



Аквакультура

Взаимосвязь некоторых показателей метаболизма липидов и световых режимов у карповых и лососевых рыб в аквакультуре

Н.Н. Немова, Д.С. Провоторов, С.А. Мурзина

Институт биологии КарНЦ РАН (ФГБУН «ИБ ФИЦ КарНЦ РАН»), ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185910

E-mail: murzina.svetlana@gmail.com, klaydim1@mail.ru

SPIN-код: Н.Н. Немова 4884–3211; Д.С. Провоторов 5610–0588; С.А. Мурзина 6627–5379.

Цель обзора: анализ влияния фотопериодического фактора на отдельные показатели метаболизма липидов у лососевых и карповых рыб.

Используемые методы: сравнительный анализ литературных и собственных экспериментальных данных.

Результаты: длина светового дня (фотопериод) – один из важнейших абиотических факторов среды, влияющий на поведение, репродукцию, метаболизм, рост и развитие рыб. Немалую роль в адаптации водных организмов к новым световым режимам играет изменение липидов и их жирнокислотных компонентов. Отдельные показатели липогенеза могут являться надёжными индикаторами нормального протекания метаболических процессов в организме рыб. Широко известно применение различных режимов фотопериода в аквакультуре для оптимизации выращивания различных видов гидробионтов, в том числе наиболее распространённых карповых и лососевых. Показана специфичность реакции липидного метаболизма на воздействие различных режимов освещения: у карповых реакция может быть разнонаправлена в зависимости от вида (включая её отсутствие), в то время как у лососевых рыб, на примере атлантического лосося, наблюдается изменение липидного профиля в направлении смолтификации. Обсуждается роль сочетания фотопериода с другими факторами, такими как кормление и климатические особенности региона.

Значимость: результаты могут способствовать более полному пониманию адаптационных процессов рыб и оптимизации условий их искусственного выращивания.

Ключевые слова: липиды, жирные кислоты, фотопериод, лососевые, карповые, аквакультура.

The association of certain lipid metabolism indicators and light regimes in salmonids and cyprinids in aquaculture

Nina N. Nemova, Dmitriy S. Provotorov, Svetlana A. Murzina

Institute of Biology of the KarRC RAS («IB KarRC RAS»), 11, Pushkinskaya street, Petrozavodsk, 185910, Russia

Purpose of the review: analysis of the effect of the photoperiodic factor based on indicators of lipid metabolism in Salmonid and Cyprinid fish species.

Methods used: comparative analysis of literature and own experimental data.

Results: The length of daylight (photoperiod) is one of the most important abiotic factors affecting the behavior, reproduction, metabolism, growth and development of fish. The changes in the lipids and fatty acid constituents execute a significant role in the adaptation of aquatic organisms to new light conditions. Certain parameters of lipidogenesis can serve as a reliable indicator of the normal route of metabolic processes in the organism. It is widely known that photoperiod regimes are used in aquaculture to optimize the cultivation of various species of aquatic organisms, including the most common Cyprinids and Salmonids. The specificity of the reaction of lipid metabolism to the effects of various lighting modes is shown: in cyprinids, the reaction can be multidirectional depending on the species (including its absence), while in Salmonids on example of Atlantic salmon, a change in the lipid profile in the direction of smoltification is observed. The role of combining the photoperiod with other factors, such as feeding and climatic features of the region, are discussed.

Significance: The results can contribute to a better understanding of the adaptive processes in fish and optimize the conditions for their artificial rearing.

Keywords: lipids, fatty acids, photoperiod, Salmonids, Cyprinids, aquaculture

СПИСОК АББРЕВИАТУР И СОКРАЩЕНИЙ

ДГК	– докозагексаеновая кислота
ДПК	– докозапентаеновая кислота
ЖК	– жирные кислоты
ЛПЛ	– липопроteinлипаза

МНЖК	– мононенасыщенные жирные кислоты
НЖК	– насыщенные жирные кислоты
ОЛ	– общие липиды
НЭЖК	– незатерифицированные жирные кислоты
ПНЖК	– полиненасыщенные жирные кислоты

(n-3) ПНЖК – n-3 полиненасыщенные жирные кислоты

(n-6) ПНЖК – n-6 полиненасыщенные жирные кислоты

СЖК – синтаза жирных кислот

ТАГ – триацилглицерины

ФЛ – фосфолипиды

ФС – фосфатидилсерин

ЭПК – эйкозапентаеновая кислота

АСС – ацетил-КоА-карбоксилаза

СРТ – карнитин-пальмитоилтрансфераза

PPAR – рецепторы, активируемые пероксисомными пролифераторами

SREBP-1 – стерол-регуляторный элемент, связывающий белок 1

24LD+KK – круглосуточное освещение и круглосуточное кормление (экспериментальный режим)

ЕстLD+КД – естественное освещение и кормление днём (экспериментальный режим)

24LD+КД – круглосуточное освещение и кормление днём (экспериментальный режим)

ВВЕДЕНИЕ

Ритм освещённости – один из наиболее чётких и закономерных геофизических параметров [Заморский, 2018]. Свет, наиболее значимыми характеристиками которого являются длительность (фотопериод), интенсивность и качество (длина волны), влияет на жизнедеятельность всех организмов, включая рыб, контролирует у них скорость роста, локомоторную активность, поведение, метаморфоз, скорость метаболизма, половое созревание и размножение, оказывая влияние на эндогенные ритмы и уровень гормона роста [Bjornsson et al., 2000; Puvanendran, Brown, 2002; Taylor et al., 2005; Sonmez et al., 2009; Falcon et al., 2010; Blanco-Vives et al., 2010; Заморский, 2018; Imsland et al., 2018]. Световой режим является одним из определяющих факторов, оказывающих влияние на рост и развитие рыб, что особенно важно при выращивании рыб в условиях северных регионов, где продолжительность светового дня значительно колеблется в течение года [Boeuf, Falcon, 2002; Шульгина и др., 2021 b].

Влиянию фактора освещённости на рост и потребление корма у различных водных организмов посвящено обширное количество работ [Hemre et al., 2002; Ручин 2007, 2012; Danişman-Yağcı, Yigit, 2009; Zolfaghari et al., 2011; Власов и др., 2013; Abdollahpour et al., 2020; Chen et al., 2023]. Имеют-

ся сведения о влиянии фотопериода на поведение, а также репродукцию рыб [Bromage et al., 1984; Kissil et al., 2001; Almazán-Rueda et al., 2005; Fiszbein et al., 2010]. Также интересно отметить, что при изучении непосредственно скорости созревания гонад у японской оризии (*Oryzias latipes* (Temminck & Schlegel, 1846)) [Shinomiya et al., 2023] было выявлено, что популяции северных широт более чувствительны к воздействию сезонных факторов по сравнению с более южными популяциями. Вероятно, можно предположить схожую закономерность и для других физиолого-биохимических и поведенческих реакций и процессов у рыб.

Важную роль в адаптации организмов к факторам среды играют липиды и, в частности, жирные кислоты [Mráz, Pickova, 2011; Гладышев и др., 2018]. Липидный состав выращиваемых в аквакультуре рыб может отражать их физиологическое состояние и, соответственно, является одним из параметров, определяющих их жизнестойкость, в конечном счёте позволяя контролировать и, при необходимости, корректировать условия искусственного воспроизводства [Takeuchi, Watanabe, 1977; Tachtsis et al., 2018; Мурзина и др., 2023 a]. Помимо этого, липидный и жирнокислотный состав продукции аквакультуры является одним из важнейших показателей, отражающих её питательную ценность для человека, и роль в поддержании здоровья населения [Гладышев, 2012]. Также необходимо отметить важное значение липидных показателей для водных организмов северных широт, которые называют «липидзависимыми» [Мурзина, 2019]. Липиды, в том числе их жирнокислотные компоненты, у водных организмов приурочены к трофическим сетям и потокам энергии, которые в условиях Севера цикличны, а их продуктивность тесным образом связана с фактором света. В полной мере это относится и к искусственному выращиванию рыб.

Наиболее часто рассматривается влияние на липидный состав рыб алиментарного фактора [Brenner et al., 1963; Jobling et al., 2008; Mráz, Pickova, 2011; Murzina et al., 2019; Xu et al., 2020]. Сведения же о влиянии режимов освещения на какие-либо липидные показатели рыб представлены весьма ограниченно. В частности, выявлено, что в условиях непродолжительного освещения у зелёного солнечника (*Lepomis cyanellus* Rafinesque, 1819), большеротого окуня (*Micropterus salmoides* (Lacépède, 1802)), ручьевой форели (*Salvelinus fontinalis* (Mitchill, 1814)) и жёлтого окуня (*Perca flavescens* (Mitchill, 1814)) содержание липидов в теле снижено по сравнению с более длительными периодами освещения [Toneys, Coble, 1980]. У самцов прибрежных менидий

(*Menidia beryllina* (Cope, 1867)), подвергшихся воздействию коротких режимов фотопериода (9,5 часов света и 14,5 часов темноты; 12 часов света и 12 часов темноты), наблюдается увеличение накопления висцерального жира по сравнению с режимом продолжительного освещения (15 часов света и 9 часов темноты) [Huber, Bengtson, 1999]. При этом, у солнечного окуня (*Lepomis gibbosus* L., 1758) зависимости содержания висцерального жира от режимов фотопериода не наблюдается [Davis, McEntire, 2006]. В исследовании [Fraboulet et al., 2011] продемонстрировано, что при выращивании зимней камбалы (*Pseudopleuronectes americanus* (Walbaum, 1792)) переход от естественных условий к длинному фотопериоду приводил к увеличению содержания общих липидов (ОЛ), триацилглицеринов (ТАГ) и незатерифицированных жирных кислот (НЭЖК) по сравнению с молодью, выращиваемой в условиях естественного режима освещения.

Одним из основных объектов прудовой аквакультуры продолжают оставаться представители сем. Карповые (особенно обыкновенный карп (*Cyprinus carpio carpio* L., 1758)), которых можно отнести к жилым тепловодным рыбам [Жолдасбаев, 2020 а], при этом в рамках семейства известны проходные и полупроходные формы [Моисеев и др., 1981]. Виды этого семейства характеризуются относительной неприхотливостью и простотой выращивания, что обеспечило их широкое распространение в рыбохозяйственной отрасли. Технология выращивания карповых рыб продолжает развиваться и совершенствоваться. В частности, проводятся исследования эффективности применения различных кормов [Шумак, 2017], установок замкнутого водоснабжения [Жолдасбаев, 2020 б], а также фотопериодических режимов [Wang et al., 2023]. Тем не менее, доля карповых в аквакультуре постепенно снижается по сравнению с другими объектами, особенно с лососевыми рыбами¹.

Лососевые, многие из которых относятся к проходным рыбам, при существовании и жилых форм [Варнавская и др., 2005], получают все большее распространение в аквакультуре России [Аварский и др., 2020] в виду своей высокой питательной ценности для человека и органолептических свойств. Несмотря на то, что технология выращивания лососевых хорошо апробирована, в последние годы растёт число практико-ориентированных работ, в которых исследуются эффекты от введения различного рода модифи-

каций в процедуру искусственного воспроизводства рыб [Burlacov et al., 1993; Попова, 2004; Murzina et al., 2022; Мурзина и др. 2023 а]. В отношении атлантического лосося (*Salmo salar* L., 1758), который считается одним из северных видов (размножается преимущественно в реках бассейна Северной Атлантики), влияние такого сезонного фактора, как фотопериод, наблюдение за его чувствительностью и зависимостью от сезонных изменений факторов среды, в том числе фотопериода, продолжает оставаться одной из актуальных задач как фундаментальной, так и прикладной науки [Мурзина и др., 2023 а; Al-Emran et al., 2024].

В настоящем обзоре проанализированы литературные и собственные данные исследований влияния режимов освещения на показатели метаболизма липидов у некоторых видов карповых (Cyprinidae) и лососевых (Salmonidae) рыб – одних из наиболее распространённых семейств, представленных в аквакультуре в настоящее время [Аварский и др., 2020].

Влияние фотопериода на показатели метаболизма липидов у некоторых представителей карповых рыб в условиях аквакультуры

Известно применение различных режимов освещения с целью повышения эффективности выращивания карповых рыб [Ручин, 2012]. Свет оказывает влияние на показатели роста, потребление корма, поведение и другие показатели карповых, при этом для достижения необходимого эффекта в технологии выращивания могут применяться как вариации интенсивности освещения при константной продолжительности светового дня [Wei 2019 б], так и режимы фотопериода различной длительности [Danisman-Yagci, Yigit, 2009; Wang et al., 2024]. Было продемонстрировано [Yamamoto et al., 2001], что изменение фотопериода влияет на пищевые предпочтения обыкновенного карпа – при сокращении продолжительности светового дня (совместно со снижением температуры) предпочтение отдаётся пище с меньшим содержанием белков и, соответственно, большим содержанием липидов и углеводов, что может сказываться и на биохимическом статусе рыб.

В целом, в работах, посвящённых изучению воздействия режимов фотопериода на биохимический статус карповых рыб, изменения каких-либо показателей липидного профиля и метаболизма липидов затрагиваются редко или недостаточно полно. Для обыкновенного карпа показано связанное с половым созреванием повышение уровня холестерина в плазме крови в сезонном аспекте (от осени к весне) при константном уровне ОЛ и ТАГ [Yeganeh, 2012], но не от-

¹ <https://fish.gov.ru/otrasl-v-tsiyfrakh/2023/08/11/predpriyatiya-akvakultury-rf-uverenno-sohranyayut-trend-rost-proizvodstva-lososevyh-osetrovyh-i-moreproduktov-dlya-polnogo-importozameshheniya.07.06.2024>.

мечено, какой именно сезонный фактор (фотопериод, температура) является ведущим в данном процессе.

Также для данного вида зафиксирована годовая динамика жирнокислотного состава различных тканей [Kminikova et al., 2001]. Так, наибольшее содержание полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК), в частности, эйкозагексаеновой кислоты, отмечено в летний период в скелетных мышцах, и весной – в гепатопанкреасе. Значительных колебаний насыщенных жирных кислот (НЖК), в частности, пальмитиновой и стеариновой кислот, не зафиксировано. Максимальная концентрация олеиновой кислоты обнаружена летом. При этом отмечено, что изменение жирнокислотного (ЖК) состава тканей в течение года зависело от основного корма рыб в данный период, и судить о влиянии конкретно фотопериодического фактора в течение года на основании имеющихся данных достаточно проблематично.

Более детальные данные [Wang et al., 2023] о влиянии именно фотопериодического фактора на некоторые характеристики липидного обмена (наряду с другими показателями) показаны для подвида *C. carpio*, амурского карпа (*C. c. haematopterus* Martens, 1876), выращиваемых в условиях «зимнего» (10 часов света и 14 темноты) и «летнего» (14 часов света и 10 часов темноты) фотопериода. В данном исследовании рыбы в группе «зимнего» фотопериода набрали значительно больший вес, чем в «летней» группе, при одинаковой стратегии кормления в обоих вариантах эксперимента. По другим морфометрическим показателям, таким как длина тела, различий выявлено не было.

Эффект воздействия режимов освещения изучался на примере изменений показателей липидного метаболизма в печени карпов [Wang et al., 2023]. Показано, что уровень липидов, особенно ТАГ, был значительно выше в печени рыб в условиях «зимнего» фотопериода по сравнению с «летним». Уровни экспрессии генов липогенеза печени (ответственных за такие ферменты, как стерол-регуляторный элемент, связывающий белок 1 (SREBP-1C), синтаза жирных кислот (СЖК) и ацетил-КоА-карбоксилаза (ACC α)) и уровень экспрессии гена липопротеинлипазы (ЛПЛ) также заметно возрастали в условиях зимнего фотопериода. Известно, что ЛПЛ катализирует гидролиз частиц хиломикрон и ТАГ, присутствующих в липопротеинах очень низкой плотности [Chen et al., 2021]. При «зимнем» режиме освещения также наблюдалось повышение экспрессии гена карнитинпальмитоилтрансферазы (СРТ1), фермента, регулирующего скорость β -окисления жирных кислот [Liu et al., 2018].

Исследование [Wang et al., 2023] продемонстрировало, что воздействие зимнего фотопериода одновременно способствует как липогенезу, так и липолизу и окислению липидов. Значительное накопление ТАГ в печени карпа может быть одной из важных причин высокой массы тела рыб после длительного воздействия зимнего фотопериода. При этом, увеличение уровня липидов может быть причиной окислительного стресса в печени, также зафиксированного авторами данного исследования.

Противоположные результаты [Wei et al., 2019 a] были получены для молоди серебряного карася (*Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1782)). Показано, что «длинные» режимы фотопериода (16 часов света и 8 часов темноты; 20 часов света и 4 часа темноты; круглосуточное освещение) улучшают показатели роста, эффективность потребления корма, а также усиливают накопление липидов у данного вида рыб, при этом в целом увеличивается интенсивность метаболизма липидов. Как и в исследовании [Wang et al., 2023], влияние режимов освещения изучено на примере изменений показателей липидного метаболизма в печени. В частности, продемонстрировано, что с увеличением периода освещения в печени наблюдается увеличение экспрессии генов, ассоциированных с липогенезом: SREBP-1, СЖК, ACC, а также рецепторы, активируемые пероксисомными пролифераторами (PPAR γ) и глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа. Как важный фактор транскрипции, SREBP-1 регулирует ферменты, принимающие участие в липогенезе, такие как СЖК и ACC [Minghetti et al., 2011]. Известно, что повышенная экспрессия SREBP-1C может привести к увеличению накопления ТАГ в печени [Li et al., 2018]. Исследования на радужной форели (*Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792)), нильской тилапии (*Oreochromis niloticus* L., 1758) и лосося амаго (*Oncorhynchus masou ishikawae* (Jordan, McGregor, 1925)) показали, что СЖК и ACC являются наиболее важными ферментами липогенеза [Sugiyama et al., 2012; Tian et al., 2013; Mennigen et al., 2014]. Так же, в печени значительно увеличивались уровни экспрессии генов печёночной липазы и липопротеинлипазы (ЛПЛ) в группах, в которых световой период превышал 16 часов (16 часов света и 8 часов темноты; 20 часов света и 4 часа темноты; круглосуточное освещение). Уровни экспрессии генов ферментов β -окисления жирных кислот – карнитинпальмитоилтрансферазы (СРТ1а) и PPAR α – в печени показали ту же тенденцию. СРТ1а и PPAR α в основном регулируют гены, участвующие в окислении липидов [De Filippis et al., 2011].

Показано [Wei et al., 2019 a], что уровень ТАГ и НЭЖК в плазме возрастал с увеличением продол-

жительности освещения и был максимальным при круглосуточном освещении, что указывает на усиление липолиза и липогенеза. При этом высокие уровни экспрессии мРНК ферментов, связанных с липогенезом, и факторов транскрипции указывают на то, что длинные фотопериоды (16 часов света и 8 часов темноты; 20 часов света и 4 часа темноты; круглосуточное освещение) способствуют синтезу и накоплению липидов у карася. В группах с увеличенной продолжительностью освещения содержание ОЛ в печени было выше, чем в группах с коротким фотопериодом. В то же время содержание липидов мышц не имело различий между экспериментальными группами. Накопление липидов указывает на то, что стимулирующий эффект длинных фотопериодов на липогенез превышал липолиз и окисление жирных кислот.

Существуют исследования влияния фотопериода на выращивание представителей р. *Rutilus*. В частности, известно, что длинные периоды освещения могут применяться для замедления полового созревания плотвы (*Rutilus rutilus* (L., 1758)) [Ben Ammar et al., 2020].

В работе [Shahkar et al., 2015] показано, что длинные режимы фотопериода (в том числе круглосуточное освещение) положительно сказываются на показателях роста плотвы; также в данном исследовании изучено содержание ОЛ в тканях рыб, но статистически значимого влияния различных вариантов продолжительности светового дня на данный показатель не выявлено (для разных групп показано содержание ОЛ в диапазоне 9,81–9,95% сухого вещества), и детально данный показатель в упомянутой работе не обсуждался.

Относительно возможного влияния различных режимов освещения на жирнокислотный состав представителей р. *Rutilus* следует выделить работу [Ghomi et al., 2011]. В данном исследовании показано, что манипуляции с фотопериодом приводят к улучшению показателей роста молоди кутума (*Rutilus frisii kutum* (Kamensky, 1901)), что согласуется с данными [Shahkar et al., 2015], при этом не выявлено выраженного влияния режимов освещения на состав жирных кислот. Так, показано, что у кутума в рамках эксперимента сумма эйкозапентаеновой кислоты (ЭПК) и докозагексаеновой кислоты (ДГК) колебалась от 3,20% при естественном фотопериоде до 3,52% в режиме непрерывной темноты, соотношения жирных кислот n-3/n-6 и ПНЖК/НЖК незначительно колебались в пределах 0,15–0,18 и 0,99–1,08 при всех режимах фотопериода соответственно, без значимых различий между экспериментальными группами. Необходимо отметить, что кутума относят к полупроходным карповым рыбам [Моисеев и др., 1981].

Таким образом, реакция карповых рыб на изменение режима освещения на уровне липидного обмена может значительно варьировать и рассматривается как дополнительный (биохимический) видоспецифичный признак их ответной реакции на фотопериод. Так, у некоторых видов (в частности, представителей р. *Rutilus*), судя по всему, можно предположить отсутствие выраженного влияния различных фотопериодических режимов на липидный и жирнокислотный состав тела; для серебряного карася показан эффект воздействия длинного светового дня, проявляющийся в накоплении липидов (в печени), в первую очередь, энергетических (ТАГ); обыкновенный карп (во всяком случае, его подвид *C. carpio haematopterus*) демонстрирует схожую реакцию в обратном случае – при применении непродолжительных периодов освещения.

В целом, фотопериод вызывает комплексную компенсаторную реакцию организма на физиолого-биохимическом уровне, включая изменения липидного метаболизма, а её направленность зависит, в том числе, от сочетанного действия как условий среды, так и специфики исследуемого вида. На рис. 1 приведена обобщённая схема действия фактора света на липидный обмен у рыб сем. Карповые.

Влияние фотопериода на динамику липидного профиля у лососевых рыб в условиях аквакультуры (на примере атлантического лосося)

Несмотря на достаточное количество работ о влиянии фотопериодического фактора на различные аспекты жизнедеятельности лососевых [Villarreal et al., 1988; Saunders et al., 1989; Makinen, Ruohonen, 1992; Boeuf, Le Bail, 1999; Taylor et al., 2005; Sonmez et al., 2009; Villamizar et al., 2011; Шульгина и др., 2021 b; Ytrestøyl et al., 2022; Al-Emran et al., 2024], его связь с изменениями показателей липидного и жирнокислотного метаболизма до сих пор остаётся недостаточно изученной (как и у карповых). Среди работ, затрагивающих данный вопрос, необходимо выделить исследование [Spangenberg et al., 2023], где была продемонстрирована связь между сезонными изменениями фотопериода и накоплением липидов тела у молоди чавычи (*Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum, 1792)). Было показано, что сокращение светового дня воспринимается молодь чавычи как сигнал о приближении зимы и стимулирует накопление запасов липидов (что приводит к большему содержанию ОЛ в теле по мере сокращения светового дня).

Вопрос о влиянии фотопериода на показатели липидного и жирнокислотного обмена у молоди лососевых подробно рассмотрен на примере атлантиче-

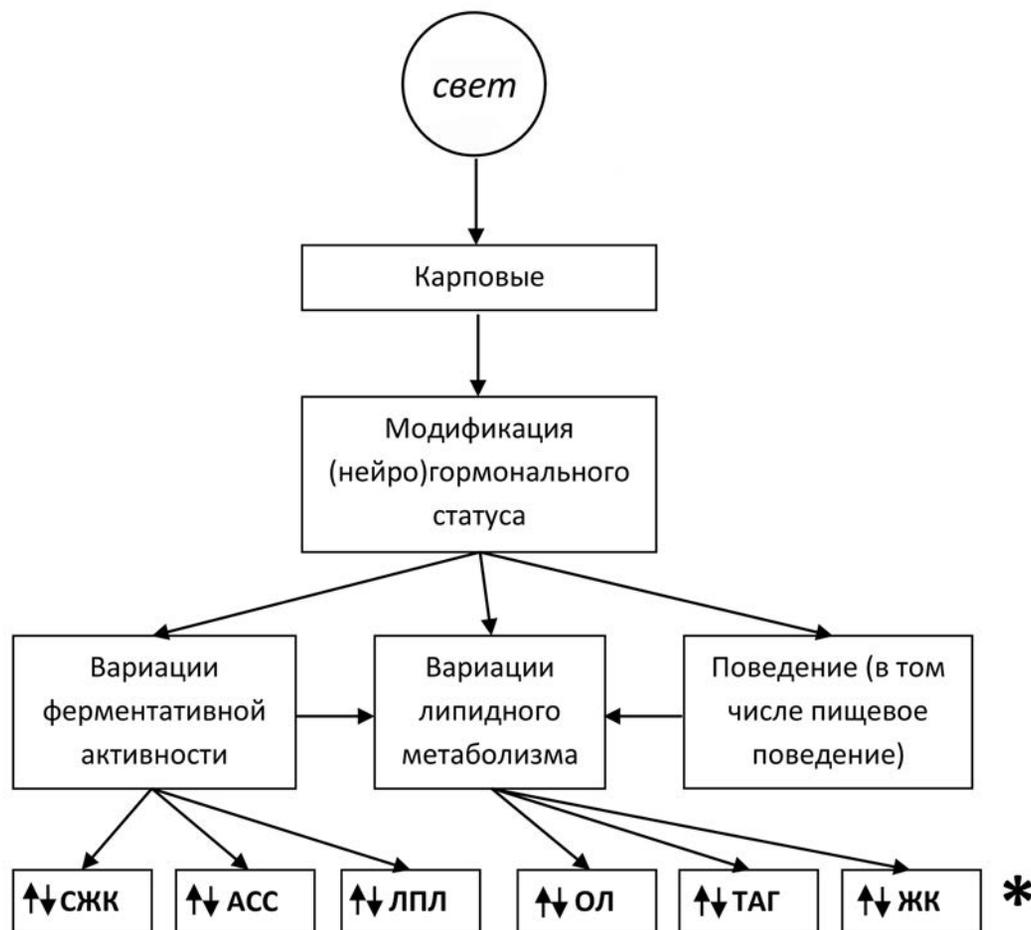


Рис. 1. Обобщённая схема действия фактора света на метаболизм, в частности, липидный обмен у рыб сем. Карповые.

Примечание: * – изменения разнонаправлены и видоспецифичны.

На схеме используются следующие аббревиатуры: СЖК – синтаза жирных кислот, АСС – ацетил-КоА-карбоксилаза, ЛПЛ – липопротеинлипаза, ОЛ – общие липиды, ТАГ – триацилглицерины, ЖК – жирные кислоты.

Fig. 1. A generalized scheme of the light factor effect on metabolism, in particular lipid metabolism in Cyprinid fish.

Note: * – the changes are multidirectional and species-specific.

Abbreviations: СЖК – fatty acid synthase, АСС – acetyl-CoA carboxylase, ЛПЛ – lipoprotein lipase, ОЛ – total lipids, ТАГ – triacylglycerols, ЖК – fatty acids.

ского лосося в работах [Nemova et al., 2020; Немова и др., 2020, Немова и др., 2021; Мурзина и др., 2023 а, 2023 b; Провоторов и др., 2023; Khurtina et al., 2024; Provotorov et al., 2024]. В частности, в исследованиях [Nemova et al., 2020; Немова и др., 2020, 2021] изучено влияние разных режимов освещения на липидный, в том числе на жирнокислотный состав сеголеток 0+ и годовиков 1+ лосося, выращиваемых в течение трёх месяцев (август-октябрь) на базе Выгского рыбзавода (Республика Карелия). Были использованы следующие экспериментальные режимы: естественное освещение, различные варианты продлённого освещения, круглосуточное освещение.

Показано сезонное повышение содержания ОЛ у сеголеток 0+, в то время как у годовиков 1+, напро-

тив, наблюдалось сезонное снижение данного показателя к октябрю во всех экспериментальных группах, преимущественно за счёт неполярных липидов [Nemova et al., 2020]. Эти результаты указывают на различия в пластическом и энергетическом обмене между возрастными группами молоди. Содержание холестерина и общих фосфолипидов (ФЛ) у молоди рыб по мере развития от августа к октябрю повышалось. У сеголеток отмечено снижение содержания запасных липидов – ТАГ и эфиров холестерина.

Запасные липиды, «отвечая» на изменения внешней среды (температура, фотопериод и др.), обеспечивают энергоёмкие физиологические процессы у рыб за счёт окисления быстро мобилизуемых жирных кислот (в особенности из ТАГ) [Мурзина, 2019].

Показано, что 18:1(n-9) накапливается в тканях, богатых запасными липидами, как основного субстрата окисления у лососевых [Bell et al., 2002; Carta et al., 2002]. К концу эксперимента (октябрь) у сеголеток 0+ и годовиков 1+ атлантического лосося, развитие которых проходило в условиях круглосуточного освещения, наблюдалось снижение суммарных мононенасыщенных жирных кислот (МНЖК) за счёт 18:1(n-9). Снижение МНЖК к октябрю (до 40% у 0+ и до 43% у 1+), в том числе 18:1(n-9), а также незначительное снижение 18:1(n-7), 20:1(n-9) и 22:1(n-11) у молоди, в особенности у годовиков 1+, могли быть связаны с воздействием круглосуточного освещения, а также с сезонным понижением температуры воды [Nemova et al., 2020]. Следует отметить, что в исследованиях балтийского лосося и сибирского осетра [Ручин, 2007] сезонные колебания скорости их роста обсуждаются, главным образом, в связи с изменениями продолжительности светового дня.

Показано, что у сеголеток и годовиков лосося из экспериментальных групп вторую по количеству в общем пуле ЖК после доминирующих МНЖК составляли ПНЖК (до 34%) [Nemova et al., 2020] (в естественной среде обитания для молоди лосося характерно преобладание ПНЖК [Немова и др., 2015; Пеккоева и др., 2019; Nefedova et al., 2020]). Показано увеличение физиологически ценных ЭПК (с 2,9 до 3,5% у 0+ и с 2,3 до 2,8% у 1+) и ДГК (с 13 до 15,2% у 0+ и с 7,6 до 12,1% у 1+), характерное для морских рыб, в октябре у сеголеток и годовиков, подвергшихся воздействию круглосуточного освещения, повышение соотношений 22:6(n-3)/18:3(n-3) и 20:4(n-6)/18:2(n-6) (показатели конверсии незаменимых ЖК 18:3(n-3) и 18:2(n-6) в более длинноцепочечные ПНЖК) у годовалой молоди, а также повышение показателя скорости метаболизма ЖК 16:0/18:1(n-9), что положительно коррелировало со снижением содержания кислоты 18:1(n-9) [Nemova et al., 2020].

В дальнейшем, в работах [Мурзина и др., 2023 а, b; Провоторов и др., 2023; Khurtina et al., 2024; Provotorov et al., 2024] было изучено влияние фотопериода на рост и развитие молоди лосося и готовности её к смолтификации в условиях Ардонского рыбохозяйственного предприятия (Северная Осетия-Алания). Помимо светового режима, был также исследован временной фактор кормления, что позволило оценить вклад этих факторов в изменения липидного профиля молоди. В литературе имеются сведения о том, что сочетание различных режимов освещения и кормления может сказываться различным образом на усвоении пищи и, как следствие, на

рост и развитие рыб, при этом решающая роль отводится регулярности кормления [Xu et al., 2022].

Молодь лосося после перехода на экзогенное питание развивалась в условиях круглосуточного освещения и кормления на протяжении месяца (август) [Мурзина и др., 2023 а]. В дальнейшем рыб разделили на три группы с различным сочетанием условий (24LD+КК, круглосуточное освещение и круглосуточное кормление; ЕстLD+КД, естественное освещение и кормление днём, 24LD+КД, круглосуточное освещение и кормление днём).

У молоди атлантического лосося всех экспериментальных групп было выявлено постепенное снижение количества ОЛ и ТАГ в мышцах в течение эксперимента (кроме группы «24LD+КД»). Также в мышцах смолтов лосося групп «24LD+КК» и «24LD+КД» по сравнению с пестрятками наблюдалось незначительное и недостоверное снижение соотношения ТАГ/ФЛ – продолжение и завершение тенденции, более чётко выраженной ранее у сеголеток. Вероятно, период энергоёмких метаболических изменений был «пройден» на этапе сеголеток, и у сформированных смолтов начался переход к накоплению энергетических запасов в мышцах [Мурзина и др., 2023 а; Provotorov et al., 2024].

Было продемонстрировано достоверное увеличение фосфатидилсерина (ФС) у смолтов «24LD+КК» и «24LD+КД» по сравнению с пестрятками (с 0.01 до 0,03% сухого вещества) [Provotorov et al., 2024]. Отмечены недостоверные изменения остальных ФЛ в мышцах рыб групп «24LD+КК» и «ЕстLD+КД» от пестряток к смолтам, включая доминирующие фосфатидилэтаноламин и фосфатидилхолин, на фоне плавного снижения минорного лизофосфатидилхолина, которые могут указывать на то, что непосредственно в процессе смолтификации ФЛ, особенно мажорные по количеству, изменялись слабо, выполняя основную структурную функцию в организме. Реорганизация ФЛ-состава происходила за счёт минорных ФЛ, в большей степени тех, что принимают участие в осморегуляции, например, ФС, который влияет на активность «фермента осморегуляции» Na^+/K^+ -АТФазы, а также Ca^{2+} -АТФазы. Изменения фосфолипидного профиля в данных группах происходили на подготовительном этапе смолтификации (у сеголеток) [Мурзина и др., 2023 b], а от пестряток к смолтам наблюдался «следовой эффект» перестроек на уровне ФЛ.

У сеголеток отмечено постепенное накопление ПНЖК [Мурзина и др., 2023 а], и в дальнейшем в тканях пестряток и смолтов всех трёх экспериментальных групп они были преобладающей группой ЖК (за счёт (n-3) ПНЖК, составляющих до 42% у смолтов)

[Провоторов и др., 2023]. При этом в мышцах смолтов значительно увеличилось содержание ДГК (от 12% у сеголеток до 30% у смолтов). Необходимо отметить, что повышение содержания (n-3) ПНЖК у сеголеток происходило на фоне снижения содержания МНЖК и НЖК в мышцах рыб всех экспериментальных групп – содержание МНЖК и НЖК, напротив, снижалось в процессе смолтификации.

Примечательно, что в целом для заводской молодежи более характерно преобладание именно МНЖК, а не ПНЖК, что было отмечено ранее в других исследованиях [Немова и др., 2015; Пеккоева и др., 2019; Nefedova et al., 2020].

При этом было показано некоторое увеличение в мышцах смолтов содержания арахидоновой кислоты (20:4(n-6)) по сравнению с сеголетками (от 0,5 до 1,5%). Известно, что у молодежи лосося, выращиваемой в аквакультуре, по сравнению с дикой молодью происходит аккумуляция поступающей с пищей исходной кислоты данного семейства – 18:2(n-6), а накопление 20:4(n-6) затруднено [Ackman, Takeuchi, 1986]. Небольшое (по сравнению с дикой рыбой) накопление арахидоновой кислоты у молодежи лосося во всех группах может играть роль в процессе приспособления к новым условиям обитания, поскольку она является предшественником ряда биологически активных веществ, необходимых для адаптации организма рыб [Мурзина и др., 2023 а].

Помимо ЖК общих липидов, в рамках эксперимента были проанализированы ЖК, входящие в состав ФЛ и ТАГ. Было показано [Khurtina et al., 2024], что сеголетки атлантического лосося отличались от пестряток и смолтов более высоким уровнем МНЖК в ТАГ, которые могут активно использоваться как источники энергии для дальнейшего развития лосося из пестряток и смолтов. Искусственно продлённый фотопериод способствовал повышению содержания ПНЖК в ТАГ в тканях рыб в процессе развития от сеголеток к смолтам. Отмечен стабильно высокий уровень ПНЖК в ФЛ.

Как в ФЛ, так и в ТАГ молодежи лосося доминировали (n-3) ПНЖК [Khurtina et al., 2024], что может свидетельствовать о важной роли этих кислот в процессах роста и развития рыб. Установлена тканеспецифичность содержания ЭПК и докозапентаеновой кислоты (ДПК) в ТАГ у пестряток и смолтов лосося: в мышцах пестряток и смолтов лосося доминировала по количественному содержанию ЭПК, а в печени – ДПК. В ФЛ сеголеток, пестряток и смолтов отмечен более высокий уровень ДГК, чем в ТАГ.

Отметим, что известны биохимические исследования процессов раннего развития молодежи лосося, оби-

тающей в естественных водоёмах Кольского п-ова (р. Варзуга, Индера и притоки), что позволяет сравнить метаболические изменения у рыб, подвергнутых экспериментальными условиями, с таковыми в природных популяциях. Ранее нами были определены некоторые биохимические критерии готовности и наступления сроков смолтификации, такие как жирнокислотный спектр, соотношение отдельных физиологически значимых жирных кислот, уровень энергетических липидов, профиль синтеза и деградации мышечных белков и регулирующих миогенез факторов и др. [Павлов и др., 2008; Мурзина и др., 2016; Nefedova et al., 2017; Канцерова и др., 2018; Чурова и др., 2018; Воронин и др., 2019; Немова и др., 2019]. В частности, была продемонстрирована определённая возрастная динамика липидного и жирнокислотного профиля молодежи исследуемых рыб [Немова и др., 2015; Неведова и др., 2018; Пеккоева и др., 2018]. Показано, например, что у сеголеток (0+) и смолтов (3+) по сравнению с пестрятками (1+ и 2+) снижено содержание запасных ТАГ, а значения соотношений доминирующих классов резервных липидов (ТАГ) к структурным (ФЛ) указывают на изменения в соотношении энергетического и пластического обмена. Возрастные отличия показаны и на уровне состава жирных кислот. Так, у молодежи возраста 0+, 1+ и 2+ наблюдался повышенный уровень МНЖК с доминированием 18:1(n-9), 16:1(n-7), 18:1(n-7) кислот, однако у смолтов 3+ их количество снижено и положительно коррелировала с отрицательной динамикой ТАГ, что рассматривается как отличительный признак для смолтов лосося.

У лососевых рыб в процессе «переключения» метаболизма в ходе смолтификации, связанное с подготовкой к переходу к новым условиям обитания (из пресноводной среды в морскую), снижение запасов липидов происходит преимущественно за счёт ТАГ из жировой ткани, «красных» мышечных волокон, печени [Woo et al., 1978; Sheridan, 1989], при этом активизируются процессы липолиза и, соответственно, снижается липогенез. У смолтов (3+) повышается доля физиологически активных 22:6(n-3), 20:5(n-3) и 20:4(n-6) жирных кислот, характерных для морских рыб [Пеккоева и др., 2018].

Описанное применение круглосуточного режима освещения при выращивании молодежи лосося, судя по всему, интенсифицирует процесс развития молодежи лосося, что в конечном итоге приводит к появлению ранних смолтов. Ускорение отражается на динамике ряда показателей, в частности, темпах роста, экспрессии генов миогенных регуляторных факторов, активности ферментов энергетического обмена [Шульгина и др., 2021 а; Кузнецова и др., 2023]. Наряду с ними,

изменяется и динамика липидных показателей, в канве общей модификации метаболизма, что продемонстрировано в упомянутых ранее по тексту исследованиях.

Сравнивая изменения показателей липидного обмена у атлантического лосося в экспериментальных условиях с таковыми, происходящими в природных популяциях, можно судить о том, насколько «типич-



Рис. 2. Обобщённая схема действия фактора света на метаболизм, в частности, липидный обмен у рыб сем. Лососевые: Сокращения: ОЛ – общие липиды, ТАГ – триацилглицерины, НЖК – насыщенные жирные кислоты, (n-3) ПНЖК – n-3-полиненасыщенные жирные кислоты, 22:6(n-3) – докозагексаеновая кислота.

Fig. 2. A generalized scheme of the light factor effect on metabolism, in particular lipid metabolism in Salmonid fish: Abbreviations: ОЛ – total lipids, ТАГ – triacylglycerols, НЖК – saturated fatty acids, (n-3) ПНЖК – n-3- polyunsaturated fatty acids, 22:6(n-3) – docosahexaenoic acid.

но» происходят изменения в организме (т. е. насколько они соответствуют изменениям у рыб природных популяций). В работах [Мурзина и др., 2023 а, б; Провоторов и др., 2023; Khurtina et al., 2024; Provotorov et al., 2024] продемонстрировано, что «ускоряющий» эффект фотопериода не абсолютен: в группе 24LD+КД изменения липидного профиля идут зачастую другим путём, нежели у других групп, и в меньшей мере соответствуют изменениям в естественных условиях. Показательно, что именно в этой группе был получен наименьший процент сформированных ранних смолтов. Соответственно, для получения желаемого эффекта, в данном случае, ускорения смолтификации, необходим тщательный подбор условий, помимо режимов фотопериода, учитывающий и влияние алиментарного фактора, температуры воды, плотности посадки рыб и т. д.

В ходе работ на Выгском рыбзаводе показано, что эффект воздействия фотопериода на липидный профиль зависит и от возраста рыб, подвергаемых экспериментальному воздействию. Ранее было выявлено, что рыбы на более ранних этапах наиболее чувствительны к воздействию абиотических факторов среды обитания [Jonsson, Jonsson, 2014], к которым относится свет [Barlow et al., 1995], о чём свидетельствуют изменения биохимического метаболизма [Villarreal et al., 1988; Makinen, Ruohonen, 1992; Voeuf, Le Bail, 1999]. Отметим, что в рамках исследования [Nemova et al., 2020] наиболее выраженный эффект был показан для молоди 1+, то есть у более старшей возрастной группы, у которой подготовку к смолтификации характеризовало как снижение общих липидов (за счёт энергетических), так и изменение жирнокислотного состава, в то время как у сеголеток 0+, напротив, происходило накопление общих липидов, но содержание жирных кислот изменялось в том же направлении, что и у рыб возраста 1+. По результатам данных исследований нет возможности судить о доле сформированных смолтов в каждой группе, так как данный показатель в ходе работ не рассматривался, но общая направленность биохимических и морфологических изменений говорит об эффективности применения круглосуточного освещения по сравнению с контрольными группами (группами стандартного заводского освещения) с точки зрения ускорения развития молоди и повышения её потенциальной жизнестойкости.

Результаты оценки липидного статуса молоди лосося природных популяций, а также данные экспериментальных исследований, проведённых в условиях рыбоводных предприятий, позволили заключить, что определённые изменения состава липидов и жирных

кислот, которые сопровождают молодь лосося на пути к смолтификации, в целом достаточно универсальны как для диких, так и искусственно выращиваемых рыб, и отражают готовность молоди к переселению в морскую среду обитания, то есть, другими словами, являются индикаторами смолтификации. В качестве таковых авторами выделены: снижение ОЛ, снижение ТАГ и соотношения ТАГ/ФЛ, повышение содержания ПНЖК за счёт (n-3) ПНЖК, а в них преимущественно 22:6(n-3), повышение соотношений (n-3)/(n-6) ПНЖК, 18:3(n-3)/18:2(n-6), 22:6(n-3)/18:3(n-3), снижение НЖК, повышение общей ненасыщенности липидов. Показано, что применение круглосуточного освещения приводит к более быстрому изменению липидных индикаторов в направлении смолтификации по сравнению с таковыми в природных популяциях молоди лосося и группами без дополнительного освещения в заводских условиях. На рис. 2 приведена обобщённая схема действия фактора света на липидный обмен у рыб сем. Лососевые.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данные литературы и результаты собственных исследований процессов роста и развития рыб подтверждают взаимосвязь динамики липидов и жирных кислот в адаптациях рыб к изменению световых режимов, в особенности в условиях их искусственного разведения, когда дополнительное освещение вводится в технологию выращивания рыб с целью стимуляции роста, управления половым созреванием и индукции смолтификации (у лососевых). Важно отметить, что перестройки липидного метаболизма в организме рыб при изменении световых режимов и сопутствующих факторов среды тесно взаимосвязаны с другими, не менее важными метаболическими путями превращения углеводов, белков, гормонов и других биохимических молекул с участием сформировавшихся в процессе эволюции механизмов биохимических адаптаций.

Показана специфичность направленности изменений показателей липидного метаболизма у рассматриваемых семейств (Cyprinidae и Salmonidae), которая может быть связана с особенностями их биологии. Так, у карповых, которые в большинстве тепловодные жилые рыбы, реакция на длительность освещения, судя по всему, разнонаправлена и носит видоспецифичный характер, в том числе может и отсутствовать вовсе; у атлантического лосося, холодноводного и проходного вида рыб, представителя сем. Лососевые с наиболее изученным влиянием фотопериода на липидный профиль, обнаруживается чёткая направленность его изменений в сторону соответствия «типичной» карти-

не смолтификации. Можно предположить сходную реакцию и у других представителей лососевых, однако данное предположение требует проведения дальнейших исследований.

Также следует отметить, что достаточно частный вопрос влияния фотопериода на липидный метаболизм рыб, в целом, представлен в литературе на настоящий момент недостаточно широко, тем не менее, появляется всё больше работ на данную тематику. В будущем следует ожидать исследований по более полному липидному профилированию карповых рыб в контексте воздействия световых режимов, а также работ по изучению активности ферментов липидного метаболизма у лососевых. Подобные исследования будут способствовать лучшему пониманию адаптационных процессов рыб и оптимизации условий их искусственного выращивания.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических норм

Все применимые этические нормы соблюдены.

Финансирование

Работа подготовлена в рамках государственного задания КарНЦ РАН FMEN-2022–0006. Экспериментальные исследования влияния различных режимов фотопериода на состав липидов и жирных кислот у молоди атлантического лосося в северных и южных условиях выполнены при поддержке проекта РНФ № 19–14–00081 (2019–2021, продление 2022–2023).

ЛИТЕРАТУРА

- Аварский Н.Д., Колончин К.В., Серёгин С.Н., Бетин О.И. 2020. Развитие товарной аквакультуры в России: состояние и ключевые направления // Экономика, труд, управление в сельском хозяйстве. № 8. С. 74–90. DOI: 10.33938/208-74
- Варнавская Н.В., Куренков С.И., Варнавский В.С. 2005. Роль жилых форм лососевых рыб в сохранении резервного генетического фонда популяций на примере стада нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) оз. Дальнее (Камчатка) // Популяционная биология, генетика и систематика гидробионтов. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 242–256.
- Власов В.А., Маслова Н.И., Пономарёв С.В., Баканёва Ю.М. 2013. Влияние света на рост и развитие рыб // Вестник АГТУ. Серия: Рыбное хозяйство. № 2. С. 24–34.
- Воронин В.П., Мурзина С.А., Пеккоева С.Н., Нефедова З.А., Немова Н.Н. 2019. Сравнительно-видовые особенности липидного и жирнокислотного профиля в процессе эмбриогенеза атлантического лосося (*Salmo salar* L.) и кумжи (*Salmo trutta* L.) // Тез. докл. XII Съезда ГБО РАН. Петрозаводск, 16–20.09.2019 г. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 92–94.
- Гладышев М.И., Глущенко Л.А., Махутова О.Н., Рудченко А.Е., Шулепина С.П., Дубовская О.П., Зуев И.В., Колмаков В.И., Суцук Н.Н. 2018. Сравнительный анализ содержания омега-3 полиненасыщенных жирных кислот в пище и мышечной ткани рыб из аквакультуры и природных местообитаний // Сибирский экологический журнал. Т. 25. № 3. С. 325–339. DOI: 10.15372/SEJ20180305
- Гладышев М.И. 2012. Незаменимые полиненасыщенные жирные кислоты и их пищевые источники для человека // Журнал сибирского федерального университета // Биология. Т. 5. № 4. С. 352–386.
- Жолдасбаев А.М. 2020 а. Биологические особенности карпа (*Cyprinus carpio* L 1758) // Форум молодых учёных. № 12 (52). С. 155–158.
- Жолдасбаев А.М. 2020 б. Интенсивный метод выращивания карпа в установках замкнутого водоснабжения // Мировая наука. № 10. С. 26–29.
- Заморский И.И. 2018. Фотопериод как основной временной интегратор физиологических систем // Современные вопросы биомедицины. Т. 2. № 3 (4). С. 79–93.
- Канцерова Н.П., Лысенко Л.А., Ефремов Д.А., Веселов А.Е., Немова Н.Н. 2018. Взаимосвязь размерных характеристик и интенсивности кальцийзависимого протеолиза в скелетных мышцах атлантического лосося (*Salmo salar* L.) и кумжи (*Salmo trutta* L.) из рек бассейна Белого моря (Архангельская обл.) // Труды КарНЦ РАН. № 4. С. 84–92. DOI: 10.17076/them803
- Кузнецова М.В., Родин М.А., Шульгина Н.С., Крупнова М.Ю., Курицын А.Е., Мурзина С.А., Немова Н.Н. 2023. Влияние разных режимов освещения и кормления на активность ферментов энергетического обмена у сеголетков атлантического лосося в условиях аквакультуры // Онтогенез. Т. 54. № 2. С. 162–171 DOI: 10.31857/S0475145023020039
- Моисеев П.А., Азизова Н.А., Куранова И.И. 1981. Ихтиология. М.: Легкая и пищевая промышленность. 384 с.
- Мурзина С.А. 2019. Роль липидов и их жирнокислотных компонентов в эколого-биохимических адаптациях рыб северных морей. Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН. 45 с.
- Мурзина С.А., Мещерякова О.В., Лысенко Л.А., Канцерова Н.П., Нефедова З.А., Чурова М.В., Пеккоева С.Н., Крупнова М.Ю., Вдовиченко Е.А., Руоколайнен Т.Р., Веселов А.Е., Ефремов Д.А., Ручьев М.А., Барышев И.А. 2016. Эколого-биохимический статус молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. из некоторых рек бассейна Белого моря. / Н.Н. Немова ред. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 204 с.
- Мурзина С.А., Провоторов Д.С., Воронин В.П., Кузнецова М.В., Курицын А.Е., Немова Н.Н. 2023 а. Показатели липидного обмена у сеголетков атлантического лосося *Salmo salar*, выращиваемых в условиях аквакультуры в Южном Регионе РФ при дифференциальных режимах освещения и кормления // Известия РАН. Серия биологическая. № 2. С. 134–148. DOI: 10.31857/S1026347022700081
- Мурзина С.А., Провоторов Д.С., Воронин В.П., Манойлова Д.И., Курицын А.Е., Пеккоева С.Н., Немова Н.Н. 2023 б. Фосфолипидный состав сеголетков атлантического лосося *Salmo salar* в процессе роста и развития в аквакультуре: влияние разных режимов освещения и кормления // Доклады РАН. Науки о жизни. Т. 509. С. 181–185. DOI: 10.31857/S2686738922600923

- Немова Н.Н., Мурзина С.А., Лысенко Л.А., Мещерякова О.В., Чурова М.В., Канцерова Н.П., Нефедова З.А., Крупнова М.Ю., Пеккоева С.Н., Руоколайнен Т.Р., Веселов А.Е., Ефремов Д.А., Ручьев М.А. 2019. Эколого-биохимический статус молоди лососевых рыб в реках бассейна Белого моря // Тез. докл. XII Съезда ГБО РАН. Петрозаводск, 16–20.09.2019 г. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 358–360.
- Немова Н.Н., Нефедова З.А., Мурзина С.А., Веселов А.Е., Рипатти П.О., Павлов Д.С. 2015. Влияние экологических условий обитания на динамику жирных кислот у молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) // Экология. № 3. С. 206–206. DOI: 10.7868/S0367059715030087
- Немова Н.Н., Нефедова З.А., Мурзина С.А., Пеккоева С.Н., Воронин В.П., Руоколайнен Т.Р. 2021. Влияние фотопериода на липидный профиль сеголеток (0+) атлантического лосося *Salmo salar* L. при заводских условиях выращивания // Онтогенез. Т. 52. № 2. С. 129–136. DOI: 10.31857/S0475145021020051
- Немова Н.Н., Нефедова З.А., Пеккоева С.Н., Воронин В.П., Руоколайнен Т.Р., Мурзина С.А. 2020. Влияние фотопериода на липидный спектр молоди атлантического лосося *Salmo salar* L // Российский физиологический журнал им. ИМ Сеченова. Т. 106. № 5. С. 622–630. DOI: 10.31857/S0869813920050064
- Нефедова З.А., Мурзина С.А., Пеккоева С.Н., Немова Н.Н. 2018. Сравнительная характеристика жирно-кислотного профиля смолтов кумжи *Salmo trutta* L. и атлантического лосося *Salmo salar* L. в период смолтификации (река Индера, бассейн Белого моря) // Известия РАН. Серия биологическая. № 2. С. 144–149. DOI: 10.7868/S0002332918020029
- Павлов Д.С., Нефедова З.А., Веселов А.Е., Немова Н.Н., Руоколайнен Т.Р., Васильева О.Б., Рипатти П.О. 2008. Липидный статус сеголеток атлантического лосося *Salmo salar* из разных микробиоты реки Варзуга // Вопросы ихтиологии. Т. 48. № 5. С. 679–685.
- Пеккоева С.Н., Мурзина С.А., Нефедова З.А., Руоколайнен Т.Р., Веселов А.Е., Немова Н.Н. 2018. Сравнительная характеристика липидного статуса разновозрастной молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. реки Варзуга (Кольский полуостров) // Труды КарПЦ РАН. № 4. С. 115–123. DOI: 10.17076/them812
- Пеккоева С.Н., Нефедова З.А., Мурзина С.А., Воронин В.П., Немова Н.Н. 2019. Жирные кислоты молоди атлантического лосося *Salmo salar* в естественных условиях обитания и аквакультуре // Сб. трудов VIII Межд. науч.-практ. конф. «Морские исследования и образование (MARESEDU-2019)». Т. 3. Москва, 28–31.10.2019 г. М.: ПолиПРЕСС. С. 53–56.
- Попова Э.К. 2004. Эффекты лазерного воздействия на рыб в раннем онтогенезе. Петрозаводск: Кивач. 126 с.
- Провоторов Д.С., Мурзина С.А., Воронин В.П., Курицын А.Е., Немова Н.Н. 2023. Состав жирных кислот общих липидов у пестряток и смолтов атлантического лосося *Salmo salar* L. выращенных в аквакультуре при разных режимах освещения // Доклады РАН. Науки о жизни. Т. 513. № 1. С. 549–554. DOI: 10.31857/S2686738923700397
- Ручин А.Б. 2007. Влияние фотопериода на рост, физиологические и гематологические показатели молоди сибирского осетра *Acipenser baerii* // Известия РАН. Серия биологическая. № 6. С. 698–704.
- Ручин А.Б. 2012. Влияние фотопериода на энергетические показатели карповых рыб // Астраханский вестник экологического образования. № 4. С. 144–150.
- Чурова М.В., Шульгина Н.С., Немова Н.Н. 2018. Активность ферментов энергетического и углеводного обмена у молоди лосося разных возрастных групп из реки Золотица (Архангельская область) // Труды КарНЦ РАН. № 4. С. 136–144. DOI: 10.17076/them805
- Шульгина Н.С., Чурова М.В., Крупнова М.Ю., Немова Н.Н. 2021 а. Влияние разных режимов освещения на рост и уровень экспрессии генов миогенных регуляторных факторов у молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в условиях его искусственного воспроизводства. // Межд. науч. конф. «Изучение водных и наземных экосистем: история и современность». Тез. докл. Севастополь, 13–18.09.2021 г. Севастополь: ФИЦ ИнБЮМ РАН. С. 495–496.
- Шульгина Н.С., Чурова М.В., Немова Н.Н. 2021 б. Влияние фотопериода на рост и развитие лососевых Salmonidae северных широт // Журнал общей биологии. Т. 82. № 1. С. 68–80. DOI: 10.31857/S0044459621010073
- Шумак В.В. 2017. Сравнительная эффективность использования разных кормов при выращивании карпа *Cyprinus carpio* L. // Рыбное хозяйство: научно-практический и производственный журнал. № 4. С. 89–93.
- Abdollahpour H., Falahatkar B., Lawrence C. 2020. The effect of photoperiod on growth and spawning performance of zebrafish, *Danio rerio* // Aquaculture Reports. V. 17. P. 100295. DOI: 10.1016/j.aqrep.2020.100295
- Ackman R.G., Takeuchi T. 1986. Comparison of fatty acids and lipids of smolting hatchery-fed and wild Atlantic salmon *Salmo salar* // Lipids. V. 21. № 2. P. 117–120. DOI: 10.1007/BF02534431
- Al-Emran M., Zahangir M.M., Badruzzaman M., Shahjahan M. 2024. Influences of photoperiod on growth and reproduction of farmed fishes-prospects in aquaculture // Aquaculture Reports. V. 35. P. 101978. DOI: 10.1016/j.aqrep.2024.101978
- Almazán-Rueda P., Van Helmond A.M., Verreth J.A.J., Schrama J.W. 2005. Photoperiod affects growth, behaviour and stress variables in *Clarias gariepinus* // Journal of Fish Biology. V. 67. № 4. P. 1029–1039. DOI: 10.1111/j.0022-1112.2005.00806.x
- Barlow C.G., Pearce M.G., Rodgers L.J., Clayton P. 1995. Effects of photoperiod on growth, survival and feeding periodicity of larval and juvenile barramundi *Lates calcarifer* (Bloch) // Aquaculture. V. 138. № 1–4. P. 159–168. DOI: 10.1016/0044-8486(95)01073-4
- Bell J.G., Henderson R.J., Tocher D.R., McGhee F., Dick J.R., Porter A., Smullen R.P., Sargent J.R. 2002. Substituting fish oil with crude palm oil in the diet of Atlantic salmon (*Salmo salar*) affects muscle fatty acid composition and hepatic fatty acid metabolism // The Journal of nutrition. V. 132. P. 222–230. DOI: 10.1093/jn/132.2.222
- Ben Ammar I., Milla S., Ledoré Y., Teletchea F., Fontaine P.I. 2020. Constant long photoperiod inhibits the onset of the reproductive cycle in roach females and males // Fish physiology and biochemistry. V. 46. P. 89–102. DOI: 10.1007/s10695-019-00698-3
- Björnsson B. T., Hemre G.I., Bjørnevik M., Hansen T. 2000. Photoperiod regulation of plasma growth hormone levels during induced smoltification of underyearling Atlantic salmon // General and Comparative Endocrinology. V. 119. № 1. P. 17–25. DOI:10.1006/gcen.2000.7439

- Blanco-Vives B., Villamizar N., Ramos J., Bayarri M.J., Chereguini O., Sánchez-Vázquez F.J. 2010. Effect of daily thermo- and photo-cycles of different light spectrum on the development of Senegal sole (*Solea senegalensis*) larvae // Aquaculture. V. 306. № 1–4. P. 137–145. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2010.05.034
- Boeuf G., Falcon J. 2002. Photoperiod and growth in fish // Vie et Milieu. V. 51. № 4. P. 237–246.
- Boeuf G., Le Bail P.Y. 1999. Does light have an influence on fish growth? // Aquaculture. V. 177. № 1–4. P. 129–152. DOI: 10.1016/S0044-8486(99)00074-5
- Brenner R.R., Vazza D.V., De Tomás M.E. 1963. Effect of a fat-free diet and of different dietary fatty acids (palmitate, oleate, and linoleate) on the fatty acid composition of fresh-water fish lipids // Journal of lipid research. V. 4. № 3. P. 341–345. DOI: 10.1016/S0022-2275(20)40312-8
- Bromage N.R., Elliott J.A.K., Springate J.R. C., Whitehead C. 1984. The effects of constant photoperiods on the timing of spawning in the rainbow trout // Aquaculture. V. 43. № 1–3. P. 213–223. DOI: 10.1016/0044-8486(84)90023-1
- Burlakov A.B., Averyanova O.V., Sleptsova L.A., Pashchenko V.Z., Tusov V.B. 1993. The effect of laser irradiation on embryogenesis of the loach *Misgurnus fossilis* // Biologically active substances and factors in aquaculture. Coll. scient. papers. Moscow: Mir. P. 147–162.
- Carta G., Angioni E., Murru E., Melis M.P., Spada S., Banni S. 2002. Modulation of lipid metabolism and vitamin A by conjugated linoleic acid. Prostaglandins Leukot. Essent // Fatty Acids V. 67. № 2–3. P. 187–191. DOI: 10.1054/plef.2002.0417
- Chen S., Liu J., Shi C., Migaud H., Ye Y., Song C., Mu C., Ren Z., Wang C. 2023. Effect of photoperiod on growth, survival, and lipid metabolism of mud crab *Scylla paramamosain* juveniles // Aquaculture. V. 567. P. 739279. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2023.739279
- Chen Y., Wu X., Lai J., Liu Y., Song M., Li F., Gong Q. 2021. Characterization of two lipid metabolism-associated genes and their expression profiles under different feeding conditions in *Acipenser dabryanus* // Aquaculture Reports. V. 21, P. 100780. DOI: 10.1016/j.aqrep.2021.100780
- Danisman-Yagci D., Yigit M. 2009. Influence of increased photoperiods on growth, feed consumption and survival of juvenile mirror carp (*Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758) // Journal of Fisheries Sciences. V. 3. № 2. P. 146.
- Davis K.B., McEntire M. 2006. Effect of photoperiod on feeding, intraperitoneal fat, and insulin-like growth factor-I in sunshine bass // Journal of the World Aquaculture Society. V. 37. № 4P. 431–436. DOI: 10.1111/j.1749-7345.2006.00056.x
- De Filippis B., Giancristofaro A., Ammazalorso A., D'Angelo A., Fantacuzzi M., Giampietro L., Maccallini C., Petruzzelli M., Amoroso R. 2011. Discovery of gemfibrozil analogues that activate PPAR α and enhance the expression of gene CPT1A involved in fatty acids catabolism // European journal of medicinal chemistry. V. 46. № 10. P. 5218–5224. DOI: 10.1016/j.ejmech.2011.08.022
- Falcon J., Migaud H., Munoz-Cueto J.A., Carrillo M. 2010. Current knowledge on the melatonin system in teleost fish // Gen. Comp. Endocrinol. V. 165. № 3. P. 469–482. DOI: 10.1016/j.ygcen.2009.04.026
- Fiszbein A., Cánepa M., Vázquez G.R., Maggese C., Pandolfi M. 2010. Photoperiodic modulation of reproductive physiology and behaviour in the cichlid fish *Cichlasoma dimerus* // Physiology & behavior. V. 99. № 4. P. 425–432. DOI: 10.1016/j.physbeh.2009.11.017
- Fraboulet E., Lambert Y., Tremblay R., Audet C. 2011. Growth and lipid composition of winter flounder juveniles reared under natural and fixed photoperiod and temperature conditions // North American Journal of Aquaculture. V. 73. № 2. P. 89–96. DOI: 10.1080/15222055.2011.544611
- Ghomi M.R., Sohrabnejad M., Zarei M. 2011. Growth rate, proximate composition and fatty acid profile of juvenile kutum *Rutilus frisii kutum* under light/dark cycles // Jordan Journal of Biological Sciences. V. 4. № 1. P. 37–42.
- Hemre G.I., Bjørnevik M., Beattie C., Björnson B.T., Hansen T. 2002. Growth and salt-water tolerance of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*, reared under different combinations of dietary carbohydrate and photoperiod regime // Aquaculture Nutrition. V. 8. № 1. P. 23–32. DOI: 10.1046/j.1365-2095.2002.00186.x
- Huber M., Bengtson D.A. 1999. Effects of photoperiod and temperature on the regulation of the onset of maturation in the estuarine fish *Menidia beryllina* (Cope) (Atherinidae) // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. V. 240. № 2. P. 285–302. DOI: 10.1016/S0022-0981(99)00064-7
- Imsland A.K., Jonassen T.M., Hangstad T.A., Stefansson S.O., Elvegård T.A., Lemmens S.C., Urskog T.C., Nytro A.V., Reynholds P. 2018. The effect of continuous light and compressed photoperiods on growth and maturation in lumpfish *Cyclopterus lumpus* // Aquaculture. V. 485. P. 166–172. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2017.11.053
- Jobling M., Leknes, O., Sæther, B.S., Bendiksen, E.Å. 2008. Lipid and fatty acid dynamics in Atlantic cod, *Gadus morhua*, tissues: influence of dietary lipid concentrations and feed oil sources // Aquaculture. V. 281. № 1–4. P. 87–94. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2008.05.027
- Jonsson B., Jonsson N. 2014. Early environment influences later performance in fishes // Journal of Fish Biology. V. 85. № 2. P. 151–188. DOI: 10.1111/jfb.12432
- Khurtina S.N., Murzina S.A., Provotorov D.S., Voronin V.P., Kuritsyn A.E., Nemova N.N. 2024. Fatty acid composition of phospholipids and triacylglycerols of juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* L: grown under different and feeding conditions in aquaculture conditions (North Ossetia-Alania) // Russian Journal of Developmental Biology. 2024. V. 55. № 1. P. 1–14.
- Kissil G.W., Lupatsch I., Elizur A., Zohar Y. 2001. Long photoperiod delayed spawning and increased somatic growth in gilthead seabream (*Sparus aurata*) // Aquaculture. V. 200. № 3–4. P. 363–379. DOI: 10.1016/S0044-8486(01)00527-0
- Kminkova M., Winterova R., Kucera J. 2001. Fatty acids in lipids of carp (*Cyprinus carpio*) tissues // Czech Journal of Food Sciences. V. 19. № 5. P. 177–180.
- Li D., Guo L., Deng B., Li M., Yang T., Yang F., Yang Z. 2018. Long non-coding RNA HR1 participates in the expression of SREBP-1c through phosphorylation of the PDK1/AKT/FoxO1 pathway // Molecular medicine reports. V. 18. № 3. P. 2850–2856 DOI: 10.3892/mmr.2018.9278
- Liu K., Liu H., Chi S., Dong X., Yang Q., Tan B. 2018. Effects of different dietary lipid sources on growth performance, body composition and lipid metabolism-related enzymes and genes of juvenile golden pompano *Trachinotus ovatus* // Aquaculture Research. V.49. № 2. P. 717–725. DOI: 10.1111/are.13502

- Mäkinen T., Ruohonen K. 1992. Effect of delayed photoperiod on the growth of a Finnish rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum) stock // Journal of applied ichthyology. V. 8. № 1-4. P. 40–50. DOI: 10.1111/j.1439-0426.1992.tb00666.x
- Mennigen J.A., Plagnes-Juan E., Figueredo-Silva C.A., Seiliez I., Panserat S., Skiba-Cassy S. 2014. Acute endocrine and nutritional co-regulation of the hepatic omy-miRNA-122b and the lipogenic gene fas in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* // Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology. V. 169. P. 16–24. DOI: 10.1016/j.cbpb.2013.12.002
- Minghetti M., Leaver M.J., Tocher D.R. 2011. Transcriptional control mechanisms of genes of lipid and fatty acid metabolism in the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) established cell line, SHK-1 // Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Molecular and Cell Biology of Lipids. V. 1811. № 3. P. 194–202. DOI: 10.1016/j.bbalip.2010.12.008
- Murzina S.A., Nefedova Z.A., Pekkoeva S.N., Veselov A.E., Baryshev I.A., Ripatti P.O., Nemova N.N. 2019. Content of fatty acids in forage objects of juveniles of salmonids from rivers of the Lake Onega basin // Inland water biology. V. 12. P. 96–103. DOI: 10.1134/S1995082919010152
- Murzina S.A., Voronin V.P., Churova M.V., Ruokolainen T.R., Shulgina N.S., Provotorov D.S., Tikhonova O.V., Nemova N.N. 2022. The effects of low-level helium–neon (He–Ne) laser irradiation on lipids and fatty acids, and the activity of energetic metabolism enzymes and proteome in the blastula stage and underyearlings of the Atlantic salmon *Salmo salar*: A novel approach in salmonid restoration procedures in the North // Biomolecules. V. 12. № 1. P. 133. DOI: 10.3390/biom12010133
- Mráz J., Pickova J. 2011. Factors influencing fatty acid composition of common carp (*Cyprinus carpio*) muscle // Neuroendocrinology Letters. V. 32. № Suppl 2. P. 3–8.
- Nemova N.N., Nefedova Z.A., Pekkoeva S.N., Voronin V.P., Shulgina N.S., Churova M.V., Murzina S.A. 2020. The Effect of the Photoperiod on the Fatty Acid Profile and Weight in Hatchery-Reared Underyearlings and Yearlings of Atlantic Salmon *Salmo salar* L // Biomolecules. V. 10. № 6. P. 845. DOI: 10.3390/biom10060845
- Nefedova Z.A., Murzina S.A., Veselov A.E., Pekkoeva S.N., Ruokolainen T.R., Ruch'ev, M.A., Nemova N.N. 2017. The biochemical variability of the lipid status of juveniles of the brown trout *Salmo trutta* L. inhabiting rivers belonging to the watershed area of the White Sea // Biology Bulletin. V. 44. P. 50–54. DOI: 10.1134/S1062359017010083
- Nefedova Z.A., Murzina S.A., Pekkoeva S.N., Voronin V.P., Nemova N.N. 2020. Comparative Characteristics of the Fatty-Acid Composition of Lipids in Factory and Wild Juveniles of Atlantic Salmon *Salmo salar* L // Contemporary problems of ecology. V. 13. P. 156–161. DOI: 10.1134/S1995425520020109
- Provotorov D.S., Murzina S.A., Voronin V.P., Manoylova D.I., Kuritsyn A.E., Nemova N.N. 2024. Lipid Profile of Parr and Smolts of Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.) Reared in Aquaculture Under Various Lighting Regimes // Biology Bulletin. V. 51. № 1. P. 47–56. DOI: 10.1134/S1062359023604627
- Puvanendran V., Brown J.A. 2002. Foraging, growth and survival of Atlantic cod larvae reared in different light intensities and photoperiods // Aquaculture. V. 214. № 1–4. P. 131–151. DOI: 10.1016/S0044-8486(02)00045-5
- Shahkar E., Kim D.J., Mohseni M., Khara H., Yun H., Bai S.C. 2015. Effects of photoperiod manipulation on growth performance and hematological responses of juvenile caspian roach *Rutilus rutilus caspicus* // Fisheries and aquatic sciences. V. 18. № 1. P. 51–56. DOI: 10.5657/FAS.2015.0051
- Sheridan M.A. 1989. Alterations in lipid metabolism accompanying smoltification and seawater adaptation of salmonid fish // Aquaculture. V. 82. № 1–4. P. 191–203. DOI: 10.1016/0044-8486(89)90408-0
- Shinomiya A., Adachi D., Shimmura T., Tanikawa M., Hiramatsu N., Ijiri S., Naruse K., Sakaizumi M., Yoshimura T. 2023. Variation in responses to photoperiods and temperatures in Japanese medaka from different latitudes // Zoological Letters. V. 9. № 1. P. 16. DOI: 10.1186/s40851-023-00215-8
- Sonmez A.Y., Hisar O., Hisar S.A., Alak G., Aras M.S., Yanik T. 2009. The effects of different photoperiod regimes on growth, feed conversion rate and survival of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) fry // J. Anim. Vet. Adv. V. 8. P. 760–763.
- Spangenberg D.K., Fuhrman A.E., Larsen D.A., Beckman B.R. 2023. A correlation between seasonally changing photoperiod, whole body lipid, and condition factor in juvenile spring Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) // Plos one. V. 18. № 5. P. e0285380. DOI: 10.1371/journal.pone.0285380
- Sugiyama M., Takenaga F., Kitani Y., Yamamoto G., Okamoto H., Masaoka T., Araki K., Nagoya H., Mori T. 2012. Homozygous and heterozygous GH transgenesis alters fatty acid composition and content in the liver of Amago salmon (*Oncorhynchus masou ishikawae*) // Biology Open. V. 1. № 10. P. 1035–1042. DOI: 10.1242/bio.20121263
- Tachtsis B., Camera D., Lacham-Kaplan O. 2018. Potential roles of n-3 PUFAs during skeletal muscle growth and regeneration // Nutrients. V. 10. № 3. p. 309. DOI: 10.3390/nu10030309
- Takeuchi T., Watanabe T. 1977. Requirement of carp for essential fatty acids // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. V. 43. P. 541–551.
- Taylor J.F., Migaud H., Porter M.J.R., Bromage N.R. 2005. Photoperiod influences growth rate and plasma insulin-like growth factor-I levels in juvenile rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* // Gen. Comp. Endocrinol. V. 142. № 1–2. P. 169–185. DOI: 10.1016/j.ygcen.2005.02.006
- Tian J., Wen H., Zeng L.B., Jiang M., Wu F., Liu W., Yang C.G. 2013. Changes in the activities and mRNA expression levels of lipoprotein lipase (LPL), hormone-sensitive lipase (HSL) and fatty acid synthetase (FAS) of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) during fasting and re-feeding // Aquaculture. V. 400. P. 29–35. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2013.01.032
- Toneys M.L., Coble D.W. 1980. Mortality, hematocrit, osmolality, electrolyte regulation, and fat depletion of young-of-the-year freshwater fishes under simulated winter conditions // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. V. 37. № 2. P. 225–232. DOI: 10.1139/f80-029
- Villamizar N., Blanco-Vives B., Migaud H., Davie A., Carboni S., Sanchez-Vazquez F.J. 2011. Effects of light during early larval development of some aquacultured teleosts: A review // Aquaculture. V. 315. № 1–2. P. 86–94. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2010.10.036
- Villarreal C.A., Thorp J.E., Miles M.S. 1988. Influence of photoperiod on growth changes in juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L // Journal of Fish Biology. V. 33. № 1. P. 15–30. DOI: 10.1111/j.1095-8649.1988.tb05445.x

REFERENCES

- Wei H., Cai W.J., Liu H.K., Han D., Zhu X.M., Yang Y.X., Jin J.Y., Xie S.Q. 2019 a. Effects of photoperiod on growth, lipid metabolism and oxidative stress of juvenile gibel carp (*Carassius auratus*) // Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology. V. 198. P. 111552. DOI: 10.1016/j.jphotobiol.2019.111552
- Wei H., Li H.D., Xia Y., Liu H.K., Han D., Zhu X.M., Yang Y.X., Jin J.Y., Xie S.Q. 2019 b. Effects of light intensity on phototaxis, growth, antioxidant and stress of juvenile gibel carp (*Carassius auratus gibelio*) // Aquaculture. V. 501. P. 39–47. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2018.10.055
- Wang W., Su S., Dong P., Feng W., Li J., Zhang C., Tang Y. 2023. Effects of Seasonal Photoperiod on Growth, Lipid Metabolism, and Antioxidant Response in the Huanghe Carp (*Cyprinus carpio haematopterus*) // Fishes. V. 8. № . 12. P. 595. DOI:10.3390/fishes8120595
- Wang W., Su S., Dong P., Feng W., Li J., Zhang C., Tang Y. 2024. Effects of simulated winter short photoperiods on the microbiome and intestinal metabolism in Huanghe carp (*Cyprinus carpio haematopterus*) // Frontiers in Endocrinology. V. 14. P. 1293749. DOI: 10.3389/fendo.2023.1293749
- Woo N.Y.S., Bern H.A., Nishioka R.S. 1978. Changes in body composition associated with smoltification and premature transfer to seawater in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and king salmon (*O. tshawytscha*) // Journal of Fish Biology. V. 13. № . 4. P. 421–428. DOI: 10.1111/j.1095-8649.1978.tb03450.x
- Xu H., Shi C., Ye Y., Mu C., Wang C. 2022. Photoperiod-independent diurnal feeding improved the growth and feed utilization of juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) by inducing food anticipatory activity // Frontiers in Marine Science. V. 9. P. 1029483. DOI: 10.3389/fmars.2022.1029483
- Xu H., Turchini G.M., Francis D.S., Liang M., Mock T.S., Rombenso, A., Ai Q. 2020. Are fish what they eat? A fatty acid's perspective // Progress in Lipid Research. V. 80. P. 101064. DOI: 10.1016/j.plipres.2020.101064
- Yamamoto T., Shima T., Furuita H., Shiraiishi M., Sánchez-Vázquez F.J., Tabata, M.I. 2001. Influence of decreasing water temperature and shortening of the light phase on macronutrient selfselection by rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* and common carp *Cyprinus carpio* // Fisheries science. V. 67. № . 3. P. 420–429. DOI: 10.1046/j.1444-2906.2001.00260.x
- Yeganeh S. 2012. Seasonal changes of blood serum biochemistry in relation to sexual maturation of female common carp (*Cyprinus carpio*) // Comparative Clinical Pathology. V. 21. P. 1059–1063. DOI: 10.1007/s00580-011-1229-0
- Ytrestøyl T., Hjelle E., Kolarevic J., Takle H., Rebl A., Afanasyev S., Krasnov A., Brunsvik P., Terjesen B.F. 2023. Photoperiod in recirculation aquaculture systems and timing of seawater transfer affect seawater growth performance of Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Journal of the World Aquaculture Society. V. 54. № . 1. P. 73–95. DOI: 10.1111/jwas.12880
- Zolfaghari M., Imanpour M.R., Najafi E. 2011. Effect of photoperiod and feeding frequency on growth and feed utilization of fingerlings Persian sturgeon (*Acipenser persicus*) // Aquaculture research. V. 42. № . 11. P. 1594–1599. DOI: 10.1111/j.1365-2109.2010.02749.x
- Avarsky N.D., Kolonchin K.V., Seregin S.N., Betin O.I. 2020. Development of commercial aquaculture in Russia: status and key directions // Economics, labor, management in agriculture. No. 8. P. 74–90. DOI: 10.33938/208-74. (In Russ).
- Varnavskaya N.V., Kurenkov S.I., Varnavsky V.S. 2005. The role of residential forms of salmon fish in the preservation of the reserve genetic fund of the population on the example of the sockeye salmon herd *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) lake. Dalnoye (Kamchatka) // Population biology, genetics and systematics of hydrobionts. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO. P. 242–256. (In Russ).
- Vlasov V.A., Maslova N.I., Ponomarev S.V., Bakaneva Yu.M. 2013. The influence of light on the growth and development of fish // Bulletin of AGTU. Series: Fisheries. No. 2. P. 24–34. (In Russ).
- Voronin V.P., Murzina S.A., Pekkoeva S.N., Nefedova Z.A., Nemova N.N. 2019. Comparative specific features of the lipid and fatty acid profile during embryogenesis of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and brown trout (*Salmo trutta* L.) // Proc. report XII Congress Hydrobiological Society of RAS. Petrozavodsk, September 16–20, 2019. Petrozavodsk: KarRC RAS. P. 92–94. (In Russ).
- Gladyshev M.I., Glushchenko L.A., Makhmutova O.N., Radchenko A.E., Shulepina S.P., Dubovskaya O.P., Zue I.V., Kolmakov V.I., Suschik N.N. 2018. Comparative analysis of the content of omega-3 polyunsaturated fatty acids in food and muscle tissue of fish from aquaculture and natural habitats // Siberian Ecological Journal. V. 25. No. 3. P. 325–339. DOI: 10.15372/SEJ20180305 (In Russ).
- Gladyshev M.I. 2012. Essential polyunsaturated fatty acids and their food sources for humans // Journal of the Siberian Federal University. Biology. V. 5. No. 4. P. 352–386. (In Russ).
- Zholdasbayev A.M. 2020 a. Biological features of carp (*Cyprinus carpio* L 1758) // Forum of Young Scientists. No. 12 (52). P. 155–158. (In Russ).
- Zholdasbayev A.M. 2020 b. Intensive method of growing carp in closed water supply installations // World Science. No. 10. P. 26–29. (In Russ).
- Zamorsky I.I. 2018. Photoperiod as the main time integrator of physiological systems // Modern issues of biomedicine. V. 2. No. 3 (4). P. 79–93. (In Russ).
- Kantserova N.P., Lysenko L.A., Efremov D.A., Veselov A.E., Nemova N.N. 2018. Relationship between size characteristics and intensity of calcium-dependent proteolysis in skeletal muscles of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and brown trout (*Salmo trutta* L.) from rivers of the White Sea basin (Arkhangelsk region) // Proc. of KarRC RAS. No. 4. P. 84–92. DOI: 10.17076/them803. (In Russ).
- Kuznetsova M.V., Rodin M.A., Shulgina N.S., Krupnova M.Yu., Kuritsyn A.E., Murzina S.A., Nemova N.N. 2023. The influence of different lighting and feeding modes on the activity of energy metabolism enzymes in Atlantic salmon fingerlings under aquaculture conditions // Ontogeny. V. 54. No. 2. P. 162–171. DOI: 10.31857/S0475145023020039. (In Russ).
- Moiseev P.A., Azizova N.A., Kuranova I.I. 1981. Ichthyology. Moscow: Light and food industry. 384 p. (In Russ).
- Murzina S.A. 2019. The role of lipids and their fatty acid components in the ecological and biochemical adaptations of fish in the northern seas. Author's abstr. diss. ... doc. in biology. Moscow: IPEE RAS. 45 p. (In Russ).

- Murzina S.A., Meshcheryakova O.V., Lysenko L.A., Kantserova N.P., Nefedova Z.A., Churova M.V., Pekkoeva S.N., Krupnova M.Yu., Vdovichenko E.A., Ruokolainen T.R., Veselov A.E., Efremov D.A., Ruchev M.A., Baryshev I.A. 2016. Ecological and biochemical status of juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* L. from some rivers of the White Sea basin. / N.N. Nemova ed. Petrozavodsk: KarRC RAS. 204 p. (In Russ).
- Murzina S.A., Provotorov D.S., Voronin V.P., Kuznetsova M.V., Kuritsyn A.E., Nemova N.N. 2023 a. Indicators of lipid metabolism in fingerlings of Atlantic salmon *Salmo salar* raised under aquaculture conditions in the Southern Region of the Russian Federation under differential lighting and feeding regimes // Izvestia RAS. Biological series. No. 2. P. 134–148. DOI: 10.31857/S1026347022700081. (In Russ).
- Murzina S.A., Provotorov D.S., Voronin V.P., Manoilova D.I., Kuritsyn A.E., Pekkoeva S.N., Nemova N.N. 2023 b. Phospholipid composition of fingerlings of Atlantic salmon *Salmo salar* during growth and development in aquaculture: the influence of different lighting and feeding regimes // Reports of the RAS. Life Sciences. V. 509. P. 181–185. DOI: 10.31857/S2686738922600923. (In Russ).
- Nemova N.N., Murzina S.A., Lysenko L.A., Meshcheryakova O.V., Churova M.V., Kantserova N.P., Nefedova Z.A., Krupnova M.Yu., Pekkoeva S.N.N., Ruokolainen T.R., Veselov A.E., Efremov D.A., Ruchev M.A. 2019. Ecological and biochemical status of juvenile salmonids in the rivers of the White Sea basin // Proc. report XII Congress Hydrobiological Society of RAS. Petrozavodsk, September 16–20, 2019. Petrozavodsk: KarRC RAS. P. 358–360. (In Russ).
- Nemova N.N., Nefedova Z.A., Murzina S.A., Veselov A.E., Ripatti P.O., Pavlov D.S. 2015. The influence of environmental conditions on the dynamics of fatty acids in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // Ecology. No. 3. P. 206–206. DOI: 10.7868/S0367059715030087. (In Russ).
- Nemova N.N., Nefedova Z.A., Murzina S.A., Pekkoeva S.N., Voronin V.P., Ruokolainen T.R. 2021. The influence of photoperiod on the lipid profile of underyearlings (0+) of Atlantic salmon *Salmo salar* L. under hatchery rearing conditions // Ontogenesis. V. 52. No. 2. P. 129–136. DOI: 10.31857/S0475145021020051. (In Russ).
- Nemova N.N., Nefedova Z.A., Pekkoeva S.N., Voronin V.P., Ruokolainen T.R., Murzina S.A. 2020. The influence of photoperiod on the lipid spectrum of juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* L // Russian Physiological Journal of IM Sechenov. V. 106. No. 5. P. 622–630. (In Russ). DOI: 10.31857/S0869813920050064
- Nefedova Z.A., Murzina S.A., Pekkoeva S.N., Nemova N.N. 2018. Comparative characteristics of the fatty acid profile of smolts of brown trout *Salmo trutta* L. and Atlantic salmon *Salmo salar* L. during the period of smoltification (Indera River, White Sea basin) // Izvestia RAS. Biological series. No. 2. P. 144–149. DOI: 10.7868/S0002332918020029. (In Russ).
- Pavlov D.S., Nefedova Z.A., Veselov A.E., Nemova N.N., Ruokolainen T.R., Vasilyeva O.B., Ripatti P.O. 2008. Lipid status of young-of-the-year Atlantic salmon *Salmo salar* from different microbiotas of the Varzuga River // Questions of Ichthyology. V. 48. No. 5. P. 679–685. (In Russ).
- Pekkoeva S.N., Murzina S.A., Nefedova Z.A., Ruokolainen T.R., Veselov A.E., Nemova N.N. 2018. Comparative characteristics of the lipid status of juvenile Atlantic salmon of different ages *Salmo salar* L. from the Varzuga River (Kola Peninsula) // Proceedings of KarRC RAS. No. 4. P. 115–123. DOI: 10.17076/them812. (In Russ).
- Pekkoeva S.N., Nefedova Z.A., Murzina S.A., Voronin V.P., Nemova N.N. 2019. Fatty acids of juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* in natural habitats and aquaculture // Proceedings VIII Intern. scient.-pract. conf. «Marine Research and Education (MARESEDU-2019)». V. 3. Moscow, October 28–31, 2019. Moscow: PoliPRESS. P. 53–56. (In Russ).
- Pestrikova L.I. 2004. Physiological state of juvenile Atlantic salmon raised in fish hatcheries in the Murmansk region // Mat. Intern. conf. «Modern problems of physiology and biochemistry of aquatic organisms». Petrozavodsk, 6–9.09.2004 Petrozavodsk: KarRC RAS. P. 242 (In Russ).
- Popova E.K. 2004. Effects of laser exposure on fish in early ontogenesis. Petrozavodsk: Kivach. 126 p. (In Russ).
- Provotorov D.S., Murzina S.A., Voronin V.P., Kuritsyn A.E., Nemova N.N. 2023. Composition of fatty acids of total lipids in parrs and smolts of Atlantic salmon *Salmo salar* L. grown in aquaculture under different lighting conditions // Reports RAS. Life Sciences. V. 513. No. 1. P. 549–554. DOI: 10.31857/S2686738923700397. (In Russ).
- Ruchin A.B. 2007. The influence of photoperiod on the growth, physiological and hematological parameters of juvenile Siberian sturgeon *Acipenser baerii* // Izvestia RAS. Biological series. No. 6. P. 698–704. (In Russ).
- Ruchin A.B. 2012. The influence of photoperiod on the energy parameters of carp fish // Astrakhan Bulletin of Environmental Education. No. 4. P. 144–150. (In Russ).
- Churova M.V., Shulgina N.S., Nemova N.N. 2018. Activity of enzymes of energy and carbohydrate metabolism in juvenile salmon of different age groups from the Zolotitsa River (Arkhangelsk region) // Proceedings of KarRC RAS. No. 4. pp. 136–144. DOI: 10.17076/them805. (In Russ).
- Shulgina N.S., Churova M.V., Krupnova M.Yu., Nemova N.N. 2021 a. The effect of different lighting modes on the growth and expression level of genes of myogenic regulatory factors in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) under conditions of its artificial reproduction. // Intern. Scient. Conf. «The Study of aquatic and Terrestrial ecosystems: History and modernity». Proc. report. Sevastopol, September 13–18, 2021. Sevastopol: IBSS RAS. P. 495–496. (In Russ).
- Shulgina N.S., Churova M.V., Nemova N.N. 2021 b. The influence of photoperiod on the growth and development of Salmonidae in northern latitudes // Journal of General Biology. V. 82. No. 1. P. 68–80. DOI: 10.31857/S0044459621010073. (In Russ).
- Shumak, V.V. 2017. Comparative effectiveness of the use of different feeds in the cultivation of carp *Cyprinus carpio* L. // Fisheries: scientific, practical and production journal. No. 4. P. 89–93. (In Russ).
- Abdollahpour H., Falahatkar B., Lawrence C. 2020. The effect of photoperiod on growth and spawning performance of zebrafish, *Danio rerio* // Aquaculture Reports. V. 17. P. 100295. DOI: 10.1016/j.aqrep.2020.100295
- Ackman R.G., Takeuchi T. 1986. Comparison of fatty acids and lipids of smolting hatchery-fed and wild Atlantic salmon *Salmo salar* // Lipids. V. 21. № . 2. P. 117–120. DOI: 10.1007/BF02534431
- Al-Emran M., Zahangir M.M., Badruzzaman M., Shahjahan M. 2024. Influences of photoperiod on growth and reproduction of farmed fishes-prospects in aquaculture

- // Aquaculture Reports. V. 35. P. 101978. DOI: 10.1016/j.aqrep.2024.101978
- Almazán-Rueda P., Van Helmond A.M., Verreth J.A.J., Schrama J.W. 2005. Photoperiod affects growth, behaviour and stress variables in *Clarias gariepinus* // Journal of Fish Biology. V. 67. № 4. P. 1029–1039. DOI: 10.1111/j.0022-1112.2005.00806.x
- Barlow C.G., Pearce M.G., Rodgers L.J., Clayton P. 1995. Effects of photoperiod on growth, survival and feeding periodicity of larval and juvenile barramundi *Lates calcarifer* (Bloch) // Aquaculture. V. 138. № 1–4. P. 159–168. DOI: 10.1016/0044-8486(95)01073-4
- Bell J.G., Henderson R.J., Tocher D.R., McGhee F., Dick J.R., Porter A., Smullen R.P., Sargent J.R. 2002. Substituting fish oil with crude palm oil in the diet of Atlantic salmon (*Salmo salar*) affects muscle fatty acid composition and hepatic fatty acid metabolism // The Journal of nutrition. V. 132. P. 222–230. DOI: 10.1093/jn/132.2.222
- Ben Ammar I., Milla S., Ledoré Y., Teletchea F., Fontaine P.L. 2020. Constant long photoperiod inhibits the onset of the reproductive cycle in roach females and males // Fish physiology and biochemistry. V. 46. P. 89–102. DOI: 10.1007/s10695-019-00698-3
- Björnsson B.T., Hemre G.I., Bjørnevik M., Hansen T. 2000. Photoperiod regulation of plasma growth hormone levels during induced smoltification of underyearling Atlantic salmon // General and Comparative Endocrinology. V. 119. № 1. P. 17–25. DOI:10.1006/gcen.2000.7439
- Blanco-Vives B., Villamizar N., Ramos J., Bayarri M.J., Chereguini O., Sánchez-Vázquez F.J. 2010. Effect of daily thermo- and photo-cycles of different light spectrum on the development of Senegal sole (*Solea senegalensis*) larvae // Aquaculture. V. 306. № 1–4. P. 137–145. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2010.05.034
- Boeuf G., Falcon J. 2002. Photoperiod and growth in fish // Vie et Milieu. V. 51. № 4. P. 237–246.
- Boeuf G., Le Bail P.Y. 1999. Does light have an influence on fish growth? // Aquaculture. V. 177. № 1–4. P. 129–152. DOI: 10.1016/S0044-8486(99)00074-5
- Brenner R.R., Vazza D.V., De Tomás M.E. 1963. Effect of a fat-free diet and of different dietary fatty acids (palmitate, oleate, and linoleate) on the fatty acid composition of fresh-water fish lipids // Journal of lipid research. V. 4. № 3. P. 341–345. DOI: 10.1016/S0022-2275(20)40312-8
- Bromage N.R., Elliott J.A.K., Springate J.R. C., Whitehead C. 1984. The effects of constant photoperiods on the timing of spawning in the rainbow trout // Aquaculture. V. 43. № 1–3. P. 213–223. DOI: 10.1016/0044-8486(84)90023-1
- Burlakov A.B., Averyanova O.V., Sleptsova L.A., Pashchenko V.Z., Tusov V.B. 1993. The effect of laser irradiation on embryogenesis of the loach *Misgurnus fossilis* // Biologically active substances and factors in aquaculture. Coll. scient. papers. Moscow: Mir. P. 147–162.
- Carta G., Angioni E., Murru E., Melis M.P., Spada S., Banni S. 2002. Modulation of lipid metabolism and vitamin A by conjugated linoleic acid. Prostaglandins Leukot. Essent // Fatty Acids V. 67. № 2–3. P. 187–191. DOI: 10.1054/plef.2002.0417
- Chen S., Liu J., Shi C., Migaud H., Ye Y., Song C., Mu C., Ren Z., Wang C. 2023. Effect of photoperiod on growth, survival, and lipid metabolism of mud crab *Scylla paramamosain* juveniles // Aquaculture. V. 567. P. 739279. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2023.739279
- Chen Y., Wu X., Lai J., Liu Y., Song M., Li F., Gong Q. 2021. Characterization of two lipid metabolism-associated genes and their expression profiles under different feeding conditions in *Acipenser dabryanus* // Aquaculture Reports. V. 21, P. 100780. DOI: 10.1016/j.aqrep.2021.100780
- Danisman-Yagci D., Yigit M. 2009. Influence of increased photoperiods on growth, feed consumption and survival of juvenile mirror carp (*Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758) // Journal of Fisheries Sciences. V. 3. № 2. P. 146.
- Davis K.B., McEntire M. 2006. Effect of photoperiod on feeding, intraperitoneal fat, and insulin-like growth factor-I in sunshine bass // Journal of the World Aquaculture Society. V. 37. № 4. P. 431–436. DOI: 10.1111/j.1749-7345.2006.00056.x
- De Filippis B., Giancristofaro A., Ammazalorso A., D'Angelo A., Fantacuzzi M., Giampietro L., Maccallini C., Petruzzelli M., Amoroso R. 2011. Discovery of gemfibrozil analogues that activate PPAR α and enhance the expression of gene CPT1A involved in fatty acids catabolism // European journal of medicinal chemistry. V. 46. № 10. P. 5218–5224. DOI: 10.1016/j.ejmech.2011.08.022
- Falcon J., Migaud H., Munoz-Cueto J.A., Carrillo M. 2010. Current knowledge on the melatonin system in teleost fish // Gen. Comp. Endocrinol. V. 165. № 3. P. 469–482. DOI: 10.1016/j.yggen.2009.04.026
- Fiszbein A., Cánepa M., Vázquez G.R., Maggese C., Pandolfi M. 2010. Photoperiodic modulation of reproductive physiology and behaviour in the cichlid fish *Cichlasoma dimerus* // Physiology & behavior. V. 99. № 4. P. 425–432. DOI: 10.1016/j.physbeh.2009.11.017
- Fraboulet E., Lambert Y., Tremblay R., Audet C. 2011. Growth and lipid composition of winter flounder juveniles reared under natural and fixed photoperiod and temperature conditions // North American Journal of Aquaculture. V. 73. № 2. P. 89–96. DOI: 10.1080/15222055.2011.544611
- Ghomi M.R., Sohrabnejad M., Zarei M. 2011. Growth rate, proximate composition and fatty acid profile of juvenile kutum *Rutilus frisii kutum* under light/dark cycles // Jordan Journal of Biological Sciences. V. 4. № 1. P. 37–42.
- Hemre G.I., Bjørnevik M., Beattie C., Björnson B.T., Hansen T. 2002. Growth and salt-water tolerance of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*, reared under different combinations of dietary carbohydrate and photoperiod regime // Aquaculture Nutrition. V. 8. № 1. P. 23–32. DOI: 10.1046/j.1365-2095.2002.00186.x
- Huber M., Bengtson D.A. 1999. Effects of photoperiod and temperature on the regulation of the onset of maturation in the estuarine fish *Menidia beryllina* (Cope) (Atherinidae) // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. V. 240. № 2. P. 285–302. DOI: 10.1016/S0022-0981(99)00064-7
- Imsland A.K., Jonassen T.M., Hangstad T.A., Stefansson S.O., Elvegård T.A., Lemmens S.C., Urskog T.C., Nytro A.V., Reynolds P. 2018. The effect of continuous light and compressed photoperiods on growth and maturation in lumpfish *Cyclopterus lumpus* // Aquaculture. V. 485. P. 166–172. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2017.11.053
- Jobling M., Leknes O., Sæther B.S., Bendiksen E.Å. 2008. Lipid and fatty acid dynamics in Atlantic cod, *Gadus morhua*, tissues: influence of dietary lipid concentrations and feed oil sources // Aquaculture. V. 281. № 1–4. P. 87–94. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2008.05.027

- Jonsson B., Jonsson N. 2014. Early environment influences later performance in fishes // *Journal of Fish Biology*. V. 85. № 2. P. 151–188. DOI: 10.1111/jfb.12432
- Khurtina S.N., Murzina S.A., Provotorov D.S., Voronin V.P., Kuritsyn A.E., Nemova N.N. 2024. Fatty acid composition of phospholipids and triacylglycerols of juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* L: grown under different and feeding conditions in aquaculture conditions (North Ossetia-Alania) // *Russian Journal of Developmental Biology*. 2024. V. 55. № 1. P. 1–14.
- Kissil G.W., Lupatsch I., Elizur A., Zohar Y. 2001. Long photoperiod delayed spawning and increased somatic growth in gilthead seabream (*Sparus aurata*) // *Aquaculture*. V. 200. № 3–4. P. 363–379. DOI: 10.1016/S0044-8486(01)00527-0
- Kminkova M., Winterova R., Kucera J. 2001. Fatty acids in lipids of carp (*Cyprinus carpio*) tissues // *Czech Journal of Food Sciences*. V. 19. № 5. P. 177–180.
- Li D., Guo L., Deng B., Li M., Yang T., Yang F., Yang Z. 2018. Long non-coding RNA HR1 participates in the expression of SREBP-1c through phosphorylation of the PDK1/AKT/FoxO1 pathway // *Molecular medicine reports*. V. 18. № 3. P. 2850–2856 DOI: 10.3892/mmr.2018.9278
- Liu K., Liu H., Chi S., Dong X., Yang Q., Tan B. 2018. Effects of different dietary lipid sources on growth performance, body composition and lipid metabolism-related enzymes and genes of juvenile golden pompano *Trachinotus ovatus* // *Aquaculture Research*. V.49. № 2. P. 717–725. DOI: 10.1111/are.13502
- Mäkinen T., Ruohonen K. 1992. Effect of delayed photoperiod on the growth of a Finnish rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum) stock // *Journal of applied ichthyology*. V. 8. № 1-4. P. 40–50. DOI: 10.1111/j.1439-0426.1992.tb00666.x
- Mennigen J.A., Plagnes-Juan E., Figueredo-Silva C.A., Seiliez I., Panserat S., Skiba-Cassy S. 2014. Acute endocrine and nutritional co-regulation of the hepatic omy-miRNA-122b and the lipogenic gene fas in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* // *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*. V. 169. P. 16–24. DOI: 10.1016/j.cbpb.2013.12.002
- Minghetti M., Leaver M.J., Tocher D.R. 2011. Transcriptional control mechanisms of genes of lipid and fatty acid metabolism in the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) established cell line, SHK-1 // *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Molecular and Cell Biology of Lipids*. V. 1811. № 3. P. 194–202. DOI: 10.1016/j.bbalip.2010.12.008
- Murzina S.A., Nefedova Z.A., Pekkoeva S.N., Veselov A.E., Baryshev I.A., Ripatti P.O., Nemova N.N. 2019. Content of fatty acids in forage objects of juveniles of salmonids from rivers of the Lake Onega basin // *Inland water biology*. V. 12. P. 96–103. DOI: 10.1134/S1995082919010152
- Murzina S.A., Voronin V.P., Churova M.V., Ruokolainen T.R., Shulgina N.S., Provotorov D.S., Tikhonova O.V., Nemova N.N. 2022. The effects of low-level helium–neon (He–Ne) laser irradiation on lipids and fatty acids, and the activity of energetic metabolism enzymes and proteome in the blastula stage and underyearlings of the Atlantic salmon *Salmo salar*: A novel approach in salmonid restoration procedures in the North // *Biomolecules*. V. 12. № 1. P. 133. DOI: 10.3390/biom12010133
- Mráz J., Pickova J. 2011. Factors influencing fatty acid composition of common carp (*Cyprinus carpio*) muscle // *Neuroendocrinology Letters*. V. 32. № Suppl 2. P. 3–8.
- Nemova N.N., Nefedova Z.A., Pekkoeva S.N., Voronin V.P., Shulgina N.S., Churova M.V., Murzina S.A. 2020. The Effect of the Photoperiod on the Fatty Acid Profile and Weight in Hatchery-Reared Underyearlings and Yearlings of Atlantic Salmon *Salmo salar* L // *Biomolecules*. V. 10. № 6. P. 845. DOI: 10.3390/biom10060845
- Nefedova Z.A., Murzina S.A., Veselov A.E., Pekkoeva S.N., Ruokolainen T.R., Ruch'ev, M.A., Nemova N.N. 2017. The biochemical variability of the lipid status of juveniles of the brown trout *Salmo trutta* L. inhabiting rivers belonging to the watershed area of the White Sea // *Biology Bulletin*. V. 44. P. 50–54. DOI: 10.1134/S1062359017010083
- Nefedova Z.A., Murzina S.A., Pekkoeva S.N., Voronin V.P., Nemova N.N. 2020. Comparative Characteristics of the Fatty-Acid Composition of Lipids in Factory and Wild Juveniles of Atlantic Salmon *Salmo salar* L // *Contemporary problems of ecology*. V. 13. P. 156–161. DOI: 10.1134/S1995425520020109
- Provotorov D.S., Murzina S.A., Voronin V.P., Manoylova D.I., Kuritsyn A.E., Nemova N.N. 2024. Lipid Profile of Parr and Smolts of Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.) Reared in Aquaculture Under Various Lighting Regimes // *Biology Bulletin*. V. 51. № 1. P. 47–56. DOI: 10.1134/S1062359023604627
- Puvanendran V., Brown J.A. 2002. Foraging, growth and survival of Atlantic cod larvae reared in different light intensities and photoperiods // *Aquaculture*. V. 214. № 1–4. P. 131–151. DOI: 10.1016/S0044-8486(02)00045-5
- Shahkar E., Kim D.J., Mohseni M., Khara H., Yun H., Bai S.C. 2015. Effects of photoperiod manipulation on growth performance and hematological responses of juvenile caspian roach *Rutilus rutilus caspicus* // *Fisheries and aquatic sciences*. V. 18. № 1. P. 51–56. DOI: 10.5657/FAS.2015.0051
- Sheridan M.A. 1989. Alterations in lipid metabolism accompanying smoltification and seawater adaptation of salmonid fish // *Aquaculture*. V. 82. № 1–4. P. 191–203. DOI: 10.1016/0044-8486(89)90408-0
- Shinomiya A., Adachi D., Shimmura T., Tanikawa M., Hiramatsu N., Ijiri S., Naruse K., Sakaizumi M., Yoshimura T. 2023. Variation in responses to photoperiods and temperatures in Japanese medaka from different latitudes // *Zoological Letters*. V. 9. № 1. P. 16. DOI: 10.1186/s40851-023-00215-8
- Sonmez A.Y., Hisar O., Hisar S.A., Alak G., Aras M.S., Yanik T. 2009. The effects of different photoperiod regimes on growth, feed conversion rate and survival of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) fry // *J. Anim. Vet. Adv.* V. 8. P. 760–763.
- Spangenberg D.K., Fuhrman A.E., Larsen D.A., Beckman B.R. 2023. A correlation between seasonally changing photoperiod, whole body lipid, and condition factor in juvenile spring Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) // *Plos one*. V. 18. № 5. P. e0285380. DOI: 10.1371/journal.pone.0285380
- Sugiyama M., Takenaga F., Kitani Y., Yamamoto G., Okamoto H., Masaoka T., Araki K., Nagoya H., Mori T. 2012. Homozygous and heterozygous GH transgenesis alters fatty acid composition and content in the liver of Amago salmon (*Oncorhynchus masou ishikawae*) // *Biology Open*. V. 1. № 10. P. 1035–1042. DOI: 10.1242/bio.20121263

- Tachtsis B., Camera D., Lacham-Kaplan O. 2018. Potential roles of n-3 PUFAs during skeletal muscle growth and regeneration // *Nutrients*. V. 10, № . 3. p. 309. DOI: 10.3390/nu10030309
- Takeuchi T., Watanabe T. 1977. Requirement of carp for essential fatty acids // *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* V. 43. P. 541–551.
- Taylor J.F., Migaud H., Porter M.J.R., Bromage N.R. 2005. Photoperiod influences growth rate and plasma insulin-like growth factor-I levels in juvenile rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* // *Gen. Comp. Endocrinol.* V. 142. № 1–2. P. 169–185. DOI: 10.1016/j.yggen.2005.02.006
- Tian J., Wen H., Zeng L.B., Jiang M., Wu F., Liu W., Yang C.G. 2013. Changes in the activities and mRNA expression levels of lipoprotein lipase (LPL), hormone-sensitive lipase (HSL) and fatty acid synthetase (FAS) of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) during fasting and re-feeding // *Aquaculture*. V. 400. P. 29–35. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2013.01.032
- Toneys M.L., Coble D.W. 1980. Mortality, hematocrit, osmolality, electrolyte regulation, and fat depletion of young-of-the-year freshwater fishes under simulated winter conditions // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. V. 37. № . 2. P. 225–232. DOI: 10.1139/f80-029
- Villamizar N., Blanco-Vives B., Migaud H., Davie A., Carboni S., Sanchez-Vazquez F.J. 2011. Effects of light during early larval development of some aquacultured teleosts: A review // *Aquaculture*. V. 315. № . 1–2. P. 86–94. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2010.10.036
- Villarreal C.A., Thorp J.E., Miles M.S. 1988. Influence of photoperiod on growth changes in juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L // *Journal of Fish Biology*. V. 33. № . 1. P. 15–30. DOI: 10.1111/j.1095-8649.1988.tb05445.x
- Wei H., Cai W.J., Liu H.K., Han D., Zhu X.M., Yang, Y.X., Jin J.Y., Xie S.Q. 2019 a. Effects of photoperiod on growth, lipid metabolism and oxidative stress of juvenile gibel carp (*Carassius auratus*) // *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*. V. 198. P. 111552. DOI: 10.1016/j.jphotobiol.2019.111552
- Wei H., Li H.D., Xia Y., Liu H.K., Han D., Zhu X.M., Yang Y.X., Jin J.Y., Xie S.Q. 2019 b. Effects of light intensity on phototaxis, growth, antioxidant and stress of juvenile gibel carp (*Carassius auratus gibelio*) // *Aquaculture*. V. 501. P. 39–47. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2018.10.055
- Wang W., Su S., Dong P., Feng W., Li J., Zhang C., Tang Y. 2023. Effects of Seasonal Photoperiod on Growth, Lipid Metabolism, and Antioxidant Response in the Huanghe Carp (*Cyprinus carpio haematopterus*) // *Fishes*. V. 8. № . 12. P. 595. DOI:10.3390/fishes8120595
- Wang W., Su S., Dong P., Feng W., Li J., Zhang C., Tang Y. 2024. Effects of simulated winter short photoperiods on the microbiome and intestinal metabolism in Huanghe carp (*Cyprinus carpio haematopterus*) // *Frontiers in Endocrinology*. V. 14. P. 1293749. DOI: 10.3389/fendo.2023.1293749
- Woo N.Y.S., Bern H.A., Nishioka R.S. 1978. Changes in body composition associated with smoltification and premature transfer to seawater in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and king salmon (*O. tshawytscha*) // *Journal of Fish Biology*. V. 13. № . 4. P. 421–428. DOI: 10.1111/j.1095-8649.1978.tb03450.x
- Xu H., Shi C., Ye Y., Mu C., Wang C. 2022. Photoperiod-independent diurnal feeding improved the growth and feed utilization of juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) by inducing food anticipatory activity // *Frontiers in Marine Science*. V. 9. P. 1029483. DOI: 10.3389/fmars.2022.1029483
- Xu H., Turchini G.M., Francis D.S., Liang M., Mock T.S., Rombenso, A., Ai Q. 2020. Are fish what they eat? A fatty acid's perspective // *Progress in Lipid Research*. V. 80. P. 101064. DOI: 10.1016/j.plipres.2020.101064
- Yamamoto T., Shima T., Furuita H., Shiraishi M., Sánchez-Vázquez F.J., Tabata, M.I. 2001. Influence of decreasing water temperature and shortening of the light phase on macronutrient selfselection by rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* and common carp *Cyprinus carpio* // *Fisheries science*. V. 67. № . 3. P. 420–429. DOI: 10.1046/j.1444-2906.2001.00260.x
- Yeganeh S. 2012. Seasonal changes of blood serum biochemistry in relation to sexual maturation of female common carp (*Cyprinus carpio*) // *Comparative Clinical Pathology*. V. 21. P. 1059–1063. DOI: 10.1007/s00580-011-1229-0
- Ytrestøyl T., Hjelle E., Kolarevic J., Takle H., Rebl A., Afanasyev S., Krasnov A., Brunsvik P., Terjesen B.F. 2023. Photoperiod in recirculation aquaculture systems and timing of seawater transfer affect seawater growth performance of Atlantic salmon (*Salmo salar*) // *Journal of the World Aquaculture Society*. V. 54. № . 1. P. 73–95. DOI: 10.1111/jwas.12880
- Zolfaghari M., Imanpour M.R., Najafi E. 2011. Effect of photoperiod and feeding frequency on growth and feed utilization of fingerlings Persian sturgeon (*Acipenser persicus*) // *Aquaculture research*. V. 42. № . 11. P. 1594–1599. DOI: 10.1111/j.1365-2109.2010.02749.x

Поступила в редакцию 17.04.2024 г.
Принята после рецензии 27.06.2024 г.