

Федеральное агентство научных организаций
Южное отделение Федерального государственного бюджетного учреждения
науки Института океанологии им. П.П. Ширшова Российской академии наук

На правах рукописи



ЛИФАНЧУК АННА ВИКТОРОВНА

**ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ
ДОМИНИРУЮЩИХ ВИДОВ ФИТОПЛАНКТОНА СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ
ЧАСТИ ЧЕРНОГО МОРЯ**

Специальность 03.02.08 – экология (биология)

Диссертация
на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук
Силкин Владимир Арсентьевич

Геленджик – 2017

СОДЕРЖАНИЕ

| | |
|--|----|
| ВВЕДЕНИЕ..... | 5 |
| ГЛАВА 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР. ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ РЕГУЛЯЦИИ СООБЩЕСТВА ФИТОПЛАНКТОНА..... | 11 |
| 1.1. Основные лимитирующие факторы..... | 11 |
| 1.1.1. Определение лимитирующего фактора..... | 12 |
| 1.2. Азот как лимитирующий фактор..... | 13 |
| 1.2.1. Концепция «new» и «regenerate production»..... | 13 |
| 1.2.2. Влияние форм азота на структуру фитопланктона..... | 14 |
| 1.2.3. Цикл азота в море..... | 15 |
| 1.3. Фосфор как лимитирующий фактор..... | 16 |
| 1.3.1. Цикл фосфора в море..... | 18 |
| 1.4. Кремний как лимитирующий фактор..... | 20 |
| 1.4.1. Диатомеи как основа кремниевой помпы. Кинетика поглощения кремния..... | 21 |
| 1.5. Кинетика поглощения элементов минерального питания..... | 23 |
| 1.6. Кинетика роста водорослей фитопланктона..... | 24 |
| 1.7. Экологические стратегии фитопланктона..... | 26 |
| 1.8. Сукцессия как экологическая концепция..... | 30 |
| 1.8.1. Трофологическая концепция сукцессии в фитопланктонном сообществе..... | 32 |
| 1.9. Морфометрические параметры и экофизиологические свойства клеток фитопланктона..... | 32 |
| 1.9.1. Влияние размеров клетки на ее экофизиологические свойства..... | 32 |
| 1.9.2. Аллометрическая связь между экофизиологическими параметрами водорослей и их размером..... | 36 |
| 1.9.3. Соотношение поверхности к объему как экофизиологический параметр..... | 40 |
| ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ..... | 42 |

| | |
|--|-----|
| ГЛАВА 3. ДОМИНАНТЫ И СУБДОМИНАНТЫ ФИТОПЛАНКТОНА СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ЧЕРНОГО МОРЯ..... | 45 |
| 3.1. Виды-доминанты в фитопланктоне северо-восточной части Черного моря... | 45 |
| 3.2. Размерные характеристики доминирующих и субдоминирующих видов фитопланктонного сообщества..... | 50 |
| 3.3 Морфофизиологические свойства доминант фитопланктона..... | 51 |
| Выводы по третьей главе..... | 56 |
| ГЛАВА 4. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ РОСТА ДОМИНИРУЮЩИХ ВИДОВ ФИТОПЛАНКТОНА, МЕХАНИЗМОВ РЕГУЛЯЦИИ И СПОСОБНОСТИ КОНКУРИРОВАТЬ ЗА ЭЛЕМЕНТЫ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ..... | 57 |
| 4.1. Подходы к исследованию механизмов регуляции структуры и функции фитопланктонного сообщества..... | 57 |
| 4.2. Гидрохимические условия доминирования вида..... | 59 |
| 4.3. Влияние концентраций азота и фосфора на структуру фитопланктонного сообщества..... | 60 |
| Выводы по четвертой главе..... | 77 |
| ГЛАВА 5. ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ СТРАТЕГИИ ФИТОПЛАНКТОНА СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ЧЕРНОГО МОРЯ..... | 79 |
| 5.1. Физиологические стратегии фитопланктонных сообществ..... | 79 |
| 5.1.1. Динамика фитопланктона как смена стратегий..... | 80 |
| 5.1.2. Морфологическая (колониальная) организация доминирующих видов диатомей как физиологический показатель | 87 |
| 5.2. Экологические стратегии фитопланктонных сообществ..... | 99 |
| Выводы по пятой главе..... | 104 |
| ГЛАВА 6. ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ИНВАЗИЙНЫХ ВИДОВ ФИТОПЛАНКТОНА В СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ЧЕРНОГО МОРЯ..... | 106 |
| 6.1. Проблема инвазийных процессов в фитопланктоне северо-восточной части Черного моря..... | 106 |

| | |
|--|-----|
| 6.2. Инвазийный вид <i>Chaetoceros thronsenii</i> (Marino, Montresor et Zingone) Marino, Montresor et Zingone. Его эколого-физиологические свойства..... | 110 |
| 6.3. Инвазийный вид <i>Chaetoceros minimus</i> (Levander) Marino, Giuffré, Montresor et Zingone..... | 112 |
| Выводы по шестой главе..... | 115 |
| ВЫВОДЫ..... | 116 |
| СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ..... | 118 |
| ПРИЛОЖЕНИЯ..... | 149 |

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. Почти половина фиксируемого углерода на планете приходится на фитопланктон, при этом его биомасса составляет около 0,2% от общей биомассы всех растений на планете [149]. Фитопланктон играет существенную роль в функционировании экосистемы планеты, регулируя климат. В свою очередь, климат влияет на структуру и функционирование фитопланктона [144]. Океанические биогеохимические процессы определяются структурой фитопланктонного сообщества, и невозможно оценить эти процессы без понимания закономерностей формирования структуры [114]. Морской фитопланктон таксономически разнообразен и включает около 5000 видов [253]. Размеры клеток его изменяются от менее 1 микрона до 1000 микрон [146, 174]. Однако структура сообщества не является постоянной, она изменяется во времени, и эти изменения вызваны сложным набором абиотических и биотических факторов среды. В течение года фитопланктонное сообщество претерпевает ряд структурных и функциональных изменений, которые обычно носят регулярный характер. Эти изменения связаны как с изменением доли доминирующих видов в сообществе, так и с заменой одних видов другими. Такие сдвиги в структуре вызваны изменением условий окружающей среды [94, 150]. Кроме того, существуют и межгодовые изменения, которые могут носить как случайный, так и трендовый характер.

При изменении климата или антропогенной нагрузки в структуре сообщества могут произойти существенные перестройки, которые могут быть связаны как со сменой доминирующих видов, так и появлением новых (инвазийных) видов [218, 274].

Выяснение причин смены доминирующих видов в фитопланктонном сообществе представляется далеко не тривиальной задачей и требует больших усилий по проведению регулярных и многолетних полевых исследований. А выявление механизмов регуляции структурных перестроек невозможно без привлечения экспериментальных методов.

Структурно-функциональные свойства сообщества определяются эколого-физиологическими свойствами видов, и именно от этих свойств зависит то, какую роль в сообществе играет вид [195]. Кроме того, важными параметрами являются форма и размер клетки, которые определяют ее метаболические свойства и способность поглощать элементы питания и световую энергию [154, 194]. Вслед за изменением видовой структуры изменяется средний размер клеток в сообществе, что естественно сказывается на функционировании фитопланктона как первично-продукционного звена экосистемы. Поэтому исследование морфофизиологических свойств фитопланктона является необходимым этапом в понимании закономерностей формирования структуры сообщества. Особую перспективу имеет интенсивно развивающаяся в последние два десятилетия концепция экологической стехиометрии для прогнозирования функциональных свойств видов на основе баланса элементов питания и их соотношений [154].

Полевые исследования структурной организации фитопланктонных сообществ северо-восточной части Черного моря имеют давнюю историю с середины прошлого века [3, 37] до настоящего времени [7, 53, 88]. Экспериментальные работы по выявлению эколого-физиологических свойств доминант и инвазийных видов практически единичны [8].

В связи с этим основной **целью** настоящего исследования было - **определение эколого-физиологических свойств доминирующих видов фитопланктона северо-восточной части Черного моря**. Для этого решались следующие **задачи**:

- выявление доминирующих и инвазийных видов фитопланктона и оценка их морфофизиологических свойств;
- оценка экологических условий доминирования выявленных видов фитопланктона;
- определение основных физиологических и экологических стратегий доминирующих и инвазийных видов фитопланктона;
- оценка физиологического состояния диатомового фитопланктона по количеству клеток в цепи;

– оценка экологических условий максимального роста инвазийных видов фитопланктона.

Научная новизна работы заключается в том, что в ней экспериментально определены условия максимального роста доминант фитопланктона северо-восточной части Черного моря в зависимости от концентрации основных элементов минерального питания и их стехиометрии. Это позволяет прогнозировать структуру фитопланктонного сообщества при изменении этих факторов. К числу наиболее существенных результатов, отражающих научную новизну исследования, относятся следующие:

– доминирующие виды фитопланктона северо-восточной части Черного моря представлены мелко- и крупноклеточными диатомеями, а также кокколитофоридами и обладают характерными для каждого вида морфофизиологическими свойствами;

– экологические условия оптимального роста доминант и инвазийных видов фитопланктона определяются концентрацией азота и фосфора и их соотношением;

– три типа физиологических и экологических стратегий используются доминантами исследуемого района, и динамика фитопланктона может быть представлена как последовательная смена этих стратегий;

– гипотеза образования цепочек диатомей как разницы двух процессов (скоростей деления и разделения клеток) не противоречит полученным экспериментальным результатам, что позволило предложить метод определения физиологического состояния диатомового фитопланктона по количеству клеток в цепи;

– выявленные условия максимального роста инвазийных видов указывают на потенциальную возможность доминирования *Chaetoceros thronsenii* в современном черноморском фитопланктоне, в то время как *Chaetoceros minimus* может стать доминантой только в условиях высокого эвтрофирования.

Достоверность научных результатов обеспечивается проведением автором самостоятельно всех опытов с применением методов планирования

эксперимента с хорошо разработанным статистическим анализом полученных данных.

Теоретическая и практическая значимость работы. Диссертационная работа расширяет представление о закономерностях формирования структуры фитопланктонного сообщества в северо-восточной части Черного моря. Результаты работы позволяют понять механизмы структурно-функциональных перестроек в сообществе. Полученные данные могут быть использованы при прогнозировании последствий антропогенных воздействий и климатических изменений, а также при реализации геоинженерных проектов. Предложенные механизмы смены видов в фитопланктоне могут быть полезны для понимания причин смены доминант в фитопланктонном сообществе других морей.

Связь темы диссертации с плановыми исследованиями. Работа проводилась в рамках плановой темы «Структурно-функциональная организация прибрежных экосистем северо-восточной части Черного моря – влияние процессов разных пространственно-временных масштабов», регистрационный № 0149-2014-0056, при поддержке грантов РФФИ №14-17-00800, РФФИ №13-05-00618 и №16-05-00268.

Личный вклад автора. Все экспериментальные исследования с последующей обработкой и анализом полученных результатов проводились автором лично. Научному руководителю принадлежит постановка задачи и участие в обсуждении полученных результатов. Полученные автором результаты представлены статьями в научных журналах и докладами на российских и международных конференциях.

Положения, выносимые на защиту:

1. Доминирующие виды фитопланктона северо-восточной части Черного моря представлены двумя размерными группами диатомей и кокколитофоридой *Emiliana huxleyi* с характерными морфофизиологическими свойствами.

2. Экспериментально установленные условия оптимального роста доминант и инвазийных видов фитопланктона определяются концентрацией азота и фосфора и их соотношением.

3. Доминанты фитопланктона в зависимости от сезона используют три типа экологических и физиологических стратегий.

4. Количество клеток в цепи может служить оперативным методом оценки физиологического состояния диатомового фитопланктона.

Апробация работы. Материалы диссертации были представлены на международных молодежных и научно-практических конференциях: «Актуальные проблемы экологии Волжского бассейна» (Тольятти, 2011 г.); «Экологическая безопасность приморских регионов (порты, берегозащита, рекреации, марикультура)» (Ростов-на-Дону, 2012 г.); «Строительство в прибрежных курортных регионах: Материалы 7-й международной научно-практической конференции» (Сочи, 2012); XXIV Международная береговая конференция «Морские берега – эволюция, экология, экономика» (Туапсе, 2012); «Physiology and Biotechnology of Microalgae» (Moscow, 2012); «Актуальные проблемы планктонологии» с таксономическим тренингом для молодых ученых (Светлогорск, 2012 г.); The 4th Bi-annual Black Sea Scientific Conference. – (Constanta, 2013); «Invasion of alien species in Holarctic» (Yaroslavl, 2013); «Экологическая физиология водных фототрофов: распространение, запасы, химический состав и использование» II Сабининские чтения (Москва, 2013); «Береговая зона – взгляд в будущее: Материалы XXV Международной береговой конференции» (Сочи, 2014); на 3-ей международной конференции (школа-семинар) «Динамика прибрежной зоны бесприливных морей» (Геленджик, 2014 г.); II Международная конференция «Актуальные проблемы планктонологии» с таксономическим тренингом для молодых ученых (Светлогорск, 2015 г.); Молодежная научная конференция «Комплексные исследования морей России: оперативная океанография и экспедиционные исследования» (Севастополь, 2016).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 25 работ, из них: 6 статей в рецензируемых научных журналах из списка, рекомендованного ВАК РФ.

Структура диссертации. Диссертационная работа состоит из введения, 6 глав, заключения, списка литературы и приложения. Список литературы включает

282 источника, из которых 194 — на иностранных языках. Иллюстративный материал представлен 12 таблицами и 41 рисунком, из которых 11 — в приложении. Общий объем диссертации составляет 156 страниц машинописного текста, приложение — 8 страниц.

Благодарности. Автор считает своим приятным долгом принести искреннюю благодарность научному руководителю, зав. лабораторией экологии ФГБУН ЮО ИО им. П.П. Ширшова РАН д.б.н. Силкину Владимиру Арсентьевичу за всестороннюю помощь, консультации, ценные советы и помощь при выполнении диссертационной работы. Я искренне признательна к.б.н. Паутовой Ларисе Альбертовне за ценные рекомендации и помощь в определении видов фитопланктона, а также сотрудникам лаборатории химии ЮО ИО РАН за предоставленные данные по гидрохимии. Автор благодарит всех коллег, которые способствовали выполнению работы.

ГЛАВА 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР. ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ РЕГУЛЯЦИИ СООБЩЕСТВА ФИТОПЛАНКТОНА

1.1. Основные лимитирующие факторы

В экосистеме существуют факторы, ограничивающие ее продуктивность, будь то материальные или энергетические потоки. Естественным является предположение, что в олиготрофных и мезотрофных водоемах продуктивность фитопланктона в частности и всей экосистемы в целом определяется концентрацией элементов минерального питания. Поэтому представляется очевидным считать концентрацию элементов минерального питания основными лимитирующими факторами. Длительное время только три основных минеральных элемента рассматривались как лимитирующие факторы. Это концентрация азота, фосфора и кремния. В последнее время уделяется большое внимание еще одному минеральному элементу — железу. Этот элемент стал интересен после того как была обнаружена его важная роль в формировании биопродуктивности Южного океана [98]. Для этих районов характерна низкая продуктивность при относительно высокой концентрации азота и фосфора. Есть примеры, в которых лимитирующим фактором являлся цинк [109]. Считается, что основным поставщиком железа являются реки, где концентрация этого элемента на порядок выше, чем в море. Для Черного моря, где имеет место существенный речной сток, концентрация железа не представляется лимитирующим фактором, поэтому он не рассматривается при анализе литературы и в экспериментальных исследованиях. Выдающийся английский ученый М. Р. Друп показал, что фактором, ограничивающим рост фитопланктона, может быть концентрация витамина В₁₂ [130, 133].

Существует устоявшееся мнение, что лимитирующим фактором в морских экосистемах является концентрация минерального азота [165], а в пресноводных — фосфор [249].

В то же время существуют данные, указывающие на то, что фосфор может ограничивать продуктивность морских экосистем [161, 182, 262, 270].

Продолжаются дискуссии о факторе, ответственном за эвтрофирование прибрежных вод [167, 249]. Возможно, что за продуктивность отвечают два фактора, и происходит смена лимитирующих факторов в течение года. Еще в опытах Смайды [245] показано, что лимитирующими факторами для фитопланктона в бухте Нарагансент могут быть концентрации либо азота, либо кремния в зависимости от сезона. Аналогичная картина смены лимитирующих факторов была отмечена на других заливах Северной Америки [201].

Для западной части Черного моря показано, что концентрация нитратов в зимний период, а аммония в летний период определяет удельную скорость деления фитопланктона [69]. Для мая–июня 2001 г. в западной части Черного моря, когда на 91 % биомассу фитопланктона составляют динофлагелляты и кокколитофориды, лимитирующим продукционный процесс фактором была концентрация азота [280].

В то же время установлено, что в северо-восточной части Черного моря в раннелетний период развитие фитопланктона, представленного в основном кокколитофоридами, зависит от концентрации фосфора [66]. Это говорит о том, что лимитирующие факторы географически в одном и том же водоеме могут быть разделены в пространстве. Таким образом, пространственно-временная разобщенность лимитирующих факторов указывает на то, что задачу идентификации лимитирующего фактора для морских экосистем нельзя считать тривиальной.

1.1.1. Определение лимитирующего фактора

Существует два основных метода определения лимитирующего фактора [96]. Первый основан на использовании соотношения Редфилда [234]. В этой ставшей классической работе определялись статистические пропорции между элементами минерального питания, с которыми эти элементы входят в

биохимический цикл в море. Анализ многочисленных проб планктона различных размеров из разных морей и океанов показал, что атомное соотношение фосфора, азота и углерода равно 1:16:100. Для окисления этого материала требуется 276 атомов кислорода. Это соотношение стало каноническим и получило название соотношение Редфилда (Redfield ratio). Согласно принципу Либиха, лимитирующим является тот фактор, который находится в относительном минимуме [125]. В морской воде фосфор, азот и углерод находятся в соотношении 1:15:1000. Следовательно, углерод не может быть лимитирующим фактором, а только либо азот, либо фосфор могут определять продукционный процесс в море. Гидрохимические измерения, в которых определяется концентрация азота и фосфора и их соотношение являются основным методом выявления лимитирующего фактора. До настоящего времени соотношение Редфилда является тем индексом, относительно которого проводятся выявления лимитирующих факторов. Необходимо отметить, что полного понимания такого происхождения соотношения элементов до сих пор нет [145].

Второй метод является чисто экспериментальным и связан с проведением исследований с пробами фитопланктона, в который добавляется либо азот, либо фосфор [165]. Повышение биопродукции в том варианте, где добавлялся какой-либо элемент, указывает на то, что именно он является лимитирующим. Это так называемый метод добавок. В отечественной гидробиологии он получил интенсивное развитие благодаря выдающимся ученым из МГУ В.Н. Максимову и В.Д. Федорову, которые соединили метод добавок с методом планирования экспериментов [33, 79].

1.2. Азот как лимитирующий фактор

1.2.1. Концепция «new» и «regenerate production»

В море всегда присутствуют нитратная, нитритная и аммонийная формы азота. Соотношения между ними могут быть различными. Различное

происхождение этих форм является причиной разделения процесса продуцирования органического вещества на два вида. Первый, который формируется в эвфотической зоне за счет азота, поступающего вследствие вертикального или горизонтального обмена. Этот процесс назван как «new production» [139]. В нем основной является нитратная форма азота. Аммонийная форма азота образуется за счет разложения органического вещества с помощью бактерий и за счет экскреций зоопланктона [213]. Данная форма азота является продуктом регенерации собственного органического вещества, и поэтому она была названа «regenerate production». Отношение скорости поглощения нитратов к суммарной скорости поглощения нитратов и аммония (f-ratio) служило мерой формирования новой продукции за счет аллохтонного азота, а отношение скорости поглощения аммония к общей скорости поглощения двух форм азота являлось оценкой вклада регенерационных процессов и формирования продукции за счет автохтонного азота [139].

Такое разделение справедливо в том случае, когда процесс окисления аммония до нитратов очень слаб. Появились данные, указывающие на то, что пренебрегать процессом формирования нитратов за счет окисления аммония нельзя, вклад этого процесса может быть существенным [281]. Однако до настоящего времени этот процесс производства нитратной формы азота из аммонийной остается мало изученным [148].

1.2.2. Влияние форм азота на структуру фитопланктона

Изменение соотношения форм азота может быть причиной сдвига в структуре фитопланктона. Показано, что повышение концентрации нитратов приводит к преобладанию диатомовых [129], а аммонийная форма азота связана с преобладанием динофлагеллят и мелких флагеллят [241].

Внутри одной и той же группы может быть различная реакция на повышение концентрации азота. Так, океанические формы более чувствительны к повышению концентрации аммония, чем прибрежные. Для них концентрация 100

мкМ является токсичной [177]. В прибрежных водах, особенно в урбанизированных эстуариях, высокие концентрации аммония приводят к цветению диатомей [159, 217, 276]. Однако очень высокие концентрации аммония ингибируют поглощение нитратов и задерживают развитие цветений [136]. Они существенно подавляют первичную продукцию и развитие диатомового комплекса [217]. Интересный эффект получен при культивировании диатомей, в этом случае рост их на аммонии более предпочтителен, чем на нитратах [99]. Для различных классов водорослей существуют оптимальные и токсичные концентрации аммония. Обнаружено, средние оптимальные концентрации аммония равны 7600, 2500, 1400, 340, 260, 100 мкМ для Chlorophyceae, Cyanophyceae, Prymnesiophyceae, Diatomophyceae, Raphidophyceae и Dinophyceae соответственно [116].

1.2.3. Цикл азота в море

Из-за того, что океаны покрывают $\frac{3}{4}$ поверхности Земли, биотические и абиотические химические реакции, происходящие в них, оказывают сильное воздействие на газовый состав атмосферы. Микроорганизмы в морской воде поддерживают продукцию океана, катализируя реакции, которые обеспечивают питательными веществами высшие организмы и приводят к производству и потреблению парниковых газов. Многие ключевые факторы контролируют эти свойства экосистемы, и азот (N) в том числе – четвертый по распространенности элемент (после водорода, кислорода и углерода) органического вещества. Цикл N является одним из важнейших компонентов биогеохимических циклов океана. Это связано с тем, что количество азота меньше по сравнению с другими основными необходимыми для роста питательными веществами [282].

В морской среде, распределение форм азота поддерживается в состоянии химического и окислительно-восстановительного равновесия в биоэнергетическом плане. Растворенный молекулярный и органический азот являются наиболее распространенными формами азота на поверхности океана.

Молекулярный азот доступен только сравнительно небольшой, но разнообразной группе архей и бактерий, способных фиксировать N_2 и превращать его в биологически доступный аммоний. В прибрежных водах, где вода с глубин подходит к поверхности, или где речной сток значителен, окисленные формы фиксированного азота, в первую очередь нитраты, могут быть доминирующей формой биодоступного азота. Аммоний, хотя и находится часто в низких или неопределяемых концентрациях, тем не менее, является основным источником азота для фотоавтотрофной фиксации углерода. Аммоний со степенью окисления -3, является энергетически выгодным источником N для большинства растений и водорослей в частности, так как его легко транспортировать и ассимилировать в органические молекулы с минимальными затратами энергии. Аммоний является первый продукт распада при разложении органического вещества. Также есть небольшая часть соединений, таких как мочевины и аминокислоты, которые легко определяемы, несмотря на их присутствие в очень низких концентрациях [91].

1.3. Фосфор как лимитирующий фактор

Фосфор (P) является структурным и функциональным компонентом всех организмов. Он обеспечивает основу ДНК и РНК, и это имеет решающее значение в передаче химической энергии через молекулы АТФ. Наличие фосфора может повлиять на показатели первичной продукции в океане, а также на распространение видов и структуру экосистемы [100, 113, 176]. В некоторых эстуарных и морских средах P считается проксимальным макроэлементом, который ограничивает первичную продукцию [164]. В частности, в последние годы признается, что лимитирование фосфора в океане может быть более распространенным, чем считалось ранее. Сообщается о дефиците фосфора в морских системах в нескольких районах открытого океана и прибрежных водах [127, 185, 261, 273], например, в восточной части Средиземного моря и в Саргассовом море [166, 182, 278]. Недостаток фосфора может привести к ограничению роста фитопланктона и сообществ гетеротрофных бактерий [262]. В

таких условиях значительная часть общего пула растворенного фосфора часто соответствует растворенному органическому фосфору (DOP) [258]. Это делает ферментативную реминерализацию соединения органического фосфора ключевым процессом в популяционной конкуренции.

Органически связанный P по большей части не доступен для живых организмов, и он не будет поступать в клетку в этой форме. Чтобы быть доступным для клетки, органический P должен быть сначала преобразован (гидролиз) до ортофосфата [122]. В ответ на ограничение P некоторые виды фитопланктона вырабатывают ферменты, которые могут катализировать гидролитическое расщепление фосфатов из органического вещества. В частности, было показано, что щелочные фосфатазы синтезируются в ответ на ограничение фосфора у многих видов [185].

В океане, особенно в поверхностных водах, большая часть растворенного P находится в форме растворенного органического фосфора (DOP), и океаническая продуктивность в этих регионах может быть зависима от регенерации биодоступной формы P из растворенного органического вещества (DOM). К примеру, в олиготрофных поверхностных водах DOP часто составляет значительную часть всего пула фосфора [104]. Следовательно, регенерация растворенного органического фосфора является потенциально важным источником фосфора в этих регионах.

Потребности в фосфоре и его источники могут отличаться у разных видов. Есть систематические филогенетические различия в соотношении C/N/P морского фитопланктона [225]. Соответственно, видоспецифичные различия в реагировании на обогащение питательными веществами можно объяснить различиями в физиологии и конкуренции за ресурсы [186]. Например, цветения *Emiliana huxleyi* происходят при низком соотношении NO_3/PO_4 . Предполагают, что для цветения *E. huxleyi* требуются высокие концентрации фосфата по отношению к нитрату [188], хотя, учитывая низкий уровень питательных веществ в поверхностных водах (близкий к пределам обнаружения), можно сказать, что измеренные соотношения питательных веществ могут включать большую ошибку

[175]. Эти результаты также могут объяснить сравнительно большие площади поверхности к относительно небольшому объему клеток фитопланктона [183].

Существуют биохимические адаптации к снижению концентрации лимитирующих факторов. Ван Муй с соавторами показали, что диатомовые водоросли уменьшали потребность в фосфоре при его ограничении, и поддерживали свой рост путем замены фосфолипидов на бесфосфорные мембранные липиды [271].

Таким образом, внутриклеточный метаболизм фосфора обладает сложной разветвленной структурой. Разнообразны и формы, в которых фосфор содержится в клетке. Всё это необходимо учитывать при моделировании продукционного процесса в лимитированных фосфором культурах и объяснении структурных перестроек в фитопланктоне.

1.3.1. Цикл фосфора в море

Фосфор в первую очередь поступает в океан с помощью континентального выветривания. Он транспортируется в океан растворенным и в виде твердых частиц через речной сток. Тем не менее, атмосферные осадки через аэрозоли, вулканический пепел, минеральную пыль также имеют важное значение, особенно в удаленных местах океана [100]. Значительное количество твердых частиц фосфора из рек сохраняется в пределах континентального шельфа, таким образом, они не важны для процессов открытого океана [102, 240]. Началом выхода океанического фосфора из цикла являются процессы отложения и захоронения на дне (при преобразовании из растворенной формы в твердые частицы). Незначительные потери фосфора происходят при взаимодействии с залегающими на дне океана осадками. В открытом океане преобладают растворенные формы, составляющие примерно 3×10^{15} М фосфора, из которых $2,9 \times 10^{15}$ М находятся на глубине и примерно $0,1 \times 10^{15}$ М на поверхности. Время пребывания растворенного фосфора в океане (общее количество фосфора в океане делится на поступающее и изымаемое из водной среды) составляет по оценкам от

20 до 100 тысяч лет. Хотя элемент является весьма цикличным в океане в гораздо более коротких временных масштабах. В частности, на глубине время оборота фосфора аналогично океаническому времени смешивания 1500 лет, в то время как на поверхности океана время оборота находится в диапазоне от 1 до 3 лет или меньше. Хотя было предложено множество источников фосфора, быстрый его обмен между различными водоемами в сочетании с большим антропогенным воздействием привели к трудностям количественной оценки множества широко разрозненных источников фосфора в океанических осадках, поэтому сложно точно описать и сбалансировать их [2, 155].

В океане фосфор находится в неорганической (ортофосфат, пирофосфат, полифосфат) или органической форме (Р-эфиры, Р-диэфиры, фосфонаты). Органические и неорганические твердые частицы и растворенные формы фосфора претерпевают непрерывные изменения. Растворенный неорганический фосфор (обычно ортофосфат) усваивается фитопланктоном и преобразовывается в органические соединения фосфора. [120]. Затем фитопланктон поедается детритофагами и зоопланктоном. Большая часть органического фосфора выделяется зоопланктоном как растворенный неорганический и органический фосфор [121]. Лизис клеток фитопланктона также высвобождает как неорганический, так и органический фосфор в морскую воду. Продолжая цикл, неорганический фосфор быстро усваивается фитопланктоном, в то время как некоторые из его органических соединений могут быть подвержены гидролизу ферментами, синтезируемыми бактериями и фитопланктоном, и в дальнейшем ассимилированы [121]. Растворенный неорганический и органический фосфор адсорбируется и извлекается из частиц оседающего вещества [126, 147]. Большая часть преобразований этого цикла происходит в верхних слоях воды, хотя все эти процессы, за исключением ассимиляции фитопланктоном, также проходят по всей толще воды [147].

1.4. Кремний как лимитирующий фактор

Кремний является важным питательным веществом для диатомовых водорослей в формировании фрустул [57]. Без достаточного количества кремния формирование фрустул замедляется, и диатомовые водоросли не могут расти и размножаться [111].

Диатомовые водоросли – наиболее представительная группа фитопланктона в Мировом океане. Они играют наиболее значимую роль в функционировании биологической помпы и переносят основную массу органического вещества с поверхности моря на дно океана [247]. Они составляют 40% от общего объема первичной продукции в море и склонны истощать лимитирующие неорганические питательные вещества в фотической зоне. Кроме того, водоросли этой группы играют главную роль в формировании пищевой цепи. Отличительной чертой диатомовых водорослей является наличие кремниевых стенок. Именно необходимость в кремнии позволила стать им главным звеном в цикле кремния в океане [250].

Источники кремния в морской воде. Кремний содержится в клеточных стенках диатомей в полимеризованной форме [242]. Кремний поступает в океан либо растворенным в виде мономерной или олигомерной формы, либо твердым в виде частиц различных размеров и кристалличности. Растворенный кремний может поступать с речным стоком, а также растворением твердых частиц кремния в литогенных и биогенных системах. В море биогеохимический распад этого минерала контролируется температурой, зоопланктоном, оседанием диатомей на дно [213] и бактериальной активностью [103]. В свою очередь потребность в кремнии диатомей отрицательно сказывается на его балансе в морской экосистеме [173].

Совсем недавно деятельность человека (строительство плотин, землепользование, обезлесение и внесение инвазивных видов) стала влиять на естественный цикл кремния и его поступление в океан [169, 228, 269]. В поверхностных водах многих прибрежных районов умеренного климата в течение

последних десятилетий это особенно проявляется в изменениях концентраций питательных веществ с участием кремния (Si), азота (N) и фосфора (P) [226]. Уменьшение соотношений Si:N и Si:P в этих областях связано с увеличением поступлений N и P в реки и с уменьшением речного стока биогенного кремния из-за водохранилищ. Обезлесение повышает поступление кремния с суши в океан [118]. Однако, неясно, какую роль обезлесение играет в противоположность снижению речного стока кремния во всем мире. Главным последствием изменений соотношений концентраций питательных веществ является сдвиг в составе видов планктона в ближайшей прибрежной зоне – замена жгутиконосцев, цианобактерий и других микроводорослей, несодержащих в своем составе кремний, на диатомовые водоросли [169]. В некоторых случаях цветение токсичных видов водорослей может развиваться и сильно повлиять на прибрежные экосистемы и рыболовство [238].

На масштабах столетий судьба кремния, принесенного речными стоками в морскую среду, сильно зависит от степени его биологического использования в прибрежной зоне [101]. Когда другие питательные вещества, такие как азот и фосфор, находятся в изобилии, кремний будет использоваться локально и будет «топливом» для цветения диатомовых водорослей и продукции биогенного кремния. Лимитирование N и P, напротив, будет ограничивать биологическую активность и даст возможность второстепенному экспорту кремния. Таким образом, изменения в стоках речных и грунтовых вод N и P, как отмечалось во многих прибрежных системах на протяжении последних десятилетий [227, 244], имеют прямое влияние на цикл кремния в прибрежных зонах морей и континентальных окраинах.

1.4.1. Диатомеи как основа кремниевой помпы. Кинетика поглощения кремния

Исследования поглощения растворенного кремния диатомовыми клетками показали, что активный транспорт кремния и удельная скорость деления клетки, зависящая от кремния, следуют кинетике Михаэлиса-Ментен [158].

Обычно предполагается, что диатомеи поглощают кремний как недиссоциированную кремниевую кислоту $\text{Si}(\text{OH})_4$ при pH морской среды равной 8,0 [124]. Она является доминирующей формой, составляющей 97 % от общего растворенного кремния; оставшаяся часть является по существу $\text{SiO}(\text{OH})^3^-$. Несмотря на многочисленные исследования, посвященные химии поглощения и осаждения кремния [111], его влияния на рост различных форм диатомовых водорослей пока не изучено. Этот вопрос имеет высокую значимость для систем морских прибрежных вод, где растворенный кремний может быть исчерпан в течение цветения диатомовых водорослей, хотя кремнистого литогенного материала и биогенного кремнезема из-за осаждения диатомовых водорослей может быть в избытке.

В работе Пинна и соавторов [219] показано, увеличение селективности биомассы диатомовых и поглощения растворенного кремния в присутствии различных частиц кремнезема не связано с его количеством, растворенного из различных субстратов, используемых в экспериментах. В действительности диатомит и гидрофильный кварц показали более высокие растворимости, но ни один из видов изучаемых диатомей *Skeletonema costatum*, *Cylindrotheca fusiformis* и *Navicula sp.* не стал расти лучше на двух субстратах, особенно на диатомитах. Предполагается, что поглощение кремния диатомовыми водорослями может осуществляться при помощи внеклеточным соединением, которое влияет на скорость распада кремнезема или облегчает прямое поглощение $\text{Si}(\text{OH})_4$ на твердых/жидких поверхностях [219].

Конкуренция за кремний. Диатомовые водоросли будут доминировать в фитопланктонном сообществе в присутствии достаточного количества Si с соотношением $\text{Si}:\text{N} > 25:1$ [250]. Было много исследований в прошлом о роли кремния в регулировании конкуренции в рамках сообществ фитопланктона. Однако мало данных о влиянии добавок кремния на поглощение азота диатомеями разного размера. Морской биогеохимический цикл кремния зависит от выветривания пород на континентах и стока растворенного кремния с грунтовыми водами и реками, которые в конечном итоге стекают в океан. Вдоль

всего маршрута передвижения растворенного кремния на континентах пресноводные диатомовые водоросли и растения могут участвовать для создания биогенных форм кремнезема ($bSiO_2$) [117]. Часть $bSiO_2$ откладывается в речных отложениях, но значительная часть достигает прибрежных вод [119]. В прибрежных водах добавка кремния создает благоприятные условия для продукции диатомовых водорослей, на которую может приходиться до 75 % от общего объема всей первичной продукции [214]. Высокий уровень производства опала в сочетании с мелкими осадками обычно делают возможным быстрое осаждение и эффективное захоронение биогенного кремния в прибрежных отложениях [128].

1.5. Кинетика поглощения элементов минерального питания

Зависимость скорости поглощения от концентрации элементов минерального питания в среде обычно выражается уравнением Михаэлиса-Ментен:

$$v = \frac{v_{max} C}{K + C} \quad (1)$$

где C – концентрация элемента в среде, мкМ;

v и v_{max} – удельная и максимальная удельная скорости поглощения, мкМ $(г*ч)^{-1}$;

K – константа полунасыщения, равная концентрации элемента при $v = v_{max}/2$, мкМ.

Данное уравнение апробировано на кинетике поглощения азота, кремния [135] и фосфора [132] и за многолетнюю историю (с 1967 г.) пока нет другого более простого описания процессов поглощения элементов минерального питания. Поэтому оно широко используется при оптимизации процессов культивирования водорослей и для построения моделей конкуренции видов за элементы минерального питания [65, 170].

1.6. Кинетика роста водорослей фитопланктона

Первоначальные опыты по определению закономерностей роста фитопланктона проводились на периодической культуре, и до 60-х годов данный метод был фактически единственным при исследовании роста водорослей. В работе Эткинса впервые было показано лимитирование роста водорослей количеством доступного клеткам фосфора [90]. Было выяснено, что клетки водорослей из периодической культуры способны поглощать из среды существенное количество элементов минерального питания до перехода в фазу интенсивного роста [186]. Предыстория клеток, непосредственно на начальных стадиях, может оказать значительное воздействие на рост фитопланктона в накопительной культуре. Это затрудняет определение четких пропорций между продукционными характеристиками водорослей и концентрацией элементов минерального питания в среде. И все же, опыты с накопительной культурой фитопланктона дали возможность вычислить максимальные скорости усвоения питательных веществ, а также их минимальные количества, необходимые клетке для одного деления [82, 184].

Устранить ряд причин, осложняющих определение соотношений между клеткой и средой, позволил переход от накопительной культуры к непрерывной. Модель Моно нашла широкое применение в практике исследований по непрерывному культивированию микроорганизмов [цит. 65]. Она связывает удельную скорость и концентрацию вещества – источника углерода и энергии C :

$$\mu = \mu_m \frac{C}{C + K_c} \quad (2)$$

где μ_m – максимальная удельная скорость роста, равная удельной скорости роста при $C \rightarrow \infty$;

K_c – константа полунасыщения.

Модель Моно является аналогом модели Михаэлиса-Ментен из кинетики ферментативного катализа. Таким образом, было естественным апробирование её в практике культивирования водорослей с элементами минерального питания в

качестве лимитирующих факторов [141, 263]. Но данная модель не достаточно точно описывала результаты опыта. Например, при выращивании диатомеи *Chaetoceros gracilis* в хемостате константа полунасыщения для азота зависит от скорости потока среды [263]. Это указывает на то, что происходит изменение внутриклеточного содержания элемента питания в зависимости от скорости роста.

Вариативность содержания элементов питания в биомассе описывалась ранее, и было представлено соотношение между этим параметром Q и концентрацией элемента в среде C [14]:

$$Q = k C + q \quad (3)$$

где q – минимальное содержание элемента в биомассе;

k – коэффициент пропорциональности.

Эппли и Стрикландом [цит. 140] впервые высказалось мнение, что модель Михаэлиса-Ментен объясняет зависимость удельной скорости роста от внутриклеточного содержания элементов питания. Друп [133] продемонстрировал существующую зависимость между удельной скоростью роста μ морской водоросли *Pavlova (Monochrysis) lutheri* и содержанием витамина B_{12} (Q), которая хорошо описывается уравнением:

$$\mu = \mu_m \left(1 - \frac{q}{Q}\right) \quad (4)$$

где μ_m – максимальная удельная скорость роста, равная удельной скорости роста при $Q \rightarrow \infty$;

q – минимальное содержание элемента в клетке.

Данная зависимость уже много лет успешно используется для описания динамики популяций водорослей фитопланктона, несмотря на попытки заменить ее другой моделью. Достоинством ее является простота и относительная легкость определения параметров.

1.7. Экологические стратегии фитопланктона

Динамика многовидовых популяций, а также процессы взаимодействия видов в изменяющихся условиях окружающей среды имеют далеко не тривиальный характер. В процессе эволюции были отобраны различные экологические стратегии, позволяющие видам успешно завоевывать новые или оккупировать старые экологические ниши. Американские экологи МакАртур и Уилсон [цит. 219] описали два типа видовых стратегий – r и K-стратегии. Теория r/K-отбора относится к логистической модели роста популяции, где r – это скорость прироста популяции в экспоненциальной фазе роста и K является пропускной способностью системы [222]. Согласно этой теории, совокупность условий окружающей среды, которая включает в себя доступность ресурсов и межвидовой конкуренции, естественный отбор, приводит к определенному сочетанию признаков в организме – компромисс между количеством (большое количество потомства, но малый родительский вклад) и качеством (меньше потомства, но повышение родительского вклада) [222].

Селективное преимущество для видов в нестабильных и непредсказуемых условиях предоставляет r-стратегия, поскольку способность быстро воспроизводиться имеет решающее значение в таких ситуациях. Эта стратегия включает в себя небольшую заботу о потомстве, но увеличивает репродуктивные способности через быстрое созревание и раннее размножение (т.е. ранний возраст первой зрелости). Также для стратегии характерны высокая плодовитость, многочисленное потомство с большой дисперсионной способностью, короткая продолжительность жизни и небольшой размер взрослого организма.

Виды K-стратегии являются более распространенными в стабильных и предсказуемых условиях, тратят больше энергии на поддержание структуры и адаптации для улучшения способностей успешного конкурирования за ограниченные ресурсы, чем на воспроизведение. Виды с такой стратегией обычно больше, дольше живут, менее распространены и показывают более высокие коэффициенты соотношения биомассы/репродукции, чем r-стратеги. Другие

черты, которые считают характеристиками К-стратегов, включают в себя медленное созревание и репродукцию в более позднем возрасте с воспроизводством меньшего числа потомства. Следует также отметить, что такое разделение на два типа стратегий, как и любая классификация, представляет собой идеализированный взгляд на проблему. В реальной ситуации виды часто не могут быть явно классифицированы на г- или К-стратегов [255].

Виды фитопланктона характеризуют также С, S или R стратегией. С-S-R стратегия теории Раменского-Граймма [58, 160] заменила старую идею г-К-стратегии [цит. 220]. В 1935 г. выдающийся советский эколог Леонид Григорьевич Раменский предложил разделить все виды растений на три «ценобиотических типа»: виолентов – силовиков («львов»), патиенотов – выносливцев («верблюдов») и эксплерентов – рудералов («шакалов»). Данные типы были переоткрыты английским экологом Джоном Граймом спустя 40 лет, и были названы конкурентами (С), стресс-толерантами (S) и рудералами (R). Система является двумерной: типы стратегий показывают отношения популяции к факторам «благоприятность условий местообитания» и «нарушения» [цит. 43, 59].

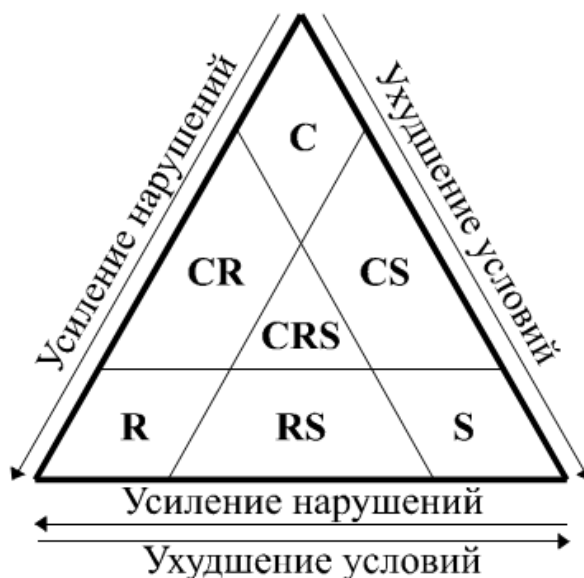


Рисунок 1.1. «Треугольник Грайма» [43]

Теория Раменского-Грайма предложила лучшее описание стратегии жизни водорослей. После Рейнольдса [236] и Элиота с соавторами [138] различают три группы стратегов:

1) С-виды (от англ. competitor – конкурент) – конкурентные, инвазийные, экологические пионеры, чьи клетки малы с высоким отношением площади поверхности к объему, и которые хорошо растут при низких температурах и характеризуются короткой продолжительностью жизни (например, *Chlorella*, *Rhodomonas*, *Stephanodiscus hantzschii*);

2) S-виды (от англ. stress tolerant – устойчивый к стрессу) – стрессоустойчивые, крупные одноклеточные организмы или колонии мелких клеток, чья подвижность позволяет им получать доступ к питательным веществам по всей толще воды. Они медленно растут, способны регулировать свое положение в толще воды и ресурсосбережения. Они проявляют себя при нехватке ресурсов, но при высокой интенсивности света (например, *Gomphosphaeria*, *Microcystis*, *Oocystis*, *Sphaerocystis*). *Woronichinia naegeliana* также принадлежит к группе S-видов [275];

3) R-виды (от лат. rudaris – сорный) продолжают расти при низкой освещенности. Они толерантны к сильным перемешиваниям и слабоосвещенным средам (например, *Asterionella*, *Fragillaria*, *Melosira*, *Oscillatoria*). R-виды считают акклиматизированными стратегами и предварительно приспособленными для максимального использования возможностей роста при временном отсутствии света или значениях низкой освещенности. Они отдают предпочтение низкоэнергетическим условиям с большим количеством ресурсов.

Существует также четвертая группа, которая занимает промежуточное положение между С и S видами (например, *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Ceratium*, *Cryptomonas*, *Stephanodiscus astrea* (Ehrenberg) Grunow in Cleve & Grunow).

Интенсивность и периодичность изменений в окружающей среде определяют доминирующий тип стратегии. Гипотеза промежуточных возмущений (ГПН) [120] утверждает, что частота возмущений внешними силами влияет на разнообразие биотического сообщества. Когда частота (или

интенсивность) этих возмущений является высокой по сравнению со временем генерации организмов (Рисунок 1.2), окружающая среда больше подходит для r-стратегов [252], так как они могут быстро создать популяцию между возмущениями. Если эти возмущения происходят на очень низких частотах, то K-стратеги (организмы, оптимизированные для низких потерь) имеют преимущество, поскольку система остается постоянной для определенного периода времени, достаточно долгого для развития рабочей популяции.

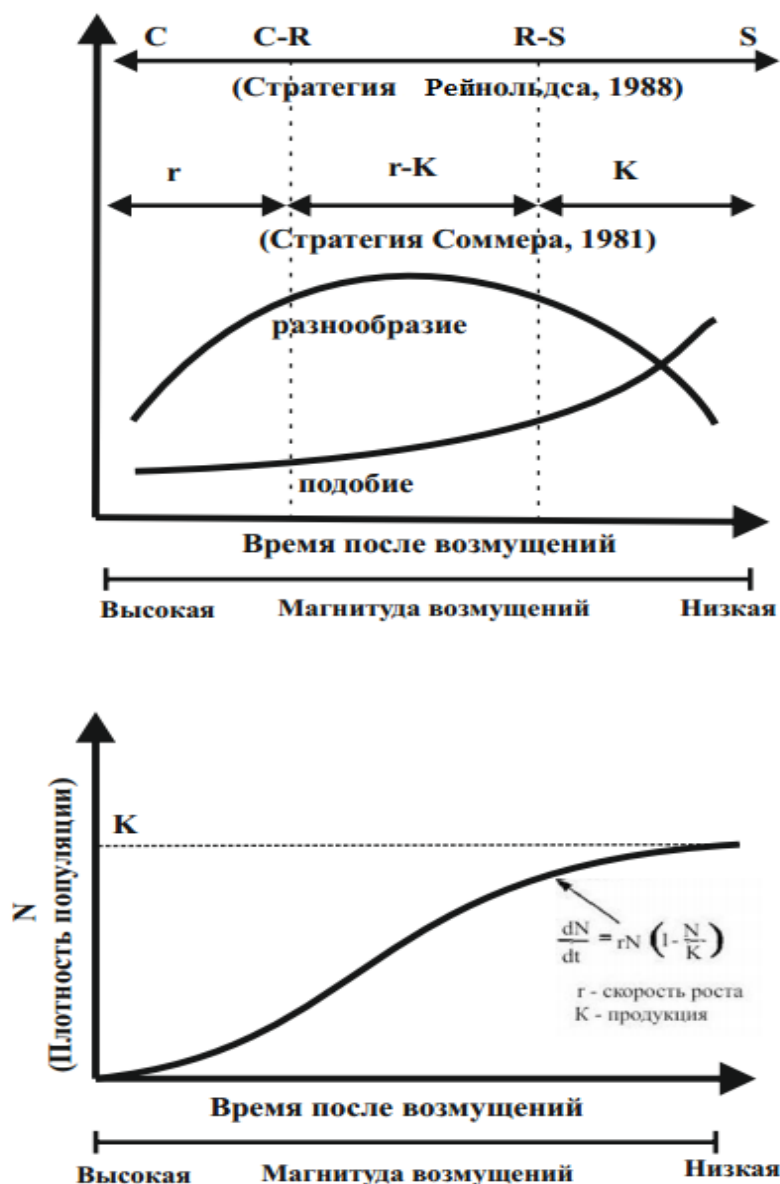


Рисунок 1.2. Поведение видового разнообразия и подобия относительно динамики роста популяции [191]

В обоих случаях разнообразие остается низким. Таким образом, частые возмущения затрудняют процветание многих видов; редкие возмущения позволяют конкуренции восстановить разнообразие. Когда возмущения лежат в диапазоне между двумя крайностями: очень низкой и очень высокой частотами, разнообразие увеличивается, так как оба r- и K-стратеги по-прежнему конкурируют и еще не достигли точки конкурентного исключения. Компромиссом является низкая биомасса каждого, так как условия не являются оптимальными для любого из стратегов.

1.8. Сукцессия как экологическая концепция

Концепция сукцессий является одной из ключевых в экологии. Она разработана для наземных растительных сообществ Клементсом [цит. 35]. Основная идея его определения сукцессии заключается в том, что растительное сообщество после серьезных возмущений (катастроф) целенаправленно движется в сторону определенного состояния, называемого климаксом, т.е. идея целенаправленности является доминирующей. В целом эта идея сохраняется при переносе ее на развитие фитопланктонного сообщества. В качестве примера можно привести определение Льюиса [189]: «сукцессия есть направленное изменение относительной численности видов в сообществе, где относительная численность видов является их численностью, деленной на сумму численности всех видов в сообществе». Однако выдающийся испанский эколог Рамон Марагалеф считает, что «сущностью теории сукцессий является идея асимметрии изменений, а вовсе не идея непрерывного прогрессивного развития одной модальности и в одном направлении» [35]. Он связывает сукцессию с характером эндогенных нарушений от быстрых (катастрофических) до медленных. Этот автор сделал ряд эмпирических обобщений, которые характеризуют типичную картину сукцессий. А именно: уменьшение продукции к общей биомассе, возрастание массы гетеротрофов с общей биомассой, добавление новых трофических уровней, лимитирующие элементы находятся в меньшем количестве вне живых

организмов, возрастает роль видов с большей продолжительностью жизни, темп сукцессий постепенно замедляется, и система асимптотически приближается к уровню нулевой активности. Маргалеф предлагает в качестве главного дескриптора состояния (зрелости) экосистемы R/V коэффициент.

Одним из важных параметров сукцессий является их скорость. Очевидно, что она может отличаться в различных системах и условиях. Были предложены различные формулы и подходы, отражающие процедуру измерения скорости сукцессий в фитопланктоне [171].

Концепция экологических сукцессий до сих пор является предметом дискуссий, предлагаются новые определения, формулы расчета скорости и дескрипторы состояния экосистемы [254].

Применительно к сукцессиям в фитопланктонном сообществе остается дискуссионный вопрос: является ли весь годовой цикл фитопланктона сукцессионным процессом или только часть. Давно замечено, что сезонные изменения в фитопланктонном сообществе повторяются из года в год и характеризуются одним и тем же набором доминирующих видов, что предполагает наличие одних и тех же процессов [267]. Эти процессы делятся на два типа – аллогенный и аутогенный [189]. К первому типу относятся факторы внешней среды, такие как гидрохимические условия, температура, турбулентность. Ко второму типу относятся факторы биологического контроля – физиологические характеристики видов, конкуренция, хищничество, паразитизм и др. Что определяет сукцессию – аллогенные и аутогенные процессы – это остается предметом дискуссий в литературе [164, 235]. Так, Рейнольдс [229] выделяет только внешние факторы. Изменение концентрации элементов минерального питания и стабильности водной толщи достаточно для объяснения всех изменений в структуре фитопланктона в озерах Англии.

Успешное исследование сукцессий невозможно без синтеза знаний об экологической физиологии водорослей и потоках лимитирующих элементов в водном столбе с учетом их поступления, вывода и рециклинга.

1.8.1. Трофологическая концепция сукцессии в фитопланктонном сообществе

Зимой, в период конвективного перемешивания, происходит накопление биогенных элементов и весной, когда отмечается усиление светового потока и стратификация водной толщи, происходит интенсивное развитие фотоавтотрофных форм (мелкоклеточных диатомей). В это время пресс хищников минимален [97]. Время цветения диатомей зависит от запасенного количества биогенных элементов [124]. Далее биомасса диатомей снижается за счет седиментации и прессы хищников.

Одновременно с развитием фотоавтотрофных форм диатомей начинают развиваться гетеротрофные динофлагелляты, которые способны поедать мелких диатомей [162]. Отсюда следует, что уровень развития гетеротрофных динофлагеллят определяется количественным развитием мелкоклеточных диатомей. В более южных широтах миксотрофные формы динофлагеллят на месяц опережают гетеротрофные виды. Это связано с тем, что благодаря большим размерам гетеротрофные формы проигрывают в скорости роста [194].

Однако далее, когда популяция мелкоклеточных форм уменьшается гетеротрофные формы выигрывают конкуренцию благодаря более высокой скорости поглощения и меньшим затратам на содержание [172, 220].

1.9. Морфометрические параметры и эколого-физиологические свойства клеток фитопланктона

1.9.1. Влияние размеров клетки на ее экофизиологические свойства

Для оптимального функционирования в водной толще клетки фитопланктона должны обладать рядом физиологических и чисто физических свойств, которые связаны с их морфологическими характеристиками. Это, прежде всего, способность преодолевать силы тяжести, которые приводят к оседанию

клеток и выводу их из фотической зоны. С размером клетки связана и скорость поступления питательных веществ как вследствие диффузионных процессов [230], так и при активном поглощении [62, 194]. Размеры клеток определяют эффективность поглощения световой энергии [154] и скорость оседания клеток [246], а также являются существенным регулятором в биотических взаимодействиях, таких как хищник-жертва [163]. Размер клетки является ключевым моментом в формировании трофической стратегии фитопланктонного сообщества [93].

Таким образом, существует набор критериев, позволяющих эффективно отбирать клетки с оптимальными морфологическими признаками.

В результате эволюционного отбора создан широкий размерный спектр клеток фитопланктона. Диапазон размеров клеток фитопланктона более значителен по сравнению с любой другой эукариотической группой организмов [146, 203], и составляет четыре в линейном размере и более девяти порядков в клеточном объеме. Фитопланктон делится по сферическому диаметру на пикопланктон (менее 2 мкм), нанопланктон (2-20 мкм), микропланктон (20-200 мкм), макропланктон (200-2000 мкм) [95, 281] (Рисунок 1.3).

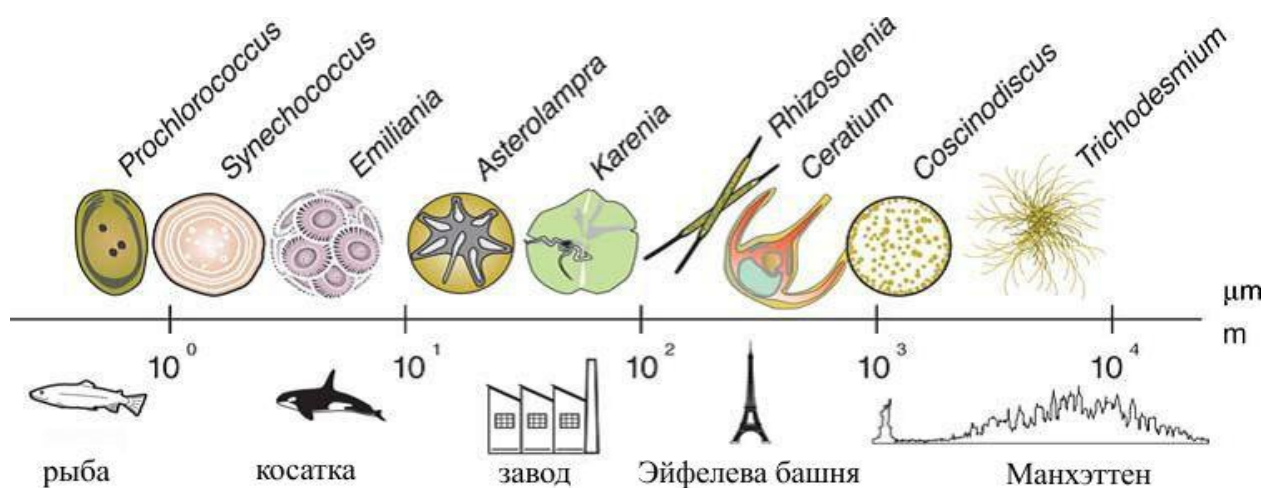


Рисунок 1.3. Сравнение размеров (максимальный линейный размер) фитопланктона относительно макроскопических объектов [154]

Мелкие клетки имеют некоторое преимущество перед крупными, а именно невысокая скорость погружения, которая пропорциональна квадрату радиуса клетки (закон Стокса) [246]. У мелких клеток более эффективное поглощение лимитирующих питательных веществ, благодаря небольшому диффузному пограничному слою (ДПС) из-за большой удельной поверхности (т.е. большому отношению площади поверхности к объему) [224]. ДПС пропорционален клеточному радиусу и ограничивает транспорт питательных веществ.

Мелкие клетки также имеют тенденцию к максимальным скоростям роста [91], но более восприимчивы к хищникам [262]. Крупные клетки имеют в свою очередь более низкую скорость роста [239], фотосинтеза [153], дыхания и меньшую удельную скорость поглощения питательных веществ [141].

На моделях показано, что фитопланктон развивается в сторону небольшого размера при снижении концентрации питательных веществ [170]. При периодическом обеспечении азотом (импульсная подача) конкуренцию выигрывают крупноклеточные формы, вытесняя мелкоклеточные виды [192, 256]. Это согласуется с изменениями в размерной структуре фитопланктона на часах геологического времени [153] и полифилетическим происхождением пикопланктона [231]. По мнению Янга и соавторов, фитопланктон должен развиваться в сторону размеров к размерам пикопланктона, независимо от наличия или отсутствия зоопланктона [174]. Этот прогноз противоречит тому факту, что размер клетки фитопланктона на самом деле значительно варьирует у разных видов, некоторые из которых могут достигать более 1 мм в диаметре [146, 203].

Изменение размера клеток фитопланктона влияет на трофическую структуру и круговорот углерода [123, 150, 187]. В морских экосистемах крупноклеточный фитопланктон, как правило, поедается крупным зоопланктоном, что приводит к более коротким пищевым сетям, которые могут привести к более эффективной передаче вещества и энергии. Более крупные и плотные клетки быстрее экспортируются на дно моря [187]. Считается, что изменения в размерах морского фитопланктона наблюдались в ответ на

изменения климата и стратификации водных столбов за последние 65 миллионов лет истории Земли [150]. Во многих морских системах переход от мелких клеток к большим связан с увеличением доступности питательных веществ [170, 190]. В пелагических экосистемах с доминированием пикопланктона продуктивность низка, система работает больше на рециклинге вещества, а перенос энергии и вещества на более высокие пищевые звенья низок. В этом случае также скорость осаждения очень низка ввиду маленького размера клеток доминирующих видов и эффективность работы биологической помпы невелика [143].

Финкель с соавторами [152] предположили, что относительная доля крупных клеток фитопланктона в сообществе будет увеличиваться с концентрацией питательных веществ в системах, где их наличие ограничивало рост фитопланктона. Напротив, в водных системах, где минеральные элементы не контролируют рост фитопланктона, масса клетки будет высокой.

Другими признаками, связанными с морфологическими характеристиками, влияющими на поглощение питательных веществ, погружение и восприимчивость к хищникам, являются форма клетки и колониальность [224, 246, 262]. Эти параметры являются крайне пластичными характеристиками, которые зависят от многих экологических факторов, таких как уровень освещенности, концентрация питательных веществ и пресс хищников [193]. Степень пластичности различается среди таксонов и играет важную роль в структуре сообщества. Дуарте и соавторы [134] показали, что более пластичные рода по отношению к клеточному размеру и колониям, как правило, более распространены, чем менее пластичные, и встречаются в различных условиях окружающей среды.

Поглощение света на единицу хлорофилла значительно меньше у крупных клеток, чем у мелких и это связано с упаковкой пигментов. Таким образом, преимущество в условиях низкой освещенности получают мелкоклеточные формы [153].

1.9.2. Аллометрическая связь между экофизиологическими параметрами водорослей и их размером

Большой вклад в изучение аллометрии у водорослей внесли работы Плата с соавторами [223] и Финкеля [150, 151, 152, 153, 154]. Среди отечественных фитопланктологов следует отметить работы Б.Л. Гутельмахера [15].

Согласно аллометрической теории, разнообразный набор характеристик организмов масштабируется с размером тела:

$$R = a W^b, \quad (5)$$

$$\text{т.е. } \log R = \log a + b \log W \quad (6),$$

где R – это удельная скорость метаболического процесса, например, фотосинтез, дыхание или такой интегральный показатель углеродного обмена, как скорость роста;

W – это некоторая мера объема или массы тела;

a и b – константы.

Действительно, эта связь представляется для разнообразия процессов среди неродственных организмов. Значение массы конкретного показателя b относительно постоянно (-0,25) для больших наборов данных, охватывающих широкие размерные диапазоны. Значение a является переменной, различающейся для основных групп организмов, таких как гомойотермные, гетеротемные и одноклеточные. Факт того, что b безразмерная и относительная постоянная для различных физиологических процессов, почти возводит её до статуса природного закона в области биологических наук [223].

Эппли и Слоан [140] были одними из первых, кто обнаружил взаимосвязь между клеточным размером и максимальной удельной скоростью роста фитопланктона. Для большого набора данных, охватывающих широкие размерные диапазоны (10^1 - 10^5 пг С/кл), аллометрическое уравнение применено для эукариотического фитопланктона, выращенного в оптимальных условиях. Значение b ближе к -0,30, чем к -0,25 [239], как было предсказано Платтом и Сильвертом [223] для водных организмов на основе теоретического анализа.

Если суммировать оценки аллометрического коэффициента, полученного на основе экспериментальных данных с монокультурами, то они изменяются в достаточно узком коридоре от -0,1 до -0,3 [239, 250]. Считается, что при световом лимитировании коридор расширяется до -0,45 [153, 229].

Для диатомовых и динофлагеллят значение b равно -0,13 и -0,15, соответственно [92, 106], и оно значительно снижается (-0,08) для низкотемпературных видов [250]. Более важно, что b примерно одинаково для диатомей и динофлагеллят, значение a для этих двух групп весьма различное: 0,14 для динофлагеллят и 0,48 для диатомей. Другими словами, диатомеи растут в 3 раза быстрее, чем динофлагелляты одинакового размера. Поэтому во многом свойства значения a вызывают наибольший интерес у планктонологов, чем значения b [92, 106].

Недавние исследования метаболических процессов, проведенные на водорослях, принадлежащих к 7 таксономическим группам с разбросом размеров около семи порядков, показали, что зависимости скорости фотосинтеза и дыхания от клеточного объема имеют разные показатели, соответственно 0,87 и 0,91 [199, 200].

Содержание углерода на клетку и на единицу биомассы также зависит от объема клетки и подчиняется экспоненциальному закону с коэффициентом ниже единицы [206]. Так что, если выразить скорость фотосинтеза и дыхания на единицу углерода, показатели экспоненты будут равны 0,99 и 1,04 [202]. Поскольку это близко к единице, можно сделать вывод, что мелкие и крупные клетки имеют одинаковую скорость метаболических процессов и это противоречит правилу $3/4$.

Кроме того, биогеохимические показатели определяют размеры клеток фитопланктона, поскольку они взаимосвязаны [154]. Все метаболические процессы (фотосинтез, дыхание, выделение органических и неорганических веществ) имеют свои стехиометрические соотношения элементов, основными из которых являются соотношения C:N:P:Si [156]. Превалирование какого-либо процесса приводит к сдвигу биогеохимических показателей. Изменение условий

окружающей среды, в том числе смена лимитирующего фактора отразится на видовой структуре сообщества, а также будет иметь последствия в виде изменения размерных показателей [200].

Последние исследования показали, что ускорение метаболических процессов при уменьшении размера клеток является не абсолютным законом [201]. И зависимость скорости физиологических параметров от размера клетки выражается не отрицательной экспонентой, а представляет биомодальную кривую, и существует оптимальный размер клеток. Этот размер клеток примерно равен 100 мкм^3 , что эквивалентно сферической клетке с диаметром 6 мкм (Рисунок 1.4). Это объясняется тем, что клетки такого размера обладают оптимальными сочетаниями разных процессов, обуславливающих продуктивность, а именно высокой скоростью поглощения элементов питания, высокой скоростью роста и относительно низкой по сравнению с крупными клетками скоростью оседания. Казалось, что клетки именно этого размера должны доминировать при цветении фитопланктона. Однако этого не происходит, поскольку хищниками для мелкоклеточного фитопланктона являются протисты с относительно небольшим временем генерации, что обеспечивает высокую скорость потребления и элиминацию мелкоклеточных форм. Потребителями крупноклеточных форм водорослей является макрозоопланктон с низкими скоростями роста или высокими временем генерации. Поэтому он не может быстро реагировать на вспышки фитопланктона и существует определенный лаг времени, за который крупноклеточные формы значительно увеличивают свою численность. Однако эти рассуждения не нашли пока полного подтверждения в полевых и экспериментальных исследованиях.

Параметры уравнения Друпа [131, 132] также оказались зависимы от клеточного размера (биомассы). Максимальная скорость поглощения увеличивается с размером клетки примерно по линейному закону, в то время как содержание азота в клетке уменьшается [202]. Также показано, минимальная квота азота (минимальное содержание азота в клетке) и максимальная скорость поглощения демонстрируют аллометрическую связь с показателем, равным 1,15.

Таким образом, увеличение минимальной квоты азота в клетке, связанное с повышением размера клетки, приводит к большему увеличению максимальной скорости поглощения этого элемента, нежели это было бы при линейной зависимости.

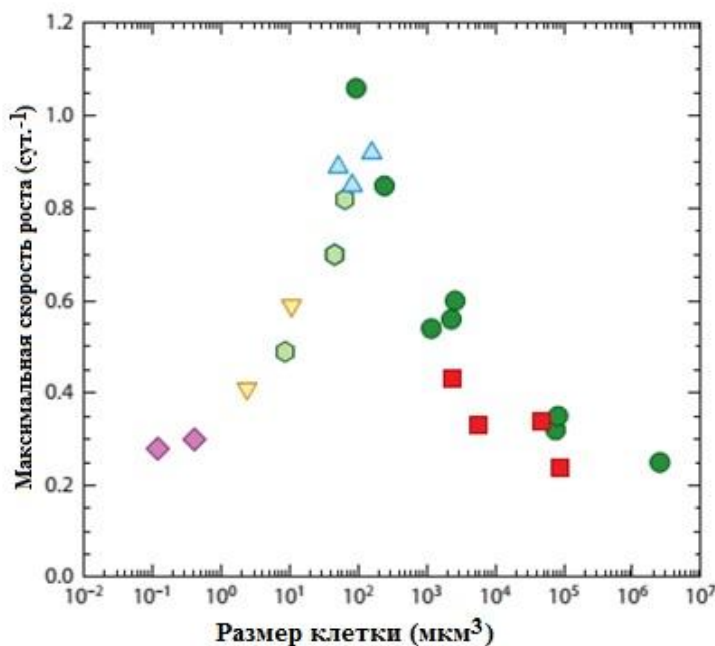


Рисунок 1.4. Размерное распределение метаболизма и роста фитопланктона, составленное по параметрам размера клетки максимальной скорости роста популяции (μ_{\max}) при исследовании 22 видов, растущих в одинаковых условиях [200]

Аллометрическое масштабирование роста и метаболизма фитопланктона характеризуется значительным объемом данных для одноклеточных организмов и меньшим для колоний. Дальнейшее усложнение вводится из-за вариаций удельной скорости роста и скорости обмена веществ в зависимости от размера колонии для различных видов. В то же время другие данные указывают на увеличение скоростей с увеличением размера колонии [95]. В частности, показано, что удельная скорость роста повышается с возрастанием длины цепочки у *Skeletonema costatum* [259].

1.9.3. Соотношение поверхности к объему как экофизиологический параметр

Соотношение поверхности к объему имеет большое значение в функционировании как биологических объектов, так и водных экосистем [1, 40, 41, 42, 65, 83]. В работах Миничевой предложен такой показатель как индекс поверхности фитопланктона и показано, что он коррелирует с первичной валовой продукцией фитопланктона и, таким образом, может отражать продукционные характеристики сообщества.

Перенос элементов питания через клеточную мембрану при их высоких концентрациях в среде происходит с помощью механизма диффузионного поглощения. В этом случае соотношение поверхности и объема определяет максимальную скорость поглощения элементов питания [60, 65]. При низких концентрациях элементов питания основным механизмом переноса является активное поглощение с помощью ферментативных систем, таких, как например, нитратредуктаза для нитратов, которая расположена на клеточной оболочке. В этом случае, очевидно, что такой физиологический параметр как максимальная скорость поглощения элемента прямо пропорциональна отношению поверхности к объему клетки. Естественно, что мелкие клетки получают преимущество по сравнению с крупными. При одинаковом объеме цилиндрические клетки выигрывают у клеток сферической формы. Поэтому у доминирующих клеток диатомовых наиболее распространенной является цилиндрическая форма. Однако в случае активного переноса от отношения поверхности и объема зависит такой параметр как константа полунасыщения, которая уменьшается при повышении отношения поверхности к объему [60, 65]. Вследствие этого при одинаковой форме мелкие клетки являются хорошими конкурентами за ресурсы при низких их концентрациях с точки зрения R-теории Тилмана [266, 267].

Однако, учитывая биомодальность кривой зависимости метаболических процессов от объема клеток, вопрос влияния соотношения поверхности к объему при низких объемах клеток остается открытым.

Таким образом, влияние экологических условий на физиологические параметры видов сообщества связано с изменением их размерных показателей, но эти процессы еще слабо изучены.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В данной работе использованы сочетания полевых наблюдений и экспериментальных исследований.

Полевые исследования

В период с 2009 по 2014 гг. в рейсах МНИС «Ашамба» отбирались пробы для экспериментальных исследований с одной и той же станции (44°32'N, 37°57'E) на срединном шельфе (глубина 50 м) северо-восточной части Черного моря. Эти пробы служили источником информации о начальной структуре сообщества. Отбор проб производился при помощи зонда-батометра «Rozett» и 5-литрового батометра Нискина. В качестве фиксатора использован нейтрализованный бурой (Na_2BO_3) 40 %-ный формалин, конечная концентрации в пробе составляла 1%. Концентрирование проб проводился методом отстаивания. Идентификация видов и подсчет числа клеток проводились на световом микроскопе «Эргавал» при увеличении 16x20 и 16x40 в счетных камерах Ножотта объемом 0,05 мл для нанопланктона и Наумана объемом 1,0 мл для микропланктона. При расчете биомассы применен метод «истинного объема» (Киселев, 1969), биомасса выражена в единицах сырой биомассы (мг/м^3). Идентификация видов проводилась с помощью Identifying Marine Phytoplankton (1997), Norsk Kyst - plankton flora (Thronsen et al., 2003) и электронных ресурсов www.algaebase.org и www.marinespecies.org.

Экспериментальные исследования

В период 2009-2014 гг. проведены эксперименты с накопительной культурой фитопланктона в береговой лаборатории ЮО ИО РАН (г. Геленджик), в которых исследовалось влияние добавок нитратов и фосфатов на структуру фитопланктонного сообщества. За период исследования было проведено 16 экспериментов. Объектом исследования служила смешанная культура водорослей (кокколитофорид, диатомовых и динофитовых), полученная на основе природного сообщества фитопланктона. Вода для экспериментов отбиралась из поверхностного (0-0,5 м) слоя. Проба фитопланктона разливалась по бутылкам с

одновременной фильтрацией через два слоя мельничного газа № 36 для удаления зоопланктона. Выращивание проводилось в колбах Эрленмейера емкостью 500 мл, где объем культуральной среды составлял 200 мл. В эксперименте использован аппарат для культивирования (термолюминостат), где температура среды соответствовала температуре на поверхности моря (Таблица 2.1). Интенсивность падающего света поддерживалась на уровне 58-61 мкмоль/(м²×с) ФАР. Свето-темновой период соответствовал сезону проведения эксперимента

Таблица 2.1.

Температура воды в месте отбора проб, температура воды и режим освещенности в период проведения экспериментов

| № | Дата | Температура поверхности моря, °С | Температура в эксперименте, °С | Свето-темновой режим, ч |
|----|------------|----------------------------------|--------------------------------|-------------------------|
| 1 | 04.06.2009 | 18,1 | 18,0-19,0 | 16:8 |
| 2 | 28.05.2010 | 19,8 | 19,0-20,0 | 16:8 |
| 3 | 15.06.2010 | 21,3 | 21,0-22,0 | 16:8 |
| 4 | 05.07.2010 | 23,2 | 23,0-24,0 | 16:8 |
| 5 | 15.09.2010 | 24,8 | 23,0-24,8 | 13:11 |
| 6 | 24.06.2011 | 22,0 | 22,0-23,0 | 16:8 |
| 7 | 13.09.2011 | 23,6 | 23,0-24,0 | 13:11 |
| 8 | 12.10.2011 | 20,7 | 20,0-21,0 | 11:13 |
| 9 | 17.03.2012 | 7,3 | 7,0-8,0 | 12:12 |
| 10 | 04.04.2012 | 9,0 | 9,0-10,0 | 13:11 |
| 11 | 01.06.2012 | 20,0 | 20,0-21,0 | 16:8 |
| 12 | 17.07.2012 | 25,5 | 25,0-26,0 | 15:9 |
| 13 | 11.06.2013 | 22,6 | 23,0-24,0 | 16:8 |
| 14 | 30.09.2013 | 19,4 | 19,0-20,0 | 12:12 |
| 15 | 20.05.2014 | 19,7 | 20,0-21,0 | 15:9 |
| 16 | 13.06.2014 | 23,0 | 23,0-24,0 | 16:8 |

В экспериментах применен периодический (накопительный) режим культивирования. Опыты поставлены с применением метода планирования экспериментов, которые позволяют получать уравнения регрессии, отражающие действие выбранных факторов на изучаемый параметр (Максимов, Федоров, 1969). Исходным параметром для построения уравнений регрессии служила либо численность, либо биомасса доминирующих видов фитопланктона в стационарной фазе роста накопительной культуры, а действующими факторами – добавки азота и фосфора, с соотношением их концентраций близким к

соотношению Редфилда. Добавку нитратов в форме KNO_3 и фосфатов в форме Na_2HPO_4 производилась в начале эксперимента по единой схеме (Таблица 2.2). Данные концентрации на порядок превышают средние концентрации азота (0,98-1,64 мкМ) и фосфора (0,04-0,145 мкМ) в море (Yakushev et al., 2007; Pakhomova et al., 2014). Каждый вариант эксперимента проводился в двух повторностях.

Таблица 2.2.

План экспериментов по изучению влияния добавок элементов минерального питания на рост доминирующих видов фитопланктона

| Вариант | Нитраты KNO_3 12,1-14,3 мкМ | Фосфаты Na_2HPO_4 0,81-1 мкМ |
|---------|----------------------------------|-----------------------------------|
| 1 | - | - |
| 2 | + | - |
| 3 | - | + |
| 4 | + | + |

ГЛАВА 3. ДОМИНАНТЫ И СУБДОМИНАНТЫ ФИТОПЛАНКТОННОГО СООБЩЕСТВА И ИХ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА

3.1. Виды-доминанты в фитопланктоне северо-восточной части Черного моря

Виды-доминанты определяют численность или биомассу сообщества [30]. В данном исследовании критерием отбора доминирующего вида была выбрана биомасса, поскольку этот параметр определяет основные потоки вещества и энергии. Как правило, присутствует один вид, доминирующий по численности или биомассе. Второй по значимости (субдоминант) вид имеет количественные показатели, уступающие виду-доминанту.

Чтобы выбрать виды-доминанты, нужно знать динамику структуры сообщества в течение годового цикла. Однако следует констатировать, что фитопланктон северо-восточной части Черного моря является мало изученным. Анализ литературных источников показывает, что исследования, проведенные в этом районе, не были систематическими и скорее носили эпизодический характер. Как исключение, можно привести многолетние наблюдения за структурой фитопланктона в Новороссийской бухте, проведенные в прошлом веке [37, 44]. Есть примеры годовых относительно недавних съемок по исследованию структуры фитопланктона в районе Новороссийска [28] и Геленджика [17, 18, 19] и в прибрежном мелководье у Анапы [272]. Эти прибрежные исследования показали, что в данном районе в течение года наблюдаются 2-3 пика численности и биомассы фитопланктона. Первый — весенний отмечается в феврале–марте и определяется интенсивным развитием диатомовых. Второй — осенний, менее мощный также связан с развитием диатомей. В работах Ясаковой О. Н. [87, 88] с 2005 по 2011 гг. было исследовано состояние фитопланктона северо-восточной части Черного моря. Автор также выделяет 2-3 пика численности фитопланктона весной и летом, в некоторые года высокие значения биомассы были в осенний период.

Структура фитопланктонного сообщества открытой части Черного моря является еще менее изученной, чем прибрежная [73, 76]. В работах Белогорской и Кондратьевой [3] и Сухановой [75] отмечено интенсивное развитие кокколитофорид в ноябре и феврале. Существует мнение, что «цветение» кокколитофориды *Emiliana huxleyi* связано со слабым её выеданием зоопланктоном по сравнению с диатомовыми водорослями [10, 70, 71]. По другой версии, вещества, выделяемые некоторыми видами диатомей, угнетают рост кокколитофорид и динофлагеллят. Таким образом, в Черном море интенсивное развитие кокколитофориды *E. huxleyi* наблюдается на завершающей стадии развития диатомей, во время которой снижается их физиологическая активность и доля в сообществе фитопланктона [71].

Весеннее цветение имеет очень короткий временной промежуток [32]. Цветение диатомовых на куполах обеих халистаз в феврале–марте открыто и описано сотрудниками ИО РАН [38, 85]. В открытой части моря наибольшего развития достигали представители рода *Nitzschia* в марте 1988 года [74]. Цветение представителей этого же рода фиксировалось и в феврале, что связано с близким (20-30 м) к поверхности нахождением основного пикноклина [3, 209].

По данным Вершинина и соавторов [7] в июне 2001 г. происходило цветение *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima* и *Pseudo-nitzschia seriata* на фоне общей депрессии планктонного сообщества. Подобные цветения *P. pseudodelicatissima* в Черном море не являются токсичными, в отличие от других регионов [8].

Выдвинута гипотеза, что водоросли летнего и переходного сезонов способны к миксотрофному типу питания. Поводом для этого послужило высокое количественное развитие диатомей *Proboscia alata*, *Cerataulina pelagica*, *Pseudosolenia calcar-avis*, *Dactyliosolen fragilissimus* в прибрежных водах г. Севастополя в 2007-2010 гг. при дефиците минеральных форм биогенных элементов и преобладании их органических форм [62, 63].

Следует отметить, что доминирующие виды, которые обычно приурочены к определенному сезону в северо-восточной части Черного моря, в западной и

особенно в северо-западной его части могут иметь интенсивное развитие вплоть до цветения в другие сезоны [46, 47, 48, 55, 64, 78, 107, 211]. В частности, происходит временной сдвиг, в западной части представители весеннего комплекса развиваются уже зимой. Это определяется изменением физических параметров среды, а именно интенсивности света и поступления элементов минерального питания фитопланктона [27, 36, 56]. Так, *Skeletonema costatum* и представители рода *Chaetoceros* достигают уровня цветения в это время в северо-западной части Черного моря благодаря интенсивному поступлению биогенных элементов со стоками крупных рек (Дунай, Днепр, Днестр) [13, 20, 21]. Это является одной из причин образования «цветений» в прибрежной части моря [31]. В весеннем комплексе к диатомеям присоединяются мелкие динофлагелляты. В летнем и осеннем комплексе наряду с кокколитофоридами присутствуют доминанты из северо-восточной части (*Dactyliosolen fragilissimus*, *Cerataulina pelagica*) совместно с мелкими динофлагеллятами [47].

В северо-западной части Черного моря происходит три сукцессии: весенне-летняя, осенняя и зимняя. В каждой из них обычно наблюдается 4 стадии. Первую стадию формируют мелкоклеточные диатомеи, они сменяются представителями второй стадии — крупноклеточными диатомовыми. Третья стадия начинается с появлением кокколитофорид в фитопланктонном сообществе, а интенсивное развитие динофлагеллят говорит о четвертой стадии [47].

На примере прибрежной зоны Одесского залива, для которого характерна высокая степень эвтрофирования, показано увеличение за последние годы доли миксотрофных и гетеротрофных видов динофлагеллят, имеющих высокую скорость роста при отсутствии биологического или органического лимитирования [77, 78].

Исследования последнего десятилетия показали, что в начале этого века произошла существенная перестройка динамики структуры фитопланктона в северо-восточной части Черного моря [52, 53, 54, 207, 208, 243]. Весенние цветения диатомовых стали редки, можно говорить только об их интенсивном развитии. Усилилась роль кокколитофориды *Emiliana huxleyi*, цветения которой

стали регистрироваться практически каждый год в конце весны, начале лета, одновременно снизилась роль динофлагеллят. Кроме того, в экосистему периодически внедряются инвазийные виды [52, 54, 67].

Помимо полевых наблюдений с микроводорослями Черного моря проведены экспериментальные исследования [80] по влиянию добавок элементов минерального питания [6, 23, 24, 49, 50], температур [29, 45] на структуру фитопланктонного сообщества.

Все эти литературные источники, а также данные о начальной структуре сообщества в период проведения экспериментов включены в качестве исходного материала для выявления доминант и субдоминант.

В Таблице 3.1 представлены доминанты и субдоминанты фитопланктонного сообщества северо-восточной части Черного моря за прошедшие 11 лет. Данные собирались в основном в прибрежных водах. В этой таблице показаны виды, определяющие структуру сообщества в различные биологические сезоны. Биологические сезоны могут не совпадать с календарными. Основными критериями, по которым эти сезоны были выделены, являлись сроки появления в фитопланктонном сообществе тех или иных видов, достижение ими наибольшей биомассы. Дополнительно к этому выделен один сезон, а именно период конца весны – начала лета (вторая половина мая и первая половина июня), который характеризуется резким изменением структуры фитопланктонного сообщества из-за смены доминирующих видов. На смену диатомовым водорослям приходят кокколитофориды.

Диатомеи *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima*, *Skeletonema costatum*, *Thalassionema nitzschioides* и *Chaetoceros curvisetus* были основными доминантами весной. Кокколитофориды становились доминантами с середины мая до середины июня. В летне-осеннем сезоне (с конца июня по октябрь) доминировали в основном крупноклеточные формы диатомовых водорослей *Proboscia alata* и *Pseudosolenia calcar-avis*. Диатомеи *Dactyliosolen fragilissimus* и *Cerataulina pelagica* присутствуют в фитопланктоне как доминанты (очень редко) или как субдоминанты на единичных станциях во второй половине июня.

Таблица 3.1.

Доминанты и субдоминанты фитопланктонного сообщества северо-восточной части Черного моря, выделенные на основе анализа различных источников [52, 53, 54, 87, 88, 207, 208, 243]

| Диатомовые | Кокколитофориды | Динофлагелляты |
|--|--|--|
| <i>Chaetoceros curvisetus</i> P.T. Cleve, 1889 | <i>Emiliana huxleyi</i> (Lohmann) Hay & Mohler, 1967 | <i>Scrippsiella trochoidea</i> (Stein) Loeblich III 1976 |
| <i>Chaetoceros minimus</i> (Levander) D.Marino, G.Giuffre, M.Montresor & A.Zingone 1991 | | |
| <i>Chaetoceros throndsenii</i> (Marino, Montresor, & Zingone) Marino, Montresor & Zingone 1991 | | |
| <i>Cerataulina pelagica</i> (Cleve) Hendeby 1937 | | |
| <i>Dactyliosolen fragilissimus</i> (Bergon) G. R. Hasle, 1997 | | |
| <i>Leptocylindrus danicus</i> P.T. Cleve, 1889 | | |
| <i>Proboscia alata</i> (Brightwell) Sundström, 1986 | | |
| <i>Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima</i> (Hasle) Hasle, 1993 | | |
| <i>Pseudosolenia calcar-avis</i> (Schultze) Sundström, 1986 | | |
| <i>Skeletonema costatum</i> (Greville) P.T. Cleve, 1878 | | |
| <i>Thalassionema nitzschioides</i> (Grunow, 1862) Van Heurck, 1896 | | |

Кроме того, в фитопланктоне регистрировались новые для Черного моря виды, которые становились субдоминантами повсеместно на акватории северо-восточной части Черного моря (*Chaetoceros trondsenii*) [51] или только на отдельных станциях (*Chaetoceros minimus*) [52].

Таким образом, анализ различных источников показывает, что доминирующими формами в северо-восточных водах Черного моря является относительно небольшое количество видов, а именно диатомеи *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima*, *Skeletonema costatum*, *Thalassionema nitzschioides*, *Chaetoceros curvisetus* *Proboscia alata* и *Pseudosolenia calcar-avis*, а также кокколитофориды *Emiliana huxleyi*.

Ответ на вопрос — какие экофизиологические свойства видов необходимы для их доминирования в сообществе, а также, какие экологические и физиологические стратегии использовали эти виды, чтобы занять лидирующее положение в сообществе — будет дан ниже.

3.2. Размерные характеристики доминирующих и субдоминирующих видов фитопланктонного сообщества

В зависимости от биологического сезона происходит доминирование видов с различными объемами клеток фитопланктона и отношениями площади поверхности к объему. Кроме того, в экспериментах с накопительной культурой выявляются виды, которые демонстрируют высокий прирост биомассы в стационарной фазе роста, но эти виды не являются доминантами в природе. Эти виды были включены в список доминант с соответствующими им размерными показателями (Таблица 3.2).

Из Таблицы 3.2 следует, что в северо-восточной части Черного моря диатомеи представлены видами с клетками в основном цилиндрической формы. Клетки шаровидной формы только у одного доминирующего вида — кокколитофориды *Emiliana huxleyi*. Диаметр диатомей изменяется в широких пределах от 2 (*Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima*) до 30 мкм (*Dactyliosolen fragilissimus*). Значителен разброс и по длине — от 5 (*Skeletonema costatum*, *Chaetoceros minimus*) до 1300 мкм (*Proboscia alata*). Минимальный объем клетки (около 70 мкм³) зарегистрирован у *S. costatum* и *Leptocylindrus danicus*. Максимальным зафиксированным объемом клетки обладает *Pseudosolenia calcar-avis* (389000 мкм³). Таким образом, разброс в объеме клеток составляет почти 4 порядка.

Отношение поверхности к объему клеток доминирующих и субдоминирующих видов изменяется в пределах от 0,2 (*Chaetoceros curvisetus*, *Dactyliosolen fragilissimus*, *Pseudosolenia calcar-avis*, *Cerataulina pelagica*) до 3,0 мкм⁻¹ (*Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima*).

Форма, объемы и соотношение площади к объему у доминантов и субдоминантов фитопланктона

| Вид | Форма | Длина, мкм | Ширина, мкм | V, объем мкм ³ | S/V, мкм ⁻¹ |
|---|--------------|----------------|-------------|---------------------------|------------------------|
| <i>Skeletonema costatum</i> | Цилиндр | 5-16 (8) | 3-12 (5) | 70-1700 (157) | 0,75-2,0 (1,5) |
| <i>Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima</i> | 2/3 Цилиндра | 40-100 (80) | 2-6 (3) | 160-1000 (377) | 1,3-3,0 (2,0) |
| <i>Thalassionema nitzschioides</i> | 2/3 Цилиндра | 15-90 (65) | 4-8 (4) | 126-3018 (545) | 0,5-1,1 (1,0) |
| <i>Chaetoceros affinis</i> | Цилиндр | 6-30 (12) | 5-20 (10) | 118-9426 (943) | 0,3-1,1 (0,6) |
| <i>Chaetoceros compressus</i> | Цилиндр | 6-21 (10) | 5-18 (14) | 118-5345 (1100) | 0,3-1,1 (0,5) |
| <i>Chaetoceros curvisetus</i> | Цилиндр | 11-20 (15) | 6-30 (15) | 300-14000 (1900) | 0,2-0,6 (0,27) |
| <i>Chaetoceros minimus</i> | Цилиндр | 5-10 (10) | 4-5 (4) | 98-196 (126) | 1-1,2 (1,2) |
| <i>Emiliana huxleyi</i> | шар | - | - | 65-180 (180) | 0,9-1,2 (0,9) |
| <i>Chaetoceros thronsenii</i> | Цилиндр | 6-20 (10) | 5-15 (5) | 118-3535 (196) | 0,4-1,1 (1) |
| <i>Leptocylindrus danicus</i> | Цилиндр | 10-50 (30) | 3-5 (4) | 71-982 (377) | 0,8-1,5 (1,1) |
| <i>Dactyliosolen fragilissimus</i> | Цилиндр | 15-120 (30) | 7-20 (20) | 754-39275 (7070) | 0,2-0,6 (0,2) |
| <i>Cerataulina pelagica</i> | Цилиндр | 24-100 (70) | 6-20 (10) | 1400-113000 (5500) | 0,2 - 0,66 (0,4) |
| <i>Proboscia alata</i> | Цилиндр | 250-1300 (300) | 4-12 (7) | 1900-147000 (35200) | 0,3-1,0 (0,5) |
| <i>Pseudosolenia calcar-avis</i> | Цилиндр | 60-1000 (350) | 4-30 (15) | 1300-389000 (63600) | 0,2-1,0 (0,27) |

Примечание: в скобках указаны средние значения

3.3. Морфофизиологические свойства доминант фитопланктона

Из Таблицы 3.3 следует, что клетки видов с минимальными объемами от 126 до 377 мкм³ относятся к периоду конца весны – начала лета (*Emiliana huxleyi*, *Chaetoceros minimus*, *Chaetoceros thronsenii*, *Leptocylindrus danicus*). Клетки доминирующих видов весеннего периода имеют объемы до 1900 мкм³ (*Skeletonema costatum*, *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima*, *Thalassionema nitzschioides*, *Chaetoceros curvisetus*). Далее объемный ряд занимают клетки переходного типа, они становятся доминантами на границах сезонов или присутствуют как субдоминанты. Верхняя граница объемов близка к 15000 мкм³. И, наконец, ряд замыкают виды летнего и осеннего сезонов. Средний объем этих

клеток, по всей видимости, не должен быть меньше 30000 мкм³. Таким образом, получен континуум объемов клеток, приуроченных к определенному сезону.

Таблица 3.3.

Объемы клеток у доминирующих видов фитопланктона

| Сезон | Вид | V, мкм ³ |
|-----------------------------|---|---------------------|
| Конец весны, начало лета | <i>Emiliana huxleyi</i> | 180 |
| | <i>Chaetoceros minimus</i> | 126 |
| | <i>Chaetoceros thronsenii</i> | 196 |
| | <i>Leptocylindrus danicus</i> | 377 |
| Весна | <i>Skeletonema costatum</i> | 160-754 |
| | <i>Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima</i> | 380 |
| | <i>Thalassionema nitzschioides</i> | 545 |
| | <i>Chaetoceros curvisetus</i> | 1900 |
| Переходные виды | <i>Cerataulina pelagica</i> | 5500 |
| | <i>Dactyliosolen fragilissimus</i> | 9400 |
| Лето, осень | <i>Proboscia alata</i> | 35200 |
| | <i>Pseudosolenia calcar-avis</i> | 63600 |

Что касается отношения площади поверхности к объему, то здесь получается более пестрая картина (Таблица 3.4). В весенний сезон и в период конца весны – начала лета развиваются виды, у которых удельная поверхность клеток имеет самые высокие показатели. Исключение составляет диатомея *Chaetoceros curvisetus*, которая находится вне этого блока видов. В первый комплекс входят виды со средним отношением поверхности к объему выше 0,86 мкм⁻¹. Второй комплекс составляют виды летне-осеннего сезона и виды переходного типа. Среднее отношение площади поверхности к объему клеток видов этого комплекса ниже 0,5 мкм⁻¹.

Таким образом, свойство клеток накапливать элементы минерального питания определяет критерий выбора комплекса. В весенний период это свойство не принципиально, и отбираются мелкоклеточные формы диатомей. С конца весны и до начала лета доминантами становятся кокколитофорида. В летний и осенний периоды способность накапливать становится принципиальной, и крупноклеточные формы диатомей занимают экологическую нишу. В пространственно-временном континууме, особенно на границе сезонов, появляются места, где виды переходного типа могут временно стать

доминантами. Выдвинута гипотеза, что водоросли летнего и переходного сезона способны к миксотрофному типу питания. Поводом для этого послужило высокое количественное развитие диатомей *Proboscia alata*, *Cerataulina pelagica*, *Pseudosolenia calcar-avis*, *Dactyliosolen fragilissimus* в прибрежных водах г. Севастополя в 2007-2010 гг. при дефиците минеральных форм биогенных элементов и преобладании их органических форм [67, 68].

Таблица 3.4.

Отношение площади к объему клеток доминирующих видов фитопланктона

| Сезон | Вид | S/V, мкм ⁻¹ |
|-----------------------------|---|------------------------|
| Весна | <i>Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima</i> | 1,5-1,8 |
| | <i>Skeletonema costatum</i> | 1-1,5 |
| | <i>Thalassionema nitzschioides</i> | 1,0 |
| Конец весны, начало лета | <i>Leptocylindrus danicus</i> | 1,0-1,1 |
| | <i>Chaetoceros thronsenii</i> | 1,0-1,5 |
| | <i>Chaetoceros minimus</i> | 1,0-1,2 |
| | <i>Emiliana huxleyi</i> | 0,86 |
| Лето | <i>Proboscia alata</i> | 0,4-0,5 |
| Переходные виды | <i>Cerataulina pelagica</i> | 0,4 |
| Весна | <i>Chaetoceros curvisetus</i> | 0,27 |
| Лето, осень | <i>Pseudosolenia calcar-avis</i> | 0,27 |
| Переходные виды | <i>Dactyliosolen fragilissimus</i> | 0,2 |

Таким образом, свойство клеток накапливать элементы минерального питания определяет критерий выбора комплекса. В весенний период это свойство не принципиально, и отбираются мелкоклеточные формы диатомей. С конца весны и до начала лета доминантами становятся кокколитофориды. В летний и осенний периоды способность накапливать становится принципиальной, и крупноклеточные формы диатомей занимают экологическую нишу. В пространственно-временном континууме, особенно на границе сезонов, появляются места, где виды переходного типа могут временно стать доминантами. Выдвинута гипотеза, что водоросли летнего и переходного сезона способны к миксотрофному типу питания. Поводом для этого послужило высокое количественное развитие диатомей *Proboscia alata*, *Cerataulina pelagica*, *Pseudosolenia calcar-avis*, *Dactyliosolen fragilissimus* в прибрежных водах г.

Севастополя в 2007-2010 гг. при дефиците минеральных форм биогенных элементов и преобладании их органических форм [67, 68].

Физиологические свойства клеток водорослей (рост, дыхание, оседание и т.д.) определяют динамику фитопланктонных сообществ. Все эти свойства являются функцией размера или веса клетки. Обычно скорость физиологических процессов выражается аллометрическим соотношением типа:

$$\text{Скорость} = a (\text{размер}=\text{вес клетки})^{(b)}$$

где a и b – коэффициенты.

В простейшем случае, когда коэффициент $b=1$, скорость процесса прямо пропорциональна биомассе. При отрицательных значениях этого коэффициента скорость процесса снижается с увеличением массы клетки, при положительных – увеличивается. Б.Л. Гутельмахер определил, что этот коэффициент равен $-0,5$ для зависимости суточной интенсивности фотосинтеза (P/V-коэффициент) от объема клетки [15]. Для диатомовых оценка константы b составляет $-0,13$, а константа a оценивается как $0,48$ [94, 108], для низкотемпературных видов оценка константы b снижается до $-0,08$ [251].

Используя результаты нижеприведенных экспериментов, были рассчитаны максимальные удельные скорости роста для доминирующих видов фитопланктона (Таблица 3.5). По значениям максимальной удельной скорости роста можно выделить также три функциональные группы:

1. Максимальная удельная скорость роста мелкоклеточных диатомей находится в пределах $2,2-2,64 \text{ сут}^{-1}$. Исключение составляет диатомея *Chaetoceros curvisetus*, максимальная удельная скорость роста которой ниже и близка к водорослям переходного комплекса;
2. Кокколитофорида *Emiliana huxleyi* представляет вторую функциональную группу со значениями максимальной удельной скорости роста $1,43 \text{ сут}^{-1}$;
3. Крупноклеточная диатомея *Pseudosolenia calcar-avis* с еще более низким значением максимальной удельной скорости роста (менее $1,3 \text{ сут}^{-1}$) является представителем третьей функциональной группы.

Таблица 3.5.

Морфофункциональные параметры (объем (V), удельная скорость роста (μ), а также натуральные логарифмы этих параметров ($\ln V$, $\ln \mu$)) доминирующих видов фитопланктона

| Вид | V , $\mu\text{м}^3$ | μ , сут^{-1} | $\ln V$ | $\ln \mu$ |
|---|-----------------------|---------------------------|----------|-----------|
| <i>Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima</i> | 380 | 2,64 | 5,940171 | 0,970779 |
| <i>Skeletonema costatum</i> | 160 | 2,2 | 5,075174 | 0,788457 |
| <i>Chaetoceros curvisetus</i> | 1900 | 1,69 | 7,549609 | 0,524729 |
| <i>Emiliana huxleyi</i> | 180 | 1,43 | 5,192957 | 0,357674 |
| <i>Pseudosolenia calcar-avis</i> | 63600 | 1,3 | 11,06037 | 0,262364 |

Используя данные Таблицы 3.5 была просчитана зависимость скорости роста от объема клетки доминирующих видов фитопланктона (Рисунок 3.1). И также вычислены константы логарифмического уравнения, где $a=1,3954$, а $b=-0,0998$.

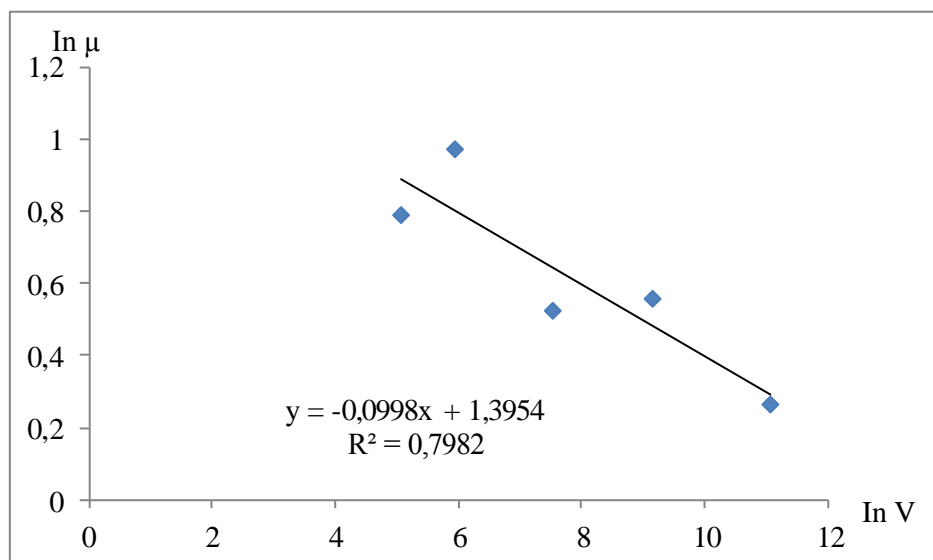


Рисунок 3.1. Зависимость максимальной удельной скорости роста от объема клетки доминирующих видов фитопланктона в северо-восточной части Черного моря

В действительности, из-за изменчивости объема клеток в различных условиях возможно перекрытие областей. Тем не менее тренд уменьшения продукционных характеристик от начала весны до летнего сезона прослеживается, и это означает, что в этот период идут два разнонаправленных процесса — увеличение веса клеток и уменьшение скорости роста. С увеличением

веса происходит увеличение максимальной скорости поглощения азота и фосфора [196].

Выводы по третьей главе:

1. На основе анализа различных источников выявлены доминирующие виды и виды-субдоминанты в северо-восточной части Черного моря;
2. Анализ размерной структуры фитопланктона показал, что существует три размерные группы фитопланктона. Первая с размерами клетки до 2000 мкм³ включает виды весеннего комплекса и конца весны – начала лета (мелкоклеточные диатомеи и кокколитофорида *Emiliana huxleyi*). Клетки свыше 15000 мкм³ (крупноклеточные диатомеи); в промежутке от 2000 до 15000 мкм³ выделен переходной тип клеток (*Cerataulina pelagica*, *Dactyliosolen fragilissimus*);
3. По критерию отношения поверхности к объему доминирующие виды можно разделить на два комплекса. В первый комплекс входят мелкоклеточные диатомеи и кокколитофорида *Emiliana huxleyi*, удельная поверхность которых превышает 0,86 мкм⁻¹. Виды с отношением поверхности к объему менее 0,5 мкм⁻¹ составляют второй комплекс, который представлен крупноклеточными диатомеями;
4. По критерию максимальной удельной скорости роста доминирующие виды составляют три группы фитопланктона: мелкоклеточные диатомеи (*Chaetoceros curvisetus*, *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima*, *Skeletonema costatum*) с высокими значениями скорости роста; кокколитофорида *Emiliana huxleyi* занимает промежуточное положение; крупноклеточные диатомеи с низкими значениями этого физиологического показателя.

ГЛАВА 4. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ РОСТА ДОМИНИРУЮЩИХ ВИДОВ ФИТОПЛАНКТОНА, МЕХАНИЗМОВ РЕГУЛЯЦИИ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВА И СПОСОБНОСТИ КОНКУРИРОВАТЬ ЗА ЭЛЕМЕНТЫ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ

4.1. Подходы к исследованию механизмов регуляции структуры и функции фитопланктонного сообщества

Оценок максимальных удельных продукционных характеристик доминирующих видов фитопланктона недостаточно для понимания причин смены видов в течение годовой динамики. Недостаточно также выявить экологические стратегии доминирующих видов. Другими словами, нельзя объяснить механизмы, по которым те или иные виды становятся доминантами или субдоминантами в этой части моря. Только лишь экспериментальные исследования могут позволить принять или опровергнуть ту или иную гипотезу формирования сезонного комплекса фитопланктона, понять механизмы регуляции сообщества и объяснить причины замены одной доминанты другой.

Очевидно, что эксперименты с фитопланктоном имеют свои достоинства и возможности. Необходимо знать ограничения применения того или иного экспериментального инструментария. По своей природе регуляторы динамики фитопланктонного сообщества делятся на внешние и внутренние: к первым относятся факторы окружающей среды, вторые основаны на взаимодействии видов в сообществе. Существует два экспериментальных подхода для выявления основных механизмов регуляции динамики фитопланктонного сообщества [85]. Первый основан на работе с чистыми культурами. В этом случае исследуются продукционные характеристики доминирующих видов в альгологически чистой культуре, т.е. изучается реакция вида на факторы окружающей среды: свет, температура, концентрация элементов минерального питания и т.д. Далее на основе применения рабочей гипотезы (к примеру, теории R-competition Тилмана [266, 267]) предсказывается доминирующий вид в тех или иных условиях среды.

Справедливость этой гипотезы проверяется с помощью уже смешанных культур исследованных видов, где изменяются кроме факторов среды и соотношение видов. При этом эксперименты могут проводиться с использованием методов периодического (накопительного) или непрерывного культивирования.

Основным недостатком этого метода является его трудоемкость — необходимо провести большое количество экспериментов. Вторым недостатком следует назвать трудность получения чистой культуры. Необходимо получить чистую культуру вида-доминанта в исследуемом регионе, этот процесс весьма трудоемкий и требует специальных навыков. Использование видов из коллекционных собраний проблематично, поскольку такой вид может оказаться не эндемиком, иметь другие характеристики. К примеру, кокколитофориды *Emiliana huxleyi* существенно отличается в различных водоемах [215].

Существует второй метод исследования культур — использование природных популяций фитопланктона. В этом случае на неё воздействуют факторами среды, которые наиболее вариабельны в исследуемый период. Этот метод был хорошо разработан и применен отечественными учеными из МГУ им. М.В. Ломоносова В.Н Максимовым и В.Д. Федоровым [81].

С помощью этого метода можно определить условия, при которых один вид из смешанной культуры фитопланктона способен стать доминирующим. Достоинством этого метода является относительная простота. Именно этот способ был применен в настоящем исследовании (см. главу 2).

В качестве факторов среды были выбраны концентрации азота и фосфора. Это связано с тем, что район северо-восточной части Черного моря относится к мезотрофному типу [53] и, следовательно, существенное значение имеют элементы минерального питания. Концентрация кремния не рассматривалась как гипотетический регулятор, поскольку его концентрация находится в прибрежных водах на достаточно высоком уровне [279].

4.2. Гидрохимические условия доминирования вида

Средняя концентрация азота в верхнем перемешанном слое изменялась незначительно от 0,98 мкМ (доминирование *Proboscia alata*) до 1,64 (доминирование *Chaetoceros curvisetus*). Концентрация фосфора варьировала в более широких пределах от 0,04 мкМ (доминирование *Chaetoceros curvisetus*) до 0,14 мкМ (доминирование *Emiliana huxleyi*).

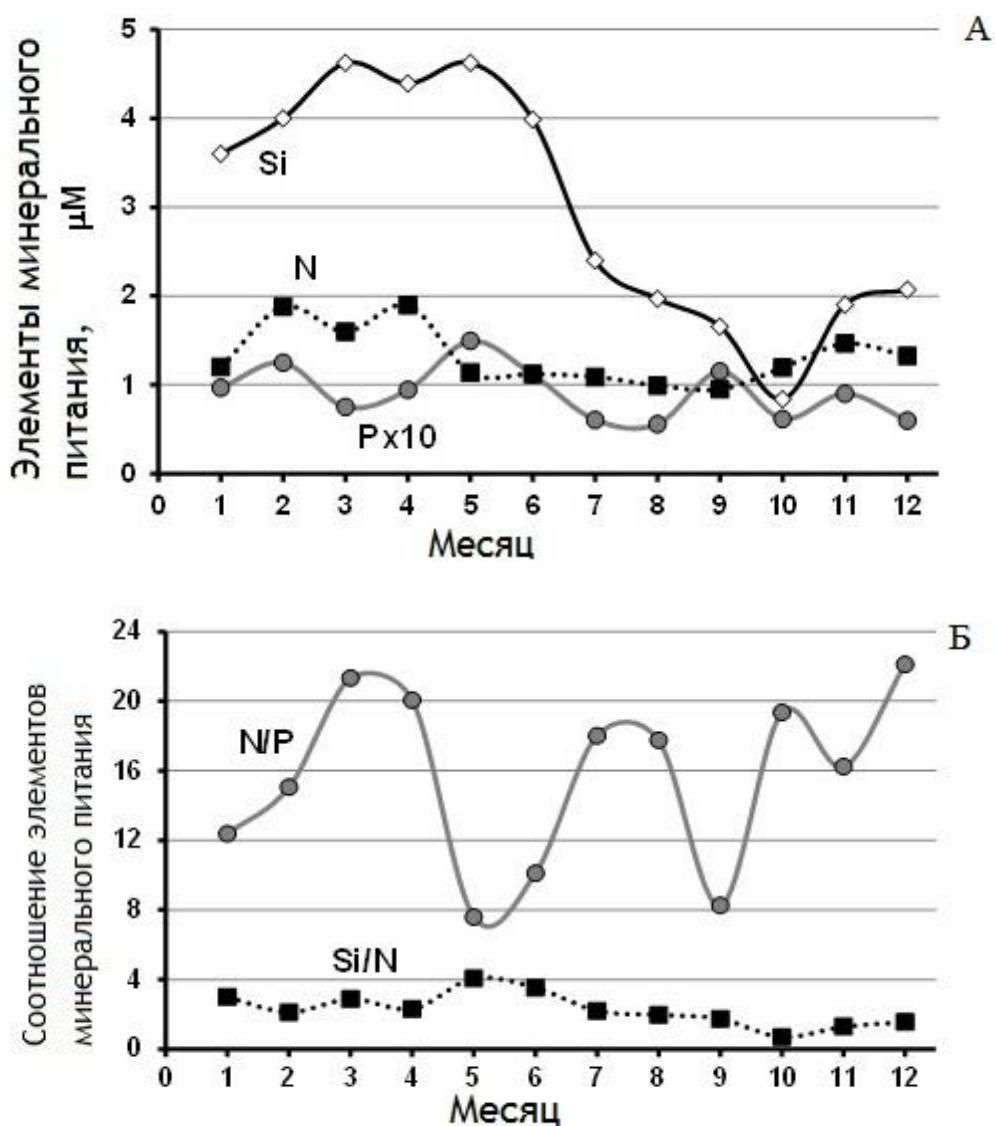


Рисунок 4.1. Динамика концентраций азота, фосфора и кремния (А), а также соотношения азота к фосфору (Б) на шельфе северо-восточной части Черного моря [216]

Кремний демонстрирует высокие значения при доминировании кокколитофорид (5,11 мкМ), что связано с отсутствием видов, поглощающих этот элемент. Обычно при доминировании кокколитофорид вклад диатомовой компоненты минимален. Низкие концентрации кремния регистрировались при доминировании крупноклеточной диатомеи *Pseudosolenia calcar-avis* (1,89 мкМ), что объясняется высокой потребностью в этом элементе у крупноклеточных форм диатомей для построения фрустул и соответственно высокой скорости выведения элемента из среды. Отношение N:P было минимальным при доминировании *Emiliana huxleyi* (10,77), максимальным при интенсивном росте *Chaetoceros curvisetus* (63,13).

4.3. Влияние концентраций азота и фосфора на структуру фитопланктонного сообщества

С 2009 по 2014 гг. проводились экспериментальные исследования по влиянию концентраций азота и фосфора на структуру природной популяции фитопланктона с целью определения эколого-физиологических свойств доминант и причин доминирования тех или иных видов.

При накопительном культивировании природного фитопланктона интенсивно развиваются главным образом виды, которые являлись субдоминантами и доминантами в сообществе (Таблицы 4.1 и 4.2).

Таблица 4.1.

Средние биомассы доминирующих видов фитопланктона северо-восточной части Черного моря в экспериментах с добавками азота и фосфора в 2009-2014 гг.

| Дата (день, месяц, год) | Вид | 1 | | 2 | | 3 | | 4 | |
|-------------------------|---|--------|--------|--------|---------|---|---|---|---|
| | | N | P | N | P | N | P | N | P |
| | | - | - | + | - | - | + | + | + |
| 04.06.2009 | <i>Emiliana huxleyi</i> , мг/м ³ | 1374,0 | 1062,0 | 2052,0 | 8001,0 | | | | |
| 04.06.2009 | <i>Proboscia alata</i> , мг/м ³ | 4279,1 | 3462,5 | 5056,1 | 4079,7 | | | | |
| 04.06.2009 | <i>Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima</i> , мг/м ³ | 5120,2 | 2959,7 | 2122,4 | 9484,1 | | | | |
| 28.05.2010 | <i>Chaetoceros curvisetus</i> , мг/м ³ | 482,1 | 1076,1 | 369,1 | 31619,1 | | | | |
| 28.05.2010 | <i>Dactyliosolen fragilissimus</i> , мг/м ³ | 1941,2 | 2205,7 | 125,7 | 10664,1 | | | | |

Продолжение Таблицы 4.1.

| Дата (день, месяц, год) | Вид | 1 | 2 | 3 | 4 |
|-------------------------|---|--------|--------|--------|---------|
| 28.05.2010 | <i>Emiliana huxleyi</i> , мг/м ³ | 212,4 | 144,0 | 338,4 | 747,0 |
| 28.05.2010 | <i>Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima</i> , мг/м ³ | 1245,3 | 1366,6 | 772,6 | 6128,7 |
| 28.05.2010 | <i>Skeletonema costatum</i> , мг/м ³ | 0 | 0 | 44,8 | 2174,0 |
| 15.06.2010 | <i>Chaetoceros curvisetus</i> , мг/м ³ | 1835,1 | 1176,5 | 3754,0 | 20239,5 |
| 15.06.2010 | <i>Dactyliosolen fragilissimus</i> , мг/м ³ | 1635,2 | 1467,3 | 3645,1 | 2981,8 |
| 15.06.2010 | <i>Emiliana huxleyi</i> , мг/м ³ | 86,4 | 90,0 | 226,8 | 576,0 |
| 15.06.2010 | <i>Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima</i> , мг/м ³ | 298,7 | 330,1 | 896,0 | 2813,9 |
| 15.06.2010 | <i>Skeletonema costatum</i> , мг/м ³ | 0 | 0 | 45,1 | 1882,9 |
| 05.07.2010 | <i>Dactyliosolen fragilissimus</i> , мг/м ³ | 388,8 | 396,7 | 125,7 | 150,2 |
| 05.07.2010 | <i>Emiliana huxleyi</i> , мг/м ³ | 21,6 | 32,4 | 140,4 | 72,0 |
| 05.07.2010 | <i>Pseudosolenia calcar-avis</i> , мг/м ³ | 6087,6 | 869,0 | 3772,4 | 882,9 |
| 15.09.2010 | <i>Chaetoceros curvisetus</i> , мг/м ³ | 40,7 | 0 | 1980,1 | 24551,7 |
| 15.09.2010 | <i>Leptocylindrus danicus</i> , мг/м ³ | 22,6 | 0 | 668,6 | 2403,2 |
| 15.09.2010 | <i>Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima</i> , мг/м ³ | 46,9 | 3,8 | 11,3 | 79,2 |
| 15.09.2010 | <i>Skeletonema costatum</i> , мг/м ³ | 0 | 0 | 45,1 | 1882,9 |
| 24.06.2011 | <i>Emiliana huxleyi</i> , мг/м ³ | 356,4 | 226,8 | 244,8 | 403,2 |
| 24.06.2011 | <i>Chaetoceros minimus</i> , мг/м ³ | 213,7 | 377,0 | 530,4 | 331,8 |
| 13.09.2011 | <i>Dactyliosolen fragilissimus</i> , мг/м ³ | 94,3 | 1044,7 | 1049,4 | 3685,0 |
| 13.09.2011 | <i>Leptocylindrus danicus</i> , мг/м ³ | 104,1 | 389,6 | 769,1 | 4914,9 |
| 13.09.2011 | <i>Skeletonema costatum</i> , мг/м ³ | 13,6 | 123,2 | 103,1 | 4089,3 |
| 12.10.2011 | <i>Dactyliosolen fragilissimus</i> , мг/м ³ | 416,3 | 930,0 | 227,2 | 1570,0 |
| 12.10.2011 | <i>Skeletonema costatum</i> , мг/м ³ | 7,9 | 11,3 | 172,9 | 570,9 |
| 12.10.2011 | <i>Thalassionema nitzschioides</i> , мг/м ³ | 82,3 | 52,8 | 668,2 | 923,7 |
| 17.03.2012 | <i>Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima</i> , мг/м ³ | 1426,6 | 1500,9 | 1105,0 | 919,1 |
| 17.03.2012 | <i>Skeletonema costatum</i> , мг/м ³ | 2257,6 | 2610,9 | 2458,0 | 1988,4 |
| 04.04.2012 | <i>Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima</i> , мг/м ³ | 157,2 | 236,2 | 455,9 | 615,2 |
| 04.04.2012 | <i>Skeletonema costatum</i> , мг/м ³ | 2983,1 | 2869,8 | 7715,6 | 6732,5 |
| 01.06.2012 | <i>Emiliana huxleyi</i> , мг/м ³ | 7128,0 | 4950,0 | 6678,0 | 16056,0 |
| 01.06.2012 | <i>Dactyliosolen fragilissimus</i> , мг/м ³ | 5473,0 | 6637,8 | 4960,5 | 48498,8 |
| 01.06.2012 | <i>Skeletonema costatum</i> , мг/м ³ | 31,4 | 67,8 | 64,7 | 1694,7 |
| 17.07.2012 | <i>Chaetoceros sp.</i> , мг/м ³ | 159,0 | 129,6 | 338,0 | 1571,5 |
| 17.07.2012 | <i>Emiliana huxleyi</i> , мг/м ³ | 226,8 | 212,4 | 759,6 | 172,8 |
| 11.06.2013 | <i>Chaetoceros curvisetus</i> , мг/м ³ | 286,2 | 139,3 | 65,4 | 3327,5 |
| 11.06.2013 | <i>Emiliana huxleyi</i> , мг/м ³ | 378,0 | 154,0 | 5493,0 | 20484,0 |
| 11.06.2013 | <i>Dactyliosolen fragilissimus</i> , мг/м ³ | 2073,7 | 2814,3 | 1797,9 | 10989,1 |
| 11.06.2013 | <i>Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima</i> , мг/м ³ | 466,0 | 444,7 | 354,5 | 3065,1 |
| 11.06.2013 | <i>Skeletonema costatum</i> , мг/м ³ | 42,9 | 274,5 | 31,8 | 348,1 |
| 30.09.2013 | <i>Chaetoceros sp.</i> , мг/м ³ | 57,0 | 72,1 | 65,2 | 1258,0 |
| 30.09.2013 | <i>Dactyliosolen fragilissimus</i> , мг/м ³ | 157,1 | 424,2 | 314,2 | 5498,5 |
| 30.09.2013 | <i>Skeletonema costatum</i> , мг/м ³ | 66,8 | 92,3 | 62,8 | 1146,8 |
| 20.05.2014 | <i>Chaetoceros affinis</i> , мг/м ³ | 2199,4 | 2010,9 | 1935,9 | 3554,4 |
| 20.05.2014 | <i>Dactyliosolen fragilissimus</i> , мг/м ³ | 1963,8 | 769,8 | 1551,4 | 1296,1 |
| 20.05.2014 | <i>Emiliana huxleyi</i> , мг/м ³ | 702,0 | 626,4 | 763,2 | 658,8 |

Продолжение Таблицы 4.1.

| Дата (день, месяц, год) | Вид | 1 | 2 | 3 | 4 |
|-------------------------|---|--------|--------|--------|--------|
| 20.05.2014 | <i>Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima</i> , мг/м ³ | 474,3 | 150,6 | 360,0 | 71,1 |
| 13.06.2014 | <i>Dactyliosolen fragilissimus</i> , мг/м ³ | 2528,1 | 2198,2 | 2834,4 | 1102,4 |
| 13.06.2014 | <i>Emiliana huxleyi</i> мг/м ³ | 417,6 | 450,0 | 759,6 | 752,4 |
| 13.06.2014 | <i>Leptocylindrus danicus</i> , мг/м ³ | 208,0 | 318,1 | 396,8 | 1099,7 |
| 13.06.2014 | <i>Skeletonema costatum</i> , мг/м ³ | 145,9 | 130,1 | 250,3 | 3752,5 |
| 13.06.2014 | <i>Thalassionema nitzschioides</i> , мг/м ³ | 474,6 | 264,7 | 227,8 | 1145,9 |

Таблица 4.2.

Результаты факторного эксперимента по влиянию добавок азота (N) и фосфора (P) на рост биомассы фитопланктона в 2009-2014 гг. $Sxt_{0,95}$ – доверительный интервал для 5%-го уровня значимости

| Дата (день, месяц) | Вид | Уравнения регрессии, мг/м ³ | $Sxt_{0,95}$ |
|--------------------|---|--|--------------|
| 2009 год | | | |
| 04.06. | <i>Emiliana huxleyi</i> | 3122,25+1409,25N+1904,25 P+1565,25 NP | 1131,77 |
| 04.06. | <i>Proboscia alata</i> | 4219,4-448,4 N+ 348,5 P-39,9 NP | 1121,8 |
| 04.06 | <i>Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima</i> | 4921,6+1300,3 N+881,6 P+2380,6 NP | 1486,3 |
| 2010 год | | | |
| 28.05. | <i>Chaetoceros curvisetus</i> | 8386,6+7961,0 N+7607,5 P+7664,0 NP | 4084,4 |
| 28.05. | <i>Dactyliosolen fragilissimus</i> | 3734,2+2700,7 N+1660,7 P+2568,5 NP | 2459,4 |
| 28.05. | <i>Emiliana huxleyi</i> | 360,5+85,1 N+182,3 P+119,3NP | 268,1 |
| 28.05. | <i>Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima</i> | 2378,3+1369,4 N+1072,4 P+1308,7 NP | 1696,2 |
| 28.05. | <i>Skeletonema costatum</i> | 554,7+532,3 N+554,7 P+532,3 NP | 472,5 |
| 15.06. | <i>Chaetoceros curvisetus</i> | 6751,3+3956,7 N+5245,5 P+4286,0 NP | 9930,8 |
| 15.06. | <i>Dactyliosolen fragilissimus</i> | 2432,3-207,8 N+881,1 P-123,9 NP | 801,2 |
| 15.06. | <i>Emiliana huxleyi</i> | 244,8+88,2 N+156,6 P+86,4 NP | 119,6 |
| 15.06. | <i>Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima</i> | 1084,7+487,3 N+770,3 P+471,6 NP | 468,3 |
| 15.06. | <i>Skeletonema costatum</i> | 4310,4+3455,4 N+4238,2 P+3519,2 NP | 1182,8 |
| 05.07. | <i>Emiliana huxleyi</i> | 66,6-14,4 N+39,6 P-19,8 NP | 12,1 |
| 05.07. | <i>Pseudosolenia calcar-avis</i> | 2903,0-2027,0 N-575,3 P+582,3 NP | 2772,9 |
| 15.09. | <i>Chaetoceros curvisetus</i> | 6643,1+5632,7 N+6622,8 P+5653,1 NP | 15063,8 |
| 15.09. | <i>Skeletonema costatum</i> | 482,0+459,4 N+482,0 P+459,4 NP | 233,6 |
| 2011 год | | | |
| 24.06. | <i>Emiliana huxleyi</i> | 280,9 - 7,6 N + 8,9 P + 52,4 NP | 84,9 |
| 24.06. | <i>Chaetoceros minimus</i> | 353,4 – 27,1N + 80,0 P – 73,7 NP | 43,2 |
| 13.09. | <i>Dactyliosolen fragilissimus</i> | 1468,3+896,5 N+898,9 P+421,3 NP | 452,0 |
| 13.09. | <i>Leptocylindrus danicus</i> | 1544,4+1107,8 N+1297,6 P+965,1 NP | 2636,3 |
| 13.09. | <i>Skeletonema costatum</i> | 1082,3+1023,9 N+1013,9 P+969,1 NP | 983,2 |
| 12.10. | <i>Dactyliosolen fragilissimus</i> | 785,9+464,1 N+112,7 P+207,3 NP | 525,2 |
| 12.10. | <i>Skeletonema costatum</i> | 190,7+100,4 N+181,1 P+98,6 NP | 218,3 |

Продолжение Таблицы 4.1.

| Дата (день, месяц) | Вид | Уравнения регрессии, мг/м ³ | Sxt _{0,95} |
|--------------------------|---|--|---------------------|
| 2012 год | | | |
| 17.03. | <i>Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima</i> | 1237,9-27,9 N-225,9 P-65,1 NP | 391,6 |
| 17.03. | <i>Skeletonema costatum</i> | 2328,7-27,9 N-225,9 P-65,1 NP | 516,3 |
| 04.04. | <i>Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima</i> | 366,1+59,6 N+ 169,4 P+20,1 NP | 143,3 |
| 04.04. | <i>Skeletonema costatum</i> | 5075,2-274,1N+2148,8 P-217,4 NP | 3457,4 |
| 01.06. | <i>Emiliana huxleyi</i> | 8703,0+ 1800,0 N+ 2664,0 P+ 2889,0 NP | 1435,1 |
| 01.06. | <i>Dactyliosolen fragilissimus</i> | 16392,5+ 11175,8 N+ 10337,1 P+ 10593,4 NP | 6015,8 |
| 01.06. | <i>Skeletonema costatum</i> | 464,7+ 416,6 N+ 415,0 P+ 398,4 NP | 155,9 |
| 17.07. | <i>Chaetoceros sp.</i> | 549,5+301,0 N+ 405,2 P+315,7 NP | 390,5 |
| 17.07. | <i>Emiliana huxleyi</i> | 342,9-150,3 N+ 123,3 P-143,1 NP | 103,1 |
| 2013 год | | | |
| 11.06. | <i>Chaetoceros curvisetus</i> | 954,6+ 778,8 N+ 741,8 P+ 852,3 NP | 531,6 |
| 11.06. | <i>Emiliana huxleyi</i> | 6627,6+ 3691,8 N+ 6361,2 P+ 3803,4 NP | 264,3 |
| 11.06. | <i>Dactyliosolen fragilissimus</i> | 4418,8+ 2483,0 N+ 1974,7 P+ 2112,7 NP | 1772,2 |
| 11.06. | <i>Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima</i> | 1082,6+ 672,3 N+ 627,2 P+ 683,0 NP | 417,5 |
| 11.06. | <i>Skeletonema costatum</i> | 174,3+137,0 N+15,6 P+21,2 NP | 183,0 |
| 30.09. | <i>Chaetoceros sp.</i> | 363,1+ 302,0 N+ 298,5 P+ 294,4 NP | 133,3 |
| 30.09. | <i>Dactyliosolen fragilissimus</i> | 1598,5+ 1362,8 N+ 1307,9 P+ 1229,3 NP | 1075,3 |
| 30.09. | <i>Skeletonema costatum</i> | 342,2+ 277,4 N+ 262,7 P+ 264,6 NP | 158,3 |
| 2014 год | | | |
| 20.05. | <i>Chaetoceros affinis</i> | 2425,2+357,5 N+320,0 P+451,7 NP | 742,6 |
| 20.05. | <i>Dactyliosolen fragilissimus</i> | 1395,2-362,3 N+28,5 P+234,7 NP | 458,7 |
| 20.05. | <i>Emiliana huxleyi</i> | 687,6-45,0 N+23,4 P-7,2 NP | 163,6 |
| 20.05. | <i>Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima</i> | 264,0-153,1 N-48,2 P+8,7 NP | 139,9 |
| 13.06. | <i>Dactyliosolen fragilissimus</i> | 2165,8-515,5 N-197,4 P-350,5 NP | 1179,0 |
| 13.06. | <i>Emiliana huxleyi</i> | 594,9+6,3 N+161,1 P-9,9 NP | 188,4 |
| 13.06. | <i>Leptocylindrus danicus</i> | 505,7+203,3 N+242,6 P+148,2 NP | 476,7 |
| 13.06. | <i>Skeletonema costatum</i> | 1069,7+ 871,6 N+ 931,7 P+ 879,5 NP | 650,8 |
| 13.06. | <i>Thalassionema nitzschioides</i> | 528,2+177,1 N+158,6 P+ 282,0 NP | 221,6 |

2009 год

В 2009 г. был проведен один эксперимент с накопительной культурой фитопланктона в начале лета (Таблицы 4.1 и 4.2). В исходной культуре доминировали диатомовые (Рисунок 4.2). Данный период характеризовался наличием видов, как предыдущего – весеннего комплекса, так и следующего – летнего. Доминирующие виды были представлены диатомеей *Proboscia alata*, а субдоминантами были кокколитофориды *Emiliana huxleyi* и диатомея *Pseudo-*

nitzschia pseudodelicatissima. Отмечено положительное влияние одновременной добавки азота и фосфора на рост *E. huxleyi* и *P. pseudodelicatissima*. При этом вклад азота в повышение биомассы мелкоклеточной диатомеи был значительно выше, чем фосфора. Для кокколитофориды ситуация обратная — необходимо изменить соотношение концентраций азота и фосфора в сторону уменьшения. Вариации концентраций азота и фосфора не повлияли на рост крупноклеточной диатомеи *P. alata*.

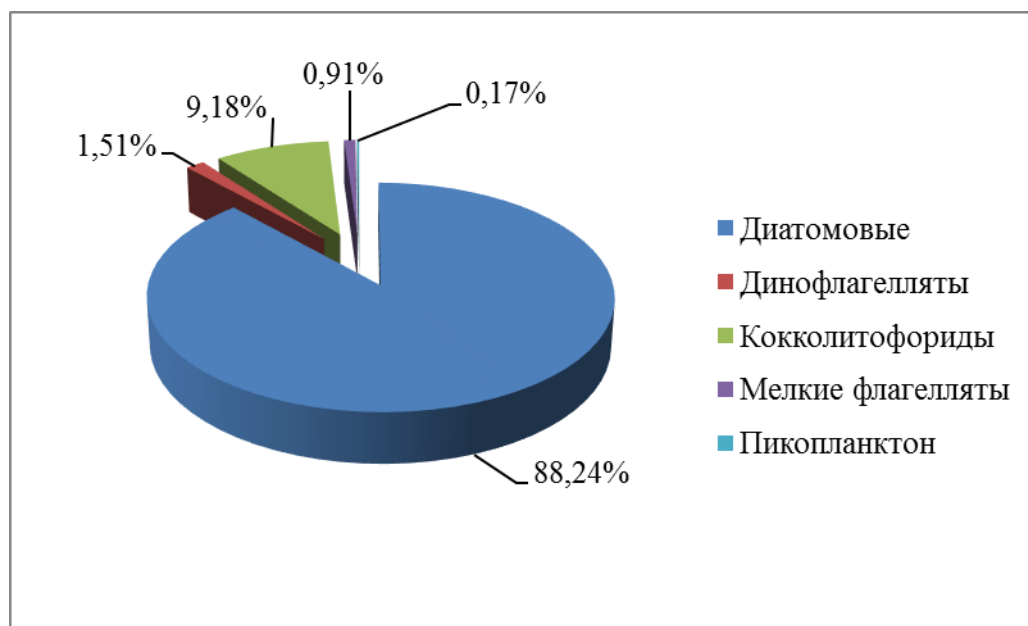


Рисунок 4.2. Структура фитопланктонного сообщества в поверхностном слое воды (0-0,5 м) на шельфовой станции над глубиной 50 м 02.06.2009 г.

2010 год

В конце весны 2010 г. природная популяция была представлена всеми таксономическими группами при явном доминировании динофлагеллят и кокколитофорид (Рисунок 4.3). Основными доминирующими видами динофлагеллят были *Scrippsiella trochoidea* (32,05 мг/м³) и *Prorocentrum cordatum* (10,89 мг/м³). В культуре интенсивно развивались виды весеннего комплекса фитопланктона – диатомовые водоросли *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima*, *Chaetoceros curvisetus*, *Skeletonema costatum*, *Thalassionema nitzschioides* (Таблицы 4.1 и 4.2). Кроме того, отмечено развитие вида переходного комплекса — диатомеи *Dactyliosolen fragilissimus*. В этот период регистрируется и интенсивный

рост кокколитофориды *Emiliana huxleyi* — типичной доминанты этого периода. Наибольший рост демонстрировала диатомея *C. curvisetus*, наименьший — *T. nitzschioides*. Все виды показали высокий рост биомассы при одновременной добавке элементов минерального питания. Наибольшее влияние на рост диатомей оказал азот, а на рост кокколитофорид — фосфор.

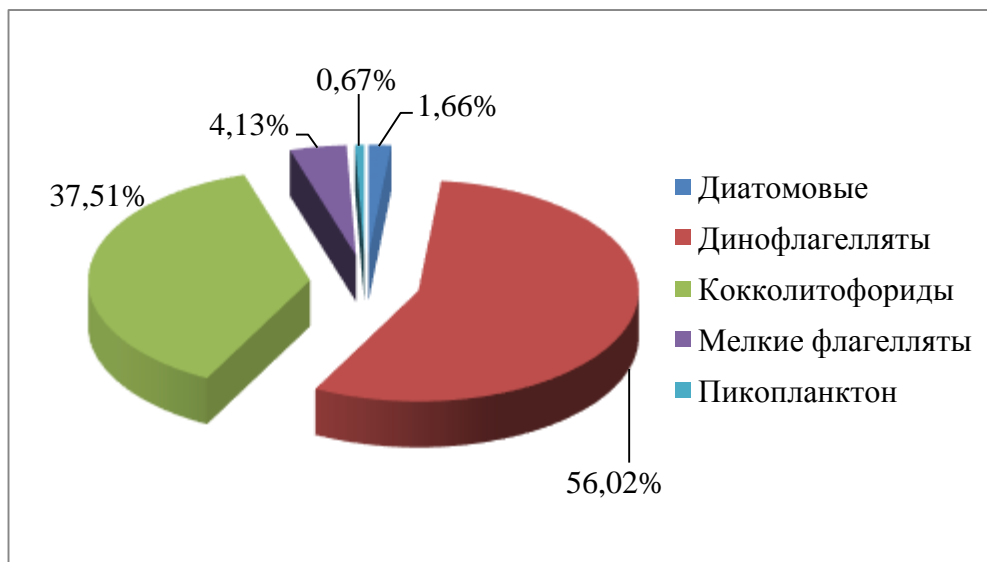


Рисунок 4.3. Структура фитопланктонного сообщества в поверхностном слое воды (0-0,5 м) на шельфовой станции над глубиной 50 м 28.05.2010 г.

В середине июня 2010 года продолжает развиваться данный комплекс водорослей. В природной популяции наряду с кокколитофоридами высокий удельный вес имели мелкие флагелляты, однако в культуре они не проявились (Рисунок 4.3). В культуре два вида весеннего комплекса — *Chaetoceros curvisetus* и *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima* — развиваются наиболее интенсивно (Таблицы 4.1. и 4.2.). Диатомовая водоросль *Dactyliosolen fragilissimus* получает преимущественное развитие при добавке фосфора. Для остальных видов фитопланктона совместная добавка азота и фосфора стимулировала рост биомассы. При этом диатомеи весеннего комплекса более требовательны к азоту, а кокколитофориды — к фосфору.

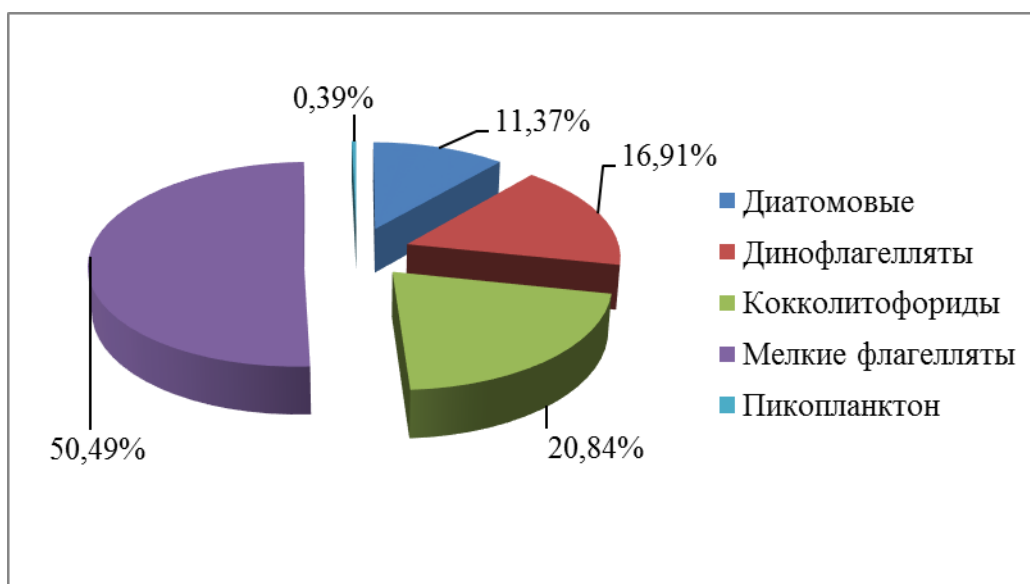


Рисунок 4.4. Структура фитопланктонного сообщества в поверхностном слое воды (0-0,5 м) на шельфовой станции над глубиной 50 м 15.06.2010 г.

В июле 2010 года доминантой в фитопланктоне была крупноклеточная диатомея *Pseudosolenia calcar-avis*, кокколитофорида *Emiliana huxleyi* была субдоминантой и демонстрировала значительно меньший рост. За ее развитие была ответственна добавка фосфора. Рост доминирующего вида не зависел от вариаций концентраций азота и фосфора (Таблицы 4.1. и 4.2.). Из этого следует, что добавки азота и фосфора в существующих концентрациях имели эффект, сравнимый с ошибкой эксперимента. В сентябре 2010 года в накопительной культуре водорослей наиболее интенсивный рост показала диатомея *Chaetoceros curvisetus*, присутствовали и другие мелкоклеточные диатомеи *Leptocylindrus danicus* и *Skeletonema costatum*, максимальная биомасса которых была на порядок ниже, нежели у *C. curvisetus*. Все диатомеи демонстрировали интенсивный рост биомассы при совместном добавлении азота и фосфора.

2011 год

В начале лета (02.06.2011 г.) в фитопланктонном сообществе уже доминируют по биомассе кокколитофориды (Рисунок 4.5), но вклад диатомовых весеннего комплекса также высок. Поэтому в культуре развиваются два представителя весеннего комплекса – *Chaetoceros curvisetus* и *Skeletonema*

costatum (Таблицы 4.1. и 4.2.). Только совместная добавка азота и фосфора приводит к заметной интенсификации их роста.

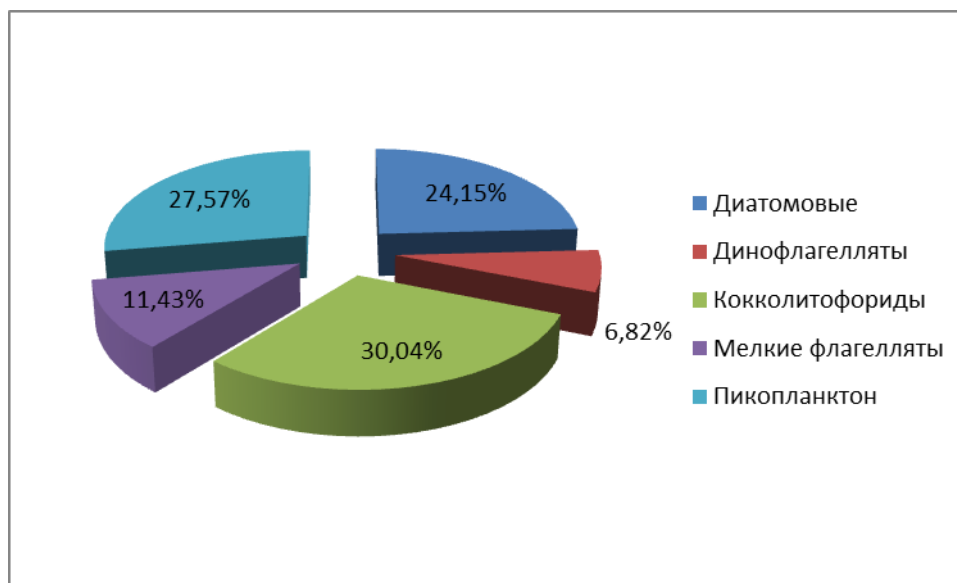


Рисунок 4.5. Структура фитопланктонного сообщества в поверхностном слое воды (0-0,5 м) на шельфовой станции над глубиной 50 м 2.06.2011 г.

Осень 2011 года характеризуется наличием только диатомового комплекса с интенсивным развитием *Leptocylindrus danicus* и *Dactyliosolen fragilissimus*. Несколько меньшее развитие получили *Chaetoceros curvisetus* и *Skeletonema costatum*. Для сентября отмечено положительное влияние одновременной добавки азота и фосфора для таких видов как *Leptocylindrus danicus*, *Chaetoceros curvisetus*, *Skeletonema costatum* и *Dactyliosolen fragilissimus* (Таблицы 4.1. и 4.2.). Для *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima* реакция на добавку азота и фосфора сравнима с ошибкой эксперимента. Это указывает на то, что к этому времени данный вид не получил достаточного развития в природе, и его биомасса в исходной культуре была очень низка.

В октябре 2011 г. зарегистрирован незначительный по сравнению с сентябрем рост *Skeletonema costatum* и *Dactyliosolen fragilissimus*. Эти виды положительно реагируют на одновременную добавку азота и фосфора (Таблицы 4.1. и 4.2.). Остальные виды ушли из фитоценоза.

Всё это указывает на то, что в период с сентября по октябрь снижаются концентрации азота и фосфора в среде, а поскольку виды *Leptocylindrus danicus* и

Chaetoceros curvisetus приурочены к высоким концентрациям элементов минерального питания их вклад в структуру фитопланктона существенно снизился.

2012 год

Весной в марте 2012 года доминирующими видами в экспериментах были *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima* и *Skeletonema costatum*. В марте диатомовые водоросли не зависели от добавок азота и фосфора в накопительную культуру (Таблицы 4.1. и 4.2.). За рост биомассы диатомей был ответственен другой фактор. Но уже в апреле ситуация изменилась – *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima* показывает существенную положительную реакцию на добавку азота и фосфора. Реакция *Skeletonema costatum* на добавки этих элементов минерального питания не превышала ошибку эксперимента.

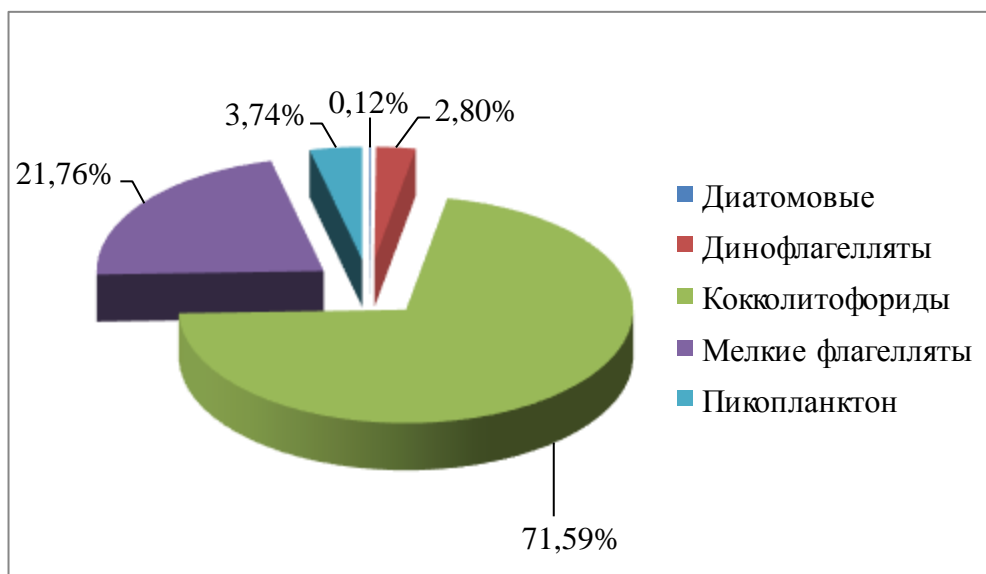


Рисунок 4.6. Структура фитопланктонного сообщества в поверхностном слое воды (0-0,5 м) на шельфовой станции над глубиной 50 м 1.06.2012 г.

В начале летнего периода 2012 года кокколитофориды доминировали в фитопланктонном сообществе, их доля превышала 70% (Рисунок 4.6). Численность *Emiliana huxleyi* в этот период достигала 9×10^6 кл/л. Доля диатомей в структуре фитопланктонного сообщества в это время была невелика. Они были

представлены видами *Chaetoceros curvisetus*, *Skeletonema costatum*, *Thalassionema nitzschioides* и *Dactyliosolen fragilissimus* с превалянием последней. Таким образом, исходная популяция представляла собой практически монокультуру *Emiliana huxleyi* с редкими вкраплениями диатомей в сообществе фитопланктона. Рост кокколитофорид в этот период был лимитирован концентрацией азота и фосфора (Таблицы 4.1. и 4.2.). Крупноклеточная диатомея *D. fragilissimus* демонстрировала наиболее интенсивный рост, который существенно зависел от одновременной добавки азота и фосфора.

В июле происходит смена в структуре фитопланктонного сообщества в сторону доминирования крупноклеточной диатомеи *Pseudosolenia calcar-avis* (Рисунок 4.7). Этот вид составлял 97% от всей биомассы диатомей. В культуре проявляются и другие диатомеи: *Chaetoceros sp.*, *Skeletonema costatum*, *Thalassionema nitzschioides*, за рост биомассы (численности) которых ответственны оба элемента минерального питания (Таблицы 4.1. и 4.2.). Величины коэффициентов уравнения регрессии, описывающих уровень накопленной биомассы, указывают на то, что в середине лета наиболее значимым фактором для *Emiliana huxleyi* являлась концентрация фосфатов.

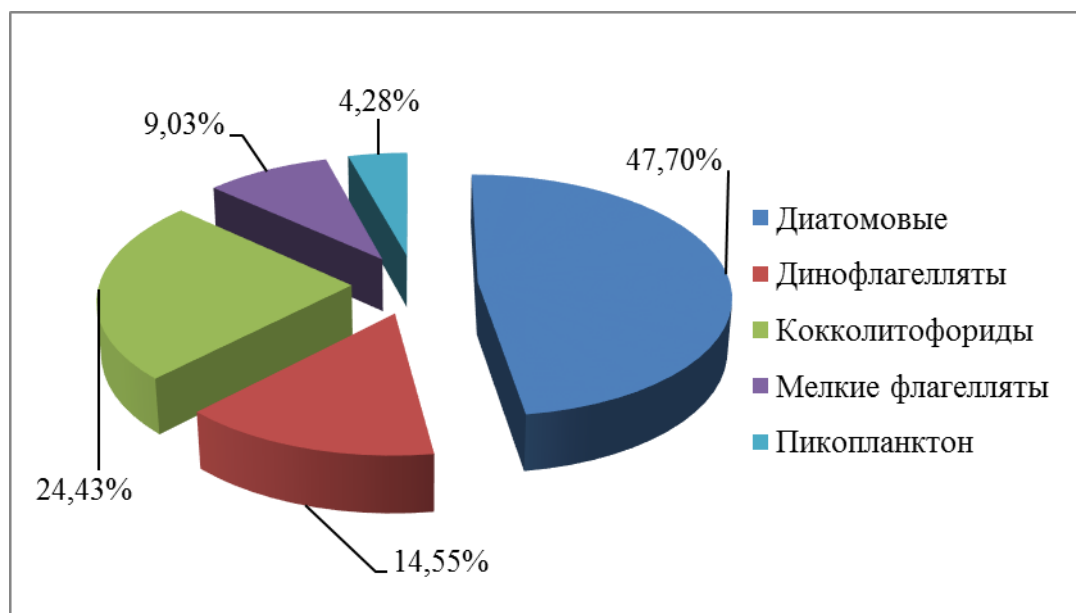


Рисунок 4.7. Структура фитопланктонного сообщества в поверхностном слое воды (0-0,5 м) на шельфовой станции над глубиной 50 м 11.07.2012 г.

2013 год

Летом 2013 года в природной популяции преобладали диатомеи (52,0 %), второе место занимали кокколитофориды (34 %) (Рисунок 4.8). В эксперименте с накопительной культурой фитопланктона северо-восточной части Черного моря присутствовали диатомеи *Chaetoceros curvisetus*, *Skeletonema costatum*, *Pseudonitzschia pseudodelicatissima* и *Dactyliosolen fragilissimus*. Наибольший рост демонстрировали крупноклеточная диатомея *Dactyliosolen fragilissimus* и кокколитофорид *Emiliana huxleyi* (Таблицы 4.1. и 4.2.). Совместная добавка элементов минерального питания приводит к интенсивному росту всех диатомей и кокколитофорид. Только реакция *S. costatum* сравнима с ошибкой эксперимента.

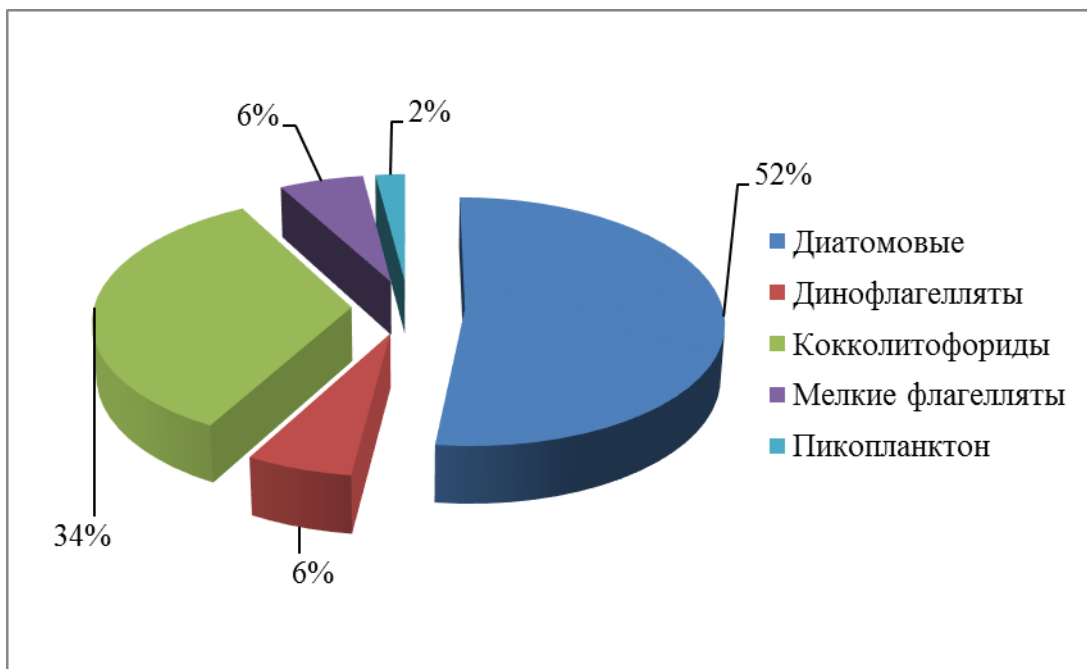


Рисунок 4.8. Структура фитопланктонного сообщества в поверхностном слое воды (0-0,5 м) на шельфовой станции над глубиной 50 м 11.06.2013 г.

Осенью 2013 года биомасса фитопланктона была низка и не превышала 130 мг/м³. В природной популяции доминировали мелкие флагелляты (Рисунок 4.9). В накопительной культуре микроводорослей преобладали *Chaetoceros curvisetus*, *Dactyliosolen fragilissimus* и *Skeletonema costatum* (Таблицы 4.1. и 4.2.). Совместные добавки элементов минерального питания оказали положительное влияние на рост биомассы диатомей.

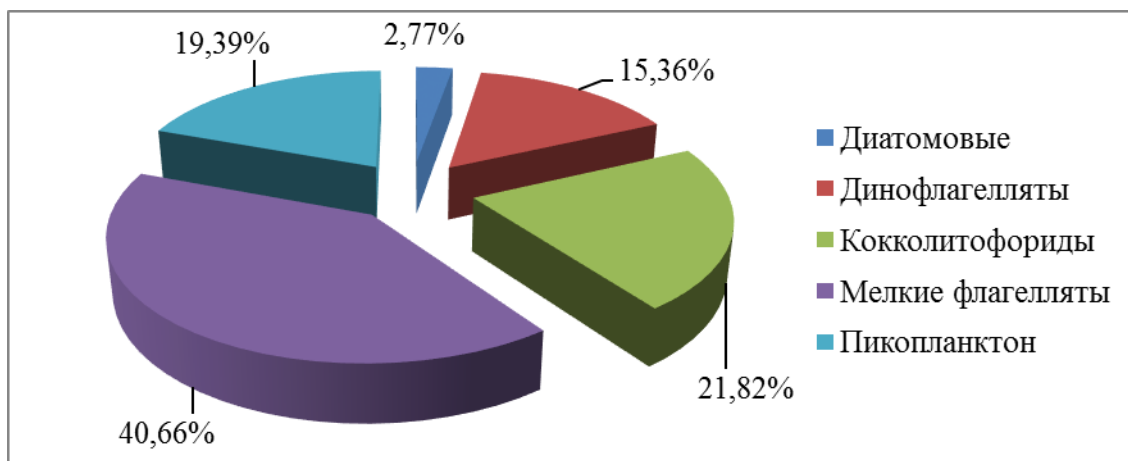


Рисунок 4.9. Структура фитопланктонного сообщества в поверхностном слое воды (0-0,5 м) на шельфовой станции над глубиной 50 м 30.09.2013 г.

2014 год

В мае 2014 года в природных условиях основной и существенный вклад в общую биомассу фитопланктона вносили динофлагелляты (свыше 60%, Рисунок 4.10). Среди них основной вклад вносили *Scrippsiella trochoidea*, *Prorocentrum cordatum* и *Gyrodinium fusiforme*. В накопительной культуре фитопланктона доминировали диатомеи *Chaetoceros affinis*, *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima* и *Dactyliosolen fragilissimus* и кокколитофориды *Emiliana huxleyi* (Таблицы 4.1. и 4.2.). Диатомея *D. fragilissimus* лучше росла на природной среде без добавления элементов питания.

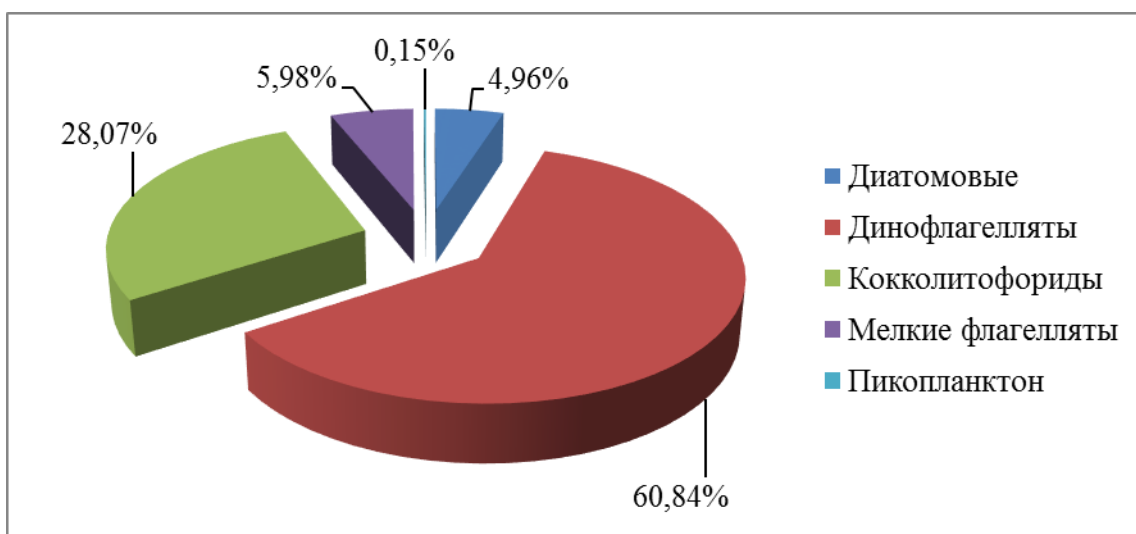


Рисунок 4.10. Структура фитопланктонного сообщества в поверхностном слое воды (0-0,5 м) на шельфовой станции над глубиной 50 м 20.05.2014 г.

В июне 2014 года в природной популяции фитопланктона преобладали динофлагелляты (в основном *Scrippsiella trochoidea* и *Prorocentrum cordatum*) и мелкие флагелляты (Рисунок 4.11).

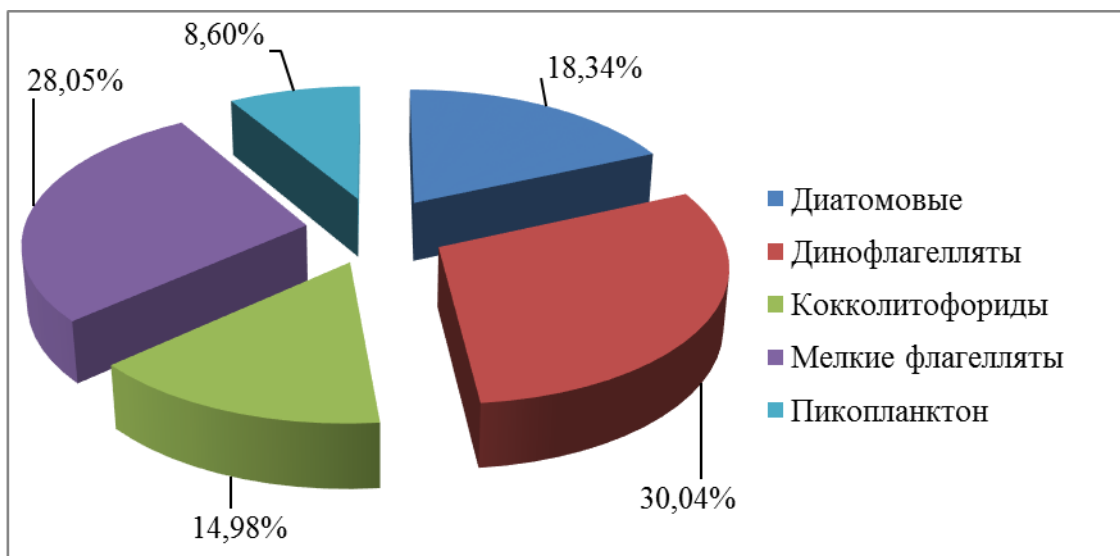


Рисунок 4.11. Структура фитопланктонного сообщества в поверхностном слое воды (0-0,5 м) на шельфовой станции над глубиной 50 м 13.06.2014 г.

Доминирующими видами в экспериментах были диатомовые водоросли *Chaetoceros sp.*, *Skeletonema costatum*, *Thalassionema nitzschioides*, *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima*, *Leptocylindrus danicus*, *Dactyliosolen fragilissimus* и кокколитофориды *Emiliania huxleyi* (Таблицы 4.1. и 4.2.). С ошибкой эксперимента была сравнима реакция на добавку азота и фосфора у *Chaetoceros sp.* Для мелкоклеточных диатомовых *S. costatum*, *T. nitzschioides* и *L. danicus* добавка азота и фосфора вызывала интенсивный рост биомассы. У таких представителей фитопланктона, как *E. huxleyi*, *D. fragilissimus* и *P. pseudodelicatissima* реакция на добавку элементов минерального питания не выходит за пределы доверительного интервала.

Обратимся к анализу полученных результатов с точки зрения годового цикла. Вышеприведенные экспериментальные результаты позволяют сделать некоторые обобщения:

1. Мелкоклеточные формы диатомей (*Chaetoceros curvisetus*, *Skeletonema costatum*, *Thalassionema nitzschioides* и *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima*)

показывают интенсивный рост при одновременной добавке азота и фосфора. Это происходит практически во все сезоны за исключением начала весны, реакция этих диатомей на изменение концентраций азота и фосфора, а также изменение их соотношений сравнима с ошибкой эксперимента. По-видимому, это следствие того что запасов этих элементов в среде достаточно для того, чтобы иметь нелимитированный рост (Рисунок 4.1). При этом соотношение азота и фосфора близко к соотношению Редфилда. Уже в апреле концентрация элементов минерального питания в поверхностных слоях снижается вследствие стратификации, и одновременная добавка азота и фосфора стимулирует рост мелкоклеточных диатомей (сравнение экспериментов от 17.03. и 4.04. 2012 г, Таблицы 4.1 и 4.2). Соотношения азота и фосфора при одновременной добавке этих элементов близко к соотношению Редфилда. Таким образом, можно считать, что это соотношение является оптимальным для доминирующих видов диатомей весеннего комплекса. На примере эксперимента, проведенного 11.06.2013 г., в котором наблюдался интенсивный рост диатомеи *P. pseudodelicatissima*, можно продемонстрировать влияние добавок элементов минерального питания на рост мелкоклеточных диатомей в накопительной культуре водорослей (Рисунок 4.12). Концентрация фосфатов в точке отбора составляла 0,03 мкМ ($P_{\text{прир.}}$), общее количество азота – 1,12 мкМ ($N_{\text{прир.}}$), а добавка в эксперименте фосфатов была равна 1,00 мкМ ($P_{\text{доб.}}$), нитратов – 14,00 мкМ ($N_{\text{доб.}}$).

$$P_{\text{экспер.}} = P_{\text{прир.}} + P_{\text{доб.}} = 1,03 \text{ мкМ}$$

$$N_{\text{экспер.}} = N_{\text{прир.}} + N_{\text{доб.}} = 15,12 \text{ мкМ}$$

Общая концентрация фосфора в четвертом варианте эксперимента, где фиксировался интенсивный рост, общая концентрация фосфора ($P_{\text{экспер.}}$) составляла 1,03 мкМ, азота – 15,12 мкМ. Соотношение азота к фосфору в эксперименте было близко к соотношению Редфилда:

$$N/P=14,68$$

Это соотношение является близким к оптимальному для мелкоклеточных диатомей.

Касаясь вопроса, почему у мелкоклеточных диатомей N:P, при котором происходит их интенсивный рост, близко к соотношению Редфилда, необходимо вернуться к пониманию природы этого соотношения. По определению соотношение Редфилда представляет среднюю величину множества оценок биомассы планктона ниже сезонного термоклина [156]. В этих условиях преобладают мелкие диатомеи, а доля кокколитофорид и крупных диатомей мала, поскольку они доминируют в слое над сезонным термоклином. Именно для них это соотношение является оптимальным, что подтвердили результаты экспериментов. Соотношение Редфилда используется как критерий, позволяющий дифференцировать воды на азот-лимитированные (N:P<16) и фосфор-лимитированные (N:P>16) [145]. Однако исследования показывают, что соотношение Редфилда указывает на оптимальность отношения азота к фосфору для мелкоклеточных диатомей.

2. Кокколитофориды демонстрируют интенсивный рост в конце весны и начале лета. При этом одновременная добавка элементов питания или добавка одного фосфора способствует интенсивному росту этих водорослей. Уравнения регрессии показывают, что при одновременной добавке азота и фосфора, вклад фосфора в стимулирование роста кокколитофорид значительно превышает вклад азота. На примере эксперимента, проведенного 17.07.2012 г. с накопительной культурой фитопланктона, можно продемонстрировать влияние концентраций элементов минерального питания на развитие кокколитофориды *Emiliana huxleyi*. Максимальный рост биомассы кокколитофорид наблюдался в варианте с добавкой фосфора (Рисунок 4.12). Концентрация фосфатов в точке отбора составляла 0,05 мкМ (P_{прир.}), а добавка в эксперименте 1 мкМ (P_{доб.}).

$$P_{\text{экспер.}} = P_{\text{прир.}} + P_{\text{доб.}} = 1,05 \text{ мкМ}$$

Общая концентрация азота в точке отбора была 2,08 мкМ. Соотношение азота к фосфору в варианте 3 эксперимента было значительно ниже соотношения Редфилда:

$$\frac{N}{P} = \frac{2,08}{1,05} = 1,98 \ll 16$$

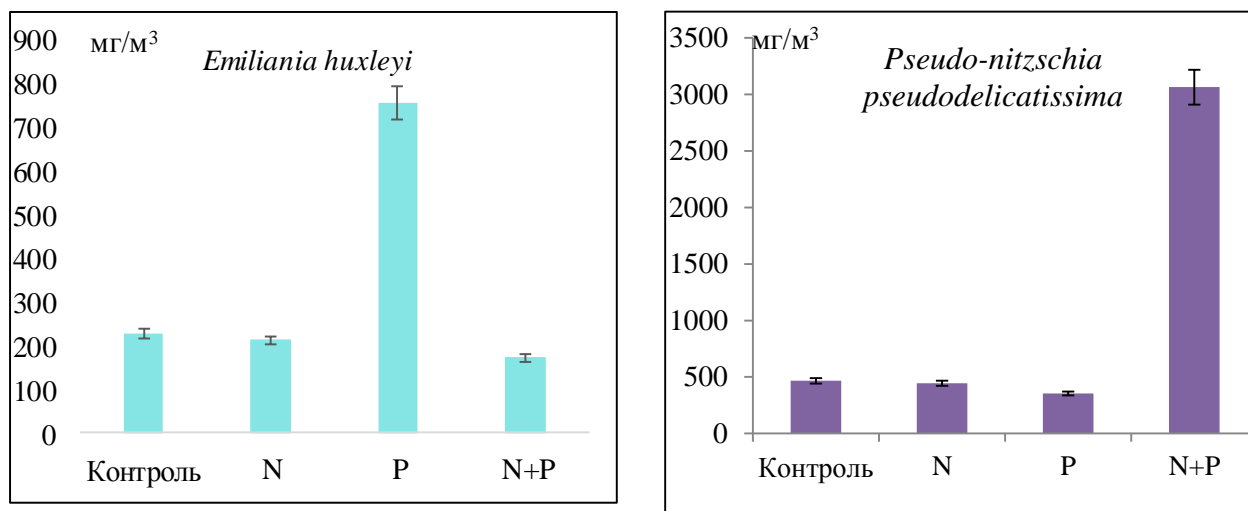


Рисунок 4.12. Максимальные биомассы кокколитофориды *Emiliana huxleyi* и диатомеи *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima* в экспериментах с добавками азота и фосфора в накопительную культуру водорослей

Все это указывает на то, что оптимальным для роста кокколитофорид будет соотношение азота и фосфора ниже соотношения Редфилда. Эти данные подтверждают ранее полученные результаты [39, 66].

Рост мелкоклеточных диатомей невозможен из-за лимитирования, прежде всего, концентрацией азота (Рисунок 4.1). Кокколитофориды способны расти при низких концентрациях азота, что связано с более низкими значениями константы полунасыщения для поглощения азота. Согласно теории R-competition Тилмана [266, 267] константа полунасыщения является ключевым параметром при определении способности вида конкурировать за данный элемент питания. Выигрывает конкуренцию вид, способный расти при более низких концентрациях ресурса.

На первый взгляд весьма простой является гипотеза, что в конце весны и начале лета кокколитофориды становятся доминирующей формой из-за низкой концентрации кремния. Это становится причиной остановки роста диатомей и кокколитофориды получают конкурентные преимущества [137]. Однако результаты прямых измерений в море показывают, что концентрация кремния относительно велика [279] (Рисунок 4.2) и сопоставима с константой полунасыщения для поглощения кремния у диатомей ($>4 \mu\text{M}$) [181]. Другим

подтверждением является получение высоких биомасс диатомовых в экспериментах с одновременным добавлением азота и фосфора, что при наличии лимитирования их роста кремнием было бы невозможным.

3. В момент перехода от одного сезона к другому водоросли типа диатомеи *Dactyliosolen fragilissimus* имеют возможность стать доминантами. Эти водоросли имеют промежуточное значение клеточного объема между мелкоклеточными и крупноклеточными формами диатомей, которые являются доминантами летнего сезона. В зависимости от ситуации диатомея в основном положительно реагирует на одновременную добавку азота и фосфора. Они реже не показывают никакой реакции на изменение концентраций этих элементов. В эксперименте 15.06.2010 г. этот вид показал, что его рост может быть лимитирован недостатком фосфора. На относительно низкие концентрации фосфора указывает незначительное развитие кокколитофорид, которые особенно чувствительны к уровню фосфора в среде [68].

4. В летний сезон развиваются крупноклеточные формы диатомей (*Proboscia alata* и *Pseudosolenia calcar-avis*). Обычно эти виды не реагируют на изменение концентраций азота и фосфора в среде в тех пределах, которые использовались в экспериментах. Это связано с тем, что эти виды являются накопителями элементов питания. Благодаря большому объему клетки они имеют высокое содержание вакуолей [233]. Азот накапливается в виде свободных аминокислот, фосфор в виде полифосфатов. В летнее время, по-видимому, внутриклеточный запас достаточно высокий, что и позволяет доминантам этого сезона не реагировать на добавки элементов питания. Действительно, при цветении *P. calcar-avis* биомасса превышает 1 г/м^3 и в этом случае сумма внутриклеточных запасов азота (около 50 мкМ) и его концентрации в среде (свыше $1,5 \text{ мкМ}$) значительно превышает концентрацию после добавки в вариантах 2 и 4. В данном случае эффект добавки сравним с ошибкой эксперимента. Это и есть косвенные доказательства справедливости гипотезы накопления как основного механизма, позволяющего крупноклеточным диатомеям доминировать. Кроме того, во время цветения крупноклеточных

диатомей отмечаются относительно высокие концентрации азота и низкие концентрации фосфора. К примеру, в 2012 г. во время летнего цветения *P. calcaravis* концентрация азота составляла 2,08 мкМ, фосфатов – 0,05 мкМ и соответственно соотношение азота и фосфора превышало 40.

5. Осенью повышение концентрации азота и фосфора приводило к интенсификации роста мелкоклеточных диатомей, это указывает на то, что эвтрофирование возвращает сообщество к весеннему комплексу доминант. Кроме того, в осенний период добавка азота и фосфора стимулировала развитие *Dactyliosolen fragilissimus* — диатомеи, относящейся к переходному комплексу доминант.

Во всех экспериментальных исследованиях с добавками элементов минерального питания в накопительную культуру водорослей значения численности и биомассы динофлагеллят были минимальными, что связано с их низкими количественными показателями в начале эксперимента и с неспособностью конкурировать с мелкими диатомеями и кокколитофорами.

Выводы по четвертой главе:

1. На протяжении всех сезонов, исключая начало весны, мелкоклеточные диатомеи показывали интенсивный рост при одновременной добавке элементов минерального питания при отношении азота к фосфору близком соотношению Редфилда. Следовательно, повышение антропогенной нагрузки на экосистему вызывает сдвиги, приводящие ее в состояние конца зимы и начала весны.

2. В конце весны – начале лета кокколитофориды демонстрировали интенсивный рост биомассы при совместной добавке азота и фосфора или одного лишь фосфора. Необходимым условием доминирования кокколитофорид является низкое отношение азота к фосфору.

3. Крупноклеточные диатомеи, при их доминировании в море в летне-осеннем сезоне, не реагировали на добавки элементов минерального питания, что

указывает на высокую способность аккумулировать эти элементы. Во время летнего доминирования крупноклеточных диатомей соотношение азота и фосфора значительно превосходит соотношение Редфилда.

4. Осенью добавки элементов минерального питания приводили к интенсивному росту видов переходного комплекса и мелкоклеточных диатомей.

5. ГЛАВА 5. ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ СТРАТЕГИИ ФИТОПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ЧЕРНОГО МОРЯ

5.1. Физиологические стратегии фитопланктонных сообществ

Предсказание изменений структуры фитопланктонных сообществ и их продуктивности невозможно без изучения всех сторон организации и функционирования фитопланктона. Прежде всего, возникает необходимость детального изучения структурной организации в пространственно-временных координатах. В данном случае речь идет о таксономической принадлежности и размерной структуре. Размеры клеток морского фитопланктона изменяются от менее 1 до 1000 микрон [148, 177], а объем клетки варьирует в пределах девяти порядков от 0,1 мкм³ (мельчайший пикопланктон) до 10⁸ мкм³ (крупноклеточные диатомеи) [204]. Клетки могут образовывать колонии, обладающие уже другими продукционными характеристиками и экофизиологическими свойствами. Функциональные свойства фитопланктона зависят от питания, наряду с чисто фотоавтотрофным способом получения энергии, существуют виды с миксотрофным и чисто гетеротрофным типом питания. Все это усложняет задачу выявления закономерностей формирования структуры сообществ и механизмов функционирования фитопланктона в целом.

Однако задача упрощается тем, что в сообществе обычно присутствуют доминирующие виды, которые определяют его биомассу и тем самым функционирование фитопланктона. Это сводит задачу к исследованию физиологических свойств доминирующих видов.

В течение годового цикла в море происходит смена доминирующих видов, которая носит повторяющийся характер.

Структура фитопланктонного сообщества определяется факторами окружающей среды. В течение годового цикла происходят повторяющиеся изменения основных факторов среды, которые и приводят к смене

доминирующих форм. Это предполагает наличие одних и тех же процессов [264]. Изменение условий окружающей среды, в том числе смена лимитирующего фактора отразится на видовой структуре сообщества, а также будет иметь последствия в виде изменения размерных показателей [202].

Существуют две гипотезы, которые связывают приведенные морфологические параметры клетки (объем и отношение поверхности к объему) и их физиологические характеристики. Согласно первой, объем вакуолей отражает способность клетки запасать элементы минерального питания в различных формах, и она прямо пропорциональна объему клетки [233]. С увеличением объемов, клетка с большей вероятностью переходит в разряд клеток-накопителей. Однако согласно другой закономерности с увеличением объема клеток снижается максимальная удельная скорость роста по экспоненциальному закону [156, 197].

Вторая гипотеза связывает отношение площади поверхности к объёму и константы полунасыщения для поглощения элементов минерального питания [196, 248, 260]. При повышении отношения площади поверхности к объёму константа полунасыщения снижается, и виды с такими характеристиками клеток становятся более успешными конкурентами за элементы минерального питания в условиях ограничения.

5.1.1. Динамика фитопланктона как смена стратегий

Весеннее цветение. Strategy of maximal growth rate

Весеннее цветение практически всегда присутствует в морях умеренных широт. Из литературных данных следует, что весеннее цветение — классический пример цветения в годовом цикле как пресноводных [251], так и морских экосистем [95].

Зимой в период конвективного перемешивания происходит накопление биогенных элементов в слое воды и весной, когда отмечается усиление светового потока и стратификация водной толщи, происходит интенсивное развитие фотоавтотрофных форм (мелкоклеточных диатомей). В это время пресс хищников

минимален [99]. Время цветения диатомей зависит от запасенного количества элементов минерального питания в морской воде [126]. Рост диатомей прекращается по мере выедания биогенов, и далее их биомасса снижается за счет седиментации и пресса хищников.

В весенний период в северо-восточной части Черного моря развиваются мелкоклеточные формы диатомей (*Chaetoceros curvisetus*, *Skeletonema costatum*, *Thalassionema nitzschioides* и *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima*). В экспериментах с добавками элементов минерального питания показано, что в этот период не наблюдается реакции этих диатомей на изменение концентраций азота и фосфора, а также изменение их соотношений (Таблица 4.2). Это связано, по-видимому, с тем, что запасов этих элементов в среде достаточно для того, чтобы иметь нелимитированный рост. Но уже в апреле после весеннего цветения мелкоклеточные диатомеи показывают зависимость от концентрации элементов питания – при одновременной добавке азота и фосфора отмечается их интенсивный рост (Таблица 4.2). Таким образом, согласно уравнению 3 в весенний период происходит отбор видов по одному важному физиологическому параметру — максимальной удельной скорости роста. Весной доминанты имеют малый объем клетки и при этом относительно высокие показатели отношения площади поверхности к объему (Таблица 3.4). Какой морфологический критерий в этом случае является определяющим — объем или соотношение площади поверхности к объему? При высокой концентрации биогенных элементов клетки растут с максимальной удельной скоростью роста (strategy of maximal growth rate), затем при снижении концентрации элементов в среде соотношение поверхности к объему становится принципиальным для успешного освоения пространства. Таким образом, весной, при высокой скорости процессов и кратковременности весеннего цветения нет времени для смены видов. Поэтому из большого числа видов было выбрано небольшое количество, удовлетворяющих этим двум критериям.

Кроме того, поглощение света на единицу биомассы значительно меньше у крупных клеток, чем у мелких, что связано с упаковкой пигментов. И в этой связи

преимущество в условиях низких освещенностей получают мелкоклеточные формы [155]. Весеннее цветение может начинаться и в феврале, когда световые потоки еще далеки от максимума [86]. Таким образом, сложившиеся в весенний период условия соответствуют или близки к физиологическому оптимуму для мелкоклеточных диатомей.

Конец весны – начало лета. Affinity strategy

На смену мелкоклеточным диатомеям приходят кокколитофориды, демонстрирующие интенсивный рост в конце весны и начале лета. Это уникальная группа морского фитопланктона, которая характеризуется образованием оболочки из кокколит, строительным материалом для которых служит кальцит. Клетка диаметром от 3 мкм и выше покрыта одним или несколькими слоями кокколит. Считается, что кокколитофориды производят половину CaCO_3 в океане [210]. Наиболее массовым видом кокколитофорид, образующим цветение как в океане [108], так и в Черном море, является *Emiliana huxleyi*. В Черном море отмечается тенденция усиления роли кокколитофорид в формировании биомассы сообществ [53]. В конце весны и начале лета пространство, занимаемое кокколитофоридным цветением, может превышать половину поверхности моря [115, 180].

Уравнения регрессии показывают, что рост кокколитофорид интенсифицируется при добавке только фосфора или при одновременной добавке азота и фосфора, при этом вклад фосфора в стимулирование роста кокколитофорид значительно превышает вклад азота. Оптимальным для роста кокколитофорид будет соотношение азота и фосфора ниже соотношения Редфилда. Среднее многолетних наблюдений соотношения азота и фосфора близко 10 (Рисунок 4.1). В этот период рост мелкоклеточных диатомей невозможен из-за лимитирования, прежде всего, концентрацией азота. Кокколитофориды же способны расти при низких концентрациях азота, что связано с более низкой константой полунасыщения для его поглощения (affinity strategy). Согласно теории R-competition Тилмана [266, 267] константа полунасыщения является ключевым моментом при определении способности

вида конкурировать за данный элемент питания. Выигрывает конкуренцию вид, способный расти при более низких концентрациях ресурса. Гипотеза, утверждающая, что кокколитофорида доминируют при низкой концентрации азота и при низком отношении азота к фосфору, опровергает другую, на первый взгляд простую и поэтому привлекательную гипотезу о низкой концентрации кремния как главном факторе остановки роста диатомей, и, как следствие, преобладания кокколитофорид [137]. Однако результаты прямых измерений в море показывают, что концентрация кремния в конце весны и начале лета максимальна за весь годовой цикл [279] и сопоставима с константой полунасыщения для поглощения кремния у диатомей (>4 мкМ) [181]. Кроме того, получение высоких биомасс диатомовых в экспериментах в этот период с одновременным добавлением азота и фосфора является дополнительным подтверждением гипотезы. При наличии лимитирования роста диатомей кремнием это было бы невозможно. Таким образом, относительно низкие концентрации фосфора и низкое отношение азота к фосфору — необходимые условия доминирования кокколитофорид и это есть условие реализации *affinity strategy*.

Одной из причин высокой эффективности *Emiliana huxleyi* (Рисунок 5.1) является высокая устойчивость PS II к недостатку азота, при лимитировании этим элементом вид поддерживает работу системы в течение 38 дней, в то время как диатомеи только 8-10 дней [198]. При лимитировании фосфором фотосистема у кокколитофориды разрушается через 7 дней, у диатомей через 3 дня. У кокколитофориды эта система значительно быстрее восстанавливает свою работу после снятия лимитирования.

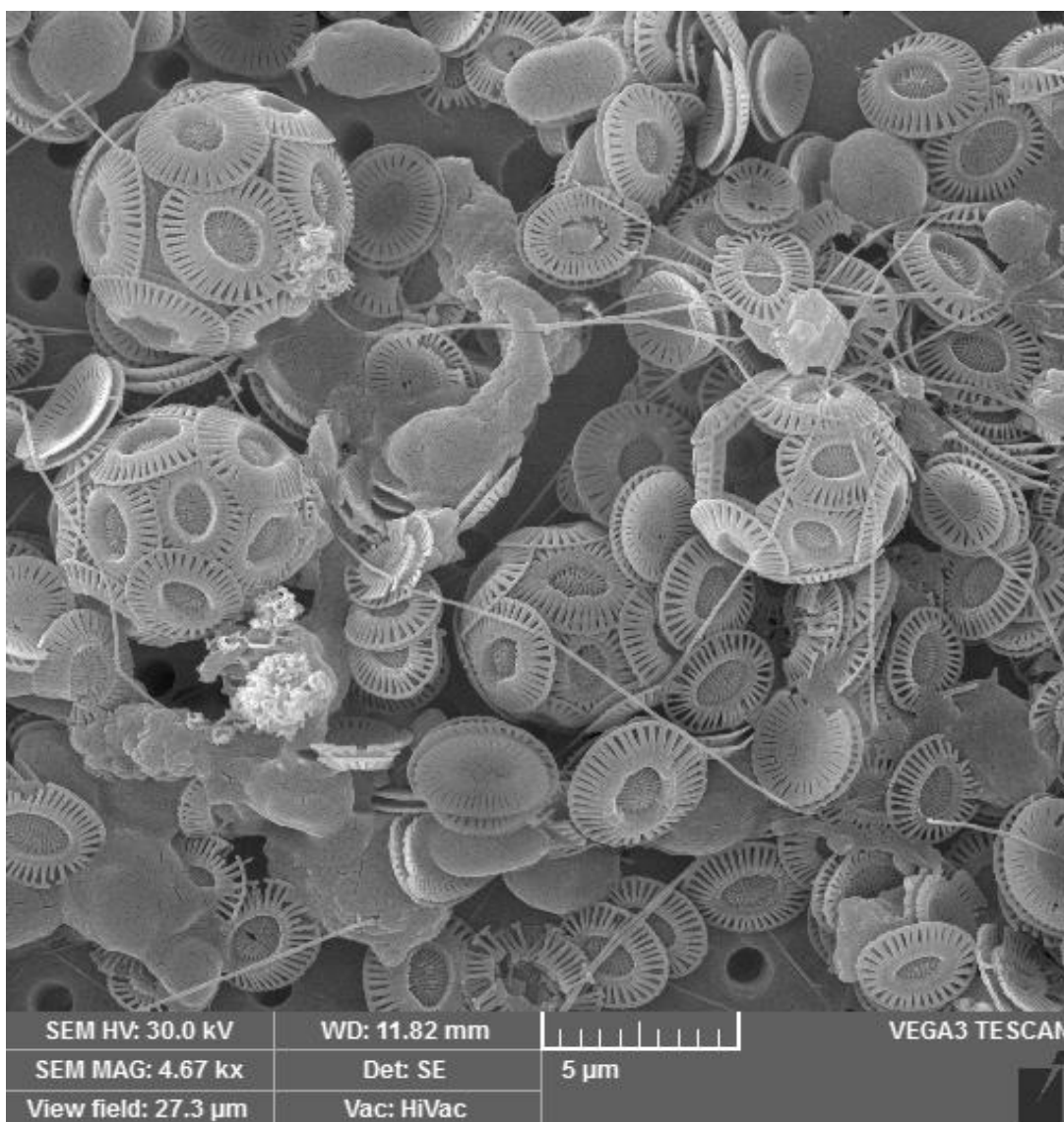


Рисунок. 5.1. Кокколитофориды *Emiliana huxleyi* (Lohmann) Hay & Mohler, 1967 из северо-восточной части Черного моря. Снимок с электронного сканирующего микроскопа

В природных условиях мелкоклеточные диатомеи не демонстрируют интенсивного развития в этот период. Но при добавлении одновременно азота и фосфора наблюдается интенсивный рост этих водорослей, что и указывает на лимитирование их роста этими элементами (Таблица 4.2).

Летний период. Storage strategy.

В летний сезон развиваются исключительно крупноклеточные формы диатомей (*Proboscia alata* и *Pseudosolenia calcar-avis*). Обычно эти виды либо разделены в пространстве, либо во времени. К примеру, *P. alata* доминировала

только в 2007-2009 гг., а во все остальные годы летней доминантой была *P. calcar-avis*. Отмечались случаи, когда *P. alata* интенсивно развивалась в прибрежных водах, а *P. calcar-avis* в центре моря. Это связано с тем, что они имеют существенные различия в оптимальных значениях концентраций азота и фосфора, а также их соотношений. Обычно эти виды не реагируют на изменение концентраций азота и фосфора в среде (Таблица 4.3). Это связано с тем, что эти виды являются накопителями элементов питания. Их относительно крупные клетки имеют большой объём вакуолей, что создает высокую буферность, которая делает небольшие добавки элементов питания сравнимыми с внутриклеточными запасами. [233]. Азот накапливается в виде свободных аминокислот, фосфор в виде полифосфатов. В летнее время, по-видимому, внутриклеточный запас достаточно высокий, что и позволяет доминантам этого сезона не реагировать на добавки элементов питания (Таблица 4.2). Прежде всего, эффект накопления сказывается на таком элементе как азот. Именно крупноклеточные формы способны накапливать азот в различных формах в вакуолях. Мелкоклеточные формы способны накапливать фосфор в виде таких простых соединений как полифосфаты. Например, клетка кокколитофориды способна произвести 30 делений за счет запасенного фосфора [237]. Отсутствие структур для накопления азота делает мелкоклеточные формы чувствительными для продолжительного голодания по этому элементу.

Крупноклеточные формы способны расти при периодическом пополнении запасов. Такое периодическое пополнение внутриклеточных запасов происходит при поступлении элементов питания за счет кратковременных штормов. Именно это и наблюдается в летний период, когда в основном штилевая погода нарушается кратковременным усилением ветра.

Эта гипотеза была проверена с помощью вычислительных экспериментов на математической модели [68]. На Рисунке 5.2 показана динамика биомассы 4 видов: двух представителей весеннего сезона — мелкоклеточных диатомей *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima* и *Chaetoceros curvisetus*; представителя сезона конца весны, начала лета — кокколитофориды *Emiliana huxleyi* и представителя

летнего сезона – крупноклеточной диатомеи *Proboscia alata*. При начальных условиях, соответствующих концу мая и при периодическом один раз в неделю пополнении запасов кокколитофориды способна доминировать около 20 дней, затем доминирование переходит к крупноклеточной форме диатомей *P. alata*, которая способна оставаться доминирующей формой в течение более чем двух месяцев, что и происходит в природных условиях. Таким образом, в летний период реализуется третья стратегия — способность клеток накапливать элементы питания, и она связана с большим размером клеток (Storage strategy). Кроме того, крупные клетки при высоких световых потоках менее восприимчивы к фотоингибированию [178], что может служить дополнительным фактором.

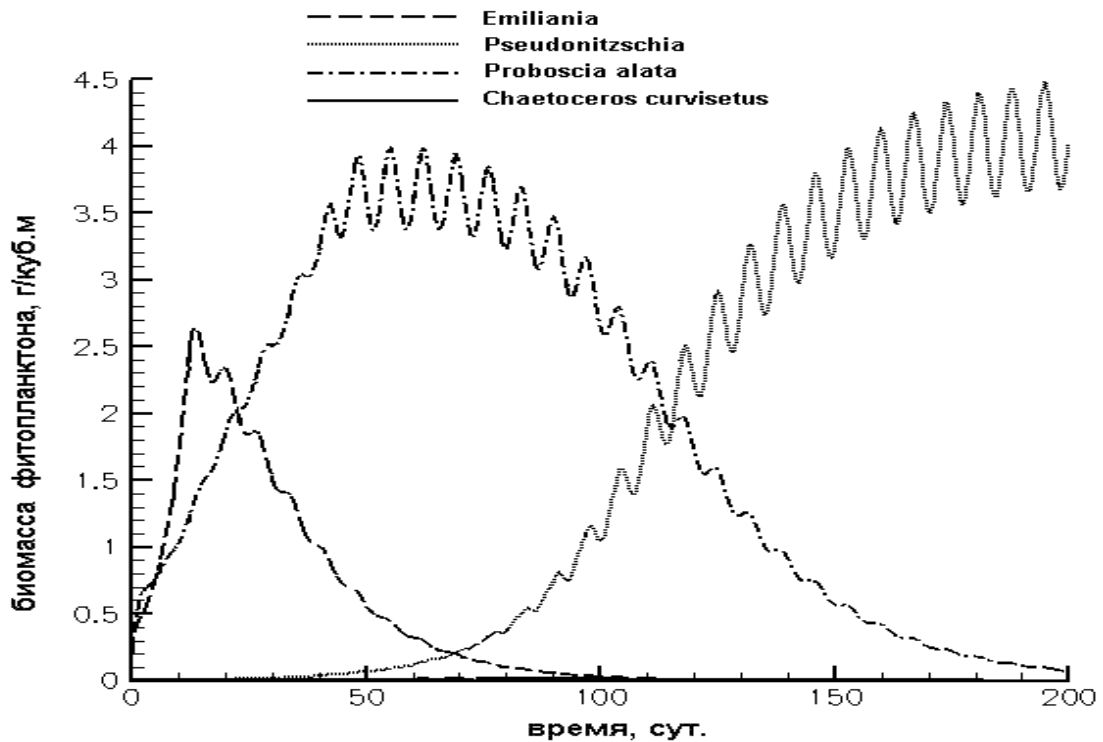


Рисунок 5.2. Динамика биомассы кокколитофориды *Emiliana huxleyi* и диатомовых водорослей *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima*, *Proboscia alata*, *Chaetoceros curvisetus* при скорости обмена среды $D=0,1 \text{ сут}^{-1}$, концентрации азота $0,024 \text{ г/м}^3$ и фосфора $0,0009 \text{ г/м}^3$ на входе с изменением последних по синусоидальному закону для моделирования периодического (период – неделя) ветроволнового перемешивания. Начальные биомассы *E. huxleyi* и *P. pseudodelicatissima* равны $0,2 \text{ г/м}^3$, *P. alata* и *C. curvisetus* – $0,001 \text{ г/м}^3$ [54]

Исходя из вышесказанного, динамика фитопланктона может быть представлена как непрерывная смена физиологических стратегий:

Стратегия максимальной удельной скорости роста (мелкоклеточные диатомеи) — стратегия минимальной константы полунасыщения по азоту (кокколитофориды) — стратегия максимального накопления элементов питания (крупноклеточные диатомеи).

5.1.2. Морфологическая (колониальная) организация доминирующих видов диатомей как физиологический показатель

В Черном море диатомовые водоросли практически всегда являются доминирующими видами, определяющими численность или биомассу всего фитопланктона. Для видовой структуры диатомовой компоненты фитопланктона характерна сезонная и межгодовая изменчивость [39, 53]. По видовой структуре можно оценить, как продукционные свойства фитопланктона, так и решить обратную задачу — оценить условия среды. Смена структуры достаточно сложный процесс и занимает продолжительное время. Рассмотрение динамики фитопланктона как смены доминант предполагает, что интенсивное развитие или цветение доминанты имеет несколько стадий: начало, пик развития и затухание. Изменение условий среды должно отразиться на морфологии клеток, и она, по всей видимости, будет предшествовать предстоящей смене доминирующих видов фитопланктонного сообщества.

Морские диатомовые водоросли обладают большой морфологической изменчивостью. Среди диатомей наблюдаются различные варианты форм колоний и способов соединений клеток друг с другом [72]. Все виды диатомей, по определению, обладают кремнистыми клеточными стенками, но их морфология может варьировать от одной клетки к неограниченному числу клеток, образующих клеточные цепочки [58]. Однако, факторы, влияющие на количество клеток в цепочке диатомей, остаются малоизученными. Очевидно, что наиболее

существенным будет лимитирующий фактор, т.е. фактор, находящийся в относительном минимуме. Как показали вышеприведенные исследования, для северо-восточной части Черного моря наиболее существенными факторами являются концентрации азота и фосфора и их соотношение.

В накопительной культуре природного фитопланктона изучались продукционные свойства и соответствующие им морфологические параметры для доминирующих видов диатомей северо-восточной части Черного моря - *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima*, *Leptocylindrus danicus*, *Thalassionema nitzschioides*, *Dactyliosolen fragilissimus* и *Skeletonema costatum*. Это делалось для установления взаимосвязи между продукционными свойствами водорослей и количеством клеток в цепочке диатомей, а также возможным выявлением лимитирующего фактора по количеству клеток в цепи диатомей.

Основными видами диатомей, образующими клеточные цепи, за период исследования были *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima*, *Leptocylindrus danicus*, *Dactyliosolen fragilissimus*, *Skeletonema costatum* и *Thalassionema nitzschioides*. Эти водоросли являлись доминирующими видами в различные сезоны и годы [53, 68].

Диатомовая водоросль *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima* обычно доминирует в фитопланктоне в весенний и реже осенний периоды [53, 68]. В начале эксперимента в июне 2010 г. количество клеток в цепочке *P. pseudodelicatissima* было максимальным — 12 клеток. Численность же в этот день составляла $1,9 \times 10^6$ кл/л (Рисунок 5.3). Наибольшая численность клеток приходилась на 5 день эксперимента и составила $3,9 \times 10^6$ кл/л. К концу эксперимента количество клеток в цепи уменьшается. В последний день оно составило 4 клетки, численность — $2,0 \times 10^6$ кл/л.

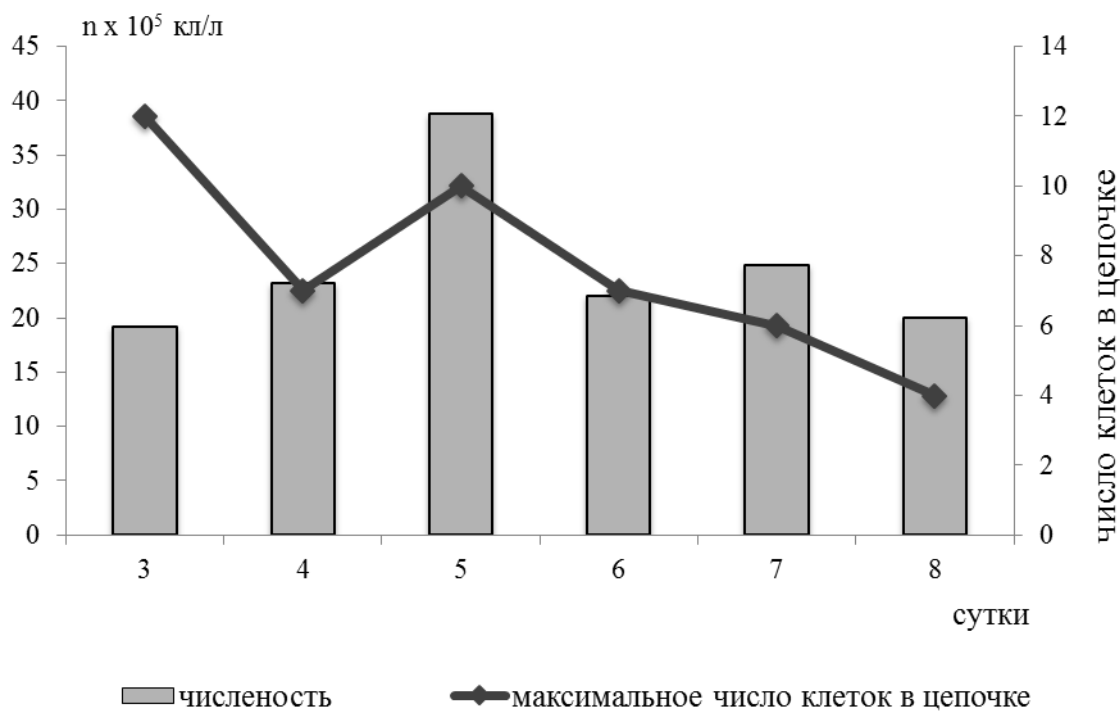


Рисунок 5.3. Численность и количество клеток в цепочке *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima* в эксперименте от 15.06.2010 г. Примечание: в опыте добавлялись фосфор и азот

В начале эксперимента конца мая 2010 г. количество клеток в цепочке *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima* было максимальным — 18 клеток, численность составляла всего $2,4 \times 10^6$ кл/л (Рисунок 5.4). Пик численности приходился на 3 день эксперимента ($5,1 \times 10^6$ кл/л). Количество клеток в цепи — 6. По мере старения количество клеток в цепочке водоросли уменьшалось. На 12 день эксперимента в накопительной культуре были только одиночные клетки *P. pseudodelicatissima*, а численность снизилась до $6,7 \times 10^4$. Результаты этого эксперимента показывают, что в природных условиях скорость роста этой водоросли была выше. Это можно связать только с одним фактором — интенсивностью света. Действительно, концентрация элементов питания в эксперименте была высока и не могла лимитировать скорость деления клеток. Интенсивность света уменьшилась по сравнению с природной в несколько раз.

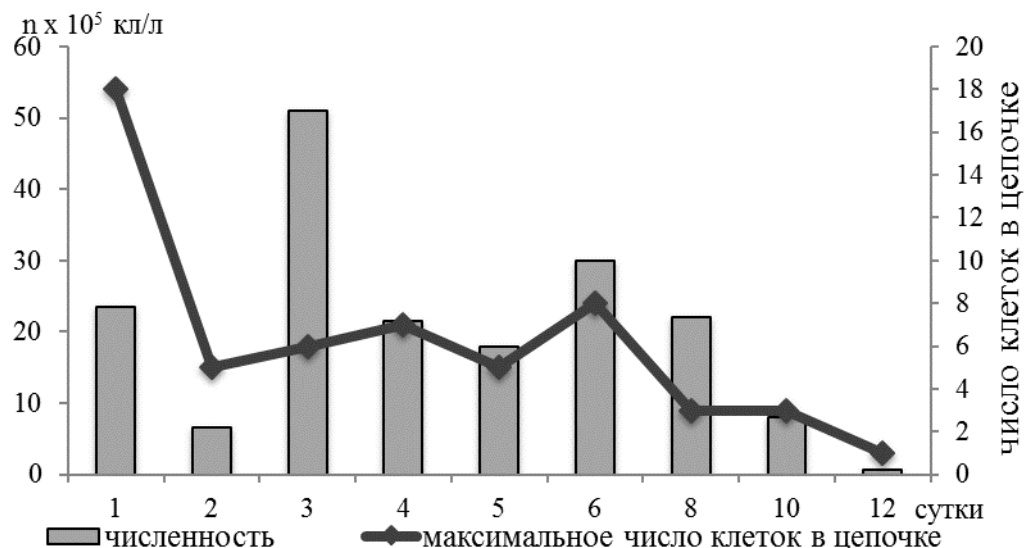


Рисунок 5.4. Численность и количество клеток в цепочке *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima* в эксперименте от 28.05.2010 г. Примечание: в опыте добавлялись фосфор и азот

Диатомовая водоросль *Thalassionema nitzschioides* присутствует в фитопланктоне практически в течение всего года, но максимальные ее количественные показатели приходятся на весенний период [53, 68].

Динамика численности и количества клеток в цепочке *Thalassionema nitzschioides* в эксперименте за 12 октября 2011 года приведена на Рисунке 5.5. В первый день эксперимента численность клеток составляла $0,8 \times 10^5$ кл/л, а цепи состояли лишь из двух клеток. В следующие дни происходит развитие популяции и на 6 день эксперимента количество клеток в цепочке достигает максимума — 18 клеток. Численность клеток *T. nitzschioides* была наибольшей на 7 день эксперимента — $2,5 \times 10^6$ кл/л. В последующие дни численность и количество клеток в цепи снижались. К концу опыта цепи состояли из 4 клеток, численность $6,88 \times 10^5$ кл/л. Кривые роста численности и количества клеток в цепочке *T. nitzschioides* соответствуют классической кривой роста клеток в периодической культуре.

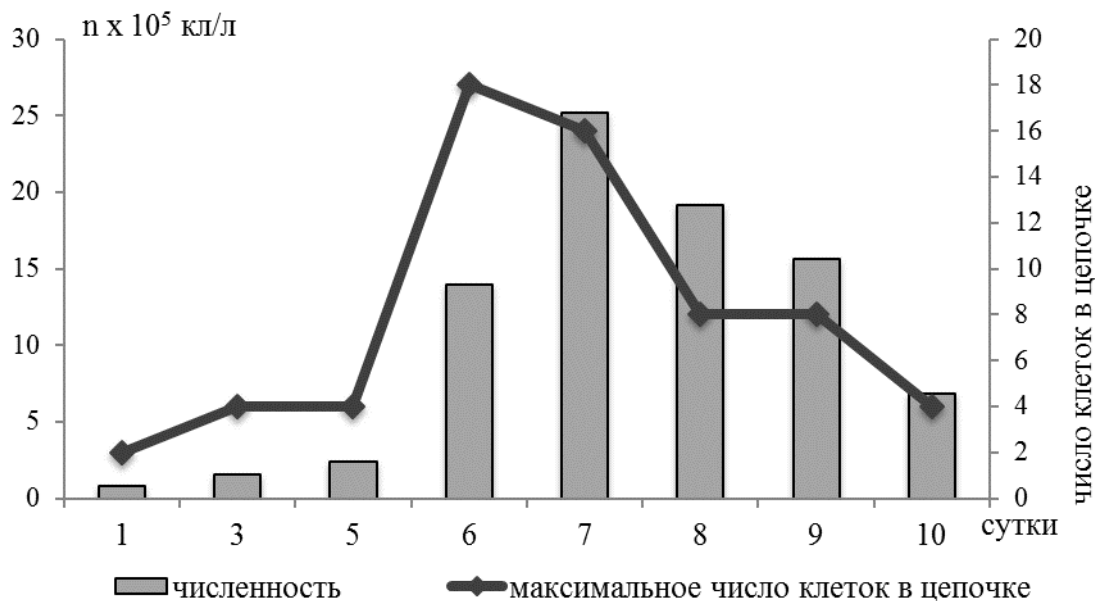


Рисунок 5.5. Численность и количество клеток в цепочке *Thalassionema nitzschioides* в эксперименте от 12.10.2011 г. Примечание: в опыте добавлялся только фосфор

Диатомовая водоросль *Skeletonema costatum* была постоянной доминантой во второй половине прошлого века. Динамика количества клеток в цепочке и численности клеток диатомеи *S. costatum* в июне 2012 г. показывает их скоррелированность (Рисунок 5.6). Максимальное количество клеток в цепочке (20) совпадает с наибольшей численностью — $5,8 \times 10^6$ кл/л. Со старением популяции происходит уменьшение количества клеток цепочки *S. costatum*, в последний день эксперимента максимальное количество составляло 8 клеток.

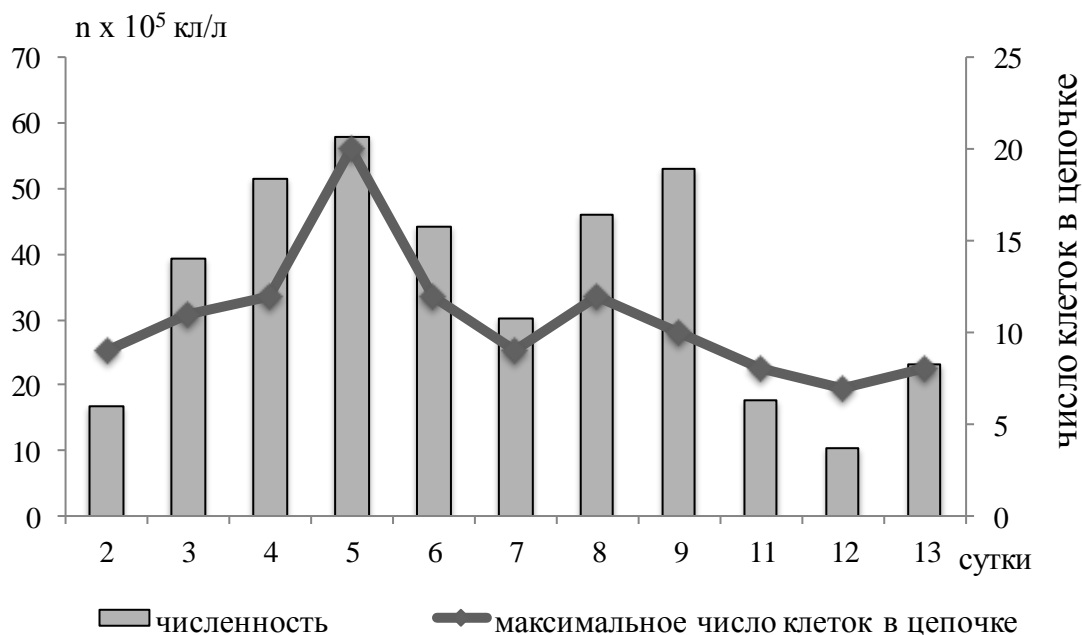


Рисунок 5.6. Численность и количество клеток в цепочке *Skeletonema costatum* в эксперименте от 1.06.2012 г. Примечание: в опыте добавлялись фосфор и азот

Крупноклеточная диатомея *Dactyliosolen fragilissimus* периодически является либо доминантой на отдельных станциях, либо субдоминантой в северо-восточной части Черного моря [53, 68].

Рост биомассы этого вида был наиболее интенсивен в четвертом варианте эксперимента, где были добавлены оба элемента минерального питания (азот и фосфор) (Рисунок 5.7 и 5.8). Максимальное количество клеток в цепочке и численность за весь период эксперимента наблюдалось на 3 день, и оно составляло 52 клетки в цепочке и $1,2 \times 10^7$ кл/л. В последний день эксперимента количество клеток в цепочке составляло 14 клеток, численность — $4,4 \times 10^6$ кл/л.

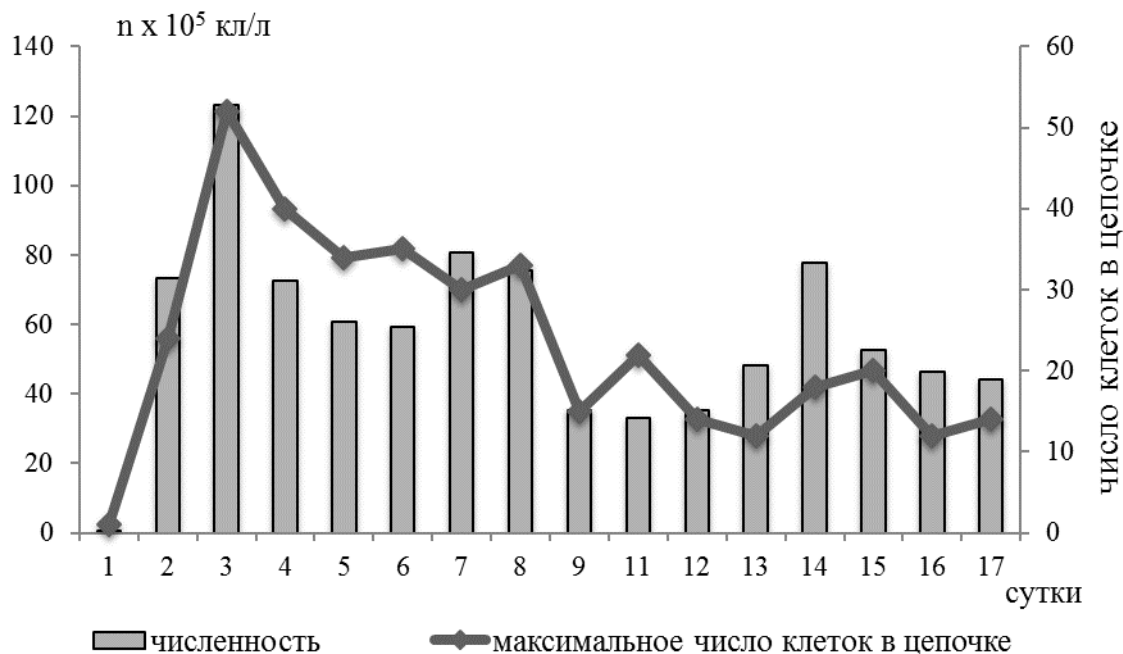


Рисунок 5.7. Численность и количество клеток в цепочке *Dactyliosolen fragilissimus* в первой повторности эксперимента от 1.06.2012 г. Примечание: в опыте добавлялись фосфор и азот

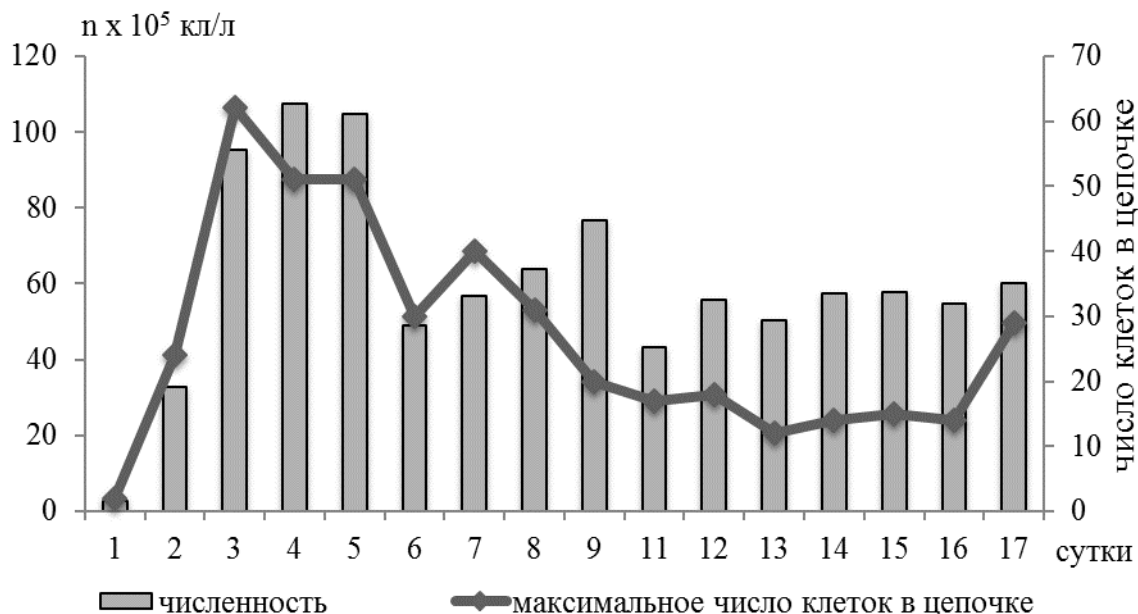


Рисунок 5.8. Численность и количество клеток в цепочке *Dactyliosolen fragilissimus* во второй повторности эксперимента от 1.06.2012 г. Примечание: в опыте добавлялись фосфор и азот

Во втором варианте эксперимента с добавкой азота и фосфора максимальное количество клеток в цепочке *Dactyliosolen fragilissimus* приходилось на 3 день и составляло 62 клетки, численность составила $1,1 \times 10^7$ кл/л (Рисунок 5.8). В последний день эксперимента численность клеток была $0,6 \times 10^7$ кл/л, а число клеток в цепочке — 29 клеток.

Для лучшего понимания влияния элементов минерального питания на продукционные свойства и морфологическую структуру доминирующих видов фитопланктонного сообщества рассчитывались уравнения регрессии (Таблица 4.2).

Экспериментальные исследования с накопительной культурой позволяют выявить лимитирующие факторы продукционного процесса в целом и определить факторы-регуляторы видовой структуры фитопланктонного сообщества. Используя уравнение регрессии, определено влияние элементов минерального питания на биомассу и количество клеток в цепи доминирующих видов фитопланктона. Для наибольшего роста биомассы всех диатомовых водорослей в фитопланктонном сообществе необходимо одновременное повышение концентраций азота и фосфора в среде (Таблица 4.2). Это указывает на то, что существующие концентрации этих веществ в море недостаточны для интенсивного роста этих водорослей. Одновременная добавка азота и фосфора, в которой отношение этих веществ близко к соотношению Редфилда, снимает лимитирование ростовых процессов. На это указывалось ранее в работах с фитопланктоном Черного моря [68].

Из уравнений регрессии для количества клеток в цепочке следует, что число клеток в цепи *Leptocylindrus danicus* и *Thalassionema nitzschioides* увеличивается при повышении концентрации фосфора в накопительной культуре (Таблица 5.1). Для *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima* характерно отсутствие влияния высоких концентраций азота и фосфора в среде, что связано с тем, что и в природных условиях этот фактор не ограничивал рост. Перенос популяции из природы с высокими световыми потоками в экспериментальные условия, где интенсивность света существенно ниже, привел к снижению скорости деления. Крупноклеточная

диатомея *Dactyliosolen fragilissimus* показал интенсивное накопление клеток в цепочке при одновременной добавке элементов минерального питания. В сентябре 2010 года за увеличение числа клеток в цепочке диатомеи *Skeletonema costatum* была ответственна добавка фосфора. В сентябре 2011 г. и в июне 2012 г. только одновременная добавка элементов минерального питания влияла на количество клеток в цепочке *Skeletonema costatum*.

Таблица 5.1.

Уравнения регрессии для количества клеток в цепочке (N_{st}) диатомовых водорослей в стационарной фазе роста накопительной культуры природной популяции фитопланктона

| Дата | Уравнение регрессии | Доверительный интервал |
|---|--|------------------------|
| <i>Leptocylindrus danicus</i> | | |
| 15.09.2010 | $N_{st} = 4,63 - 0,63 N + \underline{4,13 P} - 0,13 NP$ | 2,14 |
| 13.09.2011 | $N_{st} = 6,4 - 0,4 N + 1,6 P - 1,6 NP$ | 2 |
| 12.10.2011 | $N_{st} = 6,6 + 0,1 N + 3,4 P - 1,1 NP$ | 4,1 |
| <i>Thalassionema nitzschioides</i> | | |
| 5.07.2010 | $N_{st} = 10 + 3,0 N + 5,0 P + 2,5 NP$ | 10,1 |
| 15.09.2010 | $N_{st} = 3,9 + 1,9 N + \underline{3,9 P} + 1,9 NP$ | 3,6 |
| 12.10.2011 | $N_{st} = 4,1 - 0,6 N + \underline{1,6 P} - 0,6 NP$ | 1,3 |
| <i>Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima</i> | | |
| 28.05.2010 | $N_{st} = 13,9 - 1,4 N - 2,9 P - 3,1 NP$ | 2,8 |
| 15.06.2010 | $N_{st} = 9,8 + 1,0 N + 2,8 P - 1,0 NP$ | 8,1 |
| <i>Dactyliosolen fragilissimus</i> | | |
| 1.06.2012 | $N_{st} = 21,1 + \underline{9,9 N} + \underline{13,6 P} + \underline{12,4 NP}$ | 4,8 |
| <i>Skeletonema costatum</i> | | |
| 15.09.2010 | $N_{st} = 4,1 + 1,4 N + \underline{4,1 P} + 1,4 NP$ | 2,1 |
| 13.09.2011 | $N_{st} = 7,6 + \underline{3,1 N} + \underline{4,9 P} + 1,4 NP$ | 2,4 |
| 1.06.2012 | $N_{st} = 9,1 + \underline{4,6 N} + \underline{4,4 P} + 2,9 NP$ | 3,8 |

Общей закономерностью, выявленной в этих экспериментах, является то, что максимальная длина цепи наблюдается на стадии, предшествующей

стационарной фазе роста и количество клеток в цепи зависит, прежде всего, от концентрации фосфора.

Можно предположить различные причины образования цепочек диатомовых клеток. Некоторые авторы связывают это с ограничениями кремния, скуденностью и экстремальными рН. Так уменьшение длины *Asterionella formosa* в некоторых озерах Канады было связано с ограничением кремния в среде [179].

Предложена следующая гипотеза: наиболее вероятной причиной формирования длинных цепочек является разница скоростей роста биомассы, деления клеток и их разделения. В случае постоянства размеров отдельной клетки удельная скорость роста биомассы будет равна скорости деления клеток. При высоких скоростях роста (μ), превосходящих скорости разделения клеток (q), будет формироваться цепочка, и чем больше разница в этих процессах, тем количество клеток в цепочке больше. Удельная скорость роста определяется большим количеством факторов, среди которых минеральное питание играет существенную роль (см. гл. 1). В пользу этой гипотезы говорят данные экспериментов, в которых количество клеток в цепочке *Skeletonema costatum* повышалась при увеличении концентрации элементов минерального питания и температуры с 6 до 17°C [261]. Кроме того, экспериментальные результаты подтверждают это положение. Действительно, количество клеток в цепочке начинает снижаться в фазе ограничения роста, т.е. тогда, когда удельная скорость роста начинает снижаться по причине лимитирования чаще всего концентрация фосфора. Важность этого фактора связана с тем, что фосфор является необходимым элементом для синтеза РНК, а скорость деления клеток определяется скоростью репликации РНК.

При добавлении лимитирующего элемента в накопительную культуру фитопланктона происходит увеличение удельной скорости роста. Она намного превышает скорость разделения клеток ($\mu \gg q$), поэтому наблюдаются длинные клеточные цепи. Со временем удельная скорость роста снижается, но всё же превышает скорость разделения ($\mu > q$). Количество клеток в цепи уменьшается. Появление в популяции одиночных клеток говорит о том, что скорость

разделения превысила скорость роста ($\mu < q$). А концентрация элементов минерального питания в среде снизилась до уровня, не способного поддерживать высокие скорости роста клеток в цепочке. Такая картина наблюдается к концу эксперимента.

Высокая удельная скорость роста приводит к быстрому накоплению биомассы. Отсюда следует, что между длиной цепи и приросшей биомассой может существовать взаимосвязь. Эксперименты показали, что у разных видов эта взаимосвязь различна. Взаимосвязь количества клеток цепи и численности клеток диатомеи *L. danicus* не значительна, коэффициент детерминации для линейной функции составляет 0,0848 (Рисунок 5.9, а), а для экспоненциальной — 0,0564. В данном эксперименте количество клеток в цепочке диатомеи *L. danicus* не зависит от численности клеток.

Взаимосвязь между количеством клеток в цепочке и численностью клеток *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima* является очень слабой (Рисунок 5.9, в). Коэффициент детерминации экспоненциальной функции составляет всего 0,2925, а линейной — 0,1222.

Численность клеток и величина клеточной цепочки *Thalassionema nitzschioides* между собой взаимосвязаны, и эта связь наиболее точно описывается экспоненциальной кривой (Рисунок 5.9, б). Чем больше клеток в цепочке, тем больше численность в накопительной культуре фитопланктона. Коэффициент детерминации экспоненциальной линии тренда равен 0,7256, что показывает сильную статистическую взаимосвязь этих двух признаков. При линейной функции он составляет 0,5969.

Численность клеток и размеры цепочек *Skeletonema costatum* имеют сильную статистическую взаимосвязь, которая носит экспоненциальный характер (коэффициент детерминации составляет 0,722) (Рисунок 5.9, г). При линейной функции коэффициент равен 0,6063.

Число клеток в цепочке диатомеи *Dactyliosolen fragilissimus* практически пропорционально численности (Рисунок 5.9, д). Коэффициент детерминации линейной функции показывает достаточно сильную взаимосвязь этих двух

признаков (0,7058). При экспоненциальной коэффициент детерминации составляет 0,6227.

Статистическая взаимосвязь между количеством клеток в цепочке и численностью клеток *Dactyliosolen fragilissimus* во втором эксперименте с совместной добавкой элементов минерального питания сильна. Коэффициент детерминации экспоненциальной функции составляет 0,8741, а для линейной функции коэффициент равен 0,9082 (Рисунок 5.9, е).

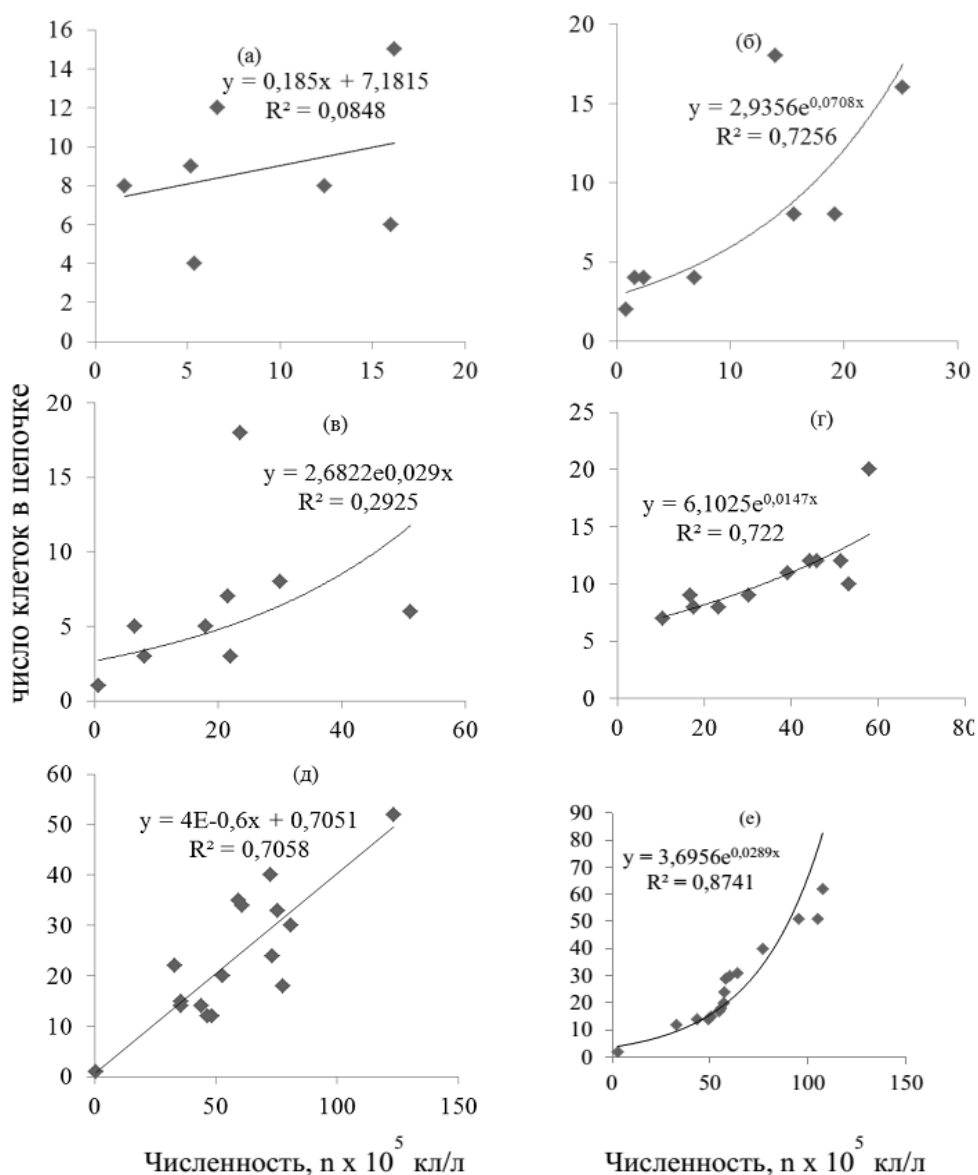


Рисунок 5.9. Взаимосвязь количества клеток в цепочке и численности клеток *Leptocylindrus danicus* (а), *Thalassionema nitzschioides* (б), *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima* (в), *Skeletonema costatum* (г), *Dactyliosolen fragilissimus* (д, е)

Эксперименты дали возможность оценить взаимосвязь численности клеток и количества клеток в цепи. Диатомовые водоросли *Thalassionema nitzschioides*, *Dactyliosolen fragilissimus* и *Skeletonema costatum* имеют высокий коэффициент корреляции для этих двух признаков. Для *Leptocylindrus danicus* взаимосвязь между численностью клеток и количеством клеток в цепочке отсутствует, а для *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima* корреляция является очень слабой.

Таким образом, предложенная гипотеза о формировании длины цепочки как результата двух процессов - скорости деления клеток и их разделения не противоречит полученным результатам. Максимальная длина цепи наблюдается при отсутствии лимитирования процесса деления клеток. Этот параметр может служить показателем физиологического состояния популяции, в частности отражать степень лимитирования элементами минерального питания и, прежде всего, концентрацией фосфора.

5.2. Экологические стратегии фитопланктонных сообществ

Концепция экологической ниши наиболее часто используется для оценки экологического статуса вида фитопланктона. Экологическая ниша определяется как пространство оптимальных для устойчивого роста значений факторов среды [110]. Однако с помощью полевых наблюдений и лабораторных экспериментов оценить экологическую нишу очень трудно, поскольку это требует больших временных затрат. Поэтому для экологической классификации используется С, S, R – модель Рейнольдса [238] (см. раздел 1.8). В таком случае все виды относят к трем экологическим типам или трем экологическим стратегиям. Все виды рассматриваются в пространстве двух координат, а именно доступности биогенных элементов и света. К С – группе относят быстро растущие виды, которые имеют небольшой размер и в основном это виды наннопланктона. Эти виды растут в прибрежной зоне, где концентрация биогенных элементов высока (Рисунок 5.10). Напротив, виды S-типа толерантны к концентрации биогенных элементов и растут в открытом океане. Они имеют дополнительные механизмы

привлечения мало доступных ресурсов, таких как азот. К S-стратегам относят цианобактерии, способные поглощать азот из атмосферы, а также виды, использующие миксотрофный тип питания [110]. И наконец, R-стратеги представляют быстрорастущие виды с относительно крупными размерами клетки, адаптированные к максимальному поглощению света. К этому типу относятся многие виды диатомовых, а также водоросли токсичных цветений.

Федоров В.Д. и Ильяш Л.В. выделяли три жизненные стратегии на примере фитопланктона Белого моря [22, 81]. Основными детерминирующими факторами в классификации являлись стресс, ограничивающий накопление биомассы популяций через лимитирование ресурсами или воздействие субоптимальных физических условий, и нарушения, связанные с хищниками и действием экстремальных абиотических факторов. Пациентность определялась как сочетание интенсивного стресса и слабых нарушений (S-стратегия), слабого стресса и слабых нарушений — виолентность (C-стратегия), слабого стресса и сильных нарушений — эксплерентность (R-стратегия).

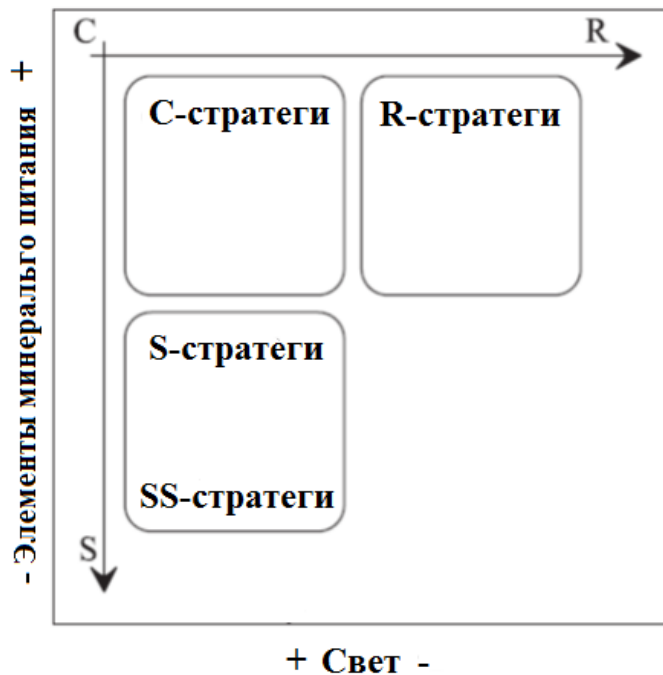


Рисунок 5.10. Прогнозируемое распределение групп фитопланктона в зависимости от поступления питательных веществ и интенсивности света [110]

Согласно статье Брюна и соавторов доминирующие виды северо-восточной части Черного моря можно разделить на C-, S-, R – типы (Таблица 5.2). К C-типам отнесена только диатомовая водоросль *Cerataulina pelagica*. Кокколитофорида *Emiliana huxleyi* и диатомею *Pseudosolenia calcar-avis* причислены к S-типам. Представители рода *Chaetoceros*, *Leptocylindrus danicus* и *Skeletonema costatum* были отнесены к R-стратегам. Многие виды авторы не смогли отнести к какому-либо типу стратегий.

Таблица 5.2.

Классификация Рейнольдса доминирующих видов северо-восточной части Черного моря из статьи Брюна и соавторов [108]

| R-стратегии | S-стратегии | C-стратегии | Неклассифицированные виды |
|--|----------------------------------|-----------------------------|---|
| Кокколитофориды | | | |
| | <i>Emiliana huxleyi</i> | | |
| Диатомовые водоросли | | | |
| <i>Chaetoceros affinis</i> , <i>Chaetoceros compressus</i> , <i>Chaetoceros curvisetus</i> , <i>Leptocylindrus danicus</i> , <i>Skeletonema costatum</i> | <i>Pseudosolenia calcar-avis</i> | <i>Cerataulina pelagica</i> | <i>Dactyliosolen fragilissimus</i> , <i>Proboscia alata</i> , <i>Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima</i> , <i>Thalassionema nitzschioides</i> |

Анализ данной таблицы показывает несовершенство классификации Рейнольдса. К примеру, два вида: кокколитофориды *Emiliana huxleyi* и крупноклеточная диатомея *Pseudosolenia calcar-avis* – отнесены к S-стратегам. Это связано с двумя существенными недостатками выбранных критериев. Первый — элементы минерального питания рассматриваются интегрально, т.е. концентрация азота и фосфора представляют одну координату, что далеко от реальных ситуаций. Так, кокколитофориды имеют низкую константу полунасыщения по азоту и может быть отнесены к S-стратегам, а константа полунасыщения по фосфору при этом очень велика. Второй, в качестве критерия рассматривается стабильная ниша, подразумевающая постоянство во времени факторов среды. А в действительности, в летний период крупноклеточные

диатомеи доминируют в условиях нестабильности факторов среды, когда происходят периодические возмущения в виде штормовых перемешиваний верхнего слоя воды. Это дает основание включить в качестве нового критерия способность клеток успешно развиваться в условиях переменной экологической ниши. Если отнести это свойство к С-стратегам, то получим новую измененную стратегию С'.

С помощью несколько модифицированную классификацию Рейнольдса были распределены доминирующие и субдоминирующие виды фитопланктона северо-восточной части Черного моря по типам (Таблица 5.3). Список R-стратегов из Таблицы 5.2 дополнен быстрорастущими мелкоклеточными диатомеями *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima* и *Thalassionema nitzschioides*. У Брюна и соавторов эти виды не были отнесены к какому-либо типу. В северо-восточной части Черного моря R-стратеги преобладают весной, так как имеют высокие скорости роста и небольшие размеры по сравнению с другими типами.

К S-стратегам относят кокколитофорида *Emiliana huxleyi* [110]. Она толерантна к низким концентрациям азота в среде и имеет малую константу полунасыщения для процесса поглощения этого элемента. Данные показатели позволяют доминировать *E. huxleyi* в конце весны – начале лета, когда происходит стратификация водной толщи и снижение концентраций элементов минерального питания в верхних слоях.

К С-стратегам отнесены крупноклеточные диатомеи *Pseudosolenia calcaravis* и *Proboscia alata*, доминирующие в фитопланктонном сообществе северо-восточной части Черного моря летом и осенью при периодически изменяющихся концентрациях элементов минерального питания.

Также виды *Dactyliosolen fragilissimus* и *Cerataulina pelagica* не были отнесены к какому-либо типу стратегов. Эти диатомеи присутствуют в фитопланктонном сообществе во время смены сезонов весна – начало лета и лето. Имеют невысокие скорости роста и средние объемы. Данная группа видов представляет собой переходные формы между S- и С-стратегам.

Классификация экологических типов фитопланктона северо-восточной части Черного моря

| R-стратеги | S-стратеги | C'-стратеги | Переходные виды |
|---|-------------------------|---|---|
| Кокколитофориды | | | |
| | <i>Emiliana huxleyi</i> | | |
| Диатомовые водоросли | | | |
| <i>Chaetoceros affinis</i> , <i>Chaetoceros compressus</i> , <i>Chaetoceros curvisetus</i> , <i>Leptocylindrus danicus</i> , <i>Skeletonema costatum</i> , <i>Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima</i> , <i>Thalassionema nitzschioides</i> | | <i>Pseudosolenia calcaravis</i> , <i>Proboscia alata</i> | <i>Dactyliosolen fragilissimus</i> , <i>Cerataulina pelagica</i> |

Таким образом, можно показать смену экологических стратегий фитопланктона северо-восточной части Черного моря в течение года по схеме (Рисунок 5.11):

R-стратеги (весна) → S-стратеги (конец весны – начало лета) → C'-стратеги (лето, осень)

Эта схема не является абсолютной, в ней могут происходить временные сдвиги, вызванные различными факторами.

Классификация Рейнольдса не является абсолютной для пластичных видов фитопланктонного сообщества северо-восточной части Черного моря. Один и тот же вид может иметь различные стратегии. Например, диатомовая водоросль *Proboscia alata* была отнесена к C-типу. Однако, ее диаметр варьируется, и морфологическая форма диатомеи с диаметром 4 мкм доминировала в фитопланктонном сообществе в начале весны 2015 г. И в этом случае *P. alata* можно отнести к R-стратегам. Необходимо дополнить классификацию морфофизиологическими характеристиками для лучшего понимания процессов, происходящих в фитопланктонном сообществе северо-восточной части Черного моря.



Рисунок 5.11. Экологические стратегии фитопланктона

Выводы по пятой главе:

1. В процессе адаптации к повторяющимся ежегодно условиям среды в фитопланктонном сообществе формируются определенные комплексы видов, которые характеризуются специфическими морфофизиологическими свойствами и соответственно физиологическими стратегиями: стратегия максимальной скорости роста (strategy of maximal growth rate, мелкоклеточные диатомеи), стратегия минимальной константы полунасыщения (affinity strategy, *Emiliana huxleyi*) и стратегия накопления (storage strategy, крупноклеточные диатомеи);
2. Динамика фитопланктона может быть выражена в виде смены экологических стратегий: R-стратегии (мелкоклеточные диатомеи) → S-стратегии (кокколитофориды *Emiliana huxleyi*) → C'-стратегии (крупноклеточные диатомеи). Также выделены виды переходного типа, которые занимают промежуточное положение между S- и C'-стратегиями;
3. Предложена гипотеза формирования длины цепочки как результата двух процессов: скорости деления клеток и их разделения. Данная гипотеза не

противоречит экспериментальным результатам, полученным при культивировании доминирующих видов диатомей. Максимальная длина цепи наблюдается при отсутствии лимитирования процесса деления клеток. Этот критерий может служить показателем физиологического состояния популяции.

ГЛАВА 6. ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ИНВАЗИЙНЫХ ВИДОВ ФИТОПЛАНКТОНА СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ЧЕРНОГО МОРЯ

6.1. Проблема инвазийных процессов в фитопланктоне северо- восточной части Черного моря

Проблема вселения новых видов в морские экосистемы в последнее время приобрела глобальный характер. Инвазийные виды в настоящее время общепризнаны в качестве одной из величайших угроз мировому биоразнообразию. Из-за внесения чужеродных видов с морскими течениями, с балластными водами судов, специального завоза промысловых видов, случайного попадания инвайдеров с промысловыми видами фиксируются изменения в составе флоры и фауны морей, происходит существенный сдвиг в функционировании экосистемы. Если природные условия в новом географическом районе являются подходящими, то инвазийный вид не только сохранит жизнеспособность и закрепится в экосистеме, но и может стать доминирующей формой, причиняя или имея возможность причинить непоправимый вред местной окружающей среде, что естественно может повлиять на экономику региона. В конечном счете, в случае, если доминирующий вид будет токсичным, это может отразиться на здоровье человека.

По приблизительным оценкам около 3-5 миллиардов тонн балластной воды транспортируется по всему миру каждый год судами, каждое из которых перевозит от нескольких сот литров до более чем 130000 тонн балластной воды, в зависимости от размера и предназначения судна [16]. Поскольку один кубометр балластной воды может содержать от 50000 образцов зоопланктона [196, 197] и/или 10 миллионов клеток фитопланктона [257], кроме того у большинства морских организмов в жизненном цикле имеется фаза планктона, поэтому в судовых балластных танках могут перевозиться тысячи различных морских видов. Это практически все организмы, которые имеют малые размеры для того,

чтобы пройти через судовые заборные устройства и насосы, включая бактерии и другие микробы, маленьких беспозвоночных и яйца, цисты и личинки различных видов.

На Черном море располагаются крупнейшие порты Европы, использующиеся для интенсивной перевозки грузов. Так, пропускная способность порта г. Новороссийска составляет 100 млн. т груза или 5000 судов в год [61]. Общий объем сброшенных балластных вод составляет около 50 млн. т. И почти 62 % этого объема приходится на страны Средиземного моря.

Другая гипотеза о проникновении средиземноморских видов с водами из Мраморного моря через пролив Босфор рассматривалась ещё с середины прошлого века [4]. Процесс проникновения представителей средиземноморской флоры и фауны происходит непрерывно. По разным оценкам объемы вод, поступающих в Черное море из пролива Босфор, колеблются от 123 до 312 км³ в год [142]. Существует два течения в проливе Босфор: нижнебосфорское, направленное из Мраморного моря в Черное с водами повышенной солености, и верхнебосфорское противоположного направления с водами пониженной солености. От направленности и интенсивности ветра зависит положение границ между ними [5]. Нижнебосфорское течение достигает максимума при юго-западных и южных ветрах (средняя повторяемость их в году составляет 29 %), а верхнебосфорское — минимума. При северных и северо-восточных ветрах (средняя повторяемость – 52 %) происходит обратная ситуация. Считается, что осень и зима с максимумами южных и юго-западных ветров являются наиболее благоприятными периодами для проникновения средиземноморских видов планктона из Мраморного в Черное море [4].

Опись видов-инвайдеров, проведенная с 1900 г. по настоящее время, показала, что в Черном море закрепились 156 видов, в том числе и пресноводные виды, или 161 вид, включая спорные [84]. С нижнебосфорским течением пелагические виды фитопланктона из Средиземного и Мраморного морей попадали в Черное море. Но большая часть видов-вселенцев погибала из-за разности солености между Черным и Средиземным морями [11, 12].

Несомненно, что виды-инвайдеры играют не последнюю роль в увеличении скорости изменения структуры сообществ в водоемах из-за климатических изменений, в частности, доминирующей гипотезой последнего времени — потепления [218, 276]. Водоемы умеренных широт заселяются видами, которые наблюдались только в субтропических и тропических широтах. Инвазийные процессы происходят, начиная с простейших организмов, например, цианобактерий [205], и заканчивая представителями высших трофических уровней [218].

Выделяют несколько сценариев развития биологических инвазий: потеснив нативные виды, виды-инвайдеры развиваются в экосистеме, но спустя некоторое время могут уйти, и после чего экосистема возвращается в прежнее состояние. Также виды-вселенцы могут закрепиться в экосистеме, при этом существенно не влияя на её функционирование. Наконец, виды-инвайдеры могут закрепиться и изменить полностью структуру пищевой цепи, вытесняя нативные виды. Внедрение и закрепление гребневика *Mnemiopsis leidyi* в экосистеме Черного моря, с последующей ее существенной трансформацией, является таким примером [9].

К сожалению, не существует методов прогноза инвазийных процессов в экосистеме, поэтому предсказать появление вселенцев и их динамику невозможно. Кроме того, существует ряд особенностей исследования инвазийных процессов в морских экосистемах по сравнению с наземными. Первое — внедрение новых видов в водные экосистемы происходит гораздо быстрее, чем в наземных. Второе — обнаружение новых видов может произойти значительно позже их первого появления в экосистеме.

В настоящее время не существует хорошо разработанной теории инвазийных процессов, и фундаментальная проблема непредсказуемости конкуренции в многовидовом сообществе далека от решения [168]. Однако априори можно предсказать необходимые экофизиологические свойства для успешного поведения видов-инвайдеров. Очевидно, что для закрепления в экосистеме вселенцу необходима скорость роста выше, чем у нативных видов при

существующем состоянии условий окружающей среды. Очень сложно определить, какие другие свойства влияют на функционирование вселенца в экосистеме, учитывая сложность экосистемы и самого организма вида-вселенца. Для лучшего понимания этой проблемы нужно определить оптимальные свойства и процессы в экосистеме, которые регулируются лимитирующими факторами. Инвазийный процесс характеризуется способностью видов-инвайдеров конкурировать с нативными видами за лимитирующие ресурсы. Для водоемов с высокой эвтрофикацией, в которых большая плотность посадки, свет является одним из лимитирующих факторов. Сравнение световых кривых вида-инвайзера и видов-резидентов является основным фактором преимущества одного из этих видов [205]. Однако считается, что для морских олиготрофных экосистем элементы минерального питания являются основными лимитирующими факторами, которые влияют на формирование новой структуры сообщества [68]. Для северо-восточной части Черного моря, как показано в данных исследованиях, лимитирующими факторами являются концентрации азота и фосфора.

С другой стороны, сезонные условия налагают определенные ограничения на экофизиологические свойства для видов-инвайдеров. Очевидно, что для весеннего сезона максимальная удельная скорость роста будет критерием отбора для инвазионного вида. Естественным также является предположение, что это будет мелкоклеточная форма.

Период конца весны и начала лета характеризуется острой конкуренцией за элементы минерального питания [51, 68]. Теория конкуренции (R-competition) Тилмана [266, 267] дает ответ на вопрос — каким свойством должен обладать инвазийный вид, чтобы стать доминантным в условия конца весны, начала лета. Этот вид должен иметь малую константу полунасыщения в уравнении Моно при относительно высокой максимальной удельной скорости роста. Можно с высокой долей вероятности предсказать, что этот вид будет мелкоклеточным. В летний период инвазийный вид должен иметь способность накапливать лимитирующий элемент питания, что обязательно относит его к крупноклеточным формам.

Ниже рассматриваются экофизиологические свойства обнаруженных в северо-восточной части Черного моря новых видов, которые рассматриваются как инвазийные.

6.2. Инвазийный вид *Chaetoceros throndsenii* (Marino, Montresor et Zingone) Marino, Montresor et Zingone. Его эколого-физиологические свойства

Весной и ранним летом 2005-2006 гг. в северо-восточной части Черного моря (район Голубой бухты, г. Геленджик) была зарегистрирована новая для Черного моря мелкоклеточная диатомея *Chaetoceros throndsenii* (Marino, Montresor et Zingone) Marino, Montresor et Zingone (Рисунок 6.1) [51].



Рисунок 6.1. *Chaetoceros throndsenii* (Marino, Montresor et Zingone) Marino, Montresor et Zingone в экспериментах с добавкой элементов минерального питания в мае 2014 г.

На ряде станций стандартного разреза от Голубой бухты к центру моря наблюдалось массовое развитие этой диатомовой водоросли (до 3×10^5 кл/л) [54, 67]. Диатомея *C. throndsenii* сосуществует с кокколитофоридой *Emiliania huxleyi* в северо-восточной части Черного моря практически на всей исследуемой

акватории [51]. Это говорит о том, что виды не являются конкурентами за один лимитирующий фактор. Ростовые параметры *C. throndsenii* и реакция этого вида на добавку азота и фосфора были изучены в лабораторных экспериментах. Благодаря этому удалось определить условия массового развития вида в пространстве координат «концентрация азота – концентрация фосфора» и было получено уравнение регрессии, описывающее влияние добавок азота и фосфора на численность клеток *C. throndsenii* в стационарной фазе роста (Wst) [67]:

$$Wst (\times 10^6 \text{ кл/л}) = 22,9 + 6,53 N + 8,53 P + 4,1 NP \quad (2,33)$$

где N – добавка азота;

P – добавка фосфора. В скобках указан доверительный интервал.

Из уравнения регрессии следует, что совместная добавка элементов минерального питания приводит к интенсивному росту численности, т.е. реакция этого вида на добавку азота и фосфора аналогична таковой у всех вышеизученных мелкоклеточных диатомей.

Кокколитофоридам же для роста необходимы повышенные концентрации фосфора (см. главу 4). Учитывая, что инвазийный вид *Chaetoceros throndsenii* успешно сосуществовал с *Emiliana huxleyi*, можно утверждать, что эти виды имеют разные лимитирующие факторы: рост инвайдера лимитирует концентрация азота, а рост нативного вида ограничивает концентрация фосфора.

В конце весны 2014 года мелкоклеточная диатомея проявилась в экспериментах (20.05.2014 г.), в то время как в полевых пробах она практически не фиксировалась, что говорит о крайне низкой ее численности. Уравнение регрессии показывает, что совместная добавка элементов минерального питания не превышает доверительный интервал значимости:

$$Wst (\text{мг/м}^3) = 99,5 + 33,8 N + 18,9 P + 22,6 NP = 75,3 < (78,6)$$

где N – добавка азота;

P – добавка фосфора. В скобках указан доверительный интервал.

Высокое значение доверительного интервала связано с низкой численностью этого вида в исходной культуре, что делает неравномерным распределение его в различных вариантах и повторностях.

Тем не менее, эти эксперименты показывают, что данный инвазийный вид присутствует в экосистеме и может стать суб- или даже доминантным видом при создании соответствующих условий, какие были при его первоначальной регистрации в 2005 и 2006 гг.

6.3. Инвазийный вид *Chaetoceros minimus* (Levander) Marino, Giuffré, Montresor et Zingone

В мае–июне 2005 и 2006 гг. во время полевых наблюдений в северо-восточной части Черного моря был выявлен еще один новый вид — мелкоклеточная диатомея *Chaetoceros minimus* (Levander) Marino, Giuffré, Montresor et Zingone (Рисунок 6.2) [52]. Данный вид ранее не был зарегистрирован в списке видов Черного моря [105]. Клетки *C. minimus* одиночные, 2-3 мкм шириной, 8-12 мкм длиной. У клетки всего две щетинки. Они длинные, прямые, отходят от разных полюсов верхней и нижней створок клетки параллельно ее продольной оси. Такое расположение щетинок также является характерным для данного вида [204] наряду с вариантом, когда они отходят от одинаковых полюсов верхней и нижней створок.

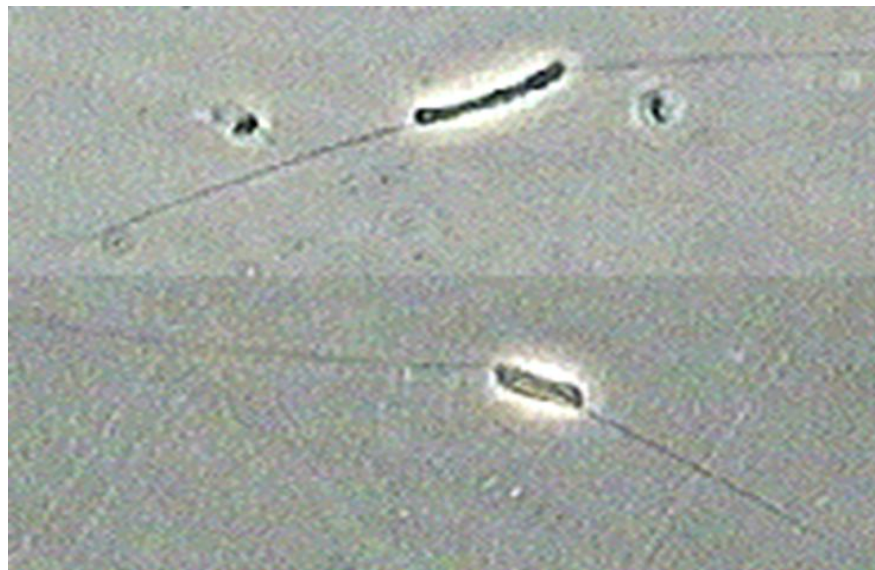


Рисунок 6.2. *Chaetoceros minimus* (Levander) Marino, Giuffré, Montresor et Zingone, фотографии с сайта [112]

Вид указан для Средиземного моря. Так, отмечено его массовое развитие в распресняемых лагунах и бухтах побережья Италии и Греции [157, 204].

Полевые наблюдения и лабораторные эксперименты с добавкой элементов минерального питания, проводимые в течение 2007-2010 гг., не фиксировали этот вид-инвайдер. В начале июня 2011 г. массовое развитие *Chaetoceros minimus* в накопительной культуре было зафиксировано в экспериментах с добавками элементов минерального питания. Максимальный рост биомассы *C. minimus* биомассы в эксперименте варьировал от 18 мг/м³ (без добавки или совместная добавка элементов минерального питания) до 45 мг/м³ (добавка фосфора). Для лучшего понимания влияния добавок элементов минерального питания на рост биомассы инвазийного вида рассчитано уравнение регрессии:

$$Wst \text{ (мг/м}^3\text{)} = 26,85 - 3,4 N + 5,15 P - 7,11 NP \text{ (3,42)}$$

где N – добавка азота;

P – добавка фосфора. В скобках указан доверительный интервал.

Уравнение регрессии показывает, что только добавка фосфора приводит к росту биомассы и, следовательно, увеличению доли вида-вселенца в сообществе. Добавка азота, напротив, снижает продукционные свойства инвайдера. Это связано с тем, что в это время высокий вклад в сообщество имеют другие мелкоклеточные диатомеи (Рисунок 4.5) и, поэтому, концентрация азота была относительно велика. Инвазийный вид *Chaetoceros minimus*, по-видимому, не может быть успешным конкурентом за азот по сравнению с другими мелкоклеточными диатомеями.

В конце весны 2014 года мелкоклеточная диатомея *Chaetoceros minimus* появилась в экспериментах вместе с другим видом вселенцем *Chaetoceros throndsenii* (20.05.2014 г.). Уравнение регрессии показывает влияние добавок азота и фосфора на рост *C. minimus*:

$$Wst \text{ (мг/м}^3\text{)} = 167,4 + 6,2 N + 12,4 P + 35,2 NP \text{ (41,4)}$$

где N – добавка азота;

P – добавка фосфора. В скобках указан доверительный интервал.

Из уравнения регрессии следует, что интенсивный рост инвазийного вида наблюдается при одновременной добавке азота и фосфора, но вклад фосфора в интенсификацию роста значительно выше, чем у азота. Это подтверждает ранее полученные данные, что фосфор играет существенную роль в повышении продукционных свойств этого вида [52]. На рисунке 4.10 показано, что вклад мелкоклеточный диатомей ничтожен, что указывает на низкую концентрацию азота, и это является причиной, почему в вышеприведенном уравнении реакция на добавку азота положительна.

Исходя из экспериментальных данных, можно предположить, что константа полунасыщения для процесса поглощения фосфора у *Chaetoceros minimus* будет сходна с таковой кокколитофориды *Emiliana huxleyi* [68] или даже превосходить её. Таким образом, для вида-вселенца *C. minimus*, по всей вероятности, конкурентом за фосфор является кокколитофориды *E. huxleyi*. Но более высокая потребность *C. minimus* в этом элементе минерального питания ограничивает распространение вида по акватории, в отличие от *E. huxleyi* [52]. Тем не менее, максимальная скорость роста ($2,85 \text{ сут}^{-1}$) вида-вселенца значительно выше, чем у кокколитофориды *E. huxleyi* ($1,55 \text{ сут}^{-1}$). Таким образом, вид может закрепиться при сложившихся для него благоприятных условиях (высокие концентрации фосфора), что наблюдается в эстуариях при впадении рек с высокой степенью эвтрофикации [248].

Очевидно, что с точки зрения физиологических стратегий эти виды нельзя отнести к видам-накопителям в связи с размерными ограничениями. Учитывая высокие значения максимальной удельной скорости роста, *Chaetoceros minimus* выступает по отношению к кокколитофориде как R-стратег с точки зрения экологической классификации и как MGR-стратег — физиологической классификации. *Chaetoceros thronsenii* следует отнести к S-стратегам по экологической классификации по сравнению остальными диатомеями и Affinity-стратегам по физиологической шкале. Что касается сравнения с кокколитофоридой, то по отношению к азоту этот инвазийный вид уступает в реализации экологической и физиологической стратегий. По отношению к

фосфору он представляется как более успешный Affinity- и S-стратег. Такие генетически обусловленные стратегии позволяют виду-инвайдеру успешно сосуществовать с кокколитофоридой во время их массового развития.

Выводы по шестой главе:

1. Учитывая особенности сезонной динамики, выделены экофизиологические свойства видов-вселенцев необходимые для закрепления в фитопланктонном сообществе северо-восточной части Черного моря. Для весны это максимальные скорости роста и небольшие размеры, для конца весны – начала лета необходимы малая константа полунасыщения и малые размеры клеток. В летний период инвазийный вид должен обладать способностью накапливать лимитирующий элемент питания, что относит его к крупноклеточным формам;

2. Новый для Черного моря инвазийный вид *Chaetoceros throndsenii* (Marino, Montresor et Zingone) Marino, Montresor et Zingone способен длительно сосуществовать с кокколитофоридой *Emiliana huxleyi*. Благоприятными условиями для его развития являются повышенные концентрации азота и фосфора при соотношении, близком соотношению Редфилда;

3. Мелкоклеточная диатомея *Chaetoceros minimus* (Levander) Marino, Giuffré, Montresor et Zingone фиксируется в прибрежной зоне. Экспериментальные исследования в накопительной культуре показали, что повышение концентраций фосфора приводит к интенсивному развитию вида-вселенца;

4. По экологической классификации *Chaetoceros minimus* стоит отнести к R-стратегам, *Chaetoceros throndsenii* — к S-стратегам. По физиологической классификации *C. minimus* является MGR-стратегом, а *C. throndsenii* – Affinity-стратегом.

ВЫВОДЫ

В ходе работы над диссертацией рассмотрены эколого-физиологические характеристики доминирующих видов фитопланктона северо-восточной части Черного моря. Результаты исследования подробно раскрывают положения, выносимые на защиту, в следующих выводах:

1. Доминирующие виды северо-восточной части Черного моря представлены тремя размерными и функциональными группами фитопланктона с характерным спектром морфологических и удельных продукционных свойств — мелкоклеточные диатомеи, кокколитофорида *Emiliana huxleyi* и крупноклеточные диатомеи;

2. Мелкоклеточные диатомеи показывали интенсивный рост при высоких концентрациях минерального питания с отношением азота к фосфору, близкому соотношению Редфилда. Кокколитофорида доминировали при небольшой концентрации азота и относительно высокой концентрации фосфора и при отношении концентраций этих элементов ниже соотношения Редфилда. Реакция крупноклеточных диатомеи на добавки элементов минерального питания сравнима с ошибкой эксперимента, что связано с высокой способностью клеток накапливать эти элементы, в природных условиях их цветение наблюдается при отношении азота к фосфору значительно выше соотношения Редфилда;

3. Годовая динамика фитопланктона может быть представлена как смена выявленных физиологических стратегий доминирующих видов фитопланктона: стратегия максимальной скорости роста (MGR – стратеги) (мелкоклеточные диатомеи) → стратегия минимальной константы полунасыщения (affinity-стратеги) (кокколитофорида) → стратегия максимального накопления (storage-стратеги) (крупноклеточные диатомеи);

4. Годовая динамика фитопланктона может быть выражена в виде смены экологических стратегий доминирующих видов фитопланктона: R-стратеги (мелкоклеточные диатомеи) → S-стратеги (кокколитофорида) → C'-стратеги

(крупноклеточные диатомеи). Также выделены виды переходного типа, которые занимают промежуточное положение между S- и C'-стратегам;

5. Предложенная гипотеза формирования длины цепочки как результата разности скоростей деления клеток и их разделения не противоречит экспериментальным результатам. Максимальная длина цепи наблюдается при отсутствии лимитирования процесса деления клеток, прежде всего, концентрацией фосфора. Количество клеток в цепи может служить показателем физиологического состояния популяции;

6. Инвазийный вид *Chaetoceros throndsenii* показывает высокие ростовые характеристики при высоких концентрациях азота и фосфора и при соотношении близком к соотношению Редфилда, а *Chaetoceros minimus* демонстрирует интенсивный рост при относительно высоких концентрациях фосфора и при низком соотношении азота к фосфору (значительно ниже соотношения Редфилда). По экологической классификации *C. minimus* стоит отнести к R-стратегам, *C. throndsenii* — к S-стратегам. По физиологической классификации *C. minimus* является MGR-стратегом, а *C. throndsenii* — affinity-стратегом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Апонасенко, А. Д. Роль удельной поверхности клеток в продуктивности фитопланктона / А. Д. Апонасенко, Л. А. Щур, В. Н. Лопатин // ДАН. – 2000. – Т. 375. – № 3. – С. 415-417.
2. Батурин Г.Н. Фосфор в океане и климат Земли / Г.Н. Батурин // Океанология. – 2001. – Т. 41. – № 1. – С.138-146.
3. Белогорская, Е. В. Распределение фитопланктона в Чёрном море / Е. В. Белогорская, Т. М. Кондратьева // В кн.: Исследования планктона Чёрного и Азовского морей. – К.: Наук. думка, 1965. – С. 36-58.
4. Богданова, А. К. Гидрологические условия проникновения средиземноморских видов планктона в Черное море/ А. К. Богданова, А. А. Шмелева // В кн.: Динамика вод и вопросы гидрохимии моря / В.А. Водяницкий (ред). – Киев: Наукова думка, 1967. – С. 156-166.
5. Богданова, А. К. О перемешивании верхнего и нижнего течения в Босфоре / А. К. Богданова, Д. М. Толмазин // В кн.: Динамика вод и вопросы гидрохимии моря / В.А. Водяницкий (ред). – Киев: Наукова думка, 1967. – С. 14-25.
6. Ведерников, В. И. Экспериментальное изучение зависимости скорости роста и фотосинтеза фитопланктона Черного моря от условий минерального питания / В. И. Ведерников, О. М. Сергеева, Б. В. Коновалов // В кн: Экосистемы пелагиали Черного моря / М. Е. Виноградов (ред.). – М.: Наука, 1980. – С. 140-157.
7. Вершинин, О. А. Сезонные изменения фитопланктона в районе мыса Большой Утриш Северо-Кавказского берега Черного моря в 2001-2002 гг. / О. А. Вершинин, А. А. Моручков, И. Н. Суханова, А. И. Камнев, С. Л. Паньков, С. Л. Мортон, Дж. С. Рамсделл // Океанология. – 2004. – Т. 44. – № 3. – С. 399-405.
8. Вершинин, О. А. Токсичные и вредные водоросли в прибрежных водах России / О. А. Вершинин, Т. Ю. Орлова // Океанология. – 2008. – Т. 48. – № 4. – С. 568-582.

9. Виноградов, М. Е. Экосистема Черного моря / М. Е. Виноградов, В.В. Сапожников, Э. А. Шушкина. – М.: Наука, 1992. – 112 с.
10. Георгиева, Е. Ю. Особенности развития фитопланктона поверхностных вод Черного моря в мае 2013 года / Е. Ю. Георгиева, Л. В. Стельмах // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014. – Т. 11. – С. 214-218.
11. Георгиева, Л. В. Видовой состав и динамика фитоценоза / Л. В. Георгиева // В кн.: Планктон Черного моря / А. В. Ковалева, З. З. Финенко (ред.). – Киев: Наукова думка, 1993. – С. 31-74.
12. Георгиева, Л. В. Фитопланктон проливов и прилежащих вод Средиземноморского бассейна: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.18 / Георгиева Людмила Викторовна. – Севастополь, 1979. – 23 с.
13. Георгиева, Л. В. Фитопланктон Черного моря: современное состояние и перспективы исследований / Л. В. Георгиева, Л. Г. Сеничкина // Экология моря. – 1996. – № 45. – С. 6-12.
14. Гительзон, И. И. Билюминесценция как гидрооптический и биологический фактор в море / И. И. Гительзон, О. Г. Бакланов, В. С. Филиминов, А. С. Артемкин, В. Ф. Шатохин // Труды МОИП. – 1965. – Т. 21. – С. 147-155.
15. Гутельмахер, Б. Л. Метаболизм планктона как единого целого: трофометаболические взаимодействия зоо- и фитопланктона / Б. Л. Гутельмахер. – Л.: Наука, 1986. – 155 с.
16. ГЭФ-ПРООН-ИМО Программа партнерства ГлоБалласт и МИО, 2009: Руководство по оценке статуса балластных вод в стране. Монографии программы ГлоБалласт № 17. – 36 с.
17. Зернова, В. В. Изменение количества фитопланктона в течение года в прибрежных водах северо-восточной части Черного моря / В. В. Зернова // В кн.: Экосистемы пелагиали Черного моря / М. Е. Виноградов (ред.). – М.: Наука, 1980. – С. 96-105.
18. Зернова, В. В. Сезонные изменения видовой структуры фитоценоза в северо-восточной части Черного моря / В. В. Зернова // В кн.: Экология морского фитопланктона / Г. И. Семина (ред.). – М.: АН СССР, 1981. – С. 43-76.

19. Зернова, В. В. Сезонные изменения фитоцена северо-восточной части Черного моря в 1978 г. / В. В. Зернова, Н. П. Незлин // Сезонные изменения черноморского планктона. – М.: Наука, 1983. – С. 12-34.
20. Иванов, А. И. Фитопланктон северо-западной части Черного моря / А. И. Иванов // В кн: Биология северо-западной части Черного моря – Киев: Наук. думка, 1967. – С. 59-75.
21. Иванов, А. И. Характеристика качественного состава фитопланктона Черного моря / А. И. Иванов // В кн: Исследование планктона Черного и Азовского морей – Киев: Наук. думка, 1965. – С. 17-35.
22. Ильяш, Л. В. Жизненные стратегии у морских планктонных микроводорослей автореф. дис. ... док. биол. наук: 03.00.18 / Ильяш Людмила Васильевна. – М.; 1998. – 49 с.
23. Кабанова, Ю. Г. Изучение минерального питания морского фитопланктона / Ю. Г. Кабанова // Океанология. – 1967. – Т. 7, №3. – С. 495-503.
24. Кабанова, Ю. Г. О культивировании в лабораторных условиях морских планктонных диатомовых и перидиниевых водорослей / Ю. Г. Кабанова // Тр. ИО АН СССР. – 1961. – Т. 47. – С. 203-216.
25. Киселев, И. А. Планктон морей и континентальных водоемов / И. А. Киселев. – Л.: Наука, 1969. – 657с. – 1 т.
26. Кольцова, Т. И. О количественной обработке проб фитопланктона. 1. Сравнение объемов выборок при исследовании различных структурных характеристик морского фитопланктона / Т. И. Кольцова, Н. Е. Лихачева, В. Д. Федоров // Биологические науки. – 1979. – №6. – С. 96-100.
27. Кривенко, О. В. Пространственная и временная изменчивость биомассы фитопланктона в Чёрном море за период 1948-2001 гг. / О. В. Кривенко, А. В. Пархоменко // Морской экологический журнал. – 2010. – Т. 9, №4. – С. 5-24.
28. Кузьмина, И. А. Сезонные изменения фитопланктона Новороссийской бухты Черного моря / И. А. Кузьмина // Рыбохоз. исслед. Планктона. Ч. 1. Океан. Краевые моря. – М.: ВНИРО, 1991. – С. 80-87.

29. Ланская, Л. А. Суточный ход деления клеток некоторых видов планктонных водорослей Черного моря в культуре / Л. А. Ланская // В кн: Биология и распределение планктона южных морей / В. Н. Грезе (ред.). – М.: Наука, 1967. – С. 16-22.

30. Ларионов, В. В. Пространственное распределение и сукцессионные смены видовых комплексов фитопланктона Баренцева моря: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.18 / Ларионов Виктор Витальевич. – Москва, 1993. – 33 с.

31. Макаревич, П. Р. Сезонные циклические процессы в прибрежных планктонных альгоценозах северных морей / П. Р. Макаревич, Е. И. Дружкова. – Ростов н/Д, ЮНЦ РАН, 2010. – 280 с.

32. Макаревич, П. Р. Планктонные альгоценозы эстуарных экосистем: Баренцево, Карское и Азовское моря / П. Р. Макаревич. – М.: Наука, 2007. – 223 с.

33. Максимов, В. Н. Многофакторный эксперимент в биологии / В. Н. Максимов // М.: Наука. – 1980. – С. 164-190.

34. Максимов, В. Н. Применение методов математического планирования эксперимента при отыскании оптимальных условий культивирования организмов / В. Н. Максимов, В.Д. Федоров. – М.: Изд-во МГУ, 1969. – 128 с.

35. Маргалев, Р. Облик биосферы / Р. Маргалев. – М.: Наука, 1992. – 215 с.

36. Матишов, Г. Г. Влияние изменений гидролого-гидрохимического режима Каспийского моря на развитие микроводорослей в прибрежной зоне / Г. Г. Матишов, А. Ш. Гасанов, Г. В. Ковалева // Доклады академии наук. – 2011. – Т. 403, №3. – С. 404-408.

37. Маштакова, Г. П. Сезонная динамика фитопланктона в восточной части Черного моря / Г. П. Маштакова // Труды АзЧерНИРО. – 1968. – № 27. – С. 52-59.

38. Микаэлян, А. С. Зимнее «цветение» *Nitzschia delicatula* в открытых водах Чёрного моря / А. С. Микаэлян, Д. А. Нестерова, Л. В. Георгиева // Зимнее

состояние экосистемы Чёрного моря: Материалы 21 рейса НИС «Витязь» (9 февр. – 8 апр. 1991). – М.: Наука, 1992. – С. 58-72.

39. Микаэлян, А. С. Развитие популяции кокколитофорид в Черном море: межгодовые и многолетние изменения / А. С. Микаэлян, В. А. Силкин, Л. А. Паутова // Океанология. – 2011. – Т. 51. – №1. – С. 45-53.

40. Миничева, Г. Г. Методические рекомендации по определению комплекса морфофункциональных показателей одноклеточных и многоклеточных форм водной растительности / Г. Г. Миничева, А. Б. Зотов, М. Н. Косенко. – Одесса, 2003. – 37 с.

41. Миничева, Г. Г. Показатели поверхности водорослей в структурно-функциональной оценке фитобентоса автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.17 / Миничева Галина Григорьевна. – Севастополь; 1989. – 19 с.

42. Миничева, Г. Г. Связь продукционных и морфологических параметров у пластинчатой водоросли *Porphyra leucosticta* Thur / Г. Г. Миничева // Экология моря. – 1991. – Т. 37. – С. 45-49.

43. Миркин, Б. М. Краткий курс общей экологии. Часть I: Экология видов и популяций: учебное пособие / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова. – Уфа: Изд-во БГПУ, 2011. – 206 с.

44. Михайловская, З. Н. Фитопланктон Новороссийской бухты и его вертикальное распределение / З. Н. Михайловская // Тр. Новорос. биост. – 1936. – Т. 2, №1. – С. 37-54.

45. Морозова-Водяницкая, Н. В. Темп и условия деления морских диатомовых водорослей в культурах / Н. В. Морозова-Водяницкая, Л. А. Ланская // Тр. Севаст. биол. ст. – 1959. – Т. 12. – С. 30-70.

46. Морозова-Водяницкая, Н. В. Фитопланктон Черного моря. Ч. 2 / Н. В. Морозова-Водяницкая // Тр. Севаст. биол. ст. – 1954. – Т. 8. – С. 11-99.

47. Нестерова Д. А. Фитопланктон. Открытые районы / Д. А. Нестерова // В кн: Северо-западная часть Черного моря: биология и экология / Ю. П. Зайцева, Б. Г. Александрова, Г. Г. Миничева (ред.). – Киев: Наукова Думка, 2006. – С. 175-208.

48. Нестерова, Д. А. Особенности сукцессий фитопланктона северо-западной части Черного моря / Д. А. Нестерова // Гидробиологический журнал. – 1987. – Т. 23. – № 1. – С. 16-21.
49. Пархоменко, А. В. Количественная оценка потребления фосфора микропланктоном в Черном море в зимний период / А. В. Пархоменко // Экология моря. – 2000. – Т. 51. – С. 14-19.
50. Пархоменко, А. В. Поглощение фосфатов различными размерными фракциями микропланктона в открытой части Чёрного моря / А. В. Пархоменко // Экология моря. – 2009. – Т. 77. – С. 5-10.
51. Паутова, Л. А. *Chaetoceros thronsdonii* (Bacillariophyta) – новый для Черного моря вид: рост в природных и экспериментальных условиях / Л. А. Паутова, В. А. Силкин, А. С. Микаэлян, Т. А. Лукашева // Альгология. – 2012. – Т. 22. – № 2. – С. 139-151.
52. Паутова, Л. А. Новый для черного моря вид *Chaetoceros minimus* (Bacillariophyta): природные наблюдения и экспериментальные исследования / Л. А. Паутова, В. А. Силкин, А. В. Лифанчук // Альгология. – 2013. – Т. 23. – № 2. – С. 202-216.
53. Паутова, Л. А. Структура планктонных фитоценов шельфовых вод северо-восточной части Черного моря в период массового развития *Emiliania huxleyi* в 2002-2005 гг. / Л. А. Паутова, А. С. Микаэлян, В. А. Силкин // Океанология. – 2007. – Т. 47. – № 3. – С. 408-417.
54. Паутова, Л. А. Структурно-функциональная организация фитопланктонного сообщества северо-восточной части Черного моря / Л. А. Паутова, В. А. Силкин, А. И. Абакумов, А. В. Лифанчук – в сб. ст.: Состояние экосистемы шельфовой зоны Черного и Азовского морей в условиях антропогенного воздействия. – Краснодар: Кубанский гос. ун-т, 2011. – С. 118-130.
55. Пицък, Г. К. Систематический состав фитопланктона / Г. К. Пицък // Основы биологической продуктивности Черного моря / В. Н. Грезе (общ. ред.) – Киев: Наук. думка, 1979. – С. 63-69.

56. Полякова, Т. В. Изменчивость фитопланктонного сообщества северо-восточной части Чёрного моря под влиянием естественных и антропогенных факторов / Т. В. Полякова, А. В. Полякова // Вопросы современной альгологии. – 2016. – Т. 12, №1. – С. 7. Режим доступа: <http://algology.ru/958>.
57. Прошкина-Лавренко, А. И. Диатомовые водоросли планктона Черного моря / А.И. Прошкина-Лавренко. – М., 1955. – 224 с.
58. Раменский, Л. Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии / Л. Г. Раменский // Сов. ботаника. – 1935. – № 4. – С. 25-42.
59. Розенберг, Г. С. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии: учебное пособие / Г. С. Розенберг, Д. П. Мозговой, Д. Б. Гелашвили – Самара: Самарский научный центр РАН, 2000. – 396 с.
60. Рыгалов, В. Е. Теоретико-экспериментальный анализ роста морских макрофитов (на примере *Ahnfeltia tobuchiensis*): автореф. дис. ... канд. физ.-мат. наук: 03.00.02 / Рыгалов Вадим Евгеньевич. – Красноярск, 1986. – 23 с.
61. Селифонова, Ж. П. Контроль судовых балластных вод как метод предотвращения биологического загрязнения морской среды / Ж. П. Селифонова. – Апатиты, 2010. – 87 с.
62. Сеничева, М. И. Необычно сильные вспышки развития крупноклеточных видов диатомовых водорослей в прибрежных водах г. Севастополя в 2007-2010 гг. (Чёрное море) / М. И. Сеничева // Морський екологічний журнал. – 2014. – Т. 13. – №4. – С. 50-56.
63. Сеничева, М. И. Необычное “цветение” в прибрежных водах г. Севастополя / М. И. Сеничева // Морська Гідробіологія. – 2010. – Т. 44. – №3. – С. 227-229.
64. Сеничкина, Л. Г. Фитопланктон Черного моря летом 1989 г.: Биомасса и её связь с гидрологическими условиями / Л. Г. Сеничкина, Л. В. Георгиева, Д. А. Нестерова и др. // В кн: Изменчивость экосистемы Черного моря: естественные и антропогенные факторы / М. Е. Виноградов (ред.). – М.: Наука, 1991. – С. 104-116.

65. Силкин, В. А. Биоэкологические механизмы в аквакультуре / В. А. Силкин, К. М. Хайлов. – Л.: Наука, 1988. – 230 с.
66. Силкин, В. А. Рост кокколитофориды *Emiliana huxleyi* (Lohmann) of Nau et Mohler в северо-восточной части Черного моря, лимитированный концентрацией фосфора / В.А. Силкин, Л. А. Паутова, А. С. Микаэлян // Альгология. – 2009. – Т. 19. – №2. – С. 135-144.
67. Силкин, В. А. Сосуществование черноморских и чужеродных видов в фитопланктоне северо-восточной части Черного моря. Анализ гипотез вселения / В. А. Силкин, А. И. Абакумов, Л. А. Паутова, А. С. Микаэлян, В. К. Часовников, Т. А. Лукашева // Российский Журнал Биологических Инвазий. – 2011. – № 3. – С. 24-35.
68. Силкин, В. А. Физиологические механизмы регуляции структуры морских фитопланктонных сообществ / В. А. Силкин, Л. А. Паутова, А. В. Лифанчук // Физиология растений. – 2013. – Т. 60. – № 4. – С. 574-581.
69. Стельмах, Л. В. Сезонные изменения скорости роста и лимитирование фитопланктона питательными веществами в прибрежных водах Черного моря в районе Севастополя / Л. В. Стельмах, В.И. Губанов, И. И. Бабич // Морський екологічний журнал. – 2004. – Т. III. – № 4. – С. 55-73.
70. Стельмах, Л. В. Скорость роста фитопланктона и его потребление микрозоопланктоном в период осеннего «цветения» *Emiliana huxleyi* в западной части Чёрного моря / Л. В. Стельмах, Е. А. Куфтаркова, И. И. Бабич // Морской экологический журнал. – 2013. – Т. 12, № 2. – С. 51-62.
71. Стельмах, Л. В. Эколого-физиологические основы биоразнообразия фитопланктона Черного моря / Л. В. Стельмах, И. М. Мансурова // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2012. – Т. 7. – С. 149-158.
72. Суханова, И. Н. Морфология межклеточных соединений у колониальных форм фитопланктона / И. Н. Суханова // В кн: Экология морского фитопланктона / Г. И. Семина (ред.). – М: АН СССР, 1981. – С. 76-89.
73. Суханова, И. Н. Видовой состав, распределение и суточные изменения фитопланктона Черного моря в октябре 1978 г. / И. Н. Суханова, Т. В. Беляева // В

кн: Экосистемы пелагиали Черного моря / М. Е. Виноградов (ред.). – М.: Наука, 1980. – С. 65-91.

74. Суханова, И. Н. Пространственное распределение и временные изменения черноморского фитопланктона в период весеннего "цветения" (март–апрель, 1988) / И. Н. Суханова, А. С. Микаэлян, Л. В. Георгиева // В кн: Исследования фитопланктона в системе мониторинга Балтийского моря и других морей СССР / И. Я. Агаровой, Е. Ю. Гупало (ред.). – М.: Наука, 1991. – С. 135-151.

75. Суханова, И. Н. Феномен массового развития кокколитофорид в поздне-осенний период в Черном море / И. Н. Суханова // Докл. РАН. – 1995. – Т. 340, № 4. – С. 256-259.

76. Суханова, И. Н. Фитопланктон открытых вод Черного моря (в поздневесенний период) / И. Н. Суханова, Л. В. Георгиева, А. С. Микаэлян и др. // В кн: Современное состояние экосистемы Черного моря – М.: Наука, 1987. – С. 86-97.

77. Теренько, Л. М. «Красные приливы» в Одесском заливе Чёрного моря / Л. М. Теренько, А. В. Курилов // Наук. зап. Терноп. пед. ун-ту. Сер. Біол. – 2001. – Т. 14, №3. – С. 160-162.

78. Теренько, Л. М. Фитопланктон. Прибрежная зона / Л. М. Теренко, Г. В. Теренько // В кн: Северо-западная часть Черного моря: биология и экология / Ю. П. Зайцева, Б. Г. Александрова, Г. Г. Миничева (ред.). – Киев: Наукова Думка, 2006. – С. 184-190.

79. Федоров, В. Д. Конкурентные отношения между морскими планктонными диатомовыми в моно- и смешанных культурах / В. Д. Федоров, Н. Г. Кустенко // Океанология. – 1972. – Т. 12. – № 1. – С.17-23.

80. Федоров, В. Д. О математическом планировании биологических экспериментов / В. Д. Федоров, В. Н. Максимов // Изв. АН СССР, сер биол. – 1966. – №6. – С. 864-877.

81. Федоров, В. Д. Роль адаптационных механизмов микроводорослей в осуществлении различных типов жизненных стратегий / В. Д. Федоров, Л. В. Ильяш // Гидробиологический журнал. – 1991. – Т. 27. – №5. – С. 3-10.

82. Финенко, З. З. Влияние неорганического фосфора на скорость роста диатомовых водорослей /З. З. Финенко, Д. И. Крупаткина-Аникина // В кн: Биологическая продуктивность южных морей / В. Н. Грезе (ред). – Киев: Наукова Думка, 1974. – С. 120-135.

83. Хайлов К. М. Экологическая физиология морских планктонных водорослей / К. М. Хайлов. – Киев: Наук. думка, 1971. – 205 с.

84. Шиганова, Т. А. Увеличение числа находок Средиземноморских видов в Черном море / Т. А. Шиганова, Э. И. Мусаева, Т. А. Лукашева, А. Н. Ступникова, Д. Н. Засько, Л. Л. Анохина, А. Е. Сивкович, В. И. Гагарин и Ю. В. Булгакова // Российский Журнал Биологических Инвазий. – 2012. – № 3. – С. 61-99.

85. Шушкина, Э. А. Распределение мезозoopланктона и структурно-функциональный анализ пелагических сообществ открытых районов Черного моря зимой 1991 г. / Э. А. Шушкина, М. Е. Виноградов, Г. Г. Николаева, Э. И. Мусаева // Зимнее состояние экосистемы Чёрного моря: Материалы 21 рейса НИС «Витязь» (9 февр. – 8 апр. 1991). – М.: Наука, 1992. – С. 119-130.

86. Якубенко, В. Г. Внутригодовая изменчивость потоков импульса, тепла, соли и плавучести через поверхность моря в северо-восточной части Черного моря / В. Г. Якубенко // В сб: Комплексные исследования Черного моря / Н. В. Есин, Б. С. Ломазов (ред). – М: Научный мир, 2011. – С. 75-85.

87. Ясакова, О. Н. Современное состояние фитопланктона в бухтах городов Анапы и Геленджика, Чёрное море / О. Н. Ясакова // Вестник Южного научного центра. – 2014. – Т. 10, №1. – С. 35-48.

88. Ясакова, О. Н. Фитопланктон северо-восточной части Черного моря: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 25.00.28 / Ясакова Ольга Николаевна. – Мурманск, 2013. – 27 с.

89. AlgaeBase [Электронный ресурс]. Режим доступа: www.algaebase.org.

90. Atkins, W. R. G. The phosphate content of fresh and salt waters in its relationship to the growth of the algal plankton / W. R. G. Atkins // J. Mar. Biol. Assoc. UK. – 1923. – Vol. 13. – № 1. – P. 119-150.

91. Baker, K. M. Urease gene sequences from algae and heterotrophic bacteria in axenic and nonaxenic phytoplankton cultures / K. M. Baker, C. J. Gobler, J. L. Collier // *J. Phycol.* – 2009. – Vol. 45. – P. 625-634.
92. Banse, K. Cell volumes, maximal growth rates of unicellular algae and ciliates, and the role of ciliates in the marine pelagial / K. Banse // *Limnol. Oceanogr.* – 1982. – Vol. 27. – P. 1059-1071.
93. Barton, A. D. On the roles of cell size and trophic strategy in North Atlantic diatom and dinoflagellate communities / A. D. Barton, Z. V. Finkel, B. A. Ward, D. G. Johns, and M. J. Follows // *Limnol. Oceanogr.* – 2013. – Vol. 58. – P. 254-266.
94. Barton, A. D. Patterns of diversity in marine phytoplankton / A. D. Barton, S. Dutkiewicz, G. Flierl, J. Bragg, M. J. Follows // *Science.* – 2010. – Vol. 327. – P. 1509-1511.
95. Beardall, J. Allometry and stoichiometry of unicellular, colonial and multicellular phytoplankton / J. Beardall, D. Allen, J. Bragg, Z. V. Finkel, K. J. Flynn, A. Quigg, T. A. V. Rees, A. Richardson, J. A. Raven // *New Phytol.* – 2009. – Vol. 181. – № 2. – P. 295-309.
96. Beardall, J. Approaches for determining phytoplankton nutrient limitation / J. Beardall, E. Young and S. Roberts // *Aquat. Sci.* – 2001. – Vol. 63. – P. 44-69.
97. Behrenfeld, M. J. Climate-driven trends in contemporary ocean productivity / M. J. Behrenfeld, R. T. O'Malley, D. A. Siegel, C. R. McClain, J. L. Sarmiento, G. C. Feldman, A. J. Milligan, P. G. Falkowski, R. M. Letelier, E. S. Boss // *Nature.* – 2006. – Vol. 444. – P. 752-755.
98. Behrenfeld, M. J. Widespread iron limitation of phytoplankton in the south Pacific Ocean / M. J. Behrenfeld, Z. S. Kolber // *Science.* – 1999. – Vol. 283. – P. 840-843.
99. Bender, S. J. Coupled effects of light and nitrogen source on the urea cycle and nitrogen metabolism over a diel cycle in the marine diatom *Thalassiosira pseudonana* / S. J. Bender, M. S. Parker, E. V. Armbrust // *Protist.* – 2012. – Vol. 163. – P. 232-251.

100. Benitez-Nelson, C. R. The biogeochemical cycling of phosphorus in marine systems / C. R. Benitez-Nelson // *Earth Sci. Rev.* – 2000. – Vol. 51. – P. 109-135.
101. Bernard, C. Y. Contribution of riverine nutrients to the silicon biogeochemistry of the global ocean – a model study / C. Y. Bernard, H. H. Durr, C. Heinze, J. Segschneider and E. Maier-Reimer // *Biogeosciences Discuss.* – 2009. – № 6. – P. 1091-1119.
102. Beusen, A. H. W. Estimation of global river transport of sediments and associated particulate C, N, and P / A. H. W. Beusen, A. L. M. Dekkers, A. F. Bouwman, W. Ludwig, and J. Harrison // *Global Biogeochem. Cycles.* – 2005. – V. 19. – GB4S05.
103. Bidle, K. D. Accelerated dissolution of diatom silica by marine bacterial assemblages / K. D. Bidle and Azam F. // *Nature.* – 1999. – № 397. – P. 508-512.
104. Bjorkman, K. Bioavailability of inorganic and organic phosphorus compounds to natural assemblages of microorganisms in Hawaiian coastal waters / K. Bjorkman and D. M. Karl // *Mar.Ecol.Prog.Ser.* – 1994. – № 111. – P. 265-273.
105. Black Sea Phytoplankton checklist [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://phyto.bss.ibss.org.ua>
106. Blasco, D. Effect of ammonium on the regulation of nitrate assimilation in natural phytoplankton populations / D. Blasco and H. L. Conway // *J. exp. mar. Biol. Ecol.* – 1982. – № 61. – P. 157-168.
107. Bodeanu, N. Algal blooms in Romanian Black Sea waters in the last two decades of the XXth century / N. Bodeanu // *Cercetari marine. I.N.C.D.M. N.* – 2002. – Vol. 34. – P. 7-22.
108. Brown, C. W. Coccolithophorid blooms in the global ocean / C. W. Brown, J. A. Yoder // *J. Geo. Res.* – 1994. – Vol. 99. – P. 7467-7482.
109. Bruland, K. W. Complexation of zinc by natural organic ligands in the central North Pacific / K. W. Bruland // *Limnol. Oceanogr.* – 1989. – № 34. – P. 269-285.

110. Brun, P. Ecological niches of open ocean phytoplankton taxa / P. Brun, M. Vogt, M. R. Payne, N. Gruber, C. J. O'Brien, E. T. Buitenhuis, C. Le Quere, K. Leblanc, Y.-W. Luo // *Limnol. Oceanogr.* – 2015. – Vol. 60, №3. – p.1020-1038.
111. Brzezinski M. A. Silicon availability and cell cycle progression in marine diatoms / M. A. Brzezinski R. J., Olson and S. W. Chisholm // *Marine Ecology Progress Series.* – 1990. – Vol. 67. – P. 83-96.
112. *Chaetoceros minimus* (Levander) Marino, Giuffré, Montresor et Zingone 1991
Режим доступа:
http://www.smhi.se/oceanografi/oce_info_data/plankton_checklist/diatoms/chaetoceros_minimus.htm.
113. Clark, L. L. Marine organic phosphorus cycling: Novel insights from nuclear magnetic resonance / L. L. Clark, K. E. Ingall, R. Benner // *Am. J. Sci.* – 1999. – Vol. 2999. – P. 724-737.
114. Cloern, J. E. Phytoplankton community ecology: Principles applied in San Francisco Bay/ J. E. Cloern, R. Dufford // *Mar.Ecol. Prog. Ser.* – 2005. – Vol. 285. – P. 11-28.
115. Cokacar, T. Satellite-detected early summer coccolithophore blooms and their interannual variability in the Black Sea / T. Cokacar, T. Oguz, N. Kubilay // *Deep-Sea Research I.* – 2004. – Vol. 51. – P. 1017-1031.
116. Collos, Y. Acclimation and toxicity of high ammonium concentrations to unicellular algae / Y. Collos, P. Harrison // *Mar.Pol.Bull.* – 2014. – V 80, №1-2. – P. 8-23.
117. Conley, D. J. Biogenic silica, in: *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments: Biological Methods and Indicators* / D. J. Conley and C. L. Schelske // *Kluwer Academic Press.* – 2001. – № 3. – P. 281-293.
118. Conley, D. J. Deforestation causes increased dissolved silicate losses in the Hubbard Brook Experimental Forest / D. J. Conley, G. E. Likens, D. C. Buso, L. Saccone, S. W. Bailey and C. E. Johnson // *Glob. Change Biol.* – 2008. – № 14. – P. 2548-2554.

119. Conley, D. J. Riverine contribution of biogenic silica to the oceanic silica budget / D. J. Conley // *Limnol. Oceanogr.* – 1997. – № 42. – P. 774-777.
120. Connell, J. H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs / J. H. Connell // *Science.* – 1978. – Vo. 199. – P. 1304-1310.
121. Cotner, J. B. Small players, large role: microbial influence on biogeochemical processes in pelagic aquatic / J. B. Cotner and B. A. Biddanda // *Ecosystems Ecosystems.* – 2002. – № 5 – P. 105-121.
122. Cotner, J. B. Uptake of dissolved inorganic and organic phosphorus compounds by phytoplankton and bacterioplankton / J. B. Cother and R. G. Wetzel // *Limnol. Oceanogr.* – 1992. – № 37. – P 232-243.
123. D'Hondt, S. Organic carbon fluxes and ecological recovery from the cretaceous–tertiary mass extinction / S. D'Hondt, P. Donaghay, J. Zachos, D. Luttenberg, M. Lindinger // *Science.* – 1998. – Vol. 282. – P.276-279.
124. Dale, T. Seasonal development of phytoplankton at a high latitude oceanic site / T. Dale, F. Rey, B. R. Heimdal // *Sarsia.* – 1999. – Vol. 84. – P. 419-435.
125. De Baar, H. J. W. Von Liebig's law of the minimum and plankton ecology (1899–1991) / H. J. W. De Baar // *Prog. Oceanogr.* – 1994. – № 33. – P. 347-386.
126. Del Amo Y. The chemical form of dissolved Si taken up by marine diatoms / Y. Del Amo and M. A. Brzezinski // *J Phycol.* – 1999. – № 35. – P. 1162-1170.
127. Delaney, M. L. Phosphorus accumulation in marine sediments and the oceanic phosphorus cycle / M. L. Delaney // *Global Biogeochem. Cycles.* – 1998. – V. 12, № 4. – P. 563-572.
128. DeMaster, D. J. The accumulation and cycling of biogenic silica in the Southern Ocean: revisiting the marine silica budget / D. J. DeMaster // *Deep-Sea Res. Pt. II* – 2002. – № 49. – P. 3155-3167.
129. Domingues, R. B. Ammonium, nitrate and phytoplankton interactions in a freshwater tidal estuarine zone: potential effects of cultural eutrophication / R. B. Domingues, A. B. Barbosa, U. Sommer, H. M. Galvao // *Aquat Sci.* – 2011. – № 73. – P. 331-343.

130. Droop, M. R. Comments on the Davis/Breitner/Harrison model for silicon uptake and utilization by diatoms / M. R. Droop // *Limnol. Oceanogr.* – 1978. – Vol. 23. – P. 383-385.
131. Droop, M. R. Some thoughts on nutrient limitation in algae / M. R. Droop // *J. Phycol.* – 1973. – Vol. 9. – P. 264-272.
132. Droop, M. R. The nutrient status of algae cells in continuous culture / M. R. Droop // *J. Mar. Biol. Assoc. UK.* – 1974. – Vol. 54. – P. 825-855.
133. Droop, M. R. Vitamin B₁₂ and marine ecology, IV: the kinetics of uptake growth and inhibition in *Monochrysis lutheri* / M. R. Droop // *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* – 1968. – Vol. 48. – P. 689-733.
134. Duarte, C. M. Size plasticity of freshwater phytoplankton: implications for community structure / C. M. Duarte, S. Augusti, D. E. Jr. Canfield // *Limnol. Oceanogr.* – 1990. – Vol. 35. – P. 1846-1851.
135. Dugdale, R. C. The role of a silicate pump in driving new production / R. C. Dugdale, F. P. Wilkerson and H. J. Minast // *Deep-Sea Research.* – 1995. – V. 42, № 5. – P. 697-719,
136. Dugdale, R. C. The role of ammonium and nitrate in spring bloom development in San Francisco Bay / R.C. Dugdale, F. P. Wilkerson, V. E. Hogue, A. Marchi // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* – 2007. – № 73. – P. 17-29.
137. Egge, J. K. Blooms of phytoplankton including *Emiliania huxleyi* (Haptophyta). Effects of nutrient supply in different N:P ratios / J. K. Egge, B. R. Heimdal // *Sarsia.* – 1994. – Vol. 79. – P. 333-348.
138. Elliot, J. A. Exploring the potential of the PROTECH model to investigate phytoplankton community theory / J. A. Elliot, C. S. Reynolds, A. E. Irish, P. Tett // *Hydrobiologia.* – 1999. – Vol. 414. – P. 37-43.
139. Eppley, R. Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean / R. Eppley and B. J. Peterson // *Nature.* – 1979. – № 282. – P. 677-679.

140. Eppley, R. W. Growth rates of marine phytoplankton: Correlation with light absorption by cell chlorophyll a / R. W. Eppley, P. R. Sloan // *Physiol. Plant.* – 1966. – Vol. 19. – P. 47-59.
141. Eppley, R. W. Studies of nitrate reductase in marine phytoplankton / R. Eppley, J. L. Coatsworth, L. Solorzano // *Limnol. Oceanogr.* – 1969 a. – № 14. – P. 194-205.
142. Esin, N. V. Mathematical model of late Pleistocene and Holocene transgressions of the Black Sea / N. V. Esin, V. Yanko-Hombach, O. N. Kukleva // *Quaternary International.* – 2010. – Vol. 225. – P. 180-190.
143. Falkowski, P. G. Biogeochemical controls and feedbacks on ocean primary production / P. G. Falkowski, R. Barber, V. Smetacek // *Science.* – 1998. – Vol. 281. – P. 200-206.
144. Falkowski, P. G. Mix and match: how climate selects phytoplankton / P. G. Falkowski, M. J. Oliver // *Nat Rev Microbiol.* – 2007. – Vol. 5. – P. 813-819.
145. Falkowski, P. G. Rationalizing elemental ratios in unicellular algae / P. G. Falkowski // *Journal of Phycology.* – 2000. – Vol. 36. – P. 3-6.
146. Falkowski, P. G. The evolution of modern eukaryotic phytoplankton / P. G. Falkowski, M. E. Katz, A. H. Knoll, A. Quigg, J. A. Raven, O. Schofield, F. J. R. Taylor // *Science.* – 2004. – Vol. 305. – P. 354-360.
147. Faul, K. L. Phosphorus distribution in sinking oceanic particulate matter / K. L. Faul, A. Paytan, M. L. Delaney // *Mar. Chem.* – 2005. – Vol. 97. – P. 307-333.
148. Fernandez, C. Assimilation and regeneration of inorganic nitrogen in a coastal upwelling system: ammonium and nitrate utilization / C. Fernandez, L. Fariás // *Mar Ecol Prog Ser.* – 2012. – Vol. 451. – P. 1-14.
149. Field, C. B. Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components / C. B. Field, M. J. Behrenfeld, J. T. Randerson, P. Falkowski // *Science.* – 1998. – Vol. 281. – P. 237-240.
150. Finkel, Z. V. A universal driver of macroevolutionary change in the size of marine phytoplankton over the Cenozoic / Z. V. Finkel, J. Sebbo, S. Feist-Burkhardt, A.

J. Irwin, M. E. Katz, O. M. E. Schofield, P. G. Falkowski // Proc. Natl Acad. Sci. USA. – 2007. – Vol. 104. – № 51. – P. 20416-20420.

151. Finkel, Z. V. Climatically driven macroevolutionary patterns in the size of marine diatoms over the Cenozoic / Z. V. Finkel, M. E. Katz, J. D. Wright, O. M. E. Schofield, P. G. Falkowski // Proc. Natl Acad. Sci. USA. – 2005. – Vol. 102. – P. 8927-8932.

152. Finkel, Z. V. Environmental control of diatom community size structure varies across aquatic ecosystems / Z. V. Finkel, C. J. Vaillancourt, A. J. Irwin, E. D. Reavie, J. P. Smol // Proc. R. Soc. B. – 2009. – Vol. 276. – P. 1627-1634.

153. Finkel, Z. V. Light absorption and size scaling of light-limited metabolism in marine diatoms / Z. V. Finkel // Limnol. Oceanogr. – 2001. – Vol. 46. – P. 86-94.

154. Finkel, Z. V. Phytoplankton in a changing world: cell size and elemental stoichiometry / Z. V. Finkel, J. Beardall, K. J. Flynn, A. Quigg, T. V. Rees, J. A. Raven // J. Plankton Res. – 2010. – Vol. 32. – P. 119-137.

155. Follmi, K. B. The phosphorus cycle, phosphogenesis, and marine phosphate-rich deposits / K. B. Follmi // Earth-Science Reviews. – 1996. – v. 40. – P. 55-124.

156. Geider, R. J. Redfield revisited: variability of C[*ratio*]N[*ratio*]P in marine microalgae and its biochemical basis / R. J. Geider, J. La Roche // European Journal of Phycology. – 2002. – Vol. 37. – № 1. – P. 1-17.

157. Genitsaris, S. Airborne microeukaryote colonists in experimental water containers: diversity, succession, life histories and established food webs / S. Genitsaris, M. Moustaka-Gouni, K. A. Kormas // Aquat. Microbiol. Ecol. – 2011. – Vol. 62. – P. 139-152.

158. Gensemer, R. W. Comparative effects of pH and aluminium on silica-limited population of *Asterionella ralfsii* var *americana* (Bacillariophyceae) / R. W. Gensemer, R. E. H. Smith, H. C. Duthie // J. Phycol. – 1993. – Vol. 29. – P.35-44.

159. Glibert, P. Long-term changes in nutrient loading and stoichiometry and their relationships with changes in the food web and dominant pelagic fish species in

the San Francisco Estuary, California / P. Glibert // *Rev. Fish. Sci.* – 2010. – Vol. 18. – P. 211-232.

160. Grimm, J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory / J. P. Grimm // *Am.Nat.* – 1977. – Vol. 111. – P. 1169-1194.

161. Guildford, S. J. Total nitrogen, total phosphores, and nutrient limitation in lakes and ocean: Is there a common relationship? / S.J. Guildford, R.E. Hecky // *Limnol. Oceanogr.* – 2000. – V. 45. – P. 1213-1223.

162. Hansen, B. The size ration between planktonic predators and their prey / B. Hansen, P. K. Bjornsen, P. J. Hansen // *Limnol. Oceanogr.* – 1994. – Vol. 39. – P. 395-403.

163. Hansen, B. Zooplankton grazing and growth: Scaling within the 2–2000 mm body size range / B. Hansen, P. K. Bjornsen, P. J. Hansen // *Limnol. Oceanogr.* – 1997. – Vol. 42. – P. 687-704.

164. Harris, G. P. Temporal and spatial scales in phytoplankton ecology. Mechanisms, methods, models, and management / G. P. Harris // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 1980. – Vol 37. – P. 877-900.

165. Hecky, R. E. Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments: A review of recent evidence on the effects of enrichment / R. E. Hecky, P. Kilham // *Limnol. Oceanogr.* – 1988. – V. 33, № 2. – P. 796-822.

166. Howarth, R. Coupled biogeochemical cycles: eutrophication and hypoxia in temperate estuaries and coastal marine ecosystems / R. Howarth, F. Chan, D. J. Conley, J. Garnier, S. C. Doney, R. Marino, G. Billen // *Frontiers in Ecology and the Environment.* – 2011. – Vol. 9. – P. 18-26.

167. Howarth, R. W. Nitrogen as the limiting nutrient for eutrophication in coastal marine ecosystems: Evolving views over three decades / R. W. Howarth, R. Marino // *Limnol. Oceanogr.* – 2006. – Vol. 51. – № 2. – P. 364–376.

168. Huisman, J. Fundamental unpredictability in multispecies competition / J. Huisman, .F. J. Weissing // *Am. Nat.* – 2001. – Vol. 157. – P. 488-494.

169. Humborg, C. Silicon retention in river basins: Far-reaching effects on biogeochemistry and aquatic food webs in coastal marine environments / C. Humborg, D. J. Conley, L. Rahm, F. Wulff, A. Cociasu and V. Ittekkot // *Ambio*. –2000. – Vol. 29. – P. 45-50.
170. Irwin, A. J. Scaling-up from nutrient physiology to the size structure of phytoplankton communities / A. J. Irwin, Z. V. Finkel, O. M. E. Schofield, G. Falkowski // *PJ. Plankton Res.* – 2006. – Vol. 28. – P. 459-471.
171. Jassby, A. D. A quantitative measure of succession rate and its application to the phytoplankton of lakes / A. D. Jassby, C. R. Goldman // *Am. Nat.*–1974. – Vol. 108. – P. 688-693.
172. Jeong, H. J. Growth, feeding and ecological roles of the mixotrophic and heterotrophic dinoflagellates in marine planktonic food webs / H. J. Jeong, Y. D. Yoo, J. S. Kim, K. A. Seong, N. S. Kang, T. H. Kim // *Ocean Sci. J.* – 2010. – Vol. 45. – P. 65-91.
173. Jezequel, V. M. Silicon metabolism in diatoms: implications for growth / V. M. Jezequel, M. Hildebrand, M. A. Brzezinski // *J Phycol.* – 2000. – Vol. 36. – P. 821-840.
174. Jiang, L. Adaptive evolution of phytoplankton cell size / L. Jiang, O. M. E. Schofield, P. G. Falkowski // *Am. Nat.* – 2005. – Vol. 166. – P. 496-505.
175. Karl D. M. MAGIC: A sensitive and precise method for measuring dissolved phosphorus in aquatic environments / D. M. Karl and G. Tien // *Limnol. Oceanogr.* – 1992. – Vol. № 37. – P. 105-116.
176. Karl, D. M. Ecological nitrogen-to-phosphorus stoichiometry at station ALOHA / D. M. Karl, K. M. Bjorkman, J. E. Dore, L. Fujieki, D. V. Hebel, T. Houlihan, R. M. Letelier and L. M. Tupas // *Deep-Sea Research II.* – 2001. – Vol. 48. – P. 1529-1566.
177. Keller, M. D. Media for the culture of oceanic ultraphytoplankton / M. D. Keller, R. C. Selvin, W. Claus, R.R.L. Guillard // *J. Phycol.* – 1987. – Vol. 23. – P. 633-638.

178. Key, T. Cell size trade-offs govern light exploitation strategies in marine phytoplankton / T. Key, A. McCarthy, D. A. Campbell, C. Six, S. Roy, Z. V. Finkel // *Environmental Microbiology*. – 2010. – Vol. 12. – № 1. – P. 95-104.

179. Kling, H. J. *Asterionella formosa* Ralfs: the process of rapid size reduction and its possible ecological significance / H. J. Kling // *Diatom Res.* – 1993. – Vol. 8. – P. 475-479.

180. Kopelevich, O. Satellite monitoring of coccolithophore blooms in the Black Sea from ocean color data / V. Burenkov, S. Sheberstov, S. Vazyulya, M. Kravchishina, L. Pautova, V. Silkin, V. Artemiev, A. Grigoriev // *Remote Sensing of Environment*. – 2014. – Vol. 146. – P. 113-123.

181. Krause, J. W. Increased kinetic efficiency for silicic acid uptake as a driver of summer diatom blooms in the North Pacific subtropical gyre / J. W. Krause, M. A. Brzezinski, T. A. Villareal, C. Wilson // *Limnol. Oceanogr.* – 2012. – Vol. 57. – № 4. – P. 1084-1098.

182. Krom, M. D. Why is the Eastern Mediterranean P limited? / M. D. Krom, K-C Emeis, P. Van-Cappellan // *Progress in Oceanography*. – 2010. – Vol. 85. – P. 236-244.

183. Kudela, R. M. Nutrient regulation of phytoplankton productivity in Monterey Bay, California / R. M. Kudela & R. C. Dugdale // *Deep-Sea Res.* – 2000. – Vol. 47 – P. 1023-1053.

184. Kuenzler, E. J. Rate of phosphate uptake by *Phaeodactylum tricorutum* / E. J. Kuenzler, B. H. Ketchum // *Biol. Bull.* – 1962. – Vol. 123. – P. 134-145.

185. Labry, C. Phytoplankton and bacterial alkaline phosphatase activities in relation to phosphate and DOP availability within the Gironde plume waters (Bay of Biscay) / C. Labry, D. Delmas & A. Herbland // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* – 2005. – Vol. 318. – P. 213-225.

186. Lagus, A.; Species-specific differences in phytoplankton responses to N and P enrichments and the N:P ratio in the Archipelago Sea, northern Baltic Sea / A. Lagus, J. Suomela, G. Weithoff, K. Heikkila, H. Helminen, J. J. Sipura // *Plankton Res.* – 2004. – Vol. 26. – P. 779-798.

187. Laws, E. A. Temperature effects on export production in the open ocean / E. A. Laws, P. G. Falkowski, W. O. J. Smith, H. Ducklow, J. J. McCarthy // *Global Biogeochem. Cycles.* – 2000. – Vol. 14. – P. 1231-1246.
188. Lessard, E. J. Nitrate : phosphate ratios and *Emiliania huxleyi* blooms / E. J. Lessard, A. Merico, T. Tyrrell // *Limnol. Oceanogr.* – 2005. – Vol. 50. – P. 1020-1024.
189. Lewis, W. M. Jr. Analysis of succession in a tropical phytoplankton community and a new measure of succession rate / W. M. Jr. Lewis // *Am. Nat.* – 1978. – Vol. 112. – P. 401-414.
190. Li, W. K. W. Macroecological patterns of phytoplankton in the northwestern North Atlantic Ocean / W. K. W. Li // *Nature.* – 2002. – Vol. 419. – P. 154-157.
191. Lindenschmidt, K. The effect of water column mixing on phytoplankton succession, diversity and similarity / K. Lindenschmidt, I. Chorus // *J. Plank. Res.* – 1998. – Vol. 20. – № 10. – P. 1927-1951.
192. Litchman, E. Contrasting size evolution in marine and freshwater diatoms / E. Litchman, C. A. Klausmeier, K. Yoshiyama // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* – 2009. – Vol. 106. – P. 2665-2670.
193. Litchman, E. Photosynthetic and growth responses of three freshwater algae to phosphorus limitation and daylength / E. Litchman, D. Steiner, P. Bossard // *Freshw. Biol.* – 2003. – Vol. 48. – P. 2141-2148.
194. Litchman, E. The role of functional traits and trade-offs in structuring phytoplankton communities: Scaling from cellular to ecosystem level / E. Litchman, C. A. Klausmeier., O.M. Schofield, P. G. Falkowski // *Ecol. Lett.* – 2007. – Vol. 10 – P. 1170-1181.
195. Litchman, E. Trait-based community ecology of phytoplankton / E. Litchman, C. A. Klausmeier // *An. Rev. Ecol., Evol., System.* – 2008. – Vol. 39. – P. 615-639.

196. Locke, A. Ballast water exchange as a means of controlling dispersal of freshwater organisms by ships / A. Locke, D. M. Reid, H. C. van Leeuwen, W. G. Sprules, J. T. Carlton // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 1993. – Vol. 50. – P. 2086-2093.
197. Locke, A. Effectiveness of mid-ocean exchange in controlling freshwater and coastal zooplankton in ballast water / A. Locke, D. M. Reid, W. G. Sprules, J. T. Carlton, H. C. van Leeuwen // *Can., Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* – 1991. – Vol. 1822. – P. 1-93.
198. Loebel, M. Physiological basis for high resistance to photoinhibition under nitrogen depletion in *Emiliana huxleyi* / M. Loebel, A. M. Cockshutt, D. A. Campbell, Z. V. Finkel // *Limnol. Oceanogr.* – 2010. – Vol. 55. – № 5. – P. 2150-2160.
199. Lopez-Sandoval, D. C. Organic carbon exudation in marine phytoplankton: dependence on cell size and taxon / D. C. Lopez-Sandoval, T. Rodríguez–Ramos, P. Cermeno, E. Maranon // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 2013. – Vol. 477. – P. 53-60.
200. Lopez-Sandoval, D. C. Photosynthesis and respiration in marine phytoplankton: Relationship with cell size, taxonomic affiliation, and growth phase / D. C. Lopez-Sandoval, T. Rodríguez–Ramos, P. Cermeno, C. Sobrino, E. Maranon // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* – 2014. – Vol. 457. – P. 151-159.
201. Malone, T. C. Scales of nutrient-limited phytoplankton productivity in Chesapeake Bay / T. C. Malone, D. J. Conley, T. E. Fisher, P. M. Glibert, L. W. Harding, K. G. Sellner. // *Estuaries.* – 1996. – Vol. 19. –P. 371-385.
202. Maranon, E. Cell size as a key determinant of phytoplankton metabolism and community structure / E. Maranon // *Annu. Rev. Mar. Sci.* – 2015. – Vol. 7. – P. 241-264.
203. Margalef, R.. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment / R.. Margalef // *Oceanol. Acta.* – 1978. – Vol. 1. – P. 493-509.
204. Marino, D. An electron microscope investigation on *Chaetoceros minimus* (Levander) comb. nov. and new observations on *C. thronsdonii* (Marino et al.) comb. nov. / D. Marino, G. Giuffre, M. Montresor, A. Zingone // *Diatom. Res.* – 1991. – Vol. 6. – P. 317-326.

205. Mehnert, G. Competitiveness of invasive and native cyanobacteria from temperate freshwaters under various light and temperature conditions / G. Mehnert, F. Leunert, S. Cires, K. D. Johnk, J. Erucker, B. Nixdorf, C. Wiedner // *J. Plan. Res.* – 2010. – Vol. 32. – № 7. – P. 1009-1021.

206. Menden-Deuer, S. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton / S. Menden-Deuer, E. J. Lessard // *Limnol. Oceanogr.* – 2000. – Vol. 45. – № 3. – P. 569-579.

207. Mikaelyan, A. S. Alternation of diatoms and coccolithophores in the northeastern Black sea: a response to nutrient changes / A. S. Mikaelyan, L. A. Pautova, V. K. Chasovnikov, S. A. Mosharov, V. A. Silkin // *Hydrobiologia.* – 2015. – Vol. 755, №1. – P. 89-105.

208. Mikaelyan, A. S. Summer bloom of coccolithophorids in the northeastern Black sea / A. S. Mikaelyan, L. A. Pautova, I. N. Sukhanova, S. I. Pogosyan // *Oceanology.* – 2005. – Vol. 45. – P. 127-138.

209. Mikaelyan, A. S. Winter bloom of the diatom *Nitzschia delicatula* in the open waters of the Black Sea / A. S. Mikaelyan // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1995. – Vol. 129. – №1 3. – P. 241-251.

210. Milliman, J. D. Production and accumulation of calcium carbonate in the ocean: budget of a non-steady state / J. D. Milliman // *Glob. Biogeochem. Cycles.* – 1993. – Vol. 7. – P. 927-957.

211. Moncheva, S. Phytoplankton blooms in Black sea and mediterranean coastal ecosystems subjected to anthropogenic eutrophication: similarities and differences / S. Moncheva, O. Gotsis-Skretas, K. Pagou, A. Krastev // *Estuarine, Coastal and Shelf Science.* – 2001. – Vol. 53. – P. 281-295.

212. Mopper, K. Photochemistry and the cycling of carbon, sulfur, nitrogen and phosphorus / K. Mopper, D. J. Kieber // In: Hansell DA, Carlson C (eds) *Biogeochemistry of dissolved organic matter.* Academic Press, New York. –2002. – P. 455-507.

213. Nelson, D. M. Cycling of organic carbon and biogenic silica in the Southern Ocean: estimates of water-column and sedimentary fluxes on the Ross Sea

continental shelf / D. M. Nelson, D. J. DeMaster, R. B. Dunbar, W. O. Jr. Smith // *J Geophys Res.* – 1996. – Vol. 101. – P. 18519-18532.

214. Nelson, D. M. Production and dissolution of biogenic silica in the ocean – revised global estimates, comparison with regional data and relationship to biogenic sedimentation / D. M. Nelson, P. Treguer, M. A. Brzezinski, A. Leynaert, B. Queguiner // *Global Biogeochem.* – 1995. – Vol. 9. – P. 359-372.

215. Paasche, E. A review of the coccolithophorid *Emiliana huxleyi* (Prymnesiophyceae), with particular reference to growth, coccolith formation, and calcification-photosynthesis interactions / E. Paasche // *Phycologia.* – 2001. – Vol. 40. – № 6. – P. 503-529.

216. Pakhomova, S. Interannual variability of the Black Sea Proper oxygen and nutrients regime: the role of climatic and anthropogenic forcing / S. Pakhomova, E. Vinogradova, E. Yakushev, A. Zatsepin, G. Shtereva, V. Chasovnikov, O. Podymov // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* – 2014. – №140. – P. 134-145.

217. Parker, A. E. Elevated ammonium concentrations from wastewater discharge depress primary productivity in the Sacramento River and the northern San Francisco estuary / A. E Parker, F. P. Wilkerson, R. C. Dugdale // *Mar. Poll. Bull.* – 2012. – Vol. 64. – P. 574-586.

218. Parmesan, C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change / C. Parmesan // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* – 2006. – Vol. 37. – P. 637-639.

219. Penna, A. Marine diatom growth on different forms of particulate silica: evidence of cell/particle interaction / A. Penna, M. Magnani, I. Fenoglio, B. Fubini, C. Cerrano, M. Giovine, G. Bavestrello // *Aquat Microb Ecol.* – 2003. – V. 32. – P. 299-306.

220. Perez, M. T. Planktonic oligotrich ciliates in the NW Mediterranean: Growth rates and consumption by copepods / M. T. Perez, J. R. Dolan, E. Fukai // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1997. – Vol. 15. – P. 89-101.

221. Perez-Ruzafa, A. Are coastal lagoons physically or biologically controlled ecosystems? Revisitingr vs. Kstrategies in coastal lagoons and estuaries / A. Perez-

Ruzafa, C. Marcos, I. M. Perez-Ruzafa, M. Perez-Marcos // *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. – 2013. – Vol. 132. – P. 17-33.

222. Pianka, E. R. On r and K selection / E. R. Pianka // *Am. Nat.* – 1970. – Vol. 104. – P. 592-597.

223. Platt, T. Ecology, physiology, allometry and dimensionality / T. Platt, W. Silvert // *J. Theor. Biol.* – 1981. – Vol. 93. – P. 855-860.

224. Ploug, H. Diffusive boundary layers, photosynthesis, and respiration of the colony-forming plankton algae, *Phaeocystis* sp. / H. Ploug, W. Stolte, E. H. G Epping, B. B. Jorgensen // *Limnol. Oceanogr.* – 1999. – Vol. 44. – P. 1949-1958.

225. Quigg, A. The evolutionary inheritance of elemental stoichiometry in marine phytoplankton / A. Quigg, Z. V. Finkel, A. J. Irwin, Y. Rosenthal, T. Y. Ho, J. R. Reinfelder, O. Schofield, F. M. M. Morel, P. G. Falkowski // *Nature*. – 2003. – Vol. 425. – P. 291-294.

226. Rabalais, N. N. Nutrient changes in the Mississippi River and system responses on the adjacent continental shelf / N. N. Rabalais, W. J. Wiseman, R. E. Turner, B. K. SenGupta and Q. Dortch // *Estuaries*. – 1996. – Vol. 19. – P. 386-407.

227. Rabouille, C. Influence of the human perturbation on carbon, nitrogen, and oxygen biogeochemical cycles in the global coastal ocean / C. Rabouille, F. T. Mackenzie, and L. M. Ver // *Geochim. Cosmochim. Ac.* – 2001. – Vol. 65 – P. 3615-3641.

228. Ragueneau, O. Biodeposition by an invasive suspension feeder impacts the biogeochemical cycle of Si in a coastal ecosystem (Bay of Brest, France) / O. Ragueneau, L. Chauvaud, B. Moriceau, A. Leynaert, G. Thouzeau, A. Donval, F. Le Loc'h and F. Jean // *Biogeochemistry*. – 2005. – Vol. 75. – P. 19-41.

229. Raven, J. A. New light on the scaling of metabolic rate with the size of algae / J. A. Raven, J. E. Kubler // *J. Phycology*. – 2002. – Vol. 38. – P. 1-6.

230. Raven, J. A. Nutrient transport in microalgae / J. A. Raven // *Adv. Microb. Physiol.* – 1980. – Vol. 21. – P. 47-226.

231. Raven, J. A. Small is beautiful: the picophytoplankton / J. A. Raven // *Functional Ecology*. – 1998. – Vol. 12. – P. 503-513.

232. Raven, J. A. The role of vacuoles / J. A. Raven // *New Phytol.* – 1987. – Vol. 106. – P. 357-422.
233. Redfield, A. C. The biological control of chemical factors in the environment / A. C Redfield // *Am Sci.* – 1958. – Vol. 46. – P. 205-222.
234. Redfield, A. C. The influence of organisms on the composition of sea water / A. C. Redfield, B. H. Ketchum, F. A. Richards // *The Sea.* – 1963. – Vol. 2. – P. 26-77.
235. Reynolds, C. S. Phytoplankton assemblages and their periodicity in stratifying lake systems / C. S Reynolds // *Holarct. Ecol.* – 1980. – Vol. 3. – P. 141-159.
236. Reynolds, C. S. The plant life / C. S Reynolds // *Verh. Internat. Verein. Limnol.* – 1996. – Vol. 26. – P. 97-113.
237. Riegman, R. Nutrient uptake and alkaline phosphatase (ec 3:1:3:1) activity of *Emiliana huxleyi* (PRYMNESIOPHYCEAE) during growth under n and p limitation in continuous cultures / R. Riegman, W. Stolte, A. A. M. Noordeloos, D. Slezak // *J. Phycol.* – 2000. – Vol. 36. – P. 87-96.
238. Roelke, D. L. Copepod food-quality threshold as a mechanism influencing phytoplankton succession and accumulation of biomass, and secondary productivity: a modeling study with management implications / D. L. Roelke // *Ecol. Model.* – 2000. – Vol. 134. – P. 245-274.
239. Schlesinger, D. A. Specific growth rate of freshwater algae in relation to cell size and light intensity / D. A. Schlesinger, L. A. Molot, B. J. Shuter // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 1981. – Vol. 38. – P. 1052-1058.
240. Seitzinger, S. P. Sources and delivery of carbon, nitrogen, and phosphorus to the coastal zone: An overview of Global Nutrient Export from Watersheds (NEWS) models and their application / S. P. Seitzinger, J. A. Harrison, E. Dumont, A. H. W. Beusen, and A. F. Bouwman // *Global Biogeochem. Cycles.* – 2005. – Vol. 19. – GB4S01.
241. Semeneh, M. Nitrogen uptake regime and phytoplankton community structure in the Southern Ocean / M. Semeneh, F. Dehairs, C. Lancelot, M.E.M.

Baumann, E. Kopczynska, M. Elskens, L. Goeyens // *J. Mar. Syst.* – 1998. – Vol. 17. – P. 159-177.

242. Shipe, R. A study of Si deposition synchrony in *Rhizosolenia* (Bacillariophyceae) mats using a novel ^{32}Si autoradiography method / R. Shipe, M. Brzezinski // *J Phycol.* – 1999. – Vol. 35. – P. 995-1004.

243. Silkin, V. A. Environmental control on phytoplankton community structure in the NE Black Sea / V. A. Silkin, L. A. Pautova, S. V. Pakhomova, A. V. Lifanchuk, E. V. Yakushev, V. K. Chasovnikov // *J. Exp. Mar Biol. Ecol.* – 2014. – Vol. 461. – P. 267-274.

244. Slomp, C. P. Nutrient inputs to the coastal ocean through submarine groundwater discharge: controls and potential impact / C. P. Slomp and P. Van Cappellen // *Journal of Hydrology.* – 2004. – Vol. 295. – P. 64-86.

245. Smayda, T. J. Bioassay of the growth potential of the surface water of lower Narragansett Bay over an annual cycle using the diatom *Thalassiosira pseudonana* (oceanic clone, 13-1) / T. J. Smayda // *Limnol. Oceanogr.* – 1974. – Vol. 19. – P. 889-901.

246. Smayda, T. J. The suspension and sinking of phytoplankton in the sea / T. J. Smayda // *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* – 1970. – № 8. – P. 353-414.

247. Smetacek, V. Diatoms and the ocean carbon cycle / V. Smetacek // *Protist.* – 1999. – Vol. 150. – № 1. – P. 25-32.

248. Smith, R. E. Size-dependent phosphorus uptake kinetics and cell quota in phytoplankton / R. E. Smith, J. Kalff // *J. Phycol.* – 1982. – Vol. 18. – P. 275-284.

249. Smith, V. H. Responses of estuarine and coastal marine phytoplankton to nitrogen and phosphorus enrichment / V.H. Smith // *Limnol. Oceanogr.* – 2006. – Vol. 51. – № 1 (part 2). – P. 377-384.

250. Sommer, U. Are Marine Diatoms Favoured by High Si:N Ratios? / U. Sommer // *Marine Ecology Progress Series.* – 1994. – Vol. 115. – P. 309-315.

251. Sommer, U. The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters / U. Sommer, Z. M. Gliwicz, W. Lampert, and A. Duncan // *Archiv für Hydrobiologie.* – 1986. – Vol. 106. – P. 433-471.

252. Sommer, U. The role of r- and K-selection in the succession of phytoplankton in Lake Constance / U. Sommer // *Acta Oecologica*. – 1981. – Vol. 2. – P. 327-342.
253. Sournia, A. Marine phytoplankton: how many species in the world ocean? / A. Sournia, M.-J. Chrdtiennot-Dinet, M. Ricard // *J. Plank. Res.* – 1991. – Vol. 13. – P. 1093–1099.
254. Spencer, M. Size change, shape change, and the growth space of a community / M. Spencer // *J. Theor. Biol.* – 2015. – Vol. 369. – P. 23-41.
255. Stearns, S. C. The evolution of life history traits: a critique of the theory and a review of the data / S. C. Stearns // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. – 1977. – Vol. 8. – P. 145-171.
256. Stolte, W. A model approach for size-selective competition of marine phytoplankton for fluctuating nitrate and ammonium / W. Stolte, R. Riegman // *J. Phycol.* – 1996. – Vol. 32. – № 5. – P. 732-740.
257. Subba Rao, D. V. Exotic phytoplankton from ships' ballast waters: risk of potential spread to mariculture sites on Canada's East coast / D. V. Subba Rao, W. G. Sprules, A. Locke, J. T. Carlton // *Can. Data Rep. Fish. Aquatic. Sci.* – 1994. – Vol. 937. – P. 1-51.
258. Suzumura, M. Distribution and dynamics of various forms of phosphorus in seawater: insights from field observations in the Pacific Ocean and a laboratory experiment / M. Suzumura & E. D. Ingall // *Deep-Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* – 2004. – Vol. 51. – P. 1113-1130.
259. Takabayashi, M. The effect of nutrient availability and temperature on chain length of the diatom, *Skeletonema costatum* / M. Takabayashi, K. Lew, A. Johnson, A. L. Marchi, R. Dugdale and F. P. Wilkerson // *J. Plankton Res.* – 2006. – Vol. 28. – № 9. – P. 831-840.
260. Tambi, H. Relationship between phosphate affinities and cell size and shape in various bacteria and phytoplankton / H. Tambi, G. A. F. Flaten, J. K. Egge, G. Bodtker, A. Jacobsen, T. F. Thingstad // *Aquat. Microb. Ecol.* – 2009. – Vol. 57. – P. 311-320.

261. Thingstad, T. F. Nature of P limitation in the ultra-oligotrophic Eastern Mediterranean / T. F. Thingstad, M. D. Krom, R.F.C. Mantoura, G.A.F. Flaten, S. Groom, B. Herut, N. Kress, C. Law, A. Pasternak, P. Pitta, S. Psarra, F. Rassoulzadegan, T. Tanaka, A. Tselipides, P. Wassmann, E.M.S. Woodward, C. Wexels Riser, G. Zodiatis, T. Zohary // *Science*. – 2005. – V. 309. – P. 1068-1071.

262. Thingstad, T. F. Use of nonlimiting substrates to increase size; a generic strategy to simultaneously optimize uptake and minimize predation in pelagic osmotrophs? / T. F. Thingstad, L. Ovreas, J. K. Egge, T. Lovdal, M. Heldal // *Ecol. Lett.* – 2005. – Vol. 8. – P. 675-682.

263. Thomas, W. R. On nitrogen deficiency in tropical Pacific oceanic phytoplankton. 2. Photosynthesis and cellular characteristics of a chemostat grown diatom / W. R. Thomas, A. N. Dodson // *Limnol. Oceanogr.* – 1972. – Vol. 17. – P. 515-523.

264. Thompson, P. A. Effects of variation in temperature. I. On the biochemical composition of eight species of marine phytoplankton / P. A. Thompson, M. Guo and P. J. Harrison // *J. Phycol.* – 1992. – Vol. 28. – P. 481-488.

265. Throndsen, J. Norsk Kyst – plankton flora / J. Throndsen, G. R. Hasle, K. Tangen. – Oslo: Almater Forlag AS, 2003. – 341 p.

266. Tilman, D. Phytoplankton community ecology: the role of limiting nutrients / D. Tilman, S. S. Kilham, P. Kilham // *Annual Review of Ecology and Systematics*. – 1982. – Vol. 13. – P. 349-372.

267. Tilman, D. Resource Competition between Planktonic Algae: An Experimental and Theoretical Approach / D. Tilman // *Ecology*. – 1977. – Vol. 58. – № 26. – P. 338-348.

268. Tomas, C. R. Identifying Marine Phytoplankton / C. R. Tomas. – San-Diego: Academic Press, 1997. – 858 p.

269. Treguer, P. J. The world ocean silica cycle / P. J. Treguer, C. L. De La Rocha // *Annual Review of Marine Science*. – 2013. – Vol. 5. – P. 477-501.

270. Tyrrell, T. The relative influences of nitrogen and phosphorus on oceanic primary production / T. Tyrrell // *Nature*. – 1999. – Vol. 400. – P. 525-531.

271. Van Mooy, B. A. S. Phytoplankton in the ocean substitute lipids in response to phosphorus scarcity / B. A. S. Van Mooy, H. F. Fredricks, B. E. Pedler, S. T. Dyrman, D. M. Karl, M. Koblizek, M. W. Lomas, T. Mincer, L. R. Moore, T. Moutin, M. S. Rappe, E. A. Webb // *Nature*. – 2009. – Vol. 458. – P. 69-72.

272. Vershinin, A. *Cladophora* blooms at Anapa beaches (Black Sea) — result of anthropogenic eutrophication/ A. Vershinin, A. Kamnev // *Phycologia*. – 2001. – Vol. 40, №4. – P. 45.

273. Vidal, M. Alkaline phosphatase activities in the central Atlantic Ocean indicate large areas with phosphorus deficiency / M. Vidal, C. M. Duarte, S. Agusti, J. M. Gasol & D. Vaque // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 2003. – Vol. 262. – P. 43-53.

274. Walther, G. Alien species in a warmer world: risks and opportunities / G. Walther, A. Roques, P. E. Hulme, M. T. Sykes, P. Pysek, I. Kuhn, M. Zobel, S. Bacher, Z. Botta-Dukat, H. Bugmann, B. Czucz, J. Dauber, T. Hickler, V. Jarosk, M. Kenis, S. Klotz, D. Minchin, M. Moora, W. Nentwig, J. Ott, V. E. Panov, B. Reineking, C. Robinet, V. Semenchenko, W. Solarz, W. Thuiller, M. Vila, K. Vohland, J. Settele // *Alien species in a warmer world: risks and opportunities. Trends in Ecology and Evolution*. – 2009. – Vol. 24. – № 12. – P. 686-693.

275. Wilkerson, F. P. Biomass and productivity in Monterey Bay, California: contribution of the large phytoplankton / F. P. Wilkerson, R. C. Dugdale, R. M. Kudela & F. P. Chavez // *Deep-Sea Res. Part II*. – 2000. – Vol. 47. – P. 1003-1022.

276. Wilkerson, F. P. Phytoplankton blooms and nitrogen productivity in San Francisco Bay / F. P. Wilkerson, R. C. Dugdale, V. E. Hogue, A. Marchi // *Est. Coasts*. – 2006. – Vol. 29. – P. 401-406.

277. World Register of Marine Species [Электронный ресурс]. Режим доступа: www.marinespecies.org.

278. Wu, J. Phosphate depletion in the western North Atlantic Ocean / J. Wu, W. Sunda, E. A. Boyle, D. M. Karl // *Science*. – 2000. – Vol. 289. – P. 759-762.

279. Yakushev, E. V. Seasonal and interannual variability of hydrology and nutrients in the Northeastern Black Sea / E. V. Yakushev, V. S. Arhipkin, E. A.

Antipova, I. N. Kovaleva, V. K. Chasovnikov, O. I. Podymov // *Chemistry and Ecology*. – 2007. – Vol. 23. – P. 29-41.

280. Yilmaz, A. Surface and mid-water sources of organic carbon by photoautotrophic and chemoautotrophic production in the Black Sea / A. Yilmaz, Y. Coban-Yildiz, F. Telli-Karakoc, A. Bologa // *Deep Sea Research II*. – 2006. – Vol. 53. – P. 1988-2004.

281. Yool, A. The significance of nitrification for oceanic new production / A. Yool, A. Martin, C. Fernández, D. Clark // *Nature*. – 2007. – Vol. 447. – P. 999-1002.

282. Zehr, J. P. Nitrogen cycle of the open ocean: from genes to ecosystems / J. P. Zehr and R. M. Kudela // *Annu. Rev. Mar. Sci.* – 2011. – Vol. 3. – P. 197-225.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Основные доминанты и субдоминанты фитопланктона северо-
восточной части Черного моря

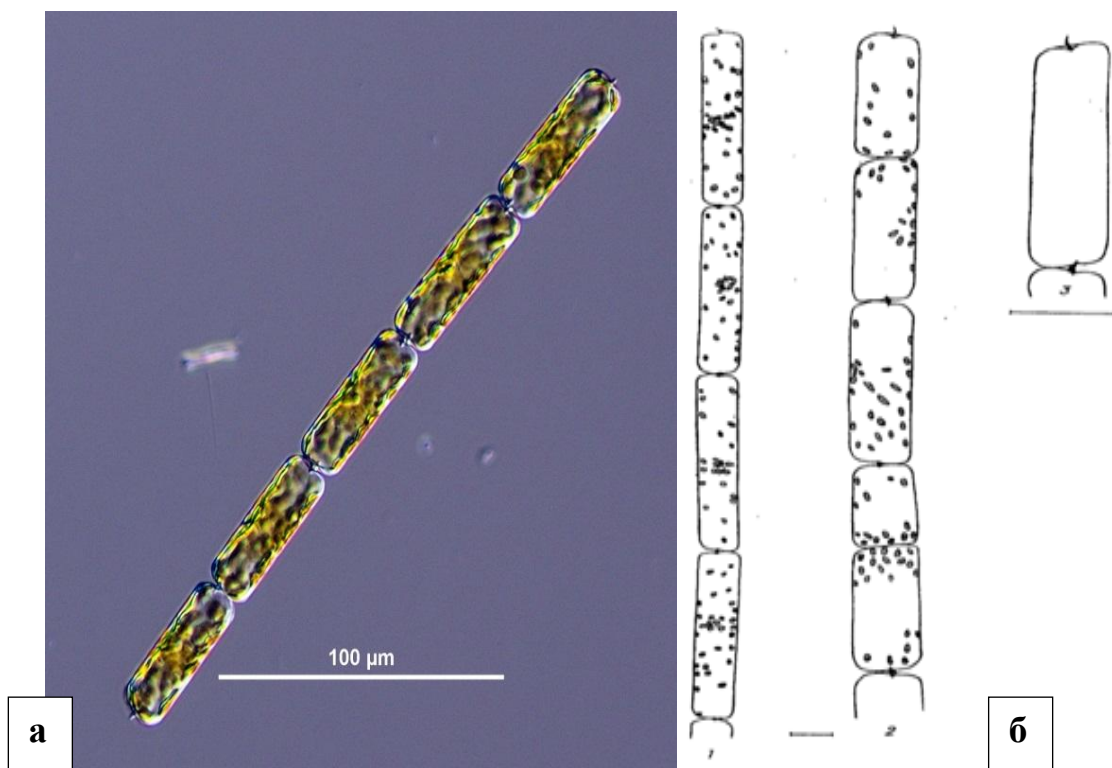


Рисунок 1. *Dactyliosolen fragilissimus* (Bergon) G. R. Hasle, 1997. а – снимок под микроскопом [1]; б – схематичное изображение [2]

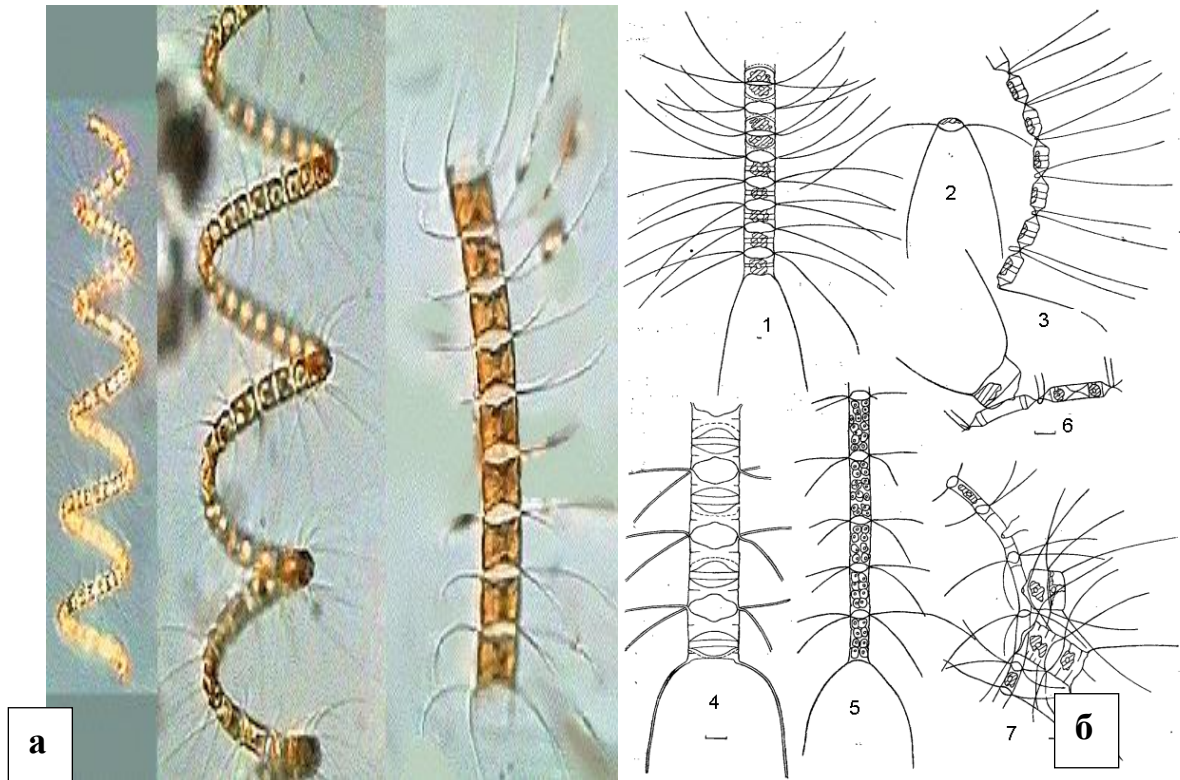


Рисунок 2. *Chaetoceros curvisetus* P.T. Cleve, 1889. а – снимок под микроскопом [3]; б – схематичное изображение [2]: 1 – цепочка с фронтальной стороны, 2 – вид клетки со створки, 3 – цепочка с боковой стороны, 4 – цепочка со спорами, 5 – цепочка с микроспорами, 6 – образование клетки в аукоспоре, 7 – образование цепочек из аукоспоры

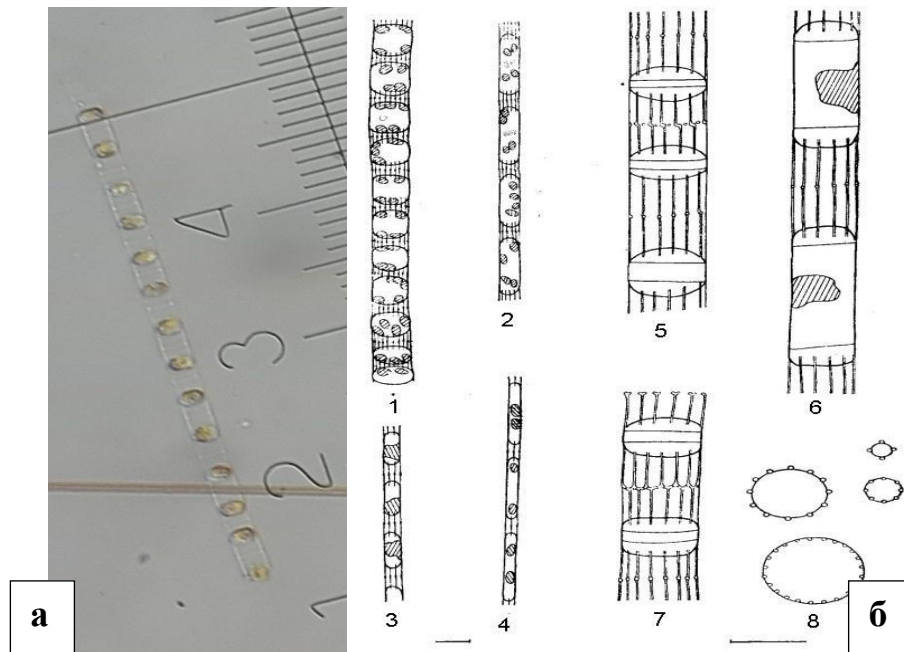


Рисунок 3. *Skeletonema costatum* (Greville) P.T. Cleve, 1878. а – снимок под микроскопом (оригинал); б – схематичное изображение [2]: 1-4 – цепочки, 5-7 – цепочки сильно увеличенные, 8 – створки

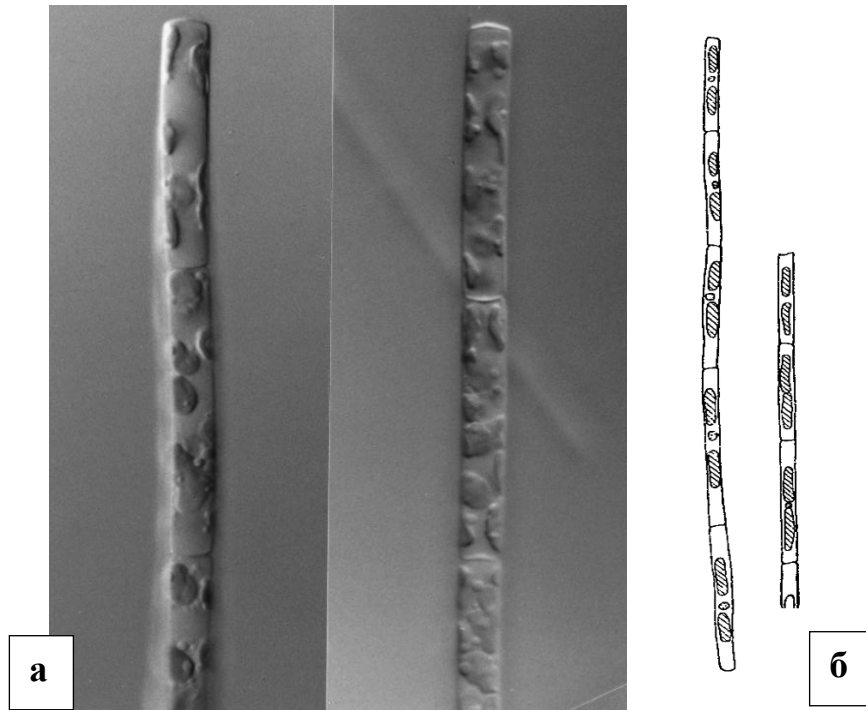


Рисунок 4. *Leptocylindrus danicus* P.T. Cleve, 1889 а – снимок под микроскопом [4]; б – схематичное изображение [2]



Рисунок 5. *Pseudosolenia calcar-avis* (Schultze) Sundström, 1986. а – снимок под микроскопом (оригинал); б – схематичное изображение [2]

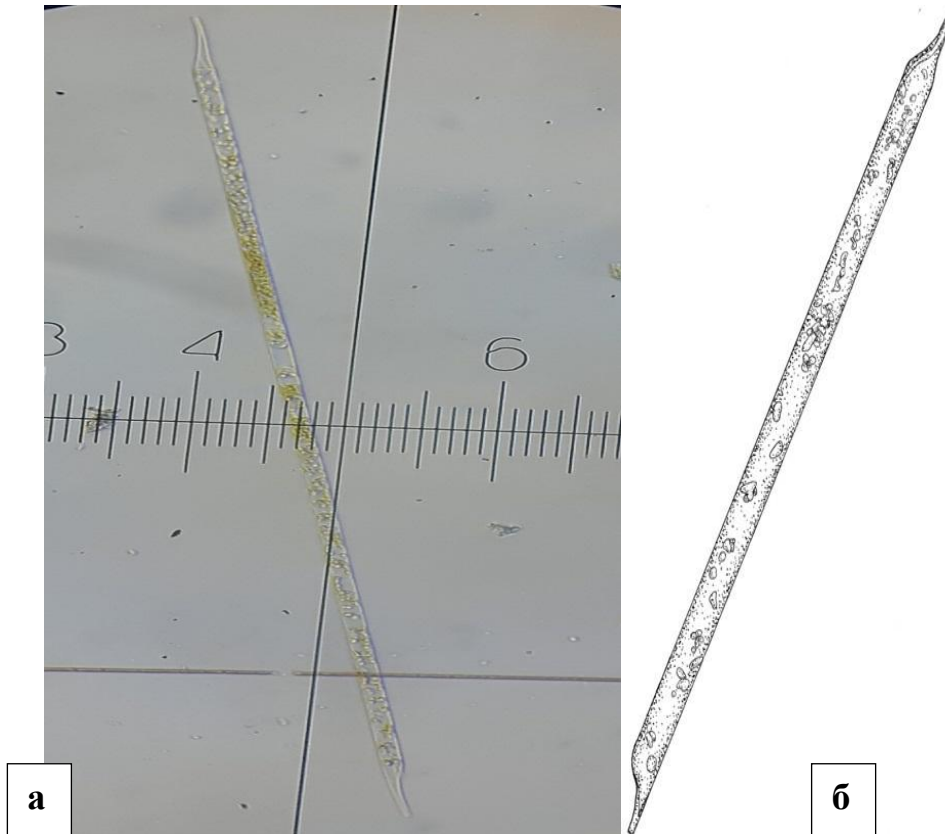


Рисунок 6. *Proboscia alata* (Brightwell) Sundström, 1986. а – снимок под микроскопом (оригинал); б – схематичное изображение [2]

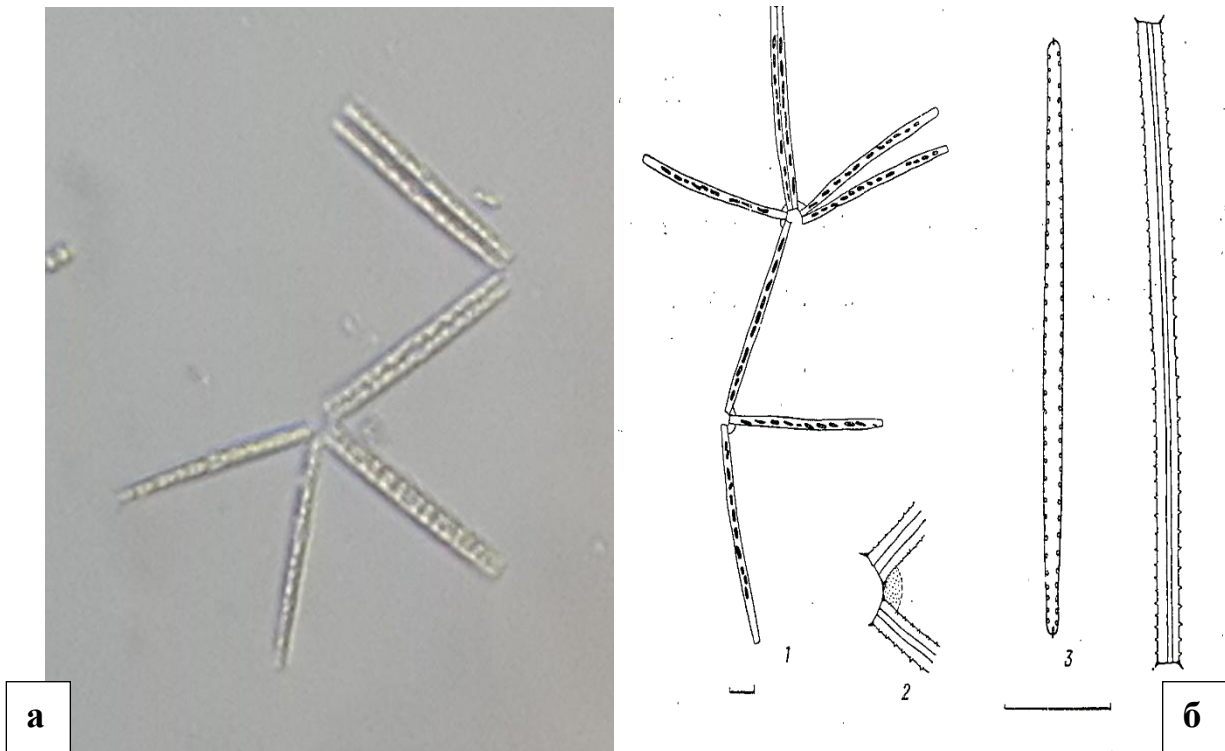


Рисунок 7. *Thalassionema nitzschioides* (Grunow, 1862) Van Heurck, 1896. а – снимок под микроскопом (оригинал); б – схематичное изображение [2]: 1 – вид колонии, 2 – скрепление клеток в колонии, 3 – структура створки, 4 – вид панциря с пояска.

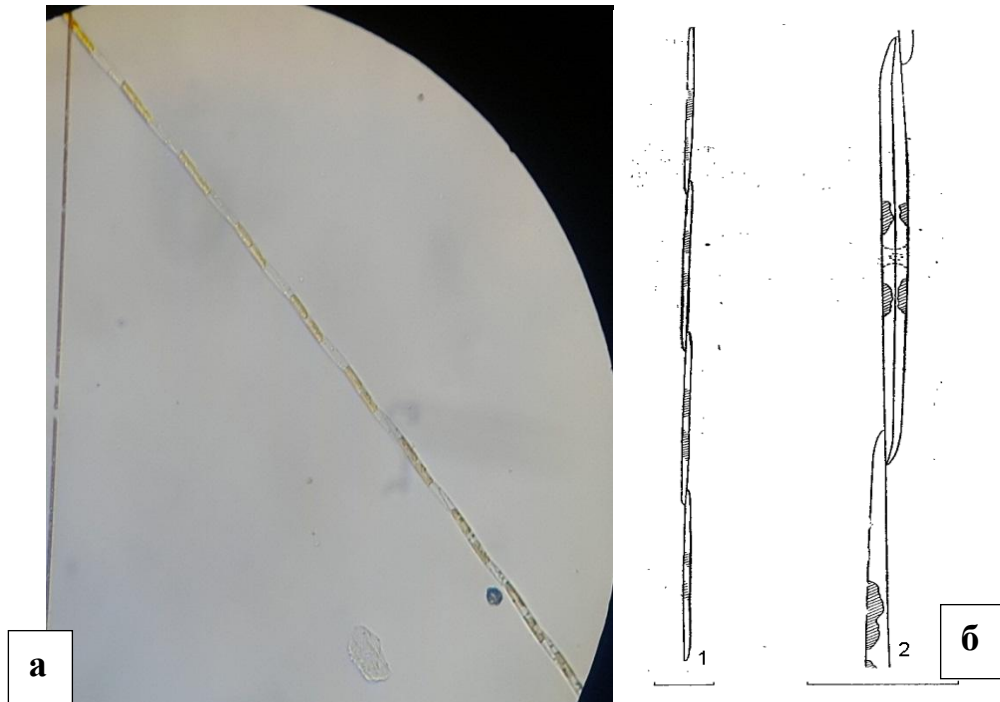


Рисунок 8. *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima* (Hasle) Hasle, 1993. . а – снимок под микроскопом (оригинал); б – схематичное изображение [2]: 1 – колония, 2 – часть колонии, деление клетки.

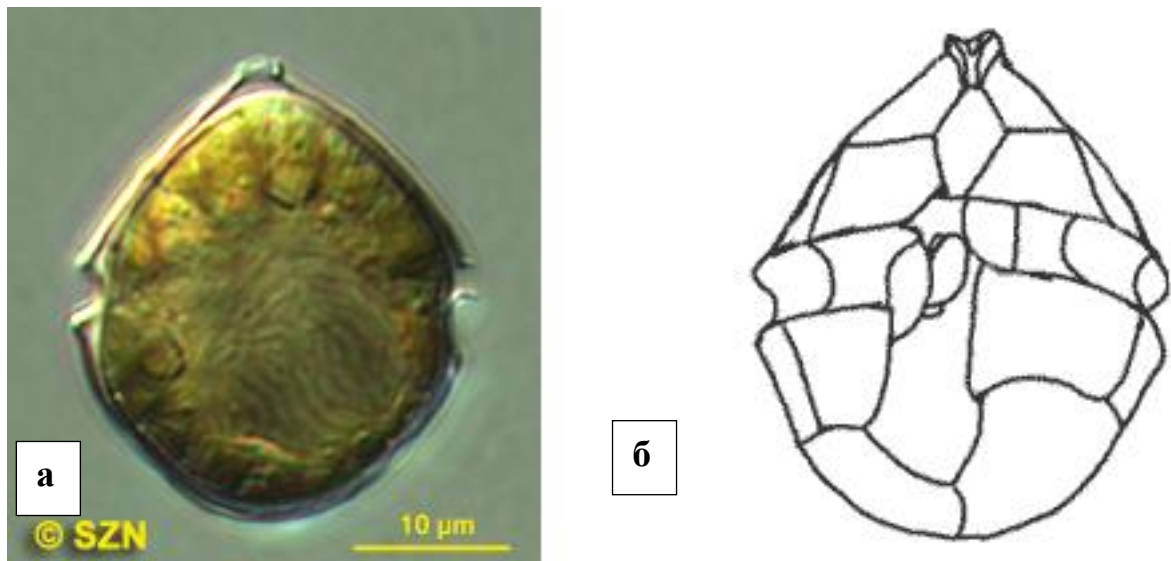


Рисунок 9. *Scrippsiella trochoidea* (Stein) Loeblich III 1976. а – снимок под микроскопом; б – схематичное изображение [5]

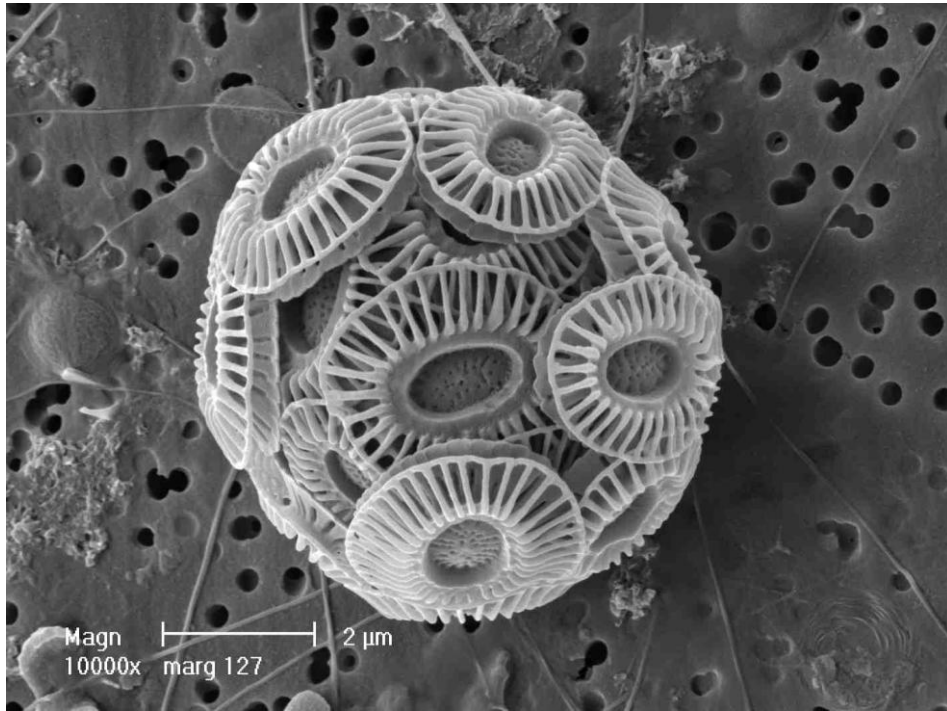


Рисунок 10. *Emiliana huxleyi* (Lohmann) Hay & Mohler, 1967 [6]

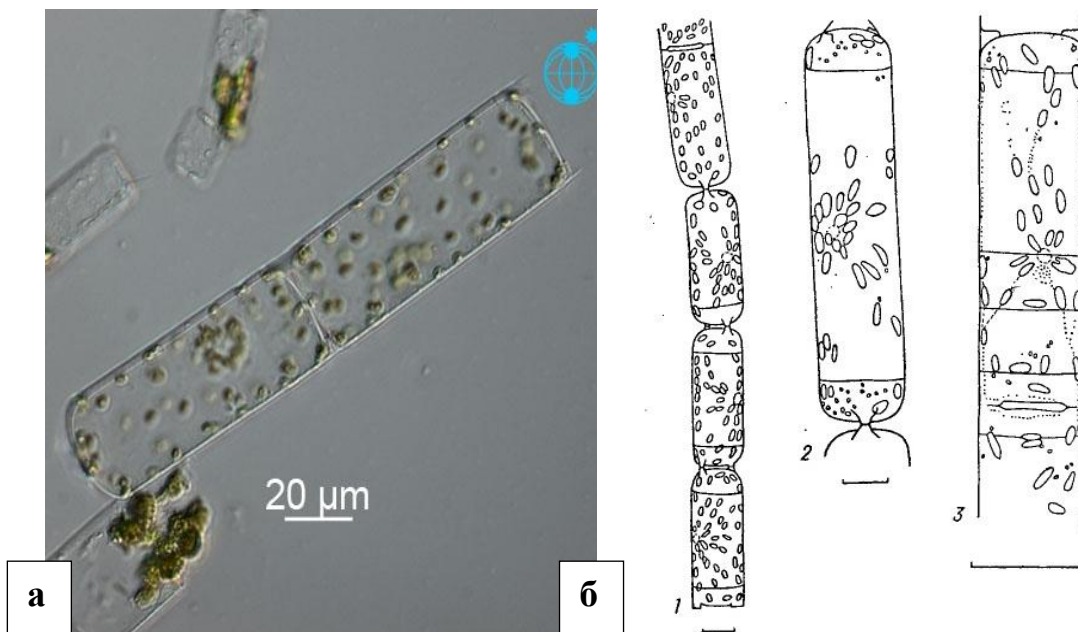


Рисунок 11. *Cerataulina pelagica* (Cleve) Hendeу, 1937. а – снимок под микроскопом; б – схематичное изображение [2]: 1 – цепочка, 2 – клетка, увеличенная, 3 – деление клетки.

Список литературы к приложению

1. Phyto'pedia. *Dactyliosolen fragilissimus* [Электронный ресурс]. Режим доступа:
http://www.eos.ubc.ca/research/phytoplankton/diatoms/centric/dactyliosolen/d_fragilissimus.html (Дата обращения: 18.03.2015).
2. Прошкина-Лавренко, А. И. Диатомовые водоросли планктона Черного моря / А.И. Прошкина-Лавренко. – М., 1955. – 224 с.
3. Nordic Microalgae. *Chaetoceros curvisetus* [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://nordicmicroalgae.org/taxon/Chaetoceros%20curvisetus> (Дата обращения: 18.03.2015).
4. Nordic Microalgae. *Leptocylindrus danicus* [Электронный ресурс]. Режим доступа:
http://nordicmicroalgae.org/taxon/Leptocylindrus%20danicus?media_id=Leptocylindrus%20danicus_1194440397.jpg (Дата обращения: 18.03.2015).
5. Stazione Zoologica Anton Dohrn. *Scrippsiella trochoidea* [Электронный ресурс]. Режим доступа:
http://www.szn.it/SZNWeb/cmd/ShowArchiveItem?TYPE_ID=SPECIE&ITEM_ID=6990&LANGUAGE_ID=1 (Дата обращения: 18.03.2015).
6. SEM pictures of *Emiliana huxleyi* Cells [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.soes.soton.ac.uk/staff/tt/eh/cellpics.html> (Дата обращения: 18.03.2015).
7. Plankton net. *Cerataulina pelagica* [Электронный ресурс]. Режим доступа:
http://planktonnet.awi.de/index.php?contenttype=image_details&itemid=62372#content (Дата обращения: 26.03.2015).