

ЭКСПРЕССИЯ ГЕНОВ-РЕГУЛЯТОРОВ МИОГЕНЕЗА У СЕГОЛЕТОК АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ (*Salmo salar* L.) В УСЛОВИЯХ АКВАКУЛЬТУРЫ ПРИ ВЛИЯНИИ РАЗНЫХ РЕЖИМОВ ОСВЕЩЕНИЯ И КОРМЛЕНИЯ

© 2024 г. М. В. Кузнецова^{1,*}, М. А. Родин¹, Н. С. Шульгина¹,
М. Ю. Крупнова¹, А. Е. Курицын¹, С. А. Мурзина¹, Н. Н. Немова¹

¹ Институт биологии – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”, Петрозаводск, Россия

* e-mail: kuznetsovamvi@yandex.ru

Поступила в редакцию 17.09.2023 г.

После доработки 21.11.2023 г.

Принята к публикации 23.11.2023 г.

Исследовали уровень экспрессии генов тяжелой и легкой цепи миозина (*myhc*, *mlc-2*), транскрипционных факторов регуляции миогенеза (*myf5*, *myog*, паралоги *myod1*), паралоги миостатина и инсулиноподобных факторов роста (*igf1* и *igf2*) в мышцах сеголеток лосося, искусственно выращиваемых при разных режимах освещения и кормления при постоянной температуре воды в регионе Северная Осетия-Алания. Совокупное действие режимов освещения и питания отражалось на экспрессии генов *myhc*, *mlc-2*, *myf5*, *myod1a*, *myod1b*, *myod1c*. Так особи, выращиваемые при постоянном режиме освещения, отличались более высокими уровнями экспрессии генов *myf5*, *myhc* и *mlc-2* по сравнению с рыбами при естественном освещении, что так же соответствовало их темпам роста. Экспрессия генов IGF по-разному изменялась на протяжении эксперимента: уровень экспрессии гена *igf1* увеличивался, а гена *igf2* – сначала увеличивался через месяц исследования, затем уменьшался. Результаты свидетельствуют о различиях в процессах регуляции миогенеза в зависимости от условий освещения и кормления.

Ключевые слова: фотопериод, режим кормления, атлантический лосось, уровень экспрессии генов мышечных белков

DOI: 10.31857/S0044452924010047, EDN: ZFVLRG

ВВЕДЕНИЕ

Постэмбриональный рост мышц у рыб, в отличие от роста у птиц и млекопитающих, определяется не только гипертрофией – увеличением размера существующих мышечных волокон, но также включает гиперплазию – увеличение количества мышечных волокон за счет повторного образования новых миотуб [1]. Миогенез контролируется последовательной экспрессией специфических миогенных регуляторных факторов транскрипции (МРФ): *MyoD*, *Myf5*, миогенин (*MyoG*) и *MRF4* [1]. В процессе миогенеза ключевую роль *MyoD* и *Myf5* являются спецификация и пролиферация миобластов, тогда как миогенин и *MRF4* отвечают за их дифференцировку [2]. Регуляция миогенеза у рыб транскрипционным фактором *MyoD* усложняется наличием паралогов. В результате тетраплоидизации генома в ходе эволюции ген *myod1* у лососевых представлен тремя функциональными паралогами: *myod1a*, *myod1b* и *myod1c*, которые

экспрессируются независимо друг от друга на разных стадиях развития и в различных типах волокон [3, 4]. Паралоги *MyoD* дифференцированно функционируют во время созревания миотуб, и это позволяет предположить, что *myod1b* и *myod1c* в первую очередь экспрессируются в пролиферирующих клетках, а *myod1a* – в дифференцирующихся клетках. Это свидетельствует об их субфункционализации после дубликации всего генома атлантического лосося [3].

Последовательная экспрессия МРФ приводит к экспрессии генов ряда структурных мышечных белков, в том числе миозина, основного компонента мышечных волокон. Показано, что уровень экспрессии гена тяжелой цепи миозина (*myhc*) отражает накопление мышечных белков и темпы роста некоторых видов рыб: форели *Oncorhynchus mykiss* [5], атлантического лосося *Salmo salar* [6], пятнистой зубатки *Anarhichas minor* [7], светлопелюг судака *Sander vitreus* [8]. Также показано, что

корреляция темпов роста с уровнем экспрессии гена легкой цепи миозина *mlc-2* была выше у радужной форели [9] и камбалы *Senegalenses sole* [10].

Инсулиноподобные факторы роста (IGF-I и IGF-II) и связанные с ними сигнальные пути играют центральную роль в регуляции роста скелетных мышц у млекопитающих и рыб [11]. Циркулирующие IGF присутствуют в сыворотке крови и в основном секретируются печенью под контролем оси гипофиз/гормон роста, однако оба гормона также синтезируются локально во многих тканях, включая скелетные мышцы в ответ на внешние и пищевые стимулы [3]. IGF-I и IGF-II способствуют гипертрофическому росту мышц, стимулируя пролиферацию и дифференцировку миогенных клеток, действуя на них аутокринно и паракринно [3, 11]. В отличие от IGF-I, роль IGF-II в метаболизме и росте рыб до конца не изучена. У млекопитающих ген *igf2* экспрессируется главным образом в течение эмбриогенеза, в то время как у рыб на ювенильных и взрослых стадиях жизненного цикла [12].

Рост мышц также контролируется миостатином (MSTN), относящимся к суперсемейству трансформирующего фактора роста-*b* (TGF-*b*), который функционирует как негативный регулятор развития и роста скелетных мышц [13]. MSTN ингибирует пролиферацию и дифференцировку мышечных клеток у млекопитающих [13]. Однако, согласно недавним исследованиям, механизм действия MSTN на рост у рыб, вероятно, отличается от механизма у млекопитающих. MSTN кодируется двумя генами у большинства костистых рыб и четырьмя у лососевых рыб и, как было обнаружено, экспрессируется в мышцах и других тканях. Следовательно, он может выполнять различные функции [13, 14]. У лососевых MSTN представлен генами *mstn1a*, *mstn1b*, *mstn2a* и *mstn2b* (который является псевдогеном). Исследования на лососевых рыбах показали, что механизмы регуляции роста мышц MSTN зависят от типа мышц, стадии развития и условий питания [14–16].

Определение уровня экспрессии генов МРФ, *igf*, *mstn1*, миозина в мышцах для описания процессов роста и регуляции миогенеза часто используются в исследованиях влияния температуры, состава корма и режима питания, голодания и последующего восстановления питания на рост лососёвых и других видов рыб [10, 17, 18].

Свет — жизненно важный абиотический фактор, который оказывает существенное воздействие на развитие и рост рыб. Прямо или косвенно он влияет на плавательную активность, пищевое поведение, миграцию и размножение рыб, а у лососёвых и на наступление периода смолтификации, посредством влияния на эндогенные ритмы и уровни циркулирующих гормонов роста [19–21]. В аква-

культуре удлинение светового дня используется для увеличения скорости роста рыб [22–24]. Удлиненные фотопериоды могут оказывать положительное воздействие на пищевое поведение и рост рыб посредством стимуляции гипоталамо-гипофизарной оси в их мозге, что приводит к увеличению выработки и секреции гормона роста и инсулиноподобного фактора роста [25, 26]. В ответ на изменение продолжительности дня концентрация гормонов и факторов роста меняется, что влияет на регуляцию миогенеза и пролиферацию миогенных клеток [26, 27].

Ранее, в исследованиях влияния фотопериода на молодь лосося при заводском выращивании в условиях северных широт было показано, что постоянное освещение способствовало ускорению роста особей, что сопровождалось изменением уровня экспрессии генов мышечных белков [28–30]. Но продолжительность периода интенсивного роста была ограничена сезонным понижением температуры. В условиях южных регионов появляется возможность выращивания молоди лосося при температуре воды в диапазоне 8–18°C, в отсутствие зимних периодов низких температур, что позволяет рыбе питаться и расти круглый год. Однако отсутствует период белых ночей, характерный для северных широт. Исходя из этого, был поставлен эксперимент по влиянию постоянного освещения на рост и развитие сеголеток лосося *Salmo salar* L. (0+) в условиях аквакультуры в южном регионе России (Республика Северная Осетия-Алания).

Изучение экспрессии основных регуляторных факторов миогенеза и генов, контролирующих рост мышц, а также их паралогов в мышцах рыб, выращенных в условиях вариативности внешних факторов (фотопериода и рациона кормления), позволит получить новые данные о молекулярных механизмах, лежащих в основе роста рыб. Целью данной работы было изучение уровня экспрессии генов миогенеза у сеголеток атлантического лосося в процессе роста, выращиваемых в условиях постоянной температуры воды при воздействии двух режимов фотопериода (постоянного и естественного) в сочетании с разным режимом кормления.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследование влияния разных режимов освещения на рост и развитие сеголеток лосося проводили на предприятии ООО “Остров аквакультура” (Республика Северная Осетия-Алания).

Эксперимент подробно расписан в работе Мурзиной с соавт. [31]. Сеголетки лосося (выклев 10–15 марта 2022 г., производитель Benchmark Genetics, Исландия) содержались в выростных

лотках объемом 2.5–2.7 м³, (изначально в количестве 4900 особей/лоток) в условиях непрерывного освещения с августа до начала эксперимента (сентябрь). Кормление проводилось каждые два часа в круглосуточном режиме. С начала сентября сеголеток поделили на три экспериментальные группы по 2 лотка (при средней массе рыб 2.9 грамма в каждом лотке):

- группа № 1 (“24С КК”) – постоянный режим освещения (24С:0Т), круглосуточное кормление (КК);

- группа № 2 (“ЕстФ КД”) – естественный фотопериод (ЕстФ), кормление в светлое время суток (с 06:00 до 18:00 в сентябре, с 08:00 до 18:00 в октябре, с 08:00 до 17:00 в ноябре), через каждые два часа (КД);

- группа № 3 (“24С КД”) – постоянный режим освещения (24С), кормление в светлое время суток так же, как у рыб из группы № 2 (КД).

Лотки с постоянным освещением были оборудованы LED лампами 36W, 6500K. Освещение над поверхностью воды для групп рыб № 1 и № 3 при освещении лампами в темное время суток составило 450–650 lx. Использовали коммерческий корм; расчет объема корма проводили согласно нормам с учетом биомассы. Температура воды была постоянной – 12.5°C. Отход молоди рыб на конец эксперимента составил 24%, 33% и 19% особей в группах “24С КК”, “ЕстФ КД” и “24С КД”, соответственно. Для исследования отбирали сеголеток лосося 6 сентября (до эксперимента), 6 октября и 9 ноября; из каждой группы было взято до 15 особей из лотка. Средние масса и длина особей, взятых для анализа, представлены в таблице 1 [32].

Экспрессия исследуемых генов

Тотальная РНК была выделена из образцов белых скелетных мышц рыб с использованием набора “RNA-extract” (Евроген, Россия). Затем суммарную РНК обрабатывали ДНКазой (Силекс, Россия). Целостность и качество РНК оценивали с помощью электрофореза в 1% агарозном геле и спектрофотометрически при коэффициенте поглощения 260/280 нм (NanoPhotometer C40-Touch, Implen, Германия). РНК подвергали обратной транскрипции с использованием MMLV-обратной транскриптазы (Евроген, Россия). В дальнейшем

синтезированную кДНК использовали в качестве матрицы для полимеразной цепной реакции в режиме реального времени (ПЦР-РВ). Анализ проводили с использованием системы CFX96 Touch system (BioRad, США). Праймеры для гена тяжелой цепи миозина (*myhc*), легкой цепи миозина (*mlc-2*), референсного гена (фактора элонгации-1 (*ef1a*)), генов миогенных регуляторных факторов (миогенина (*myog*), паралофов *myod1* (*myod1a*, *myod1b*, *myod1c*), *myf5*, *igf1* и *igf2*, а также паралофов миостатина (*mstn1a* и *mstn1b*), подбирали с помощью программы Nucleotide BLAST. Последовательности праймеров приведены в таблице 2. Амплификацию 2 мкл кДНК проводили с использованием 5 мкл набора “5x Реакционная смесь для проведения ПЦР-РВ в присутствии интеркалирующего красителя SYBR Green I” (Евроген, Россия). Протокол ПЦР был следующим: денатурация ДНК – 5 минут при 95°C; повторяющиеся циклы (42): денатурация ДНК – 20 с при 95°C, отжиг праймеров – 30 с при 60°C и элонгация – 30 с при 72°C. Каждый образец был загружен в триплетах. Специфичность реакции ПЦР проверяли по кривым плавления, полученным в соответствии с протоколом диссоциации от 65°C до 97°C. Относительные уровни экспрессии исследуемых генов определяли методом порогового цикла (Ct) и нормализовали по уровню экспрессии референсного гена фактора элонгации (*ef1a*) с использованием метода 2^{-ΔCt} [33]. Данные выражали в единицах относительной экспрессии исследуемого гена (у.ед.).

Исследование выполнено на научном оборудовании ЦКП КарНЦ РАН.

Статистический анализ

Полученные данные были обработаны общепринятыми методами вариационной статистики. Данные были проверены на нормальность распределения с использованием критерия Шапиро–Уилкса. В связи с отсутствием нормальности распределения статистически значимые различия определяли с помощью непараметрического критерия Краскела–Уоллиса (Kruskal–Wallis test), апостериорные сравнения между группами проводили с использованием непараметрического U-критерия Манна–Уитни с поправкой на множественное сравнение. Различия считали статистически

Таблица 1. Средняя масса рыб, используемых для анализа

Группа	6 сентября		6 октября		9 ноября	
	Масса, г	Длина, см	Масса, г	Длина, см	Масса, г	Длина, см
“24С КК”			5.59 ± 0.30	8.01 ± 0.43	11.87 ± 1.74	10.88 ± 0.53
“ЕстФ КД”	3.85 ± 0.45	7.42 ± 0.27	5.92 ± 0.58	8.12 ± 0.23	9.19 ± 1.37	9.19 ± 0.47
“24С КД”			6.11 ± 0.91	8.05 ± 0.40	11.93 ± 1.33	10.13 ± 0.39

Таблица 2. Олигонуклеотидные праймеры, используемые для амплификации в ПЦР-РВ

Ген	Последовательность 5'-3'	Размер ампликона, п. о.	Номер в GenBank
<i>ef1a</i>	F: TTGCTGGTGGTGTGGTGGAG R: AAACGCTTCTGGCTGTAGGG	154	AF321836.1
<i>myog</i>	F: GTGGAGATCCTGAGGAGTGC R: CTCACCTCGACGACGAGACC	147	DQ452070
<i>myod1a</i>	F: TGGACTGCCTATCAAACATCC R: TCTCACTCGCTATGGAACC	123	AJ557148
<i>myod1b</i>	F: ATTTTCGTTCCCTGTCACCTCTG R: ATGTGTTTCGTCTTCGTTGTAATGG	152	AJ557150
<i>myod1c</i>	F: ACGGCGAAAACACTACCCTTC R: TAGCTGCTTCGTCTTGCGGA	133	DQ366709.1
<i>myf5</i>	F: ACGCCATCCAGTACATCGAG R: AGTCAACCATGCTGTTCGGAG	132	DQ452070
<i>myhc</i>	F: TCTCATCCATAGACGCCATC R: AGTTGACTGCCAAGAAGAGG	159	DN164736
<i>mhc-2</i>	F: TCAACTTCACCGTCTTCCTCAC R: GCCACAGGTTCTTCATCTCC	190	NM_001123716.1
<i>mstn1a</i>	F: GATTACACGCCATCAAGTCC R: CTCATCCTTATTGTCATCTCC	159	AJ344158
<i>mstn1b</i>	F: TCTGAGTTTTATGGTTGCTTTCGG R: TTGTGACTTGATGGCGTGTAATC	151	NM_001123634.1
<i>igf1</i>	F: ACAGAGCGTAGGACAGCACAG R: CCACAGAGGCACCAGGTAAGG	169	NM_001123623.1
<i>igf2</i>	F: GGAAAACACAAGAATGAAGGTCAA R: CCACCAGCTCTCCTCCACATA	128	NM_001123647.1

Примечание. Последовательности прямого (F) и обратного (R) праймеров (5'-3'), п. о. – пары оснований; *ef1a* – фактор элонгации 1a (референсный ген); *myf5* – фактор миогенеза 5; *myod1* – фактор детерминации миообластов 1; *myog* – миогенин; *myhc* – тяжелая цепь миозина; *mstn* – миостатин; *igf* – инсулиноподобный фактор роста.

значимыми при $p < 0.05$. Результаты представлены в виде бокс-плотов с обозначением медиан, верхнего и нижнего квартилей, а также усов, обозначающих минимум и максимум.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Данные, представленные на рис. 1a, свидетельствуют о том, что уровень экспрессии гена *myhc* был наименьшим в группе “ЕстФ КД” по сравнению с группами круглосуточного освещения: в октябре – по сравнению со значением в группах “24С КК” и “24С КД”, в ноябре – по сравнению с группой “24С КК”. Уровень экспрессии гена *myhc* увеличивался к ноябрю в мышцах рыб из всех исследуемых групп: в “24С КК” – по сравнению с первым и вторым месяцем исследования, в “ЕстФ КД” – по сравнению с предыдущим месяцем, в “24С КД” – по сравнению с первым месяцем исследования (рис. 1a).

Уровень экспрессии гена *mhc-2* был наиболее низким в ноябре в группе “ЕстФ КД” по срав-

нению с группами круглосуточного освещения “24С КК” и “24С КД” (рис. 1b). При этом следует отметить, что значения данного показателя в группах с круглосуточным освещением в ноябре увеличивались по сравнению с предыдущим месяцем.

Установлены различия в экспрессии генов миогенных регуляторных факторов (МРФ). В ноябре уровень экспрессии гена *myf5* был наименьшим в группе “ЕстФ КД” по сравнению с группами круглосуточного освещения (рис. 1c). Значение показателя увеличивалось к ноябрю только в группах с дополнительным освещением. Уровень экспрессии гена *myog* был выше в группе “24С КД” по сравнению с “24С КК” в ноябре (рис. 1d). За период исследования динамика показателя наблюдалась только в группе “24С КК”: в октябре значение увеличивалось по сравнению с предыдущим месяцем, а в ноябре – уменьшалось.

Наиболее высокие значения экспрессии генов всех трёх паралофов *myod1* установлены в группе “24С КД” в ноябре (рис. 2). При этом межгруппо-

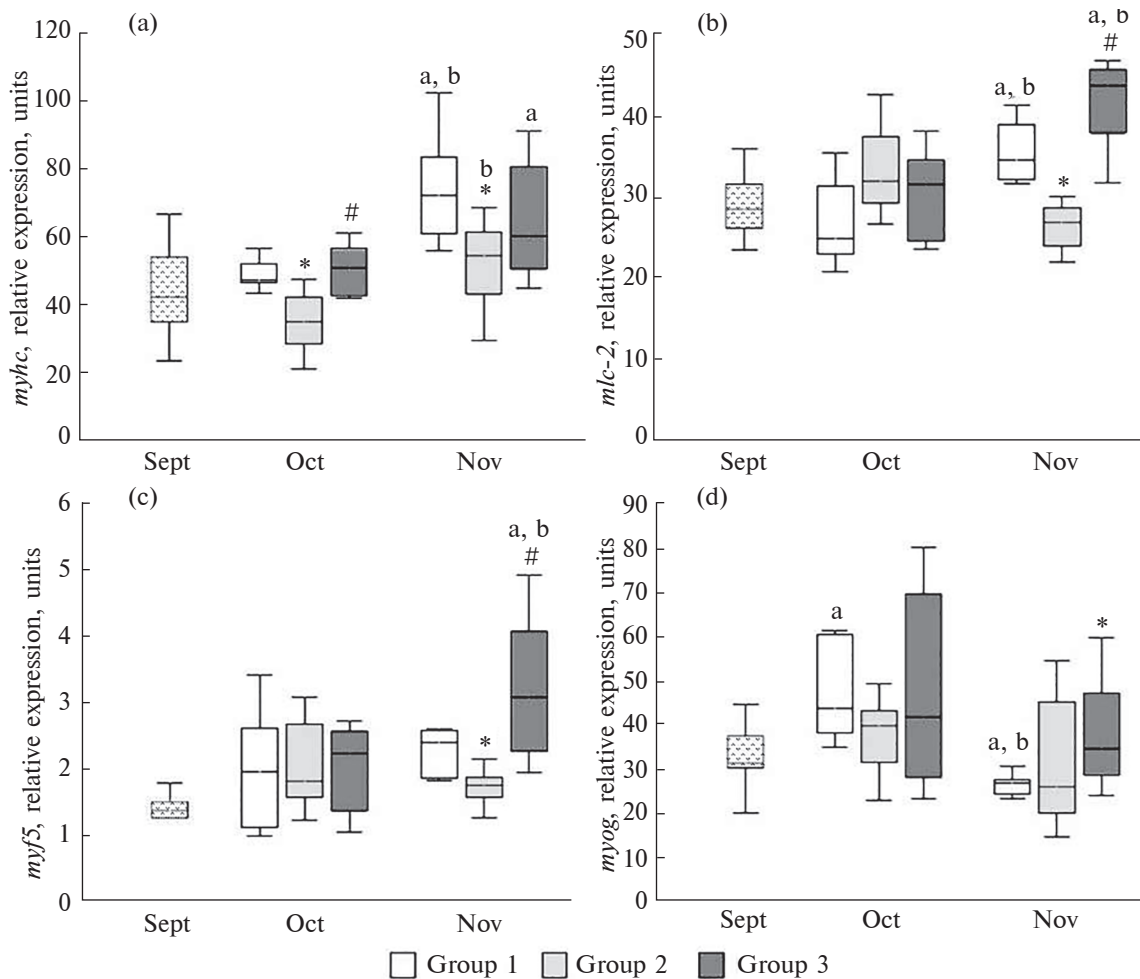


Рис. 1. Относительный уровень экспрессии генов (у. ед.) *myhc* (a), *mlc-2* (b), *myf5* (c), *myog* (d) в белых мышцах атлантического лосося, выращиваемого в группах с разными режимами освещения и кормления на протяжении периода исследования: сентябрь – значения до эксперимента; группа 1 – “24С КК” – режим освещения постоянный, кормление круглосуточное; группа 2 – “ЕстФ КД” естественный фотопериод, кормление в светлое время суток; группа 3 – “24С КД” – режим освещения постоянный, кормление в светлое время суток. Различия достоверны при $p < 0.05$ (критерий Краскела–Уоллиса, критерий Манна–Уитни с поправкой на множественное сравнение): * – в сравнении с группой 1, # – в сравнении с группой 2, ^a – по сравнению со значениями в сентябре, ^b – по сравнению со значениями в октябре в соответствующей группе.

вые различия для генов *myod1a* и *myod1b* выявлены по отношению к двум другим группам, а у *myod1c* только к группе “24С КК”. Динамика экспрессии генов паралога *myod1* в разных экспериментальных группах имела различный характер (рис. 2). В группе “24С КК” наблюдалось увеличение уровня экспрессии в октябре (*myod1a*, *myod1c*) и снижение в ноябре (*myod1a*, *myod1b*). В группе “ЕстФ КД” уровень экспрессии *myod1a* и *myod1b* в ноябре снижался по сравнению с предыдущим месяцем, а уровень *myod1c* повышался. В группе “24С КД” уровень экспрессии *myod1a* и *myod1c* увеличивался к ноябрю.

Согласно представленным данным уровень экспрессии генов миостатина отличался как между группами, так и между месяцами (рис. 3). В ноябре выявлен рост экспрессии *mstn1a* во всех груп-

пах, при этом в группе “ЕстФ КД” он был ниже по сравнению с группой “24С КК” (рис. 3а). Различий в уровне экспрессии гена *mstn1b* между группами не было установлено, однако выявлено увеличение данного показателя в группе “24С КД” к ноябрю (рис. 3б).

Среди генов *igf* зафиксирована межгрупповая разница только у *igf2* (рис. 4б), согласно которой уровень экспрессии гена *igf2* в мышцах рыб в октябре был ниже в группе “ЕстФ КД” по сравнению с группой “24С КК”. Также следует отметить, что экспрессия генов *igf* по-разному изменялась на протяжении эксперимента (рис. 4). Уровень экспрессии гена *igf1* увеличивался постепенно к ноябрю, а гена *igf2* – сначала увеличивался, затем уменьшался в ноябре, одинаково во всех исследуемых группах.

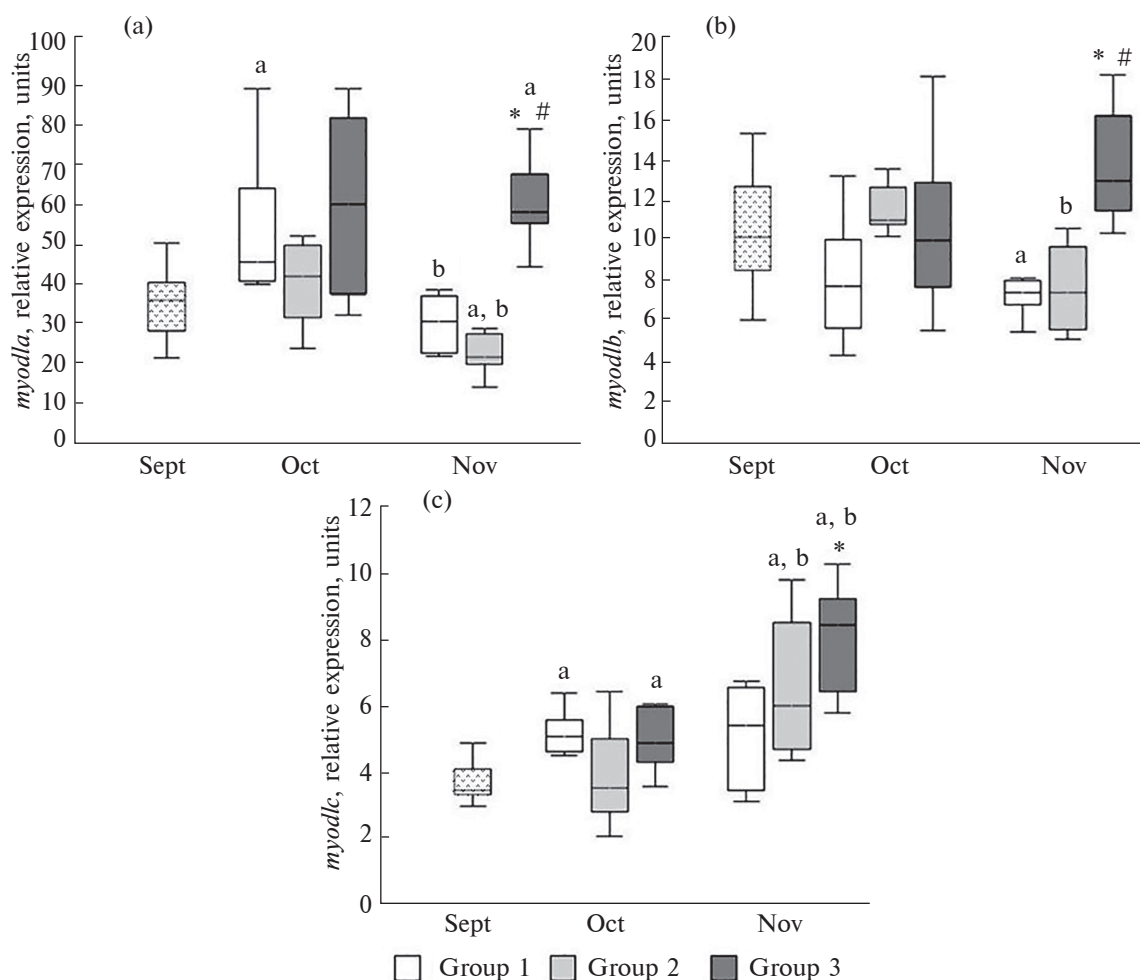


Рис. 2. Относительный уровень экспрессии генов (у. ед) *myod1a* (a), *myod1b* (b), *myod1c* (c) в белых мышцах атлантического лосося, выращиваемого в группах с разными режимами освещения и кормления на протяжении периода исследования: сентябрь – значения до эксперимента; группа 1 – “24С КК” – режим освещения постоянный, кормление круглосуточное; группа 2 – “ЕстФ КД” естественный фотопериод, кормление в светлое время суток; группа 3 – “24С КД” – режим освещения постоянный, кормление в светлое время суток. Различия достоверны при $p < 0.05$ (критерий Краскела–Уоллиса, критерий Манна–Уитни с поправкой на множественное сравнение): * – в сравнении с группой 1, # – в сравнении с группой 2, ^a – по сравнению со значениями в сентябре, ^b – по сравнению со значениями в октябре в соответствующей группе.

ОБСУЖДЕНИЕ

Выявлены различия между исследуемыми группами рыб по уровням экспрессии генов миозина и МРФ, которые позволяют предположить влияние режимов освещения и кормления на процессы роста мышц. Установлены различия между экспериментальными группами по экспрессии *myhc* уже через месяц после начала исследования. Уровень экспрессии гена *myhc* был наименьшим в группе “ЕстФ КД” по сравнению с группами круглосуточного освещения (“24С КД” и “24С КК”) и в октябре, и ноябре. В ноябре так же установлен низкий уровень экспрессии *mhc-2* у рыб в группе с естественным освещением. Уровни экспрессии генов *myhc* и *mhc-2* могут быть использованы как показатели, отражающие процессы синтеза белка и его накопления и темпы прироста мышечной массы в целом [6, 9, 16]. Относительно низкие значения

данных показателей соответствуют более низким темпам роста рыб, выращиваемых при естественном освещении: средний прирост массы на группу за весь период исследования составил 14.1 ± 0.1 г, 12.2 ± 0.2 г, 13.1 ± 0.2 г у рыб с режимами “24С КК”, “ЕстФ КД” и “24С КД” соответственно [32]. Различия в уровне экспрессии гена *myhc* в первый месяц исследования согласуются с данными по активности ЦО у сеголетков в этом же эксперименте [32]. Уровень активности ЦО в мышцах особей был выше у особей из групп с постоянным освещением (“24С КД” и “24С КК”) по сравнению с группой “ЕстФ КД”. Таким образом, возможно, что доступность корма и высокий уровень аэробного обмена позволяют рыбам, выращиваемым при постоянном освещении, использовать энергию не только для поддержания основного обмена веществ, но и в процессах биосинтеза в мышцах, которые требуют большого количества АТФ. Ранее нами

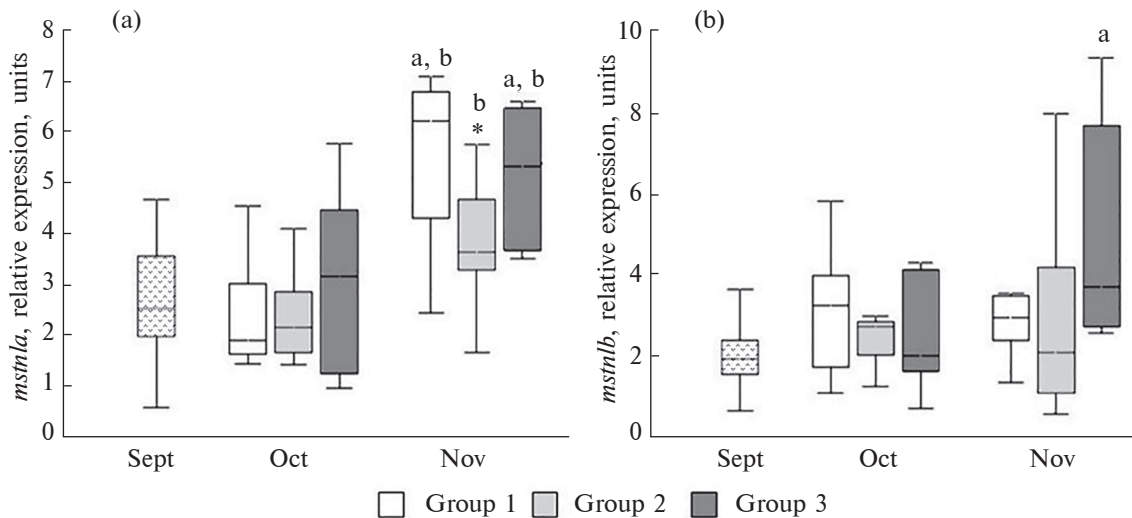


Рис. 3. Относительный уровень экспрессии генов (у. ед) *mstn1a* (a), *mstn1b* (b) в белых мышцах атлантического лосося, выращиваемого в группах с разными режимами освещения и кормления на протяжении периода исследования: сентябрь – значения до эксперимента; группа 1 – “24С КК” – режим освещения постоянный, кормление круглосуточное; группа 2 – “ЕстФ КД” – естественный фотопериод, кормление в светлое время суток; группа 3 – “24С КД” – режим освещения постоянный, кормление в светлое время суток. Различия достоверны при $p < 0.05$ (критерий Краскела–Уоллиса, критерий Манна–Уитни с поправкой на множественное сравнение): * – в сравнении с группой 1, ^a – по сравнению со значениями в сентябре, ^b – по сравнению со значениями в октябре в соответствующей группе.

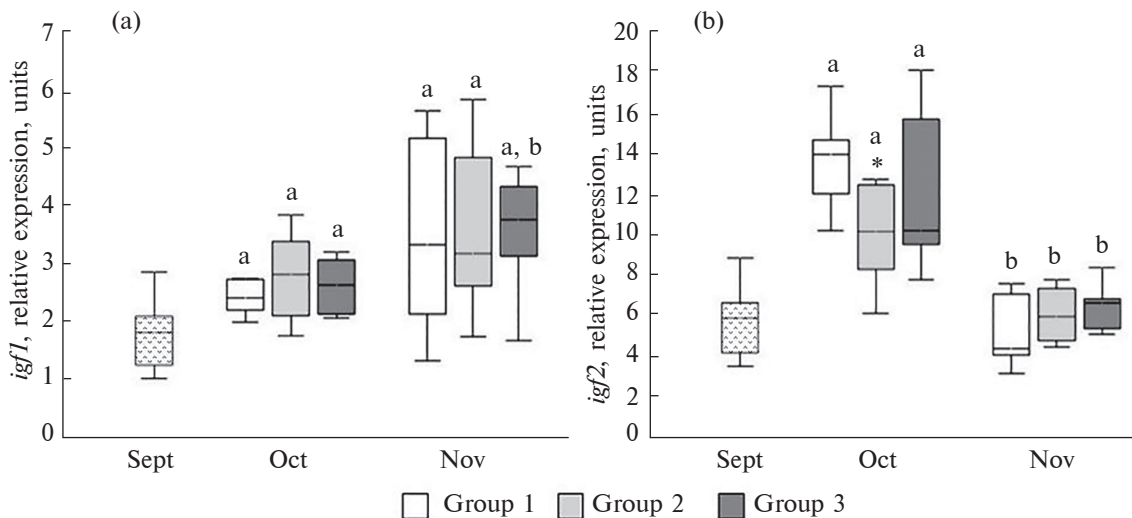


Рис. 4. Относительный уровень экспрессии генов (у. ед) *igf1* (a), *igf2* (b) в белых мышцах атлантического лосося, выращиваемого в группах с разными режимами освещения и кормления на протяжении периода исследования: сентябрь – значения до эксперимента; группа 1 – “24С КК” – режим освещения постоянный, кормление круглосуточное; группа 2 – “ЕстФ КД” – естественный фотопериод, кормление в светлое время суток; группа 3 – “24С КД” – режим освещения постоянный, кормление в светлое время суток. Различия достоверны при $p < 0.05$ (критерий Краскела–Уоллиса, критерий Манна–Уитни с поправкой на множественное сравнение): * – в сравнении с группой 1, ^a – по сравнению со значениями в сентябре, ^b – по сравнению со значениями в октябре в соответствующей группе.

было показано на сеголетках и двухлетках лосося, выращиваемых в условиях рыбоводного завода на Северо-западе России, что рыбы из групп с дополнительным освещением отличались от групп без дополнительного освещения более высоким уровнем экспрессии гена *myhc*, что так же соответствовало темпам роста этих рыб [28–30].

Постэмбриональный мышечный рост у рыб осуществляется за счет процессов гиперплазии

и гипертрофии под контролем специфических миогенных регуляторных факторов – MyoD1, Myf5, миогенина (MyoG). Ранее было показано, что уровень экспрессии генов, регулирующих миогенез (*myod*, *myf5*, *myog* и *mrf4*), коррелирует с механизмами роста мышц во время развития рыб [15, 34]. Так, на ранних стадиях мышечного роста увеличение уровней экспрессии *myod* и *myf5* в недифференцированных миогенных клетках-предшественниках

(МКП) напрямую связано с их интенсивной пролиферацией и последующей клеточной гиперплазией (образованием миотуб и их дифференцировкой в новые мышечные волокна) [15]. Гены *myog* и *mrf4* экспрессируются позже и связаны с терминальной дифференцировкой и слиянием миобластов с существующими миофибриллами в процессе гипертрофии мышечных волокон [15]. Согласно результатам исследования, для группы “24С КК” через месяц после начала исследования установлено увеличение экспрессии *myog*, *myod1a* и *myod1c*, также и для группы “24С КД” установлено повышение уровня *myod1c*, для группы “ЕстФ КД” значения этих показателей по сравнению с первым месяцем не изменялись. Полученные нами результаты указывают на влияние продолжительности освещения на различия в регуляции процессов миогенеза уже через месяц применения разных режимов фотопериода.

Высоким значениям экспрессии *myhc* и *mhc-2* в мышцах рыб в группах с круглосуточным освещением “24С КК” и “24С КД” по сравнению с такими значениями у особей из группы “ЕстФ КД” с естественным освещением в ноябре соответствовал высокий уровень экспрессии *myf5*. Кроме того, для рыб “24С КК” и “24С КД” уровень экспрессии *myf5* в ноябре повышался. Эти результаты соответствуют ранее полученным данным для двухлеток атлантического лосося, согласно которым уровни экспрессии *myf5* и *myhc*, были выше наряду с темпами роста у рыб, выращиваемых в заводских условиях при круглосуточном освещении в отличие от растущих без дополнительного освещения [29]. Ранее в исследовании, проведенном на молоди атлантической трески, было показано, что экспрессия гена *myf5* и темпы роста были достоверно выше у рыб в группе с круглосуточным освещением по сравнению с рыбами, которые росли при естественном режиме фотопериода [35].

Уровни экспрессии генов *myog*, а также паралога *myod1* были самыми высокими в мышцах рыб из группы “24С КД” в ноябре: по уровню экспрессии *myod1a* и *myod1b* значения были отличны от двух других групп, а по экспрессии *myog* и *myod1c* отличия наблюдались только с группой “24С КК”. При этом обращает на себя внимание различия в характере изменений экспрессии генов. Уровень экспрессии *myod1a* и *myod1b* уменьшался в ноябре у рыб “ЕстФ КД” и “24С КК”, а у рыб из третьей группы уровень не изменялся. Кроме того, уровень экспрессии *myog* в группе “24С КК” к ноябрю уменьшался. Возможно, имеет значение совокупное влияние освещения и рациона питания. Ранее было показано влияние состава питания на экспрессию МРФ [10, 17], что позволяет предположить, что в данном случае различия в процессах регуляции миогенеза могли

быть связаны с различиями в общем метаболизме рыб. Так, согласно липидному анализу, наблюдались различия по показателям липидного обмена между рыбами из разных групп в данном эксперименте [31], а именно по маркерным показателям смолтификации, которые количественно были более выражены у рыб в группах “24С КК” и “ЕстФ КД” по сравнению с “24С КД”. При этом эффект совокупного и устойчивого действия фотопериода и кормления, стимулирующий подготовку к смолтификации сеголеток атлантического лосося, выращиваемых в условиях аквакультуры, достигался при их сочетании в круглосуточном режиме [31]. Так же ранее было показано, что смолты дикого атлантического лосося отличаются от пестряток не только по уровню энергетического и липидного обмена, но и по экспрессии генов МРФ, а именно низким уровнем транскриптов *myod1a*, *myod1b* и *myog* [36].

Обращает на себя внимание различие в характере экспрессии паралога *myod1* как между экспериментальными группами, так и на протяжении исследования. Это указывает на функциональные различия между *myod1a*, *myod1b* и *myod1c*, по-видимому, связанные с изменением регуляции миогенеза у рыб под воздействием разных режимов освещения и рациона питания.

По уровню экспрессии гена *mstn1* различия наблюдались также на второй месяц исследования. Уровень экспрессии *mstn1a* был наименьшим в мышцах рыб в группе “ЕстФ КД” несмотря на то, что значения показателя повышались во всех группах ко второму месяцу исследования. Это соответствовало уровню экспрессии *myhc*, *mhc-2* и *myf5*. Миостатин — негативный регулятор развития мышц позвоночных, ингибирующий пролиферацию и дифференцировку миобластов [37, 38]. Вероятно, MSTN экспрессируется в ответ на высокие уровни МРФ, регулируя интенсивность процессов гиперплазии и гипертрофии мышечных волокон для предотвращения неконтрольного роста мышц [15, 16]. Что касается экспрессии второго паралога *mstn1b*, то существенных различий по данному показателю между группами и на протяжении исследования установлено не было. Это указывает на функциональные особенности паралога в данных экспериментальных условиях (фотопериод, режим кормления, постоянная температура).

Различий по уровню экспрессии *igf1* в мышцах рыб между группами не наблюдалось. Значения этого показателя повышались за период исследования во всех группах рыб, что согласуется с активным ростом рыб и увеличением их массы. По уровню экспрессии *igf2* различия установлены в первый месяц исследования: несмотря на то, что значения показателя повышались в октябре во всех группах, в группе с естественным освещением

ем они были наименьшими с достоверной разницей по отношению к группе “24С КК”. К ноябрю уровень экспрессии *igf2* снижался до уровня в сентябре у рыб во всех экспериментальных группах. Таким образом, наблюдаются различия в процессе регуляции экспрессии *igf1* и *igf2*. Возможно, это связано с различиями их ролей в регуляции роста. Инсулиноподобный фактор роста-II имеет высокую структурную гомологию с IGF-I и экспрессия генов обоих митогенов, по-видимому, регулируются гормоном роста [39]. Оба IGF также действуют через один и тот же рецептор, что позволяет предположить, что они выполняют перекрывающиеся физиологические функции у рыб [12, 40]. В нескольких исследованиях было показано, что IGF-I и IGF-II имеют значение (функционалируют) на разных стадиях миогенеза [41]. Так, на клеточной культуре миоцитов дорады *Sparus aurata* показано, что после инкубации с IGF-II увеличивалась экспрессия *myod2* и *myf5*, генов, включенных в пролиферацию, а IGF-I вызывал повышение *mrf4* и *myog*, включенных в поздние стадии развития, соответствующие дифференциации клеток [41, 42]. Так же *igf2* и *igf1* по-разному экспрессируются в мышцах рыб во время голодания и насыщения [43, 44]. Во время восстановления питания после голодания у атлантического лосося наблюдалось снижение экспрессии *igf2* в мышцах, тогда как экспрессия *igf1* увеличивалась и соответствовала повышению экспрессии *mlc-2*, *myhc* и *myog* и дальнейшему приросту массы тела [43]. Снижение мРНК *igf2* и увеличение экспрессии *igf1* в мышцах также совпало с периодом увеличения удельного темпа роста тилапии при восстановлении питания [45]. Это говорит о том, что снижение выработки IGF-II в мышцах может играть определенную роль в компенсаторном росте. Эти результаты позволили предположить, что экспрессия *igf1* и *igf2* по-разному регулируется в мышцах при изменении пищевого статуса рыбы [45]. Так же и в нашей работе на второй месяц исследования увеличение уровня экспрессии *igf1* и снижение *igf2* в мышцах рыб из всех экспериментальных групп соответствовало повышению уровня экспрессии гена *myhc*. Полученные результаты позволяют предположить разную роль IGF-I и IGF-II в период активного роста, и в целом в онтогенезе.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, различия в режимах освещения и питания отражались на экспрессии генов МРФ, а, следовательно, и процессах регуляции миогенеза. Выявленные различия в экспрессии генов *myog* и паралога *myod1* между группами с круглосуточным освещением, но разным режимом питания (круглосуточно и в дневное время) позволи-

ли предположить различия в процессах регуляции миогенеза, вызванные изменением времени питания. Установлено, что *igf1* и *igf2* имеют разный характер экспрессии в период интенсивного роста лосося, что предполагает различия их ролей в регуляции процесса роста рыб в онтогенезе. Поскольку экспрессия *myod1a*, *myod1b* и *myod1c* изменялась по-разному между экспериментальными группами и за период исследования, можно предположить, что паралоги одного и того же гена имеют функциональные различия в регуляции миогенеза в зависимости от режимов освещения и питания.

Представленные в настоящей работе данные расширяют современные знания о молекулярных механизмах регуляции мышечного роста, а также закономерностях роста у рыб при влиянии факторов среды.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубочайшую благодарность главному рыбоводу предприятия М. Горбунову за курирование эксперимента, проведение необходимых рыбохозяйственных мероприятий, сбор биоматериала, компетентные консультации и рекомендации в ходе реализации исследования. Исследование было выполнено на научном оборудовании ЦКП КарНЦ РАН.

ВКЛАДЫ АВТОРОВ

Обсуждение результатов исследования (М.В.К., М.А.Р., Н.С.Ш., С.А.М., А.Е.К., Н.Н.Н.), написание и подготовка публикации (М.В.К., М.А.Р., Н.С.Ш., С.А.М., Н.Н.Н.); пробоподготовка и проведение лабораторного анализа образцов (М.А.Р., М.Ю.К.), анализ и статистическая обработка полученных данных (М.А.Р.), постановка и ведение эксперимента (А.Е.К.), руководитель проекта (Н.Н.Н.).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены. Все процедуры, выполненные в исследованиях с участием животных, соответствовали этическим стандартам, утвержденным правовыми актами РФ, принципам Базельской декларации и рекомендациям биоэтического комитета ИБ КарНЦ РАН, протокол № 01 от 11.09.2023 г.

ИСТОЧНИКИ ФИНАНСИРОВАНИЯ

Работа проведена при финансовой поддержке проекта Российского научного фонда № 19–14–00081-П “Влияние физических факторов на эффективность искусственного (заводского) воспроизводства молоди атлантического лосося *Salmo salar*: физиолого-биохимическая и молекулярно-генетическая характеристика”.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что какой-либо конфликт интересов отсутствует.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Watabe S (2001) Myogenic regulatory factors. In Fish Physiology-Muscle Development and Growth. Johnston IA Ed. Academic Press 18: 19–41.
2. Rescan PY (2001) Regulation and functions of myogenic regulatory factors in lower vertebrates. Comp Biochem Physiol B130(1): 1–12.
[https://doi.org/10.1016/S1096-4959\(01\)00412-2](https://doi.org/10.1016/S1096-4959(01)00412-2)
3. Bower NI, Johnston IA (2010) Paralogs of Atlantic salmon myoblast determination factor genes are distinctly regulated in proliferating and differentiating myogenic cells. Am J Phys Regul Integr Comp Phys 298: 1615–1626.
<https://doi.org/10.1152/ajpregu.00114.2010>
4. Macqueen DJ, Johnston IA (2006) A novel salmonid *myoD* gene is distinctly regulated during development and probably arose by duplication after the genome tetraploidization. FEBS Lett 580(21): 4996–5002.
<https://doi.org/10.1016/j.febslet.2006.08.016>
5. Overturf K, Hardy RW (2001) Myosin expression levels in trout muscle: a new method for monitoring specific growth rates for rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum) on varied planes of nutrition. Aquaculture Research 32(4): 315–322.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2109.2001.00582.x>
6. Hevroy EM, Jordal A-EO, Hordvik I, Espe M, Hemre G-I, Olsvik PA (2006) Myosin heavy chain mRNA expression correlates higher with muscle protein accretion than growth in Atlantic salmon, *Salmo salar*. Aquaculture 252: 453–461.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2005.07.003>
7. Imsland AK, Le Francois NR, Lammare SG, Ditlecadet D, Sigurosson S, Foss A (2006) Myosin expression levels and enzyme activity in juvenile spotted wolffish (*Anarhichas minor*) muscle: a method for monitoring growth rates. Can J Fish Aquat Sci 63: 1959–1967.
<https://doi.org/10.1139/f06-091>
8. Dhillon RS, Esbaugh AJ, Wang YS, Tufts BL (2009) Characterization and expression of a myosin heavy-chain isoform in juvenile walleye *Sander vitreus*. J Fish Biol 75: 1048–1062.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02376.x>
9. Alami-Durante H, Cluzeaud M, Bazin D, Schrama JW, Saravanan S, Geurden I (2019) Muscle growth mechanisms in response to isoenergetic changes in dietary non-protein energy source at low and high protein levels in juvenile rainbow trout. Comp Biochem Physiol Part A Mol Integr Physiol 230: 91–99.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2019.01.009>
10. Campos C, Valente LMP, Borges P, Bizuayehu T, Fernandes JMO (2010) Dietary lipid levels have a remarkable impact on the expression of growth-related genes in Senegalese sole (*Solea senegalensis* Kaup). J Exp Biol 213: 200–209.
<https://doi.org/10.1242/jeb.033126>
11. Johnston IA (2006) Environment and plasticity of myogenesis in teleost fish. J Exp Biol 209(12): 2249–2264.
<https://doi.org/10.1242/jeb.02153>
12. Reinecke M, Björnsson BT, Dickhoff WW, McCormick SD, Navarro I, Power DM, Gutiérrez J (2005) Growth hormone and insulin-like growth factors in fish: Where we are and where to go. Gen Comp Endocrinol 142(1–2): 20–24.
<https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2005.01.016>
13. Gabillard JC, Biga PR, Rescan PY, Seiliez I (2013) Revisiting the paradigm of myostatin in vertebrates: Insights from fishes. Gen Comp Endocrinol 194: 45–54.
<https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2013.08.012>
14. Ostbye T-K, Galloway TF, Nielsen C, Gabestad I, Bardal T, Andersen O (2001) The two myostatin genes of Atlantic salmon (*Salmo salar*) are expressed in a variety of tissues. Eur J Biochem 268:5249–5257.
<https://doi.org/10.1046/j.0014-2956.2001.02456.x>
15. Johansen KA, Overturf K (2005) Quantitative expression analysis of genes affecting muscle growth during development of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). Marine Biotechnol 7(6): 576–587.
<https://doi.org/10.1007/s10126-004-5133-3>
16. Johansen KA, Overturf K (2006) Alterations in expression of genes associated with muscle metabolism and growth during nutritional restriction and refeeding in rainbow trout. Comp Biochem Physiol Part B144: 119–127.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2006.02.001>
17. Valente LM, Cabral EM, Sousa V, Cunha LM, Fernandes JM (2016) Plant protein blends in diets for Senegalese sole affect skeletal muscle growth, flesh texture and the expression of related genes. Aquaculture 453: 77–85.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2015.11.034>
18. Weber GM, Ma H, Birkett J, Cleveland BM (2022) Effects of feeding level and sexual maturation on expression of genes regulating growth mechanisms in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). Aquaculture 551: 737917.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2022.737917>
19. Björnsson BT, Thorarensen H, Hirano T, Ogasawara T, Kristinsson JB (1989) Photoperiod and temperature affect plasma growth hormone levels, growth, condition factor and hypoosmoregulatory ability of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) during parr-smolt transformation. Aquaculture 82(1–4): 77–91.
[https://doi.org/10.1016/0044-8486\(89\)90397-9](https://doi.org/10.1016/0044-8486(89)90397-9)
20. Boeuf G, Le Bail PY (1999) Does light have an influence on fish growth? Aquaculture 177(1–4): 129–152.
[https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(99\)00074-5](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(99)00074-5)
21. Migaud H, Davie A, Taylor JF (2010) Current knowledge on the photoneuroendocrine regulation of reproduction in temperate fish species. J Fish Biol 76(1): 27–68.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02500.x>
22. Taylor JF, North BP, Porter MJR, Bromage NR, Migaud H (2006) Photoperiod can be used to enhance growth and improve feeding efficiency in farmed rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. Aquaculture 256(1–4): 216–234.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2006.02.027>
23. Sonmez AY, Hisar O, Hisar SA, Alak G, Aras MS, Yanik T (2009) The effects of different photoperiod regimes on growth, feed conversion rate and survival of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) fry. J Anim Vet Adv 8(4): 760–763.
<https://doi.org/10.5829/idosi.wasj.2013.21.10.2700>

24. Villamizar N, Blanco-Vives B, Migaud H, Davie A, Carboni S, Sanchez-Vazquez FJ (2011) Effects of light during early larval development of some aquacultured teleosts: a review. *Aquaculture* 315(1–2): 86–94. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2010.10.036>
25. Bjornsson BT (1997) The biology of salmon growth hormone: from daylight to dominance. *Fish Physiology and Biochemistry* 17: 9–24. <https://doi.org/10.1023/a:1007712413908>
26. Taylor JF, Migaud H, Porter MJR, Bromage NR (2005) Photoperiod influences growth rate and plasma insulin-like growth factor-I levels in juvenile rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Gen Comp Endocrinol* 142(1–2): 169–185. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2005.02.006>
27. Johnston IA, Manthri S, Smart A, Campbell P, Nickell D, Alderson R (2003) Plasticity of muscle fibre number in seawater stages of Atlantic salmon in response to photoperiod manipulation. *J Exp Biol* 206(19): 3425–3435. <https://doi.org/10.1242/jeb.00577>
28. Churova MV, Shulgina NS, Kuritsyn AE, Krupnova MY, Nemova NN (2020) Muscle-specific gene expression and metabolic enzyme activities in Atlantic salmon *Salmo salar* L. fry reared under different photoperiod regimes. *Comp Biochem Physiol Part B* 239: 110330. <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2019.110330>
29. Shulgina NS, Churova MV, Murzina SA, Krupnova MY, Nemova NN (2021) The Effect of Continuous Light on Growth and Muscle-Specific Gene Expression in Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.) Yearlings. *Life* 11(4): 328. <https://doi.org/10.3390/life11040328>
30. Shulgina NS, Kuznetsova MV, Nemova NN (2022) The effect of different lighting regimes on some molecular-genetic parameters of juvenile atlantic salmon's (*Salmo salar*) muscle growth under artificial reproduction conditions. *Russ J Dev Biol* 53(6): 472–489. <https://doi.org/10.1134/S106236042206008X>
31. Murzina SA, Provotorov DS, Voronin VP, Kuznetsova MV, Kuritsyn AE, Nemova NN (2023) Parameters of Lipid Metabolism in Underyearlings of the Atlantic Salmon *Salmo salar* Reared under Different Regimes of the Photoperiod and Feeding Modes in Aquaculture in the Southern Region of Russia. *Biol Bull* 50(2): 121–134. <https://doi.org/10.1134/S1062359022700121>
32. Kuznetsova MV, Rodin MA, Shulgina NS, Krupnova MY, Kuritsyn AE, Murzina SA, Nemova NN (2023) The Influence of Different Lighting and Feeding Regimes on the Activity of Metabolic Enzymes in Farmed Atlantic Salmon Fingerlings. *Russ J Dev Biol* 54(2): 147–155. <https://doi.org/10.1134/S1062360423020030>
33. Livak KJ, Schmittgen TD (2001) Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta Ct}$ method. *Methods* 25(4): 402–408. <https://doi.org/10.1006/meth.2001.1262>
34. Almeida FLA, Carvalho RF, Pinhal D, Padovani CR, Martins C, Dal Pai-Silva M (2008) Differential expression of myogenic regulatory factor MyoD in pacu skeletal muscle (*Piaractus mesopotamicus* Holmberg 1887: Serrasalminae, Characidae, Teleostei) during juvenile and adult growth phases. *Micron* 39: 1306–1311. <https://doi.org/10.1016/j.micron.2008.02.011>
35. Nagasawa K, Giannetto A, Fernandes JM (2012) Photoperiod influences growth and mll (mixed-lineage leukemia) expression in Atlantic cod. *PLoS One* 7(5): e36908. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0036908>
36. Churova MV, Meshcheryakova OV, Veselov AE, Efremov DA, Nemova NN (2017) Activity of metabolic enzymes and muscle-specific gene expression in parr and smolts of Atlantic salmon *Salmo Salar* L. of different age groups. *Fish Physiol Biochem* 43: 1117–1130. <https://doi.org/10.1007/s10695-017-0357-0>
37. Thomas M, Langley B, Berry C, Sharma M, Kirk S, Bass J, Kambadur R (2000) Myostatin, a negative regulator of muscle growth, functions by inhibiting myoblast proliferation. *J Biol Chem* 275(51): 40235–40243. <https://doi.org/10.1074/jbc.M004356200>
38. Langley B, Thomas M, Bishop A, Sharma M, Gilmour S, Kambadur R (2002) Myostatin inhibits myoblast differentiation by down-regulating *MyoD* expression. *J Biol Chem* 277(51): 49831–49840. <https://doi.org/10.1074/jbc.M204291200>
39. Vong QP, Chan KM, Cheng CH (2003) Quantification of common carp (*Cyprinus carpio*) *igf1* and *igf2* mRNA by real-time PCR: differential regulation of expression by GH. *J Endocrinol* 178(3): 513–521. <https://doi.org/10.1677/joe.0.1780513>
40. Fox BK, Breves JP, Hirano T, Grau EG (2009) Effects of short- and long-term fasting on plasma and stomach ghrelin, and the growth hormone/insulin-like growth factor I axis in the tilapia, *Oreochromis mossambicus*. *Domest Anim Endocrinol* 37(1): 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.domaniend.2009.01.001>
41. Vélez EJ, Lutfi E, Azizi Sh, Montserrat N, Riera Codina M, Capilla E, Navarro I, Gutiérrez J (2016) Contribution of in vitro myocytes studies to understanding fish muscle physiology. *Comp Biochem Physiol B* 199: 67–73. <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2015.12.003>
42. Jiménez-Amilburu V, Salmerón C, Codina M, Navarro I, Capilla E, Gutiérrez J (2013) Insulin-like growth factors effects on the expression of myogenic regulatory factors in gilthead sea bream muscle cells. *Gen Comp Endocrinol* 188: 151–158. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2013.02.033>
43. Bower NI, Li X, Taylor R, Johnston IA (2008) Switching to fast growth: the insulin-like growth factor (IGF) system in skeletal muscle of Atlantic salmon. *J Exp Biol* 211: 3859–3870. <https://doi.org/10.1242/jeb.024117>
44. Gabillard JC, Kamangar BB, Montserrat N (2006) Coordinated regulation of the GH/IGF system genes during refeeding in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *J Endocrinol* 191: 15–24. <https://doi.org/10.1677/joe.1.06869>
45. Fox BK, Breves JP, Davis LK, Pierce AL, Hirano T, Grau EG (2010) Tissue-specific regulation of the growth hormone/insulin-like growth factor axis during fasting and re-feeding: importance of muscle expression of *igf1* and *igf2* mRNA in the tilapia. *Gen Comp Endocrinol* 166: 573–580. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2009.11.012>

EXPRESSION OF MUSCLE-SPECIFIC GENES IN ATLANTIC SALMON FINGERLINGS (*SALMO SALAR* L.) IN THE CONDITIONS OF AQUACULTURE UNDER THE INFLUENCE OF DIFFERENT LIGHTING AND FEEDING REGIMES

**M. V. Kuznetsova^{a,#}, M. A. Rodin^a, N. S. Shulgina^a, M. Yu. Krupnova^a,
A. E. Kuritsyn^a, S. A. Murzina^a, and N. N. Nemova^a**

^a *Institute of Biology of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia*

[#] *e-mail: kuznetsovamvi@yandex.ru*

The expression level of myosin heavy and light chains genes (*myhc*, *mhc-2*), transcription myogenic regulation factors (*myf5*, *myog*, *myod1* paralogs), myostatin paralogs and insulin-like growth factors (*igf1* and *igf2*) in the muscles of salmon fingerlings artificially grown under different lighting and feeding conditions at a constant water temperature was studied in the region of North Ossetia-Alania. The combined effect of lighting and feeding modes was reflected in the expression of the genes *myhc*, *mhc-2*, *myod1a*, *myf5*, *myod1b*, *myod1c*. Thus, individuals reared under constant lighting conditions were distinguished by higher levels of expression of the *myf5*, *myhc* and *mhc-2* genes compared to fish in natural light, which also corresponded to their higher growth rates. The expression of IGF genes varied in different ways throughout the experiment: the expression level of the *igf1* gene increased, and the *igf2* gene first increased after a month of study, then decreased on the second month. The results indicate differences in the processes of myogenesis regulation depending on lighting and feeding conditions.

Keywords: photoperiod, feeding regime, Atlantic salmon, expression of muscle-specific genes