

НИНА НИКОЛАЕВНА НЕМОВА

доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент РАН, директор, Институт биологии Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)
nemova@krc.karelia.ru

ОЛЬГА ВЛАДИМИРОВНА МЕЩЕРЯКОВА

кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории экологической биохимии, Институт биологии Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)
o-mesch@yandex.ru

МАРИЯ ВИКТОРОВНА ЧУРОВА

кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории экологической биохимии, Институт биологии Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)
mchurova@yandex.ru

ПОКАЗАТЕЛИ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО МЕТАБОЛИЗМА В ПРОЦЕССАХ РОСТА И РАЗВИТИЯ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ *SALMONIDAE**

Дан анализ литературных сведений и материалов собственных исследований о роли энергетического метаболизма в процессах роста и развития рыб, главным образом Лососевых *Salmonidae*. Изучение механизмов регуляции энергетического метаболизма в период раннего развития имеет особое значение для рыб, обитающих в природных водоемах, где организмы испытывают воздействие целого ряда факторов. Анализ литературы показывает, что такие сведения немногочисленны, основные исследования связаны с изучением лососевых рыб – объектов аквакультуры. Рассмотрена возможность использования некоторых биохимических и молекулярно-генетических показателей энергетического статуса для изучения процессов роста и развития лососевых рыб.

Ключевые слова: лососевые рыбы, раннее развитие, биохимия, энергетический метаболизм, ферменты, молекулярно-генетические показатели

ВВЕДЕНИЕ

Жизненный цикл лососевых рыб включает необычайно интересные и разнообразные этапы развития со сложной системой адаптаций, таких, например, как ранняя дифференциация эмбрионов, личинок и мальков одной генерации, приводящая к образованию сложной возрастной и субпопуляционной структуры, поддерживающей внутривидовое биоразнообразие и устойчивость воспроизводства популяций [2], [9], [23]. Для них характерны поведенческие реакции, в основе которых лежит различное сочетание пищевой, оборонительной, исследовательской и социальной активности молоди, кочевой и миграционной факторы [1], [23]. На протяжении многовековой истории освоения северной части Европы и Северной Америки одним из наиболее ценных объектов промысла оставался атлантический лосось *Salmo salar* L. – холодноводный проходной вид, который нерестится в реках на быстрых порогах и перекатах [1]. Раннее развитие лосося сопровождается существенными морфологическими и функциональными преобразованиями, приводящими к перестройкам клеточного метаболизма,

изменениям скорости и направления ключевых реакций энергетического и пластического обмена, регуляции соотношения различных путей углеводного, липидного и белкового метаболизма [2], [7], [9]. В основе развития разнообразных компенсаторных реакций клетки лежат биохимические механизмы. Если условия среды изменяются или организм переходит на новую стадию развития, возникают новые метаболические задачи, для решения которых необходимы количественные и качественные преобразования обмена веществ. Изучение эколого-биохимических механизмов регуляции процессов созревания и развития лососевых рыб наряду со значением для выявления особенностей развития вида представляет несомненный интерес для решения как общих проблем биологии индивидуального развития организмов, так и частных проблем поддержания внутривидового биоразнообразия и сохранения отдельных популяций. В статье рассматриваются вопросы, касающиеся роли энергетического обмена у рыб (преимущественно лососевых) как одного из главных метаболических факторов, определяющих нормальное

функционирование организма, его полноценный рост и развитие, а также способность адаптироваться к постоянно изменяющимся условиям окружающей среды.

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ СТАТУС В ПРОЦЕССАХ РОСТА И РАЗВИТИЯ РЫБ

В период активного роста организма энергия необходима для синтеза структурных и функциональных молекул, а также запасных веществ. Потребности организма в энергии возрастают при смене этапов жизненного цикла, адаптации к новым условиям среды, миграциях и воздействии неблагоприятных факторов среды. Изменение условий или стратегии существования приводит к усилению многих специфических клеточных функций и использованию дополнительных пластических ресурсов, что требует повышенного энергообеспечения для поддержания метаболического и физиологического гомеостаза организма. Основопологающими процессами образования энергии АТФ у рыб и других высших животных являются два метаболических пути: аэробный путь синтеза АТФ и анаэробный – гликолиз, идущий до образования молочной кислоты. Оба эти процесса играют важную роль в энергообеспечении клеток различных органов и тканей организма, однако интенсивность каждого из них определяется метаболическими условиями, скоростью потребления АТФ и функцией клеток того или иного органа.

Важнейшим процессом образования энергии в клетках большинства органов высших животных является аэробный синтез АТФ (тканевое дыхание), протекающий в митохондриях. Несмотря на свой относительно молодой возраст в эволюции, такие свойства процесса, как высокая эффективность и экономичность, возможность использования любых энергетических субстратов (промежуточных продуктов распада углеводов, жиров и белков), определили его первостепенное значение среди всех способов получения энергии у ныне существующих высших организмов. При определенных физиологических состояниях у высших животных, например при высокой скорости потребления АТФ интенсивно работающими мышцами, или в условиях гипоксии и аноксии возрастает роль анаэробного метаболизма (анаэробного гликолиза) в поддержании необходимого уровня синтеза АТФ.

Аэробный синтез АТФ свойственен большинству тканей и органов рыб, обуславливает активный рост и развитие организма, особенно в период раннего онтогенеза [3], [6], [7], [8], [13]. Снижение уровня аэробного синтеза АТФ в органах и тканях рыб проявляется замедлением тем-

пов их роста, снижением физической активности, иммунной защиты и способности адаптироваться к новым условиям среды, что, в свою очередь, сказывается на их выживаемости.

При высокой скорости потребления АТФ, имеющей место в различных физиологических состояниях у рыб, в том числе в процессах интенсивного роста и развития, возрастает роль анаэробного метаболизма (анаэробного гликолиза) в поддержании необходимого уровня синтеза АТФ. Высокая максимальная скорость анаэробного метаболизма и независимость от кислорода обеспечивают способность животных быстро приспосабливаться к изменению окружающей среды и, в частности, совершать активную физическую работу. Как известно, молодь рыб характеризуется высоким уровнем физической активности [6], [7], [8], что необходимо для удержания особи в потоке воды, поиска и добычи пищи, защиты от хищников. Поэтому в период раннего онтогенеза большой вклад в энергообеспечение организма рыб, в частности скелетных мышц, вносит анаэробный гликолиз.

Многочисленные исследования, проведенные на различных видах рыб, показывают, что активные, быстрорастущие и хорошо адаптированные особи имеют более высокий энергетический статус, определяющийся более высокой активностью ферментов ключевых реакций синтеза АТФ. Активность ферментов аэробного метаболизма – цитохром *c* оксидазы (ЦО), цитратсинтазы (ЦС), малатдегидрогеназы (МДГ), ферментов гликолиза – лактатдегидрогеназы (ЛДГ) и пируваткиназы в белых мышцах положительно коррелирует с темпами роста рыб, что показано в исследованиях на различных видах: ювенильной атлантической треске *Gadus morhua*, молоди сайды *Pollachius virens*, окуне *Perca flavescens* и пятнистой зубатке *Anarhichas minor*. Установлена также положительная корреляция активности ЛДГ в белых мышцах с уровнем экспрессии генов сократительных мышечных белков. Подтверждением этому являются данные, полученные на микиже *Parasalmo mykiss* [12] и сигах *Coregonus lavaretus* [11], согласно которым активность ЛДГ коррелирует с уровнем экспрессии гена миозина – главного сократительного белка белых мышечных волокон. Активность ферментов гликолиза в мышцах повышается с увеличением массы тела особей, что показано для многих видов рыб, в том числе для радужной форели. Взаимосвязь активности ферментов гликолиза в белых мышцах с массой тела связана с локомоторной функцией мышц, усиление которой сопровождается активным синтезом сократительных белков и приростом мышечной массы.

ОСОБЕННОСТИ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА ЛОСОСЕВЫХ РЫБ

Сравнительные исследования активности ферментов у быстрорастущих и медленно растущих лососевых рыб доказывают наличие взаимосвязи уровня энергетического обмена с темпами роста рыб и особенностями кормовых условий [8], [20]. Сравнение активности ферментов энергетического обмена у двух групп лососей *Salmo salar* одной генерации, расселившихся после вылупления в различные биотопы реки, отличающиеся гидрологическими и кормовыми условиями, показало, что сеголетки лосося из притока реки отличались высокой физической активностью, выживаемостью и большими размерами по сравнению с особями, оставшимися в русле реки. Их метаболизм характеризовался более высокой активностью ферментов ЦО, МДГ, ЛДГ. Высокая активность ферментов аэробного и анаэробного синтеза АТФ у сеголеток лосося, обитающих в притоке, обусловлена необходимостью окисления большого количества поступающих питательных веществ и образованием значительного количества АТФ, который расходуется на поддержание высокой физической активности и восстановительные реакции пластического обмена – образование структурных и запасных веществ для роста и развития молоди лосося. Аналогичные данные были получены для озерной форели *Salvelinus namaycush*. При сравнении особей этого вида рыб из двух озер, отличающихся по своей кормовой базе, было обнаружено, что у быстрорастущей молоди активность ферментов аэробного обмена ЦС и ЦО была значительно выше, чем у медленно растущих рыб. В исследовании на заводской молоди лосося *Salmo salar* [20] показаны различия в активностях ЛДГ и ЦО у особей одного поколения, различавшихся между собой по интенсивности питания. Та группа особей, которая начала питаться раньше и питалась больше, преуспевала в росте и была крупнее по размерам. Уровень активности ЦО и ЛДГ в мышцах особей из этой группы лососей был значительно выше, чем у более мелких особей.

Возраст, стадия развития и пол оказывают существенное влияние на энергетический и пластический обмен рыб [10]. Энергетический обмен на разных этапах индивидуального развития имеет свои особенности, связанные с возрастным изменением различных физиологических параметров организма в процессе жизнедеятельности. Прежде всего, в разные периоды онтогенеза меняется скорость потребления и аккумуляции энергии [7]. Результаты исследования лосося *Salmo salar* и искусственно выращиваемой микижи *Para-*

salmo mykiss показывают, что рыбы имеют наиболее высокую активность ЦО и уровень аэробного синтеза АТФ именно в период раннего онтогенеза [5]. В ходе развития рыб с увеличением их возраста и массы отмечается тенденция снижения уровня аэробного обмена и увеличения степени анаэробного обмена, что связано с возрастным уменьшением потребления кислорода, уменьшением двигательной активности особей, возрастанием анаболической составляющей метаболизма, увеличением синтеза и накопления запасных веществ. Исследование механизмов и закономерностей регуляции процессов энергетического и пластического обмена рыб при формировании вариаций в размерах и темпах роста молоди лососевых рыб указывает на то, что изменение активности ферментов по мере увеличения массы тела или возраста рыб может регулироваться на различных уровнях – транскрипционном и посттранскрипционном. При изучении соотношения активности фермента цитохромоксидазы и уровня экспрессии гена ее субъединицы 4 (*Cox4*) в белых мышцах с размерами особей микижи установлено, что корреляция уровня экспрессии гена *Cox4* в белых мышцах с размерами особей и активностью фермента была характерна только для двухлеток микижи (1+). У трехлеток (2+) коррелировали только активность ЦО с размерами рыб и отсутствовала корреляция с уровнем экспрессии гена [12]. Возможно, у двухлеток микижи регуляция активности фермента осуществляется преимущественно на уровне транскрипции, а у трехлеток – на посттранскрипционном уровне. С возрастом у микижи в целом снижалась и активность, и уровень экспрессии мРНК *Cox4*. На примере кумжи *Salmo trutta* L. [4] показано, что холодовая акклимация рыб сопровождается увеличением активности фермента и уровня экспрессии субъединицы 4, которая необходима для сборки фермента, имеет сайт связывания с АТФ и является аллостерическим центром регуляции его активности, а также субъединицы 6 (*Cox6-B1*), которая участвует в процессе окончательной сборки димеров молекулы фермента.

НЕКОТОРЫЕ МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО МЕТАБОЛИЗМА В ПРОЦЕССАХ РОСТА И РАЗВИТИЯ РЫБ

При изучении особенностей процесса роста рыб исследование молекулярно-генетических показателей энергетического метаболизма проводится главным образом в белых мышцах рыб, так как они вносят наибольший вклад в синтез и запасание белка растущей рыбы, составляют значительную часть тела (около 60 % веса) и, та-

ким образом, во многом определяют особенности метаболизма всего организма и отражают темпы роста рыб [15]. Индекс РНК/ДНК в мышцах используется как показатель темпов роста рыб: он показывает, как меняется уровень клеточной РНК и, соответственно, синтез белка при постоянной концентрации ДНК в клетке. Установлено, что индекс РНК/ДНК в мышцах положительно коррелирует с темпами роста лососевых рыб [22]. Миозин является одним из основных белков в мышце и составляет 25 % от общего содержания белка всего организма и 50 % от количества всех мышечных белков. Уровень экспрессии гена тяжелой цепи миозина (*MyHC*) коррелирует с темпами роста рыб и отражает скорость прироста их мышечной массы, что продемонстрировано для радужной форели *Oncorhynchus mykiss*, атлантического лосося *Salmo salar* и некоторых других видов рыб [14], [21]. При изучении искусственно выращиваемой микижи *Parasalmo mykiss* [12] установлена достоверная корреляция длины и массы рыб с активностью ферментов ЦО и ЛДГ белых мышц и уровнем экспрессии гена тяжелой цепи миозина. При этом уровень экспрессии гена миозина и активность ЛДГ, а также значение коэффициента их корреляции с размерами и между собой были выше у микижи возраста 2+ по сравнению с особями возраста 1+. Это, видимо, связано с тем, что у трехлеток (2+) прирост скелетной мускулатуры и массонакопление происходят более интенсивно, чем у двухлеток (1+), при этом у самцов уровень синтеза мышечного белка в том и другом возрасте значительно выше, чем у самок.

Для понимания механизмов роста и развития лососевых рыб, а также особенностей формирования их мышечной массы исследуется экспрессия генов факторов регуляции миогенеза. Главная роль в регуляции миогенеза принадлежит специфическим миогенным регуляторным факторам (MRF) – транскрипционным факторам семейства bHLH (basic helix-loop-helix) [18]. К ним относятся MyoD, Myf5, миогенин и MRF4. MyoD и Myf5 вовлечены в процесс детерминации мышечных клеток, а миогенин и MRF4 – их дифференцировку. Гены MyoD и Myf5 экспрессируются, как правило, в пролиферирующих миобластах, тогда как экспрессия генов миогенина и MRF4 наблюдается в постмитотических мышечных клетках. MyoD и Myf5 в пролиферирующих миобластах активируют гены миогенина, а миогенин и MRF4 необходимы для активации и поддержания экспрессии генов структурных и сократительных белков. Другая группа генов, играющих важную роль в регуляции миогенеза, это транскрипцион-

ные факторы MEF2 семейства (myocyte enhancer factor 2): Mef2A и Mef2C. Эти факторы наряду с MRF участвуют в контроле дифференцировки мышечных клеток. Они взаимодействуют с белками MRF, формируя комплексы для контроля транскрипции генов структурных белков мышц (миозин, тропонин, десмин) и самих белков MRF. Важным регулятором миогенеза является миостатин, принадлежащий семейству трансформирующих рост факторов (TGF- β). Это антагонист мышечного роста, ингибирует как пролиферацию, так и дифференцировку мышечных клеток [18].

Постэмбриональный мышечный рост рыб осуществляется либо гиперплазией (увеличением числа мышечных волокон), либо гипертрофией (увеличением в размере волокон). Согласно исследованиям, проведенным на лососевых рыбах, эти два процесса можно оценить по уровню экспрессии генов факторов регуляции миогенеза [16]: маркером гиперплазии может быть экспрессия генов MyoD и Myf5, а гипертрофии – экспрессия миогенина, MEF2A и MEF2C. Так, особенности роста и развития мышечной массы, вклад процессов гипертрофии и гиперплазии в течение развития радужной форели были описаны при помощи исследования уровня экспрессии генов MyoD, Myf5, MEF2A, MEF2C, миостатина [16].

Исследования особенностей формирования мышечной ткани лосося на ранних стадиях онтогенеза показали, что на уровень экспрессии регуляторных факторов миогенеза (что, в свою очередь, определяет особенности развития мышечной ткани) влияют разные факторы окружающей среды, главным образом температура [19]. Согласно исследованиям на искусственно выращиваемых лососевых рыбах, вышеперечисленные факторы регуляции миогенеза являются достаточно чувствительными к изменению условий выращивания, главным образом режима питания и состава корма [17], [21].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ литературных и собственных данных показывает, что у активных, быстрорастущих, крупных и хорошо адаптированных особей лососевых рыб уровень активности ферментов аэробного метаболизма (цитохромоксидазы, цитратсинтазы, малатдегидрогеназы) и ферментов гликолиза (альдолазы и лактатдегидрогеназы) значительно выше, чем у медленнорастущих особей. Это объясняется тем, что активный рост и развитие молоди рыб сопровождается усилением синтеза структурных и запасных веществ, увеличением содержания сократительных белков в мышцах, высокой локомоторной активностью

и приростом мышечной массы, а это, в свою очередь, требует высоких энергетических затрат. На энергетический статус и характер взаимосвязи активности ферментов энергетического и углеводного обмена с размерами или темпами роста рыб оказывает влияние их возраст, пол, условия питания и окружающей среды. Изучение механизмов и закономерностей регуляции процессов энергетического и пластического обмена в процессе роста и развития молоди рыб указывает на то, что изменение активности ферментов регулируется на различных уровнях, в том числе за счет изменения уровня экспрессии соответствующих генов.

Таким образом, активность ферментов аэробного и анаэробного обмена наряду с другими биохимическими и молекулярно-генетическими показателями (РНК/ДНК, уровень экспрессии генов ферментов и сократительных белков и регуляторов миогенеза) можно использовать (наряду

с показателями других путей биохимического метаболизма) в изучении механизмов раннего развития лососевых рыб, оценке их темпов роста и физиологического состояния на разных стадиях жизненного цикла. Следует заметить, что особое значение имеют исследования биохимического (в том числе энергетического) статуса лососевых рыб, обитающих в природных водоемах, где организмы испытывают воздействие целого ряда факторов. Анализ литературы показывает, что такие сведения немногочисленны, основные исследования связаны с изучением лососевых рыб как объекта аквакультуры. Все лососи для нормальной жизнедеятельности требуют чистой, обогащенной кислородом воды, и поэтому их часто рассматривают в качестве важнейших индикаторов экосистем. Такого рода исследования требуют использования комплекса различных методов биохимии, молекулярной биологии, физиологии, ихтиологии, гидробиологии.

* Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда № 14-24-00102.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Атлантический лосось / Ред. Р. В. Казаков. СПб.: Наука, 1998. 565 с.
2. Веселов А. Е., Калюжин С. М. Экология, поведение и распределение молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Карелия, 2001. 160 с.
3. Мещерякова О. В., Груздев А. И., Немова Н. Н. Сравнительная энзиматическая оценка углеводного обмена окуней *Perca fluviatilis* L. из водоемов с различным уровнем содержания гуминовых кислот // Известия РАН. Серия биологическая. 2004. № 1. С. 21–26.
4. Мещерякова О. В., Чурова М. В., Веселов А. Е., Немова Н. Н. Активность COX, изоферментов mtLDH и уровень экспрессии генов субъединиц *Cox1*, *Cox2*, *Cox4* и *Cox6* при холодовой адаптации кумжи *Salmo trutta* L. // Биоорганическая химия. 2015. № 6 (в печати).
5. Мещерякова О. В., Чурова М. В., Немова Н. Н. Межвидовые, возрастные и половые различия в активности цитохром с оксидазы белых мышц рыб из водоемов Северо-Запада России // Труды Карельского научного центра РАН. 2013. № 3. С. 136–142.
6. Новиков Г. Г. Рост и энергетика развития костистых рыб в раннем онтогенезе. М.: Эдиториал УРСС, 2000. 296 с.
7. Озернюк Н. Д. Биоэнергетика онтогенеза. М.: Изд-во МГУ, 2000. 259 с.
8. Павлов Д. С., Мещерякова О. В., Веселов А. Е., Немова Н. Н., Лупандин А. И. Показатели энергетического обмена у молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.), обитающей в главном русле и притоке реки Варзуга (Кольский полуостров) // Вопросы ихтиологии. 2007. Т. 47. С. 819–826.
9. Павлов Д. С., Пономарева В. Ю., Веселов А. Е., Костин В. В. Реореакция как один из механизмов формирования фенотипических группировок сеголеток атлантического лосося (*Salmo salar*) // Вопросы ихтиологии. 2010. Т. 50. № 4. С. 548–553.
10. Шатуновский М. И. Эколого-физиологические подходы к периодизации онтогенеза рыб // Экологические проблемы онтогенеза рыб: физиолого-биохимические аспекты. М.: Изд-во МГУ, 2001. С. 13–19.
11. Чурова М. В., Мещерякова О. В., Немова Н. Н. Взаимосвязь активности ферментов энергетического обмена с темпами роста и размерами рыб // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2011. № 4 (117). С. 31–37.
12. Чурова М. В., Мещерякова О. В., Немова Н. Н., Шатуновский М. И. Соотношение роста и некоторых биохимических показателей рыб на примере микижи *Parasalmo mykiss* Walb. // Известия РАН. Сер. Биол. 2010. № 3. С. 289–299.
13. Guderley H. Metabolic responses to low temperature in fish muscle // Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. 2004. Vol. 79. P. 409–427.
14. Hevroy E. M., Jordal A.-E. O., Hordvik I., Espe M., Hemre G.-I., Olsvik P. A. Myosin heavy chain mRNA expression correlates higher with muscle protein accretion than growth in Atlantic salmon, *Salmo salar* // Aquaculture. 2006. Vol. 252. P. 453–461.
15. Houlihan D. F., Mathers E. M., Foster A. Biochemical correlates of growth rate in fish // Fish Ecophysiology / J. C. Rankin, F. B. Jensen. London UK, 1993. Chapter 2. P. 45–71.
16. Johansen K. A., Overdorf K. Quantitative expression analysis of genes affecting muscle growth during development of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // Mar Biotechnol (NY). 2005. Vol. 7. P. 576–587.

17. Johnsen C. A., Hagen Ø., Solberg C., Björnsson B. T. H., Jönsson E., Johansen S. J. S., Bendiksen E. Å. Seasonal changes in muscle structure and flesh quality of 0+ and 1+ Atlantic salmon (*Salmo salar* L.): impact of feeding regime and possible roles of ghrelin // *Aquaculture Nutrition*. 2013. Vol. 19. № 1. P. 15–34.
18. Johnston I. A., Macqueen D. J., Watabe S. Molecular biotechnology of development and growth in fish muscle // *Fisheries for Global Welfare and environment: 5th World fisheries congress*. 2008. P. 241–262.
19. Macqueen D. J., Robb D., Johnston I. A. Temperature influences the coordinated expression of myogenic regulatory factors during embryonic myogenesis in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // *Journal of Experimental Biology*. 2009. Vol. 210. № 16. C. 2781–2794.
20. Nathanailides C., Stickland N. C. Activity of cytochrome c oxidase and lactate dehydrogenase in muscle tissue of slow growing (lower modal group) and fast growing (upper modal group) Atlantic salmon // *Journal of Fish Biology*. 1996. Vol. 48. P. 549–551.
21. Overturf K., Hardy R. Myosin expression levels in trout muscle: a new method of monitoring specific growth rates for rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum) on varied planes of nutrition // *Aquat. Res.* 2001. Vol. 32. P. 315–322.
22. Peragon J., Barroso J. B., Garcia-Salguero L., Higuera M., Lupianez J. A. Growth, protein-turnover rates and nucleic-acid concentrations in the white muscle of rainbow trout during development // *Int. J. Biochem. Cell Biol.* 2001. Vol. 33. P. 1227–1238.
23. *Salmon: Biology, Ecological Impacts and Economic importance*. Patrick T. K. Woo, Donald J. Noakes (Eds.). NY: NovaSciencePublishers, 2014.

Nemova N. N., Institute of Biology of Karelian Research Centre RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)
Meshcheryakova O. V., Institute of Biology of Karelian Research Centre RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)
Churova M. V., Institute of Biology of Karelian Research Centre RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)

ENERGY METABOLISM INDICATORS FOR *SALMONIDAE* GROWTH AND DEVELOPMENT ASSESSMENT

The review is concerned with the results of the research study on the role of energy metabolism in the growth and development of fish, mainly *Salmonidae*. The study of energy metabolism regulation during early development is of particular importance for fish inhabiting natural waters, where organisms are exposed to a variety of factors. The conducted analysis shows that such data are scarce, and basic research is related to the study of salmonids as subjects of aquaculture. The article considers the possibility of using some of the biochemical and molecular parameters of the energy status for the study of growth and development of *Salmonidae*.

Key words: salmon, development, energy metabolism, enzymes, molecular indicators

REFERENCES

1. *Atlanticheskii losos'* [Atlantic salmon] / Ed. R. V. Kazakov. St. Petersburg, Nauka Publ., 1998. 565 p.
2. Veselov A. E., Kalyuzhin S. M. *Ekologiya, povedenie i raspredelenie molodi atlanticheskogo lososya* [Ecology, behavior and distribution of juvenile Atlantic salmon]. Petrozavodsk, Kareliya Publ., 2001. 160 p.
3. Meshcheryakova O. V., Gruzdev A. I., Nemova N. N. Comparative evaluation of carbohydrate metabolism in perch (*Perca fluviatilis* L.) from water bodies with different contents of humic acids. *Biology Bulletin of the Russian Academy of Sciences*. 2004. Vol. 31. № 1. P. 15–20.
4. Meshcheryakova O. V., Churova M. V., Veselov A. E., Nemova N. N. Activity of cytochrome c oxidase (COX) and mitochondrial lactate dehydrogenase isoenzymes (mtLDH), subunits *Cox1*, *Cox2*, *Cox4*, *Cox6* gene expression in brown-trout *Salmo trutta* L. at the cold adaptation. *Bioorganic chemistry*. 2016. № 2 (in press).
5. Meshcheryakova O. V., Churova M. V., Nemova N. N. Species-, aging- and sex-related differences in cytochrome c-oxidase activity in white muscles of some fish in Northwest Russia [Mezhvidovye, vozrastnye i polovye razlichiya v aktivnosti tsytokhrom c oksidazy belykh myshts ryb iz vodoemov Severo-Zapada Rossii]. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN* [Transactions of Karelian Research Centre of RAS]. 2013. № 3. P. 136–142.
6. Novikov G. G. *Rost i energetika razvitiya kostistyykh ryb v rannem ontogeneze* [Growth and energy development of bony fishes in the early ontogenesis]. Moscow, Editorial URSS Publ., 2000. 296 p.
7. Ozernyuk N. D. *Bioenergetika ontogeneza* [Bioenergy ontogeny]. Moscow, MGU Publ., 2000. 259 p.
8. Pavlov D. S., Meshcheryakova O. V., Veselov A. E., Nemova N. N., Lupandin A. I. Parameters of energy metabolism in juveniles of Atlantic salmon *Salmo salar* living in the mainstream and in the tributary of the Varzuga River (the Kola Peninsula). *Journal of Ichthyology*. 2007. Vol. 47. № 9. P. 774–781.
9. Pavlov D. S., Ponomareva V. Yu., Veselov A. E., Kostin V. V. Rheoreaction as a mechanism of formation of phenotypic groups of underyearlings of the Atlantic salmon *Salmo salar*. *Journal of Ichthyology*. 2010. Vol. 50. № 6. P. 483–488.
10. Shatunovskiy M. I. Environmental and physiological approaches to periodization of the ontogeny of fish [Ekologo-fiziologicheskie podkhody k periodizatsii ontogeneza ryb]. *Ekologicheskie problemy ontogeneza ryb: fiziologo-biokhimicheskie aspekty* [Fish ontogenesis Environmental issues: the physiological and biochemical aspects]. Moscow, MGU Publ., 2001. P. 13–19.
11. Churova M. V., Meshcheryakova O. V., Nemova N. N. The relationship of energy metabolism enzyme with the growth and size of fish [Vzaimosvyaz' aktivnosti fermentov energeticheskogo obmena s tempami rosta i razmerami ryb]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2011. № 4 (117). P. 31–37.

12. Churova M. V., Meshcheryakova O. V., Nemova N. N., Shatunovskiy M. I. The correlation between fish growth and several biochemical characteristics with reference to the steelhead *Parasalmo mykiss* Walb. *Biology bulletin*. 2010. Vol. 37. № 3. P. 236–245.
13. Guderley H. Metabolic responses to low temperature in fish muscle // *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 2004. Vol. 79. P. 409–427.
14. Hevroy E. M., Jordal A.-E. O., Hordvik I., Espe M., Hemre G.-I., Olsvik P. A. Myosin heavy chain mRNA expression correlates higher with muscle protein accretion than growth in Atlantic salmon, *Salmo salar* // *Aquaculture*. 2006. Vol. 252. P. 453–461.
15. Houlihan D. F., Mathers E. M., Foster A. Biochemical correlates of growth rate in fish // *Fish Ecophysiology* / J. C. Rankin, F. B. Jensen. London UK, 1993. Chapter 2. P. 45–71.
16. Johansen K. A., Overturf K. Quantitative expression analysis of genes affecting muscle growth during development of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // *Mar Biotechnol* (NY). 2005. Vol. 7. P. 576–587.
17. Johnsen C. A., Hagen Ø., Solberg C., Björnsson B. T. H., Jönsson E., Johansen S. J. S., Bendiksen E. Å. Seasonal changes in muscle structure and flesh quality of 0+ and 1+ Atlantic salmon (*Salmo salar* L.): impact of feeding regime and possible roles of ghrelin // *Aquaculture Nutrition*. 2013. Vol. 19. № 1. P. 15–34.
18. Johnston I. A., Macqueen D. J., Watabe S. Molecular biotechnology of development and growth in fish muscle // *Fisheries for Global Welfare and environment: 5th World fisheries congress*. 2008. P. 241–262.
19. Macqueen D. J., Robb D., Johnston I. A. Temperature influences the coordinated expression of myogenic regulatory factors during embryonic myogenesis in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // *Journal of Experimental Biology*. 2009. Vol. 210. № 16. C. 2781–2794.
20. Nathanailides C., Stickland N. C. Activity of cytochrome c oxidase and lactate dehydrogenase in muscle tissue of slow growing (lower modal group) and fast growing (upper modal group) Atlantic salmon // *Journal of Fish Biology*. 1996. Vol. 48. P. 549–551.
21. Overturf K., Hardy R. Myosin expression levels in trout muscle: a new method of monitoring specific growth rates for rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum) on varied planes of nutrition // *Aquat. Res.* 2001. Vol. 32. P. 315–322.
22. Peragon J., Barroso J. B., Garcia-Salguero L., Higuera M., Lupianez J. A. Growth, protein-turnover rates and nucleic-acid concentrations in the white muscle of rainbow trout during development // *Int. J. Biochem. Cell Biol.* 2001. Vol. 33. P. 1227–1238.
23. *Salmon: Biology, Ecological Impacts and Economic importance* / Patrick T. K. Woo, Donald J. Noakes (Eds.). NY: NovaSciencePublishers, 2014.

Поступила в редакцию 07.08.2015