

ISSN 1561-8323 (Print)

ISSN 2524-2431 (Online)

БИОЛОГИЯ**BIOLOGY**

УДК 543.841.8:556.55.(212)

<https://doi.org/10.29235/1561-8323-2018-62-3-304-310>

Поступило в редакцию 11.05.2018

Received 11.05.2018

Ж. Ф. Бусева¹, Ш. Б. Газерани Фарахани¹, Ю. К. Верес², А. А. Колмакова³, Н. Н. Сущик³¹*Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по биоресурсам,
Минск, Республика Беларусь*²*Нарочанская биологическая станция им. Г. Г. Винберга, Нарочь, Республика Беларусь*³*Институт биофизики Сибирского отделения Российской академии наук,
Красноярск, Российская Федерация***СТЕХИОМЕТРИЧЕСКИЙ СОСТАВ СЕСТОНА В ЛИТОРАЛИ И ПЕЛАГИАЛИ
МЕЛКОВОДНОГО ОЗЕРА ОБСТЕРНО (БЕЛАРУСЬ)***(Представлено членом-корреспондентом В. П. Семенченко)*

Аннотация. Исследовали элементный состав (С, N, P) и соотношение данных элементов в литорали и пелагиали мелководного мезотрофного озера Обстерно летом и осенью, а также влияние зарослей макрофитов на стехиометрию сестона. В пелагиали и литорали летом соотношение С : N было низким, 4,62 и 7,05 соответственно, однако незначительно увеличивалось осенью – 5,66 в пелагиали против 8,33 в литорали. Высокие значения N : P и низкое содержание фосфора, особенно в литоральной зоне летом (57,7 в июле и 22,47 в сентябре) указывают на высокий уровень ограничения по фосфору в литоральной зоне. Данные о стехиометрии сестона литоральных местообитаний получены впервые и, как показано в данном исследовании, они значительно выше классического соотношения Рэдфилда. Таким образом, основные биогенные элементы – азот и фосфор в биотопах с зарослями макрофитов летом находятся в большем дефиците, чем в пелагиали, что, как мы считаем, может быть вызвано несколькими причинами: конкуренцией между макрофитами и фитопланктоном за биогенные вещества, низким качеством пищи, низкой численностью зоопланктона, а также его бедным таксон-специфичным элементным соотношением в летний сезон.

Ключевые слова: сестон, углерод, азот, фосфор, стехиометрия, литораль, макрофиты, пелагиаль

Для цитирования: Стехиометрический состав сестона в литорали и пелагиали мелководного озера Обстерно (Беларусь) / Ж. Ф. Бусева [и др.] // Докл. Нац. акад. наук Беларуси. – 2018. – Т. 62, № 3. – С. 304–310. <https://doi.org/10.29235/1561-8323-2018-62-3-304-310>

**Zhanna F. Buseva¹, Shabnam Bahman Gazerani Farahani¹, Yulia K. Veras²,
Anzhelika A. Kolmakova³, Nadezhda N. Sushchik³**¹*Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources,
Minsk, Republic of Belarus*²*Naroch biological station named after G. G. Vinberg, Naroch, Republic of Belarus*³*Institute of Biophysics Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, Russian Federation***STOICHIOMETRIC COMPOSITION OF SESTON IN LITTORAL
AND PELAGIAL ZONES OF SHALLOW LAKE OBSTERNO (BELARUS)***(Communicated by Corresponding Member Vitaliy P. Semenchenko)*

Abstract. We estimated the seston elemental composition (C, N, P) and its ratio in pelagic and littoral zones of mesotrophic shallow Lake Obsterno during two contrasting seasons, as well as the influence of macrophyte beds on the seston stoichiometry. In the both pelagic and littoral zones in summer the C : N ratio was small, 4.62 and 7.05 respectively. But it increased slightly during autumn to 5.66 in pelagic samples against 8.33 in littoral ones. The large N : P ratio and the small phosphorus content specially in the macrophyte covered littoral zone equal to 57.7 in July against 22.47 in September suggest a high level of phosphorus limitation in the littoral locations as a possible mediated reason suppressing zooplankton abundance in summer. Our results in the both pelagic and littoral habitat showed a highly P limited situation in which the N : P ratio was larger

in littoral with macrophyte than in pelagial zones. The obtained data of littoral seston stoichiometry were recorded for the first time and exceeded the classical Redfield ratio. The elemental imbalance between macrophyte covered littoral and pelagial suggest that nutrients, especially P, are more limiting in macrophyte beds in summer due to the resource competition between phytoplankton and macrophytes for nutrients, a poor food quality, low zooplankton abundance, as well as its poor taxon-specific elemental ratio in summer.

Keywords: seston, carbon, nitrogen, phosphorus, stoichiometry, littoral, pelagial, macrophyte beds

For citation: Buseva Zh. F., Gazerani Farahani Sh. B., Veras Yu. K., Kolmakova A. A., Sushchik N. N. Stoichiometric composition of seston in littoral and pelagial zones of shallow lake Obsterno (Belarus). *Doklady Natsional'noi akademii nauk Belarusi = Doklady of the National Academy of Sciences of Belarus*, 2018, vol. 62, no. 3, pp. 304–310 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1561-8323-2018-62-3-304-310>

Введение. Организмы различаются по доле основных элементов, из которых они состоят, некоторые из них, например азот и фосфор, являются очень подвижными и относятся к элементам, которые в большинстве случаев лимитируют развитие биоты и в целом продукцию водных экосистем. Биохимический состав взвешенного органического вещества в пресноводных экосистемах является индикаторным показателем роста и развития водных организмов, составляющих живую фракцию сестона – фито-, бактерио- и зоопланктона [1; 2], основных компонентов пищевой сети в водоемах. Экологическая стехиометрия с точки зрения качества пищи является наиболее доступным и понятным инструментом для оценки взвешенного вещества, отражает ценность того или иного водного объекта как поставщика органического вещества, которое участвует, прежде всего, в круговороте углерода, других элементов, а также в большом количестве депонируется в пределах водного объекта. Исторически сложилось, что соотношение Рэдфилда $C_{106} : N_{16} : P_1$ считается эталонным и используется для количественной оценки взвешенного вещества в водных экосистемах [3], однако установлено, что данное соотношение в озерных экосистемах находится в более широких пределах, по сравнению с морскими экосистемами и мировым океаном, для которого оно было впервые установлено. Между тем, исследований по данной проблеме в литорали озер, по-видимому, не проводилось вообще, поскольку мы не нашли данных в доступной мировой литературе. Аллохтонная органика, поступающая различными путями в водоем, является дополнительным источником азота и фосфора для автохтонной, поскольку развитие и рост планктонных организмов лимитируются в основном этими двумя элементами. Литоральная водная растительность выступает барьером для поступления аллохтонного вещества с водосбора в водоем, перехватывая биогенные вещества и конкурируя с фитопланктоном за их потребление, таким образом, оказывая влияние на состав и структуру литоральных сообществ продуцентов и первичных консументов – зоопланктона. Целью нашего исследования было изучение элементного состава сестона в литорали и пелагиали модельного мезотрофного озера, а также влияние биотопического фактора на стехиометрическое соотношение биогенных элементов в сестоне.

Материалы и методы исследования. Отбор проб проводился в течение вегетационного сезона 2016 г. (май–сентябрь) в литоральной и пелагической зонах мезотрофного мелководного озера Обстерно (северо-запад Беларуси). Озеро имеет площадь 9,89 км², средняя глубина – 5,3 м, прозрачность в летние месяцы по диску Секки – 4,5 м. Для озера характерна широкая (50–150 м), опоясывающая по периметру, полоса макрофитов. Обследовали три типа литорали: литораль без зарослей (чистая литораль), литораль с зарослями камыша озерного (*Schoenoplectus lacustris*) и кубышки желтой (*Nuphar lutea*). Анализировали фракцию сестона >100 мкм, которая содержит зоопланктон, соответствующую фракцию фитопланктона и детрит. Отбор проб проводился общепринятыми гидробиологическими методами с помощью буксировочной сети Джеди (размер ячеи 100 мкм), протягиванием от дна до поверхности. Пробы для анализа на углерод, азот и фосфор фильтровали в лаборатории в течение 2–3 ч после отбора. Использовали фильтры GF/F MicroBio, размер пор 0,7 мкм, предварительно прокаленные в муфельной печи при 400 °С в течение 16 ч. После фильтрации фильтры сушили при температуре 55–60 °С в течение 72 ч, затем взвешивали и до проведения анализа хранили в холодильнике. Анализ проб на содержание углерода и азота проводили на CHN анализаторе Flash EA 1112 NC Soil/MAS 200, ThermoQuest, Italy, анализ на содержание фосфора – с помощью метода мокрого сжигания с персульфатом, количество оценивали колориметрически ($\lambda = 882 \text{ nm}$)¹. Содержание элементов (C, N, P) рассчитывали на 1 мг сухой

¹ Методы гидробиологических исследований основных биогенных элементов / Всесоюзный науч.-исслед. ин-т мор. рыб. х-ва и океанографии; исп. В. В. Сапожников [и др.]. – Москва: ВНИРО, 1988. – 119 с.

массы, использовали их молярные соотношения. Статистический анализ был проведен с помощью программ Excel и Statistica 16.0, Shapiro-Wilk test – для определения нормальности распределения количественных данных, однофакторный анализ ANOVA с Tukey test использовали для достоверности различия количественного содержания элементов в различных биотопах.

Результаты и их обсуждение. Летний и осенний периоды в изученном водоеме характеризуются разным уровнем и степенью развития водной растительности в литоральной зоне, а также разным уровнем развития и доминированием различных видов фито- и зоопланктона. В целом в озерах умеренного климата изменения в содержании фосфора зависят от сезонных изменений в составе планктонных сообществ. При сравнении соотношений основных элементов C : N, C : P и N : P в зоопланктоне и в его пище отмечается, что зоопланктон имеет более высокое соотношение осенью по сравнению с летом. Также установлено, что в гипертрофных, эвтрофных и мелководных озерах регистрировались такие соотношения элементов, которые были выше по сравнению со стандартным соотношением Рэдфилда [4]. Также содержание углерода в пище зоопланктона (фитопланктоне) осенью выше, чем летом [5]. Как показали результаты наших исследований, содержание углерода в целом пуле сестона осенью выше, чем летом во всех биотопах, содержание его в чистой литорали статистически отличается от такового в других биотопах (таблица), что согласуется с данными предшествующих исследований. Когда соотношение C : P в сестоне более 370, пищи недостаточно для фильтраторов, особенно для кладоцер, и, как результат, биомасса кладоцер снижается, по нашим данным, именно такое состояние сообществ характерно для сообществ чистой литорали и камыша в июле.

Содержание основных биогенных элементов углерода, азота и фосфора (средние значения, микромоль, (мкМ)) и их соотношения (на основе средних концентраций элементов) в сестоне фракции >100 мкм в литорали и пелагиали оз. Обстерно

Analysis of variance and grouping information using Tukey test for carbon, nitrogen and phosphorus content (means, micromoles (μM)) of seston >100 μm and molar ratios in pelagial and littoral Lake Obsterno

Биотоп Biotope	Месяц Month	C, мкМ	N, мкМ	P, мкМ	C : N	N : P	C : P
Пелагиаль	сентябрь	6,15 ^B	1,08 ^A	0,13 ^A	5,66	8,00	45,40
Камыш	сентябрь	5,33 ^B	0,64 ^B	0,04 ^B	8,24	13,56	111,77
Кубышка	сентябрь	8,13 ^A	0,92 ^A	0,02 ^{BC}	8,75	31,38	274,75
Ч. литораль	сентябрь	1,57 ^{CD}	0,21 ^{DE}	нд	7,41	нд	нд
Пелагиаль	июль	2,36 ^C	0,51 ^{BC}	0,01 ^{BC}	4,62	25,97	120,20
Камыш	июль	2,37 ^C	0,28 ^{CDE}	0,003 ^C	8,46	79,67	674,04
Кубышка	июль	2,44 ^C	0,37 ^{CD}	0,009 ^C	6,46	40,47	261,64
Ч. литораль	июль	0,67 ^D	0,10 ^E	0,002 ^C	6,23	52,99	330,45

Примечания: разными буквами для каждого элемента (C, N, P) обозначены значения, которые статистически различаются в результате сравнения по Tukey test. Для углерода $df = 7$, $F = 97,95$, $p = 0,000$, для азота $df = 7$, $F = 62,35$, $p = 0,000$, для фосфора $df = 7$, $F = 56,00$, $p = 0,000$; нд – нет данных из-за очень низкого содержания фосфора, которое было ниже возможного порога определения.

Note: Means for (C, N, P) that don't share a same letter are significantly different from each other after Tukey test at $p \leq 0.05$. For carbon content $df = 7$, $F = 97.95$, $p = 0.000$, for nitrogen $df = 7$, $F = 62.35$, $p = 0.000$, for phosphorus $df = 7$, $F = 56.00$, $p = 0.000$; нд – no data because of low level of phosphorus content which was under detection.

Увеличение доли детрита в сестоне по данным [6] увеличивало соотношение C : P весной и летом, поскольку обусловленное ветром перемешивание считается главной причиной ресуспензии детрита из седиментов в мелководных водоемах. Ветровое перемешивание в литорали, несомненно, может быть одной из причин увеличения данного соотношения в литорали оз. Обстерно летом. Численность зоопланктона в июле была низкой в Обстерно, особенно таких видов, как *Daphnia* spp. и *Bosmina* spp. при высоком соотношении C : P в сестоне.

В то же время когда хищничество рыб является фактором, снижающим численность крупных зоопланктеров летом, и особенно *Daphnia* spp., очень высокое соотношение в сестоне C : P ~ 250 в зарослях макрофитов, может, несомненно, создавать дополнительное ограничение

для Р-требовательных видов, таких как *Daphnia* spp. и *Diaphanosoma* spp., которые практически отсутствовали в составе сообществ в данный период наблюдений, что находится в полном соответствии с данными наших наблюдений о состоянии сообществ мальков рыб. С другой стороны, *Bosmina* spp. менее требовательная к фосфору и с меньшей чувствительностью к хищничеству рыб, имеет двойное преимущество. При сравнении величин по численности зоопланктона в наших исследованиях, в частности в пелагиали в течение лета со значениями с высоким таксон-специфичным С : Р соотношением, такими как каляноидные копеподы [1] и низким таксон-специфичным С : Р (*Daphnia*), мы получаем соответствие наших результатов с данными предыдущих исследований.

Диапазон значений для зоопланктона (сестон >100 мкм) почти идеально соответствует значениям для видов с высоким и низким соотношением С : Р. Как показали наши исследования, летом крупноразмерный зоопланктон, такой как *Daphnia* spp. исчезает из планктона оз. Обстерно (наши неопубликованные данные), и сообщество *Copepoda* имеет бóльшую численность, чем *Cladocera*. Наши данные в этом отношении хорошо согласуются с тем, что состав зоопланктона и его потенциальный вклад в биохимическое содержание изменчивости сестона доказаны многими предыдущими исследованиями. Так, согласно исследованиям, описанным в упомянутой выше работе [1], наиболее высокое соотношение С : Р в зоопланктоне имеют каланоидные копеподы, однако, этот таксон имеет высокое С : Р соотношение на взрослых стадиях. Соотношение С : Р в сестоне по отдельным данным, приведенным в [6], варьировало с ~50 до ~500, соотношение N : Р варьировало от ~5 до ~50 и С : N от ~5,5 до ~40. Они показали, что в течение лета соотношение С : Р в сестоне превышает соотношение 106 Рэдфилда во всех биотопах и на всех глубинах. В наших исследованиях летние соотношения С : Р в сестоне практически во всех случаях превышают 106, а в некоторых >600 (таблица), но соотношения С : N и N : Р были близки к результатам, полученным в [7]. Согласно данным, полученным в настоящем исследовании, соотношение N : Р подобно соотношению С : Р превышало соотношение Рэдфилда в литорали и одинажды в пелагиали. Оба соотношения С : Р и N : Р в сестоне считаются диагностическими для лимитирования фосфором, а С : N считаются диагностическими для лимитирования азотом [8]. Согласно данным [6], когда соотношение N : Р в сестоне превышает 22, водоем считается лимитированным по фосфору. Результаты наших исследований показывают условия высокого дефицита фосфора в озере Обстерно как в пелагиали, так и в литорали, при которых значения N : Р в литорали значительно выше, чем в пелагиали. В приведенных выше исследованиях авторы также утверждают, что при серьезном дефиците фосфора соотношение С : Р в сестоне превышает 258. Дефицит фосфора в озерах может возникать из-за структурных показателей сообщества, например, из-за видов мелких размеров и низкой биомассы первичных продуцентов [7], а также присутствия крупных хищных рыб на верхних трофических уровнях. Длина пищевой цепи и множество ступеней в трофической пирамиде также могут приводить к дефициту фосфора [9]. По нашим данным, в литорали оз. Обстерно существует более длинная трофическая цепь, по сравнению с пелагической зоной, во-первых, из-за более высокого разнообразия в сообществах макрозообентоса, во-вторых, из-за использования литоральных местообитаний с макрофитами рыбами для нереста и нагула в них молоди рыб. С увеличением численности зоопланктона С и N увеличивается относительно Р. По данным [4], было показано, что, как правило, эти соотношения сильно варьируют в небольших мелких озерах. Зоопланктон может значительно влиять на изменение фитопланктонных сообществ посредством селективного выедания, пищеварения и выделения, и это может измениться в зависимости от состава сообщества [10]. Согласно данным [11] по результатам исследований 34 озер умеренного и арктического регионов, соотношение в сестоне варьировало в следующих пределах: С : N 8,8–9,1, С : Р 122–210 и N : Р 13,9–23,3 и было выше в умеренных озерах, чем в арктических на протяжении целого сезона. В отличие от данных вышеупомянутых авторов, мы получили в некоторых случаях значительно более высокие значения для пелагического сестона летом, но наши средние данные по сезону соотношения С : N (С : N = 8) для пелагического и литорального сестона согласуются с результатами упомянутого исследования.

В соответствии со стехиометрической теорией относительная численность каланоидных копепод хорошо коррелирует с соотношением С : N в сестоне в умеренных озерах. В обеих – пела-

гиальной и литоральной зонах оз. Обостерно отношение $C : N$ было выше осенью из-за более высокой численности каляноидных копепоид. Более высокое соотношение $C : N$ сестона в литорали летом и осенью может быть причиной большего содержания детрита в прибрежных биотопах, особенно осенью (причины – отмирание водной растительности и ассоциированного с ним пеллифитона), тогда же там появились в большем количестве виды-детритофаги. Эти результаты свидетельствуют о том, что элементный дисбаланс между литоралью, покрытой макрофитами, и пелагиалью предполагает, что питательные вещества, особенно P , потенциально более ограничивают продукцию зоопланктона в изучаемом умеренном озере. Соотношение $N : P$ в сестоне (>100 мкм) равнялось, по нашим расчетам, для пелагической зоны ~ 25 и 8 летом и осенью соответственно (таблица), но было гораздо больше в прибрежных биотопах, что указывает на то, что сообществам зоопланктона в обоих местообитаниях не обеспечена одинаковая доступность питательных веществ для первичных продуцентов. Высокое соотношение $N : P$ и низкое содержание фосфора, особенно в литорали, позволяет делать вывод о том, что зоопланктон может поглощать азот и перемещать отношение $N : P$ к большим значениям и приводить к ограничению P в фитопланктоне. Согласно ответной реакции зоопланктона на изменение качества пищи [12–14], изменение и замещение одних видов другими в сообществе зоопланктона происходит посредством изменения качества пищи.

Систематические изменения в стехиометрии сестона в изучаемом озере, вероятно, отражают сезонную динамику и структуру доминирующих видов зоопланктона и фитопланктона, а различия элементного состава в сообществе зоопланктона напрямую влияют на рециркуляцию фосфора в экосистеме. Сдвиги и изменения в составе сообщества зоопланктона, в частности, соотношение между доминированием дафниид и копепоид, могут вызывать сдвиг в элементарном соотношении на уровне сообщества [1; 15]. Частично это может быть связано с тем, что богатые фосфором кладоцеры, такие как *Daphnia* и *Diaphanosoma*, были редкими или отсутствовали летом, в то время как было полное доминирование относительно бедной фосфором *Bosmina*, которая не сильно отличается от копепоид по соотношению $C : P$ [1; 16]. В данном исследовании мы не ставили целью продемонстрировать какую-либо причинную связь между составом сообщества и соотношениями $C : P$ или $N : P$ на уровне сообществ зоопланктона, однако полученные нами данные могут быть использованы для последующего анализа такого рода.

Заключение. Результаты нашего исследования показали, что в пелагической зоне мезотрофного озера величины удельного содержания биогенных элементов в сестоне согласуются с данными, полученными ранее для пресноводных озер мира, и их молярные соотношения несколько выше классического соотношения Рэдфилда. Данные, полученные для литоральных биотопов, показали, что содержание основных биохимических элементов в сестоне в литоральных биотопах значительно отличается от содержания таковых в пелагиали, а соотношения элементов в литорали с зарослями макрофитов летом имеют более высокие значения для $N : P$ и $C : P$, что указывает на сильный недостаток фосфора в сестоне. Таким образом, основные ключевые биогенные элементы – азот и, особенно фосфор, в биотопах с зарослями макрофитов летом находятся в большем дефиците, чем в пелагиали, что может быть вызвано несколькими причинами: конкуренцией между макрофитами и фитопланктоном за биогенные вещества, низким качеством пищи, низкой численностью зоопланктона, а также его бедным таксон-специфичным элементным соотношением в летний сезон.

Благодарности. Работа выполнена при частичной поддержке БРФФИ (грант № Б17-037). Авторы благодарят директора Нарочанской биостанции им. Г. Г. Винберга д-ра биол. наук Т. В. Жукову за предоставленную возможность использования оборудования для проведения химического элементного анализа, сотрудников данной биостанции Е. И. Лапицкую и Э. А. Журавлеву за помощь при проведении анализа.

Acknowledgements. This work was partially supported by the BRFFR (grant No. B17-037). We thank for the collaboration with Narach Biological Station of Belarusian State University and thank it's Director Dr. T. V. Zhukova, scientific and technological staff – E. I. Lapitskaja and E. A. Zhuravliova for their fruitful help.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Andersen, T. Carbon, nitrogen, and phosphorus content of freshwater zooplankton / T. Andersen, D. O. Hessen // *Limnology and Oceanography*. – 1991. – Vol. 36, N 4. – P. 807–814. <https://doi.org/10.4319/lo.1991.36.4.0807>
2. Hecky, R. E. The stoichiometry of carbon, nitrogen, and phosphorus in particulate matter of lakes and oceans / R. E. Hecky, P. Campbell, L. L. Hendzel // *Limnology and Oceanography*. – 1993. – Vol. 38, N 4. – P. 709–724. <https://doi.org/10.4319/lo.1993.38.4.0709>
3. Redfield, A. C. The biological control of chemical factors in the environment / A. C. Redfield // *American Scientist*. – 1958. – Vol. 46. – P. 205–221.
4. Scale-dependent carbon:nitrogen:phosphorus seston stoichiometry in marine and freshwaters / R. W. Sterner [et al.] // *Limnology and Oceanography*. – 2008. – Vol. 53, N 3. – P. 1169–1180. <https://doi.org/10.4319/lo.2008.53.3.1169>
5. Otten, J. H. Dynamics of phytoplankton detritus in a shallow, eutrophic lake (Lake Loosdrecht, The Netherlands) / J. H. Otten, H. J. Gons, M. Rijkeboer // *Hydrobiologia*. – 1992. – Vol. 233, N 1–3. – P. 61–68. <https://doi.org/10.1007/bf00016096>
6. Sterner, R. W. Zooplankton nutrition: recent progress and a reality check / R. W. Sterner, K. L. Schulz // *Aquatic Ecology*. – 1998. – Vol. 32, N 4. – P. 261–279. <https://doi.org/10.1023/a:1009949400573>
7. Sterner, R. W. In situ-measured primary production in Lake Superior / R. W. Sterner // *Journal of Great Lakes Research*. – 2010. – Vol. 36, N 1. – P. 139–149. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2009.12.007>
8. Guildford, S. J. Total Nitrogen, Total Phosphorus and Nutrient Limitation in Lakes and Oceans: Is There a Common Relationship? / S. J. Guildford, R. E. Hecky // *Limnology and Oceanography*. – 2000. – Vol. 45, N 6. – P. 1213–1223. <https://doi.org/10.4319/lo.2000.45.6.1213>
9. Trophic-level interpretation based on $\delta^{15}\text{N}$ values: implication of tissue-specific fractionation and amino acid composition / K. Schmidt [et al.] // *Marine Ecology Progress Series*. – 2004. – Vol. 266. – P. 43–58. <https://doi.org/10.3354/meps266043>
10. Urabe, J. Direct and indirect effects of zooplankton on seston stoichiometry / J. Urabe // *Ecoscience*. – 1995. – Vol. 2, N 3. – P. 286–296. <https://doi.org/10.1080/11956860.1995.11682296>
11. Dobberfuhl, D. R. Use of dried algae as a food source for zooplankton growth and nutrient release experiments / D. R. Dobberfuhl, J. J. Elser // *Journal of Plankton Research*. – 1999. – Vol. 21, N 5. – P. 957–970. <https://doi.org/10.1093/plankt/21.5.957>
12. Urabe, J. Possibility of N or P limitation for planktonic cladocerans: An experimental test / J. Urabe, Y. Watanabe // *Limnology and Oceanography*. – 1992. – Vol. 37, N 2. – P. 244–251. <https://doi.org/10.4319/lo.1992.37.2.0244>
13. Phytoplankton nutrient limitation and food quality for *Daphnia* / R. W. Sterner [et al.] // *Limnology and Oceanography*. – 1993. – Vol. 38, N 4. – P. 857–871. <https://doi.org/10.4319/lo.1993.38.4.0857>
14. DeMott, W. R. Utilization of a cyanobacterium and a phosphorus-deficient green alga as complementary resources by daphnids / W. R. DeMott // *Ecology*. – 1998. – Vol. 79, N 7. – P. 2463–2481. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[2463:uoacaa\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[2463:uoacaa]2.0.co;2)
15. Elser, J. J. A stoichiometric analysis of zooplankton-phytoplankton interactions in marine and freshwater ecosystems / J. J. Elser, R. I. Hassett // *Nature*. – 1994. – Vol. 370. – P. 211–213. <https://doi.org/10.1038/370211a0>
16. Hessen, D. O. Factors determining the nutritive status and production of zooplankton in humic lake / D. O. Hessen // *Journal of Plankton Research*. – 1989. – Vol. 11, N 4. – P. 649–664. <https://doi.org/10.1093/plankt/11.4.649>

References

1. Andersen T., Hessen D. O. Carbon, nitrogen, and phosphorus content of freshwater zooplankton. *Limnology and Oceanography*, 1991, vol. 36, no. 4, pp. 807–814. <https://doi.org/10.4319/lo.1991.36.4.0807>
2. Hecky R. E., Campbell P., Hendzel L. L. The stoichiometry of carbon, nitrogen, and phosphorus in particulate matter of lakes and oceans. *Limnology and Oceanography*, 1993, vol. 38, no. 4, pp. 709–724. <https://doi.org/10.4319/lo.1993.38.4.0709>
3. Redfield A. C. The biological control of chemical factors in the environment. *American Scientist*. 1958, vol. 46, pp. 205–221.
4. Sterner R. W., Andersen T., Elser J. J., Hessen D. O., Hood J. M., Mccauley E., Urabe J. Scale-dependent carbon:nitrogen:phosphorus seston stoichiometry in marine and freshwaters. *Limnology and Oceanography*, 2008, vol. 53, no. 3, pp. 1169–1180. <https://doi.org/10.4319/lo.2008.53.3.1169>
5. Otten J. H., Gons H. J., Rijkeboer M. Dynamics of phytoplankton detritus in a shallow, eutrophic lake (Lake Loosdrecht, The Netherlands). *Hydrobiologia*, 1992, vol. 233, no. 1–3, pp. 61–68. <https://doi.org/10.1007/bf00016096>
6. Sterner R. W., Schulz K. L. Zooplankton nutrition: recent progress and a reality check. *Aquatic Ecology*, 1998, vol. 32, no. 4, pp. 261–279. <https://doi.org/10.1023/a:1009949400573>
7. Sterner R. W. In situ-measured primary production in Lake Superior. *Journal of Great Lakes Research*, 2010, vol. 36, no. 1, pp. 139–149. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2009.12.007>
8. Guildford S. J., Hecky R. E. Total Nitrogen, Total Phosphorus and Nutrient Limitation in Lakes and Oceans: Is There a Common Relationship? *Limnology and Oceanography*, 2000, vol. 45, no. 6, pp. 1213–1223. <https://doi.org/10.4319/lo.2000.45.6.1213>
9. Schmidt K., McClelland J. M., Mente E., Montoya J. P., Atkinson A., Voss M. Trophic-level interpretation based on $\delta^{15}\text{N}$ values: implication of tissue-specific fractionation and amino acid composition. *Marine Ecology Progress Series*, 2004, vol. 266, pp. 43–58. <https://doi.org/10.3354/meps266043>
10. Urabe J. Direct and indirect effects of zooplankton on seston stoichiometry. *Ecoscience*, 1995, vol. 2, no. 3, pp. 286–296. <https://doi.org/10.1080/11956860.1995.11682296>

11. Dobberfuhl D. R., Elser J. J. Use of dried algae as a food source for zooplankton growth and nutrient release experiments. *Journal of Plankton Research*, 1999, vol. 21, no. 5, pp. 957–970. <https://doi.org/10.1093/plankt/21.5.957>
12. Urabe J., Watanabe Y. Possibility of N or P limitation for planktonic cladocerans: An experimental test. *Limnology and Oceanography*, 1992, vol. 37, no. 2, pp. 244–251. <https://doi.org/10.4319/lo.1992.37.2.0244>
13. Sterner R. W., Hagemeyer D. D., Smith W. L., Smith R. F. Phytoplankton nutrient limitation and food quality for *Daphnia*. *Limnology and Oceanography*, 1993, vol. 38, no. 4, pp. 857–871. <https://doi.org/10.4319/lo.1993.38.4.0857>
14. DeMott W. R. Utilization of a cyanobacterium and a phosphorus-deficient green alga as complementary resources by daphnids. *Ecology*, 1998, vol. 79, no. 7, pp. 2463–2481. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[2463:uoacaa\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[2463:uoacaa]2.0.co;2)
15. Elser J. J., Hassett R. I. A stoichiometric analysis of zooplankton-phytoplankton interactions in marine and freshwater ecosystems. *Nature*, 1994, vol. 370, pp. 211–213. <https://doi.org/10.1038/370211a0>
16. Hessen D. O. Factors determining the nutritive status and production of zooplankton in humic lake. *Journal of Plankton Research*, 1989, vol. 11, no. 4, pp. 649–664. <https://doi.org/10.1093/plankt/11.4.649>

Информация об авторах

Бусева Жанна Федоровна – канд. биол. наук, вед. науч. сотрудник. Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: buseva_j@mail.ru.

Газерани Фарахани Шабнам Бахман – мл. науч. сотрудник. Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: sh.farahani1986@gmail.com.

Верес Юлия Константиновна – канд. биол. наук, вед. лаборант. Нарочанская биологическая станция им. Г. Г. Винберга (220095, к. п. Нарочь, Мядельский р-н, Минская обл., Республика Беларусь). E-mail: veres.julia.naroch@gmail.com.

Колмакова Анжелика Александровна – канд. биол. наук, науч. сотрудник. Институт биофизики Сибирского отделения Российской академии наук (ул. Академгородок, 50/50, 660036, Красноярск, Российская Федерация). E-mail: angelika_@inbox.ru.

Суцик Надежда Николаевна – д-р биол. наук., вед. науч. сотрудник, заместитель директора. Институт биофизики Сибирского отделения Российской академии наук (ул. Академгородок, 50/50, 660036, Красноярск, Российская Федерация). E-mail: labehe@ibp.ru.

Information about authors

Buseva Zhanna Fedorovna – Ph. D. (Biology), Leading researcher. Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: buseva_j@mail.ru.

Gazerani Farahani Shabnam Bahman – Junior researcher. Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: sh.farahani1986@gmail.com.

Veras Yulia Konstantinovna – Ph. D. (Biology), Leading laboratory assistant. Naroch biological station named after G. G. Vinberg (220095, v. Naroch, Miel district, Minsk region, Republic of Belarus). E-mail: veres.julia.naroch@gmail.com.

Kolmakova Anzhelika Aleksandrovna – Ph. D. (Biology), Researcher. Institute of Biophysics Siberian Branch of Russian Academy of Sciences (50/50, Akademgorodok Str., 660036, Krasnoyarsk, Russian Federation). E-mail: angelika_@inbox.ru.

Sushchik Nadezhda Nikolaevna – D. Sc. (Biology), Leading researcher, Deputy Director. Institute of Biophysics Siberian Branch of Russian Academy of Sciences (50/50, Akademgorodok Str., 660036, Krasnoyarsk, Russian Federation). E-mail: labehe@ibp.ru.