

Науковий вісник Львівського національного університету
ветеринарної медицини та біотехнологій імені С.З. Гжицького.
Серія: Сільськогосподарські науки

Scientific Messenger of Lviv National University
of Veterinary Medicine and Biotechnologies.
Series: Agricultural sciences

ISSN 2519–2698 print
ISSN 2707–5834 online

doi: 10.32718/nvlvet-a10022
<https://nvlvet.com.ua/index.php/agriculture>

UDC 639.371.5:611.7

Study of the localization of pigment cells in the skin of scaly carp of various ages (*Cyprinus carpio* L.)

N. Ye. Hrynevych✉, A. O. Sliusarenko, O. A. Khomiak, S. V. Sliusarenko, N. M. Prysiazhniuk,
A. M. Trofymchuk, V. S. Zharchynska, Yu. V. Osadcha

Bila Tserkva National Agrarian University, Bila Tserkva, Ukraine

Article info

Received 09.02.2024
Received in revised form
11.03.2024
Accepted 12.03.2024

Hrynevych, N. Ye., Sliusarenko, A. O., Khomiak, O. A., Sliusarenko, S. V., Prysiazhniuk, N. M., Trofymchuk, A. M., Zharchynska, V. S., & Osadcha, Yu. V. (2024). Study of the localization of pigment cells in the skin of scaly carp of various ages (*Cyprinus carpio* L.). Scientific Messenger of Lviv National University of Veterinary Medicine and Biotechnologies. Series: Agricultural sciences, 26(100), 143–149. doi: 10.32718/nvlvet-a10022

Bila Tserkva National Agrarian
University, Pl. Soborna, 8/1,
Bila Tserkva, 09117, Ukraine.
Tel.: +38-098-959-49-97
E-mail: gnatbc@ukr.net

Morphological methods of fish research provide an opportunity to study their biological systems – cells, tissues, and organs in normal and pathological conditions – in depth at all levels of structural organization. The work aimed to investigate the morphological features of localization of skin pigment cells in scaly carp (*Cyprinus carpio* L.) of different ages. The study was conducted in the laboratory of complex ichthyopathological studies at the Department of Ichthyology and Zoology of the Belotserkiv National Agrarian University. One-, two-, and three-year-old scaly carp from the feeding ponds of PJSC “Chernigivrybhosp” were used. From which the scales were removed, skin samples of scaly carp (*Cyprinus carpio* L.) were used as material for research. Tissue samples were taken from freshly caught fish for the research. Our study established that pigment cells in carp of different ages were localized in the upper and lower layers of the dermis and hypodermis and in the lateral connective tissue septum at the level of the lateral line that divides the lateral muscles. In addition, in the carp of the same age, in contrast to the older age groups, isolated clusters of pigment cells were observed in the loose connective tissue between the muscle fibers of the superficial lateral muscle. During the histological examination, we also discovered the presence of pigment cells in the skin, particularly melanophores. Thus, the skin of peers of scaly carp was located in single clusters and had a rounded shape and a concentrated distribution of melanin pigment. Many melanophores were observed in the lower layer of the dermis at the border with the hypodermis. In the area of the lateral line, in the connective tissue septum, at the level of the deep lateral muscle, large strands of melanophores were detected.

Key words: carp, skin, epidermis, dermis, hypodermis, scaly pockets, pigment, muscle fibers..

Вивчення локалізації пігментних клітин у шкірі різновікового коропа лускатого (*Cyprinus carpio* L.)

Н. Є. Гриневич✉, А. О. Слюсаренко, О. А. Хом'як, С. В. Слюсаренко, Н. М. Присяжнюк,
А. М. Трофимчук, В. С. Жарчинська, Ю. В. Осадча

Білоцерківський національний аграрний університет, м. Біла Церква, Україна

Морфологічні методи дослідження риб дають можливість поглиблено вивчати на всіх рівнях структурної організації їхні біологічні системи – клітини, тканини, органи в нормі та при патології. Метою роботи було дослідити морфологічні особливості локалізації пігментних клітин шкіри у різновікового коропа лускатого (*Cyprinus carpio* L.). Дослідження проводилось у лабораторії комплексних іхтіопатологічних досліджень при кафедрі іхтіології та зоології Білоцерківського національного аграрного університету. Було використано одно-, дво- та тріліток коропа лускатого із нагульних ставів ПрАТ “Чернігіврибгосп”. Як матеріал для досліджень використовувались зразки шкіри коропа лускатого (*Cyprinus carpio* L.), з якої було знято луску. Для дослідження зразки

тканин відбирали від свіжовивленої риби. Нашими дослідженнями встановлено, що пігментні клітини в різновікового коропа локалізувалися у верхньому та нижньому шарах дерми, гіподермі, а також у бічній сполучнотканинній перегородці на рівні бічної лінії, що поділяє бічні м'язи. Крім того, у одноліток коропа, на відміну від старших вікових груп, спостерігалися поодинокі скупчення пігментних клітин у пухкій сполучній тканині між м'язовими волокнами поверхневого латерального м'язу. За гістологічного дослідження нами було виявлено також наявність у шкірі пігментних клітин, зокрема меланофорів (*melanophorus*). Так, у шкірі одноліток коропа лускатого вони розташовувались поодинокими скупченнями, мали округлу форму та концентрований розподіл пігменту меланіну. Велику кількість меланофорів спостерігали у нижньому шарі дерми на межі з гіподермою. В ділянці бічної лінії, у сполучнотканинній перегородці, на рівні глибокого латерального м'язу виявляли великі тяжі меланофорів.

Ключові слова: короп, шкіра, епідерміс, дерма, гіподерма, лускові кишені, пігмент, м'язеві волокна.

Вступ

Виконання стратегії розвитку галузі рибного господарства, що передбачає її сталий розвиток за умов зміни клімату, збереження природних запасів водних живих організмів, зменшення імпортозалежності галузі, підвищення її конкурентоспроможності та створення умов для розвитку із залученням інвестицій, а також збільшення виробництва гідробіонтів та виробленої з них продукції шляхом поліпшення екологічного стану рибогосподарських водойм, неможливо без використання сучасних знань, зокрема і в напрямку морфології риб (*Stratehiia rozvytku...*, 2023).

Сучасний зміст морфології риб як науки визначається вивченням розвитку, макро-, мікроскопічної та субмікроскопічної будови, життєдіяльності клітин, тканин та органів риб. Морфологія є біологічним фундаментом ведення промислового рибництва на науковій основі (*Thambithurai et al.*, 2022), без знань з морфології неможливе повноцінне розуміння та раціональне ведення таких важливих технологічних процесів рибництва, як формування пар та відтворення риб у природних умовах (*Brandl & Bellwood*, 2013), їх годівля, інтенсифікація рибництва загалом.

Морфологічні методи дослідження риб дають можливість поглиблено вивчати на всіх рівнях структурної організації їхні біологічні системи – клітини, тканини, органи в нормі та при патології (*Klymenko et al.*, 2003). До них належать методи: ультрафіолетової, лімінісцентної і поляризаційної мікроскопії; світлової та електронної гістохімії (*Kozii et al.*, 2012). Всі вони широко використовуються також в патологічній анатомії, особливо в клінічній морфології.

Шкіра риб є багатоцільовою тканиною, яка виконує життєвоважливі функції, зокрема хімічний та фізичний захист (*Sveen et al.*, 2020), сенсорну діяльність, поведінкову та бере участь у метаболізмі. Через неї проходить часткове виділення кінцевих продуктів метаболізму та поглинання кисню, вугільної кислоти, води, сірки, фосфору, кальцію та інших речовин, які відіграють важливу роль у життєдіяльності риби. Крім того, вона є першою в системі захисту від патогенів, оскільки риба постійно піддається численним мікробним «атакам» у своєму середовищі (*Rakers et al.*, 2010). Велике значення шкіра має як і рецепторна поверхня. У шкірі розташовуються терморецептори, баро-, хемо- та інші рецептори. Науковцями доведена наявність у шкірі риб речовини, основна функція якої полягає в захисті клітин зовнішнього шару від шкідливих рівнів УФВ-випромінювання (*Fabacher & Little*, 1998). Крім того, у риб вона виконує і опорну функцію, оскільки з внутрішнього її боку прикріплюються

м'язові волокна скелетної м'язової тканини. У зв'язку з цим вона є елементом опорно-рухового апарату.

Оскільки риба мешкає у щільному водному середовищі, то однією із функцій шкіри є здатність її знижувати коефіцієнт тертя тіла риби у воді та створювати умови для кращого переміщення.

Будова шкіри риб залежить від ділянки тіла та життєвого циклу (*Karlsen et al.*, 2018; *Sveen et al.*, 2021), зокрема, на товщину шкірного покриву та ступінь розвитку окремих його шарів впливає швидкість плавання, технологія вирощування риби (рециркуляційні системи) (*Robinson et al.*, 2021), середовище вирощування та стресові фактори (*Karlsen et al.*, 2018, 2021) біохімічні характеристики (уміст сирого протеїну в шкірі риб коливається від 73 % до 94 % сухої речовини, що, можливо, частково пов'язано із високим вмістом структурного білка, колагену (*Cho et al.*, 2014).

У шкірному покриві риб розрізняють два шари: зовнішній шар епітеліальних клітин, або епідерміс, і внутрішній шар із сполучнотканинних клітин – власне шкіра (*Proksch et al.*, 2008).

Епідерміс захищає організм від проникнення в нього речовин ззовні. Він складається з багатошарового епітелію, форма клітин і кількість шарів якого варіюють у різних видів риб. Залежно від виду риби, віку, розташування на тілі, товщини епідермісу та кількості його шарів – епідерміс може містити різні спеціалізовані клітини, зокрема келихоподібні, сенсорні, сигнальні тощо (*Whitcar*, 1986).

Зазвичай самі верхні шари клітин плоскі, у міру поглиблення вони формою схожі до циліндричних. Ці клітини мають ядро і здатні розмножуватись. Сам зовнішній шар епітеліальних клітин, на відміну від наземних хребетних, не відмирає, зберігаючи зв'язок з живими клітинами (*Rakers et al.*, 2010). Протягом життя риби інтенсивність ороговіння епідермісу не залишається незмінною, найвищого ступеня досягаючи у деяких риб перед нерестом: коропових, сигових. Між клітинами епідермісу є протоплазматичні зв'язки, де циркулює лімфа, забезпечуючи живлення клітин. У епідермісі шкіри риб значна кількість залозистих клітин, особливо слизових. Загалом шкіра риб відрізняється від шкіри інших хребетних великою кількістю слизу. Склад слизу дуже складний і включає численні антибактеріальні фактори (*Baba*, 2021), що виділяються клітинами епідермісу, такі як імуноглобуліни (*Fletcher et al.*, 1976), аглютиніни, лектини, лізини та лізоцими (*Bullock & Roberts*, 1980; *Shike et al.*, 2004; *Benhamed et al.*, 2014). Слиз утворюється в спеціальних залозистих келихоподібних клітинах епідермісу, які після його виведення гинуть, що пояс-

нює постійне безперервне перетворення епідермісу. Окрім келихоподібних клітин, у епідермісі виділяють також бакаловидні та сенсорні клітини, які беруть участь у метаболічних реакціях і можуть брати участь у захисті організму риб від впливу різноманітних шкідливих факторів навколишнього середовища (Meyer et al., 2007). Зазвичай риби з добре розвиненим лускатим покривом виділяють слизу набагато менше (лососеві, окуневі). Роль слизу для риби є однією з ключових: вона зменшує тертя тіла риби об воду (механічний захист), запобігає потраплянню в організм паразитів та бактерій (бактерицидний захист) (Buchmann, 1999; Jones, 2001; Komatsu et al., 2009; Urquhart et al., 2009; Kumari et al., 2011), прискорює згортання крові за пошкоджень, сприяє виведенню речовин з організму, регулює проникнення води і різних солей. З бактерицидними властивостями слизу, наприклад у лина (*Tinca tinca*), пов'язана підвищена стійкість до ураження паразитами, тимчасом як інші представники родини коропакових такою стійкістю не володіють.

У нижній шарі епідермісу і в межуючих з ним шарах коріуму залягають пігментні клітини – хроматофори. Це зірчасті клітини зі значною кількістю відростків та включеннями пігменту. Пігментація шкіри риб є високоспецифічною ознакою, і її інтенсивність залежить від кількості та поєднання декількох типів хроматофорів, а також їх стану: за умови, що вони розширюються, пігментні зерна розтікаються на більшу площу, що створює світліший фон забарвлення тіла риб. Науковцями доведено, що забарвлення риб може змінюватися протягом життя риб (метаморфоз, репродукція, вплив різних чинників навколишнього середовища, стрес, захист) (Yan et al., 2013; Grynevych et al., 2016; Vissio et al., 2021). Оскільки за пігментацією риб можна встановити умови її вирощування, то на сьогодні вона також має і комерційне маркетингове значення у фермерському рибництві, а саме є важливим критерієм якості риби, впливає на сприйняття споживачів, визначає її вартість як об'єкта штучної та декоративної аквакультури (Colihueque, 2010; Vissio et al., 2021).

Мета дослідження

У зв'язку з цим метою нашої роботи було дослідити морфологічні особливості локалізації пігментних клітин шкіри у різновікового коропа лускатого (*Cyprinus carpio* L.).

Матеріал і методи досліджень

Дослідження проводилось у лабораторії комплексних іхтіопатологічних досліджень при кафедрі іхтіології та зоології Білоцерківського НАУ у межах науково-дослідної тематики “Вивчення морфофункціональних особливостей водних живих організмів” (Державний реєстраційний номер – 0121U114336).

Для порівняння нами було використано одно-дво-триліток коропа лускатого із нагульних ставів ПрАТ “Чернігіврибгосп”. Дослідження виконувались у межах науково-дослідної співпраці згідно з договором. Як матеріал для досліджень використовувались

зразки шкіри коропа лускатого (*Cyprinus carpio* L.), з якої було знято луску. Для дослідження зразки тканин відбирали від свіжовивленої риби. Ділянки шкіри вирізали разом із м'язами риби розмірами від 0,5 до 1,0 см³. Фіксацію, проводку матеріалу, виготовлення гістологічних препаратів та їх фарбування проводили згідно із загальноприйнятими методиками (Horalskyi et al., 2015). Виготовлені препарати вивчали за допомогою тринокулярного мікроскопа BV.4253 (SMP 4/10/S40/S100x), Euromex у комплекті з DC.5000-Pro цифровою камерою CMEX-5 Pro, 5 MP, EuromxKONUS.

Результати та їх обговорення

За весь період дослідження нами опрацьовано по 30 фіксованих зразків шкіри коропа у кожній віковій групі.

Шкіра коропа лускатого складається із епідермісу, дерми та гіподерми (рис. 1а). Між епідермісом та дермою, або власне шкірою, розташована базальна мембрана – тонкий прошарок сполучної тканини.

За дослідження препаратів шкіри одноліток, двотриліток коропа лускатого (*Cyprinus carpio* L.) встановлено, що епідерміс представлений порівняно тонким м'яким шаром. За мікроскопування нами підтверджено, що він був багат шаровим (рис. 1а) і складався з декількох рядів епітеліальних клітин. Верхній шар тонкий, містив клітини плоскої форми, які розташовувалися у декілька рядів. В окремих його ділянках, у складі слизу, виявляли частково злучені клітини.

Нижній шар епідермісу – ростковий, розташовувався на базальній мембрані та був представлений одним рядом циліндричних клітин. Під ним локалізувалася велика кількість пігментних клітин (*Epithelioscytus pigmentosus*). Середній шар епідермісу був найширшим, мав у своєму складі декілька рядів епітеліальних клітин. Форма його клітин була різною. Вона змінювалася від циліндричної у нижній частині до плоскої за наближення до зовнішнього шару. Середній шар епідермісу в коропа лускатого включає значну частину слизових клітин (*cellula mucosa*). Ці клітини переважно мали округлу та келихоподібну форми. У окремих ділянках нижнього шару епідермісу виявляли також і клітини колбоподібної форми.

Провівши мікроскопування гістопрепаратів будови шкіри коропа лускатого (*Cyprinus carpio* L.), виявляли, що дерма розташовувалася під епідермісом і була добре розвиненою (рис. 1а). Вона представлена пухкою та щільною волокнистою сполучною тканиною. Сполучна тканина дерми містила велику кількість розташованих поздовжньо колагенових волокон (*fibrae collageni*). Також виявляли наявність і поперечних колагенових волокон. У коропа лускатого були наявними два шари. Верхній, тонкий сполучнотканинний шар дерми утворював випинання, які формували лускові кишені. Крім того, під лусковими кишенями дерма мала виражену пошаровість (рис. 1а) із великою кількістю жирових клітин – адипоцити.

Відповідно до наших досліджень підтверджено, що дерма у коропа лускатого складається із верхнього

та середнього шарів. Верхній шар за товщиною різниться на всій довжині тіла риби і утворений пухкою сполучною тканиною з великою кількістю жирових клітин. В окремих ділянках він мав виступи у епідерміс. Виступи його заходили між лусками і утворювали лускові кишені (рис. 2). Середній шар дерми масивний, побудований із щільно розташованих поздовж-

них волокон, які через певні проміжки були пов'язані поперечними волокнами. В ділянці бічної лінії виявляли випинання дерми у підшкірну клітковину. Остання у коропа розвинена добре і утворена пухкою сполучною тканиною (рис. 3) із великою кількістю адипоцитів.

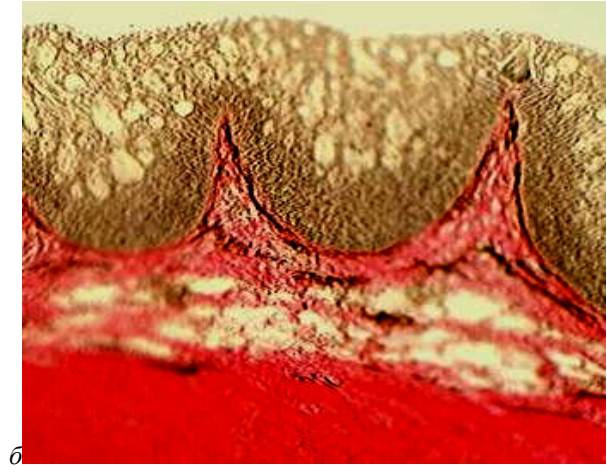
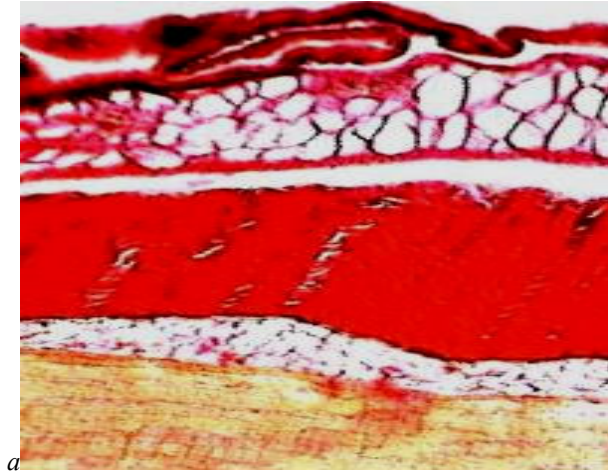


Рис. 1. Будова шкіри коропа лускатого (*Cyprinus carpio* L.) (Ван-Гізон. 36.× 400): а – однолітки; б – трилітки



Рис. 2. Лускові кишені одноліток коропа лускатого (*Cyprinus carpio* L.) (Ван-Гізон. 36.×400)

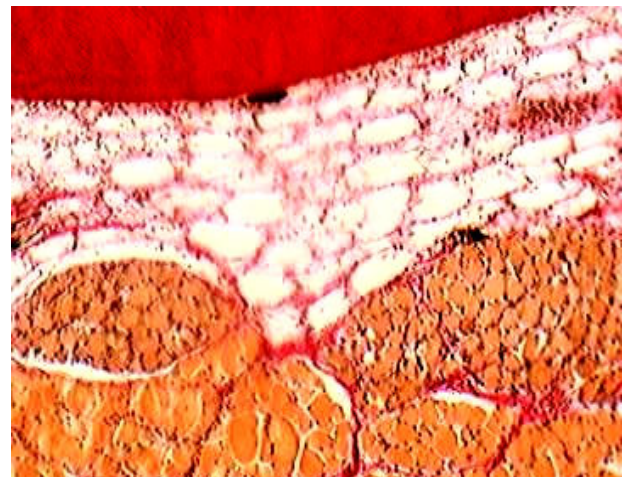


Рис. 3. Гіподерма одноліток коропа лускатого (*Cyprinus carpio* L.) (Ван-Гізон. 36.×400)

За гістологічного дослідження нами було виявлено також наявність у шкірі пігментних клітин, зокрема меланофорів (*melanophorus*). Так, у шкірі одноліток коропа лускатого вони розташовувались поодинокими скупченнями, мали округлу форму та концентрований розподіл пігменту меланіну. Велику кількість меланофорів спостерігали у нижньому шарі дерми на межі з гіподермою (рис. 4а), а також поодинокі клітини та їх скупчення були розташовані у прошарках сполучної тканини на межі поверхневого та глибокого латеральних м'язів.

У гіподермі крім клітин з концентрованим розподілом пігменту виявляли і клітини, які мали розгалужену структуру (деревоподібну форму) з розсіяним розподілом пігменту. У деяких особин на гістологічних препаратах в ділянці бічної лінії у структурі пе-

ремізію та між м'язовими волокнами поверхневого латерального м'яза (рис. 4б) виявляли скупчення пігментних клітин у вигляді округлих зерен.

За дослідження препаратів шкіри дволіток коропа лускатого встановлено, що пігментні клітини у великій кількості розташовувались у верхніх шарах дерми, яка в коропа звичайного утворює лускові кишені (рис. 5 а,б). В таких ділянках виявляли значні прошарки пухкої сполучної тканини, у якій локалізувалися скупчення меланофорів (*melanophorus*) округлої форми з концентрованим розподілом пігменту, клітини деревовидної форми з концентрованим та розсіяним розподілом меланіну (рис. 5 а,б).

Крім того, пігментні клітини локалізувалися також і у нижньому шарі дерми, особливо велику їх кількість виявляли у вип'ячуваннях дерми і гіподерми у

м'язову тканину (рис. 5в). В таких ділянках меланофори були переважно деревовидної форми з концентрованим розподілом зерен меланіну.

В ділянці бічної лінії, у сполучнотканинній перегородці, на рівні глибокого латерального м'язу виявляли великі тяжі меланофорів (рис. 6) у формі зерен та деревовидній із концентрованим розподілом пігменту.

За мікроскопування препаратів шкіри тріліток коропа лускатого (*Cyprinus carpio* L.) встановили локалізацію меланофорів у верхньому шарі дерми безпосередньо під базальною мембраною і у пухкій сполучній тканині (рис. 6 б). У нижньому шарі та у гіподермі ці клітини розташовувались поодинокі. Вони мали концентрований розподіл зерен меланіну.

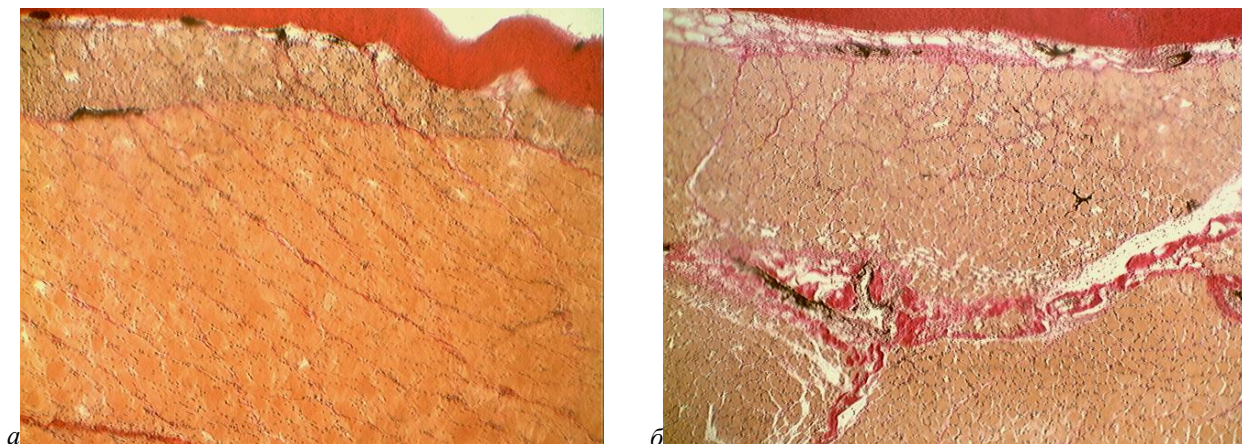


Рис. 4. Розташування пігментних клітин одноліток коропа лускатого (*Cyprinus carpio* L.) (Ван-Гізон. 36.×100)

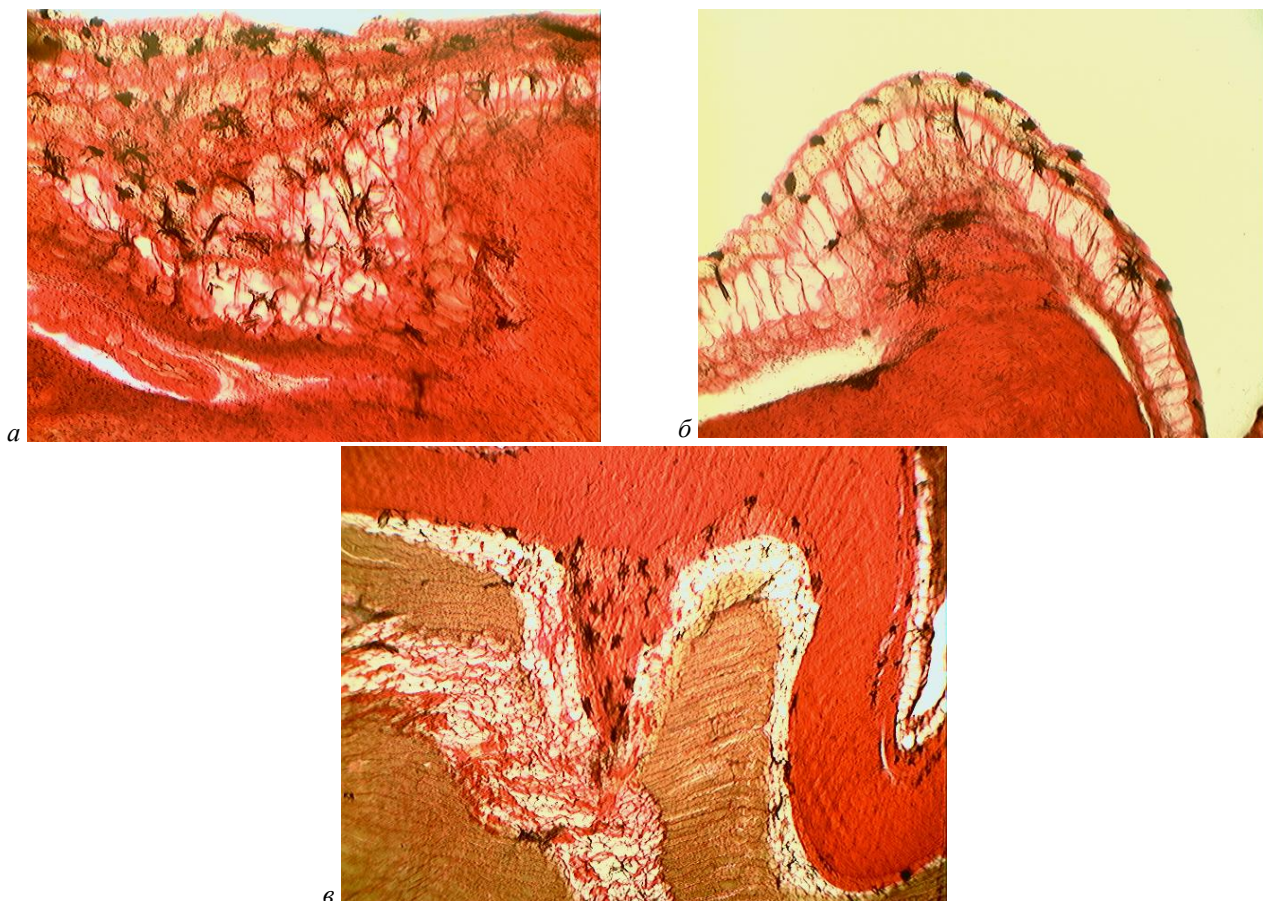


Рис. 5. Розташування пігментних клітин у дермі дволіток коропа лускатого (*Cyprinus carpio* L.) (Ван-Гізон. 36.×100; 400)

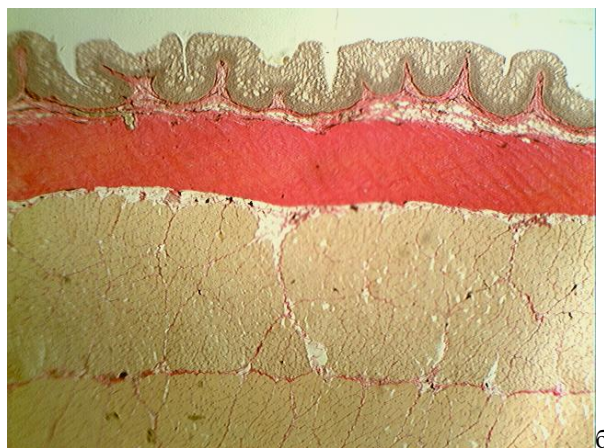


Рис. 6. Пігментні клітини (Ван-Гізон. 36.× 100; 400):
а – у дволіток коропа лускатого (*Cyprinus carpio* L.) на рівні бічної лінії;
б – у триліток коропа лускатого (*Cyprinus carpio* L.)

Висновки

Таким чином, пігментні клітини (меланофори), у різновікового коропа локалізувалися у верхньому та нижньому шарах дерми, гіподермі та у бічній сполучнотканинній перегородці на рівні бічної лінії. Їхні поодинокі скупчення виявляли між м'язовими волокнами у пухкій сполучній тканині поверхневого латерального м'язу в однієї коропа. Пігментні клітини у коропа лускатого характеризувалися концентрованим та розсіяним розподілом пігменту.

Відомості про конфлікт інтересів

Автори стверджують про відсутність конфлікту інтересів.

References

- Baba, E. (2021). Analysis of Some Immune Parameters in The Skin Mucus of Four Cultured Fish Species. *Israeli Journal of aquaculture-Bamidgeh*, 73. DOI: 10.46989/001c.29916.
- Benhamed, S., Guardiola, F.A., Mars, M., & Esteban, M. A. (2014). Pathogen bacteria adhesion to skin mucus of fishes. *Veterinary microbiology*, 171(1-2), 1–12. DOI: 10.1016/j.vetmic.2014.03.008.
- Brandl, S. J., & Bellwood, D. R. (2013). Morphology, sociality, and ecology: can morphology predict pairing behavior in coral reef fishes. *Coral Reef*, 32(3), 835–846. DOI: 10.1007/s00338-013-1042-0.
- Buchmann, K. (1999). Immune mechanisms in fish skin against monogeneans – a model. *Folia parasitologica*, 46(1), 1–9. URL: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/10408955>.
- Bullock, A. M., & Roberts, R. J. (1980). Inhibition of epidermal migration in the skin of rainbow-trout *Salmo gairdneri* Richardson in the presence of achromogenic *Aeromonas salmonicida*. *J. Fish Dis.*, 3(6), 517–524. DOI: 10.1111/j.1365-2761.1980.tb00437.x.
- Cho, J. K., Jin, Y. G., Rha, S. J., Kim, S. J., & Hwang, J. H. (2014). Biochemical characteristics of four marine fish skins in Korea. *Food chemistry*, 159, 200–207. DOI: 10.1016/j.foodchem.2014.03.012.
- Colihueque, N. (2010). Genetics of salmonid skin pigmentation: clues and prospects for improving the external appearance of farmed salmonids. *Reviews in fish biology and fisheries*, 20(1), 71–86. DOI: 10.1007/s11160-009-9121-6.
- Fabacher, D. L., & Little, E. E. (1998). Photoprotective substance occurs primarily in outer layers of fish skin. *Environmental science and pollution research*, 5(1), 4–6. DOI: 10.1007/bf02986366.
- Fletcher, T. C., Jones, R., & Reid, L. (1976). Identification of glycoproteins in goblet cells of epidermis and gill of plaice (*Pleuronectes platessa*-L), flounder (*Platichthys flesus* (L)) and rainbow-trout (*Salmo gairdneri* Richardson). *Histochem J.*, 8, 597–608. DOI: 10.1007/BF01003961.
- Grynevych, N., Prisiazhniuk, N., Mychalskii, O., & Kunovskii, Y. (2016). To a question of change pigmentation o certain representatives of a decorative aquaculture. *Scientific Messenger of LNU of Veterinary Medicine and Biotechnologies. Series: Veterinary Sciences*, 18(1), 32–37. URL: <https://nvlvet.com.ua/index.php/journal/article/view/85>.
- Horalskyi, L. P., Khomych, V. T., & Kononskyi, O. I. (2015). Osnovy histolohichnoi tekhniky i morfofunktsionalni metody doslidzhen u normi ta pry patolohii. *Navchalnyi posibnyk. Za red. L.P.Horalskoho. Vyd. 3-ye, vypravlene i dopovnene. Zhytomyr: "Polissia" (in Ukrainian).*
- Jones, S. R. (2001). The occurrence and mechanisms of innate immunity against parasites in fish. *Dev Comp Immunol*, 25, 841–852. DOI: 10.1016/s0145-305x(01)00039-8.
- Karlsen, C., Borgevik, A. S., Krasnov, A., & Ytteborg, E. (2021). In vivo and in vitro assessment of Atlantic salmon skin exposed to hydrogen peroxide. *Aquaculture*, 540, 736660. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2021.736660.
- Karlsen, C., Ytteborg, E., Timmerhaus, G., Høst, V., Handeland, S., Jørgensen, S. M., & Krasnov, A. (2018). Atlantic salmon skin barrier functions gradually enhance after seawater transfer. *Sci. Rep.*, 8, 9510. DOI: 10.1038/s41598-018-27818-y.
- Klymenko, O. M., Khomych, V. T., Vovk, N. I., & Volovyyk, H. P. (2003). *Morfolohiia ryb: Navchalnyi posibnyk. Rivne: UDUVHP (in Ukrainian).*

- Komatsu, K., Tsutsui, S., Hino, K., Araki, K., Yoshiura, Y., Yamamoto, A., Nakamura, O., & Watanabe, T. (2009). Expression profiles of cytokines released in intestinal epithelial cells of the rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, in response to bacterial infection. *Dev Comp Immunol*, 33(4), 499–506. DOI: 10.1016/j.dci.2008.09.012.
- Kozii, M. S., Sherman, I. M., & Semeniuk, S. K. (2012). Perspektyvy vykorystannia metodyky dioksanovoho znevodnennia u histolohichnykh doslidzhenniakh rozvytku miazovoi tkany ny ryb. *Tavriiskyi naukovyi visnyk*, 79, 198–204 (in Ukrainian).
- Kumari, U., Nigam, A. K., Mittal, S., & Mittal, A. K. (2011). Antibacterial properties of the skin mucus of the freshwater fishes, *Rita rita* and *Channa punctatus*. *European review for medical and pharmacological sciences*, 15(7), 781–786. URL: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21780547>.
- Meyer, W., Seegers, U., & Stelzer, R. (2007). Sulphur, thiols, and disulphides in the fish epidermis, with remarks on keratinization. *J. Fish Biol*, 71(4), 1135–1144. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2007.01585.x.
- Proksch, E., Brandner, J. M., & Jensen, J. M. (2008). The skin: an indispensable barrier. *Exp Dermatol*, 17(12), 1063–1072. DOI: 10.1111/j.1600-0625.2008.00786.x.
- Rakers, S., Gebert, M., Uppalapati, S., Meyer, W., Mader son, P., Sell, A.F., Kruse, C., & Paus, R. (2010). Fish matters: the relevance of fish skin biology to investiga tive dermatology. *Experimental dermatology*, 19(4), 313–324. DOI: 10.1111/j.1600-0625.2009.01059.x.
- Robinson, N., Karlsen, C., Ytteborg, E., Krasnov, A., Gerwins, J., & Johnsen, H. (2021). Skin and bone development in Atlantic salmon (*Salmo salar*) influenced by hatchery environment. *Aquaculture*, 544, 737155. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2021.737155.
- Shike, H., Shimizu, C., Lauth, X., & Burns, J. C. (2004). Organization and expression analysis of the zebrafish hepcidin gene, an antimicrobial peptide gene con served among vertebrates. *Dev Comp Immunol.*, 28(7-8), 747–754. DOI: 10.1016/j.dci.2003.11.009.
- Stratehiia rozvytku haluzi rybnoho hospodarstva Ukrainy na period do 2030 roku. URL: <https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/402-2023-%D1%80#Text> (in Ukrainian).
- Sveen, L., Karlsen, C., & Ytteborg, E. (2020). Mechanical induced wounds in fish – a review on models and healing mechanisms. *Rev. Aquac.*, 12(4), 2446–2465. DOI: 10.1111/raq.12443.
- Sveen, L., Timmerhaus, G., Johansen, L.-H., & Ytteborg, E. (2021). Deep neural network analysis - a paradigm shift for histological examination of health and welfare of farmed fish. *Aquaculture*, 532, 736024. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2020.736024.
- Thambithurai, D., Rácz, A., Lindström, J., Parsons, K. J., & Killen, S. S. (2022). Simulated trapping and trawling exert similar selection on fish morphology. *Ecology and Evolution*, 12(2), e8596. DOI: 10.1002/ece3.8596
- Urquhart, K., Bowden, T. J., Buckett, B. E., Garcia, J., Fryer, R. J., & Ellis, A. E. (2009). Experimental study of the susceptibility of Atlantic cod, *Gadus morhua* (L.), to infection with an IPNV strain pathogenic for Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *J. Fish Dis*, 32(5), 447–456. DOI: 10.1111/j.1365-2761.2009.01036.x.
- Vissio, P. G., Darias, M. J., Di Yorío, M. P., Sirkin, D. I. P., & Delgadin, T. H. (2021). Fish skin pigmentation in aquaculture: The influence of rearing conditions and its neuroendocrine regulation. *General and comparative endocrinology*, 301, 113662. DOI: 10.1016/j.ygcen.2020.113662.
- Whitear, M. (1986). The skin of fishes including cyclostomes. In: J Bereiter-Hahn, A G Matoltsy, K S Richards eds. *Biology of the Integument. II, Vertebrates*. Berlin: Springer-Verlag, 8–73.
- Yan, B., Liu, B., Zhu, C.-D., Li, K.-L., Yue, L.-J., Zhao, J.-L., Gong, X.-L., & Wang, C.-H. (2013). MicroRNA regulation of skin pigmentation in fish. *Journal of Cell Science*, 126, 3401–3408. DOI: 10.1242/jcs.125831.