

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

БИОЛОГИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ МИКРОВОДОРОСЛЕЙ И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ В МЕЖВИДОВЫХ ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ

Гольдин Е. Б.

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

Рассматривается роль цианобактерий и микроводорослей в системе межвидовых взаимоотношений с общебиологической точки зрения, дана экологическая оценка проявлениям биологической активности массовых видов, их взаимосвязи с организмами различного эволюционного уровня и обсуждены различные направления использования их биоцидных свойств в практике.

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

ВВЕДЕНИЕ

Биологический термин «водоросли» («algae») объединяет обширную и крайне неоднородную группу первичных фототрофов [4], в том числе микроскопические водоросли, включающие цианобактерии или синезеленые водоросли и собственно микроводоросли. Эти организмы, которые в значительной степени отличаются от растений и животных, имеют три уровня клеточной организации: прокариотический (цианобактерии и прохлорофиты), мезокариотический (динофлагелляты) и эукариотический (одноклеточные золотистые, диатомовые, желтозеленые, красные, эвгленовые, зеленые и другие микроскопические водоросли), способны к переключению на гетеротрофный и миксотрофный типы питания, а также к существованию в отсутствие кислорода. Цианобактерии и микроводоросли широко распространены в природе и заселяют практически все экологические ниши: морские, солоноватые и пресные водоемы, горячие источники, льды, почву, литосферу, воздух. Находясь в составе разнообразных экосистем, они связаны с их другими живыми компонентами широким спектром прямых и косвенных межвидовых отношений [2, 4, 21].

ОСНОВНАЯ КОНЦЕПЦИЯ

Среди существующих форм взаимосвязей между организмами с участием цианобактерий и микроводорослей нами выделены несколько комплексов. Как и большинство биологических категорий, они не представляют собой структуры с четко выраженными границами [2], а в природных и искусственных экосистемах наблюдаются различные варианты их сочетаний, или переход одной формы взаимоотношений в другую [26].

1. Трофический (хищнический, растительноядный). Цианобактерии и микроводоросли, будучи основными первичными продуцентами органического вещества в природе, являются базовым звеном в пищевых цепях самых различных

консументов – от простейших до китообразных – и участвуют в сложном механизме саморегуляции природных экосистем. При этом наблюдается избирательность питания растительноядных организмов некоторыми видами микроводорослей и цианобактерий (species-specific feeding) [84]. Благодаря чередованию различных способов питания, способности к массовому развитию, существованию токсичных и нетоксичных штаммов, цианобактерии (например, *Microcystis aeruginosa* Kützinger emend. Elenkin, 1924) и микроводоросли (например, *Karlodinium veneficum* (D. Ballantine) J. Larsen, 2000) используют экологические механизмы, позволяющие им выполнять в пищевых цепях функцию звена между жертвой и хищником. Кроме того, цианобактерии и микроводоросли способны к передаче микроцистина, домоевой кислоты и других токсинов по пищевой цепи через планктоноядных пелагических рыб, бентосные организмы, медуз [38], моллюсков, крабов [29, 30, 62, 64]. Таким образом, связывая организмы различного эволюционного уровня, – от первичных продуцентов до вершины трофической пирамиды, – обитателей пресных и морских водоемов и прибрежной зоны, гидросферы и суши, цианобактерии и микроводоросли оказывают влияние на динамику ряда процессов, происходящих в окружающей среде [94]. Например, гибель каланов *Enhydra lutris* Linnaeus, 1758 на побережье Северной Америки [85], наступившая из-за интоксикации микроцистином, связана со скоплением животных близ устьев рек, заливов и бухт, куда поступает загрязненная пресная вода. Попадание токсина в организм каланов происходит через морских двустворчатых моллюсков, служивших им пищей [68]. Таким путем альготоксины перемещаются из пресноводных местообитаний с нижних трофических уровней к вершине пищевой пирамиды в морской среде.

2. Симбиотический. Охватывает формы взаимоотношений цианобактерий и микроводорослей между собой и с другими организмами, создающие в целом благоприятные возможности для существования, роста, репродукции и выживания их участников. В сложившихся симбиотических системах выделяют различные формы отношений (некоторые авторы [23, 26] также включают в них все стадии паразитизма).

2.1. Комменсализм. Ассоциация полезна только для одного партнера.

2.2. Протокооперация. Взаимная польза для обоих партнеров, ассоциация нестабильна.

2.3. Мутуализм или облигатный симбиоз. Благоприятные устойчивые ассоциации цианобактерий и микроводорослей с некоторыми видами микроорганизмов, растений и животных, сохраняющиеся на протяжении значительной части их жизненных циклов и позволяющие каждому из участников сообщества занять определенные ниши, недоступные им в условиях раздельного существования. Как правило, в природе автотрофные и гетеротрофные компоненты сообщества в отдельности не встречаются [23].

В процессе эволюции получили развитие различные формы экзо- и эндосимбиоза. К первым относятся эпифитные и эпизоитные связи цианобактерий и микроводорослей, обитающих на поверхности растительных и животных организмов. В одних случаях водоросли-макрофиты, высшие растения, беспозвоночные или морские млекопитающие лишь исполняют роль субстрата, а в

других возможно использование органического вещества хозяина. По крайней мере, микроводоросли-эпифиты по видовому разнообразию богаче, чем обрастатели неорганических субстратов [4], а состав эпизоитов дельфинов отличается от альгофлоры бассейнов [6, 7, 9, 53, 54]. Среди эндосимбионтов известны цианобактерии, Prochlorophyceae и микроводоросли – Chlorophyceae, Prasinophyceae, Bacillariophyceae, Primnesiophyceae, Dinophyceae и Rhodophyceae, – которые вне- и внутриклеточно существуют в тканях других организмов, образуя цианеллы (цианобактерии), зоохлореллы (зеленые микроводоросли, чаще в пресноводной среде) и зооксантеллы (динофлагелляты, как правило, в морских ассоциациях, например, *Symbiodinium (Gymnodinium) microadriacum* Freudenthal, обитающий в 80 видах простейших, кишечнорастворных, моллюсков). Вероятно, эти взаимоотношения (особенно облигатный симбиоз) пришли на смену паразитизму в экосистемах более высокого уровня [23, 28].

3. Паразитический. В ассоциации один организм служит для другого источником питания и убежищем. Между партнерами связь более тесная, высокая степень специализации и физиологической зависимости паразитического организма при неблагоприятном воздействии на хозяина, но приводящем к гибели последнего лишь при определенных обстоятельствах [16]. Среди динофлагеллят описаны виды *Gymnodinium*, *Blastodinium*, *Syndinium*, *Ichthyodinium*, обитающие в кишечнике нематод, олигохет, копепод, амфибий и на жабрах рыб [4]. Не исключено, что гетеротрофные виды диатомей в определенных ситуациях могут переходить к паразитизму. Известны неоднократные случаи паразитирования бесхлорофилльной водоросли *Prototheca* (Chlorophyceae, Chlorococcales) у животных и человека [43, 48, 56, 69, 75, 90], имеются сведения о присутствии цианобактерий в организме человека [1].

4. Конкурентный. Борьба за местообитания, биогенные элементы и свет приводит к постепенному вытеснению одного вида другим и смене популяций. Различают прямую или интерференционную конкуренцию, связанную с непосредственным взаимным подавлением жизненных функций, и косвенную или эксплуатационную конкуренцию, которая проявляется у видов, заинтересованных в получении общего ресурса. Примером первой служат «цветение» воды и «красные приливы» с сопутствующими явлениями, а второй – отношения между пресноводными диатомеями, конкурирующими из-за кремния, когда *Synedra ulna* (Nitzsch) Ehrenberg, 1832 вытесняет *Asterionella formosa* Hassall, 1855 [2].

5. Аллелопатический. Продукция и выделение в окружающую среду биологически активных метаболитов, безопасных для хозяина, но направленных на прямое или косвенное отпугивание или угнетение хищников (фитофагов) или конкурентов. В отличие от известных аллелотоксинов, они не вызывают летальный эффект непосредственно, но оказывают многостороннее влияние на физиологические функции целевого объекта. Защитные реакции цианобактерий и микроводорослей сходны с проявлениями ингибирующей активности макрофитов по отношению к растительным консументам или наземных растений, продуцирующих аллелохимические вещества для защиты от других растений, фитофагов или микробных патогенов. Генетическое и фенотипическое разнообразие

на популяционном уровне способствует формированию своеобразных защитных механизмов против выедания (grazing) и конкуренции, которые заключаются во внутривидовой специализации – нетоксичные штаммы и клетки защищены токсичными [6]. Существуют многочисленные свидетельства роста биоцидности или токсичности у цианобактерий и микроводорослей как реакции на появление в экосистеме растительноядных организмов (инфузорий, членистоногих, рыб и т. д.) или видов-конкурентов. В результате нелетальных и летальных взаимодействий происходят существенные изменения видового состава, баланса между видами и пространственного распределения планктонных и бентосных альгосообществ, влияющие на вспышки массового размножения цианобактерий и микроводорослей, что позволило некоторым специалистам, по аналогии с похожими явлениями в наземных экосистемах, предложить теорию водной аллелопатии [95]. Однако при этом необходимо отметить, что внешнее сходство явлений не может служить основанием для установления полной параллели между взаимоотношениями в наземных и водных местообитаниях. Существуют заметные различия в эволюционных, биохимических и экологических аспектах формирования защитных систем, причинах и особенностях проявления вторичного метаболизма, разнообразии состава альгометаболитов и биологической/биоцидной активности гидробионтов и наземных организмов. Примером может служить аллелопатическая активность *Alexandrium catenella* (Whedon et Kofoid) Balech, 1985, возрастающая в условиях недостатка азота и фосфора [50].

6. Антибиотический. Проявление взаимного антагонизма между видами в сообществе с использованием природных биоцидных веществ и альготоксинов, например, отношения между цианобактериями и бактериями-спутниками или микроводорослями и бактериями с альгицидными свойствами.

7. Патологический. Внутриклеточное размножение патогенных организмов, высокая степень вредоносности, важный фактор снижения биотического потенциала и смертности в природных популяциях хозяина. В некоторых источниках [2] носит название микропаразитизма, в отличие от макропаразитизма – обитания паразита в теле хозяина (в межклеточных пространствах или полостях тела), образующего инвазионные стадии развития.

8. Биоцидный. Активное продуцирование биологически активных и/или токсичных веществ, приводящее к прямому или опосредованному (через накопление в других организмах, например, в моллюсках) патологическим или летальным последствиям в отношении целевых и нецелевых объектов.

Последние пять комплексов играют важную роль в формировании антагонистических межвидовых взаимоотношений в природных и искусственных экосистемах, базирующихся на эколого-биохимических защитных механизмах.

Данные мировой литературы и результаты собственных исследований позволяют судить о многообразии связей цианобактерий и микроводорослей с другими организмами – от вирусов до млекопитающих, и определить пути их использования в практической деятельности. Прежде всего, это относится к сельскому хозяйству и медицине с точки зрения создания селективных и профилактических препаратов для контроля численности вредных организмов, а

также биоиндикации состояния отдельных видов и окружающей среды в целом. Принимая во внимание имеющиеся фундаментальные сводки, характеризующие симбиотические связи цианобактерий и микроводорослей (в первую очередь это относится к мутуализму [14, 28]), в представленном обзорном очерке основное внимание уделено именно антагонистическому аспекту в межвидовых отношениях. По этой причине в обзоре исключены таксономические группы, где связи такого рода не описаны.

АНАЛИЗ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ДАННЫХ

Рассматривая межвидовые взаимоотношения с участием цианобактерий и микроводорослей, необходимо подчеркнуть их многосторонний характер, когда эти организмы, оказывая влияние на живые компоненты экосистем, в свою очередь испытывают воздействие с их стороны.

Вирусы. Взаимодействие цианобактерий и микроводорослей с вирусами происходит в нескольких аспектах.

1. Лизирование цианобактерий вирусами. Относится к наиболее древним видам паразитизма. Выделены более 40 вирусов (цианофагов), поражающих одноклеточных, нитчатых и гетероцистных цианобактерий (*Lyngbya*, *Plectonema*, *Phormidium*, *Anabaena*, *Nostoc*, *Microcystis*, *Synechococcus*, *Prochlorococcus* и др.) [20]. Цианофаги служат важнейшим фактором регулирования видового разнообразия, обилия и пищевых связей цианобактерий [99]. В ряде случаев происходит ко-эволюция цианофагов и цианобактерий (например, активизация усвоения фосфора из окружающей среды у *Prochlorococcus* при вирусной атаке) [100]. Наши исследования показали, что лизис клеток не приводит к потере цианобактериями биоцидной активности [13].

2. Лизирование микроводорослей вирусами. Только за последние 20 лет выделены и идентифицированы около 50 различных вирусов, инфицирующих морские эукариотические водоросли (зеленые, рафидофиты, празиофиты, диатомеи, динофлагелляты, пелагофиты, гаплофиты). Среди них *Prorocentrum minimum* (Pavillard, 1916) Schiller, 1931 [= *P. cordatum* (Ostenfeld, 1901) Dodge, 1975], *Heterocapsa pygmaea* Lobelich, Schmidt et Sherley, 1981 (динофлагелляты), *Aureococcus anophagefferens* Hargraves et Sieburth, 1988 (Pelagophyceae), *Heterosigma akashiwo* (Hada) Hada, 1968 (Raphidophyta) [79] и другие виды.

3. Антивирусная активность цианобактерий. Зарегистрирована у *Lyngbya majuscula* (Dillwyn) Harvey ex Gomont, 1892, *M. aeruginosa*, *M. viridis* (A. Braun in Rabenhorst) Lemmermann, 1903, *Arthrospira (Spirulina) platensis* (Nordstedt) Gomont, 1893 и других видов, угнетающих возбудителей заболеваний растений и млекопитающих [36, 77, 78]. Известно действие нетоксичного штамма *M. aeruginosa*, водный экстракт которого подавляет репликацию вируса гриппа [72]. Культура *A. platensis* ингибирует репликацию вируса ядерного полиэдроза тутового шелкопряда, усиливает клеточный и гуморальный фрагменты иммунной системы и, повышая сопротивляемость организма насекомого, снижает заболеваемость желтухой [31].

4. Антивирусная активность микроводорослей. Отмечена у диатомей *Odontella* sp., *Amphora* sp., зеленой водоросли *Dunaliella primolecta* Butcher, 1959, *D. bioculata* Butcher, 1959 и других видов [74, 98].

Бактерии. Цианобактерии и микроводоросли обитают в окружении сложных микробных сообществ, которые оказывают стимулирующее или ингибирующее воздействие на физиологию, развитие популяций и поведение водорослей и бактерий. Существующий спектр взаимоотношений между ними чрезвычайно широк и многообразен; поэтому уделим внимание основным фактам, отражающим ситуацию в окружающей среде и установленным в модельных экспериментах. В результате обобщения этих результатов становится возможным определить главные составляющие межвидовых отношений цианобактерий и микроводорослей с окружающей бактериальной микрофлорой (симбиоз, конкуренция и антибиоз).

1. Антибактериальные свойства цианобактерий и микроводорослей. Бактерицидная и бактериостатическая активность отмечена у представителей различных таксономических групп (Chlorophyceae, Chrysophyceae, Bacillariophyceae, Dinophyceae и Xanthophyceae) по отношению к патогенным и условно патогенным штаммам, а также сопутствующей микрофлоре. Антибиотическое действие широкого спектра, свойственное цианобактериям (*Anabaena variabilis* Kützing ex Bornet et Flahault, 1886, *Anabaena fertilissima* C. B. Rao [= *Trichormus ferilissimus* (Rao) Komárek et Anagnostidis 1989], *Nostoc muscorum* C. A. Agardh ex Bornet et Flahault, 1888, *N. punctiforme* Castenholz et Waterbury, 1989 [= *N. punctiforme* (Kützing) Hariot], *N. linckia* Bornet et Flahault, 1888, *N. commune* Vaucher, 1888, *A. platensis*, *Westiellopsis prolifica* Janet, 1941, *Hapalosiphon* sp., *Trichodesmium erythraeum* Ehrenberg ex Gomont, 1892, *Cyanobacterium* sp., *Oscillatoria* sp., *Synechocystis* sp., *Synechococcus* sp. и др.) и микроводорослям, характерно для антагонистических взаимоотношений в природных экосистемах и модельных экспериментах. Примеры проявления антибактериальной активности широко освещены в многочисленных работах на протяжении длительного периода [5, 12, 24, 57, 78 и др.]. Большинство исследований, выполненных в этой области заключается в установлении того или иного ингибирующего эффекта и спектра его активности, а также выявлении эколого-биохимической природы альгобактериальных отношений.

2. Взаимоотношения цианобактерий и микроводорослей с бактериями-спутниками. В альгобактериальных водных и почвенных ценозах присутствует обширный спектр связей между этими организмами – от мутуализма до трофической конкуренции и ингибирования роста [17, 24]. Бактерии *Silicibacter* sp. в симбиозе с динофлагеллятами синтезируют антибиотики, при этом ингибируется рост некоторых видов морских бактерий. У ряда динофлагеллят *Gymnodinium catenatum* L. W. Graham, 1943, *Scrippsiella trochoidea* (Stein) Balech ex Loeblich III, 1976 и *Lingulodinium polyedrum* (F. Stein) J. D. Dodge, 1989 [= *Gonyaulax polyedra* F. Stein, 1883], *Alexandrium* spp. и диатомей *Leptocylindrus danicus* P. T. Cleve, 1889, *Dactyliosolen phuketensis* (B. G. Sundström) G. R. Hasle, 1996 [= *Rhizosolenia phuketensis* B. G. Sundström, 1980], *Pseudo-nitzschia* spp., сложились

мутуалистические отношения с бактериями, что отражается на показателях их обмена веществ, роста, формирования цист [37].

3. Альгицидное действие бактерий. Представители семейства Cytophagaceae, лизируют клетки ряда цианобактерий – *Planktothrix agardhii* (Gomont) Anagnostidis et Komárek, 1988, *Anabaena flos-aquae* (Lyngbye) Brébisson ex Bornet et Flahault, 1888, *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs ex Bornet et Flahault, 1886, *M. aeruginosa*, – зеленых и диатомовых водорослей [23]. В последние годы в различных странах было доказано альгицидное действие штамма *Vibrio* sp. на *Alexandrium tamarense*, *Pseudoalteromonas* sp. – на *Pyrodinium bahamense* Plate var. *compressum* (Böhm) Steidinger, Tester et Taylor, 1980, *Prorocentrum micans* Ehrenberg, 1833, *Alexandrium* sp., *Amphidinium carterae* Hulburt, 1957. Ингибирование роста *M. aeruginosa* вызывают *Pseudomonas aeruginosa*, *P. syringae* и *Aeromonas bestiarum*, а бактерии, обитающие в пленках на поверхности стеблей водных растений, элодеи *Egeria densa* Planchon, 1849 и роголистника *Ceratophyllum demersum* Linnaeus, 1753, не только ингибируют развитие микроцистиса, но и убивают цианобактерий. Обнаружены также бактерии, вызывающие гибель *Noctiluca scintillans* (Macartney) Kofoid et Swezy, 1920, массовых видов диатомей (*Stephanodiscus hantzschii* Grunow in Cleve et Grunow, 1880) рафидофит и динофлагеллят (*Peridinium bipes* F. Stein, 1883). Отмечена определенная избирательность альгицидного действия бактерий: например, *Shewanella* ингибирует рост динофлагеллят, но не оказывает влияния на другие микроводоросли, *Muricauda* проявляет высокую альгицидную активность против *Cochlodinium polykrikoides* Margelef, 1961 [= *Cochlodinium heterolobatum* Silva, 1967], но безопасна для *Chlorella* sp. и *Dunaliella salina* (Dunal) Teodoresco, 1905.

4. Влияние бактерий на токсинообразование. Бактерии-эпibiонты играют определенную роль в продуцировании домоевой кислоты у *Pseudo-nitzschia*, участвуют в токсинообразовании у динофлагеллят *Gymnodinium catenatum*, *Alexandrium tamarense* (Lebour) Balech, 1995 [= *Alexandrium fundyense* Balech, 1985], причем уровень продуцирования токсинов зависит от видового состава бактериального сообщества [64].

Цианобактерии. Экспериментально обосновано, что в природных популяциях и при смешанном культивировании в лабораторных условиях цианобактерии могут находиться как в симбиотических, так и в антагонистических отношениях, причем в зависимости от соотношения между видами, возраста культур и от приемов культивирования ситуация может варьировать в широких пределах.

1. Природные популяции цианобактерий с преобладанием *M. aeruginosa* (от 70,0 до 98,0%). Кроме доминирующего вида в популяции присутствуют *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena variabilis*, *Phormidium* sp. и другие цианобактерии. Биоцидная активность популяции находится в прямой зависимости от удельного веса вида-доминанта, что свидетельствует о роли сопутствующей альгофлоры, стимулирующей продуцирование метаболитов защитного действия. При этом полученные экспериментальные данные свидетельствуют о сложном и противоречивом механизме формирования биоцидности в альгоценозах [8].

2. Лабораторные смешанные культуры, включающие *M. aeruginosa*, *M. wesenbergii* (Komárek) Komárek in Kondrateva, 1968, *M. pulvereae* (H. Wood) Forti emend. Elenkin in De Toni, 1907, *Phormidium uncinatum* (C. A. Agardh) Gomont ex Gomont, 1892, характеризуются дифференцированным ингибирующим эффектом по отношению к различным тест-объектам. Смешанное культивирование в экспериментальных ассоциациях цианобактерий-антагонистов, обладающих выраженным биоцидным эффектом в природных условиях, может приводить не только к усилению или сохранению биологической активности (редко превышающей действие исходных альгологически чистых культур), но и к ее утрате, что находится в зависимости от соотношений между видами и возрастом культур [10].

3. Имеются описания симбиотических отношений между цианобактериями и динофлагеллятами [14].

4. При совместном культивировании отмечено ингибирующее действие одного из видов на рост другого. Например, в ряде экспериментов максимальная активность по отношению к ряду цианобактерий и микроводорослей (*Chlorella vulgaris* Beyerink, 1890, *Scenedesmus quadricauda* (Turpin) Brébisson in Brébisson et Godey 1835., *Chlamydomonas reinhardtii* Dangeard, 1888, *Haematococcus pluvialis* Flotow emend Wille, 1844) зафиксирована у *Anacystis nidulans* (Richter) Drouet [= *Synechococcus leopoliensis* (Raciborski) Komarek, 1970] [23]. Эти свойства могли бы найти применение в создании биологических альгицидов цианобактериального происхождения для предотвращения массового размножения ряда гидробионтов.

Микроводоросли. Формируют сложные и разнообразные отношения с цианобактериями и различными видами микроводорослей.

1. Микроводоросли и цианобактерии. Некоторые зеленые микроводоросли используют в качестве субстрата цианобактерии: *Stylosphaeridium stipitatum* (Bach.) Geitler et Gim. – *Woronichinia naegliana* (Ung.) Elenkin, а *Apodochloris simplicissima* (Korschikov) Komárek – *M. aeruginosa* [4]. Миксотрофная хризофита *Ochromonas* sp. также питается на *M. aeruginosa*, преодолевая защитный токсический барьер и снижая содержание микроцистина на 90%; рост цианобактерии при этом угнетен.

В экосистемах коралловых рифов цианобактерии вытесняются микроводорослями, особенно динофлагеллятами *Symbiodinium* sp., зелеными и красными эукариотами [40].

Вспышки массового размножения с выбросом токсина в водную среду у *Prymnesium parvum* N. Carter, 1937 (Haptophyceae), которые приводят к гибели рыб в пресных и солоноватоводных прудах и море, связаны с защитной реакцией на появление в водоеме определенных видов цианобактерий и микропланктонного комплекса [63].

2. Симбиотические отношения. Эндосимбиотические отношения между видами описаны на примере видов *Chlorococum*, обитающих в клетках криптофоровой микроводоросли *Суанопhora paradoxa* Korschikov, 1924 [4].

3. Аутоингибирование размножения и роста. Встречается у *Chlorella vulgaris*, *Nitzschia frustulum* (Kützing) Grunow, 1880 и других видов.

4. Антагонистические отношения. Альгицидное действие проявляется у азотфиксирующих цианобактерий *Nostoc*, *Anabaena* и *Fischerella*, микроводорослей *Chlorella*, *Nitzschia frustulum* и др., в ряде смешанных культур оба вида растут хуже, чем в отдельности, а *Rhizosolenia alata* (Brightwell), 1858 [= *Proboscia alata* (Brightwell) Sundström, 1986] угнетает рост продуцента токсина *Pseudo-nitzschia pungens* f. *multiseries* (Hasle), 1995 [64, 93]. Цветение *C. polykrikoides* вытесняет из экосистемы *P. bahamense* var. *compressum minimum*, а *Phaeocystis globosa* Scherffel, 1899 (Haptophyceae) ингибирует рост ряда микроводорослей.

Антагонистические взаимоотношения характеризуются определенной избирательностью. В бикультурах *Prorocentrum micans* в различной степени угнетает рост *Skeletonema costatum* (Greville) A. Cleve, 1873 и *Karenia mikimotoi* (Miyake et Kominami ex Oda) G. Hansen et Ø. Moestrup, 2000 [= *Gymnodinium mikimotoi* Miyake et Kominami ex Oda, 1935].

«Цветение» *Cochlodinium geminatum* (Schütt, 1895) Schütt, 1896 не оказывает влияния на *S. costatum*, но ингибирует рост *Prorocentrum micans* и *Heterosigma akashiwo*; *Noctiluca scintillans* питается на *Alexandrium catenella* и *Prorocentrum micans* – в первом случае показатели питания, смертность и уровень токсичности выше [23, 25].

5. Отношения в системе «паразит-хозяин». Паразит *Amoebophrya* Коеппен, 1894 инфицирует динофлагеллят *Alexandrium catenella*, *Akashiwo sanguinea* (Hirasaka) G. Hansen et Moestrup, 2000 [= *Gymnodinium sanguineum* Hirasaka], *Ceratium furca* (Ehrenberg) Claparède et Lachmann, 1859 [= *Neoceratium furca* (Ehrenberg) F. Gomez, D. Moreira et P. Lopez-Garcia, 2010], *Dinophysis* sp. и *Prorocentrum micans* и убивает их. Существует прямая зависимость между уровнем токсичности *Karlodinium veneficum* и паразитированием *Amoebophrya*.

Водоросли-макрофиты. Микроводоросли-эпифиты широко распространены в природе, только на морских растениях их встречается более 150 видов [23]. Наблюдается определенная специализация у видов перифитона, обитающих в слизи на поверхности нитей, в выборе хозяина среди улотриковых: *Heleococcus mucicolus* Korschikov – *Coleochaete pulvinata* A. Braun ex Kützing, 1849, а *Chlorangchaete epiphytica* Korschikov на *Chaetophora tuberculata* (Roth.) C. A. Agardh. Из других хозяев наиболее благоприятными для микроводорослей-эпифитов считаются виды *Cladophora*, *Oedogonium* и *Vaucheria*, а в меньшей степени *Microspora* и *Trobonema* [4]. С другой стороны, свежие талломы *Ulva lactuca* Linnaeus, 1753 лизируют клетки или сильно ингибируют рост *Karenia brevis* G. Hansen et Moestrup, 2000 [= *Ptychodiscus brevis* Steidinger, 1979 = *Gymnodinium breve* Davis, 1948], *Cochlodinium polykrioides*, *Karlodinium veneficum*, *Prorocentrum minimum*, *Aureococcus anophagefferens* и *Chattonella marina* (Subrahmanyam) Hara et Chihara, 1982, а *Corallina pilulifera* Postels et Ruprecht, 1840 (Rhodophyta) избирательно проявляет альгицидную активность по отношению к *Cochlodinium polykrikoides*, *Skeletonema costatum* и *Chaetoceros curvisetus* P. T. Cleve, 1889 [73]. Известны вещества, продуцируемые харовыми водорослями, которые ингибируют фотосинтез у диатомей [25]. Но есть и примеры симбиоза: обрастание водорослей-макрофитов *Chaetomorpha*, *Dictyota*, *Jania*, *Acanthophora*, *Heterosiphonia*, *Spyrida* бентосной

динофлагеллятой *Gambierdiscus* – продуцентом токсина Ciguatera Fish Poisoning (CFP) обеспечивает защиту хозяина от растительных организмов.

Грибы. Связаны с цианобактериями и микроводорослями системой симбиотических и антагонистических отношений.

1. Фунгицидное действие. Отмечено у цианобактерий *L. majuscula*, *Nostoc muscorum*, *N. palludosum* Kützing, 1888, *Anabaena variabilis*, *A. cylindrica* Lemmermann, 1896, *Scytonema ocellatum* Lyngbye, 1888, *Phormidium tenue* (Meneghini) Gomont [= *Phormidium tenue* (C. A. Agardh ex Gomont) Anagnostidis et Komárek 1988], *Nodularia harveyana* (Thwaites) Thuret, 1888, *Fischerella muscicola* (Thuret) Gomont, 1895, *Tolypothrix* sp. и зеленых микроводорослей *Scenedesmus obliquus* (Turpin) Kützing, 1833 [= *Acutodesmus obliquus* (Turpin) Hegewald et Hanagata, 2000], ингибирующих жизнедеятельность широкого круга грибов, включая фитопатогены *Verticillium dahliae* Klebahn и *Fusarium* [5, 25], различных штаммов ностоков и анабенов, проявивших высокую активность против *Candida albicans* (C. P. Robin) Berkhout, 1923, *C. krusei* (Castellani) Berkhout и *Cryptococcus neoformans* (San Felice) Vuill. [82]. Экстракты отфильтрованной и лиофилизированной биомассы штамма ностока проявляют фунгицидную активность по отношению к возбудителям заболеваний человека и растений *Aspergillus flavus* Link, 1809, *Candida albicans*, *Colletotrichum trifolii* Bain et Essary, 1906, *Fusarium roseum* Link, 1809, *Penicillium expansum* Link, 1809, *Phoma* sp., *Rhizoctonia solani* J. G. Kuhn и антибактериальное действие на *E. coli*, *St. aureus*, *St. epidermidis*, *Pseudomonas aeruginosa*, *Agrobacterium vitis*. Наиболее высокой активностью обладает липофильный экстракт против *Candida albicans*, *Fusarium roseum*, *Penicillium expansum* Link, 1809, *Phoma* sp. и *Rhizoctonia solani*. 50 других штаммов, выделенных из растений (симбионты), почвы, морских и пресных вод, также проявили фунгицидную активность (*Penicillium expansum* и *Rhizoctonia solani*). Однако фунгицидная активность около половины экстрактов утрачивалась через две недели, что связано с возникновением резистентности у целевых объектов или утилизацией ими, или распадом, активных молекул [49].

2. Паразитическая активность грибов. Известны случаи паразитирования хитридиевых грибов на морской динофлагелляте *Alexandrium tamarense* и диатоме *Pseudo-nitzschia pungens*; на последней также встречаются оомицеты [64].

3. Отмечено альгицидное действие аскомицета *Clavispora lusitaniae* Rodrigues de Miranda 1979 на *Pyrodinium bahamense* var. *compressum*, *Prorocentrum micans*, *Alexandrium* sp. и *Amphidinium carterae*.

Лишайники. Организмы, появившиеся в результате симбиоза и доминирующие в различных биотопах, состоят из лишенизированных грибов-микобионтов (около 30% всех видов грибов, в основном аскомицеты, иногда базидиомицеты), связанных с фикобионтами. Последние представлены примерно 30 родами, 90% из них зеленые микроводоросли (в 50% случаев *Trebouxia* или *Pseudotrebouxia*), а 10% цианобактерий *Nostoc*, *Scytonema*, *Stigonema*, *Dichothrix* и *Calothrix*, способные фиксировать атмосферный азот. Исследование сложившихся симбиотических систем позволяет предположить путь их эволюции от паразитизма к мутуализму [2, 4].

Высшие растения. На моховидных отмечен ряд эпифитов: цианобактерии *Schizothrix friesii* (C. A. Agardh) Gomont [= *Symplocastrum friesii* C. A. Agardh ex

Kirchner, 1900], бриофильные диатомовые, Chlorophyceae (*Mesotaenium*, *Penium*, *Porochloris*), Xanthophyceae и некоторые виды, склонные к эндофитизму – *Chromulina rosanoffii* Woronin, 1880, *Myxochloris sphagnicola* Pascher, *Chlamydomyxa labyrinthuloides* Archer. и *Chlamydomonas*, – заселяющие сфагновые мхи [4]. В других случаях описана мутуалистическая азотфиксация у цианобактерий (в частности, *Nostoc*), образующих симбиотические ассоциации с печеночниками *Blasia* и *Clavicularia* и видами *Anthoceros* и *Sphagnum* [23], когда цианобактерия снабжает растение азотом и получает углерод. Цианобактерии распространены как эпифиты взморника *Zostera marina* Linnaeus, 1753. Высокая степень развития симбиотических отношений между пресноводным папоротником *Azolla filiculoides* Lam. и *Anabaena azollae* Strasburger, 1884 и другими цианобактериями проявляется в постоянстве партнеров и тесной физиологической взаимосвязи, в частности в мутуалистической азотфиксации. Также некоторые голосеменные – саговники (*Encephalartos* и др.) – и 40 видов цветковых растений *Gunnera*, участвуют в аналогичных азотфиксирующих симбиотических системах с цианобактериями [4, 23]. Цианобактерия *Lyngbya aestuarii* (Mertens) Liebman, 1892 продуцирует метаболиты (жирная кислота) с гербицидными свойствами по отношению к ряске *Lemna minor* Linnaeus, 1753. Известны эндофиты *Chlorochytrium lemnae* Cohn, 1872 обитающие в теле ряски *L. trisula* Linnaeus, 1753. Однако паразитизм встречается только у зеленых микроводорослей *Cephaleuros* (Chroolepidaceae, Chlorophyceae), растущих под кутикулой хозяина [23]. На поверхности коры деревьев чаще всего встречаются Chlorophyceae – *Pleurococcus vulgaris* Meneghini, *Trentepolia piceana* Meyer, *Chlorella*, *Stichococcus*, *Pleurastrum*, реже цианобактерии – *Synechococcus*, *Aphanothece*, *Plectonema*, *Nostoc* и диатомовые – *Navicula* и *Hantzschia*, но непосредственная зависимость между видами хозяев и эпифитов не установлена [4].

Микроцистин оказывает негативное воздействие на прорастание, рост и развитие корней некоторых растений, например, отмечено токсичное влияние бесклеточной среды и неочищенного экстракта, содержащего микроцистин, на проростки кукурузы *Zea mays* Linnaeus, 1753 и корневые чехлики репчатого лука *Allium cepa* Linnaeus, 1753. В то же время экстракт из картофельной кожуры предотвращает гепатотоксичное действие микроцистина, а ацетоновый экстракт корня водного гиацинта *Eichhornia crassipes* (Martius) Solms, 1883 ингибирует рост некоторых видов микроводорослей – *Prorocentrum donghaiense* Lu, 2001 [67].

Простейшие.

1. Симбиотические отношения с цианобактериями и микроводорослями. Встречаются у представителей всех типов, кроме Sporozoa. Видовой состав, численность и локализация симбионтов специфичны для каждого хозяина, и предполагается существование механизма регуляции, определяющего основные особенности их распределения [28]. Симбиотические системы с фораминиферами образуют динофлагелляты – *Gymnodinium beii* H. J. Spero, 1987 и *Amphidinium*, диатомеи – *Fragilaria*, *Nitzschia*, *Navicula*, *Amphora*, зеленые и красные микроводоросли. Аналогичные взаимоотношения с радиоляриями связывают цианобактерий, динофлагеллят, диатомей и примнезиевых водорослей [2, 14, 28]. О существовании многокомпонентных межвидовых связей свидетельствует заражение

диатомеи *Chaetoceros lorenzianum* (*lorenzianus*) Grunow, 1863 жгутиконосцами *Ruttnera pringsheimii* и инфузорией *Vagnicola* sp. В симбиотических ассоциациях инфузорий с микроводорослями происходит прикрепление диатомеи *Chaetoceros tetrastichon* P. T. Cleve, 1897 к *Eutimninus pinguis* (Kofoid et Campbell, 1929) Kofoid et Campbell, 1939 или же постоянные скопления *Solenicola setigera* Pavillard, на диатомее *Leptocylindrus mediterraneus* (H. Peragallo, 1888) Hasle, 1975 [2]. У инфузорий происходит прочная интеграция микроводорослей с морфологическими структурами хозяина: эндосимбионты *Chlorella* обитают в вакуолях *Paramecium bursaria* Ehrenberg, 1831, а *Mesodinium* (*Myrionecta*) *rubrum* Lohmann, 1908 содержит хлоропласты, вероятно являющиеся симбиотическими микроводорослями [4].

2. Защита микроводорослей от консументов. Рафидофитовая водоросль *Heterosigma akashiwo* противостоит двум потенциальным потребителям – гетеротрофам динофлагелляте *Oxvrrhis marina* Dujardin, 1841 и корненожке *Favella ehrenbergii* Claparède et Lachmann, 1858 при помощи защитного механизма, включающего солеустойчивость, продуцирование токсина и реакцию избегания. У *F. ehrenbergii* отмечена пятикратная гибель по сравнению с контролем в присутствии *Heterosigma akashiwo* [55].

3. Участие в трофических цепях. Представители альгофлоры поедаются простейшими: раковинные амебы-тестациды, обитающие в муравейниках, интенсивно поглощают водоросли и регулируют их численность [22]. Питание микроводорослей простейшими прослеживается на примере первично фотосинтезирующей динофлагелляты *Ceratium furca*, способной включать в свой трофический цикл инфузорий *Strobilidium* spp. [88].

Губки. У пресноводных видов отмечены зоохлореллы, а у морских – цианеллы (*Aphanocapsa* и *Apsiella*) и зооксантеллы, а в обрастаниях – цианобактерии, динофлагелляты и зеленые водоросли. Морские губки связаны с разнообразными симбионтами из числа цианобактерий (например, *Oscillatoria*, *Synechococcus*, *Prochlorococcus* и др.), которые при помощи биологически активных соединений защищают их от хищников, конкурентов и патогенов. Однако цианобактерии могут формировать обрастания хозяев и вызывать их гибель, а губки, в свою очередь, способны регулировать численность популяций симбионтов [40].

Кишечнополостные. Симбионты описаны среди всех групп, наиболее широкое распространение отмечено у кораллов, особенно мадрепоровых.

1. Кораллы. Мутуалистическая ассоциация динофлагеллят с кораллами обеспечивает хозяина продуктами фотосинтеза и улучшает обывзвествление, а скорость деления микроводорослей возрастает вдвое [2], а при обрастании мягких кораллов диатомеями описана роль терпеновых соединений в защите хозяина от хищников. У рифообразующих кораллов обывзвествление и рост находятся в тесной зависимости от обилия симбионтов, так как более 85,0% органического углерода они получают от микроводорослей. В современных экосистемах коралловых рифов цианобактерии формируют компоненты эпифитовых, эпилитических и эндолитических сообществ. Они служат пищей для целого ряда организмов, продуцируя при этом биологически активные соединения аттрактантного типа, и выступают в качестве азотфиксаторов. Вместе с тем, цианобактерии образуют

патогенные микробные ассоциации с другими микроорганизмами, вызывая лизис и гибель кораллов, и занимают окружающее пространство, препятствуя восполнению потерь [60]. В различных частях Мирового океана в патогенных микробных ассоциациях, вызывающих заболевание кораллов Black Band Disease (BBD) доминируют *Phormidium corallinae* (Gomont ex Gomont) Anagnostidis et Komárek, 1988, *Pseudoscillatoria coralii* Rasoulouniriana, Siboni, Ben-Dov, Kramarsky-Winter, Loya et Kushmaro, 2009 и другие цианобактерии [40]. Массовое развитие цианобактерий и микроводорослей сдерживает распространение кораллов, а цианобактериальные маты токсичны для живых тканей склерактиниевых кораллов [96].

2. У гидроидов, например, у *Hydra viridis* (*viridissima*) Linnaeus, 1767, описан внутриклеточный мутуализм, при котором хлорелла в пищеварительных клетках эндодермы достигает численности 20–50 тыс. особей [2, 26]. Серией работ О. А. Гореловой с соавторами установлен состав цианобактерий, образующих симбиотические ассоциации с гидроидом *Dynamena pumila* (Linnaeus, 1758).

3. Медузы *Aurelia aurita* Linnaeus, 1758 служат звеном, по которому происходит передача альготоксина – домоевой кислоты [38].

Плоские черви. Одна из типичных эндосимбиотических ассоциаций с участием прازیнофита *Tetraselmis* (= *Platymonas*) *convolutae* Parke et Manton, 1967 и морской бескишечной турбеллярии *Convoluta convolutae* и высокой степенью зависимости хозяина от симбионта [26]. Другим примером эндосимбиоза может служить зеленая микроводоросль *Carteria*, поселяющаяся в эпидермальных клетках *C. roskoffensis* Graff, 1882 [4].

Круглые черви.

1. Коловратки. Спектр питания включает цианобактерии и микроводоросли, что отражается на структуре трофических цепей. В степных экосистемах коловратки, обитающие в муравейниках и питающиеся микроводорослями, существенно влияют на состав и распределение альгофлоры в пределах ценоза [22]. В водной среде цианобактерия *Nodularia harveyana* продуцирует биологически активные вещества, выполняющие защитные функции и токсичные для коловраток *Brachionus calyciflorus* Pallas, 1766 [80].

2. Нематоды. Антигельминтный эффект известен у цианобактерий *Cyanobacterium cedrorum* (Sauvageau) Komárek et al., 1999 [= *Synechococcus cedrorum* Sauvageau], *Plectonema boryanum* Gomont, *N. harveyana* и зеленых микроводорослей, токсичных для зоо- и фитопаразитических (галловых) нематод [13, 80].

Кольчатые черви.

1. Почвообитающие микроводоросли потребляются кольчатыми червями постоянно, часть их (мелкие Chlorophyceae) не переваривается и рассеивается в виде экскрементов. Таким образом, дождевые черви служат одним из факторов расселения микроводорослей [18].

2. Энхитреиды, явно отдавая предпочтение некоторым микроводорослям при питании, отвергали желтозеленые микроводоросли – *Chlorocloster pachychlamys* Pascher, 1925, цианобактерии – *Ph. uncinatum* и *N. muscorum* [70], что свидетельствует об их репеллентных и детеррентных свойствах.

Моллюски. В трофических отношениях с микроводорослями существуют определенные предпочтения: рацион блюдечка *Actaea scutum* Rathke, 1833

(Gastropoda) неизменно слагается из особей двух видов в соотношении 3:2, независимо от этой величины в природе [2]. Некоторые голожаберные моллюски приобретают симбионтов-динофлагеллят, поедая кишечнорастворимых с зооксантеллами [26]. В культурах диатомовых микроводорослей ряд жизненных функций Gastropoda угнетен. Многие микроводоросли в период массового размножения оказывают токсическое действие на ряд видов – мидию съедобную *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758, мидию средиземноморскую *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819), мию песчаную *Mya arenaria*, Linnaeus, 1758, *Ostrea angasi* Sowerby, 1871 и др. Имеются данные о подверженности головоногих моллюсков (осьминоги) воздействию палитоксинов (PITXs), продуцируемых динофлагеллятой *Ostreopsis ovata* Fukuyo, 1981. В период «красных приливов» происходит накопление альготоксинов в тканях моллюсков (домоевая кислота, сакситоксин, йессотоксины, палитоксины и др.).

Мшанки. В рационе мшанок присутствуют диатомовые водоросли. Диатомея *Nitzschia frustulum* (Kützing) Grunow in Cleve et Grunow, 1880 оказывает негативное воздействие на расселение мшанки *Bugula neritina* [42].

Членистоногие. Существует много примеров долгосрочных и многосторонних симбиотических, антагонистических и паразитических связей, существующих между цианобактериями и микроводорослями и растительными членистоногими в естественных экосистемах и зависящих от комплексных эколого-биохимических взаимодействий. Имеющиеся данные показывают, что вторичные альгометаболиты выполняют защитную функцию и значительно отличаются от известных биотоксинов, поражающих теплокровных животных и гидробионтов во время «цветений» воды. Эти вещества оказывают влияние на жизненные функции конкурентов и/или растительных организмов, вызывая стресс, репеллентный и детеррентный эффекты, но не гибель [11], и служат важным инструментом в построении межвидовых взаимоотношений в водных и наземных экосистемах.

1. Ракообразные. Трофические связи цианобактерий и микроводорослей с ракообразными являются повсеместными. Например, копеподы служат важнейшим звеном в морской пищевой цепи между фитопланктоном и высшими трофическими уровнями, и многие токсичные водоросли могут влиять на показатели их питания, роста, смертности и воспроизводства, и в целом на продуктивность экосистемы. Токсичное действие цианобактерий и микроводорослей в определенные периоды, приводит к массовой гибели представителей различных таксонов. Существуют два пути передачи токсинов копеподам – активный (поступление растворенных альготоксинов в воде через окружающую среду) и пассивный (поглощение альготоксинов при питании через поврежденные клетки). Копеподы уязвимы перед влиянием токсинов фитопланктона при массовых скоплениях диатомей *Chaetoceras concavicornis* Mangin, 1917 [19], *Pseudo-nitzschia* [64], но последствия этих контактов не всегда выражены в гибели (происходят дегенерационные явления). Некоторые виды копепод (*Eudiptomus gracilis* Sars, 1863) не могли употреблять в пищу и усваивать динофлагеллят *Ceratium furcoides* (Levander) Langhans, 1925, у них наблюдалось снижение плодовитости и рост показателей смертности, особенно на стадии младших личиночных возрастов, у других видов (*Mesocyclops leuckarti*

Claus, 1857) личинки старших возрастов преодолевали репеллентно-детеррентный барьер [84].

При этом у копепод отмечен различный уровень восприимчивости к микроводорослям: *Temora longicornis* Müller, 1785, *Centropages* spp. питаются на *Alexandrium tamarense*, а *Acartia* spp., *Pseudocalanus elongatus* Boek избегают этот вид. *Calanus* spp. потребляют нетоксичные штаммы *Alexandrium tamarense*, но игнорируют токсичные.

Фотосинтетическая динофлагеллята *Karlodinium armiger* T. Bergholtz, N. Daugbjerg, Ø. Moestrup et M. Fernández-Tejedor, 2005 может менять традиционное направление питания, переходя от первичных продуцентов к копеподам, атакуя, лишая подвижности и поглощая (захватывая) многих особей. Обездвиживание копепод происходит быстро, но зависит от плотности клеток *K. armiger*, что связано с присутствием паралитического токсина. Процесс происходит при прямом клеточном контакте. Так, *Acartia tonsa* Dana, 1849 были лишены подвижности в течение нескольких часов, а через 12 ч. погибли в условиях лабораторного «цветения» [35].

Поглощение копеподами цианобактерий *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszynska) Seenayya and Subba-Raju, 1972 и *Aphanizomenon ovalisporum* Forti, 1911 приводит к поражению эпителия средней кишки [71].

2. Клещи. Почвообитающие тироглифоидные клещи активно питаются цианобактериями, зелеными и желтозелеными микроводорослями, однако полностью игнорируют некоторые виды – *Actinochloris* sp., *Phormidium uncinatum*, *A. cylindrica* и *N. muscorum*, а на некоторых не откладывают яйца – *Scotiella nivalis* (Chodat) Fritsch, 1912 (Chlorophyceae) или даже погибают (*Actinochloris* sp., *N. muscorum*) [70].

3. Насекомые. Определенные виды цианобактерий, динофлагеллят, зеленых и желтозеленых микроводорослей оказывают существенное влияние на жизненные функции насекомых в условиях окружающей среды (почва, гидросфера, агроэкосистемы и т.д.) и модельных экспериментов [подробнее см. 52].

3.1. Угнетение жизненных функций почвенных диплопод [18, 70], личинок двукрылых – кровососущих и некровососущих комаров, мух и др. [8, 11, 13, 15, 52], растительноядных насекомых – представителей жесткокрылых и чешуекрылых, включая колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say, 1824 и американскую белую бабочку *Huphantria cunea* Drury, 1773 [52].

Ингибирующее влияние включает пять основных составляющих, которые действуют параллельно – детеррентного (антифидантного), физиологического, тератогенного, дерепродукционного и элиминационного аспектов. В совокупности они отражаются не только на стадии, подвергшейся непосредственному воздействию, но и на последующих стадиях и фазах развития [8, 11, 13, 15, 52 и др.].

3.1.1. Детеррентный (антифидантный) эффект. Подавление трофической функции проявляется в полном или частичном прекращении питания. Личинки и гусеницы младших возрастов практически не питаются, а старших – поглощают корма в 2–3 раза меньше, чем контрольные особи [8, 52].

3.1.2. Физиологический эффект. Особи, не погибшие от голода, значительно отстают в росте от нормальных личинок и гусениц. Подопытные насекомые на 10–15 сутки эксперимента уступают по массе контрольным на 10,0–77,0% (в зависимости от биоцидной активности цианобактерий и/или микроводорослей). У выживших насекомых нарушается метаморфоз, окукливание и выход имаго значительно ниже, чем в контроле.

3.1.3. Тератогенный эффект. Развитие особей, подвергшихся действию цианобактерий и микроводорослей, сопровождается появлением морфологических аномалий, связанных с незавершенностью процесса превращения и сохранением признаков предыдущей стадии. У американской белой бабочки тератогенез проявляется в сжатии апикального участка брюшка куколок, которые не полностью освобождаются от гусеничной кутикулы, формировании редуцированных крыльев у имаго. Куколки колорадского жука характеризуются сморщенной кутикулой, а имаго – различной степенью редукции надкрыльев.

3.1.4. Дерепродукционный эффект. Имаго откладывают в 5–10 раз меньше яиц, чем контрольные особи, процесс отрождения личинок угнетен.

3.1.5. Элиминационный эффект. Подавление различных жизненных функций, а также биоцидное действие некоторых альгометаболитов, приводит к отмиранию значительного количества насекомых. Погибают не только непосредственно питающиеся личинки, но также куколки, имаго и отродившиеся личинки следующего поколения. Известно токсическое действие не только на водных и растительноядных насекомых, но и на пчел (Новый Южный Уэльс в Австралии, 1971 г.), погибших на подветренной стороне озера в период массового размножения *Anabaena circinalis* Rabenhorst, 1863 [= *Anabaena hassallii* (Kützing) Wittrock, 1882] [91].

Развитие патологического процесса, обусловленного влиянием природных популяций цианобактерий с преобладанием *Microcystis aeruginosa*, характеризуется процессами десквамации эпителия средней кишки, поражением и сокращением объема жирового тела. Изменения в среднем отделе кишечника и жировом теле определяются детергентной и биоцидной природой биологически активных веществ цианобактерий. Деградация пищеварительной системы влечет за собой необратимые изменения в органах выделения – мальпигиевых сосудах. Поражение мышечных волокон можно считать следствием нарушения целостности организма и его жизненного ритма. В результате гибель насекомых наступает в течение 7–10 дней.

3.2. Цианобактерии и микроводоросли как стимуляторы роста и развития насекомых. Доказано стимулирующее воздействие С-фикоцианина из различных видов *Tolypothrix* (*T. tenuis* Kützing, 1888, *T. fragilis* (Gardner) Geilster 1932, *T. ceylonica* Schmidle, 1900 и *T. nodosa* Bharadwaja, 1934) на рост гусениц и развитие шелковых желез у тутового шелкопряда *Samia cynthia ricini* Donovan, 1798. При откармливании гусениц тутового шелкопряда зелеными водорослями *Scenedesmus acutus* Meyen, 1829 [= *Scenedesmus obliquus* (Turpin) Kützing, 1833 = *Acutodesmus obliquus* (Turpin) Hegewald et Hanagata, 2000], повышалась их жизнеспособность, увеличивались урожай и качество коконов [83]. В муравейниках выявлены 69 видов

цианобактерий (31) и микроводорослей – зеленых (18), желтозеленых (13) и диатомовых (7) при доминировании *N. punctiforme* f. *populorum* (Geitler) Hollerb. и *Botrydiopsis eriensis* Snow (Xanthophyceae), что вдвое превышает состав альгофлоры окружающей степной почвы [22].

Иглокожие. Альгометаболические оказывают биоцидное действие на морскую фауну. Морские скальные ежи *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816), питавшиеся на красной водоросли, обросшей *Ostreopsis ovata*, не обнаруживали патологических изменений, но в некоторых случаях становились токсичными. Однако культивирование морских ежей в среде с *O. ovata* приводило к потере шипов и к гибели, а морские ежи, питавшиеся *O. ovata*, приобретали токсичность. Более продолжительный контакт приводил к вредным последствиям и гибели у животных.

Оболочники. облигатные симбионты морских асцидий *Prochloron* (Prochlorophyceae, Prochlorophycota) обитают в тунике, но не проникают в клетки и органы. Культивирование их изолированных штаммов в течение длительного времени осуществить не удавалось. Благодаря асцидиям, новые акватории становятся доступными для многих видов микроводорослей – *Alexandrium fundyense* Balech, 1985 [= *Alexandrium tamarense*], *Alexandrium monilatum* (J. F. Howell) Balech, 1995 [= *Gonyaulax monilatum* J. F. Howell, 1953], *Prorocentrum minimum*, *Karenia mikimotoi*, *Aureococcus anophagefferens* и *Heterosigma akashiwo*.

Рыбы. Массовые заморы, связанные с «цветением» воды (*Microcystis aeruginosa*, *Nodularia*, *Oscillatoria acutissima* Kufferath, 1914) и «красными приливами», вызванные *Fibrocapsa japonica* Toriumi et Takano, 1973 [= *Chattonella japonica* (Toriumi et Takano) Loeblich et Fine, 1977], *Chattonella marina* (Raphidophyceae), *Prymnesium parvum* (Haptophyceae), динофлагелляты *Cochlodinium polykrikoides*, *Protoperidinium* spp., *Prorocentrum micans*, диатомеи *Skeletonema costatum* обусловлены ихтиотоксичностью, гипоксией и загрязнением воды [17]. Этим явлениям посвящена обширная библиография. Прослеживается влияние цианобактерий и микроводорослей на мозговую активность, снижение роста, запаса энергии и выживаемости мальков и сеголеток. Особо подчеркивается роль хищных динофлагеллят (Pfiesteriaceae), питающихся тканями живых рыб и продуцирующих ихтиотоксин в окружающей среде.

Однако различные планктонные виды цианобактерий и микроводорослей, включая продуцентов токсинов – *Microcystis aeruginosa*, *M. pulvereae*, *Aphanizomenon flos-aquae*, – доминируют в питании растительноядных рыб (белый толстолобик) в прудах Молдовы [27].

Пресмыкающиеся. Выбросы морских черепах отмечены при красных приливах *Karenia brevis* во Флориде в заливе Sarasota Bay (десятки за 2005–2006 гг.).

Птицы. Описаны многочисленные факты гибели при питании кормом, содержащим альготоксины [17]; в первую очередь они относятся к моллюскоядным и рыбадыдным птицам, причем далеко не все случаи находят отражение в научной литературе. Влияние микроводорослей на птиц проявляется в широком диапазоне – от снижения трофической активности, потере способности откладывать яйца и координации движений до гибели [86]. В 1989–1991 гг. сотни бурых пеликанов *Pelecanus occidentalis* Linnaeus, 1766 и бакланов Брандта (Brandt's cormorants)

Phalacrocorax penicillatus Brandt, 1837 погибли в бухте Монтерей (Калифорния) после питания калифорнийскими анчоусами *Engraulis mordax* Girard, 1854, отравленными домоевой кислотой при «красном приливе» *Pseudo-nitzschia australis* Frenguelli, 1939 [97]. По этой же причине в 1996 и 2004 гг. в Мексике происходили случаи гибели бурых пеликанов и морских млекопитающих при питании сардинами [87]. Гибель крякв была зарегистрирована на озерах провинции Альберта в Канаде в 1985 г. (параллельно погибло большое число летучих мышей) [91].

Массовая гибель малого фламинго *Phoenicopterus minor* Geoffroy Saint-Hilaire, 1798 в течение последних двух десятилетий на рифтовых щелочных соленых озерах Кении Богория, Накура и Олоидиен (речь идет о десятках тысяч случаев) связана с токсинами цианобактерий – микроцистином и анатоксином-А, которые были обнаружены в цианобактериальных матах, содержимом желудков, перьях и фекалиях птиц. Выделенные штаммы *Arthrospira fusiformis* (Woronichin) Komárek et J. W. G. Lund, 1990 продуцировали оба токсина. Периодически доминирование этого вида прерывается появлением зеленой микроводоросли *Picocystis salinarum* Lewin, 2000 и цианобактерии *Anabaenopsis*. Популяции *Anabaenopsis*, состоят из крупных слизистых колоний, блокирующих фильтрационную пищевую систему фламинго, продуцируют токсины, при этом повышается восприимчивость птиц к инфекциям, вызываемым *Mycobacterium avium* и *Pseudomonas aeruginosa*. В определенные периоды в озерах доминируют *Anabaena* и *Microcystis* spp. Аналогичные случаи были отмечены также на щелочных озерах Танзании [32, 41, 58, 59, 91]. Таким образом, вполне возможно влияние на птиц токсинов, продуцируемых несколькими видами цианобактерий.

При добавлении в пищу японского (немого) перепела *Coturnix coturnix japonica* Temminck et Schlegel, 1849 биомассы цианобактерий, содержащей микроцистин, не наблюдались отклонения от нормы в плодовитости и выживаемости яиц. Но у самцов, подвергшихся действию цианобактерий, атрофировались семенники [76].

Антибактериальная активность по отношению к грамположительной и грамотрицательной микрофлоре содержимого желудочно-кишечного тракта буроголовой чайки *Larus (Chroicocephalus) brunnicephalus* Jerdon, 1840 связана с присутствием цианобактерий *Trichodesmium erythraeum* Ehrenberg ex Gomont, 1893, которые попали в желудок во время «красного прилива» с кормом – пелагическими рыбами сельдью *Hilsa (Alausa) kanagurta* Bleeker, 1852 и южноазиатской скумбрией *Rastrelliger kanagurta* Cuvier, 1816 [81].

Млекопитающие. В качестве непосредственных возбудителей заболеваний цианобактерии и микроводоросли выступают редко. Известны случаи поражений кожи (человек, собаки, кошки) [43, 56, 75, 90], подкожной жировой клетчатки и суставов (человек), мастита (крупный рогатый скот) [48], язвенного дерматита (утконос) [69], вызванные лишенными хлорофилла видами *Prototheca* (Chlorophyceae, Chlorococcales), контактного дерматита (человек), обусловленного соприкосновением с *Lyngbya* в воде, силикоза у рабочих из-за вдыхания диатомовой земли и гастроэнтерита из-за присутствия цианобактерий в питьевой воде [23]. В мазках с шейки матки у женщин в Узбекистане были обнаружены неидентифицированные цианобактерии [1].

Проблема влияния возбудителей «цветения» воды и «красных приливов» в периоды массового размножения на патологию и смертность диких [89, 91] и сельскохозяйственных [17, 24, 91] млекопитающих широко освещена в мировой литературе, трактуется неоднозначно и требует специального обсуждения, выходящего за рамки статьи.

1. Грызуны и зайцеобразные. Репеллентно-родентицидное действие препарата, экстрагированного из биомассы цианобактерий (доминирующий вид *M. aeruginosa*), на мышевидных и зайцев использовано для защиты садов [15].

2. Насекомоядные. Гибель летучих мышей в период массового развития цианобактерий в непосредственной близости от озера была зарегистрирована в 1985 г. в канадской провинции Альберта. Обследование выявило присутствие анатоксина-А на поверхности тушек [91].

3. Хищные. Отмечено токсическое действие на каланов микроцистина, который содержится в пресной воде рек, впадающих в залив Монтерей (Monterey Bay National Marine Sanctuary), и попадает в организм животных с пищей [68]. Синдромы нейротоксического отравления домоевой кислотой наблюдаются у каланов при массовом развитии диатомей *Pseudo-nitzschia* Peragallo [65, 85].

4. Ластоногие. «Красные приливы» у западного побережья США, обусловленные массовым размножением видов *Pseudo-nitzschia*, связаны со случаями гибели калифорнийских морских львов *Zalophus californianus* Lesson, 1828. Специалисты связывают эти явления с поглощением пищи, содержащей домоевую кислоту, в т.ч. калифорнийского анчоуса *E. mordax*, который служит вектором передачи токсина. В этот же период в акватории залива Монтерей была зарегистрирована вспышка размножения *Pseudo-nitzschia australis* [85]. Экспериментально доказано, что при воздействии домоевой кислоты у этих животных происходят нейротоксические эффекты (ненормальное поведение, атаксия, размахивание головой) (как у подопытных лабораторных мышей), потеря способности к размножению и может повыситься индивидуальная восприимчивость к оппортунистическим инфекциям [65]. По всей вероятности, животные на протяжении всего года подвергаются действию домоевой кислоты, поступающей при питании, чаще в сублетальных дозах, что приводит к развитию не только острых заболеваний, приводящих к гибели, но и хронических неврологических последствий [33].

Имеются свидетельства присутствия альгообрастаний *Navicula grevillei* (C. Agardh) Heiberg, 1863 (= *Navicula grevillei* (C. Agardh) P. T. Cleve, 1894) на северном морском слоне *Mirounga angustirostris* Gill, 1866 [34].

5. Сирены. Микроводоросли, образующие обрастания на дорзальной поверхности тела вест-индского ламантина *Trichechus manatus* Linnaeus, 1758 в условиях неволи и защищающие кожу от солнечных ожогов, не причастны к заболеваниям животного, но могут предоставлять убежище простейшим, нематодам, изоподам, копеподам и другим беспозвоночным.

По многочисленным сообщениям, постоянно (в XXI веке практически ежегодно) отмечаются случаи гибели флоридского ламантина *T. manatus latirostris* в периоды «красных приливов», которые происходят у берегов Флориды. Их

возбудитель *Karenia brevis* продуцирует бреветоксин (brevetoxin, PbTx), высокие концентрации которого присутствуют в органах и тканях погибших животных. Анализ содержимого желудков («turtlegrass – черепаший трава» или сейба *Thalassia testudinum* Banks ex König, 1805, оболочники-фильтраторы) показывает высокое содержание PbTx и свидетельствует о передаче токсинов по пищевой цепи, а патология легких (в отдельные годы) – о поступлении их с морской водой [39, 47].

6. Китообразные. Цианобактерии и микроводоросли играют важную роль в питании, экологии, токсикологии, паразитологии и патологии животных и биологической индикации состояния их здоровья и условий окружающей среды. Анализ специальной литературы (1913–2012 гг.) и собственные данные позволили составить список альгофлоры, включающий свыше 80 видов (большинство из них диатомеи), связанных в той или иной степени с 16 видами китообразных, и сформулировать основные закономерности, характеризующие их взаимоотношения [3, 51].

6.1. Микроводоросли-эпизоиты кожных покровов не могут быть отнесены к явным эктопаразитам как амфиподы или пенеллы, заселяющим кожные повреждения и глубоко внедряющимся в наружные покровы. Существует только один специализированный обитатель кожи китообразных *Cocconeis (Bennettella) ceticola* (Nelson et Bennett) R. Holmes, 1985 и его разновидности, склонные к облигатному паразитизму. Появление же других видов – *Licmophora abbreviata* C. A. Agardh, 1831 (поверхность папул, кожные повреждения хвостовых лопастей), *L. ehrenbergii* (Kützing) Grunow ex V.H., 1881 (язвы латеральных частей тела и спинного плавника), *Pseudo-nitzschia seriata* (P.T. Cleve) H. Peragallo, 1908 [= *Nitzschia seriata* P.T. Cleve, 1883] и *Grammatophora marina* (Lyngbye) Kützing, 1844 (язвы хвостовых лопастей), *Nitzschia tenuirostris* Mereschowsky, 1901 (кожные повреждения в области спинного плавника и язва в хвостовой части), *Amphora wisei* (M. Salah) R. Simonsen, 1962 [= *Amphora turgida* Gregory, 1857] и *Navicula pennata* var. *pontica* Mereschowsky, 1902 (кожные повреждения хвостовых лопастей), *Berkeleya rutilans* (Trentepohl ex Roth) Grunow, 1880 [= *Amphipleura rutilans* (Trentepohl ex Roth) P.T. Cleve, 1894] (кожные повреждения), *Anabaena* sp. (дерматоз в области спинного плавника) – обусловлено целым рядом причин – от случайного заноса до постоянного присутствия и формирования устойчивых альгоценозов, в некоторых случаях вероятен их переход к факультативному паразитизму [53, 54].

6.2. Микроводоросли способны проникать в глубокие слои эпидермиса и дерму, но не причиняют хозяину ощутимого вреда, хотя ряд фактов косвенно свидетельствует об участии диатомей в тканевом повреждении. В дефектах эпидермиса микроводоросли определяются чаще и в большем количестве, чем на здоровой коже (в 5–10 раз). В поверхностных повреждениях цианобактерии и М находятся в сообществе с бактериями, грибами и простейшими и не исключено, что содействуют внедрению патогенных микроорганизмов и препятствуют репаративным процессам.

6.3. Микроводоросли (диатомовые *Chaetoceros* sp., *Triceratium* sp. и др., зеленые водоросли и динофлагелляты *Dinophysis norvegica* Claparède et Lachmann, 1859 и др.) через стенки пищеварительного тракта с помощью циркуляции крови

проникают в органы дыхания китообразных (например, морской свиньи *Phocoena phocoena* Linnaeus, 1758), где могут вызывать воспалительные изменения. В этих случаях патологические симптомы не наблюдали, но с аспирацией морской воды, содержащей неидентифицированные водоросли, предположительно связывали развитие острого трахеита, бронхита и гнойно-некротической пневмонии у диких гринд *Globicephala melaena* Traill, 1809.

6.4. Диатомовые микроводоросли *Synedra crystallina* (C. A. Agardh) Kützing, 1844 и *Scolioleptura westii* (W. Smith) Grunow, 1860 были выделены нами из язв стенки кишечника азовки *Phocoena phocoena relicta* Abel, 1905 (проникновение этих видов-обрастателей взморника *Zostera* в пищеварительный тракт вместе с хозяином и сохранение там благодаря толстым оболочкам, по нашему мнению, носит случайный характер).

6.5. В условиях неволи альгообрастания зависят от санитарно-эпизоотологической обстановки в местах содержания и состояния здоровья животных. Образование пленки микроводорослей на поверхности тела протекает наиболее интенсивно у больных и ослабленных особей со сниженной двигательной активностью, при недостаточном водообмене, повышении температуры воды и ее насыщении органическими веществами. Все черноморские афалины *Tursiops truncatus ponticus* Varabasch-Nikiforov, 1940, обследованные нами в дельфинариях, были обсеменены микроводорослями 24 видов, тогда как в естественных условиях лишь у единичных особей найдены диатомеи двух видов. Примечательно, что при ухудшении состояния здоровья дельфинов существенно возрастает видовое разнообразие обрастателей: у тяжелобольных афалин одновременно выявлялись до 10 видов, причем, наблюдается определенная корреляция с бактериологической характеристикой выдыхаемого воздуха (присутствие колоний *Staphylococcus aureus*, *St. saprophyticus*, *Proteus vulgaris* и *Bacillus* sp.). В соскобах эпидермиса, наряду с диатомеями, идентифицированы колонии цианобактерий и зеленых микроводорослей.

6.6. По данным NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration) (2010), с 1991 по 2008 гг. половина случаев гибели морских млекопитающих (большинство из них приходится на китообразных) связана с массовыми видами микроводорослей. Многочисленные факты свидетельствуют о токсичном действии диатомей (*Pseudo-nitzschia*) – продуцентов домоевой кислоты (особенно в прибрежных водах Калифорнии) и динофлагеллят (*Karenia brevis*) – продуцентов бреветоксина – на ряд китообразных. Домоевая кислота стала причиной гибели малых полосатиков (minke whales) *Balaenoptera acutorostrata* Lacépède, 1804 в южной Калифорнии [45] и на побережье Шотландии (токсин был обнаружен в коже и жире) в период «цветения» *Pseudo-nitzschia* [92]. Также отмечены случаи гибели от домоевой кислоты серых китов (gray whales) *Eschrichtius robustus* Lilljeborg, 1861 (Калифорния, 2000 г., «цветение» *Pseudo-nitzschia australis*), карликовых кашалотов (pygmy and dwarf sperm whales) *Kogia* spp. [44], горбачей (humpback whale) *Megaptera novaeangliae* Borowski, 1781 на атлантическом побережье США (1997–2006), южного кита (North Atlantic right whales) *Eubalaena glacialis* Müller, 1776 в бухте Фанди (Bay of Fundy) (вектором передачи токсина были рачки *Calanus finmarchicus*

Gunner, 1765), дельфинов *Delphinus* spp., японского южного кита *Eubalaena glacialis japonica* (Lacépede, 1818) в Тихом океане, и были связаны с массовым развитием *Pseudo-nitzschia* [44, 61]. Известны случаи накопления домоевой кислоты в организме синего кита (blue whale) *Balaenoptera musculus musculus* Linnaeus, 1758 при питании крилем [62]. Домоевая кислота аккумулируется в пищеварительных железах и тканях фильтраторов при поглощении клеток *Pseudo-nitzschia*, и передается по пищевым цепям на вершину трофической пирамиды, где в максимальной степени проявляется острый токсический эффект. Кроме того, домоевая кислота характеризуется сублетальным действием, проявляющемся в дегенеративном заболевании сердца, хроническом эпилептическом синдроме и потере репродуктивной функции, и снижении иммунного порога для оппортунистических инфекций [66]. Накопление токсина происходит в ряде представителей морской биоты, которыми питаются китообразные: криль *Euphausia pacifica* Hansen, 1911, калифорнийский анчоус *E. mordax*, перуанская сардина *Sardinops sagax* Temminck et Schlegel, 1846, песчаная камбала (Pacific sanddab) *Citharichthys sordidus* Girard, 1854, японская скумбрия (chub mackerel) *Scomber japonicus* Houttuyn, 1782, альбакор или длинноперый тунец *Thunnus alalunga* Bonnaterre, 1788, камбала Джордана (petrale sole) *Eopsetta jordani* Lockington, 1879, атерина калифорнийская (jack smelt) *Atherinopsis californiensis* Girard, 1854, серебристая пучеглазая эмбиотока (walleye surfperch) *Hyperprosopon argenteum* Gibbons, 1854. В то же время нет доказательств непосредственного проникновения токсина из морской воды в организм животных [45, 62]. Бrevetоксин, продуцируемый динофлагеллятой *Karenia brevis*, на протяжении последних десятилетий неоднократно вызывал гибель десятков бутылконосых дельфинов *T. truncatus* Montagu, 1821 у берегов Флориды [39, 47, 66]. Аналогичные последствия имели воздействия сакситоксина во время «красных приливов» *Pyrodinium bahamense* Plate, 1906 во флоридской акватории и омега-3 кислоты при вспышках массового размножения *Dinophysis* spp. и *Prorocentrum* spp. у берегов Техаса [46]. На протяжении длительного периода в разных частях Мирового океана регистрировали случаи гибели китообразных, совпавшие с «красными приливами» динофлагеллят: горбачей, полосатых продельфинов (striped dolphin) *Stenella coeruleoalba* Meyen, 1833, большелобых стенелл (Atlantic spotted dolphin) *Stenella frontalis* G. Cuvier, 1829, серых дельфинов (Risso's dolphin) *Grampus griseus* G. Cuvier, 1812, тупорылых ремнезубов (Blainville's beaked whales) *Mesoplodon densirostris* Blainville, 1817. Сублетальные и смертельные отравления китообразных наступают при поглощении ракообразных, моллюсков и рыб (например, американской сельди menhaden *Brevoortia* spp.), аккумулирующих альготоксины с нейтропаралитической и гемолитической активностью в высоких концентрациях.

ВЫВОДЫ

1. Биологическая активность цианобактерий и микроводорослей представляет собой сложное и многогранное явление, сформированное в ходе ко-эволюционного процесса.

2. Цианобактерии и микроводоросли тесно связаны с живыми компонентами наземных и водных экосистем широким спектром прямых и косвенных межвидовых отношений как антагонистического, так и симбиотического характера.

3. Биоцидные свойства цианобактерий и микроводорослей представляют собой один из важнейших компонентов антагонистических взаимоотношений в природных и искусственных экосистемах.

4. Биоцидная активность цианобактерий и микроводорослей характеризуется динамичностью и избирательностью, а продуцирование соединений биоцидного характера базируется на эколого-биохимической основе и направлено на защиту от конкурентов, фитофагов и хищников.

5. Цианобактерии и микроводоросли, наряду с известными агентами биологического контроля, могут служить основой для разработки новых средств и препаратов, а также представляют важный фактор биологической индикации состояния окружающей среды и ее обитателей, особенно в искусственных экосистемах.

Список литературы

1. Абдуллаходжаева М. С. Обнаружение цианобактерий в мазках с шейки матки у женщин в Узбекистане / М. С. Абдуллаходжаева, В. А. Крахмалев, А. А. Пайзиев // Украинский медицинский интернет-журнал: новые исследования, мнения и обзорные статьи по доказательной медицине. – 2009. – 10 августа. – С. 1–6.
2. Бигон М. Экология. Особи, популяції і соцієтета / М. Бигон, Д. Харпер, К. Таунсенд. – М.: Мир, 1989. – Т. 1. – 667 с.
3. Биркун А. А., Гольдин Е. Б. Микроскопические водоросли в патологии китообразных / А. А. Биркун, Е. Б. Гольдин // Микробиол. журн. – 1997. – Т. 59, № 2. – С. 96–105.
4. Водоросли. Справочник / С. П. Вассер и др. – К.: Наукова думка, 1989. – 608 с.
5. Голлербах М. М. Почвенные водоросли / М. М. Голлербах, Э. А. Штина. – Л.: Наука, 1969. – 228 с.
6. Гольдин Е. Б. Массовые виды микроводорослей в экосистемах: межвидовые отношения и коэволюционный процесс / Е. Б. Гольдин // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2012. – Вып. 7. – С. 114–125.
7. Гольдин Е. Б. Микроскопическая альгофлора Карадагского дельфинария / Е. Б. Гольдин // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2012. – Вып. 6. – С. 76–95.
8. Гольдин Е. Б. Определение уровня биоцидной активности природных популяций цианобактерий / Е. Б. Гольдин // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2011. – Вып. 5. – С. 153–163.
9. Гольдин Е. Б. Эпибионтная альгофлора афалин в черноморских дельфинариях / Е. Б. Гольдин // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2010. – Вып. 2. – С. 105–113.
10. Гольдин Е. Б. Цианобактерии в смешанных культурах и их биоцидная активность / Е. Б. Гольдин // Водоросли и цианобактерии в природных и сельскохозяйственных экосистемах. – Киров, 2010. – С. 84–88.
11. Гольдин Е. Б. Цианобактерии и растительные организмы: особенности межвидовых взаимоотношений / Е. Б. Гольдин // Микробиологія і біотехнологія. – 2009. – № 4. – С. 64–69.
12. Гольдин Е. Б. Антибактериальная активность альгологически чистых культур цианобактерий и микроводорослей / Е. Б. Гольдин // Микробиол. журн. – 2003. – Т. 65, № 4. – С. 68–76.
13. Гольдин Е. Б. Фаголизаты цианобактерий: их биоцидность и использование / Е. Б. Гольдин, М. И. Менджул // Микробиол. журн. – 1996. – Т. 58, № 5. – С. 51–58.
14. Заика В. Е. Симбиоз водных животных с водорослями / В. Е. Заика. – К.: Наукова думка, 1991. – 144 с.
15. Кандыбин Н. В. Микроводоросли в защите растений / Н. В. Кандыбин, В. В. Семаков // Труды ВНИИ с.-х. микробиологии. – 1983. – Т. 52. – С. 140–153.

16. Кеннеди К. Экологическая паразитология / К. Кеннеди. – М.: Мир, 1978. – 230 с.
17. Кирпенко Ю. А. Токсины синезеленых водорослей и организм животного / Ю. А. Кирпенко, Л. А. Сиренко, В. М. Орловский, Л. Ф. Лукина. – К.: Наукова думка, 1977. – 250 с.
18. Козловская Л. С. Взаимоотношения диплопод и почвенных водорослей / Л. С. Козловская, Э. А. Штина // Почвенная фауна и почвенное плодородие. – М., 1987. – С. 68–71.
19. Кусморская А. П. Наблюдения над гибелью *Soropoda* при массовых скоплениях диатомей / А. П. Кусморская // Докл. АН СССР. – 1947. – Т. LVII, № 3. – С. 293–294.
20. Менджул М. И. Цианофаги – вирусы цианобактерий / М. И. Менджул., Н. В. Нестерова, В. А. Горюшин, Т. Г. Лысенко. – К.: Наукова думка, 1985. – 148 с.
21. Одум Ю. Экология / Ю. Одум.– М.: Мир, 1986. – Т. 2. – 376 с.
22. Пивоварова Ж. Ф. Водоросли и простейшие муравейников *Formica polyctena* Först. степных экосистем / Ж. Ф. Пивоварова // Почвенная фауна и почвенное плодородие. – М., 1987. – С. 431–432.
23. Саут Р. Основы альгологии / Р. Саут, А. Уиттик. – М.: Мир, 1990. – 597 с.
24. Сиренко Л. А. Биологически активные вещества водорослей и качество воды / Л. А. Сиренко, В. Н. Козицкая. – Киев: Наукова думка, 1988. – 256 с.
25. Телитченко М. М. Введение в проблемы биохимической экологии / М. М. Телитченко, С. А. Остроумов. – М.: Наука, 1990. – 288 с.
26. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы / Р. Уиттекер. – М.: Мир, 1980. – 327 с.
27. Шаларь В. М. К вопросу о питании белого толстолобика в прудах Молдавии / В.М. Шаларь, А. М. Зеленин, А. И. Набережный, Н. И. Яловицкая. – 1970. – Сайт Herald Hydrobiology.
28. Algae and Symbioses / [Ed. W. Reisser]. – Bristol: Biopress Ltd., 1992. – 746 p.
29. Antrobus R. J. Paralytic shellfish poisoning and food web contamination: a California coastal example / R. J. Antrobus., K. Lefebvre, V. L. Vigilant et al. // 12th International Conf. HAB, Copenhagen, Denmark, 4–8 September, 2006. – Copenhagen: University of Copenhagen, 2006. – P. 127.
30. Adolf J. E. Manger a trois: toxic and non-toxic *Karlodinium veneficum* strains with a predator, *Oxyrrhis marina*, and prey, *Stoeatula major* / J. E. Adolf, T. R. Bachvaroff, A. Place // Proc. 12th International Conf. Harmful Algae / [Eds. Ø. Moestrup et al.]. – Copenhagen: ISSHA and IOC UNESCO, University of Copenhagen, 2008. – P. 107–110.
31. Babu S. M. Identification of an antiviral principle in *Spirulina platensis* against *Bombyx mori* Nuclear Polyhedrosis Virus (Bm NPV) / S. M. Babu, G. Gopalaswamy, N. Chandramohan // Indian Journ. Biotechn. – 2005. – Vol. 4. – P. 384–388.
32. Ballot A. Cyanobacteria and cyanobacterial toxins in three alkaline Rift Valley lakes of Kenya-Lake Bogoria, Nakuru and Elmeteita / A. Ballot, L. Krienitz, K. Kotut et al. // J. Plankton Res. – 2004. – Vol. 26, N 8. – P. 925–935.
33. Bargu S. *Pseudo-nitzschia* blooms, domoic acid, and related California sea lion strandings in Monterey Bay, California / S. Bargu, T. Goldstein, K. Roberts et al. // Marine Mammal Science. – 2012. – Vol. 28. – P. 237–253.
34. Baldrige A. The barnacle *Lepas pacifica* and the alga *Navicula grevillei* on the northern elephant seals, *Mirounga angustirostris* / A. Baldrige // J. Mammal. – 1977. – Vol. 58. – P. 428–429.
35. Berge T. A harmful microalga that immobilizes and ingests copepods / T. Berge, L. K Poulsen., M. Moldrup et al. // 14th International Conf. HAB: Abstr., Hersonissos – Crete, Greece, 1–5 November, 2010. – Athens, 2010. – P. 100.
36. Bewley C. A. Mvl, an antiviral protein from a cyanobacterium / C. Bewley // Publication date: 2010.02.04 Patent application number: 20100029547.
37. Biegala I. C. Identification of bacteria associated with dinoflagellates (Dinophyceae) *Alexandrium* spp. using tyramide signal amplification-fluorescent in situ hybridization and confocal microscopy / I. C. Biegala, G. Kennaway, E. Alverca et al. // J. Phycol. – 2002. – Vol. 38. – P. 404–411.
38. Boisson F. M. The uptake of domoic acid by jellyfish: a new phycotoxin vector? / F. M. Boisson, F. Oberansli, K. King et al. // 12th International Conf. HAB: Abstr., Copenhagen, Denmark, 4–8 September, 2006. – Copenhagen: University of Copenhagen, 2006. – P. 136–137.
39. Bossart G. D. Brevetoxicosis in manatees (*Trichechus manatus latirostris*) from the 1996 epizootic: gross, histologic and immunohistochemical features / G. D. Bossart, D. G. Baden, R. Y. Ewing et al. // Toxic. Pathol. – 1998. – Vol. 26. – P. 276–282.

40. Charpy L. Cyanobacteria in Coral Reef Ecosystems: A Review / L. Charpy, B. E. Casareto, M. J. Langlade, Y. Suzuki // *Journ Mar. Biol.*. – 2012. – Vol. 2012. – P. 1–9.
41. Codd G. A. Susceptibility of flamingos to cyanobacterial toxins via feeding / G. A. Codd, J. S. Metcalf, L. F. Morrison et al. // *Vet. Rec.* – 2003. – Vol. 152, N 23. – P. 722–723.
42. Dahms H.-U. The effect of bacterial and diatom biofilms on the settlement of the bryozoan *Bugula neritina* / H.-U. Dahms, S. Dobretsov, P.-Y. Qian // *Journ. Exp. Mar. Biol.* – 2004. – Vol. 313, N 1. – P. 191–209.
43. Davies R. R. A case of human protothecosis / R. R. Davies, H. Spencer, P. O. Wakelin // *Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg.* – 1964. – Vol. 58. – P. 448.
44. Fire S. E. Domoic acid exposure in pygmy and dwarf sperm whales (*Kogia* spp.) from southeastern and mid-Atlantic U.S. waters / S. E. Fire, Z. Wang, T. A. Leighfield et al. // *Harmful Algae.* – 2009. – Vol. 8. – P. 658–664.
45. Fire S. E. Trophic transfer of the harmful algal toxin domoic acid as a cause of death in a minke whale (*Balaenoptera acutorostrata*) stranding in southern California / S. E. Fire, Z. Wang, M. Berman et al. // *Aquatic Mammals.* – 2010. – Vol. 36. – P. 342–350.
46. Fire S. E. Co-occurrence of multiple classes of harmful algal toxins in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) stranding during an unusual mortality event in Texas, USA / S. E. Fire, Z. Wang, M. Byrd et al. // *Harmful Algae.* – 2011. – Vol. 10. – P. 330–336.
47. Flewelling L. J. Red tides and marine mammal mortalities: Unexpected brevetoxin vectors may account for deaths long after or remote from an algal bloom / L. J. Flewelling, J. P. Naar, J. P. Abbott et al. // *Nature.* – 2005. – Vol. 435, N 9. – P. 755–756.
48. Frank N. *Prototheca*, a cause of bovine mastitis / N. Frank, L. C. Fergusson, R. F. Cross, D. R. Redman // *Am. J. Vet. Res.* – 1969. – Vol. 30. – P. 1785–1794.
49. Frosini A. Characterisation of the biological activity of *Nostoc* sp. PTA 251 and isolation of the active compounds / A. Frosini, R. Piccardi, L. Calamai et al. // *Algae and Human Affairs in the 21st Century.* – Consiglio Nazionale delle Ricerche: Area della ricerca di Firenze, 1999. – P. 201.
50. Genovesi-Giunti B. Bottom cell clusters as inocula for bloom initiation of *Alexandrium catenella* in a shallow lagoon (Thau, Southern France) / B. Genovesi-Giunti, A. Vaquer, M. Laabir et al. // *Proc. 12th International Conf. Harmful Algae* / [Eds. Ø. Moestrup et al.]. – Copenhagen: ISSHA and IOC UNESCO, University of Copenhagen, 2008. – P. 117–119.
51. Gol'din E. B. Microalgae in cetaceans: pathogens, parasites or biological indicators? / E. B. Gol'din, A.A. Birkun // *European research on cetaceans – 12: Proc. 12th Annu. Conf.: ECS: Monaco, 20–24 January 1998* / [Ed. P. G. H. Evans, E. C. M. Parsons]. – Valencia, 1999. – P. 336–341.
52. Gol'din E. B. The blue-green algae as the producers of the natural pesticides / E. B. Gol'din, L. A. Sirenko // *Альгология.* – 1998. – № 1. – С. 93–104.
53. Gol'din E. B. The distribution of microalgae overgrowing the skin of cetaceans in the Black Sea dolphinaria / E. B. Gol'din // *European research on cetaceans – 9: Proc. 9th Annu. Conf.: ECS, Lugano, Switzerland, 9–11 February 1995* / [Ed. P. G. H. Evans]. – Kiel: European Cetacean Society, 1996. – P. 227–228.
54. Gol'din E. B. Some problems of interrelations between cetaceans and skin overgrowing microalgae and their investigation / E. B. Gol'din // *European Research on Cetaceans – 10: Proc. 10th Annu. Conf. ECS, Lisbon, 11–13 March 1996* / [Ed. P. G. H. Evans]. – Kiel: European Cetacean Society, 1996. – P. 269–271.
55. Harvey E. L. Anti-predator defense mechanisms of the toxic Raphidophyta alga, *Heterosigma akashiwo* against potential heterotrophic protist predators / E. L. Harvey, S. Menden-Deuer // *14th International Conf. HAB: Abstr., Hersonissos.* – Crete, Greece, 1–5 November, 2010. – Athens, 2010. – P. 102.
56. Kaplan W. Protothecosis in a cat: first recorded case / W. Kaplan, E. W. Chandler, E. A. Holzinger, R. E. Plue, R. O. Dickinson // *Sabourandia.* – 1976. – Vol. 14, N 3. – P. 281–286.
57. Kaushik P. Cyanobacteria: Antibacterial Activity / P. Kaushik, A. Chauhan. – New India Publishing Agency, 2009. – 198 p.
58. Krienitz L. Contribution of hot spring cyanobacteria to the mysterious deaths of Lesser Flamingos at Lake Bogoria, Kenya / L. Krienitz, A. Ballot, K. Kotut et al. // *FEMS Microbiol. Ecol.* – 2003. – Vol. 43. – P. 141–148.

59. Krienitz L. Fluctuating algal food populations and the occurrence of lesser flamingos (*Phoenicopterus minor*) in three Kenyan Rift Valley Lakes / L. Krienitz, K. Kotut // Journ. Phycol. – 2010. – Vol. 46, N 6. – P. 1088–1096.
60. Kuffner I. B. Inhibition of coral recruitment by macroalgae and cyanobacteria / I. B. Kuffner, L. J. Walters, M. A. Becerro, et al. // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 2006. – Vol. 323. – P. 107–117.
61. Leandro L. F. Exposure of the North Atlantic right whale *Eubalaena glacialis* to the marine algal biotoxin, domoic acid / L. F. Leandro, R. M. Rolland, P. B. Roth et al. // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 2010. – Vol. 398. – P. 287–303.
62. Lefebvre K. A. From sanddabs to blue whales: the pervasiveness of domoic acid / K. A. Lefebvre, S. Bargu, T. Kieckhefer, M. W. Silver // Toxicon. – 2002. – Vol. 40. – P. 971–977.
63. Legrand C. Marine phytoplankton allelochemicals affect growth and composition of bacterioplankton / C. Legrand, T. Bouvier // 12th International Conf. HAB: Abstr., Copenhagen, Denmark, 4–8 September, 2006. – Copenhagen: University of Copenhagen, 2006. – P. 48–49.
64. Lelong A. *Pseudo-nitzschia* (Bacillariophyceae) species, domoic acid and amnesic shellfish poisoning: revisiting previous paradigms / A. Lelong, H. Hegaret, P. Soudant, S. Bates // Phycologia. – 2012. – Vol. 51, N 2. – P. 168–216.
65. Levin M. Immunomodulatory effects upon in vitro exposure of California Sea Lion and Southern Sea Otter peripheral blood leucocytes to domoic acid / M. Levin, D. Joshi, A. Draghi et al. // J. Wildlife Diseases. – 2010. – Vol. 46, N 2. – P. 541–550.
66. Levin M. The impact of harmful algal bloom toxins on the health of marine mammals histology / M. Levin, E. Gebhard, D. Joshi et al. // 14th International Conf. HAB: Abstr., Hersonissos. – Crete, Greece, 1–5 November, 2010. – Athens, 2010. – P. 311.
67. Liu J.-Sh. Inhibitory mechanism of acetone extract from *Eichhornia crassipes* root on *Prorocentrum donghaiense* Lu / J.-Sh. Liu, W.-D. Yang, Z.-L. Chen // 12th International Conf. HAB: Abstr., Copenhagen, Denmark, 4–8 September, 2006. – Copenhagen: University of Copenhagen, 2006. – P. 223–224.
68. Miller M. A. Evidence for a novel marine HAB: Cyanotoxin (Microcystin) Transfer from Land to Sea Otters / M. A. Miller, R. M. Kudela, A. Mekebri et al. // PLoS ONE. – 2010. – Vol. 5, N 9. – P. 1–11.
69. Munday B. L. Severe ulcerative dermatitis in Platypus (*Ornithorhynchus anatinus*) / B. L. Munday, B. F. Peel // J. Wildlife Diseases. – 1983. – Vol. 19. – P. 363–365.
70. Nekrasova K. A. The influence of invertebrates on the development of Algae / K. A. Nekrasova, L. S. Kozlovskaya, L. I. Domračeva, E. A. Ština // Pedobiologia. – 1976. – Vol. 16. – P. 286–297.
71. Nogueira I. C. G. Effects of *Cylindrospermopsis raciborskii* and *Aphanizomenon ovalisporum* (cyanobacteria) ingestion on *Daphnia magna* midgut and associated diverticula epithelium / I. C. G. Nogueira, A. Lobo-da-Cunha, V. M. Vasconcelos // Aquatic Toxicology. – 2006. – Vol. 80. – P. 194–203.
72. Nowotny A. *Microcystis aeruginosa* SPH 01 – an untoxic strain with antiviral activity against influenza virus / A. Nowotny, S. Mundt, R. Mentel, U. Lindequist // 1st Europ. Phycol. Congr. – Cologne, August 11–18, 1996. – Cologne, 1996. – P. 44.
73. Oh M.-Y. Isolation of algicidal compounds from the red alga *Corallina pilulifera* against red tide microalgae / M.-Y. Oh, S. B. Lee, D.-H. Jin et al. // J. Appl. Phycol. – 2009. – P. 1–6.
74. Ohta S. Anti-herpes simplex virus substances produced by the marine green alga, *Dunaliella primolecta* / S. Ohta, F. Ono, Y. Shiomi et al. // J. Appl. Phycol. – 1998. – Vol. 10, N 4. – P. 349–355.
75. Pal M. Protothecosis – An infectious algal disease of dogs / M. Pal., S. Tesfaye, J. Abdo, A. Deressa // Indian Pet J. – 2011. – Vol. 3, N 2. – www.indianpetjournal.com.
76. Paskova V. Toxicity of cyanobacterial biomass to birds – effects in testes including detoxification parameters and histology / V. Paskova, K. Hilscherova, H. Bandouchova et al. // 14th International Conf. HAB: Abstr., Hersonissos-Crete, Greece, 1–5 November, 2010. – Athens, 2010. – P. 254.
77. Patterson G. M. L. Antiviral activity of blue-green algae cultures / G. Patterson // J. Phycol. – 1993. – Vol. 29. – P. 125–130.
78. Patterson, G. M. L. Bioactive natural products from blue-green algae / G. Patterson, L. K. Larsen, R. E. Moore // J. Appl. Phycol. – 1994. – Vol. 6. – P. 151–157.
79. Paula J. H. Marine phage genomics / J. H. Paula, M. B. Sullivanb, A. M. Segallc, F. Rohwer // Comparative Biochem. Physiol. – 2002. – Part B. – Vol. 133. – P. 463–476.

80. Pushparaj B. Effect of the *Nodularia harveyana* biomass on the incidence of root-knot nematode *Meloidogyne incognita* in tomato plants / B. Pushparaj., E. Pelosi, S. Caroppo // *Algae and Human Affairs in the 21st Century*. – Consiglio Nazionale delle Ricerche, 1999. – P. 215.
81. Ramamurthy V. D. Antibacterial activity of the marine blue-green alga *Trichodesmium erythraeum* in the gastro-intestinal contents of the sea gull *Larus brunicephalus* / V. D. Ramamurthy // *Mar. Biol.* – 1970. – Vol. 6, N 1. – P. 74–76.
82. Ramamurthy V. D. Antimicrobial activity of Heterocytic Cyanobacteria / V. D. Ramamurthy, S. Raveendran, S. Thirumeni, S. Krishnaveni // *International J. Advanced Life Sciences (IJALS)*. – 2012. – Vol. 1. – P. 32–39.
83. Rao D. Effect of C-Phycocyanin pigment on bioassay studies of Eri silkworm / D. Rao, G. Shamitha, G. Renuka et al. // *Phykos*. – 2013. – Vol. 43, N 1. – P. 51–55.
84. Santer B. Nutritional suitability of the dinoflagellate *Ceratium furcoides* for four copepod species / B. Santer // *J. Plankton Res.* – 1996. – Vol. 18, N 3. – P. 323–333.
85. Scholin C. A. Mortality of sea lions along the central California coast linked to a toxic diatom bloom / C. A. Scholin, F. Gulland, G. J. Doucette et al. // *Nature*. – 2000. – Vol. 403. – P. 80–84.
86. Shumway S. E. Marine birds and harmful algal blooms: sporadic victims or under-reported events? / S. E. Shumway, S. M. Allen, P. D. Boersma // *Harmful Algae*. – 2003. – Vol. 2, N 1. – P. 1–17.
87. Sierra-Beltran A.P. Cortes-Altamirano R., J. P. Gallo-Reynoso, S. Licea-Duran, J. Egido-Villarreal. Is *Pseudonitzschia pseudodelicatissima* toxin the principal cause of sardines, dolphins, sea lions and pelicans mortality in 2004 in Mexico? / A. P. Sierra-Beltran, R. Cortes-Altamirano, J. P. Gallo-Reynoso et al. // *Harmful Algae News*. – 2005. – Vol. 29. – P. 6–8.
88. Smalley G. Ecology of the red-tide dinoflagellate *Ceratium furca*: Distribution, mixotrophy, and grazing impact on ciliate populations of Chesapeake Bay / G. W. Smalley, D. W. Coats // *J. Eucaryot. Microbiol.* – 2002. – Vol. 49, N 1. – P. 63–73.
89. Soll M.D. Mortality of white rhinoceros (*Ceratotherium simum*) suspected to be associated with the bluegreen alga *Microcystis aeruginosa* / M. D. Soll, M. C. Williams // *J. S. Afr. Vet. Assoc.* – 1985. – Vol. 56. – P. 49–51.
90. Stein J., Borden C. A. Causative and beneficial algae in human disease conditions: a review / J. Stein, C. A. Borden // *Phycologia*. – 1984. – Vol. 23. – P. 485–501.
91. Stewart I. Cyanobacterial poisoning in livestock, wild mammals and birds – an overview / I. Stewart, A. A. Seawright, G. R. Shaw // *Cyanobacterial Harmful Algal Blooms: State of the Science and Research Needs* / [Ed. H. K. Hudnell]. – Springer: Science+Business Media LLC, 2008. – Vol. 619, Chapter 28. – P. 613–637.
92. Stobo L. Domoic acid in Minke whale / L. Stobo, A. Scott, E. A. Turrell // 12th International Conf. HAB: Abstr., Copenhagen, Denmark, 4–8 September, 2006. – Copenhagen: University of Copenhagen, 2006. – P. 285.
93. Subba Rao D. V. Allelopathy between *Rhizosolenia alata* (Brightwell) and the toxigenic *Pseudonitzschia pungens* f. *multiseries* (Hasle) / D. V. Subba Rao, Y. Pan, J. S. Smith // *Harmful marine algal blooms* / [Eds. P. Lassus, G. Arzul, E. Erard et al.]. – 1995. – Lavoisier Publishing, Paris. – P. 681–686.
94. Sunda W. G. Positive feedback and the development and persistence of ecosystem disruptive algal bloom / W. G. Sunda, E. Graneli, C. J. Gobler // *J. Phycol.* – 2006. – Vol. 42, N 5. – P. 963–974.
95. Tillmann U. Allelopathic effects of bioactive compounds produced by harmful algae / U. Tillmann, U. John, B. Krock, A. Cembella // *Proc. 12th International Conf. Harmful Algae* / [Eds. Ø. Moestrup et al.]. – Copenhagen: ISSHA and IOC UNESCO, University of Copenhagen, 2008. – P. 12–18.
96. Titlyanov E. A. Interaction between benthic algae (*Lyngbya bouillonii*, *Dictyota dichotoma*) and scleractinian coral *Porites lutea* in direct contact / E. A. Titlyanov, I. M. Yakovleva, T. V. Titlyanova // *J. Experimen. Marine Biol. Ecol.* – 2007. – Vol. 342, N 2. – P. 282–291.
97. Work T. M. Domoic acid intoxication of brown pelicans and cormorants in Santa Cruz, California / T. M. Work, A. M. Beale, L. Fritz et al. // *Toxic phytoplankton blooms in the sea* / [Eds. T. J. Smyada, Y. Shimizu]. – Amsterdam: Elsevier, 1993. – P. 643–649.
98. Yasuhara-Bell J. In vitro evaluation of marine-microorganism extracts for anti-viral activity / J. Yasuhara-Bell, Y. Yang, R. Barlow et al. // *Virology Journal*. – 2010. – Vol. 7, N 1. – P. 182–193.

99. Yoshida M. Ecological dynamics of the toxic bloom-forming cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* and its cyanophages in freshwater / M. Yoshida, T. Yoshida, A. Kashima et al. // Appl. Environm. Microbiol. – 2008. – Vol. 74, N 10. – P. 3269–3273.
100. Zeng Q. Marine Viruses Exploit Their Host's Two-Component Regulatory System in Response to Resource Limitation / Q. Zeng, S. W. Chisholm // Current Biol. – 2012. – Vol. 22. – P. 124–128.

Гольдін Є. Б. Біологічна активність мікроводоростей та її значення в міжвидових стосунках // Екосистеми, їх оптимізація та охорона. Сімферополь: ТНУ, 2013. Вип. 9. С. 49–76.

Розглянута роль ціанобактерій та мікроводоростей в системі міжвидових стосунків з загальнобіологічної точки зору, дана екологічна оцінка прояву біологічної активності масових видів, їх взаємовідносини з організмами різноманітного еволюційного рівня і різні напрямки використання їх біоцидних властивостей в практиці.

Ключові слова: ціанобактерії, мікроводорості, фітофаги, масові види, міжвидові відносини, ко-еволюція, біологічна активність, біоцидні властивості.

Gol'din E. B. Biological activity of microalgae and its importance in interspecific relations // Optimization and Protection of Ecosystems. Simferopol: TNU, 2013. Iss. 9. P. 49–76.

The importance of cyanobacterial and microalgal species in the system of interspecific relations biologically active substances is the subject of consideration. We have evaluated the problem under the aspects of general biology, biochemical ecology of cyanobacterial and microalgal mass species in the light of their biological activity and interties with organisms of different evolutionary level. Various approaches and ways of using of their biocidal activities in human affairs are discussed in the light of the latest scientific data.

Key words: cyanobacteria, microalgae, phytophagans, mass species, interspecific relations, co-evolution, biological activity, biocidal characteristics.

Поступила в редакцію 23.09.2013 з.