

Сравнительный анализ содержания омега-3 полиненасыщенных жирных кислот в пище и мышечной ткани рыб из аквакультуры и природных местообитаний

М. И. ГЛАДЫШЕВ^{1,2}, Л. А. ГЛУЩЕНКО², О. Н. МАХУТОВА^{1,2}, А. Е. РУДЧЕНКО², С. П. ШУЛЕПИНА²,
О. П. ДУБОВСКАЯ^{1,2}, И. В. ЗУЕВ², В. И. КОЛМАКОВ^{1,2}, Н. Н. СУЩИК^{1,2}

¹ Институт биофизики федерального исследовательского центра
“Красноярский научный центр СО РАН”
660036, Красноярск, Академгородок, 50/50
E-mail: glad@ibp.ru

² Сибирский федеральный университет
660041, Красноярск, просп. Свободный, 79

Статья поступила 30.08.2017

Принята к печати 06.10.2017

АННОТАЦИЯ

Изучены два вида рыб, выращиваемых в аквакультуре, горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* и сиг *Coregonus lavaretus*, а также десять видов из природных местообитаний: сиг *Coregonus lavaretus*, тугун *Coregonus tugun*, чир *Coregonus nasus*, сибирская ряпушка *Coregonus sardinella*, европейская ряпушка *Coregonus albula*, палия *Salvelinus boganidae*, голец *Salvelinus alpinus* complex, щука *Esox lucius*, ленок *Brachymystax lenok* и таймень *Hucho taimen*. Сравнялось содержание двух длинноцепочечных полиненасыщенных жирных кислот омега-3 (ПНЖК), эйкозапентаеновой кислоты (20:5n-3, ЭПК) и докозагексаеновой кислоты (22:6n-3, ДГК) в мышечной ткани рыб и их пище (содержимом желудочно-кишечного тракта). В аквакультуре сига и горбуши, содержание суммы ЭПК и ДГК в корме оказалось достоверно выше, чем в мышечной ткани рыб, что свидетельствует о потере ПНЖК в двухзвенной пищевой цепи аквакультуры при их переносе на верхний трофический уровень. Потери ЭПК и ДГК в аквакультуре, подтверждаемые многочисленными литературными данными, означают неэффективное использование имеющихся источников ПНЖК и усугубление глобального дефицита этих веществ в рационе человека. При исследовании природных популяций рыб, во многих случаях обнаружено накопление ЭПК и ДГК в их биомассе по сравнению с пищей, хотя имели место и противоположные явления. На основе собственных и литературных данных выдвинуто предположение о наличии некоего оптимального физиологически приемлемого видоспецифичного уровня ПНЖК в мышечной ткани рыб. Если в мышцах он ниже оптимального, то происходит накопление (биоаккумуляция) ПНЖК из корма и/или собственный синтез. При превышении оптимального уровня содержание ЭПК и ДГК в биомассе стремится к максимальным видоспецифичным значениям, но часть этих ПНЖК, поступающих из пищи, либо не усваивается, либо катаболизируется. Согласно полученным данным, у видов отр. Salmoniformes оптимальный уровень составляет 2–6 мг · г⁻¹ сырой массы. Установлено, что в аквакультуре достижение максимальных значений содержания ЭПК + ДГК в биомассе рыб сопровождается их потерями (рассеиванием) в пищевой цепи, тогда как в природных экосистемах максимальное содержание ПНЖК в биомассе рыб достигается за счет их накопления по сравнению с нижним трофическим уровнем. У палии *S. boganidae* обнаружено рекордное для всех известных диких видов рыб значение содержания ЭПК + ДГК 32,78 мг · г⁻¹ сырой массы в мышечной ткани.

Ключевые слова: жирные кислоты, аквакультура, пищевая цепь, биоаккумуляция.

© Гладышев М. И., Глущенко Л. А., Махутова О. Н., Рудченко А. Е., Шулепина С. П., Дубовская О. П., Зуев И. В., Колмаков В. И., Сущик Н. Н., 2018

Длинноцепочечные полиненасыщенные жирные кислоты семейства омега-3 (ПНЖК), а именно эйкозапентаеновая кислота (20:5n-3, ЭПК) и докозагексаеновая кислота (22:6n-3, ДГК), как известно, играют важнейшую роль в функционировании организма многих беспозвоночных и всех позвоночных животных, включая человека. ЭПК является биохимическим предшественником синтеза эндогормонов – эйкозаноидов, таких как тромбоксаны-3 (вызывают расширение кровеносных сосудов, препятствуют агрегации тромбоцитов и тем самым снижают кровяное давление), простагландины-3 (обладают противовоспалительным эффектом) и лейкотриены-5 (снижают аллергические симптомы) [Broughton et al., 1997; Lauritzen et al., 2001; Kris-Etherton et al., 2002; SanGiovanni, Chew, 2005; Wall et al., 2010]. ДГК является основным компонентом фосфолипидов мембран нервных клеток, клеток сетчатки глаза и коры головного мозга, составляя в них до 30 % всех жирных кислот [SanGiovanni, Chew, 2005; McNamara, Carlson, 2006]. Кроме того, ДГК участвует в регуляции синтеза эйкозаноидов [Adkins, Kelley, 2010; Norris, Dennis, 2012]. Недостаток ЭПК и ДГК в организме приводит к сердечно-сосудистым заболеваниям, нервным болезням и психическим расстройствам [Hibbeln et al., 2006; McNamara, Carlson, 2006; Adkins, Kelley, 2010; De Caterina, 2011].

Человек и другие животные могут синтезировать некоторое количество ЭПК и ДГК из незаменимой альфа-линоленовой кислоты (18:3n-3, АЛК), получаемой исключительно из растительной пищи. Однако синтез ЭПК и ДГК в организме большинства животных и человека неэффективен и способен обеспечить только около 5 % физиологических потребностей организма [Goulden, Place, 1990; Davis, Kris-Etherton, 2003; Wall et al., 2010; Tocher et al., 2015]. Таким образом, основную долю ЭПК и ДГК человек получает с пищей. Для предотвращения сердечно-сосудистых болезней, нервных и психических расстройств, Всемирной организацией здравоохранения, многими национальными медицинскими организациями рекомендовано ежедневное персональное потребление 0,5–1 г ЭПК + ДГК [Harris et al., 2009; Kris-Etherton et al., 2009; Adkins, Kelley, 2010; Nagasaka et al., 2014].

Каковы основные пищевые источники ЭПК и ДГК для человека? Высшие наземные растения синтезируют только АЛК и не способны синтезировать ЭПК и ДГК [Sayanova, Napier, 2004; Ward, Singh, 2005; Ruiz-Lopez et al., 2012]. Из всех организмов биосферы эффективно синтезировать значимые количества ЭПК и ДГК способны только некоторые водоросли (диатомеи, пиридинеи и криптофиты), от которых ПНЖК передаются по пищевым цепям к организмам высших трофических уровней – беспозвоночным и рыбам, являющимся основным источником этих веществ для человека [Robert, 2006; Gladyshev et al., 2009, 2013, 2015b; Adkins, Kelley, 2010]. Важно отметить, что эффективность трофического переноса ПНЖК в пищевой цепи может быть выше, чем других соединений органического углерода [Gladyshev et al., 2011], поэтому ЭПК и, в особенности, ДГК могут накапливаться в верхних звеньях трофических цепей, и их содержание в биомассе рыб может оказаться выше, чем в биомассе потребляемого рыбами корма [Rossi et al., 2006; Kainz et al., 2006; Sushchik et al., 2006, 2017; Hixson et al., 2015, Strandberg et al., 2015]. Хотя имеются и противоположные данные о более высоком содержании суммы ЭПК и ДГК в пище по сравнению с биомассой рыб, что означает потери ПНЖК в пищевой цепи [Sushchik et al., 2006; Kainz et al., 2017]. Наряду с накоплением (селективной биоаккумуляцией) из корма, ЭПК и ДГК могут синтезироваться самими рыбами из АЛК, хотя синтез и ответственные за него гены рыб, особенно морских, обычно ингибируются высоким содержанием ПНЖК в корме [Tocher, 2003]. Таким образом, для объяснения противоречий в данных о накоплении или рассеивании ЭПК и ДГК в верхних звеньях трофических цепей водных экосистем требуются дальнейшие исследования.

Информация об эффективности передачи ЭПК и ДГК по пищевым цепям водных экосистем, а именно от водорослей и беспозвоночных к рыбам, имеет важнейшее значение в обеспечении человека этими незаменимыми компонентами питания. Дело в том, что в настоящее время человечество испытывает острый дефицит ЭПК и ДГК в рационе [Gladyshev et al., 2009, 2013; Tocher, 2015]. Повышение добычи ПНЖК за счет увеличе-

ния мировых уловов, достигших максимального предела, не представляется возможным [Gladyshev et al., 2013; Tocher, 2015]. Очевидно, необходимо увеличивать эффективность использования добываемых ЭПК и ДГК.

ПНЖК, добываемые из уловов дикой рыбы, или напрямую потребляются человеком в виде съедобной части, в основном – мышечной ткани (филе) и в виде рыбьего жира, или же используются в качестве корма для аквакультуры. Если в аквакультуре, как и в трофических цепях природных экосистем, происходит увеличение содержания ЭПК и ДГК в выращиваемой биомассе по сравнению с их содержанием в корме, это означает повышение эффективности использования добываемых ПНЖК. Если же происходит обратный процесс, то он приводит к потерям ЭПК и ДГК в аквакультуре и усугублению их глобального дефицита в рационе человека.

Таким образом, задача работы – сравнение содержания ЭПК и ДГК в корме и в съедобной биомассе (мышечной ткани) рыб из аквакультуры и природных популяций. Тестировалась гипотеза о накоплении ПНЖК в верхнем звене пищевых цепей, т. е. проверялось распространенное предположение о том, что содержание ПНЖК в биомассе рыб всегда выше, чем в корме.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Отлов диких рыб промыслового возраста (размера) производили в арктических широтах, в р. Кереть (бассейн Белого моря, 66°16' с. ш., 33°33' в. д.), в низовьях р. Енисей (69°28' с. ш., 86°01' в. д.) и в оз. Собачье (Норило-Пясинская водная система, 69°01' с. ш., 91°05' в. д.). Также изучили два озера и реку умеренной зоны: Большое Красное (65°05' с. ш., 35°38' в. д., Соловецкий архипелаг) и Онежское озеро (61°51' с. ш., 34°35' в. д.) и р. Аяхта (63°20' с. ш., 89°41' в. д., приток четвертого порядка р. Енисей). Изученные реки и озера являются олиготрофными, с летней температурой воды ниже 15 °С, за исключением мезотрофного Онежского озера [Грицевская и др., 1972; Gladyshev et al., 1993, 2015a; Леонов и др., 2006; Белое море..., 2007; Пичугин, 2009; Онежское озеро..., 2010].

Взяты на анализ следующие виды: сиг *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758), тугун *Core-*

gonus tugun (Pallas, 1814), чир *Coregonus nasus* (Pallas, 1776); ряпушка сибирская *Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848; ряпушка европейская *Coregonus albula* (Linnaeus, 1758), паляя боганидская *Salvelinus boganiidae* Berg, 1926; голец–“пучеглазка” – карликовая форма *Salvelinus alpinus* complex, щука – *Esox lucius* (Linnaeus, 1758), ленок *Brachymystax lenok* (Pallas, 1773) и таймень *Hucho taimen* (Pallas, 1773). Наряду с дикими анализировали рыб, выращиваемых в аквакультуре: сиг *C. lavaretus* (популяция р. Кереть, пресноводное рыбоводное хозяйство в Республике Карелия) и *Oncorhynchus gorbusha* Walbaum (аквакультура в зал. Чупа Белого моря, 66°16' с. ш., 33°03' в. д.).

Для последующего анализа жирных кислот (ЖК) брали высечки мышечной ткани 0,7–2 г под спинным плавником. Их помещали в смесь хлороформ : метанол (2 : 1 по объему) и хранили при температуре –20 °С. Пробы доставляли в лабораторию в течение 1–2 нед. (транспортировка в термоизолированных контейнерах с хладагентом) и анализировали в течение двух месяцев. Пробы содержимого кишечника диких рыб и корма из аквакультуры сохраняли аналогично пробам мышечной ткани. Часть содержимого кишечника отбирали для последующего микроскопического анализа и консервировали в растворе этанола.

Экстракцию и выделение липидной фракции из мышц рыб и пищевого комка проводили смесью хлороформа и метанола в соотношении 2 : 1, как описано ранее [Gladyshev et al., 2014]. Далее липиды растворяли в 1 мл гексана и добавляли 0,2 мл 3М раствора метилата натрия в метаноле. Смесью в закрытой пробирке интенсивно перемешивали в течение 1 мин, затем оставляли метилироваться в течение еще 5 мин при комнатной температуре. Полученные метиловые эфиры жирных кислот (МЭЖК) экстрагировали из смеси 2,5 мл гексана и промывали однократно 5 мл насыщенного раствора NaCl и двукратно 5 мл дистиллированной воды. Гексановый экстракт, содержащий МЭЖК, осушали пропусканием через слой безводного Na₂SO₄, гексан выпаривали на ротаторно-вакуумном испарителе. МЭЖК перерастворяли в 0,1–0,3 мл гексана перед хроматографическим анализом.

Анализ МЭЖК проводили на газовом хроматографе с масс-спектрометрическим детектором (ГЖХ-МС, модель 6890/5975С, “Agilent Technologies”, США). Условия анализа следующие [Gladyshev et al., 2014]: несущий газ – гелий, ввод с делением потока, капиллярная колонка НР-FFAP длиной 30 м и внутренним диаметром 0,25 мм. Применяли следующий температурный режим: подъем от 100 до 190 °С со скоростью 3 °С/мин, затем 5 мин изотермально, второй подъем температуры от 190 до 230 °С со скоростью 10 °С/мин и 20 мин изотермально, температура ввода 250 °С, интерфейса – 280 °С; энергия ионизации детектора 70 эВ, сканирование в диапазоне 45–450 атомных единиц. Идентификацию пиков жирных кислот осуществляли по полученным масс-спектрам, сравнивая их с имеющимися в базе данных NIST-2005 (Agilent Technologies), а также сопоставляя времена удерживания с таковыми стандартов (Supelco, США). Количественное содержание жирных кислот в образцах определяли по величине пика внутреннего стандарта нонадекановой кислоты 19:0 (Sigma-Aldrich, США), фиксированное количество которой добавляли в пробы перед выполнением экстракции липидов.

Статистическую обработку полученных данных проводили с использованием стандартных методов статистики: нормальность распределения проверялась по критерию Колмогорова – Смирнова D_{K-S} , достоверность различий – по t -критерию Стьюдента. Вычисления выполняли с использованием лицензионного пакета программ Statistica, version 9 (Stat Soft Inc., Tulsa, OK).

Доля суммы ЭПК и ДГК (%) в корме сига в аквакультуре оказалась на порядок ниже, чем в мышечной ткани (табл. 1), а в мышцах дикого сига из р. Кереть – достоверно ниже, чем у сига в аквакультуре (см. табл. 1). Содержание суммы ЭПК и ДГК ($\text{мг} \cdot \text{г}^{-1}$ сухой массы) в корме оказалось достоверно выше, чем в мышечной массе сига в аквакультуре (см. табл. 1), а в мышцах дикого сига – достоверно выше, чем у сига в аквакультуре (см. табл. 1). Содержание суммы всех ЖК в корме почти в 200 раз превышало таковое в мышечной ткани сига в аквакультуре (см. табл. 1). Содержание ЖК в мышцах дикого сига достоверно выше, чем у сига в аквакультуре (см. табл. 1).

Содержание суммы ЭПК и ДГК ($\text{мг} \cdot \text{г}^{-1}$ сырой массы) в корме (фарш из трехиглой колюшки) горбуши в аквакультуре почти в 2 раза превышало содержание в мышечной ткани выращиваемой рыбы (табл. 2). В отличие от аквакультуры, содержание ЭПК + ДГК в пищевом комке диких рыб, таких как чир из р. Енисей (бенитофаг), тугун из оз. Собачье (планкто-бенитофаг), сиг из оз. Собачье (бенитофаг), палия (бенитофаг-ихтиофаг?), голец-“пучеглазка” (ихтиофаг-бенитофаг?), щука (ихтио-бенитофаг) и европейская ряпушка (планктофаг) достоверно ниже, чем в мышечной ткани (см. табл. 2). Тенденция более высокого содержания ЭПК + ДГК в мышечной ткани, чем в пищевом комке, хотя и статистически недостоверная, характерна для сига из р. Енисей (бенитофаг), тугуна из р. Енисей (бенито-планктофаг), чира из оз. Собачье (бен-

Т а б л и ц а 1

Средние значения содержания суммы эйкозапентаеновой (ЭПК) и докозагексаеновой (ДГК) кислот в корме и мышечной ткани сига *Coregonus lavaretus* в аквакультуре и в реке

ЖК	Корм (1)	Завод (2)	Река (3)	t_{1-2}	t_{2-3}
ЭПК + ДГК, %	4,4 ± 0,4	52,2 ± 1,3	41,3 ± 2,1	32,12	3,54
ЭПК + ДГК, $\text{мг} \cdot \text{г}^{-1}$	10,2 ± 0,8	6,1 ± 0,4	8,6 ± 0,3	4,54	4,58
ΣЖК, $\text{мг} \cdot \text{г}^{-1}$	221,1 ± 6,8	11,9 ± 0,9	21,9 ± 1,8	32,94	3,78

П р и м е ч а н и е. ± – стандартная ошибка; ЭПК + ЭПГ, % – доля от суммы всех жирных кислот; ЭПК + ЭГД, $\text{мг} \cdot \text{г}^{-1}$ – содержание на единицу сухой массы; ΣЖК – содержание общей суммы жирных кислот; корм – значения в корме (число проб $n = 6$); завод – значения в аквакультуре ($n = 7$); река – значения в р. Кереть ($n = 14$); t – значения критерия Стьюдента для сравниваемых пар.

Содержания ЭПК + ДГК (мг · г⁻¹ сырого веса) в пищевом комке и мышцах рыб

Вид	Водоем	Объект питания	ЭПК + ДГК				
			пищевой комок	<i>n</i>	мышцы	<i>n</i> <i>t</i>	
Горбуша	А	Фарш	6,55 ± 0,39	2	2,94 ± 0,09	32	9,94
Сиг	Е	Ch-1, М	2,04 ± 0,66	2	2,58 ± 0,15	7	1,34
Тугун	Е	Ch-1, Cl, Co	5,30 ± 1,43	2	5,77 ± 0,50	8	0,40
Чир	Е	М, Ch-1	0,29 ± 0,17	2	2,28 ± 0,10	7	10,04
Чир	С	М, Am, Ch-1	1,66 ± 0,16	2	6,19 ± 1,84	7	1,26
Тугун	С	Cl, Co, Ch-1	3,62 ± 0,42	2	5,46 ± 0,26	7	3,38
Ряпушка с.	С	Cl, Co	5,32 ± 1,00	3	3,37 ± 0,38	6	2,27
Сиг	С	М, Am, Ch-1	1,89 ± 0,87	3	16,61 ± 2,60	7	3,56
Сиг (?)	С	Cl, Ch-i, I, Cor, D, Ch-1, Т	3,70 ± 0,74	3	3,30 ± 0,21	8	0,74
Паляя	С	Am, Т	1,01 ± 0,27	2	32,78 ± 2,33	7	6,92
Голец	С	C.t., C.s.	2,77 ± 0,06	2	4,99 ± 0,17	8	6,21
Щука	С	Am, C.t., Т, Col.	0,87 ± 0,37	2	1,39 ± 0,06	7	2,60
Сиг	О	Т, М ¹	3,12 ± 1,18	7	1,87 ± 0,06	7	1,06
Ряпушка е.	К	Cl ²	1,40 ± 0,18	2	3,44 ± 0,27	8	6,29
Ленок	Ая	<i>Phoxinus</i> sp., <i>Cottus</i> sp.	2,68 ± 0,44	3	3,03 ± 0,39	3	0,60
Таймень	Ая	<i>Phoxinus</i> sp.	2,10 ± 0,22	2	1,94 ± 0,19	2	0,56

П р и м е ч а н и е. ± стандартная ошибка; виды рыб: горбуша – *Oncorhynchus gorbusha*, сиг – *Coregonus lavaretus*, тугун – *Coregonus tugin*, чир – *Coregonus nasus*, ряпушка с. – *Coregonus sardinella*, ряпушка е. – *Coregonus albula*, сиг (?) – неидентифицированная форма сига *C. lavaretus*, паляя боганидская – *Salvelinus boganiidae*, голец – *Salvelinus alpinus* complex, щука – *Esox Lucius*, ленок – *Brachymystax lenok*, таймень – *Hucho taimen*; водоемы – местообитания: А – аквакультура, Е – р. Енисей, С – оз. Собачье, О – Онежское оз., К – оз. Большое Красное, Ая – р. Аяхта; объекты питания: фарш – фарш трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus*, Ch-1 – личинки Chironomidae; Ch-i – имаго Chironomidae; М – Mollusca; Cl – Cladocera; Co – Copepoda; Am – Amphipoda; I – имаго Insecta, Cor – Corixidae, D – Decapoda, Т – личинки Trichoptera, C.t. – *Coregonus tugin*, C.s. – *Coregonus sardinella*, Col – Coleoptera, расположены в ячейках в порядке убывания их массовой доли в пищевом комке; *n* – число проб; *t* – значения критерия Стьюдента для сравниваемых пар (достоверные значения выделены жирным); литературные данные: ¹[Биоресурсы..., 2008], ²[Русакова, 1972].

тофаг) и ленка из р. Аяхта (ихтиофаг) (см. табл. 2). Напротив, для сига из Онежского озера, сибирской ряпушки из оз. Собачье (планктофаг), неидентифицированной формы сига из оз. Собачье (наряду с зоопланктоном и зообентосом потреблял имаго воздушных насекомых, упавших в воду) и тайменя из р. Аяхта (ихтиофаг) отмечено более высокое содержание ЭПК и ДГК в корме, хотя различия оказались статистически недостоверными (см. табл. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

У обоих изученных видов рыб, выращиваемых в аквакультуре, сига и горбуши, содержание суммы ЭПК и ДГК в мышцах оказалось достоверно ниже, чем в потребляемом ими корме. Полученный результат озна-

чает, что в двухзвенной пищевой цепи аквакультуры происходит потеря (рассеивание) эссенциальных ПНЖК при их переносе на верхний трофический уровень. При обобщении доступных литературных данных обнаружено, что в аквакультурах других видов рыб, атлантического лосося, трески и радужной форели, в большинстве случаев наблюдалось то же явление: снижение содержания ЭПК + ДГК в мышечной ткани по сравнению их с содержанием в корме (табл. 3). Таким образом, согласно полученным и литературным данным, потерю ЭПК и ДГК в аквакультуре следует считать широко распространенным явлением.

В то же время в трофических цепях природных водных экосистем, согласно многочисленным данным, происходит не потеря, а накопление ЭПК и ДГК в верхних звеньях

Среднее содержание суммы эйкозапентаеновой и докозагексаеновой кислот в корме и мышечной ткани рыб из аквакультуры и р. Енисей

Вид	Корм	ЭПК + ДГК		Ссылка
		в корме	в мышцах	
Атлантический лосось ¹	FO	22,6	7,0	[Torstensen et al., 2004]
	В	4,2	3,2	
Хариус ¹	А, Т, Ch-1	3,1	2,6	[Sushchik et al., 2006]
Треска ²	FO	41,6	20,2	[Hansen et al., 2008]
	В	16,5	12,8	
Радужная форель ¹	FO	33,0	8,3	[Stone et al., 2011]
	В	6,4	3,7	
Радужная форель ¹	FO	44,9	18,6	[Turchini et al., 2011]
	В	1,3	5,6	
Атлантический лосось ²	FO	50,6	20,8	[Codabaccus et al., 2012]
	В	28,7	14,7	
Атлантический лосось ¹	FO	24,9	8,2	[Emery et al., 2016]
	В	1,8	2,5	

П р и м е ч а н и е. ЭПК + ДГК, мг · г⁻¹ сухого или сырого веса; FO – корм на основе рыбьего жира, В – корм на основе смеси растительных и животных жиров, Ch-1 – личинки Chironomidae, Т – личинки Trichoptera, А – Amphipoda; виды рыб из аквакультуры: атлантический лосось *Salmo salar* L., треска *Gadus morhua* Linnaeus, 1758, радужная форель *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792); из реки: хариус *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776); ¹ сырой вес, ² сухой вес.

по сравнению с нижними [Rossi et al., 2006; Kainz et al., 2006, 2008; Gladyshev et al., 2011; Hartwich et al., 2013; Hixson et al., 2015; Strandberg et al., 2015]. Действительно, у большинства видов рыб из природных местообитаний, исследованных в настоящей работе, в отличие от аквакультуры, обнаружено более высокое содержание ЭПК + ДГК в мышечной ткани по сравнению с таковым в корме (содержимом желудочно-кишечного тракта). Однако в двух случаях, у ряпушки и не идентифицированной формы сига из оз. Собачье, накопление ПНЖК не наблюдалось. Снижение содержания суммы ЭПК и ДГК в мышечной ткани по сравнению с пищей отмечено ранее для хариуса из р. Енисей [Sushchik et al., 2006, табл. 3]. Отсутствие биоаккумуляции ПНЖК в некоторых верхних звеньях трофических цепей водных экосистем отмечалось и другими авторами [Kainz et al., 2006, 2008].

Какие причины могут обуславливать пониженное или повышенное содержание ПНЖК в мышечной ткани рыб по сравнению с их содержанием в корме? Как отмечалось выше, в целом для организма ЭПК играет роль био-

химического предшественника эндогормонов – эйкозаноидов, регулирующих функционирование сердечно-сосудистой системы, обеспечивающих иммунные и другие реакции, а ДГК является незаменимым компонентом мембран нервных клеток. Однако в мембранах клеток мышечной ткани ЭПК и ДГК могут выполнять и другие функции. Как полагают некоторые авторы, ПНЖК, в первую очередь ДГК, являются своеобразными “пейсмейкерами”, задающими темп метаболизма в клетках животных, включая клетки мышечной ткани [Hulbert et al., 2002; Turner et al., 2003; Hulbert, 2007]. Для ПНЖК характерны сравнительно низкие потенциальные барьеры вращения вокруг одинарных углерод-углеродных связей по обе стороны от двойных связей, поэтому их углеродные цепи быстро вращаются, создавая очень высокое латеральное давление на соседние молекулы в клеточных мембранах [Hulbert, 2007]. Как известно, чем выше латеральное давление в мембранах, тем выше активность мембран-связанных ферментов [Hulbert, 2007]. Например, установлено, что повышенное содержание ДГК в фосфолипидах мембран обеспе-

чивает более высокую активность одного из важнейших ферментов, “натриевого насоса” (Na^+ , K^+ -АТФазы), который играет ключевую роль в создании потенциала действия в мышечных клетках и волокнах [Turner et al., 2003, 2005; Hulbert, 2007]. Кроме того, считается, что ДГК повышает активность мембран-связанных ферментов митохондриальной электрон-транспортной цепи (ЭТЦ), тем самым обеспечивая высокую скорость клеточного дыхания в быстро сокращающихся мышцах [Infante et al., 2001]. Известно, что перелетные птицы запасают ЭПК и ДГК, чтобы обеспечить высокую активность мембран-связанных ферментов, отвечающих за транспорт липидов из адипозной ткани в митохондрии мышечных клеток, в которых происходит производство энергии за счет бета-окисления липидов [Weber, 2011]. Возможно, что аналогичные механизмы характерны и для мышечных тканей рыб.

При всей несомненной важности ЭПК и ДГК для функционирования мышечной ткани, совершенно очевидно, что их уровень в липидах клеточных мембран не может составлять 100 % от всех ЖК, и что существует минимальное, оптимальное и максимальное значение содержания ПНЖК в мышцах. Вероятно, именно этими обстоятельствами и объясняются противоречия в данных о соотношениях ЭПК и ДГК в мышцах рыб и их пище, обнаруженные в настоящей работе и описанные в литературе. Действительно, если существует некий оптимальный уровень содержания ЭПК и ДГК, то логично предположить, что при недостатке ПНЖК в пище в процессе ее ассимиляции будет происходить их селективное извлечение и накопление (удерживание) в соответствующих органах и тканях, в том числе – синтез ЭПК из альфа-линоленовой кислоты (18:3n-3), и далее – синтез ДГК из ЭПК [Leaver et al., 2011; Gladyshev et al., 2012; Tocher, 2015]. Для других животных также описаны случаи селективного накопления ПНЖК в биомассе. Например, известно, что зоопланктон селективно аккумулирует пищевые длинноцепочечные эссенциальные ПНЖК в своей биомассе и одновременно расходует (катаболизирует) короткоцепочечные С-16 ПНЖК, которые не используются в фосфолипидах мембран

[Gladyshev et al., 2011]. Аналогично, в организме человека плод через плаценту селективно поглощает ДГК из крови матери [Lauritzen et al., 2001; Broadhurst et al., 2002]. Мозг человека также избирательно поглощает ДГК из крови, накапливает и сохраняет ее в своих клетках [Vazan, 2009]. Более того, в организме человека около 60 % короткоцепочечной АЛК, поступившей с пищей, за несколько часов катаболизируется путем бета-окисления, тогда как только 5 % ДГК используется в бета-окислении, а остальная встраивается в клеточные мембраны [Plourde, Cunnane, 2007].

Возможно, рыбы также накапливают ПНЖК для достижения их оптимальной концентрации в мышцах, либо расходуют (катаболизируют) их излишки, тем самым компенсируя (сглаживая) колебания содержания ЭПК и ДГК в пище. Подтверждением этого предположения могут служить данные о незначительной сезонной вариабельности содержания указанных кислот в мышцах хариуса из р. Енисей по сравнению с резкими изменениями их содержания в пище [Sushchik et al., 2006].

Вероятно, что величины оптимального и максимального содержания ЭПК и ДГК в мышечной ткани рыб определяются генетическими факторами и являются видоспецифичными (таксонспецифичными) [Leaver et al., 2011]. Очевидно, установление численных значений этих величин может иметь большое теоретическое и прикладное значение, о чем будет сказано ниже. В настоящее время, опираясь на собственные и литературные данные, приведенные в настоящей работе и охватывающие в основном виды из отряда Salmoniformes, можно предварительно отметить, что предполагаемый оптимальный уровень содержания суммы ЭПК и ДГК в мышцах рыб этого отряда находится в интервале приблизительно от 2 до 6 мг · г⁻¹ сырой массы (см. табл. 1–3). Однако в особых (благоприятных?) условиях, сущность которых еще предстоит выявить, означенные виды могут накапливать максимальное количество ЭПК и ДГК, которое, по имеющимся данным, может составлять около 8 мг · г⁻¹ сырой массы у атлантического лосося и более 18 мг · г⁻¹ у радужной форели (см. табл. 3),

почти $17 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ у сига (см. табл. 1 и 2) и более $32 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ у палии (см. табл. 2). Важно отметить, что значение содержания ЭПК + ДГК $32,78 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ сырой массы в мышечной ткани палии из оз. Собачье, обнаруженное в данной работе, существенно превышает все известные литературные значения для диких рыб, причем не только для пресноводных, но и для морских, которые считаются самыми богатыми ПНЖК [Garg et al., 2006; Rubio-Rodriguez et al., 2010; Guler et al., 2011]. Ранее максимальным считалось значение $25,6 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ в биомассе сардины *Sardinops sagax* [Huynh, Kitts, 2009].

Очевидно, что содержание ЭПК и ДГК в биомассе обусловлено двумя параметрами: долей этих ПНЖК в общей сумме ЖК (%) и содержанием общих ЖК (липидов) на единицу сырой массы тканей ($\text{мг} \cdot \text{г}^{-1}$), или иными словами – составом ЖК и жирностью рыбы. В настоящее время имеются данные об отрицательной корреляции между содержанием общих липидов в биомассе рыб и долей ПНЖК в сумме общих ЖК [Mairesse et al., 2006; Litzow et al., 2006; Leaver et al., 2011]. В работе наблюдалась аналогичная тенденция: доля ЭПК и ДГК (% от суммы ЖК) у сига в аквакультуре была достоверно выше, чем у дикого сига из р. Кереть, тогда как содержание общих ЖК ($\text{мг} \cdot \text{г}^{-1}$) в биомассе сига из аквакультуры оказалось достоверно ниже (см. табл. 1). Следует отметить, что содержание ЖК в биомассе очень тесно связано с содержанием общих липидов [Ahlgren et al., 1996], т. е. отражает общую жирность рыбы. Отрицательная корреляция между долей ПНЖК и их содержанием (общих ЖК) в биомассе рыб объясняется тем, что ЭПК и ДГК в основном содержатся в фосфолипидах (ФЛ), т. е. в структурных липидах клеточных мембран, пропорции которых в мышечной ткани, как уже отмечалось выше, скорее всего, сохраняются постоянными [Mairesse et al., 2006]. В то же время общая жирность рыбы зависит во многом от содержания запасных нейтральных липидов – триацилглицеринов (ТАГ), в которых содержится сравнительно мало ПНЖК, и чье содержание в мышцах различных видов рыб варьирует в широких пределах [Kiessling et al., 2001; Litzow et al., 2006; Benedito-Palos et al.,

2013]. Некоторые виды так называемых “жирных” рыб накапливают большое количество ТАГ, содержащих в основном насыщенные и мононенасыщенные ЖК [Moths et al., 2013]. В результате, доля ПНЖК в общих ЖК снижается, так как они “разбавляются” насыщенными и мононенасыщенными кислотами.

Содержание ($\text{мг} \cdot \text{г}^{-1}$) в мышечной ткани рыб увеличивается с ростом содержания общих липидов [Leaver et al., 2011; Kainz et al., 2017]. Данная тенденция прослеживается и в материалах, полученных в исследовании. Например, сиг из р. Кереть имел более высокое содержание общих ЖК и более высокое содержание ЭПК + ДГК по сравнению с сигом из аквакультуры, несмотря на более низкую долю этих ПНЖК в составе ЖК (см. табл. 1). Таким образом, содержание ЭПК + ДГК ($\text{мг} \cdot \text{г}^{-1}$) в основном определяется общей жирностью, а процент ЭПК + ДГК влияет на него относительно мало. В целом механизмы накопления ПНЖК в биомассе диких и выращиваемых рыб еще предстоит уточнить.

Итак, вероятный оптимальный уровень содержания ПНЖК в мышечной ткани, который обеспечивает относительно небольшие потребности, например, лососевых рыб в этих веществах [Tocher, 2015], приводит к тому, что излишек ЭПК и ДГК в пище или не усваивается [Gladyshev et al., 2012], или “сжигается” путем бета-окисления для получения энергии. Данное обстоятельство может иметь важное значение для развития аквакультуры. Как уже отмечалось выше, человечество испытывает острый дефицит ЭПК и ДГК в рационе, обусловленный ограниченностью мировых уловов рыбы [Gladyshev et al., 2009, 2013; Tocher, 2015]. Разведение рыбы в аквакультуре в настоящее время позволяет преодолеть данный дефицит, поскольку она базируется на кормах, добываемых из уловов [Turchini et al., 2011; Gladyshev et al., 2013]. То есть, в аквакультуре происходит не приращение, а снижение количества ПНЖК, поступающих в конечном итоге к человеку [Turchini et al., 2011]. Действительно, как показали полученные данные и литературные сведения, содержание ПНЖК в корме, используемом в аквакультуре, в боль-

шинстве случаев существенно выше, чем в выращиваемой рыбе. То есть при использовании рыбьего жира из уловов дикой рыбы в качестве основного компонента корма в аквакультуре, например, лососевых, на производство 1 г ПНЖК в биомассе расходуется около 5 г ПНЖК из корма [Turchini et al., 2011]. Очевидно, подобное обстоятельство только усугубляет дефицит ПНЖК в питании человека.

Каким же видится выход, позволяющий человечеству преодолеть дефицит ПНЖК при ограниченности мировых уловов? Во-первых, очевидным выходом считается прямое потребление человеком всего рыбьего жира из вылавливаемой биомассы [Turchini et al., 2011]. В настоящее время человек напрямую потребляет только 22 % рыбьего жира, добываемого из уловов, тогда как 75 % используется в аквакультуре, причем в основном для выращивания лососей [Tocher, 2015], что приводит к существенным потерям ПНЖК, описанным выше. Рыбий жир для питания человека, целевыми компонентами в составе которого являются ЭПК и ДГК, чаще всего поступает потребителям в виде капсул, являющихся пищевыми добавками [Kolanowski, 2010]. Однако, хотя многие капсулы авторитетных и добросовестных производителей действительно содержат большое количество ЭПК + ДГК (до 650 мг в одной капсуле), их содержимое неустойчиво к окислению [Kolanowski, 2010; Albert et al., 2015]. Необходимо отметить, что более 2/3 капсул содержат существенно меньше ЭПК + ДГК, чем заявлено в этикетке [Albert et al., 2015]. Более того, их прием человеком в виде рыбьего жира дает худший результат по сравнению с потреблением рыбы. Так, получение 3,0 г ЭПК + ДГК в сутки в виде рыбьего жира и 1,2 г в виде филе лосося, приводило к одинаковому по величине повышению содержания этих ПНЖК в плазме крови пациентов [Elvevoll et al., 2006]. Механизм более эффективного включения в липиды плазмы крови человека ЭПК и ДГК из филе рыбы по сравнению с пищевой добавкой в виде рыбьего жира, вероятно, связан с процессами переваривания и абсорбции липидов в пищеварительном тракте [Elvevoll et al., 2006]. Следовательно, на основании приведенных выше

данных можно сделать вывод, что даже если количество ПНЖК, добываемых из аквакультуры в филе (мышечной ткани) рыб уменьшится в 2 раза по сравнению с их количеством, вносимым с кормом (рыбьим жиром), то все равно потребление этой рыбы человеком обеспечит более высокую концентрацию ЭПК и ДГК в плазме крови, по сравнению с прямым приемом рыбьего жира. Таким образом, эффективность ассимиляции пищевых ПНЖК рыбой в аквакультуре и эффективность ассимиляции ПНЖК человеком при потреблении тех или иных рыбопродуктов, требуют дальнейшего количественного изучения с целью оптимизации способов получения этих незаменимых компонентов питания.

Второй возможный способ увеличения добычи ПНЖК основан на том факте, косвенно подтвержденном и в данном исследовании, что рыбы при дефиците ПНЖК в корме начинают их селективно накапливать и/или синтезировать [Leaver et al., 2011; Turchini et al., 2011; Sanden et al., 2011], доводя их содержание в биомассе до оптимального физиологически приемлемого уровня. Поэтому предлагается в аквакультуре частично заменить корм, основанный на рыбьем жире, кормами растительного происхождения, богатыми альфа-линоленовой кислотой [Thanuthong et al., 2011; Teoh et al., 2011; Turchini et al., 2011; Tocher, 2015; Kousoulaki et al., 2016; Teoh, Ng, 2016]. Таким образом, предполагается, что за счет синтеза ЭПК и ДГК рыбами из альфа-линоленовой кислоты, который обычно не происходит в природе при питании естественным кормом, богатым этими ПНЖК [Tocher, 2003], из аквакультуры можно получать дополнительное количество этих незаменимых для человека компонентов питания [Turchini et al., 2011]. То есть, согласно предположениям, должно существовать некое пороговое значение содержания ЭПК и ДГК в корме, ингибирующее собственный синтез ПНЖК того или иного вида рыб, выше которого аквакультура превращается в чистый сток, а ниже – в чистый источник ПНЖК для человека.

Однако собственный синтез ЭПК и ДГК рыбами не способен поддерживать их уровень, обеспечиваемый полноценными пище-

выми источниками [Tocher, 2015]. При слишком большой доле растительного компонента в корме выращиваемая рыба может потерять свою основную питательную ценность, и потребление ее суточной порции не будет обеспечивать человеку необходимую дозу ЭПК + ДГК. Например, содержание ЭПК + ДГК в мышцах тилапии *Oreochromis sp.*, выращиваемой на корме на основе рыбьего жира составляло $2,29 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$, тогда как корм на основе растительных масел – только $0,08 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ этих ПНЖК [Teoh, Ng, 2016]. Очевидно, что последняя величина содержания ЭПК и ДГК в рыбе не способна удовлетворить пищевые потребности человека: для получения их необходимой суточной дозы в 1 г придется съесть 12,5 кг тилапии, выращенной на растительных кормах. Говоря о способности того или иного вида рыб удовлетворять пищевые потребности человека в ЭПК и ДГК, следует ввести количественную меру данной характеристики. Величина средней порции рыбы в ресторанах США составляет от 150 до 250 г [Hightower, Moore, 2003], что хорошо согласуется со средней порцией рыбы в 200 г, употребляемой за один присест, и используемой в диетологии и токсикологии [Ruffle et al., 1994]. Тем не менее ресторанный порция рыбы может достигать до 1 кг [Young, Nestle, 1995]. Если взять нижний порог рекомендуемой персональной суточной дозы потребления ЭПК + ДГК 0,5 г, то рыба средней питательной ценности (средняя порция в 200 г) должна содержать как минимум $2,5 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ этих ПНЖК. С учетом максимальной рыбной порции в 1 кг [Young, Nestle, 1995], нижнее пороговое значение содержания ЭПК + ДГК в съедобной биомассе – не менее $0,5 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$. Однако, согласно некоторым данным, суточная доза в 0,5 г может оказаться недостаточной, и для надежной профилактики сердечно-сосудистых заболеваний требуется суточная доза в 1 г [Nagasaka et al., 2014]. Следовательно, значения, характеризующие среднюю и нижнюю пороговую питательную ценность, должны быть увеличены вдвое, и составить 5,0 и $1,0 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ ЭПК + ДГК соответственно.

В целом по имеющимся литературным данным, в аквакультуре при двух-тридцатикратном снижении ЭПК + ДГК в корме

вследствие замены рыбьего жира растительным маслом или жиром наземных сельскохозяйственных животных, происходит двух-четырёхкратное уменьшение содержания ЭПК и ДГК в биомассе выращиваемых рыб [Torstensen et al., 2004; Hansen et al., 2008; Stone et al., 2011; Teoh et al., 2011; Thanuthong et al., 2011; Turchini et al., 2011; Codabaccus et al., 2012; Emery et al., 2016; табл. 3]. То есть аквакультура, например, лососевых рыб, при умеренном использовании в корме растительного масла вместо рыбьего жира, способна снабжать потребителей высококачественной продукцией, содержание в которой ЭПК и ДГК, превышающее значения средней питательной ценности $2,5\text{--}5,0 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$, может обеспечить суточные потребности человека [Henriques et al., 2014; Kousoulaki et al., 2016].

Следует отметить, что в настоящее время во многих странах у потребителей сложилось отрицательное мнение о качестве выращиваемой рыбы по сравнению с вылавливаемой дикой [Fasolato et al., 2010]. Действительно, если судить по определенному содержанию ЭПК и ДГК, дикий сиг из р. Кереть имел более высокую пищевую ценность, чем сиг, выращенный в аквакультуре (см. табл. 1). Однако в литературе имеются прямо противоположные данные о содержании ПНЖК в диких и выращиваемых видах рыб. Например, золотистый спар *Sparus aurata*, вылавливаемый у побережья Туниса, содержал в мышечной ткани ЭПК + ДГК $0,67 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ сырой массы, тогда как этот же вид в аквакультуре имел $3,53 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ ЭПК + ДГК [Amira et al., 2010]. Лососевые рыбы, выращиваемые в аквакультуре, содержали ЭПК + ДГК в мышечной ткани от 6 до $23 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$, тогда как это значение для диких лососей колебалось в пределах $4,6\text{--}10,0 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ сырой массы [Henriques et al., 2014]. О чрезвычайно высокой сумме ЭПК и ДГК в лососях, выращиваемых в аквакультуре, $24,1 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ сырой массы в филе *Oncorhynchus tshawytscha*, сообщали и другие авторы [Larsen et al., 2010].

Причиной более высокого содержания ПНЖК в рыбах из аквакультуры по сравнению с дикими рыбами того же вида, вероятно, является более высокая жирность куль-

тивируемых рыб, обеспечиваемая высокоэнергетическим питанием и отсутствием затрат энергии на миграции и размножение [Henriques et al., 2014]. Поскольку в исследованном случае жирность (содержание общих ЖК) в биомассе сига из аквакультуры оказалась ниже, чем у дикого сига из р. Кереть, можно предположить, что условия культивирования (кормления) не являлись оптимальными. Однако чрезвычайно важно отметить, что в аквакультуре максимальные значения ЭПК + ДГК в выращиваемой биомассе ($7-19 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ сырой массы) достигались исключительно за счет более высокого содержания в корме и последующей неэффективной передачи к рыбе, т. е. при потере (рассеивании) ПНЖК в пищевой цепи (см. табл. 3). Напротив, в природных экосистемах максимальные значения ЭПК + ДГК в биомассе рыб ($17-33 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ сырой массы) наблюдались за счет их биоаккумуляции, т. е. накопления в верхнем звене пищевой цепи (см. табл. 2). Последующая расшифровка экологических механизмов, обеспечивающих максимально возможное накопление ПНЖК в биомассе природных популяций рыб, несомненно, будет иметь большое теоретическое и прикладное значение.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В изученных аквакультурах сига и горбуши содержание суммы ЭПК и ДГК в корме оказалось достоверно выше, чем в мышечной ткани рыб, что свидетельствует о потере эссенциальных ПНЖК в двухзвенной пищевой цепи аквакультуры при их переносе на верхний трофический уровень. Потери ЭПК и ДГК в аквакультуре, подтвержденные многочисленными литературными данными, означают неэффективное использование имеющихся источников ПНЖК и усугубление глобального дефицита этих веществ в рационе человека. При исследовании природных популяций рыб, во многих случаях обнаружено накопление ЭПК и ДГК в их биомассе по сравнению с пищей, хотя имели место и противоположные явления.

На основе собственных и литературных данных выдвинуто предположение о нали-

чие некоего оптимального физиологически приемлемого видоспецифичного уровня ПНЖК в мышечной ткани рыб. Более низкий уровень содержания ПНЖК в тканях, очевидно, стимулирует их накопление (биоаккумуляцию) из корма и/или собственный синтез для достижения оптимального уровня. При наличии оптимального уровня ПНЖК в тканях и их продолжающемся поступлении с пищей, содержание ПНЖК в тканях может расти до максимальных видоспецифичных значений, но при этом часть ПНЖК, поступающих из пищи, либо не усваивается, либо катаболизируется.

Согласно полученным данным, у видов отр. Salmoniformes оптимальный уровень составляет $2-6 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ сырой массы. Установлено, что в аквакультуре достижение максимальных значений содержания ЭПК + ДГК в биомассе рыб сопровождается их потерями (рассеиванием) в пищевой цепи, тогда как в природных экосистемах максимальное содержание ПНЖК в биомассе рыб происходит за счет их накопления по сравнению с нижним трофическим уровнем.

У палии *S. boganidae* обнаружено рекордное для всех известных диких видов рыб значение содержания ЭПК + ДГК $32,78 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ сырой массы в мышечной ткани.

Работа поддержана грантом РФФ № 16-14-10001. Авторы благодарны А. А. Махрову и Е. А. Боровиковой за большую помощь в сборе материала и полезные замечания к исходному тексту статьи.

ЛИТЕРАТУРА

- Белое море и его водосбор под влиянием климатических и антропогенных факторов / под ред. Н. Н. Филатова, А. Ю. Тержевика. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2007. 335 с.
- Биоресурсы Онежского озера. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2008. 272 с.
- Грицевская Г. Л., Кыбилова Г. К., Николаева Л. А., Семенов В. Н. Гидрология и гидрохимия Соловецких озер // Тр. СевНИОРХ. 1972. Т. 6. С. 5-44.
- Леонов А. В., Филатов Н. Н., Здорвеннов Р. Э., Здорвеннова Г. Э. Математическое моделирование условий функционирования экосистемы губы Чупа Белого моря: трансформация органогенных веществ и биопродуктивность морской среды // Водн. ресурсы. 2006. Т. 33, № 5. С. 589-614 [Leonov A. V., Filatov N. N., Zdorvennov R. E., Zdorvennova G. E. Mathematical modeling of the ecosystem functioning conditions in the Chupa estuary of the White Sea:

- Transformation of organogenic substances and bio-productivity of the marine environment // *Water Res.* 2006. Vol. 33. P. 543–567].
- Онежское озеро. Атлас / под ред. Н. Н. Филатова. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2010. 151 с.
- Пичугин М. Ю. Развитие искусственного гибрида и выявление элементов репродуктивной изоляции между симпатрическими формами гольца Дрягина и пучеглазки *Salvelinus alpinus* complex (Salmonidae) из горного озера Собачье (Таймыр) // *Вопр. ихтиологии.* 2009. Т. 49, № 2. С. 240–253 [Pichugin M. Y. The development of an artificial hybrid and revealing elements of reproductive isolation between sympatric forms of Dryagin's char and *Salvelinus alpinus* complex (Salmonidae) from Sobachye mountain lake (Taimyr) // *J. Ichthyol.* 2009. Vol. 49. P. 236–248].
- Русакова С. А. Питание ряпушки озер Горелого и Красного большого. Соловецкие озера // *Тр. СевНИОРХ.* 1972. Т. 6. С. 85–89.
- Adkins Y., Kelley D. S. Mechanisms underlying the cardioprotective effects of omega-3 polyunsaturated fatty acids // *J. Nutr. Biochem.* 2010. Vol. 21. P. 781–792.
- Ahlgren G., Sonesten L., Boberg M., Gustafsson I.-B. Fatty acid content of some freshwater fish in lakes of different trophic levels – a bottom-up effect? // *Ecol. Freshwater. Fish.* 1996. Vol. 5. P. 15–27.
- Albert B. B., Derraik J. G. B., Cameron-Smith D., Hofman P. L., Tumanov S., Villas-Boas S. G., Garg M. L., Cutfield W. S. Fish oil supplements in New Zealand are highly oxidised and do not meet label content of n-3 PUFA // *Sci. Rep.* 2015. Vol. 5. P. 7928.
- Amira M. B., Hanene J. H., Madiha D., Imen B., Mohamed H., Abdelhamid C. Effects of frying on the fatty acid composition in farmed and wild gilthead sea bream (*Sparus aurata*) // *Int. Journ. Food Sci. Technol.* 2010. Vol. 45. P. 113–123.
- Bazan N. G. Cellular and molecular events mediated by docosahexaenoic acid-derived neuroprotectin D1 signaling in photoreceptor cell survival and brain protection // *Prostaglandins, Leukotrienes Essent. Fatty Acids.* 2009. Vol. 81. P. 205–211.
- Benedito-Palos L., Caldach-Giner J. A., Ballester-Lozano G. F., Perez-Sanchez, J. Effect of ration size on fillet fatty acid composition, phospholipid allostasis and mRNA expression patterns of lipid regulatory genes in gilthead seabream (*Sparus aurata*) // *Br. Journ. Nutr.* 2013. Vol. 109. P. 1175–1187.
- Broadhurst C. L., Wang Y., Crawford M. A., Cunnane S. C., Parkington J. E., Schmidt W. F. Brain-specific lipids from marine, lacustrine, or terrestrial food resources: Potential impact on early African Homo sapiens // *Comp. Biochem. Physiol. Part B: Biochem. Mol. Biol.* 2002. Vol. 131. P. 653–673.
- Broughton K. S., Johnson C. S., Pace B. K., Liebman M., Kleppinger K. M. Reduced asthma symptoms with n-3 fatty acid ingestion are related to 5-series leukotriene production // *Am. Journ. Clin. Nutr.* 1997. Vol. 65. P. 1011–1017.
- Codabaccus B. M., Carter C. G., Bridle A. R., Nichols P. D. The “n-3 LC-PUFA sparing effect” of modified dietary n-3 LC-PUFA content and DHA to EPA ratio in Atlantic salmon smolt // *Aquaculture.* 2012. Vol. 356–357. P. 135–140.
- Davis B. C., Kris-Etherton P. M. Achieving optimal essential fatty acid status in vegetarians: Current knowledge and practical implications // *Am. Journ. Clin. Nutr.* 2003. Vol. 78 (suppl). P. 640S–646S.
- De Caterina R. n-3 Fatty acids in cardiovascular disease // *N. Engl. Journ. Med.* 2011. Vol. 364. P. 2439–2450.
- Elvevoll E. O., Barstad H., Breimo E. S., Brox J., Eilertsen K.-E., Lund T., Olsen J. O., Østerud B. Enhanced incorporation of n-3 fatty acids from fish compared with fish oils // *Lipids.* 2006. Vol. 41. P. 1109–1114.
- Emery A. F., Norambuena F., Trushenski J., Turchini G. M. Uncoupling of EPA and DHA in fish nutrition: Dietary demand is limited in Atlantic salmon and effectively met by DHA alone // *Ibid.* 2016. Vol. 51. P. 399–412.
- Fasolato L., Novelli E., Salmaso L., Corain L., Camin F., Perini M., Antonetti P., Balzan S. Application of non-parametric multivariate analyses to the authentication of wild and farmed European sea bass (*Dicentrarchus labrax*). Results of a survey on fish sampled in the retail trade // *J. Agric. Food Chem.* 2010. Vol. 58. P. 10979–10988.
- Garg M. L., Wood L. G., Singh H., Moughan P. J. Means of delivering recommended levels of long chain n-3 polyunsaturated fatty acids in human diets // *J. Food Sci.* 2006. Vol. 71. P. 66–71.
- Gladyshev M. I., Arts M. T., Sushchik N. N. Preliminary estimates of the export of omega-3 highly unsaturated fatty acids (EPA + DHA) from aquatic to terrestrial ecosystems // *Lipids in aquatic ecosystems* / eds. M. T. Arts, M. Kainz, M. T. Brett. New York: Springer, 2009. P. 179–209.
- Gladyshev M. I., Gribovskaya I. V., Adamovich V. V. Disappearance of phenol in water samples taken from the Yenisei River and the Krasnoyarsk reservoir // *Water Res.* 1993. Vol. 27. P. 1063–1070.
- 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. Differences in organic matter and bacterioplankton between sections of the largest Arctic river: Mosaic or continuum? // *Limnol. Oceanogr.* 2015a. Vol. 60. P. 1314–1331.
- Gladyshev M. I., Makhutova O. N., Gubanenko G. A., Rechkina E. A., Kalachova G. S., Sushchik N. N. Livers of terrestrial production animals as a source of long-chain polyunsaturated fatty acids for humans: An alternative to fish? // *Eur. Journ. Lipid Sci. Technol.* 2015b. Vol. 117. P. 417–421.
- Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Anishchenko O. V., Makhutova O. N., Kolmakov V. I., Kalachova G. S., Kolmakova A. A., Dubovskaya O. P. Efficiency of transfer of essential polyunsaturated fatty acids versus organic carbon from producers to consumers in a eutrophic reservoir // *Oecologia.* 2011. Vol. 165. P. 521–531.
- Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Gubanenko G. A., Makhutova O. N., Kalachova G. S., Rechkina E. A., Ma-

- lyshevskaya K. K. Effect of the way of cooking on contents of essential polyunsaturated fatty acids in filets of zander // *Czech Journ. Food Sci.* 2014. Vol. 32. P. 226–231.
- Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Makhutova O. N. Production of EPA and DHA in aquatic ecosystems and their transfer to the land // *Prostaglandins Other Lipid Mediators*. 2013. Vol. 107. P. 117–126.
- Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Makhutova O. N., Kalachova G. S., Malyshevskaya K. K. Differences in fatty acid composition of food and tissues of grayling from the Yenisei River // *Dokl. Biochem. Biophys.* 2012. Vol. 445. P. 194–196.
- Goulden C. E., Place A. R. Fatty acid synthesis and accumulation rates in daphniids // *J. Exp. Zool.* 1990. Vol. 256. P. 168–178.
- Guler G. O., Aktumsek A., Cakmak Y. S., Zengin G., Citil O. B. Effect of season on fatty acid composition and n-3/n-6 ratios of zander and carp muscle lipids in Altinapa Dam Lake // *J. Food Sci.* 2011. Vol. 76. P. C594–C597.
- Hansen J. Ø., Berge G. M., Hillestad M., Krogdahl Å., Galloway T. F., Holm H., Holm J., Ruyter B. Apparent digestion and apparent retention of lipid and fatty acids in Atlantic cod (*Gadus morhua*) fed increasing dietary lipid levels // *Aquaculture*. 2008. Vol. 284. P. 159–166.
- Harris W. S., Mozaffarian D., Lefevre M., Toner C. D., Colombo J., Cunnane S. C., Holden J. M., Klurfeld D. M., Morris M. C., Whelan J. Towards establishing dietary reference intakes for eicosapentaenoic and docosahexaenoic acids // *J. Nutr.* 2009. Vol. 139. P. 804S–819S.
- Hartwich M., Martin-Creuzburg D., Wacker A. Seasonal changes in the accumulation of polyunsaturated fatty acids in zooplankton // *J. Plankton Res.* 2013. Vol. 35. P. 121–134.
- Henriques J., Dick J. R., Tocher D. R., Bell J. G. Nutritional quality of salmon products available from major retailers in the UK: Content and composition of n-3 long-chain PUFA // *Br. Journ. Nutr.* 2014. Vol. 112. P. 964–975.
- Hibbeln J. R., Nieminen L. R. G., Blasbalg T. L., Riggs J. A., Lands W. E. M. Healthy intakes of n-3 and n-6 fatty acids: estimations considering worldwide diversity // *Am. Journ. Clin. Nutr.* 2006. Vol. 83. P. 1483S–1493S.
- Hightower J. M., Moore D. Mercury levels in high-end consumers of fish // *Environ. Health Perspect.* 2003. Vol. 111. P. 604–608. doi:10.1289/ehp.5837available.
- Hixson S. M., Sharma B., Kainz M. J., Wacker A., Arts M. T. Production, distribution, and abundance of long-chain omega-3 polyunsaturated fatty acids: A fundamental dichotomy between freshwater and terrestrial ecosystems // *Environ. Rev.* 2015. Vol. 23. P. 414–424.
- Hulbert A. J. Membrane fatty acids as pacemakers of animal metabolism // *Lipids*. 2007. Vol. 42. P. 811–819.
- Hulbert A. J., Faulks S., Buttemer W. A., Else P. L. Acyl composition of muscle membranes varies with body size in birds // *J. Exp. Biol.* 2002. Vol. 205. P. 3561–3569.
- Huynh M. D., Kitts D. D. Evaluating nutritional quality of pacific fish species from fatty acid signatures // *Food Chem.* 2009. Vol. 114. P. 912–918.
- Infante J. P., Kirwan R. C., Brenna J. T. High levels of docosahexaenoic acid (22:6n-3)-containing phospholipids in high-frequency contraction muscles of hummingbirds and rattlesnakes // *Comp. Biochem. Physiol. B.* 2001. Vol. 130. P. 291–298.
- Kainz M. J., Hager H. H., Rasconi S., Kahilainen K. K., Amundsen P.-A., Hayden B. Polyunsaturated fatty acids in fishes increase with total lipids irrespective of feeding sources and trophic position // *Ecosphere*. 2017. Vol. 8, N 4. P. e01753. doi:10.1002/ecs2.1753.
- Kainz M., Arts M. T., Mazumder A. Essential versus potentially toxic dietary substances: A seasonal comparison of essential fatty acids and methyl mercury concentrations in the planktonic food web // *Environ. Pollut.* 2008. Vol. 155. P. 262–270.
- Kainz M., Telmer K., Mazumder A. Bioaccumulation patterns of methyl mercury and essential fatty acids in lacustrine planktonic food webs and fish // *Sci. Total Environ.* 2006. Vol. 368. P. 271–282.
- Kiessling A., Pickova J., Johansson L., Åsgård T., Storebakken T., Kiessling K.-H. Changes in fatty acid composition in muscle and adipose tissue of farmed rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in relation to ration and age // *Food Chem.* 2001. Vol. 73. P. 271–284.
- Kolanowski W. Omega-3 LC PUFA contents and oxidative stability of encapsulated fish oil dietary supplements // *Int. Journ. Food Prop.* 2010. Vol. 13. P. 498–511.
- Kousoulaki K., Mørkøre T., Nengas I., Berge R. K., Sweetman J. Microalgae and organic minerals enhance lipid retention efficiency and fillet quality in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // *Aquaculture*. 2016. Vol. 451. P. 47–57.
- Kris-Etherton P. M., Grieger J. A., Etherton T. D. Dietary reference intakes for DHA and EPA // *Prostaglandins, Leukotrienes Essent. Fatty Acids*. 2009. Vol. 81. P. 99–104.
- Kris-Etherton P. M., Harris W. S., Appel L. J. Fish consumption, fish oil, omega-3 fatty acids, and cardiovascular disease // *Circulation*. 2002. Vol. 106. P. 2747–2757.
- Larsen D., Quek S. Y., Eyres L. Effect of cooking method on the fatty acid profile of New Zealand King Salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) // *Food Chem.* 2010. Vol. 119. P. 785–790.
- Lauritzen L., Hansen H. S., Jørgensen M. H., Michaelsen K. F. The essentiality of long chain n-3 fatty acids in relation to development and function of the brain and retina // *Progr. Lipid Res.* 2001. Vol. 40. P. 1–94.
- Leaver M. J., Taggart J. B., Villeneuve L., Bron J. E., Guy D. R., Bishop S. C., Houston R. D., Matika O., Tocher D. R. Heritability and mechanisms of n-3 long chain polyunsaturated fatty acid deposition in the flesh of Atlantic salmon // *Comp. Biochem. Physiol. D.* 2011. Vol. 6. P. 62–69.

- Litzow M. A., Bailey K. M., Prah F. G., Heintz R. Climate regime shifts and reorganization of fish communities: The essential fatty acid limitation hypothesis // *Mar. Ecol.: Prog. Ser.* 2006. Vol. 315. P. 1–11.
- Mairesse G., Thomas M., Gardeur J.-N., Brun-Bellut J. Effects of geographic source rearing system, and season on the nutritional quality of wild and farmed *Perca fluviatilis* // *Lipids*. 2006. Vol. 41. P. 221–229.
- McNamara R. K., Carlson S. E. Role of omega-3 fatty acids in brain development and function: Potential implications for the pathogenesis and prevention of psychopathology // *Prostaglandins, Leukotrienes Essent. Fatty Acids*. 2006. Vol. 75. P. 329–349.
- Moths M. D., Dellinger J. A., Holub B., Ripley M. P., McGraw J. E., Kinnunen R. E. Omega-3 fatty acids in fish from the Laurentian Great Lakes tribal fisheries // *Hum. Ecol. Risk Assess.* 2013. Vol. 19. P. 1628–1643.
- Nagasaka R., Gagnon C., Swist E., Rondeau I., Massarelli I., Cheung W., Ratnayake W. M. N. EPA and DHA status of South Asian and white Canadians Living in the National Capital Region of Canada // *Lipids*. 2014. Vol. 49. P. 1057–1069.
- Norris P. C., Dennis E. A. Omega-3 fatty acids cause dramatic changes in TLR4 and purinergic eicosanoid signaling // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2012. Vol. 109. P. 8517–8522.
- Plourde M., Cunnane S. C. Extremely limited synthesis of long chain polyunsaturates in adults: Implications for their dietary essentiality and use as supplements // *Appl. Physiol. Nutr. Metab.* 2007. Vol. 32. P. 619–634.
- Robert S. S. Production of eicosapentaenoic and docosahexaenoic acid-containing oils in transgenic land plants for human and aquaculture nutrition // *Mar. Biotechnol.* 2006. Vol. 8. P. 103–109.
- Rossi S., Sabates A., Latasa M., Reyes E. Lipid biomarkers and trophic linkages between phytoplankton, zooplankton and anchovy (*Engraulis encrasicolus*) larvae in the NW Mediterranean // *J. Plankton Res.* 2006. Vol. 28. P. 551–562.
- Rubio-Rodríguez N., Beltran S., Jaime I., de Diego S. M., Sanz M., Carballido J. R. Production of omega-3 polyunsaturated fatty acid concentrates: A review // *Innovative Food Sci. Emerging Technol.* 2010. Vol. 11. P. 1–12.
- Ruffle B., Burmaster D. E., Anderson P. D., Gordon H. D. Lognormal distributions for fish consumption by the general U.S. population // *Risk Anal.* 1994. Vol. 14. P. 395–404.
- Ruiz-Lopez N., Sayanova O., Napier J. A., Haslam R. P. Metabolic engineering of the omega-3 long chain polyunsaturated fatty acid biosynthetic pathway into transgenic plants // *J. Exp. Bot.* 2012. Vol. 63. P. 2397–2410.
- Sanden M., Stubhaug I., Berntssen M. H. G., Lie O., Torstensen B. E. Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) as a net producer of long-chain marine ω -3 fatty acids // *J. Agric. Food Chem.* 2011. Vol. 59. P. 12697–12706.
- San Giovanni J. P., Chew E. Y. The role of omega-3 long-chain polyunsaturated fatty acids in health and disease of the retina // *Prog. Retinal Eye Res.* 2005. Vol. 24. P. 87–138.
- Sayanova O. V., Napier J. A. Eicosapentaenoic acid: Biosynthetic routes and the potential for synthesis in transgenic plants // *Phytochemistry*. 2004. Vol. 65. P. 147–158.
- Stone D. A. J., Oliveira A. C. M., Plante S., Smiley S., Bechtel P., Hardy R. W. Enhancing highly unsaturated omega-3 fatty acids in phase-fed rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) using Alaskan fish oils // *Aquacult. Nutr.* 2011. Vol. 17. P. E501–E510.
- Strandberg U., Hiltunen M., Jelkanen E., Taipale S. J., Kainz M. J., Brett M. T., Kankaala P. Selective transfer of polyunsaturated fatty acids from phytoplankton to planktivorous fish in large boreal lakes // *Sci. Total Environ.* 2015. Vol. 536. P. 858–865.
- Sushchik N. N., Gladyshev M. I., Kalachova G. S., Makhutova O. N., Ageev A. V. Comparison of seasonal dynamics of the essential PUFA contents in benthic invertebrates and grayling *Thymallus arcticus* in the Yenisei river // *Compar. Biochem. Physiol. B*. 2006. Vol. 145. P. 278–287.
- Sushchik N. N., Rudchenko A. E., Gladyshev M. I. Effect of season and trophic level on fatty acid composition and content of four commercial fish species from Krasnoyarsk Reservoir (Siberia, Russia) // *Fish. Res.* 2017. Vol. 187. P. 178–187.
- Teoh C. Y., Ng W. K. The implications of substituting dietary fish oil with vegetable oils on the growth performance, fillet fatty acid profile and modulation of the fatty acid elongase, desaturase and oxidation activities of red hybrid tilapia, *Oreochromis* sp. // *Aquaculture*. 2016. Vol. 465. P. 311–322.
- Teoh C. Y., Turchini G. M., Ng W. K. Genetically improved farmed Nile tilapia and red hybrid tilapia showed differences in fatty acid metabolism when fed diets with added fish oil or a vegetable oil blend // *Ibid.* 2011. Vol. 312. P. 126–136.
- Thanuthong T., Francis D. S., Senadheera S. D., Jones P. L., Turchini G. M. Fish oil replacement in rainbow trout diets and total dietary PUFA content: I) Effects on feed efficiency, fat deposition and the efficiency of a finishing strategy // *Ibid.* 2011. Vol. 320. P. 82–90.
- Tocher D. R. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish // *Rev. Fish. Sci.* 2003. Vol. 11. P. 107–184.
- Tocher D. R. Omega-3 long-chain polyunsaturated fatty acids and aquaculture in perspective // *Aquaculture*. 2015. Vol. 449. P. 94–107.
- Torstensen B. E., Froyland L., Ornsrud R., Lie O. Tailoring of a cardioprotective muscle fatty acid composition of Atlantic salmon (*Salmo salar*) fed vegetable oils // *Food Chem.* 2004. Vol. 87. P. 567–580.
- Turchini G. M., Francis D. S., Keast R. S. J., Sinclair A. J. Transforming salmonid aquaculture from a consumer to a producer of long chain omega-3 fatty acids // *Food Chem.* 2011. Vol. 124. P. 609–614.
- Turner N., Else P. L., Hulbert A. J. Docosahexaenoic acid (DHA) content of membranes determines molecular activity of the sodium pump: implications for disease

- states and metabolism // *Naturwissenschaften*. 2003. Vol. 90. P. 521–523.
- Turner N., Else P. L., Hulbert A. J. An allometric comparison of microsomal membrane lipid composition and sodium pump molecular activity in the brain of mammals and birds // *J. Exp. Biol.* 2005. Vol. 208. P. 371–381.
- Wall R., Ross R. P., Fitzgerald G. F., Stanton C. Fatty acids from fish: The anti-inflammatory potential of long-chain omega-3 fatty acids // *Nutr. Rev.* 2010. Vol. 68. P. 280–289.
- Ward O. P., Singh A. Omega-3/6 fatty acids: alternative sources of production // *Proc. Biochem.* 2005. Vol. 40. P. 3627–3652.
- Weber J.-M. Metabolic fuels: regulating fluxes to select mix // *J. Exp. Biol.* 2011. Vol. 214. P. 286–294.
- Young L. R., Nestle M. Portion sizes in dietary assessment // *Nutr. Rev.* 1995. Vol. 53. P. 149–158.

A Comparative Analysis of Content of omega-3 Polyunsaturated Fatty Acids in Food and Muscle Tissue of Fish from Aquaculture and Natural Habitats

M. I. GLADYSHEV^{1,2}, L. A. GLUSHCHENKO², O. N. MAKHUTOVA^{1,2}, A. E. RUDCHENKO², S. P. SHULEPINA², O. P. DUBOVSKAYA^{1,2}, I. V. ZUYEV², V. I. KOLMAKOV^{1,2}, N. N. SUSHCHIK^{1,2}

¹ *Institute of Biophysics of Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center of SB RAS”*
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50/50
E-mail: glad@ibp.ru

² *Siberian Federal University*
660041, Krasnoyarsk, Svobodny ave., 79

Two fish species, reared in aquaculture, pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* and whitefish *Coregonus lavaretus*, as well as ten species from natural habitats, whitefish *C. lavaretus*, tugun *Coregonus tugun*, broad whitefish *Coregonus nasus*, least cisco *Coregonus sardinella*, vendace *Coregonus albula*, boganid charr *Salvelinus boganidae*, charr *Salvelinus alpinus* complex, northern pike *Esox lucius*, sharp-snouted lenok *Brachymystax lenok* and taimen *Hucho taimen* were studied. The content of two long-chain polyunsaturated omega-3 fatty acids (PUFA), eicosapentaenoic (20:5n-3, EPA) and docosahexaenoic (22:6n-3, DHA) in muscle tissue of fish and in their food (intestine contents) was compared. In the aquacultures of whitefish and pink salmon, the content of the sum of EPA and DHA in food was significantly higher, than that in muscle tissue of the fish, which indicated losses of PUFA in the two-link food chain of aquaculture during their transfer to the upper trophic level. The losses of EPA and DHA in aquaculture, supported by numerous literature data, meant an inefficient usage of given sources of PUFA and an aggravation of a global deficit of these biochemicals in human diet. When studying natural fish populations, in many cases an accumulation of EPA and DHA in the biomass compared to the food was found, although contrary phenomena also took place. Basing on our and literature data, an existence of certain optimal physiologically adequate species-specific level of PUFA in fish muscle tissue was supposed. If a level of PUFA in the muscles was lower than the optimal one, their storing (bioaccumulation) from the food and/or de novo synthesis took place. In a case of exceeding the optimal level, the content of EPA and DHA in biomass approached to maximum species-specific values, but a part of these PUFA, obtained from food, either was not assimilated, or was catabolized. According to the data obtained, species from order Salmoniformes had the optimal level of 2–6 mg g⁻¹ wet weight. As found, in aquaculture the approach to maximum values of EPA + DHA content was accompanied by their losses (scattering) in the food chains, while in natural ecosystems the maximum values of PUFA content in fish biomass were achieved by their accumulation from lower trophic levels. For boganid charr *S. boganidae*, the highest content of EPA + DHA in muscle tissue among all known fish species, 32.78 mg g⁻¹ of wet weight, was recorded.

Key words: fatty acids, aquaculture, food chain, bioaccumulation.