

УДК 582.232/.275–155.7+597.6/599+12:59.006

ДИНОФЛАГЕЛЛЯТЫ: БИОРАЗНООБРАЗИЕ И БИОЦИДНОСТЬ

Гольдин Е. Б.

Крымский агротехнологический университет, Симферополь, Evgeny_goldin@mail.ru

Дана характеристика биологической активности динофлагеллят в модельных экспериментах на личинках растительноядных насекомых. Установлено, что токсичные и нетоксичные виды динофлагеллят характеризуются различной спецификой действия на растительноядные организмы: ингибирующие эффекты в большей степени выражены у микроводорослей, служащих в естественных условиях пищей фитофагам. Биолого-экологическое значение массовых видов динофлагеллят нельзя сводить только к проявлению токсичного эффекта: оно значительно сложнее и многограннее, и включает комплекс защитных мер, направленных против фитофагов.

Ключевые слова: альгофлора, динофлагелляты, растительноядные организмы, межвидовые взаимоотношения, Черное море, массовые виды.

ВВЕДЕНИЕ

Динофлагелляты – древнейшая обширная и разнообразная группа мезокариотов, которая существует с кембрийского периода и объединяет свыше 2500 современных видов-гидробионтов. Их широкие адаптационные возможности связаны с высоким уровнем разнообразия морфолого-генетических форм и способов питания. Среди динофлагеллят присутствуют автотрофы, миксотрофы и гетеротрофы, при этом четкая грань между типами питания у ряда видов отсутствует [18, 29, 35]. Динофлагеллят часто рассматривают как один из примеров необычной эволюции. До начала 1990 гг. классификация ныне живущих и ископаемых таксонов базировалась на морфологических особенностях, в настоящее время многие морфологические группы получили молекулярное подтверждение, но другие обозначились как парафилетические (исключенные из классификации). Филогенетические подходы к их исследованию постоянно меняются и приводят к увеличению числа таксонов и генов, но проблема недостаточно изучена и противоречива, в систематике происходят постоянные изменения: только в 2000–2007 гг. в мире были описаны три новых семейства, 22 рода и 87 видов динофлагеллят [33]. В Азово-Черноморском бассейне на протяжении всей истории изучения динофлагеллят происходит постоянный рост их разнообразия: 100 видов и внутривидовых таксонов [9] (1948 год); 155 [6] (1950 год); 164 вида и 171 внутривидовой таксон [5] (1965 год); 188 видов [13] (1979); 193 вида, представленных 201 внутривидовым таксоном [7] (1994 год); 210 видов и 220 внутривидовых таксонов [26] (1998); 267 [24] (2004), 280–290 [14, 15, 36] (2005, 2008). Сегодня, с учетом результатов последних исследований, альгофлора динофлагеллят Черного и Азовского морей насчитывает, по всей вероятности, не менее 466 видов [8]. Пути роста видового разнообразия объясняются несколькими причинами: детализацией систематики с выраженной тенденцией к увеличению таксонов; естественными миграциями из Средиземного моря, где уровень биоразнообразия динофлагеллят значительно выше (673 вида) [25] и внедрение инвазивных видов с балластными водами. Некоторые авторы отмечают резкое снижение видового разнообразия динофлагеллят в северной и северо-западной части акватории, объясняя его антропогенным воздействием [7].

Динофлагелляты – важнейший фактор формирования водных экосистем, определяющий качество воды, образующий первый трофический уровень и фундамент межвидовых взаимоотношений (паразитизм, антагонизм, симбиоз), выявление эколого-биохимической структуры которых необходимо для понимания происходящих процессов в гидросфере. При этом особая роль принадлежит видам, у которых в определенные периоды наблюдаются вспышки размножения, иногда сопровождаемые выбросом биологически активных и токсических веществ и формированием «красных приливов», охватывающих обширные акватории (до 10000 км²). Около 75,0–80,0 % токсичного морского фитопланктона приходится на динофлагеллят [19].

Продуцирование токсинов динофлагеллятами не всегда связано с «красными приливами»: массовое размножение «токсичных» видов может не приводить к изменению цвета воды, и, наоборот, обогащение морской среды избыточной биомассой и пигментами не означает присутствие в ней токсинов. Кроме того, некоторые виды имеют как токсичные, так и нетоксичные формы [21]. По всей вероятности, термин «токсины» нужно относить только к веществам, поражающим позвоночных (рыб, морских птиц и млекопитающих и человека). Для них характерно специфическое действие, зависящее от химической природы этих соединений. В ряде случаев последствия их токсического действия (массовая гибель гидробионтов, а в некоторых ситуациях – малоисследованные заболевания человека) и передача токсинов по трофической цепи происходят одновременно со снижением концентрации кислорода в воде. Растущая антропогенная нагрузка способствует дальнейшему расширению круга возбудителей этих явлений.

Токсины динофлагеллят принадлежат к ряду групп – PSP (paralytic shellfish poisoning), вызванные сакситоксинами (STX), NSP (neurotoxic shellfish poisoning), обусловленные бреветоксинами (BTX), DSP (diarrhetic shellfish poisoning), связанные с окадаевой кислотой (okadaic acid, OA), AZP (azaspiracid shellfish poisoning) и CFP (Ciguatera-Fish poisoning), PEAS (possible estuary associated syndrome), вызываемые *Pfiesteria piscicida* Steidinger et Burkholder и близкими видами, отравления сигуатоксинами, маитотоксинами, скаритоксинами, йессотоксинами (YTX), пектенотоксинами (PTX) и пиннатоксинами. Среди динофлагеллят Черного моря присутствуют продуценты токсинов, которые описаны в других акваториях, – *Alexandrium ostenfeldii* (Paulsen) Balech et Tangen [24] (спиролиды, STX, гониатоксины GTX)[26]; *Amphidinium operculatum* Claparède et Lachmann [5] (амфидиноиды) [32]; *Dinophysis acuminata* Claparède et Lachmann (DSP, OA); *D. acuta* Ehrenberg и *D. fortii* Pavillard [9, 15] (OA, PTX, динофизитоксины DTX) [30]; *Lingulodinium polyedra* (Stein) Dodge [24] = *Gonyaulax polyedra* Stein [9, 24] (YTX, homo-YTX; адриатоксин – ATX) [20, 37]; *Prorocentrum lima* (Ehrenberg) Dodge [24] = *Exuviella marina* [5] = *E. caspica* [6] (OA, DTX); *P. minimum* (Pavillard) Schiller [= *P. cordatum* (Ostenfeld) Dodge] [5, 10, 13, 14] (OA, DTX, пророцентролид, хоффманниолид, венерупин VSP [28]); *Protoceratium reticulatum* (Claparède et Lachmann) Butschli [= *Gonyaulax grindleyi* Reinecke] [5] (YTX); *Protoperidinium crassipes* (Kofoid) Balech [9] (предположительно азаспирациды AZA [33]); *Scrippsiella trochoidea* (Stein) Balech ex Loeblich III [9, 16, 17] (пиннатоксины) [34] и т.д., – а также виды динофлагеллят, массовое развитие которых совпадало с гибелью гидробионтов, но токсин не был обнаружен [3]. В настоящее время в черноморской акватории экспериментально доказано продуцирование токсинов OA, DTX видом *P. lima* [1, 38].

Характерная особенность современного положения заключается в резком увеличении массовых видов (или видов, способных к вспышкам массового размножения) и возбудителей «красных приливов» – с 17 [9] до 42 [10, 11, 17, 24, 36]. При этом возрастает роль продуцентов биологически активных веществ (БАВ). БАВ динофлагеллят, которые обуславливают их преимущества в эволюционной и экологической сферах, изучены недостаточно.

Однако эколого-биологическая активность динофлагеллят в межвидовых взаимоотношениях и их перспективность в качестве источника биопрепаратов для медицины и сельского хозяйства вызывают повышенный интерес [22]. Между динофлагеллятами и растительноядными членистоногими в природе существует долгосрочные и многосторонние связи [3, 4]. В них БАВ динофлагеллят выполняют защитную функцию и значительно отличаются от известных токсинов, поражающих теплокровных животных и гидробионтов во время «красных приливов». Они оказывают влияние на жизненные функции фитофагов, вызывая стресс, репеллентный и детеррентный эффекты, но не гибель [2–4, 22, 23], и служат важным инструментом в построении межвидовых взаимоотношений. К ним относится ингибирование процессов питания зоопланктона («grazing») динофлагеллятами (в данном случае уместна параллель между сложными отношениями в системе фитофаг–растение, которые встречаются в наземных экосистемах и зависят от комплексных биохимических взаимодействий). Защитные реакции динофлагеллят очень близки к проявлениям ингибирующей активности других групп микроводорослей, цианобактерий и макрофитов по отношению к растительноядным консументам, или наземных растений, продуцирующим аллелохимические вещества для защиты от других растений,

фитофагов или микробных патогенов. Это подтверждено результатами наших модельных опытов на наземных членистоногих, соответствующими основным положениям изложенной концепции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В состав тестируемого материала включены коллекционные культуры шести видов динофлагеллят, полученные из Института биологии южных морей НАН Украины: *Kryptoperidinium foliaceum* (Stein) Lindemann [= *Glenodinium foliaceum* Stein], *Lingulodinium polyedra* (Stein) Dodge [= *Gonyaulax polyedra* Stein], *Gonyaulax* sp., *Prorocentrum micans* Ehrenberg (известные как продуценты токсинов), *Gyrodinium fissum* (Levander) Kofoid et Swezy и *Gymnodinium kowalevskii* Pitzik (массовые виды, продуцирующие биологически активные вещества и служащие объектами питания зоопланктона) [12, 31]. Культивирование микроводорослей проводили в люминостате на среде Гольдберга.

В качестве тест-объектов использовали личинок растительноядных насекомых младших возрастов, – колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say, 1824, златогузки *Euproctis chrysosphaera* Linnaeus, 1758, кольчатого коконопряда *Malacosoma neustria* Linnaeus, 1758 и американской белой бабочки *Hypphantria cunea* Drury, 1773, – собранных в агроценозах степного и предгорного Крыма: На протяжении 20 суток проводили наблюдения за питанием, ростом, метаморфозом и выживаемостью членистоногих.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Отмечен избирательный характер воздействия динофлагеллят на различные тест-объекты. Ингибирующие эффекты в максимальной степени проявились у нетоксичных видов по сравнению с продуцентами токсинов [2–4, 23]. Для создания цельного представления о различных сторонах ингибирования питания фитофагов требуется подробнее рассмотреть некоторые аспекты этого процесса, принимая во внимание специфику влияния отдельных видов динофлагеллят на разных насекомых [22].

1. Репеллентная активность характерна для *G. fissum* и *G. kowalevskii* по отношению к гусеницам кольчатого коконопряда II возраста. Насекомые отказывались от обработанного корма и концентрировались на субстрате и стенках сосуда, в течение трех–пяти суток пищевые реакции отсутствовали. После замены корма на необработанный уровень его потребления оставался очень низким: в опыте с *G. kowalevskii* через 7–10 суток после его начала в 2,5–3,0 раза меньше, чем в контроле.

2. Долгосрочная детеррентная (антифидантная) активность отмечена для *G. fissum* и *G. kowalevskii* в опытах на личинках колорадского жука и гусеницах чешуекрылых, проявляется в сильном ингибировании питания на протяжении трех–пяти, реже семи суток. За этот период площадь поглощенной поверхности листьев не превышает 3,0–5,0 % по сравнению с контролем. Подавление трофической функции в течение длительного срока, как правило, связано с остаточными явлениями, наступающими после замены корма. Они заключаются в выработке насекомыми негативной реакции на необработанные листья и ветки, обуславливающей слабое восстановление пищевой активности на протяжении всего опыта. Площадь уничтоженной листовой поверхности в течение трех–семи дней после перемещения на свежий корм составляет 0–30,0 % по отношению к контролю.

3. Кратковременная детеррентная (антифидантная) активность заключается в ингибировании питания на протяжении первых суток эксперимента, затем обработанный корм полностью уничтожается насекомыми; характерна для *K. foliaceum*, *L. polyedra*, *Gonyaulax* sp. и *P. micans*, у *G. fissum* и *G. kowalevskii* отмечена в опытах на старших возрастах личиночных стадий и имаго.

4. Ингибирование роста и жирового синтеза насекомые, подвергшиеся воздействию *G. fissum*, на 10 сутки значительно уступают по массе контрольным особям – гусеницы кольчатого коконопряда – на 50,0 %, американской белой бабочки – на 29,2–68,0 %, личинки колорадского жука – на 48,5 %, причем отдельные особи – на 63,5 %, а имаго – на 15,4–16,1 %. Гусеницы

кольчатого коконопряда под действием *K. foliaceum* вдвое уступают контрольным, а культура *G. kowalevskii* в среднем вызывает у них отставание в росте на 31,4 % (у отдельных особей – на 68,8 %). Культуры *L. polyedra* и *G. kowalevskii* обусловили уменьшение массы личинок колорадского жука на 43,2 % и 50,1 % по сравнению с нормой.

5. Нарушение метаморфоза. Снижены показатели окукливания и выхода имаго (*G. fissum* и *G. kowalevskii*); обработка яиц колорадского жука культурами динофлагеллят приводит к отмиранию яиц и личинок в варианте с *G. fissum* 56,3 % и 32,6 %; *G. kowalevskii* – 26,8 % и 66,3 %; *K. foliaceum* – 0 % и 9,3 %; *L. polyedra* – 3,4 % и 34,3 %, *Gonyaulax* sp. – 6,1 % и 27,3 %; с *P. micans* – 0,7 % и 18,7 %.

6. Элиминация. Летальные эффекты наблюдаются в течение 10–20 дней (табл. 1–3). Для *G. fissum* показатели смертности составляют: кольчатого коконопряда – 95,0 %; американская белая бабочка – 100,0 %; колорадского жука – 84,4–100,0 %; для *G. kowalevskii*: 96,4 %, 97,8–100,0 % и 35,8 %; для *P. micans* – 49,2 %, 0 % и 0 %; для *L. polyedra* – 49,5 %, 0 % и 34,6 %; для *Gonyaulax* sp. – 21,3 %, 0 % и 47,5 %; для *K. foliaceum* – летальный эффект не наблюдался.

Таблица 1

Действие автолизатов микроскопических водорослей на личинок колорадского жука II возраста (данные приведены с учетом гибели в контроле по формуле Франца)

| Виды водорослей | Возраст культур (сутки) | Количество насекомых | Гибель личинок по дням учета с нарастающим итогом, % | | |
|-------------------------------|-------------------------|----------------------|--|----------|----------|
| | | | 10 сутки | 15 сутки | 20 сутки |
| <i>Gyrodinium fissum</i> | 90 | 120 | 84,4±2,3 | 84,4±2,3 | 90,2±2,3 |
| | 60 | 45 | 93,3±4,5 | 100,0 | - |
| | 90 | 120 | 15,0±4,6 | 35,8±2,3 | 35,8±2,3 |
| <i>Lingulodinium polyedra</i> | 90 | 75 | 34,6 | 34,6 | 34,6 |
| <i>Gonyaulax</i> sp. | 90 | 75 | 40,4 | 47,5 | 47,5 |

Таблица 2

Действие динофлагеллят на выживаемость гусениц кольчатого коконопряда II возраста (титр – 0,085 млн. клеток/мл).

| Виды водорослей | Количество насекомых | Гибель насекомых по дням учета с нарастающим итогом, % | | |
|-----------------------------------|----------------------|--|-----------|----------|
| | | 10 сутки | 15 сутки | 20 сутки |
| <i>Gymnodinium kowalevskii</i> | 75 | 4,3±2,7 | 26,5±10,9 | 96,4±3,4 |
| <i>Gyrodinium fissum</i> | 150 | 39,2±5,5 | 58,3±8,9 | 95,1±1,4 |
| <i>Криптоперидиниум foliaceum</i> | 75 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Prorocentrum micans</i> | 75 | 4,1 | 12,5 | 49,2 |
| <i>Lingulodinium polyedra</i> | 75 | 5,5 | 11,0 | 49,5 |
| <i>Gonyaulax</i> sp. | 75 | 2,7 | 2,7 | 21,3 |
| Среда Гольдберга | 75 | 0 | 0 | 0 |

Таблица 3

Элиминация гусениц американской белой бабочки под действием динофлагеллят (70 гусениц в каждом варианте)

| Культура | Гибель насекомых по дням учета с нарастающим итогом, % | | | | | | |
|--------------------------------|--|-----------|----------|-------------|-----------|----------|-------|
| | II возраст | | | III возраст | | | |
| | 7 | 10 | 15 | 7 | 10 | 15 | 20 |
| <i>Gyrodinium fissum</i> | 82,2±6,8 | 97,8±6,8 | 100,0 | 52,9±11,3 | 77,1±16,2 | 88,6±9,7 | 100,0 |
| <i>Gymnodinium kowalevskii</i> | 53,3±4,5 | 84,4±11,4 | 97,8±2,3 | 35,7±3,8 | 55,7±7,7 | 88,9±4,1 | 100,0 |
| Среда Гольдберга | 4,4±2,3 | 6,7 | 15,6±2,3 | 0 | 0 | 2,2 | 2,2 |

ВЫВОДЫ

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

2. Биолого-экологическое значение массовых видов динофлагеллят не сводится только к проявлению токсичного эффекта: оно значительно сложнее и многограннее, и включает комплекс защитных мер, направленных против фитофагов.

3. Защитные реакции динофлагеллят очень близки к показателям биоцидной активности ряда микроводорослей, цианобактерий и макрофитов по отношению к растительным консументам, или наземных растений, продуцирующим аллелохимические вещества для защиты от других растений, фитофагов или микробных патогенов.

4. Биоцидное действие динофлагеллят проявляется в ингибировании основных жизненных функций растительных организмов (питание, рост, развитие, размножение и т.д.).

Список литературы

1. Вершинин А. О. Потенциально-токсичные водоросли в прибрежном фитопланктоне Северо-Восточной части Черного моря / А. О. Вершинин, А. А. Моручков // Экология моря. – 2003. – Вып. 64. – С. 45–50.
2. Гольдин Е. Б. Динофлагелляты Черного моря: биоразнообразие и биологическая активность / Е. Б. Гольдин // Заповедники Крыма. Биоразнообразие и охрана природы в Азово-Черноморском регионе. – Симферополь, 2011. – С. 35–41.
3. Гольдин Е. Б. Массовые виды цианобактерий и микроводорослей в экосистемах: межвидовые взаимоотношения и ко-эволюционный процесс / Е. Б. Гольдин // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – Вып. 7. – Симферополь: ТНУ, 2012. – С. 114–125.
4. Гольдин Е. Б. Биологическая активность микроводорослей и ее значение в межвидовых взаимоотношениях / Е. Б. Гольдин // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – Вып. 9. – Симферополь: ТНУ, 2013. – С. 49–76.
5. Иванов А. И. Характеристика качественного состава фитопланктона Черного моря / А. И. Иванов // Исследования планктона Черного и Азовского морей. – Киев: Наук. думка, 1965. – С. 17–35.
6. Киселев И. А. Определитель по фауне СССР. Панцирные жгутиконосцы (Dinoflagellata) морей и пресных вод СССР / И. А. Киселев. – М.-Л., Изд-во АН СССР, 1950. – 280 с.
7. Крахмальный А. Ф. Dinophyta Черного моря (Краткая история изучения и видовое разнообразие) / А. Ф. Крахмальный // Альгология. – 1994. – Т. 4, № 3. – С. 93–107.
8. Крахмальный А. Ф. Динофитовые водоросли Украины (иллюстрированный определитель) / А. Ф. Крахмальный / Отв. ред. П. М. Царенко. – Киев: Альтпрес, 2011. – 444 с.
9. Морозова-Водяницкая Н.В. Фитопланктон Черного моря: Ч. 1. / Н. В. Морозова-Водяницкая // Тр. Севастопольской биол. станции. – 1948. – Т. 6. – С. 39–172.
10. Нестерова Д. А. Некоторые особенности сукцессии фитопланктона северо-западной части Черного моря / Д. А. Нестерова // Гидробиол. журн. – 1987. – 23, № 1. – С. 16–21
11. Нестерова Д. А. Итоги и перспективы исследований фитопланктона Северо-Западной части Черного моря / Д. А. Нестерова // Экология моря. – 2003. – Вып. 63. – С. 53–59.
12. Павловская Т. В. О питании некоторых видов инфузорий Черного моря одноклеточными водорослями / Т. В. Павловская // Вопросы морской биологии. – Севастополь: Наук. думка, 1969. – С. 151–152.
13. Пицык Г. К. Систематический состав фитопланктона / Г. К. Пицык // Основы биологической продуктивности Черного моря. – Киев: Наук. думка, 1979. – С. 63–69.
14. Теренько Л. М., Теренько Г. В. Многолетняя динамика «цветений» микроводорослей в прибрежной зоне Одесского залива (Черное море) / Л. М. Теренько, Г. В. Теренько // Морской экол. журн. – 2008. – 7, № 2. – С. 76–86.
15. Теренько Л. М. Род *Dinophysis* Ehrenb. (Dinophyta) в украинских прибрежных водах Черного моря: видовой состав, распределение, динамика / Л. М. Теренько // Альгология. – 2011. – 21, № 3. – С. 346–356.
16. Ясакова О. Н. Необычное цветение воды в результате массового развития динофитовой водоросли *Scrippsiella trochoidea* (Stein) Balech в акватории Новороссийской бух-ты в марте 2008 г. / О. Н. Ясакова, В. С. Бердников // Морской экол. журн. – 2008. – 7, 4. – С. 98.
17. Ясакова О. Н. Сезонная динамика потенциально токсичных и вредоносных видов планктонных водорослей в Новороссийской бухте (Черное море) / О. Н. Ясакова // Биология моря. – 2013. – Т. 39, № 2. – С. 98–105.
18. Berge T., A harmful microalga that immobilizes and ingests copepods / T. Berge, L. K. Poulsen, M. Moldrup, N. Daugbjerg, P. J. Hansen // 14th Intern. Conf. on Harmful Algae Bloom: Hersonissos-Crete, Greece, 1–5 November, 2010: abstr. book. – Athens, 2010. – P. 100.
19. Cembella A. D. Chemical ecology of eukaryotic microalgae in marine ecosystems / A. D. Cembella // Phycologia. – 2003. – 42, N 4. – P. 420–447.

20. Ciminiello P. Isolation of adriatoxin, a new analogue of yessotoxin, from mussels of the Adriatic Sea / P. Ciminiello, E. Fattorusso, M. Forino, S. Magno, R. Poletti, R. Viviani // *Tetrahedron Lett.* – 1998. – N 39. – P. 8897–8900.
21. Dale B. What can the fossil record of dinoflagellates tell us about climate change and HABs? / B. Dale // 14th Intern. Conf. on Harmful Algae Bloom: Hersonissos-Crete, Greece, 1–5 November, 2010: abstr. book. – Athens, 2010. – P. 64.
22. Gol'din E. B. The dinoflagellate *Gyrodinium fissum*: harmful species or potential biotechnological object? / E. B. Gol'din // Proc. 12th Intern. Conf. Harmful Algae. – ISSHA and IOC UNESCO, Univ. Copenhagen: Copenhagen, 2008. – P. 286–289.
23. Gol'din E. B. Biologically active microalgae and cyanobacteria in nature and marine biotechnology / E. B. Gol'din // *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences.* – 2012. – Vol. 12, Special Issue. – P. 423–427.
24. Gomez F. An annotated checklist of dinoflagellates in the Black Sea / F. Gomez, L. Boicenco // *Hydrobiologia.* – 2004. – Vol. 517. – P. 43–59.
25. Gomez F. Checklist of Mediterranean free-living dinoflagellates / F. Gomez // *Botanica Marina.* – 2003. – 46. – P. 215–242.
26. Gomoiu M. – T. Cresterea biodiversitatii prin imigrare – noi specii in fauna omaniei [Increase of biodiversity by immigration – new species for the Romanian fauna] / M. – T. Gomoiu, M. Skolka // “Ovidius” University Annals of Natural Science. – 1998. – Biology – Ecology series. – 2. – P. 181–202.
27. Gribble K. E. Distribution and toxicity of *Alexandrium ostenfeldii* (Dinophyceae) in the Gulf of Maine, USA / K. E. Gribble, B. A. Keafer, M. A. Quilliam, A. D. Cembella, D. M. Kulis, A. Manahan, D. M. Anderson // *Deep-Sea Research.* – 2005. – Vol. 52, part II. – P. 2745–2763.
28. Grzebyk D. Evidence of a new toxin in the red-tide dinoflagellate *Prorocentrum minimum* / D. Grzebyk, A. Denardou, B. Berland, Y. F. Pouchus // *Journ. Plankton Research.* – 1997. – Vol. 19, N 8. – P. 1111–1124.
29. Hackett J. D. Dinoflagellates: a remarkable evolutionary experiment / J. D. Hackett, D. M. Anderson, D. A. Erdner, D. Bhattacharya // *Amer. Journ. Botan.* – 2004. – 91 (10). – P. 1523–1534.
30. Hackett J. D. DSP toxin production de novo in cultures of *Dinophysis acuminata* (Dinophyceae) from North America / J. D. Hackett, M. Tong, D. M. Kulis, E. Fux, P. Hess, R. Bire, D. M. Anderson // *Harmful Algae.* – 2009. – N 8. – P. 873–879.
31. Jeschke J. M. Funktionelle Reaktionen von Konsumenten: die SSS Gleichung und ihre Anwendung / J. M. Jeschke // *Diss. Dokt. Biol.* – München, 2002. – S. 1–192.
32. Kobayashi J. Amphidinolides, bioactive macrolides from symbiotic marine dinoflagellates / J. Kobayashi, M. Tsuda // *Nat. Prod. Rep.* – 2004. – 21. – P. 77–93.
33. Medlin L. Evolution of the dinoflagellates: from origin of the group to their genes / L. Medlin // Proc. 14th Internat. Conf. on Harmful Algae [Eds. P. Pagou and G. Hallegraeff]. – ISSHA and IOC UNESCO: Athens, 2013. – P. 168–175.
34. Rhodes L. Production of pinnatoxins E, F and G by scrippsielloid dinoflagellates isolated from Franklin Harbour, South Australia / L. Rhodes, K. Smith, A. Selwood, P. McNabb, S. Molenaar, R. Munday, C. Wilkinson, G. Hallegraeff // *New Zealand J. Mar. Freshwater Res.* – 2011. – 45. – P. 703–709.
35. Taylor F. J. R. Dinoflagellate diversity and distribution / F. Taylor, M. Hoppenrath, J. F. Saldarriaga // *Biodiv. Cons.* – 2008. – 17. – P. 407–418.
36. Terenko L. New dinoflagellate (Dinoflagellata) species from the Odessa Bay of the Black Sea / L. Terenko // *Oceanol. Hydrobiol. Studies.* – 2005. – 34, Suppl. 3. – P. 205–216.
37. Tubaro A. Occurrence of yessotoxin-like toxins in phytoplankton and mussels from northern Adriatic Sea / A. Tubaro, L. Sidari, R. Della Loggia, T. Yasumoto // *Harmful Algae* [Eds. B. Reguera et al.]. – IOC of UNESCO and Xunta de Galicia: Paris, 1998. – P. 470–472.
38. Vershinin A. *Protoperdinium ponticum* sp. nov. (Dinophyceae) from the northeastern Black Sea coast of Russia / A. Vershinin, S. Morton // *Botanica Marina.* – 2005. – 48. – P. 244–247.

Гольдін Є. Б. Дінофлагелляти: біорізноманітність та біоцидність // Екосистеми, їх оптимізація та охорона. Сімферополь: ТНУ, 2014. Вип. 11. С. 125–130.

Наведено характеристики біологічної активності дінофлагеллят в модельних експериментах на рослиноїдних комах. Встановлено, що токсичні та нетоксичні види дінофлагеллят характеризуються різною специфікою дії на рослиноїдні організми: пригноблюючі ефекти в більшому ступені мають проявлятися у тих водоростей, якими фітофаги харчуються у природних умовах. Біологічне та екологічне значення масових видів дінофлагеллят не треба обмежувати тільки токсичними проявами тому, що воно найбільш складне та багатобічне та вмістить комплекс захисних засобів, що спрямовані проти фітофагів.

Ключові слова: альгофлора, дінофлагелляти, рослиноїдні організми, міжвидові відносини, Чорне море, масові види.

Gol'din E. B. Dinoflagellates: biodiversity and biocidal activity // Optimization and Protection of Ecosystems. Simferopol: TNU, 2014. Iss. 11. P. 125–130.

The characteristics of dinoflagellate biological activity adduces in the results of model experiments on herbivorous insect larvae. Toxic and non-toxic dinoflagellate species possess different action to the herbivorous organisms. The inhibitory activity of microalgae including in natural trophic cycles is higher. Biological and ecological importance of mass species lays not only in toxic action, but also contains the defensive complex acting against phytophagous organisms by many-sided effects.

Key words: algae vegetation, dinoflagellates, herbivorous organisms, interspecific relations, the Black Sea, mass species.

Поступила в редакцію 09.02.2014 г.