

УДК 597.556.331.591.111.1.591.473.3

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ КЛЕТОЧНОГО СОСТАВА КРОВИ И ГИСТОЛОГИИ МЫШЦ ПОЛОВОЗРЕЛЫХ САМОК И САМЦОВ ОКУНЯ-КЛЮВАЧА (*SEBASTES MENTELLA*)

© 2021 г. В. П. Панов^{a, *}, С. С. Сафонова^a, Г. И. Пронина^{a, b},
А. М. Орлов^{c, d, e, f, g, h}, А. Ю. Рольский^{i, j}, Д. В. Артеменков^d

^aРоссийский государственный аграрный университет – Московская сельскохозяйственная академия имени К.А. Тимирязева (РГАУ – МСХА), ул. Тимирязевская, 49, Москва, 127550 Россия

^bВсероссийский научно-исследовательский институт ирригационного рыбоводства (ВНИИР), ул. Сергеева, 24, пос. Воровского, Ногинский район, Московская область, 142460 Россия

^cИнститут океанологии имени П.П. Ширшова РАН (ИО РАН), Нахимовский проспект, 36, Москва, 117218 Россия

^dВсероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), ул. Верхняя Красносельская, 17, Москва, 107140 Россия

^eИнститут проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН (ИПЭЭ РАН), Ленинский проспект, 33, Москва, 119071 Россия

^fДагестанский государственный университет (ДГУ), ул. Гаджиева, 43а, Махачкала, 367000 Россия

^gПрикаспийский институт биологических ресурсов ДФИЦ РАН (ПИБР ДФИЦ РАН), ул. Гаджиева, 45, Махачкала, 367000 Россия

^hТомский государственный университет (ТГУ), проспект Ленина, 36, Томск, 634050 Россия

ⁱПолярный филиал ФГБНУ «ВНИРО» (ПИРО имени Н.М. Книповича), ул. Книповича, 6, Мурманск, 183038 Россия

^jМурманский государственный технический университет (ФГБОУ ВО МГТУ), ул. Спортивная, 13, Мурманск, 183010 Россия

*e-mail: panovval@gmail.com

Поступила в редакцию 22.05.2020 г.

После доработки 19.10.2020 г.

Принята к публикации 19.01.2021 г.

Изученные материалы гистоструктуры и клинических показателей крови половозрелых самок и самцов окуня-клювача (*Sebastes mentella*) из пелагиали моря Ирмингера (северо-восточная Атлантика) позволили впервые описать особенности морфологической структуры их тела и представить характеристику клеток крови. Диаметр белых и красных мышечных волокон вдоль тела (от головы до хвоста) у самок и самцов клювача значительно различается. Кроме того, самки отличаются от самцов по распределению плотности волокон вдоль тела. Морфология и размеры клеток эритропоэтического ряда и лейкоцитов у самок и самцов клювача схожи с таковыми других видов рыб. Тем не менее эритропоэз и лейкопоэз самцов и самок протекают неодинаково. Значимые различия в составе соматической мускулатуры самок и самцов свидетельствуют о более высокой скорости обменных процессов у самок. В лейкограмме самок доля зрелых сегментоядерных нейтрофилов, которые являются основными микрофагами с высокой антигенной активностью, значительно больше, чем у самцов. Поэтому у самок более высокий клеточный фактор врожденного иммунитета.

Ключевые слова: окунь-клювач (*Sebastes mentella*), половой диморфизм, белые и красные мышцы, эритропоэз, лейкограмма, море Ирмингера, северо-восточная Атлантика

DOI: 10.31857/S0044513421070084

Морские окуни рода *Sebastes* – одна из наиболее таксономически разнообразных групп костистых рыб, насчитывающая около 111 видов (Love et al., 2002; Барсуков, 2003; Froese, Pauly, 2020),

большинство из которых обитают в северной части Тихого океана (Снытко, 2001; Love et al., 2002), а четыре вида (*S. fasciatus*, *S. mentella*, *S. norvegicus* и *S. viviparus*) населяют северную часть Ат-

лантического океана и сопредельный сектор Северного Ледовитого океана и только два вида (*S. capensis* и *S. ocellatus*) представлены в южном полушарии. Наиболее массовыми видами, обитающими в Северной Атлантике и морях Северного Ледовитого океана, являются окуни клюворылый (*S. mentella*) и золотистый (*S. norvegicus*) (Павлов, Шибанов, 1991; Muus, Nielsen, 1999; Planque et al., 2013).

Североатлантические морские окуни, как и другие представители рода *Sebastes*, способны обитать в широком (от нескольких метров до более 1000 м) диапазоне глубин (Барсуков и др., 1984; Hureau, Litvinenko, 1986; Павлов, 1988; Барсуков, 2003). Среди них самым глубоководным является клюворылый морской окунь (окунь-клювач, *S. mentella* Travin 1951), максимальная глубина распределения скоплений которого в районе хребта Рейкьянес составляет свыше 1000 м (Павлов, 1988). Поэтому изучение образа жизни этого вида, способного обитать на больших глубинах в условиях высокого давления, низких температур, абсолютной темноты и других суровых биотических и абиотических факторов (Haedrich, 1996), приобретает особую актуальность для выявления закономерностей морфологических и физиологических адаптаций.

Особенности морфологической структуры тела, соматическая или скелетная мускулатура, определяют интенсивность роста рыб (Панов, Смирнов, 1996). Клетки крови выполняют разнообразные физиологические и иммунологические функции, защищают организм от чужеродных тел и обеспечивают адаптацию рыб (Микряков, Балабанова, 1979; Secombes, 1996; Галактионов, 2005). Клеточная часть крови представлена эритроцитами, лейкоцитами, тромбоцитами и их предшественниками. Наличие бластных клеток в крови рыб объясняется тем, что в отличие от высших позвоночных они лишены красного костного мозга, и функцию гемопоэза выполняют другие органы и ткани: жаберный аппарат, слизистая оболочка кишечника, сердце, почки, селезенка, эндотелий сосудов, лимфоидный орган под крышкой черепа и др. (Иванов и др., 2018).

Вопросам биологии, экологии, особенностям внутривидовой структуры и распространению окуня-клювача посвящен ряд работ (Барсуков и др., 1984; Hureau, Litvinenko, 1986; Павлов, 1988, Magnússon et al., 1995; Мельников, 2006; Рольский, 2016 и др.). Однако сведения о морфологии осевых мышц и физиологии крови самцов и самок этого вида в доступной литературе отсутствуют. Поэтому изучение гистологической структуры скелетных мышц, гемопоэза и лейкограммы крови половозрелых самок и самцов окуня-клювача важно для понимания морфофизиологиче-

ских перестроек в процессе его адаптации к глубоководным условиям обитания.

Целью настоящего исследования является определение морфофункциональных особенностей осевой мускулатуры и клинических параметров периферической крови половозрелых самок и самцов пелагического окуня-клювача (*S. mentella*).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала для изучения гистоструктуры и клинических показателей крови окуня-клювача осуществлен в период научно-исследовательских работ в июне—июле 2018 г. на борту НИС “Атлантида” в море Ирмингера (59°60′–64°60′ с.ш., 26°20′–41°50′ з.д.) в районе регулирования НЕАФК (Комиссия по рыболовству в северо-восточной части Атлантики), включая открытые воды и исключительные экономические зоны (ИЭЗ) Гренландии и Исландии. При проведении траловых работ использовали разноглубинный трал 78.7/416 м проекта 2492-02, канатная и сетная части которого изготовлены из современных облегченных материалов, размеры ячеи в крыльях 68 мм и кутце 16 мм.

Для изучения гистоструктуры мышечной ткани и клинических показателей крови клюворылого окуня отобраны 9 и 7 проб соответственно из уловов 10 тралений на глубинах 325 и 700 м (табл. 1). Видовую идентификацию рыб в уловах осуществляли с помощью определителя морских окуней (Барсуков и др., 1984). Объектами настоящего исследования послужили половозрелые самки и самцы клюворылого окуня длиной 37–40 см и массой 608–996 и 376–748 г соответственно. Состояние гонад окуня-клювача определяли согласно специально разработанным для морских окуней шкалам зрелости (Алексеев, Алексеева, 1996; Филина и др., 2017).

Образцы мышц были взяты у головы, у основания спинного плавника и в области хвостового стебля. Отбор образцов у всех рыб выполняли по единой схеме (Панов, Смирнов, 1996). Собранные пробы хранили в зафиксированном состоянии в 4% формалине. Желатиновые гистологические срезы толщиной 15 мкм получали на замораживающем микротоме. Окраску осуществляли Суданом III (Вектон, Россия) и гематоксилином Карацци (Абрис+, Россия). На препаратах определяли диаметр белых и красных мышечных волокон и их плотность (Аппельт, 1959). Методом аппликации устанавливали долю поверхностных боковых мышц в области хвостового стебля (Автандилов, 1973).

Для проведения клинических исследований у свежельовленных рыб на борту судна (в судовой лаборатории) осуществляли взятие проб крови из хвостовой вены. Сразу же вслед за этим изготов-

Таблица 1. Информация о поимках клюворылого окуня

Пол	Длина общая, см	Масса, г	Стадия зрелости гонад	Дата поимки	Координаты		Глубина, м
					с.ш.	з.д.	
Гистологические пробы							
Самки	370	608	9–3	15.06.2018	64°05′	34°42′	700
	400	940	9–3	23.06.2018	63°06′	28°41′	700
	400	890	9–3	23.06.2018	63°06′	28°41′	700
	380	728	9–3	24.06.2018	62°35′	27°27′	700
Самцы	390	606	3–0	15.06.2018	64°05′	34°42′	700
	400	748	3–0	15.06.2018	64°05′	34°42′	700
	370	618	3–0	15.06.2018	64°05′	34°42′	700
	390	692	3–0	26.06.2018	62°35′	33°32′	700
	370	648	3–0	02.07.2018	62°10′	27°29′	700
Клинические пробы							
Самки	370	996	9–3	22.06.2018	63°05′	31°43′	375
	370	932	9–3	22.06.2018	63°05′	31°43′	375
	380	614	9–3	21.06.2018	63°05′	34°43′	325
	390	696	9–3	17.06.2018	64°05′	30°47′	375
Самцы	370	376	3–0	20.06.2018	63°34′	35°16′	325
	370	630	3–0	18.06.2018	63°48′	27°51′	325
	390	606	3–0	15.06.2018	64°04′	34°15′	700

ляли препараты на предметных стеклах в двух повторностях. Мазки высушивали в темном проветриваемом месте до исчезновения влажного блеска и хранили при комнатной температуре до окончания экспедиции. Обернув в бумагу, транспортировали в лабораторию для анализа, где их окрашивали по методу Паппенгейма (Иванов и др., 2013).

Эритропоэз и лейкоцитарную формулу определяли методом дифференциального подсчета (Пронина, Корягина, 2017). В каждой мазке определяли содержание основных типов клеток и относительное их количество под цифровым микроскопом Optika DM-15 (Польша) с увеличением 10 × 60. Результаты исследований обработаны статистически с использованием *t*-теста при достоверности различий $p \leq 0.05$ с помощью стандартного пакета программ (Statistica v.12).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Окунь-клювач (*S. mentella*) относится к медленнорастущим видам рыб. Известно, что прирост длины у половозрелых особей не превышает 1.0 см в год (Шестова, 1976; Saborido-Rey et al., 2004). Максимальные абсолютные и относительные приросты отмечены у неполовозрелых особей, которые составляют 1.7–2.1 см, или 6.2–9.4% в год, соответственно. Самки обычно растут быст-

рее самцов, реже сходно с ними (Сорокин, 1977; Литвиненко, 1985; Мельников, Бакай, 2009). По мере созревания приросты снижаются и в возрасте 10–19 лет составляют 1.1–1.7 см и 3.0–4.6% соответственно. Начиная с возраста 21 года, они снижаются еще в большей степени (абсолютные – до 0.5–1.0 см, относительные – до 1.0–2.2%) (Мельников, 2006). Окунь-клювач в массе, независимо от места обитания, созревает поздно – в возрасте 9–19 лет при длине 29–45 см (Мельников, 2016). Его рост в целом определяется ростом отдельных частей тела, поэтому морфологические исследования позволяют определить особенности развития скелетной мускулатуры у самок и самцов.

Скелетная мускулатура самок и самцов клювача состоит из белых (гликолитических) и красных (окислительных) волокон. Красные мышцы располагаются под кожей вдоль средней линии на протяжении туловища и хвоста рыб. Остальная масса осевой мускулатуры представлена более глубоко расположенными белыми (гликолитическими) волокнами. Окунь-клювач, независимо от массы и длины тела, обладает относительно очень крупными как белыми, так и красными мышечными волокнами.

При длине 37–40 см у самок клювача белые мышечные волокна, расположенные вдоль тела в направлении от головы до хвоста, в разных участ-

Таблица 2. Морфометрия белых и красных мышечных волокон в различных частях тела рыб

Группа рыб	Диаметр волокон, мкм			Плотность волокон, %		
	голова	туловище	хвост	голова	туловище	хвост
Белые мышечные волокна						
Самки	$160.38 \pm 2.53^*$ 49.42–330.00	143.78 ± 2.36 57.75–379.50	132.40 ± 2.38 49.50–255.75	82.1	70.2	63.5
Самцы	$147.97 \pm 1.85^*$ 57.75–247.50	143.69 ± 2.29 57.75–297.00	130.81 ± 2.79 66.00–288.50	86.7	81.6	72.6
Красные мышечные волокна						
Самки	46.72 ± 2.68 9.90–123.75	$59.46 \pm 4.58^*$ 9.90–107.25	$51.59 \pm 1.21^*$ 16.50–115.50	52.7	70.3	59.7
Самцы	–	$42.59 \pm 3.02^*$ 14.85–99.00	$41.94 \pm 0.88^*$ 8.25–132.00	–	60.9	54.8

Примечания. * Различия между самками и самцами достоверны при $p \leq 0.05$. Над чертой – среднее и ошибка среднего. Под чертой – пределы колебания показателя.

ках имеют разный диаметр (табл. 2). По средним значениям, рассчитанным по трем точкам отобранных образцов мышечной ткани, диаметр волокон уменьшается с 160.38 ± 2.53 до 132.40 ± 2.38 мкм ($p \leq 0.05$). У головы и под спинным плавником у самок размеры волокон также различаются. У самцов наблюдается обратная картина. Размеры волокон имеют сходные диаметры у головы и под спинным плавником, а в хвостовой части они существенно меньше ($p \leq 0.05$). Диаметр мышечных волокон у самцов и самок различен ($p \leq 0.05$). Диаметр отдельных гликолитических волокон, расположенных у головы, достигает у самцов 248, у самок 330 мкм, под спинным плавником – 297 и 380 мкм, в хвосте – 289 и 256 мкм соответственно.

Плотность волокон у самок клювача постепенно уменьшается от головы к хвосту (табл. 2). У самцов наблюдается сходная плотность белых волокон у головы и под спинным плавником, но в хвосте этот показатель снижается. Таким образом, у самцов и самок обнаруживается тенденция к уменьшению доли мышечного компонента в хвосте рыб.

Красные мышечные волокна у самок и самцов клювача существенно меньше, чем белые волокна. Размеры окислительных волокон у самок в каудальном направлении изменяются достоверно. При этом диаметр мышечных волокон возрастает по направлению от головы к туловищу с 46.72 ± 2.68 до 59.46 ± 2.58 мкм, а далее в хвосте снижается до 51.59 ± 1.51 мкм ($p \leq 0.05$). Диаметры этих волокон у самцов в хвосте и под спинным плавником схожи.

Образцы мышечной ткани, взятые в различных частях тела самцов, оказались неполными.

В связи с этим красные мышцы у головы самцов клювача были частично утрачены. Тем не менее на имеющихся образцах мышечной ткани, содержащих окислительные волокна, между самцами и самками можно отметить достоверные различия в размерах волокон под спинным плавником и в хвосте ($p \leq 0.05$). Более крупные красные волокна отмечены у самок.

Плотность волокон у самок клювача увеличивается вдоль тела с 53 до 70% (табл. 2) под спинным плавником и снижается в хвосте до 60%. Плотность красных волокон в хвосте у самцов схожа с таковой у самок (55%). При этом плотность красных волокон от туловища к хвосту снижается и у самцов и у самок.

В количественной структуре красных мышечных волокон самок клювача модальный класс составляют волокна диаметром 20–50 мкм. Их доля в середине туловища составляет 47%, в хвосте – 50%, у головы – 53%. В то же время, их доля у самцов выше в туловище (71%) и в хвосте (66%). Отсутствие нормального распределения волокон в середине туловища у самцов и самок может характеризовать чередующиеся процессы гипертрофии и гиперплазии.

У изученных самцов и самок клювача соотношение размеров групп белых мышечных волокон несколько различается. У самцов модальный класс составляют волокна с диаметром 100–200 мкм (от 78 до 84%) у головы и под спинным плавником, уменьшение волокон до 80–150 мкм (73%) наблюдается в хвосте. Самки имеют схожий модальный класс (100–200 мкм) вдоль всего тела – от 75 до 80%.

Различия мышечных волокон у самок и самцов клювача, выявленные в результате наших ис-

следований, несомненно свидетельствуют о том, что в этих волокнах протекают процессы синтеза и распада белка. В свою очередь, ускоренные синтез и распад характеризуются рядом факторов: запасом аминокислот в клетках (следовательно, более высокой массой тела), повышенной концентрацией анаболических гормонов (Holloszy et al., 1971; Schantz et al., 1983), свободного креатина (Walker et al., 1979) и ионов водорода (Панин, 1983). Приведенные литературные данные и полученные нами достоверные факты различий мышечных волокон у половозрелых особей клявача свидетельствуют о более высокой скорости обменных процессов у самок по сравнению с самцами. Подтверждение этому, действительно, в изученных пробах при одинаковых размерах масса самки в среднем существенно выше массы самца (996 против 748 г). В целом, известно, что энергетические затраты генеративного обмена (овогенез) у самок более значительные по сравнению с самцами (Шестова, 1976; Алексеев, Алексеева, 1996; Филина и др., 2017) и, естественно, это сказывается на скорости их роста. При этом изученные самки имели яичники небольшой массы на стадии посленерестового восстановления (стадия зрелости 9–3).

Вероятно, ввиду усиления обменных процессов для самок клявача характерна большая пищевая, а, следовательно, и плавательная активность, чем для самцов. Сведения об особенностях локомоции и скорости передвижения окуня-клявача отрывочны. Результаты наблюдений за его распределением и поведением в пелагиали моря Ирмингера из подводного аппарата (Павлов, 1988) свидетельствуют о перемещении отдельных особей со скоростью 1.5–2 м/с.

Кроме особенностей поведения окуня, вероятно, на размеры мышечных волокон влияют температурные условия жизни. У видов, подвергающихся влиянию низких температур, размеры мышечных волокон обычно увеличиваются независимо от широты обитания (Egginton, Johnston, 1984; Egginton, Sidell, 1989; Rodnick, Sidell, 1997; Brien et al., 2003; Panov et al., 2019). При этом диаметр волокон у белокровных видов (ледяные рыбы семейства Chaenichthyidae) также больше, чем у рыб, в эритроцитах которых содержится гемоглобин (Fitch et al., 1984; Archer, Johnston, 1991; Johnston et al., 1998; Brien et al., 2003). Эритроциты и лейкоциты характеризуют периферическую кровь, также эти клетки выполняют разнообразные физиологические и иммунологические функции, обеспечивающие адаптацию рыб к условиям внешней среды (Микряков, Балабанова, 1979; Se-combes, 1996; Галактионов, 2005).

Клетки эритропоэтического ряда у самок и самцов клявача по морфологии и размерам аналогичны этим клеткам других видов рыб (Ивано-

ва, 1983; Головина, Тромбицкий, 1989). Среди клеток эритроидного ряда встречались нормобласты, базофильные эритроциты и зрелые полихроматофильные эритроциты (табл. 3). У самок клявача, кроме того, регистрировались эритробласты – незрелые клетки популяции эритроцитов. У самок эти клетки в эритрограмме отсутствовали, что, по-видимому, объясняется восстановлением организма после вымета предличинок.

На долю созревающих клеток эритроидного ряда приходилось 5.0 и 9.2%, на долю нормобластов – 0.5 ± 0.3 и $0.3 \pm 0.1\%$ соответственно у самок и самцов клявача. Зрелые эритроциты – самая многочисленная группа составляет $90.8 \pm 3.6\%$ и $95.0 \pm 1.2\%$ соответственно. Повышенное содержание зрелых эритроцитов в составе клеток эритропоэтического ряда в сравнении с показателем доли зрелых эритроцитов в эритрограмме у пресноводных рыб (Грушко, 2010), по-видимому, обусловлено выполнением функции переноса кислорода в условиях высокого давления на больших глубинах.

Эритропоэз самцов и самок протекал неодинаково. У самцов выявлена небольшая доля бластных форм, что свидетельствует об активном эритропоэзе. У самок клявача примерно в два раза выше, чем у самцов ($p \leq 0.05$), доля базофильных эритроцитов – незрелых клеток. Такой более активный эритропоэз у самок, вероятно, связан с более высокими энергетическими затратами, чем у самцов (Пронина и др., 2021).

У самок и самцов клявача соотношение (лейкограмма) и размеры лейкоцитов аналогичны таковым у других видов рыб: диаметр лимфоцитов 5.0 мкм, моноцитов, нейтрофилов и эозинофилов – 11.0–12.0 мкм, бластных клеток – 10.0 мкм. Гранулоциты, как и у большинства костистых рыб (Иванова, 1983; Головина, Тромбицкий, 1989; Балабанова, 2002), представляют собой клетки четырех типов: базофилы (у самцов не обнаружены), эозинофилы, палочкоядерные и сегментоядерные нейтрофилы. Необходимо отметить, что при изучении лейкограмм морских костистых рыб из отрядов Clupeiformes, Beloniformes, Gadiformes, Perciformes, Pleuronectiformes и семейств Serranidae, Labridae, Myctophidae, Nototheniidae и Paralepididae были выделены шесть типов клеток (лимфоциты, моноциты, нейтрофилы, нейтро-, эозино- и базофилы, палочкоядерные и сегментоядерные нейтрофилы) (Гордеев и др., 2014; Пронина и др., 2021).

Лейкоциты самок и самцов клявача представлены теми же типами клеток (табл. 3), что у большинства костистых видов рыб. В лейкоцитарной формуле основную долю составляют лимфоциты (90.3 ± 2.93 и $93.7 \pm 1.86\%$ соответственно у самок и самцов), далее в порядке убывания следуют сегментоядерные (6.8 ± 1.39 и $2.7 \pm 0.33\%$ при $p \leq 0.05$) и

Таблица 3. Параметры периферической крови самок и самцов окуня-клювача

Показатель	Самки	Самцы
Эритропоэз, %		
Гемоцитобласты, эритробласты	—	0.33 ± 0.21
Нормобласты	0.5 ± 0.29	0.33 ± 0.13
Базофильные эритроциты	8.75 ± 1.44*	4.33 ± 0.21*
Сумма зрелых и полихроматофильных эритроцитов	90.75 ± 3.59	95.0 ± 1.15
Лейкоцитарная формула, %		
Миелобласты	—	—
Промиелоциты	—	—
Миелоциты	—	1.0 ± 0.28
Метамиелоциты	—	0.67 ± 0.23
Палочкоядерные нейтрофилы	2.25 ± 0.48	1.00 ± 0.38
Сегментоядерные	6.75 ± 1.39*	2.67 ± 0.33*
Эозинофилы	0.25 ± 0.20	0.33 ± 0.17
Базофилы	0.25 ± 0.13	—
Моноциты	0.25 ± 0.13	0.67 ± 0.47
Лимфоциты	90.25 ± 2.93	93.67 ± 1.86

* Различия между самками и самцами достоверны при $p \leq 0.05$. Указаны среднее и ошибка среднего.

палочкоядерные нейтрофилы (2.3 ± 0.48 и $1.0 \pm 0.38\%$), моноциты (0.3 ± 0.13 и $0.7 \pm 0.47\%$), эозинофилы (0.3 ± 0.20 и 0.3 ± 0.17). У самцов миелоидные формы клеток (1.7%) свидетельствуют об интенсивном лейкопоэзе. У самок присутствует небольшая доля базофилов ($0.3 \pm 0.13\%$), что соответствует физиологической норме для животных и в частности рыб (Пронина, Корягина, 2015; Иванов и др., 2018). Известно, что функции базофилов связаны с их участием в аллергических и воспалительных реакциях за счет содержания в их гранулах биологически активных веществ, в частности, гистамина и гепарина. Базофилы обеспечивают иммунный ответ: их гранулы содержат гистамин, гепарин, серотонин и другие медиаторы воспаления. Важной функцией базофилов также является их участие в регуляции жирового обмена, так как выделяющийся при дегрануляции базофилов гепарин способен активировать липопротеиновую липазу, регулирующую расщепление В-липопротеидов. Вероятно, при резорбции гонад у самок активируется липидный обмен (Фрейдлин, Тотолян, 2001; Eberlein-Konig et al., 2006).

В лейкограмме самок окуня-клювача доля зрелых сегментоядерных нейтрофилов примерно в 3 раза выше, чем у самцов. По-видимому, данный факт связан с половыми различиями, а именно со степенью зрелости гонад. Семенники исследованных самцов находились на 3 стадии зрелости (созревание), яичники самок — на стадии зрелости 9–3 (посленерестовое восстановление). У самок происходила регенерация половых желез и

подготовка к новому репродуктивному циклу, активировались клеточные факторы иммунитета — макрофаги. Но так как сегментоядерные нейтрофилы являются фагоцитами, относительно высокое их содержание свидетельствует о значительном потенциале клеточного фактора врожденного иммунитета. Либо повышенное их содержание в крови может говорить о большей способности иммунной системы самок активно поглощать не только бактерии, но и продукты распада клеток и тканей, что тесно связано с высокой интенсивностью обменных процессов организма (Житенева и др., 1989; Головина, Тромбицкий, 1989).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Безусловно, способность к обитанию на больших глубинах в специфических условиях накладывает отпечаток на все стороны жизнедеятельности, связанные с морфологией, биологическими функциями и физиологией самок и самцов окуня-клювача. В состав соматической мускулатуры самок и самцов клювача входят крупные окислительные и гликолитические волокна, которые значимо различаются по числу и диаметру. Структура соматической мускулатуры отмечает более высокую скорость обменных процессов роста самок клювача по сравнению с самцами.

Помимо этого, у самок клювача относительно самцов в крови отмечено большее число незрелых клеток и повышенное содержание фагоцитов. Достоверно большая доля зрелых сегментоядерных нейтрофилов в лейкограмме у самок по

сравнению с самцами свидетельствует о значительном потенциале фагоцитарной активности. Нейтрофильные лейкоциты являются центральным звеном неспецифической резистентности организма. От их деятельности зависит интенсивность фагоцитоза и продукция гуморальных неспецифических факторов защиты: комплемента, лизоцима, интерферона, обеспечивающих бактерицидную активность сыворотки крови, а также миелопероксидазы, лактоферрина, катионных белков. Нейтрофилы первыми прибывают к месту повреждения тканей за счет целенаправленного движения клеток к объектам фагоцитоза (хемотаксис). В последние годы обсуждается участие нейтрофилов в регенераторных процессах (Черешнев и др., 2004; Чеснокова и др., 2015) и, соответственно, наличие у них репаративной функции, что подтверждает наше предположение о появлении этих клеток крови у самок в период восстановления после вымета предличинок.

Поскольку окунь-клювач является важным объектом промысла, неизбежно возникает необходимость его дальнейшего исследования и, прежде всего, онтогенетического характера. Изучение индивидуального развития позволит выявить морфофункциональные особенности рыб в процессе роста от выклева до половозрелости.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Автандилов Г.Г., 1973. Морфометрия в патологии. М.: Медицина. 248 с.
- Алексеев Ф.Е., Алексеева Е.И., 1996. Определение стадий зрелости гонад и изучение половых циклов, плодовитости, продукции икры и темпа полового созревания у морских промысловых рыб // Методическое пособие. Калининград: Изд-во АтлантНИРО. 73 с.
- Аппельт Г., 1959. Введение в методы микроскопического исследования. М.: МЕДГИЗ. 426 с.
- Балабанова Л.В., 2002. Ультраструктура гранулоцитов некоторых видов окунеобразных рыб // Биология внутренних вод. № 1. С. 79–84.
- Барсуков В.В., 2003. Аннотированный и иллюстрированный каталог морских окуней Мирового океана // Труды ЗИН РАН. Т. 295. 319 с.
- Барсуков В.В., Литвиненко Н.И., Серебряков В.П., 1984. Методические указания по определению видов морских окуней северной части Атлантического океана и прилегающих морей. Калининград: АтлантНИРО. 28 с.
- Галактионов В.Г., 2005. Эволюционная иммунология: учебное пособие. М.: Академкнига. 408 с.
- Головина Н.А., Тромбицкий И.Д., 1989. Гематология прудовых рыб. Кишинев: Штиинца. 156 с.
- Гордеев И.И., Микряков Д.В., Балабанова Л.В., Микряков В.Р., 2014. Состав лейкоцитов периферической крови антарктического клыккача *Dissostichus tawsoni* (Nototheniidae) // Вопросы ихтиологии. Т. 54. № 3. С. 1–4.
- Грушко М.П., 2010. Морфофизиологические особенности кроветворения у костистых рыб (на примере воблы (*Rutilus rutilus caspicus*)) // Вопросы рыболовства. Т. 11. № 2 (42). С. 327–340.
- Житенева Л.Д., Полтавцева Т.Г., Рудницкая О.А., 1989. Атлас нормальных и патологически измененных клеток крови рыб. Ростов н/Д.: Ростовское книжное изд-во. 111 с.
- Иванов А.А., Пронина Г.И., Корягина Н.Ю., Петрушин А.Б., 2013. Клиническая лабораторная диагностика в аквакультуре // Методические указания. М.: Изд-во ТСХА. 50 с.
- Иванов А.А., Пронина Г.И., Корягина Н.Ю., 2018. Гематология пойкилотермных гидробионтов. Иркутск: ООО “Мегапринт”. 133 с.
- Иванова Н.Т., 1983. Атлас клеток крови рыб. М.: Легкая и пищевая промышленность. 184 с.
- Литвиненко Н.И., 1985. Морские окуни (род *Sebastes*) Северной Атлантики — их морфология, экология, распространение, расселение и эволюция. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ. 22 с.
- Мельников С.П., 2006. Океанический окунь-клювач Северной Атлантики. Мурманск: ПИНРО. 111 с.
- Мельников С.П., Бакай Ю.И., 2009. Структура скопленных и основные популяционные характеристики окуня-клювача *Sebastes mentella* (Scorpaenidae) в пелагиали моря Ирмингера и смежных вод // Вопросы ихтиологии. Т. 49. № 2. С. 200–213.
- Мельников С.П., 2016. Внутривидовая структура окуня-клювача *Sebastes mentella* Атлантического и Северного Ледовитого океанов // Вопросы ихтиологии. Т. 56. № 1. С. 52–71.
- Микряков В.Р., Балабанова Л.В., 1979. Клеточные основы иммунитета у рыб // Физиология и паразитология пресноводных животных. Л.: Наука. С. 57–64.
- Павлов А.И., 1988. Распределение и поведение клюворылого морского окуня (*Sebastes mentella* Travin) на хребте Рейкьянес по наблюдениям из подводного аппарата “Север-2” // Биологические ресурсы талассобатиальной зоны Мирового океана. Тезисы докладов Всесоюз. совещания. М.: ВНИРО. С. 54–55.
- Павлов А.И., Шибанов В.Н., 1991. Исследования биологических ресурсов пелагиали и талассобатиали открытой части Северной Атлантики // Комплексные рыбохозяйственные исследования ПИНРО на Северном бассейне: итоги и перспективы. Сборник научных трудов ПИНРО. Мурманск: ПИНРО. С. 104–117.
- Панин Л.Е., 1983. Биохимические механизмы стресса. Новосибирск: Наука. 232 с.
- Панов В.П., Смирнов А.Н., 1996. Гистологическое строение осевой мускулатуры ротана (*Perccottus glehni* Dybowski, 1877) // Известия ТСХА. № 3. С. 191–201.
- Пронина Г.И., Корягина Н.Ю., 2015. Референтные значения физиолого-иммунологических показателей гидробионтов разных видов // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. № 4. С. 103–108.
- Пронина Г.И., Корягина Н.Ю., 2017. Методология физиолого-иммунологической оценки гидробионтов. Учебное пособие. СПб.: Лань. 96 с.

- Пронина Г.И., Орлов А.М., Артеменков Д.В., 2021. Параметры периферической крови двух видов глубоководных рыб семейства Веретенниковые (Paralichthyidae) // Известия РАН. Сер. Биол. № 4 (в печати).
- Рольский А.Ю., 2016. Особенности дифференциации морских окуней рода *Sebastes* Атлантического и Северного Ледовитого океанов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН. 26 с.
- Снытко В.А., 2001. Морские окуни северной части Тихого океана. Владивосток: ТИНРО-центр. 468 с.
- Сорокин В.П., 1977. Род морские окуни // Промысловые биологические ресурсы Северной Атлантики и морей Северного Ледовитого океана. Ч. 2. М.: Пищевая промышленность. С. 58–90.
- Филина Е.А., Рольский А.Ю., Бакай Ю.И., Попов В.И., Макеенко Г.А., 2017. Особенности репродуктивного цикла самок окуня-клювача *Sebastes mentella* (Sebastidae) // Вопросы ихтиологии. Т. 57. № 1. С. 89–95.
- Фрейдлин И.С., Толоян А.А., 2001. Клетки иммунной системы. Т. 3: Лимфоциты. Т. 4: Базофилы и тучные клетки. Т. 5: Эозинофилы. СПб.: Наука. 390 с.
- Черешнев В.А., Юшков Б.Г., Абидов М.Т., Данилова И.Г., Храмцова Ю.С., 2004. Морфогенетическая функция иммунокомпетентных клеток при восстановительных процессах в печени // Иммунология. Т. 25. № 4. С. 204–206.
- Чеснокова Н.П., Понукалина Е.В., Невважай Т.А., Полупотова Н.В., Бизенкова М.Н., 2015. Морфофункциональные и метаболические особенности гранулоцитов периферической крови // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. Т. 4. № 2. С. 285–289.
- Шестова Л.М., 1976. О наступлении половой зрелости окуня-клювача Баренцева и Норвежского морей // Труды ПИНРО. Вып. 37. С. 35–42.
- Archer S.D., Johnston I.A., 1991. Density of cristae and distribution of mitochondria in the slow muscle fibres of Antarctic fish // Physiological Zoology. V. 64. P. 242–258.
- Brien K.M., Skilbeck C., Sidell B.D., Egginton S., 2003. Muscle fine structure may maintain the function of oxidative fibres in haemoglobinless Antarctic fishes // Journal of Experimental Biology. V. 206. P. 411–421.
- Eberlein-Konig B., Varga R., Mempel M., Darsow U., Behrendt H., Ring J., 2006. Comparison of basophil activation tests using CD63 or CD203c expression in patients with insect venom allergy // Allergy. V. 61. № 9. P. 1084–5.
- Egginton S., Johnston I.A., 1984. Effects of acclimation temperature on routine metabolism muscle mitochondrial volume density and capillary supply in the elver (*Anguilla anguilla* L.) // Journal of Thermal Biology. V. 9. № 3. P. 165–170.
- Egginton S., Sidell B.D., 1989. Thermal acclimation induces adaptive changes in subcellular structure of fish skeletal muscle // American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology. V. 256. № 1. P. 1–9.
- Fitch N.A., Johnson, I.A., Wood R.E., 1984. Skeletal muscle capillary supply in a fish that lacks respiratory pigments // Respiration Physiology. V. 57. P. 201–211.
- Froese R., Pauly D., 2020. FishBase. *Sebastes* Cuvier, 1829 [Electronic resource]. Accessed through World Register of Marine Species at: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=126175> on 22.04.2020
- Haedrich R.L., 1996. Deep-water fishes: evolution and adaptation in the earth's largest living spaces // Journal of Fish Biology. V. 49. P. 40–53.
- Holloszy J.O., Oscai L.B., Mole, P.A., Don I.J., 1971. Biochemical adaptations to endurance exercise in skeletal muscle // Muscle Metabolism During Exercise. New York: Plenum Press. P. 51–61.
- Hureau J.P., Litvinenko N.I., 1986. Scorpaenidae // Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean. V. 3. Paris: UNESCO. P. 1211–1229.
- Johnston I.A., Calvo J., Guderley H., Fernandes D., Palmer L., 1998. Latitudinal variation in the abundance and oxidative capacities of muscle mitochondria in perciform fish // Journal of Experimental Biology. V. 201. P. 1–12.
- Love M.S., Yoklavich M., Thorsteinson L., 2002. The rockfishes of the Northeast Pacific. Berkeley: University of California Press. 404 p.
- Magnússon J., Magnússon J.V., Sigurdsson T., 1995. On the distribution and biology of the oceanic redfish in March 1995. ICES C.M.: G40. Copenhagen: ICES Headquarters. 14 p.
- Muus B.J., Nielsen J.G., 1999. Sea fish // Scandinavian Fishing Year Book. Hedehusene, Denmark. 340 p.
- Panov V.P., Faliy S.S., Orlov A.M., Artemenkov D.V., 2019. Histostructure of the locomotor apparatus in the three deep-water species of lanternfishes (Myctophidae): *Myctophum punctatum*, *Notoscopelus kroyeri*, and *Lampanyctus macdonaldi* // Journal of Ichthyology. V. 59. № 6. P. 928–937.
- Planque B., Kristinsson K., Astakhov A., Bernreuther M., Bethke E., Dreveniyak K., Nedreaas K., Reinert J., Rolskiy A., Sigurdsson T., Stransky C., 2013. Monitoring beaked redfish (*Sebastes mentella*) in the North Atlantic, current challenges and future prospects // Aquatic Living Resources. V. 26. P. 293–306.
- Rodnick K.J., Sidell B.D., 1997. Structural and biochemical analyses of cardiac ventricular enlargement in cold-acclimated striped bass // American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology. V. 273. P. 252–258.
- Saborido-Rey F., Garabana D., Cerviño S., 2004. Age and growth of redfish (*Sebastes marinus*, *S. mentella*, and *S. fasciatus*) on the Flemish Cap (Northwest Atlantic) // ICES Journal of Marine Science. V. 61. № 2. P. 231–242.
- Schantz P.G., Henriksson J., Jansson E., 1983. Adaptation of human skeletal muscle to endurance training of long duration // Clinical Physiology. V. 3. P. 141–151.
- Secombes C.J., 1996. The nonspecific immune system: cellular defense // The fish immune system: organism, pathogen and environment. London: Acad. Press. P. 63–105.
- Walker W.G., Whelton P.K., Saito H., Russell R.P., Hermann J., 1979. Relation between blood pressure and renin, renin substrate, angiotensin II, aldosterone and urinary sodium and potassium in 574 ambulatory subjects // Hypertension. V. 1. P. 287–291.

FEATURES OF BLOOD CELLS AND THE MUSCLE HISTOLOGY OF MATURE FEMALES AND MALES OF THE BEAKED REDFISH, *SEBASTES MENTELLA***V. P. Panov^{1,*}, S. S. Safonova¹, G. I. Pronina^{1,2}, A. M. Orlov^{3,4,5,6,7,8},
A. Yu. Rolskii^{9,10}, D. V. Artemenkov⁴**¹Russian State Agrarian University – K.A. Timiryazev Moscow Agricultural Academy (RSAU-MAA),
Timiryazevskaya Street, 49, Moscow, 127550 Russia²Russian Scientific Research Institute of Irrigation Fisheries (VNIIR), Sergeyeva Street, 24, Vorovsky,
Noginsky District, Moscow Region, 142460 Russia³Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences (IO RAS), Nakhimovskiy Prospekt 36, Moscow, 117218 Russia⁴Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO),
Verkhnyaya Krasnoselskaya Street, 17, Moscow, 107140 Russia⁵Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,
Leninsky Prospekt 33, Moscow, 119071 Russia⁶Dagestan State University, Gadzhieva Street 43a, Makhachkala, 367000 Russia⁷Caspian Institute of Biological Resources, Dagestan Federal Research Center, Russian Academy of Sciences,
Gadzhieva Street 45, Makhachkala, 367000 Russia⁸Tomsk State University, Leninsky Prospekt 36, Tomsk, 634050 Russia⁹Knipovich Polar Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (PINRO),
Knipovich Street 6, Murmansk, 183038 Russia¹⁰Murmansk State Technical University, Sportivnaya Street, 13, Murmansk, 183010 Russia

*e-mail: panovval@gmail.com

The histological structure and clinical blood parameters of mature female and male beaked redfish, *Sebastes mentella*, from the pelagic zone of the Irminger Sea, Northeast Atlantic allowed for the first time to describe the features of the morphological structure of their bodies and to present the characteristics of blood cells. The diameter of white and red muscle fibers along the body (from head to tail) in females and males is significantly different. In addition, females differ from males in the distribution of fiber density along the body. The morphology and sizes of erythropoietic cells and leukocytes in females and males of the beaked redfish are similar to those of other fish species. However, erythropoiesis and leukopoiesis in males and females are not the same. Significant differences in the composition of the somatic muscles of females and males indicate a higher rate of metabolic processes in females. In the leukogram of females, the proportion of mature segmented neutrophils is significantly higher than that in males. Therefore, females have a higher cellular factor of innate immunity. Segmented neutrophils are the main microphages with high antigenic activity, providing phagocytosis due to defensin in lysosomes and performing direct killer actions.

Keywords: beaked redfish (*Sebastes mentella*), sexual dimorphism, white and red muscles, erythropoiesis, leukogram, Irminger Sea, Northeast Atlantic