

# СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ФИТОПЛАНКТОНА ПРИБРЕЖНЫХ ВОД ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЧЕРНОГО МОРЯ В ОСЕННИЙ ПЕРИОД

Л.В. Стельмах, Е.А. Куфтаркова,  
И.И. Бабич

Институт биологии южных морей  
НАН Украины,  
г. Севастополь, пр. Нахимова, 2  
*E-mail: lstelm@ibss.iuf.net*

*В основу работы положены результаты, полученные в период 67-го и 68-го рейсов нис «Профессор Водяницкий» в западную часть Черного моря в октябре – ноябре 2010 г. Исследованы содержание основных питательных веществ в воде, таксономический состав и удельная скорость роста фитопланктона, скорость его потребления микрозоопланктоном, концентрация хлорофилла а в планктоне, отношение между органическим углеродом и хлорофиллом а в клетках микроводорослей. Выявлены количественные связи между исследованными характеристиками.*

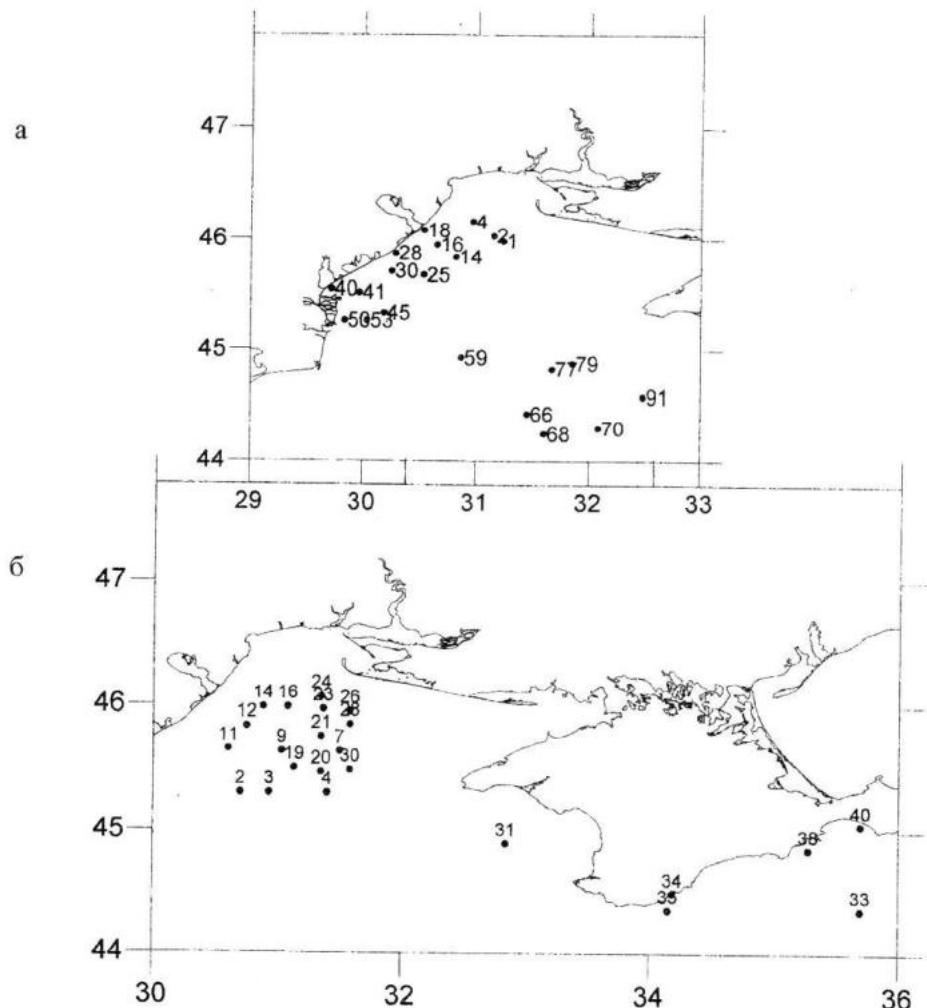
**Введение.** В сезонном цикле развития фитопланктона прибрежных вод Черного моря наблюдается, как правило, два основных максимума: зимне-весенний и осенний. Они связаны с вегетацией диатомовых водорослей. Осенний максимум имеет место чаще всего в конце августа – начале сентября. Однако уже в октябре происходит постепенная смена видов и в планктоне начинают доминировать динофитовые водоросли [1]. Перестройка таксономической структуры фитопланктона неизбежно приводит к изменениям его основных структурно-функциональных характеристик.

Цель настоящей работы – исследовать основные структурно-функциональные характеристики фитопланктона прибрежных вод западной части Черного моря в осенний период и выявить количественные связи между ними.

**Материал и методика.** В основу работы положены исследования, выполненные в прибрежных районах западной

части Черного моря в период 67-й и 68-й научной экспедиций на нис “Профессор Водяницкий”, выполнившихся с 10 октября по 12 ноября 2010 г. (рис. 1). В течение первой экспедиции было выполнено 24 суточных эксперимента по определению удельной скорости роста фитопланктона ( $\mu$ ) и удельной скорости его потребления микрозоопланктоном (g) в поверхностном слое (0 м). Во второй экспедиции было проведено 26 суточных экспериментов. Пробы воды объемом 12 – 15 л отбирали в светлое время суток для определения суммарной концентрации хлорофилла а в планктоне, удельной скорости роста фитопланктона, удельной скорости его потребления микрозоопланктоном, видового состава и биомассы нано- и микрофитопланктона, а также концентрации биогенных веществ (нитратов, аммония, фосфатов и кремния). Определение удельной скорости роста фитопланктона и удельной скорости его потребления микрозоопланктоном осуществляли с помощью метода разведения проб [2], который в последние 10 – 15 лет наиболее широко используется для изучения процессов роста фитопланктона и его выедания микрозоопланктоном. Основные допущения, связанные с применением этого метода и детальная схема экспериментов описана нами ранее [3]. Поэтому в данной работе мы представим ее более кратко.

Исходную пробу воды пропускали через капроновое сито с размером ячеи около 200 мкм для удаления мезозоопланктона, а затем ее делили на две части, одна из которых была использована для определения исходной концентрации хлорофилла а и получения ультрафильтрата морской воды. Вторую часть исходной воды разбавляли ультрафильтратом для получения серии разбавленных проб с различным коэффициентом разведения (1,0, 0,80, 0,60, 0,40, 0,20, 0,10) в двух повторностях. Основное допущение метода разведения проб состоит в том, что количество потребленного микрозоопланктоном фитопланктона снижается пропорционально разведению начальных проб. Коэффициенту 1,0



Р и с. 1. Схема расположения станций в западной части Черного моря, на которых измеряли структурно-функциональные характеристики фитопланктона в октябре (а) и ноябре (б) 2010 г.

соответствовала неразбавленная проба, тогда как при значении коэффициента 0,10 она была разведена в 10 раз. Подготовленные пробы помещали в чистые поликарбоновые склянки объемом 1 л и экспонировали в течение суток в палубном инкубаторе проточного типа при солнечном освещении и температуре, отличавшейся от температуры воды в верхнем перемешанном слое не более, чем на 2 °С. После экспозиции пробы фильтровали через стекловолокнистые фильтры GF/F, которые помещали в специальные пластиковые капсулы и хранили при температуре -20 °С в течение 7 – 14 дней до начала их обработки. Удельную скорость роста фитопланктона рассчитывали по суточному приросту концентрации хлорофилла *a* в экспериментальных сосудах. Содержание хлорофилла *a* в пробах определяли флуори-

метрическим методом [3]. В каждом эксперименте для всех шести разведений были выполнены расчеты удельной скорости роста фитопланктона, называемой условно в англоязычной литературе “видимой” скоростью роста ( $\mu_v$ )

$$\mu_v = \ln(X_{lt}/X_{l0}), \quad (1)$$

где  $X_{l0}$  – исходная концентрация хлорофилла *a*;  $X_{lt}$  – ее значение через сутки.

На основе полученных значений для каждого из выполненных экспериментов были рассчитаны уравнения линейной регрессии, отражающие зависимость  $\mu_v$  от коэффициента разведения проб (KP)

$$\mu_v = -g * KP + \mu, \quad (2)$$

где  $\mu$  – “истинная” удельная скорость роста фитопланктона;  $g$  – удельная скорость его выедания микрозоопланкто-

ном. Коэффициент детерминации ( $r^2$ ) для этих зависимостей, отражающий степень их достоверности, был в диапазоне от 0,70 до 0,95. Примеры графического представления линий регрессии и соответствующие им уравнения, позволяющие определить удельную скорость роста фитопланктона и удельную скорость его потребления микрозоопланктоном, приводились нами ранее [1].

Для определения видов водорослей, относящихся к нано- и микрофитопланктону и величины отношения органического углерода к хлорофиллу *a* в фитопланктоне (С/Хл *a*), пробы воды объемом 2–3 л сгущали в воронке обратной фильтрации на нуклеопоровых фильтрах с диаметром пор 1 мкм. Сгущенную пробу объемом 100 мл делили на две части, одну из которых фиксировали 1% нейтрализованным формалином и использовали для определения видового состава, численности и биомассы фитопланктона. Вторую часть пробы для определения концентрации хлорофилла осаждали на стекловолокнистые фильтры типа GF/F, которые хранили при -20 °C в течение 7–20 дней до начала их обработки.

Идентификацию видов водорослей, определение их численности и линейных размеров осуществляли в капле объемом 0,1 мл в 3-х повторностях под световым

микроскопом ZEISS Primo Star. Средний объем клеток для отдельных видов водорослей определяли как отношение объема всех клеток к их численности. Содержание органического углерода рассчитывали по среднему объему клеток для определенных видов по уравнениям, приведенным в работе [4].

Измерения фосфатов, нитратов, аммония и кремния выполнены с помощью стандартных методов [5].

**Результаты и обсуждение.** В период работ в прибрежных водах западной части Черного моря наблюдалась завершающая стадия осеннего развития диатомовых водорослей и переход от диатомовых к динофитовым видам. Из рис. 2 видно, что в октябре 2010 г. на большей части исследованной акватории доля диатомовых водорослей в суммарной биомассе фитопланктона была менее 50 %. Основную биомассу создавали динофитовые виды водорослей. Только непосредственно у берега между устьем Дуная и Приднестровским лиманом преобладали диатомовые водоросли. В ноябре отмечено дальнейшее снижение их доли в суммарной биомассе фитопланктона. Получена количественная связь между биомассой диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*) и содержанием кремния в воде (рис. 3). Последний, как известно, является одним из основных

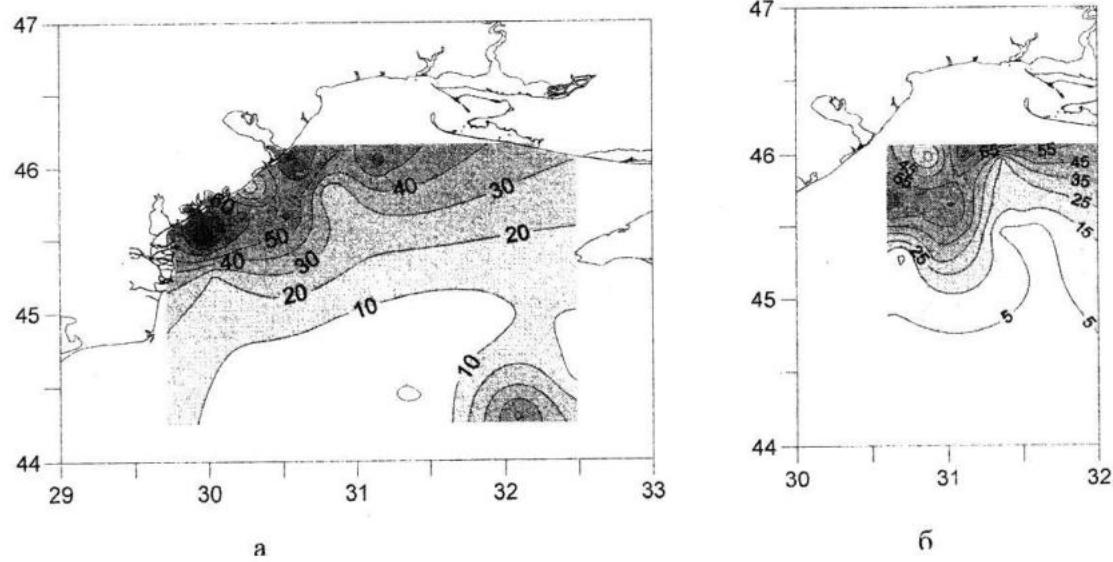
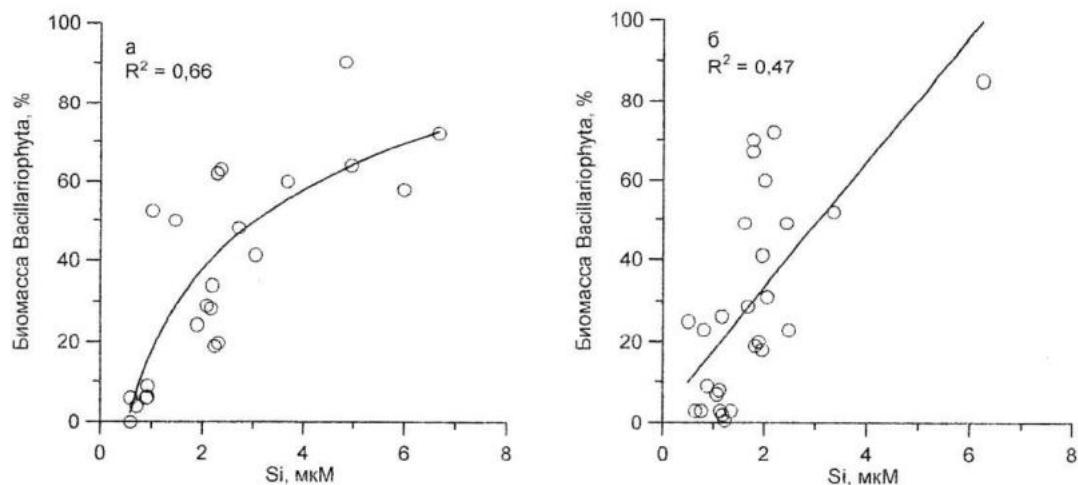


Рис. 2. Пространственная динамика относительной биомассы диатомовых водорослей (% от суммарной) в поверхностном слое западной части Черного моря в октябре (а) и ноябре (б) 2010 г.

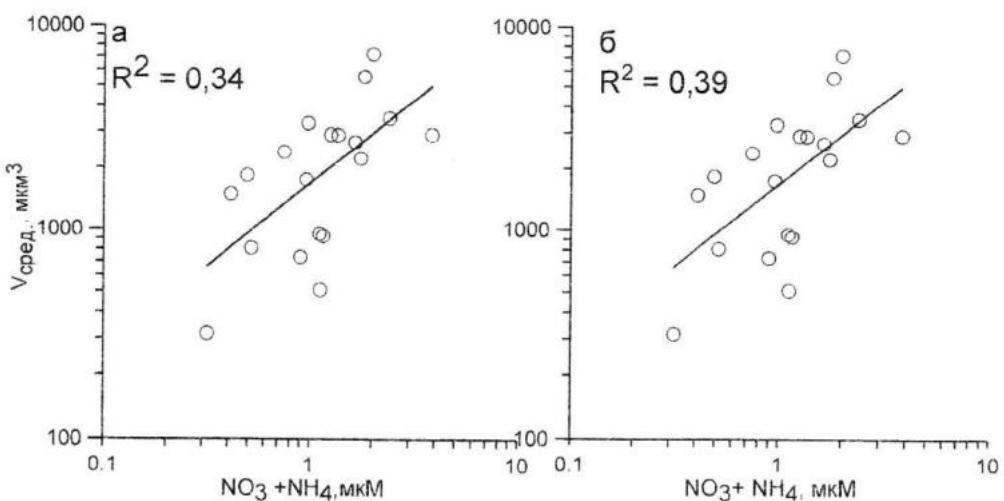


Р и с. 3. Зависимость относительной биомассы диатомовых водорослей от концентрации кремния в поверхностных водах западной части Черного моря в октябре (а) и ноябре (б) 2010 г.

структурных элементов клеток диатомовых водорослей. Эта связь, наиболее четко выраженная в октябре, позволяет говорить о том, что именно недостаток кремния в воде является, вероятно, пусковым механизмом, который осенью приводит к смене таксономической структуры фитопланктона: переходу от диатомовых к динофитовым видам водорослей.

Одним из основных биогенных элементов, оказывающих существенное влияние на структурно-функциональные характеристики фитопланктона, является азот. Представленные результаты позво-

лили выявить количественную связь между суммарным содержанием нитратов и аммония в среде и средневзвешенным объемом клеток фитопланктона (рис. 4). Как в октябре, так и в ноябре 2010 г. эта связь характеризуется сравнительно невысокими коэффициентами детерминации (0,34 и 0,39). Однако, четко видно, что самые мелкие клетки преобладали в фитопланктоне при концентрациях азота менее 1 мкМ. Наиболее крупные водоросли представлены в планктоне при концентрациях суммарного азота, составлявших 3 – 5 мкМ. В свою очередь, размер клеток водорослей влияет на их



Р и с. 4. Зависимость средневзвешенного объема клеток фитопланктона от суммарного содержания нитратов и аммония в поверхностных водах западной части Черного моря в октябре (а) и ноябре (б) 2010 г.

максимальную скорость роста, фотосинтетические параметры, константы полунасыщения для различных биогенных веществ, скорость оседания клеток водорослей, их выедание зоопланктоном. Как показано нами ранее в экспериментах на культурах, при увеличении клеточного объема диатомовых водорослей от 1000 до 10000 мкм<sup>3</sup> их максимальная удельная скорость роста снижалась приблизительно в 2 раза. Тогда как у динофитовых видов водорослей, это снижение достигало приблизительно 5 – 6 раз [6]. Вероятно, поэтому самые низкие значения удельной скорости роста фитопланктона в исследованных прибрежных водах западной части Черного моря по-

лучены в тех районах, где в планктоне доминировали крупные виды динофитовых водорослей.

Содержание хлорофилла *a* в планктоне в октябре 2010 г. в целом было невысоким. Только в водах, прилегающим к устью Дуная, его концентрация составляла не менее 1 мг·м<sup>-3</sup> (рис. 5). На остальной акватории этот показатель не превышал, как правило, 0,6 мг·м<sup>-3</sup>. Еще более низкое содержание этого пигмента в поверхностных водах западной части Черного моря было отмечено в ноябре. Последнее связано с тем, что к ноябрю содержание нитратов в воде снизилось в 5-10 раз относительно октября. Кроме того, доля динофитовых водорослей в

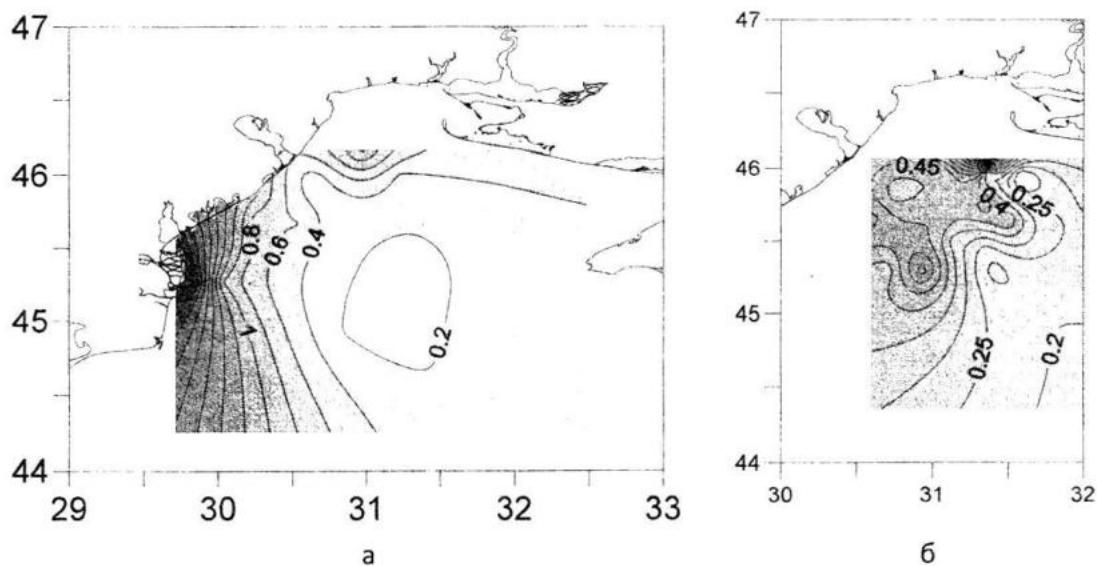


Рис. 5. Пространственная динамика концентрации хлорофилла *a* (мг · м<sup>-3</sup>) в поверхностном слое западной части Черного моря в октябре (а) и ноябре (б) 2010 г.

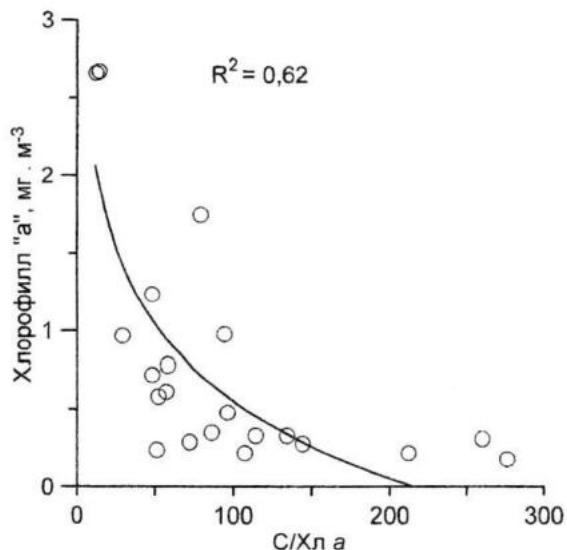
планктоне достигла в среднем 50 – 60 % от общей биомассы фитопланктона. Именно динофитовые водоросли характеризуются более низким содержанием хлорофилла в клетках по сравнению с диатомовыми, а, следовательно, более высокими значениями отношения органического углерода к хлорофиллу. По нашим расчетам, получено, что в октябре 2010 г. отношение С/Хл *a* в фитопланктоне на 60 % регулировалось двумя факторами: содержанием нитратов в воде и долей динофитовых водорослей в суммарной биомассе фитопланктона.

Этот вывод следует из уравнения регрессии, представленного ниже

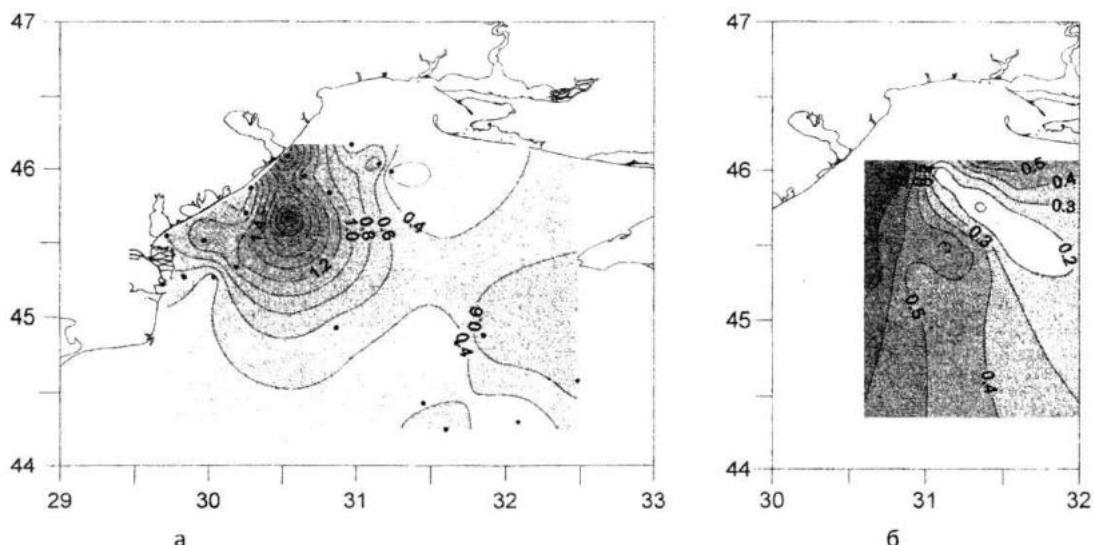
$$\begin{aligned} \text{С/Хл } a = & 275,17 * e^{-7,30 * \text{NO}_3} + \\ & 1,01 * D \% + 41,83, \\ r^2 = & 0,60, \text{ SE} = 50,96. \end{aligned} \quad (3)$$

Величина данного отношения определяла содержание хлорофилла *a* в планктоне в октябре 2010 г. (рис. 6).

Важной функциональной характеристикой фитопланктона является его удельная скорость роста. В октябре 2010 г. на большей части исследованной акватории этот показатель был ниже 1 сут<sup>-1</sup> (рис. 7). Только в узкой полосе, которая протянулась от Приднестров-



Р и с. 6. Связь концентрации хлорофилла *a* с отношением С/Хл *a*



Р и с. 7. Пространственная динамика удельной скорости роста фитопланктона ( $\text{сут}^{-1}$ ) в поверхностном слое западной части Черного моря в октябре (а) и ноябре (б) 2010 г.

ского лимана к центру северо-западной части моря, удельная скорость роста фитопланктона возрасла до  $1,4 - 2,0 \text{ сут}^{-1}$ . Еще более низкие ее значения наблюдались в ноябре 2010 г., что обусловлено, вероятно, общим снижением содержания питательных веществ в воде и сменой видов в фитопланктоне.

В осенний период 2010 г. в прибрежных водах западной части Черного моря было зарегистрировано «цветение» кокколитофориды *Emiliania huxleyi*, хотя ранее это явление регистрировали в Черном море, как правило, летом при

высоких значениях солнечной радиации ( $60 - 80 \text{ Э}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$ ) и температуре воды, составлявшей не менее  $20^\circ\text{C}$  [7]. В период наших работ температура воды в слое ВКС составляла около  $15 - 16^\circ\text{C}$ , а количество солнечной радиации, достигавшей поверхности моря, было в 2-3 раза меньше, чем летом. Тем не менее, на обширной прибрежной акватории западной части моря в октябре 2010 г. наблюдалось интенсивное развитие *E. huxleyi*, численность которой была выше 1 млн. кл. $\cdot$ л $^{-1}$  (рис. 8), что соответствует

уровню «цветения». В ноябре площадь поверхности моря, охваченная «цветением», снизилась почти в 2 раза, что свидетельствует о завершающей стадии этого процесса.

В соответствии с современными представлениями, основным потребителем фитопланктона в морской пелагии является микрозоопланктон [8]. Одним из основных факторов, определяющим удельную скорость потребления фитопланктона микрозоопланктоном, является качество и количество пищи. Не все виды водорослей могут потребляться. Так ранее нами было показано, что в пе-

риод массового развития самой крупной черноморской диатомовой водоросли *Pseudosolenia calcar-avis* в западной части Черного моря в осенний период удельная скорость выедания фитопланктона микрозоопланктоном была связана линейной зависимостью с относительной биомассой этого вида. По мере увеличения его доли в суммарной биомассе фитопланктона скорость микрозоопланктонного выедания снижалась [1]. В Беринговом море в зоне «цветения» кокколитофориды *E. huxleyi* удельная скорость выедания фитопланктона микрозоопланктоном значительно снижалась [9].

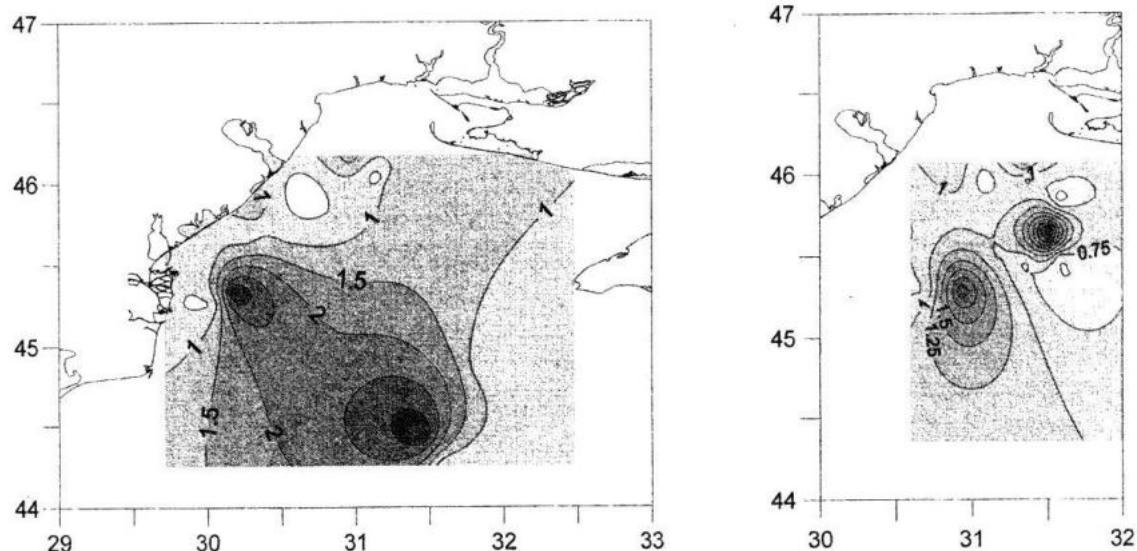
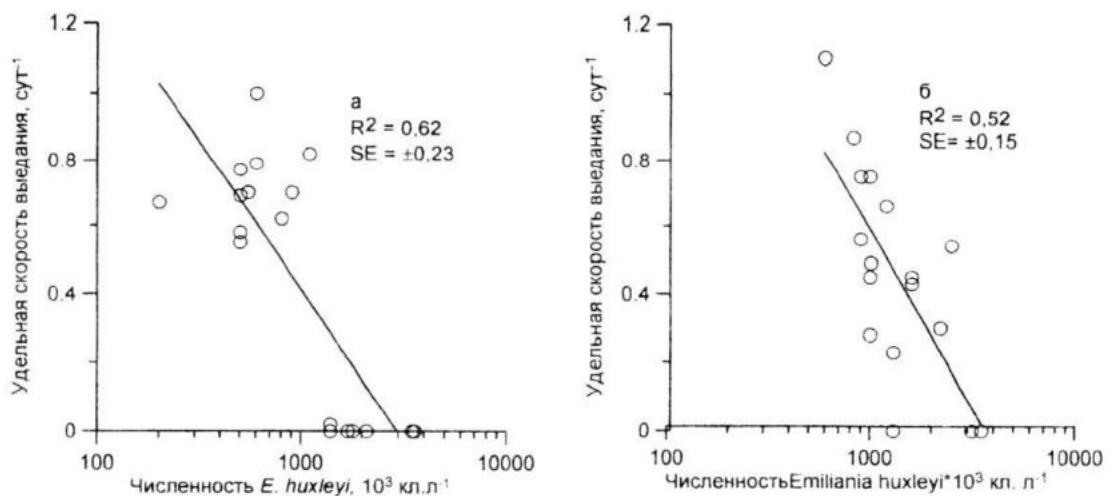


Рис. 8. Пространственное распределение кокколитофориды *E. huxleyi* (млн. кл. $\cdot$ л $^{-1}$ ) в поверхностном слое западной части Черного моря в октябре (а) и ноябре (б) 2010 г.

По результатам наших исследований в Черном море в октябре – ноябре 2010 г. выявлена количественная связь между численностью этой кокколитофориды и удельной скорости потребления фитопланктона микрозоопланктоном (рис. 9). По мере увеличения численности *E. huxleyi* в планктоне удельная скорость выедания снижается. Вероятно, это является одним из основных факторов, который способствуют формированию «цветения» данной кокколитофориды. Для выяснения причин осеннего «цветения» *E. huxleyi* все полученные нами данные условно разделили на четыре группы (табл. 1). Как видно из результатов,

представленных в таблице, в октябре 2010 г. в прибрежной зоне, где численность данного вида составляла в среднем 0,53 млн. кл.  $\cdot$  л $^{-1}$ , а значит не достигала уровня «цветения», наблюдались самые высокие концентрации нитратов, фосфатов и кремния. Поэтому здесь отмечен самый высокий вклад диатомовых водорослей в суммарную биомассу фитопланктона (в среднем 41 %). Здесь же наблюдались самые высокие значения удельной скорости роста фитопланктона (в среднем 1,05 сут $^{-1}$ ), которые были почти в 2 раза выше по сравнению с удельной скоростью выедания фитопланктона микрозоопланктоном. В зоне,



Р и с. 9. Зависимость удельной скорости потребления фитопланктона микрозоопланктоном от численности *Emiliania huxleyi* в поверхностном слое западной части Черного моря в октябре (а) и ноябре (б) 2010

Таблица 1

Удельная скорость роста фитопланктона ( $\mu$ ), удельная скорость его потребления микрозоопланктоном ( $g$ ), концентрация биогенов и биомасса основных таксономических групп фитопланктона в поверхностных прибрежных водах западной части Черного моря в октябре и ноябре 2010 г.

$\mu$ , сут <sup>-1</sup>	$g$ , сут <sup>-1</sup>	N-NO <sub>3</sub> , мкМ	N-NH <sub>4</sub> , мкМ	P-PO <sub>4</sub> , мкМ	Si, мкМ	V <sub>диат.</sub> , %	V <sub>дин.</sub> , %	V <sub>примн.</sub> , %
Октябрь 2010 г.,								
1) численность <i>E. huxleyi</i> = $0,53 \pm 0,20$ млн. кл · л <sup>-1</sup> , n= 11								
1,05 ± 0,64 (0,30 – (0,00 – 2,47)	0,58 ± 0,22 (0,43 – (0,00 – 2,79)	1,08 ± 0,70 (0,43 – (0,13 – 2,53)	0,61 ± 0,42 (0,09 – (0,09 – 1,39)	0,35 ± 0,31 (0,59 – (0,59 – 0,70)	3,04 ± 2,16 (6 – 90) (0,59 – 6,67)	41 ± 28 (1 – 84)	41 ± 30	16 ± 9 (2 – 32)
2) численность <i>E. huxleyi</i> = $2,17 \pm 1,00$ млн. кл · л <sup>-1</sup> , n= 10								
0,54 ± 0,36 (0,20 – (0,00 – 1,14)	0,40 ± 0,51 (0,16 – (0,00 – 1,20)	0,54 ± 0,65 (0,16 – (0,25 – 2,01)	0,60 ± 0,43 (0,25 – (0,06 – 1,30)	0,22 ± 0,16 (0,06 – (0,59 ± 0,47)	2,08 ± 1,89 (4 – 58) (0,59 ± 5,98)	29 ± 24 (1 – 70)	36 ± 27	33 ± 21 (2 – 58)
Ноябрь 2010 г.,								
3) численность <i>E. huxleyi</i> = $2,06 \pm 0,83$ млн. кл · л <sup>-1</sup> , n = 9								
0,44 ± 0,23 (0,10 – (0,00 – 0,77)	0,44 ± 0,35 (0,09 – (0,09 – 0,66)	0,12 ± 0,04 (0,09 – (0,11 – 0,20)	0,54 ± 0,29 (0,11 – (0,14 – 1,15)	0,22 ± 0,03 (0,14 – (0,26)	1,67 ± 1,16 (0,64 – 6,24)	30 ± 27 (8 – 85)	50 ± 22 (7 – 73)	20 ± 18 (8 – 63)
4) численность <i>E. huxleyi</i> = $0,78 \pm 0,19$ млн. кл · л <sup>-1</sup> , n = 17								
0,46 ± 0,19 (0,10 – (0,00 – 0,73)	0,46 ± 0,32 (0,09 – (0,09 – 1,10)	0,12 ± 0,04 (0,09 – (0,11 – 0,20)	0,54 ± 0,29 (0,11 – (0,14 – 1,15)	0,22 ± 0,03 (0,14 – (0,26)	1,55 ± 0,76 (0,49 – 3,35)	28 ± 27 (1 – 72)	60 ± 28 (22 – 89)	12 ± 11 (3 – 30)

Примечание: V<sub>диат.</sub>, V<sub>дин.</sub>, V<sub>примн.</sub> – биомасса диатомовых, динофитовых и примнезиевых водорослей, % от суммарной биомассы нано- и микрофитопланктона

где отмечено «цветение» *E. huxleyi* (средняя численность клеток 2,17 млн. кл·л<sup>-1</sup>), содержание нитратов снизилось в 2 раза, а фосфатов и кремния – в 1,5 раза. Доля диатомовых водорослей в суммарной биомассе фитопланктона уменьшилась в среднем до 29 %. Удельная скорость роста суммарного фитопланктона снизилась в среднем в 2 раза и приблизилась к скорости выедания фитопланктона микрозоопланктоном. В этих условиях преимущество для развития получила *E. huxleyi*. Обладая малыми линейными размерами (6 – 8 мкм), этот вид может расти с максимальной скоростью даже при очень низких концентрациях биогенных веществ в среде. Так, константа полунасыщения ( $K_s$ ), определенная по скорости роста, для нитратов для данной кокколитофориды, выделенной из прибрежных вод, составила 0,1 мкМ [10]. Тогда расчетное значение  $K_s$  по фосфатам будет, вероятно, менее 0,01 мкМ. Как показали исследования [11], действительно эта величина для *E. huxleyi* очень низкая и составила 0,001 мкМ. Вполне возможно, что при низкой удельной скорости роста суммарного фитопланктона в зоне «цветения» данной кокколитофориды ее удельная скорость роста может достигать максимальных значений. Результаты, полученные нами ранее в Севастопольской бухте, подтверждают данное предположение. Было показано, что в период интенсивного развития этого вида в море его удельная суточная скорость роста составила 1,4 сут<sup>-1</sup>, тогда как удельная скорость роста суммарного фитопланктона была почти в 3 раза ниже [12]. Важным преимуществом исследуемой кокколитофориды является то, что она, как отмечено выше, слабо потребляется микрозоопланктоном. Все это способствовало, вероятно, развитию ее осеннего

«цветения» в прибрежных водах западной части Черного моря в октябре 2010 г. В ноябре 2010 г. в прибрежных водах западной части Черного моря на завершающей стадии осеннего «цветения» *E. huxleyi* отмечено дальнейшее падение концентрации нитратов и кремния в воде. Среднее содержание последнего снизилось по сравнению с октябрем приблизительно в 1,5-2 раза (табл. 1). Содержание нитратов было в 5 – 10 раз ниже, чем в октябре, что привело к снижению молярного отношения  $\text{NO}_3:\text{PO}_4$  от 2,5-3,0 в октябре до 0,6 в ноябре. По мнению некоторых авторов [13], именно нитраты необходимы в качестве источника азотного питания для успешного роста этой кокколитофориды. Что касается аммония, то в ноябре его содержание в исследованных водах практически не изменилось по сравнению с октябрем, в результате чего он стал основным источником азота для фитопланктона. Вероятно, смена источника азотного питания для водорослей явилась одной из основных причин изменений в таксономическом составе фитопланктона. Видно, что на фоне неизменной относительной биомассы диатомовых водорослей (около 30 %) доля динофитовых в суммарной биомассе фитопланктона возросла в среднем от 36 до 50 – 60 %, а доля примнезиевых, среди которых доминировала *E. huxleyi*, сократилась в среднем от 33 до 12 – 20 %.

**Заключение.** В октябре – ноябре 2010 г. в прибрежных водах западной части Черного моря наблюдалась завершающая стадия осенного развития диатомовых водорослей. Основную биомассу фитопланктона создавали, как правило, динофитовые виды водорослей. В этих условиях было зарегистрировано осенне «цветение» кокколитофориды *Emiliania huxleyi*. Изменения в таксономической структуре фитопланктона, а также изменения основных структурно-функциональных характеристик фитопланктона связаны, прежде всего, с концентрацией питательных веществ в воде.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Стельмах Л.В., Бабич И.И., Тугрул С., Мончева С., Стефанова К. Скорость роста фитопланктона и его выедание зоопланктоном в западной части Черного моря в осенний период // Океанология. – 2009. – Т.49 (1). – С. 90 – 100.
2. Landry M.R., Hassett R.P. Estimating the grazing impact of marine microzooplankton // Marine Biology. – 1982. – 67. – P. 283 – 288.
3. Юнев О.А., Берсенева Г.П. Флюориметрический метод определения концентрации хлорофилла «а» и феофитина «а» в фитопланктона // Гидробиол. журн. – 1986. – 2 (2). – С. 89 – 95.
4. Menden-Deuer S., Lessard E.J. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms and other protist plankton // Limnol. Oceanogr. – 2000. – 45. – P. 569 – 579.
5. Методы гидрохимических исследований основных биогенных элементов. – М.: ВНИРО, 1988. – 119 с.
6. Стельмах Л.В., Куфтаркова Е.А., Акимов А.И., Бабич И.И., Кожемяка А.Б. Использование переменной флуоресценции хлорофилла *in vivo* для оценки функционального состояния фитопланктона // Системы контроля окружающей среды. – 2010. – 13. – С. 263 – 268.
7. Oguz T., Merico A. Factors controlling the summer *Emiliania huxleyi* bloom in the Black Sea: A modeling study // Journal of Marine Systems. – 2006. – 59. – P. 173 – 188.
8. Calbet A. The trophic roles of microzooplankton in marine systems ICES J. Mar. Sci. – 2008. – 65. – P. 325 – 331.
9. Olson, M.B., Strom S.L. Phytoplankton growth, microzooplankton herbivory and community structure in the south-east Bering Sea: Insight into the formation and temporal persistence of an *Emiliania huxleyi* bloom // Deep-Sea Res. – 2002. – 49. – P. 5969 – 5990.
10. Eppley R.W., Rogers J.N., McCarthy J. J. Half-saturation constants for uptake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton. // Limnol. Oceanogr. – 1969. – 14. – P. 912 – 920.
11. Riegman R., Stolte W., Noordeloos A. M., Slezak D. Nutrient uptake and alkaline phosphatase (ec 3:1:3:1) activity of *Emiliania huxleyi* (PRYMNESIOPHYCEAE) during growth under n and p limitation in continuous cultures // J. Phycol. – 2000. – 36. – P. 87 – 96.
12. 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 // Морск. экол. журн. – 2004. – 3 (4). – С. 55 – 73.
13. Riegman R., Boer M. Domis L.S. Growth of harmful marine algae in multispecies cultures // J. Plankton Res. – 1996. – 18. – P. 1851 – 1866.