

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологии Карельского научного центра
Российской академии наук

На правах рукописи



НАЗАРОВА

Марина Александровна

ЛИПИДНЫЙ СОСТАВ ТКАНЕЙ РАДУЖНОЙ ФОРЕЛИ

PARASALMO MYKISS (WALBAUM, 1792),

ВЫРАЩЕННОЙ НА РАЗЛИЧНЫХ КОМБИКОРМАХ

Диссертация на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

03.02.06 – ихтиология

03.01.04 – биохимия

Научный руководитель:

чл.-корр.РАН, д.б.н., профессор Немова Нина Николаевна

Петрозаводск – 2014

СОДЕРЖАНИЕ

СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМЫХ СОКРАЩЕНИЙ.....	5
ВВЕДЕНИЕ.....	6
ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	11
1. Культивирование радужной форели <i>Parasalmo mykiss</i> (Walbaum, 1792)	11
2. Особенности функционирования садковых форелевых хозяйств.....	13
3. Кормление лососевых рыб в аквакультуре	15
3.1. Химический состав кормов, используемых при культивировании форели <i>Parasalmo mykiss</i> (Walbaum, 1792)....	17
4. Показатели липидного обмена тканей радужной форели <i>Parasalmo mykiss</i> (Walbaum, 1792).....	19
4.1. Состав и биологическая роль липидов в тканях рыб	19
4.1.1. Структурные липиды – фосфолипиды и холестерин	19
4.1.2. Запасные липиды – триацилглицерины и эфиры холестерина...	21
4.1.3. Жирные кислоты	21
4.2. Тканевая липаза.....	23
5. Переваривание и всасывание липидов у радужной форели <i>Parasalmo mykiss</i> (Walbaum, 1792).....	23
6. Влияние химического состава комбикормов на липидные параметры тканей форели и морфометрические показатели рыб.....	25
6.1. Липидные параметры тканей и основные морфометрические показатели рыб в зависимости от состава и содержания фосфолипидов в комбикорме	26
6.2. Липидные параметры тканей и основные морфометрические показатели рыб в зависимости от содержания холестерина в комбикорме.....	27
6.3. Липидные параметры тканей и основные морфометрические	

показатели рыб в зависимости от жирнокислотного состава комбикормов.....	27
7. Сезонная динамика липидного состава в тканях радужной форели <i>Parasalmo mykiss</i> (Walbaum, 1792).....	31

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ 34

1. Объект исследования.....	34
2. Характеристика водоема	34
3. Характеристика кормов	34
4. Постановка эксперимента	34
5. Ихтиологические методы	36
6. Биохимические методы	37
6.1. Фиксация материала	38
6.2. Определение содержания общих липидов	38
6.3. Определение содержания фосфолипидов	42
6.4. Определение жирнокислотного состава	44
6.5. Определение активности тканевой липазы (КФ 3.1.1.79).....	46
6.6. Определение содержания общего белка	46
7. Статистическая обработка данных.....	47

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ..... 48

*Глава 1. Химический состав комбикормов для радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792)..... 48*

1.1. Содержание общего белка в комбикормах.....	48
1.2. Содержание общих липидов и фосфолипидов в комбикормах...	48
1.3. Содержание жирных кислот в комбикормах	51
1.3.1. Содержание жирных кислот в общих липидах комбикормов....	51
1.3.2. Содержание жирных кислот в триацилглицеринах комбикормов.....	54
1.3.3. Содержание жирных кислот в фосфолипидах комбикормов....	56

Глава 2. Морфометрические параметры радужной форели <i>Parasalmo mykiss</i> (Walbaum, 1792), выращенной на разных комбикормах.....	58
Глава 3. Показатели липидного обмена тканей радужной форели <i>Parasalmo mykiss</i> (Walbaum, 1792), выращенной на разных комбикормах	59
3.1. Липидный состав внутреннего жира радужной форели <i>Parasalmo mykiss</i> (Walbaum, 1792)	59
3.2. Липидный состав мышц радужной форели <i>Parasalmo mykiss</i> (Walbaum, 1792)	69
3.3. Липидный состав печени радужной форели <i>Parasalmo mykiss</i> (Walbaum, 1792)	80
3.4. Активность тканевой липазы в мышцах, печени и внутреннем жире радужной форели <i>Parasalmo mykiss</i> (Walbaum, 1792)	84
ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ	86
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	101
ВЫВОДЫ	103
ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ	104
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	105
ПРИЛОЖЕНИЕ	127

СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМЫХ СОКРАЩЕНИЙ

- АК – арахидоновая кислота
ГСИ – гепато-соматический индекс
ДГК – докозагексаеновая кислота
ДПК – докозапентаеновая кислота
ЖК – жирные кислоты
ЖКТ – желудочно-кишечный тракт
МНЖК – мононенасыщенные жирные кислоты
НЖК – насыщенные жирные кислоты
ОЛ – общие липиды
ПНЖК – полиненасыщенные жирные кислоты
СФМ – сфингомиелин
ТАГ – триацилглицерины
ФИ – фосфатидинозитол
ФЛ – фосфолипиды
ФС – фосфатидилсерин
ФХ – фосфатидилхолин,
ФЭА – фосфатидилэтанолламин
ХС – холестерин
ЭПК –эйкозапентаеновая кислота
ЭХС – эфиры холестерина

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Решение вопросов рационального использования ресурсов внутренних водоемов относится к числу важнейших актуальных направлений современной биологии, включающих исследования в области ихтиологии, гидробиологии, физиологии, биохимии. Снижение вылова ценных видов рыб из естественных водоемов компенсируется их интенсивным выращиванием в искусственных условиях, в большей степени в морских акваториях (Моисеев и др., 2002; Мухачев, 2005; Бурлаченко, 2008; Рыжков, 2010; Eurofish, 2003; Tocher et al., 2004; Emre et al., 2007; FAO, 2009). В тоже время наличие большого количества глубоководных озер с чистой водой на северо-западе России позволяет развивать садковое рыбоводство радужной форели в открытых пресных водоемах.

Для реализации основной задачи форелевых хозяйств, связанной с накоплением мышечной массы у рыб за короткий период времени, в качестве источника пищи используют искусственные корма. Численность садковых хозяйств в последнее десятилетие резко возросла, в связи с чем, увеличилась потребность в кормах, что привело к резкому дефициту сырья для их производства (FAO, 2008; Hua, Bureau, 2009). Комбикорма для аквакультуры лососевых рыб преимущественно производят из отходов промыслового рыболовства. Экономически обоснованным альтернативным источником сырья служат продукты растительного происхождения (масла, протеин гороха, глютин кукурузы и другие), которые, однако, не характерны для естественной пищи хищных рыб.

Состав пищи в первую очередь влияет на метаболизм рыб, который определяет интенсивность их роста и развития, а также качество реализуемой форелеводами продукции (Дгебуадзе, 2001; Ruyter et al., 2010; Sotoudeh et al., 2010; Yun et al., 2011). В настоящее время активно изучается влияние различных составов комбикормов на морфометрические и физиолого-биохимические характеристики культивируемых рыб, особенно лососевых,

однако эти вопросы остаются все еще слабоизученными (Tocher et al., 2003; Hua, Bureau., 2009; Brown et al., 2010).

Липиды относятся к одним из наиболее информативных показателей метаболизма рыб, поскольку они играют важную роль в пластическом и энергетическом обменах, служат предшественниками стероидных гормонов, эйкозаноидов, а также выполняют ряд других функций (Крепс, 1979; Сидоров, 1983; Аврова, 1998; Dawson, 1957). Поэтому, результаты изучения ответной реакции липидного обмена у рыб, выращиваемых в условиях аквакультуры на кормах различного состава, имеют не только фундаментальное значение, расширяющее представление о функциях липидов, но и могут быть основой практических рекомендаций для научного обоснования качества используемых комбикормов в садковом рыбоводстве.

Цель работы – определить влияние комбикормов разного состава на показатели липидного метаболизма в тканях радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) в процессе роста рыб.

Задачи исследования:

1. Изучить биологические и морфометрические характеристики радужной форели, выращенной на разных комбикормах.
2. Провести сравнительный анализ липидного состава тканей радужной форели и комбикормов, используемых при культивировании рыб.
3. Выявить особенности сезонной динамики липидного состава тканей радужной форели в зависимости от режима кормления рыб и состава корма.
4. Оценить изменение липидного состава тканей радужной форели при смене комбикормов.

Положения, выносимые на защиту:

1. Активность ростовых процессов радужной форели в условиях аквакультуры зависит от количественного и качественного состава структурных компонентов в комбикормах, используемых при выращивании рыб.

2. Распределение жирных кислот триацилглицеринов в депонирующих липиды тканях радужной форели определяется соотношением жирных кислот в общих липидах корма.

3. Модификация структурных липидов в тканях радужной форели зависит в большей степени от изменений температурного режима водоема, чем от состава комбикормов.

Личное участие автора. Сбор и обработка материала исследования, проведение лабораторных экспериментов и статистического анализа полученных данных, интерпретация и обобщение полученных результатов, формулировка выводов, написание научных публикаций выполнены автором лично.

Научная новизна. Получены новые данные о влиянии комбикормов на липидный состав внутреннего жира, мышц, печени и морфометрические параметры радужной форели. Установлена зависимость липидных показателей тканей форели и параметров, характеризующих физиологическое состояние рыб, от состава корма. Впервые приведены данные о сезонной динамике уровня жирных кислот фосфолипидов и триацилглицеринов в мышцах, печени и внутреннем жире радужной форели, выращенной в открытых садковых хозяйствах северо-запада России. Впервые проанализировано изменение содержания липидных компонентов в тканях форели при переводе рыб на корм иного состава в условиях пресных северных вод. Применен комплексный подход при оценке исследованных показателей.

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты работы существенно дополняют имеющиеся данные о годовой динамике содержания липидных компонентов в тканях лососевых рыб, и ее зависимости от состава используемых при культивировании рыб кормов. Полученные данные и сделанные на их основе выводы могут послужить основой для изучения роли липидных компонентов в реализации различных стратегий биохимических адаптаций гидробионтов.

Предложены критерии выбора комбикормов, оптимальных для выращивания радужной форели в условиях северо-запада России.

Выявленные особенности липидного обмена лососевых рыб при смене сезонов и рациона питания рыб могут быть использованы в технологии производства товарной форели и мониторинговых исследованиях. Результаты исследования могут использоваться при чтении курсов лекций по биологической химии, экологической биохимии, рыбоводству, аквакультуре в высших и средних специальных учебных заведениях.

Апробация работы. Основные результаты работы были доложены и обсуждены на конференциях различного уровня: III Международной конференции «Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов» (Петрозаводск, 2010), Международной конференции «Воспроизводство естественных популяций ценных видов рыб» (Санкт-Петербург, 2010), First International seminar and PhD workshop «Current problems of physiology and biochemistry of aquatic organisms» (Petrozavodsk, 2010), Международной конференции «Садковое рыбоводство. Состояние и перспективы развития» (Петрозаводск, 2010), Всероссийской конференции с международным участием «Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов» (Борок, 2011), Всероссийской конференции с международным участием «Экологические проблемы пресноводных рыбохозяйственных водоемов России» (Казань, 2011), Всероссийской конференции с международным участием «Физиологические, биохимические и молекулярно-генетические механизмы адаптаций гидробионтов» (Борок, 2012), Международной научной конференции «Молодые исследователи – регионам» (Вологда, 2013).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 16 печатных работ, в том числе 2 статьи в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК.

Объем и структура диссертации. Диссертация изложена на 150 страницах машинописного текста, содержит 23 таблицы, 11 рисунков и состоит из введения, обзора литературы, описания материалов и методов исследования, результатов исследования, обсуждения, заключения, выводов и приложения, состоящего из 24 таблиц. Список цитируемой литературы включает 225 источников, в том числе 144 работы зарубежных авторов.

Благодарности. Автор выражает глубокую признательность своим учителям и наставникам: научному руководителю – член-корр. РАН, д.б.н., профессору Н.Н. Немовой; научному консультанту – ст.н.с., к.б.н. О.Б. Васильевой за руководство, внимание и поддержку. Искренне благодарю за всестороннюю помощь, ценные советы и рекомендации сотрудников ИБ КарНЦ РАН – коллектив лаборатории экологической биохимии; гл.н.с., д.б.н., профессора В.А. Илюху; гл.н.с., д.б.н. О.П. Стерлигову. Автор признателен учредителям и сотрудникам ООО «Ладожская форель» за помощь в постановке эксперимента и получении биологического материала.

Работа выполнялась при финансовой поддержке грантов РФФИ (№№ 11-04-00167-а и 13-04-90714-мол-рф-нр) и программы Президента РФ для господдержки ведущих научных школ (РФ НШ – 3731.2010.4 и НШ – 1642.2012.4).

ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1. Культивирование радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792)

Промышленное выращивание гидробионтов (аквакультура) – относительно новое направление антропогенной деятельности, несмотря на то что упоминания о первых опытах по рыборазведению в Китае известны еще с 1100 года до н.э. (Никитина и др., 2003). Культивирование рыб позволяет компенсировать снижение вылова ценных видов рыб из естественных водоемов и удовлетворять спрос населения в продуктах с высоким содержанием белка (Моисеев и др., 2002; Мухачев, 2005; Бурлаченко, 2008; Рыжков и др., 2010; Мухачев, 2013; Eurofish, 2003; Tocher et al., 2004; FAO, 2005; De Koning, 2005; Emre et al., 2007). По прогнозам, потребление рыбы в развивающихся странах увеличится на 57 % – с 62,7 млн.т в 1997 г. до 98,6 млн.т в 2020 году (Власов, 2010). Лососевые рыбы являются ценными объектами промыслового рыболовства и промышленного рыбоводства. При этом ключевым фактором, лимитирующим наращивание объемов производства аквакультуры в целом, и лососеводства в частности, является доступность качественных кормов (Leaver et al., 2006; FAO, 2009). Состав пищи напрямую определяет интенсивность роста рыб, скорость увеличения мышечной массы, количество икры и качество реализуемой форелеводами продукции в целом (Дгебуадзе, 2001; Ruyter et al., 2010; Sotoudeh et al., 2010; Yun et al., 2011).

Среди объектов рыборазведения радужная форель *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) обладает важными пищевыми качествами и поэтому служит одним из самых ценных культивируемых видов рыб. Выращивание лососевых рыб связано с рядом трудностей, поскольку они достаточно прихотливы к температурному и газовому режимам водоема. Радужная форель холодолюбивая, пойкилотермная рыба. Оптимальной температурой для ее роста и развития считается 16-19 °С (Мартышев, 1973). Температура воды, равная 25 °С, считается верхним пределом жизнеспособности форели, при температуре ниже 10 °С происходит задержка ее роста и развития

(Александров, 2005). Не менее важен и газовый режим водоема, оптимальная концентрация кислорода для выращивания товарной форели 9-12 мг/л. Значительное перенасыщение воды кислородом и азотом ведет к возникновению пузырьковой болезни рыб всех возрастов (Никитина и др., 2003). Оптимальное содержание угольной кислоты (H_2CO_3) в воде при выращивании радужной форели составляет 40-60 мг/л. Более низкий уровень H_2CO_3 может привести к угнетению дыхания (аритмии), повышенный – к появлению признаков отравления организма, а именно: увеличенной возбудимости и нарушению равновесия у рыб. Как молодь, так и взрослые рыбы предпочитают рассеянный свет, а при высоком уровне солнечного света, форель находится в угнетенном состоянии (Титарев, 1980; Александров, 2005). Скорость течения воды в месте форелевых хозяйств должна быть 0,2-0,5 м/с. При ее увеличении темп роста лососевых рыб замедляется, так как возрастают затраты рыб на обмен веществ, а при более низкой скорости течения воды снижается естественное поступление кислорода и очищение воды в садках (Александров, 2005).

Водоемы республики Карелия обладают всеми необходимыми условиями для выращивания радужной форели: глубоководностью, чистой прозрачной водой с высоким уровнем кислорода и амплитудой годовых температур от 0 °С до + 22 °С, что позволило республике Карелия выйти на первое место в России по производству радужной форели (Рыжков, 2010). По данным общества форелеводов Карелии, на территории республики функционирует 52 садковых рыбных хозяйства, самые крупные из которых расположены на территории Сегозера, Ладожского и Онежского озер (Артамонов, 2009). Ежегодно (с 2008 года) в хозяйствах Карелии выращивается более 10000 тонн товарной форели (Рыжков, 2010). В настоящее время форелеводство является одним из самых приоритетных отраслей развития экономики северо-западного региона России.

2. Особенности функционирования садковых форелевых хозяйств

Садковые рыбные хозяйства можно разделить на полносистемные и неполносистемные. В полносистемных хозяйствах проходят все этапы жизненного цикла форели: эмбриональный, личиночный, мальковый, период неполовозрелого организма с двумя подпериодами – мальковым и полового созревания, этап половозрелого организма (Васнецов, 1953; Никольский, 1974). Достижение поставленной задачи реализуется вследствие наличия возможностей содержания и обслуживания маточного стада, базы для инкубации икры и подращивания личинок и мальков, садков и садковых линий для выращивания посадочного материала и товарной рыбы (Рыжков, Кучко, 2008). Соотношение производителей в маточном стаде поддерживается на уровне 2:1 половозрелых самок (возраста 3+-5+) и самцов (2+-4+) соответственно (Власов, 2010). В преднерестовый период, за 2-3 месяца до начала нереста, производителей форели содержат совместно. Следует учитывать, что разные породы форели нерестятся в разное время, и в связи с постоянным скрещиванием особей различных пород между собой чистых линий радужной форели в хозяйствах не существует и нерест рыб маточного стада возможен с сентября по май (Рыжков и др., 2000; Проблемы аквакультуры, 2005). Созревшие половые продукты 5-6 самок и 3-5 самцов перемешивают с небольшим количеством воды. Данный способ оплодотворения икры называют сухим, он был впервые разработан В.П. Врасским в 1857 г. (Пушкарев, 1905; Рыжков и др., 2011). При переходе рыб полностью на экзогенное питание начинается мальковый период. Мальки массой от 1 г до 15 г в возрасте от одного (рыбы, нерестящиеся в апреле) до семи месяцев (рыбы, нерест которых проходит в сентябре) уже могут служить в качестве посадочного материала в садки для последующего товарного выращивания (Рыжков, Кучко, 2008).

Полносистемные форелевые фермы республики Карелия не могут в полной мере восполнить потребность садковых рыбных хозяйств нашего региона в посадочном материале, который приходится закупать в Финляндии, Англии, Дании и других государствах. Подавляющее большинство форелевых

ферм республики Карелия развивается в направлении товарного рыбоводства, в производственном процессе которых отсутствуют этапы оплодотворения и инкубации икры, подрост личинок. Технологическая схема таких хозяйств начинается с приобретения посадочного материала – молоди рыб – в весенний период и их размещения в садки. По данным ряда авторов, для осуществления выращивания товарной форели плотность посадочного материала в садках не должна превышать 200 шт/м² при массе 10-15 граммов. Погружение садка в воду осуществляется на глубину 3 метра при общей глубине не менее 4 метров (Александров, 2005, Титарев, 2007). Летний период характеризуется активным ростом рыб данного возраста (Pankhurst, King, 2010). К осени сеголетки достигают массы до 150 граммов и зимуют. Во время зимовки рыб необходимо соблюдать ряд условий: температура воды должна быть минимум 1 °С, садки необходимо предохранять от замерзания, проводить контроль состояния рыб и периодически подкармливать (1 раз в 3 суток) (Рыжков, Кучко, 2005). После зимовки годовиков сортируют на несколько размерно-весовых групп и рассаживают в садки для товарного выращивания.

В летне-осенний (нагульный) период осуществляется активное кормление рыб, данный период характеризуется наиболее интенсивным приростом массы. К концу осени ювенильные особи возраста 1+ (весенненерестящиеся) или 2 (осенненерестящиеся) достигают 1200 граммов и могут быть либо уже реализованы, либо отправлены на зимовку и реализованы уже следующей осенью при массе до 2500 граммов и в возрасте 2+ или 3 (в зависимости от расы). Реализация рыб в этом возрасте позволяет получить икру, в качестве дополнительного продукта. Культивирование радужной форели выше трех с половиной лет нерентабельно и оправдано лишь в случае использования рыбы для маточного стада.

На протяжении всего периода выращивания рыб периодически осуществляется их сортировка, поскольку рост рыб одной популяции является неравномерным, и крупные особи доминируют над более мелкими, съедая весь корм. Для сортировки рыб применяют различные устройства – сортировочный аппарат, сортировочный лоток, сортировочный ящик, работа

которых заключается в разделении форели на группы в зависимости от ее линейно-весовых характеристик.

Форелеводы периодически проводят контроль температуры и уровня кислорода в воде, оценку роста и здоровья рыб, а также их количественный учет с целью подбора наиболее оптимальных условий выращивания рыб (Рыжков, Кучко, 2008).

3. Кормление лососевых рыб в аквакультуре

Кормовыми объектами свободноживущей молоди форели в основном являются организмы бентоса (личинки хирономид, поденок, ручейников, мошек) и наземные насекомые. Достигнув длины 75-80 мм, форель начинает питаться рыбой. Взрослые особи обладают широким спектром питания: водные и наземные позвоночные, рыбы, амфибии и даже мелкие млекопитающие (грызуны) (Савваитова и др., 1973; Черешнев и др., 2001; Атлас..., 2002). Проводить кормление рыб в условиях аквакультуры пищей, характерной для их естественного образа жизни, не рентабельно, в связи с чем их кормление осуществляется искусственными комбикормами. Развитие кормопроизводства идет параллельно с развитием аквакультуры. Еще три десятка лет назад кормление рыб осуществляли пастообразными кормами. В настоящее время в связи с усовершенствованием производственных технологий кормопроизводства, используются не просто сухие гранулированные комбикорма, а экструдированные корма, которые благодаря воздействию давления и высокой температуры меняют плотность, и, таким образом, получают плавающие и медленно тонущие гранулы кормов (Рыжков, Кучко, 2005).

Производители комбикормов выпускают корма различного диаметра от 0,4 мм (фракция корма 0,4) до 12 мм (фракция 12,0). Применение той или иной фракции корма зависит от линейно-весовых характеристик рыб. Стартовые корма используются для кормления личинок и мальков, частицы корма называются «крупкой» и ее размеры варьируют от 0,4 мм до 3,0 мм в диаметре. Продукционные корма используются при выращивании

посадочного материала, частицы данных кормов называются «гранулами», диаметр которых колеблется от 1,5 до 12 мм. При производстве продукционных и стартовых кормов используют различный количественный и качественный состав исходных компонентов.

Кормление рыб осуществляется с определенной частотой, которая зависит от линейно-весовых характеристик рыб и их возраста, а также от температуры воды и содержания в ней кислорода. Так, мальков следует кормить до 10 раз в день при температуре 16 °С, в то время как двухлеток при тех же условиях – лишь 2 раза. Пример суточной нормы кормления радужной форели в зависимости от температуры воды и массы рыбы представлен в Таблице 1 (Щербина, Гамыгин, 2006).

Таблица 1 – Суточная норма кормления радужной форели в зависимости от температуры воды и массы рыбы, % массы тела (Щербина, Гамыгин, 2006)

Температура, °С	Масса рыб, г							
	до 0,5	0,5- 5	5- 10	10- 40	40- 100	100- 200	200- 1000	более 1000
2	3,2	1,8	1,5	1,0	0,8	0,6	0,5	0,4
4	3,7	2,1	1,8	1,3	1,0	0,8	0,6	0,5
6	4,3	2,5	2,2	1,5	1,2	1,0	0,7	0,6
8	5,0	2,9	2,6	1,8	1,4	1,2	0,9	0,6
10	5,9	3,4	3,0	2,1	1,6	1,4	1,1	0,7
12	6,9	4,1	3,5	2,4	1,9	1,6	1,3	0,9
14	7,8	4,7	4,1	2,7	2,1	1,8	1,5	1,0
16	8,3	5,3	4,8	3,2	2,4	2,1	1,7	1,1
18	8,7	5,7	5,2	3,6	2,7	2,3	1,9	1,2
20	8,1	5,1	4,4	3,0	2,1	1,9	1,6	1,0

Немаловажное значение имеет масса комбикорма, скормленного рыбам за сутки, поскольку как недокорм, так и перекорм форели приводит к снижению ее темпов роста (Emre et al., 2007). При расчете суточного рациона комбикормов необходимо учитывать предложенный производителями кормов кормовой коэффициент (Мухачев, 2005), обозначающий массу корма (в г), которую следует дать рыбе, чтобы получить прирост ее массы на один грамм. Значение данного коэффициента находится в тесной связи с качественным составом и соотношением компонентов в комбикормах.

3.1. Химический состав кормов, используемых при культивировании форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792)

Кормление рыб осуществляется комбикормами различных торговых марок и фракций, качество которых определяется, в первую очередь, составом и количественным соотношением основных классов веществ – белков, липидов и углеводов.

Рыбы отличаются высокой потребностью в белке, которая существенно превышает таковую у высших позвоночных (Иванов, 2011). Необходимость лососевых рыб в высокобелковой пище сложилась в процессе эволюции и связана с их питанием преимущественно животными организмами (Атлас..., 2002; Necht, Jones, 2009). По данным ряда исследователей, необходимый уровень белка в сухих гранулированных кормах для сеголеток форели должен составлять 57-60 % сухой массы, для двухлеток – 45-50 % сухой массы (Остроумова, 2012; Halwer et.al., 2002; Gümüő, İkiz, 2009). Причем потребность в белке у молоди выше, чем у старших возрастных групп рыб (Остроумова, 2012).

Природная пища лососевых рыб не богата углеводами, и виды данного семейства не приспособлены к высокому содержанию их в рационе. Потребность в энергии у них обеспечивается в основном за счет белков и липидов. Коуи и Сарджент (1983) установили, что допустимое содержание углеводов в кормах для холодолюбивых рыб не должно превышать 25 %, в этом случае углеводов могут служить эффективным источником энергии. Превышение их содержания выше указанных пределов может вызвать нарушения в обмене веществ: в печени накапливается гликоген, приводя к гепатомегалии (возможно увеличение размеров печени в 2 раза и более), отмечается жировое перерождение органа и другие отклонения от физиологической нормы (Григорьев, Седова, 2008; Hilton, Arkinson, 1982; Spannhof, Plantikow, 1983).

Липиды, благодаря гетерогенности своего строения, выполняют ряд важных функций. Данные соединения служат окислительными субстратами в

энергетическом обмене у рыб, входят в состав биомембран, являются источником незаменимых жирных кислот, жирорастворимых физиологически активных веществ (витаминов А, D, Е, К, F) и выполняют ряд других важных функций (Крепс и др., 1968; Крепс, 1981; Ленинджер, 1985; Tocher et al., 2008).

С начала развития аквакультуры исследователи пытались определить оптимальное содержание липидов в корме для радужной форели. Причем их представления менялись в течение времени. В 50-60-е годы предлагалось ограничивать содержание липидов в составе пастообразных кормов до 3-5 % сухой массы (Phillips, 1970), что объяснялось жировой дегенерацией печени лососевых рыб при использовании кормов с высоким содержанием липидов. Однако, как выяснилось позже, причинами данного заболевания послужило применение недоброкачественных кормов (Факторович, 1967) и несбалансированность их состава – избыток углеводов, дефицит витаминов, отдельных аминокислот (Остроумова, 2001).

В настоящее время используются сухие гранулированные корма с содержанием липидов до 30 % сухой массы. Данный уровень липидов оптимален для поддержания жизнедеятельности рыб и минимизирует включение белков в энергетический обмен (Ogino et al., 1979; Ali et al., 2008; Grisdale-Helland et al., 2008). Более высокий уровень липидов приводит к жировой дистрофии печени, а их дефицит может привести к задержке темпов роста и развития рыб (Csengeri et al., 1986; Carter, 2003).

Сочетание абиотических факторов и физиологического состояния рыб определяет необходимый для успешного роста и развития лососевых рыб уровень белков и липидов в корме. Молодь форели нуждается в корме с высоким содержанием белка (более 50%) и низким содержанием липидов. По мере взросления рыбы уровень липидов в корме должен увеличиваться, а концентрация белка – снижаться (Остроумова, 2012). С увеличением температуры в пределах оптимума (для форели 12-16°С) у рыб повышается интенсивность пластического и энергетического обменов; при этом скорость

увеличения пластического обмена опережает скорость нарастания энергетического (Black, Pickering, 1998; Woo, Bruno, 2011).

4. Показатели липидного обмена тканей радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792)

Изучение обмена липидов в тканях радужной форели включает в себя оценку уровня субстратов и продуктов реакций ассимиляции и диссимиляции липидов; исследование активности ферментов, катализирующих те или иные реакции обмена; а также анализ экспрессии генов, участвующих в метаболизме липидов в тканях живых организмов. Ниже представлен обзор о показателях липидного обмена, которые исследовались в данной работе.

4.1. Состав и биологическая роль липидов в тканях рыб

Липиды, в зависимости от строения, делятся на три группы: простые липиды, сложные липиды, предшественники и производные липидов. К простым липидам относят ацилглицерины; воска. Сложные липиды включают фосфолипиды, которые делятся на сфингозин-содержащие и глицерин-содержащие; гликолипиды, включающие цереброзиды; стероиды; сульфолипиды; аминолипиды; липопротеины. Предшественники и производные липидов включают в себя свободные жирные кислоты, глицерин, холестерин и другие спирты, альдегиды жирных кислот и жирорастворимые витамины (Березов, Коровкин, 1998).

4.1.1. Структурные липиды – фосфолипиды и холестерин

Фосфолипиды (ФЛ) – группа полярных липидов, содержащая в своем составе остаток фосфорной кислоты. Содержание ФЛ в печени радужной форели достигает 44 % суммы всех липидов (Hazel, Williams, 1990). Фосфолипиды выполняют в организме рыб ряд важных функций:

1. Структурообразующая. Благодаря наличию в их структуре гидрофильной и гидрофобной части ФЛ формируют биомембраны клеток и определяют ее

физико-химические характеристики (Hochachka, Mommsen, 1995; Tocher et al., 2008).

2. Транспортная. Фосфолипиды входят в состав липопротеинов, а также участвуют в транспорте ионов через клеточные мембраны (Бергельсон, 1975).
3. Регуляторная. ФЛ являются предшественниками ряда важных биологически активных веществ – медиаторов метаболизма, таких как эйкозаноиды, диацилглицерины, инозинфосфаты и другие (Tocher et al., 2003; Tocher, 2003).
4. Энергетическая. ФЛ имеют в своем составе жирные кислоты, которые могут расходоваться в качестве источника энергии, например, при длительном голодании или нересте (Tocher et al., 2008).

Превалирующим фосфолипидом в тканях рыб является фосфатидилхолин (ФХ), его концентрация в гепатоцитах радужной форели может составлять 53 % общей суммы фосфолипидов (Zehmer, Hazel, 2005). Вторым по количественному содержанию компонентом фосфолипидов является фосфатидилэтаноламин (ФЭА), составляющий в органах рыб от 5 до 30% общей суммы фосфолипидов (Сидоров, 1983; Tocher et al., 2008). ФХ и ФЭА метаболически связаны друг с другом и составляют основную массу фосфолипидов мембран как целой клетки, так и отдельных субклеточных фракций (Tocher et al., 2008). За счет различного расположения ФХ и ФЭА в монослоях плазматической мембраны создается определенная асимметрия, которая имеет большое значение при работе ферментных систем (Kagan, 1984). Минорными фосфолипидами биомембран являются фосфатидилинозитол (ФИ) и фосфатидилсерин (ФС), которые обладают биологической активностью, влияя как на внутриклеточные функции, так и на взаимодействие клетки с внеклеточными белками (Zehmer, 2005). Лизофосфатидилхолин (ЛФХ) также относится к минорным фосфолипидам, имеет большое значение для проницаемости мембран, поскольку участвует в образовании липидных пор (Goonasinghe et al., 2005). При определенной температуре и концентрации ЛФХ оказывает детергентное действие и

вызывает разрушение мембран (Ленинджер, 1974). В органах рыб сфингомиелин (СФМ) обнаружен в незначительном количестве (2-9 % суммы ФЛ), это самый насыщенный фосфолипид, участвующий в образовании рафтов (Hazel, 1979; Hazel, Williams, 1990; Tocher, 2003).

Холестерин (ХС) – наиболее распространенный стероидный компонент животных тканей (Padley et al., 1986; Henderson, Tocher, 1992; Ночачка, Somero, 2002), который вместе с фосфолипидами формирует клеточные мембраны (Крепс, 1981) и осуществляет регуляцию жидкости гидрофобного слоя биомембран (Bowden et al., 1994). ХС служит источником стероидных гормонов, витаминов группы D и желчных кислот (Сидоров, 1983; Robertson, Hazel, 1995; Tocher et al., 2008).

4.1.2. Запасные липиды – триацилглицерины и эфиры холестерина

Триацилглицерины (ТАГ) и эфиры холестерина (ЭХС) относятся к нейтральным липидам, так как не несут электрического заряда и не имеют активных функциональных групп. Значительная энергоёмкость ТАГ и ЭХС определяет их главную функцию – запасающую. ТАГ интенсивно используются для восполнения энергетических затрат (Сидоров и др., 1972; Остроумова, 2012; Henderson et al., 1985). Однако резервная функция не единственная для этих соединений. В отдельных случаях ТАГ и ЭХС служат исходными продуктами при биосинтезе многих важнейших метаболитов (Лапин, Шатуновский, 1981).

4.1.3. Жирные кислоты

Жирные кислоты (ЖК), входящие в состав тканей рыб, представляют собой алифатические неразветвленные монокарбоновые кислоты и делятся на две группы: насыщенные жирные кислоты (НЖК) и ненасыщенные жирные кислоты. Структура насыщенных жирных кислот представлена только сигма связями между атомами углерода. Ненасыщенные жирные кислоты содержат одну (мононенасыщенные жирные кислоты (МНЖК)) и более (полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК)) двойных связей. Насыщенные

и мононенасыщенные ЖК являются основными окислительными субстратами в энергетическом обмене (Tocher, 2003). ПНЖК в зависимости от положения двойных связей делятся на семейства кислот и выделяют ω 1 ПНЖК, ω 3 ПНЖК (жирные кислоты линоленового ряда (ω 3)), ω 4 ПНЖК, ω 6 ПНЖК (жирные кислоты линолевого ряда (ω 6)), ω 9 ПНЖК (Tocher, 2003). Большая часть полиненасыщенных жирных кислот не способна синтезироваться в организме рыб *de novo* (исключение составляют кислоты, содержащиеся в минорных концентрациях и относящиеся к семействам ω 4 ПНЖК, ω 9 ПНЖК). Полиненасыщенные жирные кислоты с количеством атомов углерода более 20 у рыб являются физиологически-важными, играя специфическую роль в критических физиологических процессах. К таким кислотам относятся арахидоновая 20:4 ω 6, эйкозапентаеновая 20:5 ω 3, докозапентаеновая 22:5 ω 3 и докозагексаеновая 22:6 ω 3 кислоты. Арахидоновая 20:4 ω 6 и эйкозапентаеновая 20:5 ω 3 кислоты являются предшественниками простогландинов. Они синтезируются во многих тканях в ответ на различные внеклеточные сигналы и участвуют в функционировании печени, нервной ткани, свертывании крови, иммунных и воспалительных реакциях (Sargent et al., 1989; Sargent, Henderson, 1995; Sargent et al., 2002; Tocher, 2003).

Жирные кислоты в тканях рыб могут находиться в свободном виде (незначительное количество) или входить в состав триацилглицеринов, фосфолипидов, эфиров холестерина и других липидов. Жирные кислоты, входящие в состав запасных липидов, чаще всего это НЖК и МНЖК, запасаются в организме и используются в энергетическом обмене (Nocher, 2003). Жирные кислоты, входящие в состав фосфолипидов участвуют в формировании биомембран и содержат высокое количество ЖК с 5 и 6 двойными связями линоленового ряда (ω 3). Данные кислоты участвуют в адаптивных реакциях организма в ответ на изменяющиеся условия внешней среды путем увеличения или уменьшения жидкостности бислоя (Хочачка, Сомеро, 1977; Tocher et al., 2008). Жирнокислотный состав тканей рыб отличается от ЖК состава наземных животных более высокой степенью ненасыщенности, что принято связывать с низкой температурой обитания.

4.2. Тканевая липаза

Тканевая липаза (КФ 3.1.1.79) относится к ферментам класса гидролаз и катализирует гидролиз эфирной связи между жирной кислотой и спиртом. Общая липолитическая активность в клетках органов и тканей включает гидролиз всех сложно-эфирных связей, образованных как глицерином, так и другими спиртами, например, холестерином (Ленинджер, 1974; Стайер, 1985). Оптимум каталитической активности тканевой липазы лежит в нейтральной среде (Брокерхоф, Дженсен, 1984). Активатором липолитической активности служит хлорид натрия, ингибиторами – соли ртути, цинка, меди, железа, кобальта и других металлов (Schweiger et al., 2006). Активность тканевой липазы характеризует интенсивность окислительных процессов в тканях рыб, что свидетельствует о затрате энергии, которая может использоваться на мышечный рост рыб, движение, поддержание жизнедеятельности. Действие фермента, во многом, определяется функциональными особенностями тканей, количеством и степенью доступности субстратов, однако, отличий в молекулярном строении липаз из печени, мышц и внутреннего жира радужной форели не обнаружено (Kittilson et al., 2011). Наиболее высокий показатель общей липолитической активности установлен в мышцах форели во время интенсивного движения рыб и во внутреннем жире в период голодовки (Минов и др., 2005). Показана прямая зависимость активности гормон-чувствительной липазы с экспрессией генов ERK и PKC, отвечающих за синтез гормона роста (Bergan et al., 2012). Информации о влиянии различных составов кормов на общую активность тканевой липазы крайне мало.

5. Переваривание и всасывание липидов у радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792)

Механизмы переваривания, всасывания и транспорта липидов у рыб менее изучены, чем у млекопитающих, однако известно, что данные процессы обладают значительным сходством (Sargent et al., 1989). Гидролиз триацилглицеринов в кишечнике у радужной форели осуществляется под

действием панкреатической липазы (КФ 3.1.1.1) и фермента поджелудочной железы – колипазы (КФ 3.1.1.3) (Leger et al., 1977; Leger et al., 1979a; Leger et al., 1979b). Наличие двух липолитических ферментов у форели было подтверждено Сарджентом с соавторами (1989), которые предположили, что один фермент преимущественно гидролизует триглицериды, а другой – воска и эфиры холестерина. ЭХС могут расщепляться также под действием гидролаз эфиров холестерина или эстераз (Tocher, Sargent, 1984a). Наибольшая липолитическая активность установлена в проксимальной части кишечника и пилорических придатках (Tocher, 2003). Стимуляция липолитической активности в кишечнике происходит благодаря солям желчных кислот (Olsen, Henderson, 1997; Olsen et al., 2004), и их отсутствие приводит к полной потере активности ферментов (Tocher, Sargent, 1984b). Гидролиз фосфолипидов протекает под действием кишечной или панкреатической фосфолипазы с образованием 1-ацил-глицерофосфолипидов и свободных жирных кислот, которые всасываются клетками слизистой оболочки кишечника (Henderson et al., 1987; Sargent et al., 1989).

При гидролизе липидов образуются свободные ЖК, моноацилглицерины, диацилглицерины, спирты и другие продукты, которые преимущественно всасываются в проксимальной части кишечника (Tocher, 2003). Продукты гидролиза собираются в мицеллы при участии солей желчных кислот, а затем путем диффузии всасываются в слизистую оболочку кишечника в основном путем пассивной диффузии (Tocher, 2003). Всасывание у рыб обычно протекает более медленно по сравнению с млекопитающими, что является результатом низкой температуры тела, которая, как известно, значительно влияет на скорость обмена веществ у пойкилотермных животных (Kaaroo et al., 1975). Исследования поглощения свободных жирных кислот изолированными энтероцитами радужной форели показали, что скорость всасывания 20:4 ω 6, 20:5 ω 3 и 22:6 ω 3 ниже, чем 16:0, 18:1 ω 9, 18:2 ω 6 и 18:3 ω 3 (Hansen et al., 2008). Большинство жирных кислот в клетках кишечника этерефицируется с глицерином, образуя триглицериды и фосфолипиды (Сорвачев, 1982; Sargent et al., 1989), при этом, вероятность включения ПНЖК

с $C \geq 20$ и 16:00 в состав глицерин-содержащих фосфолипидов была выше, чем других жирных кислот (Perez et al., 1999; Hansen et al., 2008).

Эстерифицированные липиды в составе липопротеинов транспортируются к органам и тканям радужной форели (Leger et al., 1985). Количество липидов и степень ненасыщенности ЖК влияет на образование липопротеинов. Так, высокая концентрация липидов и ПНЖК приводит к синтезу большего уровня хиломикрон, в то время как высокое содержание насыщенных жирных кислот – к образованию липопротеинов очень низкой плотности (Tocher, 2003). Липиды в составе липопротеинов с током крови или лимфы транспортируются к депонирующим тканям рыб, на эндотелии кровеносных сосудов которых активно работает липопротеинлипаза, гидролизующая ТАГ до ЖК и глицерина. ЖК поступают в ткань, где депонируются либо окисляются с образованием энергии, а глицерин транспортируется в печень. В печени у лососевых рыб активно протекают метаболические процессы, направление которых зависит от потребностей организма (French et al., 1983; Tocher, 2003; Jardine et al., 2004).

6. Влияние химического состава комбикормов на липидные параметры тканей форели и морфометрические показатели рыб

Исследование влияния состава кормов на рост и липидный обмен лососевых рыб несомненно актуально, о чем свидетельствуют наработки ряда коллективов авторов мирового научного сообщества и спектр их публикаций (Щербина, Гамыгин, 2006; Бурлаченко, 2008; Остроумова, 2012; Yildiz et al., 2006; Wassef et al., 2007; Tocher et al., 2008; Zaman et al., 2008; Yanes-Roca et al., 2009; Zhang et al., 2009; Yan et al., 2011). В последние годы особое внимание уделяется поиску экономически доступных сырьевых источников липидов для включения их в состав комбикормов; а также оценке влияния состава кормов (содержащие растительные масла в различных соотношениях) на темп роста рыб и их метаболизм (FAO, 2008).

6.1. Липидные параметры тканей и основные морфометрические показатели рыб в зависимости от состава и содержания фосфолипидов в комбикорме

Растительные масла содержат крайне небольшое количество фосфолипидов (Sargent et al., 2002), поэтому массовая тенденция замены рыбьего жира растительными маслами при современном производстве кормов определяет значительное снижение содержания ФЛ в рационе рыб. Недостаток ФЛ в корме приводит к накоплению липидных капель в желудочно-кишечном тракте лососевых (Olsen et al., 1999; Olsen et al., 2003) и стеатозу печени (Caballero et al., 2004; Sitjà-Bobadilla et al., 2005; Wassef et al., 2007). При добавлении к комбикормам фосфатидилхолина сои данные симптомы проявляются в меньшей степени (Ipatova et al., 2004). По данным ряда авторов, (Серпунина-Шестакова, 1979; Tocher et al., 2008) существует прямая зависимость содержания фосфолипидов в печени рыб от уровня фосфолипидов в корме. Потребность форели в фосфолипидах экзогенного происхождения обусловлена необходимостью поступления фосфорорганических соединений для активного роста, минерализации костей, синтеза нуклеиновых кислот, энергетического обмена и другого (Lall, 2002; Tocher et al., 2008). К тому же в организме рыб не может синтезироваться холин – аминспирт, входящий в состав нейромедиатора ацетилхолина и фосфатидилхолина (Lykidis, 2007). Кроме того, фосфолипиды, входящие в состав кормов для форели, повышают степень перевариваемости и усвоения белка (Olsen, Henderson, 1989).

Содержание фосфолипидов как в корме служит показателем качества продукции производителей комбикормов, поскольку уровень ФЛ при хранении корма снижается (Немова и др., 2011; De Koning, 2005). Несмотря на актуальность исследований влияния состава кормов на рыб, в литературе сведения о воздействии уровня общих ФЛ и их индивидуальных фракций в корме на показатели липидного обмена и рост рыб крайне малочисленны (Tocher et al., 2008).

6.2. Липидные параметры тканей и основные морфометрические показатели рыб в зависимости от содержания холестерина в комбикорме

Холестерин является основным стероидным компонентом в тканях животных, тогда как для растений характерны другие стероиды (Стайер, 1985; Филиппович, 1999; Padley et al., 1986; Tocher et al., 2008). Замена рыбной муки и рыбьего жира на растительные масла в кормах значительно снижает уровень поступления экзогенного холестерина в ткани рыб, который важен для их успешного роста и развития. Альтернативой рыбьему жиру в качестве источника ХС, при производстве комбикормов могут служить другие продукты животного происхождения, такие как кровь, сало наземных позвоночных (Tocher et al., 2008). Проведенные исследования по изучению добавок ХС к кормам для лососевых рыб показали, что источник экзогенного холестерина не оказывает существенного влияния на скорость роста, смертность, коэффициенты усвояемости элементов и общее содержание липидов в тканях рыб (Salvador et al., 2009). Тагарт с соавторами (2008) сообщили о различной интенсивности биосинтеза холестерина в печени у лососевых рыб, которых кормили комбикормами с высоким и низким уровнем ХС. Так, при недостатке экзогенного ХС усиливается синтез собственных стероидов. Влияние уровня холестерина в корме на обмен стероидных компонентов в печени рыб остается не до конца выясненным и требует дальнейшего изучения.

6.3. Липидные параметры тканей и основные морфометрические показатели рыб в зависимости от жирнокислотного состава комбикормов

В настоящее время значительное количество исследований посвящено оценке жирнокислотного состава различных кормов и его влиянию на ЖК состав тканей рыб, темпы их роста и развития (Csengeri et al., 1986; Blanchard et al., 2008; Pratoomyot et al., 2010; Brown et al., 2010; Randall et al., 2013). Однако имеющиеся в литературе данные носят противоречивый характер. Одна группа исследователей установила прямую корреляцию содержания ЖК в мышцах рыб с жирнокислотным спектром комбикормов (Reinitza, Yu, 1981;

Brown et al., 2010), другая – полное отсутствие подобной взаимосвязи (Hoz et al., 1989; Olsen et al., 2010).

Применение в аквакультуре комбикормов, при производстве которых рыбий жир был заменен растительными маслами, приводит к изменению жирнокислотного состава мышц рыб, что влияет на органолептические качества продукта (Corraze et al., 1999) и уменьшает ее полезные для здоровья человека характеристики (Higuera et al., 1976; Vliet, Katan, 1990; Zhang et al., 2009).

С пищей в организм рыб поступают насыщенные, моновенасыщенные и полиненасыщенные жирные кислоты. Насыщенные жирные кислоты в основном представлены пальмитиновой 16:0 и стеариновой 18:0 кислотами, моновенасыщенные – пальмитолеиновой 16:1 ω 7 и олеиновой 18:1 ω 9 кислотами. НЖК и МНЖК могут синтезироваться в организме рыб. Данные кислоты депонируются в тканях преимущественно в составе триацилглицеринов (Остроумова, 2012). Полиненасыщенные жирные кислоты в основном имеют экзогенное происхождение. Семейства ω 3 ПНЖК и ω 6 ПНЖК являются незаменимыми, в отличие от семейств ω 4 ПНЖК и ω 9 ПНЖК, причем содержание ω 3 ПНЖК в комбикормах должно доминировать над ω 6 ПНЖК, поскольку для естественной пищи форели характерно именно такое соотношение основных классов ПНЖК (Остроумова, 2012). Рекомендованное содержание незаменимых жирных кислот должно составлять 0,5-1,6 % к рациону рыб (Остроумова, 2012). Физиологическая потребность в незаменимых ω 3 ПНЖК и ω 6 ПНЖК у радужной форели может быть удовлетворена, если в составе пищи присутствуют линоленовая 18:3 ω 3 и линолевая 18:2 ω 6 кислоты в достаточном количестве. Данный вид рыб является пресноводным, и их организм способен трансформировать (элангировать и десатурировать) представленные кислоты до длинноцепочечных с 4-6 двойными связями (20:5 ω 3, 22:6 ω 3; 20:4 ω 6 и др.) (Tocher, 2003). По сообщению Ватанабе (1982), с увеличением уровня липидов в корме потребность в незаменимых жирных кислотах повышается (для форели составляет 20 % суммы всех липидов корма). Дисбаланс в

соотношении незаменимых жирных кислот является одной из главных причин снижения скорости роста рыб, ухудшения ее физиологического состояния, жизнестойкости и адаптационных возможностей (Сергеева, 1995). При меньшем количестве ПНЖК в составе корма наблюдаются потеря аппетита, снижение скорости роста, эффективности усвоения пищи у лососевых рыб (Щербина, Гамыгин, 2006). У радужной форели при недостатке ЖК линоленового ряда ($\omega 3$) особенно часто отмечают избыточное накопление липидов в печени и ее жировое перерождение, эрозию хвостового плавника, шоковый синдром, уменьшение числа эритроцитов крови, снижение гемоглобина, отклонение в развитии почек, сердечной мышцы, поджелудочной железы (Остроумова, 2001; Щербина, Гамыгин, 2006; Остроумова, 2012; Castell et al., 1972; Watanabe, 1982; Corraze, 1994; Olsen, Henderson, 1997). У рыб, выращенных на искусственных кормах с добавлением подсолнечного масла, в котором содержится высокий уровень линолевой 18:2 $\omega 6$ кислоты, в мышцах и сердце обнаружена высокая концентрация триацилглицеринов и низкая (в том числе и в печени) – фосфолипидов по сравнению с дикорастущей рыбой (Blanchard et al., 2008).

У радужной форели и телпии, культивированных на корме, содержащем растительные масла, активность $\Delta 6$ - и $\Delta 5$ -десатураз и элонгаз ЖК была выше в кишечнике, печени, красных мышцах и жировой ткани по сравнению с рыбой, выращенной на комбикорме, содержащем рыбий жир, что приводило к увеличению количества длинноцепочечных ПНЖК, но прежде всего, к возрастанию количества эйкозапентаеновой 20:5 $\omega 3$ (ЭПК) и докозагексаеновой 22:6 $\omega 3$ (ДГК) кислот (Tocher et al, 2001; Zheng et al., 2009; Monroig et al., 2011). Однако, несмотря на повышенную активность десатурации линоленовой 18:3 $\omega 3$ кислоты в тканях рыб (печень, мозг, белые мышцы), многими исследователями показана необходимость высокого содержания ПНЖК в корме с числом углеродных атомов $C \geq 20$ для успешного роста и развития рыб, а также прямая зависимость уровня данных кислот в тканях рыб от их содержания в комбикорме (Brauge et al., 1995; Fountoulaki et

al., 2003; Villalta et al., 2008; Blanchard et al., 2008; Ruyter et al., 2010; Sotoudeh et al., 2010).

Известно, что высокое содержание эйкозапентаеновой 20:5 ω 3 и докозагексаеновой 22:6 ω 3 кислот в кормах для радужной форели благоприятно сказывается на темпе их роста (Сергеева, 1989; Fountoulaki et al., 2003). Достаточный уровень докозагексаеновой 22:6 ω 3 кислоты в корме необходим на самых ранних этапах постэмбрионального развития форели, когда процессы роста и становления функций организма протекают особенно интенсивно (Tocher, 2003). Негативное влияние на ростовые процессы молоди оказывает не только низкое содержание ω 3 ПНЖК в корме, но и слишком высокая их концентрация (Watanabe, 1982; Головачев, 1988): например, четырехкратное превышение потребностей в ω 3 ПНЖК резко замедляет рост радужной форели. При превышении содержания ω 6 ПНЖК над ω 3 ПНЖК в комбикормах отмечаются нарушения в обмене веществ у рыб (Blanchard et al., 2008). ЭПК и ДГК входят в состав рыбьего жира (Таблица 2), однако в связи с высокими темпами развития аквакультуры этот сырьевой ресурс является дефицитным и дорогостоящим, поэтому при производстве комбикормов его часто заменяют растительными маслами и животными жирами (FAO, 2003; FAO, 2008). Однако, растительные масла не имеют в своем составе арахидоновой 20:4 ω 6, эйкозапентаеновой 20:5 ω 3 и докозагексаеновой 22:6 ω 3 кислот, они содержат большое количество ПНЖК с количеством углеродных атомов $C \leq 18$ с 2 и 3 двойными связями. В жирах наземных млекопитающих физиологически важные кислоты (АК, ЭПК, ДГК) находятся в небольших количествах (Таблица 2). Эти особенности жирнокислотного состава растительных и животных жиров по сравнению с рыбьим жиром необходимо учитывать при включении их в рацион рыб. Жирнокислотный состав животных жиров и растительных масел представлен в Таблице 2.

Таблица 2 – Жирнокислотный состав растительных масел и животных жиров (% суммы ЖК), которые наиболее часто используются при производстве кормов (Щербина, Гамыгин, 2006; Blanchard, 2008; Pratoomyot, 2010)

Жирные кислоты	Растительные масла						Рыбий жир	Жир млекопитающих
	Подсолнечное	Льняное	Соевое	Гороховое	Рапсовое	Кукурузное		
Пальмитиновая	3,5-8	3,8-6	6,5-15	6-10	2-5,4	8-13	7-20	30-40
Стеариновая	1,5-5	2,2-5	3-5	2-3,5	0,8-2	0,7-3	0,5-4	10-20
Олеиновая	15-31	13-21	18-31	16-25	8-24	23-31	15-35	30-50
Эйкозамоноеновая	-	-	-	-	6-10	-	1-2,5	-
Эруковая	-	0-0,3	-	-	34-54	-	0-2,5	-
Линолевая	59-73	14-24	44-57	53-63	11-23	54-67	1,0-4	0-8,2
Линоленовая	0,2-2	45-61	6-9	6-13	14-22	-	1,3-4	-
Эйкозапентаеновая	-	-	-	-	-	-	3-25	-
Докозагексаеновая	-	-	-	-	-	-	3-20	-

7.Сезонная динамика липидного состава в тканях радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792)

Содержание общих липидов в органах и тканях рыб подвержено значительным сезонным колебаниям, которые определяются накоплением липидов в жировых депо в период нагула и их расходом в другие периоды годового цикла (Шульман, 1972; Никольский, 1974; Шатуновский, 1980; Corraze et al., 1999; Yıldız et al., 2006). При оценке сезонной динамики липидов необходимо учитывать целый комплекс взаимосвязанных процессов, входящих в понятие «годовой цикл рыб». Определяющими моментами в различные сезоны могут служить как внешние (обеспеченность пищей, температура воды и т.д.), так и внутренние (созревание гонад, перемещение и т.д.) факторы, причем зачастую достаточно сложно выявить их степень влияния и приоритетность действия (MacFarlane et.al., 1993; Merayo, 1996; Thakur et al., 2003).

Порядок и интенсивность накопления и расходования липидов из жировых депо на отдельных этапах годового цикла у одного и того же вида рыб различны (Лапин, Шатуновский, 1981; Leray et al., 1985; Nassour, Léger, 1989; Grisdale-Helland et al., 2008). Обычно в первую очередь расходуется

мезонтериальный жир, который откладывается в полости тела (Henderson et al., 1985; Skonberg et al., 1994).

Многочисленные исследования показали, что сезонные изменения уровня липидов в органах и тканях определяются в основном накоплением и расходом триацилглицеринов (Шатуновский, 1980; Васильева, 2004; Merayo, 1996; Thakur et al., 2003). В отличие от содержания ТАГ уровень структурных липидов – фосфолипидов более стабилен в тканях рыб (Комова, 2009; Thakur et al., 2003). При этом, концентрация отдельных фракций фосфолипидов в сезоне изменяется, и данные модификации могут быть вызваны температурными вариациями. Содержание ФС и ФЭА в тканях рыб, содержащих в своем составе высокий уровень ПНЖК, при понижении температуры увеличивается (Hazel, 1979; Hazel, 1990; Zehmer, Hazel, 2005). Уровень ФИ, ФХ, СФМ в тканях рыб уменьшается при более низкой температуре воды (Hazel, 1979; Hazel et al., 1991; Fodor et al., 1995; Gibbs et al., 2009). Содержание холестерина в тканях рыб подвержено более значительным сезонным колебаниям по сравнению с фосфолипидами, поскольку холестерин является не только необходимым элементом клеточных структур, но и служит источником для синтеза ряда биологически активных веществ, таких как витамин D, стероидные гормоны, кортикостероиды, желчные кислоты, необходимых для успешного роста и развития рыб (Tocher et al., 2008).

Жирнокислотный профиль тканей рыб изменяется в годовом цикле рыб в связи со сменой этапов их развития. Показано, что в период нереста уровень ПНЖК в тканях рыб снижается (Leger et al., 1981; Yanes-Roca et al., 2009), в нагульный период содержание данных кислот, напротив, увеличивается (Jobling et al., 2008; Brown et al., 2010). Нет единого мнения о приоритетности расходования жирных кислот при голодании. Большинство авторов (Castledine, Buckley, 1980; Torstensen, 2000; Caballero et al., 2003; Noffs et al., 2009) обнаруживают неравнозначное использование ЖК у рыб в энергетическом обмене. В первую очередь расходуются резервные жиры – ТАГ, а вместе с ними – насыщенные и мононенасыщенные кислоты (Bell et al., 2006). В меньшей степени при голодании происходит снижение

содержания фосфолипидов и соответственно ЖК, входящих в их состав (Головачев, 1986; Щербина и др., 1987; Tocher et al., 2008). Подобная асинхронность в использовании жирных кислот во время голодания может служить доказательством избирательности вовлечения их в энергетический обмен.

Модификация соотношения отдельных классов жирных кислот в тканях рыб может быть связана с температурой водоема: повышение температуры воды вызывает увеличение содержания насыщенных кислот в составе биомембран (Hazel, 1979; Hua, 2009; Miller et al., 2010). В то время как более низкие температуры приводят к увеличению мононенасыщенных и полиненасыщенных жирных кислот (Крепс, 1979; Hazel, 1979; Crockett, 1999; McKinley, 2000; Miller et al., 2010). По данным ряда авторов (Шульман, 1972; Мурзина, 2010), возрастание уровня докозагексаеновой кислоты (в основном в фосфолипидах клеточных мембран) у рыб связано с повышением активности гидробионтов при влиянии различных факторов внешней среды (соленость, температура, давление).

Таким образом, в обзоре литературы суммированы современные представления об особенностях функционирования форелевых хозяйств и влиянии состава корма и режима кормления на ростовые процессы рыб в условиях аквакультуры. Однако, вопросы о механизмах биоконверсии экзогенных липидов в ткани радужной форели, особенно при культивировании рыб на комбикормах различного состава, остаются все еще слабоизученными. Реализация цели и задач, обозначенных в данной работе, позволят получить новые результаты по этой проблеме, которые существенно дополнят имеющиеся немногочисленные данные о влиянии состава кормов на биохимический статус тканей радужной форели, их рост и развитие.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

1. Объект исследования

В качестве объекта исследования использовали радужную форель *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792), культивированную в неполносистемном форелевом хозяйстве, расположенном в северной части Ладожского озера. Радужная форель содержалась в хозяйстве с момента закупки мальков до реализации товарной рыбы 1,5 года. В данном хозяйстве выращивалась озимая раса форели, нерест которых протекает в сентябре-октябре. Исследования проводились на неполовозрелых самках в возрасте 1+.

2. Характеристика водоема

Ладожское озеро является самым большим пресноводным водоемом Европы и располагается между 60° и 62° с.ш. Площадь Ладожского озера составляет 18400 км², средняя глубина озера – 51 м, высота над уровнем Балтийского моря – 4 м (Озера Карелии..., 1959). Цветность воды в районе исследования составляла 40-50 град. Pt, рН=7,2-7,5. Другие физико-химические характеристики воды представлены в Таблице 3.

3. Характеристика кормов

Исследовался состав трех комбикормов, наиболее часто используемых форелеводами северо-запада России, с одинаковыми кормовыми коэффициентами. Характеристика кормов, указанная производителями, приведена в Таблице 4.

4. Постановка эксперимента

Исследованы три группы радужной форели, выращенные в одинаковых условиях, но на разных комбикормах.

Таблица 3 – Физико-химические характеристики воды в районе исследования (по данным протоколов результатов анализа воды ООО «Ладожская форель»)

Дата	Температура воды в день отбора проб, °С	Температура воды, средняя за неделю до отбора проб, °С	Концентрация кислорода в воде, мг/м ³	Общий азот, мг N/дм ³	Общий фосфор, мг P/дм ³	Окисляемость, мг O/дм ³
26.03.2011	0,3	0,2	9,3	0,73	0,019	7,9
27.04.2011	0,5	0,5	9,9	0,75	0,019	8,2
25.05.2011	5,3	3,9	11,5	0,78	0,021	8,3
27.06.2011	12,2	12,9	11,2	0,81	0,026	8,7
06.07.2011	13,5	13,3	10,0	0,76	0,030	9,0
15.07.2011	15,8	16,6	9,2	0,74	0,029	10,6
27.07.2011	18,5	19,4	8,6	0,71	0,024	10,6
08.08.2011	15,5	15,8	7,6	0,78	0,031	10,9
24.08.2011	19,2	19,8	8,2	0,63	0,022	10,6
25.09.2011	16,0	15,4	11,3	0,69	0,027	9,3
28.10.2011	9,8	8,5	10,6	0,64	0,014	8,5
27.11.2011	6,2	7,6	9,7	0,70	0,018	8,3

Таблица 4 – Состав кормов, указанный производителем

Корм	1			2			3	
	А	В	С	А	В	С	В	С
Фракция								
Размер гранул, мм	3,0	4,5	6,0	3,0	4,5	6,0	4,5	6,0
Протеины, %	46	44	42	43	42	38	44	44
Липиды, %	20	22	24	30	31	35	24	24
Углеводы, %	16,1	16,4	16,9	15,8	15,8	16,9	17,8	17,8
Состав	Рыбная мука, рыбий жир, соевая мука, пшеничный глютен, льняное масло и др.			Рыбная мука, пшеница, рапсовое масло, соя, рыбий жир и др.			Рыбная мука, пшеница, рыбий жир и др.	

Рыб, не различающихся морфо-генетическими особенностями, в марте разделили на два садка (группы №№ 1 и 2) и культивировали их на комбикормах №№ 1 и 2 соответственно. Рыб выращивали в близкорасположенных садках с целью нивелирования неконтролируемых факторов. В третьей декаде каждого месяца проводили промеры рыб и отбор проб на биохимический анализ. В конце июня форель группы № 2 случайным образом разделили на две группы, одну из которых – группу № 2 продолжили кормить комбикормом № 2 (контрольная группа), вторую – группу № 3 (опытная группа) перевели на корм другого производителя (корм № 3). С момента расселения рыб отбор проб у форели групп №№ 2 и 3 осуществляли

каждую декаду в течение месяца. В связи с длительным периодом исследования (с марта по ноябрь) дважды провели смену фракции кормов, при этом, марка комбикорма осталась прежней. С марта по июнь форель кормили кормами фракции А, размер гранул составлял 3 мм в диаметре; 1 июля произошла замена корма на фракцию В (4,5 мм); и после 1 сентября рыб кормили комбикормами фракции С (6 мм).

5. Ихтиологические методы

Проведена оценка длины, массы, прироста массы, прироста длины радужной форели, гепато-соматического индекса, наполненности кишечника, смертности рыб. Длину и массу определяли у 1500 особей рыб, оценку других характеристик проводили на 272 рыбах.

Радужную форель с внутренностями взвешивали с использованием настольных электронных весов (Scout Pro, Ohaus Instruments, USA).

Длину тела радужной форели определяли как расстояние от вершины рыла, то есть от передней, наиболее удаленной точки тела при закрытом рте, до конца средних лучей хвостового плавника (Правдин, 1966).

Прирост массы и прирост длины рыб за месяц рассчитывали по следующим формулам:

$$\text{Темп роста массы} = (m_2 - m_1) * 100 / m_1$$

$$\text{Темп роста длины} = (L_2 - L_1) * 100 / L_1$$

где m_1 – масса рыбы с внутренностями в III декаде текущего месяца, m_2 – масса рыбы с внутренностями в III декаде последующего месяца, L_1 – длина рыбы (АС, см) в III декаде текущего месяца, L_2 – длина рыбы в III декаде последующего месяца.

Гепато-соматический индекс рассчитывали как отношение массы печени к массе рыбы, выраженное в процентах (Мина, Клевезаль, 1976).

Наполнение желудочно-кишечного тракта оценивали по внешнему виду, с использованием пятибалльной шкалы Лебедева (Правдин, 1966): 0 – пусто; 1 – единично; 2 – малое наполнение; 3 – среднее наполнение; 4 – много, полный желудок; 5 – желудок растянут и полностью наполнен.

Смертность рыбы оценивали по абсолютному значению отхода рыб за месяц, поскольку объем садков и плотность посадки рыб были одинаковы.

6. Биохимические методы

В мышцах и печени радужной форели проанализированы следующие параметры:

- общая активность тканевой липазы (КФ 3.1.1.79)
- содержание общих липидов (ОЛ) – триацилглицерины (ТАГ); холестерин (ХС); эфиры холестерина (ЭХС); фосфолипиды (ФЛ);
- содержание индивидуальных фосфолипидов – фосфатидилхолин (ФХ); фосфатидилэтаноламин (ФЭА); фосфатидилинозитол (ФИ); фосфатидилсерин (ФС); лизофосфатидилхолин (ЛФХ); сфингомиелин (СФМ);
- содержание жирных кислот, входящих в состав триацилглицеринов и фосфолипидов:
 - насыщенные жирные кислоты (НЖК) – 14:0; 15:0; 16:0; 18:0; 20:0;
 - мононенасыщенные жирные кислоты (МНЖК) – 14:1 ω 9; 14:1 ω 5; 15:1 ω 1; 16:1 ω 9; 16:1 ω 7; 16:1 ω 5; 18:1 ω 9; 18:1 ω 7; 18:1 ω 5; 20:1 ω 11; 20:1 ω 9; 20:1 ω 7; 22:1 ω 9; 24:1 ω 7;
 - полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК) –
 - семейство ω 1 ПНЖК – 16:4 ω 1;
 - семейство ω 3 ПНЖК – 16:3 ω 3; 18:3 ω 3; 18:4 ω 3; 20:3 ω 3; 20:4 ω 3; 20:5 ω 3; 22:5 ω 3; 22:6 ω 3;
 - семейство ω 4 ПНЖК – 16:2 ω 4; 16:3 ω 4; 16:4 ω 4; 18:2 ω 4; 18:3 ω 4;
 - семейство ω 6 ПНЖК – 16:2 ω 6; 16:3 ω 6; 18:2 ω 6; 18:3 ω 6; 18:4 ω 6; 20:2 ω 6; 20:3 ω 6; 20:4 ω 6; 22:3 ω 6; 22:4 ω 6; 22:5 ω 6;
 - семейство ω 9 ПНЖК – 16:2 ω 9; 18:2 ω 9; 20:2 ω 9; 20:3 ω 9.

Во внутреннем жире рыб оценивали все вышеперечисленные параметры. В работе не приводятся значения концентрации индивидуальных фосфолипидов для данной ткани, поскольку анализ их содержания показал

значительное преобладание ФХ, а остальные фракции присутствовали в следовых количествах.

В комбикормах, кроме оценки содержания указанных липидных компонентов дополнительно проведен анализ концентрации общего белка и содержание жирных кислот общих липидов, среди которых определяли все вышеперечисленные ЖК.

Было проанализировано по 272 образца печени, мышц, внутреннего жира форели и 120 образцов корма.

6.1. Фиксация материала

Образцы тканей рыб массой 0,1-0,5 г фиксировали 5 мл смеси хлороформ:метанол (2:1 по объему). Одновременно аналогичным образом фиксировали комбикорма, которыми кормили рыб на момент сбора биологического материала. Пробы хранили до анализа в пластиковых виалах при температуре 3-5 °С не более 2-х месяцев (Сидоров и др., 1981).

6.2. Определение содержания общих липидов

Выделение липидов из зафиксированного материала проводилось по методу Фолча (Folch et. al., 1957) смесью хлороформа с метанолом (2:1 по объему).

Анализируемый образец фильтровали и остаток на бумажном фильтре промывали 10-кратным объемом смеси хлороформ:метанола (2:1 по объему) при комнатной температуре. Для удаления водорастворимых примесей экстракт упаривали на ротормном испарителе досуха, добавляли 15 мл смеси хлороформа с метанолом (2:1 по объему) и 3 мл 0,74% водного раствора хлористого калия (Покровский, 1969), тщательно перемешивали в течение 30 секунд и отстаивали в делительной воронке до полного расслоения фаз. Липиды оставались в нижнем хлороформном слое, а вещества нелипидной природы переходили в верхнюю водно-метанольную фазу. Хлороформный слой отделяли, упаривали в вакууме на ротормном испарителе и высушивали в вакуум-эксикаторе над фосфорным ангидридом до постоянного веса.

Липиды взвешивали и растворяли в смеси хлороформ-метанол с таким расчетом, чтобы при нанесении на пластинку 0,03 мл этого раствора содержание этого липида составляло 500-800 мкг. Остаток на фильтре высушивали до постоянной массы и затем взвешивали. С учетом его массы и массы липидов проводили подсчет общих липидов (Сидоров и др., 1972, 1981).

Разделение общих липидов на фракции осуществляли с использованием пластин для тонкослойной хроматографии фирмы Sorbfil (Кейтс, 1975). На стартовую линию пластинки наносили смесь липидов в виде пятен диаметром 0,4-0,6 см, каждое из которых в среднем содержало около 600 мкг липидов. Фракционирование липидов проводили восходящим способом в системе растворителей: петролейный эфир: диэтиловый эфир: уксусная кислота (90:10:1 по объему) при комнатной температуре (Шталь, 1965). Хроматограмму проявляли парами йода, который окрашивал липиды в желтый цвет. В применяемой системе растворителей липиды разделялись на следующие классы: фосфолипиды, холестерин, триацилглицерины и эфиры холестерина (рис. 1).

Для идентификации фракций общих липидов использовали сравнение величин хроматографической подвижности пробы и метчиков (очищенных препаратов фирмы «Supelko»: фосфатидилэтаноламина; смесь трипальмитоилглицерина и тримеристоилглицерина; холестерина и холестерилвалерианата).

На каждую группу липидов проводили цветные качественные реакции. Общие фосфолипиды идентифицировали реакцией с молибдатом аммония по входящему в их состав фосфору (Rouser et al., 1966). Триацилглицерины определяли по голубому окрашиванию, которое давал с нитропруссидом натрия освободившийся при их щелочном гидролизе глицерин (Верещагин, 1972). Наличие холестерина подтверждали цветной реакцией Либермана-Бурхарда, дающей зеленое окрашивание (Покровский, 1969). Эфиры холестерина после щелочного гидролиза повторно разделяли тонкослойной хроматографией в системе растворителей на общие липиды и по реакции на

холестерин и свободные жирные кислоты подтверждали наличие эфиров холестерина (Файгель, 1962).

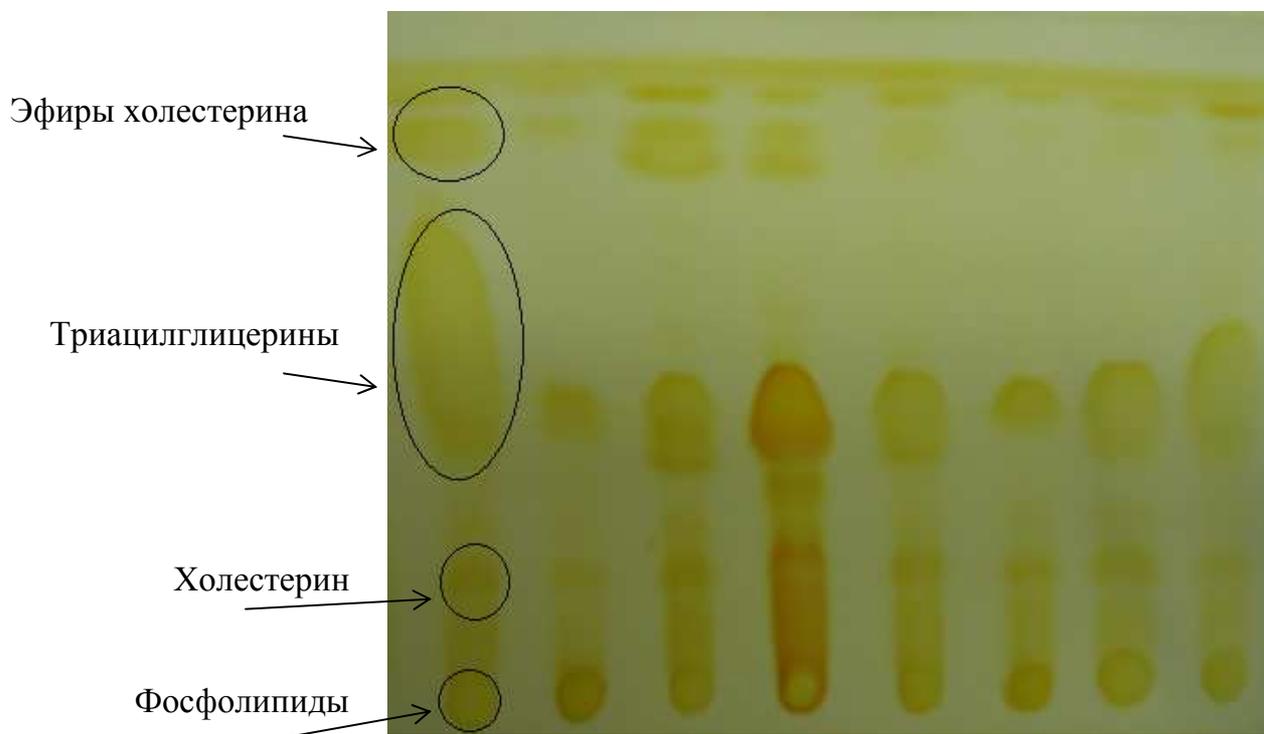


Рисунок 1. Основные фракции общих липидов в тканях радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792), полученные методом тонкослойной хроматографии

Для количественного определения общих фосфолипидов, триацилглицеринов и эфиров холестерина использовали гидроксаматный метод, принцип которого заключается в образовании темно-коричневых комплексов между ионами трехвалентного железа и гидроксамовыми кислотами, которые образуются при воздействии сложноэфирных связей липидов с гидроксиламином (Walsh et al., 1965).

Для количественной оценки общих фосфолипидов, триацилглицеринов и эфиров холестерина готовили следующие реактивы:

1. Основной раствор хлорного железа. 5 г FeCl_3 растворяли в 10 мл 57% хлорной кислоты, добавляли 10 мл дистиллированной воды и доводили до 100 мл 96% этиловым спиртом (Сидоров и др., 1981).

2. Рабочий раствор хлорного железа. Непосредственно перед применением смешивали 8 мл основного раствора хлорного железа и 3,7 мл 57% хлорной кислоты, объем доводили до 100 мл 96% этиловым спиртом.
3. Щелочной раствор гидроксиламина. Непосредственно перед определением смешивали один объем 4% спиртового раствора солянокислого гидроксиламина и два объема 6% спиртового раствора едкого натрия. Смесь перемешивали и фильтровали.

Ход определения:

Пятна, содержащие триацилглицерины, общие фосфолипиды и эфиры холестерина, а также чистые участки с силикагелем (контроль) соскабливали с хроматографических пластин в пробирки, добавляли по 0,5 мл раствора гидроксиламина и помещали в кипящую водяную баню на 1 минуту. После охлаждения приливали по 2 мл рабочего раствора хлорного железа. Интенсивность окраски комплекса прямо пропорциональна количеству образовавшихся гидроксаматных производных. Измерение интенсивности окраски проводили на спектрофотометре СФ-2000 (производитель ОКБ Спектр, Россия) при длине волны 540 нм.

Для количественного определения липидов строили калибровочные графики, используя следующие стандартные растворы фирмы «Supelko»: фосфатидилхолин (для суммарных фосфолипидов); смеси тристеарина, трипальмитина и тримеристина – 15:1:1 (для триацилглицеринов); холестерилвалерианат (для эфиров холестерина). Чувствительность метода – 35 мкг в пятне. Ошибка метода составляла 4,7 %, 3,5 % и 5,0 %, соответственно.

Количественное определение холестерина проводили по методу Ф. Энгельбрехта (1974) с использованием трихлоруксусного железа, растворенного в хлорной кислоте. Для этой цели готовили следующие растворы:

1. Основной раствор хлорного железа.

2. Цветной реагент. К уксусной и серной кислотам, которые тщательно перемешивали и охлаждали до комнатной температуры, добавляли раствор 1 (25:25:2 по объему) и перемешивали.

К счищенным с пластин в пробирки пятнам холестерина приливали 0,5 мл уксусной кислоты, тщательно перемешивали, и добавляли 2,5 мл цветного реагента. В течение 30 секунд пробирки встряхивали и помещали в водяную баню при 50 °С на 15 минут до развития буро-фиолетовой окраски. Силикагель осаждали в центрифуге (Liston С 2201, Россия) при 4000-5000 об/мин в течение 15 минут. Интенсивность образовавшейся окраски измеряли на спектрофотометре СФ-2000 при длине волны 550 нм. Для построения калибровочной кривой использовали стандартный раствор холестерина («Supelco»), который содержал 12 мг ХС в 1 мл раствора. Чувствительность метода составляла около 25 мкг в пятне. Ошибка метода – 4,8%.

6.3. Определение содержания фосфолипидов

Анализ отдельных фракций фосфолипидов был проведен с помощью высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ) в изократическом режиме на жидкостном хроматографе «Стайер» («Аквилон», Россия). Разделение фосфолипидов осуществлялось по методу, предложенному Ардуини с соавторами (1996). Фракционирование производилось в стальной колонке (250×4 мм), заполненной сорбентом Nucleosil 100-7 («Элсико», Россия). Подвижная фаза (элюент) состояла из смеси растворителей – ацетонитрил: гексан: метанол: фосфорная кислота (918:30:30:17,5 по объему). Скорость потока элюента – 1,0 мл/мин. Детектором служил УФ-спектрофотометр с длиной волны 206 нм. Обработка хроматограмм проводилась с помощью компьютерной программы «Мультихром-Аналитик, v.1.5». Для идентификации отдельных фракций фосфолипидов были использованы стандарты: смесь фосфолипидов для ВЭЖХ («Supelco»), стандартные растворы ФС, СФМ, ФИ и лизофосфатидилинозитола («Sigma») (рис. 2).

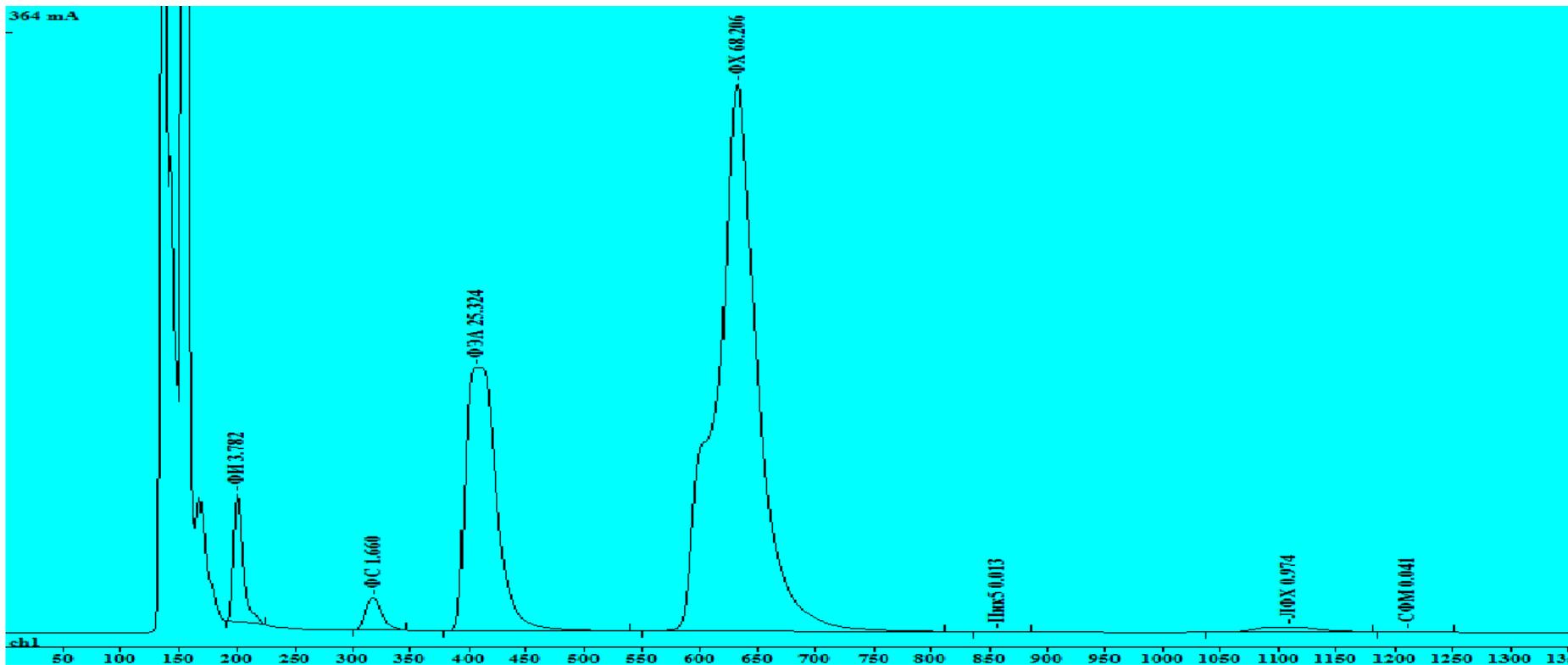


Рисунок 2. Основные фракции фосфолипидов в тканях радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792), полученные с использованием жидкостной хроматографии на хроматографе «Стайер»

6.4. Определение жирнокислотного состава

Раствор общих липидов, содержащий 1,8-2,4 мг липида, а также счищенные с хроматографических пластин пятна фракций фосфолипидов и триацилглицеринов количеством 1,8-2,4 мг, помещали в круглодонные колбы для последующего получения метиловых эфиров жирных кислот.

Метилирование проводили путем добавления к данным компонентам 2 мл метанола, 0,1 мг бегеновой 22:0 кислоты (в качестве внутреннего стандарта) и 0,2 мл хлористого ацетила, служащего катализатором реакции (Цыганов, 1971). Полученную смесь нагревали в течение двух часов при температуре 70°C с использованием обратных холодильников для конденсации паров. Метиловые эфиры жирных кислот отмывали 4 мл гексана и 2 мл воды, смесь разделяли на делительной воронке, при этом, эфиры переходили в гексановую фазу, метанол и силикагель – в водную. Гексан отгоняли на роторном испарителе, метиловые эфиры растворяли в 0,25 мл химически чистого гексана.

Полученные метиловые эфиры жирных кислот разделяли на хроматографе «Хроматэк Кристалл-5000.1» (Россия) с пламенно-ионизационным детектором, с колонками Zebron ZB-FFAP (внутренний диаметр 0,32 мм и длина 50 м). В качестве подвижной фазы служил азот, скорость потока газа – 50 мл/мин. Режим разделения – изотермический при температуре термостата колонок 210±1°C, температуре детектора 250±2°C и температуре испарителя 240±2°C. Пробу с метиловыми эфирами жирных кислот (10 мкл) микрошприцем вводили в хроматограф. При описанных выше условиях метиловые эфиры жирных кислот делились в соответствии с числом углеродных атомов и двойных связей. Идентификация и количественный анализ метиловых эфиров жирных кислот проводились путем расчета эквивалента длины цепи (ЭДЦ) и сравнения его с табличными данными (Jamieson, 1975), а также с использованием стандартных растворов метиловых эфиров жирных кислот («Supelco») при помощи компьютерной программы по обработке хроматограмм «Хроматэк Аналитик» (рис. 3).

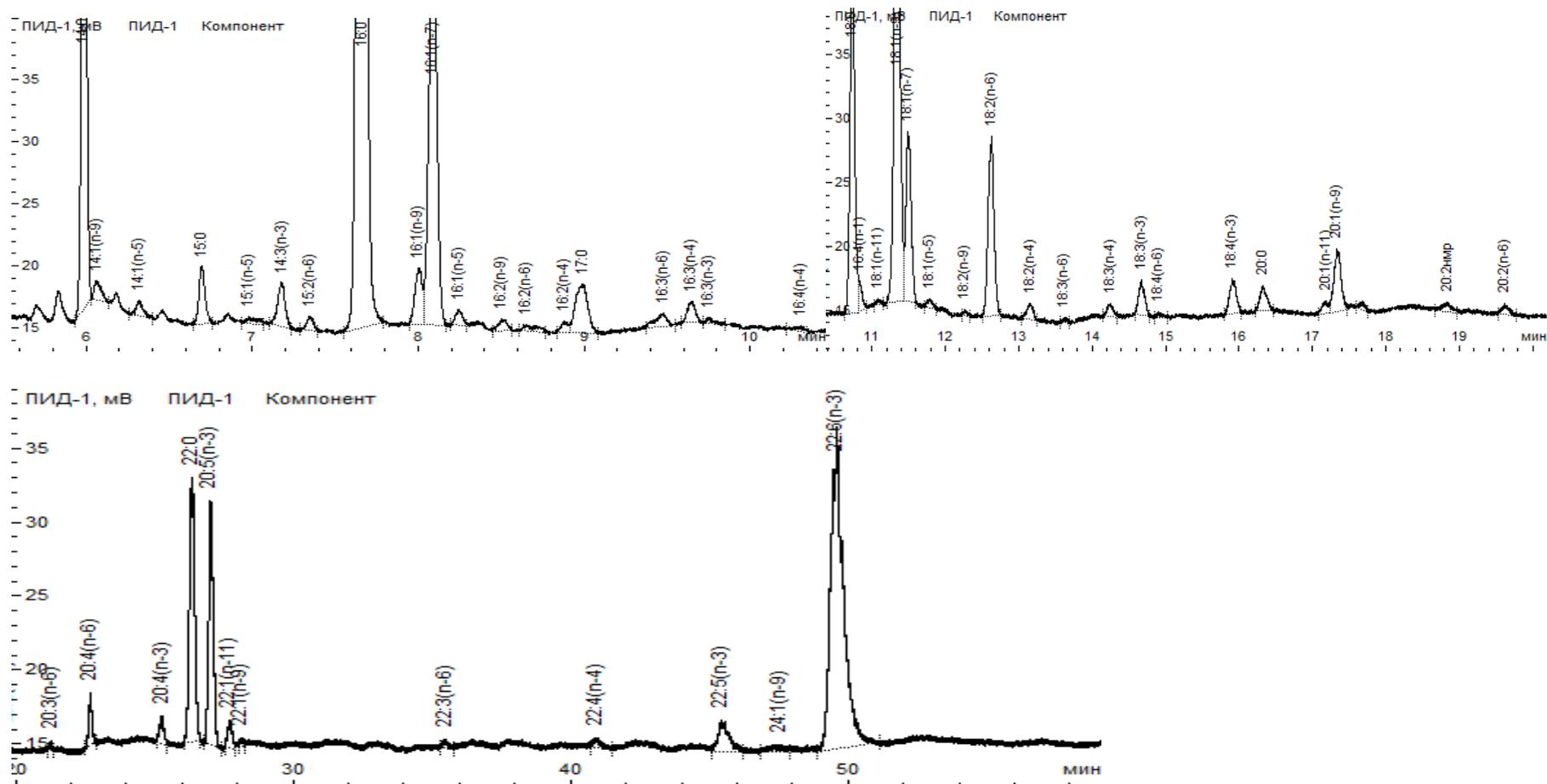


Рисунок 3. Жирные кислоты в тканях радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792), полученные с использованием газо-жидкостной хроматографии на хроматографе «Хроматэк Кристалл-5000.1»

6.5. Определение активности тканевой липазы (КФ 3.1.1.79)

Определение общей липолитической активности проводилось спектрофотометрическим методом (Pinsirodom, Parkin, 2000). Навеску ткани гомогенизировали в 3-кратном объеме Tris-HCl буфера (pH 7,9), центрифугировали 30 минут при 12000 g и 4 °C. Супернатант (0,5 мл) добавляли к 1,5 мл раствора субстрата (420 мкМ р-нитрофенил лаурата, 1 % Тритон X-100 в Tris-HCl буфере pH 8,2) и измеряли на спектрофотометре СФ-2000 при длине волны 410 нм в течение времени. Активность фермента выражали в ΔЕ/мин/г ткани.

6.6. Определение содержания общего белка

Измельченную навеску комбикорма (0,1-0,2 г) помещали в колбу Кьельдаля, добавляли 10 мл концентрированной серной кислоты, 5 г сульфата натрия для увеличения температуры при сжигании корма и крупинку сульфата меди (II) в качестве катализатора. Смесь нагревали при температуре 120 °C в течение трех часов, затем, после охлаждения, добавляли 20 мл воды и гидроксид натрия до нейтрализации серной кислоты, которую оценивали с помощью универсального индикатора. Газообразный аммиак улавливался в отдельной колбе с избытком раствора борной кислоты. Борат ионы титровали соляной кислотой, используя универсальный индикатор для определения конечной точки реакции. Концентрация ионов водорода (в молях), необходимая для достижения точки эквивалентности, соответствует концентрации азота в первоначальном образце (Филиппович и др., 1975).

Определение массовой доли азота в образце проводили следующим образом:

$$N = 1,4 \cdot v \cdot V / m,$$

где N – массовая доля азота, %; V – объем кислоты, пошедший на титрование образца, см³; m – масса навески корма, г; v – количество соляной кислоты, моль; 1,4 – коэффициент пересчета.

Расчет содержания белка проводили по формуле:

$$\text{Массовая доля белка} = 6,25 \cdot N,$$

где 6,25 – коэффициент пересчета.

7. Статистическая обработка данных

Сравнение двух выборок проводили с помощью критерия Вилкоксона-Манна-Уитни (Гублер, Генкин, 1989). Для оценки влияния сезона и состава кормов на исследуемые параметры использовали многофакторный дисперсионный анализ MANOVA (Ивантер, Коросов, 2005; Елисеева, 2007; Коросов, Горбач, 2010). Взаимосвязь исследуемых показателей оценивали при помощи корреляционного анализа (Коросов, Горбач, 2007). Достоверными считались результаты при уровне значимости используемых критериев $p \leq 0,05$.

Камеральная обработка проб проводилась с использованием оборудования центра коллективного пользования Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института биологии Карельского научного центра Российской академии наук.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Глава 1. Химический состав комбикормов для радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792)

Проведен анализ содержания общего белка и полного липидного состава кормов №№ 1, 2, 3 различных фракций (А, В и С), использующихся для аквакультуры радужной форели.

1.1. Содержание общего белка в комбикормах

Концентрация общего белка в комбикорме № 1 составляла 70 % сухой массы, при этом, значимых различий в содержании данного показателя между фракциями 1А, 1В и 1С не установлено. Поскольку уровень белка в корме № 1 был выше, чем в кормах №№ 2 и 3 (Таблица 5), применение корма № 1 при кормлении форели группы № 1 может способствовать их более быстрому росту по сравнению с другими группами рыб. Концентрация белка в кормах №№ 2 и 3 была одинакова, что нивелирует влияние данного фактора на исследуемые показатели форели при сравнении рыб групп №№ 2 и 3. Показано снижение содержания белка в ряду фракций комбикормов 2А-2В-2С. Установлена более низкая концентрация исследуемого показателя в корме 3С по сравнению с 3В (Таблица 5).

1.2. Содержание общих липидов и фосфолипидов в комбикормах

При исследовании липидного состава комбикормов установлено преобладание триацилглицерин (ТАГ) во всех изученных кормах (Таблица 5), именно высокое содержание данных компонентов определяло калорийность комбикормов.

Среди индивидуальных фосфолипидов мажорным компонентом являлся фосфатидилхолин (ФХ), доля которого составляла более 50 % суммы ФЛ. Вторым в количественном отношении фосфолипидом был фосфатидилэтаноламин (ФЭА), процентное содержание которого колебалось в пределах от 33 до 38 % суммы ФЛ. Содержание других индивидуальных фосфолипидов, таких как фосфатидилинозитол (ФИ), фосфатидилсерин (ФС),

сфингомиелин (СФМ), лизофосфатидилхолин (ЛФХ), было минорным (Таблица 5).

Таблица 5 – Содержание общего белка и липидов в комбикормах, % сухой массы

Показатели	Комбикорм, №								
	1			2			3		
	Фракция								
	А	В	С	А	В	С	В	С	
Общий белок	70,4	71,3	69,7	66,4	62,7	60,8	63,1	61,3 ^с	
Общие липиды	19,7	20,2	20,4	22,3 ^а	25,2 ^{а,д}	28,2 ^{а,е}	24,3 ^б	26,3 ^{б,с,е}	
Фосфолипиды	4,2	4,1	4,1	4,3	2,3 ^{а,д}	2,7 ^а	4,7 ^{б,с}	4,8 ^{б,с}	
Триацилглицерины	12,1	13,2 ^д	13,4	14,7 ^а	19,8 ^{а,д}	22,1 ^{а,е}	15,9 ^{б,с}	17,4 ^{б,с,е}	
Эфиры холестерина	0,41	0,49	0,50	1,31 ^а	1,62 ^а	1,83 ^а	1,82 ^{б,с}	2,12 ^{б,с}	
Холестерин	2,88	2,45 ^д	2,43	1,8 ^а	1,53 ^{а,д}	1,54 ^а	1,92 ^{б,с}	2,03 ^{б,с}	
Фосфатидилинозитол	0,21	0,22	0,23	0,18	0,12 ^{а,д}	0,11 ^а	0,17 ^{б,с}	0,19 ^с	
Фосфатидилсерин	0,19	0,19	0,19	0,17	0,13 ^{а,д}	0,14 ^а	0,25 ^{б,с}	0,28 ^{б,с}	
Фосфатидилэтаноламин	1,52	1,50	1,52	1,11 ^а	0,27 ^{а,д}	0,41 ^{а,е}	2,10 ^{б,с}	2,25 ^{б,с}	
Фосфатидилхолин	2,29	2,13	2,09	2,27 ^а	1,53 ^{а,д}	1,82 ^{а,е}	2,09 ^с	1,98	
Лизофосфатидилхолин	0,05	0,04	0,05	0,16 ^а	0,15 ^а	0,12 ^а	0,04 ^с	0,04 ^с	
Сфингомиелин	0,02	0,02	0,02	0,15 ^а	0,11 ^{а,д}	0,11 ^а	0,05 ^{б,с}	0,06 ^{б,с}	

Примечание: а – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении кормов 1 и 2 соответствующих фракций; б – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении кормов 1 и 3 соответствующих фракций; с – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении кормов 2 и 3 соответствующих фракций; д – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении фракций А и В одного корма; е – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении фракций В и С одного корма.

В результате сравнительного анализа липидного состава исследуемых комбикормов выявлены следующие особенности:

- В корме № 1 в отличие от кормов №№ 2 и 3, установлен меньший уровень общих липидов (ОЛ), триацилглицеринов, эфиров холестерина (ЭХС) и большая концентрация ХС, ФХ и ФИ.
- Для корма № 2 показано более высокое содержание запасных липидных фракций (ТАГ и ЭХС), что определило преобладание количества общих липидов в корме № 2. Концентрация холестерина (ХС) в корме № 2 была значительно ниже по сравнению с кормами №№ 1 и 3, что, вероятно, связано с добавлением растительных масел при производстве комбикорма № 2. Установлен меньший уровень ФЛ в корме № 2 по сравнению с

комбикормами №№ 1 и 3 ($p \leq 0,05$); исключение составил СФМ, концентрация которого в корме № 2 была выше, чем в других комбикормах (Таблица 5).

- Комбикорм № 3 по количеству ОЛ занимал промежуточное положение между кормами №№ 1 и 2 в основном за счет ТАГ и ХС, различия в содержании которых имели те же особенности, что и для ОЛ. Показана более высокая концентрация ЭХС и ФЛ в корме № 3 по сравнению с другими исследованными комбикормами. Концентрация СФМ в корме № 3 была достоверно выше, чем в корме № 2; содержание ФИ в корме № 3 было ниже, чем в корме № 1; уровни ФХ и ЛФХ между данными комбикормами достоверно не различались (Таблица 5).

Поскольку использование кормов, различающихся размером гранул, зависит от линейно-весовых характеристик рыб, фракции одного и того же корма менялись в течение периода исследования. Фракцией А рыб кормили с марта по май, фракцией В – с июня по сентябрь, фракцией С – с сентября по ноябрь. Согласно проведенному исследованию фракции комбикормов различались друг от друга не только диаметром гранул, но и липидным составом.

При исследовании фракций корма № 1 выявлено:

- Уровень ОЛ и ТАГ во фракциях 1В выше, чем в 1А.
- Отличий в липидном составе и уровне фосфолипидов между фракциями В и С корма № 1 не обнаружено (Таблица 5).

При сравнении различных фракций корма № 2 установлено:

- Все исследованные фракции корма № 2 отличались друг от друга концентрацией ОЛ, которая определялась уровнем запасных липидов в кормах.
- Концентрация фосфолипидов в кормах 2В и 2С была ниже, чем в 2А. Достаточно низкое содержание ФЛ во фракциях 2В и 2С, возможно, обусловлено длительным периодом хранения, прошедшим с момента производства данных комбикормов (более 4 месяцев). Ранее было показано, что при хранении кормов, несмотря на заявленный

производителями срок годности (6 месяцев), уровень общих и индивидуальных фракций фосфолипидов снижался начиная с третьего месяца после даты изготовления (Немова и др., 2011, De Koning, 2005). Высокий уровень ЛФХ во фракции кормов 2В и 2С по сравнению с фракцией 2А также, вероятно, связан с различными периодами их хранения, поскольку ЛФХ является лизированным метаболитом ФХ. Показано, что при хранении содержание ФХ уменьшалось, а ЛФХ – росло (Таблица 5).

В ходе эксперимента, рыбы группы № 2 в июле были случайным образом распределены на два близкорасположенных садка, один из которых (группа № 2) продолжили кормить кормом № 2, а другой (группа № 3) перевели на корм № 3. Поскольку расселение форели осуществлялось после завершения кормления рыб кормом фракции А, рыб группы № 3 до конца эксперимента культивировали на комбикормах 3В и 3С. При сравнении липидного состава данных фракций обнаружен более высокий уровень ОЛ и ТАГ в 3С по сравнению с 3В (Таблица 5).

1.3. Содержание жирных кислот в комбикормах

Проведен анализ жирных кислот ФЛ и ТАГ комбикормов №№ 1, 2 и 3 различных фракций (А, В и С). В отличие от тканей форели в корме дополнительно был проведен анализ жирнокислотного состава общих липидов. Для оценки количественного поступления жирных кислот в организм рыб устанавливали уровень ЖК в корме в абсолютных единицах (мг/г корма). Показано соответствие относительного содержания отдельных кислот (% суммы ЖК) и их концентрации (мг/г корма) в исследованных комбикормах.

1.3.1. Содержание жирных кислот в общих липидах комбикормов

В результате анализа жирнокислотного состава общих липидов комбикормов установлен их одинаковый качественный состав, однако

количественное содержание ЖК между кормами и между фракциями одного корма различалось.

Показано, что во всех исследованных комбикормах, среди насыщенных жирных кислот (НЖК) доля пальмитиновой 16:0 кислоты составляла более 60 % суммы НЖК. Второй и третьей по количественному содержанию среди НЖК были миристиновая 14:0 и стеариновая 18:0 кислоты соответственно. Уровни других НЖК были менее 1 % суммы жирных кислот (Таблица 6).

Около 50 % суммы мононенасыщенных жирных кислот (МНЖК) в комбикормах №№ 1, 2 и 3 составляла олеиновая 18:1 ω 9 кислота; на долю 16:1 ω 7, 18:1 ω 7 и 20:1 ω 9 кислот приходилось более 40 % суммы МНЖК. Содержание остальных исследованных МНЖК было менее 1 % суммы ЖК (Таблица 6).

Полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК) комбикормов №№ 1, 2 и 3 представлены семействами: ω 3, ω 6, ω 4, ω 1, ω 9 ЖК (Таблица 6). Превалирующим компонентом среди ω 6 ПНЖК во всех изученных комбикормах была линолевая 18:2 ω 6 кислота, доля которой достигала 65 %. Уровень арахидоновой 20:4 ω 6 кислоты (АК) в кормах составлял около 1 % (Таблица 6).

В кормах № 1 и 3 в отличие от корма № 2, содержание физиологически важных жирных кислот линоленового ряда, таких как эйкозапентаеновая 20:5 ω 3 (ЭПК), докозапентаеновая 22:5 ω 3 (ДПК), докозагексаеновая 22:6 ω 3 (ДГК), соответствовало рекомендованному разработчиками кормов уровню (Blanchard, 2008), что свидетельствует о высоком качестве исследованных комбикормов. Вероятно, при производстве данных кормов в качестве источника липидной компоненты преимущественно использовался рыбий жир, как известно, богатый этими кислотами.

Сравнительный анализ жирнокислотного состава кормов выявил следующие особенности:

- Отличительной чертой корма № 1 было высокое по сравнению с другими кормами содержание не характерной для естественной пищи лососевых 16:4 ω 1 кислоты.

Таблица 6 – Содержание жирных кислот в общих липидах комбикормов, % суммы ЖК

Показатели	Комбикорм, №							
	1			2			3	
	Фракция							
	А	В	С	А	В	С	В	С
14:0	8,59	8,12 ^d	8,06	4,29 ^a	4,19 ^a	4,02 ^a	4,57 ^b	4,55 ^{b,c}
16:0	20,72	20,83	20,88	17,2 ^a	16,0 ^{a,d}	13,7 ^{a,c}	18,3 ^{b,c}	17,5 ^{b,c,e}
18:0	4,42	4,52	4,27	3,54 ^a	3,83 ^a	3,30 ^a	2,59	2,52
20:0	0,61	0,32 ^d	0,35	0,36 ^a	0,43 ^a	0,40	0,57	0,31
Сумма НЖК	35,9	34,9	35,1	26,1 ^a	25,1 ^a	22,2 ^{a,e}	26,4	25,4
14:1ω9	0,16	0,14	0,15	0,09	0,15	0,17	0,03 ^{b,c}	0,05 ^{b,c}
16:1ω9	0,66	0,55	0,60	0,42	0,23 ^{a,d}	0,19 ^a	0,36	0,53
16:1ω7	7,22	7,74	7,48	4,74 ^a	4,23 ^a	4,48 ^a	4,42	7,19 ^{c,e}
18:1ω9	14,9	16,1 ^d	15,5	25,3 ^a	26,6 ^a	24,5 ^{a,c}	20,4 ^b	16,6 ^{c,e}
18:1ω7	3,93	3,51	3,72	2,86 ^a	2,08 ^{a,d}	2,24 ^a	2,71	2,65
20:1ω9	1,73	1,25	1,49	3,27 ^a	3,02 ^a	3,39 ^a	5,38	4,14
22:1ω9	0,93	0,73	0,83	4,21 ^a	5,07 ^{a,d}	5,60 ^a	6,08	6,16
Сумма МНЖК	31,02	31,27	31,64	42,15	42,52 ^a	42,17 ^a	41,29	39,09
18:2ω9	0,20	0,10	0,11	0,04 ^a	0,02 ^a	0,03 ^a	0,05	0,08
20:3ω9	0,27	0,28	0,27	0,02 ^a	0,05 ^a	0,04 ^a	0,08	0,06
Сумма ω9 ПНЖК	0,71	0,66	0,69	0,10 ^a	0,20 ^{a,d}	0,18 ^a	0,32	0,34
18:2ω6	5,17	5,45	5,31	12,98 ^a	16,40 ^a	19,85 ^a	8,25	8,69
20:4ω6	1,27	1,19	1,23	0,64 ^a	0,36 ^{a,d}	0,31 ^a	0,37	0,61
22:5ω6	0,32	0,22	0,27	0,14 ^a	0,12 ^a	0,10 ^a	0,12	0,19
Сумма ω6 ПНЖК	9,10	9,11	9,11	15,20 ^a	17,6 ^{a,d}	21,1 ^{a,e}	10,02 ^c	11,60 ^c
16:2ω4	0,16	1,21 ^d	0,68	0,47 ^a	0,09 ^{a,d}	0,14 ^a	0,75	0,84
16:3ω4	1,44	0,10 ^d	0,17	0,10 ^a	0,23	0,27	0,17	0,12
16:4ω4	0,06	1,28 ^d	1,27	0,12	0,04 ^a	0,04 ^a	0,09	0,13
18:2ω4	0,51	0,42	0,46	0,11 ^a	0,10 ^a	0,11 ^a	0,12	0,19
Сумма ω4 ПНЖК	2,28	3,14 ^d	3,31	0,86 ^a	0,52 ^a	0,62 ^a	1,19	1,38
18:3ω3	1,90	2,06	1,99	3,76 ^a	3,59 ^a	3,31 ^a	2,91	1,55
20:5ω3	3,98	3,78	3,88	4,17	4,15	3,98	6,26 ^{b,c}	8,6 ^{b,c,e}
22:5ω3	1,93	1,66	1,80	0,58 ^a	0,43 ^a	0,44 ^a	0,61	1,24 ^{c,e}
22:6ω3	8,64	8,76	8,40	4,92 ^a	4,24 ^a	4,18 ^a	7,80 ^{b,c}	7,58 ^{b,c}
Сумма ω3 ПНЖК	19,7	19,1	18,5	15,2 ^a	13,7 ^{a,d}	13,5 ^a	19,6 ^c	21,3 ^{b,c,e}
16:4ω1	1,84	1,80	1,85	0,43 ^a	0,29 ^{a,d}	0,25 ^a	0,33 ^b	0,90 ^{b,c,e}
Сумма ПНЖК	33,6	33,8	33,2	31,8 ^a	32,3	35,6 ^{a,d}	32,3	35,6 ^{b,e}

Примечание: а – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении кормов 1 и 2 соответствующих фракций; b – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении кормов 1 и 3, соответствующих фракций; c – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении кормов 2 и 3 соответствующих фракций; d – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении фракций А и В одного корма; e – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении фракций В и С одного корма.

- В корме № 2 уровень МНЖК и $\omega 6$ ПНЖК выше, чем в других комбикормах, а содержание НЖК и $\omega 3$ ПНЖК, напротив, в корме № 2 ниже, чем в кормах № №1 и 3.
- Комбикорм № 3 отличался меньшим уровнем 18:0 кислоты и большим содержанием 20:5 $\omega 3$ и 22:1 $\omega 9$ кислот от других изученных кормов (Таблица 6).

Фракции А, В, С корма № 1 по жирнокислотному составу общих липидов различались уровнями 20:0 и 16:3 $\omega 4$ кислот, которые были выше у 1А по сравнению с 1В и 1С; и содержанием 16:2 $\omega 4$ и 16:4 $\omega 4$ кислот, которые во фракции 1А ниже, чем в других фракциях того же корма.

При сравнении фракций корма № 2 показаны достоверные различия в содержании следующих ЖК: пальмитиновой 16:0, эруковой 22:1 $\omega 9$, линолевой 18:2 $\omega 6$ (Таблица 6), что, вероятно, связано со сменой соотношений различных сырьевых источников при производстве комбикормов.

Фракции В и С корма № 3 достоверно различались между собой по уровню 16:0, 16:1 $\omega 7$, 18:1 $\omega 9$, 20:5 $\omega 3$ кислот (Таблица 6).

1.3.2. Содержание жирных кислот в триацилглицеринах комбикормов

Распределение жирных кислот в триацилглицеринах комбикормов было сходным с таковым в общих липидах, однако обнаружены некоторые различия (Таблица 7). Для корма № 1 показано достоверно более высокое содержание 14:0, 16:0 и суммы насыщенных ЖК триацилглицеринов по сравнению с ОЛ; преобладающей кислотой семейства $\omega 3$ среди ПНЖК в составе ТАГ корма № 1 была ЭПК, а содержание ДГК оказалось в два раза меньше, чем в ОЛ того же комбикорма (Таблица 5). Жирнокислотный состав ТАГ во всех фракциях комбикорма № 1 был одинаков (Таблица 7).

Таблица 7 – Содержание жирных кислот в триацилглицеринах комбикормов, % суммы ЖК

Показатели	Комбикорм, №								
	1			2			3		
	Фракция								
	A	B	C	A	B	C	B	C	
14:0	9,60	9,24	9,42	4,33 ^a	4,17 ^a	4,11 ^a	4,19 ^b	6,42 ^{b,c,e}	
16:0	23,7	24,5	24,5	14,0 ^a	13,9 ^a	13,5 ^a	13,8 ^b	17,1 ^{b,c,e}	
18:0	4,62	4,59	4,60	3,33 ^a	3,25 ^a	3,41 ^a	1,80 ^{b,c}	2,67 ^{b,c,e}	
20:0	0,42	0,45	0,43	0,48	0,47	0,50	0,57 ^{b,c}	0,45 ^e	
Сумма НЖК	39,6	39,0	39,7	22,9 ^a	22,6 ^a	22,4 ^a	21,0 ^b	27,6 ^{b,c,e}	
14:1ω9	0,05	0,04	0,04	0,06	0,02	0,04	0,19 ^{b,c}	0,23 ^{b,c}	
16:1ω9	0,67	0,65	0,66	0,35 ^a	0,44 ^{a,d}	0,79 ^{a,e}	0,53 ^{b,c}	0,97 ^{b,c,e}	
16:1ω7	9,16	8,15 ^d	8,66	4,46 ^a	4,69 ^a	4,76 ^a	4,92 ^b	6,96 ^{b,c,e}	
18:1ω9	14,5	14,5	14,9	31,7 ^a	24,8 ^{a,d}	21,9 ^a	21,4 ^b	14,2 ^{c,e}	
18:1ω7	3,70	3,55	3,63	3,36	4,37 ^{a,d}	3,25 ^e	8,93 ^{b,c}	3,56 ^e	
20:1ω9	1,33	1,36	1,34	3,59 ^a	4,66 ^{a,d}	4,77 ^a	4,82 ^b	4,89 ^b	
22:1ω9	0,95	0,91	0,93	4,32 ^a	5,60 ^{a,d}	6,94 ^{a,e}	8,46 ^{b,c}	8,32 ^{b,c}	
Сумма МНЖК	31,7	30,5	31,5	49,3 ^a	47,9 ^a	45,1 ^a	52,2 ^{b,c}	41,3 ^{b,e}	
18:2ω9	0,12	0,07	0,10	0,04 ^a	0,01 ^a	0,003 ^a	0,01 ^b	0,05 ^{b,c}	
20:3ω9	0,10	0,07 ^d	0,09	0,05 ^d	0,01 ^{a,d}	0,01 ^a	0,03 ^b	0,04 ^b	
Сумма ω9 ПНЖК	0,46	0,34 ^d	0,40	0,20 ^d	0,07 ^{a,d}	0,06 ^a	0,64 ^{d,c}	0,26 ^{b,c,e}	
18:2ω6	4,78	5,28 ^d	5,03	11,17 ^a	13,70 ^a	18,1 ^{a,e}	8,95 ^{b,c}	8,37 ^{b,c}	
20:4ω6	0,67	0,71	0,69	0,23 ^a	0,19 ^a	0,21 ^a	0,22 ^b	0,53 ^{b,c,e}	
22:5ω6	0,14	0,15	0,15	0,06 ^a	0,06 ^a	0,09 ^a	0,06 ^b	0,18 ^{c,e}	
Сумма ω6 ПНЖК	7,38	7,67	7,53	12,6 ^a	14,7 ^{a,d}	19,1 ^{a,e}	10,0 ^{b,c}	10,7 ^{b,c}	
16:2ω4	0,56	0,45	0,51	0,14 ^a	0,18 ^a	0,22 ^a	0,20 ^b	0,56 ^{c,e}	
16:3ω4	0,13	0,54 ^d	0,49	0,16	0,16 ^a	0,12 ^a	0,15 ^a	0,33 ^{b,c,e}	
16:4ω4	0,10	0,10	0,10	0,14	0,16 ^a	0,11 ^e	0,10 ^c	0,11	
18:2ω4	0,32	0,34	0,33	0,10 ^a	0,02 ^{a,d}	0,21 ^{a,e}	0,03 ^b	0,22 ^{b,e}	
Сумма ω4 ПНЖК	1,70	1,53	1,62	0,68 ^a	0,53 ^a	0,67 ^a	0,49 ^b	1,29 ^{b,c,e}	
18:3ω3	1,04	1,81 ^d	1,42	3,85 ^a	3,50 ^a	2,93 ^{a,d}	2,44 ^{b,c}	2,52 ^{b,c}	
20:5ω3	9,48	9,81	9,64	4,54 ^a	4,58 ^a	4,63 ^a	6,54 ^{b,c}	8,31 ^{b,c,e}	
22:5ω3	0,91	1,10	1,01	0,42 ^a	0,31 ^a	0,40 ^a	0,34 ^b	0,93 ^{b,e}	
22:6ω3	3,51	4,26	3,89	3,90	3,82	3,41	4,08	4,06	
Сумма ω3 ПНЖК	17,2	18,9 ^d	18,0	14,2 ^a	13,9 ^a	12,6 ^a	15,1 ^b	17,9 ^{c,e}	
16:4ω1	1,75	1,75	1,75	0,24 ^a	0,29 ^a	0,29 ^a	0,52 ^{b,c}	1,00 ^{b,c,e}	
Сумма ПНЖК	27,95	30,19 ^d	29,47	27,89	29,49 ^d	32,76	26,78	31,13 ^e	

Примечание: а – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении кормов 1 и 2 соответствующих фракций; b – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении кормов 1 и 3, соответствующих фракций; c – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении кормов 2 и 3 соответствующих фракций; d – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении фракций А и В одного корма; e – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении фракций В и С одного корма.

Различия в жирнокислотном составе ТАГ между фракциями комбикормов № 2 и 3 установлены в уровне тех же кислот, что и для ОЛ, а также в содержании олеиновой кислоты 18:1 ω 9. Процентное распределение ЖК триацилглицеринов корма № 2 несколько иное, чем в ОЛ: доля докозагексаеновой 22:6 ω 3, линолевой 18:2 ω 6 и пальмитиновой 16:0 кислот достоверно ниже, чем в ОЛ (Таблицы 6, 7).

1.3.3. Содержание жирных кислот в фосфолипидах комбикормов

Жирнокислотный состав в фосфолипидах комбикормов имел ряд отличий по сравнению с ЖК общих липидов кормов. Так, в составе фосфолипидов обнаружен меньший уровень ω 4 ПНЖК и миристиновой 14:0 кислоты; содержание пальмитиновой 16:0 и стеариновой 18:0 кислот в структурных липидах было выше, чем в ОЛ (Таблица 8). Различия по содержанию ЖК фосфолипидов в изученных кормах установлены только для мажорных кислот (Таблица 8). Жирнокислотный состав ФЛ всех исследованных фракций одного комбикорма был одинаков.

Таким образом, содержание жирных кислот, таких как 18:0, 18:2 ω 6, 20:1 ω 9, 20:4 ω 6, 22:1 ω 9 и суммы ω 9 ПНЖК, достоверно различалось между всеми комбикормами.

При сравнении комбикормов №№ 1, 2 и 3 выявлены следующие маркерные ЖК общих липидов, высокий или низкий уровень которых отличает один корм от двух других:

- корм № 1 – 14:0, 15:0, 16:0, 16:1 ω 7, 16:2 ω 4, 16:3 ω 4, 16:4 ω 4, 18:1 ω 9, 20:4 ω 3, 22:5 ω 3;
- корм № 2 – 18:3 ω 3, 18:4 ω 3;
- корм № 3 – 20:5 ω 3.

Следует отметить, что различия в содержании липидных компонентов между кормами были более выражены, чем между фракциями одного корма.

Таблица 8 – Содержание жирных кислот в фосфолипидах комбикормов, % суммы ЖК

Показатели	Комбикорм, №							
	1			2			3	
	Фракция							
	A	B	C	A	B	C	B	C
14:0	6,09	5,94	6,02	3,27 ^a	3,27 ^a	3,68 ^a	3,58 ^b	4,04 ^b
16:0	23,3	23,9	23,6	18,7 ^a	18,8 ^a	18,6 ^a	20,5 ^{b,c}	20,0 ^{b,e}
18:0	5,69	5,46	5,58	4,76 ^a	4,82 ^a	4,56 ^a	3,94 ^{b,c}	4,13 ^{b,c}
20:0	0,77	0,84	0,80	0,83	0,84	0,91	1,07	0,99
Сумма НЖК	37,42	37,31	37,37	28,9 ^a	28,9 ^a	29,3 ^a	30,0 ^b	30,2 ^b
14:1ω9	0,21	0,20	0,21	0,15 ^a	0,12 ^a	0,09 ^a	0,18 ^c	0,15 ^c
16:1ω9	0,69	0,54	0,62	0,76	0,75	0,77	0,73	0,52 ^{c,e}
16:1ω7	7,34	7,02	7,18	3,64 ^a	3,80 ^a	3,55 ^a	4,75 ^{b,c}	5,05 ^{b,c}
18:1ω9	17,8	18,5	18,2	21,2 ^a	21,3 ^a	21,7 ^a	17,8 ^b	16,1 ^{b,c,e}
18:1ω7	3,10	3,01	3,06	3,65	3,70	3,98	5,24 ^{b,c}	3,35 ^e
20:1ω9	1,52	1,50	1,51	3,79 ^a	3,66 ^a	3,37 ^a	3,77 ^b	3,79 ^b
22:1ω9	1,36	0,66	1,01	2,82 ^a	3,01 ^a	3,15 ^a	4,47 ^{b,c}	5,12 ^{b,c}
Сумма МНЖК	33,90	33,32	33,61	38,1 ^a	39,0 ^a	38,9 ^a	38,8 ^{b,c}	36,5 ^{b,e}
18:2ω9	0,08	0,09	0,08	0,09	0,10	0,08	0,12	0,07
20:3ω9	0,14	0,09	0,11	0,12	0,13	0,13	0,12	0,08
Сумма ω9 ПНЖК	0,52	0,42	0,47	0,49	0,48	0,48	0,44	0,40
18:2ω6	6,17	6,11	6,14	10,58 ^a	10,48 ^a	10,73 ^a	8,43 ^{b,c}	7,90 ^{b,c}
20:4ω6	0,50	0,88 ^d	0,75	0,47	0,50 ^a	0,48 ^a	0,44	1,20 ^{b,c,e}
22:5ω6	0,40	0,26	0,33	0,36	0,37	0,18	0,34	0,29
Сумма ω6 ПНЖК	9,26	9,34	9,30	13,6 ^a	13,7 ^a	13,0 ^a	10,8 ^{d,c}	12,3 ^{b,e}
16:2ω4	0,18	0,44	0,31	0,15	0,08	0,15	0,32	0,29
16:3ω4	0,26	0,35	0,31	0,16	0,09	0,09	0,21	0,22
16:4ω4	0,24	0,12	0,18	0,15	0,10	0,08	0,12	0,29 ^{c,e}
18:2ω4	0,31	0,28	0,29	0,11	0,04	0,13	0,13 ^{b,c}	0,16
Сумма ω4 ПНЖК	1,12	1,29	1,20	0,59 ^a	0,34	0,50	0,84	1,08
18:3ω3	1,31	1,55	1,43	2,14 ^a	2,60 ^a	2,45 ^a	1,35 ^c	1,27 ^{b,c}
20:5ω3	3,87	3,66	3,77	5,45 ^a	5,25 ^a	5,36 ^a	6,92 ^{b,c}	7,02 ^{b,c}
22:5ω3	0,65	1,00 ^d	0,82	1,09	0,60 ^{a,d}	0,54 ^a	0,70	0,98 ^{c,e}
22:6ω3	10,50	10,18	10,34	7,30 ^a	7,05 ^a	6,92 ^a	8,65	7,67 ^d
Сумма ω3 ПНЖК	17,39	18,01	17,70	17,97	16,8 ^{a,d}	17,0	18,9 ^{b,c}	19,0 ^{b,c}
16:4ω1	0,38	0,30	0,34	0,15 ^a	0,21 ^a	0,26	0,21	0,38 ^{c,e}
Сумма ПНЖК	28,67	29,37	29,02	33,07 ^a	32,08	31,73	31,23	33,30

Примечание: а – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении кормов 1 и 2 соответствующих фракций; б – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении кормов 1 и 3, соответствующих фракций; с – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении кормов 2 и 3 соответствующих фракций; d – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении фракций А и В одного корма; е – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении фракций В и С одного корма.

Глава 2. Морфометрические параметры радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792), выращенной на разных комбикормах

В течение всего периода исследования (с марта по ноябрь) установлено увеличение длины и массы радужной форели у всех изученных групп рыб. Динамика прироста массы форели групп №№ 1, 2 и 3 была одинакова: с марта по июнь темпы прироста массы рыб возрастали, а с сентября – снижались. Однако интенсивность прироста массы форели между группами рыб различалась. Темп прироста длины и массы рыб группы № 1 был выше по сравнению с группами рыб №№ 2 и 3, а у группы рыб № 2 ниже, чем у рыб группы № 3 (Таблица 9).

Наполнение желудочно-кишечного тракта у радужной форели групп №№ 1, 2 и 3 в один и тот же период времени было одинаково. Вариабельность данного показателя носила сезонный характер: в марте, апреле, мае и ноябре его значение было равно 2, в июне, июле и октябре – 3, в августе – 4, а в сентябре – 5 и отражала количество скормленного рыбам комбикорма.

Гепато-соматический индекс (ГСИ) у радужной форели группы № 2 был выше, чем у рыб групп №№ 1 и 3, а у рыб группы № 1 – ниже по сравнению с двумя другими исследованными группами рыб с августа по ноябрь. ГСИ у всех изученных групп рыб возрастал с марта по ноябрь, что, вероятно, связано с активным кормлением рыб в данный период (Таблица 9).

В течение всего периода исследования отход рыб был выше у рыб группы № 2. Установлены два пика смертности радужной форели у всех исследованных групп рыб – в мае и июле (Таблица 9).

Глава 3. Показатели липидного обмена тканей радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792), выращенной на разных комбикормах

3.1. Липидный состав внутреннего жира радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792)

В результате проведенного исследования установлено, что уровень ОЛ во внутреннем жире рыб группы № 1 был ниже, чем у двух других групп, в течение всего периода исследования. Изменение уровня общих липидов во

внутреннем жире радужной форели при смене сезона у всех изученных групп рыб было аналогичным. С марта по май содержание ОЛ во внутреннем жире снизилось на 13-20 % сухой массы, затем концентрация данных соединений постепенно возрастала и достигла максимума в сентябре. В октябре и ноябре содержание ОЛ во внутреннем жире было ниже, чем в первый осенний месяц (Таблица 10).

Таблица – 9 Морфометрические параметры радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792)

Дата	Группа рыб, №	Длина рыб, см	Масса рыб, г	Прирост массы рыб	Прирост длины рыб	ГСИ	Отход рыб, шт
26.03.2011	1	20,8	110			1,0	15
	2	21,0	110			1,0	17
27.04.2011	1	21,8	112	1,8	4,8	1,0	23
	2	21,1	110 ^a	0,4 ^a	0,5 ^a	1,0	31
25.05.2011	1	23,5	144	28,6	7,8	1,1	88
	2	21,6 ^a	140 ^a	27,3	2,4 ^a	1,2 ^a	94
27.06.2011	1	25,2	217	50,7	7,2	1,2	25
	2	22,5 ^a	205 ^a	46,4 ^a	4,2 ^a	1,2	34
06.07.2011	2	23,9	268	-	-	1,3	-
	3	24,1	311 ^c	-	-	1,2	-
15.07.2011	2	24,0	295	-	-	1,3	-
	3	26,1 ^c	352 ^c	-	-	1,3	-
27.07.2011	1	27,1	354	63,1	15,5	1,3	86
	2	25,3 ^a	333 ^a	62,4	12,4 ^a	1,4 ^a	103
	3	27,2 ^c	367 ^c	79,0 ^{b,c}	16,4 ^c	1,4 ^b	88
08.08.2011	2	25,5	334	-	-	1,5	-
	3	27,5 ^c	388 ^c	-	-	1,4 ^c	-
24.08.2011	1	31,1	683	81,2	14,1	1,3	22
	2	27,6 ^a	462 ^a	38,7 ^a	9,1 ^a	1,6 ^a	41
	3	29,6 ^{b,c}	622 ^{b,c}	69,5 ^{b,c}	13,0 ^{b,c}	1,5 ^b	34
25.09.2011	1	34,7	947	60,9	15,3	1,4	16
	2	31,8 ^a	649 ^a	40,5 ^a	15,2	1,8 ^a	65
	3	32,8 ^{b,c}	824 ^{b,c}	32,5 ^{b,c}	10,8 ^{b,c}	1,6 ^{b,c}	22
28.10.2011	1	36,1	1126	18,9	4,0	1,4	13
	2	32,0 ^a	742 ^a	14,3 ^a	0,6 ^a	1,9 ^a	54
	3	34,2 ^{b,c}	971 ^{b,c}	17,8 ^c	4,3 ^c	1,8 ^b	24
27.11.2011	1	37,9	1436	27,5	4,9	1,4	22
	2	32,1 ^a	1098 ^a	48,0 ^a	0,3 ^a	1,9 ^a	32
	3	34,5 ^{b,c}	1251 ^{b,c}	28,8 ^c	0,9 ^{b,c}	1,8 ^b	29

Примечание: а – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении рыб групп №№ 1 и 2; b – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб №№ 1 и 3; с – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб №№ 2 и 3

Сезонные модификации уровня ОЛ во внутреннем жире радужной форели обусловлены изменением концентрации триацилглицеринов, которые являлись доминирующей липидной фракцией в данной ткани и составляли от 60 до 75 % суммы всех липидов (Таблицы 10, 11).

Таблица 10 – Содержание общих липидов в тканях радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792), % сухой массы

	Внутренний жир			Мышцы			Печень		
	Группа рыб, №								
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
III декада марта	72,5	77,5 ^a	н.о.	13,8	14,8 ^a	н.о.	10,7	11,7 ^a	н.о.
III декада апреля	61,3	67,7 ^a	н.о.	13,7	14,4 ^a	н.о.	10,6	11,5 ^a	н.о.
III декада мая	59,3	57,1	н.о.	14,1	14,6	н.о.	10,9	11,6 ^a	н.о.
III декада июня	66,6	66,3	н.о.	14,3	14,9	н.о.	11,8	12,8 ^a	н.о.
I декада июля	н.о.	75,8	74,9	н.о.	15,8	15,8	н.о.	13,2	13,2
II декада июля	н.о.	77,1	76,8	н.о.	16,3	15,9	н.о.	13,9	13,4
III декада июля	76,3	82,9 ^a	81,2 ^b	15,0	16,6 ^a	16,3	13,5	14,2 ^a	13,6 ^c
I декада августа	н.о.	83,0	82,7	н.о.	17,0	16,9	н.о.	14,5	13,9 ^c
III декада августа	78,8	83,1 ^a	83,3 ^b	15,8	17,5 ^a	17,4	13,2	14,7 ^a	14,1 ^b
III декада сентября	80,0	84,6 ^a	84,1 ^b	16,0	19,3 ^a	19,4	12,2	14,9 ^a	14,3 ^b
III декада октября	78,9	80,2	81,0 ^b	16,0	19,2 ^a	19,3	12,4	15,2 ^a	14,6 ^{b,c}
III декада ноября	76,1	79,6 ^a	79,0 ^b	15,9	19,1 ^a	19,2	12,5	15,1 ^a	14,6 ^{b,c}

Примечание: н.о. – не определяли; а – различия достоверны при сравнении групп рыб №№ 1 и 2, при $p \leq 0,05$; b – различия достоверны при сравнении групп рыб №№ 1 и 3, при $p \leq 0,05$; c – различия достоверны при сравнении групп рыб №№ 2 и 3, при $p \leq 0,05$

Второй, в количественном отношении, липидной фракцией во внутреннем жире радужной форели были фосфолипиды, доля которых от ОЛ составляла 20-30 %. При сравнении концентраций ФЛ во внутреннем жире радужной форели между группами рыб №№ 1 и 2 установлены достоверные различия в течение всего периода исследования. После расселения рыб первые две декады между группами №№ 2 и 3 уровень ФЛ был одинаков, однако уже на третьей декаде июля отличия по данному показателю между группами стали значимыми и сохранялись до конца исследования.

Таблица 11 – Содержание триацилглицеринов в тканях радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792), % сухой массы

	Внутренний жир			Мышцы			Печень		
	Группа рыб, №								
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
III декада марта	44,4	52,3	н.о.*	7,3	8,1 ^a	н.о.	0,8	2,0 ^a	н.о.
III декада апреля	35,1	43,6	н.о.	7,3	7,9 ^a	н.о.	0,8	2,2 ^a	н.о.
III декада мая	33,6	33,6	н.о.	7,7	8,3 ^a	н.о.	0,8	2,3 ^a	н.о.
III декада июня	43,5	45,5	н.о.	7,8	8,5 ^a	н.о.	0,8	2,3 ^a	н.о.
I декада июля	н.о.	47,4	53,5	н.о.	9,0	8,8	н.о.	2,4	2,4
II декада июля	н.о.	49,1	51,4	н.о.	9,3	9,0	н.о.	2,6	2,0 ^c
III декада июля	51,5	50,7	53,0	8,2	9,7 ^a	9,4	0,9	2,7	1,8 ^{b,c}
I декада августа	н.о.	54,3	55,4	н.о.	10,1	9,6	н.о.	3,0	2,3 ^c
III декада августа	52,9	60,0	58,2	8,8	10,4 ^a	9,8 ^c	1,1	3,4	2,5 ^{b,c}
III декада сентября	53,6	59,9	57,8	8,7	12,1 ^a	11,0 ^{b,c}	1,1	3,6	2,6 ^{b,c}
III декада октября	53,1	55,4	54,4	8,8	11,8 ^a	10,9 ^{b,c}	1,1	3,9	2,9 ^{b,c}
III декада ноября	51,1	54,9	52,2	8,8	11,8 ^a	10,8 ^{b,c}	1,1	3,8	2,5 ^{b,c}

Примечание: н.о. – не определяли; а – различия достоверны при сравнении групп рыб №№ 1 и 2, при $p \leq 0,05$; b – различия достоверны при сравнении групп рыб №№ 1 и 3, при $p \leq 0,05$; c – различия достоверны при сравнении групп рыб №№ 2 и 3, при $p \leq 0,05$

Уровень ФЛ с марта по август у всех исследованных групп рыб постепенно увеличивался (Таблица 12). Изменение содержания ФЛ во внутреннем жире у исследованных групп рыб в осенний период было различным: у групп рыб №№ 1 и 2 исследуемый показатель с сентября по ноябрь практически не изменялся, а у форели группы № 3 установлено его незначительное увеличение (Таблица 12).

Концентрация другого структурного липида – холестерина во внутреннем жире радужной форели между исследованными группами рыб практически не различалась, и сезонная динамика данного показателя у рыб групп №№ 1, 2 и 3 была сходна. Содержание ХС у рыб с марта по август постепенно увеличивалось с 3,5 до 4,5 % сухой массы, а осенью резко снизилось (Таблица 13).

Содержание эфиров холестерина во внутреннем жире форели было минимальным среди изученных липидных фракций для всех трех групп рыб и составляло 1,6-3,9 % суммы липидов. Различий в концентрации данных соединений между всеми группами радужной форели с марта по июль не

установлено. С первой декады августа уровень ЭХС в группе № 3 был достоверно выше по сравнению с другими группами, а в сентябре значимые различия выявлены и между группами №№ 1 и 2. Сезонная динамика данного показателя у разных групп рыб была одинакова: с марта по июнь концентрация ЭХС в адипоцитах форели снижалась, затем постепенно увеличивалась вплоть до ноября. Следует отметить резкое возрастание уровня ЭХС с октября по ноябрь, что характерно для всех исследованных групп радужной форели (Таблица 14).

Таблица 12 – Содержание фосфолипидов в тканях радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792), % сухой массы

	Внутренний жир			Мышцы			Печень		
	Группа рыб, №								
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
III декада марта	17,3	15,3 ^a	н.о.	4,5	4,4	н.о.	7,5	6,7 ^a	н.о.
III декада апреля	17,3	15,3 ^a	н.о.	4,6	4,3 ^a	н.о.	7,6	6,7 ^a	н.о.
III декада мая	17,6	16,1 ^a	н.о.	4,6	4,4	н.о.	7,6	6,8 ^a	н.о.
III декада июня	17,9	16,9 ^a	н.о.	4,6	4,5	н.о.	7,8	6,9 ^a	н.о.
I декада июля	н.о.	17,0	17,0	н.о.	4,5	4,6	н.о.	7,0	7,0
II декада июля	н.о.	17,3	17,3	н.о.	4,7	4,6	н.о.	7,1	7,3
III декада июля	18,2	17,4 ^a	17,5 ^b	4,6	4,7	4,8	8,1	7,4 ^a	7,6 ^{b,c}
I декада августа	н.о.	17,6	17,9	н.о.	4,7	4,9 ^c	н.о.	7,5	7,8 ^c
III декада августа	19,0	17,9 ^a	18,5 ^{b,c}	5,1	4,7 ^a	5,1 ^b	8,3	7,7 ^a	7,9
III декада сентября	19,5	18,3 ^a	19,0 ^c	5,1	4,8 ^a	5,5 ^{b,c}	8,4	7,8 ^a	7,9 ^b
III декада октября	20,1	18,8 ^a	19,3 ^{b,c}	5,1	4,8 ^a	5,5 ^{b,c}	8,6	7,9 ^a	8,1 ^b
III декада ноября	20,2	18,9 ^a	19,7 ^{b,c}	5,2	4,8 ^a	5,6 ^{b,c}	8,8	7,9 ^a	8,5 ^c

Примечание: н.о. – не определяли; а – различия достоверны при сравнении групп рыб №№ 1 и 2, при $p \leq 0,05$; b – различия достоверны при сравнении групп рыб №№ 1 и 3, при $p \leq 0,05$; c – различия достоверны при сравнении групп рыб №№ 2 и 3, при $p \leq 0,05$

В результате исследований жирнокислотного состава триацилглицеринов внутреннего жира радужной форели установлено, что доля насыщенных жирных кислот триацилглицеринов внутреннего жира радужной форели составляла от 20 до 35 % суммы ЖК. Среди НЖК внутреннего жира превалировало содержание пальмитиновой 16:0 кислоты. Уровень миристиновой 14:0 и стеариновой 18:0 кислот составлял 3,5-7,0 % и

2,5-4,6 % суммы ЖК, соответственно. Изменение их содержания в сезоне и определило модификацию уровня НЖК. Доля пальмитиновой 16:0, миристиновой 14:0, стеариновой 18:0 кислот и суммы НЖК в триацилглицеринах внутреннего жира рыб группы № 2 была достоверно ниже, чем у группы № 1, в течение всего периода исследования (Таблицы А.1–А.12).

Таблица 13 – Содержание холестерина в тканях радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792), % сухой массы

	Внутренний жир			Мышцы			Печень		
	Группа рыб, №								
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
III декада марта	3,61	3,42	н.о.	1,50	1,43 ^a	н.о.	1,31	1,44	н.о.
III декада апреля	3,63	3,52	н.о.	1,51	1,41 ^a	н.о.	1,42	1,41	н.о.
III декада мая	3,64	3,61	н.о.	1,53	1,42 ^a	н.о.	1,43	1,53	н.о.
III декада июня	4,11	4,11	н.о.	1,73	1,55 ^a	н.о.	1,48	1,48	н.о.
I декада июля	н.о.	4,12	4,13	н.о.	1,59	1,60	н.о.	1,53	1,58
II декада июля	н.о.	4,15	4,17	н.о.	1,65	1,68	н.о.	1,63	1,86 ^c
III декада июля	4,32	4,62	4,60	1,93	1,87 ^a	2,07 ^b	1,54	1,75 ^a	2,01 ^{b,c}
I декада августа	н.о.	4,74	4,75	н.о.	1,93	2,11	н.о.	1,73	2,17 ^c
III декада августа	4,28	4,93	4,99	1,95	2,02	2,17 ^{b,c}	1,55	1,72 ^a	2,31 ^{b,c}
III декада сентября	3,63	4,43 ^a	4,45 ^b	1,79	1,95	2,09 ^{b,c}	1,46	1,65 ^a	2,24 ^{b,c}
III декада октября	3,50	4,16 ^a	4,19 ^b	1,68	1,80	1,89 ^b	1,33	1,58 ^a	2,13 ^{b,c}
III декада ноября	3,35	3,85 ^a	3,86 ^b	1,45	1,58 ^a	1,51 ^b	1,31	1,46 ^a	2,08 ^{b,c}

Примечание: н.о. – не определяли; а – различия достоверны при сравнении групп рыб №№ 1 и 2, при $p \leq 0,05$; b – различия достоверны при сравнении групп рыб №№ 1 и 3, при $p \leq 0,05$; c – различия достоверны при сравнении групп рыб №№ 2 и 3, при $p \leq 0,05$

Уровень насыщенных жирных кислот ТАГ внутреннего жира радужной форели групп №№ 1 и 2 снижался с марта по июнь, затем к осени возрастал. При сравнении распределения НЖК триацилглицеринов внутреннего жира радужной форели групп №№ 2 и 3 установлен более высокий уровень миристиновой 14:0 и низкий стеариновой 18:0 кислот у рыб группы № 3 спустя 30 дней после расселения форели и перевода части рыб на корм № 3 (Таблицы А.5–А.12). Стоит отметить, что комбикорма №№ 2 и 3 достоверно

отличались друг от друга по уровню данных кислот в общих липидах, а не в триацилглицеринах (Таблицы 6, 7).

Таблица 14 – Содержание эфиров холестерина в тканях радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792), % сухой массы

	Внутренний жир			Мышцы			Печень		
	Группа рыб, №								
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
III декада марта	2,61	2,49	н.о.	0,41	0,52 ^a	н.о.	0,53	0,52	н.о.
III декада апреля	2,53	2,41	н.о.	0,33	0,44 ^a	н.о.	0,46	0,48	н.о.
III декада мая	2,48	2,52	н.о.	0,31	0,38 ^a	н.о.	0,40	0,50 ^a	н.о.
III декада июня	1,96	1,62	н.о.	0,25	0,31 ^a	н.о.	1,15	1,20	н.о.
I декада июля	н.о.	2,06	2,08	н.о.	0,34	0,36	н.о.	1,21	1,24
II декада июля	н.о.	2,16	2,39	н.о.	0,43	0,48	н.о.	1,23	1,27
III декада июля	2,31	2,17	2,31	0,29	0,48	0,50	1,22	1,27	1,30
I декада августа	н.о.	2,36	2,94 ^c	н.о.	0,51	0,55	н.о.	1,31	1,34
III декада августа	2,20	2,41	2,98 ^{b,c}	0,32	0,58 ^a	0,73 ^{b,c}	1,28	1,34 ^a	1,39
III декада сентября	2,22	2,65 ^a	3,05 ^{b,c}	0,34	0,72	0,86 ^{b,c}	1,33	1,36	1,42 ^b
III декада октября	2,25	2,71 ^a	3,16 ^{b,c}	0,55	0,85	1,04 ^{b,c}	1,37	1,40	1,46 ^{b,c}
III декада ноября	2,58	2,75 ^a	3,21 ^{b,c}	0,59	1,04	1,26 ^{b,c}	1,36	1,41	1,46 ^b

Примечание: н.о. – не определяли; а – различия достоверны при сравнении групп рыб №№ 1 и 2, при $p \leq 0,05$; b – различия достоверны при сравнении групп рыб №№ 1 и 3, при $p \leq 0,05$; c – различия достоверны при сравнении групп рыб №№ 2 и 3, при $p \leq 0,05$

В триацилглицеринах внутреннего жира форели преобладали мононенасыщенные жирные кислоты у групп рыб №№ 2 и 3. Среди МНЖК во внутреннем жире форели всех изученных групп доминировала олеиновая 18:1 ω 9 кислота, доля которой в данной группе превышала 45 %. Содержание пальмитолеиновой 16:1 ω 7, ванценовой 18:1 ω 7, гондоиновой 20:1 ω 9 и эруковой 22:1 ω 9 кислот составляло 40 % суммы МНЖК. Доля других мононенасыщенных жирных кислот ТАГ внутреннего жира у всех исследованных групп форели была менее 1 % (Таблицы А.1–А.12).

Показан достоверно более высокий уровень МНЖК триацилглицеринов внутреннего жира рыб группы № 2 по сравнению с группой № 1 в течение всего периода исследования. Интересно сопоставить изменение содержания МНЖК триацилглицеринов внутреннего жира форели группы рыб № 3 после

перевода рыб на другой корм, поскольку мы установили, что корма №№ 2 и 3 по составу МНЖК триацилглицеринов отличаются содержанием шести ЖК, а ОЛ – только уровнем гондоиновой 20:1 ω 9 и эруковой 22:1 ω 9 кислот. При сравнительном анализе моновенасыщенных жирных кислот ТАГ внутреннего жира рыб групп №№ 2 и 3 их уровень был практически одинаковым, отличия установлены лишь в содержании гондоиновой 20:1 ω 9 и эруковой 22:1 ω 9 кислот спустя 30 дней после расселения рыб. Фракции 2С и 3С различались уровнем гондоиновой 20:1 ω 9, эруковой 22:1 ω 9 и олеиновой 18:1 ω 9 кислот, содержание последней у рыб группы № 3 было достоверно ниже, чем у группы № 2, уже к концу сентября, то есть спустя 30 дней после смены фракции кормов.

Доля ПНЖК триацилглицеринов внутреннего жира радужной форели колебалась в пределах от 25 до 33 % суммы ЖК. Уровень данных кислот у всех изученных групп рыб в сезоне не изменялся (Таблицы А.1–А.12). У рыб группы № 2 в триацилглицеринах внутреннего жира преобладали ω 6 ПНЖК; у рыб групп № 2 и 3 соотношение ПНЖК семейств ω 3 и ω 6 менялось в течение периода исследования (Таблицы А.1–А.12).

При сравнении содержания линоленовой 18:3 ω 3 кислоты в ТАГ внутреннего жира установлен ее более высокий уровень у рыб группы № 2, чем у форели группы № 1, в течение всего периода исследования; при этом, в корме № 2 данный показатель также был выше, чем в корме № 1. В группе № 3 отмечалось снижение содержания 18:3 ω 3 после перевода рыб на корм со значительно более низким уровнем этой кислоты (Таблицы А.5–А.12).

Процентное содержание физиологически важной эйкозапентаеновой 20:5 ω 3 кислоты в триацилглицеринах внутреннего жира радужной форели группы № 1 было выше, чем у группы № 2, в течение всего периода исследования, несмотря на то что доля данной кислоты в соответствующих кормах одинакова. Объяснением этому могут служить данные о концентрации ЭПК во внутреннем жире, которая между группами рыб достоверно не различалась на протяжении всего периода исследования (рис. 4). Вероятно, поддержание стабильного уровня ЭПК во внутреннем жире осуществляется за

счет увеличения ее доли с целью сохранения абсолютного содержания данной кислоты в резервной ткани. Содержание ЭПК в триацилглицеринах внутреннего жира радужной форели группы № 3 достоверно выше, чем у контрольной группы, спустя 30 дней после перевода части рыб на комбикорм с большим количеством ЭПК, при этом, абсолютный уровень ЭПК у рыб группы № 3 также стал несколько выше.

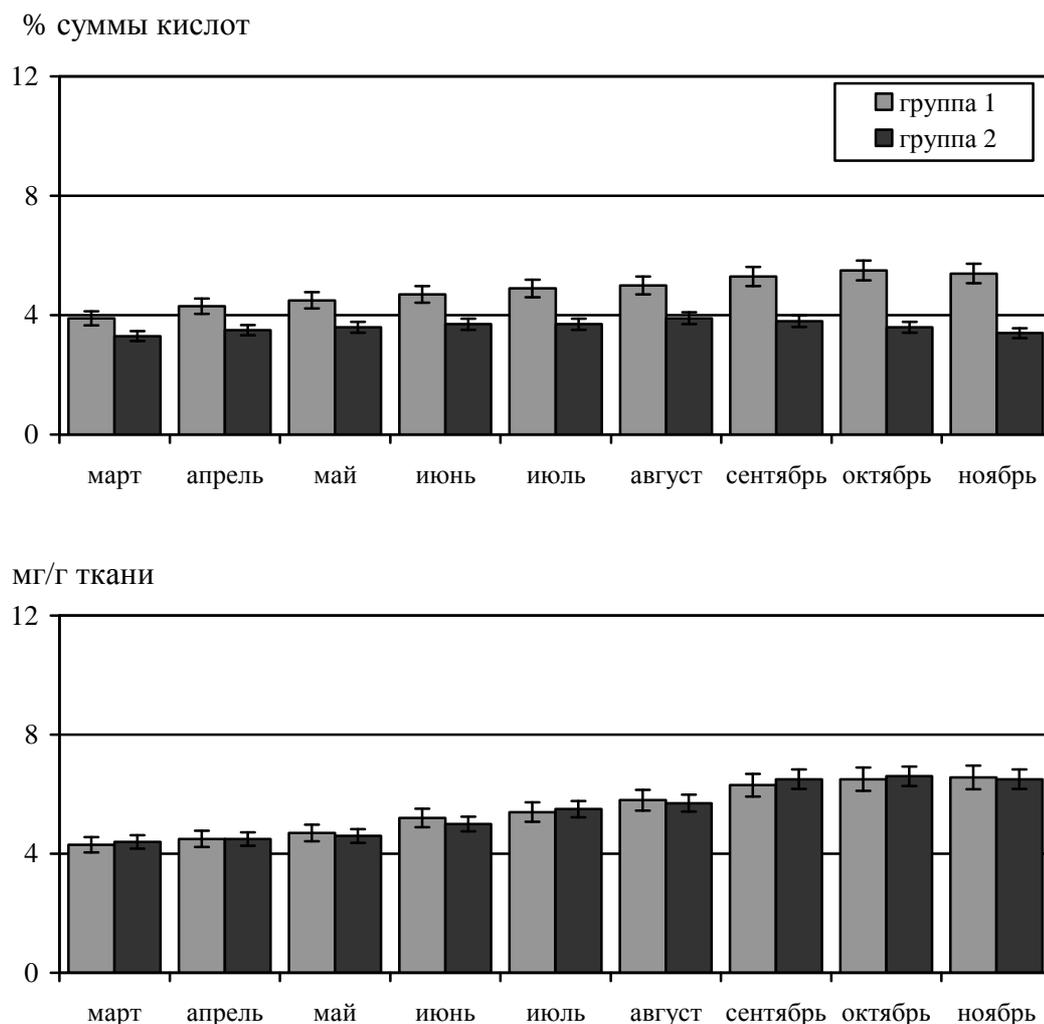


Рисунок 4. Содержание эйкозопентаеновой 20:5 ω 3 кислоты в триацилглицеринах внутреннего жира радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792)

Содержание докозопентаеновой 22:5 ω 3 и докозагексаеновой 22:6 ω 3 кислот в ТАГ внутреннего жира радужной форели групп №№ 1 и 2 в весенние месяцы достоверно не различалось. Затем с июля по октябрь отмечалось

снижение доли данных кислот в обеих группах, причем для группы № 2 оно протекало наиболее интенсивно, и уже в конце июля различия по данному показателю между группами №№ 1 и 2 стали значимыми и сохранялись до конца эксперимента, что, вероятно, связано с влиянием корма. При переводе рыб группы № 2 на комбикорм № 3, содержащий более высокий уровень ДПК и ДГК, доля данных кислот в ТАГ внутреннего жира радужной форели группы № 3 достоверно выросла по сравнению с группой № 2 спустя три декады после расселения. Характерной сезонной модификацией уровня данных кислот являлось их увеличение с сентября по ноябрь у всех исследованных групп рыб (Таблицы А.1–А.12).

Содержание ω_4 ПНЖК в триацилглицеринах внутреннего жира радужной форели группы № 1 достоверно выше, чем у группы рыб № 2, в течение всего периода исследования, что соответствует различию кормов №№ 1 и 2 по данному показателю. Установлено достоверное увеличение уровня ω_4 ПНЖК у рыб группы № 3, по сравнению с контрольной группой спустя три месяца после перевода форели на корм № 3 с большим уровнем ω_4 ПНЖК. Среди индивидуальных ω_4 ПНЖК интересно проследить динамику содержания 16:3 ω_4 и 16:4 ω_4 кислот у рыб группы № 1, поскольку в июне произошла смена фракций корма № 1, и концентрация 16:3 ω_4 кислоты значительно снизилась, а 16:4 ω_4 – увеличилась в рационе рыб. Установлено снижение доли 16:3 ω_4 кислоты в ТАГ внутреннего жира с июня по ноябрь, однако концентрация данной кислоты в ткани оставалась без изменений, что, вероятно, связано с низким уровнем ассимиляции 16:3 ω_4 кислоты в организме форели. Содержание 16:4 ω_4 кислоты во внутреннем жире увеличилось лишь в сентябре, то есть спустя три месяца, после смены фракции корма. Достаточно длительный период накопления 16:4 ω_4 кислоты может быть связан либо с низкой степенью усвоения ω_4 ПНЖК в ЖКТ, либо с доза-зависимым эффектом, когда небольшие концентрации веществ имеют низкую ассимиляцию, а большие дозы – высокую. Корма №№ 2 и 3 отличались друг от друга уровнем 16:2 ω_4 кислоты, и именно в содержании данной кислоты в ТАГ внутреннего жира установлены достоверные различия между группами

радужной форели №№ 2 и 3 спустя три месяца после перевода рыб группы № 2 на другой комбикорм. Сезонных изменений в уровне данных ЖК не установлено (Таблицы А.1–А.12).

Более 60 % среди $\omega 6$ ПНЖК внутреннего жира у всех исследованных групп рыб составляла эссенциальная линолевая 18:2 $\omega 6$ кислота. Сезонные изменения содержания данной кислоты соответствовали другой эссенциальной – линоленовой 18:3 $\omega 3$ кислоте. Установлено постепенное накопление линолевой кислоты в ТАГ внутреннего жира с мая по ноябрь у всех исследованных групп рыб. Исключение составил небольшой временной отрезок, когда рыбы группы № 3 были переведены на корм с меньшей долей линолевой 18:2 $\omega 6$ кислоты, в связи с чем уровень данной кислоты в ТАГ снизился. Содержание суммы $\omega 6$ ПНЖК у рыб группы № 3 было ниже, чем у группы № 2, спустя 30 дней после перевода рыб на комбикорм № 3 с меньшей долей данных кислот. Уровень $\omega 6$ ПНЖК триацилглицеринов во внутреннем жире радужной форели группы № 2 значительно выше по сравнению с группой № 1 (Таблицы А.1–А.12).

Доля физиологически важной арахидоновой 20:4 $\omega 6$ кислоты в ТАГ внутреннего жира радужной форели группы № 1 была выше, чем у группы № 2, в течение всего времени исследования. Уровень данной кислоты между группами рыб №№ 2 и 3 был одинаков (Таблица А.1–А.12). Интересно отметить, что корм № 1 отличался повышенным уровнем АК, по сравнению с кормом № 2, в то время как различий между кормами №№ 2 и 3 не обнаружено. Доля ПНЖК семейства $\omega 9$ составляла менее 1 % суммы ЖК у всех групп рыб. При смене сезонов содержание $\omega 9$ ПНЖК для каждой группы радужной форели практически не изменялось (Таблицы А.1–А.12). Отличий в уровне $\omega 9$ ПНЖК между группами №№ 2 и 3 не установлено, что, вероятно, связано с одинаковым уровнем данных кислот в кормах №№ 2 и 3. У рыб группы № 1 содержание $\omega 9$ ПНЖК было выше, чем у других групп в течение всего периода исследования, что также определялось составом комбикормов (Таблицы 6; А.1–А.12).

При сравнительном анализе жирнокислотного состава фосфолипидов и триацилглицеринов внутреннего жира радужной форели установлены некоторые различия в процентном распределении кислот (Таблицы А.1–А.12). В отличие от ТАГ, в составе ФЛ показан больший уровень докозагексаеновой 22:6 ω 3, пальмитиновой 16:0 и арахидоновой 20:4 ω 6 кислот (Таблицы А.1–А.12; В.1–В.12).

В ходе работы не обнаружено однозначно выраженной сезонной динамики ЖК в фосфолипидах внутреннего жира радужной форели в отличие от таковой в ТАГ. Следует отметить, что при сравнении жирных кислот ФЛ и ТАГ различных групп рыб в составе ФЛ обнаружено гораздо меньше отличий, чем в ТАГ (Таблицы А.1–А.12; В.1–В.12). Значимые различия между группами №№ 1 и 2 в содержании ЖК фосфолипидов внутреннего жира выявлены лишь для 14:0, 20:1 ω 9, 22:1 ω 9, 20:2 ω 9, 20:3 ω 9, 18:2 ω 4, 18:2 ω 6 и 20:5 ω 3 кислот. Уровень данных кислот был выше у той группы рыб, которые питались кормом с большим их содержанием (Таблицы 6; В.1–В.12). Различия в жирнокислотном составе ФЛ между группами рыб №№ 2 и 3 были еще менее выражены. Показан более низкий уровень линолевой 18:2 ω 6 кислоты у группы рыб № 3 спустя 40 дней после перевода форели на корм с меньшим содержанием данной кислоты и больший уровень ЭПК по истечении трех месяцев с момента расселения (Таблицы В.1–В.12).

3.2. Липидный состав мышц радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792)

Содержание общих липидов в мышцах радужной форели всех групп варьировало в пределах от 13,5 до 19,5 % сухой массы. Показана значимо более высокая концентрация ОЛ в мышцах рыб группы № 2, чем у рыб группы № 1. Группы рыб №№ 2 и 3 достоверно не различались между собой по уровню ОЛ в мышцах (Таблица 10). Сезонное исследование данного показателя выявило незначительное его снижение в мышцах рыб с марта по апрель, чем во внутреннем жире соответствующей группы рыб (Таблица 10). Для всех исследованных групп форели установлено увеличение уровня ОЛ с

апреля по сентябрь, что, вероятно, связано с их накоплением в нагульный период.

Превалирующими липидными компонентами в мышцах форели были триацилглицерины, доля которых составляла 52-64 %. Как и во внутреннем жире форели, различия в концентрации ТАГ между группами №№ 1 и 2 соответствовали таковым для ОЛ. В мышцах рыб группы № 2 содержание ТАГ возрастало в большей степени, чем у рыб группы № 3, и уже к третьей декаде июля различия по данному показателю между указанными группами рыб были достоверными (Таблица 11). Модификация концентрации ТАГ соответствовала изменениям уровня ОЛ в годовом цикле, исключение составило лишь снижение содержания ТАГ с октября по ноябрь, тогда как содержание ОЛ в данный период не изменялось (Таблица 10, 11).

Так же как и во внутреннем жире, в мышцах форели фосфолипиды являлись второй в количественном отношении после ТАГ группой липидов. Наименьшее содержание ФЛ показано для группы рыб № 2, а повышенное – для группы № 3 (Таблица 12). Уровень данных соединений с марта по вторую декаду июля был одинаков, в этот же период нет достоверных различий между исследованными группами рыб (Таблица 12). С третьей декады июля до ноября происходило увеличение содержания ФЛ, причем различными темпами для каждой из групп форели, и уже спустя 20 дней после расселения рыб различия в концентрации ФЛ между сравниваемыми группами стали достоверными (Таблица 12).

Процентное содержание холестерина в мышцах форели составляло от 5,5 до 14 % общих липидов в течение всего периода исследования, и достоверных различий между исследованными группами рыб по данному показателю не установлено. С марта по май уровень ХС в мышцах рыб практически не изменялся, затем вплоть до августа постепенно увеличивался, а с августа по ноябрь установлено снижение содержания ХС (Таблица 13). Данные модификации, вероятно, связаны с температурными адаптациями клеток и активным пластическим обменом в мышцах в нагульный период.

Достоверные различия в содержании ЭХС в мышцах форели групп №№ 1 и 2 установлены в июле и сохранились до конца исследования. В сентябре, октябре и ноябре содержание ЭХС в мышцах форели группы № 3 выше, чем у других исследованных групп рыб (Таблица 14). Сезонная динамика концентрации ЭХС в мышцах форели соответствовала таковой в адипоцитах рыб (Таблица 14).

При исследовании индивидуальных фосфолипидов в мышцах радужной форели обнаружено преобладание фосфатидилхолина, доля которого составляла более 50 % суммы ФЛ. Анализ годовой динамики содержания ФХ у всех исследованных групп рыб показал тенденцию к увеличению его концентрации с марта по сентябрь и снижение его уровня в октябре-ноябре (Таблица 15). Содержание ФХ в мышцах рыб группы № 1 было выше, чем у группы № 2, в течение всего периода исследования, однако к концу нагульного периода данные различия были не достоверны. Спустя две декады после перевода рыб группы № 3 на корм с большей концентрацией ФХ его уровень в мышцах форели группы № 3 достоверно увеличился по сравнению с контрольной группой (Таблица 15).

Содержание лизированной формы ФХ – лизофосфатидилхолина в мышечной ткани радужной форели группы № 1 в течение всего периода исследования колебалось незначительно, в то время как у группы № 2 выявлено резкое снижение содержания ЛФХ с момента перевода рыб на другую фракцию корма № 2 (Таблица 16).

Вторым по количественному содержанию фосфолипидом в мышцах рыб был фосфатидилэтаноламин. Показано, что содержание ФЭА в мышцах рыб группы № 1 выше, чем у группы № 2, в течение всего периода исследования. При сравнении групп №№ 2 и 3 установлены значимые отличия концентрации ФЭА в мышцах рыб спустя 4 декады с момента расселения и перевода части рыб группы № 2 на корм № 3 (Таблица 17).

Таблица 15 – Содержание фосфатидилхолина в тканях радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792), % сухой массы

	Мышцы			Печень		
	Группа рыб, №					
	1	2	3	1	2	3
III декада марта	2,29	1,59 ^a	н.о.	2,18	2,95 ^a	н.о.
III декада апреля	2,27	1,87 ^a	н.о.	2,36	3,07 ^a	н.о.
III декада мая	2,29	2,11	н.о.	2,49	3,32 ^a	н.о.
III декада июня	3,07	2,54 ^a	н.о.	3,95	4,09	н.о.
I декада июля	н.о.	2,87	3,03	н.о.	4,29	4,34
II декада июля	н.о.	3,08	3,25	н.о.	4,53	4,57
III декада июля	3,19	3,15	3,34 ^{b,c}	5,53	4,71 ^a	5,02
I декада августа	н.о.	3,13	3,51 ^c	н.о.	4,88	4,96
III декада августа	3,23	3,24	3,55 ^{b,c}	4,56	4,76 ^a	4,53
III декада сентября	3,50	3,19 ^a	3,87 ^c	4,23	4,53 ^a	4,23 ^b
III декада октября	3,41	3,17 ^a	3,74 ^c	4,01	3,92	3,95
III декада ноября	3,34	3,09	3,71 ^c	3,99	3,85	3,97

Примечание: н.о. – не определяли; а – различия достоверны при сравнении групп рыб №№ 1 и 2, при $p \leq 0,05$; b – различия достоверны при сравнении групп рыб №№ 1 и 3, при $p \leq 0,05$; c – различия достоверны при сравнении групп рыб №№ 2 и 3, при $p \leq 0,05$

Таблица 16 – Содержание лизофосфатидилхолина в тканях радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792), % сухой массы

	Мышцы			Печень		
	Группа рыб, №					
	1	2	3	1	2	3
III декада марта	0,19	0,86 ^a	н.о.	0,29	0,42 ^a	н.о.
III декада апреля	0,27	0,62 ^a	н.о.	0,27	0,43 ^a	н.о.
III декада мая	0,24	0,65 ^a	н.о.	0,23	0,39 ^a	н.о.
III декада июня	0,16	0,34 ^a	н.о.	0,17	0,21	н.о.
I декада июля	н.о.	0,31	0,29	н.о.	0,24	0,22
II декада июля	н.о.	0,29	0,26	н.о.	0,27	0,24
III декада июля	0,09	0,25 ^a	0,23	0,14	0,31 ^a	0,27
I декада августа	н.о.	0,26	0,22	н.о.	0,29	0,23
III декада августа	0,07	0,21 ^a	0,19 ^b	0,15	0,25 ^a	0,20
III декада сентября	0,07	0,19 ^a	0,16 ^b	0,09	0,23 ^a	0,17
III декада октября	0,08	0,17 ^a	0,13 ^{b,c}	0,11	0,19 ^a	0,15 ^{b,c}
III декада ноября	0,05	0,17 ^a	0,11 ^{b,c}	0,10	0,19 ^a	0,14 ^c

Примечание: н.о. – не определяли; а – различия достоверны при сравнении групп рыб №№ 1 и 2, при $p \leq 0,05$; b – различия достоверны при сравнении групп рыб №№ 1 и 3, при $p \leq 0,05$; c – различия достоверны при сравнении групп рыб №№ 2 и 3, при $p \leq 0,05$

Сезонные изменения ФЭА для групп рыб №№ 1, 2 и 3 были сходны и характеризовались снижением уровня исследуемого компонента с марта по июль, затем с июля по сентябрь установлена тенденция к увеличению его концентрации, которая резко возросла в октябре и ноябре (Таблица 17).

Концентрация ФС и ФИ в мышцах рыб между группами в течение всего периода исследования достоверно не различалась и составляла 0,06-0,15 и 0,28-0,53 % сухой массы соответственно. Уровень ФИ у всех групп рыб возрастал с марта по август, а затем постепенно снижался (Таблица 18). Содержание фосфатидилсерина в мышцах радужной форели трех групп уменьшалось с марта по август, а потом увеличивалось (Таблица 19).

Таблица 17 – Содержание фосфатидилэтаноламина в тканях радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792), % сухой массы

	Мышцы			Печень		
	Группа рыб, №					
	1	2	3	1	2	3
III декада марта	1,56	1,31 ^a	н.о.	4,18	2,46 ^a	н.о.
III декада апреля	1,47	1,15 ^a	н.о.	3,73	2,43 ^a	н.о.
III декада мая	1,48	0,98 ^a	н.о.	3,66	2,21 ^a	н.о.
III декада июня	0,88	0,68 ^a	н.о.	2,59	1,80 ^a	н.о.
I декада июля	н.о.	0,79	0,75	н.о.	1,66	1,64
II декада июля	н.о.	0,70	0,65	н.о.	1,56	1,71 ^b
III декада июля	0,86	0,72 ^a	0,73 ^a	1,93	1,49 ^a	1,60 ^b
I декада августа	н.о.	0,70	0,78 ^c	н.о.	1,53	1,74 ^b
III декада августа	0,78	0,71	0,81 ^{b,c}	2,51	1,76 ^a	1,89 ^{b,c}
III декада сентября	0,96	0,79 ^a	0,92 ^c	2,58	2,05 ^a	2,56 ^c
III декада октября	1,17	0,96 ^a	1,23 ^c	3,18	2,44 ^a	2,77 ^{b,c}
III декада ноября	1,33	1,06 ^a	1,30 ^c	3,35	2,49 ^a	2,94 ^{b,c}

Примечание: н.о. – не определяли; а – различия достоверны при сравнении групп рыб №№ 1 и 2, при $p \leq 0,05$; b – различия достоверны при сравнении групп рыб №№ 1 и 3, при $p \leq 0,05$; c – различия достоверны при сравнении групп рыб №№ 2 и 3, при $p \leq 0,05$

Сезонной динамики уровня сфингомиелина в мышцах форели не выявлено, однако установлены различия между группами рыб. Показано повышенное содержание СФМ в мышцах рыб группы № 2 по сравнению с группой № 1 на протяжении всего периода исследования. Концентрация

данного соединения в мышечной ткани форели группы № 3 постепенно снижалась с момента расселения. Различия в содержании СФМ между контрольной группой рыб (группа № 2) и опытной (группа № 3) стали достоверными спустя 3 декады после перехода форели группы № 3 на корм с меньшим уровнем СФМ (Таблица 20).

Таблица 18 – Содержание фосфатидилинозитола в тканях радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792), % сухой массы

	Мышцы			Печень		
	Группа рыб, №					
	1	2	3	1	2	3
III декада марта	0,38	0,39	н.о.	0,56	0,55	н.о.
III декада апреля	0,39	0,40	н.о.	0,55	0,56	н.о.
III декада мая	0,39	0,41	н.о.	0,64	0,64	н.о.
III декада июня	0,45	0,42	н.о.	0,65	0,63	н.о.
I декада июля	н.о.	0,42	0,43	н.о.	0,65	0,63
II декада июля	н.о.	0,45	0,46	н.о.	0,62	0,65
III декада июля	0,48	0,44	0,49	0,62	0,63	0,63
I декада августа	н.о.	0,46	0,53	н.о.	0,62	0,59
III декада августа	0,46	0,45	0,51 ^c	0,64	0,68	0,64
III декада сентября	0,45	0,42	0,48	0,68	0,76 ^a	0,73
III декада октября	0,35	0,35	0,46	0,76	0,83 ^a	0,80
III декада ноября	0,29	0,30	0,35	0,90	0,90	0,83

Примечание: н.о. – не определяли; а – различия достоверны при сравнении групп рыб №№ 1 и 2, при $p \leq 0,05$; с – различия достоверны при сравнении групп рыб №№ 2 и 3, при $p \leq 0,05$

Уровень насыщенных жирных кислот в триацилглицеринах мышц радужной форели составлял от 22 до 32 % суммы ЖК. Мышцы рыб группы № 2, как и внутренний жир, характеризовались более низким содержанием НЖК по сравнению с группой № 1 в течение всего периода исследования (Таблицы А.1–А.12).

Уровень насыщенных жирных кислот ТАГ мышц радужной форели групп №№ 1 и 2 в отличие от внутреннего жира практически не менялся до конца эксперимента.

Различия комбикормов №№ 2 и 3 в содержании миристиновой 14:0 и стеариновой 18:0 кислот повлияли на распределение НЖК в

триацилглицеринах мышц радужной форели групп №№ 2 и 3 спустя 30 дней после расселения форели; данная зависимость показана и для внутреннего жира рыб (Таблицы 21, А.1–А.12).

Таблица 19 – Содержание фосфатидилсерина в тканях радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792), % сухой массы

	Мышцы			Печень		
	Группа рыб, №					
	1	2	3	1	2	3
III декада марта	0,12	0,10	н.о.	0,43	0,40	н.о.
III декада апреля	0,11	0,09 ^a	н.о.	0,40	0,31 ^a	н.о.
III декада мая	0,11	0,09 ^a	н.о.	0,36	0,29 ^a	н.о.
III декада июня	0,10	0,08 ^a	н.о.	0,31	0,20 ^a	н.о.
I декада июля	н.о.	0,09	0,08	н.о.	0,18	0,19
II декада июля	н.о.	0,08	0,07	н.о.	0,15	0,17
III декада июля	0,08	0,07	0,07	0,21	0,16 ^a	0,14
I декада августа	н.о.	0,07	0,08	н.о.	0,15	0,16
III декада августа	0,08	0,07	0,07	0,25	0,18 ^a	0,18
III декада сентября	0,10	0,08 ^a	0,09	0,29	0,21 ^a	0,25
III декада октября	0,11	0,10	0,11	0,47	0,39 ^a	0,40
III декада ноября	0,14	0,12 ^a	0,14 ^c	0,43	0,45	0,44

Примечание: н.о. – не определяли; а – различия достоверны при сравнении групп рыб №№ 1 и 2, при $p \leq 0,05$; с – различия достоверны при сравнении групп рыб №№ 2 и 3, при $p \leq 0,05$

Как и во внутреннем жире, в ТАГ мышц рыб групп №№ 2 и 3 преобладали мононенасыщенные жирные кислоты. Показан достоверно более высокий уровень МНЖК триацилглицеринов мышц группы рыб № 2 по сравнению с группой № 1 в течение всего периода исследования. Различия в содержании МНЖК триацилглицеринов мышц и внутреннего жира форели между группами рыб №№ 2 и 3 были аналогичны. Установлен более высокий уровень гондоиновой 20:1 ω 9 и эруковой 22:1 ω 9 кислот у рыб группы № 3 по сравнению с группой № 2 спустя 30 дней после перевода рыб на корм с большим содержанием данных кислот. Содержание олеиновой 18:1 ω 9 кислоты в мышцах, так же как и во внутреннем жире рыб группы № 3, было достоверно ниже, чем у группы № 2, уже к концу сентября, то есть спустя 30 дней после смены фракции кормов (Таблицы А.5–А.12).

Таблица 20 – Содержание сфингомиелина в тканях радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792), % сухой массы

	Мышцы			Печень		
	Группа рыб, №					
	1	2	3	1	2	3
III декада марта	0,01	0,03 ^a	н.о.	0,04	0,08 ^a	н.о.
III декада апреля	0,01	0,03 ^a	н.о.	0,04	0,09 ^a	н.о.
III декада мая	0,01	0,03 ^a	н.о.	0,06	0,11 ^a	н.о.
III декада июня	0,01	0,03 ^a	н.о.	0,07	0,13 ^a	н.о.
I декада июля	н.о.	0,03	0,03	н.о.	0,14	0,13
II декада июля	н.о.	0,03	0,03	н.о.	0,14	0,13
III декада июля	0,01	0,03 ^a	0,02 ^{b,c}	0,07	0,14 ^a	0,11 ^{b,c}
I декада августа	н.о.	0,03	0,02 ^c	н.о.	0,14	0,11 ^c
III декада августа	0,01	0,03 ^a	0,02 ^{b,c}	0,07	0,14 ^a	0,11 ^{b,c}
III декада сентября	0,01	0,03 ^a	0,02 ^{b,c}	0,09	0,14 ^a	0,11 ^{b,c}
III декада октября	0,01	0,03 ^a	0,02 ^{b,c}	0,10	0,14	0,12 ^{b,c}
III декада ноября	0,01	0,03 ^a	0,02 ^{b,c}	0,10	0,14	0,10 ^c

Примечание: а – различия достоверны при сравнении групп рыб №№ 1 и 2, при $p \leq 0,05$; б – различия достоверны при сравнении групп рыб №№ 1 и 3, при $p \leq 0,05$; с – различия достоверны при сравнении групп рыб №№ 2 и 3, при $p \leq 0,05$

Для мышц форели групп №№ 1 и 3 было характерно преобладание $\omega 3$ ПНЖК над $\omega 6$ ПНЖК в течение всего периода исследования. Необходимо отметить превалирование $\omega 3$ ПНЖК в комбикормах №№ 1 и 3. У группы рыб № 2 не обнаружено доминирования одного семейства над другим в течение всех месяцев исследования: так, с марта по июнь преобладали $\omega 3$ ПНЖК, а с первой декады июля до ноября – $\omega 6$ ПНЖК (Таблицы А.1–А.12). Следует обратить внимание на то, что до июня рыб группы № 2 кормили комбикормом с равным содержанием $\omega 3$ и $\omega 6$ ПНЖК, позже соотношение семейств изменилось в сторону увеличения доли $\omega 6$ ПНЖК (Таблица б). Сезонные изменения $\omega 6$ ЖК триацилглицеринов мышц у рыб групп №№ 1 и 2 связаны с возрастанием их уровня с июня по ноябрь (Таблицы А.1–А.12), что соответствует периоду активного кормления рыб. У форели группы № 3 содержание данных кислот снижалось с августа по ноябрь, вероятно, в связи с уменьшением доли $\omega 6$ ПНЖК в рационе.

Содержание линоленовой 18:3 $\omega 3$ кислоты у форели группы № 2 было выше, чем у группы № 1 в течение всего периода исследования. В корме № 2

данный показатель также преобладал по сравнению с кормом № 1 (Таблицы А.1–А.12). У рыб группы № 3 уровень линоленовой 18:3 ω 3 кислоты ниже, чем у контрольной группы рыб, спустя 3 месяца после перевода рыб на корм со значительно более низким уровнем данной кислоты (Таблицы А.5–А.12).

Доля ЭПК в триацилглицеринах мышц, так же как и во внутреннем жире, у радужной форели группы № 1 было выше, чем у группы № 2, в течение всего периода исследования, несмотря на отсутствие различий между комбикормами №№ 1 и 2 по данному показателю (Таблицы А.1–А.12). Концентрация данной кислоты в мышцах рыб групп №№ 1 и 2 достоверно не различалась на протяжении всего периода исследования. Вероятно, в мышцах, как и во внутреннем жире, у форели действовал компенсаторный механизм, восполняющий расхождение жирных кислот за счет увеличения доли ЖК с целью сохранения их абсолютного уровня. Содержание ЭПК в группе № 3 увеличилось по сравнению с контрольной группой спустя 2 месяца после расселения рыб, в то время как во внутреннем жире различия обнаружены уже через 30 дней после перевода рыб на другой корм (Таблицы А.5–А.12).

Уровень ДПК и ДГК в триацилглицеринах мышц радужной форели группы № 1 достоверно был выше, чем у группы № 2, в течение всего периода исследования, что отражает различия в составе комбикормов №№ 1 и 2. При переводе группы рыб № 2 на комбикорм № 3, содержащий более высокий уровень ДПК и ДГК, доля данных кислот в триацилглицеринах мышц радужной форели группы № 3 достоверно увеличилась по сравнению с группой № 2 спустя 2 месяца после расселения (Таблицы А.5–А.12).

Содержание ω 4 ПНЖК триацилглицеринов мышц радужной форели группы № 1 несколько выше, чем у группы рыб № 2 в течение всего периода исследования, хотя различия между группами рыб менее выражены, чем во внутреннем жире рыб (Таблицы А.1–А.12). Уровень ω 4 ПНЖК триацилглицеринов мышц у групп рыб №№ 2 и 3 был одинаков, несмотря на различия по данному показателю в комбикормах (Таблицы А.5–А.12).

Уровень ω 6 ПНЖК в триацилглицеринах мышц радужной форели группы № 2 был значительно выше по сравнению с группой № 1. Сезонные

изменения содержания линолевой 18:2 ω 6 кислоты заключались в постепенном ее накоплении в ТАГ с мая по сентябрь у рыб групп №№ 1 и 2, затем доля данной кислоты у рыб группы № 1 продолжила возрастать, а у группы №№ 2 снизилась (Таблицы А.1–А.12). Концентрация линолевой 18:2 ω 6 кислоты у рыб группы № 3 уменьшалась в течение всего периода исследования, что, вероятно, связано с переводом рыб на корм с меньшей долей данной кислоты. Сумма ω 6 ПНЖК в триацилглицеринах мышц, так же как и во внутреннем жире, у рыб группы № 3 была ниже, чем у группы № 2, по истечении 30 дней после перевода рыб на комбикорм № 3 с меньшей долей данных кислот (Таблицы б; А.5 –А.12).

Уровень АК в триацилглицеринах мышц радужной форели группы № 1, как и во внутреннем жире, был выше, чем у группы № 2, в течение всего времени исследования; различий по этому показателю между группами №№ 2 и 3 не установлено (Таблицы А.1–А.12). Следует отметить, что корм № 1 содержал повышенное количество АК, чем корм № 2, в то время как различий между кормами №№ 2 и 3 не выявлено (Таблица б).

Сезонные модификации жирнокислотного состава триацилглицеринов мышц радужной форели изученных групп рыб были такими же, как в ТАГ внутреннего жира рыб.

Содержание НЖК фосфолипидов в мышцах радужной форели между тремя исследованными группами рыб значимо не различалось и практически не изменялось в течение всего периода исследования, лишь к ноябрю уровень НЖК снизился (Таблицы В.1–В.12). Концентрация МНЖК и олеиновой 18:1 ω 9 кислоты (уровень которой превалировал среди МНЖК) в фосфолипидах мышц рыб группы № 1 была ниже, чем у группы № 2 (Таблицы В.1–В.12). Различие в уровнях гондоиновой 20:1 ω 9 и эруковой 22:1 ω 9 кислот между группами №№ 2 и 3 было достоверно уже спустя три декады после перевода части рыб на другой комбикорм (Таблицы В.5–В.12).

Доля ω 3 ПНЖК фосфолипидов мышц форели во всех исследованных группах рыб была выше, чем ω 6 ПНЖК, несмотря на то, что в корме № 2 преобладали ω 6 ПНЖК. Жирнокислотный состав фосфолипидов зависел от

состава корма в меньшей степени, чем триацилглицеринны мышц (Таблица 22). Состав корма оказывал влияние только на уровень линолевой 18:2 ω 6, линоленовой 18:3 ω 3, арахидоновой 20:4 ω 6, эйкозапентаеновой 20:5 ω 3, докозапентаеновой 22:5 ω 3 и докозагексаеновой 22:6 ω 3 кислот в фосфолипидах мышц (Таблицы А.1–А.12; В.1–В.12).

Таблица 21 – Липидные компоненты тканей радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792), содержание которых различалось в тканях рыб контрольной (группа № 2) и экспериментальной (группа № 3) групп рыб при смене корма

Ткань	Период времени, за который зафиксированы достоверные различия в содержании липидных компонентов					Нет изменений
	10 дней	20 дней	30 дней	40 дней	60 дней	180 дней
Внутренний жир	н.и.	н.и.	ТАГ ФЛ 14:0 ТАГ 18:0 ТАГ 18:2 ω 6 ТАГ 20:1 ω 9 ТАГ 20:5 ω 3 ТАГ 22:1 ω 9 ТАГ	18:3 ω 3 ТАГ 22:5 ω 3 ТАГ 22:6 ω 3 ТАГ 18:2 ω 6 ФЛ 20:1 ω 9 ФЛ 22:1 ω 9 ФЛ	14:0 ТАГ 16:1 ω 9 ТАГ	16:2 ω 4 ТАГ 16:3 ω 4 ТАГ 16:2 ω 4 ФЛ 16:3 ω 4 ФЛ 18:0 ФЛ 18:2 ω 6 ФЛ 18:3 ω 3 ФЛ 20:5 ω 3 ФЛ
Мышцы	н.и.	н.и.	ТАГ СФМ 18:0 ТАГ 18:2 ω 6 ТАГ 20:1 ω 9 ТАГ 22:1 ω 9 ТАГ 22:6 ω 3 ФЛ	ФЛ ФИ 18:3 ω 3 ТАГ 20:5 ω 3 ТАГ 24:1 ω 7 ТАГ 18:2 ω 6 ФЛ	ЭХС 14:0 ТАГ 22:5 ω 3 ТАГ 22:6 ω 3 ТАГ 18:0 ФЛ 20:1 ω 9 ФЛ 22:1 ω 9 ФЛ	16:2 ω 4 ТАГ 16:3 ω 4 ТАГ 18:1 ω 9 ТАГ 16:1 ω 9 ФЛ 16:2 ω 4 ФЛ 16:3 ω 4 ФЛ
Печень	н.и.	ТАГ ФЛ	ФЭА СФМ 18:0 ТАГ 18:2 ω 6 ТАГ 20:1 ω 9 ТАГ	ХС 18:3 ω 3 ТАГ 22:1 ω 9 ТАГ	ЭХС 22:1 ω 9 ФЛ	16:2 ω 4 ТАГ 16:3 ω 4 ТАГ 16:1 ω 9 ФЛ 18:2 ω 6 ФЛ 18:3 ω 3 ФЛ

Примечание: н.и. – нет изменений

Уровень ω 4 ПНЖК в мышцах исследованных групп рыб был одинаков, несмотря на значительные различия комбикормов по данному показателю (Таблицы 6; В.1–В.12).

Таблица 22 – Оценка степени влияния факторов (сезонного и трофического) на некоторые липидные показатели радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792)

	Внутренний жир		Мышцы		Печень	
	Корм	Сезон	Корм	Сезон	Корм	Сезон
Общие липиды	33,9	28,5	29,8	-	15,3	25
Триацилглицерины	69,0	47,6	65,0	14,3	31,1	43
Холестерин	-	34,6	-	58,0	-	80
Эфиры холестерина	4,3	19,8	9,3	34,4	-	11
Фосфатидилхолин	н.о.	н.о.	-	72,1	-	58
Фосфатидилэтаноламин	н.о.	н.о.	4,3	71,7	-	57
Фосфатидилинозитол	н.о.	н.о.	9,6		-	10
Фосфатидилсерин	н.о.	н.о.	-	27,1	-	18
Сфингомиелин	н.о.	н.о.	15,4	28,3	31,0	-
Жирные кислоты триацилглицеринов						
НЖК	8,7	34,6	42,5	-	27,5	47,1
МНЖК	6,5	28,6	28,6	45,2	54,3	59,6
ω3 ПНЖК	4,6	36,9	30,1	21,1	41,3	8,6
ω6 ПНЖК	10,2	48,8	44,3	73,2	32,4	10,1
ПНЖК	11,3	15,6	52,4	43,5	62,5	-
Жирные кислоты фосфолипидов						
НЖК	-	10,8	-	8,9	-	12,6
МНЖК	-	35,6	3,4	10,3	4,5	14,2
ω3 ПНЖК	-	41,3	8,5	8,8	-	19,3
ω6 ПНЖК	-	25,2	6,5	11,5	-	20,4
ПНЖК	-	16,7	9,1	6,9	-	18,6

Примечание: в таблице приведены данные, значимые при $p < 0,05$; н.о. – не определяли

3.3. Липидный состав печени радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792)

Содержание общих липидов в печени рыб было ниже, чем в мышцах и внутреннем жире рыб, и составляло 10,0-15,5 % сухой массы. Установлен достоверно более высокий уровень ОЛ у рыб группы № 2 по сравнению с группой № 1 в течение всего периода исследования. Значимые различия между группами рыб №№ 2 и 3 отмечались уже во второй декаде июля: в этом месяце концентрация ОЛ в гепатоцитах радужной форели группы № 2 выше, чем у группы № 3 (Таблица 10).

В отличие от запасующих тканей (внутренний жир и мышцы) доминирующей липидной фракцией в печени радужной форели служили

фосфолипиды (Таблицы 10; 12). Уровень ФЛ в печени рыб группы № 1 был выше, чем у группы № 2, в течение всего периода исследования. Концентрация ФЛ в печени форели группы № 3 была больше, чем у рыб группы № 2, уже во второй декаде июля, однако данные различия были достоверны лишь в октябре и ноябре. Сезонная динамика уровня ФЛ в печени рыб была сходна с таковой в других исследованных тканях, но в отличие от мышц и внутреннего жира в печени форели тенденция к увеличению концентрации ФЛ установлена уже к июню (Таблица 12).

Содержание ТАГ в печени радужной форели группы № 2 было значительно больше, чем у рыб группы № 1, в течение всего периода исследования. Установлен более высокий уровень ТАГ в печени рыб группы № 3, по сравнению с группой рыб № 1, и более низкий, чем у группы № 2, с третьей декады июля до ноября (Таблица 11).

Интересно отметить, что, несмотря на более высокий уровень ХС в корме № 1 по сравнению с кормом № 2, в печени рыб группы № 1 концентрация ХС ниже, чем у рыб группы № 2, за исключением июля и августа. Стоит обозначить, что суммарное содержание стероидных компонентов (ХС и его эфиров) было выше в корме № 2, и возможно, именно это послужило причиной различий в концентрации ХС между группами рыб №№ 1 и 2. Уровень ХС в печени рыб групп №№ 2 и 3 был одинаков, однако следует отметить более высокую концентрацию ХС в гепатоцитах форели группы № 3 (Таблица 13). Динамика содержания холестерина в печени радужной форели в период исследования была аналогична сезонным изменениям уровня данного компонента в мышцах и внутреннем жире рыб.

Несмотря на значительные различия в содержании ЭХС между комбикормами, концентрация данного компонента в печени исследованных групп рыб была одинакова (Таблица 5, 14). Концентрация ЭХС уменьшалась с марта по май, а затем возрастала до ноября в печени у всех исследованных групп форели (Таблица 14).

Исследование содержания индивидуальных фосфолипидов показало, что содержание ФХ в печени рыб группы № 1 ниже, чем у группы №№ 2 и 3,

при этом, следует отметить, что в комбикорме № 1 уровень данного ФЛ выше, чем в других кормах (Таблицы 6, 15). Содержание ФЭА, напротив, в печени рыб группы № 1 достоверно выше, чем у группы № 2, в течение всего периода исследования. При переводе рыб группы № 2 на корм № 3 с более высоким содержанием ФЭА различия в уровне данного соединения в печени между группами №№ 2 и 3 были значимыми ($p \leq 0,05$) через 30 дней после расселения (Таблицы 15; 21). Содержание ФИ и ФС в печени рыб было одинаково, хотя их уровень в кормах был различен (Таблицы 5, 18, 19). Показана более высокая концентрация СФМ в печени радужной форели группы № 2, чем у групп рыб №№ 1 и 3, на протяжении всего периода исследования (Таблица 20).

Для всех исследованных групп рыб показана сходная сезонная динамика уровней индивидуальных фосфолипидов в печени. Исключение составило лишь различие в изменении концентраций ФХ, ФЭА и ФС в летне-осенний период (Таблицы 15, 17, 19). Данные модификации в печени форели установлены к концу августа, а для мышц – лишь к сентябрю. Содержание ФИ у всех групп рыб возрастало с апреля по май и с сентября по ноябрь. В остальное время концентрация данного показателя оставалась неизменной (Таблица 18).

Распределение НЖК в триацилглицеринах печени аналогично таковому во внутреннем жире форели. Несмотря на отсутствие различий в содержании олеиновой кислоты и суммы МНЖК в комбикормах №№ 2 и 3, уровень данных кислот в печени рыб № 3 выше, чем в контрольной группе, спустя 30 дней после перевода части рыб на другой корм (Таблицы А.5–А.12). В конце сентября содержание МНЖК триацилглицеринов в печени рыб группы № 3 было ниже, чем у группы № 2, что, вероятно, связано с переводом рыб в начале сентября на другую фракцию корма № 3, в которой уровень олеиновой кислоты значительно ниже, чем в предыдущей фракции корма № 3 (3В) (Таблицы 6, А.7–А.9). Сезонная динамика МНЖК триацилглицеринов печени радужной форели характеризовалась снижением их содержания с марта по

май, увеличением с мая по сентябрь и незначительными модификациями в другие месяцы (Таблица А.1–А.12).

В течение всего периода исследования уровень ПНЖК триацилглицеринов в печени для каждой из групп рыб менялся незначительно. Среди ПНЖК в печени форели групп №№ 1 и 3, как и в мышцах, кислоты семейства $\omega 3$ доминировали над $\omega 6$ ПНЖК. В печени рыб группы № 2 в отличие от мышц рыб данной группы установлено либо преобладание $\omega 3$ кислот над $\omega 6$, либо равный уровень $\omega 3$ и $\omega 6$ ПНЖК в зависимости от сезона. Содержание ЭПК в печени у рыб группы № 3 было ниже или соответствовало уровню данной кислоты у рыб группы № 2 (Таблицы А.1–А.12). Содержание ДГК и ДПК у групп №№ 2 и 3 было одинаково. Влияния состава кормов на уровень данных кислот в печени рыб не установлено (Таблица 22).

В отличие от мышц и внутреннего жира в печени радужной форели не показано четкой сезонной динамики содержания ПНЖК в триацилглицеринах (Таблицы А.1–А.12).

Различий в содержании НЖК фосфолипидов в печени между исследованными группами рыб не установлено. При изучении сезонной динамики жирнокислотного состава фосфолипидов печени радужной форели обнаружено значительное снижение НЖК с октября по ноябрь у всех исследованных групп рыб (Таблицы В.1–В.12).

Доля олеиновой 18:1 $\omega 9$, гондоиновой 20:1 $\omega 9$, эруковой 22:1 $\omega 9$ кислот и суммы МНЖК фосфолипидов в печени у рыб группы № 1 оказалась ниже, чем у группы № 2, на протяжении всего периода исследования. Содержание МНЖК фосфолипидов в печени рыб групп №№ 2 и 3 достоверно не различалось (Таблица А.13–А.24).

Среди ПНЖК фосфолипидов у всех исследованных групп рыб преобладали ЖК $\omega 3$ семейства, и их доля увеличивалась с октября по ноябрь. Различий в содержании ПНЖК фосфолипидов печени между исследованными группами рыб не выявлено, несмотря на значимые отличия комбикормов по данным показателям (Таблица 6).

3.4. Активность тканевой липазы в мышцах, печени и внутреннем жире радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792)

Активность тканевой липазы во всех исследованных тканях рыб группы № 2 была выше, чем у группы № 1, с марта по ноябрь. Достоверных различий данного показателя в мышцах, печени и внутреннем жире рыб групп №№ 2 и 3 не выявлено, однако необходимо отметить, что данный показатель у рыб группы № 3 был несколько выше, чем у контрольной группы, в течение всего периода после расселения рыб.

При оценке общей активности тканевой липазы во внутреннем жире радужной форели всех исследованных групп отмечалось ее постепенное снижение с марта по сентябрь и увеличение данного показателя с сентября по ноябрь (Таблица 23).

Таблица 23. Общая активность тканевой липазы в тканях радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792), ΔЕ/мин/г ткани

	Внутренний жир			Мышцы			Печень		
	Группа рыб, №								
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
III декада марта	0,127	0,154 ^a	н.о.	0,043	0,056 ^a	н.о.	0,015	0,022 ^a	н.о.
III декада апреля	0,134	0,163 ^a	н.о.	0,046	0,060 ^a	н.о.	0,016	0,023 ^a	н.о.
III декада мая	0,137	0,167 ^a	н.о.	0,047	0,062 ^a	н.о.	0,015	0,025 ^a	н.о.
III декада июня	0,116	0,138 ^a	н.о.	0,054	0,072 ^a	н.о.	0,016	0,024 ^a	н.о.
I декада июля	н.о.	0,135	0,137	н.о.	0,073	0,075	н.о.	0,025	0,024
II декада июля	н.о.	0,134	0,136	н.о.	0,076	0,076	н.о.	0,023	0,025
III декада июля	0,114	0,130 ^a	0,133 ^b	0,058	0,075 ^a	0,077 ^b	0,015	0,024 ^a	0,027 ^b
I декада августа	н.о.	0,129	0,132	н.о.	0,080	0,083	н.о.	0,025	0,026
III декада августа	0,112	0,126 ^a	0,129 ^b	0,061	0,081 ^a	0,082 ^b	0,014	0,024 ^a	0,026 ^b
III декада сентября	0,111	0,125 ^a	0,127 ^b	0,065	0,080 ^a	0,083 ^b	0,016	0,025 ^a	0,027 ^b
III декада октября	0,116	0,138 ^a	0,141 ^b	0,068	0,080 ^a	0,083 ^b	0,015	0,025 ^a	0,026 ^b
III декада ноября	0,122	0,147 ^a	0,150 ^b	0,065	0,077 ^a	0,082 ^b	0,015	0,024 ^a	0,026 ^b

Примечание: н.о. – не определяли; а – различия достоверны при сравнении групп рыб №№ 1 и 2, при $p \leq 0,05$; b – различия достоверны при сравнении групп рыб №№ 1 и 3, при $p \leq 0,05$; c – различия достоверны при сравнении групп рыб №№ 2 и 3, при $p \leq 0,05$

Общая липолитическая активность во внутреннем жире рыб имела обратную корреляцию с содержанием ТАГ и МНЖК в данной ткани (Таблица 23, рис. 5). В мышцах форели подобной взаимосвязи не обнаружено. Общая активность тканевой липазы в печени форели значительно ниже по сравнению с другими изученными тканями. В течение сезона данный показатель практически не изменялся. Активность фермента в печени между сравниваемыми группами рыб достоверно не различалась.

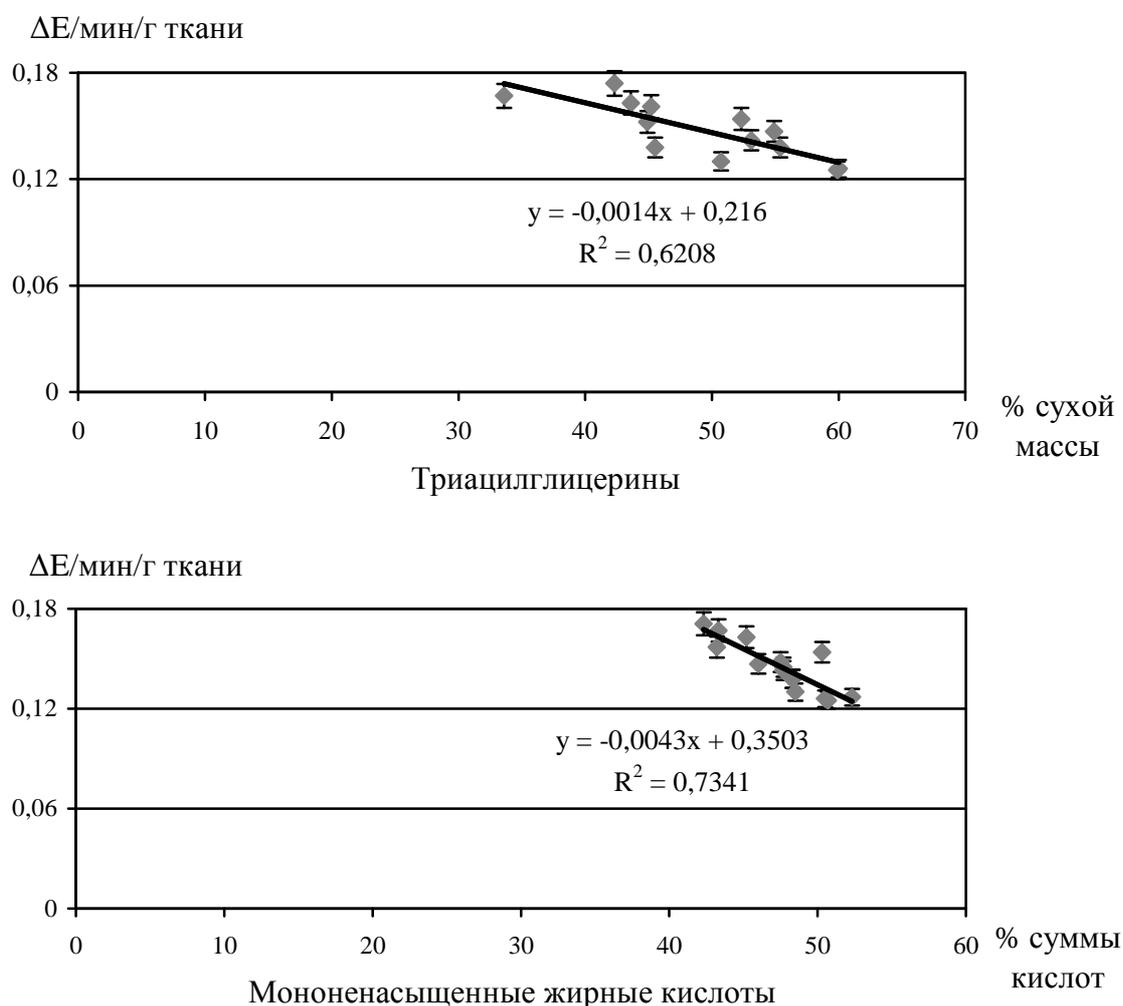


Рисунок 5. Зависимость активности тканевой липазы от уровня триацилглицеринов и мононенасыщенных жирных кислот во внутреннем жире радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792)

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Культивирование радужной форели осуществляется на искусственных комбикормах, в качестве источника сырья для производства которых, в настоящее время, часто используют растительные компоненты. Последние могут оказать значительное воздействие на метаболизм рыб и, как следствие, инициировать развитие адаптивных биохимических реакций, стратегия которых направлена, прежде всего, на сохранение гомеостаза клеток в изменяющихся условиях среды. Липиды относятся к наиболее информативным показателям при биохимической характеристике тканей и органов рыб, поскольку данные компоненты играют важную роль в адаптивных механизмах рыб за счет многообразия строения и выполняемых функций (Крепс, 1981; Смирнов, 2007; Olsen, Ringø, 1997; Olsen, Ringø, 1998, Tocher, 2003). Липиды и входящие в их состав жирные кислоты могут быть использованы в качестве трофических маркеров, поскольку количественный и качественный состав липидных компонентов в пище отражает их распределение в тканях рыб (Dalsgaard et al., 2003).

Экзогенные липиды, содержащие в своем составе жирные кислоты, гидролизуются в ЖКТ рыб до более простых соединений, которые характеризуются разной степенью усвояемости у радужной форели, что может оказать значительное влияние на их распределение в тканях рыб (Oxley et al., 2005; Hansen et al., 2008; Görgün, Akpınar, 2007). В данной работе показано, что доля некоторых жирных кислот ФЛ и ТАГ (главным образом 20:1 ω 9, 22:1 ω 9, 22:3 ω 6, 22:5 ω 6 и другие) во всех исследованных тканях радужной форели определялась составом корма, поскольку данные кислоты имеют высокий уровень ассимиляции в организме лососевых. Содержание ЖК в тканях рыб с низким уровнем ассимиляции (таких как 20:4 ω 3, 16:4 ω 4, 16:2 ω 9) не зависело от трофического фактора.

В энтероциты форели поступает общий пул ЖК, глицерина, моноацилглицеринов, ХС, фосфорной кислоты и аминокислот, которые затем ресинтезируются в ТАГ, ФЛ и ЭХС независимо от того, в состав каких липидных компонентов они входили до гидролиза в ЖКТ (Csengeri et al.,

1986; Kraffe et al., 2007). Сравнительный анализ жирнокислотного состава триацилглицеринов тканей радужной форели и ТАГ кормов не показал их однозначного соответствия (рис. 6). При этом, содержание ряда жирных кислот в ТАГ внутреннего жира и мышц радужной форели и распределение этих кислот в общих липидах кормов было одинаковым. Так, при сравнении уровня эруковой кислоты 22:1 ω 9 в ТАГ и ФЛ мышц форели показаны достоверные различия между сравниваемыми группами, при этом, больший уровень установлен для группы рыб № 3, а меньший – для рыб группы № 1 (рис. 6А), так же как и в ОЛ кормов (рис 6Б).

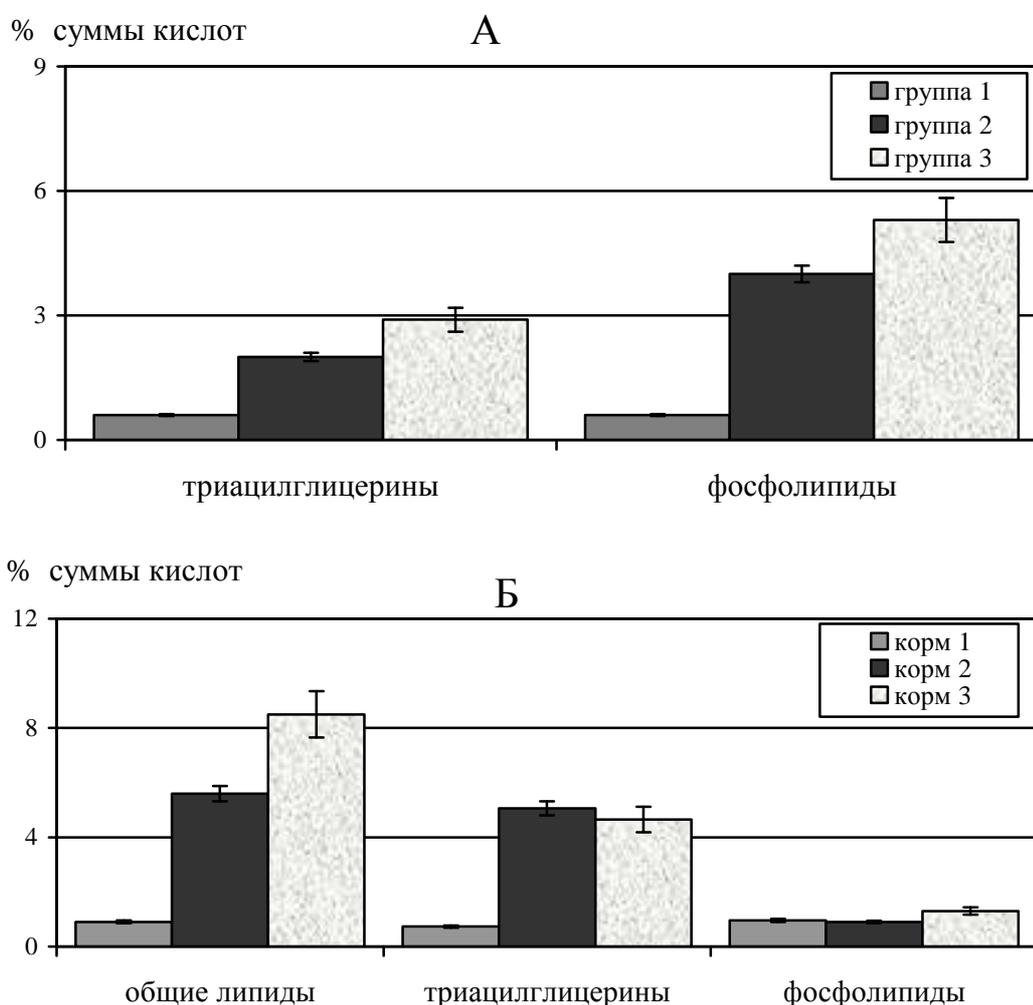


Рисунок 6. Содержание эруковой кислоты 22:1 ω 9 в мышцах (А) радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) и корме (Б)

Липиды после ресинтеза в клетках кишечника в составе липопротеинов с током крови переносятся к органам и тканям рыб, при этом основная доля

пищевых компонентов поступает в печень (Hochachka, Mommsen, 1995; Sargent et al., 2002). В печени у радужной форели осуществляется синтез липидов *de novo*; метаболизируются эндогенные и экзогенные липиды (Ruyster et al., 1997). Активность обменных процессов в гепатоцитах лососевых достаточно велика (Castell et al., 1972; McKinley, Hazel., 2002), что объясняет отсутствие влияния состава корма на уровень большинства липидных показателей печени рыб (Таблица 22).

Интенсивность липидного обмена в организме радужной форели можно оценить, анализируя липидный состав тканей рыб при смене состава корма. При переводе рыб (группа № 3) на комбикорм другой марки тенденция к изменению в содержании общих липидов и ряда жирных кислот в печени рыб контрольной и экспериментальной групп установлена уже на 10 день после начала эксперимента. Достоверные различия между группами рыб №№ 2 и 3 в уровне ТАГ и ФЛ в печени форели показаны на 20 день, в то время как для других тканей – на 30 день (Таблица 21). Именно в печень у лососевых поступает основная часть экзогенных соединений, где они преобразуются и только затем транспортируются к другим органам и тканям (Csengeri et al., 1986).

Глицерол-содержащие фосфолипиды, метаболически связанные между собой, модифицируются в зависимости от потребности организма (Hazel et al., 1991; Fodor et al., 1995); следует подчеркнуть, что активность данных процессов во многом определяется степенью доступности исходных компонентов, имеющих экзогенное происхождение (Bell et al., 2010). В ходе работы установлена низкая степень влияния трофического фактора на концентрацию изученных фосфолипидов в печени (Таблица 22). Однако содержание сфингозин-содержащего фосфолипида – сфингомиелина в печени форели зависело от уровня данного компонента в составе корма (Таблица 22). Согласно данным литературы (Hazel, 1979; Tocher, 2003; Tocher et al., 2008) в организме радужной форели синтез СФМ не возможен, и он должен поступать в составе пищи.

К липидным компонентам, которые не могут синтезироваться в организме форели, также относятся эссенциальные ЖК (линолевая 18:2 ω 6 и линоленовая 18:3 ω 3 кислоты). Уровень данных соединений в печени форели зависел от состава корма, однако степень влияния трофического фактора на содержание указанных компонентов в печени рыб была несколько ниже, чем в мышцах и внутреннем жире (Таблица 22).

Синтез ХС *de novo* у лососевых в основном осуществляется в печени рыб, и интенсивность данного процесса определяется поступлением ХС с кормом (Kagan et al., 1984; Salvador et al., 2009). Содержание ХС в тканях рыб не зависело от состава корма, причиной чего может служить поддержание его определенного константного уровня в клетке, где возможный недостаток экзогенного ХС восполняется его синтезом в печени рыб. С другой стороны, как и для жирных кислот, входящих в состав липидов, следует учитывать суммарное поступление в организм ХС, который в корме может находиться как в свободном виде, так и в эстерифицированном с жирной кислотой (ЭХС). Анализируя суммарное содержание ХС и его эфиров в составе корма, и оценивая его влияние на липидный состав тканей форели, установлено, что уровень ХС в печени, мышцах и внутреннем жире форели соответствует общей концентрации стероидных компонентов в кормах (рис. 7).

Во внутреннем жире рыб из липидных компонентов, в основном, депонируются ТАГ и ЭХС. Жирные кислоты, входящие в их состав, преимущественно используются в качестве субстратов для окисления (Tocher, 2003). У лососевых рыб липиды запасаются также и в мышечной ткани (Corraze et al, 1999; Gümüř, İkiz, 2009).

При переводе рыб на комбикорм другого состава, различия в содержании большинства жирных кислот ТАГ в мышцах и внутреннем жире установлены на 30-40 день после начала эксперимента (Таблица 21). Известно, что в абсорбционный период у рыб триацилглицерины, входящие в состав хиломикрон, гидролизуются под действием липопротеинлипазы, и жирные кислоты поступают в депонирующие ткани, где участвуют в синтезе ТАГ (Frenoux et al., 2003), а глицерин транспортируется в печень, где

индуцирует синтез ТАГ и ФЛ (Cordier et.al., 2002). Показано, что содержание жирных кислот триацилглицеринов в депонирующих липиды тканях форели зависело от уровня данных компонентов в ОЛ кормов.

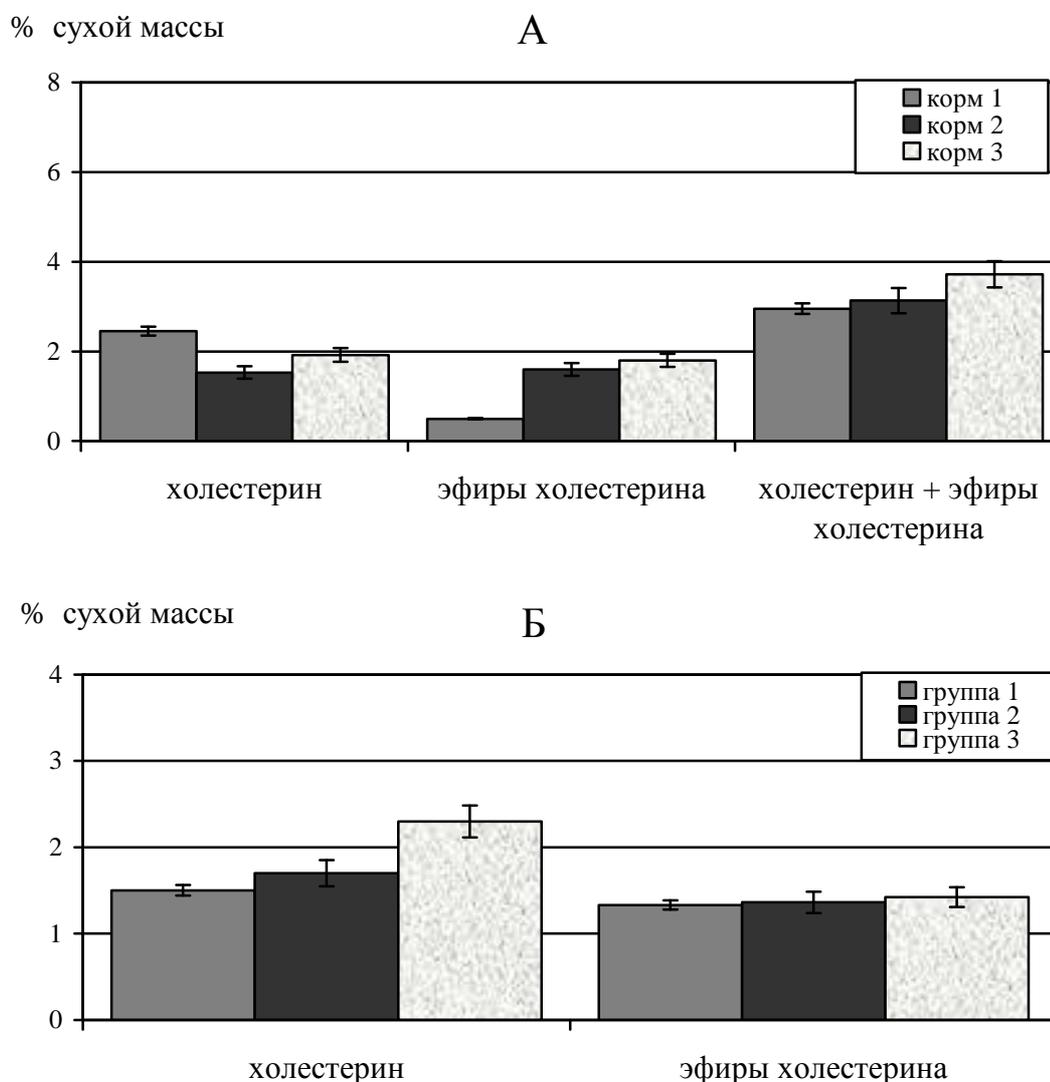


Рисунок 7. Содержание стероидных компонентов в корме (А) и печени (Б) радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792).

Установлена относительная стабильность жирнокислотного состава ФЛ при влиянии трофического фактора, которая, вероятно, имеет особое значение, поскольку ФЛ относятся к основным структурным компонентам клетки, и от соотношения ЖК в их составе зависит текучесть биомембран и активность мембрансвязанных ферментов (Wallaert, Babin, 1997; Tocher et al.,

2008). Выявлены тканеспецифические особенности распределения жирных кислот в фосфолипидах внутреннего жира и мышц радужной форели. В отличие от внутреннего жира уровень ряда жирных кислот ФЛ в мышцах (в основном эссенциальных) так же как и в ТАГ депонирующих тканей, определялся долей данных кислот в ОЛ корма. Вероятно, в состав ФЛ мышц включаются ПНЖК из корма, которые при необходимости используются для построения клеточных мембран. Тканеспецифичность в распределении жирных кислот ФЛ подтверждается тем, что при переводе рыб на другой корм жирнокислотный состав фосфолипидов внутреннего жира форели контрольной и экспериментальной групп достоверно не различался в течение всего периода исследования. В то время как значимые отличия в уровне эссенциальных ЖК фосфолипидов мышц у сравниваемых групп установлены через 40 дней после начала эксперимента и сохранялись до конца исследования (Таблица 21). Таким образом, депонирующая функция мышц заключается в накоплении ЖК, используемых не только для энергетического обмена, но и для пластического.

Ростовые процессы у гидробионтов зависят от целого комплекса внешних и внутренних факторов, среди которых одним из наиболее значимых является трофический, поскольку состав пищи и степень ее доступности во многом определяют линейно-весовую разнокачественность рыб (Дгебуадзе, 2001; Lee et al, 1992; Okumuí, Mazlum, 2002; López et al., 2009). Кормовые объекты рыб, обитающих в естественной среде, имеют оптимальный для нормального роста и развития рыб состав, который сформировался в течение длительного периода времени в процессе их коэволюции (Pratoomyot et al., 2011). В условиях аквакультуры форель выращивают на искусственных комбикормах, исходное сырье для производства которых должно максимально соответствовать естественной пище рыб. Введение в состав корма нехарактерных для натурального питания радужной форели компонентов может оказать значительное воздействие на метаболизм рыб и,

как следствие, привести к изменению их физиологического состояния и ростовых процессов (Zaman et al, 2008).

Интенсивность прироста массы форели между группами рыб определялась, прежде всего, составом кормов, так как остальные условия культивирования рыб были одинаковыми. Темп роста рыб напрямую зависел от количества белка в корме. Темп прироста длины и массы рыб, которые культивировались на комбикорме № 1, содержащем больший уровень белка, чем в кормах №№ 2 и 3, был выше по сравнению с темпами прироста рыб групп №№ 2 и 3 (Таблица 9, рис. 8).

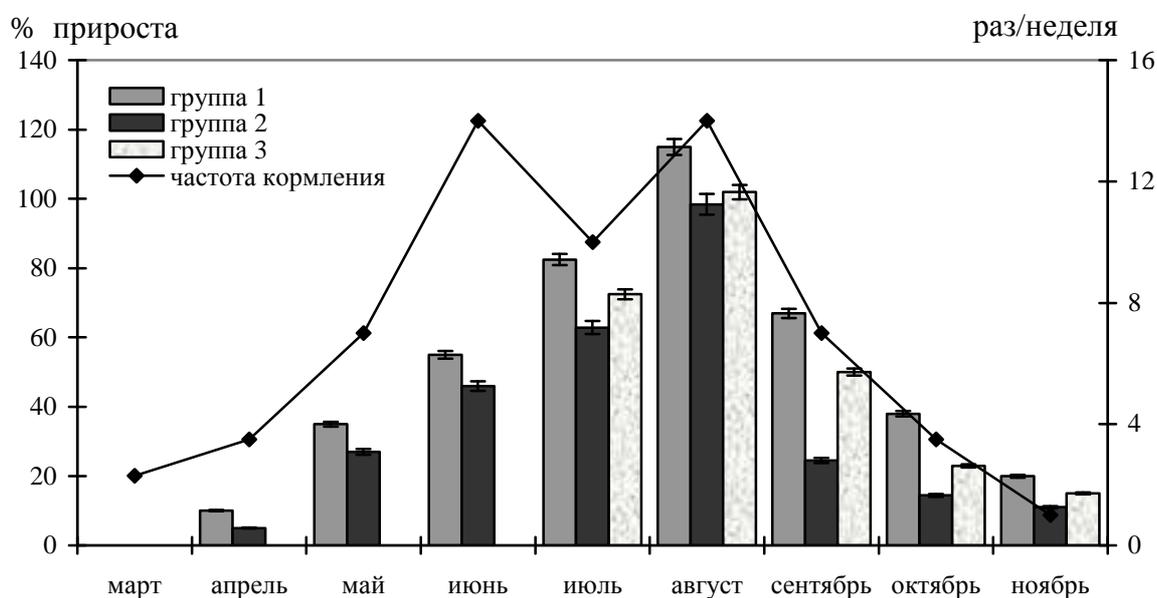


Рисунок 8. Прирост массы радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) и режим их кормления в течение всего периода исследования.

Однако для активного роста рыб не менее важна и липидная составляющая корма, содержание которой должно быть сбалансировано, поскольку сравнительно высокий уровень липидов приводит к ожирению рыб, а дефицит отрицательно сказывается на их росте и развитии (Gümüř, İköz, 2009). Содержание липидов в корме в пределах от 20 % до 25 % сухой массы считается оптимальным для лососевых возраста 1+ (Grisdale-Helland et al.,

2008). В кормах №№ 2 и 3 уровень ОЛ несколько превышал данное значение (Таблица 5).

Кроме количества липидов в корме важную роль играет и их качественный состав. Наибольшее значение имеет уровень структурных липидов (ФЛ и ХС) в корме, поскольку от их содержания зависит интенсивность пластического обмена. Фосфолипиды и холестерин формируют биомембраны, не только выполняя структурообразующую функцию, но и участвуя в регуляции мембран-связанных ферментов (Хочачка, Сомеро, 1988). ХС также служит предшественником стероидных гормонов и других веществ, необходимых для развития организма (Tocher et al., 2008). Высокий уровень структурных компонентов в кормах №№ 1 и 3 (Таблица 5) способствовал более активному приросту массы рыб соответствующих групп (рис 12).

На темп роста радужной форели влияет не только уровень ФЛ, но и входящие в их состав полиненасыщенные жирные кислоты, которые являются предшественниками биологически-активных соединений, таких как эйкозаноиды и выполняют ряд других важных функций (Хочачка, Сомеро, 1988; Bell et al., 2006; Gibbs et al., 2009). В организме радужной форели осуществляется элонгация и десатурация жирных кислот, поэтому длинноцепочечные ПНЖК ($C > 20$) могут синтезироваться из незаменимых кислот – линолевой $18:2\omega 6$ и линоленовой $18:3\omega 3$, содержание которых в исследованных комбикормах соответствовало рекомендованному уровню для аквакультуры лососевых (Остроумова, 2001; Blanchard et al., 2008). Однако собственный синтез ПНЖК в организме рыб не восполняет их физиологически необходимого количества (Buzzi et al., 1996; Buzzi et al., 1997). Для нормального развития радужной форели необходимо применять в комбикорма с высоким уровнем длинноцепочечных $\omega 3$ ПНЖК (таких как эйкозапентаеновая $20:5\omega 3$ и докозапентаеновая $22:6\omega 3$ кислоты), которые способствуют активному росту рыб (Bell et al., 2010). Возможно, пониженное содержание длинноцепочечных ПНЖК в корме № 2 по сравнению с другими кормами определял более низкий темп прироста длины и массы форели

соответствующей группы (Таблица 9). Недостаток поступления ПНЖК в организм рыб может послужить причиной не только снижения ростовых процессов форели, но и нарушения функциональной активности органов и тканей рыб вплоть до их гибели (Grisdale-Helland et al., 2008).

Период данного исследования соответствовал смене этапов годового цикла рыб – переходу от зимовального периода (март-май) к нагульному (июнь-сентябрь) и вновь к зимовке (октябрь-ноябрь). Поскольку объектом исследования являлась аквакультура, то пищевое поведение рыб определялось сменой режима кормления, включающего в себя частоту подачи корма и его количество, которое было одинаково для всех трех групп форели (рис. 8). Количество корма, вносимого в садки, постепенно увеличивалось с марта по июнь, а в июле в связи с высокой температурой воды кормление рыб было снижено (рис. 8). Смену сезонов следует рассматривать в комплексе с такими факторами, как температурный и кислородный режимы окружающей среды, доступность пищевых источников в различные периоды года (зимовка, нагул), и другое. Помимо воздействия перечисленных внешних условий на организм, необходимо также учитывать и биологические особенности рыб: их возрастную и половую принадлежность, стадию зрелости гонад и другие.

Модификация липидного состава тканей рыб во многом зависела от режима их кормления. В нагульный период (июнь-сентябрь) содержание запасных и структурных липидов во всех исследованных тканях форели значительно возрастало, что связано с регулярным многократным кормлением лососевых рыб (рис. 8) и активными синтетическими процессами в их организме. При переходе рыб в зимовальный период (октябрь-ноябрь), напротив, установлено уменьшение концентрации липидов в мышцах и внутреннем жире форели, которое, вероятно, определялось снижением скорости обменных процессов при наступлении холодов и уменьшением количества внесенного корма рыбам в течение недели по сравнению с предыдущими месяцами (рис. 8).

Энергообеспечение обменных процессов форели напрямую зависит от содержания ТАГ в запасующих тканях и активности липазы, которая их

гидролизует и, таким образом, обеспечивает доступность субстратов для окисления (Tocher, 2003). Для всех трех групп рыб показана сходная сезонная динамика уровня ТАГ и активности липазы. В весенние месяцы энергозависимые процессы организма поддерживались за счет внутренних резервов, на что указывает высокая активность липазы, и снижение уровня ТАГ (рис. 9). Достаточное количество поступающего корма в летний период обеспечило активное запасание ТАГ во внутреннем жире форели (рис. 9).Δ

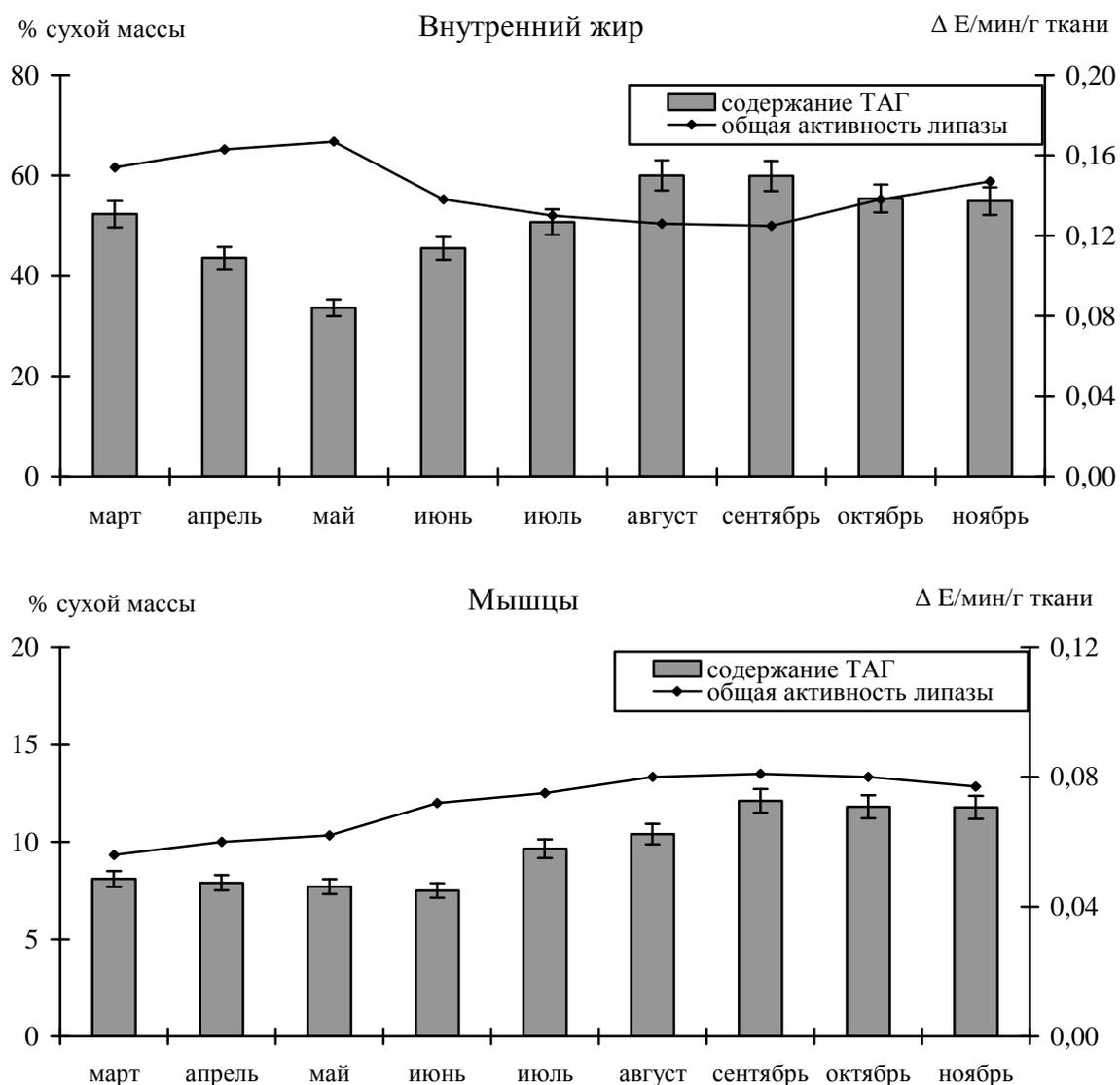


Рисунок 9. Сезонные изменения содержания триацилглицеринов и активности липазы в запасующих тканях радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792)

Годовая динамика данных показателей в мышцах рыб была менее выражена: после таяния льда возросла двигательная активность рыб, которая сопровождалась повышением энергозатрат, с чем, вероятно, и связано снижение уровня ТАГ с апреля по июнь. Следует отметить, что активность липазы в мышцах (в отличие от внутреннего жира) в летние месяцы не снизилась, поскольку активное движение рыб в данный период обеспечивалось интенсивным энергообменом в мышечной ткани форели (рис. 9).

Известно, что в качестве энергетических субстратов у рыб используются в основном НЖК и МНЖК триацилглицеринов (Hua, Bureau, 2009). Сезонная динамика содержания данных кислот в запасующих липиды тканях форели определялась их уровнем в кормах. Если для корма № 2 было характерно преобладание МНЖК, то в нагульный период доля данного семейства ЖК в мышцах и внутреннем жире форели группы № 2 увеличивалась, а в зимний период тенденция менялась; сезонные изменения НЖК и МНЖК для рыб группы № 1 противоположны, поскольку для их корма характерно преобладание НЖК (Таблица 14, рис. 10).

Таким образом, в запасующих тканях накапливаются те жирные кислоты, доля которых в корме выше, и они же преимущественно используются в качестве источника окисления. Подобная зависимость установлена и в динамике основных семейств ПНЖК – $\omega 3$ и $\omega 6$ (Таблица 5; рис. 11). Следует отметить, что суммарный уровень ПНЖК триацилглицеринов в сезоне не изменялся (рис. 11).

Смену сезонов следует рассматривать как комплекс факторов, включающий как доступность пищевых источников в различные периоды годового цикла рыб (зимовка, нагул), так и температурный режим окружающей среды. Стратегия биохимических адаптаций у рыб при изменении температуры окружающей среды направлена на модификацию уровня структурных компонентов (ФЛ и ХС) в биомембранах и их

жирнокислотный состав (Хочачка, Сомеро, 1988; Немова, Высоцкая, 2004; Bell et al., 2006; Bogevik et al., 2010).

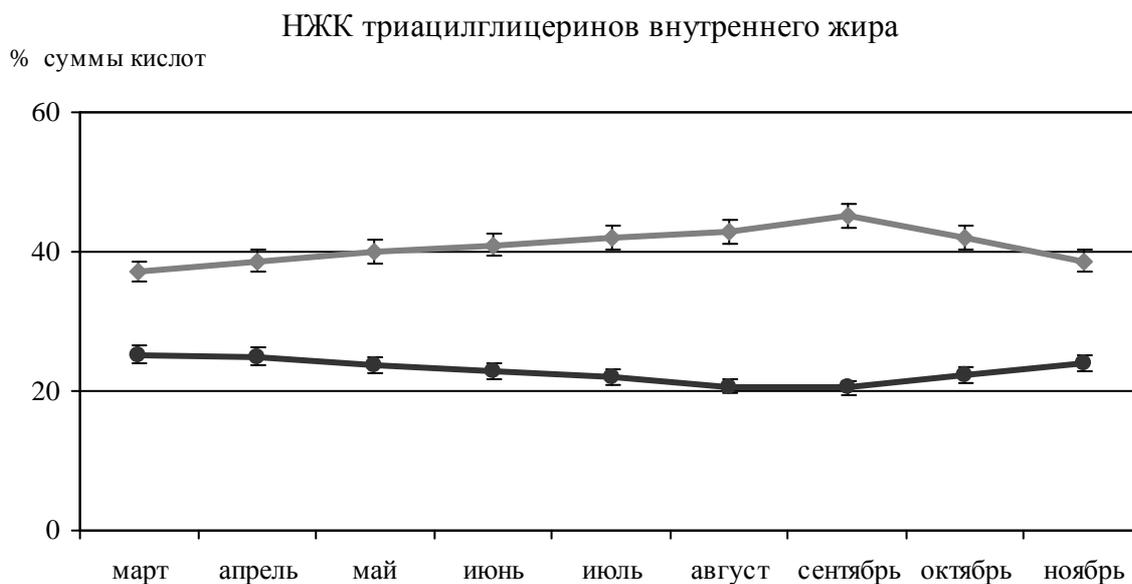
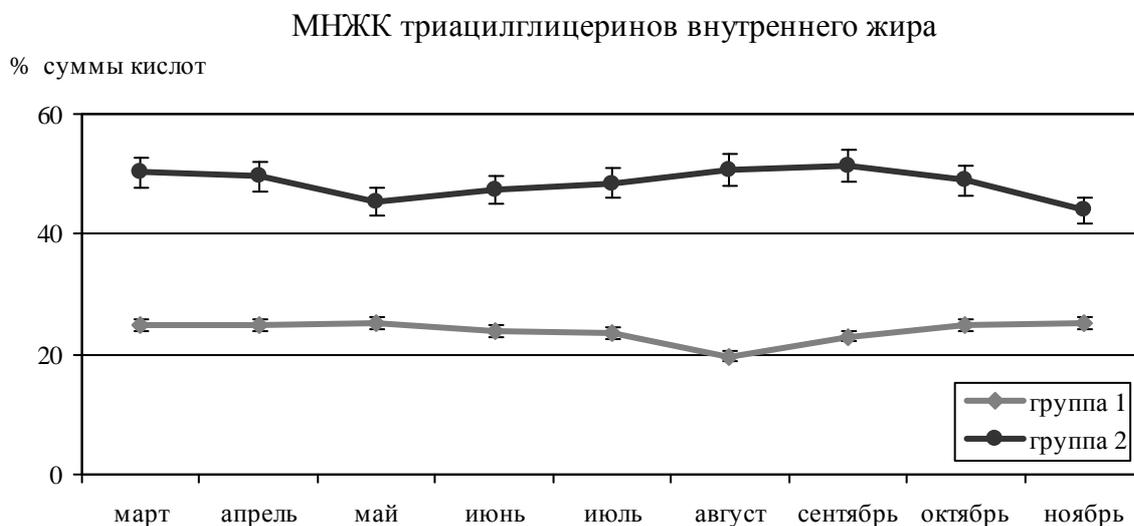


Рисунок 10. Сезонная динамика жирных кислот триацилглицеринов в запасующих тканях радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792)

Фосфолипиды служат основными компонентами биомембран и регулируют их текучесть за счет изменения степени ненасыщенности жирных кислот и за счет модификации соотношения содержания классов

фосфолипидов (Биота северных озер..., 2012; Bell et al., 2006). При понижении температуры возрастает концентрация фосфатидилэтаноламина (при соответствующем уменьшении доли фосфатидилхолина) в разных мембранных структурах большинства органов и тканей (Сидоров, 1981; Hazel, 1979; Van Den Thillart, De Bruin, 1981; Cordier et al., 2002). У всех исследованных групп рыб была установлена однотипная сезонная динамика коэффициентов ФХ/ФЭА. В зимние месяцы значения ФХ/ФЭА были минимальны, что связано с увеличением содержания ФЭА. Фосфатидилэтаноламин, а также фосфатидилсерин, которые метаболически связаны друг с другом, содержат в своем составе высокий уровень ненасыщенных жирных кислот и разжижают липидный бислой мембран (Hazel, 1979; Zehmer, Hazel, 2005). Напротив, увеличение содержания фосфатидилхолина в структуре биологических мембран приводит к снижению ее текучести (Fodor et al., 1995), и это было отмечено в летние месяцы.

Применение интенсивных методик культивирования, направленных на ускорение накопления мышечной массы форели, оказывает существенную нагрузку на печень рыб, вызывая развитие жировой дистрофии, о чем свидетельствует постепенное возрастание содержания ТАГ в данном органе в течение всего периода исследования. Одним из наиболее информативных характеристик физиологического состояния рыб является гепатосоматический индекс. Достоверные различия в уровне данного показателя у сравниваемых групп форели (Таблица 9) связаны с высокой массой печени и меньшим весом тела рыб, питание которых осуществлялось кормом менее сходным по своему составу с пищей лососевых в естественной среде обитания. Высокая масса печени у рыб группы № 2, установленная к концу периода исследования, не характерна для данного возраста рыб и, вероятно, связана с низким уровнем поступления в организм структурных компонентов и полиненасыщенных жирных кислот, что оказывает негативное влияние на интенсивность метаболических процессов в печени, ее функциональный износ и, как следствие, жировое перерождение (Григорьев, Седова, 2008).

Гепатомегалия является одной из характеристик многих патологических состояний (Grisdale-Helland et al., 2008).

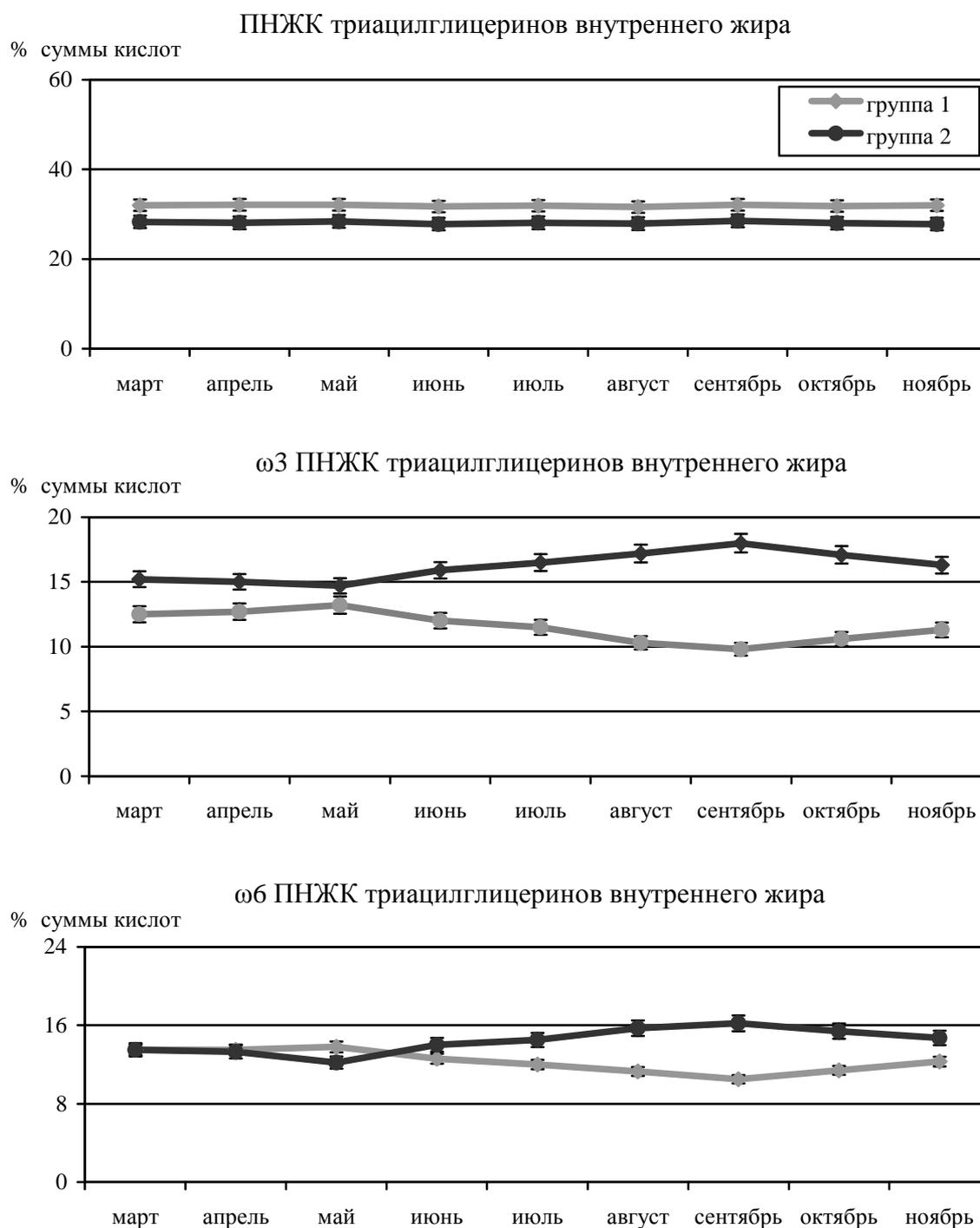


Рисунок 11. Сезонная динамика полиненасыщенных жирных кислот триацилглицеринов в запасующих тканях радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792)

Одним из индикаторов состояния популяции рыб является показатель их смертности. Большой отход рыб групп №№ 2 и 3 по сравнению с группой № 1, возможно, связан с их питанием и объясняется высокой долей эруковой кислоты 22:1 ω 9 в кормах №№ 2 и 3 (Таблицы 6; 9). Согласно исследованиям Sahasrabudhe (1977) длительное употребление кормов, содержащих более 3 % эруковой 22:1 ω 9 кислоты от суммы жирных кислот, может привести к гибели рыб. На уровень смертности форели могло повлиять и повышенное содержание ТАГ в кормах, поскольку потребление кормов с высоким уровнем триацилглицеринов (около 20 % сухой массы корма) приводит к угнетению иммунной системы рыб и их физиологического состояния (Kjær et al., 2009).

Увеличение отхода форели в мае (Таблица 9), возможно, объясняется пониженным уровнем резистентности организма рыб после зимовки (Coggaze et al., 1999; López et al., 2009). В июле температура воды превышала критическое для жизнедеятельности лососевых значение в 20 °С, наряду с этим снизилась концентрация кислорода в воде (Таблица 3), что и привело к повышенной смертности рыб во всех исследованных садках.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Комбикорма для лососевых различаются между собой соотношением структурных и запасных веществ, которое зависит от исходного сырья, используемого при производстве корма. В данной работе показано, что доля фосфолипидов, холестерина и полиненасыщенных жирных кислот в комбикормах одного производителя снижается с увеличением крупки корма.

Качество кормов определяет темп прироста длины и массы рыб, интенсивность которых зависит от содержания белка, структурных липидов и ω 3 ПНЖК в кормах. Содержание липидных компонентов в тканях радужной форели зависит от состава корма. Показано, что степень влияния трофического фактора на липидный состав исследованных тканей рыб определяется как физиолого-биохимическими особенностями тканей, так и спецификой функциональной роли липидных компонентов. В триацилглицеринах запасяющих тканей накапливаются ЖК, доля которых в корме выше, и они же преимущественно используются в качестве источника окисления. Содержание ЖК в фосфолипидах тканей форели практически не зависит от состава корма, что отражает адаптивные возможности организма, направленные на поддержание оптимального соотношения ЖК в биомембранах. Сезонная динамика уровня ω 3 ПНЖК, НЖК, МНЖК фосфолипидов в запасяющих тканях форели главным образом определяется температурным режимом водоема.

Состав липидов в печени форели в меньшей степени зависит от влияния трофического фактора в отличие от запасяющих тканей рыб – внутреннего жира и мышц.

Скорость изменения содержания липидных компонентов в тканях форели при смене корма различается, а интенсивность этих процессов в большей степени определяется концентрацией данных компонентов в корме: минимальный временной период, за который изменился липидный состав, установленный для ТАГ и ФЛ в печени форели, составлял 20 дней. Большинство липидных параметров тканей рыб изменяется через 30 дней после смены корма, причем преимущественно жирнокислотный состав ТАГ,

но не ФЛ. В течение всего периода исследования не установлены достоверные различия в содержании минорных ЖК в тканях контрольной и опытной групп форели, что связано с низким уровнем ассимиляции данных кислот.

В ходе данной работы изучены биологические и морфометрические характеристики радужной форели, выращенной на разных комбикормах; проведен сравнительный анализ липидного состава тканей радужной форели и комбикормов, используемых при их культивировании; выявлены особенности сезонной динамики липидного состава тканей радужной форели в зависимости от режима кормления рыб и состава корма; оценено изменение липидного состава тканей радужной форели при смене комбикормов. Таким образом, цель данной работы – определение влияния кормов разного состава на показатели липидного метаболизма в тканях радужной форели *Parasalmo tykiss* (Walbaum, 1792) в процессе роста рыб, полностью выполнена.

ВЫВОДЫ

1. Режим кормления радужной форели определяет прирост массы рыб, а интенсивность ростовых процессов зависит от содержания белка, структурных липидов и $\omega 3$ полиненасыщенных жирных кислот в комбикормах.

2. Содержание липидных компонентов в мышцах и внутреннем жире радужной форели, которые у лососевых рыб являются депонирующими липиды тканями, отражает спектр соответствующих соединений в комбикормах. В печени рыб подобного соответствия не наблюдается в связи с высокой метаболической активностью данного органа.

3. Степень влияния трофического фактора на липидный состав исследованных тканей радужной форели зависит от специфики функций, выполняемых липидными компонентами. В триацилглицеринах запасающих тканей накапливаются жирные кислоты, доля которых в корме выше, и они же преимущественно используются в качестве источника окисления.

4. Большинство липидных параметров тканей рыб изменяется через 30 дней после перевода рыб на другой комбикорм, при этом, преимущественно меняется жирнокислотный состав триацилглицеринов, но не фосфолипидов, а интенсивность этих процессов главным образом определяется концентрацией данных компонентов в корме.

5. Содержание фосфолипидов, холестерина, жирных кислот фосфолипидов в тканях форели определяется сменой сезонов и связано с необходимостью поддержания оптимальной степени жидкости биомембран в ответ на изменение температуры воды. Уровень запасных липидов в тканях форели зависит от кормового режима рыб.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

Для повышения эффективности культивирования лососевых рыб форелеводам северо-западного региона РФ предлагается:

- Использовать при культивировании радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) корма в течение первых четырех месяцев с момента их производства, поскольку в кормах с истекающим сроком годности снижается уровень структурных липидов (ФЛ и ХС), необходимых для активного роста рыб.
- Учитывать содержание в корме белка, уровень которого для более интенсивного роста рыб должен быть не менее 70 % сухой массы корма, фосфолипидов – более 4 % сухой массы, холестерина около – 2-2,5 % сухой массы и ω 3 полиненасыщенных жирных кислот около – 20 % суммы жирных кислот. При отсутствии информации от производителя о содержании данных компонентов в комбикормах необходимо проводить дополнительную оценку их состава.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аврова Н.Ф. Биохимические механизмы акклимации к изменяющимся условиям среды у позвоночных: роль липидов // Ж. Эвол. Биохим. Физиол. 1998. Т. 34. № 3. С. 170–180.
2. Александров С.Н. Садковое рыбоводство. М.: АСТ. 2005. 270 с.
3. Артамонов В.О. Развитие форелеводства в республике Карелия // Матер. II молодежного экономического форума «Экономика российских регионов», (11-13 ноября 2009). Петрозаводск: ПетрГУ. 2009. С. 116–123.
4. Атлас пресноводных рыб России. М.: Наука. 2002. Т. 1. 380 с.
5. Березов Т.Т., Коровкин Б.Ф. Биологическая химия: Учебник. М.: Медицина. 1998. 704 с.
6. Бергельсон Л.Д. Биологические мембраны. 1975. М.: Наука. 182 с.
7. Биота северных озер в условиях антропогенного воздействия / ред. Н. Н. Немова, Н.В. Ильмаст, Е.П. Иешко, О.В. Мещерякова. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. 2012. 230 с.
8. Брокерхоф Х., Дженсен Р. Липолитические ферменты, пер. с англ. Антонов В.К. М.: Просвещение. 1984. 326 с.
9. Бурлаченко И.В. Актуальные вопросы безопасности комбикормов в аквакультуре рыб. М.: Изд-во ВНИРО. 2008. 183 с.
10. Васильева О.Б. Липидный состав липопротеинов сыворотки крови радужной форели *Parasalmo mykiss* W. в годовом цикле: дис. ... канд. биол. наук. ИБ КарНЦ РАН, Петрозаводск. 2004.
11. Васнецов В. В. Этапы развития костистых рыб. В кн.: Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.-Л. 1953. С. 207-217.
12. Верещагин А.Г. Биохимия триацилглицеринов. М.: Наука. 1972. 302 с.
13. Власов В.А. Рыбоводство. СПб.: Лань. 2010. 368 с.
14. Головачев С.А. Изменение жирнокислотного состава липидов личинок чира в процессе голодания и питания // Сб. науч. трудов ГосНИОРХ. 1986. В. 246. С 99–108.

15. Головачев С.А. Повышение эффективности выращивания личинок сиговых рыб путем улучшения стартовых кормов // Сб. науч. трудов ГосНИОРХ. 1988. В. 281. С. 105–115.
16. Григорьев С.С., Седова Н.А. Индустриальное рыбоводство. Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ. 2008. 186 с.
17. Гримм О.А. Беседы о прудовом хозяйстве. 6-е перераб. издание. СПб. 1913. С. 80–127.
18. Гублер Е.В., Генкин А.А. Применение критериев непараметрической статистики для оценки различий двух групп наблюдений в медико-биологических исследованиях. М.: Медицина. 1969. 29 с.
19. Дгебуадзе Ю.Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука. 2001. 276 с.
20. Елисеева И.И. Статистика. М.: Высшее образование. 2007. 566 с.
21. Иванов, А. А. Физиология рыб: учебное пособие. 2-е изд., стер. СПб.: Лань. 2011. 288 с.
22. Ивантер Э.В., Коросов А.В. Элементарная биометрия. Петрозаводск. 2005. 104 с.
23. Кейтс М.В. Техника липидологии. М.: Медицина. 1975. 159 с.
24. Комова Н.И. Вариабельность биохимических показателей некоторых карповых рыб в зимний период // Биоресурсы. 2009. С. 292–296.
25. Коросов А.В., Горбач В.В. Компьютерная обработка биологических данных: метод. пособие. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ. 2010. 84 с.
26. Коросов А.В., Горбач В.В. Компьютерная обработка биологических данных. Петрозаводск: изд-во ПетрГУ. 2007. 76 с.
27. Коуи К., Сарджент Д. Питание. Биоэнергетика и рост рыб. М.: Легкая и пищевая пром-сть. 1983. С. 8–69.
28. Крепс Е.М. Клеточные липиды и их роль в адаптации водных организмов к условиям существования // Физиология и биохимия морских и пресноводных животных. Л.: Наука. 1979. С. 3–21.
29. Крепс Е.М. Липиды клеточных мембран. Л.: Наука. 1981. 339 с.

30. Крепс Е.М., Красильникова В.И., Патрикеева М.В., Смирнов А.А., Ченькаева Е.Ю. Фосфолипиды внутриклеточных частиц и миелиновых оболочек мозга в ряду позвоночных // Журн. эвол. биох. и физиол. 1968. Т. 4. С. 211–223.
31. Лапин В.И., Шатуновский М.И. Особенности состава, физиологическое и экологическое значение липидов рыб // Усп. совр. биол. 1981. Т. 92. В. 3. С. 380–394.
32. Ленинджер А. Основы биохимии в 3-х т. Т. 1. пер. с англ. М.: Мир. 1985. 367 с.
33. Ленинджер А. Биохимия. М.: Мир. 1974. 957 с.
34. Мартышев Ф.Г. Прудовое рыбоводство. М.: Просвещение. 1973. 428 с.
35. Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. М.: Наука. 1976. 291 с.
36. Минов В. М., Ковалева И. В., Сучкова И. В. Биохимия пищеварения рыб: Лекция. – Горки: Белорусская государственная сельскохозяйственная академия. 2005. 28 с.
37. Моисеев П.А., Карпевич А.Ф., Романычева О.Д. Морская аквакультура. М.: Агропромиздат. 2002. 264 с.
38. Мурзина С.А. Роль липидов и их жирнокислотных компонентов в биохимических адаптациях люмпена пятнистого северо-западного побережья о. Шпицберген: дис. ... канд. биол. наук. ИБ КарНЦ РАН, Петрозаводск. 2010.
39. Мухачев И.С. Биологические основы рыбоводства. Тюмень: изд-во Тюм-го гос.ун-та. 2005. 300 с.
40. Мухачев, И. С. Озерное товарное рыбоводство: учебник. СПб.: Лань. 2013. 400 с.
41. Немова Н.Н., Васильева О.Б., Руоколайнен Т.Р., Назарова М.А. Оценка липидных показателей комбикормов для аквакультуры радужной форели в процессе хранения // Кормопроизводство. 2011. № 3. С. 44–47.
42. Немова Н.Н., Высоцкая Р.У. Биохимическая индикация состояния рыб. М.: Наука. 2004. 215 с.

43. Никитина С.М., Миронов С.Г., Булгаков А.Н., Шеламкова Г.В. Аквакультура: Учебное пособие. Калининград: Изд-во КГУ. 2003. 254 с.
44. Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. Москва: Пищевая промышленность. 1974. 436 с.
45. Озера Карелии. Петрозаводск: Госиздат КАССР. 1959. 619с.
46. Остроумова И.Н. Биологические основы кормления рыб. Изд-е 2-е, испр. и доп. СПб.: ГосНИОРХ. 2012. 564 с.
47. Остроумова И.Н. Биологические основы кормления рыб. Санкт-Петербург. 2001. 372 с.
48. Покровский А.А. Биохимические методы исследования в клинике. М.: Медицина. 1969. 287 с.
49. Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая пром-сть. 1966. 96 с.
50. Проблемы аквакультуры: Межвед. сб. науч. и науч-метод. тр. М.: Московский зоопарк. 2005. 175 с.
51. Пушкарев Н. Из истории искусственного рыбоводства в России // Сельское хозяйство и лесоводство. 1905. Т. 218. № 8. С. 467–475.
52. Рыжков Л.П. Садковая аквакультура – перспективы и пути развития / Садковое рыбоводство. Состояние и проблемы развития: Материалы международной конференции, 11-13 октября 2010 г. Петрозаводск: ПетрГУ. 2010. С. 3–7.
53. Рыжков Л.П., Кучко Т.Ю., Дзюбук И.М. Основы рыбоводства: учебник. СПб.: Лань. 2011. 528 с.
54. Рыжков Л.П., Кучко Т.Ю. Садковое рыбоводство в естественных водоемах. Петрозаводск: ПетрГУ. 2005. 128с.
55. Рыжков Л.П., Кучко Т.Ю. Садковое рыболовство: монография. Петрозаводск: ПетрГУ. 2008. 164 с.

56. Рыжков Л.П., Кучко Т.Ю., Кучко Я.А. Выращивание форели в садках. Петрозаводск: ПетрГУ. 2000. 56с.
57. Савваитова К.А., Максимов В.А., Мина М.В., Новиков Г.Г., Кохненко Л.В., Мацук В.Е. Камчатские благородные лососи. Изд-во ВГУ. Воронеж. 1973. 120 с.
58. Сергеева Н.Т. Особенности липидного питания радужной форели // Сб. науч. трудов Каленинград. гос. техн. ун-та. 1995. С. 4–16.
59. Сергеева Н.Т. Физиолого-биохимические основы повышения эффективности питания радужной форели (*Salmo gairdneri* Rich.) в аквакультуре: автореф. докт. дис. М. 1989. 51 с.
60. Серпунина-Шестакова Л.Т. Влияние подсолнечных фосфатидов корма на состав тканевых липидов радужной форели в период ее зимнего выращивания // Тез. докл. Астрахань. Экол. физиология и биохимия рыб. Т. 1. 1979. С. 122–123.
61. Сидоров В.С. Экологическая биохимия рыб: Липиды. Л.: Наука. 1983. 240 с.
62. Сидоров В.С., Лизенко Е.И., Болгова О.М. Методы выделения, тонкослойная и газожидкостная хроматография липидов рыб // Типовые методики исследования продуктивных видов рыб в пределах их ареалов. 1981. Ч. IV. С. 58–69.
63. Сидоров В.С., Лизенко Е.И., Болгова О.М., Нефедова З.А. Липиды рыб. 1. Методы анализа. Тканевая специфичность ряпушки *Coregonus albula* L. // Лососёвые (Salmonidae) Карелии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР. 1972. В. 1. С. 152–163.
64. Смирнов Л.П., Богдан В.В. Липиды в физиолого – биохимических адаптациях эктотермных организмов к абиотическим и биотическим факторам среды. М.: Наука. 2007. 182 с.
65. Сорвачев К.Ф. Основы биохимии питания рыб. М.: Лег. и пищ. пром-сть. 1982. 247 с.
66. Стайер Л. Биохимия в 3-х т. М.: Мир. 1985. 988 с.

67. Титарев Е.Ф. Форелеводство. М.: Пищевая промышленность. 1980. 168 с.
68. Титарев Е.Ф. Холодноводное форелеводство. М. 2007. 280 с.
69. Файгель Ф. Капельный анализ органических веществ. М.: Мир. 1962. 147 с.
70. Факторович К.А. Об особенностях жирового обмена в печени некоторых видов рыб рода *Salmo* в связи с различиями их биологии // Обмен веществ и биохимия рыб. 1967. С. 112–117.
71. Филиппович Ю.Б. Основы биохимии: Учеб для хим. и биол. спец. пед. ун-тов и ин-тов. 4-е изд. перераб. и доп. М.: Агар. 1999. 512 с
72. Филиппович Ю.Б., Егорова Т.А., Севастьянова Г.А. Практикум по общей биохимии. М.: Просвещение. 1975. 318 с.
73. Хочачка П., Сомеро Дж. Биохимическая адаптация. М.: Мир. 1988. 568 с.
74. Хочачка П., Сомеро Дж. Стратегия биохимической адаптации. М.: Мир. 1977. 396 с.
75. Цыганов Э.П. Метод прямого метилирования липидов после ТСХ без элюирования с силикагеля // Лабораторное дело. 1971. № 8. С. 490–493.
76. Черешнев И.А., Шестаков А.В., Скопец М.Б. Определитель пресноводных рыб Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука. 2001. 197 с.
77. Шатуновский М.И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: Наука. 1980. 283 с.
78. Шталь Э. Хроматография в тонких слоях. М.: Мир. 1965. 508 с.
79. Шульман Г.Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М.: Пищевая пром-сть. 1972. 368 с.
80. Щербина М.А., Гамыгин Е.А. Кормление рыб в пресноводной аквакультуре. М.: ВНИРО. 2006. 360 с.
81. Щербина М.А., Касаткина А.Е., Копылова Т.В., Богрицевич Ю.И. Утилизация липидов и жирных кислот в голодном обмене зимующих

- сеголеток карпа // Биохимия молодежи рыб в зимовальный период. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР. 1987. С. 26–36.
82. Ali A.A., Rharbi N., Abrehouche A., Nhhala H. Effects of lipids and (n-3) highly unsaturated fatty acids compositions of three artificial foods on survival, growth and body composition of common dentex's fingerlings (*Dentex dentex*, L) // African Journal of Biochemistry Research. 2008. V.2. №1. P.3–10.
83. Arduini A., Peschechera A., Dottori S. High performance liquid chromatography of long-chain acylcarnitine and phospholipids in fatty acid turnover studies // J. Lipid Res. 1996. V. 37. № 2. P. 684–689.
84. Bell J.G., Strachan F., Good J.E., Tocher D.R. Effect of dietary echium oil on growth, fatty acid composition and metabolism, gill prostaglandin production and macrophage activity in Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) // Aquacult. Res. 2006. V. 37. P. 606–617.
85. Bell J.G., Pratoomyot J., Strachan F., Henderson R.J., Fontanillas R., Hebard A., Guy D.R. Growth, flesh adiposity and fatty acid composition of Atlantic salmon (*Salmo salar*) families with contrasting flesh adiposity: Effects of replacement of dietary fish oil with vegetable oils // Aquaculture. 2010. № 306. P. 225–232.
86. Bergan H.E., Kittilson J.D., Sheridan M.A. PKC and ERK mediate GH-stimulated lipolysis // J. Mol. Endocrinol. 2013. V. 51. P. 213–224.
87. Bergan, H.E., Kittilson, J.D., Sheridan, M.A. Nutrition-regulated lipolysis in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) is associated with alterations in the ERK, PI3K-Akt, JAK-STAT, and PKC signaling pathways. // Gen. Comp. Endocrinol. 2012. V. 176. P. 367–376.
88. Black, K.D., Pickering, A.D. Biology of farmed fish. Sheffield: Academic Press. 1998. 415 p
89. Blanchard G., Makombu J.G., Kestemont P. Influence of different dietary 18:3n-3/18:2n-6 ratio on growth performance, fatty acid composition and hepatic ultrastructure in Eurasian perch, *Perca fluviatilis* // Aquaculture. 2008. V. 284. № 1-4. P. 144–150.

90. Bøgevik A.S., Henderson R.J., Mundheim H., Waagbø R., Tocher D.R., Olsen R.E. The influence of temperature on the apparent lipid digestibility in Atlantic salmon (*Salmo salar*) fed *Calanus finmarchicus* oil at two dietary levels // *Aquaculture*. 2010. № 309. P. 143–151.
91. Bowden L.A., Weitzel B., Ashton I.P., Secombes C.J., Restall C.J., Walton T.J., Rowley A.F. Effect of dietary cholesterol on membrane properties and immune functions in rainbow trout // *Biochem Soc Trans*. 1994. V.22. P. 335–339.
92. Brauge C., Corraze G., Medale F. Effects of dietary levels of carbohydrate and lipid on glucose oxidation and lipogenesis from glucose in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, reared in freshwater or in seawater // *Comp. Biochem Physiol*. 1995. V. 111. P. 117–124.
93. Brown T.D., Francis D.S., Turchini G.M. Can dietary lipid source circadian alternation improve omega-3 deposition in rainbow trout? // *Aquaculture*. 2010. V. 300. № 1-4. P. 148–155.
94. Buzzi M., Henderson R.J., Sargent J.R. Biosynthesis of docosahexaenoic acid in trout hepatocytes proceeds via 24-carbon intermediates // *Comp. Biochem. Physiol*. 1997. V. 116. P. 263–267.
95. Buzzi M., Henderson R.J., Sargent J.R. The desaturation and elongation of linolenic acid and eicosapentaenoic acid by hepatocytes and liver microsomes from rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) fed diets containing fish oil or olive oil // *Biochim. Biophys. Acta*. 1996. V. 1299. P.235–244.
96. Caballero M.J., Izquierdo M.S., Kjørsvik E., Fernández A.J., Rosenlund G. Histological alterations in the liver of sea bream, *Sparus aurata* L., caused by short or long-term feeding with vegetable oils. Recovery of normal morphology after feeding fish oil as the sole lipid source // *J. Fish Dis*. 2004. V. 27. P. 531–541.
97. Caballero, M.J., Izquierdo, M.S., Kjørsvik, E., Montero, D., Socorro, J., Fernández, A.J., Rosenlund, G. Morphological aspects of intestinal cells from gilthead seabream (*Sparus aurata*) fed diets containing different lipid sources. *Aquaculture*. 2003. V. 225. P. 325–340.

98. Carter C.G. Aquaculture: nutrition for growth and product quality // Asia Pac J Clin Nutr. 2003. №12. P. 47–58.
99. Castell J.D. Lee A., Sinnhuber O. Essential fatty acids in the diet of rainbow trout (*Salmo gairdneri*): lipid metabolism and fatty acid composition // J. Nutr. 1972. V. 102 P. 93–100.
100. Castledine A.J., Buckley J.T. Distribution and mobility of ω 3 fatty acids in rainbow trout fed varying levels and types of dietary lipid // J. Nutr. 1980. № 110. P. 675–685.
101. Cordier M., Brichon G., Weber J.M., Zwingelstein G. Changes in the fatty acid composition of phospholipids in tissues of farmed sea bass during an annual cycle. Roles of environmental temperature and salinity // Comp. Biochem. Physiol. 2002. V. 133. № 3. P. 281–288.
102. Corraze G, Larroquet L., Médale F. Nutritional control of lipid deposition in rainbow trout: effect of rearing temperature // INRA Prod. Anim. 1999. №12. P. 249–256.
103. Corraze, G. Nutrition lipidique des poissons : importance et conséquences // Presented at Journées. 1994. № 117. P. 25–36.
104. Crockett E.L. Lipid restructuring does not contribute to elevated activities of Na⁺/K⁺-ATPase in basolateral membranes from the gill of seawater-acclimated eel (*Anguilla rostrata*) // J. Exp. Biol. 1999. № 202. P. 2385–2392.
105. Csengeri I., Albrecht M.L., Steffens W., J. Oláh. Use of solid fat in dry mixed feed for rainbow trout (*Salmo gairdneri*). 2. Fatty acid composition of feed and tissue lipids (Article in German) // Arch Tierernähr. 1986. V.36. № 7 P.653–663.
106. Dalsgaard J., St John M., Kattner G., Müller-Navarra D., Hagen W. Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment // Adv. Mar. Biol. 2003. V. 46. P. 225–340.
107. Dawson R.M.C. The animals phospholipides: their structure, metabolism and biological significance // Biol. Rev. 1957. V. 32. № 2. P. 135–147.

108. De Koning A.J. Properties of South African fish meal: a review // *S. Afr. J. Sci.* 2005. V. 101. P. 21–25.
109. Emre Y., Okumus I., Maltas O. Trout farming. Marine aquaculture in Turkey // Turkish Marine Research Foundation. Istanbul Turkey. 2007. P. 21–26.
110. Engelbrecht F.M., Mari F., Anderson J.T. Cholesterol determination in serum. A rapid direct method // *Med. J.* 1974. V. 48. № 7. P. 250–356.
111. Eurofish. 2001. № 1. P. 13–18.
112. FAO Fisheries and aquaculture information and statistics service. Aquaculture production 1950–2006. FISHSTAT plus-universal software for fishery statistical time series [online or CD-ROM]. Food and Agriculture Organization of the United Nations. 2008. 122 p.
113. FAO The state of world fisheries and aquaculture, 2008. FAO Fisheries and Aquaculture Department. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome. 2009. 96 p.
114. FAO Third meeting of the Ad Hoc GFCM/ICCAT working group on sustainable bluefin tuna farming / fattening practices in the Mediterranean. FAO Fisheries Report. 2005. 108 p.
115. FAO yearbook. Fishery statistics: Aquaculture production. 2003. 186 p.
116. Fodor K., Jones R.H., Buda C. Molecular architecture and ecological properties of phospholipids during thermal adaptation in fish: an experimental and model studies // *Lipids.* 1995. V. 30. P. 1119–1126.
117. Folch J., Lees M., Stanley G.H.S. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues // *J. Biol. Chem.* 1957. V. 226. P. 497–509.
118. Fountoulaki E., Vasilaki A., Hurtado R., Grigorakis K., Karacostas I., Nengas I., Rigos G., Kotzamanis Y., Venou B., Alexis M.N. Fish oil substitution by vegetable oils in commercial diets for gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.); effects on growth performance, flesh quality and fillet

- fatty acid profile: Recovery of fatty acid profiles by a fish oil finishing diet under fluctuating water temperatures / *Acuaculture*. 2003. P. 317–326.
119. French C.J., Hochachka P.W., Mommsen T.P. Metabolic organization of liver during spawning migration of sockeye salmon // *American Journal of Physiology*. 1983. V. 245. P. 827–830.
 120. Frenoux J.M., Noirot B., Prost T.D., Madani S., Blond J.P., Belleville J.L., Prost J.L. Very high alphatocopherol diet diminishes oxidative stress and hypercoagulation in hypertensive rats but not in normotensive rats // *Med. Sci. Monit*. 2003. V. 8. P. 401–407.
 121. Gibbs V.K., Watts S.A., Lawrence A.L., Lawrence J.M. Dietary phospholipids affect growth and production of juvenile sea urchin *Lytechinus variegatus* // *Acuaculture*. 2009. P. 95–103.
 122. Goonesinghe A., Mundy E.S., Smith M., Khosravi-Far R., Martinou J.C., Esposti M.D. Pro-apoptotic Bid induces membrane perturbation by inserting selected lysolipids into the bilayer // *Biochem. J*. 2005. V. 387. P. 109–118.
 123. Görgün S., Akpınar M.A. Liver and muscle fatty acid composition of mature and immature rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) fed two different diets // *Biologia*. 2007. V. 62. № 311. P. 351–355.
 124. Grisdale-Helland B., Shearer K.D., Gatlin D.M., Helland S.J. Effects of dietary protein and lipid levels on growth, protein digestibility, feed utilization and body composition of Atlantic cod (*Gadus morhua*) // *Acuaculture*. 2008. V. 283. № 1-4. P. 156–162.
 125. Gümüş E., İkiz R., Effect of dietary levels of lipid and carbohydrate on growth performance, chemical contents and digestibility in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* Walbaum, 1792 // *Pakistan Vet. J*. 2009. V. 29. P. 59–63.
 126. Halver, J.E., Hardy, R.W. The vitamins. *Fish Nutrition*, 3rd ed. San Diego: Academic Press. 2002. P. 61–141.
 127. Hansen J., Berge G. M., Hillestad M., Krogdahl A., Galloway T. F., Holm H., Holm J., Ruyter B. Apparent digestion and apparent retention of

- lipid and fatty acids in Atlantic cod (*Gadus morhua*) fed increasing dietary lipid levels // *Aquaculture*. 2008. V. 284. № 1-4. P. 159–166.
128. Hazel J. R., Williams E. E. The role of alterations in membrane lipid composition in enabling physiological adaptation of organisms to their physical environment // *Prog. Lipid Res.* 1990. V. 29. P. 167–227.
 129. Hazel J.R. Influence of thermal acclimation on membrane lipid composition of rainbow trout liver // *Am J Physiol.* 1979. V. 236. P. 91–101.
 130. Hazel O.K. Williams E.E., Livermore R., Mazingo N. Thermal acclimation in biological membranes: functional significance of changes in phospholipid molecular species composition // *Lipids.* 1991. V. 26. P. 277–282.
 131. Hazel, J. R. Adaptation to temperature: phospholipid synthesis in hepatocytes of rainbow trout // *Am. J. Physiol.* 1990. P.1495–1501.
 132. Hecht, T. and Jones, C.L.W. Use of wild fish and other aquatic organisms as feed in aquaculture – a review of practices and implications in Africa and the Near East. // *Fisheries and Aquaculture Technical Paper.* 2009. V. 518. P. 129–157.
 133. Henderson R.J., Sargent J.R., Cowey C., Mackie A.M., Bell J.G. Fatty acid metabolism in fish. *Nutrition and Feeding in Fish.* London, England: Academic Press. 1985. 450 p.
 134. Henderson, R.J., Tocher, D.R. Thin-layer chromatography. *Lipid Analysis: A Practical Approach.* Oxford: IRL Press. 1992. P. 65–111.
 135. Higuera M., Murillo A., Varela G., Zamora S. Diet effect on fatty acids composition in trout (*salmo gairdnerii*). *rev. esp. fisiol.*, (author's transl)] (Article in Spanish) // *Rev Esp Fisiol.* 1976. V. 32. №4. P.317–321.
 136. Hilton J.W., Arkinson I.I. Response of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) to increased evels of available carbogidrate in practical trout diets // *British J. of Nutr.* 1982. V. 47. № 3. 597–601.
 137. Hochachka P.W., Somero G.N. *Biochemical Adaptation: Mechanism and Process in Physiological Evolution.* New York: Oxford University Press. 2002. 466 p.

138. Hochachka, P.W., Mommsen, T.P. Biochemistry and Molecular Biology of Fishes // Environmental and Ecological Biochemistry. 1995. V. 5. P. 68–74.
139. Hoz L., Sanz B., Asensio M.A., Cambero M.I., Ordóñez J.A. Phospholipids and their fatty acid composition in the muscle of trout fed on diets supplemented with olive oil bagasse or technical rendered fat // Rev Esp Fisiol. 1989. V.45. № 2. P.187–193.
140. Hua K., Bureau D.P. Development of a model to estimate digestible lipid content of salmonid fish feeds // Acuaculture. 2009. V. 286. № 3–4. P. 180–184.
141. Ipatova O.M., Prozorovskaia N.N., Torkhovskaia T.I., Baranova V.S., Guseva D.A. Biological effects of the soybean phospholipids // Biomed. Khim. 2004. V. 50 P. 436–450.
142. Jamieson G.R. GLS–identification techniques for longchain unsaturated fatty acids // J. Chromatogr.Sci. 1975. V. 13. № 10. P.491–497.
143. Jardine T.D., MacLatchy D.L., Fairchild W.L., Cunjak R.A., Brown S.B. Rapid carbon turnover during growth of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts in sea water, and evidence for reduced food consumption by growth-stunts // Hydrobiologia. 2004. V.527. P.63–75.
144. Jobling M., Leknes O., Sæther B.S., Bendiksen E.A. Lipid and fatty acid dynamics in Atlantic cod, *Gadus morhua*, tissues: Influence of dietary lipid concentrations and feed oil sources // Acuaculture. 2008. V. 281. № 1-4. P. 87–94.
145. Kagan V.E., Tyurin V.A., Gorbunov N.V., Prilipko L.L., Chelomin V.P. Are changes in the microviscosity and an asymmetrical distribution of phospholipids in the membrane necessary conditions for signal transmission? A comparison of the mechanisms of signal transmission in plasma membranes of brain synaptosomes and photoreceptor membranes of the retina // J. Evol. Biochem. Physiol. 1984. V. 20. P. 6–11.
146. Kapoor B.G., Smit H., Verighina I. A. The alimentary canal and digestion in teleosts // Adv.Mar.Biol. 1975. V. 13. P. 109–239.

147. Kittilson JD1, Reindl KM, Sheridan MA. Rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) possess two hormone-sensitive lipase-encoding mRNAs that are differentially expressed and independently regulated by nutritional state // *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol*. 2011. P. 52-60.
148. Kjær M.A., Vegusdal A., Berge G.M., Galloway T.F., Hillestad M., Krogdahl Å., Holm H., Ruyter B. Characterisation of lipid transport in Atlantic cod (*Gadus morhua*) when fasted and fed high or low fat diets // *Aquaculture*. 2009. V. 288. № 3-4. P. 325–336.
149. Kraffe E, Marty Y, Guderley H. Changes in mitochondrial oxidative capacities during thermal acclimation of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*: roles of membrane proteins, phospholipids and their fatty acid compositions. // *J Exp Biol*. 2007. V. 210. P. 149–165.
150. Lall S.P. The minerals, In: Halver, J.E., Hardy, R.W. // *Fish Nutrition*, 3rd ed. Academic Press, San Diego. 2002. P. 259–308.
151. Leaver M.J., Bautista J.M., Björnsson T.B., Jönsson E., Krey G., Tocher D.R., Torstensen B.E. Towards fish lipid nutrigenomics: current state and prospects for fin-fish aquaculture comparative // *Biochemistry and Physiology A-Molecular & Integrative Physiology*. 2006. V. 145. P. 258–267.
152. Lee D.J., Roehm J.N., Yu T.C., Sinnhuber A.O. Effect of ω 3 fatty acids on the growth rate of rainbow trout, *Salmo gairdnerii* // *J. Nutrition*. 1992. V. 15. P. 324–348.
153. Leger C., Cowey C.B., Mackie A.M., Bell J. G. Digestion, absorption and transport of lipids.. In: *Nutrition and Feeding in Fish* // London, England: Academic Press. 1985. P. 299–331.
154. Leger C., Ducruet V., Flanzy J. Lipase et colipase de la truite arc-en-ciel. Quelques resultats recents // *Ann. Biol. Anim. Biochim. Biophys*. 1979a. V. 19. P. 825–832.

155. Leger C., Fremont L., Bergot P. Quelques recherches sur la digestion, le transport et le stockage des lipides le poisson // *Med. Nutr.* 1979b. V. 20. P. 61-71.
156. Leger C., Fremont L., Marion D., Nassour I., Desfarges M. F. Essential fatty acids in trout serum lipoproteins, vitellogenin and egg lipids // *Lipids.* 1981. V. 16. P. 593-600.
157. Leger, C., Bauchart D., Flanzly J. Some properties of pancreatic lipase in *Salmo gairdnerii* Rich: Km, effects of bile salts and Ca²⁺, gel filtrations // *Comp. Biochem. Physiol.* 1977. V.57. P. 359-363.
158. Leray C., Nonnotte G., Roubaud P., Léger C. Incidence of (n-3) essential fatty acid deficiency on trout reproductive processes // *Reprod Nutr Dev.* 1985. V. 25. P. 567–581.
159. López L.M., Durazo E., Viana M.T., Drawbridge M., Bureau D.P. Effect of dietary lipid levels on performance, body composition and fatty acid profile of juvenile white seabass, *Atractoscion nobilis* // *Aquaculture.* 2009.V. 298. № 1-2. P. 101–105.
160. Lykidis, A. Comparative genomics and evolution of eukaryotic phospholipid biosynthesis // *Prog. Lipid Res.* 2007. V. 46. P. 171–199.
161. MacFarlane R.B., Norton E.C., Bowers M.J. Lipid dynamics in relation to the annual reproductive cycle in yellowtail rockfish (*Sebastes flavidus*) // *Can. J. fish. Aquat. Sci.* 1993. V. 50. P. 391-401.
162. McKinley S.J., Hazel J.R. Does membrane fluidity contribute to thermal compensation of beta-adrenergic signal transduction in isolated trout hepatocytes? // *J Exp Biol.* 2000. V. 203. P. 631-640.
163. Merayo C.R. Seasonal changes in the biochemical composition of the muscle and liver of bib (*Trisopterus luscus* L.) from the Cantabrian Sea // *Sci. Mar.* 1996. V. 60. № 4. P. 489–495.
164. Miller M.R., Nichols P.D, Barnes J., Davies N.W., Peacock E.J., Carter C.G. Regiospecificity profiles of storage and membrane lipids from the gill and muscle tissue of atlantic salmon (*Salmo salar* L.) grown at elevated temperature // *Lipids.* 2010. V. 41. № 9. P. 865–876.

165. Monroig O., Webb K., Ibarra-Castro L., Holt G.J., Tocher D.R. Biosynthesis of long-chain polyunsaturated fatty acids in marine fish: Characterization of an Elovl4-like elongase from cobia *Rachycentron canadum* and activation of the pathway during early life stages // *Aquaculture*. 2011. № 312. P. 145–153.
166. Nassour I., Léger C.L. Deposition and mobilisation of body fat during sexual maturation in female trout (*Salmo gairdneri* Richardson) // *Aquat. Liring Resour.* 1989. № 2. P. 153–159.
167. Noffs M.D., Martino R.C., Trugo L.C., Urbinati E.C., Fernandes J.B.K., Takahashi L.S. Dietary fish oil replacement with lard and soybean oil affects triacylglycerol and phospholipid muscle and liver docosahexaenoic acid content but not in the brain and eyes of surubim juveniles *Pseudoplatystoma* sp. // *Fish Physiol Biochem.* 2009. № 35. P.399–412.
168. Ogino C., Takeuchi L., Takeda H., Watanabe T. Availability of dietary phosphorus in carp and rainbow trout // *Bull. Jup. Soc. Sci. Fisher.* 1979. V. 45. P. 1527–1532.
169. Okumuú O., Mazlum M.D. Evaluation of commercial trout feeds: feed consumption, growth, feed conversion, carcass composition and bio-economic analysis // *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences.* 2002. № 2. P.101–107.
170. Olsen R.E., Dragnes B.T., Myklebust R., Ringø, E. Effect of soybean oil and soybean lecithin on intestinal lipid composition and lipid droplet accumulation of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* Walbaum // *Fish Physiol. Biochem.* 2003. V. 29. P. 181–192.
171. Olsen R.E., Henderson R.J. Muscle fatty acid composition and oxidative stress indices of Arctic char, *Salvelinus alpinus* (L.), in relation to dietary polyunsaturated fatty acid levels and temperature. // *Aquac. Nutr.* 1997. № 3. P. 227–238.
172. Olsen R.E., Henderson R.J., Sountama J., Hemre G., Ringø E., Melle W., Tocher D.R. Atlantic salmon, *Salmo salar*, utilizes wax ester-rich oil

- from *Calanus finmarchicus* effectively // *Aquaculture*. 2004. V. 240. P. 433–449.
173. Olsen R.E., Henderson R.J., The rapid analysis of neutral and polar marine lipids using double-development HPTLC and scanning densitometry // *J. Exp. Mar. Biol.* 1989. V. 129. P. 189–197.
174. Olsen R.E., Myklebust R., Kaino T., Ringø E. Lipid digestibility and ultrastructural changes in the enterocytes of Arctic char (*Salvelinus alpinus* L.) fed linseed oil and soybean lecithin // *Fish Physiol. Biochem.* 1999. V. 21. P. 35–44.
175. Olsen R.E., Ringø E. Lipid digestibility in fish: a review // *Recent Res. Dev. Lipids Res.* 1997. № 1. P. 199–265.
176. Olsen R.E., Ringø E. The influence of temperature on the apparent nutrient and fatty acid digestibility of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* L. // *Aquac. Res.* 1998. № 29. P. 695–701.
177. Olsen R.E., Waagbø R., Ringø E., Lall S.P. Alternative marine resources. Fish Oil Replacement and Alternative Lipid Sources in Aquaculture Feeds. Ch.9. Taylor & Francis, CRC Press. 2010. 240 p.
178. Oxley A., Tocher D.R., Torstensen B.E., Olsen R.E. Fatty acid utilisation and metabolism in caecal enterocytes of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) fed dietary fish or copepod oil // *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Molecular and Cell Biology of Lipids*. 2005. V. 1737. № 2-3. P. 119–129.
179. Padley F.B., Gunstone F.D., Harwood J.L. Occurrence and characteristics of oils and fats. *The Lipid Handbook*. London: Chapman Hall. 1986. P. 49–170.
180. Pankhurst N.W., King H.R. Temperature and salmonid reproduction: implications for aquaculture // *J Fish Biol.* 2010 V. 76. P. 69–85.
181. Perez J.A., Rodriguez C., Henderson R.J. The uptake and esterification of radiolabelled fatty acids by enterocytes isolated from rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // *Fish Physiol. Biochem.* 1999. V. 20. P. 125–134.

182. Phillips A.M. Trout feeds and feeding. Manual of fish culture. Part 3 management. Hatchery operations. 1970. 49 p.
183. Pinsirodom P., Parkin K.L. Selectivity of celite-immobilized patatin (lipid acyl hydrolase) from potato (*Solanum tuberosum* L.) tubers in esterification reactions as influenced by water activity and glycerol analogues as alcohol acceptors // *J. Agri. Food Chem.* 2000. V. 48. P. 155-160.
184. Pratoomyot J., Bendiksen E.A., Campbell P.J., Jauncey K.J., Bell J.G., Tocher D.R. Effects of different blends of alternative protein sources as alternatives to dietary fishmeal on growth performance and body lipid composition of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // *Aquaculture.* 2011. V. 316. № 1-4 P. 44–52.
185. Randall K.M., Reaney M.J.T., Drew M.D. Effect of dietary coriander oil and vegetable oil sources on fillet fatty acid composition of rainbow trout // *Canadian Journal of Animal Science.* 2013. V. 93. P. 345–352.
186. Reinitza G.L., Yu T.C. Effects of dietary lipids on growth and fatty acid composition of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // *Aquaculture.* 1981. V. 22. P. 359–366.
187. Robertson J.C., Hazel J.R. Cholesterol content of trout plasma membranes varies with acclimation temperature // *Am J Physiol.* 1995. № 269. P. 1113–1119.
188. Rouser G., Siacotos A.M., Fleisher S. Quantitative analysis of phospholipids by thin-layer chromatography and phosphorus analysis of spots // *J. Lipids.* 1966. V. 1. № 1. P. 85-86.
189. Ruyter B., Røjøl C., Grisdale-Helland B., Rosenlund G., Obach A., Thomassen M. S. Influence of temperature and high dietary linoleic acid content on esterification, elongation, and desaturation of PUFA in Atlantic salmon hepatocytes // *Lipids.* 2010. V. 38. № 8. P. 833–840.
190. Ruyter B.O., Andersen A., Dehli A., Gjoen T., Thomassen M.S. Peroxisome proliferator activated receptors in Atlantic salmon (*Salmo salar*): effects on PPAR transcription and acyl-CoA oxidase activity in hepatocytes

- by peroxisome proliferators and fatty acids // *Biochim. Biophys. Acta*. 1997. V. 348. P. 331–338.
191. Sahasrabudhe M. R. Crismer values and erucic acid contents of rapeseed oils // *Journal of the American Oil Chemists' Society*. 1977. V. 54. № 8. P. 320–324.
192. Salvador A.M., Alonso-Damián A., Choubert G., Milicua J.C. Impact of different dietary phospholipid levels on cholesterol and canthaxanthin lipoprotein-serum transport and muscle deposition in rainbow trout // *J Agric Food Chem*. 2009. V. 57. № 5. P. 2016–2021.
193. Sargent J.R., Henderson R.J. Marine (n-3) polyunsaturated fatty acids. / Ed. Hamilton, R.J. *Developments in Oils and Fats*. London: Blackie Academic and Professional. 1995. P. 32–65.
194. Sargent J.R., Henderson R.J., Tocher D.R. The lipids. *Fish Nutrition*, 2nd ed. New York: Academic Press. 1989. P. 153–218.
195. Sargent J.R., Tocher D.R., Bell J.G. The lipids. *Fish Nutrition*, 3rd, Chap. 4. San Diego: Academic Press. 2002. P. 181–257.
196. Schweiger M., Schreiber R., Haemmerle G., Lass A., Fledelius C., Jacobsen P., Tornqvist H., Zechner R., Zimmermann R. Adipose triglyceride lipase and hormone-sensitive lipase are the major enzymes in adipose tissue triacylglycerol catabolism // *J Biol Chem*. 2006. V. 281. P. 236–241.
197. Sitjà-Bobadilla A., Peña-Llopis S., Gómez-Requeni P., Médale F., Kaushik S., Pérez-Sánchez J. Effect of fish meal replacement by plant protein sources on non-specific defence mechanisms and oxidative stress in gilthead sea bream (*Sparus aurata*) // *Aquaculture*. 2005. V. 249. P. 387–400.
198. Skonberg D.I., Rasco B.A., Dong F.M. Fatty acid composition of salmonid muscle changes in response to a high oleic acid diet. // *J Nutr*. 1994. V.124. №9. P. 1628–1638.
199. Sotoudeh E., Kenari A. A., Rezaei M.H. Growth response, body composition and fatty acid profile of Caspian brown trout (*Salmo trutta Caspius*) juvenile fed diets containing different levels of soybean phosphatidylcholine // *Aquaculture International*. 2010. V. 19. P. 346–352.

200. Spannhof I., Plantikow H. Studies on carbohydrate digestion on rainbow trout // *Aquaculture*. 1983. V. 30. P. 95–108.
201. Taggart J.B., Bron J.E., Martin S.A.M., Seear P.J., Hoyheim B., Talbot R., Villeneuve L., Sweeney G.E., Houlihan D.F., Secombes C.J., Tocher D.R., Teale A.J. Description of the origins, design and performance of the TRAITS/SGP Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) cDNA microarray // *J Fish Biol*. 2008. V. 72. P. 2071–2094.
202. Thakur D.P., Morioka K., Itoh Y., Obatake A. Lipid composition and deposition of cultured yellowtail *Seriola quinqueradiata* muscle at different anatomical locations in relation to meat texture // *Fisheries Science*. 2003. V. 69. P. 487–494.
203. Tocher D. R., Sargent J.R. Studies on triacylglycerol, wax ester and sterol ester hydrolases in intestinal caeca of rainbow trout (*Salmo gairdneri*, L.) fed diets rich in triacylglycerols and wax esters // *Biochem.Physio.* 1984a. V. 56. P. 561-571.
204. Tocher D.R. Metabolism and Functions of Lipids and Fatty Acids in Teleost Fish // *Reviews in Fisheries Science*. 2003. V. 11. № 2. P. 107–184.
205. Tocher D.R., Bendiksen E.Å., Campbell P.J., Bell J.G. The role of phospholipids in nutrition and metabolism of teleost fish // *Aquaculture*. 2008. V. 280. P. 21–34.
206. Tocher D.R., Fonseca-Madrugal J., Dick J.R., Ng W.K., Bell J.G., Campbell P.J. Effects of water temperature and diets containing palm oil on fatty acid desaturation and oxidation in hepatocytes and intestinal enterocytes of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*. 2004. V. 137. № 1. P. 49–63.
207. Tocher D.R., Fonseca-Madrugal J., Dick J.R., Ng W.K., Bell J.G., Campbell P.J. Effects of water temperature and diets containing palm oil on fatty acid desaturation and oxidation in hepatocytes and intestinal enterocytes of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // *Reprod Nutr Dev*. 2001.V.41. №6. P. 487–503.

208. Tocher D.R., Mourente G., Van Der Eeken A., Evjemo J.O., Diaz E., Wille M., Bell J.G., Olsen Y. Comparative study of antioxidant defence mechanisms in marine fish fed variable levels of oxidised oil and vitamin E // *Aquaculture Internat.* 2003. V. 11. P. 195–216.
209. Tocher, D. R., Sargent J. R. Analyses of lipids and fatty acids in ripe roes of some northwest European marine fish // *Lipids.* 1984b. V. 19. P. 492–499.
210. Torstensen B.E. Transport and metabolism of lipids in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. Dep. Fisheries and Marine Biology. Bergen: University of Bergen. 2000. 43 p.
211. Van den Thillart G., De Bruin G. Influence of environment temperature on mitochondrial membranes // *Biochim. biophys. acta.* 1981. V. 640. P. 439–447.
212. Villalta M., Estévez A., Bransden M.P., Bell J.G. Effects of dietary eicosapentaenoic acid on growth, survival, pigmentation and fatty acid composition in Senegal sole (*Solea senegalensis*) larvae during the *Artemia* feeding period // *Aquaculture Nutrition.* 2008. V. 14. № 3. P. 232–241.
213. Vliet T., Katan M.B. Lower ratio of n-3 to n-6 fatty acids in cultured than in wild fish // *Am J Clin Nutr.* 1990. V. 5. P. 1–2.
214. Wallaert C., Babin P.J. Circannual variation in the fatty acid composition of high-density lipoprotein phospholipids during acclimatization in trout // *Biochim Biophys Acta.* 1993. V. 1210. № 2. P. 3–29.
215. Walsh D.E., Banasik O.J., Gilles K.A. Thin-layer chromatographic separation and colorimetric analysis of barley or malt lipid classes and their fatty acids // *J. Chromat.* 1965. V. 17. № 2. P. 278–287.
216. Wassef E.A., Wahby O.M., Sakr E.M. Effect of dietary vegetable oils on health and liver histology of gilthead seabream (*Sparus aurata*) growers // *Aquac. Res.* 2007. V. 38. P. 852–861.
217. Watanabe T. Lipid nutrition in fish // *Comp. Biochem. Physiol.* 1982. V. 73. P. 3–15.

218. Woo P.T., Bruno D.W. Fish diseases and disorders. 2nd edition. Viral, Bacterial and Fungal Infections. CAB International. UK: Wallingford. 2011. 944 p.
219. Yanes-Roca C., Rhody N., Nystroma M., Main K.L. Effects of fatty acid composition and spawning season patterns on egg quality and larval survival in common snook (*Centropomus undecimalis*) // *Aquaculture*. 2009. № 287. P. 335–340.
220. Yıldız M., Şener E., Timur M. Effect of seasonal change and different commercial feeds on proximate composition of sea bream (*Sparus aurata*) // *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2006. № 6. P. 99–104.
221. Yun B., Mai K., Zhang W., Xu W. Effects of dietary cholesterol on growth performance, feed intake and cholesterol metabolism in juvenile turbot (*Scophthalmus maximus* L.) fed high plant protein diets // *Acuaculture*. 2011. V. 319. № 1–2. P. 105–110.
222. Zaman M.U., Sarker S.R., Hossain S. The effects of industrial effluent discharge on lipid peroxide levels of punti fish *Puntius sophore* tissue in comparison with those of freshwater fish // *Journal of Food Lipids*. 2008. V. 15. № 2. P. 198–208.
223. Zehmer J.K., Hazel J.R. Thermally induced changes in lipid composition of raft and non-raft regions of hepatocyte plasma membranes of rainbow trout // *The Journal of Experimental Biology*. 2005. № 208. P. 4283–4290.
224. Zhang H., Mu Z., Xu L.M., Xu G., Liu M., Shan A. Dietary Lipid Level Induced Antioxidant Response in Manchurian Trout, *Brachymystax lenok* (Pallas) Larvae // *Lipids*. 2009. P. 643–654.
225. Zheng X., Ding Z., Xu Y., Monroig O., Morais S., Tocher D.R. Physiological roles of fatty acyl desaturases and elongases in marine fish: Characterisation of cDNAs of fatty acyl $\Delta 6$ desaturase and *elov15* elongase of cobia (*Rachycentron canadum*) // *Acuaculture*. 2009. P. 122–131.

Таблица 1 – Содержание жирных кислот триацилглицеринов в тканях форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) (III декада марта), % суммы ЖК

	Внутренний жир		Мышцы		Печень	
	Группа рыб, №					
	1	2	1	2	1	2
14:0	6,1	4,7	3,7	4,6	5,1	4,5
16:0	25,9	14,6 ^a	18,6	16,2 ^a	25,0	17,5 ^a
18:0	3,5	3,4	4,1	3,2	5,0	3,8
20:0	0,3	0,5	0,5	0,4	0,4	0,6
Сумма НЖК	43,1	21,4 ^a	28,9	25,2 ^a	38,3	27,0 ^a
14:1ω9	0,10	0,03	0,14	0,04	0,12	0,07
16:1ω9	0,4	0,5	0,5	0,6	0,4	0,5
16:1ω7	6,1	6,5	5,2	6,1	5,1	5,4
18:1ω9	10,8	26,7 ^a	17,3	31,2 ^a	15,6	33,0 ^a
18:1ω7	3,8	3,5	3,0	3,3	3,1	3,6
20:1ω9	1,8	4,2 ^a	1,7	4,0 ^a	1,5	4,4 ^a
22:1ω9	1,9	4,5 ^a	1,1	3,8 ^a	1,6	3,3 ^a
Сумма МНЖК	24,9	50,3 ^a	31,8	50,3 ^a	31,2	50,6 ^a
Сумма ω9 ПНЖК	0,52	0,42	0,67	0,25	0,51	0,43
18:2ω6	6,8	7,9 ^a	4,1	8,0 ^a	4,1	8,7 ^a
20:4ω6	0,8	0,5 ^a	1,0	0,4 ^a	1,5	0,5 ^a
Сумма ω6 ПНЖК	13,5	13,5	7,1	10,1	7,3	11,4 ^a
16:2ω4	0,10	0,08	0,16	0,23	0,11	0,25
16:3ω4	0,71	0,25 ^a	0,53	0,12 ^a	0,48	0,06 ^a
16:4ω4	0,06	0,03	0,18	0,03	0,12	0,05
18:2ω4	0,42	0,23	0,45	0,17	0,29	0,20
Сумма ω4 ПНЖК	2,3	1,72 ^a	1,64	0,69 ^a	1,3	0,76 ^a
18:3ω3	1,3	2,3 ^a	0,9	2,1 ^a	0,6	2,4 ^a
20:5ω3	5,2	3,3 ^a	6,6	2,6 ^a	4,6	2,2 ^a
22:5ω3	1,6	1,0	1,9	0,6	1,2	1,1
22:6ω3	6,7	5,3 ^a	15,2	6,4 ^a	12,0	6,2 ^a
Сумма ω3 ПНЖК	15,2	12,5 ^a	29,5	13,4 ^a	22,1	13,8 ^a
16:4ω1	0,39	0,16 ^a	0,45	0,19 ^a	0,15	0,10
Сумма ПНЖК	32,0	28,3 ^a	39,2	24,5 ^a	30,5	22,4 ^a

Примечание: а – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб №№ 1 и 2.

Таблица 2 – Содержание жирных кислот триацилглицеринов в тканях форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) (III декада апреля), % суммы ЖК

	Внутренний жир		Мышцы		Печень	
	Группа рыб, №					
	1	2	1	2	1	2
14:0	5,7	5,3	5,9	4,46	4,2	4,3
16:0	26,9	15,4 ^a	25,0	12,5 ^a	27,4	16,2 ^a
18:0	6,3	3,0 ^a	5,4	3,8 ^a	5,7	5,3
20:0	0,6	0,5	0,7	0,4	0,5	0,6
Сумма НЖК	42,9	22,2 ^a	42,5	22,9 ^a	39,1	27,2 ^a
14:1ω9	0,15	0,02	0,17	0,14	0,18	0,16
16:1ω9	0,5	0,5	0,6	0,6	0,5	0,6
16:1ω7	4,8	6,6 ^a	4,4	6,1 ^a	5,8	5,5
18:1ω9	10,3	29,6 ^a	12,6	26,5 ^a	16,7	27,7 ^a
18:1ω7	3,8	3,1	3,7	3,1	3,7	3,6
20:1ω9	2,7	4,4 ^a	3,2	3,8	1,7	2,5 ^a
22:1ω9	2,0	4,1 ^a	2,4	3,8 ^a	1,3	2,9 ^a
Сумма МНЖК	25,0	49,7 ^a	29,3	49,5 ^a	33,6	45,1 ^a
Сумма ω9 ПНЖК	1,51	0,33 ^a	0,51	0,23 ^a	0,71	0,32 ^a
18:2ω6	6,0	8,7 ^a	6,2	7,5 ^a	4,5	6,7 ^a
20:4ω6	1,1	0,3 ^a	0,6	0,6	1,7	0,7 ^a
Сумма ω6 ПНЖК	13,5	13,3	9,3	10,1	8,9	10,5
16:2ω4	0,05	0,08	0,09	0,25	0,16	0,26
16:3ω4	0,66	0,23 ^a	0,55	0,14 ^a	0,72	0,07 ^a
16:4ω4	0,17	0,02	0,09	0,06	0,12	0,08
18:2ω4	0,30	0,20	0,28	0,16	0,24	0,21
Сумма ω4 ПНЖК	1,9	1,4 ^a	1,6	1,1 ^a	1,2	0,8 ^a
18:3ω3	0,8	2,4 ^a	1,2	2,1 ^a	0,6	1,9 ^a
20:5ω3	4,6	2,6 ^a	4,2	3,7	4,2	3,9
22:5ω3	1,8	0,9 ^a	1,9	0,9 ^a	1,1	1,1
22:6ω3	6,8	4,7 ^a	8,3	7,8	9,8	7,4 ^a
Сумма ω3 ПНЖК	15,0	12,7 ^a	16,5	15,9	16,3	16,1
16:4ω1	0,25	0,28	0,31	0,26	0,21	0,08
Сумма ПНЖК	32,1	28,1	28,2	27,6	27,3	27,7

Примечание: а – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб №№ 1 и 2.

Таблица 3 – Содержание жирных кислот триацилглицеринов в тканях форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) (III декада мая), % суммы ЖК

	Внутренний жир		Мышцы		Печень	
	Группа рыб, №					
	1	2	1	2	1	2
14:0	5,8	4,3	3,2	3,9	5,4	2,5
16:0	15,6	13,2 ^a	20,5	14,0 ^a	26,2	15,9 ^a
18:0	3,4	2,8	4,5	3,2 ^a	5,9	4,9 ^a
20:0	0,5	0,5	0,7	0,5	0,5	0,6
Сумма НЖК	42,8	26,1 ^a	44,3	22,3 ^a	43,7	30,4 ^a
14:1ω9	0,15	0,04	0,15	0,11	0,13	0,03
16:1ω9	0,5	0,4	0,5	0,7	0,7	0,7
16:1ω7	8,7	5,7 ^a	4,3	4,8	5,1	3,8 ^a
18:1ω9	18,8	27,3 ^a	12,2	29,8 ^a	15,3	22,5 ^a
18:1ω7	3,7	3,1	2,8	2,7	3,6	5,8 ^a
20:1ω9	3,2	5,2 ^a	1,5	4,3 ^a	1,2	3,7 ^a
22:1ω9	2,2	5,1 ^a	1,0	4,8 ^a	1,7	3,7 ^a
Сумма МНЖК	25,1	45,5 ^a	24,9	49,2 ^a	28,2	42,9 ^a
Сумма ω9 ПНЖК	0,55	0,42	0,47	0,30	0,59	0,26
18:2ω6	6,3	8,5 ^a	3,4	9,1 ^a	4,6	6,5 ^a
20:4ω6	0,7	0,4	1,1	0,4 ^a	1,7	0,9 ^a
Сумма ω6 ПНЖК	13,8	12,4 ^a	10,2	11,4 ^a	8,3	10,0 ^a
16:2ω4	0,06	0,08	0,07	0,29	0,05	0,21
16:3ω4	0,54	0,19 ^a	0,74	0,12 ^a	0,54	0,16 ^a
16:4ω4	0,12	0,03	0,19	0,05	0,15	0,03
18:2ω4	0,35	0,21 ^a	0,24	0,19	0,27	0,05 ^a
Сумма ω4 ПНЖК	2,7	1,9 ^a	2,2	0,8 ^a	1,2	0,5 ^a
18:3ω3	1,2	2,4	0,8	2,5	0,5	1,6
20:5ω3	5,1	3,5 ^a	7,4	3,7 ^a	4,6	3,7 ^a
22:5ω3	1,8	1,4	1,9	1,2	1,0	0,79
22:6ω3	7,3	6,3	8,1	6,9 ^a	9,1	6,7 ^a
Сумма ω3 ПНЖК	14,7	13,4	18,6	16,0 ^a	17,7	15,9 ^a
16:4ω1	0,33	0,31	0,35	0,13	0,28	0,08
Сумма ПНЖК	32,1	28,4 ^a	30,8	28,5	28,1	26,7

Примечание: а – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб №№ 1 и 2.

Таблица 4 – Содержание жирных кислот триацилглицеринов в тканях форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) (III декада июня), % суммы ЖК

	Внутренний жир		Мышцы		Печень	
	Группа рыб, №					
	1	2	1	2	1	2
14:0	7,0	4,0	6,2	3,5	4,6	3,0
16:0	25,3	13,8 ^a	18,2	14,0 ^a	17,2	16,4
18:0	6,6	3,1	4,8	3,2	5,1	4,6
20:0	0,9	0,5	0,8	0,5	1,3	0,8
Сумма НЖК	44,0	24,3 ^a	31,6	22,1 ^a	29,7	25,3 ^a
14:1ω9	0,04	0,07	0,05	0,03	0,13	0,08
16:1ω9	0,7	0,5	0,7	0,4	0,7	0,7
16:1ω7	4,6	5,2	7,7	4,6	5,6	4,8
18:1ω9	10,1	27,3 ^a	15,8	32,3 ^a	14,3	29,8 ^a
18:1ω7	2,6	2,7	3,4	3,4	2,7	4,0
20:1ω9	1,9	4,5	2,2	4,7	1,7	4,8
22:1ω9	2,6	4,6	2,1	4,4	2,7	3,6
Сумма МНЖК	23,9	47,3 ^a	33,7	51,5 ^a	31,9	51,4 ^a
Сумма ω9 ПНЖК	0,6	0,4	0,6	0,3	1,7	0,3
18:2ω6	5,4	10,3 ^a	5,6	11,0 ^a	4,4	6,0 ^a
20:4ω6	0,7	0,3	0,8	0,3	1,1	0,4
Сумма ω6 ПНЖК	12,6	14,0	9,1	12,3 ^a	6,5	8,7 ^a
16:2ω4	0,06	0,17	0,07	0,07	0,16	0,25
16:3ω4	0,68	0,09 ^a	0,51	0,13 ^a	0,41	0,07 ^a
16:4ω4	0,07	0,01	0,43	0,02	0,45	0,15
18:2ω4	0,38	0,16	0,37	0,15	0,45	0,09
Сумма ω4 ПНЖК	2,86	1,82 ^a	1,04	0,49 ^a	3,01	0,60 ^a
18:3ω3	1,2	2,3 ^a	1,4	2,5 ^a	0,2	0,9 ^a
20:5ω3	5,4	2,5 ^a	7,6	2,1 ^a	6,6	2,0 ^a
22:5ω3	1,5	0,9 ^a	2,1	0,7 ^a	1,8	0,2 ^a
22:6ω3	6,8	5,6 ^a	7,1	6,4 ^a	10,1	7,0 ^a
Сумма ω3 ПНЖК	15,9	12,0 ^a	23,9	13,2 ^a	21,7	13,6 ^a
16:4ω1	0,14	0,14	0,08	0,14	0,42	0,08
Сумма ПНЖК	32,1	28,4 ^a	34,7	26,4 ^a	33,4	23,3 ^a

Примечание: а – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб №№ 1 и 2.

Таблица 5 – Содержание жирных кислот триацилглицеринов в тканях форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) (I декада июля), % суммы ЖК

	Внутренний жир		Мышцы		Печень	
	Группа рыб, №					
	2	3	2	3	2	3
14:0	3,6	3,6	3,2	3,5	2,7	2,4
16:0	12,8	12,3	13,5	14,4	12,0	12,4
18:0	2,7	2,4	3,0	2,9	3,4	3,4
20:0	0,5	0,4	0,5	0,4	0,6	0,5
Сумма НЖК	20,1	19,3	20,6	20,8	24,1	22,3
14:1 ω 9	0,11	0,10	0,11	0,02	0,11	0,07
16:1 ω 9	0,5	0,7	0,7	0,4	0,7	0,6
16:1 ω 7	5,0	5,2	4,2	5,1	4,7	6,0
18:1 ω 9	29,2	30,3	32,9	32,7	33,1	32,9
18:1 ω 7	3,8	3,6	3,3	3,2	3,8	3,7
20:1 ω 9	4,7	4,6	4,6	4,8	4,8	4,9
22:1 ω 9	5,5	5,1	4,5	4,7	3,9	3,7
Сумма МНЖК	51,4	51,1	52,2	52,5	51,2	52,7
Сумма ω 9 ПНЖК	0,09	0,12	0,10	0,16	0,14	0,29
18:2 ω 6	10,6	11,1	10,9	10,7	6,3	5,9
20:4 ω 6	0,3	0,3	0,3	0,3	0,4	0,5
Сумма ω 6 ПНЖК	12,4	12,8	12,7	12,8	9,9	10,0
16:2 ω 4	0,28	0,25	0,23	0,44	0,23	0,24
16:3 ω 4	0,21	0,15	0,11	0,15	0,16	0,15
16:4 ω 4	0,02	0,02	0,01	0,03	0,02	0,03
18:2 ω 4	0,14	0,09	0,10	0,11	0,21	0,10
Сумма ω 4 ПНЖК	0,72	0,58	0,51	0,86	0,57	0,62
18:3 ω 3	2,7	2,8	2,7	2,5	1,7	1,5
20:5 ω 3	3,6	3,4	3,4	2,9	5,7	5,0
22:5 ω 3	0,9	0,8	0,6	0,7	1,2	1,2
22:6 ω 3	6,2	7,1	5,3	4,6	6,5	6,2
Сумма ω 3 ПНЖК	15,3	16,0	13,7	12,7	14,0	14,6
16:4 ω 1	0,06	0,09	0,08	0,15	0,13	0,09
Сумма ПНЖК	28,5	29,6	27,3	27,0	22,7	24,7

Таблица 6 – Содержание жирных кислот триацилглицеринов в тканях форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) (II декада июля), % суммы ЖК

	Внутренний жир		Мышцы		Печень	
	Группа рыб, №					
	2	3	2	3	2	3
14:0	4,2	4,1	4,0	3,4	3,0	2,8
16:0	15,0	15,8	15,2	15,8	14,9	14,5
18:0	3,0	3,7	2,9	3,1	4,5	4,8
20:0	0,3	0,4	0,3	0,4	0,7	0,5
Сумма НЖК	23,1	23,6	23,5	23,5	23,8	23,2
14:1 ω 9	0,03	0,07	0,03	0,06	0,11	0,18
16:1 ω 9	0,5	0,5	0,5	0,4	0,6	0,5
16:1 ω 7	5,8	5,2	4,9	4,7	5,7	5,9
18:1 ω 9	32,4	35,4	31,9	32,8	34,0	35,7
18:1 ω 7	3,1	3,1	3,2	3,0	3,6	3,3
20:1 ω 9	4,6	4,3	4,3	4,1	5,1	4,7
22:1 ω 9	4,4	4,0	4,4	4,5	3,5	3,1
Сумма МНЖК	52,3	53,8	51,5	50,1	54,6	56,2
Сумма ω 9 ПНЖК	0,21	0,23	0,18	0,20	0,34	0,29
18:2 ω 6	11,2	10,2	10,6	10,0	6,7	6,4
20:4 ω 6	0,3	0,2	0,4	0,3	0,5	0,5
Сумма ω 6 ПНЖК	13,9	12,5	11,8	11,2	9,6	9,0
16:2 ω 4	0,44	0,37	0,43	0,33	0,34	0,28
16:3 ω 4	0,08	0,07	0,08	0,08	0,19	0,5
16:4 ω 4	0,07	0,05	0,07	0,05	0,03	0,03
18:2 ω 4	0,10	0,07	0,09	0,08	0,19	0,15
Сумма ω 4 ПНЖК	0,82	0,76	0,78	0,73	0,73	0,69
18:3 ω 3	2,3	2,0	2,5	2,2	1,7	1,5
20:5 ω 3	2,4	2,4	2,6	2,6	3,5	3,8
22:5 ω 3	0,9	1,0	0,9	0,8	1,2	1,4
22:6 ω 3	5,8	6,0	4,9	5,0	6,4	6,8
Сумма ω 3 ПНЖК	15,3	14,5	13,0	13,5	10,8	11,0
16:4 ω 1	0,14	0,06	0,13	0,09	0,07	0,05
Сумма ПНЖК	30,4	28,1	25,9	25,7	21,6	21,0

Таблица 7 – Содержание жирных кислот триацилглицеринов в тканях форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) (III декада июля), % суммы ЖК

	Внутренний жир			Мышцы			Печень		
	Группа рыб, №								
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
14:0	6,9	4,0	5,2 ^c	5,9	3,4	4,0 ^c	4,2	3,2	3,5
16:0	18,6	15,6	14,4	17,3	16,5	15,1	16,4	16,7	15,7
18:0	4,6	3,4	2,0 ^c	4,4	4,0	3,0 ^c	4,9	5,2	3,3 ^c
20:0	0,9	0,3	0,3	0,7	0,4	0,4	1,3	0,5	0,4
Сумма НЖК	44,7	23,8	22,4	44,9	24,9	23,1	38,7	26,3	22,1
14:1ω9	0,04	0,12	0,07	0,07	0,15	0,09	0,19	0,27	0,09
16:1ω9	0,7	0,5	0,5	0,3	0,6	0,5	0,6	0,6	0,6
16:1ω7	5,4	5,0	5,7	4,2	5,4	5,1	5,3	5,9	6,2
18:1ω9	9,4	32,3	32,7	10,3	28,6	33,0	12,2	30,7	35,8
18:1ω7	3,7	3,1	3,0	3,4	3,5	3,1	3,1	3,6	3,5
20:1ω9	2,5	3,3	4,2 ^c	2,4	3,4	4,3 ^c	1,7	3,7	4,6 ^c
22:1ω9	2,8	3,1	4,1 ^c	2,4	3,2	4,4 ^c	2,5	2,7	3,3
Сумма МНЖК	23,6	48,5	51,7	25,1	46,4	51,9	27,9	49,1	52,1
Сумма ω9 ПНЖК	1,66	0,85	0,26	0,66	0,21	0,17	1,7	0,3	0,3
18:2ω6	5,7	12,3 ^a	9,7 ^{b,c}	6,9	11,5 ^a	9,9 ^{b,c}	4,4	7,5 ^a	6,9 ^{b,c}
20:4ω6	0,6	0,3 ^a	0,3 ^b	0,6	0,4 ^a	0,3 ^b	1,1	0,8 ^a	0,6 ^b
Сумма ω6 ПНЖК	11,9	14,5 ^a	11,9 ^{b,c}	10,1	14,9 ^a	12,6 ^{b,c}	8,2	11,2 ^a	10,5 ^b
16:2ω4	0,09	0,35 ^a	0,44 ^b	0,06	0,39 ^a	0,41 ^b	0,16	0,39 ^a	0,33 ^b
16:3ω4	0,52	0,08 ^a	0,08	0,48	0,08 ^a	0,09	0,41	0,08 ^a	0,20
16:4ω4	0,12	0,15	0,10	0,06	0,34	0,14	0,45	0,16 ^a	0,06 ^b
18:2ω4	0,43	0,10	0,10	0,33	0,11	0,09	0,45	0,11 ^a	0,11 ^b
Сумма ω4 ПНЖК	1,42	0,86 ^a	0,81 ^b	1,17	1,05 ^a	0,85 ^b	2,38	1,10 ^a	0,91 ^b
18:3ω3	1,4	2,1 ^a	2,6 ^b	1,8	2,4 ^a	2,1	1,5	1,6	1,3 ^b
20:5ω3	4,6	2,3 ^a	2,8 ^{b,c}	5,4	2,4 ^a	2,6 ^b	7,9	3,8	3,5
22:5ω3	1,7	0,9 ^a	1,0 ^b	1,6	1,0	1,0	1,8	1,1	1,9
22:6ω3	5,6	4,8 ^a	4,8 ^b	6,8	4,2 ^a	4,5 ^b	6,3	4,9 ^a	5,1
Сумма ω3 ПНЖК	16,5	11,5 ^a	12,8 ^b	18,0	12,5 ^a	11,3 ^b	15,7	15,4	15,8
16:4ω1	0,22	0,09 ^a	0,15	0,08	0,09	0,10	0,42	0,07	0,06
Сумма ПНЖК	30,5	27,2	25,9 ^b	30,0	28,8	25,0	30,4	28,1	28,6

Примечание: а – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб №№ 1 и 2; б – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб 1 и 3; с – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб №№ 2 и 3.

Таблица 8 – Содержание жирных кислот триацилглицеринов в тканях форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) (I декада августа), % суммы ЖК

	Внутренний жир		Мышцы		Печень	
	Группа рыб, №					
	2	3	2	3	2	3
14:0	3,7	4,4 ^c	3,6	3,8	3,2	3,5
16:0	14,9	13,3	15,9	15,3	16,7	15,7
18:0	3,8	2,5 ^c	4,4	3,3 ^c	5,2	3,3 ^c
20:0	0,3	0,4	0,5	0,4	0,5	0,5
Сумма НЖК	25,3	22,9 ^c	23,6	24,0	25,6	21,2 ^c
14:1ω9	0,12	0,11	0,14	0,12	0,17	0,12
16:1ω9	0,5	0,6	0,6	0,7	0,6	0,7
16:1ω7	4,8	5,5	5,5	5,7	5,4	6,7
18:1ω9	28,4	32,3	28,7	31,3	29,9	33,8
18:1ω7	2,9	3,5	3,5	3,1	3,6	3,5
20:1ω9	3,2	4,2 ^c	2,9	4,2 ^c	3,3	4,5 ^c
22:1ω9	3,4	4,4 ^c	3,2	4,4 ^c	2,7	3,8 ^c
Сумма МНЖК	48,2	51,8	47,5	51,6	49,5	53,2
Сумма ω9 ПНЖК	0,24	0,27	0,21	0,17	0,3	0,3
18:2ω6	12,9	10,1 ^c	11,3	9,5 ^c	7,9	6,6 ^c
20:4ω6	0,5	0,6	0,4	0,5	0,9	0,7
Сумма ω6 ПНЖК	14,8	11,9	14,9	12,6	11,2	10,5
16:2ω4	0,34	0,44	0,39	0,41	0,39	0,33
16:3ω4	0,11	0,08	0,08	0,09	0,08	0,20
16:4ω4	0,13	0,10	0,34	0,14	0,16	0,06
18:2ω4	0,11	0,09	0,11	0,09	0,11	0,11
Сумма ω4 ПНЖК	0,89	0,87	1,00	0,94	1,09	0,98
18:3ω3	2,2	1,6 ^c	2,2	1,5 ^c	2,4	1,8 ^c
20:5ω3	2,5	3,1 ^c	2,0	2,6 ^c	3,8	3,5
22:5ω3	0,9	1,4 ^c	1,0	1,0	1,1	1,9
22:6ω3	5,2	4,6 ^c	4,7	4,9	4,7	5,3
Сумма ω3 ПНЖК	11,7	13,3	12,9	11,7	15,6	16,6
16:4ω1	0,08	0,17	0,11	0,13	0,09	0,09
Сумма ПНЖК	27,7	26,5	29,1	25,5	28,3	28,5

Примечание: с – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб №№ 2 и 3.

Таблица 9 – Содержание жирных кислот триацилглицеринов в тканях форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) (III декада августа), % суммы ЖК

	Внутренний жир			Мышцы			Печень		
	Группа рыб, №								
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
14:0	5,8	3,6	4,6 ^c	5,6	3,0	3,9 ^c	4,2	3,4	4,0 ^c
16:0	30,5	14,1	15,6	18,3	14,2	14,9	15,1	14,6	14,6
18:0	9,0	3,2	2,8	5,3	3,9	2,9 ^c	4,6	4,7	3,6 ^c
20:0	0,7	0,3	0,4	0,9	0,5	0,4	1,2	0,7	0,6
Сумма НЖК	48,4	21,8	24,0 ^c	45,6	22,0	22,6	39,2	24,1	23,4
14:1ω9	0,05	0,08	0,08	0,07	0,17	0,06	0,11	0,42	0,55
16:1ω9	0,6	0,4	0,7	0,6	0,4	0,5	0,5	0,5	0,5
16:1ω7	7,5	5,6	4,8	6,6	5,4	4,9	5,1	4,6	5,5
18:1ω9	24,3	30,7	31,6	17,2	29,6	30,8	13,7	28,7	32,1
18:1ω7	4,0	3,1	3,0	3,7	3,1	3,1	3,6	3,2	3,7
20:1ω9	3,0	3,4	4,3 ^{b,c}	2,6	3,2 ^a	4,2 ^{b,c}	2,5	3,9 ^a	4,7 ^{b,c}
22:1ω9	1,8	3,9 ^a	4,5 ^{b,c}	1,4	3,3 ^a	4,3 ^{b,c}	1,8	3,4 ^a	4,1 ^{b,c}
Сумма МНЖК	19,7	50,7 ^a	49,6 ^b	25,2	47,8 ^a	49,3 ^b	27,6	46,3 ^a	53,7 ^b
Сумма ω9 ПНЖК	0,54	0,32	0,22	0,47	0,40	0,20	1,36	0,22	0,46
18:2ω6	6,4	13,9 ^a	8,1 ^{b,c}	6,6	12,8 ^a	10,4 ^{b,c}	5,3	8,9 ^a	6,5 ^{b,c}
20:4ω6	0,6	0,4	0,3 ^b	0,7	0,4 ^a	0,5	0,8	0,3 ^a	0,5
Сумма ω6 ПНЖК	10,8	15,7 ^a	11,5 ^{b,c}	9,9	15,8 ^a	12,9 ^{b,c}	8,0	11,4 ^a	10,0 ^{b,c}
16:2ω4	0,11	0,39 ^a	0,40 ^b	0,07	0,62 ^a	0,38 ^b	0,13	0,44 ^a	0,42 ^b
16:3ω4	0,37	0,08 ^a	0,09 ^b	0,48	0,10 ^a	0,14 ^b	0,32	0,12 ^a	0,16 ^b
16:4ω4	0,10	0,15	0,08	0,04	0,18	0,21	0,15	0,43	0,22
18:2ω4	0,37	0,07 ^a	0,12 ^b	0,38	0,10 ^a	0,08 ^b	0,49	0,08 ^a	0,16 ^b
Сумма ω4 ПНЖК	1,20	0,77 ^a	0,79 ^b	1,27	1,13	0,92 ^b	1,49	1,19	1,11 ^b
18:3ω3	1,6	2,5 ^a	1,9 ^c	1,7	2,5 ^a	2,0 ^c	1,6	1,5	1,2 ^c
20:5ω3	5,1	2,2 ^a	5,1 ^c	5,5	3,2 ^a	4,2 ^{b,c}	10,2	7,0 ^a	6,1 ^{b,c}
22:5ω3	1,6	0,8 ^a	1,8 ^c	1,8	0,9 ^a	1,9 ^c	2,4	1,0 ^a	1,9 ^c
22:6ω3	4,3	3,1 ^a	4,2 ^c	6,4	4,6 ^a	5,3 ^{b,c}	7,2	4,2 ^a	5,1 ^{b,c}
Сумма ω3 ПНЖК	16,2	10,3 ^a	15,1 ^c	17,5	12,8 ^a	14,0 ^{b,c}	22,1	14,8 ^a	12,2 ^b
16:4ω1	0,08	0,35 ^a	0,08	0,06	0,12	0,13	0,22	0,08 ^a	0,12
Сумма ПНЖК	31,9	28,1	26,3	29,2	30,3	28,1	33,2	27,7	23,9

Примечание: а – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб №№ 1 и 2; b – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб 1 и 3; с – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб №№ 2 и 3.

Таблица 10 – Содержание жирных кислот триацилглицеринов в тканях форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) (III декада сентября), % суммы ЖК

	Внутренний жир			Мышцы			Печень		
	Группа рыб, №								
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
14:0	6,5	3,7	5,0 ^c	5,4	3,6	5,0 ^c	2,6	2,3	3,9 ^c
16:0	27,2	15,2 ^a	16,7 ^b	27,8	16,0 ^a	16,9 ^c	23,8	14,3 ^a	11,9 ^{b,c}
18:0	3,4	3,7	3,7	4,0	3,8	3,7	8,9	5,0	3,7 ^c
20:0	0,8	0,3	0,3	0,8	0,4	0,4	0,7	0,4	0,3
Сумма НЖК	44,9	20,1 ^a	26,3 ^b	43,7	24,3 ^a	26,6 ^c	36,9	27,4 ^a	17,2 ^{b,c}
14:1ω9	0,05	0,03	0,13	0,09	0,11	0,07	0,21	0,08	0,06
16:1ω9	0,7	0,4	0,5	0,7	0,4	0,5	0,5	0,5	0,5
16:1ω7	4,0	5,1	7,1	3,2	4,7	6,4	3,2	7,1	11,1
18:1ω9	10,0	30,3 ^a	26,1 ^{b,c}	13,7	28,7 ^a	24,8 ^{b,c}	9,7	37,1 ^a	33,9 ^{d,c}
18:1ω7	1,9	2,9	3,1	4,0	2,9	3,0	3,4	3,4	3,7
20:1ω9	2,4	3,4 ^a	4,5 ^{b,c}	2,1	3,3 ^a	4,2 ^{b,c}	1,9	3,1 ^a	4,2 ^{d,c}
22:1ω9	1,9	3,0 ^a	4,7 ^{b,c}	1,5	3,7 ^a	4,8 ^{b,c}	0,4	2,3 ^a	3,5 ^{b,c}
Сумма МНЖК	23,0	51,4 ^a	47,9 ^{b,c}	26,3	44,4 ^a	46,7 ^b	19,2	45,4 ^a	59,8 ^b
Сумма ω9 ПНЖК	0,57	0,19	0,22	0,48	0,40	0,19	0,21	0,25	0,36
18:2ω6	7,6	15,8 ^a	8,5 ^{b,c}	6,2	12,9 ^a	9,2 ^{b,c}	5,0	8,6 ^a	5,8 ^{b,c}
20:4ω6	0,5	0,3	0,4	0,6	0,4	0,4	0,9	0,4 ^a	0,3 ^b
Сумма ω6 ПНЖК	10,5	16,2 ^a	10,6 ^c	11,4	18,0 ^a	10,4 ^c	10,0	14,4 ^a	9,9 ^c
16:2ω4	0,07	0,39 ^a	0,59 ^b	0,05	0,40 ^a	0,59 ^b	0,12	0,30 ^a	0,47 ^b
16:3ω4	0,25	0,05 ^a	0,07	0,09	0,05	0,07	0,06	0,05	0,01
16:4ω4	0,38	0,06 ^a	0,23	0,43	0,16 ^a	0,06 ^b	0,16	0,13	0,05 ^b
18:2ω4	0,23	0,10	0,12	0,31	0,10	0,11	0,31	0,08	0,10
Сумма ω4 ПНЖК	2,25	1,78 ^a	1,17	1,51 ^a	0,93 ^c	1,02	0,90	0,70	0,81
18:3ω3	1,9	2,3 ^a	1,8 ^c	2,2	2,4	1,9 ^c	0,7	1,0	0,5 ^c
20:5ω3	5,3	3,8 ^a	5,3 ^c	5,7	3,9 ^a	5,0 ^c	10,2	5,7 ^a	4,7 ^{b,c}
22:5ω3	1,1	0,8	1,2	1,5	0,9	1,3	0,8	0,6	1,0
22:6ω3	4,3	3,1 ^a	5,5 ^{b,c}	5,2	3,4 ^a	5,8 ^c	5,4	3,3 ^a	4,2 ^{b,c}
Сумма ω3 ПНЖК	18,3	10,3 ^a	13,6 ^{b,c}	16,2	12,0 ^a	15,0 ^{b,c}	20,3	11,2 ^a	13,7 ^{b,c}
16:4ω1	0,51	0,08 ^a	0,24	0,45	0,08 ^a	0,26	0,28	0,07 ^a	0,09
Сумма ПНЖК	32,1	28,5 ^a	25,8 ^{b,c}	30,0	31,3	26,8 ^{b,c}	34,9	28,2 ^a	23,7 ^{b,c}

Примечание: а – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб №№ 1 и 2; б – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб 1 и 3; с – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб №№ 2 и 3.

Таблица 11 – Содержание жирных кислот триацилглицеринов в тканях форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) (III декада октября), % суммы ЖК

	Внутренний жир			Мышцы			Печень		
	Группа рыб, №								
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
14:0	6,1	4,2	5,6 ^c	5,2	4,1	5,6 ^c	4,0	3,1	4,7 ^c
16:0	28,5	16,4 ^a	16,0 ^b	27,8	15,6 ^a	16,6 ^b	27,9	12,4 ^a	12,4 ^b
18:0	4,4	4,1	3,2 ^c	4,4	3,7	2,6 ^c	5,0	4,2	3,2 ^c
20:0	0,7	0,3	0,3	0,8	0,3	0,3	0,9	0,3	0,4
Сумма НЖК	43,3	23,0 ^a	25,7 ^b	39,5	24,3 ^a	26,7 ^b	39,9	20,5 ^a	17,3 ^b
14:1ω9	0,11	0,04	0,09	0,07	0,12	0,02	0,1	0,04	0,04
16:1ω9	0,6	0,7	0,6	0,6	0,4	0,5	0,4	0,5	0,5
16:1ω7	3,4	6,0 ^a	8,3 ^{b,c}	6,7	5,9 ^a	8,0 ^{b,c}	4,8	7,3 ^a	9,8 ^{b,c}
18:1ω9	12,9	26,8 ^a	22,6 ^{b,c}	14,3	28,8	21,2	10,4	33,8	30,7
18:1ω7	2,5	3,5 ^a	3,1 ^b	3,4	3,0	3,1	3,8	4,0	3,7
20:1ω9	1,9	2,9 ^a	4,3 ^{b,c}	1,5	3,9 ^a	4,5 ^{b,c}	1,9	5,1 ^a	4,6 ^{b,c}
22:1ω9	1,8	3,7 ^a	4,7 ^{b,c}	0,9	3,6 ^a	4,9 ^{b,c}	0,9	2,8 ^a	3,4 ^{b,c}
Сумма МНЖК	24,9	49,0 ^a	45,4 ^b	29,3	44,9 ^a	44,1 ^b	27,5	52,3 ^a	56,8 ^b
Сумма ω9 ПНЖК	0,91	0,38	0,25	0,55	0,22	0,23	1,1	0,4	0,4
18:2ω6	8,9	12,7 ^a	9,3 ^c	7,3	13,3 ^a	8,6 ^{b,c}	4,5	6,3 ^a	3,5 ^{b,c}
20:4ω6	0,6	0,4	0,4	0,7	0,5	0,6	1,0	0,5 ^a	0,4 ^b
Сумма ω6 ПНЖК	11,4	15,4 ^a	11,7 ^c	10,7	15,9 ^a	11,3 ^{b,c}	8,1	11,1 ^a	9,0 ^{b,c}
16:2ω4	0,05	0,47 ^a	0,70 ^b	0,05	0,47 ^a	0,67 ^b	0,11	0,38 ^a	0,37 ^b
16:3ω4	0,20	0,09	0,08	0,48	0,08	0,09	0,35	0,08	0,09
16:4ω4	0,35	0,07	0,10	0,08	0,05	0,10	0,18	0,05	0,09
18:2ω4	0,35	0,16	0,25	0,35	0,13	0,22	0,38	0,20	0,19
Сумма ω4 ПНЖК	2,21	0,98 ^a	1,39 ^b	1,22	0,95 ^a	1,37 ^b	2,27	1,01 ^a	0,97 ^b
18:3ω3	1,4	2,0 ^a	1,5 ^c	1,4	2,1 ^a	1,7 ^c	0,8	1,3 ^a	1,0 ^c
20:5ω3	5,2	3,5 ^a	4,2 ^{b,c}	5,1	3,2 ^a	3,9 ^{b,c}	5,7	3,3 ^a	5,1 ^c
22:5ω3	1,4	1,1 ^a	1,5 ^c	1,7	1,2 ^a	1,6 ^c	1,6	1,0	1,5 ^c
22:6ω3	4,7	3,4 ^a	5,3 ^{b,c}	7,3	4,5 ^a	3,9 ^{b,c}	5,5	4,6 ^a	6,9 ^{b,c}
Сумма ω3 ПНЖК	17,1	10,6 ^a	16,3 ^b	18,7	13,6 ^a	16,3 ^c	20,8	14,7 ^a	15,6 ^b
16:4ω1	0,09	0,14	0,27	0,08	0,12	0,23	0,22	0,05	0,05
Сумма ПНЖК	31,8	28,0 ^a	28,9	31,2	30,8	29,2	32,6	27,2	25,9 ^b

Примечание: а – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб №№ 1 и 2; б – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб 1 и 3; с – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб №№ 2 и 3.

Таблица 12 – Содержание жирных кислот триацилглицеринов в тканях форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) (III декада ноября), % суммы ЖК

	Внутренний жир			Мышцы			Печень		
	Группа рыб, №								
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
14:0	5,5	3,9	5,1 ^c	4,2	3,8	4,7	3,4	2,3	4,3 ^c
16:0	27,2	15,0 ^a	15,6 ^b	27,6	15,8 ^a	15,7 ^b	17,2	10,8 ^a	11,6 ^b
18:0	4,1	3,7	2,9 ^c	4,1	3,9	2,9	5,6	4,1	3,3 ^c
20:0	0,6	0,3	0,3	0,6	0,4	0,3	1,0	0,3	0,3
Сумма НЖК	42,8	28,2 ^a	24,6 ^b	37,7	24,4 ^a	24,4 ^b	38,1	19,0 ^a	19,9 ^b
14:1ω9	0,04	0,07	0,06	0,14	0,15	0,08	0,12	0,09	0,09
16:1ω9	0,6	0,5	0,5	0,7	0,4	0,5	0,6	0,6	0,7
16:1ω7	4,0	6,2 ^a	7,9 ^b	4,1	6,0 ^a	6,6 ^b	4,4	7,5 ^a	7,4 ^b
18:1ω9	12,2	27,2 ^a	22,6 ^{b,c}	15,8	27,0 ^a	21,0 ^{b,c}	12,3	41,2 ^a	30,5 ^{b,c}
18:1ω7	2,8	2,9	3,4	3,0	3,1	3,3	4,0	3,5	4,0
20:1ω9	1,7	3,4 ^a	4,4 ^{b,c}	1,2	3,6 ^a	4,4 ^{b,c}	1,3	2,6 ^a	4,2 ^{b,c}
22:1ω9	1,1	3,1 ^a	4,7 ^{b,c}	1,2	3,7 ^a	5,5 ^{b,c}	0,6	1,3 ^a	2,7 ^{b,c}
Сумма МНЖК	25,3	44,0 ^a	45,0 ^b	30,1	45,4 ^a	43,1 ^b	27,7	56,6 ^a	52,9 ^b
Сумма ω9 ПНЖК	0,88	0,22 ^a	0,24 ^b	0,71	0,28 ^a	0,21 ^b	0,85	0,30 ^a	0,61
18:2ω6	9,4	13,3 ^a	11,1 ^{b,c}	7,1	13,3 ^a	8,4 ^b	6,9	8,6 ^a	7,4 ^c
20:4ω6	0,6	0,5	0,6	0,7	0,5	0,6	0,9	0,5	0,7
Сумма ω6 ПНЖК	12,3	14,7 ^a	13,9 ^b	10,7	15,3 ^a	10,2 ^c	10,2	15,1 ^a	8,9 ^{b,c}
16:2ω4	0,04	0,45	0,65	0,08	0,42	0,55	0,08	0,35	0,49
16:3ω4	0,20	0,07	0,10	0,43	0,12	0,09	0,15	0,07	0,16
16:4ω4	0,34	0,15	0,09	0,10	0,22	0,10	0,14	0,13	0,21
18:2ω4	0,35	0,15	0,19	0,34	0,14	0,21	0,40	0,15	0,25
Сумма ω4 ПНЖК	2,18	1,44 ^a	1,27	1,17	1,09	1,17	1,0	0,9	1,5
18:3ω3	1,8	2,8 ^a	2,1 ^c	1,2	2,2 ^a	1,7 ^c	1,4	2,4 ^a	1,4 ^c
20:5ω3	4,2	2,1 ^a	3,9 ^c	4,9	3,5 ^a	5,8 ^c	6,4	4,3 ^a	5,6 ^c
22:5ω3	1,6	1,2 ^a	1,8 ^c	1,5	1,2 ^a	1,7 ^c	2,5	1,9 ^a	2,3 ^c
22:6ω3	5,1	3,1 ^a	6,7 ^{b,c}	7,8	4,7 ^a	7,4 ^{b,c}	5,4	3,8 ^a	6,7 ^{b,c}
Сумма ω3 ПНЖК	16,8	11,3 ^a	14,7 ^{b,c}	19,4	13,4 ^a	21,2 ^c	17,6	12,5 ^a	18,6 ^c
16:4ω1	0,04	0,18	0,31	0,11	0,15	0,22	0,10	0,13	0,20
Сумма ПНЖК	32,0	27,8 ^a	30,4	32,2	30,2	32,5	34,2	24,4 ^a	27,2

Примечание: а – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб №№ 1 и 2; б – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб 1 и 3; с – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб №№ 2 и 3.

Таблица 1 – Содержание жирных кислот фосфолипидов в тканях форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) (III декада марта), % суммы ЖК

	Внутренний жир		Мышцы		Печень	
	Группа рыб, №					
	1	2	1	2	1	2
14:0	4,8	3,6	2,9	3,5	2,0	2,1
16:0	15,3	22,2	19,4	23,2	22,2	23,8
18:0	2,9	5,7	3,7	4,1	6,3	5,4
20:0	0,9	1,2	0,6	0,5	0,6	0,4
Сумма НЖК	25,6	33,6 ^a	27,7	32,1	33,4	32,4
14:1ω9	0,08	0,20	0,15	0,13	0,12	0,07
16:1ω9	0,5	0,5	0,4	0,7	0,5	0,6
16:1ω7	6,0	4,9	4,2	4,8	2,8	2,6
18:1ω9	15,9	25,7	12,9	22,8	11,9	10,9
18:1ω7	3,3	3,8	2,9	3,0	2,8	1,6
20:1ω9	3,7	3,0	1,5	2,9	1,4	1,4
22:1ω9	1,5	2,6	1,0	2,7	0,6	1,2
Сумма МНЖК	36,3	42,8	24,6	38,7	24,2	28,3
Сумма ω9 ПНЖК	0,48	0,53	0,40	0,31	0,52	0,21
18:2ω6	4,6	5,7	2,1	5,7 ^a	2,1	2,7
20:4ω6	0,8	0,6	1,5	1,2	2,0	1,0
Сумма ω6 ПНЖК	7,6	8,8	5,2	8,7 ^a	6,6	8,6
16:2ω4	0,36	0,07	0,12	0,07	0,10	0,21
16:3ω4	0,44	0,11	0,15	0,09	0,10	0,05
16:4ω4	0,11	0,07	0,12	0,07	0,11	0,04
18:2ω4	0,33	0,25	0,42	0,41	0,48	0,12
Сумма ω4 ПНЖК	1,47	0,60 ^a	0,92	0,64	0,96	0,53
18:3ω3	1,3	1,3	0,7	1,5	0,5	1,1
20:5ω3	9,4	4,0 ^a	6,8	3,7	7,3	4,7
22:5ω3	1,2	0,7	1,6	1,3	2,2	1,3
22:6ω3	14,9	6,2 ^a	18,2	11,8 ^a	15,6	21,5 ^a
Сумма ω3 ПНЖК	20,9	13,5 ^a	34,2	19,2 ^a	27,6	29,7
16:4ω1	0,79	0,13	0,21	0,16	0,22	0,04
Сумма ПНЖК	34,0	23,6	45,2	29,2	39,8	39,1

Примечание: а – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб №№ 1 и 2.

Таблица 2 – Содержание жирных кислот фосфолипидов в тканях форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) (III декада апреля), % суммы ЖК

	Внутренний жир		Мышцы		Печень	
	Группа рыб, №					
	1	2	1	2	1	2
14:0	4,8	4,4	3,3	1,8	2,9	2,8
16:0	16,6	18,9 ^a	17,2	24,9	25,1	26,4
18:0	2,9	4,5	3,8	5,5	6,6	5,7
20:0	0,8	0,7	0,6	0,4	0,6	0,4
Сумма НЖК	27,9	29,5	25,6	33,2	26,4	36,4
14:1ω9	0,07	0,22	0,11	0,09	0,19	0,17
16:1ω9	0,4	0,5	0,4	0,4	0,7	0,9
16:1ω7	6,7	4,4	3,9	1,9	2,7	3,7
18:1ω9	16,2	23,5	11,3	9,3	12,9	15,6
18:1ω7	3,6	3,4	2,5	2,6	2,6	2,8
20:1ω9	3,7	3,1	1,5	1,3	1,4	2,0
22:1ω9	0,8	3,1	0,9	1,7	0,4	1,5
Сумма МНЖК	37,4	42,9 ^a	24,2	21,3	23,4	29,4
Сумма ω9 ПНЖК	0,58	0,64	0,34	0,21	0,57	0,27
18:2ω6	4,8	7,0	2,1	4,8	2,1	4,4
20:4ω6	1,1	1,0	1,5	1,3	2,0	1,9
Сумма ω6 ПНЖК	6,8	9,1	5,1	8,4	7,0	8,8
16:2ω4	0,32	0,19	0,17	0,25	0,16	0,14
16:3ω4	0,43	0,21	0,13	0,06	0,09	0,17
16:4ω4	0,11	0,10	0,06	0,06	0,11	0,05
18:2ω4	0,30	0,24	0,29	0,09	0,39	0,17
Сумма ω4 ПНЖК	1,38	0,89	1,16	0,59	1,03	0,64
18:3ω3	1,0	2,1	0,8	1,2	0,7	1,0
20:5ω3	8,9	3,9	6,7	7,7	6,0	4,5
22:5ω3	1,3	1,0	1,4	1,8	1,9	1,4
22:6ω3	18,7	15,7 ^a	20,6	30,2	19,3	16,7
Сумма ω3 ПНЖК	22,6	24,4	42,5	42,0	32,8	24,5
16:4ω1	0,41	0,18	0,25	0,05	0,24	0,11
Сумма ПНЖК	36,1	37,6	40,9	49,2	42,7	34,3

Примечание: а – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб №№ 1 и 2.

Таблица 3 – Содержание жирных кислот фосфолипидов в тканях форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) (III декада мая), % суммы ЖК

	Внутренний жир		Мышцы		Печень	
	Группа рыб, №					
	1	2	1	2	1	2
14:0	5,0	4,4	3,5	1,7	2,7	1,9
16:0	17,0	17,1	20,8	20,5	22,8	20,9
18:0	3,2	4,2	3,9	4,2	6,5	5,7
20:0	0,9	1,4	0,5	0,4	0,6	0,5
Сумма НЖК	27,9	29,0	29,9	27,4	34,1	29,7
14:1 ω 9	0,15	0,28	0,14	0,16	0,23	0,04
16:1 ω 9	0,5	0,9	0,4	0,4	0,8	0,4
16:1 ω 7	6,3	3,2	3,9	3,4	2,5	2,1
18:1 ω 9	16,0	22,6	10,9	13,7	11,3	15,4
18:1 ω 7	3,0	4,2	2,5	2,6	2,6	2,1
20:1 ω 9	3,6	2,8	1,5	1,5	1,1	1,8
22:1 ω 9	1,2	3,4	0,9	1,6	0,4	0,8
Сумма МНЖК	37,2	41,7	24,6	24,8	22,2	24,6
Сумма ω 9 ПНЖК	0,50	0,42	0,33	0,17	0,7	0,14
18:2 ω 6	5,0	4,3	2,1	3,7	2,1	4,5
20:4 ω 6	0,7	0,5	1,2	1,1	2,4	2,5
Сумма ω 6 ПНЖК	7,9	7,5	5,5	6,4	7,3	8,8
16:2 ω 4	0,41	0,24	0,09	0,31	0,11	0,10
16:3 ω 4	0,56	0,22	0,13	0,04	0,06	0,10
16:4 ω 4	0,12	0,07	0,06	0,09	0,10	0,08
18:2 ω 4	0,30	0,27	0,31	0,09	0,44	0,16
Сумма ω 4 ПНЖК	1,51	0,87	0,80	0,62	0,88	0,50
18:3 ω 3	1,3	0,8	0,7	1,3	0,5	1,0
20:5 ω 3	9,7	7,0	6,8	6,5	7,3	5,3 ^a
22:5 ω 3	1,2	1,1	1,6	1,3	2,2	1,1
22:6 ω 3	9,1	10,5	27,2	30,2	21,9	28,1
Сумма ω 3 ПНЖК	24,2	20,4	42,5	40,5	32,8	36,1
16:4 ω 1	0,79	0,19	0,21	0,08	0,22	0,03
Сумма ПНЖК	34,9	29,3 ^a	49,3	47,8	42,0	45,7

Примечание: а – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб №№ 1 и 2.

Таблица 4 – Содержание жирных кислот фосфолипидов в тканях форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) (III декада июня), % суммы ЖК

	Внутренний жир		Мышцы		Печень	
	Группа рыб, №					
	1	2	1	2	1	2
14:0	3,6	4,0	3,3	1,6	2,9	2,4
16:0	19,4	17,2	21,6	22,7	25,1	28,7
18:0	5,3	7,0	4,5	6,2	7,7	12,3
20:0	0,7	1,4	0,6	0,6	0,6	0,6
Сумма НЖК	31,4	31,1	31,0	31,7	37,4	44,9
14:1 ω 9	0,25	0,33	0,14	0,05	0,23	0,16
16:1 ω 9	0,5	0,5	0,4	0,7	0,8	1,0
16:1 ω 7	2,6	2,9	3,9	2,1	2,7	2,9
18:1 ω 9	14,3	19,7 ^a	10,9	20,2 ^a	10,9	16,9 ^a
18:1 ω 7	2,7	3,1	2,5	1,6	2,6	2,2
20:1 ω 9	2,2	3,3	1,5	2,0	1,4	5,1
22:1 ω 9	0,9	3,4	0,9	1,7	0,4	1,5
Сумма МНЖК	20,9	30,6 ^a	19,2	30,4 ^a	20,6	32,7 ^a
Сумма ω 9 ПНЖК	0,36	0,23	0,33	0,16	0,7	0,2
18:2 ω 6	2,3	4,8	2,1	5,5	2,1	3,5
20:4 ω 6	1,1	0,6	1,2	0,8	2,4	0,6
Сумма ω 6 ПНЖК	5,9	8,9 ^a	5,5	8,2 ^a	7,3	6,2
16:2 ω 4	0,13	0,32	0,09	0,27	0,11	0,20
16:3 ω 4	0,20	0,17	0,13	0,10	0,06	0,17
16:4 ω 4	0,09	0,06	0,06	0,09	0,10	0,12
18:2 ω 4	0,22	0,15	0,31	0,09	0,44	0,19
Сумма ω 4 ПНЖК	0,91	0,75	0,80	0,60	0,88	0,75
18:3 ω 3	0,5	0,5	0,7	1,2	0,5	0,4
20:5 ω 3	11,9	12,4	6,8	5,7	7,3	1,3
22:5 ω 3	2,5	1,2	1,6	0,9	2,2	0,6
22:6 ω 3	18,6	13,5 ^a	27,2	20,4	21,9	12,8 ^a
Сумма ω 3 ПНЖК	34,1	28,4	42,5	28,9	32,8	18,3
16:4 ω 1	0,19	0,05	0,21	0,04	0,22	0,06
Сумма ПНЖК	44,6	38,3	49,3	37,9 ^a	42,0	29,5 ^a

Примечание: а – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб №№ 1 и 2.

Таблица 5 – Содержание жирных кислот фосфолипидов в тканях форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) (I декада июля), % суммы ЖК

	Внутренний жир		Мышцы		Печень	
	Группа рыб, №					
	2	3	2	3	2	3
14:0	5,5	3,9	3,4	2,5	1,9	2,0
16:0	17,7	17,5	20,3	21,0	16,6	18,9
18:0	3,6	4,1	5,0	5,0	8,2	7,3
20:0	1,0	1,4	0,6	0,7	0,6	0,4
Сумма НЖК	29,2	27,6	30,2	29,9	28,0	29,1
14:1 ω 9	0,07	0,11	0,06	0,10	0,05	0,04
16:1 ω 9	0,4	0,6	0,4	0,6	0,5	0,6
16:1 ω 7	6,5	3,3	3,6	2,7	2,6	2,8
18:1 ω 9	15,5	19,5	15,0	19,4	15,5	18,9
18:1 ω 7	3,1	3,2	2,7	2,5	2,4	2,4
20:1 ω 9	3,4	4,6	2,9	2,8	3,7	3,1
22:1 ω 9	4,5	4,3	3,2	2,4	1,1	1,8
Сумма МНЖК	35,9	37,9	30,0	32,1	27,6	30,5
Сумма ω 9 ПНЖК	0,50	0,52	0,19	0,40	0,18	0,24
18:2 ω 6	5,0	8,1	4,2	5,7	3,7	5,2
20:4 ω 6	0,7	0,9	0,9	1,1	2,9	2,1
Сумма ω 6 ПНЖК	7,2	12,3	6,8	10,2	9,2	10,0
16:2 ω 4	0,41	0,20	0,19	0,41	0,15	0,33
16:3 ω 4	0,56	0,20	0,20	0,07	0,11	0,11
16:4 ω 4	0,12	0,05	0,10	0,05	0,06	0,05
18:2 ω 4	0,30	0,17	0,15	0,09	0,18	0,04
Сумма ω 4 ПНЖК	1,42	0,79	1,32	0,77	1,15	0,62
18:3 ω 3	1,3	1,9	1,4	1,5	0,7	1,0
20:5 ω 3	9,2	4,2	6,0	3,6	6,0	4,1
22:5 ω 3	2,1	1,5	1,0	0,9	1,2	1,0
22:6 ω 3	17,2	11,2	21,5	19,4	24,8	22,3
Сумма ω 3 ПНЖК	22,3	20,6	25,6	26,6	30,6	29,5
16:4 ω 1	0,42	0,31	0,37	0,05	0,33	0,05
Сумма ПНЖК	34,5	34,6	38,4	38,1	44,0	40,4

Таблица 6 – Содержание жирных кислот фосфолипидов в тканях форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) (II декада июля), % суммы ЖК

	Внутренний жир		Мышцы		Печень	
	Группа рыб, №					
	2	3	2	3	2	3
14:0	3,6	3,9	2,3	4,7	2,3	2,5
16:0	17,8	19,6	21,2	23,9	24,1	21,6
18:0	4,7	5,5	5,6	6,3	10,5	11,4
20:0	0,7	0,7	0,7	0,9	0,8	0,6
Сумма НЖК	27,6	31,2	30,4	38,4	38,6	37,1
14:1 ω 9	0,22	0,12	0,17	0,31	0,11	0,08
16:1 ω 9	0,6	0,6	0,5	0,4	0,8	0,7
16:1 ω 7	4,6	4,7	2,7	1,9	2,9	3,8
18:1 ω 9	28,9	28,7	18,5	14,0	23,2	30,3
18:1 ω 7	3,0	3,4	2,5	2,5	3,2	3,2
20:1 ω 9	3,9	4,3	2,4	1,1	4,7	5,6
22:1 ω 9	3,7	3,9	1,8	0,8	1,4	2,0
Сумма МНЖК	46,6	47,2	30,4	25,7	37,9	47,2
Сумма ω 9 ПНЖК	0,27	0,31	0,28	0,30	0,35	0,33
18:2 ω 6	7,1	7,7	5,1	5,5	3,1	4,6
20:4 ω 6	0,8	0,8	1,1	1,5	1,6	0,5
Сумма ω 6 ПНЖК	10,4	10,2	10,7	9,8	7,5	7,2
16:2 ω 4	0,42	0,31	0,33	0,28	0,34	0,23
16:3 ω 4	0,13	0,16	0,09	0,24	0,25	0,18
16:4 ω 4	0,29	0,06	0,19	0,33	0,11	0,07
18:2 ω 4	0,10	0,08	0,12	0,31	0,13	0,07
Сумма ω 4 ПНЖК	1,07	0,72	0,85	1,34	0,94	0,71
18:3 ω 3	1,6	1,0	1,5	1,7	0,4	0,4
20:5 ω 3	2,2	6,7	4,7	2,9	2,3	4,1
22:5 ω 3	0,7	0,3	1,2	1,0	1,0	0,4
22:6 ω 3	8,0	6,7	18,3	16,8	10,4	1,9
Сумма ω 3 ПНЖК	13,9	14,5	25,1	23,7	14,7	7,4
16:4 ω 1	0,09	0,05	0,04	0,04	0,01	0,03
Сумма ПНЖК	25,8	21,7	39,2	36,0	23,5	15,7

Таблица 7 – Содержание жирных кислот фосфолипидов в тканях форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) (III декада июля), % суммы ЖК

	Внутренний жир			Мышцы			Печень		
	Группа рыб, №								
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
14:0	5,6	3,5	4,0	2,9	2,7	2,4	5,4	3,1	1,9
16:0	21,2	19,3	15,1	22,1	25,6	22,3	28,8	28,1	21,1
18:0	5,7	5,3	4,6	5,7	4,4	6,1	9,0	9,6	9,3
20:0	1,1	0,5	1,4	0,5	0,5	0,8	0,7	0,5	0,5
Сумма НЖК	35,0	29,2	25,9	31,9	34,2	32,4	45,3	42,8	33,5
14:1ω9	0,19	0,40	0,53	0,11	0,30	0,18	0,16	0,15	0,30
16:1ω9	0,6	0,7	0,6	0,4	0,6	0,5	0,8	0,7	0,6
16:1ω7	6,3	5,4	4,7	2,6	2,2	3,4	5,4	5,0	2,6
18:1ω9	15,9	26,4	22,4	9,5	14,7	15,2	20,3	27,7	16,6
18:1ω7	3,4	3,3	2,8	2,2	4,8	2,5	3,6	3,7	2,4
20:1ω9	2,4	3,5	3,1	0,9	3,6	1,6	2,3	3,2	1,9
22:1ω9	1,7	3,2	3,8	0,5	2,3	1,5	1,8	1,7	1,2
Сумма МНЖК	33,4	44,8 ^a	41,9	18,7	30,9	26,9	36,6	43,8	27,1
Сумма ω9 ПНЖК	0,88	0,33	0,68	0,57	0,76	0,55	0,50	0,51	0,57
18:2ω6	3,8	7,4	6,4	2,4	5,5	3,7 ^c	3,4	4,0	3,5
20:4ω6	0,9	1,0	1,0	1,4	0,8	1,5	1,0	0,3	3,0
Сумма ω6 ПНЖК	8,9	10,9	9,7	5,7	11,2	8,8	7,3	6,6	9,5 ^b
16:2ω4	0,12	0,45	1,03	0,14	0,51	0,48	0,11	0,26	0,26
16:3ω4	0,29	0,14	0,28	0,13	1,11	0,17	0,26	0,23	0,16
16:4ω4	0,13	0,78	0,48	0,06	0,45	0,23	0,05	0,18	0,15
18:2ω4	0,55	0,10	0,10	0,21	0,17	0,09	0,44	0,09	0,06
Сумма ω4 ПНЖК	1,38	1,61	2,12	0,72	2,46	1,07	1,02	0,83	0,75
18:3ω3	1,0	1,3	1,0	1,2	1,5	1,1	0,5	0,4	0,6
20:5ω3	8,2	4,2	7,4	12,1	3,0	4,4	2,0	2,0	4,6
22:5ω3	2,4	1,7	1,9	1,5	0,8	1,0	0,9	0,3	1,4
22:6ω3	6,1	7,5 ^a	5,2	26,0	13,8 ^a	22,3	4,2	2,1	21,0
Сумма ω3 ПНЖК	19,7	13,1	17,2	42,2	20,5	30,2	9,0	5,4	28,5
16:4ω1	0,25	0,07	0,14	0,11	0,06	0,11	0,34	0,03	0,03
Сумма ПНЖК	31,1	26,0	32,2	49,3	34,9	40,7	18,1	13,4	39,4

Примечание: а – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб №№ 1 и 2; б – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб 1 и 3; с – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб №№ 2 и 3.

Таблица 8 – Содержание жирных кислот фосфолипидов в тканях форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) (I декада августа), % суммы ЖК

	Внутренний жир		Мышцы		Печень	
	Группа рыб, №					
	2	3	2	3	2	3
14:0	3,6	3,8	2,6	2,6	2,9	2,6
16:0	17,4	14,8	23,6	22,5	26,5	20,2
18:0	4,9	3,8	5,30	5,55	9,15	7,4
20:0	1,1	1,2	0,6	0,6	0,5	0,5
Сумма НЖК	27,5	25,1	32,8	31,5	40,3	31,7
14:1 ω 9	0,39	0,55	0,29	0,23	0,20	0,28
16:1 ω 9	0,7	0,6	0,5	0,5	0,6	0,5
16:1 ω 7	5,2	6,5	2,5	2,8	3,9	3,5
18:1 ω 9	24,5	21,3	17,7	15,3	25,0	22,1
18:1 ω 7	3,0	3,2	3,6	2,5	3,1	3,2
20:1 ω 9	2,3	3,5 ^c	3,10	1,90	3,05	3,5
22:1 ω 9	2,7	4,0 ^c	2,1	1,7	1,8	2,6
Сумма МНЖК	42,8	43,5	31,8	26,8	38,9	37,5
Сумма ω 9 ПНЖК	0,45	0,71	0,50	0,52	0,38	0,50
18:2 ω 6	8,5	6,2 ^c	5,8	3,8 ^c	5,7	4,3
20:4 ω 6	1,3	0,9	0,9	1,3	0,8	1,1
Сумма ω 6 ПНЖК	13,6	10,6	10,5	8,7	9,2	9,4
16:2 ω 4	0,64	0,89	0,41	0,43	0,28	0,31
16:3 ω 4	0,20	0,28	0,63	0,23	0,18	0,21
16:4 ω 4	0,50	0,30	0,36	0,27	0,13	0,43
18:2 ω 4	0,94	1,00	0,13	0,10	0,08	0,09
Сумма ω 4 ПНЖК	1,66	1,81	1,70	1,13	0,74	1,21
18:3 ω 3	1,5	1,3	1,4	1,2	0,7	0,9
20:5 ω 3	3,6	5,6	3,30	4,30	2,0	3,2
22:5 ω 3	1,8	1,7	0,9	1,1	0,5	1,2
22:6 ω 3	6,2	5,7	15,8	23,2	6,7	13,2
Сумма ω 3 ПНЖК	12,0	16,5	22,7	31,3	10,4	19,7
16:4 ω 1	0,13	0,19	0,06	0,10	0,04	0,04
Сумма ПНЖК	29,8	31,5	35,4	41,8	20,8	30,8

Примечание: с – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб №№ 2 и 3.

Таблица 9 – Содержание жирных кислот фосфолипидов в тканях форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) (III декада августа), % суммы ЖК

	Внутренний жир			Мышцы			Печень		
	Группа рыб, №								
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
14:0	5,3	3,6	3,5	2,2	2,4	2,3	4,1	2,8	3,4
16:0	20,0	15,4	14,5	26,4	21,6	22,0	24,1	24,8	19,3
18:0	4,8	4,4	3,0	6,4	6,2	5,0 ^{b,c}	7,9	8,7 ^a	5,5
20:0	0,9	1,6	1,0	0,7	0,6	0,4	0,7	0,5	0,5
Сумма НЖК	32,5	25,8	24,2	36,6	31,4	30,6	37,9	37,8	30,0
14:1ω9	0,15	0,38	0,56	0,30	0,27	0,28	0,13	0,24	0,25
16:1ω9	0,7	0,7	0,5	0,4	0,5	0,4	0,6	0,5	0,5
16:1ω7	7,5	4,9	8,2	2,1	2,9	2,2	3,4	2,9	4,5
18:1ω9	24,3	22,5	20,2	8,7	20,7	15,3	14,7	22,3	27,6
18:1ω7	4,3	2,7	3,6	2,2	2,5	2,4	3,0	2,5	3,9
20:1ω9	1,8	3,0 ^a	3,8 ^{b,c}	0,7	1,6 ^a	2,4 ^{b,c}	1,6	2,9 ^a	5,1 ^{b,c}
22:1ω9	3,1	3,7	4,2 ^{b,c}	1,1	2,0	2,0	0,9	1,8	3,9
Сумма МНЖК	45,5	40,8	45,1	17,5	32,8 ^a	26,7	27,4	34,1 ^a	47,9 ^{b,c}
Сумма ω9 ПНЖК	0,71	0,56	0,73	0,55	0,23	0,49	0,89	0,24	0,42
18:2ω6	5,7	9,5 ^a	5,9 ^c	2,0	6,2 ^a	4,0 ^{b,c}	2,9	7,4 ^a	5,2 ^{b,c}
20:4ω6	0,6	1,5	0,8	2,1	1,1	1,1	2,3	1,2	0,7
Сумма ω6 ПНЖК	9,9	16,3 ^a	11,6 ^{b,c}	7,0	9,8 ^a	8,6 ^{b,c}	9,6	11,8 ^a	9,2 ^c
16:2ω4	0,19	0,83	0,74	0,12	0,31	0,38	0,13	0,29	0,36
16:3ω4	0,19	0,25	0,27	0,13	0,14	0,29	0,21	0,12	0,25
16:4ω4	0,32	0,21	0,12	0,18	0,26	0,30	0,35	0,07	0,71
18:2ω4	1,15	1,78	1,89	0,33	0,08	0,11	0,35	0,06	0,11
Сумма ω4 ПНЖК	1,3	1,7	1,5	1,06	0,93	1,18	1,20	0,64	1,66
18:3ω3	1,3	1,7	1,5	0,8	1,3	1,2	0,7	0,9	1,1
20:5ω3	3,7	2,9	3,8	10,7	3,6	4,2	5,9	2,0	1,8
22:5ω3	1,2	1,8	1,5	1,8	0,9	1,2	1,7	0,7	0,9
22:6ω3	5,6	4,8	6,2	22,6	17,8	24,1	14,1	11,0	5,4
Сумма ω3 ПНЖК	16,5	10,9	15,7	37,2	24,8	32,4	24,0	15,4	10,8
16:4ω1	0,09	0,18	0,24	0,08	0,06	0,08	0,10	0,04	0,05
Сумма ПНЖК	24,0	33,5	30,8	45,9	35,9	42,8	35,8	28,1	22,1

Примечание: а – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб №№ 1 и 2; б – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб 1 и 3; с – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб №№ 2 и 3.

Таблица 10 – Содержание жирных кислот фосфолипидов в тканях форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) (III декада сентября), % суммы ЖК

	Внутренний жир			Мышцы			Печень		
	Группа рыб, №								
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
14:0	7,2	3,1	4,3	3,0	2,4	2,8	2,6	1,9	2,2
16:0	21,7	21,7	19,2	23,4	20,9	21,4	23,8	22,1	20,7
18:0	4,6	7,2	5,1	5,1	6,5	5,6 ^c	8,9	12,5	12,6
20:0	0,9	1,1	0,6	0,7	0,6	0,6	0,7	0,7	0,7
Сумма НЖК	36,2	34,0	30,3	33,3	31,1	31,1	36,9	37,8	36,9
14:1ω9	0,37	0,36	0,48	0,69	0,17	0,59	0,21	0,14	0,14
16:1ω9	0,7	0,8	0,7	0,5	0,5	0,4	0,5	0,5	0,4
16:1ω7	8,2	5,6	6,1	3,4	3,9	5,9	3,2	3,6	7,8
18:1ω9	22,8	26,0	24,7	12,4	19,8	12,5	16,7	20,7	18,6
18:1ω7	4,1	4,2	3,1	2,5	2,9	2,8	3,4	3,0	3,6
20:1ω9	1,9	3,1 ^a	4,0 ^{b,c}	0,8	2,3 ^a	4,1 ^{b,c}	1,9	2,8 ^a	3,4 ^{b,c}
22:1ω9	1,4	2,7 ^a	4,1 ^{b,c}	0,7	1,6	1,6	0,4	1,2	2,0
Сумма МНЖК	41,3	45,2	44,7	22,3	34,1 ^a	27,3	28,2	35,5 ^a	37,6
Сумма ω9 ПНЖК	0,46	0,61	0,38	0,44	0,30	0,67	0,21	0,29	0,45
18:2ω6	6,1	8,7 ^a	6,8 ^c	3,1	10,3 ^a	2,8 ^c	3,9	8,1 ^a	5,7 ^c
20:4ω6	0,5	0,9	0,7	1,3	1,1	1,2	2,4	1,5	1,1
Сумма ω6 ПНЖК	8,9	13,2 ^a	9,6 ^c	7,1	13,9 ^a	6,6 ^c	9,7	13,1 ^a	9,5 ^c
16:2ω4	0,07	0,36	0,55	0,09	0,29	0,46	0,19	0,27	0,52
16:3ω4	0,16	0,17	0,10	0,23	0,14	0,27	0,06	0,16	0,25
16:4ω4	0,50	0,23	0,41	0,33	0,18	0,43	0,16	0,19	0,25
18:2ω4	0,19	0,06	0,17	0,30	0,07	0,10	0,33	0,09	0,09
Сумма ω4 ПНЖК	1,18	0,97	1,41	1,05	0,85	1,42	0,94	0,85	1,23
18:3ω3	1,4	1,1	1,4	1,3	1,6	0,9	0,7	0,7	0,2
20:5ω3	4,1	1,8	3,3	10,8	4,0	7,3	5,2	2,2	4,6
22:5ω3	1,1	0,6	0,6	1,5	0,7	1,1	0,8	0,7	0,9
22:6ω3	3,1	3,2	6,3	20,4	12,2	22,1	16,4	8,2	12,4
Сумма ω3 ПНЖК	11,3	7,9	13,4	35,6	19,7	32,8	24,0	12,5	18,8
16:4ω1	0,54	0,08	0,29	0,78	0,05	0,06	0,28	0,03	0,04
Сумма ПНЖК	22,4	22,7	25,0	44,4	34,8	41,5	35,0	26,8	25,5

Примечание: а – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб №№ 1 и 2; б – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб 1 и 3; с – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб №№ 2 и 3.

Таблица 11 – Содержание жирных кислот фосфолипидов в тканях форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) (III декада октября), % суммы ЖК

	Внутренний жир			Мышцы			Печень		
	Группа рыб, №								
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
14:0	5,4	4,6	4,4	3,3	3,0	3,3	3,6	2,7	3,7
16:0	17,7	18,5	19,3	25,1	20,2	21,7	30,9	18,4	21,2
18:0	4,4	5,1	5,8	5,6	5,2	5,9	10,3	11,5	10,5
20:0	0,9	1,0	1,4	0,7	0,7	0,6	0,6	0,7	0,6
Сумма НЖК	30,0	30,4	31,8	35,8	30,1	32,3	46,5	34,3	37,2
14:1ω9	0,08	0,48	0,85	0,10	0,21	0,11	0,15	0,13	0,18
16:1ω9	0,6	0,6	0,6	0,7	0,5	0,5	0,8	0,6	0,7
16:1ω7	6,0	6,8	6,2	3,7	4,4	5,4	4,1	3,7	7,0
18:1ω9	18,9	23,2	22,9	14,4	18,4	17,9	22,5	18,2	27,6
18:1ω7	3,5	3,4	3,3	3,0	2,7	2,6	3,5	3,5	4,1
20:1ω9	1,8	2,9 ^a	3,7 ^{b,c}	1,0	2,8 ^a	3,7 ^{b,c}	2,3	3,2 ^a	4,8 ^{b,c}
22:1ω9	1,3	2,4	4,3	0,7	2,9	2,2	1,0	1,6	2,1
Сумма МНЖК	34,6	44,7 ^a	43,8 ^b	25,3	33,5 ^a	31,8 ^b	36,7	33,7	47,5 ^{a,b}
Сумма ω9 ПНЖК	1,19	0,83	0,56	0,61	0,38	0,31	0,53	0,33	0,32
18:2ω6	6,3	7,3 ^a	5,4 ^{b,c}	4,8	5,7 ^a	3,2 ^{b,c}	4,5	3,1 ^a	3,0 ^b
20:4ω6	0,8	0,7	0,6	1,2	1,0	0,9	0,9	2,3	0,7
Сумма ω6 ПНЖК	13,5	11,1	9,4	9,1	9,3	6,1	8,2	8,2	5,8
16:2ω4	0,11	0,51	0,61	0,11	0,41	0,44	0,07	0,37	0,41
16:3ω4	0,46	0,17	0,29	0,20	0,14	0,16	0,18	0,27	0,27
16:4ω4	0,09	0,33	0,89	0,11	0,36	0,14	0,21	0,18	0,16
18:2ω4	0,41	0,12	0,17	0,33	0,11	0,16	0,23	0,18	0,14
Сумма ω4 ПНЖК	1,42	1,32	2,18	1,06	1,20	1,11	0,79	1,14	1,07
18:3ω3	1,6	1,2	1,0	1,6	1,3	0,9	0,7	0,4	0,4
20:5ω3	4,2	3,3	3,9	10,2	3,8	5,1	1,7	4,6	1,5
22:5ω3	2,5	1,0	1,3	1,3	1,5	1,3	0,7	1,2	0,7
22:6ω3	8,8	4,7	5,2	13,5	17,5	18,5	3,3	15,4	4,8
Сумма ω3 ПНЖК	19,3	11,5	13,2	28,0	25,5	27,1	7,3	22,4	8,2
16:4ω1	0,11	0,13	0,15	0,13	0,10	0,16	0,08	0,03	0,03
Сумма ПНЖК	35,5	24,9	24,4	39,0	36,4	34,8	16,9	32,1	15,3

Примечание: а – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб №№ 1 и 2; б – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб 1 и 3; с – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб №№ 2 и 3.

Таблица 12 – Содержание жирных кислот фосфолипидов в тканях форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) (III декада ноября), % суммы ЖК

	Внутренний жир			Мышцы			Печень		
	Группа рыб, №								
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
14:0	4,6	3,4	2,9	1,6	3,4	2,6	2,5	1,5	2,4
16:0	17,3	17,6	16,4	21,1	18,8	20,0	21,2	15,9	16,1
18:0	4,3	5,3	5,6	4,6	5,2	5,4	6,8	10,6	8,4
20:0	1,2	1,1	1,1	0,6	0,6	0,5	0,5	0,7	0,4
Сумма НЖК	28,8	28,3	28,1	28,6	28,9	29,6	31,8	29,3	28,3
14:1ω9	0,14	0,51	0,87	0,12	0,40	0,28	0,07	0,26	0,37
16:1ω9	0,6	0,6	0,6	0,3	0,5	0,5	0,6	0,4	0,4
16:1ω7	5,9	6,1	5,1	2,1	4,6	2,9	3,3	4,4	3,9
18:1ω9	18,8	24,8	20,3	11,0	20,1	10,4	17,8	19,4	12,4
18:1ω7	3,6	3,4	3,3	2,4	2,7	2,6	2,6	3,6	3,3
20:1ω9	1,7	3,3 ^a	4,2 ^{b,c}	0,6	2,4 ^a	2,6	1,1	2,3 ^a	3,0 ^{b,c}
22:1ω9	1,8	3,3 ^a	4,7 ^{b,c}	0,5	1,9 ^a	3,0	0,7	1,4 ^a	2,7 ^{b,c}
Сумма МНЖК	36,6	43,9	39,7	19,6	34,4 ^a	21,2 ^c	27,4	33,4	27,1 ^c
Сумма ω9 ПНЖК	2,0	0,8	0,5	1,2	0,4	0,2	0,4	0,5	0,5
18:2ω6	6,7	7,7 ^a	5,0 ^{b,c}	4,4	6,0 ^a	2,3 ^c	7,5	6,6	2,6 ^c
20:4ω6	1,1	0,8	1,2	1,7	1,1	1,5	2,6	1,8	3,1
Сумма ω6 ПНЖК	10,8	11,8	9,9	11,5	9,7	5,9	12,8	11,8	8,3
16:2ω4	0,18	0,54	0,43	0,10	0,50	0,31	0,06	0,23	0,32
16:3ω4	0,49	0,39	0,26	0,18	0,17	0,11	0,18	0,17	0,21
16:4ω4	0,23	0,79	0,86	0,14	0,45	0,32	0,10	0,59	0,23
18:2ω4	0,61	0,14	0,32	0,42	0,11	0,11	0,28	0,12	0,21
Сумма ω4 ПНЖК	1,98	2,17	2,20	1,12	1,42	1,02	0,81	1,30	1,23
18:3ω3	1,4	1,3	0,9	1,8	1,3	0,7	2,0	0,7	0,5
20:5ω3	5,3	2,3	4,9	11,3	5,4	5,8	6,3	4,4	6,8
22:5ω3	2,0	1,2	1,4	2,3	1,5	1,6	1,4	1,4	0,6
22:6ω3	2,9	6,4	10,2	20,5	15,2	29,7	15,5	16,1	25,5
Сумма ω3 ПНЖК	14,5	12,9	19,3	37,9	24,9	39,1	26,7	23,6	34,5
16:4ω1	0,33	0,13	0,21	0,13	0,24	0,03	0,06	0,07	0,04
Сумма ПНЖК	34,6	27,8	32,2	51,8	36,7	46,2	40,8	37,03	44,6

Примечание: а – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб №№ 1 и 2; б – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб 1 и 3; с – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб №№ 2 и 3.