

Минобрнауки России
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр Российской академии наук»
(КарНЦ РАН)

На правах рукописи

Родин Михаил Андреевич

НАУЧНЫЙ ДОКЛАД

об основных результатах научно - квалификационной работы (диссертации)

на тему: **УРОВЕНЬ ЭКСПРЕССИИ ГЕНОВ ТРАНСКРИПЦИОННЫХ
ФАКТОРОВ РЕГУЛЯЦИИ МИОГЕНЕЗА И АКТИВНОСТЬ ФЕРМЕНТОВ
ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО И УГЛЕВОДНОГО ОБМЕНА У РАДУЖНОЙ
ФОРЕЛИ ПРИ ВАРЬИРОВАНИИ УСЛОВИЙ ВЫРАЩИВАНИЯ**

подготовленной в соответствии с требованиями
Федерального государственного образовательного стандарта
высшего образования по направлению 06.06.01. Биологические науки
(уровень подготовки кадров высшей квалификации)

Научный руководитель:
г.н.с. лаборатории
экологической биохимии ИБ КарНЦ РАН,
академик РАН, д.б.н.,
Немова Нина Николаевна

Петрозаводск – 2025

Оглавление

1. ВВЕДЕНИЕ	3
2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	7
2.1 Материалы исследования	7
2.2 Методы исследования.....	9
3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ.....	9
3.1 Уровень активности ферментов энергетического и углеводного обмена в мышцах и печени, и уровень экспрессии генов миозина, МРФ и миостатина в мышцах особей радужной форели при применении экспериментального режима с круглосуточным освещением и ночным кормлением.....	9
3.2 Уровень активности ферментов энергетического и углеводного обмена в мышцах и печени, и уровень экспрессии генов миозина, МРФ и миостатина в мышцах особей форели из разных размерных групп при применении в рационе кормов двух разных производителей.....	18
4. ВЫВОДЫ	27
5. ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	28
Список основных научных публикаций, подготовленных по результатам научно-квалификационной работы	30
Список всероссийских и международных конференций, на которых были представлены результаты научно-квалификационной работы.....	32
Список конкурсных проектов	33

1. ВВЕДЕНИЕ

Рост рыб является важной функцией, определяющей физиолого-биохимический статус отдельной особи и популяции в целом, как в естественной среде обитания, так и в условиях аквакультуры. Для понимания влияния внешних факторов на темпы роста рыб имеет значение исследование механизмов процессов регуляции на метаболическом уровне, и принципы распределения энергии АТФ между жизненно важными процессами, протекающими в организме. Одним из ведущих показателей функциональной активности клеток в процессе роста и развития организма является уровень энергетического обмена, который включает комплекс биохимических процессов, связанных с генерированием энергии в клетке (Озернюк, 2000). Изучение активности ферментов энергетического и углеводного обмена позволит оценить аэробный и анаэробный синтез АТФ, а также участие углеводов в процессах образования энергии и синтезе различных промежуточных соединений. В литературе имеются немногочисленные работы о взаимосвязи изменений биохимического статуса лососевых рыб с их ростом, сезонными и возрастными метаболическими изменениями (Nathanailides, Stickland, 1996; Meton et al., 1999; Pavlov et al., 2007; Мещерякова и др., 2013).

Мышцы составляют значительную часть тела рыб, а метаболические превращения в мышечной ткани влияют на темпы роста организма (Houlihan et al., 1993). Постэмбриональный мышечный рост рыб обусловлен процессами гиперплазии и гипертрофии, которые контролируются последовательной экспрессией определенных транскрипционных факторов и некоторыми регуляторными белками (Johansen, Overturf, 2005b). Последовательная экспрессия этих факторов приводит к экспрессии генов белков мышц, в том числе, миозина, уровень экспрессии которого является ещё одним информативным показателем мышечного роста (Nevroy et al., 2006). Ранее показано, что на уровень экспрессии транскрипционных факторов миогенеза и мышечных белков у рыб могут влиять такие факторы, как фотопериод, температура и кормление (Macqueen et al, 2007; Valente et al., 2016; Alami-Durante et al., 2019; Churova et al., 2020; Weber et al., 2022).

В качестве объекта исследования выбрана радужная форель (*Oncorhynchus mykiss* Walb). Интенсивное развитие аквакультуры форели предполагает поиск

научно-обоснованных подходов к оценке эффективности ее выращивания с целью получения качественной продукции. В мировой практике всё чаще обращаются к научным исследованиям, позволяющим оценить влияние тех или иных факторов на метаболический статус лососёвых видов рыб, в том числе радужной форели (Taylor et al., 2005; Johansen, Overturf, 2006; Valente et al., 2016; Alami-Durante et al., 2019; Morro et al., 2019; Weber et al., 2022). Изучение экспрессии генов-факторов регуляции мышечного роста в комплексе с активностью ферментов энергетического и углеводного обмена у особей искусственно выращиваемой форели позволит оценить темпы роста и особенности регуляции мышечного роста при воздействии факторов различной природы.

Форелеводство в Южном регионе России (Республика Северная Осетия – Алания) имеет свои особенности, главным образом связанные с климатом. К характерным особенностям рыбного хозяйства в данной местности относится температура подземных вод, питающих бассейны, которая меняется в зависимости от времени года в диапазоне от 8⁰ до 18⁰С без выраженного зимнего периода, позволяя рыбе питаться и расти круглый год. Высокие летние температуры воздуха, световой режим без периода «белых ночей», гидрохимические параметры воды в виде высокого рН, значительная минерализация, высокая степень насыщения кислородом формируют другой в отличие от северных регионов набор экологических факторов. Форель, как известно, холодолюбивый вид, и высокие летние температуры могут негативно сказаться на росте и выживаемости. Одним из эффективных решений этой проблемы может быть введение дополнительного освещения в технологию выращивания. Известно, что свет является жизненно важным абиотическим фактором, который оказывает существенное воздействие на развитие и рост рыб (Boeuf, Falcón, 2001). Было установлено, что введение дополнительного освещения (16-24 часа) приводит к ускорению темпов роста искусственно выращиваемых рыб, что активно используется на предприятиях аквакультуры за рубежом преимущественно в северных странах (Lundova et al., 2019, Noori et al., 2015; Sonmez et al., 2009; Taylor et al., 2009). В условиях Северной Осетии искусственное увеличение светового дня до круглосуточного позволит перенести время кормления на ночной период, когда устанавливается более низкая температура и стабилизируется уровень кислорода. Другой важной задачей в

аквакультуре является выбор качественного сбалансированного корма эффективного для достижения максимального роста рыб. Состав корма и соотношение макронутриентов играют важную роль в процессах мышечного роста и развития. При выборе корма важно учитывать влияние его состава на метаболические процессы в органах рыб.

Исследования, касающиеся влияния факторов кормления и светового режима на рост радужной форели, проводятся в различных аспектах (Meton et al., 1999; Peragon et al., 1999; Taylor et al., 2005, 2009), однако информация о роли и взаимодействии параметров энергетического и углеводного метаболизма и регуляции процесса миогенеза при адаптации к воздействию вышеуказанных факторов при выращивании форели в доступной литературе практически отсутствует.

Исходя из вышеизложенного, были сформулированы цель и задачи настоящего исследования.

Цель исследования: определить активность ферментов энергетического и углеводного обмена и уровень экспрессии генов регуляторов миогенеза, у радужной форели, выращиваемой в аквакультуре Южного региона (Северная Осетия), и оценить влияние на эти процессы светового режима и рациона кормления.

Задачи исследования:

1. Сравнить рост особей радужной форели, содержащихся в разных экспериментальных условиях: при круглосуточном освещении и кормлении в ночной период, при использовании кормов разных производителей.
2. Изучить активность ферментов энергетического и углеводного обмена (цитохром *c*-оксидазы, пируваткиназы, лактатдегидрогеназы, глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы, α -глицерофосфатдегидрогеназы, альдолазы) в мышцах и в печени форели в процессе роста и развития в зависимости от светового режима и рациона кормления.
3. Изучить уровни экспрессии генов миогенных регуляторных факторов (*myog*, *myf5*, *myod1*, *myod2*), а также генов тяжелой и лёгкой цепей миозина (*myhc*, *mhc2*) и паралога миостатина (*mstn1a*, *mstn1b*) в мышцах форели в процессе роста и развития в зависимости от светового режима и рациона кормления.

4. Изучить динамику изменений исследуемых показателей в мышцах и печени радужной форели в процессе роста и развития при различных условиях выращивания.

Научная новизна. В работе впервые представлены результаты комплексного исследования физиологических и биохимических показателей (рост, активность ферментов энергетического и углеводного обмена, уровень экспрессии генов регуляции миогенеза и мышечных белков) у молоди радужной форели (*Oncorhynchus mykiss* Walb) при варьировании условий выращивания (рациона кормления и светового режима) в аквакультуре Южного региона РФ. Впервые проведено исследование активности ферментов (ЦО, ЛДГ, ПК, альдолазы, Г6ФДГ, α -ГФДГ) в печени, мышцах и уровней экспрессии генов (миозина, миогенных регуляторных факторов, миостатина) в мышцах форели, содержащейся в условиях круглосуточного освещения и ночного кормления, и при использовании кормов разных производителей.

Теоретическая значимость настоящей работы, связана с получением новой информации и дополнением уже имеющихся сведений о биохимических адаптациях ферментов, закономерностях метаболизма и процессов роста на ранних стадиях онтогенеза у радужной форели при введении в технологию аквакультуры различных условий выращивания. Теоретический интерес представляет изучение влияния круглосуточного освещения и связанного с ним перехода на питание в ночное время, кормления кормами разных производителей на биохимические и молекулярно-генетические механизмы и показатели роста рыб северных широт в условиях Юга России.

Практическая значимость настоящей работы связана с товарной ценностью радужной форели. Результаты исследования могут быть использованы для разработки научно-методического обоснования практических рекомендаций по оптимизации технологий выращивания с целью повышения прироста выращиваемых рыб, а также в оценке эффективности процессов роста и развития молоди форели в искусственных условиях на рыбных хозяйствах.

Работа выполнена на базе лаборатории экологической биохимии Института биологии КарНЦ РАН на научном оборудовании ЦКП при финансовой поддержке Российского научного фонда, проект № 23-24-00617 и договора на выполнение

НИР «Научно-методические исследования по усовершенствованию выращивания лососевых рыб (атлантический лосось и радужная форель) для получения высококачественной рыбной продукции в условиях Осетии»

2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1 Материалы исследования

В период с 2021 по 2024 год были проведены эксперименты по варьированию условий выращивания (режимов освещения и рациона кормления) на молоди радужной форели, содержащейся в бассейнах с проточной водой из природных горных родниковых источников. Исследования проводились на предприятии ООО «Остров аквакультура» (Ардонский район Республики Северная Осетия – Алания). Определяли уровень экспрессии генов миозина, миогенных регуляторных факторов, миостатина в белых мышцах, концентрацию IGF-I и кортизола в сыворотке крови, активность ферментов энергетического и углеводного обмена в печени и белых мышцах рыб. При взятии материала образцы белых мышц, печени фольгировали и помещали в жидкий азот. Для лабораторных исследований отбирали средних по размерно-весовым характеристикам особей.

Эксперимент №1

Применение экспериментального режима с круглосуточным освещением и ночным кормлением при выращивании радужной форели

Исследовали влияние круглосуточного освещения и кормления в ночной период на рост годовиков (1+) радужной форели в течение 7 месяцев (сентябрь 2023 г- апрель 2024 года). Особи форели средней массой 500 грамм были разделены на две экспериментальные группы. Форель из контрольной группы выращивали при естественном режиме освещения и кормили в светлое время суток с периодичностью в 2 часа в зависимости от времени восхода и захода солнца. Рыбам из группы «опыт» ввели круглосуточный режим освещения (24С:0Т) и давали корм в период с 00:00 до 08:00 каждые 2 часа. Искусственное освещение включали с наступлением сумерек. В экспериментальные бассейны по периметру вдоль стен были установлены LED лампы (36W, 6500K). Освещённость под лампами составляла 700-800 лк, при естественном дневном освещении - 10000-

12000 лк в осенний и весенний период, 6500 лк – в зимний период и 500 лк – в пасмурную погоду. Остальные условия содержания рыб не отличались между бассейнами (группами). Рыб взвешивали два раза в месяц по 25 особей в трех повторностях в каждой исследуемой группе. Взятие проб на анализ проводили перед началом эксперимента в сентябре, в октябре, ноябре и по завершению в апреле, спустя семь месяцев. Отбирали по 10-15 особей из каждой группы, измеряли их длину и массу. На предприятии отслеживали прирост, удельную скорость роста (г/день), коэффициент смертности %, температуру и содержание кислорода (мг/литр) в бассейнах.

Эксперимент №2

Применение кормов двух разных производителей в рационе радужной форели

Исследовали влияние двух коммерческих кормов разных производителей (Корм №1 и Корм №2) с различающимся составом на рост особей. Полный, заявленный производителями состав, представлен в Таблице 1. Эксперимент проводили на радужной форели трёх размерных групп (РГ). Первую группу (РГ1) составляли сеголетки 5 месяцев (выклев 27.03.2021) со средней массой 192.2 ± 11.8 г. Вторую группу (РГ2) составляли сеголетки 10 месяцев (выклев 02.10.2020) со средней массой 425.5 ± 23.7 г. К третьей группе (РГ3) относились годовики (выклев 26.08.2020) со средней массой 1380.1 ± 31.0 г. Эксперимент в РГ1 начали 15 августа, в других двух группах 3 августа, завершили 10 октября. В период исследования кормление проводили 4 раза в день (7:00, 9:00, 11:00, 13:00) с учётом содержания растворённого в воде кислорода. До начала эксперимента использовали Корм №2. Взвешивание рыб проводили на предприятии дважды в месяц по 15-20 особей в трех повторностях. Образцы тканей для анализа отбирали 2-3 сентября в РГ1, 28-29 августа в РГ2, 19-20 августа в РГ3 и далее через месяц в каждой из размерных групп. Время сбора образцов: после последнего кормления – в 13:30 и на следующий день после суточного голодания – в 13:30. Из каждой группы с учётом деления по корму («Корм №1 и «Корм №2»), размеру (РГ1, РГ2 и РГ3) и времени (13:30 и 13:30 следующего дня) брали по 10 особей. При взятии проб измеряли длину и массу особей. На предприятии ежедневно отслеживали температуру и содержание кислорода (мг/литр) в бассейнах, отход.

Таблица 1

Состав коммерческих кормов, заявленный производителями

	Корм №1	Корм №2
Протеин, %	40-43	45
Жир, %	24-27	25
Клетчатка, %	1-2.9	2.8
Сходства	Рыбная мука, рыбий жир, соевый жмых, гемоглобиновая мука, рапсовое масло, бобовые, пшеничный глютен,	
Различия	Кровяная мука	Перьевая мука, птичий жир, льняное масло, кукурузный глютен
	Витамины А, D3, Е	Витамин Е

2.2 Методы исследования

Активность ферментов в печени (цитохром с оксидаза (ЦО), лактатдегидрогеназа (ЛДГ), пируваткиназа (ПК), глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа (Г6ФДГ), α -глицерофосфатдегидрогеназа (α -ГФДГ), альдолаза) и мышцах (ЦО, ПК, ЛДГ и альдолаза) особей форели, концентрацию белка в образцах определяли согласно стандартным методикам на микропланшетном ридере CLARIOstar (BMG Labtech). Концентрацию IGF1 и кортизола в сыворотке крови определяли методом иммуноферментного анализа (ИФА).

Уровень экспрессии мРНК генов, регулирующих мышечный рост (*myog*, *myod1*, *myod2*, *myf5* и *mstn1*), а также мышечного белка миозина (*myhc*, *mlc2*), определяли в белых мышцах рыб методом ПЦР в режиме реального времени.

Данные обрабатывали с помощью общепринятых методов вариационной статистики с использованием компьютерных программ Past и StatGraphics (Коросов, Горбач, 2007). Различия считали статистически значимыми при $p < 0.05$. Все данные представлены как $M \pm SE$ (среднее арифметическое $\pm$ стандартная ошибка среднего).

3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

3.1 Уровень активности ферментов энергетического и углеводного обмена в мышцах и печени, и уровень экспрессии генов миозина, МРФ и миостатина в мышцах особей радужной форели при применении экспериментального режима с круглосуточным освещением и ночным кормлением

Согласно результатам исследования у особей форели в бассейнах с круглосуточным освещением и кормлением в ночной период показатели роста и выживаемости были сравнительно высокими. Удельная скорость роста особей форели при экспериментальном режимах освещения и кормления была выше по сравнению с контролем уже через месяц исследования: 10.6 г/день против 9.03 г/день за первый месяц, 11.9 г/день против 10.2 г/день за второй месяц, - и далее на протяжении всего эксперимента. Размерно-весовые характеристики (средние масса и длина) рыб из двух экспериментальных групп приведены в Таблице 2. Коэффициент смертности особей в опытной группе составил 0.9-1%, в контроле – 1.5-1.8%.

Таблица 2

Размерно-весовые характеристики особей радужной форели из групп с разным режимом освещения и кормления

Месяц	Контроль		Опыт	
	Длина, мм	Масса, г	Длина, мм	Масса, г
Сентябрь	305.1 ± 5.5	503.0 ± 55.2	300.1 ± 5.8	475.5 ± 52.0
Октябрь	382.0 ± 8.8	774.4 ± 82.0	392.4 ± 7.2	792.2 ± 68.7
Ноябрь	422.3 ± 13.0	1088.8 ± 67.1	440.4 ± 6.3	1163.2 ± 88.7
Декабрь	460.6 ± 8.7	1437.6 ± 114.8	467.7 ± 10.1	1597.0 ± 172.4
Январь	471.5 ± 8.2	1682.1 ± 65.5	477.0 ± 6.9	1701.8 ± 111.3
Февраль	492.3 ± 10.3	1941.2 ± 80.1	490.2 ± 7.8	2005.0 ± 121.1
Март	501.8 ± 12.1	2210.0 ± 102.8	507.9 ± 16.6	2314.9 ± 129.5
Апрель	511.4 ± 9.8	2500.7 ± 85.2	522.7 ± 13.1	2615.4 ± 181.9

Согласно результатам сравнительного анализа, установлены различия в активности ферментов энергетического и углеводного обмена в мышцах особей форели в осенний период (сентябрь-ноябрь) и в апреле. Рыбы, выращиваемые при круглосуточном освещении и кормлении в ночное время, отличались от рыб из контрольной группы более низким уровнем альдолазы (Рисунок 1, Таблица 3). Активность альдолазы в мышцах форели снизилась в обеих группах с сентября по октябрь, а активность ЛДГ повысилась за этот же период в опытной группе.

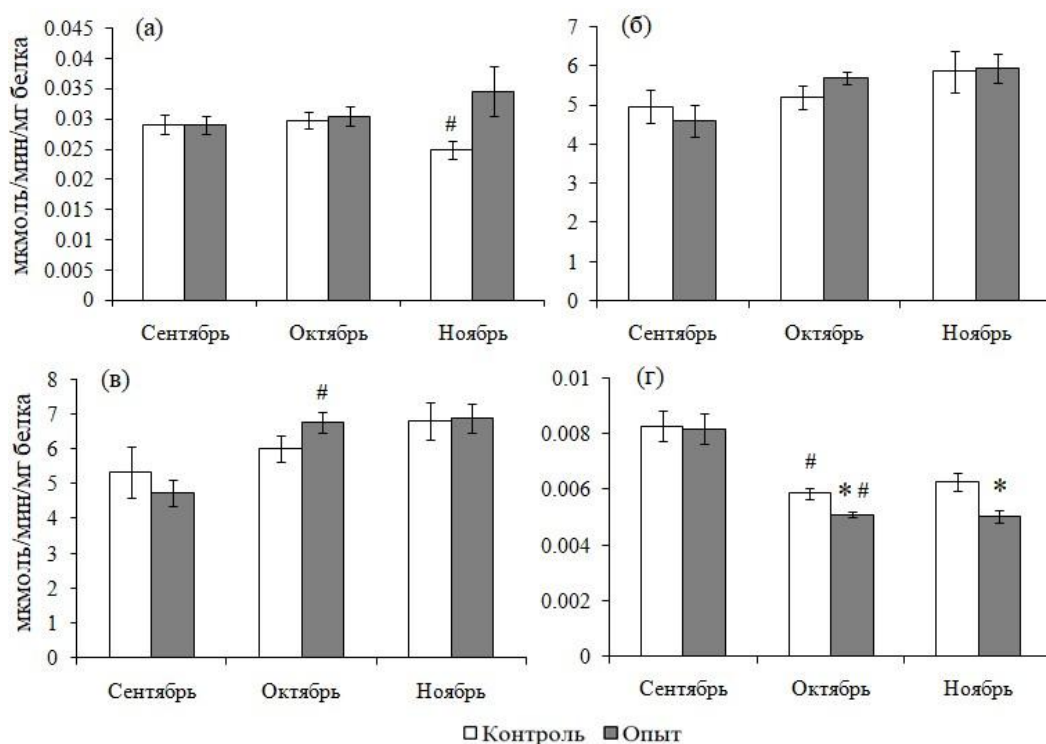


Рисунок 1. Уровень активности ферментов ЦО (а), ПК (б), ЛДГ (в), альдолазы (г) в белых мышцах особей радужной форели (1+) из контрольной группы (естественное освещение, кормление днём) и экспериментальной группы (круглосуточное освещение, кормление ночью). Различия достоверны при $p < 0.05$: * – между контролем и опытом, # – по сравнению со значениями в предыдущем месяце.

Таблица 3

Активность ферментов (мкмоль/мин/мг белка) в белых мышцах особей форели, выращиваемых с разными режимами освещения и кормления через семь месяцев исследования

Фермент	Контроль	Опыт
Цитохром с-оксидаза (*100)	2.33 ± 0.18	2.03 ± 0.15
Пируваткиназа	6.98 ± 0.32	6.83 ± 0.24
Лактатдегидрогеназа	5.21 ± 0.24	5.53 ± 0.28
Альдолаза	1.52 ± 0.06	$1.28 \pm 0.04^*$

* – различия между контролем и опытом достоверны, $p < 0.05$.

Установлены межгрупповые различия в активности ферментов в печени радужной форели на протяжении всего эксперимента (Рисунок 2, Таблица 4). Активность ЦО (ключевого фермента дыхательной цепи митохондрий) в печени особей из группы «опыт», повышалась через месяц исследования и была выше по сравнению с контрольной группой в течение дальнейшего эксперимента, что указывает на относительно более высокий уровень аэробного обмена (Gauthier et al., 2008). Уровни активности пируваткиназы в печени также были выше у рыб в опытной группе, по сравнению с рыбами из контроля в ноябре и апреле (Рисунок 2,

Таблица 4). Активность ПК напрямую связана с интенсивностью образования пирувата – ключевого соединения различных метаболических путей, которое используется в аэробном синтезе АТФ, а также как предшественник в синтезе жирных кислот (Meton et al., 1999). Сравнительно высокая активность ПК, наряду с ЦО, в печени форели из экспериментальной группы означает, что в клетках происходит интенсивное образование пирувата, а, следовательно, и более активный аэробный синтез АТФ. Высокий уровень аэробного метаболизма у рыб способствует использованию энергии не только для поддержания базового обмена веществ и физической активности, но также и для процессов биосинтеза структурных и резервных соединений, которые требуют значительных затрат АТФ (Meton et al., 1999). Следует отметить, что уровень активности пируваткиназы в печени рыб может отражать условия кормления, во время голодания активность ПК снижается, так как организм переходит в режим экономии энергии и снижает интенсивность метаболических процессов (Meton et al., 1999).

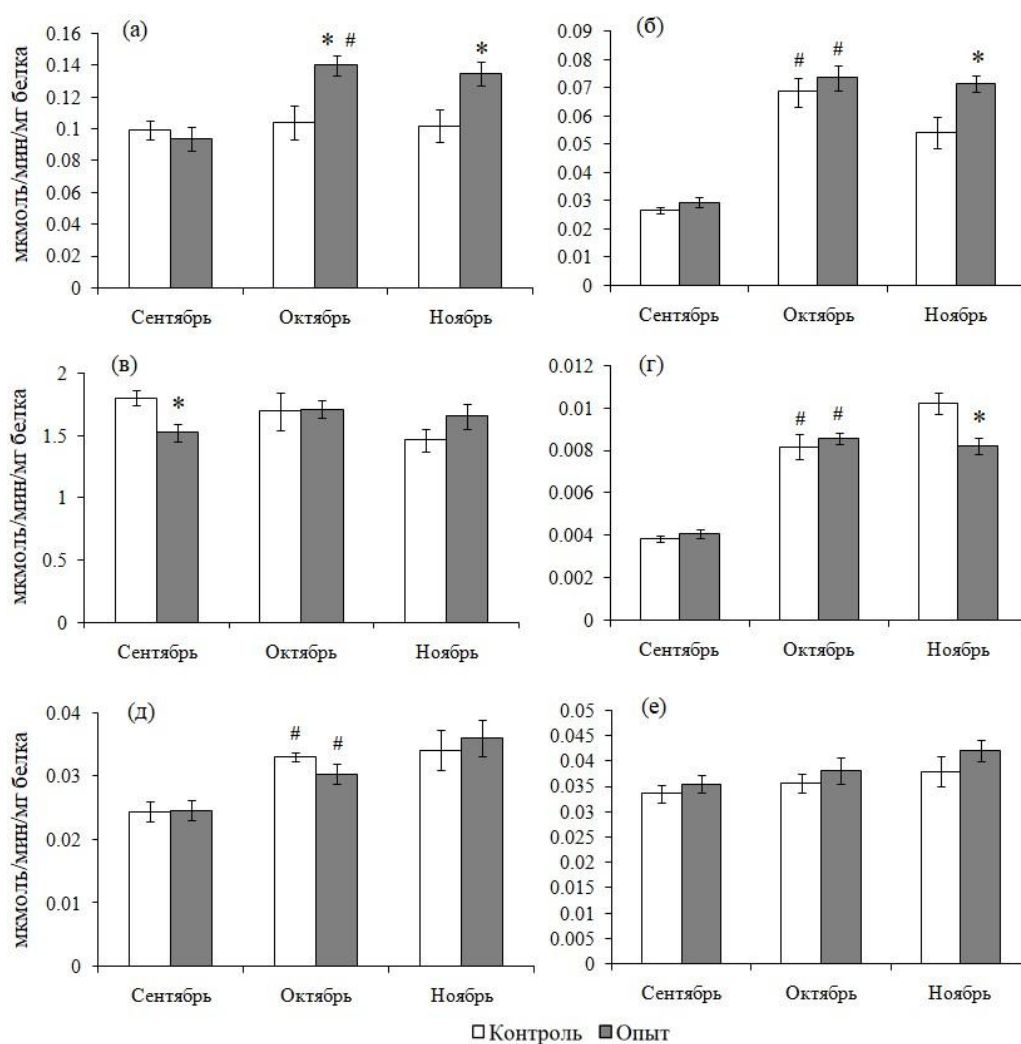


Рисунок 2. Уровень активности ферментов ЦО (а), ПК (б), ЛДГ (в), альдолазы (г), Г6ФДГ (д), α -ГФДГ (е) в печени особей радужной форели (1+) из контрольной группы (естественное освещение, кормление днём) и экспериментальной группы (круглосуточное освещение, кормление ночью). Различия достоверны при $p < 0.05$: * – между контролем и опытом, # – по сравнению со значениями в предыдущем месяце.

Таблица 4

Активность ферментов (мкмоль/мин/мг белка) в печени особей форели, выращиваемых с разными режимами освещения и кормления через семь месяцев исследования

Фермент	Контроль	Опыт
Цитохром с-оксидаза	0.110 ± 0.007	$0.140 \pm 0.007^*$
Пируваткиназа	0.036 ± 0.002	$0.046 \pm 0.003^*$
Лактатдегидрогеназа (/10)	0.219 ± 0.007	0.233 ± 0.008
Альдолаза	0.113 ± 0.007	$0.086 \pm 0.009^*$
Глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа	0.025 ± 0.002	0.023 ± 0.001
α -глицерофосфатдегидрогеназа	0.033 ± 0.003	0.030 ± 0.001

* – различия между контролем и опытом достоверны, $p < 0.05$

Ранее было установлено, что увеличение светового дня приводит к повышению уровня гормона роста (соматотропина) у атлантического лосося (Björnsson et al., 1989), который в свою очередь, стимулирует плавательную активность и аппетит, способствуя повышенному потреблению пищи и, как следствие, увеличивает темпы роста. Таким образом, более высокие значения ЦО и ПК в печени могут свидетельствовать о пищевой активности рыб из опытной группы. Благодаря введению круглосуточного освещения, кормление рыб происходит в ночной период с более низкими температурами воды и стабильным уровнем кислорода по сравнению с его содержанием днём, что, согласно результатам, положительно влияет на состояние рыб и усвоение корма.

Уровень активности альдолазы как в мышцах, так и в печени у рыб в группе с круглосуточным освещением были ниже по сравнению с контролем на протяжении всего эксперимента (Рисунок 1, 2, Таблица 3, 4). Альдолаза, фермент гликолиза, катализирует образование триоз – глицеральдегид-3-фосфата и дигидроксиацетонфосфата, которые затем участвуют в процессах гликолиза, глюконеогенеза и синтеза липидов. Полученный результат указывает на снижение уровня использования углеводов в энергообеспечении мышц и интенсивности гликолиза в печени у особей из группы «опыт» (Llewellyn et al., 1998). Возможно, что у рыб из группы с постоянным освещением и ночным кормлением в

энергетическом обмене преимущественно могут использоваться не углеводы, а другие субстраты, например, резервные липиды. Данный результат свидетельствует о влиянии круглосуточного освещения на интенсивность метаболических реакций и подтверждает предположение о метаболических перестройках, отражающих перераспределение субстратов, используемых в энергетическом обмене. Следует отметить, что подобное снижение активности альдолазы было установлено для молоди атлантического лосося в условиях круглосуточного освещения, что подтверждает эффект воздействия фотопериода на данный метаболический путь (Kuznetsova et al., 2023).

С целью исследования гуморальных путей регуляции роста форели и уровня стресса в условиях круглосуточного освещения, были определены уровни концентрации инсулиноподобного фактора роста IGF1 и кортизола в сыворотке крови исследуемых рыб. Через месяц исследования концентрация IGF1 в сыворотке крови у рыб из группы с экспериментальными режимами освещения и кормлением увеличивалась и была в 2.5 раза выше, чем в контроле (Таблица 5). Известно, что продолжительное освещение активирует гипоталамо-гипофизарную ось в мозге, что способствует увеличению секреции гормона роста и связанного с ним IGF1, что стимулирует аппетит, пищевое поведение и рост рыб (McCormick et al., 2000; Taylor et al., 2005). В апреле значения концентрации IGF1 в сыворотке крови особей форели были выше по сравнению с таковыми в осенний период, что было характерно для обеих исследуемых групп (Таблица 5). Содержание кортизола в сыворотке крови форели не различалось между двумя исследуемыми группами и оставалось на одном уровне на протяжении эксперимента (Таблица 5). Это указывает на то, что манипуляции с фотопериодом не вызывали значительной острой или хронической стрессовой реакции у рыб.

Таблица 5

Содержание IGF1 и кортизола (нг/мл) в сыворотке крови особей форели, выращиваемых с разными режимами освещения и кормления

Временная точка (месяц)	IGF1		Кортизол	
	Контроль	Опыт	Контроль	Опыт
Сентябрь	4.62 ± 0.53	5.27 ± 1.22	3.27 ± 0.16	3.33 ± 0.14
Октябрь	3.89 ± 0.44	9.80 ± 1.78*#	3.03 ± 0.21	2.96 ± 0.17
Ноябрь	7.70 ± 1.59	9.65 ± 1.85	3.45 ± 0.08	3.32 ± 0.14
Апрель	11.95 ± 2.69	14.25 ± 2.29	3.25 ± 0.44	3.72 ± 0.28

* – различия между контролем и опытом достоверны, # – различия по сравнению со значениями в предыдущем месяце достоверны, $p < 0.05$.

Результаты проведенного исследования указывают на то, что введение круглосуточного режима освещения в сочетании с переносом кормления на ночное время оказывает существенное влияние на экспрессию генов миогенных регуляторных факторов (МРФ: *myog*, *myf5*, *myod1*, *myod2*) и мышечных белков (миозина). В октябре особи форели в группе с экспериментальным режимом отличались от особей из контрольной группы более высокими уровнями экспрессии миозина *myhc* и *mlc2*, что соответствовало преимуществу в темпах прироста массы рыб (Рисунок 3). Установлено, что показатели экспрессии генов *myhc* и *mlc2* могут отражать интенсивность процессов, связанных с биосинтезом белка, скоростью прироста мышц (Henvroy et al., 2006) и использоваться для оценки темпов мышечного роста у аквакультурных видов рыб (Johansen, Overturf, 2006; Georgiou et al., 2016; Alami-Durante et al., 2019). Уровни экспрессии генов *myhc* в ноябре и *mlc2* в апреле у рыб в группе с экспериментальным режимом освещения и кормления также были выше, чем в контрольной группе (Рисунок 3, Таблица 6).

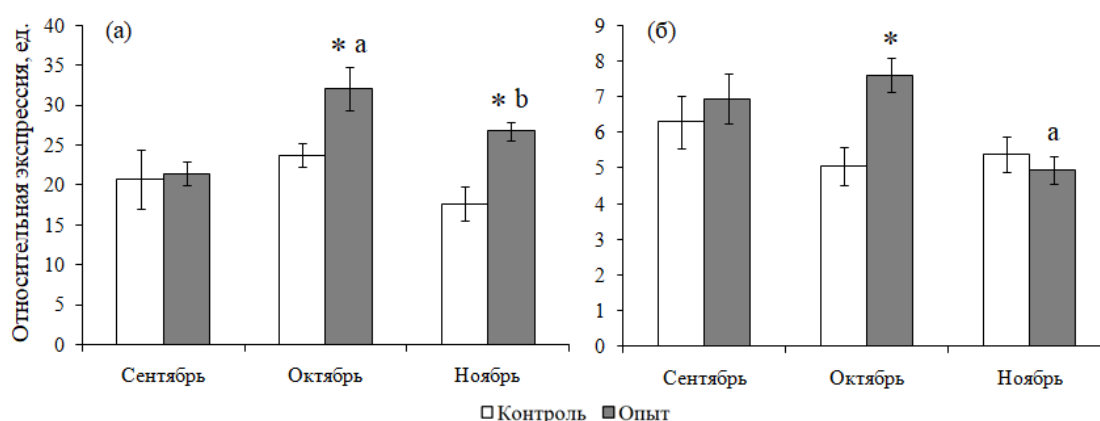


Рисунок 3. Относительный уровень экспрессии генов миозина: *myhc* (а), *mlc2* (б) в белых мышцах особей радужной форели (1+) из контрольной группы (естественное освещение, кормление днём) и экспериментальной группы (круглосуточное освещение, кормление ночью). Различия достоверны при $p < 0.05$: * – между контролем и опытом, ^a – по сравнению со значениями в предыдущем месяце, ^b – по сравнению со значениями два месяца назад.

Уровню экспрессии генов миозина (*myhc*, *mlc2*), а также содержанию IGF1 в сыворотке крови через месяц исследования соответствовали более высокие значения концентрации мРНК генов *myog* и *myod2* у рыб из группы «опыт» по

сравнению с таковыми у особей из контрольной группы (Рисунок 4). Вместе с тем, уровень экспрессии гена *myf5* был снижен в данной группе (Рисунок 4), что, предположительно, компенсировалось более высокими значениями экспрессии *myod2* и *myog*. Во втором месяце исследования в группе с круглосуточным освещением отмечалось повышение уровня экспрессии гена *myf5*, что сопровождалось увеличением экспрессии *myhsc*. Через семь месяцев исследования уровень концентрации мРНК генов *mlc2*, *myf5* и *myod1* были выше у рыб из группы «опыт» (Таблица 6). Ранее было установлено, что уровни экспрессии генов МРФ коррелируют с интенсивностью миогенных процессов (гипертрофии и гиперплазии) у рыб в онтогенезе (Johansen, Overturf, 2005). Таким образом, изменение режима освещения на круглосуточное и перенос кормления повлияло на экспрессию генов регуляции миогенеза у форели, что могло привести к изменениям в соотношении процессов гипертрофии и гиперплазии мышечной ткани.

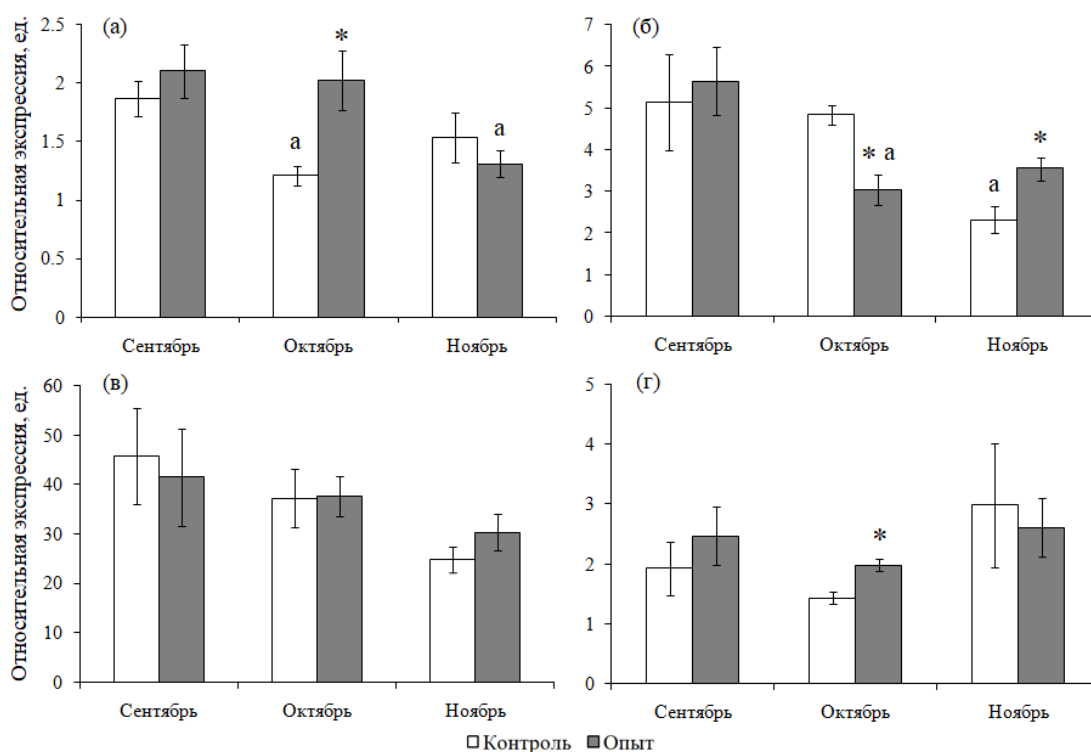


Рисунок 4. Относительный уровень экспрессии генов МРФ: *myog* (а), *myf5* (б), *myod1* (в), *myod2* (г) в белых мышцах особей радужной форели (1+) из контрольной группы (естественное освещение, кормление днём) и экспериментальной группы (круглосуточное освещение, кормление ночью). Различия достоверны при $p < 0.05$: * – между контролем и опытом, ^a – по сравнению со значениями в предыдущем месяце.

Таблица 6

Относительная экспрессия (ед.) мРНК генов в белых мышцах особей форели, выращиваемых с разными режимами освещения и кормления

Ген	Контроль	Опыт
<i>myhc</i>	23.29 ± 3.81	26.37 ± 1.96
<i>mlc2</i>	4.62 ± 0.45	7.95 ± 1.08*
<i>myog</i>	1.18 ± 0.08	1.28 ± 0.10
<i>myf5</i>	3.53 ± 0.23	5.95 ± 0.83*
<i>myod1</i>	22.93 ± 4.00	57.46 ± 8.93*
<i>myod2</i>	1.76 ± 0.38	2.13 ± 0.36
<i>mstn1a</i>	1.28 ± 0.27	3.20 ± 0.44*

* – различия между экспериментальными группами достоверны, $p < 0.05$.

Различия по уровню экспрессии гена миостатина *mstn1a*, негативного регулятора роста мышц у позвоночных (Thomas et al., 2000), были установлены в конце эксперимента: более высокие у особей в группе с постоянным освещением по сравнению с группой «контроль», так же, как и значения экспрессии генов МРФ (Таблица 6). Высокие значения в количестве копий гена *mstn1a* могут быть вызваны ответной реакцией на высокие уровни МРФ у особей из группы с экспериментальным режимом освещения, что может быть необходимым для регуляции интенсивности процессов миогенеза рыб (Langley et al., 2002). В осенний период исследования наблюдалось повышение уровня экспрессии гена *mstn1a* у форели из обеих групп, что, вероятно, связано с увеличением абсолютных темпов роста рыб и необходимостью регуляции для предотвращения бесконтрольного роста (Рисунок 5).

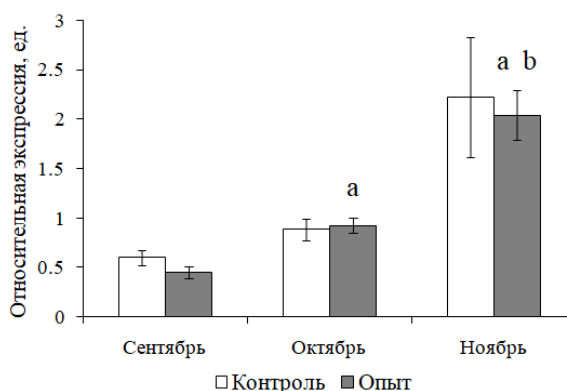


Рисунок 5. Относительный уровень экспрессии гена миостатина *mstn1a* в белых мышцах особей радужной форели (1+) из контрольной группы (естественное освещение, кормление днём) и экспериментальной группы (круглосуточное освещение, кормление ночью). Различия достоверны при $p < 0.05$: ^a – по сравнению со значениями в предыдущем месяце, ^b – по сравнению со значениями два месяца назад.

Исходя из вышеизложенных результатов, высокий уровень аэробного энергетического обмена в печени особей форели, выражающийся в активности ЦО и ПК, согласуется с данными по уровню экспрессии генов миозина, МРФ и миостатина в мышцах и концентрацией IGF1 в крови. Скорее всего, доступность корма и увеличенный уровень аэробного метаболизма позволяют рыбам, находящимся при постоянном освещении, использовать энергию не только для поддержания обмена веществ, но и для биосинтетических процессов, особенно для формирования мышечных тканей, которые требуют значительных затрат молекул АТФ. Таким образом, наряду с отсутствием выраженного стресса, режим с круглосуточным освещением и ночным кормлением благоприятно сказывается на состоянии организма, способствуют усилению интенсивности процессов мышечного роста и лучшему усвоению корма.

3.2 Уровень активности ферментов энергетического и углеводного обмена в мышцах и печени, и уровень экспрессии генов миозина, МРФ и миостатина в мышцах особей форели из разных размерных групп при применении в рационе кормов двух разных производителей

По результатам проведенного сравнительного анализа применение двух видов кормов разных производителей влияло на различия в показателях роста и выживаемости радужной форели разных размерных групп. В течение эксперимента, а также к его завершению в размерных группах РГ1 и РГ2 наблюдалась тенденция к большей массе рыб, питавшихся кормом №1, по сравнению с кормом №2 (Рисунок 6). За весь период исследования абсолютный прирост по массе составил: в РГ1 - 548 г и 389 г; РГ2 – 789 г и 631 г, РГ3 – 1222 и 1037 г для рыб питавшихся кормами №1 и №2, соответственно. Согласно учёту отхода, количество погибших рыб было выше при кормлении кормом №2 по сравнению с кормом №1 на 5 особей в РГ1, на 11 особей в РГ2 и на 12 особей в РГ3.

Стабильных различий в активности ферментов в мышцах особей радужной форели между группами «Корм №1» и «Корм №2» установлено не было. Согласно данным по времени после кормления (30 мин и 24 ч) каких-либо закономерностей

не было выявлено, что говорит об отсутствии влияния суточного голодания на активность ферментов энергетического и углеводного обмена в мышцах.

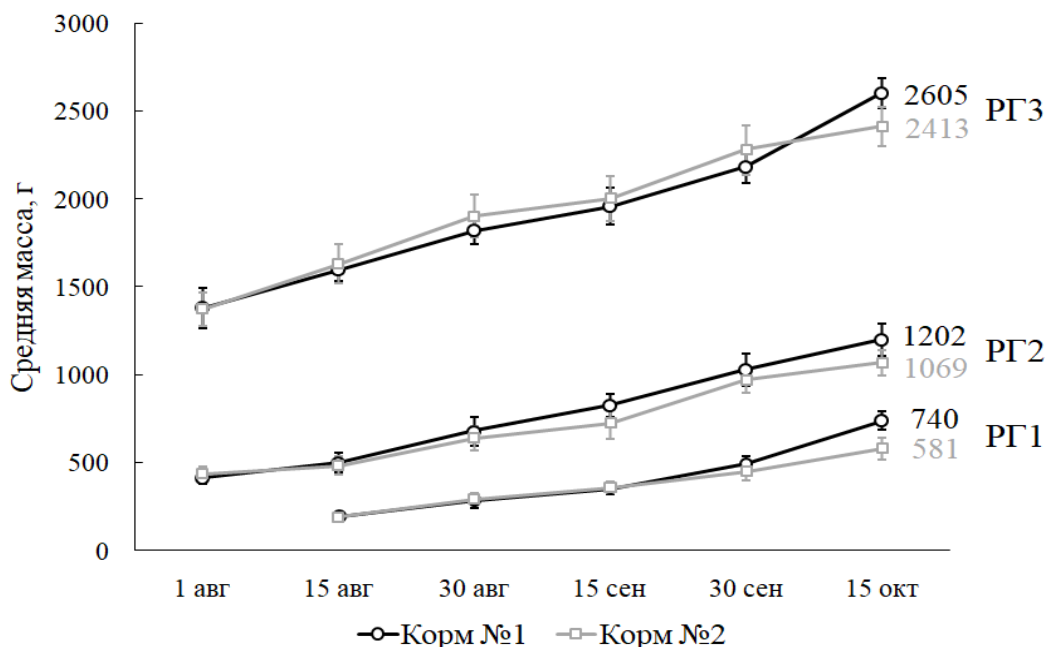


Рисунок 6. Средняя масса форели на протяжении эксперимента

Согласно сравнительному анализу активностей ферментов ЦО, ПК, альдолазы, ЛДГ, Г6ФДГ и α -ГФДГ в печени особей радужной форели выявлены межгрупповые различия в зависимости от поедаемого корма (Рисунок 7-9). Значимые различия между группами по корму установлены для рыб размерной группы 1 (РГ1) (Рисунок 7). Активность Г6ФДГ, ключевого фермента пентозофосфатного пути (ПФП), была выше в печени форели, получавших корм №2 в сравнении с показателем у рыб в группе «Корм №1». Эти различия могут указывать на увеличение у форели в группе «Корм №2» интенсивности ПФП и синтеза эквивалентов НАДФН, использующихся в других путях биосинтеза, в особенности, в липогенезе (Gauthier et al., 2008, Meton et al., 1999). Ранее было установлено, что вариации в содержании углеводов в корме могут влиять на липогенез и миогенез (Talukdar et al., 2019). Так было выявлено, что уровень активности фермента Г6ФДГ растёт с повышением количества углеводов в корме, уменьшается при голодании и коррелирует с объемом рациона у радужной форели, дорады и некоторых других видов рыб (Meton et al., 1999; Barroso et al., 1993;

Talukdar et al., 2019). Активность α -ГФДГ так же была выше в печени рыб, питавшихся кормом №2, что может быть связано с увеличением участия углеводных метаболитов в липидном обмене. Таким образом, высокая активность Г6ФДГ и α -ГФДГ у рыб, питающихся кормом №2, указывает на более активное использование углеводов в данной группе с направленностью на процессы биосинтеза липидов. Кроме того, уровень активности ПК был выше в печени особей из группы «Корм №2» (Рисунок 7). Учитывая отсутствие межгрупповых различий в активности ЦО, повышенное образование пирувата у этих рыб может быть связано с увеличением синтеза липидов по сравнению с группой, питавшейся кормом №1.

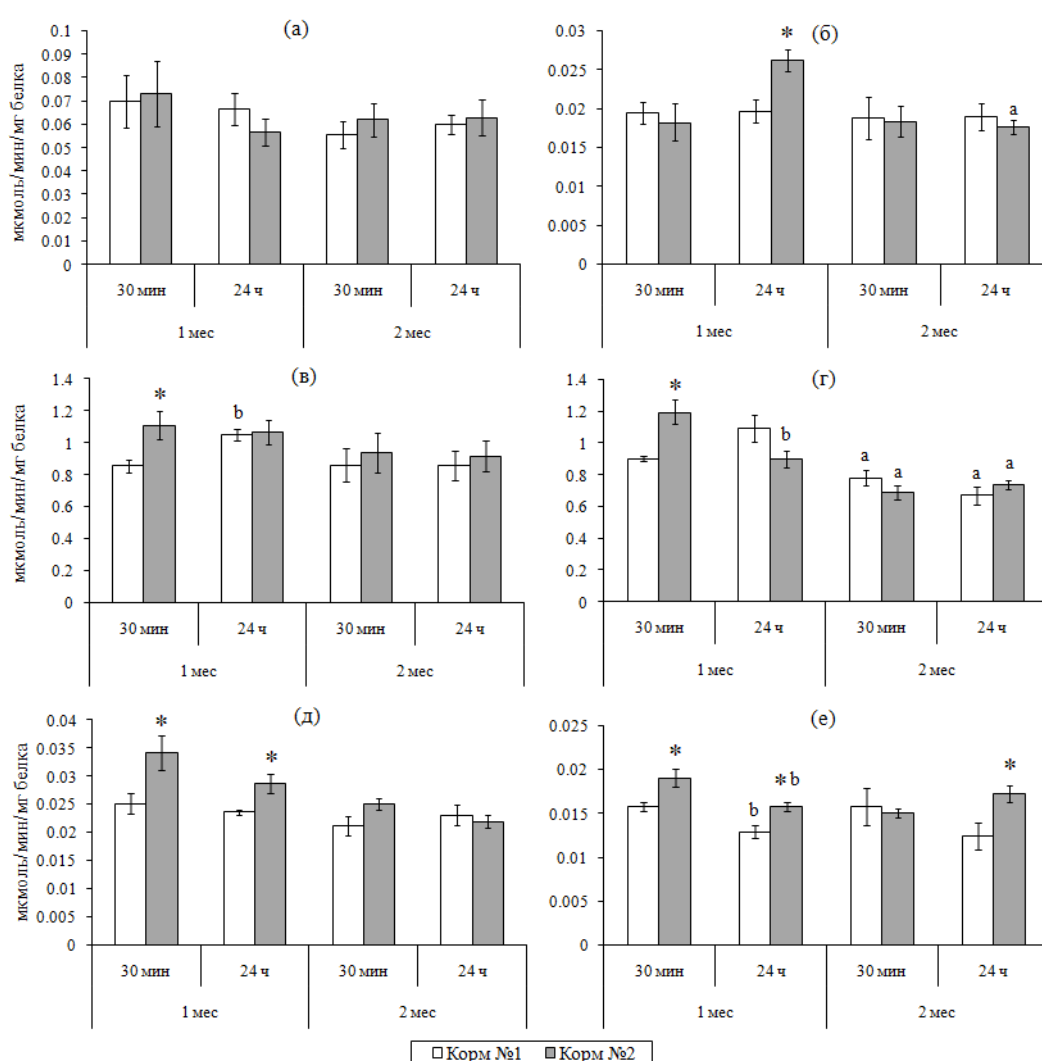


Рисунок 7. Уровень активности ферментов: (а) ЦО, (б) ПК, (в) ЛДГ, (г) альдолазы, (д) Г6ФДГ, (е) α -ГФДГ в печени особей форели из РГ1, питавшихся разными кормами. * – различия между группами «Корм №1» и «Корм №2» достоверны, ^a – различия между месяцами в соответствующей группе достоверны, ^b – различия по времени после кормления в соответствующей группе достоверны, $p < 0.05$.

В печени рыб из размерной группы 2 (РГ2) (Рисунок 8) установленные межгрупповые различия в активности ферментов Г6ФДГ и ПК, также как и для особей из РГ1, вероятно, связаны с путями использования углеводов в дальнейшем биосинтезе липидов, преимущественно у рыб питавшихся кормом №2. Следует отметить, что основные межгрупповые различия были зафиксированы в РГ1 и РГ2, в особенности, в размерной группе 1; различий в РГ3 практически не было выявлено (Рисунок 9). Таким образом, различия в активности ферментов печени могут указывать на различную реакцию рыб разного возраста (размера) на употребляемые корма и содержащийся в них комплекс питательных веществ.

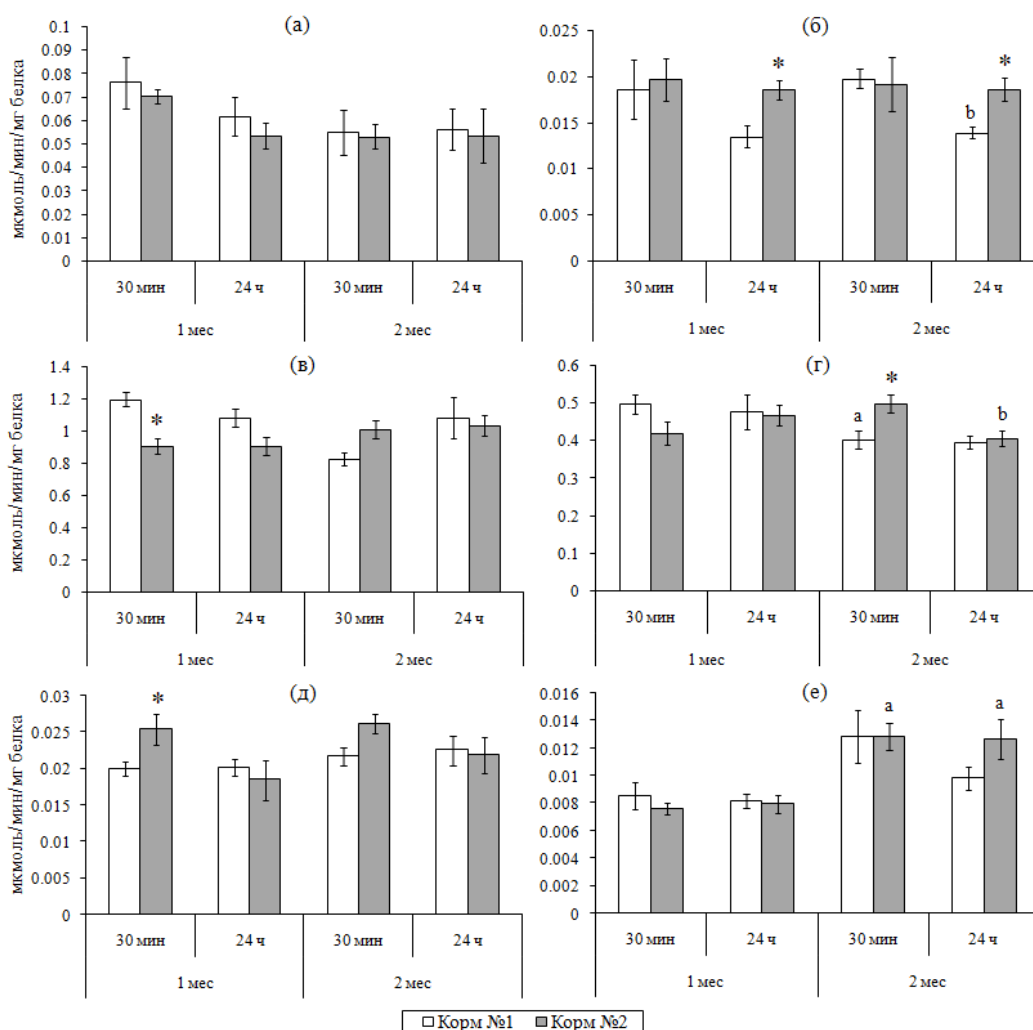


Рисунок 8. Уровень активности ферментов: (а) ЦО, (б) ПК, (в) ЛДГ, (г) альдолазы, (д) Г6ФДГ, (е) α-ГФДГ в печени особей форели из РГ2, питавшихся разными кормами. * – различия между группами «Корм №1» и «Корм №2» достоверны, ^a – различия между месяцами в соответствующей группе достоверны, ^b – различия по времени после кормления в соответствующей группе достоверны, $p < 0.05$.

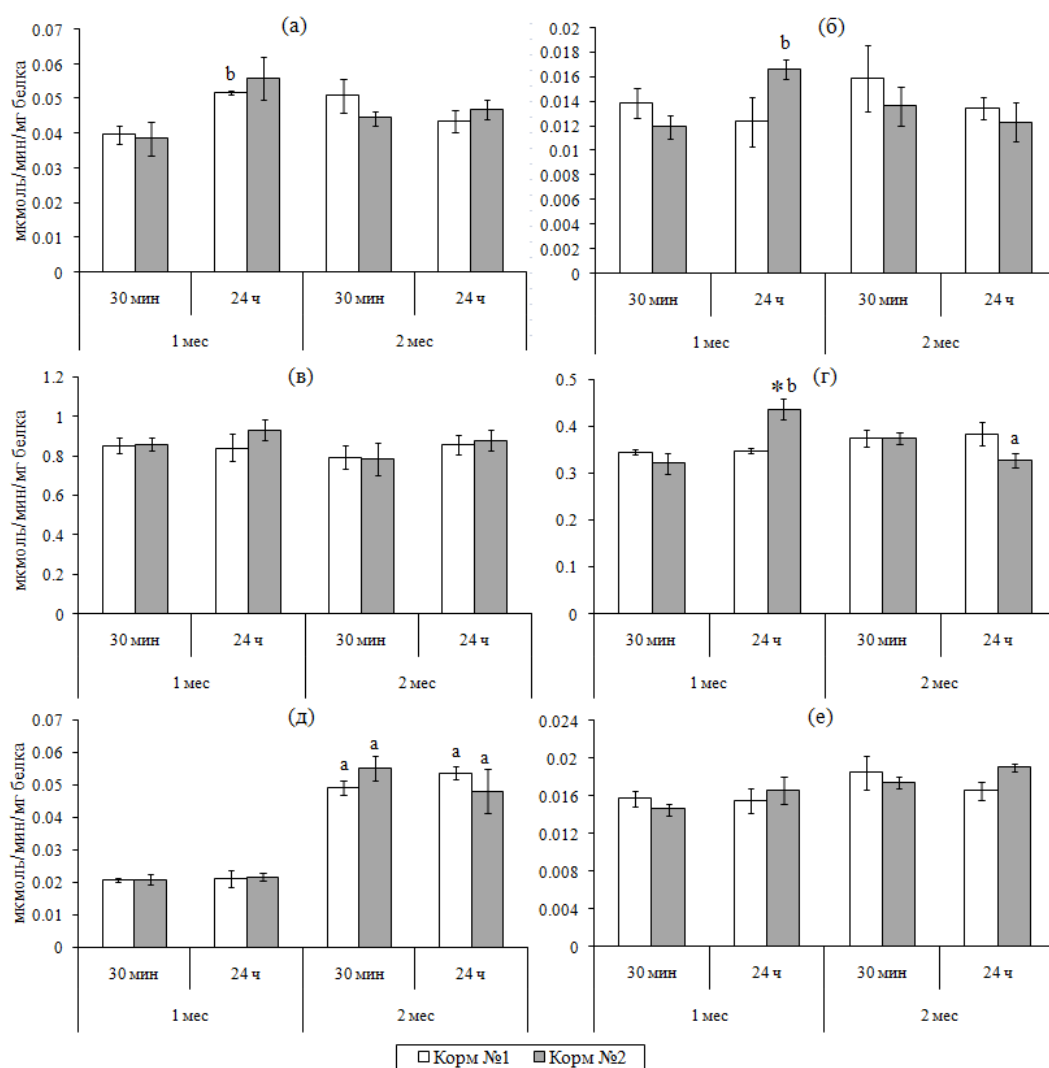


Рисунок 9. Уровень активности ферментов: (а) ЦО, (б) ПК, (в) ЛДГ, (г) альдолазы, (д) Г6ФДГ, (е) α-ГФДГ в печени особей форели из РГЗ, питавшихся разными кормами. * – различия между группами «Корм №1» и «Корм №2» достоверны, ^a – различия между месяцами в соответствующей группе достоверны, ^b – различия по времени после кормления в соответствующей группе достоверны, $p < 0.05$.

Стабильной динамики исследуемых показателей по времени после кормления установлено не было, однако выявлена закономерность в активности пируваткиназы (Рисунок 7-9). Различия между группами по корму, зафиксированные через 24 часа после кормления и отсутствующие через 30 минут, вероятно, показывают, что в данных экспериментальных условиях для межгрупповых различий активности пируваткиназной реакции, имеет значение период суточного голодания.

Характер динамики активности ферментов на протяжении всего периода исследования зависел от размеров рыб. У форели из РГ1 снижение значений активности альдолазы в обеих группах (Рисунок 10), вероятно, указывает на

снижение уровня использования углеводов в гликолизе (Llewellyn et al., 1998). У форели из РГ2 повышение активности α -ГФДГ в группе «Корм №2» наряду с повышенными значениями ПК, альдолазы и тенденцией к высоким значениям активности Г6ФДГ в данной группе (Рисунок 8) могут отражать повышение использования углеводов в синтезе липидов (Meton et al., 1999). У рыб из РГ3 резкое увеличение активности Г6ФДГ в обеих группах, скорее всего, связано с возрастными особенностями рыб и необходимостью в синтезе большого количества НАДФН (Рисунок 9), связанного с включением в общий метаболизм генеративного обмена.

Исходя из проведенных наблюдений, уровни активности ферментов ЦО, ПК и альдолазы оказались наименьшими в группе РГ3 относительно РГ1 и РГ2. Различия в активности этих ферментов между размерными группами могут быть связаны с созреванием рыб и соответствующим увеличением их размеров, что сопровождается метаболическими изменениями, направленными на активизацию генеративного обмена в ходе роста (Чурова и др., 2010).

Выявлены различия в экспрессии генов миозина (*myhc*), МРФ (*myog*, *myf5*, *myod2*) и миостатина (*mstn1a*) у особей радужной форели между группами, различающимися по используемому корму (Рисунок 10-12). Согласно результатам в РГ1 экспрессия гена тяжёлой цепи миозина *myhc* была выше в мышцах особей, питавшихся кормом №1 (Рисунок 10). Различие между группами может быть обусловлено метаболическими особенностями в синтезе белка и перераспределении питательных веществ при употреблении кормов с различающимся составом. Повышение белкового синтеза у форели, питавшейся кормом №1, относительно другой группы согласуется со средней массой рыб через два месяца эксперимента. Наряду с обнаруженными различиями в экспрессии гена *myhc*, установлены различия между группами по уровню мРНК генов миогенных регуляторных факторов (МРФ) *myf5* и *myog* также более высокие в группе «Корм №1» (Рисунок 10). Миогенные регуляторные факторы принадлежат семейству bHLH (basic helix-loop-helix) белков и являются мощными транскрипционными факторами для миогенеза (Johansen, Overturf, 2005). Гены *myf5* и *myod* отвечают за спецификацию и пролиферацию миобластов, *myog* контролирует дифференцировку миобластов, образование и созревание миофибрилл (Alami-Durante et al., 2019).

Ранее было выявлено, что уровень экспрессии генов, регулирующих миогенез, таких как *myod*, *myf5*, *mrf4*, *myog* коррелирует с процессами формирования мышц в ходе развития рыб (Johansen, Overturf, 2005). Изменения, инициированные на молекулярном уровне в генах, контролирующих механизмы роста мышц, могут привести к вариациям на клеточном уровне в количестве и размере миофибрилл (Alami-Durante et al., 2019). Согласно результатам экспрессии генов МРФ, можно предположить, что эффект применения корма №1 связан с изменением в интенсивности процессов пролиферации и дифференцировки миобластов по сравнению с этими показателями при использовании корма №2, что вследствие может повлиять на соотношение интенсивности гиперплазии и гипертрофии мышечных волокон. Уровень экспрессии гена миостатина *mstn1a*, аналогично генам миозина *myh3* и миогенных регуляторных факторов *myf5*, *myog* был выше в группе «Корм №1» по сравнению с группой «Корм №2» (Рисунок 10). По-видимому, обнаруженные различия вызваны ответной реакцией на высокие уровни MRF у рыб, питавшихся кормом №1, что требуется для контроля интенсивности гиперплазии и гипертрофии миофибрилл (Langley et al., 2002; Johansen, Overturf, 2006). Таким образом, межгрупповые различия в РГ1 могут указывать на то, что интенсивность процессов миогенеза у особей форели, питающихся кормом №1, была выше, что способствовало усилению синтеза мышечного белка и приросту массы на начальных стадиях развития в возрасте 6-7 месяцев.

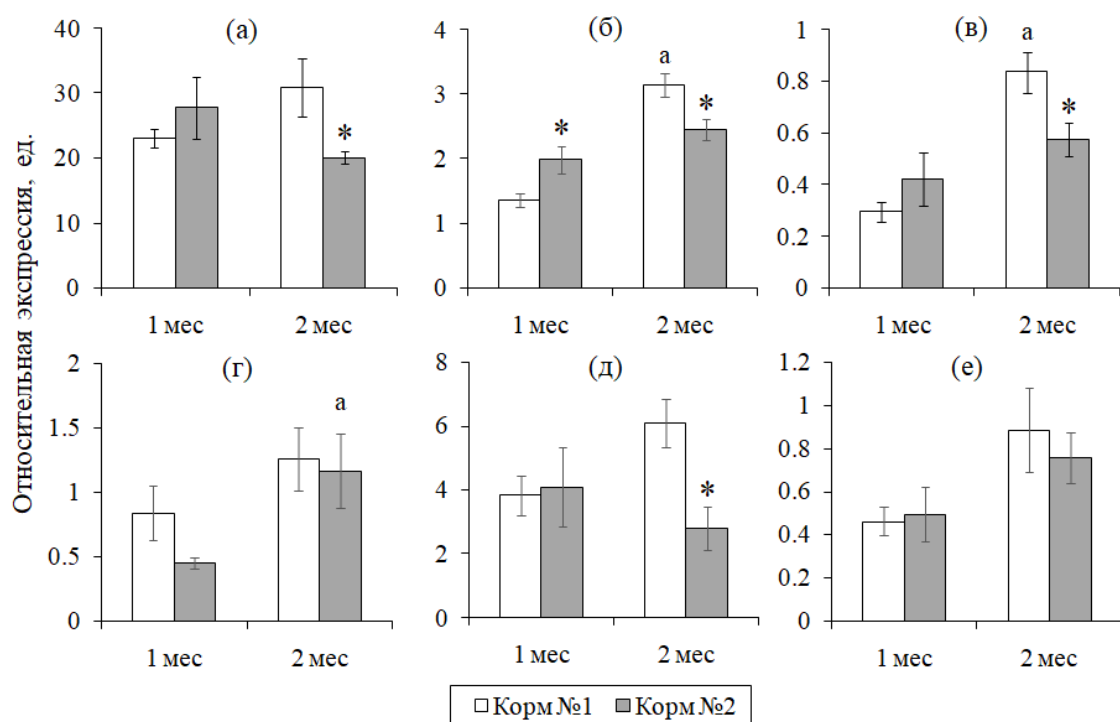


Рисунок 10. Относительный уровень экспрессии генов: (а) *myhc*, (б) *myog*, (в) *myf5*, (г) *myod2*, (д) *mstn1a*, (е) *msn1b* в белых мышцах особей форели из РГ1, питавшихся разными кормами. * – различия между группами «Корм №1» и «Корм №2» достоверны, ^a – различия между месяцами в соответствующей группе достоверны, $p < 0.05$.

Исследование экспрессии генов в РГ2 выявило различия в процессах регуляции миогенеза и синтеза мышечного белка миозина между группами «Корм №1» и «Корм №2» (Рисунок 11). Через месяц эксперимента уровни экспрессии *myhc*, *myog*, *myf5* и *mstn1a* были выше у рыб, питавшихся кормом №1, исходя из чего, можно предположить, что применение этого корма в первый год жизни (в возрасте 11 месяцев) способствует усилению процессов миогенеза и увеличению темпов прироста мышечной массы по сравнению с кормом №2. Различия через два месяца эксперимента были менее выраженные и разнонаправленные: уровень экспрессии гена *myod2* был выше в группе «Корм №1», а *myog* в группе «Корм №2», вероятно, за счёт увеличения экспрессии по сравнению с предыдущим месяцем. Данные результаты свидетельствуют о различиях в механизмах регуляции миогенеза между группами, притом, как и в РГ1 уровень молекулярно-генетических показателей роста мышц была выше у форели, питавшейся кормом №1. Также следует отметить, что наибольшие различия в интенсивности процессов миогенеза были зафиксированы в первый месяц исследования. В отличие от первых двух размерных групп, различия в РГ3 были минимальными и касались

только экспрессии гена *mstn1a* (Рисунок 12). В совокупности с данными по значениям показателям у форели из РГ1 и РГ2 полученные результаты демонстрируют, что влияние состава корма на регуляцию миогенеза может быть связано с возрастными особенностями рыб.

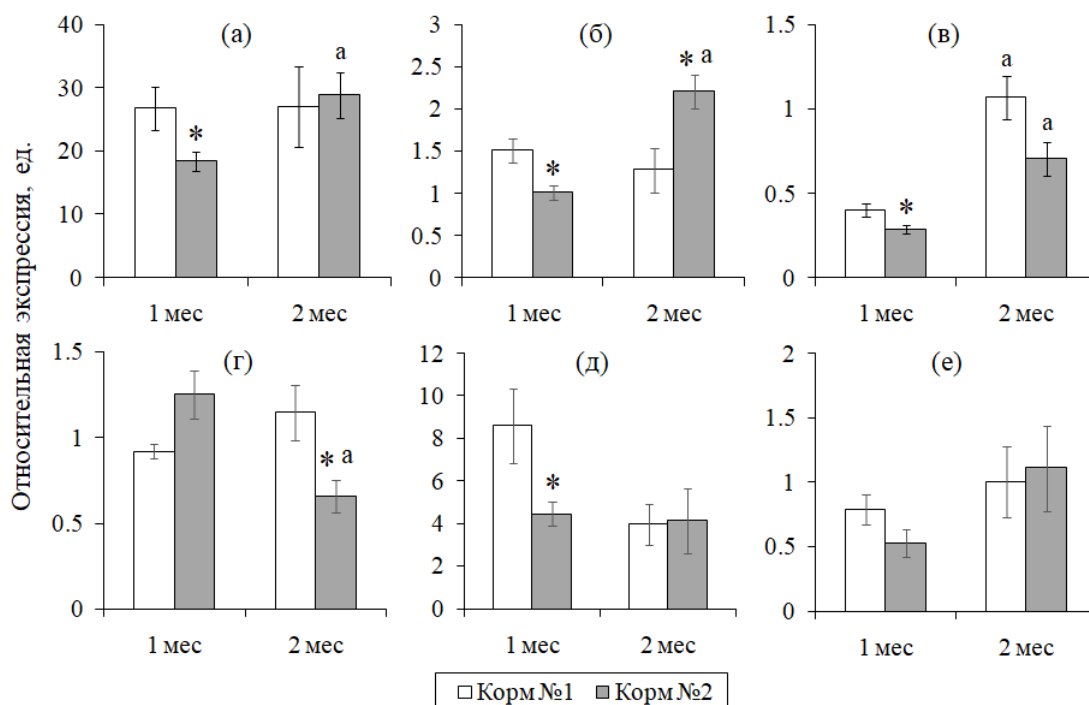


Рисунок 11. Относительный уровень экспрессии генов: (а) *myh3*, (б) *myog*, (в) *myf5*, (г) *myod2*, (д) *mstn1a*, (е) *msn1b* в белых мышцах особей форели из РГ2, питавшихся разными кормами. * – различия между группами «Корм №1» и «Корм №2» достоверны, ^a – различия между месяцами в соответствующей группе достоверны, $p < 0.05$.

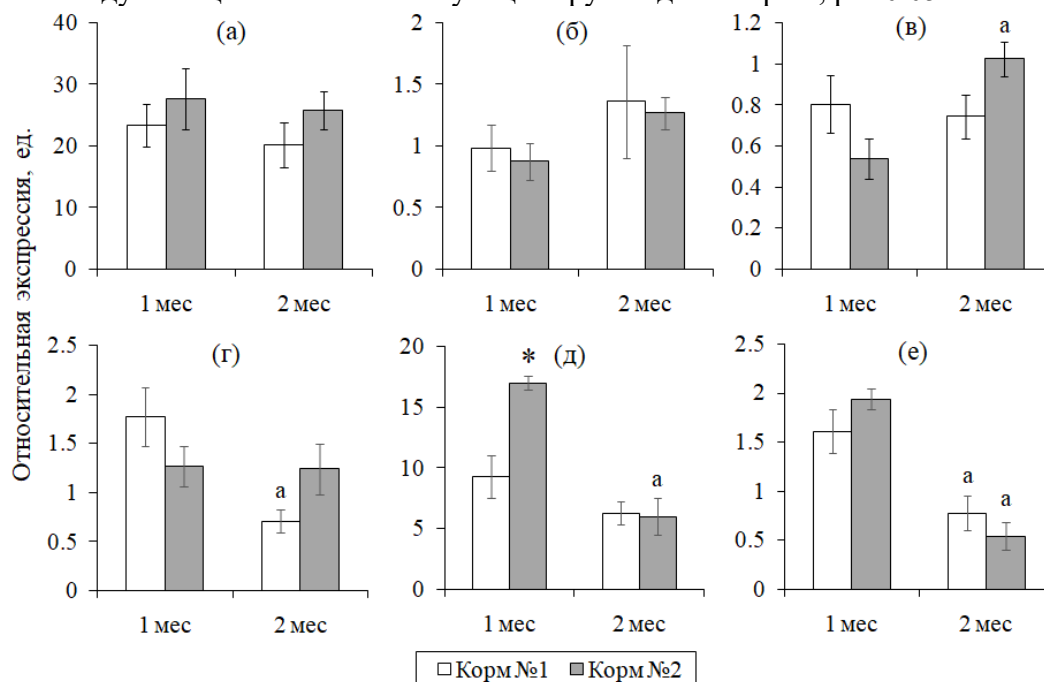


Рисунок 12. Относительный уровень экспрессии генов: (а) *myh3*, (б) *myog*, (в) *myf5*, (г) *myod2*, (д) *mstn1a*, (е) *msn1b* в белых мышцах особей форели из РГ3, питавшихся разными

кормами. * – различия между группами «Корм №1» и «Корм №2» достоверны, ^a – различия между месяцами в соответствующей группе достоверны, $p < 0.05$.

Следует также отметить динамику уровня экспрессии генов в течение эксперимента. Повышение экспрессии генов МРФ (*myf5* и *myod2*) в размерных группах 1 и 2 ко второму месяцу эксперимента в независимости от применяемого корма свидетельствует об интенсификации процессов мышечного роста в течение экспериментального периода (Рисунок 10, 11). Также, в РГЗ через два месяца исследования уровни экспрессии генов миостатина *mstn1a* и *mstn1b* снижались относительно первого месяца, что может отражать снижение контроля миогенеза в связи с уменьшением интенсивности процессов миогенеза (Рисунок 12).

Таким образом, результаты по активности ферментов в печени и экспрессии генов в мышцах позволяют предположить, что «Корм №2» в большей степени способствует использованию продуктов метаболизма углеводов в липогенезе, а корм №1 – интенсификации процессов миогенеза в ранние периоды роста у сеголеток из первых двух размерных групп, что согласуется с их массой. Поэтому можно предположить, что, несмотря на аналогичный, согласно данным производителей, процент содержания макронутриентов в кормах, прежде всего, имеют значение состав и количественное соотношение ингредиентов, и, главным образом, источник происхождения белков, жиров и углеводов. Для размерных групп установлена разница по характеру различий в активности изученных ферментов и экспрессии генов, что связано с особенностями физиологических процессов на разных стадиях развития. Как известно, относительные темпы роста выше у рыб в начале первого года жизни, затем, при достижении определённых размеров они снижаются, и усиливается расход энергетических ресурсов на генеративный обмен. В данной работе наибольшие различия по исследуемым показателям между группами касались РГ1 и практически отсутствовали в РГЗ.

4. ВЫВОДЫ

1) Введение в технологию выращивания радужной форели в условиях Южного региона РФ таких факторов, как круглосуточное освещение и варьирование рациона кормления оказывает влияние на темпы роста рыб, уровень экспрессии

генов транскрипционных факторов регуляции миогенеза и активность ферментов энергетического и углеводного обмена.

2) Установлено наличие межгрупповых различий в одновременной экспрессии генов миогенных регуляторных факторов (*myf5*, *myog*, *myod1*, *myod2*), миозина и миостатина в мышцах форели, что, вероятно, связано с различиями в механизмах регуляции мышечного роста у рыб в зависимости от воздействия дополнительного освещения и при применении кормов с разным составом ингредиентов.

3) Исследуемые факторы воздействуют на разные метаболические пути. Круглосуточное освещение влияет на аэробный обмен и перераспределение метаболических субстратов; употребление рыбами разных кормов - на пути, связывающие обмен углеводов и липогенез.

4) Изменение в темпах роста рыб в условиях круглосуточного освещения обусловлено различиями в концентрациях IGF-I в сыворотке крови в первый месяц исследования.

5) Влияние кормов с различающимся составом ингредиентов на экспрессию исследуемых генов в мышцах форели и активности ферментов в печени характерно для рыб в первый год развития и меньших по массе (до 1000 г).

6) Период 24-часового голодания у форели при кормлении кормами разных составов является важным фактором для проявления межгрупповых различий в активности пируваткиназы.

5. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты исследования позволили получить новую информацию, дополняющую имеющиеся к настоящему времени сведения о приспособительных реакциях к изменению светового режима и рациона кормления у молоди радужной форели на уровне изменения активности ферментов энергетического и углеводного обмена и экспрессии генов, регулирующих миогенез, следствием чего становится возможным поддержание физиолого-биохимического гомеостаза организма в условиях вариабельности факторов в технологии выращивания в аквакультуре. Согласно полученным данным изменение режима освещения на круглосуточное и переход на ночное кормление привели к высокому уровню аэробного обмена в

печени особей форели. Данные условия выращивания отражались на повышении концентрацией IGF1 в сыворотки крови, изменении одновременной экспрессии миогенных регуляторных факторов, повышении экспрессии гена миозина, что согласовывалось с более высокими темпами роста и выживаемости форели по сравнению со значениями этих показателей у особей при применении стандартной технологии выращивания. Впервые показано, что влияние круглосуточного освещения может быть связано с метаболическими перестройками, отражающими перераспределение субстратов, используемых в энергетическом обмене, а именно со снижением уровня использования углеводов. При этом определение уровня кортизола в крови не показало наличие стрессовых реакций. Таким образом, режим с круглосуточным освещением и ночным кормлением, преимуществом которого является наличие относительно низкой температуры воды и высокого уровня кислорода, благоприятно сказывается на состоянии и темпах роста организма, способствует усилению аэробного обмена, интенсивности процессов миогенеза и усвоения питательных веществ корма.

Использование двух кормов разных производителей с идентичным соотношением макронутриентов, но различающихся некоторыми ингредиентами, выявило определённые закономерности в изменениях биохимических и молекулярно-генетических показателей. Результаты изучения позволили выявить разнонаправленное действие на пути метаболизма кормов с разным ингредиентным составом. Так было показано, что применение корма №2 в большей степени способствовало использованию продуктов метаболизма углеводов в синтезе липидов (повышение активности пируваткиназы, глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы, α -глицерофосфатдегидрогеназы), а использование корма №1 приводило к повышению значений молекулярно-генетических показателей темпов роста (экспрессии генов мышечных белков и миогенных регуляторных факторов). При изучении суточной динамики активности ферментов выявлено, что различия в активности ПК проявлялись только через сутки после кормления, что может указывать на роль суточного голодания в метаболизме углеводов. Согласно сравнительному анализу выявлено, что наиболее заметные различия в изучаемых показателях между группами по корму наблюдались в размерной группе рыб с начальной средней массой 192.2 ± 11.8 , тогда как у особей с массой выше 1300 г

они практически отсутствовали. Вероятно, это связано с особенностями физиологических процессов, характерных для различных стадий развития рыб. Можно заключить, что состав корма, количественное соотношение ингредиентов, источник происхождения белков, жиров и углеводов играют важную роль на ранних этапах онтогенеза форели.

Таким образом, результаты данной работы подтвердили и существенно дополнили имеющиеся сведения о биохимических адаптациях ферментов, закономерностях метаболизма и процессов миогенеза на ранних этапах роста у радужной форели при изменении условий выращивания. Была показана эффективность использования круглосуточного освещения и ночного кормления при выращивании холодолюбивой радужной форели в условиях Южного региона. Результаты исследования могут быть использованы при составлении практических рекомендаций по выращиванию молоди радужной форели на рыбоводческих предприятиях, что позволит разработать более эффективные технологии выращивания, обеспечивающие максимальную продуктивность и рентабельность аквакультуры.

Список основных научных публикаций, подготовленных по результатам научно-квалификационной работы

- 1) Rodin M.A., Kuznetsova M.V., Krupnova M.Yu., Kuritsyn A.E., Murzina S.A., Nemova N.N. Activity of Energy and Carbohydrate Metabolism Enzymes in Rainbow Trout Fingerlings (*Oncorhynchus mykiss* Walb.) When Fed Two Types of Commercial Feed / Biology Bulletin, 2024, Vol. 51, No. 6, P. 1539-1548. (WoS Q4, Scopus Q3, ядро РИНЦ, уровень Белого списка 2)
- 2) Rodin M.A., Kuznetsova M.V., Krupnova M.Yu., Kuritsyn A.E., Nemova N.N. Activities of Energy and Carbohydrate Metabolism Enzymes in Rainbow Trout *Oncorhynchus mykiss* Walb. upon Introduction of 24-hour Lighting in Aquaculture in Southern Russia / Doklady Biological Sciences, 2024, Vol. 519, P. 411-416. (Scopus Q3, ядро РИНЦ, уровень Белого списка 2)
- 3) Rodin M.A., Kuznetsova M.V., Krupnova M.Yu., Kuritsyn A.E., Nemova N.N. Biochemical and Molecular-Genetic Growth Indices of Rainbow Trout (*Oncorhynchus*

- mykiss* Walb.) under the Conditions of the Southern Region of the Russian Federation in a Long-Term Study / *Biology Bulletin*, 2025, Vol. 52. (WoS Q4, Scopus Q3, ядро РИНЦ, уровень Белого списка 2)
- 4) Rodin M.A., Krupnova M.Yu., Kantserova N.P., Lysenko L.A., Sukhovskaya I.V., Kuznetsova M.V. Energy Metabolism and Regulation of Myogenesis in Rainbow Trout (*Oncorhynchus mykiss* Walb.) Fed with a Dietary Supplement // *Biology Bulletin*, 2023, Vol. 50, Suppl. 4, P. S534–S546. (WoS Q4, Scopus Q4, РИНЦ, уровень Белого списка 2)
 - 5) Kuznetsova M.V., Rodin M.A., Shulgina N.S., Krupnova M.Y., Kuritsyn A.E., Nemova N.N. (). Gene Expression of GH/IGF Axis Components and Myogenic Regulatory Factors in Juvenile Rainbow Trout (*Oncorhynchus mykiss* Walb) under the Influence of Continuous Lighting / *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, 2025, Vol 61(1), P. 162-176. (Scopus Q4, ядро РИНЦ, уровень Белого списка 4)
 - 6) Родин М.А., Кузнецова М.В., Немова Н.Н. Влияние дополнительного освещения на биохимические и молекулярно-генетические показатели роста радужной форели (*Oncorhynchus mykiss* Walb.) в условиях аквакультуры южного региона РФ / БАЛТИЙСКИЙ МОРСКОЙ ФОРУМ: материалы XII Международного Балтийского морского форума 30 сентября – 4 октября 2024 года [Электронный ресурс]: в 6 т. Т. 3: Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоемов, XII Национальная научная конференция. – Калининград: БГАРФ ФГБОУ ВО «КГТУ», 2024, с. 140-144.
 - 7) Родин М.А., Кузнецова М.В., Шульгина Н.С., Курицын А.Е., Немова Н.Н. Активность ферментов энергетического и углеводного обмена у сеголеток радужной форели (*Oncorhynchus mykiss* Walb.) при введении дополнительного освещения в технологию товарного выращивания в условиях Южного региона РФ // Фундаментальные и прикладные аспекты адаптации живых организмов к изменяющимся условиям окружающей среды Севера: исследования, инновации, перспективы: тезисы докладов Всероссийской научной конференции с международным участием, Петрозаводск, 9-13 сентября 2024 г. – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2024, с. 71.
 - 8) Родин М.А., Кузнецова М.В., Крупнова М.Ю., Курицын А.Е., Немова Н.Н., Мурзина С.А. Активность ферментов энергетического и углеводного обмена и

уровень экспрессии генов регуляторов миогенеза у сеголеток радужной форели (*Oncorhynchus mykiss* Walb.) при кормлении двумя видами коммерческих кормов // Материалы всероссийской научно-практической конференции «Лососевые рыбы: биология, воспроизводство, промысел», Мурманск, Полярный филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ПИНРО» им. Н.М. Книповича), 2023, с 351-358.

- 9) Родин М.А., Кузнецова М.В., Крупнова М.Ю., Курицын А.Е., Мурзина С.А., Немова Н.Н. Биохимические и молекулярно-генетические показатели оценки темпов роста у радужной форели (*Oncorhynchus mykiss* Walb.) при кормлении двумя видами коммерческих кормов // Фундаментальные и прикладные аспекты адаптации живых организмов к изменяющимся условиям окружающей среды Севера: исследования, инновации, перспективы: тезисы докладов Всероссийской научной конференции с международным участием, Петрозаводск, 9-13 сентября 2024 г. – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2024, с. 72.
- 10) Родин М.А., Кузнецова М.В., Крупнова М.Ю., Курицын А.Е., Немова Н.Н., Мурзина С.А. Молекулярно-генетические показатели оценки темпов роста у радужной форели (*Oncorhynchus mykiss* Walb) разных возрастных групп при кормлении двумя видами коммерческих кормов // Тезисы докладов II Международной научно-практической конференции «Изучение водных и наземных экосистем: история и современность», Севастополь, ФИЦ ИнБЮМ, 2022, с. 292-293.

Список всероссийских и международных конференций, на которых были представлены результаты научно-квалификационной работы

- 1) «Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоемов», Калининград, БГАРФ ФГБОУ ВО «КГТУ», 2024 (2 устных доклада, докладчик и соавтор)
- 2) «Фундаментальные и прикладные аспекты адаптации живых организмов к изменяющимся условиям окружающей среды Севера: исследования, инновации, перспективы», Петрозаводск, КарНЦ РАН, 2024 (устный и стендовый доклад)
- 3) «Лососевые рыбы: биология, воспроизводство, промысел», Мурманск, Полярный филиал ФГБНУ «ВНИРО», 2023 (2 устных доклада, докладчик и соавтор)

- 4) «Изучение водных и наземных экосистем: история и современность», Севастополь, ФИЦ ИнБЮМ, 2022 (стендовый доклад)

Список конкурсных проектов

- 1) Проект РНФ № 23-24-00617 «Молекулярно-генетические и биохимические показатели в оценке темпов роста садковой форели при введении дополнительного освещения в технологию товарного выращивания в условиях Южного региона РФ» (руководитель к.б.н. Кузнецова М.В., 2023-2024)
- 2) Договор с ООО "Аквакультура" на выполнение НИР по теме «Научно-методические исследования по усовершенствованию выращивания лососевых рыб (атлантический лосось и радужная форель) для получения высококачественной рыбной продукции в условиях Осетии» (руководитель д.б.н. Мурзина С.А., 2021 г.)