

*На правах рукописи*



**ЛИФАНЧУК АННА ВИКТОРОВНА**

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

**Специальность:**  
03.02.08 – экология (биология)

**Автореферат**

диссертация на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

**Тольятти – 2017**

Работа выполнена в лаборатории экологии Южного отделения Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института океанологии им. П.П. Ширшова Российской академии наук

**Научный  
руководитель:**

**Силкин Владимир Арсентьевич,**  
доктор биологических наук,  
заведующий лабораторией экологии Южного отделения  
Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН  
(г. Геленджик).

**Официальные  
оппоненты:**

**Корнева Людмила Генриховна,**  
доктор биологических наук, доцент,  
заведующий лабораторией альгологии Института  
биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН  
(г. Борок);

**Боровков Андрей Борисович,**  
кандидат биологических наук, заместитель директора по  
научной работе, заведующий отделом биотехнологий и  
фиторесурсов Института морских биологических  
исследований им. А.О. Ковалевского РАН (г.  
Севастополь).

**Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение  
науки «Национальный научный центр морской  
биологии Дальневосточного отделения Российской  
академии наук (г. Владивосток)**

Защита диссертации состоится **8 декабря 2017 г. в 13<sup>00</sup> ч.** на заседании  
диссертационного совета Д 002.251.02 при Институте экологии Волжского бассейна  
РАН по адресу: 445003, Самарская обл., г. Тольятти, ул. Комзина, 10; тел.: 8(8482)  
489977, E-mail: ievbras2005@mail.ru

Диссертационный совет Д 002.251.02 при ИЭВБ РАН:  
тел: 8 (8482) 48-91-69, E-mail: dissovetievb@mail.ru

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке ИЭВБ  
РАН, на сайте ИЭВБ РАН по адресу <http://www.ievbras.ru> и на сайте ВАК  
<http://www.vak.ed.gov.ru>

Автореферат разослан « \_\_\_\_ » \_\_\_\_\_ 2017 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета



А.Л. Маленёв

## **ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ**

**Актуальность исследования.** Фитопланктон играет существенную роль в функционировании экосистемы планеты, регулируя климат. В свою очередь, климат влияет на структуру и функционирование фитопланктона (Falkowski, Oliver, 2007). Океанические биогеохимические процессы определяются структурой фитопланктонного сообщества, и невозможно оценить эти процессы без понимания закономерностей формирования структуры (Cloern, Dufford, 2005). Выяснение характера структурных изменений в сообществе представляется далеко не тривиальной задачей и требует больших усилий по проведению регулярных и многолетних полевых исследований. А выявление механизмов регуляции структурных перестроек невозможно без привлечения экспериментальных методов.

Структура сообщества определяется эколого-физиологическими свойствами видов, и именно от этих свойств зависит роль вида в сообществе (Litchman and Klausmeier, 2008). Кроме того, важными параметрами являются форма и размер клетки, которые определяют ее метаболические свойства и способность поглощать элементы питания и световую энергию (Litchman et al., 2007; Finkel et al., 2010). Вслед за изменением структуры изменяется средний размер клеток в сообществе, что естественно сказывается на функционировании фитопланктона как первично-продукционного звена экосистемы. Поэтому исследование морфофизиологических свойств фитопланктона является необходимым этапом в понимании закономерностей формирования структуры сообщества.

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

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

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

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

- экологические условия оптимального роста доминант и инвазивных видов фитопланктона определяются концентрацией азота и фосфора и их соотношением;
- три типа физиологических и экологических стратегий используются доминантами исследуемого района, и динамика фитопланктона может быть представлена как последовательная смена этих стратегий;
- гипотеза образования цепочек диатомей как разницы двух процессов (скоростей деления и разделения клеток) не противоречит полученным экспериментальным результатам, что позволило предложить метод определения физиологического состояния диатомового фитопланктона по количеству клеток в цепи;
- выявленные условия максимального роста инвазивных видов указывают на потенциальную возможность доминирования *Chaetoceros thronsdensei* в современном черноморском фитопланктоне, в то время как *Chaetoceros minimus* может стать доминантой только в условиях высокого эвтрофирования.

**Достоверность научных результатов** обеспечивается проведением автором самостоятельно всех опытов с применением методов планирования эксперимента с хорошо разработанным статистическим анализом полученных данных.

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

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

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

**Положения, выносимые на защиту:**

1. Доминирующие виды фитопланктона северо-восточной части Черного моря представлены двумя размерными группами диатомей и кокколитофоридой *Emiliania huxleyi* с характерными морфофизиологическими свойствами.
2. Экспериментально установленные условия оптимального роста доминант и инвазивных видов фитопланктона определяются концентрацией азота и фосфора и их соотношением.
3. Доминанты фитопланктона в зависимости от сезона используют три типа экологических и физиологических стратегий.
4. Количество клеток в цепи может служить оперативным методом оценки физиологического состояния диатомового фитопланктона.

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

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

**Структура диссертации.** Диссертационная работа состоит из введения, 6 глав, заключения, списка литературы и приложения. Список литературы включает 282 источника, из которых 194 — на иностранных языках. Иллюстративный материал представлен 12 таблицами и 41 рисунком, из которых 11 — в приложении. Общий объем диссертации составляет 156 страницы машинописного текста, приложение — 8 страниц.

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

## **ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

### **Глава 1. Обзор литературы. Эколого-физиологические факторы регуляции сообщества фитопланктона**

В главе анализируется влияние основных элементов минерального питания (азот, фосфор и кремний) (**разделы 1.1-1.4**), размеров клеток водорослей (**раздел 1.9**) на структуру фитопланктонного сообщества. Рассмотрены физиологические (**раздел 1.5**) и продукционные (**раздел 1.6**) характеристики, основные экологические стратегии и концепции фитопланктона (**разделы 1.7 и 1.8**).

## Глава 2. Материал и методы исследования

В главе говорится о методах исследования. В данной работе использованы сочетания полевых наблюдений и экспериментальных исследований.

Полевые исследования. В период с 2009 по 2014 гг. в рейсах МНИС «Ашамба» отбирались пробы для экспериментальных исследований с одной и той же станции (44°32'N, 37°57'E) на срединном шельфе (глубина 50 м) северо-восточной части Черного моря. Эти пробы служили источником информации о начальной структуре сообщества. Отбор проб производился при помощи зонда-батометра «Rozett» и 5-литрового батометра Нискина. В качестве фиксатора использован нейтрализованный бурой ( $\text{Na}_2\text{BO}_3$ ) 40 %-ный формалин, конечная концентрации в пробе составляла 1%. Концентрирование проб проводился методом отстаивания. Идентификация видов и подсчет числа клеток проводились на световом микроскопе «Эргавал» при увеличении 16x20 и 16x40 в счетных камерах Ножотта объемом 0,05 мл для нанопланктона и Наумана объемом 1,0 мл для микропланктона. При расчете биомассы применен метод «истинного объема» (Киселев, 1969), биомасса выражена в единицах сырой биомассы ( $\text{мг}/\text{м}^3$ ). Идентификация видов проводилась с помощью Identifying Marine Phytoplankton (1997), Norsk Kyst - plankton flora (Throndsen et al., 2003) и электронных ресурсов [www.algaebase.org](http://www.algaebase.org) и [www.marinespecies.org](http://www.marinespecies.org).

Экспериментальные исследования. В период 2009-2014 гг. проведены эксперименты с накопительной культурой фитопланктона в береговой лаборатории ЮО ИО РАН (г. Геленджик), в которых исследовалось влияние добавок нитратов и фосфатов на структуру фитопланктонного сообщества. За период исследования было проведено 16 экспериментов. Объектом исследования служила смешанная культура водорослей (кокколитофорид, диатомовых и динофитовых), полученная на основе природного сообщества фитопланктона. Вода для экспериментов отбиралась из поверхностного (0-0,5 м) слоя. Проба фитопланктона разливалась по бутылкам с одновременной фильтрацией через два слоя мельничного газа № 36 для удаления зоопланктона. Выращивание проводилось в колбах Эрленмейера емкостью 500 мл, где объем культуральной среды составлял 200 мл. В эксперименте использован аппарат для культивирования (термолюминодат), где температура среды соответствовала температуре на поверхности моря. Интенсивность падающего света поддерживалась на уровне 58-61  $\text{мкмоль}/(\text{м}^2 \times \text{с})$  ФАР. Свето-темновой период соответствовал сезону проведения эксперимента.

В экспериментах применен периодический (накопительный) режим культивирования. Опыты поставлены с применением метода планирования экспериментов, которые позволяют получать уравнения регрессии, отражающие действие выбранных факторов на изучаемый параметр (Максимов, Федоров, 1969). Исходным параметром для построения уравнений регрессии служила либо численность, либо биомасса доминирующих видов фитопланктона в стационарной фазе роста накопительной культуры, а действующими факторами – добавки азота и фосфора, с соотношением их концентраций близким к соотношению Редфилда. Добавку нитратов в форме  $\text{KNO}_3$  и фосфатов в форме  $\text{Na}_2\text{HPO}_4$  производилась в начале эксперимента по единой схеме (Таблица 1). Данные концентрации на порядок превышают средние концентрации азота (0,98-1,64  $\text{мкМ}$ ) и фосфора (0,04-0,145  $\text{мкМ}$ ) в море (Yakushev et al., 2007; Pakhomova et al., 2014). Каждый вариант эксперимента проводился в двух повторностях.

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

Вариант	Нитраты KNO <sub>3</sub> 12,1-14,3 мкМ	Фосфаты Na <sub>2</sub> HPO <sub>4</sub> 0,81-1 мкМ
1	-	-
2	+	-
3	-	+
4	+	+

### Глава 3. Доминанты и субдоминанты фитопланктонного сообщества северо-восточной части Черного моря

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

Для выявления доминант были проанализированы литературные данные, начиная с работ Белогорской и Кондратьевой (1957) и более современные источники (Паутова и др., 2007, 2011, 2013; Ясакова, 2013, 2014; Mikaelyan et al., 1995, 2005; Silkin et al., 2014). Все эти литературные источники, а также данные о начальной структуре сообщества в период проведения экспериментов включены в качестве исходного материала для выявления доминант и субдоминант (Таблица 2).

Таблица 2

Доминанты и субдоминанты фитопланктонного сообщества северо-восточной части Черного моря

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

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

Кроме того, в фитопланктоне регистрировались новые для Черного моря виды, которые становились субдоминантами повсеместно на акватории северо-восточной части Черного моря (*Chaetoceros thronsdensei*) (Паутова и др., 2012) или только на отдельных станциях (*Chaetoceros minimus*) (Паутова и др., 2013).

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

### 3.2. Размерные характеристики доминант и субдоминант фитопланктонного сообщества

В зависимости от биологического сезона происходит доминирование видов с различными объемами клеток фитопланктона и отношениями площади поверхности к объему. Кроме того, в экспериментах с накопительной культурой выявляются виды, которые демонстрируют интенсивный рост биомассы, но эти виды являются субдоминантами в природных условиях. Эти виды были включены в список доминант с соответствующими им размерными показателями (Таблица 3).

Таблица 3

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

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

Примечание: S/V – отношение площади к объему (удельная поверхность); в скобках указаны средние значения; Ц-цилиндр

Из таблицы 3 следует, что клетки видов с минимальными объемами от 126 до 377 мкм<sup>3</sup> относятся к периоду конца весны – начала лета (*Emiliana huxleyi*, *Chaetoceros minimus*, *Chaetoceros thronsdonii*, *Leptocylindrus danicus*). Клетки доминирующих видов весеннего периода имеют объемы до 1900 мкм<sup>3</sup> (*Skeletonema costatum*, *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima*, *Thalassionema nitzschioides*, *Chaetoceros curvisetus*). Далее объемный ряд занимают клетки переходного типа, они становятся доминантами на границах сезонов или присутствуют как субдоминанты. Верхняя граница объемов близка к 15000 мкм<sup>3</sup>. И, наконец, ряд замыкают виды летнего и осеннего сезонов. Средний объем этих клеток по всей видимости не должен быть меньше 30000 мкм<sup>3</sup>. Таким образом, получен континуум объемов клеток, приуроченных к определенному сезону.

В весенний сезон и в период конца весны – начала лета развиваются виды, удельная поверхность клеток которых имеет самые высокие показатели.

Исключение составляет диатомея *Chaetoceros curvisetus*, которая находится вне этого блока видов. В первый комплекс входят виды со средним отношением поверхности к объему выше  $0,86 \text{ мкм}^{-1}$ . Второй комплекс составляют виды летне-осеннего сезона и виды переходного типа. Среднее отношение площади поверхности к объему клеток видов этого комплекса ниже  $0,5 \text{ мкм}^{-1}$ .

Используя результаты экспериментов, были рассчитаны максимальные удельные скорости роста для доминирующих видов фитопланктона (Рисунок 1). По значениям максимальной удельной скорости роста можно выделить три функциональные группы:

1. Максимальная удельная скорость роста видов весеннего комплекса находится в пределах  $2,2\text{-}2,64 \text{ сут}^{-1}$ . Исключение составляет диатомея *Chaetoceros curvisetus*, максимальная удельная скорость роста которой ближе к водорослям переходного комплекса;
2. Комплекс конца весны – начала лета представляет кокколитофориды *Emiliana huxleyi* со значениями максимальной удельной скорости роста  $1,43 \text{ сут}^{-1}$ ;
3. Вид летнего сезонного комплекса *Pseudosolenia calcar-avis* с еще более низким значением скорости роста –  $1,3 \text{ сут}^{-1}$ .

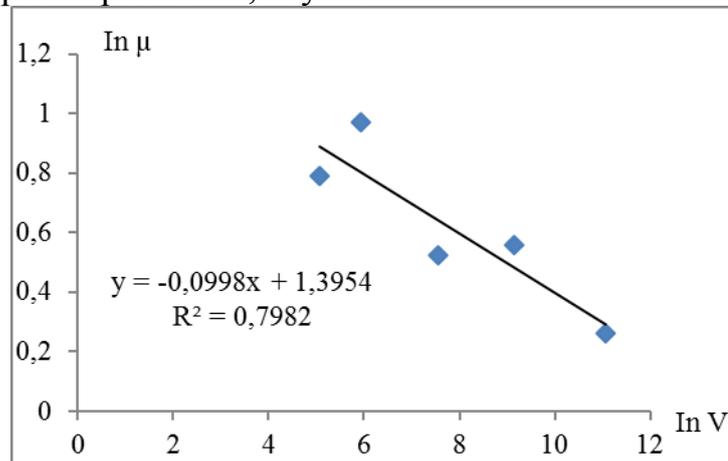


Рисунок 1. Зависимость максимальной удельной скорости роста от объема клетки доминирующих видов фитопланктона в северо-восточной части Черного моря

#### **Глава 4. Экспериментальные исследования роста доминирующих видов фитопланктона, механизмов регуляции структуры сообщества и способности конкурировать за элементы минерального питания**

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

Рассмотрены два экспериментальных подхода для выявления основных механизмов регуляции сукцессий. Первый основан на работе с альгологически чистыми культурами. Основным недостатком этого метода является его трудоемкость — необходимо провести большое количество экспериментов. Вторым недостатком следует назвать трудность получения чистой культуры

Существует второй метод исследования культур — использование природных популяций фитопланктона. В этом случае на неё воздействуют факторами среды, которые наиболее вариабельны в исследуемый период (Федоров, 1966). С помощью этого метода можно определить условия, при которых один вид из смешанной культуры фитопланктона способен стать доминирующим. Достоинством этого метода является относительная простота. Именно этот способ был применен в настоящем исследовании (см. главу 2).

## 4.2. Гидрохимические условия доминирования вида

В разделе 4.2 показано, что отношение концентраций азота и фосфора (N:P) и доминирование тех или иных видов в фитопланктонном сообществе северо-восточной части Черного моря достаточно жестко связаны. Этот показатель достоверно отличается у представителей весеннего комплекса доминант (близок к соотношению Редфилда) и доминанты конца весны, начала лета *Emiliana huxleyi* (меньше соотношения Редфилда). Последняя, в свою очередь, отличается по этому параметру с доминантой лета *Pseudosolenia calcar-avis* (больше соотношения Редфилда).

## 4.3. Влияние концентраций азота и фосфора на структуру фитопланктонного сообщества

В разделе 4.3 рассматриваются экспериментальные исследования по влиянию концентраций азота и фосфора на структуру природной популяции фитопланктона с целью выявления основных механизмов её регуляции и причин доминирования тех или иных видов. При накопительном культивировании природного фитопланктона интенсивно развиваются виды, которые являлись субдоминантами и доминантами в сообществе. С помощью уравнения регрессии определено влияние добавок нитратов и фосфатов на рост биомассы доминирующих видов (Таблица 4).

*Emiliana huxleyi*. На примере эксперимента, проведенного 17.07.2012 г. с накопительной культурой фитопланктона, можно продемонстрировать влияние концентраций элементов минерального питания на развитие кокколитофориды *Emiliana huxleyi*. Максимальный рост биомассы кокколитофорид наблюдался в варианте с добавкой фосфора (Рисунок 2). Концентрация фосфатов в точке отбора составляла 0,05 мкМ ( $P_{\text{прир.}}$ ), а добавка в эксперименте 1 мкМ ( $P_{\text{доб.}}$ ).

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

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

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

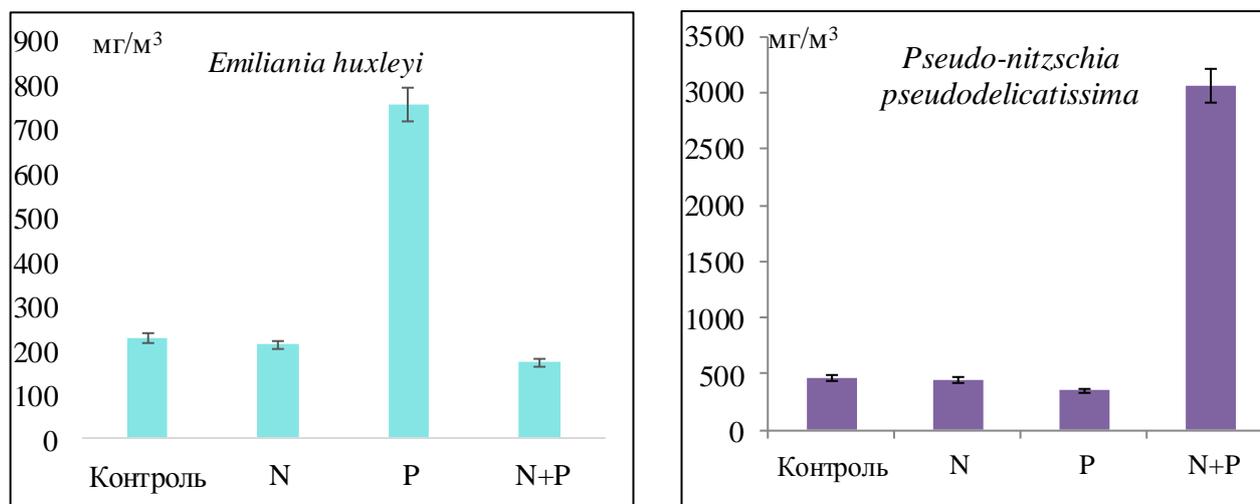


Рисунок 2. Максимальные биомассы кокколитофориды *Emiliana huxleyi* и диатомеи *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima* в экспериментах с добавками азота и фосфора в накопительную культуру водорослей

**Диатомеи.** Мелкоклеточные формы диатомей (*Chaetoceros curvisetus*, *Skeletonema costatum*, *Thalassionema nitzschioides* и *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima*) показывают интенсивный рост при одновременной добавке азота и фосфора. Это происходит практически во все сезоны за исключением начала весны, когда реакция этих диатомей на изменение концентраций азота и фосфора, а также изменение их соотношений сравнима с ошибкой эксперимента. По-видимому, это следствие того, что запасов этих элементов в среде достаточно для того, чтобы иметь не лимитированный рост. На примере эксперимента, проведенного 11.06.2013 г., в котором наблюдался интенсивный рост диатомеи *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima*, можно продемонстрировать влияние добавок элементов минерального питания на рост мелкоклеточных диатомей в накопительной культуре водорослей (Рисунок 2). Концентрация фосфатов в точке отбора составляла 0,03 мкМ ( $P_{\text{прир.}}$ ), общее количество азота – 1,12 мкМ ( $N_{\text{прир.}}$ ), а добавка в эксперименте фосфатов была равна 1,00 мкМ ( $P_{\text{доб.}}$ ), нитратов – 14,00 мкМ ( $N_{\text{доб.}}$ ).

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

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

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

$$\frac{N}{P} = 14,68$$

Это соотношение является близким к оптимальному для мелкоклеточных диатомей.

В момент перехода от одного сезона к другому диатомеи *Dactyliosolen fragilissimus* имеют возможность стать доминантами. Эти водоросли имеют промежуточное значение клеточного объема между мелкоклеточными и крупноклеточными формами диатомей, которые являются доминантами летнего сезона. Влияние добавок элементов минерального питания на *D. fragilissimus* можно продемонстрировать на примере экспериментов конца весны – начала лета 2010 г. и осени 2011 г. В конце мая 2010 г. за интенсивный рост *D. fragilissimus* в эксперименте была ответственна совместная добавка элементов минерального питания (Таблица 4). Но уже в середине июня в результате изменений гидрохимических условий в море (резкое снижение концентрации азота) на рост диатомеи влияла добавка фосфора. Осенью 2011 г. в варианте с совместной добавкой азота и фосфора происходило увеличение биомассы *D. fragilissimus*.

В летний сезон развиваются исключительно крупноклеточные формы диатомей (*Proboscia alata* и *Pseudosolenia calcar-avis*). Доминанты этого сезона не реагировали на добавки элементов питания из-за достаточно высоких внутриклеточных запасов. Действительно, при цветении *P. calcar-avis* биомасса превышает 1 г/м<sup>3</sup> и в этом случае сумма внутриклеточных запасов азота (около 50 мкМ) и его концентрации в среде (свыше 1,5 мкМ) значительно превышает концентрацию после добавки в вариантах 2 и 4. В данном случае эффект добавки сравним с ошибкой эксперимента.

В начале осени продолжают доминировать крупноклеточные диатомеи, но их биомасса существенно снижается, что указывает на снижение концентраций

элементов минерального питания. В эксперименте появляются мелкоклеточные формы диатомей – доминанты весеннего сезона (*Chaetoceros curvisetus*, *Skeletonema costatum*), но в то же время интенсивно развиваются водоросли переходного типа (*Dactyliosolen fragilissimus*), которые показывают высокое накопление биомассы. Кроме того, несколько раз отмечено появление диатомеи *Leptocylindrus danicus*, демонстрирующей интенсивный рост. Все виды водорослей положительно реагируют на одновременную добавку азота и фосфора.

Таблица 4

Результаты факторного эксперимента по влиянию азота (N) и фосфора (P) на рост биомассы фитопланктона (Wst) в 2009-2014 гг.

Дата	Вид	Уравнения регрессии, мг/м <sup>3</sup>	Sxt <sub>0,95</sub>
<b>2009 год</b>			
<b>04.06.</b>	<i>Emiliana huxleyi</i>	3122,25+ <b>1409,25N</b> + <b>1904,25 P</b> + <b>1565,25 NP</b>	1131,77
04.06.	<i>Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima</i>	4921,6+1300,3 N+881,6 P+ <b>2380,6 NP</b>	1486,3
<b>2010 год</b>			
<b>28.05.</b>	<i>Chaetoceros curvisetus</i>	8386,6+ <b>7961,0 N</b> + <b>7607,5 P</b> + <b>7664,0 NP</b>	4084,4
28.05.	<i>Emiliana huxleyi</i>	360,5+85,1 N+182,3 P+119,3NP	268,1
28.05.	<i>Dactyliosolen fragilissimus</i>	3734,2+ <b>2700,7 N</b> +1660,7 P+ <b>2568,5 NP</b>	2459,4
28.05.	<i>Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima</i>	2378,3+1369,4 N+1072,4 P+1308,7 NP	1696,2
28.05.	<i>Skeletonema costatum</i>	554,7+ <b>532,3 N</b> + <b>554,7 P</b> + <b>532,3 NP</b>	472,5
<b>15.06.</b>	<i>Emiliana huxleyi</i>	244,8+88,2 N+ <b>156,6 P</b> +86,4 NP	119,6
15.06.	<i>Dactyliosolen fragilissimus</i>	2432,3-207,8 N+ <b>881,1 P</b> -123,9 NP	801,2
15.06.	<i>Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima</i>	1084,7+ <b>487,3 N</b> + <b>770,3 P</b> + <b>471,6 NP</b>	468,3
15.06.	<i>Skeletonema costatum</i>	4310,4+ <b>3455,4 N</b> + <b>4238,2 P</b> + <b>3519,2 NP</b>	1182,8
<b>05.07.</b>	<i>Emiliana huxleyi</i>	66,6-14,4 N+ <b>39,6 P</b> -19,8 NP	12,1
<b>15.09.</b>	<i>Skeletonema costatum</i>	482,0+ <b>459,4 N</b> + <b>482,0 P</b> + <b>459,4 NP</b>	233,6
<b>2011 год</b>			
<b>24.06.</b>	<i>Chaetoceros minimus</i>	353,4 – 27,1N + <b>80,0 P</b> – 73,7 NP	43,2
<b>13.09.</b>	<i>Dactyliosolen fragilissimus</i>	1468,3+ <b>896,5 N</b> + <b>898,9 P</b> +421,3 NP	452,0
13.09.	<i>Skeletonema costatum</i>	1082,3+ <b>1023,9 N</b> + <b>1013,9 P</b> +969,1 NP	983,2
<b>12.10.</b>	<i>Dactyliosolen fragilissimus</i>	785,9+464,1 N+112,7 P+207,3 NP	525,2
<b>2012 год</b>			
<b>17.03.</b>	<i>Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima</i>	1237,9-27,9 N-225,9 P-65,1 NP	391,6
17.03.	<i>Skeletonema costatum</i>	2328,7-29,1 N-105,5 P-205,8 NP	516,3
<b>04.04.</b>	<i>Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima</i>	366,1+59,6 N+ <b>169,4 P</b> +20,1 NP	143,3
<b>01.06.</b>	<i>Emiliana huxleyi</i>	8703,0+ <b>1800,0 N</b> + <b>2664,0 P</b> + <b>2889,0 NP</b>	1435,1
01.06.	<i>Dactyliosolen fragilissimus</i>	16392,5+ <b>11175,8N</b> + <b>10337,1 P</b> + <b>10593,4 NP</b>	6015,8
01.06.	<i>Skeletonema costatum</i>	464,7+ <b>416,6 N</b> + <b>415,0 P</b> + <b>398,4 NP</b>	155,9
<b>17.07.</b>	<i>Chaetoceros sp.</i>	549,5+301,0 N+ <b>405,2 P</b> +315,7 NP	390,5
17.07.	<i>Emiliana huxleyi</i>	342,9-150,3 N+ <b>123,3 P</b> -143,1 NP	103,1
<b>2013 год</b>			
<b>11.06.</b>	<i>Chaetoceros curvisetus</i>	954,6+ <b>778,8 N</b> + <b>741,8 P</b> + <b>852,3 NP</b>	531,6
11.06.	<i>Dactyliosolen fragilissimus</i>	4418,8+ <b>2483,0 N</b> + <b>1974,7 P</b> + <b>2112,7 NP</b>	1772,2
11.06.	<i>Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima</i>	1082,6+ <b>672,3 N</b> + <b>627,2 P</b> + <b>683,0 NP</b>	417,5
<b>30.09.</b>	<i>Chaetoceros sp.</i>	363,1+302,0 N+298,5 P+294,4 NP	133,3
30.09.	<i>Dactyliosolen fragilissimus</i>	1598,5+ <b>1362,8 N</b> + <b>1307,9 P</b> + <b>1229,3 NP</b>	1075,3
30.09.	<i>Skeletonema costatum</i>	342,2+ <b>277,4 N</b> + <b>262,7 P</b> + <b>264,6 NP</b>	158,3
<b>2014 год</b>			
<b>20.05.</b>	<i>Chaetoceros affinis</i>	2425,2+357,5 N+320,0 P+451,7 NP	742,6
20.05.	<i>Chaetoceros minimus</i>	167,4+6,2 N+12,4 P+35,2 NP	41,4
<b>13.06.</b>	<i>Leptocylindrus danicus</i>	505,7+203,3 N+242,6 P+148,2 NP	476,7
13.06.	<i>Skeletonema costatum</i>	1069,7+ <b>871,6 N</b> + <b>931,7 P</b> + <b>879,5 NP</b>	650,8
13.06.	<i>Thalassionema nitzschioides</i>	528,2+177,1 N+158,6 P+ <b>282,0 NP</b>	221,6

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

## **Глава 5. Эколого-физиологические стратегии доминирующих видов фитопланктона северо-восточной части Черного моря**

### **5.1 Физиологические стратегии фитопланктонных сообществ**

Существуют две гипотезы, которые связывают морфологические параметры клетки (объем и отношение поверхности к объему) и их физиологические характеристики. Согласно первой объем вакуолей отражает способность клетки запасать элементы минерального питания, и он прямо пропорционален объему клетки (Raven, 1998). Вторая гипотеза связывает отношение площади поверхности к объему и константы полунасыщения для поглощения элементов минерального питания (Smith, Kalff, 1982; Grover, 1989; Litchman et al., 2007; Tambi et al., 2009).

#### **5.1.1. Динамика фитопланктона как смена стратегий**

Весеннее цветение. Strategy of maximal growth rate. В весенний период в северо-восточной части Черного моря развиваются мелкоклеточные формы диатомей (*Chaetoceros curvisetus*, *Skeletonema costatum*, *Thalassionema nitzschioides* и *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima*). В экспериментах с добавками элементов минерального питания показано, что в этот период не наблюдается реакции этих диатомей на изменение концентраций азота и фосфора, а также изменение их соотношений. Это связано, с тем, что запасов этих элементов в среде достаточно для того, чтобы иметь нелимитированный рост. Таким образом, в весенний период происходит отбор видов по одному важному физиологическому параметру — максимальной удельной скорости роста (strategy of maximal growth rate). Весной доминанты имеют малый объем клетки и при этом относительно высокие показатели отношения площади поверхности к объему (Таблица 3).

Конец весны – начало лета. Affinity strategy. На смену мелкоклеточным диатомеям приходит кокколитофорида *Emiliania huxleyi*, демонстрирующая интенсивный рост в конце весны и начале лета. Уравнения регрессии показывают, что рост кокколитофорид интенсифицируется при добавке только фосфора или при одновременной добавке азота и фосфора, при этом вклад фосфора в стимулирование роста кокколитофорид значительно превышает вклад азота (Таблица 4). Оптимальным для роста кокколитофорид будет соотношение азота и фосфора ниже соотношения Редфилда. В этот период рост мелкоклеточных диатомей невозможен из-за лимитирования, прежде всего, концентрацией азота. Кокколитофорида же способна расти при низких концентрациях азота, что связано с более низкой константой полунасыщения для его поглощения (affinity strategy). Согласно теории R-competition Тилмана (Tilman, 1977, 1981) более низкая константа полунасыщения является ключевым параметром при определении способности вида конкурировать за данный элемент питания.

Летний период. Storage strategy. В летний сезон развиваются исключительно крупноклеточные формы диатомей (*Proboscia alata* и *Pseudosolenia calcar-avis*). Обычно эти виды не реагируют на изменение концентраций азота и фосфора в среде. Это связано с тем, что эти виды являются накопителями элементов питания. Их относительно крупные клетки имеют большой объем вакуолей, что создает

высокую буферность, которая делает небольшие добавки элементов питания сравнимыми с внутриклеточными запасами. Эта гипотеза была проверена с помощью вычислительных экспериментов на математической модели (Silkin et al., 2013), которые показали, что способность клеток накапливать элементы питания дает возможность этим видам стать единственными доминантами в случае, когда осуществляется периодическая (один раз в 7-10 дней) подача элементов питания.

В целом динамика фитопланктона может быть представлена как смена физиологических стратегий доминант фитопланктона: стратегия максимальной скорости роста (MGR – стратеги) (мелкоклеточные диатомеи) → стратегия минимальной константы полунасыщения (affinity-стратеги) (кокколитофориды) → стратегия максимального накопления (storage-стратеги) (крупноклеточные диатомеи).

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

Из уравнений регрессии для количества клеток в цепочке диатомей следует, что их число увеличивается при повышении концентрации фосфора в накопительной культуре. Это объясняется тем, что фосфор является одной из основных составляющих РНК, ДНК, а также ряда других соединений, которые необходимы для деления клеток.

Была предложена гипотеза формирования цепочек клеток, которая полагает, что наиболее вероятным механизмом является разница скоростей деления клеток и их разделения. При высоких скоростях роста ( $\mu$ ), превосходящих скорости разделения клеток ( $q$ ), будет формироваться цепочка и чем больше разница в этих процессах, тем количество клеток в цепочке больше. Удельная скорость роста определяется большим количеством факторов, среди которых минеральное питание играет существенную роль (см. гл. 1). В пользу этой гипотезы говорят результаты экспериментов. Действительно, количество клеток в цепочке уменьшается в фазе ограничения роста, т.е. тогда, когда удельная скорость роста начинает снижаться по причине лимитирования чаще всего концентрацией фосфора.

### 5.2. Экологические стратегии фитопланктонных сообществ

Используя классификацию Рейнольдса (Reynolds, 1996), были распределены доминирующие и субдоминирующие виды фитопланктона северо-восточной части Черного моря по типам. Список R-стратегов представлен быстрорастущими мелкоклеточными диатомеями *Chaetoceros affinis*, *Chaetoceros compressus*, *Chaetoceros curvisetus*, *Leptocylindrus danicus*, *Skeletonema costatum*, *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima* и *Thalassionema nitzschioides*. В северо-восточной части Черного моря R-стратеги преобладают весной, так как имеют высокие скорости роста и небольшие размеры по сравнению с другими типами.

К S-стратегам отнесена кокколитофорида *Emiliania huxleyi*. Она толерантна к низким концентрациям азота в среде и имеет минимальную константу полунасыщения для процесса поглощения этого элемента, что позволяет доминировать *E. huxleyi* в конце весны – начале лета, когда происходит стратификация водной толщи и снижение концентраций элементов минерального питания в верхних слоях.

Выделена группа C'-стратегов, к которым отнесены крупноклеточные диатомеи *Pseudosolenia calcar-avis* и *Proboscia alata*, доминирующих в

фитопланктонном сообществе северо-восточной части Черного моря летом и осенью в условиях периодического снабжения элементами питания.

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

Таким образом, динамика фитопланктона как смена экологических стратегий происходит по схеме: R-стратегии (весна) → S-стратегии (конец весны – начало лета) → C'-стратегии (лето, осень)

## Глава 6. Эколого-физиологические свойства инвазийных видов фитопланктона северо-восточной части Черного моря

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

В главе рассмотрены основные способы внедрения видов-инвайдеров и условия их закрепления в северо-восточной части Черного моря. Рассматриваются две гипотезы проникновения видов-инвайдеров – с помощью балластных вод и повышенную интрузию средиземноморских вод через пролив Босфор.

Сезонные условия налагают определенные ограничения на экофизиологические свойства для видов-инвайдеров. Очевидно, что для весеннего сезона максимальная удельная скорость роста будет критерием отбора для инвазионного вида. Естественным также является предположение, что это будет мелкоклеточная форма. Период конца весны и начала лета характеризуется острой конкуренцией за элементы минерального питания (Силкин и др., 2013; Silkin et al, 2014). По теории конкуренции (R-competition) Тилмана (Tilman, 1977, 1981) инвазийный вид, чтобы стать доминантным в данных условиях, должен иметь малую константу полунасыщения при относительно высокой максимальной удельной скорости роста. Можно с высокой долей вероятности предсказать, что этот вид будет мелкоклеточным. В летний период инвазийный вид должен иметь способность накапливать лимитирующий элемент питания, что относит его к крупноклеточным формам.

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

Ростовые параметры *Chaetoceros throndsenii* были изучены в лабораторных экспериментах и были выявлены условия его успешного развития:

$$Nst (x10^6 \text{ кл/л}) = 22,9 + 6,53 N + 8,53 P + 4,1 NP (2,33)$$

Из уравнения регрессии следует, что только совместная добавка элементов минерального питания приводит к интенсивному росту численности. Диатомея *C. throndsenii* сосуществует с кокколитофоридой *Emiliania huxleyi* в северо-восточной части Черного моря (Паутова и др., 2012). Это говорит о том, что виды не являются конкурентами за один лимитирующий фактор, а имеют разные лимитирующие факторы.

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

Влияние добавок элементов минерального питания на рост биомассы инвазивного вида представлено в виде уравнения регрессии:

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

Уравнение регрессии показывает, что добавка только фосфора приводит к росту биомассы и, следовательно, увеличению доли вида-вселенца в сообществе. Можно предположить, что этот фактор ограничивает распространение этого вида по акватории (Паутова, 2013). Тем не менее, максимальная скорость роста ( $2,85 \text{ сут}^{-1}$ ) вида-вселенца значительно выше, чем у кокколитофориды *E. huxleyi* ( $1,55 \text{ сут}^{-1}$ ). Вид может закрепиться при сложившихся для него благоприятных условиях (высокие концентрации фосфора), что наблюдается в эстуариях при впадении рек с высокой степенью эвтрофирования (Shevchenko et al., 2006).

#### **6.4. Экологические и физиологические стратегии видов-инвайдеров по отношению к нативным видам**

Учитывая высокие значения максимальной удельной скорости роста, *Chaetoceros minimus* выступает по отношению к кокколитофориде как R-стратег с точки зрения, как экологической классификации и как MGR-стратег - физиологической классификации. По экологической классификации *Chaetoceros thronsdonii* следует отнести к S-стратегам относительно остальных диатомей и affinity-стратегам по физиологической шкале. Что касается сравнения с кокколитофоридой, то по отношению к азоту этот инвазивный вид уступает в реализации экологической и физиологической стратегий. Такие генетически обусловленные стратегии позволяют виду-инвайдеру успешно сосуществовать с кокколитофоридой во время их массового развития.

#### **ВЫВОДЫ**

Результаты исследования эколого-физиологических характеристик доминирующих видов фитопланктона северо-восточной части Черного моря подробно раскрывают положения, выносимые на защиту, в следующих выводах:

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

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

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

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

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

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

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

#### Список работ, опубликованных по теме диссертации

##### Статьи в изданиях, рекомендованных ВАК РФ

1. **Лифанчук, А. В.** Морфологическая структура доминирующих видов диатомовых водорослей в северо-восточной части Чёрного моря / А. В. Лифанчук // Альгология. – 2013. – Т. 23. – № 4. – С. 382-395.

**Lifanchuk, A. V.** Morphological structure of dominating species of diatoms in the north-eastern Black Sea / A. V. Lifanchuk // International Journal on Algae. – 2014. – Vol. 16. – № 1. – P. 29-42.

2. Силкин, В. А. Физиологические механизмы регуляции структуры морских фитопланктонных сообществ / В. А. Силкин, Л. А. Паутова, **А. В. Лифанчук** // Физиология растений. – 2013. – Т. 60. – № 4. – С. 574-581.

Silkin, V. A. Physiological regulatory mechanisms of the marine phytoplankton community structure. / V. A. Silkin, L. A. Pautova, **A. V. Lifanchuk** // Russ. J. Plant Physiol. – 2013. – Vol. 60. – № 4. – P. 541-548.

3. **Лифанчук, А. В.** Выращивание доминирующих видов микроводорослей в северо-восточной части Чёрного моря / А. В. Лифанчук // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета (Научный журнал КубГАУ) [Электронный ресурс]. – 2013. – Т. 93. – №9. – Режим доступа: <http://ej.kubagro.ru/2013/09/35/>

4. Паутова, Л. А. Новый для черного моря вид *Chaetoceros minimus* (Bacillariophyta): природные наблюдения и экспериментальные исследования / Л. А. Паутова, В. А. Силкин, **А. В. Лифанчук** // Альгология. – 2013. – Т. 23. – № 2. – С. 202-216.

Pautova, L. A. New for the Black sea species *Chaetoceros minimus* (Bacillariophyta): field observations and experimental studies/ L. A. Pautova, V. A. Silkin, **A. V. Lifanchuk** // International Journal on Algae. – 2013. – Vol. 15. – № 1. – P. 121-134.

5. Silkin, V. A. Environmental control on phytoplankton community structure in the NE Black Sea / V. A. Silkin, L. A. Pautova, S. V. Pakhomova, **A. V. Lifanchuk**, E. V. Yakushev, V. K. Chasovnikov // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. – 2014. – Vol. 461. – P. 267-274.

6. Silkin, V. A. Mechanisms of regulation of invasive processes in phytoplankton on the example of the north-eastern part of the Black Sea / V. A. Silkin, A. I. Abakumov, L. A. Pautova, S. V. Pakhomova, **A. V. Lifanchuk** // Aquatic Ecology. – 2016. – Vol. 50. – № 2. – P. 221-234.

#### **Статьи в других изданиях**

7. Волковинская, А. П. Механизмы регуляции видовой структуры фитопланктона северо-восточной части Черного моря в июне-июле 2010 г. / А. П. Волковинская, **А. В. Лифанчук** // Экологический сборник 3: Труды молодых ученых Поволжья. – Тольятти, 2011. – С. 40-41.

8. Паутова, Л. А. Структурно-функциональная организация фитопланктонного сообщества северо-восточной части Черного моря / Л. А. Паутова, В. А. Силкин, А. И. Абакумов, **А. В. Лифанчук** – в сб. ст.: Состояние экосистемы шельфовой зоны Черного и Азовского морей в условиях антропогенного воздействия. – Краснодар: Кубанский гос. ун-т, 2011. – С. 118-130.

9. **Лифанчук, А. В.** Влияние биогенных элементов на морфологическую структуру и продукционные свойства фитопланктона в северо-восточной части Чёрного моря / А. В. Лифанчук // Экологическая безопасность приморских регионов (порты, берегозащита, рекреации, марикультура). Материалы международной научной конференции, посвященной 150-летию Н.М. Книповича. – Ростов-на-Дону, 2012. – С. 138-140.

10. **Лифанчук, А. В.** Реакция фитопланктонного сообщества прибрежных вод Чёрного моря на воздействие антропогенных факторов / А. В. Лифанчук // Строительство в прибрежных курортных регионах: Материалы 7-й международной научно-практической конференции, 14-19 мая 2012. – Сочи, 2012. С. 205-207.

11. **Лифанчук, А. В.** Зависимость структуры фитопланктонного сообщества от факторов среды / А. В. Лифанчук // Международная конференция «Актуальные проблемы планктонологии» 9 -14 сентября, 2012. – Светлогорск, 2012. – С. 84-86.

12. Паутова, Л. А. Новые для Черного моря виды фитопланктона (диатомеи *Chaetoceros trondsenii* и *Chaetoceros minimus*): причины и условия их появления. / Л. А. Паутова, В. А. Силкин, **А. В. Лифанчук** // XXIV Международная береговая конференция "Морские берега – эволюция, экология, экономика", 1-6 октября 2012. – Туапсе, 2012. – С. 278-279.

13. **Лифанчук, А. В.** Фитопланктонное сообщество как показатель экологического состояния прибрежных вод / А. В. Лифанчук // XXIV Международная береговая конференция "Морские берега – эволюция, экология, экономика", 1-6 октября 2012. – Туапсе, 2012. – С. 262-264.

14. Silkin, V. A. Physiological mechanism of regulation of marine phytoplankton community / V. A. Silkin, L. A. Pautova, **A. V. Lifanchuk** // Abstracts of the International Conference «Physiology and Biotechnology of Microalgae» devoted to the 80th Anniversary of Victor E. Semenenko, October 16-19, 2012. – Moscow: K.A. Timiryazev Institute of Plant Physiology, 2012. – P. 35.

15. Pautova, L. A. The present status of phytoplankton in the north eastern Black Sea / L. A. Pautova, V. A. Silkin, S. V. Vostokov, **A. V. Lifanchuk** // The 4th Bi-annual Black Sea Scientific Conference. – Constanta, 2013. – P. 92-93.

16. Silkin, V. A. Conditions for the establishment of an invasive phytoplankton species: physiological and ecological parameters / V. A. Silkin, L. A. Pautova, A. I.

Abakumov, A. V. **Lifanchuk** // The 4th Bi-annual Black Sea Scientific Conference. – Constanta, 2013. – P.102-103.

17. **Lifanchuk, A. V.** Growth characteristics of invasive species *Chaetoceros minimus* (Levander) Marino, Giuffre, Montresor et Zingone / A. V. Lifanchuk, L. A. Pautova. // Programme and book Abstracts of International symposium “Invasion of alien species in Holarctic”. – Yaroslavl, 2013. – P. 101.

18. **Лифанчук, А. В.** Влияние элементов минерального питания на структуру фитопланктонного сообщества в северо-восточной части Чёрного моря. Экспериментальные исследования / А. В. Лифанчук // Материалы Международной конференции «Экологическая физиология водных фототрофов: распространение, запасы, химический состав и использование» II Сабининские чтения 29 ноября – 29 декабря 2013 г. – Режим доступа: <http://algology.ru/120>.

19. Pakhomova, S. Phytoplankton community structure and hydrochemical regime in the NE Black Sea / S. Pakhomova, V. Silkin, L. Pautova, **A. Lifanchuk**, E. Yakushev and V. Chasovnikov. // Geophysical Research Abstracts. – 2013. – Vol. 15. – EGU2013-11890.

20. **Lifanchuk, A. V.** Growing of dominant phytoplankton species in the north-eastern Black sea / A. V. Lifanchuk // Third International Seminar «Dynamics of the coastal zone in the non-tidal seas»: Materials of the school-seminar, 30 June – 4 July 2014. – Gelendzhik, 2014. – P. 147-150.

21. Паутова, Л. А. Реакция прибрежной экосистемы на экстремальное наводнение / Л. А. Паутова, В. А. Силкин, С. В. Востоков, **А. В. Лифанчук**, Т. А. Лукашева // Береговая зона – взгляд в будущее: Материалы XXV Международной береговой конференции. – М.:ГЕОС, 2014. – Т. 2. – С. 93.

22. Силкин, В. А. Сезонные изменения биогеохимического статуса прибрежной экосистемы. Модельные исследования / В. А. Силкин, Л. А. Паутова, Л. Е. Парамонов, А. В. **Лифанчук** // Береговая зона – взгляд в будущее: Материалы XXV Международной береговой конференции. – М.:ГЕОС, 2014. – Т. 2. – С. 102-103.

23. Силкин, В. А. Морфофизиологические стратегии фитопланктонных сообществ / В. А. Силкин, Л. А. Паутова, **А. В. Лифанчук**, А. В. Федоров // Вопросы современной альгологии. – 2015. – Т. 8. – №1. – Режим доступа: <http://algology.ru/651>.

24. **Лифанчук, А. В.** Зависимость структуры фитопланктонного сообщества от факторов среды / А. В. Лифанчук, В. А. Силкин, Л. А. Паутова, А. В. Федоров // II Международная конференция «Актуальные проблемы планктонологии» 14-19 сентября, 2015. – Светлогорск, 2015. – С. 62-63.

25. **Лифанчук, А. В.** Экологические и физиологические стратегии доминирующих видов фитопланктона в северо-восточной части Черного моря / А. В. Лифанчук, А. В. Федоров, Е. С. Марьясова // Комплексные исследования морей России: оперативная океанография и экспедиционные исследования. Материалы молодежной научной конференции, г. Севастополь, 25-29 апреля 2016 г. [Электронный ресурс]. – Севастополь: ФГБУН МГИ. – С. 444-448. – Режим доступа: [http://mhi-ras.ru/news/news\\_201605201055.html](http://mhi-ras.ru/news/news_201605201055.html).