

УДК 577.125:597.553.2:591.3

ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ ОБИТАНИЯ НА ДИНАМИКУ ЖИРНЫХ КИСЛОТ У МОЛОДИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ (*SALMO SALAR* L.)

© 2015 г. Н. Н. Немова*, З. А. Нефедова*, С. А. Мурзина*, А. Е. Веселов*,
П. О. Рипатти*, Д. С. Павлов**

*Институт биологии Карельского научного центра РАН
185910 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11
e-mail: nemova@krc.karelia.ru

**Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
117991 Москва, Ленинские горы, д. 1
e-mail: ipeedirector@gmail.com
Поступила в редакцию 20.10.2014 г.

Исследовали динамику жирнокислотного (ЖК) статуса разновозрастной молоди лосося (0+, 1+, 2+ и 3+ смолты) из двух биотопов р. Варзуга бассейна Белого моря, различающихся экологическими условиями. Обнаружены отличия в уровне линолевой (18:2n-6), линоленовой (18:3n-3) и олеиновой (18:1n-9) жирных кислот у молоди. У смолтов (3+) установлено повышенное содержание длинноцепочечных ЖК — арахидоновой (20:4n-6), эйкозапентаеновой (20:5n-3) и докозагексаеновой (22:6n-3) кислот, которые определяют жирнокислотный состав липидов морского типа.

Ключевые слова: атлантический лосось, река Варзуга, молодь, развитие, жирные кислоты.

DOI: 10.7868/S0367059715030087

На Европейском Севере России основные запасы атлантического лосося воспроизводятся всего в нескольких крупных реках (Атлантический лосось, 1998). При этом одна из многочисленных популяций обитает в р. Варзуга, где ежегодно нерестится 50–70 тыс. производителей лосося, а в прошлом веке — до 130 тыс. (Казаков и др., 1992). Река Варзуга отличается от других гидрологией основного русла и притоков: почти на всем протяжении реки сформировались многочисленные мелководные пороги и перекаты, представляющие собой качественные нерестово-выростные участки лосося (Веселов, Калюжин, 2001). Разнообразие условий обитания повлияло на формирование фенотипических групп у молоди лосося с возможностью последующей их смолтификации в разном возрасте (Pavlov et al., 2009). Разноудаленность от устья и гидрологическая разнородность групп нерестилищ отразились как на существовании нескольких нерестовых ходов лосося (Зубченко и др., 2002), так и на сложной популяционно-генетической структуре атлантического лосося р. Варзуги (Primmer et al., 2006).

Известно (Pavlov et al., 2009; Murzina et al., 2014), что одним из важных биохимических ин-

дикаторов в процессах внутривидовой дифференцировки и развития является липидный статус, а вариации уровня жирнокислотного состава влияют на метаболизм и адаптации к изменяющимся факторам среды (температура, кормовая база, гидрологический режим и т.д.). Разнообразие жирных кислот во многом определяет функции липидов. Жирные кислоты быстро включаются в адаптивные реакции организма, что особенно характерно для холоднокровных организмов, в частности рыб (Gladyshev et al., 2009; Nefedova et al., 2014). Вариации жирнокислотного состава липидов в значительной мере влияют на микровязкость биомембран и являются специфическими регуляторами активности мембранно-связанных ферментов в соответствии с условиями жизнедеятельности организма (Крепс, 1981; Рабинович, 2008).

В данной работе определяли влияние экологических условий обитания, складывающихся в прибрежной части главного русла р. Варзуга и ее притока Ареньга, на динамику жирнокислотного состава общих липидов разновозрастной молоди атлантического лосося (пестрятки — 0+, 1+, 2+ и смолты — 3+).

Таблица 1. Характеристики биотопов молоди лосося

Показатели	Биотоп	
	Варзуга, побережье	Ареньга, устье
Температура воды, °С	16.5–17.8	17.2–18.7
Скорость течения, м/с	0.6–0.9	0.9–1.2
Глубина, м	0.30–0.65	0.20–0.45
Тип грунта*	г, вл, вс	вл, вс
Ширина русла, м	230	15

* Тип грунта: г — галька, вл — валун мелкий, вс — валун средний.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Молодь лосося разных возрастных групп (0+, 1+, 2+ и 3+ смолты) отлавливали в летний сезон на Ареньгском пороге основного русла р. Варзуги (66°32'42" с.ш., 36°12'03" в.д.) и во впадающем в него одноименном притоке Ареньга (300 м от основного русла реки). При этом группировка смолтов (3+) представляла собой преимущественно выборку из р. Варзуги, а также ее притока Ареньга. Для вылова рыб использовали аппарат электролова (Fa-2) норвежского производства. После отлова мальков выдерживали в течение суток в русловых садках для снятия эффекта воздействия электрического поля (Нефедова и др., 2005).

Ранее показано (Pavlov et al., 2009; Веселов и др., 2011), что нерест атлантического лосося происходит осенью в центре порога и нерестовые гнезда располагаются компактно, а весной, при достижении температуры воды 10–13°C, одна часть сеголеток распределяется из гнезд к прибрежной части порога, а другая перемещается в пороговый участок притока. Молодь этих групп продолжает оставаться на своих участках до смолтификации. В табл. 1 приведены данные по гидрологической характеристике биотопов. Следует отметить, что численность и биомасса корма для молоди лосося в Варзуге и ее притоках различаются. Наиболее благоприятный кормовой режим для молоди складывается в побережье главного русла реки в результате транспортировки потоком воды большого количества наиболее доступного и привлекательного корма для личинок “поверхностного” дрейфа беспозвоночных (Барышев и др., 2005).

Образцы рыб на биохимический анализ фиксировали этиловым спиртом (96%) с добавлением 0.001%-ного антиоксиданта ионола и тщательно измельчали, затем доливали смесь хлороформ : метанол (2 : 1, по объему) и хранили до анализа на холоде при температуре +4°C.

Подготовка материала, методы количественного анализа липидов и жирных кислот (газовая хроматография), а также статистическая обработка

результатов (критерий Уилкоксона—Манна—Уитни) опубликованы ранее (Nefedova et al., 2014).

Экспериментальные работы выполнены с использованием оборудования Института биологии КарНЦ РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Установлено, что во всех возрастных группах молоди лосося (0+, 1+, 2+ и 3+ смолтов) состав жирных кислот общих липидов (табл. 2) характеризовался наибольшим содержанием полиеновых жирных кислот (от 37.6 до 48.2% от суммы ЖК), в которых преобладали ЖК n-3 семейства (от 27.9 до 37.7% от суммы ЖК) с наибольшей долей докозагексаеновой 22:6n-3 и эйкозапентаеновой 20:5n-3 кислот. Известно, что высокое содержание полиеновых жирных кислот (ПНЖК) в мембранах клеток обуславливает пониженную вязкость этих мембран, а значит и высокую метаболическую активность мембранных ферментов, что в значительной степени определяется рационом питания (Hochachka, Somero, 2002; Murzina et al., 2014). Показано (см. табл. 2), что в процессе развития молоди (от 0+ до 3+) уровень моноеновых ЖК за счет 18:1n-9, а также 18:2n-6 снижается, при этом содержание 18:3n-3 и 20:4n-6 повышается, а количество эссенциальных 20:5n-3 и 22:6n-3 кислот значительно выше у смолтов по сравнению с молодью возраста 0+, 1+ и 2+. Установлено, что показатели $\Sigma(n-3)ПНЖК/\Sigma(n-6)ПНЖК$, $18:2n-6/18:3n-3$, Σ насыщенных ЖК/ Σ ПНЖК, характеризующие направление метаболизма липидов, у молоди атлантического лосося с возрастом снижаются.

Наибольший интерес в изменении ЖК статуса у молоди представляют вариабельность и функциональная значимость отдельных жирных кислот. Установлены различия ($p < 0.05$) в уровне пищевых 18:2n-6 и 18:3n-3 кислот у сеголеток из двух биотопов (река и ручей), которые отмечались и у старших возрастных групп (1+, 2+) с преобладанием их у молоди из р. Варзуга (см. табл. 2). Различия в уровне этих кислот у сравниваемых

Таблица 2. Размерно-весовые показатели и содержание жирных кислот в общих липидах (от % суммы ЖК) у разновозрастной молоди лосося из притока Ареньга (над чертой) и главного русла р. Варзуга (под чертой)

Показатели/ЖК	Возрастные группы рыб			
	0+	1+	2+	3+ (смолты)
Количество, экз.	$\frac{30}{30}$	$\frac{25}{25}$	$\frac{8}{12}$	$\frac{-}{15}$
Длина рыб, см	$\frac{3.05 \pm 0.02}{3.04 \pm 0.04}$	$\frac{5.14 \pm 0.09}{5.12 \pm 0.08}$	$\frac{7.89 \pm 0.30}{7.58 \pm 0.20}$	11.3 ± 0.4
Масса рыб, г	$\frac{0.18 \pm 0.01}{0.18 \pm 0.01}$	$\frac{1.35 \pm 0.06}{1.24 \pm 0.06}$	$\frac{4.49 \pm 0.40}{3.70 \pm 0.30}$	11.9 ± 0.7
Олеиновая 18:1n-9	$\frac{16.9 \pm 2.0}{16.8 \pm 2.7}$	$\frac{9.2 \pm 0.9^a}{10.0 \pm 0.9^{*a}}$	$\frac{8.9 \pm 0.5}{11.2 \pm 1.0^{*b}}$	9.4 ± 1.5^c
Сумма моноеновых ЖК	$\frac{31.9 \pm 2.6}{32.8 \pm 3.0}$	$\frac{21.3 \pm 2.6^a}{23.9 \pm 1.6^{*a}}$	$\frac{21.1 \pm 2.7}{24.0 \pm 1.6^*}$	19.4 ± 3.1
Линолевая 18:2n-6	$\frac{3.6 \pm 0.6}{5.0 \pm 1.3^*}$	$\frac{3.8 \pm 0.6^a}{4.5 \pm 0.3^{*a}}$	$\frac{3.5 \pm 0.3}{4.0 \pm 0.4^{*b}}$	3.3 ± 0.7^c
Арахидоновая 20:4n-6	$\frac{0.2 \pm 0.1}{0.2 \pm 0.1}$	$\frac{3.8 \pm 0.5^a}{3.4 \pm 0.4^{*a}}$	$\frac{3.9 \pm 0.5}{3.8 \pm 0.6^b}$	4.7 ± 0.7^c
Сумма (n-6)ПНЖК	$\frac{5.3 \pm 0.7}{6.7 \pm 1.4^*}$	$\frac{9.9 \pm 0.8}{10.5 \pm 0.8^a}$	$\frac{9.4 \pm 0.5}{10.0 \pm 0.7^*}$	10.2 ± 0.14
Линоленовая 18:3n-3	$\frac{2.2 \pm 0.5}{2.7 \pm 0.9^*}$	$\frac{4.1 \pm 0.7^a}{5.8 \pm 0.2^{*a}}$	$\frac{4.0 \pm 0.6}{5.4 \pm 0.8^*}$	4.1 ± 0.7^c
Эйкозапентаеновая	$\frac{7.3 \pm 0.8}{7.7 \pm 1.0}$	$\frac{7.1 \pm 0.6^a}{7.3 \pm 0.6^a}$	$\frac{6.2 \pm 0.3}{7.6 \pm 0.7^*}$	8.5 ± 0.9^c
Докозагексаеновая 22:6n-3	$\frac{13.3 \pm 1.9}{11.9 \pm 1.6^*}$	$\frac{11.2 \pm 1.3^a}{9.7 \pm 1.4^{*a}}$	$\frac{11.6 \pm 2.0}{13.0 \pm 2.2^b}$	18.3 ± 2.0^c
Сумма (n-3)ПНЖК	$\frac{30.5 \pm 3.1}{29.3 \pm 2.6^*}$	$\frac{29.1 \pm 1.7^a}{29.2 \pm 1.8^a}$	$\frac{27.9 \pm 2.0}{32.5 \pm 1.9^{*b}}$	37.7 ± 2.5^c
Сумма ПНЖК	$\frac{37.5 \pm 3.1}{37.4 \pm 3.6}$	$\frac{39.5 \pm 1.7}{40.3 \pm 2.4}$	$\frac{37.6 \pm 2.2}{42.9 \pm 1.7^{*b}}$	48.2 ± 3.3^c
$\Sigma(n-3)ПНЖК/\Sigma(n-6)ПНЖК$	$\frac{5.75}{4.37}$	$\frac{2.94}{2.78}$	$\frac{2.97}{3.25}$	3.69
18:2n-6/18:3n-3	$\frac{1.6}{1.85}$	$\frac{0.9}{0.78}$	$\frac{0.87}{0.74}$	0.8
Σ насыщенных ЖК/ Σ ПНЖК	$\frac{0.81}{0.80}$	$\frac{0.66}{0.70}$	$\frac{0.66}{0.66}$	0.56

Примечание: * – различия у молоди из двух акваторий достоверны ($p \leq 0.05$); ^a – различия между молодью 0+ и 1+ возрастов достоверны ($p \leq 0.05$); ^b – различия между молодью 1+ и 2+ возрастов достоверны ($p \leq 0.05$); ^c – различия между молодью 2+ и смолтами достоверны ($p \leq 0.05$).

групп сеголеток могут быть связаны с видовым спектром кормовых объектов. В пресной воде молодь лосося использует в пищу большое число беспозвоночных, богатых 18:1n-9, 18:2n-6, 18:3n-3, 20:5n-3 и 22:6n-3 кислотами. Как указывалось ранее (Веселов, Калюжин, 2001; Барышев и др., 2005), в биотопе главного русла р. Варзуга преобладает сравнительно большое количество наиболее доступного и привлекательного корма для личинок — беспозвоночных “поверхностного” дрефта. По данным И.А. Барышева с соавт. (2005), в составе “поверхностного” дрефта преобладали личинки и куколки амфибиотических насекомых, доля которых по биомассе была существенно выше в р. Варзуга, чем в притоке Ареньга. В прилегающих к побережью Варзуги полосках заливных лугов (длиной до 15–20 м) в летний сезон возникают благоприятные условия (повышенная температура воды и пониженная скорость течения) для массового воспроизводства наземных насекомых, у которых в составе липидов отмечен высокий уровень короткоцепочечных ПНЖК (Downer, 1985). Потребление мальками из биотопа р. Варзуги такой наиболее доступной пищи, по-видимому, отразилось на повышенном содержании незаменимых 18:2n-6 и 18:3n-3 ЖК, которые в организме рыб не синтезируются, а поступают с пищей (Bell et al., 1997). При этом показатель соотношения 18:2n-6/18:3n-3 был выше у сеголеток 0+ по сравнению с таковым у молоди возраста 1+, 2+, 3+ (см. табл. 2).

Следует отметить, что у сеголеток 0+ из двух исследуемых мест обитания установлена более низкая концентрация арахидоновой 20:4n-6 кислоты (по 0.2% от суммы ЖК) по сравнению с ее метаболическим предшественником — 18:2n-6 кислотой (3.6 и 5.0% от суммы ЖК соответственно), что свидетельствует о низкой активности (или ее отсутствии) линолеил-СОА-десатуразы, которая играет ключевую роль в превращении 18:2n-6 в 20:4n-6 кислоту (Bell et al., 2001). В работе Д.С. Павлова с соавт. (Pavlov et al., 2009) показано, что по мере развития лосося повышается уровень 20:4n-6 кислоты (особенно у смолтов), что указывает на активизацию в организме рыб ферментных систем, участвующих в десатурации и элонгации ЖК. Установлено (Sheridan, 1989), что данный процесс сопровождается гормональными изменениями у рыб, особенно у смолтов. Более того, 20:4n-6 кислота является источником синтеза биологически активных веществ типа простагландинов, лейкотриенов и тромбоксанов, влияющих на гормональный уровень организма (Bell et al., 1995). Обнаруженные в данной работе изменения в ЖК спектрах, особенно у смолтов, могут быть связаны с процессами, регулирующими жизненные циклы рыб, в том числе с модификацией жирнокислотного состава с пресноводного типа на морской, что обычно происходит при

подготовке к скату в море (Peng et al., 2003). Известно, что смолты содержат повышенный уровень длинноцепочечных ПНЖК, который обычно типичен для морских рыб (Ogata, Murai, 1989).

В процессе развития молоди атлантического лосося у смолтов также установлено повышение уровня ПНЖК, в основном 20:4n-6, 20:5n-3 и 22:6n-3 кислот (табл. 2). Интересно, что после миграции лосося в Белое море постсмолты переходят на питание, представленное в значительной степени более крупными беспозвоночными, которые наиболее богаты 20:5n-3 и 22:6n-3 кислотами (Атлантический лосось, 1998). Среди прочих экологических факторов качественный состав пищи является ведущим фактором, определяющим содержание ПНЖК в тканях большинства рыб (Сушик, 2008).

Особое значение для выживания личинок имеет оптимальное соотношение жирных кислот в липидах, определяемое в основном ЖК составом кормовых объектов, а также способностью самого организма модифицировать его применительно к условиям существования. Так, в исследовании К.А. Youdim et al. (2000) особое внимание уделяется не количеству ПНЖК n-3 и n-6 семейств, а их оптимальному соотношению ввиду существования конкурентных путей синтеза в процессе метаболизма. Нами обнаружен более высокий показатель соотношения ПНЖК n-3 и n-6 семейств у пестряток из притока Ареньга по сравнению с таковыми из русла р. Варзуги (5.75 и 4.4 соответственно). У смолтов (смешанная группировка из Варзуги и Ареньги) этот показатель снижается (до 3.7). Количественные соотношения жирных кислот, особенно полиеновых, у пресноводных и морских рыб подвержены определенным возрастным вариациям, связанным с ростом органов и тканей, спектром питания, фотопериодом, температурными и гидрологическими условиями, а также миграционными процессами (Peng et al., 2003).

Обнаруженное в настоящей работе изменение спектров ПНЖК семейств n-3 и n-6 у молоди старшего возраста следует рассматривать как мобилизацию адаптивных реакций организма к предстоящей смене условий обитания с пресноводной среды на морскую. Основанием для такого вывода могут служить полученные в лаборатории экологической биохимии ИБ КарНЦ РАН результаты имитационного моделирования свойств жирнокислотных цепей разной степени ненасыщенности (Рабинович, 2008). В частности, показано, что ПНЖК типа 22:6n-3 обладают резко пониженной чувствительностью своих характеристик (как общих, так и локальных) к изменению температуры среды по сравнению с насыщенными кислотами. Такая их особенность является одной из причин повышенного содер-

жания ПНЖК в пограничных липидных слоях, встроенных в мембрану ферментов.

В процессе развития (1+, 2+ и смолты 3+) установлено снижение уровня моноеновых (в основном 18:1n-9) кислот, а также 18:2n-6 кислоты (у рыб из р. Варзуга) и повышение содержания 20:4n-6, 20:5n-3 и 22:6n-3 кислот (последние две кислоты повышаются только у смолтов). Известно, что диетарные ПНЖК n-3 и n-6 семейств подавляют процессы липогенеза в печени, тогда как моноеновые и насыщенные ЖК не обладают таким действием (Когтева, Безуглов, 1998). Особую роль при этом играет оптимальное соотношение насыщенных и ненасыщенных (в основном полиеновых) жирных кислот, определяющих жидкость биомембран и обеспечивающих нормальный ход обменных процессов в клетке. Нами было установлено, что показатель “насыщенные ЖК/полиненасыщенные ЖК” с возрастом снижался (от 0.8 у сеголеток до 0.56 у смолтов) (см. табл. 2).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выбор молодью лосося после выклева и выхода из нерестовых гнезд разных мест обитания скажется на количественных характеристиках их жирнокислотного (ЖК) состава. Выявлены различия в уровне 18:2n-6, 18:3n-3 и 18:1n-9 ЖК; у молоди рыб (0+, 1+, 2+) из русла р. Варзуги их количество больше, чем у рыб из притока. Эти различия коррелируют с разными трофэкологическими и гидрологическими условиями в реке и притоке. Повышение у смолтов (3+) уровня длинноцепочечных ЖК (20:4n-6, 20:5n-3 и 22:6n-3), которые определяют в основном ЖК состав липидов морского типа, может рассматриваться как преадаптация к морскому образу жизни.

Полученные данные дают основания предположить, что стабильность регуляции жизненных функций (включая готовность к смолтификации) у молоди лосося в процессе развития в разных биотопах обеспечивается (наряду с другими механизмами) структурными перестройками липидной системы организма — изменением соотношения насыщенных и полиеновых ЖК, в том числе их отдельных классов. Эти изменения, по-видимому, связаны с ЖК составом кормовых объектов и способностью самого организма модифицировать состав ЖК применительно к условиям существования.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда (проект № 14-24-00102).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлантический лосось. Под ред. Казакова Р.В. СПб: Наука, 1998. 575 с.

Барышев И.А., Веселов А.Е., Зубченко А.В., Калюжин С.М. Кормовая база атлантического лосося в бассейне реки Варзуга // Биология, воспроизводство и состояние запасов анадромных и пресноводных рыб Кольского полуострова. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2005. С. 21—30.

Веселов А.Е., Калюжин С.М. Экология, поведение и распределение молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Карелия, 2001. 160 с.

Веселов А.Е., Павлов Д.С., Скоробогатов М.А. и др. Реорекция и формирование фенотипических групп сеголеток атлантического лосося (*Salmo salar* L.) // Труды Карельского научного центра РАН. Сер. “Экспериментальная биология”. 2011. № 3. С. 21—27.

Зубченко А.В., Веселов А.Е., Калюжин С.М. Биологические основы управления запасами семги в реке Варзуга и Варзугском рыбопромысловом районе: Практические рекомендации. Мурманск—Петрозаводск, 2002. 77 с.

Казаков Р.В., Кузьмин О.Г., Шустов Ю.А., Шуров И.Л. Атлантический лосось реки Варзуги. С.-Петербург: Гидрометеиздат, 1992. 108 с.

Когтева Г.С., Безуглов В.В. Ненасыщенные жирные кислоты как эндогенные биорегуляторы // Биохимия. 1998. Т. 63. Вып. 1. С. 6—15.

Крепс Е.М. Липиды клеточных мембран. Эволюция липидов мозга. Адаптационная функция липидов. Л.: Наука, 1981. 339 с.

Нефедова З.А., Руоколайнен Т.Р., Васильева О.Б. и др. Физиолого-биохимические эффекты повышения содержания лизофосфатидилхолина в суммарных липидах личинок лосося при воздействии электрошоком // Научные труды I съезда физиологов СНГ. Под ред. Сеппашвили Р.И. М.: Медицина-Здоровье, 2005. С. 15.

Рабинович А.Л. Температурная зависимость конформационных свойств олигомерных цепей природных липидов: компьютерное моделирование // Биофизика. 2008. Т. 53. Вып. 3. С. 426—433.

Сушик Н.Н. Роль незаменимых жирных кислот в трофометаболических взаимодействиях в пресноводных экосистемах (обзор) // Журн. общ. биол. 2008. Т. 69. № 4. С. 299—316.

Bell M.V., Batty R.S., Dick J.R. et al. Dietary deficiency of docosahexaenoic acid impairs at low light intensities in juvenile herring (*Clupea harengus* L.) // Lipids. 1995. V. 30. № 5. P. 443—449.

Bell J.D., Tocher D.R., Farndale B.M. et al. The effect of dietary lipid on polyunsaturated fatty acid metabolism in Atlantic salmon (*Salmo salar*) undergoing parr-smolt transformation // Lipids. 1997. V. 32. P. 515—525.

Bell M.V., Dick J.R., Porter A.E.A. Biosynthesis and tissue deposition of docosahexaenoic acid (22:6n-3) in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // Lipids. 2001. V. 36. № 10. P. 1153—1159.

Downer R.G.H. Lipid metabolism // Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology // Biochemistry. 1985. V. 10. P. 77—113.

Hochachka P.W., Somero G.N. Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution. N.Y.: Oxford University Press, 2002. 466 p.

Gladyshev M.I., Arts M.T., Sushchik N.N. Preliminary estimates of the export of omega-3 highly unsaturated fatty acids (EPA + DHA) from aquatic to terrestrial ecosystems // Li-

- pids in Aquatic ecosystems. Arts M.T., Brett M.T., Kainz M. Eds. Dordrecht, Heidelberg, London, New York: Springer, 2009. P. 179–211.
- Murzina S.A., Nefedova Z.A., Veselov A.E. et al. Changes in fatty acid composition during embryogenesis and in young age groups (0+) of Atlantic salmon *Salmo salar* L. The role of rheotactic behavior and lipid composition of fry in the formation of phenotypic groups of salmon in large Arctic rivers // Salmon: Biology, Ecological Impacts and Economic importance. Patrick T.K. Woo, Donald J. Noakes. Eds. N.Y: Nova Science Publishers, 2014. P. 47–67.
- Nefedova Z.A., Murzina S.A., Veselov A.E. et al. Heterogeneity of lipids and fatty acids of fingerlings of Atlantic salmon *Salmo salar* L. different in weight and size // Contemporary problems of ecology. 2014. V. 7. № 4. P. 484–488.
- Ogata H., Murai T. Effects of dietary fatty acid composition on growth and smolting of underyearling masu salmon, *Oncorhynchus masou* // Aquaculture. 1989. V. 82(1–4). P. 181–190.
- Pavlov D.S., Nefedova Z.A., Veselov A.E. et al. Age dynamics of lipid status of juveniles of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) from the Varzuga River // J. Ichtiology. 2009. V. 49. № 11. P. 1073–1080.
- Peng J., Larondelle Y., Pham D. et al. Polyunsaturated fatty acid profiles of whole body phospholipids and triacylglycerols in anadromous and landlocked Atlantic salmon (*Salmo salar*) fry // Comparative Biochemistry and Physiology B. 2003. № 134. P. 335–348.
- Primmer C.R., Veselov A.J., Zubchenko A. et al. Isolation by distance within a river system: genetic population structuring of Atlantic salmon, *Salmo salar*, in tributaries of the Varzuga River in northwest Russia // J. Molecular Ecology. 2006. № 15. P. 653–666.
- Sheridan M.A. Alterations in lipid metabolism accompanying smoltification and seawater adaptation of salmonid fish // Aquaculture. 1989. V. 82(1–4). P. 191–204.
- Youdim K.A., Martin A., Joseph J.A. Essential fatty acids and the Brain: Possible health implications // Int. J. Devl. Neurosci. 2000. V. 18. P. 383–399.