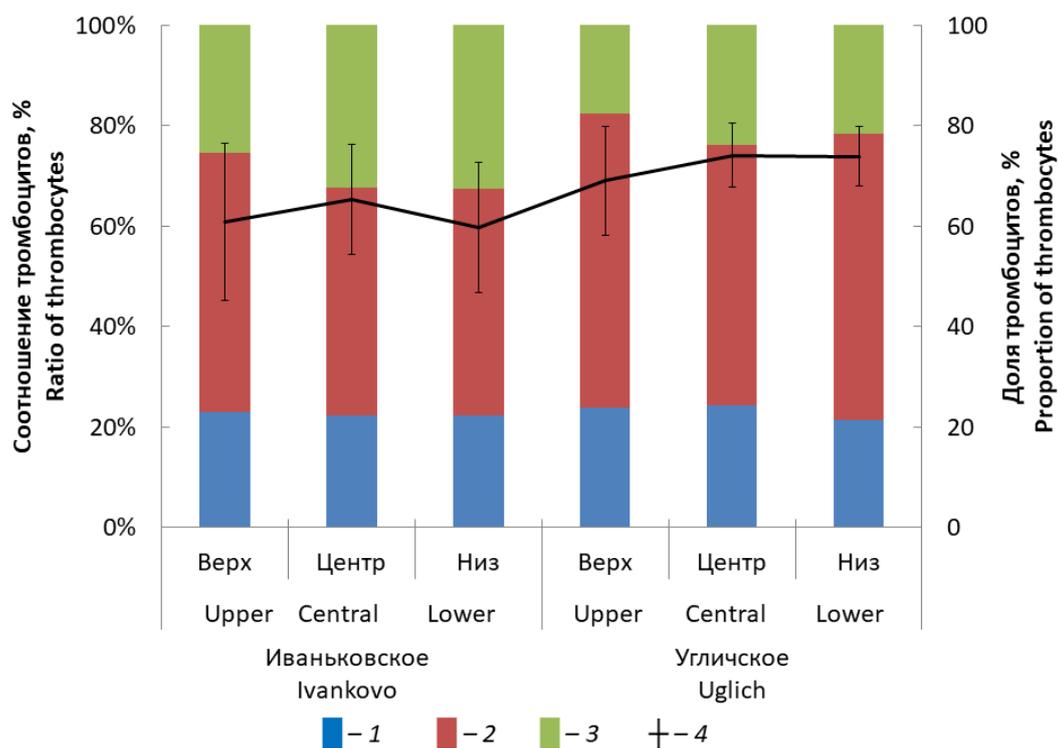


Рис. 3. Состав тромбоцитов периферической крови тюльки Иваньковского и Угличского водохранилищ. 1 – круглые, 2 – веретеновидные, 3 – голаядерные, 4 – доля тромбоцитов.

Fig. 3. The ratio of peripheral blood thrombocytes of tui from Ivankovo and Uglich reservoirs. 1 – rounded, 2 – fusiform, 3 – bare nuclear, 4 – the proportion of thrombocytes.

Наибольший вклад вносили веретеновидные тромбоциты, которые считаются зрелой формой клеток [Волюнкин, 2008 (Volynkin, 2008)]. Они составляли от 45 до 59% клеток тромбоцитарного ряда. Доля круглых форм тромбо-

цитов незначительно колебалась от 20 до 24%. Относительное количество голаядерных тромбоцитов изменялось от 17% у рыб из верхнего участка Угличского водохранилища до 32%

в центральном и нижнем участках Иваньковского водохранилища (рис. 3).

Большое количество тромбоцитов в периферической крови тюльки объясняет быстрое свертывание крови у этого вида (собственные наблюдения). У различных видов пресноводных костистых рыб относительное количество тромбоцитов в периферической крови в летний период колеблется от 23 до 83% [Заботкина и др., 2015 (Zabotkina et al, 2015)], не отмечено связи между уровнем активности рыб, их требованием к насыщению воды кислородом и долей тромбоцитов. По данным Ю.Л. Волынкина

[Волынкин, 2005 (Volynkin, 2005)] у карпа соотношение различных форм тромбоцитов колеблется весной–летом от преобладания округлых форм весной к доминированию веретеновидных тромбоцитов в летние месяцы.

Морфометрические характеристики лейкоцитов. Изменение площадей ядер и клеток и ядерно-цитоплазматического отношения у различных типов лейкоцитов в периферической крови тюльки из различных участков Иваньковского и Угличского водохранилищ приведено на рисунках 4–6.

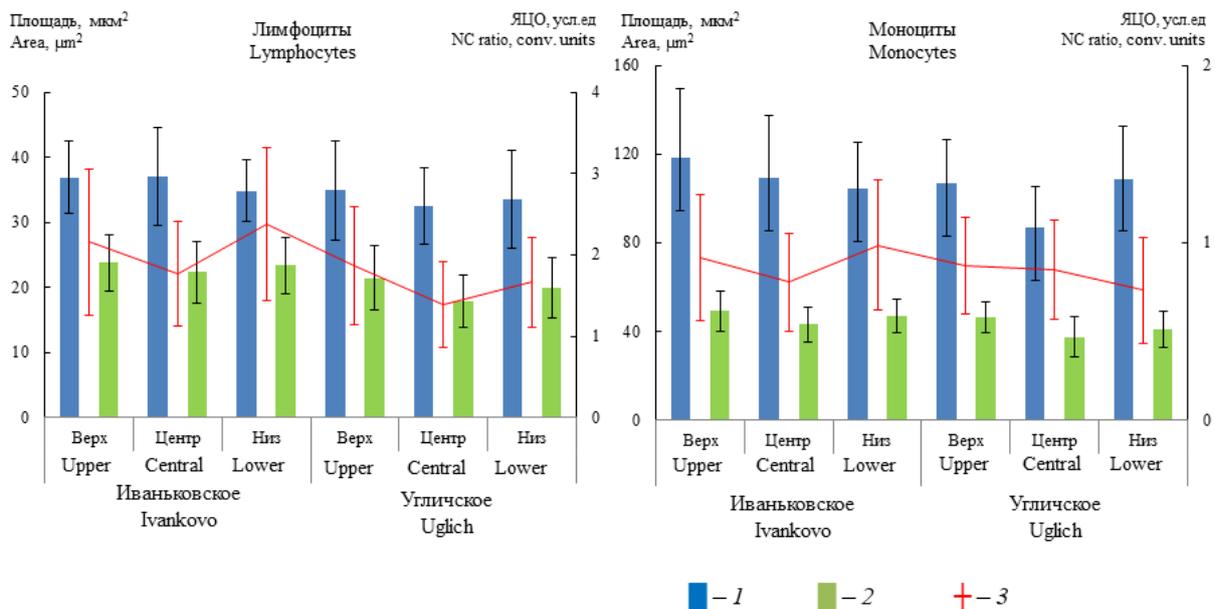


Рис. 4. Площадь (S) клеток (1), ядер (2) и ядерно-цитоплазматическое отношение (ЯЦО) (3) лимфоцитов и моноцитов тюльки Иваньковского и Угличского водохранилищ.

Fig. 4. The area (S) of cells (1), nuclei (2) and nuclear-cytoplasmic ratio (NC ratio) (3) of lymphocytes and monocytes of the tyulka from the Ivankovo and Uglich reservoirs.

Результаты исследования показали, что площадь лимфоцитов у рыб центральной и нижней части Угличского водохранилища оказалась меньше ($p < 0.05$) таковой клеток рыб из Иваньковского водохранилища (рис. 4). Площадь ядер также меньше по сравнению с таковой у рыб Иваньковского водохранилища. Самыми маленькими ядрами и меньшим ядерно-цитоплазматическим отношением отличаются лимфоциты тюльки средней части Угличского водохранилища ($p < 0.01$), тогда как ЯЦО лимфоцитов крови у рыб, отловленных в верхней и нижней частях Иваньковского водохранилища, были самыми большими.

Площадь моноцитов незначительно варьирует у рыб, отловленных на большинстве станций обоих водохранилищ (рис. 4), за исключением центральной части Угличского водохранилища, где как клетки, так и ядра имеют наименьшие размеры ($p < 0.01$). Отношение

площадей ядро-цитоплазма меняется незначительно, максимальное его значение отмечено для моноцитов у тюльки, отловленной на нижних станциях Иваньковского водохранилища, а минимальное – на нижних станциях Угличского водохранилища.

Площадь бластов в крови рыб из верхнего участка Угличского водохранилища достоверно меньше таковой у клеток рыб из центрального и нижнего участков того же водохранилища. При этом клетки и ядра бластов у рыб нижней части Угличского водохранилища значительно крупнее, чем у рыб на всех остальных станциях обоих водохранилищ. Следует отметить, что ядерно-цитоплазматическое отношение бластных клеток тюльки из средних участков обоих водохранилищ достоверно различается – в Иваньковском оно больше, чем в Угличском. У бластов рыб, отловленных на нижних станциях обоих водохранилищ, ядерно-цитоплазма

тическое отношение больше по сравнению с таковым у рыб с других станций, но большой размах колебаний показателя не позволяет говорить о достоверности различий.

Миелоциты в крови тюльки, выловленной в верхнем участке Углицкого водохранилища, отличаются от таковых у рыб, выловленных в верхнем участке Иваньковского и

центральных станциях обоих водохранилищ, большей площадью клетки (рис. 5). Высокие значения ЯЦО миелоцитов у рыб в верхнем и нижнем участках Иваньковского водохранилища формируются за счет более крупных ядер при сравнимых или меньших размерах клеток.

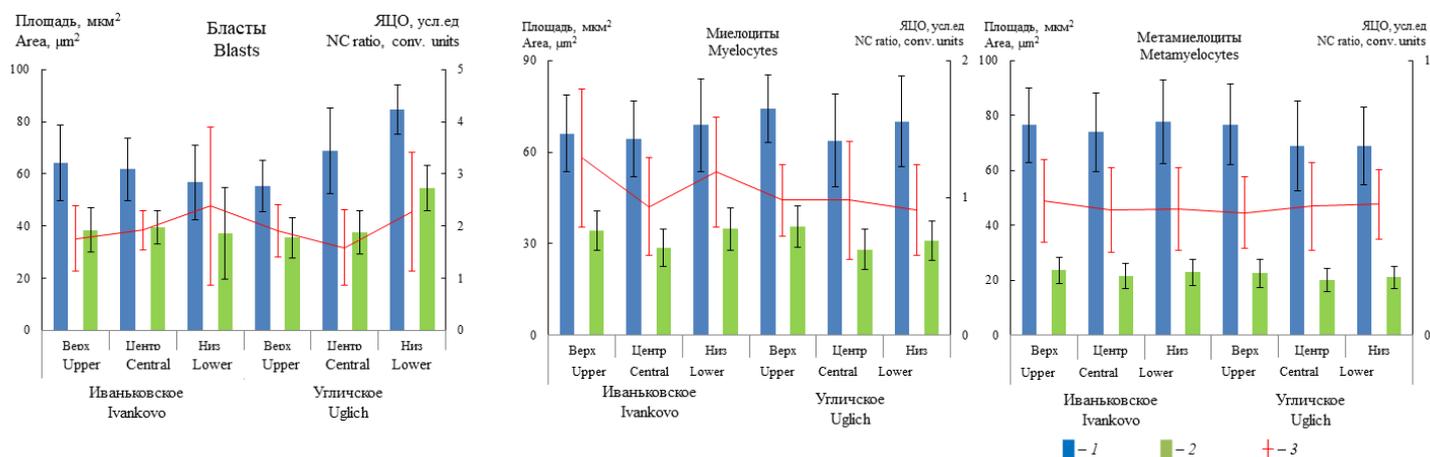


Рис. 5. Площадь (S) клеток (1) и ядер (2) и ядерно-цитоплазматическое отношение (ЯЦО) (3) бластов, миелоцитов и метамиелоцитов тюльки Иваньковского и Углицкого водохранилищ.

Fig. 5. The area (S) of cells (1) and nuclei (2) and nuclear-cytoplasmic ratio (NC ratio) (3) of tyulka blasts, myelocytes and metamyelocytes from the Ivankovo and Uglich reservoirs.

Размеры метамиелоцитов тюльки, пойманной в районе центральных и нижних станций Углицкого водохранилища, были достоверно меньше ($p < 0.05$) размеров метамиелоцитов рыб из остальных участков обоих водохранилищ по размерам как клеток, так и их ядер. Значения ЯЦО метамиелоцитов были сходными у рыб на всех станциях.

Площадь палочкоядерных нейтрофилов у рыб из нижнего участка Иваньковского водохранилища была достоверно больше ($p < 0.05$), чем таковая у рыб на всех остальных станциях (рис. 6). Площадь ядер и ядерно-цитоплазматическое отношение было сходным на всех станциях.

Площадь сегментоядерных нейтрофилов возрастает от верхних к нижним участкам водохранилищ, у рыб из Углицкого водохранилища это выражено в большей степени (рис. 6). Площадь ядер сходна у СЯН тюльки со всех станций Иваньковского водохранилища и постепенно уменьшается от верхнего к нижнему участку Углицкого водохранилища. В результате ЯЦО сегментоядерных нейтрофилов у рыб из Углицкого водохранилища

резко снижается от верхнего участка к нижнему.

Анализ площадей клеток различных типов лейкоцитов показывает, что у агранулярных лейкоцитов и бластов этот показатель уменьшается от верхних участков к нижним у рыб в Иваньковском водохранилище, а в Углицком продолжает уменьшаться от верхнего к центральному участку у агранулоцитов, но увеличивается у бластных клеток. Изменение площадей гранулярных клеток наиболее выражено у ПЯН и СЯН: в обоих водохранилищах происходит увеличение размеров клеток у рыб от верхних участков к нижним. Площади ядер в большей степени изменяются у агранулярных клеток, бластов и незрелых гранулоцитов (миелоцитов и метамиелоцитов).

ЯЦО у агранулоцитов и миелоцитов в Иваньковском водохранилище уменьшается от верхнего к центральному участку, а к нижнему вновь возрастает, тогда как в Углицком уменьшается от верхнего к нижнему участку. Наиболее выражено уменьшение ЯЦО у сегментоядерных нейтрофилов рыб из Углицкого водохранилища.

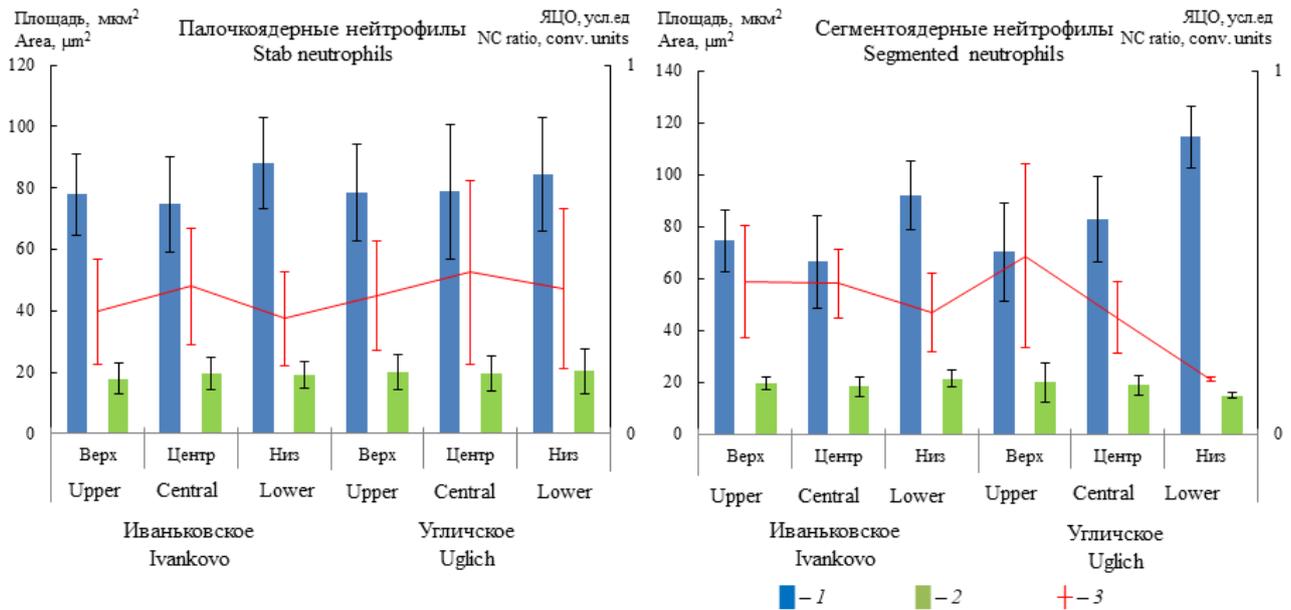


Рис. 6. Площадь (S) клеток (1), ядер (2) и ядерно-цитоплазматическое отношение (ЯЦО) (3) палочкоядерных и сегментоядерных нейтрофилов крови тюльки в Иваньковском и Угличском водохранилищах.

Fig. 6. The area (S) of cells (1), nuclei (2) and nuclear-cytoplasmic ratio (NC ratio) (3) of stab and segment neutrophils of tuylka blood in the Ivankovo and Uglich reservoirs.

Морфометрические характеристики тромбоцитов. Изменение площадей клеток веретеновидных, круглых и голаядерных тромбоцитов рыб происходило сходным образом от верхних к нижним участкам как в Иваньковском, так и в Угличском водохранилищах: снижалась от верхних к центральному участку, а затем вновь возрастала к нижним (рис. 7). Площадь веретеновидных и круглых тромбоцитов у рыб из верхнего участка Угличского водохранилища была больше площади этих клеток у рыб из нижней части Иваньковского.

Площадь голаядерных тромбоцитов (фактически площадь ядра) была наибольшей ($p < 0.01$) у рыб из нижней части Иваньковского водохранилища, а наименьшей – в центральном участке Угличского водохранилища (рис. 7).

Площадь ядра всех типов тромбоцитов была наименьшей у тюльки из центрального и нижнего участков Угличского водохранилища.

Ядерно-цитоплазматическое отношение веретеновидных и круглых тромбоцитов было выше у рыб из Иваньковского водохранилища, по сравнению с Угличским.

Изменение морфометрических показателей лейкоцитов и тромбоцитов у рыб из разных участков водохранилищ может быть вызвано причинами, описанными выше [Липатникова и др., 2014 (Lipatnikova, 2014); Томилина и др., 2018 (Tomilina et al., 2018); Григорьева и др., 2018, 2019 (Grigoreva et al., 2018, 2019); Лазаре-

ва и др., 2018 (Lazareva et al., 2018); Кузовлев и др., 2018 (Kuzovlev et al., 2018)].

Корреляционный анализ. Для оценки влияния на состав и соотношение лейкоцитов и тромбоцитов и морфометрические показатели этих клеток температуры воды, концентрации в ней кислорода, солевого состава воды (табл. 1), длины и массы рыб (табл. 2) проводили корреляционный анализ (табл. 4).

Наиболее значимые связи были обнаружены с температурой воды и ее насыщением кислородом, концентрацией в воде ионов магния и натрия, гидрокарбонат- и сульфат-ионов и длиной рыб. По данным корреляционного анализа относительное количество миелоцитов имеет положительную связь с насыщением воды кислородом (0.38) и содержанием ионов магния (0.32) (табл. 4). По морфометрическим показателям: величины площади ядра лимфоцитов и моноцитов имеют слабую обратную корреляцию с содержанием сульфат-иона (-0.32 и -0.28, соответственно) и температуры воды (-0.29). Площадь гемоцитобластов положительно коррелирует с температурой воды (0.26), связь этого показателя с сульфат-ионом отрицательна в Иваньковском водохранилище (-0.36) и положительна в Угличском (0.41). По отношению к содержанию иона натрия в воде – коэффициент корреляции, напротив, положителен в Иваньковском (0.3) и отрицателен в Угличском (-0.44) водохранилищах.

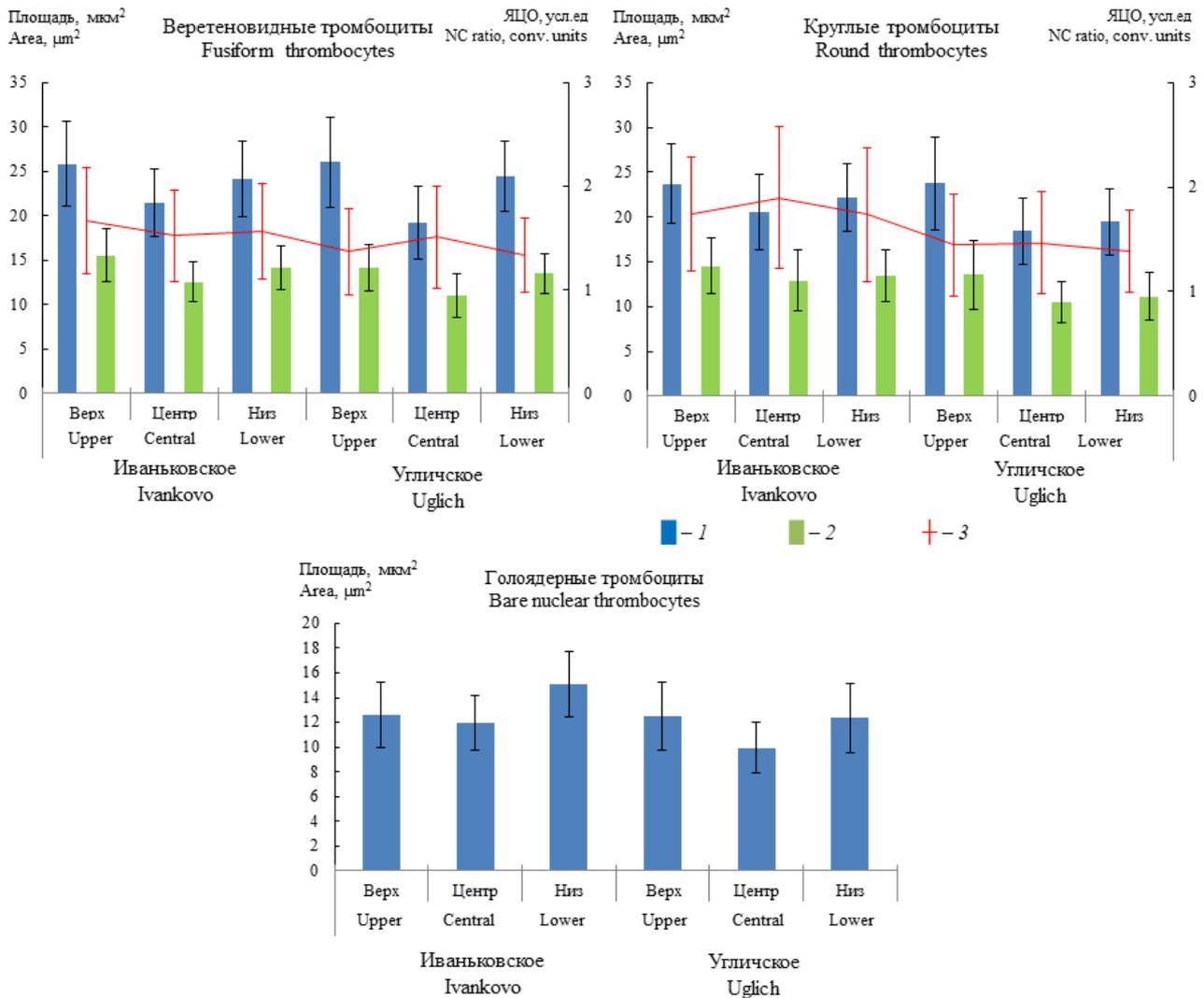


Рис. 7. Площади клеток (1) и ядер (2) и ядерно-цитоплазматическое отношение (ЯЦО) (3) тромбоцитов тюльки Ивановского и Угличского водохранилищ.

Fig. 7. Areas of cells (1) and nuclei (2) and nuclear-cytoplasmic ratio (NC ratio) (3) of thrombocytes in the tyulka from the Ivankovo and Uglich reservoirs.

Площади ядер blastов соотносятся с длиной рыбы (-0.26) и карбонат-ионом (-0.27). Площадь ядра миелоцитов связана с температурой воды (-0.27), площадь сегментоядерных нейтрофилов – с длиной рыбы (-0.29), а их ядерно-цитоплазматическое отношение – с температурой воды (-0.35).

Как видно из таблицы 4, величины коэффициента корреляции отличаются при анализе связи показателей суммарно по обоим водохранилищам и отдельно по каждому из них. Вполне вероятно, существуют какие-то не рассматриваемые нами факторы, которые оказывают влияние на изучаемые показатели.

Коэффициенты корреляции относительного количества и морфометрических показателей тромбоцитов с рассматриваемыми факторами приведены в таблице 5. Анализ полученных результатов показал наиболее тесные связи характеристик тромбоцитов с темпера-

турой воды и ее насыщением кислородом, ионами кальция, магния, натрия и калия, гидрокарбонат-, хлорид- и сульфат-ионами, а также длиной и массой рыб.

Связь между долями голоядерных и круглых тромбоцитов и температурой среды, насыщением ее кислородом концентрацией сульфат-ионов положительна (табл. 5), а между морфометрическими характеристиками клеток (площадью клетки и ядра) и рассматриваемыми факторами – отрицательна.

Отсутствует связь между долями лейкоцитов (кроме миелоцитов) и морфометрическими характеристиками метамиелоцитов и палочкоядерных нейтрофилов, содержанием ионов и размерно-весовыми характеристиками рыб. Нет корреляции между относительным количеством и морфометрическими характеристиками лейкоцитов и такими ионами как хлор, кальций, калий, а также массой рыбы.

Таблица 4. Коэффициенты корреляции относительного количества и морфометрических характеристик лейкоцитов с факторами среды, ионами и длиной рыбы**Table 4.** Correlation coefficients of the relative quantity and morphometric characteristics of leukocytes with water temperature, oxygen content and salt composition of water, fish length

Тип клеток Cell types	Водоем Reservoir	T, °C	O ₂ , мг/л O ₂ , mg/L	Длина, мм Length, mm	HCO ₃ , мг/дм ³ HCO ₃ , mg/dm ³	SO ₄ , мг/дм ³ SO ₄ , mg/dm ³	Mg, мг/дм ³ Mg, mg/dm ³	Na, мг/дм ³ Na, mg/dm ³
Относительное количество / Relative quantity								
Миелоциты Myelocytes	Иваньковское+Угличское Ivankovo+Uglich	–	0.38	–	–	–	0.32	–
	Иваньковское Ivankovo	–	0.50	–	–	–	0.49	–
Площадь клетки / Cell area								
Бласты Blast cells	Иваньковское+Угличское Ivankovo+Uglich	0.26	–	–	–	–	–	–
	Иваньковское Ivankovo	–	–	–	–	-0.36	–	0.30
	Угличское Uglich	0.42	–	–	–	0.41	–	-0.44
СЯН Segmented neutrophils	Иваньковское+Угличское Ivankovo+Uglich	–	–	-0.29	–	–	–	–
	Иваньковское Ivankovo	–	–	-0.52	–	–	–	–
Площадь ядра / Nuclear area								
Лимфоциты Lymphocytes	Иваньковское+Угличское Ivankovo+Uglich	–	–	–	–	-0.32	–	–
	Угличское Uglich	–	–	–	–	-0.29	–	–
Моноциты Monocytes	Иваньковское+Угличское Ivankovo+Uglich	-0.29	–	–	–	-0.28	–	–
	Угличское Uglich	-0.32	–	–	–	-0.37	–	–
Бласты Blast cells	Иваньковское+Угличское Ivankovo+Uglich	–	–	-0.26	-0.27	–	–	–
	Угличское Uglich	–	–	-0.39	-0.51	–	–	–
Миелоциты Myelocytes	Иваньковское+Угличское Ivankovo+Uglich	-0.27	–	–	–	–	–	–
	Угличское Uglich	-0.32	–	–	–	–	–	–
Ядерно-цитоплазматическое отношение / Nuclear-cytoplasmic ratio								
СЯН Segmented neutrophils	Иваньковское+Угличское Ivankovo+Uglich	-0.35	–	–	–	–	–	–
	Угличское Uglich	-0.51	–	–	–	–	–	–

Показатели тромбоцитов, за исключением голаядерных, не реагируют на изменение содержания в воде ионов гидрокарбоната, кальция, натрия и калия.

Обобщая результаты корреляционного анализа можно сказать, что температура среды и насыщение воды кислородом (особенно для тромбоцитов) наиболее часто оказываются определяющими факторами для соотношения и размеров клеток. Из анионов определяющим оказывается содержание в воде сульфат-ионов, из катионов – магния (для тромбоцитов).

Длина рыбы в большей мере связана с изучаемыми показателями лейкоцитов и тромбоцитов, чем ее масса.

В.И. Мартемьянов и Е.А. Борисовская [Martem'yanov, Borisovskaya, 2010] сообщают, что у тюльки из Рыбинского водохранилища обнаружено повышенное содержание ионов натрия в эритроцитах крови, что обуславливает повышенную кислороднесущую емкость эритроцитов и одновременно повышенную чувствительность этого вида к насыщению воды кислородом.

Таблица 5. Корреляционный анализ относительного количества и морфометрических характеристик тромбоцитов с факторами среды, ионами и размерно-весовыми параметрами рыб

Table 5. Correlation analysis of the relative quantity and morphometric characteristics of platelets with environmental factors, ions, and size and weight parameters of fish

Тип клеток Cell types	Водоем Reservoir	T, °C	O ₂ , мг/л O ₂ , mg/L	Длина, мм Length, mm	Масса, г Weight, g	HCO ₃ , мг/дм ³ HCO ₃ , mg/dm ³	Cl, мг/дм ³ Cl, mg/dm ³	SO ₄ , мг/дм ³ SO ₄ , mg/dm ³	Ca, мг/дм ³ Ca, mg/dm ³	Mg, мг/дм ³ Mg, mg/dm ³	Na, мг/дм ³ Na, mg/dm ³	K, мг/дм ³ K, mg/dm ³
Относительное количество Relative quantity												
Голоядерные тромбоциты Vare nuclear thrombocytes	Иваньковское+Угличское Ivankovo+Uglich	0.32	0.569	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	Иваньковское Ivankovo	–	0.64	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	Угличское Uglich	0.43	0.55	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Круглые тромбоциты Round thrombocytes	Иваньковское+Угличское Ivankovo+Uglich	–	–	–	–	–	–	0.35	–	–	–	–
	Иваньковское Ivankovo	–	–	–	–	–	–	0.45	–	–	–	–
Площадь клетки Cell area												
Веретено- видные тромбоциты Fusiform thrombocytes	Иваньковское+Угличское Ivankovo+Uglich	–	-0.26	-0.29	-0.29	–	-0.27	-0.30	–	-0.28	–	–
	Углич Uglich	–	-0.29	-0.39	-0.39	–	-0.32	-0.53	–	-0.30	–	–
Голоядерные тромбоциты Vare nuclear thrombocytes	Иваньковское+Угличское Ivankovo+Uglich	–	–	-0.34	–	-0.29	-0.37	-0.31	-0.33	-0.33	-0.33	-0.33
	Иваньковское Ivankovo	–	–	–	–	-0.34	-0.30	–	-0.31	–	–	–
	Угличское Uglich	–	–	-0.36	–	–	-0.35	-0.31	-0.28	-0.33	-0.29	-0.29

Авторы указывают, что по сравнению с аборигенными видами рыб Рыбинского водохранилища тюлька оказывается более чувствительной к изменению солевого состава воды, которое вызывает у нее очень быстрое обессоливание крови за счет существенной потери хлористого натрия и обуславливают снижение устойчивости организма. Авторы отмечают также быструю гибель рыб после отлова, что существенно осложняет проведение исследований и делает невозможным проведение экспериментов в лабораторных условиях [Martem'yanov, Borisovskaya, 2010]. Низкое содержание ионов магния

в плазме крови, эритроцитах и мышечной ткани тюльки указывает на низкое сродство гемоглобина к кислороду, что повышает зависимость рыб от насыщения воды кислородом. Эти данные подтверждают полученные нами результаты о влиянии различных факторов на показатели клеток крови у тюльки из Угличского и Ивановского водохранилищ.

Корреляция показателей с длиной рыб не противоречит уже известным фактам зависимости состава и размеров лейкоцитов и тромбоцитов от возраста рыб [Головина, Тромбицкий, 1989 (Golovina, Trombitskiy, 1989)].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, впервые проанализированы состав, соотношение и морфометрические показатели лейкоцитов и тромбоцитов тюльки из Ивановского и Угличского водохранилищ. Показано, что соотношение, относительное количество и морфометрические показатели лейкоцитов и тромбоцитов отличались у рыб, обитающих в различных участках Ивановского и Угличского водохранилищ. Снижение долей лимфоцитов, возрастание долей гранулоцитов и увеличение размеров клеток в нижнем участке Ивановского водохранилища, по-видимому, вызвано повышением

температуры и уменьшением насыщения воды кислородом в зоне влияния сброса теплых вод Конаковской ГРЭС. Влияние неблагоприятных факторов распространяется и на верхние участки Угличского водохранилища, что отражается на состоянии показателей клеток у рыб, выловленных на этих станциях. Размеры клеток и их соотношение связаны также с содержанием в воде катионов калия, кальция, натрия, магния и гидрокарбонат-, хлорид- и сульфат-ионов. Размеры клеток имели отрицательную связь с длиной тела рыб.

Работа выполнена в рамках Государственного задания г/р № 121050500046-8.

Авторы выражают благодарность М.И. Базарову, М.И. Малину, Ю.И. Соломатину за помощь в сборе материала, И.М. Королевой за ценные замечания, что помогли существенно улучшить статью.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреева А.М., Рябцева И.П., Руднева И.И., Шайда В.Г., Ламаш Н.Е., Дмитриева А.Э. Сравнительный анализ осмотической резистентности эритроцитов у различных по экологии Teleostei // Вестник Санкт-Петербургского университета. 2013. № 4. С. 3–13.
- Волынкин Ю.Л. Гематологическая характеристика трехлетков карпа *Cyprinus carpio* (Cypriniformes, cyprinidae) в весенний период // Научные ведомости БелГУ. Сер. Экология. 2005. № 1(21). Вып. 3. С. 79–87.
- Волынкин Ю.Л. Морфофизиологический статус как отражение адаптационных возможностей организма рыб. Автореф. дисс. ... д.б.н. Москва, 2008, 48 с.
- Голованов В.К., Заботкина Е.А., Некрутов Н.С., Грачева Е.Л. Влияние высокой температуры на показатели крови у молоди серебряного карася *Carassius auratus* и головешки-ротана *Percocottus glenii* // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. 2016. № 1. С. 99–106.
- Головина Н.А., Тромбицкий И.Д. Гематология прудовых рыб. Кишинев: Штиинца, 1989. 156 с.
- Григорьева И.Л., Комиссаров А.Б., Чекмарева Е.А. Трансформация качества воды Ивановского водохранилища и его малых притоков за многолетний период под воздействием природных и антропогенных факторов // Вопросы географии. 2018. № 145. С. 337–346.
- Григорьева И.Л., Федорова Л.П., Чекмарева Е.А. Современное гидроэкологическое состояние Ивановского водохранилища в районе отвода подогретых вод от Конаковской ГРЭС // Вестник ТвГУ. Серия "География и Геоэкология". 2019. № 1 (25). С. 23–38. DOI: 10.26456/2226-7719-2019-1-23-38
- Грушко М.П. Клеточный состав кроветворных органов половозрелых самок представителей класса рыб, земноводных и пресмыкающихся // Автореф. доктор. дис. Астрахань: АГУ. 2010. 73 с.
- Житенева Л.Д., Макаров Э.В., Рудницкая О.А. Тромбоциты рыб и других групп позвоночных. Ростов н/Д: Изд-во СКНЦ ВШ, 2003. 70 с.
- Заботкина Е.А., Лапирова Т.Б. Влияние пестицидов на иммунофизиологическое состояние рыб // Успехи современной биологии. 2004. Т. 124. № 4. С. 354–361.
- Заботкина Е.А., Лапирова Т.Б. Влияние тяжелых металлов на иммунофизиологический статус рыб // Успехи современной биологии. 2003. Т. 123. № 4. С. 401–408.

- Заботкина Е.А., Лапирова Т.Б., Середняков В.Е., Нестерова Т.А. Экологическая пластичность гематологических показателей пресноводных костистых рыб // Труды Института биологии внутренних вод РАН. 2015. № 72 (75). С. 16–29. DOI: 10.24411/0320-3557-2015-10020
- Зеленецкий Н.М., Зеленецкая Т.А., Дмитриева Д.А. Влияние изменений температурного режима Рыбинского водохранилища за 50-летний период на численность и рост рыб // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. 2017. № 9. С. 46–57. DOI: 10.17076/eco477
- Иванова Н.Т. Атлас клеток крови рыб. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1983. 184 с.
- Королева И.М. Гематологические показатели сига обыкновенного *Coregonus lavaretus* в водоемах Кольского севера // Труды ВНИРО. 2016. Т. 162. С. 36–45.
- Кузовлев В.В., Григорьева И.Л., Комиссаров А.Б., Федорова Л.П., Чекмарева Е.А. Результаты исследования влияния объектов теплоэнергетики Тверской области на гидроэкологическое состояние водоемов-охладителей // Труды региональных научных проектов Тверской области 2018 года в сфере фундаментальных исследований. 2018. С. 61–68.
- Лазарева В. И., Степанова И.Э., Цветков А.И., Пряничникова Е.Г., Перова С.Н. Кислородный режим водохранилищ Волги и Камы в период потепления климата: последствия для зоопланктона и зообентоса // Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. 2018. Вып. 81(84). С. 47–84. DOI: 10.24411/0320-3557-2018-10005
- Лапирова Т. Б. Влияние перметрина на лейкоцитарную формулу молоди осетра // Токсикологический вестник. 2009. № 6 (99). С. 21–24.
- Липатникова О.А., Гричук Д.В., Григорьева И.Л., Хасанова А.И., Шестакова Т.В., Бычков А.Ю., Ильина С.М., Пухов В. В. Формы нахождения микроэлементов в донных отложениях Ивановского водохранилища // Геоэкология. Инженерная геология. Гидрогеология. Геокриология. 2014. № 1. С. 37–48.
- Методика измерений массовой концентрации катионов аммония, калия, натрия, лития, магния, стронция, бария и кальция в пробах питьевых, природных (в том числе минеральных) и сточных вод методом капиллярного электрофореза с использованием системы капиллярного электрофореза “Капель”. ПНД Ф14.1:2:4.167-2000. 2011. 36 с.
- Методика измерений массовой концентрации хлорид-ионов, нитрит-ионов, сульфат-ионов, нитрат-ионов, фторид-ионов и фосфат-ионов в пробах природных, питьевых и очищенных сточных вод с применением системы капиллярного электрофореза “Капель”. ПНД Ф 14.1:2:4.157-99. 2013. 41 с.
- Микряков Д.В., Микряков В.Р., Балабанова Л.В. Характер изменения состава лейкоцитов при стрессиндуцируемом синдроме язвенной болезни рыб (на примере карпа *Cyprinus carpio*) // Вопросы рыболовства. 2008. Т. 9. № 4(36). С. 936–946.
- Минеев А. К. Неспецифические реакции у рыб из водоемов Средней и Нижней Волги // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2013. Т. 15. № 3 (7). С. 2301–2319.
- Розенберг Г.С., Евланов И.С., Селезнев В.А., Минеев А.К., Селезнева А.В., Шитиков В.К. Опыт экологического нормирования антропогенного воздействия на качество воды (на примере водохранилищ Средней и Нижней Волги) // Вопросы экологического нормирования и разработка системы оценки состояния водоемов М.: КМК, 2011. С. 5–29.
- Степанов М. В. Морфо-биологическая характеристика черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) в Рыбинском водохранилище. Автореф. дис. на соиск. ст. к.б.н. Борок, 2011. 24 с.
- Суворова Т.А., Пронина Г.И., Микряков Д.В., Петрушин А.В. Состав лейкоцитов периферической крови и иммунокомпетентных органов краснухостойчивой породы карпа в преднерестовый период // Актуальные вопросы ветеринарной биологии. 2019. № 2 (42). С. 25–29. DOI: 10.24411/2074-5036-2019-10034
- Томилина И.И., Гапеева М.В., Ложкина Р.А. Оценка качества воды и донных отложений каскада водохранилищ реки Волга по показателям токсичности и химического состава // Труды Института биологии внутренних вод РАН. 2018. № 82 (85). С. 107–131. DOI: 10.24411/0320-3557-2018-1-0015
- Шейна Т.А. Состав крови и содержание тяжелых металлов в органах и тканях у трех видов рыб в бассейне реки Кама: Автореф. дисс. на соискание уч. степени к.б.н. Пермь, 2014. 24 с.
- Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. 427 с.
- Aliko V., Qirjo M., Sula E., Morina V., Faggio C. Antioxidant defense system, immune response and erythron profile modulation in gold fish, *Carassius auratus*, after acute manganese treatment // Fish & shellfish immunology. 2018. Vol. 76. P. 101–109. DOI: 10.1016/j.fsi.2018.02.042
- Andreeva A.M. The role of structural organization of blood plasma proteins in the stabilization of water metabolism in bony fish (Teleostei) // Journal of Ichthyology. 2010. Vol. 50. № 7. P. 552–558. DOI: 10.1134/S0032945210070076.
- Davis A.K., Maney D.L., Maerz J.C. The use of leukocyte profiles to measure stress in vertebrates: a review for ecologists // Functional Ecology. 2008. Vol. 22. № 5. P. 760–772. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2008.01467.x
- Filippov A.A., Golovanova I.L. Separate and joint effects of copper and zinc on the intestine carbohydrase activity in vitro in freshwater teleosts // Inland Water Biology. 2010. Vol. 3. № 1. P. 96–101. DOI: 10.1134/S199508291001013X
- Golovanova I.L., Golovanov V.K. Effect of abiotic factors (Temperature, pH, Heavy Metals) on activity of carbohydrases of food objects of ichthyophages // Journal of Ichthyology. 2011. Vol. 51. № 8. P. 633–640. DOI: 10.1134/S0032945211050067
- Grzelak A.K., Davis D.J., Caraker S.M., Crim M.J., Spitsbergen J.M., Wiedmeyer C.E. Stress leukogram induced by acute and chronic stress in zebrafish (*Danio rerio*) // Comparative medicine. 2017. Vol. 67. № 3. S. 263–269.
- Ivanova M.N., Svirskaya A.N., Bazarov M.I. Predator-prey interactions: an example of sander *Sander lucioperca* and tyulka *Clupeonella cultriventris* of the Rybinsk reservoir in conditions of climate warming // Journal of Ichthyology. 2020. Vol. 60. № 5. S. 751–762. DOI: 10.1134/S0032945220040062

- Kiyashko V.I., Karabanov D., Yakovlev V., Slyn'ko Yu.V. Formation and development of the Black Sea-Caspian kilka *Clupeonella cultriventris* (Clupeidae) in the Rybinsk reservoir // Journal of Ichthyology. 2012. Vol. 52. № 8. S. 537–546. DOI: 10.1134/S0032945212040042
- Lapirova T.B., Zabolotnik E.A. Effect of trypanosomiasis on hematologic characteristics of bream (*Abramis brama*) // Regulatory Mechanisms in Biosystems. 2018. Vol. 9. № 3. S. 309–314. DOI: 10.1590/0001-3765202020190577
- Martem'yanov V.I., Borisovskaya E.A. Indices of hydromineral metabolism in tyulka (*Clupeonella cultriventris*; Clupeiformes, Clupeidae) introduced in the Rybinsk reservoir in comparison to aboriginal and marine fish species // Russian Journal of Biological Invasions. 2010. Vol. 1. № 3. S. 187–193. DOI: 10.1134/S2075111710030082.
- Osipov V.V., Dgebuadze Y.Y. Variability of Black and Caspian Sea sprat *Clupeonella cultriventris* (Clupeidae) growth in the contemporary range // Journal of Ichthyology. 2016. Vol. 56. № 5. P. 767–774. DOI: 10.1134/S003294521605009X
- Slynko Yu.V., Karabanov D.P., Stolbunova V.V. Genetic Analysis of the Intraspecific Structure of Kilka *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) (Actinopterygii: Clupeidae) // Doklady Biological Sciences. 2010. Vol. 433. P. 261–263.
- Slynko Y.V., Korneva L.G., River I.K., Papchenkov V.G., Shcherbina G.Kh., Orlova M., Therriault T. The Caspian-Volga-Baltic invasion corridor // Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management. Springer, Dordrecht, 2002. S. 399–411. DOI: 10.1007/978-94-015-9956-6_40
- Slynko Y.V., Kiyashko V.I. Analysis Of Effectiveness Of Pelagic Fish Species Invasions Into The Volga River Reservoirs // Russian Journal of Biological Invasions. 2012. Vol. 3. № 2. S. 129–138. DOI: 10.1134/S2075111712020099
- Tierney K.B., Farrell A.P., Kennedy C.J. The differential leucocyte landscape of four teleosts: juvenile *Oncorhynchus kisutch*, *Clupea pallasii*, *Culaea inconstans* and *Pimephales promelas* // Journal of Fish Biology. 2004. Vol. 65. № 4. S. 906–919. DOI: 10.1111/j.0022-1112.2004.00491.x
- Wojtaszek J., Dziewulska-Szwajkowska D., Lozińska-Gabska M., Adamowicz A., Dzugaj A. Hematological effects of high dose of cortisol on the carp (*Cyprinus carpio* L.): cortisol effect on the carp blood // General and comparative endocrinology. 2002. Vol. 125. № 2. S. 176–183. DOI: 10.1006/gcen.2001.7725

REFERENCES

- Aliko V., Qirjo M., Sula E., Morina V., Faggio C. Antioxidant defense system, immune response and erythron profile modulation in gold fish, *Carassius auratus*, after acute manganese treatment. *Fish Shell. Immunol.*, 2018, vol. 76, pp. 101–109. doi: 10.1016/j.fsi.2018.02.042.
- Andreeva A.M. The role of structural organization of blood plasma proteins in the stabilization of water metabolism in bony fish (Teleostei). *J. Ichthyol.*, 2010, vol. 50, no. 7, pp. 552–558. doi: 10.1134/S0032945210070076.
- Andreeva A.M., Ryabtseva I.P., Rudneva I.I., Shaida V.G., Lamash N.E., Dmitrieva A.E. Sravnitelnyi analiz osmoticheskoi rezistentnosti eritrotsitov u razlichnykh po ekologii Teleostei [Comparative analysis of the osmotic resistance of erythrocytes in different in the ecology Teleostei]. *Vestnik Sankt-Peterburgskogo univ.*, 2013, no. 4, pp. 3–13. (In Russian)
- Davis A.K., Maney D.L., Maerz J.C. The use of leukocyte profiles to measure stress in vertebrates: a review for ecologists. *Functional Ecology*, 2008, vol. 22, no. 5, pp. 760–772. doi:10.1111/j.1365-2435.2008.01467.x.
- Ekologicheskie problemy Verhnej Volgi [Environmental problems of the Upper Volga]. Yaroslavl, Izd. YaGTU, 2001. 427 s. (In Russian)
- Filippov A.A., Golovanova I.L. Separate and joint effects of copper and zinc on the intestine carbohydrase activity in vitro in freshwater teleosts. *Inland Water Biol.*, 2010, vol. 3, no. 1, pp. 96–101. doi: 10.1134/S199508291001013X.
- Golovanov V.K., Zabolotnik E.A., Nekrutov N.S., Gracheva E.L. Vliyaniye vysokoi temperatury na pokazateli krovi u molodi serebryanogo karasya *Carassius auratus* i goloveshki-rotana *Perccottus glenii* [Effect of high temperature on blood parameters in juvenile silver carp *Carassius auratus* and amur sleeper *Perccottus glenii*]. *Vestnik Astrakh. Gosud. Tekhn. Univ. Ser.: Rybnoe khozyaistvo*, 2016, no. 1, pp. 99–106. (In Russian)
- Golovanova I.L., Golovanov V.K. Effect of abiotic factors (Temperature, pH, Heavy Metals) on activity of carbohydrases of food objects of ichthyophages. *J. Ichthyol.*, 2011, vol. 51, no. 8, pp. 633–640. doi: 10.1134/S0032945211050067.
- Golovina N.A., Trombitskii I.D. Gematologiya prudovykh ryb [The Haematology of pond fish]. Kishinev, Shtiintsa, 1989. 156 p. (In Russian)
- Grigoreva I.L., Fedorova L.P., Chekmareva E.A. Sovremennoe gidroekologicheskoe sostoyaniye Ivankovskogo vodokhranilishcha v raione otvoda podogretykh vod ot Konakovskoi GRES [Recent hydroecological condition of the Ivankovskoye reservoir in the vicinity of discharge of thermally enriched waters from the Konakovskaya state district power plant (GRES)]. *Vestnik TvGU. Seriya "Geografiya i Geoekologiya"*. 2019, no. 1 (25), pp. 23–38. doi: 10.26456/2226-7719-2019-1-23-38. (In Russian)
- Grigoreva I.L., Komissarov A.B., Chekmareva E.A. Transformatsiya kachestva vody Ivankovskogo vodokhranilishcha i ego malykh pritokov za mnogoletnii period pod vozdeistviem prirodnykh i antropogennykh faktorov [The change of water quality of Ivankovo reservoir and its tributaries in long term period under the pressure of anthropogenic and nature factors]. *Vopr. Geografii*, 2018, no. 145, pp. 337–346. (In Russian)
- Grushko M.P. Kletochnyi sostav krovetvornyykh organov polovozrelykh samok predstavitelei klassa ryb, zemnovodnykh i presmykayushchikhsya [Cell composition of the hematopoietic organs of sexually mature females of representatives of the class of fish, amphibians and reptiles]. *Extended abstract of doctor boil. nauk*. Astrakhan, AGU, 2010. 73 p. (In Russian)
- Grzelak A.K., Davis D.J., Caraker S.M., Crim M.J., Spitsbergen J.M., Wiedmeyer C.E. Stress leukogram induced by acute and chronic stress in zebrafish (*Danio rerio*). *Compar. Medicine*, 2017, vol. 67, no. 3, pp. 263–269.

- Ivanova M.N., Svirskaya A.N., Bazarov M.I. Predator-prey interactions: an example of sander *Sander lucioperca* and tyulka *Clupeonella cultriventris* of the Rybinsk reservoir in conditions of climate warming. *J. Ichthyol.*, 2020, vol. 60, no. 5, pp. 751–762. doi: 10.1134/S0032945220040062.
- Ivanova N.T. Atlas kletok krovi ryb [Atlas of fish blood cells]. Moscow, Leg. i pishch. prom-st, 1983. 184 p. (In Russian)
- Kiyashko V.I., Karabanov D., Yakovlev V., Slyn'ko Yu.V. Formation and development of the Black Sea-Caspian kilka *Clupeonella cultriventris* (Clupeidae) in the Rybinsk reservoir. *J. Ichthyol.*, 2012, vol. 52, no. 8, pp. 537–546. doi: 10.1134/S0032945212040042.
- Koroleva I.M. Gematologicheskie pokazateli siga obyknovennogo *Coregonus lavaretus* v vodoemakh Kolskogo severa [Hematological parameters of the whitefish *Coregonus lavaretus* in water bodies of the Kola North]. *Trudy VNIRO*, 2016, vol. 162, pp. 36–45. (In Russian)
- Kuzovlev V.V., Grigoreva I.L., Komissarov A.B., Fedorova L.P., Chekmareva E.A. Rezultaty issledovaniya vliyaniya obektov teploenergetiki Tverskoi oblasti na gidroekologicheskoe sostoyanie vodoemov-okhladitelei [The results of the study of the influence of thermal power facilities of the Tver region on the hydroecological state of cooling reservoirs]. *Trudy region. Nauch. projektov Tverskoi oblasti 2018 g. v sfere fund. issled.*, 2018, pp. 61–68. (In Russian)
- Lapirova T.B. Vliyanie permetrina na leukotsitarnuyu formulu molodi osetra [Effect of permethrin on the leukocytic formula in the sturgeon young]. *Toksikol. Vestnik*, 2009, no. 6 (99), pp. 21–24. (In Russian)
- Lapirova T.B., Zobotkina E.A. Effect of trypanosomiasis on hematologic characteristics of bream (*Abramis brama*). *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 2018, vol. 9, no. 3, pp. 309–314. doi: 10.1590/0001-3765202020190577
- Lazareva V.I., Stepanova I.E., Tsvetkov A.I., Pryanichnikova E.G., Perova S.N. Kislorodnyi rezhim vodokhranilishch Volgi i Kamy v period potepeniya klimata: posledstviya dlya zooplanktona i zoobentosa [The oxygen regime in the Volga and Kama reservoirs during the period of climate warming: impact on zooplankton and zoobenthos]. *Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS*, 2018, iss. 81(84), pp. 47–84. doi: 10.24411/0320-3557-2018-10005. (In Russian)
- Lipatnikova O.A., Grichuk D.V., Grigoreva I.L., Khasanova A.I., Shestakova T.V., Bychkov A.Yu., Ilina S.M., Pukhov V.V. Formy nakhozheniya mikroelementov v donnykh otlozheniyakh Ivankovskogo vodokhranilishcha [Features of different forms of trace elements in bottom sediments of Ivankovskoe water reservoir]. *Geoekologiya. Inzhenernaya Geologiya. Gidrogeologiya Geokriologiya*, 2014, no. 1, pp. 37–48. (In Russian)
- Martem'yanov V.I., Borisovskaya E.A. Indices of hydromineral metabolism in tyulka (*Clupeonella cultriventris*; Clupeiformes, Clupeidae) introduced in the Rybinsk reservoir in comparison to aboriginal and marine fish species. *Russ. J. Biol. Invas.*, 2010, vol. 1, no. 3, pp. 187–193. doi: 10.1134/S2075111710030082
- Metodika izmerenij massovoj koncentracii hlorid-ionov, nitrit-ionov, sul'fat-ionov, nitrat-ionov I fosfat-ionov v probah prirodnyh, pit'evykh I ochishchennykh stochnykh vod s primeneniem sistemy kapillyarnogo elektroforeza "Kapel"[Method for measuring mass concentrations of chloride ions, nitritions, sulphations, nitrations, fluoridions, and phosphations in samples of natural, drinking, and treated wastewater using the Kapel capillary electrophoresis system]. PND F 14.1:2:4.157-99. 2013. 41 p. (In Russian)
- Metodika izmerenij massovoj koncentracii kationov ammoniya, kaliya, natriya, litiya, magniya, stronciya, bariyaikal'ciya v probah pit'evykh, prirodnykh (v tom chisle mineral'nykh) i stochnykh vod metodom kapillyarnogo elektroforeza s ispol'zovaniem sistemy kapillyarnogo elektroforeza "Kapel". [Method for measuring the mass concentration of ammonium, potassium, sodium, lithium, magnesium, strontium, barium and calcium cations in samples of drinking, natural (including mineral) and waste water by capillary electrophoresis using the Kapel capillary electrophoresis system]. PND F 14.1:2:4.167-2000. 2011. 36 p. (In Russian)
- Mikryakov, D.V., Mikryakov V.R., Balabanova L.V. Kharakter izmeneniya sostava leukotsitov pri stressindutsiruemom sindrome yazvennoi bolezni ryb (na primere karpa *Cyprinus carpio*) [Character of change of structure leukocytes at stress the induced syndrome of the ulcer diseased of fish (on the example carp *Cyprinus carpio*)]. *Vopr. Rybolovstva*, 2008, vol. 9, no. 4(36), pp. 936–946. (In Russian)
- Mineev A.K. Nespetsificheskie reaktsii u ryb iz vodoemov Srednei i Nizhnei Volgi [Nonspecific reactions in fish from waters Middle and Lower Volga]. *Izv. Samar. Nauch. Tsentra RAS*, 2013, vol. 15, no. 3 (7), pp. 2301–2319. (In Russian)
- Osipov V.V., Dgebuadze Y.Y. Variability of Black and Caspian Sea sprat *Clupeonella cultriventris* (Clupeidae) growth in the contemporary range. *J. Ichthyol.*, 2016, vol. 56, no. 5, pp. 767–774. doi: 10.1134/S003294521605009X.
- Rozenberg G.S., Evlanov I.A., Seleznev V.A., Mineev A.K., Selezneva A.V., Shitikov V.K. Opyt ekologicheskogo normirovaniya antropogennogo vozdeistviya na kachestvo vody (na primere vodokhranilishch Srednei i Nizhnei Volgi) [Experience of environmental regulation of anthropogenic impact on water quality (on the example of reservoirs of the Middle and Lower Volga)]. *Voprosy ekologicheskogo normirovaniya I razrabotka sistemy otsenki sostoyaniya vodoemov*, Moscow, KMK, 2011. pp. 5–29. (In Russian)
- Sheina T.A. Sostav krovi i sodержanie tyazhelykh metallov v organakh i tkanyakh u trekh vidov ryb v basseine reki Kama [Blood composition and content of heavy metals in organs and tissues in three fish species in the Kama River basin]. *Extended Abstract of Cand. Biol. Sci. Diss.* Perm, 2014. 24 p. (In Russian)
- Slynko Y.V., Kiyashko V.I. Analysis Of Effectiveness Of Pelagic Fish Species Invasions Into The Volga River Reservoirs. *Russ. J. Biol. Inv.*, 2012, vol. 3, no. 2, pp. 129–138. doi: 10.1134/S2075111712020099.
- Slynko Y.V., Korneva L.G., River I.K., Papchenkov V.G., Shcherbina G.Kh., Orlova M., Therriault T. The Caspian-Volga-Baltic invasion corridor. *Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management*. Springer, Dordrecht, 2002. pp. 399–411. doi: 10.1007/978-94-015-9956-6_40.

- Slyanko Yu.V., Karabanov D.P., Stolbunova V.V. Genetic Analysis of the Intraspecific Structure of Kilka *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) (Actinopterygii: Clupeidae). *Doklady Biological Sciences*, 2010, vol. 433, pp. 261–263.
- Stepanov M.V. Morfo-biologicheskaya kharakteristika chernomorsko-kaspiiskoi tyulki *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) v Rybinskom vodokhranilishche [Morphological and biological characteristics of the Black Sea-Caspian kilka *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) in the Rybinsk Reservoir]. *Extended abstract dis. Kand. biol. nauk*. Borok, 2011. 24 p. (In Russian)
- Suvorova T.A., Pronina G.I., Mikryakov D.V., Petrushin A.B. Sostav leikotsitov perifericheskoi krovi i immunokompetentnykh organov krasnukhoustoichivoi porody karpa v prednerestovyi period [Composition of leukocytes of peripheral blood and immunocompetent organs of red sustainable breed of carp in the feeding period]. *Akt. Vopr. Vet. biol.*, 2019, no. 2 (42), pp. 25–29. doi: 10.24411/2074-5036-2019-10034. (In Russian)
- Tierney K.B., Farrell A.P., Kennedy C.J. The differential leucocyte landscape of four teleosts: juvenile *Oncorhynchus kisutch*, *Clupea pallasii*, *Culaea inconstans* and *Pimephales promelas*. *J. Fish Biol.*, 2004, vol. 65, no. 4, pp. 906–919. doi: 10.1111/j.0022-1112.2004.00491.x
- Tomilina I.I., Gapeeva M.V., Lozhkina R.A. Otsenka kachestva vody i donnykh otlozhenii kaskada vodokhranilishch reki Volga po pokazatelyam toksichnosti i khimicheskogo sostava [Assessment of water quality and bottom sediments of the Volga river reservoirs based on toxicity and chemical composition]. *Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS*, 2018, no. 82 (85), pp. 107–131. doi: 10.24411/0320-3557-2018-1-0015. (In Russian)
- Volynkin Yu.L. Gematologicheskaya kharakteristika trekhletkov karpa *Cyprinus carpio* (Cypriniformes, Cyprinidae) v vesennii period [Hematological characteristics of three-year-old carp *Cyprinus carpio* (Cypriniformes, Cyprinidae) in spring]. *Nauchnye vedomosti BelGU. Ser. Ekologiya*, 2005, no. 1(21), iss. 3, pp. 79–87.
- Volynkin Yu.L. Morfofiziologicheskii status kak otrazhenie adaptatsionnykh vozmozhnostei organizma ryb [Morphophysiological status as a reflection of the adaptive capabilities of the fish organism]. *Extended abstract of Doct. Biol. Sci. Diss.* Moscow, 2008, 48 p. (In Russian)
- Wojtaszek J., Dziewulska-Szwajkowska D., Lozińska-Gabska M., Adamowicz A., Dzugaj A. Hematological effects of high dose of cortisol on the carp (*Cyprinus carpio* L.): cortisol effect on the carp blood. *General comp. endocr.*, 2002, vol. 125, no. 2, pp. 176–183. doi: 10.1006/gcen.2001.7725
- Zabotkina E.A., Lapirova T.B. Vliyanie pesticidov na immunofiziologicheskoe sostoyanie ryb [Influence of pesticides on the immunophysiological state of fish]. *Uspekhi Sovr. Biol.*, 2004, vol. 124, no. 4, pp. 354–361. (In Russian)
- Zabotkina E.A., Lapirova T.B. Vliyanie tyazhelykh metallov na immunofiziologicheskii status ryb [Influence of heavy metals on the immunophysiological status of fish]. *Uspekhi Sovr. Biol.*, 2003, vol. 123, no. 4, pp. 401–408. (In Russian)
- Zabotkina E.A., Lapirova T.B., Serednyakov V.E., Nesterova T.A. Ekologicheskaya plastichnost gematologicheskikh pokazatelei presnovodnykh kostistykh ryb [Ecological plasticity of hematological parameters of freshwater bony fish]. *Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS*, 2015, iss. 72 (75), pp. 16–29. doi: 10.24411/0320-3557-2015-10020. (In Russian)
- Zelenetskii N.M., Zelenetskaya T.A., Dmitrieva D.A. Vliyanie izmenenii temperaturnogo rezhima Rybinskogo vodokhranilishcha za 50-letnii period na chislennost i rost ryb [The effect of changes in the thermal regime of the Rybinskoye reservoir over 50 years on the abundance and growth of fish]. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk*, 2017, no. 9, pp. 46–57. doi: 10.17076/eco477. (In Russian)
- Zhiteneva L.D., Makarov E.V., Rudnitskaya O.A. Trombotsity ryb i drugikh grupp pozvonochnykh [Trombocytes of fish and other groups of vertebrates]. Rostov-na-Donu, Izd-vo SKNC VSc, 2003. 70 p.

LEUKOCYTES AND THROMBOCYTES OF PERIPHERAL BLOOD OF THE BLACK SEA-CASPIAN TYULKA (*CLUPEONELLA CULTRIVENTRIS*, NORDMANN 1840) OF THE IVANKOVO AND UGLICH RESERVOIRS

D. Yu. Trofimov*, O. L. Tselmovich, E. A. Zabotkina

Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,

*152742 Borok, Russia, e-mail: *dytrof@ibiw.ru*

Revised 12.09.2022

For the first time, the hematological parameters of tyulka (*Clupeonella cultriventris*, Nordmann, 1840) in the reservoirs of the Upper Volga were studied. The composition of leukocytes and thrombocytes, morphometric characteristics of cells were studied by routine methods of light microscopy. It was shown that blood of tyulka has a lymphocytic character, but an increase in the number of granulocytes and their size was found against the background of a decrease in the number of lymphocytes in tyulka in the lower section of the Ivankovo – the upper section of the Uglich reservoirs, which may indicate the presence of anthropogenic pressure. The proportion of thrombocytes was approximately three times higher than the proportion of leukocytes, which indicates a high blood clotting of the tyulka. Correlations between the characteristics of leukocytes and platelets and the content of basic cations and anions in water were studied.

Keywords: Black Sea-Caspian tyulka, leukocytes, thrombocytes, environmental factors, reservoirs of the Upper Volga