

УДК 574.24:591.351:597.552.51

ВЛИЯНИЕ ФОТОПЕРИОДА НА РОСТ И РАЗВИТИЕ ЛОСОСЕВЫХ SALMONIDAE СЕВЕРНЫХ ШИРОТ

© 2021 г. Н. С. Шульгина¹, *, М. В. Чурова¹, Н. Н. Немова¹

¹Институт биологии Карельского научного центра РАН
Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185910 Россия

*E-mail: shulgina28@yandex.ru

Поступила в редакцию 28.08.2020 г.

После доработки 17.10.2020 г.

Принята к публикации 20.10.2020 г.

Одним из факторов, влияющих на рост, развитие, пищевое поведение и обмен веществ рыб, является длина светового дня (фотопериод). Использование различных режимов регулирования фотопериода в период развития молоди лососевых оказывает влияние на время превращения пестрятки в смолта (процесс смолтификации), что в условиях искусственного выращивания способствует их более раннему переносу в морскую воду. Показано, что воздействие длительных периодов освещения на некоторых представителей Salmonidae является определяющим для отсрочки времени полового созревания при достижении особями необходимого размера. Обсуждаются также данные по синергетическому воздействию температуры и фотопериода на рост и репродуктивный цикл лососевых рыб с целью ускорения или задержки сроков развития ооцитов. Приводятся данные литературы и собственных исследований о влиянии световых режимов на формирование и рост скелетных мышц (на профили экспрессии генов в белых мышцах, экспрессию миогенных регуляторных факторов, наряду с изменениями уровней энергетического и углеводного метаболизма) у лососевых рыб.

DOI: 10.31857/S0044459621010073

Физиологические и поведенческие закономерности роста у животных, как правило, модулируются через взаимодействия с биотическими и абиотическими факторами окружающей среды. В основе поведения рыб, как и других животных, лежат циркадный (например, кормление) и цирканнуальный (например, нерест) циклы. Такое ритмичное поведение обычно контролируется устойчивым эндогенным ритмом, или биологическими часами, требующими для синхронизации циклов развития экзогенного сигнала (zeitgeber). Фотопериод, температура, наличие пищи — все эти факторы координируют цикличность процессов развития у большинства рыб (Bromage et al., 2001). Для рыб, обитающих в высоких широтах, таких как лососевые, именно сезонно меняющийся фотопериод, вероятно, является наиболее важным фактором, контролирующим их жизненный цикл (Boeuf, Falcón, 2002).

Рыбы, как и другие позвоночные, чувствительны к свету и воспринимают его посредством фоторецепторов сетчатки глаз и эпифиза (шишковидной железы), которые получают и преобразовывают эту информацию в нейрогормональные сигналы (Falcón et al., 2010). У атлантического лосося (*Salmo salar* L.) непосредственно шишковид-

ную железу покрывает прозрачная ткань, которую обычно называют “окном шишковидной железы”. В ответ на световые раздражители шишковидная железа, в зависимости от продолжительности светового дня, высвобождает в кровоток различное количество регуляторных химических веществ, в первую очередь индоламинный гормон — мелатонин. У некоторых видов этот ритм выработки гормона находится под эндогенным контролем (циркадной системы), но у лососевых секреция мелатонина контролируется только фотопериодом (Falcón, Zohar, 2018), и уровни циркулирующего мелатонина точно отражают цикл “свет–темнота”, а его синтез меняется обратно пропорционально освещенности: низкие уровни гормона в плазме и спинномозговой жидкости наблюдаются в течение дня, а высокие — ночью (Randall et al., 1995; Migaud et al., 2010). Мелатонин обладает нейрогормональными свойствами (влияет на метаболизм гормонов щитовидной железы, секрецию гормона роста) и оказывает комплексное воздействие на репродуктивную систему, потребление пищи, регулирует процессы роста, связанные с размножением у рыб (Migaud et al., 2010; Falcón, Zohar, 2018).

Одним из главных внутренних регуляторов роста является так называемая соматотропная ось — мультигормональная система, которая состоит из гормона роста (ГР), рецепторов ГР, инсулиноподобных факторов роста (ИФР), их рецепторов и связывающих белков. Соматотропная ось участвует во многих физиологических процессах у рыб, включая смолтификацию, половое созревание, поведение, дифференцировку, рост и пролиферацию клеток, скелетный и мышечный рост (Björnsson, 1997; Duan, 1998). Гормон роста, секретируемый гипофизом, стимулирует у лосося выработку в печени ИФР-I, особенно в периоды интенсивного роста, связанные со смолтификацией (McCormick et al., 2000). Таким образом, ось “ГР–ИФР”, наряду с другими гормонами, является неотъемлемой частью процессов, лежащих в основе роста и развития рыб. Воздействие продолжительных световых периодов приводит к повышению уровней ГР и ИФР-I, улучшению аппетита, уменьшению коэффициента конверсии корма и ускорению роста у лососевых (McCormick et al., 2000; Nordgarden et al., 2003, 2005; Taylor et al., 2005). Полагают, что увеличение уровня ИФР-I отражает сезонный рост рыб, обусловленный воздействием фотопериода, а увеличение потребления ими пищи является ответной реакцией на возрастание потребности в энергии для поддержания роста (Picha et al., 2008).

ВЛИЯНИЕ ФОТОПЕРИОДА НА ПОКАЗАТЕЛИ РОСТА НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА ЛОСОСЕВЫХ

Было показано (Önder et al., 2016), что удлинённый световой день (24 ч — свет) положительно влияет на скорость утилизации желточного мешка у личинок ручьевой форели (*Salvelinus fontinalis* Mitchell, 1814), которые достигают большего размера и обнаруживают меньшую смертность (“отход”) при переходе с эндогенного типа питания на экзогенный по сравнению с группами, находящимися при естественном освещении и без освещения.

Другими исследованиями (Endal et al., 2000; Johnston et al., 2003b; Oppedal et al., 2006; Hansen et al., 2017) было продемонстрировано, что в зимний период при воздействии постоянного освещения рост рыб не прекращается, в то время как в естественных условиях обитания он замедляется на протяжении осени и зимы. На практике этот эффект используют многие фермеры в Норвегии и Шотландии для улучшения роста рыб в период с октября по апрель. В обзоре исследований по влиянию фотопериода на рост рыб (Voeuf, Falcón, 2002) было отмечено, что искусственно изменённый фотопериод действует на лососевых как директивный фактор, контролирующий рост по-

средством прямой фотостимуляции соматотропной оси или как “zeitgeber”, т.е. синхронизируя эндогенные ритмы с годовым циклом (Endal et al., 2000; Oppedal et al., 2006). Постсмолты атлантического лосося, которых осенью перенесли в морскую воду и содержали при постоянном освещении (24С) с января по июнь, спустя пять месяцев после включения света были больше по массе и имели более высокий коэффициент упитанности по сравнению с группами, находящимися при естественном освещении (Hansen et al., 2017). Ранее в ряде работ также было установлено, что непрерывный искусственный свет, наложенный на естественный цикл освещённости, увеличивающийся в конце зимы и весной, оказывает стимулирующее воздействие на рост атлантического лосося в морских садках (Endal et al., 2000; Johnston et al., 2003b; Oppedal et al., 2006). Так, смолты атлантического лосося возраста 0+, которых перенесли в морскую воду и содержали при разных сочетаниях естественного и постоянного освещения, росли лучше при круглосуточном освещении, чем при естественном, и были на 21% больше по массе (Oppedal et al., 2006). Рыбы реагировали на удлинённый световой режим опережающим сезонное развитие ростом и повышением коэффициента упитанности, долговременным усилением роста и улучшенной конверсией корма. В похожем эксперименте (Endal et al., 2000) было показано, что по сравнению с контрольной группой (естественное освещение) воздействие непрерывного дополнительного освещения на постсмолтов атлантического лосося в период с ноября, декабря или января по июль привело к снижению их удельных темпов роста на 48–52% в течение первых 6 недель с последующим повышением в течение следующих 4–5 мес. Чем дольше было воздействие постоянного освещения, тем дольше сохранялся период более высоких темпов роста, что предполагает прямую фотостимуляцию роста — эффект будет иметь силу только до тех пор, пока применяется дополнительное освещение. В подтверждение теории прямой фотостимуляции роста рыб было установлено (Taylor, Migaud, 2009), что чем раньше и чем длительнее происходит воздействие постоянного освещения на молодь радужной форели (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum, 1792), выращиваемую в осенне-весенний период в бассейнах с пресной водой, тем выше темпы ее роста в течение более продолжительного периода. В другой работе (Johnston et al., 2003b) также было высказано предположение, что усиление роста мышц у особей атлантического лосося, содержащихся при непрерывном освещении в зимний период их жизни в море, может быть вызвано прямой фотостимуляцией. Спустя 40 дней после включения непрерывного освещения эти рыбы имели на 28,5% больше мышечных волокон, нежели особи, выращенные

при естественном освещении. Впоследствии рыбы в условиях постоянного освещения росли лучше и достигли на 30% большей массы тела после середины лета.

В исследованиях, описанных выше (Endal et al., 2000; Orpedal et al., 2006), авторы наблюдали за рыбами на протяжении более длительного времени (10–12 мес.), что позволило выявить продолжительный эффект на темпы роста постсмолтов лосося и после выключения дополнительного освещения (24C : 0T) (в отличие от таковых при естественном освещении). Это подтверждает теорию скорректированного годового ритма роста — постоянное освещение регулирует круглогодичные (сезонные) ритмы аппетита и роста, т.е. фотопериод действует как “zeitgeber”, а не как прямой стимулятор роста у постсмолтов лосося.

Вероятно, стимуляция роста связана прежде всего с удлинением световым днем, а не с более длительным периодом кормления. Этот эффект следует интерпретировать как стимуляцию аппетита посредством нейроэндокринных реакций в ответ на воздействие длинного светового дня (Strand et al., 2018). Лососевые особенно восприимчивы к удлинению продолжительности дня и хорошо растут при непрерывном освещении, постоянно питаясь во время фотофазы. Было установлено, что рост атлантического лосося может зависеть от воздействия света не только благодаря стимулирующему влиянию последнего на потребление пищевых ресурсов (повышение аппетита) (Handeland et al., 2003), но и за счет более эффективной конверсии корма в условиях дополнительного освещения (Nordgarden et al., 2003). При разведении радужной форели с целью ускорения роста рыб и снижения коэффициента конверсии корма также было рекомендовано (Ergün et al., 2003; Sonmez et al., 2009; Barimani et al., 2013) использовать более продолжительные периоды освещения (16C : 8T и 24C : 0T).

При изучении влияния постоянного/естественного освещения, а также режимов кормления на рост личинок радужной форели, выращиваемых в открытых бассейнах с пресной водой, было обнаружено, что на стимуляцию роста влияет не удлинение периода кормления, а увеличение продолжительности дневного освещения как такового (Taylor et al., 2006). Поскольку у радужной форели сохраняются ритмы пищевого поведения “по требованию” и после перехода к постоянному освещению (Sánchez-Vázquez, Tabata, 1998), усиленный рост рыб, скорее всего, является следствием физиолого-биохимических изменений метаболизма, приводящих к повышению двигательной активности, улучшению аппетита и/или конверсии корма при увеличении продолжительности светового дня (Imsland et al., 1995; Petit et al., 2003).

Поскольку в природных условиях имеет место синергетическое воздействие фоторежима и температуры среды на рыб, представляется интересным вопрос о том, в какой степени свет может компенсировать снижение темпов роста атлантического лосося в период его выращивания при низких температурах морской воды. В настоящее время информации об этом не так много. Например, было показано (Døskeland et al., 2016), что эффект непрерывного освещения, стимулирующий рост, может проявляться сильнее при низкой температуре окружающей среды по сравнению с почти оптимальной, что свидетельствует об обратной зависимости температуры и степени влияния непрерывного света на рост рыб. Кроме того, по мнению авторов, использование дополнительного искусственного освещения будет положительным образом сказываться на коэффициенте конверсии корма, а следовательно, и на росте постсмолтов лосося, только при выращивании рыб в более холодной среде в зимний период. Аналогичная взаимосвязь между ростом постсмолтов атлантического лосося и совместным влиянием низкой температуры среды и постоянного освещения была отмечена в более позднем исследовании (Imsland et al., 2019). Имеются исследования длительного воздействия (с июня одного года по июль следующего) фотопериода (непрерывного освещения или имитирующего естественный фотопериод), постоянной температуры (8.3 или 12.7°C) и их взаимодействия на физиологию роста у атлантического лосося до и после смолтификации (Imsland et al., 2014). Показано, что рост рыб на всем протяжении эксперимента был самым высоким при непрерывном освещении и 12°C, и что само по себе влияние постоянного освещения, усиливающего рост, соответствует эффекту, наблюдаемому от повышения температуры воды на 4.5°C, поскольку достоверных различий между средним конечным весом рыб, выращенных при естественном фотопериоде и 12°C, и рыб, выращенных при постоянном освещении и 8°C, обнаружено не было.

Следует заметить, что сравнивать результаты представленных выше исследований необходимо с осторожностью, поскольку реакция рыб на фотопериод может зависеть от многих факторов, таких как, например, воздействие предыдущих режимов фотопериода, сроки этого воздействия, стадии развития особей, температура воды, а также сезонные колебания температуры окружающей среды.

ВЛИЯНИЕ ФОТОПЕРИОДА НА РЕПРОДУКТИВНЫЙ СТАТУС НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА ЛОСОСЕВЫХ

На основании многолетних результатов исследований лососевых, а также других видов рыб,

было сделано заключение, что годовые физиологические ритмы у них следуют за сезонными изменениями, сопряженными с продолжительностью светового дня, а половое созревание инициируется или задерживается в течение так называемого критического временного интервала, или “окна возможностей”, обусловленного факторами, отражающими физиологический статус особей, такими как возраст, размер, скорость роста, питание, запас энергии, стадия развития гонад (Duston, Saunders, 1992; Taranger et al., 1999, 2010; Bromage et al., 2001; Taylor et al., 2008). Процесс полового созревания рыб, как сезонно размножающихся животных, регулируется посредством восприятия ими сигналов окружающей среды (zeitgebers), которые синхронизируют эндогенный репродуктивный цикл с годовым календарным временем (Bromage et al., 2001; Migaud et al., 2010; Taranger et al., 2010). На развитие гонад, размножение и восстановление расходуется энергия, что требует увеличения количества корма, а это может поставить под угрозу эффективность аквакультурного выращивания лососевых (Leclercq et al., 2011). Это связано с тем, что половое созревание влияет на их размер, скорость роста, запасы энергии и период нереста (McMillan et al., 2012; Liu, Duston, 2016). Следовательно, контроль наступления полового созревания и его задержка до нерестового периода является приоритетным направлением в промышленном разведении лососевых рыб. В конце 1980-х и начале 1990-х годов экспериментальные исследования продемонстрировали возможность использования искусственного освещения в качестве метода снижения частоты нежелательного полового созревания (Taranger et al., 1995; Oppedal et al., 1997) и одновременного увеличения скорости роста (Saunders, Harmon, 1988; Hansen et al., 1992) у атлантического лосося, выращиваемого в условиях садкового рыбоводства. При промышленном разведении рыб в морских садках было показано, что применение непрерывного искусственного освещения в период с января по июнь (между зимним и летним солнцестоянием) является наиболее эффективным способом снижения темпа полового созревания у лососевых (Bromage et al., 2001; Porter et al., 2003; Schulz et al., 2006; Leclercq et al., 2011). В другой работе (Good et al., 2016) также было установлено, что среди особей атлантического лосося, которые подвергались непрерывному освещению в течение первого года жизни в пресной воде в системе с установкой замкнутого водоснабжения (УЗВ), наблюдалась значительно более низкая доля половозрелых самцов, чем среди тех, которые содержались при уменьшенной продолжительности светового дня (18С : 6Т). Предполагается, что при выращивании лосося в условиях воздействия постоянного освещения “критический период”, необходимый для инициации полового созревания,

отодвигается, предотвращая тем самым наступление порога развития (критического физиологического статуса), связанного с повышенным соматическим ростом и/или запасом энергии (Taranger et al., 1999).

Результаты исследования влияния искусственно продленного фотопериода (режим 18С : 6Т был установлен в трех разных группах в 1-й, 23-й и 46-й дни испытания соответственно) на половое созревание, скорость роста и общую продуктивность ручьевой форели (*S. fontinalis*) с начальной массой 192 г показали увеличение темпов линейного и весового роста и задержку развития гонад и полового созревания рыб в экспериментальных группах (Lundova et al., 2019a). Среди рыб контрольных групп (с естественным режимом фотопериода) было обнаружено значительно большее число половозрелых особей. Рыбы из экспериментальных групп достигли половой зрелости после завершения испытания. У групп, содержащихся в условиях длительного освещения, вероятно, энергозатраты в меньшей степени шли на половое созревание, по сравнению с контрольными группами. Эти выводы были подтверждены авторами в еще одном исследовании, где форель содержали в период до и после нереста при естественном освещении, а также в условиях искусственно удлиненного фотопериода (Lundova et al., 2019b). Ранее на основании экспериментальных данных (Noori et al., 2015) было высказано предположение о том, что влияние длительного искусственного фотопериода на ростовые характеристики рыб, вероятно, связано с перераспределением доступной энергии, которая “перенаправляется” от развития гонад на соматический рост (рост мышц) и накопление жира в брюшной полости. Согласно результатам этой работы, наблюдаемое усиление соматического роста радужной форели (значительно более высокие значения среднего конечного веса, удельных темпов роста, а также коэффициента упитанности) при воздействии продолжительных световых режимов (24С : 0Т и 18С : 6Т) было связано как с улучшением эффективности усвоения потребляемой пищи, так и с подавлением полового созревания за счет замедления развития гонад (Noori et al., 2015). Снижение частоты полового созревания в группах с постоянным освещением в данном исследовании согласуется с более ранними исследованиями, проведенными на молоди лосося, перенесенной весной в морскую воду (Oppedal et al., 2006; Leclercq et al., 2011).

Согласно результатам двух длительных экспериментов было показано, что более продолжительное воздействие непрерывного освещения (с поздней осени до весны) способствует ускорению роста и замедлению полового созревания у атлантического лосося в период его выращивания в морских садках (Immsland et al., 2017). Рыб сначала

подвергали воздействию постоянного освещения, которое вводилось в ноябре или декабре, а затем выращивали в тех же условиях до марта следующего года. В “ноябрьских” группах рост был лучше на 13–20%, а коэффициент конверсии корма — достоверно ниже (лучше эффективность преобразования корма) по сравнению с “декабрьскими” группами, что может быть связано с положительным влиянием постоянного освещения на эти процессы. Ни у одной из экспериментальных групп лосося не наблюдали полового созревания, что свидетельствует о том, что непрерывное освещение с ноября по март является очень мощным механизмом, влияющим на этот процесс. Авторы заключили, что можно значительно улучшить рост атлантического лосося в первый год его обитания в море, если подвергать его воздействию непрерывного освещения начиная с ноября, т.е. на месяц раньше, чем в настоящее время используется при промышленном выращивании лосося в Северной Норвегии.

В других работах (Berrill et al., 2003, 2006) было показано, что введение периода короткого светового дня (“зимнего” режима фотопериода — 10С : 14Т) на ранних этапах развития лосося способствует преждевременному половому созреванию молодки, которое, кроме того, зависит и от продолжительности воздействия такого короткого фотопериода.

Воздействие фотопериода на половое созревание лососевых изучалось также при его взаимодействии с температурой воды, которая играет важную роль в непосредственном контроле репродуктивных циклов лососевых и является конечным синхронизирующим сигналом, в частности, для окончательного созревания гамет и нереста (Bromage et al., 2001; Pankhurst, King, 2010; Taranger et al., 2010). Так, было показано (Fjellidal et al., 2011), что значительно более высокая доля половозрелых самцов лосося, как во время, так и сразу после смолтификации, наблюдалась в популяциях при воздействии непрерывного освещения и повышенной температуры воды (16°C) в течение 6–12 нед., по сравнению с группами, содержащимися в естественных световых и температурных условиях окружающей среды. Также в другой работе (Imsland et al., 2014) было установлено, что доля половозрелых самцов-смолтов атлантического лосося была выше среди особей, содержащихся на протяжении года при постоянном освещении и более высокой температуре воды (12°C), в отличие от рыб группы с температурным режимом 8.3°C. Это указывает на то, что фотопериод является директивным сигналом для наступления половой зрелости рыб, а температура контролирует степень влияния фотопериода на этот процесс.

ВЛИЯНИЕ ФОТОПЕРИОДА НА ПРОЦЕСС СМОЛТИФИКАЦИИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ

Процесс трансформации пестрятки в смолта (смолтификация) у атлантического лосося представляет собой совокупность метаболических и поведенческих изменений развития, включая повышенную толерантность к солёности воды, развитие гипоосморегуляции, серебрение, ускорение роста, удлинение и приобретение более обтекаемой формы тела, подготовку на уровне метаболизма, а также миграционное поведение (Казаков, Веселов, 1998; Немова и др., 2019). Все это превращает темную, ведущую придонный образ жизни пестрятку в серебристого пелагического смолта, подготовленного для жизни в океане (McCormick, 2013). Время наступления такой трансформации в естественной среде обитания контролируется путем увеличения длины светового дня весной. Изменения в продолжительности светового дня служат сезонными сигналами, которые воспринимаются молодью лосося и синхронизируются с его эндогенными ритмами, контролирующими развитие (Duston, Saunders, 1990). Информация о фотопериоде окружающей среды передается в эндокринные системы посредством связи “свет—мозг—гипофиз” с последующей гормональной регуляцией функций различных тканей, участвующих в смолтификационных перестройках. Отсутствие фотопериодических сигналов в этот период может нарушить развитие гипоталамо-гипофизарной оси (Ebbesson et al., 2007), в результате чего эндокринная система не активируется. У таких “псевдосмолтов”, как правило, будет снижена толерантность к солёности, а следовательно, и нарушена адаптация к морской среде (McCormick, 2013).

В условиях искусственного выращивания лосося наступление периода смолтификации достигается с помощью имитации естественного фотопериодического сигнала — либо путем воздействия на рыб увеличением длины светового дня, подобного естественному, либо путем воздействия последовательности режимов фотопериода “лето—зима—лето”, уменьшая при этом продолжительность зимнего периода освещения (Duston, Saunders, 1990; Thrush et al., 1999). Было показано, что постепенное увеличение длины фотопериода до постоянного освещения вызывает проявление характеристик смолтификации только у пресмолтов, которые ранее подвергались воздействию фотопериода в 13 ч или менее (Berge et al., 1995). В ряде работ (Handeland, Stefansson, 2001; Oppedal et al., 2006; Ebbesson et al., 2007) установлено, что минимальный период воздействия короткого (зимнего) фотопериода (в течение шести недель), за которым следует увеличение длины светового дня, необходим для завершения трансформации пест-

рятки в смолта. Другие авторы предположили (Bergill et al., 2003, 2006), что использование “зимних” фотопериодов (10С : 14Т) как можно раньше (с мая) способствует в дальнейшем ускорению наступления смолтификации. Кроме того, они обнаружили, что более продолжительный (12-недельный по сравнению с 8-недельным) короткий световой день (“зимний” фотопериод), стимулирует смолтификацию. Это говорит о том, что воздействие достаточно коротких по продолжительности световой фазы фотопериодов, которые воспринимаются рыбами как зимний режим освещения, необходимо для того, чтобы последующее увеличение длины светового дня стимулировало процесс смолтификации. О процессах, инициируемых коротким фотопериодом, известно крайне мало, тогда как реакция на увеличение длины светового дня описана довольно хорошо. Эта реакция (процесс завершения смолтификации) характеризуется уменьшением коэффициента упитанности и увеличением устойчивости к солености воды, ускорением роста, повышением активности жаберной Na^+/K^+ -АТФазы, а также увеличением концентрации гормона роста в плазме (Handeland et al., 2003; McCormick, 2013). Показано (McCormick et al., 2007), что уровни гормона роста в плазме смолтов атлантического лосося быстро повышаются в ответ на искусственное увеличение продолжительности светового дня и коррелируют с увеличением жаберной Na^+/K^+ -АТФазы и развитием толерантности к солености.

Известно, что процесс смолтификации у *S. salar* стимулируется увеличением длины фотопериода весной. Тем не менее продолжительность светового дня непрерывно увеличивается в период между зимним и летним солнцестоянием, и информация о том, когда конкретно в этот промежуток времени происходит смолтификация, отсутствует. Для выяснения длины светового дня, критической для стимуляции завершения трансформации пестрятки в смолта у атлантического лосося, была проведена сложная серия экспериментов (Strand et al., 2018), в которых варьировалась продолжительность и сезонность разных режимов фотопериода (постоянный свет, режимы 8С : 16Т, 12С : 12Т, 16С : 8Т, 20С : 4Т, 24С : 0Т) на протяжении двух лет исследования. Согласно полученным результатам, во всех группах рыб независимо от режима освещения была выявлена способность к гипоосморегуляции, однако только группы, выращенные при воздействии более продолжительных фотопериодов (20С : 4Т и 24С : 0Т), имели характерные для смолтов признаки завершённой смолтификации. Кроме того, было показано, что амплитуда изменения фотопериода повлияла на развитие смолтов: у особей, акклиматизированных к короткому световому дню в зимний период, последующее увеличение фотопериода сверх 16 ч вызвало запуск смолтификационных

перестроек. Это позволяет сделать вывод о том, что для стимуляции завершения трансформации пестрятки в смолта у лосося, обитающего в северных широтах, продолжительность периода освещения должна превышать 16 ч. Выращенные в искусственных условиях сеголетки (возраст 0+) лосося могут переноситься в море уже поздней осенью (при уменьшающемся фотопериоде), т.е. на 7–8 мес. раньше, чем это происходит в природе (Duston, Saunders, 1995; Orpedal et al., 1999). Это достигается путем прерывания воздействия постоянного освещения коротким световым днем, когда пестрятки проявляют признаки, характерные для смолтов. Таким образом, можно производить 7–8-месячных смолтов, хорошо растущих и способных адаптироваться к морской воде.

Согласно другим исследованиям (Berge et al., 1995; Handeland, Stefansson, 2001; Stefansson et al., 2007), искусственный фотопериод может нарушить эндокринные и молекулярные механизмы (ион-регулирующие), контролирующие развитие у лосося способности к гипоосморегуляции и завершение трансформации молоди в смолтов. Так, был проведен эксперимент (Stefansson et al., 2007), в котором молодь атлантического лосося с октября (за восемь месяцев до ожидаемого завершения смолтификации) подвергали воздействию либо постоянного освещения, либо фотопериода, имитирующего естественный. Молодь, выращенная при постоянном освещении, росла хорошо, но не показала характерного для смолтов снижения коэффициента упитанности весной. Активность Na^+/K^+ -АТФазы в жабрах была значительно ниже у молоди при постоянном освещении, чем у группы с естественным фотопериодом. Это указывает на то, что непрерывный свет препятствует завершению трансформации пестряток в смолтов на самом базовом уровне, нарушая развитие оси “свет—мозг—гипофиз”, что ведет к отсутствию естественной активации ключевых элементов эндокринной системы, участвующих в регуляции этого процесса, и, следовательно, подавляет связанное со смолтификацией увеличение экспрессии, количества и активности ион-транспортирующих белков в жабрах. Таким образом, постоянное освещение ингибирует нормальную программу развития смолта, поэтому такие “псевдосмолты”, как правило, не способны адаптироваться и нормально функционировать в морской воде, поскольку ионные регуляторные механизмы остаются недоразвитыми. Тот факт, что у рыб, выращенных при постоянном освещении, активность Na^+/K^+ -АТФазы в жабрах осталась на низком уровне даже при воздействии морской воды, указывает на отсутствие способности к акклиматизации на молекулярном и клеточном уровне.

Таким образом, можно заключить, что непрерывный свет способствует ускорению темпов роста и наступлению периода трансформации пестряток в смолтов лосося, однако для нормального развития и успешного завершения процесса смолтификации необходимо подвергать рыбу воздействию короткого периода освещения с последующим увеличением продолжительности светового дня, как было показано в упомянутых исследованиях.

ВЛИЯНИЕ ПЕРИОДИЧНОСТИ ОСВЕЩЕНИЯ НА МОЛЕКУЛЯРНО- ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ РОСТА

Рост рыб, как известно, — это сложный физиологический процесс, включающий в себя множество взаимодействующих составляющих: от генетических особенностей организма до факторов окружающей среды. Последние могут как усиливать, так и ограничивать экспрессию основных генов, влияющих на рост. Это связано с тем, что различные условия окружающей среды могут модифицировать фенотипические характеристики роста до такой степени, что кажущиеся идентичными генотипы часто могут проявляться в противоположных фенотипах. Поэтому в количественных генетических исследованиях проводить оценку эффективности роста только по генотипическим показателям без учета взаимодействия генотипа с окружающей средой трудно и потенциально некорректно. Выявление генов, которые могут служить ключевыми индикаторами потенциальной эффективности роста у рыб, сложнее, чем у других классов позвоночных, поскольку на рост мышечной массы рыб влияют гены, которые регулируют как рекрутирование мышечных клеток, так и миогенную гиперплазию или клеточную пролиферацию, а также гены, регулирующие рост и слияние отдельных миотуб, что приводит к формированию миофибрилл и последующей гипертрофии мышечных волокон (Johnston et al., 2011). Гипертрофию можно охарактеризовать как стадию роста в развитии мышц, ведущую к увеличению мышечной массы. У видов, относящихся к другим классам позвоночных, рост мышц в период после миогенеза клеток-предшественников (МКП) на ранней стадии развития происходит в основном за счет гипертрофии. Однако у рыб на гиперпластический и гипертрофический циклы роста мышц влияют факторы окружающей среды, поэтому для изучения этих процессов решающее значение имеет понимание сути этого воздействия.

Рост рыб, обитающих в умеренных широтах, происходит циклически: сезонные изменения как фотопериода, так и температуры могут способствовать более быстрому (в весенний и летний периоды) или более медленным периодам роста,

сопровождающимся снижением температуры воды и продолжительности светового дня (осенний и зимний периоды). Повышение температуры воды увеличивает темпы роста рыб, но удлинение периода освещения может оказывать аналогичное воздействие даже при постоянной температуре. Также было показано, что, например, у отдельных особей лососевых видов рыб циклы роста могут значительно различаться ежедневно (Hosn et al., 1997; Voeuf, Falcón, 2002), поэтому при изучении динамики роста у рыб важно учитывать влияние режима фотопериода на различия в экспрессии генов.

Многие из факторов окружающей среды, которые могут влиять на характер роста рыб в природе, трудно контролировать, даже если исследования проводятся в лабораторных или заводских условиях. Несмотря на это, влияние одного или двух факторов на показатели роста рыб можно оценить на основе анализа уровней экспрессии генов, которые играют важную роль в этих процессах.

Было проведено исследование (Danzmann et al., 2016) влияния уменьшения продолжительности периода освещения (к зимнему солнцестоянию; “сентябрьская” группа) и ее увеличения (к весеннему равноденствию; “декабрьская” группа) на профили экспрессии генов в белых мышцах у быстро- и медленно растущей радужной форели. Обнаружено, что сезонность оказывает сильное влияние на профили экспрессии генов в белых мышцах у этих рыб. Несмотря на значительное влияние режима фотопериода на различия в экспрессии генов, такие же существенные различия были выявлены между крупной и мелкой рыбой, что соответствует определенным закономерностям экспрессии генов в периоды активного роста. В ответ на действие факторов окружающей среды, способствующих ускорению темпов роста рыб, в большей степени были экспрессированы те же гены, что и у быстрорастущих рыб, в то время как в периоды снижения темпов роста, вызванного влиянием окружающей среды, профиль экспрессии генов был очень схож с тем, который наблюдался у более мелких рыб. В мышцах крупных рыб было обнаружено большое количество транскриптов генов с перекрывающимися функциями, которые связаны с метаболизмом углеводов (расщеплением (PYGM, AGL) и синтезом (GYS1) гликогена, глюконеогенезом (PC, GPI, FBP2), гликолизом, ПФЦ, метаболизмом фруктозы, маннозы и глюкозы и т.д.), метаболизмом липидов (липопротеинов, триацилглицерола жирных кислот и кетон, мобилизацией и транспортом липидов и т.д.), а также с реакцией на стресс, включая иммунный ответ. Анализ также показал, что гены, ответственные за такие процессы, как гибель клеток, апоптоз, запрограммированную гибель клеток и ее регуляцию, а также пути, связанные с

процессами в сосудах, такими как каскады комплемента, коагуляция и лимфатический ангиогенез, были более высоко экспрессированы у крупных рыб. Точно так же у рыб при увеличении периода освещения (в декабре) была отмечена наиболее высокая экспрессия генов, связанных с метаболизмом углеводов, транспортом, анатомическим строением, а также реакцией на стресс (например, *PGK1*, *PGK2*, *ALDOA*, *PKM*, *ENO1*, *GAPDH*, *PFKM*, *FBP2*, *GPI* и *LDHA*, а также *GADL1*, *SAA*, *APOE*, *MYH* и *HSPB6*). Рыбы при уменьшении периода освещения (в сентябре) демонстрировали высокую экспрессию генов, связанных с транспортной (*ALB1*, *PVALB*), транспортной и защитной (*HPX*, *SERPINA1*, *PON2*, *APOC2*, *CFB*, *RGC32*), а также сигнальной (*NDRG2*, *FST*, *FOXL2*) функциями белков, которая была схожа с профилями генов, наблюдаемыми у мелких рыб. Что касается динамики роста мышечных волокон, установлено усиление процессов гиперплазии у крупных рыб в периоды освещения по сравнению с мелкими особями, у которых, напротив, наблюдалось преобладание гипертрофии. Кроме того, авторы указали на то, что гены, экспрессия которых усиливалась у быстро- или медленнорастущих особей радужной форели в разные сезоны, можно рассматривать в качестве потенциально подходящих для выявления различий в росте у лососевых рыб, а также в качестве модельных для других видов рыб умеренных вод, имеющих схожие с лососевыми пищевые предпочтения.

Абиотические (температура, длина дня, характеристики потока воды, гипоксия) и биотические (доступность пищи, паразитарные инфекции) факторы среды оказывают комплексное воздействие на сигнальные пути, регулирующие пролиферацию и дифференцировку миогенных клеток-предшественников (МКП), синтез и деградацию белков, а также характер экспрессии генов у молоди и взрослых рыб (Johnston, 2006). Основным механизмом увеличения мышечной массы на постэмбриональных стадиях развития рыб является мозаичная гиперплазия мышечных волокон с участием популяций пролиферирующих МКП, рассеянных по всему миотому (Rowlerson, Vegetti, 2001). Новые миотубы формируются на остове существующих волокон, образуя таким образом мозаичную структуру мышечных волокон. У атлантического лосося процесс мозаичной гиперплазии начинается приблизительно в период первого кормления, сохраняется на протяжении жизни в пресной воде и продолжается первое время после миграции в море (Johnston, 2006). Ранее у атлантического лосося на пресноводных стадиях жизненного цикла была выявлена зависимость от температурного режима окружающей среды таких параметров, как максимальное количество мышечных волокон (FNmax) и плотность распределения МКП (Johnston et al., 2003a). Известно,

что продолжительность суточного периода освещения влияет на концентрацию некоторых гормонов и факторов роста, которые, в свою очередь, влияют на поведение миогенных клеток (Johnston, 2006). И хотя влияние фотопериода на характер роста мышц у атлантического лосося не изучалось в той же степени, что и влияние температуры, была показана важность фотопериодического режима для роста скелетных мышц (Johnston et al., 2003b). Авторы исследовали рост быстрой миотомальной мускулатуры у атлантического лосося (рыбы провели год в морской воде), сравнивая группы, содержащиеся при воздействии либо естественного режима фотопериода, либо непрерывного освещения с 1 ноября по 18 июня. Согласно результатам исследования, воздействие непрерывного освещения улучшило рост рыб, что привело к увеличению их средней массы тела на 30% по сравнению с группой, содержащейся при естественном режиме фотопериода, но не оказало влияния на половое созревание. Значительное увеличение массы тела особей в группах с непрерывным освещением наблюдалось через 126 дней после начала эксперимента. Авторы предположили, что такая задержка увеличения массы тела у рыб при непрерывном освещении отражает время, необходимое для гипертрофии мышечных волокон, которые формируются после прекращения воздействия короткого периода освещения (до эксперимента), ингибирующего этот процесс. Это предположение согласуется с тем, что только спустя 40 дней воздействия режима 24С : 0Т в мышцах рыб наблюдалось увеличение плотности распределения МКП до уровня, на 70% превышающего уровень у рыб, содержащихся при естественном фотопериоде. Увеличение количества МКП привело к пропорциональному увеличению количества мышечных волокон и их последующей гипертрофии. Однако после того, как в начале весны продолжительность дня начала удлиняться, скорость рекрутирования мышечных волокон была одинаковой в обеих группах. Таким образом, короткий световой день, по-видимому, тормозит пролиферацию МКП и, следовательно, рост мышц. Возможно, более раннее воздействие непрерывного освещения будет оказывать большее влияние на рекрутирование мышечных волокон, и наоборот. Результаты исследования согласуются с точкой зрения о том, что определенные генетические механизмы контролируют, с одной стороны, продолжительность процесса рекрутирования мышечных волокон, а с другой — его интенсивность. По мнению авторов, это связано с тем, что непрерывное освещение влияет на увеличение количества делений МКП и/или уменьшение продолжительности их клеточного цикла. Тем не менее воздействие постоянного освещения не повлияло на различия между группами по степени гипертрофии волокон,

что указывает на то, что генетические механизмы, контролирующие этот процесс, отличаются от механизмов, регулирующих образование миотуб. Таким образом, результаты подтвердили выдвинутую авторами гипотезу о том, что у лососей, содержащихся при непрерывном освещении зимой и весной, наблюдалось увеличение рекрутирования мышечных волокон по сравнению с особями, растущими при естественном режиме фотопериода. Подобный результат был получен (Johnston et al., 2004) для внесезонных смолтов атлантического лосося. Пестряток лосося сначала содержали в условиях режима фотопериода 10С : 14Т в течение шести недель, а затем при постоянном освещении в пресной воде. Далее рыбу переместили в бассейны с соленой водой, где часть смолтов продолжила расти при постоянном освещении, а другую часть молоди перевели в естественный режим фотопериода (характерный для января). В апреле всю рыбу переместили в морские садки. Согласно результатам исследования, в течение 6–9 мес. после смолтификации показатели роста особей лосося, выращиваемых при постоянном освещении на протяжении всего эксперимента, превосходили таковые у рыб, которых вернули в условия естественного режима фотопериода. После выключения постоянного освещения средний вес тела рыб был на 80% выше, а число мышечных волокон на поперечном сечении миотома на 43.5% больше по сравнению с особями в группе с естественным фотопериодом. Кроме того, плотность быстрых мышечных волокон оставалась на 7.5% выше у рыб при постоянном освещении. Авторы пришли к выводу, что использование непрерывного освещения при выращивании лосося после его переноса в морскую воду оказывает небольшое, но значительное влияние на рост мышц, что приводит к более высокой плотности мышечных волокон.

Попытка оценить влияние постоянного освещения на уровни экспрессии миогенных регуляторных факторов, энергетический метаболизм в мышцах и темпы роста атлантического лосося была предпринята в наших исследованиях (Chugova et al., 2020). Сеголеток лосося в течение трех месяцев (август–октябрь) выращивали в условиях рыбоводного завода при воздействии двух режимов освещения: 16С : 8Т и 24С : 0Т. Контрольная группа содержалась без дополнительного освещения (освещение рыбзавода). Согласно результатам работы, наибольшее увеличение массы рыб наблюдалось в группе, выращенной при постоянном освещении. Кроме того, у сеголеток, выращенных при непрерывном освещении, были установлены высокие уровни активности фермента дыхательной цепи митохондрий — цитохром-с оксидазы (ЦО) — по сравнению с особями из бассейна с режимом 16С : 8Т, а также ферментов углеводного обмена — лактатдегидрогеназы

(ЛДГ) и альдолазы — по сравнению с таковыми у рыб из контрольного бассейна. Было высказано предположение, что высокий уровень аэробного и анаэробного обмена у сеголеток лосося в группе с постоянным освещением необходим для обеспечения энергией интенсивно идущих биосинтетических процессов, как у более крупных, жизнеспособных и активно питающихся особей, что согласуется с более высокими темпами весового роста у этой группы рыб. При этом для рыб, содержащихся в условиях режима 16С : 8Т, были характерны наиболее низкие темпы роста и пониженный уровень аэробного обмена в мышцах. Вероятно, это связано с тем, что более продолжительный период суточного освещения косвенно влияет на изменение роста рыб при повышении их двигательной активности посредством развития мышечной массы. Согласно этой закономерности, в мышцах сеголеток лосося были выявлены изменения экспрессии мРНК генов, участвующих в процессах регуляции миогенеза, в зависимости от условий освещения.

Транскрипционные факторы, регулирующие миогенез (миогенные регуляторные факторы, МРФ), ответственны за превращение клеток мезодермы в мышечные клетки — миобласты (*MyoD* и его паралоги, *Myf5*), а также участвуют в инициации и поддержании дифференциации мышечных клеток, их последующем объединении с образованием мышечных волокон (*MyoG*, *MRF4*, *MEF2*) (Rescan, 2001). Под влиянием последовательной экспрессии вышеперечисленных факторов миогенеза экспрессируется ген тяжелой цепи миозина (*MyHC*), продуктом которого является миозин — основной функциональный компонент белых мышечных волокон, составляющий у рыб примерно 50% от количества всех мышечных белков. Уровень экспрессии *MyHC* отражает темпы прироста мышечной массы у рыб (Nevrøy et al., 2006; Dhillon et al., 2009). В нашей работе (Chugova et al., 2020) было показано, что экспрессия мРНК *MyHC*, *MyoG*, *MyoD1a*, *MyoD1c* и *Myf5* в мышцах лосося зависела от используемого светового режима. У сеголеток в обеих группах с дополнительным освещением (16С : 8Т и 24С : 0Т) в начале октября наблюдалось увеличение уровней мРНК *MyHC* и *MyoG*, сопровождаемое повышением экспрессии паралога *MyoD1c*, и оно было выше, чем у рыб в контрольной группе. У рыб в группе без дополнительного освещения (контроль) повышение уровней мРНК *MyHC* и *MyoG* было постепенным в течение октября, но в начале месяца наблюдалось резкое увеличение экспрессии *Myf5*. По-видимому, в одновременной экспрессии миогенных регуляторных факторов существуют определенные закономерности, зависящие от сезона. Показано, что во всех группах экспрессия *MyHC* имела сезонный характер, но у рыб, содержащихся в условиях освещения 16С :

8Т и 24С : 0Т, она непосредственно зависела от уровней мРНК *MyoG*, тогда как в группе без дополнительного освещения регулировалась главным образом уровнем экспрессии *Myf5*, что впоследствии привело к повышению уровня мРНК *MyoG*. Более того, уровни транскриптов *MyoD1a* были выше у сеголеток из контрольной группы, нежели в группах с режимами 16С : 8Т и 24С : 0Т. Учитывая, что уровень экспрессии *MyoD1c* был повышен у рыб в группах с дополнительным освещением и был выше в группе с постоянным освещением по сравнению с контролем, было высказано предположение, что паралоги гена *MyoD1* могут иметь разный характер экспрессии в зависимости от режима освещения. В целом различия в экспрессии МРФ между группами с разным освещением показывают, что механизмы регуляции мышечного роста у сеголеток лосося зависят от продолжительности фотопериода, и дополнительное освещение оказывает положительный эффект на прирост мышечной массы у молоди, способствуя более продолжительному росту даже в осенний период при снижении температуры воды. Эти результаты согласуются с изменениями липидного статуса молоди лосося в аналогичном эксперименте (Nemova et al., 2020).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В литературе имеется достаточно сведений, подтверждающих влияние периодичности светового фактора на рост, пищевое поведение, ритмы размножения и смолтификацию лососевых. При их искусственном воспроизводстве дополнительное освещение (главным образом постоянное) может применяться с целью ускорения роста, наступления периода смолтификации, отсрочки полового созревания. Однако все еще остается открытым вопрос, каким образом фотопериод воздействует на молекулярно-генетические и физиолого-биохимические механизмы, лежащие в основе вышеперечисленных процессов. Для расширения имеющихся знаний необходимы комплексные исследования с применением междисциплинарного подхода, в котором, наряду с классическими методами ихтиологии и физиологии, используются биохимические и молекулярные методы исследования.

Работа выполнена при финансовой поддержке РНФ по проекту № 19-14-00081 “Влияние физических факторов на эффективность искусственного (заводского) воспроизводства молоди атлантического лосося *Salmo salar*: физиолого-биохимическая и молекулярно-генетическая характеристика”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Казакоев Р.В., Веселов А.Е., 1998. Атлантический лосось // Популяционный фонд атлантического лосося России. СПб.: Наука. С. 383–395.
- Немова Н.Н., Мурзина С.А., Лысенко Л.А., Мещерякова О.В. и др., 2019. Эколого-биохимический статус атлантического лосося *Salmo salar* L. и кумжи *Salmo trutta* L. в раннем развитии // Журн. общ. биологии. Т. 80. № 3. С. 175–186.
- Barimani S., Kazemi M.B., Hazaei K., 2013. Effects of different photoperiod regimes on growth and feed conversion rate of young Iranian and French Rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // World Appl. Sci. J. V. 21. P. 1440–1444.
- Berge E.I., Berg A., Fyhn H.J., Barnung T. et al., 1995. Development of salinity tolerance in underyearling smolts of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) reared under different photoperiods // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 52. № 2. P. 243–251.
- Berrill I.K., Smart A., Porter M.J., Bromage N.R., 2006. A decrease in photoperiod shortly after first feeding influences the development of Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Aquaculture. V. 254. № 1–4. P. 625–636.
- Berrill I.K., Porter M.J., Smart A., Mitchell D., Bromage N.R., 2003. Photoperiodic effects on precocious maturation, growth and smoltification in Atlantic salmon, *Salmo salar* // Aquaculture. V. 222. № 1–4. P. 239–252.
- Björnsson B.T., 1997. The biology of salmon growth hormone: From daylight to dominance // Fish Physiol. Biochem. V. 17. № 1–6. P. 9–24.
- Boeuf G., Falcón J., 2002. Photoperiod and growth in fish // Vie et Milieu. V. 51. № 4. P. 237–246.
- Bromage N.R., Porter M.J.R., Randall C.F., 2001. The environmental regulation of maturation in farmed finfish with special reference to the role of photoperiod and melatonin // Aquaculture. V. 197. № 1–4. P. 63–98.
- Churova M.V., Shulgina N., Kuritsyn A., Krupnova M.Y., Nemova N.N., 2020. Muscle-specific gene expression and metabolic enzyme activities in Atlantic salmon *Salmo salar* L. fry reared under different photoperiod regimes // Comp. Biochem. Physiol. B Biochem. Mol. Biol. V. 239. P. 110330.
- Danzmann R.G., Kocmarek A.L., Norman J.D., Rexroad C.E., Palti Y., 2016. Transcriptome profiling in fast versus slow-growing rainbow trout across seasonal gradients // BMC Genomics. V. 17. № 1. P. 60.
- Dhillon R.S., Esbaugh A.J., Wang Y.S., Tufts B.L., 2009. Characterization and expression of a myosin heavy-chain isoform in juvenile walleye *Sander vitreus* // J. Fish Biol. V. 75. № 5. P. 1048–1062.
- Døskeland I., Imstrand A.K.D., Fjellidal P.G., Stefansson S.O. et al., 2016. The effect of low temperatures and photoperiods on growth and vertebra morphometry in Atlantic salmon // Aquac. Int. V. 24. № 5. P. 1421–1434.
- Duan C., 1998. Nutritional and developmental regulation of insulin-like growth factors in fish // J. Nutr. V. 128. № 2. P. 306S–314S.
- Duston J., Saunders R.L., 1990. The entrainment role of photoperiod on hypoosmoregulatory and growth, related aspects of smolting in Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Can. J. Zool. V. 68. № 4. P. 707–715.

- Duston J., Saunders R.L., 1992. Effect of 6-, 12-, and 18-month photoperiod cycles on smolting and sexual maturation in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 49. № 11. P. 2273–2280.
- Duston J., Saunders R.L., 1995. Advancing smolting to autumn in age 0+ Atlantic salmon by photoperiod, and long-term performance in sea water // Aquaculture. V. 135. № 4. P. 295–309.
- Ebbesson L.O., Ebbesson S.O., Nilsen T.O., Stefansson S.O. et al., 2007. Exposure to continuous light disrupts retinal innervation of the preoptic nucleus during parr-smolt transformation in Atlantic salmon // Aquaculture. V. 273. № 2–3. P. 345–349.
- Endal H.P., Taranger G.L., Stefansson S.O., Hansen T., 2000. Effects of continuous additional light on growth and sexual maturity in Atlantic salmon, *Salmo salar*, reared in sea cages // Aquaculture. V. 191. № 4. P. 337–349.
- Ergün S., Yigit M., Türker A., 2003. Growth and feed consumption of young rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) exposed to different photoperiods // Isr. J. Aquac. Bamid. V. 55. № 2. P. 132–138.
- Falcón J., Zohar Y., 2018. Photoperiodism in fish // Encyclopedia of Reproduction. 2nd ed / Ed. Skinner M. Oxford: Academic Press. P. 400–408.
- Falcón J., Migaud H., Muñoz-Cueto J.A., Carrillo M., 2010. Current knowledge on the melatonin system in teleost fish // Gen. Comp. Endocrinol. V. 165. № 3. P. 469–482.
- Fjelldal P.G., Hansen T., Huang T., 2011. Continuous light and elevated temperature can trigger maturation both during and immediately after smoltification in male Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Aquaculture. V. 321. № 1–2. P. 93–100.
- Good C., Weber G.M., May T., Davidson J., Summerfelt S., 2016. Reduced photoperiod (18 h light vs 24 h light) during first-year rearing associated with increased early male maturation in Atlantic salmon *Salmo salar* cultured in a freshwater recirculation aquaculture system // Aquac. Res. V. 47. № 9. P. 3023–3027.
- Handeland S.O., Stefansson S.O., 2001. Photoperiod control and influence of body size on off-season parr-smolt transformation and post-smolt growth // Aquaculture. V. 192. № 2–4. P. 291–307.
- Handeland S.O., Björnsson B.T., Arnesen A.M., Stefansson S.O., 2003. Seawater adaptation and growth of post-smolt Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) of wild and farmed strains // Aquaculture. V. 220. № 1–4. P. 367–384.
- Hansen T., Stefansson S., Taranger G.L., 1992. Growth and sexual maturation in Atlantic salmon, *Salmo salar* L., reared in sea cages at two different light regimes // Aquac. Fish. Manage. V. 23. № 3. P. 275–280.
- Hansen T.J., Fjelldal P.G., Folkedal O., Vågseth T., Oppedal F., 2017. Effects of light source and intensity on sexual maturation, growth and swimming behaviour of Atlantic salmon in sea cages // Aquac. Environ. Interact. V. 9. P. 193–204.
- Hevrøy E.M., Jordal A.O., Hordvik I., Espe M. et al., 2006. Myosin heavy chain mRNA expression correlates higher with muscle protein accretion than growth in Atlantic salmon, *Salmo salar* // Aquaculture. V. 252. № 2–4. P. 453–461.
- Hosn W.A., Dutilleul P., Boisclair D., 1997. Use of spectral analysis to estimate shortterm periodicities in growth rates of brook trout *Salvelinus fontinalis* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 54. № 7. P. 1532–1541.
- Imsland A.K., Folkvord A., Stefansson S.O., 1995. Growth, oxygen consumption and activity of juvenile turbot (*Scophthalmus maximus* L.) reared under different temperatures and photoperiods // Neth. J. Sea Res. V. 34. № 1–3. P. 149–159.
- Imsland A.K., Handeland S.O., Stefansson S.O., 2014. Photoperiod and temperature effects on growth and maturation of pre- and post-smolt Atlantic salmon // Aquac. Int. V. 22. № 4. P. 1331–1345.
- Imsland A.K.D., Roth B., Fjelldal P.G., Stefansson S.O. et al., 2017. The effect of continuous light at low temperatures on growth in Atlantic salmon reared in commercial size sea pens // Aquaculture. V. 479. P. 645–651.
- Imsland A.K., Roth B., Døskeland I., Fjelldal P.G. et al., 2019. Flesh quality of Atlantic salmon smolts reared at different temperatures and photoperiods // Aquac. Res. V. 50. № 7. P. 1795–1801.
- Johnston I.A., 2006. Environment and plasticity of myogenesis in teleost fish // J. Exp. Biol. V. 209. № 12. P. 2249–2264.
- Johnston I.A., Bower N.I., Macqueen D.J., 2011. Growth and the regulation of myotomal muscle mass in teleost fish // J. Exp. Biol. V. 214. № 10. P. 1617–1628.
- Johnston I.A., Manthri S., Alderson R., Smart A. et al., 2003a. Freshwater environment affects growth rate and muscle fibre recruitment in seawater stages of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // J. Exp. Biol. V. 206. № 8. P. 1337–1351.
- Johnston I.A., Manthri S., Smart A., Campbell P. et al., 2003b. Plasticity of muscle fibre number in seawater stages of Atlantic salmon in response to photoperiod manipulation // J. Exp. Biol. V. 206. № 19. P. 3425–3435.
- Johnston I.A., Manthri S., Bickerdike R., Dingwall A. et al., 2004. Growth performance, muscle structure and flesh quality in out-of-season Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts reared under two different photoperiod regimes // Aquaculture. V. 237. № 1–4. P. 281–300.
- Leclercq E., Taylor J.F., Sprague M., Migaud H., 2011. The potential of alternative lighting-systems to suppress pre-harvest sexual maturation of 1+ Atlantic salmon (*Salmo salar*) post-smolts reared in commercial sea-cages // Aquac. Eng. V. 44. № 2. P. 35–47.
- Liu Q., Duston J., 2016. Preventing sexual maturation in Arctic charr by 24 h light overwinter and suppressing somatic growth // Aquaculture. V. 464. P. 537–544.
- Lundova K., Matousek J., Prokesova M., Sebesta R. et al., 2019a. The effect of timing of extended photoperiod on growth and maturity of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) // Aquac. Res. V. 50. № 6. P. 1697–1704.
- Lundova K., Matousek J., Prokesova M., Vanina T. et al., 2019b. The effects of a prolonged photoperiod and light source on growth, sexual maturation, fin condition, and vulnerability to fungal disease in brook trout *Salvelinus fontinalis* // Aquac. Res. V. 50. № 1. P. 256–267.
- McCormick S.D., 2013. Smolt physiology and endocrinology // Fish Physiology. Euryhaline Fishes / Eds McCor-

- mick S.D., Brauner C.J., Farrell A.P. Amsterdam: Academic Press. P. 199–251.
- McCormick S.D., Moriyama S., Björnsson B.T., 2000. Low temperature limits photoperiod control of smolting in Atlantic salmon through endocrine mechanisms // *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* V. 278. № 5. P. R1352–R1361.
- McCormick S.D., Shrimpton J.M., Moriyama S., Björnsson B.T., 2007. Differential hormonal responses of Atlantic salmon parr and smolt to increased daylength: A possible developmental basis for smolting // *Aquaculture*. V. 273. № 2–3. P. 337–344.
- McMillan J.R., Dunham J.B., Reeves G.H., Mill J.S., Jordan C.E., 2012. Individual condition and stream temperature influence early maturation of rainbow trout and steelhead trout, *Oncorhynchus mykiss* // *Environ. Biol. Fishes*. V. 93. № 3. P. 343–355.
- Migaud H., Davie A., Taylor J.F., 2010. Current knowledge on the photoneuroendocrine regulation of reproduction in temperate fish species // *J. Fish Biol.* V. 76. № 1. P. 27–68.
- Nemova N.N., Nefedova Z.A., Pekkoeva S.N., Voronin V.P., Shulgina N.S. et al., 2020. The effect of the photoperiod on the fatty acid profile and weight in hatchery-reared underyearlings and yearlings of Atlantic Salmon *Salmo salar* L. // *Biomolecules*. V. 10. № 6. P. 845.
- Noori A., Mojazi Amiri B., Mirvaghefi A., Rafiee G., Kalvani Neitali B., 2015. Enhanced growth and retarded gonadal development of farmed rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum) following a long-day photoperiod // *Aquac. Res.* V. 46. № 10. P. 2398–2406.
- Nordgarden U., Oppedal F., Taranger G.L., Hemre G.I., Hansen T., 2003. Seasonally changing metabolism in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) I – Growth and feed conversion ratio // *Aquac. Nutr.* V. 9. № 5. P. 287–293.
- Nordgarden U., Hansen T., Hemre G.-I., Sundby A., Björnsson B.T., 2005. Endocrine growth regulation of adult Atlantic salmon in seawater: The effects of light regime on plasma growth hormone, insulin-like growth factor-I and insulin levels // *Aquaculture*. V. 250. № 3–4. P. 862–871.
- Önder M.Y., Başçınar N., Khan U., Sonay F.D., 2016. Effect of photoperiod on growth and efficiency of yolk-sac utilization in alevins of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) // *Pakistan J. Zool.* V. 48. № 2. P. 533–537.
- Oppedal F., Taranger G.L., Juell J.E., Hansen T., 1999. Growth, osmoregulation and sexual maturation of underyearling Atlantic salmon smolt *Salmo salar* L. exposed to different intensities of continuous light in sea cages // *Aquac. Res.* V. 30. № 7. P. 491–499.
- Oppedal F., Taranger G.L., Juell J.E., Fosseidengen J.E., Hansen T., 1997. Light intensity affects growth and sexual maturation of Atlantic salmon (*Salmo salar*) post-smolts in sea cages // *Aquat. Living Resour.* V. 10. № 6. P. 351–357.
- Oppedal F., Berg A., Olsen R.E., Taranger G.L., Hansen T., 2006. Photoperiod in seawater influence seasonal growth and chemical composition in autumn sea-transferred Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) given two vaccines // *Aquaculture*. V. 254. № 1–4. P. 396–410.
- Pankhurst N.W., King H.R., 2010. Temperature and salmonid reproduction: Implications for aquaculture // *J. Fish Biol.* V. 76. № 1. P. 69–85.
- Petit G., Beauchaud M., Attia J., Buisson B., 2003. Food intake and growth of largemouth bass (*Micropterus salmoides*) held under alternated light/dark cycle (12L:12D) or exposed to continuous light // *Aquaculture*. V. 228. № 1–4. P. 397–401.
- Picha M.E., Turano M.J., Beckman B.R., Borski R.J., 2008. Endocrine biomarkers of growth and applications to aquaculture: A minireview of growth hormone, insulin-like growth factor (IGF)-I, and IGF-binding proteins as potential growth indicators in fish // *N. Am. J. Aquac.* V. 70. № 2. P. 196–211.
- Porter M.J.R., Woolcott H.M., Pankhurst N.W., 2003. The use of additional lighting and artificial photoperiods to recondition early maturing Atlantic salmon (*Salmo salar*) in Tasmania // *Fish Physiol. Biochem.* V. 28. № 1–4. P. 391–393.
- Randall C.F., Bromage N.R., Thorpe J.E., Miles M.S., Muir J.S., 1995. Melatonin rhythms in Atlantic salmon (*Salmo salar*) maintained under natural and out-of-phase photoperiods // *Gen. Comp. Endocrinol.* V. 98. № 1. P. 73–86.
- Rescan P.Y., 2001. Regulation and functions of myogenic regulatory factors in lower vertebrates // *Comp. Biochem. Physiol. B Biochem. Mol. Biol.* V. 130. № 1. P. 1–12.
- Rowlerson A., Veggetti A., 2001. Cellular mechanisms of post-embryonic growth in aquaculture species // *Fish Physiology. Muscle Development and Growth* / Ed. Johnston I.A. San Diego: Academic Press. P. 103–140.
- Sánchez-Vázquez F.J., Tabata M., 1998. Circadian rhythms of demand-feeding and locomotor activity in rainbow trout // *J. Fish Biol.* V. 52. № 2. P. 255–267.
- Saunders R.L., Harmon P.R., 1988. Extended daylength increases post-smolt growth of Atlantic salmon // *World Aquac.* V. 19. P. 72–73.
- Schulz R.W., Andersson E., Taranger G.L., 2006. Photoperiod manipulation can stimulate or inhibit pubertal testis maturation in Atlantic salmon (*Salmo salar*) // *Anim. Reprod.* V. 3. № 2. P. 121–126.
- Sonmez A.Y., Hisar O., Hisar S.A., Alak G. et al., 2009. The effects of different photoperiod regimes on growth, feed conversion rate and survival of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) fry // *J. Anim. Vet. Adv.* V. 8. P. 760–763.
- Stefansson S.O., Nilsen T.O., Ebbesson L.O., Wargelius A. et al., 2007. Molecular mechanisms of continuous light inhibition of Atlantic salmon parr-smolt transformation // *Aquaculture*. V. 273. № 2–3. P. 235–245.
- Strand J.E.T., Hazlerigg D., Jørgensen E.H., 2018. Photoperiod revisited: Is there a critical day length for triggering a complete parr-smolt transformation in Atlantic salmon *Salmo salar*? // *J. Fish Biol.* V. 93. № 3. P. 440–448.
- Taranger G.L., Daae H., Jørgensen K.O., Hansen T., 1995. Effects of continuous light on growth and sexual maturation in sea water reared Atlantic salmon, *Salmo salar* L. // *Proc. 5th Int. Symp. on the reproductive physiology of fish* / Eds Goetz F.W., Thomas P. Austin, USA: Univ. Texas. P. 200.

- Taranger G.L., Haux C., Hansen T., Stefansson S.O. et al., 1999. Mechanisms underlying photoperiodic effects on age at sexual maturity in Atlantic salmon, *Salmo salar* // Aquaculture. V. 177. № 1–4. P. 47–60.
- Taranger G.L., Carrillo M., Schulz R.W., Fontaine P. et al., 2010. Control of puberty in farmed fish // Gen. Comp. Endocrinol. V. 165. № 3. P. 483–515.
- Taylor J., Migaud H., 2009. Timing and duration of constant light affects rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) growth during autumn–spring grow-out in freshwater // Aquac. Res. V. 40. № 13. P. 1551–1558.
- Taylor J.F., Migaud H., Porter M.J.R., Bromage N.R., 2005. Photoperiod influences growth rate and plasma insulin-like growth factor-I levels in juvenile rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* // Gen. Comp. Endocrinol. V. 142. № 1–2. P. 169–185.
- Taylor J.F., Porter M.J., Bromage N.R., Migaud H., 2008. Relationships between environmental changes, maturity, growth rate and plasma insulin-like growth factor-I (IGF-I) in female rainbow trout // Gen. Comp. Endocrinol. V. 155. № 2. P. 257–270.
- Taylor J.F., North B.P., Porter M.J.R., Bromage N.R., Migaud H., 2006. Photoperiod can be used to enhance growth and improve feeding efficiency in farmed rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* // Aquaculture. V. 256. № 1–4. P. 216–234.
- Thrush M.N., Duncan N.L., Bromage N.R., 1999. The use of photoperiod in the production of out-of-season Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts // Aquaculture. V. 121. № 1–3. P. 29–44.

Effect of the photoperiod on the growth and development of salmonids in northern latitudes

N. S. Shulgina^a, *, M. V. Churova^a, N. N. Nemova^a

^a*Institute of Biology, Karelian Research Centre, RAS
Pushkinskaya, 11, Petrozavodsk, 185910 Russia*

*e-mail: shulgina28@yandex.ru

One of the factors affecting growth, development, feeding behavior, and metabolism of fish is the length of daylight hours (photoperiod). The use of different regimes for regulating the photoperiod during the development of juvenile salmon has an effect on the time of the transformation of the parr into smolt (smoltification process), which, under conditions of artificial cultivation, contributes to their earlier transfer to sea water. The exposure of some salmonids to prolonged periods of light has been shown to be critical in delaying maturity once individuals reach the required size. Data on the synergistic effect of temperature and photoperiod on the growth and reproductive cycle of salmonids with the aim of accelerating or delaying the development of oocytes are also discussed. The published and own research data on the influence of light regimes on the formation and growth of skeletal muscles (on the gene expression profiles in white muscles, the expression of myogenic regulatory factors, along with changes in the levels of energy and carbohydrate metabolism) in salmonids are presented.