

УДК 574.24.581.132

В.А. СИЛКИН¹, Л.А. ПАУТОВА², А.С. МИКАЭЛЯН²

¹Южное отделение Ин-та океанологии им. П.П. Ширшова РАН,
353467 Краснодарский край, Геленджик, Россия

²Ин-т океанологии им. П.П. Ширшова РАН,
117997 Москва, Нахимовский просп., 36, Россия
e-mail: vsilkin@mail.ru e-mail: larisapautova@ocean.ru

**РОСТ КОККОЛИТОФОРИДЫ
EMILIANIA HUXLEYI (LOHM.) HAY ET MOHL. В СЕВЕРО-
ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ЧЕРНОГО МОРЯ, ЛИМИТИРОВАННЫЙ
КОНЦЕНТРАЦИЕЙ ФОСФОРА**

Установлено, что основным фактором, определяющим уровень количественного развития кокколитофориды *Emiliana huxleyi* (Lohm.) Hay et Mohl. на шельфе северо-восточной части Черного моря, является концентрация фосфора. Низкое соотношение азота и фосфора в среде не всегда указывает на азот как на фактор, лимитирующий развитие кокколитофорид. Реакция фитопланктонного сообщества на одновременное поступление азота и фосфора зависит от видовой структуры доминант. Наличие диатомовых в составе лидирующего комплекса видов исходной культуры после внесения элементов питания приводит к абсолютному доминированию этих водорослей благодаря их более высоким продукционным свойствам. Лимитирование по азоту и фосфору повышает скорость деградации клеток кокколитофорид с 0,08 до 0,20 сут⁻¹.

Ключевые слова: кокколитофориды, фитопланктон, лимитирование, фосфор.

Введение

В последние годы изучению кокколитофорид уделяется повышенное внимание, что связано со способностью их клеток образовывать оболочку из CaCO₃, который является одним из главных составляющих донных осадков в океане (Paasche, 2001). Увеличение концентрации CO₂ в атмосфере и связанные с этим отрицательные последствия требуют исследования всех аспектов жизнедеятельности кокколитофорид (Riebesell, 2004; Engel et al., 2005). Наблюдения за развитием кокколитофорид в природных сообществах, а также эксперименты на лабораторных культурах и мезокосмах позволили идентифицировать условия, при которых развивается цветение этих водорослей (Egge, Aksness, 1992; Egge, Hiemdall, 1994; Riegman et al., 2000; Paasche, 2001; Iglesias-Rodriguez et al., 2002). Это, прежде всего, стратификация водной толщи, повышенная инсоляция, низкие концентрации питательных веществ. Считалось, что кокколитофориды способны активно развиваться при низких концентрациях фосфора и, следовательно, при высоких соотношениях азота и фосфора (Egge, Aksness, 1992; Egge, Hiemdall, 1994). Это представлялось основным условием высокой конкурентоспособности этих водорослей (Aksness et al., 1994).

© В.А. Силкин, Л.А. Паутова, А.С. Микаэлян, 2009

Впоследствии оказалось, что высокое соотношение нитратов и фосфатов не является обязательным условием возникновения цветения кокколитофорид (Lessard et al., 2005).

Для Черного моря также характерно интенсивное развитие кокколитофорид, что подтверждается данными спутниковых наблюдений (Сокасаг et al., 2001; Вугенков et al., 2006), а также прямыми измерениями концентрации клеток (Суханова, 1995). Как и во всем северном полушарии, доминирующим среди кокколитофорид видом для Черного моря является *Emiliana huxleyi*.

Однако вопрос о механизмах регуляции роста кокколитофорид в Черном море и, прежде всего, о факторах, лимитирующих процесс роста, остается открытым. Ранее нами было отмечено интенсивное развитие кокколитофорид в ранне-летний период в северо-восточной открытой части Черного моря (Микаэлян et al., 2006), а также изучена структура фитопленов в ранне-летний и поздне-летний периоды в шельфовой зоне моря (Паутова и др., 2007).

Цель данной работы – выявить закономерности развития кокколитофорид и формирования структуры фитопланктонного сообщества при изменении концентраций азота и фосфора в морской воде в ранне-летний период.

Материалы и методы

В мае-июне 2005 и 2006 гг. было проведено пять экспериментов (три – в 2005 г. и два – в 2006 г.) по изучению влияния концентраций основных элементов минерального питания (азота и фосфора) на структуру фито-планктонного сообщества шельфовых вод северо-восточной части Черного моря на начальных стадиях цветения *E. huxleyi*. Объектом исследования служила смешанная культура водорослей, полученная на основе природного сообщества фитопланктона.

Воду для экспериментов отбирали из поверхностного (0-50 см) слоя на двух станциях, расположенных на глубине до 10 м (центральная часть Голубой бухты, район кавказского побережья близ г. Геленджика) и 50 м (район срединного геленджикского шельфа). Для экспериментов 1, 2, 4, 5 пробы воды были взяты на станции срединного шельфа, для эксперимента 3 – в открытой бухте.

В каждом эксперименте 2 л воды пропускали через камеру обратной фильтрации для концентрирования водорослей и определения структуры природного сообщества фитопланктона до начала исследований (Суханова, 1983). Остальную часть проб отфильтровывали через два слоя мельничного газа с диаметром ячейки 180 мкм для удаления мезопланктона, разливали по пластиковым 5-литровым бутылкам и доставляли в береговую лабораторию Южного отделения Ин-та океанологии РАН (г. Геленджик), где проводились исследования.

Эксперимент 1 проводили в девяти прозрачных пластиковых 5-литровых бутылках, объем культуральной среды 4 л. В остальных экспериментах использовали колбы Эрленмейера емкостью 500 мл с объемом культуральной среды 200 мл.

В эксп. 1, 3 использовали естественное освещение со свето-темновым циклом, характерным для мая – июня. Для предотвращения светового ингибирования прямым солнечным светом применяли нейтральные фильтры. Температура среды в этих экспериментах в течение суток изменялась от 18 до 22 °С.

В эксп. 2 (2005 г.), 4 и 5 (2006 г.) использовали установку для культивирования водорослей (термолюминостат), где температуру среды поддерживали на уровне, соответствующем температуре морской воды в месте отбора проб (17-21 °С). Интенсивность падающего света – 58-61 мкмоль/м² ФАР. Свето-темновой режим – 16:8.

Во всех пяти экспериментах применяли периодический (накопительный) режим культивирования. Добавку элементов минерального питания (нитратов в форме KNO₃ и фосфатов в форме Na₂HPO₄) производили в начале эксперимента по единой схеме, представленной в табл. 1.

Объем добавок был рассчитан таким образом, чтобы в культуральной среде концентрация азота увеличилась на 12,1-14,3, а фосфора – на 0,81-1 мкмоль.

Приведенная в табл. 1 схема опытов представляла собой план полного факторного эксперимента (ПФЭ) 2² (Максимов, Федоров, 1969), что позволило применить разработанный аппарат математического планирования экспериментов и представить результаты в виде уравнений регрессии. Основным показателем для расчета уравнений регрессии служила численность клеток водоросли в стационарной фазе накопительной культуры $N_{ст}$.

Таблица 1. Влияние добавок нитратов и фосфатов на численность клеток (10⁶ кл/л) *Emiliania huxleyi* в стационарной фазе роста периодической культуры

Номер варианта	NO ₃	PO ₄	Номер эксперимента				
	(X ₁)	(X ₂)	1	2	3	4	5
1	-	-	3,6±0,84	5,2±1,2	0,11±0,1	9,6±0,86	11,75±2,1
2	+	-	1,27±0,44	3,64±1,1	0,48±0,44	7,85±2,47	9,75±3,18
3	-	+	15,2±10	11,65±2,6	5,45±1,06	24,8±2,3	27,1±4,8
4	+	+		62,55±14,07	11,09±2,56	20,0±7,92	15,0±4,24

(-) – элементы минерального питания не добавляли; (+) – добавляли.

Статистическую обработку результатов проводили для 5 %-го уровня значимости.

Во время эксперимента осуществляли контроль за чистотой культур, свидетельствующий об отсутствии представителей более высоких трофических уровней (в частности – инфузорий и амёб) в экспериментальном материале.

Подсчет числа клеток водорослей производили ежедневно в нефиксированных пробах в счетной камере Ножотта объемом 0,05 мл с помощью светового микроскопа. Мелкие флагаеллы и водоросли пикопланктона (клетки с линейными размерами 1-2 мкм) не учитывали.

Пересчет сырой биомассы в углеродные единицы осуществляли по формулам, рассчитанным для каждой систематической группы водорослей (Menden-Deuer, Lessard, 2000).

Результаты и обсуждение

В исходных культурах в состав лидирующего комплекса видов входили либо кокколитофорида (эксп. 1, 2), либо кокколитофорида+диатомовые (эксп. 3-5) (табл. 2).

Во всех экспериментах динамика численности *E. huxleyi* соответствовала закономерностям роста популяции в накопительной культуре. В качестве примера можно привести результаты эксп. 2 (рис 1, 2).

В варианте без добавления элементов питания численность клеток по сравнению с исходной культурой во всех экспериментах была различной (см. табл. 1). Так, в 2005 г. максимальное (5-кратное) повышение численности кокколитофорид отмечалось в эксп. 2. В 2006 г. наблюдалось 10-кратное увеличение этого показателя в эксп. 5.

Численность клеток *E. huxleyi* в стационарной фазе роста в остальных вариантах проведенных экспериментов зависела от внесенного элемента питания (см. табл. 1).

Таблица 2. Численность (*N*) и биомасса (*B*) фитопланктона в 2005 и 2006 гг. основных систематических групп в исходных культурах (эксп. 2, 4)

Систематическая группа	<i>N</i> , кл/л	% общей	<i>B</i> , мг/м ³	% общей	<i>B</i> , мгС/м ³	% общей
23.05.2005 г.						
Диатомовые	41600	3,39	2,41	0,50	0,31	0,52
Динофлагелляты	765	0,06	2,21	0,46	0,31	0,52
Кокколитофорида	1190000	96,55	474,37	99,04	59,46	98,96
Общая	1230000	100	478,98	100	60,08	100
19.05.2006 г.						
Диатомовые	105622	9,26	171,65	44,63	1,20E+01	29,16
Динофлагелляты	14179	1,24	29,25	7,60	4,18E+00	10,14
Кокколитофорида	1020800	89,50	183,74	47,77	2,50E+01	60,70
Общая	1140600	100	384,64	100	41,21	100

Так, внесение нитратов в культуру (вар. 2) не приводило к существенному изменению численности клеток *E. huxleyi*. Добавление фосфатов (вар. 3) способствовало значительному (в 2-10 раз) увеличению численности клеток кокколитофориды во всех экспериментах. В вар. 4 с одновременным добавлением нитратов и фосфатов предельная численность клеток была различна в зависимости

от эксперимента. Так, в эксп. 2, 3 наблюдалось значительное возрастание численности кокколитофорид, в других экспериментах накопление клеток водоросли существенно не отличалось от варианта с добавлением фосфора. В этих экспериментах происходило интенсивное развитие диатомей.

Рис. 1. Динамика численности клеток *Emiliana huxleyi* (N) в накопительной культуре в эксп. 2 (1-4 – варианты эксперимента согласно табл. 1)

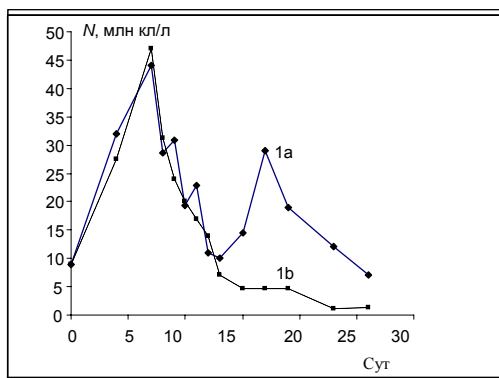
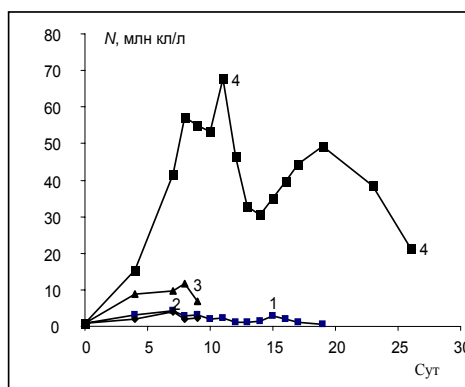


Рис. 2. Динамика численности клеток *Emiliana huxleyi* (N) в накопительной культуре без добавления элементов минерального питания (вар. 1 эксп. 2, две повторности)

Величины коэффициентов в уравнениях регрессии, описывающих уровень накопления клеток ($N_{ст}$) в эксп. 3-5, также указывают на то, что концентрация фосфатов является наиболее значимым фактором роста *E. huxleyi* в накопительной культуре (см. уравнения). В эксп. 2 существенный эффект дает одновременная добавка азота и фосфора.

Полученные результаты позволяют оценить удельные продукционные характеристики *E. huxleyi* и скорость деградации ее клеток в фазе отмирания. Так, удельная скорость роста в эксп. 2 (вар. 4) при снятии лимитирования по азоту и фосфору может достигать значения $0,53 \text{ сут}^{-1}$, т.е. время удвоения будет близко к 1 в сутки. Удельная скорость деградации клеток в вар. 1-3 изменяется в пределах $0,12-0,20 \text{ сут}^{-1}$ ($R^2 = 0,48-0,76$), что в среднем составляет $0,15 \text{ сут}^{-1}$. В вар. 4 этот показатель равен $0,08 \text{ сут}^{-1}$ при коэффициенте детерминации $0,72$.

Для накопительной культуры существуют два основных параметра, с помощью которых можно описать кривую роста, – максимальная удельная скорость роста (μ_{max}) и концентрация клеток в стационарной фазе роста ($N_{ст}$) (Силкин, Хайлов, 1988). Первая зависит от интенсивности света, температуры воды и соотношения концентраций элементов минерального питания.

Уравнения регрессии для численности клеток *Emiliania huxleyi* в стационарной фазе роста накопительной культуры ($N_{ст}$) в эксп. 2-5

N , 10^6 кл/л

Эксперимент 2 (23.05.2005)

$$N_{ст} = 20,76 + 12,34 X_1 + 16,34 X_2 + 13,2 X_1 X_2 \quad (7,93)$$

Эксперимент 3 (22.05.2005)

$$N_{ст} = 4,28 + 1,5 X_1 + 3,99 X_2 + 1,32 X_1 X_2 \quad (1,56)$$

Эксперимент 4 (19.05.2006)

$$N_{ст} = 15,56 + 1,64 X_1 + 6,84 X_2 - 0,76 X_1 X_2 \quad (4,75)$$

Эксперимент 5 (6.06.2006)

$$N_{ст} = 15,9 - 3,53 X_1 + 5,15 X_2 - 2,53 X_1 X_2 \quad (3,31)$$

Примечание. X_1 – азот; X_2 – фосфор. В скобках приведено значение доверительного интервала для 5 %-го уровня значимости.

Уровень численности клеток в стационарной фазе роста определяется начальной концентрацией лимитирующего рост элемента. Накопление биомассы *E. huxleyi* следует кривой для периодического способа выращивания, что делает возможным применение разработанных методов анализа роста водорослей (рис. 1) (Силкин, Хайлов, 1988). Анализ зависимости численности клеток *E. huxleyi* от добавок фосфатов в эксп. 1, 3-5 свидетельствует о том, что интенсивное развитие этой водоросли в раннелетний период 2005-2006 гг. в исследованном районе происходит при относительном недостатке фосфора в водной массе (см. табл. 1, 3). Тот факт, что добавка только нитратов не изменяла численности клеток *E. huxleyi* (вар. 1) во всех экспериментах, указывает на то, что концентрация азота была в относительном избытке. Одновременная добавка азота и фосфора приводила к различным последствиям в зависимости от исходной структуры фитопланктонного сообщества и, прежде всего, вклада кокколитофорид (см. табл. 2). В эксп. 2, где, как следует из уравнения регрессии, совместная добавка азота и фосфора приводит к существенному увеличению численности кокколитофорид в стационарной фазе роста, сообщество практически полностью было представлено кокколитофоридами. Полученное в вар. 4 этого эксперимента соотношение азота и фосфора находится в переходной области переключения лимитирования с одного фактора на другой (Силкин, Хайлов, 1988).

Таким образом, развитие кокколитофорид в ранне-летний период в северо-восточной части Черного моря происходит в водах, где соотношение азота и фосфора находится в интервале, включающем в себя область переключения лимитирования с азота на фосфор и область, где рост *E. huxleyi* лимитируется только фосфором. В вар. 4 эксп. 3-5 вклад кокколитофорид не был преобладающим – диатомовые, имея более высокие продукционные свойства, становились

доминирующей группой к концу эксперимента (см. уравнения). Так, в эксп. 4, 5 удельная скорость роста диатомей достигала $1,53 \text{ сут}^{-1}$, а максимальная удельная скорость роста кокколитофорид – $0,515 \text{ сут}^{-1}$.

В вар. 1 (без добавок азота и фосфора) во всех экспериментах, за исключением эксп. 3, отмечался рост численности кокколитофорид. Хотя концентрация фосфора в морской воде на момент начала экспериментов (табл. 3) лимитировала рост фитопланктона (Thomas, Dodson, 1968), его внутриклеточных запасов хватало на несколько делений (в эксп. 1, 2 отмечалось 4-5 делений, а в эксп. 4, 5 – около 10). Таким образом, в 2006 г. происходило более значительное накопление фосфатов внутри клетки, что указывает на повышенные по сравнению с 2005 г. концентрации фосфатов в морской воде. Исходя из концепции внутриклеточного регулирования роста водорослей (Droop, 1974), можно получить некоторые оценки показателей ростовых процессов. Удельная скорость роста μ определяется внутриклеточным содержанием Q лимитирующего рост элемента в соответствии с уравнением:

$$\mu = \mu_{\max} \left(1 - \frac{q}{Q} \right)$$

где q – минимальное содержание элемента в клетке при удельной скорости, равной 0; μ_{\max} – максимальная удельная скорость роста (сут^{-1}).

Поскольку в опытах без добавления элементов питания концентрация клеток *E. huxleyi* возрастает в 5-10 раз по сравнению с начальной (равной численности клеток в море), можно предположить, что внутриклеточное содержание фосфора Q_p , как фактора, лимитирующего рост, составляет около пяти минимальных клеточных содержаний этого элемента q_p , т.е. $Q_p \leq (5-10) q_p$. Очевидно, внутриклеточное содержание фосфора в начале эксперимента было намного меньше максимально возможного, поскольку клетки *E. huxleyi* могут накапливать фосфор более чем на тридцать делений (Riegman et al., 2000). Этого содержания фосфора в клетке достаточно, чтобы обеспечить удельную скорость роста большей, чем половина максимальной и превысить скорость деградации клеток. Относительно высокое содержание фосфора в клетках при низких его концентрациях в среде указывает на то, что в природных условиях происходит периодическое поступление этого элемента в поверхностный слой воды, являющийся основным биотопом *E. huxleyi* в период начала ее цветения в море. При этом скорость поступления фосфора в 2006 г. была выше, чем в 2005 г. (табл. 3).

При одновременной добавке азота и фосфора в эксп. 2 (где сообщество было представлено в основном кокколитофоридами и наблюдался максимальный прирост численности клеток) повышаются продукционные свойства *E. huxleyi* настолько, насколько позволяет энергетическое обеспечение. При аналогичных выбранных нами свето-темновом периоде и температуре, но при световом потоке, равном $160 \text{ мкмоль}/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$ ФАР, этот вид растет с удельной скоростью $1,3 \text{ сут}^{-1}$ (Paasche, 2001). В наших экспериментах интенсивность света была ниже более чем в 3 раза, что, возможно, и привело к снижению удельной скорости роста до $0,515 \pm 0,05 \text{ сут}^{-1}$. В экспериментах на мезокосмах с подкормкой азотом и фосфором, проведенных у норвежского побережья в весенне-летний период при

естественном освещении (интенсивность света 593 ± 213 мкмоль/(м²·с) ФАР) и при температуре воды 13 °С, получена удельная скорость роста *E. huxleyi*, равная $0,5 \pm 0,2$ сут⁻¹ (Engel et al., 2005). При температуре 8-10 °С удельная скорость роста составляла $0,29 \pm 0,32$ сут⁻¹ (Egge, Niemdall, 1994). Это позволяет предположить, что используемые в наших экспериментах световые потоки ограничивали продукционные характеристики *E. huxleyi*.

Таблица 3. Концентрация фосфатов, неорганического азота (мкмоль) и отношение азота к фосфору в морской воде

Номер эксперимента, дата	PO ₄	N _{min}	N _{min} /PO ₄
№ 2, 23.05.2005	0,15	0,48	3,20
№ 4, 19.05.2006	0,44	0,61	1,38
№ 5, 06.06.2006	-	0,64	-
Примечание. N _{min} – сумма нитратов, нитритов и аммония.			

Скорость деградации биомассы кокколитофорид в накопительной культуре изменялась от 0,08 (вар. 4 с добавлением азота и фосфора) до 0,12-0,20 сут⁻¹ (вар. 1-3). Таким образом, лимитирование по азоту и фосфору приводит к повышению скорости деградации биомассы. В экспериментах на мезокосмах скорость деградации клеток *E. huxleyi* составляла 0,19-0,23 сут⁻¹ (Egge, Niemdall, 1994). В математической модели, описывающей развитие фитопланктона в мезокосмах в норвежских водах, коэффициент, отражающий деградацию *E. huxleyi*, принимался равным 0,14 сут⁻¹ (Aksness et al., 1993). Поскольку в наших экспериментах отсутствовал пресс хищников, ответственным за быструю деградацию биомассы могло быть дыхание или разложение (например, с помощью вирусов). Действительно, вирусоподобные частицы были зафиксированы на клетках *E. huxleyi* в культурах. Максимальная скорость вирусной деградации клеток *E. huxleyi* составляла 0,4 сут⁻¹ (Bratbak et al., 1993). Определить механизм, обеспечивающий скорость деградации *E. huxleyi*, в настоящих экспериментах не представляется возможным.

Соотношение азота и фосфора в водной массе во время цветения кокколитофорид в 2005-2006 гг. в северо-восточной части Черного моря было низким (см. табл. 3), что отмечалось и в других морях (Lessard et al., 2005). Цветение *E. huxleyi* в июне-июле 2003 г. в Дарданеллах наблюдалось при отношении азота и фосфора ниже соотношения Редфилда (Turkoglu, 2008). С общепринятой точки зрения такие воды являются азот-лимитированными. Наши эксперименты показали, что в водах северо-восточной части Черного моря в мае-июне при отношении азота к фосфору ниже соотношения Редфилда рост кокколитофорид ограничивался поступлением фосфора.

Заклучение

Уровень цветения кокколитофориды *Emiliana huxleyi* в мае-июне 2005-2006 гг. в шельфовых водах северо-восточной части Черного моря ограничивался концентрацией фосфора в поверхностном слое воды. Низкое соотношение азота и фосфора в среде не всегда указывает на азот как на лимитирующий фактор. При низких концентрациях фосфора в среде рост клеток *E. huxleyi* происходит за счет использования внутриклеточных запасов фосфора, пополнение которых в 2006 г. было более интенсивным. Реакция фитопланктонного сообщества на поступление азота и фосфора определяется видовым составом доминант. При существенной роли диатомей в исходной культуре добавление азота и фосфора приводит к полному доминированию этих водорослей за счет более высоких продукционных свойств (максимальная удельная скорость роста диатомей составляла $1,53 \text{ сут}^{-1}$, кокколитофорид – $0,53 \text{ сут}^{-1}$). Лимитирование как по азоту, так и по фосфору повышало скорость деградации клеток кокколитофорид до $0,20 \text{ сут}^{-1}$.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты № 05-05-64234 и 06-05-64844).

V.A. Silkin¹, L.A. Pautova², A.S. Mikaelyan²

Southern Branch of P.P. Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences,
353467 Krasnodar region, Gelendzhik-7, Russia

² P.P. Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences,
36, Nakhimovskiy St., 117997 Moscow, Russia

e-mail: vsilkin@mail.ru; e-mail: larisapautova@yahoo.com

PHOSPHORUS LIMITED BLOOM OF *EMILIANA HUXLEYI* (LOHM.) HAY ET MOHL. IN THE NORTHEASTERN BLACK SEA

Using bath cultures, mathematic methods and phosphorus, the bloom of *Emiliana huxleyi* (Lohm.) Hay et Mohl. was found for the first time in the northeastern Black Sea shelf. Low-nitrogen phosphorus ratios did not necessarily point nitrogen as a limiting factor for coccolithophorids growth. The reaction of the phytoplankton community to the supply of nitrogen and phosphorus was determined by the composition of dominants species. If in base culture the role of diatoms was dominating, the nitrate and phosphates supply leads to the full domination of these algae due to their higher specific growth rate (maximum growth rate of diatoms was 1.53 day^{-1} , coccolithophorids – 0.53 day^{-1}). Nitrogen and phosphorus limitation increased the rate of coccolithophorids cell decay up to 0.20 day^{-1} .

Key words: coccolithophorids, phosphorus, limitation, phytoplankton.

Максимов В.Н., В.Д. Федоров. Применение методов математического планирования эксперимента при определении оптимальных условий культивирования организмов. – М.: Изд-во МГУ, 1969. – 128 с.

Паутова Л.А., Микаэлян А.С., Силкин В.А. Структура планктонных фитоценов шельфовых вод северо-восточной части Черного моря в период массового развития *Emiliana huxleyi* в 2002-2005 гг. // Океанология. – 2007. – 47, № 3. – С. 408-417.

- Силкин В.А., Хайлов К.М. Биоэкологические механизмы управления в аквакультуре. – Л.: Наука, 1988. – 230 с.
- Суханова И.Н. Концентрирование фитопланктона в пробе // Современные методы количественной оценки распределения морского фитопланктона. – М.: Наука, 1983. – **340**. – С. 97-106.
- Суханова И.Н. Феномен массового развития кокколитофорид в поздне-осенний период в Черном море // Докл. АН СССР. – 1995. – **340**. – С. 256-259.
- Aksness D.L., Egge J.K., Rosland R., Hiemdal B.R. Representation of *Emiliana huxleyi* in phytoplankton simulation models. A first approach // Sarsia. – 1994. – **79**. – P. 291-300.
- Bratbak G., Egge J.K., Heldal M. Viral mortality of the marine alga *Emiliana huxleyi* (Haptophyceae) and termination of algal blooms // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 1993. – **93**. – P. 39-48.
- Burenkov V.I., Kopelevich O.V. et al. Possible causes of the increased content of suspended particles in the North-eastern part of the Black Sea in June // Oceanology. – 2006. – **45**. Suppl. 1. – P. 39-50.
- Cokacar T., Kubilay N., Oguz T. Structure of *Emiliana huxleyi* blooms in the Black Sea surface waters as detected by SeaWiFS imagery // Geophys. Res. Lett. – 2001. – **28**. – P. 4607-4610.
- Droop M.R. The nutrient status of algal cells in continuous culture // J. Mar. Biol. Ass. U. K. – 1974. – **54**. – P. 825-855.
- Egge J.K., Aksness D.L. Silicate as regulating nutrient in phytoplankton competition // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 1992. – **83**. – P. 281-289.
- Egge J.K., Hiemdal B.R. Blooms of phytoplankton including *Emiliana huxleyi* (Haptophyta). Effects of nutrient supply in different N:P ratios // Sarsia. – 1994. – **79**. – P. 333-348.
- Engel A., Zondervan K., Aerts L. et al. Testing the direct effect of CO₂ concentration on a bloom of the coccolithophorid *Emiliana huxleyi* in mesocosm experiments // Limnol. Oceanogr. – 2005. – **50**. – P. 493-507.
- Iglesias-Rodriguez M.D., Brown C.W., Doney S.C. et al. Representing key phytoplankton functional groups in ocean cycle models: Coccolithophorids // Global Biogem. Cycl. – 2002. – **16**, N 4. – P. 1-20.
- Lessard E.J., Merico A., Tyrell T. Nitrate:phosphate ratios and *Emiliana huxleyi* blooms // Limnol. Oceanogr. – 2005. – **50**. – P. 1020-1024.
- Menden-Deuer S., Lessard E.J. Carbon to volume relationship for dinoflagellates, diatom, and other protist plankton // Ibid. – 2000. – **45**. – P. 569-579.
- Mikaelyan A.S., Pautova L.A., Pogosyan S.I., Suchanova I.N. Sommer bloom of coccolithophorids in the northeastern Black Sea // Oceanology. – 2006. – **45**. – Suppl. 1. – P. 127-138.
- Paasche E. A review of the coccolithophorid *Emiliana huxleyi* (Prymnesiophyceae), with particular reference to growth, coccolith formation, and calcification-photosynthesis interactions // Phycologia. – 2001. – **40**. – P. 503-529.
- Riebesell U. Effects of CO₂ enrichment on marine phytoplankton // J. Oceanogr. – 2004. – **60**. – P. 719-729.
- Riegman R., Stolte W., Noordeloos A.A.M., Slezak D. Nutrient uptake, and alkaline phosphate (EC 3:1:3:1) activity of *Emiliana huxleyi* (Prymnesiophyceae) during growth under N and P limitation in continuous cultures // J. Phycol. – 2000. – **36**. – P. 87-96.
- Thomas W.H., Dodson A.N. Effects of phosphate concentration on cell division rate and yield of a tropical oceanic diatom // Biol. Bull. Mar. Lab. Woods Hall. – 1968. – **134**. – P. 199-208.
- Turkoglu M. Synchronous blooms of the coccolithophore *Emiliana huxleyi* and three dinoflagellates in the Dardanelles (Turkish Straits System) // J. Mar. Biol. Ass. U. K. – 2008. – **88**. – P. 433-441.

Получена 24.02.09

Рекомендовала к печати Е.И. Шнюкова