

Fettsyresammensetning hos atlantisk laks (*Salmo salar* L.) fôret med ulike mengder langkjedede omega-3 fettsyrer

—
Iselin Birthe Stock Evje

Masteroppgave i Fiskehelse (60 stp)
Mai 2015

Forord

Denne oppgaven ble utført ved Fakultetet for biologi, fiskeri og økonomi, ved Norges fiskerihøgskole, Universitetet i Tromsø. Oppgaven ble påbegynt august 2014 og avsluttet mai, 2015.

Først vil jeg takke min hovedveileder Tore Seternes. Det var vært flott å ha deg som veileder, der du har vært rik på kunnskap, humor og en tro på at dette kom til å gå bra igjennom hele forsøket. Jeg hadde valgt deg igjen som veileder, om jeg kunne. Jeg vil takke min bi-veileder Ragnar Ludvig Olsen. En større bønne med erfaring om studenter og personligheter skal det letes lenge etter, og ikke minst kunnskap! At du stilte opp slik du gjorde har jeg satt ufattelig pris på, der jeg nok hadde vært ute å seilet den dag i dag om du ikke hadde kommet til unnsetning. Jeg vil takke Guro Edvinsen som har fulgt meg opp på labben. Jeg er imponert over din tålmodighet med meg når det kom til HMS-regler. Du gjorde tiden på labben en hel del lettere overkommelig og ikke minst lærdomsrikt. Takk til Jan Eirik Jensen i Kårvika, som har gjort en fantastisk jobb og gjort ting bak kulissene som jeg ikke hadde anelse om at var nødvendig. Takk til Gunnhild Seljehaug Johansson som tok dagene i Kårvika med meg, der lange dager med prøveuttak nok hadde blitt til enda lengre dager, om ikke du hadde vært så ram som du er. Takk til Toni Erkinharju som satt lange søndager og hjalp meg med gramtiakkeN. Og ikke minst takk til Biomar som donerte fôret til forsøket!

Ellers vil jeg si at livet som student på UiT har vært utmerket disse 2 årene jeg har vært her. Kommer til å blir trist å måtte forlate dere alle sammen (si hade til stipendet) og å gå ut i voksenlivet.

Tromsø, 22.05-2015

Iselin Birthe Stock Eyje

Innholdsfortegnelse

Forkortelser	1
Sammendrag	2
1. Introduksjon	3
2. Bakgrunn	
2.1 Lipider.....	5
2.2. Fettsyrer og nomenklatur.....	6
2.3. Essensielle fettsyrer hos fisk.....	8
2.4. Syntese av fettsyrer.....	8
2.5. Fettsyrer og fiskehelse.....	10
3. Materialer og metoder	
3.1. Forsøksfisk, forsøksoppsett og fôringsregimer.....	12
3.2. Fôr.....	13
3.3. Slakting og prøveuttak.....	14
3.4. Kjemikalier.....	14
3.5. Analyser.....	14
3.5.1. Fettekstraksjon.....	14
3.5.2. Fettsyreanalyse.....	15
4. Resultater	
4.1. Bulkvekt av fisk fôret med forsøksfôr.....	17
4.2. Vektøkning til fisk fôret med forsøksfôr.....	18
4.3. Fettsyresammensetning i forsøksfôr.....	19
4.4. Fettsyresammensetning i filet.....	20
4.5. Fettsyresammensetning i blod.....	24
4.6. Fettsyresammensetning i hjerne.....	28
4.7. Sammenligninger av utvalgte fettsyrer i filet og blod.....	32
5. Diskusjon	
5.1. Vektutvikling.....	36
5.2. Fettsyresammensetning i filet.....	36
5.3. Fettsyresammensetning i blod.....	38
5.4. Fettsyresammensetning i hjerne.....	39
5.5. Sammenligninger av utvalgte fettsyrer i filet og blod.....	40
6. Konklusjon og videre arbeid	41
7. Referanser	42

Forkortelser

ARA	Arakidonsyre, 20:4n-6
ALA	α -Linolensyre, 18:3n-3
AO	Ansjosolje
BHT	Butylhydroxytoluene
DCM	Diklorometan
DHA	Dokosaheksaensyre, 22:6n-3
DPA	Docosapentansyre, 22:5n-3
EFS	Essensielle fettsyrer
EPA	Eikosapentaensyre, 20:5n-3
FL	Fosfolipider
H ₂ O	Vann
H ₂ SO ₄	Svovelsyre
HCl	Saltsyre
HUFA	Høyt flerumettede fettsyrer (Highly unsaturated fatty acids)
KCl	Kaliumklorid
LA	Linolsyre, 18:2n-6
MeOH	Metanol
MUFA	Enumettede fettsyrer (Monounsaturated fatty acids)
NaCl	Natriumklorid
PUFA	Flerumettede fettsyrer (Polyunsaturated fatty acids)
RO	Rapsolje
SDC	Stearoyl CoA desaturase
TAG	Triacylglycerol

Sammendrag

Fisk blir anbefalt til human konsum i hovedsak grunnet det høye innholdet av de langkjedede omega-3 fettsyrene eikosapentaensyre (EPA, 20:5n-3) og dokosaheksaensyre (DHA, 22:6n-3). Disse fettsyrene er utgangspunktet for biologisk aktive molekyler (fettsyrehormoner) som virker dempende på betennelsesreaksjoner (inflammasjon). Vegetabilske oljer inneholder ikke EPA og DHA, men omega-6 fettsyrer som danner lignende fettsyrehormoner. Slike har imidlertid noe mer betennelsesfremmende aktiviteter.

Oppdrett av fisk har økt kraftig over hele verden, inkludert i Norge, de siste par 10 år. Siden det er begrensede mengder fiskeolje tilgjengelig har det ført til at vegetabilske oljer (rapsolje) har erstattet store deler av fiskeoljen i fôr til oppdrettsfisk. Dette gjelder også ved produksjon av laks i Norge. I denne oppgaven har målet vært å studere effekten av endret fettsyresammensetning i laksefôr, og å undersøke hvilken påvirkning dette hadde på fettsyresammensetningen i filet, blod og hjerne.

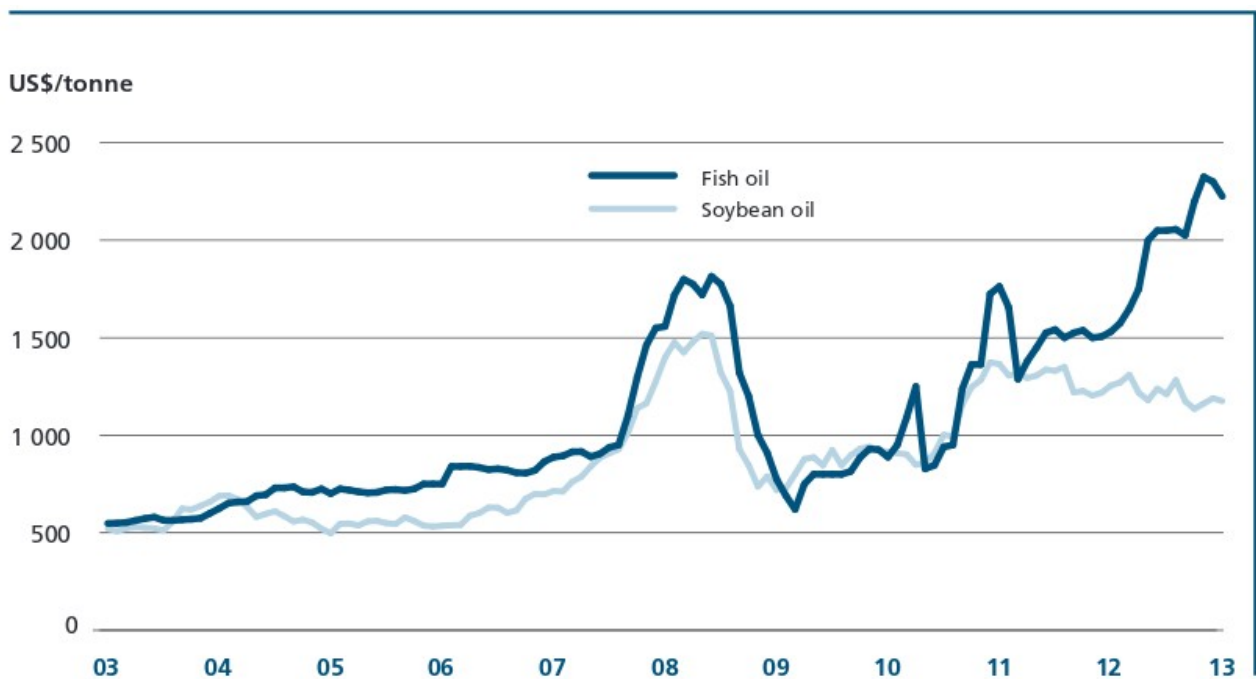
I oppgaven ble laks i ferskvann fôret med 4 ulike dietter som hadde forskjellig fettsyresammensetning. Fôringsforsøket varte i 84 dager og laksen økte i vekt fra cirka 40 gram til cirka 150 gram. De 4 fôrene inneholdt 100 % rapsolje, 100 % ansjosolje, en blanding av rapsolje (60 %) og ansjosolje (40 %) eller et EPA (30 %) og DHA (20 %) konsentrat (EPAX 6000 TAG)

Resultatene viste at vekst og dødelighet av laksen ikke ble påvirket selv om fiskeoljen i fôret ble fullt ut erstattet med rapsolje eller EPA/DHA konsentrat. Samtidig så man at fettsyresammensetningen i filet ble mer og mer lik sammensetningen i de enkelte fôrene ut over i fôringsperioden. Fettsyresammensetningen i blod ble derimot mindre påvirket gjennom fôringen. Spesielt var det interessant å merke at et lavt innhold av EPA og DHA i fôret (rapsolje) ikke reduserte innholdet av disse 2 i blod. Ved høyt innhold av EPA og DHA i fôret (ansjosolje og EPA/DHA-konsentrat) så man imidlertid en økning i blodet. Fra starten til avslutning av fôringsforsøket ble bare små forandringer i hjernens fettsyresammensetning observert. Spesielt kan det nevnes at DHA-innholdet var cirka 30 % ved starten av forsøket og dette forble uforandret selv når innholdet i dietten var svært lavt. Dette viser at fettsyresammensetning og særlig da nivået av DHA, er spesielt sterkt regulert i hjernen.

1. Introduksjon

Dagens anbefalinger om å ha et kosthold med mye fisk skyldes i hovedsak at den har et høyt innhold av omega-3 fettsyrer, spesielt eikosapentaensyre (EPA, 20:5n-3) og dokosaheksaensyre (DHA, 22:6n-3). Langkjedede omega-3 fettsyrer har vist seg å kunne ha positive helsemessige effekter på hjerte og karsystemet, og mot auto-immune lidelser (Hwang, 1989; Stevens *et al.*, 1995). Det har også vist seg at slike omega-3 fettsyrer kan ha en effekt mot hyperaktivitet og læringsvansker (Kris-Etherton *et al.*, 2002). EPA og DHA produseres først og fremst av fytoplankton, hvor disse fettsyrene syntetiseres *de novo* (Jensen *et al.*, 2012). De akkumulerer så videre oppover i næringskjeden og blir i hovedsak gjort tilgjengelig til mennesker via fiskeprodukter.

Tidligere var fiskemel og fiskeolje ansett som lav-verdi produkter og det var ikke før rundt slutten av 2000-tallet prisene på disse råvarene begynte å stige. Prisene på marine førråvarer påvirkes i hovedsak av etterspørsel og tilgang. En økende akvakulturproduksjon har ført til at etterspørselen for disse produktene har økt mens tilgangen har blitt redusert. Ustabilitet i markedet som konsekvens av overfiske og natursvingninger (El Niño) har også innvirkning på den økende prisen (FAO, 2014).



Figur 1: Global utvikling i pris for fiskeolje og soyaolje i perioden 2003-2013. Kilde: FAO, 2014

Som følge av økte priser på marine råvarer har det skjedd en endring i fettsyresammensetningen i fôr, spesielt hos oppdrettslaks (FAO, 2014). I dagens diett er de marine oljene i stor grad blitt erstattet med planteoljer. Fordelen ved å ta i bruk planteoljer i fiskefôr er at den er relativt stabil i tilgjengelighet og i pris (Figur 1). De siste 25 årene har innholdet av marine råvarer i norsk laksefôr blitt redusert fra omlag 90 % i 1990 til under 30 % i 2013. Innholdet av planteoljer og planteproteiner har derfor økt til over 50 % i samme periode, hvor rapsolje er den dominerende oljekilden (Mørkøre *et al.*, 2014).

Det er estimert at fiskesykdommer kan utgjøre et tap på mer enn en milliard kroner årlig i norsk fiskeoppdrett (Aunsmo *et al.*, 2006). Hjerte- og skjelettmuskelbetennelse (HSMB), kardiomyopatisyndrom (CMS) og pankreassykdom (PD) er noen av sykdommene som har hatt en økning siden 2005, i samme periode som omega-3 nivået (EPA/DHA) i laksefilet begynte å gå ned (Johansen, 2013; Bonøe og Lie Linaker, 2015; NOFIMA, 2013;). Fiskemel og fiskeolje har tidligere blitt brukt for å dekke laksens behov for essensielle fettsyrer (NOFIMA, 2013). Hos pattedyr er immunsuppresjon et av de første tegnene på feilernæring (Hudson, *et al.*, 1974). Om en endring i sykdomsforekomst hos laks kan skyldes et svekket immunforsvar grunnet endring i fôrsammensetning og ernæringsstatus, er ikke kjent.

Dagens diett med et høyere innhold av planteoljer krever god kunnskap om fiskens ernæringsmessige behov, slik at disse blir dekket. I de siste årene har det vært økende forskning vedrørende den metabolske effekten av et redusert innhold av marine råvarer og en økning i vegetabiliske oljer i fôr til laks (NOFIMA, 2013). Det gjenstår likevel mye forskning på dette feltet.

Formål

I dette prosjektet ble effekten av å fôre laks på forskjellige dietter med høyt innhold av spesifikke fettsyrer studert. Dette for å undersøke om man kan regulere fettsyreinholdet i fisk ved å endre sammensetningen av fiskefôr.

Delmål

- Produsere og analysert fiskefôr anriket på; i) rapsolje, ii) ansjosolje, iii) ansjosolje og rapsolje (40:60) og iv) omega-3 konsentrat i TAG-form, triacylglyserol, (EPAX 6000).
- Undersøke om fiskens spisemønster og vekt ble påvirket av fôring med de 4 ulike diettene, over en periode på 3 måneder.
- Studere og fettsyresammensetning i filet, blod og hjerne hos fisk fôret med de 4 ulike diettene.

2. Bakgrunn

2.1. Lipider

Lipider er en stor uensartet gruppe av biologiske stoffer der gruppen defineres av dens uløselighet i vann og løselighet i organiske løsninger. Fett i biologiske systemer inkluderer triacylglyseroler (TAG), fosfolipider (FL), steroider, fettløselige vitaminer og karotenoider m.m. (Fahy *et al.*, 2009).

Lipider i organismer kan grovt deles inn i flere hovedgrupper med hensyn til deres biologiske funksjon, derav; lagringsfett (energilagere), membranlipider og lipider med spesifikke biologiske egenskaper. Lipider er viktige i diett fordi de har høy energiverdi, er viktige byggestener i alle celler og deltar i en rekke metabolske reaksjoner, blant annet som signalstoffer og transportmolekyler (Rustan og Drevon, 2000).

Triacylglyseroler (TAG) er lagringsformen for fett hos vertebrater. TAG er dannet av et glyserol og tre fettsyrer bundet til glyserolet via esterbindinger, hvor den mest naturlige formen består av to til tre forskjellige typer fettsyrer. De blir lagret som oljedråper i adipocytter (utgjør omlag 80 % av cellens tørrvekt) der de fungerer som deponier for metabolsk energi. Adipocytter inneholder lipaser som hydrolyserer TAG til frie fettsyrer, slik at de kan forlate adipocytten og transporteres via blod til andre steder i organismen ved behov (Nelson og Cox, 2008).

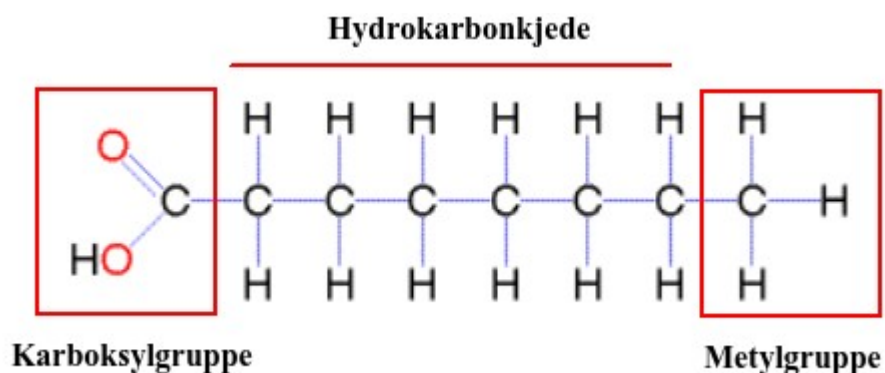
Fosfolipider (FL) er derivater av TAG, der den ene fettsyren er erstattet av en hydrofil fosfatgruppe (PO_4) og en base. De har et hydrofilt polart hode, to hydrofobe fettsyrehaler og er hovedkomponenter i cellemembraner, hvor de har en viktig rolle i å opprettholde struktur og funksjon (Tocher, 2003). I membraner danner FL et dobbel billag, der halene peker inn mot hverandre mens de hydrofile gruppene vender ut mot omgivelsene og/eller inn i cytoplasma. Membranlipider utgjør omlag 5 til 10 % av tørrmassen til de fleste celler. Den ene av fettsyrehalene består av en mettet eller enumettet fettsyre (hovedsakelig 16:0 eller 18:1n-9) mens den andre vanligvis er flerumettet (hovedsakelig 20:4n-6, 20:5n-3 og 22:6n-3). Fettsyresammensetningen i FL påvirker membranfluiditet og lipid-protein interaksjoner, som i sin tur påvirker de cellulære reseptorene for hormoner og signalstoffer (Roche, 1999; Nelson & Cox, 2008).

Steroider er en stor gruppe kjemiske fettstoffer som har en annen struktur enn de andre lipidgruppene, hvor karbonskjelettet har tre sammenkoblede syklohexanringer og en syklopentanring. Kolesterol er forløper for og kan gi opphav til følgende grupper; steroide hormoner, gallesyre og kortisol (Nelson & Cox, 2008; Lednicer, 2011). Vitaminer kan deles inn i vannløselige- og fettløselige, hvor de fettløselige vitaminene er A, D, E og K. De er mikronæringsstoffer som trengs i små mengder i diett for å opprettholde god helse og funksjon, slik som i syn, immunsystemet, skjelett- og muskelsystemet m.m. (Drummond, 1938). Karotenoider er organiske pigmenter som dannes i fotosyntetiserende organismer som alger, sopp og høyerestående

planter, og består av 40 karbonatomer med vekselvise dobbelbindinger og en ringstruktur i hver ende (Nelson & Cox, 2008). De forbedrer immunforsvaret, fungerer som antioksidanter og er kilde til vitamin A (Dingle & Lucy, 2008).

2.2. Fettsyrer og nomenklatur

Fettsyrer er den enkleste formen av lipider. Fettsyrer er karbonkjeder med en karboksylgruppe i den ene enden og en metylgruppe (designert omega, ω) i den andre. Figur 2 viser de mest generelle komponentene i en fettsyre. Fettsyrer blir enten omtalt ved deres trivielle navn (eks. linolsyre) eller ved systematisk nomenklatur (eks. 18:1 ω -9; 18:1 Δ 9,12). Karbonet nærmest karboksylenden kalles α og den nærliggende kalles β . Det greske symbolet Δ beskriver plasseringen av alle dobbeltbindingene med utgangspunkt i karboksylenden. Bokstaven n er ofte brukt for det greske symbolet ω . Den systematiske nomenklaturen beskriver lengden på karbonkjeden, antall dobbeltbindinger og den presise posisjonen til dobbelbindingene (IUPAC-IUB, 1978). De fleste karbonkjedene består av likt antall karboner (partall), der byggestenene er Acetyl-CoA (Nelson & Cox, 2008). Oddetall fettsyrer opptrer oftest hos bakterier og laverestående planter og dyr. Kjedelengden kan variere fra 2 til 80 karbonatomer men det er normalt med mellom 12 til 22 (Rezanka & Sigler, 2009). I denne oppgaven vil fettsyrer med ≥ 20 karbonatomer bli omtalt som langkjedede (Lc). Fettsyrer blir normalt funnet i større komplekser der karboksylgruppen er koblet i esterbinding med forskjellige alkoholer som glyserol (treverdige alkohol), og langkjedede, enverdige alkoholer som i voks. Fettsyrer er sjeldent å finne i fri form i biologiske systemer (Nelson & Cox, 2008).



Figur 2: Generelle trekk i en fettsyre. En fettsyre består av en karboksylgruppe (COOH), hydrokarbonkjede (CH₂) og en metylgruppe (CH₃). Kilde: Modifisert figur fra www.study.com

Mettede fettsyrer har ingen dobbeltbindinger i hydrokarbonkjeden, der det refereres til at fettsyren er «mettet» med hydrogen. De varierer kun i lengden på hydrokarbonkjeden og kan ha fra 3 til 36 karbonatomer. Mettede fettsyrer hos levende organismer er ofte å finne i TAG, plassert i 1. og/eller 3. posisjon. Mettet fett opptrer som regel i fast form i romtemperatur, i motsetning til umettet fett som er flytende (olje) (Torstensen *et al.*, 2001). Produkter med høyt innhold av mettet fett er animalske produkter som kjøtt, meieriprodukter, brystmelk, samt «tropiske» oljer som kokosnøttolje og palmekjerneolje. European Food Safety Authority (EFSA) anbefaler et lavest mulig inntak av mettede fettsyrer for å unngå høye kolesterolnivåer og forhøyet risiko for hjerte og karsykdommer (Jones, 2010).

Umettede fettsyrer deles inn i tre hovedgrupper basert på antall dobbeltbindinger. Enumettede fettsyrer (monounsaturated fatty acids; **MUFA**) har kun en dobbeltbinding, flerumettede fettsyrer (polyunsaturated fatty acids; **PUFA**) har 2 til 6 dobbeltbindinger, mens høyt flerumettede fettsyrer (highly unsaturated fatty acids; **HUFA**) kan ha 4 til 6 dobbeltbindinger.

Den kvantitative viktigste **MUFA** i diettene er oljesyre (18:1n-9) og den tas rakst opp i tarm og går direkte til oksidasjon (energiproduksjon), omdannes til andre fettsyrer eller inkorporeres i vev (Tocher, 2003). MUFA er anbefalt i kosten der den er med på å redusere blodkolesterol og normalisere blodkoagulasjon. MUFA finner man i olivenolje, avokado, nøtter og soyaolje. I tillegg kan fisk inneholde betydelig mengder av denne typen fett (Jones, 2010).

Av **PUFA** inngår de essensielle fettsyrene linolsyre (LA) 18:2n-6 og linolensyre (ALA) 18:3n-3. LA og ALA er essensielle i diett fordi det bare er planter som kan danne dobbeltbindinger i n-6 og n-3 posisjon i fettsyrer. LA og ALA er forløpere til Lc-HUFA (ARA, EPA og DHA) (Sargent *et al.*, 1995). LA finnes i høye konsentrasjoner i hud i form av sfingolipider der de er med på å holde på fuktigheten. PUFA har viktige roller i å regulere egenskaper i cellemembraner og er forløpere til hormoner (Kleuser & Japtok, 2013). Mangelsykdommer på grunn av lavt innhold av LA og ALA forekommer sjeldent siden de finnes i en rekke vegetabiliske produkter inkludert nøtter (Jones, 2010).

Lc-HUFA har 20 eller flere karbonatomer og 4 eller flere dobbeltbindinger. Av Lc-HUFA er det spesielt arakidonsyre (ARA) 20:4n-6, eikosapentaensyre (EPA) 20:5n-3 og dokosaheksaensyre (DHA) 22:6n-3 som har fått mest oppmerksomhet. ARA er involvert i cellesignalisering der de er med på å regulere signalenzymer. Den er hovedforløperen for produksjon av pro-inflammatoriske molekyler, og finnes hovedsakelig i egg og kjøtt, men bare i lave nivåer hos planter (Wood *et al.*, 2008). EPA finnes i blodcellemembraner der de reduserer viskositeten og på den måten reduserer blod koagulering og blodansamlinger (FAO, 2014; Jones, 2010). DHA er n-3 fettsyren med høyest konsentrasjon i hjernen og retina der den inngår som viktige strukturelle komponent i membraner

og i signaloverføring. DHA er tilstede i fet fisk og i brystmelk m.m. (Calder *et al.*, 2012)

2.3. Essensielle fettsyrer hos fisk

Essensielle fettsyrer kan ikke syntetiseres i kroppen og siden de er nødvendige for normal helse må de bli tilført via dietten. Det kvantitative og kvalitative behovet for essensielle fettsyrer (EFS) varierer mellom fiskearter og er påvirket av naturlig habitat, miljøforhold, trofisk nivå, livsstadium og sesong (Sargent *et al.*, 2002; Tocher, 2010). Dette gjør det vanskelig å definere det optimale behovet av fettsyrer i diett for en gitt fiskeart, der man må ha kunnskap om det kvalitative behovet men også den optimale balansen mellom de forskjellige fettsyrene i de ulike livsstadiene.

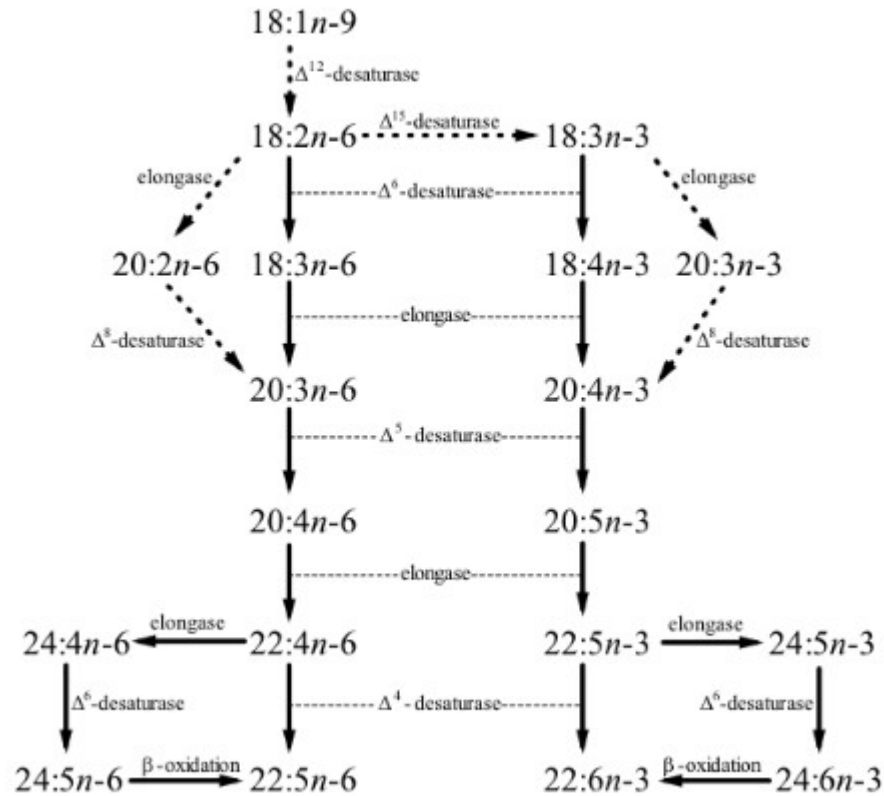
Ingen vertebrater studert så langt har enzymer til å danne dobbelbinding i n-3 og n-6 posisjonen i karbonkjeden til fettsyrer (Sargent *et al.*, 1995). Dette medfører at fettsyrer i n-6 og n-3 familien er absolutt essensielle. Eksempler på to typiske EFS er 18:2n-6 (LA) og 18:3n-3 (ALA). Hovedårsaken til fiskens behov for LA og ALA er at de er forløpere til n-6 og n-3 C₂₀ og C₂₂ fettsyrene, spesielt 20:4n-6 (ARA), 20:5n-3 (EPA) og 22:6n-3 (DHA). Evnen til å omdanne C₁₈ (PUFA) til C₂₀ og C₂₂ (HUFA) varierer hos de forskjellige fiskeartene (Sargent *et al.*, 1999). Hos de artene som ikke har enzymkapasitet til omdannelse av C₁₈ PUFA til HUFA, blir HUFA essensiell i diett der hvor PUFA alene ikke er tilstrekkelig for normal helse.

Mangel på EFS i fisk over lengre tid vil føre til redusert vekst, økt dødelighet, myokarditt, blek og svullen lever (fettlever), innsnevring av tarm, finneerosjon, blødende gjeller, deformert ryggrad, redusert reproduksjonsevne og sjokksyndrom ved brå stimuli (Sargent *et al.*, 2002; Glencross *et al.*, 2009).

Hos marine fiskearter har det ikke blitt funnet enzymer som er istand til å omdanne HUFA fra C₁₈ PUFA (Tocher *et al.*, 2006), med unntak av den herbivore Kaninfisken (*Siganus canaliculatus*) som lever i det Indopasifiske området (Li *et al.*, 2010). Dette betyr at hos marine fisk så er ARA, EPA og DHA de essensielle fettsyrene.

2.4. Syntese av fettsyrer

Hvilke fettsyrer som er essensielle for en organisme avhenger av cellens enzymkapasitet for desaturering og elongering av fettsyrer. For *in vivo* syntese av C₁₈ PUFA og Lc-HUFA foregår det vekslende sekvensielle desaturerings- og elongeringsprosesser av de essensielle fettsyrene 18:2n-6 (LA) og 18:3n-3 (ALA). Desaturaseenzymer danner dobbelbindinger i hydrokarbonkjeden, mens elongaser forlenger hydrokarbonkjeden med acetyl-CoA (Monroig *et al.*, 2011). Denne prosessen foregår i endoplasmatisk retikulum i en aerob prosess (Tocher, 2003). Atlantisk laks har evne til å produsere DHA ut fra ALA, og uttrykker derfor alle desaturase- og elongase enzymene nødvendig



Figur 3: Potensielle biosynteseveier av Lc-HUFA i fisk fra C18 forløperne, 18:2n-6 og 18:3n-3. Kilde: [Monroig et al. 2011](#)

for denne prosessen. Bare planter har Δ 12- og Δ 15-desaturase og alle andre organismer enn planter er derfor avhengig av å få LA og ALA inn i dietten (Figur 3) (Monroig *et al.*, 2011).

Desaturasene kan deles inn i to hovedgrupper; stearoyl CoA desaturase (Δ 9-desaturase, SCD) og fettacyl desaturase (Fad).

Δ 9-desaturase (SDC) danner en dobbelbinding i posisjon Δ 9 i karbonkjeden i stearinsyre (18:0). SDC står for omgjøringen av mettede fettsyrer til enumettede fettsyrer (eks. 18:0 \rightarrow 18:1n-9). Man finner SDC i cytoplasma hos dyr, planter og insekter. Dette gjør at enumettede fettsyrer ikke er av essensiell karakter hos fisk (Hastings *et al.*, 2005).

Fad inkluderer en gruppe enzymer (Δ 4-, Δ 5-, Δ 6- og Δ 8-desaturaser) som inngår i desatureringsreaksjoner fra C₁₈ PUFA til Lc-HUFA. Innad i gruppen varierer enzymaktivitet og preferanse for forskjellige fettsyrer. Δ 5- og Δ 6-desaturasene er spesielt kritiske for omgjøringen av C₁₈ PUFA til HUFA, der de tilfører 3 nye dobbeltbindinger i 18:2n-6 til 20:4n-6 og 18:3n-3 (ALA) til 22:6n-3 (DHA). Δ 5- og Δ 6-desaturasene har vist å ha preferanse for n-3 over n-6 fettsyrene. I tillegg er Δ 6-desaturase mer aktiv enn Δ 5-desaturasen (Hastings *et al.*, 2005). Desaturasene har

vist å ha høyest aktivitet i enterocytterne i tarm i forhold til lever og hjerne hos laks. Dette tyder på at tarmen har en viktig rolle i prosesseringen av fettsyrer i diett (Zheng *et al.*, 2005b; Guillou *et al.*, 2010). Δ 4-desaturase, som omdanner docosapentansyre DPA direkte til DHA har ikke blitt påvist i fisk, igjen med unntak av Kaninfisken (Li *et al.*, 2010). Det som derimot har blitt påvist, er et elongert mellomledd der Δ 6-desaturase spiller en viktig rolle. I de siste stegene i dannelsen av DHA kalles «Sprecher pathway» (Sprecher, 2002). I dette steget blir 22:5n-3 (DPA) omdannet til 24:6n-3 vha. et elongeringssteg og Δ 6-desaturase. 24:6n-3 blir deretter redusert via β -oksidasjon til 22:6n-3 (DHA).

Hos mammalier har det blitt identifisert syv forskjellige elongeringsenzymmer, omtalt Elov1-7 (Leonard *et al.*, 2002, 2004). I laks har det blitt identifisert Elov12, Elov14 og Elov15a og Elov15b (Hastings *et al.*, 2005) der Elov12 og Elov15 deltar i Lc-HUFA syntesen. Preferansen for de forskjellige fettsyrene er av følgende rekkefølge $C_{18}>C_{20}>C_{22}$ og er høyere for n-3 fettsyrer enn for n-6. (Morais *et al.*, 2009; Hastings *et al.*, 2005). Elov15 elongerer C_{18} og C_{20} og i mindre grad C_{22} . Elov12 derimot elongerer i hovedsak C_{20} og C_{22} og i mindre grad C_{18} . Elongering av ARA og EPA blir kun omdannet effektivt av Elov12, og er nøkkelenzymet i «Sprecher pathway». Elov12 har ikke blitt isolert hos marin fisk og kan være årsaken i deres begrensede evne i DHA syntese. Elov12 har vist lav evne til å elongere MUFA.

Atlantisk laks viste høyest uttrykking av Δ 6-desaturase i perioden rundt parr-smolt overgangen og lavest i sjøvannsfasen (Zheng *et al.*, 2005a). Under fôringsforsøk med forhøyet innhold av planteoljer i fôret, har det blitt vist at transkripsjon av en rekke elongeringsenzymmer har økt i respons på endret fôrsammensetning, derav en økt uttrykking av Δ 6-desaturase i tarm og lever (Monroig *et al.*, 2010). Allikevel er laksens syntese av Lc-HUFA ikke rask nok til å unngå akkumulering av ALA og nedgang av EPA og DHA filet. Δ 5-desaturase som er nødvendig for syntese av ARA og EPA (Takeuchi *et al.*, 1990), har så langt ikke blitt funnet hos marine fiskearter. Δ 5-desaturase har derimot blitt påvist i ferskvannsfisk, da hos Atlantisk laks og zebrafisk (Bell *et al.*, 1993). Dette kan vise til en evolusjonær adaptasjon rundt tilgjengelige fettsyrer i forskjellige miljøer.

2.5. Fettsyrer og fiskehelse

Endring i fôrsammensetning kan påvirke tarmflora, fysiologi og immunrespons. Innhold av fettsyrer i immuncellenes FL er utgangspunkt for syntese av biologiske lipider, som er aktive under inflammasjon. Avhengig av fettsyreforløper påvirkes immuncellenes potens, signaler, reseptorer og gen-uttrykking (Calder, 2009).

Inflammasjon er en essensiell biologisk respons i bekjempelsen mot infeksjon og skade på

vev og som involverer en rekke molekylære, cellulære og fysiologiske forandringer. Produksjon av de cellulære metabolittene starter i det infiserte/skadde vevet (eks. makrofager, lymfocytter, endotelceller, dendrittiske celler m.m.) og rekrutterer immunceller til området. Immuncellene, i hovedsak leukocytter, vil ved ankomst eliminere de fremmede mikrobenene ved fagocytose samt sende ut cytokiner som fører til apoptose (celledød) av infiserte/skadde celler. Under en inflammasjon vil man oppleve rødhet, varme, ødem, smerte og tap av funksjon som et resultat av de biokjemiske endringene (Medzhitov, 2008). Etter en inflammasjon vil anti-inflammatoriske prosesser inntreffe: programmert celledød av immuncellene, stans i rekruttering av nye betennelsesceller og fagocytose av døde celler i området (Duvall *et al.*, 1985). Den anti-inflammatoriske prosessen er viktig, da en vedvarende inflammasjon vil føre til permanent vevsskade (Nathan, 2002).

Eikosanoider og resolviner er med på å modulere både intensiteten og varigheten av en inflammasjonsrespons (Tilley *et al.*, 2001). Eikosanoider er en samlebetegnelse for de parakrine hormonene; prostaglandiner (PG), tromboksaner, leukotriener (LT) og lipoksiner. Eikosanoider har et bredt spekter av fysiologiske funksjoner, der de påvirker blod koagulering, immunrespons, inflammasjonsrespons, blodgjennomstrømning, nyrefunksjon, nervefunksjon og reproduksjon (Tocher, 2003). Disse blir produsert av bl.a. COX-enzymet og lipoxygenaser, hvor COX-2 enzymet er viktig for igangsettelsen av dannelsen av eikosanoider. Uttrykket av COX-2 øker ved akutt inflammasjon, og fører til syntese av PG og tromboksaner som er pro-inflammatoriske (Olsen *et al.*, 2012). Eikosanoider er både pro- og anti-inflammatoriske, men ARA-deriverte eikosanoider er mer potente pro-inflammatoriske mediatorer enn EPA-deriverte eikosanoider. ARA er den mest utbredte C₂₀ fettsyren i cellemembraner og er derfor mer tilgjengelig for syntese når inflammasjon inntreffer (Calder, 2009). Men det har blitt vist at ved en diett høy på EPA vil disse finnes i en økt mengde i cellemembraner (Bell *et al.*, 1996).

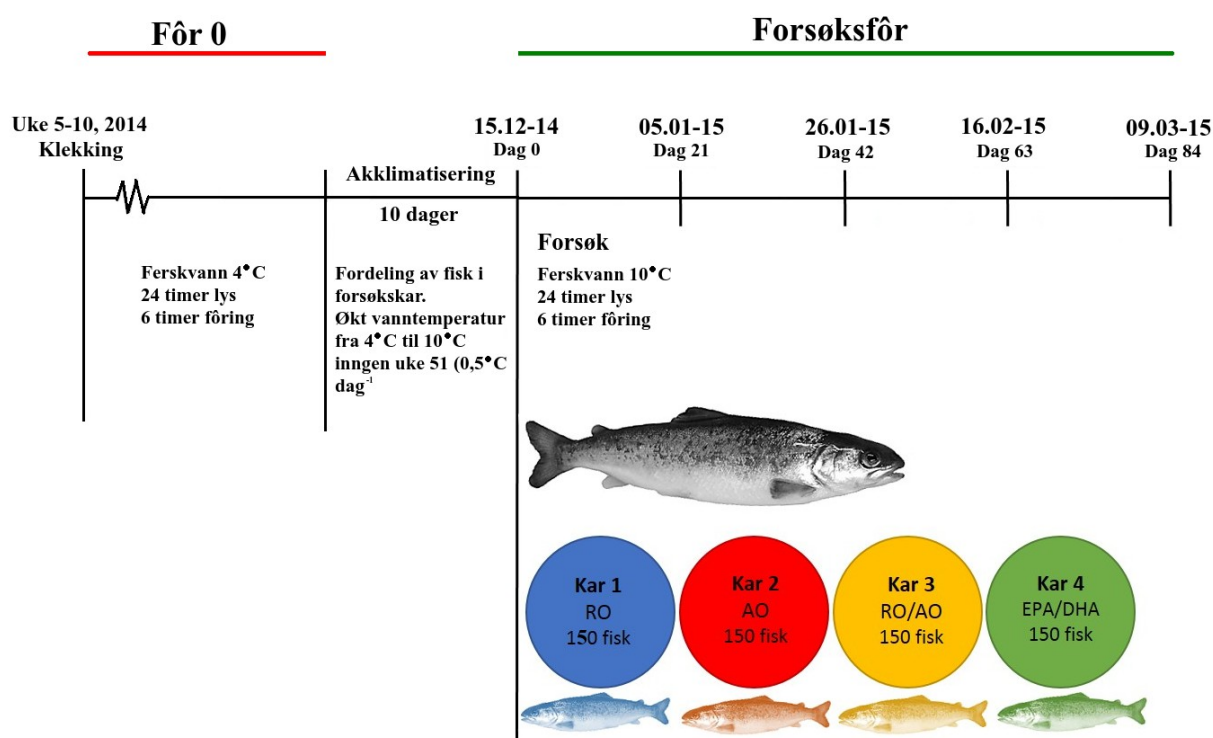
Resolviner er av E-serie (EPA-derivert) eller av D-serie (DHA-derivert). De deltar i å føre kroppen tilbake til en ikke-inflammatorisk tilstand via en prosess kalt katabasis. Katabasis involverer klarering og apoptose av leukocytter som deltok under inflammasjonen, og rekrutterer monocytter for fagocytose av døde celler og mikrober.

3. Materialer og metoder

3.1. Forsøksfisk, forsøksoppsett og fôringsregimer

Fisk benyttet i fôringsforsøket var laks (*Salmo salar* L.) fra Aqua Gens Q-TRL- stamme. Rognen ble klekket i Kårvika i ukene 5-10, 2014. Fra startfôringen fram til start på akklimatiseringen (05.12.14) ble fisken fôret med såkalt 0-fôr (Fôr 0, se del 3.2). Akklimatiseringsperioden hvor temperaturen gradvis ble økt fra 4 °C til 10 °C, varte i 10 dager. Fisken ble ikke fôret i denne perioden. Ved starten av akklimatiseringen ble 610 fisk fordelt på 4 kar med 150 fisk i hvert kar, bortsett fra kar 1, som hadde 160 fisk, hvor 10 (gjennomsnittsvekt 46 g og lengde 17 cm) ble tatt ut ved Dag 0.

Under hele forsøket var fisken i ferskvann (300 liters kar) med et lys regime på 24 timer lys. Vannsirkulasjonen sørget for selvreis av kar. Fisken ble fôret 6 timer dag⁻¹ til metthet. Laksen gikk igjennom smoltvindet i løpet av forsøket. Fisken var ikke vaksinert og det var ingen dødelighet i løpet av fôringsperioden. Fôringsforsøket er illustrert i Figur 4.



Figur 4: Oversikt over forsøksoppsett. Fra klekking og frem til akklimatiseringsperioden ble fisken fôret med Fôr 0. Ved starten av akklimatiseringsperioden ble fisken fordelt i 4 kar. Den 15.12.14 ble fisken i kar 1 til 4 fôret med fôr tilsatt henholdsvis rapsolje (RO), ansjosolje (AO), rapsolje/ansjosolje (RO/AO) og EPA/DHA-konsentrat. Uttak av fisk var etter 0, 21, 42, 63 og 84 dagers fôring.

Fisken ble fra Dag 0 (15.12.14) til Dag 84 (09.03.15) gitt 4 ulike dietter hvor type og mengde av fettsyrer var spesifisert gjennom bruk av ulike oljer. Uttak ble gjort hver 3. uke der 10 fisk fra hvert kar ble tatt ut, og det var totalt 5 uttak i løpet av fôringsperioden. Fisken ble sultet i akklimatiseringsperioden, og to dager før hvert prøveuttak.

3.2. Fôr

Frem til akklimatiseringen ble fisken gitt fôr produsert av Skretting AS. Fôret som ble gitt under startfôringen var Nutra XP. Dette ble brukt til fisken veide 5 g. Når fisken veide mellom 5-7 g ble den fôret med Nutra Olympic 1.5 mm, og fra > 7 g til akklimatiseringen ble fisken fôret med Nutra Olympic 2 mm. Innholdet i Nutra Olympic (1.5mm og 2mm) er vist i Tabell 1.

Tabell 1: Sammensetning (%-vis) av Fôr 0, Nutra Olympic, Skretting. NFE=Nitrogen-fritt ekstrakt (karbohydrat)

Fôr 0	
Protein	49-50 %
Fett	22%
NFE	10-13 %
Trevler	0.4-3 %
Aske	12-13 %
Pigment (astaxanthin)	0.0005 %
Brutto energi	22-23 MJ/kg

Fôr 0 (Nutra Olympic, 1.5 mm og 2 mm) var oppgitt å inneholde råvarene: fiskemel, fiskeolje, karbohydratråvarer, soyaprotein, rapsolje, vitaminer (blant annet; vitamin D (1400 IU/kg), vitamin E (200 mg/kg) og vitamin C (100 mg/kg)), mineraler og astaxanthin.

Forsøksfôret uten fett ble lagd av Biomar AS, Danmark. Innholdet er vist i Tabell 2. Fôret ble tilsatt ulike oljer av Nofima, Bergen.

Tabell 2: Sammensetning av grunnfôret (3mm) brukt i fôringsforsøket fra 15.12.14 til 09.03.15.

SPC = soyaproteinkonsentrat

Grunnfôret	
Fiskemel	32.3 %
Krillmel	2%
SPC	20%
Hvetegluten	11%
Monokalsiumfosfat	1%
Pigment (astaxanthin)	0.04%

Det ble lagd 4 forskjellige fôrtyper med ulik fettsyresammensetning. Oljene som ble tilsatt var: Rapsolje (RO), ansjosolje (AO), blanding av ansjos og rapsolje i forholdet 40:60 (RO/AO), omega-3 konsentrat i TAG-form (EPAX 6000) (EPA/DHA). EPAX 6000 TAG inneholder ifølge spesifikasjon EPA 300 mg/g olje og DHA 200 mg/g olje. De resterende n-3 fettsyrene (100 mg/g olje) utgjøres av 18:3, 18:4, 20:4, 21:5 og 22:5. Innholdet av olje (fett-%) i helpellet var på cirka 20%.

3.3. Slakting og prøveuttak

Ved prøvetaking ble fisken håvet opp av karet og overført til en bøtte som inneholdt en overdose av Benzokain (0,2ml/l vann). Prøver ble tatt fra 3 organer (blod, hjerne og filet) og ble deretter lagt på frys (-50°C) frem til analyse. Blodprøvene ble tatt fra halevena (*Vena caudalis*) nær gattfinnen. Blod ble tappet over i vacutainere med heparin (BD Vacutainer) og deretter tilført 84µl BHT/ml blod (BHT/MeOH: 500mg/liter). Hel filet (uten skinn) ble homogenisert ved bruk av Ultra-Turrax (IKA, Staufen, Tyskland).

3.4. Kjemikalier

Kjemikalier var om ikke annet nevnt fra Sigma-Aldrich Inc., (Steinheim, Tyskland). Benzokain (ACD Pharmaceuticals AS, Norge), diklormetan ($\geq 99.9\%$, puriss p.a.), heptan ($\geq 99\%$, puriss p.a.), saltsyre ($\geq 37\%$ puriss p.a.), metanol ($\geq 99.8\%$ puriss p.a.), svovelsyre (95-97% puriss p.a.), natriumklorid ($\geq 99.5\%$ puriss p.a.), kaliumklorid ($\geq 99.8\%$ puriss p.a.), heparin LEO 5000 IE/ml (LEO Pharma AS, Danmark) og butylhydroxytoluene (BHT).

Fettsyrestandarder:

PUFA1, PUFA2, PUFA3. (Supelco Analytical, Bellefonte, PA, USA)

GLC411 (Nu-Chek Prep, Inc. Elysan MN, USA)

Heptadecanoic acid (internstandard, 17:0)

3.5. Analyser

3.5.1. Fettekstraksjon

Ekstraksjon av fett fra fôret ble gjennomført med metoden beskrevet av Folch *et al.*, (1957). Fôrpellet (1 g) ble veid ut i teflonrør og nøyaktig vekt ble notert. 19 ml DCM/MeOH (2:1 v/v) og 1 ml (10 mg/ml) internstandard (17:0) i DCM/MeOH (2:1 v/v) ble tilført fôrpelleten. Prøven ble homogenisert med Ultra-Turrax og deretter blandet i 30 min på en ristemaskin (Multi Reax, Heidolph). Løsningen ble deretter filtrert over Whatman-foldefilter (150mm diameter, 597 1/2) og tilbake til teflonrøret. 4 ml 0.9% NaCl ble tilført, ristet med vortex og deretter sentrifugert ved

2000g i 10 min (Multifuge 1 S-R, Heraeus, Tyskland). Løsningen skilte seg i to faser; den øvre fasen av vann/MeOH og nedre DCM-fase som inneholdt lipider. Vann/MeOH pipetteres vekk, mens DCM/lipid-fasen ble overført til forhåndsveide rundkolber. Rundkolbene ble satt på rotavapor (30 °C, 100 bar) (RV 10, IKA, Staufen, Tyskland) og dampet tørr. Rundkolbene ble veid på nytt og fettinnholdet i fôret ble beregnet.

3.5.2. Fettsyreanalyse

Metylering av olje ble gjort med metoden beskrevet av Stoffel *et al.*, (1978) Olje ble løst ut i DCM/MeOH (2:1 v/v) til 10 mg/ml. 100 µl prøve ble overført til lufttette Kimax-rør sammen med 0.9 ml DCM og 2 ml 2% H₂SO₄. Prøvene ble satt på varmeblokk i 1 time ved cirkaa 100 °C. 3.5 ml heptan og 3.5 ml 5% NaCl ble tilført løsningen og blandet godt. Det ble dannet to faser, der den øvre heptan/lipid-fasen ble pipettert over i nye rør og deretter dampet tørr med N₂-gass. De tørre olje-prøvene ble tilført 100 µl heptan og overført til analyserør for gasskromatografi.

Analyse av fettsyresammensetning i de ulike organene ble gjort etter direkte metylering som beskrevet av Viga & Grahl-Nielsen (1990) og modifisert av Dulavik *et al.*, (1998). Fettsyreanalyse av filet ble gjennomført ved at 200 mg prøve ble tilført 8 ml (2M) HCl/MeOH med 0.05% BHT til lufttette Kimax-rør og satt på varmeblokk i 2 timer ved 110 °C. Prøvene ble deretter dampet ned til rundt 4 ml under N₂-gass. 4 ml H₂O og 20 ml heptan ble tilført prøverørene og sentrifugert (Multifuge 1 S-R, Heraeus, Tyskland). Etter sentrifugering ble den øvre heptan/lipid-fasen pipettert over i nyre rør og 4 ml ble tatt ut og dampet tørr med N₂-gass. Prøvene ble deretter løst ut i 50 µl heptan og overført til analyserør for gasskromatografi.

Fettsyreanalyse av hjernevev ble gjennomført ved at 40 mg prøve ble tilført 1.6 ml (2M) HCl/MeOH med 0.05% BHT til lufttette Kimax-rør og satt på varmeblokk i 2 timer ved 110 °C. Prøvene ble deretter dampet ned til rundt 0.8 ml under N₂-gass. 0.8 ml H₂O og 4 ml heptan ble tilført prøverørene og sentrifugert (Multifuge 1 S-R, Heraeus, Tyskland). Etter sentrifugering ble den øvre heptan/lipid-fasen pipettert over i nyre rør og 2 ml ble tatt ut og dampet tørr med N₂-gass. Prøvene ble deretter løst ut i 50 µl heptan og overført til analyserør for gasskromatografi.

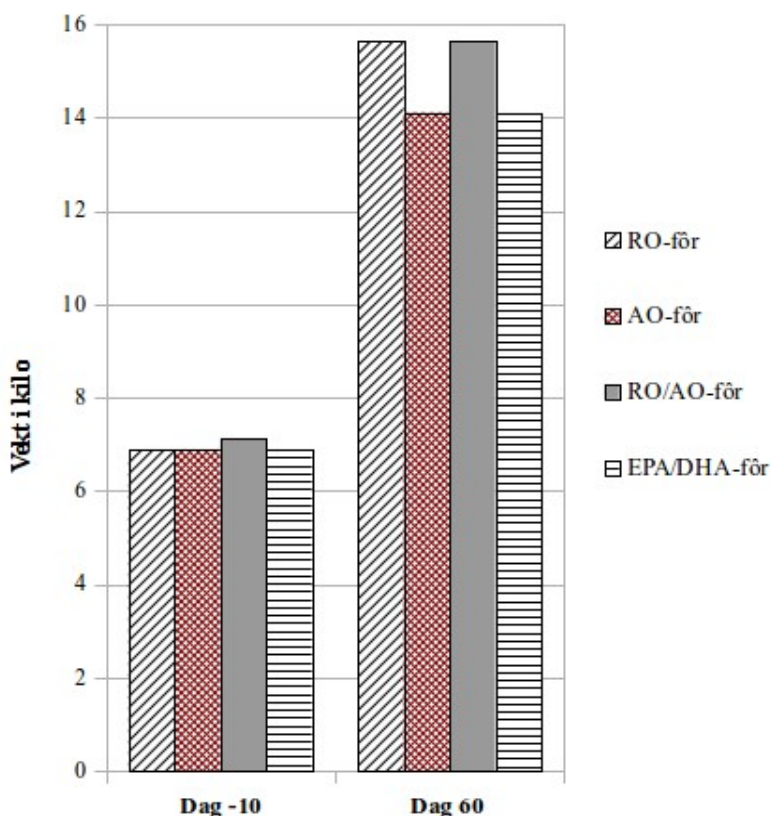
Fettsyreanalyse av blod ble gjort ved at 50 µl blod og 1 ml (0.5M) HCl/MeOH ble overført til lufttette glassrør og satt på varmeblokk i 1 time ved 70 °C. Prøven ble så løst ut i 1 ml H₂O, 1 ml KCl og 2 ml heptan, og deretter sentrifugert (Multifuge 1 S-R, Heraeus, Tyskland) ved 1000g i 5 min. Det ble dannet to faser, der den øvre heptan/lipid-fasen ble pipettert over i eppendorfrør og sentrifugert på ny ved 25 000 g i 5 min (Eppendorf Centrifuge, 5417R, Hamburg, Tyskland), for å få vekk lyserte blodcellerester. Prøven ble deretter pipettert over i nye rør og dampet tørr med N₂-gass. Den tørre prøven ble deretter løst ut i 50 µl heptan og overført til analyserør for

gasskromatografi. De metylerte fettsyrene ble separert ved å bruke en gasskromatograf (Agilent 6890N med en 7638B autoinjektor, Agilent Technologies, Santa Clara, CA, USA) med en kapillærkolonne (CP7419 50 m x 25 µm, Varian Inc., Middelburg, Nederland). Separasjonen foregikk med helium som bærerergass. Fettsyrene ble identifisert ved å sammenligne retensjonstid mot kjente fettsyrestandarder; PUFA1, PUFA2, PUFA3 og GLC411. For filet, hjerne og blod ble 8 parallelle prøver ved hvert uttak analysert. Fett i fôrpelletene ble analysert på 3 parallelle prøver.

4 Resultater

4.1. Bulkvekt av fisk fôret med forsøksfôr

I figur 5 viser totalvekten (bulkvekten) ved starten av akklimatiseringsperioden (Dag -10) og etter 60 dagers fôring med de 4 fôrtyperne. Ved Dag 60 var bulkvekten i RO og RO/AO-karene på 15.6 kg mens den var på 14,1 kg i både AO og EPA/DHA karene. Snittvekten på fiskene var ved Dag 60 på følgende; RO og RO/AO = 130g; AO og EPA/DHA = 117g.

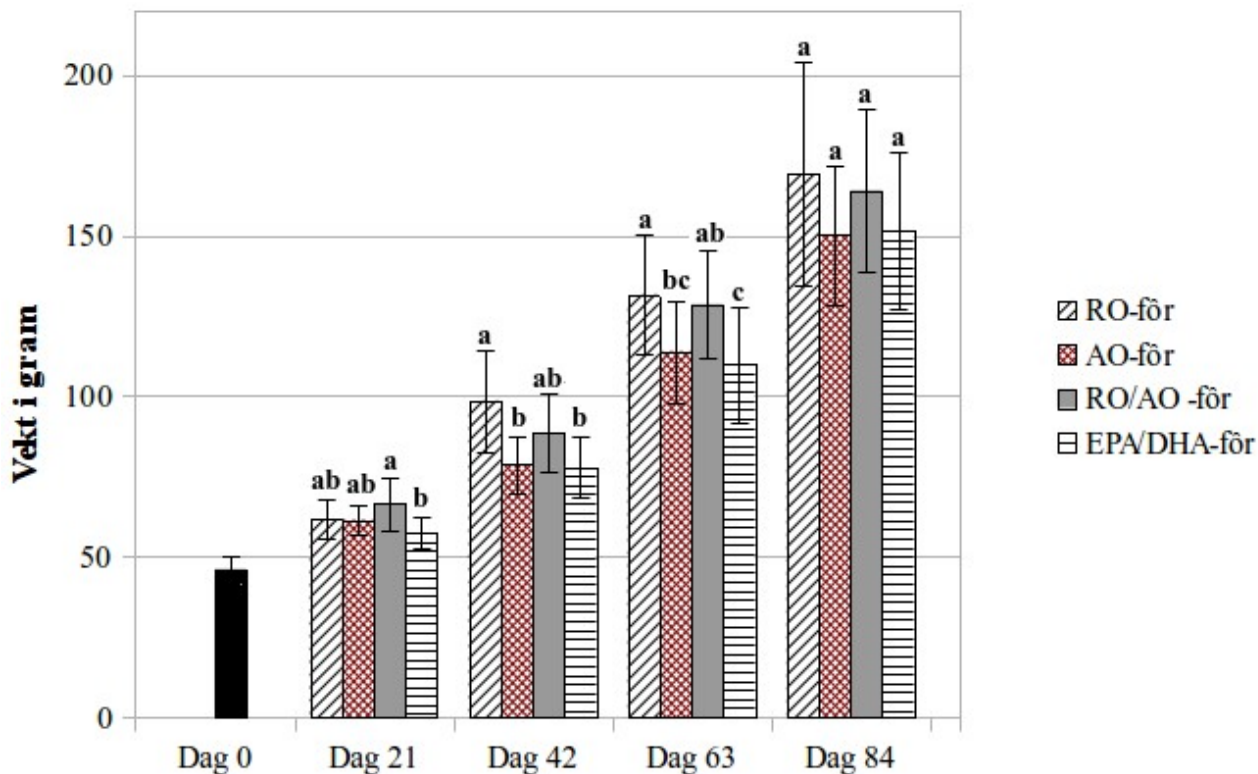


Figur 5: Bulkvekt av fisk ved dag -10 (pre-forsøk) og dag 60. Dag -10 = 150 fisk; dag 60 = 120 fisk.

Ut fra figur 5 ser vi at totalvekten av alle fiskegruppene økte i løpet av fôringsperioden. Størst vektøkning ble observert i karene som hadde tilsatt rapsolje i fôret, RO og RO/AO-fôret, med en økning i snittvekt på 84,5g og 82,8g. Fiskene som ble fôret med marine oljer/fettsyrer, AO og EPA/DHA-fôret, hadde en økning i snittvekt på 71.6g for begge gruppene ved Dag 60. Den spesifikke vekst hastigheten (SGR) fra Dag -10 til Dag 60 var på følgende: RO = 1,49; AO og EPA/DHA = 1,34 og RO/AO = 1,44.

4.2. Vektøkning til fisk fôret med forsøksfôr

Figur 6 viser gjennomsnittsvekt for fisk (n=10) som er fôret med 4 ulike dietter (RO, AO, RO/AO, EPA/DHA), og veid på 4 ulike tidspunkt etter forsøksstart. På Dag 0 ble det målt snittvekt av 10 normalfisk, dvs fisk før fôringsforsøket startet.



Figur 6: Vekstutvikling i løpet av 3 måneder hos laks fôret på 4 ulike dietter. Gjennomsnittsverdier \pm standardavvik (n=10). RO; rapsolje-diett, AO; ansjosolje-diett, RO/AO; raps- og ansjosolje-diett EPA/DHA; EPA og DHA anriket diett. Ved dag 0 ble 10 fisk veid. Forskjellige bokstaver (a, b, c) ved samme tid viser signifikante forskjeller ($p < 0.05$) mellom gruppene.

Resultatene tyder at fôr med rapsolje ga høyere vekst enn fôr som inneholdt marin olje eller EPA/DHA konsentrat. Det var imidlertid ingen systemiske signifikante forskjeller. Etter 21 dager hadde RO/AO gruppen signifikant høyere vekt enn EPA/DHA-gruppen. Etter 42 og 63 dagers fôring viste RO-gruppen signifikant høyere vekt enn AO og EPA/DHA gruppene, mens RO/AO gruppen bare var signifikant forskjellig fra EPA/DHA gruppen ved Dag 63. Ved avslutning av forsøket (Dag 84) var det ingen signifikante forskjeller mellom noen av gruppene.

4.3. Fettsyresammensetning i forsøksfôr

Fettsyresammensetningen ble analysert i fôret (Fôr 0) gitt fiskene før forsøksstart og i de 4 ulike forsøksfôrene (Tabell 3). Fôr 0 inneholdt 23,1% mettede fettsyrer mens rapsoljefôret (RO), ansjosoljefôret (AO), rapsolje/ansjosoljefôret (RO/AO) og EPA/DHA-fôret inneholdt henholdsvis 14,7, 38,3, 25,2 og 19,1% av denne type fettsyrer. I samme rekkefølge inneholdt fôrene 41,5, 50,3, 24,1, 37,4 og 18,4% enumettede fettsyrer. Den dominerende mettede og enumettede fettsyren i alle 5 fôrene var henholdsvis palmitinsyre (16:0) og oljesyre (18:1n-9).

Tabell 3: Fettsyresammensetning (areal %) i de ulike fôrene. Fôr 0 = Nutra Olympic; RO = rapsolje-fôr; AO = ansjosolje-fôr; RO/AO = raps- ansjosolje-fôr; EPA/DHA = EPA og DHA fôr. Lc-HUFA = Langkjedede flerumettede n-3 fettsyrer. Verdiene presentert er gjennomsnitt \pm SD (n-3).

Fettsyre	Fôr 0	RO	AO	RO/AO	EPA/DHA
14:0	5,3 \pm 0,1	2,9 \pm 0,8	9,3 \pm 0,2	4,7 \pm 0,3	3,5 \pm 0,1
16:0	14,8 \pm 0,2	9,7 \pm 0,3	24,3 \pm 0,7	17,1 \pm 0,9	10,8 \pm 0,4
18:0	3,0 \pm 0,0	2,1 \pm 0,0	4,7 \pm 0,1	3,4 \pm 0,2	4,9 \pm 0,2
Σ mettet	23,1	14,7	38,3	25,2	19,1
16:1 n-7	5,8 \pm 0,0	1,4 \pm 0,1	7,0 \pm 0,0	4,8 \pm 0,0	2,4 \pm 0,0
18:1 n-7	3,1 \pm 0,0	3,0 \pm 0,1	2,6 \pm 0,1	3,0 \pm 0,1	2,9 \pm 0,0
18:1 n-9	31,7 \pm 0,1	45,1 \pm 1,3	13,8 \pm 0,8	29,1 \pm 0,6	11,9 \pm 0,3
22:1 n-11	0,9 \pm 0,0	0,8 \pm 0,2	0,7 \pm 0,0	0,4 \pm 0,0	1,3 \pm 0,0
Σ enumettet	41,5	50,3	24,1	37,4	18,4
18:2 n-6	11,0 \pm 0,0	17,3 \pm 0,6	4,5 \pm 0,2	10,8 \pm 0,1	4,4 \pm 0,1
22:4 n-6	0,3 \pm 0,0	2,4 \pm 0,7	2,0 \pm 0,2	0,6 \pm 0,2	1,4 \pm 0,2
Σ omega-6	11,4	19,7	6,5	11,4	5,8
18:3 n-3	4,6 \pm 0,0	7,9 \pm 0,2	1,0 \pm 0,1	4,2 \pm 0,1	0,9 \pm 0,1
18:4 n-3	2,3 \pm 0,0	1,4 \pm 0,1	1,4 \pm 0,1	1,0 \pm 0,0	1,4 \pm 0,0
20:5 n-3	7,5 \pm 0,1	1,8 \pm 0,2	13,5 \pm 0,1	10,0 \pm 0,3	27,3 \pm 0,3
22:5 n-3	1,3 \pm 0,0	0,2 \pm 0,0	1,6 \pm 0,0	1,2 \pm 0,0	3,1 \pm 0,0
22:6 n-3	6,0 \pm 0,0	2,4 \pm 0,3	9,1 \pm 0,0	7,3 \pm 0,1	21,1 \pm 0,2
Σ Lc-HUFA	14,8	4,4	24,2	18,4	51,5

Fôr 0 inneholdt 11,0% 18:2n-6, 4,6% 18:3n-3 og 14,8% Lc-HUFA (20:5n-3, 22:5n-3 og 22:6n-3). Fôret tilsatt rapsolje (RO) hadde 17,3% 18:2n-6, 7,9% 18:3n-3 og 4,4% Lc-HUFA mens de tilsvarende tallene for fôret med ansjosolje (AO) var 4,5, 1,0 og 24,2%. Fôret med blandingen av rapsolje og ansjosolje (RO/AO) inneholdt 10,8% 18:2n-6, 4,2% 18:3n-3 og 18,4% Lc-HUFA. Tilsvarende tall for EPA/DHA fôret var 4,4, 0,9 og 51,5%.

4.4. Fettsyresammensetning i filet

Tabell 4, 5, 6, og 7 viser endring fettsyresammensetningen i filet hos fisk fôret på RO, AO, RO/AO og EPA/DHA-diett igjennom en fôringsperiode på 84 dager.

Tabell 4: Fettsyresammensetning (areal-%) i filet hos fisk fôret med rapsolje-fôr (RO). Fettsyresammensetningen ble analysert ved ulike tidspunkt i fôringsperioden på 84 dager.

Fettsyre	Dag 0 (n=8)	Dag 21 (n=8)	Dag 42 (n=7)	Dag 63 (n=8)	Dag 84 (n=7)
14:0	2,6 ± 0,2	2,3 ± 0,3	2,5 ± 0,2	1,5 ± 0,1	1,6 ± 0,1
16:0	14,7 ± 0,6	13,2 ± 0,5	12,8 ± 0,4	12,2 ± 0,3	12,2 ± 0,4
18:0	3,5 ± 0,3	3,1 ± 0,3	3,1 ± 0,2	3,4 ± 0,1	3,2 ± 0,3
∑ mettet	20,8 ± 0,9	18,5 ± 1,0	18,4 ± 0,5	17,1 ± 0,4	17,0 ± 0,8
16:1 n-7	4,4 ± 2,3	4,2 ± 0,4	2,7 ± 0,3	2,8 ± 0,2	2,4 ± 0,2
18:1 n-7	2,7 ± 0,1	3,0 ± 0,1	3,1 ± 0,1	3,3 ± 0,0	3,3 ± 0,0
18:1 n-9	23,9 ± 1,5	32,2 ± 1,0	38,1 ± 1,3	42,3 ± 0,7	42,0 ± 1,4
20:1 n-9	2,5 ± 0,3	2,3 ± 0,3	2,5 ± 0,2	2,3 ± 0,1	1,9 ± 0,1
22:1 n-9	1,1 ± 0,1	1,0 ± 0,0	0,8 ± 0,1	0,8 ± 0,0	0,8 ± 0,0
∑ enumettet	34,6 ± 1,8	42,8 ± 1,2	47,2 ± 1,4	51,5 ± 0,8	50,3 ± 1,4
18:2 n-6	8,0 ± 0,4	11,5 ± 0,6	13,6 ± 0,6	14,2 ± 0,2	15,1 ± 0,5
20:4 n-6	0,9 ± 0,1	0,8 ± 0,3	0,6 ± 0,1	0,5 ± 0,1	0,6 ± 0,1
∑ omega-6	8,9 ± 0,4	12,4 ± 0,8	14,2 ± 0,6	14,6 ± 0,3	15,7 ± 0,5
18:3 n-3	3,2 ± 0,5	4,5 ± 0,4	4,9 ± 1,5	5,1 ± 0,1	5,8 ± 0,3
20:5 n-3	4,8 ± 0,3	3,3 ± 0,3	2,3 ± 0,3	1,7 ± 0,1	2,0 ± 0,3
22:5 n-3	1,4 ± 0,2	1,1 ± 0,1	0,8 ± 0,2	0,6 ± 0,0	0,7 ± 0,1
22:6 n-3	26,4 ± 1,3	17,5 ± 0,7	12,0 ± 1,5	9,3 ± 0,6	8,5 ± 0,9
∑ Lc-HUFA	32,5 ± 1,5	21,9 ± 1,0	15,2 ± 2,0	11,7 ± 0,8	11,2 ± 1,4

I filet hos fisk fôret på RO-fôr (tabell 4) ble innholdet av mettede fettsyrer redusert fra 20,8 til 17,0 % i løpet av fôringsperioden. Innholdet av enumettede fettsyrer økte fra 34,6 til 50,3 %. For fettsyrene 18:2n-6 og 18:3n-3 økte innholdet henholdsvis fra 8,0 til 15,1 % og fra 3,2 til 5,8 %. Innholdet av Lc-HUFA (20:5n-3, 22:5n-3 og 22:6n-3) ble redusert fra 32,5 til 11,2 %.

Tabell 5: Fettsyresammensetning (areal-%) i filet hos fisk fôret med ansjosolje-fôr (AO). Fettsyresammensetningen ble analysert ved ulike tidspunkt i fôringsperioden på 84 dager.

Fettsyre	Dag 0 (n=8)	Dag 21 (n=7)	Dag 42 (n=8)	Dag 63 (n=6)	Dag 84 (n=7)
14:0	2,6 ± 0,2	3,7 ± 0,2	5,2 ± 0,2	6,2 ± 0,4	5,8 ± 0,3
16:0	14,7 ± 0,6	16,1 ± 0,1	17,2 ± 0,4	17,6 ± 0,5	18,8 ± 0,4
18:0	3,5 ± 0,3	3,9 ± 0,1	3,8 ± 0,2	3,7 ± 0,3	4,1 ± 0,3
Σ mettet	20,8 ± 0,9	23,7 ± 0,2	26,2 ± 0,5	27,4 ± 0,5	28,7 ± 0,7
16:1 n-7	4,4 ± 2,3	5,7 ± 0,7	6,3 ± 0,4	8,6 ± 1,1	6,7 ± 0,3
18:1 n-7	2,7 ± 0,1	3,1 ± 0,1	3,2 ± 0,1	3,1 ± 0,2	3,3 ± 0,1
18:1 n-9	23,9 ± 1,5	23,6 ± 0,5	22,0 ± 0,9	19,2 ± 1,1	18,3 ± 0,6
20:1 n-9	2,5 ± 0,3	2,5 ± 0,1	2,2 ± 0,2	1,7 ± 0,2	1,7 ± 0,1
22:1 n-9	1,1 ± 0,1	1,1 ± 0,0	1,1 ± 0,0	1,0 ± 0,0	1,0 ± 0,0
Σ enumettet	34,6 ± 1,8	36,0 ± 1,1	34,9 ± 1,1	33,6 ± 0,6	31,0 ± 0,8
18:2 n-6	8,0 ± 0,4	7,5 ± 0,2	7,3 ± 0,2	6,5 ± 0,3	6,1 ± 0,2
20:4 n-6	0,9 ± 0,1	0,9 ± 0,0	0,9 ± 0,1	1,0 ± 0,0	1,1 ± 0,0
Σ omega-6	8,9 ± 0,4	8,5 ± 0,2	8,2 ± 0,2	7,5 ± 0,3	7,2 ± 0,2
18:3 n-3	3,2 ± 0,5	2,6 ± 0,1	2,4 ± 0,2	1,9 ± 0,1	1,4 ± 0,3
20:5 n-3	4,8 ± 0,3	5,9 ± 0,3	7,4 ± 0,4	9,0 ± 0,5	9,1 ± 0,4
22:5 n-3	1,4 ± 0,2	1,9 ± 0,1	2,5 ± 0,1	2,7 ± 0,1	3,2 ± 0,1
22:6 n-3	26,4 ± 1,3	21,4 ± 1,6	18,5 ± 0,9	17,9 ± 0,7	19,3 ± 0,6
Σ Lc-HUFA	32,5 ± 1,5	29,2 ± 1,4	28,4 ± 1,3	29,6 ± 1,0	31,7 ± 0,8

I filet hos fisk fôret med AO-fôr (tabell 5) økte innholdet av mettede fettsyrer fra 20,8 til 28,7 % i fôringsperioden på 84 dager, mens innholdet av enumettet fettsyrer ble redusert fra 34,6 til 31,0 %. Innholdet av fettsyrene 18:2n-6 og 18:3n-3 ble redusert fra henholdsvis 8,0 til 6,1 % og fra 3,2 til 1,4 %. Det totale innholdet av Lc-HUFA var omtrent konstant i fôringsperioden, mellom 28,4 og 32,5 %. EPA økte imidlertid fra 4,8 til 9,1 %, mens DHA ble redusert fra 26,4 til 19,3 %.

Tabell 6: Fettsyresammensetning (areal-%) i filet hos fisk fôret med blanding av rapsolje og ansjosolje-fôr (RO/AO). Fettsyresammensetningen ble analysert ved ulike tidspunkt i fôringsperioden på 84 dager.

Fettsyre	Dag 0 (n=8)	Dag 21 (n=7)	Dag 42 (n=8)	Dag 63 (n=7)	Dag 84 (n=8)
14:0	2,6 ± 0,2	3,5 ± 0,5	4,3 ± 0,4	4,3 ± 0,2	4,0 ± 0,1
16:0	14,7 ± 0,6	15,3 ± 0,5	16,0 ± 0,3	16,0 ± 0,3	16,4 ± 0,3
18:0	3,5 ± 0,3	3,7 ± 0,3	3,6 ± 0,2	3,6 ± 0,1	3,9 ± 0,1
∑ mettet	20,8 ± 0,9	22,5 ± 0,5	23,9 ± 0,5	23,9 ± 0,5	24,3 ± 0,4
16:1 n-7	4,4 ± 2,3	6,5 ± 1,3	5,2 ± 0,7	4,9 ± 0,2	4,4 ± 0,1
18:1 n-7	2,7 ± 0,1	2,8 ± 0,1	3,1 ± 0,1	3,2 ± 0,0	3,4 ± 0,1
18:1 n-9	23,9 ± 1,5	24,1 ± 1,6	27,6 ± 1,1	28,0 ± 0,6	28,5 ± 0,7
20:1 n-9	2,5 ± 0,3	2,0 ± 0,5	1,9 ± 0,2	1,7 ± 0,1	1,9 ± 0,1
22:1 n-9	1,1 ± 0,1	0,9 ± 0,3	0,8 ± 0,3	0,9 ± 0,0	0,9 ± 0,0
∑ enumettet	34,6 ± 1,8	36,3 ± 2,4	38,6 ± 1,4	38,7 ± 0,9	39,1 ± 0,9
18:2 n-6	8,0 ± 0,4	8,2 ± 0,7	9,6 ± 0,4	10,0 ± 0,2	9,9 ± 0,1
20:4 n-6	0,9 ± 0,1	0,8 ± 0,2	0,6 ± 0,2	0,8 ± 0,0	0,8 ± 0,0
∑ omega-6	8,9 ± 0,4	9,0 ± 0,6	10,3 ± 0,4	10,8 ± 0,2	10,6 ± 0,1
18:3 n-3	3,2 ± 0,5	3,3 ± 0,3	3,7 ± 0,2	3,9 ± 0,2	3,6 ± 0,1
20:5 n-3	4,8 ± 0,3	5,3 ± 0,2	5,4 ± 0,3	6,0 ± 0,3	6,0 ± 0,2
22:5 n-3	1,4 ± 0,2	1,6 ± 0,1	1,8 ± 0,1	1,9 ± 0,1	2,1 ± 0,0
22:6 n-3	26,4 ± 1,3	21,9 ± 2,8	16,4 ± 1,6	14,9 ± 1,0	14,2 ± 0,9
∑ Lc-HUFA	32,5 ± 1,5	28,8 ± 3,1	23,6 ± 1,7	22,7 ± 1,4	22,3 ± 1,1

I filet hos fisk fôret på RO/AO-fôr (tabell 6) økte innholdet av mettede og enumettede fettsyrer henholdsvis fra 20,8 til 24,3 % og fra 34,6 til 39,1 %. Innholdet av 18:2n-6 og 18:3n-3 hadde en svak økning, fra henholdsvis 8,0 til 9,9 % og fra 3,2 til 3,6 %. Det totale innholdet av Lc-HUFA ble redusert fra 32,5 ved start til 22,3 % ved slutten av fôringsperioden. Innholdet av EPA og DPA økte svakt henholdsvis fra 4,8 til 6,0 % og 1,4 til 2,1 %. Innholdet av DHA ble imidlertid kraftig redusert fra 26,4 til 14,2 %.

Tabell 7: Fettsyresammensetning (areal-%) i filet hos fisk fôret med EPA/DHA-fôr. Fettsyresammensetningen ble analysert ved ulike tidspunkt i fôringsperioden på 84 dager.

Fettsyre	Dag 0 (n=8)	Dag 21 (n=7)	Dag 42 (n=7)	Dag 63 (n=6)	Dag 84 (n=6)
14:0	2,6 ± 0,2	1,6 ± 0,9	2,8 ± 0,2	2,1 ± 0,1	1,8 ± 0,1
16:0	14,7 ± 0,6	12,4 ± 0,5	13,1 ± 0,1	11,9 ± 0,1	11,6 ± 0,3
18:0	3,5 ± 0,3	3,8 ± 0,6	3,8 ± 0,3	4,5 ± 0,2	4,8 ± 0,3
∑ mettet	20,8 ± 0,9	17,7 ± 1,1	19,8 ± 0,4	18,5 ± 0,3	18,3 ± 0,6
16:1 n-7	4,4 ± 2,3	4,7 ± 2,7	3,9 ± 0,3	2,8 ± 0,2	2,6 ± 0,2
18:1 n-7	2,7 ± 0,1	2,8 ± 0,2	3,0 ± 0,1	3,0 ± 0,1	3,1 ± 0,1
18:1 n-9	23,9 ± 1,5	23,4 ± 1,2	20,8 ± 0,8	16,2 ± 0,5	15,1 ± 0,6
20:1 n-9	2,5 ± 0,3	2,0 ± 0,7	1,7 ± 0,1	1,5 ± 0,1	1,4 ± 0,2
22:1 n-9	1,1 ± 0,1	0,9 ± 0,6	1,2 ± 0,1	1,4 ± 0,1	1,5 ± 0,2
∑ enumettet	34,6 ± 1,8	33,8 ± 1,4	30,7 ± 1,0	25,0 ± 0,9	23,6 ± 0,8
18:2 n-6	8,0 ± 0,4	8,2 ± 0,4	7,5 ± 0,4	5,6 ± 0,8	5,7 ± 0,2
20:4 n-6	0,9 ± 0,1	0,6 ± 0,3	1,0 ± 0,0	1,2 ± 0,0	1,3 ± 0,0
∑ omega-6	8,9 ± 0,4	8,8 ± 0,4	8,5 ± 0,4	6,9 ± 0,9	7,0 ± 0,2
18:3 n-3	3,2 ± 0,5	3,1 ± 0,4	2,4 ± 0,2	1,7 ± 0,1	1,4 ± 0,1
20:5 n-3	4,8 ± 0,3	9,3 ± 0,7	12,2 ± 0,4	17,6 ± 0,7	18,5 ± 1,1
22:5 n-3	1,4 ± 0,2	2,4 ± 0,3	3,4 ± 0,2	4,4 ± 0,2	5,0 ± 0,3
22:6 n-3	26,4 ± 1,3	24,9 ± 2,0	22,9 ± 1,1	25,9 ± 0,4	26,1 ± 0,7
∑ Lc-HUFA	32,5 ± 1,5	36,6 ± 2,1	38,5 ± 1,6	47,9 ± 0,7	49,6 ± 1,2

I filet hos fisk fôret med EPA/DHA-fôr (tabell 7) ble innholdet av mettede og enumettede fettsyrer redusert fra henholdsvis 20,8 til 18,3% og fra 34,6 til 23,6% i fôringsperioden. Linolsyre (18:2n-6) og linolensyre (18:3n-3), ble henholdsvis redusert fra 8,0 til 5,7 % og fra 3,2 til 1,4 %. Innholdet av Lc-HUFA økte kraftig fra 32,5 til 49,6 %. Av de individuelle Lc-HUFA økte EPA og DPA fra henholdsvis 4,8 til 18,5 % og 1,4 til 5,0 %. Innholdet av DHA var 26,4% ved Dag 0 og 26,1 % ved Dag 84.

4.5. Fettsyresammensetning i blod

I helblod hos fisk fôret med rapsolje-fôr var innholdet av mettede fettsyrer noenlunde konstant igjennom hele fôringsforsøket med 23,0% ved Dag 0 og 22,2% ved Dag 84 (tabell 8). En svak økning av enumettede fettsyrer ble observert og dette ble i hovedsak forårsaket av økning av 18:1n-9 fra 15,6 til 23,9 %.

Tabell 8: Fettsyresammensetning (areal-%) i blod hos fisk fôret med rapsolje-fôr (RO). Fettsyresammensetning ble analysert ved ulike tidspunkt i fôringsperioden på 84 dager.

Fettsyre	Dag 0 (n=7)	Dag 21 (n=5)	Dag 42 (n=6)	Dag 63 (n=8)	Dag 84 (n=8)
14:0	1,4 ± 0,1	0,5 ± 0,0	0,9 ± 0,1	0,8 ± 0,1	0,5 ± 0,4
16:0	18,0 ± 0,8	15,7 ± 0,5	16,2 ± 0,9	15,9 ± 0,3	17,6 ± 0,7
18:0	3,5 ± 0,2	4,1 ± 0,2	4,6 ± 1,4	3,8 ± 0,1	4,0 ± 0,9
∑ mettet	23,0 ± 1,0	20,2 ± 0,7	21,6 ± 1,4	20,4 ± 0,4	22,2 ± 1,6
16:1 n-7	3,2 ± 1,2	3,0 ± 0,4	3,3 ± 0,9	1,0 ± 0,1	1,4 ± 0,2
18:1 n-7	2,0 ± 0,1	1,9 ± 0,0	1,7 ± 0,0	1,7 ± 0,1	1,1 ± 0,3
18:1 n-9	15,6 ± 0,9	25,7 ± 1,2	21,4 ± 2,0	21,3 ± 0,8	23,9 ± 1,9
20:1 n-9	2,1 ± 0,2	1,9 ± 0,1	1,4 ± 0,3	1,6 ± 0,1	0,8 ± 0,2
22:1 n-9	1,1 ± 0,1	0,8 ± 0,1	1,4 ± 1,0	0,7 ± 0,1	0,3 ± 0,1
∑ enumettet	24,0 ± 1,4	33,3 ± 1,1	29,2 ± 1,6	26,3 ± 1,0	27,5 ± 2,3
18:2 n-6	3,8 ± 0,2	8,9 ± 0,3	7,9 ± 0,6	8,5 ± 0,2	8,9 ± 0,3
20:4 n-6	2,1 ± 0,1	2,1 ± 0,2	2,3 ± 0,5	3,0 ± 0,1	2,2 ± 0,4
∑ omega-6	6,0 ± 0,1	11,0 ± 0,2	10,2 ± 1,1	11,5 ± 0,2	11,1 ± 0,5
18:3 n-3	1,2 ± 0,1	2,3 ± 0,1	2,1 ± 0,2	2,5 ± 0,2	2,1 ± 0,7
20:5 n-3	6,3 ± 0,4	4,1 ± 0,3	4,7 ± 0,5	5,7 ± 0,3	5,3 ± 1,0
22:5 n-3	1,2 ± 0,1	0,9 ± 0,0	0,8 ± 0,1	0,9 ± 0,0	0,5 ± 0,4
22:6 n-3	33,0 ± 2,2	26,4 ± 1,3	29,9 ± 2,1	31,5 ± 1,0	30,9 ± 1,9
∑ Lc-HUFA	40,5 ± 2,4	31,4 ± 1,5	35,5 ± 1,6	38,1 ± 1,0	36,6 ± 2,3

Linolsyre (18:2n-6) og linolensyre (18:3n-3) økte henholdsvis fra 3,8 til 8,9 % og fra 1,2 til 2,1 %. For Lc-HUFA ble innholdet redusert fra 40,5 til 36,6 % i blod og dette ble forårsaket av en svak prosentvis nedgang av alle Lc-HUFA.

I helblod hos fisk fôret med ansjosolje-fôr var innholdet av mettede fettsyrer noenlunde konstant med 23,0 % ved Dag 0 og 25,4 % ved Dag 84 (tabell 9). Innholdet av enumettede fettsyrer ble redusert fra 24,0 % ved Dag 0 til 13,9 % ved Dag 84.

Tabell 9: Fettsyresammensetning (areal-%) i blod hos fisk fôret med ansjosolje-fôr (AO). Fettsyresammensetning ble analysert ved ulike tidspunkt i fôringsperioden på 84 dager.

Fettsyre	Dag 0 (n=7)	Dag 21 (n=5)	Dag 42 (n=7)	Dag 63 (n=8)	Dag 84 (n=8)
14:0	1,4 ± 0,1	2,2 ± 0,1	1,8 ± 0,2	2,0 ± 0,1	1,9 ± 0,2
16:0	18,0 ± 0,8	18,7 ± 1,1	17,7 ± 0,3	18,0 ± 0,8	19,0 ± 0,7
18:0	3,5 ± 0,2	5,0 ± 1,1	3,4 ± 1,3	3,9 ± 0,7	4,5 ± 0,1
∑ mettet	23,0 ± 1,0	25,9 ± 2,2	23,0 ± 2,4	23,9 ± 1,4	25,4 ± 0,8
16:1 n-7	3,2 ± 1,2	4,8 ± 0,7	3,5 ± 0,4	2,8 ± 0,2	3,1 ± 0,3
18:1 n-7	2,0 ± 0,1	1,8 ± 0,1	2,5 ± 2,0	1,6 ± 0,1	1,7 ± 0,1
18:1 n-9	15,6 ± 0,9	10,0 ± 0,9	8,2 ± 2,1	6,8 ± 0,5	8,2 ± 2,2
20:1 n-9	2,1 ± 0,2	1,1 ± 0,2	0,6 ± 0,4	0,6 ± 0,1	0,5 ± 0,2
22:1 n-9	1,1 ± 0,1	0,7 ± 0,0	0,9 ± 0,9	0,4 ± 0,2	0,4 ± 0,1
∑ enumettet	24,0 ± 1,4	18,4 ± 1,7	15,8 ± 1,6	12,3 ± 0,7	13,9 ± 2,5
18:2 n-6	3,8 ± 0,2	2,5 ± 0,4	2,4 ± 0,5	2,1 ± 0,1	2,3 ± 0,7
20:4 n-6	2,1 ± 0,1	2,7 ± 0,1	2,8 ± 0,8	3,2 ± 0,1	3,1 ± 0,3
∑ omega-6	6,0 ± 0,1	5,2 ± 0,4	5,2 ± 0,7	5,3 ± 0,2	5,5 ± 0,4
18:3 n-3	1,2 ± 0,1	0,5 ± 0,1	0,8 ± 0,7	0,2 ± 0,1	0,4 ± 0,3
20:5 n-3	6,3 ± 0,4	12,4 ± 0,5	13,3 ± 0,5	14,7 ± 1,2	13,6 ± 1,2
22:5 n-3	1,2 ± 0,1	2,4 ± 0,1	2,5 ± 0,1	2,5 ± 0,1	2,8 ± 0,2
22:6 n-3	33,0 ± 2,2	33,1 ± 0,9	37,1 ± 1,4	39,2 ± 1,2	37,1 ± 1,8
∑ Lc-HUFA	40,5 ± 2,4	48,0 ± 1,0	52,8 ± 2,6	56,5 ± 1,4	53,6 ± 2,7

Linolsyre (18:2n-6) og linolensyre (18:3n-3) ble redusert henholdsvis fra 3,8 til 2,3 % og fra 1,2 til 0,4 %. For Lc-HUFA økte innholdet fra 40,5 til 53,6 %. Alle Lc-HUFA bidrog til dette, men EPA hadde den største økningen fra 6,3 til 13,6 %.

I helblod hos fisk fôret med blandingen av rapsolje og ansjosolje-fôr var innholdet av mettede fettsyrer konstant, cirka 23 % igjennom hele forsøksperioden (tabell 10). Innholdet av enumettede fettsyrer ble redusert fra 24,0 til 17,0 % ved Dag 84.

Tabell 10: Fettsyresammensetning (areal-%) i blod hos fisk fôret med en blanding av rapsolje og ansjosolje-fôr (RO/AO). Fettsyresammensetning ble analysert ved ulike tidspunkt i fôringsperioden på 84 dager.

Fettsyre	Dag 0 (n=7)	Dag 21 (n=7)	Dag 42 (n=8)	Dag 63 (n=6)	Dag 84 (n=8)
14:0	1,4 ± 0,1	1,4 ± 0,2	1,4 ± 0,1	1,2 ± 0,1	1,3 ± 0,1
16:0	18,0 ± 0,8	16,1 ± 1,3	17,7 ± 0,7	17,8 ± 1,2	17,9 ± 0,5
18:0	3,5 ± 0,2	4,0 ± 0,6	4,3 ± 0,3	4,3 ± 0,3	4,2 ± 0,2
∑ mettet	23,0 ± 1,0	21,5 ± 1,9	23,5 ± 0,9	23,3 ± 1,1	23,4 ± 0,6
16:1 n-7	3,2 ± 1,2	6,3 ± 2,7	2,4 ± 0,4	1,8 ± 0,0	1,8 ± 0,1
18:1 n-7	2,0 ± 0,1	1,4 ± 0,4	1,7 ± 0,2	1,8 ± 0,1	1,8 ± 0,1
18:1 n-9	15,6 ± 0,9	13,5 ± 1,1	13,5 ± 1,0	13,1 ± 0,8	12,0 ± 0,7
20:1 n-9	2,1 ± 0,2	0,8 ± 0,3	1,3 ± 0,4	1,0 ± 0,2	0,9 ± 0,1
22:1 n-9	1,1 ± 0,1	0,2 ± 0,2	0,6 ± 0,5	0,6 ± 0,0	0,5 ± 0,0
∑ enumettet	24,0 ± 1,4	22,3 ± 2,2	19,5 ± 1,7	18,3 ± 1,0	17,0 ± 0,9
18:2 n-6	3,8 ± 0,2	4,0 ± 0,3	3,8 ± 0,3	3,9 ± 0,1	3,8 ± 0,2
20:4 n-6	2,1 ± 0,1	2,6 ± 0,3	2,8 ± 0,2	2,9 ± 0,0	3,1 ± 0,2
∑ omega-6	6,0 ± 0,1	6,6 ± 0,4	6,7 ± 0,2	6,8 ± 0,0	6,9 ± 0,2
18:3 n-3	1,2 ± 0,1	5,1 ± 1,6	1,0 ± 0,1	1,1 ± 0,0	1,1 ± 0,1
20:5 n-3	6,3 ± 0,4	8,8 ± 0,5	9,8 ± 0,8	10,0 ± 0,8	11,0 ± 0,4
22:5 n-3	1,2 ± 0,1	1,8 ± 0,1	1,8 ± 0,2	2,2 ± 0,1	2,2 ± 0,1
22:6 n-3	33,0 ± 2,2	31,5 ± 1,2	35,7 ± 1,6	36,1 ± 1,0	36,4 ± 0,9
∑ Lc-HUFA	40,5 ± 2,4	42,2 ± 1,5	47,3 ± 2,1	48,3 ± 0,5	49,6 ± 0,7

Linolsyre (18:2n-6) og linolensyre (18:3n-3) forble tilnærmet uforandret igjennom forsøksperioden med henholdsvis 3,8 og 1,2 %. For Lc-HUFA økte innholdet fra 40,5 til 49,6 %. Alle Lc-HUFA bidrog til dette, men EPA hadde den største økningen fra 6,3 til 11,0 %.

I helblod hos fisk fôret med EPA/DHA-fôr ble innholdet av mettede fettsyrer svakt redusert fra 23,0 til 21,0 % igjennom forsøksperioden (tabell 11). Innholdet av enumettede fettsyrer ble redusert kraftig fra 24,0 til 10,1 % ved Fag 84.

Tabell 11: Fettsyresammensetning (areal-%) i blod hos fisk fôret med EPA/DHA-fôr (EPA/DHA). Fettsyresammensetning ble analysert ved ulike tidspunkt i fôringsperioden på 84 dager.

Fettsyre	Dag 0 (n=7)	Dag 21 (n=7)	Dag 42 (n=6)	Dag 63 (n=4)	Dag 84 (n=8)
14:0	1,4 ± 0,1	0,4 ± 0,1	0,7 ± 0,1	0,7 ± 0,0	0,6 ± 0,0
16:0	18,0 ± 0,8	11,8 ± 0,8	14,2 ± 0,2	13,3 ± 0,4	14,9 ± 0,3
18:0	3,5 ± 0,2	4,0 ± 0,3	4,7 ± 0,7	4,3 ± 0,2	5,5 ± 0,1
∑ mettet	23,0 ± 1,0	16,2 ± 1,1	19,6 ± 0,9	18,3 ± 0,5	21,0 ± 0,4
16:1 n-7	3,2 ± 1,2	3,8 ± 0,8	1,9 ± 1,1	1,3 ± 0,1	1,2 ± 0,1
18:1 n-7	2,0 ± 0,1	1,1 ± 0,5	1,7 ± 0,1	1,5 ± 0,0	1,7 ± 0,0
18:1 n-9	15,6 ± 0,9	6,9 ± 0,2	6,2 ± 2,3	6,3 ± 0,2	6,1 ± 0,3
20:1 n-9	2,1 ± 0,2	0,4 ± 0,2	0,9 ± 1,0	0,4 ± 0,1	0,4 ± 0,0
22:1 n-9	1,1 ± 0,1	0,3 ± 0,2	0,7 ± 0,0	0,7 ± 0,1	0,6 ± 0,0
∑ enumettet	24,0 ± 1,4	12,4 ± 0,6	11,4 ± 1,1	10,1 ± 0,3	10,1 ± 0,4
18:2 n-6	3,8 ± 0,2	2,0 ± 0,1	1,8 ± 0,7	2,0 ± 0,1	1,8 ± 0,1
20:4 n-6	2,1 ± 0,1	3,1 ± 0,4	2,7 ± 0,9	3,0 ± 0,1	3,3 ± 0,1
∑ omega-6	6,0 ± 0,1	5,1 ± 0,4	4,5 ± 1,6	5,0 ± 0,1	5,1 ± 0,1
18:3 n-3	1,2 ± 0,1	6,2 ± 2,9	0,3 ± 0,1	0,2 ± 0,1	0,3 ± 0,0
20:5 n-3	6,3 ± 0,4	19,5 ± 0,8	20,7 ± 1,3	24,0 ± 0,4	20,5 ± 0,4
22:5 n-3	1,2 ± 0,1	3,1 ± 0,1	3,1 ± 0,2	3,3 ± 0,1	3,4 ± 0,2
22:6 n-3	33,0 ± 2,2	34,6 ± 1,8	38,1 ± 1,1	36,9 ± 0,5	37,1 ± 0,6
∑ Lc-HUFA	40,5 ± 2,4	57,2 ± 1,7	61,9 ± 1,5	64,1 ± 0,2	61,0 ± 0,3

Linolsyre (18:2n-6) og linolensyre (18:3n-3) ble svakt redusert fra henholdsvis 3,8 til 1,8 % og fra 1,2 til 0,3 %. For Lc-HUFA økte innholdet kraftig fra 40,5 til 61,0 %. Alle Lc-HUFA bidrog til dette, men EPA hadde den største økningen fra 6,3 til 20,5 %.

4.6. Fettsyresammensetning i hjerne

Fettsyresammensetningen i hjernen hos forsøksfiskene ble analysert ved starten av fôringsforsøket (Dag 0) og ved forsøkets slutt (Dag 84).

Hos fisk fôret med RO-fôr økte innholdet av mettede fettsyrer svakt fra 24,5 til 28,2 % mens innholdet av enumettede fettsyrer forble konstant på cirka 29-30 % (Tabell 12).

Tabell 12: Fettsyresammensetning (areal-%) i hjerne hos fisk fôret med rapsolje-fôr (RO). Fettsyresammensetning ble analysert ved ulike tidspunkt i fôringsperioden på 84 dager.

Fettsyre	Dag 0 (n=6)	Dag 84 (n=7)
14:0	1,2 ± 0,6	0,3 ± 0,1
16:0	17,3 ± 1,7	18,7 ± 1,0
18:0	6,0 ± 1,5	9,3 ± 0,5
∑ mettet	24,5 ± 2,5	28,2 ± 1,3
16:1 n-7	2,5 ± 0,5	1,8 ± 0,1
18:1 n-7	3,1 ± 0,6	3,2 ± 0,3
18:1 n-9	20,7 ± 3,9	22,4 ± 3,7
20:1 n-9	2,3 ± 0,5	2,0 ± 0,6
22:1 n-9	0,8 ± 0,3	0,6 ± 0,4
∑ enumettet	29,3 ± 4,8	30,0 ± 4,9
18:2 n-6	3,6 ± 2,3	1,8 ± 0,3
20:4 n-6	2,1 ± 0,9	1,6 ± 0,1
∑ omega-6	5,6 ± 3,1	3,3 ± 0,3
18:3 n-3	1,3 ± 0,6	2,7 ± 0,7
20:5 n-3	5,8 ± 0,7	5,1 ± 0,3
22:5 n-3	1,5 ± 0,5	2,3 ± 0,3
22:6 n-3	32,0 ± 4,0	28,3 ± 3,0
∑ Lc-HUFA	39,3 ± 3,8	35,7 ± 2,8

Linolsyre (18:2n-6) ble svakt redusert fra 3,6 til 1,8 %, mens linolensyre (18:3n-3) økte fra 1,3 til 2,7 %. Lc-HUFA ble redusert fra 39,3 til 35,7 %. Den største nedgangen var for DHA fra 32,0 til 28,3 %.

Hos fisk fôret med AO-fôr økte innholdet av mettede fettsyrer fra 24,5 til 30,5 % mens innholdet av enumettede fettsyrer ble svakt redusert fra 29,3 til 25,6 % (Tabell 13).

Tabell 13: Fettsyresammensetning (areal-%) i hjerne hos fisk fôret med ansjosoljefôr (AO). Fettsyre-sammensetning ble analysert ved ulike tidspunkt i fôringsperioden på 84 dager.

Fettsyre	Dag 0 (n=6)	Dag 84 (n=7)
14:0	1,2 ± 0,6	0,7 ± 0,2
16:0	17,3 ± 1,7	19,6 ± 0,8
18:0	6,0 ± 1,5	10,2 ± 0,6
∑ mettet	24,5 ± 2,5	30,5 ± 1,0
16:1 n-7	2,5 ± 0,5	2,2 ± 0,1
18:1 n-7	3,1 ± 0,6	3,2 ± 0,2
18:1 n-9	20,7 ± 3,9	18,2 ± 2,5
20:1 n-9	2,3 ± 0,5	1,4 ± 0,3
22:1 n-9	0,8 ± 0,3	0,7 ± 0,1
∑ enumettet	29,3 ± 4,8	25,6 ± 3,0
18:2 n-6	3,6 ± 2,3	1,0 ± 0,2
20:4 n-6	2,1 ± 0,9	1,4 ± 0,1
∑ omega-6	5,6 ± 3,1	2,3 ± 0,2
18:3 n-3	1,3 ± 0,6	1,7 ± 0,6
20:5 n-3	5,8 ± 0,7	5,6 ± 0,3
22:5 n-3	1,5 ± 0,5	3,5 ± 0,7
22:6 n-3	32,0 ± 4,0	30,7 ± 1,7
∑ Lc-HUFA	39,3 ± 3,8	39,8 ± 2,1

Linolsyre ble redusert fra 3,6 til 1,0 %, mens linolensyre økte svakt fra 1,3 til 1,7 %. Lc-HUFA forble konstant på rundt 39 % i løpet av fôringsperioden. Av de individuelle Lc-HUFA forble EPA konstant på cirka 5,7 %, mens innholdet av DPA økte fra 1,5 til 3,5 %. Innholdet av DHA ble svakt redusert og var ved Dag 0 på 32,0 % og ved Dag 84 på 30,7 %.

Hos fisk fôret med RO/AO-fôr økte innholdet av mettede fettsyrer svakt fra 24,5 til 27,9 % mens innholdet av enumettede fettsyrer forble konstant på cirka 29 % (tabell 14).

Tabell 14: Fettsyresammensetning (areal-%) i hjerne hos fisk fôret med en blanding av rapsolje og ansjosolje-fôr (RO/AO). Fettsyre-sammensetning ble analysert ved ulike tidspunkt i fôringsperioden på 84 dager.

Fettsyre	Dag 0 (n=6)	Dag 84 (n=8)
14:0	1,2 ± 0,6	0,7 ± 0,3
16:0	17,3 ± 1,7	18,6 ± 0,7
18:0	6,0 ± 1,5	8,6 ± 0,7
∑ mettet	24,5 ± 2,5	27,9 ± 1,0
16:1 n-7	2,5 ± 0,5	2,1 ± 0,3
18:1 n-7	3,1 ± 0,6	3,2 ± 0,3
18:1 n-9	20,7 ± 3,9	21,2 ± 3,3
20:1 n-9	2,3 ± 0,5	1,8 ± 0,6
22:1 n-9	0,8 ± 0,3	0,7 ± 0,1
∑ enumettet	29,3 ± 4,8	29,0 ± 4,3
18:2 n-6	3,6 ± 2,3	1,6 ± 0,7
20:4 n-6	2,1 ± 0,9	1,3 ± 0,1
∑ omega-6	5,6 ± 3,1	2,8 ± 0,6
18:3 n-3	1,3 ± 0,6	1,8 ± 1,0
20:5 n-3	5,8 ± 0,7	5,6 ± 0,5
22:5 n-3	1,5 ± 0,5	3,2 ± 0,7
22:6 n-3	32,0 ± 4,0	29,7 ± 2,5
∑ Lc-HUFA	39,3 ± 3,8	38,5 ± 2,6

Linolsyre ble redusert fra 3,6 til 1,6 %, mens linolensyre økte svakt fra 1,3 til 1,8 %. Lc-HUFA ble svakt redusert fra 39,3 til 38,5 % i løpet av fôringsperioden. Av de individuelle Lc-HUFA forble EPA konstant på cirka 5,7 %, mens innholdet av DPA økte fra 1,5 til 3,2 %. Innholdet av DHA ble redusert og var ved Dag 0 på 32,0 % og ved Dag 84 på 29,7 %.

Hos fisk fôret med EPA/DHA-fôr økte innholdet av mettede fettsyrer svakt fra 24,5 til 28,0 % mens innholdet av enumettede fettsyrer ble svakt redusert 29,3 til 27,9 % (tabell 15).

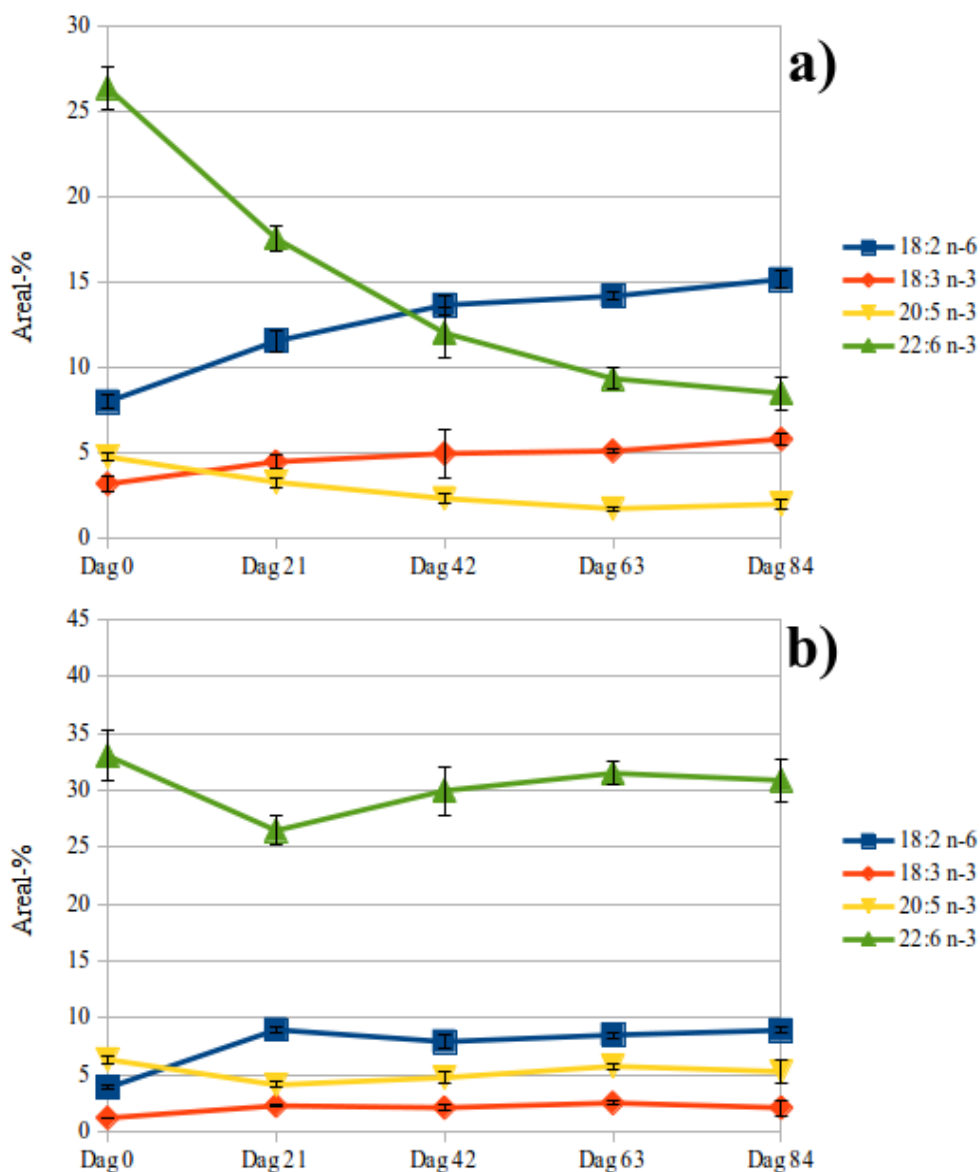
Tabell 15: Fettsyresammensetning (areal-%) i hjerne hos fisk fôret med EPA/DHA-fôr (EPA/DHA). Fettsyre-sammensetning ble analysert ved ulike tidspunkt i fôringsperioden på 84 dager.

Fettsyre	Dag 0 (n=6)	Dag 84 (n=7)
14:0	1,2 ± 0,6	0,4 ± 0,1
16:0	17,3 ± 1,7	18,6 ± 1,0
18:0	6,0 ± 1,5	8,9 ± 0,4
∑ mettet	24,5 ± 2,5	28,0 ± 1,3
16:1 n-7	2,5 ± 0,5	2,0 ± 0,1
18:1 n-7	3,1 ± 0,6	3,2 ± 0,2
18:1 n-9	20,7 ± 3,9	20,1 ± 2,7
20:1 n-9	2,3 ± 0,5	1,7 ± 0,4
22:1 n-9	0,8 ± 0,3	0,8 ± 0,1
∑ enumettet	29,3 ± 4,8	27,9 ± 3,5
18:2 n-6	3,6 ± 2,3	1,0 ± 0,4
20:4 n-6	2,1 ± 0,9	1,3 ± 0,1
∑ omega-6	5,6 ± 3,1	2,3 ± 0,4
18:3 n-3	1,3 ± 0,6	2,0 ± 0,4
20:5 n-3	5,8 ± 0,7	7,5 ± 0,5
22:5 n-3	1,5 ± 0,5	4,0 ± 0,5
22:6 n-3	32,0 ± 4,0	28,4 ± 2,5
∑ Lc-HUFA	39,3 ± 3,8	39,9 ± 2,2

Linolsyre ble redusert fra 3,6 til 1,0 %, mens linolensyre økte svakt fra 1,3 til 2,0 %. Det totale innholdet av Lc-HUFA var omtrent konstant i fôringsperioden, fra 39,3 til 39,9 %. EPA og DPA økte henholdsvis fra 5,8 til 7,5 % og 1,5 til 4,0 %, mens DHA ble redusert fra 32,0 til 28,4 %.

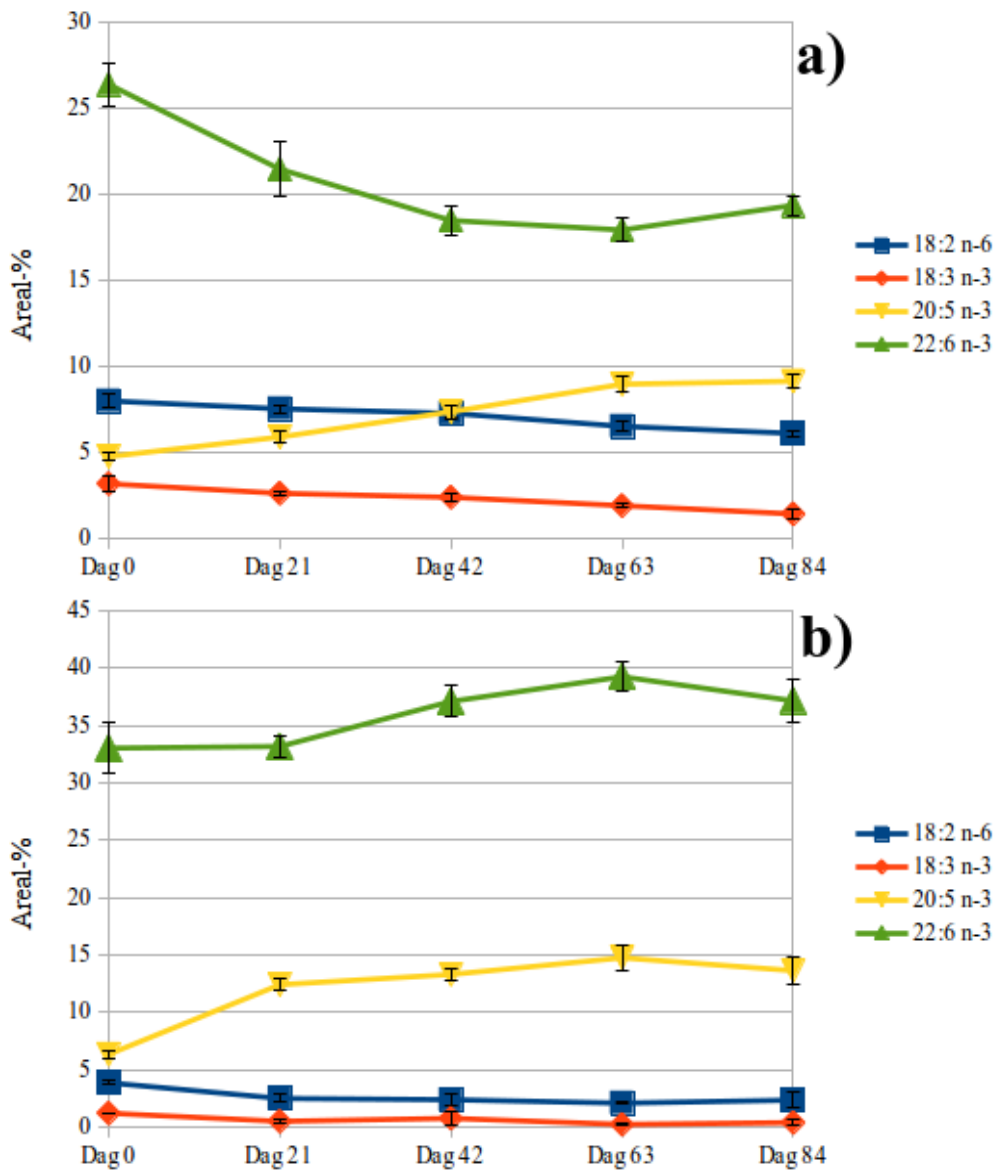
4.7. Sammenligninger av utvalgte fettsyrer i filet og blod

Forandringer i viktige fettsyrer; 18:2n-6, 18:3n-3, 20:5n-3 og 22:6n-3 ble sammenlignet i filet og blod gjennom fôringsperioden på 84 dager for de 4 diettene (Figur 7, 8, 9 og 10).



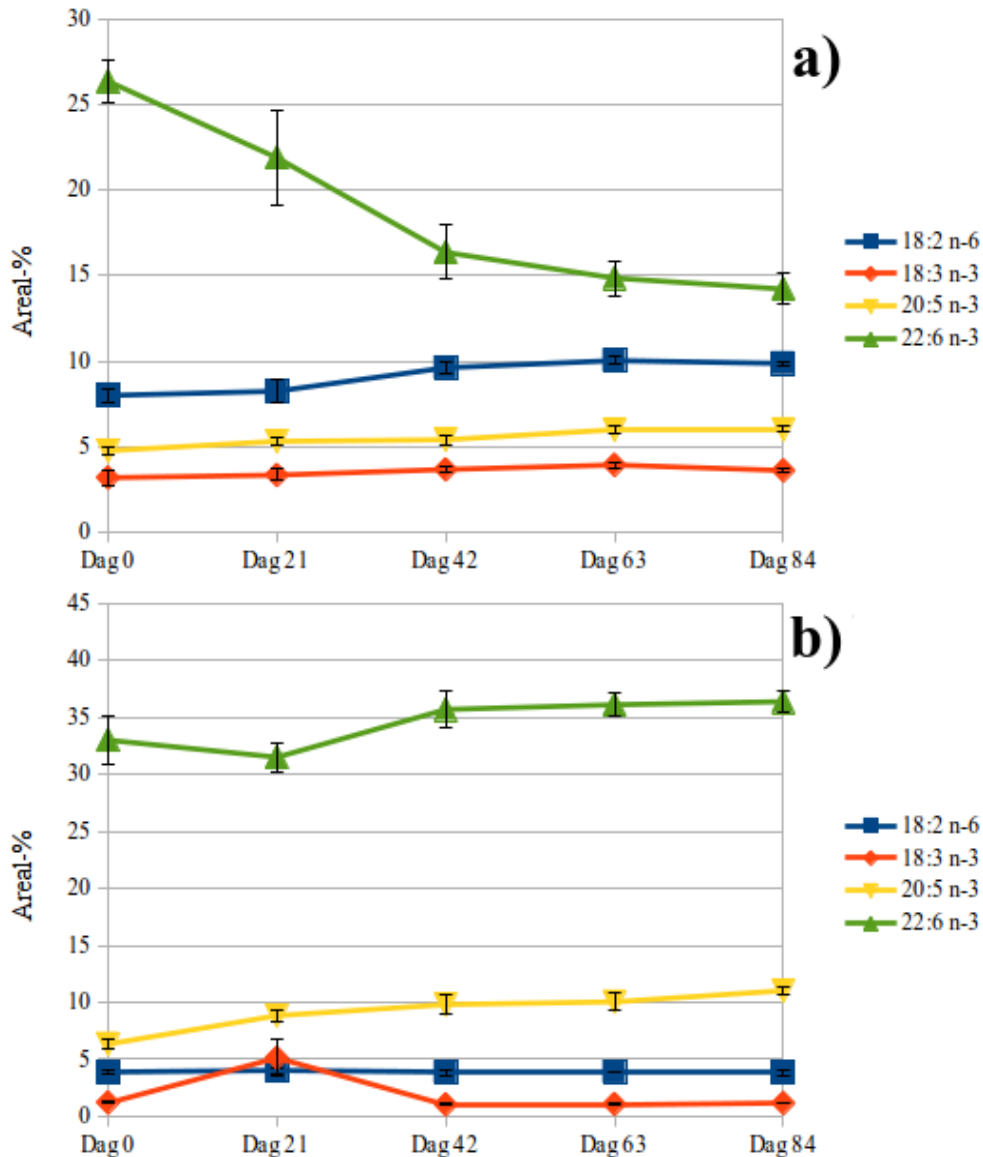
Figur 7: Forandring i innhold (%) av 18:2n-6, 18:3n-3, 20:5n-3 og 22:6n-3 i filet (a) og blod (b) hos fisk fôret med rapsoljefôret.

Fisken som fikk RO-fôret hadde en nedgang av 22:6n-3 i filet fra 26,4 ved Dag 0 til 8,5 % ved Dag 84, mens nivået i blod forble nesten uforandret på 33-31 %. En nedgang ble også observert for 20:5n-3 i filet fra 4,8 til 2,0 %. En svakere nedgang ble sett i blodet fra 6,3 til 5,3 %. For 18:2n-6 og 18:3n-3 var det en jevn økning i filet fra henholdsvis 8,0 til 15,1 % og 3,2 til 5,8%, gjennom hele fôringsforsøket. I blodet var det bare en svak økning i disse fettsyrene og dette skjedde i løpet av 21 dager.



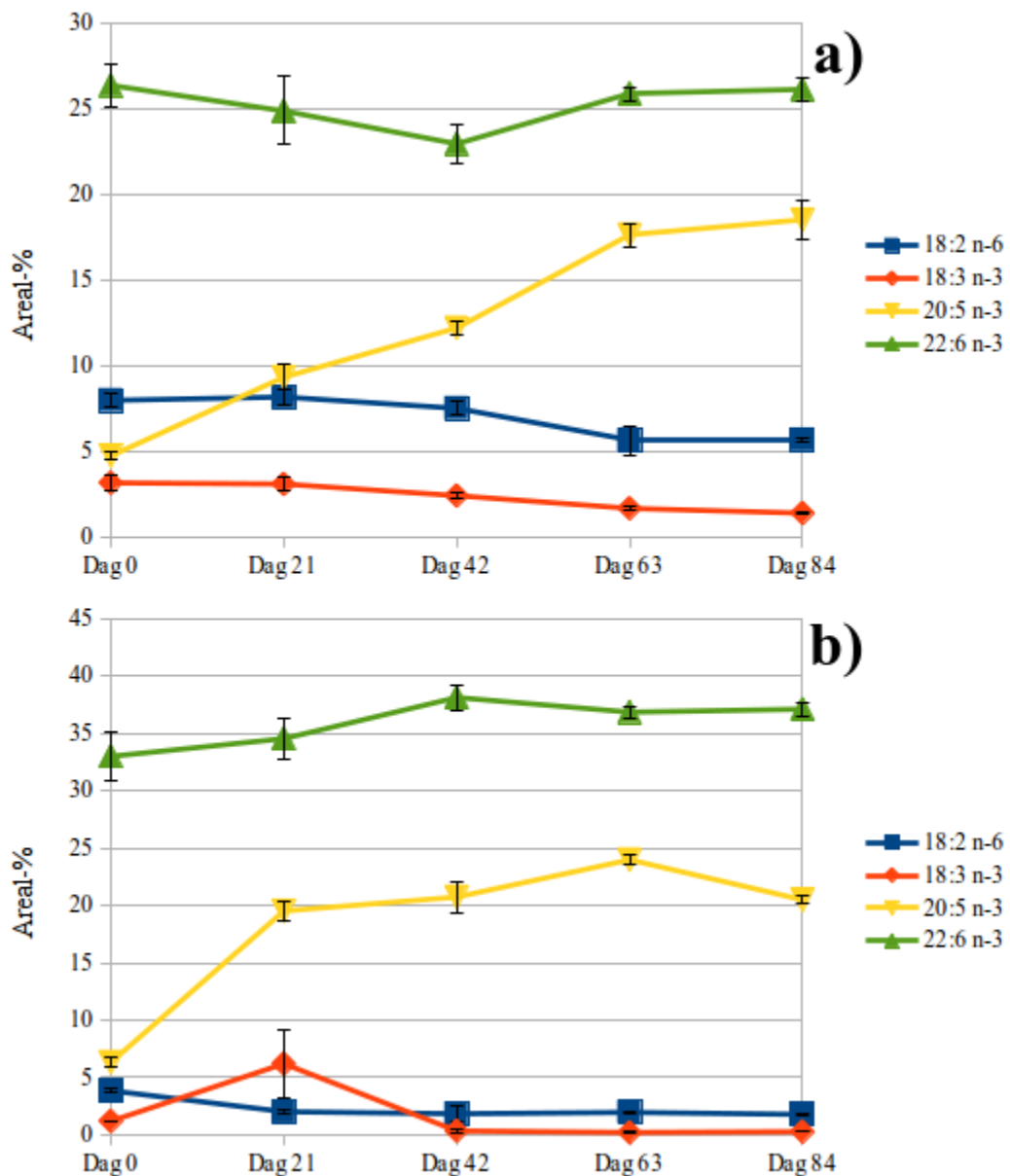
Figur 8: Forandring i innhold (%) av 18:2n-6, 18:3n-3, 20:5n-3 og 22:6n-3 i filet (a) og blod (b) hos fisk fôret med ansjosoljefôret.

Fisken som fikk AO-fôret hadde en nedgang av DHA i filet fra 26,4 til 19,3 %. Innholdet i blod derimot, økte fra 33,0 til 27,1 %. Det var en økning av 20:5n-3 i filet og blod fra henholdsvis 4,8 til 9,1 % og 6,3 til 13,6 % Det var en svak nedgang av 18:2n-6 i filet og blod på 8,0 til 6,1 % og fra 3,8 til 2,3 %. Det var også en svak reduksjon av 18:3n-3 i filet og blod på henholdsvis 3,2 til 1,4 % og 1,2 til 0,4 %.



Figur 9: Forandring i innhold (%) av 18:2n-6, 18:3n-3, 20:5n-3 og 22:6n-3 i filet (a) og blod (b) hos fisk fôret med raps- og ansjosoljefôret.

Hos fisk fôret RO/AO-fôret var det en stor nedgang av DHA i filet fra 26,4 til 14,2 %, mens innholdet i blod økte fra 33,0 til 36,4 %. EPA i filet og blod økte svakt fra henholdsvis 4,8 til 6,0 % og fra 6,3 til 11,0 %. Fettsyren 18:2n-6 i filet økte svakt fra 8,0 til 9,9 %, men i blod lå den uforandret på rundt 3,8 %. 18:3n-3 lå nærmest uforandret i både filet og blod i løpet av fôringsperioden. I filet var det en svak økning fra 3,2 til 3,6 %, mens i blod var det nærmest uforandret på rundt 1,1 %.



Figur 10: Forandring i innhold (%) av 18:2n-6, 18:3n-3, 20:5n-3 og 22:6n-3 i filet (a) og blod (b) hos fisk fôret med EPA/DHA-fôret.

Hos fisk fôret ned EPA/DHA-fôr var det liten endring av DHA i filet og blod. I filet var innholdet på rundt 26 % i løpet av fôringsperioden, mens i blod var det en svak økning fra 33,0 til 37,1 %. EPA økte kraftig i filet fra 4,8 til 18,5 % og i blod fra 6,3 til 20,5 %. 18:2n-6 ble redusert fra 8,0 til 5,7 % i filet og fra 3,8 til 1,8 % i blod. 18:3n-3 i filet og blod ble svakt redusert fra henholdsvis 3,2 til 1,4 % og fra 1,2 til 3,0 %.

5. Diskusjon:

I denne oppgaven undersøkte jeg fettsyresammensetningen i ulike organer hos atlantisk laks (*Salmo salar* L.) gitt 4 forskjellige fôr ved hjelp av gaskromatografi. Denne metoden forutsetter normal ekstraksjon av fett før man metylerer og analyserer. Jeg analyserte i denne oppgaven organer fra forholdsvis små fisk (cirka 40 g ved starten av forsøket). Hjertet hos en fisk på denne størrelsen har en vekt på cirka 200 mg, og hjernen cirka 40 mg. Det var umulig å ekstrahere fett fra så små organer ved bruk av Folchs metode (Folch *et al.*, 1957). På grunn av dette måtte vi modifisere metoden publisert Viga og Grahl-Nielsen (1990). Organene ble løst i saltsyre/metanol og fettsyrene direkte metylert. Det ble gjort forsøk med flere konsentrasjoner av løsemiddel og organvekt. Kontroll forsøk viste at ulike organer krevde ulike betingelser for at resultatene skulle være reproducerbare (se Materialer og metoder, seksjon 3.5.2) Laks i ferskvann ble gitt fôr som enten var tilsatt rapsolje, ansjosolje, en blanding av rapsolje og ansjosolje eller et EPA/DHA konsentrat med 60% omega-3 fettsyrer. På grunn av det store proteinbehovet små fisk har og redusert evne til å fordøye fett, ble bare 20 % olje tilsatt gjennom hele fôringsforsøket på 84 dager.

Den analyserte fettsyresammensetningen i forsøksfôrene stemmer godt overens med hva en kan forvente. Fettsyreinholdet i rapsolje har et lavt innhold av eureka-syre (22:1n-9) (Gunstone, 2004) og ansjosolje (McGill & Moffat, 1992). I følge sistnevnte inneholder fiskeoljer normalt 1-2 % 18:2n-6. I diettene med ansjosolje og EPA/DHA-konsentrat var det omtrent dobbelt så mye av denne fettsyren. Årsaken er antagelig at planteprotein råvaren i fôret inneholder noe fett, og plantefett har et høyt innhold av 18:2n-6.

5.1. Vektutvikling

Laksen vokste bra under hele fôringsforsøket, og fisken i de 4 gruppene hadde en snittvekt på 150 til 169 g, ved avslutning av forsøket. Ingen dødelighet ble registrert i løpet av forsøket. Den spesifikke vekstraten (SGR) var høyest hos fisk som ble gitt et høyere innslag av planteoljer (PO) i fôret (SGR: RO = 1,49 og RO/AO = 1,44, mot AO og EPA/DHA = 1,34). Økningen i vekt gjennom fôringsperioden varierte tilsynelatende noe. Imidlertid etter 84 dager var det ingen forskjeller i vektøkning mellom gruppene fôret med rapsolje og marine oljer. Dette stemmer overens med tidligere publiserte resultater (Torstensen *et al.*, 2004; Karalazos *et al.*, 2007).

5.2. Fettsyresammensetning i filet

Generelt ble det observert at fettsyresammensetning i filet ble mer og mer lik sammensetningen i de forskjellige fôrene ut over fôringsperioden. Fra Dag 63 til Dag 84 var det relativt små forandringer i fettsyresammensetning. Det vil si at etter 2 måneder med fôring har sammensetning i filet blitt noen

lunde stabil. Fettsyresammensetningen ved slutten av fôringsperioden var imidlertid til en viss grad ganske forskjellig fra fettsyresammensetningen i de enkelte diettene. Dette har blitt observert tidligere (Jobling *et al.*, 2002) og årsakene er sannsynligvis flere. For det første vil fettsyrene som er tilstede ved Dag 0 bare til en viss grad bli metabolisert. De blir heller fortennet i det totale fett i fileten etter som fisken vosker. I tillegg kan ulike fettsyrer bli omdannet til nye fettsyrer for eksempel gjennom desaturase og elongeringstrinn (Jobling *et al.*, 2002).

Fram til starten av fôringsforsøk (Dag 0) hadde alle fiskene blitt gitt ett fôr (Fôr 0) som inneholdt en blanding av fiskeolje og rapsolje. Denne blandingen hadde derfor et høyt innhold av både 18:2n-6, 18:3n-3, 18:4n-3, 20:5n-3 og 22:6n-3. Fiskefiletene ved Dag 0 hadde derfor et høyt innhold av 18:2n-6 som er «signaturfettsyren» for planteoljer. For omega-3 fettsyrene var situasjonen annerledes ved at det er mye mere av 22:6n-3 og mindre mengder av de andre omega-3 fettsyrene i fileten, enn i Fôr 0. I fisken har det altså skjedd en omdanning av C₁₈ og C₂₀ omega-3 fettsyrer til 22:6n-3. Dette ble også observert av Jobling *et al.* (2002). Fettinnholdet i fileten hos små laks er lavt og det innebærer at andelen FL er relativt høyt (Bell *et al.*, 1998). Generelt er innholdet av langkjedede omega-3 fettsyrer (EPA og DHA) mye høyere i FL (membranlipider) enn i triacylglyseroler (Polvi & Ackman, 1992). I denne publikasjonen dokumenteres det også at FL inneholder mye mer av DHA enn av EPA.

Summen av enumettede og n-6 fettsyrer var høyest både i fileten og fôret hos fisk på RO-diett, i forhold til de andre diettgruppene. Ved å fôre fisk med RO fikk man en økning av 18:1n-9, 18:2n-6 (LA) og 18:3n-3 (ALA) i fileten, mens innholdet av Lc-HUFA gikk ned. Innholdet av 18:1n-9 økte fra 23,9 til 42,0 % i løpet av fôringsforsøket. Det høye innholdet av 18:1n-9 i fileten ved høyt innslag av planteoljer i fôret er kjent fra tidligere forskning (Menoyo *et al.*, 2007). 18:1n-9 er en fettsyre som blir nesten fullstendig tatt opp over tarm og inkorporeres raskt i vev som TAG (Lie & Lambertsen, 1987; Pérez *et al.*, 1999), eller går til oksidasjon for metabolsk energi (Tocher, 2003). 18:1n-9 kan også syntetiseres *in vivo* der fisken selv kan regulere innholdet av denne fettsyren. Arakidonsyre (20:4n-6) ble påvist i fileten men ikke i RO-fôret. Dette viser at fisken omdanner 18:2n-6 til 20:4n-6. Den kraftige nedgangen av Lc-HUFA kan forklares ut fra det lave innholdet av disse fettsyrene i fôret. Nedgangen av DHA og EPA var imidlertid ikke lik. Ved slutten av fôringsforsøket var konsentrasjonen av EPA i fileten omtrent like stor som i fôret. DHA var imidlertid 3,5 x høyere i fileten enn i fôret og som tidligere nevnt kan det forklares med at syntese av DHA prioriteres.

AO-fôret var rikt på 16:0 og 20:5n-3 (EPA) med henholdsvis 24,3 % og 13,5 %. Innholdet av 16:0 hadde en jevn økning i fileten fra 14,7 til 18,8 % i løpet av forsøket. Innholdet av 16:0 i AO-fôret var 64 % høyere enn i Fôr 0. Allikevel ble det kun observert en svak økning på 28 % av 16:0 i fileten. 16:0 blir hos laks raskt oksidert til metabolsk energi eller inkorporert i FL og den kan

syntetiseres *in vivo* (Pérez *et al.*, 1999). En underliggende årsak til svak økning av 16:0 i filet kan være at 16:0 (sammen med 18:0) blir dårligere absorbert av tarm enn PUFA (Ng *et al.*, 2004). Resultater fra tidligere fôringsforsøk har vist at dersom innholdet av 16:0 er over 10% av total fettsyresammensetning, vil den totale fettfordøyeligheten bli negativt påvirket (Menoyo *et al.*, 2007). Innholdet av EPA i filet økte fra 4,8 til 9,1 %, der det var ingen endring fra Dag 63 (< 0,1 %). En annen observasjon var at mens innholdet av 18:1n-7 i fôret var lavere enn i Fôr 0, gikk innholdet av fettsyren i filet opp. En årsak til dette kan være at 16:1n-7, som var relativt høyt i AO-fôret, ble elongert til 18:1n-7 (Leonard *et al.*, 2000).

RO/AO-fôret of Fôr 0 hadde forholdsvis like fettsyresammensetning slik at relativt små forandringer skjedde under fôringsforsøket. Det var imidlertid et unntak. En tydelig nedgang i %-vis DHA innhold ble observert. Årsaken er som nevnt i forrige avsnitt an økende %-andel triacylglyseroler på grunn av et større fettinnhold (Polvi & Ackman, 1992).

Gruppen som fikk EPA/DHA-fôr hadde nesten 50 % Lc-HUFA i filet etter 84 dagers fôring. Størst økning hadde man for EPA, men like interessant var at DHA innholdet var i praksis uforandret fra Dag 0. Dette betyr at ikke bare FL, men også triacylglycerol har et høyt innhold av DHA. Antagelig like høyt som i FL. Den svake nedgang av DHA etter 42 dager er vanskelig å forklare. For 22:5n-3 (DPA) var det som for EPA cirka 2,7 ganger økning i fettsyrekonsentrasjon. Økningen i EPA og DHA har i all hovedsak gått på bekostning av 16:0, 18:1n-9 og 18:2n-6. Dette kan man også anta ut fra innholdet av disse i Fôr 0 og EPA/DHA-fôret.

5.3. Fettsyresammensetning i blod

Før hvert prøveuttak ble fisken sultet i 2 dager. Dette betyr sannsynligvis at triacylglycerolnivået i blodet er lavt og fettsyrene i hovedsak kommer fra cellemembraner det vil si de er forestret i FL. Flere interessante observasjoner ble gjort ved analysene av fettsyrene i blodprøvene fra fisk i de 4 fôringsgruppene. Viktigst er kanskje innholdet av de biologiske essensielle fettsyrene (ARA, EPA og DHA) som gir opphav til de ulike fettsyrehormonene, bare i liten grad blir påvirket negativt av et lavt innhold av disse i fôret. Arakidonsyre (20:4n-6) ble ikke påvist i noen av fiskefôrene. Innholdet av 20:4n-6 må derfor syntetiseres fra 18:2n-6. For eksempel så inneholdt RO-fôret 17,3 % 18:2n-6, mens tilsvarende tall for AO-fôret er bare 4,5 %. I blod er innholdet av 20:4n-6 cirka 2-3 % for begge disse fôringsgruppene igjennom hele fôringsperioden. I tillegg ble det påvist at forandringer i den %-vise sammensetningen skjer ganske raskt etter 21 eller 42 dagers fôring. Dette er i overensstemmelse med kort halveringstid av blodceller. Resultatene i oppgaven er i overensstemmelse med at det i hovedsak er fettsyresammensetningen i triacylglyseroler, og i mindre grad i FL, som speiler fôrets innhold av fettsyrer (Polvi & Ackman, 1992). Små men

antagelig viktige forandringer, skjer imidlertid i fettsyresammensetningen i FL.

I fisken som fikk RO-fôr ble det observert en liten nedgang i Lc-HUFA etter 21 dager. Deretter økte innholdet igjen. Man kan spekulere i om det er en slags metabolsk adaptering. Ved et lavt innhold av Lc-HUFA i fôret vil det ta en stund før prosessene som fører til inkorporering av disse fettsyrene i cellemembraner stimuleres. Etter 42 dager var innholdet av Lc-HUFA stabilisert på cirka 10 % lavere nivå enn utgangspunktet. Det vil si 29,9 % etter 42 dager, mens det var 33 % ved Dag 0. Denne type regulering ser i mindre grad ut å gjelde for andre fettsyrer i fôret. Innholdet av 18:2n-6 og 18:1n-9 økte henholdsvis fra 3,8 til 8,9 % og 15,6 til 23,9 %.

Etter 42 dagers fôring hadde innholdet av Lc-HUFA i blodet til AO-gruppen stabilisert seg på cirka 53 %. Dette er en økning på omtrent 30 % i forhold til Dag 0, hvor det var 40 % Lc-HUFA i blodet. Økningen skjer selv om det «bare» er 24 % Lc-HUFA i AO-fôret. Økningen har i hovedsak skjedd på bekostning av en nedgang i 18:1n-9. For 18:2n-6 er det en imidlertid en relativ nesten like stor nedgang som for 18:1n-9.

Fôringsgruppen som fikk blandingen av ansjosolje (40 %) og rapsolje (60 %) oppnådde en fettsyresammensetning i blod mer lik AO-gruppen enn RO-gruppen. Innholdet av DHA og EPA ved slutten av forsøket var henholdsvis 36 % og 11 %. For AO-gruppen og RO-gruppen var DHA innholdet henholdsvis cirka 37 % og 31 %. Tilsvarende tall for EPA var 13,5 og 5,3 %. Dette betyr at det er først og fremst fiskeoljen i blandingen som styrer sammensetningen i blodet selv om rapsoljen utgjorde 60 %.

Fôring med fôret som inneholdt EPA og DHA konsentrat økte innholdet av Lc-HUFA til 62 % etter 42 dagers fôring, det vil si en økning på mer enn 50 % fra Dag 0. Økningen har i hovedsak skjedd samtidig med en nedgang i enumettede fettsyrer. Disse er det lite av i det aktuelle fôret. Det er interessant å merke at det er en økning av EPA innholdet som bidrar mest, ikke DHA, til det høye innholdet av Lc-HUFA i EPA/DHA-gruppen, sammenlignet med AO-gruppen.

5.4. Fettsyresammensetning i hjerne

Det er vel kjent fra studier på pattedyr at DHA er fettsyren som det finnes mest av i hjernen og den er helt nødvendig for normal hjernefunksjon, særlig for utvikling i løpet av forsterstadiet. Det er også kjent at innholdet i hjernen kan påvirkes av mengde DHA i dietten (Uauy & Dangour, 2006; Innis, 2007).

Fettsyresammensetningen i hjernevev hos forsøksfiskene i alle 4 gruppene ble analysert ved Dag 0 og Dag 84. For alle fôringsgruppene var det små forandringer i fettsyresammensetningen i hjernen selv om innholdet i de 4 fôrene var svært forskjellig. Dette betyr at i hjernevev er sammensetningen nøye regulert og den bare i liten grad blir påvirket av fôrsammensetningen, i

hvertfall i løpet av de 84 dagene forsøket pågikk. Det har tydeligvis blitt gjort få undersøkelser av hvordan fettsyresammensetningen i føret til fisk påvirker sammensetningen i hjernen, men Skalli *et al.* (2006) fastslo at hjerne hos havabbor (*Dicentrarchus labrax*) hadde svært god evne til å regulere DHA innhold i FL selv ved mangel på Lc-HUFA i dietten. Hjerne fra 6 fisk ble analysert ved Dag 0 og 7 eller 8 fisk ble undersøkt i hver av fôringsgruppene ved Dag 84. I ettertid kan det slåest fast at dette er for få individer fordi standardavvik er høy, særlig ved Dag 0. Ved å sammenligne hjerne fra fiskene i RO-gruppen og EPA/DHA-gruppen som har henholdsvis lavest (2,4 %) og høyest (21,1 %) innhold av DHA, ser man at DHA innhold i hjernevev i begge tilfellene tilsynelatende blir redusert tilsvarende 32,4,0 % til 28,3±3,0 og 28,4±2,5.

5.5. Sammenligninger av utvalgte fettsyrer i filet og blod

For å lettere kunne se forskjellene i fettsyresammensetningen i filet og blod under fôringsforsøket, ble det %-vise innholdet av utvalgte fettsyrer (18:2n-4, 18:3n-3, 20:5n-3 og 22:6n-3) også vist i figurene 7 til 10. Resultatene dokumenterer tydelig forskjellene mellom filet og blod. Avhengig av innholdet av fettsyrer i førene, så skjer det en mer og gradvis forandring gjennom hele fôringsperioden i filet sammenlignet med blod. I blod, dvs. hovedsakelig membranlipider (FL), har forandringen allerede stabilisert seg noenlunde etter 21 og 42 dagers fôring. Den mer gradvise forandringen i filet kommer av at her blir fettsyrene forestret i triacylglycerol som er depofettet. Det blir også godt illustrert at innholdet av DHA i blod (FL) ikke blir redusert noe særlig selv ved lavt innhold i føret (RO-gruppen). Ved høyt innhold av DHA i føret (AO- og EPA/DHA-gruppene) økte innholdet i blodet. Dette gjelder også for EPA.

6. Konklusjon og videre arbeid

Resultatene i oppgaven viste at vekst og dødelighet av laksen ikke ble påvirket selv om fiskeoljen i fôret ble fullt ut erstattet med rapsolje eller EPA/DHA-konsentrat. Samtidig så man at fettsyresammensetningen i filet ble mer og mer lik sammensetningen i de enkelte fôrene ut over i fôringsperioden. Fettsyresammensetningen i blod derimot ble mindre påvirket gjennom fôringen. Spesielt var det interessant å merke at et lavt innhold av EPA og DHA i fôret (rapsolje) ikke reduserte innholdet av disse 2 i blod. Ved høyt innhold av EPA og DHA i fôret (ansjosolje og EPA/DHA-konsentrat) så man imidlertid en økning i blodet. Fra starten til avslutning av fôringsforsøket ble bare små forandringer i hjernens fettsyresammensetning observert. Spesielt kan det nevnes at DHA innholdet var cirka 30 % ved starten av forsøket og dette forble uforandret selv når innholdet i dietten var svært lavt. Dette viser at fettsyresammensetningen og særlig da nivået av DHA, er spesielt sterkt regulert i hjernen.

I ettertid kunne flere ting ha vært gjort annerledes i forsøksoppsettet og det kan kanskje vært et tema for fremtidig arbeid. For eksempel så burde man ha analysert fettsyresammensetningen i hjernen til flere individer både ved start og ved avslutning av forsøket. I tillegg kunne det ha vært interessant å isolere triacylglyserol og fosfolipidene feks. ved fast fase ekstraksjon før analyse av fettsyreinholdet.

Dødelighet ble ikke påvirket av fôrsammensetningen under de ideelle forholdene fisken ble fôret under. Det vil være spennende å undersøke om de ulike fôrene påvirker vekst og dødelighet under mer stressende forhold, ved feks. sykdomssmitte. Det er ganske nylig publisert et arbeid som antyder at et høyt EPA innhold gir mindre betennelsesreaksjon og mindre alvorlig hjerteskadener hos laks infisert med Piscine reovirus (Martinez-Rubio *et al.*, 2012).

7. Referanser

- Aunsmo A., Larssen B. & Valle P. S. (2006).** Estimating Health Related Economic Loss in Norwegian Salmon production. In: Proceedings of the 11th Symposium of the International Society for Veterinary Epidemiology and Economics. *International Symposia on Veterinary Epidemiology and Economics proceedings - ISVEE 11*. Cairns, Australia. 2006. Sci Quest – Australasian e-library of Veterinary and Animal Science. Wellington, New Zealand: New Zealand Veterinary Association.
- Bell J. G., Dick J. R. M. C., Vicar A. H., Sargent J. R. & Thompson K. D. (1993).** Dietary sunflower, linseed and fish oils affect phospholipid fatty acid composition, development of cardiac lesions, phospholipase activity and eicosanoid production in Atlantic salmon. *Prostaglandins, Leukotrienes and Essential Fatty Acids*. 49:665-673.
- Bell J. G., Farndale B. M., Dick J. R. & Sargent J. R. (1996).** Modification of membrane fatty acid composition, eicosanoid production, and phospholipase A activity in Atlantic salmon (*Salmo salar*) gill and kidney by dietary lipid. *Lipids*. 31:1163–1171.
- Bell, J. G., McEvoy, J., Webster, J. L., McGhee F., Millar R. M. & Sargent, J. R. (1998).** Flesh lipid and carotenoid composition of Scottish farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 46:119–127.
- Calder P. C. (2009).** Polyunsaturated fatty acids and inflammatory processes: new twists in an old tale. *Biochimie*. 91:791–95.
- Calder P. C. (2012).** Mechanisms of action of (n-3) fatty acids. *The Journal of Nutrition*. 142:592–599.
- Cook H. W. & McMaster C. R. (2002).** Fatty acid desaturation and chain elongation in eukaryotes. In: Vance DE, Vance JE, editors. *Biochemistry of Lipids. Lipoproteins and Membranes*. 4th ed. 181-204. Amsterdam, the Netherlands.
- Dingle J. T. & Lucy J. A. (2008).** Vitamin A, carotenoids and cell function. *Biological Reviews*. 40:422-458.
- Drummond J. C. (1938).** The fat-soluble vitamins. *Annual Review of Biochemistry*. 7:335-352.
- Dulavik B., Sørensen N. K., Barstad H., Horvli O. & Olsen R. L. (1998)** Oxidative stability of frozen light and dark muscles of saithe (*Pollachius virens* L.). *Journal of Food Lipids*. 5:233-245.
- Duvall E., Wyllie, A. H. & Morris R. G. (1985).** Macrophage recognition of cells undergoing programmed cell death (apoptosis). *Immunology*. 56:351-358.

- Fahy E., Subramaniam S., Murphy R. C., Nishijima M., Raetz C. R., Shimizu T., Spener F., van Meer G., Wakelam M. J. & Dennis E. A. (2009).** Update of the LIPID MAPS comprehensive classification system for lipids. *The Journal of Lipid Research*. 50:9–14.
- FAO, (2014).** The State of World Fisheries and Aquaculture 2014. *Food and Agriculture Organization of the United Nations*, Rome, 223pp.
- Folch J., Lees M. & Stanley G. H. S. (1957).** A simple method for the isolation and purification of total lipides from animal tissues. *Journal of Biological Chemistry*. 226:497-509.
- Glencross B. E. (2009).** Exploring the nutritional demand for essential fatty acids by aquaculture species - A review. *Reviews in Aquaculture* 1:71–124.
- Guillou H., Zadavec D., Martin P. G. P. & Jacobsson A. (2010).** The key roles of elongases and desaturases in mammalian fatty acid metabolism: Insights from transgenic mice. *Progress in Lipid Research*. 49:186-199.
- Gunstone F. D. (2004).** The chemistry of oils and fats. Sources, composition, properties and uses. Blackwell Publishing. CRC Press.
- Hastings N., Agaba M. K., Tocher D. R., Zheng X., Dickson C. A., Dick J. R. & Teale A. J. (2005).** Molecular cloning and functional characterization of fatty acyl desaturase and elongase cDNAs involved in the production of eicosapentaenoic and docosahexaenoic acids from α -linolenic acid in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Marine Biotechnology*. 6:463-474.
- Hrboticky N., MacKinnon M. J. & Innis S. M. (1990).** Effect of vegetable oil formula rich in linoleic acid on tissue fatty acid accretion in brain, liver, plasma and erythrocytes of infant piglets. *The American Society for Clinical Nutrition*. 51:173–182.
- Hudson R. J., Saben H. S. & Emslie D. (1974).** Physiological and environmental influences on immunity. *Veterinary Bulletin*. 44:119-128.
- Hwang D. (1989).** Essential fatty acids and immune responses. *The Journal of the Federation of American Societies for Experimental Biology*. 3:2052–2061.
- Innis S. M. (2007).** Dietary (n-3) fatty acids and brain development. *Journal of Nutrition*. 137:855–859
- IUPAC-IUB, Commission on Biochemical Nomenclature (1978).** The nomenclature of lipids. *Biochemichal. Journal*. 171:21–35.
- Jensen I. J., Maehre H. K., Tømmerås S., Eilertsen K. E., Olsen R. L. & Elvevoll E. O. (2012).** Farmed Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) is a good source of long chain omega-3 fatty acids. *Nutrition Bulletin*. 37:25–29.

- Jobling M., Larsen A. V., Andreassen B., Sigholt T. & Olsen R. L. (2002).** Influence of a dietary shift on temporal changes in fat deposition and fatty acid composition of Atlantic salmon post-smolt during the early phase of seawater rearing. *Aquaculture Research*. 33:875–889
- Johansen R. (red) (2013).** Fiskehelse rapporten 2012. Oslo: Veterinærinstituttet; 2013.
- Jones A. (2010).** "EFSA Scientific opinion on dietary reference values for fats, including saturated fatty acids, polyunsaturated fatty acids, monounsaturated fatty acids, trans fatty acids and cholesterol". *European Food Safety Authority Journal*. 8 (3):1461.
- Karalazos V., Bendiksen E. Å., Dick J. R. & Bell J. G. (2007).** Effects of dietary protein and fat level and rapeseed oil on growth and tissue fatty acid composition and metabolism in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) reared at low water temperatures. *Aquaculture Nutrition*. 13:256–265.
- Kleuser B. & Japtok L. (2013).** *Sphingolipids and inflammatory diseases of the skin*. Springer Vienna.
- Kris-Etherton P. M., Harris W. S. & Appel L. J. (2002).** Fish consumption, fish oil, omega-3 fatty acids, and cardiovascular disease. *Circulation*. 106:2747–2757.
- Lednicer D. (2011).** *Steroid Chemistry at a Glance*. Hoboken: Wiley.
- Leonard A. E., Bobik E. G., Dorado J., Kroeger P. E., Chuang L-T., Thurmond J. M., Parker-Barnes J. M., Das T., Huang Y-S. & Mukerji P. (2000).** Cloning of a human cDNA encoding a novel enzyme involved in the elongation of long-chain polyunsaturated fatty acids. *Biochemical Journal*. 350:765–770.
- Leonard A. E., Kelder B., Bobik E. G., Chuang L-T., Lewis C. J., Kopchick J. J., Murjerji P. & Huang Y-S. (2002).** Identification and expression of mammalian long-chain PUFA elongation enzymes. *Lipids*. 37:733–740.
- Leonard A. E., Pereira S. L., Sprecher H. & Huang Y. S. (2004).** Elongation of long-chain fatty acids. *Progress in Lipid Research*. 43:36-54.
- Li Y., Monroig Ó., Zhang L., Wang S., Zheng X., Dick J. R., You C. & Tocher D. R. (2010).** Vertebrate fatty acyl desaturase with $\Delta 4$ activity. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*. 107:16840–16845.
- Lie Ø. & Lambersten G. (1991).** Lipid digestion and absorption in cod (*Gadus morhua*), comparing triacylglycerols, wax esters and diacylalkylglycerols. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*. 98:159–163.
- Martinez-Rubio L., Morais S., Evensen Ø., Wadsworth S., Ruohonen K., Vecino J. L. G., Bell G. J. & Tocher D. R. (2012).** Functional feeds reduce heart inflammation and pathology in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) following experimental challenge with Atlantic Salmon

Reovirus (ASRV). *PLoS ONE* 7:e40266

- McGill A. S. & Moffat C. F. (1992).** A Study of the Composition of Fish Liver and Body Oil Triglycerides. *Lipids*. 27:360-370.
- Medzhitov R. (2008).** Origin and physiological roles of inflammation. *Nature*. 454:428–435.
- Menoyo D., López-Bote C. J., Bautista J. M. & Obach A. (2003).** Growth, digestibility and fatty acid utilization in large Atlantic salmon (*Salmo salar*) fed varying levels of n-3 and saturated fatty acids. *Aquaculture*. 225:295–307.
- Menoyo D., Lopez-Bote C. J., Diez A., Obach A. & Bautista J. M. (2007).** Impact of n-3 fatty acid chain length and n-3/n-6 ratio in Atlantic salmon (*Salmo salar*) diets. *Aquaculture*. 267:248-259.
- Monroig Ó., Zheng X., Morais S., Leaver M. J., Taggart J. B. & Tocher D. R. (2010).** Multiple genes for functional $\Delta 6$ fatty acyl desaturases (Fad) in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.): Gene and cDNA characterization, functional expression, tissue distribution and nutritional regulation. *Biochimica et Biophysica Acta – Molecular and Cell Biology of Lipids*. 1801:1072–1081.
- Monroig Ó., Navarro J. C. & Tocher D. R. (2011).** Long-chain polyunsaturated fatty acids in fish: recent advances on desaturases and elongases involved in their biosynthesis. *Universidad Autónoma de Nuevo León, Spain*. 11:257–283.
- Morais S., Monroig Ó., Zheng X., Leaver M. J. & Tocher D. R. (2009).** Highly unsaturated fatty acid synthesis in Atlantic salmon: characterization of Elovl5-and Elovl2-like elongases. *Marine Biotechnology*. 11:627–639.
- Mørkøre T., Ytrestøyl T., Ruyter B., Torstensen B. E. & Thomassen M. S. (2014).** Kvalitetsaspekter hos laks som matvare ved endret fettsyresammensetning. Rapport 19/2014. Tromsø: Nofima.
- Nathan C. (2002).** Points of control in inflammation. *Nature*. 420:846–852
- Nelson D. L. & Cox M. M. (2008).** *Lehninger – Principles of Biochemistry*. 5. ed. New York, USA: W. H. Freeman and Company.
- Ng W. K., Sigholt T. & Bell J. G. (2004).** The influence of environmental temperature on the apparent nutrient and fatty acid digestibility in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) fed finishing diets containing different blends of fish oil, rapeseed oil and palm oil. *Aquaculture Research*. 35:1228-1237.
- NOFIMA, (2013).** Utredning: Effekter av endret fettsyresammensetning i fôr til laks relatert til fiskens helse, velferd og robusthet – «Fett for fiskehelse». Bergen, 2013.
- O'Brien J. S. (1986).** Stability of the myelin membrane. *Science*. 147:1099-1107.

- Olsen R. E., Svardal A., Eide T. & Wargelius A. (2012).** Stress and expression of cyclooxygenases (cox1, cox2a, cox2b) and intestinal eicosanoids, in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Fish Physiology and Biochemistry*. 38:951-962.
- Polvi S. M. & Ackman R. G. (1992).** Atlantic salmon (*Salmo salar*) muscle lipids and their response to alternative fatty acid sources. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 40:1001–1007.
- Rezanka T. & Sigler K. (2009).** Odd-numbered very-long-chain fatty acids from the microbial, animal and plant kingdoms. *Progress in Lipid Research*. 48:206–238.
- Roche H. M. (1999).** Unsaturated fatty acids. *Proceedings of the Nutrition Society*. 58:397-401.
- Rustan A. C. & Drevon C. A. (2000).** Fatty acids: structures and properties. *Encyclopedia of Life Sciences*. Nature Publishing, London. <http://www.els.net>.
- Sargent J. R., Bell J. G., Bell M. V., Henderson R. J. & Tocher D. R. (1995).** Requirement criteria for essential fatty acids. *Journal of Applied Ichthyology*. 11:183-198.
- Sargent J. R., Bell G., McEvoy L., Tocher D. R. & Estevez A. (1999).** Recent developments in the essential fatty acid nutrition of fish. *Aquaculture*. 177:191–199.
- Sargent J. R., Tocher D. R. & Bell J. G. (2002).** The lipids. (ed: Halver JE., Hardy RW.) *Fish Nutrition*. 3:181-257, Academic Press, San Diego, VA, USA.
- Skalli A., Robin J. H., Le Bayon N., Le Delliou H. & Person-Le Ruyet J. (2006).** Impact of essential fatty acid deficiency and temperature on tissues' fatty acid composition of European sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Aquaculture*. 255:223–232.
- Sprecher H. (2002).** The roles of anabolic and catabolic reactions in the synthesis and recycling of polyunsaturated fatty acids. *Prostaglandins, Leukotrienes, and Essential Fatty Acids*. 67:79–83.
- Stevens L. J., Zentall S. S., Abate M. L., Kuczek T. & Burgess J. R. (1996).** Omega-3 fatty acids in boys with behavior, learning, and health problems. *Physiology & Behavior*. 59:915–920.
- Stoffel W., Chu F. & Ahrens E. H. (1959).** Analysis of Long-Chain Fatty Acids by Gas–Liquid Chromatography. Micromethod for Preparation of Methyl Esters. *Analytical Chemistry*. 31:307–308.
- Takeuchi T., Toyota M., Satoh S. & Watanabe T. (1990).** Requirement of juvenile red sea bream (*Pagrus major*) for eicosapentaenoic and docosahexaenoic acids. *Nippon Suisan Gakkaish*. 56:1263-1269.
- Tilley S. L., Coffman T. M. & Koller B. H. (2001).** Mixed messages: modulation of inflammation and immune responses by prostaglandins and thromboxanes. *Journal of Clinical Investigation*. 108:15–23.

- Tocher D. R., Mourente, G. & Sargent J. R. (1992).** Metabolism of [1–14C] docosahexaenoate (22:6n–3), [1–4C] eicosapentaenoate (20:5n–3), [1–14C] linolenate (18:3n–3) in brain cells from juvenile turbot *Scophthalmus maximus*. *Lipids*. 27:494–499.
- Tocher D. R. (2003).** Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish. *Reviews in Fisheries Science*. 11:107–184.
- Tocher D. R., Zheng X., Schlechtriem C., Hasting N., Dick J. R. & Teale A. J. (2006).** Highly unsaturated fatty acid synthesis in marine fish: cloning, functional characterization, and nutritional regulation of fatty acyl Δ 6 desaturase of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). *Lipids*. 41:1003–1016.
- Tocher D. R. (2010).** Fatty acid requirements in ontogeny of marine and freshwater fish. *Aquaculture Research*. 41:717–732
- Torstensen B. E., Frøyland L. & Lie Ø. (2001).** Lipider. (ed: Waagbø R, Espe M, Hamre K, Lie Ø.) *Fiskeernæring*. Kystnæringen Forlag & bokklubb AS. Kapittel 3.
- Torstensen B. E., Frøyland L., Ørnsrud R. & Lie Ø. (2004).** Tailoring of a cardioprotective fillet fatty acid composition of Atlantic salmon (*Salmo salar*) fed vegetable oils. *Food Chemistry*. 87:567– 80.
- Uauy R. & Dangour A. D. (2006).** Nutrition in brain development and aging: role of essential fatty acids. *Nutrition Reviews*. 64:24–33.
- Viga A. & Grahl-Nielsen O. (1990).** Genotypic and phenotypic fatty acid composition in the tissues of salmon, *Salmo salar*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry*. 96:721–727.
- Wood J. D., Enser M., Richardson R. I. & Whittington F. M. (2008).** Fatty acids in meat and meat products. In: Chow, C.K., ed. *Fatty Acids in Foods and their Health Implications*. 87-107. CRC Press, London, UK
- Zheng, X., Tocher D. R., Dickson C. A., Dick J. R., Bell J.G. & Teale A. J. (2005a).** Highly unsaturated fatty acid synthesis in vertebrates: new insights with the cloning and characterisation of a Δ 6 desaturase of Atlantic salmon. *Lipids*. 40:13-24.
- Zheng X., Torstensen B. E., Tocher D. R., Dick J. R., Henderson R. J. & Bell J. G. (2005b).** Environmental and dietary influences on polyunsaturated fatty acid synthesis and expression of fattyacyl desaturase and elongase genes in liver of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Molecular and Cell Biology of Lipids*. 1734:13-24.