

УДК 577.121:[574.24:591.351:597.552.51]

АКТИВНОСТЬ ФЕРМЕНТОВ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА У СМОЛТОВ И ПЕСТРЯТОК АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ (*SALMO SALAR* L), ВЫРАЩИВАЕМЫХ С ПРИМЕНЕНИЕМ РАЗНЫХ РЕЖИМОВ ОСВЕЩЕНИЯ

© 2024 г. М. В. Кузнецова*, М. А. Родин, Н. С. Шульгина, М. Ю. Крупнова,
А. Е. Курицин, С. А. Мурзина, академик РАН Н. Н. Немова

Поступило 30.10.2023 г

После доработки 10.11.2023 г.

Принято к публикации 10.11.2023 г.

В работе исследована активность ферментов энергетического и углеводного обмена в мышцах и печени смолтов и пестряток атлантического лосося (*Salmo Salar* L), которых выращивали в осенний период при воздействии двух режимов фотопериода (постоянного и естественного) в сочетании с разным режимом кормления с последующим содержанием при зимнем коротком фотопериоде. Установлена зависимость в уровне активности исследуемых ферментов как с принадлежностью молоди лосося к экспериментальной группе, так и между пестрятками и смолтами, отобранными по окончании зимнего короткого фотопериода. Смолты, рост и развитие которых проходили в условиях постоянного режима освещения и круглосуточном кормлении, отличались от других групп более высокими значениями активности цитохром с оксидазы (ЦО) и низкими — альдолазы в мышцах. Установлены различия между пестрятками и смолтами в аэробном метаболизме в мышцах, одинаковые для всех экспериментальных групп, а именно: сравнительно высокая активность ЦО и альдолазы у смолтов. Характер изменений активности исследуемых ферментов в печени пестряток и смолтов различался у особей из разных экспериментальных групп. Результаты исследования активности ферментов энергетического обмена у молоди лосося, выращиваемой в условиях разных режимов фотопериода, позволяют предположить, что интенсивность и направление путей энергетического обмена и окисления глюкозы зависят от используемого светового режима, что, в конечном счете, может повлиять на завершенность процесса смолтификации исследуемых рыб.

Ключевые слова: фотопериод, атлантический лосось, смолты, пестрятки, активность ферментов энергетического обмена

DOI: 10.31857/S2686738924010145, **EDN:** KPQBQT

Смолтификация (трансформация пестрятки в смолта) — процесс развития атлантического лосося, направленный на подготовку к жизни в море. В течение этого периода у рыб происходят значительные биохимические, физиологические, морфологические и поведенческие изменения [1–5]. Фотопериод является одним из основных факторов, который в течение продолжительного времени влияет на процесс регуляции смолтификации у атлантического лосося [6]. В условиях искусственно-

го выращивания атлантического лосося увеличение светового дня используется для ускорения темпов роста и наступления смолтификации [7–8]. Ранее было показано [7–8], что в условиях выращивания молоди лосося при круглосуточном освещении для нормального развития и успешного завершения процесса смолтификации необходимо подвергать рыбу временному (в течение нескольких месяцев) воздействию короткого («зимнего») фотопериода с последующим увеличением продолжительности светового дня.

Нами был поставлен долгосрочный эксперимент по влиянию постоянного освещения на рост и развитие сеголетков лосося *Salmo salar* L. (0+) в условиях аквакультуры в южном регионе России (Республика Северная Осетия-Алания). С сентября по ноябрь (2022 г.) сеголетки лосося содержались

Институт биологии — обособленное подразделение
Федерального государственного бюджетного учреждения
науки Федерального исследовательского центра
«Карельский научный центр Российской академии наук»,
г. Петрозаводск, Россия,

*E-mail: kuznetsovamvi@yandex.ru

Таблица 1. Средние масса и длина особей, взятых для анализа, указаны в таблице

Группа	смолты		пестрятки	
	Масса, г	Длина, мм	Масса, г	Длина, мм
24С КК	59.91 ± 2.91	169.28 ± 3.54	53.63 ± 3.46	164.29 ± 2.98
ЕстФ КД	59.61 ± 4.11	172.5 ± 3.66	56.61 ± 3.35	168.48 ± 3.57
24С КД	63.64 ± 3.74	173.11 ± 3.89	55.31 ± 2.28	161.63 ± 1.73

в группах с разными режимами кормления и освещения. Результаты исследования, полученные для молоди лосося в осенний период, показали [9], что постоянное освещение оказывает положительное влияние на прирост массы сеголетков лосося в процессе развития, что согласуется с повышением уровня аэробного обмена в мышцах и усилением использования углеводов в гликолизе в печени рыб, а также с характерными изменениями липидного состава [10], свидетельствующими о начале смолтификации. С начала декабря молодь лосося из всех экспериментальных групп содержалась в условиях естественного зимнего фотопериода (без дополнительного освещения) в сочетании с разным режимом кормления. В данной работе представлены результаты изучения активности ферментов энергетического и углеводного обмена в мышцах и печени смолтов и пестряток атлантического лосося, которые были отобраны в начале марта по завершении зимнего (короткого) фотопериода.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование проводили на предприятии ООО «Остров аквакультура» (Республика Северная Осетия-Алания). До начала эксперимента мальков (выклев 10–15 марта 2022 г) содержали в условиях непрерывного освещения (24LD) с использованием светодиодных осветителей LED (36W, 6500K). С начала сентября сеголетки содержались в экспериментальных условиях в трех группах по 2 лотка (выростные лотки размером 4 × 1.2 м, объемом 2.5–2.7 м³): группа № 1 («24С КК») – режим освещения постоянный (24С:0Т), кормление круглосуточное (КК); группа № 2 («ЕстФ КД») – экспериментальный – 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») – режим освещения постоянный (24С), кормление проводилось только в светлое время суток как у рыб из группы № 2 (КД). С начала декабря подросшую молодь, согласно экспериментальным группам, перенесли в круглые бассейны объемом 2,1 м³ (диаметром 2 м, высотой 1 м) в количестве в среднем 2800 на бассейн. С декабря по март выращивание пестряток и смолтов проходило в усло-

виях естественного освещения региона при зимнем коротком дне (от 9 до 11 ч светового дня). Условия дневного освещения: 5500 lx, в пасмурную погоду – 500 lx. зимний период кормили в светлое время суток коммерческим кормом, одинаковым для всех групп; расчет корма проводили согласно нормам возрастной группы и с учетом биомассы. Вода в лотки поступала в объеме 2.7–3 л/сек на лоток со скважины, поэтому температурный режим был постоянным и с декабря по конец марта составил 10.3–10.8 °С. Более детально условия эксперимента описаны в наших недавних публикациях [9,10].

На день анализа (3 марта) количество смолтов в исследуемых группах составило: в группе «24С КК» – до 50%, «ЕстФ КД» – 40%, «24С КД» – 25%. Для исследования отбирали пестряток и смолтов лосося из каждой экспериментальной группы (табл. 1).

Активность ферментов энергетического и углеводного обмена в мышцах цитохром с оксидазы (ЦО КФ 1.9.3.1., лактатдегидрогеназы ЛДГ, 1.1.1.27, альдолаза КФ 4.1.2.13) и печени (ЦО, ЛДГ, пируваткиназы (ПК, КФ 2.7.1.40), глюкозо-6-фосфат дегидрогеназы Г-6-ФДГ, 1.1.1.49, глицеро-фосфатдегидрогеназы 1-ГФДГ КФ 1.1.1.8, альдолаза) определяли индивидуально для каждой особи по общепринятым методикам [11–14]. Активность ферментов выражали в мкмоль субстрата (продукта)/мин/мг белка. Концентрацию белка определяли методом Брэдфорд [15]. Статистический анализ полученных результатов проводили общепринятыми методами вариационной статистики с использованием критерия Шапиро–Уилкса, теста Краскела–Уоллиса с последующим сравнением выборок по критерию Манна–Уитни. Все результаты считались значимыми при $p < 0.05$. Все данные представлены как $M \pm SE$. Исследования выполнены на оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Для оценки влияния условий освещения на состояние смолтов и пестряток лосося определяли активность ферментов энергетического и углеводного обмена. По активности ключевых ферментов анаэ-

робного и аэробного синтеза АТФ, путей окисления глюкозы можно судить об энергетическом статусе и функциональной активности органов рыб. Так, ЦО – ключевой фермент дыхательной цепи митохондрий, активность которого свидетельствует об уровне аэробного метаболизма [16]; ЛДГ, фермент гликолиза, может служить показателем анаэробного обмена в мышцах и глюконеогенеза в печени [17]. ПК – ключевой фермент гликолиза, катализирует реакцию превращения фосфоенолпирувата в пируват, и уровень ее активности характеризует интенсивность этого процесса [18]. Альдолаза (фермент гликолиза) – катализирует образование дигидроксиацетонфосфата и глицеральдегид-3-фосфата, которые впоследствии участвуют в процессах гликолиза, глюконеогенеза и образования липидов [19]. Фермент 1-ГФДГ катализирует реакцию образования 1-глицерофосфата, который является предшественником структурных и запасных липидов [20]; Г6ФДГ является ключевым ферментом пентозофосфатного пути (ПФП), в котором происходит образование пентоз и генерируется восстановитель в форме НАДФН, использующийся в реакциях биосинтеза холестерина, жирных кислот [21].

Межгрупповые различия

Согласно результатам, установлены различия между группами рыб по активности ЦО и альдолазы в мышцах. Так активность ЦО в мышцах у смолтов из группы «24С КК» выше, чем в других группах (рис. 1,а). Значения активности ЦО указывают на более высокий уровень аэробного обмена в мышцах особей из групп с постоянным освещением. Ранее нами было установлено, что в период до применения зимнего фотопериода уровень аэробного обмена был выше в мышцах рыб, выращиваемых при постоянном освещении, что связали с преимуществами энергообеспечения процессов роста у этих рыб [9]. Поскольку смолтификационные перестройки связаны еще и с ускорением темпов роста [5], то вероятно, более высокий уровень аэробного обмена у смолтов из группы «24С КК» может указывать на успешность в темпах роста.

Как у пестряток, так и у смолтов различия по активности альдолазы в мышцах были схожие: у рыб группы «24С КК» активность ниже, чем в других группах (рис. 1,б). Результаты согласуются с ранее полученными: в ноябре, активность альдолазы в мышцах (а также и печени) была ниже у рыб группы «24С КК» [9]. Можно предположить, что у рыб из группы с естественным освещением в энергетическом обмене преимущественно используются углеводы, в то время как у рыб из группы «24С КК» для этих целей могут расходоваться и другие субстраты. Поскольку снижение активности альдолазы в мышцах рыб из группы «24С КК» наблюдается на раз-

ных стадиях, это указывает на метаболические перестройки и перераспределение запасных веществ в результате использования дополнительного освещения и круглосуточного кормления. У смолтов из группы «24С КК» активность альдолазы, напротив, выше, чем в других группах, что указывает на высокий уровень использования углеводов в энергетическом обмене. Межгрупповых различий по активности ЛДГ и ПК у пестряток и смолтов установлено не было.

В печени смолтов различия между группами установлены по активности ферментов путей окисления глюкозы: 1-ГФДГ и Г6ФДГ. Активность Г6ФДГ в печени смолтов в группе «24С КК» была ниже, чем в других группах, а у рыб 24С КД – выше (табл. 2). Установлена более высокая активность 1-ГФДГ в печени рыб из группы «24С КК» по сравнению с таковой у смолтов из группы «24С КД» (табл. 2). Можно предположить, что интенсивность использования глюкозы в разных путях биосинтеза (ПФП и образование глицерофосфата) отличается между исследуемыми группами рыб. Вероятно, что у рыб из группы «24С КК» период энергоемких метаболических смолтификационных изменений завершается и наблюдается переход к накоплению энергетических запасов, что согласуется с данными наших коллег по соотношению липидных фракций [22]. На интенсификацию восстановления энергетических запасов у смолтов из группы «24С КК» по сравнению с рыбами из других групп указывает более высокая активность ЛДГ в печени (табл. 2), что связано с интенсивностью глюконеогенеза.

Сравнение пестряток и смолтов

Процесс трансформации пестрятки в смолта у атлантического лосося *Salmo salar* L. представляет собой совокупность метаболических и поведенческих изменений, которые влияют на липидный и углеводный обмен, осморегуляцию, транспорт кислорода, рост и реотаксис [4, 5]. Этап завершения смолтификации характеризуется уменьшением коэффициента упитанности и увеличением устойчивости к солёности воды, ускорением роста, повышением активности жаберной Na^+/K^+ -АТФазы, а также концентрации гормона роста в плазме [5].

Согласно анализу данных были выявлены различия в аэробном метаболизме в мышцах между пестрятками и смолтами, одинаковые для всех экспериментальных групп. Более высокая активность ЦО в мышцах у смолтов по сравнению с пестрятками, указывает на увеличение энергетических затрат при смолтификации, необходимых для поддержания адаптивных реакций метаболизма, а также для процессов роста [4]. В частности, у смолтов выяв-

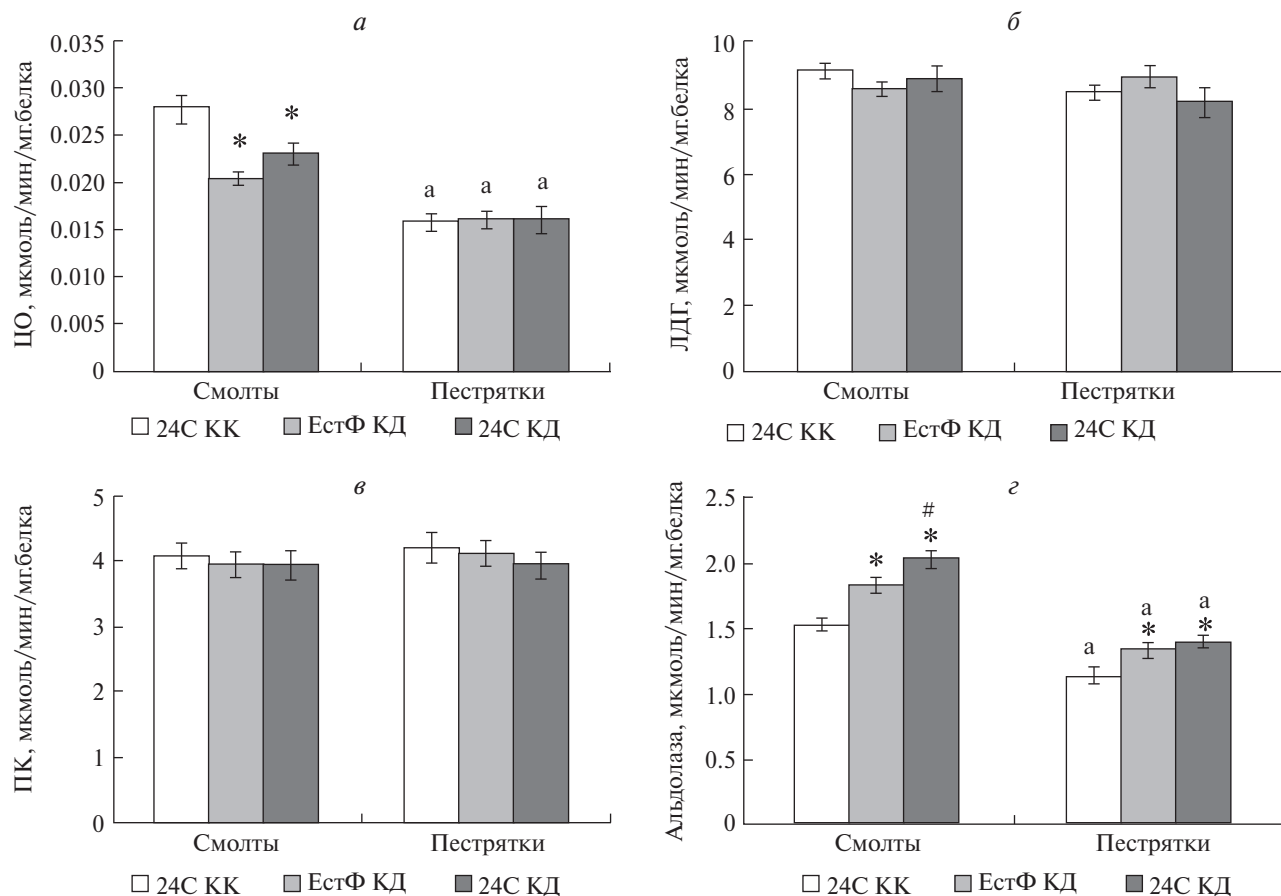


Рис. 1. Активность ферментов ЦО (а), ЛДГ (б), ПК (в), альдолазы (г) ($\mu\text{моль/мин/мг}$ белка) в белых мышцах атлантического лосося, выращиваемого в группах с разными режимами освещения и кормления («24С КК» – режим освещения постоянный, кормление круглосуточное; «ЕстФ КД» – естественный фотопериод, кормление в светлое время суток; «24С КД» – режим освещения постоянный, кормление в светлое время суток). Различия достоверны при $p < 0.05$: * – в сравнении с группой «24С КК», # – в сравнении с группой «ЕстФ КД», а – между смолтами и пестрятками в соответствующей группе.

лена интенсификация окислительных процессов: у атлантического лосося стандартные и активные показатели метаболизма у смолтов на 50% выше, чем у пестряток [23], предполагается, что это повышение может быть связано с увеличением активности дыхательных ферментов и пролиферацией митохондрий, вызванными повышением уровня гормонов щитовидной железы [24].

Показано, что активность ЛДГ в мышцах не изменяется от пестряток к смолтам (рис. 1б). Этот результат отличается от данных, полученных для лосося из естественных популяций, согласно которым активность ЛДГ у мигрирующих смолтов в мышцах была выше, чем у пестряток [25]. Такие различия связаны с дополнительными энергозатратами на осуществление физической активности во время миграции вниз по течению реки [4, 5], в чем нет необходимости для молоди лосося, которая выращи-

вается в условиях аквакультуры.

Уровень активности альдолазы в мышцах увеличивается у смолтов по сравнению с пестрятками во всех группах (рис. 1г). Это указывает на то, что у смолтов повышается использование углеводов в аэробном и анаэробном обмене.

Характер изменений активности исследуемых ферментов в печени между пестрятками и смолтами различался у разных экспериментальных групп. Так для группы «24С КК» было характерно снижение активности ЦО и Г6ФДГ у смолтов по сравнению с пестрятками, а для группы 24С КД – уменьшение активности ЛДГ и 1-ГФДГ (табл. 2). Это позволяет предположить наличие различий в интенсивности процессов биосинтеза и глюконеогенеза, что, возможно, указывает на разные временные стадии завершения процесса смолтификации у рыб из разных групп. Так, согласно результатам

Таблица 2. Относительная активность ферментов (мкмоль/мин/г белка) в печени форели в зависимости от условий освещения и кормления ($M \pm m$)

	Условия освещения и кормления		
	24С КК	ЕстФ КД	24С КД
ЦО			
Смолты	0.084 ± 0.004	0.087 ± 0.009	0.098 ± 0.009
Пестрятки	0.108 ± 0.009^a	0.104 ± 0.005	0.098 ± 0.005
ЛДГ			
Смолты	1.76 ± 0.10	$1.38 \pm 0.09^*$	$1.44 \pm 0.07^*$
Пестрятки	1.74 ± 0.17	1.77 ± 0.06^a	1.74 ± 0.10^a
ПК			
Смолты	0.0167 ± 0.0010	0.0155 ± 0.0010	0.0177 ± 0.0016
Пестрятки	0.0104 ± 0.0005^a	0.0107 ± 0.0004^a	0.0121 ± 0.0007^a
Г6ФДГ			
Смолты	0.0249 ± 0.0010	$0.0295 \pm 0.0010^*$	$0.0318 \pm 0.0005^{**}$
Пестрятки	0.0292 ± 0.0008^a	0.0308 ± 0.0014	0.0295 ± 0.0011
1-ГФДГ			
Смолты	0.0215 ± 0.0004	0.0201 ± 0.0010	$0.0165 \pm 0.0013^*$
Пестрятки	0.0207 ± 0.0013	0.0190 ± 0.0012	0.0204 ± 0.0012^a
Альдолаза			
Смолты	0.0311 ± 0.0013	0.0295 ± 0.0016	0.0286 ± 0.0017
Пестрятки	0.0328 ± 0.0018	0.0297 ± 0.0018	0.0294 ± 0.0017

Примечание. Различия достоверны при $p < 0.05$: * – в сравнении с группой «24С КК», # – в сравнении с группой «ЕстФ КД», а – между смолтами и пестрятками в соответствующей группе.

анализа липидного и жирнокислотного состава [22, 26] с учетом процентного соотношения смолтов к пестрятке, процесс смолтификационных перестроек у рыб группы «24С КД» протекает медленнее. Если сравнивать условия выращивания в этих двух группах рыб, то, вероятно, изменение схемы кормления (круглосуточное и кормление днем) при постоянном освещении способствовало определенной перестройке метаболизма.

В группе «ЕстФ КД» уровень активности ЛДГ также был ниже (табл. 2), что может свидетельствовать о снижении лактатзависимого глюконеогенеза [23]. Такое снижение уровня ЛДГ в печени во время смолтификации было выявлено другими авторами у атлантического лосося [23] и лосося масу *Onchorhinkus masu* [27].

Общим для рыб всех исследуемых групп было увеличение ПК в печени у смолтов по сравнению

с пестрятками (табл. 2). Это указывает на увеличение интенсивности использования глюкозы в энергетическом обмене и процессах биосинтеза [18].

Таким образом, показано, что использование круглосуточных режимов кормления и освещения при выращивании молоди лосося вызывает определенные метаболические перестройки, способствующие более интенсивному росту рыб и последующей смолтификации. Период короткого зимнего фотопериода способствовал наступлению смолтификации после применяемых режимов круглосуточного освещения. Результаты исследований активности ферментов аэробного и анаэробного обмена и путей окисления глюкозы у молоди рыб при их выращивании в заданных экспериментальных условиях, позволяют предположить, что выявленные различия в интенсивности процессов биосинтеза и глюконеогенеза в печени и аэробного обмена в мышцах, указывают на разные стадии

завершения процесса смолтификации у рыб, рост и развитие которых проходили в условиях разных фотопериода и режимов кормления. Смолты отличаются от пестряток (вне зависимости от экспериментальных групп) усиленным аэробным обменом и повышенным использованием углеводов в мышцах и гликолиза в печени.

Представленные в настоящей работе результаты дополняют сведения о роли факторов среды в реализации биохимических адаптаций в процессе роста и смолтификации у молоди лососевых рыб в условиях аквакультуры.

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».

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что какой-либо конфликт интересов отсутствует.

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.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Веселов А. Е., Калюжин С. М. Экология, поведение и распределение молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Карелия. 2001. 160 с.
2. Павлов Д. С., Савваитова К. А., Кузищин К. В. и др. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. М.: Науч. мир. 2001. 200 с.
3. Павлов Д. С., Нефедова З. А., Веселов А. Е. и др. Сравнение липидных спектров сеголеток Атлантического лосося // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. 2009. С. 404–407.
4. Stefansson S. O., Björnsson B. T., Ebbesson L. O. E. et al. In: Fish Larval Physiology, eds R. N. Finn, B. G. Kapoor. Science Publishers, Enfield, NH, USA. 2008. P. 639–681.
5. McCormick S. D. Smolt physiology and endocrinology. Fish physiology. 2013. V. 32. P. 199–251.
6. Handeland S. O., Stefansson S. O. Photoperiod control and influence of body size on off-season parr–smolt transformation and post-smolt growth // Aquaculture. 2001. V. 192. P. 291–307.
7. Stefansson S. O., Nilsen T. O., Ebbesson L. O. et al. Molecular mechanisms of continuous light inhibition of Atlantic salmon parr–smolt transformation // Aquaculture. 2007. V. 273. № 2–3. P. 235–245.
8. Strand J. E. T., Hazlerigg D., Jørgensen E. H. Photoperiod revisited: is there a critical day length for triggering a complete parr–smolt transformation in Atlantic salmon *Salmo salar*? // Journal of fish biology. 2018. V. 93. № 3. С. 440–448.
9. Кузнецова М. В., Родин М. А., Шульгина Н. С. и др. Влияние разных режимов освещения и кормления на активность ферментов энергетического обмена у сеголетков атлантического лосося в условиях аквакультуры // Онтогенез. 2023. Т. 54. № 2. С. 162–171.
10. Мурзина С. А., Провоторов Д. С., Воронин В. П. и др. Показатели липидного обмена у сеголеток атлантического лосося *Salmo salar*, в условиях аквакультуры в южном регионе РФ при разных режимах освещения и кормления // Известия РАН. Серия биологическая. 2023. № 2. С. 134–148.
11. Smith L. Spectrophotometric assay of cytochrome c oxidase // Methods in Biochem Analysis 2. P. 427–434.
12. Колб В. Г., Камышников В. С. Клиническая биохимия. Минск: Изд-во Беларусь, 1976. 311 с.
13. Кочетов Г. А. Практическое руководство по энзимологии. М.: Высш. шк., 1980. 272 с.
14. Bücher T., Pfeleiderer G. Pyruvate kinase from muscle // Methods in Enzymology. 1955. V. 1. P. 345–440.
15. Bradford M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // Anal. Biochem. 1976. V. 72. P. 248–254.
16. Goolish E. M., Adelman I. R. Tissue specific cytochrome c oxidase activity in largemouth bass: the metabolic cost of feeding and growth // Physiological Zoology. 1987. V. 60. P. 454–464.
17. Gauthier C., Campbell P., Couture P. Physiological correlates of growth and condition in the yellow perch (*Perca flavescens*) // Comparative Biochemistry and Physiology: Part A. 2008. V. 151. P. 526–532.
18. Metón I., Mediavilla D., Caseras A. et al. Effect of diet composition and ration size on key enzyme activities of glycolysis–gluconeogenesis, the pentose phosphate pathway and amino acid metabolism in liver of gilthead sea bream (*Sparus aurata*) // British Journal of Nutrition. 1999. V. 82. № 3. P. 223–232.
19. Llewellyn L., Sweeney G. E., Ramsurn V. P. et al. Cloning and unusual expression profile of the aldolase B gene from Atlantic salmon // Biochimica et Biophysica Acta (BBA)–Gene Structure and Expression. 1998. V. 1443. № 3. P. 375–380.
20. Treberg J. R., Lewis J. M., Driedzic W. R. Comparison of liver enzymes in osmerid fishes: key differences between a

- glycerol accumulating species, rainbow smelt (*Osmerus mordax*), and a species that does not accumulate glycerol, capelin (*Mallotus villosus*). *Comp Biochem Physiol A Mol. Integr. Physiol.* 2002. V. 132. P. 433–438.
21. Tian W. N., Braunstein L. D., Pang J. et al. Stanton R. C. Importance of glucose-6-phosphate dehydrogenase activity for cell growth // *J. Biol. Chem.* 1998. V. 273. P. 10609–10617.
 22. Провоторов Д. С., Мурзина С. А., Воронин В. П. и др. Липидный профиль пестряток и смолтов атлантического лосося *Salmo salar* L., выращенных в аквакультуре при введении разных режимов освещения // *Известия РАН. Серия биологическая.* 2023/24 (в печати).
 23. Maxime V., Boeuf G., Pennec J. P., et al. Comparative study of the energetic metabolism of Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr and smolts // *Aquaculture.* 1989. V. 82. № 1. P. 163–171.
 24. Leonard J. B., McCormick S. D. Metabolic enzyme activity during smolting in stream- and hatchery-reared Atlantic salmon (*Salmo salar*) // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences.* 2001.
 25. Churova M. V., Meshcheryakova O. V., Veselov A. E. et al. Activity of metabolic enzymes and muscle-specific gene expression in parr and smolts Atlantic salmon *Salmo salar* L. of different age groups // *Fish Physiology and Biochemistry.* 2017. V. 43. № 4. P. 1117–1130.
 26. Провоторов Д. С., Мурзина С. А., Воронин В. П. и др. Состав жирных кислот общих липидов у пестряток и смолтов атлантического лосося *Salmo Salar* L. выращенных в аквакультуре при разных режимах освещения // *Доклады Российской академии наук. Науки о жизни.* 2023 (в печати).
 27. Mizuno S., Urabe H., Aoyama T. et al. Changes in activity and transcript level of liver and gill metabolic enzymes during smoltification in wild and hatchery-reared masu salmon (*Oncorhynchus masou*) // *Aquaculture.* 2012. V. 362. P. 109–120.

METABOLIC ENZYMES ACTIVITY IN SMOLTS AND PARRS OF ATLANTIC SALMON (*Salmo Salar* L) GROWN UNDER DIFFERENT LIGHT REGIMES

M. V. Kuznetsova[#], M. A. Rodin, N. S. Shulgina, M. Yu. Krupnova, A. E. Kuritsin,
S. A. Murzina, Academician of the RAS N. N. Nemova

*Institute of Biology of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences,
Petrozavodsk, Russian Federation*

[#]E-mail: kuznetsovamvi@yandex.ru

The activities of enzymes of energy and carbohydrate metabolism in the muscles and liver of smolts and parrs of Atlantic salmon (*Salmo Salar* L), which were grown in the autumn period under the influence of two photoperiod modes (constant and natural) in combination with a different feeding regime and subsequent maintenance during the winter short photoperiod, were investigated. The dependence in the activity level of the studied enzymes was established both with the membership of the juvenile salmon to the experimental group, and between the parr and smolts selected at the end of the winter short photoperiod. The smolts, grown under conditions of constant lighting and round-the-clock feeding, differed from other groups by higher values of cytochrome c oxidase (COX) activity and low values of aldolase in muscles. The differences between parr and smolts in aerobic metabolism in muscles were found to be the same for all experimental groups, namely: relatively high activity of COX and aldolase in smolts. The pattern of changes in the activity of the studied enzymes in the liver of parrs and smolts differed in individuals from different experimental groups. The results of the study of the activity of energy metabolism enzymes in salmon juveniles grown under different photoperiod conditions suggest that the intensity and direction of the pathways of energy metabolism and glucose oxidation depend on the light regime used, which, consequently, may affect the completeness of the smoltification process of the studied fish.

Keywords: photoperiod, Atlantic salmon, smolts, parrs, activity of enzymes of energy metabolism