
МИКРОВОДОРОСЛИ ЧЕРНОГО МОРЯ

ПРОБЛЕМЫ СОХРАНЕНИЯ
БИОРАЗНООБРАЗИЯ
И
БИОТЕХНОЛОГИЧЕСКОГО
ИСПОЛЬЗОВАНИЯ

НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

**МИКРОВОДОРОСЛИ ЧЕРНОГО МОРЯ:
ПРОБЛЕМЫ СОХРАНЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ
И
БИОТЕХНОЛОГИЧЕСКОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ**

Севастополь
2008

УДК [579:582.26/27+573.7:574.6]

Микроводоросли Черного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования / Под ред. Ю. Н. Токарева, З. З. Финенко, Н. В. Шадрина; НАН Украины, Институт биологии южных морей. — Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008. — 454 с. (169 илл., 80 табл.)

Проанализировано современное состояние таксономического разнообразия микроводорослей в планктоне и бентосе различных районов Черного моря, их сезонная и межгодовая изменчивость. Впервые дано комплексное описание экологии микроводорослей в гиперсолёных водоемах Крыма. Рассмотрены вопросы культивирования микроводорослей, создания их коллекций и паспортизации культур. Представлены данные по каротиногенезу микроводорослей, адаптации одноклеточных водорослей, изменчивости их морфологических, физиолого-биохимических, пигментных и спектральных характеристик в зависимости от факторов среды.

Для гидробиологов, микробиологов, физиологов, биофизиков, биохимиков и биотехнологов.

Мікрроводорості Чорного моря: проблеми збереження біорізноманіття та біотехнологічного використання / Під ред. Ю. М. Токарева, З. З. Фіненка, М. В. Шадріна; НАН України, Інститут біології південних морів. — Севастополь: ЕКОСІ-Гідрофізика, 2008. — 454 с. (169 іл., 80 табл.)

Проаналізовано сучасний стан таксономічного різноманіття мікрроводоростей у планктоні і бентосі різних районів Чорного моря, їх сезонна і міжрічна мінливість. Вперше дано комплексний опис екології мікрроводоростей в гіперсолоних водоймищах Криму. Розглянуті питання культивування мікрроводоростей, створення їх колекцій та паспортизації культур. Наведені дані з каротинезу мікрроводоростей, адаптації одноклітинних водоростей, мінливості їх морфологічних, фізіологобіохімічних, пігментних та спектральних характеристик у залежності від чинників середовища.

Для гідробіологів, мікробіологів, фізіологів, біофізиків, біохіміків та біотехнологів.

The Black Sea microalgae: problems of biodiversity preservation and biotechnological usage / Eds.: Yu. N. Tokarev, Z. Z. Finenko, N. V. Shadrin; NAS of Ukraine, Institute of Biology of the Southern Seas. — Sevastopol: ECOSI-Gidrofizika, 2008. — 454 p. (169 figs., 80 tables)

The present state of microalgae taxonomic biodiversity in plankton and benthos in the different Black Sea regions, their seasonal and inter-year changeability have been analyzed. Complex description of the microalgae ecology in the Crimean hypersaline habitats has been given for the first time. The problems of microalgae cultivation, creation of their collections and cultures passportization have been considered. The data on microalgae carotenogenesis, materials on adaptation of unicell algae, changeability of their morphological, physiological and biochemical as well as pigment and spectral characteristics depending on environment factors have been given.

The monograph is designated for hydrobiologists, microbiologists, physiologists, biophysicists, biochemists and biotechnologists.

© Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского
НАН Украины, 2008

ISBN 978-966-02-5118-2

ЧАСТЬ I

ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ МИКРОВОДОРОСЛЕЙ ЧЕРНОГО МОРЯ

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время «микроводоросли» не являются таксономическим термином, это, скорее, понятие функционально-экологическое. В качестве последнего оно тождественно понятию «одноклеточные/монадные кислородные фототрофы». Кислородной фототрофией называют питание светом, ведущее к образованию кислорода и являющееся наиболее эффективным и в настоящее время самым распространенным механизмом, с помощью которого живая природа использует световую энергию (Пиневиц, Аверина, 2002). Возникнув на Земле около 3,5 млрд лет назад, кислородная фототрофия привела к формированию кислородной атмосферы и возникновению аэробной биосферы (Заварзин, 2003; Пиневиц, 2005; Awramik, 1992). Вопросы кислородной фототрофии детально рассмотрены А. В. Пиневицем и С. Г. Авериным (2002). Приведем лишь некоторые обобщения их монографии. Фототрофия — тип метаболизма, при котором биологическая утилизация энергии света сопровождается углеродавтотрофией, т. е. использованием одноуглеродных молекул в качестве «стартового» строительного материала. Фототрофия представляет собой сочетание двух процессов: энергетического светозависимого метаболизма и конструктивного первичнопродуктивного метаболизма. В соответствии со спецификацией используемых доноров электронов и продуктов их окисления фототрофию разделяют на несколько равноценных типов. При кислородной фототрофии в результате использования воды (донора электронов) образуется кислород.

Кислородные фототрофы создают основную массу первичного органического вещества, а микроводоросли планктона (с включение прокариотного) — не менее 70 % глобальной первичной продукции (Пиневиц, 2005). Вклад в этот процесс микроводорослей дна и перифитона явно недоучитывается (Shadrin, 2003). Есть основания предполагать, что он не намного меньше такового фитопланктона и, с учетом этого, суммарный вклад микроводорослей в первичную продукцию биосферы может составлять до 90–95 %. Микроводоросли и растения ежегодно выделяют 10^{11} т кислорода. Основной вклад в глобальный процесс диазотрофии (восстановления N_2 в аммиак) вносят представители микроводорослей — нитчатые цианобактерии (Пиневиц, 2005).

Цианобактерии были первыми кислородными фототрофами на Земле. Согласно последним научным воззрениям, их относят к филу Cyanobacteria, домену (мегагруппе) Eubacteria (Костяев, 2001; Кусакин, Дроздов, 1998; Пиневиц, Аверина, 2002). В то же время древность таксона и ряд его особенностей позволяют ряду авторов считать, что, подобно архебактериям, они являются отдельной самостоятельной ветвью развития органического мира, и задача мегасистематиков — найти цианеям должное место в системе органического мира (Костяев, 2001; Blair Hedges, 2002).

Все остальные микроводоросли (кислородные фототрофы) относятся к домену (доминиону) Eucarya (эукариот). А. В. Пиневиц пишет: «По современным представлениям, митохондрии и пластиды не могли произойти путем автогенеза, т. е. эндогенной компартментализации эукариотной клетки. Реальной альтернативой этого сценария был ксеногенез, при котором прока-

риоты-бактерии устойчиво колонизируют эукариотного хозяина и, частично, утратив свою... автономию, превращаются в цитоплазматические органеллы (К. Возу принадлежит образное выражение, что митохондрии — это домашние культурные бактерии, а пластиды — домашние цианобактерии).

Бактериальные вселенцы подарили ядерным клеткам способность к аэробному дыханию и оксигенному фотосинтезу... Дальнейшее прогрессивное развитие химер привело к формированию... многочисленных групп протистов» (Пиневиц, 2005: стр. 22). Конечно, в настоящее время остаются и сторонники автогенеза эукариотной клетки (Костяев, 2001). Однако развитие генетических подходов делает сценарии симбиогенеза (ксеногенеза) все более убедительным (Колчанов и др., 2003; Малахов, 2003; Шестаков, 2003). В настоящее время наиболее правдоподобной кажется гипотеза слияния (химеризации): протоэукариот появился в результате слияния предковой археи (археобактерии) и эубактерии (Шестаков, 2003; Vial, 2002). Однако, как бы ни произошла первая эукариотная клетка, способность к оксигенной фототрофии ей обеспечили цианобактерии в результате эндоцитобиоза.

В процессе эволюции эндоцитобиоза и сформировались ксеносомы — полуавтономные цитоплазматические органеллы, осуществляющие ассимиляцию энергии (митохондрии) или сопряженную ассимиляцию энергии и неорганического углерода (пластиды). На основе гомологии ГПП-оперонов простые пластиды однозначно идентифицируются как представители Cyanobacteria (Пиневиц, Аверина, 2002). В состав сборной группы пластид входят ксеносомы нескольких типов, имеющих различное строение и происхождение. Это, как и ряд генетических маркеров, не позволяет говорить о монофилетическом происхождении микроводорослей. В настоящее время эукариотные микроводоросли относят к нескольким различным царствам (Кусакин, Дроздов, 1998), однако вопрос систематики микроводорослей на уровне царств — вопрос дискутируемый, и мы не будем его касаться.

В последние годы вышел ряд крупных обзорных работ по биоразнообразию Черного моря, отдельные разделы в которых посвящены таксономическому разнообразию микроводорослей, их пространственному распределению и временной динамике (Северо-Западная... 2006; Современное состояние..., 2003; Black Sea..., 1997, 1998a, 1998b). Однако многие аспекты структуры и динамики таксономического разнообразия микроводорослей этого моря, их расселения на большие расстояния, а также биотехнологического использования освещены недостаточно. Мы все еще далеки от понимания и возможностей предсказания межгодовых различий видовой структуры и численности черноморских микроводорослей, их продукции.

Данная книга, подготовленная ведущими специалистами Института биологии южных морей НАН Украины, подводит итоги многолетнего изучения не только видового разнообразия черноморских микроводорослей, их сезонной и межгодовой динамики в планктоне и бентосе Черного моря, а также в гиперсоленых водоемах Крыма, но и адаптации микроводорослей к различным факторам среды, методов их культивирования и хранения.

ГЛАВА 1

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ, СЕЗОННАЯ И МЕЖГОДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МИКРОВОДОРОСЛЕЙ В ПЛАНКТОНЕ У БЕРЕГОВ КРЫМА

Первые сведения о систематическом составе и сезонной смене отдельных видов фитопланктона в районе Севастополя приводят С. А. Зернов (1904) и Л. В. Рейнгард (1909), а фундаментальные исследования были выполнены Н. В. Морозовой-Водяницкой (1948, 1954). Сведения по фитопланктону этого района содержатся также в ряде статей, опубликованных в разные годы (Брянцева и др., 2003; Георгиева, 1983; Ковалева, 1969; Кондратьева, 1954; Лопухина и др., 1999, 2005; Михайлова, Ланская, 1960; Поликарпов и др., 2003; Роухияйнен, 1975; Сеничева, 1971, 1980, 2000, 2001; Сеничкина, 1992, 1994). Аналогичные исследования проводились в районе Карадага (Кошевой, 1959; Прошкина-Лавренко, 1955; Стройкина, 1940, 1950), Судакско-Карадагского взморья (Берсенева, Сеничева, 1995; Ковалева, Кузьменко, 1995, 2001; Сеничева, 2004; Сеничкина, 1989, 1995). Ряд работ посвящен морфологическим и физиологическим исследованиям диатомовых водорослей (Костенко, 2004; Кустенко, 1991; Кустенко, Рощин, 1975; Рощин, 1994). У берегов Ласпи — Батилимана исследования фитопланктона проведены впервые автором данной главы (Сеничева, 1989, 1990).

Ниже представлены результаты исследований видового разнообразия микроводорослей, выполненных в ходе 1983–2006 гг. в прибрежных районах Крыма: на Севастопольском взморье, в Севастопольской бухте, в районе Ласпи — Батилиман, между мысами Айя и Сарыч (южный берег Крыма) и в районе Карадагского природного заповедника (восточный берег Крыма). На Севастопольском взморье с сентября 1994 по август 1996 гг. проведены стационарные наблюдения на 3 станциях по разрезу от берега в открытое море; пробы отбирали по горизонтам до дна 3 раза в месяц. Наиболее мористая контрольная станция находилась в 1,5 милях от берега над глубиной 50 м, вторая — над глубиной 20 м, третья — над глубиной 10 м в районе мидийной фермы, между бухтами Севастопольской и Карантинной. С 2000 по 2006 гг. на 2 станциях в районе мидийной фермы и в Севастопольской бухте (у створа входных молов) проводили ежедекадные сборы проб фитопланктона с поверхности. В 2000–2005 гг. на Севастопольском взморье выполняли ежемесячные комплексные съемки на 14 станциях; пробы отбирали батометром по горизонтам от поверхности до дна (40–80 м) с учетом гидрологической структуры вод. В районе Ласпи — Батилиман материал собран в 1983–1994 гг. в 11 комплексных океанографических и химико-биологических съемках на 8 станциях и на 2 стационарных станциях во время круглогодичных наблюдений (пробы отбирали 1–3 раза в месяц). В районе Карадага исследования выполняли 1–4 раза в год с 1985 по 2006 гг.

Мелких флагеллат из отделов зеленых, золотистых и криптофитовых водорослей, разрушающихся при фильтрации проб, учитывали в «живой» капле нефильтрированной воды. Затем 1,5–2,0 л морской воды концентрировали методом обратной фильтрации с использованием ядерных (трековых) мембран с диаметром пор 1 мкм, изготовленных в Исследовательском центре прикладной ядерной физики г. Дубна (Россия). В полученном концентрате (50–70 мл) проводили учет клеток наннофитопланктона (до 20 мкм) в капле

объемом 0,01 мл, макрофитопланктон (более 20 мкм) учитывали в камере объемом 0,8 мл. По размерам клеток рассчитывали их объем и биомассу.

Для сравнения видового разнообразия водорослей использованы собственные данные, полученные в 60–90-е годы прошлого столетия, и данные других исследователей, работавших в районе Севастопольской бухты (Брянцева, 2005; Михайлова, 1960; Роухияйнен, 1966, 1967, 1970, 1973) и Карадага (Сеничкина, 2004). При составлении списка видов использована классификационная система, принятая в Украине (Царенко, Вассер, 2000), с разграничениями на таксоны высокого ранга: отдел, класс, порядок. Для морских видов золотистых водорослей, которые не представлены в этой системе, названия классов и порядков приведены по "Identifying marine phytoplankton, 1997". Учтены последние сведения по синонимике отдельных родов и видов водорослей (Identifying..., 1997; Zetterberg, 1986).

Видовое разнообразие одноклеточных водорослей. Прибрежные воды Крыма характеризуются высокой динамической активностью, которая определяется географическим положением полуострова, глубоко вдающегося в Черное море, его близостью к основной струе Основного Черноморского Течения (ОЧТ), а также сгонно-нагонными процессами. Между ОЧТ и берегом формируется система вихрей и антициклонических круговоротов, способствующих интенсивному перемешиванию вод. Нагонные течения перемещают верхние слои воды из центра циклонического течения к берегу, а сгонные — прогретые и обогащенные фитопланктоном прибрежные воды в открытое море. Результатом активного обмена вод является сходство видового состава фитопланктона глубоководных районов моря и прибрежных вод Крыма, что дает основание считать условия взморья Крыма типичными для Черного моря. В то же время, в отличие от глубоководных районов, прибрежные воды подвержены влиянию речных, ливневых и хозяйственно-бытовых стоков с высоким содержанием биогенных и растворенных органических соединений. Это приводит к увеличению биологического разнообразия водорослей, особенно мелкоклеточных видов, в прибрежном планктоне.

В прибрежных водах Крыма встречается 386 видов и разновидностей водорослей из 8 отделов, 14 классов, 47 порядков, 142 родов. Наиболее разнообразны динофитовые водоросли — 154 вида (40 % от общего числа видов), диатомовые — 140 (36 %) и золотистые — 53 (13 %). По числу видов им значительно уступают зеленые — 16 видов (4 %), сине-зеленые — 12 (3 %), криптофитовые — 7 (2 %), эвгленовые — 2 (0,5 %) и желто-зеленые водоросли — 1 вид. Примерно то же соотношение основных групп водорослей отмечала Н. В. Морозова-Водяницкая (1948) для всего Черного моря. По ее данным, в 50-е годы 20-го столетия динофитовые составляли 51 %, диатомовые — 32 %, кокколитофорида — 17 %. Наибольшим количеством видов у динофитовых представлены рода *Protoperdinium* — 24 вида, *Prorocentrum* — 14, *Ceratium* — 13, *Dinophysis* — 12, *Gymnodinium* — 11 и *Peridinium* — 8. У диатомовых наибольшее количество видов отмечено у *Chaetoceros* — 41 вид, *Coscinodiscus* — 9, *Thalassiosira* — 8 и *Nitzschia* — 7. У золотистых водорослей наибольшего видового разнообразия достигают кокколитофорида (примнезиевые) — 35 видов, из них род *Syracosphaera* насчитывает 6 видов, *Pontosphaera* и *Rhabdosphaera* — по 4, *Chrysochromulina* — 3. Класс диктиоховых, или силикофлагеллат, включает 7 видов, из них род *Dictyocha* представлен 3 видами. Класс хризофитовых представлен 2 родами: *Dinobryon* (2 вида) и *Meringosphaera* (1).

Наибольшим числом видов в отделе криптофитовых водорослей выделяется род *Cryptomonas* (5 видов), в отделе зеленых — *Carteria* (4 вида), в отделе сине-зеленых — *Oscillatoria* (3).

Видовое разнообразие микроводорослей в одни и те же сезоны в разные годы значительно различалось. Количество видов резко снижалось в аномально холодные годы, когда температура воды в феврале — марте опускалась ниже 7 °С, а в летний период наблюдались продолжительные стонные процессы, а также в аномально теплые годы, когда температура воды в зимне-весенний период была выше 8 °С и отмечалась высокая температура воды летом. В умеренные же годы количество видов значительно возрастало. Однако общее количество видов, которые удавалось обнаружить, зависело от объема собранного материала, т. е. от количества станций и горизонтов, от частоты наблюдений. Анализ многолетних данных показал, что наибольшим видовым разнообразием выделялись весенний (71 вид) и осенний (89) периоды, значительно меньшее количество видов встречалось летом (58) и зимой (46).

Сравнение результатов исследований, выполненных у юго-восточного и юго-западного побережья Крыма, показало значительное сходство видового состава фитопланктона и его сезонных и многолетних изменений. Общими для всех районов являются 61 вид динофитовых водорослей, 55 диатомовых, 15 золотистых (из них 7 видов кокколитофорид и 5 силикофлагеллят), 3 зеленых, 2 криптофитовых и по 1 виду сине-зеленых и эвгленовых водорослей. Из них только 15 видов диатомовых и 1 вид кокколитофорид, а также зеленые водоросли и цианобактерии достигают массового развития. Вместе с часто встречающимися видами динофлагеллят они создают основную часть биомассы фитопланктона прибрежных вод.

Выявлено и существенное различие в структуре фитопланктонного сообщества этих районов. Наибольшим видовым богатством выделяются районы Карадага (291 вид) и Севастопольского взморья (252), наименьшим — Севастопольская бухта (208 видов) и район Ласпи — Батилиман (202). Однако следует учесть, что исследования в районе Ласпи проводили в 80-е и 90-е годы, когда многие виды не регистрировались в черноморском планктоне. Это было связано с высоким содержанием в прибрежных водах органики и низким — минеральных питательных солей в тот период. Вероятно, в настоящее время по обилию видов этот район не уступает другим акваториям.

Район Карадага отличается наибольшим видовым разнообразием динофитовых водорослей (128 видов) и кокколитофорид (30), в основном за счет редких океанических видов, свидетельствующих об активном обмене вод между глубоководными районами моря и прибрежными водами Крыма.

На взморье Севастополя отмечено наибольшее видовое разнообразие диатомовых водорослей — 112 видов и его снижение, по сравнению с Карадагом, у динофитовых — до 91 вида (в Севастопольской бухте — до 74). Увеличение объема пресных вод, поступающих в бухту, и изменение термохалинной структуры вод создают неблагоприятные условия для развития динофитовых водорослей. Вследствие этого многие виды образуют покоящиеся цисты, количество которых в последние годы значительно возросло. По сравнению с районами Ласпи и Карадага, на взморье Севастополя зарегистрировано и более низкое видовое разнообразие типично океанических кокколитофорид — 17 видов (в Севастопольской бухте — 14 видов), что характерно для опресненных участков моря. В настоящее время в районе Севастополя встречается такое же количество видов кокколитофорид, как и в 60–70-е годы, но их количе-

ство увеличилось только по сравнению с 90-ми годами прошлого столетия.

Известно, что динофитовые и кокколитофорида избегают загрязненных вод (Киселев, 1950; Матвиенко, 1954), поэтому увеличение или уменьшение их видового разнообразия может служить индикатором состояния прибрежных акваторий и позволяет оценить качество вод в районе Севастополя как более низкое, по сравнению с водами Ласпи и Карадага.

Сезонная и многолетняя динамика видового разнообразия, численности и биомассы одноклеточных водорослей. Прибрежные зоны моря по физическим, химическим и биологическим показателям более изменчивы, чем халистатические районы. Под влиянием синоптических, гидрологических и антропогенных факторов таксономический состав одноклеточных водорослей и количественное развитие отдельных видов значительно изменяются в разные сезоны и в разные по климатическим условиям годы. Одни виды, не находя условий для своего развития, появляются в планктоне не каждый год, другие выпадают из планктона на десятилетия. За период наблюдений суммарная численность водорослей в прибрежных водах Крыма изменялась от 23 млн до 95 млрд кл. \cdot м⁻³, биомасса — от 35 мг до 66 г \cdot м⁻³. Максимального количественного развития достигали зеленые и сине-зеленые водоросли, максимальную биомассу создавали диатомовые.

Диатомовые водоросли в прибрежной зоне Крыма в осенне-зимне-весенний период, а в некоторые годы и в летний период после сильных стонных ветров, достигают массового развития, вызывая «цветение» воды. По определению Н. В. Морозовой-Водяницкой (1948), «цветением» называются периоды, когда доминирующий вид создает биомассу 1 г \cdot м⁻³. На Севастопольском взморье диатомовые водоросли представлены наибольшим числом видов (112), которое значительно возросло в 2000–2006 гг. за счет появления видов-вселенцев: *Chaetoceros divergens* var. *papilionis* (новый вид), *C. tortissimus*, *Lioloma pacificum*, *Thalassiosira nordenskioldii*, *Pseudo-nitzschia inflatula*; видов, исчезавших из планктона Черного моря в 80–90-е годы 20 столетия: *Chaetoceros peruvianus*, *Cyclotella caspia*, *Thalassiosira angulata*, *T. eccentrica*, *T. parva*; редких видов, появляющихся в планктоне раз в несколько лет: *Thalassiosira anguste-lineata*, *T. oestrupii* и представители *Coscinodiscus*.

В 2006 г. в Севастопольской бухте отмечена вспышка видов, характерных для вод с пониженной соленостью: ранее редкого здесь *Coscinodiscus jonesianus* var. *commutatus* и вселенца *Pseudo-nitzschia inflatula*. В то же время в районе Севастополя редкими стали океанические виды — *Ditylum brightwellii*, *Hemiaulus hauckii*, *Odontella mobiliensis*, исчезли из планктона виды рода *Bacteriastrum*, обильного в 80-е годы, а также вселенец *Asterionellopsis glacialis*, многочисленный в 60-е и 90-е годы прошлого столетия. Многолетние наблюдения показали, что *A. glacialis* появляется в прибрежных водах Крыма только после ряда аномально теплых лет, когда вода у берегов прогревается до глубины 35–40 м, как это было в начале 90-х годов.

В зимний период у берегов Крыма встречалось до 43 видов диатомовых водорослей. В холодные зимы (5,0–7,5 °С) с интенсивным вертикальным перемешиванием вод встречались как мелкоклеточные виды — *Skeletonema costatum*, так и крупноклеточные — *Pseudosolenia calcar-avis* и несколько видов рода *Coscinodiscus*. Количественное развитие диатомовых водорослей в такие зимы у Карадага и Ласпи было невелико, численность не

превышала 4–26 млн кл. \cdot м⁻³, биомасса — 4–40 мг \cdot м⁻³. Исключение составлял район Севастополя. Зимой 2003–2006 гг. на Севастопольском взморье «цветение» воды (2–5 млрд кл. \cdot м⁻³, биомасса до 2,5 г \cdot м⁻³) вызывала мелкоклеточная, холодолюбивая диатомея *Skeletonema costatum*. В такие зимы зарегистрированы высокие концентрации биогенных элементов, особенно нитратов, увеличение которых происходило как за счет конвективного перемешивания вод, так и в результате их обильного поступления с речным стоком. Особенно сильным зимнее «цветение» было у входа в Севастопольскую бухту на границе морских и распресненных вод (в районе гидрологического фронта), где при температуре воды 6,6 °С и солености 17,5 ‰ численность *S. costatum* достигала 10–25 млрд кл. \cdot м⁻³, биомасса — 5–12 г \cdot м⁻³. В этот период доля *S. costatum* составляла 95–98 % суммарных величин фитопланктона, а видовое разнообразие водорослей было минимальным.

В теплые зимы (8,0–12,2 °С) с менее интенсивным конвективным перемешиванием вод видовое разнообразие водорослей значительно увеличивалось; в планктоне преобладали *Skeletonema costatum*, *Pseudo-nitzschia delicatissima*, *Thalassionema nitzschioides*, *Thalassiosira subsalina*, *Cerataulina pelagica*, *Pseudosolenia calcar-avis*, *Proboscia alata*, а в 80-е годы — и *Bacteriastrum delicatulum*, *B. hyalinum*. Крупноклеточные виды встречались редко. В такие зимы численность диатомовых изменялось в пределах 35–470 млн кл. \cdot м⁻³, биомасса не превышала 100 мг \cdot м⁻³.

Весной (февраль — май) в прибрежных водах Крыма видовое разнообразие диатомовых водорослей значительно возросло — до 57 видов. В ранневесенний период (февраль — март), на который приходится четко выраженный температурный минимум (6,0–7,8 °С) и максимальная концентрация минеральных солей, происходило массовое развитие мелкоклеточных, холодолюбивых видов: в феврале — *Skeletonema costatum*, в марте — *Pseudo-nitzschia delicatissima*. В годы с холодной, затяжной весной эти виды доминировали в планктоне до конца мая. В феврале в водах Ласпи (1986 г.) и Карадага (2003 г.) численность *S. costatum* составляла соответственно 1,0 и 4,7 млрд кл. \cdot м⁻³ биомасса — 342 и 986 мг \cdot м⁻³. На взморье Севастополя *S. costatum* вызывала «цветение» воды. В феврале — марте 2003 и 2006 гг. ее численность достигала 7 млрд кл. \cdot м⁻³, в апреле 1995 г. — 12 млрд кл. \cdot м⁻³, биомасса — 1–4,7 г \cdot м⁻³. В эти месяцы на ее долю приходилось до 95 % суммарной численности фитопланктона.

В марте 1986 г. в районе Ласпи — Батилиман, где отмечалась высокая концентрация фосфатов, наблюдалось массовое развитие *Pseudo-nitzschia delicatissima*, численность которой достигала 5 млрд кл. \cdot м⁻³. В районе Севастополя (март — апрель 1996 и апрель — май 2001 гг.) и Карадага (май 1986 г.) ее величина была несколько ниже — 3 млрд кл. \cdot м⁻³. В это время биомасса *P. delicatissima* вместе с *Skeletonema costatum* составляла до 1–3,4 г \cdot м⁻³.

В годы с более теплой весной по мере прогревания вод и снижения концентрации биогенных элементов, мелкоклеточные виды сменялись в апреле — мае более теплолюбивыми, крупноклеточными — *Cerataulina pelagica*, *Chaetoceros curvisetus*, *C. affinis*, *Proboscia alata*, *Dactiliosolen fragilissimus*. Их численность в апреле 1989 г. у Ласпи и Карадага составляла соответственно 270 и 390 млн кл. \cdot м⁻³, а биомасса, в зависимости от размеров доминирующих видов, — 240 мг и 3,9 г \cdot м⁻³. На Севастопольском взморье в апреле 2004 г. «цветение» воды вызывал только один вид — *Chaetoceros curvisetus*, а в 2005 г. — *Proboscia alata*. Во всем слое воды от поверхности до дна они создали высокую биомассу (5,5–8 г \cdot м⁻³), снижая кормовую ценность фитопланктона. К середине

или к концу мая запас минеральных солей в верхнем слое моря исчерпывался развивающимися водорослями, а так как их поступлению из нижних слоев моря препятствовал сезонный термоклин, образовавшийся в результате прогрева верхнего слоя моря, весеннее «цветение» затухало.

С мая по сентябрь при слабых ветрах или продолжительных периодах полного безветрия численность диатомовых, испытывающих недостаток минерального питания, снижалась до минимальных величин. В течение всего летнего периода количество фитопланктона могло изменяться в пределах 21–70 млн кл. \cdot м⁻³, биомасса — 60–150 мг \cdot м⁻³. Видовое разнообразие в это время было невелико: в планктоне встречалось от 19 до 22 видов диатомовых.

Однако годы с подобным температурным режимом у берегов Крыма довольно редки. Обычно в прибрежной зоне под влиянием сильных вдольбереговых ветров возникали сгонные явления, процессы апвеллинга, которые приводили к быстрой перестройке вертикальной структуры вод, подъему на поверхность холодных глубинных вод, обогащенных биогенными элементами. Состояние фитопланктона с мая по сентябрь изменялось в зависимости от частоты и продолжительности сгонных ветров и глубины залегания слоя сезонного термоклина. Поскольку в начале теплого периода года верхняя граница слоя термоклина (с температурой 14–16 °С) залегала на глубине 15–20 м, то у Карадага и Ласпи даже при незначительных сгонных ветрах она выходила на поверхность моря, а на Севастопольском взморье, для которого характерны скрытые сгоны, располагалась на глубине 2–10 м. В такие годы в июне — июле массового развития достигали крупноразмерные виды — *Cerataulina pelagica* (1999), *Pseudosolenia calcar-avis* (2002), *Chaetoceros curvisetus* и *Proboscia alata* (2004). Численность диатомовых водорослей составляла 5–9 млрд кл. \cdot м⁻³, биомасса — 4–8 г \cdot м⁻³.

Значительно реже в летний период в верхние слои моря поднимались глубинные воды с нижней границы слоя термоклина с температурой 7–8 °С, обогащенные минеральными солями, вызывая массовое развитие мелкоклеточных диатомовых водорослей; в планктоне насчитывалось до 50 видов. Так, в июне 2001 г. после сильного сгона на взморье Севастополя «цветение» воды вызывала *Skeletonema costatum*, достигающая 15–36 млрд кл. \cdot м⁻³ и создающая биомассу до 9–19 г \cdot м⁻³. Максимальное количество водорослей, как и в зимний период, отмечено на границе морских и распресненных вод, в бухте оно было на порядок ниже.

В августе, когда слой сезонного термоклина заглублялся и верхний 30–40-метровый слой вод прогревался до 23–24 °С, диатомовые водоросли не превышали 10 % суммарной численности фитопланктона. Однако после сгонных ветров (август 1991 и 1994 гг. в районе Ласпи, 1994 и 1996 гг. у Севастополя) и подъема верхней границы слоя термоклина до горизонта 10 м происходило массовое развитие (до 55–75 млн кл. \cdot м⁻³) крупноклеточной *Pseudosolenia calcar-avis*. Ее биомасса во всем слое от поверхности до 40 м достигала 1–5 г \cdot м⁻³. В такие периоды ухудшались условия питания для зоопланктона, моллюсков и молоди рыб.

В годы с обильным речным и ливневым стоком, поставляющим в море большое количество кремния и аммония, на взморье Севастополя и в Севастопольской бухте «цветение» воды в летний период вызывали мельчайшие диатомовые водоросли. В июле — августе 2001 г. доминировали *Leptocyllindrus danicus*, *L. minimus* и сопутствующие им *Chaetoceros insignis*, *C. compressus*. В

июне при температуре воды 24 °С и солености 17,4 ‰ их численность достигала 4–7 млрд кл. \cdot м⁻³, биомасса — 2–5 г \cdot м⁻³. В августе при аномально высокой температуре воды (27 °С) биомасса снижалась до 1,2–0,8 г \cdot м⁻³. Летом 2002 г. после обильных дождей были обнаружены очень мелкие, редкие виды, характерные для опресненных вод: одиночные клетки *Chaetoceros ceratosporum* (вид с короткими цепочками, состоящими из 2–3 клеток), *C. lorensianus* f. *subsalinus*. В основном эти виды и сопутствующая им мелкоклеточная *Cyclotella caspia* создавали биомассу 1,8 г \cdot м⁻³.

Начало и продолжительность осеннего массового развития диатомовых водорослей зависели от интенсивности вертикального перемешивания вод и связанного с ним понижения температуры воды и повышения концентрации минеральных солей в верхнем слое моря. В одни годы резкое снижение температуры воды в результате сильного сгона происходило в конце августа, начале или середине сентября (в такие годы осеннее развитие диатомовых было ранним и продолжительным) или сдвигалось на середину октября (развитие было поздним и непродолжительным). В годы с теплой осенью увеличивалось видовое разнообразие диатомовых: в планктоне встречалось до 50 видов. В районе Ласпи — Батилиман с 1983 по 1989 гг. в осенний период их численность изменялась в пределах 32–170 млн кл. \cdot м⁻³, биомасса — 10–444 мг \cdot м⁻³. В годы с сильными сгонными процессами (осень 1990, 1991, 1993 и 1994 гг.), когда более 90 % суммарной численности составляла *Pseudosolenia calcar-avis*, создавая биомассу до 1–2 г \cdot м⁻³, видовое разнообразие снижалось. В районе Карадага в осенний период со штилевой погодой (сентябрь 1986 г.) численность диатомовых не превышала 20 млн кл. \cdot м⁻³, биомасса — 50 мг \cdot м⁻³, но видовой состав был довольно разнообразным и преобладали *Pseudo-nitzschia delicatissima*, *Pseudosolenia calcar-avis*, *Bacteriastrium hyalinum*, *B. delicatum*, *Skeletonema costatum*. На взморье Севастополя в сентябре 1994 и 1995 гг. численность диатомовых достигала 1–4 млрд кл. \cdot м⁻³, биомасса — 1–2 г \cdot м⁻³. В это время, при температуре воды 23–21 °С и довольно однородном ее распределении от поверхности до дна, зарегистрировано максимальное видовое разнообразие. Доминирующими видами были *Leptocylindrus danicus*, *L. minimus*, *Thalassionema nitzschioides*, *Pseudo-nitzschia delicatissima*, *Skeletonema costatum*, *Cerataulina pelagica*, *Chaetoceros affinis*, *C. compressus*, *C. sociallis*, *Dactyliosolen fragilissimus* и вид-вселенец *Asterionellopsis glacialis*, достигающий 1,7 млрд кл. \cdot м⁻³. В Севастопольской бухте и на взморье в сентябре — октябре 2001 г. при максимальной за весь период наблюдений концентрации кремния «цветение» воды вызвал вселенец *Chaetoceros tortissimus*, составлявший до 60 % общих величин численности (1–4 млрд кл. \cdot м⁻³) и биомассы (1–8,5 г \cdot м⁻³) фитопланктона. Значительный вклад в создание суммарной биомассы в это время вносили мелкоклеточные *Chaetoceros compressus*, *C. insignis*, *C. diadema* и крупноклеточные *Cerataulina pelagica*, *Pseudosolenia calcar-avis*, вселенец *Lialoma pacifica*, достигающий 19 млн кл. \cdot м⁻³. Осенью 2002 — 2006 гг. в районе Севастополя развитие диатомовых водорослей носило характер отдельных кратковременных вспышек и зависело от количества биогенных или органических соединений, поступающих как с речным и ливневым стоком, снижающим соленость, так и с глубинными солеными водами открытого моря. В сентябре — ноябре 2002, сентябре 2004 и 2005 гг. «цветение» воды вызывал крупноклеточный теплолюбивый вид *Dactyliosolen fragilissimus*, создававший до 96–99 % суммарной биомассы фитопланктона. Максимального количественного развития (1–3 млрд кл. \cdot м⁻³, биомасса — 3–29 г \cdot м⁻³) он дос-

тигал при однородном распределении температуры (23,3 °С) и солености (17,33–17,55 ‰) во всем слое вод. Снижение температуры воды на 2–3 °С приводило к уменьшению численности клеток *D. fragilissimus*, биомасса снижалась до 18–3 г·м⁻³. Появление в придонном слое вод с температурой 16,9 °С и повышением солености до 17,9 ‰ в результате подъема глубинных вод приводило к полному исчезновению этого вида. Его сменяли более холодолюбивые *Leptocylindrus danicus*, *Cyclotella caspia*, *Skeletonema costatum*, *Pseudosolenia calcar-avis*, биомасса которых достигала 4–8 г·м⁻³. В годы с сильными стонными процессами, снижающими температуру воды на поверхности до 20,0–16,3 °С, а в придонном слое — до 9,5–9,2 °С, «цветение» вызывала крупноклеточная *Cerataulina pelagica*. В сентябре — октябре 2003 и 2006 гг. ее биомасса составляла 3–5 г·м⁻³, а осенью 1996 и 2007 гг., когда сильный стгон совпал с периодом продолжительных ливневых дождей, зарегистрировано максимальное количественное развитие *C. pelagica*. В Севастопольской бухте ее численность достигала 3–9 млрд кл·м⁻³, биомасса — 48–66 г·м⁻³, на взморье — 3–23 г·м⁻³, на порядок превышая величины, полученные ранее для района Севастополя. Такие высокие показатели количественного развития *C. pelagica* характерны только для распресненной и эвтрофированной северо-западной части моря (Нестерова, 1981). В конце сентября — октябре 2007 г. после снижения численности *C. pelagica* отмечена вспышка *Proboscia alata*, биомасса которого на взморье достигала 2–18 г·м⁻³, а в бухте — 2–26 г·м⁻³. Этот вид встречался в планктоне до конца декабря. Осенний период 2006 г., с чрезвычайно обильным речным стоком, отличался богатым видовым разнообразием и низким количественным развитием мелкоклеточных диатомовых — *Chaetoceros socialis*, *C. compressus*, *C. insignis*, *C. curvisetus*, *C. peruvianus*, *Cyclotella caspia*, *Skeletonema costatum*, *Leptocylindrus danicus*. После осенних штормов появились виды, не встречавшиеся в планктоне несколько лет: *Pseudo-nitzschia seriata*, *Hemiaulax hauskii*, *Ditylum brightwellii* и *Chaetoceros divergens* var. *papilionis* — новый вид, обнаруженный в 1999 г. на взморье.

Динофитовые водоросли — типичные обитатели пелагиали, по числу видов превосходят диатомей, уступая им только в количественном развитии. Наибольшим видовым разнообразием динофитовых выделяются прибрежные воды Карадага (до 130 видов). В районе Севастополя число видов динофитовых значительно ниже (89 — на взморье и 74 — в бухте). В последние годы здесь обнаружены новые для Черного моря виды: редкий *Dinophysis odiosa*, обитающий на глубине 30–40 м, и *Peridinium tuba*, часто встречающийся и иногда достигающий значительной численности, особенно в бухте.

Прибрежные воды Юго-Западного Крыма подвержены влиянию вод открытой северо-западной части моря, а у Севастополя — еще и стоку рек Черная, Бельбек, Кача и хозбытовым стокам. В периоды ливневых дождей, таяния снега в горах, сбросов в Севастопольскую бухту вод Чернореченского водохранилища соленость и температура воды в бухте снижались до минимальных значений. Воды с пониженной соленостью прослеживались в 1,5 милях от берега. Ливневые и речные стоки во время паводков загрязняли воды и взморья минеральной взвесью, особенно при оползнях в районе реки Бельбек. Известно, что в таких условиях многие виды динофитовых — обитателей чистых вод, очень чувствительных к изменению солености, — отмирают уже на границе соленых и распресненных вод или образуют покоящиеся цисты, что делает невозможным определение видового состава без специ-

альных исследований (Киселев, 1950). В прибрежных водах Севастополя в последние годы значительно возросло количество цист и клеток размером от 10 до 30–40 мкм, находящихся в инцистированном состоянии. Иногда их биомасса достигала $1,3\text{--}1,9 \text{ г}\cdot\text{м}^{-3}$, что свидетельствует о высоком потенциале динофлагеллят — ценных кормовых объектов зоопланктона, молоди рыб и моллюсков. В последние годы в прибрежных водах появились виды, характерные для сильно распресненных морских вод — *Gymnodinium knipowitschii*, *Peridinium aciculiferum*, *Akashiwo sanguinea* (= *Gymnodinium sanguineum*), а на взморье Севастополя встречен пресноводный *Peridinium palatinum*. Один из этих видов, холодолюбивый *P. aciculiferum*, летом 2003 г. вызвал «цветение» воды в прибрежной зоне, создавая биомассу до $2,5 \text{ г}\cdot\text{м}^{-3}$. «Цветение» наблюдалось в июле — августе после сгонных ветров, когда глубинные воды с температурой $8\text{--}9 \text{ }^{\circ}\text{C}$ поднимались до горизонта 20 м. В то же время наиболее массовый в 70–80-е годы *Prorocentrum cordatum*, вызывающий «цветение» воды, в настоящее время перешел в разряд редких.

Максимальное видовое разнообразие динофитовых водорослей (18–20) зарегистрировано в мае, ноябре и декабре. С июня по октябрь в планктоне встречалось до 14–16 видов, а минимальное количество видов (9–11) отмечено с января по апрель.

За период наблюдений в прибрежных водах Крыма численность динофитовых водорослей изменялась от 0,4–9 млн до 1,6–2,8 млрд кл. $\cdot\text{м}^{-3}$, биомасса от 1–20 мг до $0,9\text{--}2,5 \text{ г}\cdot\text{м}^{-3}$. Их количество увеличивалось в апреле — октябре и резко снижалось поздней осенью и зимой. В теплые годы доминировали *Prorocentrum cordatum*, *P. micans*, *Protoperidinium stenii* и *P. granii*. В холодные годы увеличивалось количество крупноклеточных видов: *Ceratium tripos*, *C. fusus*, *C. furca*, *Prorocentrum compressum*, *P. scutellum*, *Protoperidinium divergens*, *Dinophysis cauda*, *D. sacculus*, обитающих в слое термоклина и холодном промежуточном слое.

В 90-е годы прошлого столетия в связи с увеличением в эвфотической зоне Черного моря органических соединений азота и фосфора (Виноградов, 1992) резко увеличилось количественное развитие мелкоклеточных, особенно гетеротрофных видов. Так, если в районе Ласпи — Батилиман численность динофлагеллят в 1983–1988 гг. не превышала $54 \text{ млн кл}\cdot\text{м}^{-3}$, а биомасса — $250 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$, то в 1989–1994 гг. их численность увеличилась на порядок, биомасса — в 2–3 раза. Летом 1989 г. в районе Ласпи их биомасса достигала $3 \text{ г}\cdot\text{м}^{-3}$, в 1990 г. у Карадага — $0,9\text{--}1,6 \text{ г}\cdot\text{м}^{-3}$. Круглогодично в прибрежных водах, как и в водах глубоководной части моря, доминировали гетеротрофные виды — *Glenodinium paululum*, *Gyrodinium fusiforme*, *Diplopsalis lenticula*, *Protoperidinium stenii*, *P. minusculum*, *P. breve*. Отмечены вспышки развития крупноклеточного вида со смешанным типом питания — *Ceratium fusus*, у потенциально токсичных динофлагеллят из рода *Dinophysis* обнаружен симбиоз с криптофитовыми водорослями (Сеничева, 1994). Из автотрофных видов преобладали *Prorocentrum micans* и *Goniaulax spinifera* с биомассой от 50 до $500 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$. Весной и осенью во время интенсивного конвективного перемешивания вод зарегистрированы кратковременные вспышки автотрофных видов *Scripsiella trochoidea* и *Heterocapsa triquetra*, биомасса которых достигала $0,7\text{--}2,3 \text{ г}\cdot\text{м}^{-3}$.

Высокое количественное развитие динофитовых водорослей в Севастопольской бухте наблюдалось только летом и ранней осенью 1973 и 1974 гг., когда, в основном за счет массового развития *Prorocentrum cordatum*, их биомасса составляла $4\text{--}16 \text{ г}\cdot\text{м}^{-3}$. В последующие годы она уменьшилась

в теплый период на порядок, в холодный — на два порядка. Летом и осенью 2003–2006 гг. на взморье Севастополя и в бухте отмечены единичные кратковременные вспышки динофитовых, во время которых их биомасса колебалась от 200–600 мг до 1–2 г·м⁻³, а создавали ее мелкоклеточные гетеротрофные виды или цисты. В остальное время биомасса не превышала 100–50 мг·м⁻³. В последние годы в связи с большим объемом пресных вод, поступавшим в бухту из Чернореченского водохранилища, численность динофитовых водорослей в бухте и на взморье снижалась до минимальных значений.

Вертикальное распределение динофитовых связано с гидрологической структурой вод. В холодный период года они довольно равномерно распределялись во всем слое от поверхности до дна. В летний период наблюдалось два максимума численности и биомассы — на поверхности и в слое термоклина. На поверхности моря преобладали теплолюбивые мелкоклеточные виды. У нижней границы слоя термоклина и в холодном промежуточном слое доминировали холодолюбивые крупноклеточные *Ceratium tripos*, *C. fusus*, *C. furca*, *Protoperidinium crassipes*, *P. divergens*, *Dinophysis cauda*, *D. sacculus*, *Prorocentrum compressum*, *P. scutellum*, за счет чего биомасса на глубине 25–40 м была на порядок выше. После сильных и продолжительных сгонных процессов холодолюбивые виды поднимались в верхний слой моря, где составляли основную часть суммарной биомассы фитопланктона.

Золотистые водоросли обитают преимущественно в чистых водах, бедных питательными веществами, предпочитая воды, богатые кислородом, с рН 8,0–8,05. Развиваются обычно ранней весной, поздней осенью и зимой при температуре воды от 7 до 12 °С. Питание фототрофное, но могут использовать и готовое органическое вещество (Матвиенко, 1954). Весной, особенно в период обильного речного стока, в прибрежных водах значительных величин (400–600 млн кл·м⁻³, 290 мг·м⁻³) достигал мелкоклеточный колониальный *Dinobryon balticum*, изредка встречался *D. divergens*. Осенью, иногда уже в августе, появлялись кремнежгутиковые *Dictyocha speculum*, *D. octonaria*, *D. crux*, *Octactis octonaria*, *Hermesinium adriaticum*, *Ebria tripartita* — индикаторы подъема холодных вод. В некоторые годы они присутствовали в планктоне до марта — апреля. Их суммарная численность не превышала 50 млн кл·м⁻³, биомасса — 80 мг·м⁻³. Довольно часто, но в небольшом количестве, встречались мелкоклеточные виды (до 8 мкм в диаметре) рода *Chrysochromulina*.

Почти круглый год в прибрежных водах вегетировали кокколитофориды — представители класса примнезиевых, типичные обитатели океанов и морей с высокой соленостью. Кокколитофориды на 90 % состоят из кальция и разрушаются при фильтрации проб даже через ядерные фильтры; в фиксированных формалином пробах практически не сохраняются. В первой половине 20 века, когда фитопланктон изучали в фиксированных пробах, кокколитофорид в Черном море не находили и считали это особенностью черноморского планктона (Зенкевич, 1951). Первые находки этих водорослей в Черном море были сделаны П. И. Усачевым (1947), а затем Н. И. Морозовой-Водяницкой и Е. В. Белогорской (1957). Они обнаружили в «живых» пробах 18 видов кокколитофорид — мельчайших шарообразных клеток размером от 6 до 11 мкм, и лишь немногие из них достигали 20–30 мкм. Первоначально кокколитофорид рассматривали случайными пришельцами из Средиземного моря, но дальнейшие наблюдения показали, что они развиваются в Черном море в огромных количествах. Подтверждает это и тот факт, что известко-

вые кокколитофориды — один из основных компонентов донных осадков глубоководных участков дна Черного моря. Кокколитофориды извлекают из воды соли кальция для построения панциря; отмирая, клетки опускаются на дно, образуя в течение многих тысячелетий известковый осадок (Сорокин, 1982).

В прибрежных водах Крыма обнаружено 35 видов кокколитофорид, но только один из них — *Emiliana huxleyi* (клетки диаметром 6–11 мкм) — достигает массового развития, численность остальных видов незначительна. Наиболее часто встречаются *Pontosphaera nigra*, *Coccolithus pelagicus*, *Oolithotus fragilis*, *Acanthoica quattrosipina*, в последние годы на взморье Севастополя появилась *Acanthoica* sp. с диаметром клеток более 30 мкм. Многолетними исследованиями показано, что в Черном море основное количество *E. huxleyi* сконцентрировано у верхней границы слоя сезонного термоклина. Поэтому в результате высокой динамической активности прибрежных вод она круглогодично встречается в количестве 1–50 млн кл. \cdot м⁻³, а после интенсивного конвективного перемешивания вод или стонных процессов ее количество на поверхности моря возрастает на 1–2 порядка. В XX столетии *E. huxleyi* дважды вызывала сильнейшее «цветение» воды на всей акватории Черного моря. В 50-е годы оно наблюдалось в весенний период (февраль — апрель) с активной вертикальной циркуляцией вод и поступлением в эвфотическую зону большого количества минеральных фосфатов. Численность *E. huxleyi* в эти годы достигала 1,2–1,8 млрд кл. \cdot м⁻³, биомасса — 300 мг \cdot м⁻³ (Морозова-Водяницкая, Белогорская, 1957). В 1989–1994 гг. на всей акватории моря отмечено более высокое количественное развитие *E. huxleyi*. В эти годы резко уменьшалось поступление минеральных солей азота, фосфора и кремния в верхний 50-метровый слой и в то же время увеличивалось содержание органических форм азота, фосфора, аммония и органического углерода, поступавших в море с речным стоком (Виноградов, 1992; Сапожников, 2006). Резкое уменьшение содержания кремния привело к сокращению количества диатомовых и увеличению количественного развития видов с гетеротрофным или смешанным типом питания. Круглый год в планктоне доминировала *E. huxleyi*, перешедшая, очевидно, на частичное гетеротрофное питание, образуя весенне-летний, осенний и зимний максимумы. Она достигала рекордных величин за все годы наблюдений на Черном море. В прибрежных водах у Ласпи и Карадага летом 1989 и 1990 гг. на поверхности моря численность *E. huxleyi* составляла 1,5–8 млрд кл. \cdot м⁻³, а в слое термоклина — 11–20 млрд кл. \cdot м⁻³, биомасса — от 360 мг до 3,8 г \cdot м⁻³. В июне 1989 г. в бухте Ласпи после апвеллинга на поверхности моря насчитывалось до 20 млрд кл. \cdot м⁻³. В эти годы более высокие значения наблюдались только в западной части моря и у берегов Болгарии, особенно в бухте Варна, — до 70 млрд кл. \cdot м⁻³. На взморье Севастополя вспышки численности *E. huxleyi* отмечены весной и осенью в периоды конвективного перемешивания вод и летом после стонных процессов, в результате которых происходило резкое повышение концентрации минерального фосфора. Осенью 1994 г. численность *E. huxleyi* достигала 2 млрд кл. \cdot м⁻³, в апреле 2001 г. — 20 млрд кл. \cdot м⁻³, в феврале 2005 г. — 7,5 млрд кл. \cdot м⁻³, в мае — июле 2004–2006 гг. — 2–5 млрд кл. \cdot м⁻³. Она составляла до 90 % суммарных величин численности фитопланктона и создавала биомассу от 520 мг до 2,8–3,8 г \cdot м⁻³. Очевидно, непериодические вспышки количественного развития *E. huxleyi* объясняются наличием высоких концентраций минеральных или органических форм фосфатов. С этим может быть связано и то, что весной *E. huxleyi* сопутствует диатоме *Skeletonema costatum*, во время максимального развития которой значительно

возрастает концентрация органического фосфора (Крупаткина, Бурлакова, 1980).

Криптофитовые водоросли — мелкие (7–19 мкм в длину), очень подвижные одноклеточные организмы, обычные обитатели вод, загрязненных органическим веществом. Как и зеленые водоросли, они принимают активное участие в самоочищении вод. Таксономический состав морских криптофитовых водорослей изучен недостаточно, что связано с методическими трудностями, поэтому их вместе с зелеными водорослями обычно относят к группе «мелких жгутиковых». В настоящее время в прибрежных водах Крыма отмечено 7 видов криптофитовых, из которых 5 относятся к роду *Cryptomonas*. Известно, что некоторые виды морских криптофитовых водорослей живут в симбиозе с инфузориями и радиоляриями и даже с динофитовыми водорослями рода *Dinophysis* (Сеничева, 1994; Geider, 1989). У криптомонад — необычный пигментный состав. Наряду с хлорофиллом «а» и «с» имеется особый белок — пигмент фикобелинпротеин, функция которого состоит в передаче поглощенной энергии хлорофиллу «а», что способствует хорошему приспособлению организмов к условиям среды (Стадничук, 1990). Фикобелинпротеин криптомонад обладает очень яркой оранжевой флуоресценцией с максимумом излучения при 580 нм, благодаря чему и был обнаружен их симбиоз с *Dinophysis*. Фикобелиновые пигменты, выделенные из клеток замораживанием, оказывали токсическое действие, с чем, возможно, и связаны токсические свойства динофлагеллат рода *Dinophysis*. Криptomonеды встречается в прибрежных водах Крыма круглогодично, до 20–150 млн кл.·м⁻³, иногда до 860 млн кл.·м⁻³. Максимальное количественное развитие (2 млрд кл.·м⁻³, 590 мг·м⁻³), вызванное высокой концентрацией органического фосфора на поверхности моря, зарегистрировано в августе 2003 г. в Севастопольской бухте.

Зеленые водоросли — мелкоклеточные (диаметр 3–10 мкм), очень подвижные организмы, играющие важную роль в процессе самоочищения вод. Определение их видового состава возможно только на живом материале. В морском планктоне они мало изучены, поскольку в фиксированных пробах сильно видоизменяются, и их обычно относят к сборной группе «мелких жгутиковых». В Черном море зеленые жгутиковые водоросли встречаются до больших глубин, в теплый период года их максимальное количество сконцентрировано в слое термоклина, вследствие чего вспышки развития на поверхности моря наблюдаются после сгонных ветров. У берегов Крыма постоянно встречаются мельчайшие представители родов *Tetraselmis*, *Carteria*, *Dunaliella*, *Pyramimonas* и значительно реже — *Pterosperma*. На Севастопольское взморье зеленые водоросли, очевидно, поступают и с обильным речным стоком, объем которого увеличился в последние годы. Так, в июле 2003 г. их численность достигала 3 млрд кл.·м⁻³, в марте и мае 2005 г. — 8–45 млрд кл.·м⁻³, в июне 2006 г., который отличался обилием зеленых водорослей, — 95 млрд кл.·м⁻³, при биомассе 0,9–3 г·м⁻³. Массовое развитие этих водорослей — санитаров моря — является показателем высокого содержания в прибрежных водах растворенного органического вещества.

Сине-зеленые водоросли (цианобактерии) в прибрежных водах Крыма представлены 12 видами. В прибрежных водах Севастополя в 2000 и 2001 гг. в местах выпуска в море неочищенных сточных вод отмечено массовое развитие (6–71 млрд кл.·м⁻³) цианобактерий с диаметром клеток 3–5 мкм, численность которых увеличивалась на придонных горизонтах. В летне-осенний период 2005 и 2006 гг. при значительном снижении солености заре-

гистрировано большое количество цианобактерий родов *Microcystis* и *Gleocapsa* (клетки диаметром 3–9 мкм), очевидно, поступивших в прибрежную зону с речным стоком. В 2006 г. в Севастопольской бухте, куда были сброшены воды Чернореченского водохранилища, цианобактерии достигали 14 млрд кл. \cdot м⁻³ и создавали биомассу до 3,6 г \cdot м⁻³, на взморье их численность достигала 20–90 млрд кл. \cdot м⁻³, биомасса — 1–6 г \cdot м⁻³. Токсичность цианобактерий, возможно, связанная с наличием пигментов фикобелинпротеинов, делает их непригодными для питания гидробионтов. Известно, что цианобактерии накапливаются и зимуют в илах, а после перемешивания вод могут вновь появляться на поверхности моря и, при наличии органического вещества, достигать массового развития. Высокая не используемая в пищу биомасса после отмирания водорослей может привести к вторичному загрязнению вод.

Эвгленовые водоросли — одноклеточные, подвижные, преимущественно автотрофные организмы, могут усваивать и готовые органические вещества; обитают в эвтрофных водоемах и могут служить индикаторами уровня загрязнения вод (Романенко, 2004). В прибрежных водах Крыма встречены 2 вида: наиболее часто — *Eutreptia lanowii* и значительно реже — *Euglena* sp., но они не достигают высокой численности. Эвгленовые водоросли, как организмы, способные к миксотрофному питанию, играют важную роль в процессах самоочищения вод.

Таким образом, прибрежные воды Крыма характеризуются довольно высоким разнообразием одноклеточных водорослей, которое обеспечивается сменой водных масс и периодическим пополнением верхних слоев холодолюбивыми видами из холодного промежуточного слоя и слоя сезонного термоклина. В прибрежных водах Крыма зарегистрированы виды, новые не только для этой акватории, но и для Черного моря: диатомовые водоросли *Chaetoceros divergens* var. *papilionis*, *Chaetoceros tortissimus*, *Lioloma pacificum*, *Thalassiosira nordenskioldii*, *Pseudonitzschia inflatula*; динофитовые водоросли *Dinophysis odiosa* и *Peridinium tuba*. Для данной акватории характерны значительные межсезонные и межгодовые изменения видового состава, численности и биомассы одноклеточных водорослей. Наиболее существенными, как и для всего Черного моря, они были в период с 1989 по 1994 гг., с круглогодичным доминированием мелкоклеточных кокколитофорид, мелких зеленых жгутиковых и мелкоклеточных, в основном гетеротрофных динофитовых водорослей. Диатомовые водоросли в эти годы не превышали 10 % от общей численности фитопланктона. В результате того, что зимнее вертикальное перемешивание не захватывало глубинные воды и в верхнем 50-метровом слое отмечался дефицит минеральных солей, развитие диатомовых носило характер отдельных вспышек. В последние годы отмечено изменение термохалинной структуры вод в Севастопольской бухте и на взморье, связанное с увеличением объема пресных вод, поступающих в море. Результатом этого стало зимнее «цветение» воды и увеличение числа видов, характерных для сильно распресненных вод, один из которых — *Peridinium aciculiferum* — вызвал летнее «цветение» 2003 г. Повышенные объемы пресных вод, поступившие в бухту в 2006 г., вызвали существенное изменение в структуре фитопланктонного сообщества. Оно проявилось в абсолютном доминировании с марта до конца года зеленых и сине-зеленых водорослей, создающих высокую биомассу, и низком количественном развитии ценных кормовых объектов — диатомовых, золотистых и особенно динофитовых водорослей.

ГЛАВА 2

ОСОБЕННОСТИ СЕЗОННОЙ СУКЦЕССИИ ФИТОЦЕНОЗОВ
СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БУХТЫ В 2004–2006 ГГ.

Изменения видового состава фитоценозов в течение года, вызванные колебаниями условий внешней среды, были описаны как сезонные сукцессии (Раймонт, 1983). В дополнении к стадиям сукцессии Маргалефа Л. А. Виноградова выделила комплексы видов, закономерно сменяющие друг друга (Виноградова и др., 1979). Как правило, в фитопланктонном сообществе присутствуют представители всех комплексов, но их соотношение и состав доминирующих видов значительно варьируют от сезона к сезону и по районам. К тому или иному комплексу относили в зависимости от таксономической принадлежности, формы и размера клеток. Характеристики каждого комплекса представлены в табл. 1 в порядке доминирования в сезонной сукцессии.

Ниже проанализированы данные за период с января 2004 по май 2006 гг. Пробы отбирали раз в месяц в Севастопольской бухте на стандартных станциях (рис. 1): 1 — в районе Константиновского равелина; 2 — в центре Южной бухты; 3 — у причала в районе Инкермана (с марта 2004 по август 2005 гг.); 4 — в устье реки Черной (с июля 2004 по август 2005 гг.).

Табл. 1 Характеристика комплексов водорослей и их соответствие стадиям сукцессии (по Виноградовой и др., 1979)

Стадия	Комплекс	Таксон	Признаки	Объем клетки, мкм ³
I	1	Bacillariophyta	Низкоцилиндрические (d < h)*)	< 1000
		Bacillariophyta	Вытянутые (d > h))	< 1000
II	3	Bacillariophyta	Вытянутые (d > h))	> 1000
		Bacillariophyta	Низкоцилиндрические (d < h)*)	> 1000
III	5	Dinoflagellata	Голые	< 2000
		Dinoflagellata	Панцирные	> 2000
		Dinoflagellata	Панцирные	< 2000
		Dinoflagellata	Голые	> 2000
IV	9	Chrysophyta	—	—
		Flagellata	—	—
		Cyanobacteria	—	—
		Chlorophyta	—	—
		Euglenophyta	—	—
		Xanthophyta	—	—
		Xanthophyta	—	—

* — d — диаметр; h — высота (максимальный размер) клетки

Пробы объемом 1–2 л, сгущенные методом обратной фильтрации через нуклеопоровые фильтры до 70–100 мл (диаметр пор 0,2 мкм, производства ОИЯИ РАН, г. Дубна, Россия), фиксировали раствором Люголя и обрабатывали под световым микроскопом БИОЛАМ в счетной камере объемом 0,2 мл (× 20 × 15).

Объемы клеток и площади поверхности рассчитывали по формулам подобных им геометрических фигур с помощью программы “Планктон”, разработанной автором совместно с С. А. Кокшаровым, Д. А. Карабанным и А. М. Ляхом.

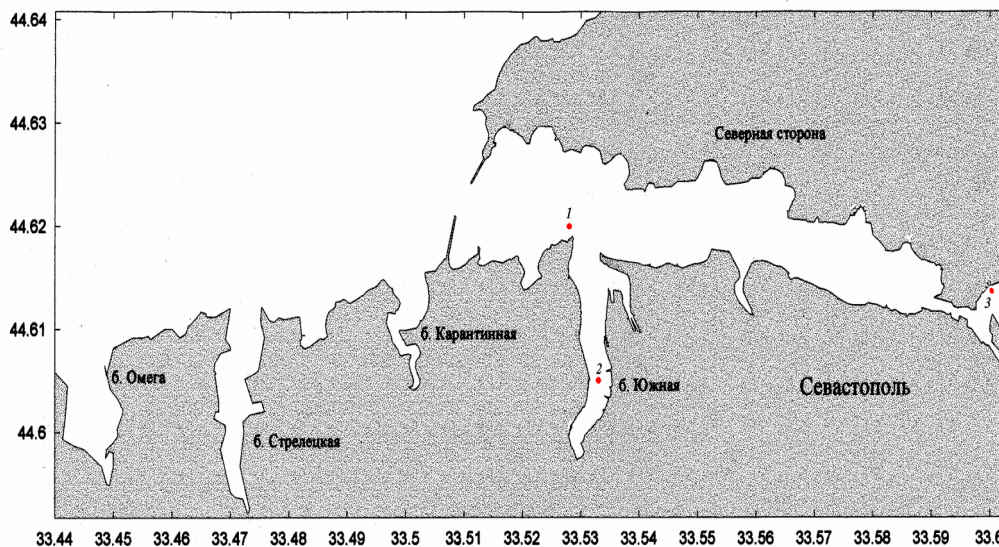


Рис. 1 Схема расположения стандартных станций в Севастопольской бухте

Виды, обилие которых превышало 1 млрд кл./м³ по численности или 1 г/м³ по биомассе (такой уровень плотности популяции считается вредоносным), а также вклад которых в суммарное обилие превышал 70 %, относили к группе руководящих видов. Для каждой пробы определяли таксономический состав, выделяли виды и таксоны с максимальными значениями численности или биомассы, которые мы обозначили как доминирующие. Нижняя граница размерного диапазона определяемых организмов составляла 5 мкм.

В качестве меры разнообразия в сообществе использовали индекс Шеннона — Уивера (цит. по: Парсонс и др., 1982), рассчитанный по формуле:

$$H' = - \sum p_i \log_2 p_i, \text{ где } p_i \text{ — доля вида в суммарной численности.}$$

Было идентифицировано 173 таксономических наименования микроводорослей из 13 классов (из них 130 определено до вида, 35 — до рода). Наибольшим разнообразием отличались диатомовые водоросли (всего 85 наименований), включающие три класса: Bacillariophyceae — 37 видов, Coscinodiscophyceae — 34 и Fragilariophyceae — 14. На втором месте перидиниевые водоросли — 50 видов. Остальные классы насчитывали от 3 до 7 наименований. Кроме того, в пробах присутствовали неидентифицированные представители класса Prasinophyceae и мелкие жгутиковые водоросли. Виды, встреченные в пробах, но не указанные в списке видов М. И. Сеничевой, приведены в табл. 2.

Большую часть года доминирующими по численности и по биомассе были диатомовые водоросли, что типично для Севастопольской бухты (Брянцева, 2005; Морозова-Водяницкая, 1948, 1954; Лопухина и др., 1999; Поликарпов и др., 2003; Сеничева, 1983, 1970), а среди них чаще всего — представители класса Coscinodiscophyceae (табл. 3). К этому же классу относились все диатомовые, обуславливающие сезонные вспышки обилия: *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve, *Chaetoceros curvisetus* Cleve, *C. muelleri* Lemmerman. Если первый вид указан как типичный доминант во все анализируемые годы (Поликарпов и др., 2003), второй отмечен как массовый осенью 1996 г.

(Сеничева, 2000), то последний не упоминается ни в одном из известных нам источников. Вероятно, это связано с исключительно мелкими размерами клеток данного вида, в результате чего его просто не замечали (нам удалось обнаружить его только в подсохшей капле). Возможно также, что его обозначали раньше как *Chaetoceros* sp. Помимо указанных водорослей, из диатомовых по численности в различные месяцы года доминировали *Leptocylindrus minimus* Gran (преимущественно в устье реки Черной), *Chaetoceros* sp., *Thalassiosira parva* Proshkina-Lavrenko, а по биомассе — *Amphora* sp. Ehrenberg, *Pseudosolenia calcaravis* (Schultze) Sundstrom, *Cerataulina pelagica* (Cleve) Hendeey, *Licmophora ehrenbergii* (Kützing) Grunow.

Табл. 2 Список видов и родов, определенных в пробах из Севастопольской бухты в 2004–2006 гг. и не вошедших в список видов в табл. 1 Приложения

Таксон	Таксон
Bacillariophyceae	Chlorophyceae
<i>Amphora crass</i> Gregory	<i>Ankistrodesmus arcuatus</i> Korschikov
<i>Cocconeis distans</i> Gregory	<i>A. convolutus</i> Corda
<i>Diploneis notabilis</i> (Greville) Cleve	<i>Desmodesmus communis</i> (Hegewald) Hegewald
<i>Gyrosigma acuminatum</i> (Kützing) Rabenhorst	<i>Scenedesmus acuminatus</i> (Lagerheim) Chodat
<i>Pleurosigma angulatum</i> (Quekett) Smith	<i>S. obliquus</i> (Turpin) Kützing
<i>Pseudo-nitzschia fraudulenta</i> (Cleve) Hasle	Chrysophyceae
<i>Rhoicosphenia abbreviata</i> (Agardh) Lange-Bertalot	<i>Dinobryon coalescens</i> Schiller
Dinophyceae	<i>D. sertularia</i> Ehrenberg
<i>Gyrodinium cornutum</i> (Pouchet) Kofoid & Swezy	Criptophyceae
<i>Oblea rotunda</i> (Lebour) Balech & Sournia	<i>Chroomonas</i> sp. Hansgirg

Станция в устье реки Черной отличалась от остальной акватории бухты качественным составом водорослей: здесь преобладали вытянутые формы диатомей, *Leptocylindrus minimus* и представитель класса Bacillariophyceae *Pseudo-nitzschia inflatula* Hasle. Если первый из них преобладал в пробах по численности в июне, июле и октябре, то второй доминировал в зимне-весенний период — с февраля по май.

На втором месте по значимости — представители класса Dinophyceae, доминировавшие по биомассе в 2 раза чаще, чем по численности (табл. 3 б). Динофлагелляты преобладали преимущественно в летний период 2004–2005 гг. (июнь — август), а также в марте, что согласуется с общей схемой, описанной Н. В. Морозовой-Водяницкой (1948, 1954). Однако в 2004 г. на станциях Южная и Инкерман преобладание по биомассе динофлагеллят наблюдалось в осенний период (сентябрь — ноябрь), а по численности — в ноябре и декабре. На этих же станциях они доминировали чаще, чем на остальных.

В отдельные сезоны года в пробах по численности преобладали также цианобактерии: *Oscillatoria* sp. — в мае, июле и августе, а *Microcystis* sp. — в сентябре — октябре 2004 г. и в феврале и апреле 2005 г.

В 2004 г. впервые был обнаружен вид *Apedinella spinifera* (Thronsdén) Thronsdén (Dichtiochophyceae), который доминировал в холодное время года (февраль — март) в 2004 и 2005 гг. на станциях Мыс и Южная бухта. Однако по биомассе он преобладал в устье реки Черная в марте 2004 г. и в феврале 2005 г. Остальные таксоны (золотистые, зеленые, мелкие жгутиковые) доминировали эпизодически.

Для характеристики размерного состава микроводорослей весь диапазон объемов клеток разбили на 4 группы (мкм³): I) 1–100; II) 101–1000; III) 1001–10000; IV) > 10000.

Анализ размерной структуры в среднем по годам показал, что 2004 г. характеризовался выраженным преобладанием мелких клеток (объемом от 1 до 100 мкм³), максимальный вклад которых в суммарную численность достигал 86 % на ст. Инкерман. К 2005 г. произошло снижение доли мелкой и возрастание вклада II и III размерных фракций. 2006 г. отличался наиболее равномерным распределением размерной структуры, с преобладанием II группы.

Распределение размерных фракций по месяцам имело сходный характер на станциях Мыс и Южная бухта. На станции Инкерман большую часть года преобладали самые мелкие группы водорослей, в то время как в устье отмечено более равномерное распределение в размерном составе. Периодам с наиболее равномерным распределением размерной структуры соответствовали наиболее высокие значения видовой разнообразия в сообществе (табл. 4). Как правило, это весна и осень, что совпадает с предшествующими данными (Морозова-Водяницкая, 1948, 1954). Помимо этих сезонов, в работе (Поликарпов и др., 2003) указывается август.

Каждая станция характеризовалась своими сезонными и межгодовыми колебаниями значений индекса Шеннона — Уивера. Весь осенний период (на ст. Мыс в 2005 г. он был на месяц позже, с октября по декабрь) наблюдались максимальные за год значения индекса, что связано с отсутствием осенних «вспышек» водорослей в эти годы, в результате чего сообщество было более выровненным, а суммарная численность водорослей — низкой. Соответственно, зимние или летние «вспышки» численности, сопряженные с преобладанием одного или немногих видов, приводили к резкому снижению значений индекса разнообразия. В среднем за год чаще наблюдались значения ниже среднего (7 мес.), а в 2004 г. ниже, чем в 2005 г.

Сообщество микроводорослей в устье реки Черная отличалось от остальных станций бухты в среднем наибольшим разнообразием и обратной тенденцией в его динамике по годам. Среднегодовые значения численности и биомассы водорослей были минимальными в 2005 г. и максимальными в 2004, однако межгодовые различия были незначимыми. Тенденция снижения обилия в сезонной динамике от 2004 к 2005 гг. отмечена на станциях Мыс и Инкерман (рис. 2), в то время как на станции Южная, после снижения в 2005 г., значения в 2006 г. возросли.

Станция в устье реки Черной отличалась от остальной акватории бухты сравнительно низким уровнем развития водорослей. Здесь наблюдалась

Табл. 3 Виды, доминирующие в 2004–2006 гг. по численности (а) и по биомассе (б)

а)				
Доминирующие виды	Мыс	Южная бухта	Инкерман	Устье реки Черной
<i>Skeletonema costatum</i>	I, II, XII 04*; I, III, X 05; I, II 06	I, II, V, XII 04; I, III 05; I, II 06	X, XII 04; I, III 05	—
<i>Chaetoceros curvisetus</i>	IV 04; V 05; V 06	IV 04; V, VI, VIII 05; V 06	IV 04; V 05	—
<i>C. muelleri</i>	VI, IX 04	VI 04; V, VIII 05; V 06	IV 04; V 05	—
<i>Chaetoceros</i> sp.	V, VIII 04; VI 05	—	—	—
<i>Microcystis</i> sp.	X 04; IV 05	—	II 05	IX 04
<i>Apedinella spinifera</i>	II 05	III 04; II 05	—	—
<i>Leptocylindrus minimus</i>	—	X 05	—	VII, X 04; VI, VII, X 05
<i>Oscillatoria</i> sp.	VIII 05	—	VII 05	V 05
<i>Thalassiosira parva</i>	—	—	V 04; VI 05	—
<i>Heterocapsa triquetra</i>	—	—	III 04; IV 05	—
<i>Prorocentrum</i> sp.	—	—	—	I, VIII 05
б)				
<i>Skeletonema costatum</i>	I, II, XII 04; I, III 05; II 06	I, II, XII 04; I 05; II 06	XII 04; I 05	—
<i>Chaetoceros curvisetus</i>	IV, V 04; V, VI 05; V 06	IV 04; III, V 05	IV 04; VI 05	—
<i>C. muelleri</i>	—	VI, VIII 04	VIII, IX 04	—
<i>Pseudo-nitzschia inflatula</i>	—	—	—	II, III, IV, V 05
<i>Amphora</i> sp.	—	XII 05	—	VII, XI 04; I 05
<i>Pseudosolenia calcar-avis</i>	IX 04; IX 05	X 04	—	—
<i>Cerataulina pelagica</i>	—	X, XI 05	—	—
<i>Licmophora ehrenbergii</i>	II, IV 05	—	—	—
<i>Apedinella spinifera</i>	—	—	—	III 04; II 05
<i>Heterocapsa triquetra</i>	—	III 04; III 05	—	—

Примечание: * — римскими цифрами обозначен месяц, арабскими — год.

Табл. 4 Значения индекса Шеннона — Уивера в Севастопольской бухте (2004–2006 гг.)

Дата	Станция				обратная тенденция в межгодовой динамике обилия: в 2005 г. его значения были более высокими, чем в 2004 г.
	Мыс	Южная бухта	Инкерман	Устье р. Черная	
I 2004	0,94	0,59	—	—	Рассмотрим ход сезонной сукцессии фитопланктона, начиная с января 2004 г.
II	0,48	0,22	—	—	Зима характеризовалась низким уровнем развития микроводорослей, не типичным для I стадии зимней сукцессии. Суммарная численность микроводорослей не превышала 39 млн кл./м ³ . Сообщество имело низкий уровень меры разнообразия с доминантом <i>Skeletonema costatum</i> (от 89 % от суммарной численности в январе и до 94 % — в феврале).
III	1,46	0,78	2,47	—	В марте сообщество находилось на завершающей стадии зимней сукцессии с преобладанием мелких жгутиковых (доминант <i>Apedinella spinifera</i>) и низким уровнем разнообразия. Однако на ст. Инкерман преобладала динофлагеллята <i>Heterocapsa triquetra</i> (Ehrenberg) Balech, и доминировала III стадия сукцессии. В апреле отмечено интенсивное развитие центрической диатомовой водоросли <i>Chaetoceros curvisetus</i> (4 комплекс), обуславливающей II стадию сукцессии, которая привела на станциях Южная и Инкерман к максимальному за год значению биомассы (более 2 г/м ³).
IV	2,45	0,69	2,06	—	В мае произошел спад в развитии водорослей, который обычно наступает после «цветения», особенно выраженный на станциях Южная и Инкерман, где численность снизилась на порядок, а биомасса — на 2 порядка. Но уже в мае начала доминировать I и II стадия сукцессии, с доминантами 1-го комплекса: <i>Skeletonema costatum</i> , <i>Chaetoceros</i> sp., <i>Thalassiosira parva</i> .
V	1,76	1,89	2,72	—	
VI	1,32	0,49	0,53	—	
VII	2,61	3,5	2,34	2,93	
VIII	0,13	0,18	0,48	1,86	
IX	3,75	3,58	1,41	2,9	
X	3,34	3,39	1,95	3,48	
XI	3,66	2,8	0,62	1,71	
XII	0,21	0,39	0,35	3,61	
I 2005	0,36	0,49	1,4	0,89	
II	3,72	1,39	1,49	1,84	
III	1,6	1,62	2,8	3,21	
IV	0,15	0,12	3,08	2,39	
V	0,75	0,82	0,8	2,81	
VI	1,48	2,11	3,43	1,78	
VII	2,81	2,09	1,97	3,01	
VIII	1,78	3,79	2,89	3,77	
IX	0,32	2,05	—	—	
X	3,57	3,61	—	—	
XI	2,87	1,71	—	—	
XII	3,64	2,71	—	—	
I 2006	0,99	0,21	—	—	
II	0,39	0,09	—	—	
III	1,78	2,93	—	—	
IV	2,26	1,61	—	—	
V	1,78	1,43	—	—	

С июня по сентябрь мы наблюдали чередование периодов подъема и спада численности водорослей, вызванное интенсивным развитием и сменой мелких диатомовых и сине-зеленых водорослей. Однако эти всплески не приводили к увеличению биомассы, за исключением ст. Мыс, где совпали максимальные за год значения биомассы (915 мг·м⁻³) и численности (7073 млн кл.·м⁻³) за счет вспышки мелкоячеистой диатомовой водоросли *Chaetoceros muelleri* (1-й комплекс), вклад которой в суммарную численность достигал 93 %.

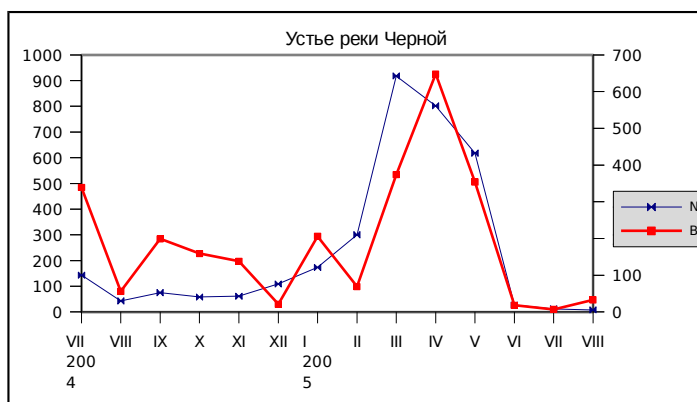
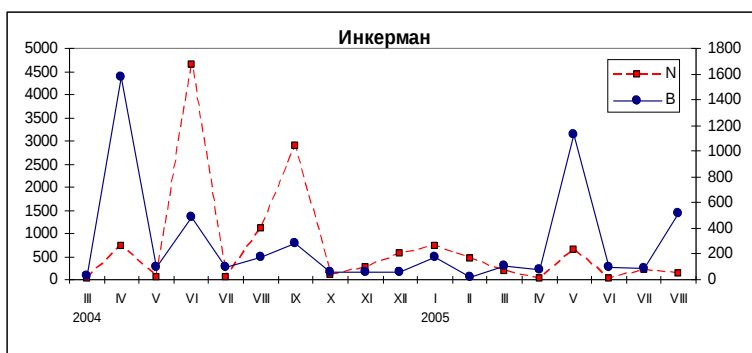
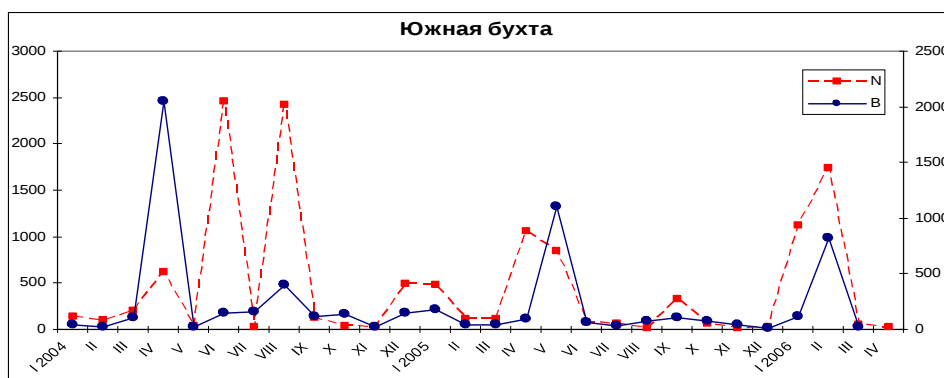
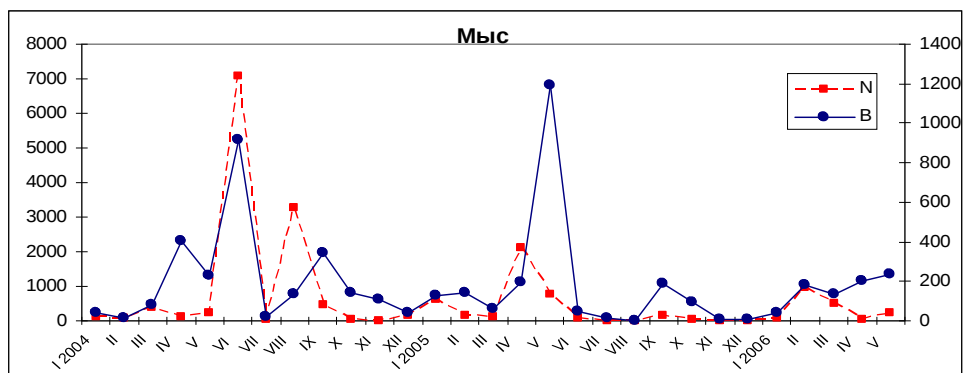


Рис. 2 Сезонная динамика обилия (N — численность, B — биомасса) фитопланктона в 2004–2006 гг. по станциям

Столь существенная вспышка диатомовых водорослей летом обычно происходит при обогащении вод биогенными элементами, при этом наблюдается высокая степень доминирования, которая приводит к снижению уровня разнообразия в сообществе. Затем в результате быстрого исчерпания биогенных элементов увеличилась конкуренция за минеральные ресурсы между водорослями, в результате разнообразие в сообществе резко возросло на фоне спада «цветения», сопровождающегося развитием сине-зеленых. На станции Южная доминировала *Thalassionema nitzschioides* (Grunow) Mereschkowsky — представитель 3-го комплекса (II стадии сукцессии).

В августе ситуация повторилась. Периодическая подпитка вод бухты биогенными элементами способствовала второму всплеску численности *Chaetoceros muelleri*, которая снизилась к сентябрю, но оставалась достаточно высокой. На станции Южная в сентябре уже наступил спад «вспышки» и произошла смена видового состава с доминированием сине-зеленых водорослей, которая продолжалась до октября. Однако I стадия сукцессии продолжалась вплоть до ноября, когда доминирующими стали мелкие золотистые водоросли с доминантом *Emiliania huxleyi* (Lohmann) Hay & Mohler.

Новая волна сукцессии (зимой 2005 г.) началась уже в декабре 2004 г. с развитием доминанта *Skeletonema costatum*, высокая степень доминирования которого (98–99 %) снизила разнообразие до минимума. Доминирование вида оставалось высоким (94 %) и в январе, а в феврале его сменила золотистая водоросль *Aedinella spinifera*, характеризующая IV стадию сукцессии.

Весенняя вспышка численности в 2005 г. была обусловлена *Microcystis* sp. (ст. Мыс, суммарная численность 2101 млн кл./м³) и неидентифицированными мелкими зелеными водорослями на ст. Южная, где суммарная численность достигала 1055 млн кл./м³. К маю вновь интенсивно развивался *Chaetoceros curvisetus*, обусловивший максимальные за год величины биомассы. Но в дальнейшем отмечен низкий уровень развития, что типично для этого периода, когда исчерпываются биогенные элементы и доминируют представители III и IV стадий сукцессии (*Glenodinium* sp., *Scrippsiella trochoidea* (Stein) Balech, *Oscillatoria* sp.).

В сентябре сообщество характеризовалось начальной стадией осенней сукцессии с доминантом *Chaetoceros muelleri*, его сменил *Leptocylindrus minimus* — типичный представитель осеннего фитоценоза, затем в ноябре доминировали перидиниевые водоросли, характеризуя III стадию, и завершилась IV стадия в декабре преобладанием мелких жгутиковых — представителей зеленых, золотистых и криптофитовых водорослей.

Начало зимней сукцессии 2006 г. сдвинулось на месяц относительно 2005 г. и тоже продолжалось 2 месяца, однако уровень развития водорослей в 2006 г. на порядок превзошел 2005 г. В это время разнообразие сообщества снизилось до минимума из-за вспышки *Skeletonema costatum*, доля которой в суммарной численности достигала 99 %. После этого вновь наступила депрессия с доминированием мелких жгутиковых (IV стадия), которая на ст. Южная длилась до апреля. Это привело к более выравненной структуре сообщества, и разнообразие возросло. В мае опять доминировал *Chaetoceros curvisetus*, однако уровень развития водорослей оставался низким (76 млн кл./м³ на ст. Южная и 223 — на ст. Мыс).

Рассмотрим руководящие для 2004–2006 гг. виды в порядке их доминирования по сезонам года (табл. 5).

Табл. 5 Максимальные значения обилия руководящих для 2004–2006 гг. видов

Руководящие виды	Месяц, год	Станция	Численность, млн кл./м ³	Биомасса, мг/м ³
<i>Skeletonema costatum</i>	I 2006	Южная бухта	1099	83
	II 2006	Южная бухта	1722	803
<i>Pseudo-nitzschia inflatula</i>	III 2005	Устье реки Черная	359	298
	IV 2005	Устье реки Черная	296	321
<i>Chaetoceros curvisetus</i>	IV 2004	Южная бухта	571	1702
		Инкерман	453	1264
	V 2005	Мыс	655	1059
		Инкерман	577	837
		Южная бухта	451	757
<i>C. muelleri</i>	VI 2004	Инкерман	4318	165
		Мыс	3347	232
		Южная бухта	2287	101
	VIII 2004	Мыс	3228	65
		Южная бухта	2374	235

Skeletonema costatum — типичный оппортунистический вид, характеризующий I стадию сезонной сукцессии. Благодаря высокой скорости деления и потребления биогенных элементов, часто вызывает «цветение» и является индикатором эвтрофирования. Этот вид в прибрежье северо-западной части моря «цветет» в любой из сезонов года, его максимальная численность (50 млрд кл./м³) наблюдалась в 1998 г. (Теренько, Теренько, 2000, 2006).

По нашим данным, в Севастопольской бухте *S. costatum* присутствует практически круглогодично (встречалась в 72 % сезонных проб). В январе 2001 г. ее численность составляла 257 млн кл./м³ при вкладе в суммарную биомассу 68 %, в июне того же года она возросла до 1,1 млрд кл./м³ (Брянцева и др., 2003). В 2004–2005 гг. численность возрастала в холодное время года, достигнув в феврале 2006 г. уровня «цветения». Н. В. Морозова-Водяницкая (1948) и М. И. Сеничева (2000) указывают этот вид как один из руководящих, доминирующих преимущественно в холодное время года (январь — март). Максимальные величины численности составляли: в 1938–1939 гг. — 4,5 млрд кл./м³; в 1996–1997 гг. — 25 млрд, в 2001–2002 гг. — 51 млрд (цит. по: Поликарпов и др., 2003).

На смену *S. costatum* в сезонной динамике приходит *Apedinella spinifera*, характеризующая завершающую стадию в развитии зимней сукцессии. Этот средиземноморский вид в Черном море появился недавно. Первоначально его указали для болгарского побережья (Velikova et al., 1999). Затем в 1999 г. обнаружили в прибрежье северо-западной части моря (Теренько, Теренько, 2000, 2006). По данным этих авторов, численность вида возрастала от 0,2 млрд кл./м³ в 2000 г. до 1,8 млрд кл./м³ в 2005 г. В пробах из Севастопольской бухты *A. spinifera* обнаружена впервые в марте 2004 г., и ее численность достигала 182,32 млн. кл./м³, а биомасса — 16,85 мг/м³ (Брянцева, 2005; Брянцева и др., 2003). Второй максимум отмечен в сентябре того же

года — 68,6 млн кл./м³. В феврале 2005 г. *A. spinifera* развивалась в меньших количествах, максимум в Южной бухте составлял 81,2 млн кл./м³, после чего она практически исчезла.

Chaetoceros curvisetus — диатомовая водоросль, максимум численности которой приходится на апрель — май. Ее встречаемость в 2004–2006 гг. составляла 58,6 %. Уровень развития в 2005 г. был выше, а в 2006 г. — ниже, чем в 2004. В 2001 г. развитие *C. curvisetus* было также приурочено к весенним месяцам, а в 1996 г., по данным М. И. Сеничевой (2000), он встречался в массе осенью (667 млн кл./м³).

Самый мелкий и самый обильный из доминантов в 2000–2006 гг. — *Chaetoceros muelleri*, дававший короткие вспышки численности в теплое время года (в июне, августе и сентябре), а затем он «выпадал» из фитоценоза. Так, в сентябре 2000 г. его численность достигала 1,7 млрд кл./м³ или 83 % от суммарной численности фитопланктона. Наибольшего развития он достиг в 2004 г., а затем полностью исчез, появившись лишь однажды в Южной бухте в сентябре 2005 г. в сравнительно малых количествах (206,5 млн кл./м³).

К водорослям, численность которых достигала сотни клеток в литре, относится и представитель цианобактерий — *Microcystis* sp. Этот редкий вид в 2004 г. встречался в незначительных количествах, в апреле 2005 г. достиг уровня «цветения» на ст. Мыс — 2071 млн кл./м³, а затем полностью исчез. Опасность вспышек данного вида заключается в том, что при отмирании его клеток в воде появляются анатоксины а и а(с), негативно действующие на нервную систему, а микроцистин (яд, выделенный из *Microcystis*), помимо гепатотоксичности, приводит к нарушению двигательной активности рыб, их кормового и репродуктивного поведения (Baganz et al., 1998).

Pseudo-nitzschia inflatula, которого М. И. Сеничева (2002) описала как новый для Севастопольской бухты вид, интересен тем, что встречался только в распресненных водах. Весной 2005 г. он в массе развивался в устье реки Черной и эпизодически появлялся на станции Инкерман, доходя даже до центральной части бухты, когда преобладали течения вдоль ее правого берега (Северная сторона), либо в период дождей и паводков. Видимо, поэтому его раньше не обнаруживали в Севастопольской бухте.

Из малочисленных видов (не более десятков в м³) в пробах наиболее часто присутствовали: *Glenodinium paululum* Lindemann и *Cylindrotheca closterium* (Ehrenberg) Reimann & Lewin — по 69 %, *Heterocapsa triquetra* — 52 %, *Nitzschia tenuirostris* Gran — 45 %, *Chaetoceros* sp. и *Thalassionema nitzschioides* (Grunov) Mereschkowsky — по 44,8 %, *Cerataulina pelagica* — 41,4 %.

Сезонный состав доминантов в 2004–2006 гг. был сходным, различия отмечены только в сроках и уровне развития. Однако в отличие от предшествующего периода некоторые виды перестали играть роль руководящих (например, *Cerataulina pelagica*, *Prorocentrum micans*) и появились новые, дававшие эпизодические «вспышки» своего развития (*Chaetoceros muelleri*, *Apedinella spinifera*). Наиболее значимый в 2000–2001 гг. вид *Cerataulina pelagica* встречался в 2004–2006 гг. достаточно часто, однако ни разу не доминировал. Его максимальная численность отмечена в ноябре 2000 г. — 3,5 млрд кл./м³, биомасса — 23,8 г/м³. В октябре 2001 г. *C. pelagica* вновь обусловила «вспышку» численности до 2,46 млрд кл./м³ (Брянцева и др., 2003). По другим данным (Поликарпов и др., 2003), значения численности этого вида в 2001–2002 гг. в те же месяцы (октябрь — ноябрь) были ниже, максима-

льные величины составляли 1,1 млрд кл./м³.

В целом от 2000–2001 к 2002–2005 гг. прослеживается тенденция снижения значений обилия водорослей и изменения соотношения основных таксонов водорослей: диатомовых и динофлагеллят. Более резкое снижение численности диатомовых связано, прежде всего, с практически полным «выпадением» из фитоцена *Cerataulina pelagica*. Если численность и биомасса перидиниевых от 2000–2001 гг. к 2002 г. снизилась в 2,5–3 раза, то биомасса диатомей за тот же период — в 27 раз.

Последующие годы не имели значимых различий в уровне развития. Однако в 2004 г. отмечен нетипичный характер сезонной сукцессии со сдвигом на теплый период года и отсутствием выраженной зимней сукцессии. Летняя сукцессия водорослей была прерывистой и сопровождалась мощными «вспышками» мелких диатомовых, которые не приводили к увеличению суммарной биомассы и снижали разнообразие в сообществе. 2005 г. характеризовался снижением уровня вегетации, по сравнению с 2004 г., с одним выраженным максимумом в мае за счет развития *Chaetoceros curvisetus*. Весенняя «вспышка» численности была обусловлена зелеными и сине-зелеными водорослями. В первой половине 2006 г. мы наблюдали типичную зимнюю сукцессию с характерным доминантом *Skeletonema costatum*, обуславливающим начальную стадию сукцессии, развитие которой достигло уровня «цветения». Доминировали преимущественно мелкоклеточные виды *Skeletonema costatum*, *Chaetoceros muelleri*, а среди мелких жгутиковых впервые стал встречаться средиземноморский вселенец — *Apedinella spinifera*.

Характерной особенностью сезонной динамики фитоценоза Севастопольской бухты является частое прерывание сезонной сукцессии и возврат к ранним стадиям ее развития, что характерно для эвтрофных районов моря с неустойчивым гидрологическим режимом. Это связано в первую очередь с частым поступлением значительного количества биогенных элементов в акваторию Севастопольской бухты с хозяйственно-бытовыми стоками.

В работе (Поликарпов и др., 2003) сделано заключение о постоянстве таксономического состава видов-доминантов фитопланктона Севастопольской бухты и снижении размаха сезонных колебаний его численности. В результате авторы пришли к выводу, что фитопланктонное сообщество Севастопольской бухты в значительной степени устойчиво к антропогенным, климатическим и биотическим воздействиям. Однако это еще не означает, что в Севастопольской бухте существует благополучная экологическая обстановка. В последние годы «вспышки» численности вызывают все более мелкие формы водорослей, и протекают они на фоне общего снижения суммарной биомассы. Уменьшение размеров клеток микроводорослей и появление среди видов-доминантов представителей цианобактерий, является признаком упрощения структуры сообщества, которое снижает биологическое разнообразие и неблагоприятно сказывается на устойчивости экосистемы (Зайцев, 1992). Помимо дефицита кислорода, вызываемого «цветением», микроводоросли могут приводить к заболеваниям и гибели гидробионтов: «щетинки *Chaetoceros* Her., клетки *Pseudosolenia* Sundstrom, колонии *Skeletonema* Grev. вызывают отек жабр рыб и, как результат, — удушье» (Матишов, Фуштей, 2003, стр. 214).

ГЛАВА 3 МИКРОФИТОБЕНТОС ЧЁРНОГО МОРЯ

3.1 Характеристика микрофитобентоса

Микрофитобентос Чёрного моря представляет собой многовидовое сообщество одноклеточных микроскопических водорослей: диатомовых, сине-зелёных (цианобактерий), зелёных, золотистых, динофитовых и др., которые поселяются на рыхлых грунтах, живых и неживых биосубстратах на дне моря, а иногда и на искусственных субстратах, длительное время находящихся в толще воды (перифитон), и которых мы рассматриваем как часть бентоса.

На подводных субстратах обитают многие другие виды донной растительности, являющиеся дополнительной поверхностью для поселения микроводорослей, которые вносят существенный вклад в общий кислородный баланс и первичную продукцию донных сообществ морского шельфа.

Микроводоросли бентоса являются важным источником органического вещества и кормовой базой для многих гидробионтов. Основу микрофитобентоса составляют диатомовые, которые относятся к наиболее многочисленной группе одноклеточных водорослей как по количеству видов, численности и распространённости практически во всех биотопах моря, так и по степени их изученности.

Проблемы изучения микрофитобентоса Чёрного моря. Изучение систематики и эколого-флористических характеристик бентоса, дополненных такими интегральными показателями, как численность, биомасса, индексы разнообразия, сходства и т. д., необходимы для установления общих закономерностей изменения качественных и количественных показателей микрофитобентоса в различных нишах его обитания. Несмотря на большое количество публикаций, посвященных исследованию этого важного продукционного и кормового звена, обобщающих и систематизированных работ по основным проблемам систематики, экологии, фитогеографии недостаточно, методологические и методические принципы исследования закономерностей функционирования донных микроводорослей и их роли в экологии моря слабо разработаны.

Данные об общем количестве видов микроводорослей бентоса Чёрного моря весьма противоречивы и отражают, прежде всего, степень изученности его различных регионов.

Количественные характеристики микрофитобентоса, полученные за последние 30 лет, являются разрозненными, а без соответствующей систематизации данных не дают общей картины закономерных изменений, происходящих в море. Должным образом не показана роль бентосных микроводорослей в продукционных процессах, питании гидробионтов, биоиндикации состояния окружающей среды.

Степень изученности микрофитобентоса Чёрного моря определяется значительным отставанием от исследований фитопланктона и по времени, и по количеству работающих в этой области ученых. Отсюда слабо исследована связь фитопланктона и микрофитобентоса в прибрежной зоне моря как единого эколого-флористического комплекса с одновременным изучением гидрологических и гидрохимических факторов окружающей среды (Рябушко и др., 2000, 2004; Рябушко, Рябушко, 2001).

Табл. 6 Состояние изученности микрофитобентоса Чёрного моря

Чёрное море и его регионы	Количество видов и внутривидовых таксонов (ввт)		Литературный источник
	Всего видов и ввт микроводорослей	в т. ч. диатомовых водорослей	
Чёрное море	343	343	Прошкина-Лавренко, 1963
	1181*	747*	Vodeanu, 1987–1988
	—	499	Karayeva, 1999
Украинский сектор	—	341	Гусяков, 2002
	—	409	Неврова и др., 2003
	771*	633*	Рябушко, 2006 (см. табл. 2 Приложения)
Крымский сектор, р-н Филлофорного поля Зернова	281	232	Рябушко, 2006 (см. табл. 2, 3 Приложения)
Болгарский сектор	311	311	Темнискова-Топалова и др., 1994
	—	285**	Рябушко, 2006
Грузинский сектор	55**	42**	
Российский сектор	331**	331**	
Румынский сектор	388	353	Vodeanu, 1987–1988
	440**	404**	Рябушко, 2006
Турецкий сектор	141**	122**	
Всего таксонов:	980	815	Табл. 2 Приложения

* — суммарное количество видов в фитопланктоне и микрофитобентосе;

** — после инвентаризации и ревизии видового состава микрофитобентоса Чёрного моря (Рябушко, 2006)

Несмотря на интенсивные исследования потенциально опасных микроводорослей Мирового океана, способных продуцировать опасные для морских обитателей и человека яды, практически не уделяется должного внимания разработке методологии и стратегии изучения видового разнообразия этих водорослей для акваторий Азово-Черноморского бассейна (Рябушко, 2003б, 2005). Именно эти организмы могут быть использованы как чувствительные индикаторы состояния среды при экспресс-анализе качества морской воды. В данном случае исследование таксономического состава микроводорослей имеет первостепенное значение для выявления общих закономерностей и отличительных особенностей видовой структуры и функционирования морских донных сообществ.

Таксономическое разнообразие микрофитобентоса региональных зон Чёрного моря. Условия существования микрофитобентоса Чёрного моря весьма разнообразны. В результате инвентаризации и ревизии таксономического состава микроводорослей бентоса Чёрного моря по оригинальным и литературным данным составлен чек-лист (Рябушко, 2006), исправленный и дополненный (табл. 3 Приложения) и включающий 980 видов и внутривидовых таксонов. Многие внутривидовые таксоны (ввт) были либо возведены в ранг более высокого статуса (номенклатурный вид), либо переведены в синонимы, что значительно сократило списки видового разнообразия микрофитобентоса. В список не включены таксоны, не идентифицированные до вида, но

оставлены некоторые планктонные формы, которые многими авторами периодически отмечаются в бентосе моря.

Таксономическая структура микрофитобентоса Чёрного моря представлена в табл. 2 Приложения. Для её разработки использованы различные принятые ранее классификационные системы, с внесёнными современными авторами изменениями и дополнениями: для диатомовых водорослей использованы в основном работы (Бухтиярова, Вассер, 1999; Гусяков и др., 1992; Round et al., 1990; Witkowski et al., 2000 и др.), динофитовых (Коновалова, 1998; Крахмальний, 2001; Wiktor, Okolodkov, 1995 и др.), цианобактерий (Anagnostidis, 2001; Anagnostidis, Komárek, 1988; Komárek, Anagnostidis, 1986), зелёных (Царенко, 1990; Царенко, Петлеванный, 2001), а также специальные сводки по разнообразным группам водорослей (Разнообразие водорослей Украины, 2000; Рябушко, 2006; Identifying..., 1997).

Микрофитобентос Чёрного моря представлен 7 отделами водорослей, 15 классами, 53 порядками, 101 семейством, 221 родом, 980 видами и внутривидовыми таксонами (ввт) (табл. 7). Ведущими группами являются Bacillariophyta (815 видов и ввт) и Cyanoprocarota (108) (рис. 3).

Табл. 7 Таксономическое разнообразие микрофитобентоса Чёрного моря

Отдел	Класс	Порядок	Семейство	Род	Виды	Всего таксонов
Bacillariophyta	3	33	63	135	630	815
Cyanoprocarota	4	6	10	40	87	108
Chlorophyta	2	5	13	22	23	23
Dinophyta	1	5	8	11	20	20
Chrysophyta	3	2	3	9	9	9
Euglenophyta	1	1	1	2	3	3
Cryptophyta	1	1	2	2	2	2
Всего:	15	53	101	221	774	980

Микрофитобентос акваторий черноморских стран исследован неравномерно и недостаточно полно, что отчасти находит отражение в количестве обнаруженных видов по секторам Чёрного моря: в Украине зарегистрировано 772 вида и ввт водорослей, в Румынии — 440, России — 329, Болгарии — 285, Турции — 141 и Грузии — 55 (табл. 6). Сравнение межрегиональных флор наиболее исследованных участков моря показало, что сходство украинского, болгарского и румынского секторов в значительной степени определяется изученностью этих регионов. Практически белыми пятнами по изучению микрофитобентоса, по сравнению с другими секторами Чёрного моря, являются акватории Грузии и Турции. В чек-лист по этим странам вошли в основном микроводоросли из сводок по фитопланктону, но некоторые из них являются либо типичными бентосными формами, либо теми, что потенциально могут быть встречены в бентосе у побережья этих стран, поскольку некоторые из них указаны в микрофитобентосе других секторов моря (Рябушко, 2006). Поэтому сравнение региональных флор по секторам представляется преждевременным.

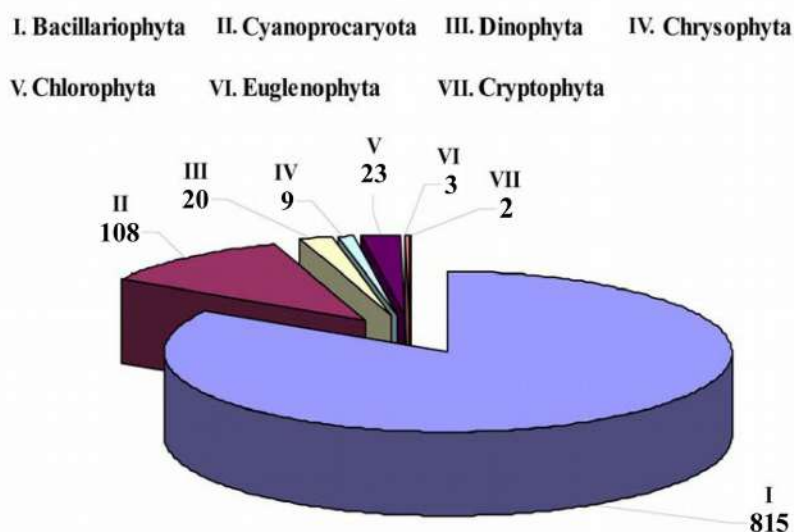


Рис. 3 Количество видов и внутривидовых таксонов микрофитобентоса Чёрного моря

Список микроводорослей бентоса Чёрного моря (табл. 2 Приложения) даёт общее представление о биологическом разнообразии и количественном соотношении различных групп водорослей, но не отражает особенностей таксономической структуры микрофитобентоса локальных мест их обитания.

Благодаря хорошей сохранности кремнеземного панциря в современных донных осадках, а также достаточной изученности диатомовые водоросли являются ведущим компонентом микрофитобентоса морей. В Чёрном море эта группа составляет 83 % от общего количества микроводорослей (табл. 7). Они обладают большим морфологическим разнообразием, что часто затрудняет идентификацию видов и увеличивает процент синонимии (Рябушко, 2006). Более 130 таксонов водорослей являются массовыми и широко встречаются вдоль всего побережья Чёрного моря. Сравнение таксономического состава микроводорослей в наиболее изученных регионах моря показало достаточно высокое сходство флор румынского и украинского секторов. Общих номенклатурных единиц для украинского и болгарского побережья выявлено 221, для украинского и румынского — 334 (табл. 8).

Табл. 8 Таксономическое соотношение микроводорослей (видов и ввт) разных систематических групп румынского и украинского секторов бентоса Чёрного моря

Систематическая группа	Чёрное море*	Украина*	Румыния */**
Bacillariophyta	815	633	404 / 353**
Cyanoprocarvota	108	101	6 / 6**
Chlorophyta	23	14	6 / 8**
Chrysophyta	9	6	6/6**
Dinophyta	20	14	17 / 14**
Euglenophyta	3	2	1**
Cryptophyta	2	2	—
Всего:	980	773	439 / 388**

* — Табл. 2 Приложения; ** — по: Vodeanu, 1987–1988

Наибольшим разнообразием форм в бентосе Чёрного моря отличаются пеннатные водоросли отдела Bacillariophyta, которые считают более молодыми и прогрессивными, сформировавшимися в конце третинного или начале четвертинного периодов, широко распространёнными в бентосе Мирового океана, в сравнении с диатомовой флорой планктона (Прошкина-Лавренко, 1963).

Родовое обилие донной флоры Чёрного моря ярко выражено в группе диатомовых водорослей: *Amphora* — 87 видов и ввт, *Nitzschia* — 64, *Navicula* — 62, *Diploneis* — 34, *Cocconeis* — 31, *Mastogloia* — 27, *Achnanthes* — 23, *Tryblionella* и *Licmophora* — по 19, *Surirella* — 16, *Gyrosigma* — 15 и т. д., сине-зелёных водорослей: *Calothrix* — 13, *Phormidium* — 9, *Lyngbya* — 8 (табл. 2 Приложения), представители которых встречаются на различных типах субстратов в море: каменистом, песчаном и илистом грунтах, разнообразных видах донной растительности, эпизооне, а также в перифитоне моря (табл. 9).

Табл. 9 Родовое обилие микрофитобентоса Чёрного моря

Отдел	Класс	Порядок	Семейство	Род	S
Bacillariophyta	Bacillariophyceae	Thalassiosiphales	Catenulaceae	<i>Amphora</i>	87
		Bacillariales	Bacillariaceae	<i>Nitzschia</i>	64
		Naviculales	Naviculaceae	<i>Navicula</i>	62
			Diploneidaceae	<i>Diploneis</i>	34
		Achnanthales	Cocconeidaceae	<i>Cocconeis</i>	31
		Mastogloiales	Mastogloiaceae	<i>Mastogloia</i>	27
			Achnanthaceae	<i>Achnanthes</i>	23
		Bacillariales	Bacillariaceae	<i>Tryblionella</i>	19
		Lyrellales	Lyrellaceae	<i>Lyrella</i>	18
		Rhopalodiales	Surirellaceae	<i>Surirella</i>	16
	Naviculales	Pleurosigmataceae	<i>Gyrosigma</i>	15	
	Fragilariophyceae	Licmophorales	Licmophoraceae	<i>Licmophora</i>	19
Coccinodiscophyceae	Coccinodiscales	Coccinodiscaceae	<i>Coccinodiscus</i>	15	
Cyanophyta	Hormogoniophyceae	Hormogonales	Scytonemataceae	<i>Calothrix</i>	13
		Oscillatoriales	Oscillatoriaceae	<i>Phormidium</i>	9
				<i>Lyngbya</i>	8
Dinophyta	Dinophyceae	Procentrales	Procentraceae	<i>Prorocentrum</i>	6
Chlorophyta	Chlorophyceae	Chlorococcales	8 семейств	2 рода	13

* — количество видов и внутривидовых таксонов

На формирование видового состава микроводорослей прибрежной части моря значительно влияют мелководье, прибойность, сгонно-нагонные явления, интенсивное перемешивание вод во время штормов и т. д., которые способствуют подъёму некоторых донных видов в толщу воды и опусканию планктонных видов на дно моря (Рябушко и др., 2000, 2004; Рябушко, Рябушко, 2001). В неритическом планктоне до 10–20 % микроводорослей составляют бентосные формы, и приблизительно столько же планктонных водорослей регистрируется в бентосе моря. Некоторых из них относят к тихопелагическим, или бентопланктонным, свободноплавающим формам, но их процент значительно меньше.

Исследование взаимного влияния микроводорослей планктона и бентоса в прибрежье моря показало, что большинство водорослей чётко разграничено по биотопам обитания (Рябушко и др., 2004). В микрофитобентосе в основном доминируют экотипы водорослей, имеющие элементы прикрепления и обладающие способностью обитать только на субстратах, а в планктоне — виды, свободно парящие в толще воды.

Таксономическое разнообразие микрофитобентоса украинского сектора Чёрного моря. Ниже приведены данные двадцатилетних (1987–2006 гг.) исследований микрофитобентоса украинского сектора Чёрного моря, выполненных автором. Пробы микроводорослей с разнообразных типов грунта, поверхности бурых, красных и зелёных водорослей, морских трав, моллюсков, млекопитающих животных и с искусственных субстратов отбирали вдоль побережья Севастополя (бухты Казачья, Круглая, Карантинная, Мартынова, Севастопольская, Стрелецкая, Матюшенко и др.), а также у Карадага, мысов Омега, Айя и Фиолент. Помимо того, собран материал в районе Филлофорного поля Зернова в экспедициях 115, 119 и 127-го рейсов на НИС «Академик Ковалевский» в 1989, 1990, 1993 гг. (табл. 10). Глубины исследования охватывают от 0 до 60 м.

Табл. 10 Микрофитобентос Чёрного моря (Рябушко, 1987–2006 гг.)

Микро-фитобентос	Vacillariophyta	Dinophyta	Chlorophyta	Chrysophyta	Cyanophyta	Всего
Эпифитон +*	179	7	—	3	6	184
Эпилитон	88	12	14	5	11	130
Перифитон +*	48	3	1	1	—	54
Эпизоон +*	127	5	—	2	3	136
Ил + песок +*	141	2	—	4	1 + 2 CRP**	153
Итого:	231	14	14	6	14 + 2 CRP	281

+ — у берегов Крымского полуострова; * — Филлофорное поле Зернова; ** — CRP — Cryptophyta

Всего за указанный период в микрофитобентосе Чёрного моря обнаружен 281 вид и ввт микроводорослей, из них 231 — диатомовых. В районе Филлофорного поля Зернова зарегистрировано 128 видов и ввт микроводорослей, в т. ч. 121 — диатомовых, у крымских берегов — 240, в т. ч. 193 вида и ввт диатомовых водорослей (табл. 3 Приложения).

Бентосные водоросли тесно связаны с субстратом, на котором они поселяются. Исследования красных водорослей родов *Gracilaria* Grev. и *Phyllophora* Grev., а также бурых водорослей рода *Cystoseira* C. Agardh показали, что их поверхность активно заселяется различными макро- и микрорифитами, а также беспозвоночными животными (Рябушко, 1991а, б, 1993, 1994б; Рябушко и др., 2005). В эпифитоне грацилярий, филлофор и цистозир у берегов Крыма и на Филлофорном поле Зернова суммарно зарегистрировано 184 вида и ввт, в рыхлых грунтах — 153, перифитоне — 54, на поверхности раковин мидии — 136 (табл. 9). Ведущее место принадлежит диатомовым ($S = 179$), которые используют талломы макрофитов в качестве предпочтительного субстрата для своего поселения. Достаточно разнообразной флорой представлены каменистые субстраты — 130 видов и ввт, из них 88 — диатомовых, 11 — сине-зелёных, 12 — динофитовых, 5 — золотистых, 14 — зелёных (табл. 10).

В последние годы кроме диатомовых водорослей нами развернуты исследования менее изученных групп — зелёных, золотистых и сине-зелёных водорослей Чёрного моря. Впервые для моря указано 36 таксонов микроводорослей, у берегов Крыма и Филлофорного поля Зернова — 40 (табл. 3 Приложения). Некоторые виды указаны впервые в эпилитоне Чёрного моря — зелёные *Chlorella vulgaris*, *Coenocystis obtusa*, *Microctinium pusillum*, динофитовые *Prorocentrum vaginula*, *P. lima*, *P. micans*; золотистые водоросли *Chrysamoeba radians*, *Chrysococcus rufescens*, *Ciliophrys infusionum* и др.

Сравнение количественных данных, полученных в течение годичного цикла развития микроводорослей в эпилитоне, эпифитоне грацилярий и эпизооне мидии Чёрного моря, показало, что наибольшее обилие видов ($S = 114$ видов и ввт) отмечено в Казачьей бухте в районе Океанариума (табл. 11).

Табл. 11 Соотношение суммарного обилия видов и количества доминирующих видов микроводорослей бентоса Чёрного моря в разные сезоны года

Время года	Суммарное обилие видов и ввт / Кол-во доминирующих видов			Всего доминирующих видов и ввт
	Эпилитон (1988–1989 гг.)	Эпифитон (1987–1989 гг.)	Эпизоон (1995–1996 гг.)	
Зима	15 / 4	47 / 8	77 / 7	17
Весна	12 / 2	43 / 7	74 / 13	20
Лето	12 / 5	45 / 7	72 / 16	22
Осень	17 / 4	55 / 7	66 / 14	21
Всего за год:	32 / 9	76 / 24	114 / 25	42

В зависимости от сезона года, типа субстрата и глубины распространения выделено 42 вида и ввт, которые являются доминантами и субдоминантами различных сообществ микрофитобентоса Чёрного моря (табл. 11, 12).

Табл. 12 Сезонная встречаемость (+) доминирующих видов микроводорослей в бентосе Чёрного моря у побережья Крыма (1988–1989 и 1995–1996 гг.)

Время года	Доминирующие виды	Эпилитон	Эпифитон	Эпизоон
1	2	3	4	5
Зима	<i>Amphora coffeiformis</i>	–	–	+
	<i>Berkeleya rutilans</i>	+	+	+
	<i>Cocconeis costata</i>	–	+	–
	<i>Entomoneis paludosa</i>	–	+	–
	<i>Gomphonemopsis pseudexigua</i>	+	–	–
	<i>Licmophora abbreviata</i>	–	–	+
	<i>L. flabellata</i>	–	–	+
	<i>Navicula ramosissima</i>	+	–	–
	<i>Nitzschia lanceolata</i>	–	+	–
	<i>N. hybrida f. hyalina</i>	+	+	–
	<i>N. rupestris</i>	–	–	+
	<i>Skeletonema costatum</i>	–	+	–
	<i>Striatella unipunctata</i>	–	–	+
	<i>Tabularia fasciculata</i>	–	+	+
	<i>Toxarium undulatum</i>	–	+	–
Всего:	17	4	8	7

1	2	3	4	5
Весна	<i>Achnanthes brevipes</i>	–	–	+
	<i>A. longipes</i>	–	–	+
	<i>Ardissonea baculus</i>	–	–	+
	<i>Berkeleya rutilans</i>	–	–	+
	<i>Cylindrotheca closterium</i>	–	+	–
	<i>Falcula media</i> var. <i>subsalina</i>	–	–	+
	<i>Gyrosigma fasciola</i> var. <i>prolongatum</i>	–	+	–
	<i>G. tenuissima</i>	–	–	+
	<i>Licmophora abbreviata</i>	+	+	+
	<i>L. flabellata</i>	–	–	+
	<i>Navicula ammophila</i> var. <i>intermedia</i>	–	+	–
	<i>N. directa</i>	–	+	–
	<i>Nitzschia hybrida</i> f. <i>hyalina</i>	–	–	+
	<i>N. tenuirostris</i>	+	–	–
	<i>Plagiotropis lepidoptera</i>	–	+	–
	<i>Pleurosigma elongatum</i>	–	–	+
	<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i>	–	+	–
	<i>Striatella unipunctata</i>	–	–	+
	<i>Tabularia fasciculata</i>	–	–	+
	Всего:	20	2	7
Лето	<i>Achnanthes longipes</i>	–	–	+
	<i>Amphora hyalina</i>	–	–	+
	<i>Amphora angusta</i>	–	–	+
	<i>Ardissonea baculus</i>	–	–	+
	<i>Bacillaria paxillifer</i>	–	–	+
	<i>B. socialis</i> var. <i>baltica</i>	–	+	–
	<i>Berkeleya rutilans</i>	–	–	+
	<i>Nitzschia tenuirostris</i>	+	–	–
	<i>Cocconeis costata</i>	–	–	+
	<i>C. scutellum</i>	–	+	–
	<i>Cylindrotheca closterium</i>	+	+	–
	<i>Navicula ammophila</i> var. <i>intermedia</i>	–	+	+
	<i>N. pennata</i> var. <i>pontica</i>	–	–	+
	<i>N. ramosissima</i>	+	–	–
	<i>Licmophora dalmatica</i>	–	+	+
	<i>Nitzschia rupestris</i>	–	+	+
	<i>Parlibellus delognei</i>	–	–	+
	<i>Pleurosigma elongatum</i>	–	+	+
	<i>Striatella unipunctata</i>	+	–	+
	<i>Tabularia fasciculata</i>	–	–	+
	<i>Trachyneis aspera</i>	–	–	+
	Всего:	22	4	7
Осень	<i>Achnanthes brevipes</i>	–	–	+
	<i>Amphora coffeiformis</i>	–	+	–
	<i>A. proteus</i>	–	–	+
	<i>Ardissonea crystallina</i>	–	+	–
	<i>Bacillaria paxillifer</i>	–	–	+
	<i>Berkeleya rutilans</i>	–	+	+
	<i>Cocconeis scutellum</i>	–	+	–
	<i>Falcula media</i> var. <i>subsalina</i>	–	–	+

1	2	3	4	5
	<i>Grammatophora marina</i>	+	+	–
	<i>Gomphonemopsis pseudexigua</i>	–	+	+
	<i>Gyrosigma tenuissimum</i>	–	–	+
	<i>Licmophora dalmatica</i>	–	–	+
	<i>Navicula ammophila</i> var. <i>intermedia</i>	–	+	–
	<i>N. ramosissima</i>	+	–	–
	<i>Nitzschia hybrida</i> f. <i>hyalina</i>	+	–	+
	<i>N. rupestris</i>	–	–	+
	<i>N. tenuirostris</i>	+	–	–
	<i>Okedenia inflexa</i>	–	–	+
	<i>Pleurosigma elongatum</i>	–	–	+
	<i>Striatella unipunctata</i>	–	–	+
	<i>Trachyneis aspera</i>	–	–	+
Всего:	21	4	7	14
Всего за год	42	10	24	25

Анализ эколого-географических характеристик микроводорослей бентоса Чёрного моря показал, что, несмотря на пониженную, по сравнению с океанической, солёность, во флоре преобладают морские (50 %) и морские-солонатоводные (25 %) с включением представителей пресноводно-солонатоводных (5 %) форм. Некоторые пресноводные виды сине-зелёных, зелёных, а иногда и диатомовых водорослей, обнаруженные в береговой полосе моря, относятся к почвенным видам континентальных мест обитания. По фитогеографической принадлежности преобладают бореальные элементы флоры (60 %) со значительной долей космополитных видов (20 %).

Сезонная динамика сообществ микроводорослей. Проведены исследования количественного распределения (обилие видов, численность, биомасса) донных сообществ микроводорослей в разных экотопах моря: эпилитоне, эпифитоне и эпизооне, на стационарных станциях в прибрежных участках вблизи Севастополя (1987–1989 и 1995–1996 гг.) в зависимости от сезона года, глубины и температуры воды. Полученные данные о видовой и количественной структуре микроводорослей дают относительно полное представление о тенденциях развития микрофитобентоса в прибрежной зоне Чёрного моря (Рябушко, 1991а, 1993, 1994а; Рябушко, Рябушко, 1998; 2001; Рябушко и др., 2005).

За период исследования с января 1988 по январь 1989 гг. в эпилитоне Карантинной бухты обнаружен 31 вид и ввт диатомовых водорослей, 9 видов из них доминировали в зависимости от сезона года и глубины обитания (Рябушко, 1994а). Зарегистрирован весенний пик численности и биомассы (рис. 4). Численность и биомасса диатомовых водорослей варьировали от $0,51 \cdot 10^{-3}$ (осенью) до $503 \cdot 10^{-3}$ кл.·см⁻² и от 0,001 до 0,44 мг·см⁻² (весной) при среднегодовых значениях $99,3 \cdot 10^{-3}$ кл.·см⁻² и 0,1 мг·см⁻² соответственно (табл. 13). Впервые проведены одновременные исследования структурных и функциональных характеристик микрофитобентоса твердых грунтов в прибрежной зоне Чёрного моря, в том числе получены данные по первичной продукции (Рябушко и др., 2003; Ryabushko et al., 2004).

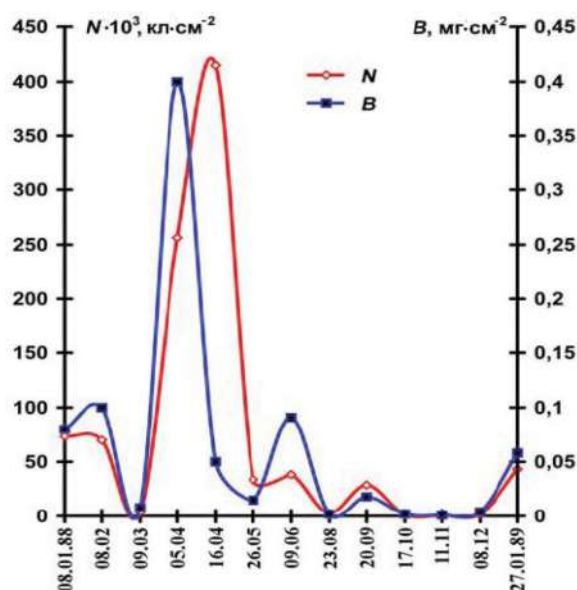


Рис. 4 Сезонная динамика биомассы (B) и численности (N) диатомовых в эпилите бухты Карантинной

Табл. 13 Средние значения численности (N), биомассы (B), обилия видов (S), индекса видового разнообразия (H') микроводорослей на разных субстратах у крымских берегов Чёрного моря (* — Карантинная бухта, ** — Казачья бухта)

Время года	T, °C	$N \cdot 10^3$ кл.·см ⁻²	B, мг·см ⁻²	S	H'	Экотоп
Зима (январь — начало марта)	5,7–13,0	59,5 (3,6–165,3)	0,08 (0,006–0,12)	15	1,74	эпилитон*
	5,0–9,0	62,3 (6,14–191,4)	0,15 (0,008–0,47)	47	3,03	эпифитон**
	6,9–6,8	258,0 (82,7–453,0)	0,94 (0,37–2,28)	77	3,44	эпизоон**
Весна (конец марта — середина мая)	9,0–13,0	318,0 (260,0–503,0)	0,32 (0,07–0,44)	12	1,05	эпилитон*
	10,0–13,0	204,3 (22,7–366,3)	0,29 (0,028–0,82)	43	2,76	эпифитон**
	7,7–13,9	337,4 (30,9–830,0)	1,29 (0,16–2,56)	74	3,57	эпизоон**
Лето (конец мая — сентябрь)	17,5–24,0	18,2 (0,78–38,3)	0,005 (0,001–0,02)	17	1,4	эпилитон*
	12,0–24,0	52,4 (20,2–135,0)	0,059 (0,027–0,097)	45	2,49	эпифитон**
	18,7–19,0	64,8 (6,0–203,0)	0,22 (0,038–0,59)	72	3,28	эпизоон**
Осень (октябрь — декабрь)	17,0–9,0	1,35 (0,51–1,93)	0,003 (0,002–0,004)	17	1,89	эпилитон*
	18,0–13,0	65,7 (5,5–255,0)	0,095 (0,08–0,12)	55	3,02	эпифитон**
	18,0–9,2	101,4 (21,2–255,1)	0,31 (0,03–0,81)	66	3,34	эпизоон**
Средние значения за год	14,3	99,3	0,10	31 ⁺	1,52	эпилитон*
	12,0	96,2	0,15	76 ⁺	2,83	эпифитон**
	15,4	190,4	0,69	114 ⁺	3,41	эпизоон**

Примечание: + — всего за год

В 1987–1989 гг. в эпифитоне неприкреплённых видов *Gracilaria dura* и *G. verrucosa*, а также на подстилающем илистом грунте, на котором расположены пласты грацилярий, зарегистрировано 96 видов, разновидностей и форм диатомовых водорослей, из них в эпифитоне грацилярий 94, на илистом грунте — 47, из которых 23 встречаются круглогодично (Рябушко, 1991а).

В течение годового цикла (январь 1988 — январь 1989 гг.) в эпифитоне грацилярий исследована сезонная динамика обилия видов, численности и биомассы. Всего обнаружено 76 видов и ввт диатомовых водорослей, из них 47 таксонов — зимой, 43 — весной, 45 — летом, 55 — осенью (табл. 11). В течение года на обоих видах водорослей-макрофитов зарегистрировано 24 доминирующих вида (табл. 12). В эпифитоне грацилярий и на илистом субстрате круглогодично отмечено 14 общих видов, из них 12 встречаются повсеместно в Чёрном море.

Несмотря на то, что бентосные диатомовые водоросли способны поселяться на любом природном и искусственном субстратах, количественно они более интенсивно заселяют живые органические субстраты (макроводоросли, моллюски), а каменистые субстраты — в том случае, если их поверхность заселена фито-мейо-зообентосом, или в присутствии детрита.

Около 50 видов, обнаруженных в эпифитоне грацилярий, обитают и на других субстратах. При этом существенное значение для их поселения имеет форма слоевища макроводорослей (Рябушко, Завалко, 1992; Рябушко и др., 2005).

Тип подстилающего грунта под макрофитами оказывает важное влияние на состав и количественные показатели микроэпифитона. Во время штормов фракции рыхлых грунтов на мелководье оседают на талломах водорослей, лежащих на дне, что увеличивает видовое обилие и количественные характеристики за счёт грунтовых форм макроводорослей. В суспензии макроводорослей, смытой с грацилярий, иногда доминирует планктонная диатомовая водоросль *Skeletonema costatum*, составляющая до 30 % общей численности макроводорослей эпифитона. Клетки этой водоросли во время вспышки численности оседают на дно моря. Споры скелетонемы характерны для илисто-песчаных грунтов Чёрного моря, а её вегетация в планктоне приурочена к зимнему и ранневесеннему сезону, к периоду пониженных температур и низкой освещённости в море (Згуровская 1979; Кустенко, Рощин, 1974; Морозова-Водяницкая, 1940; Рябушко и др., 2000).

Другой особенностью структуры диатомового сообщества является массовое развитие крупноразмерных особей *Toxarium undulatum* на глубине 5–7 м в эпифитоне грацилярий и в илистом грунте. Популяция этого вида вносит существенный вклад в биомассу сообществ микрофитобентоса. Иногда в пробах единично встречаются диатомовые водоросли родов *Gyrosigma*, *Diploneis*, *Lyrella*, *Pleurosigma*, *Entomoneis* и другие донные формы, характерные для рыхлых грунтов. Пик численности и биомассы диатомовых в эпифитоне грацилярий также зарегистрирован весной, как и в эпифитоне (рис. 5). В течение года их значения изменяются от $5,5 \cdot 10^3$ до $366,3 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² и от 0,01 до 0,82 мг·см⁻² соответственно, при этом максимальные величины характерны для весны, минимальные — для зимы (табл. 13).

Сравнение количественных характеристик численности и биомассы микроэпифитона грацилярий на глубинах 1–3 и 5–7 м показало, что их

значения снижаются в осенне-зимний сезон на больших глубинах, а в летние месяцы — и на малых глубинах (табл. 14).

Табл. 14 Средние значения численности (А) и биомассы (В) микроводорослей эпифитона *Gracilaria verrucosa* из Казачьей бухты на разных глубинах

Сезон	Численность, $N \cdot 10^3$ кл.·см ⁻²		Биомасса, В мг·см ⁻²	
	1–3 м	5–7 м	1–3 м	5–7 м
Зима (январь — февраль)	39,0	26,9	0,140	0,096
Весна (март — апрель)	231,2	331,5	0,155	0,665
Лето (май — сентябрь)	32,7	65,7	0,042	0,085
Осень (октябрь — декабрь)	94,9	22,0	0,118	0,062

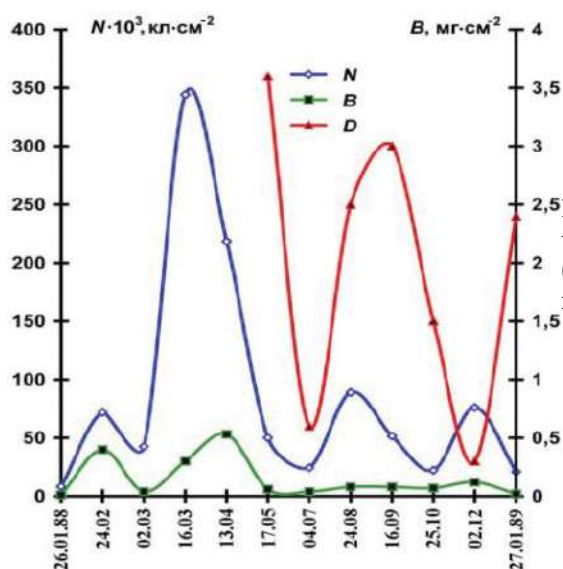


Рис. 5 Сезонная динамика биомассы (В) и численности (N) диатомовых и биомассы (D) беспозвоночных животных в эпифитоне грацилярии в Казачьей бухте

У крымского побережья и на Филлофорном поле Зернова на раковинах моллюсков зарегистрировано 136 видов и ввт микроводорослей. Таксономический состав водорослей сходен с другими субстратами (табл. 3 Приложения).

Динамика видового состава и количественного распределения микроводорослей в локальных местах обитания в течение годового цикла (с мая 1995 по май 1996 г.) имеет свои особенности, характерные для каждого сезона года.

Состав микроводорослей эпизоона мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. из Казачьей бухты представлен различными видами. Обнаружено 117 видов и ввт, принадлежащих к отделам Bacillariophyta (104 вида и ввт), Dinophyta (5 видов), Chrysophyta (3), Chlorophyta (2) и Cyanophyta (3).

Сине-зелёные водоросли встречаются в пробах почти круглый год, но преобладают в летне-осенний период. Из динофитовых единично, а иногда до десятка экземпляров в пробе, встречаются виды рода *Prorocentrum* Ehrenb, а также зелёные микроводоросли. Летом в бентосе на малых глубинах иногда отмечены золотистые водоросли *Emiliania huxleyi* и *Oolithotus fragilis*, особенно обильно встречающиеся в это время года в фитопланктоне Чёрного моря (Морозова-Водяницкая, Белогорская, 1957; Рябушко и др., 1999, 2000).

В течение года доминируют 25 видов родов *Amphora*, *Berkeleya*, *Cocconeis*, *Cylindrotheca*, *Falcula*, *Gomphonema*, *Gyrosigma*, *Licmophora*, *Navicula*, *Nitzschia*, *Trachyneis*, *Tabularia* (табл. 12). Некоторые виды родов *Lyrella*, *Diploneis* и др., единично отмеченные в эпизооне, являются представителями рыхлых грунтов и попадают на указанные поверхности субстратов вместе с илисто-песчаными фракциями в период штормов, сгонно-нагонных явлений и т. д., как это было отмечено ранее в эпифитоне грацилярий.

Пик численности и биомассы микроводорослей в эпизооне мидии зарегистрирован весной, что свидетельствует об общих тенденциях развития микрофитобентоса Чёрного моря (рис. 4, 5, 6). В течение года численность и биомасса колебались от $6,0 \cdot 10^3$ до $830,0 \cdot 10^3$ кл.·см² и от 0,03 до 2,56 мг·см² соответственно, при этом минимальные значения отмечены летом, а максимальные — весной (табл. 12).

По сравнению с другими субстратами наибольшие количественные показатели обнаружены на поверхности створок живых мидий, что, вероятно, связано с влиянием близости вольеров с млекопитающими животными океанариума и плантации культивируемой мидии в Казачьей бухте. Наличие богатого макрообраста на поверхности створок моллюсков, а также повышенное содержание биогенных элементов влияло в целом на увеличение видового разнообразия и значений продукционных характеристик микрофитобентоса (Рябушко и др., 2000; Рябушко, Козинцев, 2003; Рябушко, Рябушко, 2001).

По составу видов, численности и биомассе микрофитобентос Чёрного моря характеризуется сезонными комплексами, при этом биологические сезоны не всегда совпадают с временами года (табл. 13). Температура воды в море существенно влияет на количественные характеристики микрофитобентоса, а биогенные элементы — на его видовое разнообразие, численность и биомассу.

Зимой (январь — начало марта) микрофитобентос Чёрного моря формируется в конце декабря вслед за понижением температуры воды и снижением инсоляции в море, когда возникают благоприятные условия для вегетации многих видов микроводорослей. Количественные показатели обилия видов, численности и биомассы водорослей варьируют в зависимости от характера субстрата от $3,6 \cdot 10^3$ до $453 \cdot 10^3$ кл.·см² и от 0,006 до 2,28 мг·см² соответственно, при этом минимальные величины характерны для эпилитона, а максимальные — для эпизоона (табл. 12). Зимой на всех субстратах обнаружено 17 видов доминант и субдоминант, из них в эпилитоне — 4, эпифитоне — 8 и эпизооне — 7, и только один общий вид *Berkeleya rutilans* встречался на всех типах субстратов в море (табл. 12).

Весенний комплекс (конец марта — середина мая) характеризуется расцветом диатомовой флоры на фоне зимнего обогащения придонных вод биогенными элементами. В начале марта все подводные субстраты активно заселяются колониями диатомовых водорослей родов *Tabularia*, *Licmophora*, *Achnanthes*, *Melosira*. Прибрежные камни покрываются пленкой, состоящей из диатомовых, сине-зелёных, зелёных микроводорослей и проростков зелёных и других макроводорослей.

Зелёные водоросли *Ulva* L. и *Enteromorpha* Link., обильно покрывающие прибрежные камни в это время года, являются конкурентами диатомовым за субстрат и, в свою очередь, интенсивнее обрастают микрофитами. Численность диатомовых в эпифитоне *Enteromorpha intenstiales* (L.) Link.

иногда достигает $1,8 \cdot 10^3$ кл.·см⁻². Около 40 % площади камней покрыты зелёными микроводорослями (с численностью клеток до $140 \cdot 10^3$ кл.·см⁻²). В период массового развития микроводорослей наблюдается многоярусность заселения субстрата одиночными и колониальными видами.

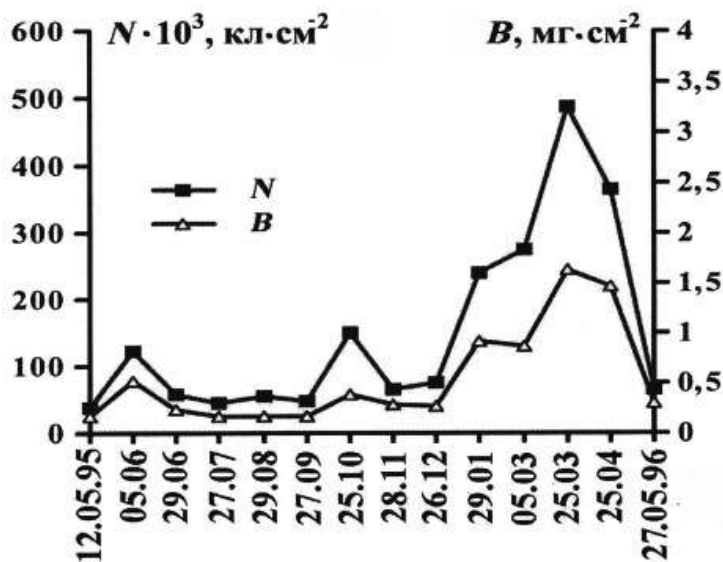


Рис. 6 Сезонная динамика биомассы (B) и численности (N) микроводорослей в эпизооне *Mytilus galloprovincialis*

Весенний пик численности клеток отмечен в марте — апреле на всех субстратах (рис. 4, 5, 6). Максимальные величины обилия видов зарегистрированы на поверхности раковин мидии в Казачьей бухте (табл. 13). Весной средняя численность ($204,3 \cdot 10^3$ кл.·см⁻²) и биомасса ($0,29$ мг·см⁻²) диатомового сообщества в эпифитоне грацилярий несколько ниже, чем на других субстратах. В это время года ещё значителен вклад в сообщество колониальных видов диатомовых, но их количество уже идёт на убыль и возрастает доля одиночноживущих форм. Май — месяц перестройки сообщества микроводорослей бентоса от весны к лету. На мелководье наблюдается резкое снижение всех количественных показателей.

Летний период (с конца мая по сентябрь) — наиболее продолжительный на Чёрном море и не отличается стабильностью из-за разнообразия экологических условий и прогрева поверхностных вод, с колебанием температуры воды от 17 до 24 °С. В конце весны наряду с колониальными видами рода *Licmophora* Agardh увеличивается количество одиночноживущих диатомовых водорослей родов *Amphora* Ehrenb., *Nitzschia* Hass. и *Cylindrotheca* Robenh., которые отнесены к видам с гетеротрофным типом питания (Lewin, 1953; Lewin, Guillard, 1963), характерным для эвтрофных вод моря. Летом с увеличением температуры и инсоляции в море, а также в результате активного выедания беспозвоночными животными численность ($52,4 \cdot 10^3$ кл.·см⁻²) и биомасса ($0,059$ мг·см⁻²) одноклеточных водорослей в эпифитоне грацилярий значительно снижаются по сравнению с весной (табл. 13, рис. 5).

Численность и биомасса диатомовых водорослей в микрофитобентосе варьируют от $0,78 \cdot 10^3$ до $203 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² и от 0,001 до $0,59$ мг·см⁻² соответственно, что в 2 раза ниже зимних значений. При этом отмечена сходная тенденция: минимальные величины характерны для эпипитона, а

максимальные — для эпизоона, где количество обнаруженных доминирующих видов ($S = 25$) достаточно высокое, но близкое эпифитону грацилярий. На всех глубинах доминируют диатомовые водоросли *Licmophora abbreviata*, *L. flabellata*, *Bacillaria paxillifer*, *Berkeleya rutilans*, *Navicula amorphila* var. *intermedia*, *Nitzschia hybrida* f. *hyalina* (табл. 12). Колониальные виды встречаются в меньших количествах и сменяются одиночноживущими диатомеями с преобладанием родов *Navicula*, *Trachyneis*, *Cocconeis*, *Amphora*, *Nitzschia*, *Cylindrotheca* и др. Летом на талломах донной растительности, канатах и сетях вольеров с млекопитающими животными, а порою и на дельфинах, содержащихся в океанариуме Казачьей бухты, в массовых количествах развиваются не только эпифитные диатомовые, но и сине-зелёные, зелёные, золотистые, динофитовые водоросли (Рябушко, 2002; Рябушко, Рябушко, 2001).

Осенний комплекс (октябрь — декабрь) микроводорослей характеризуется структурной перестройкой сообществ микрофитобентоса. Со снижением температуры воды в море происходит смена одиночноживущих форм диатомей родов *Cocconeis*, *Amphora* колониальными диатомовыми водорослями родов *Berkeleya*, *Navicula*, *Tabularia*, *Grammatophora*, *Licmophora*. Осенние колебания численности от $0,51 \cdot 10^3$ до $255,1 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² и биомассы от 0,002 до 0,81 мг·см⁻² соответственно зарегистрированы с наименьшими значениями в эпиплите (табл. 13). Количественные показатели достаточно низкие по сравнению с весенними, но численность и биомасса клеток в 3 раза выше на малых глубинах, что характерно для осенне-зимнего сезона, в то время как весной и летом эти значения повышаются с глубиной (табл. 14). За исключением зимних и осенних месяцев биомасса водорослей выше на глубине 5–7 м за счёт развития крупноклеточных форм водорослей.

Осенью средние значения численности $65,7 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² и биомассы $0,095$ мг·см⁻² имеют сходные значения с зимним периодом. Сравнение количественных данных микрофитобентоса на разных субстратах у берегов Крыма показало общие тенденции в распределении микроводорослей морского бентоса, имеющие черты как сходства, так и отличия. Водоросли в эпиплите, эпифитоне и эпизооне имеют близкий таксономический состав, однако наибольшее видовое разнообразие и количественные показатели численности и биомассы выше в эпифитоне и эпизооне Казачьей бухты по сравнению с эпиплитом Карантинной бухты из-за близости океанариума с дельфинами и мидийной плантации.

Структура сообществ микрофитобентоса. Количественные показатели структуры сообщества, индекс биологического разнообразия Шеннона (H') позволяют описать особенности развития как отдельных популяций микроводорослей, так и всего сообщества в целом. На изменения структуры микрофитобентоса влияют температура воды в море, глубина, характер субстрата, сезонность, гидролого-гидрохимический режим водоёма, а также трофический фактор, поскольку диатомовые водоросли, как доминанты в сообществе, являются предпочтительным кормом для многих бентосных организмов. Выедание консументами автотрофного звена является важным фактором в регуляции структуры сообщества микрофитобентоса (Рябушко, 1986, 1990, 1993б; Castenholz, 1961).

Наибольшие среднегодовые значения обилия видов водорослей ($S = 38$) и индекса видового разнообразия Шеннона ($H' = 3,57$) отмечены

весной на поверхности раковин мидии в Казачьей бухте (табл. 13). Изменение структуры диатомового сообщества эпифитона грацилярии *Gracilaria verrucosa* в сезонном аспекте на разных глубинах показано на рис. 7. Весной максимальное обилие видов ($S = 24$) зарегистрировано в апреле на глубине 5–7 м, а индекс видового разнообразия — в декабре ($H' = 3,65$).

Средние значения индекса видового разнообразия ($H' = 2,81$) и коэффициента выравнивания видов ($J = 0,83$) довольно высокие и меняются в зависимости от сезона года и глубины обитания грацилярий. Коэффициент сходства Чекановского — Сёренсена (J) между разными глубинами наиболее высок при максимальном развитии диатомового комплекса в апреле (табл. 14). Летом видовое разнообразие (H') диатомовых водорослей варьирует от 3,18 до 3,49, его значения снижаются на всех глубинах, а коэффициент выравнивания видов в сообществе достигает максимального значения ($J = 0,84$) при достаточно высоком обилии видов.

Табл. 15 Средние значения индекса сходства видов Чекановского — Сёренсена (J) диатомовых водорослей эпифитона *Gracilaria verrucosa* Parenf. из Казачьей бухты между глубинами 1–3 и 5–7 м

Дата	J	Дата	J	Дата	J
26.01.1988	0,45	13.04.1988	0,60	16.09.1988	0,53
24.02.1988	0,50	17.05.1988	0,33	25.10.1988	0,48
02.03.1988	0,48	04.07.1988	0,55	02.12.1988	0,50
16.03.1988	0,42	24.08.1988	0,13	27.01.1989	0,31

Сравнения данных исследования донной растительности красных, зелёных и бурых водорослей в бухте Круглая и у мыса Омега внутри летнего сезона (май и август 1990 г.) на различной глубине от 0 до 20 м показали, что коэффициент выравнивания видов ($J = 0,72$) — самый низкий для всех сезонов. Флористическое сходство видов диатомовых в эпифитоне донной растительности по индексу Чекановского — Сёренсена в начале и конце лета составляет в среднем 60 % (Рябушко, 1994б).

Осенью, со снижением температуры воды в море, вновь наблюдается интенсивное развитие микроводорослей, но более слабое, чем весной. С глубиной происходит изменение средних показателей структуры сообществ (табл. 13, рис. 7). Величины индекса видового разнообразия ($H' = 3,02$) и коэффициента выравнивания видов ($J = 0,83$) остаются всё ещё высокими, в то время как обилие видов уменьшается ($S = 12$). Перестройка сообщества происходит в основном за счёт смены одиночных видов диатомей колониальными формами, а также появления массовых видов зимнего и летнего комплексов, которые встречаются в Чёрном море круглогодично, но доминируют в отдельные месяцы года.

В течение года общность видового состава диатомей между глубинами 1–3 и 5–7 м в среднем не превышает 60 %. Максимальные ($H' = 4,25$) и минимальные ($H' = 1,91$) значения индекса видового разнообразия отмечены в апреле и начале июня на глубине 2,5 и 0,5 м соответственно, при средних значениях $H' = 3,99$ и $H' = 2,39$ для указанных глубин (табл. 14, рис. 7).

Сравнение структуры сообществ микрофитобентоса в разных районах исследования показало, что максимальные значения индекса видового разнообразия отмечены в зимне-весенний сезон в эпифитоне грацилярий и эпизооне мидии, а минимальные — в эпипитоне Карантинной бухты (табл. 12).

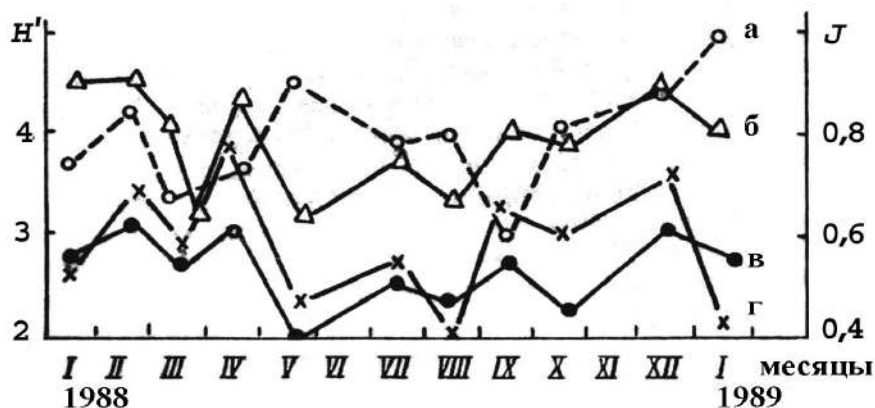


Рис. 7 Сезонная динамика значений индекса видового разнообразия (H' — а, б) и коэффициента выравненности (J — в, г) видов диатомовых водорослей в эпифитоне грациляриид в Казачьей бухте на глубинах 1–3 м (а, в) и 5–7 м (б, г)

Размерная структура популяций диатомовых водорослей является важной характеристикой, показывающей интенсивность метаболизма микроводорослей и уровень их продуктивности в водной среде, а также служит показателем физиолого-биохимического состояния популяции данного вида в сообществе и экосистеме моря. «Размерные признаки являются фундаментальной и, в известном смысле, интегральной характеристикой вида» (Численко, 1981, цит.: по Кондратьева, 1989). Известно, что с уменьшением размеров организмов интенсивность их метаболизма повышается, из двух популяций с равной биомассой рассеяние энергии будет больше в той, которая состоит из мелких особей (Хайлов, Парчевский, 1983). Факторы, повышающие разнородность популяции, увеличивают её стабильность и продуктивность (Шварц, 1969). Размеры клеток первичных продуцентов, таких как диатомовые водоросли, имеют решающее значение для их размещения в пространстве и выживания, поскольку «... влияние размеров как на строение, так и на функционирование организма оказывается весьма существенным» (Шмидт-Ниельсен, 1987).

Для исследования пространственно-временной структуры микрофитобентоса важной и достаточно информативной характеристикой является размерный спектр его составляющих. Многолетние исследования одноклеточных первичных продуцентов Чёрного моря показали, что эвтрофирование и увеличенное содержание биогенных элементов в воде приводят у диатомовых к увеличению размеров их клеток (объёма) и замедлению процесса деления (Кустенко, 1991; Нестерова, 1981; Нестерова, Василенко, 1986, Рощин, 1976). Некоторые исследователи объясняют динамику изменения размеров клеток микроводорослей (длину, диаметр) варьированием сезонных факторов среды (Нестерова, Василенко, 1986), что именно «размеры клеток отражают условия существования вида». Другие авторы, не отрицая значимости экологических факторов в вегетации диатомовых водорослей в море, предлагают учитывать особенности размножения водорослей в культурах с учётом морфологических изменений клеток в онтогенезе (Рощин, 1976; Кустенко, 1991).

Размеры клеток тесно связаны с их жизненными циклами. Особенностью размножения диатомовых водорослей является то, что наряду с вегетативным размножением клетки существует половое воспроизведение, аукоспорообразование, благодаря которому восстанавливаются размеры

клеток, редуцированные при вегетативном размножении (Давидович, 1994; Роцин, 1994). В ряде экспериментальных работ показано, каким образом происходит укрупнение клеток планктонных (Кустенко, 1991) и бентосных (Роцин, 1994) диатомовых водорослей в природных и клональных популяциях. Отмечено, что при длительном размножении диатомовых водорослей после облучения их клеток прямой солнечной радиацией происходит увеличение продолжительности вегетативной стадии жизненного цикла, сокращение периодов аукоспорообразования, зарождение аномальных аукоспор, образование вегетативных клеток с изменённой формой створок и увеличенным диаметром панциря (Кустенко, 1991). При этом чувствительными являются ранние стадии митотического деления клетки, а воздействие неблагоприятных факторов среды (например, нефти) на диатомовые водоросли наиболее опасно на этапе аукоспорообразования.

При половом процессе у диатомовых водорослей размеры клеток, редуцированные при вегетативном размножении, восстанавливаются, а апикальный размер (длина) инициальных клеток не зависит от уровня освещённости, продолжительности фотопериода и обеспеченности биогенными элементами, поскольку увеличение размеров клеток происходит за счёт веществ, запасённых в родительских клетках (Давидович, 1994).

Размерный состав популяций диатомовых водорослей микрофитобентоса Чёрного моря исследован недостаточно. Долгое время роль мелких клеток диатомовых водорослей размером менее 20 мкм как важного пищевого компонента для многих донных беспозвоночных животных и рыб в продукции морского бентоса недоучитывали (Гаевская, 1954, 1956, 1973; Заика, Павловская, 1970; Планта-Кюни, Бодуа, 1989; Рябушко, 1986, 1990; Чепурнов, 1988; Medlin, 1980 и др.). Данные по соотношению размеров клеток мелких и крупных групп микроводорослей малочисленны.

В прибрежной зоне моря на малых глубинах на поверхности каменистых, рыхлых грунтов и иных субстратах встречается множество мелких микроводорослей, которые очень трудно идентифицировать до вида. Исследование видовой и размерной структуры пеннатных диатомовых как доминирующей группы донных микроводорослей представляет значительный интерес для продукционной биологии и для выявления их трофической роли в донных сообществах. Анализ сезонной динамики размерной структуры популяций диатомового сообщества в прибрежной зоне моря показал, что в годовом цикле развития сообщества преобладают мелкие клетки водорослей размером от 10 до 40 мкм. Летом наблюдается высокая скорость репродукции диатомовых с низкой биомассой, а зимой скорость репродукции ниже при высокой биомассе водорослей (Castenholz, 1961).

Размерная структура популяций диатомовых водорослей бентоса Чёрного моря изменяется в зависимости от сезона года. Длина отдельных клеток в сообществе варьирует в интервале от менее 20 мкм до более 400 мкм (и даже до 700 мкм и более). При проведении исследований все клетки микроводорослей по размерным фракциям разбиты на пять групп: I группа — менее 20 мкм, II — 20–60 мкм, III — 60–100 мкм, IV — 100–200 мкм и V — более 200 мкм. Объём выборки для изучения размерной структуры популяций микрофитобентоса составил 9 426 клеток водорослей.

При анализе размерной структуры популяций микрофитобентоса в течение годового цикла и по отдельным сезонам года выявлено, что в целом преобладают мелкие клетки I и II групп размером до 60 мкм. Зимой и осенью

они составляют более 70 %, весной — 60 % и летом — более 80 % в общей размерной структуре популяций микрофитобентоса. Размерный диапазон клеток от 60 до 200 мкм и более (группы III, IV, V) зимой, летом и осенью составляет приблизительно 20 %, а весной — более 40 %.

Для зимних месяцев характерно преобладание клеток II размерной группы (20–60 мкм), которая является наиболее массовой и приуроченной к придонному горизонту глубин (0,5 м), с увеличением глубины возрастает доля крупноразмерных клеток водорослей. Весна характеризуется более равномерным распределением по глубинам мелкоклеточных форм до 60 мкм, свыше 100 мкм составляют 30 % общего числа клеток. Популяции диатомовых водорослей в размерном диапазоне более 200 мкм (0,2 %) отмечены только на глубине 0,5 м. Для летнего сезона характерно преобладание клеток размером менее 60 мкм, которые на всех глубинах составляют более 80 % общего числа клеток. Осенью микрофитобентос формируется под влиянием тех видов водорослей, которые имеют сходную с предыдущими сезонами размерную структуру популяций. В этот период в сообществе преобладают мелкие клетки I и II группы (более 70 %), а более крупные клетки III и IV групп, размером от 60 до 200 мкм, составляют около 30 %.

Следовательно, несмотря на различия условий обитания в некоторых экотопах моря: эпилимтоне, эпифитоне, эпизооне — выявлены основные тенденции изменения видового состава, количественного распределения и структуры сообществ микроводорослей Чёрного моря. Отмечена сезонность в развитии популяций микрофитобентоса, зарегистрировано 2 пика численности и биомассы, с максимумом весной, однако сроки максимального развития микроводорослей и вершинность пиков могут варьировать в зависимости от характера субстрата и района исследования. Летом увеличивается количество мёртвых клеток диатомей, а зимой клетки характеризуются высоким содержанием фотосинтетических пигментов и почти полным отсутствием мёртвых клеток.

В целом размерная структура популяций микроводорослей не отличается большим разнообразием, более 60 % составляют водоросли размером менее 60 мкм. Крупные клетки более 200 мкм встречаются значительно реже, что особенно характерно для диатомового сообщества микрофитобентоса, прибрежья Чёрного моря.

Индикаторная роль микроводорослей. Одноклеточные водоросли известны как биоиндикаторы состояния окружающей среды. Микроводоросли широко используют в биологическом методе контроля качества воды как универсальные и наиболее чувствительные организмы, адекватно реагирующие на техногенные воздействия на среду их обитания (Барина и др., 2006). Диатомовые водоросли, как наиболее изученные, имеют наибольшие преимущества в биомониторинге водоёмов (Алфимов, 1959; Бухтиярова, 1999; Прошкина-Лавренко, Алфимов, 1954; Рябушко, 1993а; Round, 1993).

Выявление общих и индивидуальных закономерностей в распределении важного компонента морского микрофитобентоса — диатомовых, а также сопутствующих одноклеточных водорослей в относительно «чистых» и импактных экосистемах моря, находящихся под влиянием антропогенного эвтрофирования, является весьма важным для гидробиологии в связи с проблемами качества воды и охраны природных ресурсов (Рябушко и др., 2003).

Рост численности популяций микроводорослей, развитие колониальных форм, образующих агрегации и «морской снег», сопровождаются появлением большого количества слизи в водоёме. Водоросли вырабатывают экзо- и эндотоксины, способствующие выделению обильной слизи у водных беспозвоночных и рыб, что приводит тех к смерти от удушья (Estep, MacIntyr, 1989). Эти биологические процессы в море вызывают заморы и смерть гидробионтов, приводят к дефициту кислорода в среде, а также замедляют механизмы самоочистения и минерализации органического вещества.

Данные о структурных и функциональных показателях первичных продуцентов: о составе и обилии видов в сообществе, видовом разнообразии, численности, биомассе и размерной структуре популяций, о некоторых индикаторных видах водорослей, участвующих в формировании качества воды в море, — необходимы для оценки роли (позитивной или негативной) потенциально опасных микроводорослей в функционировании импактных морских экосистем. Определение уровней предельно допустимых концентраций потенциально токсичных или вредоносных организмов может помочь выработать механизмы управления негативными ситуациями, периодически возникающими в море (Рябушко, 2003).

Антропогенное увеличение содержания азота, фосфора и других биогенных элементов в воде приводит к усилению эвтрофирования Чёрного моря, что в некоторых случаях способствует повышению продуктивности микроводорослей бентоса в прибрежных участках (Рябушко и др., 2000; Рябушко, Рябушко, 2001). Рекреационную нагрузку на побережье Крыма и Кавказа в летний период можно рассматривать как один из факторов риска, увеличивающий процессы эвтрофикации прибрежных акваторий, что вызывает рост гетеротрофных, патогенных и токсичных микроорганизмов планктона и бентоса.

Избыточная численность вредоносных организмов приводит к нарушению устойчивости природных экосистем и ухудшает среду обитания гидробионтов. Поэтому некоторые виды водорослей, обычно нетоксичные, могут стать таковыми, когда изменяется режим их питания из-за избыточного обогащения вод не только биогенными элементами, но и тяжёлыми металлами, пестицидами, радиоактивными элементами и т. д.

Ряд водорослей производит биотоксины, которые концентрируются в теле промысловых моллюсков, например мидий при их фильтрационном питании. Следует отметить, что если токсичные водоросли не представляют большой угрозы для мидий, то употребление в пищу морепродуктов, содержащих в себе домоевую кислоту, вырабатываемую водорослями, опасно тем, что может вызвать у человека диаретическое (DSP), невротоксическое (NSP), амнезийное (ASP) или паралитическое (PSP) моллюсковое отравление.

Биоразнообразие потенциально опасных микроводорослей бентоса Чёрного моря. Токсичные и потенциально вредоносные виды встречаются в различных систематических группах водорослей (Рябушко, 2003). Биологическое разнообразие этих видов достаточно велико. В Черноморском бассейне выявлено более 70 потенциально опасных микроводорослей, из них более 50 % отмечено в бентосе моря, около 60 % являются потенциально токсичными и более 30 % видов встречается в различных регионах Мирового океана. При определённых экологических, климатических, техногенных и других условиях эти водоросли достигают массового развития и формируют «цветение» воды и «красные приливы» в море. В последние годы участились случаи заноса в Чёрное море видов-вселенцев вместе с балластными водами,

на днищах кораблей, поэтому возникает риск появления в наших морях новых экзотичных потенциально токсичных микроводорослей-интродуцентов.

Некоторые потенциально опасные микроводоросли кроме фитопланктона встречаются и в бентосе моря (Рябушко, 2003). Они активно заселяют поверхность макрофитов и различных животных, а также входят в спектр питания многих беспозвоночных, млекопитающих и рыб.

В микрофитобентосе Чёрного моря массовым видом является диатомовая водоросль *Amphora coffeiformis*, потенциально токсичный вид. При её культивировании обнаружена домоевая кислота, вызывающая амнезийное моллюсковое отравление (ASP) (Maranda et al., 1990). Иногда в прибрежной части моря встречаются потенциально токсичные виды сине-зелёных водорослей *Microcystis aeruginosa*, *Aphanizomenon flos-aquae*, характерных для более опреснённых акваторий, а также динофитовые водоросли *Prorocentrum lima*, *P. cordatum*, *P. minimum*, *P. vaginula*, *P. micans* и др. (Рябушко, 2006; Рябушко, Торская, 2006). Кроме указанных видов можно выделить ряд массовых видов-образователей родов *Berkeleya*, *Gomphonema*, *Rhoicosphenia*, *Licmophora*, *Tabularia*, которые используют любые субстраты для своего заселения, формируя колонии разнообразных типов. Они не являются токсичными, но при массовом развитии активно обрастают рыбацкие сети, кожу дельфинов, раковины моллюсков, хитиновые покрытия ракообразных, жабры и икру рыб и могут нанести вред животным и даже привести их к гибели. По этой причине их можно отнести к разряду опасных для биоты моря организмов.

Наиболее высокие количественные показатели численности микроводорослей отмечены в эвтрофных водах, особенно на стыке морских и речных вод у берегов Болгарии, Румынии, в северо-западной части моря. Для этих же регионов характерно увеличение частоты случаев «цветения» воды, что способствует нарушению устойчивости природных экосистем и ухудшению среды обитания гидробионтов. Поэтому при изучении микроводорослей Чёрного моря, проводимом в ИнБЮМ НАН Украины, одним из приоритетных направлений в исследовании является мониторинг видового состава, численности, биомассы потенциально опасных водорослей.

Таким образом, видовой состав, численность, биомасса, размерная структура популяций микроводорослей являются интегральными биологическими показателями состояния прибрежных экосистем моря, которые зависят от жизненного цикла данного вида водоросли, типа субстрата, сезона года, глубины и температуры воды, освещённости и наличия биогенных элементов в экотопах обитания. Таксономическое разнообразие микроводорослей бентоса Чёрного моря в целом сходно для региональных и локальных мест обитания, но степень изученности микрофитобентоса — разная.

Анализ данных сезонной динамики состава и количественного распределения донных микроводорослей в прибрежном мелководье Чёрного моря показал, что микрофитобентос в зимне-весенний период наиболее представлен за счёт интенсивного развития диатомового комплекса, в весенне-летний — диатомовых и зелёных, а в летний и осенний сезоны — диатомовых и сине-зелёных водорослей. Во всех экотопах моря зарегистрирован весенний пик численности и биомассы диатомового комплекса. Обогащение прибрежных вод биогенными элементами антропогенного происхождения оказывает существенное влияние на биоразнообразие, количественные интегральные показатели продукции (численность, биомасса) и структурные характери-

ки микрофитобентоса, как это было показано в локальных акваториях Чёрного моря. В местах повышенных концентраций растворённого органического вещества численность популяций и индексы видового разнообразия диатомовых водорослей возрастают в 2 раза в сравнении с условно «чистыми» акваториями моря. Накопление сведений об экологии видов-индикаторов чрезвычайно важно не только для биомониторинга состояния природной среды, но и для целей прогнозирования нежелательных явлений, связанных с антропогенным загрязнением и безопасностью прибрежных вод для биоты и человека.

3.2 Продуктивность сообщества микрофитобентоса твёрдых грунтов прибрежной зоны Чёрного моря и её адаптационный потенциал в условиях переменных факторов внешней среды

Способность сообщества микрофитобентоса, как и любой живой системы, к самовосстановлению непосредственно зависит от его продукционного потенциала и имеет принципиальное значение для поддержания биоразнообразия и устойчивости. Высокопродуктивные экосистемы способны гораздо быстрее компенсировать причинённые им повреждения и эффективнее выдерживать антропогенную нагрузку.

В прибрежной зоне многих водоёмов гетеротрофные процессы преобладают над автотрофным синтезом органического вещества (Kerkaу et al., 1997; Smith, Hollibaugh, 1993; Smith, MacKenzie, 1987). Здесь процессы окисления превосходят величины производимой первичной продукции, что сопровождается соответствующим снижением качества среды. Существует убеждение, что в процессах синтеза органического вещества и сохранения качества среды прибрежные экосистемы зависят от экосистем открытого моря. Поэтому оценка продуктивности прибрежных экосистем, особенно тех её составляющих, которым ещё не уделялось достаточного внимания, представляет значительный интерес. Одним из таких компонентов является микрофитобентос.

Сообщества микрофитобентоса характеризуются высокими величинами создаваемой ими первичной продукции и отличаются нетребовательностью к световому режиму, способностью избегать фотолимитирования вплоть до освещённостей $25 \text{ W} \cdot \text{м}^{-2}$ (Кузнецов, 2002; Colijn, de Jonge, 1984), т. е. активно фотосинтезировать практически круглый год. Таким образом, микрофитобентос является эффективным продуцентом органического вещества в донных сообществах, но при исследовании продуктивности Чёрного моря его роль остаётся слабо изученной по сравнению с ролью других автотрофных компонентов морской экосистемы.

Для черноморского региона существуют косвенные методы оценки количественных характеристик продуктивности микроводорослей бентоса, заключающиеся в определении скорости деления клеток диатомовых в культурах и в анализе динамики численности клеток в перифитоне (Горбенко, Крышев, 1985; Заика, 1982, 1983). При обоих подходах получены сходные удельные скорости роста сообщества, приблизительно равные 0,1 в сутки, которые свидетельствуют о небольшом вкладе микроводорослей в процессы первичного продуцирования в прибрежных экосистемах моря. Однако эти оценки могут иметь значительные погрешности из-за отсутствия данных по биологии тех видов микроводорослей бентоса, которые не были изучены, и по продуктивности микрофитобентоса как единого целого. Поэтому

целесообразно изменить методологию и методы исследования продукционных характеристик микрофитобентоса Чёрного моря (Рябушко и др., 2003).

Продуктивность микрофитобентоса каменистого грунта изучали в прибрежной части Крымского п-ова в районе г. Севастополя. Комплексное исследование включало экспериментальное измерение продукционных характеристик микрофитобентоса на протяжении годового цикла с одновременным изучением сезонной динамики состава и количественного распределения первичных продуцентов методом прямого микроскопирования, т. е. подсчёта клеток и определения биомассы микроводорослей. Изучение продукционных показателей микрофитобентоса проводили по схеме и методам, описанным ранее (Рябушко и др., 2003).

При исследовании продуктивности микрофитобентоса выполнено 12 ежемесячных (в течение 2000–2001 гг.) экспериментов. В каждой серии опытов использовали по 12–20 интактных образцов грунта в виде гальки или щебня размером 3–4 см, которые помещали в герметичные тёмные и светлые респирометры (4 экспериментальных и 2 контрольных сосуда), а затем экспонировали в природных условиях на глубине 0,3–0,5 м от поверхности моря. Длительность экспозиции респирометров составляла 2–3 ч в светлое время суток. Во время проведения экспериментов фиксировали температуру воды в районе исследования (рис. 8), освещённость и условия инсоляции в респирометрах.

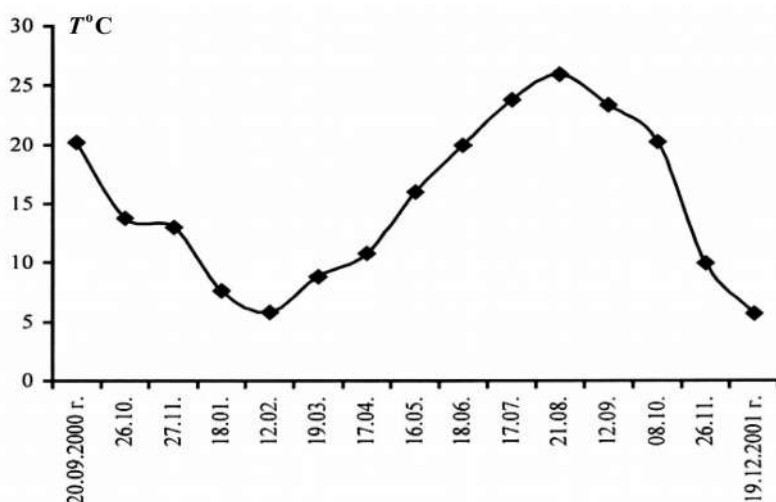


Рис. 8 Температуры воды в Карантинной бухте Чёрного моря

В результате экспериментальных исследований продукционные характеристики микрофитобентоса представлены в виде абсолютных и относительных показателей: численность и сырая масса микроводорослей, скорость фотосинтеза и дыхания микроводорослей бентоса, чистая (NPP) и валовая (GPP) продукция, концентрация хлорофилла «а» ($C_{Chl\ a}$) и органического углерода (C_{Corg}) на единицу площади поверхности субстрата, их отношение (θ^{-1}), скорость роста или удельная продукция (μ), ассимиляционное число (АЧ). Значения продукционных характеристик экстраполировали на сутки и более длительные промежутки времени, исходя из данных о сезонной длительности

периода инсоляции. При исследовании были учтены по возможности все группы микроводорослей, вносящие вклад в первичную продукцию бентоса.

При проведении комплексных работ по изучению продукционных характеристик микрофитобентоса каменистых субстратов в прибрежной части Чёрного моря обнаружено 130 видов и внутривидовых таксонов, из них 88 — диатомовых, 14 — зелёных, 12 — динофитовых и иных групп водорослей.

Исследование сезонной динамики количественного распределения водорослей показало, что микрофитобентос характеризуется достаточно высокими значениями численности и биомассы. В течение года численность микроводорослей эпилимна Карантинной бухты варьировала от $40 \cdot 10^3$ до $250 \cdot 10^3$ кл.·см⁻², а биомасса — от 0,02 до 0,15 мг·см⁻² (рис. 9).

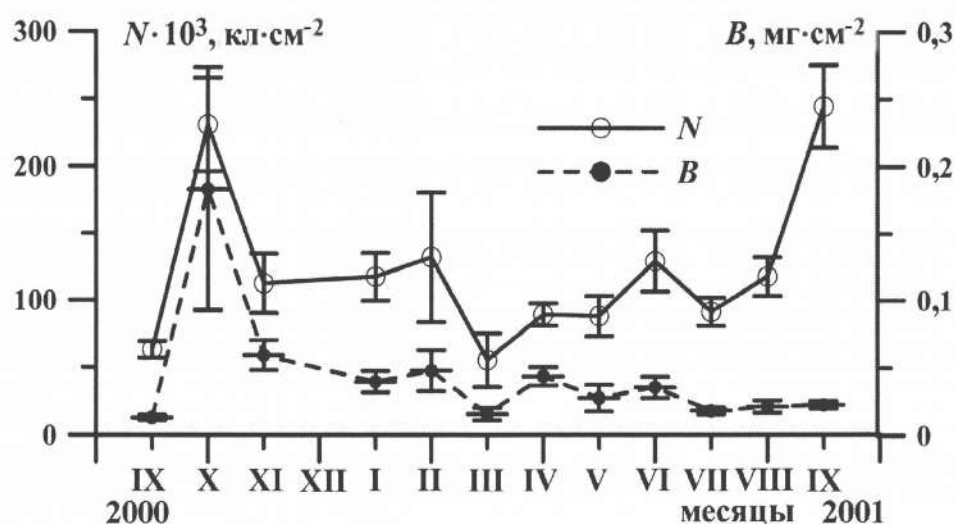


Рис. 9 Динамика численности (N) и сырой биомассы (B) микроводорослей в эпилимне Карантинной бухты Чёрного моря

В период с 2000 по 2001 гг. отмечено три пика количественных показателей микрофитобентоса (зимний, летний, осенний) с осенним максимумом. По численности и биомассе преобладают диатомовые и зелёные микроводоросли, в зимне-весенний период — диатомовые, летне-осенний сезон характеризуется возрастанием таксономического разнообразия микрофитобентоса, небольшую долю в сообществе занимают сине-зелёные, динофитовые и золотистые водоросли (рис. 10).

Микрофитобентос каменистых субстратов характеризуется высокими продукционными показателями, которые зависят от сезона года и хорошо коррелируют с температурой воды в море (рис. 8). Сводные значения продуктивности микроводорослей бентос приведены в табл. 16.

Размах варьирования продукционных показателей микрофитобентоса в течение года достигает значительных размеров (рис. 11–12). Биомасса микроводорослей бентоса, выраженная в единицах органического углерода, составляет в среднем от 90 до 217 мг $C_{орг}$ ·м⁻², а содержание хлорофилла «a» — от 9 до 38 мг Chl a·м⁻².

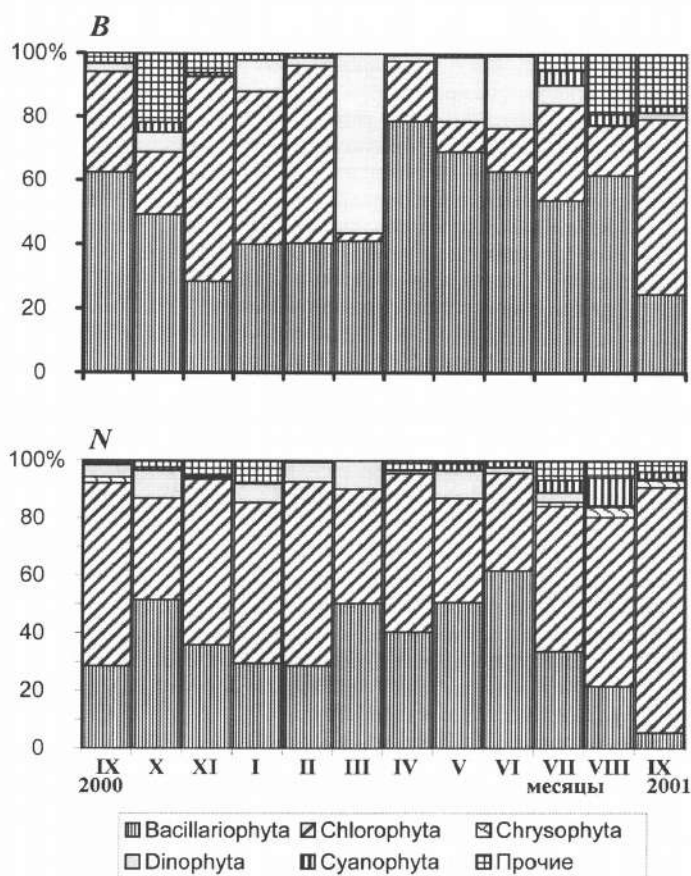


Рис. 10 Процентное соотношение таксономических групп микроводорослей в эпилитеоне Карантинной бухты Чёрного моря по биомассе (B) и численности (N) в разные сезоны года

Максимальных значений эти параметры достигают в летне-осенний период, когда в микрофитобентосе преобладают диатомовые и зелёные микроводоросли. Скорость фотосинтеза микроводорослей изменяется от 1,6 в январе до 70,0 мг $C_{орг} \cdot м^{-2} \cdot час^{-1}$ в августе, а дыхания — от 0,6 до 7 мг $C_{орг} \cdot м^{-2} \cdot час^{-1}$ в те же месяцы. Соответственно меняются валовая (GPP) и чистая (NPP) первичная продукция: GPP — от 30 мг $C_{орг} \cdot м^{-2} \cdot сут^{-1}$ в январе до 1,1 г $C_{орг} \cdot м^{-2} \cdot сут^{-1}$ в августе; NPP — от 15 до 940 мг $C_{орг} \cdot м^{-2} \cdot сут^{-1}$.

Таким образом, микрофитобентос каменистого грунта прибрежной зоны Чёрного моря синтезирует от 0,45 до 28,2 г углерода в месяц на 1 квадратный метр в зависимости от времени года и температуры воды (рис. 13).

Биотический баланс сообщества микрофитобентоса, т. е. отношение валовой первичной продукции микроводорослей к дыханию, — круглый год положительный (от 1,79 до 8,3) и достигает максимальных величин в период с апреля по октябрь (рис. 14). Известно (Duarte, Sebrían, 1996), что бентосные микроводоросли экспортируют максимальные относительные количества произведённой продукции по сравнению с иными группами водных автотрофных организмов, которая потребляется на других трофических уровнях, затрачивая при этом на дыхание меньшую долю произведённого ими органического вещества. При этом средние величины дыхания сообщества микрофитобентоса составляют $26,4 \pm 2,9 \%$ от валовой продукции. Потребление кислорода у одноклеточных водорослей в эвфотической зоне обычно в несколько раз ниже первичной продукции, зачастую составляя всего несколько процентов.

Табл. 16 Продукционные показатели сообщества микрофитобентоса твёрдого грунта прибрежной зоны Чёрного моря

Месяц	Длина дня, час	Скорость фотосинтеза (P_v), мг $C_{орг}/м^2/ч$	Скорость дыхания (P_d), мг $C_{орг}/м^2/ч$	Дыхание за сутки (R_d), мг $C_{орг}/м^2/сут$	Валовая первичная продукция за сутки (GPP_d), мг $C_{орг}/м^2/сут$	Чистая первичная продукция за сутки (NPP_d), мг $C_{орг}/м^2/сут$	Дыхание за месяц (R_m), г $C_{орг}/м^2/мес$	Валовая первичная продукция за месяц (GPP_m), г $C_{орг}/м^2/мес$	Чистая первичная продукция за месяц (NPP_m), г $C_{орг}/м^2/мес$
I	9	$1,67 \pm 0,11$	$0,60 \pm 0,06$	14,40	29,41	15,01	0,432	0,882	0,450
II	10,5	$3,54 \pm 0,23$	$0,86 \pm 0,06$	20,64	57,81	37,17	0,619	1,734	1,115
III	12	$7,22 \pm 0,54$	$0,94 \pm 0,07$	22,56	109,20	86,64	0,677	3,276	2,599
IV	13,5	$10,86 \pm 0,67$	$0,97 \pm 0,08$	23,28	169,89	146,61	0,698	5,096	4,398
V	15	$19,27 \pm 0,89$	$1,87 \pm 0,12$	44,88	333,93	289,05	1,346	10,018	8,672
VI	15,5	$52,49 \pm 3,15$	$4,76 \pm 0,35$	114,24	927,84	813,60	3,427	27,835	24,408
VII	15	$26,14 \pm 1,79$	$2,48 \pm 0,12$	59,52	451,62	392,10	1,786	13,549	11,763
VIII	13,5	$69,66 \pm 5,01$	$6,77 \pm 0,57$	162,48	1102,89	940,41	4,874	33,086	28,212
IX	12,5	$64,18 \pm 4,73$	$5,85 \pm 0,45$	140,40	942,65	802,25	4,212	28,279	24,067
X	11	$22,16 \pm 2,17$	$1,39 \pm 0,11$	33,36	277,12	243,76	1,001	8,314	7,313
XI	9	$18,78 \pm 1,49$	$1,47 \pm 0,12$	35,28	204,30	169,02	1,058	6,129	5,071
XII	8	$2,57 \pm 0,29$	$1,09 \pm 0,10$	26,16	46,72	20,56	0,785	1,402	0,617

Продолжение табл. 16

Месяц	Биомасса (B), мг $C_{\text{орг}}/\text{м}^2$	Концентрация хлорофилла "а" (C_{Chla}), мг $\text{Chl a}/\text{м}^2$	Концентрация хлорофилла в биомассе (θ^{-1}), мг $\text{Chla}/\text{г } C_{\text{орг}}$	Удельная скорость роста (μ), сут $^{-1}$	Ассимиляционное число, час $^{-1}$	Биотический потенциал GPP_d/R_d
I	125 ± 8	9 ± 1	72	0,12	0,19	2,04
II	112 ± 6	9 ± 1	80	0,33	0,39	2,80
III	102 ± 6	11 ± 1	108	0,85	0,66	4,84
IV	91 ± 4	12 ± 1	132	1,61	0,91	7,30
V	128 ± 7	18 ± 2	141	2,26	1,07	7,44
VI	149 ± 5	34 ± 3	228	5,46	1,54	8,12
VII	119 ± 6	28 ± 3	235	3,29	0,93	7,59
VIII	217 ± 8	38 ± 3	175	4,33	1,83	6,79
IX	205 ± 7	34 ± 4	166	3,91	1,89	6,71
X	195 ± 12	31 ± 3	159	1,25	0,71	8,31
XI	157 ± 11	27 ± 3	172	1,08	0,69	5,79
XII	163 ± 10	14 ± 1	86	0,13	0,18	1,79

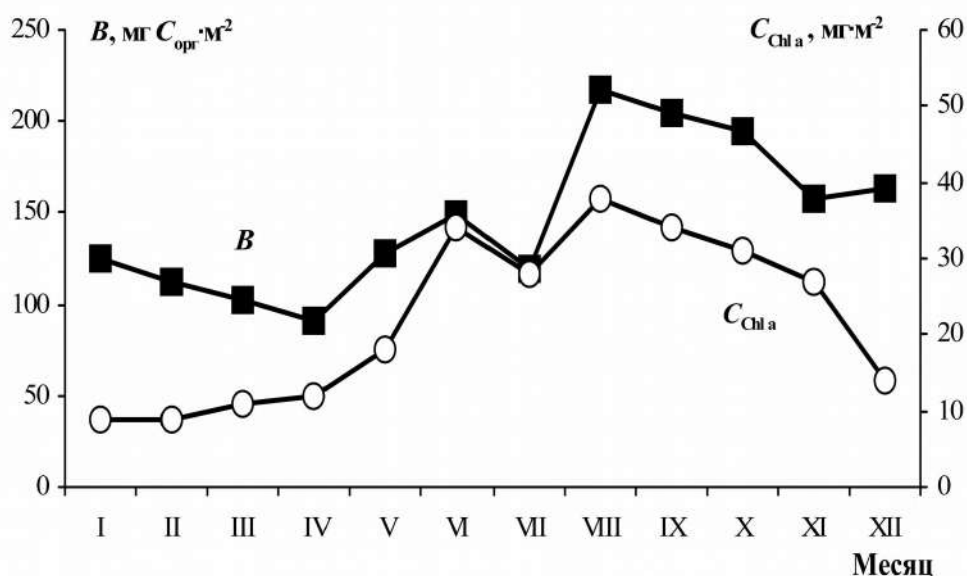


Рис. 11 Биомасса микроводорослей (B), выраженная в единицах органического углерода, и концентрация хлорофилла «а» ($C_{\text{chl } a}$) в сообществе микрофитобентоса каменистого грунта прибрежной зоны Чёрного моря в разные сезоны года

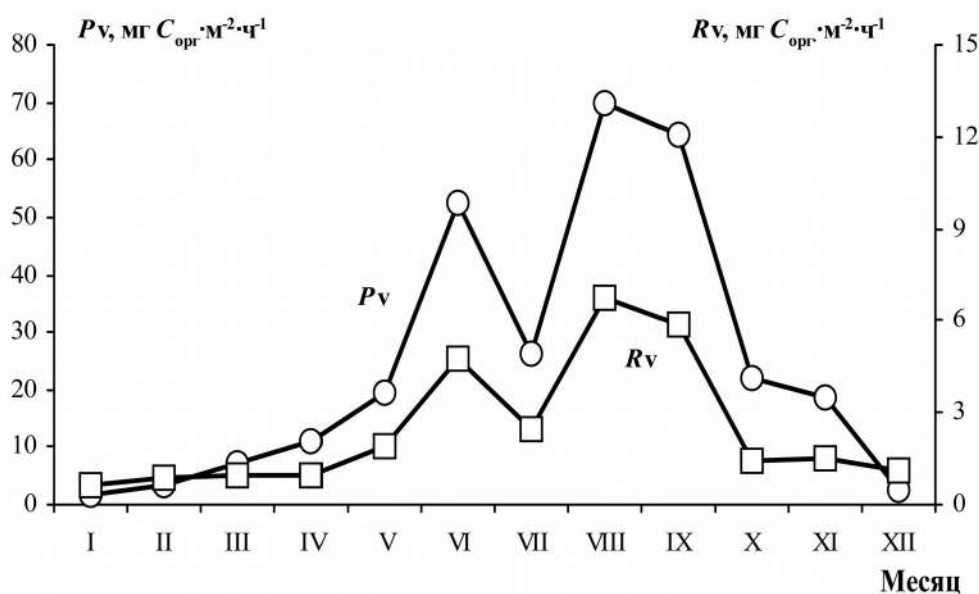


Рис. 12 Зависимость скорости фотосинтеза (P_v) и дыхания (R_v) сообщества микрофитобентоса каменистого грунта прибрежной зоны Чёрного моря от времени года

Удельная скорость роста сообщества микрофитобентоса имеет минимальные значения во время биологической зимы (декабрь — февраль) — $0,12$ – $0,33$ сутки $^{-1}$, в то время как биологическим летом (май — сентябрь) наблюдаются более высокие величины — $2,26$ – $5,46$ сутки $^{-1}$ (рис. 15). Ассимиляционные числа (от $0,18$ до $1,9$ в зависимости от сезона года и температуры воды) также хорошо коррелируют с другими продукционными показателями.

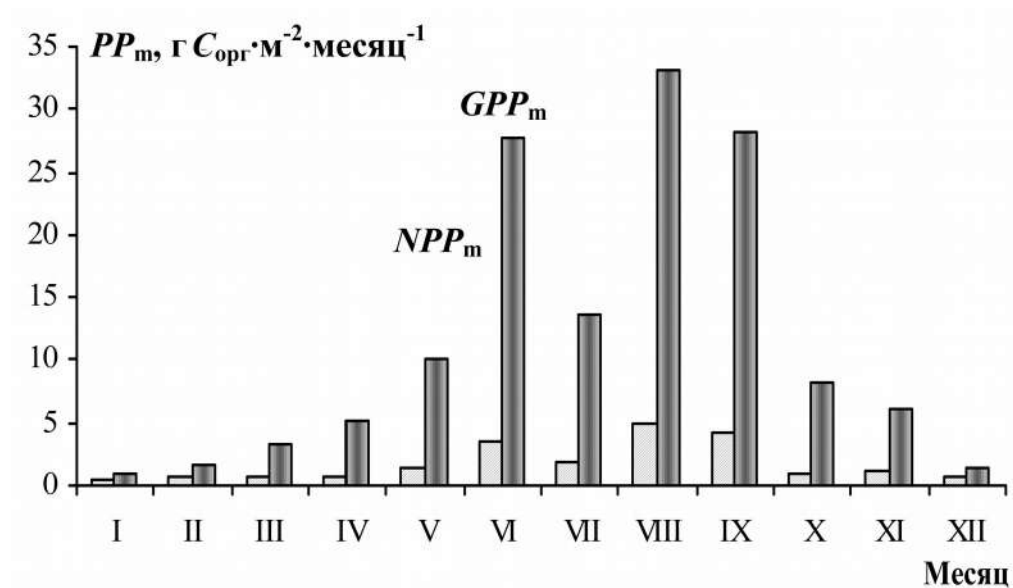


Рис. 13 Валовая (GPP_m) и чистая (NPP_m) первичная продукция (PP_m) микрофитобентоса каменистого грунта прибрежной зоны Чёрного моря в разные сезоны года

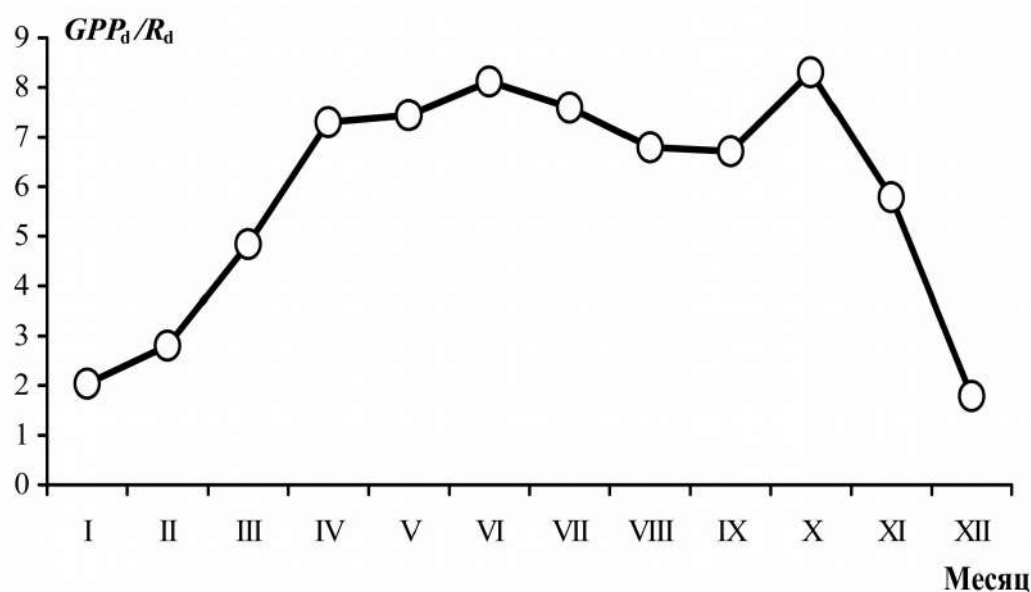


Рис. 14 Биотический потенциал (GPP_d/R_d) микрофитобентоса каменистого грунта прибрежной зоны Чёрного моря

В прибрежной зоне различных морей Мирового океана первичная продукция, создаваемая только организмами микрофитобентоса, составляет в среднем 50–200 мг $C_{орг} \cdot м^{-2} \cdot час^{-1}$ при биомассе, достигающей 2–5 г $C_{орг} \cdot м^{-2}$, концентрации хлорофилла «а» 50–100 мг Хл а $\cdot м^{-2}$ и ассимиляционном числе более 2 (Кузнецов, 2002; Кузнецов, Шошина, 2003; Планта-Кюни, Бодуа, 1989; Чербаджи, 1982; Barranguet, 1997; Barranguet et al., 1996; Biggs, Hickey, 1994; Colijn, de Jonge, 1984; Glud et al., 1999; MacIntyre et al., 1996; Miller et al., 1996; Pamatmat, 1968; Sloth et al., 1996; Wolfstein, Hartig, 1998).

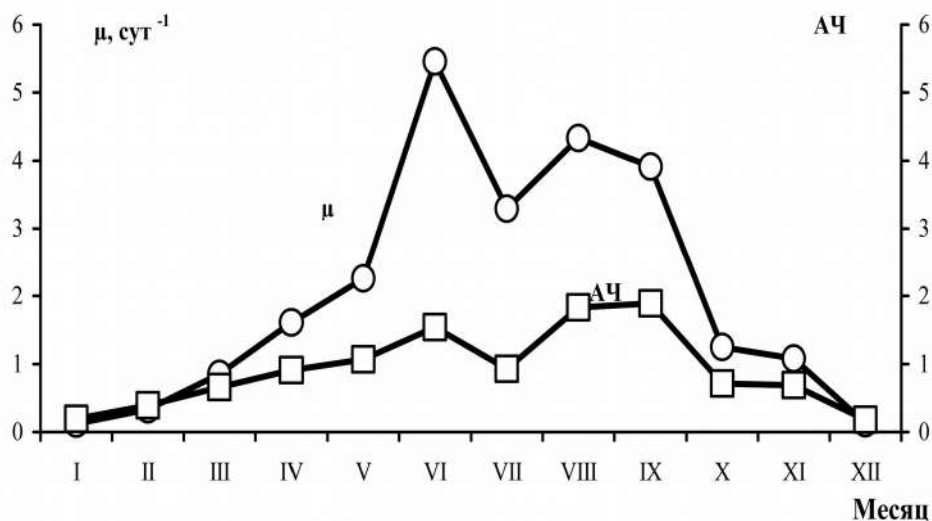


Рис. 15 Удельная скорость роста (μ) и ассимиляционное число (АЧ) микрофитобентоса каменистого грунта прибрежной зоны Чёрного моря

Продукционные характеристики бентосных микроводорослей прибрежной зоны Чёрного моря имеют сходные с литературными данными значения и позволяют рассматривать сообщество микрофитобентоса как один из основных и стабильных источников автохтонного органического вещества на морском шельфе.

Проблема биоиндикации состояния окружающей среды в прибрежной зоне моря, испытывающей максимальную антропогенную нагрузку, является весьма актуальной. Поэтому необходимо разрабатывать методы оценки качества среды с применением продукционных показателей микроводорослей, с помощью которых можно описать тип лимитирования роста сообщества микрофитобентоса в импактных морских экосистемах. При этом можно использовать ряд продукционных характеристик сообщества в качестве биоиндикаторов для биологического тестирования состояния окружающей среды в районе проведения мониторинга. С этой целью выполнена серия экспериментов в условно чистом и загрязнённом (район выхода муниципальных дренажных вод г. Севастополя) участках крымского побережья Чёрного моря. Проведено 10 серий опытов по схеме, приведённой выше, в которых ежемесячно определяли продукционные характеристики микрофитобентоса.

Установлено, что удельная продукция (μ) микрофитобентоса в прибрежной зоне на твёрдых субстратах на глубинах 1–2 м достигает более 5 в сутки и связана корреляционной зависимостью с отношением концентрации хлорофилла «a» ($C_{\text{Chl } a}$) на единице площади поверхности сообщества к биомассе ($C_{\text{Сорг}}$) микроводорослей (рис. 16).

Зависимость $\theta^{-1} \sim \mu$ для донных микроводорослей в условно чистом районе характеризуется положительной корреляцией и описывается уравнением (рис. 16, А):

$$\theta^{-1} = 130 \mu^{0.27} (R^2 = 0,82; \sigma = 26).$$

Положительная корреляция свидетельствует о росте сообщества микрофитобентоса в биотопе в условиях его лимитирования элементами минерального питания. Этот параметр может характеризовать достаточно удовлетворительное качество среды в районе исследований.

В районе сброса дренажных вод наблюдается отрицательная корреляция отношения $\theta^{-1} \sim \mu$ (рис. 16, Б):

$$\theta^{-1} = 28,70 \mu^{-0,24} (R^2 = 0,86; \sigma = 4,48).$$

В этом случае происходит рост сообщества микроводорослей бентоса в условиях избытка биогенных элементов, поступающих в биотоп со сточными водами.

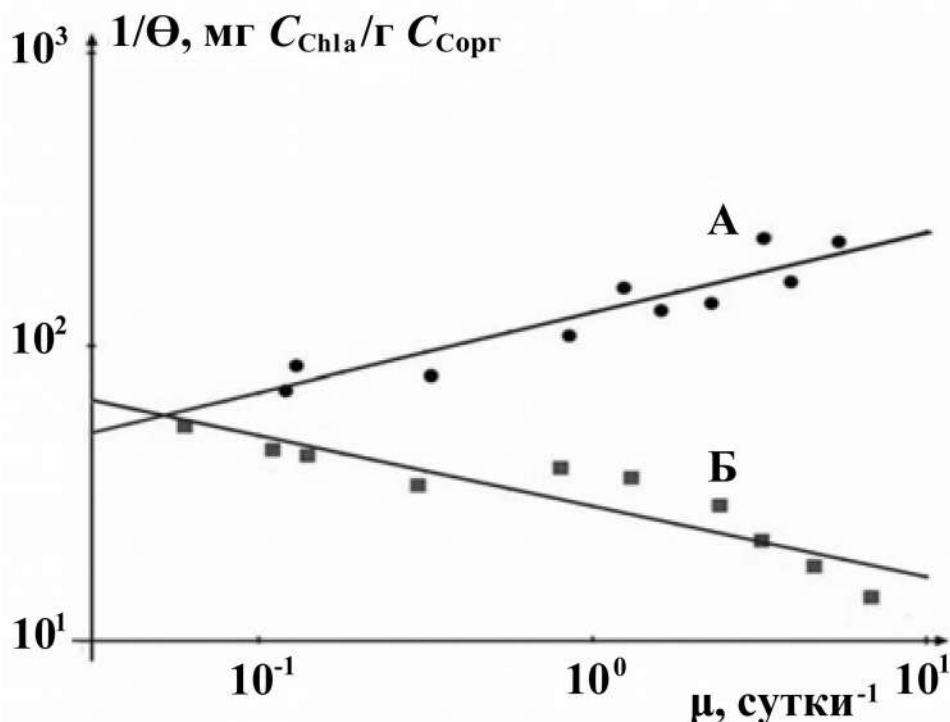


Рис. 16 Зависимость отношения концентрации хлорофилла «a» ($C_{Chl a}$) к биомассе микроводорослей ($C_{Сорг}$) от удельной продукции (μ) сообщества микробиобентоса: А — условно чистый район; Б — загрязнённый район

Таким образом, форма зависимости отношения концентрации хлорофилла «a» к биомассе микроводорослей от удельной продукции характеризует условия роста автотрофных организмов бентоса и может быть использована в качестве биоиндикатора при экологическом тестировании качества среды. Форму зависимости $\theta^{-1} \sim \mu$ можно использовать для качественной оценки избытка или недостатка биогенных элементов в районе проведения исследований. Внутренние моря, к которым относится Чёрное море, вместе с речными стоками получают огромное количество терригенного материала, обогащённого органическими загрязнителями и биогенными элементами, существенно повышающими трофность прибрежных вод. Донные продуценты не только обеспечивают прибрежные сообщества автохтонным органическим веществом, но и используют в процессе синтеза аллохтонные биогенные элементы, поддерживая за счёт этого приемлемое качество среды. Микробиобентос обладает высокой продукционной активностью, способен производить значительные количества автохтонного органического вещества на морском шельфе и, следовательно, вносить вклад в процессы биоочистки среды и трансформации поступающих извне биогенных элементов, а также поддерживать биоразнообразие в прибрежных экосистемах Черного моря.

ГЛАВА 4

ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ДИАТОМОВЫХ БЕНТОСА ЧЁРНОГО МОРЯ

Диатомовые водоросли (Bacillariophyta) по численности и видовому богатству составляют 91–98 % изученного микрофитобентоса, объединяющего совокупность подвижных или прикрепленных фотосинтезирующих микроорганизмов, обитающих на любом подводном субстрате (Бодяну, 1979; Прошкина-Лавренко, 1963). Донные диатомовые являются важнейшим продуцентом органических веществ и кислорода, служат начальным звеном в трофических цепях экосистемы морской сублиторали. В отличие от фитопланктона, исследования микрофитобентоса Чёрного моря не столь широки и ограничены пока отдельными регионами. В сводке по альгофлоре Украины указано 4817 видов, представленных 6004 внутривидовыми таксонами (далее — ввт), из которых отдел Bacillariophyta составляет 15 % (714 видов, 930 ввт) (Разнообразиие водорослей Украины, 2000). Эта информация в основном приведена для пресноводных видов и не включает многие рода и семейства морских диатомовых.

Коренные изменения в систематике диатомовых, произошедшие за последние годы, а также накопление обширных, но разрозненных литературных данных обуславливают необходимость их ревизии и создания единого списка видов, что является ключевым этапом в оценке разнообразия бентосных диатомовых Чёрного моря. Одним из последних обширных синопсисов стал список видов микрофитобентоса Чёрного моря (Рябушко, 2006), не охватывающий, однако, всей имеющейся информации. Создание полного списка диатомовых моря представляется возможным только при объединении и тщательной инвентаризации всего существующего массива данных.

Бентосные диатомовые наиболее изучены у побережья Болгарии (Темнискова-Топалова и др., 1994; Black Sea Biological Diversity, 1998а), Румынии (Бодяну, 1979; Vodeanu, 1987), в северо-западной части Чёрного моря (СЗЧМ) и прилегающих водоёмах (Герасимюк, 2005; Гусяков, 2003; Гусяков и др., 1992; Black Sea Biological Diversity, 1998б), у Крыма (Кучерова, 1973; Неврова, 1999а, б; Неврова, Ревков, 2003; Прошкина-Лавренко, 1955, 1963; Рябушко, 2006; Black Sea Biological Diversity, 1998б) и северного Кавказа (Прошкина-Лавренко, 1955, 1963; Сапожников, 2006; Black Sea Biological Diversity, 1998в). Информации о бентосных диатомовых юго-восточного и южного прибрежных секторов Чёрного моря пока недостаточно. Так, в работах по микроводорослям побережья Турции указаны 225 видов и ввт диатомовых, среди которых только 60 % (около 130 таксонов) можно отнести к бентопланктонным и бентосным формам, тогда как остальные 40 % принадлежат к типично планктонным (Black Sea Biological Diversity, 1998г; Koray et al., 1999). Поэтому проведение сравнительного анализа региональных флор донных диатомовых по всему морю пока не представляется возможным.

В большинстве региональных работ приведены результаты исследований преимущественно видового состава и сезонной динамики сообществ диатомовых водорослей твёрдых субстратов, в меньшей степени выявлены особенности структуры таксоценов диатомовых рыхлых грунтов, и почти не проведена оценка разнообразия диатомовых.

Исторические данные в основном представлены списками видов, поэтому провести количественную оценку видового разнообразия диатомовых

Чёрного моря с применением традиционных показателей (индексов Шеннона, Пиелу, Маргалефа и др.), основанных на использовании данных по численности или биомассе особей каждого из видов, не представляется возможным.

В большинстве методов измерения биоразнообразия, основанных на подсчёте количества видов, учитываются численность отобранных особей каждого вида (индекс видового богатства Маргалефа) либо сходство в характере распределения особей между видами (индекс выровненности Пиелу) или же проводится количественная оценка обоих параметров разнообразия: по богатству видов и выровненности в распределении особей между видами (индекс видового разнообразия Шеннона) (Lande, 1996). Вышеназванные и подобные им показатели могут быть применены для сравнительной оценки биоразнообразия в тех ситуациях, когда методы отбора, размер проб и типы местообитаний известны и сопоставимы, а также в случаях сравнительного изучения сходных биотопов, подверженных локальным внешним воздействиям. Однако при анализе разнородных массивов накопленных данных, различающихся в пространственном и временном аспектах, применение таких индексов малоэффективно. В большинстве случаев эти индексы очень зависимы от размера проб, и, как правило, малоприспособлены для сравнительного анализа данных с неизвестным (и заведомо разным) числом повторностей при отборе проб. Поэтому применение вышеотмеченных показателей для сравнительной оценки биоразнообразия, когда размер и количество отобранных проб, а также типы биотопов в местах отбора значительно различаются, заведомо малоэффективно или вообще невозможно.

С учётом вышесказанного, при использовании только качественных массивов исходных данных возникает необходимость применения показателей оценки разнообразия, не зависящих от размера проб и числа повторностей при их отборе. Таким свойством характеризуются сравнительно недавно разработанные индексы таксономической отличительности (Taxonomic distinctness indices — TaxDI) (Clarke, Warwick, 1998; Warwick, Clarke, 1995, 1998). Эти индексы позволяют оценить таксономические аспекты разнообразия в биотопе, исходя из иерархической структуры таксоценоза, по результатам расчёта средней степени филогенетического сходства между встреченными видами. С помощью данных индексов появляется возможность выявить региональные различия таксономической структуры диатомовых бентоса и оценить отклонения значений индекса от ожидаемого среднего уровня, рассчитанного для всего Чёрного моря в целом, используя массивы исторических данных, представленные простыми списками видов.

Наша работа — одна из первых попыток в отечественной морской гидробиологии применения показателей таксономической отличительности для сравнительного анализа межрегионального разнообразия донных диатомовых.

Материал и методические замечания. По литературным и собственным данным составлен список донных диатомовых Чёрного моря из 5 прибрежных регионов (Кавказ, Крым, Северо-западная часть, Болгария и Румыния). Ревизия синонимии диатомовых проведена согласно таксономической системе, предложенной Ф. Раундом с соавторами (Round et al., 1990), с учётом последних изменений (Разнообразие водорослей Украины, 2000; Bukhtiyarova, 1999; Witkowski et al., 2000).

В итоговый список, состоящий из 705 видов и ввт*, включены только

* Указанное значение 705 видов и ввт диатомовых было получено на момент проведения анализа и написания данной главы в 2006 г. В результате последующих исследований список диатомовых расширился и к периоду публикации монографии (2008 г.) составляет 623 вида (769 ввт), принадлежащих к 122 родам, 58 семействам, 31 порядку. Обновлённый список донных диатомовых побережья Крыма сейчас включает 465 видов (539 ввт), объединённых в 100 родов, 47 семейств, 25 порядков (Nevriva, Petrov, 2008).

бентосные и бентопланктонные виды. Виды, встреченные в пробах бентоса, но относящиеся к типично планктонным (например, роды *Chaetoceros* Ehr., *Detonula* Schutt, *Ditilum* Bailey, *Leptocylindrus* Cl., *Pseudosolenia* Sundström, *Skeletonema* Grev.), не включены в анализ. Та же избирательность применена и в отношении более чем к 100 видам (возможно, стенобионтным), обнаруженным только однократно в водоёмах с исключительными экологическими условиями (пресноводных или гиперсолёных), расположенных в северо-западной части Чёрного моря (Гусляков, 2003) или в Крыму. Так, например, диапазоны изменения солёности в лиманах и заливах СЗЧМ составляют от 0.05–14 ‰ (лиманы Березанский, Тилигульский, Днепро-Бугский, Аджалыкский, Хаджибейский, Днестровский, Сухой, Шаболатский, Сасык) до 25–40 ‰ (лиманы Тузловской группы) и даже 300 ‰ (Куяльницкий лиман) (Black Sea Biological Diversity, 19986). В гиперсолёных водоёмах Крыма солёность варьирует от 50 до 350 ‰ (Неврова, Шадрин, 2005).

Таким образом, после исключения планктонных и, предположительно, стенобионтных (пресноводных и гипергалинных) видов, а также после синонимизации региональные списки, по сравнению с первоисточниками, несколько изменились. Например, из исходного списка Bacillariophyta побережья Румынии, состоящего из 412 видов и ввт (Bodeanu, 1987–1988), после ревизии в сравнительный анализ вошли только 364, из 576 видов и ввт диатомовых бентоса СЗЧМ и прилегающих акваторий (Гусляков, 2003) мы оставили только 449. Основанием для включения вида в сравнительный анализ являлось хотя бы однократное его обнаружение в одном из других регионов Чёрного моря. Если же вид был встречен только в одном из лиманов, но нигде в литературных источниках более не упомянут, он не внесён в список.

При проведении сравнительного анализа для разных таксономических групп зообентоса (Warwick, Clarke, 2001) показано, что изменение числа филогенетически близких видов в общем списке на 7–10 % (в ту или иную сторону) не приводит к заметным изменениям в результатах расчётов индексов TaxDI. Учитывая это, в нашем случае при изначальном числе 705 видов и ввт заметные изменения в результатах анализа последуют только после изменения общего количества видов и ввт в списке более чем на 60–70 единиц. Однако появление или исчезновение даже малого числа филогенетически обособленных видов может приводить к заметному изменению структуры таксономического древа региональной флоры и значений индексов TaxDI.

При расчётах показателей таксономической отличительности рассматривается идеальное филогенетическое древо, представляющее филогенетические взаимоотношения отдельных видов. Такое условное древо будет разделяться на кладограммы, в которых реальная степень близости («длина» ветвей) между соседними таксономическими уровнями может быть определена с помощью молекулярных методов. Хотя в настоящее время эти методы применяются довольно широко, но для огромного большинства таксонов такая информация пока является недоступной.

Применение же показателей таксономической отличительности позволяет количественно оценить длины «ветвей» (принятые условно равными) между иерархическими уровнями таксономического древа. Для решения задач нашей работы использована иерархическая классификация К. Линнея как основа для построения филогенетических кладограмм. При этом полученное таксономическое древо, как правило, будет иметь 3 и более ветвей, исходящих из одного и того же узла, тогда как в «правильных» кладограммах ветви могут ветвиться только дихотомически (Warwick, Clarke, 2001).

Отметим, что по результатам расчёта индексов таксономической отличительности можно оценить значимость вида в отношении приоритетности его сохранения. Вид, филогенетически обособленный от остальных видов в таксоцене, будет иметь высший приоритет сохранения, по сравнению с видом, филогенетически близким со многими другими, поскольку обособление первого вида происходит на более высоком уровне таксономического древа. Если хотя бы один вид из данной таксономической группы уже находится под охраной, то для сохранения эволюционно более широкого ряда представителей из этой группы, по возможности, необходимо сохранять виды, как можно более таксономически обособленные друг от друга (Nee, May, 1997).

Мы не осведомлены о литературных данных, в которых описаны случаи применения на практике методов сравнительной оценки таксономической отличительности при выборе видов или мест обитания, в которых эти виды обнаружены, с целью их сохранения. Результаты подобных разработок либо пока не приняты во внимание как критерии сохранения морского биоразнообразия, либо практическое применение индексов таксономической отличительности для отбора ключевых видов, имеющих статус приоритетного сохранения, объяснено недостаточно убедительно.

Статистический анализ оценки разнообразия донных диатомовых выполнен с использованием программ пакета PRIMER'5 (Clarke, Gorley, 2001). Первоначально для всех пяти исследованных регионов Чёрного моря были построены первичные матрицы присутствия/отсутствия (P/A) видов и внутривидовых таксонов. Результирующие треугольные матрицы сходства построены на основе коэффициента Брэй–Куртиса. Оценка достоверности межрегиональных различий таксономической структуры диатомовых проведена на основе алгоритма сравнения степени вариативности средних значений ранговых сходств (R-статистика) с помощью программы ANOSIM (Clarke, 1993; Clarke, Gorley, 2001). На следующем этапе анализа каждая из региональных матриц агрегирована вдоль таксономического древа по семи последовательно возрастающим иерархическим уровням: разновидность, вид, род, семейство, порядок, класс, отдел. Общая матрица видов диатомовых бентоса Чёрного моря создана на основе всех региональных матриц. Для массивов региональных данных оценена достоверность отклонения значения индексов таксономической отличительности от среднеожидаемых значений этих показателей, рассчитанных для всего списка видов диатомовых бентоса Чёрного моря.

Рассчитаны значения индекса *средней таксономической отличительности* Δ^+ (Δ^+), определяемого как средняя условная «длина пути» между каждой парой видов, случайно выбранных из регионального списка видов, до филогенетически общего узла на иерархическом древе таксоцена (формула 1):

$$\Delta^+ = [\sum \sum_{i < j} \omega_{ij}] / [s(s-1) / 2], \quad (1)$$

где ω_{ij} — таксономическая длина пути между видами i и j ; s — число видов в сообществе.

Вычислены значения *индекса variability таксономической отличительности* $\text{VarTD} (\Lambda^+)$, который определён как варианса попарных длин путей (ω_{ij}) между парами видов i и j по отношению к их средней величине (Δ^+). Этот индекс характеризует степень отклонения длин таксономических «дистанций» между всеми парами видов, формирующих иерархическое древо таксоцена в каждом регионе, от расчётного среднего значения (2):

$$\Lambda^+ = [\{\sum\sum_{i<j} \omega_{ij}^2\} / \{s(s-1) / 2\}] - [\Delta^+]^2. \quad (2)$$

Показатель Λ^+ отражает горизонтальную асимметричность таксономического древа, т. е. разную представленность низших таксонов в высших вдоль различных ветвей иерархического древа. Рассчитанные значения индексов Δ^+ и Λ^+ на соответствующих графиках располагаются обычно в пределах 95 % доверительного интервала, границы которого имеют вид воронки, спроецированной на плоскость и сужающейся в направлении увеличения числа видов в выбранном подмножестве. Доверительная воронка оконтуривает пределы изменений средних величин таксономических расстояний, рассчитанных между каждыми двумя видами в таксоцене диатомовых, выделенными при 1000-кратных случайных попарных выборках для каждого подмножества, состоящего из последовательно возрастающего числа видов (20, 30, 40... 500 и т. д.). Положение точек значений индексов по отношению к границам «воронки» характеризует вероятность отвержения нуль-гипотезы об отсутствии достоверных отличий между значениями Δ^+ либо Λ^+ , рассчитанными для флоры донных диатомовых конкретного региона и усреднёнными значениями этих индексов, рассчитанными для всего списка видов.

Суть различий в положении точек может быть сведена к 4 основным вариантам, что показано на условном графике (рис. 17):

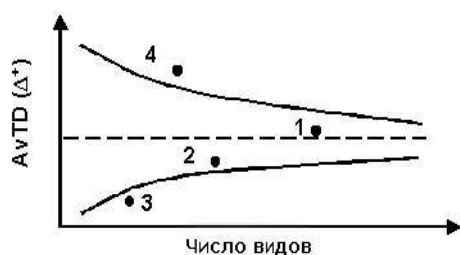


Рис. 17 Различное положение региональных значений индекса средней таксономической отличительности (AvTD) по отношению к границам 95 % доверительной воронки и среднеожидаемой величине (пунктир), рассчитанных для всей флоры Чёрного моря

(1) в регионе 1 (см. положение соответствующей точки на условном графике) таксономическая структура таксоцена характеризуется как близкая к среднеожидаемой величине, рассчитанной для всего списка флоры Чёрного моря;

(2) в регионе 2 таксономическая структура характеризуется упрощённой топологией: региональная точка лежит на графике хотя и ниже среднеожидаемой величины Δ^+ (что часто отмечается при влиянии на биоту резко изменчивых факторов среды), но ещё в пределах естественных колебаний значений индекса Δ^+ , которые встречаются при вероятностных расчётах отклонений таксономической структуры всей флоры Чёрного моря от среднеожидаемого уровня;

(3) в регионе 3 топологически структура таксоцена значительно упрощённое среднеожидаемого уровня (что часто наблюдается при деградации таксоцена как по общему богатству видов, так и за счёт элиминации ряда моно- и олиготаксонных ветвей в условиях хронического воздействия неблагоприятных факторов, в т. ч. загрязнения);

(4) в регионе 4 структура таксоцена топологически значительно усложнена, т. е. имеет место сильная разветвлённость иерархического древа, когда большинство исходных таксонов замыкается на филогенетически общем узле, соответствующем уровню высокого ранга (порядок или класс). Так, соответствующая точка на графике лежит не только значительно выше среднеожидаемой величины Δ^+ , но даже за пределами верхней границы 95 % доверительной воронки. Теоретически столь высокое значение индекса AvTD может быть получено только в 2,5 % общего числа измерений значений Δ^+ (при 1000-кратных случайных попарных выборках для каждого подмножества видов, от минимального, например 10, 20, 30..., и до максимального, равного общему числу видов в таксоцене региона, например 400).

В наших расчётах такое положение реальных точек на графике индекса AvTD было отмечено при оценке таксономической структуры диатомовых в некоторых регионах, что представляет особый интерес для интерпретации особенностей иерархической структуры таксоцена в районе (см. ниже). Отметим, что маргинальное положение региональной точки на графике может возникать либо в случае повышенной доли моно- и олиговидовых таксономических «ветвей» в региональной структуре по сравнению с их долей в общем списке флоры Чёрного моря, либо когда несколько таксонов, выявленных в регионе, не были учтены при создании общей агрегационной матрицы.

Сравнительный анализ региональных особенностей видового разнообразия диатомовых в различных районах шельфа Чёрного моря. К 2006 г. список диатомовых бентоса Чёрного моря включал 553 вида (705 видов и внутривидовых таксонов), принадлежащих к 115 родам, 59 семействам, 31 порядку и 3 классам отдела Bacillariophyta (табл. 17).

Табл. 17 Представленность бентосных Bacillariophyta в Чёрном море

Класс	Порядок	Семейство	Род	Вид	Ввт
Coscinodiscophyceae	13	19	28	77	89
Fragilariophyceae	9	10	27	60	78
Bacillariophyceae	9	30	60	416	538
Общее число	31	59	115	553	705

Количество видов и ввт диатомовых, обнаруженных в различных регионах Чёрного моря, приведено на рис. 18. Наибольшее видовое богатство, отмеченное в СЗЧМ и у Крыма, составляет соответственно 69,5 и 64,2 % общего числа видов для всего Чёрного моря; для других регионов этот показатель ниже — 40–50 %.

Класс Bacillariophyceae составляет 76,3 % общего числа видов (табл. 17), Coscinodiscophyceae — 12,6 %, Fragilariophyceae — 11,1 %. Наибольшее разнообразие на видовом уровне в черноморском микрофитобентосе отмечено в поливидовых семействах Bacillariaceae (6 родов; 86 видов и ввт), Catenulaceae (2; 65), Naviculaceae (3; 71), Cocconeidaceae (2; 30),

Surirellaceae (4; 32), Diploneidaceae (1; 33), Cymbellaceae (4; 30) и Pleurosigmataceae (4; 28) соответственно (рис. 19). Для вышеотмеченных семейств отношение вид / род составляет 7–33, то есть они обладают высокой степенью видовой насыщенности. Виды, принадлежащие к поливидовым семействам, близки в эволюционном плане, поэтому исчезновение одного (или даже нескольких) таких видов не приведёт к исчезновению таксономической ветви на уровне рода, семейства и т. д. и в целом мало скажется на общей структуре иерархического древа таксоцена. Такие виды характеризуются низким рангом генетической исключительности.

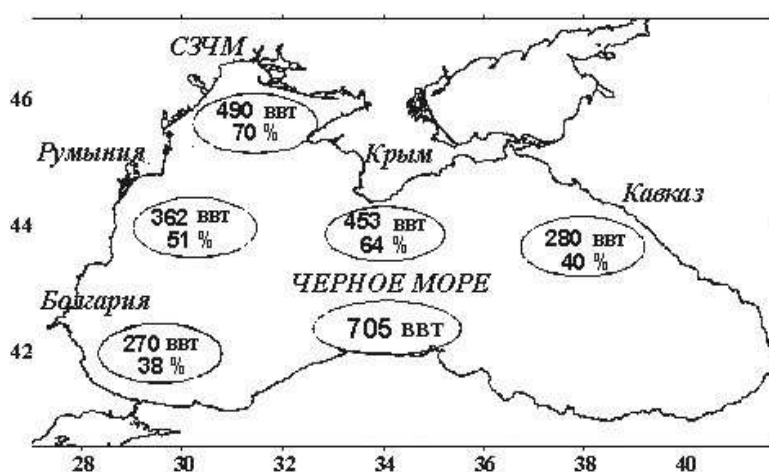


Рис. 18 Абсолютная (ввт) и относительная (%) представленность бентосных диатомовых в различных регионах Чёрного моря

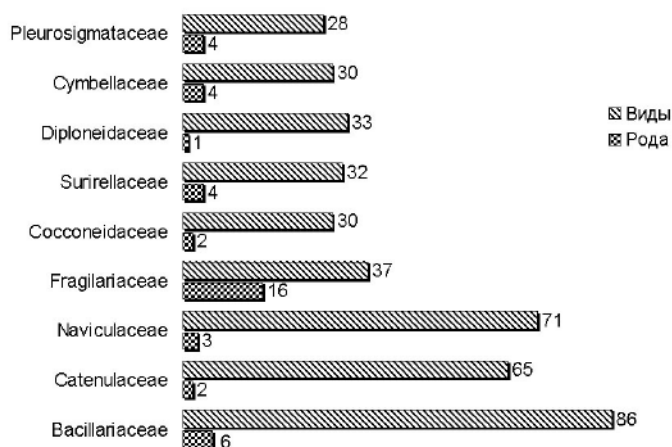


Рис. 19 Наиболее представительные семейства бентосных диатомовых Чёрного моря

В свою очередь, виды характеризуются высоким рангом генетической исключительности, если они формируют монотаксонную ветвь вплоть до уровня порядка и встречаются в нескольких изученных регионах либо отмечены только в одном из регионов, но не образуют отдельной монотаксонной ветви до уровня порядка, а сливаются в общую ветвь с филогенетически близкими таксонами уже на уровне рода или семейства. Высокий ранг подразумевает, что элиминация такого вида из флоры Чёрного моря приводит к исчезновению целой филогенетической ветви, включая род, семейство или порядок со

специфическим геномом. Самостоятельных молекулярно-генетических исследований нами не проводилось, поэтому оценка степени генетической исключительности того или иного таксона определялась, исходя из степени разветвленности таксономической ветви, в которую входит данный вид, а также частоты его обнаружения в пробах из разных регионов Чёрного моря. Видам, которые формируют монотаксонную ветвь до уровня порядка и встречены только в одном из рассмотренных прибрежных регионов, следует присвоить наивысший ранг генетической исключительности.

Минимальная видовая насыщенность на уровне родов отмечена для сем. *Fragilariaceae* (16 родов, 37 видов и ввт), где отношение вид / род составляет 2,3 (рис. 19). В данном случае низкие значения видовой насыщенности обусловлены развитием эволюционно более древних и филогенетически обособленных таксонов, таких как представители родов *Opephora* Petit и *Martyana* Round, появившихся в конце палеогена — начале эоцена, *Synedra* Ehr., *Tabularia* (Kütz.) Williams et Round, *Falcula* Voigh, возникших в среднем и верхнем миоцене, и др. В настоящее время большинство видов из *Fragilariaceae* принадлежат к олиговидовым родам и характеризуются, следовательно, более высоким рангом генетической исключительности.

В классе *Bacillariophyceae* наибольшим видовым богатством характеризуются 10 родов, а в классе *Fragilariophyceae* — один род *Licmophora* Ag. Рода *Nitzschia* Hassal, *Navicula* Bory и *Amphora* Ehr., объединяющие максимальное число обнаруженных видов и ввт (57, 63 и 64 соответственно), относятся к самым высокооргани-

зованным систематическим группам отдела *Bacillariophyta*, отличающимся большим разнообразием на видовом и внутривидовом таксономическом уровнях (рис. 20).

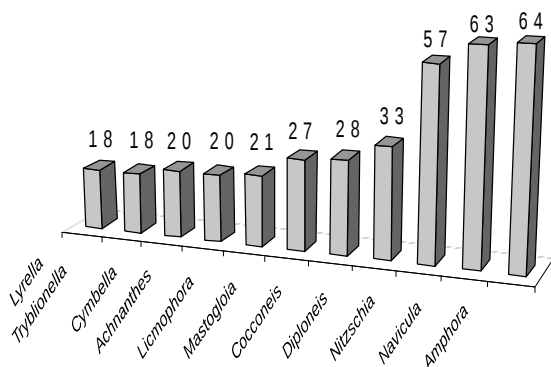


Рис. 20 Наиболее представительные рода донных диатомовых Чёрного моря (цифры отражают число видов и ввт)

В результате анализа литературных и собственных данных (Гусяков, Неврова, 1987; Кучерова, 1973; Неврова, Гусяков, 1988; Прошкина-Лавренко, 1963; Рябушко и др., 2001; Чепурнов, 1988; Vodeanu, 1987, 1988) выявлено, что видовой состав диатомовых Чёрного моря отличается регионспецифическими особенностями, формирующими разнообразие флоры. Так, к наиболее массовым круглогодичным формам диатомовых бентоса черноморского шельфа, определяющим структуру сообществ, относятся: *Melosira moniliformis* (O. Mull.) Ag., *Hyalosira delicatula* Kutz., *Rhabdonema adriaticum* Kutz., *Grammatophora marina* (Lyng.) Kutz., *Synedra tabulata* (Ag.) Kutz., *Licmophora ehrenbergii* (Kutz.) Grun., *L. abbreviata* Ag., *Achnanthes brevipes* Ag., *Cocconeis scutellum* Ehr., *Navicula pennata* A. S. var. *pontica* Mer., *N. ramosissima* (Ag.) Cl., *Berkeleya rutilans* (Trent.) Grun., *Diploneis smithii* (Breb.) Cl., *Caloneis liber* (W. Sm.) Cl., *Trachyneis aspera* (Ehr.) Cleve, *Pleurosigma*

angulatum (Queeck.) W. Sm., *Amphora proteus* Greg., *A. coffeaeformis* (Ag.) Kutz., *Bacillaria paxillifer* (O. Mull.) Hendeby, *Nitzschia closterium* (Ehr.) W. Sm., *N. compressa* (Bailey) Boyer, *Campylodiscus thuretii* Breb.

По данным наших совместных с проф. А. Витковским и проф. Х. Ланге-Берталот исследований, у берегов Крыма и Кавказа выявлены 5 родов диатомовых, новых для Черного моря: *Astartiella* Witkowski, Lange-Bertalot et Metzeltin [*A. bahusiensis* (Grunow) Witkowski, Lange-Bertalot et Metzeltin], *Cocconeopsis* Witkowski, Lange-Bertalot et Metzeltin [*C. breviata* (Hustedt) Witkowski, Lange-Bertalot et Metzeltin; *C. fraudulenta* (A. Schmidt) Witkowski, Lange-Bertalot et Metzeltin; *C. pullus* (Hustedt) Witkowski, Lange-Bertalot et Metzeltin], *Chamaepinnularia* Lange-Bertalot et Krammer [*Ch. alexandrowiczii* Witkowski, Lange-Bertalot et Metzeltin; *Ch. clamans* (Hustedt) Witkowski, Lange-Bertalot et Metzeltin; *Ch. margaritiana* (Witkowski) Witkowski; *Ch. truncata* (Konig) Witkowski, Lange-Bertalot et Metzeltin], *Hippodonta* Lange-Bertalot, Metzeltin et Witkowski (представлен 7 пока неописанными видами) и *Rhoicosigma* Grunow [*Rh. compactum* (Greville) Peragallo] (рис. 21А: 1–18)*.

Более 30 видов являются новыми для Чёрного моря: *Achnanthes brockmannii* Simonsen, *Amphora exilitata* Giffen, *A. helenensis* Giffen, *A. staurophora* Juhlin-Dannfelt, *A. tenerrima* Aleem et Hustedt, *Biremis lucens* (Hustedt) Sabbe, Witkowski et Vyverman, *Cocconeis pelta* A. Schmidt, *C. peltoides* Hustedt, *C. discrepans* A. Schmidt, *Cyclotella choktawhatcheana* Prasad, *Delphineis minutissima* (Hustedt) Simonsen, *Diploneis coffaeiformis* (A. Schmidt) Cleve, *Fallacia florineae* (Moeller) Witkowski, *F. schaeferae* (Hustedt) Mann; *F. cepsidroides* Witkowski; *F. amphipleroides* (Hustedt) Mann, *F. margino-punctata* Sabbe et Vyverman, *F. oculiformis* (Hustedt) Mann, *Fogedia giffeniana* (Foged) Witkowski, Metzeltin et Lange-Bertalot, *Hantzschia marina* (Donkin) Grunow, *Navicula aleksandrae* Lange-Bertalot, Bogaczewicz-Adamczak et Witkowski, *N. arenaria* Donkin, *N. besarensis* Giffen, *N. biskanterae* Hustedt, *N. northumbrica* Donkin, *N. palpebrulum* Cholnoky, *N. perminuta* Grunow, *N. salinicola* Hustedt, *N. viminoides* Giffen, *Nitzschia aequorea* Hustedt, *N. aurariae* Cholnoky, *N. cf. capitellata* Hustedt, *N. persuadens* Cholnoky, *N. thermaloides* Hustedt, *Opephora krumbeinii* Witkowski, Witak et Stachura, *O. mutabilis* (Grunow) Sabbe et Vyverman, *O. pacifica* (Grunow) Petit, *Parlibellus berkeleyi* (Kutzing) Cox. Большая часть из них приведена на рис. 21 А, Б: 1–53.

Помимо этого, подтверждено обитание в Чёрном море видов (рис. 22), обнаруженных в конце XIX века К. С. Мережковским (1902–1903) и с тех пор ни в одном черноморском регионе не отмеченных. Это — *Navicula* (*Alloioneis*) *scabriuscula* (Cleve et Grove) Mereshkowsky, *Pinnularia trevelyana* (Donkin) Rabenhorst, *Toxonidea insignis* Donkin. Также обнаружена очень редкая разновидность *Navicula* (*Rossia*) *glabriuscula* Hustedt var. *ellipsoidales* Proshkina-Lavrenko, зарегистрированная лишь однажды в середине XX века (Прошкина-Лавренко, 1963). Эти виды отмечены в составе сообществ рыхлых грунтов в июне 1996 г. в б. Ласпи (Неврова, Ревков, 2003), в октябре 1999 г. — в районе г. Анапа, в июле 2001 г. — в б. Севастопольской

* Выражаю глубокую признательность А. Витковскому, Х. Ланге-Берталот и М. Руппель за помощь в идентификации и микрофотографировании на СМ Nikon Eclipse 600 (Польша) и СЭМ Hitachi S-4500 (Германия).

(Неврова и др., 2005), в июле 2004 г. — в б. Омега, в 2006 г. — в районе Балаклавы, в 2008 г. — в районе м. Фиолент, м. Сарыч и б. Двужорной.

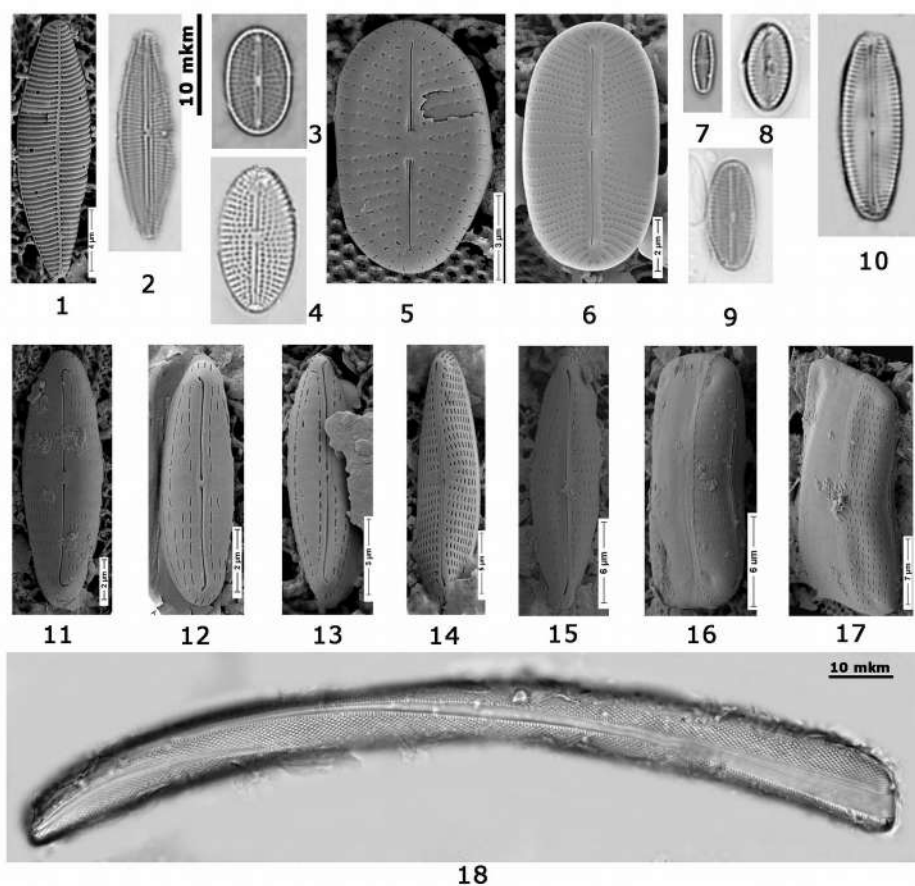


Рис. 21 А Представители новых для Чёрного моря родов диатомовых: 1, 2 — *Astartiella bahusiensis* (Grunow) Witkowski, Lange-Bertalot et Metzeltin; 3, 5 — *Cocconeopsis breviata* (Hustedt) Witkowski, Lange-Bertalot et Metzeltin; 4 — *C. fraudulenta* (A. Schmidt) Witkowski, Lange-Bertalot et Metzeltin; 6 — *C. pullus* (Hustedt) Witkowski, Lange-Bertalot et Metzeltin; 7 — *Chamaepinnularia margaritiana* (Witkowski) Witkowski; 8 — *Ch. alexandrowiczii* Witkowski, Lange-Bertalot et Metzeltin; 9 — *Ch. truncata* (Konig) Witkowski, Lange-Bertalot et Metzeltin; 10 — *Ch. clamans* (Hustedt) Witkowski, Lange-Bertalot et Metzeltin; 11–17 — *Hippodonta* sp. 1 — *Hippodonta* sp. 7; 18 — *Rhoicosigma compactum* (Greville) Peragallo; (2, 3, 4, 7, 8, 9, 10 — СМ, $\times 1500$; 18 — СМ, $\times 630$; 1, 5, 6, 11–17 — СЭМ, $\times 5000$) (оригинал)

Работы К. С. Мережковского (1902–1903), подвергнутые ранее критике (Прошкина-Лавренко, 1963), получили дальнейшее развитие в трудах многих учёных. В последующих исследованиях подтверждено обнаружение описанных К. С. Мережковским в конце XIX века не только новых видов, но и таксонов более высокого ранга. Представители родов *Placoneis* Mer., *Sellaphora* Mer., *Stauraphora* Mer., *Licmosphenia* Mer. и семейств Catenulaceae Mer., Mastogloiaceae Mer., Scoliotropidaceae Mer., Pleurosigmataceae Mer., Sellaphoraceae Mer. и др. в настоящее время обнаружены в других регионах Мирового океана (Round et al., 1990; Witkowski et al., 2000).

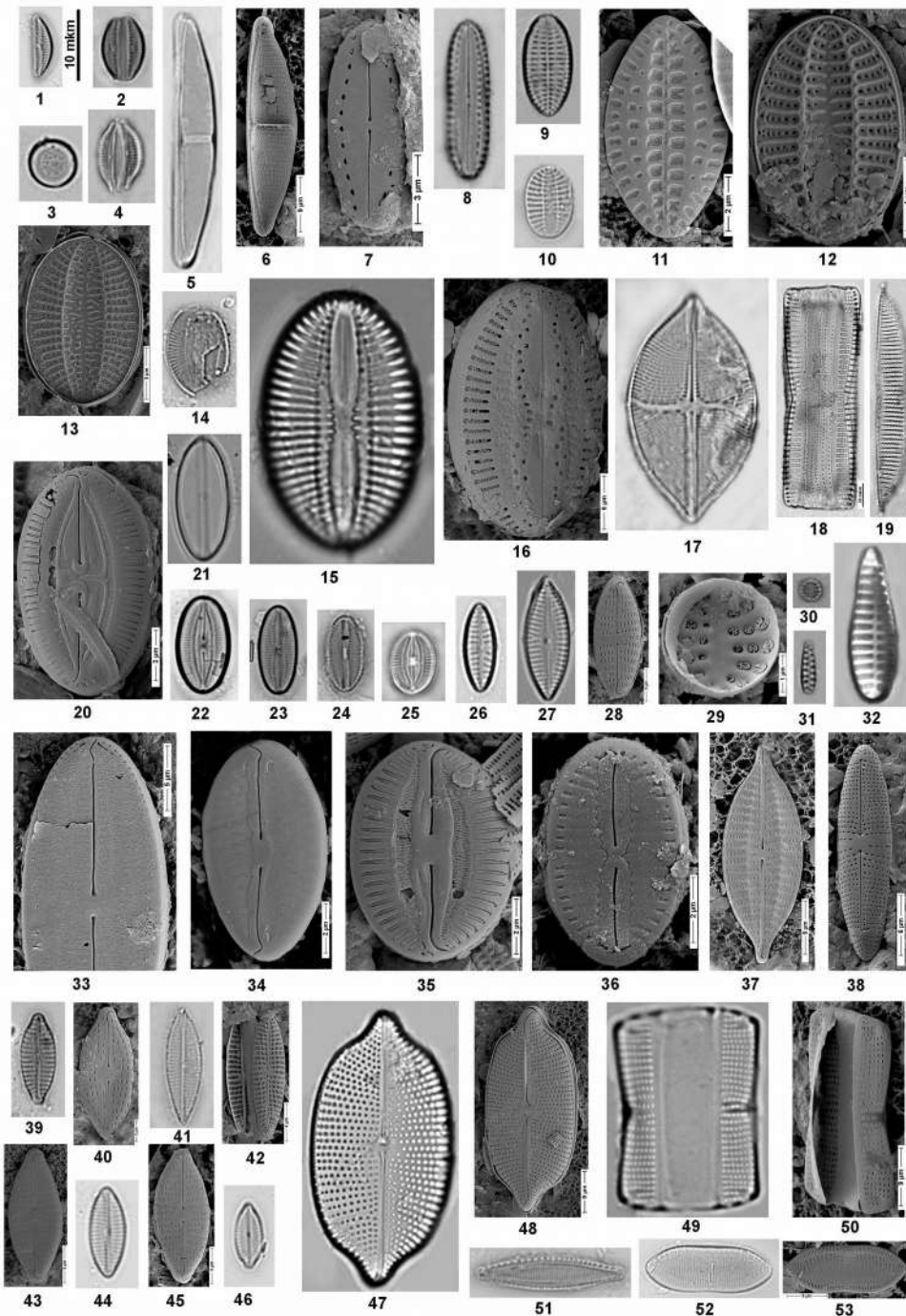


Рис. 21 Б Новые для флоры Чёрного моря виды донных диатомовых: 1 — *Amphora exilitata* Giffen; 2 — *Amphora helenensis* Giffen; 3 — *Cyclotella choktawhatcheeana* Prasad; 4 — *Amphora tenerrima* Aleem et Hustedt; 5, 6 — *Amphora staurophora* Juhlin-Dannfelt; 7, 8 — *Biremis lucens* (Hustedt) Sabbe, Witkowski et Vyverman; 9, 11 — *Cocconeis discrepans* A. Schmidt; 10, 12 — *Cocconeis peltoides* Hustedt; 13, 14 — *C. pelta* A. Schmidt; 15, 16 — *Diploneis coffaeiformis* (A. Schmidt) Cleve; 17 — *Achnanthes brockmannii* Simonsen; 18, 19 — *Hantzschia marina* (Donkin) Grunow; 20, 25 — *Fallacia florineae* (Moeller) Witkowski; 21, 33 — *Fallacia schaeferae* (Hustedt) Mann; 23 — *Fallacia clepsidroides* Witkowski; 24, 34 — *F. amphipleroides* (Hustedt)

Mann; 22, 35 — *F. oculiformis* (Hustedt) Mann; 26, 28 — *Navicula perminuta* Grunow; 27 — *N. palpebrulum* Cholnoky; 29, 30 — *Opephora krumbeinii* Witkowski, Witak et Stachura; 31 — *O. mutabilis* (Grunow) Sabbe et Vyverman; 32 — *O. pacifica* (Grunow) Petit; 36 — *F. margino-punctata* Sabbe et Vyverman; 37 — *Fogedia giffeniana* (Foged) Witkowski, Metzeltin et Lange-Bertalot; 38 — *Parlibellus berkeleyi* (Kutzing) Cox; 39, 40 — *N. viminoides* Giffen; 41, 42 — *N. salinicola* Hustedt; 43, 44 — *N. aleksandrae* Lange-Bertalot, Bogaczewicz-Adamczak et Witkowski; 45, 46 — *N. biskanterae* Hustedt; 47, 48 — *N. besarensis* Giffen; 49, 50 — *N. northumbrica* Donkin; 51 — *Nitzschia aequorea* Hustedt; 52, 53 — *N. persuadens* Cholnoky; (1–5, 8–10, 14, 15, 17, 22–27, 30–32, 39, 41, 44, 46, 47, 49, 51, 52 — СМ, $\times 1500$; 18, 19 — СМ, $\times 630$; 5, 6, 11, 12, 13, 16, 20, 28, 29, 33–38, 40, 42, 43, 45, 48, 50, 53 — СЭМ, $\times 5000$); (оригинал)

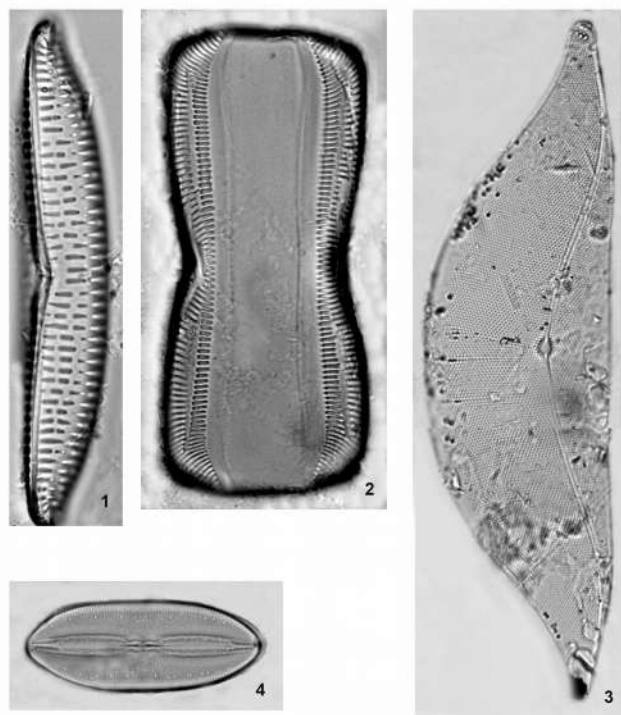


Рис. 22 Редкие для Чёрного моря виды, не регистрировавшиеся с конца XIX века: 1 — *Navicula (Alloioneis) scabriuscula* (Cleve et Grove) Mereshkowsky; 2 — *Pinnularia trevelyana* (Donkin) Rabenhorst; 3 — *Toxonidea insignis* Donkin — и с середины XX века: 4 — *Navicula (Rossia) glabriuscula* Hustedt var. *ellipsoidales* Proshkina-Lavrenko ($\times 1500$) (оригинал)

По последним данным, нами отмечен ряд новых для побережья Крыма видов и ввт: *Fogedia finmarchica* (Cleve et Grunow) Witkowski, Metzeltin et Lange-Bertalot, *Glyphodesmis distans* (Gregory) Grunow, *Diploneis suborbicularis* (Gregory) Cleve, *D. vetula* (A. Schmidt) Cleve, *Biremis ambigua* (Cleve) Mann, *Anorthoneis hummii* Hustedt, *Achnanthes dispar* Cleve, *Amphora wisei* (Salah) Simonsen, *A. cuneata* Cleve, *Cosmioneis pusilla* (W. Smith) Mann et Stickle, *Lyrella dissipata* (Hustedt) Guslyakov et Karaeva, *L. rudiformis* (Hustedt) Guslyakov et Karaeva, *Cymbella tumida* (Brebisson) Van Heurck, *Pinnularia cruciformis* (Donkin) Cleve, *P. gibba* Ehrenberg, *P. quadratarea* (A. Schmidt) Cleve, *P. tabellaria* Ehrenberg var. *stauroneiformis* Tempere et Peragallo, *Dickieia (Navicula) subinflata* (Grunow) Mann, *Navicula subrostellata* Hustedt, *Pleurosigma cuspidatum* Cleve, *Gyrosigma spenceri* (Queckett) Griffith et Henfrey, *Nitzschia insignis* Gregory var. *insignis*, *N. insignis* Gregory var. *sphatulifera* Grunow, *N. circumscuta* (Bailey) Grunow.

Оценка межрегионального сходства таксономической структуры на различных иерархических уровнях. Проведён сравнительный анализ сходства (по коэффициенту Брэй–Куртиса) региональных флор диатомовых между всеми изученными районами Чёрного моря (табл. 18). Отметим, что в целом степень сходства возрастает при рассмотрении таксономических

уровней более высокого ранга. Это происходит из-за последовательного упрощения общей архитектуры сравниваемых региональных таксономических древ при исключении низших (более разветвлённых) иерархических уровней. Однако объективную оценку сходства таксономического состава флоры для разных пар регионов следует проводить отдельно для каждого иерархического уровня, на котором проводится сравнение разнообразия.

Табл. 18 Сравнение сходства в составе диатомовых из различных регионов Чёрного моря на пяти разных таксономических уровнях по коэффициенту сходства Брэй–Куртиса

Регионы	Болгария	Румыния	СЗЧМ	Крым
Виды и ввт				
Румыния	52,5			
СЗЧМ	54,2	64,3		
Крым	53,1	57,2	77,0	
Кавказ	53,8	56,2	60,5	70,4
Виды				
Румыния	59,8			
СЗЧМ	58,5	66,6		
Крым	56,3	61,8	80,2	
Кавказ	57,6	60,7	63,2	72,8
Рода				
Румыния	77,2			
СЗЧМ	76,1	80,0		
Крым	75,9	76,7	86,3	
Кавказ	76,1	77,9	80,2	86,6
Семейства				
Румыния	80,5			
СЗЧМ	80,0	83,7		
Крым	85,7	84,8	88,0	
Кавказ	84,0	87,6	86,6	94,5
Порядки				
Румыния	80,9			
СЗЧМ	85,7	85,2		
Крым	87,0	90,2	90,6	
Кавказ	84,4	92,0	88,5	93,9

Наибольшее сходство на внутривидовом, видовом и родовом уровнях отмечено между регионами Крым ↔ СЗЧМ (коэффициент Брэй–Куртиса достигает 77, 80 и 86 % соответственно). Наименьших значений коэффициент сходства достигает между регионами Крым и Болгария (53, 56 и 76 % для тех же уровней). Максимальное межрегиональное сходство на уровне семейств и порядков выявлено для регионов Кавказ и Крым (94,5 и 93,9 %), минимальное — для регионов Румыния и Болгария (80 и 81 % соответственно). Значения сходства для остальных регионов составляют 50–70 %.

Выделение олиговидовых таксонов с высокой генетической исключительностью и определение приоритетности их охраны. Все обнаруженные в Чёрном море виды диатомовых бентоса по частоте упоминания в источниках разделены на 5 групп (рис. 23).

Первую группу образуют 115 видов и ввт, отмеченных в каждом из сравниваемых регионов. Среди них имеются как массовые виды-доминанты, составляющие лидирующий комплекс, так и редкие и единичные виды,

не достигающие высокого количественного развития, но стабильно присутствующие в исследованных районах. Группы II, III и IV сформированы соответственно из 99, 112 и 167 видов и ввт, встречаемых в 2–3–4 регионах. Эти группы состоят из видов, обычных и нередких для диатомовых сообществ Чёрного моря. Наиболее многочисленна группа из 212 видов и ввт, упомянутых однократно в литературе для одного из исследуемых регионов. Большинство из них — виды-уникумы, однако есть и виды, довольно обильно развивающиеся в отдельных биотопах, но нигде более не встреченные. Окончательные выводы об эндемичности вышеуказанных видов (либо их приуроченности к отдельным местообитаниям) могут быть сделаны только при расширении общего объема и географии исследований донных диатомовых Чёрного моря в целом.

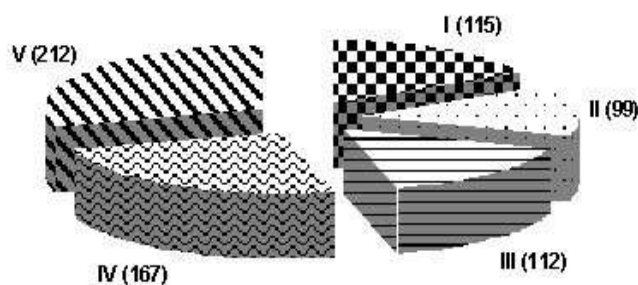


Рис. 23 Распределение видов донных диатомовых Чёрного моря по частоте упоминания в литературных источниках: I группа видов — встречены во всех 5 регионах; II — в 4 регионах; III — в 3; IV — в 2; V — только в 1 регионе Чёрного моря; в скобках — число видов и ввт

Таким образом, свыше 54 % флоры диатомовых Чёрного моря составляют редкие и единичные виды. Среди единичных выделена группа из 19 видов, принадлежащих к моно- и олиговидовым таксонам, т. е. к одной ветви на филогенетическом древе — одному роду, семейству, порядку (табл. 19). Каждый из этих видов обладает высоким рангом генетической исключительности, поскольку в случае его элиминации из флоры Чёрного моря исчезнет целая филогенетическая ветвь, включающая род, семейство и порядок. В классе *Coscinodiscophyceae* отмечено 12 таких видов, в классе *Fragilariophyceae* — 6. В классе *Bacillariophyceae* видов с высоким рангом генетической исключительности не выявлено.

При анализе состава моно- и олиговидовых таксонов особо выделены регионспецифичные виды (встреченные только в одном из регионов), которым следует присвоить наивысший ранг генетической исключительности (табл. 20). В районе СЗЧМ отмечено 6 таких видов, у побережья Румынии — 3. Наличие (или исчезновение) этих видов в региональной флоре определяет значительные изменения в структуре таксоцены диатомовых региона, которые могут быть оценены на основе применения показателей таксономической отличительности.

Сравнительная оценка разнообразия донных диатомовых Чёрного моря и его региональных особенностей на основе применения индексов таксономической отличительности. Как отмечено выше, применение традиционных количественных индексов для всесторонней оценки разнообразия не представляется эффективным в тех случаях, когда сравниваются два таксоцены с одинаковым числом видов, одинаковой численностью или био-

массой. Подобные таксоцены могут включать виды, которые филогенетически близко связаны друг с другом (принадлежат к одним и тем же родам или семействам) или более удалены (принадлежат к различным таксонам), т. е. таксономические аспекты разнообразия могут сильно различаться даже при одинаковых результатах количественной оценки разнообразия тех или иных таксонов. Здесь мы ограничиваемся сравнительной оценкой таксономической структуры диатомовых на видовом уровне.

Табл. 19 Виды диатомовых, принадлежащие к моно- и олиговидовым таксонам (высокий ранг генетической исключительности)

Вид	Род	Сем.	Пор.	Класс	Регион	
<i>Aulacoseira distans</i> (Ehr.) Sim.	1	1	1	COSCINODISCOPHYCEAE	Румыния	
<i>Aulacoseira granulata</i> (Ehr.) Sim.					Румыния, СЗЧМ	
<i>Aulacoseira islandica</i> (O. Mull.) Sim.					Румыния	
<i>Aulacoseira italica</i> (Ehr.) Sim.					Румыния, СЗЧМ	
<i>Asteromphalus flabellatus</i> (Breb.) Grev.	1	1	1		Румыния, Кавказ	
<i>Asteromphalus robustus</i> (Castr.) Castr.					Румыния, Крым	
<i>Anaulus minutus</i> Grun.	1	1	1		СЗЧМ, Болгария	
<i>Paralia sulcata</i> Cleve	1	1	1		Все регионы	
<i>Cymatosira belgica</i> Grun.	1	1	1		СЗЧМ, Кавказ	
<i>Stictodiscus nitidus</i> Greg.	1	1	1		СЗЧМ	
<i>Orthoseira roeseana</i> (Rabenh.) O'Meara	1	1	1		Румыния	
<i>Biddulphia vesiculosa</i> (Ag.) Boyer	1	1	1		Румыния	
<i>Ardissonia crystallina</i> (Ag.) Grun.	1	1	1		FRAGILARIOPHYCEAE	Все регионы
<i>Ardissonia baculus</i> (Greg.) Grun.						Все регионы
<i>Ardissonia robusta</i> (Ralfs) De Notaris				Крым		
<i>Climacosphenia moniligera</i> Ehr.	1	1	1	СЗЧМ, Болгария		
<i>Thalassionema nitzschioides</i> (Grun.) Mer.	1	1	1	Все регионы		
<i>Toxarium undulatum</i> Bailey	1	1	1	Все регионы		

Табл. 20 Регионспецифичные виды диатомовых, принадлежащие к моно- и олиговидовым таксонам (наивысший ранг генетической исключительности)

Вид	Род	Сем.	Пор.	Класс	Регион
<i>Anomooneis spaerophora</i> (Kutz.) Pfitzer	1	1	1	Bacillario- phyceae	СЗЧМ
<i>Staurophora wislouchii</i> (Por. et Anis.) Mann	1				
<i>Brachysira aponina</i> Kutz.	1	1	1		
<i>Proschkinia complanatoides</i> (Hust.) Mann	1	1			
<i>Proschkinia poretzkajae</i> (Korotkevich) Mann					
<i>Stictodiscus nitidus</i> Greg.	1	1	1	Coscinodisco- phyceae	Румыния
<i>Biddulphia vesiculosa</i> (Agardh) Boyer	1	1	1		
<i>Orthoseira roeseana</i> (Rabenh.) O'Meara	1	1	1		
<i>Cavinula lacustris</i> (Greg.) Mann et Stickle	1	1	1	Bacillario- phyceae	

Рассмотрим пример: условный таксоцен, который состоит из 8 различных видов, принадлежащих к 8 отдельным родам, очевидно, будет более «таксономически разнообразным» по сравнению с другим условным таксоценом, в котором такое же (8) число видов, но относящихся к одному роду (рис. 24). В подобном случае применение традиционных индексов для сравнительной оценки разнообразия зачастую не покажет отличий между таксоценами (особенно, если данные по количественному развитию каждого из видов отсутствуют).

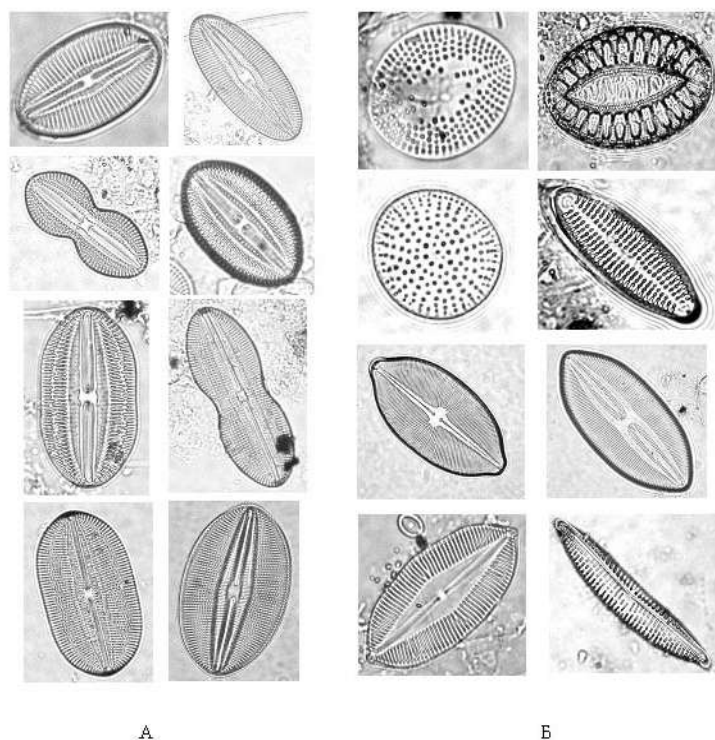


Рис. 24 Примеры различий таксономического разнообразия в условных таксоценах бентосных диатомовых:

А — таксоцен включает 8 видов, принадлежащих только к одному роду *Diploneis*;

Б — таксоцен состоит из 8 видов, принадлежащих к 8 различным родам (оригинал)

В целом можно отметить, что использование традиционных индексов для всесторонней оценки видового разнообразия сообществ ограничено рядом недостатков, главными из которых

являются следующие: 1 — результаты применения этих индексов не отражают особенностей филогенетического разнообразия рассматриваемого сообщества; 2 — полученные значения сильно зависят как от размера пробы, так и от общего числа анализируемых проб в каждом из сравниваемых биотопов; 3 — традиционные индексы не применимы для сравнения видового состава по историческим данным, когда объемы (площадь) взятых проб, численность и биомасса отдельных видов и условия сбора материала неизвестны; 4 — отклики сообщества (при оценке разнообразия) на изменение или ухудшение среды обитания не носят монотонный характер; 5 — конечные результаты расчётов оценки разнообразия в значительной мере зависят от особенностей биотопа; 6 — отсутствует статистическая основа для оценки отклонений полученных значений индексов от среднеожидаемой величины.

Так, на рис. 25 схематично проиллюстрирована эмпирически выявленная зависимость традиционно применяемых показателей разнообразия, таких как индексы Шеннона, Маргалефа, Пиелу, от числа особей в пробе или размера пробы. Напротив, индексы таксономической отличительности во многом лишены вышеотмеченных недостатков, а их основным преимуществом является независимость от наличия количественных данных по видам и числу отобранных проб. На рис. 26 схематично показано, что результаты расчёта индексов таксономического разнообразия (индекса средней таксономической отличительности Δ^+ и индекса вариабельности Λ^+) не зависят от числа видов, обнаруженных при анализе различного количества проб. Характер распределения на графике точек, соответствующих отдельным пробам, содержащим разное число особей или видов, напоминает воронку, суженная часть которой асимптотически приближается к условной средней величине Δ^+ TD или Λ^+ TD, положение которой по отношению к оси ОУ остаётся практически неизменным вне зависимости от разного числа видов в пробах.

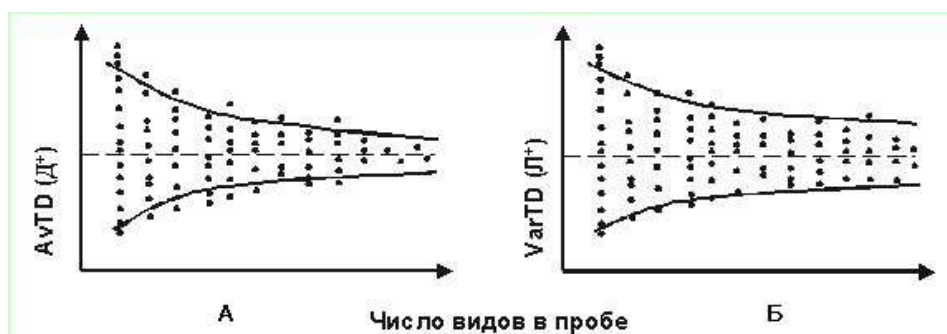


Рис. 25 Условные примеры изменения значений традиционных индексов разнообразия в зависимости от числа особей в пробе: А — индекс разнообразия Шеннона H' ; Б — индекс видового богатства Маргалёфа D ; В — индекс выровненности Пielу J



Рис. 26 Условные примеры изменения значений индексов таксономического разнообразия в зависимости от числа видов в пробе: А — индекс средней таксономической отличительности (Δ^+); Б — индекс варибельности таксономической отличительности (Λ^+); В — индекс выровненности Пielу J

На примерах условных упрощённых таксономических древ проиллюстрированы различия в филогенетической структуре таксоценоза и, как следствие, в рассчитанных значениях индексов Δ^+ и Λ^+ (рис. 27).

Отметим, что более низкая степень иерархической выровненности таксономической структуры (и, соответственно, низкие значения Δ^+ и Λ^+) может быть характерна для богатых видами сообществ, подверженных неблагоприятным внешним воздействиям, включая загрязнение (Warwick, Clarke, 1995) (рис. 27 А). Напротив, максимальные значения обоих индексов указывают как на значительную иерархическую выровненность структуры (рис. 27 Б), так и на высокую таксономическую варибельность таксоценоза, что обычно наблюдается при отсутствии неблагоприятных воздействий среды обитания (рис. 27 В). Применение обоих индексов для сравнительного анализа исторических данных, представленных как в количественном формате, так и в форме списков видов, позволяет получить статистически надёжную межрегиональную оценку структуры таксоценозов в условиях влияния различных экологических факторов.

Наиболее надёжными выявленные различия индексов Δ^+ и Λ^+ будут при проведении сравнительного анализа структуры, начиная с субвидового уровня, т. к. в этом случае при расчёте усреднённых длин таксономического пути, на основе которых строятся 95 % доверительные воронки, учитывается

наибольшее число иерархических уровней (в нашем анализе — 7, от ввт до отдела).

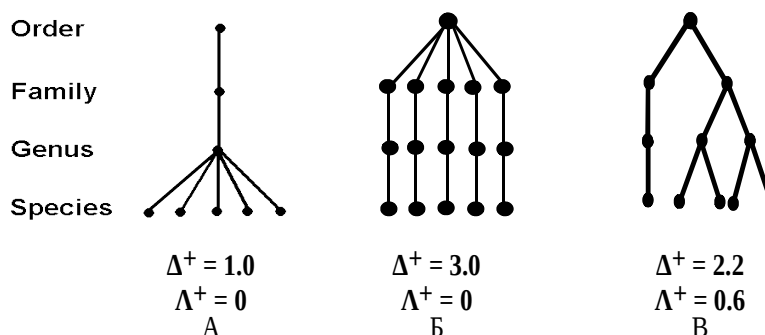


Рис. 27 Изменение значений индексов AvTD (Δ^+) и VarTD (Λ^+) (на примере условных сообществ с разной топологией дерева из 4 таксономических уровней): А — минимальная, Б — максимальная иерархическая выровненность структуры, наряду с её низкой таксономической вариабельностью; В — высокая таксономическая вариабельность структуры таксоценоза

На рис. 28 и 29 представлены результаты, отражающие реальное распределение значений Δ^+ и Λ^+ для всего списка флоры диатомовых бентоса Чёрного моря. Моделирование выполнено на основе 1000-кратных расчётов случайных попарных выборок для каждого подмножества, включающего от 50 до 550 видов.

На графиках видно, что для региона Румынии значения индексов Δ^+ (85,6) и Λ^+ (313) максимальны и находятся за пределами верхней границы доверительной воронки. Это свидетельствует о том, что в структуре таксоценоза диатомовых у берегов Румынии в большей степени, по сравнению с другими регионами, представлены как олиговидовые (влияющие на увеличение значений Δ^+), так и поливидовые таксономические группы (увеличение значений Λ^+). Помимо этого, более высокая, по сравнению со среднеождаемой, выровненность иерархической структуры определяется и наличием в составе таксоценоза таких видов или ввт, принадлежащих к IV–V группе встречаемости, которые формируют монотаксонные ветви, то есть последовательно агрегируются в один род, семейство, порядок.

Таковыми у побережья Румынии, помимо перечисленных в таблице 20 видов с наивысшим рангом генетической исключительности, являются следующие: *Achnantheidium minutissimum* (Kützing) Czarnecki, *Asteromphalus robustus* (Castracane) Cleve, *A. flabellatus* (Brebisson) Greville, *Aulacoseira distans* (Ehrenberg) Simonsen, *A. granulata* (Ehrenberg) Simonsen, *A. islandica* (O. Muller) Simonsen, *A. italica* (Ehrenberg) Simonsen, *Luticola mutica* (Ehrenberg) Mann, *L. nivalis* (Ehrenberg) Mann.

Такие моновидовые таксоны, как указано выше, характеризуются наибольшим приоритетом для сохранения, поскольку их исчезновение может вызвать потерю целого таксона высокого ранга — семейства или даже порядка, что существенно нарушает всю структуру иерархического дерева региональной флоры и снижает значение индекса Δ^+ .

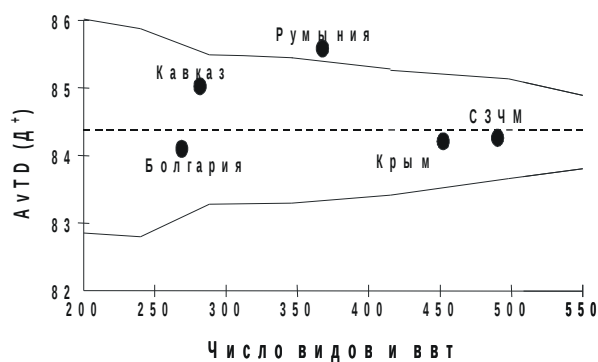


Рис. 28 Модельная вероятностная воронка (95 % доверительный интервал) значений индекса AvTD (Δ^+), построенная на основе списка видов и ввт Чёрного моря: точками на графике отмечены расчётные значения Δ^+ , полученные для списков видов и ввт каждого из 5 регионов; пунктиром — среднеожидаемые значения индекса для флоры донных диатомовых всего Чёрного моря

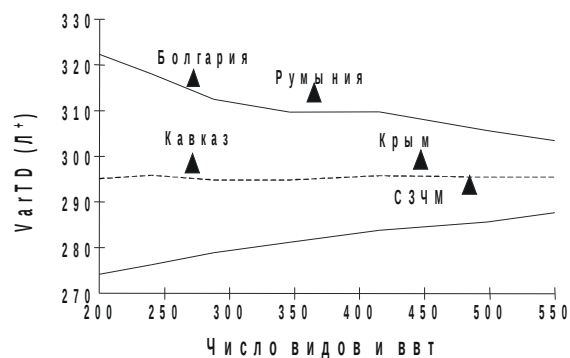


Рис. 29 Модельная вероятностная воронка значений индекса VarTD (Λ^+), построенная на основе списка видов и ввт Чёрного моря: треугольниками на графике отмечены реальные значения Λ^+ , полученные для списков видов и ввт каждого из 5 регионов; пунктиром — среднеожидаемые значения индекса для флоры донных диатомовых всего моря

В целом структура филогенетического древа таксоцена диатомовых региона Румынии характеризуется высокой таксономической выровненностью, наряду с широкой вариабельностью, что встречается нечасто. Обычно взаиморасположение точек на графиках Δ^+ и Λ^+ носит «зеркальный» характер (см. пример региона Болгарии). Сходные тенденции выявлены и для региона Кавказа, однако в этом районе точка индекса Δ^+ (85,1) хотя и расположена на графике выше среднеожидаемого значения (84,4), но не выходит за верхнюю границу вероятностной воронки.

Подобная картина также может быть обусловлена наличием в составе региональной флоры Кавказа следующих видов, формирующих монотаксонные ветви: *Asteromphalus flabellatus* (Brebisson) Greville, *Biremis ambigua* (Cleve) Mann, *Cymatoseira belgica* Grunow, *Delphineis surirella* (Ehrenberg) G. W. Andrews. Проведенные нами модельные расчёты по изучению характера изменения индекса Δ^+ в зависимости от присутствия в структуре таксоцена видов, имеющих наивысший ранг генетической исключительности, показали, что при исчезновении всего четырёх вышеотмеченных видов у побережья Кавказа (из общего списка 280) расчётное значение Δ^+ снизится с 85,1 до 84,8. Если учесть, что для Кавказского региона 95 % доверительный диапазон расчётных значений Δ^+ при 1000-кратной выборке случайных пар внутривидовых таксонов находится в пределах 85,5–83,2, то уменьшение значения Δ^+ на 0,3 единицы приведёт к заметному уменьшению таксономического разнообразия и, как следствие, к редуцированию структуры иерархического

древа флоры диатомовых региона.

Для региона Румынии исчезновение 9 вышеуказанных подвидов (из общего списка 362), формирующих монотаксонные ветви, приведёт к снижению среднего значения Δ^+ с 85,6 до 85,1 (95 % доверительный диапазон расчётных значений Δ^+ при 1000-кратной выборке случайных пар подвидов изменяется в пределах 85,4–83,4). Таким образом, присутствие или отсутствие лишь немногих видов, формирующих монотаксонные ветви и имеющих наивысший ранг генетической исключительности, оказывает существенное влияние на структуру иерархического древа таксоцена и изменяет положение точки региона по отношению к границам доверительной воронки на графике Δ^+ . Именно определённое соотношение различных по степени насыщенности внутривидовыми таксонами ветвей на иерархическом древе региона Румынии и обуславливает его отличительность по характеру выровненности (Δ^+) и вариабельности (Λ^+) таксономической структуры по сравнению как с другими регионами, так и со среднеожидаемыми значениями этих показателей, рассчитанными для всего моря.

Значения Δ^+ , соответствующие регионам Болгарии (84,1), Крыма (84,1) и СЗЧМ (84,3), лежат на графике вблизи или немного ниже линии среднеожидаемого значения Δ^+ , рассчитанного для флоры моря. Это позволяет говорить о том, что в этих прибрежных районах выровненность филогенетической структуры таксоцена диатомовых характеризуется значениями, близкими к ожидаемому уровню для всего Чёрного моря. Вдоль всего иерархического древа, начиная с субвидового уровня, наблюдается пропорциональность отношения числа низших таксонов к высшим при последовательной агрегации в направлении к вышележащим иерархическим уровням. Отметим, что если наличие (или исчезновение) моно- и олиговидовых таксонов в отдельных регионах влечёт заметное смещение точек на графике индекса таксономической отличительности (Δ^+), то вариабельность таксономической структуры (Λ^+) при этом меняется очень слабо.

В нашем анализе при оценке вариабельности распределения таксонов вдоль иерархического древа (индекс Λ^+) только точки, соответствующие регионам Крыма, Кавказа и СЗЧМ, лежат вблизи среднеожидаемого значения ($\Lambda^+ = 296$), которое рассчитано как среднее из тысячи случайных комбинаций значений Λ^+ при учёте ряда подмножеств, содержащих разное число видов и ввт (50, 60, 70... 550). Такие результаты означают, что характер агрегированности низших таксонов в таксоны более высокого ранга для вышеотмеченных регионов достаточно сходен с характером агрегированности таксонов вдоль иерархического древа, которое соответствует общему списку видов для всего моря.

Наши расчёты показали, что при небольшом числе рассматриваемых таксономических уровней (3–4) наблюдается обратная связь между положением значений Δ^+ и Λ^+ на соответствующих графиках. В подтверждение этого факта, для региона Болгарии отмечено высокое значение Δ^+ наряду с минимальным значением Λ^+ . Такая же тенденция («зеркальность» положения точек на графиках Δ^+ и Λ^+) отмечена также для Крыма и Кавказа. Однако в общем виде характер взаимосвязи между этими показателями не всегда описывается обратной зависимостью и определяется в главной мере особеннос-

тями иерархической структуры таксоцена в каждом отдельном регионе. Существует мнение (Mouliott et al, 2005), что колебания индекса Δ^+ больше отражают изменения таксономической структуры сообщества под влиянием в основном антропогенного воздействия и эвтрофирования, тогда как колебания индекса Δ^+ определяются влиянием главным образом долгопериодических природных факторов.

Результаты проведённого анализа TaxDI, с учётом всех зарегистрированных видов бентосных диатомовых Чёрного моря, хотя и выявляют межрегиональные отличия в таксономической структуре, но не позволяют до конца объяснить топологические причины, приводящие к отклонениям региональных значений индексов Δ^+ или Λ^+ от среднеожидаемых значений. Зачастую такие отклонения могут быть связаны с неравномерной представленностью в архитектуре каждого регионального древа олиго- и монотаксонных филогенетических ветвей, входящих в состав трёх разных классов Bacillariophyta.

Исходя из этого, с целью получения дополнительной информации о влиянии таксонов, формирующих филогенетические ветви каждого из трёх классов, на степень и характер отклонения показателей таксономической отличительности структуры таксоцена от среднеожидаемого уровня в целом, представляется необходимым проведение сравнительного межрегионального анализа таксономической структуры отдельно по каждому из классов.

В эволюционно наиболее древнем классе Coscinodiscophyceae среди донных диатомовых Чёрного моря отмечено 89 видов и ввт. Рассчитанные точки значений индексов Δ^+ и Λ^+ , соответствующие регионам Румынии, СЗЧМ, Крыма и Кавказа (рис. 30), лежат на графиках вблизи среднеожидаемых значений (пунктир). Это указывает на сходство иерархической структуры региональных флор диатомовых в пределах данного класса со среднеожидаемыми значениями, рассчитанными исходя из параметров таксономического древа, включающего весь список видов и внутривидовых таксонов этого класса в Чёрном море.

Значение Δ^+ , соответствующее региону Болгарии, лежит за пределами нижней границы 95 % доверительной воронки на графике этого индекса. Напротив, на графике индекса варибельности Λ^+ значение для точки Болгарии максимально (680,4), в соответствии с принципом «зеркальности», о котором упоминалось выше. Такие исключительные особенности таксономической структуры Coscinodiscophyceae у берегов Болгарии могут быть объяснены снижением иерархического уровня таксономического разнообразия и минимальной выровненностью структуры древа. При рассмотрении таксоцена диатомовых в этом районе отмечена наибольшая степень агрегированности таксонов низшего уровня в таксоны более высокого ранга. Так, около 57 % общего числа исходных ввт объединяются всего в три наиболее представительных поливидовых рода (*Coscinodiscus*, *Hyalodiscus*, *Melosira*), и около 52 % ввт — в два наиболее представительных семейства (Coscinodiscaceae, Hyalodiscaceae). Такие топологические особенности структуры обуславливают заметную редукцию всего филогенетического древа класса Coscinodiscophyceae, наряду с возрастанием варибельности средней длины таксономического пути между двумя случайно выбранными видами или ввт для разноразмерных подмножеств видов. Для других регионов степень агрегированности исходных ввт до уровня трёх родов и двух семейств ниже и составляет соответственно 35–43 и 29–34 %.

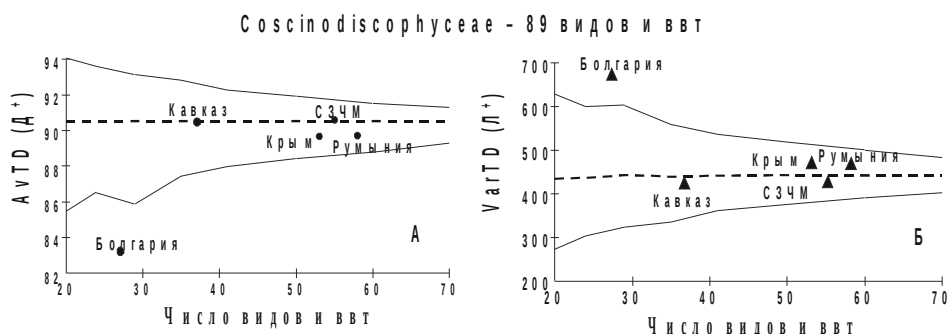


Рис. 30 Модельные вероятностные воронки (95 % доверительный интервал) индексов таксономической отличительности, построенные на основе списка представителей класса *Coscinodiscophyceae* в Черном море: А — значения индекса Δ^+ ; Б — значения индекса Λ^+ ; точками отмечены реальные значения Δ^+ и Λ^+ , полученные для списков видов каждого из 5 регионов; пунктиром — среднеожидаемые значения индексов для данного класса для всего Чёрного моря

Следовательно, наиболее «уплощённая» (или наименее выровненная) иерархическая структура представителей класса *Coscinodiscophyceae* у побережья Болгарии определяет и самые низкие значения индекса Δ^+ , что может быть обусловлено присутствием во флоре значительной доли поливидовых таксонов. Однако наличие в структуре древа региона также и моновидовых таксономических ветвей, которые филогенетически объединяются с поливидовыми ветвями лишь на иерархическом уровне высокого ранга (порядок или класс), определяет наиболее высокую степень вариабельности таксономических дистанций между любыми парами ввт из числа зарегистрированных в данном регионе. Понятно, что значения таксономической близости между парой видов, относящихся к одному роду, будут ниже, чем для пары видов, принадлежащих к разным семействам. Отсюда следует, что значение индекса Λ^+ для представителей класса *Coscinodiscophyceae* у берегов Болгарии оказывается наибольшим.

В пределах класса *Fragilariophyceae* наибольшее значение индекса таксономической отличительности отмечено у побережья Кавказа ($\Delta^+ = 88,2$). Соответствующая точка лежит на графике за пределами верхней границы доверительной воронки (рис. 31 А). Для региона Румынии значение Δ^+ минимально (82,8). Остальные регионы характеризуются несколько повышенными значениями компонента выровненности (т. е. сохранена относительная пропорциональность в представленности таксонов на последовательно восходящих уровнях иерархического древа), по сравнению со среднеожидаемым значением Δ^+ (84,7), рассчитанным для всей флоры диатомовых Чёрного моря в пределах класса *Fragilariophyceae*. Структура для региона Кавказа характеризуется наивысшей степенью выровненности за счёт меньшей, по сравнению с другими районами, степенью агрегации исходных ввт в таксоны более высокого иерархического уровня. Так, степень агрегации в два наиболее представительных семейства (*Fragilariaceae*, *Licetophoraceae*) для Кавказского региона составляет около 59 % исходного числа ввт (для Румынии — 75 %). Для остальных трёх рассматриваемых регионов доля общего числа исходных ввт, агрегированных в два наиболее представительных семейства, составляет 68 % для Болгарии, 72 % — для СЗЧМ и 69 % — для Крыма.

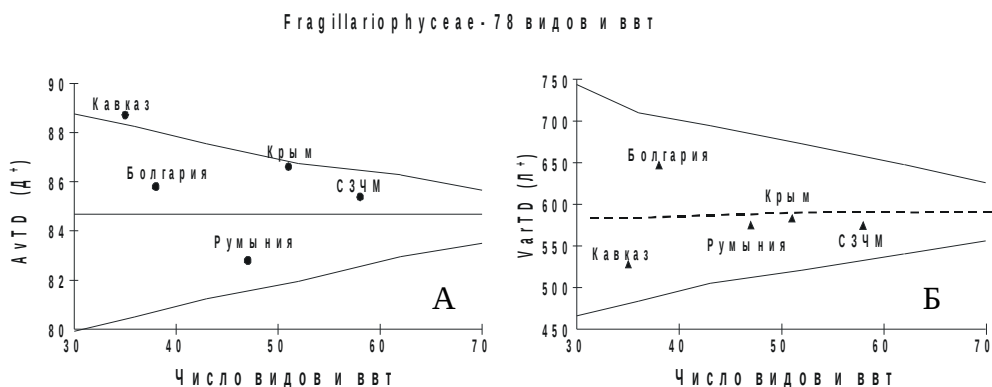


Рис. 31 Модельные вероятностные воронки индексов таксономической отличительности, построенные на основе списка представителей класса Fragillariophyceae в Чёрном море (95 % доверительный интервал): А — значения индекса AvTD; Б — значения индекса VarTD; условные обозначения — как на рисунке 30

Наименьшее значение индекса Δ^+ отмечено в районе Кавказа (528), а наибольшее — Болгарии (647), однако в обоих случаях соответствующие точки на графике (рис. 31 Б) не выходят за границы доверительной воронки. Точки, соответствующие регионам Румынии, Крыма и СЗЧМ, лежат на графике вблизи среднеожидаемой линии ($\Delta^+ = 584$), т.е. степень варибельности индекса таксономической отличительности для таксоценов диатомовых этих регионов (в пределах класса Fragillariophyceae) близка к среднеожидаемому значению Δ^+ , рассчитанному для всего Чёрного моря.

Для самого многочисленного класса Bacillariophyceae (538 видов и ввт) таксономическая структура у побережья Румынии и Болгарии характеризуется наименьшей иерархической выровненностью. Точки на графике Δ^+ лежат значительно ниже ожидаемой средней, причём в Румынии — даже за пределами нижней границы доверительной воронки (рис. 32 А). Значения Δ^+ для этих же районов, напротив, находятся на графике значительно выше среднеожидаемого уровня (согласно принципу «зеркальности»), что указывает на довольно высокую таксономическую варибельность соответствующих таксоценов (рис. 32 Б). Значения индекса Δ^+ для регионов Кавказа и Крыма близки к среднеожидаемому значению, рассчитанному для данного класса по всему Чёрному морю. Точка, соответствующая региону СЗЧМ, лежит на графике несколько выше среднеожидаемого значения Δ^+ , но в пределах 95 % доверительного интервала. Низкие значения индекса Δ^+ для Болгарии и Румынии могут определяться тем, что в данных регионах отмечена более высокая степень агрегированности низших таксонов в высшие, которая отмечается на всех таксономических уровнях (род, семейство, порядок). Так, 4 наиболее представительных рода (*Amphora*, *Navicula*, *Nitzschia*, *Diploneis*) объединяют около 46 % общего числа внутривидовых таксонов (538), тогда как для остальных регионов доля исходных ввт, объединённых в те же 4 рода, составляет 40–41 %. Доля общего числа низших таксонов, агрегированных в три наиболее представительных семейства (Bacillariaceae, Naviculaceae и Catenulaceae), составляет для Румынии и Болгарии по 45,5 %, для трёх остальных регионов — 41,0–41,3 %. Представленность низших таксонов в двух наиболее представительных порядках (Naviculales и Bacillariales) составляет для Болгарии и Румынии 54–57 %, для остальных трёх регионов — 49–51 %.

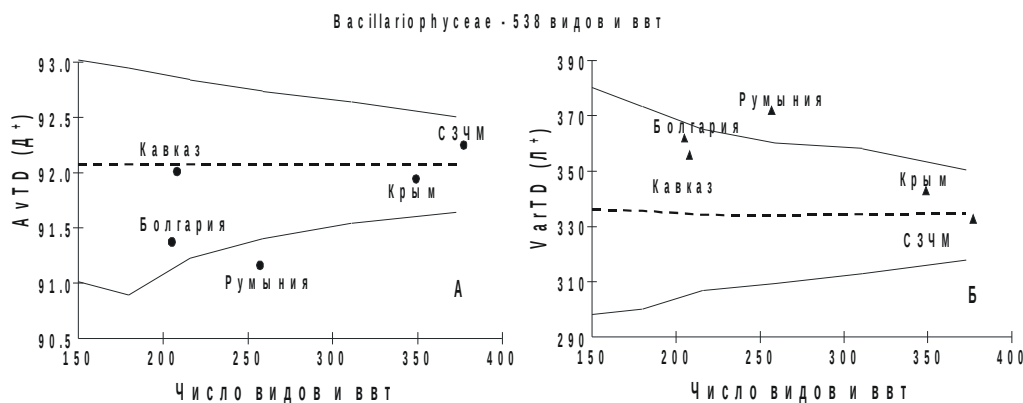


Рис. 32 Модельные вероятностные воронки (95 % доверительный интервал) индексов таксономической отличительности, построенные на основе списка представителей класса Bacillariophyceae в Чёрном море: А — значения индекса AvTD; Б — значения индекса VarTD; (условные обозначения — как на рис. 30)

Наряду с низкими значениями индекса Δ^+ для регионов Болгарии и особенно Румынии, что вызвано изменением выровненности архитектуры древа в этих двух рассматриваемых регионах, наблюдается заметное возрастание вариабельности (Λ^+). Для Румынии точка Λ^+ лежит за пределами верхней границы доверительной воронки. Для Кавказа и Крыма значения Λ^+ на графике также лежат выше среднеожидаемой величины (пунктир), хотя и не выходят за границы 95 % доверительного интервала. Таким образом, в этих регионах наблюдается выраженная асимметричность топологии таксономического древа Bacillariophyceae, когда наряду с моно- и олиготаксонными ветвями в структуре также представлены и политаксонные ветви. Асимметричность иерархической структуры может формироваться под влиянием различных экологических факторов, значительно изменяющихся как во временном, так и в пространственном аспектах. В таких случаях сообщество обычно характеризуется выраженной таксономической гетерогенностью, проявляющейся на разных иерархических уровнях.

Отметим, что анализ отклонений от среднеожидаемого уровня в положении точек на графике индекса Δ^+ может быть использован для сравнительной оценки долговременных воздействий среды на особенности иерархического разнообразия таксоценоза. Так, в регионах, для которых значения Δ^+ значительно превышают среднеожидаемый расчётный уровень индекса, в структуре таксоценоза зачастую в большей степени представлены олиго- и монотаксонные ветви. Их наличие усиливает вертикальную выровненность всего иерархического древа. Особенности формирования такого конкретного таксоценоза, в структуре которого шире представлены регионспецифичные или филогенетически более обособленные виды, связаны с более стабильными условиями обитания. Проявление резких кратковременных негативных воздействий (к ним относится и большинство антропогенных) может приводить к элиминации, в первую очередь, монотаксонных ветвей. При этом следует учитывать, что исчезновение одного вида из моновидового рода, семейства или даже порядка влечёт за собой потерю всей таксономической ветви, поэтому охрана таких видов имеет наибольшую значимость для

сохранения генетического пула всего таксоцена. Применительно к донным диатомовым, одним из путей сохранения высокого таксономического разнообразия может являться поддержание неизменности экологических условий и минимизация негативных антропогенных воздействий в местах их обитания.

Одной из причин расположения точек вблизи или даже за пределами нижней границы доверительной воронки на графике Δ^+ может служить значительное влияние неблагоприятных внешних воздействий, в первую очередь техногенного загрязнения, на таксономическую структуру сообщества в рассматриваемом регионе. В таком случае, вследствие элиминации филогенетически более обособленных моно- и олиговидовых таксонов, в структуре начинают преобладать поливидовые таксономические ветви. Это обуславливает снижение вертикальной выровненности иерархической структуры сообщества в целом, т. е. наблюдается «уплощение» таксономического древа. Филогенетическая структура таксоцена диатомовых Румынии и Болгарии характеризуется наибольшей таксономической гетерогенностью по сравнению с остальными регионами. Это определяется более низкой степенью выровненности (Δ^+) топологии иерархического древа, наряду с более широкой вариабельностью (Λ^+) структуры за счёт наличия в составе таксоцена как поливидовых, так моно- и олиговидовых таксономических ветвей. Вариабельность структуры таксоцена диатомовых СЗЧМ, Крыма и Кавказа в целом близка к среднеожидаемому уровню, рассчитанному для флоры Bacillariophyta всего моря.

По результатам сравнительной оценки показателей Δ^+ и Λ^+ получена дополнительная информация о таксономических аспектах разнообразия флоры диатомовых пяти регионов Чёрного моря, в том числе о характере агрегации низших таксонов в высшие вдоль основных филогенетических ветвей, соответствующих каждому из трёх классов Bacillariophyta. Таксономический анализ региональной структуры позволил выявить на иерархическом древе филогенетически обособленные моно- и олиготаксонные ветви, выделить виды, принадлежащие к таким ветвям, и определить статус их генетической исключительности. Присутствие (или исчезновение) таких видов может приводить к глубоким изменениям в общей филогенетической структуре таксоцена в соответствующем регионе. Исходя из этого, сохранение прибрежных биотопов и неизменности условий обитания видов с высоким рангом генетической исключительности следует рассматривать как приоритетную меру по поддержанию разнообразия таксоцена диатомовых в условиях современного освоения морских ресурсов.

Результаты оценки индексов таксономического разнообразия могут быть использованы в фитоэкологическом мониторинге для сравнительного выявления отклонений иерархической структуры таксоцена в конкретном биотопе от среднеожидаемого значения, рассчитанного для всего географического региона. Особенно целесообразно применение индексов Δ^+ и Λ^+ в тех случаях, когда исходные массивы сравниваемых данных представлены исключительно в форме списков видов и использование иных показателей оценки биоразнообразия оказывается неэффективным.

ГЛАВА 5

МИКРОВОДОРОСЛИ ГИПЕРСОЛЁНЫХ ВОДОЁМОВ

5.1 Гиперсолёные озёра Крыма: общие особенности

Гиперсолёные водоёмы входят в число наиболее экстремальных водных биотопов нашей планеты, а их экстремальность часто определяется не только высокой солёностью. Поскольку увеличение солёности ведет к уменьшению теплоёмкости раствора, гиперсолёные водоёмы могут нагреваться быстрее и больше, чем рядом расположенные менее солёные (Шадрин и др., 2005). Однако с ростом солёности понижается температура замерзания, что ведёт к повышению диапазона изменений температуры в водоёмах — более высоким летним и более низким зимним. Одновременно увеличивается суточный диапазон колебаний температуры. С увеличением солёности уменьшается растворимость кислорода, что также увеличивает экстремальность водоёмов. Жизнь в экстремальных условиях привела к выработке у тех микроводорослей, которые смогли приспособиться к этим условиям, уникальных биохимических и физиологических приспособлений. Поэтому микроводоросли-экстремофилы — важный ресурс развития новых биотехнологий. Разнообразие видов в экстремальных биотопах невелико, но уникальность делает их важной компонентой общего биоразнообразия биосферы. К сожалению, изученность этих уникальных организмов ещё невелика, особенно в гиперсолёных водоёмах Крыма. Наши исследования смогут частично заполнить этот пробел.

На Крымском п-ове имеется около 50 относительно крупных озёр и значительно большее количество мелких гиперсолёных водоёмов с линейными размерами от метров до сотен метров (рис. 33). Общее количество мелких озёр определить однозначно трудно.

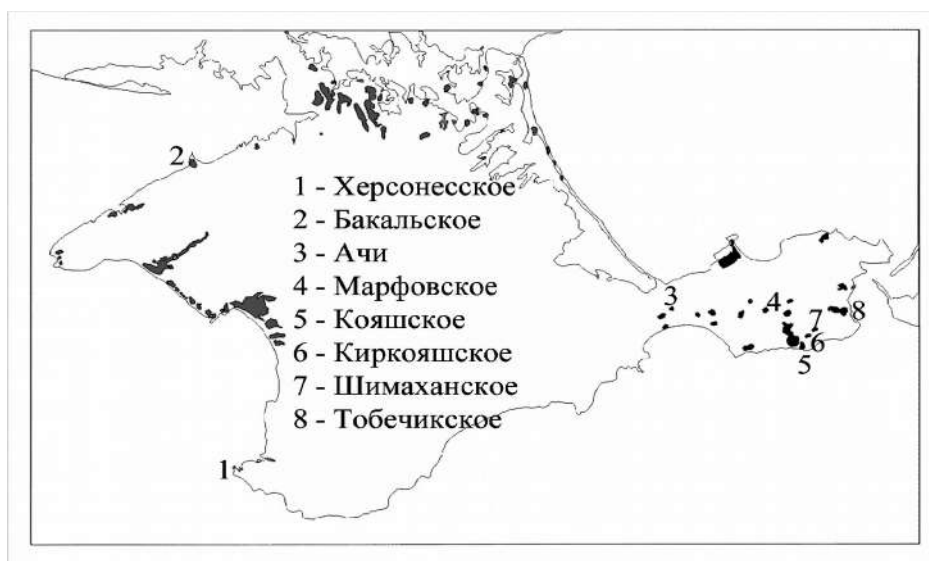


Рис. 33 Расположение гиперсолёных озёр в Крыму

Большинство гиперсолёных озёр Крыма имеет морское происхождение, поскольку образовалось в результате отчленения участков морской аква-

тории. В настоящее время все они имеют фильтрационную подпитку из моря. У большинства таких озёр / замкнутых лагун фильтрационное питание морской водой является основной приходной статьёй водного баланса. Возраст, не превышающий 3 тыс. лет, размер и другие характеристики морских озёр различаются в широких пределах. Среднегодовая солёность в этих озёрах меняется от 30 до 250 ‰, межгодовые колебания очень существенны. Во всех озёрах выражены внутригодовые циклы изменений солёности, но амплитуда изменений в различных озёрах неодинакова. По химическому составу все морские озёра Крыма относятся в основном к двум классам (Курнаков и др., 1936). К первому относятся озёра с рассолами, содержащими сернокислые соли кальция, магния или натрия. Это озёра, в питании которых главную роль играет море. Второй включает озёра с рассолами, содержащими ионы серной кислоты в таком количестве, какое необходимо для образования сернокальциевой соли, или ещё меньше. Это — озёра, главную роль в питании которых играют поверхностные и подземные воды. Степень метаморфизации морской воды в озёрах 1-го класса может быть охарактеризована коэффициентом метаморфизации: $K = \text{MgSO}_4 / \text{MgCl}_2$, второго — $K = \text{MgCl}_2 / \text{CaCl}_2$ (Курнаков, 1996). Для первой группы озёр $K = \text{MgSO}_4 / \text{MgCl}_2$ колеблется от 0,20 до 5,3. Заметим, что колебания этого коэффициента в разных точках Чёрного моря лежат в пределах 0,64–0,71. Для второй группы морских озёр $K = \text{MgCl}_2 / \text{CaCl}_2$ колеблется от 0,11 до 0,34.

Морские гиперсолёные озёра расположены в Крыму вдоль западного, северного и восточного побережий.

Значительно меньшую по численности группу составляют континентальные гиперсолёные озёра (коли), которые расположены на Керченском п-ове (восточный Крым). Это — мелководные, относительно некрупные водоёмы с рассолами сульфатного типа, с $K = \text{Na}_2\text{SO}_4 / \text{MgSO}_4$, равным 0,32–2,48 (Курнаков и др., 1936; Шадрин, Найданова, 2002).

Наши работы по изучению гиперсолёных озёр Крыма, начатые в 2000 г., позволяют показать некоторые общие особенности гиперсолёных озёр как экосистем. Исследовались 5 мелководных (глубина до 1 м) озёр морского происхождения и 4 — континентального (табл. 21). В озёрах выявлены не только значительные сезонные, но и суточные колебания ряда абиотических параметров (рН; Eh; t °C). Для примера на рис. 34 приведены результаты 2-суточной станции в оз. Бакальском на одном из разрезов по нормали от берега (5 точек, Т1–Т5).

Во всех озёрах выявлены и пространственные различия абиотических характеристик на различных масштабах. В морских озёрах летом температура и солёность нарастают в направлении от наиболее близкой к морю части к удалённой от него. Тенденция убывания температуры и солёности прослеживается также от уреза воды к центру озера. В прибрежной части морских озёр выявлена большая мозаичность распределения параметров (t °C; рН, Eh), связанная в первую очередь со скоплениями нитчатой зелёной водоросли *Cladophora*. Для примера приведём данные измерений, сделанные 8 августа 2000 г. в 12:30–13:00 на оз. Бакальском.

Средняя температура в скоплении плавающей кладофоры составляла 35,21 °C (стандартное отклонение $S = 1,33$), а вне скоплений — 31,76 °C ($S = 0,79$). Различия достоверны ($a = 0,001$). Подобные различия в 1,5–7 °C мы наблюдали на разных озёрах и в разные сезоны. В течение 10–15 мин. через

каждые 1,0–1,5 мин. мы параллельно проводили измерения температуры, рН, Eh в скоплении кладофоры и рядом с ним в чистой воде. При сохранении различий в температуре следует отметить значительно более высокую короткопериодную изменчивость температуры в скоплении кладофоры (стандартное отклонение — 0,396, коэффициент вариации — 0,012), чем в чистой воде (0,074, 0,0023 соответственно).

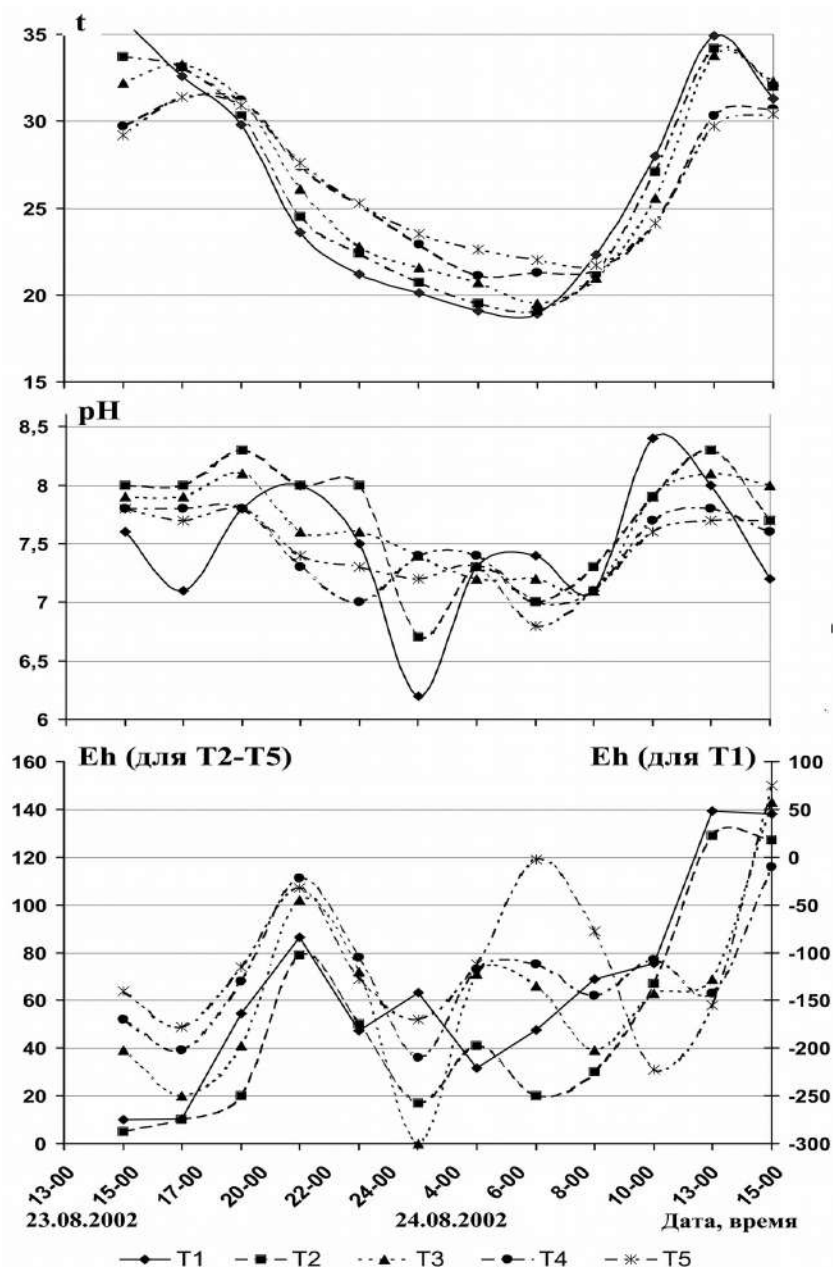


Рис. 34 Суточные изменения температуры, рН, Eh в озере Бакальском на 5 точках на трансекте (от берега)

Аналогичную картину наблюдали и в оз. Херсонесском. Другие параметры в скоплении кладофоры также отличались от таковых чистой воды, но

их изменчивость в обеих точках была одного порядка. Так, 8 августа 2001 г. (оз. Бакальское) рН в скоплении кладофоры в среднем составила 7,23, а вне его — 6,51 (стандартные отклонения — 0,078 и 0,176 соответственно), Eh в скоплении в среднем — 122, а вне его — 146,5 (стандартные отклонения — 16,36 и 15,05 соответственно).

Подобные различия отмечались и при других сериях измерений. Летом на поверхности плавучих матов кладофоры формируется своеобразное скопление — слой диатомовых водорослей и цианобактерий, на поверхности которого в июле — августе образуется 2–4-миллиметровый слой кальцита и гипса. Сравнивая в оз. Бакальском температуру в разных точках большого поля кладофоры, мы установили, что под минеральной корочкой температура была на 1–1,5 °С выше, чем в кладофоре без поверхностной корочки кальцита и гипса. 22 июня 2002 г. на оз. Херсонесском изучили распределение температуры в скоплении кладофоры по вертикали. В этот день температура воздуха в тени составляла 31 °С, верхний слой воды до глубины 1–1,5 см прогревался до 32,7–32,9 °С, на глубине 2–3 см температура была 33,1–33,9 °С, на глубине 5–6 см — 34,2–34,4 °С и на глубине 7–9 см (под слоем кладофоры) — 31,3–31,6 °С. Видимо, повышение температуры в скоплении кладофоры в значительной мере связано с выделением биогенного тепла.

Для проверки были проведены соответствующие исследования на микрокалориметре (Mukchanov et al., 2002; Shadrin et al. 2002). Проведённые на основе экспериментов расчёты показали, что нагрев водной массы за счёт выделения биогенного тепла может происходить, хотя и медленно. Так, например, расчёты показывают, что при 30 °С для нагрева воды на 1 °С требуется 15 ч. Однако следует заметить, что пробы для эксперимента брались не из самой плотной части кладофорового мата и что измерения в микрокалориметре проводились без доступа света, в результате чего общее дыхание оксигенных фотоавтотрофов (нет «светового» дыхания) занижено примерно на 20–30 %. Всё это занижает реальную оценку теплопродукции в кладофоровом мате и её влияние на температуру воды.

Рассматривая тепловой эффект кладофорового мата, следует отметить, что, вероятно, он обусловлен тремя составляющими: биогенным выделением тепла, хемогенным выделением или поглощением тепла и физическим влиянием на поглощение и отражение солнечной радиации. Количественно сопоставить и оценить влияние этих составляющих в настоящее время мы не можем. Повышение температуры среды в кладофоровых матах, несомненно, влияет на все протекающие в них процессы, как биологические, так и минералобразования.

Резкие суточные колебания окислительно-восстановительного потенциала влияют на все биологические и геохимические процессы, протекающие в мелководных гиперсолёных озёрах Крыма. Можно высказать предположение, что такие суточные колебания являются одним из факторов, обеспечивающих высочайшую первичную продукцию в этих озёрах. В экспериментах с культурами цианобактерий установлено, что в определённый период развития создаются восстановительные условия как внутри клеток, так и во внешней среде, что играет положительную роль для их последующего роста (Лебедева и др., 2002). Исследования, проведённые на илисто-песчаной литорали Белого моря, показали, что ночью донные диатомовые водоросли перемещаются в более глубокие слои осадков с восстановительной средой, где и происходит их деление (Сабурова, Поликарпов, 2002).

Табл. 21 Основные характеристики изученных гиперсолёных озёр Крыма (2000–2006 гг.)

Озеро	Площадь, км ²	Площадь водосбора, км ²	Глубина средняя, м	Глубина максимальная, м	Температура, диапазон изменений, °С	Солёность, диапазон изменений, ‰	Диапазон, рН	Диапазон, Еh
Морского происхождения								
Бакальское**	8,0	31,65	2000*** — 0,4 2004 — 0,8	2000 — 0,55 2004 — 1,20	31,45 — лето 0,0 — зима	30–110	7,85–9,0	-138 ÷ +153
Тобечикское*	20,0	92,32		2004 — 1,20	28,0 — лето 0,0 — зима	57–290	7,85–9,12	
Кояшское*	7,0	17,40		2004 — 1,2	29,5 — лето	160–360	7,7–8,08	
Херсонесское**	0,014	0,032	2000 — 0,4 2004 — 0,7	2000 — 0,60 2004 — 1,00	29,0 — лето 0,0 — зима	35–120	7,35	-334 ÷ +277
Континентального происхождения								
Марфовское*	2,65	13,55			32 — лето 0,0 — зима	95–480	7,3–8,73	
Киркояшское*	1,25			2000 — 0,00 (лето); 2004 — 1,3	33,75 — лето 0,0 — зима	16–360	8,6–9,43	
Шимаханское*	2,64	5,70		2000 — 0,00 (лето); 2004 — 1,2	26,35 — лето 0,0 — зима	30–360	8,85–11,0	
Ачи	3,2	7,1			28 — лето 0,0 — зима	116–158	7,6–8,32	+44

* единичные летние измерения

** включены ночные летние измерения

*** год исследования

В восстановленной зоне для водорослей создаются условия как для гетеротрофного питания, так и для более эффективного поглощения биогенов, которые здесь находятся в восстановленной форме (например, аммонийный азот вместо нитритного). Биологическое значение периодических колебаний среды из окислительной в восстановительную еще предстоит подробно изучить. Но уже сейчас можно предположить: в изученных нами озёрах эти колебания обусловлены, прежде всего, активностью фотоавтотрофов (кладофора с эпибионтами, биоплёнки).

Разнообразии биоты в изученных нами водоёмах невелико, как и в ранее изученных гиперсолёных озёрах. Фотоавтотрофы в озерах представлены микроводорослями, нитчатými зелёными (*Cladophora*, *Ulotrix*) и цветковым растением *Ruppia cirrhosa* (Празукин и др., 2005; Шадрин и др., 2001). Количество видов зависит от солёности, и в наиболее солёных озёрах присутствуют только одноклеточные фотоавтотрофы. *R. cirrhosa* довольно часто занимает значительные площади в озёрах с солёностью до 100–110 ‰ (оз. Бакальское, Шимаханское, Киркояшское, Херсонесское). Нитчатые водоросли рода *Cladophora* обрастают кусты руппии, создают придонный ковёр, образуют плавучие поля-маты, которые достигают линейных размеров в сотни метров (Празукин и др., 2005; Шадрин и др., 2001).

Разнообразии животных в исследованных озёрах — невысокое и убывает с ростом солёности (Загородняя, Шадрин, 2003; Литвинчук и др., 2006; Шадрин, Гринцов, 2004; Шадрин и др., 2001; Kolesnikova et al., 2006; Litvinchuk et al., 2007;). В планктоне присутствуют Anostraca (*Artemia* spp.), Cladocera (*Moina mongolica*), 4 вида Harpacticoida, Infusoria (*Fabrea salina* и др.), Ostracoda, личинки Bivalvia (род *Cerastoderma*), Polychaeta и Chironomidae.

В донной фауне доминируют личинки Chironomidae (*Baeotendipes tauricus*) и 4 вида Harpacticoida (*Cletocamptus retrogressus* и др.), встречаются личинки Diptera (род *Ephydra*), Ostracoda (*Eucypris inflata*), Amphipoda (2 вида *Orchestia*), личинки и взрослые Coleoptera (*Nebrioporus cerasyi creasi* и др.). Следует отметить, что при высокой солёности (выше 120–150 ‰) все ещё остающиеся донные животные переходят к чисто планктонному образу жизни. При таких солёностях из животных массово встречаются только *Artemia* и *Ephydra*, а также довольно обычны хирономиды и жуки.

Вышеприведённый список далеко не исчерпывает всего видового разнообразия этих озёр. Он вообще не затрагивает разнообразия гетеротрофных и хемотрофных бактерий, архей, аноксигенных фотоавтотрофов, хотя они играют чрезвычайно важную роль в гиперсолёных озерах Крыма (Заварзин и др., 1993; Zavarzin, 2002).

Межгодовые различия режимов ветров, осадков, температуры обуславливают перестройки и в системе биоразнообразия, и в функционировании сообществ (Шадрин и др., 2004).

При низком видовом разнообразии большинство видов характеризуется высокими численностью и биомассой, особенно в тёплое время года. Биомасса фитопланктона высока, испытывает колебания и может превышать 60 г·м⁻³ (Горячева, 1977; Шадрин и др., 2001; Ivanova et al., 1994). В озёрах с максимальной солёностью это может быть практически монокультура *Dunaliella* sp., а вода при этом приобретает розовую опалесцирующую окраску. При солёностях 80–170 ‰ основу биомассы фитопланктона наряду с *Dunaliella* составляют цианобактерии, динофлагелляты, донные диатомовые.

Биомасса *Cladophora* при глубине 35–45 см в оз. Бакальском может достигать 8–10 кг·м⁻² с учётом эпибионтных диатомовых и цианобактерий, которые, обрастая, прежде всего, нити кладофоры у поверхности воды, могут составлять суммарно до 50–800 г·м⁻². Ведущая роль *Cladophora* и её эпибионтных диатомовых и цианобактерий отмечалась и в другом гиперсолёном озере Крыма — Сакском (Ivanova et al., 1994).

Диатомово-цианобактериальные плёнки (маты) — весьма важный элемент экосистем как морских, так и континентальных гиперсолёных озёр. Они развиваются в различных биотопах и на различных субстратах: на дне озёр, на берегу, на плавающих матах *Cladophora*, отложениях солей и т. д. Наибольшая биомасса альго-бактериальных биоплёнок наблюдается на выбросах кладофоры выше уреза воды — почти до 2 кг·м⁻².

В отдельные годы в ряде озёр основная фитомасса создается кладофоровыми матами (с их эпибионтами) и биоплёнками, развивающимися на дне и супралиторали. Фитопланктон часто играет весьма малую роль. С нижней стороны кладофоровых матов и на дне нередко в массовом количестве развиваются анаэробные фотоавтотрофы (пурпурные бактерии). Их биомасса может достигать значительных величин, порядка 0,5 кг·м⁻² дна, а возможно, и выше. В биоплёнках гиперсолёных озёр Крыма, в зависимости от солёности, пурпурные бактерии могут создавать от 10 до 60 % от общей первичной продукции (Герасименко и др., 1992).

Показательны в этом отношении и данные по оз. Сакскому (Ivanova et al., 1994). В 1990 г. продукция фитопланктона под м² озера составляла менее 10 % от общей первичной продукции, созданной в озере, а в 1991 г. — ещё меньше. При этом авторы не учитывали первичной продукции биоплёнок. С её учётом, вероятно, доля фитопланктона в общей первичной продукции озера вряд ли превысила бы 1–5 %. Первичная продукция биоплёнок очень высока и может превышать 200 мгС·час⁻¹·м⁻² (Герасименко и др., 1992; Gerasimenko, Orleansky, 2002). Доля макрофитов и перифитона (биоплёнок) в общей первичной продукции озера обычно возрастает с уменьшением глубины водоёма, изменялась от 0 до 51 % (Алимов, 2000). Столь высокая их доля в первичной продукции крымских мелководных озёр (глубина менее 1 м) не удивительна (Shadrin, 2003), хотя и находится за пределами диапазона для пресных озёр.

Биомасса животных в планктоне временами может превышать 65 г·м⁻¹ (в основном за счёт *Artemia* и *Moina*), хотя в среднем ниже (Литвинчук и др., 2006). На дне основу биомассы составляют личинки Chironomidae, их численность на дне с ростом солёности убывает. Максимальная биомасса животных наблюдается в плавучих матах *Cladophora*, где сосредоточено не менее 90 % всей биомассы животных озера (Ivanova et al., 1994; Шадрин, Колесникова, неопубл. данные). Основу суммарной биомассы составляют личинки Chironomidae, Harpacticoida, Ostracoda, Coleoptera. Суммарная биомасса животных в матах может достигать 480 г·м⁻², но обычно в 3–5 раз меньше.

Таким образом, суммарная биомасса животных планктона и бентоса не превышает 500 г·м⁻², составляя в среднем около 100 г·м⁻². Это почти в 10–20 раз меньше суммарной биомассы фотоавтотрофов. Учитывая продукционные возможности тех и других, можно сделать вывод, что различия в продукциях ещё выше, и животные в крымских мелководных гиперсолёных озёрах, как правило, потребляют менее 1 % создаваемой здесь первичной продукции.

Это резко выпадает из того диапазона соотношений первичных продуцентов и животных, который установлен для большого количества пресноводных озёр (Алимов, 2000). Отдельные оценки биомасс гетеротрофных бактерий и оценка на микрокалориметре потоков тепла, продуцируемого фототрофами и одноклеточными гетеротрофами, позволяют оценить деструкцию органического вещества одноклеточными в 3–5 % от первичной продукции (Mukhanov et al., 2002). Обычно в озёрах около 60 % первичной продукции используется в планктонной микробиальной петле и не достигает дна (Алимов, 2000). В изученных нами озёрах ситуация иная, и микробиальная петля в планктоне не играет такой важной роли, как в других озёрах.

Обычно в озёрах 15–70 % первичной продукции оседает на дно водоёма; в среднем 25 % её потребляется животными-детритофагами и микроорганизмами (Алимов, 2000). При этом общая деструкция органического вещества на дне бактериями в 2–8 раз больше, чем животными. В наших озёрах животные, учитывая их малочисленность, вряд ли потребляют более 0,1 % осевшего органического вещества. Предположим, что роль аэробных и анаэробных бактерий в деструкции в 10–20 раз выше, чем животных. В этом случае суммарное потребление органического вещества составит не более 2 % от осевшего на дно количества. Суммируя вышеприведённые значения, общее потребление первичной продукции гетеротрофами озера можно оценить в 3–7 %. Таким образом, в донных осадках озера захоранивается более 90 % создаваемой первичной продукции, что значительно больше, чем в озёрах других типов.

Для приближённой оценки величин седиментации в оз. Бакальском мы использовали два подхода. Известно, что в августе 1932 г. максимальная глубина этого озера составляла 85 см (Курнаков и др., 1936); по результатам августовских глубиномерных съёмки 2000–2001 гг., максимальные глубины были значительно меньше — 52 и 60 см соответственно. Сравнение результатов позволяет оценить среднюю скорость осадконакопления в озере в 4–5 мм·год⁻¹. В осадок идёт не только органическое вещество, но и карбонат кальция в виде кальцита с примесью арагонита. На поверхности плавающих матов и выбросов на берегу формируется сплошной минеральный слой. Мелкие кристаллы гипса, кальцита и арагонита массово встречаются и в более глубоких слоях матов в воде и на берегу. В марте 2001 г. в воде у уреза были поставлены ловушки в виде колец с натянутым на них газом, которые были сняты в августе того же года. За это время на них образовался слоистый слой плёнки толщиной 5–7 мм. Доля карбоната кальция в этом слое составляла примерно 50–60 % от общей сухой массы образовавшегося слоя. Это также указывает на высокую скорость осадконакопления в озере.

Высокие скорости образования кальцита и арагонита в биоплёнках крымских гиперсолёных озёр отмечали и раньше (Герасименко, 1992; Заварзин, 1993). Процесс образования кальцита и арагонита в таких озёрах не является чисто химическим и обусловлен биологическими факторами. Основную роль в образовании этих минералов в озёрах играют экзополисахариды, выделяемые, в первую очередь, цианобактериями, нитчатými зелёными и диатомовыми водорослями (Заварзин и др., 1993; Agr et al., 1999; Biostabilization..., 1994). На этот процесс влияют и такие факторы среды, как pH, Eh, T°. Фототрофы модифицируют эти факторы таким образом, что интенсивность процессов кальцификации растёт.

Интенсивное выведение углерода (CO₂) из биотического круговорота и атмосферы в виде органического вещества и карбоната кальция делает мелководные гиперсолёные высокоэвтрофные озёра уникальным природным механизмом предотвращения / торможения развития парникового эффекта. Возможно, в этом в настоящее время их основная ценность для биосферы.

Суммируя вышесказанное, можно отметить следующие основные особенности гиперсолёных озёр Крыма как уникальных экосистем: 1. Это — высокоэвтрофные водоёмы, где основная продукция создаётся плавающими матами (*Cladophora* с эпибионтами) и/или биоплёнками (диатомово-цианобактериальными) с существенным участием аноксигенных фотоавтотрофов; 2. Гетеротрофы озёр используют очень небольшую часть создаваемой первичной продукции, до 90 % её захоранивается в донных осадках; 3. В озёрах интенсивно идёт биогенно индуцируемый процесс формирования и накопления карбоната кальция (кальцит с арагонитом), гипса; 4. Две вышеприведённые особенности ведут к быстрому осадконакоплению (4–5 мм·год⁻¹); 5. Для озёр характерны выраженные суточные ритмы изменения физико-химических параметров среды (рН, Eh, t °C) под воздействием биоты, которые имеют важное экологическое значение; 6. Фототрофы значимо влияют на поля температур, повышая их мозаичность, создавая положительные аномалии с ускоряющим действием на продукционные процессы и процессы кальцификации; 7. Планктонная бактериальная петля не играет существенной роли в экосистемах озёр; 8. Существенные межгодовые различия в строении и функционировании экосистем озёр обусловлены климатическими флуктуациями.

5.2 Фитопланктон гиперсолёных озёр Крыма

Фитопланктон гиперсолёных озёр Крыма изучался эпизодически и фрагментарно (Бульон и др., 1989; Ivanova et al., 1994). В 2000–2006 гг. авторами настоящего раздела исследовались водоёмы Бакальской косы (Шадрин и др., 2001), проведён двухлетний мониторинг на небольшом гиперсолёном озере на мысе Херсонес (Празукин и др., 2005; Shadrin et al., 2002), а также выполнены эпизодические сборы проб в весенний, летний и осенний периоды на гиперсолёных озёрах восточного и северо-западного Крыма.

Пробы отбирали в поверхностном слое воды. Количество клеток водорослей учитывали в «живой» капле без сгущения проб. Каплю воды объёмом 0,01 мл накрывали большим покровным стеклом размером 20×20 мм и просчитывали количество клеток массового вида — зелёной водоросли *Chlorella vulgaris* — в 20 полях зрения при большом увеличении микроскопа — ×300. Остальные виды учитывали на всём стекле при ×210.

Гиперсолёное морское озеро Херсонесское (площадь — 0,014 км², средняя глубина — 0,38 м) расположено на мысе Херсонес и отделено от моря небольшой валунно-галечной пересыпью (рис. 35), через которую осуществляется постоянная подпитка из моря.

В летнее время, вследствие понижения уровня воды, небольшая мелководная часть озера отделяется перешейком и формируется самостоятельное небольшое озеро. Предельные и средние значения температуры и солёности воды в озере в различные сезоны года с марта 2003 по март 2006 гг. представлены в табл. 22.



Рис. 35 Карта-схема Херсонесского озера:
1, 2, 3 — номера станций отбора проб

Табл. 22 Предельные и средние значения температуры и солёности воды в Херсонесском озере в различные сезоны года (осреднено за период 2003–2006 гг.)

№ станции	Месяцы наблюдения	Температура, °С (средняя)	Солёность, ‰ (средняя)
1	март — май	1,4–26,7 (16,4)	15,7–65 (43,06)
	июнь — август	19,5–43,6 (26,7)	55,2–202 (106,5)
	сентябрь — ноябрь	0,9–24,4 (15,6)	56–181,2 (105,2)
	декабрь — январь	-0,7–10,3 (3,9)	42,9–69 (56,3)
2	март — май	5–25,2 (14,6)	15,5–54 (43,3)
	июнь — август	19,4–39,6 (25,2)	45,5–75,5 (58,9)
	сентябрь — ноябрь	1,3–26,5 (15,1)	47,3–78 (63,1)
	декабрь — январь	-0,5–8,5 (3,5)	35,8–69 (53,1)
3	март — май	5–26,5 (16,8)	35–55 (46,9)
	июнь — август	19,2–38,4 (26,8)	24–70 (53,3)
	сентябрь — ноябрь	0,9–19,5 (12,9)	37,8–75 (60,7)
	декабрь — январь	0,3–13 (5,6)	15,5–53,8 (43,1)

Исследования в гиперсолёном озере на мысе Херсонес проводили с августа 2002 до марта 2006 гг., отбор проб осуществляли 2–4 раза в месяц на 3 станциях (рис. 35). Отобрано и обработано 146 проб.

За период наблюдений в озере зарегистрирован 61 вид водорослей, относящихся к 7 отделам, 10 классам, 22 порядкам, 41 роду (табл. 4 Приложения). По видовому разнообразию лидируют динофитовые водоросли — 19 видов из родов *Gymnodinium*, *Glenodinium*, *Diplopsalis*, *Prorocentrum*, *Peridinium*. Второе место по числу видов занимают диатомовые водоросли — 15 видов. Среди них преобладают бентосные *Nitzschia tenuirostris*, *Nitzschia* sp., *Cocconeis scutellum*, *Pleurosigma elongatum* и почти полностью отсутствуют планктонные виды, за исключением единичных находок *Cyclotella caspia* и *Thalassiosira eccentrica*. Зелёные водоросли представлены 9 видами, цианобактерии — 7, золотистые (в основном кокколитофориды) — 6, криптофитовые — 3, эвгленовые — 2 видами. Размер клеток у диатомовых и динофитовых водорослей в озере в 1,5–2 раза меньше, чем у тех же видов, но обитающих в

прибрежных участках моря. Исключение составляет обнаруженная в летнем и осеннем планктоне 2005 г. динофлагеллята *Peridinium subsalsum* с диаметром клеток 33–38 мкм. У кокколитофорид *Emiliana huxleyi*, *Oolithus fragilis*, *Pontosphaera nigra* и *Rhabdosphaera* sp. размеры клеток в случае их обитания озере или же в море практически не отличаются. Зелёные водоросли представлены массовым мельчайшим видом *Chlorella vulgaris* (или *Nannochloris* sp.?) с диаметром клеток 3–5 мкм и более крупными видами из родов *Carteria*, *Chlamidomonas* (до 8 мкм), *Dunaliella* (до 19 мкм). Из цианобактерий в летне-осенний период 2005 г. появлялись мелкоклеточные представители родов *Anabena*, *Gleocapsa*, *Merismopedia* и нитчатая форма из рода *Oscillatoria*. Из криптофитовых водорослей круглогодично встречался крупноклеточный вид *Cryptomonas erosa*, высота клеток у которого изменялась от 16 до 32 мкм, ширина — от 12 до 21 мкм, и, значительно реже, более мелкие виды *Chroomonas acuta* и *Chroomonas salina*.

Сезонная динамика численности и биомассы фитопланктонного сообщества Херсонесского озера. За период наблюдений (март 2004 — март 2006 гг.) наибольшее количественное развитие фитопланктона зарегистрировано на станции 1 (рис. 36). Его численность изменялась в пределах 0,9–10 млрд кл. \cdot л $^{-1}$, биомасса — 0,3–349 мг \cdot л $^{-1}$. С сентября и до конца мая в планктоне доминировала, вызывая «цветение» воды, зелёная водоросль *Chlorella vulgaris*, составляющая 94–100 % суммарных величин численности и биомассы фитопланктона.

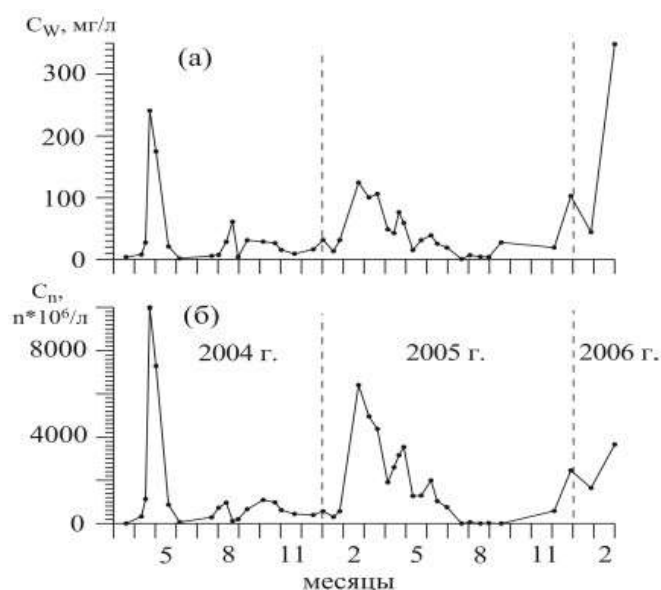


Рис. 36 Сезонная динамика биомассы (а) и общей численности (б) фитопланктонного сообщества на станции 1 Херсонесского озера

В 2004 г. сезонный максимум количественного развития водорослей зарегистрирован весной, в апреле. Численность достигала 10 млрд кл. \cdot л $^{-1}$, биомасса — 241 мг \cdot л $^{-1}$. В летний и осенний периоды количество фитопланктона снижалось на два порядка, а основную часть биомассы (60–31 мг \cdot л $^{-1}$) в августе и сентябре создавала зелёная водоросль *Dunaliella salina*.

В 2005 г. сезонный максимум также отмечен весной, но он был более продолжительным. С февраля до мая количественное развитие фитопланктона довольно плавно снижалось: численность — от 6,4 до 2 млрд кл. \cdot л $^{-1}$, биомасса — от 124 до 39 мг \cdot л $^{-1}$. Летом и осенью количество водорослей снижалось до минимальных значений. Второй сезонный максимум отмечен в декабре. Численность, в основном за счёт массового развития *Chlorella vulgaris*, достигала 2,5 млрд кл. \cdot л $^{-1}$. Основную часть биомассы (103 мг \cdot л $^{-1}$) составляли *Chlorella* — 57 %, диатомовые водоросли — 29 % — и динофлагеллята *Peridinium subsalsum*.

Во время весеннего максимума 2006 г. с февраля до марта численность фитопланктона возрастала от 3,7 до 4,5 млрд кл. \cdot л $^{-1}$, а биомасса снижалась с 349 до 109 мг \cdot л $^{-1}$. Максимальная величина биомассы в феврале 2006 г. объясняется тем, что 76 % её создавала субдоминантная, более крупная зелёная водоросль *Dunaliella salina*.

В период высокого количественного развития *Chlorella vulgaris* в планктоне почти полностью отсутствовали другие виды водорослей. С мая по сентябрь, когда её численность снижалась до минимальных величин, увеличивалось видовое разнообразие динофитовых, криптофитовых и диатомовых водорослей и возрастало их значение в создании суммарной биомассы. В августе 2004 г. и во второй декаде сентября 2005 г. до 99,9 % общей биомассы (соответственно 61 и 35 мг \cdot л $^{-1}$) приходилось на долю *Dunaliella salina*. В августе 2005 г. 56 % суммарной биомассы создавала криптофитовая водоросль *Cryptomonas erosa*, а в первой декаде сентября 2005 г. 98 % биомассы (27 мг \cdot л $^{-1}$) приходилось на долю цианобактерий рода *Oscillatoria*.

В 2004 и 2005 гг. на станциях 2 и 3 количественное развитие *Chlorella* было более низким, чем на ст. 1 (рис. 37, 38). Численность изменялась в пределах 0,4–5 млрд кл. \cdot л $^{-1}$, биомасса — 0,03–123 мг \cdot л $^{-1}$. В сезонной динамике фитопланктона на этих станциях, в отличие от станции 1, отмечены весенний и осенне-зимний максимумы и такое же, как и на ст. 1, резкое снижение количества водорослей в летние месяцы.

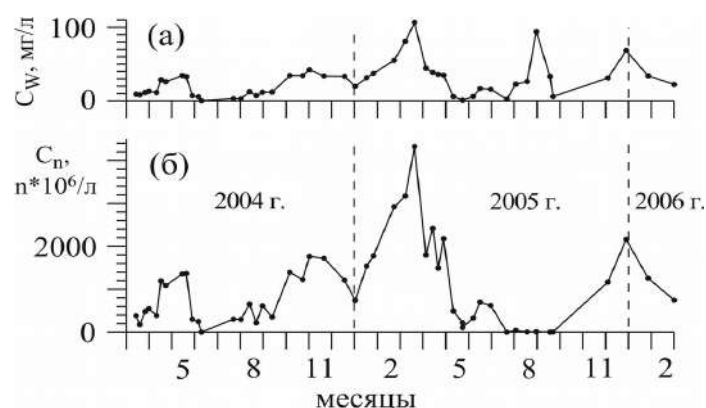


Рис. 37 Сезонная динамика биомассы (а) и общей численности (б) фитопланктонного сообщества на станции 2 Херсонесского озера

В 2004 г. во время весеннего максимума (в апреле — мае) на станциях 2 и 3 численность фитопланктона достигала 1,4–2,2 млрд кл. \cdot л $^{-1}$, биомасса — 30–60 мг \cdot л $^{-1}$, во время более продолжительного осенне-зимнего максимума в октябре — декабре эти величины достигали 1,7–2 млрд кл. \cdot л $^{-1}$ и 42 мг \cdot л $^{-1}$ соответственно.

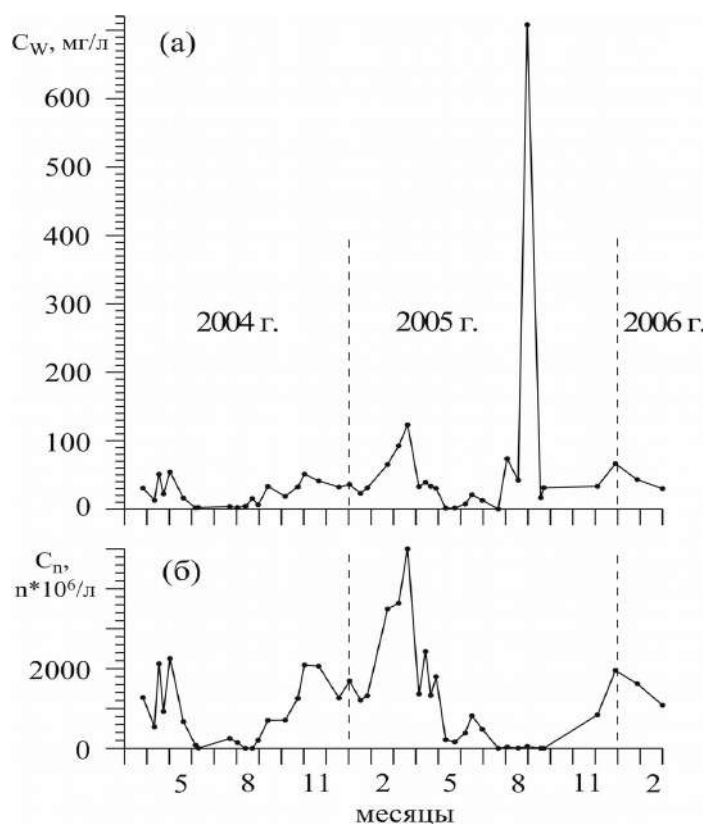


Рис. 38 Сезонная динамика биомассы (а) и общей численности (б) фитопланктонного сообщества на станции 3 Херсонесского озера

В 2005 г. более продолжительным был весенний максимум (с февраля по май), численность во время пика «цветения» достигала 5 млрд кл. \cdot л $^{-1}$, биомасса — 100–123 мг \cdot л $^{-1}$. Второй, менее продолжительный сезонный максимум отмечен в ноябре — декабре — 1,19–2,12 млрд кл. \cdot л $^{-1}$, биомасса — 31–102 мг \cdot л $^{-1}$ (рис. 37, 38).

В летний и осенний периоды значительный вклад в создание суммарной биомассы вносили *Cryptomonas erosa*, *Chroomonas salina*, *Dunaliella salina*, *Thalassiosira ecentrica*, *Peridinium subsalsum* (в августе 2005 г. их доля составляла 76 % суммарной биомассы — 94–708 мг \cdot л $^{-1}$) и цисты динофитовых водорослей. Осенью 2005 г. при развитии заморного явления на станции 2 массово присутствовали сине-зелёные водоросли *Gleocapsa* sp. и *Oscillatoria* sp.

Характерными чертами фитопланктона гиперсолёного озера Херсонесское являются бедность таксономического состава планктонных водорослей, преобладание мелкоклеточных видов, наличие видов (динофлагелляты *Peridinium subsalsum*, криптомонады *Cryptomonas erosa*, *Chroomonas salina*, зелёная водоросль *Chlorella*), не встречающихся в прибрежной зоне моря, и почти круглогодичное массовое развитие *Chlorella*.

Видовая структура фитопланктонных сообществ гиперсолёных озёр восточного и северо-западного Крыма. В Крыму среди исследованных нами озёр к озёрам континентального происхождения относятся Шимаханское, Киркояшское, Марфовское и Ачи.

Шимаханское озеро. Весной и в начале лета в озере доминировали цианобактерии из рода *Gleocapsa* (80–99 % общей биомассы фитопланктона, 54–1730 мг·л⁻¹). В июне 2004 г. субдоминирующими были динофитовые (22 % от общей биомассы). В апреле 2005 г. до 1 % от общей биомассы составляла диатомея *Cyclotella cuspidata*. В августе и в сентябре 2006 г. у берегов в озере отмечено массовое развитие динофлагелляты *Gymnodinium kovalevski* (в августе — субдоминант), диатомеи *Nitzschia tenuirostris* (в сентябре — доминант), *Peridinium sabsalsum* (встречен только в августе, но доминант, составляющий 49 % биомассы), *Cryptomonas erosa* (только в сентябре). В августе 2005 г. в центре озера выявлено 11 видов с суммарной биомассой 54 мг·л⁻¹, основу которой составляли *Peridinium cinctum* (26 мг·л⁻¹), *Dinophyta* sp. (15,5 мг·л⁻¹), *Rhizosolenia* (6 мг·л⁻¹), *Amphidinium klebsii* f. *minus* (2,8 мг·л⁻¹). В декабре того же года суммарная биомасса фитопланктона составляла 108 мг·л⁻¹, доминировали *Rhizosolenia minima* (64 мг·л⁻¹), *Glenodinium* sp. (28 мг·л⁻¹), *Amphidinium rhynchocephalum* (7,4 мг·л⁻¹). Суммарная биомасса в августе 2006 г. равнялась 7,8 мг·л⁻¹, в сентябре — 72 мг·л⁻¹.

Киркояшское озеро. Весной и летом 2005 г. у берегов наблюдалось массовое развитие цианобактерий. В апреле 99,9 % суммарных величин численности (294 млрд кл·л⁻¹) и биомассы (631 мг·л⁻¹) давали виды рода *Gleocapsa*. В августе 95 % суммарной биомассы (259 мг·л⁻¹) приходилось на долю цианобактерии *Anabena* sp., численность которой не превышала 12 %; в это время по численности (105 млрд кл·л⁻¹ и 86 %) доминировала динофлагеллята *Gymnodinium kovalevski*, не превышающая 2 % по биомассе. В центре озера присутствовало 11 видов с суммарной биомассой 137 мг·л⁻¹; доминировали *Hermidinium ucrainicum* (59 мг·л⁻¹), *Anabaena knipowitschii* (33 мг·л⁻¹), *Peridinium* sp. (19 мг·л⁻¹), *Anabaena caspica* (16 мг·л⁻¹). В декабре 2005 г. зарегистрировано 8 видов, суммарная биомасса которых составляла 25 мг·л⁻¹; доминировали *Glenodinium* sp. (14 мг·л⁻¹), *G. alpestre* (3 мг·л⁻¹), *Euglena* sp. (2 мг·л⁻¹), *Hermidinium ucrainicum* (1,5 мг·л⁻¹). В августе 2004 г. доминировали зелёная водоросль *Carteria* sp. (55 % биомассы) и цианобактерия *Gleocapsa* sp. (30 % биомассы).

Марфовское озеро. В апреле 2004 и 2005 гг. в планктоне наблюдалось массовое развитие цианобактерии *Gleocapsa* sp. В апреле 2004 г. она составляла 99 % суммарной биомассы фитопланктона в озере — 2850 мг·л⁻¹, в апреле 2005 г. более 90 % суммарной биомассы — 1806 мг·л⁻¹. В августе 2005 г. в планктоне у берегов по численности (1372 млрд кл·л⁻¹) и биомассе (1294 мг·л⁻¹) доминировала динофлагеллята *Gymnodinium kovalevski* (до 90 %), присутствовали также *Dunaliella salina* (126 мг·л⁻¹), *Trachelomonas* sp. (6 мг·л⁻¹), *Gleocapsa minor* (0,02 мг·л⁻¹), *Merismopedia* sp. (0,006 мг·л⁻¹). В декабре 2005 г. в фитопланктоне отмечено 4 вида с суммарной биомассой около 200 мг·л⁻¹, доминировали *D. salina* (70 мг·л⁻¹), *Chlamidomonas angulosa* (65 мг·л⁻¹) и цисты *Chlamidomonas* (20 мг·л⁻¹). Присутствовали также *Clorella vulgaris* и *Merismopedia* sp. В сентябре 2006 г. в озере при солёности 480–510 ‰ обнаружены только цисты *Dunaliella* и *Chlamidomonas*.

Озеро Ачи. В сентябре 2006 г. по численности (2187 млрд кл·л⁻¹, 99,9 %) и биомассе (292 мг·л⁻¹, 98 %) доминировала цианобактерия *Gleocapsa* sp.

К озёрам морского происхождения среди исследованных нами относятся Тобечикское, Кояшское и Бакальское.

Тобечикское озеро. В августе 2004 г. 78 % суммарной численности (6 млрд кл. \cdot л⁻¹) составляли мелкие диатомовые водоросли, а 99 % суммарной биомассы (84 мг \cdot л⁻¹) давала цианобактерия *Gleocapsa* sp. В апреле 2005 г. при суммарной биомассе 3,5 мг \cdot л⁻¹ доминировали динофитовые водоросли, а субдоминирующим видом была *Gleocapsa* sp. В августе 2005 г. суммарная биомасса фитопланктона была низкой из-за чрезвычайно интенсивного развития кладофоровых матов (6 видов с биомассой 4 мг \cdot л⁻¹); доминировали *Peridinium* sp. (1,5 мг \cdot л⁻¹), *Clorella vulgaris* (1 мг \cdot л⁻¹), *Gleocapsa minor* (0,6 мг \cdot л⁻¹), *Microcystis salina* (0,5 мг \cdot л⁻¹). В декабре 2005 г. суммарная биомасса оставалась низкой (6 видов с биомассой 6 мг \cdot л⁻¹), доминировали: *Rhizosolenia minima* (3 мг \cdot л⁻¹), *Peridinium* sp. (2 мг \cdot л⁻¹), *Amphidinium rhynchocephalum* (0,6 мг \cdot л⁻¹), *Clorella* sp. (0,2 мг \cdot л⁻¹).

Кояшское озеро. В августе 2004 г. суммарная биомасса фитопланктона в разных частях озера изменялась в пределах 0,4–6,3 мг \cdot л⁻¹, что было связано с различиями в солёности. По численности в планктоне преобладали цианобактерии рода *Gleocapsa* и цисты динофитовых водорослей, а 85 % биомассы создавали цисты. В августе 2005 г. у берегов, вероятно, из-за очень высокой солёности, в планктоне обнаружены только цисты динофитовых водорослей. В менее солёной части озера доминировали вегетативные клетки динофлагелляты *Glenodinium paulium*. Биомасса цист и живых клеток в это время колебалась в пределах 0,3–5,5 мг \cdot л⁻¹. В центре озера фитопланктон был представлен 8 видами с суммарной биомассой 8–15 мг \cdot л⁻¹; доминировали *Chlamidomonas angulosa* (2,5–6 мг \cdot л⁻¹), *Dunaliella salina* (3–3,5 мг \cdot л⁻¹), *Microcystis salina* (0,8–2 мг \cdot л⁻¹). Массовыми были также *Chlamidomonas noctigama* и *C. snowiae* (суммарно 1–3 мг \cdot л⁻¹). В декабре 2005 г. 8 видов создавали суммарную биомассу 24 мг \cdot л⁻¹, доминировали *Chlamidomonas angulosa* (13 мг \cdot л⁻¹), *Dunaliella salina* (6 мг \cdot л⁻¹) и *Peridinium* sp. (2,3 мг \cdot л⁻¹).

Бакальское озеро. В августе 2000 г. более половины суммарной биомассы (1054 мг \cdot л⁻¹) составляла зелёная водоросль *Dunaliella salina*, 15 % — цианобактерии и 5 % — динофлагеллята *Gymnodinium* sp. В августе 2004 г. у берегов озера доминировала цианобактерия *Gleocapsa* sp., с пространственно неоднородным распределением биомассы, которая изменялась в пределах 278–1182 мг \cdot л⁻¹. В планктоне озера на всех станциях в большом количестве присутствовали мельчайшие донные диатомовые водоросли, не вносящие заметного вклада в суммарную биомассу.

В центре озера картина была иной: 99 % суммарной биомассы (275 мг \cdot л⁻¹) составляла динофлагеллята *Gymnodinium kovalevski*. В августе 2005 г. наблюдалось максимальное снижение солёности озера за счёт постоянного поступления воды из моря в результате перехлёста волн, и биомасса фитопланктона у берегов была значительно ниже — 286–491 мг \cdot л⁻¹. Пространственная неоднородность в видовой структуре проявилась в том, что в одних частях озера доминировали мелкие цианобактерии (75 % от общей биомассы) и зелёная водоросль *Dunaliella salina* (25 %), а в других 97 % биомассы приходилось на долю крупноклеточной динофлагелляты *Peridinium sabsalsum*.

В центральной части озера суммарная численность 6 видов достигала приблизительно 340–345 тыс. кл. \cdot л⁻¹, при биомассе до 160 мг \cdot л⁻¹. Около трети биомассы давала *Chroomonas acuta*, чуть меньше — *Chlorella vulgaris*, а *Gleocapsa minor* и *G. vacuolata* совместно создавали около 25 % общей биомассы. В апреле 2005 г. 99 % суммарной численности давала *C. vulgaris*, а 81 % общей биомассы (3,2 мг \cdot л⁻¹) — цисты динофитовых водорослей.

Суммируя результаты, можно сказать о довольно высокой вариабельности структурных и количественных характеристик фитопланктона в гиперсолёных озёрах Крыма. За исключением наиболее солёного Кояшского озера, все остальные характеризуются довольно высокой численностью и биомассой фитопланктона. Для всех гиперсолёных озёр Крыма характерны бедность таксономического состава планктонных водорослей, преобладание мелкоклеточных видов, наличие нехарактерных для моря видов: динофлагеллят *Peridinium subsalsum*, криптонад *Cryptomonas erosa*, *Chroomonas salina* и зелёной водоросли *Chlorella vulgaris*. Следует отметить, что интенсивное продолжительное цветение *C. vulgaris* в гиперсолёных озёрах (при солёностях до 100–120 г \cdot л⁻¹) — довольно распространённое явление, в частности в гиперсолёных озёрах Внутренней Монголии (Китай) (Шадрин, неопубл. данные). Крымские озёра — континентального происхождения и характеризуются доминированием в планктоне цианобактерий и субдоминированием динофитовых, диатомовых, криптонад и зелёных водорослей. В озёрах морского происхождения цианобактерии, за редким исключением, занимают субдоминирующее положение.

5.3 Донные цианобактерии гиперсолёных озёр Крыма

Цианобактерии распространены на Земле повсеместно, а уникальный комплекс метаболических процессов, которым они обладают, позволяет им существовать в разнообразных экологических условиях, населяя не только «обычные», но и экстремальные местообитания (Кондратьева, 2001), к которым относят термальные источники, содовые озёра, гиперсолёные озёра и др.

Донные цианобактерии гиперсолёных озёр — это бентосные микроорганизмы, для которых естественным является образование плёнок и обрастаний на дне, на камнях, под слоем соли, а также цианобактериальных слоистых сообществ, часто совместно с водорослями и высшими растениями.

Цианобактериальные маты являются очень древней формой жизни на Земле (Семихатов и др., 1999; Cohen, Gurevitz, 1993). Достоверные находки цианобактерий известны в позднем архее около 2,5 млрд лет (Сергеев, 2003). В настоящее время нет сомнений в том, что в раннем протерозое обитали цианобактериальные сообщества, практически не отличающиеся от современных (Бактериальная палеонтология, 2002; Заварзин, 1993, Миходюк и др., 2005, Омарова и др., 2006).

Изучение деятельности цианобактерий в микробных сообществах, выяснение их роли в трансформации современных газовых эксгаляций, изучение процессов литификации цианобактерий и цианобактериальных сообществ экстремальных местообитаний позволит получить представление об их деятельности в геологическом прошлом планеты, а сопоставление современных цианобактериальных матов с геологической летописью строматолитов

даёт основания для реконструкции биосферы прошлого (Герасименко, Орлеанский, 2004).

Современная систематика цианобактерий. В XIX в. и на большем протяжении XX в. вся система цианобактерий строилась по морфологическим признакам, поскольку морфологически эти организмы представляют собой весьма разнообразную группу (Голлербах и др., 1953; Кондратьева, 1968; Desikachary, 1979). Среди них встречаются и одноклеточные (колониальные и одиночные), и нитчатые формы, и даже формы с очень сложной морфологией, например с истинным ветвлением и клеточной дифференциацией. Учитывая довольно крупные для прокариот размеры и способность к оксигенному фотосинтезу, становится понятным, почему долгое время они изучались и до сих пор изучаются альгологами как сине-зелёные водоросли.

Однако при развитии современных биохимических и физиологических методов изучения сообществ в культурах и ультраструктурного исследования сверхтонких срезов морфологические критерии стали отходить на второй план (Bergey's Manual..., 2001). Таким образом, возник «конфликт систематического положения», а вопрос о таксономической принадлежности и, соответственно, методах изучения этой группы организмов долгое время оставался предметом дискуссий.

Не втягиваясь в эту дискуссию, отметим лишь некоторые основные аргументы различных сторон. Отстаивая ботаническую сущность цианофитов, Н. В. Кондратьева (1989) отстаивает вредность их включения в номенклатуру бактерий, в частности, и потому, что современная номенклатура бактерий — это кодекс номенклатуры культивируемых бактерий. А. В. Пиневиц (1999) отмечает, что генотипически и фенотипически бактерии в культуре и природе могут сильно различаться. Использование бактериологических методов культивирования и классификации для цианобактерий, таким образом, неприемлемо, т. к. из-за сильной морфологической изменчивости количество морфотипов коллекционных штаммов цианобактерий значительно меньше, чем в природных условиях (Громов и др., 1993).

Анализ всех различий и сходств цианобактерий с эубактериями, археями, эукариотами привел ряд авторов к выводу о необходимости выделения четвёртого доминиона клеточных организмов. В. Д. Костяев (2001) предлагает назвать его *Archaeoanoalgae*. Будет это подтверждено и признано научным сообществом или нет, покажет будущее.

В то же время спор о таксономическом статусе цианобактерий можно считать решённым: они составляют единую филогенетическую ветвь в пределах домена *Bacteria* (*Eubacteria*), а, по данным анализа сиквенсов 16S рРНК, эта ветвь наиболее близка к грамположительным бактериям (Bergey's Manual..., 2001). Вместе с тем длительное изучение цианобактерий в рамках альгологии и не столь долгое их изучение в качестве объектов микробиологии привели к тому, что официально они подчинены одновременно ботаническому и бактериальному кодексам номенклатуры (см. табл. 5 Приложения) и имеют двойное название — сине-зелёные водоросли и цианобактерии (Кондратьева, 2001; Костяев, 2001). К тому же многие цианобактерии обладают достаточно сложной морфологией, и к значительной части ныне живущих видов, безусловно, приемлемы морфологические критерии, а к ископаемым цианофитам применим только морфологический подход (Сергеев, 2003). Поэтому даже в настоящее время многие авторы используют морфологические

критерии определения видов цианобактерий либо как основной метод (Rejmánková, Komárková, 2000; Sompong et al., 2005), либо вместе с молекулярно-биологическими методами, например, анализом 16S рРНК (Garcia-Pichel et al., 1998; Norris et al., 2002; Nübel et al., 1999; Wood et al., 2002), фингерпринтингом ДНК (Teaumroong et al., 2002). Отмечается, что эти методы дают сходные и сопоставимые результаты (Norris et al., 2002; Nübel et al., 1999) и принимать во внимание нужно как фенотипические, так и генетические характеристики (Teaumroong et al., 2002).

Общая характеристика цианобактерий. Цианобактерии — фотоавтотрофы, что подразумевает наличие сочетания двух процессов — энергетического светозависимого метаболизма и конструктивного первичнопродуктивного метаболизма (Пиневиц, Аверина, 2002). Для цианобактерий основной и наиболее важной является кислородная фототрофия, при которой в результате использования воды как донора электронов в качестве побочного продукта образуется кислород. Но они способны и к анакисгенной («сероводородной») фототрофии, а также в некоторой степени — к гетеротрофному росту (Smith, 1983), что для бентосных форм (в микробных матах, например) диктуется суточными ритмами (сменой дня и ночи, окислительных условий на восстановительные).

Кислородная фототрофия является основной характеристикой цианобактерий, отличающей их от других прокариот и обеспечивающей высокие значения первичной продукции различных цианобактериальных сообществ (табл. 23). Кислородный фотосинтез требует присутствия двух фотосистем (ФС I и ФС II). Цианобактерии содержат хлорофилл *a* в реакционных центрах обеих фотосистем, но ФС I содержит в 2–3 раза больше молекул хлорофилла *a*. Этот хлорофилл может также участвовать в сборе света, но фикобилипротеины являются гораздо более важными пигментами в качестве светособирающей антенны (Stal, 2000). Они обуславливают поглощение света клетками в области 500–660 нм, а хлорофилл *a* — в области 680–683 (в целых клетках). Характерным пигментом цианобактерий является также β -каротин, содержание которого может достигать 50 % от всех каротиноидов клетки (Кондратьева, 1996).

Некоторые цианобактерии в условиях относительно высокого содержания сульфида в среде (3 мМ) способны переключаться с кислородного на анакисгенный фотосинтез бактериального типа (Waterbury, 1993), что имеет значение в условиях цианобактериального мата: из-за светозависимости химических микроградиентов цианобактериальный мат оказывается ночью в полностью анакисгенных условиях и остаётся в таковых в раннеутренние часы и, таким образом, оказывается в условиях повышающейся концентрации H_2S при нейтральных значениях рН. Цианобактерии могут приспосабливаться к ежедневным колебаниям кислорода и сульфида двумя способами: либо мигрируя вертикально по мату и, таким образом, избегая токсичных концентраций H_2S , либо, приспосабливаясь, фотосинтезировать в присутствии сульфида (Cohen, Gurevitz, 1993).

Фотоассимиляция разными цианобактериями углекислоты связана с функционированием в основном рибулозобисфосфатного цикла, ключевым ферментом которого является рибулозобисфосфаткарбоксилаза (Рубиско), значительная часть которой в клетках локализуется в особых структурах — карбоксисомах (Кондратьева, 1996).

Табл. 23 Сравнение первичной продуктивности микробных матов с другими экосистемами

Экосистема	Первичная продукция, мгС·м ² ·сут ⁻¹	Источник
Цианобактериальные сообщества:		
Термофильные		
Оханапекосх (горячие источники, Вашингтон)	2200–4200	Bauld, 1981
Дрейксбед (горячие источники, Калифорния)	7000–12000	Bauld, 1981
Система р. Манкьёнг (Манкьеонг, Корея)	300–600	Kim, 1999
Источник Термофильный (Узон, Камчатка)	до 2300	Кальдерные..., 1989
Полярные		
Алгал Лэйк (о-ва Росса, Антарктика)	1910–3630	Bauld, 1981
Шельфовый ледник Ворд Хант (Канада)	27,3–105 мгС·м ² ·ч. ⁻¹	Mueller et al., 2004
Шельфовый ледник Мак Мердо, Антарктида	200–1200	Vincent et al., 2000
Галофильные		
Солар Лэйк (Синай)	5000	Stal, 2000
Хамелин Пул (Шарк Бей)	90–480	Bauld, 1981
Лагуны оз. Сиваш (Крым)	8–380 мгС·м ² ·ч. ⁻¹	Герасименко и др., 1989
Водоёмы Бакальской косы	12–353 мгС·м ² ·ч. ⁻¹	наши исследования
Алкалофильные		
Щелочные термальные источники Бурятии*	до 152,1 мгС·м ² ·ч. ⁻¹	Намсараев и др., 2003
Море и океан		
Средиземное море	60–500	Stal, 2000
Береговые апвеллинги	1000–4000	Stal, 2000
Океан	< 100	Stal, 2000
Озёра		
Олиготрофные озёра	40–80	Stal, 2000
Евтрофные озёра	300–3000	Stal, 2000
Гипертрофные озёра	2000–5000	Stal, 2000
Леса		
Мангровые леса	5600	Stal, 2000
Влажные тропические леса	6000	Stal, 2000

* источники Гаргинский, Уринский, Аллинский, Сеюйский, Большереченск

В ночное время, когда могут возникать аноксигенные условия (например, в цианобактериальных матах), цианобактерии должны получать энергию хемотрофным путём. В качестве основного запасного вещества на свету они накапливают полиглюкозу (гликоген). Ночью при отсутствии кислорода она используется на дыхание, и тогда цианобактерии вынуждены переходить на энергетически менее выгодное брожение (Stal, 2000) или на анаэробное дыхание (Дубинин, Герасименко, 1993).

Цианобактериям присущи разные типы брожения: гомоацетатное

(разные виды *Anabaena*, *Nostoc*, *Oscillatoria limosa*), смешанное (*Cyanothece*, *Microcoleus chthonoplastes*, *Spirulina platensis*), гомоферментативное (*Oscillatoria limnetica*) и гетероферментативное (*Oscillatoria limosa*) молочнокислое. Продуктами этих брожений являются CO_2 , H_2 , лактат, ацетат, формиат, этанол (Stal, 2000; Stal, Moezelaar, 1997). Причём все необходимые ферменты синтезируются конститутивно (Moezelaar, Stal, 1994).

Таким образом, способность цианобактерий гибко менять свой метаболизм в зависимости от внешних условий даёт им возможность эффективно использовать весь световой день для фотосинтетического преобразования солнечной энергии и удачно переживать неблагоприятные периоды времени.

Важно отметить, что для цианобактерий доказано существование циркадных ритмов (Johnson, Golden, 1999), примером которых может служить контроль чередования азотфиксации и фотосинтеза у одноклеточных и негетероцистных нитчатых цианобактерий. Регуляция происходит на уровне генной экспрессии.

Цианобактерии используют различные источники азота: аммиак может поступать в клетки путём пассивной диффузии, аммоний (протонированная форма — NH_4^+) — с помощью специальной системы транспорта. Источниками азота могут служить также аминокислоты (аргинин, аспарагин, пролин, глутамин и ряд других) (например, для *Synechococcus elongatus*). Важными источниками азота являются нитраты и нитриты, восстанавливаемые клетками до аммония. Многие цианобактерии способны фиксировать атмосферный азот, что обусловлено наличием у них нитрогеназы (Кондратьева, 1996; Stal, 2000). Нитрогеназа очень чувствительна к молекулярному кислороду, по этой причине не все цианобактерии способны к азотфиксации в аэробных условиях. Цианобактерий, способных фиксировать азот, можно разделить на три группы: (1) гетероцистные цианобактерии (нитчатые формы со специальными дифференцированными клетками — гетероцистами, которые утратили способность к оксигенному фотосинтезу и приобрели толстую клеточную стенку, ограничивающую проникновение кислорода; у таких цианобактерий сайтами азотфиксации являются гетероцисты); (2) нитчатые и одноклеточные цианобактерии, у которых нет клеточной дифференцировки (они способны фиксировать азот только в анаэробных условиях, когда не идёт оксигенный фотосинтез); (3) нитчатые и одноклеточные негетероцистные цианобактерии, способные фиксировать азот в аэробных условиях; к ним относятся малоизученные представители *Oscillatoria*, *Lyngbya*, *Symploca* (Stal, 2000).

Часть нитчатых цианобактерий (*Oscillatoria*, *Spirulina*, *Microcoleus* и др.) способна к скользящему движению по твёрдой поверхности. У цианобактерий можно выявить три типа подвижности в ответ на воздействие света: фототаксис, фотокинез и фотофобный ответ. Хемотаксисом можно объяснить движения цианобактерий в темноте, но и на свету он может иметь значение. Фототаксис может быть либо положительным, если организм движется к свету, либо отрицательным, если от света. Фотокинез — термин, обозначающий увеличение скорости движения с увеличением интенсивности света, что происходит за счёт большего притока энергии. Известен только положительный фотокинез. Фотофобный ответ — это изменение направления движения в ответ на изменение интенсивности света. Известны понижающий и повышающий ответы. Первый вызывает накопление организмов на свету, второй

может приводить к накоплению организмов в затемнённых участках при высоких интенсивностях света (Ramsing, Prufert-Bebout, 1994; Stal, 2000).

Присутствие и доминирование цианобактерий в разнообразных местообитаниях обусловлено некоторыми общими и частными характеристиками отдельных видов. Многие виды могут существовать в широком диапазоне изменений условий окружающей среды, включая экстремальные, где обычно нет эукариотических водорослей (Bergey's Manual..., 2001).

Отношение цианобактерий к солёности среды. По отношению к солёности микроорганизмы подразделяют на: (1) пресноводные организмы, в том числе обитатели ультрапресных вод, развиваются в среде с содержанием солей $< 0,01$ % и обычно чувствительны к 3 % концентрации NaCl; (2) галотолерантные организмы выдерживают более высокие концентрации и часто обитают в местах с меняющейся солёностью; (3) для морских бактерий оптимум солёности — примерно 3,5 % (как правило, интервал солёности уже — 2,5–5 % NaCl); (4) умеренные галофилы растут в диапазоне солёности 5–15 %; (5) экстремальные галофилы развиваются при концентрации NaCl от 12–15 % до насыщенных растворов соли — 30 % (Экология микроорганизмов, 2004).

Наиболее галофильные цианобактерии обнаружены среди представителей рода *Cyanothece*. Оптимальная концентрация NaCl для роста *Aphanothece halophytica* — примерно 10 % (Кондратьева, 1996). Для *Microcoleus chthonoplastes*, типичного представителя галофильных матов, показана оптимальная для фиксации $^{14}\text{CO}_2$ и выделения кислорода концентрация соли — 15 %, но оптимум роста находится всё же в области 3 % (Дубинин и др., 1992). Максимальная концентрация NaCl, при которой отмечен рост цианобактерий в природных условиях, по одним данным — 18 %, по другим — 25 % (Кондратьева, 1996).

Микроорганизмы в местообитаниях с высокой солёностью подвержены особым стрессовым факторам, таким как ионная сила и ионный состав. При изменении солёности клеточная мембрана, как первичный барьер, претерпевает адаптивные изменения. Основное воздействие повышающейся солёности на липидный состав мембраны выражается в увеличении относительного количества анионных липидов (часто фосфатидилглицерола и/или гликолипидов), близких к цвиттер-ионным липидам (Galinski, Trüper, 1994).

Ещё одним важным фактором, присутствующим в таких местообитаниях, является осмотический стресс. Галофильные и галотолерантные микроорганизмы выработали две основные стратегии осмоадаптации:

(1) осмотическое равновесие достигается путём выравнивания концентрации Na^+ и Cl^- внутри цитоплазмы и концентрации соли в окружающей среде (ионы K^+ внутри клетки вносят относительно низкий вклад в достижение осмотического баланса); этот путь требует значительных физиологических изменений для приспособления всех метаболических процессов к высокой солёности (солеустойчивые ферменты и компоненты клетки) и характерен, например, для ацетогенных бактерий (Деткова, 2003);

(2) удаление солей из клетки и их замена на органические осморегуляторные вещества; преимущество осмолитов является возможность более гибкого приспособления в широком диапазоне солёностей при сохранении нормальных, чувствительных к солям ферментов; при этом эти вещества должны быть низкомолекулярными, не вымываться из клетки через мембрану, противостоять обычному метаболизму и быть совместимыми с обменом клетки, поддаваться механизму, регулирующему концентрацию в соответ-

вии с меняющейся солёностью среды (Жилина, Заварзин, 1991; Кевбрин и др., 1991; Galinski, Trüper, 1994; Oren, 2002).

Высокие концентрации неорганических ионов несовместимы с метаболизмом цианобактерий и ингибируют активность ферментов (Stal, 2000). Цианобактерии используют второй механизм, причём в качестве осмопротекторов чаще используют трегалозу или гетерозиды (например, гликозилглицерол). Цианобактерии, обитающие в гиперсолёных условиях, могут накапливать глицил-бетаин (Galinski, Trüper, 1994; Stal, 2000). Концентрация сахаров редко превосходит 500 мМ, но у *M. chthonoplastes* при предельной концентрации солей может достигать 30 % от веса клетки (Заварзин, 2003).

В солёных водоёмах отмечено влияние солёности на продуктивность цианобактериальных сообществ, например, в оз. Сторра, лагунах Багамских о-вов (Pinckney et al., 1995).

Донные цианобактерии гиперсолёных озёр Крыма. Гиперсолёные озёра распространены, в основном, в аридных и субаридных регионах, а в некоторых областях они являются доминирующими водными средами обитания. Они весьма интересны, поскольку представляют собой естественные экстремальные местообитания с высокими сезонными и ежедневными колебаниями различных физико-химических параметров: солёности, рН, температуры. Такие озёра представляют уникальные среды обитания для экстремофильных галофильных организмов (Zahran, 1997).

Несмотря на важную экологическую роль, донные цианобактерии в гиперсолёных озёрах Крыма почти не изучались. Исключение составляют лишь многолетние исследования цианобактериальных матов лагун Сиваша (Венецкая, Герасименко, 1988, Герасименко и др., 1992).

В 2000–2006 гг. авторы проводили систематическое изучение донных цианобактерий в различных солёных озёрах Крыма.

Определение видового состава цианобактерий проводилось на живых и фиксированных экземплярах под световым микроскопом при увеличениях в 300–800 раз. В полевых условиях использовался микроскоп МБИ-4, в лаборатории — “NU2 Carl Zeiss Jena”. Определение размеров микроорганизмов производилось с помощью окуляр-микрометра. Идентификацию цианобактерий до вида проводили по классическим определителям (Голлербах и др., 1959; Desikachary, 1979). Критериями определения служили различные морфологические признаки: многоклеточное/одноклеточное строение, форма и размеры клеток, наличие/отсутствие слизи и чехла, его внешний вид (плотный, расплывающийся), наличие/отсутствие перегородок между клетками, форма конечных клеток и нитей и др.

В результате исследований выявлено 84 вида донных цианобактерий (табл. 6 Приложения, рис. 39). Заметим, что видовая структура цианобактерий в одни и те же периоды в разных озёрах сильно различалась (табл. 24). Очень сильно выражена и многолетняя изменчивость списка видов в каждом из озёр. Даже наиболее массовые и часто встречающиеся в каком-либо году виды могут вообще не встретиться в следующем. Так, из 27 видов, отмеченных в озёрах Бакальской косы в 2004 г., только 11 % встречено в 2005 и 2006 гг., хотя солёность в эти годы в озере очень мало менялась. Лишь 18,5 % из списка видов 2004 года отмечены или в 2005 г., или в 2006 г. Из общего числа видов цианобактерий (36), отмеченных здесь, только 8 % видов встречались в летние периоды всех трёх лет, 75 % от суммы видов были отмечены

только в каком-либо одном году. Сравнение списков видов 2000–2001 (более солёных) и 2004 гг. показало, что только 6 % из них — общие для сравниваемых лет. В 2002 г. видовой состав был наиболее бедным, резко отличавшимся от выявленного в остальные годы. Из-за незначительного количества проб, отобранных в тот год, более детально его специфика не обсуждается.

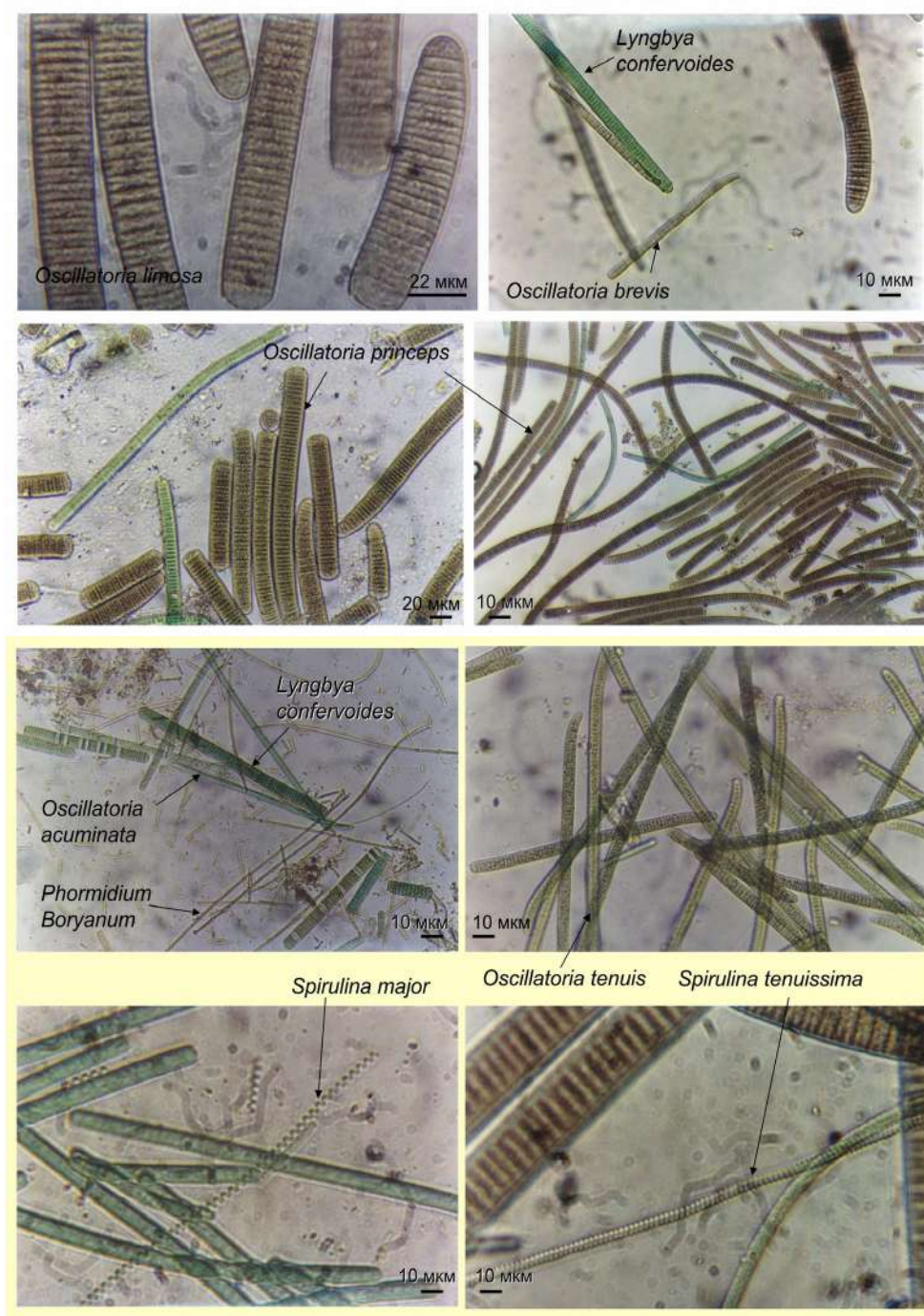


Рис. 39 Представители донных цианобактерий гиперсолёных озёр Крыма

В наиболее солёном из изученных озёр, Кояшском, выявлено 22 вида донных цианобактерий, только 1 вид отмечен в летние периоды всех трёх лет (2004–2006 гг.). Заметим, что с увеличением общей солёности разнообразие видов уменьшается. Так, в оз. Кояшском большинство видов цианобактерий обнаружено в небольших лужицах у самого берега, где имеется подток менее солёных грунтовых вод. При предельных солёностях (вплоть до насыщения) наблюдается развитие лишь немногих видов. Наиболее интересными из них являются представители родов *Synechococcus* и *Synechocystis*, развивающиеся под слоем соли.

Столь значительные межгодовые различия в видовой структуре донных цианобактерий в одном озере невольно ставят вопрос об их причинах. Вроде бы, ответ очевиден: причина — в изменениях факторов внешней среды, прежде всего, солёности. Однако резко различаются по спискам видов и годы с одинаковой солёностью, да и в озёрах, расположенных рядом и со сходными значениями абиотических факторов, в один и тот же период видовое разнообразие сильно варьирует. И, наконец: почему меняется не соотношение видов в разные годы, а список встреченных видов, где сохраняются и откуда поступают не проявленные, «спящие» виды? В общем виде ответ известен: «спящие» виды находятся в банках покоящихся стадий в донных осадках и атмосфере. В 2004 г. один из авторов (Н. Ш.) имел возможность отобрать пробы в гиперсолёных прудах юга Индии. Определив видовой состав цианобактерий в этих пробах и сравнив результаты со списком видов, выявленных к тому времени в гиперсолёных озёрах Крыма, нашли, что 36 % видов — общие (Шадрин и др., 2005). Космополитизм видов-экстремофилов широко известен. Однако, задавшись вопросом, чем в данном случае он обусловлен — древностью таксона или наличием дальних атмосферных переносов, — авторы склонились в пользу второго. Гиперсолёные водоёмы Крыма часто частично (а некоторые из них — даже полностью) пересыхают. Высохшие плёнки и маты механически разрушаются, тем самым давая ветру возможность «подхватить» и перенести куда-либо покоящиеся стадии «заснувших» видов.

Вероятной причиной такой неповторяемости встреченных видов может быть и то, что в исследованных нами озёрах не наблюдалось развития многолетних сообществ, аналогичных таковым Арабатской стрелки, где изучение послойной структуры цианобактериальных галофильных матов в разные времена года показало (при различной солёности), что микрофлора мата имеет постоянный состав, а меняется лишь численное соотношение первичных продуцентов органического вещества. Соответственно, происходит замена доминирующих форм (Венецкая, Герасименко, 1988). Так, при солёности 5 % доминировали *Lyngbya aestuarii*, *Spirulina* sp., *Oscillatoria* sp., что, возможно, связано с их способностью к азотфиксации; при 15 % — *M. chthonoplastes*; при 15–20 (30) % — *Aphanothece salina* и пурпурные бактерии; выше 30 % — зелёная водоросль *Dunaliella salina*. Следует также отметить, что в августе 2006 г. из-за продолжительного общего распреснения Сиваша и его лагун, а также изменения режима ветров, не развивались цианобактериальные сообщества, наблюдавшиеся здесь ранее. В планктоне в массовом количестве развивались представители *Synechococcus* sp., из-за чего вода имела зелёный цвет.

Табл. 24 Виды цианобактерий, обнаруженные в 2004–2006 гг. в озёрах Крыма

Виды Cyanobacteria ↓	Озёра →	К*	КК	М	Ш	Т	Б
<i>Synechococcus elongates</i>		05, 06					05, 06
<i>S. cedrorum</i>		06**					
<i>Synechocystis</i> sp.					05		04
<i>Microcystis salina</i>		05**					04
<i>Aphanothece stagnina</i>							06
<i>Oscillatoria margeritifera</i>		04					
<i>O. curviceps</i>						05	04
<i>O. major</i>			05			06	
<i>O. terebriformis</i>			05	06	05		06
<i>O. tambi</i>		05		04, 06			04
<i>O. mougeotii</i>		05		06			05
<i>O. simplicissima</i>		05		06			04
<i>O. tennis</i>		05		06		06	04, 05, 06
<i>O. brevis</i>		04					04, 06
<i>O. amphibia</i>							06
<i>O. limosa</i>		04				05, 06	04
<i>O. chalybea</i>					04, 05		04
<i>O. attenuata</i>							04
<i>Phormidium autumnale</i>		04					
<i>P. paulsenianum</i>					05		
<i>P. woronochinii</i>					05		04
<i>P. laminosum</i>					05		
<i>P. molle</i>			04				04
<i>P. tenue</i>		05					
<i>P. ambiguum</i>		04					04
<i>P. retzii</i>		04	04				04
<i>P. cincinnatum</i>		04, 05					
<i>P. borianum</i>							04
<i>P. valderiae</i>							04
<i>Lyngbya aestuarii</i>		04					04, 06
<i>L. martensiana</i>							04
<i>L. confervoides</i>			04			05	
<i>L. salina</i>						05	
<i>L. cryptovaginata</i>		05			06		04
<i>L. intermedia</i>							04
<i>L. trunciola</i>							04, 05
<i>L. versicolor</i>							04
<i>L. majuscula</i>							04
<i>Spirulina tenuissima</i>		05			05, 06	04, 05	04, 05, 06
<i>S. meneghiniana</i>					05		
<i>S. subtilissima</i>					05		06
<i>S. major</i>		05			04, 05		04, 05, 06
<i>Spirulina</i> sp.					04, 05		04
<i>Anabaena lemmermanii</i>		05					
<i>A. bergii</i>					05		05
<i>Anabaena</i> sp.		05				05	04, 05
<i>Anabaenopsis elenkinii</i>			05				
<i>Microcoleus chthonoplastes</i>							04

* К — Кояшское; КК — Киркояшское; М — Марфовское; Ш — Шимаханское; Т — Тобечикское; Б — Бакальское.

** — годы обнаружения (2004, 2005, 2006)

Говоря о донных цианобактериях, нельзя не коснуться разнообразия их сообществ в изученных водоёмах Крыма, некоторые из которых подобны существовавшим в докембрии (Бурзин, 1996). Цианобактерии в этих сообществах являются, как правило, основными продуцентами органического вещества и задают пространственную структуру сообщества — мата. В наших исследованиях выявлено несколько типов сообществ, создаваемых с лидирующим участием цианобактерий. В изученных озёрах можно выделить следующие основные типы сообществ (рис. 40).

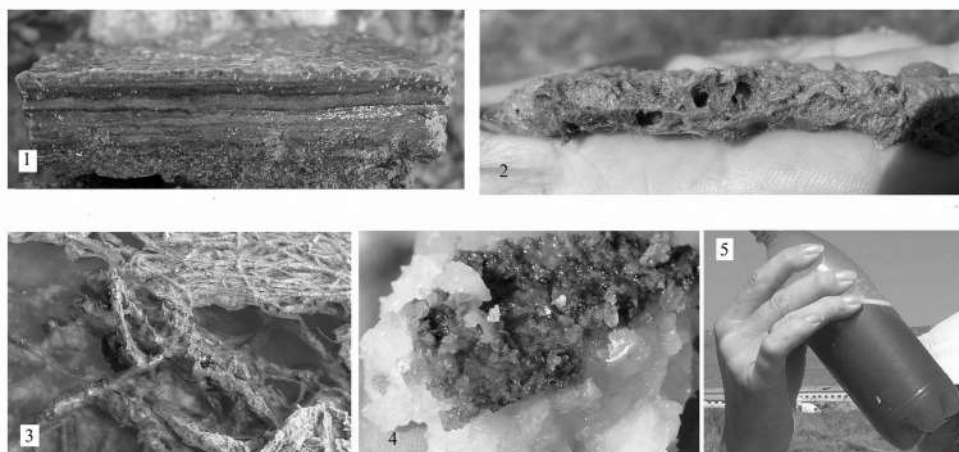


Рис. 40 Различные типы сообществ с цианобактериями: 1 — цианобактериальные маты и биоплёнка; 2 — альгобактериальные маты; 3 — растительно-бактериальные маты; 4 — цианобактерии под солью; 5 — планктонное сообщество

Тонкая циано-бактериальная биоплёнка (1–2 мм), развивается на поверхности донных осадков, чаще всего на небольших глубинах (1–5 см) в эфемерных водоёмах, сопутствующих большим озёрам, а также в заливчиках при озёрах, т. е. в местах, защищённых от «катастрофических» воздействий генерируемых ветром волн. Если такая биоплёнка не разрушается ветро-волновой активностью, то формируется многолетний многослойный мат, подобный строматолитам. Можно выделить несколько морфологических типов: 1) плотные (кожистые), которые, как правило, имеют зелёный цвет (но бывают и другие) и представляют собой сплетение нитчатых цианобактерий; 2) рыхлые, большей частью состоящие из полуразложившейся органики и одноклеточных эукариотических водорослей (нитчатых цианобактерий мало, их нити более короткие); 3) с мозаичной морфологией, когда происходит развитие участков, различных по структуре, цвету, составу цианобактерий в пределах одной плёнки. Встречаются также плёнки, для которых можно проследить пространственное изменение их внешнего вида, например, по направлению от берега к центру водоёма. После всплытия цвет плёнки чаще всего изменяется. Эти факты наводят на мысль, что неоднородная морфология плёнки в водоёме отражает стадии её развития или же различное состояние в зависимости от внешних условий. На поверхности многих биоплёнок можно наблюдать большое количество пузырьков газа (кислорода), что свидетельствует об активном процессе фотосинтеза, идущем в них.

Поскольку подобные водоёмы эфемерны, плёнки часто оказываются

на воздухе и высыхают, но при повторном смачивании развиваются заново. При этом важную роль может играть не только образование новых нитей, но и выползание на поверхность старых. Иными словами, не все цианобактерии переходят в стадии покоя (споры, гормогонии), некоторые могут переживать неблагоприятные условия в активном состоянии.

В более глубоких водоёмах (до 15 см) развиваются слоистые циано- и альго-бактериальные сообщества (маты). Для них характерно наличие трёх зон, чётко различающихся по цвету: зелёной (разных оттенков, вплоть до бурого), розовой и чёрной. Структура сообществ может сильно различаться (Герасименко и др., 1982; Герасименко, Орлеанский, 2004; Миходюк и др., 2005). Во всех типах матов в той или иной степени присутствуют, а в какие-то периоды даже доминируют, аноксигенные фототрофы (пурпурно-розовый слой). В основном это пурпурные бактерии родов *Chromatium* и *Ectothiorhodospira*, часто встречаются *Beggiatoa* — бесцветные серные бактерии.

Альго-бактериальный мат образуется в основном на массивах зелёной нитчатой водоросли кладофоры, на которой, как на каркасе, развиваются слои микроорганизмов (зелёный и пурпурно-розовый). И если цианобактериальные сообщества, как правило, достаточно плотные, кожистые, все слои представляют собой единое целое, то альго-бактериальные (состоящие из нитчатых зелёных водорослей) — рыхлые, часто слои в них разделены слоем воды, в котором могут развиваться другие организмы. Цианобактериальные маты чаще находятся на дне водоёма, на сероводородном иле, но их отдельные участки могут отрываться и всплывать (при этом цвет верхнего слоя часто изменяется: из зелёного становится бурым или серым). В отличие от них рыхлый и толстый водорослевый слой альго-бактериальных сообществ всегда плавает на поверхности водоёма, при этом пурпурный слой расположен либо прямо под ним, либо длинными космами на иле.

Растительно-бактериальный мат образуется с участием водных растений (рупии). Выявлено две разновидности: (1) донный, на проростках рупии; (2) приповерхностный плавающий мат, образующийся на листьях. Эти два типа могут представлять собой стадии развития одного и того же сообщества.

В сухие годы в озёрах Шимаханском, Киркояшском, Марфовском ряд видов цианобактерий образовывал сообщества под слоем соли или в рыхлых обводненных прослойках внутри соли (Шадрин, Найданова, 2002). Наиболее интенсивное развитие цианобактерий под слоем соли отмечено на оз. Кояшском: под белым толстым (1–2 см) слоем соли (галита) находится тонкий (2–3 мм) минеральный слой серого цвета (CaSO_4), на котором и наблюдается развитие цианобактерий в плёночном слое воды, где солёность ниже насыщения (ок. 150–200 ‰). Обязательным элементом всех этих сообществ являются различные гетеротрофные бактерии, включая недавно описанных в крымских озёрах актиномицетов (Омарова и др., 2006).

Сообщества цианобактерий являются одними из основных про-

дуцентов органического вещества в гиперсолёных озёрах Крыма. Первичная продукция различных сообществ, измеренная с помощью радиоактивного углерода, довольно высока — от 12 до 355 мг¹⁴С·м⁻²·ч⁻¹); продуктивность фитопланктона в тех же озёрах в разные сезоны колеблется от 0,09 до 6 мг¹⁴С·л⁻¹ (табл. 25).

Табл. 25 Первичная продукция (¹⁴С) цианобактериальных сообществ в гиперсолёных озёрах Крыма

Характеристика сообществ	Первичная продукция, мгС·м ² ·ч ⁻¹
Плотная зеленая плёнка <i>Microcoleus chthonoplastes</i>	24,6
Плотный донный мат <i>Oscillatoria</i> , <i>Spirulina</i> с одноклеточными эвкариотами	11,9
Плавающий мат с <i>Cladophora</i> и нитчатыми цианобактериями	18,1
Донная коричневая плёнка на илу с <i>Microcystis</i> и <i>Oscillatoriaceae</i>	113,5
Тонкая зеленая плёнка с <i>Microcystis</i>	353,2

Биомасса цианобактерий играет важную роль в формировании чёрных лечебных грязей озёр Крыма. Это отмечено давно (Курнаков и др., 1935), но всё ещё малоизучено. И подобных вопросов, связанных с цианобактериями гиперсолёных озёр Крыма, ещё множество. Находки авторами на Керченском п-ове ископаемых неогеновых строматолитов и онколитов (Герасименко и др., 2005) и их сравнение с современными биоплёнками и матами в озёрах полуострова позволят продвинуться в понимании геологической роли цианобактериальных сообществ.

5.4 Донные диатомовые водоросли гиперсолёных водоёмов Крыма

Донные диатомовые водоросли (Bacillariophyta) играют важную функциональную роль в солёных озёрах Крыма (Ivanova et al, 1994). Они присутствуют в массе часто не только на дне, но и в планктоне, что связано с ресуспензией донных осадков (Бульон и др., 1989). Однако при всей важности этой группы микроводорослей, в солёных озерах Крыма она специально не изучалась.

Материалом для написания раздела послужили результаты комплексных исследований Bacillariophyta, проведённых в различные сезоны в 2000–2002 гг. в наиболее крупных солёных и гиперсолёных озёрах Крыма: Бакальском, Марфовском, Кояшском, Тобечикском, Херсонесском (Неврова, Шадрин, 2005; Voloshko et al., 2003).

Количественный учёт клеток Bacillariophyta и предварительное определение массовых видов выполнены на временных водных препаратах под световым микроскопом Studar-E (Польша) (× 500), в камере Горяева с дальнейшим пересчётом численности и биомассы на 1 м субстрата. Биомасса клеток вычислена с использованием номограмм. Полный таксономический анализ диатомовых проведён на постоянных

препаратах, приготовленных по стандартной методике холодного сжигания в кислотах (Диатомовые водоросли СССР, 1974). При идентификации видов использованы различные определители (Гусятков и др., 1992; Диатомовый анализ, 1950; Прошкина-Лавренко, 1955, 1963; Топачевский, Оксюк, 1960; Hasle, Syvertsen, 1997; Witkowski et al., 2000). Систематическое разнообразие Bacillariophyta приведено по (Round et al., 1990), с последними дополнениями (Разнообразие водорослей Украины, 2000; Bukhtiyarova, 1999; Witkowski et al., 2000).

В указанных озёрах отмечено 68 видов (69, включая внутривидовые таксоны — далее ввт) донных диатомовых водорослей из 3 классов отдела Bacillariophyta (табл. 7 Приложения). Из класса Fragilariophyceae отмечено 6 видов, принадлежащих к 4 семействам и 5 родам, что составляет 8,8 % общего числа обнаруженных видов. Наиболее широко представлен класс Bacillariophyceae — 22 рода, 61 вид (62 ввт), принадлежащие к 9 порядкам и 16 семействам, что составляет 91,2 % от общего числа. По числу обнаруженных видов лидируют порядки Naviculales Bessey — 6 семейств, 8 родов, 22 вида, Bacillariales Hendeу — 1 семейство, 3 рода, 16 видов, Achnanthesales Silva — 2 семейства, 2 рода, 8 видов, Thalassiosiphysales Mann — 1 род, 6 видов, Mastogloiales Mann — 1 род и 3 вида.

Разнообразие на уровне родов наиболее представительных семейств диатомовых отражено в табл. 26.

Табл. 26 Количество видов (В) и родов (Р) наиболее представительных семейств диатомовых из класса Bacillariophyceae

Семейство	Кол-во видов	Кол-во родов	В/Р
Bacillariaceae Ehr.	16	3	5.3
Naviculaceae Kutz.	11	2	5.5
Pleurosigmales Mer.	4	2	2
Catenulaceae Mer.	6	1	6
Cocconeidaceae Kutz.	5	1	5
Achnanthesales Kutz.	3	1	3
Mastogloiales Mer.	3	1	3

Наибольшее число видов, обнаруженных в Bacillariophyceae, принадлежит к родам *Navicula* Borg. (11 видов) и *Nitzschia* Hass. (10). Представители других родов менее разнообразны: *Amphora* Ehr. — 6, *Tryblionella* W. Sm. — 5 видов. Остальные рода представлены 1–3 видами.

По отношению к солёности донные диатомовые водоросли разделены на 7 групп (Гусятков и др., 1992; Прошкина-Лавренко, 1963; Bukhtiyarova, 1999). Доминирующее положение занимают морские, солоноватоводные и морские-солоноватоводные виды. Остальные группы представлены меньшим числом видов (рис. 41).

Наиболее массовые виды диатомовых, активно заселяющие все исследованные биотопы изученных солёных озёр, талломы макрофитов, рыхлые илистые и песчаные грунты принадлежат в основном к космополитам и бореальным формам; по отношению к сапробности — к α - и β -мезосапробам, по отношению к рН — к алкалофилам либо индиф-

ферентам (табл. 27) (Гусяков и др., 1992; Прошкина-Лавренко, 1963; Bukhtiyarova, 1999). Эти виды также широко распространены в местообитаниях с умеренным либо повышенным уровнем антропогенного воздействия (Неврова и др., 2003), т. е. достаточно толерантны к воздействию неблагоприятных условий внешней среды.

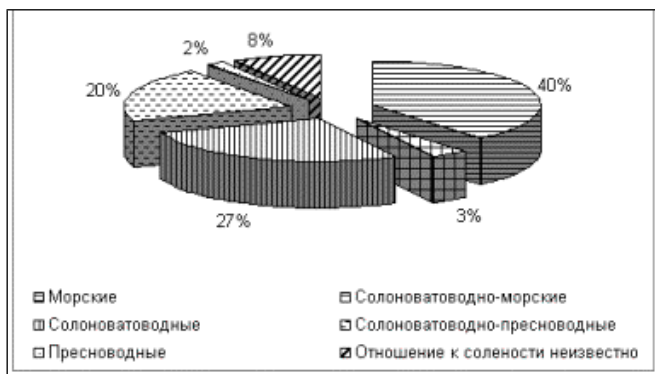


Рис. 41 Состав обнаруженных в солёных озёрах Крыма видов донных диатомовых водорослей по отношению к солёности

В результате исследований в солёных водоёмах Крыма обнаружены 2 вида диатомовых (рис. 42), новых для бассейна Чёрного моря.

Hantzschia petitiана (Grunow) Grunow in Cleve & Möller (Bas.: *Nitzschia petitiана* (Grunow) Grunow in Cleve & Möller) (Диатомовый анализ, 1950: с. 329, табл. 102, рис. 8). Створки линейные, длина 50 мкм, ширина 7 мкм. Килевой край прямой, спинной — выпуклый. Киль эксцентрический, килевых точек 8–9, штрихов 27–30 в 10 мкм. Вид солончатоводный, отмечен в Азовском море (Диатомовый анализ, 1950), в Балтийском море, у побережья Европы, Суматры и Омана (Witkowski et al., 2000), в Бакальском, Марфовском и Херсонесском озёрах Крыма (Неврова, Шадрин, 2005).

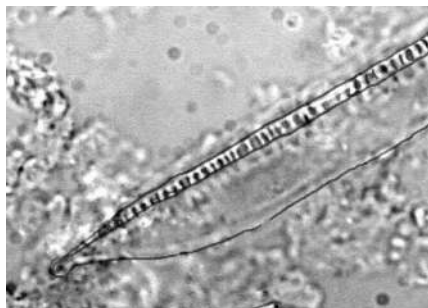


Рис. 42 Новые для бассейна Чёрного моря виды донных диатомовых, обнаруженные в солёных озёрах Крыма:

А — *Hantzschia petitiана* (Grunow) Grunow in Cleve & Möller; Б — *Nitzschia gradifera* Hustedt

Второй вид — *Nitzschia gradifera* Hustedt. (Диатом. анализ, 1950: с. 324, табл. 96, рис. 3а, б). Створки линейно-ланцетные, с клювовидными концами, длина 30–40 мкм, ширина 7–8 мкм. Киль центральный. Килевые точки в виде неравномерно расположенных линейных рёбер, пересекающих створку, 4–5 в 10 мкм. Штрихи нежные, неразличимые. Вид, видимо, солончатоводный. Встречен в солёных

озёрах Хакассии и Тибета (Диатомовый анализ, 1950), в Бакальском и Херсонесском озёрах (Неврова, Шадрин, 2005).

Три вида зарегистрированы в водоёмах черноморского побережья Крыма впервые (рис. 43).

Campylodiscus daemelianus Grunow. (Диатомовый анализ, 1950: с. 364, табл. 111, рис. 3). Створки округло-квадратные, 75–115 мкм в диаметре. Крыло, рёбра и окна выражены слабо. Центральное поле округло-прямоугольное или овальное, с многочисленными грубыми ареолами в радиальных рядах по краям створки, 3–4 в 10 мкм, на середине створки ареолы отсутствуют. По сторонам поля двойные ряды ареол, прерванные гиалиновым кольцом с редкими радиальными штрихами, соединяющими двойные ряды ареол. Вид солоноватоводный. Встречен в Аральском, Азовском, Каспийском и Чёрном морях, на Д. Востоке (Диатомовый анализ, 1950; Прошкина-Лавренко, 1963), в оз. Бакальском (Неврова, Шадрин, 2005).

Navicula reinhardtii (Grun.) Cl. (Диатомовый анализ, 1950: с. 184, табл. 45, рис. 11). Створки эллиптические, концы широко-закруглённые, тупые, длина 35–70 мкм, ширина 14–20 мкм. Штрихи грубые, радиальные, линеолированные, 7–9 в 10 мкм, у центрального узелка длинные штрихи чередуются с короткими. Осевое поле линейное, резко отграниченное, среднее поле поперёк расширенное. Вид пресноводный. Широко распространён на севере Евразии и в Западной Европе (Диатомовый анализ, 1950), отмечен в Одесском и Джарылгачском заливах (Гусяков и др., 1992), в Крыму в Бакальском озере (Неврова, Шадрин, 2005).

Cocconeis kujalnitzkensis Gusl. et Geras. (Гусяков и др., 1992: с. 60, табл. LXXII, рис. 8–17). Створки округлые, длина 5,5–12,5 мкм, ширина 5–12 мкм. Наружная поверхность шовной створки сильно вогнута, по краю с узкой гиалиновой каймой. Форамены ареол округлые, 30–32 ареолы в 10 мкм, в поперечных рядах — 20–24 в 10 мкм. На бесшовной створке форамены ареол удлинены в поперечном направлении, 10–14 в 10 мкм, 20–26 рядов ареол в 10 мкм. Встречен в лиманах северо-западной части Чёрного моря (Гусяков и др., 1992), в Крыму в Бакальском и Херсонесском озёрах (Неврова, Шадрин, 2005).

К группе видов, редких в исследованных районах, относятся: *Glyphodesmis distans* (Greg.) Grunow, *Petroneis humerosa* (Breb.) Stick et Mann, *Achnanthes triconfusa* Van Landingham, *Diploneis chersonensis* (Grun.) Cl., *Amphora inflexa* (Breb.) H. L. Sm. — отмечены в водоёмах Бакальской косы; *Amphora ovalis* Kutz., *Tryblionella navicularis* (Breb. ex Kutz.) Ralfs и *Nitzschia obtusa* W. Sm. — в Тобечикском озёре; *Mastogloia braunii* Grun., *Mastogloia lanceolata* Thw. — в Бакальском и Херсонесском озёрах; *Rhopalodia gibberula* (Ehr.) O. Mull. — в Бакальском и Кояшском озёрах. Заметим, что идентификация последнего вида в световом микроскопе затруднена его сходством с *Rhopalodia musculus* (Kutz.) O. Mull.

Наиболее обычны по частоте встречаемости во всех биотопах: *Achnanthes brevipes* Ag. var. *brevipes*, *Navicula pennata* A. S. var. *pontica* Mer., *Amphora coffeaeformis* (Ag.) Kutz. var. *coffeaeformis*, *Cocconeis euglipta*

Табл. 27 Краткая экологическая характеристика наиболее массовых видов донных диатомовых водорослей, обнаруженных в солёных озёрах Крыма

Вид	Отношение к			Географический элемент флоры	Биотоп
	солёности	pH	сапробности		
<i>Tabularia tabulata</i> (Ag.) Kutz.	МС*	индифферент	α -мезосапроб	космополит	Эпифитон, эпицитон, эпипсаммон
<i>Cocconeis euglipta</i> Ehr.	СП	алкалофил	β -мезосапроб	бореальный	Эпифитон, эпицитон, эпипсаммон
<i>Cocconeis scutellum</i> Ehr. var. <i>scutellum</i>	М	алкалофил	?	бореальный	Эпифитон, эпицитон, эпипсаммон, эпипелон
<i>Navicula salinarum</i> Grun.	С	индифферент	β -мезосапроб	космополит	Эпифитон, эпицитон, эпипсаммон
<i>Navicula ramosissima</i> Ag.	МС	алкалофил	?	бореальный	Эпифитон, эпицитон, эпипсаммон
<i>Mastogloia pumila</i> (Grun.) Cl.	МС	алкалофил	?	бореальный	Эпифитон, эпицитон, эпипелон
<i>Navicula pennata</i> A. S. var. <i>pontica</i> Mer.	С	алкалофил	?	космополит	Эпифитон, эпицитон, эпипсаммон
<i>Cymbella angusta</i> (W. Sm.)	М	алкалофил	олигосапроб	бореальный	Эпифитон, эпицитон, эпипсаммон
<i>Amphora coffeaeformis</i> (Ag.) Kutz.	С	алкалофил	α -мезосапроб	космополит	Эпифитон, эпицитон, эпипсаммон
<i>Achnanthes brevipes</i> Ag. var. <i>brevipes</i>	М	алкалофил	β -мезосапроб	космополит	Эпифитон, эпицитон, эпипсаммон

* МС — морские-солонатоводные, СП — солонатоводно-пресноводные, М — морские, С — солонатоводные

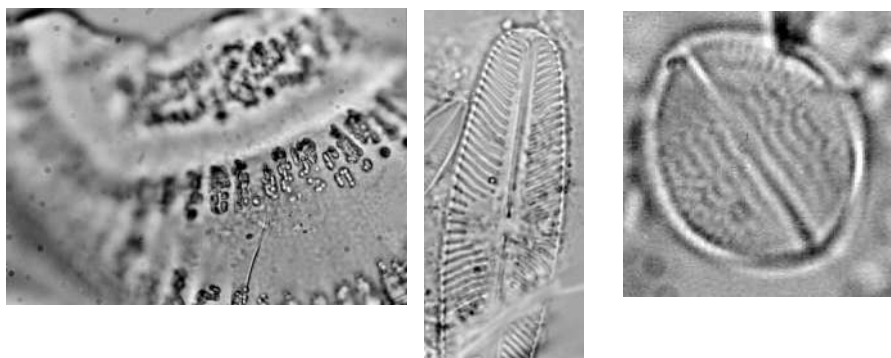


Рис. 43 Новые для Крыма виды донных диатомовых водорослей, обнаруженные в солёных озёрах: А — *Campylodiscus daemelianus* Grunow; Б — *Navicula reinhardtii* (Grunow) Cleve; В — *Cocconeis kujalnitzkensis* Guslyakov et Gerasimuk

Ehr., каждый из которых встречен в пяти водоёмах; *Cocconeis scutellum* Ehr. var. *scutellum*, *Tabularia tabulata* (Ag.) Kutz., *Mastogloia pumila* (Grun.) Cl. и *Amphora* sp. 1 — в четырёх водоёмах каждый.

Наибольшего количественного развития донные диатомовые достигали в весенне-летний период 2000–2001 гг. Максимальные показатели плотности поселения и биомассы 10 самых массовых видов, живущих на талломах *Cladophora* sp. либо в прибрежной зоне солёных озёр: *Tabularia tabulata* (Ag.) Kutz. (оз. Херсонесское, численность $636,0 \times 10^9$ экз. \cdot м⁻², биомасса 636533 мг \cdot м⁻²), *Cocconeis euglipta* Ehr. (оз. Бакальское — $293,3 \times 10^9$ экз. \cdot м⁻², 117333 мг \cdot м⁻²), *C. scutellum* Ehr. var. *scutellum* (оз. Бакальское — $93,6 \times 10^9$ экз. \cdot м⁻², 70200 мг \cdot м⁻²), *Navicula salinarum* Grun. (оз. Бакальское — $107,6 \times 10^9$ экз. \cdot м⁻², 64560 мг \cdot м⁻²), *N. ramosissima* Ag. (оз. Херсонесское — 104×10^9 экз. \cdot м⁻², 3120 мг \cdot м⁻²), *Mastogloia pumila* (Grun.) Cl. (оз. Кояшское — $58,7 \times 10^9$ экз. \cdot м⁻², 52800 мг \cdot м⁻²), *Navicula pennata* A. S. var. *pontica* Mer. (оз. Кояшское — $49,7 \times 10^9$ экз. \cdot м⁻², 34906,7 мг \cdot м⁻²), *Cymbella angusta* (W. Sm.) Cl. (оз. Кояшское — $40,3 \times 10^9$ экз. \cdot м⁻², 50333 мг \cdot м⁻²), *Amphora coffeaeformis* (Ag.) Kutz. var. *coffeaeformis* (оз. Херсонесское — $30,4 \times 10^9$ экз. \cdot м⁻², 12160 мг \cdot м⁻²), *Achnanthes brevipes* Ag. var. *brevipes* (оз. Бакальское — $11,7 \times 10^9$ экз. \cdot м⁻², 234667 мг \cdot м⁻²).

В 2002 г. в озёрах Херсонесском и Бакальском состав ведущего комплекса видов несколько изменился: доминировал *Thalassionema nitzschioides* Grun., не отмеченный в пробах 2000–2001 гг. (Voloshko et al., 2003).

В большинстве изученных водоёмов диатомовые характеризуются массовым развитием, что согласуется с известными данными (Ivanova et al, 1994). Таким образом, доминирующее положение среди одноклеточных микроводорослей в исследованных биотопах солёных озёр занимают представители Bacillariophyta с преимущественно алкалофильной ориентацией (либо индифферентные к pH), относящиеся к бореальной флоре (либо космополитичные) и приуроченные к наиболее часто встречающимся в сублиторали биотопам — эпифитону, эпилитону, эпипелону и эпипсаммону. Эти виды, широко распространённые также и в морских местообитаниях с умеренным либо повышенным уровнем антропогенного воздействия, достаточно толерантны к влиянию неблагоприятных условий внешней среды.

Судя по показателям развития (численность массовых видов достигает $11,7$ – $636,0 \times 10^9$ экз. \cdot м⁻², биомасса — $12,1$ – 636 г \cdot м⁻²), можно предположить, что в первичном продуцировании в солёных и гиперсолёных озерах Крыма, имеющих солёность до 100–120 ‰, донные диатомовые играют важную роль.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Табл. 1 Видовое разнообразие фитопланктона прибрежных вод Крыма

Таксоны	Районы			
	А*	Б	В	Г
1	2	3	4	5
ОТДЕЛ ЦИАНОФЫТА				
Класс Chroococcothyceae				
Порядок Chroococcales				
<i>Gleocapsa</i> (Kutzing) Hollerb				
<i>Gleocapsa</i> sp.	+	+		
<i>Microcystis</i> (Kutzing) Elenkin				
<i>Microcystis</i> sp.	+	+		
<i>Synechocystis</i> Sauv.				
<i>S. aquatilis</i> Sauv.				+
Класс Hormogoniophyceae				
Порядок Oscillatoriales				
<i>Lyngbya</i> Agardh ex Gom.				
<i>L. aestuarii</i> (Mert.) Liebm.				+
<i>L. semiplena</i> (G. Agard) J. Agard				+
<i>Oscillatoria</i> Vauch				
<i>O. corallinae</i> (Kutzing) Gom				+
<i>O. nigro-viridis</i> Thwait				+
<i>Oscillatoria</i> sp.		+	+	+
<i>Spirulina</i> Turpin ex Gom				
<i>Spirulina</i> sp.	+	+	+	
Порядок Nostocales				
<i>Anabena</i> Bory ex Born. et Flah.				
<i>A. flos-aquae</i> (Lyngb.) Brebisson	+	+		+
<i>Nodularia</i> Mert. ex Born. et Flah.				
<i>N. spumigena</i> Mert.		+		+
<i>Nodularia</i> sp.		+		
ОТДЕЛ EUGLENOPHYTA				
Класс Euglenophyceae				
Порядок Euglenales				
<i>Euglena</i> Ehrenberg				
<i>Euglena</i> sp.	+	+	+	
<i>Eutreptia</i> Perty				
<i>E. lanowii</i> Steuer	+	+	+	+
ОТДЕЛ CRYPTOPHYTA				
Класс Cryptomonadophyceae				
Порядок Cryptomonadales				
<i>Cryptomonas</i> Ehrenberg				
<i>C. adriatica</i> Schiller				+
<i>C. erosa</i> Ehrenberg	+	+	+	+
<i>C. flexa</i> Rouchijajnen	+	+	+	+
<i>C. rubra</i> Rouchijajnen				
<i>Cryptomonas</i> sp.	+	+	+	+
<i>Hillea</i> Schiller				
<i>H. fusiformis</i> Schiller	+	+	+	+
<i>Rhodomonas</i> Karsten				
<i>R. baltica</i> Karsten	+	+		

Продолж. табл. 1

1	2	3	4	5
ОТДЕЛ DINOPHYTA				
Класс Diniphyceae				
Порядок Gymnodiniales				
<i>Akashino</i> G. Hansen				
<i>A. sanguinea</i> (Hirasaka) G. Hansen et Moestrup	+	+	+	+
<i>Amphydinium</i> Claparede & Lachmann				
<i>A. acutissimum</i> Schiller		+		+
<i>A. extensum</i> Wulff		+	+	
<i>A. klebsii</i> Kofoid & Swery				+
<i>A. longum</i> Lachmann	+	+	+	+
<i>A. operculatum</i> Claparede & Lachman				+
<i>A. sphaeroides</i> Wulff	+			+
<i>Cochlodinium</i> Schutt				
<i>C. adriaticum</i> Schiller	+	+		+
<i>C. archimedes</i> (Pouchet) Lemmermann	+	+	+	+
<i>C. brandtii</i> Wulff	+	+	+	+
<i>C. citron</i> Kofoid & Swery				+
<i>Gymnodinium</i> Stein				
<i>G. agiliforme</i> Schiller	+	+	+	+
<i>G. arcticum</i> Wulff		+		+
<i>G. kowalevskii</i> Pitzik	+	+	+	+
<i>G. lanskoi</i> Rouchijajnen	+			
<i>G. minor</i> Lebour			+	+
<i>G. najadeum</i> Schiller	+	+	+	+
<i>G. rhomboides</i> Schutt			+	+
<i>G. simplex</i> (Lohmann) Kofoid & Swery				+
<i>G. variabile</i> Herdmann				+
<i>G. wulffii</i> Schiller	+	+	+	+
<i>Gyrodinium</i> Kofoid & Swery				
<i>G. fusiforme</i> Kofoid & Swery	+	+	+	+
<i>G. lacryma</i> (Meunier) Kofoid & (Schutt)	+	+	+	+
<i>G. pinque</i> Swery (Schutt) Kofoid & Swery	+	+	+	+
<i>G. pusilum</i> (Schilling) Kofoid & Swery			+	+
<i>Katodinium</i> Fott				
<i>K. rotundatum</i> (Lachmann) Loeblich III	+	+	+	+
<i>Paulsenella</i> Chatton				
<i>P. chaetoceros</i> (Paulsen) Chatton				+
<i>Polykrykos</i> Butschli				
<i>P. schwartzii</i>	+	+	+	+
<i>Phaeopolykrikos</i> Zimmermann				
<i>P. hartmannii</i> (Zimmermann) Matsuoka & Fukuyo	+	+	+	+
<i>Torodinium</i> Kofoid & Swery				
<i>T. robustum</i> Kofoid & Swery	+	+	+	
Порядок Gonyaulacales				
<i>Cladopixis</i> Stein				
<i>C. bacillifera</i> Schiller	+	+	+	+
<i>C. brachiolata</i> Stein				+
<i>Ceratium</i> Schrank				
<i>C. candelabrum</i> (Schiller) Stein				+
<i>C. falcatum</i> (Kofoid) Jorgensen				+
<i>C. furca</i> (Ehrenberg) Claparede & Lachmann	+	+	+	+
<i>C. furca</i> var. <i>eugrammum</i> (Ehrenberg) Jorgensen	+	+	+	+

Продолж. табл. 1

1	2	3	4	5
<i>C. fusus</i> (Ehrenberg) Dujardin	+	+	+	+
<i>C. hircus</i> Schroder				+
<i>C. inflatum</i> (Kofoid) Jorgensen				+
<i>C. lineatum</i> (Ehrenberg) Cleve	+	+	+	+
<i>C. macroceros</i> (Ehrenberg) Cleve				+
<i>C. minutum</i> Jorgensen	+	+	+	+
<i>C. pentagonum</i> Gourret		+		+
<i>C. pentagonum</i> f. <i>longisetum</i> Gourret				
<i>C. tripos</i> (Muller) Nitzsh	+	+	+	+
<i>Pseliodinium</i> Surnia				
<i>P. vauvanii</i> Surnia	+	+	+	+
<i>Alexandrium</i> Halim				
<i>Alexandrium</i> sp.	+	+	+	
<i>Goniaulax</i> Diesing				
<i>G. diegensis</i> Kofoid	+	+		
<i>G. digitale</i> (Pouchet) Kofoid			+	+
<i>G. gracilis</i> Schiller			+	+
<i>G. grindley</i> Reinecke		+	+	+
<i>G. minina</i> Matzenauer	+	+	+	+
<i>G. orientales</i> Lindemann			+	
<i>G. poligramma</i> Stein	+	+	+	+
<i>G. scrippsae</i> Kofoid				+
<i>G. spinifera</i> (Claparede et Lachmann) Diesing	+	+	+	+
<i>Lingulodinium</i> Dodge				
<i>L. polyedrum</i> (Stein) Dodge	+	+	+	+
<i>Protoceratium</i> Bergh				
<i>P. areolatum</i> Kofoid	+	+	+	+
<i>P. reticulatum</i> (Claparede et Lachmann) Butschli	+	+		
<i>Pyrocystis</i> Murray				
<i>P. elegans</i> Pavillard				+
<i>P. lunula</i> Schutt	+	+	+	
<i>P. noctiluca</i> Muray & Schutt	+	+		+
<i>Pyrophacus</i> Stein				
<i>P. horologicum</i> Stein				+
<i>Peridiniella</i> Kofoid & Michener				
<i>P. catenata</i> (Levander) Balech				+
Порядок Peridinales				
<i>Diplopsalis</i> Stein				
<i>D. lenticula</i> f. <i>lenticula</i> Bergh	+	+	+	+
<i>D. lenticula</i> f. <i>globulus</i> Kisselev	+	+	+	+
<i>Glenodinium</i> Ehrenberg				
<i>G. apiculatum</i> Lachmann				+
<i>G. danicum</i> Paulsen	+	+	+	+
<i>G. foliaceum</i> Stein		+	+	
<i>G. foliaceum</i> Stein var. <i>ponticum</i> Rouchijajnen		+	+	
<i>G. oculatum</i> Stein				+
<i>G. paululum</i> Lindemann	+	+	+	+
<i>G. pilula</i> (Ostenfeld) Schiller	+	+	+	
<i>Peridiniopsis</i> Lemmann				
<i>P. oculatum</i> (Stein) Bourrelly				+
<i>P. rotunda</i> Lebour				+

Продолж. табл. 1

1	2	3	4	5
<i>Heterocapsa</i> Stein				
<i>H. triquetra</i> (Ehrenberg) Balech	+	+	+	+
<i>Peridinium</i> Ehrenberg				
<i>P. aciculiferum</i> Lemmann	+	+		
<i>P. bispinum</i> Schiller				+
<i>P. breve</i> Paulsen	+	+	+	+
<i>P. cinctum</i> (O. Muller) Balech		+		+
<i>P. knipowitschii</i> Ussatschew	+	+		+
<i>P. minusculum</i> Pavillard	+	+	+	+
<i>P. palatinum</i> Lauterborn		+		
<i>P. tuba</i> Schiller	+	+	+	+
<i>Protoperidinium</i> Bergh				
<i>P. bipes</i> (Paulsen) Balech				+
<i>P. brevipes</i> (Paulsen) Balech	+	+	+	+
<i>P. brochii</i> Kofoid & Swery				+
<i>P. conicoides</i> (Paulsen) Balech				+
<i>P. conicum</i> (Gran) Balech			+	+
<i>P. crassipes</i> (Kofoid) Balech	+	+	+	+
<i>P. decipiens</i> (Jorgensen) Parke & Dodge	+	+	+	+
<i>P. depressum</i> (Bailey) Balech	+	+	+	+
<i>P. divergens</i> (Ehrenberg) Balech	+	+	+	+
<i>P. elegans</i> (Cleve) Balech				+
<i>P. excentricum</i> (Paulsen) Balech	+	+		
<i>P. globulus</i> (Stein) Balech	+	+	+	+
<i>P. globulus</i> var. <i>ovatum</i> (Pouchet) Schiller				+
<i>P. granii</i> (Ostentfeld) Balech	+	+	+	+
<i>P. granii</i> f. <i>mite</i> (Pavillard) Schiller	+	+		
<i>P. oceanicum</i> (VanHoffen) Balech				+
<i>P. pallidum</i> (Ostentfeld) Balech	+	+		+
<i>P. pedunculatum</i> Schutt			+	+
<i>P. pellucidum</i> (Bergh) Schutt	+	+	+	+
<i>P. pentagonum</i> (Gran) Balech			+	+
<i>P. quarnerense</i> (Schroder) Balech				+
<i>P. stenii</i> (Jorgensen) Balech	+	+	+	+
<i>P. solidicorne</i> (Mangin) Balech			+	+
<i>P. subinermis</i> (Paulsen) Loeblich III	+	+		
<i>P. thorianum</i> (Paulsen) Balech	+	+	+	+
<i>Scrippsiella</i> Balech				
<i>S. trochoidea</i> (Stein) Balech	+	+	+	+
<i>Oxyrrhis</i> Dujardin				
<i>O. marina</i> Dujardin			+	+
<i>Oxytoxum</i> Stein				
<i>O. caudatum</i> Schiller				+
<i>O. gladiolus</i> Stein	+	+	+	+
<i>O. reticulatum</i> (Stein) Schutt			+	+
<i>O. scolopax</i> Stein			+	+
<i>O. sphaeroideum</i> Stein				+
<i>O. variabile</i> Schiller	+	+	+	+
<i>O. viride</i> Schiller				+
Порядок Dinophysiales				
<i>Dinophysis</i> Ehrenberg				
<i>D. acuminata</i> Claparede & Lachmann	+	+	+	+

Продолж. табл. 1

1	2	3	4	5
<i>D. acuta</i> Ehrenberg				+
<i>D. apiculata</i> Meunier			+	
<i>D. caudata</i> Kent	+	+	+	+
<i>D. fortii</i> Pavillard			+	+
<i>D. hastata</i> Stein			+	+
<i>D. odiosa</i> (Pavillard) Tai & Scogsberg		+		
<i>D. ovum</i> Schutt		+	+	+
<i>D. pulcheta</i> (Lebour) Balech				+
<i>D. sacculus</i> Stein	+	+	+	+
<i>D. sphaerica</i> Stein			+	+
<i>D. schilleri</i> Sournia				+
<i>Prodinophysis</i> Balech				
<i>P. rotundata</i> (Claparede & Lachmann) Balech	+	+	+	+
<i>Phalacroma</i> Stein				
<i>P. pulchellum</i> Lebour		+	+	
<i>P. sphaeroideum</i> Schiller		+	+	
Порядок Prorocentrales				
<i>Mesoporus</i> Lillick				
<i>M. perforatus</i> (Gran) Lillick	+	+	+	+
<i>Prorocentrum</i> Ehrenberg				
<i>P. aporum</i> (Schiller) Dodge				+
<i>P. assymetrica</i> (Wislouch) Krachmalny				+
<i>P. balticum</i> (Lochmann) Loeblich III				+
<i>P. compressum</i> (Bailey) Abe ex Dodge	+	+	+	+
<i>P. cordatum</i> (Ostenf.) Dodge	+	+	+	+
<i>P. lima</i> (Ehrenberg) Dodge		+		
<i>P. marinum</i> (Clenkowski) Loeblich III				+
<i>P. micans</i> Ehrenberg	+	+	+	+
<i>P. minimum</i> (Pavillard) Schiller				+
<i>P. nanum</i> Schiller				+
<i>P. perforatum</i> (Gran) Krachmalny				+
<i>P. pusilla</i> Schiller	+	+		
<i>P. scutellum</i> Schroder	+	+	+	+
<i>P. vaginulum</i> (Stein) Dodge	+	+	+	+
Порядок Phytodinales				
<i>Cystodinium</i> Klebs				
<i>C. bataviense</i> Klebs		+		
Порядок Pronoctilucales				
<i>Pronoctiluca</i> Schiller				
<i>P. acuta</i> (Lohmann) Schiller				+
<i>P. pelagica</i> Fabre-Domerque	+	+	+	+
Порядок Ptychodiscales				
<i>Achrodina</i> Lohmann				
<i>A. pulchra</i> Lohmann			+	+
<i>A. sulcata</i> Lohmann	+	+		
<i>Ptychodiscus</i> Stein				
<i>P. noctiluca</i> Stein				+
ОТДЕЛ CHRYSOPHYTA				
Класс Chrysophyceae				
Порядок Ochromonadales				
<i>Dinobryon</i> Ehenberg				

Продолж. табл. 1

1	2	3	4	5
<i>D. balticum</i> (Schutt) Lemmermann	+	+	+	+
<i>D. divergens</i> Imhot	+	+		+
Порядок Chrysosphaerales				
<i>Meringosphaera</i> Lohmann				
<i>M. mediterranea</i> Lohmann	+	+	+	+
Класс Dictyochophyceae				
Порядок Pedinellales				
<i>Apedinella</i> Thronsen				
<i>A. spinifera</i> (Thronsen) Thronsen	+	+		
<i>Pseudopedinella</i> Carter				
<i>P. tricostata</i> (Rouchijajnen) Thomsen	+			
Порядок Dictyochales				
<i>Dictyocha</i> Ehrenberg				
<i>D. crux</i> Ehrenberg	+	+	+	+
<i>D. fibula</i> Ehrenberg		+	+	+
<i>D. speculum</i> Ehrenberg	+	+	+	+
<i>Octactis</i> Schiller				
<i>O. octonaria</i> (Ehrenberg) Hovasse	+	+	+	+
<i>Mesocena</i> Ehrenberg				
<i>Mesocena</i> sp.		+		
<i>Ebria</i> Schum				
<i>E. tripartita</i> (Schum) Lemmermann	+	+	+	+
<i>Hermesinum</i> Lachmann				
<i>H. adriaticum</i> Lachmann	+	+	+	+
Класс Harpophyceae – Prymnesiophyceae				
Порядок Cocco-sphaerales				
<i>Lochmanosphaera</i> Gran				
<i>L. subclausa</i> Gran et Braarud				
<i>Syracosphaera</i> Schiller				
<i>S. bifenestrata</i> Schiller				+
<i>S. brandti</i> Schiller	+	+		+
<i>S. dentata</i> Lohmann				+
<i>S. cordiformis</i> Schiller	+	+	+	
<i>S. pulchra</i> Lohmann			+	+
<i>S. spinosa</i> Lohmann				+
<i>Caneosphaera</i> Schiller				
<i>C. molischii</i> (Schiller) Gaard				+
<i>Helladosphaera</i> Schiller				
<i>H. cornifera</i> (Schiller) Kamptner				+
<i>Coronosphaera</i> Lohmann				
<i>C. mediterranea</i> (Lohmann) Gaard				+
<i>Coccolithus</i> Wall				
<i>C. pelagicus</i> (Wall) Schiller	+	+	+	+
<i>Oolithotus</i> Lohmann				
<i>O. fragilis</i> (Lohmann) Reinhardt	+	+	+	+
<i>Calcidiscus</i> Murray & Blackman				
<i>C. leptoporus</i> (Murray & Blackman) Loeblich & Tapp.	+	+	+	+
<i>Umbilicosphaera</i> Weber van. Rosse				
<i>U. sibogae</i> (Weber van. Rosse) Gaarder		+		+
<i>Pontosphaera</i> Lohmann				
<i>P. haeckeli</i> Lohmann	+	+	+	

Продолж. табл. 1

1	2	3	4	5
<i>P. inermis</i> Lohmann	+	+		+
<i>P. nigra</i> Schiller	+	+	+	+
<i>P. pellucida</i> Lohmann				+
<i>Acanthoica</i> Schiller				
<i>A. jancheni</i> Schiller				+
<i>A. monospina</i> Schiller				+
<i>A. quatospina</i> Lohmann	+	+	+	+
<i>Acanthoica</i> sp.		+		
<i>Anacanthoica</i> Schiller				
<i>A. acanthos</i> (Schiller) Delflander	+	+	+	+
<i>Anacanthoica</i> sp.	+	+		
<i>Discosphaera</i> Ostefeld				
<i>D. thomsoni</i> Ostefeld				+
<i>Discosphaera</i> sp.		+		
<i>Rhabdosphaera</i> Lohmann				
<i>R. hispida</i> Lohmann		+	+	+
<i>R. longistylis</i> Schiller			+	+
<i>R. stilifer</i> Schiller	+	+		
<i>R. tabulosa</i> Schiller				+
<i>Emiliana</i> Hay & Mohler				
<i>E. huxleyi</i> (Lohmann) Hay & Mohler	+	+	+	+
<i>Calyptrorpha</i> Schiller				
<i>C. incisa</i> Schiller	+	+		
<i>C. oblonga</i> Lohmann			+	+
<i>C. sphaeroidea</i> Schiller			+	+
<i>Helladosphaera</i> Schiller				
<i>H. cornifera</i> (Schiller) Kampt				+
<i>Halopappus</i> Schiller				
<i>H. quadribrachiatus</i> Schiller				+
<i>Calciosolenia</i> Schiller				
<i>C. granii</i> var. <i>cylindrothecaegormis</i>				+
Порядок Prymnesiales				
<i>Chrysochromulina</i> Laskey				
<i>C. parva</i> Laskey	+	+	+	+
<i>C. parkeae</i> Green & Leadleater	+	+		
<i>C. pontica</i> Rouchijajnen	+	+		
<i>Primnesium</i> Massart ex Conrad				
<i>P. parvum</i> Carter	+	+		
ОТДЕЛ BACILLARIOPHYTA				
Класс Coscinodiscophyceae				
Подкласс Thalassiosirophycidae				
Порядок Thalassiosirales				
<i>Cyclotella</i> Kützing				
<i>C. caspia</i> Grunow	+	+	+	+
<i>Skeletonema</i> Greville				
<i>S. costatum</i> (Greville) Cleve	+	+	+	+
<i>Thalassiosira</i> Cleve				
<i>T. angulata</i> (Grunow) Hasle	+	+	+	+
<i>T. anguste-lineata</i> (A. Schmidt) G. Fryxell & Hasle		+		
<i>T. antiqua</i> (Grunow) var. <i>septata</i> Proshkina-Lavrenko	+	+	+	
<i>T. eccentrica</i> (Ehrenberg) Cleve	+	+	+	+

Продолж. табл. 1

1	2	3	4	5
<i>T. nordenskioldii</i> Cleve	+	+	+	
<i>T. oestrupii</i> (Ostenfeld) Hasle	+	+	+	+
<i>T. parva</i> Proshkina-Lavrenko	+	+	+	+
<i>T. subsalina</i> Proshkina-Lavrenko	+	+	+	+
<i>Planktoniella</i> Chutt				
<i>P. sol</i> (Wallich) Chutt				+
<i>Podosira</i> Jorgensen				
<i>P. hormoides</i> (Montagne) Kutzing				+
Подкласс Coscinodiscophycidae				
Порядок Coscinodiscales				
<i>Actinocyclus</i> Ehrenberg				
<i>A. ehrenbergii</i> Ralfs		+		
<i>Coscinodiscus</i> Ehrenberg				
<i>C. gigas</i> Ehrenberg		+		
<i>C. granii</i> Gough	+	+	+	+
<i>C. granii</i> var. <i>aralensis</i> (Ostenfeld) Hustedt				+
<i>C. janischii</i> A. Schmidt	+	+	+	+
<i>C. jonesianus</i> (Greve) Ostenfeldt	+	+	+	+
<i>C. jonesianus</i> var. <i>commutatus</i> (Grunow) Hustedt	+	+		
<i>C. marginatus</i> Ehrenberg				+
<i>C. oculus iridis</i> Ehrenberg		+		+
<i>C. radiatus</i> Ehrenberg		+	+	+
<i>Hyalodiscus</i> Ehrenberg				
<i>H. ambiguous</i> Grunow				+
<i>H. scoticus</i> (Kutzing) Grunow		+	+	
Порядок Paraliales				
<i>Paralia</i> Heiberg				
<i>P. sulcata</i> (Ehrenberg) Cleve	+	+		+
Порядок Asterolamprales				
<i>Asteromphalus</i> Ehrenberg				
<i>A. robustus</i> Castracane		+		+
Порядок Melosirales				
<i>Melosira</i> Agardh				
<i>M. moniliformis</i> (O. Muller) Agardh	+	+	+	+
<i>M. moniliformis</i> var. <i>subglobosa</i> Grunow	+	+	+	+
Подкласс Biddulphiophycidae				
Порядок Trigeratiales				
<i>Odontella</i> Agardh				
<i>O. mobiliensis</i> (Bailey) Grunow		+	+	+
<i>Triceratium</i> Ehrenberg				
<i>T. fuvus</i> Ehrenberg			+	
Порядок Hemiaules				
<i>Cerataulina</i> Peragallo				
<i>C. pelagica</i> (Cleve) Hendeby	+	+	+	+
<i>Hemiaulax</i> Ehenberg				
<i>H. hauskii</i> Grunow	+	+		
Подкласс Lithodesmiophycidae				
Порядок Lithodesmiales				
<i>Ditylum</i> Bailey				
<i>D. brightwellii</i> (West) Grunow		+		+

Продолж. табл. 1

1	2	3	4	5
Подкласс Rhizosoleniophycidae				
Порядок Rhizosoleniales				
<i>Rhizosolenia</i> Brightwell				
<i>R. acuminata</i> (H. Peragallo) Gran			+	+
<i>R. setigera</i> Brightwell			+	
<i>Proboscia</i> Brightwell				
<i>P. alata</i> (Brightwell) Sundström	+	+	+	+
<i>P. alata</i> f. <i>indica</i> (N. Peragallo) Ostenfeld		+		
<i>Pseudosolenia</i> Sundström				
<i>P. calcar-avis</i> (Schultze) Sundström	+	+	+	+
<i>Dactyliosolen</i> Castracane				
<i>D. fragilissimus</i> (Bergon) Hasle	+	+	+	+
<i>Guinardia</i> H. Peragallo				
<i>G. delicatula</i> (Clene) Hasle				+
<i>G. striata</i> (Stolterfoth) Hasle				+
<i>Detonula</i> Schutt				
<i>D. confervacea</i> (Cleve) Gran			+	+
Порядок Leptocylindrales				
<i>Leptocylindrus</i> Cleve				
<i>L. danicus</i> Cleve	+	+	+	+
<i>L. minimus</i> Gran	+	+	+	+
Подкласс Chaetocerotophycidae				
Порядок Chaetocerotales				
<i>Bacteriastrum</i> Schadb				
<i>B. delicatulum</i> Cleve		+	+	
<i>B. hyalinum</i> Lauder		+	+	+
<i>Chaetoceros</i> Ehrenberg				
<i>C. affinis</i> Lauder	+	+	+	+
<i>C. affinis</i> var. <i>willei</i> (Gran) Husted Ehrenberg	+	+	+	+
<i>C. anastomosans</i> Grunow	+	+		+
<i>C. abnormis</i> Proshkina-Lavrenko	+	+	+	
<i>C. borgei</i> Lemmermann		+	+	
<i>C. compressus</i> Lauder	+	+	+	+
<i>C. convolutus</i> Castracane				+
<i>C. coronatus</i> Gran				+
<i>C. curvisetus</i> Cleve	+	+	+	+
<i>C. danicus</i> Cleve	+	+	+	+
<i>C. densus</i> Cleve		+		+
<i>C. diadema</i> (Ehrenberg) Gran	+	+	+	+
<i>C. divergens</i> Cleve			+	
<i>C. divergens</i> var. <i>papilionis</i> Senicheva	+	+		+
<i>C. dubius</i> Proshkina-Lavrenko	+	+		+
<i>C. gracilis</i> Schutt				+
<i>C. holsaticus</i> Schutt				+
<i>C. insignis</i> Proshkina-Lavrenko	+	+	+	+
<i>C. lacinosus</i> Schutt	+	+	+	+
<i>C. lorensianus</i> Grunow		+	+	+
<i>C. lorensianus</i> f. <i>subsalinus</i> Proshkina-Lavrenko	+	+		
<i>C. lauderi</i> Ralfs		+		+
<i>C. mitra</i> (Bailey) Cleve				+
<i>C. muelleri</i> Lemmermann	+	+		
<i>C. paulsenii</i> Ostenfeld		+		

Продолж. табл. 1

1	2	3	4	5
<i>C. peruvianus</i> Brightwell	+	+	+	+
<i>C. rigidus</i> Ostenfeld	+	+		+
<i>C. scarbosus</i> Proshkina-Lavrenko		+	+	+
<i>C. seiracanthus</i> Gran				+
<i>C. similis</i> Cleve	+	+	+	+
<i>C. similis</i> f. <i>solitarius</i> Proshkina-Lavrenko	+	+	+	+
<i>C. simplex</i> Ostenfeld	+	+	+	
<i>C. simplex</i> var. <i>calcitrans</i> Paulsen	+	+	+	
<i>C. socialis</i> Lauder	+	+	+	+
<i>C. socialis</i> f. <i>autumnalis</i> Proshkina-Lavrenko	+	+	+	+
<i>C. socialis</i> f. <i>vernalis</i> Proshkina-Lavrenko	+	+	+	+
<i>C. subtilis</i> Cleve			+	
<i>C. teres</i> Cleve	+	+	+	+
<i>C. tortissimus</i> Gran	+	+		
<i>C. wighamii</i> Brightwell	+	+	+	+
<i>Attheya</i> T. West				
<i>A. septentrionalis</i> (Ostrup) Crawford		+		
Класс Fragilariophyceae				
Подкласс Fragilariophycidae				
Порядок Fragilariales				
<i>Asterionellopsis</i> Castracane				
<i>A. glacialis</i> (Castracane) Round	+	+	+	+
<i>Diatoma</i> De Candolle				
<i>D. elongatum</i> (Lyngbye) Agardh	+			
<i>Synedra</i> Ehrenberg				
<i>S. crystalina</i> (Agardh) Kützing	+	+		+
<i>S. curvata</i> Proshkina-Lavrenko	+	+		+
<i>S. tabulata</i> (Agardh) Kützing	+	+	+	+
Порядок Licmophorales				
<i>Licmophora</i> Agardh				
<i>L. ehrenbergii</i> (Kützing) Grunow	+	+	+	+
<i>L. flabellata</i> Agardh	+	+	+	+
<i>L. gracilis</i> (Ehrenberg) Grunow	+	+	+	+
Порядок Toxariales				
<i>Toxarium</i> Bailey				
<i>T. undulatum</i> Bailey	+	+		
Порядок Thalassionematales				
<i>Thalassionema</i> Grunow				
<i>T. frauenfeldii</i> (Grunow) Hallegraeff			+	+
<i>T. nitzschioides</i> (Grunow) Mereschkowsky	+	+	+	+
<i>Lioloma</i> Cupp				
<i>L. pacificum</i> (Cupp) Hasle	+	+		
Порядок Rhabdonematales				
<i>Rhabdonema</i> Kützing				
<i>R. adriaticum</i> Kützing	+	+	+	+
Порядок Striatellales				
<i>Grammatophora</i> Ehrenberg				
<i>G. marina</i> (Lyngb.) Kützing	+	+	+	+
<i>G. oceanica</i> (Ehrenberg) Grunow				+
<i>G. serpentina</i> (Ralfs) Ehrenberg				+

Продолж. табл. 1

1	2	3	4	5
<i>Striatella</i> Agardh				
<i>S. delicatula</i> (Kutzing) Grunow	+	+	+	+
<i>S. interrupta</i> (Ehrenberg) Heiberg				+
<i>S. unipunctata</i> (Lyngbye) Agardh	+	+		+
Класс Bacillariophyceae				
Подкласс Bacillariophycidae				
Порядок Achnanthes				
<i>Achnanthes</i> Bory				
<i>A. brevipes</i> Agardh	+	+	+	+
<i>A. longipes</i> Agardh	+	+	+	+
<i>Cocconeis</i> Ehrenberg				
<i>C. scutellum</i> Ehrenberg	+	+	+	+
Порядок Naviculales				
<i>Diploneis</i> Mann				
<i>D. chersonensis</i> (Grunow) Cleve		+		+
<i>Diploneis</i> sp.	+	+		+
<i>Navicula</i> Bory				
<i>N. cancellata</i> Donkin	+	+		+
<i>N. pennata</i> A. Schmidt var. <i>pontica</i> Mereschkowsky	+	+	+	+
<i>Pleurosigma</i> W. Smith				
<i>P. elongatum</i> W. Smith	+	+	+	+
<i>P. rigidum</i> W. Smith	+	+	+	+
Порядок Thalassiophysales				
<i>Amphora</i> Ehrenberg				
<i>A. hyalina</i> Kutzing	+	+	+	+
<i>A. inflexa</i> (Brebisson) H. Smith		+		+
<i>A. insecta</i> Grunow		+		
Порядок Bacillariales				
<i>Bacillaria</i> Gmelin				
<i>B. paxillifera</i> (O. Muller) Hendey	+	+	+	+
<i>Cylindrotheca</i> Ehrenberg				
<i>C. closterium</i> (Ehrenberg) Reimann & Lewin	+	+	+	+
<i>Nitzschia</i> Hassal				
<i>N. longissima</i> (Brebisson) Ralfs	+	+		+
<i>N. holsatica</i> Husted		+		+
<i>N. reversa</i> W. Smith	+	+	+	+
<i>N. tenuirostris</i> Gran	+	+	+	+
<i>Nitzschia</i> sp. 1	+	+		
<i>Nitzschia</i> sp. 2	+	+		
<i>Nitzschia</i> sp. 3	+	+		
<i>Pseudo-nitzschia</i> Heiden				
<i>P. delicatissima</i> (Cleve) Heiden	+	+	+	+
<i>P. inflatula</i> Hasle	+	+		
<i>P. pungens</i> (Grunow & Cleve) Hasle				+
<i>P. seriata</i> (Cleve) Peragallo	+	+	+	+
Порядок Surirellales				
<i>Campilodiscus</i> Ehrenberg				
<i>C. thuretii</i> Brebisson		+		
<i>C. thuretii</i> var. <i>lineolata</i> Proshkina-Lavrenko		+		

Продолж. табл. 1

1	2	3	4	5
<i>Surirella</i> Turpin				
<i>S. fastuosa</i> Ehrenberg		+		+
<i>S. gemma</i> Ehrenberg	+	+	+	
<i>Amphiprora</i> Kutzing				
<i>A. alata</i> Kutzing	+	+		
<i>A. paludosa</i> (W. Smith) Reimer	+	+		
ОТДЕЛ CHLOROPHYTA				
Класс Prasinophyceae				
Порядок Pyramimonadales				
<i>Hexasterias</i> Cleve				
<i>H. problematica</i> Cleve				+
<i>Pterosperma</i> Pouchet				
<i>P. cristatum</i> Schiller	+	+	+	+
<i>P. jorgensii</i> Schiller	+	+	+	
<i>Pyramimonas</i> Schmarda				
<i>P. adriaticus</i> Schiller	+			
Порядок Chlorodendrales				
<i>Tetraselmis</i> Stein				
<i>T. bilobata</i> Rouchijajnen	+			
<i>T. viridis</i> Rouchijajnen	+			
<i>Halosphaera</i> Schmitz				
<i>H. viridis</i> Schmitz				+
Класс Chlorophyceae				
Порядок Dunaliellales				
<i>Dunaliella</i> Teodoresko				
<i>D. salina</i> Teodoresko		+		
Порядок Chlamydomonadales				
<i>Carteria</i> Diesing				
<i>C. acuta</i> Schiller	+	+		
<i>C. crassifilis</i> Schiller		+		
<i>C. cylindraceae</i> Schiller		+		
<i>C. willei</i> Schiller	+	+		
<i>Poropila</i> Schiller				
<i>P. dubia</i> Schiller	+	+	+	+
Порядок Chlorococcales				
<i>Ankistrodesmus</i> Corda				
<i>Ankistrodesmus</i> sp.				+
<i>Chlorocystis</i> Reinch				
<i>C. reinchardii</i> (Gardn) A. Zin				+
<i>Scenedesmus</i> Turpin				
<i>S. quadricauda</i> (Turpin) Brebison	+	+	+	
<i>Trochiscia</i> Kutz				
<i>T. branchioidata</i> (Vob.) Lemmermann				+
ОТДЕЛ XANTOPHYTA				
Класс Xanthophyceae				
Порядок Michococcales				
<i>Nephrochloris</i> Geiter				
<i>N. salina</i> Geiter var. <i>pontica</i> Rouchijajnen	+			

** А–Г — районы, где встречен вид:

А — Севастопольская бухта, Б — Севастопольское взморье,

В — Ласпи — Батилиман (Южный берег Крыма), Г — Карадаг.

Табл. 2 Таксономическая структура микрофитобентоса Чёрного моря

Класс, порядок, семейство	Род, вид
1	2
ОТДЕЛ CYANOPROCARYOTA	
Класс Суанорфyceae	
Порядок Synechococcales	
Сем. Synechococcaceae	<i>Synechococcus</i> Nägeli 1849
	<i>S. elongatus</i> (Nägeli) Nägeli 1849
Класс Chroococcophyceae	
Порядок Chroococcales Geitler	
Сем. Chroococcaceae	<i>Microcystis</i> Kütz. ex Lemmerm. 1907
	<i>M. aeruginosa</i> (Kütz.) Kütz. 1846
	<i>M. pulvereae</i> f. <i>pulvereae</i> (Wood) Forti emend. Elenkin
	<i>M. pulvereae</i> f. <i>inserta</i> (Lemmerm.) Elenkin
	<i>Aphanathece</i> (Nägeli) Elenkin 1934
	<i>A. saxicola</i> Nägeli
	<i>A. saxicola</i> f. <i>nidulans</i> (Richel.) Elenkin
	<i>Aphanocapsa</i> Nägeli 1849
	<i>A. incerta</i> (Lemmerm.) Cronberg et Komárek 1994
	<i>A. marina</i> Hansg. ex Foslie 1890
	<i>Gloeocapsa</i> Kütz. 1843
	<i>G. lithophila</i> (Erceg.) Hollerb.
	<i>G. punctata</i> Nägeli 1849 ampl. Hollerb.
	<i>G. rupestris</i> Kütz. 1845
	<i>G. varia</i> (A. Braun) Hollerb.
	<i>G. turgida</i> (Kütz.) Hollerb. 1938
	<i>Gloeocapsopsis</i> Geitler ex Komárek 1993
	<i>G. crepidinum</i> (Thur.) Geitler ex Komárek 1993
	<i>Gloeothece</i> Nägeli 1849
	<i>G. coerulea</i> Geitler
	<i>G. confluens</i> Nägeli 1849
	<i>G. palea</i> (Kütz.) Nägeli 1949
	<i>Gomphosphaeria</i> Kütz. 1836
	<i>G. aponina</i> Kütz. 1836
	<i>Merismopedia</i> (Meyen) Elenkin 1934
	<i>M. glauca</i> f. <i>glauca</i> (Ehrenb.) Nägeli 1849
	<i>M. glauca</i> f. <i>mediterranea</i> (Nägeli) Collins 1910
	<i>M. elegans</i> A. Braun ex Kütz. 1849
	<i>M. littoralis</i> (Ørsted) Rabenh. 1865
Класс Chamaesiphonophyceae	
Порядок Pleurocapsales Geitler	
Сем. Pleurocapsacea	<i>Pleurocapsa</i> Thur. ex Hauck 1885
	<i>Pl. entophysaloides</i> Setch. et Garden 1918
	<i>Pl. fuliginosa</i> Hauck 1885
	<i>Hyella</i> Bornet et Flahault 1888
	<i>H. balani</i> Lehmann 1903
	<i>H. caespitosa</i> var. <i>caespitosa</i> Bornet et Flahault 1888
	<i>H. caespitosa</i> var. <i>nitida</i> Batters 1896
	<i>H. caespitosa</i> var. <i>spirorbicola</i> Hansg. 1892

Продолж. табл. 2

1	2
	<i>Xenococcus</i> Thur. 1880
	<i>X. elenkinii</i> Pogribnjak 1937
	<i>X. schousboei</i> f. <i>schousboei</i> Thur. ex Bornet et Thur. 1880
	<i>X. schousboei</i> f. <i>pallida</i> (Hansg.) Kossinsk. 1948
Класс Hormogoniophyceae	
Порядок Oscillatoriales Elenkin	
Сем. Oscillatoriaceae	<i>Oscillatoria</i> Vaucher ex Gomont 1892
	<i>O. bonnemaisonii</i> (P. Crouan et H. Crouan) P. Crouan et H. Crouan ex Gomont 1892
	<i>O. margaritifera</i> Kütz. ex Gomont 1892
	<i>Spirulina</i> Turp. ex Gomont 1892
	<i>S. adriatica</i> Hansg. 1890
	<i>S. meneghiniana</i> (Zanard.) Zanard. ex Gomont 1892
	<i>S. miniata</i> Hauck 1878
	<i>S. tenuissima</i> f. <i>tenuissima</i> Kütz. 1836
	<i>S. tenuissima</i> f. <i>versicolor</i> (Cohn) Kossinsk. 1948
	<i>Phormidium</i> Kütz. 1843
	<i>Ph. breve</i> (Kütz. ex Gomont) Anagn. et Komárek 1988
	<i>Ph. gracile</i> (Menegh. ex Gomont) Anagn. 2001
	<i>Ph. corallinae</i> (Gomont ex Gomont) Anagn. et Komárek 1988
	<i>Ph. holdenii</i> (Forti) Branco, Sant'Anna, Azevedo et Sormus 1997
	<i>Ph. hormoides</i> Setch. et Gardner 1918
	<i>Ph. laetevirens</i> (P. Crouan et H. Crouan ex Gomont) Anagn. et Komárek 1988
	<i>Ph. limosum</i> (Dillwyn) P. C. Silva 1996
	<i>Ph. nigro-viride</i> (Thw. ex Gomont) Anagn. et Komárek 1988
	<i>Ph. tambii</i> (Woron.) Anagn. et Komárek 1988
	<i>Lyngbya</i> C. Agardh ex Gomont 1892
	<i>L. aestuarii</i> (Mert.) Liebm. ex Gomont 1892
	<i>L. confervoides</i> C. Agardh 1824
	<i>L. epiphytica</i> f. <i>calotrichicola</i> (Copeland) N. Kondrat.
	<i>L. halophila</i> Hansg. 1884
	<i>L. lutea</i> Gomont ex Gomont 1892
	<i>L. semiplena</i> (C. Agardh) J. Agardh 1842
	<i>L. sordida</i> f. <i>sordida</i> (Zanard.) Gomont 1892
	<i>L. sordida</i> f. <i>maxima</i> Frémy 1934
Сем. Schizothrichaceae	<i>Schizothrix</i> Kütz. ex Gomont 1892
	<i>S. lardacea</i> (Ces.) Gomont 1892
	<i>S. septentrionalis</i> Gomont 1892
	<i>Microcoleus</i> Desm. 1823
	<i>M. chthonoplastes</i> Thur. 1875
	<i>M. confluens</i> Setch. et Garden
	<i>M. tenerrimus</i> f. <i>tenerrimus</i> Gomont 1892
	<i>M. tenerrimus</i> f. <i>minor</i> Elenkin
	<i>Hydrocoleus</i> Kütz. 1843
	<i>H. lyngbyaceus</i> Kütz. 1849

Продолж. табл. 2

1	2
Порядок Nostocales (Borzi) Geitler	
Сем. Nostocaceae	<i>Aphanizomenon</i> A. Morriison ex Bornet et Flahault 1888
	<i>A. flos-aquae</i> (L.) Ralfs ex Bornet et Flahault 1888
	<i>Anabaena</i> Bory ex Bornet et Flahault 1886
	<i>A. spiroides</i> Kleb. 1895
	<i>Richelia</i> J. Schmidt 1901
	<i>R. interacellularis</i> Josh.
Порядок Hormogonales	
Сем. Scytonemataceae	<i>Plectonema</i> Thur. ex Gomont 1892
	<i>P. calothrichoides</i> Gomont 1899
Сем. Rivulariaceae	<i>Calothrix</i> C. Agardh ex Bornet et Flahault 1886
	<i>C. aeruginea</i> var. <i>aeruginea</i> (Kütz.) Thur. 1875
	<i>C. aeruginea</i> var. <i>abbreviata</i> Setch. et Gardner 1930
	<i>C. contarenii</i> (Zanard.) Bornet et Flahault 1886
	<i>C. confervicola</i> (Dillwyn) C. Agardh 1824
	<i>C. confervicola</i> var. <i>mediterranea</i> Flahault ex Bornet et Flahault 1886
	<i>C. crustacea</i> Schousboe et Thur. ex Bornet et Thur. 1876
	<i>C. fusca</i> (Kütz.) Bornet et Flahault 1886
	<i>C. fusca</i> f. <i>parva</i> (Elenkin) V. Poljansky
	<i>C. gypsophila</i> (Kütz.) Thur. emend. V. Poljansky
	<i>C. parasitica</i> (Chauv.) Thur. 1875
	<i>C. plana</i> (Harv.) V. Poljansky 1933
	<i>C. pulvinata</i> (Mert.) C. Agardh 1824
	<i>C. scopulorum</i> (Weber et Mohr) C. Agardh 1824
	<i>Rivularia</i> (Roth) J. Agardh 1824
	<i>R. atra</i> Roth 1806
	<i>R. atra</i> f. <i>hemisphaerica</i> (Kütz.) Kossinsk. 1948
	<i>R. bullata</i> (Poir.) Berk. 1833
	<i>R. nitida</i> C. Agardh 1817
	<i>R. polyotis</i> (J. Agardh) Bornet et Flahault 1886
	<i>Homoeothrix</i> (Thur.) Kirchn. 1898
	<i>H. varians</i> Geitler 1927
Порядок Stigonematales Geitler	
Сем. Hapalosiphonaceae	<i>Mastigocoleus</i> Lagerh. ex De Not. 1886
	<i>M. testarum</i> var. <i>testarum</i> Lagerh. ex De Not. 1886
	<i>M. testarum</i> var. <i>gracilis</i> Hansg. 1892
	<i>Brachytrichia</i> Zanard. ex Bornet et Thur. 1886
	<i>B. balani</i> (Thur.) Bornet et Flahault 1886
	<i>B. bornetii</i> Deckemb. 1901
	<i>B. lloydii</i> (P. Crouan et H. Crouan) P. C. Silva 1996
	<i>Chamaecalyx</i> Komárek et Anagn. 1986
	<i>Ch. swirenkoi</i> (Shirshov) Komárek et Anagn. 1986
Сем. Entophysalidaceae	<i>Entophysalis</i> Kütz. 1843
	<i>E. granulosa</i> Kütz. 1843
	<i>Heteroleibleinia</i> (Geitler) Hoffm. 1905
	<i>H. gardneri</i> (Geitler) Anagn. et Komárek 1988
	<i>Jaaginema</i> Anagn. et Komárek 1988
	<i>J. subtilissimum</i> (Kütz. ex De Toni) Anagn. et Komárek 1988

Продолж. табл. 2

1	2
	<i>J. woronichinii</i> (Anissimova) Anagn. et Komárek 1988
	<i>Kyrtuthrix</i> Erceg. 1929
	<i>K. maculans</i> (Gomont) Umezaki 1958
	<i>Leibleinia</i> (Gomont) Hoffm. 1985
	<i>L. agardhii</i> (P. Crouan et H. Crouan) Anagn. et Komárek
	<i>Leptolyngbya</i> Anagn. et Komárek 1988
	<i>L. angustissima</i> (W. West et G. S. West) Anagn. et Komárek 1988
	<i>L. fontana</i> (Kütz. ex Hansg.) Komárek 1988
	<i>L. fragilis</i> (Menegh. ex Gomont) Anagn. et Komárek 1988
	<i>L. rivulariarum</i> (Gomont) Anagn. et Komárek 1988
	<i>L. terebrans</i> (Bornet et Flahault ex Gomont) Anagn. et Komárek 1988
	<i>Porphyrosiphon</i> Kütz. ex Gomont 1892
	<i>P. luteus</i> (Gomont) Anagn. et Komárek 1988
	<i>Pseudanabaena</i> Laut. 1915
	<i>P. persicina</i> (Reinke ex Gomont) Anagn. 2001
	<i>Pseudophormidium</i> (Forti) Anagn. et Komárek 1988
	<i>P. battersii</i> (Gomont) Anagn. 2001
	<i>P. golenkinianum</i> (Gomont) Anagn. 2001
	<i>Trichocoleus</i> Anagn. 2001
	<i>T. tenerrimus</i> (Gomont) Anagn. 2001
	<i>Yonedaella</i> Umezaki 1962
	<i>Y. lithophila</i> (Erceg.) Umezaki 1962
ОТДЕЛ EUGLENOPHYTA	
Класс Euglenophyceae	
Порядок Euglenales Bütsch.	<i>Euglena</i> Ehrenb. 1830
	<i>E. deses</i> Ehrenb. 1933
	<i>Eutreptia</i> Perty 1852
	<i>E. lanowii</i> Steuer 1904
	<i>E. viridis</i> Perty 1852
ОТДЕЛ DINOPHYTA	
Класс Dinophyceae	
Порядок Procentrales	
Сем. Procentraceae	<i>Prorocentrum</i> Ehrenb. 1834
	<i>P. compressum</i> (Bailey) Abé ex Dodge 1975
	<i>P. cordatum</i> (Ostenf.) Dodge 1975
	<i>P. lima</i> (Ehrenb.) Dodge 1975
	<i>P. micans</i> Ehrenb. 1833
	<i>P. minimum</i> (Pavill.) Schiller 1931
	<i>P. vaginula</i> (Stein) Dodge 1975
Порядок Dinophysales	
Сем. Dinophysaceae	<i>Dinophysis</i> Ehrenb. 1839
	<i>D. acuminata</i> Clap. et Lachm. 1859
	<i>D. fortii</i> Pavill. 1923
	<i>D. ovum</i> Schütt 1895
Порядок Noctilucales	
Сем. Noctilucaceae	<i>Noctiluca</i> Suriray 1836
	<i>N. scintillans</i> (Macart.) Kof. et Swezy 1921

Продолж. табл. 2

1	2
Порядок Gymnodiniales	
Сем. Gymnodiniaceae	<i>Gyrodinium</i> Kof. et Swezy 1921
	<i>G. fusiforme</i> Kof. et Swezy 1921
	<i>Amphidinium</i> Clap. et Lachm. 1859
	<i>A. operculatum</i> Clap. et Lachm. 1859
Сем. Woloszynskiaceae	<i>Woloszynskia</i> Thomps. 1951
	<i>W. reticulata</i> Thomps. 1951
Порядок Peridinales	
Сем. Ceratiaceae	<i>Ceratium</i> F. Schrank 1793
	<i>C. furca</i> (Ehrenb.) Clap. et Lachm. 1859
	<i>C. tripos</i> (O. F. Müll.) Nitzsch 1817
Сем. Gonyaulacaceae	<i>Lingulodinium</i> (Wall.) emend. Dodge 1989
	<i>L. polyedrum</i> (Stein) Dodge 1989
	<i>Protoceratium</i> Bergh 1881
	<i>P. reticulatum</i> (Clap. et Lachm.) Bütschli 1885
Сем. Peridiniaceae	<i>Protoperidinium</i> (Bergh 1882) emend. Balech 1974
	<i>P. pyriforme</i> (Paulsen) Balech 1988
	<i>P. brevipes</i> (Paulsen) Balech 1974
	<i>Scrippsiella</i> Balech 1959
	<i>S. trochoidea</i> (Stein) Loeb. 1976
ОТДЕЛ CRYPTOPHYTA	
Класс Cryptomonadophyceae	
Порядок Cryptomonadales Ehrenb.	
Сем. Cryptomonadophyceae	<i>Cryptomonas</i> Ehrenb. 1832
	<i>C. erosa</i> Ehrenb. 1838
Сем. Hilleaceae	<i>Hillea</i> Schiller 1925
	<i>H. fusiformis</i> (Schiller) Schiller 1925
ОТДЕЛ CHRYSOPHYTA	
Класс Chrysophyceae	
Порядок Chromulinales Pascher	
Сем. Chrysophyceae	<i>Chrysamoeba</i> G. A. Klebs 1892
	<i>Ch. radians</i> G. A. Klebs 1893
	<i>Chrysococcus</i> G. A. Klebs 1892
	<i>Ch. rufescens</i> G. A. Klebs 1893
Класс Hartophyceae	
Порядок Prymnisiales Conrad	
Сем. Hartophyceae	<i>Chrysochromulina</i> Lackey 1939
	<i>Ch. pontica</i> Rouch. 1966
	<i>Anacanthoica</i> Defl. ex Grassé 1952
	<i>A. acanthos</i> (Schiller) Defl. 1952
	<i>Dictyocha</i> Ehrenb. 1837
	<i>D. speculum</i> Ehrenb. 1839
	<i>Emiliana</i> Hay et Mohler ex Hay, Mohler, Roth, Schmidt et Boudreaux 1967
	<i>E. huxleyi</i> (Lohm.) Hay et Mohler 1967
	<i>Oolithotus</i> Reinh. ex Cohen et Reinh. 1968
	<i>O. fragilis</i> (Lohm.) Martin et Müll. 1972

Продолж. табл. 2

1	2
Класс Ebrüidea	
Сем. Ebrüidae (Lemmerm.) Delfrandre 1950	<i>Ebria</i> Borgert 1891
	<i>E. tripartita</i> (Schum.) Lemmerm. 1899
	<i>Hermesinum</i> O. Zacharias 1906
	<i>H. adriaticum</i> O. Zacharias 1906
ОТДЕЛ BACILLARIOPHYTA	
Класс Coscinodiscophyceae	
Порядок Thalassiosirales Glezer et Makarova 1986	
Сем. Thalassiosiraceae Lebour 1930	<i>Thalassiosira</i> Cleve 1873
	<i>Th. baltica</i> (Grunow) Ostenf. 1901
	<i>Th. eccentrica</i> (Ehrenb.) Cleve 1904
	<i>Th. incerta</i> I. V. Makar. 1961
	<i>Th. leptopus</i> (Grunow ex V. H.) Hasle et Fryxell 1977
	<i>Th. nordenskiöldii</i> Cleve 1873
	<i>Th. oestrupii</i> (Ostenf.) Hasle 1972
	<i>Th. parva</i> Proschk.-Lavr. 1955
	<i>Th. parvula</i> I. V. Makar. 1977
	<i>Th. proscinae</i> I. V. Makar. 1979
	<i>Th. weissflogii</i> (Grunow) Fryxell et Hasle 1977
	<i>Porosira</i> Jörg. 1905
	<i>P. glacialis</i> (Grunow) Jörg. 1905
Сем. Skeletonemataceae Lebour 1930	<i>Skeletonema</i> Grev. 1865
	<i>Sk. costatum</i> (Grev.) Cleve 1878
	<i>Sk. subsalsum</i> (A. Cleve) Bethge 1928
	<i>Detonula</i> Schütt 1893
	<i>D. confervacea</i> (Cleve) Gran 1900
Сем. Stephanodiscaceae Glezer et Makarova 1986	<i>Cyclotella</i> (Kütz.) Bréb. 1838
	<i>C. atomus</i> Hust. 1942
	<i>C. bodanica</i> var. <i>lemanensis</i> O. F. Müll.
	<i>C. choctawhatcheeana</i> Prasad 1990
	<i>C. convexa</i> (Ehrenb.) Kütz. 1844
	<i>C. meneghiniana</i> Kütz. 1844
	<i>C. ocellata</i> Pant. 1901
	<i>C. operculata</i> (C. Agardh) Kütz. 1844
	<i>C. stelligera</i> Cleve et Grunow ex V. H. 1882
	<i>C. striata</i> (Kütz.) Grunow 1880
	<i>C. undulata</i> Bodeanu 1976
	<i>Cyclostephanos</i> Round 1982
	<i>C. dubius</i> (Fricke) Round 1982
	<i>Stephanodiscus</i> Ehrenb.
	<i>S. astrea</i> (Ehrenb.) Grunow 1880
	<i>S. dubius</i> var. <i>romanicus</i> Bodeanu 1976
	<i>S. hantzschii</i> Grunow 1880
	<i>S. robustus</i> Proschk.-Lavr. 1962
Порядок Melosirales Crawford 1990	
Сем. Melosiraceae Kütz. 1844	<i>Melosira</i> C. Agardh 1824
	<i>M. distans</i> (Ehrenb.) Kütz. 1844
	<i>M. italica</i> (Ehrenb.) Kütz. 1844
	<i>M. juergensii</i> Agardh 1824
	<i>M. moniliformis</i> var. <i>moniliformis</i> (O. F. Müll.) C. Agardh 1824

Продолж. табл. 2

1	2
	<i>M. moniliformis</i> var. <i>hispida</i> Castr. ex V. H. 1880
	<i>M. moniliformis</i> var. <i>octogona</i> Grunow 1878
	<i>M. moniliformis</i> var. <i>subglobosa</i> Grunow 1878
	<i>M. nummuloides</i> Agardh 1824
	<i>M. varians</i> Agardh 1827
	<i>Endictya</i> Ehrenb. 1845
	<i>E. oceanica</i> Ehrenb. 1845
Сем. Hyalodiscaceae Crawford 1990	<i>Hyalodiscus</i> Ehrenb. 1845
	<i>H. ambiguus</i> (Grunow) Temp. et Perag. 1890
	<i>H. scoticus</i> (Kütz.) Grunow 1879
	<i>H. scoticus</i> var. <i>griseolus</i> Proschk.-Lavr.
	<i>H. subtilis</i> J. W. Bailey 1854
Порядок Paraliales Crawford 1990	
Сем. Paraliaceae Crawford 1988	<i>Paralia</i> Heib. 1863
	<i>P. sulcata</i> (Ehrenb.) Cleve 1873
Порядок Aulacoseirales Crawford 1990	
Сем. Aulacoseiraceae Crawford 1990	<i>Aulacoseira</i> Thw. 1848
	<i>A. granulata</i> (Ehrenb.) Simonsen 1979
	<i>Podosira</i> Ehrenb. 1840
	<i>P. hormoides</i> (Mont.) Kütz. 1844
	<i>P. hormoides</i> var. <i>parvula</i> Proschk.-Lavr. 1963
	<i>P. maxima</i> (Kütz.) Grunow 1880
	<i>P. pellucida</i> Proschk.-Lavr. 1963
Порядок Coscinodiscales Round et Crawford 1990	
Сем. Coscinodiscaceae Kütz. 1844	<i>Coscinodiscus</i> Ehrenb. 1838
	<i>C. apiculatus</i> Ehrenb. 1844
	<i>C. asteromphalus</i> var. <i>asteromphalus</i> Ehrenb. 1844
	<i>C. asteromphalus</i> var. <i>subbuliens</i> (Jörg.) Cleve 1894
	<i>C. centralis</i> Ehrenb. 1844
	<i>C. commutatus</i> Grunow 1884
	<i>C. concinnus</i> W. Sm. 1856
	<i>C. concinnus</i> var. <i>tenuis</i> Proschk.-Lavr. 1963
	<i>C. gigas</i> Ehrenb. 1941
	<i>C. granii</i> Gough 1905
	<i>C. janischii</i> A. Schmidt 1878
	<i>C. jonesianus</i> (Grev.) Ostenf. 1915
	<i>C. lewisianus</i> Grev.
	<i>C. nitidus</i> Greg. 1857
	<i>C. perforatus</i> Ehrenb. 1844
	<i>C. radiatus</i> Ehrenb. 1841
Сем. Hemidiscaceae Hendey 1937 emend. Simonsen 1975	<i>Actinocyclus</i> Ehrenb. 1837
	<i>A. mirabilis</i> Proschk.-Lavr.
	<i>A. octonarius</i> var. <i>octonarius</i> Ehrenb. 1838
	<i>A. octonarius</i> var. <i>crassus</i> (W. Sm.) Hendey 1954
	<i>A. octonarius</i> var. <i>ralfsii</i> (W. Sm.) Hendey 1954
	<i>A. octonarius</i> var. <i>tenellus</i> (Bréb.) Hendey 1954
	<i>A. subtilis</i> (Greg.) Ralfs ex Pritch. 1861

Продолж. табл. 2

1	2
	<i>Azpeitia</i> M. Perag. ex Temp. et Perag.
	<i>A. nodulifera</i> (A. Schmidt) G. A. Fryxell et P. A. Sims ex Fryxell et al. 1986
Сем. Heliopeltaceae H. L. Smith 1872	<i>Actinoptychus</i> Ehrenb. 1843
	<i>A. senarius</i> (Ehrenb.) Ehrenb. 1843
Порядок Asterolamprales Round et Crawford 1990	
Сем. Asterolampraceae H. L. Smith 1872	<i>Asteromphalus</i> Ehrenb. 1844
	<i>A. robustus</i> Castr.
Порядок Triceratiales Round et Crawford 1990	
Сем. Triceratiaceae (Schütt) Lemmerm. 1899	<i>Triceratium</i> Ehrenb. 1839
	<i>T. antediluvianum</i> (Ehrenb.) Grunow 1870
	<i>T. cf. tetragonum</i> Pant.
	<i>Odontella</i> C. Agardh 1832
	<i>O. aurita</i> (Lyngb.) C. Agardh 1832
	<i>O. mobiliensis</i> (J. W. Bailey) Grunow 1884
	<i>O. subaequa</i> Kütz. 1844
	<i>Pleurosira</i> (Ehrenb.) Compère 1982
	<i>Pl. laevis</i> (Ehrenb.) Compère 1982
	<i>Cerataulus</i> Ehrenb. 1843
	<i>C. turgidus</i> (Ehrenb.) Ehrenb. 1843
	<i>C. smithii</i> Ralfs ex Pritch. 1861
	<i>Auliscus</i> Ehrenb. 1843
	<i>A. sculptus</i> (W. Sm.) Ralfs ex Pritch. 1861
Сем. Plagiogrammaceae De Toni 1890	<i>Plagiogramma</i> Grev. 1859
	<i>Pl. staurophorum</i> (Greg.) Heib.
	<i>Glyphodesmis</i> Grev. 1862
	<i>G. distans</i> (Gregory) Grunow ex V. H. 1881
	<i>Dimeregramma</i> Ralfs ex Pritch. 1861
	<i>D. fulvum</i> (Greg.) Ralfs ex Pritch. 1861
	<i>D. minor</i> var. <i>minor</i> (Greg.) Ralfs ex Pritch. 1861
	<i>D. minor</i> var. <i>nana</i> (Greg.) V. H. 1880
Порядок Biddulphiales Krieger 1954	
Сем. Biddulphiaceae Kütz. 1844	<i>Biddulphia</i> S. F. Gray 1821
	<i>B. obtusa</i> (Kütz.) Ralfs ex Pritch. 1861
	<i>B. rostrata</i> var. <i>rostrata</i> Hust. 1939
	<i>B. rostrata</i> var. <i>alata</i> Proschk.-Lavr. 1961
Порядок Hemiaulales Round et Crawford 1990	
Сем. Hemiaulaceae Heiberg 1863	<i>Hemiaulus</i> Ehrenb. 1844
	<i>H. hauckii</i> Grunow ex V. H. 1880
	<i>Cerataulina</i> H. Perag. ex Schütt 1896
	<i>C. pelagica</i> (Cleve) Hendey 1937
Сем. Anaulaceae (Schütt) Lemmermann 1899	<i>Anaulus</i> Ehrenb. 1844
	<i>A. minutus</i> Grunow ex V. H. 1880
Порядок Lithodesmiales Round et Crawford 1990	
Сем. Lithodesmiaceae Round 1990	<i>Ditylum</i> J. W. Bailey 1861
	<i>D. brightwellii</i> (T. West) Grunow 1883

Продолж. табл. 2

1	2
Порядок Cymatosirales Round et Crawford 1990	
Сем. Cymatosiraceae Hasle, von Stosch et Syvertsen 1983	<i>Cymatosira</i> Grunow 1862
	<i>C. belgica</i> Grunow ex V. H. 1881
Порядок Rhizosoleniales Silva 1962	
Сем. Rhizosoleniaceae De Toni 1890	<i>Pseudosolenia</i> Sundström 1986
	<i>P. calcar-avis</i> (Schultze) Sundström 1986
Порядок Chaetocerotales Round et Crawford 1990	
Сем. Chaetocerotaceae Ralfs ex Pritch. 1861	<i>Chaetoceros</i> Ehrenb. 1844
	<i>Ch. affinis</i> Lauder 1864
	<i>Ch. contortus</i> Schütt 1895
	<i>Ch. costatus</i> Pavill. 1911
	<i>Ch. curvisetus</i> Cleve 1889
	<i>Ch. diadema</i> (Ehrenb.) Gran 1897
	<i>Ch. lorenzianus</i> Grunow 1863
	<i>Ch. muelleri</i> Lemmerm.
	<i>Ch. paulsenii</i> Ostenf. 1901
	<i>Ch. rigidus</i> Ostenf. 1901
	<i>Ch. simile</i> Cleve 1896
	<i>Ch. simplex</i> Ostenf. 1901
	<i>Ch. socialis</i> Lauder 1864
	<i>Ch. subsecundus</i> (Grunow) Hust. 1927
	<i>Ch. subtile</i> Cleve 1896
	<i>Ch. teres</i> Cleve 1896
	<i>Bacteriastrum</i> Shadb. 1854
	<i>B. hyalinum</i> Lauder 1864
Порядок Leptocylindrales Round et Crawford 1990	
Сем. Leptocylindraceae Lebour 1930	<i>Leptocylindrus</i> Cleve 1889
	<i>L. adriaticus</i> Schröd. 1908
	<i>L. danicus</i> Cleve 1889
	<i>L. minimus</i> Gran 1915
Класс Fragilariophyceae	
Порядок Fragilariales Silva 1962	
Сем. Fragilariaceae Greville 1833	<i>Fragilaria</i> Lyngb. 1819
	<i>F. arcus</i> (Ehrenb.) Cleve 1894–1895
	<i>F. capucina</i> Desm. 1825
	<i>F. crotonensis</i> Kitton 1869
	<i>F. delicatissima</i> Proschk.-Lavr. 1960
	<i>F. intermedia</i> Grunow ex V. H. 1880
	<i>F. striatula</i> Lyngb. 1819
	<i>F. vaucheriae</i> (Kütz.) J. B. Petersen 1938
	<i>Asterionella</i> Hassall 1850
	<i>A. formosa</i> Hassall 1850
	<i>Staurosirella</i> Williams et Round 1988
	<i>S. pinnata</i> (Ehrenb.) Williams et Round 1987
	<i>Staurosira</i> Ehrenb. 1843
	<i>S. construens</i> var. <i>construens</i> Ehrenb. 1843
	<i>S. construens</i> f. <i>subsalina</i> (Hust.) Bukht.
	<i>S. construens</i> var. <i>venter</i> (Ehrenb.) Ham. 1992

Продолж. табл. 2

1	2
	<i>Martyana</i> Round 1990
	<i>M. martyi</i> (Herib.) Round 1990
	<i>Diatoma</i> Bory 1824
	<i>D. hiemale</i> (Lyngb.) Heib. 1863
	<i>D. tenuis</i> C. Agardh 1812
	<i>D. vulgare</i> var. <i>vulgare</i> Bory 1824
	<i>D. vulgare</i> var. <i>breve</i> Grunow 1862
	<i>D. vulgare</i> var. <i>ehrenbergii</i> (Kütz.) Grunow 1862
	<i>D. vulgare</i> var. <i>lineare</i> Grunow 1862
	<i>D. vulgare</i> var. <i>productum</i> Grunow 1862
	<i>D. vulgare</i> f. <i>subsalina</i> Proschk.-Lavr. 1963
	<i>Meridion</i> C. Agardh 1824
	<i>M. circulare</i> var. <i>circulare</i> (Grev.) C. Agardh 1831
	<i>M. circulare</i> var. <i>constrictum</i> (Ralfs) V. H. 1880
	<i>Synedra</i> Ehrenb. 1830
	<i>S. curvata</i> Proschk.-Lavr. 1951
	<i>Ulnaria</i> Kütz. 1844 emend. P. Compère 2001
	<i>U. acus</i> (Kütz.) M. Aboal
	<i>U. ulna</i> (Nitzsch) P. Compère 2001
	<i>U. ulna</i> var. <i>aequalis</i> (Kütz.) M. Aboal 2003
	<i>U. ulna</i> var. <i>biceps</i> (Kütz.) comb. nov.
	<i>U. ulna</i> var. <i>contracta</i> (Østrup) comb. nov.
	<i>Ctenophora</i> (Grunow) Williams et Round 1986
	<i>C. pulchella</i> (Ralfs ex Kütz.) Williams et Round 1986
	<i>Hyalosynedra</i> Williams et Round 1986
	<i>H. laevigata</i> (Grunow) Williams et Round 1986
	<i>Neosynedra</i> Williams et Round 1986
	<i>N. provincialis</i> (Grunow) Williams et Round 1986
	<i>Tabularia</i> (Kütz.) Williams et Round 1986
	<i>T. fasciculata</i> (Agardh) Williams et Round 1986
	<i>T. investiens</i> (W. Sm.) Williams et Round 1986
	<i>T. parva</i> (Kütz.) Williams et Round 1990
	<i>T. tabulata</i> (Agardh) Williams et Round 1990
	<i>Catacombus</i> Williams et Round 1990
	<i>C. gaillonii</i> (Bory) Williams et Round 1990
	<i>Opephora</i> Petit 1888
	<i>O. marina</i> (Greg.) Petit 1888
	<i>Falcula</i> M. Voigt 1960
	<i>F. media</i> Voigt var. <i>subsalina</i> Proschk.-Lavr. 1963
	<i>Pteroncola</i> Holmes et Croll ex D. G. Mann 1984
	<i>P. hyalina</i> (Kütz.) Gusl. 1990
	<i>Asterionellopsis</i> Round 1990
	<i>A. glacialis</i> (Castr.) Round 1990
	<i>Podocystis</i> J. W. Bailey 1854
	<i>P. adriatica</i> (Kütz.) Ralfs ex Pritch. 1861
Порядок Tabellariales Round 1990	
Сем. Tabellariaceae Kütz. 1844	<i>Tabularia</i> Ehrenb. ex Kütz. 1844
	<i>T. flocculosa</i> (Roth) Kütz. 1844
Сем. Entopylaceae	<i>Gephyria</i> Arn. 1858
	<i>G. media</i> Arn. 1858

Продолж. табл. 2

1	2
Порядок Licmophorales Round 1990	
Сем. Licmophoraceae Kützing 1844	<i>Licmophora</i> C. Agardh 1827
	<i>L. abbreviata</i> C. Agardh 1831
	<i>L. communis</i> (Heib.) Grunow ex V. H. 1881
	<i>L. dalmatica</i> (Kütz.) Grunow 1867
	<i>L. debilis</i> (Kütz.) Grunow ex V. H. 1881
	<i>L. ehrenbergii</i> (Kütz.) Grunow ex V. H. 1881
	<i>L. flabellata</i> (Grev.) C. Agardh 1830
	<i>L. gracilis</i> var. <i>gracilis</i> (Ehrenb.) Grunow 1867
	<i>L. gracilis</i> var. <i>anglica</i> (Kütz.) H. Perag. et M. Perag. 1901
	<i>L. grandis</i> (Kütz.) Grunow ex V. H. 1880
	<i>L. hastata</i> Mereschk. 1901
	<i>L. juergensii</i> Agardh 1831
	<i>L. nubecula</i> (Kütz.) Grunow 1878
	<i>L. oedipus</i> (Kütz.) Grunow ex V. H. 1881
	<i>L. ovulum</i> Mereschk. 1902
	<i>L. paradoxa</i> var. <i>paradoxa</i> (Lyngb.) Agardh 1828
	<i>L. paradoxa</i> var. <i>crystallina</i> (Kütz.) Grunow ex V. H. 1880
	<i>L. paradoxa</i> var. <i>tincta</i> (Agardh) Hust. 1927–1937
	<i>L. reinchardii</i> Grunow ex V. H. 1880
	<i>L. subundulata</i> Mereschk.
Порядок Rhaphoneidales Round 1990	
Сем. Rhaphoneidaceae Forti 1912	<i>Rhaphoneis</i> Ehrenb. 1844
	<i>Rh. ampiceros</i> (Ehrenb.) Ehrenb. 1844
	<i>Rh. nitida</i> (Gregory) Grunow 1868
	<i>Rh. nitida</i> f. <i>trigona</i> F. Azpeitia Moros 1908
	<i>Delphineis</i> G. W. Andrews 1977
	<i>D. surirella</i> var. <i>surirella</i> (Ehrenb.) G. W. Andrews 1981
	<i>D. surirella</i> var. <i>australis</i> (Petit) L. I. Ryab. 2006
Сем. Psammodiscaceae Round et D. G. Mann 1990	<i>Psammodiscus</i> Round et D. G. Mann 1990
	<i>P. nitidus</i> (Greg.) Round et D. G. Mann 1978
Порядок Ardissonaeales Round 1990	
Сем. Ardissonaceae Round 1990	<i>Ardissonaea</i> De Notaris 1870
	<i>A. baculus</i> (Greg.) Grunow 1880
	<i>A. brockmannii</i> (Hust.) L. I. Ryab. 2006
	<i>A. crystallina</i> (C. Agardh) Grunow 1880
	<i>A. formosa</i> (Hantzsch) comb. nov.
	<i>A. fulgens</i> (Grev.) Grunow 1880
	<i>A. robusta</i> (Ralfs ex Pritch.) De Notaris 1870
Порядок Toxariales Round 1990	
Сем. Toxariaceae Round 1990	<i>Toxarium</i> J. W. Bailey 1854
	<i>T. hennedyanum</i> (Greg.) Grunow ex V. H. 1880
	<i>T. undulatum</i> J. W. Bailey 1854
Порядок Thalassionematales Round 1990	
Сем. Thalassionemataceae Round 1990	<i>Thalassionema</i> Grunow ex Mereschk. 1902
	<i>Th. nitzschioides</i> (Grunow) Mereschk. 1902

Продолж. табл. 2

1	2
Порядок Rhabdonematales Round et Crawford 1990	
Сем. Rhabdonemataceae Round et Crawford 1990	<i>Rhabdonema</i> Kütz. 1844
	<i>Rh. adriaticum</i> Kütz. 1844
	<i>Rh. arcuatum</i> var. <i>arcuatum</i> (Lyngb.) Kütz. 1844
	<i>Rh. arcuatum</i> var. <i>ventricosum</i> A. Cleve 1953
Порядок Striatellales Round 1990	
Сем. Striatellaceae Kütz. 1844	<i>Striatella</i> C. Agardh 1832
	<i>S. delicatula</i> (Kütz.) Grunow ex V. H. 1885
	<i>S. interrupta</i> (Ehrenb.) Ehrenb. 1863
	<i>S. unipunctata</i> (Lyngb.) Agardh 1832
	<i>Grammatophora</i> Ehrenb. 1840
	<i>G. angulosa</i> Ehrenb. 1841
	<i>G. angulosa</i> var. <i>islandica</i> (Ehrenb.) Grunow
	<i>G. hamulifera</i> Kütz. 1844
	<i>G. marina</i> var. <i>marina</i> (Lyngb.) Kütz. 1844
	<i>G. marina</i> var. <i>adriatica</i> Grunow ex V. H. 1880
	<i>G. macilenta</i> W. Sm. 1856
	<i>G. serpentina</i> (Ralfs) Ehrenb. 1844
	<i>G. spinosa</i> Proschk.-Lavr. 1960
	<i>G. subtilissima</i> J. W. Bailey 1861
Порядок Climacospheniales Round 1990	
Сем. Climacospheniaceae Round 1990	<i>Climacosphenia</i> Ehrenb. 1841
	<i>C. moniligera</i> Ehrenb. 1841
Класс Bacillariophyceae	
Порядок Lyrellales D. G. Mann 1990	
Сем. Lyrellaceae D. G. Mann 1990	<i>Lyrella</i> N. I. Karajeva 1978
	<i>L. abrupta</i> (Greg.) D. G. Mann 1990
	<i>L. approximata</i> (Grev.) D. G. Mann 1990
	<i>L. circumsecta</i> (V. Grunow ex A. Schmidt) D. G. Mann 1990
	<i>L. dissipata</i> (Hust.) Gusl. et N. I. Kar. 1992
	<i>L. clavata</i> (Greg.) D. G. Mann 1990
	<i>L. clavata</i> f. <i>elongata</i> (Perag.) L. I. Ryab. 2006
	<i>L. hennedyi</i> var. <i>hennedyi</i> (W. Sm.) A. J. Stick. et D. G. Mann 1990
	<i>L. hennedyi</i> f. <i>cuneata</i> (A. Schmidt) L. I. Ryab. 2006
	<i>L. hennedyi</i> var. <i>neopolitana</i> (Cleve) L. I. Ryab. 2006
	<i>L. lyra</i> f. <i>typica</i> (Hust.) L. I. Ryab. 2006
	<i>L. lyra</i> var. <i>atlantica</i> (A. Schmidt) Gusl. et N. I. Kar. 1992
	<i>L. lyra</i> var. <i>elliptica</i> (A. Schmidt) Gusl. et N. I. Kar. 1992
	<i>L. lyra</i> var. <i>lyra</i> (Ehrenb.) N. I. Kar. 1978
	<i>L. lyroides</i> (Hendey) D. G. Mann 1990
	<i>L. nebulosa</i> (Greg.) D. G. Mann 1990
	<i>L. perplexa</i> (H. Perag. et M. Perag.) L. I. Ryab. 2006
	<i>L. rudiformis</i> (Hust.) Gusl. et N. I. Kar. 1992
	<i>L. spectabilis</i> (Greg.) D. G. Mann 1990

Продолж. табл. 2

1	2
Порядок Mastogloiales D. G. Mann 1990	
Сем. Mastogloiaceae Mereschk. 1903	<i>Mastogloia</i> Thw. 1856
	<i>M. angulata</i> Lewis 1861
	<i>M. apiculata</i> W. Sm. 1853
	<i>M. baldjikiana</i> Grunow ex A. Schmidt 1874–1958
	<i>M. binotata</i> (Grunow) Cleve 1894–1895
	<i>M. braunii</i> Grunow 1863
	<i>M. crucicula</i> (Grunow) Cleve 1894–1895
	<i>M. erythraea</i> var. <i>erythraea</i> Grunow 1860
	<i>M. erythraea</i> var. <i>biocellata</i> Grunow 1877
	<i>M. gibertii</i> A. Schmidt
	<i>M. ignorata</i> Hust. 1927–1937
	<i>M. labuensis</i> Cleve ex A. Schmidt 1874–1958
	<i>M. lanceolata</i> var. <i>lanceolata</i> Thw. ex W. Sm. 1856
	<i>M. lanceolata</i> var. <i>lanceolata</i> f. <i>radiolata</i> Proschk.-Lavr. 1963
	<i>M. lanceolata</i> var. <i>subelliptica</i> Proschk.-Lavr. 1963
	<i>M. lineata</i> (Dillwyn) Agardh 1832
	<i>M. ovulum</i> Hust. 1933
	<i>M. paradoxa</i> var. <i>paradoxa</i> Grunow 1878
	<i>M. paradoxa</i> var. <i>tenera</i> Proschk.-Lavr. 1963
	<i>M. pontica</i> N. Alex. 1931
	<i>M. pumila</i> (Cleve et Möller) Cleve 1895
	<i>M. pusilla</i> var. <i>pusilla</i> Grunow 1878
	<i>M. pusilla</i> var. <i>subrhombica</i> Proschk.-Lavr. 1963
	<i>M. pusilla</i> var. <i>linearis</i> Østrup 1910
	<i>M. pusilla</i> var. <i>subcapitata</i> Hust.
	<i>M. rostrata</i> (Wall.) Hust.
	<i>M. smithii</i> Thw. ex W. Sm. 1856
	<i>M. tenera</i> Hust. 1933
Порядок Cymbellales D. G. Mann 1990	
Сем. Rhoicospheniaceae Chen et Zhu 1983	<i>Rhoicosphenia</i> Grunow 1860
	<i>Rh. abbreviata</i> (C. Agardh) Lange-Bert. 1980
	<i>Rh. marina</i> (W. Sm.) M. Schmidt 1889
	<i>Rh. pullus</i> M. Schmidt
	<i>Gomphonemopsis</i> Medlin 1986
	<i>G. domniciae</i> (Gusl.) Gusl. 1992
	<i>G. pseudexigua</i> (Simonsen) Medlin 1986
Сем. Anomoeoneidaceae D. G. Mann 1990	<i>Anomoeoneis</i> Pfitzer 1871
	<i>A. sculpta</i> (Ehrenb.) Cleve
	<i>A. sphaerophora</i> (Kütz.) Pfitzer 1871
Сем. Cymbellaceae Greville 1833	<i>Cymbella</i> C. Agardh 1830
	<i>C. affinis</i> Kütz. 1844
	<i>C. amphicephala</i> Nägeli ex Kütz. 1849
	<i>C. (Amphora) angusta</i> var. <i>kujalnitzkensis</i> Gusl. et Geras. 1992
	<i>C. aspera</i> (Ehrenb.) H. Perag. 1889
	<i>C. cistula</i> (Ehrenb.) Kirchn. 1878
	<i>C. helvetica</i> Kütz. 1844

Продолж. табл. 2

1	2
	<i>C. lanceolata</i> (Ehrenb.) Kirchn. 1878
	<i>C. navicula</i> Skv.
	<i>C. odessana</i> Gusl. 1992
	<i>C. parva</i> (W. Sm.) Cleve
	<i>C. pusilla</i> Grunow ex A. Schmidt 1875
	<i>C. tumida</i> (Bréb.) V. H. 1880
	<i>C. tumidula</i> Grunow ex A. Schmidt 1875
	<i>C. turgida</i> Greg. 1856
	<i>C. ventricosa</i> C. Agardh 1830
	<i>Brebissonia</i> Grunow 1860
	<i>B. lanceolata</i> (C. Agardh) Mahon. et Reimer 1984
	<i>Encyonema</i> Kütz. 1833
	<i>E. caespitosum</i> Kütz. 1849
	<i>E. prostratum</i> (Berk.) Kütz. 1844
	<i>E. paradoxum</i> Kütz. 1844
Сем. Gomphonemataceae Kütz. 1844	<i>Gomphonema</i> Ehrenb. 1832
	<i>G. acuminatum</i> Ehrenb. 1832
	<i>G. angustatum</i> (Kütz.) Rabenh. 1864
	<i>G. augur</i> Ehrenb. 1840
	<i>G. olivaceum</i> var. <i>olivaceum</i> (Lygb.) Kütz. 1844
	<i>G. olivaceum</i> var. <i>minutissima</i> Hust. 1930
	<i>G. parvulum</i> var. <i>parvulum</i> (Kütz.) Kütz. 1849
	<i>G. parvulum</i> var. <i>lagenula</i> (Kütz.) Hust.
	<i>G. productum</i> (Grunow) Lange-Bert. et Reichg.
	<i>G. salinarum</i> var. <i>salinarum</i> (Pant.) Cleve 1894
	<i>G. salinarum</i> var. <i>staurophorum</i> (Pant.) Cleve 1894
	<i>G. truncatum</i> Ehrenb. 1831
	<i>G. turris</i> Ehrenb. 1854
	<i>Reimeria</i> Kociolek et Stoermer 1987
	<i>R. sinuata</i> (Greg.) Kociolék et Stoermer 1987
	<i>R. sinuata</i> f. <i>ovata</i> (Hust.) B. Hartley et al. 1996
Порядок Achnanthes Silva 1962	
Сем. Achnantheaceae Kütz. 1844	<i>Achnanthes</i> Bory de St.-Vincent 1822
	<i>A. amoena</i> Hust. 1952
	<i>A. bacescui</i> Bodeanu 1976
	<i>A. brevipes</i> var. <i>brevipes</i> C. Agardh 1824
	<i>A. brevipes</i> var. <i>angustata</i> (Grev.) Cleve 1895
	<i>A. brevipes</i> var. <i>intermedia</i> (Kütz.) Cleve 1895
	<i>A. coarctata</i> (Bréb. ex W. Sm.) Grunow ex V. H. 1880
	<i>A. conspicua</i> A. Mayer 1919
	<i>A. danica</i> (Flögel) Grunow 1880
	<i>A. dispar</i> Cleve 1891
	<i>A. fimbriata</i> (Grunow) R. Ross 1963
	<i>A. groenlandica</i> (Cleve) Grunow 1880
	<i>A. hauckiana</i> var. <i>hauckiana</i> Grunow 1880
	<i>A. hauckiana</i> var. <i>elliptica</i> Schulz 1926
	<i>A. hauckiana</i> var. <i>rostrata</i> Schulz 1926
	<i>A. longipes</i> C. Agardh 1824
	<i>A. lorenziana</i> (Cleve) Grunow ex A. Schmidt 1895
	<i>A. lyrata</i> Proschk.-Lavr. 1961
	<i>A. manifera</i> Brun 1895

Продолж. табл. 2

1	2
	<i>A. mirabilis</i> Proschk.-Lavr. 1955
	<i>A. parvula</i> Kütz. 1844
	<i>A. placentuloides</i> (Gusl.) Witk. et Lange-Bert. 2000
	<i>A. pseudogroenlandica</i> Hendey 1964
	<i>A. septata</i> A. Cleve 1953
Сем. Achnanthidiaceae Round et P.W. Basson 1997	<i>Lemnicola</i> Round et P. W. Basson 1997
	<i>L. hungarica</i> (Grunow) Round et P. W. Basson 1997
	<i>Pauliella</i> Round et P. W. Basson 1997
	<i>P. taeniata</i> (Grunow) Round et P. W. Basson 1997
Сем. Cocconeidaceae Kütz. 1844	<i>Cocconeis</i> Ehrenb. 1837
	<i>C. britannica</i> Nägeli ex Kütz. 1849
	<i>C. costata</i> Greg. 1855
	<i>C. dirupta</i> var. <i>dirupta</i> Greg. 1857
	<i>C. dirupta</i> var. <i>flexella</i> (Jan et Rabenh.) Grunow ex V. H. 1880–1885
	<i>C. dirupta</i> var. <i>sigma</i> (Pant.) P. Cerve 1895
	<i>C. disculoides</i> Hust. 1955
	<i>C. disculus</i> (Schum.) Cleve ex Cleve et Janisch 1882
	<i>C. distans</i> Greg. 1857
	<i>C. engelbrechtii</i> Chohn. 1955
	<i>C. kamchatkiensis</i> A. Mann
	<i>C. kujalnitzkensis</i> Gusl. et Geras. 1992
	<i>C. maxima</i> (Grunow) Perag. 1897
	<i>C. molesta</i> var. <i>molesta</i> Kütz. 1844
	<i>C. molesta</i> var. <i>crucifera</i> Grunow ex V. H. 1880
	<i>C. notata</i> Petit 1877
	<i>C. pediculus</i> Ehrenb. 1838
	<i>C. pellucida</i> Grunow ex Rabenh. 1862
	<i>C. placentula</i> var. <i>placentula</i> Ehrenb. 1838
	<i>C. placentula</i> var. <i>euglypta</i> (Ehrenb.) Cleve 1884
	<i>C. placentula</i> var. <i>intermedia</i> (Herib. et M. Perag.) Cleve 1895
	<i>C. placentula</i> var. <i>lineata</i> (Ehrenb.) Cleve 1895
	<i>C. placentuloides</i> Gusl. 1992
	<i>C. pseudodebesii</i> Proschk.-Lavr. 1963
	<i>C. pseudomarginata</i> Greg. 1857
	<i>C. quarnerensis</i> (Grunow) A. Schmidt 1874
	<i>C. scutellum</i> var. <i>scutellum</i> Ehrenb. 1838
	<i>C. scutellum</i> var. <i>adjuncta</i> A. Schmidt 1874–1958
	<i>C. scutellum</i> var. <i>parva</i> (Grunow ex V. H.) Cleve 1895
	<i>C. scutellum</i> var. <i>minutissima</i> Grunow ex V. H. 1880
	<i>C. speciosa</i> Greg. 1855
	<i>C. stauroneiformis</i> (V. H.) Okuno 1957
	<i>Anorthoneis</i> Grunow 1868
	<i>A. exentrica</i> (Donkin) Grunow 1870
	<i>A. hummii</i> Hust. 1955
Сем. Achnanthidiaceae D. G. Mann 1990	<i>Planothidium</i> Round & Bukht. 1996
	<i>Pl. delicatulum</i> (Kütz.) Round et Bukht. 1996
	<i>Pl. lanceolatum</i> (Bréb.) Bukht. 1996
	<i>Pl. rostratum</i> (Østrup) Round et Bukht. 1996
	<i>Pl. ventricosum</i> (Hust.) Bukht.

Продолж. табл. 2

1	2
	<i>Achnantheidium</i> Kütz. 1844
	<i>A. minutissimum</i> (Kütz.) Czarn. 1994
Порядок Naviculales Bessey 1907	
Сем. Berkeleyaceae D. G. Mann 1990	<i>Parlibellus</i> E. J. Cox 1988
	<i>P. delognei</i> (V. H.) E. J. Cox 1988
	<i>P. delognei</i> var. <i>pararhombica</i> (Proschk.-Lavr.) L. I. Ryab. 2006
	<i>P. delognei</i> var. <i>remotiva</i> (Proschk.-Lavr.) L. I. Ryab. 2006
	<i>P. hamulifer</i> (Grunow) E. J. Cox 1988
	<i>P. hamulifer</i> var. <i>plicata</i> (Proschk.-Lavr.) L. I. Ryab. 2006
	<i>P. rhombica</i> (Greg.) L. I. Ryab. 2006
	<i>Berkeleya</i> Grev. 1827
	<i>B. micans</i> (Lyngb.) Grunow 1868
	<i>B. rutilans</i> (Trent.) Grunow 1880
	<i>B. scopulorum</i> (Bréb. et Kütz.) E. J. Cox 1982
Сем. Cavinulaceae D. G. Mann 1990	<i>Cavinula</i> D. G. Mann et A. J. Stick. 1990
	<i>C. lacustris</i> (Greg.) D. G. Mann et A. J. Stick. 1990
Сем. Cosmioneidaceae D. G. Mann 1990	<i>Cosmioneis</i> D. G. Mann et A. J. Stick. 1990
	<i>C. pusilla</i> (W. Sm.) D. G. Mann et A. J. Stick. 1990
Сем. Diadesmidaceae D. G. Mann 1990	<i>Luticula</i> D. G. Mann 1990
	<i>L. mutica</i> (Kütz.) D. G. Mann 1990
Сем. Brachysiraceae D. G. Mann 1990	<i>Brachysira</i> Kütz. 1836
	<i>B. aponina</i> Kütz. 1836
Сем. Scoliotropidaceae Mereschk. 1902	<i>Scolioleura</i> Grunow 1860
	<i>S. tumida</i> (Bréb. et Kütz.) Rabenh. 1864
	<i>S. westii</i> (W. Sm.) Grunow 1860
	<i>Scoliotropis</i> Cleve 1894
	<i>S. latestriata</i> var. <i>latestriata</i> (Bréb. ex Kütz.) Cleve 1894
	<i>S. latestriata</i> var. <i>amphora</i> Cleve 1894
	<i>Biremis</i> D. G. Mann et E. J. Cox 1990
	<i>B. ambigua</i> (Cleve) D. G. Mann 1990
	<i>B. lucens</i> (Hust.) Sabbe, Witk. et Vyverman 1995
Сем. Sellaphoraceae Mereschk. 1902	<i>Sellaphora</i> Mereschk. 1902
	<i>S. bacillum</i> (Ehrenb.) D. G. Mann 1989
	<i>S. pupula</i> (Kütz.) Mereschk. 1902
	<i>Fallacia</i> A. J. Stick. et D. G. Mann 1990
	<i>F. forcipata</i> (Grev.) A. J. Stick. et D. G. Mann 1990
	<i>F. inattingens</i> (Simonsen) D. G. Mann 1990
	<i>F. nummularia</i> (Grev.) G. D. Mann 1990
	<i>F. phyllophorae</i> (Gusl.) L. I. Ryab. 2006
	<i>F. pygmaea</i> (Kütz.) A. J. Stick. et D. G. Mann 1990
	<i>F. septifera</i> (Proschk.-Lavr.) L. I. Ryab. 2006
	<i>F. subforcipata</i> (Hust.) D. G. Mann 1990
	<i>F. versicolor</i> (Hust.) D. G. Mann 1990
Сем. Pinnulariaceae D. G. Mann 1990	<i>Pinnularia</i> Ehrenb. 1840
	<i>P. cruciformis</i> (Donkin) Cleve 1895
	<i>P. gibba</i> Ehrenb. 1841
	<i>P. interrupta</i> W. Sm. 1853
	<i>P. quadratarea</i> (A. Schmidt) Cleve 1895
	<i>P. mesolepta</i> (Ehrenb.) W. Sm. 1853

Продолж. табл. 2

1	2
	<i>P. major</i> var. <i>paludosa</i> Meister
	<i>P. microstauron</i> var. <i>microstauron</i> (Ehrenb.) Cleve 1891
	<i>P. microstauron</i> var. <i>ambigua</i> Meister
	<i>Diatomella</i> Grev. 1855
	<i>D. salina</i> var. <i>septata</i> (Nik.) I. V. Makar. 1968
Сем. Diploneidaceae D. G. Mann 1990	<i>Diploneis</i> Ehrenb. ex Cleve 1894
	<i>D. bombus</i> (Ehrenb.) Cleve 1894
	<i>D. chersonensis</i> (Grunow) Cleve 1894
	<i>D. crabro</i> Ehrenb. 1849
	<i>D. crabro</i> var. <i>pandura</i> (Bréb.) Cleve
	<i>D. didyma</i> (Ehrenb.) Ehrenb. 1854
	<i>D. elliptica</i> (Kütz.) Cleve 1894
	<i>D. finnica</i> (Ehrenb.) Cleve 1891
	<i>D. fusca</i> var. <i>fusca</i> (Greg.) Cleve 1894
	<i>D. fusca</i> var. <i>delicata</i> (A. Schmidt) Cleve 1894
	<i>D. gemmata</i> var. <i>gemma</i> (Grev.) Cleve 1894
	<i>D. gemmata</i> var. <i>pristiophora</i> (Janisch) Cleve 1894
	<i>D. incurvata</i> (Greg.) Cleve 1894
	<i>D. interrupta</i> var. <i>interrupta</i> (Kütz.) Cleve 1894
	<i>D. interrupta</i> var. <i>heeri</i> (Pant.) Hust. 1927–1937
	<i>D. lineata</i> (Donkin) Cleve 1894
	<i>D. littoralis</i> (Donkin) Cleve 1894
	<i>D. notabilis</i> var. <i>notabilis</i> (Grev.) Cleve 1894
	<i>D. notabilis</i> var. <i>tenera</i> Proschk.-Lavr. 1963
	<i>D. oblongella</i> (Nägeli) A. Cleve 1922
	<i>D. oculata</i> (Bréb.) Cleve 1894
	<i>D. pandura</i> (Bréb.) Cleve 1894
	<i>D. papula</i> (A. Schmidt) Cleve 1894
	<i>D. parma</i> Cleve 1891
	<i>D. pseudoovalis</i> Hust. 1930
	<i>D. smithii</i> var. <i>smithii</i> (Bréb.) Cleve 1894
	<i>D. smithii</i> var. <i>constricta</i> Heiden ex Heiden et Kolbe 1928
	<i>D. smithii</i> var. <i>pumila</i> (Grunow) Hust. 1937
	<i>D. smithii</i> var. <i>rhombica</i> Mereschk. 1902
	<i>D. splendida</i> (Greg.) Cleve 1894
	<i>D. subadvena</i> Hust. 1937
	<i>D. subcincta</i> (A. Schmidt) Cleve 1894
	<i>D. suborbicularis</i> (Greg.) Cleve 1894
	<i>D. vacillans</i> (A. Schmidt) Cleve 1894
	<i>D. vetula</i> (A. Schmidt) Cleve 1894
Сем. Naviculaceae Kütz. 1844	<i>Navicula</i> Bory de St.-Vincent 1822
	<i>N. agnita</i> Hust. 1955
	<i>N. ammophila</i> var. <i>intermedia</i> Grunow 1822
	<i>N. anglica</i> var. <i>anglica</i> Ralfs 1861
	<i>N. anglica</i> var. <i>minuta</i> Cleve
	<i>N. bicapitellata</i> Hust. 1925
	<i>N. bottnica</i> Grunow 1879
	<i>N. cancellata</i> var. <i>cancellata</i> Donkin 1873
	<i>N. cancellata</i> var. <i>retusa</i> (Bréb.) Cleve 1896
	<i>N. cancellata</i> var. <i>subcapitata</i> Grunow
	<i>N. capitata</i> Ehrenb. 1838

Продолж. табл. 2

1	2
	<i>N. cincta</i> (Ehrenb.) Ralfs ex Pritch. 1861
	<i>N. cf. climentis</i> Grunow
	<i>N. cryptocephala</i> var. <i>cryptocephala</i> Kütz. 1844
	<i>N. cryptocephala</i> var. <i>intermedia</i> Grunow 1880
	<i>N. cryptonella</i> Lange-Bert.
	<i>N. cuspidata</i> Kütz. 1844
	<i>N. decussis</i> Østrup 1910
	<i>N. digito-radiata</i> var. <i>digito-radiata</i> (Greg.) Ralfs ex Pritch. 1861
	<i>N. digito-radiata</i> var. <i>cyprinus</i> (Ehrenb.) W. Sm. 1853
	<i>N. directa</i> (W. Sm.) Ralfs ex Pritch. 1861
	<i>N. distans</i> (W. Sm.) Ralfs ex Pritch. 1861
	<i>N. exigua</i> (Greg.) O. F. Müll.
	<i>N. fortis</i> (Greg.) Ralfs ex Pritch. 1861
	<i>N. glabriscula</i> var. <i>ellipsoidalis</i> Proschk.-Lavr. 1963
	<i>N. gomphonematoides</i> Gusl. 1992
	<i>N. gotlandica</i> Grunow ex V. H. 1880
	<i>N. gregaria</i> Donkin 1861
	<i>N. hustedtii</i> Krasske 1923
	<i>N. inflexa</i> (Greg.) Ralfs ex Pritch. 1861
	<i>N. intermedia</i> Lagerst. 1873
	<i>N. lanceolata</i> (C. Agardh) Ehrenb. 1838
	<i>N. laterostrata</i> Hust. 1925
	<i>N. menisculus</i> Schum. 1867
	<i>N. palpebralis</i> Bréb. ex W. Sm. 1853
	<i>N. pennata</i> A. Schmidt 1876
	<i>N. pennata</i> var. <i>pontica</i> Mereschk. 1902
	<i>N. peregrina</i> (Ehrenb.) Kütz. 1844
	<i>N. perhombus</i> Hust.
	<i>N. pi</i> Cleve 1895
	<i>N. placentula</i> var. <i>placentula</i> (Ehrenb.) Grunow 1854
	<i>N. placentula</i> f. <i>rostrata</i> Mayer
	<i>N. plicata</i> Bodeanu
	<i>N. protracta</i> (Grun.) Cleve 1895
	<i>N. pupula</i> Kütz. 1844
	<i>N. radiosa</i> Kütz. 1844
	<i>N. ramosissima</i> var. <i>ramosissima</i> (Agardh) Cleve 1895
	<i>N. ramosissima</i> f. <i>caspia</i> (Grunow) Cleve
	<i>N. reinhardtii</i> (Grunow) Cleve 1895
	<i>N. rostellata</i> Kütz. 1844
	<i>N. salinarum</i> var. <i>salinarum</i> Grunow 1880
	<i>N. salinarum</i> f. <i>capitata</i> Schulz
	<i>N. simplex</i> Krasske 1925
	<i>N. spicula</i> (Hickel) Cleve 1891
	<i>N. subinflata</i> Grunow 1880
	<i>N. subrhombica</i> Hust. 1955
	<i>N. subrostellata</i> Hust. 1955
	<i>N. tripunctata</i> (O. F. Müll.) Bory 1822
	<i>N. trivialis</i> Lange-Bert.
	<i>N. veneta</i> Kütz. 1844
	<i>N. viridula</i> (Kütz.) Kütz. 1844
	<i>N. zostereti</i> Grunow

Продолж. табл. 2

1	2
	<i>Trachyneis</i> Cleve 1894
	<i>T. aspera</i> var. <i>aspera</i> (Ehrenb.) Cleve 1894
	<i>T. aspera</i> var. <i>intermedia</i> (Grunow) Cleve 1894
	<i>T. aspera</i> var. <i>pulchella</i> (W. Sm.) Cleve 1894
	<i>T. aspera</i> var. <i>vulgaris</i> Cleve 1894
	<i>T. clepsydra</i> (Donkin) Cleve 1894
	<i>Seminavis</i> D. G. Mann 1990
	<i>S. cymbelloides</i> (Grunow) D. G. Mann 1990
	<i>Haslea</i> Simonsen 1974
	<i>H. crucigera</i> (W. Sm.) Simonsen 1974
	<i>H. ostrearia</i> (Gaillon) Simonsen 1974
	<i>H. subagnita</i> (Proschk.-Lavr.) I. V. Makar. et N. I. Kar. 1985
	<i>Caloneis</i> Cleve 1894
	<i>C. amphisbaena</i> var. <i>amphisbaena</i> (Bory) Cleve 1894
	<i>C. amphisbaena</i> var. <i>aequata</i> Kolbe
	<i>C. amphisbaena</i> f. <i>subsalina</i> (Donkin) Van der Weff et Huls 1960
	<i>C. densestriata</i> (Proschk.-Lavr.) Gusl. 1992
	<i>C. liber</i> var. <i>liber</i> (W. Sm.) Cleve 1894
	<i>C. liber</i> var. <i>bicuneata</i> (Grunow) Cleve 1894
	<i>C. linearis</i> (Grunow) Boyer
	<i>C. origonica</i> (Ehrenb.) Patrick 1966
	<i>C. probabilis</i> var. <i>probabilis</i> (A. Schmidt) Cleve 1894
	<i>C. probabilis</i> var. <i>pinnularioides</i> Proschk.-Lavr. 1963
	<i>C. silicula</i> (Ehrenb.) Cleve 1894
	<i>C. subsalina</i> (Donkin) Hendey 1951
	<i>C. westii</i> (W. Sm.) Hendey 1964
	<i>Fogedia</i> Witk., Lange-Bert., Metz. et Bafana 1997
	<i>F. finmarchica</i> (Cleve et Grunow) Witk., Metz. et Lange-Bert. 1997
Сем. Pleurosigmataceae Mereschk. 1903	<i>Pleurosigma</i> W. Sm. 1852
	<i>Pl. aestuarii</i> (Bréb. et Kütz.) W. Sm. 1853
	<i>Pl. angulatum</i> (Quek.) W. Sm. 1852
	<i>Pl. cuspidatum</i> var. <i>cuspidatum</i> Cleve 1894
	<i>Pl. cuspidatum</i> var. <i>rostratum</i> Proschk.-Lavr. 1963
	<i>Pl. elongatum</i> W. Sm. 1852
	<i>Pl. formosum</i> var. <i>formosum</i> W. Sm. 1852
	<i>Pl. formosum</i> var. <i>dalmatica</i> (Grunow) Cleve 1894
	<i>Pl. lewis</i> W. Sm. 1856
	<i>Pl. macrum</i> W. Sm. 1853
	<i>Pl. normani</i> Ralfs ex Pritch. 1861
	<i>Pl. rigidum</i> W. Sm. 1853
	<i>Pl. salinarum</i> (Grunow) Grunow 1880
	<i>Pl. strigosum</i> W. Sm. 1852
	<i>Donkinia</i> Ralfs ex Pritch. 1861 emend. E. J. Cox 1983
	<i>D. minuta</i> (Donkin) Ralfs ex Pritch. 1861
	<i>D. recta</i> (Donkin) Grunow 1883
	<i>Toxonidea</i> Donkin 1858
	<i>T. insignis</i> Donkin 1858
	<i>Gyrosigma</i> Hassall 1845
	<i>G. acuminatum</i> (Kütz.) Rabenh. 1853
	<i>G. attenuatum</i> (Kütz.) Rabenh. 1853

Продолж. табл. 2

1	2
	<i>G. balticum</i> var. <i>balticum</i> (Ehrenb.) Rabenh. 1853
	<i>G. balticum</i> f. <i>maeoticum</i> (Pant.) Proschk.-Lavr. 1963
	<i>G. eximium</i> (Thw.) Boyer 1927
	<i>G. fasciola</i> var. <i>fasciola</i> (Ehrenb.) Griff. et Henfr. 1856
	<i>G. fasciola</i> var. <i>arcuatum</i> (Donkin) Cleve 1894
	<i>G. fasciola</i> var. <i>prolongatum</i> (W. Sm.) Cleve 1894
	<i>G. littorale</i> (W. Sm.) Griff. et Henfr. 1856
	<i>G. macrum</i> (W. Sm.) Griff. et Henfr. 1856
	<i>G. prolongatum</i> var. <i>prolongatum</i> (W. Sm.) Griff. et Henfr. 1856
	<i>G. prolongatum</i> var. <i>closterioides</i> (Grunow) Cleve 1894
	<i>G. spencerii</i> (Quek.) Griff. et Henfr. 1856
	<i>G. strigile</i> (W. Sm.) Cleve
	<i>G. tenuissimum</i> (W. Sm.) Griff. et Henfr. 1856
Сем. Plagiotropidaceae D. G. Mann 1990	<i>Plagiotropis</i> Pfitzer 1871
	<i>Pl. elegans</i> (W. Sm.) Grunow ex V. H. 1885
	<i>Pl. lepidoptera</i> (Greg.) Kuntze 1898
Сем. Stauroneidaceae D. G. Mann 1990	<i>Stauroneis</i> Ehrenb. 1843
	<i>S. anceps</i> Ehrenb. 1841
	<i>S. simulans</i> (Donkin) Ross ex Hartley 1986
	<i>S. phoenicenteron</i> Ehrenb. 1841
	<i>Staurophora</i> Mereschk. 1903
	<i>S. salina</i> var. <i>salina</i> (W. Sm.) Mereschk. 1903
	<i>S. salina</i> f. <i>maeotica</i> Pant.
	<i>S. wislouchii</i> (Poretzky et Anissimova) D. G. Mann 1990
	<i>Pseudostaurosira</i> Williams et Round 1988
	<i>P. brevistriata</i> (Grun.) Williams et Round 1987
	<i>Craticula</i> Grunow 1867
	<i>C. cuspidata</i> (Kütz.) D. G. Mann 1990
	<i>C. halophila</i> var. <i>halophila</i> (Grunow ex V. H.) D. G. Mann 1990
	<i>C. halophila</i> var. <i>convergens</i> (Proschk.-Lavr.) L. I. Ryab. 2006
Сем. Proschkiniaceae D. G. Mann 1990	<i>Proschkinia</i> N. I. Karajeva 1978
	<i>P. complanatoides</i> (Hust. ex Simonsen) D. G. Mann 1990
	<i>P. complanata</i> (Hust.) L. I. Ryab. 1986
	<i>P. complanatula</i> (Hust.) Gusl. 2002
Порядок Thalassiophysales D. G. Mann 1990	
Сем. Catenulaceae Mereschk.1902	<i>Amphora</i> Ehrenb. ex Kütz. 1844
	<i>A. acuta</i> var. <i>acuta</i> Greg. 1857
	<i>A. acuta</i> var. <i>arcuata</i> (A. Schmidt) Cleve 1895
	<i>A. acutiuscula</i> Kütz. 1844
	<i>A. angularis</i> Greg. 1855
	<i>A. angusta</i> var. <i>angusta</i> Greg. 1857
	<i>A. angusta</i> var. <i>oblongella</i> (Grunow) Cleve
	<i>A. arcus</i> var. <i>arcus</i> Greg. 1854
	<i>A. arcus</i> var. <i>sulcata</i> A. Schmidt 1875
	<i>A. arenaria</i> Donkin 1858
	<i>A. arenicola</i> var. <i>arenicola</i> Grunow 1885
	<i>A. arenicola</i> var. <i>oculata</i> Cleve 1895
	<i>A. aspera</i> Petit 1877

Продолж. табл. 2

1	2
	<i>A. bigibba</i> Grunow ex A. Schmidt 1875
	<i>A. binodis</i> Greg. 1857
	<i>A. caroliniana</i> Giffen 1980
	<i>A. chadzhibeiensis</i> Gusl. 1992
	<i>A. coffeiformis</i> var. <i>coffeiformis</i> (C. Agardh) Kütz. 1844
	<i>A. coffeiformis</i> var. <i>acutiuscula</i> (Kütz.) Hust. 1930
	<i>A. coffeiformis</i> var. <i>angularis</i> Cleve 1895
	<i>A. commutata</i> Grunow ex V. H. 1880
	<i>A. copulata</i> (Kütz.) Schoeman et Archibald 1986
	<i>A. costata</i> W. Sm. 1853
	<i>A. crassa</i> Greg. 1857
	<i>A. cuneata</i> Cleve 1876
	<i>A. delicatissima</i> Krasske 1930
	<i>A. dubia</i> Greg. 1857
	<i>A. eunotia</i> var. <i>eunotia</i> Cleve 1873
	<i>A. eunotia</i> var. <i>holsatica</i> (Hust.) Tunni
	<i>A. exigua</i> Greg. 1857
	<i>A. genkalii</i> Gusl. 1987
	<i>A. graeffeana</i> Hendey 1973
	<i>A. granulata</i> var. <i>granulata</i> Greg. 1857
	<i>A. granulata</i> var. <i>costata</i> Proschk.-Lavr. 1963
	<i>A. granulata</i> var. <i>punctata</i> Proschk.-Lavr. 1963
	<i>A. hyalina</i> var. <i>hyalina</i> Kütz. 1844
	<i>A. hyalina</i> var. <i>delicatula</i> Proschk.-Lavr. 1963
	<i>A. hyalina</i> var. <i>inpalpabilis</i> Proschk.-Lavr. 1963
	<i>A. hybrida</i> Grunow ex V. H.
	<i>A. inconspicua</i> Proschk.-Lavr. 1963
	<i>A. interrupta</i> Heiden ex Heiden et Kolbe 1928
	<i>A. karajevae</i> Gusl. 1987
	<i>A. laevis</i> Greg. 1857
	<i>A. laevissima</i> Greg. 1857
	<i>A. lineolata</i> Ehrenb. 1838
	<i>A. lydiae</i> Gusl. 1987
	<i>A. macilenta</i> var. <i>macilenta</i> Greg. 1857
	<i>A. macilenta</i> var. <i>maeotica</i> Proschk.-Lavr. 1963
	<i>A. makarovae</i> Gusl. 1987
	<i>A. marina</i> W. Sm. 1856
	<i>A. mexicana</i> A. Schmidt
	<i>A. mexicana</i> f. <i>minor</i> Perag.
	<i>A. obtusa</i> Greg. 1857
	<i>A. ocellata</i> Donkin 1861
	<i>A. ostrearia</i> var. <i>ostrearia</i> Bréb. 1849
	<i>A. ostrearia</i> var. <i>lineata</i> Cleve 1895
	<i>A. ostrearia</i> var. <i>vitrea</i> Cleve 1895
	<i>A. ovalis</i> (Kütz.) Kütz. 1844
	<i>A. parvula</i> Proschk.-Lavr. 1963
	<i>A. pediculus</i> var. <i>pediculus</i> (Kütz.) Grunow 1875
	<i>A. pediculus</i> var. <i>nebulosa</i> Proschk.-Lavr. 1963
	<i>A. perpusilla</i> (Grunow) Grunow 1884
	<i>A. pogrebnjakovii</i> Gusl. 1992
	<i>A. pontica</i> Gusl. 1992

Продолж. табл. 2

1	2
	<i>A. proschkiniana</i> Gusl. 1992
	<i>A. proteoides</i> var. <i>proteoides</i> Hust. 1955
	<i>A. proteoides</i> f. <i>varians</i> Proschk.-Lavr. 1963
	<i>A. proteus</i> var. <i>proteus</i> Greg. 1857
	<i>A. proteus</i> var. <i>contigua</i> Cleve 1894–1895
	<i>A. proteus</i> var. <i>laevistriata</i> A. Cleve 1915
	<i>A. proteus</i> var. <i>oculata</i> Perag. 1898
	<i>A. proteus</i> var. <i>oculata</i> f. <i>ambigua</i> Proschk.-Lavr. 1963
	<i>A. proteus</i> var. <i>oculata</i> f. <i>nana</i> Bodeanu 1987–1988
	<i>A. robusta</i> Greg. 1857
	<i>A. subcuneata</i> Hust. 1955
	<i>A. subacutiuscula</i> Schoem. 1972
	<i>A. subangularis</i> Hust. 1955
	<i>A. sublaevis</i> Hust. 1955
	<i>A. tenuissima</i> Hust. 1955
	<i>A. terroris</i> Ehrenb. 1853
	<i>A. thumensis</i> (Mayer) A. Cleve 1932
	<i>A. topashevskii</i> Gusl. 1992
	<i>A. truncata</i> var. <i>truncata</i> Greg. 1857
	<i>A. truncata</i> var. <i>brevis</i> Bodeanu 1976
	<i>A. turgida</i> Greg. 1857
	<i>A. veneta</i> Kütz. 1844
	<i>A. ventricosa</i> Greg. 1857
	<i>A. wisei</i> (Salah) Simonsen 1962
	<i>Undatella</i> T. B. B. Paddock et P. A. Sims 1980
	<i>U. lineolata</i> (Ehrenb.) L. I. Ryab. 2006
	<i>U. quadrata</i> (Bréb. ex Kütz.) Paddock et Sims 1980
Сем. Thalassiophysaceae D. G. Mann 1990	<i>Thalassiophysa</i> Conger 1954
	<i>Th. hyalina</i> (Grev.) Paddock et Sims 1981
Порядок Bacillariales Hendey 1937	
Сем. Bacillariaceae Ehrenberg 1831	<i>Bacillaria</i> Gmel. 1791
	<i>B. paxillifer</i> (O. F. Müll.) Hendey 1951
	<i>B. socialis</i> var. <i>socialis</i> (Greg.) Grunow
	<i>B. socialis</i> var. <i>baltica</i> Grunow ex De Toni 1891–1894
	<i>Pseudo-nitzschia</i> H. Perag. 1900
	<i>P. delicatissima</i> (Cleve) Heiden ex Heiden et Kolbe 1928
	<i>P. pungens</i> (Grunow ex Cleve) Hasle 1993
	<i>P. seriata</i> (Cleve) H. Perag. 1908
	<i>Hantzschia</i> Grunow 1877
	<i>H. amphioxys</i> (Ehrenb.) Grunow ex Cleve et Grunow 1877
	<i>H. amphioxys</i> f. <i>capitata</i> (O. F. Müll.) A. Cleve 1948
	<i>H. crassa</i> var. <i>crassa</i> Pant. 1902
	<i>H. crassa</i> var. <i>obtusa</i> Wislouch et Poretzky 1924
	<i>H. virgata</i> var. <i>virgata</i> (Roper) Grunow 1877
	<i>H. virgata</i> var. <i>capitellata</i> Hust. 1922
	<i>Psammodictyon</i> D. G. Mann 1990
	<i>P. constrictum</i> var. <i>constrictum</i> (Greg.) D. G. Mann 1990
	<i>P. panduriforme</i> var. <i>panduriforme</i> (Greg.) D. G. Mann 1990
	<i>P. panduriforme</i> var. <i>continua</i> (Grunow) Snoeijns 1998
	<i>P. panduriforme</i> var. <i>delicatulum</i> (Grunow) M. Poulin 1991
	<i>P. panduriforme</i> var. <i>minor</i> (Grunow) L. I. Ryab. 2006

Продолж. табл. 2

1	2
	<i>Petroneis</i> A. J. Stick. et D. G. Mann 1990
	<i>P. humerosa</i> (Bréb. ex W. Sm.) A. J. Stick. et D. G. Mann 1990
	<i>P. latissima</i> (Greg.) A. J. Stick. et D. G. Mann 1990
	<i>Tryblionella</i> W. Sm. 1853
	<i>T. acuminata</i> W. Sm. 1853
	<i>T. angustata</i> W. Sm. 1853
	<i>T. apiculata</i> Greg. 1857
	<i>T. circumscuta</i> (J. W. Bailey) Ralfs ex Pritch. 1861
	<i>T. coarctata</i> (Grunow) D. G. Mann 1990
	<i>T. debilis</i> Arn. 1873
	<i>T. gracilis</i> W. Sm. 1853
	<i>T. granulata</i> (Grunow) D. G. Mann 1990
	<i>T. hungarica</i> var. <i>hungarica</i> (Grunow) D. G. Mann 1990
	<i>T. hungarica</i> var. <i>pantocsekii</i> (Wisłouch et Poretzky) Bukht. 1986
	<i>T. levidensis</i> W. Sm. 1856
	<i>T. marginulata</i> (Grunow) D. G. Mann 1990
	<i>T. marginulata</i> f. <i>minuta</i> (Grunow) M. Poulin
	<i>T. navicularis</i> (Bréb. ex Kütz.) Ralfs ex Pritch. 1861
	<i>T. plana</i> (W. Sm.) Pelletan 1889
	<i>T. punctata</i> var. <i>punctata</i> W. Sm. 1853
	<i>T. punctata</i> var. <i>aralensis</i> (Borscow) L. I. Ryab. 2006
	<i>T. punctata</i> var. <i>elongata</i> (Grunow) L. I. Ryab. 2006
	<i>T. punctata</i> var. <i>minutissima</i> (Poretzky) L. I. Ryab. 2006
	<i>T. victoriae</i> Grunow 1862
	<i>Nitzschia</i> Hassall 1845
	<i>N. acicularis</i> (Kütz.) W. Sm. 1856
	<i>N. amphibia</i> Grunow 1862
	<i>N. anomala</i> Proschk.-Lavr. 1963
	<i>N. angularis</i> var. <i>angularis</i> W. Sm. 1853
	<i>N. angularis</i> var. <i>affinis</i> (Grunow) Grunow ex V. H. 1881
	<i>N. bilobata</i> W. Sm. 1853
	<i>N. brevissima</i> Grunow ex V. H. 1881
	<i>N. communis</i> Rabenh. 1860
	<i>N. commutata</i> Grunow 1880
	<i>N. curiosa</i> Proschk.-Lavr. 1963
	<i>N. dissipata</i> (Kütz.) Grun. 1862
	<i>N. distans</i> Greg. 1857
	<i>N. filiformis</i> (W. Sm.) V. H. 1896
	<i>N. frustulum</i> var. <i>frustulum</i> (Kütz.) Grunow 1880
	<i>N. frustulum</i> var. <i>asiatica</i> Hust. 1930
	<i>N. frustulum</i> var. <i>subsalina</i> Hust. 1930
	<i>N. gracilis</i> Hantzsch
	<i>N. holsatica</i> Hust. 1930
	<i>N. hybrida</i> var. <i>hybrida</i> Grunow 1880
	<i>N. hybrida</i> f. <i>hyalina</i> Proschk.-Lavr. 1963
	<i>N. insignis</i> var. <i>insignis</i> Greg. 1857
	<i>N. insignis</i> var. <i>sphatulifera</i> Grunow
	<i>N. intermedia</i> Hantzsch ex Cleve et Grunow 1880
	<i>N. kützingiana</i> Hilse 1863

Продолж. табл. 2

1	2
	<i>N. laevissima</i> Grunow 1880
	<i>N. lanceolata</i> var. <i>lanceolata</i> W. Sm. 1853
	<i>N. lanceolata</i> var. <i>minima</i> V. H. 1880
	<i>N. lanceolata</i> f. <i>minor</i> V. H. 1880
	<i>N. lanceolata</i> var. <i>pygmaea</i> Cleve 1895
	<i>N. linearis</i> (Agardh) W. Sm. 1853
	<i>N. longissima</i> (Bréb. ex Kütz.) Ralfs ex Pritch. 1861
	<i>N. lorenziana</i> var. <i>lorenziana</i> Grunow 1880
	<i>N. lorenziana</i> var. <i>incerta</i> Grunow 1880
	<i>N. lorenziana</i> var. <i>subtilis</i> Grunow 1880
	<i>N. microcephala</i> Grunow in Cleve et Möller 1878
	<i>N. obtusa</i> var. <i>obtusa</i> W. Sm. 1853
	<i>N. obtusa</i> var. <i>scalpeliformis</i> Grunow ex V. H. 1881
	<i>N. ovalis</i> Arn. ex Grunow 1880
	<i>N. palea</i> var. <i>palea</i> (Kütz.) W. Sm. 1856
	<i>N. palea</i> f. <i>astriata</i> Bodeanu
	<i>N. palea</i> var. <i>capitata</i> Wislouch et Poretzky 1940
	<i>N. palea</i> var. <i>tenuirostris</i> Grunow 1880
	<i>N. parvula</i> W. Sm. 1853
	<i>N. pseudohybrida</i> Hust.
	<i>N. pusilla</i> Grunow 1862
	<i>N. rupestris</i> Proschk.-Lavr. 1963
	<i>N. sicala</i> (Castr.) Hust.
	<i>N. sigma</i> var. <i>sigma</i> (Kütz.) W. Sm. 1853
	<i>N. sigma</i> var. <i>intercedens</i> Grunow 1878
	<i>N. sigmatiformis</i> var. <i>sigmatiformis</i> Hust. 1955
	<i>N. sigmatiformis</i> var. <i>subrecta</i> Proschk.-Lavr. 1963
	<i>N. sigmoidea</i> (Ehrenb.) W. Sm. 1853
	<i>N. spathulata</i> var. <i>spathulata</i> Bréb. ex W. Sm. 1853
	<i>N. spathulata</i> var. <i>hyalina</i> (Greg.) Grunow ex V. H. 1881
	<i>N. spectabilis</i> (Ehrenb.) Ralfs ex Pritch. 1861
	<i>N. sphaerophora</i> var. <i>acephala</i> Proschk.-Lavr. 1963
	<i>N. sublinearis</i> Hust. 1930
	<i>N. subtilis</i> (Kütz.) Grunow 1880
	<i>N. tenuirostris</i> Mereschk. 1901
	<i>N. umbonata</i> (Ehrenb.) Lange-Bert. 1978
	<i>N. vermicularis</i> (Kütz.) Hantzsch ex Rabenh. 1860
	<i>N. vidovichii</i> (Grunow) Perag. 1897–1908
	<i>N. vitrea</i> Norm. 1861
	<i>N. vivax</i> W. Sm. 1856
	<i>Denticula</i> Kütz. 1844
	<i>D. tenuis</i> Kütz. 1844
	<i>Cylindrotheca</i> Rabenh. 1859 emend. Reim. et Lewin 1964
	<i>C. closterium</i> (Ehrenb.) Reim. et Lewin 1964
Порядок Rhopalodiales D. G. Mann 1990	
Сем. Rhopalodiaceae (Karsten) Topachevs'kyj et Oksiyuk 1960	<i>Epithemia</i> Bréb. 1844
	<i>E. adnata</i> var. <i>adnata</i> (Kütz.) Bréb. 1838
	<i>E. adnata</i> var. <i>porcelus</i> (Kütz.) Patrick 1975
	<i>E. argus</i> (Ehrenb.) Kütz. 1844

Продолж. табл. 2

1	2
	<i>E. construens</i> (Ehrenb.) Grunow 1880
	<i>E. hyndmannii</i> W. Sm. 1850
	<i>E. sorex</i> Kütz. 1844
	<i>E. turgida</i> var. <i>turgida</i> (Ehrenb.) Kütz. 1844
	<i>E. turgida</i> var. <i>granulata</i> (Ehrenb.) Brun 1880
Порядок Surirellales D. G. Mann 1990	
Сем. Entomoneidaceae Reimer in Patrick et Reimer 1975	<i>Rhopalodia</i> O. F. Müll. 1895
	<i>Rh. gibba</i> var. <i>gibba</i> (Ehrenb.) O. F. Müll. 1895
	<i>Rh. gibba</i> var. <i>ventricosa</i> (Kütz.) H. Perag. et M. Perag. 1897–1908
	<i>Rh. gibberula</i> var. <i>gibberula</i> (Ehrenb.) O. F. Müll. 1899
	<i>Rh. gibberula</i> var. <i>producta</i> (Grunow) O. F. Müll. 1899
	<i>Rh. gibberula</i> var. <i>protracta</i> Grunow
	<i>Rh. musculus</i> var. <i>musculus</i> (Kütz.) O. F. Müll. 1899
	<i>Rh. musculus</i> var. <i>succincta</i> (Bréb.) Perag.
	<i>Rh. operculata</i> var. <i>operculata</i> (Agardh) Håk. 1979
	<i>Rh. operculata</i> var. <i>constricta</i> (Bréb. ex W. Sm.) Ross ex Hartley 1986
	<i>Rh. parallela</i> (Grunow) O. F. Müll. 1895
	<i>Entomoneis</i> Ehrenb. 1845
	<i>E. alata</i> (Ehrenb.) Ehrenb. 1845
	<i>E. gigantea</i> var. <i>gigantea</i> (Grunow) Gusl. 2002
	<i>E. gigantea</i> var. <i>decussata</i> (Grunow) Gusl. 2002
	<i>E. gigantea</i> var. <i>sulcata</i> (O'Meara) Gusl. 2002
	<i>E. paludosa</i> var. <i>paludosa</i> (W. Sm.) Reimer 1975
	<i>E. paludosa</i> var. <i>duplex</i> (Donkin) Czarn. et Reinke 1982
	<i>E. ventusta</i> (Grev.) Gusl.
Сем. Auriculaceae Hendey 1964	<i>Auricula</i> Castrac. 1873
	<i>A. complexa</i> (Greg.) Cleve 1894
	<i>A. intermedia</i> (Lewis) Cleve 1894
Сем. Surirellaceae Kütz. 1844	<i>Petrodictyon</i> D. G. Mann 1990
	<i>P. gemma</i> var. <i>gemma</i> (Ehrenb.) D. G. Mann 1990
	<i>P. gemma</i> var. <i>reniformis</i> (Proschk.-Lavr.) L. I. Ryab. 2006
	<i>Surirella</i> Turpin 1828
	<i>S. angusta</i> var. <i>angusta</i> Kütz. 1844
	<i>S. angustata</i> var. <i>constricta</i> f. <i>ovata</i> Skv. 1929
	<i>S. brebissonii</i> var. <i>kuetzingii</i> Krammer et Lange-Bert. 1987
	<i>S. brebissonii</i> var. <i>punctata</i> Krammer 1987
	<i>S. fastuosa</i> Ehrenb. 1893
	<i>S. fluminensis</i> Grunow 1862
	<i>S. hybrida</i> var. <i>balteum</i> Brun 1880
	<i>S. lata</i> W. Sm. 1856
	<i>S. ovalis</i> Bréb. 1838
	<i>S. ovata</i> var. <i>ovata</i> Kütz. 1844
	<i>S. ovata</i> var. <i>pinnata</i> (W. Sm.) Brun 1880
	<i>S. ovata</i> var. <i>salina</i> (W. Sm.) Rabenh. 1864
	<i>S. pandura</i> H. Perag. et M. Perag. 1897–1908
	<i>S. striatula</i> var. <i>striatula</i> Turpin 1828

Продолж. табл. 2

1	2
	<i>S. striatula</i> var. <i>glabrostriata</i> Proschk.-Lavr. 1963
	<i>S. subtilis</i> Proschk.-Lavr. 1963
	<i>Campylodiscus</i> Ehrenb. ex Kütz. 1844
	<i>C. bicostatus</i> W. Sm. 1854
	<i>C. daemelianus</i> Grunow 1874
	<i>C. decorus</i> Bréb. 1854
	<i>C. echeneis</i> Ehrenb. 1840
	<i>C. eximius</i> Greg. 1857
	<i>C. impressus</i> Grunow 1877
	<i>C. fastuosus</i> Ehrenb. 1845
	<i>C. noricus</i> Ehrenb. ex Kütz. 1844
	<i>C. ralfsii</i> W. Sm. 1853
	<i>C. thuretii</i> var. <i>thuretii</i> Bréb. 1854
	<i>C. thuretii</i> var. <i>lineolatus</i> Proschk.-Lavr. 1955
	<i>Cymatopleura</i> W. Sm. 1851
	<i>C. angulata</i> Grev.
	<i>C. elliptica</i> (Bréb.) W. Sm. 1851
	<i>C. librile</i> (Ehrenb.) Pant. 1902
ОТДЕЛ CHLOROPHYTA	
Класс Prasinophyceae	
Порядок Pyramimonadales	
Сем. Polyblepharidaceae	<i>Selenochloris</i> A. Pascher 1927
	<i>S. quadriloba</i> (Korsch.) Ettl
Порядок Chlorodendrales Fritsch 1917	
Сем. Halosphaeraceae Haeckel 1894	<i>Pterosperma</i> Pochet 1893
	<i>P. cristatum</i> Schiller 1925
Сем. Chlorodendraceae Oltmanns 1904	<i>Tetraselmis</i> F. Stein 1878
	<i>T. viridis</i> (Rouch.) Norris, Hori et Chihara
Класс Chlorophyceae	
Порядок Chlamydomonadales Fritsch	
Сем. Chlamydomonadaceae G. M. Smith 1920	<i>Chlamydomonas</i> Ehrenb. 1834
	<i>Ch. oblonga</i> Pringsh. 1930
	<i>Pyramichlamys</i> H. Ettl et O. Ettl 1959
	<i>P. vectensis</i> (Kuff.) H. Ettl et O. Ettl 1959
Порядок Chlorococcales Marchand	
Сем. Chlorococcaceae	<i>Actinochloris</i> Korschikov 1953
	<i>A. sphaerica</i> Korschikov 1953
	<i>Chlorococcum</i> Menegh. 1842
	<i>Ch. infusionum</i> (Schrank) Menegh. 1843
	<i>Acutodesmus</i> (Hegew.) P. Tsarenko 2001
	<i>A. obliquus</i> (Turpin) P. Tsarenko 2001
Сем. Selenastaceae	<i>Raphidocelis</i> Hindák 1977 emend. Marvan et al. 1984
	<i>R. rotunda</i> (Korschikov) Marvan et al. 1984
	<i>Ankistrodesmus</i> Corda 1838
	<i>A. falcatus</i> (Corda) Ralfs 1848
	<i>Botryococcus</i> Kütz. 1849
	<i>B. braunii</i> Kütz. 1849
Сем. Hypnomonadaceae	<i>Actinochloris</i> Korschikov 1953
	<i>A. sphaerica</i> Korschikov 1953
	<i>Hyaloraphidium</i> Pascher et Korschikov 1931
	<i>H. contortum</i> Pascher et Korschikov 1931

Продолж. табл. 2

1	2
Сем. Chlorellaceae	<i>Chlorella</i> Beijer 1890
	<i>Ch. vulgaris</i> Beij. 1890
Сем. Coelastraceae	<i>Coelastrum</i> Nägeli 1849
	<i>C. microporum</i> Nägeli ex A. Braun 1855
Сем. Radiococcaceae	<i>Coenocystis</i> Korschikov 1953
	<i>C. obtusa</i> Korschikov 1953
	<i>Desmodesmus</i> (Chodat) An, Friedl. et Hegew.
	<i>D. communis</i> (Hegew.) Hegew. 2000
	<i>D. opoliensis</i> (Richt.) Hegew 2000
Сем. Micractiniaceae	<i>Micractinium</i> Fresen. 1858
	<i>M. pusillum</i> Fresen. 1858
	<i>Golenkinia</i> Chodat 1894
	<i>G. radiata</i> Chodat 1953
	<i>Hexasterias</i> Cleve 1900
	<i>H. problematica</i> Cleve 1900
Сем. Hydrodictyceae	<i>Pediastrum</i> Meyen 1829
	<i>P. boryanum</i> (Turpin) Menegh. 1840
Порядок Chlorosarcinales Grov.	
Сем. Chlorosarcinacea	<i>Chlorosarcina</i> Gerneck
	<i>Ch. longispinosa</i> Chantan. et H. C. Bold 1962

Табл. 3 Встречаемость микроводорослей на различных субстратах у крымского побережья Чёрного моря и на Филлофорном поле Зернова (1987–2006 гг.)

Таксон	ЭП*	ЭФ			ЭЗ Ми́дия	ПФ	Ил, песок, осадок
		Г	Ф	Ц			
1	2	3	4	5	6	7	8
BACILLARIOPHYTA							
<i>Achnanthes brevipes</i>	+	+		+	+	+	+
<i>A. brevipes</i> var. <i>intermedia</i>		+					+
<i>A. hauckiana</i>		+					
<i>A. hauckiana</i> var. <i>elliptica</i>		+					
<i>A. pseudogroenlandica</i>		+	+				с
<i>A. longipes</i>	+	+	+		+	+	+
<i>A. septata</i>		+	+		с		с
<i>Actinocyclus octonarius</i>		+					+
<i>A. octonarius</i> var. <i>tenellus</i>							+
<i>Actinoptychus senarius</i>	+		+		с		с
<i>Amphora angusta</i>	+	+	+	+	+ с	+	+
<i>A. arcus</i>			+		+		+ с
<i>A. bigibba</i>	+			+	+	+	с
<i>A. caroliniana</i>				+	+		
<i>A. coffeiformis</i>	+	+	+	+	+ с		с
<i>A. crassa</i>			+				с
<i>A. eunotia</i>			+				
<i>A. exigua</i>	+	+		+			
<i>A. granulata</i>	+	+	+				+
<i>A. granulata</i> var. <i>punctata</i>							с
<i>A. hyalina</i>	+	+	+	+	+ с	+	+
<i>A. laevis</i>		+			+		+
<i>A. ocellata</i>		+					
<i>A. parvula</i>	+	+	+	+	+		
<i>A. proteus</i>	+		+	+	+ с	+	с
<i>A. proteus</i> var. <i>oculata</i>					с		
<i>A. proteus</i> var. <i>oculata</i> f. <i>nana</i>		+			с		
<i>A. subangularis</i>			+		с		с
<i>A. terroris</i>		+	+				+ с
<i>Anaulus minutus</i>					+		
<i>Anomoeoneis sculpta</i>					+		с
<i>Ardissonea baculus</i>		+	+		+	+	+ с
<i>A. crystallina</i>		+		+	+		+ с
<i>A. formosa</i>	+						
<i>A. robusta</i>		+					
<i>Bacillaria paxillifer</i>			+		+		с
<i>B. socialis</i> var. <i>baltica</i>		+	+		+		
<i>Bacteriastrum hyalinum</i>			+				
<i>Berkeleya micans</i>	+			+			
<i>B. rutilans</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>Biddulphia obtusa</i>			+				
<i>Caloneis liber</i>	+				+		
<i>Campylodiscus fastuosus</i>							с
<i>C. thuretii</i>	+	+			+		+ с
<i>Catacombis gaillonii</i>		+					с
<i>Cerataulina pelagica</i>	+		+	+	+ с		

Продолж. табл. 3

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Chaetoceros contortum</i>							+
<i>Chaetoceros affinis</i>							+ c
<i>Ch. socialis</i>							+
<i>Climacosphenia moniligera</i>			+				
<i>Cocconeis costata</i>	+	+	+	+	+ c	+	+ c
<i>C. distans</i>		+	+		c		+
<i>C. kamchatkiensis</i>			+			+ κ	
<i>C. maxima</i>		+					+
<i>C. notata</i>		+			+		+
<i>C. pediculus</i>		+					
<i>C. scutellum</i>	+	+	+	+ c	+	+	+ c
<i>C. scutellum</i> var. <i>parva</i>		+					
<i>C. speciosa</i>		+			+		
<i>Cocconeis</i> sp.					+		+
<i>Coscinodiscus granii</i>			+		+ c		c
<i>C. janischii</i>			+				
<i>C. jonesianus</i>	+		+	+	+ c	+	+
<i>Coscinodiscus perforatus</i>							c
<i>C. radiatus</i>			+		c		c
<i>Craticula halophila</i>			+		c		+
<i>Cr. halophila</i> var. <i>convergens</i>	+						+
<i>Cyclotella choctawhatcheeana</i>					+		+
<i>C. stelligera</i>					+		
<i>Cyclotella</i> sp.	+		+	+	+		
<i>Cylindrotheca closterium</i>	+	+	+	+	+	+	+ c
<i>Cymbella</i> sp.	+	+			+		
<i>Diatoma tenue</i>					+		
<i>D. vulgare</i>					+		
<i>Diatomella salina</i> var. <i>septata</i>	+			+			
<i>Dimeregramma minor</i>			+		c		
<i>Diploneis bombus</i>			+		c		c
<i>D. chersonensis</i>			+		c		+
<i>D. didyma</i>		+					+
<i>D. finnica</i>			+				
<i>D. fusca</i>			c				
<i>D. lineata</i>			+				
<i>D. notabilis</i>							c
<i>D. oblongella</i>			+				c
<i>D. parma</i>			+				c
<i>D. smithii</i>			+		+ c		+ c
<i>D. smithii</i> var. <i>rhombica</i>			+				c
<i>D. subadvena</i>		+	+		+		+ c
<i>D. subcincta</i>					+		
<i>Ditylum brightwellii</i>			+		c		c
<i>Donkinia recta</i>	+	+		+	+		+ c
<i>Entomoneis alata</i>	+			+	+		+
<i>E. paludosa</i>	+	+		+	+	+	+
<i>E. paludosa</i> var. <i>duplex</i>	+						
<i>Eunotogramma</i> sp.	+						
<i>Falcula media</i> var. <i>subsalina</i>	+			+	+		
<i>Fallacia forcipata</i>		+	+		c		+ c
<i>F. phyllophorae</i>					+		

Продолж. табл. 3

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Fragilaria striatula</i>	+				+		
<i>Gomphonemopsis pseudexigua</i>	+	+	+		+		+ c
<i>Grammatophora angulosa</i>	+				+	+ κ	+
<i>Gr. marina</i>	+	+	+	+ c	+ c	+	+ c
<i>Gr. serpentina</i>		+	+		+ c		+ c
<i>Gr. spinosa</i>		+					+
<i>Gyrosigma fasciola</i>					+		c
<i>G. fasciola</i> var. <i>prolongatum</i>	+	+		+	+		+
<i>G. prolongatum</i>		+			+		
<i>G. prolongatum</i> var. <i>closterioides</i>		+					
<i>Gyrosigma tenuissimum</i>	+				+	+ κ	+ c
<i>Haslea subagnita</i>	+				+		+
<i>Hemiaulus hauckii</i>			+				c
<i>Hyalodiscus ambiguus</i>			+				
<i>H. scoticus</i>	+	+	+		+		+ c
<i>Leptocylindrus danicus</i>					+		+
<i>L. minimus</i>	+			+	+		+
<i>Licmophora abbreviata</i>	+	+		+	+	+	+
<i>L. dalmatica</i>	+	+			+		
<i>L. flabellata</i>	+	+		+	+	+	+
<i>L. gracilis</i>		+					+
<i>L. ehrenbergii</i>			+			+	
<i>L. hastata</i>	+					+	
<i>L. ovulum</i>	+			+		+ κ	
<i>L. paradoxa</i>	+					+	
<i>Lyrella abrupta</i>		+			+		+
<i>L. circumsecta</i>			+				
<i>L. hennedyi</i>			+		+ c		c
<i>L. hennedyi</i> var. <i>neapolitana</i>			+				c
<i>L. lyra</i>		+			+		
<i>L. lyroides</i>		+	+				+
<i>L. perplexa</i>			+				
<i>L. spectabilis</i>			+		c		c
<i>Lyrella</i> sp.							+
<i>Mastogloia pumila</i>	+						
<i>M. pusilla</i>					+	κ	
<i>Mastogloia</i> sp.		+	+				+
<i>Melosira juergensii</i>		+	+				
<i>M. moniliformis</i> var.	+	+	+	+	+ c	+	c
<i>M. moniliformis</i> var. <i>suboglosa</i>		+	+				+
<i>M. nummuloides</i>	+					+	
<i>Navicula ammophila</i> var. <i>intermedia</i>	+	+		+	+	+	+ л
<i>N. bottnica</i>		+					
<i>N. cancellata</i>	+		+		+		c
<i>N. cancellata</i> var. <i>retusa</i>					+		
<i>Navicula</i> cf. <i>climentis</i>							+ л
<i>N. directa</i>	+	+	+	+	+	+	+ c
<i>N. distans</i>			+			+	+ л
<i>N. menisculus</i>		+					

Продолж. табл. 3

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>N. palpebralis</i>		+	+				+
<i>N. palpebralis</i>							л
<i>N. pennata</i> var. <i>pontica</i>	+	+	+		+ с	+	+ с
<i>N. perhombus</i>		+	+				
<i>N. ramosissima</i>	+	+	+	+	+	+ к	+
<i>Neosynedra provincialis</i>	+			+	+		с
<i>Nitzschia angularis</i>			+				с
<i>N. anomala</i>			+				
<i>N. frustulum</i>							с
<i>N. holsatica</i>	+						
<i>N. hybrida</i>		+	+	+	с	+	+
<i>N. hybrida</i> f. <i>hyalina</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>N. lanceolata</i>		+	+		+		+
<i>N. lanceolata</i> var. <i>minor</i>			+				
<i>N. longissima</i>	+	+	+	+	+		+
<i>N. palea</i>	+						
<i>N. palea</i> var. <i>tenuirostris</i>	+			+			
<i>N. rupestris</i>		+			+		+
<i>N. sigma</i>	+		+				с
<i>N. sigma</i> var. <i>intercedens</i>	+	+	+		с		+ с л
<i>N. tenuirostris</i>	+	+	+	+	+	+	+ с
<i>N. vidovichii</i>		+	+				с
<i>Nitzschia</i> sp. 1	+				+		
<i>Nitzschia</i> sp. 2				+			+
<i>Odontella aurita</i>		+					
<i>Okedenia inflexa</i>				+	+	+ к	+
<i>Paralia sulcata</i>			+		с		с
<i>Parlibellus delognei</i>	+	+	+	+	+		+ с
<i>P. delognei</i> var. <i>pararhombica</i>	+	+					
<i>P. rhombica</i>			+				
<i>Pauliella taeniata</i>	+				+	+	
<i>Pinnularia microstauron</i> var. <i>ambigua</i>	+						
<i>P. quadratarea</i>		+	+				+
<i>Pinnularia</i> sp.							л
<i>Plagiogramma staurophorum</i>	+	+					
<i>Plagiotropis lepidoptera</i>	+	+		+	+		+
<i>Pleurosigma angulatum</i>	+	+	+		+		+ с
<i>Pl. elongatum</i>	+	+	+	+	+ с		+ с
<i>Pl. formosum</i>		+				к	+
<i>Pleurosigma</i> sp.	+	+					+ л
<i>Podosira hormoides</i>					+		
<i>Proschkinia complanata</i>						+	
<i>Psammodyction constrictum</i>	+		+		+		+ с
<i>P. panduriforme</i> var. <i>continua</i>	+			+	+		
<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i>	+	+	+		+	+	+ с
<i>P. seriata</i>			+		+		+
<i>Pseudosolenia calcar-avis</i>			+		+ с		+ с
<i>Rhabdonema adriaticum</i>		+	+		+ с		+
<i>Rh. arcuatum</i>		+	+		с	к	с
<i>Rh. arcuatum</i> var. <i>ventricosum</i>			+				
<i>Rhaphoneis amphiceros</i>							с

Продолж. табл. 3

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Rhoicosphenia abbreviata</i>			с				
<i>Rh. pullus</i>	+				+		
<i>Rh. marina</i>	+	+	+		+	к	
<i>Rhopalodia gibberula</i>		+			+		+
<i>Rh. musculus</i>							+ л
<i>Simonsenia</i> sp.							л
<i>Scoliopleura westii</i>						+ к	
<i>Skeletonema costatum</i>		+	+		+	+	+ с
<i>Sk. subsalsum</i>	+						
<i>Stauroneis simulans</i>	+				+	к	
<i>Striatella delicatula</i>	+			+	+	+	+
<i>St. interrupta</i>		+			+		+
<i>St. unipunctata</i>	+	+	+	+	+	+	+ с
<i>Surirella fastuosa</i>			+		+		с
<i>Tabellaria flocculosa</i>	+			+			
<i>Tabularia fasciculata</i>	+	+	+	+	+	+	+ с
<i>T. tabulata</i>		+	+	+	с		с
<i>Thalassionema nitzschioides</i>		+	+		+		+ с
<i>Thalassiophysa hyalina</i>	+			+			
<i>Thalassiosira eccentrica</i>	+		+		с		с
<i>Th. parva</i>		+	+		+		
<i>Toxarium undulatum</i>		+	+		+ с		+ с
<i>Toxonidea insignis</i>				Cl.			
<i>Trachyneis aspera</i>	+	+	+	+	+ с	+	+ с
<i>Triceratium antediluvianum</i>		+	+				+ с
<i>Tryblionella acuminata</i>			+				с
<i>T. coarctata</i>					+		+
<i>T. granulata</i>			+				с
<i>Tryblionella marginulata</i>		+	+		+	+	с
<i>T. marginulata</i> f. <i>minuta</i>		+					+
<i>T. punctata</i>					+		
<i>Ulnaria ulna</i>			+		с		с
<i>Undatella quaadrata</i>	+						
CYANOPROCARYOTA							
<i>Anabaena</i> sp.					+		
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	+		+		с		с
<i>Chamaecalyx swirenkoi</i>	+			+			
<i>Chamaecalyx</i> sp.				+			
<i>Hyella caespitosa</i>	+						
<i>Kyrtuthrix maculans</i>	+						
<i>Lyngbya minuta</i>	+						
<i>Merismopedia glauca</i> f. <i>mediterranea</i>	+						
<i>Oscillatoria bonnemaisonii</i>	+						
<i>Phormidium gracile</i>	+						
<i>Spirulina adriatica</i>				+			
<i>S. meneghiniana</i>	+			+			
<i>S. tenuissima</i>	+			+			
<i>Synechococcus elongatus</i>	+						

Продолж. табл. 3

1	2	3	4	5	6	7	8
DINOPHYTA							
<i>Ceratium furca</i>			+		с		с
<i>C. lineatum</i>			+				
<i>Dinophysis acuminata</i>	+				+		
<i>Gymnodinium simplex</i>	+						
<i>Noctiluca scintillans</i>	+			+			
<i>Prorocentrum compressum</i>	+			+			
<i>Pr. cordatum</i>	+		+	+		+ к	+ с
<i>Pr. gracile</i>	+						
<i>Pr. lima</i>	+			+		+ к	
<i>Pr. micans</i>	+		+	+		+	
<i>Pr. minimum</i>	+						
<i>Pr. vaginula</i>	+						
<i>Protoperdinium brevipes</i>	+				+		
CRYPTOPHYTA							
<i>Cryptomonas erosa</i>							+ л
<i>Hillea fusiformis</i>							с
CHRYSOPHYTA							
<i>Chrysamoeba radians</i>	+						+
<i>Chrysococcus rufescens</i>	+						
<i>Ciliophrysis infusionum</i>	+						+
<i>Dictyocha speculum</i>	+		+				
<i>Emiliana huxleyi</i>	+		+		+	+ к	+ с
<i>Oolithotus fragilis</i>		+			+		+
CHLOROPHYTA							
<i>Chlamidomonas</i> sp.	+						
<i>Chlorella vulgaris</i>	+					+	
<i>Coelastrum microporum</i>	+						
<i>Coelastrum</i> sp.	+						
<i>Coenocystis obtusa</i>	+						
<i>Golenkinia radiata</i>	+						
<i>Hyaloraphidium contortum</i>	+						
<i>Microctinium pusillum</i>	+						
<i>Pyramichlamys vectensis</i>	+						
<i>Actinocloris sphaerica</i>	+						
<i>Raphidocelis rotunda</i>	+						
<i>Selenochloris quadriloba</i>	+						
<i>Tetraedrön</i> sp.	+						
<i>Tetraselmis viridis</i>	+						
Всего:	130	103	118	63	136	53	154

* ЭП — эпилитон;

ЭФ — эпифитон;

ЭЗ — эпизоон;

ПФ — перифитон;

Г — грацилярия;

Ф — филлофора;

Ц — цистозира;

с — субстраты, исследованные в рейсах на НИС «Академик Ковалевский» (1989, 1990, 1993 гг.);

к — Карадаг (стенки дельфинария);

С1 — *Cladophora albida* (Каламитский залив, август, 1988 г.);

л — седиментационные ловушки в Казачьей бухте (1995–1996 гг.)

Табл. 4 Видовой состав фитопланктона гиперсолёных озёр Крыма

Класс, порядок	Род, вид
ОТДЕЛ CYANOPHYTA	
Класс Chroococcophyceae	
Порядок Chroococcales	<i>Gleocapsa</i> (Kutzing) Hollerb
	<i>G. minor</i> (Kutzing) Hollerb
	<i>G. vacuolata</i> (Skuja) Hollerb
	<i>Microcystis</i> (Kutzing) Elenkin
	<i>M. salina</i> (Woronich) Elenkin
Класс Hormogoniophyceae	
Порядок Oscillatoriales	<i>Oscillatoria</i> Vauch
	<i>Oscillatoria</i> sp.
Порядок Nostocales	<i>Anabena</i> Bory ex Born. et Flah.
	<i>A. flos-aquae</i> (Lyngb.) Brebisson
	<i>Merismopedia</i> (Meyen) Elenkin
	<i>M. glauca</i> (Ehr.) Nag
	<i>M. tenuissima</i> Lemm
ОТДЕЛ CRYPTOPHYTA	
Класс Cryptomonadophyceae	
Порядок Cryptomonadales	<i>Cryptomonas</i> Ehrenberg
	<i>C. erosa</i> Ehrenberg
	<i>Cryptomonas</i> sp.
	<i>Chroomonas</i> Hansg
	<i>C. salina</i> (Wisl.) Butch
ОТДЕЛ DINOPHYTA	
Класс Diniphyceae	
Порядок Gymnodiniales	<i>Amphidinium</i> Clap. et Lachm
	<i>A. rhynchocephalum</i> Aniss.
	<i>Gymnodinium</i> Stein.
	<i>G. albulum</i> Lind.
	<i>G. chistosporum</i> (Harris) Cridland
	<i>G. sanguineum</i> Hirasaka
	<i>Gymnodinium</i> sp.
Порядок Peridinales	<i>Diplopsalis</i> Stein
	<i>D. lenticula</i> Bergh
	<i>Gyrodinium</i> Kofoid & Swery
	<i>G. fusiforme</i> Kofoid & Swery
	<i>Glenodinium</i> Ehrenberg
	<i>G. alpestre</i> Chodat.
	<i>G. danicum</i> Paulsen
	<i>G. gymnodinium</i> Penard.
	<i>G. paululum</i> Lindemann.
	<i>Glenodinium</i> sp.
	<i>Hemidinium</i> Stein.
	<i>H. ucrainicum</i> Pr.-Lavr.
	<i>Peridinium</i> Ehrenberg
	<i>P. cinctum</i> (O. F. M.) Ehr.
	<i>P. subsalsum</i> Ostefeld
	<i>Peridinium</i> spp.

Продолж. табл. 4

Класс, порядок	Род, вид
Порядок Prorocentrales	<i>Prorocentrum</i> Ehrenberg
	<i>P. cordatum</i> (Ostenf.) Dodge
	<i>P. micans</i> Ehrenberg
ОТДЕЛ CHRYSOPHYTA	
Класс Haptophyceae – Prymnesiophyceae	
Порядок Coccoisphaerales	<i>Syracosphaera</i> Schiller
	<i>Syracosphaera</i> sp.
	<i>Oolithotus</i> Lohmann
	<i>O. fragilis</i> (Lohmann) Reinhardt
	<i>Pontosphaera</i> Lohmann
	<i>P. nigra</i> Schiller
	<i>Emiliana</i> Hay & Mohler
	<i>E. huxleyi</i> (Lohmann) Hay & Mohler
	<i>Rhabdosphaera</i> Lohmann
	<i>Rhabdosphaera</i> sp.
Порядок Prymnesiales	<i>Chrysochromulina</i> Laskey
	<i>Chrysochromulina</i> sp.
ОТДЕЛ BACILLARIOPHYTA	
Класс Coscinodiscophyceae	
Подкласс Thalassiosirophyceidae	
Порядок Thalassiosirales	<i>Cyclotella</i> Kützing
	<i>C. caspia</i> Grunow
	<i>Thalassiosira</i> Cleve
	<i>T. eccentrica</i> (Ehrenberg) Cleve
	<i>Thalassiosira</i> sp.
Подкласс Rhizosoleniophycidae	
Порядок Rhizosoleniales	<i>Rhizosolenia</i> T. Brightwell
	<i>R. minima</i> T. Brightwell
Подкласс Chaetocerotophycidae	
Порядок Chaetocerotales	<i>Chaetoceros</i> Ehr
	<i>C. simplex</i> Ehr
Класс Fragillariophycidae	
Порядок Fragillariales	<i>Fragillaria</i> Lyngb.
	<i>Fragillaria</i> sp.
Подкласс Bacillariophycidae	
Порядок Achnanthes	<i>Achnanthes</i> Bory
	<i>A. longipes</i> Agardh
	<i>Cocconeis</i> Ehrenberg
	<i>C. scutellum</i> Ehrenberg
Порядок Naniculales	<i>Navicula</i> Bory
	<i>N. cancellata</i> Donkin
	<i>N. pennata</i> A. Schmidt var. <i>pontica</i> Mereschkowsky
	<i>Navicula</i> sp.
	<i>Pleurosigma</i> W. Smith
	<i>P. elongatum</i> W. Smith
Порядок Thalassiophysales	<i>Amphora</i> Ehrenberg
	<i>A. hyalina</i> Kützing

Продолж. табл. 4

Класс, порядок	Род, вид
Порядок Bacillariales	<i>Cylindrotheca</i> Ehrenberg
	<i>C. closterium</i> (Ehrenberg) Reimann & Lewin
	<i>Nitzschia</i> Hassal
	<i>N. tenuirostris</i> Gran
ОТДЕЛ CHLOROPHYTA	
Класс Prasinophyceae	
Порядок Chlorodendrales	<i>Tetraselmis</i> Stein
	<i>Tetraselmis</i> sp.
Класс Chlorophyceae	
Порядок Dunaliellales	<i>Dunaliella</i> Teodoresko
	<i>D. salina</i> Teodoresko
Порядок Chlamydomonadales	<i>Carteria</i> Diesing
	<i>Carteria</i> sp.
	<i>Chlamydomonas</i> Ehr
	<i>C. angulosa</i> Dill.
	<i>C. debariana</i> Gorosch.
	<i>C. noctigama</i> Rjrch.
	<i>C. snowiae</i> Printz.
	<i>Poropila</i> Schiller
	<i>P. dubia</i> Schiller
Порядок Chlorococcales	<i>Chlorella</i> Beijer
	<i>C. vulgaris</i> Beijer
	? <i>Nannochloris</i> Naum.
	? <i>Nannochloris</i> sp.
ОТДЕЛ EUGLENOPHYTA	
Порядок Euglenales	<i>Trachelomonas</i>
	<i>Trachelomonas</i> sp.
	<i>Euglena</i> Ehr
	<i>Euglena</i> sp.

Табл. 5 Систематика цианобактерий: альгологическая и микробиологическая

Альгологическая систематика цианобактерий (по: Голлербах и др., 1953)	Микробиологическая систематика цианобактерий (по: Bergey's Manual..., 2001)
1	2
ТИП ЦИАНОФУТА	Domain Bacteria
Класс Croococceae	Phylum BX. Cyanobacteria
Порядок Chroococcales	Class I. "Cyanobacteria"
Подпорядок Coccobactreae	Subsection I
Семейство Coccobactraceae (9)*	Form Genus:
Подпорядок Planimetreae	I. <i>Chamaesiphon</i>
Семейство Holopediaceae (2)	II. <i>Chroococcus</i>
Семейство Beckiaceae (1)	III. <i>Cyanobacterium</i>
Семейство Merismopediaceae (2)	IV. <i>Cyanobium</i>
Семейство Tetrapediaceae (1)	V. <i>Cyanothece</i>
Подпорядок Stereometreae	VI. <i>Dactylococcopsis</i>
Семейство Microcystidaceae (4)	VII. <i>Gloeobacter</i>
Семейство Gloeocapsaceae (3)	VIII. <i>Gloeocapsa</i>
Семейство Coelosphaeriaceae (3)	IX. <i>Gloeothece</i>
Семейство Gomphosphaeriaceae (2)	X. <i>Microcystis</i>
Семейство Woronichiniaceae (1)	XI. <i>Prochlorococcus</i>
Порядок Entophysalidales	XII. <i>Prochloron</i>
Семейство Chlorogloeaceae (6)	XIII. <i>Synechococcus</i>
Семейство Entophysalidaceae (1)	XIV. <i>Synechocystis</i>
Порядок Tubiellales	Subsection II
Семейство Tubiellaceae (1)	Subgroup I
Семейство Cyanothrichaceae (1)	Form Genus:
Класс Chamaesiphoneae	I. <i>Cyanocystis</i>
Порядок Pleurocapsales	II. <i>Dermocarpella</i>
Семейство Pleurocapsaceae (7)	III. <i>Stanieria</i>
Порядок Dermocarpales	IV. <i>Xenococcus</i>
Семейство Dermocarpaceae (4)	Subgroup II
Порядок Nostocales	Form Genus
Подпорядок Symmetreae	I. <i>Chroococcidiopsis</i>
Семейство Nostocaceae (5)	II. <i>Myxosarcina</i>
Семейство Anabaenaceae (3)	III. <i>Pleurocapsa</i>
Семейство Nodulariaceae (3)	Subsection III
Семейство Scytonemataceae (3)	Form Genus:
Семейство Hydrocorynaceae (2)	I. <i>Arthrospira</i>
Подпорядок Asymmetreae	II. <i>Borzia</i>
Семейство Rivulariaceae (3)	III. <i>Crinalium</i>
Семейство Leptobasaceae (1)	IV. <i>Geitlerinema</i>
Подпорядок Mixtae	V. <i>Leptolyngbia</i>
Семейство Tildeniaceae (1)	VI. <i>Limnothrix</i>

Продолж. табл. 5

1	2
Порядок Oscillatoriales	VII. <i>Lyngbia</i>
Семейство Pseudonostocaceae (4)	VIII. <i>Microcoleus</i>
Семейство Aphanizomenonaceae (1)	IX. <i>Oscillatoria</i>
Семейство Oscillatoriaceae (8)	X. <i>Planktothrix</i>
Семейство Schizothrichaceae (6)	XI. <i>Prochlorothrix</i>
Семейство Plectonemataceae (1)	XII. <i>Pseudanabaena</i>
Семейство Hammatoideaceae (2)	XIII. <i>Spirulina</i>
Семейство Homoeothrichaceae (3)	XIV. <i>Starria</i>
Семейство Sokoloviaceae (1)	XV. <i>Symploca</i>
Семейство Pseudodiplonemataceae (1)	XVI. <i>Trichodesmium</i>
Семейство Gomontiellaceae (1)	XVII. <i>Tychonema</i>
Семейство Crinaliaceae (1)	Subsection IV
Семейство Pseudocapsosiraceae (1)	Subgroup I
	Form Genus:
	I. <i>Anabaena</i>
	II. <i>Anabaenopsis</i>
	III. <i>Aphanizomenon</i>
	IV. <i>Cyanospira</i>
	V. <i>Cylindrospermopsis</i>
	VI. <i>Cylindrospermum</i>
	VII. <i>Nodularia</i>
	VIII. <i>Nostoc</i>
	IX. <i>Scytonema</i>
	Subgroup II
	Form Genus:
	I. <i>Calothrix</i>
	II. <i>Rivularia</i>
	III. <i>Tolypothrix</i>
	Subsection V
	Family I
	Form Genus:
	I. <i>Chlorogloeopsis</i>
	II. <i>Fischerella</i>
	III. <i>Geitleria</i>
	IV. <i>Iyengariella</i>
	V. <i>Nostochopsis</i>

* в скобках указано количество родов в семействе

Табл. 6 Список видов донных цианобактерий гиперсолёных озёр Крыма

Класс, порядок, семейство	Род, вид
Класс Chroococceae	
Порядок Chroococcales	
Подпорядок Coccobactreae	Synechococcus Näg.
Сем. Coccobactraceae Elenk.	<i>S. elongatus</i> Näg.
	<i>S. cedrorum</i> Sauv.
	<i>Synechococcus</i> sp.
	<i>Synechocystis</i> Sauv.
	<i>S. minuscula</i> Woronich.
	<i>Synechocystis</i> sp.
Подпорядок Planimetreae	
Сем. Merismopediaceae Elenk.	<i>Merismopedia</i> (Meyen) Elenk. emend.
	<i>M. glauca</i> (Ehr.) Näg.
Подпорядок Stereometreae	
Сем. Microcystidaceae Elenk.	<i>Microcystis</i> (Kütz.) Elenk.
	<i>M. salina</i> (Woronich.) Elenk.
	<i>M. pulveria</i> (Wood) Forti emend. Elenk
	<i>Microcystis</i> sp.
	<i>Aphanothece</i> (Näg.) Elenk. emend.
	<i>A. stagnina</i> (Spreng.) B.-Peters. et Geitl. emend.
Сем. Gloeocapsaceae Elenk. et Hollerb.	<i>Gloeocapsa</i> (Kütz.) Hollerb. emend.
	<i>G. lithophila</i> (Erceg.) Hollerb
	<i>G. magma</i> (Bréb.) Kütz. emend. Hollerb.
	<i>G. turgida</i> (Kütz.) Hollerb. emend.
	<i>G. minor</i> (Kütz.) Hollerb. ampl.
	<i>G. minuta</i> (Kütz.) Hollerb. ampl.
	<i>Gloeocapsa</i> sp.
Порядок Tubiellales	
Сем. Cyanothrichaceae Elenk. (apud Kisselev, 1947)	<i>Cyanothrix</i> Gardner
	<i>C. gardneri</i> (Fremy) L. Kissel
Класс Hormogoneae	
Порядок Oscillatoriales	<i>Oscillatoria</i> Vauch.
Сем. Oscillatoriaceae (Kirchn.) Elenk. s. str.	<i>O. margeritifera</i> (Kütz.) Gom.
	<i>O. limosa</i> Ag.
	<i>O. brevis</i> (Kütz.) Gom.
	<i>O. tenuis</i> Ag.
	<i>O. simplicissima</i> Gom.
	<i>O. mougeotii</i> (Kütz.) Forti
	<i>O. tambi</i> Woronich.
	<i>O. terebriformis</i> (Ag.) Elenk. emend.
	<i>O. major</i> Vauch.
	<i>O. curviceps</i> Ag.
	<i>O. amphibia</i> Ag.
	<i>O. chalybea</i> (Mert.) Gom.
	<i>O. acuminata</i> Gom.
	<i>O. attenuata</i> Woronich.
	<i>O. carboniphilia</i> Prät
	<i>O. borodini</i> Woronich
	<i>O. rupicola</i> Hansg
	<i>O. geminata</i> (Menegh.) Gom.
	<i>O. animalis</i> Ag.
	<i>O. woronichini</i> Anissim
	<i>O. fragilis</i> Bucher
	<i>O. agardhii</i> Gom.
	<i>O. subtilissima</i> Kütz.
	<i>O. sancta</i> (Kütz.) Gom.
	<i>O. cortiana</i> (Menegh.) Gom.

Продолж. табл. 6

1	2
	<p><i>Phormidium</i> Kütz. <i>P. autumnale</i> (Ag.) Gom. <i>P. retzii</i> (Ag.) Gom. <i>P. ambiguum</i> Gom. <i>P. tenue</i> (Menegh.) Gom. <i>P. molle</i> (Kütz.) Gom. <i>P. laminosum</i> (Ag.) <i>P. woronochinii</i> Anissim. <i>P. paulsenianum</i> B.-Peters. <i>P. cincinnatum</i> Itzigs. <i>P. boryanum</i> Kütz. <i>P. valderiae</i> (Delp.) Geitl. <i>P. foveolarum</i> (Vont.) Gom. <i>P. fragile</i> (Menegh.) Gom. <i>P. frigidum</i> F. E. Fritsch.</p> <p><i>Lyngbya</i> Ag. <i>L. aestuarii</i> (Mert.) Liebm. <i>L. cryptovaginata</i> Schkorb. <i>L. salina</i> Kütz. <i>L. confervoides</i> Ag. <i>L. martensiana</i> Menegh. <i>L. intermedia</i> Gardn. <i>L. trunciola</i> Ghose <i>L. versicolor</i> (Wartm.) Gom. <i>L. majuscula</i> Harvey <i>L. limnetica</i> Lemm. <i>L. lutea</i> (Ag.) Gom.</p> <p><i>Spirulina</i> Turp. <i>S. tenuissima</i> Kütz. <i>S. major</i> Kütz. <i>S. subtilissima</i> Kütz. <i>S. meneghiniana</i> Zanard. <i>S. minima</i> A. Wurtz <i>Spirulina</i> sp.</p>
Сем. Plectonemataceae	<p><i>Plectonema</i> Thur. <i>P. golenkinianum</i> Gom. f. <i>golenkinianum</i></p>
Сем. Schizothrichaceae Elenk.	<p><i>Microcoleus</i> Desmaz. <i>M. chthonoplastes</i> (Fl. Dan.) Thur. <i>M. tenerrimus</i> Gom. f. <i>tenerrimus</i></p>
Порядок Nostocales Подпорядок Symmetreae Сем. Anabaenaceae Elenk.	<p><i>Anabaena</i> Bory <i>A. lemmermanii</i> P. Richt. <i>A. bergii</i> Ostenf. <i>A. variabilis</i> Kütz. <i>Anabaena</i> sp.</p>
Сем. Nodulariaceae	<p><i>Anabaenopsis</i> (Woiosz.) Miller <i>A. elenkinii</i> V. Miller</p> <p><i>Nodularia</i> <i>N. harveyana</i> (Thwait.) Thur. f. <i>harveyana</i> <i>N. spumigena</i> Mert. f. <i>spumigena</i></p>

Табл. 7 Список видов донных диатомовых водорослей (отдел Bacillariophyta), обнаруженных в исследованных солёных озёрах Крыма (2000–2001)

Таксоны	Место обнаружения*	Отношение к солёности**	Местообитание***
1	2	3	4
Класс Fragilariophyceae			
Fragilariales Silva			
Сем. Fragilariaceae Greville			
<i>Synedra tabulata</i> (Ag.) Kutz.	1, 4	МС	МШ, МЗЛ, ПО
<i>Glyphodesmis distans</i> (Greg.) Grunow	1	М	МШ
Ardissoniales Round			
Сем. Ardissoniaceae Round			
<i>Ardissonea baculus</i> (Greg.) Grun.	1	М	МШ, МЗЛ
<i>A. crystallina</i> (Ag.) Grun	1	М	МШ, МЗЛ
Toxariales Round			
Сем. Toxariaceae Round			
<i>Toxarium undulatum</i> Baily	1	М	МШ, МЗЛ
Striatellales Round			
Сем. Striatellaceae Kutz.			
<i>Grammatophora marina</i> (Lyngb.) Kutz.	1	М	МШ, МЗЛ
Класс Bacillariophyceae			
Bacillariophycidae			
Lyrellales Mann			
Сем. Lyrellaceae Mann			
<i>Petroneis humerosa</i> (Breb.) Stick et Mann	1	МС	МШ, МЗЛ, ПО
Mastogloiales Mann			
Сем. Mastogloiaceae Mer.			
<i>Mastogloia braunii</i> Grun.	1, 5	С	МШ, МЗЛ, ПО
<i>M. lanceolata</i> Thw.	1, 5	МС	МШ, МЗЛ, ПО
<i>M. pumila</i> (Cleve et Moller) Cleve	1, 3, 5	МС	МШ, МЗЛ, ПО
Cymbellales Mann			
Сем. Cymbellaceae Grev.			
<i>Cymbella angusta</i> (W. Sm.) Cl.	1, 2, 3	М	МШ, МЗЛ, ПО, СКО
Achnanthesales Silva			
Сем. Achnanthesaceae Kutz.			
<i>Achnanthes brevipes</i> Ag.	1, 2, 4, 5	МС	МШ, МЗЛ, ПО
<i>A. longipes</i> Ag.	1, 4	М	МШ, МЗЛ, ПО
<i>A. triconfusa</i> Van Landingham	1	С	МШ, МЗЛ
Сем. Cocconeidaceae Kutz.			
<i>Cocconeis euglipta</i> Ehr.	1, 4, 5	СП	МШ, МЗЛ, ПО
<i>C. kujalnitzkensis</i> Gusl. et Geras.	1, 5	СП	МЗЛ
<i>C. pediculus</i> Ehr.	1	СП	МШ, МЗЛ, ПО
<i>C. scutellum</i> Ehr. var. <i>adjuncta</i> A. S.	1	М	МШ, МЗЛ
<i>C. scutellum</i> Ehr. var. <i>scutellum</i>	1, 5	М	МШ, МЗЛ, ПО

Продолж. табл. 7

1	2	3	4
Naviculales Bessey Сем. Berkeleyaceae Mann 1990 <i>Climaconeis inflexa</i> (Breb. et Kutz.) Cox	1	M	MIII
Сем. Sellaphoraceae Mer. <i>Caloneis densestriata</i> (Pr.-Lavr.) Gusl. <i>C. liber</i> (W. Sm.) Cl.	1 1	MC MC	MIII, M3Л MIII, M3Л
Сем. Pinnulariaceae Mann <i>Pinnularia cruciformis</i> (Donkin) Cleve	1	M	MIII
Сем. Diploneidaceae Mann <i>Diploneis bombus</i> (Ehr.) Cl. <i>D. chersonensis</i> (Grun.) Cl.	1 1, 3	M M	MIII, M3Л MIII, M3Л
Сем. Naviculaceae Kutz. <i>Navicula cryptocephala</i> Kutz. <i>N. digitoradiata</i> (Greg.) Ralfs <i>N. directa</i> (W. Sm.) Ralfs <i>N. menisculus</i> Schum. <i>N. pennata</i> A. S. var. <i>pontica</i> Mer. <i>N. ramosissima</i> Ag. <i>N. reinhardtii</i> (Grun.) Cl. <i>N. salinarum</i> Grun. <i>Navicula</i> sp. 1 <i>Dickieia subinflata</i> (Grun.) Mann <i>Trachyneis aspera</i> (Ehr.) Cl.	1 1 1 1, 2, 3, 4, 5 1, 5 1 1, 2, 3 5 1, 5 1	СП С MC СП С MC СП С ? M M	MIII, M3Л, ПО MIII, M3Л, ПО MIII, M3Л MIII, M3Л, ПО MIII, M3Л, СКО MIII, M3Л M3Л MIII, M3Л, СКО ? M MIII, M3Л
Сем. Pleurosigmataceae Mer. <i>Pleurosigma elongatum</i> W. Sm. <i>P. aestuarii</i> (Breb.) W. Sm. <i>Pleurosigma</i> sp. <i>Gyrosigma attenuatum</i> (Kutz.) Cl.	1 1 2, 5 1	MC M ? СП	MIII, M3Л, СКО MIII ? MIII, M3Л, ПО
Сем. Stauroneidaceae Mann <i>Stauroneis salina</i> W. Sm.	1	С	MIII, СКО
Thalassiophysales Mann Сем. Catenulaceae Mer. <i>Amphora coffeaeformis</i> (Ag.) Kutz. <i>A. eunotia</i> Cl. <i>A. ovalis</i> Kutz. <i>A. proteus</i> Greg. <i>Amphora</i> sp. 1	1, 2, 3, 4, 5 1, 3 4 1 1, 3, 5	С СМ СП MC ?	MIII, M3Л, СКО MIII, M3Л MIII, M3Л, Э MIII, M3Л ?
Bacillariales Hend. Сем. Bacillariaceae Ehr. <i>Hantzschia</i> sp. <i>H. petitiiana</i> (Grun.) Grun. in Cl. <i>Nitzschia angularis</i> W. Sm. <i>N. closterium</i> (Ehr.) Reim. et Lew.	1, 2, 3 1, 2, 5 1 1, 5	? С M MC	? MIII, M3Л MIII, M3Л MIII, M3Л

Продолж. табл. 7

1	2	3	4
<i>N. frustulum</i> (Kutz.) Grun.	1, 5	СП	МЗЛ
<i>N. gracilis</i> Hantzsch.	1	П	ПО
<i>N. gradifera</i> Hust.	1, 5	С	СКО
<i>N. hybrida</i> Grun.	1, 3	С	СКО, МШ, МЗЛ
<i>N. obtusa</i> W. Sm.	4	С	СКО, МЗЛ
<i>N. pusilla</i> Grun.	5	СП	МШ, МЗЛ
<i>N. sigma</i> (Kutz.) W. Sm.	1, 5	С	МШ, МЗЛ
<i>Tryblionella acuminata</i> W. Sm.	1, 5	С	МШ, МЗЛ
<i>T. apiculata</i> Greg.	1	С	МШ, МЗЛ
<i>T. navicularis</i> (Breb. ex Kutz.) Ralfs	4	СП	МЗЛ
<i>T. punctata</i> W. Sm. var. <i>punctata</i>	1, 3	МС	МШ, МЗЛ
<i>T. punctata</i> W. Sm. var. <i>minutissima</i> Por.	1	С	СКО, МЗЛ
Rhopalodiales Mann			
Сем. Rhopalodiaceae (Karst.) Top. et Oks.			
<i>Rhopalodia musculus</i> (Kutz.) O. Mull.	1, 2, 5	МС	МШ, МЗЛ, СКО
<i>R. gibberula</i> (Ehr.) O. Mull.	1, 3	СП	МШ, МЗЛ, Э
Surirellales Mann			
Сем. Entomoneidaceae Reim.			
<i>Entomoneis alata</i> (Ehr.) Ehr.	1	М	МШ, МЗЛ
Сем. Surirellaceae Kutz.			
<i>Surirella fastuosa</i> Ehr.	1	М	МШ, МЗЛ
<i>S. striatula</i> Turp.	4	С	МЗЛ
<i>Campylodiscus daemelianus</i> Grun.	1	СМ	МЗЛ

* Место обнаружения: 1 — Бакальское озеро, 2 — озеро у бухты Казачья, 3 — Марфовское озеро, 4 — Кояшское озеро, 5 — Тобечикское озеро, 6 — Херсонесское озеро;

** Отношение к солёности: М — морские виды, МС — морские и солоноватоводные, С — солоноватоводные, СМ — солоноватоводно-морские, СП — солоноватоводно-пресноводные, П — пресноводные, ? — отношение к солёности не установлено (по: Прошкина-Лавренко, 1963);

*** Местообитание: СКО — гиперсолёные континентальные озёра, МЗЛ — морские заливы и лиманы, МШ — морской шельф (Э — эстуарии, ПО — пресноводные озёра, реки и водоёмы) (по: Прошкина-Лавренко, 1963; Bukhtiyarova, 1999).

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Алфимов Н. Н. О роли диатомовых и перидиниевых водорослей в самоочищении морских вод // Бот. журн. – 1959. – **44**. – С. 868–872.
- Бактериальная палеонтология / Под ред. А. Ю. Розанова. – М.: ПИН РАН, 2002. – 189 с.
- Барина С. С., Медведева Л. А., Анисимова О. В. Биоразнообразие водорослей – индикаторов окружающей среды. – Тель-Авив, 2006. – 498 с.
- Берсенева Г. П., Сеничева М. И. Биомасса фитопланктона и хлорофилл «а» в прибрежных и открытых районах Черного моря в летний период // Исследования шельфовой зоны Азово-Черноморского бассейна. – Севастополь: МГИ НАН Украины. – С. 110–115.
- Бодяну Н. Микрофитобентос / Основы биологической продуктивности Черного моря. – Киев: Наук. думка, 1979. – С. 109–122.
- Брянцева Ю. В. Морфометрические характеристики микроводоросли *Apedinella spinifera* (Thronsd.) Thronsd. (Dictyochophyceae) из Севастопольской бухты // Морск. экол. журн. – 2005. – **4**, № 2. – С. 22.
- Брянцева Ю. В. Современное состояние фитопланктона в прибрежье Черного моря // Современное состояние экосистем Черного и Азовского морей: тез. докл. международной науч. конф. (Крым, Донузлав, 13–16 сентября 2005 г.). – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2005. – С. 18.
- Брянцева Ю. В., Ковардаков С. А., Лопухин А. С. и др. Сезонная сукцессия фитопланктона в Севастопольской бухте (2000–2001 гг.) // Рыбное хозяйство Украины (спец. вып.). – 2003 – № 7. – С. 37–41.
- Бурзин М. Л. Микробные бентосные сообщества позднего венда / Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. – М.: Наука, 1993. – С. 282–293.
- Бурзин М. В. Тенденции в эволюции бентосной растительности в позднем докембрии // Альгология. – 1996. – **6**, № 4. – С. 407–412.
- Бухтиярова Л. Н. Bacillariophyta в биомониторинге речных экосистем. Современное состояние и перспективы использования // Альгология. – 1999. – **9**, № 3. – С. 89–103.
- Бухтиярова Л. М., Вассер С. П. Диатомові водорості (Bacillariophyta) континентальних водойм України. – Киев: Ін-т ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України, 1999. – 80 с.
- Венецкая С. Л., Герасименко Л. М. Электронно-микроскопическое изучение микроорганизмов в галофильном цианобактериальном сообществе // Микробиология. – 1988. – **57**, вып. 3. – С. 450–457.
- Виноградов М. Е., Сапожников В. В., Шушкина Э. А. Экосистема Черного моря. – М.: Наука, 1992. – 112 с.
- Виноградова Л. А., Василева В. Н. Многолетняя динамика и моделирование состояния экосистемы прибрежных вод северо-западной части Черного моря. – С-П.: Гидрометеиздат, 1992. – 106 с.
- Виноградова Л. А., Волошина Г. В., Семенова С. Н. и др. Размерно-функциональные группы и схема потока вещества в планктоне Северного моря // Тр. АтлантНИРО. – Калининград, 1979. – Вып. 78. – С. 3–16.
- Гаевская Н. С. Питание и пищевые связи животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выбросах Черного моря. Сообщение I. Питание брюхоногого моллюска *Rissoa splendida* Eichw. // Тр. ИОАН СССР. – 1954. – **8**, вып. 1. – С. 269–290.
- Гаевская Н. С. Питание и пищевые связи животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выбросах Черного моря. Сообщение II. Питание брюхоногого моллюска *Cerithium reticulatum* (Da Costa) // Бюл. МОИП.: Отд. биол. – 1956. – **61**, вып. 5. – С. 31–46.
- Гаевская Н. С. Основные задачи изучения кормовой базы и питания рыб в аспекте главных проблем биологических основ рыбного хозяйства // Трофология водных животных. Итоги и задачи. – М.: Наука, 1973. – С. 18–47.

- Георгиева Л. В., Климентова О. В. Мониторинг фитопланктона Севастопольской бухты / Результаты биологического мониторинга вод Севастопольской бухты. – Севастополь, 1963. – С. 5–23.
- Герасименко Л. М., Венецкая С. Л., Дубинин А. В. и др. Альго-бактериальные сообщества гиперсолёных лагун Сиваша // Альгология. – 1992. – № 2. – С. 88–94.
- Герасименко Л. М., Некрасова В. К., Орлеанский В. К. и др. Первичная продукция галофильных цианобактериальных сообществ // Микробиология. – 1989. – 58, вып. 3. – С. 507–514.
- Герасименко Л. М., Орлеанский В. К. Актуалистическая палеонтология цианобактерий // Тр. Ин-та микробиологии им. С. Н. Виноградского. – Вып. XII: Юбилейный сборник к 70-летию института. – Наука, 2004. – С. 80–108.
- Герасименко Л. М., Орлеанский В. К., Берестовская Ю. Ю. и др. Железо-марганцевые онколитоподобные структуры с берега гиперсолёного озера Кояшское (Крым) // Мор. экол. журн. – 2005. – 4, № 1. – С. 66.
- Герасимюк В. П. Микрофитобентос прибрежных вод острова Змеиный // Вісник ОНУ. – 2005. – 10, № 4. – С. 205–221.
- Голлербах М. М., Косинская Е. К., Полянский В. И. Определитель пресноводных водорослей СССР. – М.: Сов. наука, 1953. – 652 с.
- Горбенко Ю. А., Крышев И. И. Статистический анализ динамики морской экосистемы микроорганизмов. – Киев: Наук. думка, 1985. – 144 с.
- Гусяков Н. Е., Герасимюк В. П. О некоторых новых и интересных видах диатомовых водорослей Черного моря // Новости систематики низших растений. – 1984. – 21. – С. 14–17.
- Гусяков Н. Е., Загордонец О. А., Герасимюк В. П. Атлас диатомовых водорослей бентоса северо-западной части Черного моря и прилегающих водоемов. – Киев: Наук. думка, 1992. – 112 с.
- Давидович Н. А. Факторы, определяющие размер инициальных клеток у диатомовых водорослей // Физиология растений. – 1994. – 41, № 2. – С. 250–255.
- Деткова Е. Н. Физиология, биохимия и биоэнергетика галофильных и алкалофильных ацетогенных бактерий: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 2003. – 24 с.
- Диатомовые водоросли СССР. – Д.: Наука, 1974. – 1. – 403 с.
- Диатомовый анализ. – М.: Госгеолитиздат, 1950. – 3. – 398 с.
- Дубинин А. В., Герасименко Л. М. Темновой анаэробный метаболизм галофильной цианобактерии *Microcoleus chthonoplastes* // Микробиология. – 1993. – 62, вып. 4. – С. 639–646.
- Дубинин А. В., Герасименко Л. М., Гусев М. В. Физиологические характеристики культуры *Microcoleus chthonoplastes* из гипергалинного водоёма // Микробиология. – 1992. – 61, вып. 1. – С. 64–69.
- Жилина Т. Н., Заварзин Г. А. Анаэробные бактерии – деструкторы в галофильном цианобактериальном сообществе // Журн. общ. биол. – 1991. – 52, № 3. – С. 302–318.
- Заварзин Г. А. Эпиконтинентальные содовые водоёмы как предполагаемые реликтовые биотопы формирования наземной биоты // Микробиология. – 1993. – 62, вып. 5. – С. 789–800.
- Заварзин Г. А. Становление системы биогеохимических циклов // Палеонтол. журн. – 2003. – № 6. – С. 16–24.
- Заварзин Г. А. Лекции по природоведческой микробиологии. – М.: Наука, 2003. – С. 67–101.
- Загородняя Ю. А., Шадрин Н. В. Кладоцера *Moina mongolica* – массовый вид в гиперсолёных озерах-лагунах Крымского п-ова // Мор. экол. журн. – 2004. – 3, № 2. – С. 90.
- Заика В. Е. Первичная и вторичная продукция морских организмов. – Киев: Наук. думка, 1982. – 196 с.
- Заика В. Е. Сравнительная продуктивность гидробионтов. – Киев: Наук. думка, 1983. – 206 с.

- Заика В. Е., Павловская Т. В. Питание морских инфузорий одноклеточными водорослями // Биология моря. – 1970. – Вып. 19. – С. 82–95.
- Зайцев Ю. П. Экологическое состояние шельфовой зоны Черного моря у побережья Украины (обзор) // Гидробиол. журн. – 1992. – **28**, № 4. – С. 3–18.
- Згуровская Л. Н. Сравнение таксономического состава диатомовых водорослей в планктоне и донных осадках у берегов Кара-Дага // Океанология. – 1979. – **19**, вып. 6. – С. 1087–1093.
- Зенкевич Л. А. Фауна и биологическая продуктивность моря. – М.-Л.: Наука, 1951. – 1: Мировой океан. – 588 с.
- Зернов С. А. К вопросу о годичной смене черноморского планктона у Севастополя // Изв. Импер. Акад. наук. – 1904. – **20**, 4. – С. 119–134.
- Зернов С. А. К вопросу об изучении жизни Черного моря // Зап. Импер. Акад. наук. – 1913. – Сер. 8, вып. 32, № 1. – 299 с.
- Кальдерные микроорганизмы / Под ред. Заварзина Г. А. – М.: Наука, 1989. – 120 с.
- Кевбрин В. В., Дубинин А. В., Осипов Г. А. Осморегуляция у морской цианобактерии *Microcoleus chthonoplastes* // Микробиология. – 1991. – **60**, вып. 4. – С. 596–599.
- Киселев И. А. Панцирные жгутиконосцы (Dinoflagellata) морей и пресных вод СССР. – М.-Л.: АН СССР, 1950. – 280 с.
- Ковалева Т. М. Сезонные изменения фитопланктона в неритической зоне Черного моря в районе Севастополя // Биология моря. – 1969. – Вып. 17. – С. 18–31.
- Кондратьева Е. Н. Автотрофные прокариоты. – М.: Изд-во МГУ, 1996. – 312 с.
- Кондратьева Н. В. Класс Гормогониевые – Hormogoneaceae. – Киев: Наук. думка, 1968. – 523 с. (Визначник прісноводних водоростей Української РСР; I: Синьо-зелені водорості – Cyanophyta; Частина 2).
- Кондратьева Н. В. Морфология популяций прокариотических водорослей. – Киев: Наук. думка, 1989. – 176 с.
- Кондратьева Н. В. Экология, значение, вопросы систематики. – Киев, 2001. – 342 с. (Флора водорослей континентальных водоёмов Украины. Прокариотические водоросли; Вып. 1: Общая характеристика; Часть 2).
- Коновалова Г. В. Динофлагелляты дальневосточных морей России и сопредельных акваторий Тихого океана. – Владивосток: Дальнаука, 1998. – 298 с.
- Костенко Н. С. Синие-зеленые водоросли / Карадаг. Гидробиологические исследования: Сб. науч. трудов, посвященный 90-летию Карадагской науч. станции им. Т. И. Вяземского и 25-летию Карадагского природн. заповедника НАН Украины. – Симферополь: СОНАТ, 2004. – Кн. 2. – С. 232–234.
- Костяев В. Я. Синие-зеленые водоросли и эволюция эукариотных организмов. – М.: Наука, 2001. – 126 с.
- Кошевой В. В. Наблюдения за фитопланктоном Черного моря у берегов Карадага // Бюлл. Океаногр. комис. АН СССР. – 1959. – 3. – С. 40–45.
- Крупаткина Д. К., Бурлакова З. П. Влияние концентрации клеток на физиологические показатели *Skeletonema costatum* во время «цветения» // Экология моря. – 1980. – Вып. 1. – С. 15–20.
- Кузнецов Л. Л. Продукция фитоценозов и трансформация биогенных веществ в экосистеме Баренцева моря: автореф. дисс. ... докт. биол. наук. – М., 2002. – 40 с.
- Кузнецов Л. Л., Шошина Е. В. Фитоценозы Баренцева моря (физиологические и структурные характеристики). – Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2003. – 308 с.
- Кусакин О. Г., Дроздов А. Л. Прокариоты и низшие эукариоты. – СПб.: Наука, 1998. – 358 с. (Филема органического мира; 4.2.)
- Кузьменко Л. В., Сеничкина Л. Г. и др. Количественное развитие и распределение фитопланктона в водах у юго-восточного побережья Крыма / Карадаг. История, Биология, Археология: Сб. науч. тр., посвященный 85-летию Карадагской науч. станции. – Симферополь: СОНАТ, 2001. – С. 126–134.
- Курнаков Н. С., Кузнецов В. Г., Дзенс-Литовский А. И., Равич М. И. Соляные озёра Крыма. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1936. – 278 с.

- Кустенко Н. Г. Влияние стрессовых факторов среды на размножение диатомовых водорослей. – Киев: Наук. думка, 1991. – 153 с.
- Кустенко Н. Г., Рошин А. М. Особенности онтогенеза морской диатомовой водоросли *Skeletonema costatum* (Grev.) Cl. // Биол. науки. – 1974. – № 10. – С. 60–62.
- Кучерова З. С. Диатомовые водоросли и их роль в ценозе обрастания Черного моря: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Севастополь, 1973. – 25 с.
- Лопухина О. А., Брянцева Ю. В., Кемп Р. Б. Сезонная динамика фитопланктона Севастопольской бухты в 1998 г. / Акватория и берега Севастополя: экосистемные процессы и услуги обществу. – Севастополь: Аквавита, 1999. – 4.2. – С. 131–141.
- Лопухина О. А., Манжос Л. А. Фитопланктон Севастопольской бухты (Черное море) в теплый и холодный периоды 2001–2002 гг. // Экология моря. – 2005. – Вып. 69. – С. 25–31.
- Матвиенко А. М. Золотистые водоросли. – М.: Сов. наука, 1954. – Вып. 3. – 188 с.
- Мережковский К. С. Список диатомовых водорослей Черного моря // Ботан. записки. – 1902–1903. – 19. – С. 51–89.
- Михайлова Н. Ф., Ланская Л. А. Некоторые сведения о мелких жгутиковых Черного моря // Тр. Севастоп. биол. ст. – 1960. – 8. – С. 11–16.
- Миходюк О. С., Орлеанский В. К., Шадрин Н. В., Герасименко Л. М. Современные цианобактериальные маты как аналоги биоценозов докембрия / Современная палеонтология: Классические и новейшие методы. – М.: ПИН РАН, 2005. – С. 15–28.
- Морозова-Водяницкая Н. В. Некоторые результаты количественных исследований фитопланктона в Черном море // Тр. Новорос. биол. ст. – 1940. – 2, вып. 3. – С. 273–319.
- Морозова-Водяницкая Н. В. Фитопланктон Черного моря. Ч. 1 // Тр. Севастоп. биол. ст. – 1948. – 6. – С. 39–172.
- Морозова-Водяницкая Н. В. Фитопланктон Черного моря. Ч. 2 // Тр. Севастоп. биол. ст. – 1954. – 14. – С. 11–99.
- Морозова-Водяницкая Н. В., Белогорская Е. В. О значении кокколитофорид и особенно понтосферы в планктоне Черного моря // Тр. Севастоп. биол. ст. – 1957. – 9. – С. 14–21.
- Намсараев З. Б., Горленко В. М., Бархутова Д. Д., Юрянская А. В. Видовой состав и продуктивность фототрофных микробных сообществ щелочных гидротерм Байкальской рифтовой зоны // Биоразнообразие и функционирование микробных сообществ водных и наземных систем Центральной Азии: Мат. Всерос. конф., Улан-Удэ, 21–29 июля 2003 г. – Изд-во БГСХА, 2003. – С. 93–96.
- Неврова Е. Л. 5.3. Микрофитобентос. 5.3.1. Видовое богатство донных диатомовых водорослей Крымского побережья / Под ред. Еремеева В. П., Гаевской А. В. Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (Черноморский сектор). Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 270–277; 351–362.
- Неврова Е. Л., Гуслияков Н. Е. Редкие для Черного моря и новые для Крыма бентосные виды Bacillariophyta // Мор. экол. журн. – 2006. – 5, № 4. – С. 64–71.
- Неврова Е. Л., Лях А. М. Новые и редкие для Черного моря виды донных диатомовых (Bacillariophyta) и определение их биомассы с помощью трехмерного моделирования // Экология моря. – 2006. – Вып. 72. – С. 30–37.
- Неврова Е. Л., Ревков Н. К. Видовой состав таксоцена бентосных диатомовых водорослей (Bacillariophyta) бухты Ласпи (Черное море, Украина) // Альгология. – 2003. – 13, № 3. – С. 269–282. (Исправления к статье: 13, № 4. – С. 460–464).
- Неврова Е. Л., Ревков Н. К., Петров А. Н. Микрофитобентос / Под ред. Еремеева В. Н., Гаевской А. В. Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (Черноморский сектор). – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 270–362.
- Неврова Е. Л., Шадрин Н. В. Донные диатомовые водоросли соленых озер Крыма // Мор. экол. журн. – 2005. – 4, № 4. – С. 61–71.
- Нестерова Д. А. О массовом развитии *Cerataulina bergonii* Perag. в северо-западной части Черного моря // Гидробиол. журн. – 1981. – 17, № 6. – С. 22–26.

- Нестерова Д. А., Василенко Л. С. Размерная характеристика массовых видов фитопланктона западной части Черного моря // Гидробиол. журн. – 1986. – **22**, № 3. – С. 16–21.
- Нестерова Д. М. Водные сообщества / Северо-Западная часть Черного моря, биология и экология. – К.: Наук. думка, 2006. – С. 461–472.
- Омарова Е. О., Курпатова А. И., Зернов Г. М. и др. Первые находки актиномицетов в соленых озерах-лагунах Крыма // Мор. экол. журн. – 2006. – **5**, № 2. – С. 26.
- Омарова Е. О., Орлеанский В. К., Зернов Г. М. и др. Циано-бактериальное сообщество – первый биологический проект космоса // Физиология микроорганизмов в природных и экспериментальных системах (памяти проф. М. В. Гусева): Мат. междунар. науч. конф. (Москва. МГУ, 16–19 мая 2006 г.). – М.: Макс-Пресс, 2006. – С. 93.
- Парсонс Т. Р., Такахаша М., Харгрэйв Б. Биологическая океанография / Под ред. Нейман А. А., Агатова А. И. – М.: Легкая и пищ. пром., 1982. – 432 с.
- Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. – М.: Наука, 1982. – 287 с.
- Пиневиц А. В. Микробиология железа и марганца. – Изд-во СПб. Унив., 2005. – 373 с.
- Пиневиц А. В., Аверина С. Г. Оксигенная фототрофия. – Изд-во СПб. Унив., 2002. – 254 с.
- Плант-Кюни М. Р., Бодуа А. Пищевые взаимоотношения микрофитов (планктона и бентоса) и двустворчатых моллюсков // Экология моря. – 1989. – Вып. 33. – С. 70–78.
- Поликарпов И. Г., Сабурова М. А., Манжос Л. А. и др. Биологическое разнообразие микропланктона прибрежной зоны Черного моря в районе Севастополя (2001–2003 гг.) / Под ред. Еремеева В. Н., Гаевской А. В. Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (Черноморский сектор). – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 16–42.
- Празукин А. В., Бобкова А. Н., Сеничева М. И. и др. Структурная динамика биокосных фитосистем гиперсоленого морского озера мыса Херсонес (Крым) // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер.: Біологія. – 2005. – Спец. вип. Гідроекологія, № 4 (27). – С. 191–193.
- Празукин А. В., Бобкова А. Н., Евстигнеева И. К. и др. Пространственно-временная структура растительного покрова гиперсоленого озера мыса Херсонес (г. Севастополь) // Актуальные проблемы современной альгологии: Мат. III Междунар. конф., Харьков, 20–23 апр. 2005. – Харьков, 2005. – С. 128–129.
- Прошкина-Лавренко А. И. Диатомовые водоросли планктона Черного моря. – М.-Л.: Изд. АН СССР, 1955. – 222 с.
- Прошкина-Лавренко А. И. Диатомовые водоросли бентоса Черного моря. – М.-Л.: Изд. АН СССР, 1963а. – 243 с.
- Прошкина-Лавренко А. И. Новые диатомовые водоросли из бентоса Черного моря // Бот. матер. отд. спор. раст. БИН АН СССР, 1963б. – **16**. – С. 36–45.
- Прошкина-Лавренко А. И., Алфимов Н. Н. Об использовании диатомовых водорослей при оценке санитарного состояния морских вод // Ботанич. журн. – 1954. – **39**, № 1. – С. 108–112.
- Разнообразие водорослей Украины // Альгология. – 2000. – **10**, № 4. – 309 с.
- Разнообразие водорослей Украины // Альгология. – 2001. – (Дополнение). – 130 с.
- Раймонт Дж. Планктон и продуктивность океана / Под ред. Ведерникова В. И., Сапожникова В. В. – М.: Легкая и пищ. пром., 1983. – 568 с.
- Рейнгард Л. В. Фитопланктон Черного моря, Керченского пролива, Босфора и Мраморного моря // Тр. Общ. испыт. прир. при Харьковск. унив. – 1909. – **13**. – С. 3–31.
- Романенко В. Д. Основы гидроэкологии. – Киев: Генеза, 2004. – 662 с.
- Роухияйнен М. И. Два новых вида подвижных золотистых водорослей Черного моря // Новости систематики низших растений. – М.-Л.: Наука, 1966а. – С. 10–15.
- Роухияйнен М. И. Новый вид рода *Platymonas* (Chlorophyta) из зеленых водорослей // Новости систематики низших растений. – 1966б. – С. 82–85.

- Роухияйнен М. И. Новый вид рода *Cryptomonas* (Pyrrophyta) из Черного моря // Новости систематики низших растений. – 1967. – С. 71–73.
- Роухияйнен М. И. Новые виды родов *Cryptomonas* (Pyrrophyta) и *Platymonas* (Chlorophyta) из Черного моря // Новости систематики низших растений. – 1970. – С. 20–23.
- Роухияйнен М. И. К систематике рода *Nephrochloris* Geitl. et Gim. (Xanthophyta) // Новости систематики низших растений. – 1973. – С. 9–12.
- Рощин А. М. Сезонные изменения структуры популяций диатомовой водоросли *Coscinodiscus janischii* A. S. в Карадагской бухте Черного моря // Биология моря. – 1976. – Вып. 39. – С. 51–54.
- Рощин А. М. Жизненные циклы диатомовых водорослей. – Киев: Наук. думка, 1994. – 170 с.
- Рябушко В. И., Алеев М. Ю., Радченко В. Н. и др. Применение некоторых биоиндикаторов для оценки состояния импактных морских экосистем // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. – Севастополь: НАН Украины, МГИ, ОФ ИнБЮМ, 2003. – Вып. 2 (7). – С. 144–154.
- Рябушко Л. И. Диатомовые водоросли верхней сублиторали северо-западной части Японского моря: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Севастополь, 1986. – 24 с.
- Рябушко Л. И. Трофические отношения некоторых видов беспозвоночных животных бентоса Японского моря с диатомовыми водорослями // V Всес. конф. по промысловым беспозвоночным (Минск – Нарочь, 9–13 окт. 1990): Тез. докл. – Москва, 1990. – С. 22–23.
- Рябушко Л. И. Диатомовые водоросли – эпифиты *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. из Черного моря // Альгология. – 1991а. – 1, № 3. – С. 53–60.
- Рябушко Л. И. Микрофитобентос Филлофорного поля Зернова / ИнБЮМ им. А. О. Ковалевского АН Украины, Севастополь. – Деп. в ВИНТИ, 2.07.91, № 2981-В-91. – 1991б. – 28 с.
- Рябушко Л. И. Роль диатомовых водорослей в оценке качества среды в системе биологических прудов и сточных вод Коктебеля (Крым) // V Междун. школа диатомологов «Диатомовые водоросли – индикаторы изменений окруж. среды и климата» (Иркутск, 16–20 марта 1993 г.). – Иркутск. – 1993а. – С. 54–56.
- Рябушко Л. И. Структура сообществ диатомовых водорослей эпифитона *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. из Черного моря // Альгология. – 1993б. – 3, № 3. – С. 42–49.
- Рябушко Л. И. Диатомовые водоросли микрофитобентоса твердых грунтов прибрежных районов Севастопольской бухты (Черное море) // Альгология. – 1994а. – 4, № 2. – С. 15–21.
- Рябушко Л. И. Диатомовые водоросли обрастаний донной растительности у мыса Омега Черного моря // Альгология. – 1994б. – 4, № 1. – С. 62–71.
- Рябушко Л. И. Микрофитобентос Крымского побережья Черного моря (Украина) // Альгология. – 1999. – 9, № 2. – С. 127.
- Рябушко Л. И. Микроводоросли кожных покровов черноморских дельфинов-афалин и мест их обитания // Морські біотехнічні системи: Зб. наук. статей. – Севастополь, 2002. – Вип. 2. – С. 188–203.
- Рябушко Л. И. Потенциально опасные микроводоросли Черного и Азовского морей. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – 288 с.
- Рябушко Л. И. Методологические аспекты изучения биоразнообразия потенциально опасных микроводорослей как индикаторов состояния морских экосистем // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер.: Біологія. – 2005а. – Спец. вип. Гідроекологія, № 4 (27). – С. 201–203.
- Рябушко Л. И. Стратегия исследования потенциально опасных морских одноклеточных водорослей // Актуальные проблемы современной альгологии: Тез. докл. III Межд. конф. (20–23 апреля 2005 г., г. Харьков). – Харьков, 2005б. – С. 138.

- Рябушко Л. И. Микроводоросли бентоса Черного моря. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. – 143 с.
- Рябушко Л. И., Бабич И. И., Рябушко В. И. и др. Структура фитопланктонного сообщества бухты Казачья Черного моря (Украина) // Альгология. – 1999. – **9**, № 2. – С. 128.
- Рябушко Л. И., Бабич И. И., Рябушко В. И. и др. Седиментация фитопланктона в бухте Казачья Черного моря (Украина) // Альгология. – 2004. – **14**, № 1. – С. 48–61.
- Рябушко Л. И., Завалко С. Е. Микрофитообрастания искусственных и природных субстратов в Черном море // Ботан. журн. – 1992. – **77**, № 5. – С. 33–39.
- Рябушко Л. И., Козинцев А. Ф. Распределение диатомовых водорослей на раковинах мидий *Mytilus galloprovincialis* Lam. из Черного моря в зависимости от возраста моллюсков // Альгология. – 2003. – **13**, № 1. – С. 48–54.
- Рябушко Л. И., Рябушко В. И. Сообщества диатомовых водорослей на раковинах моллюсков рода *Mytilus* L. // Альгология. – 1998. – **8**, № 3. – С. 254–259.
- Рябушко Л. И., Рябушко В. И. Микрофитобентос бухты Казачья Черного моря (Украина) // Альгология. – 2001. – **11**, № 1. – С. 70–82.
- Рябушко Л. И., Рябушко В. И., Бабич И. И. и др. Фитопланктон бухты Казачья Черного моря // Альгология. – 2000. – **10**, № 2. – С. 181–192.
- Рябушко Л. И., Торская А. В. Аутэкология потенциально опасных микроводорослей бентоса прибрежных акваторий Черного моря // Актуальные проблемы современной альгологии: Тез. докл. III Межд. конф (20–23 апреля 2005 г., г. Харьков). – Харьков, 2005. – С. 139–140.
- Рябушко Л. И., Торская А. В. Динофитовые водоросли в бентосе Черного моря // Мат. XII з'їзду Українського ботан. товариства (Одеса, 15–18 трав. 2006 р.). – Одесса, 2006. – С. 255.
- Рябушко Л. И., Фирсов Ю. К., Торская А. В. и др. Методические аспекты исследования микроэпифитов *Cystoseira barbata* (Stackhouse) C. Ag. в зависимости от ее возраста для биоиндикации состояния прибрежных экосистем Черного моря // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа: Сб. науч. тр. – Севастополь, 2005. – Вып. 12. – С. 540–553.
- Сапожников В. В. Изменение экосистем Черного и Каспийского морей за последние 50 лет // Проблемы биологической океанографии XXI века: Международ. науч. конф., посвящ. 135-летию Института биол. южных морей. – Севастополь, 2006. – С. 82.
- Северо-западная часть Черного моря: биология и экология. – Киев: Наук. думка, 2006. – 700 с.
- Семихатов М. А., Раабен М. Е., Сергеев В. Н. и др. Биотические события и положительная изотопная аномалия карбонатного углерода 2,3–2,06 млрд лет назад // Стратиграфия. Геологическая корреляция. – 1999. – **7**, № 5. – С. 3–27.
- Сеничева М. И. Состав и количественное развитие фитопланктона неретической зоны в районе Севастополя в осенне-зимний период 1968–1969 гг. // Биология моря. – 1971. – Вып. 24. – С. 3–12.
- Сеничева М. И. Сезонная динамика численности, биомассы и продукции фитопланктона Севастопольской бухты // Экология моря. – 1980. – Вып. 1. – С. 3–11.
- Сеничева М. И. Многолетняя динамика *Euxiviaella cordata* в Севастопольской бухте // Состояние, перспективы улучшения и использования морской экологической системы прибрежной части Крыма: Тез. док. науч.-практ. конф., посвящ. 200-летию города-героя Севастополя. – Севастополь, 1983. – С. 26–28.
- Сеничева М. И. Характеристика фитопланктона как объекта питания мидий *Mytilus galloprovincialis* Lam. в районе марихозайства бухты Ласпи // Экология моря. – 1990. – Вып. 36. – С. 7–15.
- Сеничева М. И. Водоросли рода *Dinophysis* (Ehrenberg) в Черном море. – Гидробиол. журн. – 1994. – **30**, № 1. – С. 28–34.

- Сеничева М. И. Годичные изменения фитопланктонного сообщества в районе Севастопольского океанариума // Экология моря. – 2000. – Вып. 53. – С. 15–19.
- Сеничева М. И. Новые и редкие для Черного моря виды диатомовых и динофитовых водорослей // Экология моря. – 2001. – Вып. 62. – С. 25–29.
- Сеничева М. И. Сезонная динамика фитопланктона в районе Карадага / Карадаг. Гидробиологические исследования: Сб. науч. трудов, посвященный 90-летию Карадагской науч. станции им. Т. И. Вяземского и 25-летию Карадагского природ. заповедника НАН Украины. – Симферополь: СОНАТ, 2004. – Кн. 2. – С. 58–65.
- Сеничева М. И., Костенко Н. С. Евгленовые, криптофитовые и золотистые водоросли / Карадаг. Гидробиологические исследования: Сб. науч. трудов, посвященный 90-летию Карадагской науч. станции им. Т. И. Вяземского и 25-летию Карадагского природ. заповедника НАН Украины. – Симферополь: СОНАТ, 2004а. – Кн. 2. – С. 244–247.
- Сеничева М. И., Костенко Н. С. Желто-зеленые и зеленые водоросли / Карадаг. Гидробиологические исследования: Сб. науч. трудов, посвященный 90-летию Карадагской науч. станции им. Т. И. Вяземского и 25-летию Карадагского природ. заповедника НАН Украины. – Симферополь: СОНАТ, 2004б. – Кн. 2. – С. 273–274.
- Сеничкина Л. Г., Неврова Е. Л., Поликарпов И. Г. Диатомовые водоросли / Карадаг. Гидробиологические исследования: Сб. науч. трудов, посвященный 90-летию Карадагской науч. станции им. Т. И. Вяземского и 25-летию Карадагского природ. заповедника НАН Украины. – Симферополь: СОНАТ, 2004. – Кн. 2. – С. 248–272.
- Сеничкина Л. Г., Сеничева М. И., Костенко Н. С. Динофитовые водоросли / Карадаг. Гидробиологические исследования: Сб. науч. трудов, посвященный 90-летию Карадагской науч. станции им. Т. И. Вяземского и 25-летию Карадагского природ. заповедника НАН Украины. – Симферополь: СОНАТ, 2004. – Кн. 2. – С. 235–243.
- Сеничкина Л. Г., Алтухов Д. А., Кузьменко Л. В. и др. Видовое разнообразие черноморского фитопланктона у юго-восточного побережья Крыма / Карадаг. История, Биология, Археология: Сб. науч. тр., посвященный 85-летию Карадагской науч. станции. – Симферополь: СОНАТ, 2001. – С. 119–125.
- Смирнова Л. Л., Рябушко Л. И., Рябушко В. И. и др. Влияние концентрации биогенных элементов на сообщества микроводорослей прибрежного мелководья Черного моря // Альгология. – 1999. – 9, № 3. – С. 32–42.
- Сергеев В. Н. Окремнённые микрофоссилии докембрия: природа, классификация, фациальная приуроченность и биостратиграфическое значение: автореф. дис. ... докт. геол.-минерал. наук. – М., 2003. – 54 с.
- Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (Черноморский сектор) / Под ред. Еремеева В. Н., Гаевской А. В. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – 511 с.
- Сорокин Ю. И. Черное море. – М.: Наука, 1982. – 216 с.
- Стадничук И. Н. Фикобеллинпротеины // Биологическая химия. – 40. – М., Деп. в ВИНТИ. – 1990. – 170 с.
- Стельмах Л. В., Бабич И. И., Ляшенко С. В. Сезонные изменения концентрации хлорофилла «а» и отношения органический углерод / хлорофилл «а» в фитопланктоне прибрежных вод Севастополя (Черное море) в 2000–2001 гг. // Экология моря. – 2002. – Вып. 61. – С. 64–68.
- Стройкина В. Г. Фитопланктон Черного моря в районе Карадага и его сезонная динамика // Тр. Карадагской биол. ст. – 1950. – Вып. 10. – С. 38–52.
- Темнискова-Топалова Д., Петрова-Караджова В., Валева М. Т. Таксономический состав бентосных водорослей (Bacillariophyta) Болгарского шельфа Черного моря // Альгология. – 1994. – 4, № 2. – С. 39–47.
- Теренько Л. М., Теренько Г. В. Видовое разнообразие планктонного фитоценоза Одесского залива Черного моря // Экология моря. – 2000. – Вып. 52. – С. 56–59.

- Теренько Л. М., Теренько Г. В. Особенности многолетней динамики «цветений» микроводорослей в прибрежной зоне северо-западной части Черного моря // Проблемы биологической океанографии XXI века: Тез. докл. междунар. конф., посвященной 135-летию ИнБЮМ (19–21 сентября 2006 г., Севастополь, Украина). – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. – С. 43.
- Усачев П. И. Общая характеристика фитопланктона морей СССР // Усп. биол. – 1947. – **23**, вып. 2. – С. 163–164.
- Хайлов К. М., Парчевский В. П. Иерархическая регуляция структуры и функции морских растений. – Киев: Наук. думка, 1983. – 254 с.
- Царенко П. М. Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР. – Киев: Наук. думка, 1990. – 208 с.
- Царенко П. М., Вассер С. П. Разнообразие водорослей Украины // Альгология. – 2000. – **10**, № 4. – С. 3–201.
- Чепурнов В. А. Бентосные диатомовые водоросли и гарпактикоиды черноморского каменистого мелководья района Карадага и их пищевые отношения: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Севастополь, 1988. – 25 с.
- Чербаджи И. И. Продукционные показатели микрофитобентоса залива Восток: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 1982. – 21 с.
- Шадрин Н. В., Герасименко Л. М., Миходж О. С., Мариан М. П. Донные цианобактерии гиперсоленых водоемов Индии // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер.: Біологія. – 2005. – Спец. вип. Гідроекологія, № 4 (27). – С. 268–271.
- Шадрин Н. В., Гринцов В. А. Гиперсоленое озеро – новый биотоп для бокоплавов *Orchestia gammarella* (Pallas, 1766) (Amphipoda) // Мор. экол. журн. – 2003. – **2**, № 3. – С. 80.
- Шадрин Н. В., Голубков С. М., Балущкина Е. В. и др. Отклик экосистемы гиперсоленого Бакальского озера (Крым) на климатические особенности 2004 года // Мор. экол. журн. – 2004. – **3**, № 4. – С. 74.
- Шадрин Н. В., Загородная Ю. А., Неврова Е. Л. Гидроэкологическая система Бакальской косы: проблемы изучения и сохранения уникального природного разнообразия: предварительное сообщение // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер.: Біологія. – 2001. – № 3 (14). – С. 168–170.
- Шадрин Н. В., Найданова О. Г. Донные цианобактерии в континентальных гиперсоленых озерах Крыма: предварительное сообщение // Экология моря. – 2002. – Вып. 61. – С. 36–38.
- Шмидт-Ниельсен К. Размеры животных: почему они так важны? – М.: Мир, 1987. – 259 с.
- Экология микроорганизмов / Под ред. А. И. Нетрусова. – М., 2004. – 272 с.
- Anagnostidis K. Nomenclatural changes in cyanoprokaryotic order Oscillatoriales // Preslia: Praha. – 2001. – **73**. – P. 359–375.
- Anagnostidis K., Komárek J. Modern approach to the classification system of cyanophytes. Oscillatoriales // Arch. für Hydrobiologie. – 1988. – **80**, Suppl. – P. 327–472.
- Awramik S. M. The oldest records of photosynthesis // Photosynthesis Res. – 1992. – **33**. – P. 75–89.
- Barranguet C. The role of microphytobenthic primary production in a Mediterranean mussel culture area // Estuarine Coastal & Shelf Science. – 1997. – **44**, № 6. – P. 753–765.
- Barranguet C., Plantecuny M. R., Alivon E. Microphytobenthos production in the Gulf of Fos, French Mediterranean coast // Hydrobiologia. – 1996. – **333**, № 3. – P. 181–193.
- Bauld J. Geobiological role of cyanobacterial mats in sedimentary environments: production and preservation of organic carbon // BMR J. Austral. Geol. Geophys. – 1981. – **6**. – P. 307–317.
- Bergey's Manual of Systematic Bacteriology / Ed. by D. R. Boone, R. W. Castenholz. – N. Y.: Springer-Verlag, 2001. – P. 473–600 (2nd edition).
- Bernard F. Coccolithophorides nouveaux un peu connus observes à Monaco en 1938 // Arch. Zool. Exp. et Gen. – 1938–1942. – **81**. – P. 33–34.

- Biggs B. J. F., Hickey C. W. Periphyton responses to a hydraulic gradient in a regulated river in New Zealand // *Freshwater Biology*. – 1994. – **32**, № 1. – 49 p.
- Biostabilization of sediments / Ed. W. Krumbein. – Oldenburg, 1994. – 520 p.
- Blair Hedges S. The origin and evolution of model organisms // *Nature Reviews Genetics*. – 2002. – **3**. – P. 838–849.
- Black Sea Biological Diversity. – N. Y.: United Nat. Publ. – 4: Romania. – 1997. – 314 p.
- Black Sea Biological Diversity. – N. Y.: United Nat. Publ. – 5: Bulgaria. – 1998a. – 132 p.
- Black Sea Biological Diversity. – N. Y.: United Nat. Publ. – 7: Ukraine. – 1998b. – 352 p.
- Black Sea Biological Diversity. – N. Y.: United Nat. Publ. – 8: Georgia. – 1998c. – P. 65–69.
- Black Sea Biological Diversity. – N. Y.: United Nat. Publ. – 9: Turkey. – 1998d. – P. 67–75.
- Bodeanu N. Contributions to the systematics and ecology of the benthic diatoms of the Romanian Black Sea littoral // *Revue Roumaine de Biologie. Serie de Botanique*. – 1970. – **15**, № 1. – P. 9–18.
- Bodeanu N. Structure et dynamique de l'algoflore unicellulaire dans les eaux du littoral Roumain de la mer Noire // *Cercetări Marine Recherches Marines*. – Institutul Român de Cercetări Marine, Constanta. – 1987–1988. – 20/21. – P. 19–250.
- Bukhtiyarova L. N. Diatoms of Ukraine. Inland waters. – Kiev, 1999. – 132 p.
- Castenholz R. W. The effect of grazing of marine littoral diatom populations // *Ecology*. – 1961. – **42**, № 4. – P. 783–794.
- Clarke K. R. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure // *Aust. Journ. Ecol.* – 1993. – **18**. – P. 117–143.
- Clarke K. R., Gorley R. N. *PRIMER v5.: User Manual / Tutorial*. – Plymouth: PRIMER-E, 2001. – 92 p.
- Clarke K. R., Warwick R. M. A taxonomic distinctness index and its statistical properties // *J. Appl. Ecol.* – 1998. – **35**. – P. 523–531.
- Clarke K. R., Warwick R. M. The taxonomic distinctness measure of biodiversity weighting of step lengths between hierarchical levels // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 1999. – **184**. – P. 21–29.
- Clarke K. R., Warwick R. M. *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*, 2nd edition. – Plymouth: PRIMER-E, 2001. – 154 p.
- Cleve-Euler A. *Die Diatomeen van Schweden und Finland*. – Stockholm, 1953. – **3**. – 255 p.
- Cohen Y., Gurevitz M. *The Cyanobacteria – Ecology, Physiology, and Molecular Genetics* / Eds. Balows A. et al. *The Prokaryotes*. – N. Y.: Springer-Verlag, 1993. – P. 2079–2104.
- Desikachary T. V. *Cyanophyta*. – New Delhi: Indian Council of Agricultural Research, 1979. – 669 p.
- Duarte C. M., Cebrian J. The fate of marine autotrophic production // *Limnol. Oceanogr.* – 1995. – **41**, № 8. – P. 1758–1766.
- Ellingsen K. E., Clarke K. R., Somerfield P. J. et al. Taxonomic distinctness as a measure of diversity applied over a large scale: the benthos of the Norwegian continental shelf // *J. Animal Ecol.* – 2005. – **74**. – P. 381–393.
- Estep K. W., MacIntyr F. Taxonomy, life cycle, distribution and dasmotrophy of *Chrysochromulina*: a theory accounting for scales, haptonema, vuciferous bodies and toxicity // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 1989. – **57**. – P. 11–21.
- Galinski E. A., Trüper H. G. (1994) Microbial behaviour in salt-stressed ecosystems// *FEMS Microbial Reviews*. – **15**. – P. 95–108.
- Garcia-Pichel F., Nübel U., Muyzer G. The phylogeny of unicellular, extremely halotolerant cyanobacteria // *Arch. Microbiol.* – 1998. – **169**. – P. 469–482.
- Geider R. I., Gunter P. A. Evidence for the presence of phycoerythrin in *Dinophysis norvegica*, a pink Dinoflagellate // *Br. Phycol. J.* – 1989. – **24**. – P. 195–198.
- Glud R. N., Kuhl M., Kohls O. et al. Heterogeneity of oxygen production and consumption in a photosynthetic microbial mat as studied by planar optodes // *J. Phycology*. – 1999. – **35**, № 2. – P. 270–279.

- Identifying marine phytoplankton / Ed. Tomas C. R. – San Diego: Acad. Press, 1997. – 858 p.
- Izsak C., Price A. R. G., Hardy J. T. et al. Biodiversity of periphyton (diatoms) and echinoderms around a refinery effluent, and possible associations with stability // *Aquatic Ecosystem Health & Management*. – 2002. – **5**, 1. – P. 61–70.
- Johnson C. H., Golden S. S. Circadian programs in cyanobacteria: adaptiveness and mechanism // *Ann. Rev. Microbiol.* – 1999. – **53**. – P. 389–409.
- Karayeva N. I. Bacillariophyta in Caspian Sea // *Альгология*. – 1999. – **9**, № 2. – С. 54.
- Kedra M. An exercise in comparing the pelagic and benthic macrofauna species diversity in Arctic, Antarctic and Baltic sites using the Taxonomic Distinctness Index // *MarBEF Newsletter*. – 2004. – **1**. – P. 18–19.
- Керкай Р. Е., Jellett J. E., Niven S. E. H. Respiration and carbon-to-nitrogen ratio of a phytoplankton bloom // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 1997. – **150**. – P. 249–261.
- Kim Baik-Ho. Ecology of a cyanobacterial mat community in a Korean thermal wastewater stream // *Aquatic Ecology*. – 1999. – **33**. – P. 331–338.
- Kolesnikova E. A., Mazlumyan S. A., Shadrin N. V. Study of biodiversity of meiobenthos and its variability in nominated hypersaline lakes and lagoons // *Проблемы биологической океанографии XXI века: Тез. докл. междунар. конф., посвященной 135-летию ИнБЮМ (19–21 сентября 2006 г., Севастополь, Украина)*. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. – С. 64.
- Komárek J., Anagnostidis K. 2-Chroococcales / Modern approach to the classification system of cyanophytes // *Arch. Hydrobiol. Algolog. Stud.* – 1986. – **43**. – P. 157–226.
- Koray T., Gokpinar S., Yurga L. et al. Microplankton species of Turkish Seas // Web: <http://bomova.ege.edu.tr/~korayt/plankweb/chklists.html>.
- Lande R. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities // *Oikos*. – 1996. – **76**. – P. 5–13.
- Lewin J. C. Heterotrophy in marine diatoms // *J. Gen. Microbiol.* – 1953. – **9**. – P. 305–313.
- Lewin J. C., Guillard R. R. L. Diatoms // *Ann. Rev. Microbiol.* – 1963. – **17**. – P. 373–414.
- MacIntyre H. L., Geider R. J., Miller D. C. Microphytobenthos: The ecological role of the “secret garden” of unvegetated, shallow-water marine habitats 1. Distribution, abundance and primary production // *Marine and estuarine shallow water science and management*. – 1996. – **19**, № 2A. – P. 186–201.
- Maranda L., Wang R., Masuda K. et al. Investigation of the source of domoic acid in mussels // *Toxic marine phytoplankton*. – New York: Elsevier, 1990. – P. 300–304.
- Medlin L. K. Effects of grazers on epiphytic diatom communities // 6th Diatom Symposium, 1980. – P. 399–412.
- Miller D. C., Geider R. J., MacIntyre H. L. Microphytobenthos: The ecological role of the “secret garden” of unvegetated, shallow-water marine habitats 2. Role in sediment stability and shallow-water food webs // *Marine and estuarine shallow water science and management*. – 1996. – **19**, 2A. – P. 202–212.
- Moezelaar R., Stal L. J. Anaerobic dark energy generation in the mat-building cyanobacterium *Microcoleus chthonoplastes* / Ed. by Stal L. J., Caumette P. *Microbial Mats: Structure, development and environmental significance*. – Berlin: Springer-Verlag, 1994. – 466 p.
- Mouliott D., Gaillard S., Aliaume C. et al. Ability of taxonomic diversity indices to discriminate coastal lagoon environmental based on macrophyte communities // *Ecological Indicator*. – 2005. – **5**, 1. – P. 1–17.
- Mueller D. R., Vincent W. F., Bonilla S., Laurion I. Extremotrophs, extremophils and broadband pigmentation strategies in a high arctic shelf ecosystem // *FEMS Microbiology Ecology*. (in press).
- Nee S., May R. M. Extinction and the loss of evolutionary history // *Science*. – 1997. – **278**. – P. 692–694.

- Nevrova E. L., Petrov A. N. Comparative evaluation of the Black Sea diatoms diversity peculiarities based on various level of taxonomic hierarchy // Black Sea-Mediterranean Corridor during last 30 ky: Sea level change and human adaptation: 1st Plenary Meeting IGCP 521 (Istanbul, Turkey, 8–16 October, 2005). – 2005. – P. 131–133.
- Nevrova E. L., Petrov A. N. Inter-regional assessment of the Black Sea diatoms diversity using of taxonomic distinctness indices // 19th International Diatom Symposium (August 28 – September 3, 2006, Listvyanka, Russia): abstract book. – 2006. – P. 112.
- Nevrova E., Petrov A. Comparison the taxonomic diversity of benthic diatoms at three regions of South-Western Crimea (the Black Sea) // 20 International Diatom Symposium (September 7–14, 2008, Dubrovnik, Croatia). – Abstract book. – P. 81.
- Norris T. B., McDermott T. R., Castenholz R. W. The long-term effects of UV exclusion on the microbial composition and photosynthetic competence of bacteria in hot-spring microbial mats // FEMS Microbiol. Ecol. – 2002. – **39**. – P. 193–209.
- Nübel U., Garcia-Pichel F., Kühl M., Muyzer G. Spatial scale and the diversity of benthic cyanobacteria and diatoms in a salina // Hydrobiologia. – 1999. – **401**. – P. 199–206.
- Oren A. Diversity of halophilic microorganisms: Environments, phylogeny, physiology, and applications // J. Industr. Microbiol. Biotechn. – 2002. – **28**. – P. 56–63.
- Pamatmat M. M. Ecology and metabolism of a benthic community on an intertidal sand flat // Int. Rev. gesamt Hydrobiol. – 1968. – **53**, 2. – P. 211–298.
- Petrov A. N., Nevrova E. L. Using of taxonomic distinctness indices for inter-regional assessment of the Black Sea benthic diatoms diversity // Black Sea-Mediterranean Corridor during last 30 ky: Sea level change and human adaptation: 1st Plenary Meeting IGCP 521 (Istanbul, Turkey, 8–16 October, 2005). – 2005. – P. 144–146.
- Pinckney J., Paerl H. W., Bebout B. M. Salinity control of benthic microbial mat community production in a Bahamian hypersaline lagoon // J. Experim. Mar. Biol. Ecol. – 1995. – **87**, № 2. – P. 223–237.
- Ramsing N. B., Prufert-Bebout L. Motility of *Microcoleus chthonoplastes* subjected to different light intensities quantified by digital image analysis / Ed. by Stal L. J., Caumette P. Microbial Mats: Structure, development and environmental significance. – Berlin: Springer-Verlag, 1994. – P. 183–191.
- Rejmanková E., Komárkova J. A function of cyanobacterial mats in phosphorus-limited tropical wetlands // Hydrobiologia. – 2000. – **431**. – P. 135–153.
- Round F. E. A review and methods for the use of epilithic diatoms for monitoring changes in river water quality. – London: HMSO, 1993. – 63 p.
- Round F. E., Crawford R. M., Mann D. G. The diatoms. Biology and morphology of the genera. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1990. – 747 p.
- Ryabushko V. I., Aleyev M. Y., Ryabushko L. I. et al. Microphytobenthos community productive characteristics and their use for bioindication of marine natural environment quality in the Southern coast shallow waters rocky bottom biotope of the Crimea region // A year after Johannesburg. Ocean governance and sustainable development: Ocean and coasts – a glimpse into the future (Kiev, Ukraine 27th to 30th Octob. 2003). – Sevastopol: EKOSI-Gidrofizica. – 2004. – P. 170–182.
- Sapozhnikov F. V. Present-day state of microphytobenthos of silt ground of Nord-Caucasian region of coastal zone Black Sea // Commission on the Protection of the Black Sea Against Pollution: 1st Biannual Scientific conference “Black Sea Ecosystem 2005 and beyond” (Istanbul, Turkey, 8–10 May, 2006). – 2006. – P. 84–85.
- Shadrin N. Is it possible to quantitatively assess the role of algobacterial films in water body? / Fossil and Resent Biofilms, A natural History of life on Earth. – Kluwer Acad. Puhl., 2003. – P. 353–363.
- Sloth N. P., Riemann B., Nielsen L. P. et al. Resilience of pelagic and benthic microbial communities to sediment resuspension in a coastal ecosystem, Knebel Vig, Denmark // Estuarine Coastal & Shelf Science. – 1996. – **42**, № 4. – P. 405–415.
- Smith A. J. Modes of Cyanobacterial Carbon Metabolism // Ann. Microbiol. – 1983. – **134** B. – P. 93–113.

- Smith S. V., Hollibaugh J. T. Coastal metabolism and the oceanic carbon balance // *Rev. Geophys.* – 1993. – **31**. – P. 75–89.
- Smith S. V., MacKenzie F. T. The Ocean as a net heterotrophic system: implications from the carbon biogeochemical cycle // *Global Biogeochem. Cycles.* – 1987. – № 1. – P. 195–215.
- Sompong U., Hawkins P. R., Besley C., Peerapompisal Y. The distribution of cyanobacteria across physical and chemical gradients in hot springs in northern Thailand // *FEMS Microbiology Ecology.* (in press).
- Stal L. J. Cyanobacterial mats and stromatolites // Ed. by Whitton A., Potts M. *The ecology of cyanobacteria.* – Netherlands: Kluwer Acad. Publ., 2000. – P. 61–120.
- Stal L. J., Moezelaar R. Fermentation in cyanobacteria // *FEMS Microbiology Reviews.* – 1995. – **21**. – P. 179–211.
- Statistica for Windows: Computer Program Manual (1999) – Tulsa, OK: StatSoft Inc., 2300 East 14th Str., Tulsa, OK 74104, web: <http://www.statsoft.com>. – 184 p.
- Teamroong N., Innok S., Chunleuchanon S., Boonkerd N. Diversity of nitrogen-fixing cyanobacteria under various ecosystems of Thailand: I. Morphology, physiology and genetic diversity // *World J. Microbiol. Biotechnol.*, 2002. – **18**. – P. 673–682.
- Velikova et al. Phytoplankton dynamics and red tides (1987–1997) in the Bulgarian Black Sea // *Wat. Sci. Tech.* – 1999. – **39**, № 8. – P. 27–36.
- Vincent W. F., Gibson J. A. E., Pienitz R., Villeneuve V. Ice shelf microbial ecosystems in the high Arctic and implications for life on snowball Earth // *Naturwissenschaften.* – 2000. – **87**. – P. 137–141.
- Warwick R. M., Clarke K. R. New “biodiversity” measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 1995. – **29**. – P. 301–305.
- Warwick R. M., Clarke K. R. Taxonomic distinctness and environmental assessment // *J. Appl. Ecol.* – 1998. – **35**. – P. 532–543.
- Warwick R. M., Clarke K. R. Practical measures of marine biodiversity based on relatedness of species // *Oceanography and Marine Biology: an annual review.* – 2001. – **9**. – P. 207–231.
- Waterbury J. B. The cyanobacteria – isolation, purification, and identification / Eds. Balows A. et al. *The Prokaryotes.* – N. Y.: Springer-Verlag, 1993. – P. 2058–2078.
- Williams P. H., Humphries C. J. Biodiversity, taxonomic relatedness, and endemism in conservation / Ed. Forey P. L. et al. *Systematics and conservation evaluation.* – Oxford: Clarendon, 1994. – P. 269–287.
- Wiktor J. M., Okolodkov J. B. Phytoplankton / Eds. R. Z. Klekowski, J. M. Węśławski. *Atlas of the Marine Flora of Southern Spitsbergen.* – Gdansk: Inst. Ecol and Oceanogr. Polish Ac. Sc., 1995. – P. 9–295.
- Witkowski A., Lange-Bertalot H., Metzeltin D. Diatom flora of marine coasts I // *Iconographia Diatomologica.* – Vol. 7: Diversity – Taxonomy – Identification / Ed. Lange-Bertalot H. – Ruggell, Koningstein: A. R. G. Gantner Verlag K. G., 2000. – 925 p.
- Wolfstein K., Hartig P. The photosynthetic light dispensation system – application to microphytobenthic primary production measurements // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 1998. – **166**. – P. 63–71.
- Wood A. M., Miller S. R., Li W. K. W., Castenholz R. W. Preliminary studies of cyanobacteria, picoplankton, and virioplankton in the Salton Sea with special attention to phylogenetic diversity among eight strains of filamentous cyanobacteria // *Hydrobiologia.* – 2002. – **473**. – P. 77–92.
- Zahrán H. H. Diversity, adaptation and activity of the bacterial flora in saline environments // *Biol. Fertil. Soils.* – 1997. – **25**. – P. 211–223.
- Zetterberg G. *Phytoplankton; Code List P4. Version 86165 GUZ / Code centre Swedish Museum of Natural History.* – Stockholm: Norstedts Tryckeri, 1986. – 53 p.

ЧАСТЬ II

МЕТОДЫ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ И ХРАНЕНИЯ МИКРОВОДРОСЛЕЙ

ГЛАВА 6

КУЛЬТИВИРОВАНИЕ ВОДРОСЛЕЙ В ЛАБОРАТОРНЫХ УСЛОВИЯХ

Культивирование морских планктонных водорослей в лабораторных условиях имеет столетнюю историю. Первые культуры (несколько видов морских диатомовых водорослей) были получены в 1890 г. (Miquel, 1893 — цит. по: Provasoli et al., 1957). Спустя 20 лет Е. Г. Аллен, глава Морского биологического общества Англии, и его коллега Е. В. Нельсон выделили из планктона и культивировали на разработанной ими искусственной морской воде микроводоросли родов *Coscinodiscus*, *Nitzschia*, *Rhizosolenia*, *Chaetoceros*, *Skeletonema* и *Thalassiosira* (Allen, Nelson, 1910). К настоящему времени в различных странах мира (США, Англии, Австралии, Франции, Германии, Канаде, Японии и др.) существуют десятки коллекций микроводорослей. Одна из самых крупных — коллекция Национального центра культур фитопланктона США, содержащая 1500 штаммов микроводорослей. Координируют коллекционную работу различных институтов и лабораторий Всемирная федерация по коллекциям культур (WFCC) и Европейская организация по коллекциям культур (ECCO). В мире накоплен большой опыт по культивированию альгологически и бактериально чистых (аксеничных) культур, разработаны десятки сред для их выращивания, выбор которых зависит от специфики культивируемого объекта и целей выращивания.

В течение нескольких десятилетий прошлого века в Институте биологии южных морей НАН Украины (ИнБЮМ) на базе отдела планктона, а затем — отдела экологической физиологии водорослей Л. А. Ланской (1971) разрабатывалась и совершенствовалась методика получения монокультур и их длительного хранения в активном состоянии. Такие культуры служили для решения определённых физиологических, эколого-физиологических и экологических вопросов. В последние годы культуры микроводорослей стали использовать не только для выполнения фундаментальных исследований, но и для решения ряда прикладных задач. Морские одноклеточные водоросли привлекают внимание исследователей как источник биологически активных веществ, токсинов и кормовой объект для организмов высших трофических уровней, а также как один из наиболее чувствительных индикаторов загрязнения прибрежных районов Чёрного моря. В связи с этим применяемая в отделе экологической физиологии водорослей ИнБЮМ методика культивирования получила свое дальнейшее развитие с учётом современных требований и возможностей.

Ниже подробно описаны этапы этой методики, знание которых может быть полезно как опытным исследователям, так и начинающим молодым сотрудникам.

Выделение водорослей из планктона. В течение последнего десятилетия исходным материалом для получения монокультур микроводорослей служат пробы воды, отобранные исключительно в прибрежных водах Чёрно-

го моря. В большинстве случаев используется метод предварительного концентрирования планктонных проб с помощью малой сетки Джеди, основу которой составляет конический мешок из капронового сита № 76 с размером ячеек 100 мкм, и латунного стакана объёмом 100 мл. Такая сеть позволяет собирать крупные виды водорослей, относящиеся преимущественно к микрофитопланктону (> 20 мкм). Планктонные пробы собирают с движущейся лодки, за которой тянут сеть на тонкой веревке в течение 10–20 мин. Сконцентрированные в металлическом стакане пробы планктона переливают в стеклянный или поликарбонатный сосуд и доставляют на берег в лабораторию.

Второй метод концентрирования проб фитопланктона основан на использовании воронки обратной фильтрации (Сорокин и др., 1975) и позволяет собирать не только микрофитопланктон, но и более мелкие формы, относящиеся к наномикрофитопланктону (2–15 мкм). Пробы воды объёмом 3–4 л сгущают на нуклеопоровых фильтрах с диаметром пор 1 мкм, в результате чего объём сгущенной пробы в воронке составляет не более 50 мл.

В периоды интенсивного развития фитопланктона в прибрежных водах Чёрного моря пробы воды, из которых выделяют монокультуры, можно не сгущать. Эти периоды связаны с весенним и осенним «цветением» воды, когда в планктоне в массовом количестве развиваются несколько видов диатомовых водорослей. Среди них *Skeletonema costatum* (Grev.), *Chaetoceros socialis* Laud., *C. affinis* Laud., *C. curvisetus* Cl., *Cerataulina pelagica* (Cl.) Hend., *Pseudo-nitzschia delicatissima* (Cl.) Heid. В летний период в бухтах Севастополя на мелководье часто наблюдается массовое развитие динофитовых водорослей родов *Peridinium*, *Glenodinium*, *Prorocentrum*, что обусловлено сильным прогревом воды, наличием высоких концентраций минеральных веществ и растворённой органики (Поликарпов и др., 2003; Стельмах, Бабич, 2003). Для выделения отдельных видов динофитовых водорослей в нативную пробу вносят питательную среду в соотношении 3:1. В этой пробе обычно через 2 недели отмечается массовое развитие 2–3 видов микроводорослей.

Для выделения монокультур, как правило, используется пипеточный метод. Сгущенные фитопланктонные пробы переливают в чашки Петри диаметром 5 см и сразу же просматривают под бинокулярным микроскопом МБС-1. Отдельные клетки водорослей или цепочки определенного вида отбирают тонкой стеклянной пипеткой с внешним диаметром 1 мм и переносят в чашки с питательным раствором объёмом 20–30 мл. Для успешного развития монокультуры следует отобрать 20–30 одиночных клеток или 3–5 цепочек. Чашки покрывают стеклянными крышками и выставляют в боксе на естественный рассеянный свет.

Каждые 2–3 дня водоросли просматривают и в случае их успешного прироста подвергают очистке от посторонних видов, в основном мелких жгутиковых. Процедура очистки заключается в том, что клетки определённого вида водорослей последовательно переносят с помощью пипетки в 4 чашки с питательным раствором. Последняя чашка с промытыми клетками вновь помещается на естественный свет. Через сутки культуру просматривают под микроскопом при разном увеличении, и процедура очистки повторяется. По прошествии ещё одних суток очистка проводится в третий раз. Обычно после трёхкратной очистки загрязнение отсутствует, а водоросли интенсивно делятся.

В процессе дальнейшего наращивания монокультуры водоросли просматривают под бинокулярным микроскопом один раз в 3 дня. Затем динофитовые виды водорослей, а также кокколитофорид переносят из чашек Петри в колбы объёмом 100–200 мл, в которых осуществляется их дальнейшее культивирование. Диатомовые, как правило, содержатся в чашках Петри. В дальнейшем по мере нарастания все культуры один раз в три дня просматривают под микроскопом и пересевают в свежий питательный раствор.

Подготовка посуды. Процесс подготовки посуды (стеклянных колб, чашек Петри, пробирок и пипеток разного объёма) для культивирования начинается с её замачивания в растворе соляной кислоты для удаления различных загрязнений. Особенно тщательно должна обрабатываться новая посуда перед первым применением. Это связано с тем, что в процессе производства в склянках могут оставаться химические вещества как продукты производства посуды, оказывающие токсичное действие на живые клетки. Посуду, предназначенную для культивирования, нельзя обрабатывать хромовой смесью, так как хром оказывает токсичное действие на многие виды микроводорослей (McLachlan, 1973). Новые склянки и чашки Петри погружают в раствор 10 % соляной кислоты (HCl) и выдерживают в течение недели. Посуда, используемая повторно, замачивается в кислотном растворе на 1 ч, после чего её подвергают механической очистке от различных частиц с помощью пластикового ерша и многократно промывают проточной водой, а затем 3 раза ополаскивают дистиллированной водой и подвергают высушиванию на воздухе.

Чашки закрывают, а колбы покрывают бумажными колпачками. Пипетки для приготовления питательных сред объёмом 2, 5 и 10 мл, в верхний край которых вставляют ватные тампоны, упаковывают в бумажные пакеты по 10 штук в каждом. Всю посуду стерилизуют в сушильном шкафу при температуре 150–170 °C в течение 4–6 ч.

Пипетки для отбора клеток водорослей из планктона кипятят в 1 % растворе соляной кислоты в течение часа, затем тщательно промывают проточной водой и несколько раз ополаскивают дистиллированной водой. Чистые пипетки подсушивают на воздухе, помещают в закрытый стеклянный стакан и стерилизуют в сушильном шкафу. Стерильная посуда хранится в химическом шкафу в закрытом состоянии.

Подбор и приготовление питательных сред. Все многочисленные среды, используемые при культивировании морских микроводорослей, делят на жидкие (питательные растворы) и твёрдые (агаризованные). Основу жидких питательных сред составляет стерильная морская вода. В настоящее время в ИнБЮМ для приготовления питательных сред воду отбирают в основном в прибрежных районах моря. Станции для отбора воды выбирают в относительно чистых участках, обычно наиболее удаленных от берега. Воду нельзя отбирать в период «цветения», так как большое количество взвеси забивает поры фильтра в процессе фильтрации. Для отбора проб нельзя использовать резиновые шланги, которые могут придавать воде токсичные свойства (Price et al., 1986). Воду следует хранить в стеклянных или поликарбонатных бутылках, которые перед использованием промывают 10 % раствором соляной кислоты (HCl), а затем — проточной водой. Морская вода может храниться в прохладном тёмном месте в течение нескольких месяцев.

Очистка воды от взвеси осуществляется путём мягкой фильтрации через нуклеопоровый фильтр с диаметром пор 1 мкм или стекловолоконный фильтр GF/F. Допускается, что незначительное количество мелких гетеротрофных флагеллят и клеток пикофракции проникает в фильтрат, однако последующая стерилизация воды приводит к их гибели. Стерилизация проводится в течение 3 дней подряд. Двухлитровые колбы с водой помещают в водяную баню и нагревают до 80 °С, после чего охлаждают до комнатной температуры. На второй и третий день процедуру повторяют. Стерильная вода хранится в боксе не более недели.

Морская вода — это комплексный раствор, содержащий более 50 известных элементов и большое разнообразие органических компонентов.

К основным макроэлементам относят азот, фосфор и кремний. Последний элемент требуется не для всех видов водорослей, а только для диатомовых, силикофлагеллят и некоторых видов хризифитовых. Для оптимального роста водорослей основные макроэлементы должны входить в состав питательных сред в соотношении 16N:16Si:1P, что соответствует оптимальному внутриклеточному отношению этих элементов (Parsons et al., 1984; Brzezinski, 1985). Однако в большинстве используемых сред макроэлементы находятся в молярном отношении, отличном от приведённого. Так, в часто используемой нами среде Гольдберга в модификации Ю. Г. Кабановой (Кабанова, 1958) отношение азота и фосфора составляет приблизительно 1:1. Это значит, что при интенсивном развитии культуры азот в первую очередь будет лимитировать её рост. В среде Уолна (Инструкция, 1986) молярное отношение азота к фосфору ближе к оптимальному и составляет 11:1. Поэтому ограничение скорости роста по азоту в культурах, выращиваемых на данной среде, будет наблюдаться при более высоких плотностях клеток, чем на среде Гольдберга. Широко используемая в настоящее время во всем мире среда f/2 (Guillard, Ryther, 1962) имеет отношение N:P приблизительно 24:1, из которого следует, что при высоких плотностях клеток фосфор будет лимитировать рост микроводорослей в первую очередь.

Концентрация микроэлементов в клетках морских планктонных водорослей приблизительно в 1000 раз ниже по сравнению с концентрацией основных макроэлементов (Ho et al., 2003). Однако они играют важную роль в развитии водорослей в море и в культурах. К основным микроэлементам относят такие металлы, как железо (Fe), марганец (Mn), цинк (Zn), кобальт (Co), медь (Cu), молибден (Mo), никель (Ni), кадмий (Cd) и металлоидный селен (Se).

Наиболее важный из микроэлементов — железо. При оптимальных условиях его содержание в клетках микроводорослей приблизительно на порядок выше, чем содержание прочих микроэлементов (Ho et al., 2003). Показано, что этот элемент может лимитировать рост фитопланктона не только в глубоководных районах Мирового океана (Coale et al., 1996; Franck et al., 2003; Martin, Fitzwater, 1988), но и в прибрежных апвеллинговых системах, например у берегов Калифорнии (Hutchins et al., 1998). Регуляция скорости роста фитопланктона железом осуществляется через его влияние на потребление микроводорослями из морской среды нитратов и силикатов (Franck et al., 2003). Другие металлы, такие как цинк, кобальт и марганец, могут влиять как на рост фитопланктона в море, так и на его видовой состав. Например, высокое отношение кобальта к цинку благоприятно для роста цианобактерий

(Saito et al., 2002; Sunda et al., 1995), тогда как у эукариотных форм кобальт и цинк могут замещать друг друга в метаболических процессах (Sunda et al., 1995). Молибден и никель, подобно железу, играют важную роль в усвоении азота. Молибден вместе с железом входит в структуру ферментов нитратредуктазы и нитрогеназы, которые регулируют усвоение нитратов и участвуют в фиксации свободного азота — N_2 (Raven, 1988).

Применение натриевой соли этилендиамин-тетрауксусной кислоты (ЕДТА) в комплексе с микроэлементами в питательных средах приводит к образованию металлических ионных буферных систем, которые регулируют поглощение катионов металлов в культурах микроводорослей (Andersen, 2005).

Питательные растворы, используемые для культивирования микроводорослей, содержат, как правило, три основных витамина: кобаламин (B_{12}), тиамин (B_1) и биотин (Н). Но одновременно все три витамина редко необходимы для развития водорослей (Provasoli, Carlucci, 1974). По степени важности первое место занимает витамин B_{12} . Показано, что под его влиянием (в концентрации $5 \text{ нг} \cdot \text{л}^{-1}$) в культурах диатомовых родов *Thalassiosira* и *Chaetoceros*, выделенных в период весеннего цветения в зал. Мэн (северо-западная часть Атлантического океана), наблюдалось сокращение лаг-фазы и увеличение скорости роста (Swift, Guilford, 1978). Некоторые виды микроводорослей способны сами продуцировать и выделять в среду витамины. Так, *Skeletonema costatum* и *Emiliania huxleyi* могут продуцировать и выделять в культуральный раствор витамины B_1 и B_{12} в концентрации $2\text{--}12 \text{ нг} \cdot \text{л}^{-1}$ (Carlucci, Bowes, 1972).

Жидкие питательные среды, используемые при искусственном культивировании микроводорослей, чрезвычайно разнообразны. Выбор среды зависит от особенностей питания культивируемого вида и целей выращивания. В настоящее время коллекция морских микроводорослей отдела экологической физиологии водорослей ИнБЮМ содержится на трёх жидких питательных средах, которые обеспечивают их интенсивный рост. Первая среда, которая используется в течение 40 лет, — это минеральная среда Гольдберга в модификации Ю. Г. Кабановой (табл. 28).

Основу среды составляют такие макроэлементы, как азот и фосфор, а также микроэлементы — железо, марганец и кобальт. Несмотря на относительную простоту состава, эта среда обеспечивает хороший рост большинства видов диатомовых и динофитовых водорослей, а также кокколитофорид. Отсутствие в её составе кремния, необходимого для роста диатомовых, компенсируется наличием относительно высоких концентраций этого элемента в морской воде, используемой для культивирования, и частыми пересевами водорослей в свежую питательную среду. Концентрации кремния в Севастопольской бухте, а также в прилегающих районах во все сезоны превышают 2 мкМ , а максимальные достигают $10\text{--}16 \text{ мкМ}$ (Стельмах и др., 2004). Концентрации силикатов, лимитирующие процесс их потребления фитопланктоном (КЗ), составляют $0,75\text{--}2,93 \text{ мкМ}$ (Azan, Chisholm, 1976; Franck et al., 2003).

На среде Гольдберга, приготовленной на основе прибрежной черноморской воды, максимальные скорости роста диатомовых водорослей и некоторых мелких форм динофитовых достигают $2\text{--}3$ деления в сутки (Финенко, Ланская, 1971), что соответствует максимальным скоростям роста этих видов в море (Кондратьева, 1961; Стельмах и др., 2004).

Табл. 28 Состав питательных сред, используемых для лабораторного культивирования морских планктонных водорослей (исходные растворы)

Среды	Состав среды: количество солей, г·л ⁻¹ Н ₂ O*
Среда Гольдберга в модификации Ю. Г. Кабановой	KNO ₃ — 101; Na ₂ HPO ₄ — 14,21; MnCl ₂ ·4H ₂ O — 0,20; CoCl ₂ ·6H ₂ O — 0,24; FeCl ₃ ·6H ₂ O — 0,27
Среда Уолна	NaNO ₃ — 100; Na ₂ HPO ₄ ·2H ₂ O — 20; FeCl ₃ ·6H ₂ O — 1,3; MnCl ₂ ·4H ₂ O — 0,36; H ₃ BO ₃ — 33,6; ЭДТА — 45; ZnCl ₂ — 2,1; CoCl ₂ — 2; (NH ₄) ₆ Mo ₇ O ₂₄ ·4H ₂ O — 1; CuSO ₄ ·5H ₂ O — 2; (Vit B ₁ — 100 мкг, Vit B ₁₂ — 5 мкг)**
Среда f/2	NaNO ₃ — 75; NaH ₂ PO ₄ ·H ₂ O — 5; Na ₂ SiO ₃ ·9H ₂ O — 30; FeCl ₃ ·6H ₂ O — 3,15; ЭДТА — 4,36; MnCl ₂ ·4H ₂ O — 0,18; ZnSO ₄ ·7H ₂ O — 0,022; CoCl ₂ ·6H ₂ O — 0,010; CuSO ₄ ·5H ₂ O — 0,010; Na ₂ MoO ₄ ·2H ₂ O — 0,0063, Vit B ₁ — 0,2; Биотин — 0,001; Vit B ₁₂ — 0,001

* Используется деионизированная или бидистиллированная вода;

** Концентрация витаминов приводится в микрограммах.

Исходные три раствора среды Гольдберга готовятся на основе бидистиллированной воды. С целью исключения бактериального заражения этих растворов следует готовить по 100 мл каждого из них. Для приготовления первого в 100 мл воды растворяют 10,1 г нитрата калия (о. с. ч. или ч. д. а), для второго — 1,421 г кислого фосфорнокислого натрия. Третий раствор — это раствор всех микроэлементов, навески которых также растворяются в 100 мл бидистиллированной воды. Все три раствора хранятся в холодильнике при температуре 8–10 °С. Для приготовления рабочего раствора в 1 л стерильной морской воды вносят 2 мл первого раствора, 1 мл второго и 0,5 мл третьего.

Вторая используемая нами среда — это среда Уолна. В отличие от среды Гольдберга, в ней содержатся не только макро- и микроэлементы, но и органическое вещество ЭДТА, а также витамины. Такой состав обеспечивает успешный рост мелких и средних форм динофитовых водорослей, для которых характерен миксотрофный тип питания с преобладанием фотосинтеза. Среди них такие виды, как *Prorocentrum micans* Ehr., *P. cordatum* (Ostf.) Dodge, *Gyrodinium fissum* (Levand.) Kof. et Sw. F., *Gymnodinium sanguineum* Hirasaca, *G. variabile* Herdman.

Например, исследования, выполненные нами по изучению роста *P. micans* на обеих средах в течение 10 сут., показали, что при естественном освещении в диапазоне ФАР от 0 до 45 мкЕ·м⁻²·с⁻¹ скорость роста данного вида на среде Уолна была выше, чем на среде Гольдберга (рис. 44). Так, на среде Уолна она достигала 0,1–0,3 сутки⁻¹, тогда как на среде Гольдберга — лишь 0,07–0,18 сутки⁻¹. Вероятно, это обусловлено присутствием в среде Уолна биологически активных веществ (витаминов и ЭДТА), стимулирующих рост водорослей.

Исходные растворы среды Уолна готовим также в небольших объёмах. Чтобы избежать выпадения осадка в питательной среде, её компоненты готовим отдельно. Первый раствор — это раствор макроэлементов. В 100 мл бидистиллированной воды растворяем навески солей, содержащих азот, фос-

фор и кремний. Затем готовим второй раствор — раствор микроэлементов и ЭДТА: в 100 мл воды вносим все навески в концентрации в 100 раз выше, чем по прописи (табл. 28), после чего 1 мл второго раствора вносим в первый. Получаем один единый раствор макро- и микроэлементов, который храним в холодильнике при температуре 8–10 °С. Для приготовления рабочего раствора в 1 л стерильной морской воды вносим 1 мл исходного раствора.

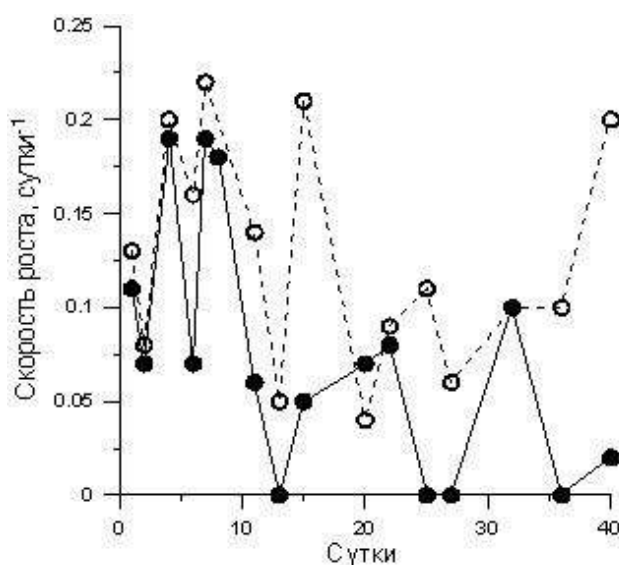


Рис. 44 Рост *Procentrum micans* на среде Гольдберга (1) и среде Уолна (2)

С 2006 г. в практике культивирования микроводорослей в отделе экологической физиологии водорослей используют не только выше указанные две среды, но и широко используемую во всём мире среду f/2 (Guillard, Rither, 1962). Последняя, по сравнению с двумя предыдущими, включает повышенные концентрации железа и трёх витаминов (биотина, витаминов В₁ и В₁₂), а также кремний, необходимый для роста диатомовых водорослей. На этой среде успешно растут почти все виды диатомовых и динофитовых. Скорость роста в ряде случаев в 1,5–2 раза выше, чем на среде Гольдберга, поэтому её можно использовать при интенсивном культивировании для получения больших биомасс водорослей. Однако для сохранения и поддержания культур и исключения очень частых пересевов выращивание большинства видов удобно осуществлять на среде Гольдберга.

Среда f/2 готовится на бидистиллированной воде по прописи (табл. 28). Отдельно готовим первый раствор макроэлементов и второй раствор микроэлементов и витаминов по той же схеме, которую использовали при приготовлении среды Уолна. Затем готовим единый раствор макро- и микроэлементов. Для приготовления рабочего раствора к 1 л стерильной морской воды добавляем 1 мл исходного раствора.

Условия культивирования микроводорослей. Одним из основных факторов, регулирующих рост водорослей, является свет. Чаще всего коллекции микроводорослей содержатся при искусственном освещении, интенсивность которого для большинства культур составляет 10–30 мкЕ·м⁻²·с⁻¹. Исключение составляют динофитовые водоросли, которые выращивают

при световых интенсивностях в 2–3 раза выше (Andersen, 2005). Показано, что непрерывный свет может приводить к фотоокислительному стрессу, а наиболее благоприятными являются световые условия с чередованием светового и темного периодов, которые варьируют между циклами 12:12 и 16:8 ч (Graham, Wilcox, 2000; Price et al., 1998).

В течение многих лет коллекция микроводорослей отдела экологической физиологии водорослей содержится при естественном освещении в боксе, расположенном на северной стороне лабораторного корпуса, что исключает попадание на культуры прямых солнечных лучей во все сезоны года. В результате интенсивность света в зимний период в полдень не превышает $30 \text{ мкЕ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$, а в летний — $80 \text{ мкЕ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$; продолжительность светового периода зависит от сезона года. Содержание культур при таком световом режиме позволяет сохранять естественные суточные ритмы фотосинтеза и скорости клеточного деления водорослей, наблюдаемые в море (Стельмах, 1985).

Не менее важным фактором, влияющим на рост водорослей, является температура. Для выращивания большинства видов водорослей наиболее благоприятной является температура, составляющая $20 \text{ }^\circ\text{C} \pm 2 \text{ }^\circ\text{C}$ (Andersen, 2005). Наша коллекция содержится при подобных температурных условиях. В зимний период водоросли культивируют при $16\text{--}18 \text{ }^\circ\text{C}$, в летний — при $20\text{--}22 \text{ }^\circ\text{C}$.

Одним из необходимых условий успешного культивирования водорослей является чистота помещения. Каждые 3 мес. следует осуществлять мытьё стен бокса с помощью нейтральных моющих средств. Все твёрдые поверхности (столы, полки, стёкла) раз в неделю необходимо протирать этиловым спиртом.

Выращивание водорослей на твёрдых питательных средах. Выращивание водорослей на жидких питательных средах обеспечивает интенсивный рост культур, что предполагает частые пересевы клеток в свежую питательную среду. Это сопряжено с приготовлением больших объёмов стерильной морской воды, питательных сред, мытьём и стерилизацией большого количества посуды. Для длительного хранения коллекционных видов и их транспортировки на большие расстояния очень удобно выращивать водоросли на твёрдых средах.

В течение последних трёх лет в отделе экологической физиологии водорослей проводится работа по переводу культур на твёрдые среды. Для этого используется среда, приготовленная на основе «голодного» агара. В рабочий раствор Гольдберга или Уолна вносят агар из расчёта $1,5 \text{ г}$ на 100 мл среды, тщательно перемешивая, нагревают до кипения. В теплом виде разливают по большим стерильным пробиркам (объёмом $30\text{--}50 \text{ мл}$) и закрывают их стерильными ватно-марлевыми пробками. Затем пробирки со средой стерилизуют на водяной бане в течение $3\text{--}4 \text{ ч}$. После этого пробирки с горячей средой располагают на твердой поверхности под углом $25\text{--}30 \text{ }^\circ\text{C}$. На поверхность застывшей и охлаждённой до комнатной температуры среды вносят небольшое количество суспензии клеток культуры и закрывают стерильными ватно-марлевыми пробками. В течение первых $2\text{--}3$ недель пробирки хранят в боксе при естественном освещении и температуре $18\text{--}20 \text{ }^\circ\text{C}$. За этот период времени на поверхности агара появляется плёнка водорослей, после чего пробирки хранят в холодильнике при температуре $8\text{--}10 \text{ }^\circ\text{C}$ и интенсивности света около $10 \text{ мкЕ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$. Наши исследования показали, что в

таких условиях ряд видов водорослей сохраняет свою жизнеспособность в течение 3 мес. без посева. Среди них наиболее успешно хранятся все виды, относящиеся к классу Chlorophyceae и Prasinophyceae (см. табл. 8 Приложения). Представители класса Bangiophyceae, имеющиеся в нашей коллекции, также хорошо сохраняются на агаризованной среде. Среди представителей Bacillariophyceae на агаре успешно хранятся виды, растущие в виде одиночных клеток: *Phaeodactylum tricornerutum* Bohlin и *Coscinodiscus granii* Congh. Из представителей Dinophyceae на твёрдой среде хорошо сохранялись два вида: *Prorocentrum cordatum* Ostf. и *P. micans*. Клетки этих видов, хранившиеся в течение 3–4 мес. на агаре, переносили в жидкую среду Гольдберга, где они через сутки начинали двигаться и в дальнейшем — успешно делиться.

Большинство миксотрофных видов и колониальные формы в данных условиях не сохранялись. Возможно, что для их роста необходим другой состав твёрдой среды.

Выращивание динофитовых водорослей, способных продуцировать токсины. Известно, что ряд видов водорослей, относящихся к динофитовым, может вызвать «цветение» воды, так называемые красные приливы в различных прибрежных районах Мирового океана (Коновалова, 1992; Fukuyo et al., 1990; Smayda, 1997; Hallegraeff et al., 2003). Многие из них являются потенциально токсичными. В Чёрном море встречаются несколько десятков потенциально токсичных микроводорослей (Рябушко, 2003). В прибрежных водах в тёплое время года чаще всего встречаются *Prorocentrum micans* Ehr., *Ceratium tripos* (O. F. Müller) Nitzsch. и *Dinophysis caudata* Saville-Kent (рис. 45).

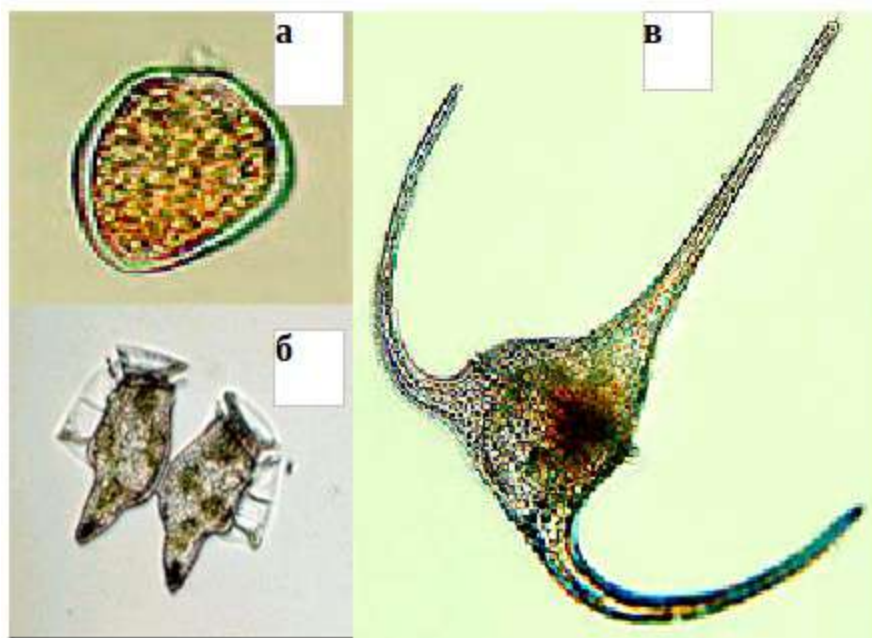


Рис. 45 Потенциально токсичные динофитовые виды водорослей, выделенные из планктона прибрежных вод Чёрного моря:

а — *Prorocentrum micans*,

б — *Dinophysis caudata* (завершение процесса деления),

в — *Ceratium tripos* (фото с <http://blacksea.orlyonok.ru>)

По данным ряда авторов (Horstman, 1981; Pinto, Silva, 1956), при определённых гидрохимических условиях *P. micans* способен продуцировать сакситоксины (PSP). Вторым широко распространённым видом — *Ceratium tripos* — может продуцировать динофизистоксин и окадаевую кислоту (Burkholder, 1998; Lee et al., 1989). Третий вид — *Dinophysis caudata* — может содержать как окадаевую кислоту, так и ихтиотоксины (Faust, Gullledge, 2002; Vershinin, Kamnev, 2001). Токсичные водоросли, попадая в организм рыб или моллюсков, сохраняют свои токсичные свойства и при определённых концентрациях могут вызывать отравление человека при употреблении им в пищу морепродуктов. В то же время некоторые яды, например сакситоксины, могут быть использованы в фармакологии при производстве медицинских препаратов и, прежде всего, эффективных анестетиков. Поэтому в настоящее время очень велик интерес к изучению эколого-физиологических особенностей токсичных водорослей, так как очень важно понять при каких условиях среды они продуцируют ядовитые соединения.

В последние три года в отделе экологической физиологии водорослей ИнБЮМ уделяется большое внимание культивированию черноморских микроводорослей, способных продуцировать токсины.

Выращивание *Prorocentrum micans*. Анализ литературы показал, что некоторые виды диатомовых водорослей, которые обычно развиваются в массовом количестве в море и дают так называемое цветение воды, могут оказывать стимулирующее влияние на рост *P. micans* (Smayda, 1997). Данный вид достигает максимальной численности в море в периоды «цветения» диатомовых водорослей. Так, в прибрежной зоне Чёрного моря наибольшая численность *P. micans* отмечена в периоды весеннего и осеннего максимумов развития диатомовых видов (Стельмах, Бабич, 2003). Считают, что диатомовые в периоды их интенсивного развития в море продуцируют биологически активные вещества (прежде всего витамины), которые могут стимулировать рост динофитовых водорослей (Smayda, 1997).

Для исследования стимулирующего влияния диатомовых водорослей на рост *P. micans* в качестве стимуляторов роста нами использованы водные экстракты, полученные из клеток 3 видов диатомовых: *Skeletonema costatum* (Grev.) Cl., *Chaetoceros socialis* Pr.-Lavr. и *C. curvisetus* Cl. (табл. 29). Именно эти виды вызывают «цветение» воды в прибрежных водах Чёрного моря. Культуру *P. micans* выращивали на среде Гольдберга и на среде Уолна. Во всех опытах объём экспериментальных колб составлял 100 мл, куда вносили водорослевые экстракты. Общая биомасса водорослей, используемых для приготовления экстракта, составляла 0,8 мгС, что соответствует биомассе диатомовых водорослей в период их максимального развития в море. На основе этих водорослей готовили по 8 мл водного экстракта каждого вида, который вносили в колбу № 2 — 1 мл, в колбу № 3 — 2 мл и в колбу № 4 — 4 мл. Колба № 1 служила контролем. Исходная концентрация *P. micans* составляла 2000–3000 кл·мл⁻¹. Эксперименты выполняли при естественном рассеянном освещении и температуре 18–20 °С. Результаты эксперимента по оценке влияния водного экстракта из клеток *S. costatum* на рост исследуемого токсичного вида представлены на рис. 46 а.

Табл. 29 Питательные среды, стимулирующие рост *Prorocentrum micans*

Эксперимент	Дата	Стимулятор роста	№ колбы	Состав питательной среды
1	28.07.04– 20.08.04	Экстракт клеток <i>S. costatum</i>	1	Среда Г* (контроль) — 100 мл
			2	Среда Г + 1 мл экстракта
			3	Среда Г + 2 мл экстракта
			4	Среда Г + 4 мл экстракта
2	22.06.05– 03.08.05	Экстракт клеток <i>C. curvisetus</i>	1	Среда Г (контроль) — 100 мл
			2	Среда Г + 1 мл экстракта
			3	Среда Г + 2 мл экстракта
			4	Среда Г + 4 мл экстракта
3	22.06.05– 03.08.05	Экстракт клеток <i>C. socialis</i>	1	Среда Г (контроль) — 100 мл
			2	Среда Г + 1 мл экстракта
			3	Среда Г + 2 мл экстракта
			4	Среда Г + 4 мл экстракта
4	03.08.05– 05.09.05	Экстракт клеток <i>C. curvisetus</i>	1	Среда У* (контроль) — 100 мл
			2	Среда У + 1 мл экстракта
			3	Среда У + 2 мл экстракта
			4	Среда У + 4 мл экстракта
5	03.08.05– 05.09.05	Экстракт клеток <i>C. socialis</i>	1	Среда У* (контроль) — 100 мл
			2	Среда У + 1 мл экстракта
			3	Среда У + 2 мл экстракта
			4	Среда У + 4 мл экстракта

* среда Г и среда У — среды Гольдберга и Уолна.

В течение первых семи дней количество клеток *P. micans* в каждой из четырёх колб было практически одинаковым. По мере роста исследуемого вида различия в концентрации клеток между контролем (колба № 1) и культурой с экстрактом (колбы № 2, 3 и 4) возрастали и к концу эксперимента (22-е сутки) достигали максимума. Причем наибольшая концентрация клеток ($80\,000\text{ кл}\cdot\text{мл}^{-1}$) получена в колбе № 2 при минимальном содержании экстракта *S. costatum* (1 мл на 100 мл культуры *P. micans*), что в 2 раза превышало численность клеток в контроле. Почти такая же концентрация клеток получена в колбе № 3, где количество добавленного экстракта в 2 раза выше. Самая высокая концентрация экстракта, внесённая в колбу № 4, практически не стимулировала рост исследуемого вида водорослей. Здесь содержание клеток было такое же, как и в контроле.

Сопоставление значений скорости роста в колбе № 2, где получена максимальная биомасса *P. micans*, и в контроле, показало, что в обоих случаях эта величина изменялась в ходе эксперимента от минимальных значений, близких к 0, до максимальных, достигавших $0,4\text{ сут}^{-1}$ (рис. 46 б).

Экстракт из клеток *S. costatum* вызывал увеличение скорости роста исследуемого вида приблизительно в 1,5–2 раза по сравнению с контролем в течение первых двух недель эксперимента. К концу эксперимента эти различия в отдельные дни были значительно больше. Так, на 17-е сутки в контрольной пробе водоросли почти не делились, а в колбе с вытяжкой скорость роста достигала $0,3\text{ сут}^{-1}$.

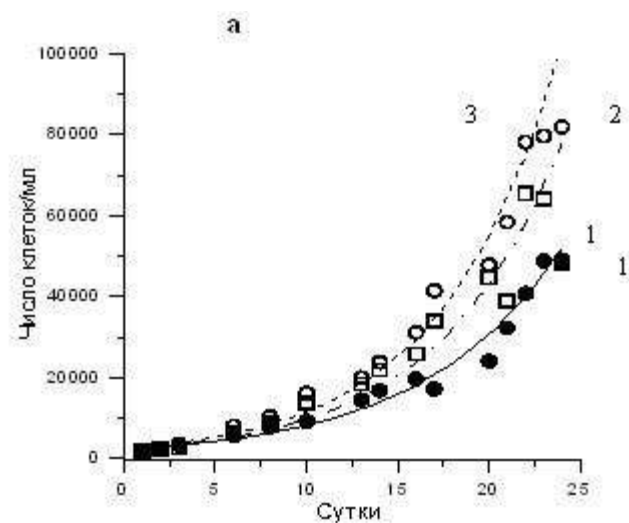
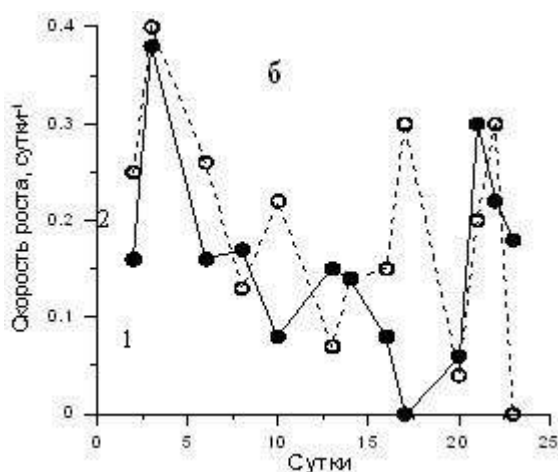


Рис. 46 Рост *P. micans* на среде Гольдберга: а — прирост численности в контроле (1), с внесением 1 мл экстракта (3), 2 и 4 мл экстракта (2) *Skeletonema costatum*, б — скорость роста в контроле (1) и с 1 мл экстракта (2)



Анализ данных по оценке влияния экстракта клеток *S. curvisetus* на рост *P. micans* показал, что в первые две недели эксперимента прирост численности клеток исследуемого токсичного вида во всех колбах был практически одинаков (рис. 47 а). Только к 16-м суткам отмечены различия: численность клеток в контроле была близка к 10 тыс. кл·мл⁻¹, тогда как в колбах с экстрактом достигла почти 20 тыс. кл·мл⁻¹.

В течение всего эксперимента прирост числа клеток в контроле осуществлялся с низкой скоростью. В первые 10 дней скорость роста изменялась от 0,06 до 0,2 сут⁻¹, а затем снизилась и не превышала 0,1 сут⁻¹ (рис. 47 б). В результате к 38-м суткам плотность культуры здесь составила лишь 25 тыс. кл·мл⁻¹.

В колбе № 3, где концентрация экстракта составила 2 мл на 100 мл водорослей, скорость прироста была приблизительно в 1,5 раза выше, что обеспечило более высокую численность клеток к концу эксперимента — 53 тыс. кл·мл⁻¹. Подобное увеличение плотности культуры *P. micans* получено и в колбе № 4, где содержание экстракта было в 2 раза больше. Самый интенсивный прирост данного вида получен в колбе № 2 при минимальном содержании экстракта. Здесь скорость роста водорослей в первой половине эксперимента была в основном ниже, чем в контроле, и составляла 0–0,15 сут⁻¹, а затем повысилась до 0,01–0,22 сут⁻¹. В результате к концу эксперимента на 38-е сутки плотность *P. micans* достигла 90 тыс. кл·мл⁻¹.

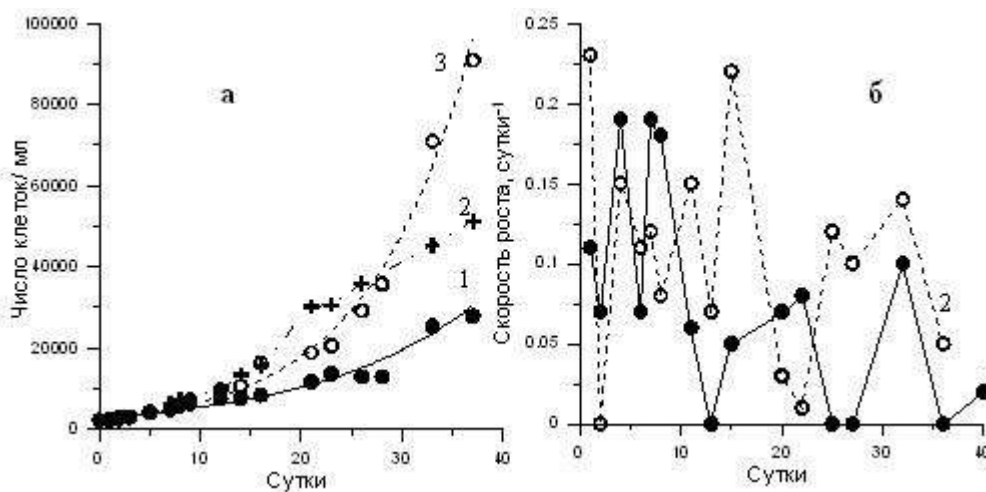


Рис. 47 Рост *Prorocentrum micans* на среде Гольдберга: а — прирост численности в контроле (1), с внесением 1 мл (3), 2 и 4 мл (2) экстракта *Chaetoceros curvisetus*; б — скорость роста в контроле (1) и с 1 мл экстракта (2)

Исследование влияния экстракта, полученного из клеток *C. socialis*, на рост *P. micans* показало, что в течение первых двух недель эксперимента прирост численности клеток во всех колбах был одинаков (рис. 48 а).

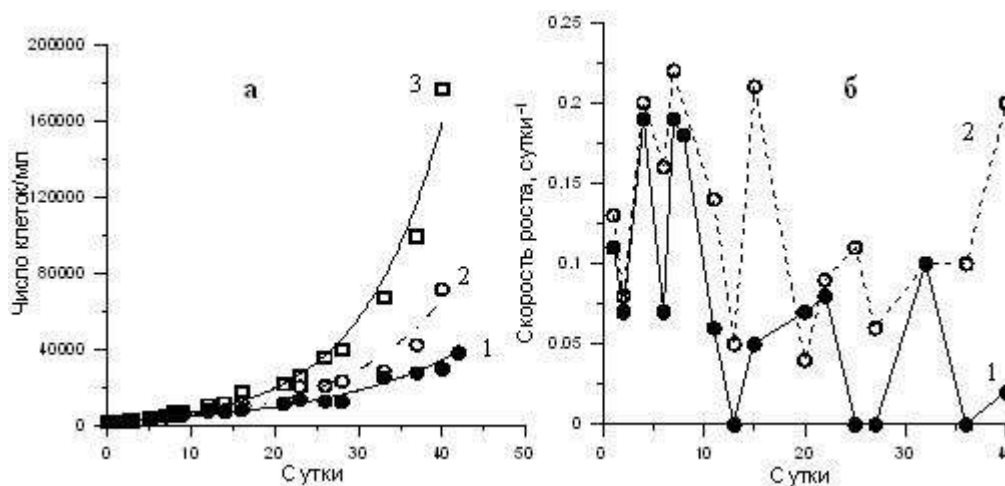


Рис. 48 Рост *Prorocentrum micans* на среде Гольдберга: а — прирост численности в контроле (1), с внесением 1 и 2 мл (2), 4 мл (3) экстракта *Chaetoceros socialis*; б — скорость роста в контроле (1) и с 4 мл экстракта (2)

На 20-е сутки концентрация клеток в контроле составила 14 тыс. кл·мл⁻¹, тогда как в колбах с экстрактом — 18–20 тыс. кл·мл⁻¹.

Как и в предыдущем эксперименте, прирост числа клеток в контроле осуществлялся с низкой скоростью. В первой половине эксперимента эта величина составила 0,05–0,2 сут⁻¹, тогда как во второй снизилась до 0–0,1 сут⁻¹ (рис. 48 б). В результате к концу опыта численность клеток здесь достигла лишь 30 тыс. кл·мл⁻¹.

В колбе № 2 с минимальным содержанием экстракта (1 мл) эта величина незначительно превышала контроль, достигнув 38 тыс. кл·мл⁻¹. Более высокая концентрация экстракта (2 мл) вызвала увеличение численности клеток к концу эксперимента до 72 тыс. кл·мл⁻¹. Самый интенсивный прирост получен при максимальной добавке экстракта (4 мл). Здесь скорость роста водорослей на протяжении всего эксперимента была в 1,5–4 раза выше, чем в контроле, и изменялась от 0,05 до 0,2 сут⁻¹. В результате к концу эксперимента на 42-е сутки численность клеток составила 17,7 тыс. кл·мл⁻¹.

Как отмечено выше, *P. micans* растёт на среде Уолна более интенсивно, чем на среде Гольдберга. В первые 10 дней эксперимента с использованием среды Уолна скорость роста в контроле составляла 0,1–0,3 сут⁻¹, а затем постепенно снижалась к концу эксперимента до 0–0,05 сут⁻¹. Внесение в среду экстрактов из клеток *C. socialis* и *C. curvisetus* в экспериментальные колбы не вызывало существенного увеличения скорости роста и численности клеток водоросли *P. micans* (рис. 49 а, б).

Таким образом, внесение в питательную среду Гольдберга водных экстрактов, полученных из клеток диатомовых водорослей *Skeletonema costatum*, *Chaetoceros socialis* и *C. curvisetus*, вызывало усиление скорости роста *Prorocentrum micans* в 1,5–4 раза, что приводило к увеличению плотности культуры к концу экспериментов (на 20–40-е сутки) в 2–5 раз, по сравнению с контролем. Наибольшая численность клеток (17,7 тыс. кл·мл⁻¹) достигнута в культуре *P. micans* под действием экстракта, полученного из клеток *C. socialis*, общая биомасса которых составляла 0,4 мгС.

Выращивание *P. micans* на среде f/2 в боксе при естественном рассеянном освещении и температуре 20 °С показало, что скорость роста на этой среде практически такая же, как и на среде Уолна, и в различные дни колебалась от 0,1 до 0,22 сут⁻¹.

Впервые за долгие годы нам удалось выделить в культуре самую крупную динофитовую водоросль Чёрного моря — *Ceratium tripos* (рис. 45 в). Для него, как и для других динофитовых, характерен миксотрофный тип питания. Однако, в отличие от большинства миксотрофных водорослей, представ-

ленных в коллекции, он не растёт на среде Гольдберга и среде Уолна. Только обогащённая железом, витаминами и ЭДТА среда f/2 позволяет ему развиваться в культуре. Однако скорость роста данного вида невелика, она не превышала $0,1$ сутки⁻¹. Отсюда можно предположить, что гетеротрофное питание играет существенную роль в жизнедеятельности данного вида.

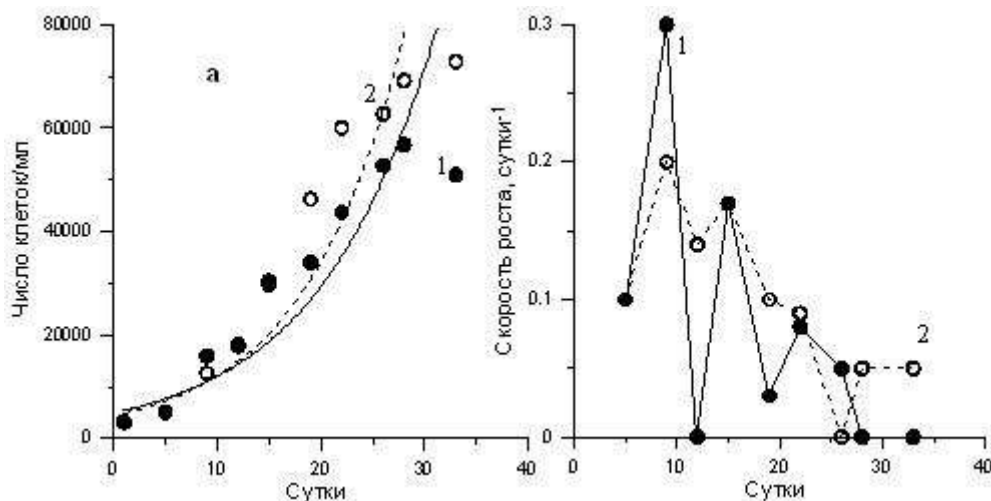


Рис. 49 Рост *Prorocentrum micans* на среде Уолна: а — прирост численности в контроле (1), с внесением 4 мл экстракта *Chaetoceros curvisetus* (2); б — скорость роста в контроле (1) и с 4 мл экстракта (2)

С июня по октябрь в прибрежных водах Чёрного моря часто встречается динофитовая водоросль *Dinophysis caudata*, которую, как и упомянутые выше *P. micans* и *C. tripos*, относят к водорослям, способным продуцировать токсины (Рябушко, 2003). Известно (Blanco et al., 2005), что данный вид пока не удаётся содержать в условиях лаборатории. В 2006 г. нами сделаны попытки выделения и культивирования в лаборатории *D. caudata*. Для выращивания использовали среды Гольдберга и f/2, а также среду Уолна без добавок и с добавками экстрактов из клеток диатомовых водорослей и мидийного гидролизата, любезно предоставленного нашими коллегами Н. А. Голубь и О. Р. Солоницыной. Попытка выращивать эту водоросль на указанных средах не увенчалась успехом. В течение первой недели содержания в лаборатории клетки не двигались, утрачивали окраску, а затем полностью разрушались. Обзор исследований последних лет по токсичным микроводорослям, показал, что в миксотрофном питании *Dinophysis* существенную роль играют пикопланктонные формы, способные прикрепляться к поверхности клеток этой водоросли (Blanco et al., 2005). Мы попытались использовать пикопланктон для выращивания *D. caudata*. В чашку Петри со средой f/2, куда отсадили клетки *D. caudata*, вносили незначительное количество (0,01 мл) культуры черноморской цианобактерии рода *Synechococcus*. Оказалось, что *Dinophysis* стал очень активно перемещаться в этой среде, и уже на 3-й день от начала культивирования появились делящиеся клетки. В течение первого месяца содержания в культуре вид поделился 3 раза, клетки приобрели ярко-жёлтую окраску. В условии культуры исследуемый вид находился 2 мес. Предварительные результаты позволяют надеяться на успех в выращивании данной водоросли.

ГЛАВА 7

КОЛЛЕКЦИЯ КУЛЬТУР МИКРОВОДОРОСЛЕЙ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ НАН УКРАИНЫ

7.1 Создание и сохранение

В Институте биологии южных морей НАН Украины (ИнБЮМ) существует единственная среди научных учреждений стран бывшего Советского Союза коллекция морских одноклеточных водорослей, созданная более 50 лет назад Л. А. Ланской. В коллекции Л. А. Ланской было представлено около 50 видов морских планктонных водорослей, относящихся к различным систематическим группам. Среди них были диатомовые, динофитовые, зелёные, золотистые водоросли, выделенные из планктона Тихого, Атлантического и Индийского океанов, Средиземного и Чёрного морей. На основе этой коллекции были выполнены многочисленные эколого-физиологические исследования учёными ряда отделов нашего института, а также сделаны многие работы по различным вопросам гидробиологии сотрудниками биологических и химических учреждений Советского Союза.

Наличие такой уникальной коллекции позволило сотрудникам института, первоначально — в рамках отдела планктона, а позднее — отдела экологической физиологии водорослей (ЭФВ) под руководством докт. биол. наук З. З. Финенко, провести огромную работу по изучению эколого-физиологических основ формирования первичной продукции в море. Были изучены количественные закономерности фотосинтеза и роста планктонных водорослей, рассматриваемых в качестве основы для определения функциональных связей между уровнем первичной продукции и условиями среды, определяющими этот уровень (Финенко, 1976), выявлены механизмы световой адаптации водорослей (Акимов и др., 1992; Берсенева, 1978; Чурилова, 1992), исследованы природа суточных ритмов фотосинтеза микроводорослей (Стельмах, 1985) и энергетический баланс жгутиковых видов (Алеев, 1992).

Начиная с 1984 г., коллекцию морских микроводорослей отдела ЭФВ ИнБЮМ ведёт ученица Л. А. Ланской О. А. Галатонина (рис. 50).



Рис. 50 Коллекция микроводорослей отдела ЭФВ ИнБЮМ НАН Украины и её хранительница О. А. Галатонина

За последние десять лет коллекция микроводорослей претерпела ряд изменений. Несмотря на то, что количество видов в коллекции не уменьшилось (более 40 видов), изменился её систематический состав. В настоящее время основу коллекции

составляют черноморские водоросли (табл. 8 Приложения). Коллекцию пополнили представители прокариот — цианобактерии рода *Synechococcus*. Из планктона Чёрного моря выделено в культуру несколько видов, которые могут продуцировать токсины. Среди них представители Bacillariophyceae (*Pseudo-nitzschia seriata* (Cleve) H. Peragallo) и Dinophyceae (*Ceratium tripos*, *Akashiwo sanguinea*, *Prorocentrum cordatum* и *P. micans*). Для культивирования водорослей стали использовать новые среды, а основным источником для пополнения коллекции служат пробы фитопланктона, собранные исключительно в прибрежных водах Чёрного моря.

Культуры микроводорослей, выращиваемые в отделе ЭФВ, успешно используют в своей экспериментальной работе сотрудники и аспиранты отдела, а также сотрудники других отделов института (отделы марикультуры и прикладной океанологии, биотехнологий и фиторесурсов, физиологии животных и биохимии, ихтиологии, функционирования морских экосистем). В последние годы интерес к коллекционным водорослям проявляют специалисты различных научных учреждений не только Украины, но и других стран.

Существующая коллекция морских планктонных водорослей является национальным достоянием.

7.2 Паспортизация культур

Микробиологические и биотехнологические изобретения, как правило, патентуются во избежание недобросовестной конкуренции или контрафактной продукции. Права авторов патента в Украине защищены Законом «Об охране прав на изобретение и полезные модели» (Закон № 3687-12 от 15.12.93) и регламентируются «Правилами составления и предоставления заявки на выдачу патента...» (Правила, № 132 от 17.11.94), а также «Инструкцией о порядке депонирования в Украине штаммов микроорганизмов...» (Форма № 106/115 от 26.06.95, http://www.nau.kiev.ua/2016/497/2016_497_1.html). Согласно этим документам, объектом изобретения признаются «штаммы микроорганизма, культуры клеток растений и животных и другой биологический материал...» и способ их использования (Правила, п. 2.3.1, цит. по: Депонування..., 2004). Если для реализации изобретения «используется микроорганизм, который недоступен какому-нибудь лицу, и если он не может быть описан таким образом, чтобы специалист в данной отрасли мог реализовать изобретение по описанию, соответствующая культура штамма микроорганизма должна быть задепонирована в Депозитарию» (Инструкция, п. 1.1.). Депонирование гарантирует доступность культуры для общества, выполнение норм биобезопасности; оно необходимо при внедрении разработки, нормативно требуется Комитетом по вопросам гигиенического регламента, Государственным департаментом ветеринарной медицины (Депонування..., 2004).

Депонирование непатогенных микроорганизмов осуществляет единственный в Украине Депозитарий Института микробиологии и вирусологии НАН Украины. Для клеток культур растений и животных национального Депозитария пока не создано (цит. по: Депонування..., 2004), поэтому специалисты, используя микроводоросли в своих исследованиях, ссылаются на соответствующие штаммы, указанные в каталогах коллекций культур (Громов, 1965; Громов, Титова, 1983; Каталог..., 1991; Масюк, 1973).

В ИнБЮМ имеется крупнейшая в Украине коллекция морских

микроводорослей, насчитывающая 86 штаммов. Основная коллекция находится в отделе экологической физиологии водорослей, небольшие коллекции штаммов, созданные для решения конкретных задач, — в отделах биотехнологий и фиторесурсов, марикультуры и прикладной океанологии, физиологии животных и биохимии. Однако до последнего времени не были полностью систематизированы сведения о штаммах и не опубликован каталог коллекции. Работа в этом направлении начата сотрудниками отдела ЭФВ ИнБЮМ и межотдельской группой по систематизации микроводорослей. К настоящему времени проведена ревизия имеющихся штаммов, разработан макет документа для депонирования (паспорт), по аналогии с существующей формой, принятой в Депозитарии Института микробиологии и вирусологии НАН Украины (Депонування..., 2004) с некоторыми модификациями, и формой, представленной в опубликованных каталогах коллекций культур микроводорослей (Громов, 1965; Громов, Титова, 1983; Каталог..., 1991; Масюк, 1973). В случае создания Национального Депозитария морских микроводорослей, вероятно, изменится форма паспорта. Например, будут дополнительно включены следующие сведения: 1) способ и условия длительного хранения; 2) генетические особенности штамма; 3) причина депонирования (патентование, промышленный штамм); 4) сведения про депозитора и т. д., которые мы исключили из своего макета паспорта, опубликованного ранее (Брянцева, Сиренко, 2005).

Дополнительно разрабатывается веб-страница коллекций штаммов микроводорослей ИнБЮМ (<http://www.ibss.org.ua>), которая будет включать цветные цифровые изображения клеток штаммов, по аналогии с известными сайтами в Интернете (см. Provasoli — Guillard National Center for Culture of Marine Phytoplankton: <http://ccmp.bigelow.org>; коллекция ICMAN, Институт Морских наук Андалусии, Испания, <http://www.icman.csic.es/colec/>; и т. п.).

Для достоверности суждений при сопоставлении тех или иных штаммов или исследовании временной изменчивости внутри популяции необходимо учитывать их исходные морфометрические параметры и статистические диапазоны погрешностей. В связи с этим мы считаем целесообразным включать их в паспорта штаммов. Для определения объёма и площади поверхности клеток важно определить их форму и соответствующую ей геометрическую фигуру. Поскольку клетки одного и того же штамма различаются по форме, мы определяли её в каждом конкретном случае и рассчитывали индекс сферичности как для одной клетки, так и в среднем для всей выборки. Учитывая вариабельность этих параметров, в зависимости от состояния культуры в данный момент времени, рекомендуем проводить такие измерения непосредственно перед экспериментом и во время него, с дискретностью, определяемой целью и задачами исследования. Кроме того, считаем необходимым отражать в паспорте современные сведения о таксономии и синонимике вида, а также помещать оригинальное цифровое изображение.

Исследование морфометрических параметров штаммов, приведённых в данной работе, проводили под световым микроскопом Axiostar Plus при увеличении 10×63. Было измерено 50 клеток каждого штамма в камере Нажога (объём капли — 0,2 мл). Предварительно клетки были обездвижены в парах формалина или хлороформа (2–3 мин). Таксономия и синонимика приведены в соответствии со Всемирным каталогом морских видов (WoRMS) <http://www.marinespecies.org>.

В 2006 г. в ИнБЮМ создана экспертная комиссия при межотдельской группе по систематизации микроводорослей, основной задачей которой является идентификация и паспортизация штаммов микроводорослей из коллекций ИнБЮМ. Паспорта, подготовленные по единому образцу, должны быть рассмотрены членами комиссии, отпечатаны на фирменном бланке института с печатью, а также подписаны председателем экспертной комиссии и директором ИнБЮМ. В таком виде паспорт является официальным документом и может быть передан стороннему пользователю по согласованию сторон.

Ниже представлены сведения по 15 штаммам микроводорослей из коллекций отделов биотехнологии и фиторесурсов, марикультуры и прикладной океанологии.

Номер штамма:	IBSS-1.
Научное наименование вида:	<i>Dunaliella salina</i> (Dunal) Teodoresco, 1905.
Таксономия:	Chlorophyta, Chlorophyceae, Volvocales, Dunaliellaceae.
Синонимы:	<i>Haematococcus salinus</i> Dunal, 1837; <i>Monas dunalii</i> Joly, 1830; <i>Diselmis dunalii</i> (Joly) Dujardin, 1841; <i>Chlamydomonas dunalii</i> (Joly) Cohn, 1865; <i>Dunaliella bardawil</i> Ben-Amotz & Avron, 1983.
Учреждение, где хранится штамм:	Институт биологии южных морей (ИнБЮМ) НАН Украины, отдел биотехнологий и фиторесурсов (БИФ) и экологической физиологии водорослей (ЭФВ), г. Севастополь, Украина.
Происхождение штамма:	выделен из солёных озёр в районе Сиваша (Крым) в 2001 г.
Кто и где идентифицировал штамм:	Л. С. Маркова, А. Б. Боровков, ИнБЮМ, БИФ, 2001 г.
Последнее определение:	Л. С. Маркова, А. Б. Боровков, ИнБЮМ, БИФ, 2006 г.

Характеристика вида: гетероталичный галофил, мезофил, но в большей мере термофил, богат β-каротином, светолюбив, автотроф. Обитатели хлоридных, сульфатных, реже содовых, натриевых, магниевых, олиго- и поликальциевых (преимущественно гипергалинных) водоёмов с концентрацией солей от 3 % до насыщения. Оптимум солёности 6–12 % NaCl. Способ размножения: преимущественно вегетативный, бесполой и половой — гологамного типа. Содержание β-каротина колеблется в больших пределах в зависимости от условий выращивания (состава среды, интенсивности, спектрального состава и режима освещения, температуры).

Морфология: вид изменчивый, пластичный, клетки разнообразной формы, с двумя равными гладкими жгутиками на переднем выпуклом конце. Хлоропласт чаще всего зелёный, иногда жёлтый, бурый до красного. Ок-

раска клеток способна изменяться от ярко-зелёной до оливковой, жёлтой, бурой, оранжевой и кирпично-красной. В неблагоприятных условиях образуют цисты круглой формы и красного цвета, которые при прорастании зеленеют.

Морфометрия штамма: средние размеры клеток (мкм): ширина $9,38 \pm 0,42$; длина (максимальный размер) $12,48 \pm 0,49$; средний объём $552,01 \pm 56,37$ мкм³; площадь поверхности $327,67 \pm 22,25$ мкм²; индекс сферичности формы $0,977 \pm 0,01$.

Фигуры, к которым приравниваются формы клеток: шар, вытянутый сфероид, $\frac{1}{2}$ шара + параболоид.

Среда культивирования: Ven-Amotz.

Область применения: традиционный объект культивирования как продуцент глицерола, ряда жирных кислот и β -каротина (провитамина А). Фундаментальные и прикладные исследования.

Примечание: в экстремальных условиях существования наблюдается преимущественное накопление β -каротина в вегетативных клетках, сопровождающееся изменением их окраски и формы. Таксономия и синонимика приведены в соответствии с Всемирным каталогом морских видов (WoRMS) <http://www.marinespecies.org>.

Библиография: Боровков, 2005; Брянцева, Сиренко, 2005; Масюк, 1973; Borowitzka, Silva, 2007.

Информацию ввели:
Ю. В. Брянцева.

Дата:
30.01.09.

Подпись:

Номер штамма:	IBSS-2.
Научное наименование вида:	<i>Dunaliella salina</i> (Dunal) Teodoresco, 1905.
Таксономия:	Chlorophyta, Chlorophyceae, Volvocales, Dunaliellaceae.
Синонимы:	<i>Haematococcus salinus</i> Dunal, 1837; <i>Monas dunalii</i> Joly, 1830; <i>Diselmis dunalii</i> (Joly) Dujardin, 1841; <i>Chlamydomonas dunalii</i> (Joly) Cohn, 1865; <i>Dunaliella bardawil</i> Ben-Amotz & Avron, 1983.
Учреждение, где хранится штамм:	Институт биологии южных морей (ИнБЮМ) НАН Украины, отдел биотехнологий и фиторесурсов (БИФ), г. Севастополь, Украина.
Происхождение штамма:	поступил из Института гидробиологии НАН Украины (г. Киев) в 2004 г. = HPDP-11 = (из Института физиологии растений РАН).
Кто и где идентифицировал штамм:	В. Е. Семененко, Институт физиологии растений РАН, 1998.

Последнее определение: Л. А. Сиренко,
Институт гидробиологии НАН Украины, 2004 г.

Характеристика вида: гетероталичный галофил, мезофил, но в большей мере термофил, богат β -каротином, светолюбив, автотроф. Обитатели хлоридных, сульфатных, реже содовых, натриевых, магниевых, олиго- и поликальциевых (преимущественно гипергалинных) водоёмов с концентрацией солей от 3 % до насыщения. Оптимум солёности 6–12 % NaCl. Способ размножения: преимущественно вегетативный, бесполой и половой — гологамного типа. Содержание β -каротина колеблется в больших пределах в зависимости от условий выращивания (состава среды, интенсивности, спектрального состава и режима освещения, температуры, а также оптимального сочетания комплекса факторов).

Морфология: вид изменчивый, пластичный, клетки разнообразной формы, с двумя равными гладкими жгутиками на переднем выпуклом конце. Хлоропласт чаще всего зелёный, иногда жёлтый, бурый до красного. Окраска клеток способна изменяться от ярко-зелёной до оливковой, жёлтой, бурой, оранжевой и кирпично-красной. В неблагоприятных условиях образуют цисты круглой формы и красного цвета, которые при прорастании зеленеют.

Морфометрия штамма: средние размеры клеток (мкм): ширина $9,58 \pm 0,31$; длина $11,84 \pm 0,42$; средний объём $513,96 \pm 49,18$ мкм³; площадь поверхности $315,17 \pm 19,87$ мкм²; индекс сферичности формы $0,974 \pm 0,004$.

Фигуры, к которым приравниваются формы клеток: шар, $\frac{1}{2}$ шара + параболоид (каплевидная).

Среда культивирования: Ven-Amotz. При использовании пресной воды хорошо развивается на основной питательной смеси (ОПС), среде Артари и её модификациях.

Область применения: фундаментальные исследования, интенсивное культивирование как продуцента β -каротина. Изучение морфологических, физиолого-биохимических и продукционных характеристик.

Примечание: таксономия и синонимика приведены в соответствии с Всемирным каталогом морских видов (WoRMS) <http://www.marinespecies.org>.

Библиография: Абдуллаев, Семененко, 1974, 1978; Боровков, 2005; Брянцева, Сиренко, 2005; Масюк, 1973; Сиренко и др., 2005; Borowitzka, Silva, 2007.

Информацию ввели:	Дата:	Подпись:
Ю. В. Брянцева.	30.01.09.	

Номер штамма:	IBSS–3.		
Научное наименование вида:	<i>Dunaliella salina</i> (Dunal) Teodoresco, 1905.		
Таксономия:	Chlorophyta,	Chlorophyceae,	Volvocales,
	Dunaliellaceae.		

Синонимы:	<i>Haematococcus salinus</i> Dunal, 1837; <i>Monas dunalii</i> Joly, 1830; <i>Diselmis dunalii</i> (Joly) Dujardin, 1841; <i>Chlamydomonas dunalii</i> (Joly) Cohn, 1865; <i>Dunaliella bardawil</i> Ben-Amotz & Avron, 1983.
Учреждение, где хранится штамм:	Институт биологии южных морей (ИнБЮМ) НАН Украины, отдел биотехнологий и фиторесурсов (БИФ), г. Севастополь, Украина.
Происхождение штамма:	поступил из Института гидробиологии НАН Украины (г. Киев) в 2004 г. = HPDP-12 = (из Германии в 1999).
Кто и где идентифицировал штамм:	Л. А. Сиренко, Институт гидробиологии НАН Украины, 2004 г.
Последнее определение:	Л. А. Сиренко, Институт гидробиологии НАН Украины, 2004 г.

Характеристика вида: гетероталичный галофил, мезофил, но в большей мере термофил, богат β -каротином, светолюбив, автотроф. Обитатели хлоридных, сульфатных, реже содовых, натриевых, магниевых, олиго- и поликальциевых (преимущественно гипергалинных) водоёмов с концентрацией солей от 3 % до насыщения. Оптимум солёности 6–12 % NaCl. Способ размножения: преимущественно вегетативный, бесполой и половой — гологамного типа. Содержание β -каротина колеблется в больших пределах в зависимости от условий выращивания (состава среды, интенсивности, спектрального состава и режима освещения, температуры, а также оптимального сочетания комплекса факторов).

Морфология: вид изменчивый, пластичный, клетки разнообразной формы, с двумя равными гладкими жгутиками на переднем выпуклом конце. Хлоропласт чаще всего зелёный, иногда жёлтый, бурый до красного. Окраска клеток способна изменяться от ярко-зелёной до оливковой, жёлтой, бурой, оранжевой и кирпично-красной. В неблагоприятных условиях образуют цисты круглой формы и красного цвета, которые при прорастании зеленеют.

Морфометрия штамма: средние размеры клеток (мкм): ширина $9,33 \pm 1,22$; длина (максимальный размер) $12,90 \pm 0,92$; средний объём $720,96 \pm 158,00$ мкм³, площадь поверхности $353,97 \pm 61,93$ мкм²; индекс сферичности формы $0,970 \pm 0,02$. Часть клеток отличалась меньшими размерами (в среднем $2,79 \pm 0,22$ мкм \times $6,54 \pm 0,43$ мкм) и более вытянутой формой (индекс сферичности формы $0,89 \pm 0,02$). Средние объём и площадь поверхности клеток: $26,14 \pm 3,86$ мкм³ и $47,21 \pm 4,18$ мкм².

Фигуры, к которым приравниваются формы клеток: шар, $\frac{1}{2}$ шара + параболоид (каплевидная), вытянутый сфероид; $\frac{1}{2}$ вытянутого сфероида + параболоид.

Среда культивирования: Ben-Amotz.

Область применения: фундаментальные исследования, интенсивное

культивирование как продуцента β -каротина, жирных кислот и глицерола. Изучение морфологических, физиолого-биохимических и продукционных характеристик.

Примечание: таксономия и синонимика приведены в соответствии с Всемирным каталогом морских видов (WoRMS) <http://www.marinespecies.org>.

Библиография: Боровков, 2005; Брянцева, Сиренко, 2005; Масюк, 1973; Сиренко и др., 2005; Borowitzka, Silva, 2007.

Информацию ввели:	Дата:	Подпись:
Ю. В. Брянцева.	02.02.09.	

Номер штамма:	IBSS–5.
Научное наименование вида:	<i>Dunaliella viridis</i> var. <i>palmelloides</i> Massyuk, 1973.
Таксономия:	Chlorophyta, Chlorophyceae, Volvocales, Dunaliellaceae.
Синонимы:	
Учреждение, где хранится штамм:	Институт биологии южных морей (ИнБЮМ) НАН Украины, отдел биотехнологий и фиторесурсов (БИФ) и экологической физиологии водорослей (ЭФВ), марикультуры и прикладной океанологии (МПО), г. Севастополь, Украина.
Происхождение штамма:	выделен в районе п. Б. Утриш, Россия. Поступил из коллекции ВНИРО (г. Москва, Россия) в 1990 г.
Кто и где идентифицировал штамм:	ВНИРО (Москва, Россия).
Последнее определение:	Л. В. Ладыгина, ИнБЮМ, МПО, 2006 г.

Характеристика вида: обитатели разнообразных по химическому составу гипергалинных водоёмов. Могут вызывать зелёное «цветение». Клетки очень подвижные, с высоким темпом размножения. Обладают способностью к накоплению каротиноидов в экстремальных условиях. Клетки окружены тонкой бесцветной протоплазматической мембраной, лишены целлюлозной и пектиновой оболочки. Вид обладает положительным фототаксисом.

Морфология: клетки правильной эллиптической формы.

Морфометрия штамма: средние размеры клеток (мкм): 1. Штамм из отдела МПО: ширина $7,86 \pm 0,23$; высота $11,35 \pm 0,25$; средний объём $225,28 \pm 16,82$ мкм³, площадь поверхности $195,91 \pm 9,58$ мкм². Индекс сферичности формы $0,907 \pm 0,003$. 2. Штамм из отдела БИФ: ширина $8,26 \pm 0,58$; высота $10,11 \pm 0,38$; средний объём $404,19 \pm 64,48$ мкм³, площадь поверхности $257,86 \pm 27,22$ мкм²; индекс сферичности формы $0,982 \pm 0,009$.

Фигуры, к которым приравниваются формы клеток: шар, вытянутый сфероид, $\frac{1}{2}$ шара + параболоид.

Среда культивирования: Ven-Amotz.

Область применения: биотехнология, марикультура — используется в качестве корма для производителей и спата двустворчатых моллюсков.

Примечание: таксономия и синонимика приведены в соответствии с Всемирным каталогом морских видов (WoRMS) <http://www.marinespecies.org>.

Библиография: Ладыгина, 2005; Масюк, 1973; Borowitzka M. J. & Silva C. S., 2007.

Информацию ввели:
Л. В. Ладыгина.

Дата:
30.01.09.

Подпись:

Номер штамма:

IBSS-7.

Научное наименование вида:

Oscillatoria amoena (Kützing) Gomont, 1892.

Таксономия:

Cyanobacteria. Cyanophyceae, Oscillatoriophyceae, Oscillatoriales, Oscillatoriaceae.

Синонимы:

Phormidium lucidum var. *amoenu* (Kützing) Playfair; *P. amoenum* (Kützing), 1843; *Lyngbya amoena* (Kützing) Hansgirg, 1892; *Hypheotrix amoena* (Kützing) Hansgirg ex Della Torre & Sarnthein.

Учреждение, где хранится штамм:

Институт биологии южных морей (ИнБЮМ) НАН Украины, отдел биотехнологий и фиторесурсов (БИФ), г. Севастополь, Украина.

Происхождение штамма:

обнаружен при выращивании *Arthrospira platensis* в отделе БИФ ИнБЮМ в 2000 г.

Кто и где идентифицировал штамм:

Л. С. Маркова, ИнБЮМ, БИФ, 2000 г.

Последнее определение:

О. Н. Виноградова, Институт ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины (г. Киев), 2008 г.

Характеристика вида: обитают в горячих и холодных водах (в иле, на подводных растениях, древесном и других субстратах), в болотах, в болотистых, редко в других грунтах. Распространены в осолонённых ставках в окрестностях Одессы.

Морфология: трихомы сине-зелёные, прямые или немного изогнутые. 2,5–5 мкм шириной, к концам постепенно сужаются, возле поперечных перегородок едва заметно перешнурованы, преобладают гранулированные клетки. Длина клеток 2,5–4,2 мкм равняется ширине или немного меньше. Конечные клетки головчатые, ширококонечные, с калиптрой, иногда длиннее

других клеток трихома.

Морфометрия штамма: были измерены диаметры и общая длина у 50 трихомов. Поскольку высоту клетки определить визуально сложно, мы допускаем, что она равна в среднем 2,145 мкм. Средние значения остальных параметров: ширина $3,482 \pm 0,084$; средний объём $20,571 \pm 0,943$ мкм³; площадь поверхности $42,642 \pm 1,441$ мкм²; длина трихомов $588,2 \pm 69,29$; индекс сферичности формы $0,85 \pm 0,002$.

Фигуры, к которым приравниваются формы клеток: круговой цилиндр, конечные клетки: круговой цилиндр + 2 шаровых сегмента.

Среда культивирования: Заррука.

Область применения: фундаментальные исследования, для получения биологически активных веществ.

Примечание: таксономия и синонимика приведены в соответствии с Всемирным каталогом морских видов (WoRMS) <http://www.marinespecies.org>.

Библиография: Кондратьева, 1968; Geitler L., 1932.

Информацию ввели:	Дата:	Подпись:
Ю. В. Брянцева.	30.01.09.	

Номер штамма:	IBSS-24.
Научное наименование вида:	<i>Tetraselmis suecica</i> (Kylin) Butcher, 1959.
Таксономия:	Chlorophyta, Prasinophyceae, Chlorodendrales, Chlorodendraceae.
Синонимы:	<i>Platymonas suecica</i> Kylin, 1935.
Учреждение, где хранится штамм:	Институт биологии южных морей (ИнБЮМ) НАН Украины, отдел экологической физиологии водорослей (ЭФВ) и марикультуры и прикладной океанологии (МПО), г. Севастополь, Украина.
Происхождение штамма:	поступил из IFREMER (г. Брест, Франция) в 1998 г.
Кто и где идентифицировал штамм:	IFREMER (г. Брест, Франция).
Последнее определение:	Л. В. Ладыгина, ИнБЮМ, МПО, 2006 г.

Характеристика вида: обладают высокой скоростью размножения, до 4 делений в сутки. Водоросль с положительным фототаксисом. Легко переносит изменения условий среды (температуры, освещённости), встречается в приливно-отливных водоёмах. Клетки подвижные, имеют мягкую оболочку.

Морфология: клетки зелёные, овальные, сжатые с боков, эллипсоид или цилиндр, в поперечнике прямоугольник, имеет до 4 жгутиков длиной

7,5 мкм.

Морфометрия штамма: средние размеры клеток (мкм): ширина $8,31 \pm 0,21$; высота $11,53 \pm 0,24$; средний объём $252,66 \pm 14,68$ мкм³; площадь поверхности $212 \pm 10,50$ мкм² индекс сферичности формы $0,913 \pm 0,004$.

Фигуры, к которым приравниваются формы клеток: эллипсоид.

Среда культивирования: Гольдберга.

Область применения: широко используется в марикультуре, как кормовой объект для двустворчатых моллюсков и ракообразных.

Примечание: таксономия и синонимика приведены в соответствии с Всемирным каталогом морских видов (WoRMS) <http://www.marinespecies.org>.

Библиография: Ладыгина, 2002; Butcher, 1959.

Информацию ввели:
Л. В. Ладыгина.

Дата:
26.06.08.

Подпись:

Номер штамма:	IBSS–25.
Научное наименование вида:	<i>Tetraselmis viridis</i> Rouchijajnen.
Таксономия:	Chlorophyta, Prasinophyceae, Chlorodendrales, Chlorodendraceae.
Синонимы:	<i>Platymonas viridis</i> Rouchijajnen.
Учреждение, где хранится штамм:	Институт биологии южных морей (ИнБЮМ) НАН Украины, отдел экологической физиологии водорослей (ЭФВ), биотехнологий и фиторесурсов (БИФ), г. Севастополь, Украина.
Происхождение штамма:	выделен из Чёрного моря ~ в 1987 г.
Кто и где идентифицировал штамм:	ИнБЮМ, отдел экологической физиологии водорослей (ЭФВ), биотехнологий и фиторесурсов (БИФ).
Последнее определение:	А. Б. Боровков, ИнБЮМ, БИФ, 2006 г.
Характеристика вида:	морской, галотолерантный вид, ассимилирует органические формы азота как на свету, так и в темноте, и способен расти с использованием мочевины и глицина в качестве единственного источника азота. Наибольший интерес представляет наличие Na ⁺ -транспортной АТФазы, которая обнаружена в плазматической мембране данного вида. Этот фермент является главной транспортной системой, регулирующей содержание Na ⁺ в цитоплазме морских водорослей и обеспечивает выживаемость этих организмов в средах с высоким содержанием соли.
Морфология:	клетки округлые, с выемкой со стороны жгутиков, зеленовато-желтовато-оливковые.

Морфометрия штамма: средние размеры клеток (мкм): ширина $7,61 \pm 0,28$; высота $8,48 \pm 0,27$; средний объём $214,37 \pm 21,07$ мкм³; площадь поверхности $173,71 \pm 11,48$ мкм²; индекс сферичности формы $0,984 \pm 0,002$. Средняя толщина клетки, рассчитанная по формуле $D \cdot k$, ($k = 0,8$), составила $6,09 \pm 0,23$ мкм.

Фигуры, к которым приравниваются формы клеток: эллипсоид. Коэффициент взят равный в среднем 0,8.

Среда культивирования: Гольдберга.

Область применения: фундаментальные исследования, биотехнология и генная инженерия. Введение гена Na^+ АТФазы морских водорослей в культурное растение способно в значительной степени повысить солеустойчивость последнего, что является важной практической задачей.

Примечание: таксономия и синонимика приведены в соответствии с Всемирным каталогом морских видов (WoRMS) <http://www.marinespecies.org>.

Библиография: Стриж и др., 2001; Уланова, 2005; Balnokin et al., 2004.

Информацию ввели:

Ю. В. Брянцева.

Дата:

26.08.08.

Подпись:

Номер штамма:

IBSS–30.

Научное наименование вида:

Arthrospira platensis (Nordsted) Gomont, 1892.

Таксономия:

Cyanobacteria, Cyanophyceae, Oscillatoriophyceae, Oscillatoriales, Phormidiaceae, Phormidioideae.

Синонимы:

Spirulina platensis (Nordstedt) Geitler, 1925.

Учреждение, где хранится штамм:

Институт биологии южных морей (ИнБЮМ) НАН Украины, отдел биотехнологий и фиторесурсов (БИФ), экологической физиологии водорослей (ЭФВ), г. Севастополь, Украина.

Происхождение штамма:

реактивирован из таблеток (производство Индия) в 1996 г.

Кто и где идентифицировал штамм:

А. В. Алисиевич, ИнБЮМ, БИФ, 2006 г.

Последнее определение:

А. В. Алисиевич, ИнБЮМ, БИФ, 2006 г.

Характеристика вида: филаментная сине-зелёная прокариотическая микроводоросль (цианобактерия), интенсивно развивающаяся в богатых карбонатами и гидрокарбонатами тропических и субтропических водах. Клетки имеют низкий уровень клеточной дифференциации (отсутствуют истинное ядро, хроматофоры, ядрышки, вакуоли, митохондрии, эндоплазматическая сеть и т. д.). Вид планктонный, термофил.

Морфология: трихомы прямые палочковидные, с закруглёнными конца-

ми, окружены слизистым чехлом и способны к поступательному скользящему и вращательному движениям. Клетки низкоцилиндрические, плотно примыкают друг к другу. Перегородки между клетками заметны.

Морфометрия штамма: средние размеры клеток (мкм): ширина $6,69 \pm 0,16$; высота $3,87 \pm 0,14$; средний объём клетки $136,81 \pm 8,04$ мкм³; площадь поверхности $152,08 \pm 5,97$ мкм²; индекс сферичности формы $0,84 \pm 0,006$. Дополнительно измерено 50 трихомов микроводоросли: средняя длина трихомов $422,80 \pm 48,91$ мкм.

Фигуры, к которым приравниваются формы клеток: круговой цилиндр.

Среда культивирования: Заррука.

Область применения: биотехнология, широко применяется как источник ряда биологически активных веществ, в косметической, медицинской и пищевой промышленности.

Примечание: при выращивании спиральные формы отсутствуют. После пересева штаммов наблюдается статистически достоверное (95 % уровень надёжности) снижение средней длины трихомов и увеличение индекса сферичности формы клеток. Таксономия и синонимика приведены в соответствии с Всемирным каталогом морских видов (WoRMS) <http://www.marinespecies.org>.

Библиография: Брянцева и др., 2005; Кондратьева, 2001; Richmond, 1986; Tomasseli, 1997.

Информацию ввели:
Ю. В. Брянцева.

Дата:
02.02.09.

Подпись:

Номер штамма:	IBSS–31.
Научное наименование вида:	<i>Arthrospira platensis</i> (Nordsted) Gomont, 1892.
Таксономия:	Cyanobacteria, Cyanophyceae, Oscillatoriophyceae, Oscillatoriales, Phormidiaceae, Phormidioideae.
Синонимы:	<i>Spirulina platensis</i> (Nordstedt) Geitler, 1925.
Учреждение, где хранится штамм:	Институт биологии южных морей (ИнБЮМ) НАН Украины, отдел биотехнологий и фиторесурсов (БИФ), экологической физиологии водорослей (ЭФВ), г. Севастополь, Украина.
Происхождение штамма:	поступил из ЮгНИРО (г. Керчь, Украина) в 1996 г.
Кто и где идентифицировал штамм:	ЮгНИРО, 1996 г.
Последнее определение:	А. В. Алисиевич, ИнБЮМ, БИФ, 2006 г.

Характеристика вида: филаментная сине-зелёная прокариотическая микроводоросль (цианобактерия), интенсивно развивающаяся в богатых карбонатами и гидрокарбонатами тропических и субтропических водах. Клетки имеют низкий уровень клеточной дифференциации (отсутствуют истинное ядро, хроматофоры, ядрышки, вакуоли, митохондрии, эндоплазматическая сеть и т. д.). Вид планктонный, термофил.

Морфология: трихомы прямые палочковидные, с закруглёнными концами, окружены слизистым чехлом и способны к поступательному скользящему и вращательному движениям. Клетки низкоцилиндрические, плотно примыкают друг к другу. Перегородки между клетками заметны.

Морфометрия штамма: средние размеры клеток (мкм): ширина $6,91 \pm 0,33$; высота $4,16 \pm 0,26$; средний объём $136,81 \pm 8,04$ мкм³; площадь поверхности $152,08 \pm 5,97$ мкм²; индекс сферичности формы $0,84 \pm 0,006$; средняя длина трихомов $375,30 \pm 54,06$ мкм. В апреле провели повторное измерение 50 клеток и 50 трихомов спустя 4 ч после пересева культуры. Средние размеры клеток (мкм): ширина $6,06 \pm 0,16$; высота $3,67 \pm 0,18$; средний объём клетки $107,06 \pm 7,48$; площадь поверхности $128,29 \pm 5,95$; индекс сферичности формы $0,84 \pm 0,006$; средняя длина трихомов $264,78 \pm 30,63$ мкм.

Фигуры, к которым приравниваются формы клеток: круговой цилиндр.

Среда культивирования: Заррука.

Область применения: биотехнология, широко применяется как источник ряда биологически активных веществ, в косметической, медицинской и пищевой промышленности.

Примечание: при выращивании спиральные формы отсутствуют. После пересева штаммов наблюдается статистически достоверное (95 % уровень надёжности) снижение средней длины трихомов и увеличение индекса сферичности формы клеток. Таксономия и синонимика приведены в соответствии с Всемирным каталогом морских видов (WoRMS) <http://www.marinespecies.org>.

Библиография: Брянцева и др., 2005; Кондратьева, 2001; Richmond, 1986; Tomasseli, 1997.

Информацию ввели:
Ю. В. Брянцева.

Дата:
02.02.09.

Подпись:

Номер штамма:

IBSS-31 (рис. 51).

Научное наименование вида:

Arthrospira platensis (Nordsted) Gomont, 1892.

Таксономия:

Cyanobacteria, Cyanophyceae, Oscillatoriothycidae, Oscillatoriales, Phormidiaceae, Phormidioideae.

Синонимы:	<i>Spirulina platensis</i> (Nordstedt) Geitler, 1925.
Учреждение, где хранится штамм:	Институт биологии южных морей (ИнБЮМ) НАН Украины, отдел биотехнологий и фиторесурсов (БИФ), экологической физиологии водорослей (ЭФВ), г. Севастополь, Украина.
Происхождение штамма:	поступил из г. Сочи, Россия (штамм из коллекции МГУ, г. Москва, Россия) в 1996 г.
Кто и где идентифицировал штамм:	А. В. Алисиевич, ИнБЮМ, БИФ.
Последнее определение:	А. В. Алисиевич, ИнБЮМ, БИФ, 2006 г.

Характеристика вида: филаментная сине-зелёная прокариотическая микроводоросль (цианобактерия), интенсивно развивающаяся в богатых карбонатами и гидрокарбонатами тропических и субтропических водах. Клетки имеют низкий уровень клеточной дифференциации (отсутствуют истинное ядро, хроматофоры, ядрышки, вакуоли, митохондрии, эндоплазматическая сеть и т. д.). Вид планктонный, термофил.

Морфология: трихомы прямые палочковидные, с закругленными концами, окружены слизистым чехлом и способны к поступательному скользящему и вращательному движениям. Клетки низкоцилиндрические, плотно примыкают друг к другу. Перегородки между клетками заметны.

Морфометрия штамма: средние размеры клеток (мкм): ширина $6,66 \pm 0,20$; высота $2,46 \pm 0,16$; средний объём $86,09 \pm 7,10$ мкм³; площадь поверхности $81,00 \pm 6,00$ мкм²; индекс сферичности формы $0,768 \pm 0,015$; средняя длина трихомов $422,00 \pm 48,53$ мкм.

Фигуры, к которым приравниваются формы клеток: круговой цилиндр.

Среда культивирования: Заррука.

Область применения: биотехнология, широко применяется как источник ряда биологически активных веществ, в косметической, медицинской и пищевой промышленности.

Примечание: при выращивании спиральные формы отсутствуют. После посева штаммов наблюдается статистически достоверное (95 % уровень надёжности) снижение средней длины трихомов и увеличение индекса сферичности формы клеток. Таксономия и синонимика приведены в соответствии с Всемирным каталогом морских видов (WoRMS) <http://www.marinespecies.org>.

Библиография: Брянцева и др., 2005; Кондратьева, 2001; Ciferri, 1983; Richmond, 1986; Tomasseli, 1997.

Информацию ввели:
Ю. В. Брянцева.

Дата:

Подпись:



Рис. 51 *Arthrospira platensis*. Штамм IBSS-32 (ширина трихома около 7 мкм) (фото Ю. В. Брянцевой).

Номер штамма:	IBSS-33.
Научное наименование вида:	<i>Arthrospira platensis</i> (Nordsted) Gomont, 1892.
Таксономия:	Cyanobacteria, Cyanophyceae, Oscillatoriophycideae, Oscillatoriales, Phormidiaceae, Phormidioideae.
Синонимы:	<i>Spirulina platensis</i> (Nordstedt) Geitler, 1925.
Учреждение, где хранится штамм:	Институт биологии южных морей (ИнБЮМ) НАН Украины, отдел биотехнологий и фиторесурсов (БИФ), экологической физиологии водорослей (ЭФВ), физиологии животных и биохимии (ФЖБ), г. Севастополь, Украина.
Происхождение штамма:	поступил из Cukurova University (Турция) в 2003 г.
Последнее определение:	Г. С. Минюк, ИнБЮМ, ФЖБ, 2006 г.
Характеристика вида:	филаментная сине-зелёная прокариотическая микроводоросль (цианобактерия), интенсивно развивающаяся в богатых карбонатами и гидрокарбонатами тропических и субтропических водах. Клетки имеют низкий уровень клеточной дифференциации (отсутствуют истинное ядро, хроматофоры, ядрышки, вакуоли, митохондрии, эндоплазматическая сеть и т. д.). Вид планктонный, термофил.
Морфология:	трихомы прямые палочковидные, с закруглёнными концами, окружены слизистым чехлом и способны к поступательному скользющему и вращательному движениям. Клетки низкоцилиндрические, плотно примыкают друг к другу. Перегородки между клетками заметны.
Морфометрия штамма:	средние размеры клеток (мкм): ширина $6,66 \pm 0,41$; высота $3,27 \pm 0,17$; средний объём $120,93 \pm 17,09$ мкм ³ ; площадь поверхности $141,82 \pm 14,17$ мкм ² ; индекс сферичности формы $0,82 \pm 0,008$; средняя длина трихомов $567,03 \pm 76,23$ мкм.
Фигуры, к которым приравниваются формы клеток:	круговой цилиндр.
Среда культивирования:	Заррука.
Область применения:	биотехнология, широко применяется как источник

ряда биологически активных веществ, в косметической, медицинской и пищевой промышленности.

Примечание: при выращивании спиральные формы отсутствуют. После пересева штаммов наблюдается статистически достоверное (95 % уровень надёжности) снижение средней длины трихомов и увеличение индекса сферичности формы клеток. Таксономия и синонимика приведены в соответствии с Всемирным каталогом морских видов (WoRMS) <http://www.marinespecies.org>.

Библиография: Брянцева и др., 2005; Кондратьева, 2001; Ciferri, 1983; Richmond, 1986; Tomasseli, 1997.

Информацию ввели:	Дата:	Подпись:
Ю. В. Брянцева.	02.02.09.	

Номер штамма:	IBSS–41.
Научное наименование вида:	<i>Phaeodactylum tricornutum</i> Bohlin, 1897.
Таксономия:	Bacillariophyta, Bacillariophyceae, Naviculales, Phaeodactylaceae.
Синонимы:	<i>Nitzschia closterium</i> Smith f. <i>minutissima</i> Allen & Nelson, 1910.
Учреждение, где хранится штамм:	Институт биологии южных морей (ИнБЮМ) НАН Украины, отдел биотехнологий и фиторесурсов (БИФ) и экологической физиологии водорослей (ЭФВ), марикультуры и прикладной океанологии (МПО), г. Севастополь, Украина.
Происхождение штамма:	выделен из Чёрного моря, ~ в 1987 г.
Кто и где идентифицировал штамм:	Л. В. Ладыгина., О. А. Галатонова, ИнБЮМ, 2003 г.
Последнее определение:	Л. В. Ладыгина, ИнБЮМ, МПО, 2006 г.

Характеристика вида: морской, солоноватоводный, эвригалинный вид, очень широко распространённый в морских и континентальных водоёмах. Вид планктонный, встречается круглогодично, но преимущественно весной и осенью.

Морфология: клетки одиночные, двух видов: а) клетки слегка серповидно изогнутые, б) клетки 3-лучевые.

Морфометрия штамма: средние размеры клеток (мкм): а) ширина $2,53 \pm 0,11$; высота $10,15 \pm 0,39$; средний объём $35,76 \pm 4,27$ мкм³; площадь поверхности $65 \pm 3,85$ мкм²; индекс сферичности формы $0,81 \pm 0,003$; б) ширина $1,8 \pm 0,11$; высота $7,0 \pm 0,34$; средний объём $113 \pm 0,15$ мкм³; площадь поверхности $123,99 \pm 0,14$; индекс сферичности формы $0,913 \pm 0,004$.

Фигуры, к которым приравниваются формы клеток: эллипсоид (форма а), эллипсоид + $\frac{1}{2}$ параболоида (форма б).

Среда культивирования: Гольдберга, Конвея.

Область применения: широко используется в марикультуре, как кормовой объект для двустворчатых моллюсков и ракообразных.

Примечание: таксономия и синонимика приведены в соответствии с Всемирным каталогом морских видов (WoRMS) <http://www.marinespecies.org>.

Библиография: Прошкина-Лавренко, 1965; Финенко, Ланская, 1971; Round et al., 1990; Tomas, 1997.

Информацию ввели:
Л. В. Ладыгина.

Дата:
26.06.08.

Подпись:

Номер штамма:

IBSS-46.

Научное наименование вида:

Chaetoceros tenuissimus Meunier, 1913.

Таксономия:

Bacillariophyta, Coscinodiscophyceae, Chaetocera-
tophycidae, Chaetocerotales, Chaetoceraceae.

Синонимы:

Chaetoceros calcitrans f. *pumilla* Takano, 1968.

Учреждение, где хранится штамм:

Институт биологии южных морей (ИнБЮМ) НАН Украины, отдел биотехнологий и фиторесурсов (БИФ), экологической физиологии водорослей (ЭФВ), марикультуры и прикладной океанологии (МПО), г. Севастополь, Украина.

Происхождение штамма:

поступил из лаборатории патологии и генетики (Ла Трембланд, Франция) в 2000 г.

Кто и где идентифицировал штамм:

лаборатория патологии и генетики, Ла Трембланд (Франция).

Последнее определение:

Л. В. Ладыгина,
ИнБЮМ, МПО, 2006 г.

Характеристика вида: встречается в солоноватых и прибрежных водах.

Морфология: клетки одиночные, панцирь тонкий, один хлоропласт.

Морфометрия штамма: средние размеры клеток (мкм): ширина $9,2 \pm 0,43$; высота $4,2 \pm 0,15$; объём $151 \pm 12,04$ мкм³; площадь поверхности $162,26 \pm 8,20$ мкм²; индекс сферичности формы $0,842 \pm 0,011$.

Фигуры, к которым приравниваются формы клеток: эллиптический цилиндр.

Среда культивирования: Гольдберга.

Область применения: широко используется в марикультуре, как кормовой объект для личинок двустворчатых моллюсков.

Примечание: таксономия и синонимика приведены в соответствии с Всемирным каталогом морских видов (WoRMS) <http://www.marinespecies.org>.

Библиография: Прошкина-Лавренко, 1965; Финенко, Ланская, 1971; Round et al., 1990; Tomas, 1997.

Информацию ввели:	Дата:	Подпись:
Ю. В. Брянцева.	02.02.09.	

Номер штамма:	IBSS-68.
Научное наименование вида:	<i>Isochrysis galbana</i> Parke, 1949.
Таксономия:	Haptophyta, Prymnesiophyceae, Prymnesiophycidae, Isochrysidales, Gephyrocapsaceae.
Синонимы:	
Учреждение, где хранится штамм:	Институт биологии южных морей (ИнБЮМ) НАН Украины, отдел экологической физиологии водорослей (ЭФВ), марикультуры и прикладной океанологии (МПО), г. Севастополь, Украина.
Происхождение штамма:	поступил из IFREMER (г. Брест, Франция) в 1997 г.
Кто и где идентифицировал штамм:	IFREMER (г. Брест, Франция).
Последнее определение:	Л. В. Ладыгина, ИнБЮМ, МПО, 2006 г.

Характеристика вида: клетки подвижные, сферические с двумя близко расположенными жгутиками, длиной до 7 мкм.

Морфология: хлоропласт одиночный, жёлто-коричневого цвета.

Морфометрия штамма: средние размеры клеток (мкм): ширина $5,92 \pm 0,2$; высота $4,45 \pm 0,18$; средний объём $61,78 \pm 5,19$ мкм³; площадь поверхности $76,29 \pm 4,9$; индекс сферичности формы $0,982 \pm 0,005$.

Фигуры, к которым приравниваются формы клеток: шар или вытянутый сфероид.

Среда культивирования: Гольдберга.

Область применения: биотехнологии, марикультура (один из основных видов, используемых в качестве корма для личинок двустворчатых моллюсков).

Примечание: таксономия и синонимика приведены в соответствии с Всемирным каталогом морских видов (WoRMS) <http://www.marinespecies.org>.

Библиография: Ладыгина, 2005, Tomas C. R., 1997.

Информацию ввели:	Дата:	Подпись:
Л. В. Ладыгина.	26.06.08.	

Номер штамма:	IBSS–69.	
Научное наименование вида:	<i>Porphyridium cristum</i> Nägeli, 1849.	
Таксономия:	Rhodophyta, Rhodophytina, Rhodophyceae, Porphyridiales, Porphyridiaceae.	
Синонимы:		
Учреждение, где хранится штамм:	Институт биологии южных морей (ИнБЮМ) НАН Украины, отдел марикультуры и прикладной океанологии (МПО), г. Севастополь, Украина.	
Происхождение штамма:	поступил из коллекции БНИИ (г. Санкт-Петербург, Россия) в начале 80-х гг. XX века.	
Кто и где идентифицировал штамм:	БНИИ (г. Санкт-Петербург, Россия).	
Последнее определение:	Ю. В. Брянцева, ИнБЮМ, БИФ, 2006 г.	
Характеристика вида:	клетки одеты неслоистыми слизистыми обвёртками, красного цвета. Хлоропласт один, центральный, звёздчатый, с одним пиреноидом. Размножение делением клетки на две, реже — моноспорами.	
Морфология:		
Морфометрия штамма:	средние размеры клеток (мкм): диаметр $5,30 \pm 0,16$; средний объём $80,56 \pm 6,48$ мкм ³ ; площадь поверхности $89,25 \pm 5,08$ мкм ² .	
Фигуры, к которым приравниваются формы клеток:	шар.	
Среда культивирования:	Гольдберга.	
Область применения:	медицина, фармакология, пищевая промышленность, биотехнология.	
Примечание:	клетки считали в «живой капле» в камере Нажотта. Таксономия и синонимика приведены в соответствии с Всемирным каталогом морских видов (WoRMS) http://www.marinespecies.org .	
Библиография:	Биотехнология..., 1999; Топачевский, Масюк, 1984; Тренкеншу, Гейнрих, 2000.	
Информацию ввели:	Дата:	Подпись:
Ю. В. Брянцева.	02.02.09.	

Номер штамма:	IBSS–70.	
Научное наименование вида:	<i>Porphyridium purpureum</i> (Bory) Drew & Ross, 1965.	
Таксономия:	Rhodophyta, Rhodophytina, Rhodophyceae, Por-	

phyridiales, Porphyridiaceae.

Синонимы: *Sarcoderma sanguineum* Ehrenberg; *Byssus purpurea* Lamarck, 1778; *Phytoconis purpurea* Bory de Saint-Vincent, 1797; *Olivia cruenta* Gray, 1821; *Porphyridium cruentum* (Gray) Nageli, 1849; *Porphyridium marinum* Kylin, 1937.

Учреждение, где хранится штамм: Институт биологии южных морей (ИнБЮМ) НАН Украины, отдел биотехнологий и фиторесурсов (БИФ) и экологической физиологии водорослей (ЭФВ), г. Севастополь, Украина.

Происхождение штамма: поступил из коллекции БНИИ (г. Санкт-Петербург, Россия) в начале 80-х гг. XX века.

Кто и где идентифицировал штамм: БНИИ (г. Санкт-Петербург, Россия).

Последнее определение: Ю. В. Брянцева, ИнБЮМ, БИФ, 2006 г.

Характеристика вида: клетки одеты неслоистыми слизистыми обертками. Хлоропласт один, центральный, звёздчатый, с одним пиреноидом. Размножение делением клетки на две, реже — моноспорами.

Морфология: клетки шаровидные, при делении полушаровидные, от взаимного сдавливания часто многоугольные, одиночные или в слизистых одно- или двуслойных плёнках неопределённой формы, красного или оранжевого цвета.

Морфометрия штамма: средние размеры клеток (мкм): ширина $6,23 \pm 0,29$; высота $5,32 \pm 0,23$; средний объём $123,25 \pm 15,17$ мкм³, площадь поверхности $123,02 \pm 10,74$ мкм²; индекс сферичности формы $0,964 \pm 0,014$.

Фигуры, к которым приравниваются формы клеток: шаровой сегмент, шар.

Среда культивирования: Гольдберга.

Область применения: фикоэритрин используется в иммунодиагностике (флуоресцентные пробы) и фотодинамической терапии, косметике, фармакологии и пищевой промышленности, филогенетических исследованиях. Кроме того, порфиридиум используется как источник широкого спектра пигментов, желирующих веществ и других биологически ценных препаратов, экстрацеллюлярных полисахаридов, полиненасыщенных жирных кислот; может использоваться в системах очистки сточных вод.

Примечание: клетки считали живые в камере Нажотта. Таксономия и синонимика приведены в соответствии с Всемирным каталогом морских видов (WoRMS) <http://www.marinespecies.org>.

Библиография: Биотехнология..., 1999; Топачевский, Масюк, 1984; Тренкеншу, Гейнрих, 2000; Fabregas, 1998; Golueke, Oswald, 1962.

Информацию ввели:
Ю. В. Брянцева.

Дата:
02.02.09.

Подпись:

ГЛАВА 8

БИОГЕННЫЕ СВОЙСТВА ЧЕРНОМОРСКОЙ ГЛУБИННОЙ ВОДЫ: ПОТЕНЦИАЛЬНЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ ДЛЯ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ МОРСКИХ ОДНОКЛЕТОЧНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ И МАКРОФИТОВ

8.1 Биогенные свойства глубинной воды сероводородной зоны Чёрного моря для морских водорослей

Состояние морских гидробионтов, их популяций и сообществ в среде обитания непосредственно зависит от её качества, которое в токсикологических исследованиях оценивают не только по химическому составу среды, но и по состоянию обитающих в ней выбранных для этой цели тест-объектов. Среди морских организмов к таковым относятся хорошо изученные одноклеточные водоросли, макрофиты и животные.

Исследование биологических свойств водной среды из восстановительной зоны Чёрного моря представляет особый интерес в связи с тем, что огромная водная толща этого водоёма насыщена природным ксенобиотиком — сероводородом, а также тем, что состав химических элементов и их концентрации в данной среде весьма отличаются от таковых в кислородной зоне моря. В силу различных естественных причин, прежде всего гидрологических, ветровых, сезонных, климатических, а также интенсивного судоходства, зарегулирования стока рек, впадающих в Чёрное море, усиления антропогенного пресса на его экосистему, верхняя граница сероводородной зоны может подниматься до 150 м и даже выше (Скопинцев, 1975). Появление сероводорода на таких уровнях, не говоря о вероятных выходах глубинных вод из восстановительной зоны в фотический слой, вызывает тревогу из-за возможных негативных последствий воздействия этого ксенобиотика на гидробионтов, обитающих в кислородной зоне Чёрного моря.

Начиная с 1984 г., в отделе радиационной и химической биологии ИнБЮМ НАН Украины были инициированы первые в морской биологии работы по изучению влияния на морские организмы глубинной воды из восстановительной зоны Чёрного моря как с естественными исходными концентрациями сероводорода после её поднятия на борт судна, так и в опытах с этой же водой после полного окисления в ней сероводорода (Гулин, 1992; Лазоренко, Гулин, 1987; Лазоренко и др., 1992; Молисмологическое состояние Чёрного моря, 1988; Молисмологическое состояние моря, 1990; Поликарпов, Лазоренко, 1986; Поликарпов и др., 1985, 1986 а–в, 1987а, б, 1988, 1993, 1994, 2004, 2006; Lazorenko, 1998; Polikarpov et al., 2006).

Было установлено, что разным видам черноморских организмов присущи свои пределы чувствительности к присутствию сероводорода в среде. Среди них наиболее чувствительными оказались черноморские рачки амфиподы, которые переносили концентрации сероводорода до $1,5 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ (Поликарпов и др., 1985). Самый большой массив данных по результатам изучения влияния воды из восстановительной зоны Чёрного моря был получен нами на морских водорослях (Гулин, 1992; Лазоренко, Гулин, 1987; Лазоренко и др., 1992; Молисмологическое состояние Чёрного моря, 1988; Молисмологическое состояние моря, 1990; Поликарпов, Лазоренко, 1986; Поликарпов и др., 1986 а–в, 1987а, б, 1988, 1993, 1994, 2004, 2006; Lazorenko, 1998; Polikarpov et

al. 2006). В экспериментах с черноморскими микроводорослями было показано, что в среде с высокими исходными концентрациями сероводорода, присущими глубинам 1000–2000 м, первоначально наблюдается затормаживающее действие этого ксенобиотика на жизнедеятельность исследованных водорослей, которое затем нивелируется достаточно быстрым восстановлением их клеточного деления.

Ниже представлены результаты изучения влияния биологического качества природной водной среды из сероводородной зоны Чёрного моря на ряд основных видов одноклеточных водорослей, а также многоклеточную зелёную водоросль ульву *Ulva rigida* Ag.

Эксперименты с водорослями выполнены на борту НИС «Профессор Водяницкий» и в лабораторных условиях. Выбор объектов связан с их ролью в экосистеме Чёрного моря. В первую очередь это относится к одноклеточным водорослям как первичным продуцентам органического вещества в море, от реакции которых на качество среды зависит функционирование более высоких уровней трофических цепей в экосистеме. Выбор ульвы для исследования глубинной воды обусловлен принадлежностью данного макрофита, широко распространённого в прибрежных районах моря, к мезосапробным гидробионтам, перспективным для культивирования.

При исследовании реакции черноморских одноклеточных водорослей опыты проводили с альгологически чистыми культурами динофлагеллят (*Prorocentrum micans* Ehr., *Peridinium trochoideum* (Stein) Lammernann, *Gymnodinium kovalevskii* Pitz., *Gymnodinium* sp.) и диатомовых (*Ditylum brightwellii* (West), *Coscinodiscus granii* Congh., *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve). Главным показателем их состояния были темпы деления и численность клеток. Испытуемой средой служила черноморская вода, отобранная в море с глубин 1000–2000 м. Средами сравнения были: та же вода, активно аэрированная в течение 6–8 ч до полного окисления в ней сероводорода; поверхностная вода, взятая на той же станции отбора, что и глубинная; среда Гольдберга, традиционно используемая в лабораторных условиях для культивирования одноклеточных водорослей.

В глубинной воде восстановительной зоны Чёрного моря концентрации ряда важнейших биогенных элементов зачастую в десятки раз превышают таковые в поверхностных слоях моря. В первую очередь это относится к фосфору (Скопинцев, 1975), который является биогенным макроэлементом, играющим большую роль в биоэнергетических и биосинтетических процессах. В связи с этим нами проведён ряд опытов с водой из сероводородной зоны с разными исходными концентрациями фосфатов. Для определения концентраций сероводорода и фосфатов в поверхностной и глубинной воде использовали стандартные гидрохимические методики (Руководство по методам..., 1977). Температура воды в течение опытов составляла 14–15 °С.

Эксперименты с одноклеточными водорослями проводили в трёх повторностях. В каждую склянку вносили равное исходное количество клеток исследуемых водорослей. Через промежутки времени 1–17 сут от начала экспериментов из каждой склянки отбирали по 0,1 мл суспензии клеток, в которой определяли их количество.

Для оценки возможного влияния глубинной воды, после её аэрации, на

процессы жизнедеятельности ульвы как биоиндикатора этой среды исследовали кинетику обмена фосфатов водорослью. Изучение обмена фосфора между ульвой и водной средой проводили методом меченых атомов с использованием ^{32}P . Высокая чувствительность и экспрессность этого метода, отсутствие побочного влияния радиоактивного индикатора на организм в сочетании с методом фрагментов дают возможность проводить прижизненные многократные измерения на одних и тех же образцах водоросли, что необходимо для достоверного определения кинетических параметров обмена. Определяемыми параметрами кинетики фосфорного обмена ульвы со средой были: коэффициент накопления (Кн) ^{32}P , скорость поглощения минерального фосфора ульвой из среды (V , $\text{мкг}\cdot\text{P}\cdot\text{л}^{-1}\cdot\text{ч}^{-1}$), доля ^{32}P , выведенного из водоросли в водную среду, не содержащую радиоактивный индикатор.

Во всех опытах с ульвой использовали воду, поднятую с глубины 1000 м, которую перед началом экспериментов активно аэрировали в течение 6 ч. Контроль состоял из двух вариантов, средой сравнения в которых была поверхностная вода с природным, измеренным в ней перед началом эксперимента содержанием фосфатов, равным $3 \text{ мкг}\cdot\text{P}\cdot\text{л}^{-1}$ (вариант 1), и поверхностная вода, но с добавкой фосфатов в таком количестве, чтобы в сумме концентрация фосфатов в среде была равной таковой в глубинной воде (вариант 2). Выбор двойного контроля в опытах был обусловлен тем, что Кн ^{32}P ульвой зависит от концентрации растворённого минерального фосфора в водной среде (Терещенко, Егоров, 1985). Поэтому наличие второго контроля — поверхностной воды с добавкой фосфатов — позволяло исключить эту зависимость и выявить возможное влияние других гидрохимических компонентов окисленной глубинной воды на параметры кинетики фосфорного обмена между ульвой и водной средой. Эксперименты с ульвой проводили на фрагментах, вырезанных из центральной части её таллома, диаметр которых составил 15 мм, а исходная биомасса — 10–12 мг в расчёте на сырую массу. В каждый из стеклянных сосудов ёмкостью 1–2 л помещали 10 таких фрагментов. Температура воды в аквариумах составляла 14–15 °С. Погрешность радиометрических измерений не превышала 5 %. В каждой временной точке отбирали 8–10 фрагментов и 3–5 проб воды. Для каждой выборки в одной временной точке рассчитывали среднее значение и определяли доверительный интервал среднего значения с 95 % надёжностью. Во всех выборках ширина доверительного интервала не превышала 10 % от значения среднего. Все эксперименты выполнены в трёх повторностях.

В воде, отобранной для экспериментов с водорослями с глубины 1000 и 2000 м в восстановительной зоне Чёрного моря, концентрации сероводорода и фосфатов (табл. 30) соответствовали величинам, определённым ранее для таких же горизонтов моря (Скопинцев, 1975). Различные начальные концентрации сероводорода в испытуемых средах получали, аэрируя глубинную воду в течение разного периода времени. Кривые, отражающие изменение концентраций сероводорода в воде, поднятой на разных станциях с горизонтов 2000 м, в зависимости от времени аэрации, представлены на рис. 52.

При изучении влияния черноморской воды, поднятой с глубин 1000–2000 м, на исследуемые одноклеточные водоросли нами установлено, что они адаптируются к действию изначально высоких исходных, а затем снижающихся концентраций сероводорода до его полного окисления, в пер-

вые 3–6 дней от начала эксперимента, что продемонстрировано на примере данных, полученных для *P. micans* (рис. 53). Эксперименты с *P. micans* состояли из двух серий, отличительной чертой которых были разные исходные концентрации минерального фосфора и сероводорода в глубинной воде, а контролем служила поверхностная вода с разной естественной концентрацией минерального фосфора (табл. 30).

Табл. 30 Исходные концентрации сероводорода и фосфатов в черноморской воде, отобранной из восстановительной зоны Чёрного моря для экспериментов с водорослями (Лазоренко и др., 1992)

№ станции	Горизонт, м	Концентрация сероводорода, мгH ₂ S·л ⁻¹	Концентрация фосфатов, мкгP·л ⁻¹
1	2000	9,98	300
2	1000	9,72	246
	1900	11,95	336
3	1000	10,15	223
	2000	12,2	264
4	1000	10,5	345
	2000	11,56	340
5	1000	9,81	250
	2000	11,76	280

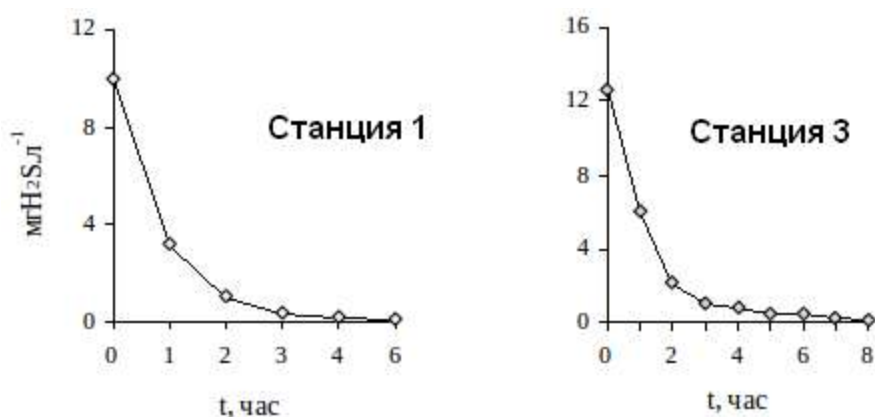


Рис. 52 Изменение концентрации сероводорода в воде, поднятой с глубины 2000 м, при её активной аэрации (Поликарпов и др., 2004)

Временные зависимости изменения численности клеток *P. micans*, представленные на рис. 53, имеют экспоненциальный вид и описываются уравнением: $N = a \cdot e^{bt}$ (1), где N — численность клеток *P. micans*, t — время культивирования водоросли в данной среде, a и b — коэффициенты.

Как видно из табл. 31, величина достоверности аппроксимации (R^2) экспоненциальных кривых 2–5, построенных на рис. 53, достаточно высока, изменяясь от 0,9 до 0,98. Из данных, приведённых на этом рисунке и в табл. 31, можно заключить, что величина “ a ” в уравнении (1) соответствует исходному количеству клеток водоросли, в частности *P. micans*, которое необходимо её популяции в начале эксперимента для достижения сопоставимого уровня выживания при разных начальных концентрациях сероводорода в

среде. Величина “b”, определяя наклон кривых по отношению к оси ординат (численности клеток N), может быть оценена как средний темп деления клеток (средний уровень изменения численности клеток за единицу времени) при экспоненциальной временной зависимости этого показателя функционирования популяции. Этот коэффициент, скорее всего, отражает влияние разных исходных концентраций сероводорода в среде на темп деления клеток *P. micans*.

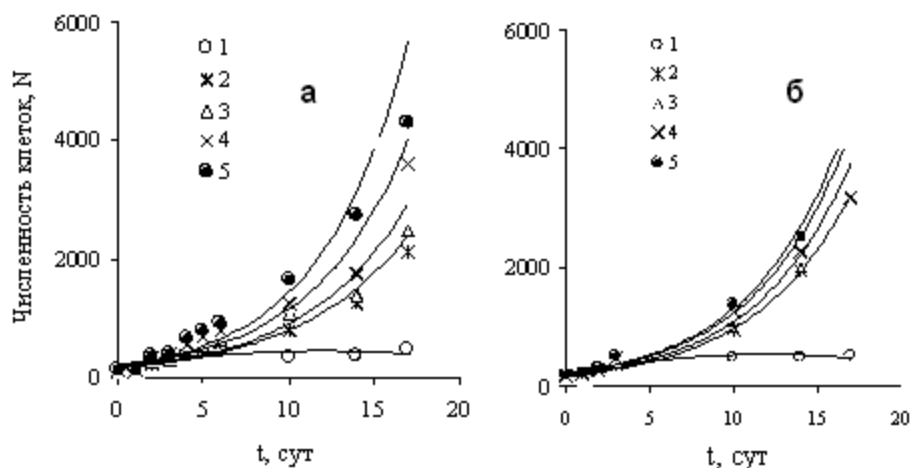


Рис. 53 Изменение численности *P. micans* в поверхностной (1) и глубинной воде с разными исходными концентрациями сероводорода (2–5) при содержании в ней фосфатов 246 мкгР·л⁻¹ (серия а) и 264 мкгР·л⁻¹ (серия б)

Табл. 31 Начальные концентрации сероводорода и минерального фосфора в испытуемой воде, а также численное значение коэффициентов в уравнении и достоверность аппроксимации R^2 экспоненциальных кривых на рис. 53 (Лазоренко и др., 1992)

Вариант опыта	Глубина отбора воды, м	Исходные концентрации H_2S , мг H_2S ·л ⁻¹	Исходные концентрации фосфора, мкгР·л ⁻¹	Коэффициенты		R^2
				а	б	
Серия (а)						
1	0	0	3			
2	1000	9,72	246	165	0,158	0,90
3	—/—	1,34	—/—	168	0,169	0,91
4	—/—	0,57	—/—	196	0,178	0,90
5	—/—	0,4	—/—	203	0,196	0,91
Серия (б)						
1	0	0	9			
2	2000	12,2	264	173	0,172	0,98
3	—/—	9,49	—/—	183	0,178	0,99
4	—/—	7,71	—/—	206	0,179	0,98
5	—/—	4,57	—/—	214	0,181	0,98

Так, в опытах серии (а) он увеличивался от 0,158 (при исходной концентрации сероводорода в среде, равной 9,72 мг H_2S ·л⁻¹) до 0,196 (при

0,4 мгН₂S·л⁻¹), т. е. почти на 24 %. Для опытов серии (б) изменение коэффициента “b” было значительно меньше — 4 %. Это различие может быть обусловлено, прежде всего, разницей в начальных концентрациях сероводорода в средах сравнения — от 0,4 до 9,72 мгН₂S·л⁻¹ в опытах серии (а) и от 4,57 до 12,2 мгН₂S·л⁻¹ — в серии (б). С другой стороны, для глубинной воды, испытываемой в обеих сериях экспериментов с *P. micans*, отмечена разница в содержании минерального фосфора, равная 18 мкгР·л⁻¹ (табл. 31, рис. 53). Вероятно, количество минерального фосфора в среде является вторым фактором, влияющим на численное значение коэффициента “b”.

Дополнительно напрямую неучтённым в наших опытах фактором среды, влияние которого на популяцию исследуемой планктонной водоросли также отражается на коэффициенте “b”, может быть содержание в испытываемой воде других микро- и макроэлементов или органических соединений, необходимых для оптимального развития популяции *P. micans*.

Кривые 1 (рис. 53), полученные по результатам опытов с поверхностной водой, представляют собой полиномиальные линии, соответствующие зависимостям типа: $N = -cx^2 + dx + k$, где N — численность клеток в популяции, “c” и “d” — коэффициенты, определяющие наклон кривых по отношению к оси ординат, а величина “k”, по-видимому, соответствует тому исходному количеству клеток, которое необходимо учитывать в конкретных сравнительных экспериментах.

Изучение отклика других видов черноморских планктонных водорослей, в частности *G. kovalevskii* и *D. brightwellii*, на состав воды из восстановительной зоны моря представлено на рис. 54, из которого следует, что уравнения, характеризующие изменения численности клеток в их популяциях во времени, имеют экспоненциальный вид.

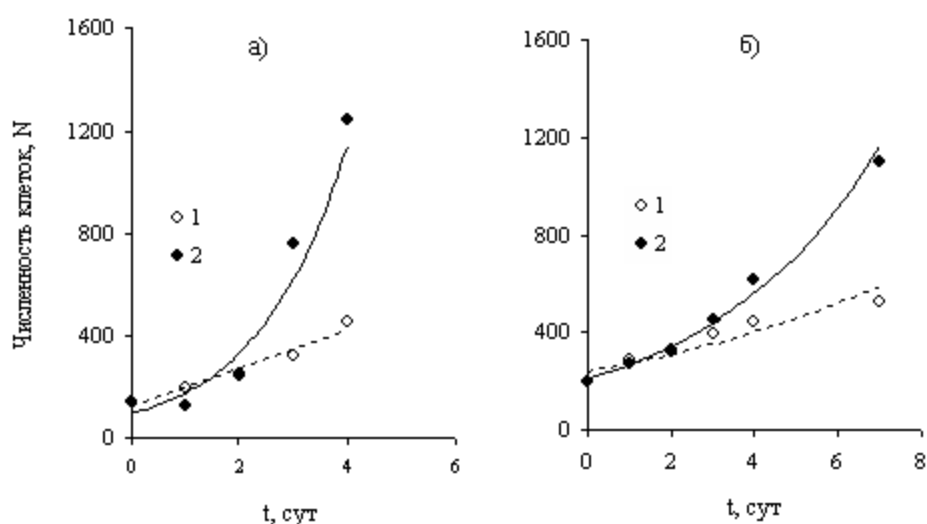


Рис. 54 Изменение численности *G. kovalevskii* (а) и *D. brightwellii* (б) в зависимости от времени их культивирования в поверхностной (1) и глубинной воде (2) Чёрного моря (Поликарпов и др., 2004)

В опыте с глубинной водой при величине достоверности аппроксимации кривой $R^2 = 0,9$, уравнение, описывающее изменение численности клеток

G. kovalevskii со временем, имело вид $N = 94e^{0,624t}$. Численность клеток этой же водоросли в поверхностной воде изменялась со временем также по экспоненциальному закону и выражена уравнением $N = 140e^{0,29t}$ при $R^2 = 0,98$.

Аналогично для *D. brightwellii* уравнения имели вид $N = 207e^{0,247t}$ при $R^2 = 0,98$ (для варианта опыта с глубоководной водой) и $N = 239e^{0,129t}$ при $R^2 = 0,88$ (для поверхностной воды). Как видно, коэффициенты “а” и “b” в уравнениях, описывающих закономерности изменения численности популяций *G. kovalevskii* и *D. brightwellii* в зависимости от времени экспериментов, несут такую же смысловую нагрузку, как и в уравнениях для *P. micans*.

Из представленных на рис. 52–54 результатов видно, что адаптационный период для исследованных черноморских одноклеточных водорослей зависит от их видовой принадлежности, исходной концентрации сероводорода в среде и времени, в течение которого происходит естественное окисление ксенобиотика в опытных сосудах.

Соотношение темпов деления черноморских динофлагеллят в глубоководной и поверхностной воде (рис. 55) свидетельствует о том, что, несмотря на высокие исходные концентрации сероводорода, глубоководная вода не оказывает токсического действия на исследованные виды водорослей. Напротив, по мере окисления сероводорода в среде из восстановительной зоны Чёрного моря численность и темпы деления клеток в ней становятся выше, чем в поверхностной воде моря (рис. 53–55).

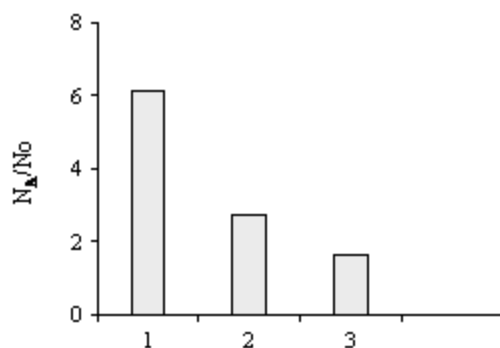


Рис. 55 Отношение численности черноморских динофлагеллят в глубоководной воде (N_A) с начальной концентрацией сероводорода, равной $12,2 \text{ мгH}_2\text{S} \cdot \text{л}^{-1}$, и поверхностной воде (N_0) через 17 сут от начала экспериментов: 1 — *P. micans*, 2 — *G. kovalevskii*, 3 — *Gymnodinium* sp. (Поликарпов и др., 2004)

Поверхностная вода Чёрного моря не содержит биогенные элементы в количествах, достаточных для длительного и полноценного культивирования одноклеточных водорослей (Ланская, 1967; Скопинцев, 1975). В первую очередь это относится к фосфору, концентрации которого в пробах воды, взятых в разных районах Чёрного моря для экспериментов с одноклеточными водорослями, были в пределах $3\text{--}9 \text{ мкгP} \cdot \text{л}^{-1}$. В то же время в воде с глубины 1000–2000 м содержание фосфатов было выше в 30–130 раз.

Кроме фосфора, на численность одноклеточных водорослей в среде культивирования влияют и другие элементы (Ланская, 1967). Поэтому в отдельной серии экспериментов сравнивали качество окисленной глубоководной воды из восстановительной зоны Чёрного моря с традиционно используемой в лабораторном культивировании микроводорослей средой Гольдберга, основой для приготовления которой служит поверхностная вода открытой части моря. Содержание микроэлементов в питательной среде Гольдберга выше

(Ланская, 1967), чем в глубинной воде (Скопинцев, 1975). Исключение составил лишь марганец (табл. 32).

Табл. 32 Концентрации важнейших химических элементов (мг-атом·л⁻¹) в глубинной воде Чёрного моря и среде Гольдберга

Химический элемент	Вода с глубины 1000 м (Скопинцев, 1975)	Среда Гольдберга (Ланская, 1967)
N	82	2014
Co	0,1	102
P	7	20
Fe	0,5	1
Mn	5,3	0,8

Наши эксперименты показали, что, по сравнению со средой Гольдберга, темпы деления и численность популяций черноморских микроводорослей в глубинной воде после полного окисления в ней сероводорода достоверно выше в воде из восстановительной зоны Чёрного моря (рис. 56).

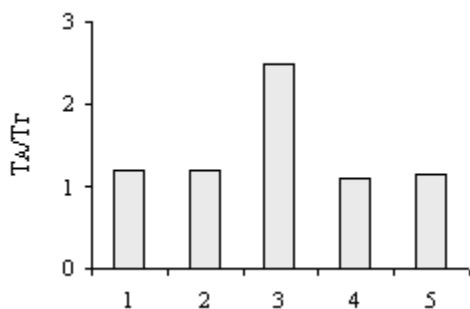


Рис. 56 Соотношение темпов деления микроводорослей в аэрированной воде с глубины 2000 м (Т4), и среде Гольдберга (ТГ):

1 — *D. brighthwellii*, 2 — *C. granii*,

3 — *P. micans*, 4 — *S. costatum*,

5 — *P. trochoideum*

(Поликарпов и др., 2004)

На наш взгляд, это обусловлено особенностями солевого, в том числе микроэлементного состава воды сероводородной зоны Чёрного моря (Скопинцев, 1975), а её благоприятное действие на микрофиты вызвано природной сбалансированностью состава химических элементов и форм их содержания, а также наличием других биологически активных веществ, более доступных для потребления водорослями из глубинной воды.

Следовательно, вода из восстановительной зоны Чёрного моря даже при самых высоких начальных концентрациях в ней сероводорода не оказывает губительного действия на популяции черноморских одноклеточных водорослей. Более того, после полного окисления сероводорода биологическое качество воды из восстановительной зоны Чёрного моря превышает такое даже в культуральной питательной среде Гольдберга.

Этот вывод подтверждается другими методами определения реакции исследованных нами черноморских планктонных водорослей на их культивирование в глубинной черноморской воде (Лазоренко, Гулин, 1987; Лазоренко и др., 1992). В частности, об этом свидетельствуют результаты изучения кинетики накопления ¹⁴C диатомовой водорослью *D. brighthwellii* в глубинной воде, лишённой сероводорода, в поверхностной воде и среде Гольдберга (Лазоренко, Гулин, 1987). В совместных исследованиях с сотрудниками

Московского инженерно-физического института с помощью метода замедленной флюоресценции при изучении реакции черноморских планктонных водорослей на такие же среды было показано, что глубинная вода не только не оказывает негативного воздействия на данные организмы, а, напротив, является благоприятной средой для их культивирования (Лазоренко и др., 1992).

При исследовании кинетики накопления ^{32}P многоклеточной зелёной водорослью *U. rigida* Ag. в окисленной воде из восстановительной зоны Чёрного моря установлено, что, по сравнению с поверхностной водой (с концентрацией фосфатов, равной $3 \text{ мкгР}\cdot\text{л}^{-1}$), аккумуляция ^{32}P фрагментами таллома ульвы происходит более интенсивно в глубинной воде, содержание фосфатов в которой составляло $230 \text{ мкгР}\cdot\text{л}^{-1}$ (рис. 57).

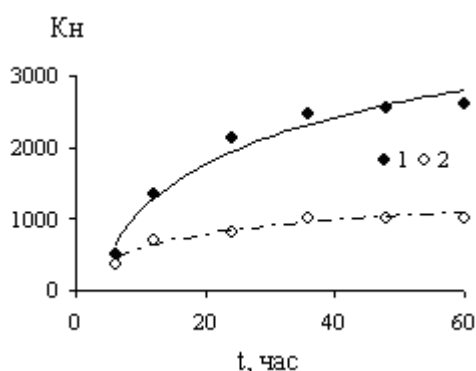


Рис. 57 Изменение во времени Кн ^{32}P в ульве в глубинной (1) и поверхностной (2) воде (Поликарпов и др., 2004; Терещенко, 1988)

Кинетические закономерности изменения Кн ^{32}P ульвой во времени в течение первых 2,5 сут эксперимента описываются уравнением вида:

$$\text{Кн} = a \ln t - b, \text{ где "a" и "b" – коэффициенты.}$$

В частности, для варианта опытов с глубинной водой при величине достоверности аппроксимации, равной 0,96 (кривая 1), уравнение принимает вид $\text{Кн} = 939,7 \ln t - 1039,5$.

Для варианта опытов с поверхностной водой ($R = 0,93$) кривая 2 описывается уравнением: $\text{Кн} = 281,5 \ln t - 83,2$.

Как видно, численные коэффициенты "а" и "b" в уравнениях для кривых 1 и 2 (рис. 57) различались значительно. Так, для коэффициента "а" эта разница составляла 3,3 раза, а для коэффициента "b" — 12,5 раза. К концу эксперимента (рис. 57) Кн ^{32}P водорослью в глубинной воде почти в 2,6 раза выше, чем в поверхностной воде, что может быть обусловлено, как одной из причин, разным содержанием фосфатов в средах сравнения (Терещенко, Егоров, 1985).

Для уточнения наличия возможных факторов, регулирующих фосфорный обмен ульвы, нами проведены эксперименты по изучению влияния разных добавок минерального фосфора в поверхностной воде на скорость поглощения ^{32}P ульвой (рис. 58). Перед началом опытов по поглощению ^{32}P водоросли выдерживали 72 ч в средах сравнения (глубинная аэрированная и поверхностная вода) с целью возможной оценки влияния предварительной адаптации водорослей к разному количеству фосфатов в среде и формирования разного уровня внутриклеточного содержания фосфора в опытных образцах ульвы.

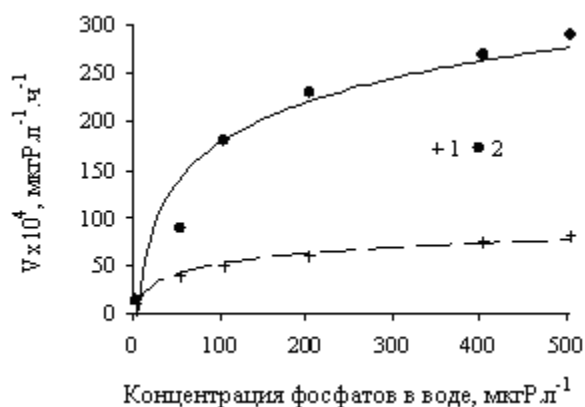


Рис. 58 Зависимость скорости поглощения (V) ^{32}P ульвой от концентрации фосфатов в воде, после предварительной адаптации водоросли в течение 72 ч в поверхностной (1) и в глубинной аэрированной воде (2) (Поликарпов и др., 2004)

Из представленных на рис. 58 результатов видно, что при добавках минерального фосфора к поверхностной воде, примерно до $10\text{--}20\text{ мкгР}\cdot\text{л}^{-1}$, скорость поглощения ^{32}P ульвой практически не зависит от условий предварительной адаптации водоросли. При дальнейшем увеличении концентрации минерального фосфора, вносимого в черноморскую поверхностную воду в виде добавок, скорость поглощения ^{32}P ульвой почти в 3,6 раза ниже для водорослей, проходивших преадаптацию в глубинной аэрированной воде (кривая 1), содержащей $230\text{ мкгР}\cdot\text{л}^{-1}$, чем для водорослей, культивировавшихся перед началом эксперимента в поверхностной воде (кривая 2). Для варианта опыта, в котором в период адаптации водоросли культивировали в глубинной аэрированной воде (рис. 58, кривая 1), при величине достоверности аппроксимации, равной 0,94, зависимость скорости поглощения (V) ульвой ^{32}P от концентрации минерального фосфора в воде (C) имеет логарифмический вид: $V = 61,6 \ln C - 106,4$.

При величине достоверности аппроксимации, равной 0,98, зависимость скорости поглощения меченого фосфора водорослью от концентрации минерального фосфора в водной среде для варианта адаптации в поверхностной воде (рис. 58, кривая 2) также может быть описана уравнением аналогичного вида: $V = 15 \ln C - 17$.

Как видно из рис. 58, на процесс аккумуляции ^{32}P ульвой влияют как количество минерального фосфора в водной среде, так и сформировавшаяся внутриклеточная концентрация фосфора в ульве.

Кинетические зависимости K_n ^{32}P ульвой, полученные нами в экспериментах с разными концентрациями минерального фосфора в воде, были предпосылкой для проведения сравнительного анализа кривых, описывающих накопление меченого фосфора в условиях, когда средами сравнения были глубинная аэрированная вода с концентрацией фосфатов, равной $230\text{ мкгР}\cdot\text{л}^{-1}$, поверхностная вода, в которой фосфаты были определены на уровне $3\text{ мкгР}\cdot\text{л}^{-1}$, и эта же поверхностная вода, в которую минеральный фосфор внесли в количестве, равном $227\text{ мкгР}\cdot\text{л}^{-1}$, т. е. в сумме в данной среде концентрация фосфатов соответствовала таковой в глубинной воде (рис. 59).

Через 7 сут после начала эксперимента K_n меченого фосфора в ульве составили следующие величины: в глубинной аэрированной воде — 4000, в поверхностной — 1080, в поверхностной с добавкой фосфатов — 2900 единиц. Следовательно, результаты, представленные на рис. 59, свидетельствуют о

том, что количество минерального фосфора в среде может выступать в роли фактора, регулирующего процесс аккумуляции меченого фосфора, но это не единственный фактор, определяющий интенсивность данного процесса в глубинной воде.

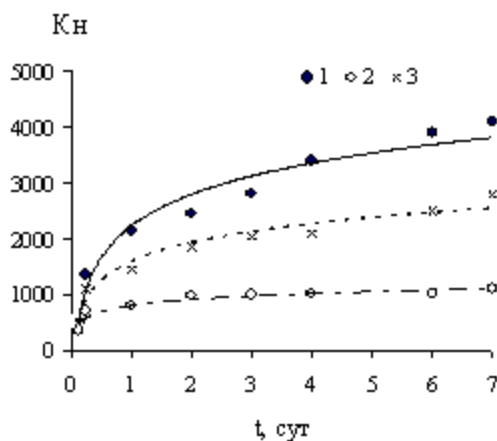


Рис. 59 Зависимость K_n^{32P} от времени для водоросли, культивируемой в глубинной воде (1), поверхностной воде (2) и поверхностной воде с добавкой минерального фосфора (3) (Поликарпов и др., 2004)

Влияние содержания фосфатов в воде на процессы фосфорного обмена ульвы подтверждают и опыты по изучению выведения ^{32}P водорослью. Анализируя кривые выведения ^{32}P ульвой (рис. 60), можно сделать вывод о том, что меченый фосфор, накопленный ульвой в средах с концентрацией минерального фосфора в воде, равной $230 \text{ мкгР} \cdot \text{л}^{-1}$ (кривые 1, 3), отражает преимущественное поступление меченого фосфора в необменные фонды фосфора, используемые ульвой на рост и продукцию именно в условиях более высоких концентраций фосфатов в среде, как в поверхностной, с добавкой фосфатов, так и в глубинной аэрированной воде. При этом кинетика выведения фосфатов в естественной поверхностной (без добавок фосфора — кривая 2) и глубинной черноморской воде (кривая 3) достоверно отличается.

Как видно из представленных кривых (рис. 60), в поверхностной воде доля выводимого на третьи сутки ^{32}P достигает 50 % и в дальнейшем увеличивается, в то время как в глубинной воде за этот же промежуток времени доля выведенного фосфора составляет лишь 6 % от исходного количества аккумулярованного водорослью меченого фосфора и с течением времени остаётся на этом же уровне. Выведение ^{32}P в глубинной и поверхностной воде с добавкой фосфатов, в которых концентрации фосфора уравниваются, не различается. Таким образом, для процессов выведения меченого фосфора ульвой концентрация фосфатов в водной среде играет ведущую роль. Величины же K_n^{32P} достоверно различаются в средах сравнения (рис. 59) несмотря на равные условия по количеству фосфатов в воде (кривые 1, 3). И хотя в поверхностной воде с добавкой фосфатов K_n^{32P} водорослью выше (кривая 3), чем в поверхностной воде с природным содержанием фосфатов (кривая 2), самые высокие K_n^{32P} этим макрофитом наблюдали в глубинной воде.

Вероятно, величина K_n^{32P} ульвой обусловлена не только повышенным содержанием фосфора в воде, но и более интенсивным поступлением фосфора в обменные и необменные фонды водоросли, что, в свою очередь, может быть вызвано благоприятным влиянием на фосфорный обмен ульвы других гидрохимических компонентов глубинных вод. Это может быть как их повышенное содержание по сравнению с поверхностными водами, так и различие их форм

нахождения в глубинной и поверхностной воде (Скопинцев, 1975). В роли таких компонентов могут выступать микроэлементы, играющие важную роль в метаболизме водорослей (например, марганец), и биогенные макроэлементы (в частности, например, азот), находящиеся в формах, доступных для усвоения водорослями.

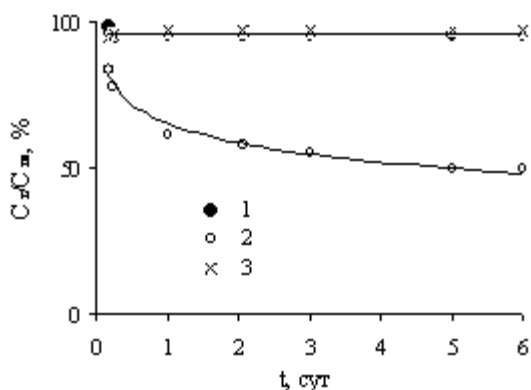


Рис. 60 Выведение ^{32}P из ульвы в среды сравнения: глубинная вода (1), поверхностная вода (2) и поверхностная вода с добавкой минерального фосфора (3) (Поликарпов и др., 2004)

Поэтому, хотя количество неорганического фосфора в воде является одним из основных факторов, влияющих на процессы обмена фосфора между ульвой и водной средой, исходный уровень содержания фосфора в этой водоросли и другие гидрохимические компоненты водной среды из восстановительной зоны моря могут вносить свой вклад в регуляцию данных процессов.

Выше изложенные результаты исследования глубинной воды Чёрного моря показывают, что на процессы жизнедеятельности черноморской многоклеточной водоросли *U. rigida* естественная глубинная вода после ее аэрации не оказывает угнетающего действия.

Кроме того, повышенное количество фосфатов, присутствующих в глубинной воде, в значительной степени определяя кинетику обмена фосфора между ульвой и средой, не является единственным благоприятным фактором, влияющим на процесс аккумуляции минерального ^{32}P этой водорослью.

Результаты исследования биогенных свойств водной среды из восстановительной зоны Чёрного моря показали, что глубинная вода не оказывает губительного действия на изученные нами виды черноморских планктонных водорослей в присутствии высоких исходных концентраций сероводорода. После полного окисления этого ксенобиотика черноморская глубинная вода может применяться в качестве питательной среды при культивировании одноклеточных планктонных и многоклеточных бентосных водорослей в лабораторных условиях и в марикультурных хозяйствах.

При подъёме глубинных сероводородных вод в фотическую зону Чёрного моря (по причине природных катаклизмов или крупномасштабной антропогенной деятельности) следует ожидать разной степени интенсивности «цветения» тех участков моря, где, вероятно, возможны непредвиденные выходы таких вод. Это обстоятельство следует учитывать в природоохранных мероприятиях и экологических прогнозах.

8.2 Роль аммония в обеспечении биогенных свойств водной среды из сероводородной зоны Чёрного моря

Результаты изучения качества глубинной воды Чёрного моря (Лазоренко, Гулин, 1987; Поликарпов и др., 1986 а–в, 1993) позволили высказать предположение, что в восстановительной зоне Чёрного моря биогенные элементы находятся в формах, более доступных для потребления фитопланктоном (Поликарпов и др., 1986 а). Прежде всего, это относится к минеральному азоту, который в глубинной черноморской воде представлен главным образом в виде различных соединений аммония (Скопинцев, 1975). Хорошо известно, что фитопланктон потребляет аммонийный азот со значительно большей скоростью и меньшими энергетическими затратами, чем его нитратную и нитритную формы (Dugdale, Goering, 1967; Grant et al., 1967).

Роль аммонийного азота в обеспечении биогенных свойств глубинной воды Чёрного моря была исследована экспериментально (Гулин, 1992) в опытах с альгологически чистой культурой черноморской диатомовой водоросли *Ditylum brightwellii* West, выращенной на среде Гольдберга при естественной освещенности по методике Л. А. Ланской (Экологическая физиология..., 1971). В синхронных экспериментах оценивали скорость роста культур в аэрированной черноморской воде, поднятой с глубины 700 м, в среде Гольдберга, содержащей нитратный азот в концентрации 28 мгN·л⁻¹, а также в видоизменённой среде Гольдберга, в которую вместо нитратов вносили хлорид аммония до концентраций 0,7, 14 и 28 мгN·л⁻¹. Эксперименты проводили при естественном рассеянном освещении и температуре 15–18 °С. Концентрацию аммония определяли гипохлоритным методом (Руководство по методам..., 1977) совместно с М. В. Нехорошевым. Окислительно-восстановительный потенциал и рН измеряли с помощью рН/mV-метра Orion SA230.

Концентрация аммония, оставшегося в глубинной воде после удаления сероводорода, составила около 0,7 мгN·л⁻¹, окислительно-восстановительный потенциал изменился при аэрировании от -214 до +235 мВ, рН — от 7,71 до 8,35. Скорость роста культуры в этой среде была заметно выше, чем в нитратной среде Гольдберга (рис. 61), несмотря на то, что в последней содержится намного больше минерального азота, фосфатов и ряда микроэлементов (железа, кобальта и др.) (Скопинцев, 1975). Искусственное увеличение концентрации аммония в глубинной воде до 1,5 мгN·л⁻¹, а также добавление фосфатов (0,1 мгP·л⁻¹) и нитратов (0,3 мгN·л⁻¹) практически не изменили скорости роста культуры. Однако при замене нитратного азота на аммонийный темпы деления водорослей в среде Гольдберга существенно изменялись.

При концентрации аммония 0,7 мгN·л⁻¹ скорость роста культуры в этой среде и в глубинной воде была значительно выше, чем в нитратной среде Гольдберга, несмотря на то, что в последней содержание минерального азота составляло 28 мгN·л⁻¹. Аммонийный азот является наиболее восстановленной формой минерального азота, поэтому, в отличие от нитратов и нитритов, его ассимиляция водорослями происходит, минуя стадию редукации, что даёт существенный энергетический выигрыш (Dugdale, Goering, 1967; Grant et al., 1967). Более того, при концентрации аммонийного азота в питательной среде около 1 мгN·л⁻¹, т. е. близкой к его содержанию в глубинной черномор-

ской воде (Скопинцев, 1975), одноклеточные водоросли игнорируют добавки нитратов (Dugdale, Goering, 1967).

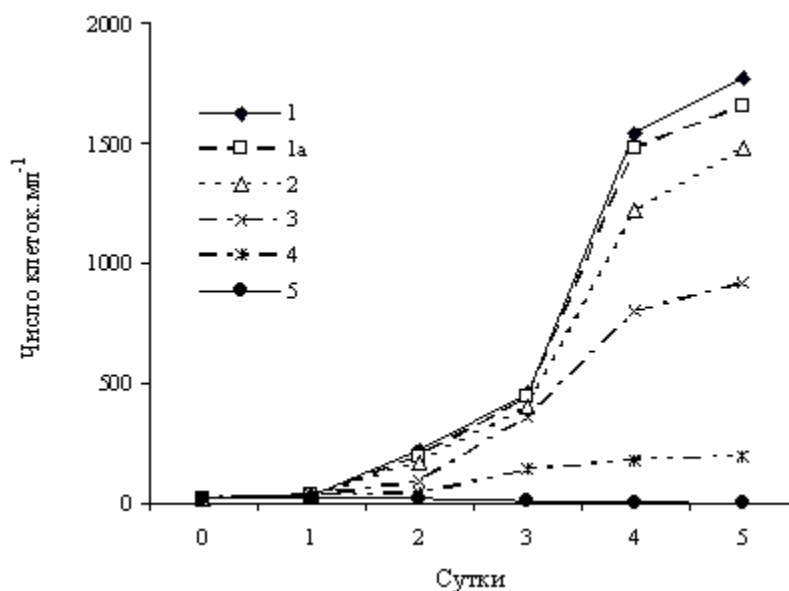


Рис. 61 Рост культуры черноморской диатомовой водоросли *Ditylum brightwellii* West в глубинной воде (1), в глубинной воде с добавкой аммония, фосфатов и нитратов (1a) и в среде Гольдберга, содержащей: 0,7 мгN·л⁻¹ аммония (2), 28 мгN·л⁻¹ нитратов (3), 14 мгN·л⁻¹ аммония (4) и 28 мгN·л⁻¹ аммония (5) (Гулин, 1992)

Известно, что аммоний превосходит нитриты и нитраты не только биогенными свойствами, но и токсичностью для одноклеточных водорослей. Действительно, в описанных выше экспериментах увеличение концентрации аммония в среде Гольдберга до 14 мгN·л⁻¹ привело к значительному снижению темпов деления водорослей, а до 28 мгN·л⁻¹ — к полному прекращению роста культуры (рис. 61). Такие концентрации, однако, на порядок превышают наибольшие величины содержания аммония, обнаруженные в глубинной воде Чёрного моря (Скопинцев, 1975). Таким образом, наличие в глубинной черноморской воде значительных количеств аммонийного азота является одной из возможных причин её уникальных биогенных свойств. Причём содержание аммония в этой среде находится, видимо, в пределах оптимума, обеспечивая максимальную скорость размножения водорослей, не проявляя при этом своей токсичности.

Следует отметить, однако, что темпы деления водорослей в глубинной воде Чёрного моря всё же несколько выше, чем в среде Гольдберга, содержащей аммонийный азот эквивалентной концентрации (рис. 61). Это обусловлено, по-видимому, большим содержанием в первой среде некоторых микроэлементов, например, марганца (Поликарпов и др., 1986 а).

Как указывалось выше, при аэрировании воды из восстановительной зоны Чёрного моря заметно возрастает рН (с 7,71 до 8,35), что может приводить к переходу значительной части диссоциированного аммония в газообразную форму (Явшкина, Белявская, 1988; Dyrssen, 1985). Для оценки воз-

возможных в этом случае потерь аммонийного азота из питательной среды была изучена его летучесть при пассивном аэрировании воды, поднятой из восстановительной зоны Чёрного моря. Пробу глубинной воды непосредственно из батометра наливали в пластиковую кювету диаметром 50 см. Высота столба воды составляла 5 см. Кювету помещали на открытую палубу судна. Контролем служила проба поверхностной воды, экспонированная в тех же условиях.

Результаты измерения окислительно-восстановительного потенциала показали, что в течение первых суток пассивного аэрирования глубинной воды сероводород практически полностью из неё удался ($Eh = +265$ мВ), а содержание аммония заметно уменьшилось (рис. 62).

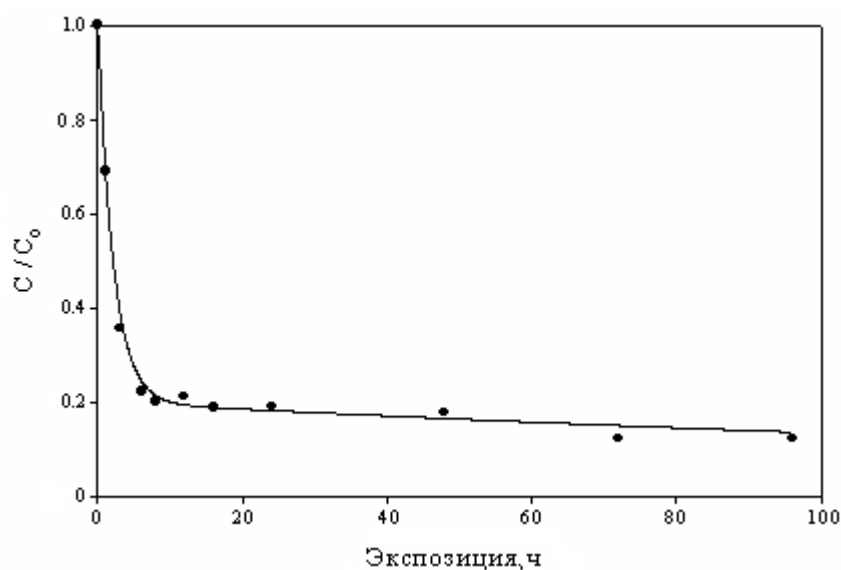


Рис. 62 Относительное снижение концентрации аммония (C) при пассивном аэрировании глубинной воды из сероводородной зоны Чёрного моря. C_0 — начальная концентрация. Фактические данные аппроксимированы моделью: $C/C_0 = 0.8 e^{-0.462t} + 0.2 e^{-0.004t}$, где t — экспозиция (ч) (Гулин, 1992)

При этом значительное уменьшение аммонийного азота наблюдалось в первые часы эксперимента, а результаты измерения удовлетворительно описывала сумма двух экспонент с относительным вкладом 0,8 и 0,2 и периодом времени двукратного снижения концентрации аммония 1,5 и 173,3 ч соответственно. Эти результаты отражают известную гетерогенность физико-химических форм аммонийного азота в глубинной черноморской воде (Скопинцев, 1975; Явшкина, Белявская, 1988), существенно отличающихся своей подвижностью. Летучая часть состоит, очевидно, из газообразного аммиака, а малоподвижная, возможно, из комплексных соединений (Скопинцев, 1975).

Таким образом, при избытке основных биогенных элементов в глубинной черноморской воде и в питательной среде Гольдберга, когда возможности их оптимизации путём количественного обогащения компонентами минерального питания для одноклеточных водорослей практически исчерпаны, наличие аммонийного азота, даже в относительно небольшом количестве, является существенным фактором, усиливающим эффективность данных сред.

Концентрация этого соединения азота в глубинной черноморской воде ниже порога токсичности для одноклеточных водорослей и достаточна для обеспечения максимального темпа их развития. При этом аммонийный азот способен достаточно долго удерживаться в аэрированной глубинной воде, обеспечивая её высокие биогенные свойства на протяжении времени, необходимого для развития накопительных культур одноклеточных водорослей.

ГЛАВА 9

ХРАНЕНИЕ МИКРОВОДОРΟΣЛЕЙ В СОСТОЯНИИ АНГИДРОБИОЗА

Непременным условием проводимых работ с культивированием водорослей является непрерывное ведение самих культур водорослей. Традиционным способом поддержания культур водорослей считается их периодический пересев на свежую питательную среду. При создании больших коллекций необходим штат персонала для проведения периодических пересевов сохраняемых культур, приготовления питательных сред и контроля чистоты культур при длительном хранении.

В альгологической практике используется широкий спектр методов, позволяющих сохранять микроводоросли в жизнеспособном состоянии. Это — содержание микроводорослей на жидких средах длительного хранения (Marsalek et al., 1998), агаре, альгинате (Chen, 2001, 2003), при помощи лиофилизации и криосохранения (Day et al., 1997; Meyer, 1986; Surek, 1998) с использованием защитных сред и криопротекторов (Айздайчер, 1987; Cañavate et al., 1995; Crutchfield, Brand, 1999; Poncet, Véron, 2003). Однако эти методы не исключают возможности изменчивости сохраняемых культур. Кроме того, для поддержания культур в жизнеспособном состоянии затрачивается много труда и средств или же требуется дорогостоящее оборудование.

Наиболее простым и экономически выгодным может быть хранение микроводорослей, переведённых в состояние ангидробиоза путём их обезвоживания. Ангидробиоз — глубокое и длительное торможение метаболизма, обратимое при благоприятных условиях и достаточно распространённое в природе явление. Механизмы перехода в ангидробиотическое состояние, выхода из него и восстановления полной жизнедеятельности клеток представляют существенный общебиологический интерес. Возможность сохранения жизнеспособности микроводорослей в дегидратированном состоянии имеет практическое значение, так как позволяет сохранять обезвоженные клетки длительное время, а в последующем — восстанавливать и использовать в различных отраслях промышленности и медицины.

9.1 Перевод микроводорослей в состояние ангидробиоза

Изменения морфометрических параметров клеток микроводорослей при обезвоживании и последующей регидратации. Сине-зелёные водоросли. Культуру *Spirulina platensis* выращивали на среде Zarouk. Обезвоживание проводили тремя способами. Первый: 0,1 мл культуры наносили на покровное стекло и высушивали в термостате при 30 и 60 °С в течение 24 ч. Второй: тот же объём культуры помещали на покровное стекло и высушивали в эксикаторе с силикагелем в темноте 24 ч при комнатной температуре. Третий: культуру, предварительно промытую дистиллированной водой, наносили на пищевую полиэтиленовую плёнку и дегидратировали в термостате при 30 и 60 °С в течение 24 ч.

При всех способах обезвоживания культур после 24 ч реактивации наблюдалось уменьшение длины трихом в 3–5 раз. Дегидратация при температуре 30 °С приводила к уменьшению ширины клеток спирулины на 28 %

($t = 7,98 > t_{05} = 2,04$) по сравнению с контрольными образцами. Через 30 мин после увлажнения ширина клеток восстанавливалась на 90 % ($t = 3,88 > t_{05} = 2,00$) и не изменялась в течение 24 ч (табл. 33). У клеток, дегидратированных при 60 °С, ширина уменьшалась на 31 % ($t = 9,05 > t_{05} = 2,02$) и через 30 мин регидратации составляла 88 % ($t = 4,26 > t_{05} = 2,02$) от контрольного образца; через сутки её размеры не изменялись. При втором способе обезвоживания ширина клеток в трихомах сокращалась на 25 % ($t = 7,29 > t_{05} = 2,02$), а через 30 мин после добавления среды достигала 88 % ($t = 4,49 > t_{05} = 2,02$) контрольного образца, после 24 ч — 91 % ($t = 2,79 > t_{05} = 2,02$).

При всех способах дегидратации отмечено удлинение уменьшающихся в размерах клеток и их уплощение. Аналогичное уплощение обезвоженных клеток было выявлено и при электронно-микроскопическом исследовании (рис. 63). Длина клеток в сухих трихомах, обезвоженных при 30 °С и на силикагеле при комнатной температуре, превышала таковую контрольных клеток незначительно (2–3 %), а при 60 °С — на 22 %; данные изменения статистически значимы. Через 30 мин после увлажнения длина клеток изменялась следующим образом: при 30 °С она увеличилась на 18 % ($t = 2,38 > t_{05} = 2,00$) по сравнению с контролем, при 60 °С — на 11 % ($t = 0,99 < t_{05} = 2,02$), в эксикаторе с силикагелем — на 5 % ($t = 0,66 < t_{05} = 2,02$).

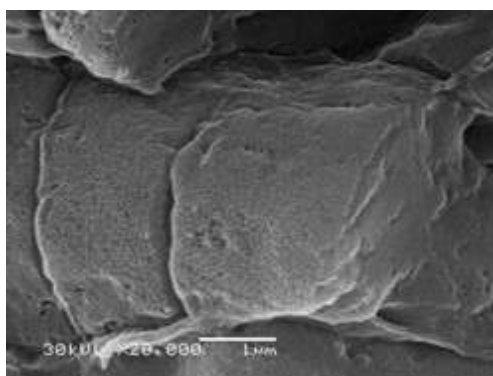


Рис. 63 Обезвоженные трихомы *S. platensis* (препарат приготовлен без химической фиксации; $\times 20,000$)

По прошествии суток клетки приобретали свою обычную форму, и их длины соответствовали 88 % ($t = 1,66 < t_{05} = 2,05$) контрольного образца у клеток, дегидрированных при 30 °С, 85 % ($t = 1,93 < t_{05} = 2,00$) — при 60 °С и 92 % ($t = 0,82 < t_{05} = 2,02$) — на силикагеле. В процессе реактивации толщина, независимо от условий дегидратации, клеток возрастала в два раза (табл. 33).

При всех способах дегидратации в обезвоженных клетках обнаружено статистически достоверное увеличение индекса сферичности формы: при 60 °С ($t = 5,41 > t_{05} = 2,02$), при 30 °С ($t = 5,25 > t_{05} = 2,04$), на силикагеле ($t = 3,53 > t_{05} = 2,02$). Во время дегидратации происходит изменение пропорций клеток за счёт снижения ширины и увеличения длины, в результате клетка по форме приближается к сфере. Во всех вариантах регидратации индекс сферичности статистически не различался, что говорит о сходных морфологических изменениях клеток во время обезвоживания.

Таким образом, измерение основных геометрических параметров клеток, регидратируемых после обезвоживания, позволило выявить, что восстановление размеров клеток происходит в течение 24-часовой реактивации в питательной среде.

Восстановление клетками *S. platensis* исходных размеров и формы лишь после довольно продолжительной реактивации подтверждает наличие существенных изменений клеточной стенки, определяющей форму и размер.

Табл. 33 Изменение размеров клеток и трихом *Spirulina platensis* при обезвоживании и последующей реактивации

Образец	Размерные характеристики (средние для 50 промеров)*						
	Ширина клеток, мк	Длина клеток, мк	Длина трихомов, мк	Толщина трихомов, мк	Объём клеток, мк ³	Площадь поверхности клеток, мк ²	Индекс сферичности клеток
Контроль	6,71 ± 0,33	3,72 ± 0,83	252,15 ± 37,18	6,71 ± 0,33	136,00 ± 37,57	150,60 ± 24,20	0,826 ± 0,019
Температура дегидратации 30 °С							
Сухие клетки	4,83 ± 0,26	3,86 ± 0,34	225,02 ± 17,45	3,86 ± 0,20	58,19 ± 8,95	82,84 ± 8,34	0,864 ± 0,004
30 мин	6,05 ± 0,13	4,40 ± 0,19	213,44 ± 23,29	5,96 ± 0,13	125,33 ± 7,72	140,05 ± 5,55	0,862 ± 0,003
через 24 ч	6,04 ± 0,22	3,28 ± 0,27	84,12 ± 32,36	6,04 ± 0,22	95,83 ± 12,4	120,45 ± 9,64	0,832 ± 0,009
Температура дегидратации 60 °С							
Сухие клетки	4,60 ± 0,24	4,55 ± 0,29	249,44 ± 38,10	3,50 ± 0,18	59,30 ± 7,89	84,00 ± 7,34	0,863 ± 0,004
30 мин	5,96 ± 0,16	4,13 ± 0,36	240,72 ± 45,77	5,96 ± 0,16	115,41 ± 10,91	133,30 ± 7,91	0,851 ± 0,008
через 24 ч	5,96 ± 0,12	3,18 ± 0,17	81,28 ± 14,93	5,96 ± 0,16	90,34 ± 6,87	116,19 ± 5,27	0,827 ± 0,008
В эксикаторе с силикагелем							
Сухие клетки	5,05 ± 0,23	3,81 ± 0,30	264,26 ± 46,11	–	77,46 ± 9,63	101,18 ± 8,01	0,856 ± 0,008
30 мин	5,96 ± 0,15	3,93 ± 0,25	211,02 ± 37,95	–	109,90 ± 8,85	129,56 ± 6,47	0,852 ± 0,007
через 24 ч	6,10 ± 0,22	3,43 ± 0,29	52,38 ± 11,46	–	100,14 ± 9,49	124,47 ± 7,47	0,833 ± 0,012

* — доверительный интервал указан с 95 % уровнем надёжности

Исследования с помощью сканирующей электронной микроскопии подтверждают наблюдения, выполненные при световой микроскопии. Независимо от способа дегидратации, обезвоживание *S. platensis* приводит к уменьшению размеров клеток и трихомов по сравнению с контрольной культурой. Таким образом, в процессе регидратации клетки *S. platensis* приобретают первоначальный вид, однако при обезвоживании происходят существенные изменения в обмене веществ и энергии, а также частично повреждаются клеточные структуры; полная реактивация клеток, по-видимому, требует большего времени (Бекер и др., 1981; Голдовский, 1977, 1981).

На начальных этапах выхода из ангидробиоза количество воды в клетках повышается и одновременно увеличивается интенсивность дыхания. Это связано с тем, что твёрдая структура сухого протоплазматического геля (рис. 64), обычная для состояния анабиоза, по мере увеличения содержания воды претерпевает изменения, характерные для набухающего геля: увеличивается размер промежутков в остове геля, в них повышается количество свободной воды, усиливается связь промежутков. С достижением определённого количества свободной воды протоплазма клетки начинает восстанавливаться, воссоздаётся связь структур клетки друг с другом, что и является условием для начала метаболизма. В дополнение к уже происходившей диссимиляции возобновляется ассимиляция веществ, создаётся их сочетание, что приводит сначала к слабой и ограниченной, а затем, при ещё большем содержании воды, — к полной жизнедеятельности (Кузьмина, 1992; Ушатинская, 1990). После обезвоживания восстанавливаются не все клетки, часть из них при высушивании погибает, это также могут быть специализированные клетки, позволяющие трансцеллюлярный разрыв трихома с формированием более коротких долей (Tomasseli, 1997).

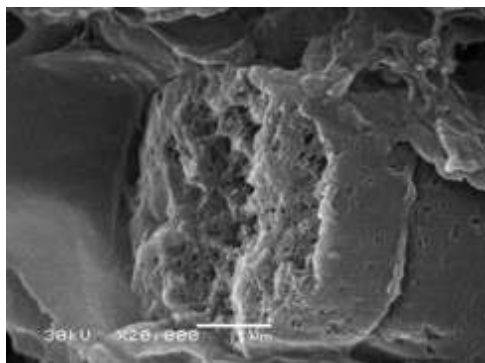


Рис. 64 Вид сухого протоплазматического геля на разломе обезвоженной клетки *S. platensis* (препарат приготовлен без химической фиксации; $\times 20,000$)

Полученные результаты свидетельствуют о статистически достоверных и стойких изменениях клеточной стенки *S. platensis*, определяющей форму и размер клеток, и, в частности, об определённых перестройках, связанных со структурной организацией пептидогликанового компонента клеточной стенки, ответственного за её ригидность (Кондратьева, 1993; Tomasseli, 1997). Перестройки структурно-функциональных свойств клеточной стенки, происходящие в процессе перехода *S. platensis* в состояние ангидробиоза, по-видимому, определяются нарушениями их молекулярной организации. Размеры клеток восстанавливались через 24 ч, независимо от условий дегидратации.

Галобные водоросли. Культуру *Dunaliella salina* выращивали на среде Ven-Amotz. Обезвоживание проводили тремя способами. При первом 0,1 мл культуры наносили на покровное стекло и высушивали в термостате при 30 и 60 °С в течение 24 ч. При втором тот же объём культуры помещали на

покрывное стекло и высушивали в эксикаторе с силикагелем 24 ч при комнатной температуре. При третьем культуру, предварительно промытую изотоническим раствором углекислого аммония, наносили на пищевую полиэтиленовую плёнку и дегидратировали в термостате при 30 и 60 °С.

Результаты исследований показывают, что обезвоживание *D. salina* приводит к изменению формы и объёма клетки (табл. 34). Сокращается их ширина и, соответственно, уменьшается объём, т. к. удаление свободной воды из организма сопровождается их сжатием. Ширина обезвоженных клеток в эксикаторе с силикагелем и при 60 °С в термостате сокращалась соответственно на 35 % ($t = 10,30 > t_{05} = 2,00$) и 36 % ($t = 12,41 > t_{05} = 1,98$) по сравнению с контрольными образцами. Длина клеток уменьшалась на 24 % ($t = 7,42 > t_{05} = 1,98$) при 60 °С обезвоживания, в то время как у клеток, обезвоженных в эксикаторе, изменения были незначительны — 6 % ($t = 1,33 < t_{05} = 2,00$).

После увлажнения клеток при микроскопировании были выявлены как целые клетки, так и клетки с повреждёнными оболочками. Промеры, проведённые спустя 2 ч после начала реактивации, показали морфометрические изменения в реактивируемых клетках. Ширина клеток, обезвоженных при 60 °С, восстановилась на 76 % ($t = 8,69 > t_{05} = 1,98$), у клеток, дегидратированных вторым способом, — на 73 % ($t = 6,86 > t_{05} = 2,00$), длина клеток — на 88 % ($t = 3,85 > t_{05} = 1,98$) и 95 % ($t = 1,21 < t_{05} = 2,00$) соответственно. У клеток, дегидрированных при 30 °С и 45 °С, восстановление размеров происходило гораздо быстрее, и через 30 мин их ширина составляла 95 % ($t = 1,44 < t_{05} = 2,00$) и 87 % ($t = 3,16 > t_{05} = 2,00$) контрольного образца. При фазово-контрастной микроскопии отмечено слабое свечение клеток. При световой микроскопии клетки имели неправильную форму, неровные края и были неподвижны.

Как известно, клетки *D. salina* не имеют жёсткой оболочки и их форма разнообразна (Брянцева, Сиренко, 2005; Масюк, 1973). При изучении обезвоженной культуры на электронном микроскопе были обнаружены спавшиеся, плотно слипшиеся, не имеющие чётких очертаний клетки (рис. 65). Возможно, это связано с тем, что клетки *D. salina* лишены целлюлозной или пектиновой оболочки и окружены лишь тонкой эластичной протоплазматической мембраной (плазмалеммой), которая тесно прилегает к протопласту и не поддаётся плазмолизу. Известно (Масюк, 1973), что обезвоживание обуславливает разрушение мембран и гибель клетки. Однако в клетках, дегидрированных на стёклах при 30 °С, через 30 мин после увлажнения наблюдали восстановление клеток, причем преобладали клетки шаровидных форм.

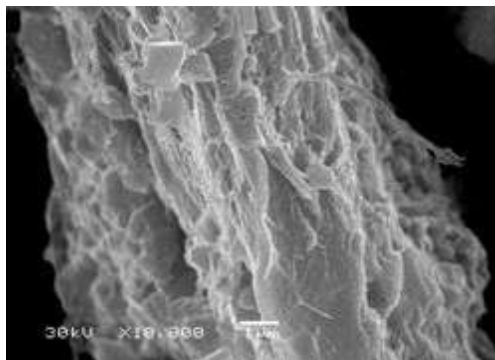


Рис. 65 Обезвоженные клетки *D. salina*. Температура обезвоживания 60 °С (препарат приготовлен без химической фиксации; $\times 10,000$)

Табл. 34 Изменение размеров клеток *Dunaliella salina* при обезвоживании и последующей реактивации

Образец	Размерные характеристики (средние для 50 промеров)*				
	Ширина клеток, мк	Длина клеток, мк	Объём клеток, мк ³	Площадь поверхности клеток, мк ²	Индекс сферичности клеток
Контроль	9,38 ± 0,417	12,48 ± 0,49	552,0 ± 56,36	327,67 ± 22,25	0,976 ± 0,009
Температура дегидратации 30 °С					
Неживые клетки — 30 мин	8,94 ± 0,61	14,55 ± 0,87	—	—	—
Живые клетки — 30 мин	11,39 ± 0,538	11,79 ± 0,834	769,35 ± 104,72	425,73 ± 40,71	0,945 ± 0,032
Живые клетки — 24 ч	10,28 ± 0,99	15,01 ± 2,48	768,00 ± 132,97	421,38 ± 51,55	0,957 ± 0,027
Температура дегидратации 45 °С					
30 мин	8,22 ± 0,615	10,67 ± 0,86	370,84 ± 65,41	251,44 ± 29,47	0,967 ± 0,012
Температура дегидратации 60 °С					
Сухие клетки	6,02 ± 0,33	9,51 ± 0,61	144,51 ± 19,96	137,26 ± 13,16	0,945 ± 0,008
2 ч	7,11 ± 0,298	10,97 ± 0,67	238,27 ± 27,25	194,71 ± 15,14	0,941 ± 0,01
В эксикаторе с силикагелем					
Сухие клетки	6,15 ± 0,34	11,85 ± 0,89	—	—	—
2 ч	6,86 ± 0,64	11,87 ± 0,99	—	—	—
24 ч	6,77 ± 0,59	13,69 ± 1,05	—	—	—

* — доверительный интервал указан с 95 % уровнем надёжности

Уменьшение отношения средней длины к средней ширине клеток является первым признаком угнетённого состояния водорослей. Изменяя форму, водоросли выделяют слизь, толщина которой у разных экземпляров неодинакова (Масюк, 1973), и таким образом они переносят неблагоприятные условия, в частности обезвоживание. В исследуемых образцах обнаружены цисты размером от 10 до 12 мк, которые, как известно, являются одной из форм приспособления к перенесению неблагоприятных условий.

Преобладание в обезвоженной при 30 °С культуре шаровидных форм клеток указывает на неблагоприятное состояние водорослей. Обезвоживание *D. salina* при высоких температурах приводит к необратимым последствиям. Однако, благодаря инцистированию, данный вид переживает неблагоприятные условия окружающей среды, как природные, так и созданные искусственно.

Морские микроводоросли. Изменения формы и размеров клеток были исследованы у следующих штаммов морских микроводорослей: *Synechococcus elongatus*, *Porphyridium cruentum*, *Phaeodactylum tricornutum*. Обезвоживание проводили на стадии стационарного роста по описанной выше схеме.

Ширина клеток *P. cruentum* при дегидратации уменьшалась на 25 % ($t = 9,68 > t_{05} = 2,00$) по сравнению с контролем (табл. 35). Соответственно, происходило уменьшение объёма и площади поверхности клеток в 2 раза. После увлажнения, в течение 24 ч восстановления морфометрических характеристик не наблюдалось.

У *S. elongatus*, так же как и у *Spirulina platensis*, во время дегидратации отмечено статистически достоверное сокращение ширины клеток на 20 % ($t = 7,31 > t_{05} = 2,00$) и их незначительное удлинение на 5 % ($t = 1,04 < t_{05} = 2,00$). Восстановление исходных параметров клеток регистрировали в течение 30 мин после увлажнения. Скорость восстановления клеток *S. elongatus* не зависела от температуры дегидратации и происходила одинаково быстро во всех вариантах. Такая особенность, возможно, обусловлена сложным строением поверхностных мембран прокариотических водорослей (Гусев, 1966; Кондратьева, 1993).

Диапазон колебаний морфометрических характеристик *Ph. tricornutum* (ширина и длина) во время обезвоживания не превышал одного микрона, но эти изменения были статистически значимыми. Ширина клеток сокращалась на 5 % ($t = 2,12 > t_{05} = 2,00$), а длина — на 11 % ($t = 5,54 > t_{05} = 2,00$). Объём клеток сокращался на 18 % ($t = 2,74 > t_{05} = 2,00$), при этом площадь поверхности сокращалась на 13 % ($t = 3,31 > t_{05} = 2,00$). Морфометрические характеристики в течение 24 ч после увлажнения не изменялись.

При электронно-микроскопических исследованиях обезвоженных клеток *Ph. tricornutum* были обнаружены складчатость поверхности и её неоднородность. На поверхности клеток образовались небольшие углубления или выпячивания в виде пузырьков, капель, частиц различных форм и размеров (рис. 66).

Как известно, диатомовые водоросли имеют прозрачный панцирь, состоящий из аморфного кремнезёма, напоминающего по составу опал, куда входят некоторые металлы и органические компоненты, возможно, белок (Вассер и др., 1989).

Табл. 35 Изменение размеров клеток морских микроводорослей при их обезвоживании и последующей реактивации

Образец	Размерные характеристики (средние для 50 промеров)*				
	Ширина клеток, мк	Длина клеток, мк	Объём клеток, мк ³	Площадь поверхности клеток, мк ²	Индекс сферичности клеток
<i>Synechococcus elongatus</i>					
Контроль	2,23 ± 0,01	3,76 ± 0,27	11,05 ± 0,31	24,08 ± 0,97	0,976 ± 0,016
Сухие клетки	1,77 ± 0,15	3,96 ± 0,30	6,83 ± 1,31	18,72 ± 2,19	0,903 ± 0,019
30 мин	2,12 ± 0,21	4,34 ± 0,36	11,04 ± 2,24	25,12 ± 3,39	0,916 ± 0,021
24 ч	2,12 ± 0,21	4,34 ± 0,36	11,04 ± 2,24	25,12 ± 3,39	0,916 ± 0,021
<i>Porphyridium cruentum</i>					
Контроль	5,67 ± 0,24	–	99,55 ± 10,22	102,46 ± 6,85	1
Сухие клетки	4,29 ± 0,145	–	42,45 ± 4,50	58,34 ± 3,96	1
24 ч	3,51 ± 0,23	–	24,83 ± 4,63	39,89 ± 5,12	1
<i>Phaeodactylum tricornutum</i> (трёхрогая форма)					
Контроль	11,37 ± 0,37	8,87 ± 0,28	235,19 ± 28,12	266,83 ± 16,13	0,683 ± 0,02
Сухие клетки	10,83 ± 0,33	7,92 ± 0,18	191,70 ± 14,75	232,53 ± 12,63	0,692 ± 0,01
24 ч	10,72 ± 0,43	7,65 ± 0,27	186,99 ± 19,13	225,94 ± 16,49	0,700 ± 0,02

* — доверительный интервал указан с 95 % уровнем надёжности

Толщина стенок панциря зависит от содержания кремния в среде. Панцирь образован различными структурными элементами, из которых наиболее важным является перфоративная система отверстий различного строения, расположенная на створках, через которую происходит обмен протопласта с внешней средой. Через эти отверстия диатомовые водоросли выделяют слизь, способствующую образованию колоний и имеющую различную консистенцию — от плотной, хрящевой до жидкой (Вассер и др., 1989).

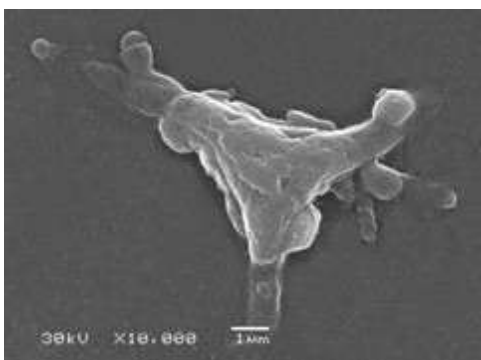


Рис. 66 Складчатость поверхности обезвоженной клетки *Ph. tricornerum* (препарат приготовлен без применения химической фиксации; $\times 10,000$)

Складчатость поверхности, которая хорошо видна на фотографии (рис. 66), может быть обусловлена реакцией слизистой оболочки на обезвоживание. Обнаруженные на поверхности организмов образования в форме пузырьков, капель и их скоплений, видимо, связаны с выделением из обезвоженных клеток при их дегидратации различных веществ. Среди них могут быть неорганические соединения, аминокислоты, нуклеотиды, углеводы, липиды, отдельные белки и т. д. Обезвоживание морских микроводорослей выявило статистически достоверные и стойкие изменения клеточных стенок, определяющих форму и размер клеток.

Таким образом, дегидратация вызывает видоспецифичные изменения морфометрических характеристик клеток: увеличение длины и уменьшение ширины (*Spirulina platensis*); уменьшение ширины и длины (*Phaeodactylum tricornerum*); уменьшение ширины (*Synechococcus elongatus*); уменьшение диаметра (*Porphyridium cruentum*); приобретение шаровидных форм (*Dunaliella salina*).

Биохимические изменения клеток микроводорослей при обезвоживании. Изучено влияние обезвоживания на биохимический состав клеток штаммов *Spirulina platensis* и *Dunaliella salina*. Клетки обезвоживали на стационарной фазе роста. При сравнении биохимических показателей *S. platensis* до и после обезвоживания (рис. 67) выявлено статистически значимое снижение содержания свободных нуклеотидов (на 56 %) и незначительное хлорофилла «а» (на 3 %), каротиноидов (на 15 %), суммарных липидов (на 32 %). В то же время отмечено статистически значимое повышение содержания РНК (на 41,5 %), белка (на 33 %) и незначительное изменение содержания ДНК (на 29 %).

При сравнении биохимических показателей *D. salina* до и после обезвоживания (рис. 68) регистрировали статистически значимые изменения пигментного комплекса. Отмечено снижение суммы хлорофиллов «а» и «в» на 50 %, причём содержание хлорофилла «а» снижалось на 43 %, а хлорофилла «в» — на 70 %. Содержание каротиноидов при дегидратации снижалось на 64 %. Нуклеиновый комплекс на дегидратацию отреагировал снижением количества всех составляющих: свободных нуклеотидов — на 53 %, РНК — на 31 %, ДНК — на 50 %, индекс РНК/ДНК — на 11 %, при этом статистически значимых

изменений РНК и ДНК не обнаружено. Также было отмечено незначительное снижение суммарных липидов (на 10 %) и накопление белка (на 5,5 %).

Для выбора температуры дегидратации с целью перевода в состояние ангидробиоза была проанализирована динамика биохимических показателей в зависимости от температуры дегидрирования (рис. 69, 70).

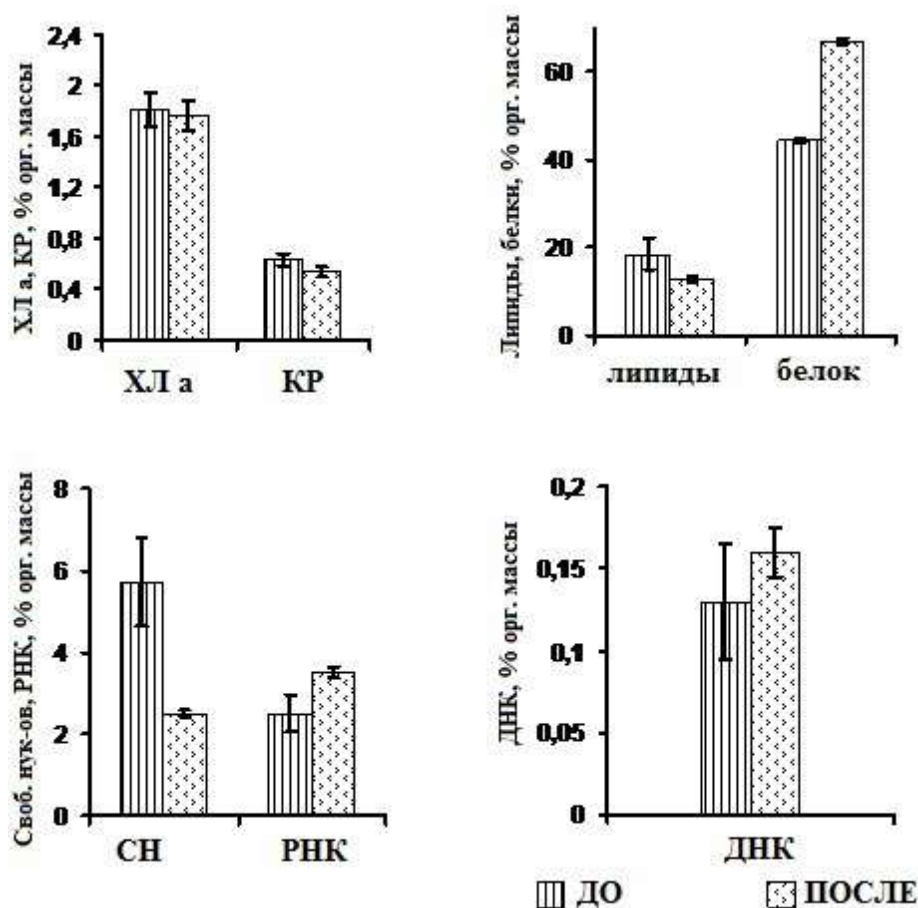


Рис. 67 Динамика компонентов биохимического состава *Spirulina platensis* до и после дегидратации (доверительный интервал, при $P = 0,95$)

Анализ пигментного комплекса *S. platensis* выявил колебания содержания хлорофилла «а», которое с увеличением температуры дегидратации от 30 до 60 °С снижалось на 16 % (рис. 69). Отмечены статистически значимые изменения по содержанию каротиноидов: с повышением температуры дегидратации от 30 до 60 °С их содержание возрастало на 9 %, и от 30 до 70 °С — на 17 %. Данное явление обусловлено тем, что хлорофиллы — лабильная пигментная фракция, подверженная действию высоких температур, а каротиноиды — более стабильный компонент пигментной системы. Исследование нуклеинового комплекса показало, что содержание свободных нуклеотидов не

зависело от температуры обезвоживания; данные подтверждены статистически с помощью критерия t-Стьюдента. Относительное содержание РНК с повышением температуры дегидратации снижалось незначительно, ДНК практически не изменялось. Статистически незначимые изменения отмечены по содержанию белка и суммарных липидов.

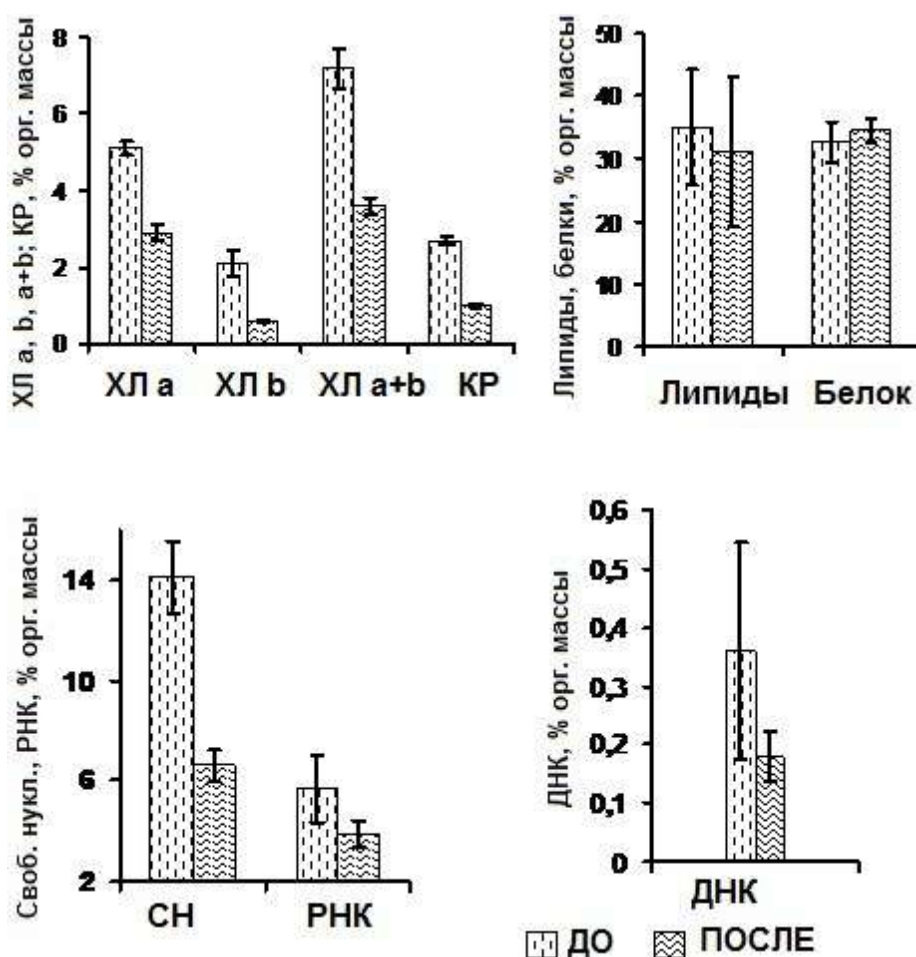


Рис. 68 Динамика компонентов биохимического состава *Dunaliella salina* до и после дегидратации (доверительный интервал, при $P = 0,95$)

Анализ пигментного комплекса *D. salina* показал статистически значимые изменения хлорофилла «а»: с повышением температуры дегидратации от 30 до 60 °С его содержание понижалось на 2,5 % и от 30 до 70 °С — на 5 % (рис. 70). Значительная деструкция хлорофилла «в» отмечена при 70 °С — 18 %. Существенное снижение содержания суммы хлорофиллов «а» и «в» на 11 % зафиксировано при 70 °С.

Массовая доля каротиноидов с увеличением температуры дегидратации снижалась на 10–20 %. Отношение каротиноидов к хлорофиллу находилось в пределах 0,26–0,32, а хлорофиллов к каротиноидам — в пределах 5,4–6,6.

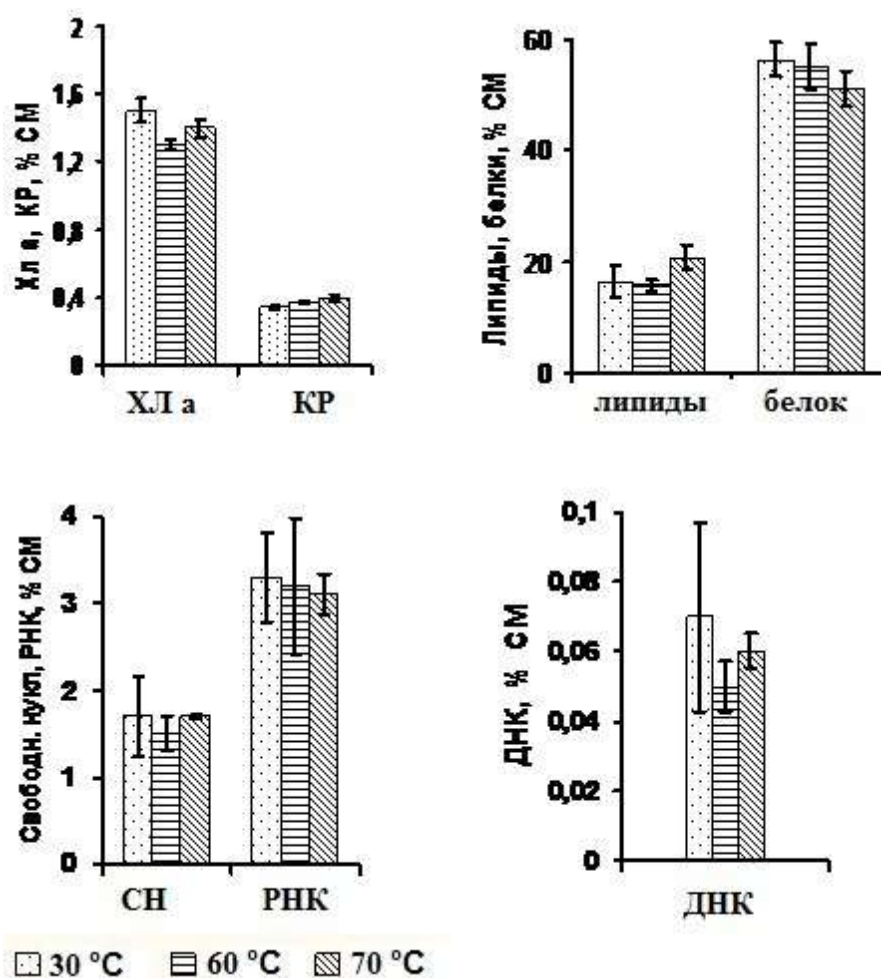


Рис. 69 Содержание компонентов сухого вещества *Spirulina platensis* в зависимости от температуры дегидратации (доверительный интервал, при $P = 0,95$)

Со стороны нуклеинового комплекса отмечено статистически значимое понижение содержания свободных нуклеотидов — на 36 % при температуре обезвоживания от 30 до 70 °C. Содержание РНК не менялось, а ДНК значительно повышалось при 70 °C. Массовая доля белка находилась в пределах 30–35 %. Количество суммарных липидов возрастало с повышением температуры: при 60 °C их количество возрастало в 1,8 раза, а при 70 °C — в 2,6 раза.

Экспериментальные данные свидетельствуют о том, что в процессе обезвоживания происходит деструкция пигментного комплекса, которая особенно выражена у зелёных микроводорослей. У них также отмечены изменения содержания некоторых компонентов нуклеинового комплекса.

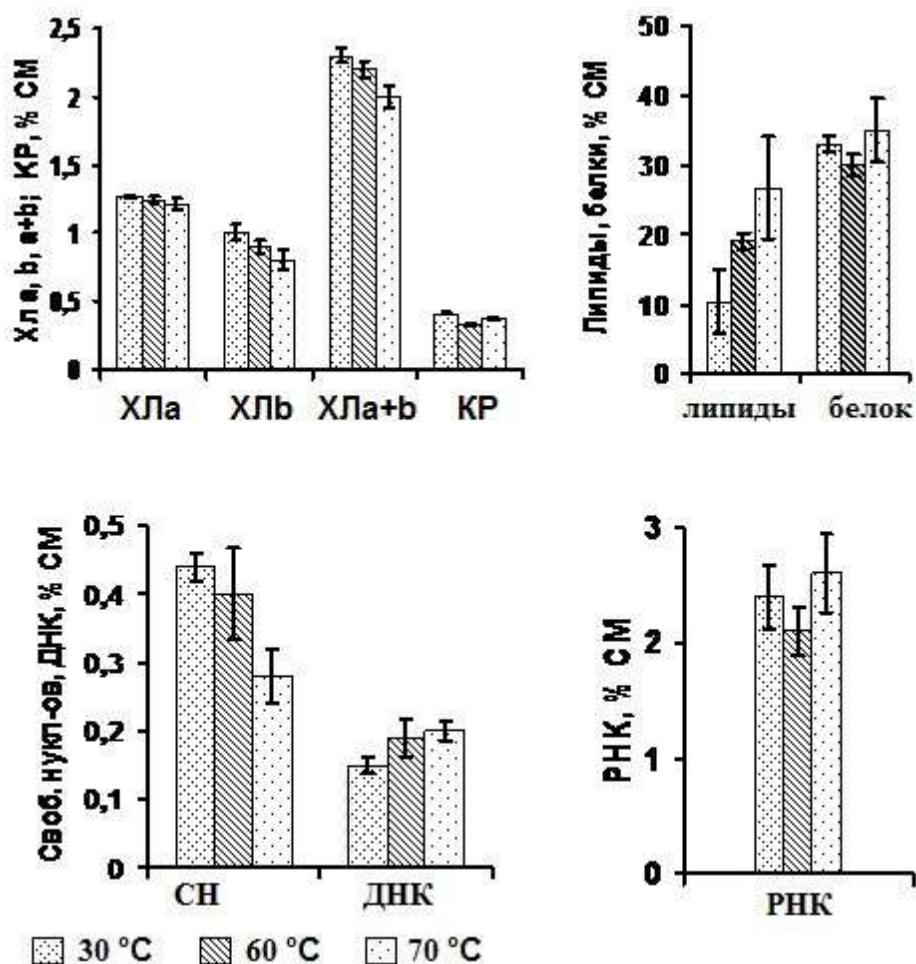


Рис. 70 Содержание компонентов сухого вещества *Dunaliella salina* в зависимости от температуры дегидратации (доверительный интервал, при $P = 0,95$)

Известно, что содержание дезоксирибонуклеиновой кислоты в клетках, за исключением периода деления, весьма постоянно (Бекер и др., 1981), а содержание рибонуклеиновых кислот изменяется в зависимости от фазы роста, интенсивности биосинтетических процессов клетки и т. д. Под влиянием повышенной температуры происходит ферментативное расщепление РНК. Возможно, что при этом активизируется рибонуклеаза или термически денатурируется её ингибитор (Ohta et al., 1972).

Имеются сведения о том, что деградация РНК в клетках, в основном, происходит на первых этапах процесса сушки, когда остаточная влажность клеток снижается приблизительно до 20 %. В этот период, очевидно, из клетки удаляется вся свободная вода и начинается удаление связанной воды (Алов и др., 1969). Остаточная влажность клеток в наших экспериментах колебалась от 4 до 10 %. Вероятно, мы имели дело с ферментативными процессами, которые действуют на первых этапах сушки, чем и можно объяснить постоянные величины концентраций РНК при разных температурах

обезвоживания. Снижение показателей нуклеинового комплекса сказывается на жизнеспособности клеток; уменьшение количества РНК в клетках *D. salina* свидетельствует о замедлении белкового синтеза (Масюк, 1973). На снижение белкового синтеза также указывает индекс РНК/ДНК. Основное уменьшение биохимических показателей происходит во время обезвоживания сырых клеток. Изучение динамики биохимических показателей выявило деструкцию нуклеотидного комплекса в процессе обезвоживания, но дальнейшая зависимость от температуры дегидрирования чётко не прослеживалась.

Исследование *S. platensis* показало, что её пигментный комплекс менее подвержен действию высоких температур, чем у *D. salina*. Вероятно, данное явление обусловлено своеобразным строением пигментного аппарата Cyanophyta (Гусев, 1966). Относительное постоянство содержания нуклеиновых кислот, возможно, также обусловлено специфическими чертами клеточной организации (Пахомова, 1969). Клеточная оболочка *S. platensis* по химическому составу и ультратонкому строению стенок наиболее близка к грамотрицательным бактериям; её клеточная стенка состоит из 4 слоёв и содержит муреин (пептидогликан). Эти особенности способствуют повышению устойчивости организма к неблагоприятным условиям, в частности к обезвоживанию (Кондратьева, 1993; Tomasseli, 1997).

В процессе обезвоживания в клетках микроводорослей увеличивается количество белка. Возрастающая массовая доля белка была отмечена на первых стадиях обезвоживания. В дальнейшем способы дегидратации, которые мы применяли, отличались между собой как температурой обезвоживания, так и длительностью процесса. Однако, несмотря на различия в способе дегидратации, общее количество белков, переходящих в раствор щёлочи, как у цианопрокариотов, так и у зелёных микроводорослей в зависимости от температуры обезвоживания практически не изменялось.

Влияние обезвоживания на химический состав клеток микроводорослей проявилось в изменении количества суммарных липидов. Известно, что липиды — самые эффективные источники сохранения энергии, они являются структурными элементами большинства клеточных мембран, непосредственно участвующих в обмене веществ, энергии и информацией как между внутриклеточными структурами, так и между клеткой и внешней средой (Антонов, 1998; Васьковский, 1997; Зикманис, 1987; Suresh et al., 2002). Динамические свойства мембраны обусловлены подвижностью её молекулярной организации. Белки и липиды взаимосвязаны в мембране непостоянно и образуют подвижную, гибкую, временно связанную в единое целое структуру, способную к структурным перестройкам. Молекулярные сдвиги и структурные перестройки в молекулах мембранных компонентов оказывают глубокое влияние на все формы функциональной активности биологических мембран (Антонов, 1997; Владимиров, 2000; Чиркова, 1997). Под действием стрессовых факторов увеличивается уровень перекисного окисления липидов, что ведёт к изменениям количественных и качественных характеристик мембран. Нарастает скорость процессов гидролиза и тормозится синтез белка. Наряду с ограничением скорости синтеза белка в целом возможно усиление синтеза стрессовых белков. Возрастающая активность гидролитических процессов ведёт к накоплению стрессовых метаболитов, например таких низкомолекулярных осмотически активных соединений, которые способны

образовывать гидрофильные коллоиды, что защищает белки от денатурации при засухе или высокой температуре (Антонов, 1998; Чиркова, 1997).

Как у *S. platensis*, так и у *D. salina* количество суммарных липидов при обезвоживании сырой биомассы заметно уменьшается. Вероятно, при обезвоживании какая-то часть липидов разрушается. При рассмотрении содержания суммарных липидов в зависимости от температуры дегидратации мы наблюдали в обеих культурах увеличение их массовой доли с повышением температуры обезвоживания.

Известно, что суммарная концентрация липидов *S. platensis* составляет 6–16 % сухой биомассы (Durand-Chastel, 1999; Tornabene et al., 1985; Zvi Cohen., 1997). Отметим, что оптимальная температура для роста спирулины составляет 25–35 °С, при ней обычно происходит и процесс получения воздушно-сухой биомассы. Общее содержание липидов в образцах, дегидрированных при 30 °С, равно 16,5 % сухого вещества (рис. 69). Полученные результаты совпадают с результатами других исследователей (Tornabene et al., 1985). Количество липидов при 60 и 70 °С составляло 16 и 21 % соответственно. Возможно, увеличение количества суммарных липидов происходит в результате частичного распада липопротеинового комплекса. Известно, что накопление липидов у многих низших фототрофов, включая *S. platensis*, происходит во время стационарной фазы роста, т.е. когда культура достигает пика своего развития. Однако, возможно, что при высоких температурах, в частности 70 °С, часть ферментов, осуществляющих метаболизм липидов, инактивируется. В результате происходит остановка метаболических процессов, и, как следствие, осуществляется накопление продуктов биосинтеза, что, возможно, и объясняет резкий скачок относительного количества суммарных липидов.

При исследовании общего количества суммарных липидов *D. salina* в зависимости от температуры дегидратации была обнаружена тенденция к их увеличению. Известно (Басова, 2005; Renaud, Parry, 1994), что содержание общих липидов у *D. salina* составляет в среднем 28,1 %. В проведённых нами экспериментах их количество не превышало данной величины. Вероятно, *D. salina*, хорошо переносящая испарение воды в водоёмах, более адаптирована к воздействию высоких температур.

Количество ДНК у *S. platensis* при разных температурах дегидратации оставалось практически на одном уровне. Наиболее оптимальными температурами для обезвоживания *S. platensis* являются температуры 30 и 60 °С, при 70 °С происходит дальнейшее повышение некоторых биохимических показателей, что является защитной реакцией клеток на подъём температуры. Высокое содержание РНК в клетках *D. salina* обуславливает способность этого вида поддерживать свои жизненные функции, в первую очередь синтез белка, в экстремальных условиях (Масюк, 1973). При этом количество ДНК в клетках не изменяется, но их размер увеличивается, поэтому процентное содержание ДНК в клетках водорослей уменьшается. Уменьшение количества РНК в клетках водоросли свидетельствует о снижении интенсивности белкового синтеза, а накопление белка в клетках указывает на прекращение деления. Согласно литературным данным (Бекер, 1990), сохранение жизнеспособности клетками после обезвоживания зависит от состояния белоксинтезирующего аппарата, а, вернее, содержание РНК должно быть не менее 60 %

первоначального. При всех способах обезвоживания у *D. salina* и у *S. platensis* его количество не снижалось ниже 60 %.

9.2 Реактивация ангидробиозных культур

Выбор условий регидратации. Реактивация, т. е. восстановление жизнедеятельности клеток после ангидробиоза, является наиболее слабо изученным процессом. Насыщение обезвоженных клеток водой может сопровождаться потерей клеточного содержимого, которое приводит к их гибели.

Для выбора наилучшего увлажнителя регидратацию проводили тремя растворами, температура которых соответствовала 20 и 30 °С: 1 — хлоридом натрия 0,25 М; 2 — средой Zarouk, разбавленной дистиллированной водой в соотношении 1/1; 3 — полной средой Zarouk (неразбавленной). Регидратацию проводили в двух вариантах: первый — после увлажнения обезвоженных клеток растворами культуру оставляли на 24 ч при освещённости 2 тыс. лк., второй — культуру помещали в темноту на 2 ч, а затем переносили на свет.

Увлажнение *S. platensis* растворами, температура которых составляла 20 °С, сопровождалось выделением фикоцианина во всех пробах. При увлажнении растворами, подогретыми до 30 °С, фикоцианин выделялся только при использовании хлорида натрия. Наибольшее количество живых клеток зарегистрировано при применении среды Zarouk (1/1) (рис. 71).



Рис. 71 Влияние температуры растворов, используемых для регидратации, на динамику реактивации *Spirulina platensis* (1 — хлорид натрия; 2 — разбавленная среда Zarouk (1:1); 3 — среда Zarouk)

В зависимости от условий реактивации наибольшая доля жизнеспособных клеток отмечена тогда, когда регидратацию проводили на свету (рис. 72). Разница между жизнеспособными клетками, находящимися на свету и в темноте, через час реактивации составляла 5–30 %, а через 2 ч — 15–35 %.

Величина потерь клеточных компонентов во время регидратации зависит от состава среды, и есть все основания предполагать, что в основе действия хлорида натрия лежат физические эффекты: изменение осмотического давления и ионной силы среды. Стабилизирующее действие на мембраны при осмотическом шоке оказывают ионы кальция (Беккер и др., 1981). Кальций требуется в значительно меньших концентрациях, чем одновалентные ионы. Присоединяясь к полярным головкам двух соседних фосфолипидов, ионы кальция образуют солевые мостики, что увеличивает жёсткость мембранных структур. В состав среды Zarouk входят не только ионы натрия и калия, но и

ионы кальция; вероятно, поэтому при увлажнении *S. platensis* средой Zarouk (1/1) и полной средой Zarouk выделения фикоцианина не наблюдали. Однако при увлажнении полной средой Zarouk наблюдался более низкий процент жизнеспособных клеток по сравнению с таковым разбавленной среды. Очевидно, высокое осмотическое давление раствора препятствовало полному насыщению клеток водой.



Рис. 72 Влияние условий реактивации на жизнеспособность реактивируемой *Spirulina platensis* (1 — хлорид натрия; 2 — разбавленная среда Zarouk (1:1); 3 — среда Zarouk)

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о том, что реактивация *S. platensis* более эффективно проходила на свету, при увлажнении обезвоженных клеток раствором среды Zarouk в разведении 1/1, подогретом до 30 °С.

Зависимость жизнеспособности клеток микроводорослей от температуры их дегидратации. Культуру *S. platensis* обезвоживали на стационарной фазе роста при температуре от 20 до 70 °С с шагом 10 °С. Реактивацию всех образцов проводили одновременно. В качестве раствора для регидратации и последующей реактивации использовали среду Zarouk, разбавленную дистиллированной водой в соотношении 1/1. Регидратацию осуществляли при освещённости 2 тыс. лк.

Через 2 ч после начала регидратации наблюдали явное различие в долях жизнеспособных клеток, обезвоженных при температуре 20–60 и 70 °С (рис. 73). У *S. platensis*, высушенной в диапазоне от 20 до 60 °С, доля живых клеток колебалась в пределах 90–95 %, а в культуре, обезвоженной при 70 °С, жизнеспособные клетки отсутствовали. При микроскопировании обнаружено много лизированных клеток. Через 24 ч после начала реактивации количество жизнеспособных клеток не увеличилось.

В течение 48–192 ч после начала реактивации отмечали снижение доли жизнеспособных клеток при температурах 30–60 °С, однако после 384 ч наблюдалось некоторое повышение их количества. Доля живых клеток в культуре, дегидратированной при 20 °С, оставалась неизменной в течение 72 ч. После 4 суток зафиксировано резкое снижение доли жизнеспособных клеток (рис. 73), которая оставалась без изменений до 192 ч. В культуре *S. platensis*, высушенной при температуре 70 °С, через 48 ч от начала реактивации процент жизнеспособных клеток составлял 10 %.

При микроскопировании образцов обнаружено много деформированных нитей, распавшихся на короткие фрагменты, и единичные клетки. Через 72 ч в данных образцах наблюдали увеличение доли жизнеспособных клеток. При микроскопировании отмечено много распавшихся на отдельные клетки нитей, обнаружены также трихомы со сформировавшимися концевыми клетками. Однако через 120 ч доля жизнеспособных клеток резко понижалась и продолжала убывать до 192 ч, после чего стабилизировалась.

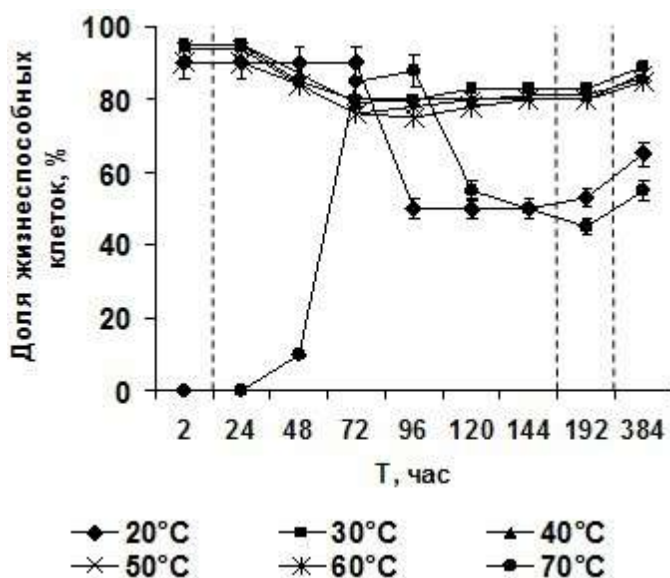


Рис. 73 Влияние температуры дегидратации на жизнеспособность *Spirulina platensis*

Через 16 суток реактивации (384 ч) во всех реактивируемых образцах отмечали увеличение доли жизнеспособных клеток *S. platensis*. Высокие показатели зарегистрированы у культур, подвергшихся дегидратации при температуре 30–60 °С. Они были на 20–24 % выше, чем у культуры, обезвоженной при 20 °С, и на 30–34 % больше, чем у культуры, обезвоженной при 70 °С.

Анализ полученных данных показал, что, согласно классификации клеток по жизнеспособности (Мейсель и др., 1961), в реактивированных культурах присутствует 5 типов клеток (табл. 36). В культурах *S. platensis*, обезвоженных при 20–60 °С, разделение на полноценные, неповреждённые и слегка повреждённые, быстро восстанавливающие свои функции, клеток следует считать условным из-за трудности их дифференциации. Сильно повреждённые, медленно восстанавливающиеся клетки были отмечены только в культуре, обезвоженной при 70 °С, на репарацию повреждений им потребовалось 8 дней. Общая потеря клеток во время реактивации в культуре, дегидрированной при температуре 20 °С, составляла 50 %, при 30–60 °С — в пределах 20–25 %, при 70 °С — 55 %.

Результаты проведённых исследований показывают, что клеткам *S. platensis* для вступления в лог-фазу необходимо восстановить все повреждения, которые имели место при дегидратации. Многие повреждения оказались несовместимыми с нормальным функционированием культуры. Во всех образцах с 8 по 16 день количество реактивированных клеток стабилизировалось, увеличение количества жизнеспособных клеток происходило плавно. Вероятно, в этот период одновременно проходили процессы деструкции, репарации и деления восстановившихся клеток, поэтому резкого прироста живых клеток не зафиксировано, их рост наблюдали с 16-х суток.

Табл. 36 Классификация клеток *Spirulina platensis* по жизнеспособности при разных температурах дегидратации

Типы жизнеспособности клеток (по Мейсель и др., 1961)	Доля реактивированных клеток, %					
	Температура дегидратации, °С					
	20	30	40	50	60	70
Полноценные, неповреждённые и слегка повреждённые, быстро восстанавливающие свои функции	50	80	80	78	75	–
Сильно повреждённые, медленно восстанавливающиеся	–	–	–	–	–	45
Необратимо повреждённые, продолжающие осуществлять нарушенный обмен веществ	40	15	15	16	15	40
Мёртвые	10	5	5	6	10	15

На стадии обезвоживания при 20 °С в клетках, возможно, имеют место явления, которые свойственны старению: уменьшение содержания влаги, уплотнение клеточного вещества, повышение концентрации липидов (Бекер, 1967). Об утрате жизнеспособности можно судить по отсутствию у клеток в культуре роста и размножения, движения, способности к осуществлению ферментативных реакций. Изменение рН клетки и интенсивное поглощение клетками ультрафиолетовых лучей также является индикатором их жизнеспособности (мёртвые клетки поглощают их более интенсивно) (Бекер, 1967). Причины смерти клеток при старении и искусственном обезвоживании точно не установлены. Процесс старения, как известно, длительный, обезвоживание при температуре 20 °С также происходит медленно. Во время реактивации восстанавливаются не все клетки.

Дегидратация при 70 °С для культур является неблагоприятной, поскольку при этой температуре возможна денатурация белков и повреждение нуклеиновых кислот, что ведёт к снижению жизнеспособности. Отсутствие жизнеспособных клеток через 24 ч после реактивации подтверждает факт, что с увеличением температуры дегидратации повышается влияние повреждающих факторов. Автолиз может также наступить и в тех случаях, когда клетки долго остаются на грани между активным и неактивным состоянием (Голдовский, 1981).

Медленное восстановление клеток указывает на их повреждение. Резкий скачок жизнеспособных клеток с 10 до 85 % с последующим снижением характерен для клеток с различной степенью повреждений. В соответствии с классификацией клеток по жизнеспособности (Мейсель и др., 1961), в культуре, обезвоженной при 70 °С, присутствует три типа клеток: 1) сильно повреждённые, медленно восстанавливающиеся; 2) необратимо повреждённые, но ещё продолжающие осуществлять нарушенный обмен веществ; 3) мёртвые. При таком разнообразии повреждённых клеток механизмы перехода от жизни к смерти могут быть различны. Формирование концевых клеток указывает на их дифференциацию, что свидетельствует о сохранении у какой-то части реактивированных клеток способности к делению.

Таким образом, дегидратация при температурах 20 и 70 °С является экстремальной для *S. platensis*. Оптимальная температура для её дегидратации находится в диапазоне 30–60 °С.

Реактивация *Spirulina platensis* из состояния ангидробиоза. При переводе *S. platensis* в анабиотическое состояние отмечено изменение морфометрических характеристик клеток (табл. 33). Во время наблюдения процесса реактивации непосредственно под микроскопом было отмечено относительно быстрое обводнение высушенных клеток и постепенное восстановление их структуры. С помощью световой микроскопии все процессы, происходящие при реактивации, были прослежены с момента увлажнения и до появления молодых нитей.

На рис. 74.1 представлены трихомы *S. platensis* после 5 мин увлажнения. На фотографии отчётливо видны повреждённые концы трихом, они отличаются по цвету и выглядят как пустые клетки. Вероятно, при обезвоживании цитоплазма клеток была необратимо повреждена.

Через 30 мин трихомы оставались без изменений, были неподвижными, при этом процесс обводнения клеток продолжался и восстанавливался первоначальный объём (рис. 74.2). После окрашивания трихом метиленовым синим при микроскопировании были выявлены клетки с сильным плазмолизом внутри внешне неповреждённых трихомов (рис. 74.3). Мёртвые клетки не окрашивались, в то время как живые клетки характеризовались диффузным синим окрашиванием цитоплазмы.

Через 1–2 ч от начала реактивации некоторые трихомы спирулины распадаются на отдельные клетки (рис. 74.4). На рис. 74.5 (2 ч реактивации) представлена целая нить *S. platensis*, которая выглядит как нормально реактивированная, вокруг неё лежат клетки разрушенной трихомы. Следует отметить, что отдельные клетки, также вышедшие из состояния ангидробиоза, имеют объёмную форму и нормальную структуру цитоплазмы, однако нить не сохраняет своей целостности.

Через 24 ч после начала реактивации при фазово-контрастном микроскопическом исследовании процесса реактивации *S. platensis* из анабиотического состояния в препаратах обнаружили невосстанавливающиеся клетки. Микроскопирование в белом свете показало, что у ряда трихом, сохранивших свою морфологическую структуру, наблюдается чередование живых и повреждённых клеток, окружённых единой оболочкой (рис. 74.6). При фазово-контрастной микроскопии обнаружено, что в реактивирующихся трихомах наблюдаются жизнеспособные и необратимо повреждённые участки. При окрашивании таких трихом погибшая часть клеток не окрашивается, а в живых клетках цитоплазма приобретает голубовато-синюю окраску, свидетельствующую о паранекрозе (рис. 74.7).

Через 72 ч структуры необратимо повреждённого участка трихомы постепенно подвергаются автолизу (рис. 74.8), а через 96 ч преобладают короткие трихомы, их размеры варьируют от 20 до 60 мк, они жизнеспособны и имеют сформировавшиеся концевые клетки (рис. 74.9), однако деления клеток не наблюдалось.

Процесс деления у некоторых трихом начинался через 2 недели, в то время как остальные трихомы были полностью реактивированы, но клетки не делились.

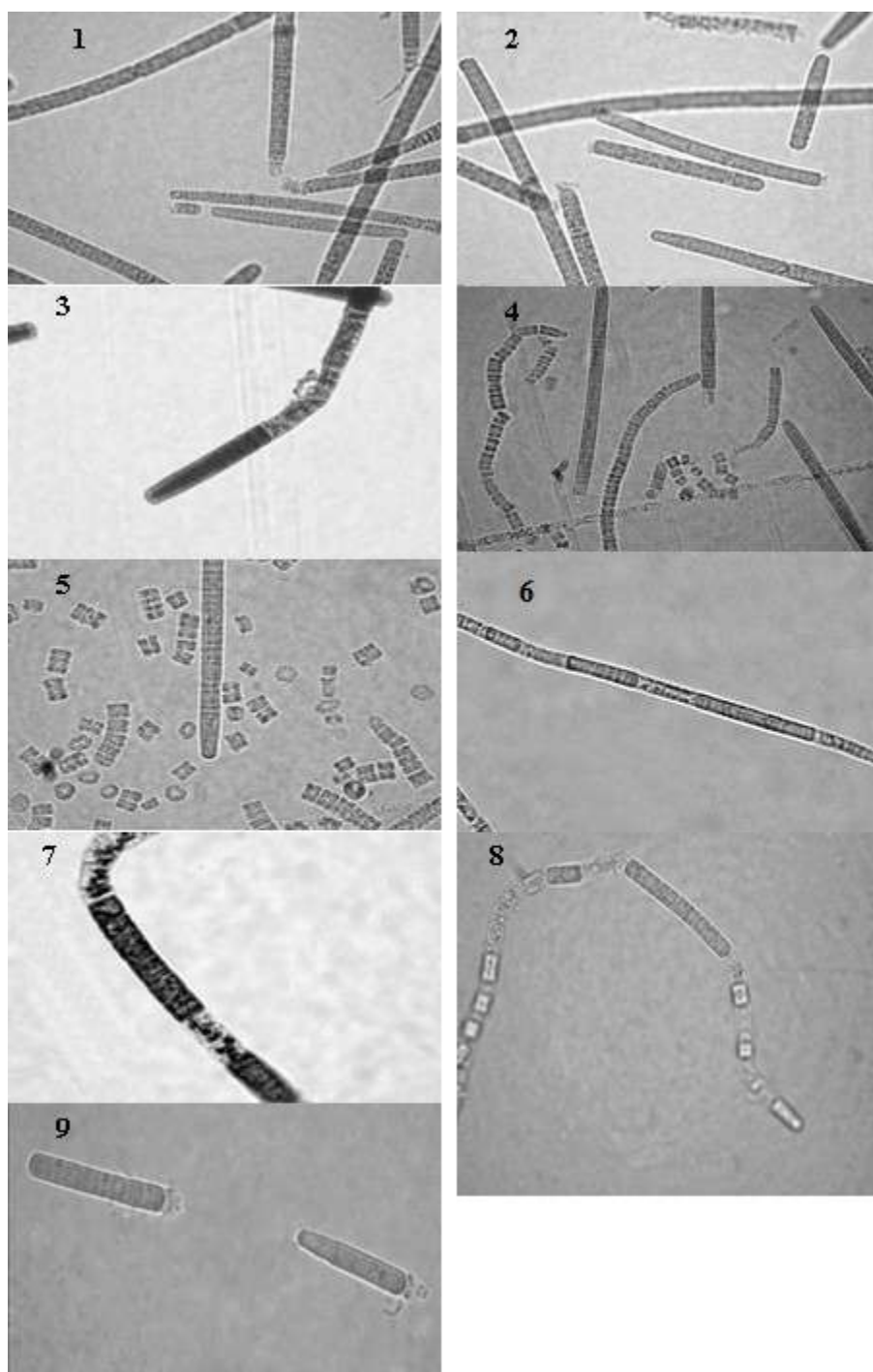


Рис. 74 Динамика реактивации *S. platensis* из состояния ангидробиоза. Трихомы после увлажнения через: 1) 5 мин ($\times 630 \times 1,2$); 2) 30 мин ($\times 630 \times 1,2$); 3) 30 мин (окрашенные метиленовым синим, $\times 630 \times 1,9$); 4) 1 ч; 5) 2 ч, наблюдается целая нить на фоне распавшихся трихом ($\times 630 \times 1,5$); 6) 24 ч, наблюдается выделение жизнеспособных участков внутри реактивированных трихом ($\times 200 \times 2,4$); 7) 24 ч (окрашена метиленовым синим, $\times 2,4$); 8) 72 ч ($\times 1,2$); 9) 96 ч ($\times 630 \times 2,4$)

Данный факт свидетельствует о стойких физиолого-биохимических изменениях в клетках. Лаг-фаза реактивированных культур спирулины значительно удлинялась, стадия экспоненциального роста наступала через 4 недели (672 ч).

Согласно литературным данным (Бекер и др., 1981), при восстановлении популяций микроорганизмов из анабиотического состояния различают три этапа: увлажнение (регидратацию); ликвидацию повреждений клеточных структур (реактивацию); восстановление численности до прежнего уровня путём размножения оставшихся жизнеспособных клеток. Используя диффузное окрашивание, мы проследили процессы, происходящие при регидратации и реактивации. Сорбирование красителя в цитоплазме вызывает её диффузную окраску, которая является качественной реакцией, указывающей на состояние паранекроза. Результаты проведённых исследований показали, что через 30 мин от начала реактивации спирулина восстанавливает ширину клеток, при этом длина клеток больше, чем в контрольной культуре. Другими словами, происходит некоторое разбухание клеток в результате действия сил осмотического давления. Происходящие процессы являются следствием структурных нарушений мембран, в результате которых образуются липидные поры (Антонов, 1998). Во время набухания клетки мембрана растягивается, что обуславливает рост мембранного натяжения. В этот момент, вероятно, происходит разрыв плазмодесм и трихома спирулины дробится на отдельные клеточки. Затем при определённом пороговом уровне натяжения появляются гидрофильные липидные поры (Антонов, 1998), размер которых достаточен для выхода низкомолекулярных веществ. Выход веществ сопровождается снижением разности осмотического давления, при этом натяжение мембраны уменьшается и поры закрываются. Полного механического разрушения клетки в этом случае не происходит. Клетки восстанавливают свои прежние форму и объём. В ходе исследования наблюдали первые два этапа выхода клетки из состояния ангидробиоза. Для перехода к процессу деления клеткам требуется определённое время, чтобы восстановить структуру и физиолого-биохимические процессы. Продолжительность этого периода зависит от характера и степени повреждений.

Таким образом, во время реактивации *S. platensis* проявляются повреждения структур клетки, возникшие в результате действия обезвоживания. В этот период происходит репарация полученных повреждений и автолиз необратимо повреждённых клеток. Нарушенные функции, по-видимому, компенсируются резервными механизмами клеток, в результате чего лаг-фаза культуры удлиняется.

Реактивация *Dunaliella salina* из состояния ангидробиоза. При выходе *D. salina* из анабиотического состояния в клетках происходят структурные изменения: на препаратах выявлены клетки, имеющие форму, не свойственную виду (рис. 75.5). Отмечено много сжавшихся и деформированных клеток, что свидетельствует о повреждении плазмолеммы, поддерживающей форму клеток. Во время реактивации клеток, обезвоженных на покровных стеклах при 30 °С, преобладали шаровидные формы (рис. 75.2). Через 30 мин после обводнения было обнаружено 10 % живых подвижных клеток от общего количества, а также инцистированные клетки (рис. 75.6). Среди живых водорослей были клетки, имевшие форму шара (58 %), форму 1/2 шара + параболоид (28 %) и форму сплюснутый сфероид + параболоид (18 %)

(рис. 75.4). Через 2,5 ч количество живых клеток составляло 22 %, а через 24 ч после начала реактивации наблюдалось деление клеток.

При реактивации *D. salina*, высушенной при 60 °С на покровном стекле, в сухих препаратах преобладали клетки, имеющие форму шар + параболоид. После увлажнения (через 2 ч) наблюдалось достаточно быстрое обводнение и преобладание клеток, имевших типичную для вида форму — 1/2 шара + параболоид, однако подвижных клеток не выявлено. В пробах отмечено большое количество клеток с повреждёнными оболочками (рис. 75.8).

При фазово-контрастной микроскопии отмечено слабое свечение клеток. Через 24 ч реактивации количество жизнеспособных клеток было около 1 %. В течение 3 недель доля жизнеспособных клеток не изменялась, и только через 24 сут они начинали делиться. Наличие живых клеток в реактивированных культурах, обезвоженных на покровных стёклах, может быть связано с попаданием клеток внутрь кристалла соли (рис. 75.7). Такие клетки подвергаются меньшему действию температур, по сравнению с клетками, находящимися вне кристаллов соли. Их остаточная влажность не достигает критической точки, а соли стабилизируют мембраны (Депонування та зберігання інноваційних мікроорганізмів, 2004).

При реактивации водорослей, обезвоженных после центрифугирования при температурах 30, 60 и 70 °С, как промытых от солей изотоническим раствором углекислого аммония (Воронова, 1994, 1997), так и не промытых от солей, т. е. со средой культивирования, во всех культурах выявлены цисты.

Таким образом, природная способность *D. salina* инцистироваться способствует перенесению неблагоприятных условий, связанных с обезвоживанием клеток. Обезвоживание клеток при испарении воды из раствора соли способствует стабилизации белка (Potts, 1994), а следовательно, и мембран, представляющих собой жидкий бислой определённым образом ориентированных фосфолипидных молекул, в который вмонтированы собранные в сетку-каркас белки (Антонов, 1997, 1998; Владимиров, 2000; Чиркова, 1997). Как известно, динамические свойства мембраны обусловлены подвижностью её молекулярной организации. Обезвоживание водорослей при температурах 60 и 70 °С приводит к необратимым последствиям, в результате чего происходит гибель значительного числа клеток.

Реактивация морских микроводорослей из состояния ангидробиоза. Реактивацию микроводорослей проводили в чашках Петри. Исходя из полученных ранее результатов (Харчук, 2003а, 2003б), в качестве растворов для реактивации использовали среды для культивирования, разбавленные в соотношении 1/1.

Восстановление исходных размеров *Synechococcus elongatus* зарегистрировано через 30 мин после реактивации. Через 24 ч после начала реактивации микроводоросли переходили в стадию экспоненциального роста. Окрашивание метиленовым синим показало наличие паранекроза с последующим выходом из данного состояния. При фазово-контрастном микроскопировании все реактивируемые клетки ярко светились, что указывает на их жизнеспособное состояние. Быстрое возвращение жизнеспособности регистрировалось у культур, сохраняемых в обезвоженном состоянии в течение 6 мес. и 3 лет, и оно не зависело от температуры, времени дегидратации, остаточной влажности.

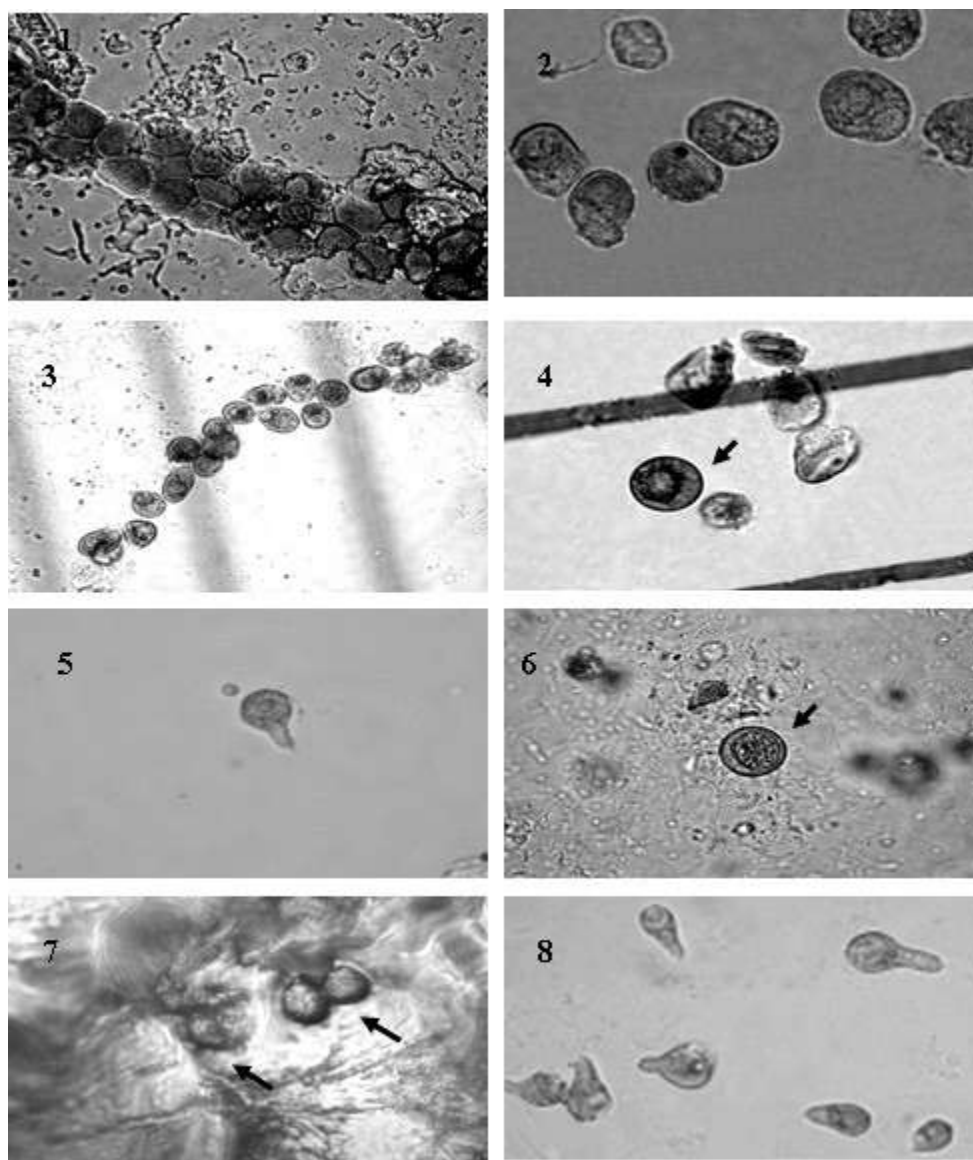


Рис. 75 Реактивация *Dunaliella salina* из состояния ангидробиоза: 1) клетки, обезвоженные на покровном стекле в кристаллах соли, температура 30 °С ($\times 630 \times 1,5$); 2) клетки через 5 мин после увлажнения ($\times 630 \times 2,4$); 3) клетки, обезвоженные на покровном стекле при температуре 30 °С, через 30 мин после увлажнения ($\times 630 \times 1,5$); 4) восстановившаяся клетка на фоне повреждённых клеток через 30 мин после увлажнения ($\times 630 \times 2,4$); 5) деформированная клетка ($\times 630 \times 2,4$); 6) инцистированная клетка ($\times 630 \times 1,5$); 7) клетки *D. salina* внутри кристаллов соли, обезвожены при 60 °С ($\times 630 \times 2,4$); 8) клетки, обезвоженные при 60 °С, через 1,5 ч после начала реактивации ($\times 630$)

Регидратация красной микроводоросли *Porphyridium cruentum* сопровождалась выделением в реактивационную среду пигмента фикозеритрина. При микроскопировании отмечено, что обезвоживание клеток сопровождается уменьшением их размеров (табл. 35), а поверхность приобретает складчатую структуру. Это может свидетельствовать о структурных изменениях клеточных мембран, которые произошли при переводе клеток в состояние ангидробиоза. При увлажнении культуры клетки не восстанавливали свои первоначальные размеры и объём в течение 24 ч. Полное восстановление размеров клеток было зарегистрировано только через 10 дней, но их деления не наблюдалось, что, очевидно, связано с разрушением мембран и потерей клеточного вещества при реактивации (Мейсель и др., 1961; Рапопорт, Мейсель, 1985). Фазово-контрастная микроскопия исследуемых образцов выявила слабое свечение клеток, что свидетельствует о неполной потере их жизнеспособности, но недостаточной для восстановления способности к делению.

Наблюдение за процессом реактивации *Phaeodactylum tricornutum* связано с некоторыми трудностями, обусловленными наличием кремневого панциря. Во время обезвоживания объём клеток уменьшался на 18 %, а площадь — на 13 % (табл. 35). Через 24 ч после обводнения отчётливо был виден хроматофор, размеры клеток и их численность практически не изменялись. Через 1 месяц в реактивированной культуре отмечены увеличение размеров клеток, появление двурогой формы и наличие деления.

Таким образом, апробация метода реактивации на трёх видах низших фототрофов из классов Суанорфусеае, Rhodорфусеае и Bacillariорфусеае показала, что прокариотические микроводоросли более устойчивы к обезвоживанию по сравнению с эукариотическими микроводорослями. Исходные размеры клеток *Synechococcus elongatus* восстанавливаются через 30 мин после начала реактивации, а *Spirulina platensis* — через 24 ч. У эукариотической микроводоросли *Porphyridium cruentum* исходные размеры восстанавливаются через 10 дней, а у *Phaeodactylum tricornutum* — в течение 1 месяца. Сохранение жизнеспособности *Dunaliella salina* связано с образованием цист. Процесс деления после реактивации начинается у *Synechococcus elongatus* через 24 ч, у *Spirulina platensis* — через 2 недели, у *Phaeodactylum tricornutum* — через 1 месяц. Цистированные клетки *D. salina* прорастают через 20 дней.

Ростовые характеристики реактивированных культур. Культуры *S. platensis*, переведённые в состояние ангидробиоза в 2003 и 2005 гг., были выведены из него в апреле 2006 г. Реактивированные культуры выращивали на полной среде Zarouk накопительным способом. В качестве контроля использовали трихомы, которые не подвергались обезвоживанию.

На экспоненциальной фазе удельная скорость роста (μ_m) и время удвоения биомассы (g) в культурах *S. platensis*, находившихся в состоянии ангидробиоза в течение 3 и 1 года, были практически одинаковы и аналогичны показателям культуры, не подвергавшейся обезвоживанию (рис. 76). Линейную фазу роста характеризует продуктивность культуры (P_m), которая в реактивированных образцах была ниже, чем в контроле. Бóльшая удельная скорость роста в конце линейной стадии (μ) отмечена в контрольной культуре. Соответственно, в контроле зарегистрированы высокая удельная скорость дыхания (μ_r) и максимальная плотность культуры (B_m) в конце стадии замедления.

Культуру *D. salina*, сохраняющуюся в состоянии ангидробиоза в течение 2 лет, после реактивации выращивали на среде Ven-Amotz накопитель-

ным способом В качестве контроля использовали клетки, не подвергавшиеся обезвоживанию. Динамика роста периодической культуры *D. salina*, находившейся в состоянии ангидробиоза в течение 2 лет, аналогична накопительной кривой контрольной культуры (рис. 77). Ростовые характеристики культуры *D. salina*, реактивированной из ангидробиоза, идентичны контролю.

Таким образом, накопительные кривые всех реактивированных культур имеют типичную S-образную форму. На экспоненциальной стадии ростовые характеристики (удельная скорость роста (μ_m) и время удвоения биомассы (g)) реактивированных и контрольных культур идентичны. Известно, что величина удельной скорости роста на экспоненциальной фазе определяется, в основном, световыми условиями, которые для низких плотностей неизменны, т. к. клетки не затеяют друг друга. В этот период удельные скорости роста постоянны (Тренкеншу, 2005). Время удвоения биомассы численно равно времени генерации и характеризует удельную скорость деления. Выведенные из состояния ангидробиоза и контрольные клетки делились с одинаковой скоростью. Полученные данные позволяют судить о полном восстановлении *S. platensis* после ангидробиоза. На линейной стадии роста ростовые характеристики *S. platensis* были ниже контрольных культур. Скорость роста на линейном участке определяется величиной внешнего потока (света или углекислого газа), который полностью поглощается культурой и ограничивает продуктивность культуры в целом. Фаза замедления характеризуется уменьшением скорости роста, плотность культуры достигает величины, при которой скорость синтеза органического вещества в процессе фотосинтеза, определяемая внешним потоком, становится сравнимой со скоростью дыхания культуры, т. е. в конце стадии замедления клетки достигают компенсационного пункта фотосинтеза (Тренкеншу, 2005). В данном эксперименте в качестве лимитирующего фактора выступает минеральное питание.

Кривые роста реактивированной и контрольной культур *D. salina* идентичны. Известно, что пределы толерантности к неблагоприятным условиям генетически обусловлены (Гапочка, 1981; Еремеев и др., 2002; Зикманис, 1987) и проявляются в адаптивной способности переносить действие высоких температур при дегидратации. Неблагоприятные условия зелёные микроводоросли переносят в виде цист, которые являются одной из форм приспособления сохранения вида.

Полученные результаты показывают, что во время реактивации клетки восстанавливаются, их накопительные кривые роста схожи между собой и не зависят от сроков пребывания клеток в состоянии ангидробиоза.

9.3 Хранение культур

Сохранение *D. salina* в состоянии ангидробиоза. Обезвоженные образцы хранили в герметичных упаковках, при комнатной температуре в темноте. Для реактивации брали навеску культуры массой 0,02 г. Жизнеспособные клетки определяли через 2 ч после увлажнения.

Результаты экспериментов показывают, что количество жизнеспособных клеток *D. salina* зависит от времени пребывания в состоянии ангидробиоза (табл. 37).

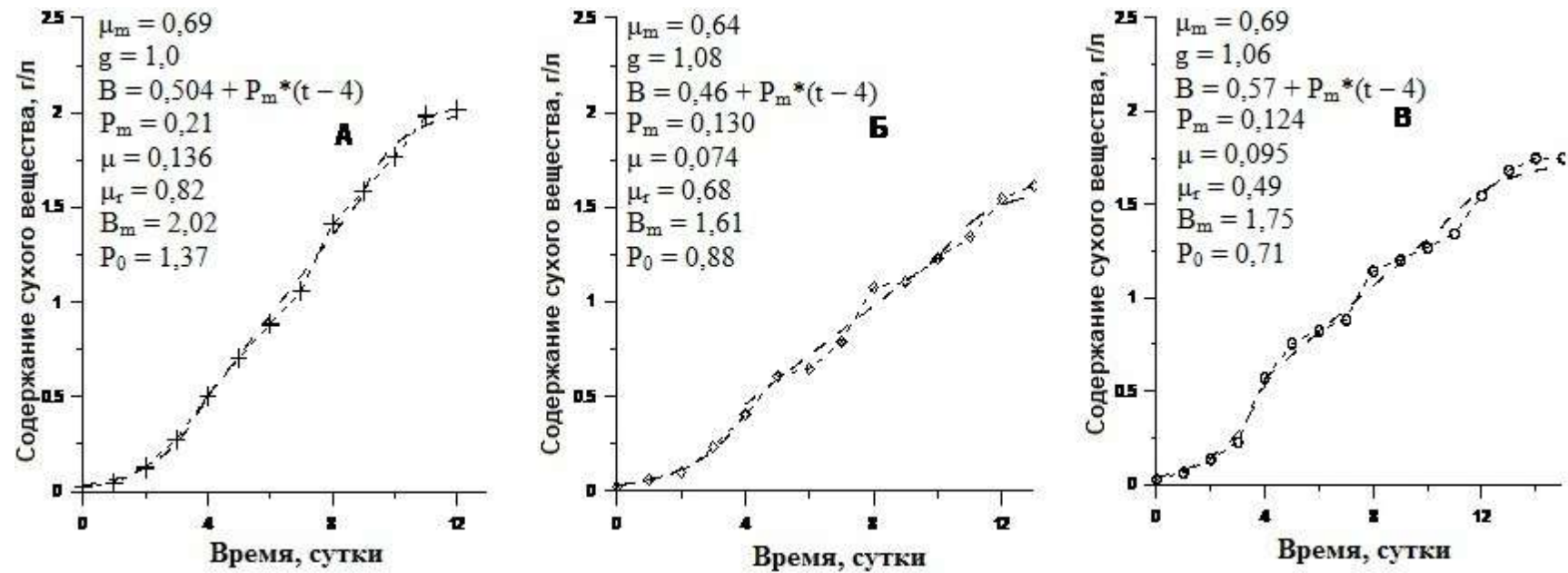


Рис. 76 Динамика биомассы накопительной культуры *Spirulina platensis* после реактивации: А — контрольная культура; Б — культура, пребывала в состоянии ангидробиоза 3 года; В — культура, пребывала в состоянии ангидробиоза 1 год. В уравнениях: B — величины биомассы в конце линейной фазы роста (г СВ/дм³), t — время (сут.), P_m — средняя продуктивность на линейной фазе роста (г СВ/дм³·сут.), μ — удельная скорость роста в конце линейной стадии роста (сут.⁻¹), μ_m — максимальная удельная скорость роста на экспоненциальной стадии роста (сут.⁻¹), μ_r — удельная скорость дыхания на стадии замедления роста (сут.⁻¹), B_m — максимальное значение биомассы в конце стадии замедления роста (г СВ/дм³), g — время удвоения биомассы на экспоненциальной стадии роста (сут.)

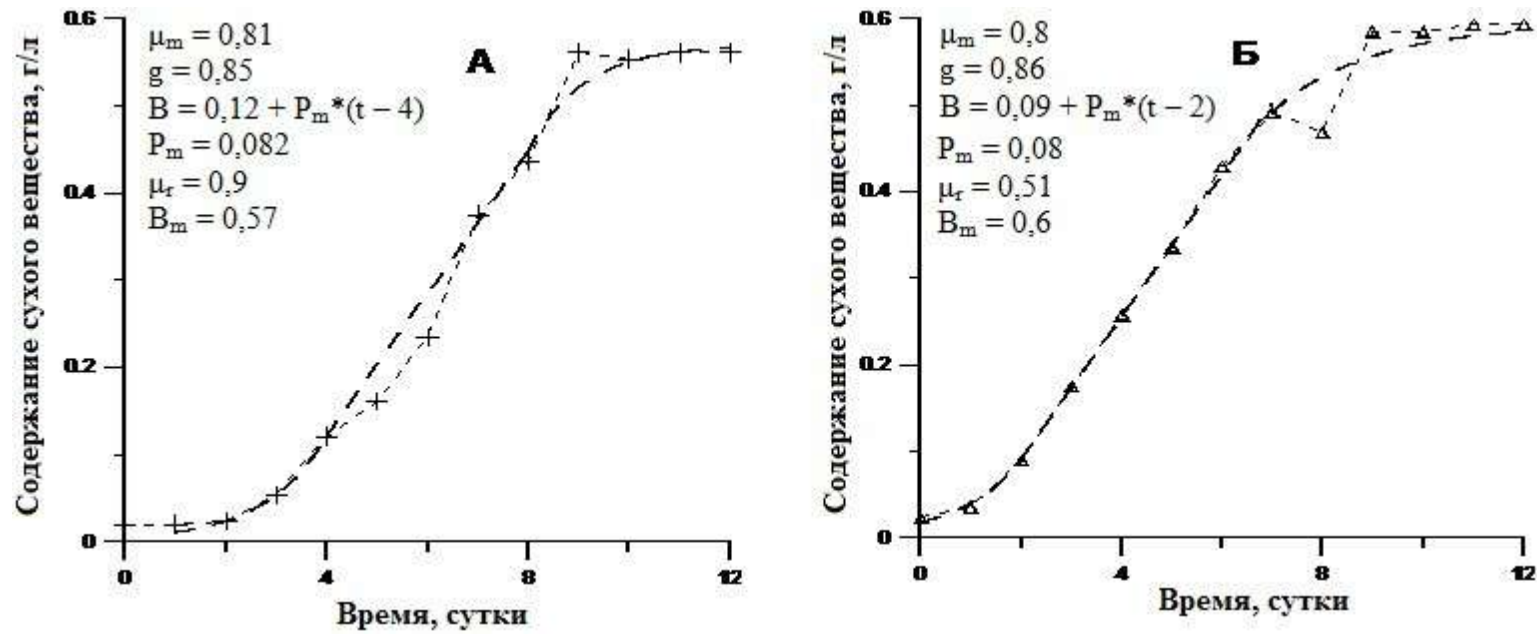


Рис. 77 Динамика биомассы накопительной культуры *Dunaliella salina* после реактивации: А — контрольная культура; Б — культура, находившаяся в состоянии ангидробиоза 2 года, обезвожена с солью при 30 °С; В уравнениях: В — величины биомассы в конце линейной фазы роста (г СВ/дм³), t — время (сут.), P_m — средняя продуктивность на линейной фазе роста (г СВ/дм³·сут.), μ — удельная скорость роста в конце линейной стадии роста (сут.⁻¹), μ_m — максимальная удельная скорость роста на экспоненциальной стадии роста (сут.⁻¹), μ_r — удельная скорость дыхания на стадии замедления роста (сут.⁻¹), B_m — максимальное значение биомассы в конце стадии замедления роста (г СВ/дм³), g — время удвоения биомассы на экспоненциальной стадии роста (сут.)

После 24 ч хранения водорослей в высушенном состоянии вместе с солью доля живых клеток составляла 2 %, через 48 ч — 0,73 % и через 144 ч — 0,03 % общего числа клеток. При более длительном хранении процент жизнеспособных клеток снижался до 0 %. Во всех образцах, независимо от времени пребывания в состоянии ангидробиоза, обнаружены инцистированные клетки в количестве 0,7–2 % их общего числа.

Табл. 37 Изменение количества живых клеток *D. salina* в зависимости от сроков хранения в состоянии ангидробиоза (в 0,01 мл культуры)

Время хранения, ч	Доля, %	
	Живые, активно двигающиеся клетки	Цисты
24	2,06	0,73
36	1,50	1,15
48	0,73	1,88
144	0,03	1,36
360	0,00	1,65
408	0,00	2,12
504	0,00	1,88

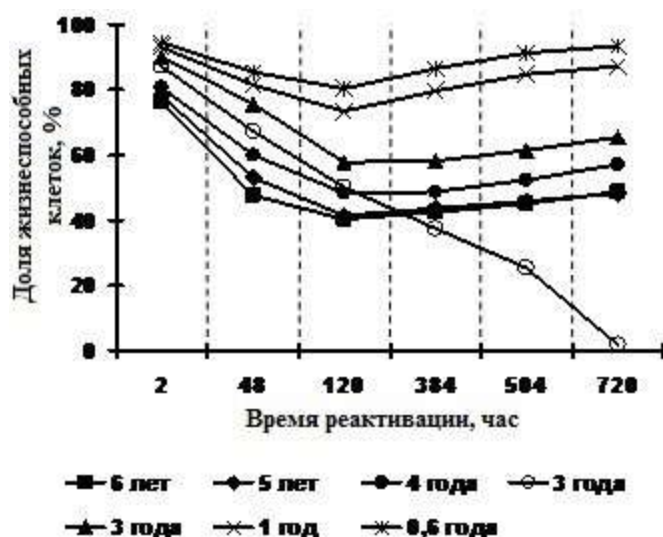
В обезвоженной биомассе *D. salina*, промытой от солей углекислым аммонием, инцистированные клетки составляли 0,7 % от их общего числа, независимо от длительности хранения (табл. 38). Также не выявлена взаимосвязь между температурой обезвоживания, длительностью процесса дегидратации, остаточной влажностью и количеством инцистированных клеток.

Таким образом, хранение водорослей в воздушно-сухом состоянии в течение 7 сут приводит к гибели неинцистированных клеток. Однако в этих условиях многие клетки способны образовывать жизнеспособные цисты, которые могут переносить дегидратацию в течение длительного времени.

Табл. 38 Зависимость жизнеспособности клеток *D. salina* в состоянии ангидробиоза от сроков хранения и других факторов

Дата обезвоживания, год	Срок хранения, мес.	Доля, %		Температура обезвоживания, °С	Длительность обезвоживания, ч	Остаточная влажность, %
		Живых, акт. двиг. клеток	Цист			
2004	24	0	1,60	30	24	9,0
2004	24	0	1,20	60	12	7,9
2004	24	0	0,75	60	12	4,3
2005	12	0	0,70	60	24	4,3
2005	12	0	1,90	30	24	10,5
2006	6	0	1,65	30	24	8,5
2006	1	0	2,10	30	24	9,0
2006	0,3	0	2,50	60	24	2,7
2006	0,13	0	1,30	60	3	4,8
2006	0,13	0	1,80	60	0,25	7,0

Сохранение *S. platensis* в состоянии ангидробиоза. Для оценки состояния *S. platensis* в состоянии ангидробиоза проводили реактивацию сохраняемых культур. Через 2 ч после начала регидратации доля жизнеспособных клеток, которая хранилась в воздушно-сухом состоянии в течение 0,5–1,0 года, составляла 93–94 % их общего числа (рис. 78). С увеличением времени хранения обезвоженных образцов до 6 лет количество жизнеспособных клеток снижалось. Реактивация в течение 48–720 ч приводила к уменьшению количества



жизнеспособных клеток. Заметим, что все клетки, которые хранились в течение 3 лет, погибали при остаточной влажности 12 %, в то время как при остаточной влажности 10 % больше половины клеток оставались жизнеспособными (табл. 39).

Рис. 78 Влияние длительности хранения на жизнеспособность клеток *Spirulina platensis* в состоянии ангидробиоза

Табл. 39 Остаточная влажность культур *Spirulina platensis* в состоянии ангидробиоза

Дата обезвоживания, год	Срок хранения, годы	Температура обезвоживания, °С	Остаточная влажность, %
2000	6	50	9,65
2001	5	30	10,15
2002	4	30	10,40
2003	3	60	12,65
2004	3	30	10,00
2005	1	30	10,40
2006	0,6	30	9,60

Потеря жизнеспособности происходит не только во время обезвоживания клеток, но и при их хранении в высушенном состоянии. Полученные данные свидетельствуют о снижении жизнеспособности клеток при длительном хранении. Чем дольше пребывают клетки в состоянии ангидробиоза, тем ниже количество жизнеспособных клеток. Гибель или серьезные повреждения клеток при длительном хранении могут происходить из-за инактивации ферментов. Снижение жизнеспособности водорослей является следствием нарушения биохимических процессов, что делает невозможным восстановление их жизнедеятельности. Основное влияние на выживаемость клеток во время хранения оказывают не только изменение биохимического состава, но и остаточная влажность культуры, которая у большинства образцов

находилась в пределах 9,6–10,4, а в одном составила 12,7 %. Увеличение остаточной влажности всего на 2 % оказалось критическим для выживания клеток в высушенном состоянии.

Сохранение других морских микроводорослей в состоянии ангидробиоза. Результаты экспериментов по зависимости жизнеспособности клеток *Synechococcus elongatus* от времени пребывания в состоянии ангидробиоза показали очень высокую долю жизнеспособных клеток во всех обезвоженных пробах (табл. 40). Остаточная влажность реактивированных культур в состоянии ангидробиоза находилась в пределах 8–11 %. Независимо от температуры, времени обезвоживания и остаточной влажности в высушенных культурах, после увлажнения в течение 30 мин клетки восстанавливали свои первоначальные размеры, а через сутки переходили к делению.

Доля жизнеспособных клеток *Porphyridium cruentum* через 4 мес. после переведения в состояние ангидробиоза при остаточной влажности 12,5 % составляла 6–8 % от общего числа клеток (табл. 41), при остаточной влажности 27,9 % — 4 %. В культурах, сохраняемых в течение года, доля жизнеспособных клеток не превышала 1 %. По сравнению с *S. platensis* и *S. elongatus*, доля жизнеспособных клеток в высушенных красных микроводорослях после хранения от 2 мес. до одного года крайне низка.

Табл. 40 Зависимость выживаемости *Synechococcus elongatus* от температуры и времени дегидратации, остаточной влажности и сроков хранения

Дата дегидрирования, годы	Температура дегидратации, °С	Время дегидратации, ч	Остаточная влажность, %	Выживаемость, %
2003	30	36	10,0	96
2003	60	24	9,0	95
2004	60	24	8,7	98
2005	70	4	8,0	99
2005	30	24	10,8	99
2006	70	12	7,9	100

Табл. 41 Зависимость жизнеспособности клеток *Porphyridium cruentum* от сроков хранения

Дата дегидрирования, годы	Срок хранения, мес.	Температура дегидратации, °С	Время дегидратации, ч	Остаточная влажность, %	Жизнеспособные клетки, %
2005	12	30	48	10,50	1
2005	12	60	24	12,45	1
2006	4	60	20	12,50	6
2006	4	30	36	12,50	8
2006	2	30	24	27,90	4

Таким образом, хранение микроводорослей в герметичной упаковке при 15–20 °С в темноте обеспечивает сохранение жизнеспособности 76 % клеток *Spirulina platensis* — в течение 6 лет, до 100 % клеток *Synechococcus elongatus* и цист *Dunaliella salina* — в течение 3 лет. Жизнеспособность микроводорослей в состоянии ангидробиоза зависит от остаточной влажности: для *Spirulina platensis* она находится в пределах 9–11 %, для *Synechococcus elongatus* — 8–11 %, для *Phaeodactylum tricornutum* — 12–14 %.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Табл. 8 Список штаммов микроводорослей из коллекции ИнБЮМ НАН Украины

Порядок Семейство	Вид	Штамм	Когда	и откуда получен / выделен	Среда
1	2	3	4	5	6
Bacillariophyta ¹ ; Bacillariophyceae ²					
Bacillariales Bacillariaceae	<i>Cylindrotheca closterium</i> (Ehrenberg) Lewin & Reimann	IBSS-39	2004	Альгобанк г. Каен, Франция (штамм RH01), Средиземное море	Гольдберга
	<i>Pseudo-nitzschia seriata</i> (Cleve) Peragallo	IBSS-40	2005	Чёрное море	Гольдберга
Naviculales Phaeodactylaceae	<i>Phaeodactylum tricornutum</i> Bohlin	IBSS-41	80-е гг. XX в.	Чёрное море	Гольдберга
Bacillariophyta; Coscinodiscophyceae					
Thalassiosirales Skeletonemaceae Thalassiosiraceae	<i>Skeletonema costatum</i> (Greville) Cleve	IBSS-53	2005	Чёрное море	Гольдберга
	<i>Thalassiosira weissflogii</i> (Grunow) Fryxell & Hasle	IBSS-54	1997	СЕМПАМА (ССНР 336 s/2) Бер-Меил, Франция 4	Гольдберга
Bacillariophyta; Coscinodiscophyceae; Biddulphiophycidae ³					
Hemiaulales Hemiaulaceae	<i>Cerataulina pelagica</i> (Cleve) Hendeby	IBSS-50	2005	Чёрное море	Гольдберга
Bacillariophyta; Coscinodiscophyceae; Chaetoceratophycidae					
Chaetocerotales Chaetocerotaceae	<i>Chaetoceros curvisetus</i> Cleve	IBSS-42	2005	Чёрное море	Гольдберга
	<i>C. peruvianus</i> Brightwell	IBSS-43	2005	Чёрное море	Гольдберга
	<i>C. socialis</i> (Schütt) Proshkina-Lavrenko	IBSS-44	2005	Чёрное море	Гольдберга
	<i>C. tenuissimus</i> Meunier	IBSS-46	2000	Лаб. патологии и генетики (Франция, Ла Трембланд)	Гольдберга
	<i>C. tenuissimus</i> Meunier	IBSS-47	2000	Лаб. патологии и генетики (Франция, Ла Трембланд)	Гольдберга
	<i>Chaetoceros</i> sp.	IBSS-45	2005	Чёрное море	Гольдберга
Bacillariophyta; Coscinodiscophyceae; Coscinodiscophycidae					
Coscinodiscales Coscinodiscaceae	<i>Coscinodiscus granii</i> Cough	IBSS-48	2005	Чёрное море	Гольдберга
	<i>Coscinodiscus janischii</i> Schmidt	IBSS-49	2004	Чёрное море	Гольдберга
Bacillariophyta; Coscinodiscophyceae; Lithodesmiophycidae					
Lithodesmiales Lithodesmiaceae	<i>Ditylum brightwellii</i> (West) Grunow	IBSS-51	2004	Чёрное море	Гольдберга

Продолж. табл. 8

1	2	3	4	5	6
Bacillariophyta; Coscinodiscophyceae; Rhizosoleniophycidae					
Rhizosoleniales Rhizosoleniaceae	<i>Proboscia alata</i> (Brightwell) Sundström	IBSS-52	2005	Чёрное море	Гольдберга
Chlorophyta; Chlorophyceae					
Chlorococcales Chlorococcaceae	<i>Chlorococcum granatum</i>	IBSS-11	2006	CALU-859 = CCAP-213 (Cambridge, England, 1985)	BBM
	<i>Pseudospongiococcum protococcoides</i> Gromov et Mamkaeva	IBSS-10	2006	CALU-221 (str. Gromov 1962/221)	BBM
	<i>Scotiellopsis rubescens</i> Vinatzer	IBSS-12	2006	IPPAS H-350	BBM
Coelastraceae	<i>Coelastrella vacuolata</i> (Shihira & Krauss) Hegewald & Hanagata	IBSS-21	2003	Институт ботаники (г. Киев, Украина)	Гольдберга
Dictyosphaeriaceae	<i>Botryococcus braunii</i> Kutzing	IBSS-76	2007	Институт гидробиологии Китайской АН, FACHB-759 (Ухань, Китай)	BBM
Oocystaceae	<i>Chlorella vulgaris</i> f. <i>suboblonga</i> Andreeva	IBSS-19	1995	Институт ботаники (г. Киев, Украина)	Гольдберга
	<i>C. zofingiensis</i> Donz	IBSS-20	2006	CALU-190 = Str Donz 1933 type culture Cambridge 211/14, Indiana 32	BBM
Scenedesmaceae	<i>Desmodesmus abundans</i> (Kirchner) Hegewald	IBSS-8	2003	Институт ботаники (г. Киев, Украина), IBASU-A	ОИМ
	<i>Scenedesmus quadricauda</i> (Turpin) Brebisson	IBSS-82	2007	IPSS S-313 = МБУ ЧСАН (Тржебонь, Чехия) = "Greinfswald/15" (Hiddensee, Germany)	BBM
	<i>Scenedesmus obliquus</i> (Turpin) Kruger	IBSS-9	2006	243CALU-13 = A-125 Coll. Pringsheim Praha	BBM
	<i>Scenedesmus obliquus</i> (Turpin) Kruger	IBSS-81	2007	Ин-т гидробиологии Китайской АН, FACHB-12 (Ухань, Китай)	BBM
Ulotrichales Ulotrichaceae	<i>Stichococcus bacillaris</i> Nägeli	IBSS-22	1989	АтлантНИРО (г. Калининград, Россия)	Гольдберга
Volvocales Dunaliellaceae	<i>Dunaliella salina</i> (Dunal) Teodoresco	IBSS-1	2001	солёные озера Сиваша (Крым, Украина)	Ben-Amotz

Продолж. табл. 8

1	2	3	4	5	6
	<i>D. salina</i> (Dunal) Teodoresco	IBSS-2	2005	= HPDP-11 Институт гидробиологии (г. Киев, Украина)	Ben-Amotz
	<i>D. salina</i> (Dunal) Teodoresco	IBSS-3	2005	= HPDP-12 Институт гидробиологии (г. Киев, Украина)	Ben-Amotz
	<i>D. tertiolecta</i> Butcher	IBSS-4	2003	Плимут, коллекция культур (Великобритания / PLY-83) Institute of Marine Sciences (Erdemli, Turkey)	Гольдберга
	<i>D. viridis</i> var. <i>palmelloides</i> Massjuk	IBSS-5	1990	ВНИРО (п. Б. Утриш, Россия)	Ben-Amotz
	<i>D. maritima</i> Massjuk	IBSS-6	1990	МГУ (Москва, Россия)	Гольдберга
	<i>Dunaliella</i> sp.	IBSS-77	2006	Оз. Марфовское (Керчь, Украина)	Ben-Amotz
	<i>Dunaliella</i> sp.	IBSS-78	2008	Оз. Кояшское, заповедник Опукский (Керченский п-ов, Украина)	Ben-Amotz
	<i>Dunaliella</i> sp.	IBSS-79	2006	солёное озеро, мыс Херсонес (г. Севастополь, Украина)	Ben-Amotz
	<i>Dunaliella</i> sp.	IBSS-86	2008	солёное озеро Сиваш (зап. берег, р-н Красноперекопска, Украина)	Ben-Amotz
Volvocales Haematococcaceae	<i>Haematococcus pluvialis</i> Flotow	IBSS-16	2002	LABIK 927-1 (1977 г.) = CALU-97	ОНМ
	<i>H. pluvialis</i> Flotow	IBSS-17	2004	IPPAS H-239	ОНМ
	<i>H. pluvialis</i> Flotow	IBSS-18	2003	в окрестностях г. Адлера	ОНМ
	<i>H. pluvialis</i> Flotow	IBSS-73	2007	Ин-т гидробиологии Китайской АН, FACHB-12 (Ухань, Китай)	ОНМ
	<i>H. pluvialis</i> Flotow	IBSS-74	2008	Центральный Кавказ, ущелье Безенги, Миссес-кош, лужа	ОНМ
	<i>H. pluvialis</i> Flotow	IBSS-75	2008	лужа в г. Севастополе	ОНМ
Chlamidomonadaceae	<i>Chlamidomonas reinhardtii</i> Dangeard	IBSS-83	2007	IPPAS D-292 (мутант) = CALU-449	BBM
	<i>C. reinhardtii</i> Dangeard	IBSS-84	2007	Ин-т гидробиологии Китайской АН, FACHB-479 (Ухань, Китай)	BBM

Продолж. табл. 8

1	2	3	4	5	6
Chlorophyta; Prasinophyceae					
Chlorodendrales Chlorodendraceae	<i>Tetraselmis suecica</i> (Kylin) Butcher	IBSS-24	1998	IFREMER (Брест, Франция)	Гольдберга
	<i>T. viridis</i> Rouchijajnen	IBSS-25	~ 1987 г.	Чёрное море	Гольдберга, Тренкеншу
	<i>Tetraselmis</i> sp.	IBSS-23	1989	Белое море	Гольдберга
Chlorophyta; Trebouxiophyceae					
Chlorellales Chlorellaceae	<i>Ankistrodesmus</i> sp.	IBSS-85	2007	Ин-т гидробиологии Китайской АН, FACHB-49 (Ухань, Китай)	ВВМ
Cryptophyta; Cryptophyceae					
Pyrenomonadales Pyrenomonadaceae	<i>Rhodomonas baltica</i> Karsten	IBSS-28	1997	IFREMER (Брест, Франция)	Гольдберга
	<i>R. salina</i> (Wislouch) Hill & Wetherbee	IBSS-29	1999	IFREMER (Брест, Франция)	Гольдберга
Cyanobacteria; Cyanophyceae; Oscillatoriophycideae					
Chroococcales Chroococcaceae	<i>Coccochloris</i> sp.	IBSS-38	1995	Средиземное море	Гольдберга
Oscillatoriales Oscillatoriaceae	<i>Oscillatoria amoena</i> (Kützting) Gomont	IBSS-7	2000	обнаружен при выращивании <i>Spirulina platensis</i>	Заррука
	<i>Arthrospira platensis</i> (Nordstedt) Gomont	IBSS-30	1996	реактивирован из таблеток, Индия	Заррука
	<i>A. platensis</i> (Nordstedt) Gomont	IBSS-31	1996	ЮгНИРО (Керчь, Украина)	Заррука
	<i>A. platensis</i> (Nordstedt) Gomont	IBSS-32	1996	МГУ (Сочи, Россия)	Заррука
	<i>A. platensis</i> (Nordstedt) Gomont	IBSS-33	2003	Sukurova University (Турция)	Заррука
Cyanobacteria; Cyanophyceae; Synechococcophycideae					
Synechococcales Synechococcaceae Synechococcoideae ⁴	<i>Synechococcus elongatus</i> Nägely	IBSS-80	2007	сопутствующий при выращивании спирулины в отделе БИФ ИнБЮМ	Гольдберга
	<i>Synechococcus</i> sp.	IBSS-34	1990	Лаб. морских исследований (Шотландия)	Гольдберга
	<i>Synechococcus</i> sp.	IBSS-35	1993	Атлантический океан (BS 9001)	Гольдберга
	<i>Synechococcus</i> sp.	IBSS-36	1990	Чёрное море (BS 8902)	Гольдберга
	<i>Synechococcus</i> sp.	IBSS-37	1990	Чёрное море (BS 9203)	Гольдберга

Продолж. табл. 8

1	2	3	4	5	6
Haptophyta; Pavlovophyceae; Pavlovophycidae					
Pavloales Pavlovaceae	<i>Pavlova lutheri</i> (Droop) Green	IBSS-26	> 20	Тихий океан	Гольдберга
	<i>P. salina</i> (Carter) Green	IBSS-27	> 20	Чёрное море	Гольдберга
Haptophyta; Prymnesiophyceae; Prymnesiophycidae					
Isochrysidales Gephyrocapsaceae	<i>Emiliana huxleyi</i> (Lohmann) Hay & Mohler	IBSS-67	1987	Чёрное море	Гольдберга
	<i>Isochrysis galbana</i> Parke	IBSS-68	1997	IFREMER (Брест, Франция)	Гольдберга
Heterocontophyta; Eustigmatophyceae					
Eustigmatales Monodopsidaceae	<i>Nannochloropsis salina</i> Hibberd	IBSS-13	2006	“GroTech Aquarientechnik GmbH” (Краснодар, Россия)	F/2
	<i>Nannochloropsis</i> sp.	IBSS-14	2006	Краснодар, Россия	F/2
Ochromytha; Raphidophyceae					
Chattonelales Chattonellaceae	<i>Olisthodiscus luteus</i> Carter	IBSS-15	80-е гг. XX века	солёные болота Дальнего Востока (Россия)	Гольдберга
Pyrrophytophyta; Dynophyceae					
Gymnodiniales Gymnodiniaceae	<i>Akashiwo sanguinea</i> (Hirasaka) Hansen & Moestrup	IBSS-56	2004	Чёрное море	Гольдберга
	<i>Gymnodinium variabile</i> Herdman	IBSS-57	2004	Чёрное море	Гольдберга
	<i>Gyrodinium fissum</i> (Levander) Kofoid & Swezy	IBSS-58	2004	Чёрное море	Гольдберга
Peridinales Peridiniaceae	<i>Glenodinium foliaceum</i> Stein	IBSS-55	2004	Чёрное море	Гольдберга
Pronoctilucaceae Ceratiaceae	<i>Oxyrrhis marina</i> Dujardin	IBSS-59	2003	Чёрное море	Гольдберга
	<i>Ceratium tripos</i> (Müller) Nitzsch	IBSS-72	2006	Чёрное море	Гольдберга
Pyrrophytophyta; Dynophyceae					
Peridinales Heterocapsaceae	<i>Heterocapsa triquetra</i> (Ehrenberg) Stein	IBSS-60	1988	Чёрное море	Гольдберга
	<i>H. triquetra</i> (Ehrenberg) Stein	IBSS-61	2004	Чёрное море	Гольдберга
Prorocentrales Prorocentraceae	<i>Prorocentrum pusillum</i> (Schiller) Dodge & Bibby	IBSS-62	1989	АтлантНИРО (Россия)	Гольдберга
	<i>P. cordatum</i> (Ostenfeld) Dodge	IBSS-63	1990	Чёрное море	Гольдберга
	<i>P. cordatum</i> (Ostenfeld) Dodge	IBSS-64	2004	Чёрное море	Гольдберга

Продолж. табл. 8

1	2	3	4	5	6
	<i>P. micans</i> Ehrenberg	IBSS-65	1989	Чёрное море	Гольдберга
	<i>P. micans</i> Ehrenberg	IBSS-66	2004	Чёрное море	Гольдберга
Pyrophytophyta; Dynophyceae					
Peridinales Heterocapsaceae	<i>Heterocapsa triquetra</i> (Ehrenberg) Stein	IBSS-60	1988	Чёрное море	Гольдберга
	<i>H. triquetra</i> (Ehrenberg) Stein	IBSS-61	2004	Чёрное море	Гольдберга
Prorocentrales Prorocentraceae	<i>Prorocentrum pusillum</i> (Schiller) Dodge & Bibby	IBSS-62	1989	АтлантНИРО (Россия)	Гольдберга
	<i>P. cordatum</i> (Ostenfeld) Dodge	IBSS-63	1990	Чёрное море	Гольдберга
	<i>P. cordatum</i> (Ostenfeld) Dodge	IBSS-64	2004	Чёрное море	Гольдберга
	<i>P. micans</i> Ehrenberg	IBSS-65	1989	Чёрное море	Гольдберга
	<i>P. micans</i> Ehrenberg	IBSS-66	2004	Чёрное море	Гольдберга
Rhodophyta; Rhodophytina ⁵ ; Rhodophyceae					
Porphyridiales Porphyridiaceae	<i>Porphyridium cristum</i> Nägeli	IBSS-69	80-е гг.	БНИИ (С.-Петербург, Россия)	Гольдберга
	<i>P. purpureum</i> (Bory) Drew & Ross	IBSS-70	1979	БНИИ (С.-Петербург, Россия)	Гольдберга
	<i>Rhodorus marinus</i>	IBSS-71	2004	Альгобанк г. Каен, Франция (штамм RH01), Средиземное море	Гольдберга

Условные обозначения: ¹ — тип; ² — класс; ³ — подкласс; ⁴ — подсемейство; ⁵ — подтип.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Абдуллаев А. А., Семененко В. Е. Интенсивная культура *Dunaliella salina* Teod. и некоторые ее физиологические характеристики // Физиология растений. – 1974. – 21, вып. 6. – С. 1145–1153.
- Абдуллаев А. А., Семененко В. Е. Изучение дезинтеграции клеток *Dunaliella salina* Teod. в результате осмотического шока / Эколого-флористическое изучение водорослей и грибов. – Ташкент, 1978. – С. 16.
- Айздайчер Н. А. Жизнеспособность морских микроводорослей в зависимости от условий хранения: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Владивосток: Ин-т биол. моря ДВО АН СССР, 1988. – 19 с.
- Акимов А. И., Стельмах Л. В., Чурилова Т. Я. и др. Адаптация морского фитопланктона к свету // Океанология. – 1992. – 32, № 1. – С. 84–91.
- Алеев М. Ю. Движение и активный обмен у жгутиковых водорослей: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Севастополь, 1992. – 28 с.
- Алов И. А., Брауде А. И., Аспиз М. Е. Основы функциональной морфологии клетки. – М.: Медицина, 1969. – 344 с.
- Антонов В. Ф. Мембранный транспорт // СОЖ. – 1997. – № 6. – С. 14–20.
- Антонов В. Ф. Липидные поры: стабильность и проницаемость мембран // СОЖ. – 1998. – № 10. – С. 10–17.
- Басова М. М. Жирнокислотный состав липидов некоторых видов микроводорослей // Альгология. – 2005. – 15, № 4. – С. 415–428.
- Бекер М. Е. Обезвоживание микробной биомассы и экстрацеллюлярных метаболитов. – Рига: Зинатне, 1967. – С. 74–77.
- Бекер М. Е., Дамберг Б. Э., Рапопорт А. И. Анабиоз микроорганизмов. – Рига: Зинатне, 1981. – 252 с.
- Бекер М. Е., Лиепиньш Г. К., Кудрявцев В. И. Лиофилизация бактерий / Методы хранения коллекций культур. – М.: Наука, 1967. – С. 119–135.
- Бекер М. Е., Лиепиньш Г. К., Райпулис Е. П. Живая клетка и ее жизнедеятельность // Биотехнология. – М.: ВО «Агропромиздат», 1990. – С. 7–41.
- Белоус А. М., Жегунов Г. Ф. Холодный анабиоз. Роль биологических мембран / Под ред. Бекера М. Е. Торможение жизнедеятельности клеток. – Рига: Зинатне, 1987. – С. 128–137.
- Берсенева Г. П. Функциональная адаптация фотосинтетической системы морских планктонных водорослей к условиям освещения. – Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Севастополь, 1978. – 24 с.
- Боровков А. Б. Зеленая микроводоросль *Dunaliella salina* Teod. (обзор) // Экология моря. – 2005. – Вып. 67. – С. 5–17.
- Брянцева Ю. В., Дробецкая И. В., Харчук И. А. Характеристики цианобактерии *Spirulina (Arthrospira) platensis* // Экология моря. – 2005. – Вып. 70. – С. 24–27.
- Брянцева Ю. В., Сиренко Л. А. Макет паспорта штамма морских микроводорослей на примере *Dunaliella salina* (Dunal) Teod. // Экология моря. – 2005. – Вып. 67. – С. 27–31.
- Вассер С. П., Кондратьева Н. В., Масюк Н. П. и др. Водоросли. Справочник. – К.: Наук. думка, 1989. – С. 303–339.
- Васьковский В. Е. Липиды // СОЖ. – 1997. – № 3. – С. 32–37.
- Владимиров Ю. А. Биологические мембраны и незапрограммированная смерть клетки // СОЖ. – 2000. – № 9. – С. 2–9.
- Воронова О. К. Методика определения сухой биомассы микроводорослей в условиях интенсивного культивирования // Альгология. – 1994. – 4, № 4. – С. 59–62.
- Гапочка Л. Д. Об адаптации водорослей. – М.: Изд. Моск. Унив., 1981. – С. 80.
- Голдовский А. М. Основы учения о состоянии организмов. – Л.: Наука, 1977. – С. 10–70.
- Голдовский А. М. Анабиоз. – Л.: Наука, 1981. – С. 28–29.
- Громов Б. В. Коллекция культур водорослей биологического института Ленинградского университета // Тр. Петергоф. Биол. ин-та ЛГУ. – 1965. – 19. – С. 125–130.

- Громов Б. В., Титова Н. Н. Коллекция культур водорослей лаборатории микробиологии Биологического института Ленинградского ун-та / Культивирование коллекционных штаммов водорослей. – Л., 1983. – С. 3–57.
- Гулин С. Б. Влияние аммонийного азота на скорость роста культуры *Ditylum brightwellii* West. (Bacillariophyta) в окисленной водной среде из восстановительной зоны Чёрного моря // Альгология. – 1992. – 2, № 3. – С. 33–36.
- Гусев М. В. Сравнительная физиология синезелёных водорослей // Успехи микробиологии. – 1966. – № 3. – С. 74–103.
- Депонування та зберігання інноваційних мікроорганізмів / Методичні рекомендації. – Київ: Знання України, 2004. – 110 с.
- Еремеев В. Н., Тренкеншу Р. П., Токарев Ю. Н. Морские микроводоросли: проблемы сохранения биоразнообразия и развития биотехнологического потенциала Украины. – Севастополь: ОЦ НАНУ, 2002. – 14 с.
- Зикманис П. Б. Системный подход в исследовании анабиоза / Под ред. М. Е. Бекера. Торможение жизнедеятельности клеток – Рига: Зинатне, 1987. – С. 180–189.
- Инструкция по массовому разведению морских одноклеточных водорослей и коловраток. – М.: ВНИРО, 1986. – 11 с.
- Кабанова Ю. Г. Органический фосфор как источник питания фитопланктона: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – М., 1958. – 24 с.
- Каталог культур микроводорослей в коллекциях СССР. – М.: ИФР РАН, 1991. – 226 с.
- Кондратьева Н. В. Строение клеточных покровов Суанорphyta (Обзор литературных данных) // Альгология. – 1993. – 3, № 3. – С. 96–109.
- Кондратьева Н. В. Флора водорослей континентальных водоемов Украины. Прокариотические водоросли (Procauorhycobionta). Вып. 1. Общая характеристика. Часть 2. Экология, значение, вопросы систематики. – Киев, 2001. – 342 с.
- Кондратьева Т. М. Определение суточной продукции фитопланктона в Севастопольской бухте / Первичная продукция морей и внутренних вод. – Минск: Изд-во Мин-ва высшего и среднего образования БССР, 1961. – С. 77–82.
- Коновалова Г. В. «Красные приливы» в морях (некоторые итоги изучения) // Альгология. – 1992. – 2, № 3. – С. 18–25.
- Кузьмина Р. И. Исследование анабиоза у водорослей // Альгология. – 1992. – 3, № 4. – С. 15–21.
- Ладыгина Л. В. Культивирование микроводорослей в питомнике – корма для производителей и личинок устриц // Вестн. Житомир. пед. унив-та. – 2002. – 10. – С. 70–71.
- Ладыгина Л. В. Интенсивность роста и биохимический состав микроводоросли *Dunaliella viridis* Teod. в зависимости от условий культивирования // Экология моря. – 2005. – Вып. 67. – С. 56–60.
- Ладыгина Л. В. Биохимическая характеристика микроводорослей – кормовых объектов двустворчатых моллюсков // Рыбное хоз-во Украины. – 2005. – № 7. – С. 97–100.
- Лазоренко Г. Е., Гулин С. Б. Влияние водной среды из восстановительной зоны Черного моря на кинетику фототрофного обмена у планктонной диатомовой водоросли (Bacillariophyta) *Ditylum brightwellii* (West) // Докл. АН УССР. – 1987. – Сер. Б, № 11. – С. 76–78.
- Лазоренко Г. Е., Поликарпов Г. Г., Скотникова О. Г. и др. Биогенные свойства глубинных вод Черного моря для некоторых массовых видов планктонных водорослей / Молисмология Черного моря. – К.: Наук. думка, 1992. – С. 37–50.
- Ланская Л. А. Суточный ход деления клеток некоторых морских планктонных водорослей Черного моря в культурах / Биология и распределение планктона южных морей. – М.: Наука, 1967. – С. 16–21.
- Ланская Л. А. Культивирование водорослей / Экологическая физиология морских планктонных водорослей. – Киев: Наук. думка, 1971. – С. 5–21.
- Масюк Н. П. Морфология, систематика, экология, географическое распространение рода *Dunaliella* Teod. и перспективы его практического использования. – Киев: Наук. думка, 1973. – 244 с.

- Мейсель М. Н., Медведева Г. А., Алексеева В. М. О выявлении живых, повреждённых и мёртвых микроорганизмов // Микробиология. – 1961. – 30, вып. 5. – С. 855–862.
- Молисмологическое состояние Черного моря и возможности его кондиционирования. Динамика вод и продуктивность планктона Черного моря. – М.: АН СССР, 1988. – С. 382–420.
- Молисмологическое состояние моря / Под ред. Кеонджяна В. П., Кудина А. М., Терехина Ю. В. Практическая экология морских регионов: Черное море. – К.: Наук. думка, 1990. – С. 63–86.
- Пахомова М. В. Биохимия сине-зелёных водорослей // Докл. АН СССР. – 1969. – № 2. – С. 66–87.
- Поликарпов Г. Г., Веселова Т. В., Лазоренко Г. Е. и др. Об отсутствии токсичности черноморской воды после удаления сероводорода // Вестник АН УССР. – 1986б. – № 2. – С. 41–45.
- Поликарпов Г. Г., Егоров В. Н., Кулебакина Л. Г. и др. Исследования в области радиационной и химической биологии в СБС АН СССР – ИнБЮМ НАНУ (1956–1994) / Морские биологические исследования. 100-летию юбилею со дня рождения В. А. Водяницкого посвящается. – Севастополь: НАН Украины, ИнБЮМ им. А. О. Ковалевского, 1994. – С. 199–201.
- Поликарпов Г. Г., Лазоренко Г. Е. Экспериментальное изучение способности диатомовых и динофлагеллят развиваться в природно-эвтрофированной воде из восстановительной зоны Черного моря // Охрана окруж. среды морей и устьев рек: Тез. докл. Всесоюз. совещ., Владивосток, 1986. – 2. – С. 36.
- Поликарпов Г. Г., Лазоренко Г. Е., Гулин М. Б. и др. Сравнительное изучение биогенных свойств глубинных вод Черного моря, Балтийского моря (Готландской котловины) и Бискайского залива // Докл. АН УССР. – 1993. – № 6. – С. 167–170.
- Поликарпов Г. Г., Лазоренко Г. Е., Ланская Л. А. Реакция планктонных водорослей (Bacillariophyta и Rhodophyta) на водную среду из восстановительной зоны Черного моря // Докл. АН УССР. – 1986а. – Сер. Б, № 8. – С. 73–76.
- Поликарпов Г. Г., Лазоренко Г. Е., Терещенко Н. Н. Изучение влияния глубинной воды Черного моря на жизнедеятельность водорослей // Актуальные проблемы современной альгологии: Тез. докл. I Всесоюз. конф. сентябрь 1987, Черкассы. – К.: Наук. думка, 1987а. – С. 134.
- Поликарпов Г. Г., Лазоренко Г. Е., Терещенко Н. Н. Биогенные свойства глубинной воды Черного моря для морских водорослей // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. – 2004. – Вып. 10. – С. 165–177.
- Поликарпов Г. Г., Лазоренко Г. Е., Терещенко Н. Н. и др. Ксенобиотические и биогенные свойства водной среды восстановительной зоны Черного моря для морских водорослей // Докл. АН УССР. – 1986в. – Сер. Б, № 4. – С. 76–79.
- Поликарпов Г. Г., Лазоренко Г. Е., Цыцугина В. Г. и др. Исследование биологической роли окисленной водной среды восстановительной зоны Черного моря // Совершенств. управл. развитием рекреат. систем: Сб. МГИ АН УССР, 23–25 октября 1986, Севастополь. – Люберцы, 1987б. – Ч. 3. – С. 608–623. – Деп. ВИНТИ № 5807-В87.
- Поликарпов Г. Г., Лазоренко Г. Е., Цыцугина В. Г. и др. Качество глубинных вод Черного моря // V Всесоюз. конф. по водной токсикологии. – М., 1988. – С. 64–65.
- Поликарпов Г. Г., Терещенко Н. Н., Лазоренко Г. Е. Биогенные свойства глубинной воды восстановительной зоны Черного моря // Фундаментальные исследования важнейших проблем естественных наук на основе интеграционных процессов в образовании и науке: Тез. докл. Межд. науч. конф., 19–24 августа 2006 г., Севастополь. – 2006. – С. 139.
- Поликарпов Г. Г., Цыцугина В. Г., Тимощук В. И. и др. Токсичность сероводорода черноморской глубинной воды для бентосных амфипод *Gammarus olivii* // Докл. АН УССР. – 1985. – Сер. Б, № 8. – С. 71–73.

- Поликарпов И. Г., Сабурова М. А., Манжос Л. А. и др. Биологическое разнообразие микропланктона прибрежной зоны Черного моря в районе Севастополя (2001–2003 гг.) / Под ред. В. Н. Еремеева, А. В. Гаевской. Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 16–42.
- Прошкина-Лавренко А. И. Диатомовые водоросли планктона Черного моря. – Л. – М.: АН СССР, 1955. – 223 с.
- Прошкина-Лавренко А. И., Макарова И. В. Водоросли планктона Каспийского моря. – Л.: Наука, 1968. – 295 с.
- Рапопорт А. И., Мейсель М. Н. О люминесцентно-микроскопическом определении выживаемости дрожжевых организмов после обезвоживания // Микробиология. – 1985. – 54, 1. – С. 66–68.
- Романенко В. Д., Крот Ю. Г., Сиренко Л. А и др. Биотехнология культивирования гидробионтов. – Киев: Ин-т гидробиол. НАН Украины, 1999. – 27 с.
- Руководство по методам химического анализа морских вод / Под ред. С. Г. Орадовского. – Л.: Гидрометеоиздат, 1977. – 208 с.
- Рябушко Л. И. Атлас токсичных микроводорослей Черного и Азовского морей. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – 142 с.
- Сиренко Л. А., Рыбак Н. В., Паршикова Т. В. и др. Коллекция живых культур микроскопических водорослей (акроним коллекции – HPDP). – Киев: Фитосоцицентр, 2005. – 26 с.
- Скопинцев Б. А. Формирование современного состава вод Черного моря. – Л.: Гидрометеоиздат, 1975. – 336 с.
- Сорокин Ю. И., Суханова И. Н., Коновалова Г. В. и др. Первичная продукция и фитопланктон района экваториальной дивергенции в восточной части Тихого океана // Тр. ИО АН СССР. – 1975. – 102. – С. 108–122.
- Стельмах Л. В. Суточные ритмы фотосинтеза морских планктонных водорослей: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Севастополь, 1985. – 24 с.
- Стельмах Л. В., Бабич И. И. Сезонные изменения отношения органического углерода к хлорофиллу “а” в фитопланктоне прибрежных вод Черного моря в районе Севастополя // Океанология. – 2003. – 43, № 6. – С. 875–884.
- Стельмах Л. В., Губанов В. И., Бабич И. И. Сезонные изменения скорости роста и лимитирование фитопланктона питательными веществами в прибрежных водах Черного моря в районе Севастополя // Мор. экол. журн. – 2004. – 3, № 4. – С. 55–74.
- Стриж И. Г., Попова Л. Г., Балнокин Ю. В. Изучение Na^+ -Транспортирующей АТФазы плазматической мембраны микроводоросли *Tetraselmis (Platymonas) viridis* // Вестник Башкир-го ун-та. – 2001. – № 2 (II). – С. 120–122.
- Терещенко Н. Н. Использование зеленых многоклеточных водорослей для биоиндикации глубинных вод Черного моря // Охрана окруж. среды морей и устьев рек: Тез. докл. Всесоюз. совещ., Владивосток, 1986. – 1986а. – 2. – С. 38–39.
- Терещенко Н. Н. Экспериментальное изучение дезэтрофирующей функции черноморской водоросли *Ulva rigida* Ag. в отношении фосфат ионов: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Севастополь, 1986б. – 28 с.
- Терещенко Н. Н. Изучение фосфорного обмела мезосапробных макроводорослей в глубинной черноморской воде // Всесоюз. конф. по морской биологии: Тез. докл., Севастополь. – 1988. – Ч. 2. – С. 189–190.
- Терещенко Н. Н., Егоров В. Н. Кинетические закономерности поглощения и выведения фосфора черноморской зеленой водорослью *Ulva rigida* Ag. // Докл. АН УССР. – 1985. – Сер. Б, № 1. – С. 79–82.
- Тренкеншу Р. П. Простейшие модели роста микроводорослей 1. Периодическая культура // Экология моря. – 2005. – Вып. 67. – С. 89–97.
- Тренкеншу Р. П., Гейнрих И. А. Морские микроводоросли – источник резиноидов // Экология моря. – 2000. – Вып. 50. – С. 75–77.

- Уланова А. Ю. Фотосинтетическая активность, динамика численности и взаимодействие морских планктонных водорослей при ассимиляции органического азота: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 2005 – 18 с.
- Ушатинская Р. С. Скрытая жизнь и анабиоз. – М.: Наука, 1990. – С. 119–134.
- Финенко З. З. Эколого-физиологические основы первичной продукции в море: автореф. дисс. ... докт. биол. наук. – Севастополь, 1976. – 46 с.
- Финенко З. З., Ланская Л. А. Рост и скорость деления водорослей в лимитированных объемах воды / Экологическая физиология морских планктонных водорослей. – Киев: Наук. думка, 1971. – С. 22–50.
- Харчук И. А. Разработка метода реактивации микроводорослей из ангидробиоза // Понт Эвксинский III: Тез. конф. молодых учёных по проблемам Чёрного и Азовского морей (27–30 мая). – Севастополь, 2003а. – С. 77–78.
- Харчук И. А. Способ реактивации цианобактерий *Spirulina platensis* (Nordst) из ангидробиоза // Экология моря. – 2003б. – Вып. 64. – С. 86–89.
- Чиркова Т. В. Клеточные мембраны и устойчивость растений к стрессовым воздействиям // СОЖ. – 1997. – № 9. – С. 12–17.
- Чурилова Т. Я. Адаптация морских планктонных водорослей к низким интенсивностям света: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Севастополь, 1992. – 24 с.
- Экологическая физиология морских планктонных водорослей (в условиях культур) / Под ред. К. М. Хайлова. – Киев.: Наук. думка, 1971. – 207 с.
- Явшкина Л. В., Белявская В. Б. Влияние динамики вод на вертикальное распределение неорганических форм азота в прибрежных водах НРБ // Труды ГОИН. – 1988. – Вып. 189. – С. 189–195.
- Algal culturing techniques / Ed. Andersen R. A. – ELSEVIER Acad. Press, 2005. – 578 p.
- Allen E. J., Nelson E. W. On the artificial culture of marine plankton organisms // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. – 1910. – 8. – P. 421–474.
- Azan F., Chisholm S. W. Silicic acid uptake and incorporation by natural marine phytoplankton populations // Limnol. Oceanogr. – 1976. – 21. – P. 427–435.
- Balnokin Yu. V., Popova L. G., Pagis L. Y. et al. The Na⁺-translocating ATPase in the plasma membrane of marine microalga *Tetraselmis viridis* catalyze Na⁺/H⁺ exchange // Planta. – 2004. – 219, no. 2. – P. 332–337.
- Blanco J., Moroño A., Fernández M. L. Toxic episodes in shellfish, produced by lipophilic phycotoxins: An overview. – Revista Galega de Recursos Mariños. Monog. 1. – Xunta de Galicia, 2005. – 70 p.
- Brzezinski M. A. The Si:C:N ratio of marine diatoms: interspecific variability and the effect of some environmental variables // J. Phycol. – 1985. – 21. – P. 347–357.
- Burkholder J. M. Implications of harmful microalgae and heterotrophic dinoflagellates in management of sustainable marine fisheries // Ecol. Appl. – 1998. – 8. – P. 37–62.
- Cañavate J. P., Lubian L. M. Relationship between cooling rates, cryoprotectant concentrations and salinities in the cryopreservation of marine microalgae. // Mar. Biol. – 1995. – 124, № 2. – P. 325–334.
- Carlucci A. F., Bowes P. M. Vitamin B₁₂, thiamine and biotin contents of marine phytoplankton // J. Phycol. – 1972. – 8. – P. 133–137.
- Cavalier-Smith T. Only six kingdom of life // Proc. R. Soc. Lond. – 2004. – B 271. – P. 1251–1262.
- Chen Y. C. Immobilized microalgae *Scenedesmus quadricauda* (Chlorophyta, Chlorococcales) for long-term storage and for application for water quality control in fish culture // Aquaculture. – 2001. – 195, № 1–2. – P. 71–80.
- Chen Y. C. (2003) Immobilized *Isochrysis galbana* (Haptophyta) for long-term storage and applications for feed and water quality control in clam (*Meretrix lusoria*) cultures // J. Appl. Phycol. – 2003. – 15, № 5. – P. 439–444.
- Ciferri O. Spirulina, the edible microorganism // Microbiol. Rev. – 1983. – 47, no. 4. – P. 551–578.
- Coale K. H., Johnston K. S., Fitzwater S. E. et al. A massive phytoplankton bloom induced

- by an ecosystem-scale iron fertilization experiment in the equatorial Pacific Ocean // *Nature*. – 1996. – **383**. – P. 495–501.
- Crutchfield A. L. M., Brand J. J. Cryopreservation of *Clamydomonas reinharbtii* // *J. Phycol.* – 1999. – **3**. – P. 43–52.
- Day J. G., Watanable M. M, Morris G. H., Fleck R. A., McLellan M. R. Long-term viability of preserved eukaryotic alga. // *J. Appl. Phycol.* – 1997. – **9**, № 2. – P. 121–127.
- Dugdale R. C., Goering J. J. Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity // *Limnology and Oceanology*. – 1967. – № 23. – P. 196–206.
- Durand-Chastel H. Production of *Spirulina* biomass rich in gamma-linolenic acid and sulfolipids // *Bull. de l'Institut oceanograph. Monako*. – 1999. – **19**. – P. 541–546.
- Dyrssen D. Some calculations in Black Sea // *Chemica Scripta*. – 1985. – **25**, № 3. – P. 199–205.
- Fabregas J., Garcia D., Morales E. et al. Reneval rate of semicontinuous culture of the microalga *Porphyridium cruentum* modifies phycoerythrin, exopolysaccharoide and fatty acid productivity // *J. Ferment. Bioengin.* – 1998. – **86**, № 5. – P. 463–467.
- Faust M. A., Gullledge R. A. Identifying harmful marine dinoflagellates // *Contrib. USN Herbarium*. – **42**. – Washington, 2002. – P. 1–144.
- Franck V. M., Bruland K. W., Hutchins D. A. et al. Iron and zinc effects on silicic acid and nitrate uptake kinetics in three high-nutrient, low-chlorophyll (HNLC) regions // *Mar. Ecol.* – 2003. – **252**. – P. 15–33.
- Fukuyo Y., Takano H., Chihara M. et al. Red tide organisms in Japan / An illustrated taxonomic guide. – Tokyo: Uchido Rokakuho Co. Ltd., 1990. – 430 p.
- Golueke C. G., Oswald W. I. The mass culture of *Porphyridium cruentum* // *Appl. Microbiol.* – 1962. – **10**, № 2. – P. 102–107.
- Graham L. E., Wilcox L. W. *Algae*. – Prentice Hall, New Jersey, 2000. – 700 p.
- Grant B. R., Madqwick J., Dal Pont G. Growth of *Cylindrotheca closterium* var *californica* (Mereschk) Reimann and Lewin on nitrate, ammonia and urea // *Austr. J. Mar. Freshw. Res.* – 1967. – **18**. – P. 129–136.
- Guillard R. R. L., Ryther J. H. Studies of marine planktonic diatoms. I. *Cyclotella nana* Hustedt and *Detonula confervacea* Cleve. // *Can. J. Microbiol.* – 1962. – **8**. – P. 229–239.
- Hallegraeff G. M., Anderson D. M., Cembella A. D. *Manual on harmful marine microalgae*. – Paris: UNESCO Publ., 2003. – 793 p.
- Ho T. Y., Quigg A., Finkel Z. V. et al. The elemental composition of some marine phytoplankton // *J. Phycol.* – 2003. – **39**. – P. 1145–1159.
- Horstman D. A. Reported red-water outbreaks and their effects on fauna of the west and south coasts of South Africa, 1959–1980 // *Fish. Bull. South Afr.* – 1981. – **15**. – P. 71–88.
- Hutchins D. A., Di Tullio G. R., Bruland K. W. An iron limitation mosaic in the California upwelling regime // *Limnol. Oceanogr.* – 1998. – **43**. – P. 1037–1054.
- Identifying Marine Phytoplankton / Ed. C. R. Tomas. – S. Diego etc.: Acad. Press., 1997. – 858 p.
- Lazorenko G. E. The Ecotoxicological Investigation of the Black Sea Deep Water for Plankton Algae // *Intern. Confer. on Ecotoxicology & Environment Safety SECOTOX 98*, 19–21 Oct. 1998, Antaliya, Turkey. – 1998. – P. 186.
- Lee J. S., Igarashi T., Fraga S. et al. Determination of diarrhetic shellfish toxins in various dinoflagellate species // *J. Appl. Phycol.* – 1989. – **1**. – P. 147–152.
- Mann D. G., Van Den Hoek C., Jahns H. M. *Algae: An introduction to phycology*. – Cambridge Univ. Press, 1996. – 623 p.
- Marsalek B., Rojickova-Padrtova R. Long-term maintenance of alga strains for use in biomassays and biotechnology // *Arch. Hydrobiol. Suppl. Algol. Stud.* – 1988. – **124**. – P. 121–136.
- Martin J. H., Fitzwater S. E. Iron deficiency limits phytoplankton growth in the Northeast Pasic subarctic // *Nature*. – **333**. – P. 341–343.
- Mclachlan J. *Growth media-marine / Handbook of phycological methods: culture methods and growth measurements*. – Cambridge Univ. Press, 1973. – P. 25–51.
- Meyer M. A. Cryopreservation of a marine diatom // *DISS. – ABST. – INT. – PT. – B – SCI. – ENG.* – 1986. – **47**, № 1. – P. 125.

- Ohta S., Maul S., Sinskey A. I. et al. Characterization of a heat-shock process for reduction of the nucleic acid content of *Candida utilis* // Appl. Microbiol. – 1972. – **22**, № 3. – P. 415–421.
- Parsons T. R., Takahashi M., Hargrave B. Biological oceanographic processes. – New York: Pergamon Press, 1984. – 342 p.
- Pinto J. S., Silva E. S. The toxicity of *Cardium edule* L. its possible relation to the dinoflagellate *Prorocentrum micans* Her. // Notas East. Inst. Biol. Mar. – 1956. – **12**. – P. 1–20.
- Polikarpov G. G., Lazorenko G. E., Tereshchenko N. N. Biogenic properties of deep waters from the Black Sea reduction (hydrogen sulphide) zone for marine algae // J. Black Sea / Mediterranean Environment. – 2006. – **12**. – P. 129–153.
- Poncet J.-M., Véron B. Cryopreservation of the unicellular marine alga, *Nannochloropsis oculata* // Biotechnology Letters. – 2003. – **25**, № 23. – P. 2017–2022.
- Potts M. Desiccation tolerance of prokaryotes // Microbiol. Rev. – 1994. – **58**, № 4. – P. 755–805.
- Price N. M., Harrison P., Landry M. R. et al. Toxic effects of latex and tygon tubing on marine phytoplankton, zooplankton and bacteria // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1986. – **34**. – P. 41–49.
- Price L. L., Yin K., Harrison P. Influence of continuous light and L:D cycles on the growth and chemical composition of Prymnesiophyceae including coccolithophores // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 1998. – **223**. – P. 223–234.
- Provasoli L., McLaughlin J. J. A., Droop M. R. The development of artificial media for marine algae // Archiv für Mikrobiologie. – 1957. – **25**. – P. 392–428.
- Provasoli L., Carlucci A. F. (1974) Vitamins and growth regulators / Algal physiology and biochemistry. – Blackwell Scientific. – P. 741–787.
- Renaud S. M., Parry D. L., Thih Luong Van. Microalgae for use in tropical aquaculture. I: Gross chemical and fatty acid composition of twelve species of microalgae from the Northern Territory, Australia // J. Appl. Phycol. – 1994. – **6**, № 3. – P. 337–345.
- Richmond A. Microalgae of economic potential – Handbook of microalgal mass culture / Ed. Richmond A. – Boca Raton: CRC Press, 1986. – P. 199–244.
- Round F. E., Crawford R. M., Mann D. G. The Diatoms. Biology & morphology of the genera. – Cambridge Univ. Press, 1990. – 747 p.
- Saito M. A., Moffett J. W., Chisholm S. W. et al. Cobalt limitation and uptake in *Prochlorococcus* // Limnol. Oceanogr. – 2002. – **47**. – P. 1629–1636.
- Smayda T. J. Harmful algal blooms: Their ecophysiology and general relevance to phytoplankton blooms in the sea // Limnol. Oceanogr. – 1997. – **42**. – P. 1137–1153.
- Sunda W. G., Huntsman S. A. Cobalt and zinc interreplacement in marine phytoplankton: Biological and geochemical implication // Limnol. Oceanogr. – 1995. – **40**. – P. 1404–1417.
- Surek B. Meeting rep: Intern. Symp. on the Cryopreservation of Algae. Austin, Texas, USA, Apr. 16–17, 1988 // Protist. – 1998. – **149**, № 3. – P. 201–205.
- Suresh C. Singh, Rajeshwar P. Sinha, Donat-P. Hader. Role of Lipids and Fatty Acids in Stress Tolerance in Cyanobacteria // Acta Protozool. – 2002. – **41**. – P. 297–308.
- Swift D. G., Guilford R. R. L. Unexpected response to vitamin B₁₂ of dominant centric diatoms from the spring bloom in the gulf of Maine (Northeast Atlantic ocean) // J. Phycol. – 1978. – **14**. – P. 377–386.
- Tomasseli L. Morphology, Ultrastructure and Taxonomy of *Arthrospira (Spirulina) maxima* and *Arthrospira (Spirulina) platensis* / Ed. Vonshak A. *Spirulina platensis (Arthrospira)*: Physiology, Cell-biology and Biotechnology. – London: Taylor & Francis, 1997. – P. 1–15.
- Tornabene T. G., Bourne T. F., Rziuddin S. et al. Lipid and lipopolysaccharide constituents of cyanobacterium *Spirulina platensis* (Cyanophyceae, Nostocales) // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 1985. – **22**. – P. 121–125.
- Vershinin A., Kamnev A. Harmful algae in Russian coastal waters / Harmful algal blooms 2000. – UNESCO Press, 2001. – P. 134–137.
- Zvi Cohen The chemicals of *Spirulina* // *Spirulina platensis (Arthrospira)* Physiology, cell-biology and biotechnology. – Taylor & Francis Ltd., 1997. – P. 175–204.

ЧАСТЬ III ХАРАКТЕРИСТИКИ КУЛЬТУР МИКРОВОДОРОСЛЕЙ

ГЛАВА 10 МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ МИКРОВОДОРОСЛЕЙ

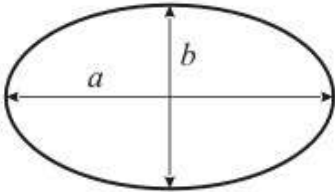
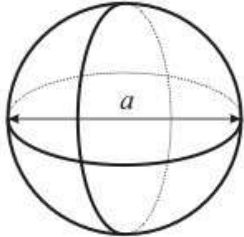
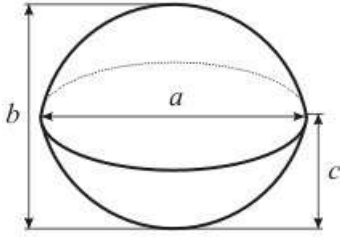
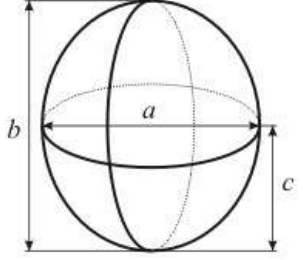
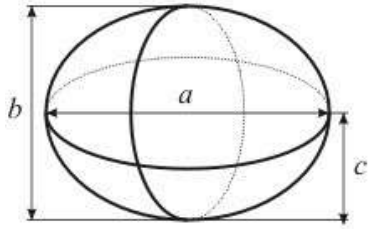
10.1 Формулы для вычисления объёмов и поверхностей микроводорослей, находящихся в коллекции ИнБЮМ

Для описания состояния сообществ микроводорослей наиболее часто используют такие структурные показатели, как численность и биомасса. К настоящему времени разработан целый ряд методов определения биомассы одноклеточных водорослей (Киселёв, 1956; Hillebrand et al., 1999; Sun, Liu, 2003; Young, Ziveri, 2000), наиболее точным среди которых является метод истинных объёмов. Основным достоинством метода является то, что он позволяет учесть индивидуальные веса всех микроводорослей, обнаруженных в пробе. При его использовании форма каждой клетки аппроксимируется одной или несколькими геометрическими фигурами. Объёмы клеток считаются равными объёмам соответствующих фигур. Сырую биомассу микроводоросли (m) определяют по формуле: $m = V \cdot \rho$, где V — вычисленный объём, ρ — плотность клетки. Плотность планктонных водорослей обычно принимается равной плотности воды — 1,00–1,02 мг·мм⁻³. Плотность бентосных диатомовых и кокколитофорид составляет примерно 2,1–2,7 мг·мм⁻³ (Диатомовый анализ, 1949; Young, Ziveri, 2000), так как они покрыты тяжёлыми кремниевыми и известковыми панцирями. Подходящее значение плотности должно субъективно определяться каждым исследователем.

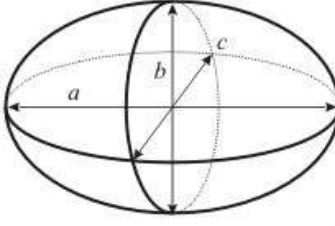
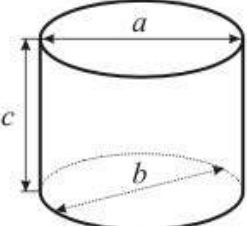
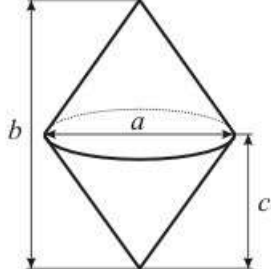
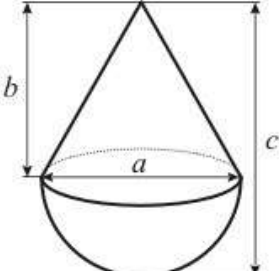
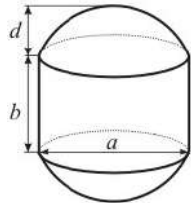
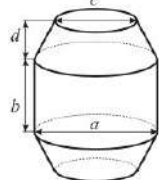
Помимо объёмов таким же образом находят площади поверхности клеток. Отношение площади к объёму (*удельная поверхность*) характеризует степень обмена веществом и энергией между микроводорослью и окружающей средой, определяет скорости биохимических процессов внутри клетки и влияет на величину первичной продукции (Апонасенко и др., 2000; Хайлов и др., 1992).

Ранее исследователи старались описывать форму микроводорослей простыми геометрическими комбинациями, состоящими из 1–2 фигур (Кожова и др., 1978; Макарова, Пичкилы, 1970), что было связано со сложностью вычислений, растущей пропорционально числу фигур. Для упрощения вычислений и сокращения количества промеров предлагались различные вспомогательные коэффициенты, такие как коэффициент объёмной полноты (Сеничкина, 1986а, б; Степанов, Светличный, 1975; Young, Ziveri, 2000), равный отношению объёма клетки к объёму параллелепипеда с теми же размерами, или *регрессионные уравнения*, связывающие размеры микроводорослей с их объёмами (Суханов, Цейтлин, 1993). Однако фиксированные математические зависимости не позволяют учесть вариабельность форм микроводорослей, и они также непригодны для оценки площади поверхности клеток. Развитие вычислительной техники позволило использовать в расчётах сложные математические выражения, такие как формулы поверхности *эллипсоида*, *эллиптического конуса* и *параболоида* (табл. 42).

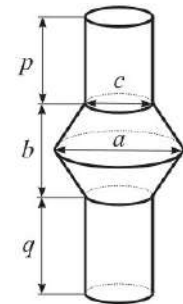
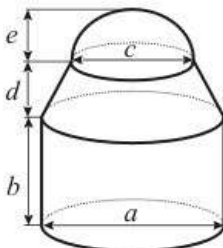
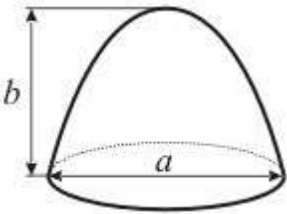
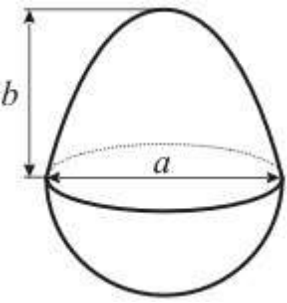
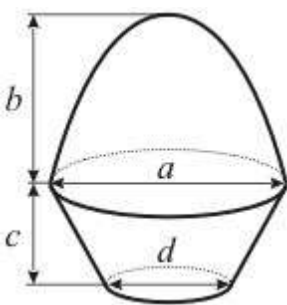
Табл. 42 Геометрические фигуры и формулы для расчёта их объёмов и поверхностей (A_{lat} — площадь боковой поверхности; A — площадью полной поверхности; V — объём)

Формулы	Фигура
1	2
<p>(1) Эллипс</p> $\rho = 0.825$ $\theta = \left(\frac{\left(\frac{a}{2}\right)^\rho + \left(\frac{b}{2}\right)^\rho}{2} \right)^{\frac{1}{\rho}}$ $P_{ell} = 2(a+b) + \frac{4-\pi}{\theta} ab$ $A_{ell} = \frac{\pi}{4} ab$ <p>Периметр (P_{ell}) и площадь (A_{ell}) эллипса используются в выражениях для эллиптического цилиндра (12) и фигур (24), (25).</p>	
<p>(2) Шар</p> $A = \pi a^2$ $V = \frac{\pi}{6} a^3$	<p>(3) и его половина</p> $A_{lat} = \frac{\pi}{2} a^2$ $A = \frac{3\pi}{4} a^2$ $V = \frac{\pi}{12} a^3$ 
<p>(4) Сегмент шара ($a > 2c$)</p> $A_{lat} = \frac{\pi}{4} (a^2 + 4c^2)$ $A = \frac{\pi}{2} (a^2 + 2c^2)$ $V = \frac{\pi}{24} c (3a^2 + 4c^2)$	<p>(5) Два сегмента шара</p> $A = \frac{\pi}{2} (a^2 + 4c^2) =$ $= \frac{\pi}{4} (a^2 + b^2)$ $V = \frac{\pi}{12} c (3a^2 + 4c^2) =$ $= \frac{\pi}{24} b (3a^2 + b^2)$ 
<p>(6) Вытянутый сфероид ($a < b$)</p> $\epsilon = \sqrt{1 - \frac{a^2}{b^2}}$ $A = \frac{\pi}{2} a \left(a + b \frac{\arcsin \epsilon}{\epsilon} \right)$ $V = \frac{\pi}{6} a^2 b$	<p>(7) и его половина ($a < 2c$)</p> $\epsilon = \sqrt{1 - \frac{a^2}{4c^2}}$ $A_{lat} = \frac{\pi}{4} a \left(a + 2c \frac{\arcsin \epsilon}{\epsilon} \right)$ $A = A_{lat} + \frac{\pi}{4} a^2$ $V = \frac{\pi}{6} a^2 c$ 
<p>(8) Сплюснутый сфероид ($a > b$)</p> $\epsilon = \sqrt{1 - \frac{a^2}{b^2}}$ $A = \frac{\pi}{2} \left(a^2 + \frac{b^2}{2\epsilon} \ln \left(\frac{1+\epsilon}{1-\epsilon} \right) \right)$ $V = \frac{\pi}{6} a^2 b$	<p>(9) и его половина ($a > 2c$)</p> $\epsilon = \sqrt{1 - \frac{a^2}{4c^2}}$ $A_{lat} = \frac{\pi}{4} \left(a^2 + \frac{2c^2}{\epsilon} \ln \left(\frac{1+\epsilon}{1-\epsilon} \right) \right)$ $A = A_{lat} + \frac{\pi}{4} a^2$ $V = \frac{\pi}{6} a^2 c$ 

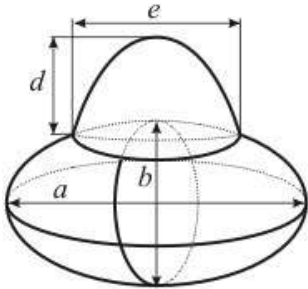
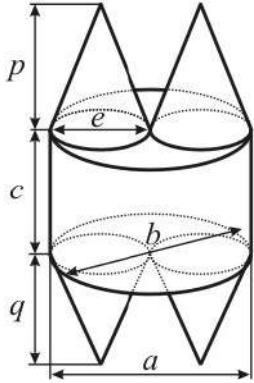
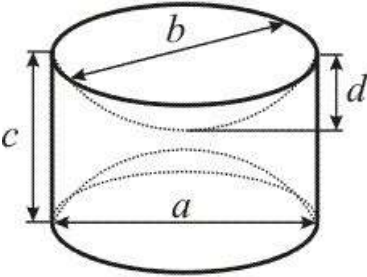
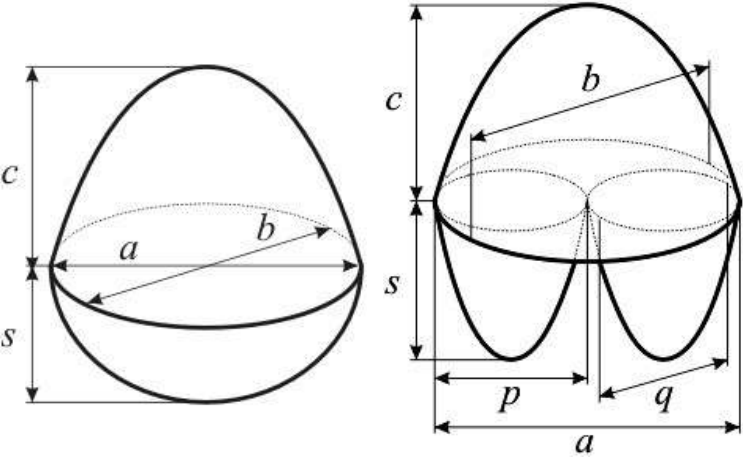
Продолж. табл. 42

1	2
<p>(10) Эллипсоид: a — наибольшая ось ($a > b, b > c$)</p> $\eta = \sqrt{1 - \left(\frac{b+c}{2a}\right)^2}$ $A \approx \frac{\pi}{4}(b+c) \left(\frac{b+c}{2} + \frac{a \arcsin \eta}{\eta}\right)$ $V = \frac{\pi}{6}abc$	
<p>(11) Круглый цилиндр</p> $A_{lat} = \pi ac$ $A = \pi a \left(\frac{a}{2} + c\right)$ $V = \frac{\pi}{4}a^2c$	<p>(12) Эллиптический цилиндр</p> $A_{lat} = cP_{ell}$ $A = cP_{ell} + \frac{\pi}{2}ab$ $V = \frac{\pi}{4}abc$ <p>где P_{ell} — периметр эллипса (1).</p> 
<p>(13) Круглый конус</p> $A_{lat} = \frac{\pi}{4}a\sqrt{4c^2 + a^2}$ $A = \frac{\pi}{4}a(a + \sqrt{4c^2 + a^2})$ $V = \frac{\pi}{12}a^2c$	<p>(14) Два круглых конуса</p> $A = \frac{\pi}{2}a\sqrt{a^2 + 4c^2} =$ $= \frac{\pi}{2}a\sqrt{a^2 + b^2}$ $V = \frac{\pi}{6}a^2c =$ $= \frac{\pi}{12}a^2b$ 
<p>(15) Круглый конус и половина шара</p> $A = \frac{\pi}{2}a \left(a + \frac{\sqrt{4b^2 + a^2}}{2}\right) =$ $= \frac{\pi}{2}a \left(a + \sqrt{\frac{2c^2 - ca + a^2}{2}}\right)$ $V = \frac{\pi}{12}a^2(a+b) =$ $= \frac{\pi}{4}a^2c$	
<p>(16) Круглый цилиндр и два шаровых сегмента</p> $A = \pi \left(ab + \frac{1}{2}(a^2 + 4d^2)\right)$ $V = \frac{\pi}{4} \left(a^2b + \frac{1}{3}d(3a^2 + 4d^2)\right)$	
<p>(17) Круглый цилиндр и два усечённых круглых конуса</p> $A = \pi \left(ab + \frac{c^2}{2} + \frac{(a+c)}{2}\sqrt{4d^2 + (a-c)^2}\right)$ $V = \frac{\pi}{2} \left(\frac{a^2b}{2} + \frac{d}{3}(a^2 + ac + c^2)\right)$	

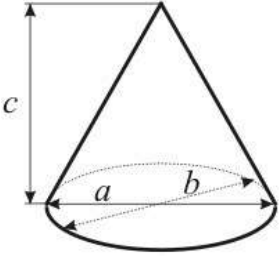
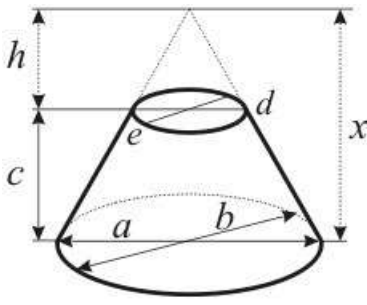
Продолж. табл. 42

1	2
<p>(18) Два усечённых круглых конуса и два круглых цилиндра</p> $A = \pi c(p+q) + \frac{\pi}{2} \left(c^2 + (a+c)\sqrt{b^2 + (a-c)^2} \right)$ $V = \frac{\pi}{4} \left(a^2(p+q) + \frac{b}{3} (a^2 + ac + c^2) \right)$	
<p>(19) Круглый цилиндр, усечённый конус и сегмент шара</p> $A = \pi ab + \frac{\pi}{4} a^2 + \frac{\pi}{4} (c^2 + 4e^2) +$ $+ \frac{\pi}{4} (a+c)\sqrt{4d^2 + (a-c)^2}$ $V = \frac{\pi}{4} \left(a^2 b + \frac{d(a^2 + ac + c^2)}{3} + \frac{e(3c^2 + 4e^2)}{6} \right)$	
<p>(20) Параболоид</p> $\xi = \frac{a^2}{8b}$ $A_{lat} = \frac{2\pi}{3\xi} \sqrt{\left(\frac{a^2}{4} + \xi^2\right)^3} - \xi^3$ $V = \frac{\pi}{8} a^2 b$	
<p>(21) Параболоид и половина шара</p> $\xi = \frac{a^2}{8b}$ $A = \frac{\pi}{2} a^2 + \frac{2\pi}{3\xi} \sqrt{\left(\frac{a^2}{4} + \xi^2\right)^3} - \xi^3$ $V = \frac{\pi}{4} a^2 \left(\frac{a}{3} + \frac{b}{2} \right)$	
<p>(22) Параболоид и половина усечённого круглого конуса</p> $\xi = \frac{a^2}{8b}$ $A = \frac{\pi}{4} (a+d)\sqrt{4c^2 + (a-d)^2} +$ $+ \frac{2\pi}{3\xi} \sqrt{\left(\frac{a^2}{4} + \xi^2\right)^3} - \xi^3$ $V = \frac{\pi}{12} c (a^2 + ad + d^2) + \frac{\pi}{8} a^2 b$	

Продолж. табл. 42

1	2
<p>(23) Сплюснутый сфероид и параболоид</p> $A = A_{prbl} + A_{sphr} - \frac{\pi}{4}e^2$ $V = V_{prbl} + V_{sphr}$ <p>где A_{prbl}, V_{prbl} — боковая поверхность и объём параболоида (20), у которого $a = e$ и $b = d$; A_{sphr}, V_{sphr} — полная поверхность и объём сплюснутого сфероида (8).</p>	
<p>(24) Эллиптический цилиндр и четыре круглых конуса</p> $A_{cn} = \frac{\pi}{2}e \left(\sqrt{e^2 + 4p^2} + \sqrt{e^2 + 4q^2} \right)$ $A_{cyl} = cP_{ell} + \frac{\pi}{2}ab$ $A = A_{cn} + A_{cyl} - \pi e^2$ $V = \frac{\pi}{6}e(p + q) + \frac{\pi}{4}abc$ <p>где P_{ell} — периметр эллипса (1).</p>	
<p>(25) Эллиптический цилиндр минус две половины эллипсоида</p> $\eta = \sqrt{1 - \left(\frac{b + 2d}{2a} \right)^2}$ $A \approx cP_{ell} - \frac{\pi}{4}(b + 2d) \left(\frac{b + 2d}{2} + \frac{a \arcsin \eta}{\eta} \right)$ $V = \pi ab \left(\frac{c}{4} - \frac{d}{3} \right)$ <p>где P_{ell} — периметр эллипса (1).</p>	
<p>(26) Эллиптический параболоид и половина эллипсоида; (27) три эллиптических параболоида</p> <p>формулы разрабатываются...</p>	

Продолж. табл. 42

1	2
<p>(28) Эллиптический конус</p> $(2n)!! = 2 \cdot 4 \cdot \dots \cdot 2n$ $(2n-1)!! = 1 \cdot 3 \cdot \dots \cdot 2n-1$ $\phi(x) = \frac{\pi}{2} \left(1 - \sum_{n=1}^{\infty} \left(\frac{(2n-1)!!}{(2n)!!} \right)^2 \cdot \frac{x^{2n}}{2n-1} \right)$ $A_{lat} = a \sqrt{\frac{b^2}{4} + c^2} \cdot \phi \left(\sqrt{\frac{4c^2(a^2 - b^2)}{a^2(4c^2 + b^2)}} \right)$ $A = A_{lat} + \frac{\pi}{4} ab$ $V = \frac{\pi}{12} abc$	
<p>(29) Усечённый эллиптический конус</p> <p>Объём и площадь вычисляются как разница между объёмом и площадью большого конуса высоты x (V_x, A_x) и малого конуса высоты h (V_h, A_h), где</p> $x = \frac{ac}{a-d}$ $h = x - c$ $A = A_x - A_h + \frac{\pi}{4}(ab + de)$ $V = V_x - V_h$	

Для вычисления объёма и поверхности микроводоросли необходимо знать размеры всех сторон клетки, тогда как на препаратном стекле одна из её сторон всегда остаётся невидимой. В рассылке DIATOM-LIST приведено несколько способов измерения невидимой стороны диатомовых водорослей: по шагу смещения микровинта при фокусировке на верхней и нижней сторонах створки; тригонометрически — по размеру тени, отбрасываемой клеткой при исследовании с помощью ТЭМ. Поскольку описанные методы требуют специального оборудования, для измерения невидимых сторон диатомовых мы предлагаем использовать переходные коэффициенты, равные отношению высоты панцирей клеток к меньшему размеру их створок (Брянцева и др., 2005). Для каждого вида из коллекции ИнБЮМ по собственным и литературным данным (Киселёв, 1950; Коновалова, 1998; Прошкина-Лавренко, 1955; Рябушко, 2003; Schiller, 1933) были вычислены подобные коэффициенты. В случае, когда клетка диатомовой водоросли расположена *створкой к наблюдателю*, её высоту, невидимую в данный момент, можно определить, умножив коэффициент на меньший из видимых размеров створки. Если клетка видна *с пояска*, то меньшую, более узкую сторону створки, невидимую в данный момент, можно вычислить, поделив высоту клетки на коэффициент. Для видов, форма которых аппроксимируется эллипсоидом, параболоидом и т. п., коэффициент будет равен отношению невидимой оси клетки к наименьшей из видимых сторон.

Геометрические фигуры для большого числа родов микроводорослей отдельных районов Мирового океана опубликованы в ряде работ (Брянцева, 1996; Hillebrand et al., 1999; Phytoplankton species composition, abundance and biomass, 2000; Sun, Liu, 2003). В работах (Брянцева, Курилов, 2003; Брянцева и др. 2005) приводятся фигуры для оценки объёмов и площадей черномор-

ских видов инфузорий и планктонных водорослей. В настоящей работе впервые указаны геометрические фигуры для микроводорослей, находящихся в коллекции ИнБЮМ (табл. 43), и приведены формулы для расчёта их объёмов и площадей поверхности (табл. 42). Если одному виду соответствует несколько фигур, следует выбрать ту из них, которая более всего соответствует форме наблюдаемой клетки.

Табл. 43 Микроводоросли из коллекций ИнБЮМ и соответствующие им подобные фигуры

Вид	Штаммы	Фигуры*	Коэффициент**
1	2	3	4
<i>Acashiwo sanguinea</i>	IBSS-56	(27)	0,47
<i>Ankistrodesmus</i> sp.	IBSS-85	(14)	1,00
<i>Botryococcus braunii</i>	IBSS-76	(2), (21)	1,00
<i>Cerataulina pelagica</i>	IBSS-50	(11), (16)	1,00
<i>Ceratium tripos</i>	IBSS-72	(11–13), (28), (29) и рис. 79–80	0,50
<i>Chaetoceros curvisetus</i>	IBSS-42	(25)	0,61
<i>Ch. peruvianus</i>	IBSS-43	(24)	0,85
<i>Ch. socialis</i>	IBSS-44	(12)	0,68
<i>Ch. tenuissimus</i>	IBSS-46, 47	(16)	1,00
<i>Chaetoceros</i> sp.	IBSS-45	(12)	0,50
<i>Chlamydomonas reinhardtii</i>	IBSS-83, 84	(6)	1,00
<i>Chlorella vulgaris</i> f. <i>suboblonga</i>	IBSS-19	(15)	1,00
<i>Ch. zofingiensis</i>	IBSS-20	(2)	1,00
<i>Chlorococcum granatum</i>	IBSS-11	(2)	1,00
<i>Coccochloris</i> sp.	IBSS-38	(2)	1,00
<i>Coelastrella vacuolata</i>	IBSS-21	(2)	1,00
<i>Coscinodiscus granii</i>	IBSS-48	(16)	1,00
<i>C. janischii</i>	IBSS-49	(16)	1,00
<i>Cylindrotheca closterium</i>	IBSS-39	(18)	1,00
<i>Desmodesmus abundans</i>	IBSS-8	(6)	1,00
<i>Ditylum brightwellii</i>	IBSS-51	(17), (19)	1,00
<i>Dunaliella maritime</i>	IBSS-6	(2), (6), (21)	1,00
<i>D. salina</i>	IBSS-1–3, 86	(2), (6), (21)	1,00
<i>D. tertiolecta</i>	IBSS-4	(2), (6), (21)	1,00
<i>D. viridis</i> var. <i>palmelloides</i>	IBSS-5	(2), (6), (21)	1,00
<i>Dunaliella</i> sp.	IBSS-77–79	(2), (6), (21)	1,00
<i>Emiliana huxleyi</i>	IBSS-67	(2)	1,00
<i>Glenodinium foliaceum</i>	IBSS-55	(10)	0,70
<i>Gymnodinium variabile</i>	IBSS-57	(10), (26)	0,70
<i>Gyrodinium fissum</i>	IBSS-58	(14)	1,00
<i>Haematococcus pluvialis</i>	IBSS-16–18, 73–75	(2), (6)	1,00
<i>Heterocapsa triquetra</i>	IBSS-60, 61	(23)	1,00
<i>Isochrysis galbana</i>	IBSS-68	(2), (6)	1,00
<i>Nannochloropsis salina</i>	IBSS-13	(2)	0,50
<i>Nannochloropsis</i> sp.	IBSS-14	(2)	0,50

Продолж. табл. 43

1	2	3	4
<i>Olisthodiscus luteus</i>	IBSS-15	(10)	0,50
<i>Oscillatoria</i> sp.	IBSS-7	(11)	1,00
<i>Oxyrrhis marina</i>	IBSS-59	(10)	0,00
<i>Pavlova lutheri</i>	IBSS-26	(10)	0,70
<i>P. salina</i>	IBSS-27	(10)	0,70
<i>Phaeodactylum tricornutum</i>	IBSS-41	(8), (23)	1,00
<i>Porphyridium cristum</i>	IBSS-69	(2)	1,00
<i>P. purpureum</i>	IBSS-70	(2), (4)	1,00
<i>Proboscia alata</i>	IBSS-52	(17)	1,00
<i>Prorocentrum cordatum</i>	IBSS-63, 64	(10)	0,71
<i>P. micans</i>	IBSS-65, 66	(10)	0,74
<i>P. pusillum</i>	IBSS-62	(10)	0,60
<i>Pseudo-nitzschia seriata</i>	IBSS-40	(12)	0,81
<i>Pseudospongiococcum protococcoides</i>	IBSS-10	(2)	1,00
<i>Rhodomonas baltica</i>	IBSS-28	(10)	0,80
<i>R. salina</i>	IBSS-29	(10)	0,80
<i>Rhodosolus marinus</i>	IBSS-71	(10)	0,70
<i>Scenedesmus obliquus</i>	IBSS-9, 81, 82	(14)	1,00
<i>Scotiellopsis rubescens</i>	IBSS-12	(2)	0,60
<i>Skeletonema costatum</i>	IBSS-53	(5), (8), (16)	1,00
<i>Spirulina platensis</i>	IBSS-30–33	(11)	1,00
<i>Stichococcus bacillaris</i>	IBSS-22	(2)	1,00
<i>Synechococcus elongatus</i>	IBSS-80	(2)	1,00
<i>Synechococcus</i> sp.	IBSS-34–37	(2)	1,00
<i>Tetraselmis suecica</i>	IBSS-24	(10)	0,60
<i>T. viridis</i>	IBSS-25	(10)	0,60
<i>T. sp.</i>	IBSS-23	(10)	0,60
<i>Thalassiosira weissflogii</i>	IBSS-54	(11)	1,00

* — указаны номера фигур из табл. 42; ** — коэффициент для вычисления размера третьей (невидимой) стороны клетки.

Панцири клеток *Ceratium tripos* (штамм IBSS-72) аппроксимируются одной из 4 фигур, представленных на рис. 79. Боковые выросты — рога микроводоросли — моделируются цилиндрами, конусами или усечёнными конусами (формулы 11–13, 28, 29). Подходящая комбинация фигур выбирается, исходя из формы наблюдаемой клетки (рис. 80). Ширину клетки необходимо измерять вдоль боковой борозды.

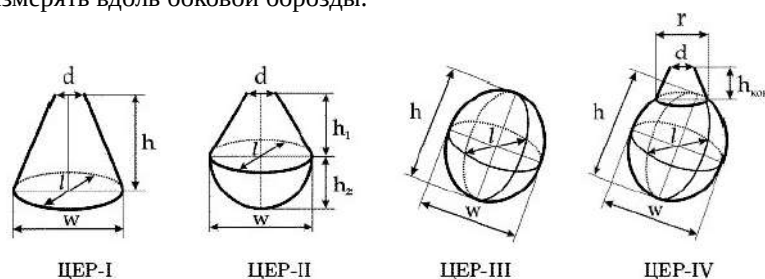


Рис. 79 Фигуры, используемые для аппроксимации панциря клеток *Ceratium tripos*

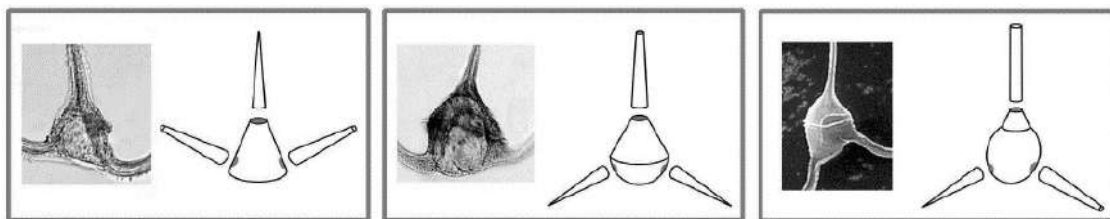


Рис. 80 Выбор подходящей комбинации фигур зависит от формы клетки.

Для вычисления площади поверхности комбинации фигур необходимо учесть площади перекрывающихся частей. Для этого из суммы площадей следует вычесть площади соприкасающихся поверхностей ($A_{\text{сопр}}$), которыми являются основания цилиндров и конусов, слагающих комбинацию. Объем клетки вычисляется обычным суммированием объемов фигур:

$$A_{\text{сопр}} = 2 (A_{\text{основ I вырост}} + A_{\text{основ II вырост}} + A_{\text{основ III вырост}})$$

$$A = A_{\text{тела}} + A_{\text{I вырост}} + A_{\text{II вырост}} + A_{\text{III вырост}} - A_{\text{сопр}}$$

$$V = V_{\text{тела}} + V_{\text{I вырост}} + V_{\text{II вырост}} + V_{\text{III вырост}}$$

Недостаток метода истинных объемов заключается в подборе такой геометрической фигуры, которая наиболее точно соответствует форме наблюдаемой клетки. В течение жизненного цикла форма многих видов микроводорослей изменяется, поэтому для них сложно подобрать фиксированную геометрическую комбинацию. Кроме того, расчётные формулы могут содержать ошибки, которые выявлены нами в ряде работ (Hillebrand et al., 1999; Sun, Liu, 2003). Для некоторых фигур, таких как комбинация эллиптических цилиндров, эллипсоид, вместо точных формул используются приближённые выражения (Schiller, 1933; Sun, Liu, 2003), что приводит к проблеме *двойного приближения*, когда форма клетки аппроксимируется геометрическими телами, параметры которых вычисляются приближённо.

Можно ли избежать перечисленных недостатков и повысить точность оценки объемов и площадей одноклеточных водорослей? Точность метода значительно повысится, если модели будут лучше соответствовать форме клеток. Ещё в начале XX в. было предложено делать модели клеток из пластилина. Объем клетки определяли по объёму жидкости, вытесненной при погружении модели в мерный сосуд (цит. по: Киселев, 1956; Кольцова, 1970; Степанов, Светличный, 1975). Т. И. Кольцова (1970) использовала модели для определения площади поверхности клеток. Площадь вычисляли по массе краски, потраченной на её окрашивание. Подобным образом В. Н. Степанов и Л. С. Светличный создавали модели представителей зоопланктона. Хотя пластилиновые модели являются точным подобием исследуемого организма, они не позволяют имитировать морфологическую изменчивость его частей. Для этого нужно либо строить новую модель, либо каким-то образом модифицировать существующую, что занимает достаточно много времени.

С развитием компьютерной техники появилась возможность создавать виртуальные модели клеток (Lyakh et al., 2001). На первом этапе строится базовая трёхмерная модель, представляющая клетку осреднённой формы, которая с помощью пространственных деформаций преобразуется в модель реальной микроводоросли (Лях, 2004; Lyakh et al., 2001). Деформация осуществляется путём смещения управляющих вершин (рис. 81). Для соотнесе-

ния размеров моделей с размерами микроводорослей авторы предлагали использовать пространственные деформации и фотографии клеток. Деформируя модель, следует добиться соответствия её очертаний контуру клетки на изображении, после чего можно вычислить её объём и площадь поверхности. Определить необходимую величину смещения управляющих вершин на практике довольно сложно, а при отсутствии фотографий воспользоваться этим методом практически невозможно.

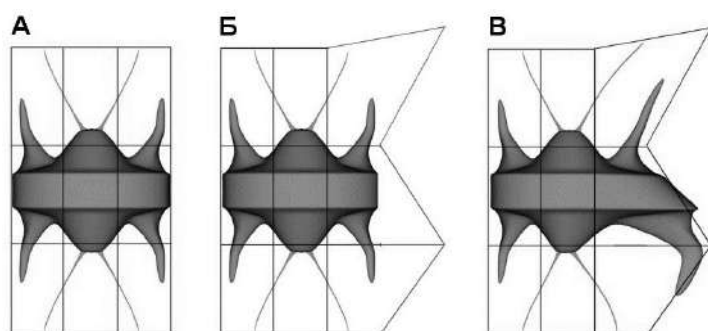


Рис. 81 Деформация «виртуальной клетки». А — вокруг модели строится деформационная решётка; Б — узлы решётки смещаются; В — деформация модели

Автором разработан метод, позволяющий соотносить размеры моделей с размерами микроводорослей без использования изображений клеток. Этот метод использовался для подсчёта индивидуальных объёмов и поверхностей диатомовых водорослей. При всём таксономическом многообразии диатомовых, большинство из них различаются только по структуре поверхности клеток и имеют схожие очертания створок и панцирей. Это позволяет выделить среди них типовые формы, которые являются основой для построения моделей всевозможных видов микроводорослей. Для этого контуры клеток оцифровываются (преобразуются в векторную форму), затем векторные контуры клеток при помощи разработанных алгоритмов комбинируются в трёхмерные модели. В зависимости от числа контуров создаётся несколько типов моделей: цилиндрические, каркасные и секционные (Лях, 2005; Лях, Токарев, 2005; Неврова, Лях, 2006). *Цилиндрические модели* используют один элемент — очертания створок. Это обычные цилиндры, основания которых совпадают с формой створок диатомовых (Лях, 2005; Лях, Токарев, 2005) (рис. 82 А). *Каркасные модели* основываются на двух элементах — форме створок и панцирей. Они позволяют имитировать клетки, изогнутые или повёрнутые вдоль вертикальной оси (Лях, Токарев, 2005) (рис. 82 Б). *Секционные модели* строятся по трём ортогональным проекциям клеток и позволяют моделировать клетки с деформированными (например, продавленными) панцирями (рис. 82 В) (Неврова, Лях, 2006).

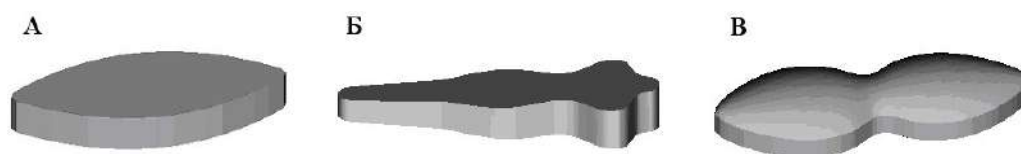


Рис. 82 Трёхмерные геометрические модели диатомовых водорослей: А — цилиндрическая модель; Б — каркасная модель; В — секционная модель

Созданные модели имитируют форму только тех микроводорослей, контуры которых были оцифрованы. Для имитации формы остальных клеток и соотношения размеров моделей с размерами клеток используются ключевые

точки, заранее расставленные на границах исходных контуров. Ключевые точки позволяют контролировать форму моделей. Они попарно связаны между собой так, что изменение расстояния между точками одной пары приводит к изменению соответствующего размера одной или нескольких частей модели. Для создания модели наблюдаемой клетки расстояние между ключевыми точками следует сделать равным измеренным размерам соответствующих частей микроводоросли.

С помощью разработанных алгоритмов можно воссоздать практически все встречающиеся формы диатомовых и многих динофитовых водорослей. Проведённые исследования показали, что по сравнению со стандартными геометрическими фигурами предложенные модели могут повысить точность расчёта объёмов и площадей поверхности микроводорослей на 10–30 % и более (Лях, 2005; Лях, Токарев, 2005; Неврова, Лях, 2006).

10.2 Морфологический критерий для оценки состояния микроводорослей

Огромное количество планктонных водорослей, объединённых общим названием жгутиковые, имеют сходную форму, более или менее близкую к сферической, что связано с их адаптацией к передвижению в толще воды. Отдел Bacillariophyta отличается от остальных водорослей уникальными панцирями, ауксоспорообразованием в жизненном цикле и отсутствием жгутиков. Существуют две группы диатомовых, различающихся на основе симметрии: пеннатные — двусторонне-симметричные (классы Bacillariophyceae и Fragillariophyceae) и центрические — радиально симметричные (класс Coscinodiscophyceae). Среди них планктонные диатомовые в наибольшей степени зависимы от физических свойств воды, влияющих на плавучесть организмов, поэтому морфологические адаптации у них способствовали, во-первых, снижению удельного веса клетки, а во-вторых, увеличению площади поверхности за счёт отклонения от сферической формы и образования различных выростов, щетинок, а также соединения в колонии и т. д. (Диатомовые..., 1974).

Чем больше форма тела отклоняется от формы шара, тем меньше скорость его погружения (Парсонс и др., 1982). Если при размере тела около 5 мкм преимущество получают клетки, имеющие форму пластинки, при 50 мкм — пластинки и цилиндра в равной мере, то при размере тела выше 500 мкм — цилиндрические, а затем сферические формы (Парсонс и др., 1982). Существуют два основных способа снижения скорости погружения фитопланктона: «регулируемая плавучесть клеток и (для жгутиковых) способность активно плыть в ответ на отдельные раздражители (например, свет)» (Парсонс и др., 1982).

Изменчивость формы клеток микроводорослей — широко распространённое явление. Например, описана изменчивость формы, размеров и отчасти расположения структуры панциря и створки у диатомовых, которые происходят в результате длинного ряда делений или под влиянием условий среды (Диатомовые..., 1974). Известно, что при неблагоприятных условиях многие виды водорослей способны образовывать цисты (споры), имеющие шарообразную форму.

Можно предположить, что усложнение условий водной среды

(увеличение факторов воздействия) приводит к изменению формы клеток фитопланктона в сторону увеличения отношения площади поверхности к объёму. И наоборот: изотропия среды будет приводить к преобладанию в сообществе видов со сниженным соотношением указанных параметров и, следовательно, близких к шарообразной форме.

Как же измерить это многообразие форм микроводорослей? В качестве универсального критерия для такой оценки предложен индекс (ω) (Брянцева, 2005), который можно выразить как степень близости определённой формы к шару или отклонения от неё. С одной стороны, это самая совершенная форма в геометрии (минимальная площадь поверхности при данном объёме), а с другой — самая простая в эволюционном плане. Форма шара по нашему индексу соответствует единице, а любая другая фигура будет иметь меньший индекс, бесконечно приближающийся к нулю, что делает его удобным при сопоставлении сообществ микроводорослей. Итак, индекс есть отношение «минимальной» поверхности объекта, т. е. той, которую он бы имел в форме шара при данном объёме, к реальной:

$$\omega = S_1 / S \quad (1),$$

где ω — индекс сферичности формы, S_1 — «минимальная» и S — реальная поверхности.

Произведя математические преобразования выражения объёма (подставим значение числа π и диаметр вместо радиуса), получим изменённую формулу для расчёта объёма шара:

$$V = 0,5246 \cdot D^3 \quad (2),$$

$$\text{отсюда находим, что } D = V^{0,333} / 0,806 \quad (3).$$

Объём конкретного объекта мы приравниваем к объёму шара. Тогда, подставляя это значение в (3), мы находим величину диаметра шара с известным объёмом. Теперь остаётся рассчитать площадь поверхности шара («минимальную») с данным диаметром:

$$S_1 = 3,142 \cdot D^2 \quad (4).$$

Подставляем значения S_1 и S в формулу (1) и рассчитываем коэффициент. Обобщив все расчёты, можно представить эту формулу в виде:

$$\omega = 4,836 \cdot V^{0,667} / S \quad (5).$$

Была установлена обратная логарифмическая зависимость между индексом сферичности и пропорциональностью (индексом формы) для клеток, имеющих формы: круговой конус, круговой и эллиптический цилиндры. Были также получены уравнения регрессии с высокими значениями коэффициента детерминации (R^2 — от 0,95 до 0,99) (Брянцева, 2005), что позволит в дальнейшем использовать их для упрощения процедуры расчёта индекса сферичности при экспресс-оценке.

Индекс сферичности формы обладает рядом преимуществ по сравнению с другими показателями, а именно: (1) в отличие от индекса формы индекс сферичности изменяется в узких пределах (от величины, бесконечно приближающейся к 0, до 1) и учитывает объёмные особенности форм клеток; (2) такие широко применяемые для характеристики фитопланктонных сообществ параметры, как численность, биомасса, объём клеток или площадь

поверхности, имеют настолько широкий диапазон колебаний в пространственно-временных масштабах, что, как правило, их средние значения при сопоставлении различаются незначимо, тогда как индекс сферичности, изменяясь в узком диапазоне, позволяет судить с высокой степенью надёжности о значимости данных различий; (3) по правилам статистики, анализируемые ряды должны быть однородными (Урбах, 1964), что и достигается путём приведения всех форм клеток к единому безразмерному показателю; в этом преимущество данного критерия по сравнению, например, с индексом S/V , и, в отличие от последнего, индекс сферичности не зависит от размеров клеток; (4) поскольку при расчёте среднего ω для выборки используются все фактические значения индекса (для каждой встреченной клетки), а не только средние по видам, такие ряды являются более репрезентативными для статистического анализа; (5) для его расчёта не требуется трудоёмких таксономических определений, что приближает к возможности компьютерной обработки данных и экспресс-методам оценки состояния экосистем.

Кроме того, мы полагаем, что индекс сферичности может служить интегральным показателем (наряду с другими), характеризующим динамическое состояние микроводорослей на разных уровнях организации (от клеток до сообществ).

Материалом для исследований служили штаммы микроводорослей из коллекций ИнБЮМ и пробы фитопланктона из Севастопольской бухты (Чёрное море, Украина). Исследования морфологических параметров проводили с февраля по апрель 2006 г. с помощью светового микроскопа Axiostar plus (Carl Zeiss, Германия) в камере Нажотта (объёмом 0,2 мл) при увеличении 10×63 . Измеряли линейные размеры от 50 до 100 клеток каждого штамма.

Пробы фитопланктона из Севастопольской бухты отбирали в период с января 2004 по май 2006 г. (раз в месяц) на стандартных станциях: 1 — Мыс; 2 — Южная бухта и 3 — Инкерман, расположение которых показано на рис. 1 (см. гл. 2). Во всех исследованиях рассчитывали параметры — объём (V , мкм³), площадь поверхности (S , мкм²) и индекс сферичности — с помощью оригинальной программы «Планктон», разработанной автором совместно с С. А. Кокшаровым, Д. В. Карабановым и А. М. Ляхом. Использовали формулы и коэффициенты из работы (Брянцева и др., 2005). Для совокупности клеток определённого вида, комплексов видов, классов или всех видов в сумме рассчитывали средний индекс (средневзвешенный) и доверительные интервалы (с уровнем значимости 0,01).

Сравнили средние для сообщества в целом значения индекса на станциях в Севастопольской бухте (Мыс, Южная бухта, Инкерман, центр бухты и устье реки Чёрная). Для сопоставления фитоценозов в различных абиотических условиях был рассчитан индекс сообщества фитопланктона (без учёта мелких жгутиковых форм) 4 биотопов, различающихся по степени солёности воды: устье реки Чёрная (кутовая часть Севастопольской бухты) — 0,2 ‰, Инкерман — 10,48 ‰, Мыс — 16,73 ‰ и гиперсолёное озеро в районе Херсонеса — более 200 ‰.

Рассмотрим особенности формы микроводорослей по новому критерию на различных уровнях организации.

Популяции. При исследовании морфологических характеристик штаммов микроводорослей из коллекции ИнБЮМ получены значения индек-

са сферичности, которые колебались в пределах 0,433–1,000. У диатомовых водорослей, за исключением *Phaeodactylum tricornerutum* и *Skeletonema costatum*, индексы сферичности находились в области низких значений и отличались от остальных классов более широким диапазоном их колебания (табл. 44).

Табл. 44 Значения индекса сферичности у некоторых штаммов микроводорослей из коллекции ИнБИОМ

Класс	Вид	Штамм	$\omega \pm s$
Bacillariophyceae	<i>Pseudo-nitzschia seriata</i>	IBSS-40	0,434 \pm 0,08
	<i>Phaeodactylum tricornerutum</i>	IBSS-41	0,913 \pm 0,004
Coscinodiscophyceae	<i>Chaetoceros peruvianus</i>	IBSS-43	0,433 \pm 0,010
	<i>Chaetoceros tenuissimus</i>	IBSS-47	0,820 \pm 0,013
	<i>Chaetoceros tenuissimus</i>	IBSS-46	0,842 \pm 0,011
	<i>Chaetoceros socialis</i>	IBSS-44	0,850 \pm 0,005
	<i>Ditylum brightwellii</i>	IBSS-51	0,850 \pm 0,015
	<i>Coscinodiscus granii</i>	IBSS-48	0,877 \pm 0,001
	<i>Skeletonema costatum</i>	IBSS-53	0,931 \pm 0,006
Cyanophyceae	<i>Spirulina platensis</i>	IBSS-32	0,813 \pm 0,015
	<i>Spirulina platensis</i>	IBSS-33	0,819 \pm 0,008
	<i>Spirulina platensis</i>	IBSS-30	0,842 \pm 0,006
	<i>Spirulina platensis</i>	IBSS-31	0,845 \pm 0,06
	<i>Oscillatoria</i> sp.	IBSS-7	0,850 \pm 0,002
Prasinophyceae	<i>Tetraselmis suecica</i>	IBSS-24	0,913 \pm 0,004
Chlorophyceae	<i>Dunaliella salina</i>	IBSS-3	0,970 \pm 0,020
	<i>Dunaliella salina</i>	IBSS-2	0,974 \pm 0,04
	<i>Dunaliella salina</i>	IBSS-1	0,977 \pm 0,01
	<i>Dunaliella viridis</i> var. <i>palmelloides</i>	IBSS-5	0,982 \pm 0,009
	<i>Tetraselmis viridis</i>	IBSS-25	0,984 \pm 0,002
Rhodophyceae	<i>Porphyridium purpureum</i>	IBSS-70	0,964 \pm 0,014
	<i>Porphyridium cristum</i>	IBSS-69	1,00 \pm 0,000
Prymnesiophyceae	<i>Isochrysis galbana</i>	IBSS-68	0,982 \pm 0,005
	<i>Emiliania huxleyi</i>	IBSS-67	1 \pm 0,000

Представители класса Rhodophyceae и жгутиковые водоросли (зелёные и примнезиевые) имели максимальные значения (выше 0,9) индекса. Сходный характер распределения значений индекса установлен и для природных популяций водорослей, определённых в пробах из Севастопольской бухты (табл. 45).

Табл. 45 Значения индекса сферичности у некоторых видов микроводорослей, в пробах из Севастопольской бухты в 2004–2006 гг.

Класс	Вид	Индекс	\pm	Комплекс
1	2	3	4	5
Coscinodiscophyceae	<i>Proboscia alata</i>	0,32	0,01	3
Bacillariophyceae	<i>Pseudo-nitzschia inflatula</i>	0,39	0,02	2
	<i>Cylindrotheca closterium</i>	0,40	0,01	2
	<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i>	0,40	0,01	2
Coscinodiscophyceae	<i>Proboscia alata</i>	0,32	0,01	3
Bacillariophyceae	<i>Pseudo-nitzschia inflatula</i>	0,39	0,02	2

Продолж. табл. 45

1	2	3	4	5
	<i>Cylindrotheca closterium</i>	0,40	0,01	2
	<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i>	0,40	0,01	2
Coscinodiscophyceae	<i>Pseudosolenia calcar-avis</i>	0,40	0,01	3
Bacillariophyceae	<i>Nitzschia tenuirostris</i>	0,42	0,01	2
	<i>Pseudo-nitzschia seriata</i>	0,44	0,01	2
	<i>Bacillaria paxillifera</i>	0,45	0,01	3
Fragilariophyceae	<i>Thalassionema nitzschioides</i>	0,55	0,01	2
	<i>Licmophora flabellata</i>	0,58	0,01	3
Coscinodiscophyceae	<i>Leptocylindrus danicus</i>	0,58	0,01	2
Fragilariophyceae	<i>Licmophora ehrenbergii</i>	0,61	0,01	3
Coscinodiscophyceae	<i>Leptocylindrus minimus</i>	0,62	0,01	2
	<i>Dactyliosolen fragilissima</i>	0,68	0,02	3
	<i>Cerataulina pelagica</i>	0,69	0,02	3
	<i>Chaetoceros affinis</i>	0,79	0,01	1
Bacillariophyceae	<i>Cocconeis scutellum</i>	0,82	0,01	1
	<i>Cocconeis distans</i>	0,83	0,1	1
Coscinodiscophyceae	<i>Chaetoceros curvisetus</i>	0,85	0,01	4
	<i>Cyclotella caspia</i>	0,86	0,01	1
	<i>Thalassiosira parva</i>	0,86	0,01	1
	<i>Chaetoceros muelleri</i>	0,86	0,01	1
	<i>Chaetoceros socialis</i>	0,86	0,01	1
Dinophyceae	<i>Heterocapsa triquetra</i>	0,87	0,05	7
Cyanophyceae	<i>Aphanizomenon flos-aqua</i>	0,87	0,01	11
	<i>Oscillatoria</i> sp.	0,87	0,02	11
Chrisophyceae	<i>Dinobryon balticum</i>	0,90	0,01	9
Dictiochophyceae	<i>Apedinella spinifera</i>	0,90	0,02	9
Coscinodiscophyceae	<i>Skeletonema costatum</i>	0,92	0,03	1
Dinophyceae	<i>Scrippsiella trochoidea</i>	0,96	0,01	6
	<i>Glenodinium paululum</i>	0,97	0,01	7
	<i>Prorocentrum cordatum</i>	0,97	0,01	7
	<i>Gymnodinium wulffii</i>	1,00	0,01	5
Cyanophyceae	<i>Microcystis</i> sp.	1,00	0,01	11

Расположив их на графике по мере возрастания значения индекса, мы получили следующий «ряд форм» (рис. 83).

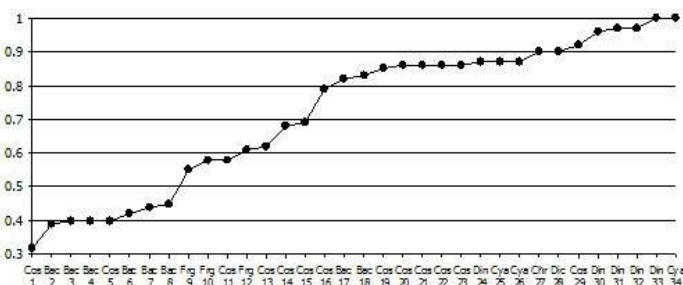


Рис. 83 Распределение значений индекса сферичности у видов, определённых в пробах из Севастопольской бухты в 2004–2006 гг. (нумерация в соответствии со списком видов в табл. 3, сокращённо обозначены классы, к которым относятся данные виды)

Как видно из рис. 83, диапазон колебания значений индекса составлял 0,32–1,00, при этом большая часть диапазона принадлежала диатомовым водорослям (до 0,86), а оставшаяся — представителям нитчатых цианобактерий и жгутиковых водорослей классов *Dichtiophyceae*, *Chroophyceae* и *Dinophyceae*. Одиночные цианобактерии имели круглую форму клеток и, соответственно, наивысший индекс сферичности. Среди диатомовых в области низких значений преобладали пеннатные формы, имеющие вытянутые клетки (классы *Bacillariophyceae*, *Fragilariophyceae*); в диапазоне от 0,57 до 0,86 было больше центральных диатомей (вытянутые цилиндры, а затем — имеющие форму «барабана»). Известно, что размеры, форма и пропорции клеток в результате многократного деления изменяются, что особенно резко сказывается на вытянутых створках пеннатных форм (Диатомовые..., 1974).

Когда-то была высказана гипотеза о том, что чем шире экологический диапазон и географический ареал вида, тем больше его изменчивость (Прошкина-Лавренко, 1963). Примером, подтверждающим это положение, может быть широкая трофическая и морфологическая пластичность *Skeletonema costatum*. Известно, что *S. costatum* является аркто-бореальным видом-космополитом и оппортунистом. Благодаря высокой скорости деления и потребления биогенных элементов, вызывает «цветение» вод и является биоиндикатором эвтрофирования водоёмов (Рябушко, 2003).

У этого вида встречаются клетки разнообразной формы: эллиптические, цилиндрические (вытянутые и низкие), линзовидные. Ауксоспорообразование также способствует изменению формы клеток — от линзовидных или широко-эллиптических до цилиндрических. Как в условиях культивирования, так и в природных сообществах вид *S. costatum* имел максимальный индекс ω , сопоставимый со значениями индекса у золотистых и перидиниевых водорослей. Можно предположить, что такая высокая вариабельность формы клеток, наряду с её физиологическими преимуществами, определила высокую конкурентноспособность вида.

У штамма *S. costatum* из коллекции было измерено 100 клеток, а в пробах из Севастопольской бухты — 1314. Значения индекса у штамма изменялись от 0,820 до 1. В природных популяциях, по нашим данным, этот диапазон был ещё шире — от 0,69 до 1, однако средние значения практически совпали ($0,931 \pm 0,006$ и $0,92 \pm 0,01$ соответственно). Таким образом, можно считать, что для данного вида этот показатель является типичным.

Сезонная динамика индекса сферичности у данного вида в 2004–2006 гг. имела следующие особенности (рис. 84). В 2004 и 2006 гг. от января к февралю изменение индекса на станциях Мыс и Южная имели противоположную направленность. В 2005 г. уровень и направленность изменений индекса существенно отличались: так, в декабре 2004 г. на станции Южная бухта его значение совпадало с нормой, на станции Мыс было значительно ниже ($0,89 \pm 0,01$), а на станции Инкерман — выше ($0,95 \pm 0,01$). К январю 2005 г. на всех станциях произошло существенное снижение значений, при этом все три точки значительно различались между собой. Если на ст. Инкерман значение индекса было выше нормы ($0,94 \pm 0,02$), то на остальных — ниже, особенно в Южной бухте ($0,84 \pm 0,01$).

Таким образом, можно заключить, что пространственные и межгодовые различия в морфологических параметрах вида более значимы, чем их сезонные колебания.

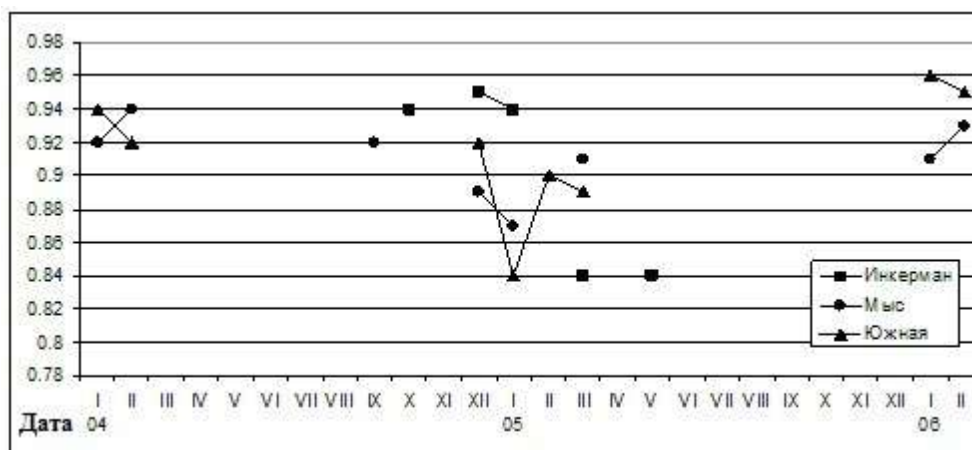


Рис. 84 Сезонная динамика индекса сферичности среднего для популяций *Skeletonema costatum*

В конце 2004 и первой половине 2005 г. популяции вида на станции Инкерман резко отличались от остальных станций бухты, в октябре, декабре 2004 г. и январе 2005 г. имели более высокие значения индекса сферичности, по сравнению с мартом и маем 2005 г.

Комплексы видов. Мы проанализировали средние значения индекса по комплексам видов, выделенным по методике Л. А. Виноградовой (Виноградова, 1979) (рис. 85). В соответствии с этой методикой, первые 4 комплекса составляют диатомовые водоросли, а с 5 по 8-й — динофлагелляты. Остальные комплексы (с 9 по 14-й) соответствуют прочим различным классам водорослей, которые рассматриваются отдельно в табл. 46.

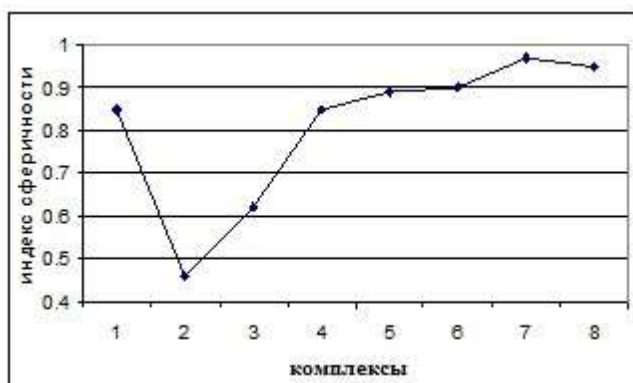


Рис. 85 Значение индекса сферичности по комплексам видов, расположенных по мере доминирования в сезонной сукцессии

Представленные 8 комплексов соответствуют 3 стадиям сезонной сукцессии: начальная стадия характеризуется высоким значением индекса сферичности, который резко снижается по мере замещения мелких низкоцилиндрических клеток вытянутыми мелкими формами диатомовых водорослей (объем < 1000 мкм³). Затем он возрастает (у крупных вытянутых форм) и достигает первоначального значения у крупных низкоцилиндрических форм диатомовых.

Динофлагелляты характеризуются более высокими значениями индекса и узким диапазоном его колебания (от $0,89 \pm 0,01$ до $0,96$). При этом между 5 и 6-м комплексами эти различия были незначимыми.

Классы. Сравнение средних значений индекса у основных классов микроводорослей, встречающихся в Севастопольской бухте (табл. 46), показало значимое отличие формы клеток диатомовых от всех остальных классов и преобладание формы, близкой к шару, у представителей жгутиковых водорослей. Среди диатомовых минимальный индекс ω отмечен у класса Bacillariophyceae (у пеннатных диатомей).

Табл. 46 Значения индекса сферичности, средних для основных классов фитопланктона Севастопольской бухты (2004–2006 гг.)

Классы	Средние значения
Fragilariophyceae	0,61 ± 0,001
Coscinodiscophyceae	0,86 ± 0,001
Bacillariophyta (all)	0,79 ± 0,001
Chrysophyceae	0,90 ± 0,01
Dictiochophyceae	0,90 ± 0,01
Criptophyceae	0,92 ± 0,02
Dinophyceae	0,92 ± 0,001
Chlorophyceae	0,94 ± 0,01
Flagellata	0,94 ± 0,001
Суанопhyceae	0,95 ± 0,001
Prymnesiophyceae	0,99 ± 0,001

Сообщества. Относительно сообщества в целом индекс ω отражает преобладание видов той или иной формы, что согласуется с положением о сукцессионной смене определённых групп водорослей, различающихся по систематическому положению и форме клеток (Виноградова, 1979). Были получены статистически достоверные обратные связи между индексом сферичности и показателями разнообразия в сообществе микроводорослей, такие как индекс Шеннона — Уивера, Симпсона, ABC-индекс. Связи с наиболее высокими значениями коэффициента корреляции, представленные в табл. 47, отражены на рис. 86.

Табл. 47 Значения коэффициентов корреляции между различными показателями разнообразия и сферичностью клеток

Станции	Индексы					
	Шеннона	Симпсона	выравниности		ABC (Мейера и Диро)	(99 %)*
			(Шеннона)	(Симпсона)		
Инкерман	-0,54	-0,49	-0,46	-0,39	-0,52	0,56
Мыс	-0,52	-0,59	-0,58	-0,60	-0,51	0,46
Южная	-0,6-	-0,55	-0,51	-0,53	-0,47	0,46

* — указаны значения коэффициента корреляции при 99 % уровне значимости

Оказалось, что периоды с низкими значениями информационного разнообразия в сообществе, которые наблюдаются при преобладании одного или немногих видов (начальные или завершающие стадии сезонной сукцессии), характеризуются высокими значениями индекса сферичности. Иными словами, в сообществе преобладают более округлые представители, в то время как при более равномерном по составу сообществе преобладают относительно

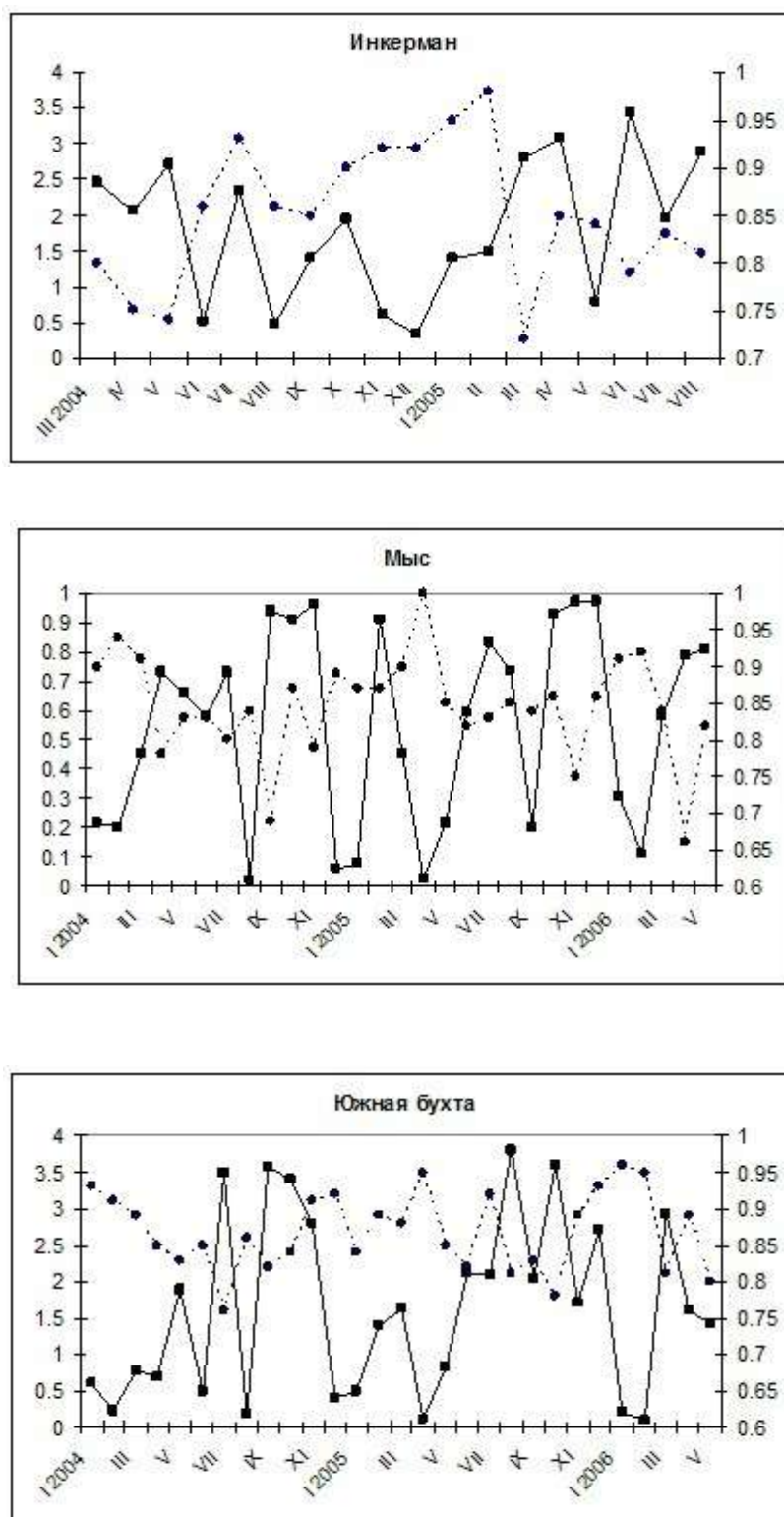


Рис. 86 Сезонная динамика индекса сферичности и индексов разнообразия: Шеннона — Уивера (на станциях Инкерман и Южная бухта) и выравненности (по Симпсону) — на станции Мыс, в Севастопольской бухте (2004–2006 гг.)

вытянутые формы клеток. Хорошая сопоставимость индекса сферичности с индексами видового разнообразия свидетельствует о том, что данный показатель отражает одно из реально существующих свойств сообщества микроводорослей, по которому можно судить о его состоянии. Отсюда вытекает возможность его использования для сопоставления в пространственно-временных масштабах.

При сопоставлении всех исследованных в 2005 г. районов (по сумме диатомовых и перидиниевых водорослей) выявлена значимая разница в среднем значении индекса ω для всех станций (рис. 87), при этом прослеживается зависимость индекса от солёности воды. Пресные воды устья реки Чёрной характеризовались минимальным индексом, распреснённые воды Инкермана занимали промежуточное между пресными и солёными водами положение, а остальные станции мало различались по солёности вод, однако значения индекса имели значимые, но не столь выраженные отличия. Вероятно, эта разница обусловлена уже другими причинами — уровнем трофности, степенью загрязнения и особенностями водообмена.

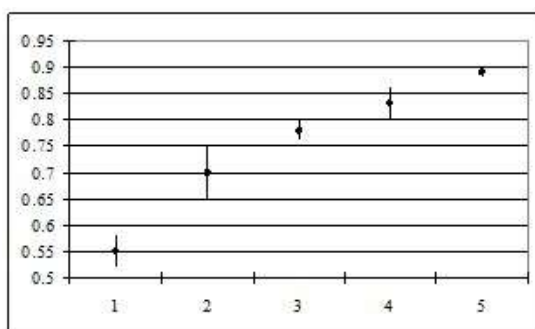


Рис. 87 Средние значения индекса сферичности в различных точках Севастопольской бухты (в среднем за 2005 г.): 1 — устье реки Черной; 2 — Инкерман; 3 — Мыс; 4 — Южная бухта; 5 — Центр бухты

Проверка зависимости индекса ω для сообщества в целом от солёности в 4 различных биотопах показала значимое возрастание его значения по мере увеличения солёности воды (рис. 88). Если среди микроводорослей гиперсолёных озёр преобладали мелкие круглые клетки с высоким удельным уровнем обмена, что свидетельствует об упрощенности структуры (низком разнообразии), то в пресных водах в устье реки Чёрной преобладали вытянутые клетки диатомовых пениатных водорослей (в основном *Pseudo-nitzschia inflatula*). В бухте, где солёность изменялась несущественно, сообщество занимало промежуточное между этими крайними значениями положение.

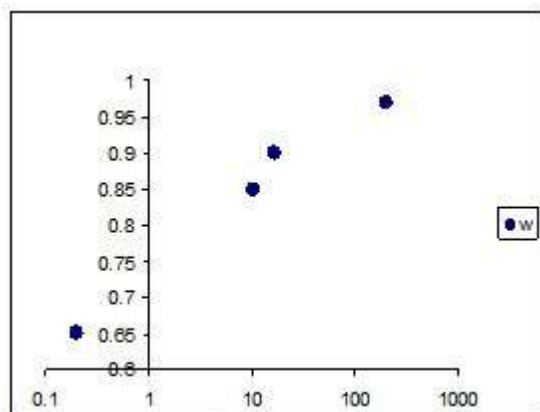


Рис. 88 Средние значения индекса сферичности для биотопов, различающихся по солёности (от 0,2 ‰ до более 200 ‰): 1 — устье реки Чёрная; 2 — Инкерман; 3 — Мыс; 4 — гиперсолёное озеро в районе Херсонеса

Глава 11 ПИГМЕНТЫ МИКРОВОДОРОСЛЕЙ

Микроводоросли, как все фотосинтезирующие растения, содержат специфические окрашенные соединения — пигменты, которые необходимы для поглощения световой энергии. Пигменты в клетках находятся в комплексе с белками, образуя так называемые пигмент-белковые комплексы, локализованные в тиллакоидах, которые расположены в хлоропластах клеток (Jeffrey et al., 1997). Функции пигментов существенно изменяются в зависимости от того, в какие комплексы включены их молекулы. Молекулы хлорофилла, включённые в светособирающий пигмент-белковый комплекс, выполняют «светособирающую» функцию. Для пигментов, которые улавливают кванты света и передают их к реакционным центрам, широко используется образное название — «антенные» пигменты. В реакционных центрах (РЦ) молекулы хлорофилла *a* непосредственно участвуют в электрохимической реакции фотосинтеза, используя энергию полученного по антенне кванта света. Антенный светособирающий комплекс включает, кроме хлорофиллов *a*, *b* и *c*, каротиноиды и фикобиллины. Реакционный центр вместе со светособирающей антенной пигментов образует фотосинтетическую единицу (ФСЕ), количество которых в клетках определяется по числу реакционных центров. Таким образом, одна из основных функций пигментов состоит в поглощении фотосинтетически активной радиации (ФАР), которую выполняет светособирающий пигмент-белковый комплекс (антенна ФСЕ), и в трансформации световой энергии в химическую, которая осуществляется хлорофиллом *a* реакционного центра фотосистемы (РЦ ФСЕ). Все пигменты, кроме Хл *a*, называют вспомогательными, так как они участвуют только в поглощении световой энергии. Вспомогательные пигменты, в соответствии с их функциями, подразделяются на фотосинтетически активные и фотопротекторные. В отличие от первой группы пигментов, которые передают поглощённую энергию для фотосинтеза, пигменты-фотопротекторы поглощают кванты света исключительно с целью защиты клетки от избыточного уровня радиации. Эта энергия не используется для синтеза органического вещества, она выделяется в виде теплового излучения или расходуется на флуоресценцию. К фотопротекторам относятся ксантофиллы: виолаксантин, лютеин, диадиноксантин, неоксантин, зеоксантин.

Все фотоавтотрофные организмы содержат фотосинтетически активный пигмент — хлорофилл *a*. Хлорофилл *a* — это зелёный пигмент, представляющий собой производное 5-членного гетероцикла пирола. В молекуле хлорофилла имеются 4 пирольных кольца, образующих порфириновое (тетрапирольное) кольцо с атомом магния в центре и фитольным радикалом. Химическая формула хлорофилла *a* — $C_{55}H_{72}N_4O_5Mg$, молекулярный вес — 893,50 (табл. 48). В результате разрушения хлорофиллов (Хл *a* и Хл *b*) под воздействием энзима — хлорофиллазы — могут появляться их производные — хлорофиллиды (*a* и *b*), которые являются промежуточным соединением в биосинтезе хлорофиллов, феофитины и феофорбиды (Jeffrey et al., 1997). Хлорофиллиды и феопигменты образуются также при разрушении хлорофиллов в результате отмирания клеток и в процессе переваривания водорослей зоопланктоном.

Табл. 48 Химические формулы, молекулярные веса и длины волн максимумов поглощения (из: Jeffrey et al, 1997 и (*) Fujiki, Taguchi, 2002)

Пигменты и их производные	Максимумы поглощения в 100 % ацетоне, нм	Сдвиг максимума поглощения <i>in vivo</i> *	Формула	Молекулярный вес
1	2	3	4	5
Хлорофиллы				
Хл <i>a</i>	430	< 550 nm: +9 nm	C ₅₅ H ₇₂ N ₄ O ₅ Mg	893,5
	662	> 550 nm: +12 nm		
Хл <i>b</i>	456,9	< 550 nm: +12 nm	C ₅₅ H ₇₀ N ₄ O ₆ Mg	907,49
	645,5	> 550 nm: +6 nm		
Хлорофилл <i>c</i> ₁	446,1	< 550 nm: +14 nm	C ₃₅ H ₃₀ N ₄ O ₅ Mg	610,95
	578,5 629,1	> 550 nm: +6 nm		
Хлорофилл <i>c</i> ₂	444,6 581,1 629,6		C ₃₅ H ₂₈ N ₄ O ₅ Mg	608,94
Хлорофилл <i>c</i> ₃	452,1 585,5 626,3		C ₃₆ H ₂₈ N ₄ O ₇ Mg	652,95
Хлорофилл <i>c</i> _{cs-170}	448 580		C ₃₆ H ₃₀ N ₄ O ₇ Mg	654,96
Дивинил хлорофилл <i>a</i>	436 661		C ₅₅ H ₇₀ N ₄ O ₅ Mg	891,48
Дивинил хлорофилл <i>b</i>	460 644 (в диэтиловом эфире)		C ₅₅ H ₆₈ N ₄ O ₆ Mg	905,48
Производные хлорофиллов				
Хлорофиллид <i>a</i>	431 664		C ₃₅ H ₃₄ N ₄ O ₅ Mg	614,97
Феофитин <i>a</i>	409,5 665,5		C ₅₅ H ₇₄ N ₄ O ₅	871,21
Феофорбид <i>a</i>	409,5 665,5		C ₃₅ H ₃₆ N ₄ O ₅	592,67
Пирофеофитин <i>a</i>	410,2 666,7		C ₅₃ H ₇₂ N ₄ O ₃	813,17
Хлорофиллид <i>b</i>	457,5 645,7		C ₃₅ H ₃₂ N ₄ O ₆ Mg	628,97
Феофитин <i>b</i>	434,5 653,5		C ₅₅ H ₇₂ N ₄ O ₆	885,20
Феофорбид <i>b</i>	434,9 653,5		C ₃₅ H ₃₄ N ₄ O ₆	606,67

Продолж. табл. 48

1	2	3	4	5
Каротиноиды				
β,β-каротин	454 480	> 400 nm:+7 nm	C ₄₀ H ₅₆	536,88
β,ε-каротин	447 475		C ₄₀ H ₅₆	536,88
ε,ε-каротин	439 469 (в гексане)		C ₄₀ H ₅₆	536,88
β,Ψ-каротин	439 464 494		C ₄₀ H ₅₆	536,88
Ксантофиллы				
Перидинин	458 474		C ₃₉ H ₅₀ O ₇	630,8
Фукоксантин	446 468	> 400 nm:+41 nm	C ₄₂ H ₅₈ O ₆	658,9
Виолаксантин	442 472	> 400 nm:+50 nm	C ₄₀ H ₅₆ O ₄	600,9
Лютеин	448 476	> 400 nm:+17 nm	C ₄₀ H ₅₆ O ₂	568,9
Диадиноксантин	448 478	> 400 nm:+14 nm	C ₄₀ H ₅₄ O ₃	582,86
Неоксантин	439 467	> 400 nm:+52 nm	C ₄₀ H ₅₆ O ₄	600,9
Зеоксантин	454 481		C ₄₀ H ₅₆ O ₂	568,9
Фикобиллины				
Аллофикоцианин	625–634 (водный экстракт)			
Фикоцианин	610–635 (водный экстракт)		C ₃₄ H ₄₂ N ₄ O ₉	
Фикоэритрин	495–560 (водный экстракт)		C ₃₄ H ₄₇ N ₄ O ₈	

Пигментный состав микроводорослей определённой таксономической группы — это проявление генотипических свойств организма, а концентрация и соотношения пигментов в клетках зависят от адаптации водорослей к условиям среды.

11.1 Пигментный состав микроводорослей основных таксономических классов

Одноклеточные водоросли, имеющие оформленное ядро, относятся к эукариотам (Eukaryota), а не имеющие ядра — к прокариотам (Prokaryota). В соответствии с одной из последних классификаций (Tomas, 1997), эукариоты, имеющие жгутики (Ctenophora), образуют два крупных отдела: Chromophyta и Chlorophyta. Первый отдел включает 7 классов: Dinophyceae, Bacillariophyceae, Prymnesiophyceae, Cryptophyceae, Chrysophyceae, Dictyochophyceae, Raphidophyceae. Отдел Chlorophyta объединяет 3 класса: Chlorophyceae, Prasinophyceae, Euglenophyceae. Прокариоты разделены на отделы Cyanophyta и Prochlorophyta. Таксономические группы водорослей имеют, кроме морфологических признаков, и специфический набор пигментов.

Диатомовые водоросли (Bacillariophyceae) — одна из основных доминирующих групп черноморского фитопланктона. В холодный период они интенсивно развиваются как в прибрежных, так и глубоководных районах моря (Микаэлян и др., 2002; Морозова-Водяницкая, 1948; Нестерова, 2006; Пицык, 1979; Чурилова и др., 2004). Диатомовые водоросли встречаются в виде одиночных клеток или цепочек. Для представителей этого класса характерен широкий размерный диапазон — от 2 до 200 мкм (Tomas, 1997). От водорослей других классов они отличаются наличием кремниевого панциря.

Пигментный комплекс диатомовых водорослей содержит, кроме хлорофилла *a*, хлорофиллы c_1 , c_2 , c_3 (табл. 49). Некоторые виды, например, *Nitzschia bilobata*, содержат все три Хл *c*, но встречаются виды, содержащие один из Хл *c* (Rowan, 1989). Молекулы Хл c_1 , c_2 , c_3 близки по структуре к таковым Хл *a*, имеют тетрапирольное кольцо с атомом магния, но без фитольного радикала. Химическая формула Хл c_1 — $C_{35}H_{30}N_4O_5Mg$, молекулярный вес — 610,95. Хл c_1 , экстрагированный в 100 % ацетоне, имеет характерные максимумы поглощения света при длинах волн 446,1, 578,5 и 629,1 нм (Jeffrey et al., 1997). При длинах волн больше или меньше 550 нм пики поглощения Хл c_1 *in vivo* смещены на 6 или 14 нм соответственно (Fujiki, Taguchi, 2002). Хлорофиллы c_2 , c_3 по положению максимумов поглощения несколько отличаются (табл. 48). Пик в длинноволновой части спектра (при 629 нм) удалён от поглощения другими пигментами — Хл *a*, Хл *b*, каротиноидами и ксантофиллами. Именно эта длина волны и используется при спектрофотометрическом определении концентрации Хл *c* в фитопланктоне (Jeffrey, Humphrey, 1975).

Антенная часть пигментного комплекса диатомовых включает β, β -каротин, фукоксантин, диатоксантин и диадиноксантин. Пигментом — маркёром диатомовых считается фукоксантин, который имеет химическую формулу $C_{42}H_{58}O_6$ и молекулярный вес 658,9 (табл. 48). Поглощение света фукоксантином, экстрагированным в ацетоне, характеризуется наличием двух максимумов — при 446 и 468 нм. В спектрах поглощения света фукоксантином *in vivo* эти максимумы смещаются на 41 нм в длинноволновую область (Fujiki, Taguchi, 2002). На рис. 89 показаны спектры коэффициентов поглощения света пигментами диатомовых водорослей *in vitro* и *in vivo*.

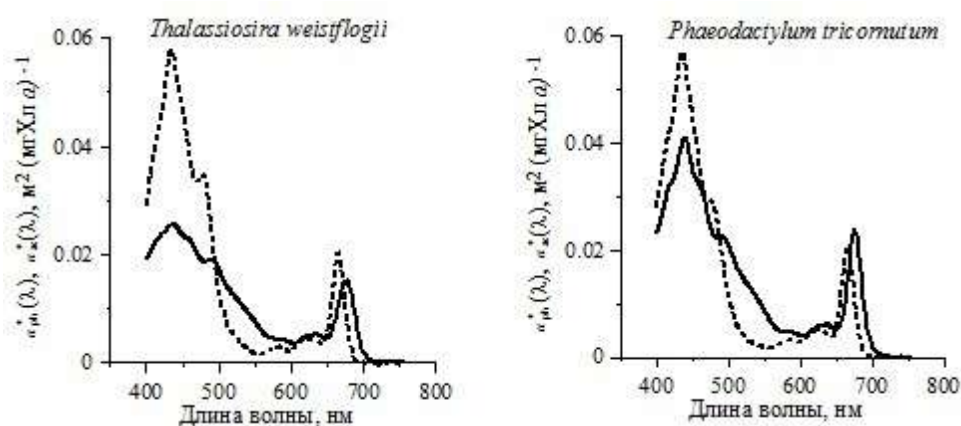


Рис. 89 Спектры удельных коэффициентов (нормированных на концентрацию Хл *a*) поглощения света пигментами диатомовых водорослей, экстрагированными в 90 % растворе ацетона (пунктирная линия) и *in vivo* (сплошная линия)

Спектральное распределение коэффициентов характеризуется наличием двух основных максимумов — в синей и красной области спектра. При этом очевидно, что максимумы смещаются в длинноволновую часть при измерении поглощения света пигментами *in vivo* (табл. 48). Вспомогательные пигменты (каротиноиды и ксантофиллы) формируют локальный максимум, или так называемое плечо, при длине волны ~ 470 нм в ацетоновом экстракте и ~ 500 нм *in vivo*. Помимо сдвига максимумов в спектре для естественно упакованных в клетке пигментов (*in vivo*) удельные коэффициенты (нормированные на хлорофилл *a* и имеющие размерность $\text{m}^2 (\text{mgChl } a)^{-1}$) поглощения света меньше, чем в ацетоновом экстракте.

Уменьшение удельных коэффициентов поглощения света *in vivo* связано с тем, что пигменты, упакованные в клетке, менее эффективно поглощают свет в сравнении с их ацетоновым экстрактом. Во-первых, это связано с упаковкой пигментов внутри хлоропласта, расположением хлоропластов в клетке, что приводит к самозатенению пигментов при их высоком внутриклеточном содержании и, как следствие, к уменьшению величин удельных коэффициентов поглощения света (Morel, Bricaud, 1981). Во-вторых, величины удельных коэффициентов в коротковолновой части спектра зависят от относительного содержания вспомогательных пигментов. В красном максимуме спектра поглощение обусловлено только Хл *a*, его производными — феопигментами, которые появляются при отмирании клеток, и дивинилхлорофиллом *a*, который содержится в водорослях отдела Prochlorophyta (табл. 49). Кроме того, на эффективность поглощения света *in vivo* влияют форма клеток и их линейные размеры. Мелкие сферические клетки более эффективно поглощают свет, чем крупные, что связано с большим соотношением поверхности клетки к её объёму и, как следствие, с меньшим самозатенением пигментов (Morel, Bricaud, 1981). Оптические свойства клеток, имеющих форму, отличную от сферической, определяются наименьшим линейным размером. Так, эффективность поглощения света клетками цилиндрической формы определяется диаметром поперечного сечения (Kirk, 1975, 1976).

Табл. 49 Содержание пигментов в микроводорослях различных классов и отделов: (+) больше 10 %, (•) — 1–10 % (из Jeffrey et al., 1997)

Пигменты		Отделы и классы микроводорослей												
		I*	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII
Хлорофиллы	Хлорофилл а	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	Хлорофилл b					+	+	+						
	Хлорофилл c ₁									+		+		+
	Хлорофилл c ₂				+					+	+	+	+	+
	Хлорофилл c ₃											+	+	
	Дивинил-хлорофилл а		+											
	Дивинил-хлорофилл b		+											
Каротиноиды	β,ε-каротин		•	•	•									
	β,β-каротин	•	•			•	•	•	•					•
Ксантофиллы	Перидинин										+			
	Фукоксантин									+		+	+	+
	19-гексанолоксифукоксантин											+		
	Виолаксантин					+	+		+					
	Лютеин					+	•							
	Диадиноксантин							+		+	+	+	+	+
	Неоксантин					+	+							
	Зеоксантин	+	+	+		•								
Фикобиллины	Аллофикоцианин	+		+										
	Фикоцианин	+			+									
	Фикоэритрин	+		+	+									

• I — Cyanophyta, II — Prochlorophyta, III — Rhodophyta, IV — Cryptophyta, V — Chlorophyceae, VI — Prasinophyceae, VII — Euglenophyta, VIII — Eustigmatophyta, IX — Bacillariophyta, X — Dinophyta, XI — Prymnesiophyceae, XII — Chrysophyceae, XIII — Raphidophyceae

Динофлагелляты (Dinophyceae) — массовые представители черноморского фитопланктона (Микаэлян и др., 2002; Морозова-Водяницкая, Пицык, 1979; Нестерова, 2006; Поликарпов и др., 2003). Само название отражает одну из отличительных морфологических особенностей этих эукариотов — наличие двух жгутов. Пигментный комплекс динофлагеллят содержит Хл *a*, Хл *c*₁, *c*₂, каротиноиды — β-каротин, перидинин и ксантофиллы — диадиноксантин, диноксантин (табл. 49). Водоросли этого класса отличаются от других наличием каротиноида — перидинина, который считают пигментом — маркером динофлагеллят. Химическая формула перидинина — C₃₉H₅₀O₇, молекулярный вес — 630,8 (табл. 48). Перидинин, экстрагированный в 100 % ацетоне, имеет пики поглощения света при 458 и 474 нм. Присутствие каротиноидов проявляется в наличии «плеча» при длинах волн 470–480 нм в спектрах ацетоновых экстрактов пигментов и смещается к ~ 500 нм в спектрах *in vivo* (рис. 90).

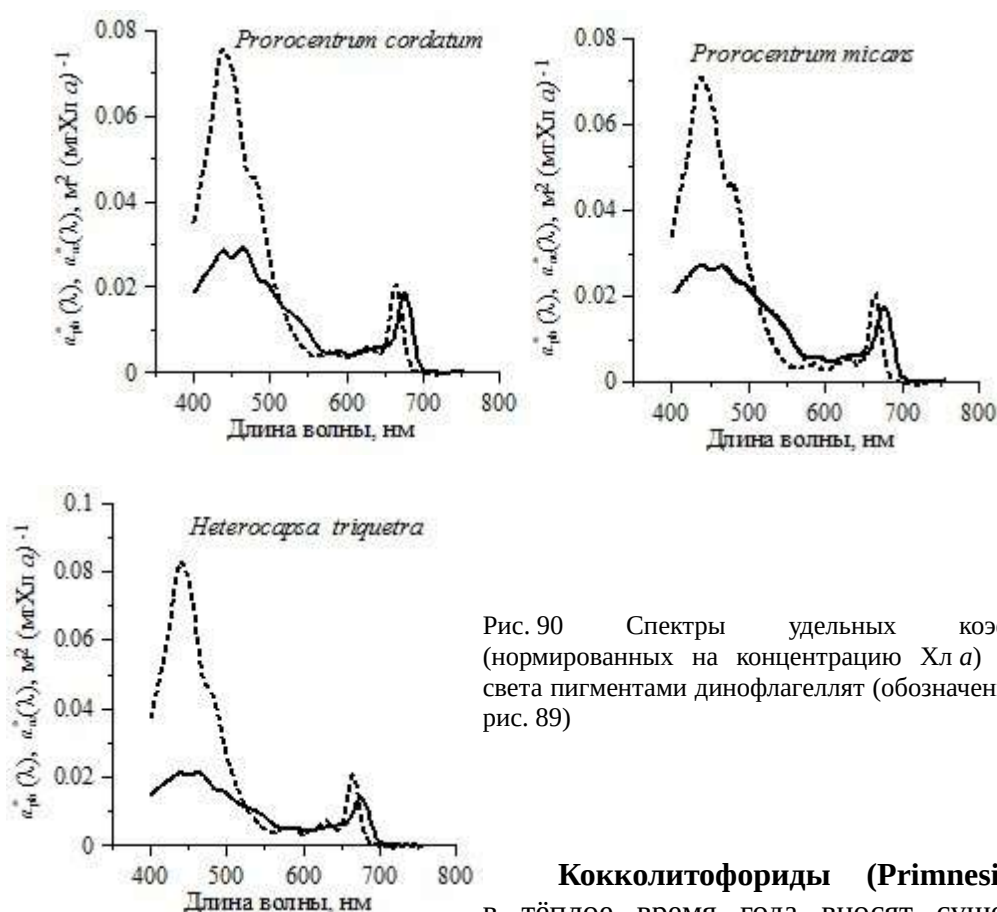


Рис. 90 Спектры удельных коэффициентов (нормированных на концентрацию Хл *a*) поглощения света пигментами динофлагеллят (обозначения — как на рис. 89)

Кокколитофориды (Primnesiophyceae)

в тёплое время года вносят существенный вклад в общую численность фитопланктона в Чёрном море (Микаэлян, 2005; Чурилова и др., 2004; Uysal, 2000). В июне интенсивное цветение *Emiliania huxleyi* охватывает обширную часть моря. Диаметр клеток *E. huxleyi*, встречающихся в Чёрном море, составляет 5–8 мкм. Кокколитофориды отличаются от других планктонных водорослей наличием кокколитов — круглых пластинок (диаметром около 1 мкм), которые покрывают клетку снаружи. Пластины состоят из карбоната кальция и различаются между видами по форме (Heimdal, 1997). Именно благодаря этим кокколитам в период массового развития кокколитофорид вода может приобретать белесый цвет из-за интенсивного рассеяния света. Обычно в клетках имеются два хлоропласта, которые содержат Хл *a* и Хл *c*, каротиноид-

ды и ксантофиллы (Heimdal, 1997). В *Emiliana huxleyi* каротиноид фукоксантин замещён на его производный — 19-гексанолоксифукоксантин (Arpin et al., 1976). Этот пигмент является пигментом — маркёром *E. huxleyi*. Полоса поглощения света 19-гексанолоксифукоксантином практически совпадает с таковой фукоксантина у диатомовых (~ 470 нм в ацетоновом экстракте и ~ 500 нм *in vivo*), и в результате этого форма спектра коэффициентов поглощения света пигментами кокколитофоридов по расположению «плеча» не отличается от диатомовых водорослей (рис. 89 и 91).

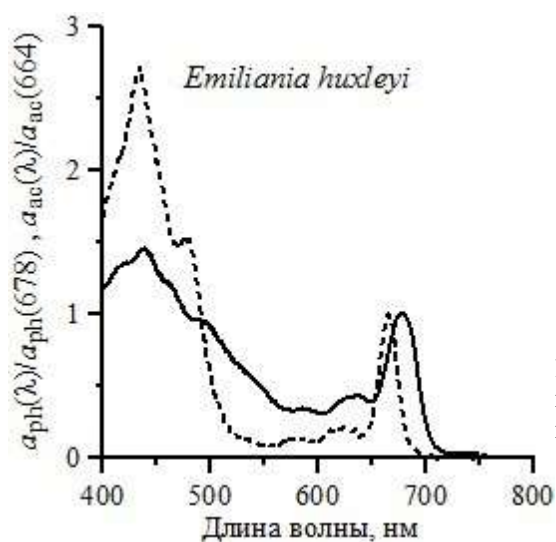


Рис. 91 Спектры поглощения света пигментами кокколитофорид, нормированные на поглощение в красном максимуме (обозначения — как на рис. 89)

Зелёные микроводоросли (Chlorophyceae) относятся к «голым» жгутиковым, так как клетки не имеют специального панциря, а только целлюлозную клеточную мембрану. Количество жгутиков у разных видов меняется от 1 до 4 или 8. Пигменты в клетках упакованы в один хлоропласт. Кроме основного фотосинтетического пигмента — Хл *a* — в клетках зелёных водорослей есть Хл *b*, а также каротиноиды (β , ϵ - и β , β -каротины, лютеин) и ксантофиллы (виолоксантин, неоксантин, зеаксантин) (табл. 49). Наличие Хл *b* присуще только водорослям отдела Chlorophyta и является отличительной особенностью пигментного аппарата Chlorophyceae (Tomas, 1997). Молекула Хл *b* по структуре близка к таковой Хл *a*, имеет порфириновое кольцо с атомом магния и фитильный радикал. Химическая формула Хл *b* — $C_{55}H_{70}N_4O_6Mg$, молекулярный вес — 907,49 (табл. 48). Этот пигмент, экстрагированный в 100 % ацетоне, имеет два максимума поглощения света — при 456,9 нм и 645,5 нм (Jeffrey et al., 1997). Второй максимум, в связи с его относительной удалённостью от полос поглощения света Хл *a* и каротиноидами, используется для определения концентрации Хл *b* в ацетоновых экстрактах пигментов фитопланктона (Jeffrey, Humphrey, 1975). Следует отметить, что при определении концентрации Хл *a* флуориметрическим методом присутствие в пробе Хл *b* приводит к завышенной оценке Хл *a* (Gibs, 1979).

На рис. 92 показаны спектры удельных коэффициентов поглощения света пигментами зелёной водоросли *Dunaliella marina*, измеренные *in vitro* и *in vivo*. Первый отличается от второго большими величинами коэффициентов и сдвигом синего и красного максимумов в коротковолновую область спектра на 4 и 10 нм соответственно.

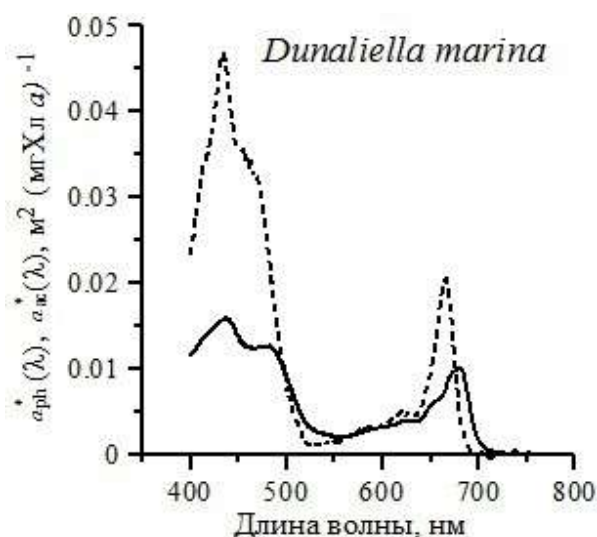


Рис. 92 Спектры удельных коэффициентов (нормированных на концентрацию Хл a) поглощения света пигментами зелёной водоросли (обозначения — как на рис. 89)

Сине-зелёные водоросли (Cyanophyceae) не имеют хлоропластов, а отдельные тиллакоиды, содержащие пигменты, расположены в протоплазме. Среди Cyanophyceae встречаются как одиночные, так и колониальные виды. Размеры их клеток — около 2 мкм. В Чёрном море сине-зелёные водоросли обычно многочисленны около нижней границы зоны фотосинтеза (Заика и др., 1993; Шалапенок, Шалапенок, 1997; Churilova et al., 2008). Пигментная система содержит, помимо хлорофилла a , каротиноидов (β, β -каротин) и ксантофиллов (зеоксантин), специфические пигменты — фикобиллины, которые подразделяются на фикоцианины, фикоэритрины и аллофикоцианины (Rowan, 1989).

Эта группа водорослей получила свое название из-за сине-зелёной (или циановой) окраски большинства представителей, что связано с пигментами — фикоэритрином и фикоцианином. Фикобиллины образуют в клетках белково-пигментные комплексы — фикобиллипротеины, которые соединяются специальными полипептидами в макрокомплексы — фикобиллисомы — и находятся на внешней стороне внутриклеточных мембран (Sidler, 1994). У сине-зелёных водорослей светособирающая антенна состоит в основном из фикобиллипротеинов. Различия в пигментном составе фикобиллисомов отражаются на спектральных характеристиках цианобактерий (рис. 93).

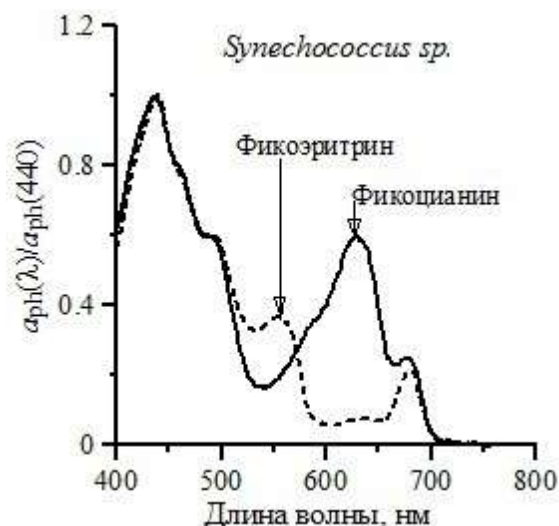


Рис. 93 Спектры поглощения света пигментами *Synechococcus* sp., нормированные на поглощение при 440 нм

Фикобиллисомы *Synechococcus* содержат пигменты фикоуробиллины (PUB) и фикоэритробиллины (PEB), у которых максимум поглощения находится при 493 и 544 нм соответственно (Palenik, 2001; Ting et al., 2002). Полоса поглощения фикоцианина смещена в более длинноволновую область — 610–635 нм (табл. 48).

Преобладающий в клетках фикобиллин определяет их окраску: фикоэритрины и фикоуробилины придают водорослям красно-оранжевую окраску, а фикоцианины — зелёную. Для Чёрного моря отмечено наличие штаммов *Synechococcus*, различающихся по относительному содержанию РЕВ и РУВ пигментов, причём в летний период с глубиной доля последних возрастает (Шалапенок, Шалапенок, 1997), что, по-видимому, связано с адаптацией сообщества к изменению спектрального состава света.

11.2 Влияние условий среды на содержание и состав пигментов в микроводорослях

Содержание пигментов в клетках определяется основными абиотическими факторами среды — интенсивностью света, температурой и условиями минерального питания. Органическое вещество водорослей состоит в основном из углерода, азота и фосфора. Источниками азота и фосфора являются неорганические растворимые в воде соединения — фосфаты, нитраты, нитриты и аммоний. Содержание этих соединений или скорость их поступления в среду регулируют скорость новообразования органического вещества в процессе фотосинтеза. Молекулы пигментов содержат большое количество азота и связаны с белками, образуя пигмент-белковые комплексы. Поэтому недостаток в среде минерального азота сказывается на синтезе пигментов в клетках и, как следствие, приводит к снижению внутриклеточной концентрации пигментов. Температура влияет на скорость всех протекающих в клетках биохимических реакций — процессов синтеза и деструкции органического вещества, и, следовательно, это отражается на внутриклеточном содержании пигментов.

Процесс приспособления водорослей к изменению условий в среде связан со временем, которым они располагают для адаптивной реакции. По длительности адаптивного процесса обычно различают генетическую (эволюционную) адаптацию и физиологическую, или фенотипическую, адаптацию (Хочачка, Сомеро, 1977). Эволюционная адаптация — наиболее длительный процесс приспособления к среде, который связан с приобретением новой генетической информации. Физиологическая адаптация происходит в течение жизни организма. Планктонным водорослям для завершения адаптивных преобразований в ответ на изменения в среде требуется несколько суток, в течение которых клетки успевают поделиться и выйти на новое «стационарное» состояние, адаптированное к данным условиям. Следует отметить, что в физиологической адаптации различают «акклимацию» и «акклиматизацию» (Хочачка, Сомеро, 1977). Когда адаптивные изменения происходят в лабораторных условиях в ответ на экспериментальное варьирование какого-то одного из параметров среды, их называют «акклимацией». В том случае, когда адаптивные изменения наблюдаются у фитопланктона в естественной среде обитания, они называются «акклиматизацией». В последнее время термин «акклиматизация» в литературе встречается редко, и в современных англоязычных работах для фенотипической и генетической адаптации используют термины *acclimation* и *adaptation* соответственно (Geider et al., 1997; MacIntyre et al., 2002).

В целом адаптивные преобразования в клетках водорослей направлены на компенсацию изменений в среде с целью оптимизации энергетического баланса (Kana et al., 1997), необходимого для поддержания скорости роста на оптимальном уровне.

Адаптация к интенсивности света. Свет является источником необходимой для фотосинтеза энергии и важнейшим фактором, контролирующим количественный и качественный состав пигментного аппарата водорослей. Изучение влияния интенсивности ФАР на содержание хлорофилла *a* в одноклеточных водорослях продолжается более полувека. В ранних работах исследования проводились только на двух интенсивностях света — «низкой» и «высокой», что позволило определить направленность светоадаптивного изменения $X_{лa}$ в клетках: водоросли, выросшие в более затенённых условиях, отличались повышенной концентрацией хлорофилла *a* (Рабинович, 1953). В дальнейшем фотоадаптацию изучали у разных таксономических групп водорослей при нескольких уровнях облучённости. В целом отмечена высокая лабильность внутриклеточного содержания $X_{лa}$ — изменение в 2–5 раз в ответ на 10-кратное и более увеличение освещённости (от 10 до 400 $\text{мкЭ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$) (Falkowski, 1980; MacIntyre et al., 2002; Richardson et al., 1983). Исследование световой адаптации культур микроводорослей групп Bacillariophyceae, Dinophyceae, Primnesiophyceae к нескольким интенсивностям света в широком диапазоне от 3,5 до 240 $\text{мкЭ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ (0,15–13,00 $\text{Э}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$) позволило определить характер зависимости внутриклеточного содержания хлорофилла *a* ($X_{лкл}$) от световых условий. Типично адаптивное накопление хлорофилла *a* в клетках наблюдается при ослаблении интенсивности света до суточной облучённости 0,73–1,50 $\text{Э}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$. Следовательно, физиологически благоприятные для микроводорослей условия освещения имеют нижнюю границу при дозе суточной облучённости около 0,7 $\text{Э}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$. При более слабой облучённости происходит прекращение повышения содержания хлорофилла *a* или частичное обесцвечивание клеток (рис. 94). Клетки при такой крайне низкой освещённости продолжают делиться, но накопления пигментов, компенсирующего изменения в световых условиях, не происходит. Очевидно, что такие условия являются физиологически неблагоприятными для роста водорослей. По аналогии с известным делением светового диапазона на два участка, различающихся по влиянию интенсивности света на адаптивные изменения структурно-функциональных характеристик макрофитов (Титлянов, 1983), физиологически благоприятный участок можно назвать зоной физиологического оптимума, а второй — физиологического пессимума. Однако в отдельных экспериментах с диатомовыми и зелёными водорослями повышение $X_{лкл}$ наблюдали при снижении суточной облучённости до более низких величин $\sim 0,35 \text{Э}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$ (Тренкеншу и др., 1981; Geider et al., 1986). Изменение нижней границы физиологически оптимального диапазона освещённости, в пределах которого происходит накопление хлорофилла *a* в клетках водорослей, возможно, связано с физиологическим состоянием водорослей и температурными условиями в экспериментах. Граница между диапазонами физиологического оптимума и пессимума находится при интенсивностях света, не превышающих величину, которая насыщает скорость роста водорослей (E_k) (рис. 94Б). Световое насыщение скорости роста происходит при 1,1–2,6 $\text{Э}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$ (рис. 94).

Динофлагелляты поддерживают постоянную скорость роста при снижении интенсивности света до 15–50 $\text{мкЭ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$ (0,66–2,20 $\text{Э}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$) (Чурилова, 1992; Prezelin, Sweeney, 1979), а диатомовые водоросли — до относительно больших интенсивностей света 50–160 $\text{мкЭ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$ (2,2–7,0 $\text{Э}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$) (Чурилова, Акимов, 1988; MacIntyre et al., 2002; Richardson et al., 1983). В клетках водорослей разных таксономических групп содержание хлорофилла *a*

снижается, когда плотность светового потока превышает величину насыщения скорости роста (E_k), а в условиях светового лимитирования роста водорослей (при $E < E_k$) ослабление плотности светового потока до экстремально низких величин ($0,1-0,3 E_k$) приводит к уменьшению $X_{л,кл}$ до 25 % от его максимального значения (Falkowski, 1980; Kana, Glibert, 1987; MacIntyre et al., 2002).

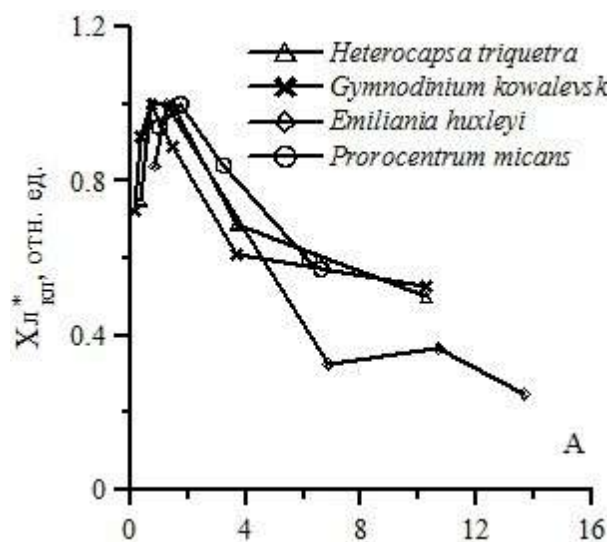
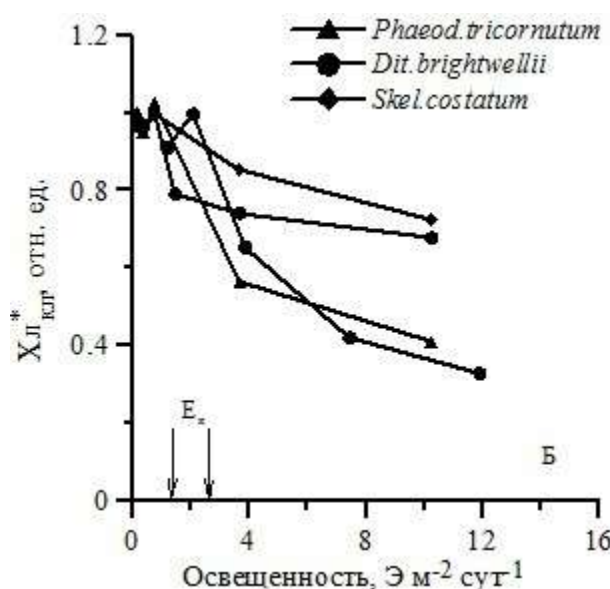


Рис. 94 Зависимость относительной величины внутриклеточного содержания хлорофилла а ($X_{л,кл} = X_{л,кл} / X_{л,кл/макс}$) от световых условий адаптации у динофлагеллят (А) и диатомовых (Б)



Следовательно, физиологически оптимальный световой диапазон — это световые условия, в которых клетки, благодаря физиологической адаптации, поддерживают постоянную скорость роста.

Концентрация Хл а в расчёте на органический углерод ($X_{л а} / C$) в зависимости от световых условий адаптации изменяется, в основном, аналогично величине $X_{л,кл}$, но с некоторым отличием при $E < E_k$ (рис. 95). При лимитирующих рост интенсивностях света у многих видов (*P. micans*, *Ph. tricorutum*, *D. brightwellii*, *S. costatum*) размеры клеток уменьшаются. Объёмы клеток изменяются от нескольких процентов (Чурилова, Акимов, 1989) до 1,5–2,5 раза (Falkowskii, 1980; Prezelin, Sweeney, 1979). В результате мельчания клеток снижение содержания Хл а в клетке не отражает её «обесцвечивание», и отношение $X_{л} / C$ не снижается при лимитирующих рост уровнях облучённости (рис. 94, 95). В диапазоне нелIMITирующих рост облучённостей экспоненциальный характер снижения $X_{л} / C$ типичен для водорослей разной таксономической принадлежности.

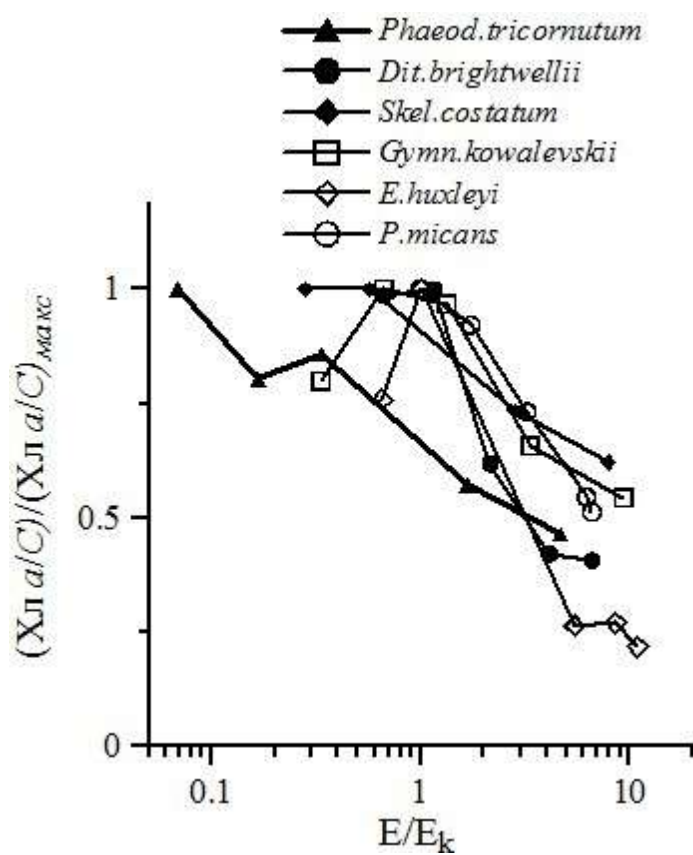


Рис. 95 Зависимость отношения хлорофилла *a* к органическому углероду ($X_{л a} / C$) от интенсивности света, нормированной на величину светового насыщения скорости роста водорослей — E / E_k

Однотипность связи $X_{л a} / C$ с интенсивностью света отмечена для диатомовых (Falkowski et al., 1985; Langdon, 1988; Sakshaug et al., 1991), зелёных (Geider, Osborne, 1986) и цианобактерий (Foy, Gibson, 1982). Однако при однотипности характера связи абсолютные значения $X_{л a} / C$ различаются между таксонами, адаптированными к одинаковым условиям. Ещё в ранних работах диатомовые выделяли по относительно большим величинам $X_{л a} / C$ в сравнении с динофлагеллятами (Финенко и др., 1971; Chan, 1978; Geider, 1987). Позднее анализ большого экспериментального материала (36 видов 7 таксономических групп) показал, что при одинаковых условиях $X_{л a} / C$ отношение различается между таксонами почти в 4 раза, уменьшаясь в ряду Chlorophyceae > Bacillariophyceae > Prochlorococcus > Prymnesiophyceae > Cyanophyceae > Dinophyceae (Finenko et al., 2003). Однако результаты некоторых экспериментов не укладываются в общую зависимость: для динофлагеллят (*Gyrodinium aurelum*, *Gymnodinium galatheanum*) отмечены относительно высокие значения $X_{л a} / C$ (0,017–0,033 мгХл (мгС)⁻¹), практически сравнимые с таковыми для диатомовых (Johnsen, Sakshaug, 1993; Nielsen, 1992, 1996).

В поисках единой зависимости для описания влияния света на концентрацию пигментов в клетках разной таксономической принадлежности Р. Гейдер (Geider, 1987) выразил изменение отношения $C / X_{л a}$ (Р. Гейдер обозначал отношение $X_{л a} / C$

как θ , а $C / X_{л a} — \theta^{-1}$) относительно его минимального значения θ_{max}^{-1} , которое и включает различие между таксонами. Для описания зависимости отношения $C / X_{л a}$ от световых условий получено следующее уравнение (Geider, 1987):

$$\theta^{-1} = \frac{\theta_{max}^{-1}}{1 + \beta E} \quad (1),$$

где β — коэффициент, который соответствует углу наклона прямой к оси E — интенсивности света, гС (гХл а)⁻¹ (Э·м⁻²·сут⁻¹)⁻¹.

Линейная аппроксимация связи θ^{-1} со светом была использована позднее для расчёта значений коэффициентов уравнения 1 для разных видов во-

дорослей (Finenko et al., 2003). При этом следует отметить, что если зависимость $C / Xл$ от интенсивности света описывали линейным уравнением, то для обратной величины — $Xл / C$ — использовали нелинейную функцию: $Xл / C$ снижалось до минимального значения по экспоненте (Behrenfeld et al., 2002; Flynn, 2003; Zonneveld, 1998).

Две формы математического описания влияния света на концентрацию хлорофилла a в клетках имеют свои «плюсы» и «минусы». Использование нелинейной функции точнее описывает неравномерный характер изменения $Xл / C$ с ростом облучённости: более резкое снижение в начале шкалы и плавное — в конце. Применение линейной связи нивелирует эту неравномерность, но позволяет

оценить минимальное значение соотношения $C / Xл$ (Θ^{-1}_{max}) при крайне низкой

облучённости (Finenko et al., 2003). Наименьшие значения Θ^{-1}_{max} , соответствующие температуре 0°C , отмечены у диатомовых водорослей (Bacillariophyceae) — $41,3 \pm 3,9$. Промежуточное положение занимают водоросли

из классов Primmnesiophyceae и Cyanophyceae, у которых Θ^{-1}_{max} составляет

$54,3 \pm 2,9$. Наибольшие значения Θ^{-1}_{max} получены для динофлагеллят (Dinophyceae) — $74,7 \pm 2,7$ (Finenko et al., 2003).

Таким образом, для разных таксономических групп микроводорослей в ответ на изменение световых и температурных условий установлен одинаковый тип изменения соотношения $Xл a$ к органическому углероду (рис. 96).

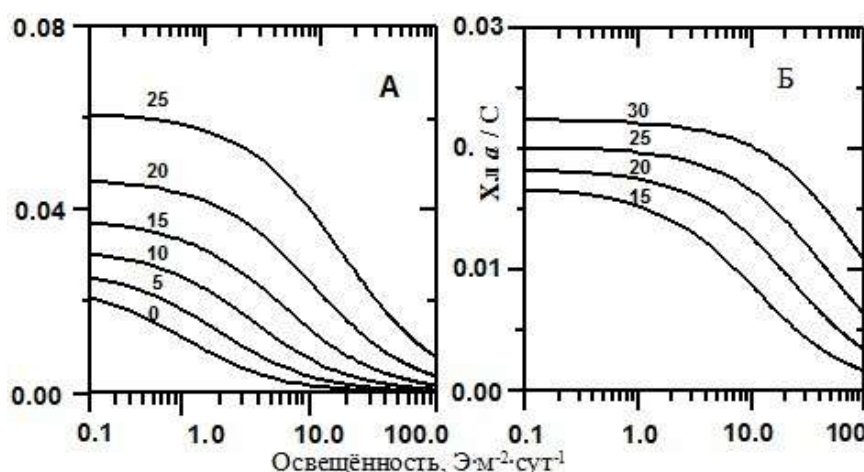


Рис. 96
Моделирование $Xл a / C$ отношения у диатомовых (А) и динофлагеллят (Б) в зависимости от суточной облучённости и температуры (отмечена на графике — от 0 до 30°C) в условиях биогенной обеспеченности (из: Finenko et al., 2003)

Освещённость в среде влияет на содержание всех пигментов в клетках. Адаптация микроводорослей к повышению интенсивности света проявляется в снижении внутриклеточной концентрации всех пигментов. В некоторых случаях (Dubinsky et al., 1986) содержание вспомогательных пигментов изменялось параллельно хлорофиллу a , и в результате отношение вспомогательных пигментов к $Xл a$ почти не менялось. Исследования, выполненные на культурах водорослей разных таксономических групп (Bacillariophyceae, Prymmnesiophyceae, Chlorophyceae), показали увеличение относительного

содержания вспомогательных пигментов от 0,6 до 1,2 при увеличении суточной облучённости от 1,1 до 32,4 $\text{Э}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$ (рис. 97А). Необходимо отметить, что повышение относительной концентрации в клетках вспомогательных пигментов происходит только за счёт фотопротекторов (рис. 97Б). При этом доля вспомогательных фотосинтетически активных пигментов снижается с ростом освещённости (рис. 97В).

Такой характер изменения клеточной квоты вспомогательных фотосинтетических пигментов по отношению к Хл *a* отмечен в экспериментах с культурами криптофитов (Goericke, Montoya, 1998), диатомовых (Falkowski et al., 1985; Sakshaug et al., 1991), динофлагеллят (Falkowski et al., 1985; Prezelin, Sweeney, 1978), примнезиофитов (Falkowski et al., 1985) и зелёных водорослей (Sukenik et al., 1988).

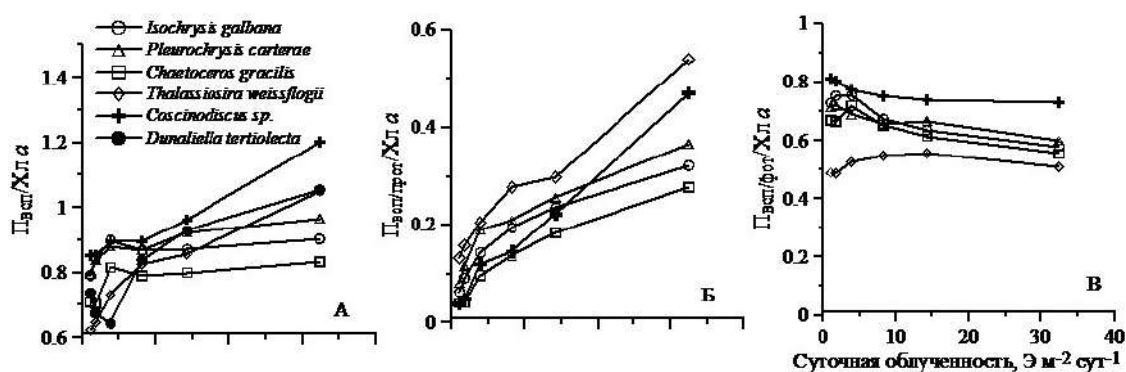


Рис. 97 Влияние световых условий адаптации на отношение всех вспомогательных (А), фотопротекторных (Б) и фотосинтетических вспомогательных пигментов (В) к хлорофиллу *a* в клетках водорослей разных таксономических групп (по Fujiki, Taguchi, 2002)

Фикобиллины цианобактерий и Хл *b* прохлорофитов показывают тренд, аналогичный фотосинтетическим вспомогательным пигментам эукариотов — уменьшение относительного содержания в клетках с ростом облучённости. Следует отметить, что доля фикобиллинов по отношению к Хл *a* снижается значительно, чем доля фотосинтетических каротиноидов в эукариотах (Kana, Glibert 1987). Цианобактерии, которые содержат Хл *b* (*Prochlorothrix hollandica*), отличаются тем, что внутриклеточное содержание этого пигмента не зависит от световых условий (Burger-Wiersma, Post, 1989). Поскольку содержание Хл *a* снижается с ростом облучённости, то соотношение Хл *b* / Хл *a* повышается.

Изменение относительной концентрации фотопротекторных каротиноидов (по отношению к Хл *a*) зависит от характера светоадаптивного изменения содержания в клетках и Хл *a*, и фотопротекторов. Внутриклеточное содержание фотопротекторов — ксантофиллов — увеличивается с ростом интенсивности света. Одновременное уменьшение в клетках Хл *a* приводит к значительному повышению отношения ксантофиллы / Хл *a*. Такие результаты получены для водорослей, относящихся к разным классам: диатомовым, динофлагеллятам, хризофитам и хлорофитам (Casper-Lindley, Bjorkman, 1998; Demers et al., 1991; Sakshaug et al., 1991).

У прокариотов фотопротекторами являются β , ϵ - или β , β -каротиноиды и зеаксантин (Kana et al., 1988; Resch, Gibson, 1983). Так, в прохлорофитовых водорослях *Prochlorococcus marina* и сине-зелёных *Synechococcus* sp. α - и β -каротиноиды изменялись параллельно Хл *a* (Kana et al., 1988; Moore et al., 1995) и их соотношение не зависело от световых условий адаптации. И напротив, содержание зеаксантина в клетках не менялось при световой адаптации, и поэтому снижение в клетках Хл *a* привело к увеличению отношения зеаксантина к Хл *a* при повышении интенсивности света (Kana et al., 1988; Moore et al., 1995).

В целом светоадаптивное изменение содержания в клетках пигментов направлено на уменьшение эффективности поглощения световой энергии клеткой при увеличении плотности падающего на неё светового потока. Уменьшение доли фотосинтетических пигментов и увеличение доли фотопротекторов приводит к усилению способности клетки рассеивать излишнюю поглощённую энергию, хотя отношение всех каротиноидов к Хл *a* меняется не столь значительно.

Хроматическая адаптация. Фенотипическую адаптацию фотосинтетического аппарата водорослей к изменению спектрального состава света называют хроматической адаптацией. Хроматическая адаптация, в отличие от адаптации к интенсивности света в видимой области спектра (от 400 до 700 нм), вызвана влиянием «качества» света и сопровождается изменением соотношения вспомогательных пигментов в клетке, направленным на более эффективное поглощение доступных квантов света. Это связано с тем, что каждый пигмент имеет свою химическую структуру, и как следствие, свой спектр поглощения (табл. 48).

Клетки, благодаря наличию хлорофиллов и вспомогательных пигментов, обладают ярко выраженной спектральной неоднородностью эффективности поглощения света в интервале от 400 до 700 нм (рис.89–93). Наиболее эффективно свет поглощается в синей и сине-зелёной части спектра, менее эффективно — в жёлто-оранжевой. В спектре поглощения света пигментами

наблюдается два максимума: основной — в синей области, более узкий и меньший по размеру — в красной.

В природных водоёмах спектральный состав света изменяется с глубиной — в нижние слои зоны фотосинтеза преимущественно проникает сине-зелёный свет (Ерлов, 1980). В связи с этим хроматическую адаптацию водорослей исследовали, в основном, к синему и сине-зелёному свету, иногда — к красному. Световые условия в экспериментах создавали с помощью светофильтров, которые пропускали не монохроматический свет одной длины волны, а широкую полосу, охватывающую синюю, сине-зелёную или красную области видимого света. Сравнительная оценка эффективности поглощения исследуемого света пигментами клеток сделана в работе (Nielsen, Sakshaug, 1993). Авторы показали, что при одинаковой интенсивности света количество поглощённых хлорофиллом *a* квантов (рассчитанное на 1 мг Хл *a*) изменяется в зависимости от качества света до 4 раз, уменьшаясь в направлении: синий > зелёный > жёлтый > красный свет. При этом эффективность поглощения «белого» (спектрально однородного по всему диапазону ФАР) света меньше зелёного, но больше жёлтого и красного.

Принимая во внимание описанный выше характер изменения внутриклеточной концентрации Хл *a* при адаптации к интенсивности света (к «количеству» света), следует ожидать, что при лимитирующих интенсивностях света содержание Хл *a* в клетках будет меньше на синем (или сине-зелёном), чем на белом свете. На высоких интенсивностях света это различие должно быть меньше или совсем отсутствовать, так как степень адаптивного изменения Хл *a* уменьшается от низких к высоким уровням светового потока (рис. 94). Эти предположения подтверждаются результатами экспериментов с культурами водорослей *Amphidinium certerae* и *Biddulphia* sp. (Humphrey, 1983) и динофитовой *Prorocentrum mariae-lebouriae* (Faust et al., 1982), где получено большее содержание Хл *a* в клетках, адаптированных к синему свету ($59 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$) в сравнении с белым. Противоположный эффект отмечен для диатомовых *Chaetoceros gracile*: внутриклеточная концентрация Хл *a* была больше на сине-зелёном свете $50 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$, чем на белом (Schofield et al., 1990). Эксперименты с диатомовой *Haslea ostrearia* показали отсутствие влияния синего света ($20 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$) на концентрацию Хл *a* в сравнении с белым (Mouget et al., 2004). Неоднозначность результатов, по-видимому, связана с разными спектральными характеристиками использованных светофильтров и ламп освещения.

Анализ результатов хроматической адаптации пигментного аппарата относительно количества поглощённых квантов, а не интенсивности падающего света позволяет унифицировать адаптивный отклик (Nielsen, Sakshaug, 1993; Rivkin, 1989). В эксперименте с диатомовой *Skeletonema costatum* получено, что отношение органического углерода к Хл *a* (С:Хл) закономерно возрастает с увеличением количества поглощаемых квантов света, нормированного на содержание Хл *a*, и описывается единой линейной функцией, независимо от длины волны поглощённых квантов (рис. 98).

Такой характер изменения внутриклеточного содержания Хл *a* соответствует адаптации к интенсивности света, в то время как хроматическая адаптация предполагает изменение в соотношении вспомогательных пигментов, направленное на более эффективное поглощение света в конкретном волновом диапазоне, соответствующем спектру падающего света. Отсутствие

комплиментарного изменения в пигментном составе диатомовых и динофлагеллят (Vesk, Jeffrey, 1977) ставит под сомнение способность этих таксонов к хроматической адаптации (Mouget et al., 2004). Однако в этих экспериментах у водорослей была практически одинаковая скорость роста, что свидетельствует о наличии адаптации к свету разного спектрального состава. Отмеченная особенность хроматической адаптации отдельных таксонов принимается как видоспецифичность адаптивного отклика (Mouget et al., 2004).

Наиболее ярко способность к хроматической адаптации проявляется у сине-зелёных водорослей (Palenik, 2001; Prezelin et al., 1989). Многочисленные исследования хроматической адаптации сине-зелёных водорослей выявили наличие двух типов адаптации: комплиментарной хроматической адаптации и обратной (инверсной) хроматической адаптации (Tandeau de Marsac, Houmard, 1993). В первом типе адаптации преобладает синтез вспомогательного пигмента, спектр поглощения которого комплиментарен спектральным характеристикам падающего света. Второй тип адаптации сопровождается компенсирующими изменениями функциональных показателей в фотосистемах клетки.

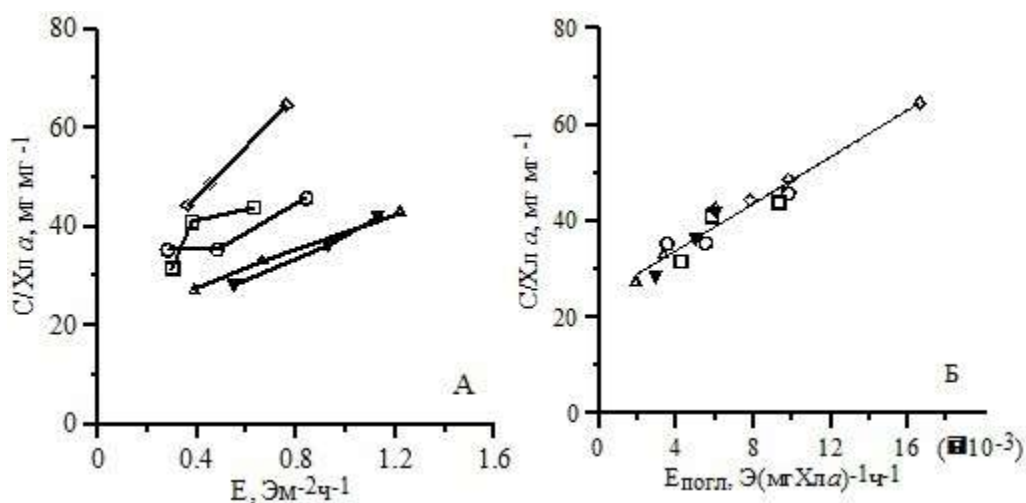


Рис. 98 Отношение C / Хл a в клетках *Skeletonema costatum* в зависимости от интенсивности падающего света — E (A) — и поглощённого пигментами клетки света, нормированного на содержание хлорофилла a, — E_{погл.} (Б) — для трёх интенсивностей света разного спектрального состава: белого (○), синего (◇), зелёного (□), жёлтого (▼) и красного (△) (Nielsen, Sakshaug, 1993)

Сине-зелёные водоросли оказались классическим образцом для изучения хроматической адаптации, так как, в отличие от других таксонов, они содержат вспомогательные пигменты с полосами поглощения, удалёнными от других вспомогательных пигментов. Это — три типа фикобиллиновых пигментов: фикоуробиллины (PUB), фикоэритробиллины (PEB) и фикоцианины (PCB), которые различаются между собой по светопоглощающим характеристикам. Пики поглощения у PUB и PEB разнесены почти на 50 нм и находятся при 490 и 545 нм соответственно (Palenik, 2001). Изменение спектральных характеристик света от синего к зелёному приводит к снижению соотношения между PUB/PEB.

Исследования на культурах *Synechococcus* показали, что PUB/PEB отношение чувствительно именно к изменению спектрального состава света, в то время как ослабление освещённости и лимитирование по азоту не сказываются на величине этого отношения, хотя и влияют на содержание этих пигментов в клетках данной микроводоросли (Palenik, 2001). Разные штаммы *Synechococcus* отличаются между собой по чувствительности этого отношения к качеству света, что, возможно, связано с неполной адаптацией (то есть с незаконченностью адаптаций) к новым световым условиям в экспериментах. Показано, что для завершения адаптивной перестройки пигментного аппарата *Synechococcus* требуется не менее недели (Palenik, 2001).

В природных условиях при длительном существовании популяции сине-зелёных водорослей при стабильных параметрах среды появляется штамм с генетически закреплённым свойством пигментного аппарата клеток — с высоким или низким PUB/PEB отношением (Alberte et al., 1984; Waterbury et al., 1986).

Исследования спектральных характеристик морских штаммов *Synechococcus*, изолированных из разных акваторий, выявили их различие по PUB/PEB отношению, которое является генотипической особенностью штаммов.

Таким образом, одноклеточные планктонные водоросли хотя и отличаются многообразием форм и пигментного состава, но проявляют общие закономерности адаптации к световым условиям среды. Адаптации к увеличению интенсивности света сопровождаются уменьшением концентрации в клетках основного фотосинтетического пигмента — хлорофилла *a*, вспомогательных фотосинтетических пигментов и повышением содержания вспомогательных пигментов — фотопротекторов. Изменение спектрального состава света приводит к адаптивной перестройке пигментного аппарата микроводорослей: в сине-зелёных водорослях происходит комплиментарное изменение соотношения фикоуробиллинов и фикоэритринов, а в водорослях других таксономических групп концентрация хлорофилла уменьшается при повышении количества поглощённых квантов, независимо от волновых характеристик квантов.

Высокая лабильность пигментного аппарата клеток позволяет водорослям адаптироваться и поддерживать скорость роста на оптимальном уровне при высокой изменчивости световых условий.

Авторы благодарят О. А. Галатонову за любезно предоставленные для экспериментов культуры водорослей, а также О. А. Акимову за информационную помощь.

ГЛАВА 12 ДИНАМИКА РОСТА ПЛАНКТОННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В НАКОПИТЕЛЬНОЙ КУЛЬТУРЕ С ДОБАВКАМИ РАСТВОРЁННЫХ ОРГАНИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ

Известно, что уровень эвтрофикации моря определяется количеством поступающего в водоём органического вещества как аллохтонного, так и автохтонного генеза. Интенсивное развитие гетеротрофных микробных сообществ, фитопланктона, зоопланктона и макрофитов приводит к вторичному загрязнению экосистемы, которое сказывается в первую очередь на малоподвижных организмах бентоса.

При деструкции растворённых в воде органических соединений и детрита образуются разнообразные промежуточные продукты. Наиболее распространёнными являются ароматические соединения фенольного ряда, которые составляют основную долю лигнинсодержащих субстратов, входят в состав сырой нефти, горюче-смазочных материалов, выделяются водорослями и макрофитами, содержатся в хозяйственно-бытовых сточных водах и имеют различную степень токсичности.

К массовым видам микроводорослей в Чёрном море относятся динофитовые. Обитают они преимущественно в чистых водах и встречаются в холодные периоды года. Для этих планктонных микроводорослей характерны периоды массового развития, причём некоторые виды вызывают «цветение» воды. С другой стороны, динофитовые чувствительны к содержанию органического вещества в среде, поэтому некоторые виды используются в качестве биоиндикаторов при санитарно-биологической оценке вод.

В настоящее время концепции биохимической и физиологической адаптации и устойчивости организмов находятся в стадии интенсивного развития. Для дальнейшего анализа необходимо иметь достаточный экспериментальный базис, позволяющий получать надёжные критерии устойчивости и адаптируемости объектов. Исследователи стремятся в ходе экспериментов исследовать динамику измеряемых параметров и использовать кинетические характеристики. Относительная трудоёмкость такого подхода, по сравнению с традиционными экспериментами по типу «ингибирование-стимулирование», в большинстве случаев оправдана значительным повышением информативности и достоверности результатов, а также возможностью решать задачи, невыполнимые в обычных опытах.

12.1 Влияние гидролизата мидий на динамику роста планктонных водорослей

В районах мидийных марихозяйств отмечено обильное развитие планктонных водорослей. Показано, что органическое вещество метаболитов мидий стимулирует продукцию фитопланктона, что по величине сравнимо с влиянием минеральных биогенных солей (Галкина, 1979). Пути образования растворённых органических веществ (РОВ) самые различные, один из них — посмертный лизис организмов. Деструкция органического вещества при этом включает самые различные механизмы — от физико-химического выщелачи-

вания морской водой до разрушения под действием как внутриклеточных ферментов, так и при участии бактерий. В результате деструкции в среду поступают как органические формы фосфатов и азотистые вещества (Хайлов, 1971), так и различные органические трансформанты. Оказывают ли продукты разложения такое же влияние, как и прижизненные выделения, пока остаётся невыясненным.

Целью нашей работы явилась экспериментальная оценка роста культур и темпа деления динофитовых планктонных водорослей при влиянии органических веществ. В качестве модели РОВ, образующегося путём посмертного лизиса мидий и физико-химического выщелачивания морской водой, использован щелочной мидийный гидролизат. Способ получения гидролизата, предусматривающий относительно мягкий гидролиз с сохранением высокомолекулярных соединений, защищён патентом (Єрохін, Голуб, 2003). Методы определения химического состава гидролизата описаны ранее (Голубь, 1999). Данные по количественному анализу аминокислотного состава и содержанию жирных кислот получены совместно с В. И. Рябушко и приводятся с его любезного разрешения.

Опыты проводили на альгологически чистых культурах микроводорослей: *Exuviaella pusila*, *Prorocentrum cordatum*, *P. micans*, *Peridinium triquetrum* (Pyrrophyta), *Emilianium huxleyi*, *Isochrysis galbana*, *Monochrysis lutheri* (Chrysophyta) и *Nitzschia closterium* (Bacillariophyta), взятых из коллекции отдела экологической физиологии водорослей ИнБЮМ НАН Украины.

Для адаптации к условиям интенсивного культивирования микроводоросли в течение недели выращивали при непрерывном освещении и постоянной мощности светового потока — 5000 лк — и температуре от +12 до +26 °С.

Накопительную культуру выращивали в конических колбах ёмкостью 200 мл, разводя плотную культуру средой для опыта до оптической плотности 0,1 ед. опт. пл. (измеренную в 20 мм кювете при 670 нм на КФК-2). Опыты проводили в трёх повторностях.

Для имитации естественного чередования фаз освещённости и темного периода микроводоросли выращивали на световой решётке с мощностью светового потока от 2800 до 4500 лк в течение 6 ч, а остальное время — при естественном освещении и длительности светового дня.

Для оценки влияния темного периода использована следующая постановка эксперимента. После разведения культур до оптической плотности 0,1 отн. ед., колбы в двух повторностях (контроль и опыт с концентрацией белка 0,5 и 0,05 мг·л⁻¹) помещали в картонный бокс и накрывали непрозрачной крышкой. Измерения оптической плотности проводили один раз в сутки.

Определение общего азота проводили колориметрическим способом с реактивом Несслера (Сиренко и др., 1986), который готовили по известной прописи (Коростелев, 1964). Концентрацию белка рассчитывали по общему азоту, умножая на коэффициент 6,25 (Практикум по биохимии, 1989).

Культуры в контроле выращивали либо на среде Гольдберга в модификации Ю. Г. Кабановой, либо на пастеризованной морской воде, опыт — на той же среде с добавлением мидийного гидролизата с конечной концентрацией белка 0,5 мг·л⁻¹. Данная концентрация белка не мешает фотокolorиметрированию культуральной жидкости и является для микроводорослей физиологически значимой, встречающейся в естественных условиях.

Для определения концентрации клеток колориметрическим методом проводили построение калибровочных графиков, откладывая по оси абсцисс концентрацию клеток в мл, посчитанную в камере Горяева, а по оси ординат — оптическую плотность культуральной жидкости, измеренную при 670 нм в кювете с длиной оптического пути 20 мм на концентрационном фотоколориметре КФК-2. Построение калибровочных графиков проводили двумя методами: 1) последовательно разводя свежей средой культуру микроводоросли, находящейся в стационарной фазе; 2) измеряя оптическую плотность культуры, находящейся в фазе экспоненциального роста, начиная с наибольшего разведения стационарной культуры. Аликвоту культуры, находящуюся в стационарной фазе, разводили средой до концентрации клеток, имеющей оптическую плотность при 670 нм — 0,05 ед. Измерения проводили дважды в течение суток при интенсивном культивировании и один раз — при естественном чередовании световой и темновой фаз, через 2 ч после включения световой решётки (рис. 99). Проведено 16 опытов в трёх повторностях, каждое измерение оптической плотности проводили по 3–5 раз.

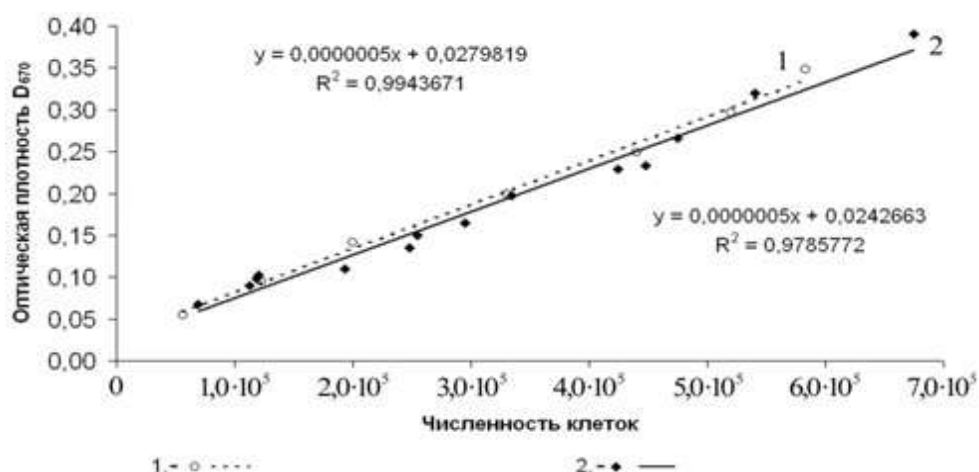


Рис. 99 Калибровочный график для определения численности клеток *Prorocentrum cordatum* по поглощению хлорофилла при 670 нм: 1 — культура в стационарной фазе, выполнены разведения и определена оптическая плотность; 2 — культура в фазе логарифмического роста, измерена оптическая плотность отобранных аликвот

Коэффициенты корреляции линий трендов построенных калибровочных графиков получены обработкой данных компьютерными программами и составили 0,994 для данных, полученных разведением культуры, находящейся в стационарной фазе, и 0,979 — в ходе нарастания биомассы.

Для исследования механизмов энергообеспечения клеток микроводорослей использовали метод спектрального люминесцентного анализа, предложенный В. Н. Карнауховым (Асланиди и др., 1981; Запрометов, 1992). Измерение люминесцентных характеристик культур микроводорослей проводили на спектрофлюорофотометре RF 5000 фирмы Shimadzu (Япония). Аликвоту культуральной жидкости объёмом 4 мл (с оптической плотностью не более 0,2 отн. ед. при длине волны 670 нм) помещали в специальную нефлуоресцирующую кювету с длиной оптического пути 10 мм и без

предварительной выдержки регистрировали спектр люминесценции *in vivo*. Возбуждение осуществляли излучением ксеноновой лампы высокого давления (150 W) в длине волны 365 нм (щель 5–10 нм). Интенсивность люминесценции окисленных флавопротеинов измеряли при 530 нм. Измерения для хлорофилла проводили при 682–684 нм. По полученным данным рассчитывали параметр χ по формуле:

$$\chi = I_{680} / I_{530}.$$

При обработке и анализе полученных результатов использовали стандартные статистические методы.

Работы по экспериментальной оценке динамики роста динофлагеллят при сочетанном влиянии трофически ценных и токсических растворённых органических веществ были проведены на альгологически чистых культурах *Exuviaella pusila* и *Prorocentrum cordatum*. Водоросли выращивали на фильтрованной и пастеризованной морской воде.

Трофически ценные вещества РОВ имитировали путём добавления мидийного гидролизата, содержащего аминокислоты, производные белков, углеводов и липидов (Голубь и др., 2005), в концентрации 5,5 мг·л⁻¹. Использованная концентрация была близкой к содержанию РОВ в морской воде в летний период. Для приготовления культуральной среды применяли пастеризованную морскую воду с мидийным гидролизатом, а также фенольные соединения (фенол и флороглюцин) в концентрациях 1, 10 и 100 мг·л⁻¹.

Анализ полученных данных проводили в сравнении с контрольными культурами, выращиваемыми только на морской воде, на морской воде при добавке гидролизата, на морской воде с добавкой фенольных соединений. Такой подход позволял вычленять влияние исследованных факторов на рост динофлагеллят.

Проведён 21 эксперимент по исследованию влияния изучаемых факторов на рост микроводорослей, каждый опыт не менее 2–3-кратной повторности, в каждой пробе с растущей культурой выполнено по 3–5 измерений.

Для более полного представления о влиянии гидролизата мидий на микроводоросли, целесообразно остановиться на его химическом составе (табл. 50). Нами показано, что в гидролизате сохраняется до 50 % высокомолекулярной фракции белков с молекулярными массами от 96 до 200 кДа, обладающих иммуномодулирующими свойствами. В процессе гидролиза в растворённое состояние переводится более 60 % сухих веществ и 45 % общего азота гидролизуемой части мидий. Среднее содержание общего азота составляет 7,33 % от сухой массы.

Табл. 50 Физико-химические показатели щелочного мидийного гидролизата

Наименование показателя	Норма
Относительная плотность при 20 °С	1,15–1,20
Активная кислотность, рН	6,8–7,4
Массовая доля (в %): сухих веществ	25,4–34,2
белковых веществ	11,9–13,6
углеводов	2,9–3,2
соли	5,9–8,0
азотистых веществ	61–66
свободных аминокислот	1,04–2,25

Изучен биохимический состав свободных аминокислот и жирных кислот гидролизата (табл. 51).

Табл. 51 Содержание органических кислот в щелочном мидийном гидролизате

Аминокислоты	Незаменимые, в т. ч.	Жирные кислоты	Полиненасыщенные, в т. ч.
Лизин	+	Пальмитиновая	
Гистидин		Пентадекановая	
Аргинин		Стеариновая	
Треонин	+	Олеиновая	+
Пролин		Линолевая	+
Тирозин	+	Линоленовая	+
Валин	+	Арахидовая	+
Изолейцин	+	Эйкозодиеновая	+
Триптофан	+	Эйкозатриеновая	+
		Эйкозатетраеновая	+

Результаты количественного аминокислотного анализа щелочного мидийного гидролизата МИГИВЕНГ, изготовленного из мидий перед весенним нерестом (26.04.2006) и после осеннего нереста (30.11.2004) (табл. 52), косвенно подтверждают имеющиеся сведения о более богатом аминокислотном составе мидий в преднерестовый период. Гидролизат содержит основные группы органического вещества морского генеза, имеющие трофическую ценность, что позволяет использовать его в экспериментах по имитации РОВ, поступающего в среду в результате деструкции и физико-химического выщелачивания органического вещества отмирающих организмов.

Табл. 52 Результаты количественного аминокислотного анализа щелочного мидийного гидролизата, изготовленного из мидий перед весенним и после осеннего нереста (в пересчёте на 100 мл гидролизата)

Аминокислоты	До нереста (апрель)			После нереста (ноябрь)		
	Кол-во, Мк/моль	Кол-во, мг	%, по мг	Кол-во, Мк/моль	Кол-во, мг	%, по мг
ГАМК	32,8	3,4	1,8	7,8	0,8	1,1
Лизин	37,1	5,4	2,9	8,1	1,2	1,6
Гистидин	4,7	0,7	0,4	1,4	0,2	0,3
Аргинин	5,2	0,9	0,5	2,6	0,5	0,6
Орнитин	61,5	8,1	4,3	13,5	1,8	2,5
Аспарагиновая к-та	116,5	15,5	8,3	67,5	9,0	12,3
Треонин	31,3	3,7	2,0	13,3	1,6	2,2
Серин	154,8	16,3	8,7	20,8	2,2	3,0
Глутаминовая к-та	101,7	14,9	8,0	20,7	3,0	4,2
Пролин	50,0	5,8	3,1	25,0	2,9	4,0
Глицин	697,7	52,3	27,9	314,0	23,5	32,4
Аланин	312,5	27,8	14,8	165,2	14,7	20,2
Цистин	15,2	1,8	1,0	8,4	1,0	1,4
Валин	29,0	3,4	1,8	8,3	1,0	1,3
Метионин	42,6	6,4	3,4	7,4	1,1	1,5
Изолейцин	13,1	1,7	0,9	1,8	0,2	0,3
Лейцин	39,4	5,2	2,8	10,1	1,3	1,8
Тирозин	57,5	10,4	5,6	27,4	5,0	6,8
Фенилаланин	20,1	3,3	1,8	9,8	1,6	2,2
Глутамин	4,1	0,6	0,3	1,4	0,2	0,3
Сумма	1826,7	187,6	100,0	734,4	72,8	100,0

Мидийный гидролизат использовался большинством исследованных нами видов микроводорослей, особенно пиррофитовыми и диатомовыми (рис. 100). Широкий спектр органических веществ модельного РОВ оказывает более значительное влияние на рост планктонных водорослей, чем простые добавки азота, фосфора и микроэлементов в культуральную среду. Органическое вещество продуктов деструкции мидий стимулирует продукцию фитопланктона и его влияние по величине сравнимо с влиянием минеральных биогенных солей, что приводит к обильному «цветению» водорослей в районах мидийных хозяйств (Галкина, 1978).

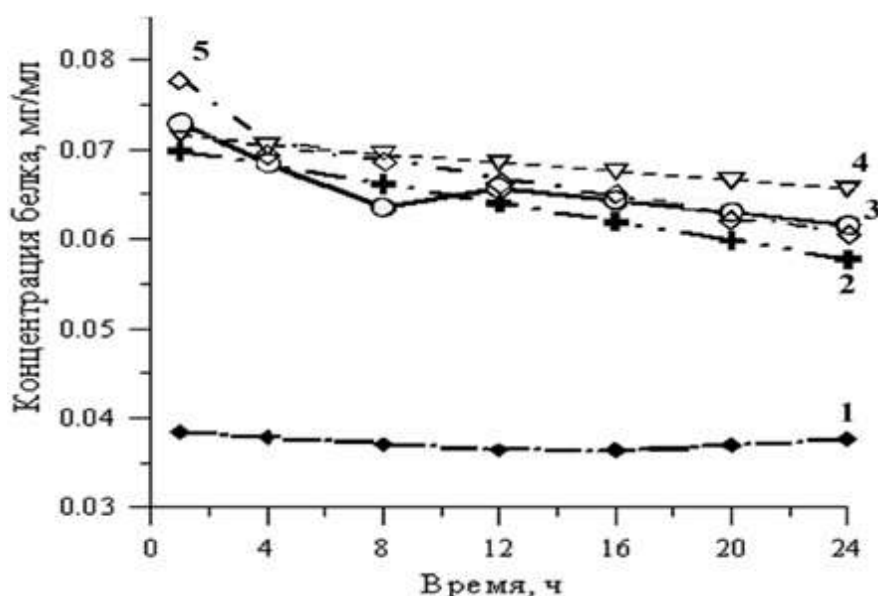


Рис. 100 Потребление микроводорослями растворённых органических веществ гидролизата мидий (в пересчёте на белок).

1 — *M. luteri*, 2 — *E. huxleyi*, 3 — *P. cordatum*, 4 — *N. closterium*, 5 — *E. pusila*

При исследованных концентрациях РОВ и интенсивности света гидролизат положительно влиял на рост всех культур микроводорослей, которые откликнулись на его добавку в питательную среду значительным ускорением темпа деления (табл. 53). Это указывает на благоприятную трофическую ситуацию в культиваторе, поскольку трофический фактор, как правило, является лимитирующим в естественных условиях обитания. Значительное влияние на развитие водорослей оказывает обеспеченность пластическим материалом, которая связана с белковым обменом (Макарова, Ланская, 1974). Поскольку более 60 % сухих веществ гидролизата составляли белки, пептиды, аминокислоты и их производные, а количество аминного азота превышало 53 % от общего количества азотистых веществ, становится понятным активное поглощение гидролизата микроводорослями. Именно обеспеченность пластическим материалом для белкового синтеза ускоряет рост клеток и вступление в фазу деления (Злобин и др., 1987).

Известно, что утилизация азотсодержащих органических веществ благоприятно воздействует на рост многих микроводорослей, в том числе и фотосинтезирующих (Гавриленко и др., 1986). Для оценки величин

потребления РОВ динофитовыми водорослями в условиях различной освещённости были проведены специальные опыты на двух видах культур — *Euxavielia pusila* и *Prorocentrum cordatum*.

Табл. 53 Влияние гидролизата на темп деления микроводорослей за 24 ч

Вид водорослей	Темп деления, делений·сут. ⁻¹		Концентрация гидролизата, мг·л ⁻¹	В % к контролю
	контроль	опыт		
<i>M. lutheri</i>	0,32	1,57	0,380	491
<i>E. pusila</i>	0,67	1,96	0,845	293
<i>P. cordata</i>	0,61	1,41	0,775	231
<i>N. closterium</i>	0,42	1,44	0,750	343

Проведённые опыты показали, что при использованной концентрации РОВ и интенсивности света гидролизат положительно влиял на рост всех исследованных культур микроводорослей, которые откликнулись на добавку гидролизата в питательную среду значительным ускорением темпа деления (рис. 101).

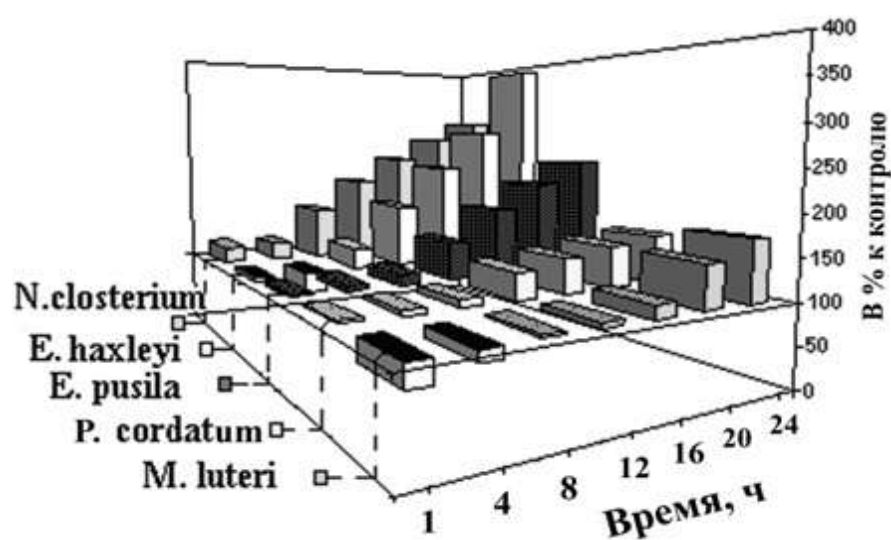


Рис. 101 Ускорение темпа деления по сравнению с контролем, растущим на среде Гольдберга

Подобный опыт был поставлен Р. И. Ли с культурой *Prorocentrum micans*. В отличие от нас, она культивировала *P. micans* на среде Уолна при различной освещённости, а в среду Уолна добавляла мидийный гидролизат (концентрация по белку 0,5 мг·л⁻¹). В опыте показано, что световой оптимум для этой культуры составляет 4–6 клк, немного слабее *P. micans* рос при 8 клк, заметно слабее — при 2 клк. По сравнению с контролем накопление биомассы в опытных условиях на порядок выше, что свидетельствует о прямом потреблении РОВ гидролизата (рис. 102).

Отмечено увеличение скорости роста культур, растущих в микотрофных условиях, в 2–3 раза по сравнению с контролем, растущим на морской

воде без добавки мидийного гидролизата. На рис. 103 и 104 показана динамика возрастания численности водорослей в процентах по отношению к исходной. Культуры динофитовых водорослей быстрее росли в опытах, поставленных весной, чем летом или осенью.

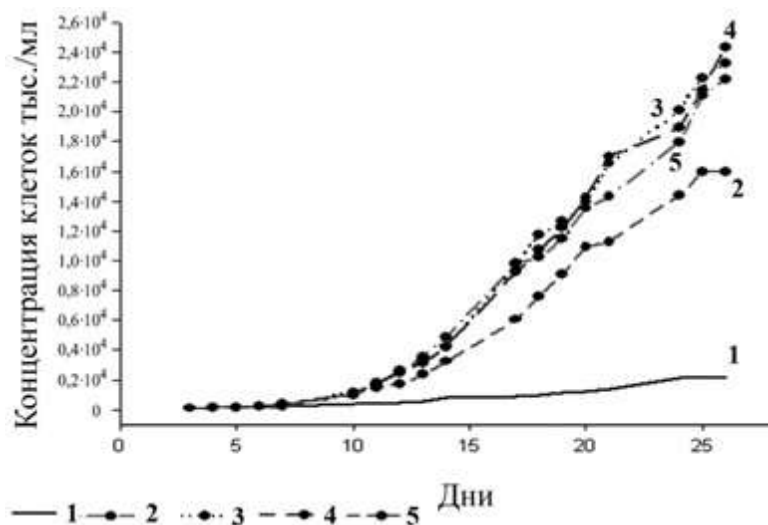


Рис. 102 Динамика роста *P. micans* на среде Уолна с добавками мидийного гидролизата при различной освещённости: 1 — контроль на среде Уолна; 2 — с добавкой гидролизата при 2000 лк; 3 — то же при 4000 лк; 4 — при 6000 лк; 5 — при 8000 лк

Вполне вероятно, что такие сезонные различия были вызваны в первую очередь как повышением температуры с 14–18 до 22–26 °С, так и быстрым развитием сопутствующей микрофлоры и простейших. Более крупный по размерам *P. cordatum* имел более низкие темпы деления, чем мелкие клетки *Exuviaella pusila* (табл. 53). Хороший стимулирующий эффект гидролизата на свету связан, вероятно, с фотофосфорилированием и накоплением АТФ и НАДФ·Н₂, используемых для трансформации экзогенного органического вещества, что может служить объяснением нормальному развитию культуры даже при слабом освещении. Известно, что различные виды одноклеточных водорослей могут использовать аминокислоты в качестве источника не только азота, но и углерода (Хайлов, 1971).

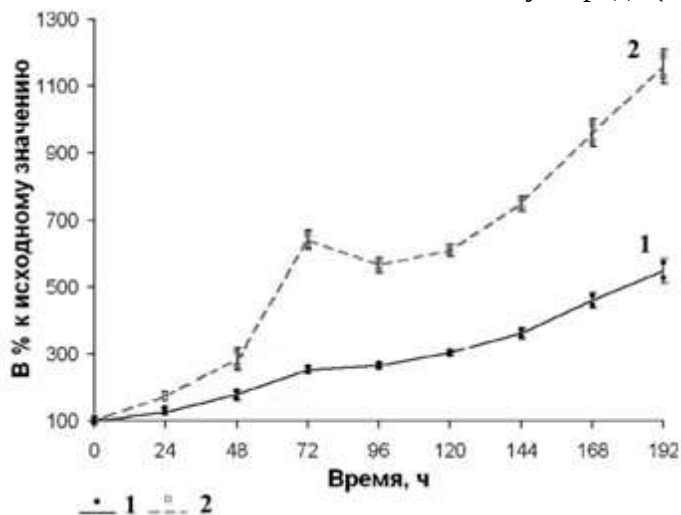


Рис. 103 Рост численности клеток *E. pusila* зимой на морской воде с добавками мидийного гидролизата: 1 — контроль на морской воде; 2 — опыт с добавкой гидролизата

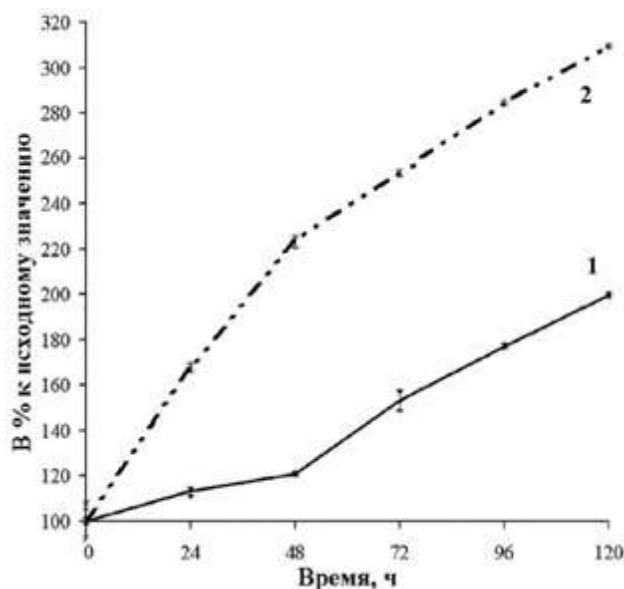


Рис. 104 Рост численности клеток *P. cordatum* летом на морской воде с добавками мидийного гидролизата: 1 — контроль на морской воде; 2 — опыт с добавкой гидролизата

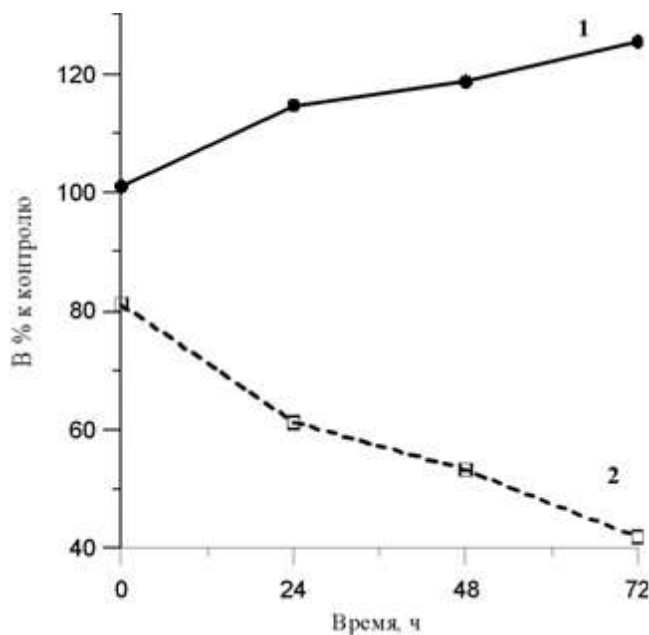


Рис. 105 Рост культуры *E. pusila* в темноте на средах с различной концентрацией РОВ гидролизата: 1 — концентрация белка в среде 0,5 мг·л⁻¹; 2 — концентрация белка в среде культивирования 0,05 мг·л⁻¹

Для *E. pusila* концентрация РОВ является определяющим фактором. При стандартной для других опытов концентрации белка в 0,5 мг·л⁻¹ культура нормально росла в темноте, а при уменьшении концентрации РОВ на порядок величин культура погибала в темноте (рис. 105). Причина гибели культуры не установлена, возможно, что лимитирующим фактором для развития данного вида являлся недостаток неорганического фосфата в гидролизате.

Несколько иную картину наблюдали в культуре *P. cordatum* (рис. 106). Как видно, *P. cordatum* потребляла РОВ в темноте и хорошо развивалась, по сравнению с контролем на среде Гольдберга, в том числе и при снижении концентрации РОВ на порядок величин.

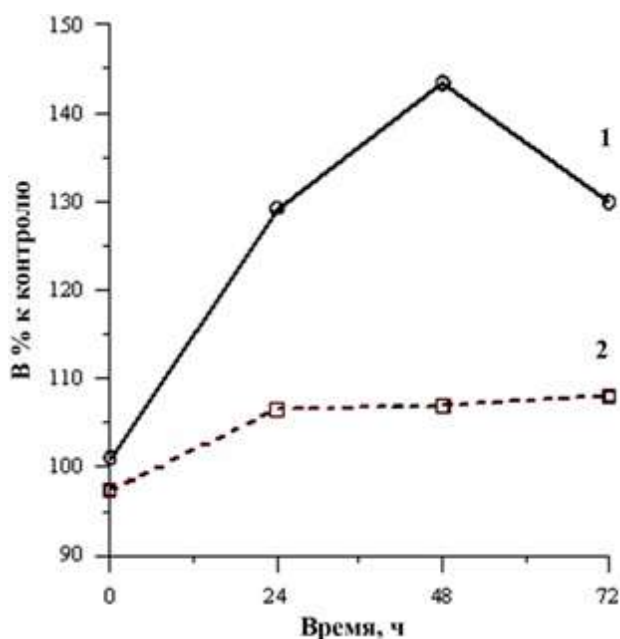


Рис. 106 Рост культуры *P. cordatum* в темноте на средах с различной концентрацией РОВ гидролизата:
 1 — концентрация белка в среде культивирования $0,5 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$;
 2 — концентрация белка в среде культивирования $0,05 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$

Следует отметить наличие незначительной разницы в стимулирующем воздействии РОВ гидролизата в зависимости от концентрации, при сохранении общей тенденции.

Влияние уровня освещённости на рост. Для проведения опытов при слабой освещённости колбы размещали в затенённой части помещения, где отсутствовало прямое солнечное освещение. Среднесуточный ход освещённости выбранной площадки составлял в солнечный день от 400 лк в 9 ч утра до 1000 лк в 13 ч дня, а в пасмурный — 100 и 300 лк соответственно. Колбы с культурами в двух повторностях (контроль и опыт с концентрацией белка $0,5$ и $0,05 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$) помещали на испытательную площадку; измерения оптической плотности проводили один раз в сутки. Длительность опытов составляла от 5 до 9 сут. При обобщении данных отмечено, что стабильно культуры развивались только в течение 3–4 сут, поэтому представленные здесь данные ограничены 72 ч.

Культура *Exuviaella pusila* при концентрации белка $0,5 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$ развивалась как в темноте, так и при слабом освещении лучше контрольной культуры на среде Гольдберга (рис. 107). При концентрации белка $C_6 = 0,05 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$ и слабом освещении роста водорослей по отношению к контролю не наблюдали, а при культивировании в темноте происходило ярко выраженное их угнетение (рис. 108).

Несколько иначе ведёт себя культура *Prorocentrum cordatum* при слабом освещении. При концентрации белка $C_6 = 0,5 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$ на свету преобладает автотрофное питание и, несмотря на абсолютные значения, прослеживается направленное снижение скорости наращивания биомассы в культуре, использующей гетеротрофное питание, по сравнению с контролем (рис. 109). При концентрации белка $0,05 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$ культура развивается немного лучше контроля, но динамика развития сходна с таковой *E. pusila* (рис. 110).

Исследованные виды водорослей имели различный характер потребления гидролизата. Наиболее активно использовали РОВ *E. pusila*, *P. cordatum*, *Nitzschia closterium* и *Emilianium huxleyi*. Три последних вида являются массовыми видами фитопланктона, чьё развитие отмечено в районах

расположения мидийных марихозийств. Это согласуется с данными (Галкина, 1979), что прижизненные выделения мидий не только оказывают определяющее влияние на общее развитие фитопланктона, но и регулируют его видовой состав. Между видовым составом фитопланктона и мидиями, вероятно, существует как прямая, так и обратная трофическая зависимость. С одной стороны, преимущество получают виды микроводорослей, способные гетеротрофно утилизировать поступающее в среду органическое вещество, с другой стороны, мидии получают возможность использовать для питания фитопланктон.

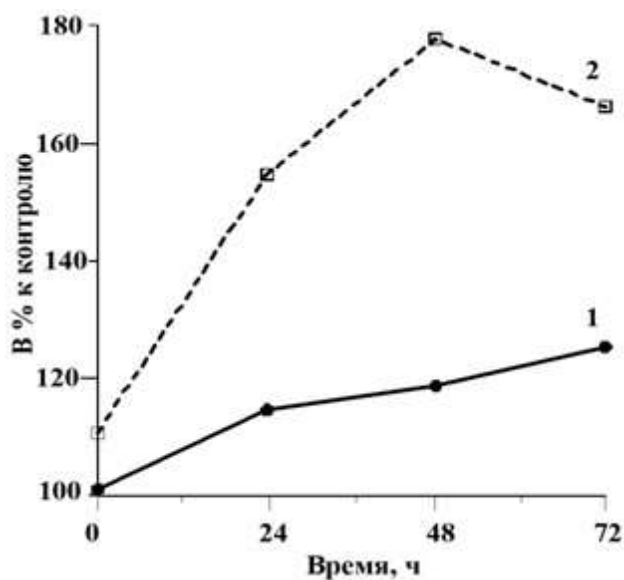
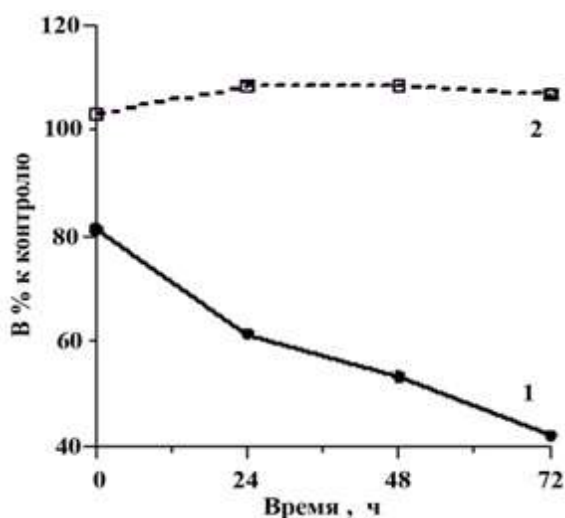


Рис. 107 Влияние уровня освещённости на рост *E. pusila* на среде с гидролизатом ($C_6 = 0,5$ мг/л) по сравнению с контролем, растущим на среде Гольдберга:
1 — культура росла в темноте;
2 — культура росла при освещении до 1000 лк

Рис. 108 Влияние уровня освещённости на рост *E. pusila* на среде с гидролизатом ($C_6 = 0,05$ мг/л) по сравнению с контролем, растущим на среде Гольдберга:

1 — культура росла в темноте;
2 — культура росла при освещении до 1000 лк



Культура *E. huxleyi* чувствительна к температуре среды, и при превышении 26°C рост водорослей замедляется, а затем прекращается (рис. 111). В опыте, проведённом при температуре $27\text{--}31^\circ\text{C}$, концентрация клеток *E. huxleyi* начала снижаться, и клетки начали оседать на дно, что выразилось в снижении интенсивности поглощения в полосе хлорофилла. То же происходило в первые 4 ч и в опытных колбах, но затем под воздействием составляющих гидролизата культура перешла в фазу экспоненциального роста (рис. 111).

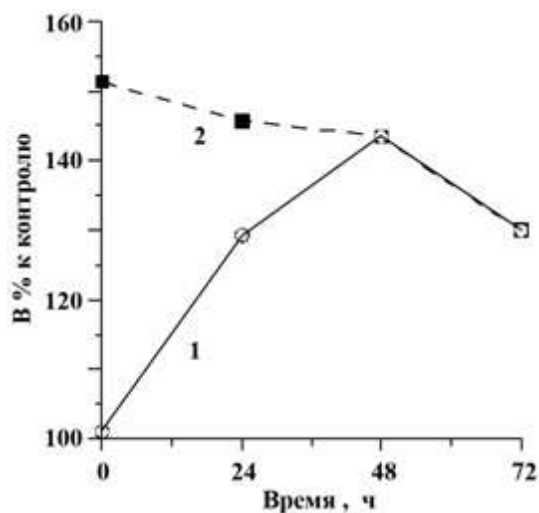


Рис. 109 Влияние уровня освещенности на рост *P. cordatum* на среде с гидролизатом ($C_6 = 0,5$ мг/л) по сравнению с контролем, растущим на среде Гольдберга:

1 — культура росла в темноте;
2 — культура росла при освещении до 1000 лк

Рис. 110 Влияние уровня освещенности на рост *P. cordatum* на среде с гидролизатом ($C_6 = 0,05$ мг/л) по сравнению с контролем, растущим на среде Гольдберга:

1 — культура росла в темноте;
2 — культура росла при освещении до 1000 лк

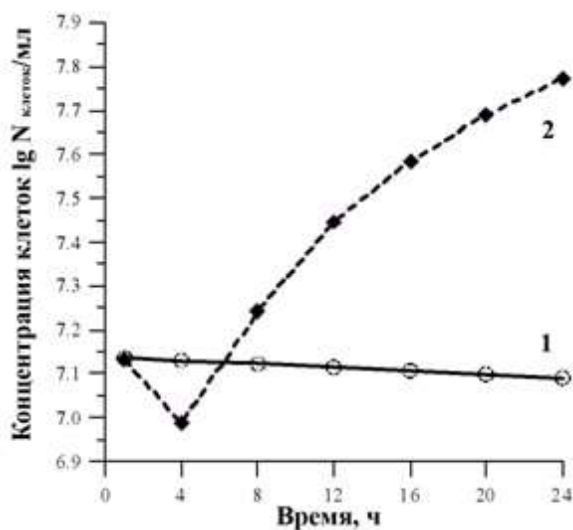
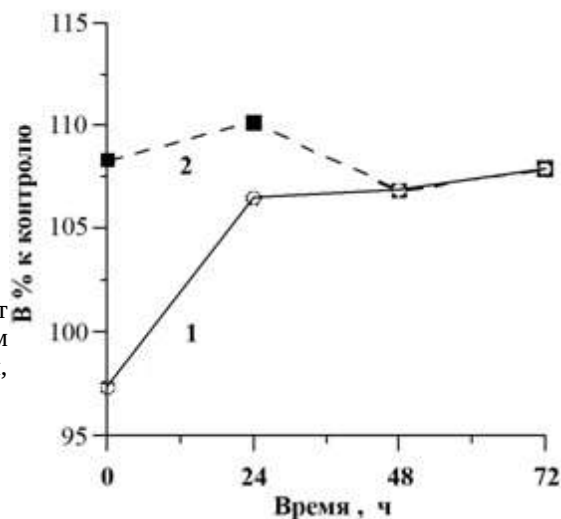


Рис. 111 Рост *E. huxleyi* в накопительной культуре:

1 — контроль на среде Гольдберга;
2 — опыт на среде Гольдберга с добавкой мидийного гидролизата

Это может указывать на то, что гидролизат содержит биологически активные вещества, способные влиять на адаптационные механизмы культуры, а не просто является источником доступных форм углерода и азота (Голубь, 1999).

Культура *Peridinium triquetrum*, как и *E. huxleyi*, в опыте нормально росла только на среде с гидролизатом.

Для исследования возможности использования культурами фитопланктона гетеротрофного метаболизма мы применили метод, в основе которого лежит различие в спектрах люминесценции при фотоавтотрофном и гетеротрофном энергообеспечении клетки.

Люминесцентный микроспектральный анализ применяют для контроля состояния систем энергетического обмена клеток растений в целях биомониторинга. В качестве характеристического параметра, отражающего соотношение фотоавтотрофной и гетеротрофной компонент системы энергообеспечения фотосинтезирующих клеток высших растений и некоторых водорослей, предложено (Асланиди и др., 1981; Карнаухов, Ерохин, 1981; Карнаухов и др., 1981) использовать отношение интенсивности люминесценции хлорофилла на длине волны $\lambda = 680$ нм (I_{680}) к интенсивности люминесценции окисленных флавопротеинов на длине волны $\lambda = 530$ нм (I_{530}) — параметр χ . Более детально о методе люминесцентно-спектрального анализа см. в разделе 14.2.

Присутствие в культуральной среде растворённых органических веществ неоднозначно влияет на люминесцентные характеристики исследованных видов (рис. 112). Добавка гидролизата в среду вызывала ингибирование фотосинтеза у *P. cordatum* и *N. closterium*, что подтверждается снижением интенсивности люминесценции хлорофилла в течение всего опыта. Учитывая, что освещённость в опыте не превышала обычных значений освещённости в эвфотическом слое (4–5 клк), вряд ли этот факт может объяснить только перестройкой хлоропластов (Эрхард, Сежен, 1984). Это подтверждает и динамика параметра χ (рис. 113), характеризующего соотношение вклада фотоавтотрофной и гетеротрофной систем энергообеспечения клетки. Динамика параметра χ указывает, что активность ферментативных систем окислительного фосфорилирования, т. е. гетеротрофного энергообеспечения клетки возрастает, а при ингибировании фотосинтеза это может указывать на смену типа питания или, скорее всего, увеличение доли гетеротрофного энергообеспечения.

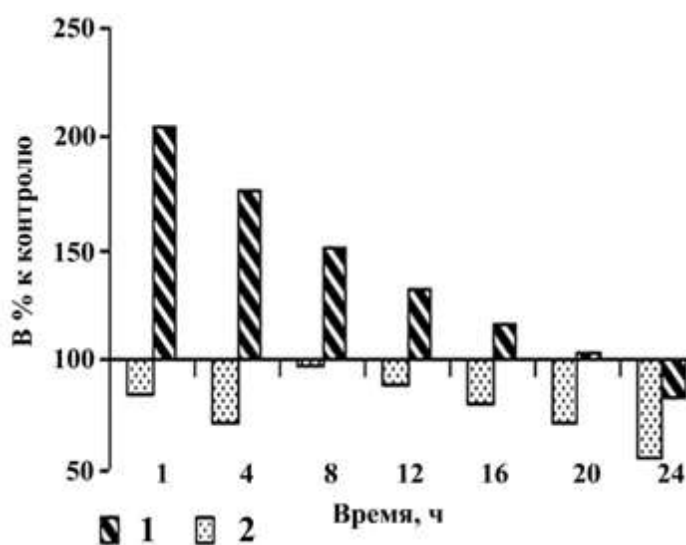


Рис. 112 Динамика люминесценции хлорофилла при выращивании культур микроводорослей на среде Гольдберга с добавками мидийного гидролизата:

1 — *N. closterium*;

2 — *P. cordatum*

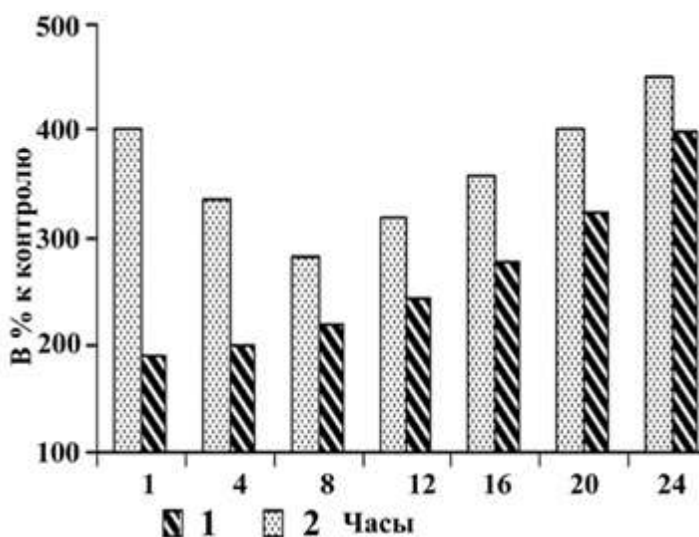


Рис. 113 Динамика параметра χ при выращивании культур микроводорослей на среде Гольдберга с добавками мидийного гидролизата:
1 — *N. closterium*;
2 — *P. cordatum*

В первые 8 ч опыта параметр χ у *P. cordatum* убывал по отношению к контролю (рис. 113), затем возрастал до конца опыта, указывая на преобладание люминесценции окисленных флавопротеинов над люминесценцией хлорофилла. Такие изменения в направленности линий тренда люминесценции хлорофилла и параметра χ у *P. cordatum* могут объясняться тем, что у культур планктонных водорослей при смене источника углерода часто наблюдается многочасовая адаптация к новому источнику (Кондратьева, 1982).

В варианте опыта с культурой *N. closterium* (рис. 113) параметр χ постоянно возрастал по сравнению с контролем, выращиваемым на среде Гольдберга. В культуре *N. closterium* наблюдается постепенное ингибирование фотосинтеза с параллельным усилением энергопродукции в гетеротрофной системе энергообеспечения клетки, что может свидетельствовать об использовании смешанного типа метаболизма.

По нашим данным, *P. cordatum* и *N. closterium* активно потребляли гидролизат в течение всего эксперимента. По некоторым сведениям, у диатомовых на свету преобладают прямая ассимиляция и накопление липидов из окружающей среды (Гавриленко и др., 1986; Рейвн и др., 1990). Ингибирование фотосинтеза происходит на фоне увеличения концентрации клеток в опытных культурах по сравнению с контролем (Гавриленко и др., 1986), что также может подтверждать использование смешанного типа питания у *N. closterium* и даже переход на гетеротрофное потребление органики у *P. cordatum*.

Наиболее характерным показателем потребления растворённой органики могут служить изменения в темпе деления культур микроводорослей. Сбалансированный состав модельного РОВ — органические формы углерода, азота, фосфора, витаминов и микроэлементов — синергически утилизируются фитопланктоном в качестве не только энергетического, но и пластического материала, что приводит к ускорению темпа деления. Динамика потребления РОВ гидролизата (в расчёте на белок, мг·мл⁻¹) и темп деления *P. cordatum* в накопительной культуре (рис. 114) показывают, что в культуре, которая потребляла гидролизат в течение всего опыта, темп деления клеток увеличился более чем вдвое по сравнению с контролем, растущим на среде Гольдберга.

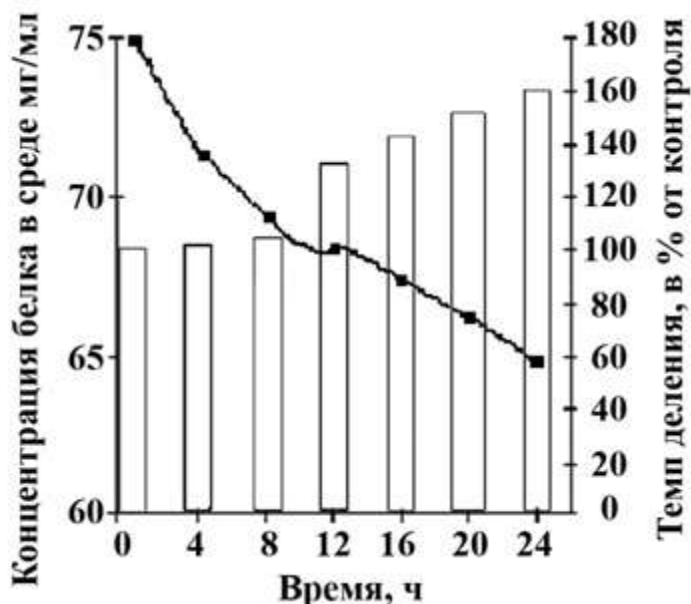


Рис. 114 Динамика потребления РОВ гидролизата и влияние на темп деления *P. cordatum* в накопительной культуре:

график — потребление белка микроводорослью в опыте;
гистограмма — темп деления микроводоросли в опыте

Вполне очевидно, что при массовом цветении фитопланктона в эвтрофированных акваториях возможна реализация пластичного механизма энергообеспечения некоторых планктонных водорослей. Исходя из способности планктонных водорослей к гетеротрофному энергообеспечению, в трофодинамических расчётах следует учитывать их вклад в формирование замкнутого цикла углерода в экосистемах.

Резюмируя полученные результаты по экспериментальной оценке динамики роста некоторых планктонных водорослей в накопительной культуре с добавками растворённых органических веществ, следует отметить следующее: (1) исследованные концентрации щелочного мидийного гидролизата, имитирующие компоненты РОВ, практически во всех случаях оказывали стимулирующее действие на рост микроводорослей; (2) между концентрацией РОВ и стимулирующим воздействием на рост культур микроводорослей в темноте существует определенная зависимость; (3) имеются межвидовые различия в чувствительности к концентрации питательных элементов в среде, т. к. *P. cordatum* способна, в отличие от других водорослей, расти в темноте при более низких концентрациях гидролизата; (4) низкие концентрации РОВ при слабом освещении эффективно используются в качестве питательного субстрата; (5) при исследованных концентрациях гидролизата в культурах *P. cordatum* при слабом освещении преобладал автотрофный метаболизм, т. е. проявлялась облигатная гетеротрофия.

12.2 Влияние фенольных соединений на динамику роста динофитовых водорослей

Значительный вклад в загрязнение моря вносят органические вещества фенольной группы, которые поступают в прибрежные воды в основном за счёт аллохтонных источников, например речного стока, привносящего отходы

промышленных производств, а также с хозяйственно-бытовыми водами. Автохтонное загрязнение формируется в процессах метаболизма водных организмов, например путём синтеза бурными и некоторыми зелёными водорослями (Супу, 1995), при биохимическом распаде и трансформации органических веществ, протекающих как в водной толще, так и в донных отложениях, а также в результате деструкционных процессов органического вещества микроорганизмами (Ерохин и др., 2006).

В функционировании морских экосистем большую роль играют динофитовые водоросли, однако сведений по влиянию на их развитие фенольных соединений практически не имеется. Ниже приведены результаты нашей работы по экспериментальной оценке роста динофлагеллят в накопительных культурах при воздействии фенольных соединений.

Работы проведены на альгологически чистых культурах микроводорослей *Exuviaella pusila* и *Prorocentrum cordatum* (Pyrrrophyta), взятых из коллекции отдела экологической физиологии водорослей ИнБЮМ НАН Украины. Водоросли выращивали на фильтрованной и пастеризованной морской воде. Для определения концентрации клеток в культуре микроводорослей использовали колориметрический метод (Голубь, 1999). В качестве модельных токсических загрязнителей использовали фенольные соединения (фенол, флороглюцин и гидрохинон) в концентрациях 1, 10 и 100 мг·л⁻¹. Опыты были поставлены в двух повторностях. Для анализа отбирали аликвоты культуры микроводорослей, которые колориметрировались не менее 3–5 раз.

На рис. 115 и 116 показана динамика роста в накопительных культурах микроводорослей *E. pusila* и *P. cordatum* соответственно при влиянии различных концентраций фенола. Высокие концентрации фенола (100 мг·л⁻¹) были токсичными для исследованных видов водорослей. Следует отметить, что даже при такой концентрации фенола в первые трое суток эксперимента был отмечен незначительный рост водорослей. При продолжении эксперимента наблюдали снижение темпа деления и отмирание культур. Более низкие концентрации фенола (1–10 мг·л⁻¹) стимулировали рост культуры *P. cordatum* (рис. 116). Как стимулирующее, так и ингибирующее влияние фенола на рост культур микроводорослей зависело от концентрации токсиканта.

В опытах по исследованию влияния двухатомного фенола гидрохинона на рост культуры *P. cordatum* показано, что это соединение проявляет сильную токсичность при всех исследованных концентрациях. На этом основании было решено прекратить дальнейшие опыты с гидрохиноном.

Ещё одну серию опытов проводили с использованием трёхатомного фенола флороглюцина. Установлено, что флороглюцин в концентрации 10–100 мг·л⁻¹ являлся токсичным для водорослей *P. cordatum* и подавлял рост по сравнению с ростом культуры в контроле на чистой морской воде (рис. 117). Концентрация флороглюцина 1 мг·л⁻¹ в первые двое суток стимулировала рост культур *P. cordatum* и *E. pusila* по сравнению с контролем на морской воде (рис. 117, 118).

Полученные данные свидетельствуют, что токсичность флороглюцина для исследованных культур ниже по сравнению с таковой фенола. Флороглюцин не оказывал ингибирующего влияния на рост *E. pusila* (рис. 118), а степень угнетения роста *P. cordatum* определялась концентрацией токсиканта (рис. 117). Даже высокая концентрация флороглюцина 100 мг·л⁻¹ не оказывала токсического воздействия на *E. pusila* (рис. 118).

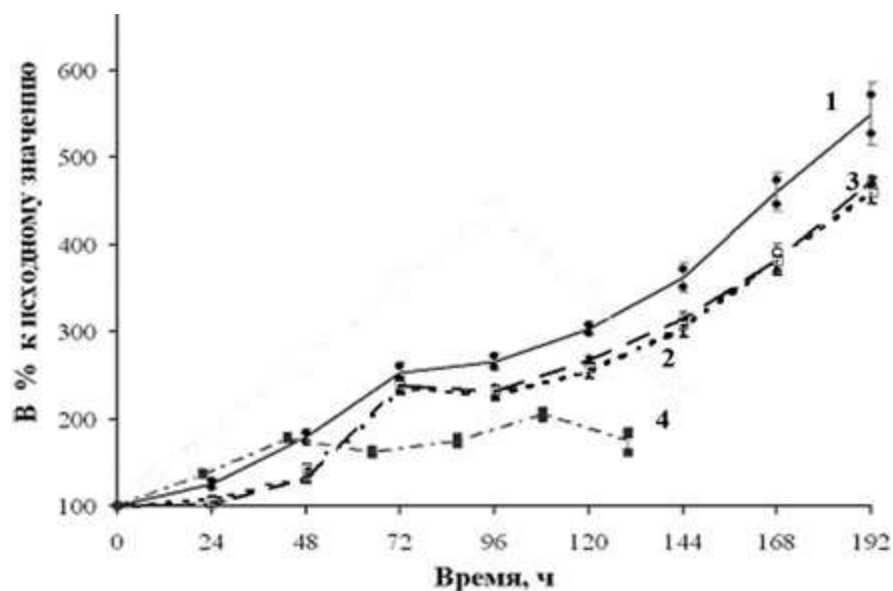


Рис. 115 Рост культуры *E. pusilla* на морской воде с различными концентрациями фенола в среде. 1 — контроль на морской воде; 2 — концентрация фенола в морской воде $1 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$; 3 — то же $10 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$; 4 — то же $100 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$

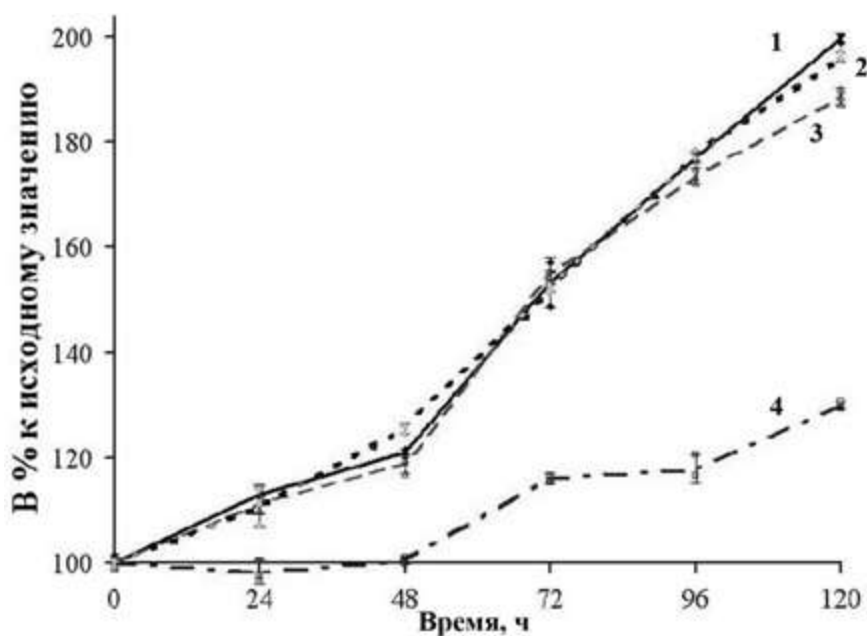


Рис. 116 Рост культуры *P. cordatum* на морской воде с различными концентрациями фенола в среде. 1 — контроль на морской воде; 2 — концентрация фенола в морской воде $1 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$; 3 — то же $10 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$; 4 — то же $100 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$

Полученные данные по влиянию фенолов на динофитовые водоросли согласуются с имеющимися сведениями для харовых и хлорококковых водорослей о том, что специфичность действия определяется как концентрацией фенольных соединений, так и химической лабильностью и активностью

соответствующих хинонов (Элиас, 2005). Этим же автором показано, что хлорококковые водоросли, как и харовые, способны к дефеноляции вод путём внутриклеточной окислительной трансформации фенольных соединений.

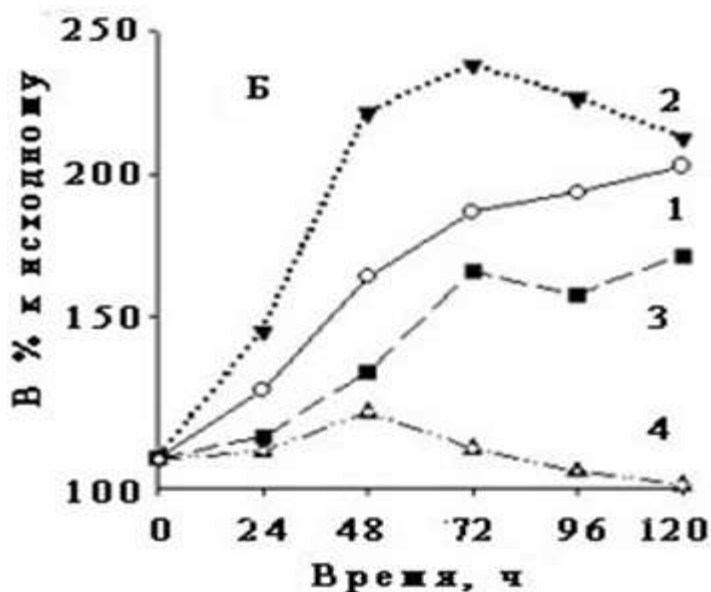


Рис. 117 Рост культуры *P. cordatum* на морской воде с различными концентрациями фенола:
 1 — контроль на морской воде;
 2 — концентрация флороглюцина 10 мг·л⁻¹;
 3 — концентрация флороглюцина 50 мг·л⁻¹;
 4 — концентрация флороглюцина 100 мг·л⁻¹.

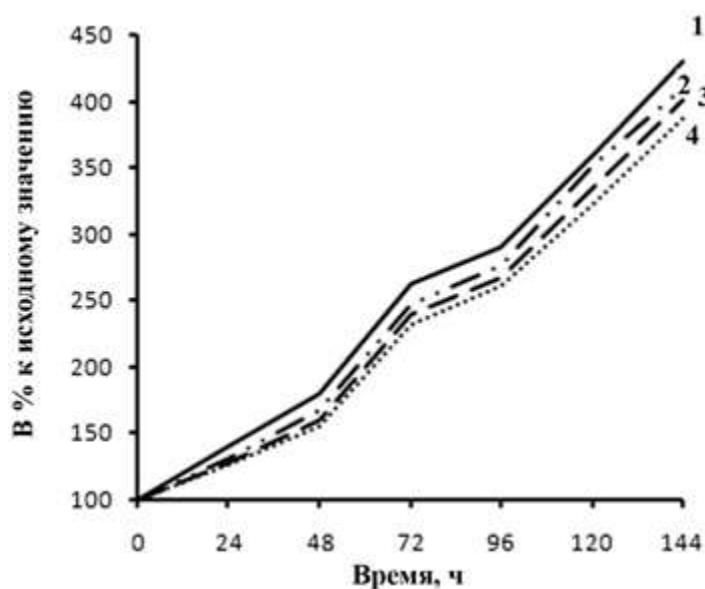


Рис. 118 Рост культуры *E. pusila* на морской воде с различными концентрациями фенола:
 1 — контроль на морской воде;
 2 — концентрация флороглюцина 10 мг·л⁻¹;
 3 — концентрация флороглюцина 50 мг·л⁻¹;
 4 — концентрация флороглюцина 100 мг·л⁻¹.

Известно также (Стом и др., 1981), что в деструкции фенольных соединений харовыми водорослями участвуют ферментные системы о-дифенолоксидаза и пероксидаза. На способность эукариотных водорослей к биодegradации фенолов указывают и другие авторы (Semple, 1997). Исходя из этого, нельзя исключать наличие подобного механизма и у динофитовых водорослей, благодаря которому они могли бы утилизировать и эту группу органических веществ.

В настоящее время не представляется возможным выбрать функциональные реакции водорослей, объективно отражающие влияние фенолов на них. Основная причина заключается в недостаточно изученных механизмах взаимодействия продуктов окисления фенолов и различных функциональных систем клетки.

При проведении исследований с фенолом, гидрохиноном и флороглюцином мы не учитывали активности промежуточных продуктов окисления. Фенолы представляют собой производные бензола с одной или несколькими гидроксильными группами. Хорошо известно, что как простые, так и многоатомные фенолы сильно подвержены химическому окислению. Конечными продуктами деструкции являются пирокатехин или протокатеховая кислота, которые могут включаться в метаболизм клеток и, по-видимому, оказывают стимулирующее влияние на их рост. Однако промежуточные продукты деструкции фенольных соединений могут быть очень токсичными. Обычно токсичность повышается в результате изменения биохимических процессов микрофлоры при низких температурах и недостаточном насыщении воды кислородом.

Токсичность фенолов для микроводорослей может снижаться по ряду причин. Например, известно, что в морской воде фенольные соединения находятся не только в свободном состоянии, но и в виде фенолятов и фенолят-ионов. Кроме того, они активно вступают в реакции полимеризации и конденсации. При этом образуются сложные гумусоподобные устойчивые соединения.

Одна из причин токсического действия высоких концентраций фенола, вероятно, объясняется клеточной гипоксией, которая возникает в результате окисления фенольных соединений (Батах, Гапочка, 1992). С другой стороны, не исключено повреждение клеточных мембран образующимися при окислении хинонными формами фенолов (Stom, 1992). Имеются сведения о различной активности фенолоксидаз на поверхности клеток микроводорослей (Стом, 1974). Пути метаболизма фенольных соединений динофлагеллят пока остаются неизвестными. Установлено, что наиболее характерный путь деинтоксикации многих соединений не только в животных, но и в растительных клетках сводится к гликозидированию и образованию эфиров. Единственным, но существенным различием метаболизма гликозилированных фенольных соединений растительной и животной клетки является то, что животная клетка экскретирует эти соединения наружу, а растительная утилизирует их как источник углерода (Запрометов, 1974).

Резюмируя полученные результаты, следует отметить, что они подтвердили имеющиеся для пресноводных харовых и хлорококковых водорослей сведения о том, что влияние фенольных соединений на рост культур водорослей определяется не только природой и химической структурой соединения, но и видовой принадлежностью микроводорослей.

12.3 Экспериментальная оценка динамики роста динофлагеллят при сочетанном влиянии трофически ценных и токсических растворённых органических веществ

Рассмотрим результаты исследований черноморских динофитовых водорослей *Exuviaella pusila* и *Prorocentrum cordatum* при сочетанном действии гидролизата и фенолов на культуральных средах, имитирующих загрязнение

разными типами органических веществ. Основная задача этой работы сводилась к проверке гипотезы о том, что при достаточном содержании в среде трофически ценных органических веществ токсическое действие фенольных соединений на некоторые виды динофлагеллят снижается.

На рис. 119 и 120 показана динамика роста динофитовых водорослей *E. pusila* и *P. cordata* при сочетанном действии гидролизата и фенола. Данные представлены в процентном отношении к исходной оптической плотности культур водорослей. При концентрациях фенола 1 и 10 мг·л⁻¹ наблюдали стимулирование роста микроводорослей, т. к. данные практически не отличались как от контроля на морской воде, так и от контроля на морской воде с добавкой гидролизата при концентрации 0,5 мг·л⁻¹ (рис. 119). Наличие в составе культуральной среды РОВ не ослабляло ингибирующего действия концентрации фенола 100 мг·л⁻¹ для исследованных видов водорослей.

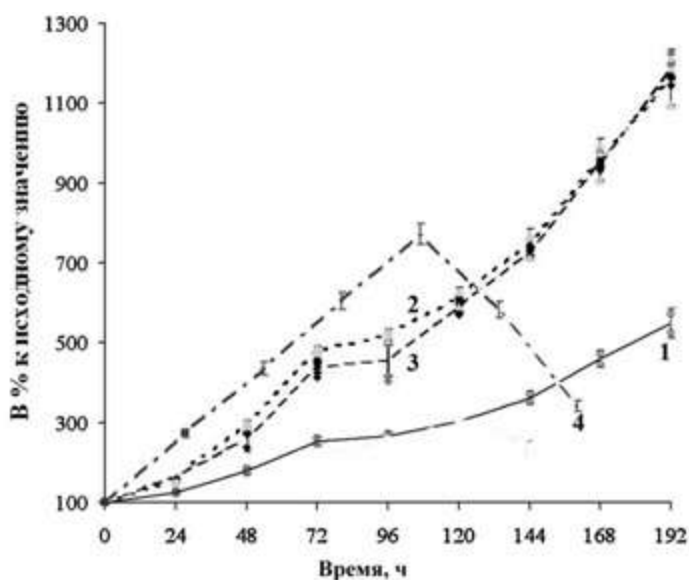


Рис. 119 Динамика роста культуры *E. pusila* в среде с добавками гидролизата при различных концентрациях фенола:
1 — контроль на морской воде;
2 — концентрация фенола в морской воде 1 мг·л⁻¹;
3 — то же 10 мг·л⁻¹;
4 — то же 100 мг·л⁻¹

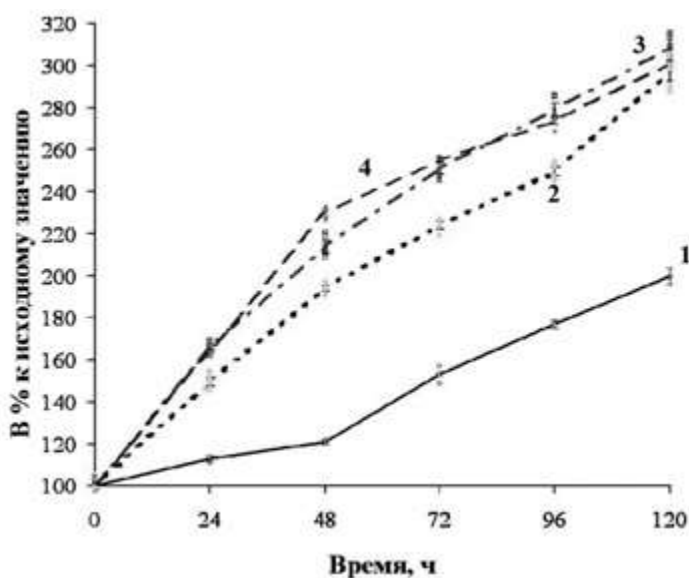


Рис. 120 Динамика роста культуры *P. cordatum* в среде с добавками гидролизата при различных концентрациях фенола:
1 — контроль на морской воде;
2 — концентрация фенола в морской воде 1 мг·л⁻¹;
3 — то же 10 мг·л⁻¹;
4 — то же 100 мг·л⁻¹

Отмеченный эффект иллюстрируют рис. 121 и 122: полученные данные представлены в процентном отношении к контролю на морской воде с фенолом. Как видно, в опыте с концентрацией фенола $100 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$ динамика роста в культурах *P. cordata* и *E. pusila* существенно отличается. Для *P. cordatum* отмечен прирост клеток в течение 5 сут. опыта. Культура *E. pusila* росла неустойчиво при всех концентрациях фенола с гидролизатом, несмотря на незначительное превышение темпов её роста на морской воде с фенолом.

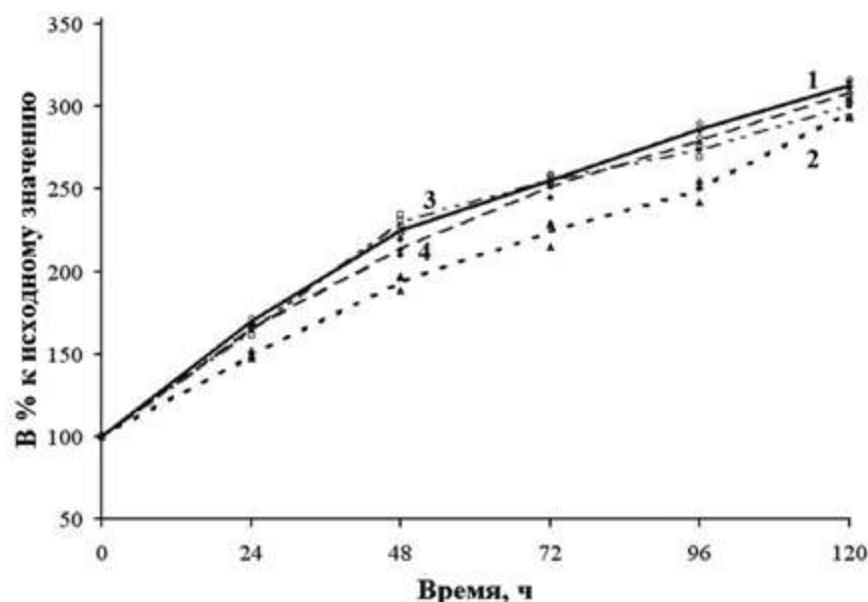


Рис. 121 Влияние различных концентраций фенола на рост культуры *P. cordatum* на морской воде с гидролизатом:

- 1 — контроль на морской воде с добавкой гидролизата ($C_6 = 0,5 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$);
- 2 — концентрация флороглюцина в среде $10 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$;
- 3 — то же $50 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$;
- 4 — то же $100 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$

Выраженное токсическое действие высоких концентраций фенола может объясняться тем, что для окисления одного моля фенольных соединений тратится один моль кислорода, что приводит к образованию хинонных форм фенолов, активно взаимодействующих с клеточной мембраной (Stom et al., 1992). Кроме того, известно, что наличие хинонов в среде снижает концентрацию тиоловых групп в клетке (Стом, 1974). Однако использованный в опытах мидийный гидролизат содержит свободные тиоловые группы, которые образуются вследствие щелочного гидролиза белка при низких концентрациях щелочи (Куприна и др., 2003), что может способствовать снижению токсического влияния фенола на микроводоросли.

В ходе исследования совместного влияния флороглюцина и растворённой органики на рост культур микроводорослей был отмечен синергизм в стимулировании роста исследованных видов (рис. 123 и 124). Культура *P. cordatum* росла при концентрациях флороглюцина $1, 50$ и $100 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$ быстрее не только контроля на морской воде, но и контроля с добавкой гидролизата (рис. 124). Гидролизат оказывает стимулирующее влияние на рост *E. pusila*. При совместном влиянии флороглюцина и модельного РОВ абсолютные значения стимулирования значительно превышают таковые для фенола (рис. 122, 118).

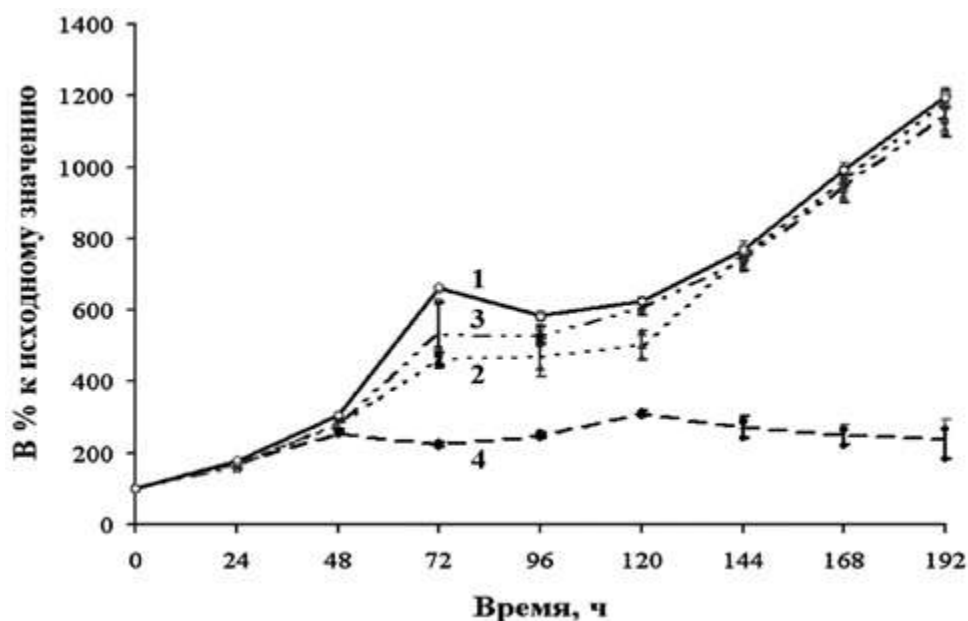


Рис. 122 Влияние различных концентраций фенола на рост культуры *E. pusila* на морской воде с гидролизатом: 1 — контроль на морской воде с добавкой гидролизата ($C_6 = 0,5 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$); 2 — концентрация фенола в морской воде $10 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$; 3 — то же $50 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$; 4 — то же $100 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$

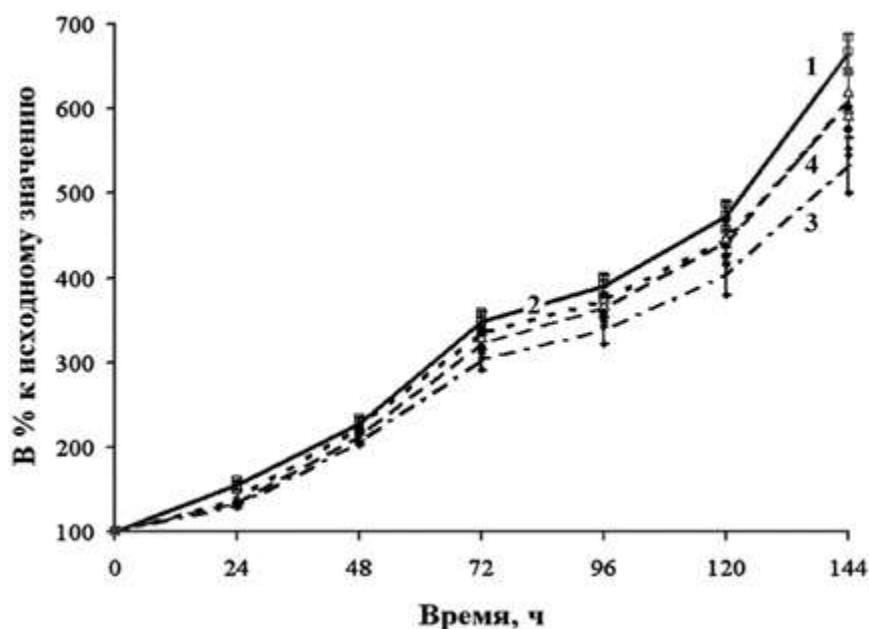


Рис. 123 Влияние различных концентраций флороглюцина на рост культуры *E. pusila* на морской воде с гидролизатом: 1 — контроль на морской воде; 2 — концентрация флороглюцина в морской воде $1 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$; 3 — то же $10 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$; 4 — то же $100 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$

Синергизм действия наиболее вероятно объясняется тем, что продуктом химического взаимодействия окисленных хинонных форм флороглюцина и аминокислот гидролизата являются гуминовые кислоты — естественные стимуляторы роста (Запрометов, 1974). С другой стороны, хиноны также легко

связываются со свободными тиоловыми группами белка, в связи с этим РОВ также может снижать токсическое воздействие на клетки микроводорослей.

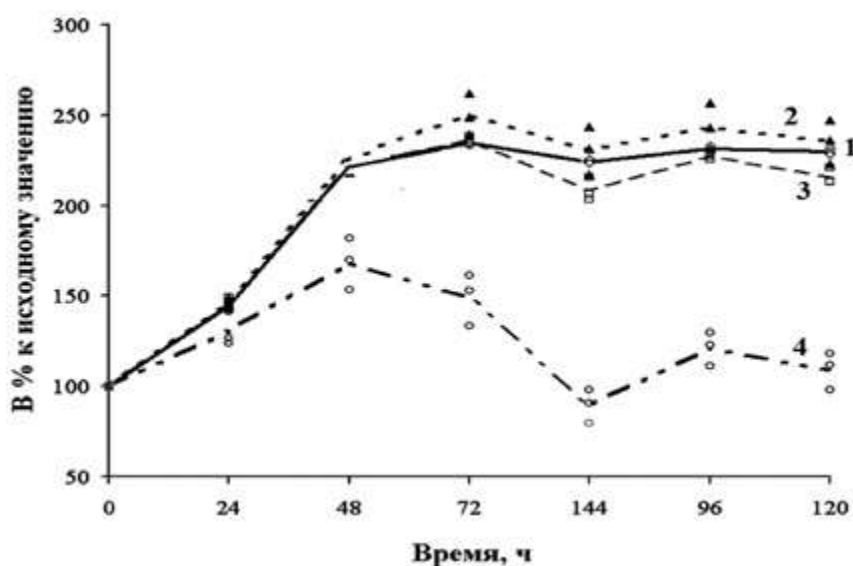


Рис. 124. Влияние различных концентраций флороглюцина на рост культуры *P. cordatum* на морской воде с гидролизатом:

1 — контроль на морской воде; 2 — концентрация флороглюцина в морской воде $1 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$; 3 — то же $10 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$; 4 — то же $100 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$

В снижении токсичности фенольных соединений нельзя исключить и роль бактериального звена, т. к. простые фенолы подвержены главным образом биохимическому окислению. При исследовании микроводоросли *Naematococcus pluvialis* мы показали (Ерохин и др., 2006), что при добавке в культуральную среду мидийного гидролизата значительно увеличивается количество клеток сопутствующей водорослям бактериальной микрофлоры. В опытах с динофитовыми водорослями мы не осуществляли контроль сопутствующей микрофлоры, но повышение активности бактерий следует предположить. В свою очередь, развитие бактерий вызывает, вероятно, повышение их биохимической активности по деградации фенольных соединений. Известно, что наиболее интенсивно фенолы разлагаются при малых концентрациях. При наличии кислорода в среде продуктами бактериальной деструкции ароматического кольца фенольных соединений при орто-расщеплении являются муконовая и 3-карбоксимуконовая кислоты. При мета-расщеплении образуются в основном полуальдегиды — предшественники пировиноградной, фумаровой и уксусной кислот, ацетальальдегида, оксалоацетата и ацетоацетата. Эти продукты имеют трофическую ценность как для бактерий, так и для водорослей. Вполне вероятно, что они включаются в метаболизм и стимулируют развитие микроводорослей.

Итак, наша гипотеза о влиянии трофически ценных органических веществ на снижение токсического действия фенольных соединений для исследованных видов динофлагеллят получила подтверждение, но механизм взаимодействия органических соединений различного типа, а также формирование ответной реакции бактериальной микрофлоры и микроводорослей требуют дальнейших исследований.

ГЛАВА 13

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ МИКРОВОДОРОСЛЕЙ, ИСПОЛЬЗУЕМЫХ В КАЧЕСТВЕ КОРМА ДЛЯ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ

За последние десятилетия микроводоросли получили самое широкое применение во многих областях промышленности: более сотни видов используются в пищевой и косметической промышленности, для изготовления медикаментов для людей и животных (Venemann, 1987). Особый интерес микроводоросли представляют для марикультуры беспозвоночных (устриц, гребешков, трепангов), поскольку являются основным кормом для выращиваемых объектов (Venemann, 1992). Значение микроводорослей особенно велико при выращивании в контролируемых условиях мидий и устриц. Являясь консументами первого порядка, моллюски непосредственно превращают растительный белок в животный. Наибольшую ценность представляют живые водоросли, так как они содержат белок, углеводы, липиды, биологически активные вещества, ферменты. Попытки заменить живые микроводоросли на альтернативные корма (дрожжи, бактерии, водорослевые пасты или концентраты) не дали желаемого результата.

Кормовые микроводоросли должны отвечать целому ряду требований. Они должны иметь соответствующий размер (от 1 до 15 мкм), чтобы животное смогло проглотить клетку, а также хорошо перевариваться (Kawamura et al., 1988; Webb, 1983). Они должны обладать быстрым темпом роста, легко адаптироваться к условиям массового культивирования, быть устойчивыми к колебаниям температуры, света, содержанию питательных веществ, которые могут произойти в питомниках. Кроме того, микроводоросли должны иметь хороший питательный состав и не содержать токсины, которые могут передаваться по пищевой цепи (Ладыгина, 2005; Jeffrey et al., 1991).

Основными видами водорослей, используемыми в питомнике Института биологии южных морей по выращиванию личинок мидий и устриц, являются *Isochrysis galbana*, *Monochrysis lutheri*, *Tetraselmis suecica*, *Dunaliella viridis*, *Chaetoceros calcitrans*, *Phaeodactylum tricornerutum*. Культивирование микроводорослей проводилось нами в полиэтиленовых мешках объёмом 18 л на стерильной морской воде с добавлением питательной среды Конвея (в собственной модификации), при температуре 22–24 °С, освещённости 10 тыс. люкс и постоянной аэрации газовой смесью, содержащей около 2 % CO₂ (Ладыгина, 2002).

Пищевая ценность микроводорослей определяется размером клеток, их усвояемостью, связанной со структурой клеточной оболочки, и биохимическим составом (Brown, 2002). Микроводоросли значительно отличаются друг от друга по своим пищевым качествам, но правильно подобранная смесь водорослей может оказать положительный эффект на рост личинок моллюсков (табл. 54). Микроводоросли *I. galbana*, *M. lutheri* и *C. calcitrans* использовались как корм для личинок и спата двустворчатых моллюсков в виде монокультуры или как компоненты смешанной диеты.

Биохимический состав кормовых микроводорослей может изменяться в зависимости от условий культивирования (температура, освещённость, минеральное питание), а также от фазы роста (Fabregas et al., 1985).

Исследований биохимического состава микроводорослей в течение различных фаз роста очень мало, а имеющиеся данные обычно относятся к какому-то определённомому моменту времени (Fabregas et al., 1986; Utting, 1985).

Табл. 54 Микроводоросли, используемые в качестве корма для личинок мидий и устриц, выращиваемых в питомнике ИнБИОМ

Вид водорослей	Размер клетки, мкм		Объём клетки, мкм ³	Как используются
	d	h		
<i>I. galbana</i>	5,92 ± 0,2	4,45 ± 0,18	39,19 ± 5,19	++
<i>M. lutheri</i>	3,04 ± 0,12	2,15 ± 0,2	13,85 ± 4,17	++
<i>C. calcitrans</i>	9,2 ± 0,43	4,2 ± 0,15	52,0 ± 12,04	++
<i>P. tricornutum</i>	2,53 ± 0,11	10,15 ± 0,39	113,0 ± 13,15	+
<i>T. suecica</i>	8,31 ± 0,21	11,53 ± 0,24	505,3 ± 14,68	+
<i>D. viridis</i>	7,86 ± 0,23	11,35 ± 0,25	313,5 ± 16,82	+

Примечание: d — длина клетки; h — высота клетки; ++ — индивидуальная диета; + — как компоненты смешанной диеты

Общий биохимический состав микроводорослей (белки, углеводы, липиды) мы определяли по стандартным методикам (Методы гидрохимических исследований основных биогенных элементов, 1988; Lowry, 1951) на 3 фазах роста: логарифмической (экспоненциальной), фазе замедления роста и в конце стационарной фазы.

Логарифмическая фаза роста культур в условиях интенсивного культивирования у *I. galbana*, *P. tricornutum* и *C. calcitrans* длилась 8 сут., у *T. suecica* и *D. viridis* — 9–10 сут. Клетки водорослей в этот период активно делились, так как концентрация биогенов в питательной среде была достаточно высокой. В этой фазе у всех исследованных видов водорослей отмечен высокий уровень белка (Ладыгина, 2005). Так, максимальное содержание белка у *I. galbana* составляло 49,8 %, у *P. tricornutum* — 40,7 %; минимальное количество (30,4 %) отмечено у *T. suecica*. Содержание углеводов варьировало от 15,2 % у *D. viridis* до 28,4 % у *I. galbana* (табл. 55).

Табл. 55 Биохимический состав исследованных видов микроводорослей в логарифмической фазе роста

Вид водорослей	Содержание, % СВ		
	белка	углеводов	липидов
<i>I. galbana</i>	9,8 ± 1,21	28,4 ± 1,13	12,2 ± 0,21
<i>D. viridis</i>	37,1 ± 0,21	15,2 ± 0,2	8,4 ± 0,17
<i>T. suecica</i>	30,4 ± 0,31	17,2 ± 0,21	5,01 ± 0,16
<i>P. tricornutum</i>	40,7 ± 0,2	20,8 ± 0,43	5,7 ± 0,24
<i>C. calcitrans</i>	31,35 ± 0,28	11,32 ± 0,36	10,35 ± 0,13

В фазе замедления скорости роста (17-дневные культуры) в клетках происходило преимущественное накопление углеводов (табл. 56). Отмечено, что максимальное содержание углеводов характерно для культур *C. calcitrans* и *I. galbana* (43,2 и 40,7 %), а минимальное — для *D. viridis* (20,6 %). На этой фазе наблюдалось некоторое снижение содержания белка: до 37,4 % у *I. galbana* и 22,9 % у *D. viridis*. Содержание липидов в фазе замедления скорости роста варьировало от 7,3 % у *D. viridis* до 15,2 % — у *I. galbana*.

Табл. 56 Биохимический состав исследованных видов микроводорослей в фазе замедления скорости роста

Вид водорослей	Содержание, % СВ		
	белка	углеводов	липидов
<i>I. galbana</i>	37,45 ± 0,15	40,7 ± 0,23	15,2 ± 0,28
<i>D. viridis</i>	22,9 ± 0,12	20,6 ± 0,13	7,3 ± 0,46
<i>T. suecica</i>	26,5 ± 0,07	24,1 ± 0,08	8,2 ± 0,21
<i>P. tricornutum</i>	30,5 ± 0,10	30,3 ± 0,10	10,4 ± 0,07
<i>C. calcitrans</i>	37,34 ± 0,36	43,2 ± 0,08	11,87 ± 0,43

В конце стационарной фазы роста микроводорослей наблюдалось снижение интенсивности скорости деления водорослей, по сравнению с логарифмической фазой роста. Установлено уменьшение содержания белка и углеводов в 1,5–2,0 раза и увеличение количества липидов в 2,0–2,5 раза соответственно у *I. galbana* и *C. calcitrans* и в 3,0–3,5 раза у *T. suecica* и *P. tricornutum* (табл. 57).

Табл. 57 Биохимический состав исследованных видов микроводорослей в стационарной фазе роста

Вид водорослей	Содержание, % СВ		
	белка	углеводов	липидов
<i>I. galbana</i>	26,3 ± 0,24	22,7 ± 0,13	25,6 ± 0,09
<i>D. viridis</i>	13,3 ± 0,17	18,4 ± 0,12	18,0 ± 0,10
<i>T. suecica</i>	15,9 ± 0,16	20,4 ± 0,09	20,9 ± 0,21
<i>P. tricornutum</i>	23,4 ± 0,04	20,4 ± 0,08	20,0 ± 0,08
<i>C. calcitrans</i>	15,24 ± 0,24	13,21 ± 0,13	27,0 ± 0,09

Таким образом, каждая из фаз роста микроводорослей характеризуется ярко выраженной направленностью потока углерода в один из основных блоков метаболизма клеток (Далакян и др., 1984). У всех исследованных водорослей в логарифмической фазе синтезировался белок. Активное потребление водорослями нитратов из питательной среды способствовало накоплению белка в течение 7–10 дн. наращивания водорослей. Содержание углеводов увеличивалось с возрастом культуры, максимальные количества отмечены в фазе замедления роста. Липиды накапливались в процессе роста водорослей, достигая максимальных значений в конце стационарной фазы (рис. 125).

Состав питательной среды и условия культивирования оказывали значительное влияние на биохимический состав микроводорослей. Высокий уровень азота (16,5 мг·л⁻¹) в среде Конвея способствовал интенсивному синтезу белка, что мы наблюдали в логарифмической фазе роста. В процессе роста водорослей происходило снижение концентрации нитратов в среде, что, очевидно, являлось основной причиной уменьшения содержания белка и увеличения доли липидов. В конце стационарной фазы количество липидов имело максимальное значение. По данным (Parsons et al., 1961), повышение интенсивности света приводит к увеличению содержания углеводов в клетках и, следовательно, уменьшению содержания белка. В наших экспериментах интенсивность света была постоянной — 172 мкЕ·м⁻²·с⁻¹ (10 тыс. лк), поэтому увеличение содержания углеводов на стадии замедления роста связано, вероятно, с уменьшением концентрации азота в питательной среде.

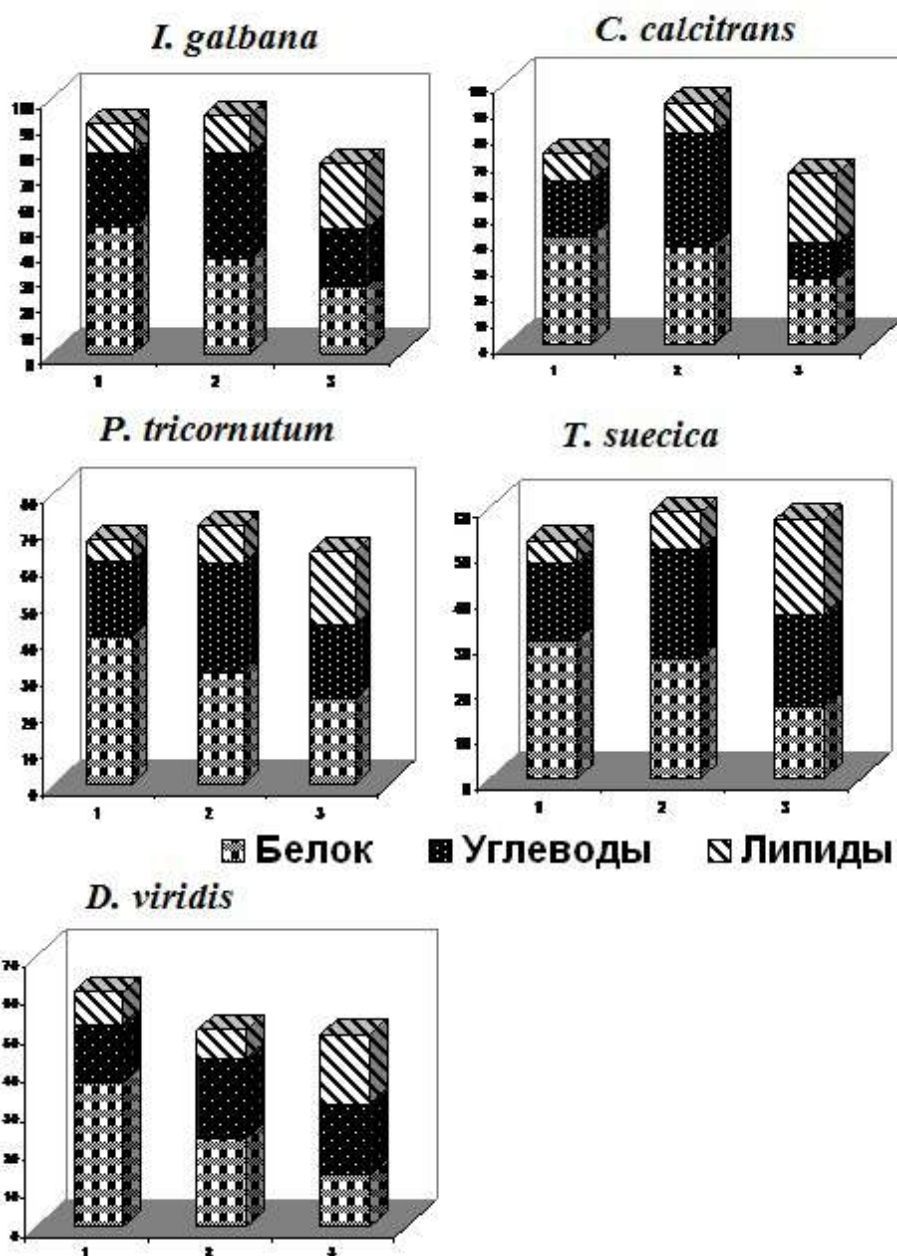


Рис. 125 Суммарное содержание белков, углеводов, липидов в процессе роста микроводорослей: 1 — логарифмическая фаза роста; 2 — фаза замедления скорости роста; 3 — стационарная фаза роста

Выявлена тенденция изменения отношения углеводы/белки (УВ/Б) с возрастом культуры. В логарифмической фазе роста определено максимальное количество белка, поэтому у всех водорослей отношение УВ/Б имело минимальное значение (табл. 58).

Табл. 58 Отношение углеводов и белка (УВ/Б) на разных фазах роста культур

УВ/Б	<i>I. galbana</i>	<i>D. viridis</i>	<i>T. suecica</i>	<i>P. tricornutum</i>	<i>C. calcitrans</i>
1	0,57	0,41	0,56	0,51	0,51
2	1,08	0,90	0,92	0,99	1,16
3	0,86	1,38	1,3	0,87	0,5

Примечание: 1 — экспоненциальная фаза роста; 2 — фаза замедления роста; 3 — стационарная фаза роста; УВ — углеводы; Б — белок

В фазе замедления роста, когда отмечено увеличение количества углеводов и уменьшение содержания белка, отношения УВ/Б имели максимальное значение у всех исследованных водорослей, кроме *T. suecica* и *D. viridis*. В стационарной фазе роста с уменьшением содержания углеводов и белка в водорослях отношения УВ/Б имели тенденцию к снижению в ряду *I. galbana* — *C. calcitrans* — *P. tricornutum*, за исключением зелёных водорослей.

При определении кормовой ценности водорослей необходимо знать качественный и количественный состав их липидов, причём качество липидов важнее их количества. Говоря о качестве липидов, имеют в виду содержание в них высоко ненасыщенных жирных кислот, в частности эйкозапентаеновой (20:5n-3) и докозагексаеновой (22:6n-3), незаменимых для морских гидробионтов. Содержание жирных кислот в тканях морских и многих пресноводных беспозвоночных зависит от их состава и содержания в микроводорослях. Хорошо известно, что морские двустворчатые моллюски неспособны синтезировать ряд полиненасыщенных жирных кислот регулярного строения из-за отсутствия ряда ферментов-десатураз, выполняющих функцию введения двойной связи в определённое место углеродной цепи жирных кислот. В частности, животные неспособны синтезировать линолевую (18:2n-6) и линоленовую кислоты (18:3n-3), которые, как и другие полиненасыщенные жирные кислоты, должны поступать в организм водных беспозвоночных с пищей. Поэтому часть жирных кислот водных беспозвоночных формируется за счёт жирных кислот микроводорослей. От состава жирных кислот микроводорослей напрямую зависит состав жирных кислот устриц *Ostrea edulis* и *Crassostrea gigas* (Caers et al., 1999).

По данным (Fernandez-Reiriz et al., 1989), исследовавших те же виды водорослей, что и мы, у тех доминируют в основном насыщенные и мононенасыщенные кислоты: C14:0, C16:0, C18:1 и C18:3. Количество полиненасыщенных жирных кислот C20:5n-3 и C22:6n-3 невелико, а у *D. viridis* они совсем отсутствуют. Состав жирных кислот микроводорослей в некоторой степени может считаться хемосистематическим признаком. У большинства видов диатомовых микроводорослей преобладают эйкозапентаеновая (20:5n-3) и пальмитоолеиновая (16:1n-7) кислоты. В табл. 59 показан состав главных жирных кислот кормовых видов микроводорослей (Viso et al., 1993).

Полиненасыщенные жирные кислоты: докозагексаеновая (22:6n-3), эйкозапентаеновая (20:5n-3) и арахидиновая (20:4n-6), присутствующие в микроводорослях, необходимы для развития личинок двустворчатых моллюсков (Langdon, Waldock, 1981; Sargeant et al., 1997). Содержание жирных кислот у водорослей, принадлежащих к различным таксонам, существенно отличается, хотя известны примеры различий между водорослями одного и того же класса (Dunstan, 1994; Volkman, 1991). Большинство микроводорослей класса Prymnesiophyceae (*I. galbana* и *M. lutheri*) имеют тенденцию увеличения эйкозапентаеновой кислоты (20:5n-3) от 7 до 34 %, а содержание докозагексаеновой кислоты составляет 10–12 %. Диатомовые водоросли, в сравнении с другими классами водорослей, имеют самое большое количество арахидиновой кислоты (2,5 %). Зелёные водоросли (*Dunaliella*) не содержат C22 полиненасыщенных жирных кислот, но обладают небольшим количеством эйкозапентаеновой кислоты (до 3,2 %). Из-за недостатка полиненасыщенных жирных кислот зелёные микроводоросли имеют низкую пищевую ценность и поэтому не могут использоваться в монодиетах. Микроводоросли класса

Prasinophyceae (*T. suecica*) также содержат небольшое количество эйкозапентаеновой кислоты (Volkman, 1993).

Табл. 59 Состав жирных кислот кормовых микроводорослей

Таксон	Состав жирных кислот			Примечание
Bacillariophyceae				
<i>Chaetoceros calcitrans</i>	14:0	16:1n-7		20:5n-3 — 28,6 %
<i>Phaeodactylum tricornutum</i>	16:0	20:5n-3		20:5n-3 — 12,5 %
		20:4n-6		
Chlorophyceae				
<i>Dunaliella viridis</i>	16:0	16:4n-3		18:3n-3 — 37 %
	18:3n-3	18:2n-6		16:4n-3 — 12 %
				18:2n-6 — 70 %
Prasinophyceae				
<i>Tetraselmis suecica</i>	16:0	16:4n-3		
	18:3n-3	18:1n-9		
	18:4n-3			
Prymnesiophyceae				
<i>Isochrysis galbana</i>	16:0	18:1n-9		18:4n-3 — 14,7 %
<i>Monochrysis lutheri</i>	18:4n-3	18:1n-9	20:5	
	n-3	22:6n-3		

У *T. suecica* главные жирные кислоты C14:0, C16:0 определены в экспоненциальной фазе и составляли 8,04 и 50,01 % соответственно. Максимальное количество C18:3n-3 — 10,47 % — и полиненасыщенной жирной кислоты C20:5n-3 — 5,88 % — определено в стационарной фазе.

У *I. galbana* максимальное количество главных жирных кислот C14:0, C16:0 составляет 35,07 и 40,92 % соответственно. Максимальное количество полиненасыщенных жирных кислот отмечено в стационарной фазе — 9,25 %.

Содержание жирных кислот C14:0, C16:0, C16:1 и C18:1 у *P. tricornutum* и *C. calcitrans* составляло 16,07 и 25,9 % соответственно. Количество полиненасыщенных жирных кислот C20:5n-3 и C22:6n-3 в этих водорослях, в отличие от других видов, максимально — 16,01 и 8,7 % соответственно.

Отсутствие полиненасыщенных жирных кислот у *D. viridis* позволяет использовать её в качестве корма только в смешанной диете.

Классификация водорослей по кормовой ценности для личинок мидий и устриц основана на соотношении жирных кислот групп n-6 и n-3. Виды водорослей, у которых соотношение n-6 и n-3 высокое (1:2 или 1:3), считаются хорошим кормом для мидий и устриц, а микроводоросли с более низким соотношением (1:1,5) — кормом средней ценности. Учитывая важность полиненасыщенных жирных кислот для личинок и спата двустворчатых моллюсков, в пищевой рацион необходимо включать водоросли с высоким содержанием этих кислот, а именно *I. galbana*, *P. tricornutum* и *C. calcitrans*. Однако количество жирных кислот, необходимое для роста личинок и спата, не определено. Установлено (Thompson et al., 1993), что рост личинок устриц *C. gigas* не увеличивался, если их кормили микроводорослями, содержащими до 2 % докозагексаеновой кислоты. Корреляция между темпом роста и содержанием кислоты была отрицательной. Однако исследователи нашли связь между содержанием кислот C14:0 + C16:0 и темпом роста личинок. По мнению авторов, диеты с более высоким содержанием насыщенных жиров более

полезны для быстрорастущих личинок, поскольку энергия, высвобождаемая от насыщенных жиров, более эффективна, чем от ненасыщенных жиров. В конце логарифмической фазы роста водоросли класса Prymnesiophyceae содержат самое высокое количество насыщенных жиров — 33 %, Bacillariophyceae — 27 %, Prasinophyceae и Chlorophyceae — 23 %, Cryptomonadaceae — 18 % (Brown et al., 1998). Содержание насыщенных жиров в микроводорослях можно увеличить, если культивировать при высокой освещённости.

По некоторым данным (Roeck-Holtzhauer et al., 1991; Sklan et al., 1989), водоросли оказывают положительный эффект на рост и выживаемость моллюсков из-за их богатства витаминами, которые, хотя и в следовых количествах, должны присутствовать в пище животных для поддержания нормальной жизнедеятельности. Некоторые витамины служат важным предшественником коферментов (Ленинджер, 1974). Витаминный состав микроводорослей представлен жирорастворимыми (провитамины А, Е, К) и водорастворимыми (В₁, В₂, В₆, В₁₂, С, РР) витаминами (табл. 60).

Табл. 60 Содержание витаминов в кормовых микроводорослях

Витамины	Вид водорослей	Концентрация, мкг·г ⁻¹ сухого веса
А	<i>Tetraselmis suecica</i>	4280
	<i>Chaetoceros calcitrans</i>	970
	<i>Isochrysis galbana</i>	270
D	<i>Tetraselmis suecica</i>	14
	<i>Isochrysis galbana</i>	5
	<i>Chaetoceros calcitrans</i>	—
Е	<i>Tetraselmis suecica</i>	6323
	<i>Chaetoceros calcitrans</i>	1628
	<i>Isochrysis galbana</i>	117
К	<i>Tetraselmis suecica</i>	28
	<i>Isochrysis galbana</i>	8
	<i>Chaetoceros calcitrans</i>	—
В ₁	<i>Chaetoceros calcitrans</i>	655
	<i>Tetraselmis suecica</i>	627
	<i>Isochrysis galbana</i>	462
В ₂	<i>Tetraselmis suecica</i>	42
	<i>Isochrysis galbana</i>	14
	<i>Chaetoceros calcitrans</i>	12
В ₆	<i>Isochrysis galbana</i>	183
	<i>Tetraselmis suecica</i>	155
	<i>Chaetoceros calcitrans</i>	4
В ₁₂	<i>Isochrysis galbana</i>	89
	<i>Tetraselmis suecica</i>	9
	<i>Chaetoceros calcitrans</i>	8
РР	<i>Isochrysis galbana</i>	2690
	<i>Tetraselmis suecica</i>	1410
	<i>Chaetoceros calcitrans</i>	25
С	<i>Isochrysis galbana</i>	772
	<i>Tetraselmis suecica</i>	498
	<i>Chaetoceros calcitrans</i>	121

Микроводоросль *T. suecica* содержит самое большое количество провитамина А — 4280 мкг·г⁻¹ — и витамина Е — 6323 мкг·г⁻¹; *I. galbana* — 690 мкг·г⁻¹

витамина РР и $183 \text{ мкг} \cdot \text{г}^{-1}$ витамина С, а *C. calcitrans* — $655 \text{ мкг} \cdot \text{г}^{-1}$ витамина В₁ (Roeck-Holtzhauer et al., 1991).

Накопление аскорбиновой кислоты в водорослях происходит в основном в экспоненциальной фазе роста. Количество аскорбиновой кислоты, содержащейся в микроводорослях, в десятки раз превышает потребности моллюсков, ракообразных и рыб. Так, *I. galbana* и *T. suecica* содержат соответственно 772 и $498 \text{ мкг} \cdot \text{г}^{-1}$ аскорбиновой кислоты. Количество витамина С, необходимое для личинок моллюсков, точно не установлено. Однако известно, что они имеют высокую интенсивность обмена и высокий уровень формирования коллагена, поэтому аскорбиновая кислота будет быстрее расходоваться в период метаморфоза и потребности в ней могут возрастать (Brown et al., 1998).

Элементы управляемого культивирования микроводорослей. При выборе видов микроводорослей, которые можно использовать в качестве корма для личинок моллюсков, необходимо, чтобы они были «улучшенного» биохимического состава и соответствовали пищевым потребностям личинок. С помощью процессов управляемого культивирования можно формировать биохимический состав водорослей: получать водоросли, богатые белком, углеводами, липидами, или влиять на состав и степень насыщенности жирных кислот. Существует ряд методов воздействия на клетки с целью оптимизации биохимического состава: изменение концентрации биогенов в среде или полное исключение некоторых из них; воздействие экстремально низкой или высокой температурой; изменение светового режима и способа культивирования (переход от экстенсивного к интенсивному культивированию) и т. д.

Золотистая микроводоросль *Isochrysis galbana* успешно используется в марикультуре как источник пищи для двустворчатых моллюсков. Она хорошо растёт при массовом культивировании как в закрытом помещении, так и на открытом воздухе. Водоросль содержит большое количество липидов, которые являются важным источником энергии для роста моллюсков (Ладыгина, 2005; Kaplan et al, 1986). Изменяя условия культивирования, можно целенаправленно изменять биохимический состав этой водоросли. Мы установили, что содержание белка, углеводов и липидов в *I. galbana* зависит от температуры (рис. 126). В логарифмической фазе роста при температуре 16 и 28 °С содержание белка изменялось незначительно и составило соответственно 44,7 и 39,6 %.

Однако выявлено достоверное различие содержания белка в зависимости от фазы роста водоросли. Так, при 16 °С максимальное содержание белка в логарифмической фазе роста составило 44,7 %, в стационарной — 28,5 %, а при температуре 28 °С — соответственно 39,8 и 27,1 %. В то же время содержание углеводов в стационарной фазе роста как при 16 °С, так и при 28 °С было выше, чем в логарифмической фазе, и составляло соответственно 37,5 и 36 %. Содержание липидов не зависело от фазы роста, однако при изменении температуры различия были заметны.

Содержание липидов в конце стационарной фазы роста увеличивалось по сравнению с таковым логарифмической, но эта тенденция была очевидна только при росте *I. galbana* в условиях низкой температуры. Содержание липидов при температуре 16 °С в логарифмической и стационарной фазах составляло соответственно 19,3 и 35 %. При высокой температуре культивирования микроводоросли содержание липидов в логарифмической и стационарной фазах изменялось незначительно и составляло 24,8 и 26 %. Вероятно,

лимитирование культуры по азоту в сочетании с пониженной температурой приводило к усилению синтеза липидов в водорослях, имеющих липидную направленность обмена (Горонкова и др., 1988).

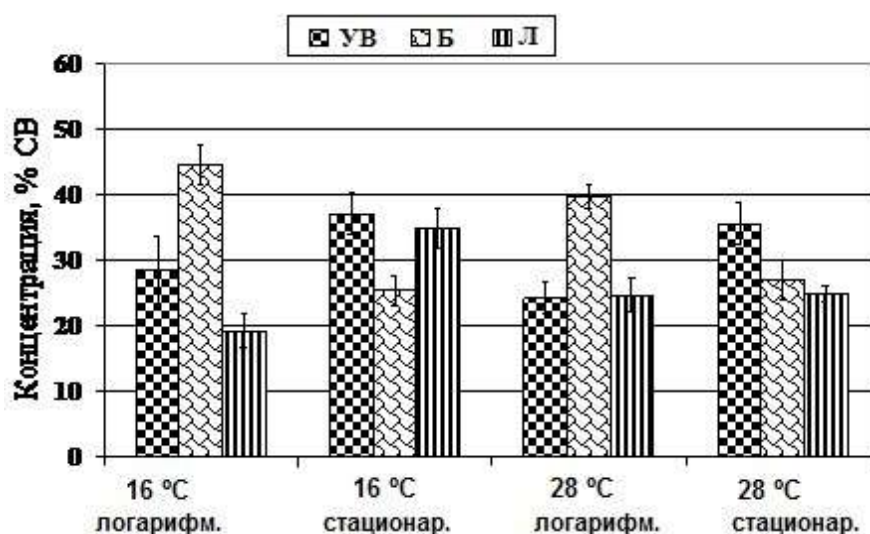


Рис.126 Влияние температуры на биохимический состав микроводоросли *Isochrysis galbana*: УВ — углеводы, Б — белок, Л — липиды

Таким образом, изменяя температурный режим культивирования *I. galbana*, можно изменять её биохимический состав. Выявлена тенденция увеличения содержания углеводов в стационарной фазе при низкой температуре. Содержание белка выше в логарифмической фазе, независимо от температуры, а липиды накапливались только в стационарной фазе при низкой температуре.

Изменения биохимического состава водорослей также вызывают содержание и химическая форма азота в среде для выращивания. Мы исследовали влияние нитратов, нитритов и мочевины на биохимический состав *I. galbana* и установили, что, несмотря на одинаковое содержание азота в средах, максимальное количество белка получено в логарифмической фазе роста на среде с нитратами и мочевиной — соответственно 40,19 и 44,96 % (табл. 61).

Табл. 61 Содержание белка и липидов в культуре *Isochrysis galbana* на разных стадиях роста при различных условиях азотного питания

Содержание компонентов сухого вещества, % СВ	Фаза роста	Химическая форма азота		
		нитраты	нитриты	мочевина
Белок	Л	40,19 ± 0,79	37,36 ± 1,23	44,96 ± 0,83
	ЗР	34,50 ± 0,94	34,58 ± 0,96	35,98 ± 1,49
	С	28,01 ± 1,3	33,46 ± 1,41	28,48 ± 1,51
Липиды	Л	21,87 ± 0,47	27,5 ± 3,11	32,33 ± 0,58
	ЗР	34,03 ± 0,50	33,58 ± 0,58	42,05 ± 0,51
	С	38,49 ± 0,51	41,61 ± 0,51	31,96 ± 0,98

Примечание: Л — логарифмическая фаза роста; ЗР — фаза замедления роста; С — стационарная фаза роста

Водоросли, выращенные на мочеvine, содержали больше липидов, чем те, которых выращивали на нитратах и нитритах. Их максимальное количество отмечено на фазе замедления роста — 42,05 %. Максимальное содержание липидов в клетках *I. galbana*, выращенных на нитратах и нитритах, получено в конце стационарной фазы.

Следовательно, в условиях накопительной культуры оптимальный срок сбора биомассы водоросли, выращенной на мочеvine, — это логарифмическая фаза и фаза замедления роста, так как в это время получено максимальное содержание белка и липидов (44,96 и 42,05 % соответственно). Водоросли, выращенные на нитратах, целесообразно использовать в качестве корма, когда они находятся на логарифмической фазе роста, поскольку в это время они накапливают максимальное количество белка.

Водоросли способны потреблять все три неорганических формы азота: NH_4^+ (или NH_3), NO_2^- и NO_3^- (Хорн, 1973), но аммонийный азот поступает в клетку быстрее и потому используется водорослями в первую очередь (Ahlglén, Merino, 1991; Utting, 1985). При ассимиляции водорослями нитраты сначала превращаются в NO_2^- , затем в NH_4^+ (или NH_3), поскольку валентность азота в пептидной связи аминокислот протеинов равна -3, как в аммиаке, а не +3 или +5, как соответственно в NO_2^- и NO_3^- (Хорн, 1973).

Мочевина, как источник азота, обладает тем преимуществом, что её потребление не сопровождается сдвигом реакции среды, и pH остаётся неизменным. Кроме того, в среду можно добавлять значительно больше азота в виде мочевины, чем в виде нитратов, без вреда для водорослей (Винберг, 1957).

По результатам исследований ряда авторов (Fidalgo et al., 1998, Volkman, 1991), выполненным на этом же виде микроводоросли, изменения липидного состава в зависимости от азотного питания приводили к изменению жирнокислотного состава *I. galbana*. Клетки, выращенные на мочеvine, показывали самое высокое содержание полиненасыщенных n-3 линоленовых кислот. Так, максимальное содержание 18:3n-3, 20:5n-3 и 22:6n-3 составляло соответственно 2, 28 и 14 %.

Следовательно, для получения максимальных биомасс микроводоросли *Isochrysis galbana* «улучшенного» биохимического состава в качестве источника азотного питания целесообразно использовать мочеvinу.

Таким образом, экспериментально показано, что на биохимический состав микроводорослей, используемых в качестве корма для личинок мидий и устриц, а следовательно, и на их кормовую ценность значительное влияние оказывают состав питательной среды и условия культивирования. Целенаправленно меняя режим культивирования, можно получать микроводоросли с заданными характеристиками, обеспечивающими не только высокий прирост биомассы самих культивируемых водорослей, но и максимальную усвояемость этого корма личинками моллюсков, а следовательно, и высокую скорость роста выращиваемых личинок.

ГЛАВА 14
ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ
И БИОФИЗИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ
ВОДОРОСЛИ *HAEMATOCOCCUS PLUVIALIS* —
ПЕРСПЕКТИВНОГО ИСТОЧНИКА
ПРИРОДНОГО АСТАКСАНТИНА

Получение кетокаротиноида астаксантина (3,3'-дигидрокси-4,4'-дикето- β -каротина) из микроводорослей, как альтернатива его производству путём химического синтеза, является в настоящее время одним из перспективных, интенсивно развивающихся направлений биотехнологии (Eonseon et al., 2003; Margalis, 1999). Актуальность исследований в данном направлении обусловлена высокой биологической активностью астаксантина, проявляющего свойства иммуностимулятора, УФ- и радиопротектора, антиканцерогена, регулятора сердечно-сосудистой, нервной и эндокринной систем (Kgrinsky et al., 2004).

В основе широкого спектра биологических функций пигмента лежит его исключительно высокая антиоксидантная активность, обусловленная наличием в изопреноидной цепи двух карбонильных групп, сопряжённых с гидрооксогруппами. Такая особенность химической структуры определяет способность астаксантина ингибировать развитие окислительного стресса в клеточных мембранах не только за счёт «тушения» синглетного кислорода (что присуще всем каротиноидам), но и за счёт элиминирования свободных радикалов различного типа (Naguib, 2001; Palozza, Krinsky, 1992; Shimidzu et al., 1996). Благодаря указанным свойствам, астаксантин, главным образом синтетический, нашёл широкое применение в аквакультуре, животноводстве и птицеводстве, а в последнее десятилетие — и в производстве биологически активных пищевых добавок (БАД) (Guerin et al., 2003; Lorenz, Cysewski, 2000).

Тем не менее к использованию синтетического астаксантина в питании и лечении человека, даже с учётом декларируемой успешности его медико-биологических и клинических испытаний, следует относиться с определённой степенью осторожности. Состав стерео- и геометрических изомеров природного пигмента и его химических аналогов не идентичен, степень усвоения и метаболическая эффективность синтетической формы ниже, а безопасность её длительного употребления до сих пор остается под вопросом (Grung et al., 1992; Guerin et al., 2003).

Одним из вариантов решения проблемы может быть разработка эффективных технологий получения астаксантина из микроводорослей, среди которых по содержанию пигмента в биомассе (2–5 % сухого вещества) наиболее перспективным объектом признана зелёная одноклеточная водоросль *Haematococcus pluvialis* Plotow (Chlamidomonadaceae) (Boussiba 2000; Lorenz, 2000; Olazola, Hunthley, 2003). Однако, в отличие от большинства микроводорослей и цианобактерий, успешно выращиваемых во многих странах мира (*Dunaliella salina*, *Spirulina platensis* и др.), этот вид обладает рядом неблагоприятных для массового культивирования характеристик, среди которых, прежде всего, следует указать на низкую скорость роста (0,15–0,3 сут⁻¹), быстрое достижение накопительными культурами стационарной фазы роста при максимуме биомассы (1,5–3)·10⁵ кл·мл⁻¹ и сложный клеточный цикл, включающий несколько стадий (макро- и микрозоиды, пальмеллы, аплано-

и гипноспоры), существенно различающихся по требованиям к содержанию биогенных элементов в среде, освещённости и температуре (Elliot, 1934; Kobayashi et al., 1997; Lee, Ding, 1994). Накопление астаксантина у *H. pluvialis* происходит исключительно при неблагоприятных условиях внешней среды (дефиците азота, увеличении освещённости, солёности и температуры, действии химических соединений, вызывающих окислительный стресс, и др.). Как правило, этот процесс сопровождается прекращением деления и трансформацией зелёных монадных клеток сначала в неподвижные, утратившие жгутики пальмеллы, а затем — в толстостенные красные аплано- и гипноспоры. При этом значительная часть вегетативных клеток погибает, а скорость и уровень накопления астаксантина в формирующихся спорах существенно варьируют в зависимости от природы и силы стресс-воздействия (Boussiba, 2000; Fabregas et al., 2001; Grünewald et al., 2001; Kobayashi et al., 1993; Margalith, 1999; Wang et al., 2003).

В последние 10–15 лет достаточно много внимания уделялось исследованию факторов, контролирующих рост и вторичный каротиногенез у *H. pluvialis*. Тем не менее результаты, полученные в разных лабораториях, далеко не всегда согласуются между собой и не дают ясного представления об оптимальных условиях внешней среды для отдельных стадий жизненного цикла водоросли. Анализ имеющихся данных с целью выявления реальных преимуществ тех или иных способов культивирования (авто-, миксо- или гетеротрофные накопительные или полупроточные культуры, одно- или двухстадийные процессы (Del Rio et al., 2005; Fabregas et al., 2001; Hata et al., 2001; Kobayashi et al., 1992; Olaizola, Huntley, 2003)) и, особенно, состава «оптимизированных» питательных сред, предложенных разными авторами (Gong, Chen, 1997; Fabregas, 2000; Harker et al., 1995; Hata et al., 2001; Tripathi et al., 1998), представляет собой практически неразрешимую задачу из-за несовпадения в указанных работах большинства параметров культивирования (освещённости, спектральных характеристик источников света, температуры, pH, технических характеристик культиваторов, состава воздушно-углекислотных смесей и др.), существенно влияющих на конечный результат. Немаловажное значение имеет и то обстоятельство, что накопленные в литературе сведения получены на разных штаммах *H. pluvialis*, выделенных в различных географических регионах, и нередко различающихся по ряду морфо-физиологических признаков (Borowitzka et al., 1991; Droop, 1961; Pringsheim, 1966).

Ниже представлены результаты экспериментальных исследований динамики морфометрических, физиолого-биохимических и спектральных люминесцентных характеристик культур *H. pluvialis*, а также динамики сопутствующей бактериальной микрофлоры в условиях автотрофного и миксотрофного роста, выполненных в Институте биологии южных морей в 2003–2006 гг.

14.1 Особенности роста и каротиногенеза у *H. pluvialis* при автотрофном и миксотрофном питании

Стратегия разработки технологии получения астаксантина из *H. pluvialis* определяется спецификой жизненного цикла водоросли, а именно диаметрально противоположным отношением вегетативных клеток и апланоспор к

содержанию биогенных элементов в среде, к освещённости и температуре. Активный рост культур регистрируется при достаточной обеспеченности клеток питательными веществами, относительно низкой освещённости и температуре (1,5–6 кЛк, 18–25 °С), в то время как образованию апланоспор и накоплению в них вторичных каротиноидов способствуют дефицит азота и фосфора, увеличение освещённости и температуры (Borowitzka et al., 1991; Boussiba, Vonshak, 1991; Boussiba et al., 1999; Hagen et al., 2001; Orosa et al., 2001; Wang et al., 2003). С учётом этих особенностей вида была предложена двухстадийная технология культивирования, при которой необходимо создать на первом этапе оптимальные условия для размножения вегетативных клеток, а на втором — условия для интенсификации вторичного каротиногенеза в апланоспорах (Kobayashi et al., 1991). Сторонниками такого метода является большинство исследователей, работающих в этой области (Boussiba, 2000; Cifuentes et al., 2003; Fabregas et al., 2001; Harker et al., 1996; Olaizola, 2000).

Основные усилия по оптимизации первого этапа направлены на подбор питательных сред для автотрофного культивирования водоросли методами накопительной и, значительно реже, полупроточной и проточной культур. Были апробированы среды и их модификации, уже известные и широко используемые в лабораторных условиях: MCM (Borowitzka et al., 1991), BBM (Fabregas et al., 2000; Tripathi et al., 1999), Z8, A9 (Tripathi et al., 1999), BG-11 (Boussiba, Vonshak, 1991), среда Бристоль (Cifuentes et al., 2003) и др., а также предложены новые рецептуры, разработанные на основе многофакторных экспериментов по определению потребности вегетативных клеток *H. pluvialis* в элементах питания (Fabregas et al., 2000; Harker et al., 1995). При этом наиболее высокие удельные скорости роста в цитируемых работах не превышают 0,2–0,3 сут⁻¹ (Cifuentes et al., 2003; Fabregas et al., 2000; Harker et al., 1995), а для получения максимума численности клеток, обычно составляющего $(1,5–3,0) \cdot 10^5$ кл·мл⁻¹, требуется не менее 2–3 недель.

Другой подход к решению проблемы заключается в использовании способности этого вида к миксотрофии и, в частности, к росту на ацетате натрия (Borowitzka et al. 1991; Gong, Chen, 1997; Kobayashi, 1992; Pringsheim, 1966; Tripathi et al., 1998). Известно, что в условиях низкой освещённости, характерной для плотных культур водорослей, органотрофия обеспечивает дополнительное снабжение клеток как энергией, так и конструктивными веществами. Синергизм фотосинтеза и органотрофии приводит к интенсификации метаболизма, ускорению деления клеток и увеличению выхода биомассы. Вклад гетеротрофной компоненты в энергетический обмен миксотрофов зависит от многих факторов: химической природы и концентрации органических соединений, освещённости, pH и температуры среды, биологических свойств видов и даже от индивидуальных особенностей отдельных штаммов (Кузьменко, 1981; Pringsheim, 1966). Это, по-видимому, и является основной причиной многочисленных противоречий в результатах исследований, касающихся эффективности миксотрофного культивирования *H. pluvialis*, включающих как данные, иллюстрирующие существенное увеличение скорости роста (0,6 сут⁻¹), максимума численности клеток ($8 \cdot 10^5$ кл·мл⁻¹) и сокращения времени его достижения (7 сут) в присутствии ацетата натрия — штамм NIES-144 (Kobayashi et al., 1991), так и результаты, отрицающие

стимулирующее влияние этого соединения на продуктивность культур *H. pluvialis* — штамм Steptoe, Nevada, USA (Cifuentes et al., 2003). Что касается сведений, касающихся способности этого вида усваивать на свету другие источники органического углерода, то они крайне ограничены. Известно лишь, что, помимо ацетата, *H. pluvialis* может расти миксотрофно на аспарагине (Kobayashi et al., 1992), хотя обитание в мезосапробных, богатых гумусом водоёмах, особенно в водоёмах, населённых водоплавающими птицами (Almgren, 1966; Elliot, 1934; Proctor, 1957), предполагает более обширный перечень органических соединений, доступных этой водоросли.

Ниже приведены данные, характеризующие продуктивность культур *H. pluvialis*, динамику содержания сухого вещества, хлорофиллов и суммарных каротиноидов в клетках при выращивании в автотрофных и миксотрофных условиях с использованием различных органических субстратов: ацетата натрия, щелочного мидийного гидролизата (Єрохін, Голуб, 2003), карбамида (как источника азота и углерода) и β -Са-глицерофосфата (как источника фосфора и углерода).

Объектом исследований служил штамм IBSS-16 (= LABIK 927-1, = CALU-79), полученный в 2002 г. из коллекции культур лаборатории альгологии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН. Штамм имеет довольно сложную историю хранения в различных коллекциях. В культуру был выделен в бывшей Чехословакии (точное время и место его выделения неизвестны) и содержался в коллекции Чехословацкой академии наук как *Chlorococcum wimmeri* Rabenh. Str. Mainx (A-93). В 1964 г. был передан в лабораторию проф. Б. В. Громова (БиНИИ СПбГУ), где хранился на агаризованной среде № 6а (Громов, Титова, 1991) при температуре 25 °С, искусственном освещении 2 кЛк с фотопериодом 8С / 16Т. В 1977 г. штамм был передан в коллекцию LABIK (БИН), где первоначально был определён как *Neochloris wimmery* (Rabenh.) Archibald et Bold. Mainx, а в начале 90-х годов — как *H. pluvialis* Flotow em. Wille. В коллекции LABIK поддерживался на агаризованных средах F и 3N BBM при температуре 23–26 °С, искусственном освещении 2,5–3,0 кЛк с фотопериодом 9С / 15Т (Андреева, Стрелкова, 1983; Громов, Титова, 1983, 1991). В коллекции ИнБЮМ НАНУ штамм хранится на жидкой и агаризованной (1,5 %) среде ОНМ (Optimal Naematococcus Medium) (Fabregas et al., 2000) при естественном освещении и температуре 16–20 °С.

Для получения инокулята культуру с агаризованного косяка перенесли в жидкую среду ОНМ и в течение 10 дн. выращивали в накопительном режиме без аэрации при естественном освещении и температуре 21 ± 2 °С. Перед началом эксперимента культуру профильтровали через планктонное сито (20 мкм); фильтрат, содержащий только монадные клетки, сконцентрировали центрифугированием при 800 об/мин в течение 2 мин.; обеднённую среду заменили на свежую и равные объёмы суспензии клеток внесли в экспериментальные колбы.

Эксперимент проводили по схеме двухстадийного культивирования на 6 вариантах питательных сред. В варианте № 1 (контроль) водоросль выращивали на минеральной среде ОНМ, 1 л которой содержал (в мг): KNO_3 — 410,0; Na_2HPO_4 — 30,0; $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ — 110,9; $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 246,5; $\text{FeC}_6\text{H}_5\text{O}_7 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ — 2,62; $\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$ — 0,85; $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ — 0,012; $\text{Na}_2\text{MoO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$

— 0,120; $\text{CoCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ — 0,011; $\text{KCr}(\text{SO}_4)_2 \cdot 12\text{H}_2\text{O}$ — 0,499; Na_2SeO_3 — 0,008; витамин B_1 — 0,018; витамин B_{12} — 0,015. В варианте № 2 к среде ОНМ в качестве источника неорганического углерода был добавлен гидрокарбонат натрия в концентрации $1000 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$. В варианте № 3 в среде ОНМ была произведена эквивалентная по азоту замена нитрата калия на карбамид ($121,8 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$). Недостаток калия компенсировали добавлением K_2SO_4 ($87 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$). В варианте № 4 в среду ОНМ ввели органический углерод в форме уксуснокислого натрия 3-водного ($1360 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ или 10 mM) и щелочного мидийного гидролизата «МИГИВЕНГ» (Єрохін, Голуб, 2003) ($2 \text{ мл} \cdot \text{л}^{-1}$). В варианте № 5 использовали модифицированную нами органоминеральную среду, предложенную для гетеротрофного культивирования *H. pluvialis* (Hata et al., 2001). В рецептуре этой среды β -Na-глицерофосфат был заменён на β -Ca-глицерофосфат (эквимолярно по фосфору) при сохранении баланса ионов Ca^{2+} и Na^+ за счёт изменения содержания их азотнокислых солей. Адекватность замены глицерофосфата натрия на более дешёвую соль кальция была установлена в предварительном эксперименте. Вместо ТРИС использовали ТРИС-НСl. Кроме того, дополнительно в состав биогенов ввели ацетат натрия. В результате 1 л среды в этом варианте (в дальнейшем среда МСХ — модифицированная среда Хата) содержал (в мг): KNO_3 — 100,0; $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ — 95,0; NaNO_3 — 39,35; β -Ca-глицерофосфат — 48,6; $\text{CH}_3\text{COONa} \cdot 3\text{H}_2\text{O}$ — 1360,0; ТРИС-НСl — 650,6; $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 40,0; $\text{FeCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ — 0,588; $\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ — 0,108; $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0,066; $\text{Na}_2\text{MoO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ — 0,0075; $\text{CoCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ — 0,012; $\text{Na}_2\text{EDTA} \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ — 3,0; витамин B_{12} — 0,10; витамин B_1 — 0,10. В варианте № 6 в среду ОНМ ввели органический углерод в форме щелочного мидийного гидролизата «МИГИВЕНГ» (Єрохін, Голуб, 2003) при концентрации $2 \text{ мл} \cdot \text{л}^{-1}$.

Водоросли выращивали в литровых конических колбах при боковом освещении люминесцентными лампами Daylight FL 36W (1500 Лк) и фотопериоде 12 ч свет / 12 ч темнота. Колебания температуры не превышали $2 \text{ }^\circ\text{C}$ ($21\text{--}23 \text{ }^\circ\text{C}$). Объём культур составлял $0,5 \text{ л}$, скорость непрерывного барботажа воздухом — $15 \text{ мл} \cdot \text{мин}^{-1}$. Для определения исследуемых показателей из каждой колбы с интервалом в 4 сут отбирали по 50 мл культуры, и отобранный объём компенсировали соответствующими каждому варианту средами. В связи с этим режим культивирования в эксперименте не был строго накопительным, его следует охарактеризовать как квазинепрерывный с удельной скоростью протока, равной $0,025$ (Тренкеншу, 2005).

На втором этапе эксперимента (на 20-е сутки) для интенсификации вторичного каротиногенеза освещённость увеличили до $5,5 \text{ кЛк}$, температуру — до $28 \text{ }^\circ\text{C}$, во все колбы внесли ацетат натрия до концентрации 45 mM , а также хлорид натрия — до концентрации 17 mM .

Динамику роста культур контролировали по изменению численности клеток и накоплению сухого вещества. Численность клеток определяли в камере Горяева, содержание сухого вещества — путём фильтрования аликвот культур объёмом 15 мл через нитроцеллюлозные мембранные фильтры Sartorius ($8 \text{ }\mu\text{m}$) с последующей 2-кратной промывкой фильтров дистиллированной водой ($2 \times 30 \text{ мл}$) и высушиванием до постоянной массы при $105 \text{ }^\circ\text{C}$. Среднюю продуктивность культур (P) и удельную скорость роста (μ) для отдельных отрезков времени рассчитывали по общепринятым уравнениям:

$P = N_1 - N_0 / t_1 - t_0$ и $\mu = \ln N_1 - \ln N_0 / t_1 - t_0$, где N_0 и N_1 — количество клеток в литре культуры во время t_0 и t_1 (Schoen, 1988).

Концентрацию азота и фосфора в среде определяли по (Методы гидрохим..., 1988).

Содержание хлорофиллов (ХЛ) и каротиноидов (КР) в вегетативных клетках и апланоспорах *H. pluvialis* анализировали разными методами в связи с существенными различиями в строении их клеточных оболочек и составе пигментов (Boussiba, 2000; Kobayashi, 1997a). Из вегетативных клеток пигменты экстрагировали метанолом, содержащим 0,2 % антиоксиданта 2,6-ди-*трет*-бутил-*п*-крезола, на водяной бане при температуре 70 °С в течение 2 мин. без предварительной гомогенизации биомассы. Концентрацию хлорофиллов определяли спектрофотометрическим методом с использованием уравнений: $C_{\text{хл. а, мкг/мл}} = 16,29 E_{665} - 8,54 E_{652}$; $C_{\text{хл. в, мкг/мл}} = 30,66 E_{652} - 13,58 E_{665}$ (Porra et al., 1989). Перед определением содержания суммарных каротиноидов метанольные экстракты пигментов омыляли (для устранения влияния хлорофиллов) в атмосфере азота (0,1 мл 50 % КОН на 1 мл экстракта) при температуре 60 °С в течение 30 мин. Каротиноиды переводили в гексан, дважды промывали дистиллированной водой, подкисленной аскорбиновой кислотой, фильтровали через безводный сульфат натрия и анализировали спектрофотометрически по поглощению в области 450 нм с использованием коэффициента удельной экстинкции $E_{1\text{см}}^{1\%} = 2500$ (Liaaen-Jensen, Andrewes, 1986). Из апланоспор пигменты экстрагировали 90 % ацетоном путём растирания осадка клеток с кварцевым песком в фарфоровой ступке (Mendes-Pinto et al., 2001). Концентрацию хлорофиллов рассчитывали по уравнениям: $C_{\text{хл. а, мкг/мл}} = 11,93 E_{664} - 1,93 E_{647}$; $C_{\text{хл. в, мкг/мл}} = 20,36 E_{647} - 5,50 E_{664}$ (Jeffrey, Humphrey, 1975). Содержание каротиноидов в этом случае анализировали по поглощению в области 480 нм без предварительного омыления хлорофиллов (Kobayashi et al., 1991; Mendes-Pinto, 2001) с использованием $E_{1\text{см}}^{1\%}$ атаксантина в ацетоне, равного 2100 (Britton, 1995).

Данные по содержанию сухого вещества и пигментов в клетках, представленные на рисунках и в тексте, являются средними из 2–3 определений (\bar{x}), а их вариабельность характеризуется выборочным стандартным отклонением (s).

Особенности роста *H. pluvialis* в условиях автотрофного и миксотрофного питания. Динамика численности клеток и содержания сухого вещества в культурах *H. pluvialis* при выращивании на питательных средах различного состава представлена на рис. 127. Для упрощения рисунка точки, характеризующие численность клеток после отбора проб, опущены. Второй этап культивирования (интенсификация вторичного каротиногенеза) здесь и далее выделен цветом.

Во всех вариантах эксперимента, за исключением варианта с заменой нитрата натрия на карбамид (№ 3), максимумы плотности как автотрофных (рис. 127.1 и 127.2), так и миксотрофных культур были сходны (рис. 127.4–127.6) и составляли $(2,24-2,72) \cdot 10^5$ кл·мл⁻¹. Однако характер кривых роста существенно различался в зависимости от способа питания. В автотрофных условиях (варианты № 1 и 2) численность клеток медленно увеличивалась вплоть до 20-х суток (рис. 127.1 и 127.2). Средние продуктивности и удель-

ные скорости роста обеих культур за этот период (рассчитанные как средние из величин, полученных для отдельных отрезков времени между отборами проб) были низкими: $P_1 = 1,11 \cdot 10^7 \pm 0,17 \cdot 10^7$, $P_2 = 1,08 \cdot 10^7 \pm 0,19 \cdot 10^7$ кл·л⁻¹·сут⁻¹ и $\mu_1 = 0,072 \pm 0,008$, $\mu_2 = 0,074 \pm 0,011$ сут⁻¹. К моменту инициирования каротиногенеза обе культуры находились на фазе замедления роста.

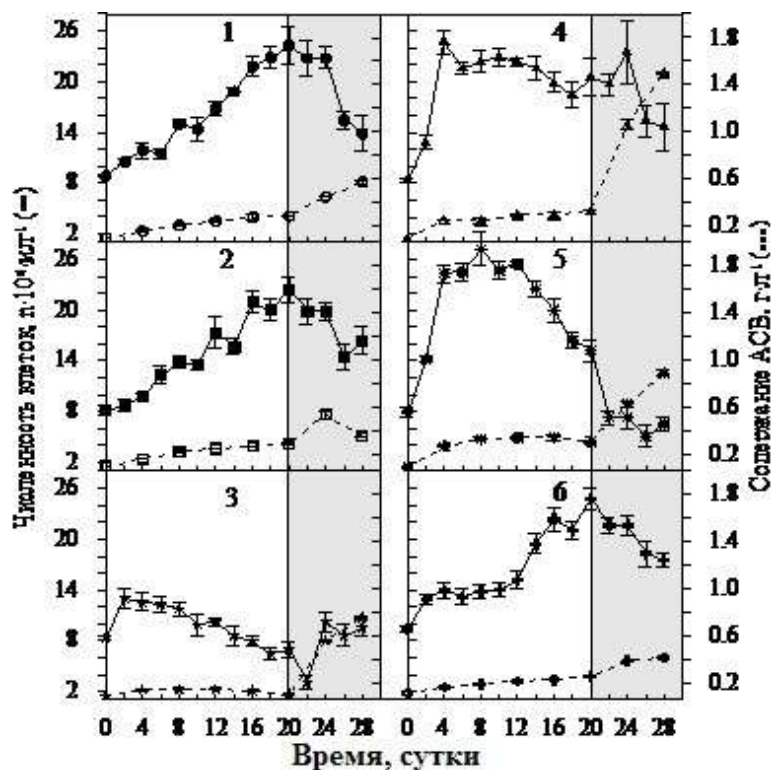


Рис. 127 Динамика численности клеток ($\bar{x} \pm s$, $n = 8$) и содержания сухого вещества ($\bar{x} \pm s$, $n = 2$) в культурах *Haematococcus pluvialis* в зависимости от состава питательных сред: 1 — среда ОНМ (контроль); 2 — среда ОНМ + NaHCO_3 ; 3 — среда ОНМ с заменой NaNO_3 на карбамид; 4 — среда ОНМ + CH_3COONa ; 5 — среда МСХ + CH_3COONa ; 6 — среда ОНМ + мидийный гидролизат

При этом все клетки сохраняли монадную структуру. Преобладающим способом деления в это время была протоцитотомия (Масюк, Демченко, 2001), в то время как в начальный период эксперимента в среде ОНМ клетки делились главным образом схиногонией с образованием внутри материнской оболочки 2 или 4 дочерних клеток. Обогащение среды ОНМ неорганическим углеродом в форме NaHCO_3 (вариант № 2) не дало желаемого увеличения темпов роста. Напротив, средняя за 0–4-е сутки продуктивность ($0,4 \cdot 10^7$ кл·л⁻¹·сут⁻¹) и удельная скорость роста ($0,044$ сут⁻¹) в этом варианте составили около 60 % от уровня контроля (рис. 128). При этом размеры клеток, содержание в них сухого вещества, хлорофиллов *a* и *b* увеличились на 30–35 % (рис. 129а, 130а). В последующие дни негативное влияние гидрокарбоната нивелировалось, и до конца эксперимента обе культуры по исследованным показателям практически не различались.

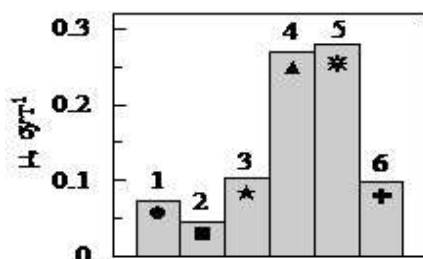


Рис. 128 Удельная скорость роста культур за период 0–4-е сутки в зависимости от состава питательных сред (обозначения — как на рис. 127)

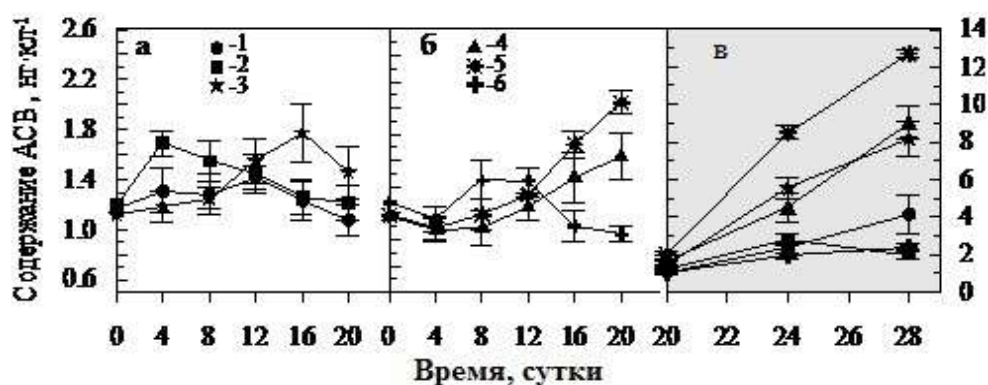


Рис. 129 Динамика содержания сухого вещества ($\bar{x} \pm s$, $n = 2$) в вегетативных клетках (а, б) и апланоспорах (в) *N. pluvialis* в зависимости от состава питательных сред (обозначения — как на рис. 127)

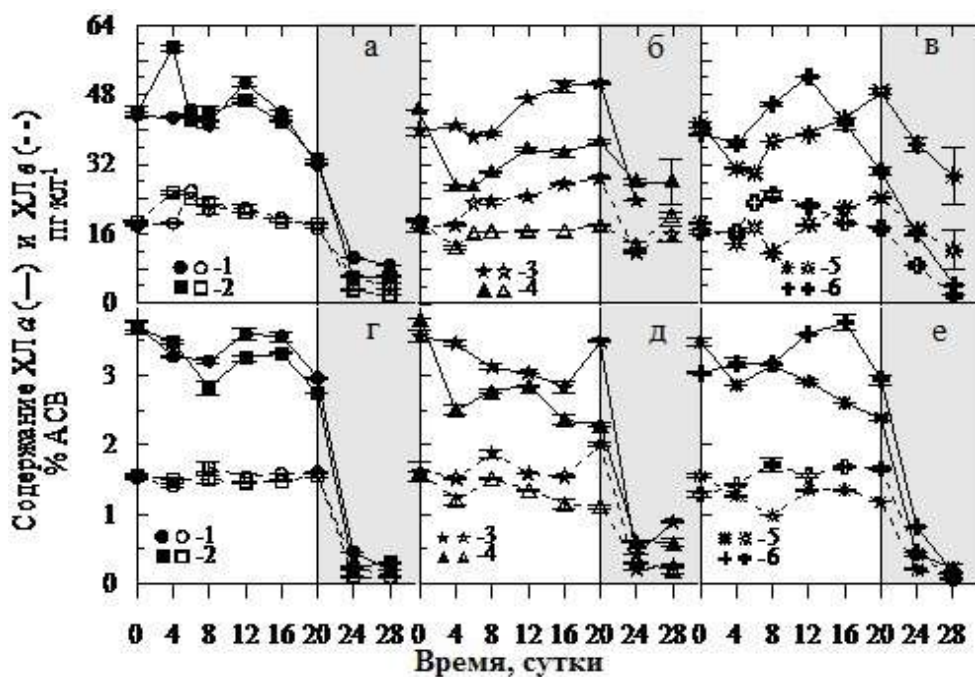


Рис. 130 Динамика содержания хлорофилла а (—) и хлорофилла в (---) ($\bar{x} \pm s$, $n = 3$) в клетках *N. pluvialis* в зависимости от состава питательных сред (обозначения — как на рис. 127)

Содержание хлорофилла *a* (рис. 130а) в обеих культурах на протяжении периода 6–16-е сутки в расчёте как на клетку ($42\text{--}50 \text{ пг}\cdot\text{кл}^{-1}$), так на сухое вещество ($3,2\text{--}3,7\%$ АСВ) варьировало незначительно. Соотношение ХЛа / ХЛв составляло 2,2–2,4. Однако на стадии замедления роста состав пигментов начал меняться: к 20-м суткам содержание ХЛа снизилось до $32\text{--}33 \text{ пг}\cdot\text{кл}^{-1}$ ($2,7\text{--}2,9\%$ АСВ), соотношение ХЛа / ХЛв — до 1,8, а содержание суммарных каротиноидов увеличилось в полтора раза (рис. 131), за счёт чего соотношение КР / ХЛа выросло с $0,14\text{--}0,15$ до $0,23$. Такое сходство в развитии обеих автотрофных культур, по всей вероятности, было связано с тем, что в варианте № 2 увеличение рН среды до 9,5 (рис. 132) привело к сдвигу карбонатного равновесия $\text{HCO}_3^-/\text{CO}_3^{2-}$ в сторону карбонат-ионов (Kaplan et al., 1986) и переводу последних в нерастворимое состояние в виде кальциевых и магниевых солей, в силу чего культуры большую часть времени находились при одинаковых условиях питания.

При эквивалентной по азоту замене в среде ОНМ нитрата натрия на карбамид ($\text{CO}(\text{NH}_2)_2$) рост *H. pluvialis* отмечался только в первые двое суток (рис. 127.3), причём средняя продуктивность за это время превышала продуктивность контроля в 2,4 раза. В дальнейшем плотность культуры неуклонно сокращалась и к 20-м суткам упала ниже исходной величины. Параллельно динамике численности клеток менялся и рН среды: после резкого увеличения с 7,2 до 9,4 за первые двое суток наблюдалось его постепенное снижение к 20-м суткам до 8,3 (рис. 132.3).

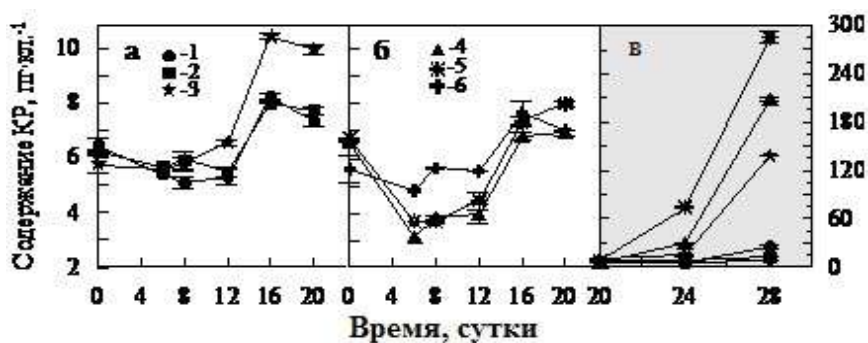


Рис. 131 Динамика содержания каротиноидов ($\bar{x} \pm s$, $n=3$) в вегетативных клетках (а, б) и апланоспорах (в) *H. pluvialis* в зависимости от состава питательных сред (обозначения — как на рис. 127)

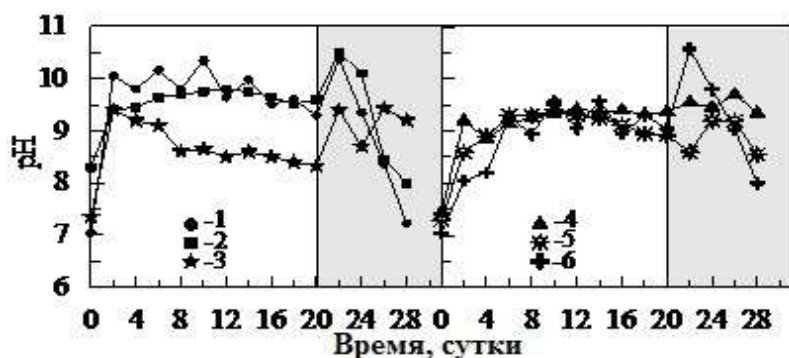


Рис. 132 Динамика рН в культурах *H. pluvialis* в зависимости от состава питательных сред

Большинство клеток, начиная с 4-х суток, имели пальмеллевидную структуру, что указывает на неадекватность условий внешней среды. Тем не менее уровень ХЛа в клетках оставался высоким (рис. 130б.3), соотношение КР / ХЛа (0,2), а также содержание АСВ в расчёте на клетку (рис. 129а.3) были такими же, как при росте на нитратах. Восстановление роста в постстрессорный период после добавления в среду органического углерода (рис. 127.3) позволяет предположить, что одной из причиной угнетения культуры могло быть нарушение фотосинтетической ассимиляции CO_2 под действием высоких концентраций NH_3 и NH_4^+ , накопившихся в среде в первые дни в результате гидролиза мочевины при $\text{pH} > 9$ (Syret, 1981).

В питательных средах с более высокой буферной ёмкостью, удерживающих pH в пределах 8,0–8,5, *H. pluvialis* способен расти при концентрации карбамида, превышающей использованную в данном варианте ($0,12 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1}$) более чем на порядок. Так, в дополнительном эксперименте при выращивании водоросли в накопительной культуре на среде Петкова (1995), содержащей $2 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1} \text{ CO}(\text{NH}_2)_2$ (рис. 133), при близких световых и температурных условиях (освещённость 1,0–1,5 клк, $t = 18 \pm 2 \text{ }^\circ\text{C}$), отмирания культуры не наблюдалось, а средняя удельная скорость роста была выше, чем в данном эксперименте при выращивании на нитратах, и составляла $0,12 \text{ сут}^{-1}$. При этом значение pH среды на протяжении всего периода наблюдений не превышало 8.

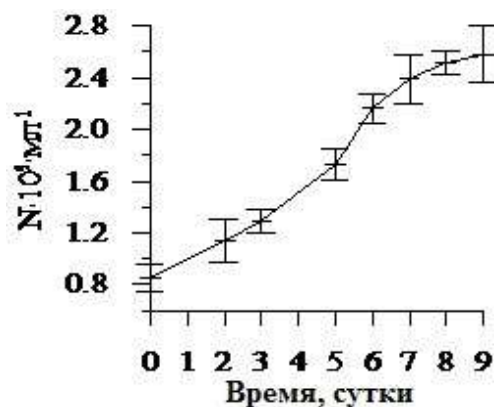


Рис. 133 Динамика численности клеток ($\bar{x} \pm s$, $n = 6$) в культуре штамма LABIK 927-1 при росте на среде Петкова, содержащей карбамид

Положительный результат при выращивании *H. pluvialis* (штамм MUR-64) на мочевины ($0,28 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1}$ в среде МСМ) был получен также в работе (Borowitzka et al., 1991), где показано, что среди четырёх испытываемых источников азота (KNO_3 , NH_4Cl , NH_4NO_3 и $\text{CO}(\text{NH}_2)_2$) наиболее предпочтительным является карбамид.

Введение в состав среды ОНМ ацетата натрия (вариант № 4) привело к существенному увеличению скорости роста *H. pluvialis* в 1–4-е сутки эксперимента (в 3,6 раза по отношению к контролю), вследствие чего период достижения максимума численности клеток сократился на 16 сут (рис. 127.4 и рис. 128). Сходная картина наблюдалась и в варианте № 5 ($\mu_5/\mu_1 = 3,8$), несмотря на значительные различия в составе питательных сред (в рецептуре среды МСХ использована органическая форма фосфора, содержание нитратов снижено более чем в два раза, а буферная ёмкость увеличена за счёт высокой концентрации ТРИС) (рис. 127.5 и 128.5). Начиная с 12-х суток, обе миксотрофные культуры начали отмирать, причем скорость отмирания на среде МСХ была заметно выше. На 20-е сутки к моменту инициирования каротиногенеза и достижения контролем максимума плотности, численность

клеток в этом варианте сократилась по отношению к своему максимуму на 37 %. Более 70 % всех клеток в обеих культурах в это время имели пальмеллевидную структуру.

В присутствии ацетата рН культуральных сред, особенно в период активного деления клеток (0–4-е сутки), был заметно ниже, чем контроле (8,8–9,2 в среде ОНМ + NaAc, 8,6–8,9 в среде МСХ + NaAc против 9,8–10,35 в среде ОНМ). Примечательно, что отмирание культур не сопровождалось существенным снижением щелочности (рис. 132.4 и 132.5), как это наблюдалось при росте на мочеvine (рис. 133).

В условиях миксотрофного питания содержание хлорофилла *a* (рис. 130б.4 и 130в.5) и каротиноидов (рис. 131б.4 и 131б.5) в клетках *H. pluvialis* было ниже, чем при автотрофном росте. Особенно чётко это проявилось в первые дни после внесения выращенного автотрофно инокулята в ацетатные среды. Так, в варианте среда ОНМ + NaAc содержание хлорофилла *a* в расчёте на сухое вещество клетки за период 0–4-е сутки снизилось с 3,8 до 2,5 %, а в варианте МСХ — с 3,5 до 2,8 %.

В период активного роста содержание сухого вещества в миксотрофных и автотрофных клетках достоверно не различалось (рис. 129б.4 и 129б.5). Переход культур в пальмеллевидное состояние в конце стационарной фазы характеризовался накоплением в клетках сухого вещества и каротиноидов, причём интенсивность этих процессов в более быстро отмирающей культуре (МСХ + NaAc) была выше.

Полученные результаты согласуются с результатами более ранних исследований (Borowitzka et al., 1991; Chen, Chen, 1997; Kobayashi et al., 1992; Pringsheim 1966; Tripathi et al., 1998). Анализ указанных работ показал, что в фотогетеротрофных условиях, независимо от состава основной минеральной среды и индивидуальных особенностей штаммов *H. pluvialis* [среда МСМ штамм MUR-1 (Borowitzka et al., 1991), среда КМ1 штамм NIES-144 (Kobayashi et al., 1992;), среда «Гонг Конг» штамм UTEX-16 (Chen, Chen, 1997), среды КМ1, ММ1, ММ2 штамм SAG-34 (Tripathi et al., 1998)], ацетат натрия в концентрациях 10–18 mM существенно и вместе с тем кратковременно ускорял рост водоросли и одновременно с этим увеличивал долю пальмелл в культурах. Более высокие концентрации соли ингибировали рост, вызывали трансформацию вегетативных клеток в апланоспоры и индуцировали вторичный каротиногенез. Все изложенные факты хорошо соответствуют общепринятым представлениям о метаболизме ацетата в клетках зелёных водорослей. Известно, что углерод ацетата включается в обмен одноклеточных Chloophyta несколькими путями: через цикл Кребса (в этом случае он выступает как энергетический субстрат); глиоксилатный цикл, в котором из ацетата через сукцинат и оксалоацетат образуются глюкоза и другие полисахариды; цикл мевалоновой кислоты, конечным продуктом которого являются каротиноиды и, наконец, через путь биосинтеза жирных кислот. Начальным звеном всех указанных метаболических путей является образование ацетил-CoA, катализирующееся АТФ-зависимыми ферментами (ацетат $\xrightarrow{\text{АТФ}}$ ацетилфосфат $\xrightarrow{\text{CoA}}$ ацетил-CoA). В условиях фотогетеротрофии ацетат усваивается как на свету (за счёт АТФ, образующейся в процессе фотосинтетического фосфорилирования), так и в темноте (за счёт АТФ, продуцируемой в

ходе окислительного фосфорилирования), что в конечном итоге проявляется в увеличении продуктивности миксотрофных культур, по сравнению с гетеротрофными и фотоавтотрофными культурами (Гавриленко и др., 1986; Кузьменко, 1981; Wiessner, 1979). Ещё одним путём усвоения NaAc может быть его непосредственное окисление до CO₂ с включением последнего в цикл Кальвина. По мнению (Borowitzka et al., 1991), CO₂, частично выделяющийся при этом в среду, удерживает нарастание pH.

Кратковременность стимулирующего эффекта ацетата в накопительных культурах, зарегистрированная в нашей и большинстве цитированных выше работ, может объясняться целым рядом причин: а) быстрой ассимиляцией легко доступной формы органического углерода; б) увеличением скорости поглощения биогенных элементов в её присутствии; в) сокращением доли автотрофной составляющей в энергообеспечении клеток из-за увеличения мутности сред вследствие развития бактериальной микрофлоры (последнему вопросу ниже будет уделено специальное внимание); г) конкурентным ингибированием роста водоросли микрофлорой.

В пользу первого предположения свидетельствуют данные, приведённые в работе (Chen, Chen, 1997), в которой на штамме UTEX-16 показано, что в темноте ацетат поглощается клетками *H. pluvialis* почти в 2 раза быстрее, чем на свету (≈ 10 кл/к). Однако даже при такой высокой для *H. pluvialis* освещённости и довольно низкой начальной численности клеток ($1 \cdot 10^3$ кл·мл⁻¹) его концентрация за 6 суток снизилась с 18 mM практически до 0, и вслед за этим миксотрофная культура начала быстро отмирать.

На увеличение скорости поглощения азота и фосфора из среды в условиях миксотрофии указывают данные, полученные нами в предварительном эксперименте, выполненном с использованием среды варианта № 4 (ОНМ + 10 mM NaAc) (табл. 62, рис. 134). И в этом случае существенное ускорение роста культур ацетатом было зарегистрировано только в начальный период (0–2-е сутки). В эти дни удельные скорости поглощения азота и фосфора из среды в миксотрофных условиях питания (0,108–0,129 и 0,024–0,032 нг·кл·сут⁻¹ соответственно) были существенно выше, чем в культурах, росших на минеральной среде (0,018–0,039 и 0,005–0,015 нг·кл·сут⁻¹), и уже на 6-е сутки содержание фосфатов в миксотрофных культурах снизилось на 70–90 % от исходного уровня, а нитратов — на 30–60 % (рис. 135).

Табл. 62 Удельные скорости роста фотоавтотрофных и фотогетеротрофных культур *H. pluvialis* при различной освещённости

Освещённость, кл/к	0–2-е сутки		2–6-е сутки		6–9-е сутки		9–11-е сутки	
	ОНМ	ОНМ + NaAc	ОНМ	ОНМ + NaAc	ОНМ	ОНМ + NaAc	ОНМ	ОНМ + NaAc
1	0,2	0,31	0,05	0,09	0,02	-0,04	0,03	0,14
2	0,13	0,48	0,19	0,13	0,06	0,03	0,07	0,10
3	0,31	0,62	0,19	0,08	0,07	0,03	0,06	0,12

Тем не менее углубляющийся дефицит биогенов не был единственным лимитирующим фактором, так как дополнительное внесение азота и

фосфора в миксотрофные культуры (до 80 и 7 мг·л⁻¹ соответственно) не привело к возрастанию удельной скорости роста в последующие дни (6–9-е сутки), которая увеличилась только после добавления на 9-е сутки второй порции ацетата (10 mM). При этом на фоне высокой обеспеченности питанием удельная скорость роста была заметно ниже, чем в начальный период (рис. 134, табл. 62).

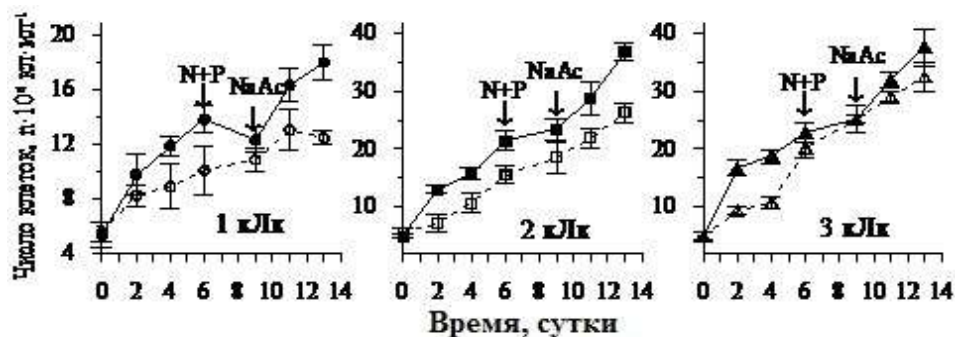


Рис. 134 Динамика численности клеток ($\bar{x} \pm S$, $n = 4$) в фотоавтотрофных (---) и фотогетеротрофных (—) культурах *H. pluvialis* при дополнительном внесении биогенных элементов в среду. Условия эксперимента: штамм LAVIK 927-1, $t^0 = 23\text{--}24$ °С, фотопериод — 12С : 12Т, лампы Daylight Feron, 20 W, 50 Hz, 6400 K, непрерывный барботаж воздухом — 100 мл·мин⁻¹

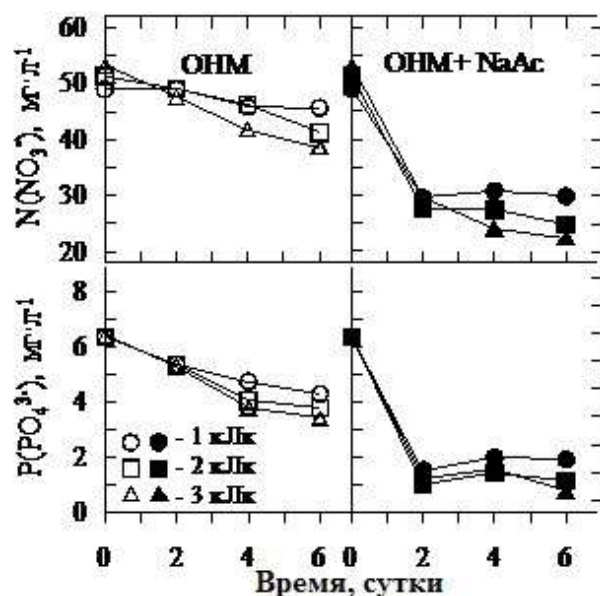


Рис. 135 Динамика содержания нитратов и фосфатов в автотрофных (ОНМ) и миксотрофных (ОНМ + NaAc) культурах *H. pluvialis* при различной освещённости

Увеличение начального содержания ацетата натрия и биогенных элементов в среде ОНМ (NaAc — 15 mM, KNO₃ — 533 мг·л⁻¹, Na₂HPO₄ — 159 мг·л⁻¹, Трилон Б — 20 мг·л⁻¹, освещённость 3 кЛк, остальные условия культивирования те же, что и в предыдущем эксперименте) и дополнительное внесение NaAc (15 mM) на 3-и сутки позволило продлить период активного роста лишь до 5 суток (при $\mu = 0,44$ сут⁻¹) (рис. 136).

В дальнейшем, несмотря на восполнение уровня нитратов (их концентрация к этому моменту снизилась почти до нуля, а содержание фосфора ещё оставалось достаточно высоким — 12 мг·л⁻¹) и новое внесение ацетата

(10 mM), рост водоросли приостановился и большинство клеток перешло в пальмеллевидное состояние.

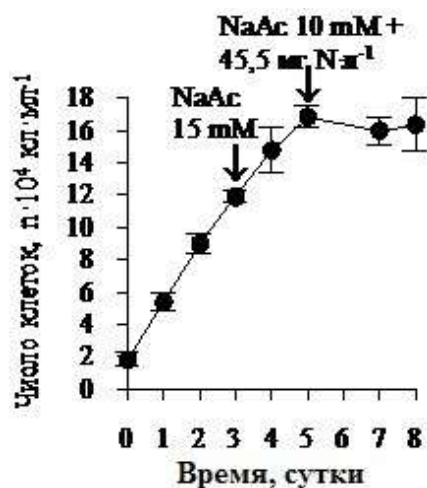


Рис. 136 Динамика численности клеток ($\bar{x} \pm s$, $n = 4$) в фотогетеротрофной культуре *H. pluvialis* при росте на модифицированной среде ОНМ с добавлением ацетата

Учитывая тот факт, что при смешанном питании уровень освещённости хотя и влиял на рост, но всё же не являлся ключевым фактором, регулирующим рост (т. к. дополнительным источником энергии служил ацетат), ингибирование накопительных культур после подкормок, по всей вероятности, вызывалось не светом, а каким-то другим фактором. В качестве последнего могут выступать вторичные метаболиты бактериальной микрофлоры, бурно развивающейся на ацетате (см. раздел 14.3). При росте альгобактериальных сообществ на органоминеральных средах угнетение или даже полное подавление бактериями деления клеток водорослей отмечалось неоднократно (Кузьменко, 1981).

Результаты, приведённые выше, позволяют также объяснить данные, полученные в работе (Cifuentes, 2003), согласно которым скорости роста миксотрофных культур *H. pluvialis* (штамм Steptoe, Nevada, USA) на ацетате были такими же или ниже, чем в автотрофном контроле (среда Бристоль), а реакция водоросли на ацетат проявлялась главным образом в увеличении численности пальмелл в культурах. Такой вывод, на наш взгляд, сделан не потому, что в данном случае были выявлены индивидуальные особенности штамма, как считают сами авторы, а потому, что число клеток и долю пальмелл в вариантах опыта сопоставляли только на 1-е и 14-е сутки эксперимента (без регистрации кривых роста), т. е. тогда, когда ацетатная культура, уже пройдя максимум численности клеток, находилась на стадии отмирания, а фотоавтотрофная ещё только приближалась к стационарной фазе роста.

Своеобразный характер динамики численности клеток был отмечен в третьей миксотрофной культуре, росшей на среде ОНМ с добавлением в качестве источника органического углерода щелочного мидийного гидролизата «МИГИВЕНГ» (рис. 127.6). Хотя в начальный период (0–4-е сутки) здесь также была отмечена некоторая стимуляция роста, однако, по сравнению с ацетатными средами, она была не столь значительной ($\mu_6 = 0,1$ сут $^{-1}$) (рис. 128). С 4 по 12-е сутки плотность культуры оставалась постоянной, при этом образования пальмелл не происходило, все клетки сохраняли типичную монадную структуру и двигались более активно, чем в других средах. В последующие дни рост восстановился, и в целом время достижения максимума численности клеток и его значение ($2,48 \cdot 10^5$ кл·мл $^{-1}$) были такими же, как и в контроле. По динамике содержания сухого вещества (рис. 129б.6), хлорофиллов (рис. 130в.6) и каротиноидов (рис. 131б.6) клетки *H. pluvialis* в

этом варианте на протяжении всего первого этапа эксперимента мало отличались от клеток, питавшихся автотрофно. Мидийный гидролизат, так же как и ацетат, существенно стимулировал рост сопутствующей микрофлоры в первые дни после внесения инокулята в среду (см. раздел 14.3). Тем не менее стойкую стабилизацию плотности культуры на протяжении 8 суток лишь частично можно объяснить конкурентным ингибированием роста водоросли бактериями, так как численность последних в этот период неуклонно сокращалась. Дополнительное негативное влияние могли оказывать определённые низкомолекулярные продукты гидролиза мидийного фарша и, в частности, отдельные аминокислоты, амины, органические кислоты и др. Так, например, аминокислоты микроводоросли ассимилируют очень избирательно (главным образом глутамин и аспарагин), и многие из них подавляют развитие водорослевых культур (Гавриленко и др. 1986; Кузьменко, 1981; Syrett, 1981). В то же время большинство бактерий не только легко усваивает почти все аминокислоты, но и нуждается в некоторых из них как в эссенциальных веществах (Иерусалимский, 1963; Семёнова, 2005). Ассимиляция бактериями низкомолекулярных ингибиторов роста, снижение биомассы самой микрофлоры, а также увеличение в среде минеральных компонентов (N, S, CO₂ и др.) вследствие бактериальной деструкции высокомолекулярных белков, составляющих более 50 % всех белковых фракций гидролизата «МИГИВЕНГ» (Голубь и др., 2005), могли служить причиной выхода культуры из рецессивного состояния и существенного увеличения её продуктивности, наблюдавшегося на заключительной стадии первого этапа.

Особенности вторичного каротиногенеза в клетках *H. pluvialis* в зависимости от состава питательных сред. Исследованию вторичного каротиногенеза у *H. pluvialis* уделялось достаточно много внимания на протяжении ряда лет, начиная с 50-х годов прошлого столетия (Borowitzka et al., 1991; Boussiba, Vonshak, 1991; Chen et al., 1997; Droop, 1954; Fabregas et al., 2001; Grünwald et al., 2001; Harker et al., 1996; Hata et al., 2001; Kobayashi et al., 1992, 1993; Olaizola, 2000; Orosa et al., 2001; Pringsheim, 1966; Tripathi et al., 1998; Wang et al., 2003; Zlotnik et al., 1993). Тем не менее многие вопросы, касающиеся механизма этого процесса и, в частности, роли отдельных факторов внешней среды, индуцирующих накопление астаксантина в клетках водоросли, до настоящего времени остаются дискуссионными. Большинство авторов считает, что главным фактором каротиногенеза является существенное увеличение освещённости, особенно в сочетании с дефицитом одного или нескольких биогенных элементов, чаще всего азота, реже — фосфора, серы, магния. При этом величины оптимальной интенсивности света, определённые в разных работах, варьируют в широких пределах — от 175 до 900 мкмоль фотонов·м⁻²·с⁻¹ (Boussiba, Vonshak, 1991; Fabregas et al., 2001; Hagen et al., 2001; Hata et al., 2001; Wang et al., 2003 и др.). В то же время существует точка зрения, согласно которой высокая освещённость не является обязательным условием интенсификации вторичного каротиногенеза. В ряде работ показано, что биосинтез астаксантина может существенно ускоряться и при более низкой освещённости (35–50 мкмоль фотонов·м⁻²·с⁻¹) в условиях острого азотного голодания (Zlotnik et al., 1993), одновременного лимитирования культур по азоту и фосфору в присутствии хлорида натрия, ингибиторов

клеточного деления и фотосинтеза (Boussiba, Vonshak, 1991; Brinda et al., 2004), ацетата натрия (Orosa et al., 2001), а также, при повышении температуры до 30 °С (Tjahjono et al., 1994). Более того, хлорид и ацетат натрия могут инициировать биосинтез астаксантина даже в полной темноте (Droop, 1954; Kobayashi et al., 1992, 1997a).

С учётом этих сведений, для выявления особенностей вторичного каротиногенеза у *H. pluvialis* в зависимости от состава питательных сред и сокращения времени созревания апланоспор нами был использован комплекс стресс-факторов: одновременное внесение в среду ацетата и хлорида натрия (45 мМ и 17 мМ соответственно), увеличение освещённости до 5,5 кЛк и температуры до 28 °С. Характер реакции автотрофных и миксотрофных культур на резкое изменение условий внешней среды имел как общие, так и отличительные черты. Во всех вариантах опыта направленность изменений в физиологическом состоянии культур была сходной: переход из монадного в пальмеллевидное состояние → прекращение роста → массовое отмирание клеток (рис. 127) → образование пальмеллами, сохранившими жизнеспособность, апланоспор → снижение в последних содержания хлорофилла (рис. 130) при одновременном накоплении сухого вещества (рис. 129в) и вторичных каротиноидов (рис. 131в). Вместе с тем интенсивность указанных процессов в значительной мере зависела от способа питания культур на вегетативной фазе развития и физиологического состояния клеток в момент приложения стрессорного воздействия. Так, стрессирование ещё растущего, состоящего из монад автотрофного контроля привело к более значительной потере клеток, по сравнению с миксотрофным вариантом ОНМ + NaAc (№ 4), в котором в этот момент уже не наблюдался рост, и культура находилась в пальмеллевидном состоянии. В первом случае отход клеток составил 37,3 %, а во втором — 3,6 %. В то же время в другой миксотрофной, но уже отмирающей культуре варианта МСХ + NaAc (№ 6) стресс усугубил и без того неблагоприятное состояние клеток и их численность уменьшилась почти вдвое (на 46,4 %). Исключение составила культура, росшая на среде ОНМ с заменой нитратов на мочевины (№ 3), в которой возобновилось деление, и прирост по отношению к 20-м суткам составил около 60 %.

Максимальное снижение содержания хлорофилла *a* в постстрессорный период было зарегистрировано в автотрофных вариантах ОНМ и ОНМ + NaHCO₃. Его абсолютное содержание в расчёте на клетку снизилось на 66,5 и 81,3 % соответственно, а массовая доля в сухом веществе сократилась с 2,7–2,97 до 0,2–0,3 % (рис. 130в, 130е). В культурах, уже адаптированных к ацетату на стадии вегетативного роста (№ 4 и № 6), уровень пигмента в клетках (пг·кл⁻¹) снизился в меньшей степени (на 24,7 и 24,9 % соответственно). При этом его относительная концентрация была практически такой же, как и в контроле (0,2–0,5 % АСВ), так как скорость накопления сухого вещества и вторичных каротиноидов в созревающих апланоспорах ацетатных культур была значительно выше (рис. 129в, 131в). За 8 сут содержание АСВ (нг·кл⁻¹) здесь выросло в 6,3–6,6 раза, а содержание каротиноидов — в 30,1–35,7 раза. Наиболее высокий уровень КР в клетках (285,6 ± 6,2 пг·кл⁻¹ или 2,2 % АСВ), а также степень зрелости апланоспор, оцениваемая по соотношению КР / ХЛа (рис. 137б), были отмечены в варианте МСХ + NaAc, где в конце эксперимента споры были полностью окрашены в тёмно-красный цвет эфирами

астаксантина, и в ацетоновых экстрактах практически не регистрировались характеристические полосы поглощения лютеина, β -каротина и хлорофилла (рис. 138). Тем не менее суммарный выход каротиноидов в этом варианте был почти в полтора раза ниже, чем варианте среда ОНМ + NaAc (20,0 и 30,6 $\text{мг}\cdot\text{л}^{-1}$ соответственно), что объясняется более высокой плотностью культуры в последнем случае, хотя содержание каротиноидов в апланоспорах здесь было несколько ниже ($208,9 \pm 2,4 \text{ пг}\cdot\text{кл}^{-1}$ или 2,04 % АСВ) (рис. 137в).

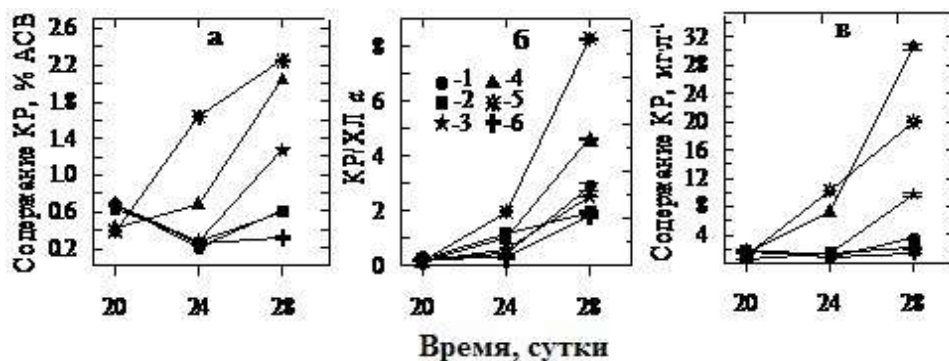


Рис. 137 Динамика содержания вторичных каротиноидов (а, в) и соотношения КР / ХЛ_а (б) в культурах *H. pluvialis* в зависимости от состава питательных сред

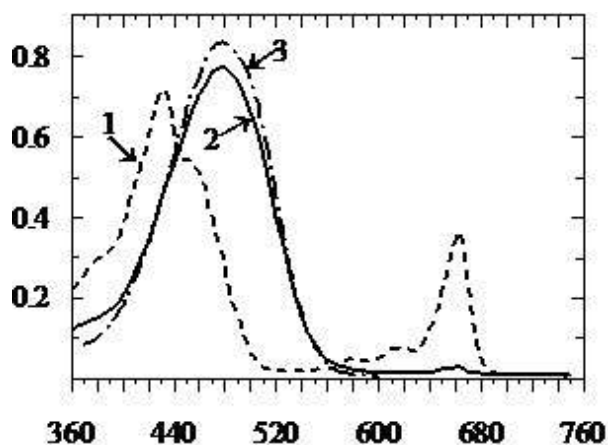


Рис. 138 Атомно-абсорбционные спектры ацетоновых экстрактов монадных клеток (1) и зрелых апланоспор (2) *H. pluvialis* (вариант № 6) и свободного астаксантина в ацетоне (3)

Неорганический углерод в форме гидрокарбоната натрия не только не ускорял рост, но и сдерживал каротиногенез. Содержание каротиноидов в клетках варианта среда ОНМ + NaHCO_3 было почти в 2 раза ниже ($12,9 \text{ пг}\cdot\text{кл}^{-1}$), чем в контроле ($25,2 \text{ пг}\cdot\text{кл}^{-1}$).

Особый случай представлял собой вариант № 6. Мидийный гидролизат смягчил действие стресс-факторов, и отход клеток был сравнительно невысоким ($\approx 20\%$). На фоне самого значительного падения содержания хлорофилла *a* в клетках (86 % от уровня 20-х суток) сухое вещество в пальмеллах накапливалось в два раза медленнее, чем в контроле, а образования толстостенных апланоспор и индукции вторичного каротиногенеза не происходило.

Содержание КР на протяжении всего постстрессорного периода оставалось неизменным и составляло около $7 \text{ пг} \cdot \text{кл}^{-1}$.

В заключение следует отметить, что полученные нами данные позволяют сделать следующее предположение.

В процессе адаптации к условиям обитания в природной среде (мелких мезо- и полисапробных водоёмах, пересыхающих в летнее время) зелёная микроводоросль *Haematococcus pluvialis* выработала две важные для сохранения вида и, вероятно, связанные между собой особенности метаболизма. С одной стороны, в её метаболизме, наряду с фотосинтезом, важную роль играет фотогетеротрофный тип питания, а с другой — в ответ на действие внешних экстремальных факторов в клетках водоросли индуцируется вторичный каротиногенез, причём интенсивность последнего в значительной мере ускоряется в присутствии органического углерода. В связи с этим исследование особенностей роста и каротиногенеза в условиях миксотрофии может внести весомый вклад в разработку научных основ эффективной технологии получения природного астаксантина из *H. pluvialis*.

Полученные нами на примере штамма LABIK 927-1 результаты хорошо согласуются с результатами более ранних исследований (Droop, 1954; Kobayashi et al., 1991, 1992, 1997a; Orosa et al., 2001). Рост водоросли в различных вариантах накопительной культуры (собственно накопительной, квазинепрерывной с низкой скоростью протока и накопительной с добавлением субстрата) существенно ускоряется при добавлении в минеральную среду ацетата натрия.

Определённым ограничением для использования этих вариантов культивирования является кратковременность стимуляции роста и обильное развитие бактериальной микрофлоры. Тем не менее время достижения миксотрофными культурами максимума биомассы, обычно получаемого при автотрофном культивировании на 15–20-е сутки (практически независимо от состава сред), в условиях миксотрофии сокращается минимум в 4–5 раз. Ацетат способствует не только ускорению деления вегетативных клеток, но и, в сочетании с дефицитом азота и фосфора, существенно интенсифицирует биосинтез астаксантина в клетках даже при относительно низкой освещённости (5,5 кЛк против 25–40 кЛк при автотрофном культивировании). При этом время созревания апланоспор не превышает 7–8 суток, а концентрация вторичных каротиноидов, состоящих главным образом из эфиров астаксантина, достигает 2 % АСВ (более $200 \text{ пг} \cdot \text{кл}^{-1}$).

Выход астаксантина из литра культуры зависит от физиологического состояния клеток в момент инициирования вторичного каротиногенеза, и выявление критериев для определения оптимальных сроков перехода ко второму этапу культивирования требует дополнительных исследований.

14.2 Динамика люминесцентных спектральных характеристик *H. pluvialis* при различных условиях питания

Как указывалось выше, зелёные одноклеточные водоросли *H. pluvialis* представляют значительный коммерческий интерес, т. к. являются перспективным объектом биотехнологии получения ценного антиоксиданта астаксантина (Lorenz, Cysewski, 2000; Margalith, 1999).

Чтобы добиться максимального выхода конечного продукта, необходимо правильно подобрать питательные среды и оптимизировать режим культивирования (Boussiba, 2000; Cifuentes et al., 2003; Gong, Chen, 1997). Для этого важно иметь объективные данные о физиологическом состоянии микроводорослей. Обычные методы лабораторного контроля показателей физиолого-биохимического статуса культур микроводорослей, как правило, трудоёмки и требуют дорогостоящего оборудования, значительных затрат квалифицированного труда и реактивов. Поэтому важно разработать методы диагностики, которые можно было бы оперативно использовать в технологическом процессе. Нами предложен и апробирован метод оптимизации состава питательной среды на основании измерения и анализа спектров люминесценции культур цианобактерии *Arthrospira (Spirulina) platensis* (Nordstedt) Gomont на средах с различным содержанием азота (Ерохин и др., 2004). Заметим, что в литературе отсутствуют сведения по использованию люминесцентных методов анализа для оптимизации режима культивирования *H. pluvialis*.

Нами исследована динамика спектральных характеристик люминесценции культур клеток *H. pluvialis* на различных фазах развития (вегетативного роста и образования апаланоспор) в условиях автотрофного и миксотрофного питания. Методические подходы и техника эксперимента изложены выше (раздел 14.1). Здесь мы более подробно остановимся только на технике измерения люминесцентных характеристик культур *H. pluvialis*.

В исследовании использован спектрофлуорофотометр RF 5000 фирмы Shimadzu (Япония). Общий вид прибора показан на рис. 139. Для проведения анализа в кювету спектрофлуорофотометра вносили 3 мл культуры и регистрировали спектр люминесценции *in vivo*.



Рис. 139 Общий вид (фото) спектрофлуорофотометра типа RF 5000

Возбуждение осуществляли излучением ксеноновой лампы высокого давления (150 W) в длине волны 365 нм (щель 5–10 нм). Измерения проводили в специальной нефлуоресцирующей кювете толщиной 10 мм, расположенной с возможностью регистрации спектров люминесценции под углом 90°.

В ряде случаев использовали иные длины волн возбуждения (436, 515, 546 нм) или осуществляли синхронное сканирование образцов с упреждением возбуждения на 20–30 нм. При измерениях соблюдали жёсткую стандартизацию условий отбора проб и проведения измерений. Пробы регулярно анализировали каждые 4 дня в течение 32 сут от начала культивирования. На основе данных по измерению спектров люминесценции рассчитывали характеристические параметры, отражающие соотношение фотоавтотрофной и гетеротрофной компонент системы энергообеспечения фотосинтезирующих клеток, и делали заключение о физиологическом состоянии культуры водорослей.

Специально проведённые измерения показали, что основной вклад в ошибку измерений вносили повторности опыта, тогда как ошибка измерения интенсивности люминесценции не превышала 5–10 %. При повторных измерениях одного и того же образца ошибка возрастала, что было связано с известным эффектом «выгорания» образца при возбуждении жёстким ультрафиолетом. Исходя из этого, проводили однократные измерения люминесценции в каждой пробе. Для обработки полученных данных использовали стандартные статистические методы.

На рис. 140 представлена динамика численности клеток миксотрофной культуры *H. pluvialis* на разных стадиях развития (модифицированная среда № 6, содержащая ацетат натрия). Измерение спектров люминесценции клеток в различные сроки выращивания культуры позволило выявить изменение режимов их энергообеспечения. На начальном этапе вегетации культуры (рис. 140: точка 1 на кривой роста) спектр люминесценции был представлен только полосой излучения в длине волны 680 нм, что свидетельствует об автотрофном энергообеспечении клеток.

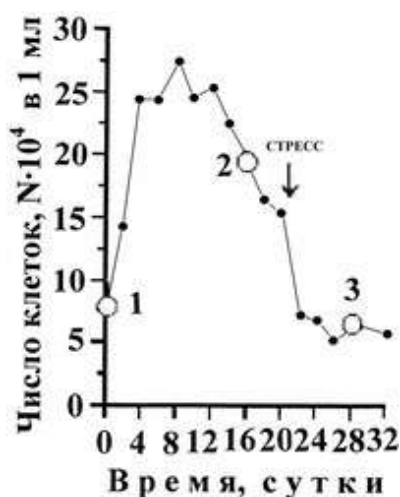


Рис. 140 Динамика численности клеток миксотрофной культуры *H. pluvialis* на разных стадиях развития

По мере развития культуры, в конце стадии вегетативного роста (рис. 140: точка 2 на кривой роста) наблюдали снижение интенсивности люминесценции в полосе излучения хлорофилла *a* и появление полосы излучения в длинах волн 460–530 нм. Возможно, клетки микроводорослей адаптировались к новым условиям питания путём перехода на гетеротрофный (или, скорее всего, миксотрофный) режим питания. Указанный факт можно объяснить исчерпанием элементов минерального питания и накоплением в культуральной среде дополнительных источников питания в виде растворенных органических веществ — продуктов метаболизма микроводорослей, а также лизиса отмирающих клеток сопутствующей бактериальной флорой. Нельзя исключить и тот факт, что люминесценция в полосе длин волн 460–480 нм может быть связана с некоторым вкладом в люминесценцию растворённых органических веществ (Карабашев, 1987).

После того как культура *H. pluvialis* была подвергнута стрессу (рис. 140: точка 3 на кривой роста), интенсивность люминесценции в длине волн 460–480 нм значительно возросла, а интенсивность излучения в полосах длин волн 520–530 нм и 680 нм заметно снизилась.

Визуальные наблюдения показали, что на стадии вегетативного роста в течение 20 сут монадные или пальмелевидные клетки активно делились как в подвижном, так и в неподвижном состоянии. Накопление биомассы в этот период времени происходило за счёт увеличения численности клеток.

На втором этапе эксперимента (с 20-х по 32-е сутки) в результате воздействия стресса, направленного на интенсификацию вторичного каротиногенеза, функциональное состояние культур резко изменилось. Деление

клеток прекратилось, часть из них погибла, а часть трансформировалась в апланоспоры, причём рост биомассы в этом случае определялся существенным увеличением размеров клеток и содержания в них сухого вещества. Функциональное состояние клеток также изменилось, т. к. они начали вступать в фазу продуцирования астаксантина. Тем не менее содержание сухого вещества ($\text{г}\cdot\text{л}^{-1}$) в культурах после инициирования стресса начало увеличиваться. На рис. 129 и 130 показано изменение содержания сухого вещества и динамики содержания хлорофиллов *a* и *b* в клетках *H. pluvialis* при культивировании на различных питательных средах.

Содержание хлорофилла «а» ($\mu\text{кг}$ на мл культуры) удовлетворительно коррелировало с удельной интенсивностью люминесценции (нормированной на одну клетку) хлорофилла (I_{680}) при выращивании микроводорослей *H. pluvialis* на минеральных средах (ОНМ: $r = 0,87$; $\text{ОНМ} + \text{NaHCO}_3$: $r = 0,92$). При выращивании микроводорослей на органоминеральных средах корреляция была менее выражена ($\text{ОНМ} + \text{мидийный гидролизат}$: $r = 0,83$; $\text{Hata} + \text{CH}_3\text{COONa}$: $r = 0,71$; $\text{ОНМ} + \text{CO}(\text{NH}_2)_2$: $r = 0,37$) или отсутствовала ($\text{ОНМ} + \text{CH}_3\text{COONa}$).

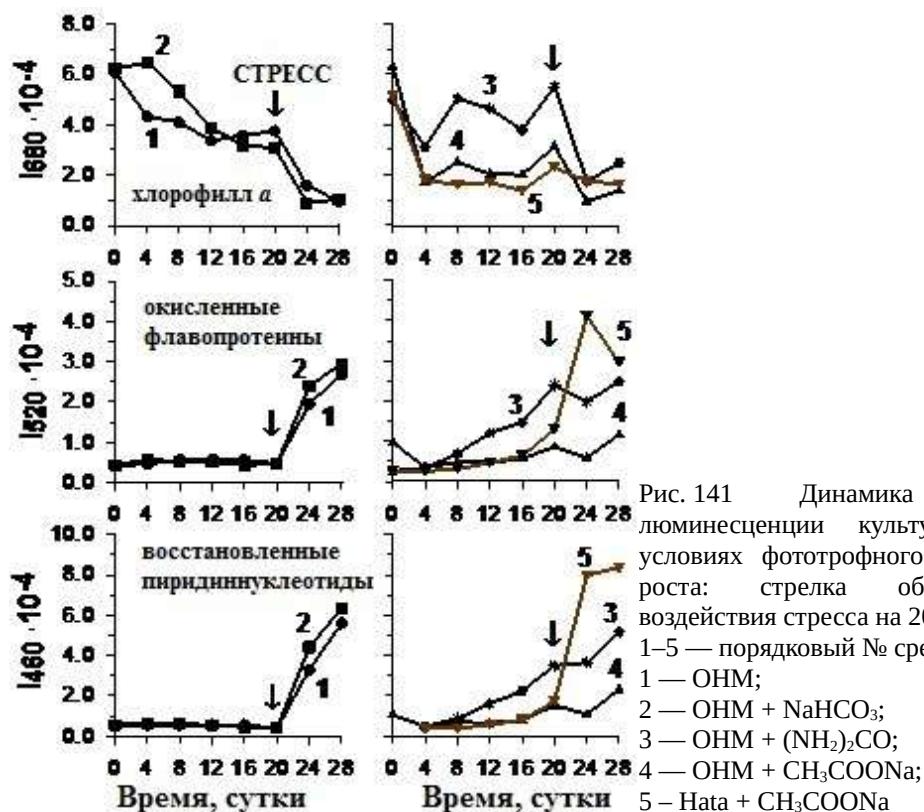
Снижение содержания хлорофилла было особенно заметным в первые сутки эксперимента на средах № 4 и № 5 с добавкой ацетата натрия, а также после воздействия ацетата натрия при проведении стресса культур (см. рис. 130). Полученные данные подтвердили известные сведения, показавшие, что присутствие в среде ацетата, пептона или мясного экстракта в культурах вольвоксовых (в том числе и *H. pluvialis*) приводит к снижению содержания хлорофилла (Pringsheim, 1967).

Кроме того, в наших опытах было отмечено снижение не только содержания хлорофилла «а» в клетках *H. pluvialis*, но и интенсивности люминесценции в полосе излучения хлорофилла «а» в культурах. Так, в микроводорослях *H. pluvialis*, выращиваемых на минеральной среде № 2, наблюдали увеличение интенсивности люминесценции хлорофилла «а» в первые 8 дней на 150 % по отношению к исходным данным, после чего она варьировала в этих пределах до воздействия стресса.

На минеральной среде № 1 интенсивность люминесценции начала увеличиваться с 12-го по 20-й день опыта и достигла 180 % от исходных данных. На среде № 6 с добавкой гидролизата мидий увеличение интенсивности люминесценции было умеренным и достигло 150 % от исходной величины к 20-му дню опыта. После инициирования вторичного каротиногенеза (стресса) интенсивность люминесценции на всех трёх средах начала резко снижаться и достигла на 28 сутки (8 сут после стресса) показателя ниже 50 % от исходных данных.

На остальных средах (№ 3, № 4, № 5) в течение всего опыта наблюдали тенденцию снижения интенсивности люминесценции в полосе излучения хлорофилла «а».

На рис. 141 приведены нормированные на одну клетку данные по удельной интенсивности люминесценции микроводорослей *H. pluvialis* при различных условиях питания культур. В культурах, выращиваемых на минеральных автотрофных питательных средах (№ 1, № 2), наблюдали снижение удельной интенсивности люминесценции в длине волны излучения хлорофилла «а» (I_{680}) в течение всего эксперимента.



На органоминеральных питательных средах (№ 3, № 4, № 5) удельная интенсивность люминесценции в длине волны излучения хлорофилла «а» (I_{680}) варьировала в незначительных пределах в течение 20 сут опыта. После воздействия стрессовых факторов величина I_{680} в культурах *H. pluvialis* начала снижаться.

Из трёх испытанных органоминеральных сред в варианте использования среды № 3 (ОНМ с заменой нитрата калия на карбамид) наблюдали более сильное, чем на средах № 4 и № 5, увеличение удельной интенсивности люминесценции окисленных флавопротеинов и восстановленных пиридиннуклеотидов с 4-го по 20-й день культивирования. Эти данные могут свидетельствовать о возрастании роли пентозофосфатного и трикарбонового циклов в энергообеспечении клеток.

В рассматриваемых вариантах работа энергопроизводящего аппарата микроводорослей активно обеспечивается за счёт как автотрофной, так и гетеротрофной компоненты.

Удельная интенсивность люминесценции окисленных флавопротеинов (I_{520}) и восстановленных пиридиннуклеотидов (I_{460}) на минеральных питательных средах (№ 1 и № 2) в течение эксперимента не изменялась, а после воздействия стресса начала увеличиваться (рис. 141). Воздействие стресса также привело к увеличению удельной интенсивности люминесценции на всех исследованных средах.

Известны исследования, показывающие, что в лабораторных экспериментах и в природных условиях клетки цианобактерий (сине-зелёных водорослей) способны к потере хлорофилла и переходу на частичное или полное гетеротрофное энергообеспечение (Карнаухов, Яшин, 1981). При культивировании зелёных микроводорослей *H. pluvialis* реализация этого механизма энергообеспечения не была известной. Если указанный факт будет

подтверждён, то он представит несомненный интерес не только с физиолого-биохимической точки зрения, но и с биотехнической.

Ранее была показана возможность оценки функциональной активности макрофитов — многоклеточных водорослей при фенольной интоксикации (Карнаухов, Ерохин, 1981). Работа была выполнена с применением метода микроспектрофлуориметрии. При этом исходили из того, что восстановленные пиридиннуклеотиды (НАД·Н и НАДФ·Н) обладают собственной люминесценцией в области 465–480 нм. При переходе в окисленное состояние способность к люминесценции утрачивается. Окисленные формы флавиномононуклеотида (ФМН) и флавинадениндинуклеотида (ФАД) обладают люминесценцией в области 520–530 нм. Нами предложен безразмерный коэффициент ξ , с помощью которого можно судить об изменении энергетического обмена клеток на его терминальной стадии и проводить объективную оценку адаптации энергопроизводящего аппарата макрофитов к воздействию фенолов: $\xi = I_{530} - 0,5 \cdot I_{465} / I_{465}$.

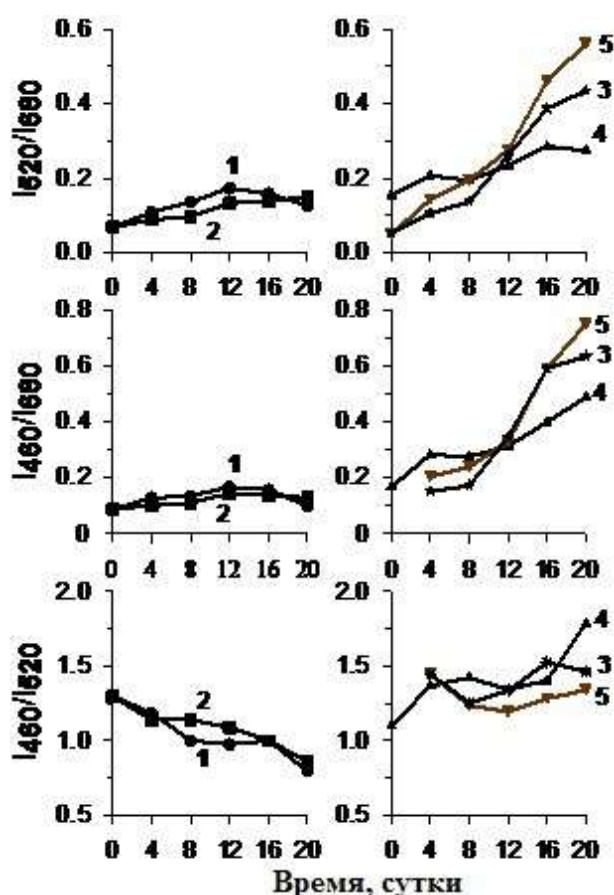


Рис. 142 Динамика изменения коэффициентов гетеротрофной активности культуры *H. pluvialis* в условиях фототрофного и миксотрофного роста (обозначения — как на рис. 141)

Несколько иной подход был использован для оценки функционального состояния сине-зелёных водорослей. Авторы применили суммарное соотношение интенсивности флуоресценции в диапазоне излучения восстановленных пиридиннуклеотидов и окисленных флавопротеинов к интенсивности флуоресценции хлорофилла «а» и его производных, т. н. коэффициент гетеротрофной (автотрофной) активности $K_2 = I_{460} - I_{530\text{нм}} / I_{680\text{нм}}$ (Кузьменко, 1981).

В настоящей работе при расчёте коэффициентов гетеротрофной активности мы использовали следующие отношения интенсивностей люминесценции:

- восстановленные пиридиннуклеотиды ($I_{465-480}$) и хлорофилл «а» (I_{680}) – I_{460} / I_{680} ;
- окисленные формы флавопротеинов ($I_{520-530}$) и хлорофилл «а» (I_{680}) – I_{520} / I_{680} ;
- восстановленные пиридиннуклеотиды ($I_{465-480}$) и окисленные формы флавопротеинов ($I_{520-530}$) – I_{460} / I_{520} .

Полученные результаты представлены на рис. 142.

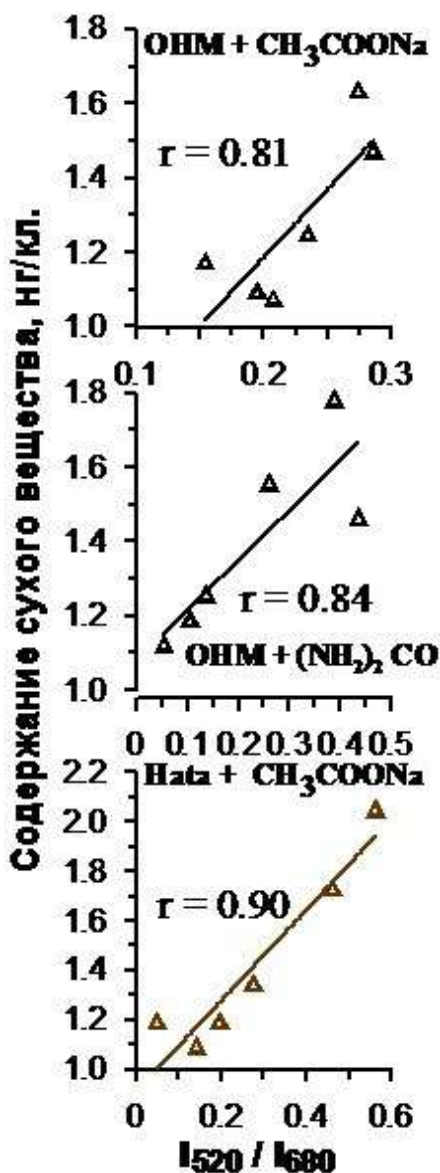


Рис. 143 Динамика изменения коэффициентов гетеротрофной активности культуры *H. pluvialis* в условиях фототрофного и миксотрофного роста (обозначения — как на рис. 141).

Очевидно, что динамика коэффициентов гетеротрофной активности существенно отличается для микроводорослей, выращиваемых на минеральных и органоминеральных средах.

Увеличение во времени коэффициентов гетеротрофной активности I_{520} / I_{680} и I_{460} / I_{680} при культивировании микроводорослей *H. pluvialis* на органоминеральных средах может свидетельствовать о переходе культур на миксотрофный рост.

В качестве характеристических параметров, отражающих соотношение фотоавтотрофной и гетеротрофной компонент системы энергообеспечения фотосинтезирующих клеток высших растений и некоторых водорослей, может быть использовано (Карнауков, Яшин, 1981) отношение интенсивности люминесценции хлорофилла в длине волны $\lambda = 680$ нм (I_{680}) к интенсивности люминесценции окисленных флавопротеинов митохондриальной (гетеротрофной) системы энергообеспечения в длине волны $\lambda = 530$ нм (I_{530}):

$$\chi = I_{680} / I_{530}.$$

Кроме того, для описания физиологического состояния клеток водорослей эти же авторы использовали соотношения:

$$\begin{aligned} \varphi &= I_{680} / I_{643}; \\ \Psi &= I_{680} / I_{572} \quad (3), \end{aligned}$$

где:

– I_{680} — интенсивность полосы излучения хлорофилла в $\lambda = 680$ нм;

- I_{643} — интенсивность полосы излучения фикоцианина в $\lambda = 643$ нм;
- I_{572} — интенсивность полосы излучения фикоэритрина в $\lambda = 572$ нм.

Коэффициент гетеротрофной активности I_{520} / I_{680} удовлетворительно коррелирует ($r = 0,81-0,90$) с содержанием сухого вещества в клетках (нг на клетку), выращенных на органоминеральных средах № 3, № 4, № 5 (рис. 143). На минеральных средах и при добавке гидролизата мидий корреляция менее выражена.

Интенсивность люминесценции в полосе излучения восстановленных пиридиннуклеотидов ($I_{465-480}$) коррелировала ($r = 0,74$; $r = 0,84$; $r = 0,91$) с содержанием сухого вещества в клетках (нг на клетку) культур, выращенных на органоминеральных средах № 3, № 4, № 5 (рис. 143).

Таким образом, измерение интенсивности люминесценции *H. pluvialis* показало, что этот параметр удовлетворительно отражает изменения физиолого-биохимического состояния клеток микроводорослей в выращиваемых на различных питательных средах культурах. Полученные данные согласуются с результатами прямых измерений динамики численности клеток, содержания в них сухого вещества, хлорофилла «а», а также с визуальными наблюдениями за морфофизиологическим состоянием клеток микроводорослей в культурах.

Возможность контролирования интенсивности люминесценции восстановленных пиридиннуклеотидов имеет большое значение для понимания механизмов физиолого-биохимического состояния микроводорослей, т. к. дегидрогенизация различных субстратов приводит к восстановлению коэнзимов НАД·Н и НАДФ·Н. Известно, что окисление НАД·Н является основной задачей тканевого терминального окисления, а НАДФ·Н почти полностью используется в различных синтетических процессах и не окисляется молекулярным кислородом. Динамика интенсивности люминесценции в полосе излучения хлорофилла «а» позволяет также судить о физиологической активности фотосинтетического аппарата микроводорослей.

На основе полученных экспериментальных данных была определена динамика коэффициентов гетеротрофной активности культур на разных стадиях их развития при различных условиях питания. Зарегистрирован переход культур *H. pluvialis* с автотрофного на гетеротрофный режим энергообеспечения. При стимулировании каротиногенеза высокими концентрациями ацетата и хлорида натрия, а также изменением освещения и температуры наблюдается выраженное изменение физиолого-биохимического состояния культур.

Полученные результаты указывают на возможность использования люминесцентного спектрального анализа культур *in vivo* для объективной оценки характера адаптаций ключевых центров автотрофного и гетеротрофного метаболизма в клетках *H. pluvialis* к условиям питания и для подбора источников органического углерода для питательных сред, обеспечивающих высокую продуктивность вегетативных клеток.

14.3 Количественная оценка общей численности и некоторые характеристики сопутствующей бактериальной микрофлоры при культивировании *H. pluvialis* на минеральных и органоминеральных средах

Немаловажное значение для формирования среды культивирования имеет естественная микрофлора, которая ассоциируется с водорослями и определяет интенсивность метаболизма бактериально-водорослевого сообщества. Известно, что внеклеточные вещества, присутствующие в альгоценозах, являются не только побочными продуктами физиологической экскреции, но и средством сложного биохимического межвидового взаимодействия. Показано, что между формированием защитных систем у различных видов бактерий и микроводорослей и угнетением жизнедеятельности конкурентов существует связь (Гольдін, 2004). Сведений о структуре и характере взаимоотношений микроводорослей *H. pluvialis* с сопутствующей микрофлорой в литературе нет. В данном разделе мы рассматриваем динамику общей численности сопутствующей микроводорослям бактериальной микрофлоры, морфологические особенности и структурированность бактериальных сообществ в накопительных культурах *H. pluvialis* при выращивании на минеральных и органоминеральных средах.

Техника эксперимента, а также использованные методы были описаны выше в разделе 14.1; отметим только методические особенности по исследованию микрофлоры.

Для исследования динамики численности, соотношения морфологических форм и структурированности бактериального сообщества отбирали пробы с дискретностью 4 дня. Количественный учёт клеток бактерий выполняли по стандартной методике прямой микроскопии при фазовом контрасте и увеличении $10 \times 1,5 \times 90$ на бактериальных фильтрах (Романенко, Кузнецов, 1974). Сразу после фильтрации проб фильтры с осевшими бактериальными клетками окрашивали 5% карболовым эритрозинном и фиксировали в парах формальдегида. После сушки и осветления фильтров канадским бальзамом были приготовлены препараты для микроскопирования.

Учёт бактериальных клеток и определение соотношения морфологических форм проводили в 20 полях зрения для каждого препарата. При обработке и анализе результатов использовали стандартные статистические методы. На всех исследованных составах питательной среды отмечено варьирование количества бактериальных клеток в культурах микроводорослей (рис. 144). Численность бактерий (среднее количество клеток в поле зрения) в экспериментальных культурах водорослей *H. pluvialis* в условиях фото- и миксотрофного питания изменялась в зависимости от фазы роста культуры.

После воздействия стресса на культуру *H. pluvialis* (20-е сутки опыта) добавлением CH_3COONa 45mM NaCl 17mM в питательную среду с целью стимулирования каротиногенеза происходит массовая гибель водорослевых клеток, сопровождающаяся резким увеличением численности бактерий.

Наблюдение за развитием *H. pluvialis* показало, что на первом этапе эксперимента, продолжавшемся с 1 по 20-е сутки, клетки микроводорослей во всех культурах имели монадную или пальмелевидную структуру и делились, как в подвижном, так и в неподвижном состоянии. Накопление био-

массы в этот период происходило за счёт увеличения численности клеток. При воздействии стресса резко изменилось функциональное состояние культур. Деление клеток прекратилось, часть из них погибла, часть трансформировалась в апланоспоры, причём рост биомассы в этом случае определялся существенным увеличением размеров клеток и содержания в них сухого вещества.

Исследование морфологических особенностей бактериального сообщества в культурах *H. pluvialis* показало, что большинство бактериальных клеток (до 80 %) представлено биполярными палочками и мелким кокками. Появление бактериальных ассоциаций и агрегатов с различным количеством клеток (от 20 до 60) отмечено сразу же после воздействия стресса на культуру микроводорослей и началом отмирания водорослей. На всех питательных средах в течение эксперимента не было обнаружено большого разнообразия морфологических форм бактерий. Исключение составили бактерии извитой формы (7–8 клеток в поле зрения), которые появились на 20-й день культивирования на среде № 5 (минеральная среда ОНМ с добавкой гидролизата мидий). Морфологический пейзаж был монотонным, и его состав сохранялся на протяжении эксперимента.

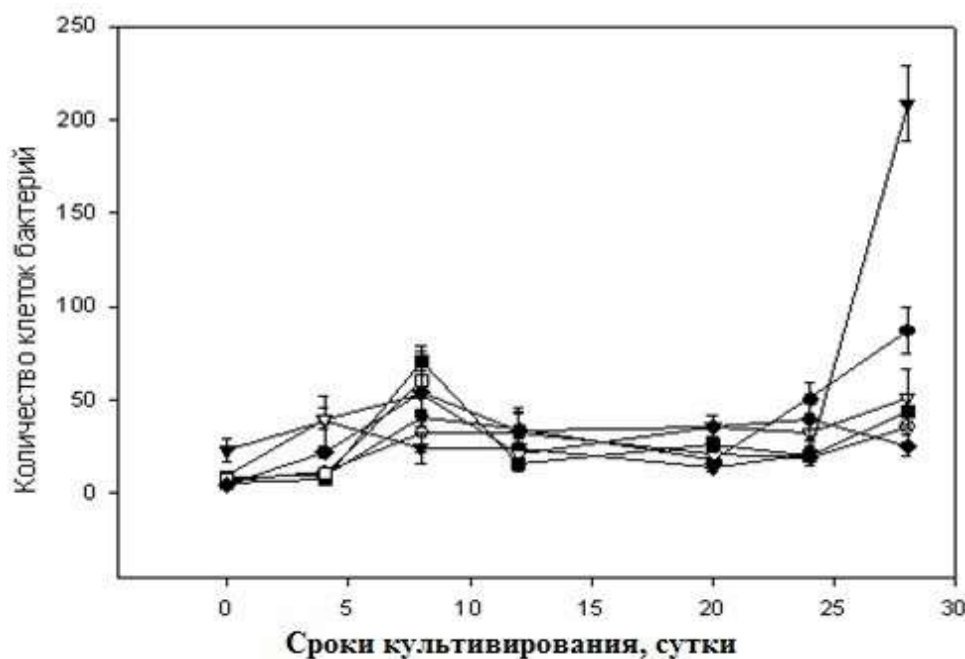


Рис. 144 Динамика численности бактерий в культурах микроводорослей *H. pluvialis* в условиях фото- и миксотрофного питания (воздействие стресса на 20-е сутки):

● — среда № 1 (ОНМ); ○ — среда № 2 (ОНМ + NaHCO₃); ■ — среда № 3 (ОНМ + (NH₂)₂CO);
 Δ — среда № 4 (ОНМ + CH₃COONa); ◆ — среда № 5 (Hata + CH₃COONa); ▼ — среда № 6 (ОНМ + мидийный гидролизат)

На рис. 145. представлены результаты эксперимента по росту культуры водорослей *H. pluvialis* и сопутствующей микрофлоры. Данные выражены в процентном отношении к исходным величинам.

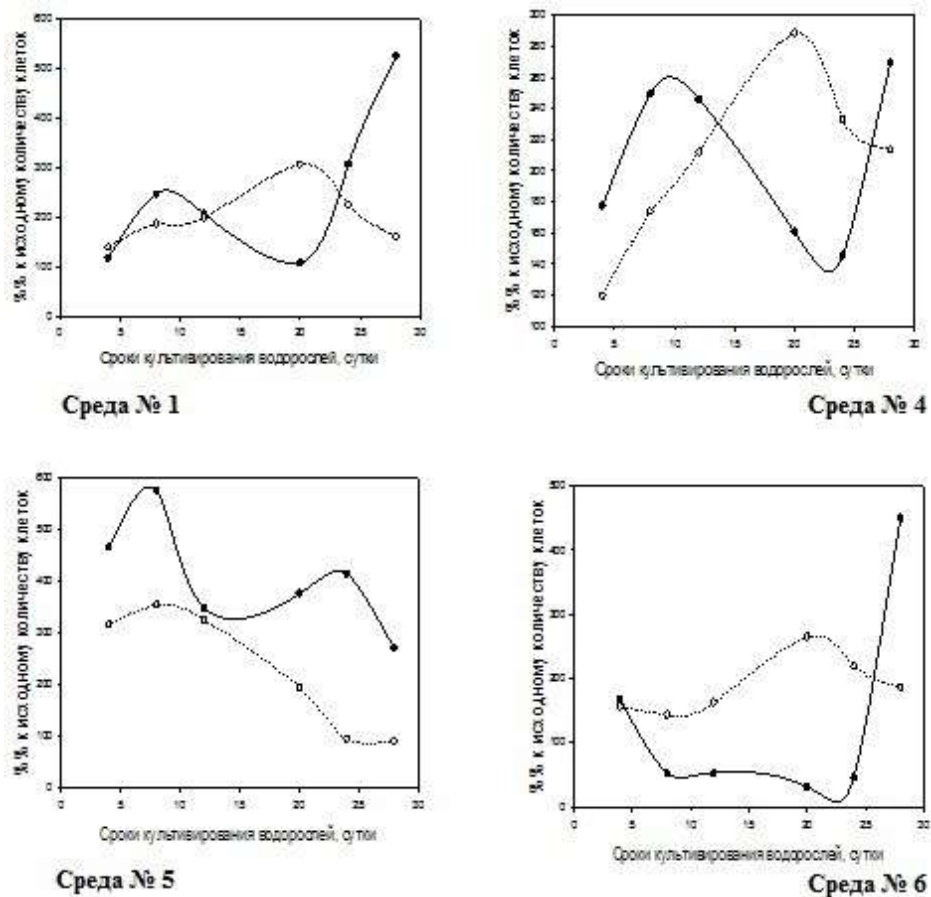


Рис. 145 Динамика численности клеток бактериальной флоры (—●—) и водорослей (---○---) в культурах *H. pluvialis* при различных условиях питания (воздействие стресса на 20-е сут). Питательные среды: № 1 — ОНМ; № 4 — ОНМ + CH_3COONa ; № 5 — Ната + CH_3COONa ; № 6 — ОНМ + мидийный гидролизат.

Наиболее активно микроводоросли развивались на минеральной среде с добавкой ацетата натрия (среда № 4). После 8 сут опыта при увеличении численности клеток водорослей более чем в 2 раза к исходной величине, рост бактериальной микрофлоры начал резко снижаться. После воздействия стресса на культуру *H. pluvialis* на фоне снижения роста микроводорослей опять активизировалось развитие сопутствующей бактериальной микрофлоры.

На питательной среде ОНМ с добавкой гидролизата мидий (среда № 6) наблюдали задержку роста микроводорослей в течение 2 недель, с последующим увеличением их численности по отношению к исходной. Вероятно, такой тип роста можно объяснить адаптацией микроводорослей к среде (гидролизату). Рост бактериальной микрофлоры был замедлен в течение 20 сут опыта. После воздействия стресса на культуру *H. pluvialis* также наблюдали активизацию роста бактерий и снижение численности клеток микроводорослей.

Отмеченное снижение количества бактериальных клеток, следующее за максимумом численности микроводорослей, скорее всего, объясняется функциональными взаимосвязями бактерий и водорослей. Такое явление наблюдается и в естественных бактериально-водорослевых сообществах, где непосредственная ассимиляция растворённых органических веществ осуще-

ствляется как бактериями, так и водорослями. При этом бактерии, расщепляя органические вещества, выступают фактором, способствующим фотосинтетической деятельности культуры микроводорослей (Кузьменко, 1981).

Синхронное увеличение численности клеток бактерий и водорослей, с некоторым интервалом запаздывания водорослей по отношению к бактериям, отмечено на питательной среде № 4. Это, возможно, свидетельствует о подготовительном этапе разложения органического вещества среды для потребления водорослями.

Практически нет соединений, которые не могли бы использоваться какой-либо группой бактерий. Исходя из этого, субстратные адаптации не только обеспечивают бактериям широкие трофические возможности, но и позволяют им активно воздействовать на вредные для них метаболиты других организмов. Основные черты обмена веществ бактерий, определяющие их участие в экологическом метаболизме, заключаются в высокой интенсивности обмена и в его исключительной лабильности, способности адаптироваться к различным субстратам. Снижение численности бактерий в растущих популяциях водорослей может быть вызвано не только выделением экзосметаболитов, в том числе и бактериостатиков, но и неблагоприятными для бактерий изменениями окислительно-восстановительного потенциала среды (Хайлов, 1971).

Представленные данные, с одной стороны, могут свидетельствовать о симбиозе водорослей и сопутствующей микрофлоры при утилизации питательной среды, а с другой — не позволяют исключить и проявления антагонизма, контролируемого водорослями. Антибактериальный эффект *H. pluvialis*, вероятно, определяется концентрацией живых клеток в культуре водоросли, фазой роста, а также используемой питательной средой и чувствительностью (устойчивостью) микрофлоры к метаболитам водорослей.

Таким образом, в накопительных культурах водорослей *H. pluvialis*, выращиваемых в течение месяца в условиях фото- и миксотрофного питания на различных видах питательных сред, происходит изменение численности, морфологических особенностей и структурированности бактериального сообщества. Большинство бактерий представлено биполярными палочками и мелкими кокками, соотношение которых на протяжении опыта практически не изменялось. Появление агрегатов и бактериальных ассоциаций связано с началом отмирания водорослей. Численность бактерий резко возрастала после стимулирования каротиногенеза водорослей. Исходя из изложенного, при культивировании микроводорослей следует учитывать существование функциональных связей микроводорослей с сопутствующей микрофлорой, которые определяют их взаимодействие через среду культивирования. Полученные результаты показали необходимость тщательного изучения взаимодействий в культурах микроводорослей и сопутствующих бактериальных ассоциаций при лабораторном или промышленном культивировании. При этом нет необходимости добиваться стерильности (аксеничности) культур водорослей. Наоборот, требуется таким образом оптимизировать питательные среды, чтобы была возможность максимально утилизировать субстрат для более высокого выхода биомассы микроводорослей или их конечного продукта.

Авторы сердечно благодарны сотрудникам отдела экологической физиологии водорослей ИнБЮМ НАН Украины О. А. Галатоновой и О. Р. Солонициной за высококвалифицированную помощь в работе с культурами микроводорослей *H. pluvialis*.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Андреева В. М., Стрелкова Л. А. Коллекция культур водорослей в лаборатории альгологии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР // Культивирование коллекционных штаммов микроводорослей. – Л.: Изд-во ЛГУ. – 1983. – С. 92–104.
- Апонасенко А. Д., Щур Л. А., Лопатин В. Н. Роль удельной поверхности клеток в продуктивности фитопланктона // Докл. АН. – 2000. – 375, № 3. – С. 415–417.
- Асланиди К. Б., Шалапенко А. А., Карнаухов В. Н., Берестовская Н. Г., Шавкин В. И. Метод определения функционального состояния растений по спектрам люминесценции хлорофилла (техника биомониторинга). Методические рекомендации. – Пушкино: препринт НЦ биологических исследований АН СССР. – 1988. – 44 с.
- Батах М. Г., Гапочка Л. Д. Фотосинтетическое выделение кислорода клетками микроводорослей при токсических воздействиях // Биол. науки. – 1992. – № 9. – С. 79–84.
- Берсенева Г. П., Чурилова Т. Я., Георгиева Л. В. Сезонная изменчивость хлорофилла и биомассы фитопланктона в западной части Черного моря // Океанология. – 2004. – 44, № 3. – С. 389–398.
- Брянцева Ю. В. К методике расчета объема клеток фитопланктона // Тр. ЮгНИРО. – 1996. – № 42. – С. 195–199.
- Брянцева Ю. В. Индекс формы одноклеточных водорослей как новый морфометрический критерий // Экология моря. – 2005. – Вып. 67. – С. 27–31.
- Брянцева Ю. В., Курилов А. В. Расчет объемов клеток микроводорослей и планктонных инфузорий Черного моря. – Севастополь: Препр. ИнБЮМ НАН Украины. 2003. – 20 с.
- Брянцева Ю. В., Лях А. М., Сергеева А. В. Расчет объемов и площадей поверхности одноклеточных водорослей Черного моря. – Севастополь: Препр. ИнБЮМ НАН Украины, 2005. – 25 с.
- Виноградова Л. А. и др. Размерно-функциональные группы и схема потока вещества в планктоне Северного моря // Тр. АтлантНИРО. – Калининград. – 1979. – Вып. 78. – С. 3–16.
- Гавриленко В. Ф., Гусев М. В., Никитина К. А. Избранные главы физиологии растений. – М.: Изд-во МГУ, 1986. – 440 с.
- Галкина В. Н. Роль метаболитов мидий в обогащении прибрежных вод растворенными органическими веществами // Тез. докл. II Всесоюзн. конф. по биологии шельфа. – Севастополь, 1978. – Ч. 1. – С. 28–29.
- Галкина В. Н. Роль метаболитов мидий в развитии прибрежного планктона Баренцева моря / Промысловые двустворчатые моллюски – мидии и их роль в экосистемах. – Л.: ЗИН АН СССР, 1979. – С. 38–40.
- Георгиева Л. В. Видовой состав и динамика фитоценоза / Планктон Черного моря. – Киев, 1993. – С. 31–55.
- Голубь Н. А. Регулирующее действие мидийного гидролизата на темп деления микроводорослей // Экология моря. – 1999. – Вып. 48. – С. 35–38.
- Голубь Н. А., Ерохин В. Е., Солоницына О. Р. Исследование химического состава щелочного мидийного гидролизата // Морські біотехнічні системи: Зб. наукових статей НДЦ ЗС України «Державний океанаріум». – 2005. – Вип. 3. – С. 23–29.
- Гольдін Є. Б. Міжвидові взаємовідносини микроводоростей з бактеріями: сучасний стан дослідження // Тез. доп. X З'їзду мікробіол. України. – Одеса, 2004. – С. 189.
- Горонкова О. И., Данилова Г. Ю., Ошанина Н. П. Биохимический состав золотистой микроводоросли *Monochrysis lutheri* Dr. – М.: ВНИРО. – 1988. – С. 97–101.
- Громов Б. В., Титова Н. Н. Коллекция культур водорослей лаборатории микробиологии Биологического института Ленинградского ун-та / Культивирование коллекционных штаммов водорослей. – Л., 1983. – С. 3–57.
- Громов Б. В., Титова Н. Н. CALU – коллекция культур водорослей лаборатории микробиологии Биологического института Санкт-Петербургского университета // Каталог культур микроводорослей в коллекциях СССР. – М.: ИФР, 1991. – С. 76–125.
- Далакян Т. А., Волкова Е. Р., Недосекин А. Г. Динамика накопления белков, углеводов, липидов в процессе развития культуры *Scenedesmus quadricauda*. – Деп. в ВИНТИ № 7538-84. – 1984. – 10 с.

- Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Т. 1. – Л.: Наука, 1974. – 403 с.
- Диатомовый анализ. Кн. 1.: Общая и палеоботаническая характеристика диатомовых водорослей / ред. А. И. Прошкина-Лавренко. – М.: Госгеолиздат, 1949. – 240 с.
- Ерлов Н. Г. Оптика моря. – Л.: Гидрометеоздат, 1980. – 208 с.
- Ерохін В. Є., Голуб М. О. Спосіб одержання гідролізату з молюсків: Декларац. пат. 53327А УА, МКИ 7 А23L1/333. – № 2002043479; Заявлено 25.04.02; Опубл. 15.01.03; Приоритет 15.01.03 // Бюл. № 1. – 2003.
- Ерохин В. Е., Гордиенко А. П., Голубь Н. А., Минюк Г. С. Влияние гидролизата мидий и фенольных соединений на динамику роста микроводорослей и бактерий // Мікробні біотехнології: Тез. доп. Міжнародн. конф (Одеса, 11–15 вересня 2006 р.). – Одеса: Астрапринт, 2006. – С. 183.
- Ерохин В. Е., Минюк Г. С., Гордиенко А. П. Спектры люминесценции цианобактерии *Arthrospira (Spirulina) platensis* (Nordstedt) Gomont при культивировании на средах с различным содержанием азота // Екологічні проблеми Чорного моря: Зб. мат. VI Міжнародн. симп., 11–12 листопада 2004 р., Одеса. – Одеса: ОЦНТЕІ, 2004. – С. 156–160.
- Заика В. Е., Покотилев С. Л., Шалапенко Л. С. Фототрофный пикопланктон / Планктон Черного моря. – Киев, 1993. – С. 68–74.
- Запрометов М. Н. Основы биохимии фенольных соединений. – М.: Высшая школа, 1974. – С. 146–172.
- Злобин В., Нянишкене В., Путинцев Н. Экосистемы водорослей в изменяющихся условиях среды обитания. – Вильнюс: Мокслас, 1987. – С. 144.
- Иерусалимский Н. Д. Основы физиологии микробов. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – 244 с.
- Карабашев Г. С. Флуоресценция в океане. – Л.: Гидрометеоздат, 1987. – 200 с.
- Карнаухов В. Н. Люминесцентный спектральный анализ клетки. – М.: Наука, 1978. – 209 с.
- Карнаухов В. Н., Ерохин В. Е. Состояние энергетического аппарата макрофитов в норме и при фенольной интоксикации // Экология моря. – 1981. – Вып. 6. – С. 61–65.
- Карнаухов В. Н., Яшин В. А. Бесхлорофильный режим синезеленых в тропической Атлантике // Физиол. растений. – 1981. – **28**, 4. – С. 873.
- Киселев И. А. Панцирные жгутиконосцы (Dinoflagellata) морей и пресных вод СССР. – М.-Л.: АН СССР, 1950. – 280 с.
- Киселев И. А. Методы исследования планктона // Жизнь пресных вод СССР. – 1956. – **4**, № 1. – С. 234.
- Кожова О. М., Шастина Н. А., Заусаева Н. А. К методике определения объемов фитопланктона // Экологические исследования водоемов Сибири. – Иркутск: Иркутский гос. ун-т им. А. А. Жданова, 1978. – С. 110–123.
- Кольцова Т. И. Определение объема и поверхности клеток фитопланктона // Биол. науки. – 1970. – № 6. – С. 114–119.
- Кондратьева Т. М. Предварительные данные о регулирующем действии органических веществ на рост и фотосинтез водорослей в проточной культуре // Экология моря. – 1982. – Вып. 10. – С. 57–61.
- Коновалова Г. В. Динофлагелляты дальневосточных морей России и сопредельных акваторий Тихого океана. – Владивосток: Дальнаука, 1998. – 298 с.
- Коростелев П. П. Приготовление растворов для химико-аналитических работ. – М.: Наука, 1964. – 292 с.
- Кузьменко М. И. Миксотрофизм сине-зеленых водорослей и его экологическое значение. – Киев: Наук. думка, 1981. – 212 с.
- Куприна Е. Э., Водолажская С. В., Няникова Г. Г. Технология получения белковых основ микробиологических питательных сред из ракообразных электрохимическим способом // Химия и химическая технология. – 2003. – **46**, вып. 5. – С. 152–154.
- Ладыгина Л. В. Биохимическая характеристика микроводорослей – кормовых объектов двустворчатых моллюсков // Рыбное хоз-во Украины. – 2005. – № 7. – С. 97–100.
- Ленинджер А. Биохимия. – М.: Мир, 1974. – 960 с.

- Лях А. М. Деформации пространства и их применение для моделирования формы клеток фитопланктона // Уч. зап. Таврич. нац. ун-та. Сер. «Математика. Механика. Информатика и Кибернетика». – 2004. – 17 (56). – № 1. – С. 47–58.
- Лях А. М. Сравнение методов оценки объемов и площадей поверхности диатомовых водорослей // Наук. зап. Тернопільського нац. педагогічн. ун-ту. Сер. Біологія. Спец. випуск «Гідроекологія». – 2005. – № 4 (27). – С. 144–146.
- Лях А. М., Токарев Ю. Н. Оценка объемов и площадей поверхности диатомовых водорослей при помощи трехмерных моделей // Морск. экол. журн. – 2005. – Отд. вып. № 1. – С. 69–77.
- Макарова И. В., Ланская Л. А. Влияние факторов среды на скорость деления *Thalassiosira rotula* Meunier и *Th. excentrica* (Ehr.) Cl. в условиях культуры // Ботан. журн. – 1974. – 59, 10. – С. 1527–1533.
- Макарова И. В., Пичкилы Л. О. К некоторым вопросам методики вычисления биомассы фитопланктона // Ботан. журн. – 1970. – 55, 10. – С. 1488–1494.
- Масюк Н. П., Демченко Э. Н. Новый тип деления клеток у хламидомонадовых водорослей (Chlamydomonadaceae, Chlorophyta) // Альгология. – 2001. – 11, № 3. – С. 298–310.
- Методы гидрохимических исследований основных биогенных элементов. – М.: ВНИРО, 1988. – 119 с.
- Микаэлян А. С., Беляева Г. А., Георгиева Л. В. и др. Влияние мезомасштабной динамики на фитопланктонные сообщества Черного моря / Комплексные исследования северо-восточной части Черного моря // Ред. Зацепин А. Г., Флинт М. В. – М.: Наука, 2002. – С. 248–257.
- Морозова-Водяницкая Н. В. Фитопланктон Черного моря. Ч. 1 // Тр. Севастоп. биол. ст. – 1948. – 6. – С. 39–172.
- Неврова Е. Л., Лях А. М. Новые и редкие для Черного моря виды донных диатомовых (Bacillariophyta) и определение их биомассы с помощью трехмерного моделирования // Экология моря. – 2006. – Вып. 72. – С. 30–37.
- Нестерова Д. А. Фитопланктон: 3.1. Открытые районы / Северо-Западная часть Чёрного моря: биология и экология. – Киев, 2006. – Гл. 3. – С. 175–184.
- Парсонс Т. Р., Такахашаи М., Харгрейв Б. Биологическая океанография. – М.: Легкая и пищевая пром-сть, 1982. – 432 с.
- Пицък Г. К. Систематический состав фитопланктона / Основы биологической продуктивности Черного моря. – Киев: Наук. думка, 1979. – С. 63–70.
- Поликарпов И. Г., Сабурова М. А., Манжос Л. А. и др. Биологическое разнообразие микропланктона прибрежной зоны Черного моря в районе Севастополя (2001–2003 гг.) / Под ред. В. Н. Еремеева, А. В. Гаевской. Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 16–42.
- Практикум по биохимии. – М.: Изд-во МГУ, 1989. – С. 126–131.
- Прошкина-Лавренко А. И. Диатомовые водоросли планктона Черного моря. – Л.-М.: АН СССР, 1955. – 223 с.
- Прошкина-Лавренко А. И. Диатомовые водоросли планктона Азовского моря. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1963. – 190 с.
- Рабинович Е. Фотосинтез. Т. 2. – М.: ИЛ, 1953. – 651с.
- Раймонд Д. Планктон и продуктивность океана. – М.: Легкая пром-сть, 1983. – С. 214–219.
- Романенко В. И., Кузнецов С. И. Экология микроорганизмов пресных водоемов (лабораторное руководство). – Л.: Наука, 1974. – 194 с.
- Рябушко Л. И. Потенциально опасные микроводоросли Азово-Черноморского бассейна. – ИнБЮМ им. А. О. Ковалевского НАН Украины. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003а. – 288 с.
- Рябушко Л. И. Атлас токсичных микроводорослей Черного и Азовского морей. – НИЦ Вооруженных Сил Украины «Государственный океанариум». – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003б. – 140 с.

- Семенова Е. В. Составление сред и культивирование микроорганизмов: Практикум по микробиологии. – М.: ИЦ «Академия», 2005. – 608 с.
- Сеничкина Л. Г. Вычисление объемов клеток диатомовых водорослей с использованием коэффициентов объемной полноты // Гидробиол. журн. – 1986. – 22, № 1. – С. 59–65.
- Сеничкина Л. Г. Вычисление объемов клеток видов рода *Exuviaella* Cienk // Гидробиол. журн. – 1986. – 22, № 3. – С. 92–94.
- Сиренко Л. А. и др. Методы физиолого-биохимического исследования водорослей в гидробиологической практике. – К.: Наук. думка, 1975. – С. 103–105.
- Степанов В. Н., Светличный Л. С. Методы определения объема планктонных организмов // Биология моря. – 1975. – Вып. 39. – С. 46–51.
- Стом Д. И. Влияние на эндоплазму *Nitella* пирокатехина в зависимости от места его поступления в клетку // Докл. АН СССР. – 1974. – 217, № 6. – С. 1443–1445.
- Стом Д. И., Тимофеева С. С., Буторов В. В. К вопросу о природе ферментов, ответственных за окисление фенолов харовыми водорослями // Физиология растений. – 1981. – 28, № 4. – С. 841–845.
- Суханова И. Н., Цейтлин В. Б. Оценка объемов клеток рода *Ceratium* // Океанология. – 1993. – 33, № 4. – С. 623–626.
- Титлянов Э. А. Адаптация водорослей и кораллов к свету: автореф. дисс. ... докт. биол. наук. – Севастополь, 1983. – 48 с.
- Тренкеншу Р. П. Простейшие модели роста микроводорослей в квазинепрерывной культуре. – Севастополь: Препринт ИнБЮМ НАНУ, 2005. – 32 с.
- Тренкеншу Р. П., Белянин В. Н., Сидько Ф. Я. Модель светозависимого роста морских микроводорослей (с учетом фотоингибирования). – Красноярск: Препринт ИФСО-18Б, 1981. – 63 с.
- Урбах В. Ю. Биометрические методы. – М.: Наука, 1964. – 415 с.
- Финенко З. З., Тен В. С., Акинина Д. К. и др. Пигменты в морских одноклеточных водорослях и интенсивность фотосинтеза / Экологическая физиология морских планктонных водорослей. – Киев: Наук. думка, 1971. – С. 51–92.
- Хайлов К. М. Экологический метаболизм в море. – Киев: Наук. думка, 1971. – 252 с.
- Хайлов К. М., Празукин А. В., Ковардаков С. А. и др. Функциональная морфология морских многоклеточных водорослей. – К.: Наук. думка, 1992. – 280 с.
- Хочачка П., Сомеро Дж. Стратегия биохимической адаптации. – М.: Мир, 1977. – 398 с.
- Чурилова Т. Я. Адаптация морских планктонных водорослей к низким интенсивностям света: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Севастополь, 1992. – 24 с.
- Чурилова Т. Я., Акимов А. И. Адаптация морской планктонной водоросли *Phaeodactylum tricornutum* (Bohlin) к низким интенсивностям света // Физиология растений. – 1988. – 36, № 1. – С. 32–39.
- Чурилова Т. Я., Берсенева Г. П., Георгиева Л. В. Изменчивость биооптических характеристик фитопланктона в Черном море // Океанология. – 2004. – 44, № 2. – С. 208–221.
- Шалапенок Л. С., Шалапенок А. А. Гетерогенность пигментного состава фикоэритрин содержащих пикоцианобактерий *Synechococcus* sp. в Черном море // Микробиология. – 1997. – 66, № 1. – С. 95–100.
- Элиас В. В. Исследование физиологических реакций харовых и хлорококковых водорослей на фенолы сточных вод: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 2005. – 22 с.
- Эрхард Ж.-П., Сежен Ж. Фитопланктон и фотосинтез / Планктон. Состав, экология, загрязнение. – Л.: Гидрометеиздат, 1984. – С. 10–28.
- Alberte R. S., Wood A. M., Kursar T. A. et al. Novel phycoerythrins in marine *Synechococcus* spp. // Plant Physiol. – 1984. – 75. – P. 732–739.
- Almgren K. Ecology and distribution in Sweden of algae, belonging to Haematococcaceae // Svensk. Bot. Tidskr. – 1966. – 60, № 1. – P. 49–73.
- Arpin N., Svec W. A., Liaaen-Jensen S. New fucoxanthin-related carotenoids from *Coccolithus huxleyi* // Phytochemistry. – 1976. – 15. – P. 529–532.

- Behrenfeld M. J., Maranon E., Siegel D. A. et al. Photoacclimation and nutrient-based model of light-saturated photosynthesis for quantifying oceanic primary production // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 2002. – **228**. – P. 103–117.
- Benemann J. R. Microalgae aquaculture feeds // *J. Appl. Phycol.* – 1992. – **4**. – P. 233–245.
- Borowitzka M. A., Huisman J. M., Osborn A. Culture of the astaxanthin-producing green alga *Haematococcus pluvialis*. Effect of nutrients on growth and cell type // *J. Appl. Phycol.* – 1991. – **3**. – P. 295–304.
- Boussiba S. Carotenogenesis in the green alga *Haematococcus pluvialis*: Cellular physiology and stress response // *Physiol. Plant.* – 2000. – **108**. – P. 111–117.
- Boussiba S., Bing W., Yuan J.-P. et al. Changes in pigments profile in the green alga *Haematococcus pluvialis* exposed to environmental stress // *Biotechnol. Lett.* – 1999. – **21**. – P. 601–604.
- Boussiba S., Vonshak A. Astaxanthin accumulation in the green alga *Haematococcus pluvialis* // *Plant Cell Physiol.* – 1991. – **32**. – P. 1077–1082.
- Brinda D. R., Sarada R., Sandesh Kamath B. et al. Accumulation of astaxanthin in flagellated cells of *Haematococcus pluvialis* – cultural and regulatory aspects // *Current science.* – 2004. – **87**, № 9. – P. 1290–1295.
- Britton G. Carotenoids / UV/Visible spectroscopy / Britton G., Liaaen-Jensen S., Pfander H. – 1B: Spectroscopy. – Basel: Birkhauser Verlag, 1995. – P. 13–62.
- Brown M., Robert R. Preparation and assessment of microalgal concentrate as feeds for larval and juvenile Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) // *Aquaculture.* – 2002. – **207**. – P. 289–309.
- Brown M. R., Skabo S., Wilkinson B. The enrichment and retention of ascorbic acid in rotifers fed microalgal diets // *Aquaculture Nutrition.* – 1998. – **4**. – P. 151–156.
- Burger-Wiersma T., Post A. F. Functional analysis of the photosynthetic apparatus of *Prochlorothrix hollandica* (Prochlorales), a chlorophyll *b* containing prokaryote // *Plant Physiol.* – 1989. – **91**. – P. 770–774.
- Casper-Lindley C., Bjorkman O. Fluorescence quenching in four unicellular algae with different light-harvesting and xanthophyll-cycle pigments // *Photosynthes. Res.* – 1998. – **56**. – P. 277–289.
- Chan A. T. Comparative physiological study marine diatoms and dinoflagellates in relation to irradiance and cell size. I. Growth under continuous light // *J. Phycol.* – 1978. – **14**, 4. – P. 396–402.
- Chen F., Chen H., Gong X. Mixotrophic and heterotrophic growth of *Haematococcus lacustris* and rheological behavior of the cell suspensions // *Biores. Technol.* – 1997. – № 62. – P. 19–24.
- Churilova T., Finenko Z., Tugrul S. Light absorption and quantum yield of photosynthesis during autumn phytoplankton bloom in the western Black Sea // *Black Sea ecosystem 2005 and beyond: Proc. 1st Biannual Sci. Conf., 8–10 May 2006, Istanbul, Turkey.* – 2006.
- Cifuentes A. S., Gonzalez M. A., Vargas S. et al. Optimization of biomass, total carotenoids and astaxanthin production in *Haematococcus pluvialis* Flotow strain Steptoe (Nevada, USA) under laboratory conditions // *Biol. Res.* – 2003. – **36**. – P. 343–357.
- Cuny P. et al. Water soluble phenolic compounds of the marine phanerogam *Posidonia oceanica* in a Mediterranean area colonized by the introduced chlorophyte *Caulerpa taxifolia* // *Aquat. Bot.* – 1995. – **52**, № 3. – P. 237–242.
- Del Rio E., Acien F. G., Garcia-Malea M. C. et al. Efficient one-step production of astaxanthin by the microalga *Haematococcus pluvialis* in continuous culture // *Biotechnol. Bioeng.* – 2005. – **91**, № 7. – P. 808–815.
- Demers S., Roy S, Gagnon R. et al. Rapid light-induced changes in the cell fluorescence and in xanthophylls-cycle pigments of *Alexandrium excavatum* (Dinophyceae) and *Thalassiosira pseudonana* (Bacillariophyceae): a photo-protection mechanism // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 1991. – **76**. – P. 185–193.
- Droop M. R. Conditions governing haematochrome formation and loss in the alga *Haematococcus pluvialis* Flotow // *Archiv für Mikrobiologie.* – 1954. – **20**, iss. 4. – P. 391–397.

- Droop M. R. *Haematococcus pluvialis* and its allies. III. Organic nutrition // Rev. Algolog. – 1961. – **4**. – P. 247–259.
- Dubinsky Z., Falkowski P. G., Wyman K. Light harvesting and utilization by phytoplankton // Plant Cell Physiol. – 1986. – **27**. – P. 1335–1349.
- Dunstan G. A., Volkman J. K., Barrett S. M. et al. Essential polyunsaturated fatty acids from fourteen species of diatom (Bacillariophyceae) // Phytochemistry. – 1994. – **35**. – P. 155–161.
- Elliot F. M. Morphology and life history of *Haematococcus pluvialis* // Archiv für Protistenkunde. – 1934. – P. 250–273.
- Eonseon J., Polle J. E. W., Lee H. K. et al. Xanthophylls in microalgae: from biosynthesis to biotechnological mass production and application // J. Microbiol. Biotechnol. – 2003. – **13**, № 2. – P. 165–174.
- Fábregas J., Domínguez A., Regueiro M. et al. Optimization of culture medium for the continuous cultivation of the microalga *Haematococcus pluvialis* // Appl. Microbiol. Biotechnol. – 2000. – № 53. – P. 530–535.
- Fábregas J., Herrero C., Cabezas B. et al. Mass culture and biochemical variability of the marine microalga *Tetraselmis suecica* Kylin (Butch) with high nutrient concentration // Aquaculture. – 1985. – **49**. – P. 231–244.
- Fábregas J., Herrero C., Cabezas B. et al. Biomass production and biochemical composition in mass cultures of the marine microalga *Isochrysis galbana* Parke at varying nutrient concentrations // Aquaculture. – 1986. – **53**. – P. 101–113.
- Fábregas J., Otero A., Maseda A. et al. Two stage for production of astaxanthin from *Haematococcus pluvialis* // J. Biotechnol. – 2001. – **89**. – P. 65–71.
- Falkowski P. G. Light-shade adaptation in marine phytoplankton // Primary productivity in the Sea / Ed. P. G. Falkowski. – N. Y., Lnd.: Plenum Press, 1980. – P. 99–119.
- Falkowski P. G., Dubinsky Z., Wyman K. Growth-irradiance relationships in phytoplankton // Limn. Oceanogr. – 1985. – **35**. – P. 311–321.
- Falkowski P. G., LaRoche J. Acclimation to spectral irradiance in algae // J. Phycol. – 1991. – **27**. – P. 8–14.
- Faust M. A., Sager J. C., Meeson B. W. Response of *Prorocentrum Mariae-Lebouriae* (Dinophyceae) to light of different spectral qualities and irradiances: growth and pigmentation // J. Phycol. – 1982. – **18**. – P. 349–356.
- Fernandez-Reiriz M. J., Perez-Camacho A., Ferreiro M. J. et al. Biomass production and variation in the biochemical profile (total protein, carbohydrates, lipids and fatty acids) of seven species of marine microalgae // Aquaculture. – 1989. – **83**. – P. 17–37.
- Fidalgo J. P., Torres E., Sukenik A. et al. Effects of nitrogen source and growth phase on proximate biochemical composition, lipids and fatty acids profile of the marine microalga *Isochrysis galbana* // Aquaculture. – 1998. – **166**. – P. 105–116.
- Finenko Z. Z., Hoepffner N., Williams R. et al. Phytoplankton carbon to chlorophyll a ratio: response to light, temperature and nutrient limitation // Mar. Ecol. J. – 2003. – **2**, № 2. – P. 40–64.
- Flynn K. J. Do we need complex mechanistic photoacclimation models for phytoplankton // Limnology and Oceanogr. – 2003. – **48**, № 6. – P. 2243–2249.
- Fogg G. E. The extracellular products of algae // Oceanogr. Mar. Biol. – 1966. – **4**. – P. 38–45.
- Foy R. H., Gibson C. E. Photosynthetic characteristics of planktonic blue-green algae: changes in photosynthetic capacity and pigmentation of *Oscillatoria redekei* van Goor under high and low light // Br. Phycol. J. – 1982. – **17**. – P. 183–193.
- Fujiki T., Taguchi S. Variability in chlorophyll a specific absorption coefficient in marine phytoplankton as a function of cell size and irradiance // J. Plankton Res. – 2002. – **24**, № 9. – P. 859–874.
- Geider R. J. Light and temperature dependence of the carbon to chlorophyll a ratio in microalgae and cyanobacteria: implications for the physiology of growth of phytoplankton // New Phytologist. – 1987. – **106**. – P. 1–34.
- Geider R. J., MacIntyre H. L., Kana T. M. A dynamic model of phytoplankton growth and acclimation: responses of the balanced growth rate and chlorophyll a: carbon ratio to

- light, nutrient limitation and temperature // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1997. – **148**. – P. 187–200.
- Geider R. J., Osborne B. A. Light absorption, photosynthesis and growth *Nannochloris atomu* // *Mar. Biol.* – 1986. – **35**. – P. 351–360.
- Geider R. J., Osborne B. A., Raven J. A. Growth, photosynthesis and maintenance metabolic cost in the diatom *Phaeodactylum tricornutum* at very low light levels // *J. Phycol.* – 1986. – **22**. – P. 39–48.
- Gibbs C. F. Chlorophyll *b* interference in the fluorometric determination of chlorophyll *a* and paeopigments // *Austral. J. Mar. Freshwater Res.* – 1979. – **30**, 5. – P. 597–606.
- Goericke R., Montoya J. P. Estimating the contribution of microalgal taxa to chlorophyll *a* in the field – variations of pigment ratios under nutrient- and light-limited growth // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 1998. – P. 97–112.
- Gong X., Chen F. Optimization of culture medium for growth of *Haematococcus pluvialis* // *J. Appl. Phycol.* – 1997. – **9**. – P. 437–444.
- Grünewald K., Hirschberg J., Hagen C. Ketocarotenoid biosynthesis outside of plastids in the unicellular green alga *Haematococcus pluvialis* // *J. Biol. Chem.* – 2001. – **276**, № 8. – P. 6023–6029.
- Grung M., D'Soura F. M. L., Borowitzka M. et al. Algae Carotenoids 51. Secondary Carotenoids 2. *Haematococcus pluvialis* aplanospores as source of (3S, 3'S)-astaxanthin esters // *J. Appl. Phycol.* – 1992. – **4**. – P. 165–171.
- Guerin M., Huntley M. E., Olaizola M. *Haematococcus* astaxanthin: Application for human health and nutrition // *Trends Biotechnol.* – 2003. – **21**. – P. 210–216.
- Hagen C., Grünewald K., Xyländer M. et al. Effect of cultivation parameters on growth and pigment biosynthesis in flagellated cells of *Haematococcus pluvialis* // *J. Appl. Phycol.* – 2001. – **13**. – P. 79–87.
- Harker M., Tsavalos A. J., Young A. J. Use of response surface methodology to optimise carotenogenesis in the microalga *Haematococcus pluvialis* // *J. Appl. Phycol.* – 1995. – **7**. – P. 399–406.
- Harker M., Tsavalos A. J., Young A. J. Autotrophic growth and carotenoid production of *Haematococcus pluvialis* in 30 liter air-lift photobioreactor // *J. Ferm. Bioeng.* – 1996. – **82**. – P. 113–118.
- Hata N., Ogonna J., Hasegawa Y. et al. Production of astaxanthin by *Haematococcus pluvialis* in sequential heterotrophic-photoautotrophic culture // *J. Appl. Phycol.* – 2001. – **13**. – P. 395–402.
- Heimdal B. R. Modern coccolithophorids // *Identifying marine phytoplankton* / Ed. C. R. Tomas. – Acad. Press, Harcourt Brace & Company, USA, 1997. – P. 731–832.
- Hillebrand H., Dürselen C.-D., Kirschel D. et al. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae // *J. Phycol.* – 1999. – **35**. – P. 403–424.
- Humphrey G. F. The effect of the spectral composition of light on the growth, pigments, and photosynthetic rate of unicellular marine algae // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* – 1983. – **66**. – P. 49–67.
- Identifying marine phytoplankton* / Ed. C. R. Tomas. – Acad. Press, Harcourt Brace & Company, USA, 1997. – 858 p.
- Jeffrey S. W., Humphrey G. F. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls *a*, *b*, *c*₁ and *c*₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton // *Biochem. Physiol. Pflanzen.* – 1975. – **167**. – P. 191–194.
- Jeffrey S. W., LeRoi J.-M., Brown M. R. Characteristics of microalgal species for Australian mariculture // *Proc. National Aquaculture Workshops. Pt. Stephens, NSW Australia, April.* – Australia, 1991. – P. 164–170.
- Johnsen G., Sakshaug E. Bio-optical characteristics and photoadaptive responses in the toxic and bloom-forming dinoflagellates *Gyrodinium aureolum*, *Gymnodinium galatheanum*, and two strains of *Prorocentrum minimum* // *J. Phycol.* – 1993. – **29**. – P. 627–642.

- Kana T. M., Geider R. J., Critchley C. Regulation of photosynthetic pigments in micro-algae by multiple environmental factors : a dynamic balance hypothesis // *New Phytol.* – 1997. – **137.** – P. 629–638.
- Kana T. M., Glibert P. M. Effect of irradiances up to 2000 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ on marine *Synechococcus* WH7803. I. Growth, pigmentation, and cell composition // *Deep-Sea Res.* – 1987. – **34.** – P. 479–495.
- Kana T. M., Glibert P. M., Georricke R. et al. Zeaxanthin and β -carotene in *Synechococcus* WH7803 respond differently to irradiance // *Limnol. Oceanogr.* – 1988. – **33.** – P. 1623–1627.
- Kaplan D., Richmond A. E., Dubinsky Z. Algal nutrition // *J. Appl. Phycol.* – 1986. – **3.** – P. 147–169.
- Kaplan D., Richmond A. E., Dubinsky Z. et al. Algal nutrition // *Handbook of microalgal mass culture.* – Boca Raton: CRC Press, 1986. – P. 147–198.
- Kawamura T., Roberts R. D., Nicholson C. M. Factors affecting the food value of diatom strains for post-larval abalone *Haliotis iris* // *Aquaculture.* – 1988. – **160.** – P. 81–88.
- Kirk J. T. O. A theoretical analysis of the contribution of algae cells to the attenuation of light within natural waters. I. General treatment of suspensions of pigmented cells // *New Phytol.* – 1975. – **75.** – P. 11–20.
- Kirk J. T. O. A theoretical analysis of the contribution of algae cells to the attenuation of light within natural waters. III. Cylindrical and spheroidal cells // *New Phytol.* – 1976. – **77.** – P. 341–358.
- Kobayashi M., Kakizono T., Nagai S. Astaxanthin production by a green alga, *Haematococcus pluvialis*, accompanied with morphological changes in acetate media // *J. Ferment. Bioeng.* – 1991. – **71.** – P. 335–339.
- Kobayashi M., Kakizono T., Nagai S. Enhanced carotenoid biosynthesis by oxidative stress in acetate-induced cyst cells of green unicellular alga, *Haematococcus pluvialis* // *Appl. Environ. Microbiol.* – 1993. – **59,** № 3 – P. 867–873.
- Kobayashi M., Kakizono T., Yamaguchi K. et al. Growth and astaxanthin formation of *Haematococcus pluvialis* in heterotrophic and mixotrophic condition // *J. Ferment Bioeng.* – 1992. – **74.** – P. 17–20.
- Kobayashi M., Kurimura Y., Tsuji Y. Light independent, astaxanthin production by green microalga *Haematococcus pluvialis* under salt stress // *Biotechnol. Lett.* – 1997. – **19.** – P. 507–509.
- Kobayashi M., Kurimura Y., Kakizono T. et al. Morphological changes in the life cycle of the green alga *Haematococcus pluvialis* // *J. Ferment. Bioeng.* – 1997. – № 1. – P. 94–97.
- Krinsky N. I., Mayne S. T., Sies H. Carotenoids in Health and Disease. – N. Y.: Marcel Dekker Inc., 2004. – 425 p.
- Langdon C. On the causes of interspecific differences in the growth-irradiance relationships for phytoplankton. Part II. A general review // *J. Plankton Research.* – 1988. – **10.** – P. 1291–1312.
- Langdon C. J., Waldock M. J. The effect of algal and artificial diets on the growth and fatty acid composition of *Crassostrea gigas* spat // *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* – 1981. – **61.** – P. 431–448.
- Lee Y. K., Ding S. Y. Cell cycle and accumulation of astaxanthin in *Haematococcus lacustris* (Chlorophyta) // *J. Phycol.* – 1994. – **30.** – P. 445–449.
- Liaaen-Jensen S., Andrewes A. G. Analyses of carotenoids and related polyene pigments // *Meth. Microbiol.* – 1985. – **18.** – P. 235–255.
- Lorenz R. T., Cysewski G. R. Commercial potential for *Haematococcus pluvialis* as a natural source of astaxanthin // *Tibtech Appl.* – 2000. – № 18. – P. 160–167.
- Lowry O. H., Rosebrough N. J., Faar A. L. Protein measurement with folin phenol reagent // *J. Biol. Chem.* – 1951. – **193.** – P. 265–275.
- Lyakh A. M., Mukhanov V. S., Kemp R. B. The virtual cell project for the investigation of microalgal morphology and dispersity of natural phytoplankton // *17th European Workshop on Computational Geometry.* – Berlin: Inst. of Computer Sci., 2001. – P. 57–58.

- MacIntyre H. L., Kana T. M., Anning J. et al. Photoacclimation of photosynthesis irradiance response curves and photosynthetic pigments in microalgae and cyanobacteria // *J. Phycol.* – 2002. – **38**. – P. 17–38.
- Margalith P. Z. Production of ketocarotenoids by microalgae // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* –1999. – **51**. – P. 431–438.
- Mendes-Pinto M. M., Raposo M. F. J., Bowen J. et al. Evaluation of different cell disruption processes on encysted cells of *Haematococcus pluvialis*: effect on astaxanthin recovery and implications for bio-availability // *J. Appl. Phycol.* – 2001. – **13**. – P. 19–24.
- Mikaelyan A. S., Pautova L. A., Pogosyan S. I. et al. Summer bloom of Coccolothophorids in the Northeastern Black Sea // *Oceanology*. – 2005. – **45**. – Suppl. 1. – P. S127–S138.
- Moore L. R., Georick R., Chisholm S. W. Comparative physiology of *Synechococcus* and *Prochlorococcus*: influence of light and temperature on growth, pigments, fluorescence and absorptive properties // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 1995. – **116**. – P. 259–275.
- Morel A., Bricaud A. Theoretical results concerning light absorption in a discrete medium and application to specific absorption of phytoplankton // *Deep-Sea Res.* – 1981. – **28**, 11. – P. 1375–1393.
- Mouget J.-L., Rosa P., Tremblin G. Acclimation of *Haslea ostrearia* to light of different spectral qualities – confirmation of ‘chromatic adaptation’ in diatoms // *J. Photochemistry and Photobiology, B: Biology*. – 2004. – **75**. – P. 1–11.
- Naguib Y. M. A. Antioxidant activities of astaxanthin and related carotenoids // *J. Agric. Food. Chem.* – 2000. – **48**. – P. 1150–1154.
- Nielsen M. V. Irradiance and day length effects on growth and chemical composition of *Gyrodinium aureolum* Hulbert in culture // *J. Plankton Res.* – 1992. – **14**. – P. 811–820.
- Nielsen M. V. Growth and chemical composition of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium galatheanum* in relation to irradiance, temperature and salinity // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 1996. – **136**. – P. 205–211.
- Nielsen M. V., Sakshaug E. Photobiological studies of *Skeletonema costatum* adapted to spectrally different light regimes // *Limnol. Oceanogr.* – 1993. – **38**. – P. 1576–1581.
- Olaizola M. Commercial production of astaxanthin from *Haematococcus pluvialis* using 25000-liter outdoor photobioreactor // *J. Appl. Phycol.* – 2000. – **12**. – P. 499–506.
- Olaizola M., Huntley M. E. Recent advances in commercial production of astaxanthin from microalgae // *Biomaterials and bioprocessing*. – Enfield: Sci. Publ., 2003. – P. 143–164.
- Orosa M., Franqueira D., Cid A. et al. Carotenoid accumulation in *Haematococcus pluvialis* in mixotrophic growth // *Biotech. Lett.* – 2001. – **23**. – P. 373–378.
- Palenik B. Chromatic Adaptation in marine *Synechococcus* strains // *Appl. Environm. Microbiol.* – 2001. – **67**, № 2. – P. 991–994.
- Palozza P., Krinsky N. I. Antioxidant effects of carotenoids *in vivo* and *in vitro*: an overview // *Meth. Enzymol.* – 1992. – **213**. – P. 403–420.
- Parsons T. P., Stephens K., Strickland I. On the chemical composition of eleven species of marine phytoplankters // *J. Fish Res. Board Can.* – 1961. – **18**, № 6. – P. 1001–1016.
- Petkov G. Nutrient medium for intensive cultivation of green microalgae in fresh and sea water // *Algolog. Stud.* – 1995. – **78**. – P. 81–85.
- Phytoplankton pigments in oceanography: guidelines to modern methods / Ed. Jeffrey S. W., Mantoura R. F. C., Wright S. W. – UNESCO Publ., 1997. – 661 p.
- Phytoplankton species composition, abundance and biomass: manual for marine monitoring in the COMBINE programme of HELCOM. – Helsinki Commission, 2000. – 21 p.
- Porra R. J., Tompson W. A., Kriedmann P. E. Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophylls *a* and *b* extracted with four different solvents: verification of the concentration of chlorophyll standards by atomic absorption spectroscopy // *Biochim. Biophys. Acta.* – 1989. – **975**. – P. 384–394.
- Prezelin B. B., Glover H. E., Ver Horen B. et al. Blue-green light effects on light-limited rates of photosynthesis: relationship to pigmentation and productivity estimates for *Synechococcus* populations from the Sargasso sea // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 1989. –

54. – P. 121–136.
- Prezelin B. B., Sweeney B. M. Photoadaptation of photosynthesis in two bloom-forming dinoflagellates // Toxic dinoflagellate blooms: Proc. the 2nd International conference on Toxic dinoflagellate blooms / Ed. D. L. Taylor, A. N. Siliger. – Amsterdam: Elsevier, North Holland Inc., 1979. – P. 101–106.
- Pringsheim E. G. Nutritional requirements of *Haematococcus pluvialis* and related species // J. Phycol. – 1966. – 2. – P. 1–7.
- Pringsheim E. G. Zur Ernährungsphysiologie mixotropher Volvocineen // Flora A. – 1967. – 157, № 5. – P. 407–426.
- Proctor V. W. Some controlling factors in the distribution of *Haematococcus pluvialis* // Ecol. – 1957. – 38, № 3. – P. 457–462.
- Richardson K., Beardall J., Raven J. A. Adaptation of unicellular algae to irradiance: an analysis of strategies // New Phytologist. – 1983. – 93. – P. 157–191.
- Rivkin R. B. Influence of irradiance and spectral quality on the carbon metabolism of phytoplankton. I. Photosynthesis, chemical composition and growth // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 1989. – 55. – P. 291–304.
- Roeck-Holtzhauer Y., Quere I., Corinne C. Vitamin analysis five planktonic microalgae and one macroalga // J. Appl. Phycology. – 1991. – 3. – P. 259–264.
- Rowan K. S. Photosynthetic pigments of algae. – Cambridge Univ. Press, 1989. – 266 p.
- Sakshaug E., Johnsen G., Andresen K. et al. Modelling of light-dependent algal photosynthesis and growth: experiments with Barents sea diatoms *Thalassiosira nordenskiöldii* and *Chaetoceros furcellatus* // Deep-Sea Res. – 1991. – 38. – P. 415–430.
- Sargent J. R., McEvoy L. A., Bell J. G. Requirements, presentation and sources of polyunsaturated fatty acids in marine fish larval feeds // Aquaculture. – 1997. – 155. – P. 117–127.
- Schiller J. Dinoflagellates (Peridineae) in monographischer Behandlung. 1. Teil, Lieferung. 3. / Ed. Dr. L. Rabenhorst. Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. – Leipzig: Akademische Verlagsgesell. Ischaft, 1933. – 617 p.
- Schoen S. Cell counting // Experimental phycology: a laboratory manual. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1988. – P. 16–22.
- Schofield O., Bidigare R. R., Prezelin B. Spectral photosynthesis, quantum yield and blue-green light enhancement of productivity rates in the diatom *Chaetoceros gracile* and the prymnesiophyte *Emiliania huxleyi* // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 1990. – 64. – P. 175–186.
- Semple K. T. Biodegradation of phenols by a eukaryotic alga // Res. Microbiol. – 1997. – 148, № 4. – P. 365–367.
- Shimidzu N., Goto M., Miki W. Carotenoids as singlet oxygen quenchers in marine organisms // Fisher. Sci. – 1996. – 62, 1. – P. 134–137.
- Sidler W. A. Phycobilisome and phycobiliprotein structures // The Molecular Biology of Cyanobacteria / Ed. Bryant D. A. – Kluwer Acad. Publ., 1994. – P. 139–216.
- Sklan D., Yosefov T., Fridman A. The effect of vitamin A, β -caroten and cathaxanthin on vitamin A // J. Vit. Nutr. Res. – 1989. – 59. – P. 245–250.
- Stom D. I. et al. Bioluminescent method in studying the complex effect of sewage components // Arch. Environ. Contam. Toxicol. – 1992. – 22, № 2. – P. 203–208.
- Sukenik A., Bennett J., Falkowski P. G. Changes in the abundance of individual apoproteins of light-harvesting chlorophyll a/b complexes of photosystem I and II with growth irradiance in the marine chlorophyte *Dunaliella tertiolecta* // Biochem. Biophys. Acta. – 1988. – 932. – P. 206–215.
- Sun J., Liu D. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton // J. Plankton Res. – 2003. – 23, № 11. – P. 1331–1346.
- Syrett P. J. Nitrogen metabolism of microalgae // Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. – 1981. – 210. – P. 182–210.
- Tandeau de Marsac N., Houmard J. Adaptation of cyanobacteria to environmental stimuli: new steps towards molecular mechanisms // FEMS Microbiol. Rev. – 1993. – 104. – P. 119–190.
- Ting C. S., Rocap G., King J et al. Cyanobacterial photosynthesis in the oceans: the origins and significance of divergent light-harvesting strategies // Trends in Microbiology. –

2002. – **10**, № 3. – P. 134–142.
- Tjahjono A. E., Hayama Y., Kakizono T. et al. Hyperaccumulation of astaxanthin in green alga *Haematococcus pluvialis* at elevated temperatures // Biotechnol. Lett. – 1994. – **16**. – P. 133–138.
- Tripathi U., Sarada R., Rao S. R. et al. Production of astaxanthin in *Haematococcus pluvialis* cultured in various media // Biores. Technol. – 1998. – No. 68. – P. 197–199.
- Utting S. D. Influence of nitrogen availability on the biochemical composition of three unicellular marine algae of commercial importance // Aquaculture Eng. – 1985. – **4**. – P. 175–190.
- Uysal Z. Pigments, size and distribution of *Synechococcus* spp. in the Black Sea // J. Mar. Systems. – 2000. – **24**. – P. 313–326.
- Vesk M., Jeffrey S. W. Effect of blue-green light on photosynthetic pigments and chloroplast structure in unicellular marine algae from six classes // J. Phycol. – 1977. – **13**. – P. 280–288.
- Viso A. C., Marty J. C. Fatty acids from 28 marine microalgae // Phytochemistry. – 1993. – **34**, № 6. – P. 1521–1523.
- Volkman J. K., Brown M. R., Dunstan G. A. et al. The biochemical composition of marine microalgae from the class Eustigmatophyceae // J. Phycol. – 1993. – **29**. – P. 69–78.
- Volkman J. K., Dunstan G. A., Jeffrey S. W. et al. Fatty acids from microalgae of the genus *Pavlova* // Phytochemistry. – 1991. – **30**. – P. 1855–1859.
- Wang B., Zarka A., Trebst A. et al. Astaxanthin accumulation in *Haematococcus pluvialis* (Chlorophyceae) as active photoprotective process under high irradiance // J. Phycol. – 2003. – **39**. – P. 1116–1124.
- Waterbury J. B., Watson F. W., Valois F. W. et al. Biological and ecological characterization of the marine unicellular cyanobacterium *Synechococcus* // Photosynthetic picoplankton / Ed T. Platt & W. K. W. Li. – Canadian Department of Fisheries and Oceans, Ottawa, 1986. – P. 71–120.
- Webb K. L., Chu F. E. Phytoplankton as a food source for bivalve larvae // Proc. 2nd Intern. Conf. On Aquaculture Nutrition, Louisiana, 1983. – P. 272–291.
- Wiessner W. Photoassimilation of organic compounds // Encyclopedia of Plant Physiology. – **6**. – Berlin: Springer Verlag, 1979. – P. 181–189.
- Young J. R., Ziveri P. Calculation of coccolith volume and its use in calibration of carbonate flux estimates // Deep-Sea Res. – 2000. – **47**, part II. – P. 1679–1700.
- Zlotnik I., Sukenik A., Dubinsky Z. Physiological and photosynthetic changes during the formation of red aplanospores in the Chlorophyte *Haematococcus pluvialis* // J. Phycol. – 1993. – **29**. – P. 463–469.
- Zonneveld C. A cell-based model for the chlorophyll *a* to carbon ratio in Phytoplankton // Ecological Modelling. – 1998. – **113**. – P. 55–70.

ЧАСТЬ IV

АДАПТАЦИЯ МИКРОВОДОРΟΣЛЕЙ

Выяснение различных аспектов функциональных взаимоотношений планктонных водорослей с окружающей средой, обеспечивающих их рост, репродукцию, биоразнообразие популяций и распространение в самых разнообразных по экологическим условиям, в частности антропогенному прессингу, районах Мирового океана, является важнейшим направлением современной гидроэкологии. Одним из путей сохранения биоразнообразия служит повышение стойкости вида, что возможно только при исследовании различных аспектов его адаптации к изменению абиотических факторов среды. К сожалению, механизмы и процессы адаптации (биофизические, биохимические, физиологические) большинства видов гидробионтов, в том числе протистов — наиболее многочисленного компонента морской биоты, — изучены совершенно недостаточно.

Понятие адаптации на всех уровнях организации биологических объектов — от клетки до популяции и сообщества — определяется как совокупность разнообразных особенностей их жизнедеятельности, в том числе пространственно-временной организации, которая обеспечивает жизнеспособность и специфический способ существования в определённых условиях окружающей среды. На фитопланктон в местах его развития действует комплекс разнообразных факторов, однако выживание и рост организмов определяются в конкретной экологической нише несколькими критическими факторами (Wuenscher, 1974 — цит. по: Кордюм, Сытник, 2003), флуктуации которых не превышают диапазон устойчивости (толерантности) для выживания организмов на любой стадии онтогенеза (Кордюм, Сытник, 2003).

Способность к адаптации была приобретена в процессе исторического развития — филогенезе (фитнес) — и реализуется в виде оперативной адаптации в процессе онтогенеза (Кордюм, 1996). Поэтому при выяснении механизмов оперативной адаптации на клеточном уровне к условиям экологической ниши существуют общие проблемы установления характера взаимосвязи между толерантностью и ростом в онтогенезе организмов, вычленения критического или критических факторов в данной экологической нише и степени его или их флуктуации. Известно, в частности, что возраст и размер планктонтов являются видовыми особенностями онтогенеза, значительно влияющими на приспособляемость организма. Это положение хорошо иллюстрируется в первую очередь вариациями размеров клеток фитопланктона в благоприятных и неблагоприятных условиях. В последнем случае размеры организмов, как правило, резко уменьшаются (Токарев, 1990; Scott, 1974).

По (Selye, 1936) «стресс» — это общая неспецифическая реакция организма на любое внешнее воздействие. Факторы, вызывающие состояние стресса, названы им стрессорами (жара, холод, травма, опасность и т. д.), а совокупность изменений, происходящих в организме под действием стрессоров, — адаптационным синдромом. При этом в адаптационном синдроме выделены три фазы: тревоги, сопротивления и истощения.

Выраженность изменений в каждой фазе зависит не только от интенсивности стрессоров, но и от функционального состояния физиологических систем организма (Selye, 1936).

При всей противоречивости существующих в литературных источниках определений стресса к настоящему времени все сходятся в одном мнении: стресс может вызывать любой фактор внешней среды, потенциально неблагоприятный для организмов (Iwama, 1998; Levitt, 1980). Поскольку оперативная адаптация на клеточном уровне реализуется путём поддержания внутриклеточного гомеостаза в диапазоне физиологической нормы реакции, естественные популяции одного вида в контрастных условиях окружающей среды являются адекватными моделями для выяснения механизмов этого процесса в условиях различных экологических ниш, природных флуктуаций экологических факторов и действия «избыточной дозы» того или иного экологического фактора или повреждающих факторов антропогенного происхождения (Кордюм и др., 2004).

В данной главе приведены основные результаты проводимых в последние годы в ИнБЮМ НАН Украины исследований по выявлению особенностей адаптации, прежде всего оперативной, планктонных водорослей Чёрного моря, сочетающих свойства клетки (морфологически) и целого организма (функционально), к различным стрессорам. При этом большинство экспериментов проведено с одноклеточным гетеротрофом *Noctiluca scintillans* Mac. (ночесветка) — важнейшим компонентом планктонного сообщества Чёрного моря. Выбор этого организма в качестве модельного для постановки биофизических опытов, конечно, не случаен и продиктован, прежде всего, следующими соображениями:

- способностью этого организма к видимому невооружённым глазом свечению (биолюминесценция);
- всесезонностью и повсеместностью распространения в Чёрном море;
- широким географическим распространением в Мировом океане;
- относительно крупными размерами (до 1,5 мм);
- возможностью быстрой идентификации за счёт специфичности формы (близкая к шару) и наличия жировых включений в пелликуле клетки, позволяющей ей всплывать на поверхность планктонных проб;
- практически полным отсутствием суточной ритмики биолюминесценции;
- сохранением способности к светоизлучению в условиях длительного культивирования;
- сравнительно коротким репродукционным циклом (порядка 28 ч).

Разумеется, не последнюю очередь в выборе этого объекта для постановки многочисленных экспериментов сыграло и то обстоятельство, что ночесветка — один из наиболее известных и изученных планктонных биолюминесцентных организмов Мирового океана. Это позволяло авторам использовать обширный материал собственных изысканий для постоянного сравнения с результатами лабораторных исследований зарубежных коллег, со многими из которых добрые творческие отношения сохраняются и по сей день.

ГЛАВА 15

ТЕМПЕРАТУРНАЯ АДАПТАЦИЯ МИКРОПЛАНКТОНА

Температура — важнейший фактор формирования пространственной структуры планктонного биотопа (Гептнер, 1996; Рудяков, Цейтлин, 1982), а температурный стрессор — один из наиболее эффективных факторов воздействия на функциональное состояние клетки. Известно, что характеристики светоизлучения *Noctiluca scintillans* Мас. зависят от её физиологического состояния, которое определяется температурой среды обитания (Битюков, 1971; Токарев, Битюков, 1975). При этом температура 12–17 °С, которая характерна для пелагиали, когда численность этого планктона в море максимальна, наиболее оптимальна и для биолюминесценции ночесветки (Битюков, 1969, 1971; Павлова, 1971). Так, средняя интенсивность биолюминесцентного ответа при температуре 12,7 °С соответствовала $1,1 \pm 0,05 \cdot 10^{-4}$ мквт·см⁻² при коэффициенте вариации около 13 %, а при температуре 26,1 °С свечение становилось исчезающе слабым (Битюков, 1971; Токарев, Битюков, 1975). Крутизна фронта нарастания вспышек (отношение амплитуды импульса светоизлучения к длительности фронта нарастания), по которой можно судить о реактивности биолюминесцентной системы ночесветки и информационных возможностях её биолюминесценции (Казначеев, 1968), также оказалась наибольшей в указанном диапазоне температур (Битюков, 1971; Токарев, Битюков, 1975).

Вместе с тем данных по влиянию температурного стрессора на функциональное состояние ночесветки, проявляющееся в динамике характеристик её светоизлучения и их изменчивости в онтогенезе, крайне мало, что потребовало проведения специальных исследований.

15.1 Влияние температуры на вариабельность характеристик светоизлучения особей *Noctiluca scintillans* разного размера

Влияние размеров ночесветки на характеристики её светоизлучения исследовали с помощью химической стимуляции организмов, ранжированных по 6 размерным классам (0,25–0,33; 0,34–0,41; 0,42–0,50; 0,51–0,59; 0,60–0,68 и 0,69–0,76 мм). Каждая размерная группа включала 30–50 особей, что позволило провести статический анализ изучаемых характеристик: амплитуды высвечивания, длительности вспышки, энергии и мощности светоизлучения. Поскольку использованная методика измерений биофизических параметров светоизлучения ночесветки подробно описана нами ранее (Битюков, Евстигнеев, 1982; Токарев, 1990; Токарев и др., 2003), в настоящей публикации приводятся только её основные элементы.

На рис. 146 показана типичная для планктонных биолюминесцентных форма их светоизлучения и приведена схема определения основных характеристик биолюминесцентного импульса. К числу энергетических характеристик относили: энергию светоизлучения (E), упавшую на см² фотокатода ФЭУ; амплитуду вспышки (A), соответствующую максимальному значению интенсивности светоизлучения, и мощность вспышки (P), равную средней интенсивности биолюминесцентного сигнала на протяжении всего процесса светоизлучения.

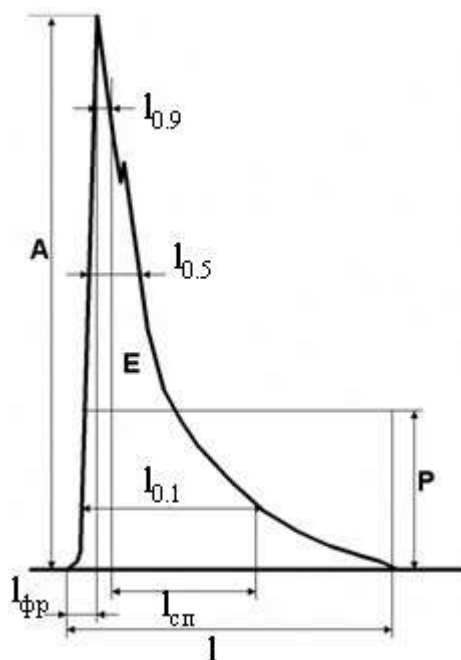


Рис. 146 Схема измерения временных и энергетических характеристик светоизлучения ночесветки (объяснения в тексте)

К основным временным характеристикам биолюминесценции относили: полную продолжительность светоизлучения (l), а также длительность свечения на уровне 0,1 ($l_{0,1}$) и 0,9 ($l_{0,9}$) амплитуды вспышки. Кроме этих характеристик, фиксировали длительность нарастания вспышки ($l_{фр}$), определяемую между её началом и временем достижения максимальной амплитуды, а также продолжительность спада импульса светоизлучения ($l_{сп}$), определяемую между уровнями 0,1 и 0,9 А и называемую некоторыми авторами декрементом затухания (Тюлькова, Филимонов, 1982).

Полученные параметры светоизлучения каждого организма приводили к абсолютным значениям величины светового потока в энергетических единицах ($\text{мкВт}\cdot\text{см}^{-2}$) или в реальный масштаб времени (с), используя соответствующие переводные коэффициенты. В результате проведённых экспериментов выяснилось, что при уровне значимости $\alpha = 0,05$ каждая третья группа отличалась от первой по амплитуде, длительности и энергии высвечивания, а каждая четвертая от первой — по мощности (Евстигнеев, Токарев, 1985). Так, перечисленные параметры биолюминесценции организмов размером 0,25–0,33 мм достоверно отличаются от этих характеристик у группы размером 0,42–0,50 мм, а у последней — от таковых группы размером 0,60–0,68 мм.

Таким образом, увеличение диаметра клетки на 0,15–0,20 мм сопровождается достоверным изменением вышеуказанных параметров генерируемого света. Выразив увеличение объёма, площади поверхности и общей энергии биолюминесценции с увеличением размера клеток ночесветки в единицах прироста от первоначального уровня, получили близкое совпадение (рис. 147) в изменении энергии вспышек с изменением поверхности клеток, но не в их объёме.

Как следует из табл. 63, наиболее высока корреляционная связь между интегральной энергией вспышки и поверхностью клетки — 0,91. Эти данные подтверждают вывод Р. Эккерта и Г. Рейнольдса (1965) о том, что органы светоизлучения ночесветки локализуются исключительно в приповерхностном слое цитоплазмы. Интересно, что обнаруженная связь между увеличением поверхности клеток и уровнем их высвечивания оказывается характерной и для интенсивности флуоресценции клеток (Александров и др., 1981; Сунгуров, 1985).

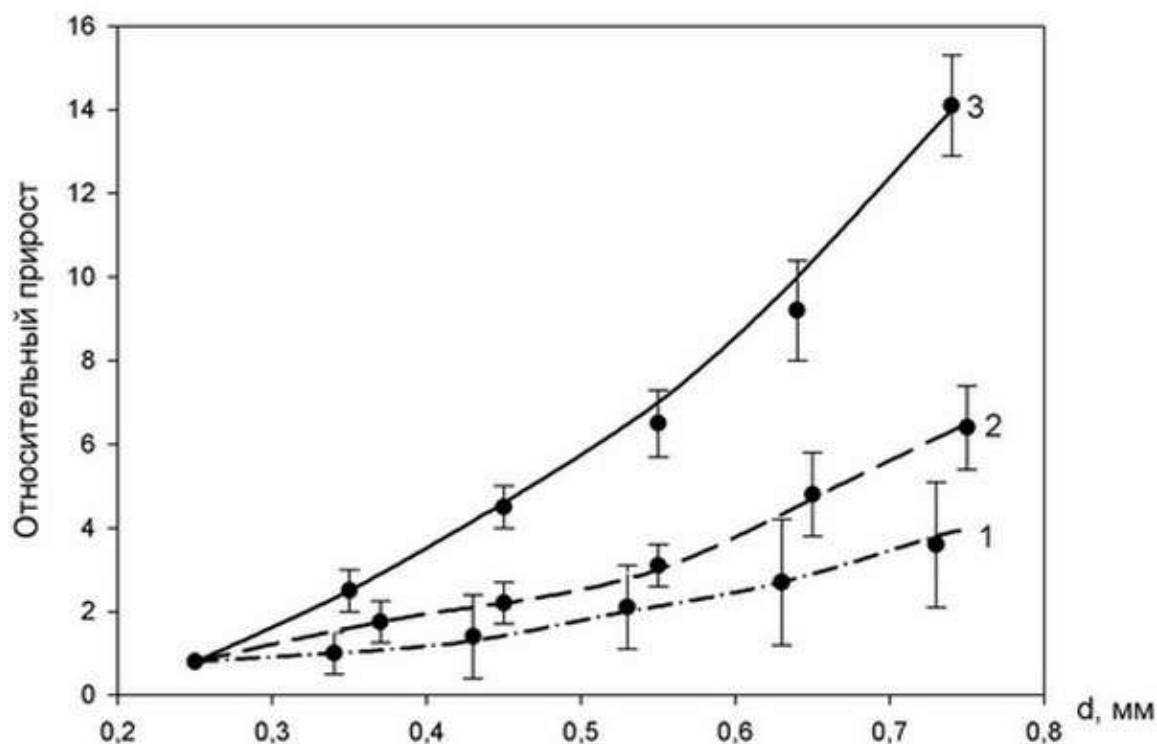


Рис. 147 Изменение энергии биолюминесцентных вспышек (1), поверхности (2) и объёма клетки (3) с увеличением размеров ночесветки

Указанная зависимость описывается степенной функцией вида:

$$Y = aX^b, \quad (1)$$

где Y — значение измеряемого параметра;

«а» и «в» — коэффициенты;

X — величина поверхности клетки (мм).

Табл. 63 Коэффициенты корреляции (r) и уравнения регрессии (a , b) зависимости исследованных параметров светоизлучения ночесветки от размеров поверхности её клеток

Параметр	r	a	b
Амплитуда	0,70	0,47	52,5
Мощность	0,67	0,79	18,6
Энергия	0,91	2,50	5,0
Длительность	0,64	0,72	13,5

Статистический анализ параметров светоизлучения ночесветки позволил планировать дальнейшие исследования отдельных характеристик её биолюминесценции в процессе индивидуального развития на клетках трёх достоверно отличающихся размерных классов: мелких (0,2–0,4 мм), средних (0,5–0,6 мм) и крупных (0,7–0,8 мм). В частности, изучение некоторых временных характеристик биолюминесцентного импульса у ночесветки разных размеров проводилось на клетках указанных классов в весенне-летний период с использованием химической стимуляции.

В качестве основных временных параметров вспышки использовали (рис. 146) общую длительность светоизлучения, длительность фронта нарастания и продолжительность спада. При этом обнаружилось (табл. 64), что

при существенных изменениях изучаемых характеристик биолюминесценции у клеток разного размера длительность фронта нарастания у всех классов размерных соотношений составляет около 9 % от общей длительности высвечивания. В то же время доля длительности спада импульса биолюминесценции с увеличением размеров организмов ночесветки увеличивается от 80,5 % у мелких клеток до 87 % у крупных (табл. 64).

Табл. 64 Временные характеристики биолюминесценции ночесветки разных размеров в весенне-летний период

Размер клетки, мм	Общая длительность, мсек		Фронт нарастания, мсек		Длительность спада, мсек	
	X	± x	X	± x	X	± x
0,2–0,4	460	60	44	12	360	52
0,5–0,6	570	57	52	11	470	61
0,7–0,8	640	70	59	11	550	57

Постоянство доли фронта нарастания биолюминесцентной вспышки ночесветки при отмеченном увеличении амплитуды с возрастанием размеров клетки приводит к существенному увеличению крутизны светоизлучения крупных организмов (табл. 64). Следовательно, информационные возможности (количество информации, которое может быть передано в импульсе) биолюминесценции ночесветки возрастают с увеличением размеров клетки. С другой стороны, постоянство доли фронта нарастания вспышки светоизлучения ночесветки может, вероятно, служить «меткой» популяции и использоваться ею в экологических целях (Herring, 1990).

Изучение сезонной изменчивости характеристик биолюминесценции ночесветки проводили, сравнивая параметры её вспышки в весенне-летний период (май — июнь) и в период зимней депрессии (январь). Оказалось, что амплитуда и мощность биолюминесцентного излучения ночесветки в указанные сезоны отличаются незначительно (табл. 65). Вместе с тем доля фронта нарастания вспышки в общей длительности светоизлучения, оставаясь постоянной величиной для всех размеров, составляет в зимний период уже около 20 %. Ввиду этого средняя крутизна биолюминесценции ночесветки зимой у организмов всех размерных групп ниже, чем в весенне-летний период (табл. 65). Иными словами, реактивность люминесцентной системы ночесветки и информационные возможности её светоизлучения в весенне-летний период существенно выше.

Табл. 65 Сезонная изменчивость характеристик биолюминесценции ночесветки разных размеров

Размер, мм	Сезон	Параметры светоизлучения		
		Амплитуда, $\times 10^{-3}$ мквт/см ²	Крутизна, $\times 10^{-5}$ мквт/см ² ·мс	Мощность, $\times 10^{-4}$ мквт/см ² ·с
0,2–0,4	январь	1,02 ± 0,17	2,84 ± 0,24	1,29 ± 0,02
	май	1,15 ± 0,35	4,52 ± 0,12	1,43 ± 0,11
0,5–0,6	январь	1,65 ± 0,09	3,91 ± 0,08	2,40 ± 0,08
	май	1,94 ± 0,29	5,64 ± 0,19	2,61 ± 0,12
0,7–0,8	январь	3,05 ± 0,21	5,03 ± 0,37	4,84 ± 0,09
	май	3,48 ± 0,44	7,15 ± 0,32	5,53 ± 0,18

Изменение характеристик биолюминесценции ночесветки в разные сезоны свидетельствует, вероятно, об отмеченном ранее влиянии температурного стрессора на физиологическое состояние этого организма (Битюков, 1971). Определённым подтверждением этого служат приведённые в табл. 66 результаты сравнения числа высветившихся организмов, содержащихся при различных температурных условиях. Оказалось, что выдерживаемая при высокой температуре (К — угнетённое физиологическое состояние) ночесветка высветивалась в 1,5–2 раза слабее, чем организмы тех же размерных групп, содержащиеся при оптимальной температуре (П).

Выдерживание ночесветки при низкой температуре также приводило к уменьшению числа высветившихся организмов в сравнении с содержащимися при оптимальной температуре (табл. 66). Вместе с тем, поскольку используемая в опыте температура 7 °С была существенно ближе к области оптимальных температурных условий для жизнедеятельности ночесветки (Павлова, 1971), процент высветивания организмов при этой температуре выше, чем при максимальной, использованной в эксперименте.

Табл. 66 Влияние температурных условий на способность *Noctiluca scintillans* к высветиванию

Размер, мм	Материал	25 °С			17 °С			7 °С		
		Всего	Высветилось	%	Всего	Высветилось	%	Всего	Высветилось	%
0,3 ± 0,2	К	80	36	45,4	80	58	72,5	80	42	52,5
	П	110	75	68,2	110	91	82,7	110	83	75,5
0,5 ± 0,2	К	160	88	55,0	160	122	76,3	160	114	71,3
	П	120	94	78,3	120	115	95,8	120	107	89,2
0,7 ± 0,2	К	160	77	48,1	160	120	75,0	100	71	71,0
	П	120	82	74,5	120	101	91,8	100	86	86,0

Сравнение процента высветившихся организмов в различных размерных группах показало несколько большее число высветиваний ночесветки с размером клетки 0,5–0,6 мм (табл. 66). Однако, как следует из приводимых данных, изменение температуры оказывалось более существенным для светоизлучательной способности ночесветки, чем её размер.

Полученные материалы о важности температурного режима для физиологического состояния ночесветки и параметров её биолюминесценции согласуются с данными других авторов. Так, Э. П. Битюков (1966), подробно изучивший характеристики раздражимости ночесветки, отметил существенные вариации реобазы и хронаксии у этого организма, связанные с его физиологическим состоянием. Это позволило ему предложить методику использования данных параметров для отбора физиологически однородного экспериментального материала. Р. Эккерт и Г. Рейнольдс (Eckert, Reynolds, 1967) отмечали колебание числа способных к светоизлучению микроисточников в клетке ночесветки размером около 0,5 мм от $1,9 \times 10^4$ до $5,3 \times 10^4$ в зависимости от физиологического состояния организма. На примере *Gonyaulax polyedra* показано, что циркадный ритм физиологической активности этого

биолюминесцента вызывал не только суточные колебания числа внутриклеточных микроисточников его светоизлучения, но и значительное (до 20 раз) изменение количества биохимических компонентов светопродуцирующей реакции (Fritz et al., 1989; Morse et al., 1989). Наконец, при изучении биолюминесценции фотического слоя Средиземного моря выяснилось, что физиологическое состояние динофитовых водорослей и связанный с ним тип питания обуславливали уровень биолюминесцентного потенциала в районах исследования (Нарусевич и др., 1984; Нарусевич, Токарев, 1989).

15.2 Изучение радиорезистентности ночесветки при различных температурных условиях

Оценив воздействие температурного фактора на динамику некоторых функциональных параметров одноклеточных планктонных биолюминесцентов, авторы исследовали возможность регулирования их радиорезистентности с помощью температурного стрессора.

Известно, что радиорезистентность биологических объектов зависит не только от их вида, но и от условий радиационной и пострадиационной обработки (Календо, 1982). При этом некоторые факторы могут как ослаблять, так и усиливать действие ионизирующего излучения (Токарев, 1990, 2000; Шубин и др., 1985). В частности, обнаружено существенное влияние на пострадиационные явления температуры (Зарубин, Тришин, 2001; Кузин, 1977), солёности воды (Радченко, 1984), стадии клеточного цикла (Манцыгин и др., 1981; Степанян и др., 1984) и т. д.

Анализ литературных данных показал, что изменение радиочувствительности биологических объектов при воздействии температуры не однозначно. Некоторые авторы отмечают усиление инактивирующего воздействия радиации при повышении температуры во время и после облучения (Комаров, Петин, 1985; Эйбус, 1972) или при её понижении (Кондрашова и др., 1989). Другие описывают «парадоксальный» эффект определённого диапазона температур на радиорезистентность клеток, который заключается в том, что повреждение клеточных структур в области средних температур значительно ниже, чем в области низких или высоких температур (Календо, 1982). Наконец, третьи отмечают наблюдаемое в некоторых случаях защитное влияние повышенных температур при облучении. Так, в опытах по однократному и фракционированному облучению дозой 600 Гр взрослых самцов *Drosophila* наблюдали 14%-ное повышение выживаемости облучённых организмов при увеличении температуры до 25 °С, что связывалось с увеличением интенсивности метаболических процессов репарации при увеличении температуры (Webb et al., 1975).

Отмеченная противоречивость литературных данных, а также полное отсутствие таковых о комбинированном воздействии ионизирующей радиации и температуры на ночесветку разных размеров (массы) потребовало проведения специальных экспериментов. В соответствии с методическими основами подобных исследований (Катульский, 1990), необходимо было оценить степень влияния каждого фактора, характер их совместного действия и представить математическую модель, достаточно хорошо аппроксимирующую наблюдаемые биологические эффекты.

В данном случае выживаемость ночесветки исследовали под влиянием трёх градаций следующих факторов: ионизирующего излучения (0; 125 и 250 Гр), температуры (5, 15 и 25 °С) и размера клетки (0,3; 0,5 и 0,7 мм). Выбор трёх градаций температурного диапазона определялся приведёнными выше результатами экспериментов и состоял из заведомо экстремальных для ночесветки в Чёрном море температур (5 и 25 °С) и её температурного оптимума (15 °С). Уровень доз гамма-облучения, подавлявших выживаемость ночесветки, выбран из опыта предыдущих работ (Токарев, 1976, 1979, 1990, 2000; Токарев и др., 1982). Облучение проводили в облучателе «Исследователь» с мощностью дозы 0,04 Гр·с⁻¹. Счёт организмов проводили через 2, 8, 14, 22 и 30 суток после облучения. При этом помещённая в термостаты с температурой 5 и 25 °С ночесветка содержалась ежесуточно в течение 18 ч в полной темноте, а экземпляры, выдерживавшиеся при температуре 15 °С, — в условиях естественного освещения.

В связи с отмечаемыми рядом исследователей сезонными биоритмами радиационной чувствительности биологических объектов (Григорьев, 1982; Турдыев и др., 1985), эксперименты проводили в течение одного сезона (зима). Все опыты ставили в 4-кратной повторности.

Известно, что одну и ту же кривую «доза-эффект» влияния ионизирующей радиации на выживаемость биологических объектов можно описать совершенно различными, иногда альтернативными моделями (Обатуров, 1987; Рубанович, 1978). В данном случае решено было остановиться на моделях, вытекающих из теории мишени, до сих пор остающейся основой радиобиологии (Коггл, 1986; Красавин, Козубек, 1988). Согласно этой теории, кривая выживаемости клеток в первом приближении может быть описана уравнением:

$$N = N_0 e^{-\beta D}, \quad (1)$$

где N — число клеток, оставшихся после облучения;

N_0 — начальное число организмов;

D — доза ионизирующего излучения;

β — коэффициент, зависящий от вида и мощности излучения, а также от характеристик облучаемого объекта.

Поскольку наложение на этот процесс температурного фактора и фазы клеточного цикла может привести в каждый момент времени к положительному и отрицательному синергическому эффекту (Шубин и др., 1985), анализу подвергалась следующая модель совокупного влияния вышеназванных факторов на выживаемость ночесветки:

$$N_t = N_0 e^{(A_1, A_2, A_3, A_4)}, \quad (2)$$

где N_t — число организмов ночесветки, доживших до времени t ;

A_1 — температура (°С);

A_2 — диаметр клетки в момент облучения (мм);

A_3 — время, прошедшее после облучения (сутки);

A_4 — доза гамма-облучения (Гр).

После логарифмирования выражения (2) для выявления взаимосвязей выживаемости ночесветки с различными воздействующими факторами был применён метод множественной линейной регрессии, в частности программа R2R пакета BMDP, разработанного специалистами Калифорнийского университета (Афифи, Эйзен, 1982). Суть этого метода состоит в том, что связь зависимой переменной (в нашем случае выживаемости) и нескольких

независимых переменных (воздействующих факторов) рассматривается в виде уравнения линейной регрессии:

$$Y = Y_0 + B_1X_1 + B_2X_2 + \dots + B_pX_p, \quad (3)$$

где Y — зависимая переменная;

Y_0 — свободный член;

$X_1 \dots X_p$ — независимые переменные;

$B_1 \dots B_p$ — коэффициенты регрессии.

Для каждой независимой переменной были вычислены коэффициенты регрессии, значения F-критерия для включения и исключения переменных на каждом шаге преобразований, коэффициенты частной корреляции с зависимой переменной. Были построены графики остатков предсказанных значений зависимой переменной.

В результате выяснилось, что по силе влияния на выживаемость ночесветки воздействующие факторы следует расположить в такой последовательности: доза гамма-облучения и развитие радиационного поражения во времени, температура в опыте и размер клетки (табл. 67). Однако недостаточная величина квадрата коэффициента множественной корреляции, показывающая долю дисперсии зависимой переменной, объяснённую регрессионной зависимостью с использованными параметрами, и значительный разброс величин остатков (рис. 148а) свидетельствуют о влиянии на зависимую переменную иных, не учтённых в формуле (2) факторов (Афифи, Эйзен, 1982). Такими дополнительными переменными, очевидно, являются взаимодействия исследуемых факторов, наложение которых на общую картину радиационного поражения приводит к сложному и противоречивому развитию этих процессов (Эйдус, Корыстов, 1984).

Табл. 67 Коэффициенты множественной (R), частной (r) корреляции и коэффициенты регрессии (b) параметров уравнения (2). Объяснения в тексте

№ шага	A1		A2		A3		A4		Y_0	R	R^2
	r	b	r	b	r	b	r	b			
0	0,14	0,003	0,15	0,169	-0,45	-0,008	-0,66	-0,001	1,18	0	0
1	0,18	0,003	0,20	0,173	-0,60	-0,008	-0,66	-0,001	1,33	0,66	0,44
2	0,23	0,003	0,26	0,175	-0,60	-0,008	-0,74	-0,001	1,46	0,80	0,64
3	0,24	0,003	0,26	0,175	-0,61	-0,008	-0,75	-0,001	1,37	0,82	0,66
4	0,24	0,003	0,27	0,175	-0,62	-0,008	-0,76	-0,001	1,33	0,83	0,68

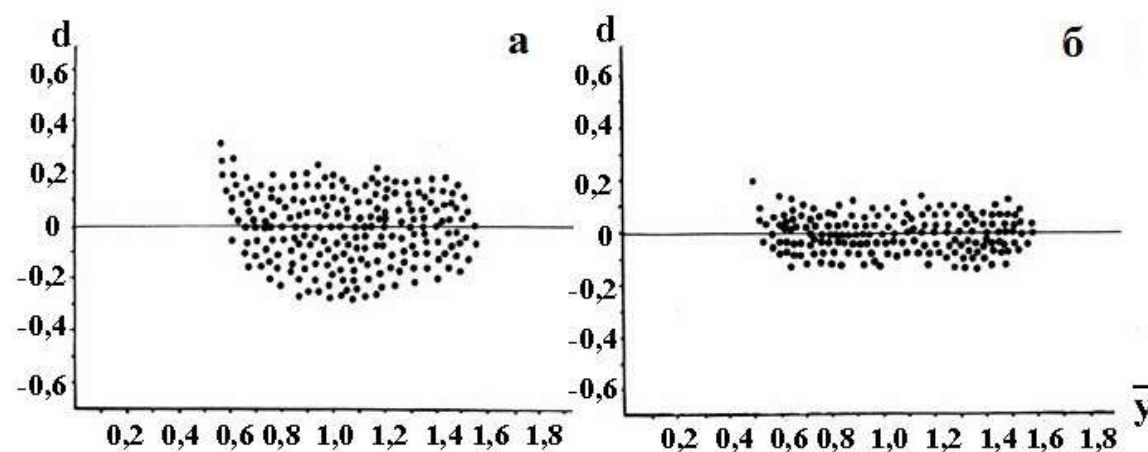


Рис. 148 Графики «остатков» моделей изменения радиорезистентности ночесветки в онтогенезе: а — модели, описанной уравнением (2); б — модели, описанной уравнением (5)

Учитывая это, уравнение (2) было трансформировано следующим образом:

$$N_t = N_0 e^{(A_1; A_2; A_3; A_4; A_1A_2; A_1A_3; \dots; A_1A_2A_3A_4)} \quad (4)$$

Регрессионный анализ полученного соотношения, аналогичный проведённому для уравнения (2), показал, что наибольшим влиянием на выживаемость ночесветки обладают по-прежнему доза ионизирующей радиации и различные варианты её взаимодействия с другими факторами (табл. 68.). При этом наивысший коэффициент частной корреляции зарегистрирован для дозовременных взаимодействий (-0,82), а взаимодействие дозы с температурой и размером ночесветки вносит в остаточную дисперсию выживаемости практически одинаковый вклад.

Табл. 68 Частные коэффициенты корреляции (r) факторов с зависимой переменной уравнения (4) и их коэффициенты линейной регрессии нулевого шага

№ п/п	Фактор	r	F-уровень	Коэффициент регрессии
1	A1	0,14	10,2	0,0031
2	A2	0,15	13,1	0,1750
3	A3	-0,45	136,4	-0,0084
4	A4	-0,66	418,5	-0,0012
5	A1A2	0,18	18,3	0,0068
6	A1A3	0,22	26,7	0,00
7	A1A4	-0,47	148,7	-0,0001
8	A2A3	-0,30	54,5	-0,0097
9	A2A4	-0,49	169,9	-0,0016
10	A3A4	-0,82	1129,5	-0,0001
11	A1A2A3	-0,14	11,3	-0,0002
12	A1A2A4	-0,35	76,3	-0,0001
13	A1A3A4	-0,62	331,4	-0,00
14	A2A3A4	-0,66	405,6	-0,0001
15	A1A2A3A4	-0,49	172,4	-0,00

После первых 10 шагов включения и исключения переменных с максимальными и минимальными уровнями F-критерия выяснилось, что для удовлетворительного описания экспериментальных данных достаточно провести 6 шагов преобразований уравнения (4). Действительно, включение в это уравнение только 6 переменных, из которых 5 являются взаимодействиями 4 основных воздействующих факторов в разных сочетаниях, объясняет уже 80 % всей дисперсии выживаемости ночесветки (табл. 69) из 81 %, объясняемого включением в уравнение (4) всех 15 переменных. Иными словами, комбинированное влияние ионизирующей радиации и температуры на ночесветку разного размера в любой момент времени после облучения может быть достаточно точно описано уравнением:

$$\ln N_t = \ln N_0 + (A_1 + A_1A_4 + A_3A_4 + A_1A_3A_4 + A_2A_3A_4 + A_2A_3) \quad (5)$$

О существенно большей адекватности предлагаемой модели воздействия γ -облучения на ночесветку разных размеров при различной температуре в опыте в сравнении с моделью, описанной уравнением (2), говорит и тот

факт, что график остатков этой модели имеет значительно более узкий сектор разброса (рис. 148б). Таким образом, влияние ионизирующей радиации, оставаясь определяющим в выбранном диапазоне доз γ -облучения, может существенно усиливаться или ослабляться в зависимости от температуры в опыте, размера клеток и времени после облучения.

Табл. 69 Величина множественного коэффициента корреляции (R), его квадрата (R^2) и свободного члена (Y_0) уравнения (4) первых 6 шагов преобразований

Параметр	Порядковый номер шага					
	1	2	3	4	5	6
R	0,84	0,86	0,87	0,88	0,89	0,895
R^2	0,71	0,74	0,76	0,78	0,79	0,80
Y_0	1,31	1,31	1,27	1,25	1,27	1,30

Несмотря на вполне удовлетворительную для биологических опытов точность описания экспериментальных данных с помощью уравнения (5), около 20 % дисперсии выживаемости ночесветки должны быть отнесены за счёт влияния неучтённых в настоящих экспериментах факторов. К таковым, видимо, в первую очередь относится режим освещённости облучённых организмов. В пользу такого предположения говорят результаты исследований, показавших существенное влияние характеристик светового воздействия на развитие и эффективность облучения биологических объектов (Кузин, Вагабова, 1978; Мисоноу, Минеева, 1989; Усольцев, 1985).

Поскольку статистические методы, достаточно адекватно отражая силу и направленность связи между параметрами, недостаточно точно описывают сложную форму адаптационного синдрома, целесообразно провести анализ графических зависимостей выживаемости ночесветки разного размера при воздействии на неё определённых доз γ -облучения за 30-суточный интервал времени при 9 различных сочетаниях диаметра клетки и температуры в опыте (рис. 149). При этом на рис. 149 с индексами «а», «а1» и «а2» нанесены графики выживаемости ночесветки с диаметром клетки 0,3 мм, с индексами «в», «в1» и «в2» — таковые для организмов с диаметром 0,5 мм, с индексом «с», «с1» и «с2» — для ночесветки размером 0,7 мм. Эксперименты, результаты которых представлены в центральной части рис. 149 (а1, в1 и с1), выполнены при температуре 15 °С, в левой части — при 5 °С, в правой — при 25 °С.

Как следует из рис. 149, облучение ночесветки любого размера в применённых дозах γ -облучения вызывает уменьшение её выживаемости, причём с увеличением дозы эта зависимость увеличивается. Вместе с тем облучение хуже переносят мелкие и крупные клетки, а наиболее радиорезистентными оказываются клетки диаметром 0,5 мм. В литературном материале до сих пор нет полной ясности в вопросе радиочувствительности отдельных стадий клеточного цикла. Так, несмотря на разделяемый большинством специалистов вывод о наибольшей радиочувствительности клетки в S-стадии, некоторые исследователи зарегистрировали подобные эффекты при облучении клеток в G₁-стадии (Манцыгин и др., 1981; Рогатых, 1970). Кроме того, есть данные о том, что резистентность клеток при облучении возрастает до середины S-стадии, а затем снижается (Ohara, Terasima, 1969). По нашим данным, наиболее чувствительными к радиационному поражению оказываются ранние и поздние стадии развития клетки.

Последнее легко объяснимо. Защитные и репарационные системы клетки, индуцируемые повреждениями или прямой реакцией на стресс и энергетический метаболизм, активируются для ограничения повреждений. По мере развития организма накопленные повреждения вызывают снижение уровня активности, дезорганизацию сети защитных систем и приводят к уменьшению интенсивности энергетического метаболизма (его стрессиндуцибельности), что является необходимым условием эффективного ответа клеток на стресс (Кордюм и др., 2004).

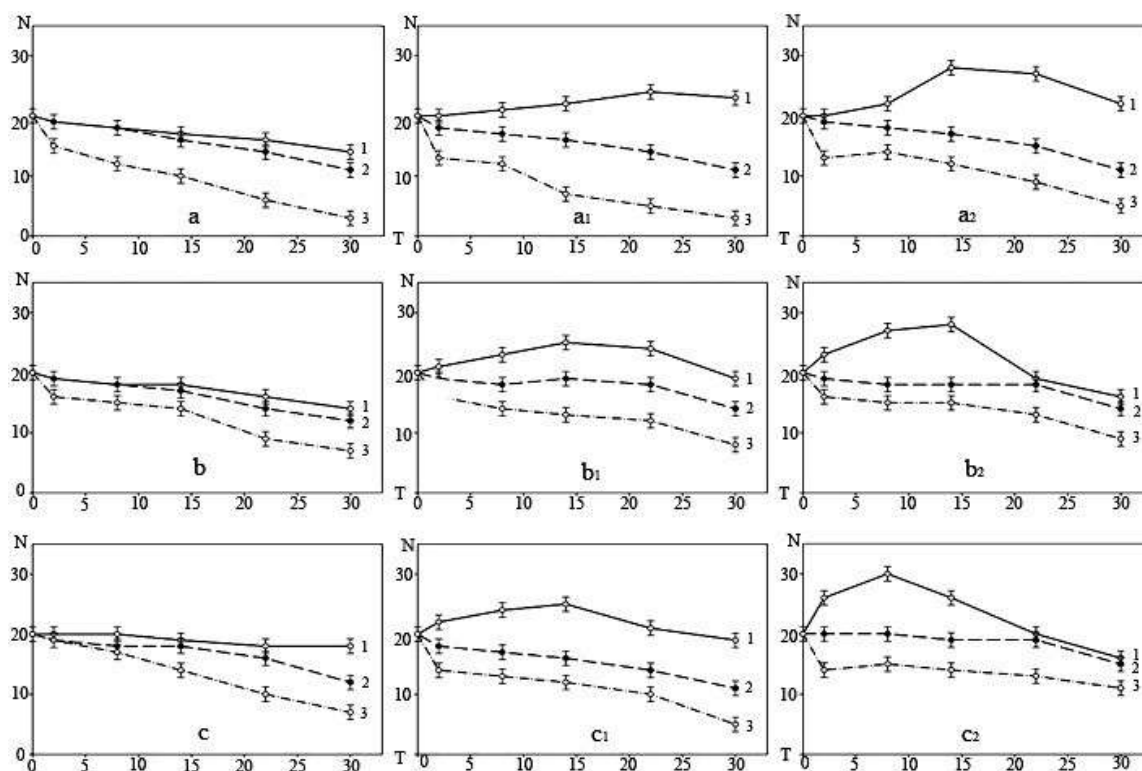


Рис. 149 Комбинированное влияние температуры и γ -облучения в дозах 0 Гр (кривые 1), 125 Гр (кривые 2) и 250 Гр (кривые 3) на выживаемость ночесветки с различным диаметром клетки (объяснение в тексте)

Важно отметить, что экстремальное уменьшение температуры в опыте, равно как и значительное увеличение ее сверх оптимальной для ночесветки приводит к возрастанию резистентности к облучению всех размерных групп ночесветки. Объяснение этому необходимо искать в процессах клеточной авторегуляции. Действительно, как показано В. Я. Александровым (1965), повреждение клетки оказывается менее выраженным, если повреждающий агент действует на фоне слабой концентрации другого агента, способного стимулировать в клетке развитие защитной реакции. В частности, состояние повышенной устойчивости клеток к воздействию повреждающих агентов может быть вызвано их холодной или тепловой закалкой. На наш взгляд, именно это обстоятельство — длительное содержание облучённых организмов при пониженных и повышенных для них температурах — способствует повышению их резистентности. Это согласуется с данными В. Г. Цыцугиной (1988), показавшей на примере некоторых видов черноморских ракообразных, что экстремальные факторы среды (в том числе температурные) модифицируют их радиорезистентность.

ГЛАВА 16

АДАПТАЦИЯ К ПОЛЛЮТАНТАМ

16.1 Особенности адаптации *Noctiluca scintillans* к воздействию гамма-облучения

В связи с резко возросшей техногенной радиоактивностью океанских вод (Громов и др., 1985), перспективами её дальнейшего увеличения с развитием атомной энергетики (Понырин, Сидоренко, 1986) и возможными катастрофическими последствиями для морских экосистем (Виленчик, 1985; Чернобыль. Зона відчуження, 2001; Шлыгин и др., 1985), особое значение приобретает прогноз последствий радиоактивного загрязнения шельфовых зон Мирового океана, важность которых для дальнейшего развития человечества трудно переоценить (Катков, 1985).

Современные методы биомониторинга, позволяющие прогнозировать возможную реакцию экосистем на изменение параметров среды обитания по интенсивности и качеству реакции их отдельных представителей, находят всё большее распространение (Карнаухов и др., 1982; Пшеницына, 1986). Вместе с тем биологический анализ, составляющий основу биомониторинга, остаётся пока недостаточно адекватным современным проблемам охраны окружающей среды и нуждается в поиске новых методов оценки воздействия различных факторов антропогенного характера (Карнаухов и др., 1982).

Одним из таких методов является изучение влияния физических и химических полей техногенного происхождения на состояние внутриклеточных систем энергоснабжения. Это объясняется тем, что развитие процесса адаптации, его характер и адекватность силе воздействующего на организм экстремального фактора определяются, прежде всего, энергетическими потребностями организма (Конькова и др., 1987; Шмидт-Ниельсен, 1982). Можно предполагать, что состояние систем энергообеспечения клетки будет служить индикатором определённых стадий «отслеживания» организмом радиационного загрязнения окружающей среды.

Из всего многообразия пострадиационных реакций клетки наибольший интерес, очевидно, представляют те, которые проявляются в течение минут — десятков минут после облучения и определяются объективными (инструментальными) методами регистрации наблюдаемых эффектов. В нашей работе в качестве источника такой информации рассматривали характеристики светоизлучения ночесветки *Noctiluca scintillans* (Токарев, 1984, 1990). Учитывая связь биоэнергетики светящихся организмов с их биолюминесценцией (Журавлев, 1965; Чумакова, 1969), а также приуроченность массового развития ночесветки к шельфовым зонам Мирового океана (Битюков, 1969; Токарев, Битюков, 1975), подобные исследования представляются актуальными.

По нашим данным (Токарев 1976, 1979), воздействие γ -облучения в дозах от 1,7 до 54 Гр на ночесветку приводило к стимуляции её свечения. Вместе с тем пострадиационная стимуляция биолюминесценции ночесветки не носила постоянного характера и заканчивалась через промежуток времени, определяемый величиной дозы облучения. Была найдена «критическая» для этого организма доза γ -облучения, равная 500 Гр, после облучения которой его биолюминесценция не восстанавливалась до нормального уровня

(Токарев и др., 1982). Установлено, что результат воздействия γ -облучения на биолюминесценцию ночесветки зависит от её физиологического состояния (Токарев, 1984), является сложной функцией времени (Токарев, 1984, 1987, 1990) и т. д.

Несмотря на различие применяемых методик и существенный разброс результатов, полученных на разных биологических объектах различными авторами, приведённый литературный материал позволяет считать закономерным вывод о том, что интенсивность биолюминесценции может служить критерием состояния и степени поражения отдельных структур и функций клетки при действии ионизирующих излучений (Журавлев, 1965). В связи с этим одной из основных задач наших исследований являлось изучение характеристик биолюминесценции как функции степени повреждения ночесветки при воздействии на неё γ -излучения. Представлялось важным, изучив кривые «доза-эффект» воздействия γ -облучения на характеристики биолюминесценции, во-первых, исследовать возможность применения параметров светоизлучения как нового теста радиорезистентности планктонных биолюминесцентных организмов в сравнении с общепринятыми радиобиологическими критериями и, во-вторых, оценить вероятность использования *Noctiluca scintillans* в качестве тест-организма радиобиомониторинга шельфовых зон Мирового океана.

Основной упор в экспериментах по изучению воздействия ионизирующего излучения на характеристики биолюминесценции ночесветки сделан на анализ её светоизлучательных возможностей при электрической стимуляции. В серии экспериментов использовали индивидуальное высвечивание ночесветки, облучённой в дозе 0,1; 1,0; 10,0; 100,0; 500,0 и 1000,0 Гр. При этом дозы от 0,1 до 10,0 Гр сообщались с мощностью 0,04 Гр·с⁻¹, дозы 100,0 и 1000,0 Гр — с мощностью 0,67 Гр·с⁻¹, доза 500,0 Гр — с обеими мощностями. Все эксперименты проведены в один сезон (весна) на организмах размером 0,5 мм.

Статистической обработке подвергали следующие параметры светоизлучения ночесветки: амплитуду вспышки (А), длительность импульса свечения на уровне 0,5 амплитуды ($I_{0,5}$) и отношение светового потока биолюминесцентной вспышки, прошедшего через интерференционный светофильтр с длиной волны 487 нм, к интегральному светоизлучению организма (Θ). Известно, что спектр биолюминесценции ночесветки сплошной, находится в видимой области спектра, с максимумом в области 480 нм (Nicol, 1958). Изучение параметра Θ способствовало выявлению смещения максимума спектра свечения ночесветки при действии гамма-излучения в случае изменения химизма протекающих при светоизлучении реакций. Кроме того, изучение изменения этого параметра во времени, в сравнении с другими биофизическими и физиологическими характеристиками, важно для суждения о степени чувствительности к поражению ионизирующими излучениями важнейших структур клетки — биомембран и компонентов химической реакции свечения ночесветки.

Сравнение характеристик биолюминесценции облучённых и контрольных организмов проводилось сразу после облучения и через 2, 4, 24 и 48 ч после радиационного воздействия. В табл. 70 и 71 приведены результаты экспериментов по влиянию малых, средних и больших доз γ -облучения на амплитудные, временные и спектральные характеристики светоизлучения ночесветки.

Табл. 70 Влияние малых доз γ -облучения на амплитудные, временные и спектральные характеристики биолюминесценции ночесветки (объяснение в тексте)

Доза (Гр)	Время (ч)	Отношение средних (%)			Отношение дисперсий			Значимость различий		
		A	$l_{0.5}$	Θ	A	$l_{0.5}$	Θ	A	$l_{0.5}$	Θ
0,1	0	121,0	77,3	105,8	2,4	1,0	1,2	+	+	-
	2	101,5	83,0	95,6	2,2	1,1	1,1	+	-	-
	4	78,0	120,6	71,6	1,8	1,6	1,4	+	+	-
	24	97,6	80,3	135,7	1,2	1,0	1,9	-	-	+
	48	117,4	118,4	93,3	1,1	1,1	1,2	-	-	-
1,0	0	108,6	78,9	88,6	1,2	1,3	1,1	-	+	-
	2	97,8	106,6	95,5	1,1	1,0	1,7	-	-	+
	4	89,6	131,5	96,4	1,8	1,2	1,7	+	+	+
	24	101,8	103,1	114,9	1,9	1,1	1,7	+	-	+
	48	104,6	103,6	83,5	1,1	1,2	1,4	-	-	-
10,0	0	106,5	82,6	71,6	1,8	1,8	1,4	+	+	+
	2	116,8	93,8	103,4	1,6	1,3	2,0	+	-	+
	4	88,3	129,1	73,5	1,8	1,4	1,4	+	+	+
	24	98,0	171,4	103,4	3,4	1,2	1,0	+	+	-
	48	96,6	103,7	82,9	1,9	1,3	1,3	+	-	-

Примечание: «-» — отсутствие различия выборок облучённой и контрольной популяций;
«+» — различие считается достоверным при уровне значимости 0,05

Табл. 71 Влияние средних и больших доз γ -облучения на амплитудные, временные и спектральные характеристики светоизлучения ночесветки (объяснение в тексте)

Доза (Гр)	Время (ч)	Отношение средних (%)			Отношение дисперсий			Значимость различий		
		A	$l_{0.5}$	Θ	A	$l_{0.5}$	Θ	A	$l_{0.5}$	Θ
100,0	0	82,2	95,5	81,7	1,2	1,8	1,4	-	+	-
	2	105,1	140,6	127,6	1,7	1,0	1,5	+	+	+
	4	86,5	120,5	105,4	1,7	1,2	3,1	+	-	+
	24	83,7	96,6	107,2	1,4	1,2	1,7	-	-	+
	48	72,4	136,3	114,3	2,3	1,3	1,0	+	+	-
500,0	0	81,2	129,7	95,5	1,5	1,1	1,2	+	+	-
	2	91,8	78,7	89,0	1,4	3,1	1,1	-	+	-
	4	77,7	104,1	109,3	2,5	1,1	1,9	+	-	+
	24	66,4	92,6	109,4	3,0	1,7	2,0	+	+	+
	48	70,3	109,0	118,8	2,8	2,3	2,3	+	+	+
500,0*	0	84,7	117,8	99,3	1,1	2,1	1,3	-	+	-
	2	76,2	139,5	86,3	1,4	1,1	1,4	+	+	+
	4	79,9	111,6	120,1	1,7	1,8	1,7	+	+	+
	24	80,5	98,3	104,4	1,8	1,2	1,7	+	-	+
	48	67,2	124,3	122,1	1,8	1,5	1,2	+	-	-
1000,0	0	46,9	104,7	115,0	3,9	1,4	4,1	+	-	+
	2	66,8	110,3	101,2	1,8	1,1	1,4	+	-	-
	4	68,0	118,5	111,6	1,8	1,8	1,1	+	+	-
	24	54,4	58,3	118,1	2,3	1,4	2,3	+	+	+
	48	40,3	42,6	141,6	5,1	1,3	3,3	+	+	+

Примечание: * — облучение мощностью 0,04 Гр·с⁻¹

Выяснилось, что в течение первого часа после воздействия радиации наиболее значительно с ростом дозы облучения меняется амплитуда вспышки, а наименее — параметр Θ . Так, отношение амплитуды свечения облучённой популяции ночесветки к амплитуде контроля изменяется непосредственно после облучения от 121,0 % при дозе 0,1 Гр до 46,9 % при дозе 1000,0 Гр. В то же время соотношение Θ при этих дозах изменяется от 105,8 до 115,0 % (табл. 70 и 71). Промежуточное положение между этими параметрами занимает длительность биолюминесцентных вспышек, которая меняется от 77,3 % при дозе 0,1 Гр до 104,7 % при дозе 1000,0 Гр на протяжении первого часа после облучения.

Наличие заметных изменений биофизических характеристик светоизлучения ночесветки уже на первом часу после облучения свидетельствует о коротком латентном периоде отклика её биолюминесцентной системы на радиационное поражение.

Анализ зависимостей «доза-эффект» влияния γ -облучения на амплитудные, временные и спектральные характеристики биолюминесценции ночесветки показал, что это влияние носит сложный и неоднозначный характер (табл. 70 и 71). Так, непосредственно после облучения отмечается стимуляция амплитуды светоизлучения ночесветки при дозах от 0,1 до 10,0 Гр включительно (табл. 70) и уменьшение этого параметра биолюминесценции у организмов, облучённых средними и большими дозами (табл. 71). Уравнение линейной регрессии зависимости амплитуды биолюминесценции от величины дозы γ -облучения имеет вид:

$$Y = 106,89 - 0,06X.$$

Коэффициент корреляции между этими параметрами (r) оказался отрицательным и равным:

$$r = -0,92 \pm 0,07$$

при

$$m_r = 0,05.$$

В отличие от амплитуды биолюминесцентных вспышек ночесветки, длительность свечения облучённых организмов сразу после радиационного воздействия возрастает с увеличением дозы облучения практически линейно. Уравнение регрессии этой зависимости имеет вид:

$$Y = 85,92 + 0,03X.$$

Коэффициент корреляции между этими параметрами оказался положительным и по абсолютному значению существенно ниже:

$$r = 0,67 \pm 0,24$$

при

$$m_r = 0,20.$$

Как следует из приведённых в табл. 70 и 71 результатов, изменение во времени характеристик биолюминесценции ночесветки после γ -облучения носит осциллирующий характер. При этом и периоды изменения этих параметров, и их фаза зависят от величины дозы облучения. Это, вероятно, является следствием взаимодействия двух процессов: присущих фермент-субстратным комплексам собственных колебаний (Дечев, Матвеев, 1969; Романовский и др., 1979) и фазового характера изменения ряда биохимических показателей клетки, в том числе хемилюминесценции (Снегирева, 1981), в процессе развития лучевого поражения. Действительно, при прочих равных условиях период колебаний фермент-субстратного комплекса может

составлять от нескольких секунд до нескольких суток (Rapp, 1979), что определяется соотношением скоростей активной и неактивной фаз фермента (Татузов, Тихомирова, 1960). В свою очередь, активность и ферментов (Burns et al., 1965), и субстратов (Bruckner, Burtinicks, 1964) изменяется при действии радиации. Наложение на эти процессы изменения проницаемости клеточных мембран (Кузин, 1977) и возникновения в них чрезвычайно высокого потенциала при воздействии больших доз радиации (Фоменко, Акоев, 1984) объясняет, на наш взгляд, сложный характер изменений параметров биолюминесценции ночесветки во времени и после γ -облучения.

Именно этим, в частности, можно объяснить то, что отмеченная стимуляция интенсивности светоизлучения облучённых организмов не носит постоянного характера и заканчивается спадом, время наступления которого определяется величиной поглощённой дозы γ -облучения. Так, вторично высокий уровень корреляции между амплитудой биолюминесценции и величиной дозы обнаруживается только через 48 ч после радиационного воздействия. Уравнение линейной регрессии этой зависимости имеет вид:

$$Y = 96,4 - 0,05X,$$

при $r = -0,88 \pm 0,07$ и $m_r = 0,07$.

Для длительности биолюминесценции уравнение регрессии через 48 ч после облучения имеет вид:

$$Y = 119,4 - 0,06X.$$

При этом коэффициент корреляции между дозой облучения и длительностью светоизлучения ночесветки в сравнении с таковым, зарегистрированным сразу после облучения, меняет знак и становится существенно выше по абсолютной величине:

$$r = -0,82 \pm 0,12$$

при $m_r = 0,04$.

Что касается спектрального соотношения Θ , то его изменение от дозы во времени не носит чётко выраженной закономерности. Это свидетельствует об относительной устойчивости компонентов биохимической реакции свечения к ионизирующим излучениям в применяемом диапазоне доз. Однако, как следует из представленного материала, через 4 ч после облучения и вторично через 48 ч после радиационного воздействия по значению Θ можно судить о величине полученной организмом дозы. Так, в диапазоне малых доз (табл. 70) величина спектрального соотношения составляет менее 100 %, в диапазоне средних и больших доз — более 100 % (табл. 71).

Зависимости «доза-эффект» воздействия γ -облучения на рассматриваемые характеристики биолюминесценции ночесветки через 4 ч после облучения представляются нам особенно интересными. Действительно, к 4 ч после облучения достигается наибольшее разделение по амплитудам и длительностям вспышек облучённых и контрольных организмов при действии малых доз, стимулирующих ее биолюминесценцию (табл. 70). Кроме того, вне зависимости от полученной дозы отношение амплитуды облучённых и контрольных организмов составляет $(80,7 \pm 7,1) \%$. Длительность светоизлучения облучённых организмов к этому времени значительно превышает длительность биолюминесценции контроля и составляет довольно близкую величину для всего диапазона доз: $(122,3 \pm 18,6) \%$ (табл. 70 и 71). Эти результаты говорят в пользу гипотезы об отсутствии «порога» при поражении ионизирующим излучением неких компонентов биолюминесцентной системы ночесветки, одинаково важных для интенсивности и длительности её светоизлучения.

Амплитуда высвечивания ноктилюки при прочих равных условиях зависит от количества задействованных потенциалом действия сцинтиллонов и объёма вступивших в реакцию светоизлучения химических компонентов. В то же время длительность биолюминесцентной вспышки определяется как количеством этих органелл, так и скоростью протекания в них химической реакции свечения. Поскольку изменение амплитуды и длительности светоизлучения облучённых организмов проходит в противофазе, естественен вывод о малой значимости для обнаруженного явления числа сцинтиллонов. Следовательно, причиной описанных эффектов может явиться изменение объёма химических компонентов биолюминесцентной реакции и скорости её протекания. В пользу подобного предположения говорят и литературные данные. Так, облучение светящихся бактерий *Photobacterium fischeri* приводило к более низкой скорости их люминесцентной реакции по сравнению с контролем (Burns, Whipple, 1964).

Подтверждением изменения химического состояния компонентов биолюминесцентной реакции ночесветки при действии ионизирующей радиации служит также изменение параметра Θ . Поскольку его изменение можно объяснить только изменением химизма биохимиллюминесцентной реакции светоизлучения облучённых клеток, мнение многих авторов о беспороговости лучевого воздействия на живые системы находит подтверждение (Керкис, 1977; Ли, 1963). Действительно, согласно этой гипотезе, облучение биологических объектов в любой дозе предполагает химические изменения в них, ибо каждая молекула, один из атомов которой оказывается ионизированным, неизбежно испытывает химические превращения. Изменения во времени параметра Θ показывают, вероятно, именно такие превращения компонентов фермент-субстратного комплекса биохимической реакции светоизлучения ночесветки при её облучении γ -излучением в любой испытанной нами дозе.

С увеличением дозы гамма-облучения наблюдался рост числа невысветившихся организмов. Уравнение линейной регрессии этой зависимости имеет вид:

$$Y = -208,6 + 1,98X.$$

Коэффициент корреляции между этими параметрами оказался положительным и имел величину

$$r = 0,78 \pm 0,21$$

при $m_r = 0,13$.

Ещё одним подтверждением зарегистрированного влияния γ -облучения на биолюминесценцию ночесветки является анализ среднего за всё время наблюдения процентного соотношения амплитуды импульсов светоизлучения облучённых и контрольных организмов внутри каждой дозы. Оказалось, что эта величина с ростом дозы уменьшается по закону линейной регрессии вида:

$$Y = 99,4 - 0,05X.$$

Величина коэффициента корреляции между этими параметрами показала наиболее высокую из всех анализировавшихся ранее степень связи: $r = -0,97 \pm 0,02$ при $m_r = 0,01$.

Для изучения влияния мощности γ -излучения на характеристики свечения облучённых организмов были выбраны наибольшие из применявшихся мощностей сообщения доз, равные 0,04 и 0,67 Гр·с⁻¹ при дозе γ -облучения в 500 Гр. При этом выяснилось, что явно выраженного эффекта мощности доз γ -облучения, даже при критической для ночесветки дозе, не наблюдается.

Действительно, сравнение средних значений длительности биолюминесцентных вспышек показало, что воздействие меньшей мощности γ -излучения приводило лишь к несколько большей продолжительности свечения ночесветки (табл. 71). Вместе с тем амплитуда биолюминесцентных импульсов и их спектральное соотношение практически не отличаются.

Приведённые результаты свидетельствуют о значительной устойчивости биолюминесцентной системы ночесветки к изменению мощности сообщения дозы γ -облучения и подтверждают данные, опубликованные нами ранее (Токарев и др., 1982). Иными словами, в использованном диапазоне мощностей γ -излучения для молекул люциферин-люциферазного комплекса, в отличие от других клеточных структур, энергия ионизации менее важна, чем сам факт радиационного поражения. Это согласуется с положением о том, что различия в радиационно-химических реакциях возможны лишь при мощностях доз, превышающих $104 \text{ Гр} \cdot \text{с}^{-1}$ (Бак, Александер, 1963).

Возникает, однако, вопрос об экспрессивности (выразительности) характеристик биолюминесценции ночесветки в качестве показателя её радиорезистентности. Известно, что под биологическим действием ионизирующего излучения понимается совокупность морфологических и функциональных изменений в живом организме, возникающих под воздействием радиации (Козлов, 1987). Известно также, что в популяциях одноклеточных организмов, равно как и в любых других популяциях, поддержание функциональных характеристик происходит за счёт структурных перестроек и, прежде всего, за счёт изменения численности организмов (Федоров, 1974). Именно поэтому изменение численности (выживаемость) популяций является основным показателем их функционального состояния при воздействии различных токсикантов (Левина и др., 1987).

Нельзя не признать, однако, что подобное изучение функционального состояния биологических объектов при воздействии на них различных физических и химических полей обладает рядом недостатков. К числу наиболее значительных из них относятся, прежде всего, недостаточная точность измерений и необходимость длительной экспозиции. Между тем авария на Чернобыльской АЭС (Информация об аварии на Чернобыльской АЭС и её последствиях, подготовленная для МАГАТЭ, 1986) показала необходимость разработки экспресс-методов как определения экологических последствий воздействия ионизирующих излучений на окружающую среду, так и выявления их воздействия на отдельных представителей флоры и фауны.

К сожалению, несмотря на принимаемые меры, полностью исключить поступление радионуклидов от АЭС в окружающую среду не представляется возможным (Егоров, 1987). Если при этом учесть, что роль ядерной энергии в экономическом развитии разных стран, в том числе Украины, в обозримом будущем будет возрастать, можно понять обеспокоенность учёных по поводу связанных с этим экологических и гигиенических проблем (Иванов и др., 2006; Поликарпов, Егоров, 1986).

Учитывая вышеизложенное, нами в качестве экспресс-метода оценки влияния ионизирующих излучений на биологические системы предлагается изучение пострадиационных изменений характеристик их биолюминесценции (Токарев, 1984). В пользу подобного предложения говорит, во-первых, тот факт, что параметры биолюминесценции являются достаточно точным показателем физиологического состояния планктонных биолюминесцентных

(Битюков, 1966). Во-вторых, в механизмах воздействия γ -облучения на процесс светоизлучения и на выживаемость обнаруживается много общего. Действительно, по данным некоторых авторов (Njus, Swift, 1979), биолюминесцентная вспышка ночесветки запускается ионами Ca^{2+} , диффундирующими через мембрану в микроисточники по периферии клетки. С другой стороны, ионизирующие излучения влияют на пролиферацию клеток за счёт повышения проницаемости мембран для ионов Ca^{2+} (Гренадер, 1984). Поэтому, сопоставив изменения выживаемости и отдельных параметров биолюминесценции ночесветки в различное время после воздействия на неё различных доз γ -облучения, можно, вероятно, выяснить возможность применения характеристик светоизлучения *N. scintillans* для оценки её радиорезистентности.

Кроме того, повышение точности и оперативности анализа радиорезистентности биолюминесцентных по характеристикам их светоизлучения предполагает более высокая чувствительность ферментов и гликокаликса — важных компонентов биолюминесцентной системы одноклеточных — к ионизирующим излучениям в сравнении с другими структурами клетки (Сунгуров, 1988; Шубин и др., 1985; Эмануэль, 1984).

Наибольшая связь поглощённой дозы γ -излучения с пострадиационными характеристиками биолюминесценции ночесветки зарегистрирована в двух случаях: сразу после облучения и через 48 ч. В связи с этим сопоставление измеряемых параметров светоизлучения облучённых организмов с данными выживаемости облучённой популяции также проводили сразу после облучения и через 48 ч после него — первой точки временного интервала изучения радиорезистентности ночесветки в большинстве опытов.

Как следует из результатов такого сопоставления, наибольший коэффициент корреляции обнаружен между амплитудой светоизлучения ночесветки и её выживаемостью через 48 ч после облучения (табл. 72). Вместе с тем уже на протяжении первого часа после облучения коэффициент корреляции между этими параметрами также достаточно высок. В этот отрезок времени существенна и отрицательная связь между длительностью светоизлучения облучённой ночесветки и её выживаемостью.

Табл. 72 Коэффициенты корреляции (r) и коэффициенты уравнения регрессии (a и b) зависимости между характеристиками биолюминесценции ночесветки и её выживаемостью в разное время после воздействия γ -облучения

Время (ч)	Амплитуда — выживаемость			Длительность — выживаемость			Спектральное соотношение — выживаемость		
	r	a	b	r	a	b	r	a	b
0	0,92	-60,83	1,50	-0,81	240,87	-1,75	-0,50	203,61	-1,38
48	0,94	-49,09	1,48	0,65	-15,39	0,89	-0,42	257,89	-1,73

Таким образом, характеристики светоизлучения, действительно, могут использоваться для диагностики развития лучевого поражения планктонных биолюминесцентных. Причём, на основании приведённых данных, ночесветку следует отнести к организмам, обладающим высокой чувствительностью к воздействию ионизирующей радиации. Ранее, однако, нами был сделан вывод о достаточно высокой устойчивости этого организма к воздействию гамма-облучения.

Возникает вопрос: возможно ли сочетание высокой чувствительности и высокой устойчивости к воздействию гамма-облучения у одного и того же вида? Известных авторам литературных источников, где приводились бы подобные материалы, нет. Вместе с тем подобное сочетание высокой чувствительности и высокой устойчивости характерно для популяций планктонных водорослей при воздействии на них различных токсикантов (Левина и др., 1987). При этом чем выше интервал порогов чувствительности и устойчивости вида к воздействию физических и химических полей, тем выше способность популяции повышать свою устойчивость к воздействию токсикантов. Вероятно, наши данные являются одним из проявлений описанной этими авторами общебиологической закономерности и могут быть применены для целей биомониторинга и прогнозирования устойчивости популяции ночесветки к воздействию различных доз γ -облучения.

16.2 Влияние антропогенного загрязнения на биолюминесценцию одноклеточного планктона

Исследования биолюминесценции гидробионтов в лабораторных условиях в большинстве случаев направлены на определение индивидуальных особенностей светоизлучения того или иного организма, выяснение специфичности механизмов генерации света, биохимических путей, через реализацию которых достигается эмиссия квантов света. Выявлена зависимость параметров светоизлучения (временных, энергетических) от физиологического состояния организмов (Njus, Swift, 1979). Влияние на кинетику и уровень интенсивности биолюминесценции может оказывать не только отклонение температуры от оптимальной (Битюков, 1971), но и изменение уровня освещённости (Битюков, 1968; Гительзон и др., 1969; Hastings, Sweeney, 1958), солёности (Тюлькова, Филимонов, 1982) и др. При этом естественные (суточные, сезонные) колебания перечисленных факторов, как правило, не являются для организмов экстремальными и составляют экологический диапазон вида.

Качественно новым фактором являются токсические соединения как продукт техногенной деятельности человека. Большинство загрязняющих веществ попадает в морскую воду, создавая ситуации локального, регионального либо глобального загрязнения, вследствие чего нарушается естественный ход биологических процессов. При этом необходимо учитывать, что появление токсических соединений связано не только с терригенным стоком или катастрофами на морских судах, но и с миграцией через воздушное пространство (Израэль, Цыбань, 1989).

В 1983–2005 гг. экспериментальные исследования, направленные на изучение люминесцентной активности фитопланктонных организмов как критерия их функционального состояния и адаптационных возможностей, проводились на традиционном для Чёрного моря модельном одноклеточном объекте — *Noctiluca scintillans* Mac. Это связано, прежде всего, с тем, что у данного организма отсутствует фотосинтетическая система, наличие которой создаёт ряд методических трудностей и способствует возникновению артефактов, поскольку трудно однозначно интерпретировать результаты оценки биохемилюминесцентной активности на фоне работы биохимической системы фотосинтеза.

Все представленные данные получены путём сопоставления новых материалов и результатов экспериментов, проведённых в предыдущий период.

Действие углеводородов. Интерес к выявлению влияния на биолюминесценцию организмов нефтяного загрязнения вполне закономерен. Последние десятилетия характеризуются ростом исследований океана, его продуктивности, структуры распределения живого вещества с помощью новых экспрессивных методов, одним из которых является батифотометрическое зондирование толщи вод. Однако увеличение уровня загрязнения Мирового океана вносит определённую погрешность в получаемые результаты. Показано, что корреляционная связь между величиной биолюминесцентного потенциала и количеством перидиниевых водорослей, чётко выраженная в чистых районах, нарушается в загрязнённых акваториях (Нарусевич и др., 1984; Нарусевич, Токарев, 1989).

В общей проблеме загрязнения морей одно из ведущих мест по ущербу принадлежит углеводородам, в первую очередь нефти и нефтепродуктам (Миронов, 1972, 1980). При этом отмечается глобальный характер их распространения и значительная степень опасности для морских организмов, т. е. идентификация нефтяного загрязнения, выявление его последствий составляют существенную сторону мониторинга окружающей среды.

К основным задачам новой серии экспериментов относили: (1) изучение диапазона концентраций нефти, оказывающих эффективное действие на параметры биолюминесценции организмов; (2) исследование действия токсиканта на светоизлучательный процесс организмов различных систематических уровней; (3) выявление характера реакции системы светоизлучения на действие различных фракций нефти.

В ряде океанических экспериментов в качестве тест-объектов, кроме *Noctiluca scintillans*, использовали водоросль *Pyrocystis pseudonocutiluca*.

Для получения световой эмиссии от исследуемых организмов в данном случае применяли химическое и электрическое раздражения. Планктон собирали тотальными ловами в слое 0–100 м. Токсикантом служила сырая нефть с нефтебазы «Шесхарис» (Новороссийск, Россия). В первой серии опытов использовали обычную сырую нефть, во второй — нефть, лишённую лёгких фракций, в третьей — эту же нефть с добавлением соляра. Для получения равномерной концентрации нефть перед началом эксперимента эмульгировали, поскольку при этом, как отмечается в литературе, поражающий эффект становится наиболее высоким (Миронов, 1972).

Первая серия опытов предусматривала выявление характера изменений биолюминесцентного сигнала в зависимости от концентрации эмульгированной в морской воде сырой нефти. Задаваемыми концентрациями нефти в опытах были 30, 60 и 120 мг·л⁻¹ (концентрации относительные, поскольку интенсивность испарения лёгких фракций и адсорбция тяжёлых на стекле сосудов трудно поддаются подсчёту). Каждая временная точка является средним из 10 измерений той или иной характеристики светоизлучения, соответственно на десяти отдельно стимулированных особях ночесветки.

Как следует из рис. 150, длительность импульса ночесветки в экспериментальных сосудах заметно отличается от контрольного и в большинстве случаев превышает таковую у организмов в чистой воде.

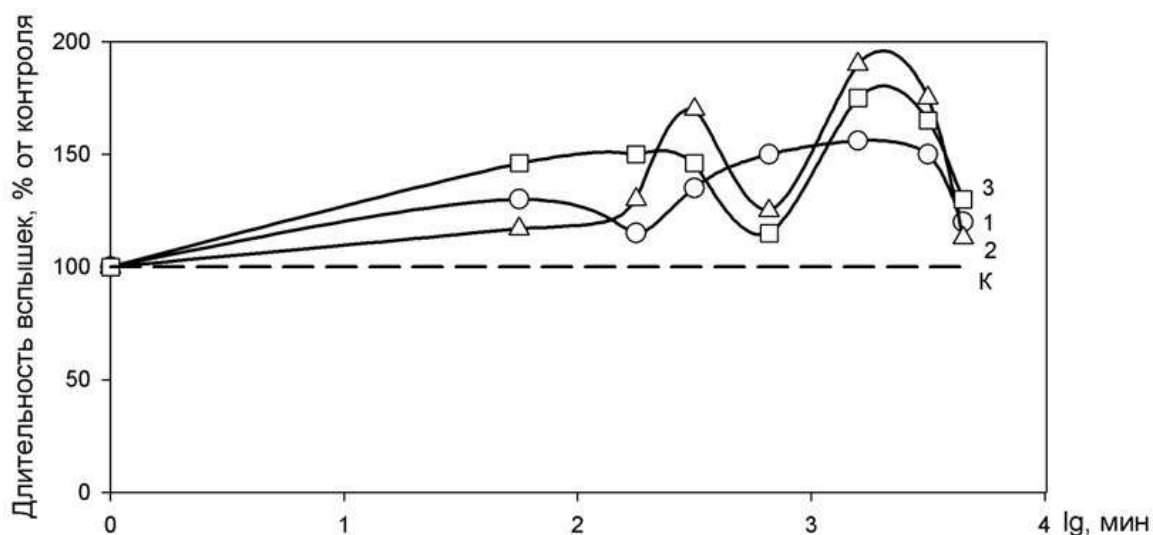


Рис. 150 Влияние различных концентраций сырой нефти на продолжительность световых сигналов *Noctiluca miliaris*: 1 — 30 мг·л⁻¹; 2 — 60 мг·л⁻¹; 3 — 120 мг·л⁻¹; К — контроль

Обращают на себя внимание флуктуации временных характеристик биолуминесценции ночесветки во всех опытных сосудах, причём при больших концентрациях нефти они более выражены. Максимальное различие во времени свечения между контролем и опытом наблюдается через 24 ч. Спустя 72 ч средние величины времени свечения ночесветки в опытных и контрольных сосудах сближаются, и различие перестаёт быть достоверным.

Анализ зависимости амплитуды световых вспышек от концентрации нефтепродуктов и времени экспозиции показал более существенные различия при сохранении отмеченных выше тенденций. Так, через 1 ч выдерживания водорослей в сосудах с заданной концентрацией нефти амплитуда их светоизлучения отличалась от таковой у водорослей из контрольных сосудов в 2,5; 3,0 и 3,7 раза соответственно градиенту концентраций (рис. 151).

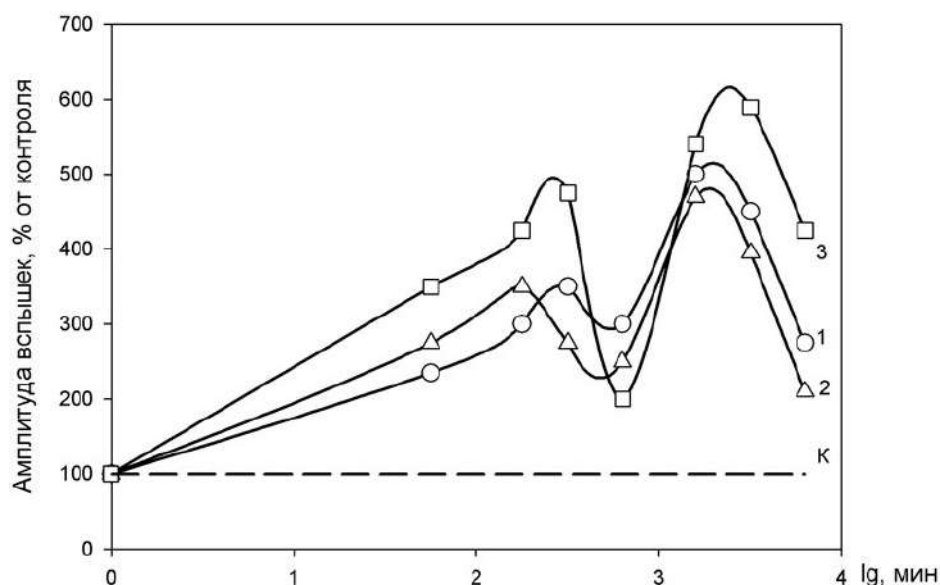


Рис. 151 Влияние различных концентраций сырой нефти на амплитуду световых сигналов *Noctiluca scintillans*: 1 — 30 мг·л⁻¹; 2 — 60 мг·л⁻¹; 3 — 120 мг·л⁻¹; К — контроль

Через 3 ч эти различия составили соответственно 3,2; 3,6 и 4,3 раза. Чем выше была концентрация нефти, тем резче происходила «стимуляция» потенциальной биолуминесцентной активности ночесветки. При дальнейшей

экспозиции амплитуда вспышек достоверно снижалась, причём более отчётливо — у организмов, содержащихся при более высоких концентрациях нефти. Через 24 ч амплитуда вспышек ночесветки во всех экспериментальных сосудах вновь увеличивалась, однако её средние значения для организмов из сосудов с разными концентрациями токсиканта сближались. Это позволяет сделать заключение о едином среднем уровне светоизлучения подопытных организмов через 1 сутки, хотя отличие его от контроля составило более 5 раз. Через 3 суток амплитуда биолюминесценции организмов в эксперименте вновь снижалась, но при этом оставалась выше, чем в контроле.

Динамику соотношения характеристик биолюминесценции у контрольных и подопытных организмов на протяжении всей экспозиции иллюстрирует рис. 152: угол наклона кривой стимулирующего эффекта существенно меняется в зависимости от времени регистрации параметра.

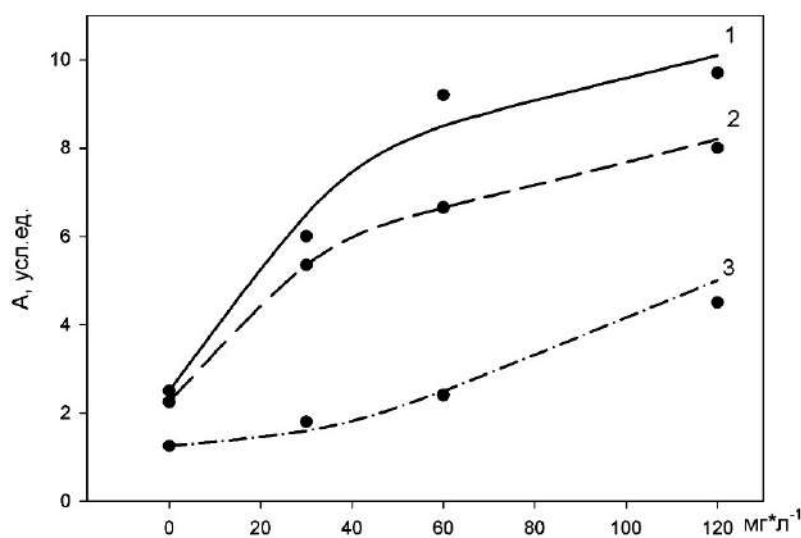


Рис. 152
Зависимость амплитуды биолюминесцентных сигналов *N. scintillans* от концентрации сырой нефти в среде: (кривые 1–3) — 1, 2 и 3-и сутки экспонирования соответственно

Таким образом, общей закономерностью воздействия указанных концентраций нефтяного загрязнения является стимулирование потенциальной биолюминесцентной активности черноморской ночесветки. Наряду с этим необходимо отметить проявление осциллирующего характера стимулирования.

В следующей серии экспериментов предусматривалось изучить изменения биолюминесценции ночесветки в зависимости от качественного состава нефти. Для сравнения с результатами предыдущих опытов, где использовалась обыкновенная сырая нефть, исследовали действие нефти, лишённой лёгких компонентов (рис. 153).

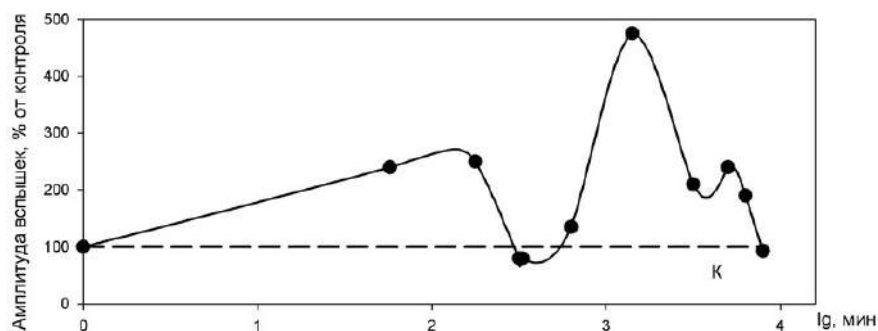


Рис. 153
Влияние тяжёлых фракций нефти на амплитуду световых сигналов *Noctiluca scintillans*. К — контроль

В хронических экспериментах длительностью до 144 ч при концентрации нефти (без лёгких фракций) $120 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$ проявилось её меньшее влияние на параметры светоизлучения ночесветки. При таком более длительном экспонировании организмов в растворе токсиканта заметно уменьшение длительности биолюминесцентных вспышек как в эксперименте, так и в контроле. Если после часовой экспозиции в чистой морской воде среднее время светоизлучения ночесветки составляло $(0,49 \pm 0,08) \text{ с}$, то через 7 суток — $(0,3 \pm 0,09) \text{ с}$, причём различие достоверно. Для организмов, содержащихся в присутствии токсикантов, эти различия были $(0,65 \pm 0,06)$ и $(0,32 \pm 0,11) \text{ с}$ соответственно.

Тренд изменения амплитуды световых сигналов ночесветки аналогичен таковому при использовании обыкновенной сырой нефти. Через 1 ч экспонирования различие, по сравнению с контролем, составило 2,5 раза, затем наблюдалось снижение среднего уровня интенсивности вспышек в эксперименте, а спустя 24 ч — вновь повышение. Следовательно, закономерности, выявленные в опытах с обыкновенной сырой нефтью, сохраняются и при воздействии на экспериментальные организмы нефти, лишённой лёгких компонентов, однако степень проявления стимулирования ниже. Так, на рис. 153 видно, что при указанном составе нефтепродуктов стимулирование более длительное и значения амплитуд световых сигналов идентичны таковым в контроле лишь к исходу 7 сут.

Несколько иные результаты получены при содержании *N. scintillans* в морской воде со смесью соляра и нефти, лишённой лёгких фракций. Длительность световых вспышек в данном случае достоверно не отличалась от длительности свечения в контроле. Амплитуда биолюминесцентных сигналов в обоих случаях повышалась в течение 3–6 ч, после чего снижалась, а затем увеличивалась. Как и в предыдущих опытах, стимулирование уровня испускаемой световой энергии в первые часы экспозиции находилось в функциональной зависимости от концентрации токсиканта в среде. Аналогичные тенденции свойственны динамике общей энергии светоизлучения, но выражены менее чётко, чем в предыдущих опытах.

Для выяснения степени и направления влияния факторов был поставлен двухфакторный эксперимент по двухуровневому ортогональному плану ПФЭ 2^2 : X_1 — тяжёлые фракции нефти; X_2 — соляр (лёгкие фракции). Экспозиция составила 6 ч. Уровни исследуемых факторов соответствовали 30 и $60 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$ нефтепродуктов в среде. Коэффициенты в уравнениях множественной регрессии определяли по методу Йетса (Лисенков, 1979).

В целом результаты эксперимента можно представить в виде линейной модели вида:

$$Y = B_0 + B_1X_1 + B_2X_2 + B_{1,2}X_1X_2,$$

где Y — исследуемый отклик системы;

B_0 — свободный член;

B_1 — коэффициент при кодированном значении фактора X_1 ;

B_2 — коэффициент при кодированном значении фактора X_2 ;

$B_{1,2}$ — коэффициент при кодированном значении произведения факторов X_1X_2 .

Длительность светоизлучения во всех случаях менялась мало, что обусловило незначительность получаемых коэффициентов (критерий Стьюдента). Влияние 6-часовой экспозиции *N. scintillans* в условиях действия указанных факторов на амплитуду её биолюминесценции можно представить в виде уравнения (с учётом лишь значимых коэффициентов):

$$Y = 65,7 + 17,2X_2.$$

Отсюда следует, что основное влияние на амплитуду вспышек оказывает соляр, т. е. более лёгкие фракции нефти, причём изменение его концентрации с 30 до 60 мг·л⁻¹ увеличивает среднюю величину данного параметра в 1,5 раза. Воспроизводимость полученных данных подтверждается применением критерия Кохрена. Адекватность выражения эмпирическим значениям проверена по критерию Фишера (Лисенков, 1979).

Влияние исследуемых факторов на интенсивность биолюминесценции описывается следующим уравнением:

$$Y = 19,7 + 4,9X_2,$$

т. е. средняя интенсивность светоизлучения при увеличении содержания лёгких фракций нефти в воде также возрастает.

При анализе изменения интегральной энергии светоизлучения как производной от времени и интенсивности свечения выяснилось, что соляр стимулирует также повышение общей энергии реакции биолюминесценции ночесветки, причём увеличение этого параметра более существенно (в 2 с лишним раза):

$$Y = 557,8 - 71,5X_1 + 183,5X_2 - 69,9X_1X_2.$$

Хотя коэффициенты при X_1 и X_1X_2 находятся на грани достоверности, можно считать, что тяжёлые фракции нефти даже в присутствии соляра (коэффициент при X_1X_2) снижают исследуемые энергетические характеристики биолюминесценции ночесветки.

Целью третьей серии экспериментов стало выявление характера влияния нефтепродуктов на биолюминесценцию одноклеточных фототрофов. Исследовали действие сырой нефти в концентрации 30 мг·л⁻¹ на перидиниевую водоросль — *Pyrrocystis pseudonociluca*, представителя более солёных вод (Средиземное море) и типичного автотрофа. На рис. 154 представлены лишь достоверно отличающиеся от контроля значения параметров свечения при химической стимуляции. Продолжительность биолюминесцентных вспышек пирокцистисов в первые часы пребывания в среде с нефтью несколько увеличивалась, но через 6 ч вновь достигала уровня контроля, затем снижалась и в пределах срока экспозиции (18 ч) держалась на уровне, более низком, чем в контроле.

Аналогичная закономерность прослеживалась и в характере изменения амплитуды световых сигналов, однако её уровень снижался в 2 раза по сравнению с контролем. Средняя интенсивность сигналов возрастала в первые часы экспозиции и через 4–5 ч уменьшалась, достигая 50%-го уровня контроля спустя 8 ч экспонирования. Такая же тенденция установлена и для интегральной энергии световой эмиссии (рис. 154).

Таким образом, нефть с относительно стандартным составом фракций при значительных величинах её содержания в среде вызывает у планктонных водорослей возрастание потенциальной способности к светоизлучению. При этом у ночесветки, наряду с возрастанием светоизлучательной способности в присутствии нефти, замечено, что количество делящихся особей даже при максимальных концентрациях токсиканта существенно выше, чем в контроле.

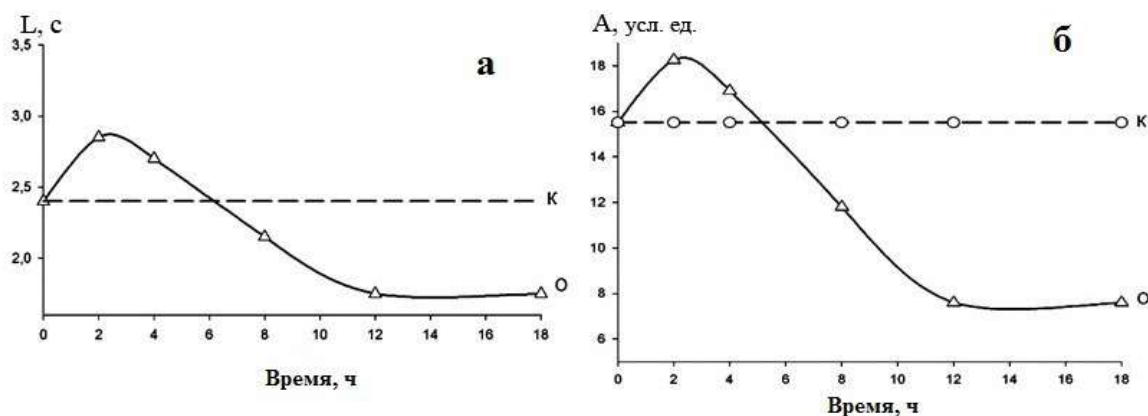


Рис. 154 Длительность (а) и амплитуда (б) световых сигналов *Pyrocystis pseudonociluca* при экспозиции в растворе нефти (30 мг·л⁻¹): О — опыт; К — контроль

Складывается впечатление, что присутствие нефти усиливает процессы жизнедеятельности в популяции ночесветки. Этот факт даёт основание без особой иронии относиться к пропаганде НРВ (нефтяного ростового вещества), проводимой в 60-е годы XX столетия. В этом плане заслуживает также внимания мнение некоторых учёных о связи «красных приливов» с повышенным нефтяным загрязнением прибрежных вод (Стародубцев, Родионов, 1981).

Факт стимулирования некоторых жизненных функций организмов в присутствии нефти не нов. Аналогичные наблюдения приводятся в работах по фотосинтезу водорослей и скорости их деления (Патин, 1979). Определённую роль в объяснении стимуляции ряда функций организмов отводят действию НРВ, однако стимулирующее и ингибирующее количества НРВ находятся в довольно близких диапазонах (Миронов, 1972, 1980). Можно предполагать косвенное стимулирование люминесцентного процесса продуктами трансформации нефти, как это показано на примере интенсивности размножения зелёных водорослей при действии на них фенола (Костяев, 1973). Любопытно то, что в диапазоне исследованных концентраций нефти типичный фотосинтетик — *Pyrocystis pseudonociluca* — испытывал в целом ингибирование биолюминесценции, что показано и для фотосинтеза и роста культур некоторых водорослевых клеток в пределах таких же уровней нефтяного загрязнения (Патин, 1979). В то же время у гетеротрофа *N. scintillans* проявляется стимулирующий эффект при добавлении токсиканта.

Результаты наших экспериментов показывают, что основное влияние на уровень потенциальной биолюминесцентной активности одноклеточного планктона оказывают лёгкие фракции нефти. Сюда относятся многие низкокипящие углеводороды ароматического ряда, например бензол, составляющий до 20 % ароматических углеводородов сырой нефти. Они же лучше растворяются в морской воде (Struhasaker et al., 1974).

В то же время, по литературным данным, водорастворимые фракции нефти с содержанием $0,2-2,0 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ являются критическими для выживания планктонных ракообразных (Стародубцев, Родионов, 1981). При этом растворимые компоненты нефти токсичны для живых организмов в наибольшей степени.

Показанные выше осциллирующие эффекты во временной динамике светоизлучения вряд ли можно отнести к случайным. Выделяются два момента: выраженная цикличность стимулирования и ингибирования уровня излучаемой энергии и зависимость масштаба таких инверсий от концентрации токсиканта. Во всех приведённых опытах этот эффект подтверждался. Аналогичные явления в реагировании клеток водорослей на присутствие нефтепродуктов по таким показателям, как уровень фотосинтеза, рост биомассы и т. д., объясняются существованием сложных антагонистических процессов подавления и стимулирования жизнедеятельности клеток в зависимости от характера трансформации нефти (Патин, 1979).

Необходимо учитывать, однако, что фермент-субстратный комплекс, являющийся основой приводящего к эмиссии квантов света механизма, обладает собственными колебательными процессами, период колебаний которых может составлять от нескольких секунд до нескольких суток, что определяется соотношением активной и неактивной фаз фермента (Татузов, Тихомирова, 1980). Последнее может зависеть от уровня углеводородного загрязнения среды, подобно показанным нами ранее зависимостям при влиянии ионизирующей радиации на параметры светоизлучения ночесветки.

Действие тяжёлых металлов. Последние десятилетия характеризуются интенсивным сбросом и накоплением в океане ряда токсических соединений, в том числе тяжёлых металлов. Характерными чертами их миграции являются не только локальные поступления в среду со сточными водами рудничного, шахтного, металлообрабатывающих и перерабатывающих производств, но и глобальное загрязнение через атмосферу (Метелев и др., 1971). Большинство катионов металлов являются высокотоксичными и долгоживущими компонентами, вызывающими у живых организмов токсические эффекты различного характера, обратимость которых невелика. В некоторых случаях при комплексном загрязнении среды происходит синергическое действие тяжёлых металлов на популяции фитопланктона и зоопланктона. Существует, в частности, основанное на экспериментальных данных мнение о значительной степени опасности большинства из них для морских биоценозов уже при нынешних темпах поступления их в океан (Патин, 1979).

В последние годы важными задачами антропогенной экологии и морской токсикологии стали исследования резистентности животных и растений к интоксикации (Израэль, Цыбань, 1989), а также анализ возникающих в связи с загрязнением генетических аберраций, зачастую вызывающих снижение видового разнообразия (Шульман, Токарев, 2006). Как показано выше, при исследовании воздействия на одноклеточный планктон ионизирующей радиации прямые показатели токсического эффекта при воздействии на организмы солей металлов фиксируются на основе выживаемости особей (оценки LD50, LD100), скорости роста и размножения. Указанные параметры — основные при аргументации того или иного биологического эффекта, однако зачастую получение этих оценок связано с длительными и сложными экспери-

ментами. Для косвенного анализа влияния поллютантов используют некоторые физико-биохимические методы (например, измерение фотосинтеза и дыхания), позволяющие получать данные в более короткие сроки (Патин, 1979).

Нами использованы биофизические критерии, в качестве которых исследована реакция биолюминесцентной системы *N. scintillans* на воздействие различных доз тяжёлых металлов. Неоднократно апробированная нами ранее экспрессивность получения информации с помощью данного теста при оценках токсикорезистентности ночесветки — несомненное преимущество перед приведёнными выше критериями (Битюков, 1966; Евстигнеев, 1988; Токарев, 1976, 1984, 19906).

Влияние тяжёлых металлов на биолюминесцентную систему обладающих ею организмов имеет свои особенности и требует тщательного изучения с использованием максимального ряда поллютантов. В данных экспериментах анализировали амплитуду, интегральную энергию, среднюю интенсивность и длительность биолюминесцентных сигналов. Следует отметить, что каждая из фиксированных временных точек на рисунках является средним показателем из 10–12 измерений, полученных соответственно от данного количества организмов в независимом эксперименте.

В качестве токсикантов использовали соли тяжёлых металлов (FeCl_3 , ZnCl_2 , CuSO_4 , HgHl_2 , PbCl_2). Опыты проводили в фильтрованной морской воде в хроническом режиме без подкормки тестовой популяции.

Загрязнение морской среды соединениями железа носит локальный характер и в настоящее время не катастрофично (Патин, 1979). В наших опытах областью эффективных концентраций сульфата железа, оказывающих достоверное воздействие на биолюминесценцию ночесветки, являлись единицы и десятки миллиграммов на литр. При столь высоких дозах токсиканта энергетические параметры вспышек составляют более 50 % значений контроля в течение 2 ч экспозиции (рис. 155).

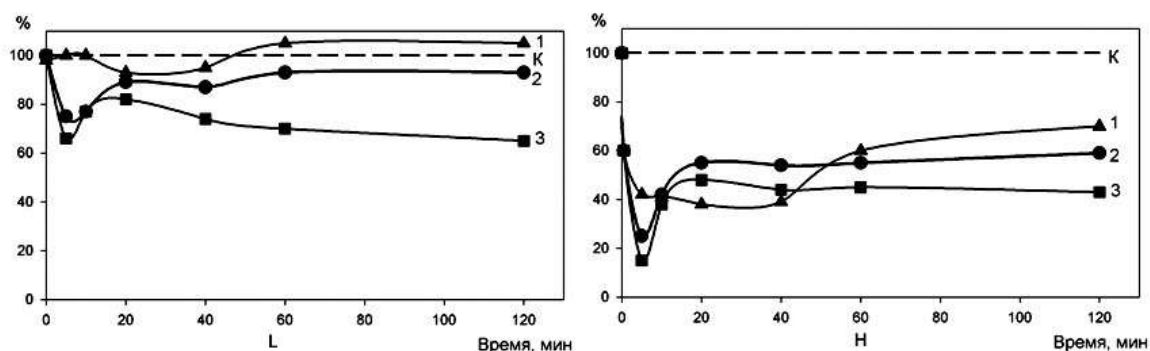


Рис. 155 Изменение продолжительности (L) и интенсивности (H) вспышек *N. scintillans* при экспозиции в среде, содержащей FeCl_3 :

- 1 — $5 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$;
- 2 — $10 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$;
- 3 — $2 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$

Продолжительность светоизлучения при этом заметно менее реагирует на присутствие катионов железа. Характерно поведение энергетики эмиссии света в первые минуты присутствия токсиканта в среде: происходит достаточно резкое падение их абсолютных величин с последующим восстановлением на более высоких уровнях. Степень выраженности данного процесса находится в зависимости от концентрации токсиканта в случае интенсивности и интегральной энергии вспышек. Следует предполагать, что в естественных условиях, где концентрация ионов железа составляет десятые-сотые доли миллиграммов на 1 литр, их влияние на светоизлучение планктонных водорослей невелико.

Соединения цинка представляют значительную опасность для населения морских водоёмов, однако распространение очагов его повышенного содержания в Мировом океане носит региональный характер (Патин, 1979). Средняя повреждающая концентрация соединений цинка — $0,3 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$, однако с рядом металлов, например медью и никелем, может проявляться синергическое действие (Метелев и др., 1971). В наших экспериментах исследовался широкий спектр концентраций хлорида цинка ($0,1\text{--}10 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$).

Длительность вспышек так же, как и в предыдущих экспериментах, испытывает меньшие отклонения от уровня контроля, однако в целом с увеличением концентрации токсиканта она снижается и при максимальных концентрациях ($10 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$) составляет приблизительно 60 % продолжительности свечения контрольных форм (рис. 156).

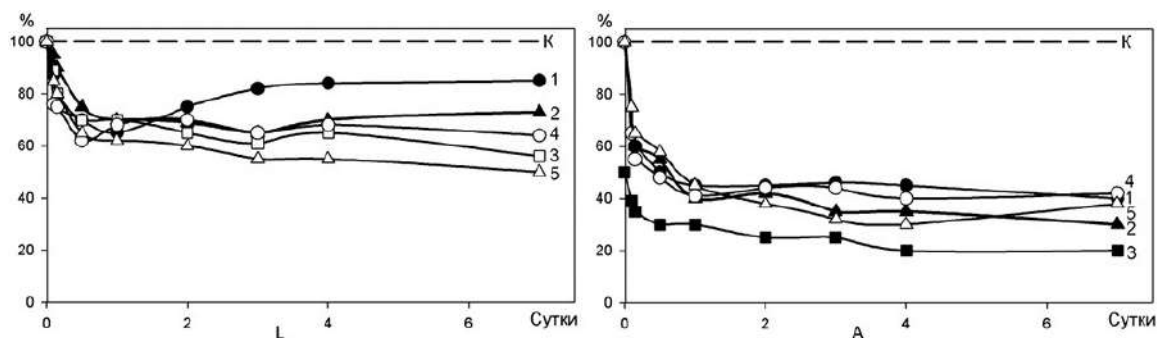


Рис. 156 Изменение продолжительности (L) и амплитуды (A) вспышек *N. scintillans* при экспозиции в среде, содержащей ZnCl_2 :

- 1 — $1 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$;
- 2 — $10 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$;
- 3 — $100 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$;
- 4 — $1000 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$;
- 5 — $10\,000 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$

Такая закономерность отмечается на всём протяжении экспозиции, и лишь особи, содержащиеся при низких концентрациях цинка, светятся на третьи сутки с продолжительностью, близкой к контролю. Энергетические характеристики имеют тенденцию к снижению абсолютных значений в процессе экспозиции, причём этот процесс мало зависит от концентрации токсиканта (рис. 156). Видимо, цинк угнетает светоизлучение *N. scintillans* в несколько большей мере по сравнению с железом. Сопоставление с литературными данными показывает, что в

верхнем 50-сантиметровом слое Мирового океана концентрация этого токсиканта довольно высока и составляет в среднем (22 ± 4) $\text{мкг} \cdot \text{л}^{-1}$, что сравнимо с уровнями, реально действующими на биолюминесцентную систему перидиней. Известно мнение исследователей об увеличении токсичности этого катиона с уменьшением содержания кислорода, т. е. можно ожидать снижения уровней светоизлучения водорослей с глубиной при прочих равных условиях (Метелев и др., 1971).

Концентрация соединений свинца в Мировом океане в среднем невелика — около $1 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$ (Морозов и др., 1975), однако в верхнем 50-сантиметровом слое она может достигать $(13,5 \pm 3,5) \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$. Загрязнение свинцом носит глобальный характер (Патин, 1979) и представляет значительную опасность для населения водоёмов. Воздействие хлорида свинца на биолюминесцентную систему ночесветки представлено на рис. 157. Наиболее характерным ответом организма при экспозиции до 8 суток является наличие стимулирующего эффекта в диапазоне всех исследованных концентраций. Данная тенденция прослеживается в динамике всех параметров, но наиболее выражена в показателях амплитуды световых вспышек.

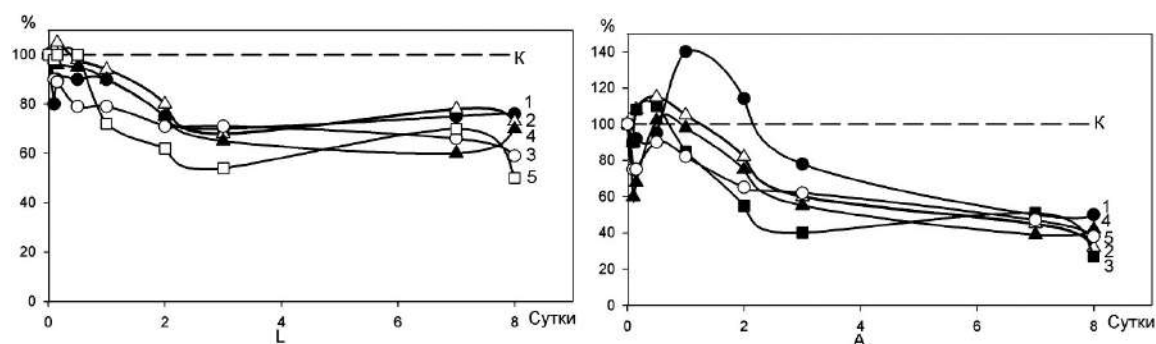


Рис. 157 Изменение продолжительности (L) и амплитуды (A) вспышек *N. scintillans* при экспозиции в среде, содержащей PbCl_2 :

- 1 — $1 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$;
- 2 — $10 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$;
- 3 — $100 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$;
- 4 — $1000 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$;
- 5 — $10000 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$

Отличие от контроля через сутки экспозиции может достигать 350 %. Более низкие концентрации PbCl_2 вызывают максимальную стимуляцию интегральной энергии свечения, но при минимуме эффекта по амплитуде свечения. Это объясняется тем, что большие концентрации свинца почти не влияют на длительность биолюминесценции, что отражается на общей энергии свечения, несмотря на максимальные величины амплитуды вспышек.

В первые часы экспозиции временные и энергетические параметры биолюминесценции ночесветки ингибируются (рис. 157). Показательно, что при суточной экспозиции подобные изменения отмечены и в динамике

интенсивности фотосинтеза одноклеточных водорослей *Dytilum brightwellii* и *Coscinodiscus granii* (Патин, 1979). При их многосуточной экспозиции и при тех же концентрациях токсиканта стимулирующий эффект биолюминесценции *N. scintillans* оказывается, однако, выше. Совпадение в характере динамики относительной численности клеток в культурах *D. brightwellii*, *C. granii* и биолюминесценции *N. scintillans* отмечается также при концентрации катионов свинца в 100 и 1000 мкг·л⁻¹. Близкий характер реакции отмечается и для первичной продукции морских акваторий при загрязнении соединениями свинца (Патин, 1979). Подтверждением существования стимулирующих эффектов является то, что при концентрации ионов свинца в среде менее 0,1 мг·л⁻¹ рядом исследователей отмечается обильное развитие беспозвоночных, а также водных растений (Метелев и др., 1971).

Таким образом, изменение параметров светоизлучения в ходе воздействия свинца на одноклеточные водоросли близко к эффектам, отмечаемым на уровне таких важных для жизнедеятельности процессов, как интенсивность фотосинтеза, возрастание численности клеток и первичная продукция. Однако реакция свечения, видимо, является более чувствительным индикатором свинцовой интоксикации. В данном случае присутствие свинца как микроэлемента, видимо, и способствует повышению интенсивности протекания основных метаболических реакций. Вместе с тем при избыточном содержании этого элемента, как показывают литературные данные, отмечается повреждающее воздействие его ионов, приводящее к изменению осмотического давления в клетке и к последующему её лизису (Ribarov et al., 1982).

Соединения меди представляют значительную опасность для населения водоёмов, однако загрязнение ими в настоящий момент носит преимущественно региональный характер (Патин, 1979). В большинстве случаев соединения меди поступают в среду после их использования в сельском хозяйстве в качестве ядохимикатов либо микроудобрений. При взаимном воздействии меди с некоторыми другими металлами, например с цинком и кадмием, происходит усиление токсического эффекта (Метелев и др., 1971). В экспериментах с ночесветкой сульфат меди снижает энергетические параметры свечения в первые часы (рис. 158). При его концентрации 1 мг·л⁻¹ отмечено полное прекращение светоизлучения на 7-е сутки экспозиции. Даже при небольших дозах (10 мкг·л⁻¹) наблюдалось снижение энергетических характеристик биолюминесценции до 50 %. Продолжительность светоизлучения клеток водорослей вначале увеличивается, а затем сокращается.

Приведённые данные позволяют считать токсическими концентрациями соединений меди десятки мкг·л⁻¹, что согласуется с результатами, полученными с помощью других тестов. Наши данные близки к результатам влияния соединений меди на относительную численность клеток *D. brightwellii* и *G. fissum* (Патин, 1979). Как известно, катионы меди выступают в роли сильных ингибиторов клеточного метаболизма, что, видимо, и находит отражение в изменении скорости деления клеток и в снижении биолюминесценции, являющейся одним из звеньев общего метаболического цикла организма.

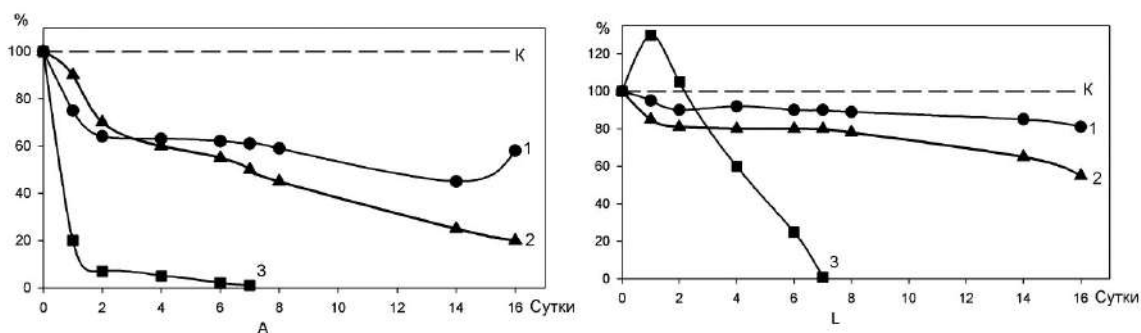


Рис. 158 Изменение продолжительности (L) и амплитуды (A) вспышек *N. scintillans* при экспозиции в среде, содержащей CuSO_4 :

- 1 — $10 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$;
- 2 — $100 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$;
- 3 — $1000 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$

Соединения ртути представляют наиболее сильную опасность для жизнедеятельности морских организмов. Распространённость этого токсиканта следует отнести к глобальной (Патин, 1979). Спецификой воздействия соединений ртути на живые организмы является ярко выраженный синергизм взаимодействия с другими металлами и анионами. Уже микрограммы этого вещества заметно влияют на фотосинтетическую активность водорослей, дыхание рыб, численность клеток фитопланктона (Метелев и др., 1971; Патин, 1979). Характер изменения параметров биолюминесценции напоминает указанный выше при действии катионов меди, однако чувствительность биолюминесцентной системы к ионам ртути существенно выше (рис. 159).

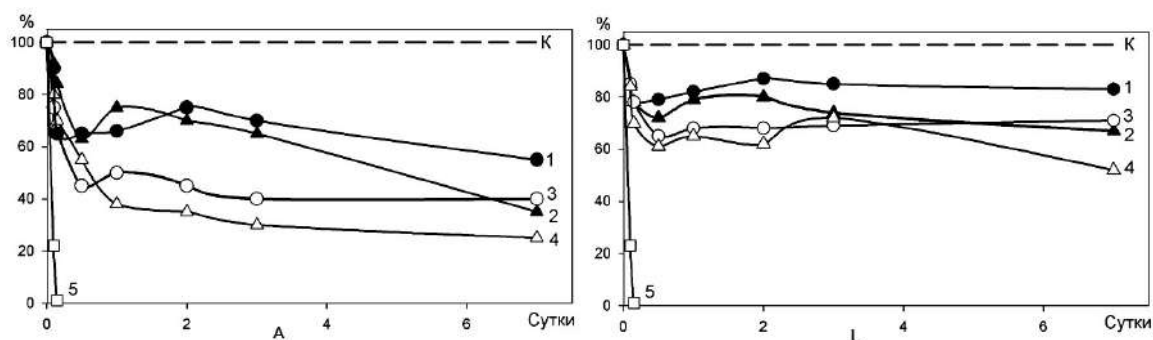


Рис. 159 Динамика изменения продолжительности (L) и амплитуды (A) вспышек *N. scintillans* при экспозиции в среде, содержащей HgCl_2 :

- 1 — $0,1 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$;
- 2 — $1 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$;
- 3 — $10 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$;
- 4 — $100 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$;
- 5 — $1000 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$

Так, при концентрации сулемы (HgCl_2) $1000 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$ светоизлучение ночесветки полностью прекращается к исходу первых 3 ч. При концентрации $100 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$ амплитуда светоизлучения составляет лишь 35 % уровня контроля. Достоверные изменения в энергетических параметрах вспышек фиксируются и при наименьших использованных концентрациях ($0,1 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$). Как и в случае, указанном для катионов Cu^{2+} , в первые моменты воздействия (до 1 ч) амплитуда вспышек ночесветки при действии ртути увеличивается и может отличаться от контроля до 2,5 раза. Однако уже к исходу 1 ч преобладает ингибирование, степень которого находится в прямой зависимости от концентрации вещества (рис. 159).

При сравнении результатов наших исследований и литературных данных выявлено аналогичное действие соединений ртути на численность клеток *Gyrodinium fissum* и *Nephrochloris salina* в многосуточных опытах. Можно отметить аналогичный характер воздействия ртути на биолюминесценцию и первичную продукцию в Балтийском и Красном морях (Патин, 1979). Как известно, катионы ртути относятся к веществам, блокирующим сульфгидрильные и аминные группы белков. Это, в частности, приводит и к ингибированию ферментативных процессов (Уэбб, 1966). Основная масса реакций в клетках водорослей, в том числе и определяющих биолюминесценцию, относятся к числу ферментативных, что, видимо, и находит отражение в снижении контролируемых функций.

Описанные выше результаты влияния тяжёлых металлов на светоизлучение черноморской ночесветки удобно представить в виде концентрационного эффекта. Рис. 160 в определённой мере демонстрирует степень токсичности различных катионов металлов в зависимости от характера подавления ими реакции биолюминесценции за 1 сут. На основе наших экспериментов можно представить следующий ряд металлов по возрастающей степени их воздействия на свечение ночесветки: $\text{Fe} < \text{Zn} < \text{Pb} < \text{Cu} < \text{Hg}$.

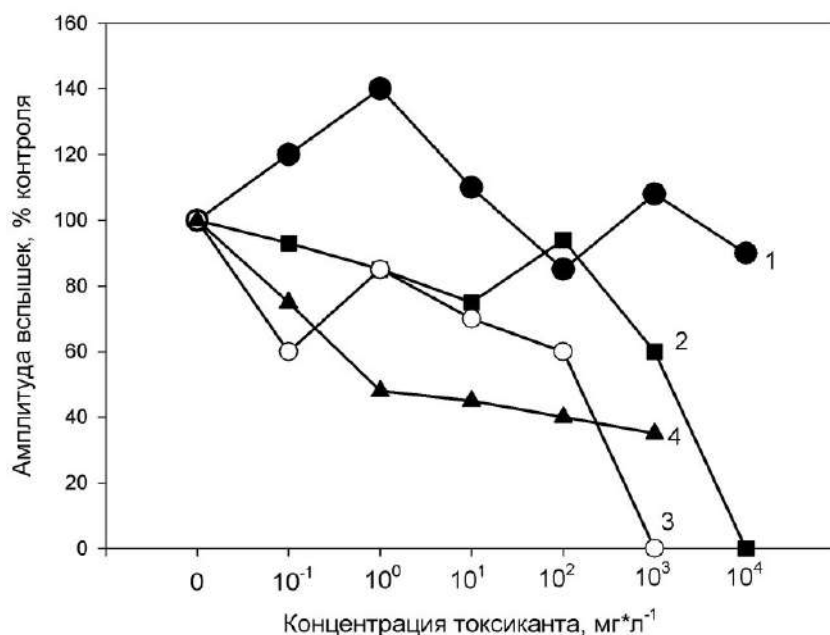


Рис. 160 Действие ионов свинца (1), меди (2), ртути (3) и цинка (4) на амплитуду излучения ночесветки при экспозиции 1 сутки

Процесс воздействия тяжёлых металлов на светоизлучение черноморской ночесветки можно рассматривать как пример внешнего воздействия на систему «чёрного ящика» с выходом в виде сигнала биолюминесценции.

Закономерности между входом и выходом, а также их динамикой во времени отмечены выше. В большинстве случаев возникает отказ по функции, приводящий к снижению эффективности функционирования системы светоизлучения в целом (Гродзинский, 1983). Рассматривая характер подавления свечения с момента интоксикации, можно проследить пути формирования отказа в системе биолюминесценции.

Известно, что процесс биолюминесценции у перидиниевых водорослей связан с деятельностью специфических образований типа сцинциллонов, локализованных в приповерхностных слоях цитоплазмы. Считается, что эмиссия квантов света происходит в ответ на протонный сдвиг, возникающий при снижении рН, а последнее происходит в момент диффузии катионов водорода из примембранных слоев в сцинциллоны (Eckert, Reynolds, 1967). В свою очередь, указанная диффузия, видимо, инициируется проходящим (пробегающим) потенциалом действия, возникающим при раздражении организма извне. Таким образом, ионы водорода выступают посредником между потенциалом действия и световым сигналом (Nawata, Sibaoka, 1979). В самом сцинциллоне ионы водорода вызывают освобождение медиатора, что приводит к его взаимодействию с субстратом и к последующей эмиссии света.

На примере некоторых диатомовых водорослей показано, что при избытке тяжёлых металлов в среде они аккумулируются в приповерхностных слоях наружных мембран клеток (Silverberg, 1975). Присутствие катионов металлов здесь вызывает дегенеративные изменения структуры мембран. Так, уменьшение интенсивности сверхслабого свечения водных растений при действии солей тяжёлых металлов связано с разрушением липопротеиновых структур, составляющих основу клеточных мембран (Кочетов, Тарусов, 1975).

Таким образом, вызываемая воздействием металлов деформация мембранных слоёв может, видимо, влиять и на систему локализуемых здесь сцинциллонов. Изменение физиологического состояния, например его ухудшение, вызывает уменьшение числа сцинциллонов в клетках и, как следствие, снижение эмиссии света (Eckert, Reynolds, 1967; Njus, Swift, 1979).

С другой стороны, помимо количественного изменения числа источников биолюминесценции и нарушения примембранных слоёв происходит подавление активности энзимов (Уэбб, 1966). Реакция биолюминесценции у ночесветки — следствие функционирования фермент-субстратного комплекса, результатом которого является возникновение нестабильной компоненты, распадающейся с излучением кванта света. Скорость протекания такой реакции существенно зависит от скорости ферментативного окисления субстрата — люциферина. Подавление ферментативной активности в присутствии тяжёлых металлов отмечалось в гомогенатах и у живых форм (Уэбб, 1966; Hastings, Vode, 1962).

В результате выполненных нами исследований выяснены некоторые важные закономерности, сопровождающие или отражающие процессы адаптации одноклеточных водорослей к воздействию различных физических и химических факторов. Так, зарегистрирована высокая функциональная чувствительность перидиниевых водорослей, в частности их биолюминесцент-

ной системы, и короткий латентный период её отклика на воздействие поллютантов различного происхождения. Показано, что малые дозы ионизирующей радиации и низкие концентрации углеводов оказывают стимулирующее воздействие на амплитуду светоизлучения ночесветки *Noctiluca scintillans* на определённых этапах адаптационного синдрома. Выявлена динамика характеристик биолюминесценции ночесветки после воздействия поллютантов различной природы, носящая характер затухающих колебаний, амплитуда и фаза которых определяются величиной их дозы или концентрации.

Материалы выполненных исследований и полученные на их основе результаты согласуются с данными многочисленных публикаций по адаптации организмов различного филогенетического уровня. Вместе с тем всё ещё не выяснено, какие процессы, происходящие в ответных реакциях клетки на воздействия изменённых или новых факторов окружающей среды, осуществляются в границах толерантности организма, а какие выходят за них. При этом совершенно очевидно, что каждый организм, вид и популяция имеют свои, генетически детерминированные уровни толерантности (Кордюм, Сытник, 2003). Важной проблемой представляется выявление критериев сравнения организмов по устойчивости (Веселовский и др., 1993), особенностей их дистрессов и эустрессов (Кордюм и др., 2004).

Несомненно, значительно бóльших усилий требует изучение у планктонных водорослей двух стратегий адаптационного процесса (Кордюм и др., 2004): быстрой акклимации и длительной адаптации.

Первая наступает в ответ на суточные и сезонные флуктуации экологических факторов, а также на действие в течение короткого времени избыточной дозы того или иного фактора или его минимизации (стресс). Это может происходить на разных фазах онтогенеза, на которых, прежде всего, выделяют критические стадии, наиболее чувствительные к неблагоприятным изменениям внешних условий. Вторая стратегия наступает при умеренном хроническом воздействии неблагоприятных изменений экологических факторов.

Ответы на эти вопросы, могущие значительно продвинуть изучение механизмов адаптационного синдрома морских планктонных водорослей — важнейшего звена продукционных характеристик пелагиали — должны дать предстоящие исследования.

Глава 17

ДИНАМИКА БИОХИМИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ МИКРОПЛАНКТОНА И ЕЁ СВЯЗЬ С АДАПТАЦИОННЫМИ ПРОЦЕССАМИ

17.1 Биохимические аспекты сезонной сукцессии в связи с адаптационными процессами в микропланктонном сообществе Севастопольской бухты

В современной гидробиологической практике важным элементом исследований экосистем является экспресс-оценка распределения живой биомассы микропланктона как главного компонента пищевой цепи для оценки трофности района исследований и разработки паттерны пищевых и энергетических потоков. Анализ аденозинтрифосфата (АТФ) как биохимического параметра микропланктона получил широкое распространение в гидробиологической практике, благодаря следующим свойствам: АТФ находится только в живых клетках, при нормальных условиях имеет относительно постоянную концентрацию и соотношение с биомассой; количество АТФ может быть проанализировано чувствительными аналитическими методами. Преимущество данного метода перед другими состоит в том, что анализируется лишь метаболически активная составляющая взвеси, при этом полностью отражается картина происходящих в сообществе процессов, затрагивающих смену популяций в сезонных сукцессиях через величины биомассы (Karl, 1980). Такие подходы наиболее важны при изучении энергетических потоков в изучаемой системе, где учитываются, прежде всего, размерные показатели, то есть сообщество анализируется как единое живое вещество, разлагаемое в «спектр биомасс» (Гутельмахер, 1986; Лопухин и др., 1990). Существуют критерии оценки трофности вод по содержанию АТФ (Karl, 1980). Считают, что воды с концентрацией АТФ, не превышающей $100 \text{ нг} \cdot \text{л}^{-1}$, относятся к олиготрофным, при концентрации от 100 до $500 \text{ нг} \cdot \text{л}^{-1}$ — к мезотрофным, более $500 \text{ нг} \cdot \text{л}^{-1}$ — к эвтрофным.

Другим широко используемым методом, призванным определить долю автотрофной компоненты микропланктонного сообщества, является анализ содержания хлорофилла. Г. Чиаудани и Р. Пагнотта (Chiaudani, Pagnotta, 1978) предложили использовать гетеротрофно-фотоавтотрофный индекс (НР — в английском варианте) для определения баланса биомасс гетеротрофного и автотрофного микропланктона. Однако внутриклеточное содержание хлорофилла «а» сильно варьирует в зависимости от величины клеток, таксономической принадлежности микроводорослей и доступа растворённого органического вещества (Кобленц-Мишке, Ведерников, 1977; Финенко и др., 1971).

Вероятно, по причине вышеуказанных различий в удельном содержании хлорофилла в фитопланктонных клетках, для оценки баланса гетеротрофной и автотрофной биомасс в качестве критерия не используются усреднённые значения соотношений концентраций АТФ и хлорофилла «а», а выведен диапазон значений. Исходя из тех соображений, что «чистые» фотоавтотрофные сообщества практически не встречаются в природе, а гетеротрофное доминирование порой достигает больших значений, ими предложено к

использованию не отношение хлорофилла к АТФ (автотрофный индекс), а его реципрока, для удобства восприятия перемноженная на 100. Рассчитываемый по формуле $HP = (C_{ATF} / C_{\text{хлороф. «а»}}) \cdot 100$ индекс при величинах 10÷20 означает паритетное соотношение биомасс гетеротрофных и фотоавтотрофных организмов микропланктонного сообщества. Значения индекса более 20 свидетельствуют о гетеротрофном доминировании, менее 10 — о фотоавтотрофном.

Рассмотрим эти значения, принимая во внимание выработанные ранее пересчётные коэффициенты на биомассу через концентрации АТФ и хлорофилла «а». Для пересчёта АТФ на $C_{\text{фит}}$ был предложен коэффициент 250 (Holm-Hansen, 1969). Среднестатистический коэффициент пересчёта хлорофилла «а» на $C_{\text{фит}}$ — 17 (Винберг, 1960). Согласно этим коэффициентам, вычислим теоретически минимальное значение HP-индекса, соответствующее «чисто» фотоавтотрофному сообществу: $100 \cdot (1 / 250) / (1 / 17) = 6,8$. Очевидно, что равные биомассы фотоавтотрофов и гетеротрофов будут при значении $6,8 \cdot 2 = 13,6$. Учитывая значительную составляющую фитопланктона (миксотрофные организмы), вполне логично диапазон паритетных биомасс от среднестатистической середины сместить в сторону увеличения индекса, как в случае критериев Чиаудани — Пагнотты. Необходимо отметить, что и получение значений индекса ниже 6,8 не означает «чисто» фотоавтотрофное сообщество. От прагматично точного расчёта соотношения биомасс авто- и гетеротрофов предостерегал другой автор HP-индекса (Campbell et al., 1979), используя для его расчёта аденилатный пул. Причина — значительные флуктуации внутриклеточного содержания хлорофилла. Несмотря на это, величина HP-индекса является рациональной оценкой жизнеспособных популяций фитопланктона в исследуемых водах и подчёркивает особенность относительного доминирования автотрофных либо гетеротрофных клеток. Очевидно, что вектор развития микропланктонного сообщества (положительная или отрицательная производная биомассы) зависит от соотношений продукционных (автотрофных) и деструкционных (гетеротрофных) процессов. В применении биохимического подхода по концентрациям АТФ судят о величине метаболически активной (живой) биомассы микропланктона, по концентрациям хлорофилла «а» — о её фотоавтотрофной части.

Сам по себе метод сравнения концентраций АТФ и хлорофилла довольно информативен для оценки баланса продукционных и деструкционных процессов. В этом случае целесообразно конвертировать эти данные от косного сравнения биомасс авто- и гетеротрофов в функциональный аспект этих показателей — метаболически активную биомассу и продукционный потенциал.

Для оценки стадии продукционной сукцессии водных экосистем в ряду биохимических параметров, довольно часто применяют соотношение растительных пигментов (Margalef, 1965). Примером такого использования может служить соотношения концентраций хлорофиллов «а» и «с»: при «старении» фотосинтетической активности доля хлорофилла «с» возрастает (Методические основы..., 1988).

Целью нашей работы было проследить сезонные особенности мелкомасштабного распределения биохимических параметров микропланктона Севастопольской бухты, отражающих продукционно-деструкционную ситуацию сообщества.

Пробы воды отбирали с поверхностного слоя по 32-станционной сетке в Севастопольской бухте (рис. 161) в календарной середине сезонов: в апреле, июле и октябре 2004 и в январе 2005 г.



Рис. 161. Схема расположения станций по отбору проб

Для определения АТФ пробы объёмом 250 мл при слабом вакууме (максимальное разряжение — 0,2 атм.) осаждали на фильтры «Сарториус» диаметром 47 мм и размерами пор 0,3 мкм, затем заливали кипящим триацетатным буфером и выдерживали в кипящей водяной бане в течение 5 мин. Полученные экстракты сливали в 4-мл кюветы, замораживали и хранили при температуре $-18\text{ }^{\circ}\text{C}$ до дальнейшей обработки. Для анализа АТФ использовали хемилюминесцентный метод (Holm-Hansen, Booth, 1966), измерения проводили на приборе ATP Luminometer 1250.

Для определения пигментного состава пробы объёмом 1 л фильтровали при тех же условиях, что и на АТФ. После фильтрации фильтры подсушивали в холодильнике при температуре $+2\dots+5\text{ }^{\circ}\text{C}$. Затем фильтры помещали в центрифужные пробирки, заливали 5 мл 90 % ацетона марки ОСЧ, интенсивно перемешивали стеклянной палочкой и оставляли в холодильнике для постепенного растворения фильтров. Полученные элюаты центрифугировали в течение 15 мин при скорости вращения $3000\text{ об}\cdot\text{мин}^{-1}$. Затем проводили измерения экстинкции элюатов в 5-см кварцевых кюветах на приборе Спекол-11 при длинах волн 630, 647, 664 и 750 нм. Расчёт концентраций хлорофиллов «а» и «с» проводили по известным формулам (Jeffrey, Humphrey, 1974).

Анализ биохимических параметров показал следующую картину (рис. 162–165). Самые низкие концентрации АТФ, равно как и хлорофилла «а», отмечены в январе ($23\text{ нг}\cdot\text{л}^{-1}$ и $0,255\text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$ соответственно), самые высокие — в июле ($959\text{ нг}\cdot\text{л}^{-1}$ и $4\text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$ соответственно). В апреле и октябре концентрации АТФ были очень близки между собой, концентрации хлорофилла «а» в апреле были почти в два раза выше, чем в октябре.

Самый низкий НР-индекс отмечен в целом по бухте в январе (4,7), а самый высокий — в июле (50,3). Весной и осенью значения НР-индекса мало отличались.

Сезонные характеристики распределения биохимических параметров микропланктона в Севастопольской бухте имели следующие особенности.

АТФ. В апреле концентрации АТФ составляли от 56 до 143 нг·л⁻¹ (рис. 162). Ядра повышенной концентрации отмечены в районе Нефтегавани и ГРЭС, бухты Голландия, у входа в Южную бухту, на траверсе мыса Николаевский. По критериям трофности воды бухты можно оценить как мезотрофные.

Очень высокие концентрации АТФ в целом по бухте — от 76 до 959 нг·л⁻¹ — зарегистрированы в июле. Самые высокие концентрации отмечены в районе Инкермана и в водах, прилежащих к ГРЭС и Нефтегавани. Высокие концентрации также отмечены в районе Северной стороны и Артиллерийской бухты. По критериям трофности в этот сезон воды бухты можно оценить как эвтрофные, местами сильно эвтрофированные.

В октябре АТФ имел значение от 47 до 252 нг·л⁻¹. В отличие от предыдущих сезонов, пики концентраций АТФ и хлорофилла «а» располагаются не в кутовой части бухты: один пик АТФ отмечен в бухте Сухарной и близлежащих бухтах, а другой пик — от Артиллерийской бухты до открытой части. По значениям АТФ воды в этот сезон, как и весной, были главным образом мезотрофными.

В январе очаги высоких концентраций АТФ отмечены в районе ГРЭС, Килен-бухты и в начале Южной бухты. Судя по концентрациям АТФ, согласно разработанным ранее критериям трофности вод (Karl, 1980), воды бухты можно охарактеризовать в этот сезон как олиготрофные, переходные к мезотрофным.

Хлорофилл «а». В апреле его концентрации составляли от 0,82 до 2,05 мг·м⁻³ (рис. 163). Самые высокие величины отмечены в районе Инкермана и в районе бухты Сухарная. В июле концентрации хлорофилла «а» колебались от 0,987 до 4 мг·м⁻³, а самые высокие значения наблюдались в Инкермане, в районе Нефтегавани и Сухарной бухты. В октябре концентрации хлорофилла «а» приобретали значения от 0,39 до 1,259 мг·м⁻³. Повышенные концентрации хлорофилла отмечены в районе ГРЭС, в середине бухты, близ бухты Голландия и близ открытой части Севастопольской бухты. Величины концентраций хлорофилла «а» в январе колебались от 0,255 до 1,33 мг·м⁻³. Повышенные концентрации хлорофилла «а» в январе — до 1,2 мг·м⁻³ — отмечены в районе Сухарной бухты, в середине Севастопольской и Южной бухт.

НР-индекс. В апреле НР-индекс колебался от 5,8 до 27,3 (рис. 164). Ядра повышенных значений НР-индекса отмечены в районе ГРЭС, бухты Голландия, на входе в Южную бухту, на траверсе мыса Николаевский и по расположению близки к ядрам повышенных концентраций АТФ. Из этого следует, что высокие концентрации АТФ обязаны главным образом развитию гетеротрофных организмов. Можно предположить, что в этих точках развитие гетеротрофной микрофлоры произошло в результате бытовых и промышленных сбросов (Овсяный Е. И., Романов А. С., неопубл. данные).

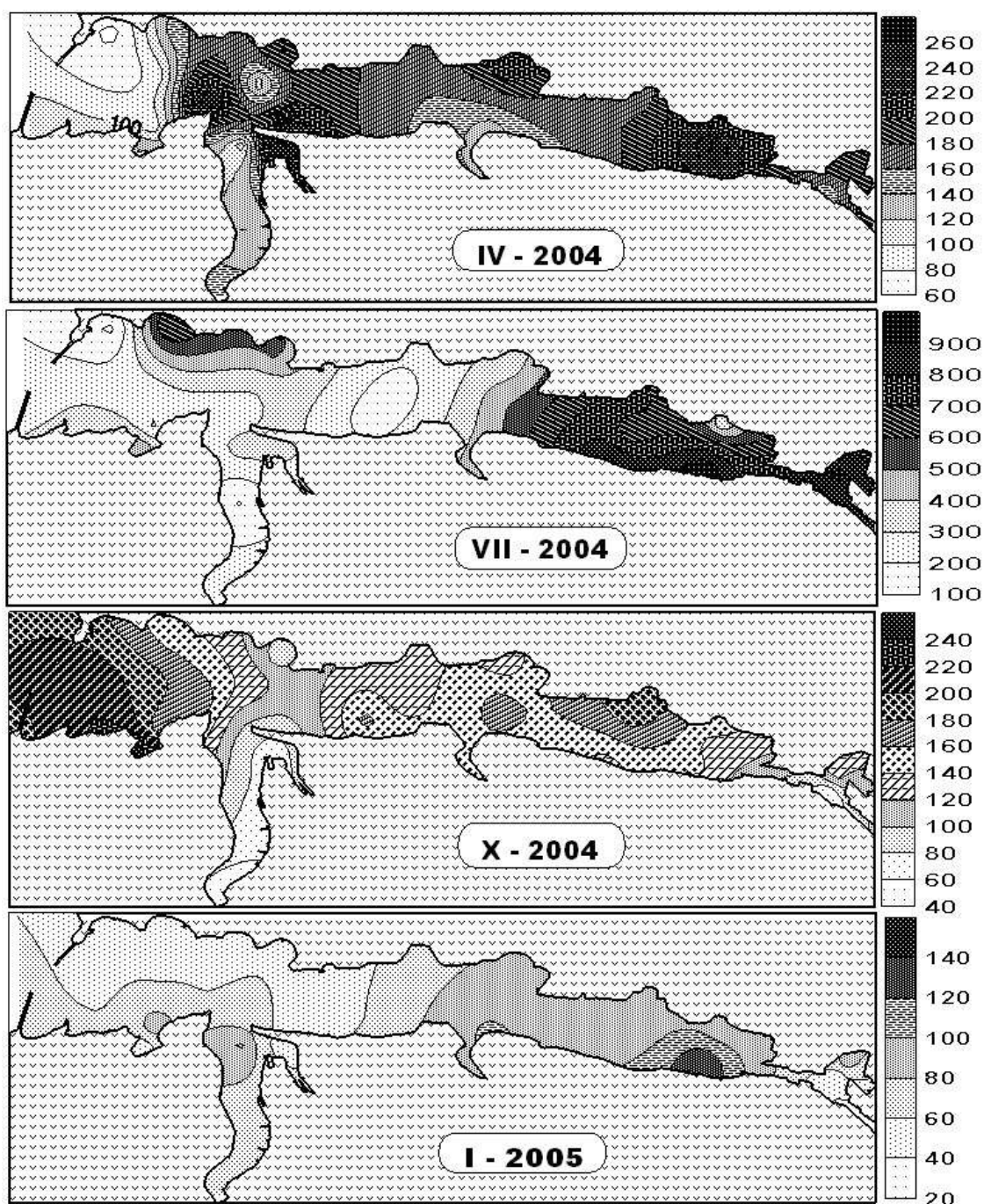


Рис. 162 Сезонные особенности распределения АТФ ($\text{нг}\cdot\text{л}^{-1}$) микропланктона в Севастопольской бухте в 2004–2005 гг.

НР-индекс в июле в среднем составлял самое высокое значение в годовой динамике. По критериям (Chiaudani, Pagnotta, 1978), безусловное и многократное доминирование гетеротрофной биомассы микропланктона зафиксировано на обширной акватории дальней части бухты с эпицентром в районе ГРЭС, северной части бухты, прилегающей к открытому морю, и в Артиллерийской бухте. Судя по обширности акватории с высоким значением НР-индекса, скорее всего, это — результат поздней стадии продукционной сукцессии и развивающейся стадии деструкционной сукцессии. Но, в сравнении с данными мониторинга 1998 г. (Sysoeva et al, 2005), сильного доминиро-

вания гетеротрофной биомассы (НР = 270, ГРЭС, июль 1998 г.) не наблюдалось.

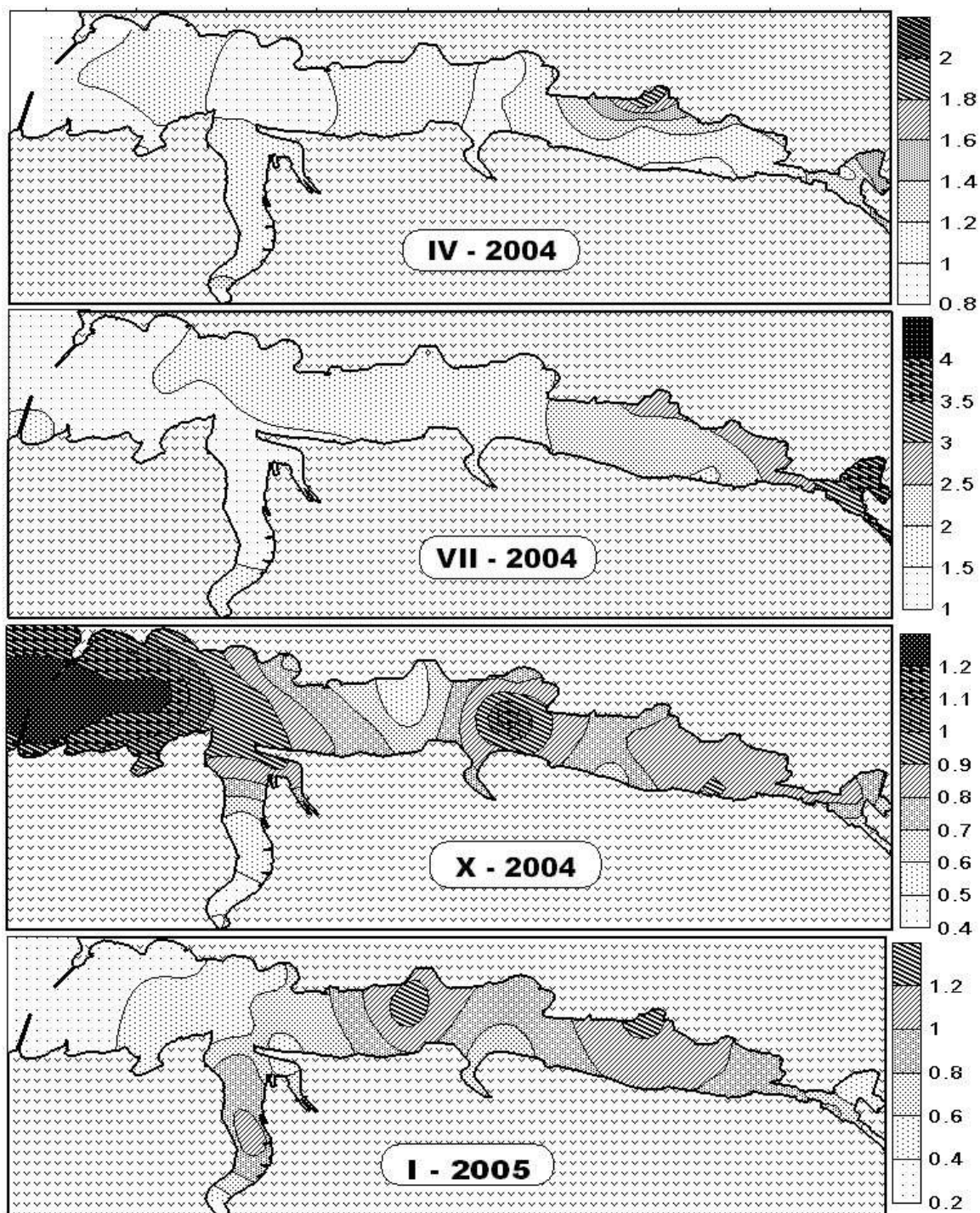


Рис. 163 Сезонные особенности распределения хлорофилла «а» ($\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$) микропланктона Севастопольской бухты в 2004–2005 гг.

В октябре НР-индекс указывает на автотрофную доминанту и паритетные значения автотрофных и гетеротрофных биомасс на обширной акватории. Явная гетеротрофная доминанта отмечена лишь в районе Сухарной бухты, в середине Севастопольской бухты и в Артиллерийской бухте. Эти малые участки, по-видимому, обрели гетеротрофную биомассу за счёт промышленных и бытовых стоков.

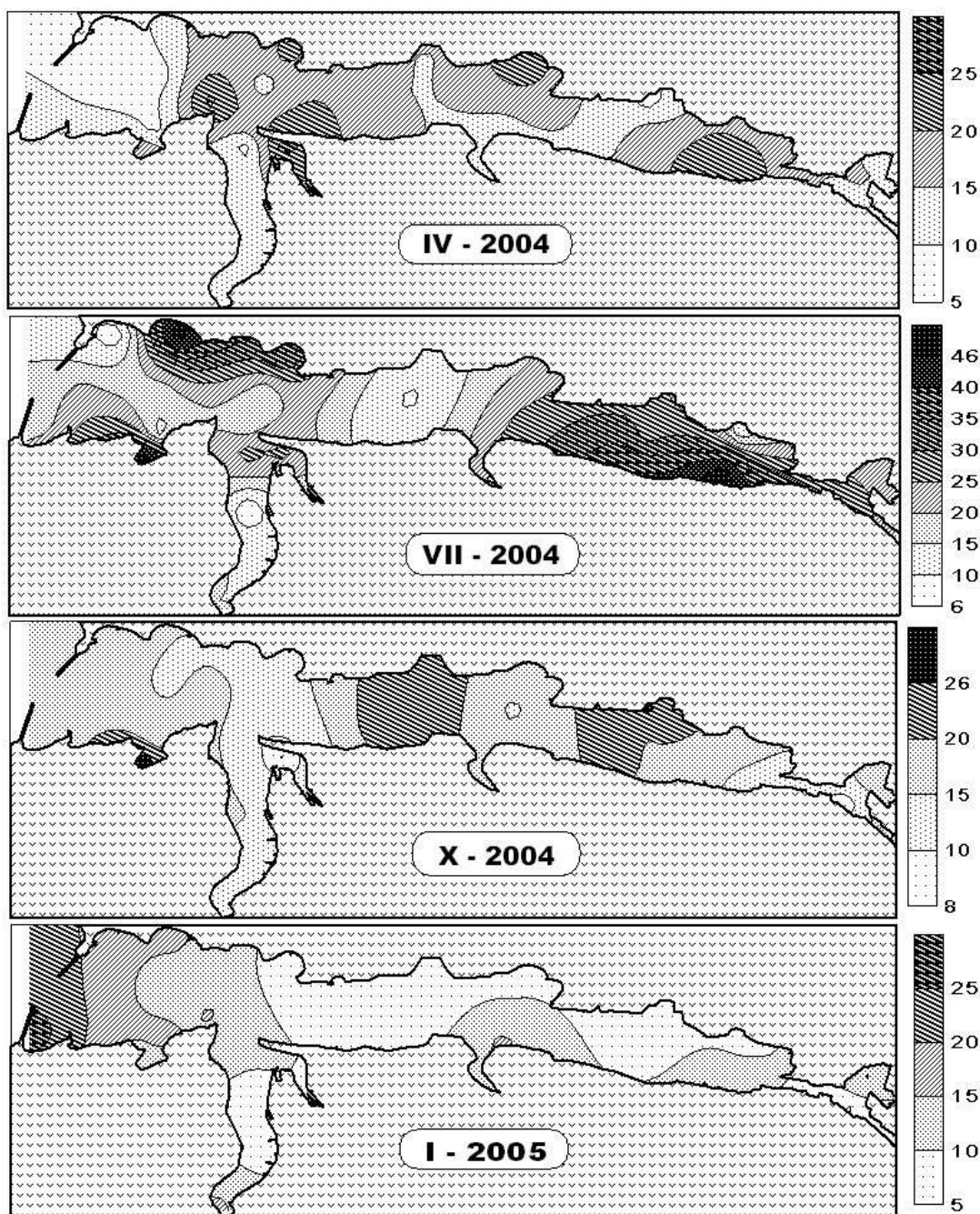


Рис. 164 Сезонные особенности распределения гетеротрофно-фотоавтотрофного индекса микропланктона Севастопольской бухты в 2004–2005 гг.

НР-индекс в январе на большей части акватории указывает на автотрофную доминанту в микропланктоне. Наибольшие очаги паритетных отношений авто- и гетеротрофных биомасс отмечены в северной части Инкермана, в районе ГРЭС, в районе Килен-бухты и в ктовой части Южной бухты. Воды близ открытой части Севастопольской бухты характеризуются гетеротрофной доминантой.

В апреле при общем низком значении отношения хлорофиллов «а» и «с» (а/с-индекс), наиболее весомая доля хлорофилла «с» отмечена в Сухарной бухте и районе Инкермана (рис. 165).

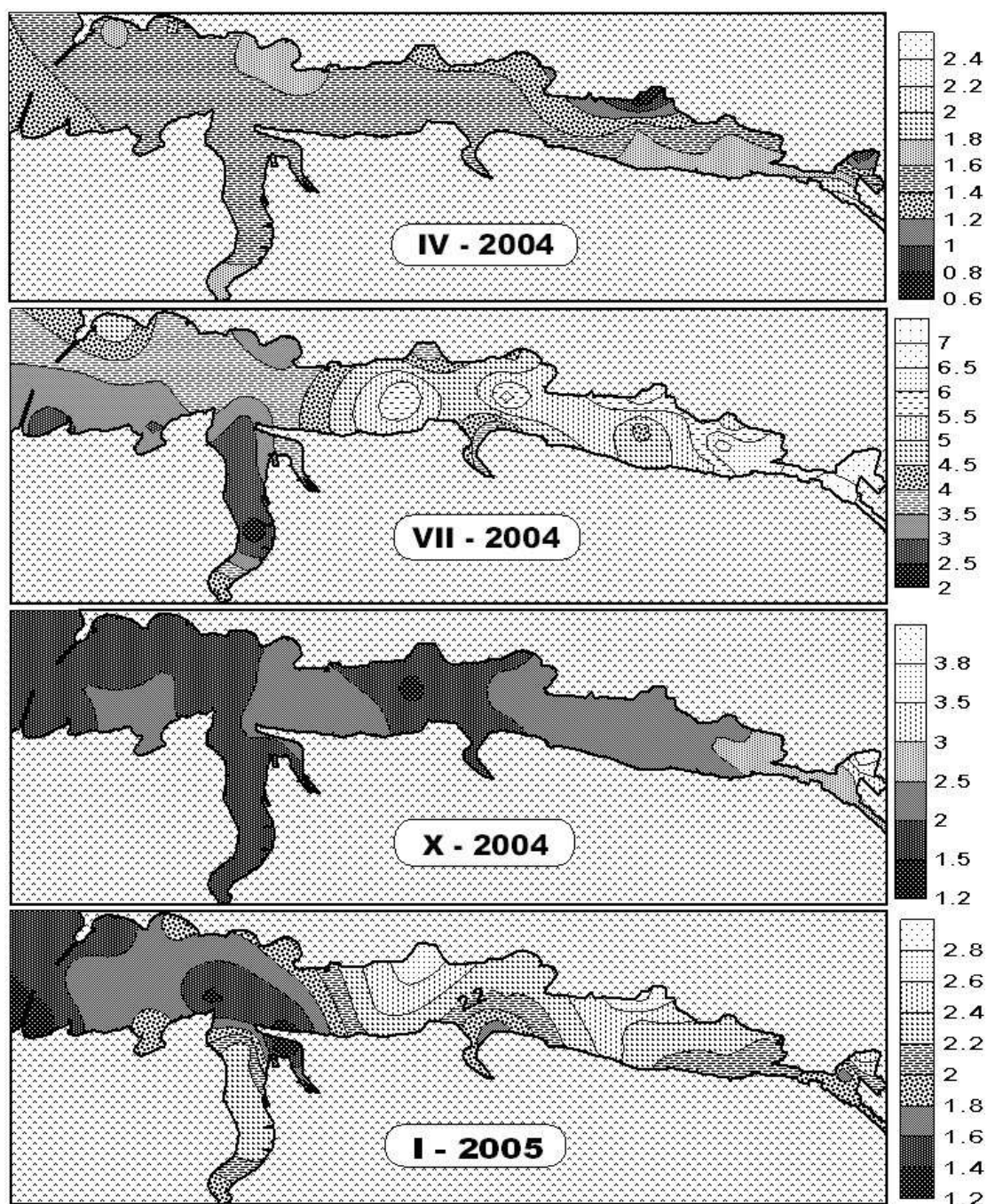


Рис. 165 Сезонные особенности распределения соотношений хлорофилла «а» и «с» микропланктона Севастопольской бухты в 2004–2005 гг.

В июле в целом индекс — самый высокий из всех сезонов; пониженные значения зафиксированы в бухтах Южная, Артиллерийская и Мартынова. К октябрю индекс снизился примерно в два раза по сравнению с таковым июля. Наибольшее относительное содержание хлорофилла «с» отмечено в центральной части Севастопольской бухты, в бухте Южной и у открытой части Севастопольской бухты. Низкие значения а/с-индекса, свидетельствующие о снижении фотосинтетической активности микропланктона, в январе отмечены на траверсе Южной бухты и у открытой части Севастопольской бухты.

На основании сезонного мониторинга, проведённого с ежемесячным отбором проб в Севастопольской бухте, было зарегистрировано два основных

пика «цветения» фитопланктона в году: весенний (июнь — июль) и осенний (ноябрь). Таким образом, только в июле мы застали развивающуюся стадию продукционной сукцессии, что подтверждается высокими значениями соотношений хлорофиллов *a/c*. Для июля характерны и высокие значения НР-индекса, которые указывают на преобладание гетеротрофной активности над автотрофной. В подобной ситуации следовало бы ожидать быстрого снижения биомассы микропланктона, поскольку деструкционные процессы преобладают над продукционными. Если сравнивать по значениям динамику АТФ и хлорофилла «а», становится очевидным, что общая метаболически активная биомасса возросла в целом больше, чем фотоавтотрофная компонента. Из этого следует, что прирост биомассы гетеротрофной части микропланктона был выше, чем автотрофной.

Дальнейшее развитие сообщества проходило, по-видимому, по следующей схеме. К середине летнего сезона, включавшего годовой пик инсоляции, воды бухты обрели большой органический вклад в виде растворённого органического вещества, что позволило развиться большой биомассе гетеротрофной части микропланктонного сообщества, главным образом бактериопланктону. Большая гетеротрофная активность привела к быстрой минерализации органики и пополнению вод биогенами. В результате фотосинтетическая активность не снизилась, эколого-метаболические связи и обмен вещества и энергии между гетеротрофной и автотрофной частями сообщества поднялись на более высокий уровень. Сложившееся относительное равновесие в обменных процессах в процессе сезонных изменений со сменой светового режима неизбежно нарушается.

Обращает на себя внимание особенность значений НР-индекса в бухте Южной, наиболее загрязнённой из рассматриваемых нами. Этот факт противоречит критериям НР-индекса по качеству вод (Chiaudani, Pagnotta, 1978). Данные микроскопирования, проведённого параллельно с нашими анализами, тоже не укладываются в рамки обычных соотношений. Проанализировав ситуацию, мы полагаем, что в результате антропогенного пресса в этом районе происходит сильное угнетение аденилатной энергетической системы микропланктона, что и выражается в уменьшенном содержании пула АТФ и, соответственно, в повышенном относительном содержании хлорофилла «а».

Таким образом, рассмотренные особенности значений НР-индекса для отдельных сезонов позволяют учитывать природную динамику индекса как результат сезонных сукцессий (в случаях, когда индекс обретает определённые значения в обширных зонах), а также для его использования в качестве критерия антропогенного пресса (когда значения индекса сильно отличаются от фоновых в отдельных точках). Мы увидели, что высокие значения НР-индекса с высокой экстенсивностью отмечены летом; вероятно, это связано со зрелой стадией продукционно-деструкционной сукцессии, в то время как в другие сезоны локальные участки повышенных значений указывают на вероятные влияния промышленных и бытовых сбросов.

В заключение можно сделать следующие выводы. Несмотря на относительно небольшой размер исследуемой акватории, выявлены значительные различия в развитии микропланктона в различных точках Севастопольской бухты. Наименьшие значения НР-индекса зарегистрированы зимой, при наименьшей биомассе, наибольшие — летом, при наибольшей биомассе. В летний

сезон прирост гетеротрофной части биомассы микропланктона был значительно больше, чем автотрофной. Судя по пигментному индексу, летом при максимальных значениях биомассы и НР-индекса фотосинтетическая система фитопланктона была в более активном состоянии, чем в другие сезоны, что свидетельствует о развитой, но не поздней стадии продукционно-деструкционной сукцессии. Низкие значения НР-индекса не могут служить критерием высокого качества вод, поскольку снижения индекса могут быть следствием угнетённой аденилатной энергетической системы.

Работа выполнялась в рамках программы гранта ИНТАС (INTAS-03-51-6196).

17.2 Динамика аденилатного пула и пигментного состава различных культур морских планктонных водорослей при их адаптации в условиях минеральной подкормки и минерального дефицита

Существование любой популяции, в том числе и популяции планктонных водорослей, определяется не только совокупностью абиотических факторов, но и биотическими условиями среды, важнейшей составляющей которых являются конкурентные взаимодействия между популяциями фитопланктона. Межвидовая конкуренция складывается из продукционных способностей и физиологических потребностей отдельных видов, что является движущей силой сукцессий. В условиях нелимитированного доступа ресурсов среды (количество минеральных солей и световой энергии для продуцентов) преимущество в развитии имеют виды, способные к быстрому росту популяции (r-стратеги). В условиях лимитирования роста организмов теми или иными ресурсами преимущество над своими конкурентами получают виды, обладающие наименьшими потребностями в этих ресурсах (K-стратеги) (Одум, 1986). На ранних стадиях продукционной сукцессии, когда из фитопланктонных популяций доминируют r-стратеги, способные на большой рост продукции при нелимитированном ресурсе биогенных элементов в среде, удельное содержание пигментов фотосинтеза значительно выше, чем при доминанте K-стратегов на более поздних стадиях сукцессии. Это обусловлено меньшими размерами клеток r-стратегов (Margalef, 1965), что, в свою очередь, повышает удельную поверхность их клеток.

Исходя из предположения, что субстратные и энергетические потребности представляют собой видоспецифические физиологические характеристики, можно смоделировать характер взаимодействия в сообществе видов, рост которых лимитирован одними и теми же ресурсами (Левич, 1989). Таким образом, для понимания закономерностей формирования видовой структуры фитопланктона и первичной продукции в водных экосистемах, а также для определения факторов, обуславливающих сезонную изменчивость и пространственную неоднородность фитопланктона, необходимо выявление особенностей динамики биомассы и функционального состояния, фотосинтетической активности и репродуктивной способности популяций планктонных водорослей.

В исследованиях фитопланктона часто фигурируют параметры продуктивности и биомассы, определяемые обычно по скорости ассимиляции углерода или концентрации хлорофилла «а». Последний показатель, хотя и находится в тесной связи с величиной первичной продукции, имеет обширный диапазон варьирования, зависящий от взаимодействия интенсивности освещения, температуры, лимитирования питательным веществом, стадии

роста и систематического положения микроводорослей (Финенко и др., 1971; Eppley et al, 1977; Falkowski et al, 1985; Geider, 1987). Кроме означенных факторов, главным образом абиотических, важную роль в развитии популяций играют биотические факторы, зависящие от популяционной плотности (Одум, 1986). Такие ограничивающие факторы имеют сложные для изучения механизмы регуляции плотности популяции, но имеют, тем не менее, проявления, выраженные в изменениях биохимических параметров. Прогноз скорости роста фитопланктона невозможен без учёта физиологических потребностей различных видов массовых планктонных водорослей, без изучения биохимической стратегии адаптации тех или иных групп микроводорослей, занимающих, в силу своих физиологических характеристик, определённое звено в микропланктонном сообществе. Для изучения сравнительной физиологии с учётом биохимических адаптационных характеристик пользуются скляночными культурами планктонных водорослей с изменяемыми параметрами фактора, детерминирующего развитие и биохимические адаптационные изменения.

Биохимические адаптации, сопровождающие все адаптационные изменения организма, включая морфологические (Хочачка, 1977), в нашем случае сводятся к изменениям биохимических параметров, которые связаны с физиологическим состоянием и растительными пигментами, составляющими основу фотосинтетической системы, т. е. с функциональными способностями к продукции и репродукции различных таксономических групп морских планктонных водорослей. Наш выбор биохимических параметров — аденилатный пул и растительные пигменты — обусловлен следующим.

В 1971 г. Д. Аткинсон разработал модель для определения физиологического состояния клетки. Эта модель основана на соотношении между адениновыми нуклеотидами (АТФ, АДФ и АМФ), которые объединяют клеточные метаболические процессы и внутриклеточный химический энергетический потенциал (Atkinson, 1971a, b). Это соотношение названо аденилатным энергетическим зарядом (АЭЗ) и определяется из молярных концентраций по формуле: $([АТФ] + 1/2[АДФ]) / ([АТФ] + [АДФ] + [АМФ])$. В ряде работ по несвязанным регуляторным ферментам показано, что адениновые нуклеотиды могут влиять на алостерические связывающие свойства (Hewitt, 1975; Turner, Turner, 1975), однако стехиометрическая связь между аденилатными нуклеотидами и делением клеток остаётся неясной. Очевидно, что для процессов роста и деления клеток используется, прямо или опосредованно, энергия аденилатного пула. Катаболические процессы, такие как окисление глюкозы, и фотореакции, в случае с зелёными растительными клетками обеспечивают рост энергии в аденилатном пуле (Atkinson, 1971a). Установлено, что АЭЗ значением 0,8–0,9 является необходимым для деления клеток *Escherichia coli* (Swedes et al, 1975). Кроме того, значение заряда от 0,4 до 0,8 может быть ключевым для регуляции активности анаболических ферментов. Поставленные единичные эксперименты на культурах планктонных водорослей с использованием аденилатного энергетического заряда (Falkowski, 1977; Romano, 1976) убеждают в эффективности использования этого метода для изучения влияния любого фактора среды на физиологическое состояние организмов и объективной оценки степени этого влияния.

В клетках различных таксономических групп фитопланктона присутствует более десятка пигментов с различными функциональными

назначениями. Следует отметить, что непосредственно в фотосинтезе участвует только хлорофилл «а», тогда как остальные пигменты составляют вспомогательную систему фотосинтеза, главным образом трансформируя энергию света для её использования хлорофиллом «а».

Изучение количественных соотношений между различными пигментами фитопланктона позволяет судить о преобладании в морской воде той или иной группы водорослей. Соотношения между пигментами водорослей, кроме того, характеризуют физиологическое состояние популяции фитопланктона. Так, например, высокое содержание хлорофилла «а» свидетельствует об интенсивной фотосинтетической деятельности фитопланктона, а уменьшение его содержания и повышение количества хлорофилла «с» — о затухании развития фитопланктонного сообщества (Методические основы..., 1988). Физиологическое состояние и фотосинтетическую активность фитопланктона характеризует также так называемый пигментный индекс — отношение между оптическими плотностями ацетоновой вытяжки из фитопланктона на волнах 663 и 430 нм (D_{430} / D_{664}) (Margaleff, 1965). На волне 664 нм почти всё поглощение осуществляется хлорофиллом «а» или продуктами его превращения. На волне 430 нм, наряду с хлорофиллом, свет поглощают также каротиноиды. Существует мнение, что при неблагоприятных для фитопланктона условиях в первую очередь разрушается хлорофилл «а». Это явление сопровождается накоплением более устойчивых к разрушению каротиноидов. Как правило, повышение содержания каротиноидов и снижение клеточного хлорофилла «а» — процессы взаимонаправленные, но и одностороннее повышение содержания каротиноидов или снижение содержания хлорофилла «а» приводит к смещению их соотношений, которое также интерпретируется как сигнал затухания фотосинтеза.

Объектами исследований выбраны культуры морских планктонных водорослей: *Prorocentrum pusillum* (мелкая перидиниевая, r-стратег¹), *Prorocentrum micans* (перидиниевая, r-стратег), *Skeletonema costatum* (мелкая диатомовая, r-стратег), *Rhizosolenia alata* и *Ditylum brightwellii* (крупные диатомовые, K-стратегии). Культуры были выставлены в стеклянных колбах объёмом 0,25 л для экспозиции на естественное солнечное освещение с матовым ослабителем инсоляции. Эксперимент проведен в течение 10 сут (с 11 по 20 апреля 2006 г.) при температуре 15–17 °С и максимальном освещении 4300 лк. Экспозицию проводили в двух режимах: 1) с добавлением питательной среды Гольдберга в модификации Кабановой (Кабанова, 1958); 2) с добавлением стерилизованного фильтрата морской воды. С дискретностью в 3 сут культуры аккуратно перемешивали, отбирали пробы объёмом 30 мл для счёта клеток и аденилатного анализа и добавляли такой же объём среды или фильтрата. На стартовом этапе проводили анализы и подсчёт клеток на неразбавленном материале, затем его разделили, при тщательном перемешивании, на две аликвотные части, согласно режимам содержания. Для соблюдения чистоты культур колбы укупировали химически нейтральной плёнкой «Парафилм».

Для подсчёта клеток пробы отбирали каждые 3 суток, затем фиксировали их 2,5 % глютаровым альдегидом. Счёт клеток проводили, используя для крупных клеток бинокулярную лупу, для мелких — микроскоп.

1 Принадлежность к стратегии по: Паутова, Силкин, 1993.

Для анализа аденилатного пула пробы культур объёмом 10 мл отбирали вначале, а также на 7 и 10-е сутки экспозиции. Пробы при слабом вакууме (максимальное разряжение — 0,1 атм.) осаждали на фильтры «Сарториус» диаметром 47 мм (размер пор — 3 мкм), затем заливали кипящим трис-ацетатным буфером и выдерживали в кипящей водяной бане в течение 5 мин. Полученные экстракты аденилатов сливали в 4-мл кюветы, замораживали и хранили при -18 °С до дальнейшей обработки. Для анализа АТФ применяли хемиллюминесцентный метод (Holm-Hansen, Booth, 1966; Karl, 1980), используя прибор АТР Luminometer 1250. Для анализа АДФ и АМФ проводили энзиматическое восстановление этих нуклеотидов до АТФ, пригодного для хемиллюминесцентного анализа. После полученных измерений рассчитывали концентрации неполнофосфорилированных нуклеотидов, используя разницу в показаниях концентраций в пуле с восстановленным АТФ и первичным АТФ. Расчёт молярности нуклеотидов рассчитывали из восстановленного АТФ.

Пробы на пигментный состав проводили дважды: на стартовом и финальном этапах. Пробы объёмом 10 мл фильтровали при тех же условиях, что и на адениновые нуклеотиды. После фильтрации, фильтры подсушивали в холодильнике при температуре +2...+5 °С. Затем фильтры помещали в центрифужные пробирки, заливали 5 мл 90 % ацетона марки ОСЧ, интенсивно перемешивали стеклянной палочкой и оставляли в холодильнике для постепенного растворения фильтров. Полученные элюаты центрифугировали в течение 15 мин при скорости вращения 3000 об./мин. Затем проводили измерения экстинкции элюатов в 5-см кварцевых кюветах на приборе Спекол-11 при длинах волн 430, 630, 647, 664 и 750 нм. Расчёт концентраций хлорофиллов «а» и «с» проводили по формулам (Jeffrey, Humphrey, 1974).

Судя по динамике численности клеток, наибольшее развитие имели г-стратеги (рис. 166): *Skeletonema costatum* (1293 % прироста на среде, 627 % — на фильтрате), *Prorocentrum pusillum* (соответственно 715 и 394 %) и *Prorocentrum micans* (соответственно 303 и 115 %). К-стратеги имели значительно меньший прирост численности от начальной (рис. 167): *Rhizosolenia alata* — 181 % на среде и 124 % – на фильтрате; *Ditylum brightwellii* — соответственно 100 и 64 %. Общим для всех культур было достижение численного максимума на 7 сутки эксперимента и почти везде снижение численности к 10 сут. У г-стратегов величина прироста численности в режиме подпитки примерно в 2 раза превышает таковую на фильтрате. У К-стратегов разница прироста численности в различных режимах невелика. Не исключено, что, кроме вышеуказанных факторов, сдерживающих развитие культур, могло иметь место влияние температуры, освещённости либо иных неучтённых воздействий.

В аденилатной энергетической системе произошли следующие изменения. В режиме «подпитки» почти все виды незначительно снизили АЭЗ в фазе пика развития. Максимальное снижение (до 0,65) отмечено у *P. micans* и *D. brightwellii*. Незначительно, до уровня стартовых значений, культуры повысили АЭЗ в заключительной фазе (рис. 168А). Исключение составила *R. alata*, где динамика АЭЗ находилась в противофазе остальным. В «голодающем» режиме (рис. 168В) в фазе пика развития снижение АЭЗ произошло значительно сильнее. Наибольшее снижение АЭЗ отмечено у *P. micans* — до 0,39. Характерно, что наибольшему снижению АЭЗ подверглись г-стратеги. У *R. alata* снижение АЭЗ было столь незначительно, что

устойчивость этой культуры к дефициту биогенных элементов не вызывает сомнения.

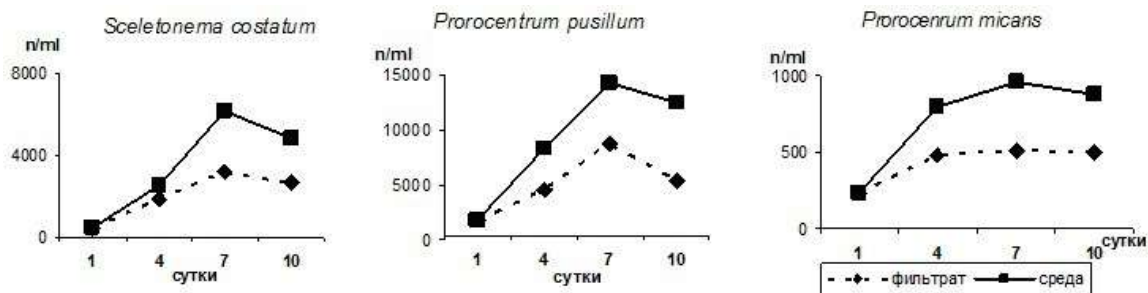


Рис. 166 Динамика численности клеток культур морских планктонных водорослей (r-стратегов) во время 10-суточной экспозиции на среде Гольдберга и на фильтрате морской воды

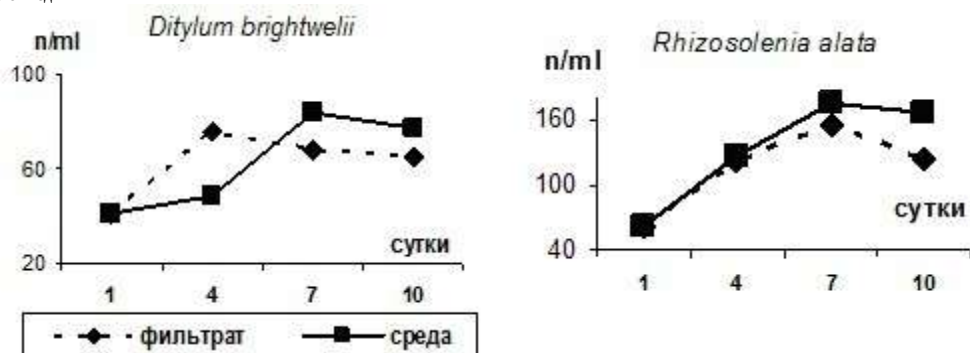


Рис. 167 Динамика численности клеток культур морских планктонных водорослей (K-стратегов) во время 10-суточной экспозиции на среде Гольдберга и на фильтрате морской воды

Во время 10-дневной экспозиции произошли изменения и в соотношениях биомассы и аденилатного пула (рис. 169). Следует отметить, что изначально относительное содержание адениновых нуклеотидов у мелкие формы значительно выше, чем у крупных. В режиме «подпитки» относительное содержание адениновых нуклеотидов несколько снижается к заключительной фазе (у *Ditylum brightwellii* немного повышается). В целом больших изменений нет, и значения у различных видов не перекрываются.

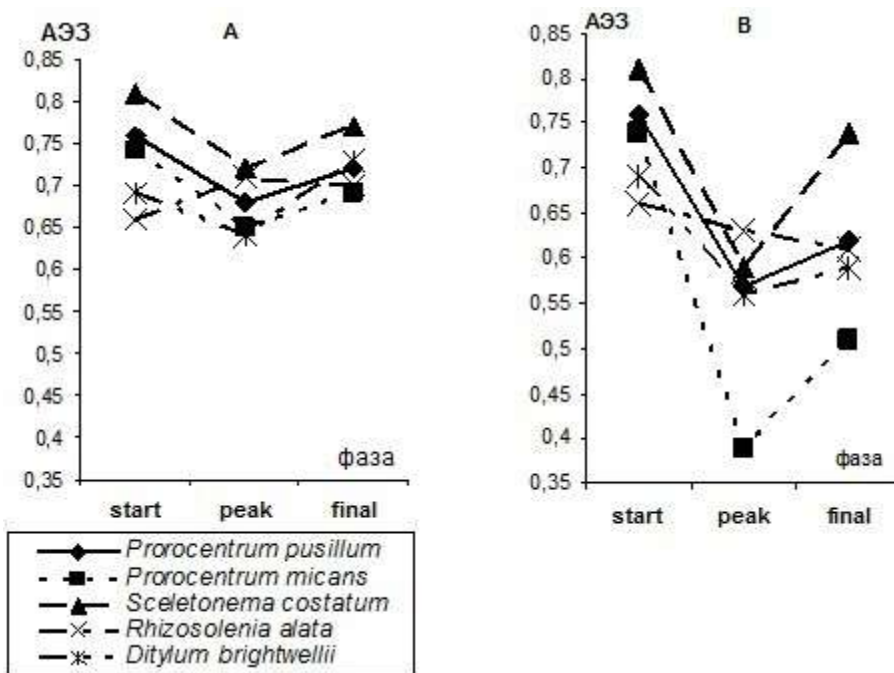


Рис. 168 Динамика аденилатного энергетического заряда в культурах морских планктонных водорослей: А — на среде Гольдберга; В — на фильтрате морской воды

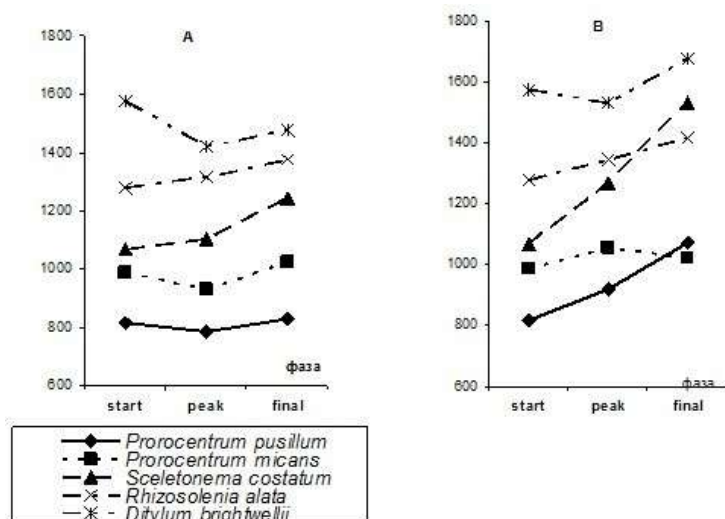


Рис. 169 Динамика соотношений биомассы и аденилатного пула в культурах морских планктонных водорослей: А — на среде Гольдберга; В — на фильтрате морской воды

В режиме «голодания» картина иная. Самому значительному снижению относительного содержания адениновых нуклеотидов была подвержена культура *Skeletonema costatum*, несколько меньшему — *Prorocentrum pusillum*. Культура *Prorocentrum micans*, в отличие от остальных, в этом аспекте практически не претерпела изменений. Изменения в пигментном составе культур фитопланктона (рис. 170) происходили по следующей схеме.

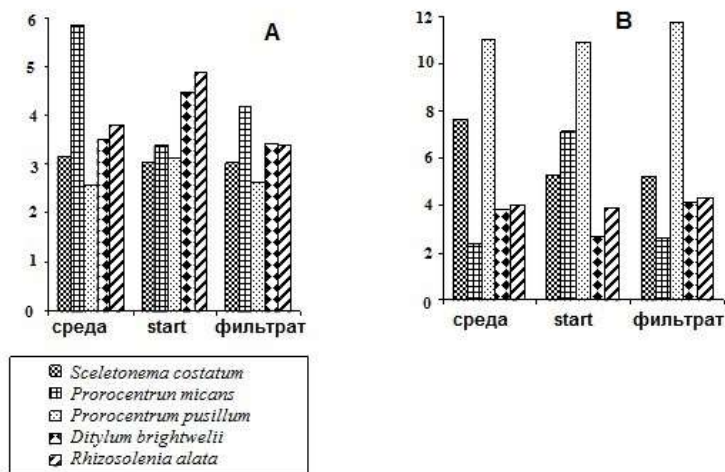


Рис. 170 Изменения соотношений экстинкции 430 / 664 нм (А) и концентраций хлорофиллов «а» и «с» (В) в культурах морских планктонных водорослей в течение 10-дневной экспозиции в режимах подпитки средой Гольдберга и на фильтрате морской воды

На стартовом этапе наибольшее относительное содержание каротиноидов (по соотношению экстинкции 430 / 664 нм — рис. 170А) было зарегистрировано в крупных диатомовых — *Rhizosolenia alata* и *Ditylum brightwellii*, несколько ниже — у крупной перидинеи — *P. micans*, самые низкие — у мелкой диатомеи *S. costatum* и у мелкой перидинеи *P. pusillum*.

Явный сдвиг в сторону снижения относительного содержания каротиноидов в обоих режимах отмечен у крупных форм диатомовых — *R. alata* и *D. brightwellii*, а также, в меньшей степени, у мелкой перидинеи — *P. pusillum*. У *S. costatum* практически не наблюдалось изменения баланса пигментов. Значительные изменения соотношений в сторону увеличения доли каротиноидов, особенно в режиме «подпитки», отмечены у *P. micans*.

Самое низкое относительное содержание хлорофилла «с» (по соотношению концентраций хлорофиллов «а» и «с» — рис. 170В) на стартовом этапе отмечено у мелкой перидинеи *P. pusillum*, самое высокое — у диатомей *R. alata* и *D. brightwellii*; у *P. micans* и *S. costatum* зафиксированы промежуточные значения.

После 10-дневной экспозиции у *Prorocentrum pusillum*, *Rhizosolenia alata* и *Ditylum brightwellii* значительных изменений в соотношениях хлорофиллов не наблюдалось. У *Skeletonema costatum* несколько возросла доля хлорофилла «а» в режиме «подпитки». Самые значительные изменения в сторону относительного роста хлорофилла «с» зарегистрированы у *Prorocentrum micans*, причём в обоих режимах.

В практике культивирования микроводослей используют два типа содержания культур: накопительный и проточный. В многочисленных лабораторных экспериментах (Максимова, 1977) с накопительными культурами фитопланктона установлено, что процесс роста биомассы (численности) клеточных популяций, обусловленный потреблением биогенных элементов, закономерно складывается из трёх стадий: стадия А — поглощение веществ клетками и накопление биогенов без увеличения численности клеток; стадия В — деление клеток при одновременном потреблении вещества из среды; стадия С — деление клеток без потребления веществ из среды, т. е. за счёт внутренних запасов питательного вещества.

Данные стадии, называемые составными частями процесса «потребление — рост», могут быть перекрывающимися и редуцированными. Стадии могут лишь частично совпадать с фазами роста, выявленными по кривым роста, а именно: стадия А является составной частью лагфазы (на начальном этапе лагфазы нет ни потребления, ни роста), а стадии В и С входят в фазу экспоненциального роста.

При экспериментальном изучении роста популяции микроорганизмов стадия В наблюдается как при периодическом (накопительном), так и при проточном (непрерывном) культивировании, когда деление клеток происходит за счёт веществ, постоянно поступающих в культиватор со свежей средой. Стадия С, как правило, составляет наибольшую по длительности фазу при накопительном культивировании. В природных водоёмах рост популяции происходит в режимах, промежуточных между непрерывным и накопительным: приток биогенов может быть неоднократным в течение сезона, но завершается сезон, как правило, при отсутствии в среде веществ, лимитирующих рост (Левич, 1989).

Численность клеток в культурах нашего эксперимента несколько ниже, чем указано в литературных источниках, что, вероятно, связано с тем, что мы не применяли воздушную подкачку и использовали колбы конической формы, в результате чего площадь газообмена была небольшой, что могло сказаться на ограничении доступа углекислоты из атмосферы. В нашем эксперименте применялось не чисто накопительное культивирование, а частично проточное (с заменой ~ 10 % воды в трое суток). По этой причине небольшое снижение численности отчасти можно отнести и к 10 % отбору материала для проб, а не к полному прекращению деления в заключительной стадии эксперимента.

Необходимо подчеркнуть, что используемые нами культуры можно назвать «монокультурами» лишь с позиции фитопланктонных видов: очень сложно и едва ли необходимо содержать культуры в стерильных условиях, без присутствия в них бактерий. Коль скоро в культурах планктонных водорослей присутствует бактериопланктон, их объединение стабилизирует среду как в части синтеза органической составляющей, так и в части минерализации органики, восполнения биогенными элементами. Образуется некий

микрочосм, позволяющий культуре водорослей находиться в квазистационарном состоянии. Поэтому следует иметь в виду, что в поставленном нами режиме дефицита биогенных элементов всё же происходит частичная компенсация биогенных элементов за счёт метаболизма бактериопланктона.

Судя по динамике численности клеток и по изменениям пигментного состава, на заключительном этапе эксперимента у большинства культур проявляются признаки «угасания» фотосинтетической активности: кроме выхода численности на экспоненциальное плато, возрастает доля каротиноидов и хлорофилла «с». Таким образом, финальную стадию эксперимента можно рассматривать как завершающую стадию С.

Рассмотрим динамику аденилатной системы в аспекте целесообразности наблюдаемых перемен.

Интенсивная фотосинтетическая ассимиляция фитопланктона приводит к ограниченному, но реальному развитию пула адениновых нуклеотидов в направлении форм, менее заряженных высокоэнергетическими фосфатными связями (АДФ и АМФ). Это развитие обусловлено гидролизом АТФ в процессе клеточного биосинтеза (Aleya, 1989). Рост биомассы и численности фитопланктонных организмов в системах с ограниченным водообменом, приводит к недостатку биогенных ресурсов вод, в частности к дефициту растворённого фосфора, и, соответственно, к снижению энергетического заряда аденилатной системы (Hino, 1988).

Поскольку метаболическая активность организмов находится в строгой зависимости от таких макромолекул, как ферменты и нуклеотиды, процессы адаптации должны сводиться к тому, чтобы функции макромолекул были такого типа и осуществлялись с такими скоростями, при которых жизненные процессы организма протекали бы удовлетворительно, несмотря на помехи окружающей среды. Достижению этой общей цели служат три механизма — три основных вида стратегии:

- (1) могут изменяться типы макромолекул в той или иной системе организма;
- (2) могут изменяться количества и концентрации макромолекул;
- (3) может происходить адаптивная регуляция функции макромолекул (Хочачка, Сомеро, 1977).

Исходя из результатов работ А. Чапмана — Д. Аткинсона, были разработаны критерии оценки физиологического состояния одноклеточных по АЭЗ. Выделяют три области значений АЭЗ, соответствующие различному состоянию организма при изменении окружающей среды: 0,75–0,99 — при нормальном метаболическом гомеостазе организма в нелимитированных условиях, когда организм растёт и развивается; 0,5–0,75 — при воздействии лимитирующих факторов, когда организм уже не размножается, однако при возвращении в нормальные условия все жизненные функции организма восстанавливаются; при значении АЭЗ менее 0,5 организм погибает (Chapman et al., 1971).

АЭЗ, неизбежно снижающийся при использовании энергии для деления клеток, достигает своего минимума при максимуме численности. Эта точка экстремальных значений включает механизм возврата аденилатной системы к заряженному состоянию в целях сохранения жизнеспособности и нормального протекания физиологических процессов. Вследствие недостатка биогенных элементов, в первую очередь фосфатов, «подзарядка» аденилатной системы фосфорилированием АМФ и АДФ происходит из внутренних

ресурсов клетки. В результате этой перестройки снижается аденилатный пул, о чём свидетельствует повышение соотношений биомасса / аденилатный пул (рис. 169).

Компенсаторное повышение АЭЗ у г-стратегов значительно выше, чем у К-стратегов, что, вероятно, связано с различиями в скоростях метаболических процессов. Заметны различия в физиологии и среди г-стратегов. У диатомовой *Skeletonema costatum* компенсация АЭЗ выше, чем у перидиниевых, что обусловлено, по-видимому, энергетическими затратами последних на локомоторную деятельность. По признанию авторов (Aleya, 1992; Meksumpun et al., 1994), диатомовые перед лаг-фазой накапливают питательные вещества и повышают АЭЗ для поддержания жизнеспособности во время пребывания за пределами фотической зоны, в то время как цисты перидиниевых имеют низкий АЭЗ.

В заключение можно сделать следующие выводы.

Различные культуры морских планктонных водорослей, используемые в эксперименте, проявили различные изменения биохимических параметров в зависимости от режима содержания и таксономической принадлежности. В культурах г-стратегов наблюдался прирост численности в режиме «подпитки» примерно в два раза больший, чем в режиме «голодания». В культурах К-стратегов такая значительная разница не проявилась. Наибольшие изменения измеряемых биохимических параметров отмечены у культур г-стратегов в режиме дефицита минеральных ресурсов. Изменения в пигментной системе (соотношения экстинкций каротиноидов и хлорофилла «а», соотношения концентраций хлорофиллов «а» и «с») показали угасание фотосинтетической активности как в режиме «голодания», так и в режиме «подпитки». Прослежена общая тенденция для всех культур, особенно чётко проявившаяся в режиме минерального дефицита: снижение АЭЗ по мере роста численности, затем его компенсаторное увеличение при сокращении аденилатного пула.

Авторы выражают искреннюю признательность О. А. Галатоновой, любезно предоставившей культуры микроводорослей для эксперимента и давшей исчерпывающую информацию по их содержанию.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Я. Проблема авторегуляции в цитологии. III. Реактивное повышение устойчивости клеток к действию повреждающих агентов (адаптация) // Цитология. – 1965. – 7, № 4. – С. 447–466.
- Александров С. Н., Безрукова А. Г., Сунгуров А. Ю. и др. Ультрафиолетовая флуоресценция облученных биологических объектов. – Л.: ЦНИРРИ МЗ СССР, 1981. – 47 с.
- Афифи А., Эйзен С. Статистический анализ: Подход с использованием ЭВМ. – М.: Мир, 1982. – 488 с.
- Бабаев Н. С., Демин В. Ф., Ильин Л. А. и др. Ядерная энергетика, человек и окружающая среда. – М.: Энергоатомиздат. – 312 с.
- Бак З., Александер Н. Основы радиобиологии. – М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1963. – 498 с.
- Битюков Э. П. Люминесценция *Noctiluca miliaris* и характеристики ее раздражимости // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. – 1966. – 2, № 5. – С. 452–456.
- Битюков Э. П. Использование биолюминесцентной реакции организмов для отбора физиологически однородного материала // Гидробиол. журн. – 1966. – 2, вып. 5. – С. 85–89.
- Битюков Э. П. Характеристика суточного ритма биолюминесценции *Noctiluca miliaris* (Flagellata, Peridinea) // Зоол. журн. – 1968. – 47, вып. I. – С. 36–41.
- Битюков Э. П. Распределение и экология *Noctiluca miliaris* в Черном море // Биология моря. – 1969. – 3, № 17. – С. 76–95.
- Битюков Э. П. Биолюминесценция *Noctiluca miliaris* в разных температурных условиях // Биология моря. – 1971. – Вып. 24. – С. 70–77.
- Битюков Э. П., Евстигнеев П. В., Токарев Ю. Н. Светящиеся Dinoflagellata Черного моря и влияние на них антропогенных факторов // Гидробиол. журн. – 1993. – 29, № 4. – С. 27–34.
- Виленчик М. М. Радиобиологические эффекты и окружающая среда. – М.: Энергоатомиздат, 1985. – 136 с.
- Гептнер М. В. Опыт построения типологии вертикального распределения океанического зоопланктона // Журн. общ. биол. – 1996. – 57, № 1. – С. 44–66.
- Гительзон И. И., Левин Л. А., Утюшев Р. Н. и др. Биолюминесценция океана. – СПб: Гидрометеоздат, 1992. – 284 с.
- Гренадер А. К. О возможном механизме стимулирования пролиферации клеток различными повреждающими воздействиями // Биофизика. – 1984. – 29, вып. 5. – С. 840–841.
- Григорьев Ю. Г. Космическая радиобиология. – М.: Энергоиздат, 1982. – 176 с.
- Гродзинский Д. М. Надежность растительных систем. – Киев: Наук. думка, 1983. – 367 с.
- Громов В. В., Москвин А. И., Сапожников Ю. А. Техногенная радиоактивность Мирового океана. – М.: Энергоатомиздат, 1985. – 272 с.
- Дечев Г., Матвеев М. Колебательные процессы в биологических системах как результат оптимального саморегулирования // Биофизика. – 1969. – 14, вып. 6. – С. 1114–1115.
- Евстигнеев П. В. Влияние тяжелых металлов на светоизлучение *Noctiluca miliaris* // Экология моря. – 1988. – Вып. 29. – С. 65–72.
- Евстигнеев П. В. Влияние ряда токсических соединений на биолюминесценцию морских копепод // Экспериментальная водная токсикология. – 1990. – № 14. – С. 105–119.
- Евстигнеев П. В., Битюков Э. П. Биолюминесценция морских копепод. – Киев: Наук. думка, 1990. – 144 с.
- Евстигнеев П. В., Битюков Э. П., Околотков Ж. Е. Видовой состав и специфичность биолюминесценции водорослей Duporphuseae // Ботанич. журн. – 1993. – 78. – С. 1–15.
- Евстигнеев П. В., Серикова И. М. Изучение воздействия нефти на биолюминесценцию планктонных организмов // Экспериментальная водная токсикология. – 1987. – № 12. – С. 122–136.
- Евстигнеев П. В., Токарев Ю. Н. Исследование биофизических характеристик светоизлучения и раздражимости перидиней в зависимости от их размеров // Молодые ученые и основные направления развития современной биологии: Тр. 16 научн.

- конф. молодых ученых биолог. фак. МГУ, Москва, 23–26 апреля 1985. – М., 1985. – Ч. 2. – С. 103–107. – Деп. в ВИНТИ 18.07.85, № 5200.
- Егоров Ю. А. Контроль радиационной обстановки в окружающей АЭС среде, управление радиационным состоянием системы АЭС – Окружающая среда // Радиационная безопасность и защита АЭС. – М., 1987. – Вып. 12. – С. 76–98.
- Журавлев А. И. Проблемы биолюминесценции // Тр. МОИП. – 1965. – 21. – С. 184–193.
- Зарубин О. Л., Тришин В. В. Радіоактивне забруднення прісноводних екосистем 30-кілометрової зони відчуження // Чорнобиль. Зона відчуження / Ред. В. І. Бар'яхтар. – Київ: Наук. думка, 2001. – С. 100–120.
- Иванов В. А., Ястреб В. П., Горячкин Ю. Н. и др. Природопользование на черноморском побережье Западного Крыма: современное состояние и перспективы развития / ред. В. А. Иванов. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. – 324 с.
- Израэль Ю. А., Цыбань А. Б. Антропогенная экология океана. – Л.: Гидрометеиздат, 1989. – 527 с.
- Информация об аварии на Чернобыльской АЭС и ее последствиях, подготовленная для МАГАТЭ // Атомная энергия. – 1986. – 61, вып. 5. – С. 301–320.
- Кабанова Ю. Г. Органический фосфор, как источник питания фитопланктона // Тр. Ин-та океанол. – 1958. – Спец. вып. 1. – С. 80.
- Календо Г. С. Ранние реакции клеток на ионизирующее излучение и их роль в защите и сенсбилизации. – М.: Энергоиздат, 1982. – 96 с.
- Карнаухов В. Н., Кергиенцев А. С., Яшин В. А. Люминесцентный метод биоиндикации состояния экосистем. – Пущино, 1982. – 24 с. – (Препринт / АН СССР. ОНТИ НЦБИ).
- Катков А. Е. Введение в региональную радиоэкологию моря. – М.: Энергоатомиздат, 1985. – 160 с.
- Катульский Ю. Н. Методические основы экспериментального изучения совместного действия ксенобиотиков // Гигиена и санитария. – 1990. – № 4. – С. 71–75.
- Керкис Ю. Я. О пороговом эффекте ионизирующей радиации и других мутагенов // Информац. бюлл. «Радиобиология». – 1977. – Вып. 20. – С. 89–90.
- Кесслер Ф. Бактериальная люминесценция – чувствительный инструмент индикации загрязнения окружающей среды / Биолюминесценция в Тихом океане. – Красноярск, 1982. – С. 394–403.
- Коггл Д. Е. Биологические эффекты радиации. – М.: Энергоатомиздат, 1986. – 184 с.
- Козлов В. Ф. Справочник по радиационной безопасности // М.: Энергоатомиздат, 1987. – 192 с.
- Комаров В. П., Петин В. Г. Математическое описание эффектов одновременного действия ионизирующей радиации и гипертермии на клетки млекопитающих // Мед. Радиол. – 1985. – 30, № 7. – С. 41–46.
- Кондрашова М. Д., Савин В. Н., Архипов М. В. К вопросу о механизмах радиочувствительности у растений // Радиобиология. – 1989. – 29, вып. 2. – С. 251–255.
- Конькова А. Ф., Мигай И. А., Шехаева О. М. и др. Физико-химические закономерности адаптации организма к экстремальным воздействиям // Изв. АН СССР. Серия Биол. – 1987. – № 1. – С. 104–118.
- Кордюм Е. Л. Современные проблемы клеточной биологии растений / Ботаника и микология на пути в третье тысячелетие / ред. С. П. Вассер. – Киев: Наук. думка, 1996. – С. 245–255.
- Кордюм Е. Л., Сытник К. М. Концепция стресса / Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов / ред. Е. Л. Кордюм. – Киев: Наук. думка, 2003. – С. 11–30.
- Кочетов О. В., Тарусов В. Н. Сверхслабая хемилюминесценция листьев водных растений при действии солей тяжелых металлов // Биофизика. – 1975. – 10, 3. – С. 537–539.
- Красавин Е. А., Козубек С. Принцип попадания и современная радиобиология / Эвристичность радиобиологии. – Киев: Наук. думка, 1988. – С. 4–23.
- Кудряшов Ю. Б., Беренфельд Б. С. Основы радиационной биофизики. – М.: Изд-во МГУ, 1982. – 304 с.

- Кузин А. М. Стимулирующее действие ионизирующего излучения на биологические процессы. – М.: Атомиздат, 1977. – 136 с.
- Кузин А. М. О различии ведущих молекулярных механизмов при действии гамма-радиации на организм в больших и малых дозах // Изв. АН СССР. Сер. Биол. – 1980. – № 6. – С. 883–890.
- Кузин А. М., Вагабова Э. М. О роли совместного действия видимого света и ионизирующей радиации в стимуляции развития растений // Радиобиология. – 1978. – **18**, вып. 2. – С. 242–245.
- Левина М. З., Гапочка Л. Д., Веселаго И. А. Соотношение чувствительности и устойчивости гидробионтов при токсическом воздействии на примере модельной популяции водорослей // Вест. Моск. ун-та. Серия Биолог. – 1987. – № 3. – С. 52–55.
- Левич А. П. Потребности фитопланктона в ресурсах среды и пути управления структурой альгоценозов // Журн. общ. биол. – 1989. – **50**, № 3. – С. 316.
- Ли Д. Е. Действие радиации на живые клетки. – М.: Гос. изд. лит-ры по атомн. науке и технике, 1963. – 287 с.
- Лисенков А. Н. Математические методы планирования многофакторных медико-биологических экспериментов. – М.: Медицина, 1979. – 343 с.
- Макимова М. П. Минеральное питание и проблема обеспеченности фитопланктона питательными солями. – Обзorn. инф. ЦНИИТЭИРХ. – 1968. – Вып. 1. – 39 с.
- Казначеев В. П. Информационная функция сверх слабых световых потоков в биологических системах // Тр. Центр. научно-исслед. лабор. Новосибирского медин-та. – 1968. – **4**. – С. 7–19.
- Манцыгин Ю. А., Назарова Л. Ф., Кузин А. М. О действии малых доз гамма-радиации на клетки млекопитающих в культуре // Радиобиология. – 1981. – **21**, вып. 1. – С. 109–113.
- Метелев В. В., Ханаев А. И., Дзасохова Н. Г. Водная токсикология. – М.: Колос, 1971. – 248 с.
- Методические основы комплексного экологического мониторинга Океана. – М.: Гидрометеиздат, 1988. – 286 с.
- Миронов О. Г. Биологические аспекты загрязнения морей нефтью и нефтепродуктами // Известия АН СССР. Сер. географ. – 1972. – № 2. – С. 32–59.
- Миронов О. Г. Развитие планктонных водорослей в условиях нефтяного загрязнения // Человек и биосфера. – 1980. – Вып. 5. – С. 53–62.
- Мисоноу Т., Минеева Л. А. Действие качественного состава света на активность фотосинтетического аппарата *Chlorella* sp. // Вестник Моск. ун-та. Сер. Биол. – 1989. – № 3. – С. 46–51.
- Морозов Н. П., Патин С. А., Демина Л. Л. Переходные и тяжелые металлы в водах северной Атлантики // Тр. Океаногр. ин-та. – 1975. – **127**. – С. 77–94.
- Нарусевич Т. Ф., Токарев Ю. Н. Фитопланктон и биолюминесценция в Средиземном море в летний период // Гидробиол. журн. – 1989. – **25**, № 6. – С. 10–16.
- Нарусевич Т. Ф., Шайда В. Г., Евстигнеев П. В. и др. Взаимосвязь структуры фитопланктона и биолюминесценции как средство мониторинга Черного моря // Экология и рациональное использование природных ресурсов южного региона Украины: Мат. конф. – МГИ. – 1989. – Ч. 2. – С. 273–276. – Деп. в ВИНТИ № 6612-84.
- Обатуров Г. Н. Биофизические модели радиобиологических эффектов. – М.: Энергоатомиздат, 1987. – 152 с.
- Одум Ю. Экология. – М.: Мир, 1986. – **2**. – С. 70–80.
- Павлова Е. В. Энергетический обмен и потребность в пище черноморской ночесветки *Noctiluca miliaris* Sur. // Экология моря. – 1970. – Вып. 19. – С. 104–118.
- Патин С. А. Влияние загрязнения на биологические ресурсы и продуктивность Мирового океана. – М.: Пищевая пром-сть, 1979. – 304 с.
- Патин С. А. Особенности распределения и биологического действия загрязняющих веществ в Мировом океане // Человек и биосфера. – 1982. – Вып. 7. – С. 62–71.
- Паутова Л. А., Силкин В. А. Некоторые закономерности формирования летних планк-

- тонных фитоценозов в прибрежном мелководье северо-западной части Японского моря (залив Петра Великого) // Экология моря. – 1993. – Вып. 44. – С. 36–42.
- Поликарпов Г. Г., Егоров В. Н. Морская динамическая радиохемозология. – М.: Энергоатомиздат, 1986. – 176 с.
- Понырин Л. С., Сидоренко В. А. Роль атомных источников тепла в централизованном теплоснабжении // Вестник АН СССР. – 1985. – № 12. – С. 30–42.
- Пшеницына В. Н. Региональный подход к биоиндикации загрязненных вод // Водные ресурсы. – 1986. – № 1. – С. 123–127.
- Радченко Л. А. Комбинированное действие на артемию гамма-облучения, температуры и солёности // Морская радиохемозология и проблема загрязнений. – Киев: Наук. думка, 1984. – С. 133–149.
- Рогатых Н. П. Эффекты малых доз ионизирующих излучений в популяциях хлореллы: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – М., 1970. – 26 с.
- Романовский Ю. М., Тихомирова Н. К., Хургин Ю. И. Электромеханическая модель фермент-субстратного комплекса // Биофизика. – 1979. – 24, вып. 3. – С. 442–447.
- Рубанович А. В. Общая модель радиационного поражения и форма кривой доза-эффект // Радиобиология. – 1978. – 18, вып. 2. – С. 246–252.
- Рудяков Ю. А., Цейтлин В. Б. Биомасса мезопланктона и биолюминесценция в батипелагической океанической зоне // Океанология. – 1989. – 29, № 5. – С. 819–824.
- Стародубцев Е. Г., Родионов Н. А. Влияние нефтяного загрязнения на морские организмы // Комплексные исследования проблемы антропогенного загрязнения океана. – Владивосток, 1981. – С. 74–93.
- Степанян Н. С., Серегина Т. Б., Крупкова Г. Ф. и др. Обратимость цитогенетических повреждений в растительных клетках при неравном фракционировании повреждающих воздействий. II. Воздействие редко ионизирующими излучениями // Цитология. – 1984. – 26, № 3. – С. 307–315.
- Снегирева Г. П. Исследование хемилюминесценции сыворотки крови после облучения организма // Радиобиология. – 1981. – 21, вып. 1. – С. 114–116.
- Сунгуров А. Ю. Разделение и анализ клеток физическими методами // Итоги науки и техники. Серия Цитология. – ВИНТИ, 1985. – 4. – С. 1–120.
- Сунгуров А. Ю. Радиобиология клеточной поверхности // Итоги науки и техники. Сер. Радиационная биология. – ВИНТИ, 1988. – 7. – С. 3–174.
- Татузов Р. Л., Тихомирова Н. К. Математическое моделирование колебательной ферментативной реакции в непроточной системе // Математические модели в экологии. – Горький: Изд. ГГУ, 1980. – С. 138–146.
- Токарев Ю. Н. Действие гамма-облучения на биолюминесценцию *Noctiluca miliaris* // Радиобиология. – 1976. – 16, вып. 1. – С. 131–134.
- Токарев Ю. Н. Влияние различных доз гамма-излучения на биолюминесценцию черноморской ночесветки // Взаимодействие между водой и живым веществом. – М.: Наука, 1979. – 2. – С. 38–41.
- Токарев Ю. Н. Сравнительная характеристика применимости некоторых радиобиологических критериев для оценки воздействия ионизирующих излучений на черноморские планктонные организмы // Экология и рациональное использование природных ресурсов южного региона Украины: Мат. конф., АН УССР, МГИ. – Севастополь, 1984. – Ч. 2. – С. 331–334. – Деп. в ВИНТИ 08.10.84, № 6612.
- Токарев Ю. Н. К вопросу о механизме воздействия ионизирующих излучений на характеристики светоизлучения морских планктонных биолюминесцентных // Биолюминесценция в медицине и сельском хоз-ве: Мат. Всесоюз. симпоз. – Ташкент, 1987. – С. 104–106.
- Токарев Ю. Н. Изучение радиорезистентности ноктилюки в онтогенезе при различных температурных условиях // Радиобиология. – 1990а. – 30, 1. – С. 135–137.
- Токарев Ю. Н. Биолюминесценция как экспрессивный показатель жизнедеятельности *Noctiluca miliaris* Suriray: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Севастополь: ИнБЮМ АН УССР, 1990б. – 26 с.

- Токарев Ю. Н. Влияние величины и мощности дозы гамма-облучения на динамику смертности *Noctiluca scintillans* Мас. // Чтения памяти Н. В. Тимофеева-Ресовского. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2000. – С. 242–249.
- Токарев Ю. Н., Битюков Э. П. Экология и характеристики свечения ноктилюки над шельфом Черного моря // Биология шельфа: Тез. докл. Всесоюз. конф. по биологии шельфа. – Владивосток, 1975. – С. 171–172.
- Токарев Ю. Н., Битюков Э. П., Василенко В. И. и др. Видовое разнообразие планктонных биолюминесцентных в Черном море и характеристики формируемого ими поля биолюминесценции в неритической зоне Крыма // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор) / Ред. В. Н. Еремеев, А. В. Гаевская. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 121–151.
- Токарев Ю. Н., Соколов Б. Г., Рыжов Н. Н. Изменение характеристик биолюминесценции черноморской ночесветки под воздействием гамма-облучения // Экология моря. – 1982. – Вып. 9. – С. 89–94.
- Турдыев А. А., Богданова-Березовская И. Г., Дворникова Л. И. Критерии оценки радиорезистентности среднеазиатской черепахи // Радиобиология. – 1985. – 25, вып. 1. – С. 92–94.
- Тюлькова Н. А., Филимонов В. С. Биолюминесценция динофлагеллят при изменении эколого-физиологических факторов среды. – Красноярск, 1982. – 28 с. – (Препринт / АН СССР, Ин-т биофизики; № 21).
- Усольцев В. И. Влияние освещенности на выживаемость экспериментальных животных при воздействии ионизирующих излучений // Медицинская радиология. – 1985. – № 11. – С. 41–43.
- Уэбб Д. Ингибиторы ферментов и метаболизма. – М.: Мир, 1966. – 350 с.
- Федоров В. Н. Устойчивость экологических систем и ее измерение // Изв. АН СССР. Сер. Биол. – 1974. – № 3. – С. 402–415.
- Финенко З. З., Тен В. С., Акинина Д. К. и др. Пигменты в морских одноклеточных водорослях и интенсивность фотосинтеза // Экологическая физиология морских планктонных водорослей (в условиях культур) / Под ред. Хайлова К. М. – Киев: Наук. думка, 1971. – С. 51–92.
- Фоменко Б. С., Акоев И. Г. Радиационное повреждение плазматической мембраны и летальное действие радиации на клетки // Успехи соврем. биол. – 1984. – 97, вып. 1. – С. 146–158.
- Хлебович И. И. Критическая солёность биологических процессов. – Л.: Наука, 1974. – 211 с.
- Хочачка П., Сомеро Дж. Стратегия биохимических адаптаций. – М.: Мир, 1977. – 398 с.
- Цыцугина В. Г. Модификация популяционной радиочувствительности черноморских ракообразных антропогенными факторами среды // Тез. докл. 3-й Всесоюз. конф. по морской биологии, Севастополь, октябрь 1988. – Киев, 1988. – Ч. 2. – С. 191.
- Чернобыль. Зона відчуження: Сб. наук. праць. / ред. В. І. Бар'яхтар. – Київ: Наук. думка, 2001. – 548 с.
- Чумакова Р. И. Физиология и биохимия морских светящихся бактерий // Биолюминесценция моря. – М.: Наука, 1969. – С. 72–82.
- Шлыгин И. А., Гейдаров Ф. А., Гончарова А. А. и др. Некоторые результаты исследования района захоронения радиоактивных отходов в северо-восточной части Атлантического океана // Труды ГОИН. – 1985. – Вып. 147. – С. 112–127.
- Шмидт-Ниельсен К. Физиология животных. Приспособление и среда. – М.: Мир, 1982. – 1. – 400 с.
- Шубин В. Н., Брусенцова С. А., Шарапин Ю. М. и др. Радиационное обеззараживание сточных и природных вод. – М.: Энергоатомиздат, 1985. – 64 с.
- Шульман Г. Е., Токарев Ю. Н. Функциональное разнообразие как важный фактор существования биотических компонентов экосистем // Морськ. екол. журн. – 2006. – 5, № 1. – С. 35–56.
- Эйдус Л. Х. Физико-химические основы радиобиологических процессов и защиты от излучений. – М.: Атомиздат, 1972. – 240 с.

- Эйдус Л. X., Корыстов Ю. Н. Кислород в радиобиологии. – М.: Энергоатомиздат, 1984. – 176 с.
- Эмануэль Н. М. Биофизические аспекты действия физических и химических факторов на живые организмы. Защитные свойства антиоксидантов // Биофизика. – 1984. – **29**, № 4. – С. 706–719.
- Aleya L. The seasonal succession of phytoplankton in an eutrophic lake through the coupling of biochemical composition of particulates, metabolic parameters and environmental conditions // Arch. Hydrobiol. – 1992. – **124**, № 1. – P. 69–88.
- Atkinson D. E. Adenine nucleotides as universal stoichiometric metabolic coupling agents // Advances in enzyme regulations / Ed. G. Weber. – Acad. Press, N. Y., 1971a. – P. 207–219.
- Atkinson D. E. Adenine nucleotides as stoichiometric coupling agents in metabolism and as regulatory modifiers: the adenylate energy charge // Metabolic pathways / Ed. H. Vogel. – Acad. Press, N. Y., 1971b. – P. 1–21.
- Bruckner B. H., Burticks A. T. Effect of Phosphorus-32 on the bioluminescence *Photobacterium phosphoreum* // Rad. Res. – 1964. – **22**, № 1. – P. 137.
- Burns C. H., Jacobson A. P., Whipple G. H. The reversible depression on of bacterial luminescence during exposure to X-radiation // Rad. Res. – 1965. – **24**, № 3. – P. 494–502.
- Burns C. H., Wipple G. H. Response of bioluminescence to irradiation // Rad. Res. – 1960. – **12**, № 4. – P. 426.
- Chapman A. G., Fall L., Atkinson D. E. Adenylate energy charge in *Escherichia coli* during growth and starvation // Bact. – 1971. – **108**. – P. 1072–1086.
- Eckert R., Reynolds G. T. The subcellular origin of bioluminescence in *Noctiluca miliaris* // J. Gen. Physiol. – 1967. – **50**, № 5. – P. 1429–1458.
- Eckert R., Reynolds G. T., Chaffee R. Microsources of luminescence in *Noctiluca* // Biol. Bull. – 1965. – **129**, № 2. – P. 394–395.
- Eppley R. W., Harrison W. G., Chisholm S. W. et al. Particulate organic matter in surface waters off Southern California and its relationship to phytoplankton // J. Mar. Res. – 1977. – **35**. – P. 671–696.
- Falkowski P. G. The adenilate energy charge in marine phytoplankton: the effect of temperature on the physiological state of *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 1977. – **27**. – P. 37–45.
- Falkowski P. G., Dubinsky Z., Wyman K. Growth irradiance relationships in phytoplankton // Limnol. Oceanogr. – 1985. – **30**. – P. 311–321.
- Fritz L., Hastings J. W., Morse D. Here tonight, gene tomorrow: The bioluminescent organelles of the dinoflagellate *Gonyaulax polyedra* are formed and degraded on a daily bases // J. Phycol. – 1989. – **25**, № 2. – P. 5.
- Geider R. J. Light and temperature dependence of the carbon to chlorophyll "a" ratio in microalgae and cyanobacteria: implication for physiology and growth of phytoplankton // New Phytol. – 1987. – **106**. – P. 1–34.
- Hastings J. W., Bode V. C. Biochemistry of rhythmic systems // Ann. N. Y. Acad. Sci. – 1962. – № 98. – P. 876–889.
- Hastings J. W., Sweeney B. M. A persistent diurnal rhythm of luminescence in *Goniaulax polyedra* // J. Cell Comp. Physiol. – 1958. – **115**, № 3. – P. 440–458.
- Henry J. P., Michelson A. M. Bioluminescence // Photochem. Photobiol. – 1978. – **27**, № 6. – P. 855–858.
- Herring P. J. Bioluminescent communication in the sea // Light and life in the sea / Eds Herring P. J. et al. – Cambridge: Univ. Press, 1990. – P. 127–148.
- Hewitt E. J. Assimilatory nitrate-nitrite reduction. // Ann. Rev. Pl. Physiol. – 1975. – **26**. – P. 73–100.
- Holm-Hansen O., Booth C. R. The measurement of adenosine triphosphate in the Ocean and its ecological significance // Limnol. Oceanogr. – 1966. – **11**, № 4 – P. 510–519.
- Iwama G. K. Stress in fish // Stress of life. – Ann. N. Y. Acad. Sci. – 1998. – № 851. – P. 304–310.

- Karl D. M. Cellular nucleotide measurements and applications in microbial ecology // *Microbiol. Rev.* – 1980. – № 44. – P. 739–796.
- Krissing R. S., Hers J., Sweeney B. M. Shifting the phase of the circadian rhythm in bioluminescence in *Gonyaulax* with vanillic acid // *Plant Physiol.* – 1979. – **63**. – P. 324–327.
- Levit J. Responses of plants to environmental stresses. – New York: Acad. Press. – 1980. – **1**. – P. 14–32.
- Margalef R. Ecological correlations and the relationship between primary productivity and community structure // *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* – 1965. – 18 suppl. – P. 355–364.
- Meksumpun S., Montani S., Okaichi T. Changes in cellular contents of nucleotides during the growth processes of two marine dinoflagellates // *Bull. Plankton Soc. Japan-Nihon Purankuton GAKKAISHI.* – 1994. – **40**, № 2. – P. 101–108.
- Morse D., Pappenheimer A. M., Hastings J. W. Role of a luciferin-binding protein in the circadian bioluminescent reaction of *Gonyaulax polyedra* // *J. Biol. Chem.* – 1989. – **264**, № 20. – P. 11822–11826.
- Nawata T., Sibaoka T. Coupling between action potential and bioluminescence in *Noctiluca*: effects of inorganic ions and pH in vacuolar sap // *J. Comp. Physiol.* – 1979. – **134**. – P. 137–149.
- Nicol J. A. C. Observation on luminescence in *Noctiluca* // *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* – 1958. – **37**, № 3. – P. 535–549.
- Njus D., Swift E. Bioluminescence // *Toxic dinoflagellate blooms* / Eds D. L. Taylor, H. H. Seliger. – N.-Y.: Acad. Press, 1979. – **1**. – P. 459–462.
- Nordly E. Experimental studies on the ecology of *Ceratia* // *Oikos.* – 1957. – **8**, № 2. – P. 200–265.
- Ohara H., Terasima T. Variations of cellular sulphhydryl content during cell cycle of HeLa cells and its correlation to cyclic change of X-rays sensitivity // *Exp. cell. biol.* – 1969. – **58**, № 1. – P. 182–185.
- Rapp P. E. An atlas of cellular oscillators // *J. Exp. Biol.* – 1979. – **81**. – P. 281–306.
- Ribarov S. R., Benov L. C., Benchev I. C. Hemolysis and peroxidation // *Experientia.* – 1982. – **38**. – P. 1354–1355.
- Romano J. C. Study of the lag-time in cultures of planktonic algae. 2. Changes in the ratios of photosynthetic pigments, adenylic nucleotides (ATP, ADP, AMP) and ribonucleic acids // *C. R. Séances Soc. Biol. Fil.* – 1976. – **170**, № 5. – P. 1069–1074.
- Scott D. Description of relationships between plants and environment // *Vegetation and environment: Handbook of vegetation science* / W. D. Billings, B. R. Syrain (Eds). – Hague: Junk, 1974. – P. 305–339.
- Selye H. A syndrome produced by diverse noxious agent // *Nature.* – 1936. – **138**. – P. 32.
- Silverberg B. A. Ultrastructural localization of lead in *Stigeochonium tenue* (Chlorophyceae, Ulotrichales) as demonstrated by cytochemical and X-ray microanalysis // *Phycologia.* – 1975. – **1**, № 14. – P. 265–274.
- Struhsaker J. W., Eldridge M. B., Echeverria T. Effects of benzene (a water-soluble component of crude oil) on eggs and larvae of pacific herring and northern anchovy // *Pollution and physiology of marine organisms.* – 1974. – P. 253–284.
- Swedes J. S., Sedo R. J., Atkinson D. E. Relation of growth and protein synthesis to the adenilate energy charge in an adenine-requiring mutant of *Escherichia coli* // *J. Biol. Chem.* – 1975. – **250**. – P. 6930–6938.
- Tett P. B. The relation between dinoflagellates and the bioluminescence of sea water // *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* – 1979. – **51**, № 1. – P. 183–206.
- Turner J. E., Turner D. H. The regulation of carbohydrate metabolism // *Ann. Rev. Pl. Physiol.* – 1975. – **26**. – P. 159–186.
- Webb J. V., Hollingsworth M. J., Mill A. J., Davies R. W. Temperature-Dependence of repair of sublethal radiation damage in *Drosophila* // *Rad. Res.* – 1975. – **65**, № 1. – P. 187–190.
- Wuenscher J. E. The ecological niche and vegetation dynamics // *Rad. Res.* – 1974. – **65**, 1. – P. 39–45.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ЧАСТЬ I

ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ МИКРОВОДОРОСЛЕЙ ЧЕРНОГО МОРЯ

Введение <i>Н. В. Шадрин</i>	3
Глава 1. Видовое разнообразие, сезонная и межгодовая изменчивость микроводорослей в планктоне у берегов Крыма <i>М. И. Сеничева</i>	5
Глава 2. Особенности сезонной сукцессии фитоценозов Севастопольской бухты в 2004–2006 гг. <i>Ю. В. Брянцева</i>	18
Глава 3. Микрофитобентос Чёрного моря	29
3.1. Характеристика микрофитобентоса <i>Л. И. Рябушко</i>	29
3.2. Продуктивность сообщества микрофитобентоса твёрдых грунтов прибрежной зоны Чёрного моря и её адаптационный потенциал в условиях переменных факторов внешней среды <i>В. И. Рябушко, М. Ю. Алеев,</i> <i>Л. И. Рябушко, Р. И. Ли</i>	50
Глава 4. Таксономическое разнообразие диатомовых бентоса Чёрного моря <i>Е. Л. Неврова, А. Н. Петров</i>	60
Глава 5. Микроводоросли гиперсолёных водоёмов	85
5.1. Гиперсолёные озёра Крыма: общие особенности <i>Н. В. Шадрин</i>	85
5.2. Фитопланктон гиперсолёных озёр Крыма <i>М. И. Сеничева, Ю. И. Губелит,</i> <i>А. В. Празукин, Н. В. Шадрин</i>	93
5.3. Донные цианобактерии гиперсолёных озёр Крыма <i>Н. В. Шадрин,</i> <i>О. С. Миходюк, О. Г. Найданова, Л. Н. Волошко, Л. М. Герасименко</i>	100
5.4. Донные диатомовые водоросли гиперсолёных водоёмов Крыма <i>Е. Л. Неврова, Н. В. Шадрин</i>	112
Приложение	
Таблица 1. Видовое разнообразие фитопланктона прибрежных вод Крыма	118
Таблица 2. Таксономическая структура микрофитобентоса Чёрного моря	130
Таблица 3. Встречаемость микроводорослей на различных субстратах у крымского побережья Чёрного моря и на Филлофорном поле Зернова (1987–2006 гг.)	157
Таблица 4. Видовой состав фитопланктона гиперсолёных озёр Крыма	163
Таблица 5. Систематика цианобактерий: альгологическая и микробиологическая	166
Таблица 6. Список видов донных цианобактерий гиперсолёных озёр Крыма	168
Таблица 7. Список видов донных диатомовых водорослей (отдел Bacillariophyta), обнаруженных в исследованных солёных озёрах Крыма (2000–2001)	170
Цитированная литература	173

ЧАСТЬ II

МЕТОДЫ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ И ХРАНЕНИЯ МИКРОВОДОРОСЛЕЙ

Глава 6. Культивирование водорослей в лабораторных условиях <i>З. З. Финенко,</i> <i>Л. В. Стельмах, О. А. Галатонова, И. И. Бабич, И. А. Харчук</i>	186
Глава 7. Коллекция культур микроводорослей Института биологии южных морей НАН Украины	201
7.1. Создание и сохранение <i>Л. В. Стельмах</i>	201
7.2. Паспортизация культур <i>Ю. В. Брянцева</i>	202

Глава 8. Биогенные свойства черноморской глубинной воды: потенциальные возможности для культивирования морских одноклеточных водорослей и макрофитов	222
8.1. Биогенные свойства глубинной воды сероводородной зоны Чёрного моря для морских водорослей <i>Г. Г. Поликарпов, Г. Е. Лазоренко, Н. Н. Терещенко</i> ...	222
8.2. Роль аммония в обеспечении биогенных свойств водной среды из сероводородной зоны Чёрного моря <i>С. Б. Гулин, Г. Г. Поликарпов</i>	234
Глава 9. Хранение микроводорослей в состоянии ангидробиоза <i>И. А. Харчук</i>	237
9.1. Перевод микроводорослей в состояние ангидробиоза	237
9.2. Реактивация ангидробиозных культур	252
9.3. Хранение культур	262
Приложение	
Таблица 8. Список штаммов микроводорослей из коллекции ИнБЮМ НАН Украины ..	268
Цитированная литература	274

ЧАСТЬ III

ХАРАКТЕРИСТИКИ КУЛЬТУР МИКРОВОДОРОСЛЕЙ

Глава 10. Морфологические характеристики микроводорослей	281
10.1. Формулы для вычисления объёмов и поверхностей микроводорослей, находящихся в коллекции ИнБЮМ <i>А. М. Лях, Ю. В. Брянцева</i>	281
10.2. Морфологический критерий для оценки состояния микроводорослей <i>Ю. В. Брянцева</i>	291
Глава 11. Пигменты микроводорослей <i>Т. Я. Чурилова, З. З. Финенко, А. И. Акимов</i>	301
11.1. Пигментный состав микроводорослей основных таксономических классов	304
11.2. Влияние условий среды на содержание и состав пигментов в микроводорослях	310
Глава 12. Динамика роста планктонных водорослей в накопительной культуре с добавками растворённых органических веществ <i>В. Е. Ерохин, Н. А. Голубь</i>	320
12.1. Влияние гидролизата мидий на динамику роста планктонных водорослей	320
12.2. Влияние фенольных соединений на динамику роста динофитовых водорослей	334
12.3. Экспериментальная оценка динамики роста динофлагеллят при сочетанном влиянии трофически ценных и токсических растворённых органических веществ	338
Глава 13. Физиолого-биохимические характеристики микроводорослей, используемых в качестве корма для двустворчатых моллюсков <i>Л. В. Ладыгина</i>	343
Глава 14. Физиолого-биохимические и биофизические характеристики водоросли <i>Naematococcus pluvialis</i> — перспективного источника природного астаксантина <i>Г. С. Минюк, В. Е. Ерохин, А. П. Гордиенко, Н. В. Терентьева, И. Н. Чубчикова, И. В. Дробецкая</i>	353

14.1. Особенности роста и каротиногенеза у <i>H. pluvialis</i> при автотрофном и миксотрофном питании	354
14.2. Динамика люминесцентных спектральных характеристик <i>H. pluvialis</i> при различных условиях питания	370
14.3. Количественная оценка общей численности и некоторые характеристики сопутствующей бактериальной микрофлоры при культивировании <i>H. pluvialis</i> на минеральных и органоминеральных средах	378
Цитированная литература	382

ЧАСТЬ IV

АДАПТАЦИЯ МИКРОВОДОРОСЛЕЙ

Введение Ю. Н. Токарев	393
Глава 15. Температурная адаптация микропланктона Ю. Н. Токарев	395
15.1. Влияние температуры на вариабельность характеристик светоизлучения особей <i>Noctiluca scintillans</i> разного размера	395
15.2. Изучение радиорезистентности ночесветки при различных температурных условиях	400
Глава 16. Адаптация к поллютантам	406
16.1. Особенности адаптации <i>Noctiluca scintillans</i> к воздействию гамма-облучения Ю. Н. Токарев	406
16.2. Влияние антропогенного загрязнения на биолюминесценцию одноклеточного планктона П. В. Евстигнеев, Ю. Н. Токарев	414
Глава 17. Динамика биохимических параметров микропланктона и её связь с адаптационными процессами И. В. Сысоева, А. А. Сысоев	430
17.1. Биохимические аспекты сезонной сукцессии в связи с адаптационными процессами в микропланктонном сообществе Севастопольской бухты	430
17.2. Динамика аденилатного пула и пигментного состава различных культур морских планктонных водорослей при их адаптации в условиях минеральной подкормки и минерального дефицита	439
Цитированная литература	448

Наукове видання

Мікроводорості Чорного моря: проблеми збереження біорізноманіття та біотехнологічного використання / Під ред. Ю. М. Токарева, З. З. Фіненка, М. В. Шадріна; НАН України, Інститут біології південних морів. – Севастополь: ЕКОСИ-Гідрофізика, 2008. – 454 с. (169 іл., 80 табл.).

Монографія

(російською мовою)

Рецензенти: Заїка В. Є., чл.-кор. НАН України, д. б. н.
Мусатенко Л. І., чл.-кор. НАН України, д. б. н.

Друкується за постановою вченої ради
Інституту біології південних морів НАН України
(протокол № 10 від 12 листопада 2008 р.)

Підп. до друку 15.12.2008	Формат 70 × 108 ¹ / ₁₆	Бум. офсетна № 1
Друк офсетний		
Друк. арк. — 28,75	Ум.-друк. арк. — 40,25	Тираж — 300 прим.
Замовл. № 55		

НПЦ «ЭКОСИ-Гидрофизика», 99011, Севастополь, ул. Ленина, 28
Свидетельство о государственной регистрации, серия ДК № 914 от 16.02.2002