

УДК 581.526.325 (262.5)

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ФИТОПЛАНКТОНА ЧЕРНОГО МОРЯ

Стельмах Л. В., Мансурова И. М.

*Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского НАН Украины, Севастополь,
lustelm@mail.ru*

Проанализирована роль ряда абиотических и биотических факторов в формировании таксономического и видового разнообразия фитопланктона Черного моря. Дана количественная оценка влияния этих факторов на основные структурно-функциональные характеристики фитопланктона. Показано, что биологическое разнообразие фитопланктона Черного моря связано, прежде всего, с различиями в основных структурно-функциональных характеристиках микроводорослей разных таксономических групп, а также с различным характером биотических взаимоотношений в планктоне.

Ключевые слова: фитопланктон, Черное море, абиотические и биотические факторы, структурно-функциональные характеристики.

ВВЕДЕНИЕ

По современным оценкам, в планктоне Черного моря насчитывают более 700 видов и внутривидовых таксонов микроводорослей [1]. Основную численность и биомассу черноморского фитопланктона, как правило, создают диатомовые (Bacillariophyta) и динофитовые (Dinophyta) водоросли. Соотношение между этими таксономическими группами претерпевает регулярную временную и пространственную изменчивость. Последняя обусловлена комплексным действием абиотических факторов среды и биотическими взаимодействиями в планктоне.

При изменении параметров среды, и прежде всего, таких как свет, температура, количество питательных веществ, а также изменении скорости выедания фитопланктона зоопланктоном происходит перестройка таксономической и размерной структуры фитопланктона, изменяется количество видов в пределах каждого таксона.

Цель настоящей работы состояла в оценке влияния основных абиотических и биотических факторов на формирование биоразнообразия фитопланктона Черного моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу работы положены результаты экспериментальных исследований, выполненных нами в разные годы как на культурах черноморских видов планктонных микроводорослей, так и на фитопланктоне прибрежных и открытых районов Черного моря, а также опубликованные в литературе данные.

Содержание хлорофилла *a* в клетках водорослей определяли спектрофотометрическим и флуориметрическим методами, которые подробно описаны в работах [4, 7]. Количество органического углерода в культурах измеряли

либо с помощью метода мокрого сжигания [4], либо на CHN-анализаторе [2], тогда как в фитопланктоне его содержание рассчитывали по среднему объему клеток для определенных видов водорослей по уравнениям, представленным в [19]. Содержание азота в клетках различных видов микроводорослей измеряли на CHN-анализаторе, как отмечено в работе [8].

Удельную скорость роста и скорость фотосинтеза в культурах рассчитывали по суточному приросту органического углерода [2]. Удельную скорость роста фитопланктона и его потребление микрзоопланктоном определяли с помощью метода разведения, предложенного [18]. Его применение и схема экспериментов подробно описаны в [21].

Интенсивность дыхания фитопланктона измеряли с помощью модифицированного нами радиоуглеродного метода [5].

Идентификацию видов водорослей в фитопланктоне, определение их численности и линейных размеров осуществляли в капле объемом 0,1 мл в 5-ти повторностях под световым микроскопом ZEISS Primo Star. Средний объем клеток для отдельных видов водорослей определяли как отношение объема всех клеток к их численности.

Измерения нитратов, аммония и кремния выполнены с помощью стандартных методов [3].

Освещенность, создаваемую как естественным, так и искусственным светом измеряли с помощью люксметра Ю-116.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что структурно-функциональные характеристики фитопланктона подвержены четко выраженной пространственно-временной изменчивости, что обусловлено, прежде всего, влиянием факторов среды. В условиях их комплексного действия на водоросли трудно оценить роль каждого из них отдельно. В качестве основы для определения количественных связей между основными структурно-функциональными показателями фитопланктона и факторами среды могут служить эксперименты на культурах отдельных видов водорослей.

Одним из основных факторов среды, оказывающим влияние на структурно-функциональные характеристики водорослей, является свет. Получено, что в условиях непрерывного освещения, при достаточном количестве питательных веществ и температуре 18–22 °С у различных видов диатомовых и динофитовых водорослей, выделенных из планктона Черного моря, начало светового насыщения роста наблюдается при интенсивностях света, находящихся в достаточно широком диапазоне: от 20 до 160 $\text{мкЭ} \times \text{м}^{-2} \times \text{сек}^{-1}$ [2, 11]. Понятно, что виды, для которых характерны минимальные значения этого показателя, более конкурентоспособны на нижних горизонтах зоны фотосинтеза.

Известно, что для роста водорослей необходимы такие основные биогенные элементы как азот и фосфор. В оптимальных условиях, когда водоросли не испытывают недостаток этих элементов, молярное отношение C:N:P в клетках близко к 106:16:1 [14]. Оптимальное отношение в водорослях достигается, прежде всего, за счет высоких концентраций биогенных веществ в воде. При их недостатке

происходит перестройка фитопланктонного сообщества, в котором увеличивается доля мелких клеток. По мере снижения объема клеток микроводорослей скорость поглощения биогенных элементов возрастает, а константа полунасыщения, определенная по скорости поглощения, снижается [11]. В результате даже при низком содержании биогенных веществ в воде водоросли способны достигать их оптимального соотношения в клетке. Вполне закономерно, что в условиях дефицита биогенных веществ в фитопланктоне наблюдается снижение средневзвешенного объема клеток. По нашим данным, полученным в поверхностных водах западной части Черного моря в осенний период 2010 г., наиболее мелкие клетки были представлены в фитопланктоне при концентрациях суммарного азота (нитратов и аммония) ниже 1 мкМ (рис. 1). Тогда как самые крупные водоросли преобладали в тех случаях, когда содержание минеральных форм азота составляло 2 мкМ и более.

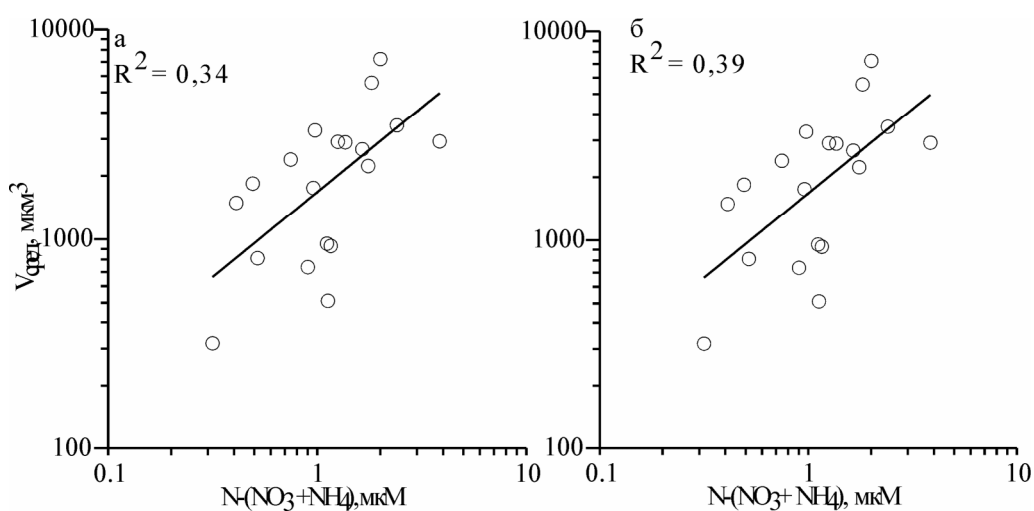


Рис. 1. Зависимость среднего объема клеток фитопланктона от содержания минеральных форм азота (нитратов и аммония) в поверхностных водах западной части Черного моря в октябре (а) и ноябре (б) 2010 г.

Отличительной особенностью диатомовых водорослей является наличие в структуре клетки кремниевого панциря. Поэтому при недостатке кремния в среде и соответственно в клетках диатомовых водорослей их рост замедляется, что ведет к снижению биомассы этой группы водорослей. Например, исследования, выполненные нами в западной части Черного моря в осенний период 2010 г. на завершающей стадии развития диатомовых водорослей, показали, что при снижении содержания кремния в воде их доля в суммарной биомассе фитопланктона снижалась (рис. 2).

Процессы метаболизма и роста морских планктонных водорослей тесно связаны с размером их клеток. На различных видах диатомовых водорослей, выделенных из планктона Черного моря, нами было показано, что их максимальная удельная скорость роста связана степенной зависимостью с объемом клеток (рис. 3).

По мере увеличения объема удельная скорость роста снижалась. У таких видов водорослей, как *Chaetoceros socialis* Laud. и *Skeletonema costatum* (Grev.) Cl., объем клеток которых составлял 600–800 мкм³, удельная скорость роста при оптимальных условиях достигала 2,2–2,75 сутки⁻¹. У самых крупных представителей данной таксономической группы, таких как *Coscinodiscus granii* Gough и *Ditylum brightwellii* (West) Grun., объем клеток составлял более 100000 мкм³. В результате максимальная удельная скорость роста у них не превышала 1,2–1,4 сутки⁻¹. Подобны результаты на других видах диатомовых водорослей были получены ранее [11].

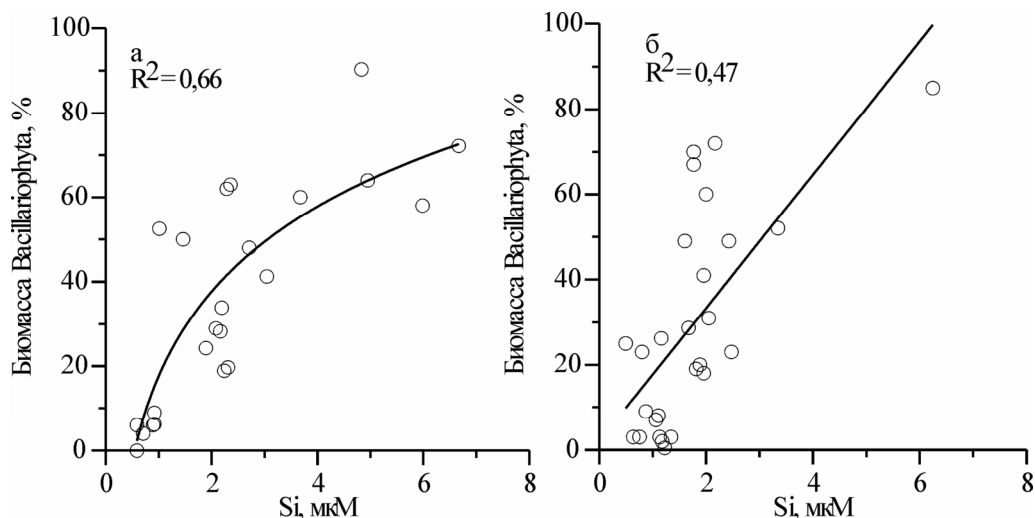


Рис. 2. Зависимость относительной биомассы диатомовых водорослей от концентрации кремния в поверхностных водах западной части Черного моря в октябре (а) и ноябре (б) 2010 г.

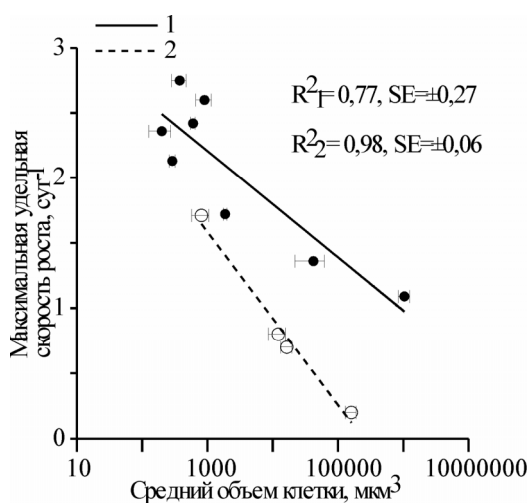


Рис. 3. Зависимость удельной скорости роста диатомовых (1) и динофитовых (2) водорослей от объема их клеток (SE – стандартная ошибка определений).

Что касается динофитовых видов водорослей, то, как следует из рисунка 3, у них примерно в таком же размерном диапазоне максимальная удельная скорость роста была в 2–3 раза ниже.

Высокие скорости роста, характерные для диатомовых водорослей, являются основной причиной регулярных «цветений» воды в Черном море, которые чаще всего обусловлены именно этими водорослями. Как отмечено в обзорной работе [9], в Севастопольской бухте диатомовые водоросли вызывают регулярные «цветения» в конце зимы, весной и в осенний период. В глубоководной части моря в холодные зимы пик развития диатомовых водорослей наблюдается обычно в марте [12].

Различия в ростовых характеристиках между двумя основными таксономическими группами водорослей, представленными в планктоне Черного моря, обусловлены, прежде всего, неодинаковым удельным содержанием хлорофилла *a* в клетках этих водорослей и различиями в величинах скорости фотосинтеза. Как показали наши исследования, скорость фотосинтеза, нормированная на хлорофилл *a*, у 4-х видов динофитовых водорослей (*Prorocentrum micans* Ehrenberg, *P. pusillum* Schiller, *Gyrodinium fissum* Levander, *Heterocapsa triquetra* Ehrenberg) была невысокой и находилась в диапазоне от 1,8 до 4,6 мг С × мг хл *a*⁻¹ × час⁻¹ (табл. 1). И только у двух видов (*Prorocentrum cordatum* Ostensfeld и *Scrippsiella trochoidea* Stein) она была в 2–3 раза выше, что обычно характерно для диатомовых видов водорослей [8, 11]. По нашим данным, полученным в экспериментах на культурах, удельное содержание хлорофилла *a* в условиях максимального роста у динофитовых водорослей составляло в основном 0,3–0,8% от органического углерода (табл. 1). Только у самого мелкого вида *P. pusillum* его содержание было сопоставимо со значениями, характерными для диатомовых видов, у которых этот показатель приблизительно в 2–3 раза выше, чем у динофитовых [4].

Таблица 1

Основные структурно-функциональные характеристики динофитовых видов водорослей, полученные в условиях их максимального роста

Вид водорослей	μ_{\max} , сутки ⁻¹	C/N	Хл <i>a</i> , % С _{орг.}	АЧ, мгС × мг хл <i>a</i> ⁻¹ × час ⁻¹
<i>P. cordatum</i>	1,36±0,16	6,1±0,4	0,8±0,05	7,0±0,9
<i>S. trochoidea</i>	0,72±0,03	8,0±0,7	0,3±0,01	12,9±0,8
<i>P. pusillum</i>	0,67±0,03	6,6±0,6	1,6±0,20	1,8±0,1
<i>G. fissum</i>	0,67±0,10	9,3±2,6	0,6±0,06	4,1±0,1
<i>H. triquetra</i>	0,38±0,02	5,7±0,6	0,6±0,01	3,6±0,3
<i>P. micans</i>	0,34±0,06	-	0,4±0,03	4,6±0,4

Примечание к таблице: μ_{\max} – максимальная удельная скорость роста, C/N – молярное отношение между органическим углеродом и азотом в клетках водорослей, Хл *a* – хлорофилл *a*, С_{орг.} – органический углерод, АЧ – интенсивность чистого фотосинтеза.

Одним из основных компонентов энергетического бюджета фитопланктона является дыхание. От него зависит величина чистого фотосинтеза и соответственно

удельная скорость роста фитопланктона. По мере увеличения скорости фотосинтеза водорослей скорость дыхания также возрастает. Однако относительная величина дыхания, выраженная в процентах от фотосинтеза, неодинакова для разных таксономических групп водорослей. Как показано в обзорной статье Гейдера и Осборна [15], темновое дыхание, отнесенное к максимальному фотосинтезу, изменяется в активно растущих культурах морских микроводорослей при температуре 18–22 °С в широком диапазоне: от 1 до 59%. Максимальное среднее значение этого параметра (35%) получено для динофитовых видов водорослей, минимальное (7%) – для цианобактерий. Промежуточная величина (в среднем 14%) наблюдалась у диатомовых видов водорослей. Именно это обстоятельство, по мнению авторов, является одной из причин более низких значений удельной скорости роста динофитовых водорослей по сравнению с другими таксономическими группами.

Работы, выполненные позднее, также показали, что темновое дыхание динофитовых водорослей достаточно высокое. Так, по данным [13], темновое дыхание динофлагелляты *Dinophysis norvegica* Claparede & Lachmann, при температуре 12 °С составило 22% от максимального фотосинтеза. У динофитовой водоросли *Fragilidium subglobosum* (von Stosch) Loeblich при низкой интенсивности света ($50 \text{ мкЭ} \times \text{м}^{-2} \times \text{сек}^{-1}$) и температуре 15 °С этот показатель достиг 41% от валового значения скорости фотосинтеза [16].

Интенсивность дыхания естественных популяций фитопланктона остается малоизученной. Последнее обусловлено комплексом методических и методологических трудностей, которые не позволяют проводить прямые измерения этого показателя [5]. В связи с этим нами был предложен модифицированный скляночный метод оценки светового и темнового дыхания фитопланктона на основе кинетики накопления и выведения ^{14}C водорослями [5]. С помощью этого метода впервые для Черного моря были проведены экспериментальные исследования по оценке дыхания фитопланктона поверхностных вод в прибрежных и открытых районах. Максимальные величины светового дыхания (28–47% от валовой продукции фитопланктона) наблюдались летом при доминировании динофитовых и мелких жгутиковых водорослей, минимальные (5–10%) – зимой при низкой интенсивности света и преобладании диатомовых видов водорослей. Световое дыхание выше темнового в 2,5 раза при высокой интенсивности света и в 1,5 раза при низкой. Снижение температуры на 10°С при одинаковой освещенности привело к падению светового дыхания в 2,4 раза, темнового – в 2,7 раза.

Рост микроводорослей в море осуществляется, прежде всего, в результате процесса фотосинтеза. Для диатомовых водорослей автотрофный тип питания является основным. Особенностью динофитовых видов является их способность к гетеротрофному питанию одновременно с фотосинтезом. Показано, что они могут потреблять не только бактерии, но и разные виды водорослей, включая диатомовые [17]. Очевидно, это делает динофитовые водоросли более конкурентоспособными по сравнению с диатомовыми видами в условиях недостатка света и минеральных веществ.

Регулирующее влияние на численность, биомассу фитопланктона, его размерную и видовую структуру могут оказывать не только абиотические факторы, но и биотические. Среди последних следует отметить так называемые аллелопатические взаимоотношения между различными видами водорослей, которые выражаются в стимуляции или ингибировании роста одних видов водорослей другими за счет биохимического воздействия. Установлено, что некоторые виды динофитовых водорослей могут подавлять рост диатомовых видов [20], а также бактерий.

Так, в экспериментах с накопительными культурами динофитовых видов водорослей, выделенных из планктона Черного моря, нами было показано их ингибирующее действие на рост бактерий. В период, когда водоросли росли наиболее интенсивно, находясь в экспоненциальной фазе роста, удельная скорость роста бактерий, присутствующих в культурах водорослей, была приблизительно в 2–3 раза ниже, чем в начальный период развития водорослей, то есть в лаг-фазе.

Некоторые виды диатомовых водорослей могут не только стимулировать, но и подавлять рост динофитовых и кокколитофорид [20, 22]. Показано, что прижизненные выделения интенсивно растущей диатомовой водоросли *Phaeodactylum tricorutum* Bohlin, содержащиеся в фильтрате данной культуры и добавленные в среду, где росла кокколитофорид *Emiliana huxleyi* (Lohm.) Hay & Mohler, подавляли ее рост [22]. Вполне вероятно, что такое действие на эту кокколитофорида могут оказывать и другие виды диатомовых водорослей. Наше предположение основано на том, что интенсивное развитие *E. huxleyi* наблюдается в Черном море обычно на завершающей стадии развития диатомовых водорослей, когда их доля в фитопланктоне и физиологическая активность снижаются [6, 10].

Существенное влияние на пространственно-временную динамику фитопланктона в море оказывает процесс его потребления микро- и мезозоопланктоном. Нами показано, что в прибрежных водах Черного моря максимальное развитие фитопланктона наблюдается в те периоды, когда удельная скорость роста водорослей превышает их потребление микрзоопланктоном [7]. Причем, в процессе выедания фитопланктона не все виды водорослей являются предпочтительной пищей для зоопланктона. Так, по нашим данным, в осенний период в западной части Черного моря удельная скорость потребления фитопланктона микрзоопланктоном снижалась по мере увеличения доли крупной диатомовой водоросли *Pseudosolenia calcar-avis* (M. Schultze) Sundström в суммарной биомассе фитопланктона [21]. Низкая удельная скорость потребления водорослей микрзоопланктоном была отмечена нами также в период интенсивного осеннего развития кокколитофориды *E. huxleyi* в западной части Черного моря [10]. Как видно, по мере увеличения численности данного вида водорослей удельная скорость потребления фитопланктона микрзоопланктоном снижалась и в некоторых случаях была равна нулю (рис. 4). Как отмечено в работе [6], этот вид не является предпочтительной пищей и для копепод. Вероятно, слабое потребление данной кокколитофориды зоопланктоном есть одной из причин ее высокой численности и биомассы в Черном море в отдельные периоды.

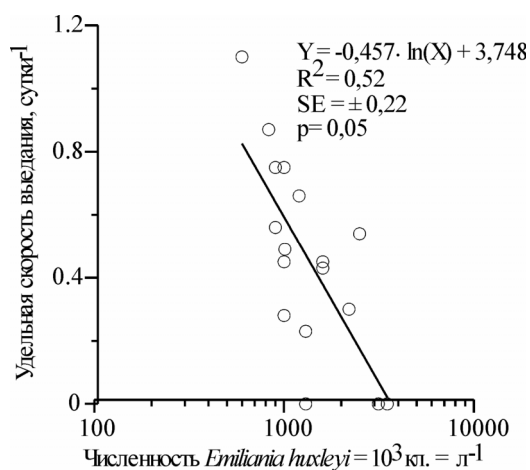


Рис. 4. Зависимость между удельной скоростью потребления фитопланктона микрозоопланктоном и численностью *E. huxleyi* в поверхностных водах западной части Черного моря в ноябре 2010 г.

В последние двадцать лет на обширных акваториях различных районов Мирового океана периодически регистрируется массовое развитие *E. huxleyi*. В Черном море этот вид водорослей достигает уровня «цветения» в разные сезоны года. Однако причины, вызывающие это явление, до настоящего времени окончательно не выяснены.

Считается, что данная кокколитофориды, обладая малыми линейными размерами (6–11 мкм), может достигать максимального роста даже при очень низких концентрациях биогенных веществ в среде. Как отмечено в работе [6], исследования, выполненные на культуре этого вида водорослей, показали наличие у нее ферментов, способных трансформировать органические вещества в минеральные. Способность *E. huxleyi* к миксотрофному питанию подтверждается ослаблением или полным отсутствием люминесценции ее клеток, а также результатами экспериментов по стимулированию роста культуры данного вида экстрактами разрушенных клеток диатомовых водорослей *Chaetoceros curvisetus* Cl. и *C. socialis*. Последние играют важную роль в развитии «цветений» воды в прибрежных водах Черного моря в весенний и осенний периоды [6].

ВЫВОДЫ

Таким образом, биологическое разнообразие фитопланктона Черного моря связано, прежде всего, с различиями в структурно-функциональных характеристиках микроводорослей основных таксономических групп и прежде всего, диатомовых и динофитовых видов водорослей, а также с различным характером биотических взаимоотношений в планктоне.

Высокие значения интенсивности фотосинтеза и содержания хлорофилла *a* в клетках диатомовых водорослей, а также их низкое дыхание обеспечивают им наиболее высокие удельные скорости роста в море, превышающие в отдельные периоды потребление фитопланктона микрозоопланктоном. Поэтому чаще всего в Черном море наблюдается интенсивное развитие диатомовых водорослей.

Недостаток растворенного кремния в воде ведет к снижению доли диатомовых водорослей в фитопланктоне и к перестройке его таксономической структуры. Низкое содержание минеральных форм азота приводит к развитию более мелких клеток водорослей и в том числе кокколитофориды *E. huxleyi*. Последний вид слабо потребляется зоопланктоном, что рассматривается в качестве одной из основных причин «цветений» воды, обусловленных этим видом.

Список литературы

1. Георгиева Л. В. Видовой состав и динамика фитоценоза / Л. В. Георгиева // Планктон Черного моря [отв. ред. А. В. Ковалев, З. З. Финенко]. – К.: Наук. Думка, 1993. – С. 31–55.
2. Мансурова И. М. Зависимость удельной скорости роста от интенсивности света в культурах динофитовых водорослей Черного моря / И. М. Мансурова // Системы контроля окружающей среды (сб. науч. тр). – Севастополь, 2011. – Вып. 16. – С. 283–286.
3. Методы гидрохимических исследований основных биогенных элементов. – М.: ВНИРО, 1988. – 119 с.
4. Стельмах Л. В. Суточные изменения относительного содержания хлорофилла *a* в культурах морских планктонных водорослей / Л. В. Стельмах // Экол. моря. – 1982. – Вып. 11. – С. 68–72.
5. Стельмах Л. В. Метод определения светового и темнового дыхания фитопланктона / Л. В. Стельмах // Океанология. – 2000. – Т. 40, вып. 3. – С. 1–7.
6. Стельмах Л. В. Эколого-физиологические основы «цветения» воды, вызываемого *Emiliania huxleyi* в Севастопольской бухте / Л. В. Стельмах, М. И. Сеничева, И. И. Бабич // Экология моря. – 2009. – Вып. 77. – С. 28–32.
7. Стельмах Л. В. Сезонная изменчивость скорости роста фитопланктона в прибрежных водах Черного моря (район Севастополя) / Л. В. Стельмах, Е. А. Куфтаркова, И. И. Бабич // Морск. экол. журн. – 2009. – Т. 8, № 1. – С. 67–80.
8. Стельмах Л. В. Использование переменной флуоресценции *in vivo* для оценки функционального состояния фитопланктона / Л. В. Стельмах, А. И. Акимов, Е. А. Куфтаркова, И. И. Бабич, А. Б. Кожемяка // Системы контроля окружающей среды (сб. науч. тр). – Севастополь, 2010. – Вып. 13. – С. 263–268.
9. Стельмах Л. В. Сезонные изменения отношения органического углерода к хлорофиллу *a* и оценка биомассы фитопланктона по концентрации хлорофилла в прибрежных водах Черного моря / Л. В. Стельмах // Промысловые биоресурсы Черного и Азовского морей [Ред. В. Н. Еремеев, А. В. Гаевская, Г. Е. Шульман, Ю. А. Загородняя]. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. – С. 249–256.
10. Стельмах Л. В. Структурно-функциональные характеристики фитопланктона прибрежных вод западной части Черного моря в осенний период / Л. В. Стельмах, Е. А. Куфтаркова, И. И. Бабич // Системы контроля окружающей среды (сб. науч. тр). – Севастополь, 2011. – Вып. 16. – С. 273–282.
11. Финенко З. З. Эколого-физиологические основы первичной продукции в море: автореферат дис. на соискание науч. степени докт. биол. наук / З. З. Финенко; Ин-т биол. южных морей НАН Украины. – Севастополь, 1976. – 46 с.
12. Финенко З. З. Первичная продукция в Черном море в зимне-весенний период / З. З. Финенко, Д. К. Крупаткина // Океанология. – 1993. – Т. 33. – С. 97–104.
13. Carpenter E. J. The dinoflagellate *Dinophysis norvegica*: biological and ecological observations in the Baltic Sea. / E. J. Carpenter, S. Janson, R. Boje, F. Pollehne, J. Chang // Eur. J. Phycol. – 1995. – Vol. 30. – P. 1–9.
14. Geider R. J. Redfield revisited: variability of C : N : P in marine microalgae and its biochemical basis / R. J. Geider, J. La Roche // Eur. J. Phycol. – 2002. – Vol. 37. – P. 1–17.
15. Geider R. J. Respiration and microalgal growth: a review of the quantitative relationship between dark respiration and growth / R. J. Geider, B. A. Osborn // New. Phytol. — 1989. – Vol. 112. – P. 327–341.

16. Hansen P. J. Physiology of the mixotrophic dinoflagellate *Fragilidium subglobosum*. II. Effects of time scale and prey concentration on photosynthetic performance / P. J. Hansen, A. Scovgaard, R. N. Glud, D. K. Stoecker // *Mar. Ecol.* – 2000. – Vol. 201. – P. 137–146.
17. Legrand K. Induced phagotrophy in the photosynthetic dinoflagellate *Heterocapsa triquetra* / K. Legrand, E. Graneli, P. Carlsson // *Aquat. Microb. Ecol.* – 1998. – Vol. 15. – P. 65–75.
18. Landry M. R. Estimating the grazing impact of marine micro-zooplankton / M. R. Landry, R. P. Hassett // *Marine Biology.* – 1982. – Vol. 67. – P. 283–288.
19. Menden-Deuer S. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms and other protist plankton / S. Menden-Deuer, E. J. Lessard // *Limnol. Oceanogr.* – 2000. – Vol. 45. – P. 569–579.
20. Smayda T. J. Harmful algal blooms: their ecophysiology and general relevance to phytoplankton blooms in the sea / T. J. Smayda // *Limnol. Oceanogr.* – 1997. – Vol. 42. – P. 1137–1153.
21. Stelmakh L. V. Phytoplankton growth rate and zooplankton grazing in the western part of the Black Sea in the autumn period / L. V. Stelmakh, I. I. Babich, S. Tugrul, S. Moncheva, K. Stefanova // *Oceanology.* – 2009. – Vol. 49. – P. 83–92.
22. Vasconcelos M. T. S. D. Influence of the nature of the exudates released by different marine algae on the growth, trace metal uptake and exudation of *Emiliania huxleyi* in natural seawater / M. T. S. D. Vasconcelos, M. Fernanda M., C. Leal, C.M.G. van den Berg // *Marine Chemistry.* – 2002. – Vol. 77. – P. 187–210.
23. Hein M. Size dependent nitrogen uptake in micro- and macroalgae / M. Hein, M. F. Pedersen, K. Sand-Jensen // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1995. – Vol. 118. – P. 247–253.

Стецьмах Л. В., Мансурова І. М. Еколого-фізіологічні основи біорізноманіття фітопланктону Чорного моря // Екосистеми, їх оптимізація та охорона. Сімферополь: ТНУ, 2012. Вип. 7. С. 149–158.

Проаналізовано роль ряду абіотичних і біотичних чинників у формуванні таксономічного та видового різноманіття фітопланктону Чорного моря. Дана кількісна оцінка впливу цих факторів на основні структурно-функціональні характеристики фітопланктону. Показано, що біологічне різноманіття фітопланктону Чорного моря пов'язане, насамперед, з відмінностями в основних структурних та функціональних характеристиках мікроводоростей різних таксономічних груп, а також з різним характером біотичних взаємовідносин в планктоні.

Ключові слова: фітопланктон, Чорне море, абіотичні та біотичні чинники, структурно-функціональні характеристики.

Stelmakh L. V, Mansurova I. M. Ecological and physiological basis of phytoplankton biodiversity in the Black Sea // Optimization and Protection of Ecosystems. Simferopol: TNU, 2012. Iss. 7. P. 149–158.

The role of abiotic and biotic factors in shaping the taxonomic and species diversity of phytoplankton of the Black Sea was analyzed. A quantitative assessment of the impact of these factors on the basic structural and functional characteristics of phytoplankton was given. It is shown that the biological diversity of phytoplankton of the Black Sea is due primarily to differences in the basic structural and functional characteristics of algae of different taxonomic groups and with different patterns of biotic relationships in the plankton.

Key words: phytoplankton, the Black Sea, abiotic and biotic factors, structural and functional characteristics.