

УДК 547.9+591.5+581.524.1+582.26/27+582.232+551.46:574.5+632.9

МАССОВЫЕ ВИДЫ ЦИАНОБАКТЕРИЙ И МИКРОВОДОРОСЛЕЙ В ЭКОСИСТЕМАХ: МЕЖВИДОВЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ И КО-ЭВОЛЮЦИОННЫЙ ПРОЦЕСС

Гольдин Е. Б.

*Южный филиал Национального университета биоресурсов и природопользования Украины
«Крымский агротехнологический университет», Симферополь, Evgeny_goldin@mail.ru*

Рассматривается современная ситуация в Азово-Черноморском бассейне, касающаяся вспышек размножения массовых видов цианобактерий и микроводорослей – продуцентов токсических и биологически активных веществ, методические подходы к их исследованиям и вопросы терминологии в свете последних данных мировой науки.

Ключевые слова: цианобактерии, микроскопические водоросли, фитофаги, массовые виды, межвидовые отношения, ко-эволюция, биологическая активность, Черное море.

ВВЕДЕНИЕ

Проблемы, порожденные «цветениями» воды и «красными приливами» и их возбудителями из числа цианобактерий и микроводорослей привлекают внимание исследователей с 1878 года, но именно в последние десятилетия мировая наука проявляет к ним особый интерес. Начиная со второй половины XX века, вспышки массового размножения определенных видов цианобактерий и микроводорослей (их сегодня зарегистрировано в мире свыше 300), вызывающие «цветения» воды и «красные приливы» в прибрежных зонах (которые в ряде случаев сопровождаются выбросом биологически активных и токсических веществ), приобрели глобальный характер. Растущий интерес к этим явлениям и их возбудителям охватил не только научную, но и социально-экономическую сферы, став во многих странах составной частью мероприятий национальной и региональной политики, направленных на предотвращение или преодоление экологических бедствий. Прогрессирующее распространение массовых видов цианобактерий и микроводорослей, угроза здоровью и благополучию населения, особенно в приморских регионах, высокий уровень ущерба, наносимого марикультуре, рекреации и социально-экономической структуре побережий, указывают на необходимость изменения традиционного подхода к изучению цианобактерий и микроводорослей. При этом зависимость расширения географии «цветений» в Мировом океане от роста населения, интенсивности эксплуатации морских ресурсов и климатических изменений требует подготовки научно обоснованных политических и экономических мероприятий по преодолению существующих тенденций.

В настоящее время мировая наука уделяет особое внимание исследованию биологической активности, инвентаризации и идентификации токсинов и биологически активных веществ определенных видов и их роли в межвидовых взаимоотношениях в водных и наземных экосистемах. Однако для решения проблем

массовых видов цианобактерий и микроводорослей необходимо также иметь четкие представления о природе их метаболизма и структуре пищевых цепей, взаимоотношениях с абиотическими и биотическими компонентами окружающей среды, роли антропогенного фактора в формировании и развитии водных экосистем, включая демографические процессы, марикультуру, эвтрофикацию и эксплуатацию биоресурсов.

ОСНОВНАЯ КОНЦЕПЦИЯ

Современное положение в Азово-Черноморском регионе. Из более 1100 видов цианобактерий и микроводорослей, зарегистрированных в Черном и Азовском морях и прибрежных водоемах, насчитывается не менее ста, у которых в определенные годы или сезоны происходят вспышки размножения: Cyanobacteriales (свыше 20), Dinophyta (свыше 55), Bacillariophyta (более 25), Chlorophyta (5), Prymnesiophyta (3) и т. д. В настоящее время большинство из них, как правило, не достигает опасных концентраций, за исключением некоторых цианобактерий, и ситуация не кажется тревожной. Именно поэтому, несмотря на остроту, актуальность и сложность проблем массовых видов в мире, в регионе они исследованы весьма слабо. Особенно это относится к инвентаризации, идентификации токсинов и биологически активных веществ массовых видов цианобактерий и микроводорослей, их роли в межвидовых взаимоотношениях и влиянию альгологического фактора на патологию человека и теплокровных животных.

Среди массовых видов цианобактерий и микроводорослей Азово-Черноморского региона нами выделены несколько групп.

1. Виды, для которых в черноморской акватории экспериментально доказано продуцирование токсинов, – *Prorocentrum lima* (Ehrenberg) Dodge (диаретические токсины DSP – омега-3-гидроксимасляная кислота – ОА и динофизис-токсин 1 – DTX) [1]; цианобактерии (гепатотоксины) [16].

2. Микроводоросли, стимулирующие «красные приливы» в прибрежной зоне моря, описанные как продуценты токсических веществ в других акваториях, – динофлагелляты *Alexandrium ostensfeldii* (Paulsen) Balech et Tangen [29] (паралитические токсины PSP – сакситоксин – STX, спиролиды, гониатоксины – GTX)[30]; *Amphidinium operculatum* Claparède et Lachmann [9] (амфидиноиды)[33]; *Dinophysis acuminata* Claparède et Lachmann (DSP, ОА); *D. acuta* Ehrenberg и *D. fortii* Pavillard [13, 19] (DSP, ОА, пектенотоксины – PTX, динофизитоксины DTX)[31]; *Lingulodinium polyedrum* (Stein) Dodge [= *Gonyaulax polyedra* Stein] [13, 29] (иессотоксины – YTX, homo-YTX; адриатоксин – ATX)[24, 43]; *Prorocentrum minimum* (Pavillard) Schiller [= *P. cordatum* (Ostenfeld) Dodge] [9, 14, 15, 18] (ОА, DTX, пророцентролид, хоффманниолид, венерупин VSP [25]); *Protoceratium reticulatum* (Claparède et Lachmann) Butschli = *Gonyaulax grindleyi* Reinecke [9] (YTX); *Protoperidinium crassipes* (Kofoid) Balech [13] (предположительно азаспирациды AZA [32]); *Scrippsiella trochoidea* (Stein) Balech ex Loeblich III [13] (пиннатоксины)[38]; диатомеи *Pseudo-nitzschia delicatissima* (Cleve) Heiden, *P. calliantha* Lundholm, Moestrup et Hasle, *P. fraudulenta* (Cleve) Hasle,

P. pseudodelicatissima (Hasle) Hasle, *P. pungens* (Grunow ex Cleve) Hasle, некоторые штаммы *P. seriata* (Cleve) H. et M. Peragallo (= *Nitzschia seriata* Cleve), *Amphora coffeaeformis* (Agardh) Kützing (амнезийное отравление ASP – домоевая кислота) и т. д. [21, 36]; цианобактерия *Lyngbya majuscula* Harvey ex Gomont [2] (lyngbyatoxin A и debromoaplysiatoxin) [22].

3. Микроводоросли, по тем или иным причинам обусловившие гибель гидробионтов при вспышках массового развития в различных акваториях Мирового океана, но токсин не был обнаружен/идентифицирован, – *Cochlodinium polykrikoides* Margalef (= *Cochlodinium heterolobatum* Silva) [1, 40, 41], *Ceratium furca* (Ehrenberg) Claparède et Lachmann [= *Neoceratium furca* (Ehrenberg) Gomez, Moreira et Lopez-Garcia][15, 37], *Ceratium tripos* (Muller) Nitzsch [= *Neoceratium tripos* (Muller) Gomez, Moreira et Lopez-Garcia] [15, 35] и др.

4. Пресноводные цианобактерии и микроводоросли, вызывающие «цветение» воды в соленых приморских озерах, лиманах, прудах, – *Skeletonema subsalsum* (Cleve) Bethge, *Leptocylindrus danicus* Cleve, *Pseudosolenia (Rhizosolenia) calcar-avis* (Schulze) Sunström, *Thalassionema nitzschioides* (Grunow) Mereschowsky, *Microcystis aeruginosa* Kützing emend. Elenkin, *M. pulverea* (Wood) Forti emend. Elenkin, *M. wesenbergii* (Komárek) Komárek, *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, *Limnothrix planktonica* (Wołoszyńska) Meffert [= *Oscillatoria planktonica* Wołoszyńska][2], *O. amphibia* Agardh ex Gomont, *Anabaena spiroides* Klebahn, *Anabaena scheremetievi* Elenkin, *Gloeocapsa crepidinum* Thuref, *Ankistrodesmus* sp., *Chlamydonephris (Chlamydomonas) cor* (Schiller) H. Ettl et O. Ettl (= *Chlamydomonas reinhardtii* Dangeard), *Dictyoshaerium pulchellum* Wood, *Euglena granulata* (G.A. Klebs) Schmitz [11, 45], *Lyngbya majuscula* [2].

5. Микроводоросли и цианобактерии, обитающие в зонах контакта морских и пресных вод – заливах и эстуариях, – *Prorocentrum minimum* [= *P. cordatum*], *Leptocylindrus danicus*, *Detonula confervacea* (Cleve) Grunow, *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve, *Pseudosolenia (Rhizosolenia) calcar-avis*, *Thalassionema nitzschioides*, *Chaetoceros curvisetus* Cleve, *Chaetoceros lorenzianus* Grunow, *Dictyoshaerium pulchellum*, *Microcystis aeruginosa*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Limnothrix planktonica* [= *Oscillatoria planktonica*], *O. amphibia* f. *amphibia*, *Anabaena scheremetievi*, *Anabaena spiroides* f. *spiroides* [8, 10].

6. Микроводоросли, образующие пятна «цветения» и «красные приливы» в северо-западной и северо-восточной частях Черного моря, – *Akashiwo sanguinea* (Hirasaka) G. Hansen et Moestrup [= *Gymnodinium sanguineum* Hirasaka], *Gymnodinium simplex* (Lohmann) Kofoid et Swezy, *Gyrodinium cornutum* (Pouchet) Kofoid et Swezy [45], *G. instriatum* Freudenthal et Lee, *Lingulodinium polyedrum* (Stein) Dodge [29] [= *Gonyaulax polyedra* Stein], *Heterocapsa triquetra* (Ehrenberg) Stein, *Scrippsiella trochoidea*, *P. minimum* и *P. micans* Ehrenberg и др.) [13, 18], *Cochlodinium polykrikoides* [1, 41], *Asterionellopsis glacialis* (Castracane) Round [= *Asterionella japonica* Cleve et Moller], *Lioloma pacificum* (Capp) Hasle, *Dinophysis odiosa* (Pavillard) Tai et Scogsberg, *Alexandrium ostenfeldii*, *Gymnodinium stellatum* Hulburt, *Oxytoxum variabile* Schill., *Phaeocystis pouchetii* (Hariot) Lagerheim и др.), *Ceratium furca* и *Ceratium tripos* [45].

7. Цианобактерии – возбудители «цветений» в Азовском море: *Microcystis pulverea*, *M. aeruginosa*, *Oscillatoria nitida* Schkorbatov [12], *Oscillatoria amphibia* Agardh ex Gomont [17].

В Азово-Черноморском бассейне на протяжении последних лет происходит постоянное увеличение числа массовых видов. Пути роста видового разнообразия определяются несколькими причинами.

1. Детализация систематики с выраженной тенденцией к увеличению таксонов.
2. Естественные миграции из Средиземного моря, акватории со значительно более высоким уровнем альгологического биоразнообразия;
3. Проникновение пресноводных видов из впадающих в море рек, особую роль в этом процессе играет ирригационное строительство.
4. Внедрение инвазионных видов с балластными водами.
5. Широкие адаптационные возможности микроводорослей (например, динофлагеллят), которые связаны с высоким уровнем разнообразия морфолого-генетических форм и способов питания (автотрофы, миксотрофы и гетеротрофы, причем четкая грань между типами питания у ряда видов отсутствует). Так, динофлагелляты *Karlodinium armiger* могут менять традиционное направление питания от первичных продуцентов к копеподам, атакуя их, лишая подвижности и поглощая, особая роль в этом процессе принадлежит паралитическому токсину [20].

Методические аспекты альгологических исследований на данном этапе.

Изучение проблем массовых видов цианобактерий и микроводорослей в регионе и в мире тесно связано с выявлением происхождения и биолого-экологического значения «цветений» воды и «красных приливов», а также формированием современного терминологического аппарата, базирующегося на фактическом материале. Причины трудностей в решении этих задач, как и острых дискуссий в альгологии, заключаются в действии ряда факторов.

1. Фрагментарный, разрозненный и незавершенный характер исследований продуцентов биологически активных веществ.
2. Отсутствие стандартной многокомпонентной тест-системы для оценки уровня биологической активности цианобактерий и микроводорослей.
3. Углубленное изучение лишь ограниченного числа видов, в зависимости от экономических или организационных мотивов.
4. Действие целевых векторов различной направленности в альгологических программах, которые направлены на познание лишь отдельных аспектов явления.
5. Отрыв токсикологии от биохимической экологии.
6. Ограниченный исследовательский охват ряда территорий и акваторий.
7. Низкий уровень обмена информацией.

В результате отсутствуют объективная экологическая оценка формирования биологических защитных систем цианобактерий и микроводорослей, объяснения причин «цветений» воды и «красных приливов», их прогнозирование и предотвращение.

В настоящее время при работе с массовыми видами цианобактерий и микроводорослей четко проявилась необходимость ведения комплексных

исследований, базирующихся на тесном взаимодействии между пятью основными звеньями.

1. Изучение биоразнообразия на уровне штаммов, популяций, видов и сообществ.

2. Исследование особенностей эколого-биохимического метаболизма на видовом, популяционном, ценотическом и экосистемном уровнях, включая способность к токсинообразованию и продуцированию биологически активных веществ – ингибиторов роста, репеллентов и детеррентов;

3. Изучение межвидовых отношений в экосистемах, включая роль в пищевых цепях и проявления биологической/биоцидной активности;

4. Использование модельных тест-объектов различного эволюционного уровня (бактерий, грибов, простейших, нематод, членистоногих и т. д.) при проведении экспериментальных работ;

5. Исследование и разработка различных аспектов биофункционального значения таксономического разнообразия, в т.ч. биотехнологических приемов использования альгометаболитов в хозяйственной деятельности.

Первый аспект решения этой задачи состоит в проведении работ по раскрытию механизмов биологической/биоцидной активности гидробионтов и применении экосистемного подхода к изучению биоразнообразия. С другой стороны, формирование наиболее полных представлений о составе морской биоты способствует выявлению эколого-биохимической структуры взаимоотношений в водных экосистемах (например, присутствие в среде многокомпонентного набора вторичных метаболитов, в т.ч. токсинов, продуцируемых различными организмами, значительно усложняет и сдерживает процессы ее самоочистки). При этом обращает на себя внимание то, что связь «цветений» воды и «красных приливов» с продуцированием токсинов весьма условна, т.к. массовое размножение «токсичных» видов далеко не всегда приводит к изменению цвета воды, и, наоборот, обогащение морской среды избыточной биомассой и пигментами не означает присутствие в ней токсинов. Кроме того, некоторые виды в природных условиях (*Karlodinium*, *Microcystis*, *Nodularia* и т. д.) имеют как токсичные, так и нетоксичные популяции, формы и штаммы, характеризующиеся генетическими различиями, а в составе токсичных штаммов присутствуют клетки, продуцирующие и не продуцирующие токсины.

По всей вероятности, термин «токсины» нужно сохранить только за теми веществами, которые поражают позвоночных животных – рыб, морских птиц и млекопитающих и человека. Для них характерно специфическое действие, зависящее от химической природы этих соединений. Исходя из этого, традиционное использование терминов «токсичные», «потенциально токсичные», «вредные (harmful)» по отношению ко всем массовым видам не вполне оправдано, находясь в противоречии с последними научными данными и искажая смысл явления (особенно это заметно в научном и учебном процессах). Уровень токсичности или продуцирование токсинов нетоксичными видами могут быть связаны с неблагоприятными условиями окружающей среды, эвтрофированием, нарушением структуры пищевых цепей при избытке или недостатке азота и фосфора,

присутствием видов-конкурентов, влиянием антропогенного фактора и т. д., а случаи гибели гидробионтов происходить из-за разложения избыточной биомассы. На наш взгляд, предпочтительнее говорить о биологической активности или биоцидных свойствах массовых видов цианобактерий и микроводорослей и рассматривать их в первую очередь как продуцентов биологически активных веществ, а не токсинов, принимая во внимание следующие факты.

1. Ряд возбудителей «цветений» продуцирует биологически активные вещества, которые, в отличие от известных токсинов, направлены на борьбу с конкурентами и фитофагами (а не только на их уничтожение) и влияют на их физиологические функции.

2. Растительноядные организмы в свою очередь оказывают влияние на показатели «цветений» и их распространение.

3. Система межвидовых взаимоотношений, существующая в водных экосистемах, особенно эвтрофированных, включает продуцирование токсинов и биологически активных веществ, служащих средством защиты от фитофагов (аналогичный процесс происходит у высших растений в наземных экосистемах), в результате которого снижается или ингибируется активность этих организмов (некоторые токсины цианобактерий и микроводорослей ограничивают питание и размножение растительноядных членистоногих, но не вызывают у них летального эффекта).

С практической точки зрения биоцидные метаболиты цианобактерий и микроводорослей могут быть источником препаратов для сельского хозяйства и медицины, предназначенных для биологического контроля численности вредных организмов [3, 7, 27, 28], что представляет собой одну из наиболее перспективных тенденций в прикладном аспекте использования альгометаболитов.

АНАЛИЗ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ДАННЫХ

Результаты исследований последних десятилетий, включая данные автора [4, 5], показывают, что вторичные метаболиты цианобактерий и микроводорослей выполняют защитную функцию и значительно отличаются от известных биотоксинов, поражающих теплокровных животных и гидробионтов во время «красных приливов». Альгометаболиты влияют на жизненные функции конкурентов и/или растительноядных организмов, вызывая стрессовые явления, репеллентный и детеррентный эффекты, как правило, не приводя к гибели, и при этом служат важным инструментом в построении межвидовых взаимоотношений в водных экосистемах. Защитные реакции цианобактерий и микроводорослей очень близки к проявлениям ингибирующей активности макрофитов по отношению к растительноядным консументам, или наземных растений, которые продуцируют аллелохимические вещества для защиты от других растений, фитофагов или микробных патогенов. Высокий уровень генетического и фенотипического разнообразия в отдельных популяциях позволяет создать уникальные защитные механизмы против выедания и конкуренции, которые заключаются во внутривидовой специализации – нетоксичные штаммы защищены токсичными. Имеются описания роста биоцидности/токсичности у цианобактерий и

микроводорослей в качестве реакции на появление растительноядных организмов-«grazers» (инфузорий, членистоногих и т. д.). В конечном итоге результаты летальных и нелетальных взаимодействий приводят к изменениям количественных и качественных показателей, как и пространственного распределения фитопланктона, что оказывает влияние на формирование и устойчивость вспышек массового размножения.

Анализ данных, полученных нами и другими специалистами, позволяет предположить, что ряд цианобактерий и микроводорослей продуцирует многочисленные соединения различной химической природы с широким спектром биологической активности. Среди них можно выделить следующие группы соединений, оказывающие влияние на структуру межвидовых взаимоотношений.

1. Токсины, вызывающие гибель широкого круга гидробионтов (от цианобактерий и микроводорослей до млекопитающих) или причиняющие им косвенный/потенциальный вред (накопление в органах и тканях). Их продуцирование специализированными клетками определенных видов и штаммов (один и тот же вид может образовывать токсичные и нетоксичные популяции) связано с появлением в экосистеме видов-антагонистов/конкурентов.

2. Токсины/совокупность токсинов, отпугивающие растительноядные виды, выполняя функции репеллентов и детеррентов, или ограничивающие их размножение, но не вызывающие летального исхода [22].

3. Вторичные метаболиты, направленные против автотрофных конкурентов (цианобактерий, микроводорослей и т. д.), но неэффективные по отношению к растительноядным членистоногим и не принадлежащие к числу токсинов. Их существование позволило ряду авторов (Т. Smayda, А. Cembella, U. Tillmann, J. Kubanek, E. Gross, B. Shaw и др.) [23, 34, 42] предложить теорию водной аллелопатии (по аналогии со сходными явлениями в наземных экосистемах). Однако при этом необходимо отметить, что полную параллель между взаимоотношениями в наземных и водных местообитаниях провести трудно. Существуют заметные различия в эволюционных, биохимических и экологических аспектах формирования этих процессов, причинах и особенностях проявления вторичного метаболизма, высокого уровня разнообразия метаболитов гидробионтов и их биологической активности по сравнению с наземными продуцентами и т. д.

4. Вторичные метаболиты, предназначенные для защиты от растительноядных организмов и их личинок. К проявлению их активности относится ингибирование питания, плодовитости, подвижности и снижение уровня выживаемости водных членистоногих.

Материалы исследований, выполненных в различных регионах, заставляют внести коррективы в существовавшие ранее представления о некоторых «токсичных» и «потенциально токсичных» видах цианобактерий и микроводорослей. Анализ современных данных подтверждает правомерность такой позиции.

Биоцидная активность цианобактерий и микроводорослей по отношению к растительноядным членистоногим в природных экосистемах характеризуется сложным и многосторонним механизмом, близким к действию защитных секретов

низших и высших растений на фитофагов (ингибирование основных жизненных функций, детеррентный, тератогенный и дерепродукционный эффекты). Такие же эффекты мы наблюдали в опытах на модельных тест-объектах, что позволяет сделать заключение о защитном характере действия нетоксичных метаболитов цианобактерий (в частности, этими свойствами обладают липидные и терпеновые соединения [6, 27]).

Действие проб природных популяций цианобактерий, включающих *M. aeruginosa* и *A. flos-aquae*, было изучено на модельных тест-объектах (колорадский жук и американская белая бабочка); детеррентная и ингибирующая активность проявилась в большей степени, чем токсичная, – в угнетении питания, метаморфоза, роста, размножения и выживаемости, особенно в случаях потребления корма на стадии младших личиночных возрастов. Подавление трофической функции личинок подтверждается визуальными наблюдениями и данными измерения листовой поверхности. Ингибирование питания и отставание личинок в росте приводит к нарушениям метаморфоза. В различных вариантах опыта у колорадского жука имаго формируются в 2,0–4,4 раз реже, чем в контроле, причем процессы окукливания и выхода имаго сопровождаются значительными морфологическими отклонениями от нормы в виде тератогенеза (нежизнеспособные куколки со сморщенной кутикулой у американской белой бабочки и имаго с редуцированными надкрыльями у колорадского жука). В то же время эффект последствия проявился в нарушениях процессов окукливания, формирования имаго и личиночном, куколочном и имагинальном тератогенезах. В конечном итоге смертность регистрируется на всех фазах развития членистоногих, приводя к относительно высокому суммарному эффекту [4]. Токсичные и нетоксичные виды динофлагеллят характеризуются различной спецификой действия на растительноядные организмы. Ингибирующие эффекты в большей степени выражены у микроводорослей, служащих в естественных условиях пищей фитофагам – нетоксичных видов *Gyrodinium fissum* (Levander) Kofoid et Swezy и *Gymnodinium kowalevskii* Pitzik по сравнению с продуцентами токсинов *Kryptoperidinium foliaceum* (Stein) Lindemann (= *Glenodinium foliaceum* Stein.), *Lingulodinium polyedra* (Stein) Dodge (= *Gonyaulax polyedra* Stein.), *Gonyaulax* sp. [5].

Эколого-биохимическое взаимодействие цианобактерий и микроводорослей с фитофагами и конкурентами носит комплексный характер и действует во многих направлениях, представляя собой «часть продолжающегося ко-эволюционного сражения в условиях ограниченных ресурсов» (Julia Kubanek) [34], например, отпугивание копепоид и рыб диатомовыми и динофитовыми водорослями (Theodore Smayda [39]). Ряд массовых видов продуцирует биологически активные метаболиты биоцидного действия и/или переходит от автотрофного к миксотрофному или гетеротрофному способам питания. В свою очередь, растительноядные организмы оказывают влияние на показатели «цветений» и их распространение, особенно в эвтрофированных, водных экосистемах. Таким образом, существующую систему взаимоотношений можно представить как сложный ко-эволюционный процесс, в котором продуцирование соединений биоцидного характера цианобактериями и микроводорослями направлено на защиту от фитофагов.

По всей вероятности, избирательность действия альгометаболитов зависит от спектра питания и пищевых привычек растительных организмов, их анатомических, биологических и экологических особенностей.

Сравнительное гистологическое обследование насекомых выявило патологические изменения, связанные с влиянием цианобактерий и свидетельствующие о различной чувствительности тест-объектов, которая проявляется на видовом уровне [26].

ВЫВОДЫ

1. Существующая система взаимоотношений в экосистемах представляет собой сложный ко-эволюционный процесс, в котором продуцирование соединений биоцидного характера цианобактериями и микроводорослями направлено на защиту от фитофагов.

2. По всей вероятности, избирательность действия альгометаболитов зависит от спектра питания и пищевых привычек растительных организмов, их анатомических, биологических и экологических особенностей.

3. По спектру и механизму действия биоцидная активность цианобактерий и микроводорослей близка к действию защитных секретов низших и высших растений на растительные организмы, и, несмотря на смертность тест-объектов в ряде вариантов, содержит больше детергентных и ингибирующих признаков, чем токсичных.

4. Существует серьезная потребность в раскрытии механизмов биоцидного действия альгометаболитов и их химической природы.

5. Исследования биологического разнообразия и межвидовых взаимоотношений, включая биологическую активность гидробионтов, необходимо проводить параллельно.

6. Токсичные и нетоксичные виды характеризуются различной спецификой действия на растительные организмы: ингибирующие эффекты в большей степени выражены у микроводорослей, служащих в естественных условиях пищей фитофагам.

7. Биолого-экологическое значение массовых видов цианобактерий и микроводорослей нельзя сводить только к проявлению токсичного эффекта: оно значительно сложнее и многограннее, и включает комплекс защитных мер, направленных против фитофагов.

8. Существующая терминология нуждается в пересмотре – замене традиционных терминов «потенциально токсичные», «потенциально опасные», «вредные (harmful)» по отношению к массовым видам цианобактерий и микроводорослей как не вполне оправданных, на экспериментально обоснованные «токсичные» и «биологически активные»/»биоцидные».

Список литературы

1. Вершинин А. О. Потенциально-токсичные водоросли в прибрежном фитопланктоне Северо-Восточной части Черного моря / А. О. Вершинин, А. А. Моручков // Экология моря. – 2003. – Вып. 64. – С. 45–50.

2. Виноградова О. М. Cyanoprocarota гіпергалінних екосистем України / О. М. Виноградова. – Київ: Альтерпрес, 2012. – 200 с.
3. Гольдин Е. Б. Антибактериальная активность альгологически чистых культур цианобактерий и микроводорослей / Е. Б. Гольдин // Мікробіол. журн. – 2003. – 65, № 4. – С. 68–76.
4. Гольдин Е. Б. Цианобактерии и растительноядные организмы: особенности межвидовых взаимоотношений / Е. Б. Гольдин // Мікробіологія і біотехнологія. – 2009. – № 4 (8). – С. 64–69.
5. Гольдин Е. Б. Динофлагелляты Черного моря: биоразнообразие и биологическая активность / Е. Б. Гольдин // Заповедники Крыма. Биоразнообразие и охрана природы в Азово-Черноморском регионе: Материалы VI Международной научно-практической конференции: 20-22 октября 2011 г. – Симферополь, 2011. – С. 35–41.
6. Гольдин Е. Б. Эколого-биологическое значение терпенов и их практическое использование: методологические аспекты / Е. Б. Гольдин, В. Г. Гольдина // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – Выпуск 4. – Симферополь: ТНУ, 2011. – С. 104–111.
7. Гольдин Е. Б. Фаголизаты цианобактерий: их биоцидность и использование / Е. Б. Гольдин, М. И. Менджул // Мікробіол. журн. – 1996. – 58, № 5. – С. 51–58.
8. Гусяков Н. Е. Атлас диатомовых водорослей бентоса северо-западной части Черного моря и прилегающих водоемов / Н. Е. Гусяков, О. А. Загордонцев, В. П. Герасимюк. – К.: Наукова думка, 1992. – 112 с.
9. Иванов А. И. Характеристика качественного состава фитопланктона Черного моря. – Исследования планктона Черного и Азовского морей / А. И. Иванов. – Киев: Наук. думка, 1965. – С. 17–35.
10. Иванов А. И. Фитопланктон устьевых областей рек Северо-Западного Причерноморья / А. И. Иванов. – К.: Наукова думка, 1982. – 212 с.
11. Иванов А. И. Фитопланктон / А. И. Иванов // Биопродуктивность и качество воды Сасыкского водохранилища в условиях его опреснения. – К.: Наукова думка, 1990. – С. 85–95.
12. Лялюк Н. М. Фітонейстон літоралі Азовського моря та перспективи його використання у біомоніторингу: автореф. дис на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук / Н. М. Лялюк; Ін-т гідробіології НАН України. – К., 2001. – 19 с.
13. Морозова-Водяницкая Н. В. Фитопланктон Черного моря / Н. В. Морозова-Водяницкая. – Т. 1. – Труды Севастопольской биологической станции. – 1948. – 6. – С. 39–172.
14. Нестерова Д. А. Некоторые особенности сукцессии фитопланктона северо-западной части Черного моря / Д. А. Нестерова // Гидробиол. журн. – 1987. – 23, № 1. – С. 16–21
15. Пицък Г. К. Систематический состав фитопланктона / Г. К. Пицък // Основы биологической продуктивности Черного моря [ред. В. Н. Грезе]. – Киев: Наукова думка, 1979. – С. 63–69.
16. Сиренко Л. А. Биологически активные вещества водорослей и качество воды / Л. А. Сиренко, В. Н. Козицкая. – К.: Наукова думка, 1988. – 256 с.
17. Теренько Г. В. Современное состояние фитопланктонного сообщества Украинского сектора Азовского моря в декабре 2009 г. / Г. В. Теренько, М. А. Грандова // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. – Серія: Біологія. – 2010. – № 3 (44). – С. 275–277.
18. Теренько Л. М. Многолетняя динамика «цветений» микроводорослей в прибрежной зоне Одесского залива (Черное море) / Л. М. Теренько, Г. В. Теренько // Мор. экол. журн. – 2008. – 7, № 2. – С. 76–86.
19. Теренько Л. М. Род *Dinophysis* Ehrenb. (Dinophyta) в украинских прибрежных водах Черного моря: видовой состав, распределение, динамика / Л. М. Теренько // Альгология. – 2011. – 21, № 3. – С. 346–356.
20. Berge T., Poulsen L.K., Moldrup M., Daugbjerg N., Hansen P.J. A harmful microalga that immobilizes and ingests copepods / T. Berge et al. // 14th International Conference on Harmful Algae Bloom: Abstract Book, Hersonissos-Crete, Greece, 1–5 November, 2010. – Athens, 2010. – P. 100.
21. Burkholder J. M. Implications on harmful microalgae and heterotrophic dinoflagellates in management of sustainable marine fisheries / J. M. Burkholder // Ecological Applications. – 1998. – 8 (1) Suppl. – P. S37–S62.

22. Capper A., Cruz-Rivera E., Paul V. J., Tibbetts I. R. Chemical deterrence of a marine cyanobacterium against sympatric and non-sympatric consumers / A. Capper et al. // *Hydrobiologia*. – 2006. – Vol. 553, N 1. – P. 319–326.
23. Cembella A. D. Chemical ecology of eukaryotic microalgae in marine ecosystems / A. Cembella // *Phycologia*. – 2003. – 42, N 4. – P. 420–447.
24. Ciminiello P., Fattorusso E., Forino M., Magno S., Poletti R., Viviani R. Isolation of adriatoxin, a new analogue of yessotoxin, from mussels of the Adriatic Sea / P. Ciminiello et al. // *Tetrahedron Lett.* – 1998. – N 39. – P. 8897–8900.
25. Grzebyk D., Denardou A., Berland B., Pouchus Y.F. Evidence of a new toxin in the red-tide dinoflagellate *Prorocentrum minimum* / D. Grzebyk et al. // *Journal of Plankton Research*. – 1997. – Vol. 19, N 8. – P. 1111–1124.
26. Gol'din E. B. Harmful cyanobacteria-invertebrates relations: histopathological picture in fall webworm / E. B. Gol'din // *Harmful Algae 2002: Xth HAB Internat. Conf.* [Eds K. A. Steidinger et al.]. – Florida Marine Research Institute, Florida Fish and Wildlife Commission, Florida Institute of Oceanography, IOC of UNESCO, 2004. – P. 476–478.
27. Gol'din E. B. Insecticidal activity of harmful cyanobacteria: the role of terpene substances / E. B. Gol'din, V. G. Gol'dina // *Harmful Algal Blooms 2000* [Eds G. Hallegraeff et al.]. – IOC of UNESCO, Paris, 2001. – P. 403–406.
28. Gol'din E. B., Sirenko L. A. The blue-green algae as the producers of the natural pesticides / E. B. Gol'din, L. A. Sirenko // *Альгология*. – 1998. – № 1. – С. 93–104.
29. Gomez F. An annotated checklist of dinoflagellates in the Black Sea. / F. Gomez, L. Boicenco // *Hydrobiologia*. – 2004. – 517. – P. 43–59.
30. Gribble K. E. Distribution and toxicity of *Alexandrium ostenfeldii* (Dinophyceae) in the Gulf of Maine, USA / K. E. Gribble, B. A. Keafer, M. A. Quilliam, A. D. Cembella, D. M. Kulis, A. Manahan, D. M. Anderson // *Deep-Sea Research*. – 2005. – Vol. 52, part II. – P. 2745–2763.
31. Hackett J. D. DSP toxin production de novo in cultures of *Dinophysis acuminata* (Dinophyceae) from North America / J. D. Hackett, M. Tong, D. M. Kulis, E. Fux, P. Hess, R. Bire, D. M. Anderson // *Harmful Algae*. – 2009. – N 8. – P. 873–879.
32. James K. J. Azaspiracid poisoning, the food-borne illness associated with shellfish consumption / K. J. James, M. J. Fidalgo Sáez, A. Furey, M. Lehane // *Food Additives and Contaminants*. – 2004. – Vol. 21, N 9. – P. 879–892.
33. Kobayashi J. Amphidinolides, bioactive macrolides from symbiotic marine dinoflagellates / J. Kobayashi, M. Tsuda // *Nat. Prod. Rep.* – 2004. – 21. – P. 77–93.
34. Kubanek J. Does the red tide dinoflagellate *Karenia brevis* use allelopathy to outcompete other phytoplankton? / J. Kubanek, M. K. Hicks, J. Naar, T. A. Villareal // *Limnol. Oceanogr.* – 2005. – 50 (3). – P. 883–895.
35. Mahoney J. B. A mass mortality of marine animals associated with a bloom of *Ceratium tripos* in the New York Bight / J. B. Mahoney, F. W. Steimle // *Toxic dinoflagellates blooms* [D. L. Taylor and H. H. Seliger, eds]. – Elsevier Science, Amsterdam, 1979. – P. 225–230.
36. Manual on Harmful Marine Microalgae / [Eds. G. M. Hallegraeff et al.]. – UNESCO: Paris, 2004. – 793 p.
37. Matthews S. Worst recorded marine mortality on the South African Coast / S. Matthews, G. C. Pitcher // *Harmful and Toxic Algal Blooms: Proc. 7th International Conference on Toxic Phytoplankton: Sendai, Japan, 12–16 July 1995* [Eds. T. Yasumoto, Y. Oshima and Y. Fukuyo]. – UNESCO, Paris, 1996. – P. 89–92.
38. Rhodes L. Production of pinnatoxins E, F and G by scrippsielloid dinoflagellates isolated from Franklin Harbour, South Australia / L. Rhodes, K. Smith, A. Selwood, P. McNabb, S. Molenaar, R. Munday, C. Wilkinson, G. Hallegraeff // *New Zealand J. Mar. Freshwater Res.* – 2011. – 45. – P. 703–709.
39. Smayda T. J. What is a bloom? A commentary / T. J. Smayda // *Limnol. Oceanogr.* – 1997. – Vol. 42, N 5, part 2. – P. 1132–1136.
40. Tang Y. Allelopathic effects of *Cochlodinium polykrikoides* isolates and blooms from the estuaries of Long Island, New York, on co-occurring phytoplankton / Y. Tang, C. J. Gobler // *Marine Ecology Progress Series*. – 2010. – Vol. 406. – P. 19–31.

41. Terenko L. New dinoflagellate (dinoflagellata) species from the Odessa Bay of the Black Sea / L. Terenko // *Oceanol. Hydrobiol. Studies.* – 2005. – 34, Suppl. 3. – P. 205–216.
42. Tillmann U. Kill and eat your predator: A winning strategy of the planktonic flagellate *Prymnesium parvum* / U. Tillman // *Aquat. Microb. Ecol.* – 2003. – 32. – P. 73–84.
43. Tubaro A. Occurrence of yessotoxin-like toxins in phytoplankton and mussels from northern Adriatic Sea / A. Tubaro, L. Sidari, R. Della Loggia, T. Yasumoto // *Harmful Algae* [Eds. B. Reguera et al.]. – IOC of UNESCO and Xunta de Galicia, Paris, 1998. – P. 470–472.
44. Velikova V. Long-term study of red tides in the Western Black Sea and their ecological modeling / V. Velikova // *Harmful Algae* [Ed. B. Reguera et al.]. – IOC of UNESCO and Xunta de Galicia, Paris, 1998. – P. 192–195.
45. Yasakova O. N. New Species of Phytoplankton in the Northeastern Part of the Black Sea / O. N. Yasakova // *Russian Journal of Biological Invasions.* – 2011. – Vol. 2, N 1. – P. 63–67.

Гольдін Є. Б. Масові види мікробіотів в екосистемах: міжвидові взаємовідносини та ко-еволюційний процес // *Екосистеми, їх оптимізація та охорона.* Сімферополь: ТНУ, 2012. Вип. 7. С. 114–125.

Розглянуто сучасне становище у Азово-Чорноморському басейні, що торкається спалахів розмноження масових видів ціанобактерій та мікробіотів – продуцентів токсичних та біологічно активних речовин, методичні підходи до їх дослідження та питання термінології в світлі наукових даних останнього часу.

Ключові слова: ціанобактерії, мікробіоти, фітофаги, масові види, міжвидові відносини, ко-еволюція, біологічна активність, Чорне море.

Gol'din E. B. Mass microalgal species in ecosystems: interspecific relations and co-evolutionary process // *Optimization and Protection of Ecosystems.* Simferopol: TNU, 2012. Iss. 7. P. 114–125.

In the article it is concerned the modern situation in the Azov- Black Sea basin in the aspect of outbreak of reproduction and distribution of mass cyanobacterial and microalgal species as the producers of toxic and biologically active substances. The methodical approaches and the problems of terminology are discussed in the light of the latest scientific data.

Key words: cyanobacteria, microphytic algae, phytophagans, mass species, interspecific relations, co-evolution, the Black Sea.