

УДК: 581.526

А. Б. Зотов

**ВОЗМОЖНОСТЬ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ПОКАЗАТЕЛЕЙ  
ПОВЕРХНОСТИ ФИТОПЛАНКТОНА В КАЧЕСТВЕ  
ФИТОИНДИКАТОРОВ, СООТВЕТСТВУЮЩИХ  
ТРЕБОВАНИЯМ ВОДНОЙ РАМОЧНОЙ  
ДИРЕКТИВЫ ЕС<sup>1</sup>**

Ряд показателей фитопланктона, разработанных на основе внедрения результатов морфофункциональных исследований в методы гидроэкологии, предлагаются в качестве индикаторов качества водной среды, отвечающих требованиям Водной рамочной директивы ЕС. Рассматриваются способы расчета, «экологический смысл», достоинства и недостатки предлагаемых фитоиндикаторов. Анализируется их связь с реакцией структурной и функциональной организации фитопланктона на изменение условий среды.

*Ключевые слова:* Водная рамочная директива, качество водной среды, фитоиндикатор, фитопланктон, удельная поверхность.

Водная рамочная директива (ВРД) [15] и Рамочная директива морской стратегии [16] являются нормативными документами, регламентирующими один из наиболее масштабных современных экологических проектов ЕС. Его основная цель — достижение «хорошего» экологического статуса водных систем различного типа. Реализация ВРД требует разработки универсальных для всех стран-участниц ЕС методов оценки качества водных ресурсов и способов управления ими. Оценка экологического статуса (Ecological Status — ЭС) водных экосистем на основе анализа состояния их компонентов (биологических элементов качества — БЭК) требует использования в качестве индикаторов показателей, предсказуемо отражающих реакцию БЭК на изменчивость факторов среды, наиболее важными из которых для задач ВРД являются различные проявления антропогенного воздействия [23].

В ВРД фитопланктон рассматривается как необходимый компонент оценки ЭС водоемов. Его структурные показатели, «непосредственно отображающие концентрации биогенов в водном столбе», имеют преимущество при анализе такого «экологически значимого» процесса, как евтрофикация [23]. Сообщества фитопланктона, представленные быстро развивающимися коротко-циклическими организмами, первыми отвечают на насыщение

---

<sup>1</sup> Публикуется в порядке обсуждения.

водоемов биогенными элементами взаимосвязанной перестройкой структурной и функциональной организации. Однако сложность и недостаточная изученность этого процесса, необходимость использования дешевых, нетрудоемких методов и привлечения ретроспективных данных для оценки естественных (референсных) условий среды являются причинами, усложняющими разработку индикаторов на основе традиционных структурных показателей фитопланктона. В связи с этим в настоящее время продолжается поиск индикаторов фитопланктона для оценки качества водной среды.

Одной из возможностей решения этой задачи является внедрение в методы оценки ЭС ряда показателей, разработанных на основе удельной поверхности, характеризующей отношение площади поверхности к объему ( $S/V$ ) или массе ( $S/W$ ) автотрофного организма [6, 7]. Преимущества использования удельной поверхности в гидробиологической практике определяются тесной взаимосвязью этого показателя с уровнем функциональной активности водного растительного организма [5, 10, 11, 18, 21]. В ходе многолетних исследований природных сообществ фитопланктона северо-западной части Черного моря и прилегающих водоемов были установлены особенности распределения морфофункциональных показателей в широком спектре изменчивости условий среды [3]. Это позволяет рассматривать комплекс показателей удельной поверхности в качестве современного инструмента оценки состояния фитопланктона, отражающего одно из наиболее важных для оценки качества среды проявлений его структурно-функциональной организации.

Целью работы является анализ возможностей использования ряда показателей удельной поверхности фитопланктона для оценки экологического статуса водных экосистем и их соответствия требованиям ВРД ЕС.

*Связь евтрофикации со структурно-функциональной организацией фитопланктона.* При оценке ЭС фитопланктон рассматривается как элемент качества, наиболее оперативно реагирующий на изменения содержания биогенных веществ [23]. В контексте задач ВРД наиболее существенным проявлением этой изменчивости является евтрофикация, которая может интерпретироваться как процесс ухудшения качества воды из-за избыточного поступления биогенных элементов антропогенного происхождения. В связи с этим из многообразия качественных (дескрипторов) и количественных (метрик) структурных характеристик фитопланктона необходимо выделить показатели, отражающие различные проявления его реакции на евтрофикацию. Решение этой задачи требует обобщения современных представлений об особенностях структурно-функциональной самоорганизации фитопланктона в ответ на изменчивость условий среды и об «экологическом смысле» показателей, используемых для описания этих процессов.

Наиболее исследованным проявлением реакции экосистемы на евтрофикацию является увеличение массы водорослей. Прямая связь биомассы фитопланктона с валовым содержанием биогенных веществ считается общей закономерностью. Однако несмотря на то, что насыщение водоема биогенными элементами — основной фактор евтрофикации, ее характеристика на основании одной лишь биомассы представляется недостаточной. Это

определяет привлечение дополнительных индикаторов фитопланктона, которые в приложениях ВРД выделяются в три обобщенные группы, обязательные к рассмотрению: состав и относительное количество видов (таксономическая структура) фитопланктона; обилие фитопланктона и его влияние на прозрачность воды; частота и интенсивность цветений [23]. Важное место отводится качественным характеристикам изменчивости таксономической структуры фитопланктона. Причиной этого является не только исторически сложившийся научный подход к анализу автотрофных сообществ на основании видового состава, но и представления о перестройке таксономической структуры как о важной составляющей механизма их реакции на изменение условий среды в целом и на евтрофикацию в частности. Вместе с тем сложные взаимосвязи между таксономической структурой и концентрацией биогенных веществ изучены недостаточно и трактуются в рамках различных теорий по-разному [4, 13, 20, 22]. Эта теоретическая неопределенность является одним из факторов, определяющих проблемы соответствия различных показателей фитопланктона набору предъявляемых индикатору критериев и специфике задач оценки качества водной среды [14]. Краткое обобщение этих проблем приводится в таблице.

В целом проблемы использования индикаторов фитопланктона для задач ВРД можно условно подразделить на три категории: непредсказуемая реакция на евтрофикацию; высокие трудозатраты (сложность или дороговизна); неопределенность или несогласованность количественных критериев. Наиболее трудной для решения представляется первая. В наибольшей степени она присуща качественным характеристикам фитопланктона. Исходя из этого можно заключить, что для задач ВРД актуален поиск количественных структурных индексов, характеризующихся ясной экологической интерпретацией структурных реакций фитопланктона. Кроме того, эти реакции должны быть практически значимы для характеристики процессов, связанных с евтрофикацией.

#### **Проблемы использования показателей фитопланктона в качестве индикаторов Водной Рамочной директивы ЕС [15]**

Индикатор	Проблемы использования
Состав, относительное количество фитопланктона	
Виды — индикаторы евтрофикации	Четко не идентифицированы для береговых и переходных вод; изменения в таксономии и субъективный фактор затрудняют ретроспективный анализ
Отношение «+» и «-» «функциональных групп»	Выделение «функциональных групп видов» на основе эмпирического обобщения специфических реакций на воздействие комплекса факторов, сложившихся в локальных водных экосистемах; высокие трудозатраты
Отношение Диатомовые/Флагелляты	Может зависеть не только от сопутствующего евтрофикации изменения соотношения Si : N, но и баланса органических и минеральных форм биогенных веществ; значительные трудозатраты

Индикатор	Проблемы использования
Вклад синезеленых водорослей	Используется только при низкой солености, связь с евтрофикацией в береговых областях и эстуариях не очевидна; значительные трудозатраты
Вклад пикопланктона	Недостаточно исследована связь с евтрофикацией — вклад фракции пикопланктона может возрасти при различном уровне трофности
Изменение состава	Теоретическая неопределенность соответствия таксономической перестройки процессам в водной экосистеме; значительные трудозатраты
Индексы разнообразия	Чувствительны к уровню таксономического анализа; могут приводить к разным выводам о трофическом статусе экосистем; низкая надежность при малой выборке; высокие трудозатраты
Количество фитопланктона, прозрачность воды	
Численность	Отсутствие непосредственной связи с евтрофикацией
Биообъем, биомасса	Конверсия биообъема в углеродную биомассу требует не всегда доступных видоспецифичных углеродных коэффициентов; отсутствие информации о таксономической и размерной структуре; высокие трудозатраты
Концентрация хлорофилла <i>a</i>	Не содержит информации о структуре фитопланктона, в ряде случаев спутниковые данные требуют существенной корректировки
Прозрачность	Определяется не только количеством фитопланктона, но и другими факторами; при высоком статусе не согласуется с биомассой
Частота и интенсивность цветения воды	
Частота и интенсивность цветения	Связь количественных показателей с условиями трофности подробно не описана; нет общего для стран ЕС критерия цветения, его количественного порога

Одной из наиболее важных причин поиска дополнительных структурных индикаторов евтрофикации является то, что определенное значение биомассы, отражая промежуточный результат трансформации биогенных веществ фитопланктоном, не содержит информации о ее интенсивности. Однако эта характеристика является значимой для экологической оценки процессов, протекающих в водоеме. Так, например, при анализе процессов, вызванных евтрофикацией, помимо констатации факта массового развития фитопланктона (цветения воды) и его количественного выражения (биомасса), наиболее практически важным является продолжительность цветения. Помимо гидрологического режима водоема, она связана с количеством поступающих в него биогенных элементов и интенсивностью их утилизации фитопланктоном, которая определяется скоростью метаболических процес-

сов водорослей. Увеличение скорости фотосинтеза обуславливает сокращение периода утилизации избыточных биогенных веществ и, как следствие, возрастание максимального «пикового» значения биомассы, которым определяются многие негативные последствия евтрофикации. Наличие информации о количестве поступающих в водоем биогенных веществ и потенциальной интенсивности функциональных процессов в фитопланктоне создает возможность прогноза динамики и продолжительности его развития в условиях евтрофикации.

Приведенные рассуждения позволяют сделать вывод об актуальности поиска структурных параметров, характеризующих интенсивность функционирования одноклеточных планктонных водорослей для разработки на их основе новых индикаторов оценки качества среды.

*Связь структуры фитопланктона и интенсивности продукционных процессов.* На скорость метаболических реакций водного растительного организма наиболее сильное влияние оказывают температура водной среды и интенсивность входящей солнечной радиации. Помимо этого, многочисленные исследования установили тесную связь функциональной активности водорослей и их морфологической организации [2, 9, 12, 17, 19]. Было показано, что различия в форме и размерах отдельных видов фитопланктона отражают различия потенциальной скорости их функционирования. Это определило развитие экологических представлений о популяции вида как о функциональной группе в составе сообщества, которая может быть количественно охарактеризована на основании изменчивости морфометрических показателей составляющих ее организмов. В связи с этим таксономическая перестройка фитопланктона стала рассматриваться во взаимосвязи с его морфоструктурной изменчивостью. Интерпретация перестройки морфологической структуры как процесса, отражающего изменение функциональной активности в сообществе, определила поиск показателей, характеризующих морфологические проявления функциональной самоорганизации фитопланктона.

Морфометрическими параметрами, наиболее тесно связанными с функциональными процессами водного растения, являются площадь поверхности, служащая биохимическим контуром трансформации вещества и энергии, и объем, в котором протекают обменные процессы. В связи с этим площадь поверхности, приходящаяся на единицу объема ( $S/V$ ) или массы ( $S/W$ ), является важным показателем, отражающим комплексную изменчивость этих морфометрических характеристик. Его тесная связь с интенсивностью метаболических реакций является общей закономерностью не только для водных автотрофов, но и в целом для организмов, использующих адсотрофный способ питания [1], что обусловило использование этого показателя в практике гидробиологических исследований [6]. Разработка интегральных индексов удельной поверхности для сообществ и популяций фитопланктона создала возможность перехода от качественного выражения морфоструктурных перестроек фитопланктона к количественному [7]. Это позволяет оценивать их в единых (для всего автотрофного звена) количественных индексах с одинаковой размерностью, снять характерную для таксономических индексов проблему непредсказуемости реакций фитопланктона вслед-

ствии ясной экологической интерпретации взаимосвязи между морфологической и функциональной организацией водных растений, характеризовать строго определенный и практически важный аспект евтрофирования, отражающий потенциальную скорость утилизации биогенных элементов.

*Предлагаемые показатели.* В качестве потенциальных морфоструктурных индикаторов фитопланктона могут быть предложены удельная поверхность популяции, удельная поверхность видов цветения, удельная поверхность сообщества и индекс поверхности сообщества.

$(S/W)_п$  — *удельная поверхность популяции фитопланктона.* Экологический смысл. Показатель разработан в качестве количественной характеристики морфоструктурной организации совокупности представителей вида, обитающих в определенной акватории. Таким образом,  $(S/W)_п$  характеризует не природную (локальная популяция), а комбинационную (популяция вида) систему. Цель разработки  $(S/W)_п$  — на основе единого индекса охарактеризовать морфологическую реакцию совокупности представителей вида на изменчивость комплекса факторов среды. Связь удельной поверхности растительных организмов с потенциальной интенсивностью функциональных процессов позволяет рассматривать  $(S/W)_п$  в качестве морфологической характеристики «экологической активности» вида.

*Особенности расчета.* Задача разработки морфологического показателя, характеризующего популяцию вида, требует абстрагирования от учета численности и массы одноразмерных клеток, зарегистрированных в локальной популяции (пробе). В связи с этим в качестве «единиц изменчивости» морфологической организации популяции одноклеточных водорослей рассматриваются группы одноразмерных клеток. Значение  $(S/W)_п$  рассчитывается как средневзвешенное на основе статистически достоверной выборки  $(S/W)_{гр.одн.кл.}$ . Формула расчета:

$$(S/W)_п = 1/n \sum_{i=1}^n (S/W)_{i \text{ гр.одн.кл.}}$$

где  $n$  — номер группы;  $i$  — количество групп одноразмерных клеток, зарегистрированных в данной популяции. При анализе используется не только  $(S/W)_п$ , но и комплекс статистических показателей, характеризующих распределение и изменчивость вариант, используемых для его расчета.

*Возможности использования в качестве фитоиндикатора.* Удельная поверхность популяции является показателем, позволяющим перейти от качественного выражения флористического состава фитопланктона к количественному. Это дает возможность на основе единожды выполненных расчетов получить количественные характеристики «экологической активности» видов, которые могут быть использованы при экспресс-оценке интенсивности продукционного процесса с учетом специфики организации природных сообществ фитопланктона. Для фитопланктона характерно широкое представительство в составе сообществ субдоминирующих и редких видов, быстрое возрастание и спад численности доминирующего таксона, быстрая смена доминирующих таксонов, различия в способности разноразмерных видов к



формированию численности и биомассы. Однако в условиях евтрофикации наблюдается резкое упрощение таксономической структуры, сопровождающееся выраженным доминированием нескольких или даже одного вида как по численности, так и по биомассе. Именно такие ситуации являются важными при экологической оценке. Наличие значений  $(S/W)_п$  видов, формирующих цветение, позволяет сделать экспресс-заключение о потенциальной скорости функциональных процессов на основе идентификации доминанта. Особенности использования  $(S/W)_п$  при массовом развитии водорослей, формируемом одной или несколькими популяциями, рассмотрены ниже.

*Недостатки.* Характерной проблемой получения значений показателей фитопланктона, связанных с применением микроскопии, является высокая трудоемкость. Однако в случае  $(S/W)_п$  расчет показателей для отдельных видов выполняется единожды. Параметры, применяемые для расчета  $S/W)_п$ , необходимы и при расчете биообъема. В связи с этим расчеты  $(S/W)_п$  могут быть произведены на основании ретроспективных данных с применением уже разработанных автоматизированных методик. Кроме того, оценка может выполняться и до расчета  $(S/W)_п$  на основании выборки клеток доминанта в пробе.

*Удельная поверхность видов цветения  $((S/W)_{пц}$  — удельная поверхность популяции цветения и  $(S/W)_{гп}$  — удельная поверхность доминирующих популяций).* Эти показатели предлагаются в качестве фитоиндикаторов для ситуаций, требующих экспресс-оценки состояния сообществ фитопланктона специалистами-фитопланктонологами. Их применение рассчитано на микроскопические методы оценки состояния сообществ в полевых условиях.

$(S/W)_{пц}$ . В случае выраженного доминирования одного вида (при цветении) оценка может производиться на основании значения его  $(S/W)_п$ . Это позволяет в полевых условиях оценить «экологическую активность» и сделать предварительные выводы об интенсивности протекания продукционного процесса с учетом таких (измеряемых в полевых условиях) факторов, как температура воды и интенсивность входящей солнечной радиации. В связи с использованием термина «экспресс-оценка» необходимо оговорить уровень квалификации, требующийся для практической реализации метода. Использование показателя  $(S/W)_п$  позволяет избежать наиболее трудоемкого этапа работы, связанного с необходимостью измерения линейных размеров клеток под микроскопом и вычисления на их основе биообъема и площади поверхности методом «объемной полноты». Определение таксономического состава фитопланктона, не являясь трудоемким процессом, требует определенной квалификации. Полностью избежать таксономической идентификации при морфометрических исследованиях невозможно, поскольку различные виды имеют различную, присущую только им форму. Однако каждая акватория характеризуется ограниченным списком потенциально доминирующих видов. Таким образом, определение видов цветения и оценка их потенциальной функциональной активности на основе соответствующих значений  $(S/W)_п$  может производиться специалистами-фитопланктонологами либо специалистами, обладающими базовыми навыками идентификации ограниченного количества доминирующих в акватории видов.

$(S/W)_{\text{гпн}}$ . Анализ массового развития фитопланктона, вызванного несколькими видами, предполагает выделение в составе сообщества комплекса доминантов в соответствии с определенными критериями. Основной трудностью при этом является необходимость предварительного анализа структуры сообщества, другими словами — определения соотношения численности и биомассы наиболее массовых видов. Поскольку речь идет об экспресс-анализе с возможностью дальнейшего уточнения данных путем пересчета пробы, эта процедура может быть произведена на основании минимально репрезентативной выборки клеток [8]. Для повышения точности оценки доминирования возможен сопутствующий учет вкладов субдоминирующих таксонов в обсчитываемую выборку с его последующим исключением при расчете  $(S/W)_{\text{дп}}$ .

Предлагаемый способ расчета:

$$(S/W)_{\text{дп}} = 1/N_c \sum_{i=1}^n ((S/W)_i \cdot N_i),$$

где  $i$  — количество доминирующих популяций в пробе (сообществе);  $N_i$  и  $N_c$  — численность клеток отдельных доминирующих популяций и выборки в целом. Несмотря на то, что для расчета  $(S/W)_{\text{дп}}$  используется численность, в состав доминирующих комплексов должны входить виды, формирующие значительный вклад как в численность, так и биомассу, что обеспечит учет разноразмерных видов. Оценка доминирования и отбор видов могут быть произведены визуально, но результаты обсчета минимально репрезентативной выборки должны установить общий вклад доминантов не ниже определенного уровня, предположительно — 70%.

$(S/W)_c$  — *удельная поверхность сообщества фитопланктона. Экологический смысл.* Показатель  $(S/W)_c$  разработан как индекс, характеризующий морфологическую организацию фитопланктона на основании значений  $S/W$  всех зафиксированных в нем клеток. Это позволяет рассматривать его в качестве отражающего потенциальную интенсивность функциональных процессов в фитопланктонном сообществе.

*Особенности расчета.* Стандартные методы обработки проб фитопланктона определяют необходимость расчета  $(S/W)_c$  на основе учета вкладов групп одноразмерных клеток. Формула расчета:

$$(S/W)_c = 1/N_c \sum_{i=1}^n ((S/W)_{\text{гр. одн. кл.}} \cdot N_{\text{гр. одн. кл.}}),$$

где  $i$  — количество групп одноразмерных клеток в пробе (сообществе);  $N_{\text{гр. одн. кл.}}$  и  $N_c$  — соответственно численность клеток в одноразмерных группах и выборке в целом.

*Возможности использования в качестве фитоиндикатора.* Использование показателя удельной поверхности сообщества фитопланктона позволяет количественно охарактеризовать соотношение различных экологических групп в его составе. Это целесообразно для характеристики сообществ, не



имеющих выраженных доминантов, а также при необходимости уточнить данные экспресс-оценки. Расчет показателя не представляет трудностей для любых проб, обрабатываемых с применением стандартных методов учета численности и биообъема методом микроскопии. Его преимущества — количественная характеристика «экологической активности» сообщества, а также возможность последующего использования при расчете показателя ИП<sub>с</sub> (см. ниже).

*Недостатки.* Основным недостатком являются высокие трудозатраты. Однако параметры, необходимые для его расчета, определяются и при установлении биомассы, поэтому  $(S/W)_c$  может рассчитываться с помощью автоматизированных методов для любых проб, требующих определения биомассы методом «объемной полноты».

*ИП<sub>с</sub> — индекс поверхности сообщества фитопланктона. Экологический смысл.* ИП<sub>с</sub> разработан как структурный индекс, характеризующий валовую первичную продукцию фитопланктона на основании внесения морфофункционального коэффициента (удельной поверхности) в значение биомассы. Это позволяет рассматривать его в качестве показателя, отражающего реакцию структурной организации фитопланктона на евтрофикацию, обусловленную изменчивостью как общего количества продуцирующей биомассы, так и интенсивности ее функционирования.

*Особенности расчета.* Расчет производится путем произведения значений биомассы и удельной поверхности сообщества по формуле:  $ИП_c = (S/W)_c \cdot B_c$

*Возможности использования в качестве фитоиндикатора.* Использование ИП<sub>с</sub> фитопланктона позволяет устранить основной недостаток использования биомассы в качестве оценочного индикатора — отсутствие информации о структурной организации сообщества. В то время как биомасса отражает только общее количество продуцирующего вещества, ИП<sub>с</sub> позволяет учесть также потенциальную интенсивность продукционного процесса. Это делает его одним из наиболее универсальных индексов евтрофикации.

*Недостатки.* Как и у других предлагаемых показателей, основным недостатком являются высокие трудозатраты для получения начальных данных, которые однако, соответствуют трудозатратам на расчет биомассы.

### **Заключение**

Анализ положений ВРД свидетельствует об актуальности поиска индикаторов оценки качества среды, характеризующих интенсивность функционирования фитопланктона.

В качестве потенциальных индикаторов фитопланктона может быть предложен ряд показателей, рассчитанных на основе удельной поверхности растительного организма. Возможность количественного описания состава фитопланктона на основе показателя удельной поверхности популяции  $((S/W)_n)$  позволяет испо-

льзовать показатели удельной поверхности популяции цветения ( $(S/W)_{пц}$ ) и доминирующих популяций ( $(S/W)_{дп}$ ) для экспресс-оценки «экологической активности» сообщества в период массового развития водорослей.

Удельная поверхность сообщества ( $(S/W)_c$ ) может рассматриваться в качестве количественного морфологического индекса природного фитопланктона, отражающего потенциальную интенсивность протекающих в нем функциональных процессов. Индекс поверхности сообщества (ИП<sub>c</sub>) может рассматриваться в качестве показателя, отражающего интегральную реакцию структурной организации фитопланктона на евтрофикацию, обусловленную изменчивостью как общего количества продуцирующей биомассы, так и интенсивности ее функционирования.

Основным недостатком предложенных показателей являются относительно высокие трудозатраты, которые, однако, соответствуют трудозатратам при определении биомассы.

\*\*

*Ряд показників фітопланктону, розроблених на основі впровадження морфо-функціональних досліджень в методи гідроекології, пропонуються як індикатори якості водного середовища, що відповідають вимогам Водної Рамкової директиви. Розглядаються способи розрахунку, «екологічний сенс», переваги і недоліки пропонованих фітоіндикаторів. Аналізується їх зв'язок з реакцією структурної та функціональної організації фітопланктону на зміну умов середовища.*

\*\*

*Some indicators of phytoplankton, which are developed on the basis of morpho-functional research were suggested as water quality indicators for the Water Framework Directive. The methods of calculation, «ecological sense», the advantages and disadvantages of the proposed indicators are considered. Their relation with the reaction of the structural and functional organization of phytoplankton to changing environmental conditions is analyzed.*

\*\*

1. Алеев А.Г. Экоморфология. — Киев: Наук. думка, 1986. — 423 с.
2. Гутельмахер Б.Л., Вегерников В.И., Суханова И.Н. Фотосинтетическая активность массовых видов фитопланктона Черного моря // Экосистемы пелагиали Черного моря — М.: Наука, 1980. — С. 118—122.
3. Зотов А.Б. Сравнительная характеристика показателей поверхности сообществ фитопланктона северо-западной части Черного моря и прилегающих водоемов // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. — Севастополь, 2007. — Вып. 15. — С. 451—458.
4. Левич А.П. Управление структурой фитопланктонных сообществ (эксперимент и моделирование): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — М., 2000. — 42 с.

5. Миничева Г.Г. Связь продукционных и морфологических параметров у пластинчатой водоросли *Porphyra leucosticta* Thur. // Экология моря. — 1991. — Вып. 37. — С. 45—49.
6. Миничева Г.Г., Зотов А.Б., Косенко М.Н. Методические рекомендации по определению комплекса морфо-функциональных показателей одноклеточных и многоклеточных форм водной растительности. — Одесса, 2003. — 37 с.
7. Миничева Г.Г., Зотов А.Б., Косенко М.Н. Возможности использования методического аппарата морфо-функциональной оценки водной растительности // Мор. экол. журн. — 2004. — Т. 3, № 3. — С. 78—94.
8. Фегоров В.Д. О методах изучения фитопланктона и его активности. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1979. — 168 с.
9. Фегоров В.Д., Смирнов Н.А. О корреляции между фотосинтетической активностью и морфометрией клеток фитопланктона // Докл. АН СССР. — 1983. — Т. 270, № 2. — С. 497—500.
10. Хайлов К.М. Два способа выражения интенсивности фотосинтеза у морских макрофитов в связи с их функциональной морфологией // Биология моря. — 1984. — Т. 6. — С. 36—40.
11. Хайлов К.М., Каваргаков С.А., Миничева Г.Г., Шмелева В.Л. Связь содержания хлорофилла, интенсивности фотосинтеза и роста с величиной удельной поверхности морских многоклеточных водорослей // Физиология растений. — 1991. — Т. 38, № 2. — С. 346—351.
12. Arnold K.E., Murray S.N. Relationships between irradiance and photosynthesis for marine benthic green algae (Chlorophyta) of different morphologies // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. — 1980. — Vol. 43. — P. 183—182.
13. Bulgakov N.G., Levich A.P. The nitrogen : phosphorus ratio as a factor regulating phytoplankton community structure // Arch. Hydrobiol. — 1999. — Bd. 146, N 1. — S. 3—22.
14. Dale V.H., Beyeler. S.C. Challenges in the development and use of ecological indicators // Ecol. Indicators. — 2001. — Vol. 1. — P. 3—10.
15. Directive 2000/60/EC of the European Parliament and of the Council of 23 October 2000 establishing a framework for Community action in the field of water policy // Off. J. European Communities. — 2000. — L 327/1.
16. Directive 2008/56/EC of the European Parliament and of the Council of 17 June 2008 establishing a framework for community action in the field of marine environmental policy (Marine Strategy Framework Directive) // Off. J. European Communities. — 2008. — L 164/19.
17. Hay M.E. The functional morphology of turf-forming seaweed's persistence in stressful marine habitats // Ecology. — 1981. — Vol. 62. — P. 739—750.
18. Odum E.P., Kuenzler E.I., Dunt M.X. Uptake of F-32 and primary productivity in marine benthic algae // Limnol. Oceanogr. — 1985. — Vol. 3. — P. 340—354.
19. Ramus J. Seaweed anatomy and photosynthetic performance: the ecological significance of light guides, heterogeneous absorption and multiple scatter // J. Phycology. — 1978. — Vol. 14. — P. 352—362.

20. *Reynolds C.S.* Non-determinism to probability, or N : P in the community ecology of phytoplankton // Arch. Hydrobiol. — 1999. — Vol. 146, N 1. — P. 23—65.
21. *Rosenberg G., Ramus J.* Uptake of nitrogen and seaweed surface area // Aquat. Bot. — 1984. — Vol. 9, N 1—2. — P. 65—72.
22. *Smith V.H., Bennett S.J.* Nitrogen : phosphorus supply ratios and phytoplankton community structure in lakes // Arch. Hydrobiol. — 1999. — Bd. 146, N 1. — S. 37— 53.
23. *Solimini A. G., Cardoso A. C., Heiskanen A. S.* Indicators and methods for the ecological status assessment under the Water Framework Directive. — Ispra: Institute for Environment and Sustainability, 2006. — 250 p.

Институт биологии моря  
НАН Украины, Одесса

Поступила 02.09.14