Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2022. Вып. 65. С. 66–79.
The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean. 2022. Vol. 65. P. 66–79.
ISSN 2072-8212 (print), ISSN 2782-6236 (online)

Научная статья / Original article
УДК 591.524.11:597.552.511(282.257.41)
doi:10.15853/2072-8212.2022.65.66-79

ОЦЕНКА КАЧЕСТВА МАКРОЗООБЕНТОСА В РЕКЕ БОЛЬШОЙ (ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА) В СВЯЗИ С НЕРЕСТОВЫМИ ЗАХОДАМИ ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ

Кальченко Елена Ивановна[1], Травина Татьяна Николаевна[1], Походина Мария Александровна[1], Растягаева Надежда Алексеевна[1], Попков Александр Анатольевич[2]

[1]Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (КамчатНИРО), Петропавловск-Камчатский, Россия, kalchenko.e.i@kamniro.ru
[2]Тихоокеанский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ТИНРО), Владивосток, Россия, aleksandr.popkov@tinro-center.ru

Аннотация. В работе показаны механизмы влияния органики морского происхождения, поступающей в бассейн р. Большой в связи с нерестовыми заходами тихоокеанских лососей, на качество пресноводного макрозообентоса. Выяснено, что личинки амфибиотических насекомых могут получать биогены морского происхождения как за счет прямого потребления сненки в летне-осенний период, так и опосредованно через трофические цепи на протяжении длительного времени (до весны следующего года). Установлено влияние величины нерестовых заходов тихоокеанских лососей на такие показатели беспозвоночных, как масса тела, содержание липидов и жирных кислот-маркеров их источников питания (фитопланктона, бактериопланктона и детрита). Сделан вывод об улучшении трофических условий обитания организмов макрозообентоса — кормовых объектов молоди рыб, в связи с поступлением большего количества морских биогенов.

Ключевые слова: тихоокеанские лососи, нерестовые заходы, морские биогены, пресноводный макрозообентос, питание, жирные кислоты

Для цитирования: Кальченко Е.И., Травина Т.Н., Походина М.А., Растягаева Н.А., Попков А.А. Оценка качества макрозообентоса в реке Большой (Западная Камчатка) в связи с нерестовыми заходами производителей тихоокеанских лососей // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2022. № 65. С. 66–79.

ASSESSMENT OF MACROZOOBENTHOS QUALITY IN THE BOLSHAYA RIVER (WESTERN KAMCHATKA) IN CONNECTION WITH ESCAPEMENTS OF PACIFIC SALMON SPAWNERS

Elena I. Kalchenko[1], Tatiana N. Travina[1], Maria A. Pokhodina[1], Nadezhda A. Rastyagaeva[1], Alexander A. Popkov[2]

[1]Kamchatka Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (KamchatNIRO), Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia, kalchenko.e.i@kamniro.ru
[2]Pacific Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (TINRO), Vladivostok, Russia, aleksandr.popkov@tinro-center.ru

Abstract. The paper shows mechanisms of influence of organic matter of marine origin entering the Bolshaya River basin with spawning escapement of Pacific salmon on the quality of freshwater macrozoobenthos. It has been found out that larvae of amphibiotic insects can receive marine nutrients through direct consumption of benthos in summer-autumn period and indirectly through trophic chains for a long time (till spring of the next year). The effect of Pacific salmon spawning escapements on such invertebrate characteristics as body weight, content of lipids and fatty acid-markers of food sources (phytoplankton, bacterioplankton or detritus) has been established. It is concluded that the trophic conditions of macrozoobenthos organisms, the food items of juvenile fish, have improved due to the intake of more marine nutrients.

Keywords: Pacific salmon, spawning escapement, marine nutrients, freshwater macrozoobenthos, feeding, fatty acids

For citation: Kalchenko E.I., Travina T.N., Pokhodina M.A., Rastyagaeva N.A., Popkov A.A. Assessment of macrozoobenthos quality in the Bolshaya River (Western Kamchatka) in connection with escapements of Pacific salmon spawners // The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the northwest part of the Pacific Ocean. 2022. Vol. 65. P. 66–79. (In Russian)

Река Большая является одной из важнейших по воспроизводству всех видов тихоокеанских лососей на западном побережье Камчатки (Шевляков и др., 2013). Каждый год в бассейн этой реки заходят на нерест сотни тысяч производителей лососей. В результате разложения погибших после нереста рыб пресноводная экосистема получает биогенные вещества морско-

© Кальченко Е.И., Травина Т.Н., Походина М.А., Растягаева Н.А., Попков А.А., 2022

го происхождения, в первую очередь азот, фосфор и углерод, которые используются на различных трофических уровнях. Горбуша, как самый многочисленный вид лососей, обеспечивает поступление в реки западного побережья Камчатки более 90% морских биогенов в четные и 56–62% в нечетные годы (Кузищин и др., 2012). В настоящее время в отечественной литературе имеется очень мало сведений о влиянии морского «субсидирования» на качество организмов макрозообентоса — объектов питания молоди рыб в речных экосистемах. В представленной работе мы анализировали состав жирных кислот (ЖК) беспозвоночных для выяснения степени воздействия органики морского происхождения на их спектры питания. Известно, что ЖК наряду с изотопами углерода и азота используют в качестве биохимических маркеров для анализа источников и путей трансформации органического вещества в пресноводных и морских экосистемах и установления трофических связей гидробионтов (Smith et al., 1996; Heintz et al., 2004, 2010; Сущик, 2008; Рудченко, 2018; Кормилец, 2019).

Цель данной работы — оценка влияния нерестовых заходов тихоокеанских лососей в бассейн р. Большой на качественные показатели пресноводного макрозообентоса.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектами исследования являлись организмы макрозообентоса из бассейна р. Большой. Сбор материала проводили на станциях, расположенных в среднем течении р. Плотникова (станция 1) и р. Быстрой (станция 2), а также в нижнем течении р. Большой (станция 3) в апреле–октябре 2004–2016 гг. Районы сбора проб представлены на рисунке 1.

В работе использованы методы, общепринятые в трофологических, биохимических и гидрохимических исследованиях.

Сбор проб зообентоса проводили ловушкой Леванидова. В мае и июне пробы собирали два раза в месяц (в середине и конце месяца), а в апреле и июле–октябре — один раз. Анализ проб выполняли стандартными методами (Методические рекомендации.., 2003). Идентификация беспозвоночных проведена по возможности до вида по определителям (Макарченко, 1985; Определитель.., 1999).

Для биохимического анализа использовали пробы макрозообентоса, собранные в апреле–октябре 2012–2016 гг. В разные месяцы из проб отбирали самые многочисленные виды личинок амфибиотических насекомых (хирономид, веснянок, поденок и ручейников). Общие пробы, включающие от 5 до 30 живых организмов одного вида, в основном навеской 0,5–1,5 г, были зафиксированы во флаконах 3–5 мл смеси хлороформ-этанол (2:1 по объему) и содержались при температуре минус 20 °С в холодильнике до последующего биохимического анализа. Перед анализом пробы гомогенизировали в фарфоровой ступке. Экстракцию липидов из тканей беспозвоночных проводили смесью растворителей хлороформ-этанол (2:1 по объему) по методу Фолча (Folch et al., 1957). Общее содержание липидов устанавливали

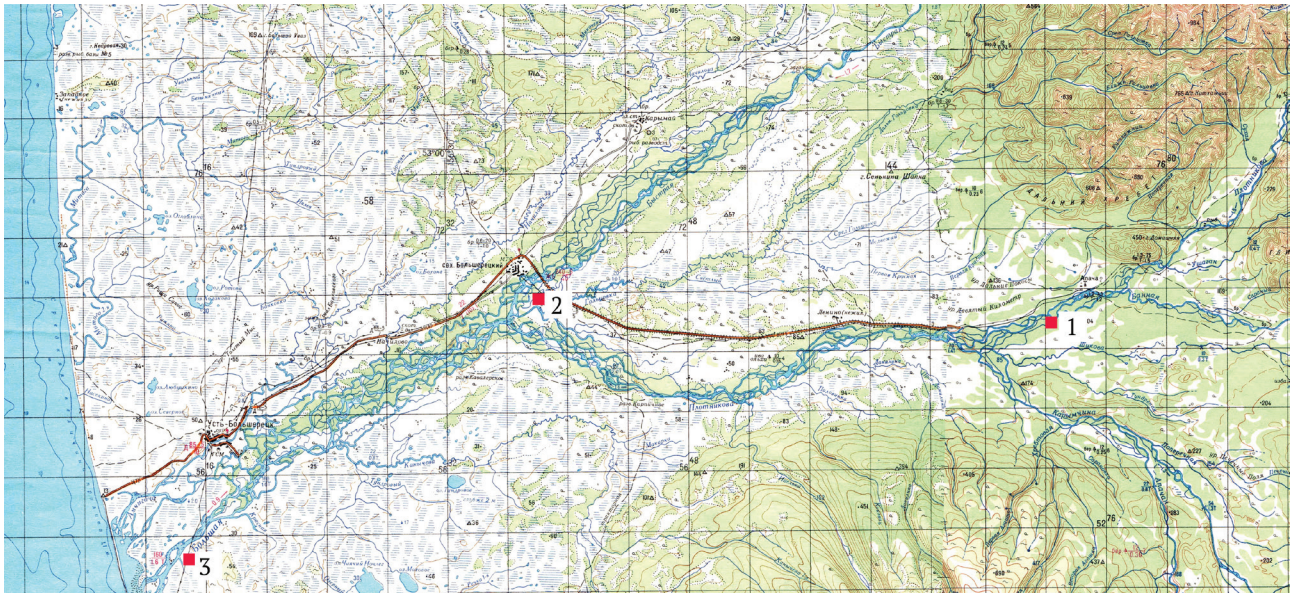

Рис. 1. Карта-схема станций сбора проб макрозообентоса в бассейне р. Большой в 2004–2016 гг.
Fig. 1. Schematic map of macrozoobenthos sampling stations in the Bolshaya River basin in 2004–2016

гравиметрически на аналитических весах CE224-C (Россия) с точностью до 0,1 мг. Затем липиды подвергали омылению, ЖК переводили в форму метиловых эфиров и проводили их очистку с помощью препаративной тонкослойной хроматографии в бензоле (Carreau, Dubacq, 1978). Метиловые эфиры ЖК анализировали методом газожидкостной хроматографии на хроматографе “Shimadzu GC-16A” (Япония) с пламенно-ионизационным детектором, снабженным капиллярной колонкой (30 м × 0,35 мм) с фазой Supelcowax-10, при температуре 190 °C. Жирные кислоты идентифицировали по индексам Ковача (Christie, 1988). Концентрацию ЖК рассчитывали с помощью базы обработки данных C-R4A Chromatopac.

Сбор гидрохимических проб проводили в нижнем течении р. Большой весной (в мае) 2005–2016 гг. Пробы воды анализировали на содержание общего азота и фосфора стандартными методами (Руководство.., 1973; Справочник.., 1991). Концентрацию общего азота устанавливали после окисления персульфатом калия при нагревании в щелочной среде. Азот, содержащийся в органических и неорганических соединениях, в результате реакции превращается в нитраты, которые далее восстанавливают омедненным металлическим кадмием до нитритов с последующим определением последних по цветной реакции с реактивом Грисса фотометрическим методом на спектрофотометре UV-mini-1240 (Япония). Концентрацию общего фосфора устанавливали после окисления персульфатом калия при нагревании в кислой среде. Полученные ортофосфаты определяли при образовании молибдофосфорной гетерополикислоты, которая восстанавливается аскорбиновой кислотой до интенсивно окрашенной молибденовой сини фотометрическим методом.

Данные о количестве производителей тихоокеанских лососей, зашедших на нерест в бассейн р. Большой, получены в результате выполнения авиаучетных работ и любезно предоставлены сотрудниками лаборатории лососевых видов рыб Камчатского филиала ФГБНУ «ВНИРО».

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Хорошо известно, что основным фактором, определяющим спектр ЖК липидов организмов макрозообентоса, как и всех животных, является состав ЖК потребляемой ими пищи (Torres-Ruiz et al., 2010; Kelly, Scheibling, 2012; Makhutova et al., 2016). В настоящее время для выявления трофических связей гидробионтов активно используют метод биомаркерных ЖК, основанный на наличии специфических ЖК у их различных объектов питания. Основу питания бентосных беспозвоночных составляют фитопланктон, бактериопланктон и детрит (Монаков, 1998). Биомаркерные ЖК этих кормовых объектов пресноводноводного макрозообентоса по литературным данным представлены в таблице 1.

Необходимо отметить, что метод биомаркерных ЖК, в отличие от классического метода определения спектров питания путем анализа содержимого желудочно-кишечного тракта гидробионтов, учитывает уже ассимилированное органическое вещество и позволяет получить информацию о рационе организма за достаточно продолжительный период времени (Napolitano, 1999; Makhutova et al., 2016). Этот метод был использован в нашей работе для установления источников питания макрозообентоса в бассейне р. Большой.

Весной (апрель–май) исследовали биохимические показатели у массовых видов личинок амфибиотических насекомых: хирономид (*Pagastia orientalis*, *Micropsectra gr. praecox, Orthocladius* sp.), веснянок (*Arcynopteryx* sp., *Taeniopteryx japonicum*), поденок (*Ephemerella aurivilli*) и ручейников (*Apatania* sp.). В этот период содержание общих липидов в теле беспозвоночных находилось в пределах 12,2–26,3% от сухой массы тела (табл. 2).

Таблица 1. Биомаркерные ЖК объектов питания пресноводного макрозообентоса по литературным данным
Table 1. Biomarker FAs of freshwater macrozoobenthos forage objects according to literature data

Объект питания Forage object	Биомаркерные ЖК Biomarkes FAs	Источник данных Data source
Диатомовые водоросли Diatoms	16:1ω-7, 16:4ω-1, 16:2ω-4, 16:3ω-4, 20:5ω-3	Ahlgren et al., 1990; Napolitano, 1999
Сине-зеленые и зеленые водоросли Blue-green and green algae	16:2ω-6, 16:3ω-3, 16:4ω-3, 18:2ω-6, 18:3ω-3, 18:3ω-6, 18:1ω-9	Ahlgren et al., 1990; Napolitano, 1999
Бактериопланктон Bacterioplankton	13:0, 15:0, изо-15:0, антеизо-15:0, 17:0, изо-17:0, антеизо-17:0, 18:1ω-7	Shaw, 1974; Napolitano, 1999
Доминирование детрита в питании Detritus dominance in the diet	18:1ω-7/18:1ω-9≥1	Ghioni et al., 1996

Наибольшее значение этого показателя отмечено у личинок хирономид, а наименьшее — у поденок. В составе ЖК общих липидов у бентосных организмов уровень ЖК-маркеров диатомовых водорослей составлял 32,8–38,9% от суммы всех ЖК, сине-зеленых и зеленых водорослей — 13,4–27,2%, бактериопланктона — 3,9–8,7%, соотношение ЖК-маркеров детрита — 0,10–0,73 (табл. 3).

Весной в пресноводных водоемах происходит активное развитие диатомовых водорослей и их интенсивное потребление зообентосом. По литературным данным, диатомовые водоросли являются достаточно калорийным кормом, они содержат в сухом веществе 14,0–18,0% липидов (Ahlgren et al., 1990). По составу ЖК диатомовые водоросли представляют более ценный источник пищи для беспозвоночных, чем сине-зеленые и зеленые водоросли, так как являются источником полиненасыщенной эйкозапентаеновой кислоты (20:5ω-3), которая играет важную роль в процессах адаптации гидробионтов к условиям окружающей среды (Сущик, 2008). Сине-зеленые и зеленые водо-

Таблица 2. Содержание общих липидов в теле личинок амфибиотических насекомых в р. Большой в разные сезоны 2014 г. (в % от от сухой массы тела)
Table 2. Content of total lipids in the bodies of amphibiotic insects in the Bolshaya River in different seasons in 2014 (in % of the dry body weight)

Таксон / Taxon	Весна / Spring	Лето / Summer	Осень / Fall
Chironomidae	15,6–26,3	14,5–18,8	21,2–24,8
Plecoptera	16,1–20,5	15,3–18,6	18,3–27,3
Ephemeroptera	12,2–20,3	11,0–18,3	16,7–22,1
Trichoptera	16,1–22,1	12,9–17,5	20,4–25,4

Таблица 3. Содержание ЖК-маркеров фитопланктона, бактериопланктона и детрита в теле личинок амфибиотических насекомых в р. Большой в разные сезоны 2014 г. (в % от суммы всех ЖК)
Table 3. Content of FA markers of phytoplankton, bacterioplankton, and detritus in the body of larvae of amphibiotic insects in the Bolshaya River in different seasons of 2014 (in % of the sum of all FAs)

Таксон / Taxon	Весна / Spring	Лето / Summer	Осень / Fall
∑ ЖК-маркеров диатомовых водорослей ∑ FA-markers of diatoms (16:1ω-7+16:4ω-1+16:2ω-4+16:3ω-4+20:5ω-3)			
Chironomidae	38,9	35,0	45,4
Plecoptera	32,8	30,4	36,1
Ephemeroptera	34,5	31,0	36,2
Trichoptera	35,1	28,1	38,1
∑ ЖК-маркеров сине-зеленых и зеленых водорослей ∑ FA-markers of blue-green and green algae (16:2ω-6+16:3ω-3+16:4ω-3+18:2ω-6+18:3ω-3+18:3ω-6+18:1ω-9)			
Chironomidae	13,4	20,4	15,7
Plecoptera	22,9	27,4	24,6
Ephemeroptera	17,7	25,6	20,5
Trichoptera	27,2	33,2	26,6
∑ ЖК-маркеров бактериопланктона ∑ FA-markers of bacterioplankton (13:0+15:0+i-15:0+ai-15:0+17:0+ i-17:0+ai-17:0+18:1ω-7)			
Chironomidae	5,9	3,5	7,9
Plecoptera	3,9	6,8	5,7
Ephemeroptera	8,7	6,6	5,0
Trichoptera	4,2	3,3	4,3
Соотношение ЖК-маркеров детрита Ratio of FA-markers of denritus (18:1ω-7/18:1ω-9)			
Chironomidae	0,58	0,51	0,69
Plecoptera	0,10	0,50	0,30
Ephemeroptera	0,73	0,50	0,32
Trichoptera	0,12	0,17	0,15
∑ МНЖК-маркеров морской органики ∑ MSFA-markers of marine organics (20:1ω-11+20:1ω-9+20:1ω-7)			
Chironomidae	0,7	1,4	4,2
Plecoptera	0,5	1,2	0,3
Ephemeroptera	0,3	0,4	0,3
Trichoptera	0,3	0,3	0,1
∑ МНЖК-маркеров морской органики ∑ MSFA-markers of marine organics (22:1ω-11+22:1ω-9)			
Chironomidae	–	1,3	1,3
Plecoptera	–	0,9	–
Ephemeroptera	–	–	–
Trichoptera	–	–	–

росли по составу ЖК считаются кормовыми объектами более низкого качества, но они представляют ценность как источник линолевой (18:2ω-6) и линоленовой (18:3ω-3) кислот, необходимых для роста и развития молоди лососей в пресноводный период жизни (Thongrod et al., 1990). В весенний период доля ЖК-маркеров диатомовых водорослей была выше у личинок хирономид (38,9% от суммы всех ЖК), сине-зеленых и зеленых водорослей — у ручейников (27,2%), бактериопланктона (8,7%) и соотношения ЖК-маркеров детрита (0,73) — у поденок. Полученные результаты подтверждали литературные данные о специфичности питания различных таксономических групп амфибиотических насекомых, которые были установлены как методом анализа содержимого их кишечного тракта (Монаков, 1998), так и методом биомаркерных ЖК (Makhutova et al., 2016; Кормилец, 2019).

В течение сезонов происходит смена одних доминирующих видов таксономических групп макрозообентоса другими. Летом (июнь–август) исследовали биохимические показатели у личинок хирономид (*Pagastia orientalis*, *Orthocladius* sp.*, Diamesa gregsoni*, *Micropsectra praecox*), веснянок (*Diura majuscula*, *Arcynopteryx* sp.*)*, поденок *(Ameletus* sp., *Ephemerella aurivilli)*, ручейников (*Apatania* sp., *Glossosoma* sp.). В этот период происходило снижение содержания липидов у организмов зообентоса до 11,0–18,8% от сухой массы тела. Необходимо отметить, что в летнее время с повышением температуры воды происходит интенсификация роста личинок амфибиотических насекомых с последующим их метаморфозом в куколок и имаго. В составе ЖК общих липидов у беспозвоночных уровень ЖК-маркеров диатомовых водорослей составлял 28,1–35,0% от суммы всех ЖК, сине-зеленых и зеленых водорослей — 20,4–33,2%, бактериопланктона — 3,3–6,8%, соотношение ЖК-маркеров детрита — 0,17–0,51. Эти данные свидетельствовали о том, что летом, по сравнению с весной, в теле организмов зообентоса происходит в основном снижение содержания ЖК-маркеров диатомовых водорослей с одновременным увеличением ЖК-маркеров сине-зеленых и зеленых водорослей.

В августе в теле личинок хирономид (*Pagastia orientalis*) и веснянок (*Arcynopteryx* sp.), обитающих в нижнем течении р. Большой, было обнаружено повышение доли мононенасыщенных ЖК (МНЖК) с 20 атомами углерода (20:1ω-11, 20:1ω-9, 20:1ω-7) до 1,2–1,4% (от суммы всех ЖК) и появление МНЖК с 22 атомами углерода (22:1ω-11, 22:1ω-9) до 0,9–1,3% — маркеров липидов морского происхождения (табл. 3). Следует отметить, что у данных организмов в предыдущие месяцы уровень МНЖК с 20 атомами углерода был значительно ниже (0,5–0,7%), а МНЖК с 22 атомами углерода отсутствовали вообще. По литературным данным, у пресноводного зообентоса могут синтезироваться только МНЖК с 20 атомами углерода в небольших количествах, а МНЖК с 22 атомами углерода — нет (Smith et al., 1996; Makhutova et al., 2016). Последние кислоты являются специфическими, поскольку присутствуют только у морских организмов. МНЖК с 20–22 атомами углерода обнаружены в больших количествах (>50%) у морских ракообразных — копепод (Pascal, Ackman, 1976). Высокое накопление МНЖК $C_{20–22}$ (20,0–28,0%) характерно для мышечной ткани производителей тихоокеанских лососей из-за питания ракообразными в морской период жизни (Ромашина и др., 1997; Гладышев и др., 2010). Установлено, что эти кислоты выполняют роль энергетических источников в организме морских рыб (Мурзина и др., 2012, Кальченко и др., 2013). Повышение содержания МНЖК с 20 атомами углерода (20:1ω-11, 20:1ω-9, 20:1ω-7) и появление МНЖК с 22 атомами углерода (22:1ω-11, 22:1ω-9) в теле пресноводных организмов является индикатором включения органического вещества морского происхождения в их спектры питания в летний период. Органическое вещество морского происхождения может присутствовать в речной экосистеме в виде сненки (разлагающихся тел отнерестовавших производителей лососей) в летне-осенний период. В результате биохимических анализов, проведенных нами, было выяснено, что сненка горбуши в зависимости от стадии разложения содержит общих липидов до 7,1–10,0% от сухой массы мышечной ткани, и в них доля МНЖК C_{20-22} достигает 8,2–17,7% от суммы всех ЖК. По литературным данным, в липидах сненки кеты уровень МНЖК C_{20-22} составляет 11,4% (Heintz et al., 2010).

Осенью (сентябрь–октябрь) исследовали биохимические показатели у личинок хирономид (*Pagastia orientalis*), веснянок (*Suwallia* sp., *Arcynopteryx* sp., *Taenionema japonicum*), поденок (*Ephemerella aurivilli*) и ручейников (*Apatania* sp.). В этот период, по сравнению с летним, содержание липидов в теле бентосных организмов повышалось до 16,7–27,3%. В составе ЖК общих липидов у личинок амфибиотических насеко-

мых уровень ЖК-маркеров диатомовых водорослей составлял 36,1–45,4% от суммы всех ЖК, сине-зеленых и зеленых водорослей — 15,7–26,6%, бактериопланктона — 4,3–7,9%, соотношение ЖК-маркеров детрита — 0,15–0,69. Таким образом, осенью в теле бентосных организмов происходило повышение содержания ЖК-маркеров диатомовых водорослей и бактериопланктона, но снижение — ЖК-маркеров сине-зеленых и зеленых водорослей. В сентябре у личинок хирономид (*Pagastia orientalis*), обитающих в нижнем течении р. Большой, доля МНЖК с 20 атомами углерода (20:1ω-11, 20:1ω-9, 20:1ω-7) составляла 4,2%, а МНЖК с 22 атомами углерода (22:1ω-11, 22:1ω-9, 22:1ω-13) — 1,3%. Последнее обстоятельство свидетельствовало о включении органического вещества сненки в их спектры питания в осенний период.

О факте включения органического вещества морского происхождения в трофические сети лососевых рек указывают и другие исследователи. К.В. Кузищин с соавторами (2010, 2012) сообщают, что они с помощью метода стабильных изотопов обнаружили осенью (в сентябре) высокое содержание углерода морского происхождения (^{13}C) в личинках ручейников и молоди кижуча в р. Коль (Западная Камчатка). По их наблюдениям, на поверхности сненки в начальной стадии разложения (на 4–6 день после гибели рыбы) часто присутствуют личинки ручейников и хирономид, однако они быстро покидают труп по мере образования толстой бактериальной пленки на его поверхности, обычно это происходит на 7–8 день после гибели рыбы. По данным американских ученых Випфли и Бакстер (Wipfli, Baxter, 2010), зообентосные организмы в реках Аляски поедают сненку, которая имеет более высокую питательную ценность и усвояемость по сравнению с другими источниками пищи, что способствует увеличению их скорости роста и биомассы. Они отмечают, что в присутствии сненки масса беспозвоночных увеличивается до 25 раз. Хейнтс с соавторами (Heintz et al., 2010) исследовали влияние сненки кеты на качественные показатели личинок амфибиотических насекомых и молоди кижуча в условиях эксперимента в реке Шип Крик (Аляска) с конца июля до начала сентября (в течение 6 недель). Они установили, что у данных гидробионтов в присутствии сненки возрастали скорость роста, содержание липидов в теле и происходили изменения в составе ЖК. У молоди кижуча, личинок хирономид (Chironomidae) и веснянок (*Zapada* sp.) были обнаружены ЖК морского происхождения (22:1ω-11, 22:1ω-9), что свидетельствовало об их питании сненкой. Однако такие изменения не происходили в составе ЖК у личинок поденок (*Baetis* sp.) в эксперименте. Это обстоятельство исследователи объясняют тем, что поденки не питались сненкой и скорее всего будут получать эффект от морских биогенов опосредованно через трофические цепи.

Массовое разложение сненки на нерестилищах бассейна р. Большой происходит в осеннее время и частично зимой (Введенская и др., 2006). В результате экспериментальных работ по изучению времени разложения трупов после гибели производителей лососей было выяснено следующее. На нерестилищах оз. Курильского и его притоках, а также в реках Утхолок и Коль мягкие ткани рыб разлагаются в течение 1–3 месяцев после постнерестовой гибели, тогда как скелет может сохраняться год и более (Лепская, Кучерявый, 2011). В результате разложения трупов тихоокеанских лососей биогены морского происхождения попадают в грунтовые воды, что ведет к повышению содержания азота и фосфора в реке (Введенская и др., 2006; Кузищин и др., 2012, Походина и др., 2017). Осенью, зимой и весной происходит их медленное поступление в русло реки и постепенное включение в пресноводные пищевые сети. В работе М.А. Походиной с соавторами (2017) была проанализирована межгодовая динамика уровня валового фосфора и азота в нижнем течении р. Большой за 11 лет (2005–2016 гг.). Выяснено, что содержание биогенов в воде соответствует численности зашедших в реку на нерест рыб. В четные годы концентрация азота и фосфора в речной экосистеме существенно выше, чем в нечетные. Ранее такая закономерность в содержании биогенов была установлена для рр. Коль и Кехта (Западная Камчатка) в работе К.В. Кузищина с соавторами (2012). Эти исследователи также утверждают, что в результате многочисленных заходов производителей тихоокеанских лососей происходит фертилизация пресноводной экосистемы лососевой реки на длительный срок, и тем самым обеспечивается ее высокая продуктивность. Биогены, накопленные в реке после многочисленного поколения горбуши, продолжают поддерживать продуктивность русловых вод еще и на следующий год. По их данным, после многочисленных подходов западнокамчатской горбуши весной следующего года суммарное содержание валового азота и фосфора выше,

чем после малочисленных. В результате гидрохимических исследований, проведенных нами, было установлено, что после многочисленных подходов производителей тихоокеанских лососей весной следующего года (в мае) уровень валового азота в нижнем течении р. Большой в 1,3–2,5 раза выше, чем после малочисленных. За период наблюдений с 2005 г. по 2016 г. наибольшая концентрация валового азота отмечена весной 2013 г., составив 1128 мкг/л, а наименьшая — весной 2006 г. (426 мкг/л). Биомасса производителей тихоокеанских лососей, зашедших на нерест в р. Большую в смежные 2012 г. и 2005 г., составляла соответственно 5961 т и 498 т (рис. 2).

Содержание азота и фосфора в воде оказывает влияние на рост биомассы водорослей — первичных продуцентов, являющихся основой кормовой базы для макрозообентоса.

В результате многолетних исследований, проведенных нами, было установлено, что морские биогены, поступившие в результате нерестового захода тихоокеанских лососей в бассейн р. Большой, опосредованно через трофические цепи (фитопланктон, бактериопланктон и детрит) оказывают влияние на качественные показатели беспозвоночных на протяжении длительного времени.

После многочисленных подходов производителей западнокамчатской горбуши, весной следующего года масса тела у личинок ручейников (*Apatania* sp.) в основном превышала таковую в годы после малочисленных подходов. Так, наибольшая масса тела у личинок ручейников (15,3 мг) была отмечена в мае 2005 г., то есть на следующий год после четного года, а наименьшая (0,3 мг) — в 2004 г., то есть на следующий год после нечетного года (рис. 3).

Из этих данных следует, что сырая масса тела ручейников может увеличиваться в 50 раз за счет большего поступления морских биогенов в речную экосистему. Для сравнения необходимо привести биомассу производителей тихоокеанских лососей, зашедших на нерест в р. Большую в смежные 2004 г. и 2003 г., которая составила соответственно 11 656 т и 2875 т. В пе-

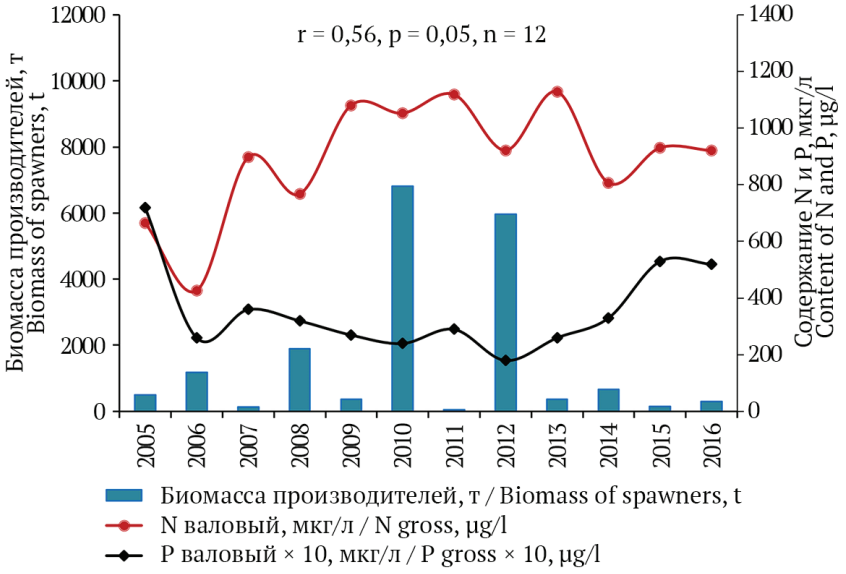

Рис. 2. Межгодовая динамика содержания валового фосфора (P вал.) и азота (N вал.) в нижнем течении р. Большой весной (май) и биомассы производителей тихоокеанских лососей в 2005–2016 гг.
Fig. 2. Inter-annual dynamics of gross phosphorus (P gross) and nitrogen (N gross) content in the lower reaches of the Bolshaya River in spring (May) and biomass of Pacific salmon spawners in 2005–2016

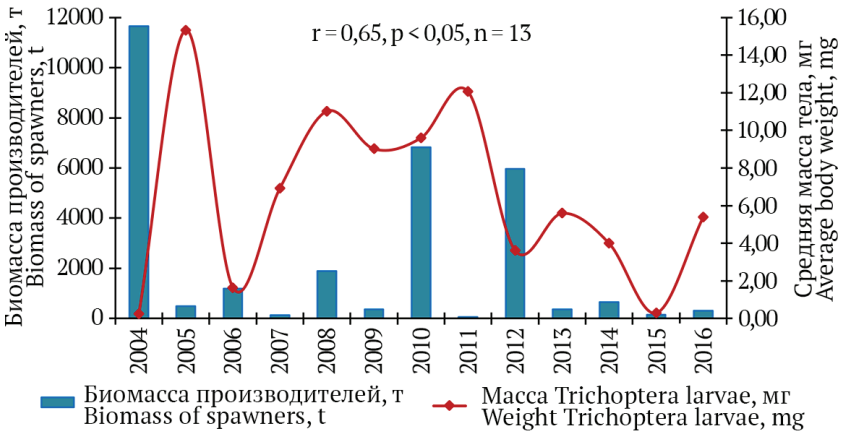

Рис. 3. Межгодовая динамика массы тела личинок ручейников (*Apatania* sp.) весной (май) и биомассы производителей тихоокеанских лососей в р. Большой в 2004–2016 гг.
Fig. 3. Inter-annual dynamics of the body weight of caddis fly (*Apatania* sp.) larvae in spring (May) and the biomass of Pacific salmon spawners in the Bolshaya River in 2004–2016

риод проведения биохимических исследований в 2012–2016 гг. наибольшая масса тела у личинок ручейников, равная 5,6 мг, была отмечена весной 2013 г., то есть на следующий год после многочисленных подходов производителей. Необходимо отметить, что помимо биогенов на качественные показатели бентосных организмов оказывают влияние гидрологические условия в водоеме, и их необходимо принимать во внимание. Так, например, значительное повышение массы тела ручейников весной 2016 г. (на следующий год после малочисленных заходов производителей) обусловлено более высокой температурой воды при их развитии, чем в предыдущие годы. В доказательство этого представлен график температуры и уровня воды в нижнем течении р. Большой в мае 2005–2016 гг. (рис. 4).

После многочисленных подходов производителей западнокамчатской горбуши, весной (в апреле–мае) следующего года содержание липидов в теле личинок хирономид, веснянок, поденок и ручейников превышало аналогичный показатель в годы после малочисленных подходов. Последнее обстоятельство указывало на их лучшую пищевую обеспеченность и повышение энергетической ценности для молоди лососей. Наибольшее количество липидов у личинок амфибиотических насекомых (24,2–30,0% от сухой массы тела) отмечено весной 2013 г., то есть на следующий год после многочисленных подходов производителей, а наименьшее (15,3–20,0%) — в 2012 г., то есть на следующий год после малочисленных подходов (рис. 5).

Биомасса производителей тихоокеанских лососей, зашедших на нерест в р. Большую в смежные 2012 г. и 2011 г., составляла соответственно 5961 т и 51 т.

В составе ЖК общих липидов у организмов зообентоса был наибольший уровень ЖК-маркеров диатомовых водорослей весной 2013 г., он составлял 36,5–54,8% от суммы всех ЖК, а наименьший (20,0–35,9%) — в 2012 г. (рис. 6).

Так, например, в 2013 г. у личинок хирономид (*Orthocladius* sp.) отмечали увеличение в два раза доли таких ЖК-маркеров диатомовых водорослей, как 16:2ω-4 и 20:5ω-3, что свидетельствовало о повышении потребления данного источника пищи. Одновременно с этим у них происходило снижение содержания таких ЖК-маркеров сине-зеленых и зеленых водорослей, как 18:2ω-6 и 18:3ω-3 (рис. 7).

Прослеживали тенденцию увеличения соотношения ЖК-маркеров детрита (18:1ω-7/18:1ω-9) у личинок амфибиотических насекомых на следующие годы после многочисленных подходов производителей тихоокеанских лососей. Так, наибольшее значение соотношения 18:1ω-7/18:1ω-9, равное 0,14–0,95, отмечено весной 2013 г., а наименьшее (0,10–0,65) — в 2012 г. (рис. 6). Полученные данные указывали на повышение потребления диатомовых водорослей и детрита организмами зообентоса на следующие годы после многочисленных подходов западнокамчатской горбуши, а сине-зеленых и зеленых водорослей, бактериопланктона — после малочисленных подходов. Выявленные изменения в содержании и составе липидов в теле беспозвоночных отра-

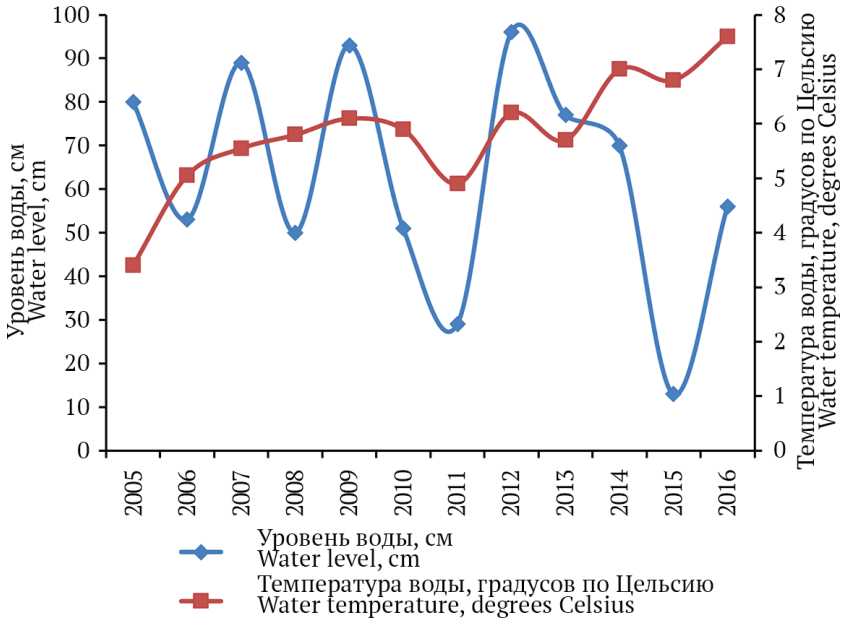

Рис. 4. Межгодовая динамика температуры и уровня воды в р. Большой весной (май) в 2004–2016 гг.
Fig. 4. Interannual dynamics of water temperature and level in the Bolshaya River in spring (May) in 2004–2016

жали изменения качества их кормовой базы в зависимости от количества привнесенных морских биогенов. Высокие заходы производителей тихоокеанских лососей на нерест в бассейн р. Большой обеспечивают большее поступление морских биогенов, которые в свою очередь способствуют улучшению трофических условий обитания пресноводного макрозообентоса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В данной работе с помощью метода биомаркерных ЖК проанализированы источники питания организмов макрозообентоса в бассейне р. Большой. Выяснено, что благодаря нерестовым заходам тихоокеанских лососей они могут получать биогены морского происхождения как за счет прямого потребления сненки в летне-осенний период, так и опосредованно через трофические цепи (фитопланктон, бактериопланктон и детрит) на протяжении длительного времени (до весны следующего года). Показано влияние величины нерестовых заходов тихоокеанских лососей в бассейн р. Большой на качественные показатели беспозвоночных. После многочисленных подходов производителей западнокамчатской горбуши, весной следующего года у личинок амфибиотических насекомых отмечены более высокие показатели массы тела, содержания липидов и уровней ЖК-маркеров диатомовых водорослей и детрита по сравнению с таковыми в годы после малочисленных подходов. Полученные результаты указывают на улучшение трофических условий обитания организмов макрозообентоса и повышение их кормовой ценности для молоди рыб в связи с поступлением большего количества морских биогенов. Анализ собственных и литературных данных показал, что в результате многочисленных заходов производителей тихоокеанских лососей происходит фертилизация олиготрофной речной экосистемы на длительный срок. Для поддержания и сохранения высокой продуктивности экосистем лососевых рек Камчатки следует уделять внимание величине пропуска производителей тихоокеанских лососей на нерестилища.

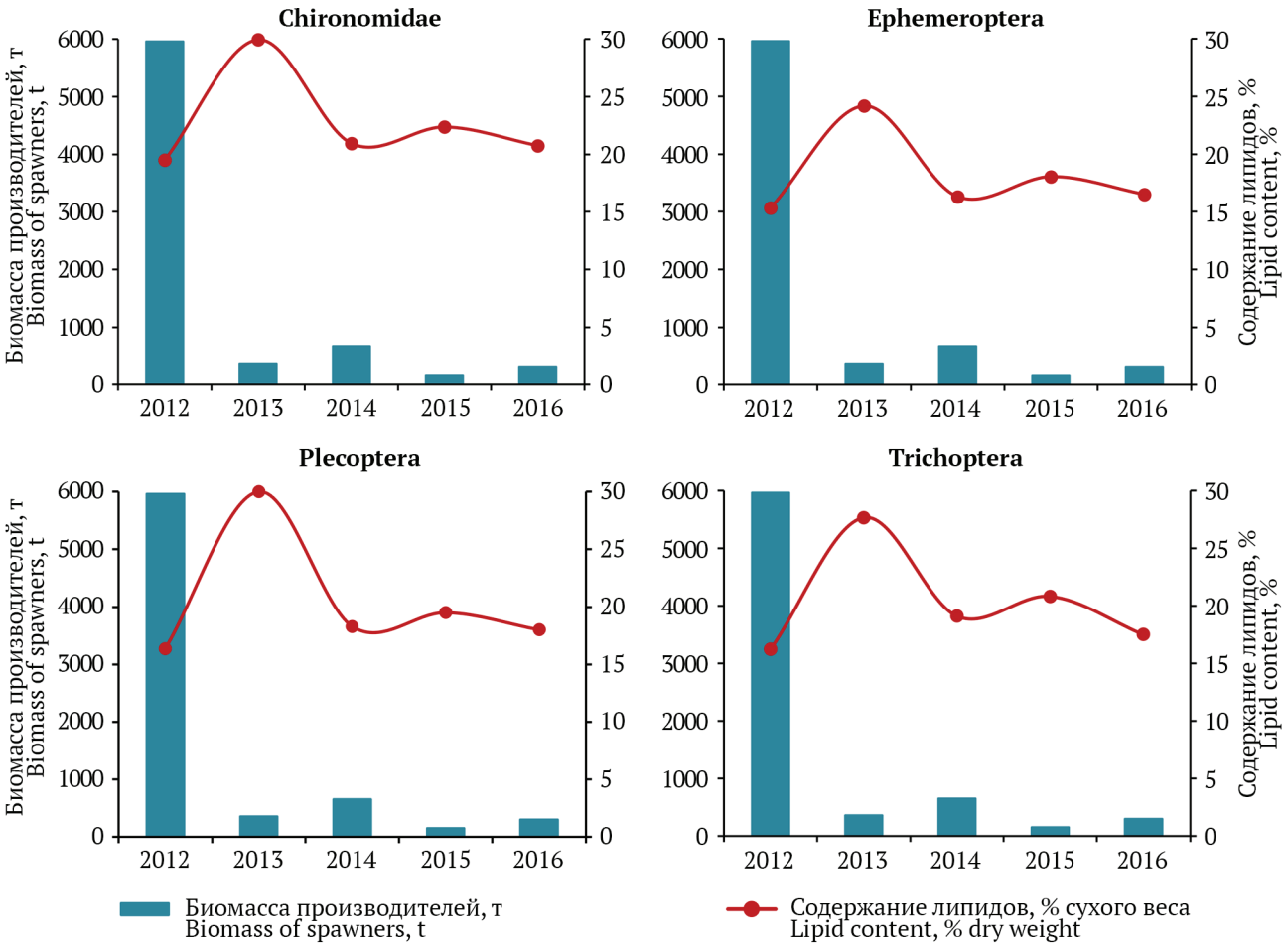

Рис. 5. Межгодовая динамика содержания липидов у личинок амфибиотических насекомых весной (апрель–май) и биомассы производителей тихоокеанских лососей в р. Большой в 2012–2016 гг.
Fig. 5. Interannual dynamics of lipid content in amphibiotic insect larvae in spring (April–May) and biomass of Pacific salmon spawners in the Bolshaya River in 2012–2016

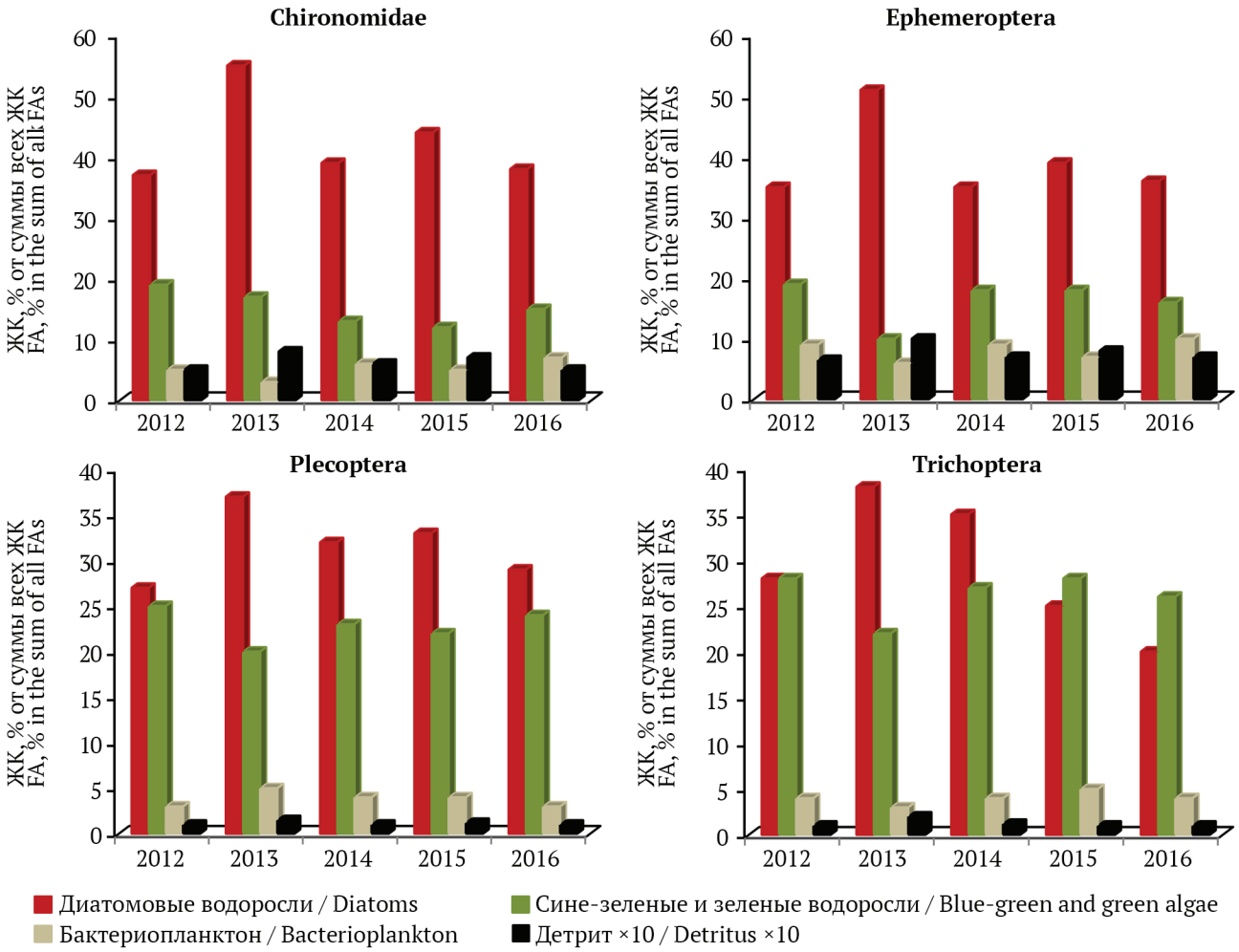

Рис. 6. Межгодовая динамика содержания ЖК-маркеров фитопланктона, бактериопланктона и детрита у личинок амфибиотических насекомых в р. Большой весной в 2012–2016 гг.
Fig. 6. Interannual dynamics of the content of FA markers of phytoplankton, bacterioplankton, and detritus in larvae of amphibiotic insects in the Bolshaya River in spring 2012–2016

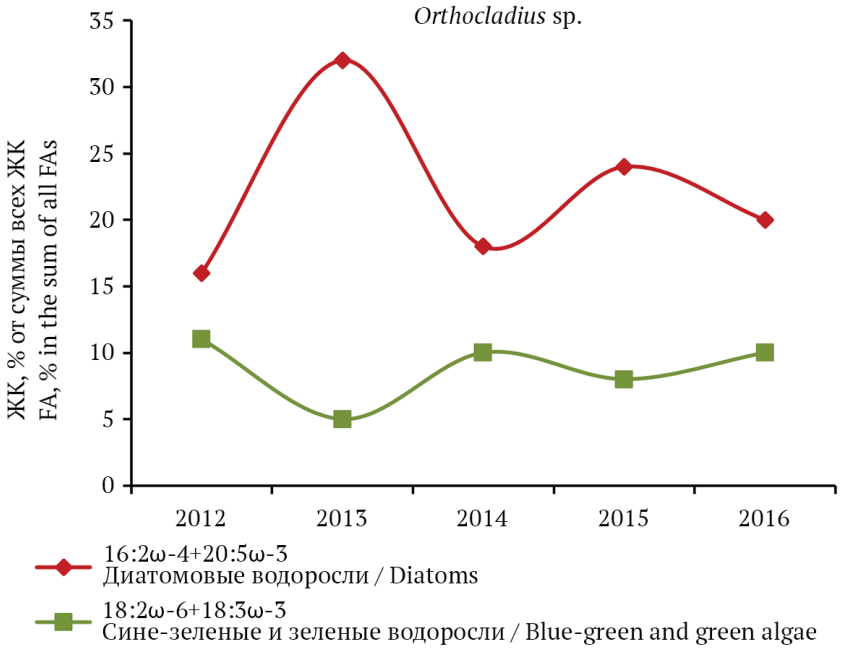

Рис. 7. Доля ЖК-маркеров диатомовых водорослей (16:2ω-4+20:5ω-3) и сине-зеленых и зеленых водорослей (18:2ω-6+18:3ω-3) у личинок хирономид (*Orthocladius* sp.) в р. Большой весной в 2012–2016 гг.
Fig. 7. Proportion of FA markers of diatoms (16:2ω-4+20:5ω-3) and blue-green and green algae (18:2ω-6+18:3ω-3) in chironomid larvae (*Orthocladius* sp.) in the Bolshaya River in spring 2012–2016

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

Введенская Т.Л., Уколова Т.К., Свириденко В.Д. 2006. Гидрохимическая характеристика реки Большая (Камчатка) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 8. С. 158–165.

Гладышев М.И., Лепская Е.В., Сущик Н.Н., Махутова О.Н., Калачева Г.С. 2010. Различия жирнокислотного состава покатной молоди и вернувшихся из моря взрослых особей нерки // Доклады Академии наук. Т. 430, № 4. С. 548–551.

Кальченко Е.И., Климов А.В., Ерохин В.Г., Шершнева В.И., Морозова А.В., Юрьева М.И. 2013. Динамика состава жирных кислот молоди кеты и горбуши в процессе осенне-зимних морских и океанических миграций // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 30. С. 89–99.

Кормилец О.Н. 2019. Жирные кислоты в трофических сетях экосистем внутренних вод // Автореф. дис. … докт. биол. наук. Красноярск: Институт биофизики Сибирского отделения РАН. 40 с.

Кузищин К.В., Груздева М.А., Павлов Д.С., Малютина А.М., Кучерявый А.В., Стэнфорд Д.А., Эллис Б.К. 2010. Опыт применения метода стабильных изотопов $\delta^{15}N$ и $\delta^{13}C$ для изучения трофической структуры и продуктивности экосистем лососевых рек Камчатки / Матер. XI Междунар. науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (Петропавловск-Камчатский, 24–25 ноября 2010 г.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 132–135.

Кузищин К.В., Груздева М.А., Стэнфорд Д.А., Моррис М.П. 2012. Особенности процессов рассеивания и деструкции трупов тихоокеанских лососей в речной системе. К вопросу о значении биогенов морского происхождения для функционирования экосистем лососевых рек Камчатки / Матер. XIII Междунар. науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (Петропавловск-Камчатский, 14–15 ноября 2012 г.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 136–140.

Лепская Е.В., Кучерявый А.В. 2011. Динамика вымывания фосфора и некоторых металлов из костей постнерестовой нерки в речном и озерном биотопах оз. Курильского (Камчатка) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 5. С. 293–299.

Макарченко Е.А. 1985. Хирономиды Дальнего Востока СССР. Владивосток: БПИ ДВНЦ АН СССР. 210 с.

Методические рекомендации по сбору и определению зообентоса при гидробиологических исследованиях водотоков Дальнего Востока России. 2003. М.: ВНИРО. 52 с.

Монаков А.В. 1998. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: Россельхозакадемия. 318 с.

Мурзина С.А., Нефедова З.А., Немова Н.Н. 2012. Влияние жирных кислот (маркеров пищевых источников рыб) на механизмы адаптации в условиях высоких широт (Обзор) // Тр. Карельского науч. центра РАН. Петрозаводск. № 2. С. 18–25.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. 1999. Под ред. С.Я. Цалолихина. Санкт-Петербург: Наука РАН. Т. 4. 1000 с.

Походина М.А., Травина Т.Н., Свириденко В.Д., Русанова В.А. 2017. Межгодовая изменчивость содержания в воде р. Большой (Камчатка) биогенных элементов (фосфор и азот) в зависимости от гидрологических условий, а также состава и количества заходящих в реку тихоокеанских лососей / Сб. матер. Всерос. науч. конф. с междунар. участием «Водные биологические ресурсы России: состояние, мониторинг, управление», посвящ. 85-летию КамчатНИРО (3–26 октября 2017 г., Петропавловск-Камчатский). Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 275–278.

Ромашина Н.А., Слуцкая Т.Н., Холоша О.А. 1997. Исследование липидов мышечной ткани тихоокеанских лососей в период нерестовой миграции // Изв. ТИНРО. Т. 120. С. 184–187.

Рудченко А.Е. 2018. Роль трофических факторов в формировании жирнокислотного состава рыб, обитающих в водоемах Красноярского края: Автореф. дис. … канд. биол. наук. Красноярск: Сибирский федер. ун-т. 24 с.

Руководство по химическому анализу вод суши. 1973. Под ред. О.А. Алекина. Л.: Гидрометеоиздат. 286 с.

Справочник гидрохимика: рыбное хозяйство. 1991. Под ред. В.В. Сапожникова. М.: Агропромиздат. 224 с.

Сущик Н.Н. 2008. Роль незаменимых жирных кислот в трофометаболических взаимодействиях в пресноводных экосистемах (обзор) // Журнал общей биологии. Т. 69. № 4. С. 184–187.

Шевляков Е.А., Дубынин В.А., Зорбиди Ж.Х., Заварина Л.О., Попова Т.А., Артюхина Н.Б., Горин С.Л., Коваль О.О. 2013. Современное состояние лососевого комплекса реки Большой (Западная Камчатка): воспроизводство, промысел, управление // Изв. ТИНРО. Т. 174. С. 3–37.

Ahlgren G., Lundstedt L., Brett M., Forsberg C. 1990. Lipid composition and food quality of some freshwater phytoplankton for cladoceran zooplankters // J. Plankton Res. Vol. 12. P. 809–818.

Carreau J.P., Dubacq J.P. 1978. Adaptation of macro-scale method to the micro-scale for fatty-acid methyl

transesterification of biological lipid extracts // J. Chromatograph. Vol. 151. No. 3. P. 384–390.
Christie W.W. 1988. Equivalent chain-lengths of methyl ester derivatives of fatty acids on gas-chromatography – a reappraisal // J. Cromatogr. A. Vol. 447. № 2. P. 305–314.
Folch J., Lees M., Sloane-Stanley G.H. 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues (for brain, liver and muscle) // J. Biol. Chem. Vol. 226. № 1. P. 497–509.
Ghioni C., Bell J.C., Sargent J.R. 1996. Polyunsaturated fatty acids in neutral lipids and phospholipids of some freshwater insects // Comp. Biochem. Physiol. Vol. 114B. P. 161–170.
Heintz R.A., Nelson B.D., Hudson J.P., Larsen M., Holland L., Wipfli M.S. 2004. Marine subsidies in freshwater: effects of salmon carcasses on lipid class and fatty acid composition of juvenile coho salmon // Transactions of the American Fisheries Society. 133. P. 559–567.
Heintz R.A., Wipfli M.S., Hudson J.P. 2010. Identification of marine-derived lipids in juvenile coho salmon and aquatic insects through fatty acid analysis // Transactions of the American Fisheries Society. 139. P. 840–854.
Kelly J.R., Scheibling R.E. 2012. Fatty acids as dietary tracers in benthic food webs // Marine Ecology Progress. Series 446. P. 1–22.
Makhutova O.N., Shulepina S.P., Sharapova T.A., Dubovskaya O.P., Sushchik N.N., Baturina M.A., Pryanichnikova E.G., Kalachova G.S., Gladyshev M.I. 2016. Content of polyunsaturated fatty acids essential for fish nutrition in zoobenthos species // Freswater Science. 35 (4). P. 1222–1234.
Napolitano G.E. 1999. Fatty acids as trophic and chemical markers in freshwater ecosystems / In: Lipids in freshwater ecosystems. Springer-Verlag, New York. P. 21–44.
Pascal J.C., Ackman R.G. 1976. Long chain monoethylenic alcohol and acid isomers in lipids of copepods and capelin // Chem. Phys. Lipids. Vol. 16. № 3. P. 219–223.
Shaw N. 1974. Lipid composition as a guide to the classification of bacteria // In: Advances in Applied Microbiology. London, New York: Acad. Press, Vol. 17. P. 63–108.
Smith R.J., Hobson K.A., Koopman H.N., Lavigne D.M. 1996. Distinguishing between populations of fresh and salt-water harbour seals (*Phoca vitulina*) using stable-isotope ratios and fatty acid profiles // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 53. P. 272–279.
Thongrod J., Tareuchi T., Saton J., Watanabe T. 1990. Requirement of yamame *Oncorhynchus masou* for essential fatty acids // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. № 8. P. 1255–1269.
Torres-Ruiz M., Wehr J.D., Perrone A.A. 2010. Are netspinning caddisflies what they eat? An investigation using controlled diets and fatty acids // Journal of the North American Benthological Society. 29. P. 803–813.
Wipfli M.S., Baxter C.V. 2010. Linking ecosystems, food webs, and fish production: subsidies in salmonid watersheds // Fisheries. Vol. 35. № 8. P. 373–387.

REFERENCES

Vvedenskaya T.L., Ukolova T.K., Sviridenko V.D. Gydrochemical characterization of Bolshaya River, Kamchatka. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2006, vol. 8, pp. 158–165. (In Russian)
Gladyshev M.I., Lepskaya Ye.V., Sushchik N.N., Makhutova O.N., Kalacheva G.S. Differences in the fatty acid composition of downstream juveniles and adult sockeye salmon returned from the sea. *Doklady Akademii nauk*, 2010, vol. 430, no. 4, pp. 548–551. (In Russian)
Kalchenko E.I., Klimov A.V., Erokhin V.G., Shershneva V.I., Morozova A.V., Yureva M.I. Dynamics of the composition of fatty acids of juvenile chum and pink salmon in the course of autumn-winter seaward and oceanic migrations. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2013, vol. 30, pp. 89–99. (In Russian)
Kormilets O.N. 2019. *Zhirnyye kisloty v troficheskikh setyakh ekosistem vnutrennikh vod. Avtoref. Dis. dokt. biol. nauk* [Fatty acids in food webs of inland water ecosystems. Abstract of the thesis. dis. doc. Biol. Sciences]. Krasnoyarsk, 2019, 40 p.
Kuzishchin K.V., Gruzdeva M.A., Pavlov D.S., Malyutina A.M., Kucheryavyy A.V., Stenford D.A., Ellis B.K. Experience in using the method of stable isotopes $\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$ to study the trophic structure and productivity of ecosystems of salmon rivers in Kamchatka. Mater. XI Intern. scientific conf. *"Conservation of the biodiversity of Kamchatka and adjacent seas"* (Petropavlovsk-Kamchatsky, November 24–25, 2010). Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2010, pp. 132–135. (In Russian)
Kuzishchin K.V., Gruzdeva M.A., Stenford D.A., Morris M.P. Features of the processes of dispersion and destruction of Pacific salmon carcasses in the river system. On the issue of the significance of biogens of marine origin for the functioning of the ecosystems of salmon rivers in Kamchatka. Ma-

ter. XIII Intern. scientific conf. *"Conservation of the biodiversity of Kamchatka and adjacent seas"* (Petropavlovsk-Kamchatsky, November 14–15, 2012). Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2012, pp. 136–140. (In Russian)

Lepskaya Y.V., Kucheryavyy A.V. Dynamics of leaching of phosphorus and some metals from the bones of post-spawning sockeye salmon in the river and lake biotopes of the lake. *Chteniya pamyati V.Ya. Levanidova*, 2011, issue 5, pp. 293–299. (In Russian)

Makarchenko Ye.A. *Khironomidy Dalnego Vostoka SSSR* [Chironomids of the Far East of the USSR]. Vladivostok: BPI DVNTS AN SSSR, 1985, 210 p.

Metodicheskiye rekomendatsii po sboru i opredeleniyu zoobentosa pri gidrobiologicheskikh issledovaniyakh vodotokov Dalnego Vostoka Rossii [Guidelines for the collection and determination of zoobenthos during hydrobiological studies of watercourses in the Russian Far East]. Moscow: VNIRO, 2003, 52 p.

Monakov A.V. *Pitaniye presnovodnykh bespozvonochnykh* [Feeding of freshwater invertebrates]. Moscow: Rosselkhozakademiya, 1998, 318 p.

Murzina S.A., Nefedova Z.A., Nemova N.N. Influence of fatty acids (markers of food sources of fish) on the mechanisms of adaptation in high latitudes (Review). *Tr. Karelian scientific center of the Russian Academy of Sciences*, 2012, no. 2, pp. 18–25. (In Russian)

Tsalolikhin S.Ya. (Ed.) Opredelitel presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredelnykh territoriy [Key to freshwater invertebrates in Russia and adjacent territories]. Sankt-Peterburg: Nauka RAN, 1999, vol. 4, 1000 p.

Pokhodina M.A., Travina T.N., Sviridenko V.D., Rusanova V.A. Interannual variability of the content in the water of the river Bolshoy (Kamchatka) of biogenic elements (phosphorus and nitrogen) depending on hydrological conditions, as well as the composition and number of Pacific salmon entering the river. Sat. mater. Vseros. scientific conf. with international participation *"Water biological resources of Russia: state, monitoring, management"*, dedicated 85th anniversary of KamchatNIRO (October 3–26, 2017, Petropavlovsk-Kamchatsky). Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2017, pp. 275–278. (In Russian)

Romashina N.A., Slutskaya T.N., Kholosha O.A. Study of lipids in muscle tissue of Pacific salmon during spawning migration. *Izvestya TINRO*, vol. 120, pp. 184–187. (In Russian)

Rudchenko A.Ye. *Rol troficheskikh faktorov v formirovanii zhirnokislotnogo sostava ryb, obitayushchikh v vodoyemakh Krasnoyarskogo kraya. Avtoref. dis. kand. biol. nauk. Krasnoyarsk* [The role of trophic factors in the formation of the fatty acid composition of fish living in the reservoirs of the Krasnoyarsk Territory: Abstract of the thesis. Dis. cand. biol. sciences]: Sibirskiy feder. un-t, 2018, 24 p.

Alekin O.A. (Ed.) *Rukovodstvo po khimicheskomu analizu vod sushi* [Guide to the chemical analysis of land waters]. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1973, 286 p.

Sapozhnikov V.V. (Ed.) *Spravochnik gidrokhimika: rybnoye khozyaystvo* [Handbook of a hydrochemist: fisheries], 1991. Moscow: Agropromizdat. 224 p.

Sushchik N.N. The role of essential fatty acids in trophometabolic interactions in freshwater ecosystems (review). *Journal of General Biology*, 2008, vol. 69, no. 4, pp. 184–187. (In Russian)

Shevlyakov E.A., Dubynin V.A., Zorbidi Zh.Kh., Zavarina L.O., Popova T.A., Artuhina N.B., Gorin S.L., Koval O.O. Modern state of salmon complex in the Bolshaya River (West Kamchatka): reproduction, fishery, management. *Izvestya TINRO*, vol. 174, pp. 3–37. (In Russian)

Ahlgren G., Lundstedt L., Brett M., Forsberg C. Lipid composition and food quality of some freshwater phytoplankton for cladoceran zooplankters. *J. Plankton Res.*, 1990, vol. 12, pp. 809–818.

Carreau J.P., Dubacq J.P. Adaptation of macro-scale method to the micro-scale for fatty-acid methyl transesterification of biological lipid extracts. *J. Chromatograph*, 1978, vol. 151, no. 3, pp. 384–390.

Christie W.W. Equivalent chain-lengths of methyl ester derivatives of fatty acids on gas-chromatography – a reappraisal. *J. Cromatograph*, 1988, vol. 447, no. 2, pp. 305–314.

Folch J., Lees M., Sloane-Stanley G.H. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues (for brain, liver and muscle). *J. Biol. Chem.,* 1957, vol. 226, no. 1, pp. 497–509.

Ghioni C., Bell J.C., Sargent J.R. Polyunsaturated fatty acids in neutral lipids and phospholipids of some freshwater insects. Comp. Biochem. Physiol., 1996, vol. 114B, pp. 161–170.

Heintz R.A., Nelson B.D., Hudson J.P., Larsen M., Holland L., Wipfli M.S. Marine subsidies in freshwater: effects of salmon carcasses on lipid class and fatty acid composition of juvenile coho salmon. *Transactions of the American Fisheries Society*, 2004, vol. 133, pp. 559–567.

Heintz R.A., Wipfli M.S., Hudson J.P. Identification of marine-derived lipids in juvenile coho salmon and aquatic insects through fatty acid analysis. *Transactions of the American Fisheries Society*, 2010, 139, pp. 840–854.

Kelly J.R., Scheibling R.E. Fatty acids as dietary tracers in benthic food webs. *Marine Ecology Progress*, 2012, series 446, pp. 1–22.
Makhutova O.N., Shulepina S.P., Sharapova T.A., Dubovskaya O.P., Sushchik N.N., Baturina M.A., Pryanichnikova E.G., Kalachova G.S., Gladyshev M.I. Content of polyunsaturated fatty acids essential for fish nutrition in zoobenthos species. *Freswater Science*, 2016, 35 (4), pp. 1222–1234.
Napolitano G.E. Fatty acids as trophic and chemical markers in freshwater ecosystems. In: *Lipids in freshwater ecosystems*. Springer-Verlag, New York. 1999, pp. 21–44.
Pascal J.C., Ackman R.G. Long chain monoethylenic alcohol and acid isomers in lipids of copepods and capelin. *Chem. Phys. Lipids*, 1976, vol. 16, no. 3, pp. 219–223.
Shaw N. Lipid composition as a guide to the classification of bacteria. In: Advances *in Applied Microbiology*. London, New York: Acad. Press, 1974, vol. 17, pp. 63–108.
Smith R.J., Hobson K.A., Koopman H.N., Lavigne D.M. 1996. Distinguishing between populations of fresh and salt-water harbour seals (*Phoca vitulina*) using stable-isotope ratios and fatty acid profiles. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1996, vol. 53, pp. 272–279.
Thongrod J., Tareuchi T., Saton J., Watanabe T. Requirement of yamame *Oncorhynchus masou* for essential fatty acids. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1990, no. 8, pp. 1255–1269.
Torres-Ruiz M., Wehr J.D., Perrone A.A. Are netspinning caddisflies what they eat? An investigation using controlled diets and fatty acids. *Journal of the North American Benthological Society*, 2010, 29, pp. 803–813.
Wipfli M.S., Baxter C.V. Linking ecosystems, food webs, and fish production: subsidies in salmonid watersheds. *Fisheries*, 2010, vol. 35, no. 8, pp. 373–387.

Информация об авторах
Е.И. Кальченко — канд. биол. наук, ст. н. с. Камчатского филиала ВНИРО (КамчатНИРО)
Т.Н. Травина — вед. специалист Камчатского филиала ВНИРО (КамчатНИРО)
М.А. Походина — ст. специалист Камчатского филиала ВНИРО (КамчатНИРО)
Н.А. Растягаева — зав. сектором Камчатского филиала ВНИРО (КамчатНИРО)
А.А. Попков — гл. специалист Тихоокеанского филиала ВНИРО (ТИНРО)
Information about the authors
Elena I. Kalchenko – Ph. D. (Biology), Senior Researcher (KamchatNIRO)
Tatiana N. Travina – Leading Specialist (KamchatNIRO)
Maria A. Pokhodina – Senior Specialist (KamchatNIRO)
Nadezhda A. Rastyagaeva – Head of Division (KamchatNIRO)
Alexander A. Popkov – Principal Specialist (TINRO)

Статья поступила в редакцию: 19.09.2022
Одобрена после рецензирования: 28.10.2022
Статья принята к публикации: 02.12.2022