

МАРИНА АЛЕКСАНДРОВНА НАЗАРОВА

кандидат биологических наук, доцент кафедры химии факультета экологии, Вологодский государственный университет (Вологда, Российская Федерация)
marinamarina35@yandex.ru

ОЛЬГА БОРИСОВНА ВАСИЛЬЕВА

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологической биохимии, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)
vasil@krc.karelia.ru

НИНА НИКОЛАЕВНА НЕМОВА

доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент Российской академии наук, главный научный сотрудник лаборатории экологической биохимии, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)
nemova@krc.karelia.ru

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЛИПИДНОГО СОСТАВА ТКАНЕЙ РАДУЖНОЙ ФОРЕЛИ *PARASALMO MYKISS* (WALBAUM, 1792), ВЫРАЩЕННОЙ НА РАЗЛИЧНЫХ КОРМАХ*

Проанализированы данные о сезонной динамике содержания липидных компонентов в тканях радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) и его зависимости от состава используемых при культивировании рыб кормов. Ежемесячно, с марта по ноябрь, осуществлялся сбор проб тканей у двух групп радужной форели, выращенной на различных комбикормах. Проведен биохимический анализ образцов тканей и комбикормов, в которых определяли уровень триацилглицеринов, холестерина, эфиров холестерина, общих и индивидуальных фосфолипидов. Комбикорма для лососевых различались между собой соотношением структурных и запасных веществ. Содержание общих липидов, триацилглицеринов, сфингомиелина в мышцах, внутреннем жире и печени радужной форели зависело от состава корма. Установлены увеличение содержания холестерина и фосфатидилхолина в летние месяцы и снижение уровня данных компонентов зимой. Концентрация фосфатидилэтаноламина, напротив, увеличивалась при наступлении холодов.

Ключевые слова: липиды, радужная форель, сезон, комбикорм

ВВЕДЕНИЕ

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 [8], [20], [22], [38], [39]. В то же время наличие большого количества глубоководных озер с чистой водой на северо-западе России позволяет развивать садковое разведение радужной форели в открытых пресных водоемах. Успешное функционирование форелеводческих предприятий зависит от многих факторов, и одним из критериев их рентабельности является время, за которое форель достигает товарных размеров [12]. Скорость роста радужной форели во многом зависит от соотношения липидных компонентов в тканях рыб, поскольку они входят в состав мембран клеток и наряду с другими биологически активными веществами участвуют в регуляции

метаболических процессов [9], [41]. Также следует отметить, что качественное и количественное перераспределение липидов в мышцах лососевых обуславливает вкусовые и полезные для потребителя свойства реализуемой продукции [33], [41]. Липидный состав тканей культивируемых рыб в первую очередь определяется соответствующим составом комбикормов, поскольку при достаточном поступлении ряда липидных компонентов с кормами их синтез *de novo* в организме лососевых значительно снижен [16]. Степень модификаций липидных компонентов в тканях форели зависит от влияния различных факторов: температурный и гидрологический режимы водоема, антропогенное влияние, гельминтная инвазия, возраст, пол и др. В природных условиях следует учитывать комплексное воздействие биотических и абиотических факторов. Так, смена сезонов включает: влияние колебания температур, чередование периодов нагула и зимовки и др. Одной из приоритетных задач исследователей становится дифференцировка и выявление одного или нескольких факторов, оказывающих наиболее выраженное влияние на метаболизм рыб. Несмотря на значи-

тельное количество публикаций в мировой литературе, посвященных данной тематике [17], [29], [36], [37], следует отметить, что работы выполнены в основном на марикультуре лососевых рыб. До сих пор недостаточно изучены особенности культивирования рыб в пресноводных водоемах. Особенно актуален этот вопрос для северо-запада России, где в настоящее время активно развивается садковое рыбоводство.

Целью работы было выявление особенностей сезонной динамики липидного состава внутреннего жира, мышц и печени радужной форели в зависимости от режима кормления рыб и состава корма.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве объекта исследования использовали радужную форель *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792), культивируемую в неполносистемном форелевом хозяйстве, расположенном в северной части Ладожского озера (61°58'99" с. ш.; 30°55'92" в. д.). Исследования проводились на неполовозрелых самках в возрасте 1+. Исследованы две группы радужной форели, которые культивировались на разных кормах. Рыб, не различающихся морфогенетическими особенностями, в марте разделили на два садка (группы № 1 и 2) и культивировали их на коммерческих комбикормах № 1 и 2 соответственно. Рыб выращивали в близкорасположенных садках с целью нивелирования неконтролируемых факторов. В третьей декаде каждого месяца проводили отбор проб на биохимический анализ.

Биохимические методы. В мышцах и печени радужной форели, а также в корме определяли содержание общих липидов (ОЛ); триацилглицеринов (ТАГ); холестерина (ХС); эфиров холестерина (ЭХС); фосфолипидов (ФЛ).

Образцы тканей рыб массой 0,1–0,5 г фиксировали в 5 мл смеси хлороформ:метанол (2:1 по объему). Одновременно аналогичным образом фиксировали комбикорма, которыми кормили рыб. Пробы хранили до анализа в пластиковых виалах в холодильнике при температуре 3–5 °С не более 2 месяцев [10].

Экстракцию общих липидов из зафиксированного материала проводили по методу Фолча [23]. 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 [11], [13], [21], [40].

Обработку данных проводили статистическими методами, сравнение двух выборок осуществляли при помощи критерия Вилкоксона – Манна – Уитни ($p \leq 0,05$) [1], для оценки влияния сезона и состава кормов на исследуемые параметры

использовали многофакторный дисперсионный анализ MANOVA [2]. Достоверными считались различия при $p < 0,05$.

Исследование выполнено с использованием Центра коллективного пользования научным оборудованием ИБ КарНЦ РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Интенсивность ростовых процессов радужной форели во многом определяется составом кормов, которые используются при ее выращивании [24]. 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 [3], [10], [36].

Проведенный анализ липидного состава кормов № 1 и 2 показал, что концентрация общих липидов в корме № 2 выше уровня общих липидов в корме № 1. Корм № 1 отличался от корма № 2 высоким уровнем холестерина и фосфатидилхолина (табл. 1). Для комбикорма № 2 характерна более высокая концентрация триацилглицеринов, лизофосфатидилхолина (ЛФХ), сфингомиелина (СФМ) и низкая – холестерина.

Низкий уровень структурных компонентов в корме № 2 по сравнению с кормом № 1 может быть связан с их длительным периодом хранения (более 4 месяцев). Ранее в наших исследованиях было показано [4], [5], [6], что, несмотря на срок годности продукта, указанный производителями комбикормов, составляющий 6 и более месяцев, уровень общих липидов и их отдельных фракций уже после четырех месяцев хранения заметно снижается. Содержание триацилглицеринов при хранении значительно не изменялось, сохраняя общую калорийность кормов. Наибольшей деструкции подвергались фосфолипиды, что означает недостаточность поступления данного класса соединений в ткани форели и, как следствие, приводит к снижению темпов роста рыб и ухудшению качества рыбной продукции для потребителя.

В результате исследования липидного состава внутреннего жира радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) установлено, что уровень ОЛ во внутреннем жире рыб группы № 1 был ниже, чем у рыб группы № 2, в течение всего периода исследования (табл. 2). Изменение уровня общих липидов во внутреннем жире радужной форели при смене сезона у обеих изученных групп рыб было аналогичным. С марта по май

Таблица 1
Содержание липидов (% сухой массы)
в комбикормах

Комбикорм, №	1	2
Общие липиды	20,2 ± 0,9	25,2 ± 1,2 ^a
Фосфолипиды	4,1 ± 0,7	2,3 ± 0,5 ^a
Триацилглицерины	13,2 ± 1,1	19,8 ± 2,2 ^a
Эфиры холестерина	0,5 ± 0,3	1,6 ± 0,3 ^a
Холестерин	2,5 ± 0,2 ^d	1,5 ± 0,3 ^a

Примечание. а – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении кормов 1 и 2.

содержание ОЛ во внутреннем жире снизилось на 13–20 % сухой массы, затем концентрация данных соединений постепенно возростала и достигла максимума в сентябре. В октябре и ноябре содержание ОЛ во внутреннем жире было ниже, чем в первый осенний месяц.

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.

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.

Уровень ФЛ с марта по август у исследованных групп рыб постепенно увеличивался, а с сентября по ноябрь практически не изменялся.

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

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

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 по сравнению с группой № 1. Сезонное исследование данного показателя выявило незначительное его снижение с марта по апрель в мышцах по сравнению с внутренним жиром соответствующей группы рыб (табл. 2). Для всех исследованных групп форели установлено увеличение уровня ОЛ с апреля по сентябрь, что, вероятно, связано с их накоплением в нагульный период.

Преобладающими 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. Модификация концентрации ТАГ соответствовала изменениям уровня ОЛ в годовом цикле.

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. 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. Сезонная динамика концентрации ЭХС в мышцах форели соответствовала таковой в адипоцитах рыб.

Фосфолипиды в мышцах форели, так же как и во внутреннем жире, являлись второй в количественном отношении после ТАГ группой липидов. Наименьшее содержание ФЛ показано для группы рыб № 2. Уровень данных соединений с марта по июль был одинаков, в этот же период нет достоверных различий между исследованными группами рыб. С июля до ноября происходило увеличение содержания ФЛ, причем различными темпами для каждой из групп форели.

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.

В отличие от запасующих тканей (внутренний жир и мышцы) доминирующей липидной фракцией в печени радужной форели служили фосфолипиды. Уровень ФЛ в печени рыб группы № 1

Таблица 2

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

Месяцы	Внутренний жир		Мышцы		Печень	
	Группы рыб					
	1	2	1	2	1	2
	Общие липиды					
Март	72,5 ± 2,3	77,5 ± 1,4 ^a	13,8 ± 0,6	14,8 ± 0,4 ^a	10,7 ± 0,3	11,7 ± 0,4 ^a
Апрель	61,3 ± 1,7	67,7 ± 2,1 ^a	13,7 ± 0,3	14,4 ± 0,5 ^a	10,6 ± 0,4	11,5 ± 0,3 ^a
Май	59,3 ± 2,1	57,1 ± 2,5	14,1 ± 0,6	14,6 ± 0,4	10,9 ± 0,3	11,6 ± 0,2 ^a
Июнь	66,6 ± 1,3	66,3 ± 2,1	14,3 ± 0,5	14,9 ± 0,4	11,8 ± 0,3	12,8 ± 0,4 ^a
Июль	76,3 ± 1,4	82,9 ± 1,2 ^a	15,0 ± 0,5	16,6 ± 0,4 ^a	13,5 ± 0,3	14,2 ± 0,3 ^a
Август	78,8 ± 1,2	83,1 ± 2,1 ^a	15,8 ± 0,4	17,5 ± 0,5 ^a	13,2 ± 0,5	14,7 ± 0,4 ^a
Сентябрь	80,0 ± 2,0	84,6 ± 1,8 ^a	16,0 ± 0,6	19,3 ± 0,5 ^a	12,2 ± 0,3	14,9 ± 0,3 ^a
Октябрь	78,9 ± 1,5	80,2 ± 2,6	16,0 ± 0,7	19,2 ± 0,5 ^a	12,4 ± 0,5	15,2 ± 0,4 ^a
Ноябрь	76,1 ± 1,2	79,6 ± 0,9 ^a	15,9 ± 0,7	19,1 ± 0,9 ^a	12,5 ± 0,3	15,1 ± 0,4 ^a
	Триацилглицерины					
Март	44,4 ± 1,3	45,3 ± 2,2	7,3 ± 0,4	8,1 ± 0,3 ^a	0,8 ± 0,2	2,0 ± 0,3 ^a
Апрель	35,1 ± 2,3	36,6 ± 1,9	7,3 ± 0,2	7,9 ± 0,2 ^a	0,8 ± 0,4	2,2 ± 0,4 ^a
Май	33,6 ± 1,8	33,6 ± 2,1	7,7 ± 0,2	8,3 ± 0,3 ^a	0,8 ± 0,3	2,3 ± 0,4 ^a
Июнь	43,5 ± 2,2	45,5 ± 1,9	7,8 ± 0,5	8,5 ± 0,3 ^a	0,8 ± 0,4	2,3 ± 0,6 ^a
Июль	51,5 ± 2,1	50,7 ± 1,9	8,2 ± 0,3	9,7 ± 0,4 ^a	0,9 ± 0,4	2,7 ± 0,4 ^a
Август	52,9 ± 3,2	56,0 ± 2,9	8,8 ± 0,3	10,4 ± 0,5 ^a	1,1 ± 0,3	3,4 ± 0,3 ^a
Сентябрь	53,6 ± 2,7	59,9 ± 2,5	8,7 ± 0,4	12,1 ± 0,6 ^a	1,1 ± 0,2	3,6 ± 0,8 ^a
Октябрь	53,1 ± 2,0	55,4 ± 1,9	8,8 ± 0,5	11,8 ± 0,8 ^a	1,1 ± 0,2	3,9 ± 0,3 ^a
Ноябрь	51,1 ± 2,3	54,9 ± 2,4	8,8 ± 0,5	11,8 ± 0,4 ^a	1,1 ± 0,4	3,8 ± 0,4 ^a
	Фосфолипиды					
Март	17,3 ± 0,9	15,3 ± 0,6 ^a	4,5 ± 0,5	4,4 ± 0,3	7,5 ± 0,3	6,7 ± 0,2 ^a
Апрель	17,3 ± 0,7	15,3 ± 0,9 ^a	4,6 ± 0,2	4,3 ± 0,1 ^a	7,6 ± 0,4	6,7 ± 0,2 ^a
Май	17,6 ± 0,5	16,1 ± 0,4 ^a	4,6 ± 0,3	4,4 ± 0,2	7,6 ± 0,2	6,8 ± 0,2 ^a
Июнь	17,9 ± 0,4	16,9 ± 0,4 ^a	4,6 ± 0,4	4,5 ± 0,3	7,8 ± 0,3	6,9 ± 0,2 ^a
Июль	18,2 ± 0,5	17,4 ± 0,4 ^a	4,6 ± 0,4	4,7 ± 0,3	8,1 ± 0,2	7,4 ± 0,3 ^a
Август	19,0 ± 0,4	17,9 ± 0,5 ^a	5,1 ± 0,2	4,7 ± 0,1 ^a	8,3 ± 0,3	7,7 ± 0,3 ^a
Сентябрь	19,5 ± 0,4	18,3 ± 0,3 ^a	5,1 ± 0,2	4,8 ± 0,1 ^a	8,4 ± 0,3	7,8 ± 0,2 ^a
Октябрь	20,1 ± 0,5	18,8 ± 0,3 ^a	5,1 ± 0,2	4,8 ± 0,1 ^a	8,6 ± 0,2	7,9 ± 0,2 ^a
Ноябрь	20,2 ± 0,5	18,9 ± 0,4 ^a	5,2 ± 0,2	4,8 ± 0,1 ^a	8,8 ± 0,2	7,9 ± 0,3 ^a
	Холестерин					
Март	3,61 ± 0,2	3,42 ± 0,3	1,50 ± 0,02	1,4 ± 0,01 ^a	1,31 ± 0,05	1,44 ± 0,1
Апрель	3,63 ± 0,3	3,52 ± 0,3	1,51 ± 0,02	1,4 ± 0,02 ^a	1,42 ± 0,1	1,41 ± 0,1
Май	3,64 ± 0,2	3,61 ± 0,2	1,53 ± 0,03	1,4 ± 0,02 ^a	1,43 ± 0,1	1,53 ± 0,1
Июнь	4,11 ± 0,2	4,11 ± 0,3	1,73 ± 0,02	1,55 ± 0,1 ^a	1,48 ± 0,1	1,48 ± 0,1
Июль	4,32 ± 0,3	4,62 ± 0,2	1,93 ± 0,03	1,87 ± 0,01 ^a	1,54 ± 0,03	1,75 ± 0,1 ^a
Август	4,28 ± 0,2	4,93 ± 0,3	1,95 ± 0,03	2,02 ± 0,05	1,55 ± 0,04	1,72 ± 0,1 ^a
Сентябрь	3,63 ± 0,3	4,43 ± 0,2 ^a	1,79 ± 0,02	1,95 ± 0,1	1,46 ± 0,03	1,65 ± 0,1 ^a
Октябрь	3,50 ± 0,2	4,16 ± 0,2 ^a	1,68 ± 0,11	1,80 ± 0,14	1,33 ± 0,04	1,58 ± 0,1 ^a
Ноябрь	3,35 ± 0,2	3,85 ± 0,2 ^a	1,45 ± 0,03	1,58 ± 0,1 ^a	1,31 ± 0,04	1,46 ± 0,1 ^a
	Эфиры холестерина					
Март	2,61 ± 0,1	2,49 ± 0,3	0,41 ± 0,05	0,52 ± 0,05	0,53 ± 0,02	0,52 ± 0,05
Апрель	2,53 ± 0,1	2,41 ± 0,2	0,33 ± 0,05	0,44 ± 0,05	0,46 ± 0,03	0,48 ± 0,04
Май	2,48 ± 0,2	2,52 ± 0,2	0,31 ± 0,03	0,38 ± 0,04	0,40 ± 0,02	0,5 ± 0,03 ^a
Июнь	1,96 ± 0,2	1,62 ± 0,2	0,25 ± 0,03	0,31 ± 0,04	1,15 ± 0,01	1,20 ± 0,03
Июль	2,31 ± 0,1	2,17 ± 0,1	0,29 ± 0,03	0,48 ± 0,03 ^a	1,22 ± 0,02	1,27 ± 0,02
Август	2,20 ± 0,2	2,41 ± 0,2	0,32 ± 0,02	0,58 ± 0,03 ^a	1,28 ± 0,02	1,34 ± 0,01 ^a
Сентябрь	2,22 ± 0,1	2,65 ± 0,2 ^a	0,34 ± 0,03	0,72 ± 0,05 ^a	1,33 ± 0,02	1,36 ± 0,03
Октябрь	2,25 ± 0,2	2,66 ± 0,1 ^a	0,55 ± 0,02	0,85 ± 0,05 ^a	1,37 ± 0,03	1,40 ± 0,03
Ноябрь	2,58 ± 0,1	2,75 ± 0,1 ^a	0,59 ± 0,02	1,04 ± 0,04 ^a	1,36 ± 0,03	1,41 ± 0,02

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

был выше, чем у группы № 2, в течение всего периода исследования. 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.

Содержание ТАГ в печени радужной форели группы № 2 было значительно больше, чем у рыб группы № 1, в течение всего периода исследования.

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 (табл. 1 и 2). 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. 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. Концентрация ЭХС уменьшалась с марта по май, а затем возрастала до ноября в печени у всех исследованных групп форели.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

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 [28], [35]. В печени у радужной форели осуществляется синтез липидов *de novo*; метаболизируются эндогенные и экзогенные липиды [32]. Активность обменных процессов в гепатоцитах лососевых достаточно велика [19], [31], что объясняет отсутствие влияния состава корма на уровень большинства липидных показателей печени рыб (табл. 3).

Глицерол-содержащие фосфолипиды, метаболически связанные между собой, модифицируют-

ся в зависимости от потребности организма [25], [26]; активность данных процессов во многом определяется степенью доступности исходных компонентов, имеющих экзогенное происхождение [15]. В ходе работы установлена низкая степень влияния трофического фактора на концентрацию изученных фосфолипидов в печени.

Синтез ХС *de novo* у лососевых в основном осуществляется в печени рыб, и интенсивность данного процесса определяется поступлением ХС с кормом [30], [34]. 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.

Во внутреннем жире рыб из липидных компонентов в основном депонируются ТАГ и ЭХС. У лососевых рыб липиды запасаются также и в мышечной ткани [18], [24].

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 др. Помимо воздействия перечисленных внешних условий на организм, следует 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 содержание запасных и структурных липидов во всех исследованных тканях форели значительно возрастало, что связано с регулярным многократным кормлением лососевых и активными синтетическими процес-

Таблица 3
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

Примечание. В таблице приведены данные в виде % от общей дисперсии, по результатам анализа MANOVA, значимые при $p < 0,05$.

сами в организме рыб. При переходе рыб в зимовальный период, напротив, установлено уменьшение уровня липидов в мышцах и внутреннем жире рыб, которое, вероятно, определялось снижением скорости обменных процессов при наступлении холодов и уменьшением количества внесенного корма рыбам в неделю по сравнению с предыдущими месяцами.

Применение интенсивных методик культивирования, направленных на ускорение накопления мышечной массы форели, оказывает существенную нагрузку на печень рыб, способствуя развитию жировой дистрофии, о чем свидетельствует постепенное возрастание содержания ТАГ в данном органе в течение всего периода исследования.

Известно, что стратегия биохимических адаптаций у рыб при изменении температуры окружающей среды направлена на модификацию уровня структурных компонентов (ФЛ и ХС) в биомембранах и их жирнокислотный со-

став [7], [10], [14], [27]. Фосфолипиды служат основными компонентами биомембран клеток и регулируют ее текучесть за счет изменения степени ненасыщенности жирных кислот и за счет модификации соотношения содержания классов фосфолипидов [14], [27]. Таким образом, комбикорма для лососевых различаются между собой соотношением структурных и запасных веществ, что связано с использованием различного сырья при производстве корма. 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. Состав липидов в печени форели в меньшей степени зависит от влияния трофического фактора, в отличие от запасных тканей лососевых рыб – внутреннего жира и мышц.

*Работа выполнялась в рамках государственного задания (№ темы 0221-2014-0033), при финансовой поддержке Программы Президиума РАН «Биоразнообразие природных систем. Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга» № 0221-2015-0003: «Динамика изменений ихтиофауны пресноводных экосистем Европейского Севера России при климатическом и антропогенном воздействии».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. 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.
2. Елисеева И. И. Статистика. М.: Высшее образование, 2007. 566 с.
3. 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.
4. Назарова М. А., Васильева О. Б., Руколайнен Т. Р., Немова Н. Н. Изменение липидных показателей корма для аквакультуры радужной форели в процессе его хранения // Садковое рыбоводство. Состояние и перспективы развития: Материалы междунар. конф., 11–13 октября 2010 г. Петрозаводск, 2010. С. 47–50.
5. Назарова М. А., Васильева О. Б., Немова Н. Н. Оценка состава кормов для аквакультуры с целью рационального использования водных ресурсов // Молодые исследователи – регионам: Материалы междунар. науч. конф.: В 2 т. Вологда: ВоГТУ, 2013. Т. 1. С. 444–445.
6. Немова Н. Н., Васильева О. Б., Руколайнен Т. Р., Назарова М. А. Оценка липидных показателей комбикормов для аквакультуры радужной форели в процессе хранения // Кормопроизводство. 2011. № 3. С. 44–47.
7. Немова Н. Н., Высоцкая Р. У. Биохимическая индикация состояния рыб. М.: Наука, 2004. 215 с.
8. Рыжков Л. П. Садковая аквакультура – перспективы и пути развития // Садковое рыбоводство. Состояние и проблемы развития: Материалы междунар. конф., 11–13 октября 2010 г. Петрозаводск, 2010. С. 3–7.
9. Сидоров В. С. Экологическая биохимия рыб: Липиды. Л.: Наука, 1983. 240 с.
10. 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.
11. 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. Вып. 1. С. 152–163.
12. Титарев Е. Ф. Холодноводное форелеводство. М.: Наука, 2007. 280 с.
13. Arduini A., Pescechiera A., Dottori S. High performance liquid chromatography of long-chain acylcarnitine and phospholipids in fatty acid turnover studies // J. Lipid Res. 1996. Vol. 37. № 2. P. 684–689.
14. 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. Vol. 37. P. 606–617.
15. 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.
16. 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. Vol. 111. P. 117–124.
17. Brown T. D., Francis D. S., Turchini G. M. Can dietary lipid source circadian alternation improve omega-3 deposition in rainbow trout? // Aquaculture. 2010. Vol. 300. № 1–4. P. 148–155.
18. 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.

19. 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. Vol. 102 P. 93–100.
20. Emre Y., Okumus I., Maltas O. Trout farming. Marine aquaculture in Turkey // Turkish Marine Research Foundation. Istanbul Turkey. 2007. P. 21–26.
21. Engelbrecht F. M., Mari F., Anderson J. T. Cholesterol determination in serum. A rapid direction method // Med. J. 1974. Vol. 48. № 7. P. 250–356.
22. 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.
23. Folch J., Lees M., Stanley G. H. S. A simple method for the isolation and purification of total lipides from animal tissues // J. Biol. Chem. 1957. Vol. 226. P. 497–509.
24. 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. Vol. 29. P. 59–63.
25. Hazel O. K., Williams E. E., Livermore R., Mozingo N. Thermal acclimation in biological membranes: functional significance of changes in phospholipid molecular species composition // Lipids. 1991. Vol. 26. P. 277–282.
26. 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. Vol. 30. P. 1119–1126.
27. Hochachka P. W., Somero G. N. Biochemical Adaptation: Mechanism and Process in Physiological Evolution. New York: Oxford University Press, 2002. 466 p.
28. Hochachka P. W., Mommsen T. P. Biochemistry and Molecular Biology of Fishes // Environmental and Ecological Biochemistry. 1995. Vol. 5. P. 68–74.
29. Hua K., Bureau D. P. Development of a model to estimate digestible lipid content of salmonid fish feeds // Aquaculture. 2009. Vol. 286. № 3–4. P. 180–184.
30. 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. Vol. 20. P. 6–11.
31. 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. Vol. 203. P. 631–640.
32. Ruyter B., Røsjø 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. Vol. 38. № 8. P. 833–840.
33. 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. Vol. 348. P. 331–338.
34. 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. Vol. 57. № 5. P. 2016–2021.
35. Sargent J. R., Tocher D. R., Bell J. G. The lipids. Fish Nutrition, 3rd, Chap. 4. San Diego: Academic Press, 2002. P. 181–257.
36. Tocher D. R. Metabolism and Functions of Lipids and Fatty Acids in Teleost Fish // Reviews in Fisheries Science. 2003. Vol. 11. № 2. P. 107–184.
37. 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.
38. Tocher D. R., Fonseca-Madrigal 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. Vol. 137. № 1. P. 49–63.
39. 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. Vol. 11. P. 195–216.
40. Walsh D. E., Banasik O. J., Gilles K. A. Thin-layer chromatographic separation and colorimetric analysis of barley or malt lipid classis and their fatty acids // J. Chromat. 1965. Vol. 17. № 2. P. 278–287.
41. 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 // Aquaculture. 2011. Vol. 319. № 1–2. P. 105–110.

Nazarova M. A., Vologda State University (Vologda, Russian Federation)

Vasil'eva O. B., Institute of Biology of Karelian Research Centre of RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)

Nemova N. N., Institute of Biology of Karelian Research Centre of RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)

SEASONAL CHANGES IN THE LIPID COMPOSITION OF TISSUES OF RAINBOW TROUT *RARASALMO MYKISS* (WALBAUM, 1792) GROWN ON DIFFERENT FEEDSTUFFS

The paper presents and analyzes data on the annual dynamics of the content of lipid components in tissues of rainbow trout *Rarasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) and its dependence on the composition used in the cultivation of the fish fodder. Every month, from March to November, tissue samples from two groups of rainbow trout, cultivated on different combined feed, were collected. A biochemical analysis of tissue samples and compound fish fodder, which determined the level of triacylglycerols, cholesterol, cholesterol esters, general and individual phospholipids was performed. The combined feed for salmon differed in ratio of structural and replacement substances. The content of total lipids, triacylglycerols, sphingomyelin in muscles, in the inner fat and in the liver of rainbow trout depended upon fish fodder composition. The increase of cholesterol and phosphatidylcholine during summer

months and the reduction of these components in winter were registered. The concentration of phosphatidylethanolamine, on the contrary, increased in cold weather.

Key words: total lipids, phospholipids, rainbow trout, the annual dynamics of combined feed

REFERENCES

1. Gubler E. V., Genkin A. A. *Primenenie kriteriev neparametricheskoy statistiki dlya otsenki razlichiy dvukh grupp nablyudeniy v mediko-biologicheskikh issledovaniyakh* [Application of the criteria of nonparametric statistics to assess the differences between two groups of observations in biomedical research]. Moscow, Meditsina Publ., 1969. 29 p.
2. Eliseeva I. I. *Statistika* [Statistics]. Moscow, Vysshee obrazovanie Publ., 2007. 566 p.
3. Krepes E. M. Cellular lipids and their role in aquatic organisms to adapt to the conditions of existence [Kletochnye lipidy i ikh rol' v adaptatsii vodnykh organizmov k usloviyam sushchestvovaniya]. *Fiziologiya i biokhimiya morskikh i presnovodnykh zhivotnykh*. Leningrad, Nauka Publ., 1979. P. 3–21.
4. Nazarova M. A., Vasil'eva O. B., Ruokolajnen T. R., Nemova N. N. Modifying lipid parameters of the feed for aquaculture of rainbow trout during storage [Izmenenie lipidnykh pokazateley korma dlya akvakul'tury raduzhnoy foreli v protsesse ego khraneniya]. *Sadkovoe rybovodstvo. Sostoyanie i perspektivy razvitiya: Materialy mezhdunarodnoy konferentsii, 11–13 oktyabrya 2010 g.* Petrozavodsk, PetrGU Publ., 2010. P. 47–50.
5. Nazarova M. A., Vasil'eva O. B., Nemova N. N. Assessment of the composition of the feed for aquaculture for the purpose of rational use of water resources [Otsenka sostava kormov dlya akvakul'tury s tsel'yu ratsional'nogo ispol'zovaniya vodnykh resursov]. *Molodye issledovatel' – regionam: Materialy mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii: V 2 t.* Vologda, VoGTU Publ., 2013. Vol. 1. P. 444–445.
6. Nemova N. N., Vasil'eva O. B., Ruokolajnen T. R., Nazarova M. A. Assessment of lipid parameters of the combined feed for aquaculture of rainbow trout during storage [Otsenka lipidnykh pokazateley kombikormov dlya akvakul'tury raduzhnoy foreli v protsesse khraneniya]. *Kormoproizvodstvo*. 2011. № 3. P. 44–47.
7. Nemova N. N., Vysockaja R. U. *Biokhimicheskaya indikatsiya sostoyaniya ryb* [Biochemical indication of fish condition]. Moscow, Nauka Publ., 2004. 215 p.
8. Ryzhkov L. P. Cage aquaculture – the prospects and ways of development [Sadkovaya akvakul'tura – perspektivy i puti razvitiya]. *Sadkovoe rybovodstvo. Sostoyanie i problemy razvitiya: Materialy mezhdunarodnoy konferentsii, 11–13 oktyabrya 2010 g.* Petrozavodsk, PetrGU Publ., 2010. P. 3–7.
9. Sidorov V. S. *Ekologicheskaya biokhimiya ryb: Lipidy* [Environmental Biochemistry of fish: Lipids]. Leningrad, Nauka Publ., 1983. 240 p.
10. Sidorov V. S., Lizenko E. I., Bolgova O. M. Selection methods, thin-layer and gas-liquid chromatography of lipids in fish [Metody vydeleniya, tonkosloynaya i gazozhidkostnaya khromatografiya lipidov ryb]. *Tipovye metodiki issledovaniya produktivnykh vidov ryb v predelakh ikh arealov*. 1981. Part IV. P. 58–69.
11. Sidorov V. S., Lizenko E. I., Bolgova O. M., Nefedova Z. A. Lipids fish. 1. Methods of analysis. The tissue specificity of vendace *Coregonus albula* L. [Lipidy ryb. 1. Metody analiza. Tkanevaya spetsifichnost' ryapushki *Coregonus albula* L.]. *Lososevye (Salmonidae) Karelii*. Petrozavodsk, Karel. fil. AN SSSR Publ., 1972. Issue 1. P. 152–163.
12. Titarev E. F. *Kholodnovodnoe forelevodstvo* [Coldwater trout farming]. Moscow, Nauka Publ., 2007. 280 p.
13. Arduini A., Pescechera A., Dottori S. High performance liquid chromatography of long-chain acylcarnitine and phospholipids in fatty acid turnover studies // *J. Lipid. Res.* 1996. Vol. 37. № 2. P. 684–689.
14. 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. Vol. 37. P. 606–617.
15. 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.
16. 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. Vol. 111. P. 117–124.
17. Brown T. D., Francis D. S., Turchini G. M. Can dietary lipid source circadian alternation improve omega-3 deposition in rainbow trout? // *Aquaculture*. 2010. Vol. 300. № 1–4. P. 148–155.
18. 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.
19. 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. Vol. 102. P. 93–100.
20. Emre Y., Okumus I., Maltas O. Trout farming. Marine aquaculture in Turkey // *Turkish Marine Reserch Foundation*. Istanbul Turkey. 2007. P. 21–26.
21. Engelbrecht F. M., Mari F., Anderson J. T. Cholesterol determination in serum. A rapid direction method // *Med. J.* 1974. Vol. 48. № 7. P. 250–356.
22. 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.
23. Folch J., Lees M., Stanley G. H. S. A simple method for the isolation and purification of total lipides from animal tissues // *J. Biol. Chem.* 1957. Vol. 226. P. 497–509.
24. 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. Vol. 29. P. 59–63.
25. Hazel O. K., Williams E. E., Livermore R., Mozingo N. Thermal acclimation in biological membranes: functional significance of changes in phospholipid molecular species composition // *Lipids*. 1991. Vol. 26. P. 277–282.
26. 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. Vol. 30. P. 1119–1126.
27. Hochachka P. W., Somero G. N. *Biochemical Adaptation: Mechanism and Process in Physiological Evolution*. New York: Oxford University Press, 2002. 466 p.
28. Hochachka P. W., Mommsen T. P. *Biochemistry and Molecular Biology of Fishes* // *Environmental and Ecological Biochemistry*. 1995. Vol. 5. P. 68–74.

29. Hua K., Bureau D. P. Development of a model to estimate digestible lipid content of salmonid fish feeds // *Aquaculture*. 2009. Vol. 286. № 3–4. P. 180–184.
30. 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. Vol. 20. P. 6–11.
31. 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. Vol. 203. P. 631–640.
32. Ruyter B., Røsjø 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. Vol. 38. № 8. P. 833–840.
33. 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. Vol. 348. P. 331–338.
34. 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. Vol. 57. № 5. P. 2016–2021.
35. Sargent J. R., Tocher D. R., Bell J. G. The lipids. *Fish Nutrition*, 3rd, Chap. 4. San Diego: Academic Press, 2002. P. 181–257.
36. Tocher D. R. Metabolism and Functions of Lipids and Fatty Acids in Teleost Fish // *Reviews in Fisheries Science*. 2003. Vol. 11. № 2. P. 107–184.
37. 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. Vol. 280. P. 21–34.
38. Tocher D. R., Fonseca-Madrigal 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. Vol. 137. № 1. P. 49–63.
39. 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. Vol. 11. P. 195–216.
40. 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. Vol. 17. № 2. P. 278–287.
41. 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 // *Aquaculture*. 2011. Vol. 319. № 1–2. P. 105–110.

Поступила в редакцию 26.05.2017