

## Передача физиологически ценных веществ от фитопланктона к зоопланктону в пресноводных водоемах (обзор)

И. Ю. ФЕНЁВА<sup>1</sup>, Е. Г. САХАРОВА<sup>2</sup>, \*, А. В. КРЫЛОВ<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН  
119071, Москва, Ленинский просп., 33

<sup>2</sup>Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН  
152742, пос. Борок

\*E-mail: [katya.sah@mail.ru](mailto:katya.sah@mail.ru)

Статья поступила 12.01.2022

После доработки 20.01.2022

Принята к печати 21.01.2022

### АННОТАЦИЯ

В пресноводных экосистемах эффективность передачи веществ от фитопланктона к зоопланктону, выражаемая через отношение продукции этих веществ в зоопланктоне к их продукции в фитопланктоне, определяет функционирование вышестоящих трофических уровней. Помимо углерода первичные продуценты передают вверх по трофической цепи физиологически ценные вещества (ФЦВ), включая полиненасыщенные жирные кислоты, азот и фосфор. Эффективность передачи этих веществ в природе сильно варьируется в зависимости от факторов среды, что отражается на качестве биологических ресурсов. Целью настоящего обзора было проанализировать механизмы, регулирующие эффективность передачи ФЦВ от фитопланктона к зоопланктону, и выделить основные потенциальные факторы, которые могут влиять на эффективность их передачи.

**Ключевые слова:** эффективность передачи веществ, полиненасыщенные жирные кислоты, эйкозапентаеновая кислота, докозагексаеновая кислота, азот, фосфор.

### ФИЗИОЛОГИЧЕСКИ ЦЕННЫЕ ВЕЩЕСТВА, ПЕРЕДАЮЩИЕСЯ ОТ ФИТОПЛАНКТОНА К ЗООПЛАНКТОНУ

Функционирование трофических сетей в пресноводных экосистемах зависит от эффективности транспорта физиологически ценных веществ (ФЦВ) от продуцентов к вышестоящим трофическим уровням. При передаче углерода вверх по трофической сети часть вещества теряется в связи с тем, что не вся

биомасса предыдущего трофического уровня усваивается консументами. Примерно 10 % углерода передается от одного трофического уровня к следующему [Lindeman, 1942]. Помимо углерода (С) по трофическим сетям передаются ФЦВ, к которым относятся полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК), включая эйкозапентаеновую (ЭПК, 20:5 омега-3) и докозагексаеновую (ДГК, 22:6 омега-3) кислоты, азот (N) и фосфор (P). В природе часто

создается дефицит ФЦВ в пищевых ресурсах для зоопланктона. Это связано с тем, что существует большое расхождение между их содержанием в пище и потребностями зоопланктона [Stern, Hessen, 1994; Brett, Müller-Navarra, 1997; Twining et al., 2016]. Поэтому важно знать, с какой эффективностью передаются ФЦВ от фитопланктона к зоопланктону, так как от этого зависит качество зоопланктона как ресурса для вышестоящих трофических уровней.

### **Жирные кислоты**

Жирные кислоты – это биоактивные молекулы, которые ответственны за множество функций в организмах. Некоторые из них используются для катаболизма, другие – для физиологических процессов [Bell, Tocher, 2009; Taipale et al., 2011]. В частности, ПНЖК в составе фосфолипидов используются как строительный материал для клеточных мембран. Планктонные сообщества – это основные поставщики жизненно важных ПНЖК вверх по трофической цепи, в частности к рыбам. ДГК относится к приоритетным кислотам. Эта критически необходимая молекула для осуществления репродуктивных функций у рыб [Izquierdo et al., 2001] входит в состав мембран клеток нервных тканей. Ее дефицит может приводить к потере зрения у рыб [Bell et al., 1995]. ЭПК участвует в производстве гормоноподобных биологически активных веществ – эйкозаноидов [Heckmann et al., 2008; Schmitz, Ecker, 2008], которые служат для регуляции работы сердечно-сосудистой системы, свертывания крови и иммунного ответа у рыб. Они также могут использоваться для синтеза ДГК [Jardine et al., 2020]. Неоднократно показано, что дефицит ЭПК ограничивает рост и размножение дафний [Martin-Creuzburg et al., 2010; Sperfeld, Wacker, 2011].

### **Азот и фосфор**

Азот и фосфор определяют физиологию консументов [Frost et al., 2005; Wagner et al., 2013]. Для консументов важны стехиометрические соотношения между С, N и P. Несответствия стехиометрических соотношений С : N : P в пищевых ресурсах физиологическим потребностям зоопланктона могут влиять

на синтез липидов, протеинов и нуклеиновых кислот [Wagner et al., 2015]. Такие изменения в метаболизме влекут за собой снижение в скоростях индивидуального роста, размножения и выживаемости [Stern, 1993; Frost et al., 2005]. Соотношение С : P в природе часто превышает пороговые значения, т. е. уровень, при котором начинается лимитирование продукции ракообразных фосфором.

Целью настоящего обзора было проанализировать механизмы, регулирующие эффективность передачи ФЦВ от фитопланктона к зоопланктону, и выделить основные потенциальные факторы, которые могут влиять на эффективность их передачи. Эффективность передачи ФЦВ зависит от их содержания (т. е. их массы, приходящейся на единицу углерода) и продукции как в фитопланктоне, так и зоопланктоне.

### **СОДЕРЖАНИЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИ ЦЕННЫХ ВЕЩЕСТВ В ФИТОПЛАНКТОНЕ**

#### **Жирные кислоты**

Жирно-кислотный профиль в фитопланктоне меняется в широких пределах и может зависеть как от таксономической структуры, так и от условий среды. М. И. Гладышев и соавт. [Gladyshev et al., 2007] показали, что изменения показателей качества пищи в эвтрофном водохранилище Бугач, измеряемых в содержании ФЦВ и стехиометрических соотношениях, были связаны в большей степени с динамикой таксономической структуры фитопланктона, чем с условиями среды. В частности, в состав цианобактерий *Anabaena flos-aquae* (Lyngb.) Breb. входила только  $\alpha$ -линоленовая кислота 18:3  $\omega$ -3 (АЛК), диатомовые водоросли *Stephanodiscus* spp. включали преимущественно ЭПК, а динофлагелляты *Peridinium* sp. были особенно богаты ДГК. Данные этой работы свидетельствуют о том, что разные виды водорослей имеют специфическую структуру элементного состава и состава ПНЖК. Таким образом, можно заключить, что качество пищевых ресурсов в большей степени зависит от таксономического состава фитопланктона.

На видоспецифичность жирно-кислотного профиля в водорослях обращали внимание и другие исследователи [Strandberg et al., 2015]. Показано, что для динофитовых водорослей

характерно высокое содержание ДГК [Ahlgren et al., 1997; Sushchik et al., 2004; Gutseit et al., 2007]. Диатомовые водоросли отличаются высоким содержанием ЭПК, которое может достигать 30 % от суммы ЖК [Caramujo et al., 2008; Breuer et al., 2013; Bellou et al., 2014], тогда как в криптофитовых и динофитовых водорослях содержание ЭПК не превышает 10 % [Ahlgren et al., 1992; Taipale et al., 2013]. Для криптофитовых водорослей характерна стириновая кислота 18:4 омега-3 (СТД) [Ahlgren et al., 1992]. Цианобактерии не могут синтезировать ПНЖК с длиной цепи более 18 углеродных атомов, однако синтезируют ПНЖК с 18 атомами углерода [Tocher et al., 1998]. Кроме того, содержание ПНЖК может сильно варьироваться и в пределах одной таксономической группы. Н. Н. Сущик и соавт. [Sushchik et al., 2004] показали, что два вида диатомовых водорослей сильно различались в содержании ЭПК. В частности, содержание ЭПК в диатомовых водорослях *Cyclotella atomus* Hust. и *C. meneghiniana* Kutz. было незначительным, в то время как *Stephanodiscus hantzschii* Grun. и *S. minutulus* (Kutz.) Cleve & Moller вносили большой вклад в общее содержание ЭПК в сестоне. Среди цианобактерий два вида – *Anabaena flos-aquae* Bréb. ex Born. & Flauh. и *Planktothrix agardhii* (Gom.) Anagn. & Kom. – показывали высокую корреляцию с АЛК, а в двух других видах – *Aphanizomenon flos-aquae* Ralf. ex Born. & Flah. и *Microcystis aeruginosa* (Kütz.) Kütz. – эта ЖК отсутствовала. В своей диссертации О. Н. Кормилец [2019] отмечала высокую вариабельность ЖК состава в зависимости от видовой принадлежности и местообитания. Например, пресноводные золотистые микроводоросли синтезируют в большом количестве ЖК семейства *n*-3 и *n*-6, тогда как морские виды Chrysophyceae, в отличие от пресноводных, бедны жирными кислотами семейства *n*-6.

Видоспецифические различия в составе ЖК в водорослях связаны с тем, что разные таксоны различаются набором ферментов (десатураз), и поэтому они синтезируют разные ЖК [Gugger et al., 2002; Dijkman, Kromkamp, 2006; Kelly, Scheibling, 2012; Galloway, Winder, 2015]. Наличие определенного набора десатураз определяется генотипом. Хотя различия в составе ЖК и стехиометрических соотношениях между таксонами боль-

шие, варьирование этих параметров возможно и в зависимости от условий среды.

В стрессовых условиях количество ПНЖК сокращается. Например, повышение температуры приводит к понижению содержания ПНЖК как в цианобактериях, так и в водорослях [Sushchik et al., 2003]. Глобальное потепление климата может приводить к снижению продукции ПНЖК в результате способности клеток водорослей к гомеовискозной адаптации, т. е. поддержание постоянной вязкости клеточных мембран за счет снижения доли ПНЖК в липидах при повышении температуры окружающей среды [Guschina, Harwood, 2006; Hixson, Arts, 2016]. В подтверждение этому Хиксон и Артс [Hixson, Arts, 2016] обнаружили значимую отрицательную корреляцию доли длинноцепочечных ПНЖК омега-3 от общего количества ЖК в клетках водорослей с увеличением температуры воды, при этом доли ЖК омега-6 и насыщенных ЖК, наоборот, возрастали. На основе линейных регрессионных моделей авторы предсказали, что при повышении температуры воды на 2,5 °C продукция ЭПК в мире сократится на 8,2 %, а ДГК – на 27,8 %. Под воздействием низких температур, наоборот, ожидается возрастание ПНЖК в клеточных мембранах в результате индукции синтеза соответствующих десатураз [Guschina, Harwood, 2006]. Кроме того, при повышении температуры основные продуценты ПНЖК (диатомовые, криптофитовые и динофитовые водоросли) могут сменяться на малоценные цианобактерии, которые не продуцируют ЭПК и ДГК [Caramujo et al., 2008]. Следовательно, в результате повышения температуры снижение ПНЖК может быть вызвано двумя причинами – сменой таксономического состава и подавлением синтеза десатураз. Помимо температуры, активность десатураз может индуцироваться под влиянием высоких концентраций кислорода в воде. При повышении температуры концентрация растворенного кислорода падает, что ведет к еще большему подавлению активности десатураз. Эти два указанных фактора могут усиливать друг друга [Strandberg et al., 2015].

### Стехиометрические отношения

Редфилд [Redfield, 1934] впервые обратил внимание на то, что у морских водорослей

в среднем соотношение  $N : P$  составляет 16 : 1. В дальнейшем многие исследователи свидетельствовали, что это соотношение далеко не постоянно, а меняется в зависимости от видовой принадлежности и условий среды [Klausmeier et al., 2004]. Например, показано, что для *Chlorella vulgaris* Beijer соотношение  $N : P$  в биомассе колебалось от 15 до 42, а для *Scenedesmus obliquus* (Turp.) Kütz. – от 7 до 32 [Beuckels et al., 2015]. Содержание  $N$  и  $P$  в клетках водорослей варьируется в широких пределах [Sternier, Hessen, 1994]. Так, содержание  $P$  может изменяться в клетках водорослей в диапазоне от 0,03 % до более чем 3 % от сухой массы, а  $N$  – от 3 до 12 % [Reynolds, 2006].

Рэйнолдс [Reynolds, 2006] отмечал, что рост фитопланктона регулируется не одним элементом,  $N$  или  $P$ , а, возможно, их солимитированием. В этой работе указывалось, что при концентрациях растворенного неорганического  $P$  ниже 3–10 мкг/л, а растворенного  $N$  ниже 100–130 мкг/л рост фитопланктона лимитируется. Это своего рода пороговые концентрации биогенных элементов, ниже которых происходит замедление роста фитопланктона. Разные виды водорослей имеют свои видоспецифические потребности и, следовательно, свои пороговые концентрации. В подтверждение этому А. П. Левич и Н. Г. Булгаков [Levich, Bulgakov, 1992] показали, что меняя  $N : P$  можно изменять таксономическую и размерную структуры фитопланктона. Высокие значения  $N : P$  (20–50) благоприятствовали развитию протококковых водорослей, в то время как снижение  $N : P$  до 5–10 приводило к доминированию в сообществе цианобактерий [Булгаков, Левич, 1995]. Авторами был сделан вывод, что соотношение концентраций биогенных элементов в среде следует признать самостоятельным абиотическим фактором, который регулирует таксономическую и размерную структуру фитопланктона, тем самым меняя его качества как пищевого ресурса для зоопланктона.

Взаимосвязь  $N$  и  $P$  можно объяснить тем, что ассимиляция  $P$  водорослями зависит от концентрации растворенного неорганического  $N$ , тогда как ассимиляция  $N$  не зависит от концентрации неорганического  $P$  [Beuckels et al., 2015], что объясняется разными функциями  $N$  и  $P$  в клеточном метаболиз-

ме [Loladze, Elser, 2011]. В микроводорослях азот в основном требуется для синтеза белков. При его дефиците снижается синтез белков, что приводит к уменьшению количества рибосом и рибосомных РНК. Поскольку большая часть  $P$  в клетке хранится в рибосомной РНК, уменьшение количества рибосом приводит к снижению потребностей в  $P$  [Beuckels et al., 2015]. Таким образом, при снижении ассимиляции  $N$  будет снижаться и ассимиляция  $P$ .

Содержание  $N$  и  $P$  в фитопланктоне возрастает с увеличением концентрации неорганических соединений этих элементов в среде [Sternier, Elser, 2002; Beuckels et al., 2015]. Кроме того, при избыточных концентрациях  $N$  и  $P$  водоросли могут запастись впрок питательные вещества [Eixler et al., 2006]. Диатомовые водоросли накапливают нитраты в центральной вакуоли [Corpens et al., 2014]. Некоторые виды способны накапливать  $P$  до уровня 3 % от сухой массы в виде гранул полифосфата [Eixler et al., 2006; Powell et al., 2009].

Кроме того, стехиометрические соотношения могут зависеть от размера клеток [Finkel et al., 2010], так как размер клетки влияет как на поглощение элементов, так и на их усвоение [Schulhof et al., 2019]. Мелкие клетки более эффективно усваивают биогенные элементы в условиях их дефицита благодаря более высокому отношению площади поверхности клетки к ее объему и более тонкому диффузному пограничному слою по сравнению с крупными клетками. Зато крупные клетки способны запастись больше биогенных элементов. Поэтому мелкие водоросли получают конкурентное преимущество в условиях низкой трофности, в то время как крупные водоросли более конкурентоспособны в среде с высокой трофностью и резко меняющимися концентрациями биогенных элементов [Edwards et al., 2011; Cloern, 2018]. Шульхов и соавт. [Schulhof et al., 2019] установили, что при низкой трофности  $C : P$  мелкой фракции (<30 мкм) водорослей было ниже, чем у крупной фракции (>30 мкм). При повышении трофности  $C : P$  крупной фракции водорослей снижалось, в то время как  $C : P$  мелкой фракции не изменялось, что свидетельствовало о большей чувствительности крупных клеток к концентрации неорганического фосфора в среде.

Следует отметить, что содержание биогенных элементов в водорослях зависит от температуры [Schulhof et al., 2019]. Потепление

климата иногда приводит к понижению соотношений C : P и N : P в водорослях, что связано с увеличением концентраций биогенных элементов в среде в результате повышения скорости их регенерации консументами или микробными сообществами при увеличении температуры [Velthuis et al., 2017]. Потепление может оказывать и противоположные эффекты, т. е. повышать N: P в фитопланктоне, что объясняется повышением скорости биосинтеза протеинов и снижением количества рибосом [Toseland et al., 2013]. Таким образом, стехиометрические соотношения в фитопланктоне зависят не только от таксономической принадлежности, но и от абиотических факторов.

#### СОДЕРЖАНИЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИ ЦЕННЫХ ВЕЩЕСТВ В ЗООПЛАНКТОНЕ

##### *Жирные кислоты*

Зоопланктон может синтезировать только некоторые ПНЖК, тогда как основную часть ПНЖК зоопланктон должен получать с пищей. Например, дафнии синтезируют только 0,5 % ЭПК из липоевой кислоты [Twining et al., 2016]. Поэтому состав ПНЖК консументов может зависеть от их содержания в пищевых ресурсах. Хессен и Леу [Hessen, Leu, 2006] проводили исследования состава жирных кислот в зоопланктоне и сестоне. Результаты этого исследования достоверно свидетельствовали, что жирно-кислотный профиль в дафниях различался между озерами с разной таксономической структурой фитопланктона, при этом состав ЖК коррелировал с таксономическим составом фитопланктона. Однако содержание ЭПК в дафниях превышало содержание ЭПК в фитопланктоне в среднем в 1,7 раза, в то время как содержание ДГК в дафниях было в 0,08 раза ниже, чем в сестоне. Следовательно, дафнии могут регулировать содержание ПНЖК. В этой связи следует отметить, что ветвистоусым ракообразным требуется больше ЭПК и меньше ДГК, чем веслоногим ракообразным [Desvillettes et al., 1997b; Weers et al., 1997; Ballantyne et al., 2003; Brett et al., 2009; Ravet et al., 2010; Gladyshev et al., 2015]. Поэтому при доминировании дафний в зоопланктоне наблюдается высокое содержание ЭПК и низкое содержание ДГК.

Неоднократно отмечалось, что зоопланктон обладает гомеостазом [Hessen, Leu, 2006], т. е. способен сохранять относительно постоянный элементный и биохимический состав. Поэтому у зоопланктона могли в процессе эволюции выработаться механизмы, которые регулируют содержание ФЦВ в их организмах. Существуют разные механизмы увеличения содержания этих веществ в зоопланктоне.

Незаменимые ЖК, т. е. которые не синтезируются зоопланктоном *de novo*, часто не поступают в нужном количестве с пищей, но они могут накапливаться в тканях беспозвоночных и даже превышать их содержание в пищевых ресурсах. Тайпале и соавт. [Taipale et al., 2011] исследовали, как регулируются ПНЖК у ветвистоусых ракообразных. Когда дафниям меняли высококачественный корм (*Cryptomonas ozolinii* Skuja) на менее качественный (*Scenedesmus obliquus*), дафнии начинали избирательно удерживать ЭПК и арахидоновую кислоту 20:4 омега-6 (АРК), т. е. более физиологически ценные ЖК. Изотопным методом с применением  $\delta^{13}\text{C}$  удалось показать, что ЭПК и АРК могут синтезироваться в организме *Daphnia magna* (Straus, 1820) из предшественников ЖК, получаемых вместе с пищей. Молекулы одних ЖК конвертируются в другие ЖК путем удлинения углеродной цепи или за счет образования ненасыщенных связей в результате десатурации [Dalsgaard et al., 2003; Brett et al., 2009]. В синтезе участвуют ферменты, удлиняющие углеродную цепь (элонгазы), и десатуразы [Гладышев, 2012]. Таким образом, дафнии могут повышать содержание физиологически ценных ЖК за счет их биосинтеза при ухудшении качества пищевых ресурсов.

Разные таксоны по-разному регулируют состав и содержание ПНЖК. Например, циклопы накапливают преимущественно ДГК [Desvillettes et al., 1997a], диаптомусы конвертируют ЭПК в ДГК [Ravet et al., 2010], а ветвистоусые ракообразные биосинтезируют ЭПК и АРК из предшественников [Kainz et al., 2004; Ravet et al., 2010; Taipale et al., 2011]. Из всех ЖК наибольшим коэффициентом накопления в гетеротрофах относительно других ЖК характеризуется ДГК, так как эта кислота, в отличие от менее ценных ЖК, не катаболизируется для получения энергии

[Jardine et al., 2020]. По своим свойствам ДГК не подходит в качестве субстрата для  $\beta$ -окисления. Показано, что содержание ДГК в зоопланктоне превосходит ее содержание в сестоне в большей степени, чем у других ЖК, включая ЭПК [Сахарова и др., 2021; Feniova et al., 2021]. Следует отметить, что АЛК, которую могут синтезировать цианобактерии, у ракообразных может конвертироваться в ЭПК. Поэтому нетоксичные цианобактерии могут поддерживать рост дафний.

Возможны и другие механизмы повышения содержания ПНЖК в зоопланктоне. Избирательность потребления более ценных по качеству пищевых частиц характерна в основном для веслоногих ракообразных [de Mott, 1986]. Известно, что спектр потребляемых пищевых частиц рачками-фильтраторами ограничивается только их размерами [Sommer, Sommer, 2006]. Избирательно отфильтровывать пищевые частицы более высокого качества они не могут, однако фитопланктон распределен вертикально так, что самые ценные водоросли (криптофитовые) часто преобладают в металимнионе, где могут сосредотачиваться и рачки-фильтраторы [Burns et al., 2011]. Ветвистоусые ракообразные также могут по-разному усваивать пищевые частицы, в результате чего питание ракообразных фильтраторов может быть селективным [Feniova et al., 2018]. В пользу селективного питания зоопланктона свидетельствуют данные по изотопному составу ( $\delta^{13}\text{C}$ ) зоопланктона и фитопланктона, полученные в олиготрофных, мезотрофных, эвтрофных и дистрофных озерах [Taipale et al., 2016]. В этой работе с помощью анализа стабильных изотопов показано, что  $\delta^{13}\text{C}$  ракообразных не коррелировал с  $\delta^{13}\text{C}$  фитопланктона, а коррелировал с  $\delta^{13}\text{C}$  отдельных таксонов водорослей. Селективность в выборе пищевого ресурса была также показана в полевых и экспериментальных условиях М. И. Гладышевым и соавт. [Gladyshev et al., 1999], которые показали, что *Ceriodaphnia quadrangula* (O. F. Müller, 1785) предпочтительнее выедала *Cryptomonas erosa* Ehr., хотя это был не единственный пищевой ресурс в среде.

### Стехиометрические отношения

Стехиометрические соотношения N : C и P : C у видов зоопланктона варьируются в уз-

ких пределах, т. е. эти параметры более стабильны в зоопланктоне, чем в фитопланктоне [Sterner, 1989; Hessen, 1990; Andersen, Hessen, 1991; Дубовская, 2009]. Таким образом, можно говорить о том, что зоопланктонные виды характеризуются гомеостазом элементных соотношений [Sterner, 1990; Дубовская, 2009]. У пресноводного зоопланктона атомные соотношения C : N : P видоспецифичны и меняются в небольших пределах. Так, у *Acanthodiptomus denticornis* (Wierzejski, 1887) это соотношение в среднем равно 212 : 39 : 1, а у *Daphnia longispina* (O. F. Müller, 1776) – 85 : 14 : 1 [Andersen, Hessen, 1991]. В этом же исследовании показано, что различия в содержании азота (N : C) между видами зоопланктона меньше, чем различия в содержании фосфора (P : C). Так, содержание P возрастало в ряду *Acanthodiptomus denticornis*, *Heteroscoptes saliens* (Lilljeborg, 1863), *Bosmina longispina* (Leydig, 1860), *Holopedium gibberum* (Zaddach, 1855), *Diaphanosoma brachyurum* (Liévin, 1848) и *Daphnia longispina*.

Следует добавить, что крупные и мелкие виды ветвистоусых ракообразных (семейство Daphniidae) различаются стехиометрическими соотношениями. А именно, крупные дафнии имеют более низкое C : P, и, следовательно, они более чувствительны к лимитированию фосфором, чем мелкие виды этого семейства, например *Ceriodaphnia* sp., которые, наоборот, более чувствительны к лимитированию азотом [Elser et al., 1996, 2000; Iwabuchi, Urabe, 2010]. Таким образом, содержание этих элементов у ветвистоусых ракообразных в основном определяются их таксономическим составом.

Содержание N и P в зоопланктоне, также как и ПНЖК, часто превышает содержание этих элементов в пищевых ресурсах [Urabe, Watanabe, 1992]. При дефиците N и P в пище ракообразные могут концентрировать эти элементы в своих тканях для удовлетворения своих потребностей. В экспериментальных мезокосмах М. Карпович и соавт. [Karpowicz et al., 2019] показали, что наблюдалось несоответствие в соотношениях C : P и C : N между фитопланктоном и зоопланктоном. Например, C : P в зоопланктоне было в 2–3 раза ниже, чем в сестоне. Повышение содержания P в зоопланктоне сопровождалось понижением концентрации фосфатов в воде. Таким образом,

авторами был сделан вывод о том, что зоопланктон может аккумулировать Р, выступая, таким образом, своего рода резервуаром фосфора. Следует отметить, что Р аккумулируется в большей степени в тканях ветвистоусых ракообразных по сравнению с веслоногими ракообразными. Так, растительноядные ветвистоусые ракообразные *Bosmina*, *Diaphanosoma*, *Holopedium* и особенно *Daphnia* содержат до 2 % Р от сухой массы, тогда как у пресноводных веслоногих ракообразных варьируется в пределах 0,4–0,8 % от сухой массы [Sternier, Hessen, 1994].

На стехиометрические отношения могут влиять абиотические факторы. Повышение температуры приводит к снижению С : Р в результате понижения запасов С в тканях ракообразных, что приводит к изменениям в метаболизме Р [Prater et al., 2018]. Помимо температуры на метаболизм животных могут влиять и другие факторы, например, освещенность, CO<sub>2</sub>, хищничество, паразитизм и др. [Prater et al., 2018]. Таким образом, стехиометрия зоопланктона может меняться в течение сезона. Влияние абиотических и биотических факторов на метаболизм животных объясняет часто наблюдаемые расхождения в биохимическом и элементном составе зоопланктона из разных мест обитания. Однако эти расхождения меньше, чем между разными таксонами.

Существуют разные механизмы регуляции относительного постоянства стехиометрических элементных соотношений в зоопланктоне, например, за счет увеличения скорости питания или удержания этих элементов в тканях при дефиците N или Р [Sternier, Elser, 2002]. Излишки N или Р могут выделяться вместе с продуктами жизнедеятельности [Sternier, Hessen, 1994; Sternier, Elser, 2002]. Согласно концепции пороговых элементных соотношений (threshold elemental ratio, TER), элемент, в котором организм испытывает наибольший недостаток, ассимилируется с большей эффективностью. В природе часто наблюдается недостаток Р для зоопланктона. Поэтому Р нередко ассимилируется со 100%-й эффективностью, тогда как С – с 60%-й, причем эффективность ассимиляции С линейно убывает с возрастанием С : Р [Hessen et al., 2013]. Выделения Р могут прекращаться совсем, если соотношение С : Р

в пищевых ресурсах начинает превышать 320–430, т. е. при низком содержании Р [Olsen et al., 1986; Karpowicz et al., 2019]. Еще один способ регуляции стехиометрических соотношений – это удаление излишков С в процессе дыхания или его выделение вместе с органическими продуктами жизнедеятельности. Кроме того, избыточный С может или не ассимилироваться в кишечнике, или накапливаться в виде липидов. Таким образом, зоопланктон способен повышать содержание ФЦВ в своих тканях в результате регуляции скорости потребления пищи, метаболических и физиологических процессов.

#### ПРОДУКЦИЯ ФЦВ В ФИТОПЛАНКТОНЕ И ЗООПЛАНКТОНЕ

Поскольку эффективность передачи ФЦВ от фитопланктона к зоопланктону определяется как отношение их продукции в зоопланктоне к их продукции в фитопланктоне, то чем выше продукция ФЦВ в зоопланктоне, тем выше эффективность передачи веществ. В пресноводных экосистемах, за исключением олиготрофных водоемов, количество С редко лимитирует рост ракообразных [White, 1993]. Поэтому в мезотрофных и эвтрофных условиях продукция зоопланктона может лимитироваться ПНЖК [Müller-Navarra et al., 2000, 2004; Persson et al., 2007], Р и N [Prater et al., 2018].

Пратер и соавт. [Prater et al., 2018] полагают, что стехиометрические соотношения могут влиять на продукцию дафний. Проведенные полевые исследования в двух озерах в Онтарио (Канада), отличавшихся фосфорной нагрузкой, показали, что стехиометрические соотношения в пищевых ресурсах влияли на продукцию дафний в озере с низкой фосфорной нагрузкой [Prater et al., 2018]. Продукция дафний в этом озере возрастала при понижении С : Р в пищевых ресурсах дафний. В озере с высокой фосфорной нагрузкой и фитопланктоном с низким С : Р продукция дафний не коррелировала с соотношением С : Р в пищевых ресурсах. Таким образом, стехиометрические соотношения могут влиять на продукцию дафний только в диапазоне низкого содержания Р в пищевых ресурсах, т. е. в озерах низкой трофности. Поэтому по мере возрастания трофности контроль за продукцией

дафний будет переходить к физическим факторам, например, температуре, или биохимии, включая ЖК. Поэтому в олиготрофных условиях следует ожидать лимитирование биогенными элементами, а в эвтрофных условиях регуляция продукции будет осуществляться биохимическим составом ресурсов. Стернер [Sterner, 1997] также обратил внимание на то, что факторы, регулирующие зоопланктонные сообщества, сменяют друг друга в зависимости от условий среды. Если дафнии голодают, т. е. не хватает С, то их рост лимитируется С, если С не лимитирует рост, то продукция дафний начинает зависеть от качества пищи.

Пратер и соавт. [Prater et al., 2018] показали, что стехиометрические соотношения в фитопланктоне влияют на продукцию зоопланктона в комбинации с температурой. В оз. Вулф (Онтарио, Канада) с низкой фосфорной нагрузкой продукция планктонных ракообразных коррелировала как с качеством пищи (С : Р), так и с температурой. Наибольшая продукция зоопланктона наблюдалась при низких С : Р и умеренных температурах. Таким образом, влияние температуры может модифицировать механизмы влияния стехиометрических соотношений на продукцию зоопланктона, что может приводить к сезонным изменениям их продукции.

Хессен и соавт. [Hessen et al., 2013] обратили внимание на то, что расхождение между фитопланктоном и зоопланктоном в содержании Р больше, чем в содержании N. Причиной этому может быть то, что С : Р в фитопланктоне меняется в более широком диапазоне, чем С : N, и то, что Р непосредственно влияет на скорость роста зоопланктонных организмов [Hessen et al., 2013]. Разные представители зоопланктона по-разному реагируют на лимитирование Р и N. Так, показано, что биомасса дафний, которые содержат больше Р в своих тканях, достоверно коррелирует с концентрацией минерального Р [Andersen, Hessen, 1991; Hessen, 1992]. Веслоногие ракообразные, которые характеризуются более высоким содержанием N, лучше коррелируют с концентрацией минерального N. Поэтому при лимитировании каким-либо элементом, т. е. N или Р, преимущество получают виды, которые менее в них нуждаются. В результате смены лимитирова-

ния между N или Р, которое нередко наблюдается в природе, может измениться видовая структура зоопланктона, что в свою очередь вызовет изменения во вторичной продукции и эффективности переноса веществ от фиток зоопланктону [Sterner, 1993].

Лимитирование вторичной продукции ПНЖК, которые они получают вместе с пищей, объясняется тем, что в природе наблюдается огромное несоответствие между потребностями в этих веществах гетеротрофов и их содержанием в пище [Twining et al., 2016]. Показано, что для повышения продукции зоопланктона необходимо высокое содержание ЭПК, ДГК и АРК в пище [Brett, Müller-Navarra, 1997; Sargent et al., 1999; Parrish et al., 2007]. Например, Мюллер-Наварра с соавт. [Müller-Navarra et al., 2000] наглядно продемонстрировали, что в гиперэвтрофном пруду (Дэвис, Калифорния, США) продукция дафний зависела от содержания ПНЖК в фитопланктоне. В этой работе обращает на себя внимание тот факт, что, несмотря на высокую биомассу фитопланктона (3,9–9,4 мг С·л<sup>-1</sup>) летом, продукция дафний была очень низкой, а размер кладки варьировался от 0 до 0,5 яйца. В это время преобладали цианобактерии с ничтожно низким содержанием ЭПК. Зимой, когда в фитопланктоне начинали преобладать диатомовые водоросли с высоким содержанием ЭПК, несмотря на то что биомасса фитопланктона снижалась более чем в два раза (до 1,7–3,8 мг С·л<sup>-1</sup>), продукция дафний и средний размер кладки (9,1–17,0 яйца) увеличивались по сравнению с летними величинами. Отсутствие связи между биомассами фитопланктона и зоопланктона авторы объяснили тем, что продукция консументов зависела, скорее, от качества пищи, чем от ее количества. Это подтверждается еще и тем, что наибольшая корреляция была найдена между продукцией дафний и содержанием ЭПК в сестоне. Хлорофилл *a* вопреки ожиданиям не влиял на продукцию дафний. Таким образом, авторами был сделан вывод, что в эвтрофных водоемах содержание ЭПК в фитопланктоне может быть основным фактором, влияющим на вторичную продукцию.

Следует отметить, что мелкие и крупные виды зоопланктона могут по-разному реагировать на одни и те же уровни количества

и качества пищи. В экспериментальных условиях показано, что скорость роста мелкого вида *Ceriodaphnia pulchella* (Sars, 1862) коррелировала с количеством пищевых ресурсов, тогда как продукция крупных дафний (*Daphnia magna* (Straus, 1820) и *Daphnia pulicaria* (Forbes, 1893)) реагировала на недостаток ЭПК [Feniova et al., 2019]. Таким образом, мелкие и крупные виды зоопланктона обладают разными стратегиями выживания при неблагоприятных пищевых условиях, что приводит к смене доминирования между мелкими и крупными видами в зависимости от условий среды.

#### **ЭФФЕКТИВНОСТЬ ПЕРЕДАЧИ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИ ЦЕННЫХ ВЕЩЕСТВ ОТ ФИТОПЛАНКТОНА К ЗООПЛАНКТОНУ**

Повышение содержания ФЦВ в зоопланктоне относительно потребляемой им пищи обеспечивает более эффективную передачу ФЦВ от фитопланктона к зоопланктону. Можно предположить, что чем больше содержание ФЦВ в зоопланктоне относительно потребляемых ресурсов, тем выше их продукция и, следовательно, эффективность передачи этих веществ от фитопланктона к зоопланктону. Результаты работы М. И. Гладышева и соавт. [Gladyshev et al., 2011] по изучению потоков общего органического углерода, незаменимых ПНЖК *n*-3 и ЖК в эвтрофном водохранилище Бугач показали, что разные вещества передавались от фитопланктона к зоопланктону с разной эффективностью. В частности, эффективность переноса ПНЖК от фитопланктона к зоопланктону была в два раза выше, чем органического углерода. Вместе с тем С16-ПНЖК, служащие лишь источником энергии для животных, передавались менее эффективно, чем общий органический углерод. В зоопланктоне С16-ПНЖК подвергается митохондриальному  $\beta$ -окислению предпочтительнее, чем незаменимые ПНЖК [Leonard et al., 2004]. Таким образом, менее ценные ЖК в основном используются для катаболических процессов, в то время как незаменимые кислоты сберегаются. В результате содержание ПНЖК может повышаться с каждым уровнем трофической цепи и, как результат этого, трофическая пирамида продукций незаменимых ПНЖК будет не сужаться,

как в случае с углеродом, а расширяться кверху [Gladyshev et al., 2011].

Трофический статус и глубина водоема могут влиять на эффективность передачи веществ от фитопланктона к зоопланктону. В ряду исследуемых 56 озер с разными глубинами (ультраолиготрофные, олиготрофные, мезотрофные и эвтрофные) эффективность переноса вещества от фитопланктона к зоопланктону достоверно снижалась как в мелководных, так и в глубоководных озерах [Lacroix et al., 1999]. Однако закономерности влияния трофического статуса на эффективность переноса материала отличались между мелководными и глубоководными озерами. Одной из причин этому могло быть использование зоопланктоном в мелководных озерах альтернативных источников пищевых ресурсов помимо планктонных водорослей, включая бентосные и перифитонные таксоны. Возможно, что различия в эффективностях передачи материала от фитопланктона к зоопланктону в водоемах разного трофического статуса возникают из-за различий в прессе рыб на зоопланктон. Показано, что пресс рыб на зоопланктон усиливается с повышением трофности [Downing et al., 1990].

На эффективность передачи ФЦВ от фитопланктона к зоопланктону могут влиять биотические факторы. *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) – один из мощных биотических факторов, влияющих на планктонные сообщества. Дрейссена в результате ее фильтрационной активности может значительно сокращать количество фитопланктона [Vanni, 2002; Conroy, Culver, 2005; Conroy et al., 2005]. Дрейссена способна к избирательному питанию, отторгая водоросли низкого качества, в частности, селективно потребляя сестон с высоким содержанием ЭПК, т. е. диатомовые водоросли [Makhutova et al., 2013]. Дрейссена может вызывать “цветение” цианобактерий *Microcystis* в условиях низкой трофности за счет выделения продуктов жизнедеятельности, содержащих биогенные вещества [Rai-kow et al., 2004; Knoll et al., 2008; Sarnelle et al., 2012; Vanderploeg et al., 2017], тогда как в условиях высокой трофности моллюски, наоборот, снижают обилие цианобактерий за счет их потребления [Waajen et al., 2016]. В экспериментальных работах показано, что дрейссена повышает концентрацию неоргани-

ческого Р в воде, что приводит к повышению его содержания в водорослях, тем самым способствуя развитию крупных дафний [Feniova et al., 2015, 2018]. Показано, что дрейссена способствует развитию нитчатых несъедобных зеленых водорослей [Feniova et al., 2020], которые подавляют развитие съедобных планктонных водорослей. В результате таких воздействий дрейссена может оказывать значительное влияние на развитие фитопланктона и, следовательно, на его продукцию и эффективность переноса веществ от фитопланктона к зоопланктону.

В экспериментах, где манипулировали присутствием / отсутствием дрейссены, было исследовано ее влияние на эффективность переноса С, N, Р, ЭПК, ДГК и общих ЖК от фитопланктона к зоопланктону [Сахарова и др., 2021]. Дрейссена снижала эффективность передачи всех этих веществ относительно контроля, однако по-разному влияла на эффективность переноса ФЦВ. Так, дрейссена снижала эффективность передачи С в 6 раз, ЭПК – в 3 раза, ДГК – в 4 раза, общих ЖК – в 3 раза, N – в 6 раз и Р – в 7 раз по сравнению с контролем [Сахарова и др., 2021]. Такой негативный эффект мог быть связан с отрицательным влиянием дрейссены на биомассу и продукцию зоопланктона в результате конкурентных отношений с представителями зоопланктона за пищевые ресурсы и сдвигом структуры фитопланктона в сторону преобладания нитчатых зеленых водорослей, недоступных для зоопланктона.

Еще одним биотическим фактором, влияющим на перенос вещества и энергии от фитопланктона к зоопланктону, являются рыбы. Планктоноядные рыбы могут менять структуру зоопланктона, выедавая более крупных особей [Gliwicz, 2003] или медленно плавающих ветвистоусых ракообразных, которые, в отличие от веслоногих ракообразных, не могут активно избегать атак рыб [Bohl, 1982; Okun, Mehner, 2005]. Рыбы также могут влиять на структуру фитопланктонных сообществ, выделяя в воду продукты жизнедеятельности и таким образом меняя химический состав веществ, доступных для фитопланктона [Harpey-Wood, Pentecost, 1981; Lin, Schelske, 1981; Brabrand et al., 1984]. Как результат влияния рыб будет изменяться продукция фитопланктона и зоопланктона, а сле-

довательно, и эффективность передачи ФЦВ от фитопланктона к зоопланктону.

Поскольку рыбы сильно снижают биомассу зоопланктона вследствие его выедания, то в случае оценки влияния рыб на продукцию зоопланктона правильнее оценивать потенциально возможную продукцию, т. е. Р / В коэффициент (продукция на единицу биомассы). И. Ю. Фенева и соавт. [2021] определяли влияние рыб на отношение Р / В зоопланктона к Р / В фитопланктона, что отражает эффективность передачи С на единицу биомассы. Оказалось, что рыбы повышали данный показатель в 2 раза, Р – в 12,4, N – в 2,5, ЭПК – в 12,4, ДГК – в 7,4 раза, а общих ЖК – в 10 раз по сравнению с контролем. Следовательно, в присутствии рыб зоопланктон более эффективно использует пищевые ресурсы в результате ослабления конкуренции между видами зоопланктона.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Эффективность передачи веществ от фитопланктона к зоопланктону контролируется множеством факторов, среди которых качество пищи, выражаемое содержанием ПНЖК и стехиометрическими соотношениями, трофический статус водоема, таксономический состав зоопланктона и фитопланктона, температура и т. д. Однако, как показывает анализ работ, важен не столько уровень факторов, сколько баланс между множеством факторов. Поэтому в экологии появилось такое направление, как экологическая стехиометрия. Стернер и Элсер [Sternern, Elser, 2002] называли экологическую стехиометрию как науку, изучающую баланс между множеством химических веществ, участвующих в экологических процессах. Лимитирующим фактором становится тот элемент, которого недостаточно для сохранения баланса, подобно закону минимума Либиха. Если произойдет нарушение баланса между какими-либо переменными, регулирующими планктон, то это отразится на их продукции и эффективности передачи веществ от продуцентов вверх по всей трофической сети.

Анализ и интерпретация литературы по зоопланктону выполнены при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 21-14-00123), а анализ и интерпретация лите-

ратуры по фитопланктону проведены в рамках государственного задания (тема № 121051100099-5). И. Ю. Фенёва получила поддержку от польского фонда Национальное агентство по академическому обмену (договор № PPN/ULM/2020/1/00258/U/DRAFT/00001).

## ЛИТЕРАТУРА

- Булгаков Н. Г., Левич А. П. Биогенные элементы в среде и фитопланктон: соотношение азота и фосфора как самостоятельный фактор регулирования структуры альгоценоза // *Успехи соврем. биологии*. 1995. Т. 15, № 1. С. 13–23.
- Гладышев М. И. Незаменимые полиненасыщенные жирные кислоты и их пищевые источники для человека // *Журн. Сиб. фед. ун-та. Сер. Биол.* 2012. Т. 5, № 4. С. 352–386.
- Дубовская О. П. Не связанная с хищниками смертность ракообразных, ее возможные причины (обзор литературы) // *Журн. общ. биологии*. 2009. Т. 70, № 2. С. 168–192.
- Кормилец О. Н. Жирные кислоты в трофических сетях экосистем внутренних вод: дис. ... д-ра биол. наук. Красноярск, 2019. 350 с.
- Сахарова Е. Г., Карпович М., Гладышев М. И., Суццик Н. Н., Горельшева З. И., Фенёва И. Ю. Влияние *Dreissena polymorpha* на эффективность передачи углерода, жирных кислот, азота и фосфора от фитопланктона к зоопланктону // *Журн. общ. биологии*. 2021. Т. 82, № 3. С. 188–200. doi: 10.31857/S0044459621030052
- Фенёва И. Ю., Сахарова Е. Г., Гладышев М. И., Суццик Н. Н., Горельшева З. И., Карпович М. Влияние рыб на эффективность передачи углерода, полиненасыщенных жирных кислот и биогенных элементов от фитопланктона к зоопланктону в эвтрофных условиях // *Зоол. журн.* 2021. Т. 100, № 2. С. 194–208. doi: 10.31857/S0044513421020215
- Ahlgren G., Goedkoop W., Markensten H., Sonesten L., Boberg M. Seasonal variation in food quality for pelagic and benthic invertebrates in Lake Erken: the role of fatty acids // *Freshwat. Biol.* 1997. Vol. 38, N 3. P. 555–570. doi: 10.1046/j.1365-2427.1997.00219.x
- Ahlgren G., Gustafsson I.-B., Boberg M. Fatty acid content and chemical composition of freshwater microalgae // *J. Phycology*. 1992. Vol. 28, N 1. P. 37–50. doi: 10.1111/j.0022-3646.1992.00037.x
- Andersen T., Hessen D. O. Carbon, nitrogen, and phosphorus content of freshwater zooplankton // *Limnol. Oceanogr.* 1991. Vol. 36, N 4. P. 807–814. doi: 10.4319/lo.1991.36.4.0807
- Ballantyne A. P., Brett M. P., Schindler D. E. The importance of dietary phosphorus and highly unsaturated fatty acids for sockeye (*Oncorhynchus nerka*) growth in lake Washington – a bioenergetic approach // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2003. Vol. 60. P. 12–22. doi: 10.1139/f02-166
- Bell M. V., Batty R. S., Dick J. R., Fretwell K., Navarro J. C., Sargent J. R. Dietary deficiency of docosahexaenoic acid impairs vision at low light intensities in juvenile herring (*Clupea harengus* L.) // *Lipids*. 1995. Vol. 30. P. 443–449.
- Bell M. V., Tocher D. R. Biosynthesis of polyunsaturated fatty acids in aquatic ecosystems: general pathways and new directions // *Lipids in aquatic ecosystems*. N. Y.: Springer, 2009. P. 211–236.
- Bellou S., Baeshen M. N., Elazzazy A. M., Aggeli D., Sayegh F., Aggelis G. Microalgal lipids biochemistry and biotechnological perspectives // *Biotechnol. Adv.* 2014. Vol. 32, N 8. P. 1476–1493. doi: 10.1016/j.biotechadv.2014.10.003
- Beuckels A., Smolders E., Muylaert K. Nitrogen availability influences phosphorus removal in microalgae-based wastewater treatment // *Water Res.* 2015. Vol. 77, 98e106. doi: 10.1016/j.watres.2015.03.018
- Bohl E. Food supply and prey selection in planktivorous Cyprinidae // *Oecologia*. 1982. Vol. 53. P. 134–138.
- Brabrand A., Bjorn F., Torsten K., Nilssen P. J. Can iron defecation from fish influence phytoplankton production and biomass in eutrophic lakes? // *Limnol. Oceanogr.* 1984. Vol. 29, N 6. P. 1330–1334. doi: 10.4319/lo.1984.29.6.1330
- Brett M. T., Müller-Navarra D. C. The role of highly unsaturated fatty acids in aquatic food-web processes // *Freshwat. Biol.* 1997. Vol. 38, N 3. P. 483–500. doi: 10.1046/j.1365-2427.1997.00220.x
- Brett M. T., Müller-Navarra D. C., Persson J. Crustacean zooplankton fatty acid composition // *Lipids in aquatic ecosystems*. N. Y.: Springer, 2009. P. 115–146.
- Breuer G., Evers W. A. C., de Vree J. H., Kleinegris D. M. M., Martens D. E., Wijffels R. H., Lamers P. P. Analysis of fatty acid content and composition in microalgae // *JoVE*. 2013. Vol. 80. e50628. doi: 10.3791/50628
- Burns C. W., Brett M. T., Schallenberg M. A comparison of the trophic transfer of fatty acids in freshwater plankton by cladocerans and calanoid copepods // *Freshwat. Biol.* 2011. Vol. 56, N 5. P. 889–903. doi: 10.1111/j.1365-2427.2010.02534.x
- Caramujo M.-J., Boschker H. T. S., Admiraal W. Fatty acid profiles of algae mark the development and composition of harpacticoid copepods // *Freshwat. Biol.* 2008. Vol. 53, N 1. P. 77–90. doi: 10.1111/j.1365-2427.2007.01868.x
- Cloern J. E. Why large cells dominate estuarine phytoplankton // *Limnol. Oceanogr.* 2018. Vol. 63, N S1. P. 392–409. doi: 10.1002/lno.10749
- Conroy J. D., Culver D. A. Do dreissenids mussels affect Lake Erie ecosystem stability processes? // *Am. Midland Nat.* 2005. Vol. 153, N 1. P. 20–32. doi: 10.1674/0003-0031(2005)153[0020:DDMALE]2.0.CO;2
- Conroy J. D., Kane D. D., Dolan D. M., Edwards W. J., Charlton M. N., Culver D. A. Temporal trends in Lake Erie plankton biomass: roles of external phosphorus loading and dreissenid mussels // *J. Great Lakes Res.* 2005. Vol. 31. P. 89–110. doi: 10.1016/S0380-1330(05)70307-5
- Coppens J., Decostere B., van Hulle S., Nopens I., Vlaeminck S. E., de Gelder L., Boon N. Kinetic exploration of nitrate-accumulating microalgae for nutrient recovery // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2014. Vol. 98. P. 8377–8387.
- Dalsgaard J., John M. S., Kattner G., Müller-Navarra D., Hagen W. Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment // *Adv. Mar. Biol.* 2003. Vol. 46. P. 225–340. doi: 10.1016/S0065-2881(03)46005-7
- de Mott W. R. The role of taste in food selection by freshwater zooplankton // *Oecologia*. 1986. Vol. 69. P. 334–340.
- Desvillettes C., Bourdier G., Amblard C., Barth B. Use of fatty acids for the assessment of zooplankton grazing

- on bacteria, protozoans and microalgae // *Freshwat. Biol.* 1997a. Vol. 38, N 3. P. 629–637. doi: 10.1046/j.1365-2427.1997.00241.x
- Desvillettes C., Bourdier G., Breton J. C. On the occurrence of a possible bioconversion of linolenic acid into docosahexaenoic acid by the copepod *Eucyclops serrulatus* fed on microalgae // *J. Plankton Res.* 1997b. Vol. 19, N 2. P. 273–278. doi: 10.1093/plankt/19.2.273
- Dijkman N. A., Kromkamp J. C. Phospholipid-derived fatty acids as chemotaxonomic markers for phytoplankton: application for inferring phytoplankton composition // *Mar. Ecol. Progr.* 2006. Vol. 324. P. 113–125. doi: 10.3354/meps324113
- Downing J. A., Plante C., Lalonde S. Fish production correlated with primary productivity, not the Morphoedaphnic Index // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1990. Vol. 47. P. 1929–1936. doi: 10.1139/f90-217
- Edwards K. F., Klausmeier C. A., Litchman E. Evidence for a three-way trade-off between nitrogen and phosphorus competitive abilities and cell size in phytoplankton // *Ecology*. 2011. Vol. 92, N 11. P. 2085–2095. doi: 10.1890/11-0395.1
- Eixler S., Karsten U., Selig U. Phosphorus storage in *Chlorella vulgaris* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta) cells and its dependence on phosphate supply // *Phycologia*. 2006. Vol. 45, N 1. P. 53e60. doi: 10.2216/04-79.1
- Elser J. J., Dobberfuhl D. R., MacKay N. A., Schampel J. H. Organism size, life history, and N: P stoichiometry: Toward a unified view of cellular and ecosystem processes // *Bioscience*. 1996. Vol. 46, N 9. P. 674–684. doi: 10.2307/1312897
- Elser J. J., O'Brien W. J., Dobberfuhl D. R., Dowling T. E. The evolution of ecosystem processes: growth rate and elemental stoichiometry of a key herbivore in temperate and arctic habitats // *J. Evol. Biol.* 2000. Vol. 13. P. 845–853.
- Feniova I., Dawidowicz P., Ejsmont-Karabin J., Gladyshev M., Kalinowska K., Karpowicz M., Kostrzewska-Szlakowska I., Majsak N., Petrosyan V., Razlutskiy V., Rzepecki M., Sushchik N., Dzialowski A. R. Effects of zebra mussels on cladoceran communities under eutrophic conditions // *Hydrobiologia*. 2018. Vol. 822, P. 37–54. doi: 10.1007/s10750-018-3699-4
- Feniova I., Dawidowicz P., Gladyshev M. I., Kostrzewska-Szlakowska I., Rzepecki M., Razlutskiy V., Sushchik N. N., Majsak N., Dzialowski A. R. Experimental effects of large-bodied *Daphnia*, fish and zebra mussels on cladoceran community and size structure // *J. Plankton Res.* 2015. Vol. 37, N 3. P. 611–625. doi: 10.1093/plankt/fbv022
- Feniova I. Y., Karpowicz M., Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Petrosyan V. G., Sakharova E. G., Dzialowski A. R. Effects of Macrobiota on the Transfer Efficiency of Essential Elements and Fatty Acids From Phytoplankton to Zooplankton Under Eutrophic Conditions // *Front. in Environ. Sci.* 2021. Vol. 9. 739014. doi:10.3389/fenvs.2021.739014
- Feniova I., Sakharova E. G., Gorelysheva Z. I., Karpowicz M., Górniak A., Petrosyan V., Dzialowski A. R. Effects of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) on phytoplankton community structure under eutrophic conditions // *Aquatic Invasions*. 2020. Vol. 15, N 3. P. 435–454. doi: 10.3391/ai.2020.15.3.05
- Feniova I., Sakharova E., Karpowicz M., Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Dawidowicz P., Gorelysheva Z., Górniak A., Stroinov Y., Dzialowski A. Direct and indirect impacts of fish on crustacean zooplankton in experimental mesocosms // *Water*. 2019. Vol. 11, 2090. doi:10.3390/w11102090
- Finkel Z. V., Beardall J., Flynn K. J., Quigg A., Rees T. A. V., Raven J. A. Phytoplankton in a changing world: Cell size and elemental stoichiometry // *J. Plankton Res.* 2010. Vol. 32, N 1. P. 119–137. doi: 10.1093/plankt/fbp098
- Frost P. C., Evans-White M. A., Finkel Z. V., Jensen T. C., Matzek V. Are you what you eat? Physiological constraints on organismal stoichiometry in an elementally imbalanced world // *Oikos*. 2005. Vol. 109, N 1. P. 18–28. doi: 10.1111/j.0030-1299.2005.14049.x
- Galloway A. W. E., Winder M. Partitioning the relative importance of phylogeny and environmental conditions on phytoplankton fatty acids // *PLoS One*. 2015. Vol. 10, N 6. e0130053. doi: 10.1371/journal.pone.0130053
- 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. doi: 10.1007/s00442-010-1843-6
- Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Dubovskaya O. P., Buseva Z. F., Makhutova O. N., Fefilova E. N., Feniova I. Y., Semenchenko V. P., Kolmakova A. A., Kalachova G. S. Fatty acid composition of Cladocera and Copepoda from lakes of contrasting temperature // *Freshwat. Biol.* 2015. Vol. 60, N 2. P. 373–386. doi: 10.1111/fwb.12499
- Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Kolmakova A. A., Kalachova G. S., Kravchuk E. S., Ivanova E. A., Makhutova O. N. Seasonal correlations of elemental and  $\omega 3$  PUFA composition of seston and dominant phytoplankton species in a eutrophic Siberian Reservoir // *Aquat. Ecol.* 2007. Vol. 41. P. 9–23. doi: 10.1007/s10452-006-9040-8
- Gladyshev M. I., Temerova T. A., Dubovskaya O. P., Kolmakov V. I., Ivanova E. A. Selective grazing on *Cryptomonas* by *Ceriodaphnia quadrangula* fed a natural phytoplankton assemblage // *Aquat. Ecol.* 1999. Vol. 33. P. 347–353.
- Gliwicz Z. M. Between hazards of starvation and risk of predation: the ecology of off-shore animals // *Excellence in Ecology*. Book 12. Germany: Oldendorf/Luhe, 2003. P. 379.
- Gugger M., Lyra C., Suominen I., Tsitko I., Humbert J.-F., Salkinoja-Salonen M. S., Sivonen K. Cellular fatty acids as chemotaxonomic markers of the genera *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Microcystis*, *Nostoc* and *Planktothrix* (cyanobacteria) // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2002. Vol. 52, N 3. P. 1007–1015. doi: 10.1099/00207713-52-3-1007
- Guschina I. A., Harwood J. L. Mechanisms of temperature adaptation in poikilotherms // *FEBS Lett.* 2006. Vol. 580, N 23. P. 5477–5483. doi: 10.1016/j.febslet.2006.06.066
- Gutseit K., Berglund O., Granéli W. Essential fatty acids and phosphorus in seston from lakes with contrasting terrestrial dissolved organic carbon content // *Freshwat. Biol.* 2007. Vol. 52, N 1. P. 28–38. doi: 10.1111/j.1365-2427.2006.01668.x
- Happay-Wood C. M., Pentecost A. Algal bioassay of the water from two linked but contrasting Welsh lakes // *Freshwat. Biol.* 1981. Vol. 11, N 5. P. 473–491. doi: 10.1111/j.1365-2427.1981.tb01278.x

- Heckmann L.-H., Sibly R. M., Timmermans M. J. T. N., Callaghan A. Outlining eicosanoid biosynthesis in the crustacean *Daphnia* // Front. Zool. 2008. Vol. 5. P. 11. doi: 10.1186/1742-9994-5-11
- Hessen D. O. Carbon, nitrogen and phosphorus status in *Daphnia* at varying food conditions // J. Plankton Res. 1990. Vol. 12, N 6. P. 1239–1249. doi: 10.1093/plankt/12.6.1239
- Hessen D. O. Nutrient element limitation of zooplankton production // Am. Nat. 1992. Vol. 140, N 5. P. 799–814.
- Hessen D. O., Leu E. Trophic transfer and trophic modification of fatty acids in high Arctic lakes // Freshwat. Biol. 2006. Vol. 51, N 11. P. 1987–1998. doi: 10.1111/j.1365-2427.2006.01619.x
- Hessen D. O., Elser J. J., Sterner R. W., Urabe J. Ecological stoichiometry: an elementary approach using basic principles // Limnol. Oceanogr. 2013. Vol. 58, N 6. P. 2219–2236. doi: 10.4319/lo.2013.58.6.2219
- Hixson S. M., Arts M. T. Climate warming is predicted to reduce omega-3, long-chain, polyunsaturated fatty acid production in phytoplankton // Global Change Biol. 2016. Vol. 22, N 8. P. 2744–2755. doi: 10.1111/gcb.13295
- Iwabuchi T., Urabe J. Phosphorus acquisition and competitive abilities of two herbivorous zooplankton, *Daphnia pulex* and *Ceriodaphnia quadrangula* // Ecol. Res. 2010. Vol. 25, N 3. P. 619–627.
- Izquierdo M. S., Fernandez-Palacios H., Tacon A. G. J. Effect of broodstock nutrition on reproductive performance of fish // Aquaculture. 2001. Vol. 197, N 1-4. P. 25–42. doi: 10.1016/S0044-8486(01)00581-6
- Jardine T. D., Galloway A. W. E., Kainz M. J. Unlocking the power of fatty acids as dietary tracers and metabolic signals in fishes and aquatic invertebrates // Phil. Trans. R. Soc. 2020. Vol. 375, N 1804. P. 20190639. doi: 10.1098/rstb.2019.0639
- Kainz M., Arts M. T., Mazumder A. Essential fatty acids in the planktonic food web and their ecological role for higher trophic levels // Limnol. Oceanogr. 2004. Vol. 49, N 5. P. 1784–1793. doi: 10.4319/lo.2004.49.5.1784
- Karpowicz M., Feniova I., Gladyshev M. I., Ejsmont-Karabin J., Górniak A., Zieliński P., Dawidowicz P., Kolmakova A. A., Działowski A. R. The stoichiometric ratios (C: N: P) in a pelagic food web under experimental conditions // Limnologia. 2019. Vol. 77. P. 125690. doi: 10.1016/j.limno.2019.125690
- Kelly J. R., Scheibling R. E. Fatty acids as dietary tracers in benthic food webs // Mar. Ecol. Progr. 2012. Vol. 446. P. 1–22. doi: 10.3354/meps09559
- Klausmeier C. A., Litchman E., Daufresne T., Levin S. A. Optimal nitrogen-to-phosphorus stoichiometry of phytoplankton // Nature. 2004. Vol. 429, N 6988. P. 171–174.
- Knoll L. B., Sarnelle O., Hamilton S. K., Kissman C. E. H., Wilson A. E., Rose J. B., Morgan M. R. Invasive zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) increase cyanobacterial toxin concentrations in low-nutrient lakes // Can. J. Fish Aquat. Sci. 2008. Vol. 65. P. 448–455. doi: 10.1139/f07-181
- Lacroix G., Lescher-Moutoué F., Bertolo A. Biomass and production of plankton in shallow and deep lakes: are there general patterns? // Ann. Limnol. 1999. Vol. 35, N 2. P. 111–122. doi: 10.1051/limn/1999016
- Leonard A. E., Pereira S. L., Sprecher H., Huang Y.-S. Elongation of long-chain fatty acids // Prog. Lipid Res. 2004. Vol. 43. P. 36–54. doi: 10.1016/s0163-7827(03)00040-7
- Levich A. P., Bulgakov N. G. Regulation of species and size composition in phytoplankton communities in situ by N: P ratio // Rus. Aquat. Ecol. 1992. Vol. 2. P. 149–159.
- Lin C. K., Schelske C. L. Seasonal variation of potential nutrient limitation to chlorophyll production in southern Lake Huron // Can. J. Fish Aquat. Sci. 1981. Vol. 38. P. 1–9. doi: 10.1139/f81-001
- Lindeman R. L. The trophic-dynamic aspect of ecology // Ecology. 1942. Vol. 23, N 4. P. 399–418.
- Loladze I., Elser J. J. The origins of the Redfield nitrogen-to-phosphorus ratio are in a homeostatic protein-to-rRNA ratio // Ecol. Lett. 2011. Vol. 14, N 3. P. 244e250. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01577.x
- Makhutova O. N., Protasov A. A., Gladyshev M., Sylaieva A. A., Sushchik N. N., Morozovskaya I. A., Kalachova G. S. Feeding spectra of bivalve mollusks *Unio* and *Dreissena* from Kanevskoe Reservoir, Ukraine: are they food competitors or not? // Zool. Stud. 2013. Vol. 52, N 56. P. 56.
- Martin-Creuzburg D., Wacker A., Basena T. Interactions between limiting nutrients: consequences for somatic and population growth of *Daphnia magna* // Limnol. Oceanogr. 2010. Vol. 55, N 6. P. 2597–2607. doi: 10.4319/lo.2010.55.6.2597
- Müller-Navarra D. C., Brett M. T., Liston A. M., Goldman C. R. A highly unsaturated fatty acid predicts carbon transfer between primary producers and consumers // Nature. 2000. Vol. 403. P. 74–77.
- Müller-Navarra D. C., Brett M. T., Park S., Chandra S., Ballantyne A. P., Zorita E., Goldman C. R. Unsaturated fatty acid content in seston and trophic-dynamic coupling in lakes // Nature. 2004. Vol. 427. P. 69–72.
- Okun N., Mehner T. Distribution and feeding of juvenile fish on invertebrates in littoral reed (*Phragmites*) stands // Ecol. Freshwat. Fish. 2005. Vol. 14, N 2. P. 139–149. doi: 10.1111/j.1600-0633.2005.00087.x
- Olsen Y., Jensen A., Reinertsen H., Børsheim K. Y., Helledal M., Langeland A. Dependence of the rate of release of phosphorus by zooplankton on the P: C ratio in the food supply, as calculated by a recycling model // Limnol. Oceanogr. 1986. Vol. 31, N 1. P. 34–44. doi: 10.4319/lo.1986.31.1.0034
- Parrish C. C., Whitticar M., Puvanendran V. Is ω6 docosapentaenoic acid an essential fatty acid during early ontogeny in marine fauna? // Limnol. Oceanogr. 2007. Vol. 52, N 1. P. 476–479. doi: 10.4319/lo.2007.52.1.0476
- Persson J., Brett M. T., Vrede T., Ravet J. L. Food quantity and quality regulation of trophic transfer between primary producers and a keystone grazer (*Daphnia*) in pelagic freshwater food webs // Oikos. 2007. Vol. 116, N 7. P. 1152–1163. doi: 10.1111/j.0030-1299.2007.15639.x
- Powell N., Shilton A., Chisti Y., Pratt S. Towards a luxury uptake process via microalgae – Defining the polyphosphate dynamics // Water Res. 2009. Vol. 43, N 17. P. 4207–4213. doi: 10.1016/j.watres.2009.06.011
- Prater C., Wagner N. D., Frost P. C. Seasonal effects of food quality and temperature on body stoichiometry, biochemistry, and biomass production in *Daphnia* populations // Limnol. Oceanogr. 2018. Vol. 63, N 4. P. 1727–1740. doi: 10.1002/lno.10803
- Raikow D. F., Sarnelle O., Wilson A. E., Hamilton S. K. Dominance of the noxious cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* in low-nutrient lakes is associated with ex-

- otic zebra mussels // *Limnol. Oceanogr.* 2004. Vol. 49, N 2. P. 482–487. doi: 10.4319/lo.2004.49.2.0482
- Ravet J. L., Brett M. T., Arhonditsis G. B. The effects of seston lipids on zooplankton fatty acid composition in Lake Washington, Washington, USA // *Ecology*. 2010. Vol. 91, N 1. P. 180–190. doi: 10.1890/08-2037.1
- Redfield A. C. On the proportions of organic derivatives in sea water and their relation to the composition of plankton. James Johnstone Memorial Volume. Liverpool, UK: University Press of Liverpool, 1934. P. 176–192.
- Reynolds C. *Ecology of Phytoplankton*. Cambridge: Cambridge University Press, 2006. 550 p.
- Sargent J., Bell G., McEvoy L., Tocher D., Estevez A. Recent developments in the essential fatty acid nutrition of fish // *Aquaculture*. 1999. Vol. 177, N 1–4. P. 191–199. doi: 10.1016/S0044-8486(99)00083-6
- Sarnelle O., White J. D., Horst G. P., Hamilton S. K. Phosphorus addition reverses the positive effect of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) on the toxic cyanobacterium, *Microcystis aeruginosa* // *Water Res.* 2012. Vol. 46, N 11. P. 3471–3478. doi: 10.1016/j.watres.2012.03.050
- Schmitz G., Ecker J. The opposing effects of n-3 and n-6 fatty acids // *Progr. Lipid Res.* 2008. Vol. 47, N 2. P. 147–155. doi: 10.1016/j.plipres.2007.12.004
- Schulhof M. A., Shurin J. B., Declerck S. A. J., van de Waal D. B. Phytoplankton growth and stoichiometric responses to warming, nutrient addition and grazing depend on lake productivity and cell size // *Glob. Change Biol.* 2019. Vol. 25, N 8. P. 2751–2762. doi: 10.1111/gcb.14660
- Sommer U., Sommer F. Cladocerans versus copepods: the cause of contrasting top-down controls on freshwater and marine phytoplankton // *Oecologia*. 2006. Vol. 147. P. 183–194.
- Sperfeld E., Wacker A. Temperature and cholesterol induced changes in eicosapentaenoic acid limitation of *Daphnia magna* determined by a promising method to estimate growth saturation thresholds // *Limnol. Oceanogr.* 2011. Vol. 56, N 4. P. 1273–1284. doi: 10.4319/lo.2011.56.4.1273
- Sterner R. W. The role of grazers in phytoplankton succession // *Plankton ecology*. Brock: Springer, 1989. P. 107–170.
- Sterner R. W. The ratio of nitrogen to phosphorus resupplied by herbivores: Zooplankton and the algal competitive arena // *Am. Nat.* 1990. Vol. 136, N 2. P. 209–229.
- Sterner R. W. *Daphnia* growth on varying quality of *Scenedesmus*: mineral limitation of zooplankton // *Ecology*. 1993. Vol. 74, N 8. P. 2351–2360. doi: 10.2307/1939587
- Sterner R. W. Modelling interactions of food quality and quantity in homeostatic consumers // *Freshwat. Biol.* 1997. Vol. 38, N 3. P. 473–481. doi: 10.1046/j.1365-2427.1997.00234.x
- Sterner R. W., Elser J. J. *Ecological Stoichiometry: the Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Oxford: Princeton Univ. Press, 2002. 383 p.
- Sterner R. W., Hessen D. O. Algal nutrient limitation and the nutrition of aquatic herbivores // *Annu. Rev. Ecol. Systemat.* 1994. Vol. 25. P. 1–29. doi: 10.1146/annurev.es.25.110194.000245
- Strandberg U., Taipale S. J., Hiltunen M., Galloway A. W. E., Brett M. T., Kankaala P. Inferring phytoplankton community composition with a fatty acid mixing model // *Ecosphere*. 2015. Vol. 6, N 1. P. 1–14. doi: 10.1890/ES14-00382.1
- Sushchik N. N., Gladyshev M. I., Makhutova O. N., Kalachova G. S., Kravchuk E. S., Ivanova E. A. Associating particulate essential fatty acids of the  $\omega 3$  family with phytoplankton species composition in a Siberian reservoir // *Freshwat. Biol.* 2004. Vol. 49, N 9. P. 1206–1219. doi: 10.1111/j.1365-2427.2004.01263.x
- Sushchik N. N., Kalachova G. S., Zhila O. N., Gladyshev M. I., Volova T. G. A temperature dependence of the intra- and extracellular fatty acid composition of green algae and cyanobacterium // *Russ. J. Plant Physiol.* 2003. Vol. 50. P. 374–380.
- Taipale S. J., Kainz M. J., Brett M. T. Diet-switching experiments show rapid accumulation and preferential retention of highly unsaturated fatty acids in *Daphnia* // *Oikos*. 2011. Vol. 120, N 11. P. 1674–1682. doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.19415.x
- Taipale S., Strandberg U., Peltomaa E., Galloway A. W. E., Ojala A., Brett M. T. Fatty acid composition as biomarkers of freshwater microalgae: analysis of 37 strains of microalgae in 22 genera and in seven classes // *Aquat. Microb. Ecol.* 2013. Vol. 71, N 2. P. 165–178. doi: 10.3354/ame01671
- Taipale S. J., Vuorio K., Brett M. T., Peltomaa E., Hiltunen M., Kankaala P. Lake zooplankton  $\delta^{13}\text{C}$  values are strongly correlated with the  $\delta^{13}\text{C}$  values of distinct phytoplankton taxa // *Ecosphere*. 2016. Vol. 7, N 8. e01392. doi: 10.1002/ecs2.1392
- Tocher D. R., Leaver M. J., Hodson P. A. Recent advances in the biochemistry and molecular biology of fatty acyl desaturase // *Progr. Lipid Res.* 1998. Vol. 37. P. 73–117. doi: 10.1016/s0163-7827(98)00005-8
- Toseland A., Daines S. J., Clark J. R., Kirkham A., Strauss J., Uhlig C., Mock T. The impact of temperature on marine phytoplankton resource allocation and metabolism // *Nat. Clim. Change*. 2013. Vol. 3, N 11. P. 979–984.
- Twining C. W., Brenna J. T., Hairston N. G., Flecker A. S. Highly unsaturated fatty acids in nature: What we know and what we need to learn // *Oikos*. 2016. Vol. 125, N 6. P. 749–760. doi: 10.1111/oik.02910
- Urabe J., Watanabe Y. Possibility of N or P limitation for planktonic cladocerans: an experimental test // *Limnol. Oceanogr.* 1992. Vol. 37, N 2. P. 244–251. doi: 10.4319/lo.1992.37.2.0244
- Vanderploeg H. A., Sarnelle O., Liebig J. R., Morehead N. R., Robinson S. D., Johengen T. H., Horst G. P. Seston quality drives feeding, stoichiometry and excretion of zebra mussels // *Freshwat. Biol.* 2017. Vol. 62, N 4. P. 664–680. doi: 10.1111/fwb.12892
- Vanni M. J. Nutrient cycling by animals in freshwater ecosystems // *Annu. Rev. Ecol. Systemat.* 2002. Vol. 33, P. 341–370. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150519
- Velthuis M., de Senerpont Domis L. N., Frenken T., Stephan S., Kazanjian G., Aben R., Kosten S., van Donk E., van de Waal D. B. Warming advances top-down control and reduces producer biomass in a freshwater plankton community // *Ecosphere*. 2017. Vol. 8, N 1. P. 1–16. doi: 10.1002/ecs2.1651
- Waajen G. W. A. M., van Bruggen N. C. B., Pires L. M. D., Lengkeek W., Lüring M. Biomaniipulation with quagga mussels (*Dreissena rostriformis bugensis*) to control harmful algal blooms in eutrophic urban ponds // *Ecol. Eng.* 2016. Vol. 90. P. 141–150. doi: 10.1016/j.ecoleng.2016.01.036

- Wagner N. D., Hillebrand H., Wacker A., Frost P. C. Nutritional indicators and their uses in ecology // *Ecol. Lett.* 2013. Vol. 16, N 4. P. 535–544. doi: 10.1111/ele.12067
- Wagner N. D., Lankadurai B. P., Simpson M. J., Simpson A. J., Frost P. C. Metabolomic differentiation of nutritional stress in an aquatic invertebrate // *Physiol. Biochem. Zool.* 2015. Vol. 88, N 1. P. 43–52. doi: 10.1086/679637
- Weers P. M.M., Siewertsen K., Gulati R. Is the fatty acid composition of *Daphnia galeata* determined by the fatty acid composition of the ingested diet? // *Freshwat. Biol.* 1997. Vol. 38, N 3. P. 731–738. doi: 10.1046/j.1365-2427.1997.00238.x
- White T. C. R. The inadequate environment: nitrogen and the abundance of animals. Berlin, Germany: Springer-Verlag, 1993. 424 p.

## Transfer of essential substances from phytoplankton to zooplankton in freshwater ecosystems (Review)

I. Yu. FENIOVA<sup>1</sup>, E. G. SAKHAROVA<sup>2,\*</sup>, A. V. KRYLOV<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences  
119071, Moscow, Leninsky av., 33*

<sup>2</sup>*Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences  
152742, Borok  
E-mail: katya.sah@mail.ru*

In freshwater ecosystems, the efficiency of transfer of essential substances from phytoplankton to zooplankton, measured as the ratio of the production of these substances in zooplankton to their production in phytoplankton, determines the functioning of higher trophic levels. In addition to carbon, primary producers transfer essential substances up the trophic chain, including polyunsaturated fatty acids (PUFA), nitrogen (N), and phosphorus (P). The transfer efficiency of these substances varies greatly in nature depending on environmental factors, thus affecting the quality of biological resources. The goal of this review was to analyze mechanisms regulating the efficiency of transfer of essential substances from phytoplankton to zooplankton and to establish the main factors that may have impact on the efficiency of their transfer.

**Key words:** efficiency of transfer of essential substances, polyunsaturated fatty acids, eicosapentaenoic acid, docosahexaenoic acid, nitrogen, and phosphorus.