

EDN: XJQRBT

УДК 597.2/.5 * 577.115.3

Fatty Acid Composition in Common Carp Muscle Tissue Obtained from Farmed and Natural Organisms in Siberia

**Vladimir A. Karpov^a,
Anastasia E. Rudchenko^{a, b} and Sergei M. Chuprov^a**

*^aSiberian Federal University
Krasnoyarsk, Russian Federation*

*^bInstitute of Biophysics SB RAS
Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center SB RAS”
Krasnoyarsk, Russian Federation*

Received 22.11.2023, received in revised form 26.11.2024, accepted 03.12.2024

Abstract. Eicosapentaenoic and docosahexaenoic acids (EPA & DHA) are fatty acids (FAs) vital for the human body. To determine FA composition and EPA & DHA content in the fillet of farmed and wild commercial fish is of paramount importance for fish industry. The wild carp (*Cyprinus carpio*) is an important commercial fish species, and its domesticated form, the common carp, is a popular product of aquaculture. The study was aimed to compare the biochemical value of the muscle tissue of wild carp from some water bodies in Siberia and farmed carp as a source of EPA and DHA in human nutrition. For this purpose, gas chromatography and mass spectrometry analyses were used. The FA profile of carp depended on its food sources. Carp from natural ecosystems was of higher biochemical value. Its muscle tissue contained 1.1 to 1.7 mg/g (wet weight) EPA+DHA, and the n-3/n-6 PUFA ratio was 1.2 to 2. The EPA+DHA content in the muscles of aquaculture carp did not exceed 0.7 mg/g (wet weight), and the n-3/n-6 PUFA ratio was about 0.2.

Keywords: *Cyprinus carpio*, carp, aquaculture, fatty acids, omega-3 PUFAs.

Acknowledgements. This work was supported by the Russian Science Foundation (project no. 22–24–20023) and Krasnoyarsk Regional Fund of Science and Technology Support. The authors are grateful to «Nazarovskoye rybnoye khozyaystvo» LLC for consultancy and assistance in the study.

Citation: Karpov V. A., Rudchenko A. E., Chuprov S. M. Fatty acid composition in common carp muscle tissue obtained from farmed and natural organisms in Siberia. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2024, 17(4), 457–473. EDN: XJQRBT



Жи́рноки́слотный состав мышечной ткани обыкновенного карпа и сазана (*Cyprinus carpio*) из аквакультуры и естественных водоемов Сибири

В. А. Карпов^а, А. Е. Рудченко^{а, б}, С. М. Чупров^а
^аСибирский федеральный университет
Российская Федерация, Красноярск
^бИнститут биофизики СО РАН
ФИЦ «Красноярский научный центр СО РАН»
Российская Федерация, Красноярск

Аннотация. Оценка различий состава жирных кислот (ЖК) и содержания физиологически значимых для человека эйкозапентаеновой кислоты (ЭПК) и докозагексаеновой кислоты (ДГК) в филе промысловых рыб из природных популяций и аквакультурных видов рыб является актуальной практической задачей современного рыбного хозяйства. Сазан (*Cyprinus carpio*) относится к традиционным промысловым видам рыб, а его одомашненная форма, обыкновенный карп, активно выращивается в аквакультуре. Целью исследования было сравнить биохимическую ценность мышечной ткани сазана из некоторых водоемов Сибири и карпа из аквакультуры как источников ЭПК и ДГК для человека. Методом газовой хроматографии и масс-спектрометрии был проведен анализ жирнокислотного состава аквакультурного карпа и сазана. Было установлено, что ЖК профиль карпов зависел от пищевых ресурсов исследованных рыб. Наибольшей биохимической ценностью обладал сазан из природных экосистем, в мышечной массе которого содержалось от 1,1 до 1,7 мг/г (сырой массы) ЭПК+ДГК, а соотношение n-3/n-6 ПНЖК было от 1,2 до 2. Содержание ЭПК+ДГК в мышцах карпа из аквакультуры не превышало 0,7 мг/г (сырой массы), а соотношение n-3/n-6 ПНЖК было около 0,2.

Ключевые слова: *Cyprinus carpio*, сазан, аквакультура, жирные кислоты, омега-3 ПНЖК.

Благодарности. Работа поддержана грантом РНФ (проект № 22–24–20023), Красноярским краевым фондом науки. Авторы выражают благодарность ООО «Назаровское рыбное хозяйство» за помощь в проведении исследования и консультацию.

Цитирование: Карпов В. А. Жи́рноки́слотный состав мышечной ткани обыкновенного карпа и сазана (*Cyprinus carpio*) из аквакультуры и естественных водоемов Сибири / В. А. Карпов, А. Е. Рудченко, С. М. Чупров // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2024. 17(4). С. 457–473. EDN: XJQRBT

Введение

Омега-3 полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК) являются необходимым элементом рациона человека. Для отдельных жирных кислот (ЖК), таких как – эйкозапентаеновая кислота (ЭПК, 20:5n-3) и докозагексаеновая кислота (ДГК, 22:6n-3), Всемирной организацией здравоохранения (ВОЗ) была установлена суточная норма потребления 0,5–1 г ЭПК+ДГК для взрослого человека в сутки (Arts et al., 2001; Kris-Etherton et al., 2009). Потребление установленной нормы этих ПНЖК необходимо для поддержания работы сердечно-сосудистой и нервной систем (Britten-Jones et al., 2023; Caffrey et al., 2023). Основными источниками ЭПК и ДГК в биосфере считаются синтезирующие их в значительном количестве первичные продуценты водных экосистем (Gladyshev, Sushchik, 2019). По цепям питания эти ПНЖК передаются к организмам высших тропических уровней и накапливаются в их биомассе (Гладышев, 2012). Для человека основным источником ЭПК и ДГК является рыба, прежде всего из морских экосистем. Однако рыбные запасы мирового океана сокращаются с каждым годом и уже не могут в полной мере обеспечить человечество необходимыми омега-3 ПНЖК в полном объеме.

Дополнительным источником рыбной продукции является аквакультура, доля которой в производстве рыбной продукции растет год от года (Pradeepkiran, 2019). Аквакультурное выращивание ценных промысловых видов рыб может увеличить потребление населением богатой омега-3 ПНЖК рыбной продукции, особенно в регионах с низкой доступностью морепродуктов (Tocher et al., 2019). Однако остается вопрос о сохранении высокого биохимического качества в продукции аквакультурных рыб, по сравнению с рыбой из естественных экосистем. Так, из-за тенденции замены рыбной муки и жира на растительные масла при производстве

аквакультурных кормов содержание длинно-цепочечных ПНЖК в рыбах из аквакультуры может падать (Turchini et al., 2009; Sprague et al., 2016). Однако существуют данные, что выращенные в аквакультуре рыбы могут содержать в своей мышечной ткани больше ЭПК и ДГК, по сравнению с их сородичами из природных популяций. Примером могут быть некоторые виды лососеобразных, которые, вероятно, обладают способностью к синтезу этих ЖК при наличии в кормах высокого содержания альфа-линоленовой кислоты (Turchini et al., 2018; Gladyshev et al., 2022b).

Сазан или обыкновенный карп (*Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1758)) считается важным промысловым видом рыб, в том числе является одним из самых популярных объектов аквакультурного выращивания. Быстрый темп роста, устойчивость к факторам окружающей среды и вкусовые качества делают этот вид популярным объектом аквакультуры по всему миру (Ruchin, 2019). Ввиду массового распространения и искусственного воспроизводства, карп является одним из лидеров по потреблению человеком (FAO 2020). В частности, данный вид занимает 10 место по объему аквакультурного выращивания в мире и 1 по объему выращивания в России (Adamek et al., 2019). Кроме того, выращивание данного вида может производиться как в условиях интенсивной аквакультуры, так и экстенсивным или полунтенсивным способом в естественных водоемах, в том числе эвтрофных, что немаловажно ввиду процесса массового эвтрофирования естественных водоемов (Kestemont, 1995).

Сазан и карп из аквакультуры, как и другие рыбы, рассматриваются в качестве источников физиологически ценных веществ, в том числе омега-3 ПНЖК для человека (Pilecky et al., 2022). В зависимости от вида рыбы существуют разные мнения о биохимической цен-

ности аквакультурной рыбы по сравнению с рыбами из естественных экосистем как источника ЭПК и ДГК (Gladyshev et al., 2022a, b). В условиях аквакультурного выращивания отмечается высокая вариабельность содержания ЭПК и ДГК в мышечной ткани карпа, которая зависит от условий выращивания и типа кормовых объектов и может варьировать, например, от 1,4 до 3,8 мг/г ЭПК и от 3,8 до 10,1 мг/г ДГК (сухой массы) (Schultz et al., 2015). Это делает карпа одним из возможных источников омега-3 ПНЖК для человека.

Помимо вариабельности уровней ЖК, для карпа в условиях аквакультурного выращивания отмечается способность к синтезу омега-3 ПНЖК из альфа-линоленовой кислоты (АЛК), например синтезу ДГК из АЛК и ЭПК, при ее недостатке, и избирательному накоплению ДГК из пищевых объектов (Mraz et al., 2012; Pilecky et al., 2022). Соответственно, содержание физиологически важных для человека ЭПК и ДГК в мышечной ткани карпа в условиях аквакультуры может быть достаточно высоким, а ценность данного вида как источника омега-3 ПНЖК для человека можно регулировать при использовании различных кормов с высоким содержанием длинноцепочечных ПНЖК и их биохимических предшественников.

В свою очередь, многими авторами также отмечаются кратные различия в уровнях ЭПК и ДГК, а также других ЖК в рыбах из естественных сред обитания, в том числе и у сазана. Это связывают прежде всего с кормовой базой водоемов, физиологическими особенностями рыб, их репродуктивной стадией и другими факторами (Steffens, Wirth, 2007; Mraz et al., 2012). Кроме того, существуют сведения о повышенной способности пресноводных рыб к биоаккумуляции длинноцепочечных ПНЖК, в особенности ДГК при её недостатке (Scharnweber et al., 2021; Pilecky et

al., 2022). Таким образом, биохимическая ценность сазана и карпа из аквакультуры, как источника омега-3 длинноцепочечных ПНЖК, будет зависеть от многих факторов.

На территории Сибири сазан является интродуцентом. Примером может быть сазан в Красноярском водохранилище, куда этот вид попал из оз. Сосновое. Основная популяция сазана в настоящее время сосредоточена в верхней и средней части водохранилища. Здесь сазан является объектом любительского лова и в больших количествах вылавливается в летний период. Однако численность его относительно не высока, а уловы по данным 2015 г. не превышают 8 т по всему Красноярскому краю (Zuev et al., 2016). Спросом пользуется и карп из аквакультуры, которого выращивают несколько рыбоводных хозяйств Сибири. При этом ценность сазана из водоемов Сибири, как источника ЭПК и ДГК, никогда не устанавливалась. В рамках исследования был проведен анализ состава и содержания жирных кислот в мышцах сазана из естественных экосистем и аквакультурного карпа. Кроме того, была проведена оценка пищевой ценности сазана и карпа из аквакультуры как источников длинноцепочечных омега-3 ПНЖК для человека.

Материалы и методы

Полевой отбор проб

Отлов особей сазана осуществляли в двух водоемах. В Красноярском водохранилище (залив Сыда, Красноярский край) лов сазана осуществляли сетными орудиями лова в период перед нерестом (июнь) и в конце нагульного периода (август, 2023 г.) (разрешение Росрыболовства № 2420230318908). В оз. Сосновое (Республика Хакасия) лов сазана осуществляли в июне 2022 года с помощью крючковой снасти. Аквакультурные особи карпа были приобретены в рыбовод-

ном хозяйстве (ООО «Назаровское рыбное хозяйство») в апреле (в период зимней приостановки питания, которая длится с ноября по апрель при температурах воды ниже 8 °С) и августе (после длительного периода кормления) 2023 года. Кроме того, рыбным хозяйством были предоставлены образцы корма. Биологический анализ рыб, анализ питания, определение пола и возраста проводили по стандартной методике (Правдин, 1966). Краткая характеристика отловленных экземпляров рыб представлена в табл. 1.

Для проведения биохимического анализа у половозрелых разновозрастных особей рыб из аквакультуры и естественных водоемов были отобраны образцы мышечной ткани массой 0,5–2 г с участка на 2–3 см ниже спинного плавника. Отобранные образцы мышечной ткани рыб и корма фиксировались в растворителе хлороформ: этанол (2: 1 по объему) и хранились при температуре –20 °С до проведения биохимического анализа.

Анализ жирных кислот

Для определения состава и содержания ЖК из мышечной ткани рыб и корма

экстрагировали липиды по методу Фолча с модификацией. Полученные экстракты липидов метилировали и получали метиловые эфиры жирных кислот (МЭЖК) (подробнее Sushchik et al., 2020). Анализ МЭЖК проводили на газовом хроматографе с масс-спектрометрическим детектором (модель 6890/5975С, “AgilentTechnologies”, США) с колонкой HP-FFAP. Идентификацию пиков жирных кислот осуществляли по полученным масс-спектрам сравнением их с имеющимися в базе данных AgilentNIST2005, а также сравнением времен удерживания с таковыми стандартами (смесь 37 МЭЖК, U-47885, Supelco, U.S.A.). Для количественного определения ЖК использовали метод внутреннего стандарта. В качестве стандарта использовали метиловый эфир нонадекановой кислоты (раствор метилового эфира в хлороформе, 1,0 мг/мл, Sigma-Aldrich, США).

Статистический анализ

Для всех данных были подсчитаны средние значения и стандартные ошибки средних. Для проверки гипотезы о принадлежности

Таблица 1. Краткая характеристика исследуемых рыб

Table 1. Basic characteristics of examined fish

| Место отбора | Даты отбора | n, экз | L, мм | W, г | Содержимое кишечника |
|----------------------------|-----------------------|--------|------------|--------------|--|
| Красноярское водохранилище | 1–18 июня 2023 г. | 7 | 470,1±36,2 | 1533,3±103,5 | Фитопланктон (Bacillariophyceae, Chlorophyta, Cyanobacteria) |
| | 20–25 августа 2023 г. | 5 | 398,1±16,2 | 1780,3±97,2 | Фитопланктон (Chlorophyta, Cyanobacteria, Bacillariophyceae) |
| Оз. Сосновое | 15–20 июня 2022 г. | 7 | 347,2±25,7 | 1524,3±111,4 | Моллюски, детрит, макрофиты |
| Аквакультура | 18 апреля 2023 г. | 7 | 421,4±10,6 | 2331,3±83,1 | - |
| | 30 августа 2023 г. | 7 | 459,1±42,5 | 1789,8±54,6 | Корм |

выборки нормальному закону распределения, был использован критерий Колмогорова-Смирнова. Для сравнения средних значений содержания ЖК в исследованных образцах был использован однофакторный дисперсионный анализ ANOVA. Для визуализации различий и выявления вклада отдельных ЖК в эти различия в мышечной ткани аквакультурных рыб и рыб из природных экосистем

был проведен анализ главных компонент. Все расчеты проводили в пакетах Microsoft Excel и STATISTICA 9.0.

Результаты

Анализ состава и содержания ЖК в мышечной ткани сазана из Красноярского водохранилища и оз. Сосновое представлен в табл. 2. Жирнокислотный состав мышеч-

Таблица 2. Содержание жирных кислот (% от суммы ЖК, среднее значение \pm стандартная ошибка) в мышечной ткани сазана (*Cyprinus carpio*) из естественных экосистем. Величины имели нормальное распределение (согласно критерию Колмогорова-Смирнова). Значения, отмеченные одной буквой, не имели достоверных отличий в дисперсионном анализе по критерию Тьюки. Статистически достоверные значения ($p < 0,05$) приведены жирным шрифтом

Table 2. Fatty acid content (% of total FA, mean value \pm standard error) in the muscle tissue of common carp (*Cyprinus carpio*) from natural ecosystems. Values had a normal distribution (according to the Kolmogorov-Smirnov one-sample test). Values were compared in ANOVA using Tukey's test. Statistically significant values ($p < 0.05$) are shown in bold

| | Красноярское водохранилище | | | | | | оз. Сосновое | | | F | p |
|---------------|----------------------------|-------|------------------|--------|-------|-------------------|--------------|-------|------------------|-------------|---------------|
| | Июнь | | | Август | | | Август | | | | |
| | m | \pm | SE | m | \pm | SE | m | \pm | SE | | |
| 14:0 | 1,4 | \pm | 0,1 ^A | 0,8 | \pm | 0,1 ^B | 1,4 | \pm | 0,1 ^A | 5,2 | 0,0185 |
| 15–17 РЖК | 2,6 | \pm | 0,1 | 2,1 | \pm | 0,5 | 1,7 | \pm | 0,1 | 3,2 | 0,0656 |
| 16:0 | 14,9 | \pm | 0,5 ^A | 17,3 | \pm | 0,9 ^B | 17,5 | \pm | 0,2 ^B | 7,5 | 0,0050 |
| 16:1n-7 | 5,8 | \pm | 0,3 ^A | 3,3 | \pm | 0,6 ^B | 6,6 | \pm | 0,6 ^A | 11,2 | 0,0009 |
| 18:0 | 4,9 | \pm | 0,2 ^A | 8,4 | \pm | 0,6 ^B | 6,6 | \pm | 0,2 ^C | 26,7 | 0,0000 |
| 18:1n-9 | 15,8 | \pm | 0,7 | 13,9 | \pm | 2,0 | 13,4 | \pm | 0,5 | 1,5 | 0,2553 |
| 18:1n-7 | 4,0 | \pm | 0,1 ^A | 3,8 | \pm | 0,2 ^A | 4,8 | \pm | 0,0 ^B | 25,9 | 0,0000 |
| 18:2n-6 | 12,3 | \pm | 0,7 ^A | 9,3 | \pm | 2,0 ^A | 4,4 | \pm | 0,2 ^B | 17,8 | 0,0001 |
| 18:3n-3 | 4,1 | \pm | 0,3 ^A | 3,0 | \pm | 0,5 ^A | 1,2 | \pm | 0,2 ^B | 23,5 | 0,0000 |
| 18:4n-3 | 0,4 | \pm | 0,0 | 0,5 | \pm | 0,2 | 0,6 | \pm | 0,1 | 0,3 | 0,7313 |
| $\Sigma 20:1$ | 1,5 | \pm | 0,0 | 1,3 | \pm | 0,2 | 1,6 | \pm | 0,1 | 2,0 | 0,1613 |
| 20:2n-6 | 0,5 | \pm | 0,0 | 0,5 | \pm | 0,0 | 0,4 | \pm | 0,0 | 2,2 | 0,1407 |
| 20:3n-6 | 0,7 | \pm | 0,0 ^A | 0,5 | \pm | 0,1 ^{AB} | 0,3 | \pm | 0,1 ^B | 6,8 | 0,0073 |
| 20:4n-6 | 5,6 | \pm | 0,5 ^A | 5,8 | \pm | 0,5 ^A | 7,4 | \pm | 0,3 ^B | 5,8 | 0,0129 |
| 20:5n-3 | 5,8 | \pm | 0,4 ^A | 6,2 | \pm | 0,6 ^A | 8,8 | \pm | 0,3 ^B | 17,0 | 0,0001 |
| $\Sigma 22:1$ | 0,2 | \pm | 0,0 ^A | 0,1 | \pm | 0,1 ^B | 0,2 | \pm | 0,0 ^A | 9,5 | 0,0019 |
| 22:5n-3 | 2,1 | \pm | 0,1 ^A | 3,2 | \pm | 0,3 ^B | 3,7 | \pm | 0,1 ^B | 19,8 | 0,0000 |
| 22:6n-3 | 9,8 | \pm | 0,9 ^A | 15,0 | \pm | 1,8 ^B | 10,7 | \pm | 0,5 ^A | 6,2 | 0,0102 |
| НЖК | 25,7 | \pm | 0,7 ^A | 29,7 | \pm | 1,8 ^B | 28,8 | \pm | 0,4 ^B | 4,8 | 0,0227 |
| МНЖК | 30,1 | \pm | 1,0 ^A | 23,5 | \pm | 2,5 ^B | 29,4 | \pm | 1,0 ^A | 5,7 | 0,0135 |
| ПНЖК | 44,2 | \pm | 1,4 ^A | 46,8 | \pm | 1,2 ^A | 41,7 | \pm | 1,0 ^B | 3,9 | 0,0408 |

ной ткани сазана из Красноярского водохранилища в преднерестовый период в июне отличался достоверно более высокими процентами таких ЖК, как 14:0, 16:1n-7, суммой мононенасыщенных ЖК с 22 атомами углерода ($\Sigma 22:1$). Уровень мононенасыщенных жирных кислот (МНЖК) в мышечной ткани сазана из Красноярского водохранилища также был достоверно выше в июне по сравнению с августом (табл. 2). Напротив, проценты ЖК – 16:0, 18:0, 22:5n-3, 22:6n-3, а также проценты насыщенных жирных кислот (НЖК) были достоверно выше в мышечной ткани сазана, выловленного из Красноярского водохранилища в конце нагульного периода в августе (табл. 2). Мышечная ткань сазана из оз. Сосновое отличалась достоверно более высокими процентами таких ЖК, как 18:1n-7, 20:4n-6 и 20:5n-3, тогда как проценты ЖК – 18:2n-6, 18:3n-3 и 20:3n-6 были достоверно ниже, чем у сазана из водохранилища (табл. 2).

Анализ ЖК состава мышечной ткани карпа из аквакультуры, представленный в табл. 3, показал, что жирнокислотный профиль мышечной ткани рыб, отобранных из аквакультуры весной и в конце лета, имеет некоторые отличия. Так, ЖК состав карпа, отобранного в апреле, когда рыбу в садках не кормили, отличался достоверно более высокими процентами 18:2n-6, 20:2n-6, 20:3n-6, 20:4n-6, 22:5n-3 и ПНЖК (табл. 3). В конце лета в ЖК составе мышечной ткани карпа, по сравнению с весенним периодом, отмечались достоверно более высокие проценты таких ЖК, как 16:1n-7, 18:1n-9, 18:1n-7 и МНЖК (табл. 3).

В жирнокислотном составе аквакультурного корма среди всех ЖК доминировали 16:0, 18:1n-9, 18:2n-6, а также были отмечены значительные проценты $\Sigma 20:1$ и $\Sigma 22:1$ (табл. 3). Общее абсолютное содержание ЖК в корме

составило $111,2 \pm 0,3$ мг/г (сырой массы), влажность $9,1 \pm 0,6$ %.

Мультивариантный анализ методом главных компонент ЖК состава мышечной ткани исследуемых рыб по первой компоненте, дающей 62,9 % общей вариации, четко разделил карпа из аквакультуры и сазана (рис. 1). В первую группу, ассоциирующуюся с такими ЖК, как 18:1n-9, 18:2n-6 и $\Sigma 20:1$ и $\Sigma 22:1$, попали особи карпа из аквакультуры. Проценты этих ЖК были выше в мышечной ткани карпов из рыбного хозяйства и весной, и в конце лета (табл. 2 и 3). Во вторую группу попали особи сазана, которые ассоциировались с такими ЖК, как разветвленные жирные кислоты с 15 и 17 атомами углерода (15–17 РЖК), 18:1n-7, 18:3n-3, 20:4n-6, 20:5n-3, 22:5n-3 и 22:6n-3. В мышцах сазана проценты этих кислот были выше, чем у аквакультурных (табл. 2 и 3).

Содержание общих липидов (мг/г сырой массы) в мышечной ткани сазана из Красноярского водохранилища составило 11,3 и 8,5 мг/г в июне и августе соответственно, тогда как из оз. Сосновое – 5,7 мг/г (рис. 2а). Содержание общих липидов в мышцах карпа из рыбного хозяйства весной составило 7,4 мг/г, тогда как к концу лета значительно увеличилось до 17,3 мг/г (рис. 2а). Содержание ЭПК+ДГК в сырой массе мышечной ткани было достоверно больше у сазана из Красноярского водохранилища. В июне содержание ЭПК+ДГК в сазане из водохранилища составило 1,4 мг/г, тогда как к августу оно достоверно возросло до 1,7 мг/г, прежде всего за счет роста содержания ДГК (рис. 2а). В оз. Сосновое содержание ЭПК+ДГК в мышечной массе сазана составило 1,1 мг/г. В мышцах карпа из аквакультуры было отмечено значительно более низкое содержание этих ЖК по сравнению с сазаном. Так, весной содержание составило 0,4 мг/г, а к концу лета воз-

Таблица 3. Содержание жирных кислот (% от суммы ЖК, среднее значение \pm стандартная ошибка) в мышечной ткани карпа (*Cyprinus carpio*) из аквакультуры и в корме. Величины имели нормальное распределение (согласно критерию Колмогорова-Смирнова). Значения, отмеченные одной буквой, не имели достоверных отличий в дисперсионном анализе по критерию Тьюки. Статистически достоверные значения ($p < 0,05$) приведены жирным шрифтом

Table 3. Fatty acid content (% of total FA, mean value \pm standard error) in the muscle tissue of farmed common carp (*Cyprinus carpio*) and in the feed. Values had a normal distribution (according to the Kolmogorov-Smirnov one-sample test). Values were compared in ANOVA using Tukey's test. Statistically significant values ($p < 0.05$) are shown in bold

| | Образцы рыб | | | | | | Корм | F | p |
|---------------|-------------|-------------------------|--------|------------------------|------|-------------------------|--------------|---------------|---|
| | Апрель | | Август | | | | | | |
| 14:0 | 0,9 | \pm 0,2 ^A | 0,9 | \pm 0,0 ^A | 3,0 | \pm 0,0 ^B | 58,5 | 0,0000 | |
| 15–17 PЖК | 0,2 | \pm 0,1 ^{AB} | 0,1 | \pm 0,0 ^A | 0,3 | \pm 0,0 ^{AC} | 6,4 | 0,0126 | |
| 16:0 | 14,6 | \pm 0,6 | 15,2 | \pm 0,4 | 13,6 | \pm 0,1 | 2,4 | 0,1365 | |
| 16:1n-7 | 1,8 | \pm 0,5 ^B | 3,2 | \pm 0,2 ^A | 2,7 | \pm 0,0 ^B | 4,8 | 0,0288 | |
| 18:0 | 6,2 | \pm 0,1 ^A | 6,1 | \pm 0,2 ^A | 4,0 | \pm 0,0 ^B | 86,5 | 0,0000 | |
| 18:1n-9 | 26,0 | \pm 1,0 ^B | 34,8 | \pm 0,8 ^A | 18,9 | \pm 0,2 ^C | 72,2 | 0,0000 | |
| 18:1n-7 | 1,4 | \pm 0,1 ^B | 2,2 | \pm 0,1 ^A | 1,9 | \pm 0,1 ^B | 11,9 | 0,0014 | |
| 18:2n-6 | 28,7 | \pm 1,6 ^B | 24,9 | \pm 0,1 ^A | 32,9 | \pm 0,6 ^C | 8,8 | 0,0045 | |
| 18:3n-6 | 0,3 | \pm 0,0 ^A | 0,3 | \pm 0,1 ^A | 0,0 | \pm 0,0 ^B | 13,9 | 0,0007 | |
| 18:3n-3 | 0,8 | \pm 0,0 ^{AB} | 0,6 | \pm 0,1 ^A | 0,9 | \pm 0,0 ^B | 7,8 | 0,0067 | |
| 18:4n-3 | 0,1 | \pm 0,0 ^A | 0,1 | \pm 0,0 ^A | 0,6 | \pm 0,0 ^B | 550,1 | 0,0000 | |
| Σ 20:1 | 2,9 | \pm 0,2 ^A | 2,5 | \pm 0,1 ^A | 4,8 | \pm 0,1 ^B | 58,9 | 0,0000 | |
| 20:2n-6 | 1,6 | \pm 0,1 ^B | 0,5 | \pm 0,0 ^A | 0,1 | \pm 0,0 ^C | 285,2 | 0,0000 | |
| 20:3n-6 | 1,3 | \pm 0,1 ^B | 0,8 | \pm 0,1 ^A | 0,0 | \pm 0,0 ^C | 78,1 | 0,0000 | |
| 20:4n-6 | 3,9 | \pm 0,5 ^B | 2,3 | \pm 0,3 ^A | 0,2 | \pm 0,0 ^C | 20,2 | 0,0001 | |
| 20:5n-3 | 0,5 | \pm 0,1 ^A | 0,4 | \pm 0,0 ^A | 2,7 | \pm 0,1 ^B | 381,2 | 0,0000 | |
| Σ 22:1 | 0,8 | \pm 0,1 ^A | 0,7 | \pm 0,0 ^A | 7,2 | \pm 0,3 ^B | 995,0 | 0,0000 | |
| 22:5n-3 | 0,4 | \pm 0,0 ^B | 0,2 | \pm 0,0 ^A | 0,2 | \pm 0,0 ^A | 11,1 | 0,0019 | |
| 22:6n-3 | 3,7 | \pm 0,5 | 2,4 | \pm 0,4 | 3,4 | \pm 0,3 | 2,4 | 0,1342 | |
| НЖК | 22,5 | \pm 0,8 | 22,7 | \pm 0,3 | 21,8 | \pm 0,2 | 0,5 | 0,6114 | |
| МНЖК | 33,9 | \pm 1,4 ^B | 44,0 | \pm 1,0 ^A | 36,8 | \pm 0,1 ^B | 22,0 | 0,0001 | |
| ПНЖК | 43,6 | \pm 2,0 ^B | 33,3 | \pm 0,8 ^A | 41,4 | \pm 0,2 ^B | 13,8 | 0,0008 | |

росло до 0,7 мг/г ЭПК+ДГК сырой мышечной массы (рис. 2а).

Соотношение n-3/n-6 ПНЖК в мышечной ткани сазанов было выше 1 и составило у сазана из Красноярского водохранилища в июне – 1,2, а в августе – 1,8 (рис. 2б). У сазана из оз. Сосновое был отмечен максимальный показатель n-3/n-6–2 (рис. 2б). У карпа из аквакультуры n-3/n-6 соотношение составило около 0,2 и достоверно не отличалось по месяцам.

Обсуждение

Состав ЖК мышечной ткани сазанов из естественных экосистем в целом соответствовал полученным ранее данным для этого вида (Rasoarahona et al., 2004; Guler et al., 2008; Kalyoncu et al., 2010; Jabeen, Chaudhry, 2011). В жирнокислотном составе мышечной ткани сазана из Красноярского водохранилища прослеживалось влияние сезонной смены кормовой базы в водоеме.

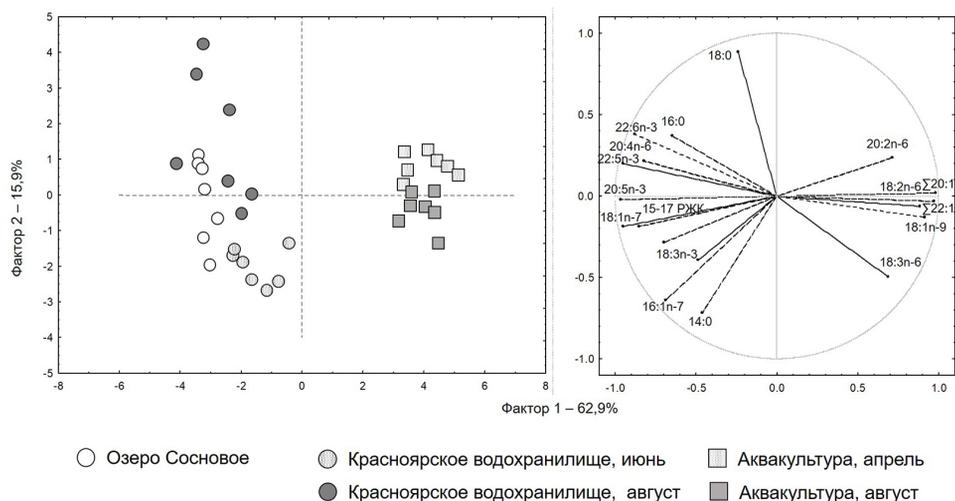


Рис. 1. Мультивариантный анализ методом главных компонент жирнокислотного состава (% от суммы ЖК) мышечной ткани сазана и аквакультурного карпа (*Cyprinus carpio*)

Fig. 1. Principal component analysis of the fatty acid composition (% of the total FA) in the muscle tissue of carp (*Cyprinus carpio*) obtained from natural ecosystems and aquaculture

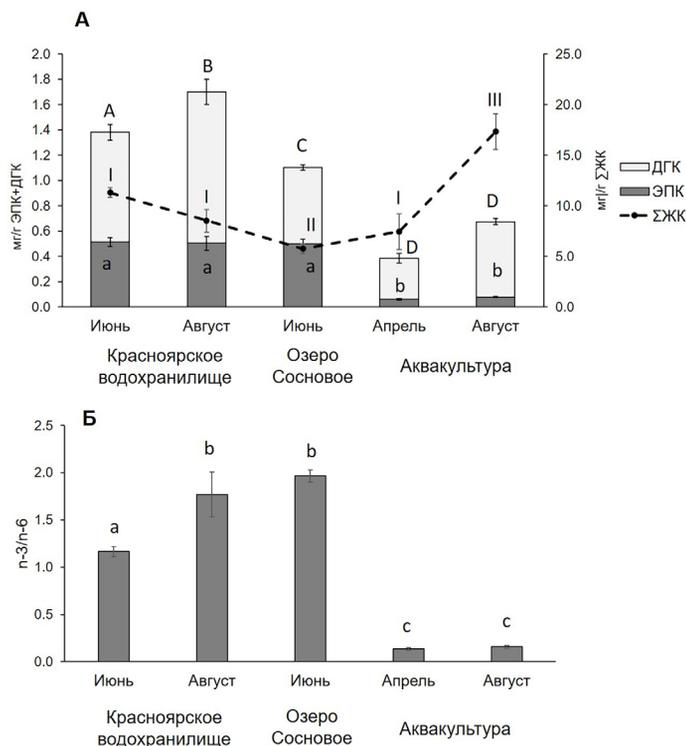


Рис. 2. Содержание ЭПК, ДГК и Σ ЖК (мг/г сырой массы) (А) и соотношение n3/n6 ПНЖК (Б) в мышечной ткани сазана и аквакультурного карпа (*Cyprinus carpio*). Значения, отмеченные одним символом, не имели достоверных отличий в дисперсионном анализе по критерию Тьюки

Fig. 2. EPA, DHA and Σ FA content (mg/g wet weight) (A) and n3/n6 PUFA ratio (B) in the muscle tissue of wild and farmed carp (*Cyprinus carpio*). Values marked with the same symbol were not significantly different in the analysis of variance (Tukey's test)

Обнаруженные более высокие проценты 14:0 и 16:1n-7, которые синтезируют диатомовые водоросли (Сущик, 2008), могут указывать на их наличие в пищевой цепи сазана в водохранилище в весенний период. Достаточно высокие проценты этих ЖК в зимний и весенний период – в пик развития диатомовых водорослей, наблюдались в мышечной ткани сазана и других карповых видах рыб и в других работах (Kolakowska et al., 2000; Guler et al., 2008). Такая тенденция была отмечена для других видов рыб из Красноярского водохранилища (Sushchik et al., 2017).

Напротив, процент 22:6n-3 в мышцах сазана из Красноярского водохранилища от начала к концу лета значительно увеличивался и был выше, чем у сазана из других водоемов (Guler et al., 2008; Kalyoncu et al., 2010). Рост процента 22:6n-3 к концу лета был зафиксирован для сазана из озера Бейшехир (Guler et al., 2008). Авторы связывали рост процента этой ЖК с сезонным изменением питания рыб. Возможным пищевым источником 22:6n-3 для сазана в пищевых сетях Красноярского водохранилища могут быть динофитовые водоросли. В составе фитопланктонного комплекса Красноярского водохранилища к наиболее распространённым видам относятся представители динофлагеллят родов *Glenodinium* и *Ceratium*. В летний период биомасса этих видов в разных заливах водохранилища может быть значительной (Красноярское водохранилище: мониторинг..., 2008). Однако, поскольку в мышечной ткани исследуемого сазана не было обнаружено значительных процентов других маркерных ЖК динофлагеллят, например 18:5n-3 (Makhutova et al., 2022), вопрос о пищевых источниках 22:6n-3 у сазана в Красноярском водохранилище требует дополнительного исследования.

В течение лета в ЖК составе мышц сазана из водохранилища наблюдались достоверно

большие проценты 18:2n-6 (линолевая кислота, ЛК) и 18:3n-3 (альфа-линоленовая кислота, АЛК), которые являются биомаркерами цианобактерий и зеленых водорослей (Ahlgren, Nyenstrand, 2003; Sushchik et al., 2004). Наличие в ЖК составе ЖК – биомаркеров разных групп водорослей указывает на высокую роль фитопланктона в питании сазана в Красноярском водохранилище. Об этом свидетельствует и содержимое кишечника исследованных рыб. Таким образом, сезонные изменения жирнокислотного состава мышц сазана из водохранилища могли быть связаны с сезонной динамикой доминантов фитопланктонного сообщества в водоеме. Стоит также отметить, что от начала к концу лета в мышцах сазана из Красноярского водохранилища несколько падали проценты МНЖК. Вероятнее всего, это связано со снижением жирности сазана в пост-нерестовый период (Kminikova et al., 2001). Кроме того, летом площадь залитых мелководий, которые сазан использует для нагула, может меняться из-за изменения уровня воды в водохранилище. Из-за этого доступность корма для рыбы может снижаться, а поиски пищи требуют дополнительных энергетических затрат. В результате сазан может не успевать накапливать жир в своих тканях.

В оз. Сосновое питание сазана, по сравнению с Красноярским водохранилищем, вероятно, основывалось на детритных пищевых цепях. В ЖК составе их мышечной ткани были установлены более высокие проценты 18:1n-7 и 20:4n-6, которые считаются биомаркерами бактериального вещества (Napolitano, 1999) и аллохтонной органики (Gladyshev et al., 2015) соответственно. Вероятно, сазан из оз. Сосновое получал эти ЖК по пищевой цепи, потребляя детрит и организмы зообентоса, которые были отмечены в его кишечных трактах. Таким образом, различия ЖК состава сазана из двух водоемов вызваны, вероят-

но, разными пищевыми привычками, что уже отмечалось для рыб (Norrbín et al., 1990). Кроме того, для сазана из разных участков одной реки также фиксировались различия в ЖК составе мышечной ткани, вызванные различиями в питании (Jabeen, Chaudhry, 2011).

Жирнокислотный состав мышц карпа из рыбного хозяйства также зависел от потребляемой пищи. Так, в ЖК составе карпа, отобранного в рыбоводном хозяйстве в августе, после длительного периода кормления, были установлены высокие проценты олеиновой кислоты (18:1n-9) и МНЖК. Однако у сазана из водохранилища мы наблюдали противоположную тенденцию – накопление этих ЖК к концу лета не происходило. Известно, что рост содержания 18:1n-9 и МНЖК в целом связан с увеличением доли запасных липидов в составе триацилглицеролов (Sushchik et al., 2020). Вероятно, отмеченный рост процентов 18:1n-9 и МНЖК в мышцах рыб из аквакультуры к концу лета (табл. 3) связан с активным накоплением липидов и увеличением жирности карпа после длительного периода активного питания в аквакультурном хозяйстве. Нахождение аквакультурной рыбы в условиях ограниченной подвижности в садках также может способствовать активному накоплению жира в организме карпа. Это подтверждает и рост абсолютного содержания ЖК в мышцах карпа, которое от апреля к августу увеличилось в 2 раза (рис. 2а).

В мышечной ткани карпа из аквакультурного хозяйства к концу лета также наблюдались достоверно более высокие проценты биомаркеров диатомовых водорослей и бактериального вещества – 16:1n-7 и 18:1n-7 (Makhutova et al., 2022). Рыбоводное хозяйство, где были отобраны исследуемые карпы, стоит на протоке р. Чулым (приток р. Обь), которая используется для охлаждения ТЭЦ при Назаровской ГРЭС, расположенной на р.

Чулым. Можем предположить, что помимо аквакультурного корма, карпы в садках могли также потреблять планктон и детрит из протоки. Однако рост процентов этих ЖК может быть связан с общей тенденцией к описанному выше накоплению МНЖК к концу лета в связи с увеличением жирности.

Интересно, что процент 20:4n-6 в мышцах карпа из аквакультуры был достоверно выше, чем в корме, где процент ЖК был менее 1 %. Учитывая, что в корме в больших количествах присутствовал ее биохимический предшественник – 18:2n-6, можно предположить, что карп в аквакультуре мог быть способен к биоконверсии омега-6 ПНЖК. Такая способность, хоть и не в значительной степени, для данного вида рыб была допущена несколькими авторами (Sargent et al., 1995; Tocher, Dick, 1999; Mraz, Pickova, 2011). В данной работе мы можем отметить лишь вероятность такой биоконверсии, поскольку вопрос биосинтеза ПНЖК в организме карпа нами не затрагивался.

В целом состав ЖК карпов в условиях аквакультурного выращивания, как правило, очень разнообразен и зависит от компонентного состава корма и способов выращивания рыб (Steffens, Wirth, 2007). Среди основных требований к содержанию липидов в кормах для выращивания карпа является наличие 18:2n-6 в количестве не менее 17 % от всех липидов. По этой причине в этом и других исследованиях именно 18:2n-6, как правило, доминирует в ЖК составе карпов из аквакультуры, наряду с 18:1n-9 (Paaver et al., 2002; Steffens, Wirth, 2007; Yeganeh et al., 2012; Trbovic et al., 2013).

Мультивариантный анализ ЖК состава мышечной ткани исследованных рыб показал, что разница в питании сазанов и карпов весьма существенно отражается на различиях их липидных профилей. Обнаруженную раз-

ницу можно использовать при определении происхождения карпов из естественных экосистем и аквакультуры. Так, ЖК состав сазанов будет отличать более высокая доля 15–17 РЖК, 18:1n-7, 18:3n-3, 20:4n-6, 20:5n-3, 22:5n-3 и 22:6n-3, являющихся характерными кислотами водных гидробионтов, составляющих основу кормовой базы карпа в естественных водоемах. И напротив, высокая доля 18:1n-9, 18:2n-6 и $\Sigma 20:1$ и $\Sigma 22:1$ будет отличать жирнокислотный состав филе аквакультурного карпа, поскольку эти ЖК в больших количествах встречаются в ЖК составе компонентов аквакультурных кормов (Gladyshev, 2021). В частности, высокие проценты $\Sigma 20:1$ и $\Sigma 22:1$ могут указывать на использование при производстве кормов муки из морских рыб (Gladyshev, 2021), или рапсового масла, содержащего значительные доли эруковой кислоты (22:1n-9) (Bremer, Norum, 1982).

Различия в питании и вызванные им различия ЖК профилей сазанов и карпов из аквакультуры отразились и на биохимической ценности филе этих рыб как источника липидов и, в частности, омега-3 длинноцепочечных ПНЖК. Так, содержание общих липидов в мышечной ткани исследованных сазанов из водохранилища и озера варьировало от 5 до 11 мг/г и было характерно для сазана, который считается средне- и маложирым видом рыб (Yeganeh et al., 2012). Карпы из рыбного хозяйства весной и в конце лета значительно отличались по содержанию общих липидов. Так, весной, после зимнего перерыва в питании, содержание общих липидов в мышцах карпа было близко к значениям из естественных популяций, как и в работе Yeganeh с соавторами (2012). Однако после длительного периода питания аквакультурным кормом (к концу лета) содержание общих липидов в мышцах карпа возрастало более чем в 2 раза.

Биохимическую ценность рыбы, как источника омега-3 ПНЖК, определяют такие показатели, как содержание в их мышечной ткани (филе) ЭПК и ДГК, а также соотношение n-3/n-6 ПНЖК (Kris-Etherton et al., 2002; Kris-Etherton et al., 2009). Сазаны из естественных экосистем содержали значительно больше этих ЖК. Наибольшее содержание было установлено для филе сазана из Красноярского водохранилища. Причем пищевая ценность сазана в водохранилище увеличивалась к концу лета. Полученные значения содержания ЭПК+ДГК были близки к данным для других карповых видов рыб из Красноярского водохранилища (Sushchik et al., 2017). Кроме того, Kminkova с соавторами (2001) в мышечной массе сазана обнаружили довольно высокое содержание ЭПК+ДГК, которое составляло около 1,3 и 3,6 мг/г весной и летом соответственно, что также подтверждает динамику увеличения содержания этих ПНЖК к концу нагульного сезона.

Для карпа из аквакультуры также было отмечено повышение содержания этих ПНЖК к концу лета. Отмечалось, что у карпа при потреблении корма на основе кукурузы было низкое содержание ЭПК и ДГК – около 0,2 мг/г, тогда как при потреблении корма на основе пшеницы оно составляло около 0,4 мг/г (Trbovic et al., 2013). Однако содержание ЭПК+ДГК в мышечной ткани карпа в условиях аквакультуры можно повысить, используя разные составы корма. Так, при обогащении стандартного корма рыбьим жиром на последних этапах аквакультурного выращивания, Schultz с соавторами (2015) сумели показать возможность двукратного увеличения содержания в мышечной ткани карпа ДГК (с 5 до 10 мг/г сухой массы). Таким образом, актуальным вопросом является использование рецептур кормов и режимов кормления, которые позволили бы увеличить

содержание ЭПК и ДГК в аквакультурных рыбах, в том числе и карпе.

Таким образом, для того чтобы получить рекомендованную ВОЗ норму ЭПК+ДГК (1 г), необходимо съесть около 600 г сазана из водоемов Сибири или 2,5 кг аквакультурного карпа в сутки. По этой причине, по сравнению с лососеобразными рыбами, сазан и аквакультурный карп считаются менее ценными источниками ЭПК и ДГК среди пресноводных рыб (Gladyshev et al., 2022a, b).

Однако еще одним критерием высокой биохимической ценности рыб, как источника омега-3 ПНЖК, является соотношение $n-3/n-6$ ПНЖК. Чем ближе оно к 1:1, тем выше биохимическое качество рыбы для человека (Kris-Etherton et al., 2009). Увеличение указанного соотношения в рационе человека может способствовать снижению риска развития сердечно-сосудистых заболеваний, ишемической болезни сердца, инфаркта миокарда или инсульта, а также воспалительных заболеваний разной этиологии (Wei et al., 2021; Cao et al., 2024). В мышцах сазана из исследованных водоемов данное соотношение составляет от 1,2 до 2, тогда как в аквакультурном от 0,1 до 0,2. В данном исследовании $n-3/n-6$ соотношение в сазанах соответствовало данным, характерным для пресноводных рыб от 0,5 до 3,8 (Henderson, Tocher, 1987). Соотношение $n-3/n-6$ в мышцах карпа из аквакультуры в данном случае схоже с другими работами, где карпы питались кормами, богатыми подсолнечными маслами (Guler et al., 2008). Зерновые добавки обычно вызывают более высокое содержание липидов, высокий уровень МНЖК и низкий уровень омега-3 жирных кислот в мясе карпа (Mraz, Pickova, 2011), что мы наблюдали в ходе данной работы. Избыток омега-6 ЖК в кормах приводит к сильному дисбалансу $n-3/n-6$ соотношения в аквакультурных рыбах, тогда как наличие в естествен-

ных экосистемах ЭПК и ДГК синтезирующих организмов приводит к более высокому соотношению $n-3/n-6$ в рыбах из природных популяций (Ivanova, Hadzhinikolova, 2015). Это еще раз подтверждает необходимость разработки и использования уже имеющихся сбалансированных кормов для выращивания карпа. Показано, что из-за того, что карп в аквакультуре слабо способен к конверсии короткоцепочечных ПНЖК, в состав корма необходимо включать источники длинноцепочечных ПНЖК, такие как рыбная мука или жир (Schultz et al., 2015). Существует достаточно исследований о том, что полнорационные корма с добавлением рыбьего жира или муки, а также других компонентов богатых длинноцепочечными ПНЖК, в значительной степени улучшают биохимическую ценность карпа и других видов рыб как источника омега-3 ПНЖК (Sobczak et al., 2020; Fodor et al., 2022; Thazeem et al., 2022). Существующая конкуренция на рынке аквакультурных кормов позволяет использовать различные полносоставные корма для выращивания более качественной рыбной продукции (van Riel et al., 2023).

Заключение

В ходе исследования было установлено, что различные пищевые источники карпа из аквакультуры и сазана, обитающего в водоемах Сибири, влияют на жирнокислотный профиль и биохимическую ценность мышечной ткани рыб. Нагуливающиеся в естественных экосистемах (Красноярское водохранилище и оз. Сосновое) сазаны содержали от 1,1 до 1,7 мг/г (сырой массы) ЭПК+ДГК, а соотношение $n-3/n-6$ составило более 1. Это делает сазана ценным продуктом питания для населения Сибири. Однако численность сазана в естественных экосистемах Сибири достаточно невысокая. Развитие аквакуль-

турного выращивания карпа с применением современных грамотно разработанных кормов необходимо для снижения промысловой нагрузки на природные популяции сазана и обеспечения населения биохимически ценной рыбной продукцией.

Список литературы / References

Гладышев М.И. (2012) Незаменимые полиненасыщенные жирные кислоты и их пищевые источники для человека. *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 5(4): 352–386 [Gladyshev M.I. (2012) Essential polyunsaturated fatty acids and their dietary sources for man. *Journal of Siberian Federal University. Biology* [Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya], 5(4): 352–386 (in Russian)]

Красноярское водохранилище: мониторинг, биота, качество вод (2008) Алимов А.Ф., Иванова М.Б. (Ред.) Коллектив авторов: Агеев А.В., Гаевский Н.А., Гладышев М.И., Глущенко Л.А., Гольд З.Г., Гольд В.М., Еникеев Г.А., Еникеева И.Г., Иванова Е.А., Кожевникова Н.А., Морозова И.И., Попельницкая И.М., Распопов В.Е., Скопцова Г.Н., Сапожников В.А., Олейников В.А., Чупров С.М., Шулепина С.П., Шапошников А.В. Красноярск, Сибирский федеральный университет, 538 с. [*Krasnoyarsk water reservoir: monitoring, biota, water quality* (2008) Alimov A.F., Ivanova M.B. (Eds.) Team of authors: Ageev A.V., Gaevsky N.A., Gladyshev M.I., Glushchenko L.A., Gold Z.G., Gold V.M., Enikeev G.A., Enikeeva I.G., Ivanova E.A., Kozhevnikova N.A., Morozova I.I., Popelnitskaya I.M., Raspopov V.E., Skoptsova G.N., Sapozhnikov V.A., Oleinikov V.A., Chuprov S.M., Shulepina S.P., Shaposhnikov A.V. Krasnoyarsk, Siberian Federal University, 538 p. (in Russian)]

Правдин И.Ф. (1966) *Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных)*. Москва, Пищевая промышленность, 376 с. [Pravdin I.F. (1966) *Practical guide to fish examination (primarily freshwater species)*. Moscow, Pishchevaya promyshlennost', 376 p. (in Russian)]

Сущик Н.Н. (2008) Роль незаменимых жирных кислот в трофометаболических взаимодействиях в пресноводных экосистемах (обзор). *Журнал общей биологии*, 69(4): 299–316 [Sushchik N.N. (2008) Role of essential fatty acids in trophometabolic interactions in the freshwater ecosystems (a review). *Journal of General Biology* [Zhurnal obshchei biologii], 69(4): 299–316 (in Russian)]

Adamek Z., Mössmer M., Hauber M. (2019) Current principles and issues affecting organic carp (*Cyprinus carpio*) pond farming. *Aquaculture*, 512: 734261

Ahlgren G., Hyenstrand P. (2003) Nitrogen limitation effects of different nitrogen sources on nutritional quality of two freshwater organisms, *Scenedesmus quadricauda* (Chlorophyceae) and *Synechococcus* sp. (Cyanophyceae). *Journal of Phycology*, 39(5): 906–917

Arts M.T., Ackman R.G., Holub B.J. (2001) “Essential fatty acids” in aquatic ecosystems: a crucial link between diet and human health and evolution. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(1): 122–137

Bremer J., Norum K.R. (1982) Metabolism of very long-chain monounsaturated fatty acids (22:1) and the adaptation to their presence in the diet. *Journal of Lipid Research*, 23(2): 243–256

Britten-Jones A. C., Craig J.P., Downie L.E. (2023) Omega-3 polyunsaturated fatty acids and corneal nerve health: Current evidence and future directions. *The Ocular Surface*, 27: 1–12

Caffrey C., Leamy A., O'Sullivan E., Zabetakis I., Lordan R., Nasopoulou C. (2023) Cardiovascular diseases and marine oils: A focus on omega-3 polyunsaturated fatty acids and polar lipids. *Marine Drugs*, 21(11): 549

Cao M., Yang F., Guo Y., Liu R., Chang M., Wang Y., Wei W., Jin Q., Wang X. (2024) Are the ratio and amount of n-6 and n-3 fatty acids associated with cardiovascular outcomes?—a GRADE-assessed systematic review and dose-response meta-analysis of randomized controlled trials. *Food Bioscience*, 59: 104066

Fodor F., Katics M., Lefler K. K., Kovács É., Balogh K., Lugasi A., Urbányi B., Hegyi Á. (2022) Effect of nutritionally complete feed with different fatty acid profile on the fatty acid composition of common carp fillet. *Acta Alimentaria*, 51(4): 562–570

Gladyshev M. I., Kolmakova O. V., Tolomeev A. P., Anishchenko O. V., Makhutova O. N., Kolmakova A. A., Kravchuk E. S., Glushchenko L. A., Kolmakov V. I., Sushchik N. N. (2015) Differences in organic matter and bacterioplankton between sections of the largest Arctic river: Mosaic or continuum? *Limnology and Oceanography*, 60(4): 1314–1331

Gladyshev M. I., Sushchik N. N. (2019) Long-chain omega-3 polyunsaturated fatty acids in natural ecosystems and the human diet: Assumptions and challenges. *Biomolecules*, 9(9): 485

Gladyshev M. I. (2021) Terrestrial sources of polyunsaturated fatty acids for aquaculture. *Journal of Ichthyology*, 61(4): 632–645

Gladyshev M. I., Makhrov A. A., Baydarov I. V., Safonova S. S., Golod V. M., Alekseyev S. S., Glushchenko L. A., Rudchenko A. E., Karpov V. A., Sushchik N. N. (2022a) Fatty acid composition and contents of fish of genus *Salvelinus* from natural ecosystems and aquaculture. *Biomolecules*, 12(1): 144

Gladyshev M. I., Makhrov A. A., Sushchik N. N., Makhutova O. N., Rudchenko A. E., Balashov D. A., Vinogradov E. V., Artamonova V. S. (2022b) Differences in composition and fatty acid contents of different rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) strains in similar and contrasting rearing conditions. *Aquaculture*, 556: 738265

Guler G. O., Kiztanir B., Aktumsek A., Citil O. B., Ozparlak H. (2008) Determination of the seasonal changes on total fatty acid composition and $\omega 3/\omega 6$ ratios of carp (*Cyprinus carpio* L.) muscle lipids in Beysehir Lake (Turkey). *Food Chemistry*, 108(2): 689–694

Henderson R. J., Tocher D. R. (1987) The lipid composition and biochemistry of freshwater fish. *Progress in Lipid Research*, 26(4): 281–347

Ivanova A., Hadzhinikolova L. (2015) Evaluation of nutritional quality of common carp (*Cyprinus carpio* L.) lipids through fatty acid ratios and lipid indices. *Bulgarian Journal of Agricultural Science*, 21(supplement 1): 180–185

Jabeen F., Chaudhry A. S. (2011) Chemical compositions and fatty acid profiles of three freshwater fish species. *Food Chemistry*, 125(3): 991–996

Kalyoncu L., Yaman Y., Aktumsek A. (2010) Seasonal changes on total fatty acid composition of carp (*Cyprinus carpio* L.), in vriz Dam Lake, Turkey. *African Journal of Biotechnology*, 9(25): 3896–3900

Kestemont P. (1995) Different systems of carp production and their impacts on the environment. *Aquaculture*, 129(1–4): 347–372

Kminkova M., Winterova R., Kucera J. (2001) Fatty acids in lipids of carp (*Cyprinus carpio*) tissues. *Czech Journal of Food Sciences*, 19(5): 177–181

Kořalkowska A., Szczygielski M., Bienkiewicz G., Zienkiewicz L. (2000) Some of fish species as a source of n-3 polyunsaturated fatty acids. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 30(2): 59–70

Kris-Etherton P. M., Harris W. S., Appel L. J. (2002) Fish consumption, fish oil, omega-3 fatty acids, and cardiovascular disease. *Circulation*, 106(21): 2747–2757

Kris-Etherton P. M., Grieger J. A., Etherton T. D. (2009) Dietary reference intakes for DHA and EPA. *Prostaglandins, Leukotrienes and Essential Fatty Acids*, 81(2–3): 99–104

Makhutova O. N., Sushchik N. N., Gladyshev M. I. (2022) Fatty acid–markers as foodweb tracers in inland waters. *Encyclopedia of inland waters. Second edition, Volume 4*. Mehner T., Tockner K. (Eds.) Elsevier, pp. 713–726

Mraz J., Pickova J. (2011) Factors influencing fatty acid composition of common carp (*Cyprinus carpio*) muscle. *Neuroendocrinology Letters*, 32(supplement 2): 3–8

Mraz J., Machova J., Kozak P., Pickova J. (2012) Lipid content and composition in common carp – optimization of n-3 fatty acids in different pond production systems. *Journal of Applied Ichthyology*, 28(2): 238–244

Napolitano G. E. (1999) Fatty acids as trophic and chemical markers in freshwater ecosystems. *Lipids in freshwater ecosystems*. Arts M. T., Wainman B. C. (Eds.) New York, NY, Springer, pp. 21–44

Norrbin M. F., Olsen R. E., Tande K. S. (1990) Seasonal variation in lipid class and fatty acid composition of two small copepods in Balsfjorden, northern Norway. *Marine Biology*, 105(2): 205–211

Paaver T., Kuusik S., Gross R., Mottus E., Tohver T. (2002) Fatty acid composition of common carp flesh in Estonian fish farms. *Agraarteadus. Journal of Agricultural Science*, 8(6): 350–357

Pilecky M., Mathieu-Resuge M., Závorka L., Fehlinger L., Winter K., Martin-Creuzburg D., Kainz M. J. (2022) Common carp (*Cyprinus carpio*) obtain omega-3 long-chain polyunsaturated fatty acids via dietary supply and endogenous bioconversion in semi-intensive aquaculture ponds. *Aquaculture*, 561: 738731

Pradeepkiran J. A. (2019) Aquaculture role in global food security with nutritional value: a review. *Translational Animal Science*, 3(2): 903–910

Rasoarahona J. R. E., Barnathan G., Bianchini J. P., Gaydou E. M. (2004) Annual evolution of fatty acid profile from muscle lipids of the common carp (*Cyprinus carpio*) in Madagascar inland waters. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 52(24): 7339–7344

Ruchin A. B. (2019) Rearing carp (*Cyprinus carpio*) in different light: mini-review. *AAFL Bioflux*, 12(5): 1850–1865

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(3/4): 183–198

Scharnweber K., Chaguaceda F., Eklöv P. (2021) Fatty acid accumulation in feeding types of a natural freshwater fish population. *Oecologia*, 196(1): 53–63

Schultz S., Koussoroplis A. M., Changizi-Magrhoor Z., Watzke J., Kainz M. J. (2015) Fish oil-based finishing diets strongly increase long-chain polyunsaturated fatty acid concentrations in farm-raised common carp (*Cyprinus carpio* L.). *Aquaculture Research*, 46(9): 2174–2184

Sobczak M., Panicz R., Eljasik P., Sadowski J., Tórz A., Żochowska-Kujawska J., Barbosa V., Domingues V., Marques A., Dias J. (2020) Quality improvement of common carp (*Cyprinus carpio* L.) meat fortified with n-3 PUFA. *Food and Chemical Toxicology*, 139: 111261

Sprague M., Dick J. R., Tocher D. R. (2016) Impact of sustainable feeds on omega-3 long-chain fatty acid levels in farmed Atlantic salmon, 2006–2015. *Scientific Reports*, 6: 21892

Steffens W., Wirth M. (2007) Influence of nutrition on the lipid quality of pond fish: common carp (*Cyprinus carpio*) and tench (*Tinca tinca*). *Aquaculture International*, 15(3–4): 313–319

Sushchik N. N., Gladyshev M. I., Makhutova O. N., Kalachova G. S., Kravchuk E. S., Ivanova E. A. (2004) Associating particulate essential fatty acids of the ω 3 family with phytoplankton species composition in a Siberian reservoir. *Freshwater Biology*, 49(9): 1206–1219

Sushchik N. N., Rudchenko A. E., Gladyshev M. I. (2017) Effect of season and trophic level on fatty acid composition and content of four commercial fish species from Krasnoyarsk Reservoir (Siberia, Russia). *Fisheries Research*, 187: 178–187

Sushchik N. N., Makhutova O. N., Rudchenko A. E., Glushchenko L. A., Shulepina S. P., Kolmakova A. A., Gladyshev M. I. (2020) Comparison of fatty acid contents in major lipid classes of seven salmonid species from Siberian Arctic lakes. *Biomolecules*, 10(3): 419

Thazeem B., Umesh M., Sarojini S., Allwyn Vyas G., Adhithya Sankar S., Sapthami K., Suresh S., Stanly L. M. (2022) Developments in feeds in aquaculture sector: contemporary aspects. *Aquaculture science and engineering*. Balasubramanian B., Liu W. C., Sattanathan G. (Eds.) Singapore, Springer, pp. 35–78

Tocher D. R., Dick J. R. (1999) Polyunsaturated fatty acid metabolism in a cell culture model of essential fatty acid deficiency in a freshwater fish, carp (*Cyprinus carpio*). *Fish Physiology and Biochemistry*, 21(3): 257–267

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*, 11(1): 89

Trbovic D., Markovic Z., Milojkovic-Opsenica D., Petronijevic R., Spiric D., Djinovic-Stojanovic J., Spiric A. (2013) Influence of diet on proximate composition and fatty acid profile in common carp (*Cyprinus carpio*). *Journal of Food Composition and Analysis*, 31(1): 75–81

Turchini G. M., Torstensen B. E., Ng W.-K. (2009) Fish oil replacement in finfish nutrition. *Reviews in Aquaculture*, 1(1): 10–57

Turchini G. M., Hermon K. M., Francis D. S. (2018) Fatty acids and beyond: Fillet nutritional characterisation of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) fed different dietary oil sources. *Aquaculture*, 491: 391–397

van Riel A.-J., Nederlof M. A. J., Chary K., Wiegertjes G. F., de Boer I. J. M. (2023) Feed-food competition in global aquaculture: Current trends and prospects. *Reviews in Aquaculture*, 15(3): 1142–1158

Wei Y., Meng Y., Li N., Wang Q., Chen L. (2021) The effects of low-ratio n-6/n-3 PUFA on biomarkers of inflammation: a systematic review and meta-analysis. *Food & Function*, 12(1): 30–40

Yeganeh S., Shabanpour B., Hosseini H., Imanpour M. R., Shabani A. (2012) Comparison of farmed and wild common carp (*Cyprinus carpio*): Seasonal variations in chemical composition and fatty acid profile. *Czech Journal of Food Sciences*, 30(6): 503–511

Zuev I. V., Vyshegorodtsev A. A., Chuprov S. M., Zlotnik D. V. (2016) Modern composition and distribution of alien fish species in the water bodies of the Krasnoyarsk Territory. *Russian Journal of Biological Invasions*, 7(4): 324–332