

УДК 639.3.043.13:577.115.3:597.552.5

Аквакультура

Особенности липидного обмена радужной форели при выращивании на комбикормах с различным соотношением полиненасыщенных жирных кислот

С.В. Биндюков, И.В. Бурлаченко, Р.В. Артемов, В.В. Гершунская, М.В. Арнаут, Н.Ю. Терпугова

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО»), Окружной проезд, 19, Москва, 105187
E-mail: bindukov@vniro.ru

SPIN-код: С.В. Биндюков – 5459-0085; И.В. Бурлаченко – 7492-7365; Р.В. Артемов – 1695-5420; В.В. Гершунская – 6037-6940; М.В. Арнаут – 9454-3050; Н.Ю. Терпугова – 5485-9250

Цель работы: изучение способности лососевых рыб синтезировать длинноцепочечные полиненасыщенные жирные кислоты из их предшественников при замене рыбьего жира растительными маслами в комбикормах для радужной форели при условии сохранения высокого темпа роста и выживаемости рыб.

Материалы и методы: эксперимент проводили в течение 150 суток на молоди радужной форели (средняя начальная масса 91 г), выращиваемой в условиях системы замкнутого водоснабжения. Разработаны и испытаны комбикорма с соотношением линолевой и альфа-линоленовой кислот от 1:1 до 1:3 и суммарном содержании эйкозапентаеновой и докозагексаеновой жирных кислот от 0,3 до 1,2 г/100 г корма. Состав жирных кислот общих липидов кормов и мышечной ткани форели анализировали на хроматографе «Кристалл 5000.2». Статистическую обработку данных осуществляли с помощью однофакторного дисперсионного анализа методом ANOVA.

Результаты: показано, что замена в кормах рыбьего жира на рапсовое и льняное масла позволяет сохранить высокие рыбопродуктивно-биологические показатели и обеспечивает биосинтез эйкозапентаеновой и докозагексаеновой жирных кислот из их предшественников растительного происхождения. Дефицит длинноцепочечных полиненасыщенных жирных кислот в корме (суммарное содержание не более 0,3 г на 100 г), может быть компенсирован за счёт их синтеза организмом форели при достаточном (более 5 г/100 г корма) уровне альфа-линоленовой кислоты. Увеличение содержания в корме длинноцепочечных полиненасыщенных жирных кислот до 1,2 г/100 г при применении свыше 120 суток стимулирует усиление темпа роста форели на 17% по сравнению с кормом, включающим только рыбий жир.

Новизна и практическая значимость: полученные результаты свидетельствуют о возможности замены в комбикормах для форели рыбьего жира на рапсовое и льняное масло без ущерба для продуктивности и качества продукции, включая повышенное содержание полиненасыщенных жирных кислот.

Ключевые слова: радужная форель, комбикорм, замена рыбьего жира, биосинтез жирных кислот, эйкозапентаеновая кислота, докозагексаеновая кислота.

Lipid metabolism of rainbow trout reared on diets with different ratios of polyunsaturated fatty acids

Sergey V. Bindukov, Irina V. Burlachenko, Roman V. Artemov, Maksim V. Arnautov, Valeriya V. Gershunskaya, Nadezhda Yu. Terpugova

Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography («VNIRO»), Okružhnoy proezd, 19, Moscow, 105187, Russia

Objective: to evaluate the ability of salmonids to both keep a high growth rate and survival rate and synthesize long-chain polyunsaturated fatty acids from their precursors when fish oil is partially or fully replaced with vegetable oils in rainbow trout diets.

Materials and methods: The experiment was carried out for 150 days on juvenile rainbow trout (average initial weight 91 g) reared in a recirculating aquaculture system. Compound feeds with a ratio of linoleic and alpha-linolenic acids from 1:1 to 1:3 and a total content of eicosapentaenoic and docosahexaenoic acids from 0.3 to 1.2 g/100 g of feed have been developed and tested. The composition of fatty acids of total lipids of feed and muscle tissue of trout was analyzed on a Crystal 5000.2 chromatograph. Statistical data processing was carried out using single-factor analysis of variance by the ANOVA method.

Results: Partial or complete substitution of fish oil with rapeseed and linseed oils resulted in high fish farming indicators and ensured the biosynthesis of EPA and DHA from plant-derived precursors. The deficiency of long-chain polyunsaturated fatty acids in the diets (total content not exceeding 0.3 g per 100 g) with a sufficient level (more than 5 g / 100 g of feed) of alpha-linolenic acid could initiate the mechanism of PUFA biosynthesis in trout muscle. The use of diet with 1.2g of long-chain PUFA per 100 g of feed for 120 days stimulated an additional 17% increase in trout growth rate compared to diets including only fish oil.

Novelty and practical significance: These findings suggest the possibility of substituting fish oil in trout diets with rapeseed and linseed oils without compromising performance and product quality, including the content of highly unsaturated fatty acids.

Keywords: rainbow trout, feed, fish oil replacement, fatty acid biosynthesis, eicosapentaenoic acid, docosahexaenoic acid.

ВВЕДЕНИЕ

Аквакультура является одной из наиболее быстро развивающихся отраслей мирового сельского хозяйства и играет существенную роль в обеспечении продовольственной безопасности в условиях растущего населения и дефицита ресурсов пищевого белка. Рост товарного рыбоводства обусловлен не только потребностью в обеспечении человека рыбой и морепродуктами, но и стремлением к устойчивому использованию водных биологических ресурсов и сокращению нагрузки промысла на дикие популяции. Согласно данным FAO, в 2023 году мировой объём выращиваемой рыбы превысил долю продукции промышленного рыболовства на 3% [FAO, 2024].

В Российской Федерации рыбоводство также является быстро растущим и меняющимся сектором рыбного хозяйства. В 2023 году объёмы выращивания лососевых впервые превзошли объёмы традиционно культивируемых в нашей стране карповых видов рыб и составили 158,6 тыс. тонн¹. Вместе с тем стратегия развития агропромышленного и рыбохозяйственного комплексов Российской Федерации на период до 2030 года ставит целью увеличение производства продукции аквакультуры до 618 тыс. тонн [Бурлаченко и др., 2024]. Этого можно достичь за счёт увеличения производства лососевых рыб благодаря их динамичным темпам роста, высокой выживаемости и конверсии корма, что обеспечивает значительный экономический эффект при сохранении стабильного спроса на рынке [Александрова, 2021].

Радужная форель *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) – один из наиболее широко используемых объектов выращивания среди лососевых. Она обладает высокой гастрономической привлекательностью и пищевой ценностью, что обусловлено содержанием полноценного белка с оптимальным аминокислотным составом, а также высоким уровнем липидов, содержащих полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК) [Фокина и др., 2020; Rasmussen, 2001]. Эти жирные кислоты, включая широко известные эйкозапентаеновую (ЭПК) и докозагексаеновую (ДГК), синтезируются, в основном водными организмами и крайне дефицитны в продуктах наземного происхождения [Гладышев, 2012; Tocher et al., 2019].

Согласно данным литературы, уровень ЭПК и ДГК в липидах лососевых рыб коррелирует с содержанием данных кислот в применяемых для них комбикормах и, преимущественно, обеспечивается за счёт введения

в корма рыбьего жира [Биндюков и др., 2022; Lufti et al., 2023; Glencross et al., 2024]. Однако также имеются сведения, что из-за эволюционного давления и геномной мутации WGD (whole genome duplication) лососевые рыбы способны к биосинтезу длинноцепочечных ПНЖК (ДЦ ПНЖК) за счёт экспрессии генов *fadsd5*, *fadsd6*, *elovl2*, *elovl5a*, которые кодируют ферменты элонгазы и десатуразы, ответственные за удлинение ПНЖК в ЭПК и ДГК в ходе пути Шпрехера [Monroig et al., 2022; Хуртина и др., 2024]. Таким образом, в организме форели имеются механизмы, обеспечивающие синтез ДЦ ПНЖК. В этом случае, благодаря полезной биоконверсии жирных кислот, лососевых рыб можно рассматривать не только как потребителей, но и как потенциальных производителей этих незаменимых в питании человека соединений [Turchini et al., 2011; Гладышев, 2021; Васильева и др., 2023].

Обеспечение каскада упомянутых биохимических процессов у рыб требует наличия субстрата для синтеза ДЦ ПНЖК. В качестве субстрата могут быть использованы жирные кислоты с относительно коротким углеродным рядом, например альфа-линоленовая (АЛК) и линолевая (ЛК) кислота [Thanuthong et al., 2011; Turchini et al., 2022; Kajbaf et al., 2025]. Источником таких кислот служат липиды наземных растений, а также пресноводные организмы, тогда как в морских организмах их содержание обычно ниже и опосредовано трофической цепью. Учитывая способность форели к элонгации и десатурации жирных кислот, которая помогает рыбе обеспечивать собственные потребности в балансе нутриентов *in vivo*, оптимизация состава кормов может быть достигнута за счёт обоснованного снижения доли дефицитных и дорогостоящих компонентов водного происхождения и их заменой более доступными растительными маслами. Целью данного исследования являлась оценка способности радужной форели к биоконверсии АЛК и ЛК в ДЦ ПНЖК в условиях, когда рыбий жир в рационе полностью или частично замещается растительными маслами, без ущерба для продуктивности – скорости роста и показателей выживаемости рыб.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования выполняли на базе установки замкнутого водоснабжения (УЗВ) филиала по пресноводному рыбному хозяйству ФГБНУ «ВНИРО» («ВНИИПРХ») (п. Рыбное, Дмитровский р-н, Московская обл.). Объектом исследований являлась радужная форель породы стальноголовый лосось «*steelhead*». Развивающаяся диплоидная икра поступила из племенного форелеводческого завода «Адлер» на стадии

¹ <https://fish.gov.ru/wp-content/uploads/2024/03/sbornik-25-03-2024.pdf>

глазка. Возраст рыб на начало эксперимента составил 6 месяцев, средняя начальная масса – 91 г.

Для проведения опытов были сформированы 6 экспериментальных и 1 контрольная группа рыб по 160 экз. в каждой. Каждая группа рыб была размещена в бассейне объёмом 1,2 м³, начальная плотность посадки составила 11 кг/м³. Скорость водообмена в УЗВ была 1 м³/час. Температура воды за период эксперимента колебалась в пределах 15,8-16,7 °С. Продолжительность опыта составила 150 суток.

Гидрохимические параметры среды (температура, содержание кислорода, pH, содержание нитритов) фиксировали 2 раза в сутки: в 8:00 и 16:00. Температуру определяли с помощью водного термометра с точностью до 0,1 °С. Содержание растворенного в воде кислорода, регистрировали с помощью термооксиметра ОхуGuard Handy Polaris. Значения pH определяли pH-метром Hanna. Содержание нитритов анализировали с помощью тест систем VladOx laboratory. Концентрация растворенного в воде кислорода колебалась от 7,2 до 10,4 мг О₂/л, значения pH регистрировали в пределах 6,5-7,5, уровень нитритов в системе составлял не более 0,5 мг/л, что соответствует рекомендуемым условиям для выращивания форели [Барулин и др., 2016].

Для оценки способности радужной форели к эндогенному синтезу ДЦ ПНЖК из их предшественников, содержащихся в растительных маслах, были разработаны и сбалансированы рецепты комбикормов с различным соотношением рыбьего жира – источника ЭПК и ДГК, а также рапсового и льняного масел – источников ЛК и АЛК (как субстрата для синтеза ЭПК и ДГК). Количество ЛК и АЛК в рапсовом масле составляло 22,5 и 9,5 % от суммы жирных кислот, в льняном масле – 14,55 и 58,5% соответственно, что делало их подходящим источником соответствующих жирных кислот. В рецептах варьировали содержание

ем ДЦ ПНЖК от 0,3 до 1,2 г/100 г корма и соотношением ЛК и АЛК (табл. 1). При этом ЛК рассматривалась, главным образом, с позиций энергетического обеспечения метаболических процессов, а АЛК выступала как предшественник ДЦ ПНЖК. За исключением липидных компонентов, состав экспериментальных кормов был одинаковым. Они включали рыбную муку, пшеницу, белки растительного происхождения, белки животного происхождения, монокальцийфосфат, премикс. Экспериментальные комбикорма были изготовлены в филиале по пресноводному рыбному хозяйству ФГБНУ «ВНИРО» («ВНИИПРХ») на полупромышленной линии Amandus Kahl (Германия) методом экструдирования с использованием матрицы с отверстиями диаметром 4,5 мм. Для удобства идентификации в шифре групп рыб, получавших комбикорма фигурирует расчётное значение суммы ЭПК и ДГК от 0,3 до 1,2 г/100г корма и соотношение ЛК и АЛК. Контрольный корм без растительных масел носил название «КРФР РЖ».

С целью мониторинга роста и состояния здоровья, особенностей метаболизма экспериментальных рыб регулярно (на 30, 60, 90, 120 и 150 сутки выращивания) проводили контрольные обловы. В процессе облова фиксировали общую биомассу рыб каждой группы, проводили индивидуальное взвешивание 50-ти особей из каждой группы для оценки вариабельности роста.

Воздействие на рыб комбикормов с различными липидными компонентами оценивали по рыбоводно-биологическим показателям (абсолютный прирост, относительный прирост, кормовые затраты, выживаемость) [Правдин, 1966]. Для оценки процессов ассимиляции и трансформации рыбами питательных веществ кормов использовали расчётный коэффициент эффективности использования вещества (Эи). Этот коэффициент представляет собой отношение количе-

Таблица 1. Состав и характеристика липидных компонентов экспериментальных комбикормов
Table 1. Composition and characteristics of lipid components in experimental diets

Шифр группы	Содержание, % от суммы			Расчётная сумма ЭПК и ДГК в корме, г/100 г	Расчётное соотношение ЛК и АЛК
	Рыбий жир	Рапсовое масло	Льняное масло		
КРФР 0.3 1/1	0	78	22	0,3	1:1
КРФР 0.3 1/2	0	43	57	0,3	1:2
КРФР 0.3 1/3	0	16	84	0,3	1:3
КРФР 1.2 1/1	20	62	18	1,2	1:1
КРФР 1.2 1/2	20	34	46	1,2	1:2
КРФР 1.2 1/3	20	10	70	1,2	1:3
КРФР РЖ	100	0	0	5,1	–

ства питательных веществ, накопленных организмом рыб, к количеству веществ, потреблённых из корма за определённый период времени [Щербина, Гамыгин, 2006]. В целях устранения возможного влияния различий в содержании влаги в исследуемых тканях рыб и комбикормах данный показатель определяли для ПНЖК при пересчёте на абсолютно сухое вещество корма и мышечной ткани по формуле:

$$\mathcal{E}_u = \frac{M_t P_t - M_0 P_0}{C_k}, \%,$$

где: M_0, M_t – средняя масса рыб в начале и конце эксперимента, г; P_0, P_t – содержание питательного вещества в мышечной ткани в начале и конце эксперимента, %; C_k – количество питательных веществ, съеденных одной рыбой за рассматриваемый период, г.

При исследовании химического состава комбикормов содержание влаги определяли при высушивании навески до постоянной массы в лабораторной электропечи SNOL 58/350 (Snol-Term) при температуре 103 ± 1 °С. Содержание сырого протеина определяли по методу Кьельдаля с помощью автоматического анализатора Kjeltac™-8400 (Foss), содержание сырого жира – по методу Сокслета на автоматическом экстракторе SER 148/6 (VELP Scientifica) при использовании диэтилового эфира в качестве растворителя. Количество сырой золы находили путём сжигания образцов в муфельной печи СНОЛ 10/10 (Технотерм) при температуре 550 ± 2 °С до постоянной массы и равномерного цвета. Содержание клетчатки в образцах устанавливали по методу промежуточной фильтрации с помощью автоматического анализатора клетчатки F22 Sonnen (Sonnen Automated Analysis). Сумму безазотистых экстрактивных веществ (БЭВ) вычисляли расчётным путём.

Для проведения анализа химического состава мышечной ткани радужной форели по 5 рыб из каждой группы разделяли на филе, левую половину разрезали на куски шириной 5 см, отбирали по одному куску от приголовной, хвостовой части и из середины, измельчали в течение 3 минут на мясорубке Moulinex HV8 (мощность 1600Вт, диаметр отверстий решётки 3,0 мм). Полученный фарш замораживали и хранили при температуре -20 °С до проведения исследований. Затем высушивали на вакуумной лиофильной сушилке VLP-4.

Анализ жирнокислотного спектра липидов мышечной ткани радужной форели и комбикормов проводили с использованием газовой хроматографии на приборе «Кристалл 5000.2» с пламенно-ионизационным детектором на капиллярной колонке CR-FAME 100 м × 0,25 мм × 0,2 мкм («Хроматэк»), газ-носитель – во-

дород. В качестве стандарта использована смесь метиловых эфиров Supelco 37 component FAME MIX (каталожный номер CRM47885, США). Обработку результатов анализа производили с использованием программного обеспечения Хроматэк Аналитик методом внутренней нормализации. Липиды из комбикормов предварительно экстрагировали хлороформом с последующей отгонкой на ротаторном испарителе Labtex IP-1 ЛТ, липиды из предварительно лиофилизированной мышечной ткани форели выделяли диэтиловым эфиром на автоматическом экстракторе. Полученные общие липиды подвергали прямому метилированию в соответствии с ГОСТ 31665².

Результаты представляли в виде средних значений и их стандартных ошибок ($x \pm mx$). Отличия исследованных показателей считались достоверными при $p < 0,05$. Обработку результатов проводили с использованием языка программирования «R» (вер. 4.3.3.) в среде разработки «RStudio» с применением дополнительных пакетов: «readxl» (вер. 1.3.1), «pheatmap» (вер. 1.0.12). Динамику изменения средних масс визуализировали и рассчитывали в программе «StatSoft statistica 10». Статистическую обработку данных осуществляли с помощью однофакторного дисперсионного анализа методом ANOVA.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На первом этапе исследования был проведён детальный анализ фактической питательной ценности и жирнокислотного состава экспериментальных кормов. Установлено, что по содержанию основных питательных веществ корма всех вариантов имели между собой минимальные отличия (табл. 2). Среднее содержание сырого протеина для всех комбикормов составило 45,23%, сырого жира – 21,05%, сырой золы – 6,29%, сырой клетчатки – 1,86%, БЭВ – 20,75%. Высокая степень сходства в составе экспериментальных кормов, установленная по результатам химических исследований, явилась своеобразной гарантией отсутствия воздействия на организм рыб каких-либо иных факторов, за исключением исследуемых ПНЖК, получаемых рыбами из рыбьего жира и растительных масел.

В то же время жирнокислотный состав экспериментальных кормов, представленный в виде тепловой карты на рис. 1, ожидаемо имел существенные различия между вариантами.

Анализ жирнокислотного состава липидов комбикормов свидетельствует о том, что фактические

² ГОСТ 31665-2012. Масла растительные и жиры животные. Получение метиловых эфиров жирных кислот. 2019. Введ. 01.01.2014. М.: Стандартинформ. 12 с.

Таблица 2. Питательная ценность и валовая энергия комбикормов с различным соотношением ПНЖК
Table 2. Nutritional value and total energy of compound feed with different ratios of PUFA

Шифр группы	Содержание веществ, %						Валовая энергия, МДж/кг
	Влага	Сырой протеин	Сырой жир	Сырая зола	Клетчатка	БЭВ	
КРФР 0.3 1/1	4,94±0,11	45,20±0,24	21,39±0,32	5,90±0,07	1,46±0,02	21,17±0,25	22,8
КРФР 0.3 1/2	5,90±0,04	44,90±0,12	21,69±0,18	6,35±0,03	1,77±0,11	20,90±0,33	22,8
КРФР 0.3 1/3	5,38±0,23	46,32±0,19	20,48±0,28	6,35±0,15	2,16±0,06	20,52±0,19	22,8
КРФР 1.2 1/1	5,32±0,07	45,16±0,09	20,76±0,21	6,55±0,18	1,54±0,05	21,32±0,18	22,8
КРФР 1.2 1/2	6,20±0,09	44,88±0,17	21,00±0,08	6,14±0,05	2,20±0,01	19,98±0,26	22,8
КРФР 1.2 1/3	6,08±0,58	44,61±0,22	20,41±0,25	6,30±0,14	2,09±0,04	20,55±0,14	22,6
КРФР РЖ	4,49±0,85	45,57±0,15	21,65±0,11	6,46±0,06	1,82±0,13	20,81±0,23	22,8

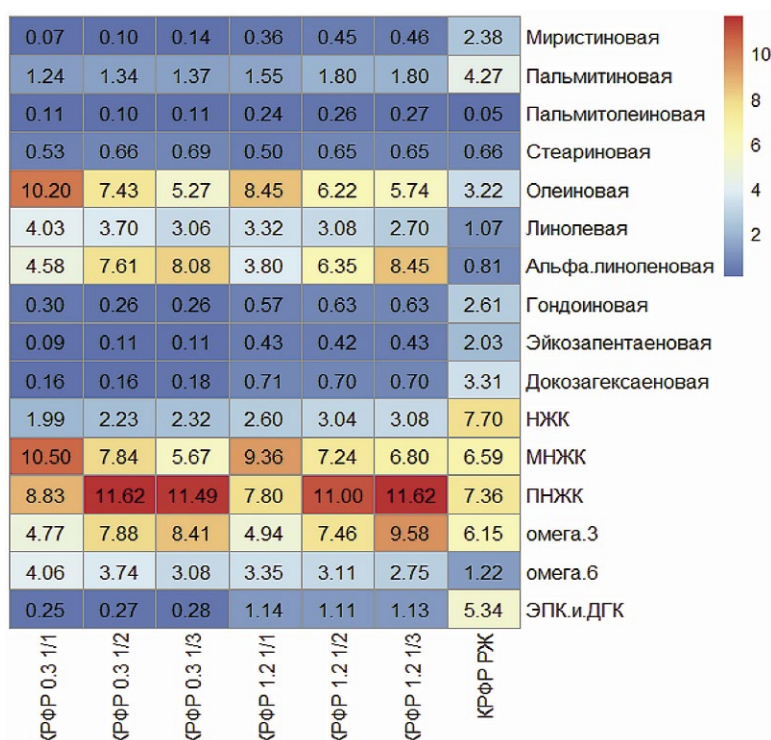


Рис. 1. Жирнокислотный состав липидов комбикормов с различным соотношением ПНЖК, г/100г

Fig. 1. Fatty acid composition of diets with different ratios of PUFA, g/ 100 g

значения уровня ПНЖК и их соотношений соответствовали смоделированным расчётным величинам. В группе кормов с уровнем ЭПК+ДГК – 0,3 г /100г, содержание данных кислот составило 0,25-0,28 г /100 г, линолевой 3,06-4,03 г /100 г и альфа-линоленовой 4,58-8,08 г /100 г, что коррелирует с расчётными показателями. По мере увеличения в рецептурах доли рыбьего жира происходил рост количества ДЦ ПНЖК до 1,11-1,14 г /100 г в рецептах с расчётной суммой ЭПК и ДГК на уровне 1,2 г /100 г корма, достигая максимума 5,34 г в контрольном корме КРФР РЖ, не содержащем растительных масел. Путём правильного подбора соотношения растительных масел удалось достичь тре-

буемых соотношений ЛК и АЛК практически во всех кормах.

Оценка рыбоводно-биологических характеристик радужной форели, получавшей экспериментальные комбикорма, позволила выявить ряд различий, связанных с применением комбикормов с различными источниками липидов и соотношением ПНЖК. Динамика роста рыб в течение 150 суток наблюдений представлена в виде графика средних масс на рис. 2.

Исходные данные (0 сутки) демонстрировали статистически однородное распределение массы между группами со средними значениями 90,8-96,8 г, что исключало влияние исходных различий на интерпре-

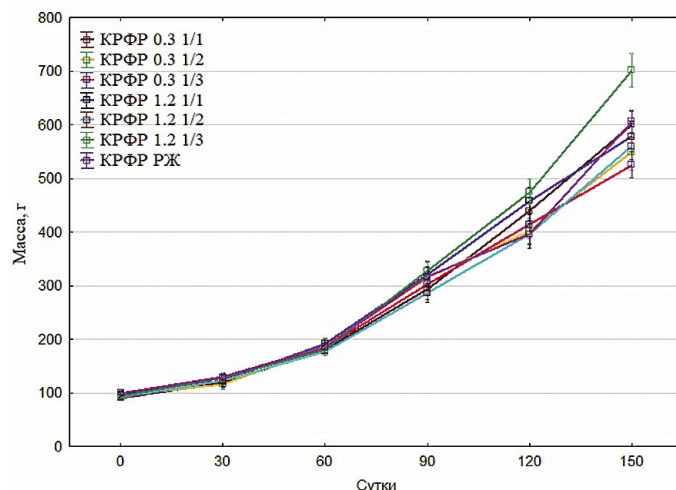


Рис. 2. Динамика изменения средней массы радужной форели при выращивании на комбикормах с различным соотношением ПНЖК, г

Fig. 2. Body weight dynamic of rainbow trout on diets with different ratios of PUFA, g

тацию результатов в течение 150-дневного опытного кормления.

К 30-м суткам эксперимента выявлена дифференциация темпов роста, коррелирующая с уровнем ДЦ ПНЖК в кормах. Группы, получавшие комбикорма с минимальной концентрацией ЭПК/ДГК (0,3 г/100 г), такие как КРФР 0.3 1/1 и КРФР 0.3 1/2, показали наименьший прирост массы их средняя масса равнялась 116-119 г соответственно. В то же время группы с повышенным содержанием ДЦ ПНЖК (1,2 г/100 г) – КРФР 1.2 1/3 и КРФР 1.2 1/1 – достигли средних значений 122-129 г. На этапе 60-90 суток зафиксирован рост массы у всех групп, однако динамика оставалась прежней.

Более полная характеристика весового роста, а также показатели выживаемости и затрат кормов для различных вариантов опыта представлены в табл. 3.

Анализ результатов показал, что замена рыбьего жира на различные количества растительных масел оказала определённое влияние на итоговые ростовые показатели. При повышении содержания ЭПК и ДГК с 0,3 до 1,2 г и постоянном соотношении в кормах ЛК и АЛК равном 1:3, было обнаружено увеличение средней конечной массы форели с 554,7 г на корме КРФР 0.3 1/3 до 698,2 г на корме КРФР 1.2 1/3. В указанной группе средняя конечная масса форели достоверно превышала аналогичные показатели всех остальных экспериментальных групп ($p < 0,05$). Абсолютный прирост массы в этой группе достиг 606,8 г, а относительный прирост составил 649,9%, что также значительно выше, чем у других вариантов.

Форель, выращенная на корме КРФР 0.3 1/1 с минимальным уровнем ЭПК и ДГК отличалась сопоставимым темпом роста с группами рыб, получавшими комбикорма КРФР 1.2 1/1 и КРФР 1.2 1/2 в которых

Таблица 3. Рыбоводно-биологические показатели радужной форели при выращивании на комбикормах с различным соотношением ПНЖК

Table 3. Fish-breeding indicators of rainbow trout on diets with different ratios of PUFA

Шифр группы	Средняя начальная масса, г	Средняя конечная масса, г	Абсолютный прирост, г	Относительный прирост, %	Выживаемость, %	Кормовые затраты
КРФР 0.3 1/1 ^A	90,8±2,3	599,1±11,9 ^E	508,3	559,8	96,9	1,1
КРФР 0.3 1/2 ^B	94,5±2,1	542,8±17,3 ^{E, Ж}	448,3	469,1	98,7	1,3
КРФР 0.3 1/3 ^B	93,5±2,7	554,7±12,3 ^E	461,2	485,0	97,5	1,2
КРФР 1.2 1/1 ^Г	96,8±2,5	578,2±13,8 ^E	481,4	497,3	98,1	1,1
КРФР 1.2 1/2 ^Д	91,4±2,1	560,2±12,9 ^E	468,8	513,3	98,8	1,2
КРФР 1.2 1/3 ^Е	93,3±2,3	698,2±15,6 ^{A, Б, В, Г, Д, Ж}	606,8	649,9	98,1	1,0
КРФР РЖ ^Ж	92,4±2,5	596,1±10,1 ^{Б, Ж}	503,7	545,3	96,1	1,1

Примечание: А, Б, В, Г, Д, Е, Ж – Достоверность различий выборки средних масс в конце эксперимента между группами, $p < 0,05$

содержалось 1,2 г суммарного количества ЭПК и ДГК. Несколько медленнее росли рыбы из групп КРФР 0.3 1/3, КРФР 1.2 1/2, их средняя конечная масса не достигла 600 г. Самые низкие значения ростовых показателей были у форели из группы КРФР 0.3 1/2. Контрольная группа, получавшая корм КРФР РЖ, содержащий только рыбий жир, продемонстрировала средние ростовые показатели, абсолютный прирост за 5 месяцев составил 503,7 г, конечная средняя масса контрольной группы составила 596,1 кг, что на 14,6% меньше, чем у лучшей по этому параметру группы КРФР 1.2 1/3, у которой средняя конечная масса была равна 698,2 г. Таким образом, увеличение содержания в корме ДЦ ПНЖК до 1,2/100 г за счёт комплексной масло-жировой смеси (70% льняного масла, 10% рапсового масла, 20% рыбьего жира), при применении свыше 120 суток стимулировало усиление темпа роста форели на 17% по сравнению с кормом, включающим только рыбий жир и до 40% по сравнению с другими вариантами опыта.

По окончании эксперимента отмечена высокая выживаемость во всех группах рыб, которая составила 96,1-98,8%. Кормовые затраты варьировали от 1,0 до 1,3, наименьшие значения отмечены в группах рыб, выращенных на комбикормах с уровнем ЭПК и ДГК более 0,3% и соотношением альфа-линоленовой кислоты к линолевой 1:3.

Результаты эксперимента подтверждают, что комбикорма с различными соотношениями и уровнем ПНЖК могут быть эффективны для выращивания форели в условиях индустриальной аквакультуры. Форель, выращенная на комбикормах с низким уровнем ДЦ ПНЖК (0,3 и 1,2 г), по ростовым показателям не уступала контрольной группе КРФР РЖ, а низкий показатель стандартной ошибки 10,1-17,3г свидетель-

ствует о равномерности выборки и однородности рыб в экспериментальных бассейнах.

Следующим этапом исследований была оценка влияния комбикормов с различным соотношением ПНЖК на химический состав мышечной ткани у рыб из разных вариантов опыта. В табл. 4 представлены данные, полученные по окончании периода наблюдений (150-е сутки опыта).

Результаты анализов показали, что количество белка в мышечной ткани форели во всех группах было высоким (19,34-20,87%) и не имело значимых различий. В отличие от белка, содержание жира не стабильно, однако разница между группами (6,37-7,02%) была недостоверной. Этот параметр имеет обратную связь с содержанием влаги и может немного варьировать между рыбами внутри одной группы.

Несмотря на отсутствие выраженных различий в химическом составе мышечной ткани форели, получавшей комбикорма с различным количеством ПНЖК растительного происхождения и ДЦ ПНЖК рыбьего жира, анализ состава жирных кислот мышечной ткани позволил выявить существенные различия между экспериментальными группами.

На рис. 3 представлена тепловая карта жирно-кислотного состава липидов форели, выращенной на комбикормах с различным содержанием рыбьего жира и растительных масел.

Анализ полученных данных выявил прямую связь между содержанием ПНЖК в кормах и мышцах форели, что отражает зависимость метаболических процессов от состава рациона. В частности, на кормах группы КРФР 0.3 в варианте с наименьшим количеством ДЦ ПНЖК (КРФР 0.3 1/1) липиды рыб содержали 0,28 г/100 г ЭПК и ДГК. По мере увеличения в кормах уровня АЛК, в липидах рыб наблюдалось после-

Таблица 4. Химический состав мышечной ткани радужной форели, выращенной на комбикормах с различным соотношением ПНЖК

Table 4. Chemical composition of rainbow trout muscle tissue on diets with different ratios of PUFA

Шифр группы	Содержание, %			
	Белок	Жир	Зола	Влага
До эксперимента	18,58±0,20	6,28±0,24	1,72±0,12	73,42±0,14
КРФР 0.3 1/1	19,35±0,11	6,93±0,17	1,57±0,22	71,65±0,23
КРФР 0.3 1/2	19,58±0,25	6,46±0,14	1,66±0,09	72,04±0,08
КРФР 0.3 1/3	20,85±0,17	6,56±0,09	1,33±0,10	72,65±0,15
КРФР 1.2 1/1	19,34±0,10	7,02±0,34	1,65±0,17	71,15±0,25
КРФР 1.2 1/2	20,05±0,24	6,85±0,12	1,39±0,24	72,65±0,08
КРФР 1.2 1/3	20,87±0,17	6,95±0,20	1,32±0,11	72,46±0,17
КРФР РЖ	19,39±0,25	6,37±0,28	1,46±0,09	71,82±0,07

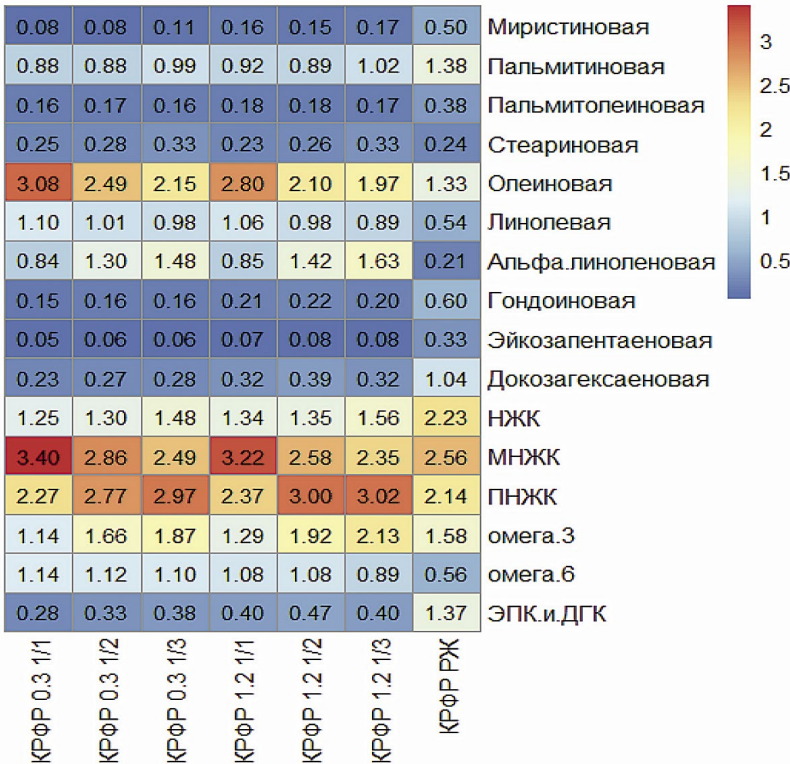


Рис. 3. Жирнокислотный состав липидов радужной форели, выращенной на комбикормах с различным соотношением ПНЖК, г/100 г

Fig 3. Fatty acid composition of rainbow trout on diets with different ratios of PUFA, g/100 g

довательное возрастание суммы ЭПК и ДГК. На корме КРФР 0.3 1/3 это значение выросло на 36%, составив 0,38 г/100 г. Увеличение содержания ЭПК и ДГК в кормах группы КРФР 1.2 сопровождалось возрастанием количества этих жирных кислот и в липидах форели (до 0,40-0,47 г/100 г). Интересно отметить, что у рыб, получавших корма группы КРФР 0.3, не включавших рыбий жир и характеризовавшихся минимальным уровнем ЭПК и ДГК при одновременном высоком содержании АЛК, количество высоконенасыщенных жирных кислот (ЭПК и ДГК) в тканях было выше, чем в поедаемых ими кормах. Данный факт позволяет предположить наличие процессов, обеспечивающих интенсивное использование АЛК в качестве субстрата для её элонгации в длинноцепочечные ПНЖК при их дефиците в комбикормах. Увеличение суммы ЭПК и ДГК до 1,2 г в кормах группы КРФР 1.2 не привело к пропорциональному росту их содержания у рыб.

Соотношение жирных кислот омега-3 к омега-6 в липидах рыб было сходным с аналогичными показателями у соответствующих кормов, что нашло своё отражение и в данных других исследователей [Turchini, Francis, 2009; Tocher et al., 2019]. По сравнению с кормами, липиды рыб характеризовались меньшей вариабельностью соотношения этих жирных кис-

лот – от 1,2 до 5 раз в кормах против 1,2 до 2,8 раз у рыб. Можно предположить, что это обстоятельство связано с естественными ограничениями излишнего включения омега-3 жирных кислот в ткани рыб, необходимостью сохранения биологически оправданного соотношения омега-3 к омега-6 жирным кислотам, даже при наличии избытка каких-либо из них в получаемом рыбами корме. Это положение согласуется также с литературными данными, свидетельствующими о том, что биосинтез ДЦ ПНЖК у радужной форели ограничен низкой активностью $\Delta 5$ и $\Delta 6$ -десатураз, а также конкурентным ингибированием ферментов [Katan et al., 2020; Xie et al., 2021]. Подтверждением данного предположения может являться тот факт, что на фоне повышения содержания ПНЖК омега-3 ряда в корме (от 4,7 г/100 г на корме КРФР 0.3 1/1 до 9,58 на корме КРФР 1.2 1/3), различия по данному показателю между липидами питающихся ими рыб нивелируется.

Наибольшие значения в пользу омега-3 зафиксированы у группы КРФР РЖ, где корм содержал исключительно рыбий жир. В этом варианте сумма ЭПК+ДГК в рыбе достигла 1,37 г/100 г, обеспеченного за счёт трёхкратного увеличения расхода соответствующих жирных кислот корма. В этой связи необходимо под-

черкнуть, что оптимизация жирнокислотного состава кормов для форели должна учитывать не только абсолютное содержание в них ЭПК и ДГК, но и соотношение омега-3 и омега-6 кислот и его соблюдение в благоприятном диапазоне.

Корреляционный анализ полученных данных позволил подтвердить справедливость сделанных заключений. При проведении анализа использовали варьирование двух критических параметров – суммарного содержания в кормах ЭПК и ДГК (0,3 и 1,2 г/100 г корма) и соотношения в них ЛК к АЛК (1:1, 1:2, 1:3) (рис. 4).

Расчёты показали выраженную положительную зависимость между содержанием ПНЖК в комбикорме и их уровнем в липидах мышечной ткани рыб. Это однозначно подтверждает, что увеличение доли ПНЖК в рационе приводит к повышению их накопления в мышцах форели, подчёркивая ключевую роль корма как основного источника этих соединений и доказательную возможность управления в условиях аквакультуры питательной ценностью филе рыб через составление рецептур.

Следует сказать, что в данном эксперименте при отсутствии в рационе рыбьего жира высокий уровень ДЦ ПНЖК наблюдали не только в мышцах, но и в пе-

чени [Биндюков и др., 2025], что также свидетельствует о возникновении у радужной форели в процессе выращивания адаптивных изменений, связанных с биосинтезом ПНЖК по пути Шпрехера, особенно при использовании корма КРФР 0.3 1/3 с минимальным уровнем рыбьего жира и высоким содержанием АЛК.

Известно, что у лососевых рыб гены элонгаз и десатураз активно экспрессируются в печени, поскольку ткани этого органа являются местом синтеза и распределения липидов [Monroig et al., 2022]. В тканях печени жирные кислоты используются для синтеза собственных структурных липидов, либо происходит распад и ресинтез липопротеинов, которые вновь поступают в кровь и разносятся по организму, где могут депонироваться в форме триглицеридов или использоваться для изменения состава липидов клеточных стенок [Turchini et al., 2022]. Таким образом, в печени фиксируются активные процессы липидного обмена, однако возможности и потребности организма в поддержании высокого уровня синтезированных жирных кислот нуждаются в уточнении.

Выполненный анализ выявил особенности липидного состава мышечной ткани форели, питавшейся кормами с различным составом и происхождением

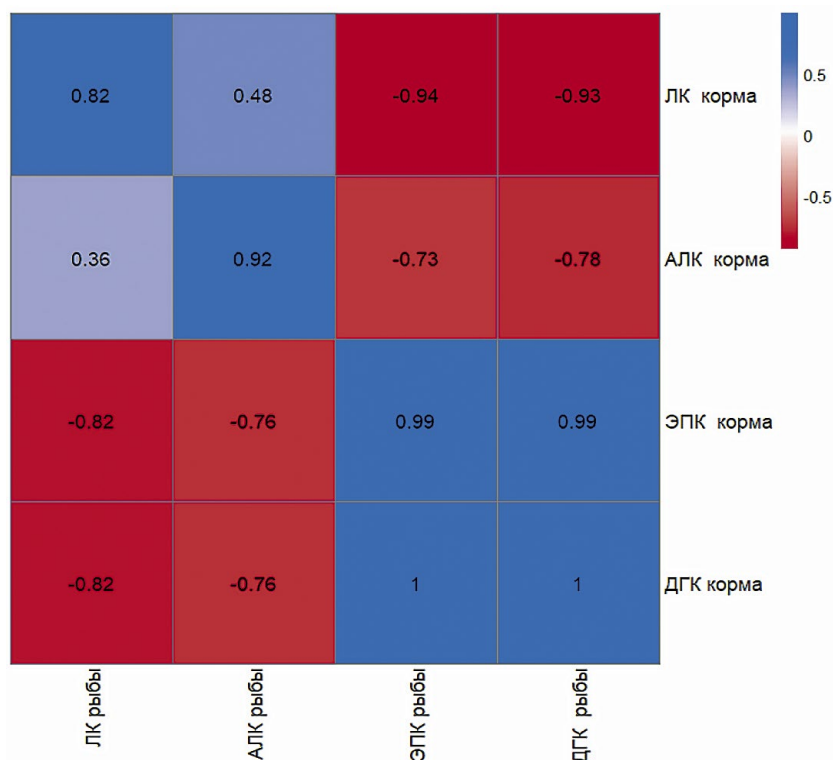


Рис. 4. Матрица корреляций между ДЦ ПНЖК и субстратами в виде ЛК и АЛК в комбикормах и выращенной рыбе в конце эксперимента

Fig 4. Correlation between LC-PUFA and LA and ALA substrates in feed and farmed fish at the end of the experiment

липидов, на момент окончания опыта, что, однако, не позволяет получить представление о динамике метаболических процессов. Для получения детальной картины роли предшественников ДЦ ПНЖК в обмене веществ у радужной форели проведён расчёт коэффициентов эффективности ассимиляции в её мышечной ткани ключевых жирных кислот, содержавшихся в комбикормах в различных соотношениях. При расчёте ассимиляции были учтены изменения массы рыб и содержания в их липидах жирных кислот за период опыта, а также общее количество жирных кислот, полученных рыбами из липидов корма за весь период исследования. Результаты представлены на рис. 5.

На диаграмме 5 а видно, что у рыб, получавших корма без рыбьего жира, дефицитные по сумме ЭПК и ДГК, но содержавшие большое количество АЛК (корма серии КРФР 0.3), уровень накопления АЛК на протяжении всего опыта был ниже по сравнению с другими вариантами. Можно предположить, что форель активно использовала имевшуюся в избытке в кормах АЛК в биосинтетических процессах. Различные соотношения между ЛК и АЛК не продемонстрировали заметных сдвигов в ассимиляции жирных кислот, ко-

торая незначительно изменялась в динамике. Однако, при включении в комбикорм 20% рыбьего жира интенсивность накопления АЛК возросла в 1,5-2,5 раза. По рис. 5 можно видеть, что в процессе кормления опытными кормами рыбы в целом понижали ретенцию АЛК: например, в группе КРФР 0.3 в среднем от 26 до 22%, в то время как контрольная группа (КРФР РЖ) показала резкое снижение с 52,5% (30 суток) до 32,5% (150 суток), что может быть связано как с адаптацией к корму, так и с изменением метаболизма в процессе роста рыб. Таким образом, избыток содержания в корме АЛК, на фоне пониженного содержания в нем суммы ЭПК и ДГК, сопровождается относительно низким накоплением этой кислоты в тканях форели. Напротив, при относительно невысоком содержании в корме АЛК и более высоком уровне ДЦ ПНЖК у организма рыб появлялась возможность более интенсивного депонирования альфа-линоленовой кислоты.

Аналогичную картину (рис. 5 в) можно увидеть при анализе динамики ассимиляции форелью ЛК. Питание рыб кормами дефицитными по ЭПК и ДГК (та же группа КРФР 0.3), сопровождалось накоплением ЛК в ходе

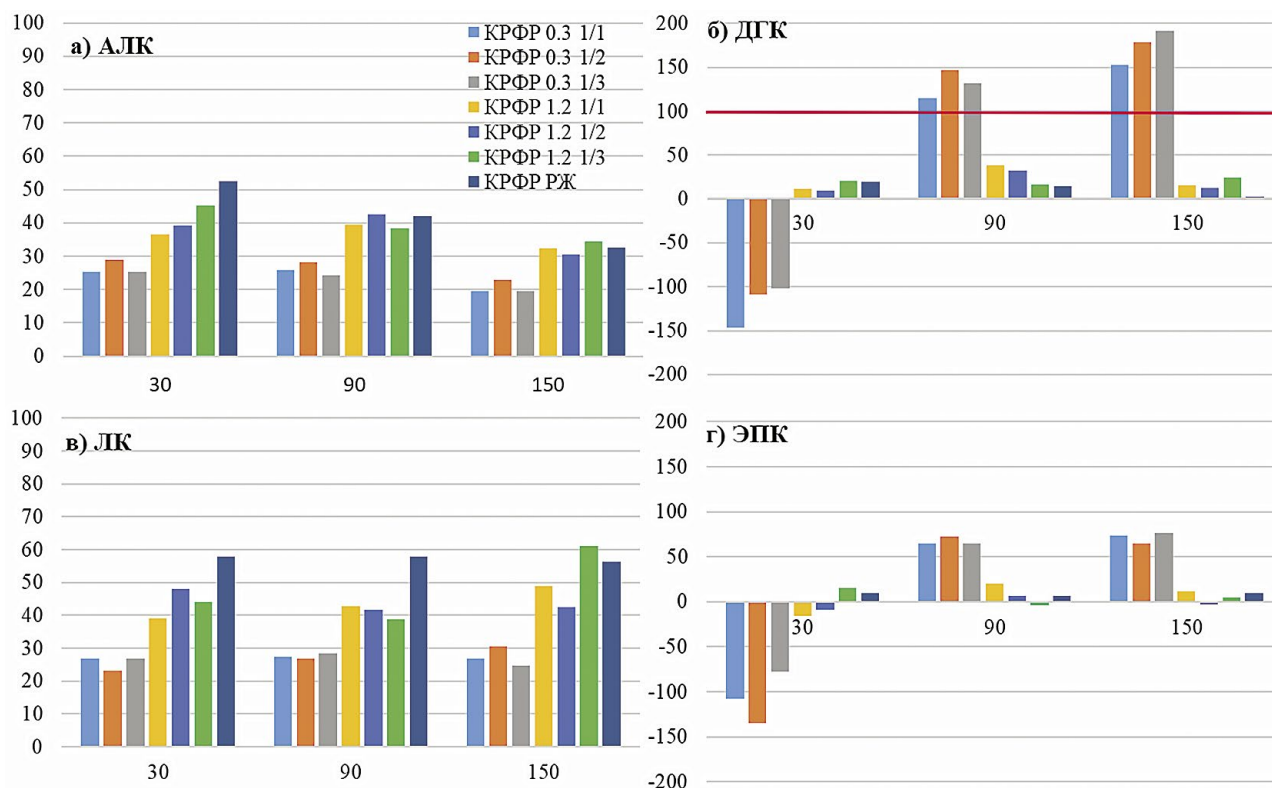


Рис. 5. Динамика ассимиляции отдельных жирных кислот в мышечной ткани форели при питании в течение 150 суток комбикормами с различным соотношением ПНЖК, %: а) альфа-линоленовая (АЛК); б) докозагексаеновая (ДГК); в) линолевая (ЛК); г) эйкозапентаеновая (ЭПК)

Fig 5. Assimilation of fatty acids in the muscle tissue of trout on diets with different ratios of PUFAs for 150 days, %: а) alfa-linoleic; б) docosahexaenoic в) linoleic; г) eicosapentaenoic

опыта на уровне 23,2-30,4%. При повышении содержания ДЦ ПНЖК в корме (группа КРФР 1.2) ассимиляция ЛК возросла до 40-48%. Вероятно, это связано с тем, что ДЦ ПНЖК, которых в этой группе комбикормов больше в 4 раза чем в группе КРФР 0.3, энергетически приоритетны в цикле β -окисления, а ЛК в качестве освободившегося субстрата участвует в депонировании. Наиболее стабильные и высокие значения ассимиляции ЛК (около 60%), были отмечены в контрольном варианте. Таким образом, при повышенном суммарном содержании ЭПК и ДГК, избыток ЛК нарушает метаболический баланс и активирует процессы накопления омега-6 кислот.

Анализ ассимиляции эйкозапентаеновой и докозагексаеновой кислот в разных вариантах опыта, позволил увидеть другую сторону метаболизма жирных кислот в организме форели. Метаболизм ДГК (рис. 5 б), начался с катаболического распада этой кислоты в группах КРФР 0.3 в первый месяц эксперимента (до -146,5%). При этом чем выше было содержание АЛК в корме, тем менее выражен был катаболизм ДГК у рыб. Последующий рост ассимиляции ДГК до 191,0% к 150-м суткам опыта в варианте КРФР 0.3 1/3 демонстрировал активизацию биосинтетического пути её накопления на фоне долгосрочного ограничения содержания ЭПК и ДГК в корме. Полученные значения ассимиляции, превышающие 100% (обозначено на рис. 5 б красной линией), свидетельствуют о том, что рыбы смогли накопить в своём организме больше ДГК, чем суммарно получили из съеденного корма. Следует отметить, что в группах рыб, питавшихся кормами с высоким содержанием ДЦ ПНЖК, ассимиляция ДГК была менее интенсивной и не превышала 38,2%, а в контрольном корме составила только 3,0-6,0%. Этот факт может быть рассмотрен в свете концепции ингибирования, в соответствии с которой, избыток экзогенной ДГК подавляет активность элонгаз и десатураз [Gregory et al., 2016; Torres et al., 2020].

Расчёт накопления в мышечной ткани в процессе метаболизма рыб ЭПК, являющейся предшественником ДГК в цикле удлинения жирных кислот, показывает схожую картину (рис. 5 г). В первый месяц кормления большинство опытных групп демонстрировали отрицательную ассимиляцию ЭПК достигая -134,7% на корме КРФР 0.3 1/2, что подтверждает роль ДЦ ПНЖК как энергетического субстрата, мобилизуемого в случае изменения кормовой базы [Yu et al., 2022]. Это может быть связано с адаптацией к новому липидному составу корма, когда организм перераспределяет запасы жирных кислот для поддержания энергетического баланса и структуры клеточных мембран в соответствии с особенностями условий оби-

тания и питания. В процессе выращивания у форели из групп КРФР 0.3 ассимиляция ЭПК превысила 50%, в то время как у других опытных и контрольной группы накопление ЭПК было весьма низким (до 20%) либо не происходило совсем.

Таким образом, можно утверждать, что у радужной форели действуют адаптационные механизмы элонгации и десатурации, запускающие биосинтез ЭПК и ДГК при их недостатке в кормах в условиях избытка АЛК, являющейся предшественником указанных жирных кислот. Следует отметить, что согласно полученным в результате опытов данным, адаптация форели к кормам, характеризующимся недостатком ЭПК и ДГК занимает более 30 суток, что свидетельствует о перестройки обменных процессов в организме форели в направлении синтеза ДЦ ПНЖК (при наличии в корме необходимого количества АЛК), с последующим увеличением интенсивности биосинтетических процессов к 150-м суткам выращивания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выполненные исследования показали, что частичная или полная замена рыбьего жира в комбикормах для радужной форели на липиды растительного происхождения не оказывает существенного влияния на ростовые показатели, выживаемость и химический состав мышечной ткани радужной форели при длительном выращивании.

Показано, что при минимальном уровне ЭПК и ДГК в рационе (0,3 г/100 г) форель активирует метаболические пути элонгации и десатурации, с помощью которых способна синтезировать больше ДЦ ПНЖК, чем получает из корма. Но в этом случае рыбы способны обеспечивать себя только базовым уровнем этих жирных кислот без их накопления. Для существенного накопления ДЦ ПНЖК в мышечной ткани необходим их минимальный порог в корме ($\geq 1,2$ г/100 г). Наибольшая эффективность роста достигнута в группе КРФР 1.2 1/3: абсолютный прирост массы составил 606,8 г, а кормовые затраты были минимальными (1,0), что подчёркивает экономическую целесообразность замены рыбьего жира определёнными видами растительных масел.

В практическом плане полученные результаты имеют высокую готовность к внедрению в комбикормовую промышленность и доказывают возможность замены в комбикормах для радужной форели до 80% рыбьего жира на рапсовое и льняное масла без ущерба для рыбопродуктивности. Основным условием получения продукции высокого пищевого качества, соответствующей потребностям человека в ЭПК и ДГК, является корректный подбор соотношения липидных

составляющих комбикормов, в том числе содержания омега-3 и омега-6 жирных кислот и продолжительности применения таких кормов с учётом необходимого периода метаболической адаптации организма форели. Дальнейшие исследования будут направлены на использование изученных механизмов регулирования липидного обмена для решения более широкого круга задач в аквакультуре.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических норм

Все применимые этические нормы были соблюдены.

Финансирование

Работа выполнена в рамках Государственного задания Росрыболовства № 076-00005-25-00.

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова М.А. 2021. Перспективы товарного выращивания лососевых на Европейском Севере России // Труды ВНИРО. Т. 185. С. 120-133. DOI: 10.36038/2307-3497-2021-185-120-133.
- Барулин Н.В., Лиман М.С., Новикова Е.Г., Шумский К.Л., Атрощенко Л.О., Rogovцов С.В., Плавский В.Ю. 2016. Рекомендации по выращиванию рыбопосадочного материала радужной форели в рыбоводных промышленных комплексах (с временными нормативами). Горки: БГСХА. 180 с.
- Биндюков С.В., Баскакова Ю.А., Гершунская В.В. 2025. Биосинтез жирных кислот в тканях радужной форели *Oncorhynchus mykiss* при выращивании на комбикормах с растительными маслами // Тез. докл. Всерос. научн. конф. с межд. участием и школа для молодых учёных, 8-12 сентября 2025 года «Липиды 2025». Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 34-35.
- Биндюков С.В., Бурлаченко И.В., Баскакова Ю.А., Артемов Р.В., Арнаутков М.В., Новоселова Ю.А., Гершунская В.В. 2022. Опыт замены рыбьего жира растительными маслами в комбикормах для радужной форели // Труды ВНИРО. Т. 187. С. 138-148. DOI: 10.36038/2307-3497-2022-187-138-148.
- Бурлаченко И.В., Яхонтова И.В., Баранова В.В. 2024. О применении принципов наилучших практик в российской аквакультуре // Труды ВНИРО. Т. 198. С. 64-74. DOI: 10.36038/2307-3497-2024-198-64-74
- Васильева О.Б., Назарова М.А., Немова Н.Н. 2023. Ассимиляция экзогенных жирных кислот в тканях радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) в аквакультуре // Вестник Астраханского ГТУ. Сер.: Рыбное хозяйство. № 1. С. 98-104. DOI: 10.24143/2073-5529-2023-1-98-104
- Гладышев М.И. 2021. Наземные источники полиненасыщенных жирных кислот для аквакультуры // Вопросы ихтиологии. Т. 61. № 4. С. 471-485. DOI: 10.31857/S0042875221030048
- Гладышев М.И. 2012. Незаменимые полиненасыщенные жирные кислоты и их пищевые источники для человека // Журнал СФУ. Сер.: Биология. Т. 5. № 4. С. 352-386.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищевая промышленность. 374 с.
- ФАО. 2024. Состояние мирового рыболовства и аквакультуры – 2024. «Голубая трансформация» в действии. Рим: ФАО. 232 с. DOI: 10.4060/cd0683ru
- Фокина Н.Н., Лысенко Л.А., Руоколайнен Т.Р., Суховская И.В., Канцерова Н.П., Немова Н.Н. 2020. Зависимость содержания липидов и ненасыщенных жирных кислот в скелетных мышцах радужной форели от условий выращивания и физиологического состояния рыб // Прикладная биохимия и микробиология. Т. 56, № 3. С. 305-312. DOI: 10.31857/S0555109920030034
- Хуртина С.Н., Мурзина С.А., Кузнецова М.В., Немова Н.Н. 2024. Влияние разных режимов освещения и кормления на экспрессию генов *fadsd5*, *fadsd6*, *elovl2*, *elovl5a* десатураз и элонгаз в печени молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. в условиях аквакультуры // Известия РАН. Сер. биологическая. № 6. С. 695-704. DOI: 10.31857/S1026347024060024.
- Щербина М.А., Гамыгин Е.А. 2006. Кормление рыб в пресноводной аквакультуре. М.: Изд-во ВНИРО. 360 с.
- Glencross B.D., Bachis E., Betancor M.B., Calder P., Liland N., Newton R., Ruyter B. 2024. Omega-3 Futures in Aquaculture: Exploring the Supply and Demands for Long-Chain Omega-3 Essential Fatty Acids by Aquaculture Species // Reviews in Fisheries Science & Aquaculture. 1-50. DOI: 10.1080/23308249.2024.2388563
- Gregory M.K., Collins R.O., Tocher D.R., James M.J., Turchini G.M. 2016. Nutritional regulation of long-chain PUFA biosynthetic genes in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // British Journal of Nutrition. V. 115(10):1721-1729. DOI:10.1017/S0007114516000830
- Kajbaf K., Overturf K., Cleveland B., Kumar V. 2025. Regulation of the ω -3 fatty acid biosynthetic pathway and fatty acids bioconversion capacity in selected rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) using alternative dietary oils // Animal Feed Science and Technology. V. 320: 116219. DOI: 10.1016/j.anifeedsci.2025.116219
- Katan T., Xue X., Caballero-Solares A., Taylor R.G., Rise M.L., Parrish C.C. 2020. Influence of Dietary Long-Chain Polyunsaturated Fatty Acids and ω 6 to ω 3 Ratios on Head Kidney Lipid Composition and Expression of Fatty Acid and Eicosanoid Metabolism Genes in Atlantic Salmon (*Salmo salar*) // Frontiers in Molecular Biosciences. V. 7. P. 602587. DOI: 10.3389/fmolb.2020.602587
- Lotfi E., Berge G.M., Bæverfjord G., Sigholt T., Bou M., Larsson T. et al. 2023. Increasing dietary levels of the n-3 long-chain PUFA, EPA and DHA, improves the growth, welfare, robustness and fillet quality of Atlantic salmon in sea

- cages // British Journal of Nutrition. V. 129. P. 10-28. DOI: 10.1017/S0007114522000642
- Monroig O., Shu-Chien A.C., Kabeya N., Tocher D.R., Castro L.F.C. 2022. Desaturases and elongases involved in long-chain polyunsaturated fatty acid biosynthesis in aquatic animals: From genes to functions // Progress in lipid research. V. 86. 101157. DOI: 10.1016/j.plipres.2022.101157
- Rasmussen R.S. 2001. Quality of farmed salmonids with emphasis on proximate composition, yield and sensory characteristics // Aquaculture Research. V. 32. 767-786. DOI: 10.1046/j.1365-2109.2001.00617.x
- Thanuthong T., Francis D.S., Senadheera S.P.S.D., Jones P.L., Turchini G.M. 2011. LC-PUFA Biosynthesis in Rainbow Trout is Substrate Limited: Use of the Whole Body Fatty Acid Balance Method and Different 18:3n-3/18:2n-6 Ratios // Lipids. V. 46. P. 1111-1127. DOI: 10.1007/s11745-011-3607-4
- Tocher D.R., Betancor M.B., Sprague M., Olsen R.E., Napier J.A. 2019. Omega-3 Long-Chain Polyunsaturated Fatty Acids, EPA and DHA: Bridging the Gap between Supply and Demand // Nutrients. V. 11 (1): 89. DOI: 10.3390/nu11010089
- Torres M., Navarro J.C., Varó I., Monroig Ó., Hontoria F. 2020. Nutritional regulation of genes responsible for long-chain (C20-24) and very long-chain (>C24) polyunsaturated fatty acid biosynthesis in post-larvae of gilthead seabream (*Sparus aurata*) and Senegalese sole (*Solea senegalensis*) // Aquaculture. V. 525. P. 735314. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2020.735314
- Turchini G.M., Francis D.S. 2009. Fatty acid metabolism (desaturation, elongation and β -oxidation) in rainbow trout fed fish oil- or linseed oil-based diets // British Journal of Nutrition. V. 102 (1). P. 69-81. DOI: 10.1017/S0007114508137874
- Turchini G.M., Francis D.S., Keast R.S.J., Sinclair A.J. 2011. Transforming salmonid aquaculture from a consumer to a producer of long chain omega-3 fatty acids // Food Chem. V. 124. P. 609-614. DOI: 10.1016/j.foodchem.2010.06.083
- Turchini G.M., Francis D.S., Du Z.Y., Olsen R.E., Ringø E., Tocher D.R. 2022. The Lipids // Fish Nutrition. Chapt. 5. Academic Press, P. 303-467. DOI: 10.1016/B978-0-12-819587-1.00003-3
- Xie D., Chen C., Dong Y., You C., Wang S., Monroig O., Tocher D.R., Li Y. 2021. Regulation of long-chain polyunsaturated fatty acid biosynthesis in teleost fish // Progress in Lipid Research. V. 82. P. 101095. DOI: 10.1016/j.plipres.2021.101095
- Yu H.-R., Li L.-Y., Xu C.-M., Li M., Li F.-H., Guo M.-J., Qiu X.-Y., Shan L.-L. 2022. Effect of dietary eicosapentaenoic acid (20:5n-3) on growth performance, fatty acid profile and lipid metabolism in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) alevins // Aquaculture Reports. V. 23: 101084. DOI: 10.1016/j.aqrep.2022.101084
- V. 185. P. 120-133. DOI: 10.36038/2307-3497-2021-185-120-133. (In Russ.).
- Barulin N.V., Liman M.S., Novikova E.G., Shumsky K.L., Atroschenko L.O., Rogovtsov S.V., Plavsky V.Yu. 2016. Recommendations for the cultivation of rainbow trout hatchery material in fish-breeding industrial complexes (with temporary standards). Gorki: BHSA. 180 p. (In Russ.).
- Bindukov S.V., Baskakova Yu.A., Gershunskaya V.V. 2025. Fatty acid biosynthesis in tissues of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* reared on plant oil feeds // Lipids 2025: All-Russ. Conf. with Intern. Participation and School for Young Scientists, September 8-12, 2025. Book of abstracts. Petrozavodsk: KarelRCof the RAS. P. 34-35. (In Russ.).
- Bindukov S.V., Burlachenko I.V., Baskakova Yu.A., Artemov R.V., Arnautov M.A., Novoselova Yu.A., Gershunskaya V.V. 2022. Fish oil replacement with vegetable oils in compound feeds for rainbow trout // Trudy VNIRO. V. 187. P. 138-148. DOI: 10.36038/2307-3497-2022-187-138-148. (In Russ.).
- Burlachenko I.V., Yakhontova I.V., Barinova V.V. 2024. On the application of the principles of the best aquaculture practices in Russian aquaculture // Trudy VNIRO. V. 198. P. 64-74. DOI 10.36038/2307-3497-2024-198-64-74 (In Russ.).
- Vasil'eva O.B., Nazarova M.A., Nemova N.N. 2023. Assimilation of exogenous fatty acids in tissues of rainbow trout *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) in aquaculture // Vestnik of Astrakhan STU. Series: Fishing Industry. N. 1. P. 98-104. DOI: 10.24143/2073-5529-2023-1-98-104 (In Russ.).
- Gladyshev M.I. 2021. Terrestrial sources of polyunsaturated fatty acids for aquaculture // Journal of Ichthyology. V. 61. № 4. P. 632-645. (In Russ.).
- Gladyshev M.I. 2012. Essential Polyunsaturated Fatty Acids and their Dietary Sources for Man // Journal of Siberian Federal University. Biology. V. 5. N. 4. P. 352-386. (In Russ.).
- Pravdin I.F. 1966. Manual for fish study. Moscow: Pishchevaya Promyshlennost'. 374 p. (in Russ.).
- FAO. 2024. The State of World Fisheries and Aquaculture. «Blue Transformation» in action. Rome: FAO. 232 p. DOI: 10.4060/cd0683ru (In Russ.).
- Fokina N.N., Lysenko L.A., Ruokolainen T.R., Sukhovskaya I.V., Kantserova N.P., Nemova N.N. Dependence of the lipid and unsaturated fatty-acid compositions in rainbow-trout skeletal muscle on the rearing conditions and physiological status of fish// Applied Biochemistry and Microbiology. V. 56, N 3. P. 305-312. DOI 10.31857/S0555109920030034 (In Russ.).
- Khurtina S.N., Murzina S.A., Kuznetsova M.V., Nemova N.N. 2024. Influence of different lighting and feeding regimes on the expression of the *fadsd5*, *fadsd6*, *elovl2*, *elovl5a* desaturase and elongase genes in the liver of juvenile Atlantic Salmon *Salmo salar* L. under aquaculture conditions// Proceedings of the RAS. Biological series. N. P. C. 695-704. DOI: 10.31857/S1026347024060024. (In Russ.).
- Shcherbina M.A., Gamygin E.A. 2006. Fish feeding in freshwater aquaculture Moscow: VNIRO Publish. 360 p. (In Russ.).

REFERENCES

Aleksandrova M.A. 2021. Prospects for commercial salmon farming in the European North of Russia // Trudy VNIRO.

- Glencross B.D., Bachis E., Betancor M.B., Calder P., Liland N., Newton R., Ruyter B. 2024. Omega-3 Futures in Aquaculture: Exploring the Supply and Demands for Long-Chain Omega-3 Essential Fatty Acids by Aquaculture Species // Reviews in Fisheries Science & Aquaculture. 1-50. DOI: 10.1080/23308249.2024.2388563
- Gregory M.K., Collins R.O., Tocher D.R., James M.J., Turchini G.M. 2016. Nutritional regulation of long-chain PUFA biosynthetic genes in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // British Journal of Nutrition. V. 115(10):1721-1729. DOI:10.1017/S0007114516000830
- Kajbaf K., Overturf K., Cleveland B., Kumar V. 2025. Regulation of the ω -3 fatty acid biosynthetic pathway and fatty acids bioconversion capacity in selected rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) using alternative dietary oils // Animal Feed Science and Technology. V. 320: 116219. DOI: 10.1016/j.anifeeds.2025.116219
- Katan T., Xue X., Caballero-Solares A., Taylor R.G., Rise M.L., Parish C.C. 2020. Influence of Dietary Long-Chain Polyunsaturated Fatty Acids and ω 6 to ω 3 Ratios on Head Kidney Lipid Composition and Expression of Fatty Acid and Eicosanoid Metabolism Genes in Atlantic Salmon (*Salmo salar*) // Frontiers in Molecular Biosciences. V. 7. P. 602587. DOI: 10.3389/fmolb.2020.602587
- Katfi E., Berge G.M., Bæverfjord G., Sigholt T., Bou M., Larsson T. et al. 2023. Increasing dietary levels of the n-3 long-chain PUFA, EPA and DHA, improves the growth, welfare, robustness and fillet quality of Atlantic salmon in sea cages // British Journal of Nutrition. V. 129. P. 10-28. DOI: 10.1017/S0007114522000642
- Monroig O., Shu-Chien A.C., Kabeya N., Tocher D.R., Castro L.F.C. 2022. Desaturases and elongases involved in long-chain polyunsaturated fatty acid biosynthesis in aquatic animals: From genes to functions // Progress in lipid research. V. 86. 101157. DOI: 10.1016/j.plipres.2022.101157
- Rasmussen R.S. 2001. Quality of farmed salmonids with emphasis on proximate composition, yield and sensory characteristics // Aquaculture Research. V. 32. 767-786. DOI: 10.1046/j.1365-2109.2001.00617.x
- Thanuthong T., Francis D.S., Senadheera S.P.S.D., Jones P.L., Turchini G.M. 2011. LC-PUFA Biosynthesis in Rainbow Trout is Substrate Limited: Use of the Whole Body Fatty Acid Balance Method and Different 18:3n-3/18:2n-6 Ratios // Lipids. V. 46. P. 1111-1127. DOI: 10.1007/s11745-011-3607-4
- Tocher D.R., Betancor M.B., Sprague M., Olsen R.E., Napier J.A. 2019. Omega-3 Long-Chain Polyunsaturated Fatty Acids, EPA and DHA: Bridging the Gap between Supply and Demand // Nutrients. V. 11 (1): 89. DOI: 10.3390/nu11010089
- Torres M., Navarro J.C., Varó I., Monroig Ó., Hontoria F. 2020. Nutritional regulation of genes responsible for long-chain (C20-24) and very long-chain (>C24) polyunsaturated fatty acid biosynthesis in post-larvae of gilthead seabream (*Sparus aurata*) and Senegalese sole (*Solea senegalensis*) // Aquaculture. V. 525. P. 735314. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2020.735314
- Turchini G.M., Francis D.S. 2009. Fatty acid metabolism (desaturation, elongation and β -oxidation) in rainbow trout fed fish oil- or linseed oil-based diets // British Journal of Nutrition. V. 102 (1). P. 69-81. DOI: 10.1017/S0007114508137874
- Turchini G.M., Francis D.S., Keast R.S.J., Sinclair A.J. 2011. Transforming salmonid aquaculture from a consumer to a producer of long chain omega-3 fatty acids // Food Chem. V. 124. P. 609-614. DOI: 10.1016/j.foodchem.2010.06.083
- Turchini G.M., Francis D.S., Du Z.Y., Olsen R.E., Ringø E., Tocher D.R. 2022. The Lipids // Fish Nutrition. Chapt. 5. Academic Press, P. 303-467. DOI: 10.1016/B978-0-12-819587-1.00003-3
- Xie D., Chen C., Dong Y., You C., Wang S., Monroig O., Tocher D.R., Li Y. 2021. Regulation of long-chain polyunsaturated fatty acid biosynthesis in teleost fish // Progress in Lipid Research. V. 82. P. 101095. DOI: 10.1016/j.plipres.2021.101095
- Yu H.-R., Li L.-Y., Xu C.-M., Li M., Li F.-H., Guo M.-J., Qiu X.-Y., Shan L.-L. 2022. Effect of dietary eicosapentaenoic acid (20:5n-3) on growth performance, fatty acid profile and lipid metabolism in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) alevins // Aquaculture Reports. V. 23: 101084. DOI: 10.1016/j.aqrep.2022.101084

Поступила в редакцию 27.07.2025 г.
Принята после рецензии 18.09.2025 г.