

УДК 577.125:597.553.2:591.3

ВЛИЯНИЕ ЛИПИДНОГО И ЖИРНОКИСЛОТНОГО СТАТУСА НА ПРОЦЕССЫ ПЕРВИЧНОГО РАССЕЛЕНИЯ И ФОРМИРОВАНИЯ ФЕНОТИПИЧЕСКИХ ГРУПП СЕГОЛЕТОК АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ *SALMO SALAR* L.

**З. А. Нефедова, С. А. Мурзина, С. Н. Пеккоева,
А. Е. Веселов, Н. Н. Немова**

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Проведено сравнительное исследование показателей липидного обмена у сеголеток лосося, оставшихся после выклева около нерестовых гнезд в прибрежье главного русла реки Варзуги (у порогов-перекатов) и мигрировавших в притоки Ареньга, Пятка и Фалалей. Выбор местообитания сеголетками лосося после выклева и расселения сказывается на количественных характеристиках липидов и жирных кислот и обеспечивается адаптационными системами организма, включающими вариации соотношений их отдельных классов в физиологических пределах. Выявленные биохимические различия между мигрировавшими в притоки и оставшимися в прибрежье сеголетками лосося могут являться основой для формирования в последующем развитии (в возрасте 1+, 2+) устойчивой дифференциации рыб на группы с разным липидным статусом и размерно-весовыми показателями. Такая дифференциация молоди атлантического лосося на стадии сеголеток (0+) может являться началом внутривидовой разнокачественности и влиять в дальнейшем на жизненную стратегию рыб.

К л ю ч е в ы е с л о в а: липиды; жирные кислоты; сеголетки; атлантический лосось; река Варзуга.

**Z. A. Nefedova, S. A. Murzina, S. N. Pekkoeva, A. E. Veselov,
N. N. Nemova. THE EFFECT OF THE LIPID AND FATTY ACID STATUS OF ATLANTIC SALMON, *SALMO SALAR* L., FINGERLINGS ON THEIR PRIMARY DISPERSAL AND FORMATION OF PHENOTYPIC GROUPS**

A comparative study of the lipid metabolism in Atlantic salmon fingerlings staying after hatching near their spawning redds along the banks of the Varzuga River main channel (at rapids and riffles) and those who had migrated to tributaries – the Arenga, the Pjatka and the Falaley. The choice of habitats by fingerlings after hatching and dispersal affects the quantitative characteristics of lipids and fatty acids, and is supported by the organism's adaptive systems, including variations in the ratios of individual lipid and fatty acid classes within physiological limits. Fingerlings from the Pjatka had higher length-weight values, the energy/structural lipids ratio (TAG+ECHOL/PL+CHOL), and the ratio of essential fatty acids 18:3 ω -3/18:2 ω -6 as compared to fish from other studied biotopes. The combination of ecological and trophic conditions (temperature, water flow rate, depth, riverbed particle size composition and fouling, species composition and amount of food items, and their availability) in the Pjatka are more favorable for the growth and develop-

ment of fingerlings. The identified biochemical differences between the fingerlings that had migrated to the tributaries and those remaining along the main channel banks may be the basis for the formation of steady fish differentiation into groups with different lipid status and length-weight indices during further development (in fish aged 1+ and 2+). This differentiation in 0+ Atlantic salmon can be considered as a start of intrapopulation heterogeneity, affecting further choices on the fish life strategy.

Key words: lipids; fatty acids; fingerlings; Atlantic salmon; the Varzuga River.

Введение

Река Варзуга является одним из самых больших нерестово-выростных водоемов на Кольском полуострове, в котором воспроизводится крупнейшая в России популяция атлантического лосося. Часть сеголеток (возраста 0+) лосося одной генерации (имеющих общее происхождение) после выклева в июне остается недалеко от нерестовых гнезд в прибрежье главного русла р. Варзуга (в порогах-перекатах устья), а другая часть мигрирует в притоки Пятка, Фалалей и Ареньга. Эти притоки различаются по гидрологическому режиму, температуре, трофике и, как правило, обладают лучшими условиями для развития молоди по сравнению с главным руслом и тем самым расширяют область обитания рыб [Шустов, 1995]. Заселение сеголетками малых притоков и прибрежья р. Варзуга происходит в первой половине июня после завершения паводка и подъема температуры воды выше 10 °С [Веселов, Калюжин, 2001]. Образуются фенотипические группы, достоверно различающиеся к концу лета размерами и массой. Ранее было высказано предположение о том, что наличие фенотипических групп именно у сеголеток лосося, по-видимому, играет значительную роль в дальнейшей дифференциации молоди, и эта стадия развития может рассматриваться как одна из ключевых [Павлов и др., 2008].

Процессы детерминированности миграционного поведения молоди лососевых рыб определяются различными механизмами, в том числе биохимическими, которые позволяют выявить адаптационный клеточный метаболизм, позволяющий выбрать стратегию поведения и развития молоди. Важную роль в развитии биохимических адаптаций выполняют липиды, обеспечивающие структурные и энергетические преобразования в клетке, направленные на поддержание необходимого гомеостаза организма. Учитывая вышесказанное, в данной работе провели сравнительное исследование липидного статуса сеголеток (0+) атлантического лосося, расселившегося после выхода из нерестовых гнезд основного русла р. Варзуга в разные притоки.

Материалы и методы

Следует отметить, что в притоках Фалалей и Пятка (ширина русла 3–5 и 4,5–6,0 м соответственно) нет условий для зимовки молоди, и она в конце лета возвращается на зимовку в главное русло реки Варзуги. Приток Ареньга значительно крупнее (ширина русла 15–20 м), и гидрологические условия позволяют молоди оставаться в нем на зимовку. В главном русле скорость потока на местах обитания в среднем составляла 0,7 м/с, в притоках 0,9 м/с. В притоках разница дневных и ночных температур (осцилляция) составляла 5–7 °С, а в главном русле – 3–5 °С [Веселов, Калюжин, 2001] (табл. 1).

Отлов сеголеток лосося осуществляли в июне и июле, после завершения их расселения из нерестовых гнезд, в главном русле р. Варзуга и ее притоках Пятка, Фалалей, Ареньга. Гнезда располагались в главном русле, часть мальков из них расселялась в устье притоков (рис.), а другая – в прибрежные участки главного русла. Мальков отлавливали с помощью аппарата электролова для научных исследований FA-2 производства Норвегии, затем для снятия последствий кратковременного электрошока выдерживали их в течение суток в русловых садках.

Мальков взвешивали, измеряли их длину и отдельно фиксировали 98%-м этанолом. Липидный статус оценивали по содержанию общих липидов (ОЛ), фосфолипидов (ФЛ), триацилглицеринов (ТАГ), холестерина (ХС), эфиров холестерина (ЭХС), фосфолипидов (ФЛ), а также жирных кислот (ЖК) общих липидов. Методы количественного анализа липидов и жирных кислот, а также статистическая обработка данных описаны в опубликованных ранее работах [Нефедова и др., 2007; Мурзина и др., 2009]. Работа проведена на базе лаборатории экологической биохимии с использованием оборудования ЦКП ИО ИБ КарНЦ РАН.

Результаты и обсуждение

Проведено сравнительное исследование показателей липидного обмена у сеголеток лосося, мигрировавших в июне из нерестовых

Таблица 1. Характеристика биотопов и размерно-весовые показатели сеголеток атлантического лосося (*Salmo salar* L.)

Показатели	Места отлова сеголеток лосося					
	Ареньга		Пятка		Фалалей	
	приток	русло	приток	русло	приток	русло
Дата, месяц, год	02.07.2003		27.07.2004		26.06.2003	
Тип биотопа	порог	порог-перекат	порог	порог-перекат	порог	порог-перекат
Ширина, м	15–17	230–250	4,5–6,0	110	1,8–3,5	150–160
Глубина, м	0,20–0,45	0,30–0,65	0,15–0,45	0,30–0,60	0,15–0,35	0,35–0,60
Скорость течения, м/с	0,6–0,8	0,7–1,1	0,8–1,1	0,5–0,7	0,7–0,9	0,5–0,7
Тип грунта, %*	П5/Г25/ ВМ50 /ВС15/ВК5 (мелковалунный)	П5/Г35/ ВМ35 /ВС20/ВК5 (галечно-мелковалунный)	П5/Г25/ ВМ45 /ВС20/ВК5 (мелковалунный)	П5/Г45/ВМ35/ВС10/ВК5 (галечный)	П5/Г55/ВМ35/ВС25 (галечный)	П5/Г35/ ВМ45 /ВС15/ВК5 (мелковалунный)
Температура воды, °С	17,3	17,9	16,5	17,3	16,2	17,5
Обрастание грунта	слабое (мох фонтиналис)	сильное (макрофиты)	слабое (мох фонтиналис)	сильное (нитчатые зеленые водоросли)	нет	сильное (макрофиты)
Длина рыб, см	2,82 ± 0,27	2,53 ± 0,17	3,03 ± 0,20	3,00 ± 0,20	2,21 ± 0,11	2,28 ± 0,03
Масса рыб, г	0,24 ± 0,03	0,19 ± 0,03	0,63 ± 0,03	0,43 ± 0,03	0,19 ± 0,08	0,26 ± 0,05

Примечание. * П – песок, Г – галька (0,5–5 см), ВМ – валун мелкий (6–10 см), ВС – валун средний (11–25 см), ВК – валун крупный (26–70 см).

гнезд в главном русле р. Варзуга в притоки Ареньга, Пятка и Фалалей и оставшихся после выклева около нерестовых гнезд в прибрежье главного русла реки Варзуги (у одноименных порогов-перекатов Ареньга, Пятка и Фалалей).

Сеголетки из притока Ареньга отличались от таковых из прибрежного биотопа пониженным уровнем общих липидов, в том числе ТАГ и ФЛ, однако повышенной у них была доля ЭХС и ХС, показателей соотношений ХС/ФЛ и суммы запасных липидов к структурным ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС. Различия статистически достоверны (табл. 2). Прибрежные мальки по сравнению с таковыми из притока имели более высокий уровень эссенциальных 18:2 ω -6 и 18:3 ω -3 кислот, но пониженный – 22:6 ω -3 кислоты и показатель 18:3 ω -3/18:2 ω -6. Несмотря на то что прибрежные мальки отличались более высоким уровнем общих липидов (за счет ФЛ и ТАГ) и эссенциальных 18:2 ω -6, 18:3 ω -3 кислот, показатели соотношений ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС и 18:3 ω -3/18:2 ω -6 были выше у сеголеток из притока Ареньга, что коррелировало с повышенными размерно-весовыми характеристиками исследуемой молодежи (табл. 1, 2).

Сеголетки, мигрировавшие из главного русла реки в приток Пятка, достоверно не отличались уровнем общих липидов от таковых, оставшихся в прибрежье, однако уровень

запасных ТАГ был достоверно выше у особей из притока, а доля ФЛ преобладала у мальков из прибрежья. При этом показатели соотношений ХС/ФЛ и ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС были выше у молодежи из притока Пятка по сравнению с прибрежными особями (табл. 2). Более высокие показатели соотношений у сеголеток из притока коррелировали с их большими размерно-весовыми характеристиками по сравнению с молодежью из прибрежья. Были отмечены вариации в уровне эссенциальных ЖК у особей из разных биотопов: у прибрежных сеголеток по сравнению с таковыми из притока доля ω -6 ПНЖК (за счет 18:2 ω -6, 20:4 ω -6 кислот) была выше; сеголетки из притока отличались повышенным уровнем суммы ω -3 ПНЖК за счет 18:3 ω -3 и 20:5 ω -3 кислот, а также показателя 18:3 ω -3/18:2 ω -6 (табл. 2). Сеголетки из притока Пятка по сравнению с таковыми из других биотопов отличались повышенным содержанием незаменимой 18:3 ω -3 кислоты и показателем 18:3 ω -3/18:2 ω -6 ЖК. В исследованиях Ю. А. Шустова с сотрудниками [2012] было отмечено максимальное потребление молодежью лосося личинок хирономид (*Chironomids*) по сравнению с другими видами беспозвоночных в притоке Пятка. Показано [Descroix et al., 2010], что в личинках хирономид содержание 18:3 ω -3 кислоты составляло до 17,12 % от суммы ЖК. Таким образом, сеголетки (0+),

Таблица 2. Содержание липидных (% сухой массы) и жирнокислотных компонентов (% суммы ЖК) у сеголеток (0+) атлантического лосося *Salmo salar* L. из разных биотопов р. Варзуга

Липиды и жирные кислоты	Места отлова сеголеток лосося					
	Ареньга		Пятка		Фалалей	
	приток	прибрежье главного русла	приток	прибрежье главного русла	приток	прибрежье главного русла
ОЛ	9,94 ± 0,26	10,69 ± 0,40*	13,59 ± 0,60	14,52 ± 0,70	17,39 ± 2,50	9,09 ± 2,10*
ФЛ	4,59 ± 0,20	5,32 ± 0,21*	4,39 ± 0,80	6,67 ± 0,90*	5,11 ± 1,10	1,96 ± 0,17*
ТАГ	1,69 ± 0,13	2,02 ± 0,16*	5,09 ± 0,80	3,25 ± 0,70*	6,12 ± 1,20	3,55 ± 0,80*
ХС	3,21 ± 0,20	3,15 ± 0,19*	3,36 ± 0,30	3,87 ± 0,40	5,67 ± 1,00	3,05 ± 0,70*
ЭХС	0,46 ± 0,05	0,22 ± 0,03*	0,74 ± 0,10	0,73 ± 0,20	0,51 ± 0,10	0,53 ± 0,08
ХС/ФЛ	0,70	0,60*	0,76	0,58*	1,11	1,56
ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС	0,28	0,27	0,75	0,38*	0,62	0,81
18:2ω-6	3,60 ± 0,60	5,01 ± 1,3*	5,62 ± 0,8	7,00 ± 0,40*	1,52 ± 0,20	3,12 ± 0,50*
20:4ω-6	0,20 ± 0,10	0,21 ± 0,10	1,73 ± 0,5	2,11 ± 0,70	1,32 ± 0,20	3,01 ± 0,40*
18:3ω-3	2,20 ± 0,50	2,70 ± 0,9*	9,21 ± 0,8	7,92 ± 0,60*	0,71 ± 0,10	2,91 ± 0,20*
22:6ω-3	13,30 ± 1,90	11,90 ± 1,6*	7,61 ± 1,2	8,93 ± 1,50	24,91 ± 3,50	20,6 ± 3,80
18:3ω-3/18:2ω-6	0,61	0,57	1,58	1,13	0,46	0,94

Примечание. Значения представлены в виде $M \pm m$. ОЛ – общие липиды, ФЛ – фосфолипиды, ТАГ – триацилглицерины, ХС – холестерин, ЭХС – эфиры холестерина; *различия достоверны ($p \leq 0,05$) между сеголетками в притоках и сеголетками из прибрежья р. Варзуга.

мигрировавшие в приток Пятка, отличались от таковых, оставшихся в прибрежье главного русла реки Варзуги, повышенными уровнем запасных ТАГ, показателями соотношений ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС, 18:3ω-3/18:2ω-6 и более высокими размерно-весовыми характеристиками (табл. 1, 2).

Сеголетки из притока Фалалей отличались от прибрежной молодежи более высоким содержанием общих липидов за счет запасных ТАГ, структурных ФЛ и ХС. Однако показатели соотношений ХС/ФЛ, а также ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС были выше у сеголеток из прибрежья. При этом более высокие показатели соотношения у последних коррелируют с их повышенными размерно-весовыми характеристиками (табл. 1). Прибрежные мальки по сравнению с таковыми из притока имели также более высокий уровень эссенциальных линолевой 18:2ω-6, линоленовой 18:3ω-3 кислот и повышенный показатель соотношения 18:3ω-3/18:2ω-6. При этом содержание докозагексаеновой 22:6ω-3 кислоты – продукта метаболизма 18:3ω-3 кислоты было выше у мальков из притока Фалалей по сравнению с прибрежными, так же как и суммы ПНЖК семейства ω-3 (42,0 и 37,8 % от суммы ЖК соответственно). Прибрежные сеголетки (0+) по сравнению с таковыми из притока Фалалей отличались повышенным уровнем эссенциальных 18:2ω-6 и 18:3ω-3, более высокими показателями соотношений 18:3ω-3/18:2ω-6, ХС/ФЛ, ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС и размерно-весовыми характеристиками (табл. 1, 2).

Таким образом, у сеголеток, мигрировавших после выклева в притоки Фалалей, Ареньга и Пятка, по сравнению с таковыми, оставшимися около нерестовых гнезд в прибрежье (у одноименных порогов-перекатов) русла реки Варзуги, было установлено более высокое содержание запасных липидов (ТАГ – у особей из притоков Фалалей и Пятка, ЭХС – у особей из притока Ареньга). При этом показатель соотношения суммы запасных липидов к структурным (ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС) был выше у сеголеток из притоков (Ареньга и Пятка) по сравнению с прибрежными, причем наибольшие различия (в два раза) установлены у молодежи из биотопов приток Пятка и прибрежье. Исключение составили мальки из прибрежного биотопа у порога-переката Фалалей, у которых показатель ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС был значительно выше по сравнению с таковыми из притока Фалалей. Известно, что особое значение имеет не столько абсолютное содержание отдельных липидных и ЖК классов, сколько сохранение стабильности в количественных соотношениях между ними [Карагезян, 1972; Сергеева, Варфоломеева, 2006]. Причины количественных различий липидов, в том числе ЖК, у одновозрастной молодежи лосося из разных мест обитания (приток и русло) связаны, возможно, с разными условиями питания (видовым составом, доступностью корма), неодинаковой тратой энергии при разных скоростях течения в притоках и русле. При этом личинки, мигрирующие после выклева в притоки, плывут против течения,

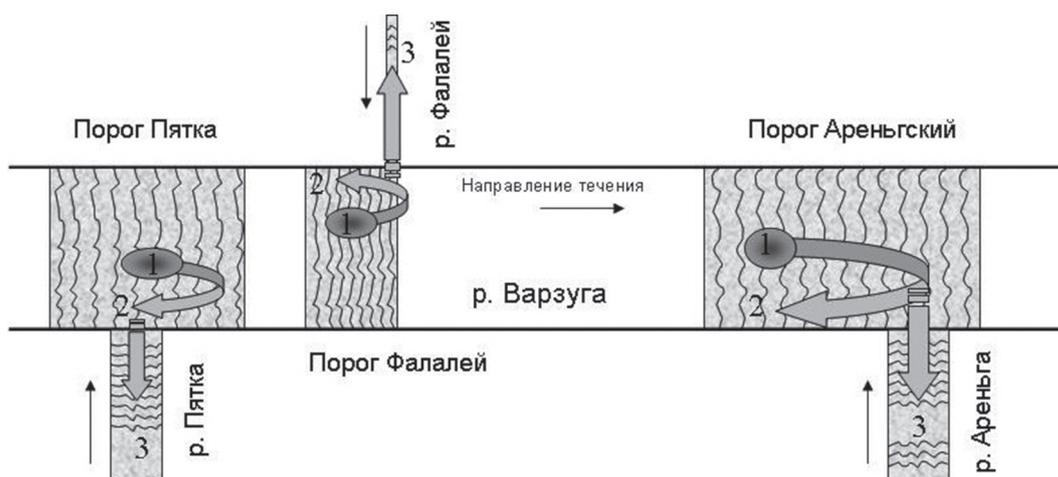


Схема сбора сеголеток лосося из разных биотопов главного русла р. Варзуга и притоков Пятка, Фалалей и Аренья:

1 – место нереста лосося в главном русле, 2 – направление расселения сеголеток в прибрежье, 3 – направление заселения сеголетками притоков

что выполнимо только при высоких физических возможностях [Шустов, 1995; Veselov et al., 1998], которые обеспечиваются в том числе и за счет повышенного уровня энергетических липидов. В исследовании нами выявлено сравнительно более высокое значение показателей ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС и $18:3\omega-3/18:2\omega-6$ ЖК у мальков из притоков Аренья и Пятка, а также прибрежья у порога-переката Фалалей, что прямо коррелирует с их повышенными размерно-весовыми характеристиками. Для роста и развития рыб в данных биотопах складываются наиболее благоприятные совокупные экологические и трофические условия (температурный режим, скорость течения, глубина, мелковалунный тип грунта и степень его обрастания, вид и массовость кормовых объектов, их доступность) (табл. 1). При этом естественная осцилляция температурного режима в притоках в период активного откорма способствует быстрому росту молоди и более ранней смолтификации. Доступность пищи в 97 % случаев определяет вариабельность темпа роста молоди атлантического лосося [Grade, Letcher, 2006]. Малые притоки по сравнению с главным руслом в основном характеризуются лучшим кормовым режимом для растущей молоди: в них бентос беспозвоночных организмов (хирономиды, ручейники, поденки, веснянки и др.) более мелкий и многочисленный [Шустов и др., 2012; Барышев, 2014], и характерная для личинок низкая усвояемость пищи компенсируется возможностью потреблять большее ее количество [Houde, Schekter, 1983]. При этом водные беспозвоночные, составляющие основу питания рыб, поставляют им незаменимые ПНЖК – $18:3\omega-3$, $18:2\omega-6$, $20:4\omega-6$, $22:6\omega-3$.

Известно, что корм, в котором отсутствуют незаменимые ЖК или количество их незначительно, приводит к замедлению роста и низкой эффективности усвоения пищи. Показано, что добавление в экспериментальных условиях $18:2\omega-6$ и $18:3\omega-3$ ЖК приводило к увеличению скорости роста рыб, при этом $18:3\omega-3$ ЖК была более эффективна [Ackman et al., 1989]. Также следует учитывать оптимизацию соотношения $\omega-3/\omega-6$ ПНЖК ввиду конкурентных взаимоотношений в процессе их метаболизма [Youdim et al., 2000].

Заключение

Выбор местообитания сеголетками лосося после выклева и расселения сказывается на количественных характеристиках липидов и жирных кислот и обеспечивается адаптационными системами организма, включающими вариации соотношений их отдельных классов в физиологических пределах.

Результаты исследований показали, что наиболее благоприятные условия для роста и развития складываются у сеголеток в притоке Пятка. У них выявлены наиболее высокие значения длины и массы, а также повышенные показатели соотношений ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС и $18:3\omega-3/18:2\omega-6$ ЖК.

Показано, что уровень запасных липидов (ТАГ+ЭХС) как основного энергетического резерва в организме рыб и их оптимальное соотношение со структурными липидами могут быть одним из биохимических механизмов, способствующих распределению сеголеток после выклева по разным биотопам. На фоне активного питания и более благоприятных

условий среды молодь имеет более высокие размерно-весовые характеристики.

Обнаруженные биохимические различия между мигрировавшими в притоки и оставшимися в прибрежье сеголетками лосося могут являться основой для формирования в последующем развитии (в возрасте 1+, 2+) устойчивой дифференциации рыб на группы с разным липидным статусом и размерно-весовыми показателями. Такая дифференциация молоди атлантического лосося на стадии сеголеток (0+) может являться началом внутривидовой разнокачественности и влиять в дальнейшем на жизненную стратегию рыб.

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

Литература

Барышев И. А. Факторы формирования сообществ макрозообентоса каменистых порогов и перекатов водотоков Восточной Фенноскандии // Журнал общей биологии. 2014. Т. 75, № 2. С. 124–131.

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

Карагезян К. Фосфолипиды и их роль в жизнедеятельности организма. Ереван: Айастан, 1972. 264 с.

Мурзина С. А., Нефедова З. А., Руоколайнен Т. Р. и др. Динамика содержания липидов в процессе раннего развития пресноводного лосося *Salmo salar* L. // Онтогенез. 2009. Т. 40, № 3. С. 208–214.

Нефедова З. А., Руоколайнен Т. Р., Васильева О. Б. и др. Особенности состава тканевых липидов сига *Coregonus lavaretus*, обитающего в водо-

емах с разной антропогенной нагрузкой // Вопросы ихтиологии. 2007. Т. 47, № 1. С. 107–112.

Павлов Д. С., Нефедова З. А., Веселов А. Е. и др. Липидный статус сеголеток атлантического лосося *Salmo salar* L. из разных микробиотопов реки Варзуга // Вопросы ихтиологии. 2008. Т. 48, № 5. С. 679–685.

Сергеева М. Г., Варфоломеева А. Т. Каскад арахидоновой кислоты. М.: Народное образование, 2006. 255 с.

Шустов Ю. А. Экологические аспекты поведения молоди лососевых рыб в речных условиях. СПб.: Наука, 1995. 161 с.

Шустов Ю. А., Барышев И. А., Белякова Е. И. Особенности питания атлантического лосося *Salmo salar* L. в субарктической реке Варзуга и ее малых притоках (Кольский полуостров) // Биология внутренних вод. 2012. № 3. С. 66–70.

Ackman R. G. Marine biogenic lipids, fats and oils. Boca Raton, Florida, USA: CRC Press Inc., 1989. P. 499.

Descroix A., Desvillettes C., Bec A. et al. Impact of macroinvertebrate diet on growth and fatty acid profiles of restocked 0+ Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr from a large European river (the Allier) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2010. 67, no. 4. P. 659–672.

Grade M., Letcher B. H. Diet and seasonal variation in food habits of Atlantic salmon parr in a small stream // J. Freshwater Ecol. 2001. Vol. 21, no. 3. P. 503–517.

Houde E. D., Schekter R. C. Oxygen uptake and comparative energetic among eggs and larvae of three subtropical marine fishes // Mar. Biol. 1983. Vol. 72, no. 3. P. 283–293.

Veselov A. Je., Kazakov R. V., Sysoyeva M. I., Bahmet I. N. Ontogenesis of reotactic and optomotor responses of juvenile Atlantic salmon // Aquaculture. 1998. Vol. 168. P. 17–26.

Youdim K. A., Martin A., Joseph J. A. Essential fatty acids and the brain: possible health implications // Int. J. Dev. Neurosci. 2000. 18. P. 383–399.

Поступила в редакцию 03.04.2016

References

Baryshev I. A. Faktory formirovaniya soobshhestv makrozoobentosa kamenistyyh porogov i perekatov vodotokov vostochnoy Fennoskandii [Factors of macrozoobenthic communities formation on stony rapids and bars in streams of East Fennoscandia]. *Zhurnal obshchej biologii* [Journal of General Biology]. 2014. Vol. 75, no. 2. P. 124–131.

Karagezjan K. Fosfolipidy i ih rol' v zhiznedejatel'nosti organizma [Phospholipids and their role in vital activity of the organism]. Erevan: Ajastan, 1972. 264 p.

Murzina S. A., Nefedova Z. A., Ruokolajnen T. R., Vasileva O. B., Nemova N. N. Dinamika sodержaniya lipidov v protsesse rannego razvitiya presnovodnogo lososya *Salmo salar* L. [Dynamics of lipid content during early development of freshwater salmon *Salmo salar* L.]. *Ontogenez* [Russian Journal of Developmental Biology]. 2009. Vol. 40, no. 3. P. 208–214.

Nefedova Z. A., Ruokolajnen T. R., Vasileva O. B., Nemova N. N., Sharova Yu. N. Osobennosti sostava

tkanevyyh lipidov siga *Coregonus lavaretus*, obitayuschego v vodoemah s raznoy antropogennoy nagruzkoy [Special traits of tissue lipids of whitefish *Coregonus lavaretus* inhabiting water bodies with different anthropogenic load]. *Voprosy ihtologii* [Journal of Ichthyology]. 2007. Vol. 47, no. 1. P. 107–112.

Pavlov D. S., Nefedova Z. A., Veselov A. E., Nemova N. N., Ruokolajnen T. R., Vasil'eva O. B., Ripatti P. O. Lipidnyj status segoletok atlanticheskogo lososja *Salmo salar* L. iz raznyh mikrobiotopov reki Varzuga [Lipid status of Atlantic salmon *Salmo salar* L. fingerlings from different microhabitats of the Varzuga River]. *Voprosy ihtologii* [Journal of Ichthyology]. 2008. Vol. 48, no. 5. P. 679–685.

Sergeeva M. G., Varfolomeeva A. T. Kaskad arahidonovoy kisloty [Cascade of arachidonic acid]. Moscow: Narodnoe obrazovanie, 2006. 255 p.

Shustov Ju. A. Jekologicheskie aspekty povedeniya molodi lososevyh ryb v rechnyyh uslovijah [Ecological

aspects of juvenile salmon behavior in rivers]. St. Petersburg: Nauka, 1995. 161 p.

Shustov Ju. A., Baryshev I. A., Beljakova E. I. Osobennosti pitaniya atlanticheskogo lososja *Salmo salar* L. v subarkticheskoy reke Varzuga i ee malyh pritokah (Kol'skij poluoostrov) [Specific features of the feeding of Atlantic salmon *Salmo salar* L. in the subarctic Varzuga River and its small tributaries (Kola Peninsula)]. *Biologiya vnutrennih vod [Inland Water Biology]*. 2012. No. 3. P. 66–70.

Veselov A. E., Kaljuzhin S. M. Jekologija, povedenie i raspredelenie molodi atlanticheskogo lososja [Ecology, behavior and distribution of juvenile Atlantic salmon]. Petrozavodsk: Karelija, 2001. 160 p.

Ackman R. G. Marine biogenic lipids, fats and oils. Boca Raton, Florida, USA: CRC Press Inc., 1989. P. 499.

Descroix A., Desvillettes C., Bec A., Martin P., Bourdier G. Impact of macroinvertebrate diet on growth and fatty acid profiles of restocked 0+ Atlantic salmon

(*Salmo salar*) parr from a large European river (the Allier). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2010. Vol. 67, no. 4. P. 659–672.

Grade M., Letcher B. H. Diet and seasonal variation in food habits of Atlantic salmon parr in a small stream. *J. Freshwater Ecol.* 2001. Vol. 21, no. 3. P. 503–517.

Houde E. D., Schekter R. C. Oxygen uptake and comparative energetic among eggs and larvae of three subtropical marine fishes. *Mar. Biol.* 1983. Vol. 72, no. 3. P. 283–293.

Veselov A. Je., Kazakov R. V., Sysoyeva M. I., Bahmet I. N. Ontogenesis of rheotactic and optomotor responses of juvenile Atlantic salmon. *Aquaculture*. 1998. Vol. 168. P. 17–26.

Youdim K. A., Martin A., Joseph J. A. Essential fatty acids and the brain: possible health implications. *Int. J. Dev. Neurosci.* 2000. 18. P. 383–399.

Received April 03, 2016

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Нефедова Зинаида Анатольевна

ведущий научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: znefed@krc.karelia.ru;
тел.: (8142) 571879

Мурзина Светлана Александровна

заведующая лаб. экологической биохимии, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: murzina.svetlana@gmail.com
тел.: (8142) 571879

Пеккоева Светлана Николаевна

младший научный сотрудник
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: pek-svetlana@mail.ru
тел.: +79535266012

Веселов Алексей Елпидифорович

главный научный сотрудник лаб. экологии рыб и водных беспозвоночных, д. б. н., проф.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: veselov@krc.karelia.ru
тел. +79114093805

Немова Нина Николаевна

директор ИБ КарНЦ РАН, главный научный сотрудник лаб. экологической биохимии, чл.-корр. РАН, д. б. н., проф.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: nemova@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 783615

CONTRIBUTORS:

Nefedova, Zinaida

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: znefed@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 571879

Murzina, Svetlana

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: murzina.svetlana@gmail.com
tel.: (8142) 571879

Pekkoeva, Svetlana

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: pek-svetlana@mail.ru
tel.: +79535266012

Veselov, Alexey

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: veselov@krc.karelia.ru
tel.: +79114093805

Nemova, Nina

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: nemova@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 783615