ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 2, с. 194–208

УДК 574.583:574.34

ВЛИЯНИЕ РЫБ НА ЭФФЕКТИВНОСТЬ ПЕРЕДАЧИ УГЛЕРОДА, ПОЛИНЕНАСЫЩЕННЫХ ЖИРНЫХ КИСЛОТ И БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ ОТ ФИТОПЛАНКТОНА К ЗООПЛАНКТОНУ В ЭВТРОФНЫХ УСЛОВИЯХ

© 2021 г. И. Ю. Фенева[a], *, Е. Г. Сахарова[b], **, М. И. Гладышев[c, d], Н. Н. Сущик[c, d], З. И. Горелышева[e], М. Карпович[f]

[a]*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071 Россия*

[b]*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок, 152742 Россия*

[c]*Федеральный исследовательский центр Красноярский научный центр СО РАН, Красноярск, 660036 Россия*

[d]*Сибирский федеральный университет, Красноярск, 660041 Россия*

[e]*НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам, Минск, 220072 Республика Беларусь*

[f]*Отделение Гидробиологии, Институт Биологии, Белостокский университет, Белосток, 15-245 Польша*

**e-mail: feniova@mail.ru*

***e-mail: katya.sah@mail.ru*

Поступила в редакцию 30.10.2019 г.
После доработки 15.01.2020 г.
Принята к публикации 24.02.2020 г.

Эффективность передачи углерода, полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК), азота и фосфора от фитопланктона к зоопланктону определяет функционирование всей экосистемы. Однако этот параметр зависит от условий среды. Рыбы – очень важный фактор, регулирующий планктонные сообщества, который с большой степенью вероятности может влиять на эффективность передачи основных питательных веществ от фитопланктона к зоопланктону. Эксперименты проводили в мезокосмах, наполненных водой из эвтрофного водоема с содержащимся в ней фито- и зоопланктоном. Мы исследовали влияние рыб на первичную и вторичную продукцию, а также на эффективность передачи углерода, азота, фосфора, ПНЖК и общего содержания жирных кислот (ЖК) от фито- к зоопланктону. Контрольный опыт и опыт с рыбами проводили в трех повторностях. Эффективность передачи веществ от фитопланктона к зоопланктону определяли как отношение вторичной продукции к первичной, выраженное на единицу объема воды и на единицу биомассы в процентах. Величина эффективности, выраженная на единицу объема воды, характеризует продуктивность водного объекта, тогда как величина эффективности, выраженная на единицу биомассы, свидетельствует о потенциально возможной способности гидробионтов передавать биологически ценные вещества от одного трофического уровня другому. Установлено, что взаимодействия фитопланктон – зоопланктон – рыбы определяются не только отношениями хищник – жертва, но и зависят от качества как фитопланктона, так и зоопланктона, определяемого содержанием фосфора, азота, общего содержания ЖК и отдельно ПНЖК в их биомассе. Мы показали, что в присутствии рыб эффективность передачи углерода на единицу биомассы от фитопланктона к зоопланктону повышается в два раза, фосфора – в 12.4, азота в – 2.5, эйкозапентаеновой кислоты (ЭПК) в – 12.4, докозагексаеновой кислоты (ДГК) – в 7.4, а общих ЖК – в 10 раз, по сравнению с контролем. Это создает устойчивость функционирования экосистемы в условиях пресса рыб. Такой механизм препятствует избыточной эксплуатации зоопланктона рыбами и позволяет продлить трофическую цепь.

Ключевые слова: первичная и вторичная продукция, углерод, азот, фосфор, фито- и зоопланктон, рыбы, эвтрофные условия, эффективность передачи веществ, мезокосмы

DOI: 10.31857/S0044513421020215

Планктонные сообщества – чрезвычайно важное звено в трофической сети, поскольку именно планктонные организмы поставляют углерод и биологические ценные вещества на вышестоящие трофические уровни. Фитопланктон продуцирует органический углерод, полиненасыщен-

ные жирные кислоты (ПНЖК) и другие жирные кислоты (ЖК), тогда как азот и фосфор усваивается фитопланктоном, т.е. они переводятся из неорганических соединений в органические. Далее эти вещества от фитопланктона передаются зоопланктону.

Эффективность передачи этих веществ от фитопланктона к зоопланктону, которая определяется как отношение продукции зоопланктона к продукции фитопланктона, зависит от условий среды (Gladyshev et al., 2011). В основе функционирования экосистем лежит передача углерода от одного трофического уровня другому. В среднем эффективность передачи вещества и энергии с одного трофического уровня на следующий составляет 10% (Lindeman, 1942). В природе существуют эффективные и неэффективные водные экосистемы. Например, неэффективные системы (гипертрофные озера) поддерживают в 25 раз меньше биомассы зоопланктона, чем эффективные при одной и той же биомассе фитопланктона (Brett, Müller-Navarra, 1997).

Показано, что, чем выше трофность водоема, тем ниже эффективность передачи углерода от фитопланктона к зоопланктону, которая может варьировать от 30% (олиготрофные озера) до 5–7% (эвтрофные озера) (Lacroix, 1999). Мы предполагаем, что эффективность передачи углерода и некоторых биологически ценных веществ также может меняться в зависимости от факторов среды. Важную роль в процессах метаболизма и функционирования организмов играют ЖК, включая ПНЖК (Lauritzen et al., 2001; Kris-Etherton et al., 2002; Wall et al., 2010), фосфор и азот (Prater et al., 2018). Выявление факторов среды, которые повышают эффективность передачи углерода и биологически ценных веществ от одного трофического уровня к последующему, – одна из важнейших задач современной водной экологии. Особое значение имеет передача от фитопланктона к зоопланктону незаменимых ПНЖК, которые не синтезируются животными. Поэтому для экосистемы важна не только высокая эффективность передачи углерода от фитопланктона к зоопланктону, но и высокая эффективность передачи биологически ценных веществ, т.к. от этого зависит качество ресурсов для вышестоящих трофических уровней.

Тем не менее, какие факторы и каким образом влияют на эффективность передачи углерода и биологически ценных веществ от фитопланктона к зоопланктону, остается неизвестным. Это связано с тем, что биохимический и элементный состав в фитопланктоне и зоопланктоне очень сильно различается (Brett, Müller-Navarra, 1997). Кроме того, основу зоопланктона в пресноводных водоемах составляют ракообразные-фильтраторы, которые потребляют пищевые частицы размером меньше 30 мкм (Sommer, Sommer, 2006). Поэтому только часть биомассы фитопланктона может усваиваться зоопланктоном. Поскольку размерный состав водорослей в фитопланктоне может меняться, то и доля потребляемого фитопланктона ракообразными также будет изменяться. Кроме того, биохимический и элементный составы разных таксонов водорослей сильно различаются. Например, относительное содержание ПНЖК в зеленых водорослях может составлять до 40% от общего содержания жирных кислот, тогда как в цианобактериях – только 6% (Gulati, DeMott, 1997). Диатомовые водоросли и динофлагелляты богаты длинноцепочечными ПНЖК (Müller-Navarra, 1995).

Роль разных биологически ценных веществ для ракообразных неодинакова. Насыщенные и мононенасыщенные жирные кислоты в основном используются как источник или резерв энергии в организме, тогда как омега-3 длинноцепочечные ПНЖК влияют на физиологические процессы, являясь предшественниками для синтеза липидных медиаторов. Недостаток ключевых питательных элементов (углерода, азота, фосфора) влияет на синтез основных макромолекул, таких как липиды, протеины и нуклеиновые кислоты (Wagner et al., 2015). При лимитировании фосфором происходит замедление образования рибосомных РНК (Loladze, Elser, 2011). Такие физиологические изменения приводят к сокращению скорости соматического роста, репродукционного потенциала и выживаемости, что в итоге может приводить к сокращению продукции консументов (Loladze et al., 2000; Frost et al., 2005). Следует отметить, что ПНЖК-лимитирование вторично от P-лимитирования (Sundbom, Vrede, 1997; Weers, Gulati, 1997). Так, недостаток фосфора вызывает изменения в биохимическом составе ПНЖК ракообразных, что в свою очередь приводит к замедлению их роста (Brett, Müller-Navarra, 1997). Поэтому эффекты влияния фосфора и ПНЖК часто взаимосвязаны.

Одним из факторов, которые могут влиять на перенос вещества и энергии от фитопланктона к зоопланктону, являются рыбы. Известно, что рыбы предпочитают более крупных индивидуумов, поэтому в их присутствии размерная структура ракообразных сдвигается в сторону мелких видов (Gliwicz, 2003). Планктоноядные рыбы потребляют с разной интенсивностью веслоногих и ветвистоусых ракообразных, т.к. веслоногие способны лучше избегать атаки хищника, чем ветвистоусые ракообразные (Bohl, 1982; Okun, Mehner, 2005). Поэтому в результате избирательности в питании, рыбы могут менять таксономическую и размерную структуру зоопланктона, тем самым косвенно влияя на структуру фитопланктона, находящуюся под контролем зоопланктона. Рыбы могут также опосредованно влиять на структуру

фитопланктонных сообществ, выделяя в воду продукты жизнедеятельности и таким образом меняя химический состав веществ, доступных для фитопланктона (Happey-Wood, Pentecost, 1981; Lin, Schelske, 1981; Brabrand et al., 1984). Однако как рыбы влияют на продукционные процессы фито- и зоопланктона, а также на эффективность транспортировки основных элементов (углерода, азота, фосфора) и на общее содержание ЖК и отдельно ПНЖК, остается неизученным.

Целью нашей работы было оценить, какое влияние оказывают рыбы на первичную и вторичную продукцию и эффективность передачи основных элементов, ПНЖК и общих ЖК от фито- к зоопланктону в эвтрофных условиях. Мы предполагали, что рыбы будут влиять на эти параметры вследствие изменения таксономической структуры как зоопланктонных, так и фитопланктонных сообществ. Наибольший интерес представляло влияние рыб на эффективность передачи исследуемых элементов и веществ от фито- к зоопланктону. Несмотря на то, что рыбы увеличивают биомассу водорослей (Semenchenko et al., 2007), это не означает, что эффективность передачи веществ от фито- к зоопланктону возрастет. Кроме того, разные вещества могут передаваться с разной эффективностью (Gladyshev et al., 2011). Поэтому одной из задач настоящего исследования было сравнить эффективности передачи разных веществ от фитопланктона к зоопланктону в присутствии и при отсутствии рыб в эвтрофных условиях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Эксперименты проводили в аквариумах объемом 300 л (0.94 × 0.64 × 0.50 м). Аквариумы заполняли водой, содержащей естественный фито- и зоопланктон из эвтрофного озера Йожец, относящегося к системе Мазурских озер (северо-восточная Польша, площадь 41.9 га, максимальная глубина 11.6 м, средняя глубина 5.5 м) (Gliwicz et al., 1981). Опыты включали два варианта – эвтрофные условия без рыбы (K), эвтрофные условия с рыбами (P). Каждый вариант состоял из трех повторностей. В вариант с рыбами добавляли по одной особи ерша *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758), размером 7.5–11.0 см. Рыб выращивали в лабораторных условиях, и они были приучены потреблять планктонных ракообразных. Рыб содержали в контейнерах объемом 5 л, подвешенных в аквариумах. В контейнерах имелись крупные поперечные отверстия, через которые свободно проходили планктонные организмы, однако рыбы не могли выйти из контейнеров. Мезокосмы находились в открытом состоянии, но в случае дождя их закрывали полиэтиленовой многослойной пленкой во избежание загрязнения извне. Продолжительность эксперимента составила 30 сут.

Концентрацию хлорофилла *a* определяли с помощью спектрофотометра FluoroProbe (BBE-Moldaenke, Германия), который определяет концентрацию хлорофилла всего сообщества, а также хлорофилла зеленых, криптофитовых, диатомовых водорослей и цианобактерий. Отбор проб для измерения хлорофилла *a* проводили на 1-е, 10-е, 20-е и 30-е сут. Биомассу фитопланктона (мгС $л^{-1}$) рассчитывали, используя концентрацию хлорофилла (мкг/л), с помощью коэффициента, предложенного Якоби и Зохари (Yacobi, Zohary, 2010), и выражали ее в единицах углерода.

Пробы фитопланктона собирали на 1-е, 10-е, 20-е и 30-е сут с помощью стакана объемом 0.5 л, воду в мезокосмах тщательно перемешивали. Пробы водорослей концентрировали осадочным методом (Кузьмин, 1975) и фиксировали раствором Утермеля с добавлением формалина. Численность водорослей подсчитывали под световым микроскопом (NikonOptiphot 2). Оценку биомассы фитопланктона (мг/л) проводили общепринятым счетно-объемным методом (Vinberg, Lavrenteva, 1982; Mikheeva, 1989). Микроскопический метод определения обилия водорослей позволил установить более детальную таксономическую структуру водорослей. Поэтому этот материал дополнял анализ структуры фитопланктона по хлорофиллу. Размеры клеток измеряли под микроскопом с помощью окуляр-микрометра. Размерная структура фитопланктона была представлена пятью диапазонами: <10, 10–30, 30–50, 50–100 и >100 мкм.

Пробы зоопланктона собирали каждые 10 дней с помощью 2.6-литрового батометра после тщательного перемешивания воды и фиксировали 4%-ным раствором формальдегида. Среди ветвистоусых ракообразных доминировали *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller 1776), *Bosmina longirostris* (O.F. Müller 1776), *Ceriodaphnia pulchella* Sars 1862, и *Diaphanosoma brachyurum* (Liévin 1848). Среди веслоногих наиболее многочисленными были *Eudiaptomus graciloides* (Lilljeborg 1888), *Mesocyclops leuckarti* (Claus 1857), *Thermocyclops oithonoides* (Sars G.O. 1863). Зоопланктон идентифицировали до вида. Для оценки сырого веса зоопланктона использовали зависимости массы особей планктонных ракообразных от их средней длины (Błędzki, Rybak, 2016).

Пробы на содержание ЖК, в том числе ПНЖК (включавших эйкозапентаеновую (ЭПК, 20:5n-3) и докозагексаеновую (ДГК, 22:6n-3) кислоты), углерода, фосфора и азота в сестоне брали в начале и конце эксперимента в трех повторностях. ЭПК и ДГК являются незаменимыми жирными кислотами, которые не синтезируются или недостаточно синтезируются животными. Эти веще-

ства главным образом используются для регуляции физиологических процессов (Lauritzen et al., 2001; Kris-Etherton et al., 2002; Wall et al., 2010). Поэтому от эффективности их передачи по трофической цепи зависит функционирование всей экосистемы. Воду (5–10 л) из мезокосмов предварительно пропускали через газ 110 мкм для удаления крупных организмов зоопланктона и других частиц, а затем фильтровали через стекловолоконные фильтры GF/F (Whatman) до интенсивного окрашивания фильтра. После подсушивания фильтры на определение ЖК помещали в стеклянный контейнер и добавляли 3 мл смеси хлороформа с метанолом (2 : 1) и затем хранили при температуре –20°С. Фильтры на углерод, азот и фосфор полностью высушивали при 75°С в течение суток и далее хранили в эксикаторе для дальнейшего анализа.

Пробы зоопланктона для анализа содержания в нем ПНЖК, общего содержания ЖК, углерода, азота и фосфора отбирали в начале и конце эксперимента. Для этого 40–50 л воды пропускали через газ 100 мкм (для удаления водорослей и других посторонних частиц). Зоопланктон на сите высушивали с помощью фильтровальной бумаги. Пробы зоопланктона на содержание ЖК взвешивали, помещали в 3 мл раствора хлороформа с метанолом и хранили при температуре –20°С. Пробы на углерод, азот и фосфор взвешивали и высушивали при температуре 75°С в течение ночи. Далее пробы хранили в эксикаторе для последующего анализа.

Анализ жирных кислот подробно описан в работе (Gladyshev et al., 2011). Липиды экстрагировали хлороформом и метанолом в соотношении 2 : 1, далее ЖК суммарных липидов метилировали на водяной бане при температуре 85°С. Анализ метиловых эфиров жирных кислот всех проб сестона и зоопланктона выполняли на газовом хроматографе с масс-спектрометрическим детектором (модель 6890/5975С, Agilent, США). Пики метиловых эфиров жирных кислот были идентифицированы по полученным масс-спектрам, на основании сравнения их с таковыми из базы данных NIST-2005 (США) и имеющихся стандартов (Sigma-Aldrich, США). Количественное содержание индивидуальных ЖК на единицу объема пробы (сестон) или единицу биомассы (зоопланктон) рассчитывали по величине пика внутреннего стандарта, нонадекановой кислоты, известную аликвоту раствора которой добавляли в пробы перед экстракцией липидов. Во всех пробах в целом было идентифицировано 38 различных ЖК, включая насыщенные, мононенасыщенные и полиненасыщенные кислоты с количеством атомов углерода в молекуле от 12 до 24.

Содержание углерода, азота и фосфора измеряли на элементном анализаторе Flash EA 1112 NC Soil/MAS 200 (ThermoQuest, Milan, Italy) (Gladyshev et al., 2007), содержание фосфора оценивали фотоколориметрическим методом (Murphy, Riley, 1962).

Первичную продукцию (ПП) рассчитывали по содержанию хлорофилла *a* и потенциальной фотосинтетической активности планктонных микроводорослей, оцененных методом полихроматической диурон-индуцированной флуоресценции (DCMU-fluorescence). Продукцию зоопланктона (ВП) рассчитывали с использованием регрессионных моделей Стоквелла и Йоханссона (Stockwell, Johannsson, 1997). Пересчет биомассы зоопланктона на единицу углерода осуществляли с помощью коэффициента, предложенного Алимовым (Alimov, 1989), который при температуре выше 10°С равен 1/2.3.

Эффективность переноса углерода от продуцентов к консументам (%) оценивали как отношение вторичной продукции к первичной. Для определения продукции на единицу биомассы (Б) рассчитывали отношения ПП/Б и ВП/Б. Эффективность передачи углерода от фито- к зоопланктону на единицу объема и на единицу биомассы оценивали как отношения ВП : ПП и ВП/Б : ПП/Б (%) соответственно.

Скорости аккумуляции (А на единицу объема и А' на единицу биомассы) биогенных элементов (Э), т.е. азота (N) и фосфора (P), в сестоне определяли с использованием одних и тех же уравнений. Поэтому азот или фосфор указан в уравнениях как Э. Мы называем прирост азота и фосфора на единицу углерода в биомассе сестона или зоопланктона аккумуляцией, поскольку водные организмы не производят эти элементы, а усваивают.

Скорость аккумуляции азота и фосфора в сестоне в литре:

$$\mathbf{АЭ_{сест}} = \mathbf{Э} : \mathbf{С},\ \text{мг/мг} \times \mathbf{ПП},\ \text{мгС/л сут.}$$

Скорость аккумуляции азота и фосфора в зоопланктоне в литре:

$$\mathbf{АЭ_{зоо}} = \mathbf{Э} : \mathbf{С},\ \text{мг/мг} \times \mathbf{ВП},\ \text{мгС/л сут.}$$

Эффективность передачи азота и фосфора от сестона к зоопланктону в литре:

$$\mathbf{АЭ_{зоо}}/\mathbf{АЭ_{сест}},\ \% = \mathbf{АЭ_{зоо}}/\mathbf{АЭ_{сест}} \times 100\%.$$

Скорость аккумуляции азота и фосфора в сестоне на единицу биомассы:

$$\mathbf{A'\ Э_{сест}} =$$
$$= \mathbf{Э} : \mathbf{С},\ \text{мг/мг} \times (\mathbf{ПП},\ \text{мгС/л сут} : \mathbf{Б_{сест}},\ \text{мгС/л}).$$

Скорость аккумуляции азота и фосфора в зоопланктоне на единицу биомассы:

$$\mathbf{A'\ Э_{зоо}} =$$
$$= \mathbf{Э} : \mathbf{С},\ \text{мг/мг} \times (\mathbf{ВП},\ \text{мгС/л сут} : \mathbf{Б_{зоо}},\ \text{мгС/л}).$$

Эффективность передачи азота и фосфора от сестона к зоопланктону на единицу биомассы:

$$\mathbf{A'\ Э_{зоо}}/\mathbf{A'\ Э_{сест}},\ \% = \mathbf{A'\ Э_{зоо}}/\mathbf{A'\ Э_{сест}} \times 100\%.$$

Основу сестона составляют водоросли и цианобактерии. Содержание органических частиц незначительно. Поэтому мы будем далее говорить об эффективности передачи веществ от фитопланктона к зоопланктону. Продукция ЖК, в том числе ПНЖК (ЭПК, ДГК) в фитопланктоне и зоопланктоне в литре, эффективность передачи ПНЖК (ЭПК, ДГК) и ЖК от фитопланктона к зоопланктону в литре, продукция ПНЖК (ЭПК, ДГК) и ЖК в фитопланктоне и зоопланктоне на единицу биомассы, эффективность передачи ПНЖК (ЭПК, ДГК) и ЖК на единицу биомассы определяли по тем же уравнениям, которые использовали для азота и фосфора, только вместо содержания элементов были поставлены содержание ПНЖК или общих ЖК. Все формулы вычисления представлены в таблицах для каждого элемента, каждой из ПНЖК и ЖК.

Для сравнения концентрации хлорофилла, размерных групп фитопланктона, биомассы зоопланктона, продукции фито- и зоопланктона, П/Б коэффициентов и их соотношений использовали *t*-тест Стьюдента, а при отсутствии нормального распределения данных (тест Шапиро-Уилка) – непараметрический *U*-тест Манна–Уитни. Скорости аккумуляции азота и фосфора фито- и зоопланктоном, эффективность передачи азота, фосфора, ПНЖК и ЖК сравнивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа (one-way ANOVA, Тьюки тест). Данные были прологарифмированы для получения нормального распределения. Первый день эксперимента был исключен из сравнительных анализов, т.к. фактор присутствие/отсутствие рыб еще не мог вызвать изменения в планктоне. Статистический анализ экспериментальных данных был выполнен в программе Past 3.20.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Концентрация хлорофилла диатомовых водорослей, цианобактерий и общего хлорофилла достоверно повышалась в варианте с рыбами по сравнению с контролем ($U = 10$, $p = 0.01$; $t = 9.73$, $p = 0.01$; $U = 10$, $p = 0.01$ соответственно) (рис. 1). Исходно в воде из озера доминировали динофитовые *Ceratium hirundinella* (O.F. Müller) Dujardin и золотистые водоросли *Dinobryon bavaricum* Imhof и *D. divergens* O.E. Imhof (рис. 2). На 10-е сутки опытов в контроле преобладали золотистые и динофитовые водоросли (*Chrysidalis peritaphrena* J. Schiller, *D. sociale* (Ehrenberg) Ehrenberg, *C. hirundinella*), а в варианте с рыбами помимо золотистых водорослей высокой биомассы достигла диатомовая водоросль *Rhizosolenia longiseta* O. Zacharias. На 20-е и 30-е сут в контроле стали преобладать зеленые и динофлагелляты (*Mougeotia* sp., *C. hirundinella*). В вариантах с рыбами на 20-е сутки стали доминировать зеленые водоросли *Mougeotia* sp., диатомовые водоросли *Fragilaria crotonensis* Kitton и цианобактерии *Aphanizomenon elenkinii* Kisselev, на 30-е сутки доминирование перешло к цианобактериям *Oscillatoria* spp. и *Limnothrix redekei* (Goor) Meffert и зеленым *Mougeotia* sp. Таким образом, таксономическая структура фитопланктона в контроле и в варианте с рыбами к концу эксперимента сильно различалась, в основном за счет увеличения в варианте с рыбами доли цианобактерий по сравнению с контролем.

В обоих вариантах опыта в начале и конце эксперимента преобладали водоросли размерной группы 50–100 мкм (рис. 3). В начале эксперимента размерная структура фитопланктона в контроле и в варианте с рыбами не различалась ($p > 0.05$). Рыбы не влияли на биомассу фитопланктона размерных групп < 10 мкм, 10–30, 30–50, 50–100 мкм, однако в присутствии рыб повышалась биомасса размерной фракции > 100 мкм по сравнению с контролем ($U = 9$, $p = 0.01$).

Статистически значимых различий в средней биомассе ветвистоусых и веслоногих ракообразных между вариантами опыта не найдено ($p > 0.05$) (рис. 4).

Рыбы не влияли на величину первичной продукции водорослей ($p > 0.05$) (рис. 5). Продукция ракообразных также не различалась между контролем и вариантом с рыбами ($p > 0.05$). Значимых различий в отношении вторичной продукции к первичной продукции между вариантом с рыбами и контролем также не обнаружено ($p > 0.05$). В среднем эффективность передачи углерода от продуцентов к консументам в единице объема составляла 5%.

В варианте с рыбами достоверно снижалось отношение первичной продукции к биомассе водорослей (ПП/Б) ($t = 2.50$, $p = 0.02$) (рис. 6). Отношение продукции зоопланктона к его биомассе (ВП/Б) значимо повышалось в варианте с рыбами ($t = 3.27$, $p = 0.005$). Эффективность передачи углерода от фитопланктона к зоопланктону, выраженная как отношение ВП/Б : ПП/Б, была более чем в два раза выше в мезокосмах с рыбами (40%), по сравнению с контролем (15%) ($t = 3.69$, $p = 0.002$).

Скорости аккумуляции фосфора в сестоне на единицу биомассы в конце эксперимента были ниже в мезокосмах с рыбами по сравнению с контролем в среднем в 10 раз (табл. 1). Скорости аккумуляции азота и фосфора в единице объема не различались между вариантами опытов. Скорости аккумуляции азота и фосфора в зоопланктоне не различались между вариантом с рыбами и контролем. Эффективность передачи азота и фосфо-

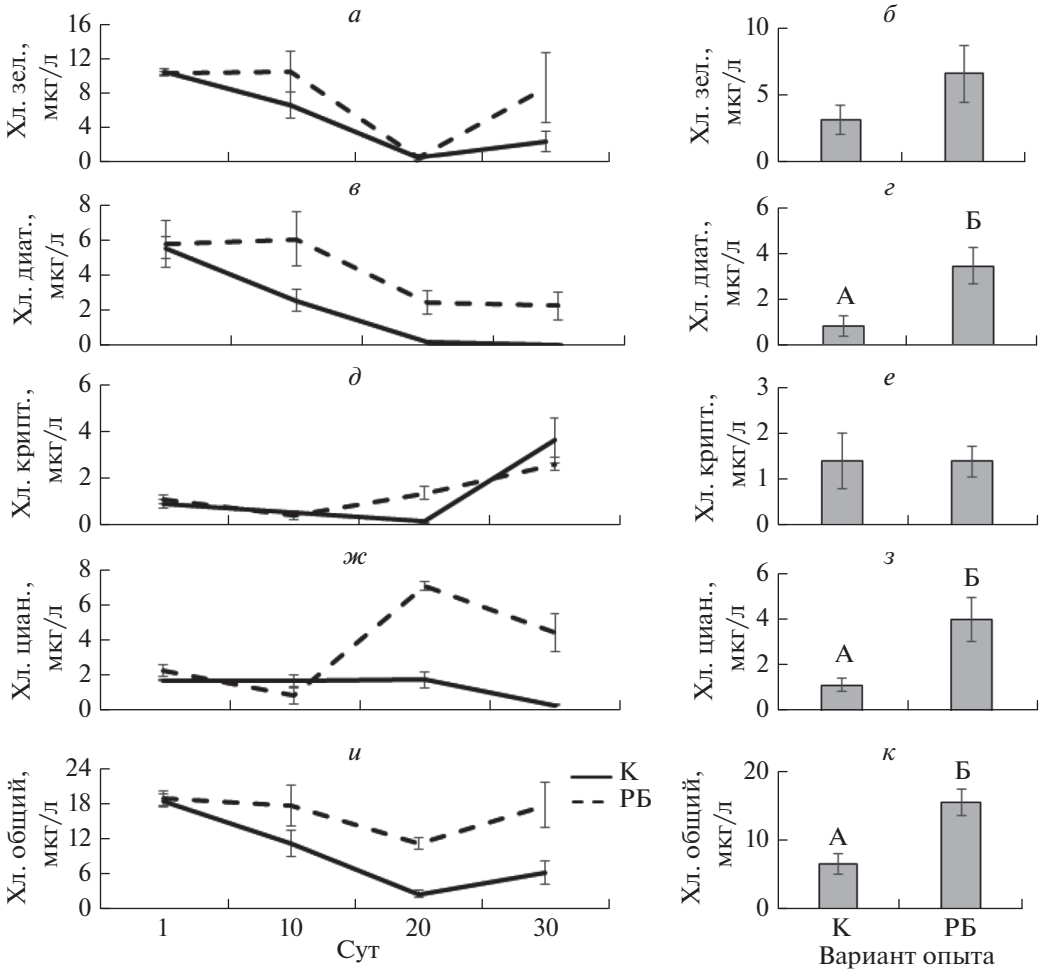

Рис. 1. Динамика хлорофилла зеленых (*а*), диатомовых (*в*) и криптофитовых (*д*) водорослей, цианобактерий (*ж*) и общего хлорофилла (*и*), мкг/л, (±*SE*), а также сравнение средних между вариантами опыта (*б*, *г*, *е*, *з*, *к*), где К – контроль, РБ – вариант с рыбами. Разными буквами (А, Б) обозначены достоверные различия при $p < 0.05$ (*t*-тест Стьюдента, при ненормальном распределении *U*-тест Манна–Уитни).

ра от фитопланктона к зоопланктону, выраженная как отношение скорости аккумуляции этих элементов на единицу биомассы, достоверно повышалась под влиянием рыб. Эффективность передачи азота от фитопланктона к ракообразным в вариантах с рыбами возрастала в среднем в 2.5 раза, а фосфора – в 12.4 раза по сравнению с контролем. Эффективность передачи азота и фосфора от фитопланктона к зоопланктону, выраженная на единицу объема, не различалась между вариантом с рыбами и контролем. Таким образом, рыбы влияли только на эффективность передачи азота и фосфора на единицу биомассы. Это свидетельствует о повышении качества зоопланктона в мезокосмах с рыбами, выраженное как скорость аккумуляции азота или фосфора на единицу биомассы. Однако скорость аккумуляции азота и фосфора в биомассе зоопланктона на единицу объема не изменялась под влиянием рыб.

Продукция ЭПК в сестоне на единицу объема и на единицу биомассы в вариантах с рыбами были достоверно ниже, чем в контроле (табл. 2). Продукция ЭПК в зоопланктоне в единице объема в конце эксперимента в варианте с рыбами не отличалась от контроля. Однако продукция ЭПК на единицу биомассы в зоопланктоне была примерно в 1.6 раза выше в варианте с рыбами, чем в контроле. Следовательно, рыбы способствовали повышению качества зоопланктона, выраженного в продукции ЭПК в зоопланктоне. Как результат этого, эффективность передачи ЭПК от фитопланктона к зоопланктону в варианте с рыбами возрастала по сравнению с контролем в среднем в 4.6 и 12.4 раза на единицу объема и на единицу биомассы соответственно.

В варианте с рыбами продукция ДГК в сестоне не отличалась от контроля. Однако продукция ДГК в зоопланктоне на единицу биомассы была выше в варианте с рыбами, чем без рыб. Эффек-

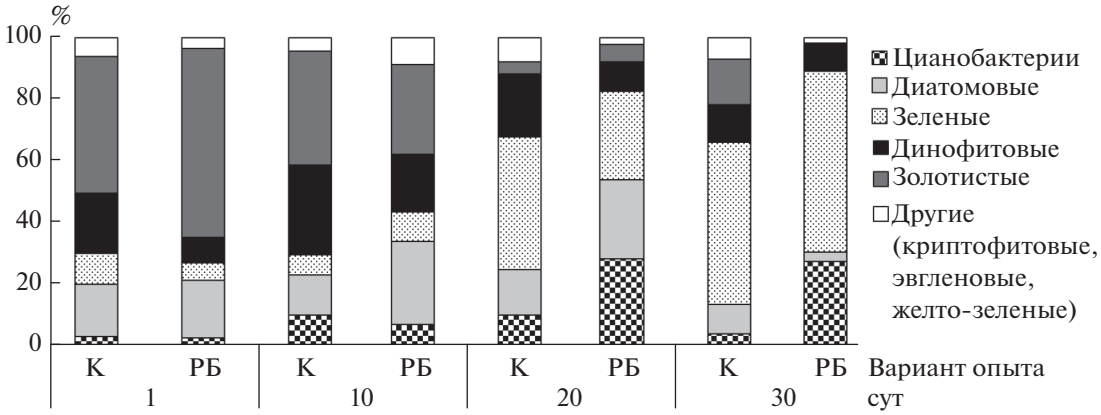

Рис. 2. Соотношение таксономических групп фитопланктона (мг/л), где К – контроль, РБ – вариант с рыбами.

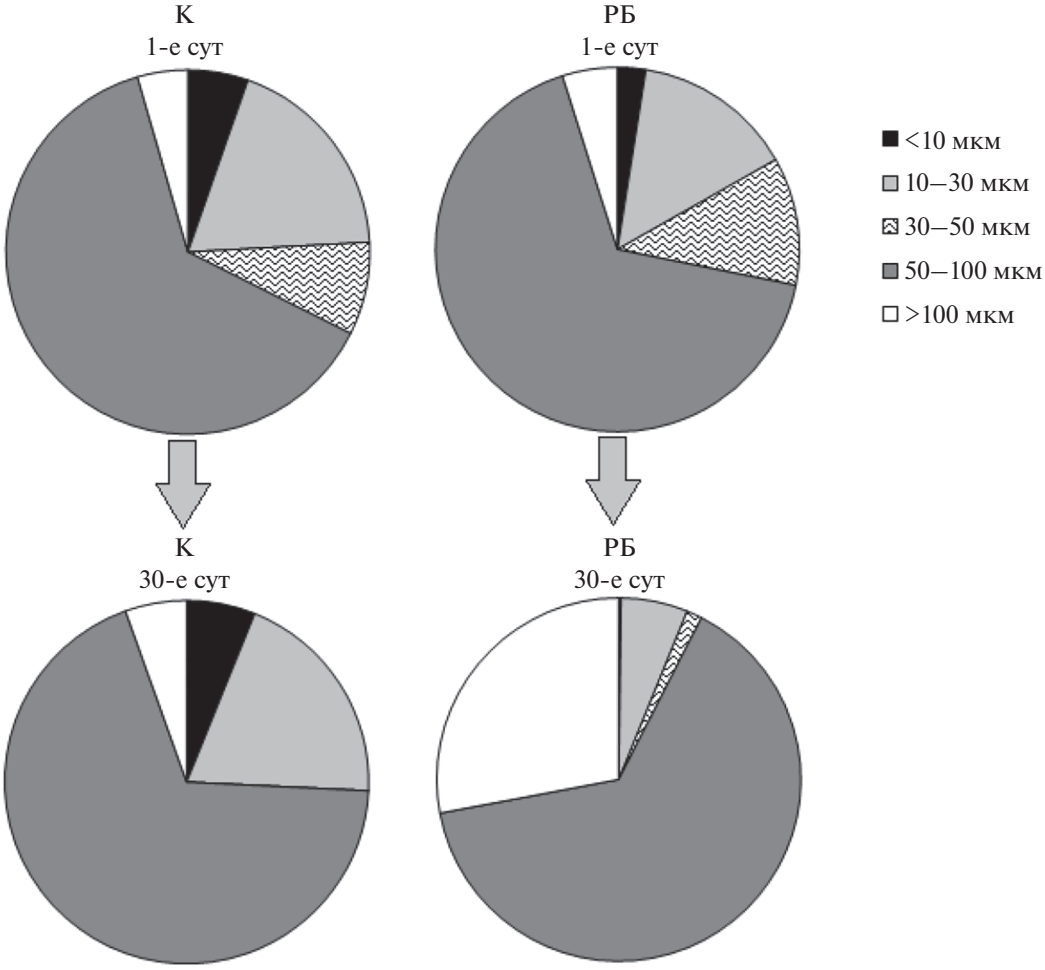

Рис. 3. Соотношение размерных групп фитопланктона (мг/л), где К – контроль, РБ – вариант с рыбами.

тивность передачи ДГК от фитопланктона к зоопланктону на единицу биомассы в варианте с рыбами была выше, чем в контроле в 7.4 раза. В варианте с рыбами продукция общих ЖК на единицу биомассы в сестоне была ниже, а в зоопланктоне, наоборот, выше по сравнению с кон-

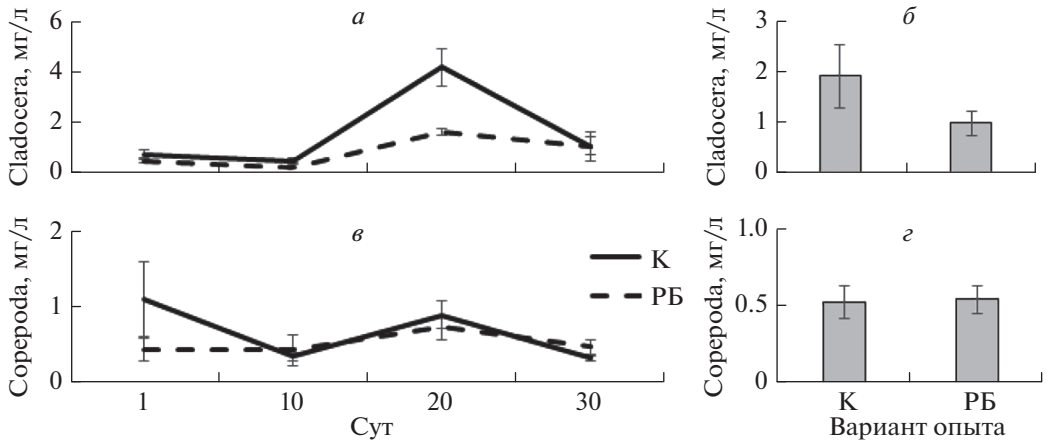

Рис. 4. Динамика биомассы ветвистоусых (*а*) и веслоногих (*в*) ракообразных и сравнение средних между вариантами опыта (*б, г*) (±*SE*), где К – контроль, РБ – вариант с рыбами.

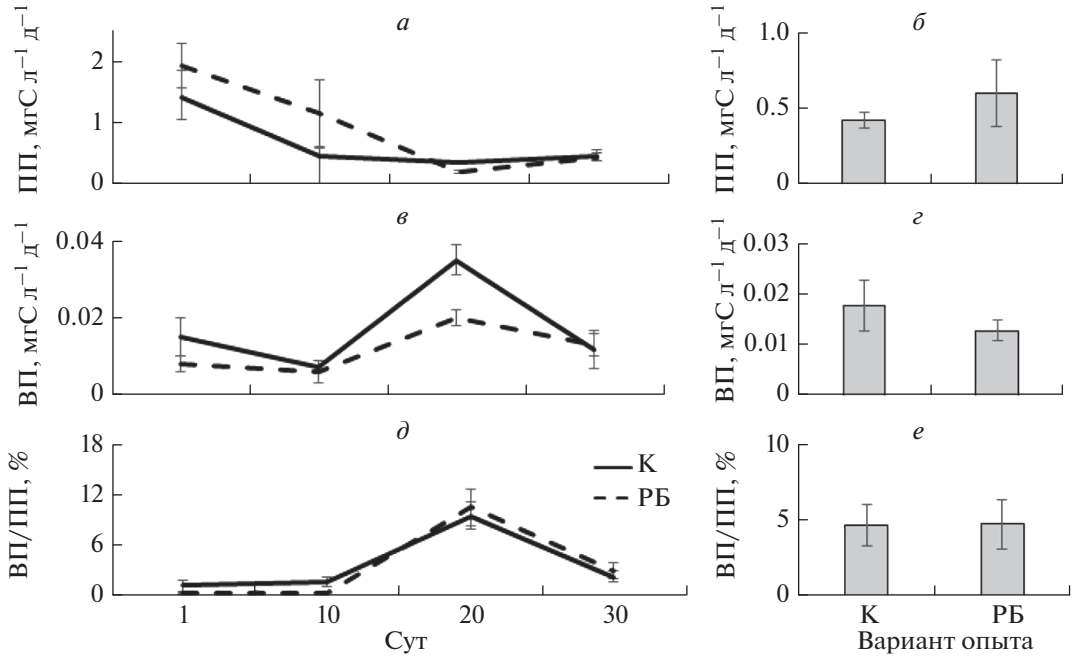

Рис. 5. Динамика первичной продукции (ПП) (*а*), вторичной продукции зоопланктона (ВП) (*в*), и эффективности передачи углерода от фитопланктона к зоопланктону (ВП/ПП), выраженная как отношение вторичной продукции зоопланктона к первичной продукции на единицу объема (*д*) (±*SE*), а также сравнение средних между вариантами опыта (*б, г, е*), где К – контроль, РБ – вариант с рыбами.

тролем. Эффективность передачи ЖК от фитопланктона к зоопланктону возросла под влиянием рыб в 10 раз.

ОБСУЖДЕНИЕ

Рыбы оказывали неодинаковое воздействие на разные таксономические группы водорослей. Биомасса цианобактерий и диатомовых водорослей в присутствии рыб была выше, чем в контроле. Концентрация общего хлорофилла в варианте с рыбами также была выше. В присутствии рыб повышалась доля крупных водорослей размером >100 мкм. Поэтому ожидалось, что первичная продукция (на единицу объема) в мезокосмах с рыбами будет выше, чем в контроле. Однако в нашем исследовании первичная продукция не различалась между вариантами опытов. Это объяснялось тем, что водоросли в варианте с рыбами были представлены более медленно растущими

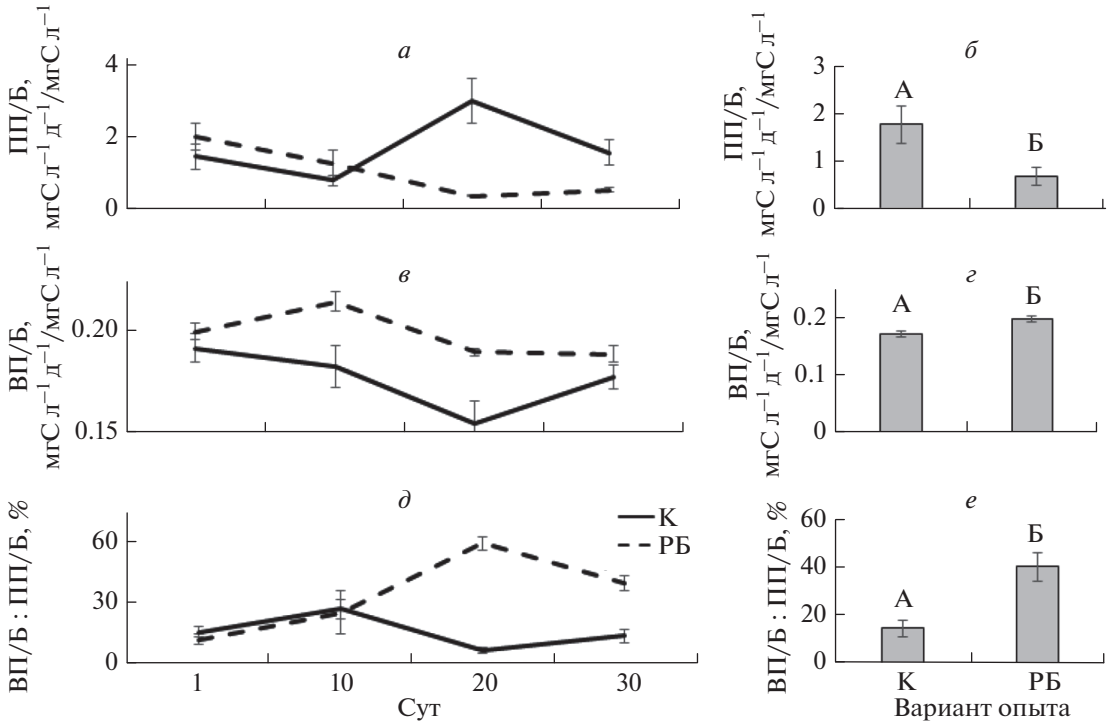

Рис. 6. Динамика отношения первичной продукции к биомассе фитопланктона (ПП/Б) (*а*), отношения вторичной продукции зоопланктона к их биомассе (ВП/Б) (*в*) и эффективности передачи углерода от фитопланктона к зоопланктону на единицу углерода (ВП/Б : ПП/Б) (*д*) ($\pm SE$) , а также сравнение средних между вариантами опыта (*б*, *г*, *е*), где К – контроль, РБ – вариант с рыбами. Разными буквами (А, Б) обозначены достоверные различия при $p < 0.05$ (*t*-тест Стьюдента, при ненормальном распределении *U*-тест Манна–Уитни).

видами, например, цианобактериями (Danielsdottir et al., 2007). Кроме того, цианобактерии, входящие в состав доминирующего комплекса в варианте с рыбами, являются миксотрофами, т.е. помимо фотосинтеза они способны к гетеротрофной ассимиляции органических веществ (Кузьменко, 1981). Это также могло привести к более высокой биомассе водорослей в варианте с рыбами. Поскольку биомасса ракообразных и вторичная продукция ракообразных не различалась между вариантами опытов, то и отношение вторичной продукции к первичной в единице объема не различалось между вариантами и равнялось примерно 5%. Согласно данным Лакроикс (Lacroix, 1999) эффективность переноса углерода от фитопланктона к зоопланктону в эвтрофных условиях составляет порядка 5–7%. В эвтрофном водохранилище Бугач среднее за вегетационный сезон значение эффективности переноса углерода от фитопланктона к зоопланктону составляло около 5% (Gladyshev et al., 2011), что хорошо согласуется с нашими данными и с общими представлениями о переносе вещества и энергии в эвтрофных водоемах. Однако отношение вторичной продукции к первичной продукции на единицу объема характеризует эффективность переноса вещества и энергии в водоеме. Этот показатель зависит не только от способности зоопланктонных сообществ эффективно преобразовывать потребленные вещества в биомассу, но и от концентраций водорослей или численности зоопланктонных организмов.

Показатель, который не зависит от плотности популяций и характеризует эффективность преобразования потребленного вещества в биомассу, – это отношение продукции к биомассе (П/Б коэффициент). П/Б коэффициент рассматривается как основа продукционного потенциала и позволяет сравнивать между собой сообщества с разной плотностью (Ikeda et al., 2002). Результаты наших экспериментов показали, что в присутствии рыб повышение биомассы фитопланктона наблюдалось при снижении первичной продукции на единицу биомассы. Следовательно, в присутствии рыб преобладали медленно растущие виды фитопланктона, а при отсутствии рыб – быстрорастущие виды фитопланктона, что подтверждается предсказаниями математической модели, описывающей взаимодействия фитопланктон – зоопланктон – планктоноядные рыбы (Danielsdottir et al., 2007). К быстрорастущим водорослям относятся критофитовые и диатомовые водоросли, к медленно растущим – цианобактерии (Danielsdottir et al., 2007). Вторичная продукция на

Таблица 1. Скорость аккумуляции (А) азота (N) и фосфора (Р) в сестоне и зоопланктоне, эффективность передачи азота и фосфора от фитопланктона к зоопланктону ($M \pm SE$)

Варианты опыта	Скорость аккумуляции азота и фосфора			
	Сестон			
	азот (N)		фосфор (Р)	
	(N : C , мг/мг × × ПП, мгС/л сут)	(N : C, мг/мг × × (ПП, мгС/л сут : Б, мгС/л))	(Р : C, мг/мг × ПП, мгС/л сут)	(Р : C, мг/мг × × (ПП, мгС/л сут : Б, мгС/л))
$К_н$	0.17 ± 0.05	0.17 ± 0.04	0.01 ± 0.003	0.01 ± 0.002[А]
$К_к$	0.06 ± 0.02	0.19 ± 0.05	0.01 ± 0.001	0.02 ± 0.006[А]
$РБ_к$	0.07 ± 0.01	0.07 ± 0.01	0.006 ± 0.002	0.002 ± 0.001[Б]
F	4.97	2.72	2.98	9.3
p	0.053	0.14	0.13	0.01
Варианты опыта	Зоопланктон			
	азот (N)		фосфор (Р)	
	(N : C, мг/мг × × ВП, мгС/л сут)	(N : C, мг/мг × × (ВП, мгС/л сут : Б, мгС/л))	(Р : C, мг/мг× ВП, мгС/л сут)	(Р : C, мг/мг × × (ВП, мгС/л сут : Б, мгС/л))
$К_н$	0.003 ± 0.001	0.043 ± 0.004	0.0003 ± 0.0001	0.004 ± 0.001
$К_к$	0.003 ± 0.001	0.042 ± 0.003	0.0003 ± 0.0001	0.004 ± 0.000
$РБ_к$	0.003 ± 0.001	0.046 ± 0.002	0.0003 ± 0.0000	0.004 ± 0.000
F	0.06	0.39	0.05	0.07
p	0.95	0.69	0.95	0.93
Варианты опыта	Эффективность передачи азота и фосфора			
	азот (N)		фосфор (Р)	
	$А\ N_{зоо} : А\ N_{сест}$, %		$А\ Р_{зоо} : А\ Р_{сест}$, %	
	(N : C, мг/мг × ВП, мгС/л сут) : (N : C, мг/мг × ПП, мгС/л сут) × 100%	(N : C, мг/мг × (ВП, мгС/л сут : Б, мгС/л)) : (N : C, мг/мг × (ПП, мгС/л сут : Б, мгС/л)) × 100%	(Р : C, мг/мг × ВП, мгС/л сут) : (Р : C, мг/мг × ПП, мгС/л сут) × 100%	(Р : C, мг/мг × (ВП, мгС/л сут : Б, мгС/л)) : (Р : C, мг/мг × (ПП, мгС/л сут : Б, мгС/л)) × 100%
$К_н$	2.49 ± 1.16	26.63 ± 3.34[А]	5.28 ± 2.23	57.62 ± 12.69[А]
$К_к$	4.84 ± 1.28	25.39 ± 6.11[А]	3.96 ± 1.32	20.64 ± 6.24[А]
$РБ_к$	5.43 ± 1.73	63.86 ± 6.59[Б]	24.41 ± 10.26	256.55 ± 71.69[Б]
F	1.21	15.6	3.51	9.05
p	0.36	0.004	0.10	0.02

Примечания. К – контроль, РБ – вариант с рыбами, н – начало эксперимента, к – конец эксперимента. Разными буквами (А, Б) обозначены достоверные различия при $p<0.05$ (однофакторный дисперсионный анализ, Тьюки тест).

единицу биомассы, напротив, в присутствии рыб повысилась. Это значит, что зоопланктон стал потреблять более качественные пищевые частицы, чем в отсутствие рыб. В результате таких изменений эффективность перехода углерода (продукция, выраженная в углероде на единицу углерода) от фитопланктона к зоопланктону повысилась в присутствии рыб более чем в два раза. Такой механизм препятствует избыточной эксплуатации зоопланктона рыбами и направлен на поддержание биомассы зоопланктона. Видимо по этой причине биомасса ветвистоусых и веслоногих ракообразных не различалась между контролем и вариантом с рыбами, несмотря на пресс планктоноядных рыб.

Однако не только биомасса зоопланктона определяет функционирование вышестоящих трофических уровней, но и его качество, выражаемое в содержании ЖК, включая ПНЖК, и ос-

Таблица 2. Продукция (П) ПНЖК в сестоне и зоопланктоне, эффективность передачи ПНЖК (ЭПК, ДГК) и общих ЖК от фитопланктона к зоопланктону ($M \pm SE$)

Варианты опыта	Продукция					
	Сестон					
	ЭПК		ДГК		ЖК	
	(ЭПК : С, мг/г × ПП, мгС/л сут)	(ЭПК : С, мг/г × (ПП, мгС/л сут : Б, мгС/л))	(ДГК : С, мг/г × ПП, мгС/л сут)	(ДГК : С, мг/г × (ПП, мгС/л сут : Б, мгС/л))	(ЖК : С, мг/г × ПП, мгС/л сут)	(ЖК : С, мг/г × (ПП, мгС/л сут : Б, мгС/л))
$К_н$	8.13 ± 2.76^А	8.04 ± 2.27^А	7.12 ± 2.10^А	7.08 ± 1.69^А	183.06 ± 72.69^А	180.15 ± 61.27^А
$К_к$	2.14 ± 0.20^Б	7.51 ± 1.57^А	0.58 ± 0.13^Б	1.93 ± 0.45^Б	71.46 ± 11.12^{АБ}	246.50 ± 54.31^А
$РБ_к$	0.83 ± 0.09^В	1.03 ± 0.36^Б	0.67 ± 0.15^Б	0.87 ± 0.36^Б	36.42 ± 4.30^Б	43.84 ± 12.52^Б
F	29.06	5.90	26.49	10.43	9.47	10.8
p	0.001	0.04	0.001	0.01	0.01	0.01
Варианты опыта	Зоопланктон					
	ЭПК		ДГК		ЖК	
	(ЭПК : С, мг/г × ВП, мгС/л сут)	(ЭПК : С, мг/г × (ВП, мгС/л сут : Б, мгС/л))	(ДГК : С, мг/г × ВП, мгС/л сут)	(ДГК : С, мг/г × (ВП, мгС/л сут : Б, мгС/л))	(ЖК : С, мг/г × ВП, мгС/л сут)	(ЖК : С, мг/г × (ВП, мгС/л сут : Б, мгС/л))
$К_н$	0.013 ± 0.005	0.175 ± 0.010^А	0.014 ± 0.005	0.190 ± 0.014^А	0.175 ± 0.063	2.212 ± 0.046^А
$К_к$	0.006 ± 0.002	0.095 ± 0.003^Б	0.004 ± 0.003	0.065 ± 0.018^Б	0.062 ± 0.025	0.943 ± 0.088^Б
$РБ_к$	0.011 ± 0.003	0.154 ± 0.013^А	0.013 ± 0.004	0.169 ± 0.023^А	0.129 ± 0.041	1.750 ± 0.165^А
F	1.04	17.74	1.76	12.69	1.54	33.13
p	0.41	0.003	0.25	0.01	0.29	0.001
Варианты опыта	Эффективность передачи ПНЖК (ЭПК, ДГК) и общих ЖК					
	ЭПК		ДГК		ЖК	
	$ПЭПК_{зоо} : ПЭПК_{сест}$, %		$ПДГК_{зоо} : ПДГК_{сест}$, %		$ПЖК_{зоо} : ПЖК_{сест}$, %	
	(ЭПК:С, мг/г × ВП, мгС/л сут) : (ЭПК : С, мг/г × ПП, мгС/л сут) × × 100%	(ЭПК : С, мг/г × (ВП, мгС/л сут : Б, мгС/л)) : (ЭПК : С, мг/г × (ПП, мгС/л сут : Б, мгС/л)) × 100%	(ДГК : С, мг/г × ВП, мгС/л сут) : (ДГК : С, мг/г × ПП, мгС/л сут) × × 100%	(ДГК : С, мг/г × (ВП, мгС/л сут : Б, мгС/л)) : (ДГК : С, мг/г × (ПП, мгС/л сут : Б, мгС/л)) × 100%	(ЖК : С, мг/г × ВП, мгС/л сут) : (ЖК : С, мг/г × ПП, мгС/л сут) × 100%	(ЖК : С, мг/г × (ВП, мгС/л сут : Б, мгС/л)) : (ЖК : С, мг/г × (ПП, мгС/л сут : Б, мгС/л)) × 100%
$К_н$	0.24 ± 0.11^А	2.44 ± 0.47^А	0.28 ± 0.13	2.90 ± 0.44^А	0.15 ± 0.07	1.47 ± 0.36^А
$К_к$	0.28 ± 0.08^А	1.42 ± 0.37^А	0.78 ± 0.34	4.15 ± 1.72^А	0.09 ± 0.03	0.45 ± 0.14^А
$РБ_к$	1.30 ± 0.27^Б	17.61 ± 3.81^Б	2.52 ± 1.45	30.79 ± 16.77^Б	0.34 ± 0.07	4.48 ± 0.88^Б
F	11.56	16.57	1.86	6.75	4.52	14.24
p	0.01	0.004	0.24	0.03	0.06	0.01

Примечания. К – контроль, РБ – вариант с рыбами, н – начало эксперимента, к – конец эксперимента. Разными буквами (А, Б, В) обозначены достоверные различия при $p < 0.05$ (однофакторный дисперсионный анализ, Тьюки тест).

новных биогенных элементов, т.е. азота и фосфора. Если углерод выполняет в основном строительную и энергетическую функции, то ПНЖК главным образом используются для регуляции физиологических процессов. Длинноцепочечные ПНЖК семейства омега-3, а именно ЭПК и ДГК, признаны необходимыми для животных разных таксономических групп, включая человека (Lauritzen et al., 2001; Kris-Etherton et al., 2002; Wall et al., 2010). Показано на рыбах, что отсутствие ПНЖК в пище приводит к различным патологиям функционирования органов сердечно-сосудистой системы, работы печени, кишечника, снижению репродуктивного потенциала (Sargent et al., 2002), увеличению смертности (Glencross, 2009). Синтезируются ЭПК и ДГК в основном водорослями. Поэтому крайне важно для вышестоящих трофических уровней, с какой эффективностью они передаются от фитопланктона к зоопланктону и далее по трофической цепи.

В сестоне наблюдалась тенденция снижения продукции ПНЖК и общего содержания ЖК в вариантах с рыбами по сравнению с контролем. Продукция ЭПК на единицу биомассы была в 7.5 раз, а ЖК в 5.6 раз ниже в вариантах с рыбами, чем в контроле. Таким образом, качество фитопланктона, выраженное как продукция ЭПК на единицу объема и на единицу биомассы, и продукция ЖК на единицу биомассы в вариантах с рыбами было хуже, чем в контроле. Это может быть связано с изменением таксономической и размерной структуры фитопланктона под влиянием рыб. Так, в вариантах с рыбами возросла доля цианобактерий, которые не содержат ЭПК и ДГК (Gulati, DeMott, 1997). Однако, несмотря на ухудшения качества фитопланктона, продукция ПНЖК (ЭПК и ДГК) и общих ЖК в зоопланктоне на единицу биомассы возросла в варианте с рыбами, по сравнению с контролем. Это означает, что качество зоопланктона, выраженное как продукция этих веществ на единицу биомассы, увеличилось. Как результат повышения качества зоопланктона, возросла эффективность переноса ПНЖК и общих ЖК от фитопланктона к зоопланктону в присутствии рыб по сравнению с контролем. Повышение эффективности переноса ПНЖК и общих ЖК в присутствии рыб на фоне снижения содержания этих веществ в сестоне может быть связано с избирательным потреблением пищевых ресурсов ракообразными. Ветвистоусые ракообразные известны как неселективные фильтраторы, чья диета ограничивается размером пищевых частиц (DeMott, 1986). Показано, что ветвистоусые ракообразные потребляют частицы размером меньше 30 мкм (Sommer, Sommer, 2006). Кроме того, ракообразные могут поразному накапливать или ассимилировать пищевые частицы. Так, показано (Taipale et al., 2016), что значения $\delta^{13}C$ у ветвистоусых ракообразных не коррелируют со значениями $\delta^{13}C$ в сестоне, но зато коррелируют со значениями $\delta^{13}C$ отдельных таксономических групп фитопланктона. Селективное питание дафний также экспериментально продемонстрировано Гладышевым с соавторами (Гладышев и др., 2000). Селективность потребления связана не с активным выбором пищевых частиц во время фильтрационного процесса, а с различной усвояемостью разных таксонов водорослей (Feniova et al., 2018). Пресс хищников уменьшает плотность крупных ракообразных (экз./л), вследствие чего концентрация съедобной фракции фитопланктона возрастает. Таким образом, в присутствие рыб возможности селективного потребления пищевых частиц ракообразными могут расширяться из-за снижения их пресса на фитопланктон.

Недостаток ключевых биогенных элементов (фосфора, азота) приводит к нарушению синтеза белков, липидов, нуклеиновых кислот и в итоге отрицательно влияет на репродукционный потенциал и выживаемость популяций (Prater et al., 2018). Поэтому крайне важно знать, с какой эффективностью эти элементы передаются от фитопланктона к зоопланктону. Скорость аккумуляции азота и фосфора в фитопланктоне в единице объема не различалась между вариантами с рыбами и без рыб. Однако скорость аккумуляции фосфора на единицу биомассы в сестоне была в среднем в десять раз меньше в варианте с рыбами. Известно, что рыбы являются дополнительными источниками биогенных элементов (в том числе фосфора) для фитопланктона (Brabrand et al., 1990; Attayde, Hansson, 1999). Лехман (Lehman, 1980) показал экспериментально, что поглощение и выделение фосфатов и аммонийного азота водорослями зависит от содержания фосфора и азота в их клетках. При дефиците этих элементов в клетках, водоросли увеличивают скорость их поглощения и снижают скорость их выделения. Возможно, поэтому в контроле скорость аккумуляции фосфора в сестоне была выше, чем в варианте с рыбами, которые обеспечивали более высокое его содержание в водорослях в результате экскреции в процессе жизнедеятельности.

В зоопланктоне скорости аккумуляции фосфора и азота не различались между вариантами. Однако эффективность передачи фосфора и азота на единицу биомассы была выше в 12.4 и 2.5 раза, соответственно, в варианте с рыбами, чем в контроле. Это, по нашему мнению, связано со способностью зоопланктона аккумулировать биогенные элементы (Karpowicz et al., 2019). Однако остается непонятным, почему эффективность передачи фосфора и азота от фитопланктона к зоопланктону в присутствии рыб была выше, чем без рыб. Возможно, это связано со смещением размерной структуры зоопланктона в сторону преоб-

ладания видов меньших размеров (Brooks, Dodson, 1965; Gliwicz, 2013; Feniova et al., 2015). Азот и фосфор участвуют в процессах соматического роста ракообразных (Prater et al., 2018) и активно расходуются в процессах роста. Мелкие виды растут не так быстро, и возможно больше фосфора и азота остается в их массе тела. Возможно также, что в присутствии рыб доля съедобной фракции водорослей возрастает. Поэтому у ракообразных появляется больше шансов накопить фосфор в своем теле. Однако этот вопрос требует отдельного исследования.

В заключение отметим, что взаимодействия фитопланктон–зоопланктон–рыбы связаны не только отношениями хищник–жертва, но и зависят от качества фитопланктона и зоопланктона как пищевых ресурсов. Мы показали, что в присутствии рыб эффективность передачи углерода на единицу биомассы от фитопланктона к зоопланктону повышается в два раза, фосфора – в 12.4, азота в – 2.5, ЭПК в – 12.4, ДГК – в 7.4, общих ЖК – в 10 раз по сравнению с контролем. Это создает устойчивость функционирования системы в условиях пресса рыб. Такой механизм препятствует избыточной эксплуатации зоопланктона рыбами и позволяет продлить трофическую цепь.

БЛАГОДАРНОСТИ

Проведение экспериментов и сбор биологического материала выполнены при поддержке Национального центра науки Польши (UMO-506 2016/21/B/NZ8/00434). Обработка проб фитопланктона осуществлялась при финансовой поддержке РФФИ (18-54-00002 Бел_а), обработка проб зоопланктона и их анализ – при финансовой поддержке Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований (БРФФИ № Б18Р-004), статистическая обработка и анализ данных – в рамках государственного задания АААА-А18-118012690096-1, а интерпретация полученных результатов, обзор литературы и подготовка материалов для публикации – при финансовой поддержке Российского научного фонда (№ 16-14-10323).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гладышев М.И., Колмаков В.И., Дубовская О.П., Иванова Е.А., 2000. Изучение микроводорослевого спектра питания *Daphnia longispina* в периоды цветения евтрофного водоема // Доклады Академии наук. Т. 371. Р. 556–558.

Кузьменко М.И., 1981. Миксотрофизм синезеленых водорослей и его экологическое значение. Киев: Наукова думка. 212 с.

Кузьмин Г.В., 1975. Фитопланктон // Методика изучения биогеоценоза внутренних водоемов. М.: Наука. С. 73–87.

Alimov A.F., 1989. An introduction to production hydrobiology. Leningrad: Gidrometeoizdat. 152 p.

Attayde J.A., Hansson L.A., 1999. Effects of nutrient recycling by zooplankton and fish on phytoplankton communities // Oecologia. № 121. P. 47–54.

Błędzki L.A., Rybak J.I., 2016. Freshwater crustacean zooplankton of Europe. Switzerland, Basel: Springer. 918 p. https://doi.org/10.1007/978-3-319-29871-9

Bohl E., 1982. Food supply and prey selection in planktivorous Cyprinidae // Oecologia. V. 35. P. 134–138.

Brabrand A., Bjorn F., Torsten K., Nilssen P.J., 1984. Can iron defecation from fish influence phytoplankton production and biomass in eutrophic lakes? // Limnology and Oceanography. V. 29. P. 1330–1334.

Brabrand A., Faafeng B.A., Nilsen J.P.M., 1990. Relative importance of phosphorus supply to phytoplankton production: fish excretion versus external loading // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. V. 47. P. 364–372.

Brett M., Müller-Navarra D., 1997. The role of highly unsaturated fatty acids in aquatic foodweb processes // Freshwater Biology. V. 38. P. 483–499. https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1997.00220.x

Brooks J.L., Dodson S.I., 1965. Predation, body size and composition of plankton // Science. V. 150. P. 28–35.

Danielsdottir M.G., Brett M.T., Arhonditsis G.B., 2007. Phytoplankton food quality control of planktonic food web processes // Hydrobiologia. V. 589. P. 29–41.

DeMott W.R., 1986. The role of taste in food selection by freshwater zooplankton // Oecologia. V. 69. P. 334–340.

Feniova I., Dawidowicz P., Gladyshev M.I., Kostrzewska-Szlakowska I., Rzepecki M. et al., 2015. Experimental effects of large-bodied *Daphnia*, fish and zebra mussels on cladoceran community and size structure // Journal of Plankton Research. V. 37. P. 611–625. https://doi.org/10.1093/plankt/fbv022

Feniova I., Dawidowicz P., Ejsmont-Karabin J., Gladyshev M., Kalinowska K. et al., 2018. Effects of zebra mussels on cladoceran communities under eutrophic conditions // Hydrobiologia. V. 822. P. 37–54. https://doi.org/10.1007/s10750-018-3699-4

Frost P.C., Evans-White M.A., Finkel Z.V., Jensen T.C., Matzek V., 2005. Are you what you eat? Physiological constraints on organismal stoichiometry in an elementally imbalanced world // Oikos. V. 109. P. 18–28. https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.14049.x

Gladyshev M.I., Sushchik N.N., Anishchenko O.V., Makhutova O.N., Kolmakov V.I. et al., 2011. Efficiency of transfer of essential polyunsaturated fatty acids versus organic carbon from producers to consumers in a eutrophic reservoir // Oecologia. V. 165. P. 521–531. https://doi.org/10.1007/s00442-010-1843-6

Gladyshev M.I., Sushchik N.N., Kolmakova A.A., Kalachova G.S., Kravchuk E.S. et al., 2007. Seasonal correlations of elemental and v-3 PUFA composition of seston and dominant phytoplankton species in a eutrophic Siberian Reservoir // Aquatic Ecology. V. 41. P. 9–23. https://doi.org/10.1007/s10452-006-9040-8

Glencross B.E., 2009. Exploring the nutritional demand for essential fatty acids by aquaculture species // Reviews in Aquaculture. V. 1. № 2. P. 71–124. https://doi.org/10.1111/j.1753-5131.2009.01006.x

Gliwicz Z.M., 2003. Between hazards of starvation and risk of predation: the ecology of off-shore animals Excellence in Ecology, Book 12. International Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, Germany. p. 379. ISSN 0932-2205

Gliwicz Z.M., Ghilarov A., Pijanowska J., 1981. Food and predation as major factors limiting two natural populations of *Daphnia cucullata* Sars. // Hydrobiologia. V. 80. P. 205–218.
https://doi.org/10.1007/BF00018359

Gulati R.D., DeMott W.R., 1997. The role of food quality for zooplankton: Remarks on the state -of-the-art, perspectives and priorities // Freshwater Biology. V. 38. P. 753–768.
https://doi.org/0.1046/j.1365-2427.1997.00275.x

Happey-Wood C.M., Pentecost A., 1981. Algal bioassay of the water from two linked but contrasting Welsh lakes // Freshwater Biology. V. 11. P. 473–491.

Ikeda T., Hirakawa K., Shiga N., 2002. Production, metabolism and production/biomass (P/B) ratio of Metridiapacifica (Crustacea; Copepoda) in Toyama Bay, southern Japan Sea // Plankton Biology and Ecology. V. 49. P. 58–65.

Karpowicz M., Feniova I., Gladyshev M.I., Ejsmont-Karabin J., Górniak A. et al., 2019. The stoichiometric ratios (C : N : P) in a pelagic food web under experimental conditions // Limnologica. V. 77. P. 125690.
https://doi.org/10.1016/j.limno.2019.125690

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

Lacroix G., 1999. Biomass and production of plankton in shallow and deep lakes: are there general patterns? // Annales de Limnologie. V. 35. № 2. P. 111–122.

Lauritzen L, Hansen H.S, Jørgensen M.H, Michaelsen K.F., 2001. The essentiality of long chain n-3 fatty acids in relation to development and function of the brain and retina // Progress in Lipid Research. V. 40. P. 1–94.

Lehman T.J., 1980. Release and cycling of nutrients between planktonic algae and herbivores // Limnology and Oceanography. V. 25. P. 620–632.

Lin C.K., Schelske C.L., 1981. Seasonal variation of potential nutrient limitation to chlorophyll production in southern Lake Huron // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. V. 38. P. 1–9.

Lindeman R.L., 1942. The trophic–dynamic aspect of ecology // Ecology. V. 23. P. 399–418.

Loladze I., Elser J.J., 2011. The origins of the Redfield nitrogen-to-phosphorus ratio are in a homoeostatic protein-to-RNA ratio // Ecology Letters. V. 14. P. 244–250.
https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01577.x

Loladze I., Kuang Y., Elser J.J., 2000. Stoichiometry in producer–grazer systems: Linking energy flow with element cycling // Bulletin of Mathematical Biology. V. 62. P. 1137–1162.
https://doi.org/10.1006/bulm.2000.0201

Mikheeva T.M., 1989. Methods of quantitative estimates of nanophytoplankton (review) // Hydrobiological Journal. V. 25. P. 3–21.

Müller-Navarra D.C., 1995. Biochemical versus mineral limitation in *Daphnia* // Limnology and Oceanography. V. 40. P. 1209–1214.

Murphy J., Riley J.P., 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters // Analytica Chimica Acta. V. 27. P. 31–36.

Okun N., Mehner T., 2005. Distribution and feeding of juvenile fish on invertebrates in littoral reed (Phragmites) stands // Ecology of Freshwater Fish. V. 14. P. 139–149.

Prater C., Wagner N.D., Frost P.C., 2018. Seasonal effects of food quality and temperature on body stoichiometry, biochemistry, and biomass production in *Daphnia* populations // Limnology and Oceanography. V. 63. P. 1727–1740.
https://doi.org/10.1002/lno.10803

Sargent J.R., Tocher D.R., Bell J.G., 2002. The lipids // Fish Nutrition, 3rd edn. Ed. J. Halver E., Hardy R.W. San Diego: Academic Press. P. 181–257.

Semenchenko V.P., Razlutskij V.I., FeniovaI.Yu., Aibulatov D.N., 2007. Biotic relations affecting species structure in zooplankton communities // Hydrobiologia. V. 579. № 1. P. 219–231.

Sommer U., Sommer F., 2006. Cladocerans versus copepods: the cause of contrasting top-down controls on freshwater and marine phytoplankton // Oecologia. V. 147. P. 183–194.

Stockwell J.D., Johannsson O.E., 1997. Temperature-dependent allometric models to estimate zooplankton production in temperate freshwater lakes // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. V. 54. P. 2350–2360.

Sundbom M., Vrede T., 1997. Effects of fatty acid and phosphorus content of food on the growth, survival and reproduction of *Daphnia* // Freshwater Biology. V. 38. P. 665–674.

Taipale S.J., Vuorio K., Brett M.T., Peltomaa E., Hiltunen M., Kankaala P., 2016. Lake zooplankton δ^{13}C values are strongly correlated with the δ^{13}C values of distinct phytoplankton taxa // Ecosphere. V. 7. e01392.
https://doi.org/10.1002/ecs2.1392

Vinberg G.G., Lavrenteva G.M., 1982. Guidelines for the collection and processing of materials for hydrobiological studies in freshwater bodies // Phytoplankton and its products. Leningrad. USSR: GOSNIORKH. P. 1–33.

Wagner N.D., Lankadurai B.P., Simpson M.J., Simpson A.J., Frost P.C., 2015. Metabolomic differentiation of nutritional stress in an aquatic invertebrate // Physiological and Biochemical Zoology. V. 88. P. 43–52.
https://doi.org/10.1086/679637

Wall R., Ross R., Fitzgerald G., Stanton C., 2010. Fatty acids from fish: the anti-inflammatory potential of long-chain omega-3 fatty acids // Nutrition Research. V. 68. P. 280–289.

Weers P.M.M., Gulati R.D., 1997. Growth and reproduction of *Daphnia galeata* in response to changes in fatty acids, phosphorus, and nitrogen in *Chlamydomonas reinhardtii* // Limnology and Oceanography. V. 42. № 7. P. 1584–1589.
https://doi.org/10.4319/lo.1997.42.7.1584

Yacobi Y.Z., Zohary T., 2010. Carbon: chlorophyll a ratio, assimilation numbers and turnover times of Lake Kinneret phytoplankton // Hydrobiologia. V. 639. P. 185–196.
https://doi.org/10.1007/s10750-009-0023-3

EFFECTS OF FISH ON THE TRANSFER EFFICIENCY OF CARBON, PUFA AND NUTRIENTS FROM PHYTOPLANKTON TO ZOOPLANKTON UNDER EUTROPHIC CONDITIONS

I. Yu. Feniova[1, *], E. G. Sakharova[2, **], M. I. Gladyshev[3, 4], N. N. Sushchik[3, 4], Z. I. Gorelysheva[5], M. Karpowicz[6]

[1]*Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia*

[2]*Papanin Institute for the Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, 152742 Russia*

[3]*Institute of Biophysics, Federal Research Centre, Krasnoyarsk Science Centre, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, 660036 Russia*

[4]*Siberian Federal University, Krasnoyarsk, 660041 Russia*

[5]*The Scientific and Practical Center for Bioresources, National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, 220072 Republic of Belarus*

[6]*Department of Hydrobiology, Institute of Biology, University of Białystok, Białystok, 15-245 Poland*

**e-mail: feniova@mail.ru*

***e-mail: katya.sah@mail.ru*

The efficiency of the transfer of carbon, polyunsaturated fatty acids (PUFA), nitrogen and phosphorus from phytoplankton to zooplankton determines the functioning of the entire ecosystem. However, this parameter depends on environmental conditions. Fish as a very important factor to regulate planktonic communities are very likely to affect the efficiency of the transfer of basic elements and substances from phytoplankton to zooplankton. In experimental mesocosms filled with water from an eutrophic lake and containing phyto- and zooplankton, we investigated how fish affect both primary and secondary production and the efficiency of transfer of carbon, nitrogen, phosphorus, PUFA and fatty acids (FA) from phytoplankton to zooplankton. Two treatments (control and fish treatment) were repeated in three replicates. The transfer efficiency of substances from phytoplankton to zooplankton was measured as the ratio of secondary to primary production, expressed in liters and per biomass unit in percent. The efficiency expressed per liter characterizes the productivity of the water body, while the efficiency expressed per biomass unit indicates the effectiveness of aquatic species to transfer biologically valuable substances from one trophic level to another. We found that phytoplankton–zooplankton–fish interactions are determined not only by predator–prey relationships, but also are affected by the quality of both phytoplankton and zooplankton, measured as the contents of phosphorus, nitrogen, PUFA and FA in their biomass. We showed that, in the presence of fish, the transfer efficiency of carbon, phosphorus, nitrogen, eicosapentaenoic acid (EPA), docosahexaenoic acid (DHA), FA per biomass unit from phytoplankton to zooplankton was increased two-fold, 12.4-fold, 2,5-fold, 12.4-fold, 7.4-fold, and 10-fold, respectively, relative to control. This provides the sustainability of the functioning of the ecosystem under fish pressure. Such a mechanism prevents zooplankton over-exploitation by fish and enables to prolong the food chain.

Keywords: primary and secondary production, carbon, nitrogen, phosphorus, phyto- and zooplankton, fish, eutrophic conditions, efficiency of substance transfer, mesocosm