

УДК 576.89:597.2/.5(477)

Л. Я. Курковская, В. Н. Лысенко

**ВЛИЯНИЕ ПОВЫШЕНИЯ ТЕМПЕРАТУРЫ ВОДЫ НА
СОДЕРЖАНИЕ ЛИЗОЦИМА И БЕЛКА У
НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ПРЕСНОВОДНЫХ РЫБ,
ЗАРАЖЕННЫХ И НЕЗАРАЖЕННЫХ
ЭКТОПАРАЗИТАМИ**

Исследовано влияние повышения температуры воды от 15 до 25°С на уровень заражения рыб (серебряный карась, амурский чебачок, карп, бестер) эктопаразитами, содержание лизоцима и белка в тканях и органах. Показано, что количество эктопаразитов значительно уменьшается у всех видов исследованных рыб при повышении температуры воды до 25°С. Установлено изменение содержания лизоцима и белка в сыворотке крови, почках и селезенке рыб.

Ключевые слова: рыбы, температура, лизоцим, белок, эктопаразиты.

Температура — важный абиотический фактор, оказывающий существенное влияние на все физиологические функции пойкилотермных животных, к которым относятся рыбы. Скорость биохимических реакций в организме рыб, в том числе с участием ферментов, зависит от температуры окружающей среды [17]. Температурный фактор также может быть важнейшим способом подавления развития возбудителей болезней, а также активизации защитно-приспособительных реакций организма рыб [3, 4]. В последнее время большое внимание уделяется лизоциму (фермент группы гликозидаз НФ 3.2.1.17) — важному компоненту врожденной защиты рыб [19, 20, 22]. Лизоцим присутствует в различных тканях, биологических жидкостях, секреторных выделениях и участвует в ряде иммунных реакций, но как основная функция лизоцима рассматривается его бактерицидная, или антибактериальная, способность. Кроме того, лизоцим может быть вовлечен в «общую реакцию тревоги» — первую стадию общего адаптационного синдрома при воздействии стрессоров (в частности, патогенов) на организм рыб, инициируя синтез антител и являясь стимулятором других факторов иммунитета, таких как комплемент, пропердин и В-лизины [16, 21]. Температура окружающей среды, колебания которой вызывают изменения в содержании лизоцима, указывают на важную роль этого экологического фактора в формировании ответа системы неспецифической резистентности у многих видов рыб [5, 16, 18].

Концентрацию сывороточных белков относят к основным параметрам физиологического состояния рыб, что связано с их разнообразными функциями в организме. Они принимают участие в метаболических процессах, имеются сведения о возможности использования их в качестве энергетического субстрата [8]. Авторы показали, что более высоким содержанием сывороточного белка у рыб (в частности, у судака) может объясняться и более высокая активность лизоцима, обеспечивающего, наряду с другими соединениями, протективные свойства сыворотки крови.

Целью наших исследований явилось изучение влияния повышения температуры воды от весенних показателей (15—17°C) до летних (оптимальных) значений на степень зараженности эктопаразитами, содержание лизоцима и белка в тканях и органах рыб, выращиваемых в садках и прудах рыбных хозяйств, а также рыб, которые вселились в водоемы самопроизвольно (случайно) и находились рядом с выращиваемыми рыбами.

Материал и методика исследований. Исследования проводили в экспериментальных условиях с такими видами пресноводных рыб: годовики карпа (*Cyprinus carpio* L.), серебряный карась (*Carassius auratus gibelio* Bloch), амурский чебачок (*Pseudorasbora parva* Temminck, Schiegel), которых отлавливали в одном пруду рыбного хозяйства «Нивка» в весенний период. Бестер (*Huso huso* × *Acipenser ruthenus*) возрастом 3 мес. был завезен из садков хозяйства «Фортуна XXI» Киевской обл. Период акклиматизации рыб составил 15 сут. Рыб содержали совместно в лотках объемом 2 м³, с аэрацией и кормлением живым кормом, при температуре воды 15°C. Для проведения опытов в аквариум объемом 100 л помещали по 5 ос. рыб каждого вида, подъем температуры до нужного значения проводили постепенно (2° в сутки). Продолжительность опытов составляла 8 сут с кормлением рыб и 19 сут без кормления (экстремальные условия).

Паразитологические исследования контрольных и опытных рыб проводили по общепринятой методике [1]. Учет простейших (род *Trichodina* Ehrenberg) проводили подсчетом среднего от общего числа выявленных особей в десяти полях зрения микроскопа (10×7) с одного мазка соскоба с поверхности тела и жабр рыб. Количество ихтиофтириусов (*Ichthyophthirius multifiliis* Fouquet), моногеней (род *Dactylogyrus* Diesing, род *Gyrodactylus* Nordmann) и ракообразных (*Lernaea cyprinacea* L., род *Argulus* Müller) определяли как общее количество с поверхности тела и жабр. Рассчитывали индекс обилия (ИО) заражения рыб эктопаразитами (экз.).

Для биохимических исследований у рыб из сердца отбирали кровь для получения сыворотки, готовили водные экстракты (1 : 50) тканей печени, почек и селезенки, в которых определяли содержание лизоцима (мурамидаза) диффузионным методом на агаре и белка методом Лоури [7, 11]. У контрольных и опытных рыб определяли морфометрические и морфофизиологические показатели: массу (г), длину рыб (см), абсолютную (мг) и относительную (индекс, %) массу исследуемых органов, рассчитывали коэффициент упитанности рыб по Фультону. Статистическую обработку результатов проводили по общепринятой методике. Отличия между группами рыб считали достоверными при $p < 0,05$. Исследовано 70 экз. рыб.

Результаты исследований и их обсуждение

Проведено три серии исследований. В первой серии у карпа, карася и амурского чебачка при совместном содержании в течении 15 сут, определяли заражение эктопаразитами и показатели лизоцима и белка в сыворотке крови при $t = 15^{\circ}\text{C}$ (табл. 1) и при $t = 25^{\circ}\text{C}$ (содержание рыб 8 сут с кормлением) (табл. 2) в весенний период (май).

В контроле ($t = 15^{\circ}\text{C}$) на поверхности тела и жабрах карася количество инфузорий (ИО) *Trichodina* sp., *I. multifiliis* и моногеней *Dactylogytrus* sp., превышало соответственно в 6,7, 1,3 и 1,2 раза ИО паразитов у карпа, а у последнего ИО *Gyrodactylus* sp. был выше в 4,9 раза. У амурского чебачка на поверхности тела найдены только *Trichodina* sp., а содержание лизоцима и белка в сыворотке крови были выше, чем у карпа и карася: лизоцима — соответственно в 7 и 2,4 раза, белка — в 2,2 и 2 раза ($p < 0,01—0,001$). Уровень лизоцима в сыворотке крови карася был в 2,9 раза выше, чем у карпа ($p < 0,05$).

При содержании опытных рыб при $t = 25^{\circ}\text{C}$ в течение 8 сут с кормлением сохранилось соотношение коэффициента упитанности между видами, как и в контроле, но резко снизилась зараженность рыб. Не были найдены моногеней *Gyrodactylus* sp., у карпа уменьшился ИО *I. multifiliis* и *Dactylogytrus* sp. соответственно в 28,5 и 2,8 раза, у карася обнаружено незначительное количество *Dactylogytrus* sp. У амурского чебачка эктопаразиты найдены не были. По сравнению с контролем, концентрация лизоцима у амурского чебачка уменьшилась в 1,7 раза ($p < 0,05$), у карпа и карася — увеличилась в

1. Заражение паразитами, содержание лизоцима и белка в сыворотке крови рыб после 15 сут акклиматизации в экспериментальных условиях (температура воды 15°C), $n = 5$

| Показатели | Карп | Серебряный карась | Амурский чебачок |
|--|-------------------|-------------------|-------------------|
| Масса рыб, г | $18,0 \pm 3,5$ | $31,1 \pm 6,4$ | $2,8 \pm 0,6$ |
| Длина рыб, см | $9,4 \pm 0,6$ | $10,1 \pm 0,6$ | $6,1 \pm 0,3$ |
| Коэффициент упитанности | $2,11 \pm 0,11$ | $2,95 \pm 0,15$ | $1,16 \pm 0,10$ |
| Заражение паразитами (ИО), экз. <i>Trichodina</i> sp. | 1,0 | 6,7 | 1,7 |
| <i>Ichthyophthirius multifiliis</i> | 5,7 | 7,3 | 0 |
| <i>Dactylogytrus</i> sp. | 3,4 | 4,0 | 0 |
| <i>Gyrodactylus</i> sp. | 3,4 | 0,7 | 0 |
| Содержание лизоцима, мкг/мл | $0,56 \pm 0,08^*$ | $1,62 \pm 0,33^*$ | $3,90 \pm 0,10^*$ |
| Содержание белка, г/л | $8,7 \pm 1,8^*$ | $9,3 \pm 1,3^*$ | $19,0 \pm 1,0^*$ |

П р и м е ч а н и е. Здесь и в табл 2—5: * различия между данными для разных видов рыб достоверны (объяснения в тексте).

2. Заражение эктопаразитами, содержание лизоцима и белка в сыворотке крови рыб при совместном содержании в течение 8 сут (температура воды 25°C, кормление), n = 5

| Показатели | Карп | Серебряный карась | Амурский чебачок |
|---|-------------|-------------------|------------------|
| Масса рыб, г | 24,4 ± 6,1 | 27,0 ± 2,3 | 5,0 ± 0,5 |
| Длина рыб, см | 10,0 ± 0,9 | 10,0 ± 0,4 | 7,1 ± 0,2 |
| Коэффициент упитанности | 2,25 ± 0,10 | 2,73 ± 0,09 | 1,37 ± 0,01 |
| Заражение паразитами (ИО), экз. <i>Trichodina</i> sp. | 1,0 | 0 | 0 |
| <i>Ichthyophthirius multifiliis</i> | 0,2 | 0 | 0 |
| <i>Dactylogyrus</i> sp. | 1,2 | 0,6 | 0 |
| Содержание лизоцима, мкг/мл | 0,82 ± 0,29 | 2,96 ± 1,14 | 2,29 ± 0,69 |
| Содержание белка, г/л | 2,8 ± 0,8* | 6,8 ± 1,0* | 6,6 ± 2,2 |

1,5 и 1,8 раза, но эти данные недостоверны. Содержание белка в сыворотке крови снизилось у всех исследованных видов рыб ($p < 0,05$ —0,01).

По данным ряда источников, определение содержания лизоцима у разных видов рыб в зависимости от их систематического положения показало, что в сыворотке крови рыб отряда Cypriniformes, к которым относятся и наши исследуемые виды рыб, уровень лизоцима низкий и отличается нестабильностью распределения в тканях и органах по сравнению с рыбами других отрядов (например, отр. Acipenseriformes, Persiformes) [12, 13, 15]. В нашем эксперименте содержание лизоцима в сыворотке крови карпа и карася при повышении температуры до 25°C находится в обратной зависимости от уровня белка, тогда как в сыворотке крови амурского чебачка отмечено снижение содержания лизоцима, и белка. Амурский чебачок, как показывают ранее проведенные исследования, даже при длительном (до 80 сут) контакте с зараженными рыбами (карп, карась) оставался незараженным или слабозараженным эктопаразитами (ИО — 0,5—1 экз.). При низком уровне лизоцима в сыворотке крови карловых рыб, к которым относится амурский чебачок, о чем указано выше, содержание фермента в почках и селезенке этого вида рыб довольно высокое: почки — 377,1 ± 10,8, селезенка — 615,6 ± 21,4 мкг/г ткани [6, 14].

В нашем эксперименте повышение температуры воды до 25°C приводит к значительному снижению уровня зараженности всех видов исследуемых рыб. При повышенной температуре воды содержание лизоцима у карася в 3,6 раза выше, чем у карпа, однако эти данные не являются достоверными из-за большого разброса данных у первого.

Во второй серии опытов, при совместном содержании рыб в экстремальных условиях (19 сут голодаания) при $t = 25^{\circ}\text{C}$ показано, что у карпа и карася, по сравнению с контрольными рыбами, коэффициент упитанности сни-

3. Заражение эктопаразитами, содержание лизоцима и белка в сыворотке крови рыб при совместном содержании в течение 19 сут (температура воды 25°C, без кормления), n = 5

| Показатели | Карп | Серебряный карась | Амурский чебачок |
|--|-------------|-------------------|------------------|
| Масса рыб, г | 9,7 ± 1,9 | 19,2 ± 0,8 | 6,2 ± 0,8 |
| Довжина рыб, см | 9,4 ± 1,3 | 10,0 ± 0,8 | 7,7 ± 0,4 |
| Коэффициент упитанности | 1,39 ± 0,15 | 1,98 ± 0,37 | 1,37 ± 0,06 |
| Заражение паразитами (ИО), экз. <i>Trichodina</i> sp. | 0 | 0,2 | 0 |
| <i>Ichthyophthirius multifiliis</i> | 59,4 | 0 | 0,2 |
| <i>Dactylogyrus</i> sp. | 2,2 | 0 | 0,2 |
| <i>Gyrodactylus</i> sp. | 10,4 | 0 | 0 |
| Содержание: лизоцима, мкг/мл | 3,65 ± 1,26 | 2,53 ± 0,49 | 4,23 ± 0,70 |
| Содержание белка, г/л | 11,0 ± 2,4* | 16,2 ± 1,3 | 19,5 ± 1,3* |

зился в 1,5 раза у обоих видов рыб ($p < 0,05$ —0,01), у амурского чебачка изменение этого показателя было статистически недостоверным (табл. 3).

Следует отметить, что у амурского чебачка коэффициент упитанности при $t = 25^\circ\text{C}$ при кормлении рыб 8 сут и голодании 19 сут не изменился, что говорит о высокой жизнестойкости этого вида рыб, умении приспособливаться к окружающей среде, стрессоустойчивости, что позволило амурскому чебачку широко распространиться в водоемах Украины [2, 9].

У карпа обнаружены высокие значения ИО *I. multifiliis* и *Gyrodactylus* sp., у карася и амурского чебачка заражение эктопаразитами было незначительным. Содержание лизоцима и белка в сыворотке крови амурского чебачка выше показателей у карпа и карася. Достоверные различия установлены только для содержания белка в сыворотке крови между показателями карпа и амурского чебачка ($p < 0,05$).

Содержание лизоцима в сыворотке крови карпа в 1,4 раза выше, чем у карася, но данные эти недостоверны. При сравнении с контролем (см. табл. 1) отмечается повышение содержания лизоцима и белка в сыворотке крови карпа и карася (лизоцим: карп — в 6,5, карась — в 1,6 раза; белок: карп — в 1,3, карась — в 1,7 раза) ($p < 0,05$ —0,01). У амурского чебачка в экстремальных условиях уровень лизоцима ($4,23 \pm 0,70$ против $3,90$ мкг/мл) и белка ($19,5 \pm 1,3$ против $19,0 \pm 1,0$ г/л) в сыворотке крови увеличился незначительно.

В третьей серии опытов изучали заражение эктопаразитами, морфофизиологические показатели органов карася и бестера, содержание лизоцима и общего белка в сыворотке крови, лизоцима и водорастворимого белка в тканях печени, почек и селезенки при температуре воды 25°C (совместное

содержание рыб 8 сут с кормлением) (табл. 4). Исследования проводили в летний период, когда температура воды в лотках, где содержали рыб, поднялась до 20°C. Сравнивали морфофизиологические показатели, уровень лизоцима и белка в органах и сыворотке крови карася и бестера для установления видовых различий показателей при повышении температуры, а также показатели карася и бестера при температуре 20°C (контроль) и 25°C.

На поверхности тела контрольных рыб кроме паразитических инфузорий и моногеней были найдены ракообразные *Lernaea cyprinacea* — по 2 экз. на каждой особи, а при повышении температуры эти паразиты отсутствовали. Однако на рыбах остались незаживающие ранки от присутствия паразитов, по краям которых обнаружены паразитические грибы рода *Saprolegnia*. При температуре 25°C у карася наблюдалось снижение заражения моногенеями *Dactylogyrus* sp. в 8 раз. По морфометрическим показателям контрольные и опытные рыбы существенно не различались, а абсолютная масса печени и почек карася при температуре 25°C была выше соответственно на 23,5 и 19,9%, относительная масса — на 23,6 и 16,7%, чем в контроле. У бестера таких изменений по массе органов не установлено. У карася при температуре 25°C отмечено достоверное увеличение индекса почек и уменьшение концентрации белка в печени по сравнению с контролем ($p < 0,05—0,01$). У бестера, которого содержали вместе с карасем при повышенной температуре, паразиты обнаружены не были. У этих рыб при температуре 25°C отмечено, что содержание лизоцима в почках выше в 5,6 раза, селезенке — в 1,8, сыворотке крови — в 17,7 раза, а уровень белка в почках и селезенке ниже в 1,7 и 2,5 раза по сравнению с показателями для органов и тканей карася ($p < 0,05—0,001$).

Как показали ранее проведенные исследования, при совместном содержании карася, зараженного *I. multifiliis*, *Dactylogyrus* sp. и *Gyrodactylus* sp., и бестера при температуре 15°C в течение 20 сут наблюдалось заражение последних этими паразитами. Причем, перед совместным содержанием рыб бестеры эктопаразитов не имели. Это говорит о том, что молодь бестера может заражаться эктопаразитами при наличии в садках или в среде, окружающей их, зараженных рыб. У бестера были обнаружены ракообразные рода *Argulus* — по 1 экз. на рыбу. Эти паразиты, являясь одними из наиболее опасных, нападают на рыбу, прокалывают кожу хозяина и сосут кровь. Продукт желез паразита, попадая в ранку, вызывает токсическое воздействие на весь организм рыбы [10]. При температуре воды 15°C в сыворотке крови бестеров, зараженных эктопаразитами, установлено высокое содержание лизоцима и низкий уровень белка (табл. 5).

При сравнении показателей зараженности, концентрации лизоцима и белка в сыворотке крови бестера при содержании в воде температурой 15 и 25°C показано, что при повышенной температуре у бестера эктопаразиты найдены не были, концентрация лизоцима уменьшилась в 1,6 раза, а содержание белка увеличилось в 7,2 раза ($p < 0,01—0,001$).

Как показали проведенные исследования, бестер, как и все осетровые рыбы, в соответствии с литературными данными, имеет высокий уровень лизоцима в сыворотке крови и органах по сравнению с карповыми рыбами

5.Заражение паразитами, содержание лизоцима и белка в сыворотке крови бестера при содержании в экспериментальных условиях (кормление), $n = 5$

| Показатели | 15°C | 25°C |
|---|-------------|-------------|
| Масса рыб, г | 15,6 ± 4,4 | 16,0 ± 1,5 |
| Длина рыб, см | 14,2 ± 2,0 | 14,5 ± 0,3 |
| Коэффициент упитанности | 0,55 ± 0,08 | 0,52 ± 0,01 |
| Заражение паразитами (ИО), экз. <i>Ichthyophthirius multifiliis</i> | 2,7 | 0 |
| <i>Gyrodactylus</i> sp. | 0,7 | 0 |
| <i>Argulus</i> sp. | 1,0 | 0 |
| Содержание лизоцима, мкг/мл | 33,8 ± 1,9* | 20,7 ± 2,4* |
| Содержание белка, г/л | 1,8 ± 0,6* | 13,0 ± 2,1* |

[14]. Однако его содержание может существенно изменяться под влиянием температуры и степени зараженности паразитами. В нашем эксперименте у бестера не обнаружено прямой зависимости при изменении уровня лизоцима и белка в сыворотке крови.

Заключение

При повышении температуры воды от 15 до 25°C у карпа, серебряного карася и амурского чебачка, зараженных эктопаразитами (*Trichodina* sp. *Ichthyophthirius multifiliis*, *Dactylogyrus* sp., *Gyrodactylus* sp., *Lernaea cyprinacea*, *Argulus* sp.), которых содержали в экспериментальных условиях в течение 8 сут с кормлением, показано значительное снижение заражения рыб эктопаразитами. При этом установлено повышение содержания лизоцима в 1,5 и 1,8 раза в сыворотке крови карпа и карася и снижение его уровня в 1,7 раза в сыворотке крови амурского чебачка.

При содержании карпа, серебряного карася и амурского чебачка в течение 19 сут без кормления (экстремальные условия) при температуре воды 25°C установлено увеличение уровня заражения карпа паразитическими инфузориями *I. multifiliis* и моногенеями *Gyrodactylus* sp. У карася и амурского чебачка заражение эктопаразитами было незначительным. Содержание лизоцима в сыворотке крови карпа увеличилось в 6,5 раза, карася — в 1,6, белка в сыворотке крови карпа — в 1,3, карася — в 1,7 раза по сравнению с контролем. У амурского чебачка в этих условиях уровень лизоцима и белка изменился незначительно.

У бестера при температуре воды 15°C установлено заражение паразитическими инфузориями *I. multifiliis*, моногенеями *Gyrodactylus* sp. и ракообразными *Argulus* sp. При повышении температуры воды до 25°C, как и у карповых рыб, паразиты на поверхности тела и жабрах отсутствовали. Установлены видовые различия в содержания лизоцима в почках, селезенке и сыворотке крови у карася (отр. Cypriniformes) и бестера (отр. Acipenseriformes).

**

Досліджено вплив підвищення температури води від 15 до 25°C на рівень зараження риб (сріблястий карась, амурський чебачок, короп, бестер) ектопаразитами, вміст лізоциму і білка в тканинах та органах. Показано, що кількість ектопаразитів значно зменшується у всіх видів досліджених риб при підвищенні температури води до 25°C. Встановлено зміни вмісту лізоциму і білка у сироватці крові, нирках і селезінці риб.

**

*The effect of increasing the water temperature from 15 to 25°C on the level of infection of fish (*Cyprinus carpio*, *Carassius auratus gibelio*, *Pseudorasbora parva*, *Huso huso*×*Acipenser ruthenus*) ectoparasites, lysozyme and protein content in tissues and organs of the fish were investigated. It has been shown that the number of ectoparasites in all species studied fish at the increase of temperature of water to 25°C significantly reduces. Changing the amount of lysozyme and protein in blood serum, kidneys and spleen of fish were defined.*

**

1. Быховская-Павловская И.К. Паразиты рыб. Руководство по изучению. — Л.: Наука, 1985. — 121 с.
2. Давыдов О.Н., Неборачек С.И., Курковская Л.Я., Лысенко В.Н. Экология паразитов рыб водоемов Украины. — Киев, 2011. — 492 с.
3. Голованов В.К. Методологические аспекты лечения и профилактики болезней рыб с использованием температурного фактора // Проблемы патологии, иммунологии и охраны здоровья рыб и других гидробионтов: Всерос. науч.-практ. конф.; Тез. докл., Москва, 16—18 июля 2003 г. — М.: Изд-во Россельхозакадемия, 2003. — С. 25—27.
4. Голованов В.К., Микряков Д.В. Терморегуляционное поведение и температурные границы жизнедеятельности у инфицированной молоди некоторых видов пресноводных рыб // Проблемы иммунологии, патологии и охраны здоровья рыб: Расширенные материалы III Междунар. конф. — Борок — Москва: Изд-во МСХ, 2011. — С. 201—204.
5. Курковская Л.Я. Лизоцим — биомаркер физиологического состояния рыб при заражении эктопаразитами // Паразитология в изменяющемся мире: Материалы V съезда Паразитол. об-ва при РАН; Всерос. конф. с международным участием. — Новосибирск, 2013. — С. 101.
6. Курковська Л.Я., Лисенко В.М., Воловик Г.П. Визначення рівня білка та лізоциму у деяких видів риб, заражених ектопаразитами, водойм України // Вет. медицина. — 2013. — Вип. 97. — С. 388—390.
7. Лабинская А.С. Микробиология с техникой микробиологических исследований. — М.: Медицина, 1978. — 178 с.
8. Лапирова Т.Б., Флерова Е.А. Сравнительный анализ некоторых иммунологических параметров крови щуки *Esox lucius* (L.) и судака *Stizostedion lucioperca* (L.) // Вестн. Астрахан. гос. техн. ун-та. Сер. Рыб. хоз-во. — 2013. — № 1. — С. 140—145.
9. Мовчан Ю.В. Риби України (таксономія, номенклатура, зауваження) // Зб. праць Зоол. музею. — 2008—2009. — № 40. — С. 47—86.

10. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР / Под ред. О.Н. Бауэра З. Паразитические многоклеточные (2-я часть) / Отв. ред. О.Н. Бауэр — Л.: Наука, 1987. — 583 с.
11. Строев Е.А., Макарова П.П. Практикум по биологической химии. — М.: Высш. шк., 1986. — 231 с.
12. Субботкина Т.А., Субботкин М.Ф. Содержание лизоцима в органах и сыворотке крови у различных видов рыб р. Волги // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. — 2003. — Т. 39, № 5. — С. 430—437.
13. Субботкина Т.А., Субботкин М.Ф. Особенности активности лизоцима некоторых видов костистых рыб р. Волги // Биология внутр. вод. — 2003. — № 1. — С. 102—107.
14. Субботкина Т.А., Субботкин М.Ф. Содержание лизоцима у различных видов рыб в зависимости от их систематического положения // Проблемы патологии, иммунологии и охраны здоровья рыб и других гидробионтов: Всерос. науч.-практ. конф.; Тез. докл., Москва, 16—18 июля 2003 г. — М.: Изд-во Россельхозакадемия, 2003. — С. 129—130.
15. Субботкина Т.А., Субботкин М.Ф. Уровень лизоцима у рыб различного систематического положения // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов: Материалы II науч. конф. с участием стран СНГ, Петрозаводск, 11—14 сент. 2007 г. — Петрозаводск, 2007. — С. 149—150.
16. Субботкина Т.А., Субботкин М.Ф. Лизоцим сыворотки крови некоторых объектов аквакультуры (отряды Cypriniformes и Perciformes) Центрального Вьетнама // Вестн. Астрахан. гос. техн. ун-та. Сер. Рыб. хоз-во. — 2012. — № 2. — С. 140—147.
17. Bowden T.J. Modulation of the immune system of fish by their environment // Fish Shellfish Immun. — 2008. — N 25. — P. 373—383.
18. Pascoli F., Lanzano G.S., Negrato E. et al. Seasonal effects on hematological and innate immune parameters in sea bass *Dicentrarchus labrax* // Ibid. — 2011. — N 31. — P. 1081—1087.
19. Saurabh Shailesh, Sahoo P.R. Lysozyme: An important defense molecule of fish innate immune system // Aquacult. Res. — 2008. — Vol. 39, N 3. — P. 223—239.
20. Studnicka M., Siwicki A.K., Morand M. et al. Modulation of nonspecific defense mechanisms and specific immune responses after suppression induced by xenobiotics // J. Appl. Ichthyol. — 2000. — Vol. 16, N 1. — P. 1—7.
21. Tort L., Balasch J.C., Mackenzie S. Fish immune system. A crossroads between innate and adaptive responses // Immunology. — 2003. — Vol. 22, N 3. — P. 277—286.
22. Zheng Q., Wu R., Ye X. The research advance of lysozyme in aquatic animals // J. Shanghai Fisheries Univ. — 2006. — Vol. 15, N 4. — P. 483—487.