

На правах рукописи



НАЗАРОВА
Марина Александровна

ЛИПИДНЫЙ СОСТАВ ТКАНЕЙ РАДУЖНОЙ ФОРЕЛИ *PARASALMO*
MUKISS (WALBAUM, 1792), ВЫРАЩЕННОЙ НА РАЗЛИЧНЫХ
КОМБИКОРМАХ

03.02.06 – ихтиология
03.01.04 – биохимия

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени кандидата
биологических наук

Петрозаводск – 2014

Работа выполнена в лаборатории экологической биохимии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института биологии Карельского научного центра Российской академии наук

Научный руководитель	член-корреспондент РАН, доктор биологических наук, профессор НЕМОВА Нина Николаевна
Официальные оппоненты:	Голованов Владимир Константинович , доктор биологических наук Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, лаборатория экологии рыб, ведущий научный сотрудник Аврова Наталия Федоровна , доктор биологических наук Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М.Сеченова Российской академии наук, заведующая лабораторией сравнительной нейробиологии
Ведущая организация:	Федеральное государственное унитарное предприятие Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГУП «ВНИРО»)

Защита состоится «8» октября 2014 года в 11 часов на заседании Диссертационного совета Д 212.190.01 при Петрозаводском государственном университете по адресу: 185910 Республика Карелия, г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33, эколого-биологический факультет, тел., факс – 8-(8142)763864.

С диссертацией можно ознакомиться на сайте www.petrstu.ru и в библиотеке Петрозаводского государственного университета. Автореферат размещен на сайтах www.petrstu.ru и <http://vak.ed.gov.ru>

Автореферат разослан «__» _____ 2014 г.

Ученый секретарь
Диссертационного совета,
кандидат биологических наук



И. М. Дзюбук

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

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 то же 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 осо-

бенности липидного обмена лососевых рыб при смене сезонов и рациона питания рыб могут быть применены в технологии производства товарной форели и мониторинговых исследованиях. Результаты данной работы 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 151 странице 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 224 источника, в том числе 143 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).

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В обзоре литературы представлены сведения о развитии форелеводства, описана структура садковых форелевых хозяйств. Отмечена специфика кормления радужной форели в условиях аквакультуры и влияние режима кормления и состава корма на рост и развитие рыб. Изложены сведения о функциональной роли липидных компонентов в тканях лососевых. Рассмотрены особенности липидного состава тканей радужной форели при культивировании рыб на комбикормах различного состава.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

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+.

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 градусов (Pt-Co), pH=7,2-7,5. Другие физико-химические характеристики воды представлены в Таблице 1.

Таблица 1 – 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	0,0025	7,9
27.04.2011	0,5	0,5	9,9	0,75	0,0026	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

Характеристика кормов. Исследовался состав трех комбикормов, наиболее часто используемых форелеводами северо-запада России, с одинаковыми кормовыми коэффициентами. Характеристика кормов, указанная производителями, приведена в Таблице 2.

Таблица 2 – Состав кормов, указанный производителем

Корм	1			2			3	
Фракция	А	В	С	А	В	С	В	С
Размер гранул, мм	3,0	4,5	6,0	3,0	4,5	6,0	4,5	6,0
Протеин, %	46	44	42	43	42	38	44	44
Липид, %	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, соевая мука, пшеничный глютен, рыбий жир, льняное масло и др.			Рыбная мука, рыбий жир, пшеница, рапсовое масло, соя и др.			Рыбная мука, пшеница, рыбий жир и др.	

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

Ихтиологические методы. Оценку длины, массы, прироста массы, прироста длины радужной форели, гепато-соматического индекса, наполненности кишечника, смертности рыб проводили по методике И.Ф. Правдина (1966) с учетом рекомендаций М.В. Миной (1981), Л.П. Рыжкова и др. (2000). Длину и массу определяли у 1500 особей рыб, оценку других характеристик проводили на 272 рыбах.

Биохимические методы. В мышцах и печени радужной форели определяли содержание общих липидов (ОЛ); триацилглицеринов (ТАГ); холестерина (ХС); эфиров холестерина (ЭХС); фосфолипидов (ФЛ); фосфатидилхолина (ФХ); фосфатидилэтаноламина (ФЭА); фосфатидилинозитола (ФИ); фосфатидилсерина (ФС); лизофосфатидилхолина (ЛФХ); сфингомиелина

(СФМ); жирных кислот, входящих в состав триацилглицеринов и фосфолипидов: насыщенных жирных кислот (НЖК), мононенасыщенных жирных кислот (МНЖК) и полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК) семейств ω 1 ПНЖК, ω 3 ПНЖК, ω 4 ПНЖК, ω 6 ПНЖК и ω 9 ПНЖК. Во внутреннем жире рыб оценивали все вышеперечисленные параметры. В данной работе не приводятся значения уровня индивидуальных фосфолипидов для данной ткани, поскольку анализ их содержания показал значительное преобладание ФХ, а остальные фракции присутствовали в следовых количествах. В комбикормах, кроме указанных параметров дополнительно проведен анализ концентрации общего белка и жирнокислотного состава общих липидов. Было проанализировано по 272 образца печени, мышц, внутреннего жира форели и корма.

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.

Определение содержания общих липидов. Экстракцию общих липидов из зафиксированного материала проводили по методу Фолча (Folch et al., 1957). Общие липиды разделяли методом тонкослойной хроматографии восходящим способом в системе растворителей: петролейный эфир: диэтиловый эфир: уксусная кислота (в соотношении 90:10:1 по объему) при комнатной температуре. Концентрацию липидов определяли стандартными спектрофотометрическими методами (Сидоров, 1972; Walsh et al., 1965; Engelbrecht, 1974)

Определение содержания фосфолипидов. Анализ отдельных фракций фосфолипидов был проведен с помощью высокоэффективной жидкостной хроматографии на жидкостном хроматографе «Стайер» («Аквион», Россия). Разделение фосфолипидов осуществлялось по методу, предложенному Arduini et al. (1996).

Определение жирнокислотного состава. Для анализа жирных кислот общие липиды, триацилглицерины и фосфолипиды подвергали прямому метилированию, используя в качестве внутреннего стандарта бегеновую кислоту 22:0 (Цыганов, 1971). Полученные метиловые эфиры ЖК разделяли на хроматографе «Кристалл 5000» («Хромотек», Россия). Идентификация и количественный анализ метиловых эфиров жирных кислот проводился путем расчета эквивалента длины цепи (ЭДЦ) и сравнением его с табличными данными (Jamieson, 1975), а также с использованием стандартных растворов метиловых эфиров жирных кислот («Surelco») при помощи компьютерной программы по обработке хроматограмм «Хроматэк Аналитик».

Статистическая обработка данных. Обработку данных проводили статистическими методами, сравнение двух выборок осуществляли при помощи критерия Вилкоксона-Манна-Уитни ($p \leq 0,05$) (Гублер, Генкин,

1989), для оценки влияния сезона и состава кормов на исследуемые параметры использовали многофакторный дисперсионный анализ MANOVA (Ивантер, 2005; Елисеева, 2007; Коросов, 2010). Достоверными считались различия при $p < 0,05$.

Камеральная обработка проб проводилась с использованием Центра коллективного пользования научным оборудованием ИБ КарНЦ РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Глава 1. Характеристика содержания белка и липидных компонентов в комбикормах для радужной форели

Интенсивность ростовых процессов радужной форели во многом определяется составом кормов, которые используются при ее выращивании. Для активного роста и развития культивируемых рыб необходим высокий уровень белка в корме, который должен использоваться именно для пластического обмена, а не для энергозатрат организма. Включение в корм соответствующих небелковых источников энергии, таких как липиды, определяет рациональное применение кормов. Липиды, помимо энергетической, выполняют в организме рыб ряд жизненно важных функций: структурообразующую, регуляторную и другие, к тому же они служат предшественниками многих биологически-активных веществ, в том числе и гормонов (Сидоров, 1983; Крепс, 1977; Tocher, 2003).

Проведенный анализ содержания общего белка и полного липидного состава кормов №№ 1, 2, 3 различных фракций (А, В и С) для аквакультуры радужной форели (табл. 3) показал, что содержание исследованных компонентов в комбикормах соответствовало маркировке комбикормов. Исключение составила концентрация общих липидов в корме № 2, которая была ниже уровня, указанного производителем (табл. 2, 3). Фракции корма № 1 отличались от соответствующих фракций других исследованных кормов высоким уровнем белка, холестерина, фосфатидилхолина, НЖК, $\omega 4$ ПНЖК и $\omega 9$ ПНЖК (табл. 3). Для комбикорма № 2, по сравнению с другими исследованными комбикормами, характерна более высокая концентрация триацилглицеринов, лизофосфатидилхолина, сфингомиелина, $\omega 6$ ПНЖК и низкая – холестерина, $\omega 3$ ПНЖК (табл. 3). Отличительной особенностью комбикорма № 3 являлось высокое содержание фосфатидилэтаноламина (табл. 3).

Для оценки количественного поступления жирных кислот в организм рыб устанавливали их уровень в корме в абсолютных единицах (мг/г корма). Показано соответствие относительного содержания отдельных кислот и их концентрации в изученных комбикормах.

В исследовании установлены различия не только между кормами разных производителей, но и между фракциями одного комбикорма, однако, последние

были менее выражены (табл. 3). Во всех изученных комбикормах уровень ТАГ увеличился в ряду фракций кормов А-В-С, а концентрация ХС, напротив, снижалась (табл. 3). При производстве различных фракций кормов учитываются возрастные особенности метаболизма лососевых. У молоди форели активно протекает пластический обмен, поэтому при изготовлении кормов для данной группы рыб используют источники с высоким уровнем структурных компонентов, в то время как для возрастных особей характерно накопление липидов в тканях и для них выпускают более калорийные комбикорма (Остроумова, 2001; Щербина, 2009).

Таблица 3 – Содержание белка (% сухой массы), липидных компонентов (% сухой массы) и некоторых жирных кислот общих липидов (в % от суммы жирных кислот) в комбикормах

Комбикорм, №	1			2			3	
Фракция	А	В	С	А	В	С	В	С
Общий белок	70,4	71,3	69,7	66,4 ^а	62,7 ^{а,д}	60,8 ^{а,е}	63,1	61,3
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	4,5	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	0,4	0,5	0,5	1,3 ^а	1,6 ^а	1,8 ^а	1,8 ^{б,с}	2,1 ^{б,с}
Холестерин	2,9	2,5 ^д	2,4	1,8 ^а	1,5 ^{а,д}	1,5 ^а	1,9 ^{б,с}	2,0 ^{б,с}
Фосфатидилэтаноламин	1,5	1,5	1,5	1,1 ^а	0,3 ^{а,д}	0,4 ^{а,е}	2,1 ^{б,с}	2,3 ^{б,с}
Фосфатидилхолин	2,3	2,1	2,1	2,8 ^а	1,5 ^{а,д}	1,8 ^{а,е}	2,1 ^с	2,0
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}
16:0	20,7	20,8	20,9	17,2 ^а	16,0 ^{а,д}	13,7 ^{а,е}	14,3 ^{б,с}	17,5 ^{б,с,е}
Сумма НЖК	35,9	34,9	35,1	26,1 ^а	25,1 ^а	22,2 ^{а,е}	22,4 ^{б,с}	25,4 ^{б,с,е}
18:1ω9	14,9	16,1 ^д	15,5	25,3 ^а	26,6 ^{а,д}	24,5 ^{а,е}	24,4 ^{б,с}	16,6 ^{с,е}
22:1ω9	0,9	0,7	0,8	4,2 ^а	6,1 ^{а,д}	6,6 ^а	5,1 ^{б,с}	5,2 ^{б,с}
Сумма МНЖК	31,0	31,3	31,6	42,2 ^а	42,5 ^а	42,2 ^а	45,3 ^{б,а}	39,1 ^{б,с,е}
Сумма ω9 ПНЖК	0,7	0,7	0,7	0,1 ^а	0,2 ^{а,д}	0,2 ^а	0,3 ^{б,с}	0,3 ^{б,с}
18:2ω6	5,2	5,5	5,3	13,0 ^а	16,4 ^{а,д}	19,9 ^{а,е}	8,3 ^{б,с}	8,7 ^{б,с}
20:4ω6	1,3	1,2	1,2	0,6 ^а	0,4 ^{а,д}	0,3 ^а	0,4 ^б	0,6 ^{б,с,е}
Сумма ω6 ПНЖК	9,1	9,1	9,1	15,2 ^а	17,6 ^{а,д}	21,1 ^{а,е}	10,0 ^с	11,6 ^{б,с,е}
Сумма ω4 ПНЖК	2,3	3,2	3,3	0,9 ^а	0,5 ^{а,д}	0,6 ^а	1,2 ^{б,с}	1,4 ^{б,с}
18:3ω3	1,9	2,1	2,0	3,8 ^а	3,6 ^а	3,3 ^{а,е}	2,9 ^{б,с}	1,6 ^{с,е}
20:5ω3	4,0	3,8 ^д	3,9	4,2	4,2	4,0	6,3 ^{б,с}	8,6 ^{б,с,е}
22:6ω3	8,6	8,8	8,4	4,9 ^а	4,2 ^{а,д}	4,2 ^а	7,8 ^с	7,6 ^{б,с}
Сумма ω3 ПНЖК	19,7	19,1	18,5 ^е	15,2 ^а	13,7 ^{а,д}	13,5 ^а	19,6 ^с	21,3 ^{б,с,е}
Сумма ПНЖК	33,6	33,8	33,2	31,8	32,3	35,6 ^{а,д}	32,3	35,6 ^{б,е}

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.

Низкий уровень структурных компонентов в корме № 2 (фракции В и С) по сравнению с аналогичными фракциями других изученных комбикормов (табл. 3) может быть связан с их длительным периодом хранения (более 4 месяцев). Ранее в наших исследованиях (Назарова и др., 2010; Немова и др., 2010; Назарова и др., 2013) было показано, что, несмотря на срок годности продукта, указанный производителями комбикормов, составляющий 6 и более месяцев, уровень общих липидов и их отдельных фракций в кормах уже после четырех месяцев хранения заметно снижался. Содержание триацилглицеринов при хранении значительно не изменялось, сохраняя общую калорийность кормов. Наибольшей деструкции подвергались фосфолипиды комбикормов, что означает снижение поступления данного класса соединений в ткани форели и, как следствие, приводит к снижению темпов роста рыб и ухудшению качества рыбной продукции для потребителя.

Глава 2. Ихтиологические параметры, характеризующие рост радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792)

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; Okumuú, 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).

Период исследования соответствовал смене этапов годового цикла рыб – переходу от зимовального периода (март-май) к нагульному (июнь-сентябрь) и вновь к зимовке (октябрь-ноябрь). Поскольку данная работа проводилась на аквакультуре радужной форели, 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. 1). Абсолютное 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. 1).

В течение всего периода исследования выявлено увеличение длины и массы радужной форели у всех изученных групп рыб (табл. 4). Динамика прироста массы форели в трех группах рыб была одинакова и определялась режимом кормления – при переходе с зимовального периода на нагульный

темпы прироста массы рыб возрастали, а с сентября – снижались. Однако, интенсивность прироста массы форели между группами рыб различалась (рис. 1) и зависела, прежде всего, от состава 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 (табл. 3, рис. 1)

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 (Gümüş, İkiz, 2009). Содержание липидов в корме в пределах от 20 % до 25 % сухой массы считается оптимальным для лососевых рыб возраста 1+ (Grisdale-Helland et al., 2008). В кормах №№ 2 и 3 уровень ОЛ несколько превышал данное значение (табл. 3). 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 скорость пластического обмена. Фосфолипиды и холестерин формируют биомембраны, не только выполняя структурообразующую функцию, но и участвуя в регуляции активности мембрансвязанных ферментов (Хочачка, Сомеро, 1988). Высокий уровень структурных компонентов в кормах №№ 1 и 3 (табл. 3) способствовал более интенсивному приросту массы рыб соответствующих групп (рис 1).

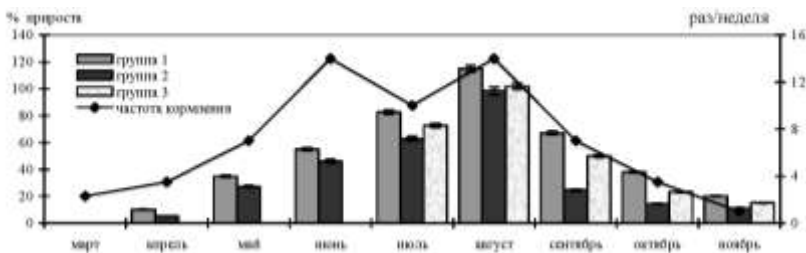


Рисунок 1. Прирост массы рыб и режим их кормления в течение всего периода исследования

На темп роста радужной форели влияет не только уровень ФЛ, но и входящие в их состав полиненасыщенные жирные кислоты (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 18:2ω6 и линоленовой 18:3ω3, 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., 1997; Bell et al., 2010). 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 (табл. 4). 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).

Таблица 4 – Ихтиологические параметры радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792)

Дата	Группа рыб, №	Длина рыб, см	Масса рыб, г	Прирост длины рыб	ГСИ
26.03.2011	1	20,8	110		1,0
	2	21,0	110		1,0
27.04.2011	1	21,8	112	4,8	1,0
	2	21,1	110 ^a	0,5 ^a	1,0
25.05.2011	1	23,5	144	7,8	1,1
	2	21,6 ^a	140 ^a	2,4 ^a	1,2 ^a
27.06.2011	1	25,2	217	7,2	1,2
	2	22,5 ^a	205 ^a	4,2 ^a	1,2
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	15,5	1,3
	2	25,3 ^a	333 ^a	12,4 ^a	1,4 ^a
	3	27,2 ^c	367 ^c	16,4 ^c	1,4 ^b
08.08.2011	2	25,5	335	-	1,5
	3	27,5 ^c	388 ^c	-	1,4 ^c
24.08.2011	1	31,1	783	14,1	1,3
	2	27,6 ^a	462 ^a	9,1 ^a	1,6 ^a
	3	29,6 ^{b,c}	622 ^{b,c}	13,0 ^{b,c}	1,5 ^b
25.09.2011	1	34,7	947	15,3	1,4
	2	31,8 ^a	649 ^a	15,2	1,8 ^a
	3	32,8 ^{b,c}	824 ^{b,c}	10,8 ^{b,c}	1,6 ^{b,c}
28.10.2011	1	36,1	1126	4,0	1,4
	2	32,0 ^a	742 ^a	0,6 ^a	1,9 ^a
	3	34,2 ^{b,c}	971 ^{b,c}	4,3 ^c	1,8 ^b
27.11.2011	1	37,9	1436	4,9	1,4
	2	32,1 ^a	1098 ^a	0,3 ^a	1,9 ^a
	3	34,5 ^{b,c}	1251 ^{b,c}	0,9 ^{b,c}	1,8 ^b

Примечание: в таблице представлены показатели прироста длины и отхода рыб за месяц исследования, 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; c – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении групп рыб №№ 2 и 3

Глава 3. Липидный состав тканей радужной форели

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 относятся к трофическим маркерам, количественный и качественный состав которых отражает спектр данных соединений в пище.

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. 2). 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. 2А), так же как и в ОЛ кормов (рис 2Б).

3.1 Влияние состава корма на липидный состав тканей радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792)

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 (табл. 5).

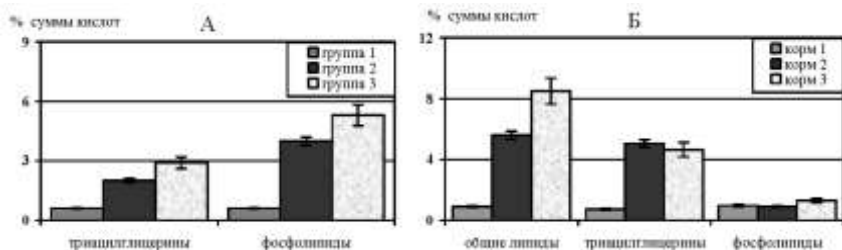


Рисунок 2. Содержание эруковой кислоты 22:1ω9 в мышцах радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) и корме

Таблица 5 – Влияние состава корма на липидные параметры тканей радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792)

	Печень			Мышцы			Внутренний жир		
	Степень влияния, %	Критерий Фишера	Уровень значимости	Степень влияния, %	Критерий Фишера	Уровень значимости	Степень влияния, %	Критерий Фишера	Уровень значимости
ОЛ	15,3	11,3	<0,01	29,8	22,3	<0,01	33,9	25,0	<0,01
ТАГ	31,1	23,0	<0,01	65,0	48,1	<0,01	69,0	51,1	<0,01
ХС	3,3	2,4	0,06	1,4	1,0	0,36	0,5	0,4	0,7
ЭХС	2,8	2,1	0,05	9,3	6,9	<0,01	4,3	3,2	0,04
ФЭА	3,4	2,5	0,07	4,3	3,2	0,04	-	-	-
ФИ	1,1	0,8	0,08	9,6	7,1	<0,01	-	-	-
СФМ	31,0	23,5	<0,01	15,4	11,4	<0,01	-	-	-

Примечание: содержание индивидуальных фосфолипидов во внутреннем жире радужной форели не анализировалось

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 (табл. 6). Именно в печень у лососевых рыб 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 (табл. 5). Однако содержание сфингозин-содержащего фосфолипида – сфингомиелина в печени форели зависело от уровня данного компонента в составе корма (табл. 5). 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.

Таблица 6 – Липидные параметры тканей радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792), содержание которых различалось в тканях рыб контрольной (группа № 2) и экспериментальной (группа № 3) групп 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 18:2ω6 ТАГ 20:1ω9 ТАГ 20:5ω3 ТАГ 22:1ω9 ТАГ	18:3ω3 ТАГ 22:5ω3 ТАГ 22:6ω3 ТАГ 18:2ω6 ФЛ 20:1ω9 ФЛ 22:1ω9 ФЛ	14:0 ТАГ 16:1ω9 ТАГ	16:2ω4 ТАГ 16:3ω4 ТАГ 16:2ω4 ФЛ 16:3ω4 ФЛ 18:0 ФЛ 18:2ω6 ФЛ 18:3ω3 ФЛ 20:5 ω3 ФЛ
Мышцы	н.и.	н.и.	ТАГ СФМ 18:0 ТАГ 18:2ω6 ТАГ 20:1ω9 ТАГ 22:1ω9 ТАГ 22:6ω3 ФЛ	ФЛ ФИ 18:3ω3 ТАГ 20:5ω3 ТАГ 24:1ω7 ТАГ 18:2ω6 ФЛ	ЭХС 14:0 ТАГ 22:5ω3 ТАГ 22:6ω3 ТАГ 18:0 ФЛ 20:1ω9 ФЛ 22:1ω9 ФЛ	16:2ω4 ТАГ 16:3ω4 ТАГ 18:1ω9 ТАГ 16:1ω9 ФЛ 16:2ω4 ФЛ 16:3ω4 ФЛ
Печень	н.и.	ТАГ ФЛ	ФЭА СФМ 18:0 ТАГ 18:2ω6 ТАГ 20:1ω9 ТАГ	ХС 18:3ω3 ТАГ 22:1ω9 ТАГ	ЭХС 22:1ω9 ФЛ	16:2ω4 ТАГ 16:3ω4 ТАГ 16:1ω9 ФЛ 18:2ω6 ФЛ 18:3ω3 ФЛ

Примечание: н.и. – отсутствие изменений в уровне всех исследованных параметров тканей форели

К липидным компонентам, которые не могут синтезироваться в организме форели, также относятся эссенциальные ЖК (линолевая 18:2ω6 и линоленовая 18:3ω3 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 (табл. 5).

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. 3).

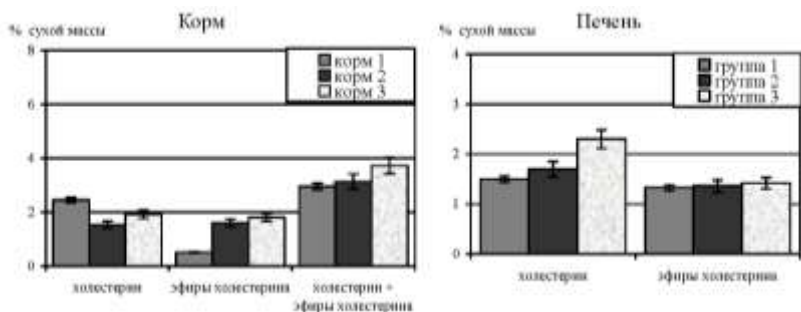


Рисунок 3. Содержание стероидных компонентов в корме и печени радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792)

Во внутреннем жире рыб из липидных компонентов, в основном, депонируются ТАГ и ЭХС (рис. 4). 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; Gümüş, İkiç, 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 (табл. 6). 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.

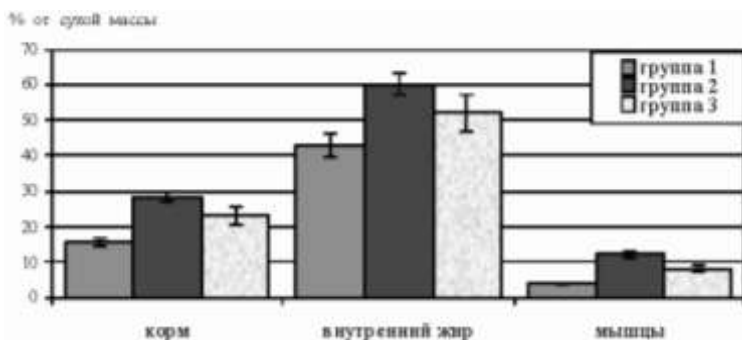


Рисунок 4. Содержание триацилглицеринов в кормах, внутреннем жире и мышцах радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792)

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 (табл. 6). Таким образом, депонирующая функция мышц заключается в накоплении ЖК, используемых не только для энергетического обмена, но и для пластического.

3.2. Влияние сезона на липидные показатели тканей рыб

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),

биологические особенности рыб и другое (Карамушко и др., 2004). 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 многоразовым кормлением лососевых рыб (рис. 1) и активными синтетическими процессами в их организме. При переходе 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. 1).

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 в мышцах и внутреннем жире форели увеличивалась, а в зимний период эта тенденция менялась (рис. 5). 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 $\omega 6$. Следует отметить, что суммарный уровень ПНЖК триацилглицеринов в сезоне не изменялся.

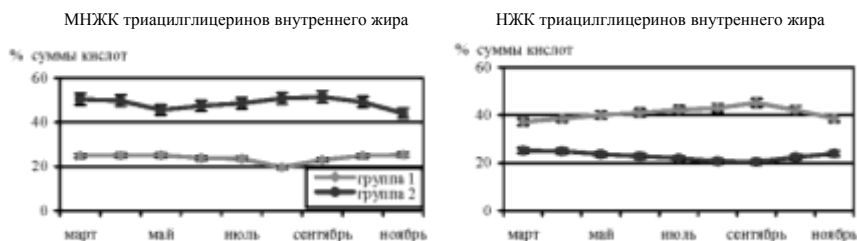


Рисунок 5. Сезонная динамика жирных кислот триацилглицеринов во внутреннем жире радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792)

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 (Немова, Высоцкая, 2004; Vøgevik et al., 2010). Фосфолипиды служат основными компонентами биомембран и регулируют их текучесть за счет изменения степени ненасыщенности жирных кислот и за счет модификации соотношения содержания классов фосфолипидов (Bell et al., 2006; Tocher et al., 2008). При понижении температу-

ры возрастает концентрация фосфатидилэтаноламина (при соответствующем уменьшении доли фосфатидилхолина) в разных мембранных структурах большинства органов и тканей (Cordier et al., 2002).

Сезонная динамика жирнокислотного состава ФЛ была одинакова для всех трех исследованных групп рыб: содержание $\omega 3$ ПНЖК и МНЖК фосфолипидов снизилось в летний период, и затем – возросло, модификация уровня НЖК была противоположной, доля $\omega 6$ ПНЖК в течение всего периода исследования не изменялась (рис. 6).

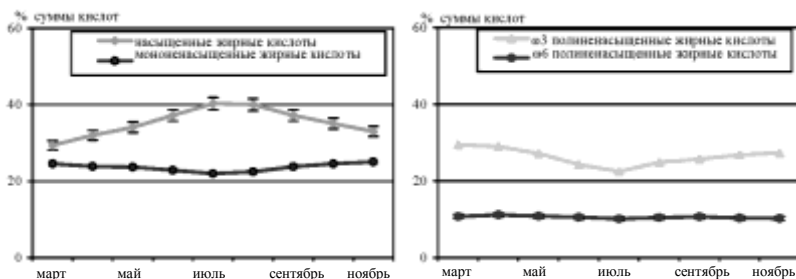


Рисунок 6. Сезонная динамика жирных кислот фосфолипидов во внутреннем жире радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) группы № 1

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 запасующих 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 необходимо-

стью поддержания оптимальной степени жидкостности 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 $\omega 3$ 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 РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи, опубликованные в ведущих рецензируемых научных журналах:

1. 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.

2. Назарова М.А., Васильева О.Б. Рипатти П.О., Немова Н.Н. Жирные кислоты тканей радужной форели *Parasalmo mikiss* (Walbaum, 1792) в зависимости от сезона, возраста и состава корма // Доклады Академии наук, 2012. № 3. С. 363-365.

Публикации в других изданиях:

3. Nazarova M., Vasiljeva O., Ripatty P., Nemova N. Comparative analysis of fatty acid composition in formula feeds of different trademarks used in rainbow trout culture // Collected scientific papers of the first International seminar and PhD workshop – Petrozavodsk: Karelian Research Centre RAS, 2010. P. 73-75.

4. Назарова М.А., Васильева О.Б., Рипатти П.О., Немова Н.Н. Изучение липидного состава корма и тканей самок радужной форели (*Parasalmo mykiss*) разного возраста // Материалы III Международной конференции «Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов» – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2010. С. 125-127.

5. Назарова М.А., Васильева О.Б., Немова Н.Н. Сравнительный анализ общих липидов состава корма и тканей радужной форели *Oncorhynchus mykiss* W. // Тезисы докладов Международной конференции «Воспроизводство естественных популяций ценных видов рыб» – СПб.: Нестор-История, 2010. С. 136-138.

6. Назарова М.А., Васильева О.Б., Руоколайнен Т.Р., Немова Н.Н. Содержание фосфолипидов в корме и тканях самок и самцов радужной форели *Parasalmo mykiss* Walb. // Материалы международной конференции «Садковое рыбоводство. Состояние и перспективы развития» – Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2010. С. 50-53.

7. Назарова М.А., Васильева О.Б., Руоколайнен Т.Р., Немова Н.Н. Изменение липидных показателей корма для аквакультуры радужной форели в процессе его хранения // Материалы международной конференции «Садковое рыбоводство. Состояние и перспективы развития» – Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2010. С. 47-50.

8. Васильева О.Б., Назарова М.А., Рипатти П.О., Немова Н.Н. Характеристика состава жирных кислот тканей культивируемой формы радужной форели (*Parasalmo mikiss* Walb.) с учетом влияния некоторых факторов среды // Материалы международной научно-практической конференции «Аквакультура Европы и Азии: реалии и перспективы развития и сотрудничества» – Тюмень: ФГУП «Госрыбцентр», 2011. С. 40-44.

9. Назарова М.А., Васильева О.Б., Немова Н.Н. Использование биохимических параметров рыб для оценки влияния деятельности форелевых хозяйств на экосистемы внутренних водоемов Карелии // Материалы докладов I Всероссийской конференции с международным участием «Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов» – М.: АКВАРОС, 2011. Т. 2. С. 579-580.

10. Назарова М.А., Васильева О.Б., Руоколайнен Т.Р., Шатуновский М.И., Немова Н.Н. Влияние некоторых факторов на липидные показатели тканей радужной форели (*Parasalmo mikiss* Walb.) // Материалы Всероссийской конференции с международным участием «Экологические проблемы пресноводных рыбохозяйственных водоемов России» – СПб: ФГНУ «ГосНИОРХ», 2011. С. 265-270.

11. Назарова М.А., Васильева О.Б., Рипатти П.О., Немова Н.Н. Особенности распределения экзогенных жирных кислот в тканях радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) // Материалы Всероссийской конференции с международным участием «Физиологические, биохимические и молекулярно- генетические механизмы адаптаций гидробионтов» – Борок: Изд-во Борок, 2012. С. 273-276.

12. Назарова М.А., Васильева О.Б., Немова Н.Н. Оценка перекисного окисления липидов в тканях рыб в условиях антропогенной нагрузки // Тезисы докладов II Всероссийской молодежной научной конференции «Естественнонаучные основы теории и методов защиты окружающей среды» – СПб.: СПбГУКиТ, 2012. С. 37-38.

13. Назарова М.А., Васильева О.Б., Немова Н.Н. Взаимосвязь сезонной динамики липидных показателей тканей радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) с режимом кормления рыб // Сборник тезисов 16-й Международной Пущинской школы-конференции молодых ученых «Биология – наука XXI века» – Пущино: Изд-во Пущино, 2012. С. 187-188.

14. Назарова М.А., Васильева О.Б., Немова Н.Н. Сезонные изменения соержания липидов в тканях радужной форели, выращенной на различных комбикормах // Материалы XV Школы-конференции молодых ученых «Биология внутренних вод» – Кострома: ООО «Костромской печатный дом», 2013. С. 288-292.

15. Назарова М.А., Васильева О.Б., Немова Н.Н. Оценка состава кормов для аквакультуры с целью рационального использования водных ресурсов // Материалы международной научной конференции «Молодые исследователи – регионам» – Вологда: ВоГТУ, 2013. Т.1. С. 444-445.

16. Назарова М.А., Васильева О.Б., Рипатти П.О., Немова Н.Н. Оценка темпа роста радужной форели, культивируемой на различных комбикормах // Материалы четвертой научно-практической конференции молодых ученых с международным участием «Современные проблемы и перспективы рыбохозяйственного комплекса» – М.: Изд-во ВНИРО, 2013. С. 102-105.

Подписано в печать 23.06.14. Формат 60×84 ¹/₁₆.

Уч.-изд. л. 1,3. Усл. печ. л. 1,4.

Тираж 100 экз. Изд. № 468. Заказ № 222

Карельский научный центр РАН
Редакционно-издательский отдел
185003, Петрозаводск, пр. А. Невского, 50