УДК 577.1:582.271./275:628.19 (262.5)

О.А. ШАХМАТОВА, Н.А. МИЛЬЧАКОВА

Ин-т биологии южных морей им. А.О. Ковалевского НАН Украины,
99011 Севастополь, просп. Нахимова, 2, Украина
milchakova@gmail.com

АКТИВНОСТЬ КАТАЛАЗЫ ЧЕРНОМОРСКИХ ВИДОВ *CYSTOSEIRA* C.AG. В РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ

Изучена сезонная динамика активности каталазы (АК) черноморских бурых водорослей *Cystoseira crinita* (Desf.) Bory и *C. barbata* C.Ag., определена ее вариабельность в диапазоне глубин 1-10 м, где доминируют фитоценозы обоих видов. С увеличением глубины произрастания обнаружено снижение величины АК: у *C. crinita* – от 450 до 12, а у *C. barbata* – от 250 до 1,7 мкг H_2O_2/г ткани•мин. В весенний период максимальная АК *C. crinita* наблюдалась на глубине 1 м, а в зимний – от 3 до 5 м. Независимо от сезона наибольшая величина АК у *C. barbata* выявлена на глубине от 1 до 5 м. Установлено, что наиболее сильное сходство в адаптивном отклике видов цистозиры проявляется весной, что, по-видимому, связано с процессом размножения. Отмечена нерегулярность отклика АК *C. crinita* и *C. barbata* на комплексное антропогенное загрязнение.

Ключевые слова: бурые водоросли, цистозира, активность каталазы, биохимические маркеры, адаптационные процессы, качество среды, Черное море.

Введение

Выявление среди гидробионтов видов-индикаторов и их биохимических маркеров, которые позволяют проводить экспресс-оценку качества среды, является актуальной задачей. С повышением эвтрофикации черноморского бассейна изучение отклика ключевых звеньев прибрежных экосистем, особенно основных первичных продуцентов, к которым принадлежат виды цистозиры *Cystoseira crinita* и *C. barbata*, позволяет не только оценить адаптационный потенциал видов, но и прогнозировать возможную трансформацию растительных сообществ в новых экологических условиях.

Цистозировые фитоценозы у открытых берегов Крыма формируют поясной тип растительности и занимают наиболее широкую зону фитали – от 0,5 до 15 м (Калугина-Гутник, 1975; Мильчакова, 2003). Увеличение антропогенной нагрузки на прибрежные акватории и эвтрофикация привели к почти повсеместной деградации сообществ цистозиры, включая акватории объектов природно-заповедного фонда Украины (Мильчакова, 2003).

Известно, что адаптация морских макрофитов к ухудшению качества среды напрямую связана с их антиоксидантной системой – АОС (Gusarova et al., 1988; Шахматова, Парчевская, 2000; Ткаченко и др., 2004; Мильчакова, Шахматова, 2007). Вариабельность отклика показателей АОС используют в качестве молекулярных биомаркеров при изучении воздействия различных неблагоприятных факторов, в т.ч. загрязняющих веществ (Di Giulio, 1991; Winstone, Di Giulio, 1991; Барабой, 1992; Грубинко, 2007; Руднева, 2007). В антиоксидантном комплексе фермент каталаза (Е.С. 1.11.1б) (КАТ), по сравнению с другими компонентами АОС, показывает наибольший отклик у морских гидробионтов на изменение качества среды (Peters, 1994; Шахматова, 2004; Алешко, 2007; Бельчева, 2007). Согласно современным представлениям, каталаза рассматривается как рецептор салициловой кислоты и основной посредник ее влияния на устойчивость растений к патогенным и абиотическим стрессам (Колупаев, 2007). Сведения об активности каталазы (АК) ключевых видов черноморских макрофитов и их связи с комплексным хозяйственно-бытовым загрязнением малочисленны (Шахматова, Парчевская, 2000; Ткаченко и др., 2004; Шахматова, 2004; Кузьминова, Руднева, 2005; Мильчакова, Шахматова, 2007), а данные о ее вариабельности в границах фитали вообще отсутствуют.

В связи с этим нами была поставлена цель – изучить сезонную динамику и изменение активности каталазы черноморских видов цистозиры от нижней до верхней границы их произрастания, охарактеризовать ее отклик на хозяйственно-бытовое загрязнение. Такие исследования направлены на выявление адаптационных механизмов морских макроводорослей к изменяющимся условиям среды.

Материалы и методы

Пробы собирали в прибрежной зоне Севастополя у входных восточных мысов бухт Круглая и Карантинная. Вегетативно зрелые растения *Cystoseira crinita* и *C. barbata* отбирали в разные сезоны на глубине 1, 3, 5 и 10 м в течение 2005-2006 гг. Определение АК проводили по методу Баха и Зубковой (Березов, 1976) на частях таллома годичного прироста у растений, относящихся к одной возрастной генерации (от 2 до 3 лет). Образцы цистозиры из каждого района и с определенной глубины помещали в сосуды с морской водой объемом до 2 л, в которых находилось от 1 до 2 г талломов исследуемого вида. Анализ образцов выполняли в лаборатории через 30 мин или один час после их отбора. Навеску водорослей (500 мг) растирали на холоде с физиологическим раствором в гомогенизаторе, затем центрифугировали при 8 тыс. об/мин в течение 15 мин. Биохимический анализ проводили на 10 %-м концентрированном гомогенате таллома. В пробу с вытяжкой растительного образца добавляли строго определенное количество перекиси и оставляли на 30 мин для прохождения реакции. Остáточное количество перекиси оттитровывали раствором перманганата калия в кислой среде (Шахматова, 2004). Количество параллельных измерений колебалось от 3 до 6; полученные результаты обрабатывали статистически.

Результаты и обсуждение

Акватории бухт Круглая и Карантинная характеризуются разным уровнем хозяйственно-бытового загрязнения (см. таблицу). На качество воды в бухте Карантинная наиболее существенное влияние оказывает поступление сточных вод (до 547 тыс. $м^3$/год), что обуславливает высокую концентрацию биогенных элементов в акватории (Овсяный и др., 2001). Донные осадки в бухте также загрязнены, в них обнаружено значительное содержание битумоидов и нефтеуглеводородов (Миронов и др., 2003). По гидрохимическим показателям и состоянию донных осадков б. Карантинная отнесена к сильнозагрязненным акваториям, тогда как б. Круглая, где отсутствуют прямые источники загрязнения, – к условно чистым районам Севастопольского взморья (Павлова и др., 2001).

Воздействие хозяйственно-бытового загрязнения отразилось на распространении и распределении по глубинам видов цистозиры в обоих районах. Так, у входного мыса б. Круглая произрастает преимущественно *Cystoseira crinita*, а в б. Карантинная доминирующее положение занимает *C. barbata*. Способность *C. barbata* (по сравнению с *C. crinita*) переносить повышенное хозяйственно-бытовое загрязнение отмечена многими исследователями (Морозова-Водяницкая, 1927; Калугина-Гутник, 1975; Ковардаков и др., 1985).

Таблица. **Общая характеристика загрязнения исследуемых акваторий (Овсяный и др., 2001; Павлова и др., 2001; Миронов и др., 2003)**

Район исследования	Объем хозяйственно-бытовых стоков, тыс. $м^3$/год	Загрязнение донных осадков, мг/100 г		Содержание биогенных элементов в воде, мкм/л			
		Ахл	НУ	NO_2^-	NO_3^-	NH_4^+	PO_4^{-3}
б. Карантинная	547	0,12	34,0	0,04	0,92	0,44	0,14
б. Круглая	-	0,01	Следы	0,04-0,07	0,02-0,6	0,11-0,33	0,4

Обозначения: Ахл – содержание битумоида, экстрагированного хлороформом, НУ – содержание нефтеуглеводородов в донных осадках.

Изменение АК и биомассы *C. crinita* у входного мыса б. Круглая в весенне-летний период на разной глубине представлено на рис. 1. Максимальная величина АК зарегистрирована на глубине 1 м, ее значения варьировали в диапазоне от 12 до 225 мкг H_2O_2/г ткани·мин. В середине и конце весеннего периода зафиксировано снижение АК на порядок в диапазоне глубин 1-10 м. В начале весны оно было незначительным. Более того, на глубине 5 м отмечено увеличение АК *C. crinita*. Весной уменьшение биомассы цистозиры с глубиной (от 4500 до 20 г.$м^{-2}$) почти полностью совпадает с динамикой изменения ее АК. В конце лета наибольшая величина АК *C. crinita* наблюдалась на глубине 3 м, а самая низкая – на глубине 10 м (215 и 40 мкг H_2O_2/г ткани·мин соответственно). Снижение АК цистозиры в августе менее выражено, чем весной, тогда как ее

биомасса, наоборот, по сравнению с весенним периодом снизилась более чем на два порядка (от 2500 до 5 г·м$^{-2}$) на глубине 1-10 м. Динамика изменения величин АК и биомассы *C. crinita* в этот период находилась в противофазе (см. рис. 1).

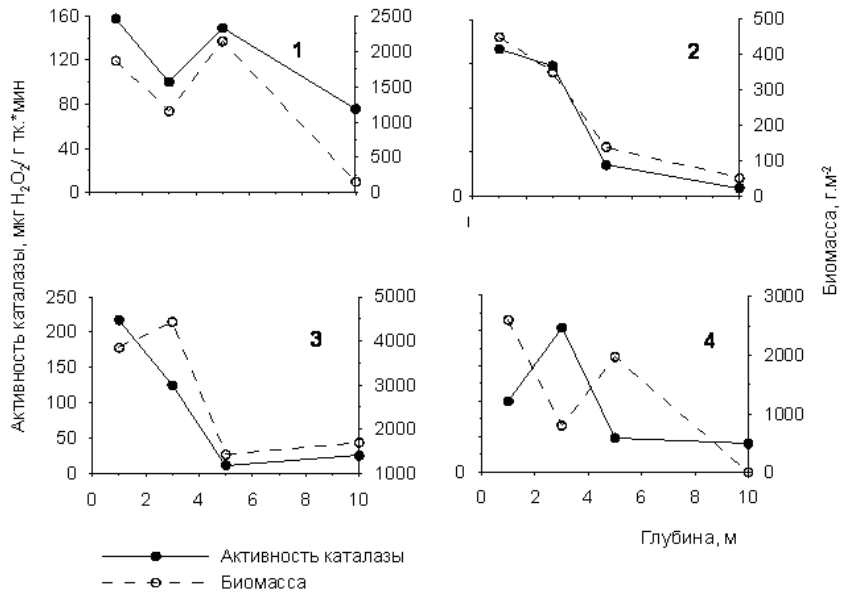

Рис. 1. Изменение активности каталазы и биомассы *Cystoseira crinita* на глубине в весенне-летний период у восточного входного мыса б. Круглая: *1* – март; *2* – апрель; *3* – май; *4* – август

В отличие от летнего сезона, варьирование АК *C. crinita* в осенне-зимний период характеризуется однообразием (рис. 2). Ее постепенное увеличение в диапазоне глубин от 1 до 5 м наблюдали в ноябре, декабре и январе – от 118 до 190 и от 290 до 385 мкг H_2O_2/г ткани·мин соответственно. Существенное снижение величины АК выявлено на глубине 10 м. В целом, в холодное время года изменение биомассы *C. crinita* с глубиной носит сходный характер с динамикой ее АК, которая уменьшается на глубине от 1 до 10 м в 4-5 раз. Абсолютные значения АК цистозиры в зимний период в 1,8-2 раза выше, чем летом.

На рис. 3 и 4 показано изменение АК *C. barbata* у входного мыса бухты Карантинная на разной глубине и в разные сезоны года. В начале весны зафиксировано ее незначительное возрастание (от 128 до 155 мкг H_2O_2/г ткани·мин) на глубине от 1 до 3 м, тогда как на глубине 5 м она снизилась почти вдвое (см. рис. 3). В конце весеннего сезона выявлено уменьшение АК *C. barbata* в 3,5 раза на глубине от 1 до 5 м. Противоположная тенденция изменения АК этого вида отмечена в августе, когда величина АК возрастала от 64 до 93 мкг H_2O_2/г ткани·мин на глубине от 1 до 5 м. При этом динамика биомассы *C. barbata* была сходной с изменением АК в марте и августе. Наибольшая биомасса цистозиры

отмечена на глубине 5 м в марте – 1550 г·м$^{-2}$, на глубине 10 м, независимо от сезона, она была в несколько раз ниже, чем на глубине 3-5 м (см. рис. 3).

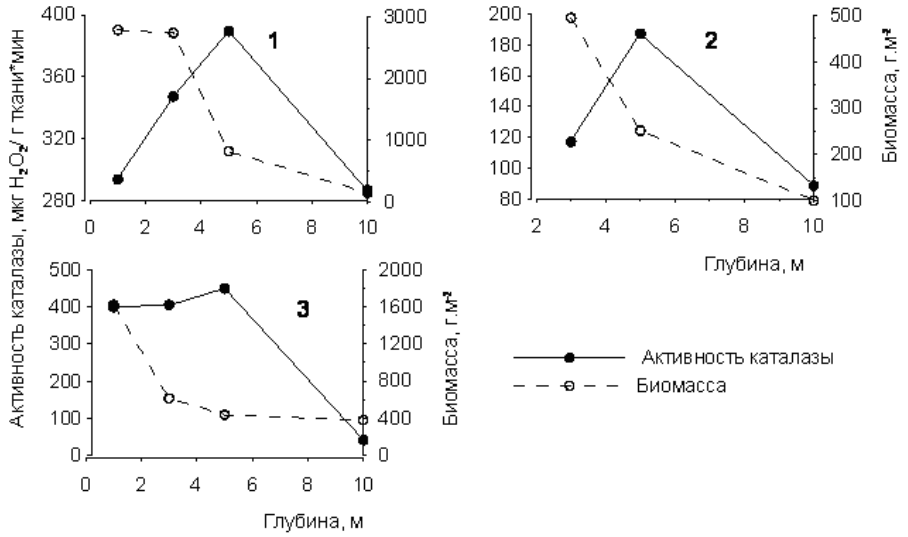

Рис. 2. Изменение активности каталазы и биомассы *Cystoseira crinita* на глубине в осенне-зимний период у восточного входного мыса б. Круглая: *1* –ноябрь; *2* – декабрь; *3* – январь

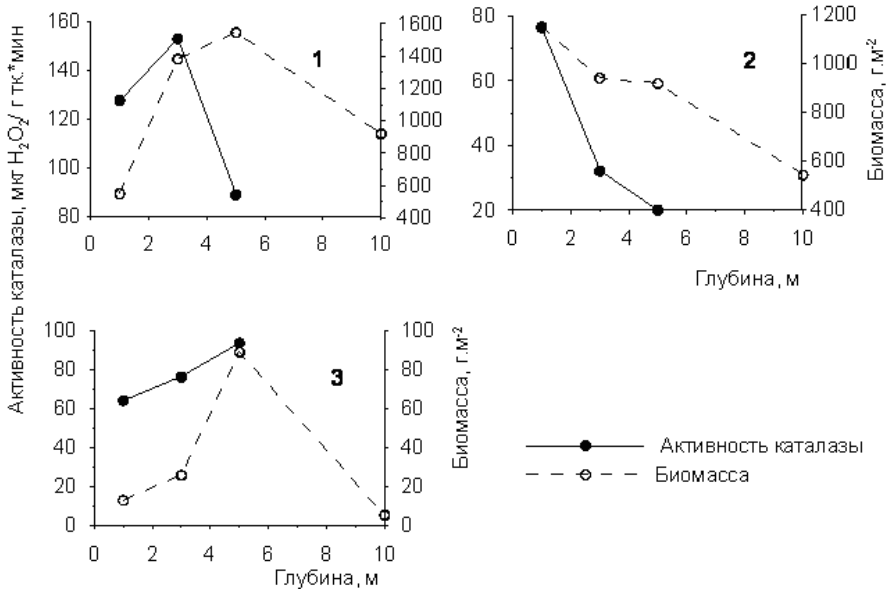

Рис. 3. Изменение активности каталазы и биомассы *Cystoseira barbata* на глубине в весенне-летний период у восточного входного мыса б. Карантинная: *1* – март; *2* – май; *3* – август

В декабре выявлено снижение АК *C. barbata* на глубине 1-3 м в 4,5 раза (от 98 до 22 мкг H_2O_2/г ткани·мин). На глубине 5 м ее величина возрастала до 83 мкг H_2O_2/г ткани·мин, а при увеличении глубины до 10 м снижалась почти втрое по сравнению с прибрежной зоной. В январе максимальная величина АК зафиксирована на глубине 5 м, а минимальная – на глубине 10 м, ее варьирование в этом диапазоне глубин составило 250-50 мкг H_2O_2/г ткани·мин соответственно. Изменение биомассы *C. barbata* зимой носило сходный характер с динамикой ее АК. Так, биомасса цистозиры снижалась в декабре от 770 до 140 г ·м$^{-2}$ в диапазоне глубин 1-5 м, а на глубине 10 м была минимальной. В январе биомасса цистозиры уменьшалась от 2200 до 180 г·м$^{-2}$ на глубине 1-10 м.

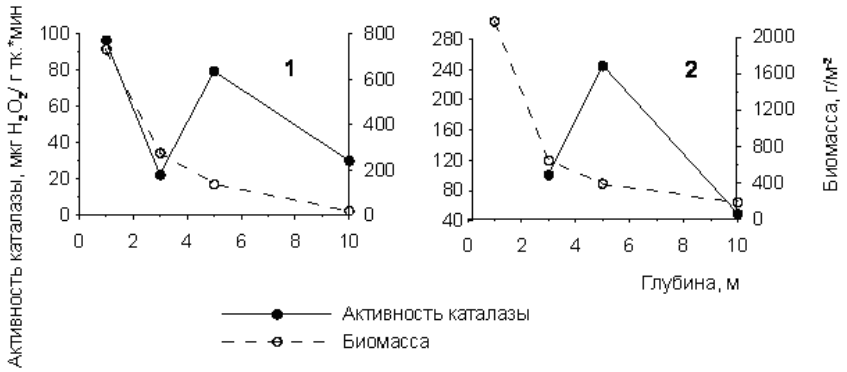

Рис. 4. Изменение активности каталазы и биомассы *Cystoseira barbata* на глубине в зимний период у восточного входного мыса б. Карантинная: *1* – декабрь; *2* – январь

На распределение морских макроводорослей на разной глубине наиболее существенное воздействие оказывают такие факторы, как прозрачность, освещенность, насыщение вод кислородом, ультрафиолетовая радиация и содержание биогенных элементов. Исследования последних лет свидетельствуют о том, что и биохимические параметры морской воды (активность протеолитических и антиоксидантных экзоферментов), а также содержание в морской воде свободных радикалов существенно изменяются на глубине (Longstaff et al., 2002). В прибойной береговой зоне зафиксировано увеличение концентрации перекиси водорода и супероксидного радикала O_2^-, которое связывают с инсоляцией и интенсивным перемешиванием водных масс. Для этой зоны характерно также возрастание активности экзофермента каталазы в воде в результате мацерации талломов водорослей и поступления фермента из клеток в окружающую среду (Pamatmat, 1990). Перечисленные факторы оказывают непосредственное влияние на большинство продукционных показателей макрофитов, которые снижаются на глубине. Для черноморских видов цистозиры эта закономерность наиболее выражена в диапазоне глубин от 0,5 до 10 м (Калугина-Гутник, 1975; Ковардаков и др., 1985; Мильчакова, 2003; Миничева, 2006).

Анализ изменения АК *C. crinita* на глубине в весенний период в условно чистом районе (входной мыс б. Круглая) показал, что ее максимальная величина

характерна для верхней сублиторальной зоны (глубина 1 м). Вероятно, это связано с физико-химическими и гидрологическими процессами, когда в результате высокой инсоляции и активного перемешивания вод в прибойной зоне происходит накопление перекиси водорода (Pamatmat, 1990), а следовательно, и в клетках водорослей. Накопление пероксида водорода стимулирует АК водорослей, которая является защитным барьером от повреждающего действия перекиси. В летний период угнетение АК водорослей в мелководной зоне, очевидно, обусловлено снижением защитных сил в результате затяжного фотооксидативного стресса и действия высоких температур, когда макрофиты уже не справляются с адаптационными нагрузками. Негативное воздействие этих факторов зачастую сопровождается разрушением фотосинтетического аппарата, что отмечено у бентосных водорослей *Dictyota dichotoma* (Perez-Bermudes et al., 1994), зооксантелл коралла *Acropora microphtalma*, и приводит в дальнейшем к деструкции их клеток (Shick et al., 1995). По-видимому, увеличение АК *C. crinita* в конце летнего периода на глубине 3 м связано с воссозданием в этой зоне тех же температурных условий и уровня инсоляции, отмеченных весной на глубине 1 м. Продолжительное воздействие высокой температуры и солнечной радиации, которое испытывает цистозира к концу лета, вызывает адаптивный отклик, выражающийся в повышении ее АК на глубине 3 м. В прибойной зоне (глубина 1 м) в это время наблюдали снижение АК цистозиры в результате угнетения защитных сил организма. В целом АК *C. crinita* снижается с глубиной в весенний период, а ее минимальные значения отмечены на глубине 10 м, что, по-видимому, связано с уменьшением уровня инсоляции. Известно, что в этих условиях происходит подавление активности супероксиддисмутазы, каталазы и аскорбат-пероксидазы у зооксантелл коралла *A. microphtalma*. При этом торможение процесса фотосинтеза происходит на 38-40 % (Shick et al., 1995).

Изменения АК и биомассы *C. crinita* с увеличением глубины совпадало в весенние месяцы и было в реципрокных отношениях в августе. Зависимость АК цистозиры от биомассы в весенне-летний период в б. Круглая представлена на рис. 5. Наиболее выраженная связь этих показателей отмечена в марте (коэффициент детерминации R^2 = 0,91) при подготовке цистозиры к размножению и апреле (R^2 = 0,98), когда этот процесс достигает пика и начинается вымет половых продуктов (Калугина-Гутник, 1975). В конце весеннего периода размножение цистозиры завершается, а процесс ее роста и накопления питательных веществ активизируются, при этом величина R^2 снижается до 0,71. В августе, когда цистозира находится в стационарном состоянии (Калугина-Гутник, 1975), связь АК и биомассы практически отсутствует (R^2 = 0,001). Учитывая предыдущие данные об увеличении АК в период размножения цистозиры (Мильчакова, Шахматова, 2006), можно сделать вывод о значительной роли каталазы в процессе размножения *C. crinita*.

Зимой наибольшие значения АК *C. crinita* вблизи б. Круглая отмечены на глубине 3-5 м, что, возможно, связано с локальными условиями местообитания. Так, в Севастопольской бухте максимальная загрязненность тканей мидий

углеводородами выявлена на глубине 4 м (Миронов и др ., 2003). Отмечено также, что накопление тяжелых металлов (Fe, Zn, Cd) в тканях черноморской водоросли *C. barbata* и беломорской *Fucus vesiculosus* на глубине 4 м в 2 раза больше, чем на глубине 1,5 м (Рудченко, Камнев, 2007). Очевидно, это обусловлено наибольшей загрязненностью вод в диапазоне глубин от 3 до 5 м и, в свою очередь, связано с особенностями распространения и распределения на разной глубине нефте-углеводородов и других загрязняющих веществ.

Известно, что абсолютные значения АК *Cystoseira crinita* в зимний период в 1,8-2 раза выше, чем летом, что, предположительно, обусловлено стрессом от воздействия низких температур (Мильчакова, Шахматова, 2007). У цистозиры, принадлежащей к нижнеборельной фитогеографической группе, этот стресс наиболее выражен. По-видимому, биохимические особенности цистозиры, приуроченной преимущественно к тепловодным акваториям, ограничивают ее распространение в Черном море, где ее разнообразие на порядок ниже, чем в Средиземном море (Мильчакова, 2002).

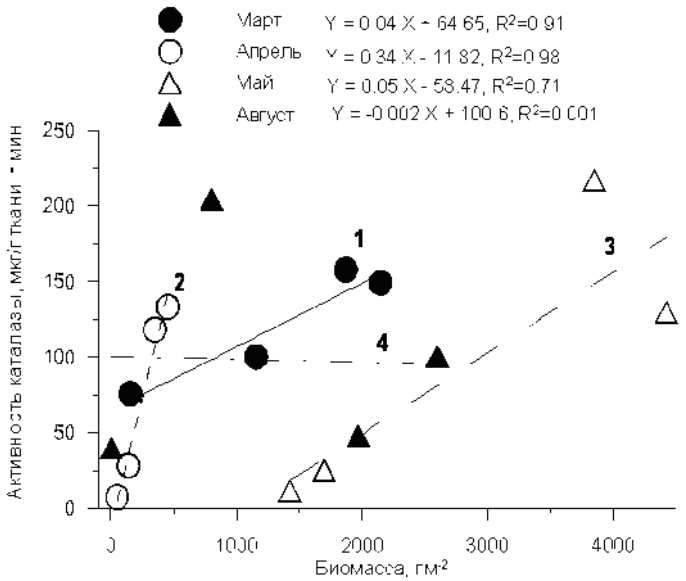

Рис. 5. Зависимость активности каталазы от величины биомассы *Cystoseira crinita* в условно чистом районе (б. Круглая) в весенне-летний период: *1* – март; *2* – апрель; *3* – май; *4* – август

Анализ динамики АК *C. barbata* в б. Карантинная показал отсутствие каких-либо закономерностей при ее распределении на разной глубине в весенне-летний период. Максимальные значения АК обнаружены на глубине 1 м в мае, 3 м – в марте и 5 м – в августе. Значения АК *C. barbata* в марте были вдвое выше, чем в мае и августе, что, вероятнее всего, связано с процессами размножения.

В зимнее время АК *C. barbata* в б. Карантинная максимальна на глубине 1 и 5 м, при этом в холодное время года значения ее АК в 2-2,5 раза выше, чем летом.

Сравнительный анализ АК черноморских цистозир, произрастающих на разной глубине, свидетельствует о широком диапазоне величин ее варьирования. Так, у *C. crinita* он составил 450-12, а у *C. barbata* – 250-1,7 мкг H_2O_2/ г ткани·мин. В целом диапазон изменения АК *C. crinita* почти вдвое выше, чем у *C. barbata*. Очевидно, *C. crinita* обладает бóльшим антиоксидантным пулом, что позволяет отнести этот вид к олигосапробионтным водорослям. Такое предположение высказывали ранее и другие авторы (Морозова-Водяницкая, 1927; Ковардаков и др., 1985).

Зависимость АК видов *Cystoseira crinita* и *C. barbata* от их биомассы в различные сезоны года представлена на рис. 6. Наибольшее сходство исследуемых видов обнаружено весной, когда у цистозиры доминируют процессы размножения.

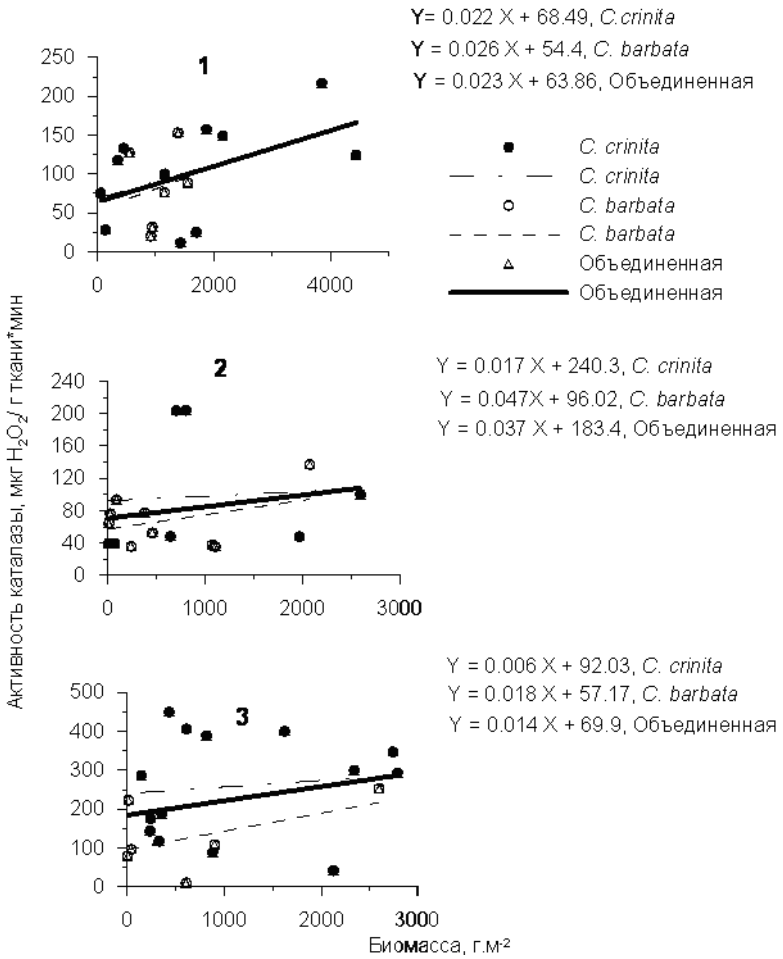

Рис. 6. Зависимость активности каталазы от биомассы *Cystoseira crinita* и *C. barbata* в весенний (*1*), летний (*2*) и зимний (*3*) периоды

Так, в марте диапазон изменения АК у *C. crinita* (см. рис. 1) составил 160-75 мкг H_2O_2/ г ткани·мин, у *C. barbata* – 160-85 мкг H_2O_2/ г ткани·мин (см. рис. 3). Летом сходство исследуемых параметров у цистозиры уменьшается, а максимальные различия проявляются зимой. При этом в зимний период значения АК у *C. crinita* и *C. barbata* в 1,8-2,5 раза выше, чем летом, что обусловлено одинаковым адаптационным откликом видов на понижение температуры. Ранее это было показано и для цистозиры, произрастающей в других районах прибрежной зоны региона Севастополя (Мильчакова, Шахматова, 2007).

Обнаруженное сходство АК видов цистозиры в весенний период дает возможность сравнить их отклик на загрязнение. Практически полное совпадение диапазона изменения АК у цистозиры в этот период позволяет предположить отсутствие влияния фермента каталазы на адаптационные процессы обоих видов при воздействии хозяйственно-бытового загрязнения, хотя произрастание *C. crinita* приурочено преимущественно к чистым акваториям, а *C. barbata* – к загрязненным участкам.

Заключение

Изучена активность каталазы (АК) черноморских бурых водорослей *Cystoseira crinita* и *C. barbata* и определена ее вариабельность в диапазоне глубин 1-10 м. Обнаружено снижение АК цистозиры с увеличением глубины произрастания: у *C. crinita* она уменьшается от 450 до 12 мкг H_2O_2/ г ткани·мин, а у *C. barbata* – от 250 до 1,7 мкг H_2O_2/ г ткани·мин. Максимальная величина АК *C. crinita* отмечена в весенний период на глубине 1 м (220-138 мкг H_2O_2/ г ткани·мин). Зимой наибольшее значение АК этого вида определено на глубине от 3-5 м (450 до 188 мкг H_2O_2/ г ткани·мин). В этом же диапазоне глубин, независимо от сезона, отмечена максимальная величина АК *C. barbata* – 250-85 мкг H_2O_2/ г ткани·мин. Наибольшее сходство в адаптационном отклике у исследуемых видов цистозиры отмечено весной, что, по-видимому, обусловлено особенностями жизненного цикла и процессами размножения.

Изменение АК в марте составило у *C. crinita* 160-75, а у *C. barbata* 160-85 мкг H_2O_2/ г ткани·мин. Наиболее выраженная связь АК *C. crinita* и биомассы выявлена в весенний период. В марте и апреле, в период активизации процесса полового размножения, значения коэффициента детерминации R^2 варьируют от 0,91 до 0,98. Летом, когда водоросли находятся в стационарном состоянии, величина R^2 на два порядка ниже. Полученные данные свидетельствуют о значительной роли каталазы в процессе размножения *C. crinita*.

O.A. Shakhmatova, N.A. Milchakova

A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, NAS of Ukraine,
2, Nahimov St., 99011 Sevastopol, Crimea, Ukraine

THE BLACK SEA SPECIES *CYSTOSEIRA* C.AG. CATALASE ACTIVITY
IN DIFFERENT ECOLOGICAL CONDITIONS

The Black Sea algae *Cystoseira crinita* (Desf.) Bory and *C. barbata* C.Ag. catalase activity (CA) and its variability at depths of 1-10 m were studied. CA of investigated species was found to decrease by depth. CA of *C. crinita* decreased from 450 to 12 mkg H_2O_2/g tissue·min, while *C. barbata* CA decreased from 250 to 1.7 mkg H_2O_2/g tissue·min. The *C. crinita* CA maximum was observed in the spring at a depth of 1 m, and in winter the *C. crinita* CA maximum was observed at 3-5 m depth. *Cystoseira barbata* CA maximum was discovered at a depth of 3-5 m, depending on the seasons. The maximum values of the studied species CA was observed in spring, which was probably connected to reproduction processes of CA response to pollution, but a certain tendency to decrease CA of the i nvestigated species was observed.

K e y w o r d s : brown algae, *Cystoseira crinita, C. barbata*, antioxidant enzymes, catalase activity, adaptation, depth, pollution, Black Sea .

Алешко С.А. Активность антиоксидантных ферментов и уровень перекисного окисления липи дов у рыб и двустворчатых моллюсков из залива Петра Великого (Японское море) // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов: Мат. второй науч. конф. с участием стран СНГ (11-14 сент. 2007 г.). – Петрозаводск, 2007. – С. 13-14.

Барабой В.А., Брехман И.И., Голотин В.Г. и др. Перекисное окисление и стресс. – СПб.: Наука, 1992. – 147 с.

Березов Т.Т. Руководство к лабораторным занятиям по биологической химии. – М.: Медицина, 1976. – С. 81-83.

Бельчева Н.Н., Слободенюк А.Ф., Шулькин В.М. и др. Сравнительная оценка антиоксидантной защиты в трех популяциях мидии из загрязненной и чистых акваторий // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов: Мат. второй науч. конф. с участием стран СНГ (11-14 сент. 2007 г.). – Петрозаводск, 2007. – С. 20-21.

Грубинко В.В. Исследование интегральных биохимических маркеров в водной токсикологии // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов. – Там же. – С. 46-47.

Калугина-Гутник А.А. Фитобентос Черного моря. – Киев: Наук. думка, 1975. – 248 с.

Ковардаков С.А., Ковригина Н.П., Изместьева М.А. Донный фитоценоз в акватории от мыса Балаклавский до мыса Айя и его вклад в процессы самоочищения // Системы контроля окружающей среды: Сб. науч. тр. МГИ НАН Украины. – Севастополь, 2004. – С. 251-257.

Ковардаков С.А., Празукин А.В., Фирсов Ю.К. Комплексная адаптация цистозиры к градиентным условиям. – Киев: Наук. думка, 1985. – 218 с.

Колупаєв Ю.Є. Можлива роль супероксиддисмутази у саліцилатіндуктованому нагромодженні пероксидів в колеоптилях *Triticum aestivum* L. // Укр. бот. журн. – 2007. – **64**, № 2. – С. 270-277.

Кузьминова Н.С., Руднева И.И. Влияние сточных вод на морские водоросли // Альгология. – 2005. – **15**, № 1.– С. 128-141.

Мильчакова Н. А. Систематический состав и распространение *Fucophyceae* Черного моря // Там же. – 2002. – **12**, № 3. – С. 324-337.

Мильчакова Н.А. Макрофитобентос // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 152-208.

Мильчакова Н.А., Шахматова О.А. Каталазная активность массовых видов черноморских водорослей - макрофитов в градиенте хозяйственно-бытового загрязнения // Мор. экол. журн. – 2007. – **6**, № 2. – С. 44-57.

Миничева Г.Г. Пространственная гетерогенность // Северо-западная часть Черного моря: биология и экология. – Киев: Наук. думка. – 2006. – С. 215-219.

Миронов О.Г., Кирюхина Л.Н., Алемов С.В. Санитарно-биологические аспекты экологии севастопольских бухт в XX в. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – 185 с.

Морозова-Водяницкая Н.В. Наблюдения над экологией водорослей Новороссийской бухты // Тр. Кубано-Черномор. науч. исслед. ин-та. – 1927. – Вып. 52. – 47 с.

Овсяный Е.И., Романов А.С., Миньковская Р.Я. и др. Основные источники загрязнения морской среды Севастопольского региона // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное исследование ресурсов шельфа: Сб. науч. тр. МГИ НАН Украины. Вып. 2. – Севастополь, 2001. – С. 138-152.

Павлова Е.В., Мурина В.В., Куфтаркова Е.А. Гидрохимические и биологические исследования в бухте Омега (Черное море, Севастопольский рейд) // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. – Там же. – С. 159-176.

Руднева И.И. Применение биоиндикаторов для мониторинга морской среды и ресурсов // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов: Мат. второй науч. конф. с участием стран СНГ (11-14 сент. 2007 г.). – Петрозаводск, 2007. – С. 126-127.

Рудченко М.Н., Камнев А.Н. Влияние загрязненности прибрежной зоны на минеральный состав черноморской бурой водоросли *Cystoseira barbata* (Good et Wood) Ag. и беломорской бурой водоросли *Fucus vesiculosus* L. // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов. – Там же. – Петрозаводск, 2007. – С. 128-129.

Ткаченко Ф.П., Ситников Ю.А., Куцын У.Б. Состояние элементов антиоксидантной системы водорослей из разных по степени загрязненности районов Черного моря // Экол. моря. – 2004. – **4**, № 6. – С. 70-74.

Шахматова О.А. Активность антиоксдантной системы некоторых черноморских гидробионтов в прибрежной акватории Севастополя: Автореф. дис. … канд. биол. наук. – Севастополь, 2004. – 21 с.

Шахматова О.А., Парчевская Д.С. Активность каталазы и контроль качества воды // Альгология. – 2000. – **10**, № 3. – С. 355-361.

Gusarova I.S., Golotin V.G., Gonenko V.A. et al. Antioxidative activity (AOA) of lipids of macrophytes algae from the Peter the Great Bay (Sea of Japan) // Rast. Res. – 1988. – **24**, N 1. – P. 104-106.

Di Giulio R.T. Indices oxidative stress as biomarkers for environmental contamination // Aquat. Toxicol. – 1991. – **14**. – P. 13-31.

Longstaff B.J., Kildea T., Runcie J.W. et al. An in situ study of photosynthetic oxygen exchange and electron transport rate in the marin macroalgae *Ulva lactuca* (*Chlorophyta*) // Photosynthesis. – 2002. – **74**, N 3. – P. 284-275.

Pamatmat M.M. Catalase activity: a variable affecting H_2O_2 distribution in Kiel Bight // Meeresforschung. – 1990. – **32**, N 4. – P. 261-275.

Peters L.D., Porte C., Albaiges J., Livingstone D.R. 7-ethoxyresorufin o-deethylase (EROD) and antioxidant evzyme activities in larvae of sardine (*Sardina pilchardus*) from the north coast in Spain // Mar. Pollut. Bull. -1994. – **28**, N 5. – P. 299-304.

Perez-Bermudes I., Garcia-Carrosa M., Cornejo M. et al. Water – depth effects in photosynthetic pigment content of the bentic Algae *Dictyota dichotoma* and *Udotea petiolata* // Aquat. Bot. – 1981. – **11**, N 3. – P. 373-377.

Shick J.M., Lesser M.P., Dunlak W.C. et al. Depth-depended responses to solar ultraviolet radiation and oxidative stress in the zooxanthella of coral *Ecropora microphtalma* // Mar. Biol. – 1995. – **122**, N 1. – P. 41-51.

Winstone G.W., Di-Giulio R.T. Prooxidant and antioxidant mechanisms in aquatic organisms // Aquat. Toxicol. – 1991. – **19**, N 2. – P. 137-161.

Получена 12.02.08

Рекомендовала к печати Е.И. Шнюкова