

УДК 579.574.582:551.46.09:553.982(262.5)

И.В. СЫСОВЕВА¹, А.А. СЫСОВЕВ¹, А.Ф. ПОПОВА², Р. КЕМП³

¹Ин-т биологии южных морей им. А.О. Ковалевского НАН Украины,
Украина, 99011 Севастополь, пр. Нахимова, 2

²Ин-т ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины,
Украина, 01601 Киев, ул. Терещенковская, 2

³Ин-т биологических исследований Уэльского ун-та,
Аберистут, СЮ 23 ЗДА, Великобритания

ЗАВИСИМОСТЬ ВЕЛИЧИНЫ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ЗАРЯДА МОРСКОГО МИКРОПЛАНКТОНА ОТ СТЕПЕНИ НЕФТЯНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ И СТАДИИ СУКЦЕССИИ

На основе анализа содержания аденозинфосфатов пяти различных размерных фракций морских микроорганизмов – микропланктона четырех районов Севастопольской бухты выявлены колебания аденилатного энергетического заряда (АЭЗ) в зависимости от особенностей водного режима, степени загрязнения воды преимущественно нефтью и стадии сукцессии. Установлено, что величины АЭЗ более крупных фракций микропланктона, основу которой составляет фитопланктон, подвергаются существенным изменениям в зависимости от исследуемых факторов. Выявлена тенденция снижения АЭЗ данной фракции при возрастающем загрязнении воды преимущественно нефтепродуктами, а также при достижении пика «цветения» воды, вызванного размножением водорослей. Наиболее стабильные показатели АЭЗ отмечались во фракциях бактериопланктона всех четырех районов Севастопольской бухты как в период возрастания его концентрации перед началом «цветения» воды, так и в период пика «цветения». Полученные результаты позволяют рекомендовать использование уровня АЭЗ фракции фитопланктона для оценки степени загрязнения воды.

Ключевые слова: микропланктон, фитопланктон, бактериопланктон, аденилатный энергетический заряд, «цветение» воды, нефтяное загрязнение.

Введение

В современных условиях морские экосистемы подвергаются достаточно сильному влиянию антропогенных факторов, что вызывает изменения в экосистемах, в том числе и в водной микрофлоре, которая, как один из важных компонентов биоценоза, вносит существенный вклад в самоочищение экосистемы водоемов. Оценка изменений в функционировании водных экосистем, ее устойчивости и степени антропогенной нагрузки осуществляется различными методами, включающими учет численности и биомассы микроорганизмов, динамику перераспределения их видового состава, содержания хлорофилла в различных фракциях фитопланктона (Олейник и др., 1996; Михеева, Лукьянова, 2000), в том числе и хемилюминесцентные методы (Escobar et al., 2000).

При разработке экспресс-методов экологического мониторинга природных водоемов и оценке влияния загрязненности водной среды существенным критерием может служить определение энергетических особенностей микропланктона как метаболически наиболее активной составляющей водного сообщества. Важным показателем функционального состояния микропланктона является аденилатный энергетический заряд

(АЭЗ), который характеризует относительное содержание макроэргических фосфатных связей в аденилатной системе клетки. Для регуляции клеточного метаболизма важны не столько изменения концентрации отдельных аденилатов, сколько соотношение между ними (Atkinson, 1977).

Величина АЭЗ зависит от соотношения содержания всех адениновых нуклеотидов АТФ, АДФ и АМФ и определяется по формуле: $(\text{АТФ} + 1/2\text{АДФ}) / (\text{АТФ} + \text{АДФ} + \text{АМФ})$. Теоретически АЭЗ может колебаться от 0 до 1, хотя обычно в клетке в нормальном состоянии он поддерживается в узком диапазоне (0,75-0,99) (Atkinson, 1968). При изменении гомеостаза клетки величина заряда, как правило, изменяется (Лукиянова, 1992). В связи с этим АЭЗ было предложено использовать как неспецифический показатель при оценке разнообразных воздействий на организм, в том числе и загрязнений окружающей среды (Livingstone, 1982).

Для одноклеточных организмов выделяют три области значений АЭЗ, соответствующие различному состоянию организма при изменении окружающей среды: 0,75-0,99 – при нормальном метаболическом гомеостазе организма в нелIMITированных условиях, когда организм растет и развивается; 0,5-0,75 – при воздействии лимитирующих факторов, когда организм не размножается, однако при возвращении в нормальные условия все жизненные функции его восстанавливаются; при значении АЭЗ менее 0,5 одноклеточные организмы могут погибать (Chapman et al., 1971). Для многоклеточных организмов такие показатели значений АЭЗ не являются критическими (Kramer, Heber, 1976).

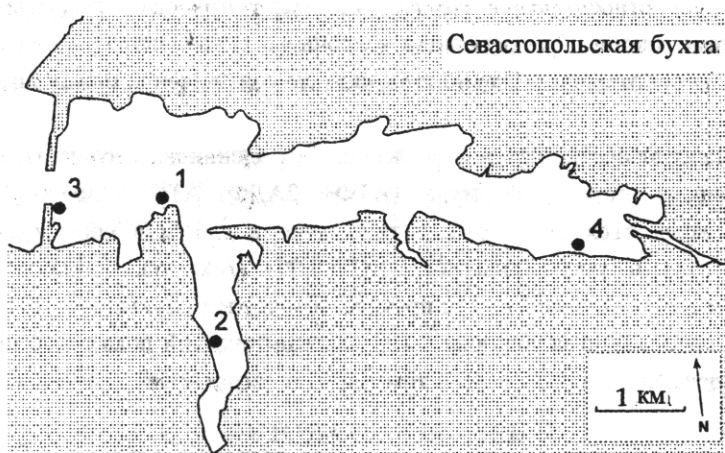
Основная цель наших исследований – изучить уровень энергетического заряда клеток микроорганизмов пяти различных размерных фракций микропланктона на основе определения содержания в них адениновых нуклеотидов в зависимости от степени загрязнения воды, а также оценить возможности использования показателей АЭЗ клеток микропланктона в качестве одного из экспресс-методов экологического мониторинга. Из пяти исследуемых фракций микропланктона две самые крупные фракции были представлены, главным образом, фитопланктонными организмами, три другие – преимущественно бактериопланктоном и *Cyanophyta*.

Материалы и методы

Местом отбора проб были четыре станции в акватории Севастопольской бухты с разной степенью нефтяного загрязнения и различным режимом водообмена. Сравнивали две фазы сезонного развития сообщества микропланктона: фаза возрастания его концентрации перед пиком «цветения» воды (апрель) и фаза пика «цветения» (май).

Пробы отбирали с поверхности воды прибрежной зоны четырех станций: 1 – мыс Николаевский, 2 – южный мол, 3 – траверс ГРЭС, 4 – бухта Южная (см. рисунок).

Сразу после отбора проб проводили их предфильтрацию с помощью сита с размером ячеек 100 мкм с целью удаления крупных организмов. Фильтрацию микропланктона (объем пробы морской воды – 1 л) выполняли с помощью фракционной воронки на сетках с размером ячеек 20 и 10 мкм, а также использовали фильтры «Synpro» и «Sartorius» с размерами пор 2,5; 1,2; 0,45 и 0,2 мкм. Повторность опыта трехкратная.



План расположения станций в Севастопольской бухте, в которых производили отбор проб воды для анализа разных размерных фракций микропланктона: 1 – мыс Николаевский; 2 – южный мол; 3 – траверс ГРЭС; 4 – бухта Южная.

Согласно международной системе измерений планктонных организмов, выделяют несколько фракций, различающихся размером (от 200 см до 0,02 мкм): мега-, макро-, мезо-, микро-, нано-, пико- и фемтофракции (Sieburth et al., 1978). Объектами наших исследований служили представители следующих пяти размерных фракций морских микроорганизмов – микропланктона (с размером организмов от 0,2 до 100 мкм), в частности: 1) 10,0-100,0 мкм – микрофракция (крупный фитопланктон, преимущественно диатомовые, зеленые, конъюгаты; микрзоопланктон); 2) 2,5-10,0 мкм – нанофракция (мелкий фитопланктон, в основном протококковые, золотистые; простейшие); 3) 1,2-2,5 мкм – крупная пикофракция (крупный бактериопланктон; мелкие жгутиковые, синезеленые); 4) 0,45-1,2 мкм – средняя пикофракция (в основном, бактериопланктон); 5) 0,2-0,45 мкм – мелкая пикофракция (преимущественно мелкий бактериопланктон). Экстракцию аденилатов осуществляли кипячением фильтров в 5 мл трис-ацетатного буфера (рН 7,75). Полученные экстракты замораживали и хранили в морозильной камере при температуре -18°C .

Для измерения содержания АТФ использовали высокочувствительный люциферин-люциферазный метод (Kimmich et al., 1975), в основе которого лежит регистрация интенсивности свечения, что возникает при смешивании восстановленного субстрата (люциферина) и АТФ со специфическим ферментом – люциферазой. При ферментативном окислении люциферина используется энергия АТФ, причем при относительном избытке концентрации люциферина и люциферазы интенсивность свечения прямо пропорциональна содержанию АТФ. Количество АТФ измеряли хемилюминесцентным методом (Malik, Thimann, 1980) с некоторыми модификациями, касающимися временных параметров, с использованием прибора «ATP Luminometr 1250» (LKB, Швеция). В качестве стандарта использовали раствор Na_2ATP (ATP Standard, LKB, Швеция).

Содержание АДФ и АМФ оценивали после их энзиматического фосфорилирования до АТФ, используя стандартный набор реактивов фирмы «Serva». Полученные данные о содержании АТФ, АДФ и АМФ обрабатывали статистически с использованием программы StaWin 0.5.

Результаты и обсуждение

На основе анализа содержания аденозинфосфатов во всех изучаемых размерных фракциях морских микроорганизмов разных районов Севастопольской бухты выявлены

колебания АЭЗ в зависимости от показателей водного режима и степени загрязненности воды исследуемых районов, в которых производили отбор проб. Так, при изучении АЭЗ проб мыса Николаевский (станция 1, которая является относительно чистым районом с ограниченным судоходством, характеризующаяся водообменом умеренной интенсивности и содержанием битумоидов в грунте 0,44 вес. %¹) выявлены самые высокие показатели АЭЗ в мелкой пикофракции в апреле по сравнению с другими фракциями. АЭЗ всех изучаемых фракций микропланктона несколько снижался в мае во время пика «цветения» воды (см. таблицу).

Аденилатный энергетический заряд проб из Южного мола (станция 2, умеренно загрязненный район с интенсивным судоходством, а также с наиболее интенсивным водообменом с открытым морем и содержанием битумоидов в грунте 0,69 вес. %) был немного ниже в микрофракции в апреле и незначительно повышался в мае (см. таблицу). В более мелких фракциях, в частности в пикофракциях, наоборот, АЭЗ был более низким в мае. Учитывая, что данный район характеризуется довольно интенсивным водообменом, а также поверхностными ветровыми течениями, можно полагать, что эти явления приводят к изменению функциональной активности фитопланктонных организмов. Известно (Richardson et al., 2000), что перемешивание столба воды, изменяющего и температурный режим, является основным фактором, определяющим сукцессию фитопланктона.

АЭЗ организмов, относящихся к микрофракции, отобранных у траверса ГРЭС (станция 3, достаточно загрязненный район с прилегающими причалами для отстоя судов со слабым водообменом и содержанием битумоидов в грунте 1,88 вес. %), был несколько ниже в апреле по сравнению с этим показателем в пробах из остальных трех районов Севастопольской бухты (см. таблицу). Наиболее существенное снижение этого показателя отмечали в мае, в период пика «цветения» воды, несмотря на возрастание пула всех аденозинфосфатов. Значительное снижение АЭЗ микрофракции на фоне увеличения содержания преимущественно аденозинмоно- и дифосфатов в мае в период «цветения» может свидетельствовать о гибели части микроорганизмов, скорее всего, вследствие заморных явлений, особенно у фитопланктонных организмов. АЭЗ более мелких фракций, преимущественно пикофракций, оставался достаточно высоким в апреле и несколько снижался в мае (см. таблицу).

Аденилатный энергетический заряд микрофракции, нанофракции и мелкой пикофракции в пробах из Южной бухты, 72 причал (станция 4, самый загрязненный из исследуемых районов, большое скопление судов на отстое, очень низкая интенсивность водообмена с содержанием битумоидов в грунте 4,92 вес. %), был более низким по сравнению с показателем из проб трех предыдущих станций, кроме пикопланктонных фракций (размер – 0,45-1,2 мкм). В мае, в период пика «цветения», АЭЗ самой крупной фракции микропланктона, представленного преимущественно фитопланктоном, снижался до порогового уровня, граничащего с выживаемостью организмов.

У вышеупомянутых пикопланктонных фракций микроорганизмов АЭЗ оставался достаточно высоким в апреле и мае (см. таблицу). Довольно высокий его уровень наблюдался в пробах, отобранных со всех четырех станций. Эти данные свидетельствуют о высокой численности организмов этой фракции. Доминирование фракций пико- и

¹Здесь и далее ссылки на битумоиды приведены по: Миронов и др., 1992.

нанопланктона (определенные по их биомассе) отмечено также и в микропланктоне Норвежского шельфа, причем прежде всего в летнее время (Verity et al., 1999).

Таблица. Содержание адениновых нуклеотидов (пмоль/л морской воды) и аденилатного энергетического заряда (АЭЗ) разных размерных фракций микропланктона четырех станций Севастопольской бухты в апреле-мае 1999 г.

Но- мер стан- ции	Диаметр пор филтра, мкм	Апрель				Май			
		АТФ	АДФ	АМФ	АЭЗ	АТФ	АДФ	АМФ	АЭЗ
1	10-20	25,9±0,9*	14,0±0,9	3,9±0,3	0,75	64,7±1,5	35,1±1,9	15,6±0,2	0,71
	2,5	41,1±2,1	15,4±0,6	5,0±0,4	0,79	80,6±4,0	39,5±3,3	13,1±0,6	0,75
	1,2	14,9±0,1	4,2±0,3	1,9±0,06	0,81	53,3±1,1	21,1±0,7	7,7±0,7	0,78
	0,45	1,7±0,3	0,4±0,02	0,1±0,01	0,85	19,2±1,3	4,3±0,2	2,3±0,2	0,83
	0,2	1,6±0,1	0,4±0,03	0,1±0,01	0,87	2,7±0,2	0,8±0,06	0,3±0,8	0,82
2	10-20	19,7±1,4	8,1±0,6	4,1±0,3	0,74	40,4±2,3	15,1±0,5	5,4±0,3	0,79
	2,5	110,5±3,7	48,4±2,1	18,3±0,7	0,76	43,6±0,3	18,4±1,5	6,6±0,1	0,77
	1,2	64,1±4,4	16,1±0,2	7,1±0,5	0,83	23,6±1,7	7,1±0,4	3,2±0,2	0,80
	0,45	11,7±0,3	4,2±0,4	0,9±0,1	0,82	15,7±0,7	4,2±0,2	2,6±0,2	0,79
	0,2	5,0±0,5	1,6±0,1	0,5±0,05	0,81	4,4±0,3	1,4±0,1	0,6±0,08	0,79
3	10-20	12,3±4,6	4,3±0,3	3,1±0,2	0,73	71,3±2,2	29,4±1,3	28,3±1,7	0,65
	2,5	53,5±0,4	15,1±1,4	7,3±0,3	0,80	67,3±3,5	28,3±1,8	28,3±0,9	0,66
	1,2	48,3±1,9	16,2±0,7	4,5±0,2	0,81	70,4±3,2	22,1±0,2	12,3±0,7	0,78
	0,45	23,0±1,2	7,3±0,6	3,2±0,3	0,79	38,6±1,0	16,0±1,2	6,2±0,6	0,77
	0,2	8,5±0,8	2,2±0,2	0,5±0,08	0,85	5,1±0,4	2,1±0,2	1,0±0,1	0,75
4	10-20	18,6±0,6	7,2±0,4	5,3±0,4	0,71	33,6±1,8	18,2±0,9	20,6±0,8	0,59
	2,5	27,6±1,8	12,0±0,4	8,8±0,8	0,69	51,5±1,4	23,7±1,2	18,2±0,6	0,68
	1,2	30,1±0,8	6,2±0,3	4,1±0,8	0,82	39,1±1,9	14,9±0,7	10,7±0,9	0,72
	0,45	9,3±0,02	2,4±0,2	1,1±0,08	0,82	21,3±1,9	6,2±0,4	2,2±0,2	0,82
	0,2	0,24±0,2	0,1±0,01	0,1±0,01	0,69	6,8±0,3	3,2±0,2	2,0±0,2	0,70

* $\bar{x} \pm s$.

Проведенные нами (Lopukhin et al., 2000) цитологические исследования морских микроорганизмов, относящихся к пикофракции, из проб воды Севастопольской бухты (мыс Николаевский и бухта Южная) показали, что организмы представлены достаточно широким спектром как одиночных особей, так и колоний. Кроме того, микроорганизмы этой фракции характеризовались значительным разнообразием морфологических и структурно-функциональных показателей. Так, они отличались большой вариабельностью их ультраструктурной организации, касающейся как зоны нуклеоида, особенностей топографии фибрилл ДНК в ней, так и наличием различных интраклеточных включений, эввагинаций цитоплазматической мембраны, степени вакуолизации клеток (Lopukhin et al., 2000).

На основе сравнительного изучения аденилатного энергетического заряда различных размерных фракций микропланктона четырех станций Севастопольской бухты выявлена четкая зависимость уровня АЭЗ от степени загрязнения воды, прежде всего у организмов, относящихся к микрофракции, представленной крупным фитопланктоном.

Наиболее заметное снижение АЭЗ у организмов этой фракции отмечено в пробах станций 3 и 4, которые характеризовались наиболее сильным загрязнением вод преимущественно нефтепродуктами. В частности, в пробах станции 1 (мыс Николаевский), которая является относительно чистым районом, среднее значение показателя АЭЗ в апреле составляло 0,75, тогда как в самом загрязненном районе (станция 4) в это же время оно снижалось до 0,71. В мае, в период пика "цветения" воды, в пробах станций 3 и 4 данный показатель существенно снижался (0,65 и 0,59 соответственно). В других фракциях такая четкая закономерность не установлена. АЭЗ пикофракций, за исключением мелкой пикофракции, представленной бактериопланктоном, характеризовались более высокими показателями уровня АЭЗ в водах всех исследуемых станций.

Выявленные изменения АЭЗ микрофракции в зависимости от степени загрязнения воды совпадают с мнением о том (Алтухов, 2000), что именно фитопланктон является важнейшим и наиболее уязвимым звеном морских экосистем. Снижение энергетического заряда в более крупных исследуемых фракциях микропланктона, а именно в фитопланктоне, на стадии пика «цветения» воды может иметь следующие причины. Интенсивная фотосинтетическая ассимиляция фитопланктона приводит к ускорению обмена адениновых нуклеотидов и активации их убыли, в результате чего снижается уровень АЭЗ организмов данной фракции. Это может быть обусловлено и различной сезонной интенсивностью гидролиза АТФ в процессе клеточного метаболизма (Amblard, 1988; Amblard et al., 1988; Aleya, 1989). Отмеченное ранее снижение содержания АТФ в пробах из более загрязненных районов Севастопольской бухты (Сысоева, Сысоев, 2001) согласуется с данными других авторов, показавших снижение уровня содержания АТФ, наряду с другими показателями, в водорослевых клетках в условиях загрязнения воды (Torres et al., 2000).

На энергетическое состояние клеток изучаемой самой крупной фракции микропланктона влияет также интенсивный рост численности и биомассы фитопланктонных организмов в период «цветения» воды в системах с ограниченным водообменом (особенно четко это наблюдается в водах четвертой станции), что приводит к недостатку биогенных веществ в воде. Эти обстоятельства могут быть причиной снижения энергетического заряда аденилатной системы фитопланктонных организмов (Hino, 1988).

Постоянный достаточно высокий уровень АЭЗ пикофракции, возможно, обусловлен большой численностью и разнообразием организмов, что подтверждают наши исследования (Lopukhin et al., 2000), а также доминированием гетеротрофных бактериальных клеток и наличием в данной фракции цист, которые, как половые клетки, характеризуются высоким показателем АЭЗ (Meksumpun et al., 1994). Распределение цист, в частности *Dinoflagellata*, совпадает с пиком возрастания микропланктона в поверхностном слое (Wu Gue-xuan, Sun Xiang-jun, 2000).

Изменения продуктивности и величины АЭЗ на протяжении исследуемого периода позволяют высказать предположение о чередованиях в популяциях фитопланктона метаболической баланс- и рост-ориентированной стратегии.

Выводы

1. Учитывая, что АЭЗ микроорганизмов более крупных фракций микропланктона подвержен наибольшим изменениям по сравнению с другими фракциями в водах всех

исследуемых станций и зависит от степени загрязнения воды преимущественно нефтяными продуктами, снижаясь по мере его усиления, данный показатель может быть использован в экологическом мониторинге для экспресс-оценки уровня загрязненности воды.

2. Наиболее высокий уровень и стабильные показатели АЭЗ (лишь с незначительными колебаниями) отмечены в пробах размерной фракции пикопланктона (размер организмов от 0,45 до 1,2 мкм) вне зависимости от степени загрязненности водной среды и стадии развития водного сообщества.

3. Значительное снижение АЭЗ организмов микрофракции обусловлено, вероятно, не только загрязнением воды нефтепродуктами, но и заморными явлениями в крупных фракциях фитопланктона в период "цветения" воды.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке фонда ИНТАС (проект 99-01390).

I.V. Sysoeva¹, A.A. Sysoev¹, A.F. Popova², R. Kemp³

¹A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, National Academy of Sciences of Ukraine,
2, Nakhimov Prosp., Sevastopol, 99011, Ukraine

²N.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Science of Ukraine,
2, Tereschenkovskaya Str., Kiev, 01601, Ukraine

³Institute of Biological Sciences, University of Wales,
Aberystwyth, SY23 3DA, United Kingdom

DEPENDENCE OF ENERGY CHARGE SIZE OF SEA MICROPLANKTON ON A DEGREE OF OIL POLLUTION AND STAGE OF SUCCESSION

On the analysis basis of the adenylate amount of the five different size fractions of sea microorganisms – microplankton from the fourth areas of Sevastopol Bay the fluctuations of adenylate energy charge (AEC) in dependence on the feature of a water regime, the level of oil pollution and the succession stages are revealed. It was estimated, that AEC indices of the large fraction of a microplankton, which is basically represented by a phytoplankton, were undergo the most significant changes. The tendencies of AEC level decrease in this fraction during the process of a water pollution predominantly by oil and also at going to a phase of a water "blooming" peak caused by algae are revealed. The most stable AEC index of a bacterioplankton was revealed in all fourth areas of Sevastopol Bay as well in a period of it concentration increase before a water "blooming" as in a peak of a "blooming" period. The obtained results allow to recommend a AEC level, predominantly of a microfraction, which are basically represented by a phytoplankton, for estimate a degree of a water pollution.

Key words: microplankton, phytoplankton, bacterioplankton, adenylate energy charge (AEC), "blooming", water oil pollution.

Алтухов Д.А. Видовое разнообразие фитопланктона Черного моря: методические рекомендации по созданию базы данных // Экол. моря. – 2000. – Вып. 52. – С. 79-82.

Лукьянова О.Н. Адениннуклеотидная система морских беспозвоночных // Биол. моря. – 1992. – № 1/2. – С. 3-6.

Миронов О.Г., Кирюхина Л.Н., Дивавин И.А. Санитарно-биологические исследования в Черном море. – Санкт-Петербург: Гидрометеониздат, 1992. – С. 39.

Михеева Т.М., Лукьянова Е.В. Значимость пикопланктонных фракций в фитопланктонных сообществах пресноводных экосистем // Гидробиол. журн. – 2000. – 36, № 6. – С. 3-14.

- Олейник Г.Н., Якушин В.М., Кабакова Т.Н. Реакция бактериопланктона как индикатор изменений в экосистеме водоемов в результате антропогенного воздействия // Гидробиол. журн. – 1996. – 32, № 2. – С. 29-41.
- Сысоева И.В., Сысоев А.А. Сезонная динамика АТФ различных фракций микропланктона Севастопольской бухты (Черное море) // Экол. моря. – 2001. – Вып. 56. – С. 63-68.
- Aleya L. Seasonal coupling of adenylc nucleotides and photosynthetic activity of phytoplankton fractions of diverse size in eutrophic lake environment // Eur. J. Protistol. – 1989. – 24, N 4. – P. 381-391.
- Amblard C. Seasonal succession and strategies of phytoplankton development in two lakes of different trophic states // J. Plankton. Res. – 1988. – 10, N 6. – P. 1189-1208.
- Amblard C., Adiwilaga E.M., Devaux J. Adenine nucleotides and phytoplanktonic primary production in two lakes in France // Int. Rev. Ges. Hydrobiol. – 1988. – 73, N 2. – P. 191-211.
- Atkinson D.E. Cellular energy metabolism and its regulation. – New York: Plenum Press, 1977. – 235 p.
- Atkinson D.E. The energy charge of the adenylate pools as a regulatory parameter. Interaction with feedback modifiers // Biochemistry. – 1968. – 7, N 11. – P. 4030-4034.
- Chapman A.G., Fall L., Atkinson D.E. Adenylate energy charge in *Escherichia coli* during growth and starvation // J. Bacteriol. – 1971. – 108, N 3. – P. 1072-1086.
- Escobar R., Garcia-Dominguez S., Guirau A., Montes O., Calvan F. de la Rosa F.F. A flow injection chemiluminescence method using Cr (III) as a catalyst for determining hydrogen peroxide. Application to H_2O_2 determination in culture of micr algae // Luminescence. – 2000. – 15, N 3. – P. 131-135.
- Hino S. Variations in physiological states corresponding to cellular phosphorus content in freshwater phytoplankton – correlations with adenylate energy charge and photosynthetic activity // Arch. Hydrobiol. – 1988. – 113, N 2. – P. 295-305.
- Kramer G.H., Heber U. Energetics of intact chloroplasts // Intact Chloroplast / Ed. J. Barber. – Elsevier (North-Holland Biomedical Press), 1976. – P. 171-215.
- Livingstone D.R. General biochemical indices of sublethal stress // Mar. Pol. Bull. – 1982. – 13, N 8. – P. 261-263.
- Lopukhin A.S., Sysoeva I.V., Osadchaya T.S., Popova A.F. and Kemp R.B. Energetic variables and biochemical quantitates as indices relative to the cell ultrastructure for the size structure of the microplankton community in Sevastopol bay // Proc. Book of the 3rd INTAS interdisciplinary Symp. on General Biochemistry, Biotechnology and Environment, Moscow, 14-17 December, 2000. – Max Press. – P. 10-11.
- Malik S.A., Thimann K.V. Metabolism of oat leaves during senescence. 1. Changes in ATP levels // Plant Physiol. – 1980. – 65, N5. – P. 855-858.
- Meksumpun S., Montani S., Okaichi T. Changes in cellular contents of nucleotides during the growth processes of two marine dinoflagellates // Bull. Plankton Soc. Jap. Nihon Purankuton Gakkaiishi. – 1994. – 40, N 2. – P. 101-108.
- Kimmich G.A., Randles L., Brand S.S. Assay of picomole amount of ATP, ADP and AMP using the luciferase enzyme system // Anal. Biochem. – 1975. – 69, N 1. – P. 187-206.
- Richardson T., Gibson C.E., Heaney S.I. Temperature, growth and seasonal succession of phytoplankton in Lake Baikal Siberia // Freshwater Biol. – 2000. – 44, N 3. – P. 431-440.
- Sieburth J.Mc N., Smetacek V. and Lenz J. Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fraction // Limnol. Oceanogr. – 1978. – 23, N 6. – P. 1256-1263.
- Torres E., Herrero C., Abalde J. Effect of cadmium on growth, ATP content, carbon fixation and ultrastructure in the marine diatom *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin // Water, Air, and Soil Pollut. – 2000. – 117, N 1/4. – P. 1-14.
- Verity P.G., Wassmann P., Ratkova T., Andereassen I.J. and Nordby E. Seasonal patterns in composition and biomass of autotrophic and heterotrophic nano- and microplankton communities on the North Norwegian shelf // Sarsia. – 1999. – 84, N 3/4. – P. 265-277.
- Wu Gue-xuan, Sun Xiang-jun Distribution of Dinoflagellata cysts in superficial sediments of the South-China Sea // Trop. Oceanol. – 2000. – 19, N 1. – P. 8-16.

Получена 23.03.01

Подписал в печать А.И. Божков