

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК



ИБВВ РАН



Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

ВЫПУСК 104(107)

2023

ОКТЯБРЬ – ДЕКАБРЬ

Выходит 4 раза в год

п. Борок

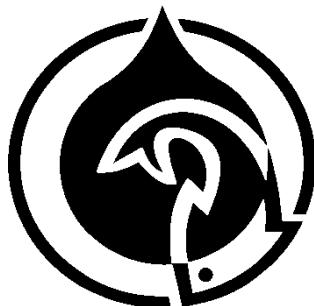
2023

THE MINISTRY OF EDUCATION AND SCIENCE OF THE RUSSIAN FEDERATION

THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES



IBIW RAS



Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS

ISSUE 104(107)

2023

OCTOBER – DECEMBER

The journal is published quarterly

Borok

2023

УДК 574(28)

ББК 28.081

Т78

Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. – Борок : ИБВВ РАН – 2023. – Вып. 104 (107) – 68 с.

Редакционная коллегия:

С. А. Поддубный (гл. редактор), д.г.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия

А. В. Крылов (зам. гл. редактора), д.б.н., проф., ИБВВ РАН, Борок, Россия

А. А. Бобров, к.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия

Б. К. Габриелян, д.б.н., проф., НАН РА НЦ ЗГЭ, Ереван, Армения

Ю. В. Герасимов, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия

А. Н. Дзюбан, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия

Хай Доан Нё, д.ф., Институт океанографии, ВАНТ, Нячанг, Вьетнам

В. Т. Комов, д.б.н., проф., ИБВВ РАН, Борок, Россия

В. И. Лазарева, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия

Н. М. Минеева, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия

Лам Нгуен Нгок, д.ф., проф., Институт океанографии, ВАНТ, Нячанг, Вьетнам

К. Робинсон, д.ф., EAWAG, Цюрих, Швейцария

В. П. Семенченко, д.б.н., чл.-кор. ННЦ НАН по биоресурсам, Минск, Беларусь

И. Л. Голованова, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия

Ю. С. Даценко, д.г.н., МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

М. М. Трофимчук, к.б.н., Гидрохимический институт, Ростов-на-Дону, Россия

Ответственный редактор: **А. В. Крылов**

Ответственный секретарь **А. А. Сажнева**

ISSN 0320-3557 Print

ISSN 2712-8377 Online

Учредитель (адрес): Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук (152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок, д. 109, ИБВВ РАН; Телефон/факс: (48547)24042; e-mail: adm@ibiw.ru).

Издатель (адрес): Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук (152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок, д. 109, ИБВВ РАН; Телефон/факс: (48547)24042; e-mail: adm@ibiw.ru).

Адрес редакции: 152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н,
ИБВВ РАН
тел./факс (48547) 2-48-09; e-mail: trud@ibiw.ru

© ИБВВ РАН, 2023 г.

Editorial board:

S. A. Poddubny (editor), Dr. of geogr., IBIW RAS, Borok, Russia
A. V. Krylov (deputy editor), Dr. of biol., prof., IBIW RAS, Borok, Russia
A. A. Bobrov, PhD., IBIW RAS, Borok, Russia
Hai Doan Nhu, PhD., Institute of Oceanography, VAST, Nha Trang, Vietnam
A. N. Dzuban, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia
B. K. Gabrielyan, Dr. of biol., prof., SC ZHE NAS RA, Yerevan, Armenia
Yu. V. Gerasimov, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia
V. T. Komov, Dr. of biol., prof., IBIW RAS, Borok, Russia

V. I. Lazareva, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia
N. M. Mineeva, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia
Lam Nguyen Ngoc, PhD., prof., Institute of Oceanography, VAST, Nha Trang, Vietnam
C. Robinson, PhD., EAWAG, Zurich, Switzerland
V. P. Semenchko, Dr. of biol., corr. member NASB, Minsk, Belar
I. L. Golovanova, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia
Y. S. Datsenko, Dr. of geogr., Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia
M. M. Trofimchuk, Ph.D., Hydrochemical Institute, Rostov-on-Don, Russia

Editor-in-chief of the volume: **A. V. Krylov**

Coordinating editor: **A. A. Sazhneva**

ISSN 0320-3557 Print
ISSN 2712-8377 Online

Founder (address): Federal State Budgetary Scientific Institution, the Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences (152742, Yaroslavl oblast, Nekouz region, Borok, 109, IBIW RAS;
Phone/fax: (48547)24042; *e-mail:* adm@ibiw.ru).

Publisher (address): Federal State Budgetary Scientific Institution, the Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences (152742, Yaroslavl oblast, Nekouz region, Borok, 109, IBIW RAS;
Phone/fax: (48547)24042; *e-mail:* adm@ibiw.ru).

Editorial address: 152742, Borok, Yaroslavl region, Nekouz district,
IBIW RAS
tel./fax (48547) 2-48-09; *e-mail:* trud@ibiw.ru

СОДЕРЖАНИЕ

Флора водоемов и водотоков

С. И. Генкал, Т. В. Еремкина

ИНТЕРЕСНАЯ НАХОДКА ЦЕНТРИЧЕСКОЙ ДИАТОМОВОЙ ВОДОРОСЛИ <i>PANTOCSEKIELLA COMENSIS</i> (BACILLARIOPHYTA) В ВОДОЕМАХ СРЕДНЕГО И ЮЖНОГО УРАЛА	7
--	---

Водные беспозвоночные

В. Г. Гагарин, Нгуен Динь Ты

ДВА НОВЫХ ДЛЯ НАУКИ ВИДА ОНХОЛАЙМИД (NEMATODA, ENOPLIDA, ONCHOLAIMIDAE) С КОРАЛЛОВЫХ РИФОВ ВО ВЬЕТНАМЕ	14
---	----

Е. М. Коргина

БИОЛОГИЯ <i>STENOSTOMUM LEUCOPS</i> (DUGES 1828) (CATENULIDA, TURBELLARIA) ДОМИНИРУЮЩЕГО ВИДА РЕСНИЧНЫХ ЧЕРВЕЙ В МАЛОМ ВОДОЕМЕ БАССЕЙНА ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ	24
---	----

Экологическая физиология и биохимия гидробионтов

А. Э. Филиппова

РОЛЬ СВОБОДНЫХ АМИНОКИСЛОТ В ПОДДЕРЖАНИИ ОСМОТИЧЕСКОГО ГОМЕОСТАЗА У РЫБ	30
--	----

Д. В. Микряков, Т. А. Суворова, С. В. Кузьмичева

ВЛИЯНИЕ ЭЛЛАГОТАНИНОВ И ПРОБИОТИЧЕСКОГО ПРЕПАРАТА “ЭКОФЛОР” НА ПОКАЗАТЕЛИ НЕСПЕЦИФИЧЕСКОГО ИММУНИТЕТА СТЕРЛЯДИ	50
---	----

*Т. А. Суворова, Д. В. Микряков, Г. И. Пронина, А. С. Мамонова, А. В. Герман,
С. В. Кузьмичева*

НЕКОТОРЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ НЕСПЕЦИФИЧЕСКОГО ИММУНИТЕТА ЛЕЩА САРАТОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА	60
---	----

CONTENTS

Flora of Reservoirs and Streams

S. I. Genkal, T. V. Eremkina

AN INTERESTING FINDING OF THE CENTRIC DIATOM <i>PANTOCSEKIELLA COMENSIS</i> (BACILLARIOPHYTA) IN THE WATER BODIES OF THE MIDDLE AND SOUTHERN URALS	7
--	---

Aquatic Invertebrates

V. G. Gagarin, Nguyen Dinh Tu

TWO NEW FOR SCIENCE SPECIES ONCHOLAIMIDS (NEMATODA, ENOPLIDA, ONCHOLAIMIDAE) FROM CORAL REEFS IN VIETNAM	14
--	----

E. M. Korgina

BIOLOGY OF <i>STENOSTOMUM LEUCOPS</i> (DUGES 1828) (CATENULIDA, TURBELLARIA), THE DOMINANT SPECIES OF TURBELLARIAN WORMS IN A SMALL WATER BODY OF THE UPPER VOLGA BASIN	24
---	----

Ecological Physiology and Biochemistry of Hydrobionts

A. E. Filippova

THE ROLE OF FREE AMINO ACIDS IN MAINTAINANCE OF THE OSMOTIC HOMEOSTASIS OF FISHES	30
---	----

D. V. Mikryakov, T. A. Suvorova, S. V. Kuzmicheva

EFFECT OF ELLAGOTANINS AND PROBIOTIC “ECOFLO” ON STERLET NONSPECIFIC IMMUNITY INDICES	50
---	----

T. A. Suvorova, D. V. Mikryakov, G. I. Pronina, A. S. Mamonova, A. V. German, S. V. Kuzmicheva

SOME INDICES OF NON-SPECIFIC IMMUNITY OF BREEM OF THE SARATOV RESERVOIR	60
---	----

Флора водоемов и водотоков

УДК 582.26:581.4

ИНТЕРЕСНАЯ НАХОДКА ЦЕНТРИЧЕСКОЙ ДИАТОМОВОЙ ВОДОРΟΣЛИ *PANTOCSEKIELLA COMENSIS* (BACILLARIOPHYTA) В ВОДОЕМАХ СРЕДНЕГО И ЮЖНОГО УРАЛА

С. И. Генкал^{1,*}, Т. В. Еремкина²

¹ Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН,

152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н; e-mail: *genkal@ibiw.ru

² Уральский филиал федерального государственного бюджетного научного учреждения

“Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии”

620086, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 5; e-mail: tver60@mail.ru

Поступила в редакцию 23.10.2023

Изучение фитопланктона озер Среднего и Южного Урала (Аракуль, Еловое и Большие Касли) с помощью сканирующей электронной микроскопии позволило обнаружить новый для этого региона мелкоразмерный вид диатомовых водорослей *Pantocsekiella comensis*. Изучение его морфологии в популяции из оз. Еловое показало совпадение количественных (диаметр створки, число штрихов в 10 мкм, число центральных выростов, частота расположения краевых выростов, число лакун на створке) и качественных (рельеф створки, наличие и расположение гранул на створке, расположение лакун, ориентация щели двугубого выроста) признаков с таковыми диагноза вида и литературными данными.

Ключевые слова: фитопланктон, *Pantocsekiella comensis*, диатомовые водоросли, морфология, новая находка, озера Урала, электронная микроскопия.

DOI: 10.47021/0320-3557-2024-7-13

ВВЕДЕНИЕ

Вид *Cyclotella comensis* Grunow описан в 1882 г. [Grunow in Van Heurck, 1882]. В первом отечественном определителе по диатомовым водорослям отмечается, что это редкий вид, характерный для субальпийских и альпийских водоемов и отмечен в озерах Кольского п-ова [Определитель..., 1951 (Opredelitel..., 1951)] и то же самое приведено в следующей систематической сводке [Козыренко и др., 1992 (Kozyrenko et al., 1992)]. Позднее *C. comensis* зафиксировали в водоемах и водотоках Европейской части России и Восточной Сибири [Генкал и др., 2020 (Genkal et al., 2020)]. Известны редкие находки *C. comensis* на Приполярном Урале в фитопланктоне оз. Балбанты и р. Большая Хасая [Генкал, Романов, 2012 (Genkal, Romanov, 2012)]. Морфологические и молекулярно-генетические исследования показали, что *C. comensis*, *C. pseudocomensis* и *C. costei* неразличимы, что позволяет предположить, что

они могут относиться к одному таксону [Kisteinich et al., 2014]. Позднее по морфологическим данным *C. estonica* Laugaste et Genkal также была сведена в синонимику [Генкал и др., 2015, 2020 (Genkal et al., 2015, 2020)]. Недавно этот вид перевели в другой род *Pantocsekiella comensis* (Grunow) K.T. Kiss et Ács [Ács et al., 2016], и в монографии по центрическим диатомовым водорослям России отмечается, что он относится к широко распространенным видам [Генкал и др., 2020 (Genkal et al., 2020)]. Морфология вида подробно изучена с помощью световой и электронной микроскопии [Scheffler, 1994; Scheffler, Morabito, 2003; Scheffler et al., 2003, 2005; Houk et al., 2010; Генкал и др., 2015, 2020 (Genkal et al., 2015, 2020); Duleba et al., 2015], однако исследований по изучению отдельных популяций очень мало [Корнева, Генкал, 1996 (Korneva, Genkal, 1996); Scheffler, Marabito, 2003; Генкал и др., 2006 (Genkal et al., 2006)].

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом послужили пробы фитопланктона из озер Южного Урала: Аракуль (2014–2015 гг.), Еловое (2004 г.), Большие Касли (2002–2012, 2014–2015). Батометром Рутнера последовательно с каждого метрового горизонта от поверхности до дна отбирали пробы объемом 1 дм³, смешивали в одной емкости и отбирали интегральную пробу объемом 0.5 дм³, фиксировали 40%-ным раствором формалина и

обрабатывали в лаборатории в соответствии с общепринятыми методами [Методика..., 1975 (Metodika..., 1975); Методические рекомендации..., 1981 (Metodicheskie rekomendacii..., 1981)]. Все исследуемые водоемы расположены в горно-лесной зоне в южнотаяжном предгорном ландшафте в пределах Челябинской области (рис. 1) и имеют тектоническое происхождение [Сементовский, 1914 (Sementovsiy, 1914)].

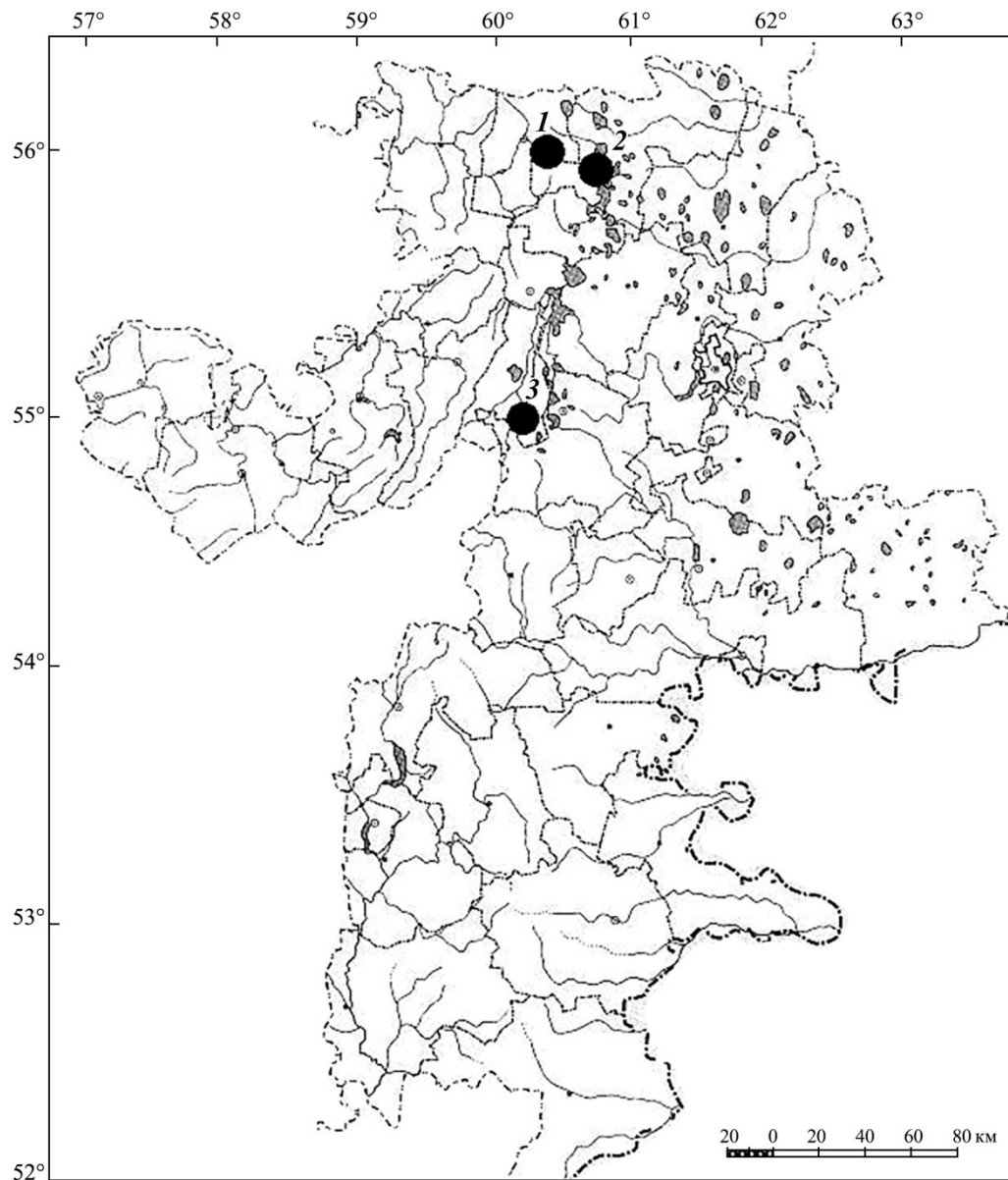


Рис. 1. Карта-схема расположения объектов исследования: 1 – оз. Аракуль, 2 – оз. Большие Касли, 3 – оз. Еловое.

Fig. 1. Map-diagram of the location of research objects: 1 – oz. Arakul, 2 – oz. Big Kasli, 3 – oz. Elovoye.

Озеро Аракуль ($55^{\circ}59'47''$ с.ш., $60^{\circ}31'18''$ в.д.) – горное, расположено на восточном склоне Среднего Урала. Водоем находится в бассейне р. Большая Вязовка, площадь зеркала – 3.0 км^2 , водосборная площадь – 21.6 км^2 , средняя глубина – 6.3 м , максимальная – 12.0 м [Андреева, 1973 (Andreeva, 1973)]. Озеро проточное с преобладающим грунтовым питанием, вода гидрокарбонатного класса кальциевой группы средней минерализации ($150\text{--}220 \text{ мг/дм}^3$) с нормальной pH ($6.8\text{--}8.5$ ед.). Трофический статус – мезотрофное. Озера Большие Касли ($55^{\circ}55'20''$ с.ш., $60^{\circ}47'56''$ в.д.) и Еловое ($54^{\circ}59'49''$ с.ш., $60^{\circ}18'16''$ в.д.) относятся к озерам восточного склона Южного Урала.

Озеро Большие Касли входит в состав Каслинско-Кыштымской системы, площадь

зеркала – 20.5 км^2 , площадь водосбора – 590 км^2 [Черняева и др., 1977 (Chernyaeva, 1977)], средняя глубина 4.0 м , максимальная – 7.5 м . Водоем проточный, вода гидрокарбонатного класса кальциевой группы средней минерализации ($186\text{--}252 \text{ мг/дм}^3$) с нормальной или слабощелочной pH ($7.6\text{--}9.2$ ед.). Трофический статус – гипертрофное.

Озеро Еловое находится на территории Чебаркульского района к востоку Ильменского хребта и относится к бассейну р. Уй. Площадь зеркала – 3.25 км^2 , площадь водосбора – 14.5 км^2 , средняя глубина 8.1 м , максимальная – 13.5 м [Захаров, 2002 (Zakharov, 2002)]. Относится к группе озер с малым удельным водосбором (отношение площади водосбора к площади зеркала менее 10) и слабым водообменом с преобладанием автохтонных про-

цессов. Вода гидрокарбонатного класса кальциевой группы средней минерализации (149–232 мг/дм³) с нормальной рН (6.7–7.9 ед.). Трофический статус – мезотрофное. Для всех исследуемых водоемов наблюдается единый тип сезонной динамики с максимальным развитием диатомей в начале вегетационного периода (май–первая декада июня).

Освобождение створок диатомей от органического вещества проводили методом холодного сжигания [Балонов, 1975 (Balonov, 1975)]. Приготовленные препараты изучали в сканирующем электронном микроскопе JSM-6510LV.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Вид *Pantocsekiella comensis* обнаружен в озерах Аракуль, Еловое и Большое Касли. В оз. Еловое отмечено значительное развитие этого вида, что позволило изучить его морфологическую изменчивость. Диаметр створки *P. comensis* варьировал от 4.7 до 8.8 мкм, число штрихов в 10 мкм – от 20 до 30, краевые выросты с 2 опорами располагались на каждом

2–9 ребре, на створках наблюдали один центральный вырост с 2 опорами (рис. 2). Диапазоны изменчивости приведенных количественных признаков близки к таковым популяции из озера Светлоярского и совпадают с суммарными литературными данными для *Pantocsekiella comensis* (см. таблицу).

Диапазоны изменчивости количественных морфологических признаков *Pantocsekiella comensis*

Variability ranges of quantitative morphological characters of the *Pantocsekiella comensis*

Диаметр створки, мкм Diameter of valve, μm	Число штрихов в 10 мкм Number of striae in 10 μm	Число центральных выростов Number of central fuloportulae	Частота расположения краевых выростов Frequency of location of marginal fuloportulae	Источник References
5.8–13.6	16–18	0–1	На 3–5 ребре	Оз. Хотавец (Корнева, Генкал, 1996)*
5.3–14.8	14–28	1	На 3–6 ребре	Типовое местонахождение Lake Como (Scheffler, Morabito, 2003)**
5.2–10.0	20–25	1	На 3–9 ребре	Оз. Светлоярское (Генкал и др., 2006)**
2.6–16.5	14–31	0–2	На 2–9 ребре	Суммарные литературные данные (Генкал и др., 2015, 2020)

Примечание. “*” – *Cyclotella cf. comensis*, “**” – *Cyclotella comensis*.

Note. “*” – *Cyclotella cf. comensis*, “**” – *Cyclotella comensis*.

Створки с тангентально-волнистым центром, бугорчатость с наружной поверхности выражена в разной степени, как и наличие крупных и мелких лакун, расположение которых варьирует в значительной степени (рис. 2), что характерно для этого вида [Scheffler, Morabito, 2003; Scheffler et al., 2005; Houk et al., 2010; Генкал и др., 2015 (Genkal et al., 2015)]. Иногда на створке на границе лицевой части створки с ее загибом с наружной поверхности располагались небольшие гранулы (рис. 2). Аналогичное расположение наблюдали и другие исследователи [Scheffler, Morabito, 2003; Scheffler et al., 2005; Houk et al., 2010; Генкал и др., 2015 (Genkal et al., 2020)]. Иногда гранулы располагались на лицевой части створки и/или ее загибе [Scheffler, Morabito, 2003; Scheffler et al., 2005]. Двугубый вырост расположен вблизи ребра, и его щель ориентирована радиально или под небольшим углом (рис. 2). Аналогичное расположение приводят и другие

исследователи [Houk et al., 2010; Генкал и др., 2015 (Genkal et al., 2015)]. В оз. Комо, водоемах и водотоках Карелии отмечено и тангентальное ее расположение [Scheffler, Morabito, 2003; Генкал и др., 2015 (Genkal et al., 2015)]. Альвеолы с внутренней поверхности небольшие (рис. 2), аналогичный тип наблюдали и другие исследователи [Scheffler, Morabito, 2003; Scheffler et al., 2005; Houk et al., 2010; Генкал и др., 2015 (Genkal et al., 2015)]. В пределах *Cyclotella comensis* выделен морфотип “minima” [Scheffler, Morabito, 2003], который отличается от морфотипа “comensis” меньшими размерами, плоскими створками с большим числом гранул на всей поверхности створки, большей длиной альвеол. В нашем материале зафиксированы только морфотип “comensis”, но в оз. Светлоярском створки имели большое сходство с морфотипом “minima” по общему абрису (плоские, большое число гранул на поверхности, длинные альвеолы).

По литературным данным *Cyclotella comensis* встречается в альпийских и субальпийских олиготрофных озерах [Определитель..., 1951 (Opredelitel..., 1951); Козыренко и др., 1992 (Kozyrenko et al., 1992); Houk et al., 2010]. Сходный по морфологии вид *C. pseudocomensis* Houk et al. [2010] рассматривают в качестве самостоятельного на основе его экологических особенностей – он вегетирует в олиготрофно/мезотрофно-умеренно эв-

трофных озерах. По другим источникам *C. comensis* отмечен в олиготрофно-эвтрофных озерах [Генкал и др., 2006, 2015 (Genkal et al., 2006, 2015)], что согласуется с переводом *C. pseudocomensis* в синонимику к последнему. Мы зафиксировали *Pantocsekiella comensis* в мезотрофных озерах (Аракуль, Еловое) и впервые гипертрофном водоеме (оз. Большое Касли), что свидетельствует о широкой экологической валентности этого вида.

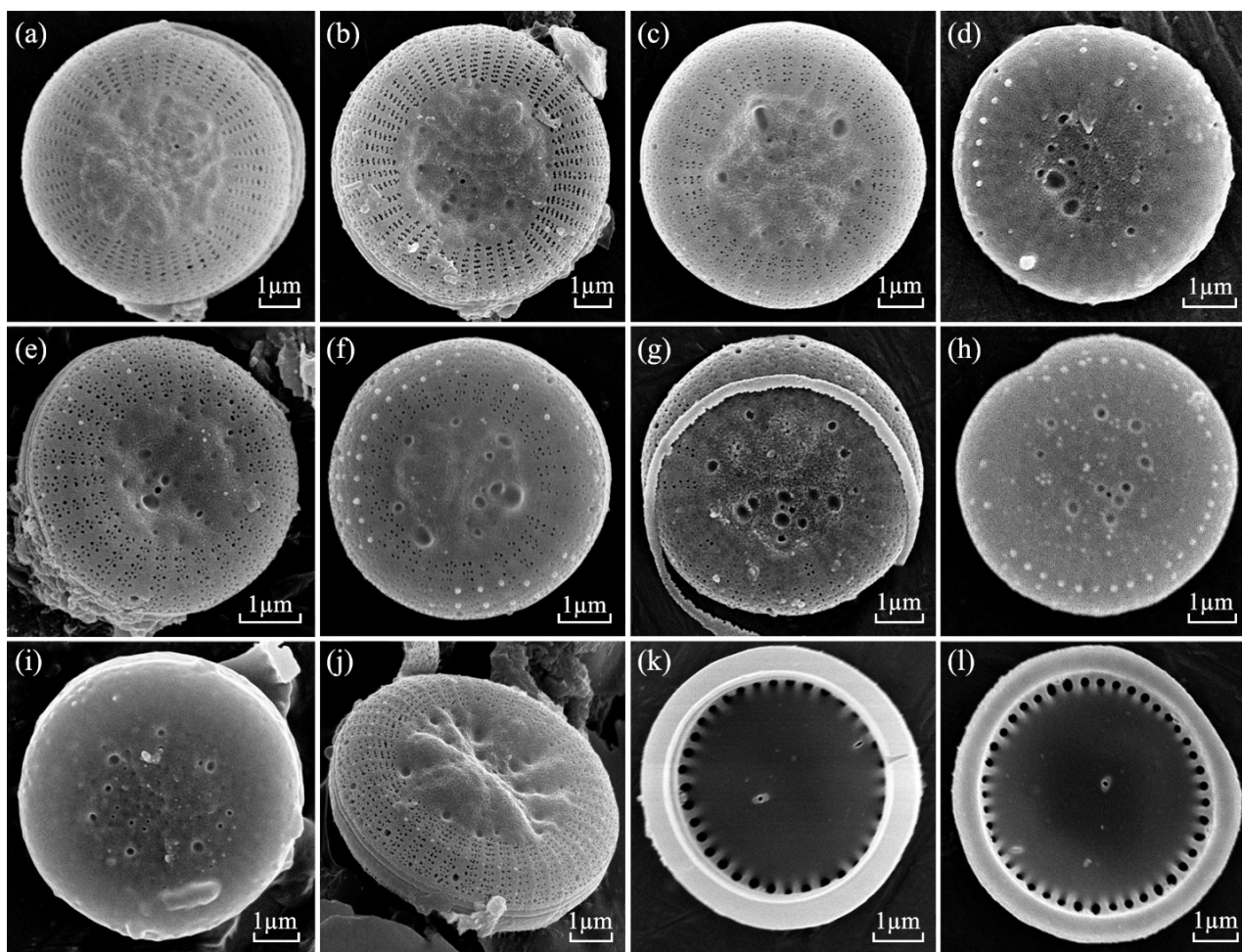


Рис. 2. Электронные микрофотографии створок *Pantocsekiella comensis* (СЭМ). а–к – створки с наружной поверхности; л, м – створки с внутренней поверхности.

Fig. 2. Valves electron micrographs *Pantocsekiella comensis* (SEM). а–j – external view of the valve; k, l – internal view of the valve.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В озерах Среднего и Южного Урала выявлен новый вид для этого региона *Pantocsekiella comensis*, что позволило расширить его ареал и уточнить экологию. Изучение его морфологии с помощью сканирующей

электронной микроскопии выявило изменчивость количественных и качественных признаков, которая совпадает с литературными данными.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме № 121051100099-5.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреева М.А. Озера Среднего и Южного Урала: (Гидрологический режим и влияние на него атмосферной циркуляции). Челябинск: Юж.-Урал. кн. изд-во, 1973. 270 с.

- Балонов И.М. Подготовка водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов. М.: Наука, 1975. С. 87–89.
- Генкал С.И., Куликовский М.С., Кузнецова И.В. Современные пресноводные центрические диатомовые водоросли России. Ярославль: Филигрань, 2020. 433 с.
- Генкал С.И., Охапкин А.Г., Старцева Н.А. Новые данные о редком для России виде *Cyclotella comensis* Grunow (Bacillariophyta) // Новости систематики низших растений. 2006. Т. 40. С. 38–43.
- Генкал С.И., Романов Р.Е. Центрические диатомовые водоросли (Centrophyceae, Bacillariophyta) водотоков и водоемов юго-востока Западно-Сибирской равнины и Приполярного Урала // Сибирский экологический журнал. 2012. Т. IX, № 4. С. 541–556.
- Генкал С.И., Чекрыжева Т.А., Комулайнен С.Ф. К систематике *Cyclotella comensis* (Bacillariophyta) // Ботанический журнал. 2015. Т. 100, № 4. С. 388–394. DOI: 10.1134/S0006813615040079.
- Захаров С.Г. Озеро Еловое. Челябинск: Челяб. регион. отд-ние Рус. Геогр. о-ва, 2002. 24 с.
- Козыренко Т.Ф., Логинова Л.П., Генкал С.И., Хурсевич Г.К., Шешукова-Порецкая В.С. *Cyclotella* Kiitz. // Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). СПб.: Наука, 1992. Т. 2, Вып. 2. С. 24–47.
- Корнева Л.Г., Генкал С.И. Новые и интересные диатомовые водоросли (Bacillariophyta) из разнотипных озер Дарвинского заповедника (Вологодская область) // Ботанический журнал. 1996. № 2. С. 15–20.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Фитопланктон и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, 1984. 32 с.
- Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 4. Диатомовые водоросли. М.: Советская наука, 1951. 619 с.
- Семантовский В.Н. Горные озера Урала // Изв. Р. Г. О., 1914. Т. 50, Вып. 5. С. 277–340.
- Черняева Л.Е., Черняев А.М., Еремеева М.Н. Гидрохимия озер: Урал и Приуралье. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 336 с.
- Ярушина М.И., Танаева Г.В., Еремкина Т.В. Флора водорослей водоемов Челябинской области. Екатеринбург: УрО РАН, 2004. 308 с.
- Ács E., Ari E., Duleba M., Dressler M., Genkal S.I., Jakó E., Rimet F., Ector L., Kiss K.T. *Pantocsekiella*, a new centric diatom genus based on morphological and genetic studies // Fottea. 2016. Vol. 16, № 1. P. 56–78. DOI: 10.5507/fot.2015.028
- Duleba M., Kiss K.T., Föld A., Kovács J., Borojevic K.K., Molnár L.F., Plenkovic-Moraj A., Pohner Z., Solak C.N., Tóth B., Ács É. Morphological and genetic variability of assemblages of *Cyclotella ocellata* Pantocsek / *C. comensis* Grunow complex (Bacillariophyta, Thalassiosirales) // Diatom Research. Vol. 30, Issue 4. 2015. P. 1–24. DOI: 10.1080/0269249X.2015.1101402
- Houk V., Klee R., Tanaka H. Atlas of freshwater centric diatoms with a brief key and descriptions. Part III. Stephanodiscaceae A. *Cyclotella*, *Tertiarius*, *Discostella* // Fottea. 2010. Suppl. 10. 498 p.
- Kistenich S., Dressler M., Zimmermann J., Hübener T., Bastror R., Jahhn R. An investigation into the morphology and genetics of *Cyclotella comensis* and closely related taxa // Diatom Research. 2014. Vol. 29, Issue 4. P. 423–440. DOI: 10.1080/0269249X.2014.922125.
- Scheffler W. *Cyclotella pseudocomensis* nov. spec. (Bacillariophyceae) aus norddeutschen Seen // Diatom Research. 1994. Vol. 9, Issue 2. P. 355–369. DOI: 10.1080/0269249X.1994.9705313.
- Scheffler W., Morabito G. Topical observations on centric diatoms (Bacillariophyceae, Centrales) of Lake Como (N. Italy) // Journal of Limnology. 2003. № 62. P. 47–60. DOI: 10.4081/jlimnol.2003.47.
- Scheffler W., Nicklisch A., Hepperle D. Dimorphism in *Cyclotella pseudocomensis* (Heterokontophyta, Bacillariophyceae) as revealed by morphological, ecological and molecular methods // Advances in Limnology. 2003. № 58. P. 157–173.
- Scheffler W., Nicklisch A., Schönfelder I. Beiträge zur Morphologie, Ökologie und Ontogenie der planktischen Diatomee *Cyclotella comensis* Grunow: Untersuchungen an historischem und rezentem Material // Diatom Research. 2005. Vol. 20. Issue 1. P. 171–200. DOI: 10.1080/0269249X.2005.9705626.

REFERENCES

- Ács E., Ari E., Duleba M., Dressler M., Genkal S.I., Jakó E., Rimet F., Ector L., Kiss K.T. *Pantocsekiella*, a new centric diatom genus based on morphological and genetic studies. *Fottea*, 2016, vol. 16, no. 1. pp. 56–78. doi: 10.5507/fot.2015.028.
- Andreeva M.A. Oзера Srednego i YUzhnogo Urala: (Gidrologicheskij rezhim i vliyanie na nego atmosfernoj cirkulyacii) [Lakes of the Middle and Southern Urals: (Hydrological regime and the influence of atmospheric circulation on it)]. Chelyabinsk, South-Ural. publishing house, 1973. 270 p. (In Russian)
- Balonov I.M. Metody izucheniya biogeocенозов vnutrennikh vodoemov. Podgotovka vodoroslej k elektronnoj mikroskopii [Preparation of algae for electron microscopy]. Moscow, Nauka, 1975, pp. 87–89. (In Russian)
- Chernyaeva L.E., Chernov A.M., Eremeeva M.N. Gidrokimiya ozer: Ural i Priural'e [Hydrochemistry of lakes: the Urals and the Urals]. Leningrad, Hydrometeoizdat, 1977, 336 p. (In Russian)
- Duleba M., Kiss K.T., Föld A., Kovács J., Borojevic K.K., Molnár L.F., Plenkovic-Moraj A., Pohner Z., Solak C.N., Tóth B., Ács É. Morphological and genetic variability of assemblages of *Cyclotella ocellata* Pantocsek / *C. comensis*

- Grunow complex (Bacillariophyta, Thalassiosirales). *Diatom Research*, 2015, vol. 30, issue 4, pp. 1–24. doi: 10.1080/0269249X.2015.1101402.
- Genkal S.I., Chekryzheva T.A., Komulaynen C.F. K sistematike *Cyclotella comensis* (Bacillariophyta) [To the taxonomy of *Cyclotella comensis* (Bacillariophyta)]. *Bot. Zhurn.*, 2015, vol. 100, no. 4. pp. 388–394. doi: 10.1134/S0006813615040079. (In Russian)
- Genkal S.I., Romanov P.E. Tsentricheskie diatomovye vodorosli (Centrophyceae, Bacillariophyta) vodotokov i vodoemov yuga-vostoka Zapadnoi-Sibirskoi ravniny i Pripolyarnogo Urala [Centric diatoms (Centrophyceae, Bacillariophyta) in watercourses and waterbodies in the Southeast of the West Siberian and Polar Ural]. *Contemporary Problems of Ecology*, 2012, vol. 11, no. 4, pp. 541–556. (In Russian)
- Genkal S.I., Kulikovskiy M.S., Kuznetsova I.V. Sovremennye presnovodnye tsentricheskie diatomovye vodorosli Rossii [The recent freshwater centric diatoms of Russia]. Yaroslavl, Filigran, 2020. 433 p. (In Russian)
- Genkal S.I., Okhapkin A.G., Startseva N.A. Novye dannye o redkom dlya Rossii vide *Cyclotella comensis* Grunow (Bacillariophyta) [New data about *Cyclotella comensis* Grunow (Bacillariophyta) rare for Russia]. *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy*, 2006, vol. 40, pp. 38–43. (In Russian)
- Houk V., Klee R., Tanaka H. Atlas of freshwater centric diatoms with a brief key and descriptions. Part III. Stephanodiscaceae A. *Cyclotella*, *Tertiarius*, *Discostella*. *Fottea*, 2010, suppl. 10. 498 p.
- Kistenich S., Dressler M., Zimmermann J., Hübener T., Bastror R., Jahhn R. An investigation into the morphology and genetics of *Cyclotella comensis* and closely related taxa. *Diatom Research*, 2014, vol. 29, issue 4, pp. 423–440. doi: 10.1080/0269249X.2014.922125.
- Korneva L.G., Genkal S.I. Novye i interesnye diatomovye vodorosli (Bacillariophyta) iz raznotipnykh ozer Darvinskogo zapovednika (Vologodskaya oblast [New and interesting diatoms from different lakes of the Darwin National reserve (Vologda)]. *Bot. Zhurn.*, 1996, no. 2, pp. 15–20. (In Russian)
- Kozyrenko T.F., Loginova L.P., Genkal S.I., Khursevich G.K., Sheshukova-Poretskaya V.S. The diatoms of the USSR (fossil and recent). *Cyclotella Kiitz.* SPb., Nauka, 1992, vol. 2, issue 2, pp. 24–47. (In Russian)
- Metodicheskie rekomendatsii po sboru i obrabotke materialov pri gidrobiologicheskikh issledovaniyakh na presnovodnykh vodoemakh. Fitoplankton i ego produkthiya [Methodological recommendations for the collection and processing of materials during hydrobiological studies in freshwater reservoirs. Phytoplankton and its products]. Leningrad, GosNIORH, 1984. 32 p. (In Russian)
- Metodika izucheniya biogeocенозов vnutrennikh vodoemov [Methods of studying biogeocenoses of inland reservoirs]. Moscow, Nauka, 1975, 240p. (In Russian)
- Opredelitel' presnovodnykh vodorosley SSSR. Diatomovye vodorosli [Key to freshwater algae of the USSR. Diatom algae]. Moscow, Soviet Science, 1951, vyp. 4. 619 p. (In Russian)
- Scheffler W. *Cyclotella pseudocomensis* nov. spec. (Bacillariophyceae) aus norddeutschen Seen. *Diatom Research*, 1994, vol. 9, issue 2, pp. 355–369. doi: 10.1080/0269249X.1994.9705313.
- Scheffler W., Morabito G. Topical observations on centric diatoms (Bacillariophyceae, Centrales) of Lake Como (N. Italy). *Journal of Limnology*, 2003, no. 62, pp. 47–60. doi: 10.4081/jlimnol.2003.47.
- Scheffler W., Nicklisch A., Hepperle D. Dimorphism in *Cyclotella pseudocomensis* (Heterokontophyta, Bacillariophyceae) as revealed by morphological, ecological and molecular methods. *Advances in Limnology*, 2003, no. 58, pp. 157–173.
- Scheffler W., Nicklisch A., Schönfelder I. Beiträge zur Morphologie, Ökologie und Ontogenie der planktischen Diatomee *Cyclotella comensis* Grunow: Untersuchungen an historischem und rezentem Material. *Diatom Research*, 2005, vol. 20, issue 1, pp. 171–200. doi: 10.1080/0269249X.2005.9705626.
- Sementovskiy V.N. Gornye ozera Urala [Mountain lakes of the Urals]. *Izv. R.G.O.*, 1914, vol. 50, issue 5, pp. 277–340. (In Russian)
- Yarushina M.I., Tanaeva G.V., Eremkina T.V. Flora vodorosley vodoemov Chelyabinskoy oblasti [Flora of algae reservoirs of the Chelyabinsk region]. Yekaterinburg, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 2004, 308 p. (In Russian)
- Zakharov S.G. Ozero Elovoe [Spruce Lake]. Chelyabinsk, Chelyabinsk. region. department of Russian Geogr. o-va, 2002, 24 p. (In Russian)

AN INTERESTING FINDING OF THE CENTRIC DIATOM *PANTOCSEKIELLA COMENSIS* (BACILLARIOPHYTA) IN THE WATER BODIES OF THE MIDDLE AND SOUTHERN URALS

S. I. Genkal ^{1,*}, T. V. Eremkina ²

¹ Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences
Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia, e-mail: *genkal@ibiw.ru

² Ural branch of the Federal State Budget Scientific Institution

“Russian Federal Research Institute of Fisheries and oceanography”, e-mail: tver60@mail.ru

Revised 23.10.2023

The study of phytoplankton in the lakes of the Middle and Southern Urals (Arakul, Elovoe and Bolshie Kasli) using scanning electron microscopy made it possible to detect a small-sized species of diatoms *Pantocsekiella comensis* that is new for this region. The study of phytoplankton of the lakes of the Middle and Southern Urals (Arakul,

Elovoe and Bolshie Kasli) using scanning electron microscopy made it possible to detect a small-sized species of diatoms *Pantocsekiella comensis* that is new to this region. The study of its morphology in a population from Lake Elovoe showed a coincidence of quantitative (valve diameter, the number of striae in 10 μm , the number of central fultoportulae, the frequency of marginal fultoportulae, the number of lacunae on the valve) and qualitative (valve relief, the presence and location of granules on the valve, the location of lacunae, the orientation of the slit of the rimoportula) features with those of the diagnosis of the species and literature data.

Keywords: phytoplankton, *Pantocsekiella comensis*, diatoms, morphology, new find, lakes of the Urals, electron microscopy

Водные беспозвоночные

УДК 595.132

ДВА НОВЫХ ДЛЯ НАУКИ ВИДА ОНХОЛАЙМИД (NEMATODA, ENOPLIDA, ONCHOLAIMIDAE) С КОРАЛЛОВЫХ РИФОВ ВО ВЬЕТНАМЕ

В. Г. Гагарин^{1,*}, Нгуен Динь Ты²

¹ Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,

152742 пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия, e-mail: *gagarin@ibiw.ru

² Институт экологии и биологических ресурсов Вьетнамской Академии наук и технологий, г. Ханой, Вьетнам

Поступила в редакцию 12.09.2023

В статье приводится иллюстрированное описание двух новых для науки видов нематод семейства Oncholaimidae Dujardin, 1845, обнаруженных на коралловых рифах в прибрежной зоне Вьетнама. *Oncholaimus securus* sp. n. по наличию папиллы на хвосте самцов и длине спикул близок к *O. longispiculosus* Gerlach, 1955. Отличается от него более длинным и тонким телом, относительно более коротким фаринксом и более широкой областью губ. *Viscosia graciloides* sp. n. по размерам тела и длине спикул близка к *V. erasmi* Furstenberg, Vincx, 1989, *V. macrobursata* Keppner, 1987 и *V. dossena* Leduc, Zhan, 2023. Отличается от них более тонким телом, формой внешних губных и головных сенсилл, более узкой областью губ и более короткой стомой.

Ключевые слова: Вьетнам, коралловые рифы, свободноживущие нематоды, новые виды.

DOI: 10.47021/0320-3557-2024-14-23

ВВЕДЕНИЕ

Фауна свободноживущих морских нематод прибрежной, мелководной области Вьетнама изучена довольно подробно [Gagarin, 2020; Nguyen Dinh Tu et al., 2011, Tchesunov et al., 2014; Nguyen Vu Thanh et al., 2012], так же как и фауна нематод мангровых зарослей [Gagarin, 2018; Nguyen Dinh Tu, Gagarin, 2017]. Нематод с коралловых рифов у побережья Вьетнама начали изучать с 2020 г. К настоя-

щему времени в данном биоценозе выявлено более 30 видов нематод, причем более половины из них будут описаны как новые для науки [Гагарин, Нгуен Динь Ты, 2023 (Gagarin, Nguyen Dinh Tu, 2023); Phank Ke Long et al., 2023]. В данной статье приводится описание двух новых для науки видов нематод с коралловых рифов Вьетнама: *Oncholaimus securus* sp. n. и *Viscosia graciloides* sp. n.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Отбор проб нематод с коралловых рифов у побережья Вьетнама проводился в июле 2020 г. Кораллы: *Acropora hyacinthu* (Dana, 1846), *A. nasura* (Dana, 1846), *Montipora confuse* Nemen, 1979, *M. vietnamensi* Veron, 2000, *Favites valensiennes* (Edwards, Haime, 1849). Пробы грунта собраны с лодки с помощью дночерпателя Поляра, промыты через газ с размером ячеек 0.08 мм и зафиксированы горячим (60–70°C) 4%-ным раствором формалина. Затем пробы помещали в емкость объемом 200 мл, добавляли раствор Ludox TM 50 (1:1) и центрифугировали 5 раз по 40 мин. Нематод переносили в чистый глицерин по общепринятой методике [Seinhorst, 1959], затем монтировали в капле глицерина на предметных стеклах и опечатывали кольцом из парафин-воска. Для измерения особей, определения червей, фотографирования и изготовления рисунков использовали световой микроскоп Nikon Eclipse 80i, оборудованный принадлежностями для наблюдения методом ДНК-контраста, цифровой камерой Nikon DS-Fil и ПК, оснащенной программой NIS-Elements D3.2 для анализа и документирования.

Аббревиатура:

a – отношение длины тела к наибольшей ширине тела;
an. – анус;
b – отношение длины тела к длине фаринкса;
c – отношение длины тела к длине хвоста;
c' – отношение длины хвоста к ширине тела в области ануса или клоаки;
ca. – кардий;
cl. – клоака;
c.s. – головные щетинки;
d.th. – дорсальный зуб;
eg. – яйцо;
f.am. – фовея амфида;
i.l.p. – внутренние губные папиллы;
in. – средняя кишка;
l.s.th. – левый субвентральный зуб;
ph. – фаринкс;
o.l.p. – внешние губные папиллы;
o.l.s. – внешние губные щетинки;
rap. – папилла;
r. – ректум;
r.s.th. – правый субвентральный зуб;

sp. – спикулы;
spin. – спиннерета;
st. – стома;

t – хвост;
V, % – отношение длины тела от передне-
го конца тела до вульвы к общей длине тела (%).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Описание видов:

Тип *Nematoda* Rudolphi, 1808

Класс *Eupolea* Inglis, 1983

Отряд *Eupolida* Filipjev, 1929

Семейство *Oncholaimidae* Filipjev, 1916

Род *Oncholaimus* Dujardin, 1845

***Oncholaimus securus* sp. n.**

(рис. 1, 2; табл. 1)

Материал. Голотип: самец, инвентарный номер препарата S4A 1,2; паратипы: 2 самца и 4 самки. Препарат голотипа хранится во Вьетнамском национальном музее природы Вьетнамской Академии наук и технологий (г. Ханой, Вьетнам). Препараты паратипов хранятся в коллекции нематод Института экологии и биологических ресурсов Вьетнамской академии наук и технологий (г. Ханой, Вьетнам).

Местонахождение. Вьетнам, Южно-Китайское море, коралловые рифы в прибрежной мелководной зоне островов архипелага Кондао (Con Dao, провинция Барна Вунг Тау (Ba Ria Yung Tau). Координаты: 8°34'40"N, 106°5'25"E. Глубина 2–5 м. Соленость воды 28–35‰.

Описание. Морфометрическая характеристика голотипа и паратипов приведена в табл. 1.

Самцы. Тело сравнительно длинное и тонкое. Кутикула гладкая, около 3 мкм толщиной в среднем отделе тела. Соматические щетинки короткие и редкие. Область губ не обособлена от остального тела. Шесть внутренних губных сенсилл в форме щетинок. Шесть внешних губных сенсилл и четыре головные сенсиллы в форме коротких щетинок. Длина внешних губных щетинок равна 16–18% ширины области губ. Головные щетинки немного короче. Фарингостома (ротовая полость) обширная, бокаловидная, с сильно кутикулизованными стенками. В ротовой полости 3 зуба. Левый субвентральный зуб крупнее правого субвентрального и дорсального зуба. Длина ротовой полости слегка больше диаметра области губ. Фовеи амфидов кармановидные, расположены на уровне половины длины ротовой полости. Фаринкс мускулистый, слегка расширяется к своему основанию. Кардий небольшой, вдаётся в просвет средней кишки. Ренетта и ее канал не обнаружены. Экскреторная пора расположена на расстоянии 65–75% от переднего конца тела.

Таблица 1. Морфометрическая характеристика *Oncholaimus securus* sp. n.

Table 1. Morphometric characteristic of *Oncholaimus securus* sp. n.

Признак Characters	Голотип, самец Holotype, male	Паратипы / Paratypes		
		2 самца 2 males	4 самки / 4 females	среднее average
L, мкм	3675	3562, 4356	3762–4664	4085
a	62	57, 71	46–62	50
b	7.2	7.1, 8.3	6.8–8.3	7.6
c	54.0	52.4, 56.6	36.4–48.3	43.9
c'	1.7	1.6, 1.7	2.2–2.5	2.3
V, %	–	–	55.6–65.6	60.1
Ширина области губ, мкм	43	43, 46	44–51	47
Длина внешних губных щетинок, мкм	7	8, 7	7.0–8.0	7.5
Длина стомы, мкм	51	46, 51	50–56	53
Длина фаринкса, мкм	513	502, 522	513–561	541
Расстояние от конца фаринкса до вульвы, мкм	–	–	1734–2278	1968
Расстояние от конца фаринкса до клоаки, мкм	3094	2992, 3757	–	–
Расстояние от вульвы до ануса, мкм	–	–	1224–1717	1483
Длина хвоста, мкм	68	68, 77	89–108	93
Диаметр тела в его средней части, мкм	61	63, 61	77–85	81
Диаметр тела в области ануса или клоаки, мкм	41	43, 46	36–44	41
Длина спикул (по дуге), мкм	70	71, 70	–	–

Примечание. “–” – нет данных.

Note. “–” – not date.

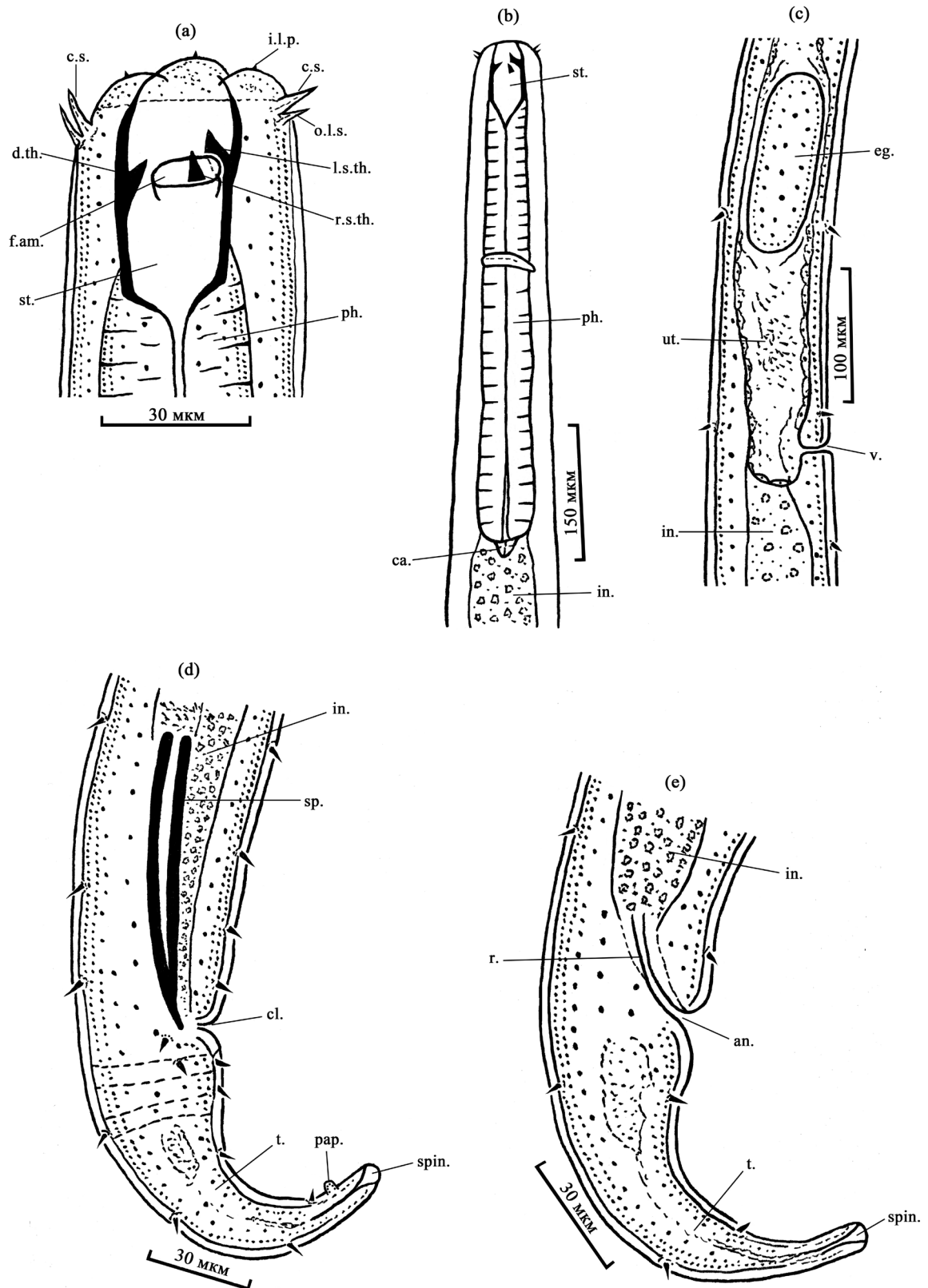


Рис. 1. *Oncholaimus securus* sp. n.: (a) – голова самца, (b) – передний конец тела самца; (c) – тело в области вульвы, (d) – задний конец тела самца, (e) – задний конец тела самки.

Fig. 1. *Oncholaimus securus* sp. n.: (a) – male head, (b) – male anterior body end, (c) – vulva region, (d) – male, posterior body end, (e) – female posterior body end.

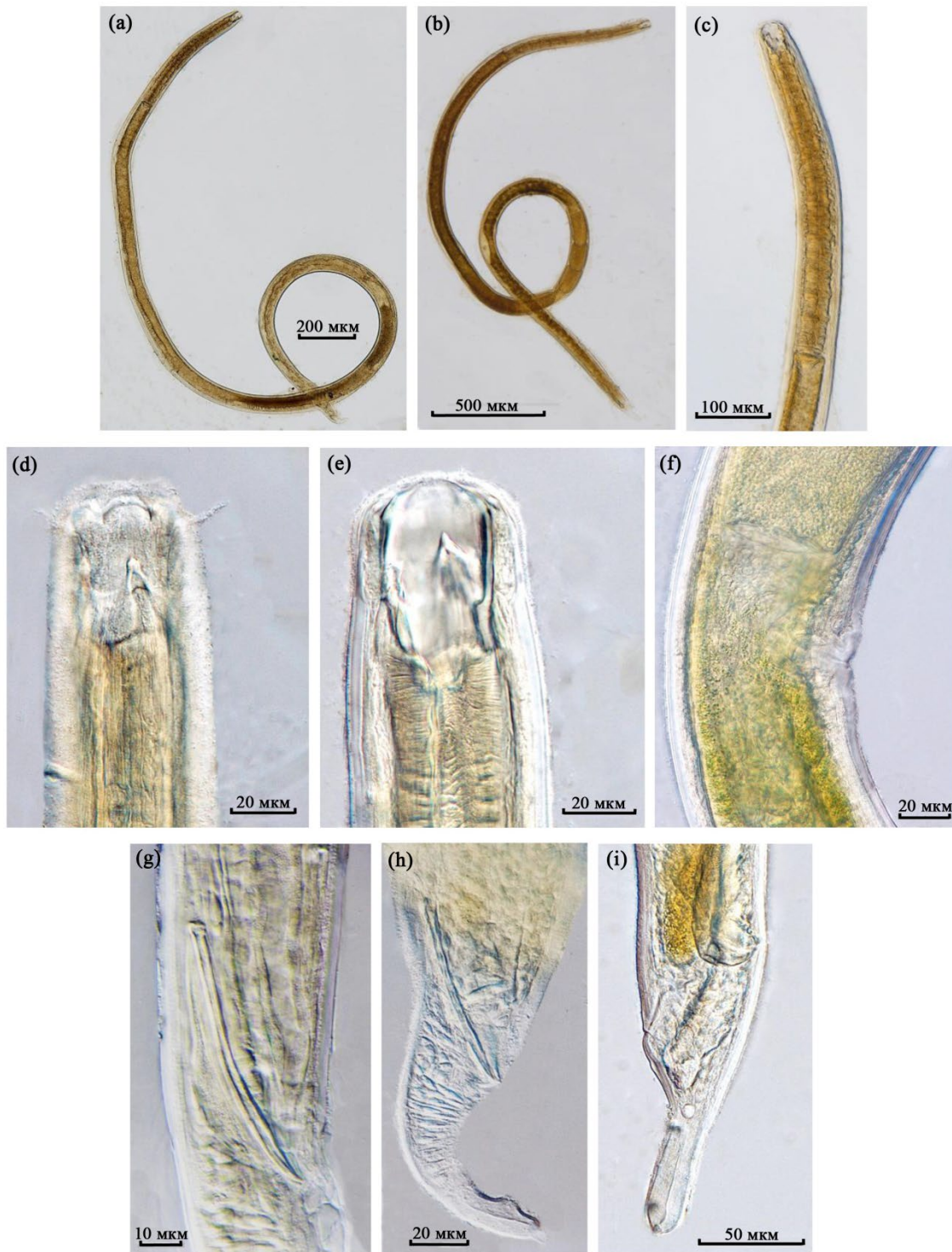


Рис. 2. Микрофотографии *Oncholaimus securus* sp. n.: (a) – общий вид самца, (b) – общий вид самки, (c) – передний конец тела самца, (d) – голова самца, (e) – голова самки, (f) – тело в области вульвы, (g) – тело в области клоаки, (h) – задний конец тела самца, (i) – задний конец тела самки.

Fig. 2. Micrographs of *Oncholaimus securus* sp. n.: (a) – entire male, (b) – entire female, (c) – male anterior body end, (d) – male head, (e) – female head, (f) – vulva region, (g) – cloaca region, (h) – male posterior body end, (i) – female posterior body end.

Семенники парные, противопоставленные и расположены слева от средней кишки. Спикюлы тонкие, слегка изогнуты, их длина в 1.5–1.7 раз превышает диаметр тела в области клоаки. Рулек отсутствует. Вокруг клоаки

расположены многочисленные щетинки. Преклоакальные суплементы отсутствуют. Хвост удлиненно-конический, сравнительно короткий и сильно изогнут вентрально. Одна сравнительно крупная папилла расположена

на вентральной стороне недалеко от терминуса хвоста. Расположение хвостовых желез рассмотреть не удалось. Каудальные щетинки и спиннерета имеются.

Самки. По общей морфологии подобны самцам. Строение кутикулы и переднего конца тела как у самцов. Кутикула гладкая. Шесть внутренних губных сенсилл в форме папилл. Шесть внешних губных сенсилл и четыре головные сенсиллы в форме щетинок. Длина внешних губных щетинок 7–8 мкм. Ротовая полость обширная, бочковидная, с сильно склеротизированными стенками. В ротовой полости 3 зуба, причем левый субвентральный зуб крупнее правого субвентрального и дорсального зубов. Фовеи амфидов кармановидные, расположены на уровне середины ротовой полости. Фаринкс мускулистый, слегка расширяется к своему основанию. Длина ректума равна или чуть больше диаметра тела в области ануса.

Яичник один, передний, длинный, с загибом и расположен справа от средней кишки. Вульва в форме поперечной щели и расположена слегка дальше середины тела. Вагина короткая, с тонкими стенками. Матка обширная, в ней расположены многочисленные сперматозоиды и 1–2 яйца размером 150–165×63–68 мкм. Строение системы de Man рассмотреть не удалось. Хвост удлинено-конический, короткий и изогнут вентрально. Спиннерета имеется.

Дифференциальный диагноз. В состав рода *Oncholaimus* Djuradin, 1845 входят 125 валидных видов [WoRMS, 2023; Leduc, Zhao, 2023]. Род можно разделить на несколько валидных групп. Виды, самцы которых имеют на хвосте вентральную папиллу формируют видовую группу “*oxyuris*”. В ее состав в настоящее время входят 27 видов [Gagarin, Gusakov, 2012, 2023].

Новый вид по наличию папиллы на хвосте у самцов и длине спикул близок к *O. longispiculosus* Gerlach, 1955. Отличается от него более длинным и тонким телом ($L = 3562\text{--}4664$ мкм, $a = 62\text{--}71$ против $L = 2239\text{--}3090$ мкм, $a = 30\text{--}59$ у *O. longispiculosus*, относительно более коротким фаринксом ($b = 6.8\text{--}8.3$ против $b = 6.4\text{--}6.7$ у *O. longispiculosus*) и область губ более широкая (ее ширина 43–51 мкм против 36–38 мкм у *O. longispiculosus* [Gerlach, 1955, 1958]).

Этимология. Видовое название означает “спокойный”.

Род *Viscosia* de Man, 1890

Viscosia graciloides sp. n.

(рис. 3, 4; табл. 2)

Материал. Голотип: самец, инвентарный номер препарата 13.2A 2019, 9; паратипы:

10 самцов и 5 самок. Препарат голотипа и 6 паратипов хранится во Вьетнамском национальном музее природы Вьетнамской Академии наук и технологий (г. Ханой, Вьетнам). Остальные препараты паратипов хранятся в коллекции нематод Института экологии и биологических ресурсов Вьетнамской академии наук и технологий (г. Ханой, Вьетнам).

Местонахождение. Вьетнам, Южно-Китайское море, коралловые рифы в прибрежной мелководной зоне островов архипелага Кондао (Con Dao), провинция Барна Вунг Тай (Ba-Ria Yung Tau). Координаты: 8°34'12"N, 106°5'72"E. Глубина 3–5 м. Соленость воды 28–35‰.

Описание. Морфологическая характеристика голотипа и паратипов приведена в табл. 2.

Самцы. Тело сравнительно длинное и тонкое. Кутикула гладкая, толщина ее около 1.5 мкм в среднем отделе тела. Соматические щетинки не обнаружены. Область губ не обособлена от основного тела. Внутренние губные сенсиллы, внешние губные сенсиллы и головные сенсиллы в форме папилл. Стома (ротовая полость) обширная, бокаловидная, с сильно кутикулизованными стенками. В стоме 3 зуба, причем правый субвентральный зуб крупнее дорсального и левого субвентрального зубов. Длина стомы в 1.4–1.5 раза превышает ширину области губ. Фовеи амфидов кармановидные и расположены на уровне середины стомы. Фаринкс мускулистый, немного расширяется к своему основанию. Кардий мускулистый, вдаётся в просвет средней кишки. Ренетта, ее протоки и экскреторная пора не обнаружены.

Семенники парные, противопоставленные, оба расположены слева от средней кишки. Спикулы тонкие и немного вентрально изогнуты. Длина спикул в 1.8–2.0 раза превышает диаметр тела в области клоаки. Рулек отсутствует. Вокруг клоаки расположены мелкие щетинки. Хвост удлинено-конический, слегка изогнут вентрально. Расположение хвостовых желез рассмотреть не удалось. Спиннерета имеется.

Самки. По общей морфологии подобны самцам. Строение кутикулы и переднего конца тела как у самцов. Кутикула гладкая. Внутренние губные сенсиллы, внешние губные сенсиллы и головные сенсиллы в форме папилл. Фовеи амфидов расположены на уровне середины стомы. Стома обширная, бокаловидная, с сильно кутикулизованными стенками. В стоме 3 зуба, причем правый субвентральный зуб крупнее левого субвентрального и дорсального зубов. Фаринкс мускулистый,

слегка расширяется к своему основанию. Длина ректума равна или чуть меньше диаметра тела в области ануса.

Яичники парные, с загибами, и оба расположены справа от средней кишки. Вульва в форме поперечной щели и расположена примерно в середине тела. Губы вульвы немного выступают за контуры тела. Вагина короткая, с тонкими стенками. Матки обширные, заполнены многочисленными сперматозоидами. У двух самок в матках имелось по одному яйцу размером 76–80х24–26 мкм. Строение системы de Man рассмотреть не удалось. Хвост удлиненно-конический, сравнительно длинный, слегка изогнут вентрально. Каудальные щетинки отсутствуют. Спиннерета имеется.

Дифференциальный диагноз. Новый вид по размерам тела и длине спикул больше всего схож с *V. erasmi* Furstenberg, Vincx, 1989; *V. macrobursata* Keppner, 1987 и *V. dossena* Leduc, Zhao, 2023. От первого он отличается тем, что губные и головные сенсиллы в форме папилл (у *V. erasmi* внешние губные и головные сенсиллы в форме щетинок); тело более тонкое ($a = 69\text{--}87$ против $a = 60$ у *V. erasmi*); более длинный и стройный хвост ($c = 10.7\text{--}14.8$, $c' = 8.4\text{--}12.3$ против $c = 15.9$, $c' = 5.0$

у *V. erasmi*); область губ более узкая (ее ширина 12–14 мкм против 18–20 мкм у *V. erasmi*) и стома более короткая (ее длина 18–21 мкм против 23 мкм у *V. erasmi*) [Furstenberg, Vincx, 1989]. От *V. macrobursata* новый вид отличается формой внешних губных сенсилл и головных сенсилл (у *V. graciloides* sp. n. эти сенсиллы в форме папилл, а у *V. macrobursata* в форме щетинок), более тонким телом ($a = 69\text{--}87$ против $a = 50\text{--}53$ у *V. macrobursata*), более узкой областью губ (ее ширина 12–14 мкм против 23–24 мкм у *V. macrobursata*) и более короткой стомой (ее длина 18–21 мкм против 23–24 мкм у *V. macrobursata*) [Keppner, 1987].

От *V. dossena* новый вид отличается формой внешних губных и головных сенсилл (они в форме папилл, а у *V. dossena* в форме щетинок), более тонким телом ($a = 69\text{--}87$ против $a = 21\text{--}26$), более длинным и стройным хвостом ($c = 1.9\text{--}2.2$, $c' = 3.0\text{--}3.2$ у *V. dossena*), более узкой областью губ (ее ширина 12–14 мкм против 25–30 мкм у *V. dossena*) и более короткой стомой (ее длина 18–21 мкм против 31–35 у *V. dossena*) [Leduc, Zhao, 2023].

Этимология. Видовое название означает “грациозный”.

Таблица 2. Морфометрическая характеристика *Viscosia graciloides* sp. n.

Table 2. Morphometric characteristic of *Viscosia graciloides* sp. n.

Признак Characters	Голотип, самец Holotype, male	Паратипы / Paratypes			
		10 самцов / 10 males		5 самок / 5 females	
		min–max	среднее average	min–max	среднее average
<i>L</i> , мкм	2078	1908–2334	2050	1989–2219	2086
<i>a</i>	87	71–87	76	69–86	78
<i>b</i>	6.4	5.7–7.2	6.4	6.1–6.7	6.5
<i>c</i>	12.8	10.7–14.8	12.1	11.1–13.0	11.7
<i>c'</i>	8.6	8.4–11.5	9.9	9.0–12.3	10.5
<i>V</i> , %	–	–	–	48.5–50.6	49.6
Ширина области губ, мкм	14.0	12.0–14.0	13.0	13.0–14.0	13.5
Длина стомы, мкм	20	18–21	19	19–21	20
Длина фаринкса, мкм	326	305–333	321	306–326	320
Расстояние от конца фаринкса до вульвы, мкм	–	–	–	668–799	7.14
Расстояние от конца фаринкса до клоаки, мкм	1590	1396–1853	1560	–	–
Расстояние от вульвы до ануса, мкм	–	–	–	821–904	873
Длина хвоста, мкм	162	156–184	169	153–187	179
Диаметр тела в его средней части, мкм	24	24–27	26	26–28	27
Диаметр тела в области ануса или клоаки, мкм	18	15–19	17	16–17	17
Длина спикул (по дуге), мкм	34	32–35	33	–	–

Примечание. “–” – нет данных.

Note. “–” – not date.

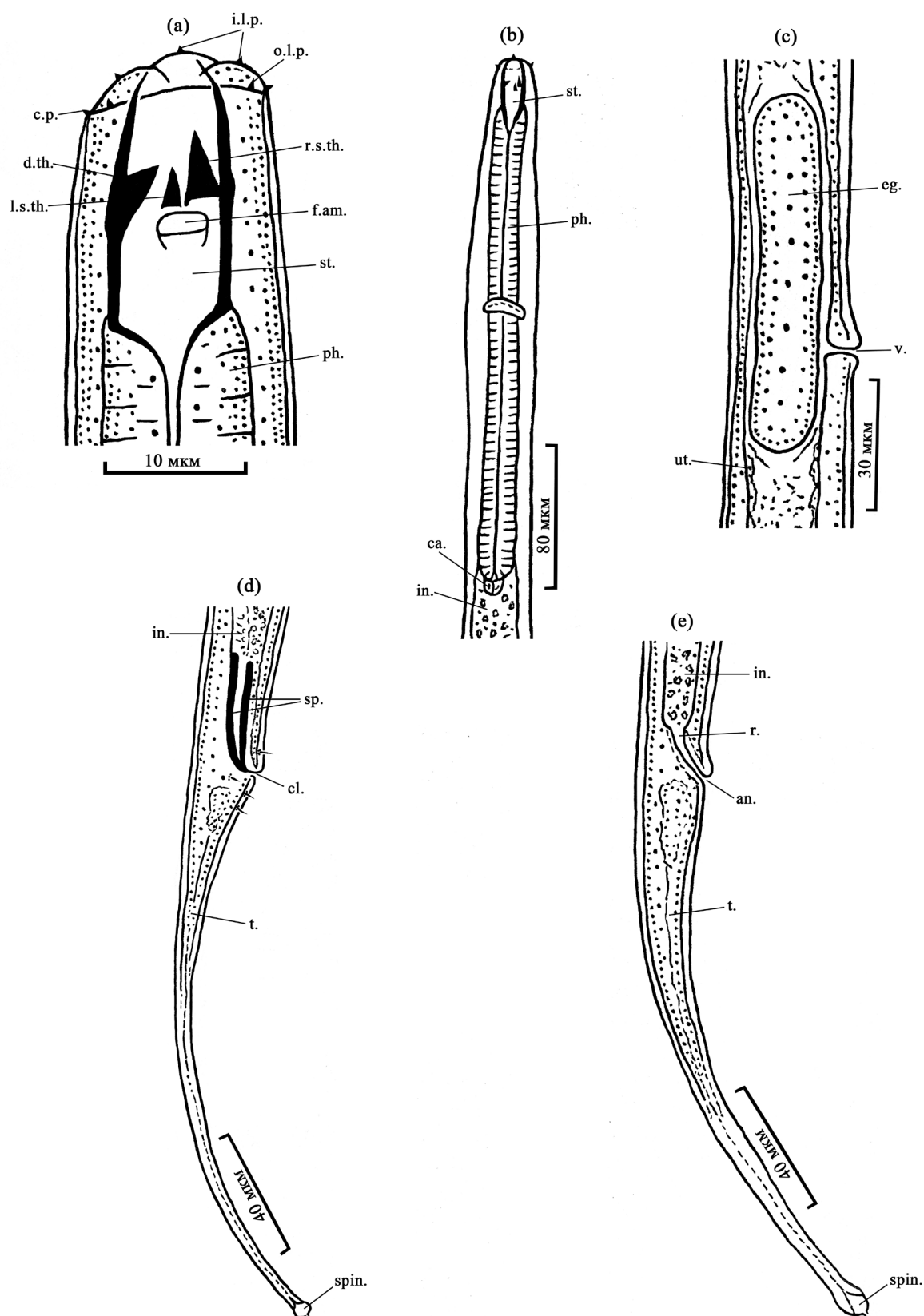


Рис. 3. *Viscosia graciloides* sp. n.: (a) – голова самца, (b) – передний конец тела самца; (c) – тело в области вульвы, (d) – задний конец тела самца, (e) – задний конец тела самки.

Fig. 3. *Viscosia graciloides* sp. n.: (a) – male head, (b) – male anterior body end, (c) – vulva region, (d) – male, posterior body end, (e) – female posterior body end.

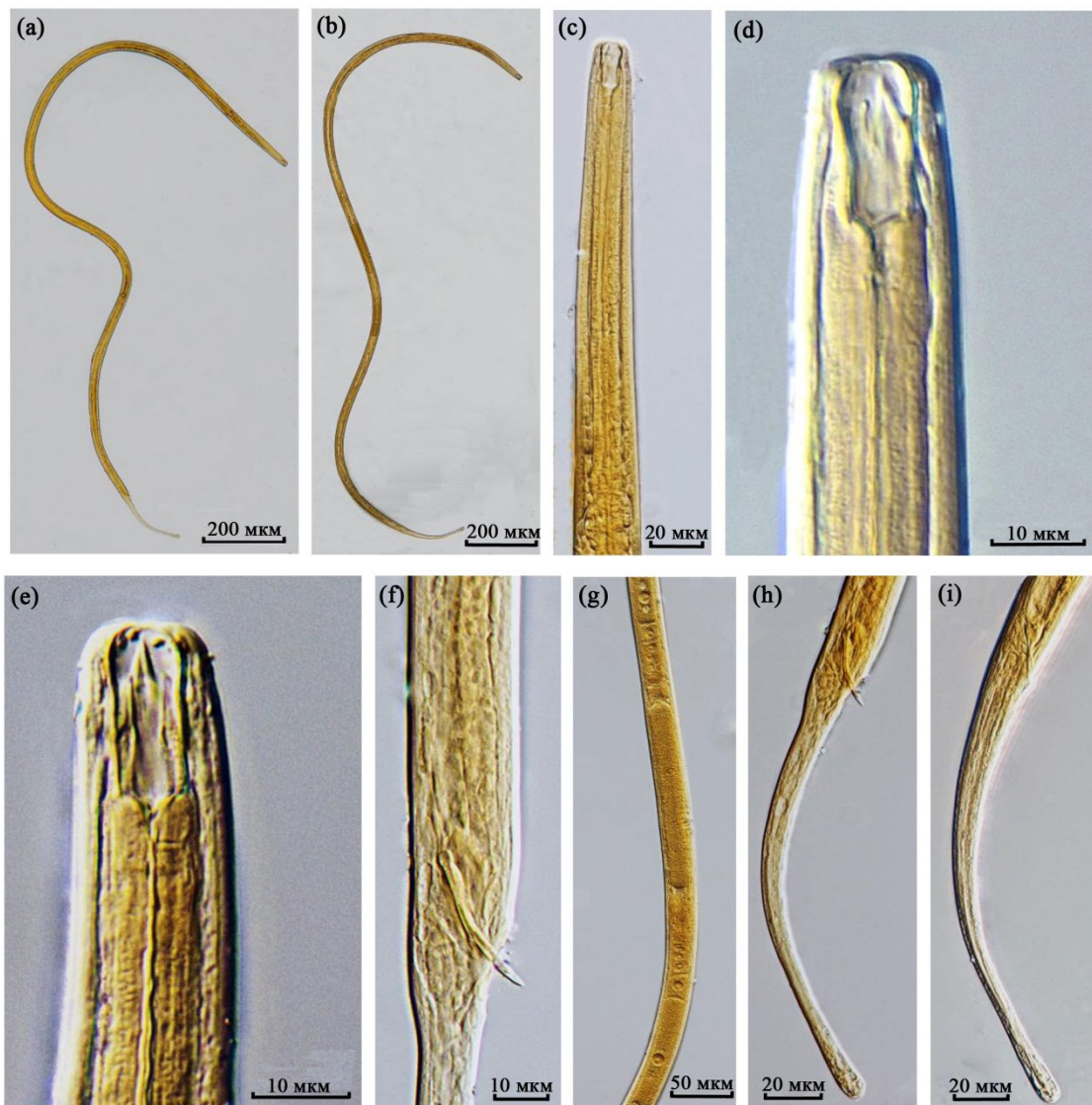


Рис. 4. Микрофотографии *Viscosia graciloides* sp. n.: (a) – общий вид самца, (b) – общий вид самки, (c) – передний конец тела самца, (d) – голова самца, (e) – голова самки, (f) – тело в области клоаки, (g) – тело в области вульвы, (h) – задний конец тела самца, (i) – задний конец тела самки.

Fig. 4. Micrographs of *Viscosia graciloides* sp. n.: (a) – (a) – entire male, (b) – entire female, (c) – male anterior body end, (d) – male head, (e) – female head, (f) – cloaca region, (g) – vulva region, (h) – male posterior body end, (i) – female posterior body end.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность к.б.н., ведущему научному сотруднику ИБВВ РАН Гусакову Владимиру Анатольевичу за сделанные микрофотографии новых видов нематод.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ № 121051100109–1 и поддержана Вьетнамской Академией наук и технологий (финансовый код QTRUO1.11/21–22).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гагарин В.Г., Нгуен Динь Ты. Два новых для науки вида свободноживущих нематод семейства Desmodoridae Filipjev, 1922 (Nematoda, Desmodorida) с коралловых рифов во Вьетнаме // Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. 2023. Вып. 101 (104). С. 39–48. DOI: 10.47021/0320–3557–2023–38–47.
- Furstenberg J.P., Vincx M.M. Two Oncholaimid species from a South African estuary (Nematoda, Oncholaimidae) // Hydrobiology. 1989. Vol. 184. P. 43–50.

- Gagarin V.G. An annotated checklist of free-living nematodes from mangrove thickets of Vietnam // *Zootaxa*. 2018. Vol. 4403 (2). P. 261–288. DOI: 10.11646/zootaxa.4403.2.3.
- Gagarin V.G. *Microilaimus capitatus* sp. n. and *Dichromadora simplex* Timm, 1961 (Nematoda, Chromadorae) from the coast of Vietnam // *Zootaxa*. 2020. Vol. 4732 (2). P. 323–331. DOI: 10.11646/zootaxa.4732.2.7.
- Gagarin V.G., Gusakov V.A. *Amphimonhystrella tropica* sp.n. and *Oncholaimus mekongis* sp.n. (Nematoda) from the Mekong River. Vietnam // *Inland Water Biology*. 2023. Vol. 16 (2). P. 152–163. DOI: 10.1134/S1995082923020050.
- Gagarin V.G., Gusakov V.A. *Oncholaimus rivalis* sp. n. (Nematoda, Enoplida) from highly mineralized rivers from Lake Elton basin, Russia // *Internal Journal of Nematology*. 2012. Vol. 22. № 1, 2. P. 13–20.
- Gerlach S.A. Recherches sur la faune interstitielle des sediments marins et dean douce de Madagascar // *Memoires de Institut scientifique de Madagascar*. 1958. Series F. T. 2. P. 343–365.
- Gerlach S.A. Zur Kenntnis der freilebenden marinen Nematoden von San Salvador // *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. 1955. Bd. 158. S. 249–303.
- Keppner E.J. Five new and one known species of free-living marine nematodes of the family Oncholaimidae (Nematoda, Enoplida) from Northwest Florida, U.S.A. // *Translations of American Microscopical Society*. 1987. Vol. 106(3). P. 214–231.
- Leduc D., Zhao Z.Q. The Marine Biota of Aotearoa New Zealand: Ngā toke o Parumoana: Common free-living Nematoda of Pāuatahanui Inlet, Te Awarua-o-Porirua Harbour, Wellington // *NIWA Biodiversity Memoir*. Wellington: NIWA, 2023. Vol. 135. 212 p.
- Nguyen Dinh Tu, Gagarin V.G. Free-living nematodes from mangrove forest in the Yen River Estuary (Vietnam) // *Inland Water Biology*. 2017. Vol. 10 (3). P. 266–274. DOI: 10.1134/S1995082917030129.
- Nguyen Dinh Tu, Nic Smol, An Vangelsen, Nguyen Vu Thanh. Six new species of the genus *Onyx* Cobb, 1991 (Nematoda, Desmodorida) from coastal areas in Vietnam // *Russian Journal of Nematology*. 2011. Vol. 19. P. 1–20.
- Nguyen Vu Thanh, Nguyen Thanh Hien, Gagarin V.G. Two new nematode species of the family Diplopeltidae Filipjev, 1918 (Nematoda, Araeolaimida) from coast of Vietnam // *Journal of Biology (Hanoi)*. 2012. Vol. 34(1). P. 1–5.
- Phan Ke Long, Nguyen Thi Thu, Gagarin V.G., Nguyen Dinh Tu. *Theristus coralais* sp. n. and *Thalassomonhystera gracilima* sp. n. (Nematoda, Monhysterida) from coral reef off the coast of Vietnam // *Amurian Zoological journal*. 2023. Vol. 45, № 2. P. 401–410. DOI: 10.3910/2686–9519–2023–15–2–401–410.
- Seinhorst J.V. A rapid method for the transfer of nematodes from fixative to anhydrous glycerin // *Nematologica*. 1959. Vol. 4. P. 67–69.
- Tshesunov A.V., Nguyen Vu Thanh, Nguyen Dinh Tu. A review of the genus *Litinium* Cobb, 1920 (Nematoda, Enoplida, Oxystomidae) with description of four new species from two constructing habitats // *Zootaxa*. 2014. Vol. 3872, № 1. P. 57–76. DOI: 10.11646/zootaxa.3872.1.5.
- WoRMS Editorial Board. 2023. World Register of Marine Species. Available from <https://www.marinespecies.org> at VLIZ. Accessed 2023-09-01.

REFERENCES

- Furstenberg J.P., Vincx M.M. Two Oncholaimid species from a South African estuary (Nematoda, Oncholaimidae). *Hydrobiology*, 1989, vol. 184, pp. 43–50.
- Gagarin V.G. An annotated checklist of free-living nematodes from mangrove thickets of Vietnam. *Zootaxa*, 2018, vol. 4403 (2), pp. 261–288. doi: 10.11646/zootaxa.4403.2.3.
- Gagarin V.G. *Microilaimus capitatus* sp. n. and *Dichromadora simplex* Timm, 1961 (Nematoda, Chromadorae) from the coast of Vietnam. *Zootaxa*, 2020, vol. 4732 (2), pp. 323–331. doi: 10.11646/zootaxa.4732.2.7.
- Gagarin V.G., Gusakov V.A. *Amphimonhystrella tropica* sp.n. and *Oncholaimus mekongis* sp.n. (Nematoda) from the Mekong River. Vietnam. *Inland Water Biology*, 2023, vol. 16 (2), pp. 152–163. doi: 10.1134/S1995082923020050.
- Gagarin V.G., Gusakov V.A. *Oncholaimus rivalis* sp. n. (Nematoda, Enoplida) from highly mineralized rivers from Lake Elton basin, Russia. *Internal Journal of Nematology*, 2012, vol. 22, no. 1, 2, pp. 13–20.
- Gagarin V.G., Nguyen Dinh Tu. Two new for science of free-living nematodes of family Desmodoridae Filipjev, 1922 (Nematoda, Desmodorida) from coral reefs in Vietnam. *Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS*, 2023, vol. 101 (104), pp. 39–48. doi: 10.47021/0320–3557–2023–38–47.
- Gerlach S.A. *Memoires de Institut scientifique de Madagascar. Recherches sur la faune interstitielle des sediments marins et dean douce de Madagascar*. 1958, series F, t. 2, pp. 343–365.
- Gerlach S.A. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Zur Kenntnis der freilebenden marinen Nematoden von San Salvador*. 1955, bd. 158, s. 249–303.
- Keppner E.J. Five new and one known species of free-living marine nematodes of the family Oncholaimidae (Nematoda, Enoplida) from Northwest Florida, U.S.A. *Translations of American Microscopical Society*, 1987, vol. 106(3), pp. 214–231.
- Leduc D., Zhao Z.Q. *NIWA Biodiversity Memoir. The Marine Biota of Aotearoa New Zealand: Ngā toke o Parumoana: Common free-living Nematoda of Pāuatahanui Inlet, Te Awarua-o-Porirua Harbour, Wellington*. Wellington, NIWA, 2023, vol. 135, 212 p.
- Nguyen Dinh Tu, Gagarin V.G. Free-living nematodes from mangrove forest in the Yen River Estuary (Vietnam). *Inland Water Biology*, 2017, vol. 10 (3), pp. 266–274. doi: 10.1134/S1995082917030129.
- Nguyen Dinh Tu, Nic Smol, An Vangelsen, Nguyen Vu Thanh. Six new species of the genus *Onyx* Cobb, 1991 (Nematoda, Desmodorida) from coastal areas in Vietnam. *Russian Journal of Nematology*, 2011, vol. 19, pp. 1–20.

- Nguyen Vu Thanh, Nguyen Thanh Hien, Gagarin V.G. Two new nematode species of the family Diplopeltidae Filipjev, 1918 (Nematoda, Araeolaimida) from coast of Vietnam. *Journal of Biology (Hanoi)*, 2012, vol. 34(1), pp. 1–5.
- Phan Ke Long, Nguyen Thi Thu, Gagarin V.G., Nguyen Dinh Tu. *Theristus coralais* sp. n. and *Thalassomonhystera gracilima* sp. n. (Nematoda, Monhysterida) from coral reef off the coast of Vietnam. *Amurian Zoological journal*, 2023, vol. 45, no. 2, pp. 401–410. doi: 10.3910//2686–9519–2023–15–2–401–410.
- Seinhorst J.V. A rapid method for the transfer of nematodes from fixative to anhydrous glycerin. *Nematologyca*, 1959, vol. 4, pp. 67–69.
- Tshesunov A.V., Nguyen Vu Thanh, Nguyen Dinh Tu. A review of the genus *Litinium* Cobb, 1920 (Nematoda, Enoplida, Oxystomidae) with description of four new species from two constructing habitats. *Zootaxa*, 2014, vol. 3872 (1), pp. 57–76. doi: 10.11646/zootaxa.3872.1.5.
- WoRMS Editorial Board. 2023. World Register of Marine Species. Available from <https://www.marinespecies.org> at VLIZ. Accessed 2023-09-01.

TWO NEW FOR SCIENCE SPECIES ONCHOLAIMIDS (NEMATODA, ENOPLIDA, ONCHOLAIMIDAE) FROM CORAL REEFS IN VIETNAM

V. G. Gagarin^{1,*}, Nguyen Dinh Tu²

¹ *Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,
152742 Borok, Russia, *e-mail: *gagarin@ibiw.ru*

² *Institute of Ecology and Biological Resources, Vietnam Academy of Sciences and Technology, Hanoi, Vietnam
Revised 12.09.2023*

Two new for science species of the family Oncholaimidae Dujardin, 1845, found in coral reefs in Vietnam, are described and illustrated. *Oncholaimus securus* sp. n. is close to *O. longispiculosus* Gerlach, 1955 according to presence of papilla on tail and spicules length. It differs from it by the longer and thinner body, shorter pharynx and wider labial region. *Viscosia graciloides* sp. n. in body size and length of spicules is close to *V. erasmi* Furstenberg, Vincx, 1989, *V. macrobursata* Keppner, 1987 and *V. dossena* Leduc, Zhan, 2023. It differs from these species by the form of outer labial sensillae, thinner body, narrower labial region and shorter stoma.

Keywords: Vietnam, coral reefs, free-living nematodes, new species

**БИОЛОГИЯ *STENOSTOMUM LEUCOPS* (DUGES 1828)
(CATENULIDA, TURBELLARIA) ДОМИНИРУЮЩЕГО ВИДА
РЕСНИЧНЫХ ЧЕРВЕЙ В МАЛОМ ВОДОЕМЕ БАССЕЙНА ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ**

Е. М. Коргина

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

Поступила в редакцию 9.10.2023

В вегетационный период (с апреля по ноябрь) 2019 г. исследовали биологию развития одного из массовых видов турбеллярий *Stenostomum leucops* в пруду лесопарковой зоны. Изучена динамика численности и биомассы вида. Максимальные значения этих показателей отмечены в июне–июле при температуре воды 22.0°C.

Ключевые слова: Turbellaria, *Stenostomum leucops*, численность, биомасса, малый водоем.

DOI: 10.47021/0320-3557-2024-24-29

Во многих гидробиологических работах, как правило, не уделяется достойного внимания многочисленной группе ресничных червей – турбелляриям, хотя значение их в экосистеме водоема остается немалым.

Для полной оценки роли турбеллярий в биоценозе необходимо подробное изучение качественного состава, жизненных циклов, количественного развития их популяций. Однако в литературе редко дают оценку их роли в биоценозе, тем не менее, турбеллярии, будучи хищниками, используют в качестве объекта питания других гидробионтов, ослабленных рыб и их икру, тем самым выполняя в водоеме роль санитаров. В настоящее время актуальны вопросы экологии водных объектов, чистоты их вод, в том числе и р. Волги. Предположительно, некоторые виды ресничных червей могут выступать как виды – индикаторы состояния водной среды. К настоящему времени имеются данные по фауне, экологии, количественному развитию ресничных червей, описаны редкие и новые виды для науки и для бассейна Верхней и Средней Волги [Порфирьева, Дыганова, 1987 (Porfir'eva, Dyganova, 1987); Коргина, 2002 (Korgina, 2002); Токинова, Бердник, 2016, 2022 (Tokinova, Berdnik, 2016, 2022); Токинова и др., 2016 (Tokinova et al., 2016); Бердник, Токинова, 2020a, 2020b (Berdnik, Tokinova, 2020a, 2020b); Korgina, 2018, 2021, 2022], водоемов Уральского региона [Рогозин, 2011, 2012 (Rogozin, 2011, 2012)] и Восточной Сибири [Тимошкин, 1984 (Timoshkin, 1984); Тимошкин и др., 2001 (Timoshkin et al., 2001); Тимошкин и др., 2004 (Timoshkin et al., 2004)]. Но еще большой интерес представляет изучение биологии развития доминирующих в водоеме видов ресничных червей, включая количественные данные в сезонном аспекте.

Цель работы: изучить биологию и функционирование популяции одного из доминирующих видов турбеллярий: *Stenostomum leucops* (Duges 1828), населяющего малый водоем.

Для исследования был выбран постоянный малый водоем (пруд) в окрестностях пос. Борок Ярославской обл., расположенный в парковой зоне с хвойными и лиственными деревьями. Площадь пруда – 300 м², средняя глубина 1.5–2.0 м, дно – грубодетритный ил с растительными остатками. Уровень воды колебался незначительно. Материал и методы исследования подробно описаны ранее [Korgina, 2022]. Пробы отбирали с апреля по ноябрь 2019 года по общепринятой методике [Иванов и др., 1981 (Ivanov et al., 1981)]. Всего собрано 46 качественных и количественных проб в прибрежной части пруда, заросшей макрофитами, на глубине до 1 м и с периодичностью в семь суток, осенью – через 7–12 сут. Червей идентифицировали в живом виде, с используя работы [Gieyztor, 1938; Luther, 1955, 1960, 1963; Karling, 1963; Иванов и др., 1981 (Ivanov et al., 1981);]. Определяли видовую принадлежность турбеллярий, их встречаемость в водоеме, численность и биомассу. Для количественных показателей применяли методики в работах [Численко, 1968 (Chislenko, 1968); Методика..., 1975 (Metodika..., 1975); Песенко, 1982 (Pesenko, 1982)]. Для сравнительного анализа использовали данные, полученные на этом же водоеме почти 40 лет назад, по формуле Чекановского – Сьеренсена [Методика..., 1975 (Metodika..., 1975)].

В исследованном водоеме из 25 видов турбеллярий, принадлежащих к 5 отрядам (Catenulida, Macrostomida, Lecithoepitheliata, Tricladida, Neorhabdocoela) и 8 семействам (Stenostomidae, Microstomidae, Macrostomidae, Prorhynchidae, Planariidae, Polycystidae, Dalyellidae, Typhloplanidae [Korgina, 2022], шесть

видов имели встречаемость $>50\%$. Из них вид из отряда Catenulida и семейства Stenostomidae *Stenostomum leucops* Duges, 1828 доминировал с встречаемостью 95.7%. Вид считается обычным, и его часто отмечают с высокой встречаемостью не только для водоемов бассейна Верхней и Средней Волги [Korgina, 2022], но и для водоемов России и бывшего Советского Союза. *Stenostomum leucops* встречается с ранней весны и до поздней осени. Это черви небольшого размера, светлые, передний конец тела округлой формы, задний конец суживается (рис. 1). В головной лопасти находятся ресничные ямочки, ротовое отверстие округлой формы, светопреломляющие органы, состоящие из ≥ 20 шаровидных ретрактивных тел. В теплый период черви размножаются бесполом путем за счет – поперечного деления, перетяжкой тела позади глотки. Во второй половине тела происходит закладка внутренних органов, зооидов, которые формируют взрослое животное. Длина тела зависит от количества зооидов в цепочке и колеблется от 1 до 4 мм. Первое нахождение *St. leucops* в водоеме отмечено 12 апреля во время первого отбора проб (поверхность водоема покрывал лед), на глубине 50 см, при температуре 6.5°C , обнаружено несколько экземпляров вида. При небольших температурах воды ($6.5\text{--}8.5^{\circ}\text{C}$) в водоеме с середины апреля и до конца третьей декады месяца численность *St. leucops* оставалась невысокой и колебалась от 40 до 80 экз./м³, что сказывалось и на низких значениях биомассы $4\text{--}8\text{ мг/м}^3$ (рис. 2). Невысокие количественные показатели вида при температуре $13.0\text{--}16.2^{\circ}\text{C}$ оставались до середины мая. Лишь при прогреве воды до 17.2°C во второй декаде мая отмечали первый пик численности 600 экз./м³ и повышение биомассы до 60 мг/м^3 (рис. 2). С прогревом воды до $20\text{--}22^{\circ}\text{C}$ численность червей во второй декаде июня возросла, и в связи с массовым появлением молоди она достигла максимальных значений – 2160 экз./м³ или 63.4% общей численности турбеллярий в это время [Korgina, 2022]. Соответственно максимально возросла биомасса *Stenostomum leucops* – 416.0 мг/м^3 , на которую приходилось только 40.8% (из-за малых размеров вида) общей биомассы червей. Во второй декаде июня наблюдали кратковременное понижение численности вида до 560 экз./м³ и биомассы до 50.0 мг/м^3 . С первой декады июля и до середины месяца численность и биомасса оставались высокими – 2040 экз./м^3 и 204 мг/м^3 соответственно. Их повышение произошло за счет молодых особей. В дальнейшем количественные показатели вида остава-

лись на среднем уровне, их подъем (численность 760 экз./м³ и биомасса 76 мг/м^3) отмечали во второй декаде августа, когда температура воды достигала еще 16.5°C . В сентябре подъем численности (640 и 1080 экз./м³) и биомассы (64 и 108 мг/м^3) *St. leucops* наблюдали со второй декады и до конца месяца при температуре $13.0\text{--}8.4^{\circ}\text{C}$. Небольшое повышение (360 экз./м^3) численности отмечено в начале октября. В последующих наблюдениях при понижении с начала октября температуры воды до $6.4\text{--}4.2^{\circ}\text{C}$ численность вида, представленного очень мелкими особями, значительно снизилась. С конца ноября при температуре 4.2°C черви найдены в единичных экземплярах, поверхность пруда покрылась льдом.

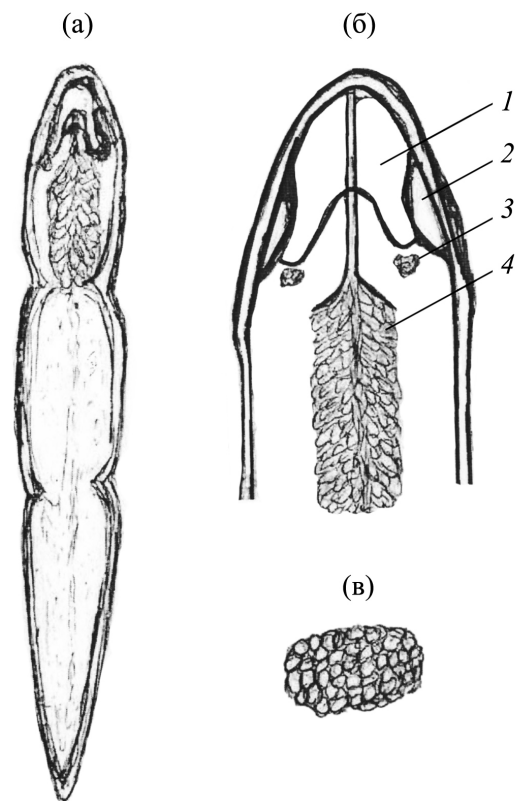


Рис. 1. Общий вид особи (а), находящейся в состоянии предстоящего деления на зооиды; передний конец тела *Stenostomum leucops* (б); строение глаза (в). 1 – мозг, 2 – ресничная ямка, 3 – глаз, 4 – глотка.

Fig. 1. General view of an individual (a) in a state of a forthcoming division into zooids; an anterior end of the body of *Stenostomum leucops* (b); structure of the eye (c). 1 – brain, 2 – ciliary fossa, 3 – eye, 4 – pharynx.

Вид *Stenostomum leucops* – наиболее встречающийся (95.7%) из 25 известных видов турбеллярий исследованного малого водоема. Относится к эвритермным видам, поскольку

присутствует в водоеме с апреля при температуре 6.5°C, когда большая часть поверхности пруда еще покрыта льдом, и до конца ноября при температуре 4.2°C, присутствуя в водоеме и в теплое время. В развитии популяции *St. leucops* отмечено три пика численности.

Наибольший подъем (2160 экз./м³) зафиксирован во второй декаде июня при температуре 20.4°C. В конце ноября при температуре 4.2°C в пробе обнаружено только два экземпляра *St. leucops*. Вероятно, вид зимует в водоемах Верхней Волги в единичных экземплярах.

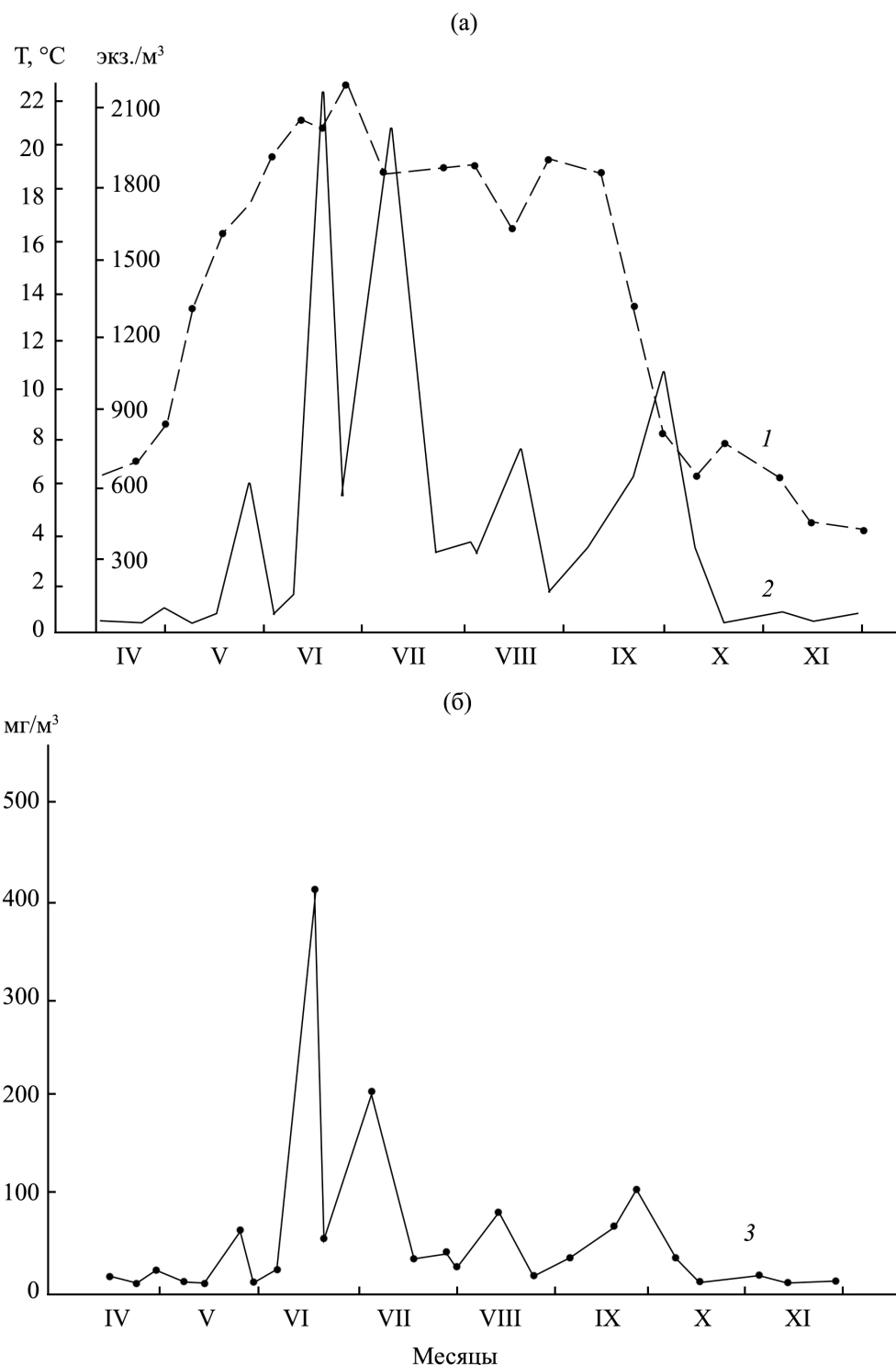


Рис. 2. Температура (1°C), динамика численности (2 экз./м³) и биомассы 3 мг/м³) *Stenostomum leucops* в пруду в течение вегетационного периода.

Fig. 2. Temperature (1°C), dynamics of the abundance (2 ind./м³) and biomass (3 mg/м³) of *Stenostomum leucops* in the pond during the growing season.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ № 121051100109–1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бердник С.В., Токинова Р.П. Новые для фауны Волжского бассейна виды макростоморфных и прямокишечных ресничных червей (Platyhelminthes: Rhabditophora) // Российский журнал прикладной экологии. 2020а. № 2. С. 3–8.
- Бердник С.В., Токинова Р.П. Первое обнаружение микротурбеллярии *Macrostomum Longituba* Papi, 1953 (Platyhelminthes: Rhabditophora) в пресноводной фауне России // Зоол. журн. 2020б. Т. 99, № 12. С. 1434–1436.
- Иванов А.В., Полянский Ю.И., Стрелков А.А. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. М.: Высшая школа, 1981. 504 с.
- Коргина Е.М. Обзор фауны турбеллярий Верхневолжского бассейна // Зоол. журн. 2002. Т. 81, № 8. С. 1019–1024.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 254 с.
- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 288 с.
- Порфирьева Н.А., Дыганова Р.Я. Планарии Европейской части СССР. Морфология, систематика, распространение. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1987. 190 с.
- Рогозин А.Г. Новые для фауны России и Урала виды турбеллярий-далиеллиид (Rhabdocoela) // Зоол. журн. 2011. Т. 90, № 5. С. 524–531.
- Рогозин А.Г. Новые и редкие для фауны России виды архоофорных турбеллярий (Catenulida и Macrostomida) // Зоол. журн. 2012. Т. 91, № 6. С. 643–647.
- Тимошкин О.А. Новые виды рода *Geocentrophora* (Turbellaria, Prorhynchidae) из озера Байкал // Зоол. журн. 1984. Т. 63, вып. 8. С. 1125–1135.
- Тимошкин О.А., Наумова Т.В., Новикова О.А. Ресничные черви (Plathelminthes: Turbellaria) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск: Наука, 2001. Т. 1: Озеро Байкал. Кн. 1. С. 196–226.
- Тимошкин О.А., Грайгер М.Дж., Кавакатсу М. Новые и редкие таксоны турбеллярий-проринхид ((Turbellaria: Prorhynchida) из озера Байкал (Россия) и Бива (Япония) с краткими сведениями по их экологии. // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск: Наука, 2004. Т. 1: Озеро Байкал. Кн. 2. С. 1279–1302.
- Токинова Р.П., Бердник С.В. Микротурбеллярии (Platyhelminthes: Catenulida, Rhabditophora) природного заказника “Голубые озера” (Среднее Поволжье) // Российский журнал прикладной экологии. 2016. № 3. С. 15–18.
- Токинова Р.П., Бердник С.В. Видовой состав и встречаемость свободноживущих плоских червей (Plathelminthes) в пресноводной фауне Среднего Поволжья // Зоол. журн. 2022. Т. 101, № 6. С. 603–615.
- Токинова Р.П., Бердник С.В., Гордиенко Т.А. Видовой состав микротурбеллярий (Plathelminthes: Catenulida, Rhabditophora) водоемов Волжско-Камского заповедника и его охранный зоны // Труды Волжско-Камского гос. природного биосферного заповедника. 2016. Вып. 7. С. 91–102.
- Численко Л.Л. Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела. Л.: Наука, 1968. 105 с.
- Gieysztor M. Systematisch-anatomische Untersuchungen and Turbellarien Polens // Zoologica Poloniae. 1938. Vol. 3, P. 215–248.
- Karling Tor G. Die Turbellarien Ostfennoskandiens. V. Neorhabdocoela. 3. Kalyptorhynchia // Fauna Fenn. 1963. № 17. S. 5–59.
- Korgina E.M. Changes in the taxonomic structure of the Turbellaria community (Plathelminthes, Turbellaria) due to the transformation of environmental condition // Inland Water Biology. 2021. Vol. 14, № 1. P. 43–48. DOI: 0.31857/SO32096522006011X.
- Korgina E.M. Structural and Functional Organization of the Turbellaria Community in a Small Water Body // Inland Water Biology. 2022. Vol. 15. № 4. P. 506–510. DOI: 10.1134/S1995082922040332.
- Korgina E.M. Turbellarian worm *Castrada papii* Luther, 1963. (Turbellaria. Typhloplanidae) first found in Fauna of Russia // Inland Water Biology. 2018. Vol. 11, № 2. P. 231–233. DOI: 10.7868/SO320965218020110.
- Luther A. Die Dalyelliiden (Turbellaria, Neorhabdocoela) // Acta Zoologica Fennica. 1955. Bd. 87. S. 337.
- Luther A. Die Turbellarien Ostfennoskandiens. I. Acoela. Catenulida. Macrostomida. Lecithoepitheliata. Prolecithophra und Proseriata // Fauna Fenn. 1960. № 7. S. 155.
- Luther A. Die Turbellarien Ostfennoskandiens. IV. Neorhabdocoela. 2. Typhloplanoida // Fauna Fenn. 1963. № 16. S. 163.

REFERENCES

- Berdnik S.V., Tokinova R.P. First record of the microturbellarian, *Macrostomum Longituba* Papi 1953 (Platyhelminthes, Rhabditophora) in the Russian freshwater fauna. *Zool. Zhurn.*, 2020b, vol. 99, no. 12, pp. 1434–1436. (In Russian)

- Berdnik S.V., Tokinova R.P. New species of Macrostromorpha and Rhabdocoela (Plathelminthes: Rhabditophora) for the Volga Basin. *Rossiiskij zhurnal prikladnoj ekologii*, 2020a, no. 2, pp. 3–8. (In Russian)
- Chislenko L.L. Nomogrammy dlya opredeleniya vesa vodnykh organizmov po razmeram i forme tela [Nomograms for determining the weight of aquatic organisms based on body size and shape]. L., Nauka, 1968, 105 p. (In Russian)
- Gieysztor M. Systematisch-anatomische Untersuchungen and Turbellarien Polens. *Zoologica Poloniae*, 1938, vol. 3, pp. 215–248.
- Ivanov A.V., Polyanskij Yu.I., Strelkov A.A. Bol'shoj praktikum po zoologii bespozvonochnyh [Large workshop on invertebrate zoology]. M., Vysshaya shkola, 1981. 504 p. (In Russian)
- Karling Tor G. Die Turbellarien Ostfennoskandiens. V. Neorhabdocoela. 3. Kalyptorhynchia. *Fauna Fenn*, 1963, no. 17, pp. 5–59.
- Korgina E.M. Changes in the taxonomic structure of the Turbellaria community (Plathelminthes, Turbellaria) due to the transformation of environmental condition. *Inland Water Biol.*, 2021, vol. 14, no. 1, pp. 43–48. doi: 0.31857/SO32096522006011X.
- Korgina E.M. Obzor fauny turbellyarij Verhnevolzhskogo bassejna [Review of the turbellarian fauna of the Upper Volga basin]. *Zool. zhurn*, 2002, vol. 81, no. 8, pp. 1019–1024. doi: 10.1134/S1995082922040332. (In Russian)
- Korgina E.M. Structural and Functional Organization of the Turbellaria Community in a Small Water Body. *Inland Water Biol.*, 2022, vol. 15, no. 4, pp. 506–510.
- Korgina E.M. Turbellarian worm *Castrada papii* Luther, 1963. (Turbellaria. Typhloplanidae) first found in Fauna of Russia. *Inland Water Biol.*, 2018, vol. 11, no. 2, pp. 231–233. doi: 10.7868/SO320965218020110.
- Luther A. Die Dalyelliiden (Turbellaria, Neorhabdocoela). *Acta Zoologica Fennica*, 1955, Bd. 87. 337 s.
- Luther A. Die Turbellarien Ostfennoskandiens. I. Acoela. Catenulida. Macrostromida. Lecithoepitheliata. Prolecithophora und Proseriata. *Fauna Fenn.*, 1960, no. 7. 155 s.
- Luther A. Die Turbellarien Ostfennoskandiens. IV. Neorhabdocoela. 2. Typhloplanoida. *Fauna Fenn.*, 1963, no. 16. 163 s.
- Metodika izucheniya biogeocenozov vnutrennih vodoemov [Methodology for studying biogeocenoses of inland water bodies]. M., Nauka, 1975. 254 p. (In Russian)
- Pesenko Yu.A. Principy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyah [Principles and methods of quantitative analysis in faunal studies]. M., Nauka, 1982. 288 p. (In Russian)
- Porfir'eva N.A., Dyganova R.Ya. Planarii Evropejskoj chasti SSSR. Morfologiya, sistematika, rasprostranenie [Planarians of the European part of the USSR. Morphology, systematics, distribution]. Kazan', Izd-vo Kazan. un-ta, 1987. 190 p. (In Russian)
- Rogozin A.G. New and rare species of turbellaria archoophora (catenulida and macrostromida) for the russian fauna. *Zool. Zhurn.*, 2012, vol. 91, no. 6, pp. 643–647. (In Russian)
- Rogozin A.G. Species of turbellaria, dalyelliidae (Rhabdocoela), new for the Russian and Ural fauna. *Zool. Zhurn.*, 2011, vol. 90, no. 5, pp. 524–531. (In Russian)
- Timoshkin O.A. Novye vidy roda Geocentrophora (Turbellaria, Prorhynchidae) iz ozera Bajkal [New species of the genus Geocentrophora (Turbellaria, Prorhynchidae) from Lake Baikal]. *Zool. Zhurn.*, 1984, vol. 63, no. 8, pp. 1125–1135. (In Russian)
- Timoshkin O.A., Greiger M.J., Kawakatsu M. Novye i redkie taksony turbellyarij-prorinhid ((Turbellaria: Prorhynchida) iz ozera Bajkal (Rossiya) i Biva (Yaponiya) s kratkimi svedeniyami po ih ekologii [New and rare taxa of turbellarian prorhynchida ((Turbellaria: Prorhynchida) from Lake Baikal (Russia) and Biwa (Japan) with brief information on their ecology]. Annotirovannyj spisok fauny ozera Bajkal i ego vodosbornogo bassejna. Novosibirsk, Nauka, 2004. vol. 1: Ozero Bajkal. Pt. 2, pp. 1279–1302. (In Russian)
- Timoshkin O.A., Naumova T.V., Novikova O.A. Resnichnye chervi (Plathelminthes: Turbellaria) [Ciliated worms (Plathelminthes: Turbellaria)]. Annotirovannyj spisok fauny ozera Bajkal i ego vodosbornogo bassejna. Novosibirsk, Nauka, 2001, vol. 1: Ozero Bajkal. Pt. 1, pp. 196–226. (In Russian)
- Tokinova R.P., Berdnik S.V. Mikroturbellyarii (Platyhelminthes: Catenulida, Rhabditophora) prirodnogo zakaznika "Golubye ozera" (Srednee Povolzh'e) [Microturbellaria (Platyhelminthes: Catenulida, Rhabditophora) of the Blue Lakes natural reserve (Middle Volga region)]. *Rossiiskij zhurnal prikladnoj ekologii*, 2016. no. 3, pp. 15–18. (In Russian)
- Tokinova R.P., Berdnik S.V. Species composition and occurrence of free-living flatworms (Plathelminthes) in the freshwater fauna of the Middle Volga region. *Zool. Zhurn.*, 2022. vol. 101, no. 6, pp. 603–615. (In Russian)
- Tokinova R.P., Berdnik S.V., Gordienko T.A. Vidovoj sostav mikroturbellyarij (Plathelminthes: Catenulida, Rhabditophora) vodoemov Volzhsko-Kamskogo zapovednika i ego ohrannoj zony [Species composition of microturbellaria (Plathelminthes: Catenulida, Rhabditophora) of water bodies of the Volzhsko-Kama Nature Reserve and its protected zone]. *Trudy Volzhsko-Kamskogo gos. prirodnogo biosfernogo zapovednika*, 2016, issue 7, pp. 91–102. (In Russian)

BIOLOGY OF *STENOSTOMUM LEUCOPS* (DUGES 1828) (CATENULIDA, TURBELLARIA), THE DOMINANT SPECIES OF TURBELLARIAN WORMS IN A SMALL WATER BODY OF THE UPPER VOLGA BASIN

E. M. Korgina

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,
152742, Borok, Russia, e-mail: korgina@ibiw.ru*

Received 9.10.2023

In many hydrobiological studies, a large group of turbellarian worms is not, as a rule, given due attention, although they are of considerable importance in the ecosystem of the water body. The biology of the development of one of the mass species of turbellarians *Stenostomum leucops* was studied in the pond of the forest park area during the vegetation period (from April to November) in 2019. The dynamics of the abundance and biomass of the species was studied. The maximum values of these parameters were recorded in June-July at the water temperature of 22.0°C.

Keywords: Turbellaria, *Stenostomum leucops*, abundance, biomass, small water body

РОЛЬ СВОБОДНЫХ АМИНОКИСЛОТ В ПОДДЕРЖАНИИ ОСМОТИЧЕСКОГО ГОМЕОСТАЗА У РЫБ

А. Э. Филиппова

*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
152742 пос. Борок, Некоузский район, Ярославская область, e-mail: antury@yandex.ru
Поступила в редакцию 20.07.2023*

В обзоре собраны сведения об участии аминокислот и дипептидов в поддержании осмотического гомеостаза у низших водных позвоночных – рыб (элазмобианхий, осетрообразных, костистых рыб) и бесчелюстных рыбообразных (миног, миксин). Основное внимание уделяется роли аминокислот как “совместимых осмолитов”, помогающих биологическим макромолекулам сохранять свою нативную конформацию и функции в условиях повышенной ионной силы. Также рассмотрены энергетическая роль аминокислот и роль промежуточных метаболитов. Результаты проведенной работы показали, что в качестве осмолитов в рассмотренных таксонах наиболее важную роль играют аминокислоты таурин, бета-аланин, саркозин и глицин, а после них – аланин, глутамат, глутамин и пролин. Обсуждается возможная роль гистидиновых дипептидов и дипептида лизин-пролин, для установления которой требуются дальнейшие исследования.

Ключевые слова: осмотический гомеостаз, рыбы, осмолиты, аминокислоты, дипептиды.

DOI: 10.47021/0320-3557-2024-30-49

ВВЕДЕНИЕ

Осмотические адаптации играют у многоклеточных организмов важную роль в регуляции водного баланса сред снаружи и внутри клеток. Организмы, обитающие в водной среде, вынуждены либо адаптироваться к функционированию в условиях изотонического равновесия с внешней средой (такие организмы называют осмоконформерами), либо активно противостоять влиянию аннотонической внешней

среды, поддерживая осмолярность своей внутренней жидкой среды (такие организмы называются осморегуляторами).

В данном обзоре рассмотрено разнообразие механизмов регуляции осмотического гомеостаза с участием аминокислот и дипептидов на примере хрящевых и костных рыб, обитающих в пресных и морских водах, а также примитивных бесчелюстных рыбообразных.

ПОНЯТИЕ СОВМЕСТИМЫХ ОСМОЛИТОВ И ИХ ВИДЫ

Осмотически активные вещества отличаются своей способностью связывать молекулы воды. Небольшие осмотически активные молекулы, или осмолиты, играют крайне важную роль в живых системах, так как, в отличие от белков и других макромолекул, могут проникать через мембраны и проводить через них воду, меняя таким образом осмотическое равновесие в системах “плазма–межклеточная жидкость” и “клетка–межклеточная жидкость”, и, следовательно, участвуя в регуляции объема клеток. Среди этих малых частиц – неорганические ионы, такие как ионы натрия и хлорида, а также небольшие гидрофильные органические молекулы. Первые в больших концентрациях способны дестабилизировать биологические макромолекулы и нарушать их функции. Среди вторых также встречаются такие осмолиты, которые в больших концентрациях способны разрушить нативные белки. При этом во второй группе есть осмолиты, которые не взаимодействуют с макромолекулами и даже оказывают на них стабилизирующий

эффект; это так называемые “совместимые осмолиты”, например, триметиламиноксид (ТМАО). Часто в литературе под словом “осмолит” имеют в виду именно “совместимые осмолиты”, стабилизирующие макромолекулы в организме.

Органические осмолиты, называемые “совместимыми осмолитами” (с английского “compatible osmolytes” [Bolen, 2001; Yancey, 2005; Burg, Ferraris, 2008]), имеют свойство вытеснять агрессивно реагирующие неорганические ионы из окружения макромолекул, не вступая в прямое взаимодействие с последними, и таким образом защищать их от денатурирующего действия высокой ионной силы. Помимо этого, органические осмолиты могут защищать макромолекулы от действия других губительных факторов, таких как низкие температуры, гидростатическое давление, токсическое действие мочевины и аммиака [Yancey, Siebenaller, 2015]. Защитное действие органических осмолитов, по-видимому, происходит из их общего свойства не входить в сферу

ближнего окружения макромолекулы, и, следовательно, не нарушать ее гидратной оболочки. Неорганические ионы или мочевины связываются с макромолекулой, давая множество термодинамически выгодных связей. А совместимый осмолит, напротив, не взаимодействует с макромолекулой напрямую, так как такое взаимодействие термодинамически не-

выгодно. В результате этого развернутая форма молекулы в растворе, содержащем совместимый осмолит, становится термодинамически менее выгодной, чем в чистом растворителе, и это способствует поддержанию наиболее компактной, свернутой ее конформации [Bolen, 2001; Yancey, 2005; Burg, Ferraris, 2008; Yancey, Siebenaller, 2015] (см. рисунок).

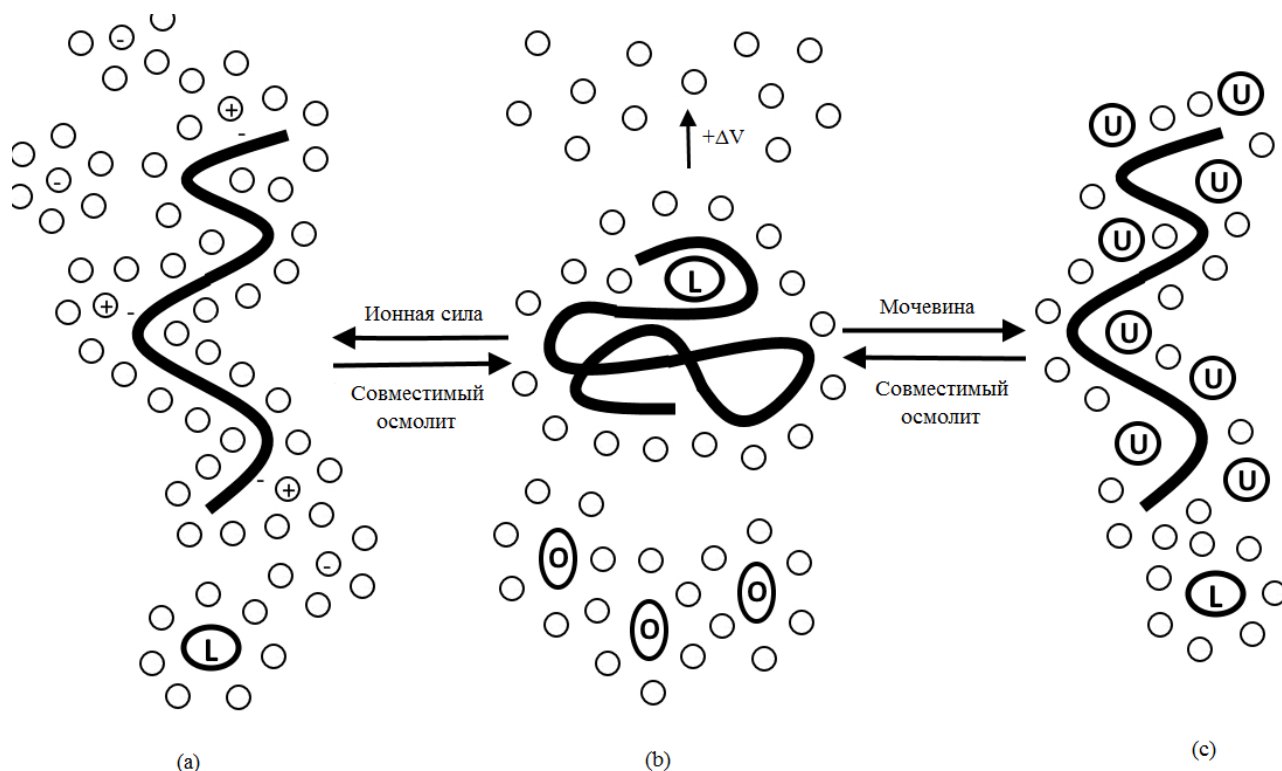


Рисунок. Взаимодействие макромолекулы с различными осмолитами: (а) – с неорганическими ионами при высокой ионной силе: кружочки со знаками “+” и “-” – неорганические ионы; “-” у макромолекулы – заряды функциональных групп на ее поверхности; L – лиганд, с которым макромолекула связана в нативной конформации; кружочки – молекулы воды; (б) – с совместимым осмолитом; O – совместимый осмолит; L – лиганд, с которым макромолекула связана в нативной конформации; кружочки – молекулы воды; (с) – с мочевиной; U – мочевины; L – лиганд, с которым макромолекула связана в нативной конформации; кружочки – молекулы воды [по Yancey et al., 2005].

Figure. The interaction of a macromolecule with various osmolytes: (a) with inorganic ions at high ionic strength. Circles with the signs “+” and “-” are inorganic ions; The “-” signs of a macromolecule are the charges of functional groups on its surface; L – the ligand with which the macromolecule is bound in the native conformation; circles are water molecules. (b) with a compatible osmolyte. O – a compatible osmolyte; L – a ligand with which a macromolecule is bound in a native conformation; circles are water molecules. (c) with urea. U – urea; L – the ligand with which the macromolecule is bound in the native conformation; circles are water molecules [Yancey et al., 2005].

В различных тканях и органах одного организма могут предпочтительно использоваться для осморегуляции различные органические осмолиты; причем осмолиты, используемые в клетках, могут меняться в зависимости, например, от пищевых источников; часто организмы используют смеси осмолитов [Yancey, 2005].

Среди органических осмолитов по химическому строению можно выделить следующие основные группы:

1) Аминокислоты: пролин, глицин, таурин и другие. Защищают лучше всего от повреждающего действия высокой ионной силы неорганических солей. Среди рыб наибольшую роль играют у костистых, а также некоторых пресноводных элазобранхий [Ballantyne, Fraser, 2012]. Возможно также участие в осморегуляции некоторых дипептидов, в большом количестве присутствующих в тканях рыб (например, гистидиновые дипептиды карнозин и ансерин)

2) Полиолы: глицерин, сахароза, трегалоза, инозитол и другие. Осмолиты данного класса лучше всего работают для защиты макромолекул от дегидратации, температурного стресса. Хорошо изучены у костистых рыб.

3) Метиламины: ТМАО, саркозин, бетанин, глицерофосфохолин. Защищают от денатурирующего действия мочевины. Широко используются организмами, поддерживающими высокий уровень мочевины в тканях, такими как морские и эвригалинные элазмобиранхии [Yancey, Somero, 1979; Yancey, 2001; Ballantyne, Fraser, 2012].

СВОБОДНЫЕ АМИНОКИСЛОТЫ КАК ОСМОЛИТЫ В ГРУППАХ AGNATHA И PISCES

Миксины – представители бесчелюстных рыбообразных Agnatha – единственные строгие осмоконформеры среди позвоночных [Yancey, 2001; Edwards, Marshall, 2012; Glover et al., 2017]. Осмолярность (концентрация осмотически активных частиц в молях на 1 л раствора) их внутренней среды совпадает с осмолярностью морской воды: 1000 мОс-моль/л. И если осмотическое давление внеклеточной жидкости у них определяется неорганическими ионами (натрий, кальций, калий, магний, хлорид, сульфат, карбонат и др.), то внутри клеток существенный вклад вносят органические осмолиты [Yancey, 2001], в числе которых большую роль играют свободные аминокислоты. Их содержание в мышцах прямо пропорционально осмолярности среды, а в крови – ничтожно мало [Cholette et al., 1970]. Из всех позвоночных лишь миксины способны поглощать аминокислоты не только с пищей, но и напрямую из окружающей воды. Однако Glover с сотрудниками в работе [Glover et al., 2017] показали, что прямое поглощение аминокислот через кожу или жабры не зависит от солёности окружающей среды.

Морские **элазмобиранхии** все еще близки к осмоконформерам [Yancey, 2015]. Осмолярность внеклеточной среды тела у них чуть выше таковой для морской воды [Yancey, 2001]. В качестве основных осмолитов они обычно используют мочевины и ТМАО, хотя аминокислоты также играют заметную роль [Yancey, Somero, 1979]. Содержание аминокислот невелико во внеклеточных жидкостях хрящевых рыб, но внутри клеток выше [Ballantyne, Robinson, 2010]. Например, снижение концентрации свободных аминокислот при помещении рыбы в среду с пониженной солёностью наблюдалось у следующих элазмобиранхий: в мышцах, эритроцитах и плазме крови катрана *Squalus acanthias* [Bedford, 1983]; в мышцах [Forster, Goldstein, 1976; Forster, Hannafin, 1980], эритроцитах [Forster, Goldstein, 1976],

4) Мочевина – “несовместимый” органический осмолит, является продуктом метаболизма аминокислот. Используется в качестве осмолита морскими и эвригалинными элазмобиранхиями [Yancey, Somero, 1979; Yancey, 2001; Ballantyne, Fraser, 2012].

В данном обзоре мы рассмотрим первую группу данного списка – свободные аминокислоты и дипептиды в качестве осмолитов в разных таксономических группах рыб и бесчелюстных рыбообразных.

в печени [King et al., 1980] и мозге [Forster et al., 1978] ежового ската *Raja erinacea*; в мышцах и эритроцитах американского хвостокла *Dasyatis americana* [Forster, Goldstein, 1976]. В работе [Forster et al., 1978] показано, что уровень свободных аминокислот в плазме при адаптации ежового ската к 50% морской воде практически не менялся: по всей видимости, за регуляцию осмотического давления плазмы у данной рыбы отвечают мочевины и ТМАО, а не аминокислоты. При снижении солёности окружающей среды свободные аминокислоты элазмобиранхий, которые служили осмолитами, расщепляются: азот направляется на синтез мочевины, а углеродный скелет расщепляется в цикле Кребса для получения энергии [Ballantyne, Robinson, 2010].

В отличие от морских хрящевых рыб, пресноводные элазмобиранхии, видовое разнообразие которых гораздо меньше, уже активно регулируют осмолярность своей внутренней среды, так как осмолярность окружающей их пресной воды незначительна. Таким образом, они являются осморегуляторами [Yancey, 2015]. Повышение содержания свободных аминокислот при адаптации к повышенной солёности наблюдалось у следующих пресноводных элазмобиранхий: в мышцах и печени глазчатого речного хвостокла *Potamotrygon motoro* [Ip et al., 2009], в мышцах хвостокла-гимантуры *Himantura signifier* [Tam et al., 2003].

Осетрообразные рыбы – это сохранившийся до наших дней отряд древнего подкласса хрящевых ганоидов, они занимают промежуточное положение в эволюции рыб между хрящевыми и костистыми. Большинство из них являются проходными эвригалинными рыбами и при адаптациях к смене солёности в числе прочих механизмов могут использовать и регуляцию уровней свободных аминокислот как осмолитов. В работе [Hajirezaee et al., 2017] Hajirezaee с коллегами отметили снижение количества многих аминокислот

в плазме крови персидского осетра *Acipenser persicus* при адаптации рыбы к повышенной солености. Наряду с использованием их как осмолитов в тканях, авторы привели такую возможную причину как расходование аминокислот на синтез гормонов, таких как ТЗ и Т4, количество которых повышается при осмотическом стрессе. Однако в работе [Jarvis, Ballantyne, 2003] обнаружено отсутствие зависимости суммарной концентрации свободных аминокислот в плазме тупорылого осетра *Acipenser brevirostrum* от солености среды.

Костистые рыбы (Teleostei) являются активными осморегуляторами: осмолярность их внутренней среды составляет ~300 мОс-моль/л (втрое меньше осмолярности морской воды). Они активно используют органические осмолиты, в числе которых немаловажны свободные аминокислоты, для осморегуляции как внутри, так и вне клеток. Повышение свободных аминокислот в тканях при адаптациях к повышенной солености среды наблюдалось у таких эвригалинных костистых рыб как мозамбикская тиляпия *Oreochromis mossambicus* [Venkatachari, 1974], морской язык *Cynoglossus semilaevis* [Jiang et al., 2019], речной угорь *Anguilla anguilla* [Huggins, Colley, 1971], рисовый угорь *Monopterus albus* [Tok et al., 2009], золотистый спар *Sparus aurata* [Polakof et al., 2006], анабас *Anabas testudineus* [Chang et al., 2007], арктический голец *Salvelinus alpinus* [Bystriansky et al., 2007], мраморный бычок *Oxyeleotris marmorata* [Chew et al., 2009; Chew et al., 2010], обыкновенный судак *Sander lucioperca* [Sadok et al., 2004], губач *Crenimugil labrosus* [Lasserre, Gilles, 1971], ложный палтус *Paralichthys lethostigma* [Lasserre, Gilles, 1971]. В почках мозамбикской тиляпии при адаптации к повышенной солености происходило повышение транскрипции ряда белков-переносчиков, реабсорбирующих аминокислоты и пептиды обратно в кровоток, что свидетельствует об их важности для осморегуляции [Con et al., 2021], а в жабрах [Fiol et al., 2006] и в кишечнике [Nitzan et al., 2017] повышался синтез натрий-зависимого переносчика нейтральных аминокислот. В работе Chang с коллегами [Chang et al., 2007] исследовали влияние продолжительной акклиматизации анабаса к солоноватой и морской воде на содержание свободных аминокислот в мышцах, печени и плазме крови рыбы и обнаружили, что содержание свободных аминокислот снова снижается к седьмому дню акклиматизации (рыбу во время эксперимента не кормили). Авторы делают вывод, что аминокислоты в качестве осмолитов требуются организму эвригалинной

рыбы только в первые дни акклиматизации, то есть это средство экстренной адаптации к повышенной солености. В дальнейшем рыба уже адаптируется посредством ионных переносчиков [Chang et al., 2007]. У другой потенциально эвригалинной рыбы, мраморного бычка [Chew et al., 2009], повышенный уровень аминокислот в мышцах держится и при акклиматизации в течение 14 сут, что может свидетельствовать о менее эффективной осморегуляции у данной рыбы. Однако в отличие от работы [Chang et al., 2007], в работе [Chew et al., 2009] рыбы питались во время эксперимента, что могло позволить им поддерживать высокий уровень аминокислот.

Акклиматизация к пониженной солености среды также вызывала повышение содержания свободных аминокислот в плазме у морского языка [Jiang et al., 2019] и у серебряного леща *Sparus sarba* [Kelly, Woo, 1999], а также в тканях у азиатского паралихта *Paralichthys olivaceus* [Wu et al., 2017]. Содержание свободных аминокислот при адаптации к пониженной солености снижалась в мышцах губача и ложного палтуса [Lasserre, Gilles, 1971]. Адаптация к пониженной солености бурого фугу *Takifugu rubripes* приводила к снижению экспрессии генов, участвующих в биосинтезе аминокислот, кроме глицина, аланина и таурина, в жабрах [Jiang et al., 2020]. Авторы этой работы предполагают, что при пониженной солености идет биосинтез данных аминокислот уже не в качестве осмолитов, а для дальнейшего получения энергии. Однако у данной рыбы подтверждено снижение энергетических затрат при сниженной солености [Jiang et al., 2020].

В качестве источника энергии в первую очередь используются заменимые аминокислоты (глицин, аланин, глутамин), поэтому их содержание в плазме эвригалинных рыб (например, арктического гольца) при осмоадаптациях быстро падает, возрастая при этом в осморегуляторных тканях, таких как жабры. Количество незаменимых же аминокислот (гистидин, триптофан, фенилаланин) снижается в жабрах рыб за счет участия в синтезе белков, необходимых для осморегуляции [Bystriansky et al., 2007]. При этом в плазме крови и в мышцах рыбы происходит существенное повышение концентрации незаменимых аминокислот, что может быть связано с процессами протеолиза в мышцах [Bystriansky et al., 2007]. Однако снижение концентрации незаменимых аминокислот наблюдалось в печени мраморного бычка при адаптации к морской воде [Chew et al.,

2009], что авторы работы объясняют катаболизмом для получения энергии.

Рассмотрим изменение метаболизма отдельных аминокислот в плазме крови и тканях

ГЛИЦИН

Глицин является одним из наиболее распространенных “совместимых” органических осмолитов, используемых различными тканями рыб для борьбы с повышенной ионной силой.

Среди **элазмобранхий** глицин не играет роли основного совместимого осмолита, однако показано уменьшение его концентрации в эритроцитах ежового ската при снижении солености среды [Haynes, Goldstein, 1993], обратная зависимость скорости окисления глицина митохондриями гепатоцитов ежового ската от осмолярности среды [Moyes et al., 1986], а также повышение концентрации в мышцах при помещении глазчатого речного хвостокла в солоноватую воду [Ip et al., 2009] и накопление глицина в мозге глазчатого хвостокла-гимантуры при адаптации к солоноватой воде [Tam et al., 2003]. В то же время в плазме уровень глицина практически не меняется [Tam et al., 2003; Ip et al., 2009].

У **осетрообразных рыб** было обнаружено снижение глицина в плазме крови персидского осетра при адаптации рыбы к солоноватой воде (повышенная соленость). Это может свидетельствовать о потреблении данного осмолита тканями с целью регуляции объема клеток [Hajirezaee et al., 2017]. Однако в дальнейшем концентрация глицина в плазме повышалась, что авторы объясняют гидролизом белка в мышцах [Hajirezaee et al., 2017].

Показано, что концентрация глицина повышается при адаптации к повышенной солености у следующих видов **костистых рыб**: в мышцах и почках мозамбикской тилапии [Assem, Hanke, 1983; Fiess et al., 2007]; в жабрах и плавниках нильской тилапии *Oreochromis niloticus* [Kalujnaia et al., 2013]; в почках у речного угря [Kalujnaia et al., 2013]; в жабрах морского языка [Jiang et al., 2019]; в мышцах арктического гольца [Bystriansky et al., 2007], мраморного бычка [Chew et al., 2009], губача [Lasserre, Gilles, 1971], ложного палтуса [Lasserre, Gilles, 1971], речного угря [Huggins, Colley, 1971] и рыбки гуппи *Poecilia reticulata* [Daikoku, Sakaguchi, 1983]. Как и некоторые другие заменимые аминокислоты, глицин накапливается в жабрах и снижается в плазме арктического гольца при адаптации к морской воде, что авторы объясняют его использованием для получения энергии [Bystriansky et al., 2007]. Повышение транскрипции генов, участвующих в метаболизме глицина, серина и треонина, обнаружено в тканях морского языка при адапта-

различных рыб при адаптациях к изменению солености среды.

ции к повышенной солености [Vij et al., 2020]. Кроме того, концентрация глицина может повышаться и при адаптации к пониженной солености, что показано на примере эвригалинных видов – азиатского паралихта [Wu et al., 2017] и серебряного леща [Kelly, Woo, 1999]. В то же время у губача и ложного палтуса концентрация глицина в мышцах снижается при адаптации к пониженной солености среды [Lasserre, Gilles, 1971].

Есть также данные о повышении в тканях активности фермента, катализирующего синтез глицина из глиоксилата, у популяции эвригалинных трехиглых колюшек (*Gasterosteus aculeatus*), обитающих в морской воде, по сравнению с пресноводным экотипом этого же вида. Авторы работы, Kultz с коллегами, также упоминают о возможности использования глицина не только как самостоятельного органического осмолита, но также и как промежуточного метаболита для синтеза других осмолитов – а именно, бетаина и сорбитола [Kultz et al., 2016].

Промежуточным метаболитом в синтезе глицина является **саркозин** (N-метилглицин). Данное соединение относится одновременно к аминокислотам и к метиламинам, и **элазмобранхии** используют его в качестве самостоятельного осмолита, наряду с другими метиламинами: ТМАО и бетаином. Например, зарегистрировано снижение концентрации саркозина при снижении солености среды в тканях ежового ската [King et al., 1980; Ballantyne, Fraser, 2012]. Кроме того, скорость окисления саркозина в митохондриях гепатоцитов ежового ската обратно пропорциональна осмолярности [Ballantyne et al., 1986; Moyes et al., 1986], что может означать расходование освободившегося избытка осмолита для получения энергии. Доказано, что окисление саркозина у ежового ската происходит главным образом в печени [King et al., 1980]. У пресноводных элазмобранхий, таких как хвостокл-гимантура и глазчатый речной хвостокл, содержание в мышцах саркозина, как и других метиламинов, мало [Treberg et al., 2006].

Костистые рыбы используют саркозин для синтеза глицина в качестве осмолита. Например, накопление саркозина было зафиксировано в тканях азиатского паралихта при адаптации к пониженной солености, и это может свидетельствовать о его использовании для превращения в глицин с целью осморегуляции

[Wu et al., 2017]. У пресноводной рыбы пангасиуса *Pangasianodon hypophthalmus* наблюдалось повышение экспрессии белков, участвующих

в синтезе саркозина, в почках при адаптации к солоноватой воде [Schmitz et al., 2017].

АЛАНИН

Аланин может использоваться организмом рыбы как в качестве совместимого осмолита [Chew et al., 2009], так и для синтеза другого осмолита – таурина [Jiang et al., 2019], а также использоваться в качестве источника энергии для осморегуляции [Kelly, Woo, 1999].

Элазмобранхии используют в качестве осмолита не L-аланин, который входит в состав белков, а его изомер **бета-аланин**. Например, зарегистрировано снижение концентрации бета-аланина при снижении солености среды в эритроцитах [Goldstein, Brill, 1991; Haynes, Goldstein, 1993] и повышенное окисление бета-аланина в почках, печени и мозге [King et al., 1980] ежового ската. Кроме того, наблюдалось повышение уровня фермента, участвующего в катаболизме бета-аланина, при адаптации к пониженной солености в ректальной железе калифорнийской тройнозубой акулы *Triakis semifasciata*, что может свидетельствовать об использовании данной аминокислоты в качестве осмолита в нормальной морской воде [Dowd et al., 2010]. У ежового ската также зарегистрировано повышенное окисление L-аланина в печени и почках при снижении солености среды [King et al., 1980].

Среди пресноводных элазмобранхий отмечено повышение бета-аланина при адаптации к повышенной солености в мышцах, печени и мозге хвостокола-гимантуры [Tam et al., 2003]. Авторы работы полагают, что повышение бета-аланина в тканях пресноводного хвостокола-гимантуры играет большую роль в защите от мочевины, синтез которой у данной рыбы повышается при адаптации к повышенной солености, чем непосредственно в осморегуляции, так как суммарная концентрация свободных аминокислот в соответствующих тканях при этом не менялась.

Среди **осетрообразных рыб** зарегистрировано снижение концентрации бета-аланина в плазме крови персидского осетра при адаптации рыбы к солоноватой воде (повышенная соленость). Это может свидетельствовать о его

транспорте в ткани с целью использования в качестве осмолита [Hajirezaee et al., 2017].

У некоторых видов **костистых рыб** происходит снижение уровня аланина в тканях при адаптации к экстремальным соленостям – высокой и низкой (в мышцах у гуппи [Daikoku, Sakaguchi, 1983], в мышцах мозамбикской тилляпии [Assem, Hanke, 1983] и в жабрах у морского языка [Jiang et al., 2019]), которое может свидетельствовать об истощении этого метаболита в результате интенсивного использования при осморегуляции, а также повышение концентрации аланина в крови [Kelly, Woo, 1999], свидетельствующее о высвобождении данного метаболита из осморегуляторных тканей и транспорте в другие ткани, использующие его для получения энергии. В жабрах арктического гольца наблюдается повышение содержания аланина при снижении его в плазме крови [Bystriansky et al., 2007], что авторы работы трактуют как накопление данной аминокислоты тканью в качестве энергетического источника. Кроме того, в печени и мышцах гольца наблюдается повышение активности аланин-аминотрансферазы, что подтверждает энергетическую роль данной аминокислоты [Bystriansky et al., 2007].

Повышение концентрации аланина при адаптации к морской воде было отмечено в мышцах мраморного бычка [Chew et al., 2009] и речного угря [Huggins, Colley, 1971], а в жабрах японского гренадерского анчоуса *Coilia nasus* при адаптации к морской воде происходит повышение экспрессии генов фермента серин-пируват-аминотрансферазы, участвующего в синтезе аланина [Gao et al., 2021], что авторы работ трактуют как использование его в качестве осмолита. У губача и ложного палтуса концентрация аланина в мышцах существенно повышается при адаптации к повышенной солености и снижается при адаптации к пресной воде [Lasserre, Gilles, 1971], что свидетельствует об использовании данной аминокислоты в качестве совместимого осмолита.

ЛИЗИН

Согласно данным работы [Yancey et al., 1982], свободный лизин может ухудшать работу ферментов. Однако лизин может участвовать в метаболизме липидов (как субстрат карнитина), который важен для снабжения энергией осморегуляторных органов. Например, при адаптации к повышенной солености

в жабрах мозамбикской тилляпии [Su et al., 2023], а также в печени, мышцах [Chew et al., 2009] и кишечнике [Chew et al., 2010] у мраморного бычка снижалось содержание лизина. Кроме того, всасывание лизина в кишечнике радужной форели *Oncorhynchus mykiss* при переносе рыбы в морскую воду не повышалось –

в противовес ожидаемому на основе анализа активности связанной с поглощением данной аминокислоты Na^+/K^+ -АТФазы [Hedén et al.,

2022]. Авторы последней работы связывают этот факт с активным катаболизмом лизина энтероцитами кишечника рыбы.

РАЗВЕТВЛЕННЫЕ АМИНОКИСЛОТЫ (ЛЕЙЦИН, ИЗОЛЕЙЦИН, ВАЛИН)

Разветвленные аминокислоты могут использоваться в качестве энергетических субстратов при повышенных энергетических затратах на осморегуляцию. При этом они метаболизируются с образованием глутамата под действием аминотрансферазы аминокислот с разветвленной цепью [Bystriansky et al., 2007].

Есть различные данные по разветвленным аминокислотам при адаптациях к смене солености у **элазмобранхий**. Например, в работе [Haynes, Goldstein, 1993] показано, что уровень лейцина в эритроцитах ежового ската не менялся при снижении солености. А в работе [King et al., 1980] наблюдалось снижение концентрации изолейцина и валина в печени ежового ската при снижении солености среды.

Среди **осетрообразных**: есть данные о снижении концентрации лейцина в плазме персидского осетра при адаптации рыбы к солоноватой воде (повышенная соленость), что может свидетельствовать о расходовании данной аминокислоты с целью удовлетворения повышенных энергетических затрат на осморегуляцию [Hajirezaee et al., 2017].

Среди **костистых рыб**: в жабрах морского языка при адаптации к воде с соленостью выше морской происходило повышение содержания лейцина и валина [Jiang et al., 2019], а при адаптации к гипоосмотической среде у серебряного леща значительно повышались концентрации в крови изолейцина и валина [Kelly, Woo, 1999]. Существенное повышение содержания разветвленных аминокислот было зарегистрировано в плазме крови, эритроцитах и мышцах арктического гольца при адаптации к морской воде [Bystriansky et al., 2007]. Эритроциты, наряду с плазмой крови, участвуют в доставке аминокислот к тканям. Кроме того, в жабрах данной рыбы накапливается изолейцин, который может в дальнейшем превращаться в глутамат [Bystriansky et al., 2007].

Повышение экспрессии ферментов, участвующих в энергетическом катаболизме разветвленных аминокислот, наблюдалось в почках пангасиуса при адаптации к солоноватой воде [Schmitz et al., 2017].

МЕТИОНИН

Метионин может использоваться для синтеза распространенного совместимого осмолита – таурина.

У **элазмобранхий**, например, у ежового ската, не было зависимости концентрации метионина в клетках от солености среды [Haynes, Goldstein, 1993].

Среди **костистых рыб** у морского языка и у серебряного леща описано существенное

повышение уровня метионина в крови при адаптации к экстремальным соленостям, что может свидетельствовать о его транспорте в осморегуляторные органы для последующего превращения в таурин [Kelly, Woo, 1999; Jiang et al., 2019].

ГЛУТАМИН И ГЛУТАМАТ

Морские **элазмобранхии** используют глутамин (а не ион аммония) для синтеза мочевины через орнитинный цикл, в силу чего они обладают высокой концентрацией глутаминсинтетазы [Ballantyne, Fraser, 2012] и низкой активностью глутаматдегидрогеназы [Speers-Roesch et al., 2006] в печени. В печени ежового ската при снижении солености среды концентрация глутамата снижалась, при этом глутамин не был обнаружен [King et al., 1980], что может свидетельствовать о разложении глутамата для получения энергии.

У **элазмобранхий**, живущих в пресной воде, таких как представители рода *Potamotrygon*, метаболизм глутамин отличается и больше напоминает костистых рыб [Ballantyne, Robinson, 2010]. В печени проис-

ходит синтез глутамин (под действием глутаминсинтетазы), который затем транспортируется в ткани, такие как мышцы, где подвергается окислению для получения энергии [Ballantyne, Robinson, 2010]. Например, повышение концентрации глутамин обнаружено в мышцах и печени, но не в плазме крови глазчатого речного хвостокла при помещении рыбы в солоноватую воду [Ip et al., 2009]. Глутамат повышался только в печени рыбы, но не в мышцах и плазме. При этом повышалась активность и количество глутаминсинтетазы как в печени, так и в мышцах, а активность и количество глутаматдегидрогеназы (катализирующей превращение глутамата в альфа-кетоглутарат либо обратно) не менялись. Авторы работы [Ip et al., 2009] трактуют это

как использование глутамина в качестве осмолита. Похожая картина метаболизма глутамата и глутамина видна у костистой рыбы мраморного бычка (см. ниже).

Редкий в неполной мере эвригалинный речной хвостокол, в отличие от хвостоколов рода *Potamotrygon*, имеет промежуточное содержание мочевины и сохраняет способность повышать ее синтез при повышении солености среды [Tam et al., 2003; Speers-Roesch et al., 2006]. В печени данной рыбы наблюдается более высокая активность глутаматдегидрогеназы, чем у морских элазмобиранхий, а при повышении солености среды активность данного фермента повышается также и в почках [Speers-Roesch et al., 2006]. При этом активность глутаминсинтетазы в печени у *H. Signifer* ниже, чем у морских элазмобиранхий, и повышается при адаптации к солоноватой воде [Tam et al., 2003]. Глутамат и глутамин накапливаются в мозге *H. Signifer* при адаптации к солоноватой воде [Tam et al., 2003].

Есть данные по **осетрообразным** рыбам: было обнаружено снижение концентраций глутамата и глутамина в плазме крови персидского осетра при адаптации рыбы к солоноватой воде (повышенная соленость). Это может свидетельствовать об использовании данных аминокислот тканями для осморегуляторных целей [Hajirezaee et al., 2017].

Эвригалинные **костистые рыбы** могут использовать глутамат как в качестве энергетического субстрата для покрытия повышенных затрат на осморегуляцию, так и для синтеза глутамина как совместимого осмолита. В первом случае глутамат синтезируется из других аминокислот, превращается в альфа-кетоглутарат под действием глутаматдегидрогеназы и далее разлагается до иона аммония, который выводится из организма рыбы. Например, у оризии *Oryzias latipes* повышается содержание глутамата, глутамина, пролина (являющегося предшественником в биосинтезе глутамата), повышается экспрессия белков-переносчиков глутамата и глутамина, а также активность глутамат-дегидрогеназы в жабрах после переноса из пресной в солоноватую воду [Huang et al., 2020]. У речного угря при адаптации к морской воде существенно повышается содержание как глутамина, так и глутамата в мышцах [Huggins, Colley, 1971]. Также повышение глутамата и глутамина наряду с активностью синтезирующего глутамат фермента аспаратаминотрансферазы наблюдается в жабрах арктического гольца при адаптации к морской воде. При этом активность глутаматдегидрогеназы не повышалась. Одновре-

менно в плазме крови происходило снижение содержания данных аминокислот [Bystriansky et al., 2007]. Однако при этом содержание глутамина в эритроцитах повышалось, что может свидетельствовать о его использовании в качестве субстрата для синтеза азотистых оснований, транспорте к органам, либо для выведения аммония. В печени арктического гольца при адаптации к морской воде повышалась активность глутаматдегидрогеназы, что подразумевает катаболизм аминокислот с целью получения энергии [Bystriansky et al., 2007]. Данные Chew с коллегами [Chew et al., 2009; Chew et al., 2010] говорят о повышении метаболизма глутамата/глутамина в организме мраморного бычка при гиперосмотическом стрессе. В кишечнике рыбы повышается синтез глутамата (на основании повышения концентрации самой аминокислоты, а также активности глутаматдегидрогеназы, [Chew et al., 2010]), который преобразуется в печени рыбы в глутамин (повышенное содержание и активность глутаминсинтетазы [Chew et al., 2009]), и затем транспортируется в ткани (повышенное содержание глутамина в мышцах [Chew et al., 2009], в качестве осмолита либо депо энергетического субстрата).

Рисовый угорь может использовать глутамин в качестве совместимого осмолита. Это рыба с рудиментарными, не пригодными для дыхания жабрами, дышащая воздухом. У данной рыбы при переходе к более сухопутным условиям, а значит, к более солоноватой воде, наблюдается выраженное повышение осмолярности плазмы (до 450 мОсмороль/кг), таким образом, ее можно считать частичным осмоконформером. Рыба выдерживает такое повышение осмолярности, используя органические осмолиты, основным из которых является глутамин [Tok et al., 2009].

Такой вывод авторы работы делают на основе существенного повышения концентрации данной аминокислоты, а также активности и уровня экспрессии глутаминсинтетазы в мышцах и в печени, при адаптации к повышенной солености среды. Глутаминсинтетаза использует в качестве субстрата глутамат, который, в свою очередь, синтезируется в организме рыбы из альфа-кетоглутарата и аммония, а также из аланина и аспартата. Повышение активности соответствующих ферментов также было подтверждено в данной работе [Tok et al., 2009]. Экспрессия, а также аминирующая активность глутаматдегидрогеназы повышалась в кишечнике рисового угря при адаптации к солоноватой воде [Tok et al., 2011]. Деятельность данного фермента должна

приводить к повышению концентрации глутамата, а следовательно, и глутамина для нужд осморегуляции.

Кроме того, было подтверждено повышение транскрипции гена глутаминсинтетазы при гиперосмотическом стрессе у мозамбикской тиляпии [Kim, Kültz, 2020], в жабрах радужной форели [Tian et al., 2022], а также в жабрах лучеперой рыбы японского гренадерского анчоуса [Gao et al., 2021]. Tian с коллегами [2022] обнаружили повышенную экспрессию генов переносчиков нейтральных аминокислот, которые могут переносить в том числе глутамин, наряду с повышенной экспрессией гена глутаминсинтетазы и повыше-

нием содержания самой аминокислоты, в жабрах радужной форели при адаптации к повышенной солености. При этом также наблюдалось падение концентрации глутамата, повышение экспрессии гена переносчика глутамата в митохондриях клеток и повышение концентрации альфа-кетоглутаровой кислоты, что может свидетельствовать об использовании глутамата в качестве субстрата для цикла Креббса с целью получения энергии. Однако экспрессия переносчика глутамина в митохондриях не повышалась, так что, неясно, участвует ли глутамин в энергетическом обмене, или же используется в качестве органического осмолита [Tian et al., 2022].

АСПАРТАТ

Выступает в качестве субстрата для синтеза глутамата, катализируемого ферментом аспартатаминотрансферазой. Далее глутамат метаболизируется с целью получения энергии (см. ниже, раздел “Глутамин и глутамат”).

Среди **элазмобранхий** зарегистрировано повышение концентрации аспартата в печени хвостокола-гимантуры при адаптации к повышенной солености [Tam et al., 2003].

Уровень аспартата повышался у следующих **костистых рыб**: в жабрах и в печени арктического гольца (наряду с активностью аспартатаминотрансферазы) [Bystriansky et al., 2007], в мышцах и печени рисового угря [Tok et al., 2009].

ПРОЛИН

Может использоваться в качестве совместимого осмолита.

Среди **элазмобранхий**. При снижении солености наблюдалось снижение концентрации пролина в эритроцитах ежового ската [Haynes, Goldstein, 1993], а при повышении солености пролин накапливался в мышцах и в печени хвостокола-гимантуры [Tam et al., 2003]. В жабрах калифорнийской тройнозубой акулы при снижении солености среды происходило снижение уровня пептидазы, расщепляющей пролин-содержащие белки [Dowd et al., 2010], соответственно, можно предположить снижение концентрации пролина.

Среди **осетрообразных**. У тупорылого осетра было обнаружено повышение концен-

трации гидроксипролина в плазме крови при адаптации к повышенной солености среды [Jarvis, Ballantyne, 2003]. Гидроксипролин появляется только в белках при их посттрансляционных изменениях, следовательно, источник данной аминокислоты – повышенная деградация белков. Концентрация пролина при этом не менялась, следовательно, он не играет роли осмолита у данной рыбы [Jarvis, Ballantyne, 2003].

Среди **костистых рыб**. В почках пангасиуса было обнаружено повышение экспрессии фермента, участвующего в синтезе пролина, при адаптации рыбы к солоноватой воде [Schmitz et al., 2017].

ТАУРИН

Таурин – это сульфокислота, являющаяся одним из самых распространенных совместимых органических осмолитов, используемых рыбами при адаптациях к изменению солености. В основном, таурин транспортируется в клетки при помощи специального белка-переносчика, но может иметь место его синтез из других серосодержащих аминокислот – цистеина и метионина [Takeuchi et al., 2000].

Среди **элазмобранхий** обнаружена прямая корреляция уровня таурина с соленостью среды [Ballantyne, Fraser, 2012]. При адаптации к пониженной солености наблюдается сниже-

ние концентрации таурина в гепатоцитах [Ballatori, Boyer, 1992], срезах печени [King et al., 1980], эритроцитах [Goldstein et al., 1990; Goldstein, Brill, 1991; Haynes, Goldstein, 1993; Goldstein et al., 2003] и мозге [Forster et al., 1978] ежового ската, в ректальной железе катрана [Goldstein et al., 1990]. При адаптации к повышенной солености происходит повышение концентрации таурина в мозге ежового ската [Forster et al., 1978]. В то же время для альфа-аминокислот не отмечено подобной корреляции [Ballatori, Boyer, 1992]. Показано, что отток таурина из клеток элазмобранхий

активируется не концентрацией натрия, а увеличением объема клеток [Goldstein, Brill, 1991]. Кроме того, отток таурина из эритроцитов ежового ската под действием пониженной солености ингибируется нуклеотидами (АТФ, АДФ и АМФ) [Goldstein et al., 2003]. Есть свидетельства, что при снижении солености таурин не окисляется в организме морских элазмобранхий, таких как ежовый скат, а выводится в неизменном виде [King et al., 1980]. В работе [Ziyadeh et al., 1988] показана прямая зависимость поглощения таурина тканью ректальной железы катрана от концентрации натрия в среде и обратная зависимость от концентрации бета-аланина, что говорит об общем натрий-зависимом переносчике для двух этих бета-аминокислот.

У пресноводных элазмобранхий, например, хвостокола-гимантуры и глазчатого речного хвостокола, уровень таурина в мышцах выше по сравнению с морскими (*Raja ocellata*, *R. erinacea*, *Taeniura lymna*, *Chiloscyllium punctatum*) [Treberg et al., 2006]. Этот уровень еще больше возрастает при адаптации *H. signifier* к солоноватой воде [Treberg et al., 2006].

Среди **осетрообразных**. У тупорылого осетра было обнаружено снижение концентрации таурина в плазме крови при адаптации к повышенной солености среды [Jarvis, Ballantyne, 2003], что может свидетельствовать о его использовании тканями в качестве осмолита.

Повышение уровня таурина при адаптации к повышенной солености было зарегистрировано у следующих видов **костистых рыб**: в жабрах и плавниках нильской тилляпии [Kalujnaia et al., 2013], в мышцах мозамбикской тилляпии [Assem, Hanke, 1983], губача и ложного палтуса [Lasserre, Gilles, 1971], в печени нерки *Oncorhynchus nerka* [Benskin et al., 2014], в печени мраморного бычка [Chew et al., 2009], а также в жабрах морского языка [Jiang et al., 2019] и радужной форели [Tian et al., 2022]. При этом может наблюдаться пониже-

ние концентрации таурина в крови, свидетельствующее об активном поглощении данного осмолита клетками [Assem, Hanke, 1983]. Было также выявлено повышение экспрессии мРНК переносчиков таурина под действием повышенной осмолярности внешней среды в культуре клеток сазана *Cyprinus carpio* [Takeuchi et al., 2000; Takeuchi, Toyohara, 2003], в различных тканях и в эмбрионах мозамбикской тилляпии [Takeuchi et al., 2001; Takeuchi, Toyohara, 2003; Su et al., 2023], в жабрах радужной форели [Tian et al., 2022], а также в культуре клеток жабр японского угря *Anguilla japonica* [Chow et al., 2009]. В работе [Takeuchi et al., 2001] показано, что повышение экспрессии переносчика таурина происходит быстрее и раньше в плавниках, чем в мышцах рыбы, что, вероятно, связано с большой поверхностью плавников, контактирующей со внешней средой [Takeuchi et al., 2001]. У пресноводной рыбы пангасиуса обнаружено повышение экспрессии декарбоксилазы цистеиновой кислоты (фермента, участвующего в синтезе таурина из цистеина) в почках при адаптации рыбы к солоноватой воде [Schmitz et al., 2017].

При акклиматизации к пониженной солености уровень таурина в тканях обычно снижается, в прямой зависимости от осмолярности плазмы (например, в сердечной мышце камбалы *Platichthys flesus*, при адаптации к пресной воде после переноса из соленой [Vislie, Fugelli, 1975]; у молоди азиатского паралихта [Wu et al., 2017]; в мышцах губача и ложного палтуса [Lasserre, Gilles, 1971]). При этом может повышаться уровень таурина в сыворотке крови, что наблюдалось, например, у серебряного леща [Kelly, Woo, 1999].

Однако есть и противоречащие данные: в жабрах у морского языка концентрация таурина росла, при этом активность белка-переносчика таурина не повышалась, что Jiang с коллегами трактуют как синтез данного осмолита из цистеина [Jiang et al., 2019].

ДИПЕПТИДЫ

Гистидиновые дипептиды: карнозин – дипептид бета-аланина и гистидина, а также ансерин – дипептид бета-аланина и метилгистидина, известны своей ролью в развитии и функции нервной системы у рыб [Lamas et al., 2007; Senut et al., 2009]. Эти дипептиды обычно содержатся в нейронах мозга, а также в органах чувств [Lamas et al., 2007; Senut et al., 2009].

Есть данные о повышении концентрации ансерина при акклиматизации к повышенной солености в мышцах у семги *Salmo salar* [Пе-

гова, 2002 (Pegova, 2002)], что может свидетельствовать о возможной роли данного дипептида в осморегуляции. Однако другие результаты говорят об отсутствии связи концентрации карнозина с соленостью окружающей среды в мышцах у речного угря [Huggins, Colley, 1971] и ансерина в мышцах анабаса [Chang et al., 2007].

В жабрах нильской тилляпии при адаптации к повышенной солености обнаружена повышенная экспрессия **дипептида лизин-пролин**, роль которого неясна, так как обычно

он подвергается быстрому протеолизу *in vivo* [Qin et al., 2022].

Таким образом, для выявления возможной роли дипептидов в осморегуляции и меха-

низма их действия требуются дальнейшие исследования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ.

ЭВОЛЮЦИЯ СИСТЕМ ОСМОРЕГУЛЯЦИИ У РЫБООБРАЗНЫХ И РЫБ И РОЛЬ В ЭТИХ СИСТЕМАХ СВОБОДНЫХ АМИНОКИСЛОТ

Мы можем проследить роль свободных аминокислот в адаптациях водных организмов к изменениям солености среды в эволюционном ряду: от примитивных рыбообразных (круглоротые: миксины) к хрящевым рыбам (элазмобранхии: акулы и скаты), хрящевым ганоидам (осетрообразные) и наиболее прогрессивным – костистым рыбам.

Выше уже было упомянуто, что **миксины** являются единственными строгими осмоконформерами среди позвоночных. Они обитают в морской воде, и соответственно, имеют осмолярность и ионный состав внеклеточной среды организма совпадающие с таковыми для морской воды (1000 мОсмоль/л). В литературе мало данных по изменениям концентрации аминокислот при адаптациях миксин к колебаниям солености [Cholette et al., 1970; Yancey, 2001; Glover et al., 2017], но известно, что осмолиты, в частности аминокислоты, играют важную роль в осмотических адаптациях внутри их клеток. Несмотря на способность миксин поглощать свободные аминокислоты из окружающей воды, эта способность не влияет на осморегуляцию. То есть уже на данном раннем этапе эволюции важно высвобождение и ассимиляция аминокислот в метаболизме, а также их транспорт внутри организма животного, а не поглощение их из окружающей среды [Glover et al., 2017].

Миноги уже являются осморегуляторами, поддерживающими осмолярность внеклеточной среды тела около 300 мОсмоль/л, то есть примерно втрое ниже морской воды (1000 мОсмоль/л). Их осморегуляторные механизмы схожи с таковыми для костистых рыб: известно, что миноги имеют специализированные клетки в жабрах, богатые ионными переносчиками и осуществляющие активный ионообмен, а также более продвинутые почки по сравнению с миксинами [Edwards, Marshall, 2012]. Эти механизмы позволили им стать первыми позвоночными, вошедшими в пресную воду. Многие миноги являются анадромными и мигрируют из морских в пресные среды обитания. К сожалению, нам не удалось найти в литературе данных по изменениям концентрации аминокислот при осмотических адаптациях у миног, хотя логично было бы допустить наличие такой роли по аналогии

с миксинами как ближайшими родственниками и с костистыми рыбами как животными со схожим типом осморегуляции.

Морские элазмобранхии (например, ежовый скат и катран) считаются условными осмоконформерами. Они имеют уникальные адаптации к высоким концентрациям мочевины: например, особые ферменты, нуждающиеся в высоких концентрациях мочевины для оптимальной работы, практически непроницаемые для мочевины жабры и др. [Yancey, Somero, 1979; Yancey, 2015]. Элазмобранхии используют для выделения избытка ионов специализированный орган: ректальную железу, которая концентрирует и выделяет соли в просвет кишечника [Edwards, Marshall, 2012]. Основными и наиболее распространенными осмолитами у морских элазмобранхий выступают мочевина и ТМАО, однако аминокислоты также играют немаловажную роль, о чем свидетельствует как динамика суммарной концентрации свободных аминокислот при адаптациях к изменениям солености, так и динамика концентраций отдельных аминокислот. В общем случае концентрация свободных аминокислот в тканях изменяется пропорционально солености среды. Это можно трактовать как накопление их в качестве совместимых осмолитов при повышенной солености и расходование излишков в метаболизме с ее снижением, когда осмолиты становятся не столь нужны. Но также эта динамика может объясняться катаболизмом аминокислот для покрытия возросших энергетических затрат организма в период осмотического стресса (если морскую рыбу помещают в среду с пониженной соленостью). Известно, что элазмобранхии используют липиды и жирные кислоты в качестве основного источника энергии, но в ситуации повышенных энергетических затрат могут катаболизироваться также белки и аминокислоты. Концентрация свободных аминокислот в плазме крови у элазмобранхий обычно мала, вероятно, они играют роль внутриклеточных осмолитов. Наиболее важны как осмолиты следующие аминокислоты: таурин, бета-аланин и саркозин; также играют роль осмолитов: глицин, L-аланин, пролин.

В силу специфики своей физиологии (образование большого количества мочевины в теле; специальный орган, секретирующий

соли – ректальная железа; электрорецепция; репродуктивные аспекты) хрящевые рыбы гораздо лучше приспособлены для жизни в морской воде, пресноводных же видов значительно меньше (всего 5% против 40% среди костистых рыб) [Ballantyne, Robinson, 2010; Ballantyne, Fraser, 2012]. **Пресноводные элазмобранхии** (такие как глазчатый речной хвосток и хвосток-гимантура), в противоположность морским, не образуют в своем теле больших количеств мочевины, их жабры поглощают ионы, а ректальная железа часто бывает атрофирована [Edwards, Marshall, 2012]. Элазмобранхии, живущие в пресной воде, являются осморегуляторами, так как вынуждены поддерживать осмолярность внутренней среды выше уровня пресной воды [Yancey, 2015]. Эвригалинные элазмобранхии сохраняют способность к образованию больших количеств мочевины и регулируют ее в зависимости от солености среды [Chow et al., 2009]. Элазмобранхии, живущие в пресной воде, могут использовать в качестве осмолитов следующие аминокислоты: бета-аланин, таурин, пролин, глицин, глутамин, глутамат.

Существует гипотеза, согласно которой предпочтительная группа осмолитов (метиламины или аминокислоты), которую используют элазмобранхии, коррелирует с уровнем мочевины в их организме: так, метиламины (ТМАО, бетаин, саркозин) лучше противодействуют токсическому влиянию мочевины, а потому используются при высоких уровнях ее синтеза, какие наблюдаются у морских элазмобранхий; а при низких уровнях мочевины, как, например, у глазчатого речного хвостокла, преимущественно накапливаются бета-аминокислоты (бета-аланин, таурин) [Treberg et al., 2006; Speers-Roesch et al., 2006].

Что касается свободных аминокислот при адаптациях к соленостному стрессу у **осетрообразных рыб** (например, тупорылого осетра и др.) – промежуточного таксона между хрящевыми и костистыми рыбами – удалось найти данные только касательно концентраций различных аминокислот в плазме крови, но не в тканях. По снижению таковых можно косвенно предположить возможную роль во внутриклеточной осморегуляции следующих аминокислот: глицин, бета-аланин, таурин, глутамат, глутамин. Требуются дальнейшие исследования с целью уточнения этой роли: используются ли данные аминокислоты клетками рыб непосредственно в качестве осмолитов, для получения энергии, в качестве промежуточных метаболитов или с какой-то иной целью.

Костистые рыбы (такие как мозамбикская и нильская тилипии, речной угорь, рисовый угорь, морской язык, золотистый спар, мраморный бычок, арктический голец и др.) являются активными осморегуляторами и поддерживают осмолярной внутренней среды тела на уровне около 300 мОсмоль/л. Они широко распространены как в морских, так и в пресных водоемах. С целью поддержания осмотического гомеостаза костистые рыбы, живущие в морской воде, предотвращают осмотический отток воды из тела посредством питья воды, активно отводя при этом ионы через почки. А пресноводные рыбы, напротив, активно выделяют воду, чтобы предотвратить приток ее излишков по осмотическому градиенту. При этом и те, и другие по-прежнему используют органические осмолиты (в том числе аминокислоты) как внутри, так и вне клеток. Среди костистых рыб встречаются как стеногалинные, так и эвригалинные виды.

Общая концентрация свободных аминокислот в плазме крови или в тканях у рыб отражает интенсивность их метаболизма, а также баланс катаболизма и синтеза белка. Основным фактором, стимулирующим их образование, является повышение концентрации гормона стресса – кортизола, который, как известно, усиливает протеолиз [Laiz-Carrión et al., 2003]. Хотя в то же время экспрессия некоторых сериновых протеаз в жабрах нильской тилипии понижается при адаптации рыбы к солоноватой воде [Burg, Ferraris, 2008]. В ситуации соленостного стресса образующиеся свободные аминокислоты могут использоваться в качестве “совместимых” органических осмолитов, хотя не все они относятся к таковым. К примеру, есть данные, что свободные лизин и аргинин, напротив, могут сильно ухудшать активность ферментов [Yancey et al., 1982; Edwards, Marshall, 2012].

Наиболее распространенная тенденция у костистых рыб состоит в повышении концентрации свободных аминокислот в тканях при адаптации к повышенной солености среды (накопление в качестве внутриклеточных осмолитов), а также в повышении их концентрации в плазме крови при снижении солености среды (отток из тканей при снижении потребности во внутриклеточных осмолитах). Однако есть и противоположные данные (повышение концентрации аминокислот в тканях при адаптации к пониженной солености), которые могут быть связаны с иными ролями аминокислот: например, энергетической ролью (повышение энергетических затрат при адаптации к пониженной солености) или усилением про-

теолиза под действием гормонов стресса. В качестве осмолитов у костистых рыб используются главным образом следующие аминокислоты: таурин, пролин, глицин, аланин, у некоторых видов, например, рисового угря – глутамин. Некоторые аминокислоты участвуют в осморегуляции не в качестве самостоятельных осмолитов (или не только), а в каче-

стве предшественников в биосинтезе других аминокислот, которые в свою очередь используются как осмолиты: саркозин, аланин, метионин, глутамат, аспарат.

Для установления возможной роли в осморегуляции дипептидов (карнозина, ансерина, дипептида лизин-пролин) требуются дальнейшие исследования.

ВЫВОДЫ

Подводя итог проделанной работы, можно отметить, что в эволюции водных позвоночных аминокислоты играют роль в разных стратегиях поддержания осмотического гомеостаза:

1. Роль совместимых осмолитов для непосредственного баланса осмолярности между разными компартментами организма

2. Роль энергетических субстратов, удовлетворяющих повышенные энергетические затраты организма в период осмотического стресса

3. Роль строительных компонентов для переносчиков, гормонов и прочих белков, участвующих в осморегуляции. Баланс между катаболизмом и синтезом белков отражает степень испытываемого организмом стресса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Пегова А.Н. Динамика дипептида ансерина в мышцах молоди семги (*Salmo Salar*) при повышении солености среды // Труды Беломорской биологической станции. 2002. № 8. С. 167–175.
- Assem H., Hanke W. The significance of the amino acids during osmotic adjustment in teleost fish – I. Changes in the euryhaline *Sarotherodon mossambicus* // Comp. Biochem. Physiol. A. 1983. Vol. 74. № 3. P. 531–536. DOI: 10.1016/0300-9629(83)90543-1.
- Ballantyne J.S., Fraser D.I. Euryhaline elasmobranchs // Fish Physiol. 2012. Vol. 32. P. 125–198. DOI: 10.1016/B978-0-12-396951-4.00004-9.
- Ballantyne J.S., Moyes C., Moon T.W. Osmolarity affects oxidation of sarcosine by isolated hepatocytes and mitochondria from a euryhaline elasmobranch // J. Exp. Zool. 1986. Vol. 238. P. 267–271. DOI: 10.1002/jez.1402380217.
- Ballantyne J.S., Robinson J.W. Freshwater elasmobranchs: a review of their physiology and biochemistry // J. Comp. Physiol. B. 2010. Vol. 180. P. 475–493. DOI: 10.1007/s00360-010-0447-0.
- Ballatori N., Boyer J.L. Taurine transport in skate hepatocytes II. Volume activation, energy, and sulfhydryl dependence // Am. J. Physiol. 1992. Vol. 262. P. G451–G460. DOI: 10.1152/ajpgi.1992.262.3.G451.
- Bedford J.J. The effect of reduced salinity on tissue and plasma composition of the dogfish, *Squalus acanthias* // Comp. Biochem. Physiol. 1983. Vol. 76A. № 1. P. 81–84. DOI: 10.1016/0300-9629(83)90296-7.
- Benskin J. P., Ikonomou M.G., Liu J., Veldhoen N., Dubetz C., Helbing C.C., Cosgrove J.R. Distinctive metabolite profiles in in-migrating sockeye salmon suggest sex-linked endocrine perturbation // Environ. Sci. Technol. 2014. Vol. 48. P. 11670–11678. DOI: 10.1021/es503266x.
- Bolen D.W. Protein stabilization by naturally occurring osmolytes // Methods in Mol. Biol. 2001. Vol. 168. P. 17–36. DOI: 10.1385/1-59259-193-0:017.
- Burg M.B., Ferraris J.D. Intracellular organic osmolytes: function and regulation // J. Biol. Chem. 2008. Vol. 283. № 12. P. 7309–7313. DOI: 10.1074/jbc.R700042200.
- Bystriansky J.S., Frick N.T., Ballantyne J.S. Intermediary metabolism of Arctic char *Salvelinus alpinus* during short-term salinity exposure // J. Exp. Biol. 2007. Vol. 210. P. 1971–1985. DOI: 10.1242/jeb.000059.
- Chang E. W.Y., Loong A.M., Wong W.P., Chew S.F., Wilson J.M., Ip Y.K. Changes in tissue free amino acid contents, branchial Na⁺/K⁺-ATPase activity and bimodal breathing pattern in the freshwater climbing perch, *Anabas testudineus* (Bloch), during seawater acclimation // J. Exp. Zool. Part. A Ecol. Genet. Physiol. 2007. Vol. 307. P. 708–723. DOI: 10.1002/jez.a.424.
- Chew S.F., Tng Y.Y.M., Wee N.L.J., Tok C.Y., Wilson J.M., Ip Y.K. Intestinal osmoregulatory acclimation and nitrogen metabolism in juveniles of the freshwater marble goby exposed to seawater // J. Comp. Physiol. B. 2010. Vol. 180. № 4. P. 511–520. DOI: 10.1007/s00360-009-0436-3.
- Chew S.F., Tng Y.Y.M., Wee N.L.J., Wilson J.M., Ip Y.K. Nitrogen metabolism and branchial osmoregulatory acclimation in the juvenile marble goby, *Oxyeleotris marmorata*, exposed to seawater // Comp. Biochem. Physiol., Part A: Mol. Integr. Physiol. 2009. Vol. 154. № 3. P. 360–369. DOI: 10.1016/j.cbpa.2009.07.005.
- Cholette C., Gagnon A., Germain P. Isosmotic adaptation in *Myxine glutinosa* L. – I. Variations of some parameters and role of the amino acid pool of the muscle cells // Comp. Biochem. Physiol. 1970. Vol. 33. P. 333–346. DOI: 10.1016/0010-406X(70)90354-3
- Chow S.C., Ching L.Y., Wong A.M.F., Wong C.K.C. Cloning and regulation of expression of the Na⁺-Cl⁻-taurine transporter in gill cells of freshwater Japanese eels // J. Exp. Biol. 2009. Vol. 212. P. 3205–3210. DOI: 10.1242/jeb.031302.

- Con P., Nitzan T., Slosman T., Cnaani A. Water salinity and postprandial effects on transcription of peptide and amino acid transporters in the kidney of Mozambique tilapia (*Oreochromis mossambicus*) // Aquaculture. 2021. Vol. 536. № 15. P. 736384–736392. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2021.736384.
- Daikoku T., Sakaguchi M. Effects of dietary trimethylamine on free amino acid and nonprotein nitrogen levels in muscle of the guppy, *Poecilia reticulata*, in relation to seawater adaptation // Comp. Biochem. Physiol., Part A: Mol. Integr. Physiol. 1983. Vol. 75. № 3. P. 343–346. DOI: 10.1016/0300-9629(83)90091-9.
- Dowd W.W., Harris B.N., Cech J.J.Jr, Kültz D. Proteomic and physiological responses of leopard sharks (*Triakis semifasciata*) to salinity change // J. Exp. Biol. 2010. Vol. 213. P. 210–224. DOI: 10.1242/jeb.031781.
- Edwards S.L., Marshall W.S. Principles and patterns of osmoregulation and euryhalinity in fishes // Fish Physiol. 2012. Vol. 32. P. 1–44. DOI: 10.1016/B978-0-12-396951-4.00001-3.
- Fiess J.C., Kunkel-Patterson A., Mathias L., Riley L.G., Yancey P.H., Hirano T., Grau E.G. Effects of environmental salinity and temperature on osmoregulatory ability, organic osmolytes, and plasma hormone profiles in the Mozambique tilapia (*Oreochromis mossambicus*) // Comp. Biochem. Physiol., Part A: Mol. Integr. Physiol. 2007. Vol. 146. P. 252–264. DOI: 10.1016/j.cbpa.2006.10.027.
- Fiol D.F., Chan S.Y., Kültz D. Identification and pathway analysis of immediate hyperosmotic stress responsive molecular mechanisms in tilapia (*Oreochromis mossambicus*) gill // Comp. Biochem. Physiol., Part D: Genomics Proteomics. 2006. Vol. 1. P. 344–356. DOI: 10.1016/j.cbd.2006.08.002.
- Forster R.P., Goldstein L. Intracellular osmoregulatory role of amino acids and urea in marine elasmobranchs // Am. J. Physiol. 1976. Vol. 230. № 4. P. 925–931. DOI: 10.1152/ajplegacy.1976.230.4.925.
- Forster R.P., Hannafin J.A. Osmotic and cell volume regulation in atrium and ventricle of the elasmobranch skate, *Raja erinacea* // Comp. Biochem. Physiol. 1980. Vol. 65A. P. 445–451. DOI: 10.1016/0300-9629(80)90057-2.
- Forster R.P., Hannafin J.A., Goldstein L. Osmoregulatory role of amino acids in brain of the elasmobranch, *Raja erinacea* // Comp. Biochem. Physiol. 1978. Vol. 60A. P. 25–30. DOI: 10.1016/0300-9629(78)90032-4.
- Gao J., Xu G., Xu P. Gills full-length transcriptomic analysis of osmoregulatory adaptive responses to salinity stress in *Coilia nasus* // Ecotoxicology and Environmental Safety. 2021. Vol. 226. P. 112848–112859. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2021.112848.
- Glover C.N., Blewett T.A., Wood C.M. Effect of environmental salinity manipulation on uptake rates and distribution patterns of waterborne amino acids in the Pacific hagfish // Comp. Biochem. Physiol., Part A: Mol. Integr. Physiol. 2017. Vol. 204. P. 164–168. DOI: 10.1016/j.cbpa.2016.11.021.
- Goldstein L., Brill S.R. Volume-activated taurine efflux from skate erythrocytes possible band 3 involvement // Am. J. Physiol. 1991. Vol. 260 (5 Pt 2). P. R1014–R1020. DOI: 10.1152/ajpregu.1991.260.5.R1014.
- Goldstein L., Brill S.R., Freund E.V. Activation of taurine efflux in hypotonically stressed elasmobranch cells: inhibition by stilbene disulfonates // J. Exp. Zool. 1990. Vol. 254. P. 114–118. DOI: 10.1002/jez.1402540116.
- Goldstein L., Koomoa D.-L., Musch M.W. ATP release from hypotonically stressed skate RBC: potential role in osmolyte channel regulation // J. Exp. Zool. 2003. Vol. 296A. P. 160–163. DOI: 10.1002/jez.a.10228.
- Hajirezaee S., Mirvaghefi A.R., Farahmand H., Agh N. NMR-based metabolomic study on the toxicological effects of pesticide, diazinon on adaptation to sea water by endangered Persian sturgeon, *Acipenser persicus* fingerlings // Chemosphere. 2017. Vol. 185. P. 213–226. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2017.07.016.
- Haynes J.K., Goldstein L. Volume-regulatory amino acid transport in erythrocytes of the little skate, *Raja erinacea* // Am. J. Physiol. 1993. Vol. 265 (Regulatory Integrative Comp. Physiol. 34). P. R173–R179. DOI: 10.1152/ajpregu.1993.265.1.R173.
- Hedén I., Sundell K., Jönsson E., Sundh H. The role of environmental salinity on Na⁺-dependent intestinal amino acid uptake in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // Sci. Rep. 2022. Vol. 12. 22205. DOI: 10.1038/s41598-022-26904-6.
- Huang P.-C., Liu T.-Y., Hu M.-Y., Casties I., Tseng Y.-C. Energy and nitrogenous waste from glutamate/glutamine catabolism facilitates acute osmotic adjustment in non-neuroectodermal branchial cells // Sci. Rep. 2020. Vol. 10. 9460. DOI: 10.1038/s41598-020-65913-1.
- Huggins A.K., Colley L. The changes in the non-protein nitrogenous constituents of muscle during the adaptation of the eel *Anguilla anguilla* from fresh water to sea water // Comp. Biochem. Physiol. 1971. Vol. 38B. P. 537–541. DOI: 10.1016/0305-0491(71)90310-5.
- Ip Y.K., Loong A.M., Ching B., Tham G.H.Y., Wong W.P., Chew S.F. The freshwater Amazonian stingray, *Potamotrygon motoro*, up-regulates glutamine synthetase activity and protein abundance, and accumulates glutamine when exposed to brackish (15‰) water // J. Exp. Biol. 2009. Vol. 212. P. 3828–3836. DOI: 10.1242/jeb.034074.
- Jarvis P.L., Ballantyne J.S. Metabolic responses to salinity acclimation in juvenile shortnose sturgeon *Acipenser brevirostrum* // Aquaculture. 2003. Vol. 219. P. 891–909. DOI: 10.1016/S0044-8486(03)00063-2.
- Jiang J.-L., Xu J., Ye L., Sun M.-L., Jiang Z.-Q., Mao M.-G. Identification of differentially expressed genes in gills of tiger puffer (*Takifugu rubripes*) in response to low-salinity stress // Comp. Biochem. Physiol., Part B: Biochem. Mol. Biol. 2020. P. 243–244. 110437. DOI: 10.1016/j.cbpb.2020.110437.
- Jiang W., Tian X., Fang Z., Li L., Dong S., Li H., Zhao K. Metabolic responses in the gills of tongue sole (*Cynoglossus semilaevis*) exposed to salinity stress using NMR-based metabolomics // Sci. Total Environ. 2019. Vol. 653. P. 465–474. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2018.10.404.
- Kalujnaia S., Gellatly S.A., Hazon N., Villasenor A., Yancey P.H., Cramb G. Seawater acclimation and inositol monophosphatase isoform expression in the European eel (*Anguilla anguilla*) and Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) // Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. 2013. Vol. 305. P. R369–R384. DOI: 10.1152/ajpregu.00044.2013.

- Kelly S.P., Woo N.Y.S. The response of sea bream following abrupt hyposmotic exposure // J. Fish Biol. 1999. Vol. 55. P. 732–750. DOI: 10.1111/j.1095-8649.1999.tb00714.x.
- Kim C., Kültz D. An osmolality/salinity-responsive enhancer 1 (OSRE1) in intron 1 promotes salinity induction of tilapia glutamine synthetase // Sci. Rep. 2020. Vol. 10. 12103. DOI: 10.1038/s41598-020-69090-z.
- King P.A., Cha C.-J., Goldstein L. Amino acid metabolism and cell volume regulation in the little skate, *Raja erinacea* // J. Exp. Zool. 1980. Vol. 212. P. 69–77. DOI: 10.1002/jez.1402120110.
- Kültz D., Li J., Paguio D., Pham T., Eidsaa M., Almaas E. Population-specific renal proteomes of marine and freshwater three-spined sticklebacks // J. Proteomics. 2016. Vol. 135. P. 112–131. DOI: 10.1016/j.jprot.2015.10.002.
- Laiz-Carrión R., Martín del Río M.P., Miguez J.M., Mancera J.M., Soengas J.L. Influence of cortisol on osmoregulation and energy metabolism in gilthead seabream *Sparus aurata* // J. Exp. Zool. 2003. Vol. 298A. P. 105–118. DOI: 10.1002/jez.a.10256.
- Lamas I., Anadón R., Díaz-Regueira S. Carnosine-like immunoreactivity in neurons of the brain of an advanced teleost, the gray mullet (*Chelon labrosus*, Risso) // Brain Res. 2007. Vol. 1149. P. 87–100. DOI: 10.1016/j.brainres.2007.02.070.
- Lasserre P., Gilles R. Modification of the amino acid pool in the parietal muscle of two euryhaline teleosts during osmotic adjustment // Experientia. 1971. Vol. 27. № 12. P. 1434–1435. DOI: 10.1007/BF02154273.
- Moyes C.D., Moon T.W., Ballantyne J.S. Osmotic effects on amino acid oxidation in skate liver mitochondria // J. exp. Biol. 1986. Vol. 125. P. 181–195. DOI: 10.1242/jeb.125.1.181.
- Nitzan T., Rozenberg P., Cnaani A. Differential expression of amino-acid transporters along the intestine of Mozambique tilapia (*Oreochromis mossambicus*) and the effect of water salinity and time after feeding // Aquaculture. 2017. Vol. 472. P. 71–75. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2016.01.020.
- Polakof S., Arjona F.J., Sangiao-Alvarellos S., Martín del Río M.P., Mancera J.M., Soengas J.L. Food deprivation alters osmoregulatory and metabolic responses to salinity acclimation in gilthead sea bream *Sparus auratus* // J. Comp. Physiol. B. 2006. Vol. 176. P. 441–452. DOI: 10.1007/s00360-006-0065-z.
- Qin H., Yu Z., Zhu Z., Lin Y., Xia J., Jia Y. The integrated analyses of metabolomics and transcriptomics in gill of GIFT tilapia in response to long term salinity challenge // Aquacult. Fish. 2022. Vol. 7. P. 131–139. DOI: 10.1016/j.aaf.2021.02.006.
- Sadok S., M'Hetli M., El Abed A., Uglow R.F. Changes in some nitrogenous compounds in the blood and tissues of freshwater pikeperch (*Sander lucioperca*) during salinity acclimation // Comp. Biochem. Physiol., Part A: Mol. Integr. Physiol. 2004. Vol. 138. № 1. P. 9–15. DOI: 10.1016/j.cbpb.2004.02.002.
- Schmitz M., Ziv T., Admon A., Backelandt S., Mandiki S. N.M., L'Hoir M., Kestemont P. Salinity stress, enhancing basal and induced immune responses in striped catfish *Pangasianodon hypophthalmus* (Sauvage) // J. Proteomics. 2017. Vol. 167. P. 12–24. DOI: 10.1016/j.jprot.2017.08.005.
- Senut M., Azher S., Margolis F.L., Patel K., Mousa A., Majid A. Distribution of carnosine-like peptides in the nervous system of developing and adult zebrafish (*Danio rerio*) and embryonic effects of chronic carnosine exposure // Cell Tissue Res. 2009. Vol. 337. № 1. P. 45–61. DOI: 10.1007/s00441-009-0796-8.
- Speers-Roesch B., Ip Y.K., Ballantyne J.S. Metabolic organization of freshwater, euryhaline, and marine elasmobranchs: implications for the evolution of energy metabolism in sharks and rays // J. Exp. Biol. 2006. Vol. 209. P. 2495–2508. DOI: 10.1242/jeb.02294.
- Su H., Ma D., Fan J., Zhong Z., Li Y., Zhu H. Metabolism response mechanism in the gill of *Oreochromis mossambicus* under salinity, alkalinity and saline-alkalinity stresses // Ecotoxicology and Environmental Safety. 2023. Vol. 251. 114523. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2023.114523.
- Takeuchi K., Toyohara H. Taurine transporter: hyperosmotic stressresponsive gene // Aquatic Genomics. 2003. P. 207–216. DOI: 10.1007/978-4-431-65938-9_18.
- Takeuchi K., Toyohara H., Kinoshita M., Sakaguchi M. Ubiquitous increase in taurine transporter mRNA in tissues of tilapia (*Oreochromis mossambicus*) during high-salinity adaptation // Fish Physiol. Biochem. 2001. Vol. 23. P. 173–182. DOI: 10.1023/A:1007889725718.
- Takeuchi K., Toyohara H., Sakaguchi M. A hyperosmotic stress-induced mRNA of carp cell encodes Na⁺ and Cl⁻-dependent high affinity taurine transporter // Biochim. Biophys. Acta. 2000. Vol. 1464. P. 219–230. DOI: 10.1016/s0005-2736(00)00158-9.
- Tam W.L., Wong W.P., Loong A.M., Hiong K.C., Chew S.F., Ballantyne J.S., Ip Y.K. The osmotic response of the Asian freshwater stingray (*Himantura signifer*) to increased salinity: a comparison with marine (*Taeniura lymma*) and Amazonian freshwater (*Potamotrygon motoro*) stingrays // J. Exp. Biol. 2003. Vol. 206. P. 2931–2940. DOI: 10.1242/jeb.00510.
- Tian Y., Gao Q., Yu H., Liu D., Dong S., Zhou Y., Yang W., Xue N., Bao H., Yu Y. Dynamic transcriptome and LC-MS/MS analysis revealed the important roles of taurine and glutamine metabolism in response to environmental salinity changes in gills of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // Int. J. Biol. Macromol. 2022. Vol. 221. P. 1545–1557. DOI: 10.1016/j.ijbiomac.2022.09.124.
- Tok C.Y., Chew S.F., Ip Y.K. Gene cloning and mRNA expression of glutamate dehydrogenase in the liver, brain, and intestine of the swamp eel, *Monopterus albus* (Zuiew), exposed to freshwater, terrestrial conditions, environmental ammonia, or salinity stress // Front. Physiol. 2011. Vol. 2. 100. DOI: 10.3389/fphys.2011.00100.

- Tok C.Y., Chew S.F., Peh W.Y.X., Loong A.M., Wong W.P., Ip Y.K. Glutamine accumulation and up-regulation of glutamine synthetase activity in the swamp eel, *Monopterus albus* (Zuiew), exposed to brackish water // J. Exp. Biol. 2009. Vol. 212. P. 1248–1258. DOI: 10.1242/jeb.025395.
- Treberg J.R., Speers-Roesch B., Piermarini P.M., Ip Y.K., Ballantyne J.S., Driedzie W.R. The accumulation of methylamine counteracting solutes in elasmobranchs with differing levels of urea: a comparison of marine and freshwater species // J. Exp. Biol. 2006. Vol. 209. P. 860–870. DOI: 10.1242/jeb.02055.
- Venkatachari S.A.T. Effect of salinity adaptation on nitrogen metabolism in the freshwater fish *Tilapia mossambica*. I. Tissue protein and amino acid levels // Marine Biol. 1974. Vol. 24. № 1. P. 57–63. DOI: 10.1007/BF00402847.
- Vij S., Purushothaman K., Sridatta P.S.R., Jerry D.R. Transcriptomic analysis of gill and kidney from asian seabass (*Lates calcarifer*) acclimated to different salinities reveals pathways involved with euryhalinity // Genes. 2020. Vol. 11. № 7. 733. DOI: 10.3390/genes11070733.
- Vislie T., Fugelli K. Cell volume regulation in flounder (*Platichthys flesus*) heart muscle accompanying an alteration in plasma osmolality // Comp. Biochem. Physiol. A. 1975. Vol. 52. № 3. P. 415–418. DOI: 10.1016/S0300-9629(75)80057-0.
- Wu H., Liu J., Lu Z., Xu L., Ji C., Wang Q., Zhao J. Metabolite and gene expression responses in juvenile flounder *Paralichthys olivaceus* exposed to reduced salinities // Fish Shellfish Immunol. 2017. Vol. 63. P. 417–423. DOI: 10.1016/j.fsi.2017.02.042.
- Yancey P.H. Nitrogen compounds as osmolytes // Fish Physiol. 2001. Vol. 20. P. 309–341. DOI: 10.1016/S1546-5098(01)20010-7.
- Yancey P.H. Organic osmolytes as compatible, metabolic and counteracting cytoprotectants in high osmolarity and other stresses // J. Exp. Biol. 2005. Vol. 208. P. 2819–2830. DOI: 10.1242/jeb.01730.
- Yancey P.H. Organic osmolytes in elasmobranchs // Physiology of Elasmobranch Fishes: Internal Processes. 2015. Vol. 34B. P. 221–277. DOI: 10.1016/B978-0-12-801286-4.00004-6.
- Yancey P.H., Clark M. E., Hand S. C., Bowler R. D., Somero G. N. Living with water stress: evolution of osmolyte systems // Science. 1982. Vol. 217. 4566. P. 1214–1222. DOI: 10.1126/science.7112124.
- Yancey P.H., Siebenaller J.F. Co-evolution of proteins and solutions: Protein adaptation versus cytoprotective micromolecules and their roles in marine organisms // J. Exp. Biol. 2015. Vol. 218. № 12. P. 1880–1896. DOI: 10.1242/jeb.114355.
- Yancey P.H., Somero G.N. Counteraction of urea destabilization of protein structure by methylamine osmoregulatory compounds of elasmobranch fishes // Biochem. J. 1979. Vol. 183. P. 317–323. DOI: 10.1042/bj1830317.
- Ziyadeh F.N., Feldman G.M., Booz G.W., Kleinzeller A. Taurine and cell volume maintenance in the shark rectal gland: cellular fluxes and kinetics // Biochim. Biophys. Acta. 1988. Vol. 943. P. 43–52. DOI: 10.1016/0005-2736(88)90345-8.

REFERENCES

- Assem H., Hanke W. The significance of the amino acids during osmotic adjustment in teleost fish – I. Changes in the euryhaline *Sarotherodon mossambicus*. *Comp. Biochem. Physiol. A.*, 1983, vol. 74, no. 3, pp. 531–536. doi: 10.1016/0300-9629(83)90543-1.
- Ballantyne J.S., Fraser D.I. Euryhaline elasmobranchs. *Fish Physiol.*, 2012, vol. 32, pp. 125–198. doi: 10.1016/B978-0-12-396951-4.00004-9.
- Ballantyne J.S., Moyes C., Moon T.W. Osmolarity affects oxidation of sarcosine by isolated hepatocytes and mitochondria from a euryhaline elasmobranch. *J. Exp. Zool.*, 1986, vol. 238, pp. 267–271. doi: 10.1002/jez.1402380217.
- Ballantyne J.S., Robinson J.W. Freshwater elasmobranchs: a review of their physiology and biochemistry. *J. Comp. Physiol. B.*, 2010, vol. 180, pp. 475–493. doi: 10.1007/s00360-010-0447-0.
- Ballatori N., Boyer J.L. Taurine transport in skate hepatocytes II. Volume activation, energy, and sulfhydryl dependence. *Am. J. Physiol.*, 1992, vol. 262 (Gastrointest. Liver Physiol. 25), pp. G451–G460. doi: 10.1152/ajpgi.1992.262.3.G451.
- Bedford J. J. The effect of reduced salinity on tissue and plasma composition of the dogfish, *Squalus acanthias*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1983, vol. 76A, no I, pp. 81–84. doi: 10.1016/0300-9629(83)90296-7.
- Benskin J.P., Ikonomou M.G., Liu J., Veldhoen N., Dubetz C., Helbing C.C., Cosgrove J.R. Distinctive metabolite profiles in in-migrating sockeye salmon suggest sex-linked endocrine perturbation. *Environ. Sci. Technol.*, 2014, vol. 48, pp. 11670–11678. doi: 10.1021/es503266x.
- Bolen D.W. Protein stabilization by naturally occurring osmolytes. *Methods in Mol. Biol.*, 2001, vol. 168: Protein structure, stability, and folding, pp. 17–36. doi: 10.1385/1-59259-193-0:017.
- Burg M.B., Ferraris J.D. Intracellular organic osmolytes: function and regulation. *J. Biol. Chem.*, 2008, vol. 283, no. 12, pp. 7309–7313. doi: 10.1074/jbc.R700042200.
- Bystriansky J.S., Frick N.T., Ballantyne J.S. Intermediary metabolism of Arctic char *Salvelinus alpinus* during short-term salinity exposure. *J. Exp. Biol.*, 2007, vol. 210, pp. 1971–1985. doi: 10.1242/jeb.000059.
- Chang E.W.Y., Loong A. M., Wong W.P., Chew S.F., Wilson J.M., Ip Y.K. Changes in tissue free amino acid contents, branchial Na⁺/K⁺-ATPase activity and bimodal breathing pattern in the freshwater climbing perch, *Anabas testudineus* (Bloch), during seawater acclimation. *J. Exp. Zool. Part. A Ecol. Genet. Physiol.*, 2007, vol. 307, pp. 708–723. doi: 10.1002/jez.a.424.
- Chew S.F., Tng Y.Y.M., Wee N.L.J., Tok C.Y., Wilson J.M., Ip Y.K. Intestinal osmoregulatory acclimation and nitrogen metabolism in juveniles of the freshwater marble goby exposed to seawater. *J. Comp. Physiol. B.*, 2010, vol. 180, no. 4, pp. 511–520. doi: 10.1007/s00360-009-0436-3.

- Chew S.F., Tng Y.Y.M., Wee N.L.J., Wilson J.M., Ip Y.K. Nitrogen metabolism and branchial osmoregulatory acclimation in the juvenile marble goby, *Oxyeleotris marmorata*, exposed to seawater. *Comp. Biochem. Physiol., Part A: Mol. Integr. Physiol.*, 2009, vol. 154, no. 3, pp. 360–369. doi: 10.1016/j.cbpa.2009.07.005.
- Cholette C., Gagnon A., Germain P. Isosmotic adaptation in *Myxine glutinosa* L. – I. Variations of some parameters and role of the amino acid pool of the muscle cells. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1970, vol. 33, pp. 333–346. doi: 10.1016/0010-406X(70)90354-3.
- Chow S.C., Ching L.Y., Wong A.M. F., Wong C.K.C. Cloning and regulation of expression of the Na⁺-Cl⁻-taurine transporter in gill cells of freshwater Japanese eels. *J. Exp. Biol.*, 2009, vol. 212, pp. 3205–3210. doi: 10.1242/jeb.031302.
- Con P., Nitzan T., Slosman T., Cnaani A. Water salinity and postprandial effects on transcription of peptide and amino acid transporters in the kidney of Mozambique tilapia (*Oreochromis mossambicus*). *Aquaculture*, 2021, vol. 536, no. 15, pp. 736384–736392. doi: 10.1016/j.aquaculture.2021.736384.
- Daikoku T., Sakaguchi M. Effects of dietary trimethylamine on free amino acid and nonprotein nitrogen levels in muscle of the guppy, *Poecilia reticulata*, in relation to seawater adaptation. *Comp. Biochem. Physiol., Part A: Mol. Integr. Physiol.*, 1983, vol. 75, no. 3, pp. 343–346. doi: 10.1016/0300-9629(83)90091-9.
- Dowd W.W., Harris B.N., Cech J.J.Jr, Kültz D. Proteomic and physiological responses of leopard sharks (*Triakis semifasciata*) to salinity change. *J. Exp. Biol.*, 2010, vol. 213, pp. 210–224. doi: 10.1242/jeb.031781.
- Edwards S.L., Marshall W.S. Principles and patterns of osmoregulation and euryhalinity in fishes. *Fish Physiol.*, 2012, vol. 32, pp. 1–44. doi: 10.1016/B978-0-12-396951-4.00001-3.
- Fiess J.C., Kunkel-Patterson A., Mathias L., Riley L.G., Yancey P.H., Hirano T., Grau E.G. Effects of environmental salinity and temperature on osmoregulatory ability, organic osmolytes, and plasma hormone profiles in the Mozambique tilapia (*Oreochromis mossambicus*). *Comp. Biochem. Physiol., Part A: Mol. Integr. Physiol.*, 2007, vol. 146, pp. 252–264. doi: 10.1016/j.cbpa.2006.10.027.
- Fiol D.F., Chan S.Y., Kültz D. Identification and pathway analysis of immediate hyperosmotic stress responsive molecular mechanisms in tilapia (*Oreochromis mossambicus*) gill. *Comp. Biochem. Physiol., Part D: Genomics Proteomics*, 2006, vol. 1, pp. 344–356. doi: 10.1016/j.cbd.2006.08.002.
- Forster R.P., Goldstein L. Intracellular osmoregulatory role of amino acids and urea in marine elasmobranchs. *Am. J. Physiol.*, 1976, vol. 230, no. 4, pp. 925–931. doi: 10.1152/ajplegacy.1976.230.4.925.
- Forster R.P., Hannafin J.A. Osmotic and cell volume regulation in atrium and ventricle of the elasmobranch skate, *Raja erinacea*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1980, vol. 65A, pp. 445–451. doi: 10.1016/0300-9629(80)90057-2.
- Forster R.P., Hannafin J.A., Goldstein L. Osmoregulatory role of amino acids in brain of the elasmobranch, *Raja erinacea*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1978, vol. 60A, pp. 25–30. doi: 10.1016/0300-9629(78)90032-4.
- Gao J., Xu G., Xu P. Gills full-length transcriptomic analysis of osmoregulatory adaptive responses to salinity stress in *Coilia nasus*. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2021, vol. 226, pp. 112848–112859. doi: 10.1016/j.ecoenv.2021.112848.
- Glover C.N., Blewett T.A., Wood C.M. Effect of environmental salinity manipulation on uptake rates and distribution patterns of waterborne amino acids in the Pacific hagfish. *Comp. Biochem. Physiol., Part A: Mol. Integr. Physiol.*, 2017, vol. 204, pp. 164–168. doi: 10.1016/j.cbpa.2016.11.021.
- Goldstein L., Brill S.R. Volume-activated taurine efflux from skate erythrocytes possible band 3 involvement. *Am. J. Physiol.*, 1991, vol. 260 (5 Pt 2), pp. R1014–R1020. doi: 10.1152/ajpregu.1991.260.5.R1014.
- Goldstein L., Brill S.R., Freund E.V. Activation of taurine efflux in hypotonically stressed elasmobranch cells: inhibition by stilbene disulfonates. *J. Exp. Zool.*, 1990, vol. 254, pp. 114–118. doi: 10.1002/jez.1402540116.
- Goldstein L., Koomoa D.-L., Musch M.W. ATP release from hypotonically stressed skate RBC: potential role in osmolyte channel regulation. *J. Exp. Zool.*, 2003, vol. 296A, pp. 160–163. doi: 10.1002/jez.a.10228.
- Hajirezaee S., Mirvaghefi A.R., Farahmand H., Agh N. NMR-based metabolomic study on the toxicological effects of pesticide, diazinon on adaptation to sea water by endangered Persian sturgeon, *Acipenser persicus* fingerlings. *Chemosphere*, 2017, vol. 185, pp. 213–226. doi: 10.1016/j.chemosphere.2017.07.016.
- Haynes J.K., Goldstein L. Volume-regulatory amino acid transport in erythrocytes of the little skate, *Raja erinacea*. *Am. J. Physiol.*, 1993, vol. 265 (Regulatory Integrative Comp. Physiol. 34), pp. R173–R179. doi: 10.1152/ajpregu.1993.265.1.R173.
- Hedén I., Sundell K., Jönsson E., Sundh H. The role of environmental salinity on Na⁺-dependent intestinal amino acid uptake in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Sci. Rep.*, 2022, vol. 12, 22205. doi: 10.1038/s41598-022-26904-6.
- Huang P.-C., Liu T.-Y., Hu M.Y., Casties I., Tseng Y.-C. Energy and nitrogenous waste from glutamate/glutamine catabolism facilitates acute osmotic adjustment in non-neuroectodermal branchial cells. *Sci. Rep.*, 2020, vol. 10, 9460. doi: 10.1038/s41598-020-65913-1.
- Huggins A.K., Colley L. The changes in the non-protein nitrogenous constituents of muscle during the adaptation of the eel *Anguilla anguilla* from fresh water to sea water. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1971, vol. 38B, pp. 537–541. doi: 10.1016/0305-0491(71)90310-5.
- Ip Y.K., Loong A.M., Ching B., Tham G.H.Y., Wong W.P., Chew S.F. The freshwater Amazonian stingray, *Potamotrygon motoro*, up-regulates glutamine synthetase activity and protein abundance, and accumulates glutamine when exposed to brackish (15‰) water. *J. Exp. Biol.*, 2009, vol. 212, pp. 3828–3836. doi: 10.1242/jeb.034074.
- Jarvis P.L., Ballantyne J.S. Metabolic responses to salinity acclimation in juvenile shortnose sturgeon *Acipenser brevirostrum*. *Aquaculture*, 2003, vol. 219, pp. 891–909. doi: 10.1016/S0044-8486(03)00063-2.

- Jiang W., Tian X., Fang Z., Li L., Dong S., Li H., Zhao K. Metabolic responses in the gills of tongue sole (*Cynoglossus semilaevis*) exposed to salinity stress using NMR-based metabolomics. *Sci. Total Environ.*, 2019, vol. 653, pp. 465–474. doi: 10.1016/j.scitotenv.2018.10.404.
- Jiang J.-L., Xu J., Ye L., Sun M.-L., Jiang Z.-Q., Mao M.-G. Identification of differentially expressed genes in gills of tiger puffer (*Takifugu rubripes*) in response to low-salinity stress. *Comp. Biochem. Physiol., Part B: Biochem. Mol. Biol.*, 2020, pp. 243–244, 110437. doi: 10.1016/j.cbpb.2020.110437.
- Kalujnaia S., Gellatly S.A., Hazon N., Villasenor A., Yancey P.H., Cramb G. Seawater acclimation and inositol monophosphatase isoform expression in the European eel (*Anguilla anguilla*) and Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.*, 2013, vol. 305, pp. R369–R384. doi: 10.1152/ajpregu.00044.2013.
- Kelly S.P., Woo N.Y.S. The response of sea bream following abrupt hyposmotic exposure. *J. Fish Biol.*, 1999, vol. 55, pp. 732–750. doi: 10.1111/j.1095-8649.1999.tb00714.x.
- Kim C., Kültz D. An osmolality/salinity-responsive enhancer 1 (OSRE1) in intron 1 promotes salinity induction of tilapia glutamine synthetase. *Sci. Rep.*, 2020, vol. 10, 12103. doi: 10.1038/s41598-020-69090-z.
- King P.A., Cha C.-J., Goldstein L. Amino acid metabolism and cell volume regulation in the little skate, *Raja erinacea*. *J. Exp. Zool.*, 1980, vol. 212, pp. 69–77. doi: 10.1002/jez.1402120110.
- Kültz D., Li J., Paguio D., Pham T., Eidsaa M., Almaas E. Population-specific renal proteomes of marine and freshwater three-spined sticklebacks. *J. Proteomics*, 2016, vol. 135, pp. 112–131. doi: 10.1016/j.jprot.2015.10.002.
- Laiz-Carrión R., Martín del Río M.P., Miguez J.M., Mancera J.M., Soengas J.L. Influence of cortisol on osmoregulation and energy metabolism in gilthead seabream *Sparus aurata*. *J. Exp. Zool.*, 2003, vol. 298A, pp. 105–118. doi: 10.1002/jez.a.10256.
- Lamas I., Anadón R., Díaz-Regueira S. Carnosine-like immunoreactivity in neurons of the brain of an advanced teleost, the gray mullet (*Chelon labrosus*, Risso). *Brain Res.*, 2007, vol. 1149, pp. 87–100. doi: 10.1016/j.brainres.2007.02.070.
- Lasserre P., Gilles R. Modification of the amino acid pool in the parietal muscle of two euryhaline teleosts during osmotic adjustment. *Experientia*, 1971, vol. 27, no. 12, pp. 1434–1435. doi: 10.1007/BF02154273.
- Moyes C.D., Moon T.W., Ballantyne J.S. Osmotic effects on amino acid oxidation in skate liver mitochondria. *J. exp. Biol.*, 1986, vol. 125, pp. 181–195. doi: 10.1242/jeb.125.1.181.
- Nitzan T., Rozenberg P., Cnaani A. Differential expression of amino-acid transporters along the intestine of Mozambique tilapia (*Oreochromis mossambicus*) and the effect of water salinity and time after feeding. *Aquaculture*, 2017, vol. 472, pp. 71–75. doi: 10.1016/j.aquaculture.2016.01.020.
- Pegova A.N. Dynamika peptida anserina v myshtsah molodi siomgi pri povyshenii solionosti sredy [Dynamics of the peptide anserine in muscle of young atlantic salmon (*Salmo Salar*) under elevation of environmental salinity]. *Trudy Belomorskoi Biologicheskoy Stantsii*, 2002, no. 8, pp. 167–175. (In Russian)
- Polakof S., Arjona F.J., Sangiao-Alvarellos S., Martín del Río M.P., Mancera J.M., Soengas J.L. Food deprivation alters osmoregulatory and metabolic responses to salinity acclimation in gilthead sea bream *Sparus auratus*. *J. Comp. Physiol. B.*, 2006, vol. 176, pp. 441–452. doi: 10.1007/s00360-006-0065-z.
- Sadok S., M'Hetli M., El Abed A., Uglow R.F. Changes in some nitrogenous compounds in the blood and tissues of freshwater pikeperch (*Sander lucioperca*) during salinity acclimation. *Comp. Biochem. Physiol., Part A: Mol. Integr. Physiol.*, 2004, vol. 138, no. 1, pp. 9–15. doi: 10.1016/j.cbpb.2004.02.002.
- Schmitz M., Ziv T., Admon A., Baekelandt S., Mandiki S.N.M., L'Hoir M., Kestemont P. Salinity stress, enhancing basal and induced immune responses in striped catfish *Pangasianodon hypophthalmus* (Sauvage). *J. Proteomics*, 2017, vol. 167, pp. 12–24. doi: 10.1016/j.jprot.2017.08.005.
- Senut M., Azher S., Margolis F.L., Patel K., Mousa A., Majid A. Distribution of carnosine-like peptides in the nervous system of developing and adult zebrafish (*Danio rerio*) and embryonic effects of chronic carnosine exposure. *Cell Tissue Res.*, 2009, vol. 337, no. 1, pp. 45–61. doi: 10.1007/s00441-009-0796-8.
- Speers-Roesch B., Ip Y.K., Ballantyne J.S. Metabolic organization of freshwater, euryhaline, and marine elasmobranchs: implications for the evolution of energy metabolism in sharks and rays. *J. Exp. Biol.*, 2006, vol. 209, pp. 2495–2508. doi: 10.1242/jeb.02294.
- Su H., Ma D., Fan J., Zhong Z., Li Y., Zhu H. Metabolism response mechanism in the gill of *Oreochromis mossambicus* under salinity, alkalinity and saline-alkalinity stresses. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2023, vol. 251, 114523. doi: 10.1016/j.ecoenv.2023.114523.
- Takeuchi K., Toyohara H. Taurine transporter: hyperosmotic stressresponsive gene. *Aquatic Genomics*, 2003, pp. 207–216. doi: 10.1007/978-4-431-65938-9_18.
- Takeuchi K., Toyohara H., Sakaguchi M. A hyperosmotic stress-induced mRNA of carp cell encodes Na⁺ and Cl⁻-dependent high affinity taurine transporter. *Biochim. Biophys. Acta.*, 2000, vol. 1464, pp. 219–230. doi: 10.1016/s0005-2736(00)00158-9.
- Takeuchi K., Toyohara H., Kinoshita M., Sakaguchi M. Ubiquitous increase in taurine transporter mRNA in tissues of tilapia (*Oreochromis mossambicus*) during high-salinity adaptation. *Fish Physiol. Biochem.*, 2001, vol. 23, pp. 173–182. doi: 10.1023/A:1007889725718.
- Tam W.L., Wong W.P., Loong A.M., Hiong K.C., Chew S.F., Ballantyne J.S., Ip Y.K. The osmotic response of the Asian freshwater stingray (*Himantura signifer*) to increased salinity: a comparison with marine (*Taeniura lymma*) and Amazonian freshwater (*Potamotrygon motoro*) stingrays. *J. Exp. Biol.*, 2003, vol. 206, pp. 2931–2940. doi: 10.1242/jeb.00510.

- Tian Y., Gao Q., Yu H., Liu D., Dong S., Zhou Y., Yang W., Xue N., Bao H., Yu Y. Dynamic transcriptome and LC-MS/MS analysis revealed the important roles of taurine and glutamine metabolism in response to environmental salinity changes in gills of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Int. J. Biol. Macromol.*, 2022, vol. 221, pp. 1545–1557. doi: 10.1016/j.ijbiomac.2022.09.124.
- Tok C.Y., Chew S.F., Ip Y.K. Gene cloning and mRNA expression of glutamate dehydrogenase in the liver, brain, and intestine of the swamp eel, *Monopterus albus* (Zuiew), exposed to freshwater, terrestrial conditions, environmental ammonia, or salinity stress. *Front. Physiol.*, 2011, vol. 2, 100. doi: 10.3389/fphys.2011.00100.
- Tok C.Y., Chew S.F., Peh W.Y.X., Loong A.M., Wong W.P., Ip Y.K. Glutamine accumulation and up-regulation of glutamine synthetase activity in the swamp eel, *Monopterus albus* (Zuiew), exposed to brackish water. *J. Exp. Biol.*, 2009, vol. 212, pp. 1248–1258. doi: 10.1242/jeb.025395.
- Treberg J.R., Speers-Roesch B., Piermarini P.M., Ip Y.K., Ballantyne J.S., Driedzic W.R. The accumulation of methylamine counteracting solutes in elasmobranchs with differing levels of urea: a comparison of marine and freshwater species. *J. Exp. Biol.*, 2006, vol. 209, pp. 860–870. doi: 10.1242/jeb.02055.
- Qin H., Yu Z., Zhu Z., Lin Y., Xia J., Jia Y. The integrated analyses of metabolomics and transcriptomics in gill of GIFT tilapia in response to long term salinity challenge. *Aquacult. Fish.*, 2022, vol. 7, pp. 131–139. doi: 10.1016/j.aaf.2021.02.006.
- Venkatachari S.A.T. Effect of salinity adaptation on nitrogen metabolism in the freshwater fish *Tilapia mossambica*. I. Tissue protein and amino acid levels. *Marine Biol.*, 1974, vol. 24, no. 1, pp. 57–63. doi: 10.1007/BF00402847.
- Vij S., Purushothaman K., Sridatta P.S.R., Jerry D.R. Transcriptomic analysis of gill and kidney from asian seabass (*Lates calcarifer*) acclimated to different salinities reveals pathways involved with euryhalinity. *Genes*, 2020, vol. 11, no. 7, 733. doi: 10.3390/genes11070733.
- Vislie T., Fugelli K. Cell volume regulation in flounder (*Platichthys flesus*) heart muscle accompanying an alteration in plasma osmolality. *Comp. Biochem. Physiol. A.*, 1975, vol. 52, no. 3, pp. 415–418. doi: 10.1016/S0300-9629(75)80057-0.
- Wu H., Liu J., Lu Z., Xu L., Ji C., Wang Q., Zhao J. Metabolite and gene expression responses in juvenile flounder *Paralichthys olivaceus* exposed to reduced salinities. *Fish Shellfish Immunol.*, 2017, vol. 63, pp. 417–423. doi: 10.1016/j.fsi.2017.02.042.
- Yancey P.H. Nitrogen compounds as osmolytes. *Fish Physiol.*, 2001, vol. 20, pp. 309–341. doi: 10.1016/S1546-5098(01)20010-7.
- Yancey P.H. Organic osmolytes as compatible, metabolic and counteracting cytoprotectants in high osmolarity and other stresses. *J. Exp. Biol.*, 2005, vol. 208, pp. 2819–2830. doi: 10.1242/jeb.01730.
- Yancey P.H. Organic osmolytes in elasmobranchs. *Physiology of Elasmobranch Fishes: Internal Processes*, 2015, vol. 34B, pp. 221–277. doi: 10.1016/B978-0-12-801286-4.00004-6.
- Yancey P.H., Siebenaller J.F. Co-evolution of proteins and solutions: Protein adaptation versus cytoprotective micromolecules and their roles in marine organisms. *J. Exp. Biol.*, 2015, vol. 218, no. 12, pp. 1880–1896. doi: 10.1242/jeb.114355.
- Yancey P.H., Somero G.N. Counteraction of urea destabilization of protein structure by methylamine osmoregulatory compounds of elasmobranch fishes. *Biochem. J.*, 1979, vol. 183, pp. 317–323. doi: 10.1042/bj1830317.
- Yancey P.H., Clark M.E., Hand S.C., Bowlus R.D., Somero G.N. Living with water stress: evolution of osmolyte systems. *Science*, 1982, vol. 217, 4566, pp. 1214–1222. doi: 10.1126/science.7112124.
- Ziyadeh F.N., Feldman G.M., Booz G.W., Kleinzeller A. Taurine and cell volume maintenance in the shark rectal gland: cellular fluxes and kinetics. *Biochim. Biophys. Acta*, 1988, vol. 943, pp. 43–52. doi: 10.1016/0005-2736(88)90345-8.

THE ROLE OF FREE AMINO ACIDS IN MAINTAINANCE OF THE OSMOTIC HOMEOSTASIS OF FISHES

A. E. Filippova

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

152742 Borok, Russia, e-mail: antury@yandex.ru

Revised 20.07.2023

This article is a review of the data presented in literature describing the roles of free amino acids and dipeptides in maintenance of osmotic homeostasis in following groups of lower vertebrates: hagfishes, lampreys, elasmobranchs, sturgeons and bony fishes. The emphasis is made on the role of former metabolites as “compatible osmolytes”. Those are small organic metabolites preserving biological function and native structure of macromolecules such as proteins and nucleic acids under action of high ionic power. Mechanism of this biological action is briefly described. Evolution of the main osmoregulatory strategies in lower vertebrates is briefly considered. The role of amino acids as energy sources helping to cover elevated demands of the organism during osmotic stress and the role of building blocks for synthesis of protein ionic channels, hormones, enzymes etc. participating in salinity coping strategies of the organism are also discussed. Amino acids playing the main role in osmotic adjustments of marine elasmobranchs are: taurine, beta-alanine, sarcosine, followed by glycine, alanine and proline. In freshwater elasmobranchs beta-alanine, taurine, proline, glycine, glutamine and glutamate can be used. In sturgeons main amino acids in osmoregulation can be glycine, beta-alanine, taurine, glutamate,

glutamine. Finally, bony fishes use mainly taurine, proline, glycine, alanine, in particular species such as *Monopterus albus* – glutamine as compatible osmolytes. Bony fishes also use sarcosine, alanine, methionine, glutamate, aspartate as metabolic precursors of amino acid osmolytes. The role of dipeptides such as carnosine, anserine and dipeptide lysine-proline is controversial and requires further investigations.

Keywords: osmotic homeostasis, fish, osmolytes, free amino acids, dipeptides

ВЛИЯНИЕ ЭЛЛАГОТАНИНОВ И ПРОБИОТИЧЕСКОГО ПРЕПАРАТА “ЭКОФЛОР” НА ПОКАЗАТЕЛИ НЕСПЕЦИФИЧЕСКОГО ИММУНИТЕТА СТЕРЛЯДИ

Д. В. Микряков *, Т. А. Суворова, С. В. Кузьмичева

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

152742 пос. Борок, Ярославская область, Некоузский р-н, e-mail: *daniil@ibiw.ru

Поступила в редакцию 9.10.2023

Проведено экспериментальное исследование влияния кормовой добавки на основе эллаготанинов и иммобилизованного пробиотика на некоторые параметры неспецифического иммунитета стерляди. В пробах определяли уровень бактериостатической активности сыворотки крови и С-реактивного белка, а также неспецифических иммунных комплексов в сыворотке крови, почке, селезенке и печени. Исследованием установлены высокие показатели антимикробных свойств сыворотки крови у всех исследуемых рыб и отсутствие иммунодефицитных особей. Более низкие показатели БАСК в опытных группах и нулевой процент ИМД особей свидетельствуют об отсутствии влияния препаратов на бактерицидную активность. У большинства изученных рыб зафиксирован положительный уровень С-реактивного белка. Содержание неспецифических иммунных комплексов в печени в несколько раз превышало показатели других тканей, что может быть связано с нейтрализацией компонентов, входящих в состав препаратов. Полученные результаты указывают на незначительное содержание в воде патогенных микроорганизмов.

Ключевые слова: *Acipenser ruthenus*, гуморальный иммунитет, антимикробные свойства сыворотки крови, С-реактивный белок, неспецифические иммунные комплексы.

DOI: 10.47021/0320-3557-2024-50-59

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время аквакультура – надежный источник увеличения объемов пищевой рыбопродукции и служит гарантом продовольственной безопасности [Богерук, 2005 (Bogeruk, 2005)]. Одна из основных задач индустриального выращивания – быстрое достижение объектами аквакультуры товарной массы. Однако кормление искусственным кормом, высокие плотности посадки и другие негативные факторы промышленного рыбоводства неизбежно ведут к увеличению стрессовых нагрузок. Это отражается на физиологическом состоянии рыб. Нарушения в функционировании иммунной системы приводят к вспышкам инфекционных заболеваний и эпизоотическому неблагополучию рыбоводных хозяйств, что приносит большой экономический ущерб при культивировании рыб. Инфекционные заболевания представляют серьезную опасность и могут привести к значительным потерям и проблемам с запасами рыбной продукции [Серова, 2017 (Serova, 2017)]. Борьба с бактериальными заболеваниями рыб в нашей стране в основном базируется на применении медикаментозных лекарственных средств. Для терапии инфекций, наносящих большой экономический ущерб рыбоводным хозяйствам, в том числе аэромоноза, в производственной практике применяют антибактериальные препараты [Головин и др., 2006 (Golovin et al., 2006); Гончарова, 2009 (Goncharova, 2009); Юхименко и др., 2021 (Yukhimenko et al., 2021)]. Однако успехи антибиотикотерапии

привели к их широкому бесконтрольному применению, в том числе с профилактической целью, что привело к резкому снижению их эффективности, нарушению экосистем и микробиоценозов со всеми вытекающими последствиями [Юхименко и др., 2021 (Yukhimenko et al., 2021)].

Современное состояние антибиотикорезистентности рыб делает необходимым поиск альтернативных, физиологически обоснованных и безопасных способов профилактики и лечения инфекций [Noga, 1995; Мирзоева, 2000 (Mirzoeva, 2000); Шульга, 2009 (Shulga, 2009)]. В настоящее время интенсивно разрабатываются средства, позволяющие сократить использование в рыбоводных хозяйствах антибиотиков и химиотерапевтических препаратов, применяя их только в исключительных случаях для быстрого купирования вспышек бактериальных заболеваний. Альтернатива применению антибиотиков – использование пробиотических препаратов из бактерий, обладающих антагонистическим действием в отношении возбудителей заболевания. Механизм действия пробиотиков, прежде всего, направлен на вытеснение патогенной микрофлоры кишечника и, как следствие, на нормализацию обмена веществ у рыб, улучшение усвоения корма, повышение резистентности организма [Смирнов и др., 1993 (Smirnov et al., 1993)]. Не менее важная функция пробиотиков – продуцирование комплекса биологически активных веществ, способных нейтрализовать опасные метаболиты, токсины бактерий.

Большинство бактерий, обладающих пробиотическими свойствами – представители родов *Lactobacillus* и *Bifidobacterium*, однако в последнее время используют и спорообразующие бактерии, в особенности из рода *Bacillus* [Бычкова, 2007 (Bychkova, 2007); Лукьянова, 2007 (Lukyanova, 2007)]. Показано, что добавление в корм растительных препаратов улучшает рост, иммунную активность и защиту от возбудителей различных заболеваний, выживаемость рыб [Immanuel et al., 2009; Masalhy et al., 2010; Tkachenko et al., 2018]. Исследована активность пищеварительных ферментов стерляди и карпа под воздействием пробиотических препаратов на основе *Bifidobacterium subtilis* [Kuzmina et al., 2011; Зуенко и др., 2017 (Zuenko et al., 2017)]. Ранее проведенные исследования показали положительное влияние на рост, массонакопление, антибактериальные и антиоксидантные свойства, устойчивость к возбудителям инфекционных заболеваний и, как следствие, выживаемость рыб в условиях аквакультуры [Склярков и др., 2004 (Sklyarov et al., 2004); Pavlov et al., 2014; Жандалгарова, Бахарева, 2015 (Zhandalgarova, Bakhareva, 2015); Coccia et al., 2019; Mişe Yonar Serpil, 2019; Зеков и др., 2021 (Zekov et al., 2021); Романова и др., 2021 (Romanova et al., 2021)]. Кроме симбионтных бактерий, используют энтеросорбенты, обеспечивающие высокую биодоступность и доставку пробиотических бактерий в кишечник рыб. В связи с этим возрастает потребность изучения иммобилизованных форм пробиотических препаратов для дальнейшего использования в условиях индустриальной аквакультуры. Однако исследования воздействия различных по составу пробиотиков на процессы пищеварения у рыб противоречивы, немногочисленны данные по влиянию антибактериальных и пробиотических препаратов на иммунный статус рыб [Суворова, Силкина, 2019 (Suvorova, Silkina, 2019); Нечаева и др., 2023 (Nechaeva et al., 2023)].

Кормовые добавки на основе эллаготанинов – одни из многочисленных препаратов природного происхождения. Эти вещества способны связываться с белками, благодаря обратимым ионным и слабым водородным

связям. В отличие от другой группы танинов – конденсированных, содержащихся в большинстве травянистых и древесных растений, эллаготанины не обладают антипитательными свойствами [Использование..., 2020 (Ispol'zovanie..., 2020)]. Эллаготанины связываются с мембранами бактериальных клеток и выводят выделяемые ими токсины за счет комплексобразования. Кроме этого, эллаготанины разрушают “чувство кворума” патогенных микроорганизмов, что ведет к дезориентации бактерий, получению ложной информации об их количестве и, как следствие, к сокращению численности колонии. Кормовая добавка “Акватан” (“Фарматан Аква”) на основе эллаготанинов из древесины сладкого каштана фирмы “Танин Севница” (Словения), по данным производителя, стимулирует здоровье кишечника, служа цитопротекторным агентом, обладает способностью связываться с белками, действует антибактериально и обладает иммуностимулирующими свойствами [Использование..., 2020 (Ispol'zovanie..., 2020)].

Используемый в эксперименте препарат “Экофлор” используется как биологически активная добавка – пробиотик нового поколения. Микробиологическая основа препарата “Экофлор” – консорциум антагонистически активных бифидобактерий видов – *B. bifidum* и *B. longum*, а также лактобактерий видов – *Lactobacillus casei*, *L. plantarum* и *L. acidophilus*, иммобилизованных на энтеросорбенте. Бифидо- и лактобактерии подавляют размножение патогенной микрофлоры, участвуют в пищеварительном процессе, нормализуют содержание и обмен биологически активных веществ, обладают иммуностимулирующей активностью. Бактерии методом обратимой иммобилизации закреплены на углеродминеральном сорбенте, который используется для детоксикации организма путем выведения из кишечника токсинов и тяжелых металлов, не нарушая при этом водно-солевого баланса желудочно-кишечного тракта.

Цель работы – исследование влияния различных дозировок “Акватан” и “Экофлор” на некоторые гуморальные факторы иммунитета стерляди *Acipenser ruthenus* Linnaeus, 1758.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в августе-сентябре 2022 на стерляди в возрасте 2+ средней массой 305.50 ± 27.47 г и длиной 36.95 ± 0.93 . Рыб разделили на 3 группы: контрольная и 2 опытных с добавлением препаратов. Каждую группу по 30 особей рассадил в проточные пластиковые бассейны, объемом 2.5 м^3 . Всего было исследовано, включая контроль перед опытом, 85 особей. На протяже-

нии эксперимента температура воды колебалась незначительно (от 18.7 до 20.4°C), содержание кислорода на выходе из бассейна от 7.5 до 9.9 мг/л, уровень pH и азотистых метаболитов (NH_4/NH_3 ; NO_2 ; NO_3) соответствовал норме для осетровых рыб. Стерлядь кормили 6 раз в сутки кормом для рыб (SUPREME-15 3.0 мм) фирмы “Alltech Coppens” одной серии. Согласно данным производителя в состав это-

го вида корма входят белки (46%), жиры (15%), клетчатка (1.4%), зола (5.1%), фосфор (0.85%) и витамин А (10000 МЕ/кг). Контрольная группа (I) – корм без добавок, опытные группы: II – препарат “АКВАТАН” на основе эллаготанинов производства компании “Танин” г. Севница (Словения) из расчета 2 г/кг корма, III – биологически активная добавка “Экофлор” (АО “Вектор-БиАльгам”) из расчета 5 г/кг корма. Препараты в корм добавляли согласно инструкциям.

Отбор проб проводили перед началом эксперимента, на 7, 14, 30, 45 и 60 сут. Материал для исследования отбирали у 5 особей из каждой группы. У рыб для исследования отбирали периферическую кровь из хвостовой вены, а после вскрытия рыб – кусочки почки, селезенки и печени, которые помещали в сухие стерильные пробирки. Для получения сыворотки пробирку с кровью оставляли в штативе на 1 ч при комнатной температуре, а потом выдерживали 1 сут в холодильнике при 4°C для свертывания крови и ретракции сгустка. После этого сыворотку забирали шприцем с тонкой иглой и переносили в пробирку Эппендорфа. Для дальнейших исследований из почки, селезенки и печени готовили гомогенат с физиологическим раствором в соотношении 1:6.

В сыворотке крови изучали бактериостатическую активность (БАСК), уровень С-реактивного белка и содержание неспецифических иммунных комплексов (ИК), в гомогенатах тканей почки, селезенки и печени – содержание ИК.

БАСК оценивали нефелометрическим методом в модификации В.Р. Микрякова [1991]. Данный показатель определяли

по влиянию разведенной в 5 раз рыбопептонным бульоном сыворотки крови на рост и развитие 50 млн. тест-микробов вида *Aeromonas hydrophila*. Выбор *A. hydrophila* обусловлен тем, что этот вид относится к условно-патогенным и широко распространенным в природе микроорганизмам, а также является одним из этиологических факторов краснухи – аэромонадной инфекции пресноводных и морских костистых рыб [Schäperclaus, 1979]. Тест-культура была получена из лаборатории ихтиопатологии Филиала по пресноводному рыбному хозяйству Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (“ВНИИПРХ”). Скорость роста бактерий в рыбо-пептонном бульоне в присутствии сыворотки (опыт) и без нее (контроль) определяли после 5–6-часовой инкубации при температуре 26°C. Скорость роста тест-микробов оценивали по изменению оптической плотности бульона до и после инкубации бактерий в опыте по сравнению с таковой в контроле. При нулевом уровне БАСК особи считали иммунодефицитными (ИМД).

Уровень СРБ определяли визуально по реакции агглютинации латекс-реагента с сывороткой крови, используя набор реагентов СРБ-Ольвекс.

Содержание ИК определяли спектрофотометрически при длине волны 450 нм методом селективной преципитации с 4% полиэтиленгликолем молекулярной массой 6000 [Гриневиц, Алферов, 1981 (Grinevich, Alferov, 1981)].

Статистическая обработка результатов исследования выполнена с помощью пакета программ Statistica v. 6.0 с использованием *t*-теста Стьюдента. Различия считали значимыми при $p \leq 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

БАСК – интегральный показатель функционального состояния врожденных факторов гуморального иммунитета: систем комплемента, лизоцима, иммуноглобулинов, противомикробных пептидов, лектинов, преципитинов, β -лизина, пропердина, дефензина и др. [Микряков, 1984, 1991 (Mikryakov, 1984, 1991); Ройт и др., 2000 (Royt et al., 2000); Van Muiswinkel, Vervoorn-Van der Wal, 2006; Койко и др., 2008 (Koyko et al., 2008); Van der Marel, 2012; Campoverde et al., 2017 и др.]. На протяжении всего эксперимента уровень БАСК менялся под влиянием исследуемых препаратов (табл. 1).

На 7 сут эксперимента бактерицидная активность снизилась во всех группах по сравнению с данными, полученными до начала

опыта. Причем в 1 и 2 группе зафиксированы достоверные отличия. Через 2 нед уровень БАСК в 1 и 3 группе повысился до начальных значений. У стерляди, получавшей с кормом эллаготанины, показатель был ниже. В конце месяца наблюдений во всех группах бактерицидная активность незначительно снизилась, а в дальнейшие сроки эксперимента постепенно повысилась до начального уровня. Более низкие показатели БАСК в опытных группах по сравнению с контролем, а также нулевой процент ИМД особей во все сроки наблюдения свидетельствуют об отсутствии положительного или отрицательного влияния препаратов на бактерицидную активность.

Таблица 1. Уровень БАСК, СРБ в сыворотке крови и процент ИМД особей**Table 1.** Level of BABS, CRP in blood serum and percentage of IMI of individuals

Время отбора проб Sampling time	БАСК, % BAS, %	ИМД особи, % IMI specimen, %	СРБ, мг/л CRP, mg/l
контроль перед опытом * control before experiment *	66.57±3.34	0	(>6) 100%
7 сут 7 days			
Контроль ^a Control ^a	46.92±1.57*	0	(>6) 75% (6) 25%
опыт с добавкой эллаготанинов ^б experiment with ellagitannin supplement ^b	48.12±3.28*	0	(>6) 100%
опыт с добавкой пробиотика ^б experiment with probiotic supplement ^б	55.97±4.50	0	(>6) 100%
14 сут 14 days			
Контроль ^a Control ^a	69.35±2.68	0	(>6) 75% (<6) 25%
опыт с добавкой эллаготанинов ^б experiment with ellagitannin supplement ^b	60.12±2.90	0	(>6) 100%
опыт с добавкой пробиотика ^б experiment with probiotic supplement ^б	67.47±2.77	0	(>6) 75% (6) 25%
30 сут 30 days			
Контроль ^a Control ^a	58.27±2.84	0	(>6) 100%
опыт с добавкой эллаготанинов ^б experiment with ellagitannin supplement ^b	55.00±2.49	0	(>6) 50% (6) 50%
опыт с добавкой пробиотика ^б experiment with probiotic supplement ^б	54.45±3.34	0	(>6) 100%
45 сут 45 days			
Контроль ^a Control ^a	64.12±1.92*	0	(>6) 75% (6) 25%
опыт с добавкой эллаготанинов ^б experiment with ellagitannin supplement ^b	61.80±2.50	0	(>6) 75% (6) 25%
опыт с добавкой пробиотика ^б experiment with probiotic supplement ^б	57.87±2.29	0	(>6) 75% (6) 25%
60 сут 60 days			
Контроль ^a Control ^a	62.07±2.42	0	(>6) 100%
опыт с добавкой эллаготанинов ^б experiment with ellagitannin supplement ^b	63.32±2.61	0	(>6) 75% (6) 25%
опыт с добавкой пробиотика ^б experiment with probiotic supplement ^б	66.07±2.12	0	(>6) 75% (6) 25%

Примечание. Здесь и далее “*” - достоверно относительно контроля перед опытом, а–в – достоверные отличия между группами рыб.

Note. Here and below “*” - is significant relative to the control before the experiment, а–в are significant differences between groups of fish.

С-реактивный белок рыб (СРБ) – белок острой фазы, наиболее чувствительного лабораторного маркера инфекции, воспаления и тканевого повреждения [Назаров, 2010 (Nazarov, 2010)]. Его уровень повышается при воспалительных процессах в организме. СРБ – один из ключевых компонентов гуморального врожденного иммунитета, обеспечивает связь между врожденной и адаптивной иммунной

системами [Назаров, 2010 (Nazarov, 2010)], способный распознавать микробы и способствовать их поглощению фагоцитами [Bottazzi et al., 2010; Lee et al., 2017]. В сыворотке здорового организма СРБ отсутствует, но его уровень быстро и многократно увеличивается при инфекционных и паразитарных заболеваниях. Исследования уровня СРБ указывают на наличие воспалительных процессов в организме

большинства рыб. Установлено, что у 75% особей зафиксирован положительный (>6 мг/л), а у остальных слабо положительный (6 мг/л) показатель (табл. 1). Положительный уровень С-реактивного белка у большинства рыб указывает на воспалительные процессы в организме,

что может быть обусловлено с содержанием в воде патогенных микроорганизмов. Возможно, с этим связан высокий (более 50%) уровень БАСК у исследованных особей стерляди.

Таблица 2. Содержание ИК в крови, печени, почке и селезенке

Table 2. IC content in the blood, liver, kidney and spleen

Время отбора проб Sampling time	ИК, у. е. IC, arb. units			
	Кровь Blood	Печень Liver	Почка Kidney	Селезенка Spleen
контроль перед опытом *	6.12±2.50	28.20±12.63	8.15±2.09	3.95±0.22
control before experiment *				
7 сут				
7 days				
Контроль ^a	0.90±0.20	12.82±6.49	4.27±1.47	1.82±0.63 *
Control ^a				
опыт с добавкой эллаготанинов ^b	2.07±0.17 ^a	17.10±9.04	5.50±0.55	2.27±0.61 *
experiment with ellagitannin supplement ^b				
опыт с добавкой пробиотика ^b	2.05±0.71	22.90±3.52	5.07±1.70	2.17±0.41 *
experiment with probiotic supplement ^B				
14 сут				
14 days				
Контроль ^a	2.40±0.99	10.40±4.82	6.70±0.39	2.47±0.90
Control ^a				
опыт с добавкой эллаготанинов ^b	4.15±0.47	13.40±3.36	5.82±0.33	3.17±0.48
experiment with ellagitannin supplement ^b				
опыт с добавкой пробиотика ^b	5.70±1.37	21.67±5.81 ^b	4.00±0.75 ^a	2.42±0.92
experiment with probiotic supplement ^B				
30 сут				
30 days				
Контроль ^a	5.37±2.01	32.67±17.14	5.15±1.02	5.67±1.47
Control ^a				
опыт с добавкой эллаготанинов ^b	3.27±1.06	41.50±9.68	3.07±0.20	1.97±0.29 ^a
experiment with ellagitannin supplement ^b				
опыт с добавкой пробиотика ^b	4.05±1.07	26.77±6.09	3.80±0.48	2.72±0.67
experiment with probiotic supplement ^B				
45 сут				
45 days				
Контроль ^a	3.42±0.58	21.15±8.31	4.30±1.02	2.55±0.42 *
Control ^a				
опыт с добавкой эллаготанинов ^b	2.30±0.43	37.25±8.54	2.75±0.40	1.92±0.27
experiment with ellagitannin supplement ^b				
опыт с добавкой пробиотика ^b	0.4±0.25 ^{ab}	31.35±13.03	4.20±1.46	2.80±0.82
experiment with probiotic supplement ^B				
60 сут				
60 days				
Контроль ^a	3.05±0.48	37.97±7.51	4.97±1.25	4.17±0.51
Control ^a				
опыт с добавкой эллаготанинов ^b	7.00±2.26	33.22±3.14	7.47±1.07	3.92±1.51
experiment with ellagitannin supplement ^b				
опыт с добавкой пробиотика ^b	5.37±1.41	33.55±8.24	4.87±1.55	0.92±0.25 ^{*a}
experiment with probiotic supplement ^B				

ИК состоят из антигена, антител и связанных с ними компонентов системы комплемента. Они играют важную роль в процессах регуляции иммунных реакций, элиминации антигенов из организма и поддержания имму-

нофизиологического гомеостаза. На макрофагах, нейтрофилах и эритроцитах экспрессирован рецептор CR1, который через компоненты комплемента C4b и C3b связывает растворимые ИК и доставляет их к макрофагам селе-

зенки и печени. Это обеспечивает клиренс крови, однако при нарушении данного механизма происходит избыточное образование ИК. В результате комплексы выпадают в осадок, прежде всего в почках, что может приводить к развитию патологии и супрессии клиринговой функции клеток фагоцитарной системы [Ройт и др., 2000 (Royt et al., 2000); Койко и др., 2008 (Coyko et al., 2008)]. На всем протяжении опыта наиболее высокие показатели зафиксированы в печени, а низкие в селезенке. Это связано со структурно-функциональной организацией тканей и органов. Во всех опытных группах уровень ИК в почках, считающийся основным звеном в иммунной системе рыб [Микряков, 1984, 1991 (Mikryakov, 1984, 1991); Кутырев, 2011

(Kutyrev, 2011)], был ниже данных, полученных перед началом эксперимента (табл. 2). Значимых отличий между опытными и контрольными особями не зафиксированы, кроме данных третьей группы на 14 сут. В селезенке на 7 и 14 сут эксперимента показатели уровня ИК в обеих опытных группах были выше, а на 30 сут ниже контрольных. Уровень ИК в крови повысился на 7 и 14 сут эксперимента, к 30-м и 45 сут – снизился, особенно у стерляди, которой добавляли в корм пробиотик. В печени уровень ИК на 7, 14 и 45 сут эксперимента был выше контрольных значений. Более высокий уровень ИК в печени рыб может быть связан с нейтрализацией поступивших в организм компонентов, входящих в состав препаратов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ полученных результатов показал, что за время эксперимента показатели опытных групп стерляди изменялись относительно контрольных и данных полученных перед началом опыта. У большинства изученных рыб зафиксированы высокие показатели бактериостатической активности сыворотки крови, положительный уровень С-реактивного белка, а также установлено отсутствие иммунодефицитных особей. Полученные результаты указывают на отсутствие влияния исполь-

зуемых в эксперименте дозировок эллаготанинов и пробиотика на исследуемые параметры неспецифического иммунитета стерляди. Высокий уровень антибактериальной активности и С-реактивного белка в сыворотке крови могут быть связаны с содержанием в воде патогенных микроорганизмов. Высокое содержание иммунных комплексов в тканях печени опытных рыб, вероятно, обусловлено активацией процессов нейтрализации поступивших в организм компонентов препаратов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена за счет средств гранта РНФ (проект № 22-26-20111).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богерук А.К. Аквакультура России: история и современность // Рыбное хозяйство. 2005. № 4. С. 14–18.
- Бычкова Л.И., Юхименко Л.Н., Хомак А.Г. Пробиотический препарат “Суб-Про” (Субалин): профилактика и лечение бактериальных болезней рыб // Рыбоводство. 2007. № 2. С. 33–35.
- Головин П.П., Головина Н.А., Щелкунов И.С., Юхименко Л.Н. Профилактика и терапия болезней рыб // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2006. № 3. С. 62–63.
- Гончарова М.Н. Антимикробный препарат для лечения бактериальных болезней рыб // Вестн. Рос. акад. с.-х. наук. 2009. № 2. С. 77–78.
- Гриневич Ю.А., Алферов А.Н. Определение иммунных комплексов в крови онкологических больных // Лаб. дело. 1981. № 8. С. 493–496.
- Жандалгарова А.Д., Бахарева А.А. Пробиотики нового поколения как средство улучшения рыбоводно-биологических показателей молоди осетровых рыб // Вестник ветеринарии. 2015. № 1 (72). С. 59–61.
- Зеков Д.Д., Ульянов М.В., Микряков Д.В., Суворова Т.А. Определение эффективных норм введения кормовой добавки Акватан в рацион радужной форели с биологической оценкой влияния на рыбохозяйственные показатели // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2021. № 11. С. 66–77.
- Зуенко В.А., Лактионов К.С., Правдин И.В., Кравцова Л.З., Ушакова Н.А. Влияние кормового пробиотика на основе бактерий *Bacillus subtilis* на пищеварение рыб при садковом выращивании // Вопросы ихтиологии. 2017. Т. 57, № 1. С. 112–117.
- Использование эллаготанинов в рационах аквакультуры. 2020. URL: <https://apknews.su/article/213/2594/> (дата обращения 04.08.2021).
- Койко Р., Саншайн Д., Бенджамини Э. Иммунология. М.: Изд. центр “Академия”, 2008. 368 с.
- Кутырев И.А., Пронин Н.М., Дугаров Ж.Н. Лейкоцитарный состав головного отдела почки караса серебряного *Carassius auratus gibelio* (Cypriniformes: Cyprinidae) и влияние на него инвазии цестоды *Digamma interrupta* (Cestoda: Pseudophyllidae) // Изв. РАН. Сер. биол. 2011. № 6. С. 759–763.
- Лукьянова Н.А. Пробиотические препараты и микроорганизмы, обладающие пробиотическими свойствами, применяемые в рыбоводстве // Рациональное использование пресноводных экосистем – перспективное направление реализации национального проекта “Развитие АПК” (2007, Москва). Международная научно-

- практическая конференция, Москва, 17–19 декабря 2007 г.: материалы и доклады / ГНУ ВНИИР Россельхозакадемии. М.: Изд-во Россельхозакадемии. 2007. С. 177–180.
- Микряков В.Р. Закономерности формирования приобретенного иммунитета у рыб. Рыбинск: ИБВВ РАН, 1991. 154 с.
- Микряков В.Р. Закономерности функционирования иммунной системы пресноводных рыб: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ИЭМиЭЖ АН СССР, 1984. 37 с.
- Мирзоева Л.М. Применение пробиотиков в аквакультуре // Рыбное хозяйство. Сер.: Болезни гидробионтов в аквакультуре. 2001. Вып. 2. С. 23–30.
- Назаров П.Г. Пентраксины в реакциях врожденного и приобретенного иммунитета, организации матрикса, фертильности // Медицинский академический журн. 2010. Т. 10, № 4. С. 107–124. DOI: 10.17816/MAJ104107-124.
- Нечаева Т.А., Назаров В.А., Ковальчук М.И., Пронина Г.И., Микряков Д.В., Суворова Т.А., Кузьмичева С.В. Выращивание арктического гольца с применением иммуномодулятора “Ронколейкина” в ИП Романов (Ленинградская область) // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2023. № 6. С. 412–424. DOI: 10.33920/sel-09-2306-03.
- Ройт А., Бростофф Дж., Мейл Д. Иммунология. Пер. с англ. М.: Мир, 2000. 592 с.
- Романова Е.М., Спирина Е.В., Любомирова В.Н. Адаптивная реакция тканей желудка африканского сома на микробиоту с пробиотическими свойствами // Вестник Ульяновской государственной сельскохозяйственной академии. 2021. № 1 (53). С. 117–123.
- Серова Е.С. Альтернативы применению антибиотиков в аквакультуре // Наука через призму времени. 2017. № 8. С. 30–33.
- Скляр В.Я., Микряков В.Р., Кулаков Г.В., Кудряшова Е.Б., Вайнштейн М.Б. Перспективы применения препарата пробиотик “Субтилис” в рыбоводстве для обработки икры, эмбрионов и личинок рыб на примере карася *Carassius carassius* и карпа *Cyprinus carpio* (отряд карпообразные *Cypriniformes*, семейство карповые *Cyprinidae*) // Вопросы рыболовства. 2004. Т. 5. № 3 (19). С. 514–521.
- Смирнов В.В., Резник С.Р., Сорокулова И.Б. и др. Современные представления о механизмах лечебно-профилактического действия пробиотиков и бактерий рода *Bacillus* // Микробиологический журнал. 1993. Вып. 55 (4). С. 92–112.
- Суворова Т.А., Силкина Н.И. Влияние антибактериального и пробиотического препаратов на специфический и неспецифический иммунитет и окислительные процессы в организме рыб // Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. 2019. № 87 (90). С. 62–70.
- Шульга Е.А. Пробиотики в кормлении осетровых рыб при товарном выращивании. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Астрахань. 2009. 24 с.
- Юхименко Л.Н., Токарева С.Б., Кукин М.С., Бычкова Л.И. Лечебные и профилактические мероприятия против бактериозов в рыбоводстве // Ветеринария и кормление. 2021. № 6. С. 67–69. DOI: 10.30917/ATT-VK-1814-9588-2021-6-18.
- Bottazzi B., Doni A., Garlanda C., Mantovani A. An integrated view of humoral innate immunity: pentraxins as a paradigm // Ann. Rev. Immun. 2010. Vol. 28. P. 157–183.
- Campoverde C., Milne D.J., Estévez A., Duncan N., Secombes C.J., Andree K.B. Ontogeny and modulation after PAMPs stimulation of β -defensin, hepcidin, and piscidin antimicrobial peptides in meagre (*Argyrosomus regius*) // Fish Shellfish Immun. 2017. Vol. 69. P. 200–210.
- Coccia E., Siano F., Grazia Volpe M., Varricchio E., Tufan Eroldogan O., Paolucci M. Chestnut Shell Extract modulates immune parameters in the rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* // Fishes. 2019. Vol. 4(1). P. 18. DOI: 10.3390/fishes4010018
- Immanuel G., Uma R.P., Iyapparaj P., Citarasu T., Punitha Peter S.M., Michael Babu M., Palavesam A. Dietary medicinal plant extracts improve growth, immune activity and survival of tilapia *Oreochromis mossambicus* // J. Fish Biol. 2009. Vol. 74, № 7. P. 1462–1475.
- Kuzmina V.V., Semenova E.M., Rusanova P.V., Mikryakov D.V. The influence of testosterone on activity of glycosidases and proteinases in the intestine of the sterlet (*Acipenser ruthenus*) // Biology Bulletin. 2011. Vol. 38, № 5. P. 487–492.
- Lee P.T., Bird S., Zou J. Martin S.A.M. Phylogeny and expression analysis of C-reactive protein (CRP) and serum amyloid-P (SAP) like genes reveal two distinct groups in fish // Fish & Shellfish Immunology. 2017. Vol. 65. P. 42–51.
- Masalhy Aly Salah, El Naggat Gamal Osman, Mohamed Mohamed Fathi, Mohamed Waheed Elwan. Effect of garlic, echinacea, organic green and vet-yeast on survival, weight gain, and bacterial challenge of overwintered Nile tilapia fry (*Oreochromis niloticus*) // J. Appl. Aquacult. 2010. Vol. 22. № 3. P. 210–215.
- Mişe Y.S. Growth performance, haematological changes, immune response, antioxidant activity and disease resistance in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) fed diet supplemented with ellagic acid // Fish & Shellfish Immunology. 2019. Vol. 95(5). P. 391–398. DOI: 10.1016/j.fsi.2019.10.056.
- Noga E.J. Fish disease: diagnosis and treatment. N.Y.: Mosby-Year Book. 1995. 321 p.
- Pavlov D.S., Ushakova N.A., Pravdin V.G. et al. The ProStor and Ferm KM-1 complex probiotic additives – innovation biotechnological preparations for enhancing the quality of domestic fish mixed feed // Nova Sci. Publ. 2014. Vol. 20. P. 239–244.
- Schaperclaus W. Fischkrankheiten. Berlin: Academic-Verlag, 1979. 317 p.

- Tkachenko H., Buyun L., Kasiyan O., Terech-Majewska E., Osadowski Z. The antibacterial activity of the ethanolic leaf extract of *Ficus Pumilla* L. (MORACEAE) against Fish Bacterial Patogens // Scientific Journal of the Far East State Technical Fisheries University. 2018. Vol. 45. № 2. P. 20–30.
- Van der Marel M.C. Carp mucus and its role in mucosal defense: PhD Thesis, Wageningen University. The Netherlands. 2012. 189 p.
- Van Muiswinkel W., Vervoorn-Van Der Wal B. The immune system of fish // Fish Diseases Disorders. 2006. Vol. 1. P. 678–701.

REFERENCES

- Bogeruk A.K. Akvakul'tura Rossii: istoriya i sovremennost' [Aquaculture in Russia: history and modernity]. *Rybnoe hozyajstvo*, 2005, no. 4, pp. 14–18. (In Russian)
- Bottazzi B., Doni A., Garlanda C., Mantovani A. An integrated view of humoral innate immunity: pentraxins as a paradigm. *Ann. Rev. Immun.*, 2010, vol. 28, pp. 157–183.
- Bychkova L.I., YUhimenko L.N., Hodak A.G. Probioticheskiy preparat “Sub-Pro” (Subalin): profilaktika i lechenie bakterial'nyh boleznej ryb [Probiotic preparation “Sub-Pro” (Subalin): prevention and treatment of bacterial fish diseases]. *Rybovodstvo*, 2007, no. 2, pp. 33–35. (In Russian)
- Campoverde C., Milne D.J., Estévez A., Duncan N., Secombes C.J., Andree K.B. Ontogeny and modulation after PAMPs stimulation of β -defensin, hepcidin, and piscidin antimicrobial peptides in meagre (*Argyrosomus regius*). *Fish Shellfish Immun.*, 2017, vol. 69, pp. 200–210.
- Coccia E., Siano F., Grazia Volpe M., Varricchio E., Tufan Eroldogan O., Paolucci M. Chestnut Shell Extract modulates immune parameters in the rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. *Fishes*, 2019, vol. 4(1), pp. 18. doi: 10.3390/fishes4010018.
- Golovin P.P., Golovina N.A., Shchelkunov I.S., Yuhimenko L.N. Profilaktika i terapiya boleznej ryb [Prevention and therapy of fish diseases]. *Rybovodstvo i rybnoe hozyajstvo*, 2006, no. 3, pp. 62–63. (In Russian)
- Goncharova M.N. Antimikrobnij preparat dlya lecheniya bakterial'nyh boleznej ryb [Antimicrobial drug for the treatment of bacterial diseases of fish]. *Vestn. Ros. akad. s.-h. nauk.*, 2009, no. 2, pp. 77–78. (In Russian)
- Grinevich Yu.A., Alferov A.N. Opredelenie immunnyh kompleksov v krovi onkologicheskikh bol'nyh [Determination of immune complexes in the blood of cancer patients]. *Lab. delo*, 1981, no. 8, pp. 493–496. (In Russian)
- Immanuel G., Uma R.P., Iyapparaj P., Citarasu T., Punitha Peter S.M., Michael Babu M., Palavesam A. Dietary medicinal plant extracts improve growth, immune activity and survival of tilapia *Oreochromis mossambicus*. *J. Fish Biol.*, 2009, vol. 74, no. 7, pp. 1462–1475.
- Ispol'zovanie ellagotanninov v racionah akvakul'tury [Use of ellagitannins in aquaculture diets]. 2020. Available at: <https://apknews.su/article/213/2594/> (access date 08/04/2021).
- Kojko R., Sanshaj D., Bendzhamini E. Immunologiya. M., Izd. centr “Akademiya”, 2008. 368 s.
- Kutyrev I.A., Pronin N.M., Dugarov Zh.N. Lejkocitarnyj sostav golovnogo otdela pochki karasya serebryanogo Carassius auratus gibelio (Cypriniformes: Cyprinidae) i vliyanie na nego invazii cestody Digamma interrupta (Cestoda: Pseudophyllidae) [Leukocyte composition of the head section of the kidney of the silver crucian carp Carassius auratus gibelio (Cypriniformes: Cyprinidae) and the influence on it of the invasion of the cestode Digamma interrupta (Cestoda: Pseudophyllidae)]. *Izv. RAN. Ser. biol.*, 2011, no. 6, pp. 759–763. (In Russian)
- Kuzmina V.V., Semenova E.M., Rusanova P.V., Mikryakov D.V. The influence of testosterone on activity of glycosidases and proteinases in the intestine of the sterlet (*Acipenser ruthenus*). *Biology Bulletin*, 2011, vol. 38, no. 5, pp. 487–492.
- Lee P.T., Bird S., Zou J. Martin S.A.M. Phylogeny and expression analysis of C-reactive protein (CRP) and serum amyloid-P (SAP) like genes reveal two distinct groups in fish. *Fish & Shellfish Immunology*, 2017, vol. 65, pp. 42–51.
- Luk'yanova N.A. Probiotic preparations and microorganisms with probiotic properties used in fish farming. Racional'noe ispol'zovanie presnovodnyh ekosistem – perspektivnoe napravlenie realizacii nacional'nogo proekta “Razvitie APK” (2007, Moskva). *Mezhdunarodnaya nauchno-prakticheskaya konferenciya, Moskva, 17–19 dekabrya 2007 g.: materialy i doklady* [Rational use of freshwater ecosystems is a promising direction in the implementation of the national project “Development of the Agro-Industrial Complex” (2007, Moscow). International scientific and practical conference, Moscow, December 17–19, 2007: materials and reports]. M., Izd-vo Rossel'hozakademii, 2007, pp. 177–180. (In Russian)
- Masally Aly Salah, El Naggat Gamal Osman, Mohamed Mohamed Fathi, Mohamed Waheed Elwan Effect of garlic, echinacea, organic green and vet-yeast on survival, weight gain, and bacterial challenge of overwintered Nile tilapia fry (*Oreochromis niloticus*). *J. Appl. Aquacult.*, 2010, vol. 22, no. 3, pp. 210–215.
- Mikryakov V.R. Patterns of formation of acquired immunity in fish. Rybinsk, IBVV RAN, 1991. 154 p. (in Russian)
- Mikryakov V.R. Zakonomernosti funkcionirovaniya immunoj sistemy presnovodnyh ryb. *Extended Abstract of PhD. Biol. Sci. Diss.* Moscow, 1984. 37 p. (In Russian)
- Mirzoeva L.M. Primenenie probiotikov v akvakul'ture [Application of probiotics in aquaculture]. *Rybnoe hozyajstvo. Ser.: Bolezni gidrobiontov v akvakul'ture*, 2001, vol. 2, pp. 23–30. (In Russian)
- Mişe Y.S. Growth performance, haematological changes, immune response, antioxidant activity and disease resistance in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) fed diet supplemented with ellagic acid. *Fish & Shellfish Immunology*, 2019, vol. 95(5), pp. 391–398. doi: 10.1016/j.fsi.2019.10.056.

- Nazarov P.G. Pentraxiny v reakciyah vrozhdennogo i priobretyonnogo immuniteta, organizacii matriksa, fertil'nosti [Pentraxins in the Reactions of Innate and Aquired Immunity, Matrix Organization, and Female Fertility]. *Medicinskij akademicheskij zhurn.*, 2010, vol. 10, no. 4, pp. 107–124. (In Russian)
- Nechaeva T.A., Nazarov V.A., Koval'chuk M.I., Pronina G.I., Mikryakov D.V., Suvorova T.A., Kuz'micheva S.V. Vy-rashchivanie arkticheskogo gol'ca s primeneniem immunomodulyatora "Ronkolejkina" v IP Romanov (Leningrads-kaya oblast') [Growing Arctic char using the immunomodulator "Ronkolejkina" in IP Romanov (Leningrad re-gion)]. *Rybovodstvo i rybnoe hozyajstvo*, 2023, no. 6, pp. 412–424. (In Russian)
- Noga E.J. Fish disease: diagnosis and treatment. N.Y., Mosby-Year Book, 1995. 321 p.
- Pavlov D.S., Ushakova N.A., Pravdin V.G. et al. The ProStor and Ferm KM-1 complex probiotic additives – innovation biotechnological preparations for enhancing the quality of domestic fish mixed feed. *Nova Sci. Publ.*, 2014, vol. 20, pp. 239–244.
- Rojt A., Brostoff Dzh., Mejl D. Immunology. M., Mir, 2000. 592 p.
- Romanova E.M., Spirina E.V., Lyubomirova V.N. Adaptivnaya reakciya tkanej zheludka afrikanskogo soma na mikro-biotu s probioticheskimi svojstvami [Adaptive response of stomach tissues of African catfish to microbiota with probiotic properties]. *Vestnik Ul'yanovskoj gosudarstvennoj sel'skohozyajstvennoj akademii*, 2021, no. 1 (53), pp. 117–123. (In Russian)
- Schaperclaus W. Fischkrankheiten. Berlin, Academic-Verlag, 1979. 317 p.
- Serova E.S. Al'ternativy primeneniyu antibiotikov v akvakul'ture [Alternatives to the use of antibiotics in aquaculture]. *Nauka cherez prizmu vremeni*, 2017, no. 8, pp. 30–33. (In Russian)
- Shul'ga E.A. Probiotiki v kormlenii osetrovyh ryb pri tovarnom vyrashchivanii [Probiotics in feeding sturgeon fish dur-ing commercial cultivation] *Extended Abstract of Cand. Biol. Sci. Diss.* Astrahan', 2009. 24 p.
- Sklyarov V.YA., Mikryakov V.R., Kulakov G.V., Kudryashova E.B., Vajnshtejn M.B. Perspektivy primeneniya prepa-rata probiotik "Subtilis" v rybovodstve dlya obrabotki ikry, embrionov i lichinok ryb na primere karasya *Carassius carassius* i karpa *Cyprinus carpio* (otryad karpooobraznye *Cypriniformes*, semejstvo karpovye *Cyprinidae*) [Pros-pects for the use of the probiotic drug "Subtilis" in fish farming for the treatment of eggs, embryos and larvae of fish using the example of crucian carp *Carassius carassius* and carp *Cyprinus carpio* (order *Cypriniformes*, family *Cy-prinidae*)]. *Voprosy rybolovstva*, 2004, vol. 5, no. 3 (19), pp. 514–521. (In Russian)
- Smirnov V.V., Reznik S.R., Sorokulova I.B. i dr. Sovremennye predstavleniya o mekhanizmah lechebno-profilakticheskogo dejstviya probiotikov i bakterij roda *Bacillus* [Modern ideas about the mechanisms of therapeutic and prophylactic action of probiotics and bacteria of the genus *Bacillus*]. *Mikrobiologicheskij zhurnal*, 1993, vol. 55 (4), pp. 92–112. (In Russian)
- Suvorova T.A., Silkina N.I. Vliyanie antibakterial'nogo i probioticheskogo preparatov na specificheskij i nespecifi-cheskij immunitet i okislitel'nye processy v organizme ryb [The influence of antibacterial and probiotic drugs on specific and nonspecific immunity and oxidative processes in the body of fish]. *Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS*, 2019, issue 87 (90), pp. 62–70. (In Russian)
- Tkachenko H., Buyun L., Kasiyan O., Terech-Majewska E., Osadowski Z. The antibacterial activity of the ethanolic leaf extract of *Ficus Pumilla* L. (MORACEAE) against Fish Bacterial Patogens. *Scientific Journal of the Far East State Technical Fisheries University*, 2018, vol. 45, no. 2, pp. 20–30.
- Van der Marel M.C. Carp mucus and its role in mucosal defense: PhD Thesis, Wageningen University. The Nether-lands, 2012. 189 p.
- Van Muiswinkel W., Vervoorn-Van Der Wal B. The immune system of fish. *Fish Diseases Disorders*, 2006, vol. 1, pp. 678–701.
- Yuhimenko L.N., Tokareva S.B., Kukin M.S., Bychkova L.I. Lechebnye i profilakticheskie meropriyatiya protiv bakte-riozov v rybovodstve [Therapeutic and preventive measures against bacteriosis in fish farming]. *Veterinariya i kor-mlenie*, 2021, no. 6, pp. 67–69. (In Russian)
- Zekov D.D., Ul'yanov M.V., Mikryakov D.V., Suvorova T.A. Opredelenie effektivnyh norm vvedeniya kormovoj dobavki Akvatan v racion raduzhnoj foreli s biologicheskoy ocenкой vliyaniya na rybohozyajstvennye pokazateli [Determination of effective rates of introduction of the feed additive Aquatan into the diet of rainbow trout with a biological assess-ment of the effect on fishery indicators]. *Rybovodstvo i rybnoe hozyajstvo*, 2021, no. 11, pp. 66–77. (In Russian)
- Zhandalgarova A.D., Bahareva A.A. Probiotiki novogo pokoleniya kak sredstvo uluchsheniya rybovodno-biologicheskikh pokazatelej molodi osetrovyh ryb [New generation probiotics as a means of improving fish farming and biological parameters of juvenile sturgeon fish]. *Vestnik veterinarii*, 2015, no. 1 (72), pp. 59–61. (In Russian)
- Zuenko V.A., Laktionov K.S., Pravdin I.V., Kravcova L.Z., Ushakova N.A. Vliyanie kormovogo probiotika na osnove bakterij *Bacillus subtilis* na pishchevarenie ryb pri sadkovom vyrashchivanii [The effect of a feed probiotic based on the bacteria *Bacillus subtilis* on the digestion of fish during cage rearing]. *Voprosy ihtiologii*, 2017, vol. 57, no. 1, pp. 112–117. (In Russian)

EFFECT OF ELLAGOTANINS AND PROBIOTIC “ECOFLO” ON STERLET NONSPECIFIC IMMUNITY INDICES

D. V. Mikryakov*, T. A. Suvorova, S. V. Kuzmicheva

Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences

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

Revised 9.10.2023

The experimental study of the effect of feed additive based on ellagotannins and immobilized probiotic “Ecoflor” on some parameters of non-specific immunity of sterlet *Acipenser ruthenus* was carried out. Feed additives based on ellagotannins are one of the numerous preparations of natural origin. They have antibacterial and immunostimulating properties. Biologically active additive “Ecoflor” is a consortium of live antagonistically active strains of bifido- and lactobacilli immobilized on enterosorbent. During the experiment, control and experimental groups were kept in flow-through plastic pools. Sterlets were fed 6 times a day. Drugs were added to the feed according to the instructions. Sampling was carried out before the start of the experiment, on 7, 14, 30, 45 and 60 days. Material for the study was taken from 5 individuals from each group. Peripheral blood was taken from the tail vein. After autopsy, tissue pieces of immunocompetent organs (kidney, spleen and liver) were taken from the fish into dry sterile tubes. Blood coagulation and clot retraction were waited for to obtain serum. The serum was then withdrawn with a syringe with a fine needle and transferred into an Eppendorf tube. For further studies, the homogenate was prepared from kidney, spleen and liver with physiological solution in the ratio of 1:6. The level of bacteriostatic activity, C-reactive protein and nonspecific immune complexes was determined in blood serum samples. In homogenates of kidney, spleen and liver the content of immune complexes was determined. The study established high indices of antimicrobial properties of blood serum in all studied fish and the absence of immunodeficient individuals. Lower indices of bacteriostatic activity in experimental groups and zero percent of immunodeficient individuals indicate insignificant influence of preparations on nonspecific antibacterial defense. The majority of the studied fish had a positive level of C-reactive protein, which indicates the presence of inflammatory processes in the body. The content of nonspecific immune complexes in the liver was several times higher than in other tissues, which may be due to the neutralization of components included in the preparations.

Keywords: *Acipenser ruthenus*, humoral immunity, antimicrobial properties of blood serum, C-reactive protein, nonspecific immune complexes

НЕКОТОРЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ НЕСПЕЦИФИЧЕСКОГО ИММУНИТЕТА ЛЕЩА САРАТОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Т. А. Суворова^{1,*}, Д. В. Микряков¹, Г. И. Пронина²,
А. С. Мамонова³, А. В. Герман¹, С. В. Кузьмичева¹

¹ Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

152742 пос. Борок, Ярославская область, Некоузский р-н, e-mail: *tanya@ibiw.ru

² Российский государственный аграрный университет МСХА им. К.А. Тимирязева
127434 г. Москва, ул. Тимирязевская, 47

³ Всероссийский научно-исследовательский институт интегрированного рыбоводства
142460 пос. им. Воровского, Московская область, Ногинский район

Поступила в редакцию 16.10.2023

Проведено исследование некоторых параметров неспецифического гуморального и клеточного иммунитета у особей леща Саратовского водохранилища. Изучен уровень антимикробных свойств и С-реактивного белка сыворотки крови, неспецифических иммунных комплексов в тканях почки, селезенки и печени, определена доля иммунодефицитных особей и фагоцитарная активность нейтрофилов. Исследование показало значимые различия показателей антимикробных свойств сыворотки крови и содержания неферментного катионного белка в лизосомах нейтрофилов периферической крови у лещей из центральной части и низовьев водоема. У большинства исследованных особей зафиксирован положительный уровень С-реактивного белка. Выявленные различия, вероятно, обусловлены воздействием на организм лещей различных экологических факторов.

Ключевые слова: лещ *Abramis brama*, неспецифический иммунитет, сыворотка крови, бактерицидная активность, неспецифические иммунные комплексы, С-реактивный белок, фагоцитарная активность нейтрофилов.

DOI: 10.47021/0320-3557-2024-60-67

ВВЕДЕНИЕ

В современных условиях возрастает актуальность биологического мониторинга водоемов. Для диагностирования изменений окружающей среды одна из важнейших задач – изучение физиологического состояния организмов.

Саратовское – одно из самых крупных водохранилищ Волжско-Камского каскада, относится к водохранилищам речного типа. Оно имеет объем при нормальном подпорном горизонте (НПГ) 12.9 км³, длину распространения подпора от плотины 157 км, наибольшую ширину 25 км. Качество воды Саратовского водохранилища формируется под влиянием переноса загрязняющих веществ из Куйбышевского водохранилища и сброса загрязненных сточных вод предприятий и населенных пунктов Самарской и Саратовской областей [Лямперт и др., 2022 (Lyampert et al., 2022); Беспалова, 2018 (Bespalova, 2018)].

Сравнение качества воды верхних и нижних участков водохранилища по уровню химического потребления кислорода, содержанию тяжелых металлов и растворенного кислорода не показало существенных различий, что позволяет отнести качество воды на всем протяжении водохранилища к классу 3А “загрязненная” [Обзор..., 2021 (Obzor..., 2021)]. Дополнительным фактором снижения качества воды может быть массовое развитие синезеленых водорослей, биомасса которых возрастает в направлении

от верхнего участка водохранилища к нижнему [Герасимова, 1996 (Gerasimova, 1996); Селезнева, 2018 (Selezneva, 2018)]. С наличием в Саратовском водохранилище комплекса загрязняющих веществ связывают увеличение частоты разнообразных патологий эритроцитов и отклонений гематологических параметров у массовых видов рыб и морфологических аномалий молоди рыб [Минеев, 2007; 2020 (Mineev, 2007, 2020)].

Среди промысловых рыб ихтиофауны Волжско-Каспийского бассейна ведущее место занимает лещ *Abramis brama* L. [Завьялов и др., 2007 (Zavyalov et al., 2007; Ермолин, 2010 (Ermolin, 2010)]. По типу питания лещ – типичный бентофаг с широким спектром питания: для молоди большое значение играет зоопланктон, крупные особи могут поедать молодь рыб, но основным видом пищи служат донные беспозвоночные – личинки насекомых, моллюски, черви, ракообразные и др. [Атлас..., 2002 (Atlas..., 2002)]. Высокая численность вида, длительный жизненный цикл и отсутствие протяженных миграций позволяет использовать его в качестве биоиндикатора при осуществлении программ мониторинга экосистем и оценки экологического состояния водоемов.

Цель работы – исследование иммунологических показателей леща Саратовского водохранилища.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Отлов рыбы проводили в сентябре 2019 г. в ходе комплексной гидробиологической экспедиции на научно-исследовательском судне “Академик Топчиев” ИБВВ РАН донным тралом. Траление проводили на трех стандартных станциях: 1 – Широкий Буерак, 2 – Хвалынский, 3 – Кашпир-Рудник (табл. 1; см. рисунок). Первые две – низовье водохранилища, а третья – центральная часть. Всего было исследовано 18 одноразмерных особей леща средней массой 491 ± 0.06 г и длиной (SL) 30.40 ± 1.16 см.

Таблица 1. Характеристика места отбора проб

Table 1. Characteristics of the sampling site

Показатель Indicator	Широкий Буерак Shiroky Buerak	Хвалынский Khvalynsk	Кашпир- Рудник Kashpir- Rudnik
Т воды, °C T water, °C	17.8	17.6	17.5
Т воздуха, °C Air T, °C	12.7	16.8	17.0
Глубина, м Depth, m	21–29	20–25	15–20



Рисунок. Карта-схема Саратовского водохранилища.

Figure. Schematic map of the Saratov reservoir.

У рыб проводили отбор крови из хвостовой вены для исследования бактериостатической активности сыворотки крови (БАСК), доли иммунодефицитных (ИМД) особей, содержания неспецифических иммунных комплексов (ИК), уровня С-реактивного белка (СРБ) и фагоцитарной активности (ФА) нейтрофилов. Для определения ФА делали мазки, которые фиксировали в 5%-ном растворе сульфосалициловой кислоты в течение 60–90 с, промыва-

ли дистиллированной водой, высушивали. Затем окрашивали 0.1%-ным раствором бромфенолового синего в боратном буфере в течение 1–2 мин. После чего трижды промывали 0.05 М раствором боратного буфера по 1–3 мин. На следующем этапе докрашивали ядра 1%-ным раствором сафранина в течение 30–60 с. Затем промывали проточной водой и высушивали на воздухе.

Для получения сыворотки кровь рыб собирали в сухую стерильную пробирку. Пробирку с кровью оставляли в штативе на 1 ч при комнатной температуре, а потом выдерживали 1 сут в холодильнике при 4°C для свертывания крови и ретракции сгустка. После этого сыворотку забирали шприцем с тонкой иглой и переносили в пробирку Эппендорфа. После вскрытия у рыб также отбирали кусочки почки, селезенки и печени, которые помещали в сухие стерильные пробирки. Пробы сыворотки крови и органов замораживали в морозильной камере при температуре минус 18–20°C. В лабораторных условиях непосредственно перед анализом пробы размораживали при комнатной температуре. Для исследования уровня ИК из почки, селезенки и печени готовили гомогенат с физиологическим раствором в соотношении 1:6.

БАСК оценивали нефелометрическим методом в модификации В.Р. Микрякова [1991]. Данный показатель определяли по влиянию разведенной в 5 раз рыбо-пептонным бульоном сыворотки крови на рост и развитие 50 млн. тест-микробов вида *Aeromonas hydrophila*. Выбор *A. hydrophila* обусловлен тем, что этот вид относится к условно-патогенным и широко распространенным в природе микроорганизмам, а также является одним из этиологических факторов краснухи – аэромонадной инфекции пресноводных и морских костистых рыб [Schäperclaus, 1979]. Тест-культура была получена из лаборатории ихтиопатологии Филиала по пресноводному рыбному хозяйству Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (“ВНИИПРХ”). Скорость роста бактерий в рыбо-пептонном бульоне в присутствии сыворотки (опыт) и без нее (контроль) определяли после 5–6-часовой инкубации при температуре 26°C. Оценивали изменения оптической плотности бульона до и после инкубации бактерий в опыте по сравнению с таковой в контроле. При нулевом уровне БАСК особи считали иммунодефицитными (ИМД).

Содержание ИК определяли спектрофотометрически при длине волны 450 нм методом

селективной преципитации с 4%-ным полиэтиленгликолем молекулярной массой 6000 [Гриневич, Алферов, 1981 (Grinevich, Alferov, 1981)].

Уровень СРБ определяли визуально по реакции агглютинации латекс-реагента с сывороткой крови, используя набор реагентов СРБ-Ольвекс. Исследования и оценку реакции проводили согласно инструкции по применению набора.

ФА определяли по содержанию неферментного катионного белка в лизосомах нейтрофилов периферической крови цитохимическим методом с бромфеноловым синим [Шубич, 1974 (Schubich, 1974)], адаптированным для гидробионтов. Микроскопическое исследование мазков проводили под цифровым микроскопом Optika DM-15 с увеличением

($\times 600$) просматривая по 100 клеток в каждом мазке. По степени фагоцитарной активности исследуемые клетки делили на 4 группы (0–3 балла): 0 – гранулы катионного белка отсутствуют, 1 – единичные гранулы, 2 – гранулы занимают примерно 1/4 цитоплазмы, 3 – гранулы занимают более 1/4 цитоплазмы. Средний цитохимический коэффициент (СЦК) рассчитывали по формуле:

$$\text{СЦК} = (0 \times H_0 + 1 \times H_1 + 2 \times H_2 + 3 \times H_3) / 100,$$
 где H_0, H_1, H_2, H_3 – соответственно число нейтрофилов с активностью 0, 1, 2 и 3 балла;

Статистическая обработка результатов исследования выполнена с помощью пакета программ Statistica v. 6.0 с использованием *t*-теста Стьюдента. Различия считали значимыми при $p \leq 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ полученных результатов показал, что леи, отловленные на разных станциях, различались по исследованным показателям гуморального иммунитета (табл. 2, 3).

Иммунитет (от лат. *Immunitas* – освобождение от чего-либо) – состояние невосприимчивости организма к воздействию болезнетворных агентов, продуктов их жизнедеятельности, а также генетически чужеродных ве-

ществ, обладающих антигенными свойствами. Различают врожденный (неспецифический) и приобретенный (специфический) иммунитет. Приобретенный иммунитет высокоспецифичен в отношении каждого конкретного возбудителя. Врожденные факторы защиты в организме выполняют функции нейтрализации и лизиса чужеродных тел.

Таблица 2. Иммунологические показатели сыворотки крови

Table 2. Immunological parameters of blood serum

Станция Station	БАСК, % BABS, %	ИМД, % IMI, %	СРБ CRP	СЦК ACC
Широкий Буерак (1) Shiroky Buerak (1)	41.50 \pm 5.77	0	>6 у 82%	1.93 \pm 0.03
Хвалынский (2) Khvalynsk (2)	39.25 \pm 6.81	0	>6 у 75%	1.78 \pm 0.18
Кашпир-Рудник (3) Kashpir-Rudnik (3)	76.73 \pm 11.58 ^{1,2}	0	>6 у 75%	1.59 \pm 0.04 ¹
Среднее по станциям Average by station	48.82 \pm 5.47	0	Положительный более чем у 75%	1.78 \pm 0.06

Примечание. Здесь и в таблице 3: “^{1,2}” – значимые различия показателей между станциями.

Note. Here and in table 3: “^{1,2}” – significant differences in indicators between stations.

Таблица 3. Содержание неспецифических иммунных комплексов, у.е.

Table 3. Content of nonspecific immune complexes, c.u.

Станция Station	Сыворотка Serum	Печень Liver	Почки Kidneys	Селезенка Spleen
Широкий Буерак (1) Shiroky Buerak (1)	6.36 \pm 2.55	3.84 \pm 0.97	1.34 \pm 0.53	1.96 \pm 0.45
Хвалынский (2) Khvalynsk (2)	6.56 \pm 1.97	9.70 \pm 3.79	2.62 \pm 1.32	1.32 \pm 0.69
Кашпир-Рудник (3) Kashpir-Rudnik (3)	9.40 \pm 2.75	2.45 \pm 1.46	1.67 \pm 0.86	2.12 \pm 0.62
Среднее по станциям Average by station	7.17 \pm 1.46	4.83 \pm 1.16	1.70 \pm 0.44	1.85 \pm 0.31

Сыворотка крови рыб выполняет широкий спектр защитных функций, направленных на поддержание постоянства внутренней среды при нарушении гомеостаза. Интегрированным выражением противомикробных свойств гуморального звена неспецифического иммунитета служит БАСК. Этот показатель отражает функционирование всего комплекса механизмов естественного иммунитета (системы комплемента, пропердина, иммуноглобулинов, лизоцима, протеасом, С-реактивного белка, бактериолизина и т.д.), [Микряков, 1991 (Mikryakov, 1991); Койко и др., 2008 (Koiko et al., 2008); Ройт и др., 2000 (Roit et al., 2000); Van Muiswinkel, Vervoorn-Van der Wal, 2006; Van der Marel, 2012 и др.]. Проведенные ранее исследования закономерностей изменения БАСК у разных по экологии видов рыб показали связь антимикробной функции сыворотки крови с физиолого-биохимическим состоянием организма, интенсивностью заражения паразитами и уровнем антропогенного загрязнения водоема [Микряков, 1984 (Mikryakov, 1984); Силкина, 1988 (Silkina, 1988); Микряков, Микряков, 2015 (Mikryakov, Mikryakov, 2015) и Микряков и др., 2001; 2011 (Mikryakov et al., 2001; 2011) и др.]. Иммунодефицитных особей в водохранилище зафиксировано не было. В сыворотке крови рыб со ст. Кашпир-Рудник величина БАСК достоверно превышала таковую у особей с других станций (табл. 2). Это указывает на более высокую функциональную активность неспецифических факторов иммунной системы у лещей, обитающих в центральной части водохранилища.

Различия в уровне БАСК повлияли на количественное содержание ИК в сыворотке крови и печени (табл. 3). ИК состоят из антигена, антител и связанных с ними компонентов системы комплемента. Они играют важную роль в процессах регуляции иммунных реакций, элиминации антигенов из организма и поддержания иммунофизиологического гомеостаза. На макрофагах, нейтрофилах и эритроцитах экспрессирован рецептор CR1, который через компоненты комплемента C4b и C3b связывает растворимые ИК и доставляет их к макрофагам селезенки и печени. Это обеспечивает клиренс крови, однако при нарушении данного механизма происходит избыточное образование ИК. В результате комплексы выпадают в осадок, прежде всего в почках, что может приводить к развитию патологии и супрессии клиринговой функции клеток фагоцитарной системы [Ройт и др., 2000 (Roit et al., 2000); Койко и др., 2008 (Koiko et al., 2008)]. Более высокие показатели ИК в тканях печени

лещей со ст. 3 и сыворотке крови с 3 ст. указывают на активную работу иммунной системы по нейтрализации чужеродного антигена. Обнаруженные отличия в интенсивности образования ИК, вероятно, связаны с уровнем антропогенного загрязнения водоема. Ранее в акваториях вблизи крупных промышленных и транспортных центров, в том числе Балаково и Хвалынский (расположенных недалеко от станций 1 и 2), отмечен высокий процент рыб с морфофизиологическими нарушениями и ярко выраженными симптомами интоксикации [Минеев, 2023 (Mineev, 2023)]. Также, возможно, на это влияет заражение большинства особей леща диплозоидами *Diplozoon paradoxum* [Кузьмичева и др., 2022 (Kuzmicheva et al., 2022)]. Данные эктопаразиты питаются кровью, инициируя ответную реакцию иммунной системы организма хозяина. Это подтверждается повышенной долей эозинофилов в иммунокомпетентных органах исследованных лещей [Суворова, Герман, 2021 (Suvorova, German, 2021)]. Интенсивность синтеза этих клеток повышается при паразитарных инвазиях и аллергических реакциях организма, в том числе на различные ксенобиотики [Пронина, Пронин, 1988 (Pronina, Pronin, 1988); Микряков и др., 2001 (Mikryakov et al., 2001)].

Наличие воспалительных процессов в организме леща Саратовского водохранилища подтверждают исследования уровня СРБ. Этот белок острой фазы – наиболее чувствительный лабораторный маркер инфекционных процессов, воспаления и тканевого повреждения. Установлено, что у большинства (>75%) особей леща зафиксирован положительный (>6 мг/л), а у остальных отрицательный (<6 мг/л) показатель (табл. 2). СРБ – один из ключевых компонентов гуморального врожденного иммунитета, обеспечивает связь между врожденной и адаптивной иммунной системами [Назаров, 2010 (Nazarov, 2010)], способный распознавать микробы и способствовать их поглощению фагоцитами [Bottazzi et al., 2010; Lee et al., 2017]. В сыворотке здорового организма СРБ отсутствует, но его уровень быстро и многократно увеличивается при инфекционных и паразитарных заболеваниях.

При исследовании ФА – показателя клеточного иммунитета обнаружены отличия по количеству неферментного катионного белка в лизосомах нейтрофилов у лещей из разных акваторий (табл. 2). Известно, что нейтрофильный гранулоцит одним из первых реагирует на развитие воспалительного процесса в организме, участвуя в фагоцитозе. Результаты лизосомально-катионного теста показали, что

на ст. 3 содержание неферментного катионного белка в лизосомах нейтрофилов ниже, чем на других станциях. Это, скорее всего, обусловлено различиями интенсивности клеточного иммунного ответа организма на воздействие патогенов. Снижение содержания катионного белка в лизосомах нейтрофилов иммуноустойчивых особей фиксируют при контакте с пато-

геном, в т.ч. во время эпизоотий [Власенко, Вишневский, 2020 (Vlasenko, Vischnevskii, 2020)]. Ранее нами были получены результаты по уменьшению СЦК у краснухоустойчивых пород карпа [Пронина и др., 2015 (Pronina et al., 2015)] и в гемоцитах не заболевших речных раков при вспышке ржавопятнистого заболевания [Pronina et al., 2022].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование позволило установить количественные показатели гуморального и клеточного иммунитета лещей Саратовского водохранилища. Рыбы, отловленные в центральной части водохранилища достоверно отличались высоким уровнем БАСК и низким содержанием неферментного катионного белка в лизосомах нейтрофилов периферической крови. У большинства особей зафик-

сирован положительный уровень СРБ, а отличия в содержании ИК в тканях и органах не были достоверны. Обнаруженные различия между особями из разных частей водоема, вероятно, связаны с воздействием на организм лещей различных экологических факторов. Полученные данные можно использовать для мониторинга состояния здоровья рыб.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания № 121050500046-8.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас пресноводных рыб России. Т. 1. М.: Наука, 2002. 379 с.
- Беспалова К.В. Анализ экологического состояния Саратовского и Куйбышевского водохранилищ // Татищевские чтения: актуальные проблемы науки и практики: Материалы XV Международной научно-практической конференции. Том 1. Тольятти: Волжский университет имени В.Н. Татищева (институт), 2018. С. 150–158.
- Власенко В.С., Вишневский Е.А. Сравнительная характеристика кислородзависимой и кислороднезависимой бактерицидных систем нейтрофилов при лейкозной инфекции // Вестник КрасГАУ. 2020. № 11 (164). С. 170–174.
- Герасимова Н.А. Фитопланктон Саратовского и Волгоградского водохранилищ. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1996. 200 с.
- Гриневич Ю.А., Алферов А.Н. Определение иммунных комплексов в крови онкологических больных // Лаб. дело. 1981. № 8. С. 493–496.
- Ермолин В.П. Состав ихтиофауны Саратовского водохранилища // Вопросы ихтиологии. 2010. Т. 50, № 2. С. 280–284.
- Завьялов Е.В., Ручин А.Б., Шляхтин Г.В. и др. Рыбы севера Нижнего Поволжья: Кн. 1. Состав ихтиофауны, методы изучения. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 2007. 208 с.
- Койко Р., Саншайн Д., Бенджамини Э. Иммунология. М.: Изд. центр “Академия”, 2008. 368 с.
- Кузьмичева С.В., Микряков Д.В., Балабанова Л.В. Уровень заражения моногенами лещей, обитающих в водохранилищах Волги // Рыбоводство и рыб. хоз-во. 2022. № 2 (193). С. 138–148. DOI: 10.33920/sel-09-2202-05.
- Лямперт Н.А., Лобченко Е.Е., Ничипорова И.П. Динамика качества воды р. Волга за период с 2016 по 2020 год // Наука, образование, молодежь: горизонты развития: Материалы II Национальной научно-практической конференции. Керчь: ФГБОУ ВО “Керченский государственный морской технологический университет”, 2022. 472 с.
- Микряков В.Р. Закономерности формирования приобретенного иммунитета у рыб. Рыбинск: ИБВВ РАН, 1991. 154 с.
- Микряков В.Р. Закономерности функционирования иммунной системы пресноводных рыб: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Москва, 1984. 37 с.
- Микряков В.Р., Балабанова Л.В., Заботкина Е.А. и др. Реакция иммунной системы рыб на загрязнение воды токсикантами и закисление среды. М.: Наука, 2001. 126 с.
- Микряков В.Р., Микряков Д.В. Иммунологическая индикация здоровья рыб // Вопросы ихтиологии. 2015. Т. 55, № 1. С. 119–123.
- Минеев А.К. Морфологические нарушения у рыб Средней и Нижней Волги. Тольятти: Анна, 2020. 104 с.
- Минеев А.К. Морфологический анализ и патологические изменения структуры клеток крови у рыб Саратовского водохранилища // Вопросы ихтиологии. 2007. Т. 47, № 1. С. 93–100.
- Минеев А.К. Морфофизиологические аспекты развития стресса у рыб в условиях изменения климата и интенсификации антропогенной нагрузки на водоемы средней и нижней Волги // Биосфера. 2023. Т. 15, № 2. С. 111–127.
- Назаров П.Г. Пентраксины в реакциях врожденного и приобретенного иммунитета, организации матрикса, фертильности // Медицинский академический журн. 2010. Т. 10, № 4. С. 107–124. DOI: 10.17816/MAJ104107-124.

- Обзор состояния и загрязнения окружающей среды на территории деятельности Саратовского ЦГМС – филиала ФГБУ “Приволжское УГМС” за 2021 год. Саратов, 2021. 92 с.
- Пронина Г.И., Корягина Н.Ю., Иванов А.А. Физиолого-иммунологические адаптации карпа к краснухе // Известия ТСХА, 2015. № 5. С. 94–105.
- Пронина С.В., Пронин Н.М. Взаимоотношения в системах гельминт-рыбы. М.: Наука, 1988. 176 с.
- Ройт А., Бростофф Дж., Мейл Д. Иммунология. Пер. с англ. М.: Мир, 2000. 592 с.
- Селезнева А.В. Оценка диффузного загрязнения Саратовского водохранилища // Водное хозяйство России. 2018. № 5. С. 101–115.
- Силкина Н.И. Сезонная динамика липидов сыворотки крови и ее связь с иммунологической реактивностью. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Москва, 1988. 17 с.
- Суворова Т.А., Герман А.В. Состав лейкоцитов леща Саратовского водохранилища // Рыбоводство и рыб. хозяйство. 2021. № 2. С. 44–51. DOI: 10.33920/sel-09-2102-04.
- Шубич М.Г. Выявление катионного белка в цитоплазме лейкоцитов с помощью бромфенолового синего. Цитология. 1974. Т. 16, № 10. С. 1321–1322.
- Bottazzi B., Doni A., Garlanda C., Mantovani A. An integrated view of humoral innate immunity: pentraxins as a paradigm // Ann. Rev. Immun. 2010. Vol. 28. P. 157–183.
- Lee P.T., Bird S., Zou J. Martin S.A.M. Phylogeny and expression analysis of C-reactive protein (CRP) and serum amyloid-P (SAP) like genes reveal two distinct groups in fish // Fish & Shellfish Immunology. 2017. Vol. 65. P. 42–51.
- Pronina G.I., Koryagina N.Y., Trenkler I.V. Influence of rusty-spotted disease on river crayfish in aquaculture // AACL Bioflux. 2022. Vol. 15(1). P. 407–414.
- Schaperclaus W. Fischkrankheiten. Berlin: Academic-Verlag, 1979. 317 p.
- Van der Marel M.C. Carp mucus and its role in mucosal defense: PhD Thesis, Wageningen University. The Netherlands. 2012. 189 p.
- Van Muiswinkel W., Vervoorn-Van Der Wal B. The immune system of fish // Fish Diseases Disorders. 2006. Vol. 1. P. 678–701.

REFERENCES

- Atlas of freshwater fish of Russia. T. 1. M., Nauka, 2002, 379 p. (In Russian)
- Bespalova K.V. Analysis of the ecological state of the Saratov and Kuibyshev reservoirs. *Tatishchevskie chteniya: aktual'nye problemy nauki i praktiki: Materialy XV Mezhdunarodnoj nauchno-prakticheskoy konferencii. Tom 1* [Tatishchev readings: current problems of science and practice: Materials of the XV International Scientific and Practical Conference. Volume 1]. Tol'yatti, Volzhskij universitet imeni V.N. Tatishcheva, 2018, pp. 150–158. (In Russian)
- Bottazzi B., Doni A., Garlanda C., Mantovani A. An integrated view of humoral innate immunity: pentraxins as a paradigm. *Ann. Rev. Immun.*, 2010, vol. 28, pp. 157–183.
- Ermolin V.P. Sostav ihtiofauny Saratovskogo vodohranilishcha [Composition of the Ichthyofauna of the Saratov Reservoir]. *Ichthyology*, 2010, vol. 50, no. 2, pp. 280–284. (In Russian)
- Gerasimova N.A. Phytoplankton of the Saratov and Volgograd reservoirs. Tol'yatti, IEVB RAN, 1996. 200 p. (In Russian)
- Grinevich Yu.A., Alferov A.N. Opredelenie immunnykh kompleksov v krovi onkologicheskikh bol'nykh [Determination of immune complexes in the blood of cancer patients]. *Lab. delo*, 1981, no. 8, pp. 493–496. (In Russian)
- Kojko R., Sanshajin D., Bendzhamini E. Immunologiya. M., Izd. centr “Akademiya”. 2008. 368 p. (In Russian)
- Kojko R., Sanshajin D., Bendzhamini E. Immunologiya. M., Izd. centr “Akademiya”, 2008. 368 p. (In Russian)
- Kuz'micheva S.V., Mikryakov D.V., Balabanova L.V. Uroven' zarazheniya monogeneyami leshchej, obitayushchih v vodohranilishchah Volgi [Infection level of monogenea breams living in Volga reservoirs]. *Rybovodstvo i ryb. hoz-vo*, 2022, no. 2 (193), pp. 138–148. doi: 10.33920/sel-09-2202-05.
- Lee P.T., Bird S., Zou J. Martin S.A.M. Phylogeny and expression analysis of C-reactive protein (CRP) and serum amyloid-P (SAP) like genes reveal two distinct groups in fish. *Fish & Shellfish Immunology*, 2017, vol. 65, pp. 42–51.
- Lyampert N.A., Lobchenko E.E., Nichiporova I.P. Dynamics of river water quality Volga for the period from 2016 to 2020. *Nauka, obrazovanie, molodezh': gorizonty razvitiya: Materialy II Nacional'noj nauchno-prakticheskoy konferencii* [Science, education, youth: development horizons: Materials of the II National Scientific and Practical Conference]. Kerch', FGBOU VO “Kerchenskiy gosudarstvennyy morskoy tekhnologicheskij universitet”, 2022. 472 p. (In Russian)
- Mikryakov V.R. Patterns of formation of acquired immunity in fish. Rybinsk, IBVV RAN, 1991. 154 p. (In Russian)
- Mikryakov V.R. Zakonomernosti funkcionirovaniya immunoj sistemy presnovodnykh ryb. *Extended Abstract of PhD. Biol. Sci. Diss.* Moscow, 1984. 37 p. (In Russian)
- Mikryakov V.R., Balabanova L.V., Zobotkina E.A. i dr. Reaction of the fish immune system to water pollution with toxicants and acidification of the environment. M., Nauka, 2001. 126 p. (In Russian)
- Mikryakov V.R., Mikryakov D.V. Immunologicheskaya indikaciya zdorov'ya ryb [Immunological indication of fish health]. *Ichthyology*, 2015, vol. 55, no. 1, pp. 119–123. (In Russian)
- Mineev A.K. Morfofiziologicheskie aspekty razvitiya stressa u ryb v usloviyah izmeneniya klimata i intensivifikacii antropogennoj nagruzki na vodoyomy srednej i nizhnej Volgi [Morphophysiological aspects of the development of stress in fish under conditions of climate change and intensified anthropogenic load on water bodies of the middle and lower Volga]. *Biosfera*, 2023, vol. 15, no. 2, pp. 111–127. (In Russian)

- Mineev A.K. Morfologicheskij analiz i patologicheskie izmeneniya struktury kletok krovi u ryb Saratovskogo vodohranilishcha [Morphological analysis and pathological changes in the structure of blood cells in fish of the Saratov reservoir]. *Voprosy ihtiologii*, 2007, vol. 47, no. 1, pp. 93–100. (In Russian)
- Mineev A.K. Morphological disorders in fish of the Middle and Lower Volga. Tol'yatti, Anna, 2020, 104 p. (In Russian)
- Nazarov P.G. Pentraksiny v reakciyah vrozhdennoy i priobretyonnoy immuniteta, organizatsii matriksa, fertil'nosti [Pentraxins in the Reactions of Innate and Acquired Immunity, Matrix Organization, and Female Fertility]. *Medicinskij akademicheskij zhurn.*, 2010, vol. 10, no. 4, pp. 107–124. (In Russian)
- Obzor sostoyaniya i zagryazneniya okruzhayushchej sredy na territorii deyatelnosti Saratovskogo CGMS – filiala FGBU “Privolzhskoe UGMS” za 2021 god [Review of the state and pollution of the environment in the territory of operation of the Saratov Central State Hydrometeorological Service, a branch of the Federal State Budgetary Institution Privolzhskoe UGMS, for 2021]. Saratov, 2021, 92 p. (In Russian)
- Pronina G.I., Koryagina N.Y., Trenkler I.V. Influence of rusty-spotted disease on river crayfish in aquaculture. *AACL Bioflux*, 2022, vol. 15(1), pp. 407–414.
- Pronina G.I., Koryagina N.Yu., Ivanov A.A. Fiziologo-immunologicheskie adaptatsii karpa k krasnuhe [Physiological and immunological adaptations of carp to rubella]. *Izvestiya TSKHA*, 2015, no. 5, pp. 94–105. (In Russian)
- Pronina S.V., Pronin N.M. Relationships in helminth-fish systems. M., Nauka, 1988. 176 p. (In Russian)
- Rojt A., Brostoff Dzh., Mejl D. Immunology. M., Mir, 2000. 592 p.
- Schaperclaus W. Fischkrankheiten. Berlin, Academic-Verlag, 1979. 317 p.
- Selezneva A.V. Ocenka diffuznogo zagryazneniya Saratovskogo vodohranilishcha [Assessment of the Saratov reservoir diffuse pollution]. *Vodnoe hozyajstvo Rossii*, 2018, no. 5, pp. 101–115. (In Russian)
- Shubich M.G. Vyyavlenie kationnogo belka v citoplazme lejkocitov s pomoshch'yu bromfenolovogo sinogo [Detection of cationic protein in the cytoplasm of leukocytes using bromophenol blue]. *Citologiya*, 1974, vol. 16, no. 10, pp. 1321–1322. (In Russian)
- Silkina N.I. Sezonnaya dinamika lipidov syvorotki krovi i eyo svyaz' s immunologicheskoy reaktivnost'yu [Seasonal dynamics of serum lipids and its relationship with immunological reactivity]. *Extended Abstract of Cand. Biol. Sci. Diss.* Moscow, 1988. 17 p. (In Russian)
- Suvorova T.A., German A.V. Sostav lejkocitov leshcha Saratovskogo vodohranilishcha [Composition of leukocytes of bream in the Saratov reservoir]. *Rybovodstvo i ryb. hoz-vo*, 2021, no. 2, pp. 44–51. doi:10.33920/sel-09-2102-04. (In Russian)
- Van der Marel M.C. Carp mucus and its role in mucosal defense: PhD Thesis, Wageningen University. The Netherlands, 2012. 189 p.
- Van Muiswinkel W., Vervoorn-Van Der Wal B. The immune system of fish. *Fish Diseases Disorders*, 2006, vol. 1, pp. 678–701.
- Vlasenko V.S., Vishnevskij E.A. Sravnitel'naya harakteristika kislorodzavisimoy i kislorodnezasvisimoy baktericidnyh sistem nejtrofilov pri lejkoznoj infekcii [Comparative characteristics of oxygen-dependent and oxygen-independent bactericidal systems of neutrophils during leukemic infection]. *Vestnik KrasGAU*, 2020, no. 11 (164), pp. 170–174. (In Russian)
- Zav'yalov E.V., Ruchin A.B., Shlyahtin G.V. i dr. Fishes of the north of the Lower Volga region: Book 1. Composition of ichthyofauna, methods of study. Saratov, Izd-vo Sarat. un-ta, 2007. 208 p. (In Russian)

SOME INDICES OF NON-SPECIFIC IMMUNITY OF BREAM OF THE SARATOV RESERVOIR

T. A. Suvorova^{1,*}, D. V. Mikryakov¹, G. I. Pronina²,
A. S. Mamonova³, A. V. German¹, S. V. Kuzmicheva

¹ Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences
152742 Borok, Russia, e-mail: *tanya@ibiw.ru

² Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy
127434 Moscow, st. Timiryazevskaya, 47

³ All-Russian Research Institute of Integrated Fish Farming
142460 them. Vorovskogo, Moscow oblast, Noginsky raion

Revised 16.10.2023

The study of some parameters of nonspecific humoral and cellular immunity in sexually mature bream of the Saratov Reservoir was carried out. The fish were caught by bottom trawl in September 2019 during a complex hydrobiological expedition aboard the R/V “Akademik Topchiev” organized by the Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences. Trawling operations were performed at three standard stations: 1 – Shiroky Buerak, 2 – Khvalynsk, 3 – Kashpir Rudnik. The first two stations were located in the lower reaches of the reservoir and the third one was in the central part. Fish blood was sampled from the tail vein to obtain serum and prepare smears for phagocytic activity of neutrophils. After autopsy, pieces of immunocompetent organs (kidney, spleen and liver) were also taken from the fish in dry sterile tubes. The level of antimicrobial properties and C-reactive protein of blood serum, nonspecific immune complexes in kidney, spleen and liver tissues

were studied, the proportion of immunodeficient individuals and phagocytic activity of neutrophils were determined. The study established quantitative indicators of humoral and cellular immunity of bream of the Saratov Reservoir. The comparative analysis showed significant differences in antimicrobial properties of blood serum and the content of non-enzymatic cationic protein in lysosomes of neutrophils of peripheral blood in bream from the central part and the lower reaches of the reservoir. Fish caught in the central part of the reservoir were characterized by high level of bactericidal activity of blood serum and low level of phagocytic activity of neutrophils. The majority of the studied individuals had a positive level of C-reactive protein and unreliable differences in the content of IR in tissues and organs. The revealed differences are probably caused by the impact of different environmental factors on the bream organism.

Keywords: bream *Abramis brama*, nonspecific immunity, blood serum, bactericidal activity, nonspecific immune complexes, C-reactive protein, phagocytic activity of neutrophils

Научное издание

**Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
вып. 104(107), 2023 г.**

Рекомендуемый вариант цитирования статей:

... // Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. 2023. Вып. 104(107). С. ...

Recommended option for citing articles:

... // Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS, 2023. Is. 104(107). P. ...

Подписано в печать 20.12.2023. Формат 60×90 1/8.

Усл. печ. л. 8,5. Заказ № 23117. Тираж 150 экз.

Отпечатано с готового оригинал-макета в типографии ООО “Филигрань”
150049, г. Ярославль, ул. Свободы, 91, pechataet@bk.ru