

## РАЗВИТИЕ КОНЦЕПЦИИ МАКСИМАЛЬНОГО РАЗНООБРАЗИЯ ПРОТИСТОВ В ЗОНЕ КРИТИЧЕСКОЙ СОЛЁНОСТИ ВОДЫ\*

© 2017 г. С. О. Скарлато<sup>1</sup>, И. В. Телеш<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург 194064;  
<sup>2</sup>Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург 199034  
 e-mail: <sup>1</sup>sergei.skarlato@mail.ru; <sup>2</sup>Irena.Telesh@zin.ru

Статья принята к печати 19.05.2016 г.

До недавнего времени общие концепции биоразнообразия предполагали, что существуют единые закономерности изменения видового богатства мелких планктонных и крупных донных организмов в градиенте факторов среды, в частности солёности воды – важнейшей абиотической характеристики, влияющей на разнообразие флоры и фауны прибрежных морских экосистем. Исследования, проведённые в последние годы, позволили открыть чрезвычайно богатый видами водный микромир, что привело к появлению новых концепций и смене парадигм в области изучения биоразнообразия, в том числе планктонных одноклеточных эукариот – протистов. В результате была выполнена ревизия концепции минимума видов Ремане и уточнена сфера её применения. В настоящей работе рассмотрены исследования, посвящённые разработке, развитию и анализу новой концепции максимального видового богатства протистов в зоне критической солёности воды (5–8‰), или хорогалиникуме. Полученные новые данные способствуют формированию современных представлений о динамике водных экосистем, сохранении биоразнообразия и эффективном экологическом менеджменте с целью поддержания равновесного состояния окружающей среды и рационального использования морских биоресурсов.

**Ключевые слова:** концепции биоразнообразия, планктон, протисты, градиенты, критическая солёность, размер клеток, Балтийское море.

**Development of the protistan species-maximum concept for the critical salinity zone.** S. O. Skarlato<sup>1</sup>, I. V. Telesh<sup>1,2</sup>  
 (1Institute of Cytology, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg 194064; 2Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg 199034)

Until recently, the general biodiversity concepts have suggested common patterns of species richness dynamics for both small-sized planktonic and large-sized benthic organisms in the gradients of environmental factors, including water salinity, which is the major abiotic characteristic influencing the diversity of flora and fauna in coastal marine ecosystems. The recent studies discovered an extremely species-rich aquatic micro-world that have resulted in proposing new concepts and shifting the paradigms in biodiversity studies, including those on planktonic unicellular eukaryotes such as protists. For this reason, Remane's species-minimum concept has been revisited, and the range of its application updated. This paper provides a review of the studies dedicated to establishing, developing, and analyzing the novel protistan species-maximum concept for the critical salinity zone (5–8‰), or the horohalinicum. The obtained new data contribute to formation of modern views on aquatic ecosystem dynamics, biodiversity conservation, and effective ecological management aimed at maintaining the environmental balance and the rational use of marine biological resources. (Biologiya Morya, 2017, vol. 43, no. 1, pp. 3–14).

**Keywords:** biodiversity concepts, plankton, protists, gradients, critical salinity, cell size, Baltic Sea.

Изучение биологического разнообразия прибрежных вод морей и океанов традиционно вызывает повышенный интерес вследствие большой экономической значимости этих регионов для хозяйственной деятельности человека. Сведения о разнообразии водных организмов важны для прогностической оценки продуктивности экосистем, их уязвимости к инвазиям чужеродных видов, а также для эффективного противодействия процессам загрязнения и эвтрофирования, связанным с ростом населения, экономическим развитием и стремительно меняющимся климатом.

Пространственная неоднородность в распределении видового богатства организмов – естественное

свойство живой природы, однако закономерности этой гетерогенности различаются для организмов разных размеров, таксономической принадлежности и образа жизни. В масштабе целых континентов макроэкологические законы, например, особенности пространственного распределения числа видов разного размера, хорошо документированы для насекомых (May, 1978), брюхоногих моллюсков (McClain, 2004), птиц и наземных млекопитающих (Brown, Nicoletto, 1991), морских рыб (Denney et al., 2002) и бентосных инфузорий (Azovsky, Mazei, 2013). Однако теории о закономерностях распределения всего видового богатства водных экосистем немногочисленны, а среди таких закономерностей наиболее

\* Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 16-14-10116) на базе Института цитологии РАН.

широко известна концепция минимума видов Ремане (Remane, 1934).

### КОНЦЕПЦИЯ РЕМАНЕ, ЕЁ СИЛЬНЫЕ И СЛАБЫЕ СТОРОНЫ

Концепция Ремане была разработана на основе данных по макрозообентосу Балтийского моря. С геологической точки зрения Балтийское море – молодой водоём, существующий в нынешних границах не более 10 тыс. лет (Lass, Matthäus, 2008; Schiewer, 2008). Балтику неслучайно называют морем вселенцев (Leppäkoski, Olenin, 2000), так как здесь до сих пор продолжается интенсивный процесс освоения пока ещё не заполненных экологических ниш, о чём свидетельствуют высокие темпы инвазии чужеродных видов планктона и бентоса (Paavola et al., 2005; Telesh et al., 2008b, 2009; Ojaveer et al., 2010).

Балтика традиционно считалась морем с пониженным биологическим разнообразием, так как солёность поверхностных вод на большей части акватории этого водоёма соответствует критическим значениям 5–8‰ (рис. 1), при которых происходят резкие изменения в ионном составе морской воды (Khlebovich, 1968). Уже в 1960-е годы Хлебович (Khlebovich, 1969) впервые показал, что эти изменения создают физико-химический барьер между средами обитания морских и пресноводных организмов. С учётом результатов данных исследований Кинне (Kinne, 1971) предложил термин "хорогалиникум" (от греческого "hogos" – пограничная линия) для обозначения области, которую Хлебович (Khlebovich, 1969; Хлебович, 1974) назвал зоной критической солёности.

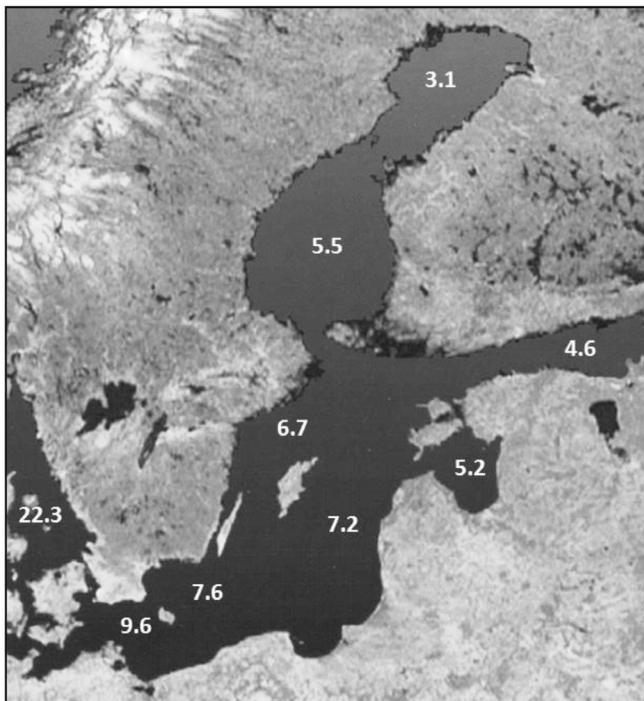


Рис. 1. Средняя солёность (‰) поверхностных вод в разных районах Балтийского моря (по: Feistel et al., 2010).

Позднее хорогалиникум был охарактеризован как область водоёма, строго приуроченная к солёности 5–8‰, которая разделяет морскую и пресноводную фауну и флору и имеет специфические физико-химические характеристики (Khlebovich, Abramova, 2000). Кроме того, было принято считать, что хорогалиникум обеспечивает неблагоприятные осмотические условия для всех водных организмов, препятствуя большому разнообразию и создавая эффект артенминимума (минимального числа видов), так как для преодоления этого осмотического барьера типично морским и пресноводным организмам необходимы дополнительные гипо- или гиперосмотические адаптации. Другие авторы утверждали, что снижение числа видов до минимума при солёности 5–8‰ или ниже происходит не только в эстуариях, но и в других солоноватоводных водоёмах (Deaton, Greenberg, 1986). Позднее эта идея нашла отражение в гипотезе множественности барьерных солёностных зон и существовании δ-хорогалиникума при солёности 0.5–2.0‰ (Аладин, 1988).

Для обоснования концепции артенминимума (рис. 2) были использованы сведения о числе видов Porifera, Hydrozoa, Scyphozoa, Anthozoa, Nemertini, Polychaeta, Cumacea, Mysidacea, Amphipoda, Decapoda, Lamellibranchia, Ophistobranchia, Echinodermata, Ascidiace и некоторых других донных животных в градиенте солёности воды в Балтике; в этом массиве данных лишь несколько видов Stenophora представляли планктон (Remane, 1934; Remane, Schlieper, 1971). Таким образом, с помощью концептуальной модели (кривой Ремане) было описано распределение числа видов морских, пресноводных и солоноватоводных донных животных в градиенте солёности воды и выявлен минимум видов при критических значениях солёности. Впоследствии эти

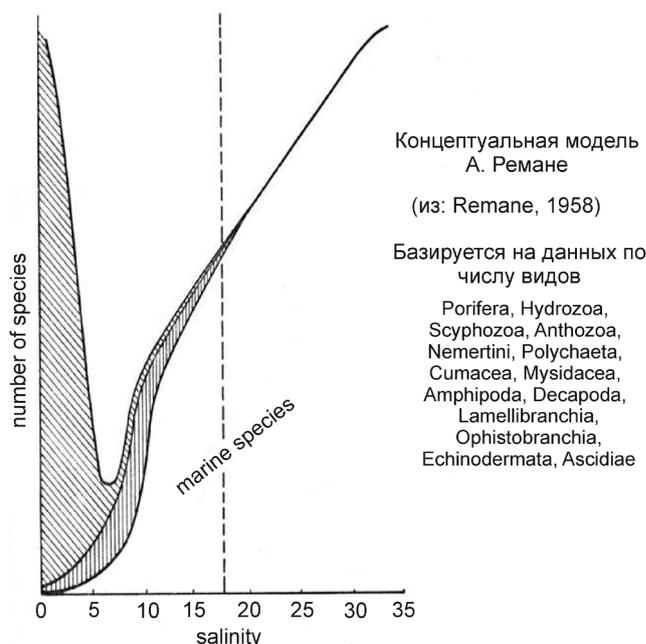


Рис. 2. Кривая Ремане для макрозообентоса Балтийского моря (по: Remane, 1934, 1958).

представления были поддержаны другими авторами, изучавшими донную фауну морей (Zenkewitch, 1959; Wolff, 1983). Кроме того, работы Ремане внесли существенный вклад в развитие общей классификации вод по солёности, и на их основе был предложен ряд поправок к существующим классификациям (Venice System, 1959).

Тем не менее, некоторые исследования зообентоса в эстуариях демонстрировали результаты, принципиально отличающиеся от модели Ремане (Boesch et al., 1976; Attrill, 2002). Более того, рядом авторов было показано, что модель Ремане не применима к зоопланктонным организмам (в том числе инфузориям), а также к бактериям и фитопланктону, разнообразие которых в непосредственной зоне смешения морских и пресных вод не снижается до минимального (Laprise, Dodson, 1994; Crump et al., 1999; Dolan, Gallegos, 2001; Hewson, Fuhrman, 2004; Telesh, 2004; Muylaert et al., 2009). Однако, несмотря на эти противоречия, диаграмма артемнидизма Ремане стала общепризнанной концептуальной моделью, была распространена на все группы водных организмов, обитающих не только в бесприливных, но и в классических эстуариях, и в таком статусе вошла практически во все учебники по гидробиологии (McLusky, Elliott, 2004).

Строго говоря, из концепции Ремане следует не более чем то, что в отсутствие приливно-отливных явлений в крупных водоёмах со стабильным градиентом солёности воды донные сидячие и медленно движущиеся животные испытывают сильный осмотический стресс в условиях, когда солёность воды колеблется от 5 до 8‰. Невозможность адаптироваться к такому перепаду солёности в достаточно сжатые сроки приводит к вымиранию животных и обеднению донной фауны в зоне критической солёности. Эти положения подтверждаются и результатами современных исследований сообществ Балтийского моря, которые демонстрируют изменение видового богатства донных животных в Балтике при снижении солёности воды от морской до значений хорогалиникума, где донная фауна наиболее обеднена (Powilleit et al., 1995; Leppäkoski, Olenin, 2000; Josefson, Hansen, 2004; Josefson, 2009; Feistel et al., 2010; Bleich et al., 2011; Zettler et al., 2014). В то же время доказано, что при солёности воды ниже 3‰ донная фауна существенно обогащается видами за счёт пресноводных форм (Рудинская, 2000; Perus, Bonsdorff, 2004; Piscart et al., 2005; Филиппенко, 2013).

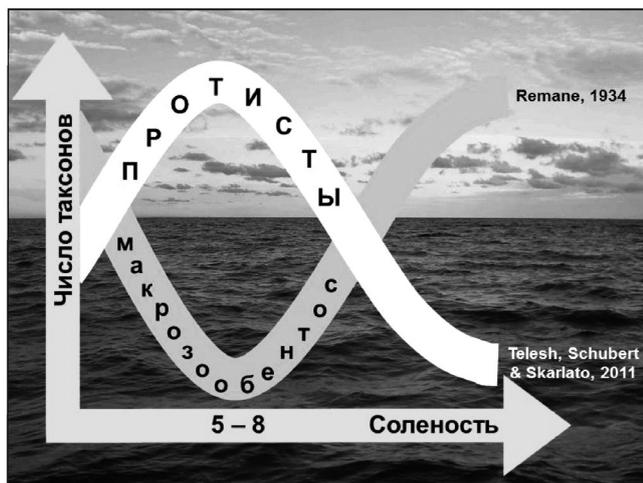
Однако результаты новейших исследований с использованием классических эколого-морфологических и современных молекулярно-генетических методов таксономии, а также обобщение сведений из ряда многолетних обширных баз данных привели к смене этой устоявшейся парадигмы биоразнообразия и убедительно показали, что концепция Ремане не применима к бактериопланктону, фито- и зоопланктону, а также к макрофитам (Herlemann et al., 2011, 2014; Schubert et al., 2011; Telesh et al., 2011a, b, 2013, 2015; Wang et al., 2011; Dupont et al., 2014).

## КОНЦЕПЦИЯ МАКСИМАЛЬНОГО РАЗНООБРАЗИЯ ПРОТИСТОВ

Во времена Ремане зоопланктон Балтийского моря был изучен весьма слабо: сведения о микрозоопланктоне практически отсутствовали, а в мезо- и макрозоопланктоне исследователи насчитывали не более 40 видов (Remane, 1934; Hernroth, Ackefors, 1979). Не удивительно, что такие скудные данные подтверждали имевшиеся представления о бедности видами солоноватых вод. Однако накопившиеся к началу XXI века сведения по биоразнообразию планктонной флоры и фауны Балтийского моря (без учета бактерий) позволили констатировать неожиданно большое видовое богатство пелагических сообществ (Telesh, Heerkloss, 2002, 2004; Hällfors, 2004; Sagert et al., 2008; Telesh et al., 2008a, b, 2009). В настоящее время известно, что в Балтийском море обитает около 750 морфологических видов ресничных инфузорий (Mironova et al., 2014), не менее 400 видов многоклеточного микро- (коловратки), мезо- и макрозоопланктона (Telesh et al., 2009), более 2000 видов водорослей фитопланктона и около 190 видов цианобактерий (Hällfors, 2004). Установлено также, что планктонные бактерии относительно равномерно распределены в градиенте солёности воды; разнообразие этих мельчайших организмов, определенное генетическими методами, не выявляет минимума видов в хорогалиникуме (Herlemann et al., 2011). Полученные результаты позволили выдвинуть и подтвердить гипотезу о том, что разнообразие мелких, быстро размножающихся и эффективно адаптирующихся планктонных организмов, способных быстро эволюционировать в солоноватоводных водоёмах с большим сроком водообмена, может быть значительно выше, чем представлялось ранее на основе данных по разнообразию донной макрофауны (Telesh et al., 2011a).

Исследования видового разнообразия в пелагиали Балтийского моря показали, что мелкие подвижные планктонные организмы, в первую очередь прокариотные микробы и протисты, распределены в водной толще таким образом, что максимум их видового богатства приходится на зону хорогалиникума (рис. 3). Эти сведения легли в основу новой концепции максимального разнообразия протистов в хорогалиникуме (Telesh et al., 2011a). Концепция сформулирована на основе мета-анализа нескольких крупных многолетних массивов данных по фитопланктону (Hällfors, 2004; Sagert et al., 2008) и собственных данных по планктонным инфузориям (Миронова и др., 2009); она также подтверждена результатами исследований мезозоопланктона Балтийского моря (Telesh, Heerkloss, 2002, 2004; Telesh et al., 2008a, 2009).

В отличие от донных животных, планктон может переноситься на большие расстояния в составе водных масс и поэтому испытывать меньший осмотический стресс в градиенте солёности воды. Максимум видов протистов в хорогалиникуме в значительной степени определяется исключительной способностью одноклеточных организмов адаптироваться к стрессовым условиям окружающей



**Рис. 3.** Схематическое изображение концепции максимума видов протистов и концепции минимума видов макрозообентоса (по: Telesh et al., 2011a, с существенными изменениями и дополнениями).

среды. Этим же свойством обусловлены беспрецедентный космополитизм протистов (Fenchel, Finlay, 2004; Fuhrman, 2009; Mironova et al., 2012, 2013, 2014) и способность многих протистов к миксотрофии, т.е. изменению типа потребления пищевых ресурсов в зависимости от условий окружающей среды (см. обзор: Матанцева, Скарлато, 2013). Кроме того, теоретическим фундаментом новой закономерности служат: 1) концепция экологической ниши Хатчинсона (Hutchinson, 1957); 2) зависимость числа видов от площади водоёма (Kratochwil, 1999; Gaston, 2000; Алимов, 2001); 3) гипотеза о пользе умеренного стресса (Connell, 1978); 4) теория конкуренции за пищевые ресурсы (Tilman, 1982; Grover, 1997; Huisman, Weissing, 1999, 2001) и 5) концепция экотона в её современной трактовке (Basset et al., 2013), рассматривающая экотон как экосистему, а не как узкую зону раздела между морским и пресноводным местообитаниями.

Сразу после опубликования новой концепции максимального видового богатства протистов в зоне хорогалиникума (Telesh et al., 2011a) эта работа была замечена специалистами и подвергнута критической оценке вследствие неожиданности полученных результатов (Ptacnik et al., 2011). Однако дальнейшие исследования статистически подтвердили обоснованность существования высокого разнообразия эукариотных микроорганизмов планктона в хорогалиникуме Балтийского моря (Griniené et al., 2011; Telesh et al., 2011b, 2013, 2015). В настоящее время смена парадигм биоразнообразия, произошедшая с появлением концепции максимума видов протистов в зоне критической солёности воды, уже получила подтверждение и признание мирового сообщества исследователей эстуарных и других солоноватоводных прибрежных экосистем (Elliott, Whitfield, 2011; Postel, 2012; Whitfield et al., 2012; Azovsky, Mazei, 2013; Ishida, 2015; Vuorinen et al., 2015; Rossi et al., 2016). Представления о динамике биоразнообразия водных организмов в градиенте основных факторов среды,

получившие дальнейшее развитие с появлением новой концепции, способствуют более точному и всестороннему пониманию процессов, протекающих в водных сообществах в условиях стрессовых природных явлений (например, при понижении солёности воды вследствие увеличения стока с водосбора) и антропогенных воздействий, в том числе при загрязнении природных вод и эвтрофировании водоёмов (Bruno et al., 2003; Telesh et al., 2013, 2015, 2016).

### В ХОРОГАЛИНИКУМЕ ПРЕОБЛАДАЮТ МЕЛКОРАЗМЕРНЫЕ ВИДЫ ПРОТИСТОВ

Поиск причин и механизмов, обеспечивающих максимальное видовое разнообразие микропланктона в зоне критической солёности воды, позволил сформулировать предположение о том, что в условиях резких колебаний солёности жизненные стратегии и механизмы, регулирующие структуру сообществ мельчайших планктонных организмов – одноклеточных протистов и цианобактерий, населяющих микромир пелагиали, существенно отличаются от таковых в сообществах крупных донных многоклеточных животных (Telesh et al., 2013). Причины этих специфических реакций на солёностный стресс и сильную вариабельность других условий среды обитания (температура воды, гидродинамический режим и др.), очевидно, заключаются в эффективных физиологических адаптациях микроорганизмов планктона, в высокой интенсивности эволюционных процессов в этих группах организмов и в их образе жизни (рис. 4, 5). В свою очередь, данные характеристики определяются главным образом размерами тела (клетки) микроорганизмов, а также частотой и интенсивностью стрессовых воздействий (Telesh et al., 2013).

Размер тела – основная общебиологическая характеристика, определяющая физиологические параметры и функционирование организмов: интенсивность питания, скорость роста и метаболизм; вследствие этого размер тела организмов может рассматриваться как один из важнейших детерминантов обилия вида в естественном планктонном сообществе (Hart, Bychek, 2011). Многие экологически значимые физиологические характеристики планктона зависят от размера тела или клеток у одноклеточных организмов. Например, установлено, что более мелкие клетки фитопланктона имеют приуроченность к более широкому диапазону концентраций биогенных веществ и им свойственны максимальные величины индивидуальной скорости роста (Barton et al., 2013). Известно, что при низкой концентрации биогенных элементов в воде более мелкие виды водорослей получают конкурентные преимущества благодаря относительно большему соотношению площади их поверхности к объёму клетки, что позволяет осуществлять более интенсивный транспорт питательных веществ через клеточную мембрану (Litchman et al., 2007). Кроме того, мелкие клетки чаще делятся и имеют меньшую скорость погружения, что дает им явные преимущества в условиях пониженной турбулентности (Winder, Sommer, 2012).

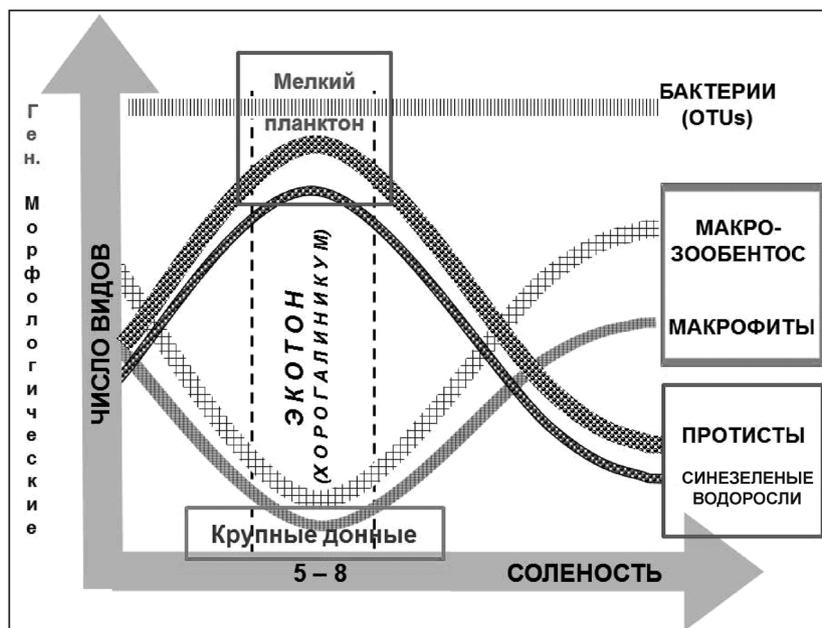


Рис. 4. Концептуальная модель распределения видового богатства крупных донных и мелких планктонных организмов в градиенте солёности воды (по: Telesh et al., 2013, с существенными изменениями и дополнениями).

С помощью глобальной океанской модели на примере фитопланктона было показано, что размерный состав сообществ изменяется в региональном масштабе: более крупные виды водорослей относительно редки в олиготрофных морях и более часто встречаются в зонах сильных апвеллингов или в районах субполярной циркуляции водных масс (Ward et al., 2012). Анализ материалов полевых наблюдений продемонстрировал ярко выраженную тенденцию к доминированию мелких видов фитопланктона в зоне критической солёности в Балтийском море (рис. 6), хотя вариабельность полученных данных была высокой вследствие сильной изменчивости и нестабильности условий окружающей среды в прибрежных водах (Telesh et al., 2015). Этот маскирующий эффект вариабельности солёности воды в прибрежье может быть усилен синергическим действием других факторов внешней среды: например, пространственной динамикой концентрации биогенных веществ или сезонной динамикой структуры пелагических сообществ (Barton et al., 2013; Downing et al., 2014). Сходные результаты были получены для гетеротрофных жгутиконосцев из донных эстуарных сообществ (Tikhonenkov, Mazei, 2013). Авторы считают, что способность к адаптации у мелких видов донных гетеротрофных жгутиконосцев в нестабильной среде выше благодаря их более быстрому размножению по сравнению с крупными организмами, что хорошо согласуется с выявленной нами закономерностью для автотрофных микроорганизмов (Telesh et al., 2011a).

Обнаруженная нами закономерность распределения видового разнообразия фитопланктона в градиенте солёности воды с максимальным числом видов в хорогалиникуме представляет собой яркий пример того, как адаптация планктонных сообществ к изменчивым условиям среды

зависит от фенотипического разнообразия и предоставляет существенные преимущества мелким и быстро размножающимся видам. Это неудивительно: в стрессовых условиях одноклеточным организмам необходима адаптация только на молекулярном и клеточном уровне организации, а крупные многоклеточные животные и растения вынуждены приспосабливаться к изменчивой среде также на тканевом и организменном уровнях.

#### СЕЗОННОСТЬ ВЛИЯЕТ НА ФОРМИРОВАНИЕ МАКСИМУМА ВИДОВ ПРОТИСТОВ

Средний размер особей в планктоне зависит от сезонной динамики структуры сообщества, которая в значительной степени связана с температурой воды. В то же время средний размер особи определяет фундаментальные физиологические характеристики организмов и их экологические свойства, влияющие на структуру сообществ и функционирование экосистем (Blackburn, Gaston, 1994). Например, выявлено снижение объёма клеток водорослей при увеличении температуры (Hilligsøe et al., 2011), однако механистического объяснения этой закономерности пока не найдено. Показано также, что при повышении температуры воды увеличивается численность пикофитопланктона (водорослей с размером клеток менее 2 мкм), однако размер клеток пикофитопланктона при этом снижается (Moran et al., 2010). Тенденция к уменьшению размеров клеток фитопланктона при потеплении была зарегистрирована и в экспериментах с мезокосмами (Daufresne et al., 2009), однако универсальность этих закономерностей остается предметом дискуссий (Gardner et al., 2011; Røger, Sommer, 2012).

Мы изучили влияние фактора сезонности на изменение размерной структуры сообществ фитопланкто-

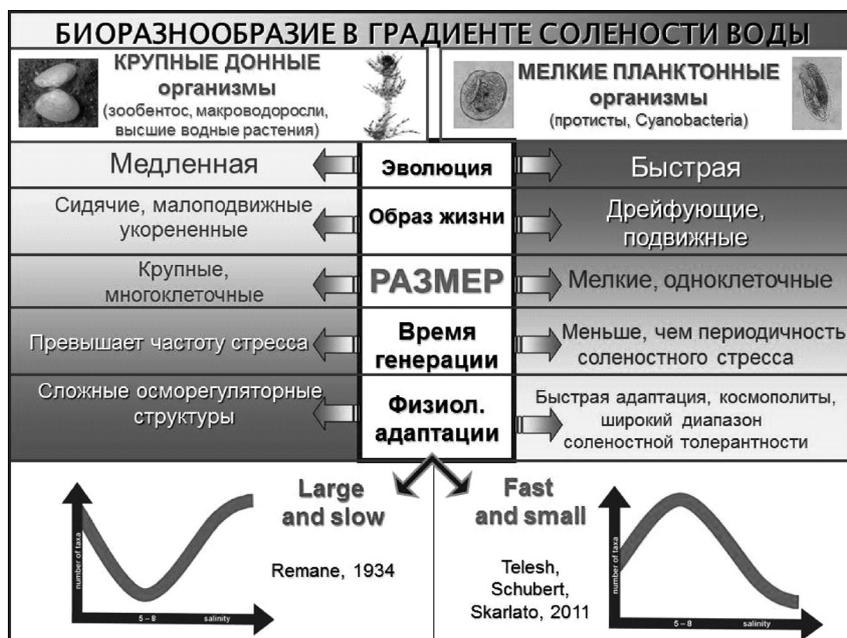


Рис. 5. Основные свойства организмов, обуславливающие различия в динамике видового богатства крупных донных и мелких планктонных организмов в градиенте солёности воды (по: Telesh et al., 2013, с существенными изменениями и дополнениями).

на в градиенте солёности воды и выявили тенденцию к преобладанию числа наиболее мелкозернистых видов водорослей в зоне хорогалиникума в тёплый сезон года – с июля по сентябрь (Telesh et al., 2015). Характерно, что этот тренд был устойчивым и выявлялся как при анализе состава фитопланктона в индивидуальных пробах, так и при анализе всего массива многолетних данных по фитопланктону Балтийского моря, демонстрируя минимальный среднемесячный размер клеток водорослей при солёности от 5 до 8‰. Таким образом, на большом материале было показано, что в хорогалиникуме наблюдается максимальное разнообразие наиболее мелких видов фитопланктона, особенно в тёплый сезон года, в отличие от других интервалов солёностного спектра (Telesh et al., 2015).

#### ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ СОЛЁНОСТИ ВОДЫ И МАКСИМУМ ВИДОВ ПРОТИСТОВ

В морских и солоноватоводных экосистемах солёность воды – один из основных природных факторов, определяющих структурные и функциональные характеристики живых сообществ. Однако, в отличие от температуры воды, освещённости и турбулентности водных масс, воздействие изменения солёности природных вод на размерную структуру планктонных сообществ изучено недостаточно как на региональном уровне, так и в глобальном масштабе (Finkel et al., 2010; Elliott, Whitfield, 2011; Whitfield et al., 2012; de Jonge et al., 2014; Pinto et al., 2014; Vuorinen et al., 2015). Наибольшая вариабельность фактора солёности наблюдается в эстуариях и других прибрежных солоноватоводных водоёмах, которые часто характеризуются ярко выраженным градиентом солёности; этот градиент служит явным признаком экосистем эстуарного типа (Telesh,

Khlebovich, 2010). Градиент солёности играет важную роль в процессе осаждения взвешенных органических веществ и биогенных элементов. Наличие градиента солёности интенсифицирует важнейшие процессы, определяющие уровень первичной продуктивности прибрежных водных экосистем: автохтонную реминерализацию и ресуспензию органики, поступление аллохтонных органических веществ и скорость их горизонтального переноса (de Jonge et al., 2002; Telesh, Khlebovich, 2010). Для Балтийского моря установлено, что изменение солёности воды существенным образом влияет на сообщества пелагических рыб, планктона и глубоководного бентоса (ВАСС, 2008). Однако прямые наблюдения за тем, как изменяется видовая и размерная структура планктонных сообществ в градиенте солёности воды в природных условиях, весьма редки.

Используя сведения по фитопланктону Балтийского моря, мы проверили нашу гипотезу, которая предполагает, что максимум видов протистов в хорогалиникуме выявляется в результате большой вариабельности данных, обусловленной сильной изменчивостью условий обитания в зоне критической солёности воды, в то время как видовое богатство протистов в каждой отдельной пробе из хорогалиникума относительно невелико (Telesh et al., 2015). Эти работы позволили понять основу парадоксальных различий между материалами, полученными по полевым данным, и результатами крупномасштабных мета-анализов многолетних объединённых баз данных, что неоднократно отмечали исследователи Балтийского и Северного морей (см., например: Wiltshire et al., 2010). Наши предположения были статистически подтверждены результатами анализа кривых разрежения – надёжного метода сравнения разнообразия отдельных регионов (Gotelli,

Colwell, 2001; Olli et al., 2011; Ptachnik et al., 2011). Средние значения и величины среднеквадратического отклонения показателей семи кривых разрежения, рассчитанных нами, подтвердили выдвинутую гипотезу, а полученный результат оставался неизменным при разных способах сортировки проб, предшествующей расчётам, и не зависел от выбранного метода аппроксимации кривых разрежения (Telesh et al., 2015).

Известно, что большинству физиологических и экологических свойств планктонных протистов присуща ярко выраженная пластичность; при этом разные свойства изменяются в разных диапазонах, а реакция, которую проявляют планктонные организмы в ответ на изменение факторов среды, варьирует нелинейно. Этот факт существенно осложняет выявление реакции планктонных сообществ на изменение среды в рамках корреляционных моделей распределения видов и затрудняет интерпретацию механизмов, лежащих в основе данных преобразований, подчёркивая их зависимость от ковариации отдельных свойств сообществ, обусловленной историческим развитием окружающей среды и эволюционными преобразованиями в экосистемах (Litchman et al., 2012). Наши исследования показали, что вариабельность числа видов фитопланктона в пробах из хорогалиникума Балтийского моря была исключительно велика, о чём свидетельствует величина угла наклона кривых разрежения в их начале; кроме того, эта вариабельность не зависела от общего числа обнаруженных видов (Telesh et al., 2015). Данный результат подчёркивает сложность и ярко выраженную изменчивость солоноватоводных местообитаний, особенно в зоне хорогалиникума, что вносит существенные затруднения в интерпретацию экосистемных процессов и мониторинг водоёмов с ярко выраженным градиентом солёности воды (Elliott, 2011; Basset et al., 2013; Pinto et al., 2014).

#### СВЯЗЬ РАЗМЕРА КЛЕТОК ПРОТИСТОВ С ИЗМЕНЕНИЕМ КЛИМАТА

Одноклеточные эукариоты в целом, и водоросли фитопланктона в частности, чрезвычайно чувствительны как к локальным, так и к глобальным изменениям условий среды обитания и реагируют на них не только изменением общей биомассы, но и структурными преобразованиями сообществ (Li et al., 2009). Структура сообществ и размер клеток планктонных одноклеточных организмов сильно зависят от концентрации биогенных веществ, уровня освещённости и температуры воды (Litchman et al., 2012). Исследования, выполненные в Балтийском море, выявили существенное влияние солёности воды на структуру и функциональные характеристики природных сообществ фитопланктона (Olli et al., 2011) и бактериопланктона (Herlemann et al., 2011, 2014; Dupont et al., 2014). Однако сложные и зачастую противоречивые результаты воздействия разных факторов среды на видовое богатство, а также закономерности пространственного распределения размерного состава и функциональных характеристик

фитопланктона ещё только предстоит выявить, интерпретировать и охарактеризовать количественно (Barton et al., 2013).

Ранее нами было показано, что общее видовое богатство фитопланктона (включая цианобактерий) в Балтийском море составляет более 2000 видов, из которых одна треть приходится на диатомовые водоросли. При этом пик числа видов прокариотных цианобактерий, эукариотных эвгленофитов и прازیнофитов наблюдается в области хорогалиникума (5–8%), а некоторые группы других мелких автотрофных жгутиконосцев, в том числе криптофитовые водоросли, наиболее разнообразны при солёности 10–15‰ (Telesh et al., 2011a, b). Особое место среди мельчайших организмов планктона занимают динофлагелляты, многие виды которых токсичны или потенциально токсичны. Эти жгутиконосцы способны к массовому цветению и формированию красных приливов, нарушающих баланс веществ и энергии в экосистемах. В российских водах наибольшего масштаба такие явления достигают в дальневосточных морях (Orlova et al., 2014) и нередко наблюдаются в Балтийском море (Wasmund et al., 2008). Размер и морфология клеток некоторых видов протистов могут изменяться в зависимости от биогенной нагрузки и варьирования солёности воды вследствие климатических изменений, что показано на примере потенциально токсичной динофлагелляты *Prorocentrum minimum* (Olenina et al., 2016). Эти же факторы существенно влияют и на внутривидовую изменчивость протистов, в том числе на скорость потребления мочевины в период миксотрофного роста *P. minimum*, определённую методом анализа метаболизма единичных клеток, NanoSIMS (Matantseva et al., 2016). Кроме того, показано, что успешные физиологические адаптации и эффективные экологические стратегии этих мельчайших планктонных организмов обеспечивают им широкую экологическую нишу и конкурентные преимущества при инвазии в новые местообитания и в условиях антропогенного стресса при эвтрофировании и загрязнении водоёмов (Telesh et al., 2016).

Результаты наших исследований и анализ литературных данных позволили предположить, что в нестабильных условиях солоноватоводной среды с резко меняющейся солёностью воды регулирование структурных и функциональных характеристик сообществ мелких одноклеточных протистов и бактерий, населяющих микромир пелагиали, существенно отличается от такового в сообществах крупных многоклеточных обитателей донных сообществ (Telesh et al., 2013). Однако это предположение до недавнего времени оставалось без подтверждения. Чтобы проверить эту гипотезу, были проанализированы данные из 2564 проб фитопланктона, собранных в южной части Балтийского моря в 1972–2006 гг. в диапазоне солёности воды 1–18‰, покрывающем полный градиент солёности в Балтийском море, за исключением Датских проливов (см.: Sagert et al., 2008). С помощью этих материалов оценено распределение видов водорослей разного размера в градиенте солёности воды с учётом сезонной динамики

структуры сообществ (рис. 6). Были верифицированы три взаимосвязанные новые гипотезы, объясняющие, почему мелкие и быстро эволюционирующие виды планктонных водорослей более разнообразны в хорогалиникуме, чем в других секторах градиента солёности воды (Telesh et al., 2015).

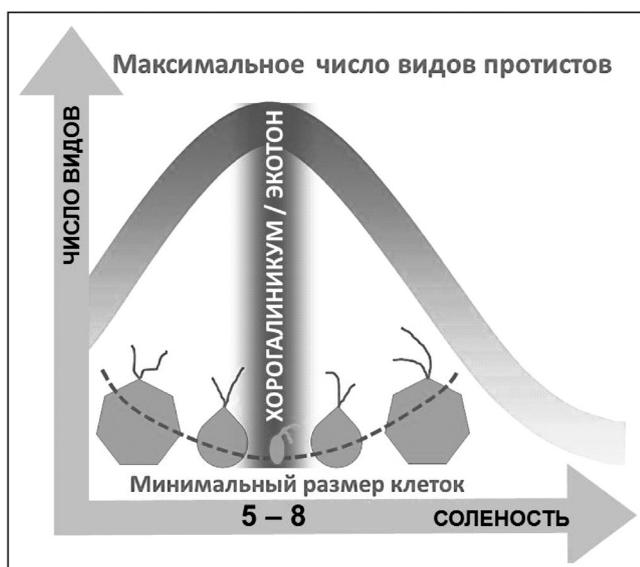
Важность полученных результатов определяется не только их фундаментальным значением для понимания функционирования водных экосистем в нестабильных условиях среды, но и прогностической значимостью для оценки биоразнообразия при изменении солёности Балтийского моря в условиях меняющегося климата. Установлено, что в настоящее время почти на 65% площади поверхности Балтики солёность поверхностных вод ниже 7‰, а в перспективе нескольких десятилетий при сохранении современных тенденций изменения климата, согласно модельным прогнозам, такая солёность будет характерна для всех поверхностных вод Балтийского моря. При этом неизбежны изменения в биоразнообразии, структуре и продуктивности водных сообществ Балтики из-за смещения ареалов массовых промысловых видов беспозвоночных и рыб, что может оказать негативное влияние на экономическое состояние региона (Rajasilta et al., 2014; Vuorinen et al., 2015).

Теоретические и модельные исследования показали, что большая пространственная гетерогенность природных сообществ способствует ослаблению вероятности крупномасштабных катастрофических изменений состояния экосистем, если локальные показатели состояния окружающей среды варьируют в пределах плавного градиента соответствующих значений (van Nes, Scheffer, 2005). Таким образом, знание закономерностей пространственного распределения размерной структуры сообществ основных первичных продуцентов в водоёмах в современных усло-

виях и при изменении градиента солёности в результате изменения климата необходимо для точного прогнозирования продуктивности морских экосистем и эффективного контроля за качеством вод и состоянием водных ресурсов (Zingone et al., 2010). Более того, фитопланктон оказывает существенное регулирующее воздействие на глобальное изменение климата, участвуя в биогеохимических циклах, которые напрямую зависят от состава сообществ фитопланктона (Winder, Sommer, 2012). При крупномасштабном изменении климатических условий характеристики внешней среды по-разному влияют на разные группы организмов, причем эффект воздействия одних и тех же факторов на организмы разных размеров может быть противоположным. Например, установлено, что в Арктическом бассейне процветают мелкомерные виды фитопланктона, а более крупные клетки находятся в угнетённом состоянии (Li et al., 2009). Снижение среднего размера особи в сообществе за счёт повышения численности особей мелкомерных видов в условиях повышения температуры может рассматриваться как универсальный отклик на глобальное потепление (Daufresne et al., 2009). Если климатические изменения, происходящие в наши дни, продолжатся и в будущем, то можно ожидать трансформацию трофических сетей вследствие модификации размерной структуры сообществ и сопутствующих ей изменений потока углерода в водных экосистемах (Winder, Sommer, 2012). В связи с этим понимание факторов и процессов, регулирующих структуру и динамику сообществ микроскопических организмов планктона, крайне необходимо для прогнозирования изменения состояния и функционирования водных экосистем в условиях меняющихся внешних воздействий, в том числе при глобальных изменениях климата. Эти сведения стимулируют отказ от устаревших парадигм в области изучения биологического разнообразия на фоне развития новых научных концепций и формирования современных представлений о динамике водных экосистем, сохранении биоразнообразия, эффективном экологическом менеджменте и поддержании равновесного состояния окружающей среды.

## ВЫВОДЫ

1. Солоноватоводное Балтийское море характеризуется большим видовым богатством планктонных микроорганизмов; в нём обитает около 750 морфологических видов инфузорий, более 2000 видов микроводорослей и 190 видов цианобактерий. Максимальное число видов планктонных микроорганизмов в Балтийском море наблюдается в зоне критической солёности воды (5–8‰), т.е. в хорогалиникуме.
2. Ревизия концепции артенминимума Ремане для макрозообентоса выявила её неприменимость к оценке видового богатства планктонных микроорганизмов (одноклеточных эукариот и цианобактерий) в градиенте солёности воды.
3. На основании мета-анализа обширных многолетних баз данных по планктону Балтийского моря предложено



**Рис. 6.** Схематическое отображение приоритетной роли мелко-размерных видов в формировании максимального видового богатства протистов в хорогалиникуме Балтийского моря (по: Telesh et al., 2015, с существенными изменениями и дополнениями).

на и обоснована концепция максимума видов протистов в зоне критической солёности воды (Telesh et al., 2011a). Установлено, что в хорогалиникуме Балтийского моря наблюдается максимальное разнообразие наиболее мелких видов водорослей фитопланктона, особенно в тёплый сезон года.

4. Различия в динамике видового богатства мелких одноклеточных планктонных организмов и крупных многоклеточных донных животных, а также растений обусловлены разными жизненными стратегиями. В основе этих стратегий лежат различия в образе жизни, скорости эволюционных преобразований, типе и эффективности физиологических адаптаций, которые в значительной степени определяются размерами тела этих организмов. Перенос планктонных микроорганизмов в составе больших масс воды избавляет их от сильного солёностного стресса, которому подвержены малоподвижные донные животные и макрофиты.

5. В стрессовых условиях среды протистам необходимы адаптации только на молекулярном и клеточном уровнях организации, тогда как крупные многоклеточные животные и растения вынуждены приспосабливаться к изменчивой окружающей среде также на тканевом и организменном уровнях.

6. Знания закономерностей распределения планктонных протистов как основных первичных продуцентов при изменении градиента солёности в условиях меняющегося климата необходимы для точного прогнозирования продуктивности морских экосистем и сохранения их биоразнообразия, а также для эффективного контроля качества вод и состояния водных ресурсов.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алади́н Н.В.* Концепция относительности и множественности зон барьерных солёностей // Журн. общ. биол. 1988. Т. 49, № 6. С. 825–833.
- Алимов А.Ф.* Исследование биоразнообразия в сообществах планктона, бентоса, рыб и в экосистемах пресноводных водоёмов разной продуктивности // Изв. АН. Сер. биол. 2001. № 1. С. 87–95.
- Матанцева О.В., Скарлато С.О.* Миксотрофия у микроорганизмов: экологические и цитофизиологические аспекты // Журн. эвол. биохим. и физиол. 2013. Т. 49, № 4. С. 245–254.
- Миронова Е.И., Телеш И.В., Скарлато С.О.* Планктонные инфузории Балтийского моря (обзор) // Биол. внутренних вод. 2009. № 1. С. 15–26.
- Рудинская Л.В.* Влияние солёности воды на структуру сообщества донных беспозвоночных в Вислинской лагуне Балтийского моря // Гидробиологические исследования в бассейне Атлантического океана. Калининград: Изд-во АтлантНИРО. 2000. С. 50–58.
- Филитенко Д.П.* Влияние солёностного фактора на формирование поселений моллюсков в лагунах южной части Балтийского моря // Тр. ЗИН РАН. Приложение № 3. 2013. С. 207–213.
- Хлебович В.В.* Критическая солёность биологических процессов. Л.: Наука. 1974. 236 с.
- Attrill M.J.* A testable linear model for diversity trends in estuaries // J. Animal Ecol. 2002. Vol. 71. P. 262–269.
- Azovsky A., Mazi Yu.* Do microbes have macroecology? Large-scale patterns in the diversity and distribution of marine benthic ciliates // Global Ecol. Biogeogr. 2013. Vol. 22. P. 163–172.
- BACC. Assessment of climate change in the Baltic Sea Basin: Regional Climate Studies. Berlin: Springer. 2008. 473 p.
- Barton A.D., Pershing A.J., Litchman E.* et al. The biogeography of marine plankton traits // Ecol. Lett. 2013. Vol. 16. P. 522–534.
- Basset A., Barbone E., Elliott M.* et al. A unifying approach to understanding transitional waters: fundamental properties emerging from ecotone ecosystems // Estuar. Coast. Shelf Sci. 2013. Vol. 132. P. 5–16.
- Blackburn T.M., Gaston K.J.* Animal body size distributions: patterns, mechanisms and implications // Trends Ecol. Evol. 1994. Vol. 9. P. 471–474.
- Bleich S., Powilleit M., Seifert T., Graf G.* b-diversity as a measure of species turnover along the salinity gradient in the Baltic Sea, and its consistency with the Venice System // Mar. Ecol. Progr. Ser. 2011. Vol. 436. P. 101–118.
- Boesch D.F., Diaz R.J., Virnstein R.W.* Effects of tropical storm Agnes on soft-bottom macrobenthic communities of the James and York estuaries and the lower Chesapeake Bay // Chesapeake Sci. 1976. Vol. 17. P. 246–259.
- Brown J.H., Nicoletto P.F.* Spatial scaling of the species composition: body masses of North-American land mammals // Amer. Nat. 1991. Vol. 138, no. 6. P. 1478–1512.
- Bruno J.F., Stachowicz J.J., Bertness M.D.* Inclusion of facilitation into ecological theory // Trends Ecol. Evol. 2003. Vol. 18, no. 3. P. 119–125.
- Connell J.H.* Diversity in tropical rain forests and coral reefs // Science. 1978. Vol. 199. P. 1302–1303.
- Crumph B.C., Armbrust E.V., Baross J.A.* Phylogenetic analysis of particle-attached and free-living bacterial communities in the Columbia River, its estuary, and the adjacent coastal ocean // Appl. Environ. Microbiol. 1999. Vol. 65. P. 3192–3204.
- Daufresne M., Lengfellner K., Sommer U.* Global warming benefits the small in aquatic ecosystems // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 2009. Vol. 106, no. 31. P. 12788–12793.
- de Jonge V.N., Elliott M., Orive E.* Causes, historical development, effects and future challenges of a common environmental problem: eutrophication // Hydrobiologia. 2002. Vol. 475–476. P. 1–19.
- de Jonge V.N., Schuttelaars H.M., van Beusekom J.E.E.* et al. The influence of channel deepening on estuarine turbidity levels and dynamics, as exemplified by the Ems estuary // Estuar. Coast. Shelf Sci. 2014. Vol. 139. P. 46–59.
- Deaton L.E., Greenberg M.J.* There is no horohalimum // Estuaries. 1986. Vol. 9. P. 20–30.
- Denney N.H., Jennings S., Reynolds J.D.* Life history correlates of maximum population growth rates in marine fishes // Proc. Roy. Soc. London. 2002. Vol. 269, no. 1506. P. 2229–2237.
- Dolan J.R., Gallegos C.L.* Estuarine diversity of tintinnids (planktonic ciliates) // J. Plankton Res. 2001. Vol. 23. P. 1009–1027.
- Downing A.S., Hajdu S., Hjerne O.* et al. Zooming in on size distribution patterns underlying species coexistence in Baltic Sea phytoplankton // Ecol. Lett. 2014. Vol. 17. P. 1219–1227.
- Dupont C.L., Larsson J., Yooshep S.* et al. Functional tradeoffs underpin salinity-driven divergence in microbial community composition // PLoS One. 2014. Vol. 9, no. 2. e89549. doi:10.1371/journal.pone.0089549

- Elliott M.* Marine science and management means tackling exogenic unmanaged pressures and endogenic managed pressures – a numbered guide // *Mar. Pollut. Bull.* 2011. Vol. 62. P. 651–655.
- Elliott M., Whitfield A.K.* Challenging paradigms in estuarine ecology and management // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2011. Vol. 94. P. 306–314.
- Feistel R., Weinreben S., Wolf H.* et al. Density and absolute salinity of the Baltic Sea 2006–2009 // *Ocean Sci.* 2010. Vol. 6. P. 3–24.
- Fenchel T., Finlay B.J.* The ubiquity of small species: patterns of local and global diversity // *Bioscience.* 2004. Vol. 54. P. 777–784.
- Finkel Z.V., Beardall J., Flynn K.J.* et al. Phytoplankton in a changing world: cell size and elemental stoichiometry // *J. Plankton Res.* 2010. Vol. 32, no. 1. P. 119–137.
- Fuhrman J.A.* Microbial community structure and its functional implications // *Nature.* 2009. Vol. 459. P. 193–199.
- Gardner J.L., Peters A., Kearney M.R.* et al. Declining body size: a third universal response to warming? // *Trends Ecol. Evol.* 2011. Vol. 26, no. 6. P. 285–291.
- Gaston K.J.* Global patterns in biodiversity // *Nature.* 2000. Vol. 405. P. 220–227.
- Gotelli N.J., Colwell R.K.* Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness // *Ecol. Lett.* 2001. Vol. 4. P. 379–391.
- Grinienė E., Mažeikaitė S., Gasiūnaitė Z.R.* Inventory of the taxonomical composition of the plankton ciliates in the Curonian Lagoon (SE Baltic Sea) // *Oceanol. Hydrobiol. Stud.* 2011. Vol. 40, no. 4. P. 86–95.
- Grover J.P.* Resource competition. London: Chapman and Hall. 1997.
- Hällfors G.* Checklist of Baltic Sea phytoplankton species (including some heterotrophic protistan groups) // *Baltic Sea Environ. Proc.* 2004. Vol. 95. P. 1–208.
- Hart R.C., Bychek E.A.* Body size in freshwater planktonic crustaceans: an overview of extrinsic determinants and modifying influences of biotic interactions // *Hydrobiologia.* 2011. Vol. 668. P. 61–108.
- Herlemann D.P.R., Labrenz M., Jürgens K.* et al. Transitions in bacterial communities along the 2000 km salinity gradient of the Baltic Sea // *ISME J.* 2011. P. 1571–1579.
- Herlemann D.P.R., Woelk J., Labrenz M., Jürgens K.* Diversity and abundance of "Pelagibacterales" (SAR11) in the Baltic Sea salinity gradient // *Syst. Appl. Microbiol.* 2014. Vol. 37. P. 601–604.
- Hennroth L., Ackefors H.* The zooplankton of the Baltic proper. A long-term investigation of the fauna, its biology and ecology // *Rep. Inst. Mar. Res.* 1979. P. 1–60.
- Hewson I., Fuhrman J.A.* Richness and diversity of bacterioplankton species along an estuarine gradient in Moreton Bay, Australia // *Appl. Environ. Microbiol.* 2004. Vol. 70. P. 3425–3433.
- Hilligsøe K.M., Richardson K., Bendtsen J.* et al. Linking phytoplankton community size composition with temperature, plankton food web structure and sea-air CO<sub>2</sub> flux // *Deep Sea Res. I.* 2011. Vol. 58. P. 826–838.
- Huisman J., Weissing F.J.* Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos // *Nature.* 1999. Vol. 402. P. 407–410.
- Huisman J., Weissing F.J.* Fundamental unpredictability of multispecies competition // *Amer. Nat.* 2001. Vol. 157. P. 488–494.
- Hutchinson G.E.* Concluding remarks // *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 1957. Vol. 22, no. 2. P. 415–427. <http://artifex.org/wecoreaders/lit/Hutchinson1957.pdf>
- Ishida H.* Ecology and distribution of protists in brackish water lakes // *Marine protists: Diversity and dynamics.* Tokyo: Springer. 2015. P. 347–357.
- Josefson A.B.* Additive partitioning of estuarine benthic macroinvertebrate diversity across multiple spatial scales // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2009. Vol. 396. P. 283–292.
- Josefson A.B., Hansen J.L.S.* Species richness of benthic macrofauna in Danish estuaries and coastal areas // *Global Ecol. Biogeogr.* 2004. Vol. 13. P. 273–288.
- Khlebovich V.V.* Some peculiar features of the hydrochemical regime and the fauna of mesohaline waters // *Mar. Biol.* 1968. Vol. 2, no. 1. P. 47–49.
- Khlebovich V.V.* Aspects of animal evolution related to critical salinity and internal state // *Mar. Biol.* 1969. Vol. 2, no. 4. P. 338–345.
- Khlebovich V.V., Abramova E.N.* Some problems of crustacean taxonomy related to the phenomenon of horohalinicum // *Hydrobiologia.* 2000. Vol. 417. P. 109–113.
- Kinne O.* Marine ecology. London: Wiley-Interscience. 1971. 681 p.
- Kratochwil A.* Biodiversity in ecosystems: Principles and case studies of different complexity levels. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers. 1999. 219 p.
- Laprise R., Dodson J.J.* Environmental variability as a factor controlling spatial patterns in distribution and species-diversity of zooplankton in the St. Lawrence Estuary // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1994. Vol. 107. P. 67–81.
- Lass H.-U., Matthäus W.* General oceanography of the Baltic Sea // *State and evolution of the Baltic Sea 1952–2005.* Hoboken, N.J.: John Wiley and Sons Inc. 2008. P. 5–44.
- Leppäkoski E., Olenin S.* Non-native species and rates of spread: lessons from the brackish Baltic Sea // *Biol. Invas.* 2000. Vol. 2. P. 151–163.
- Li W.K.W., McLaughlin F.A., Lovejoy C.* Smallest algae thrive as the Arctic Ocean freshens // *Science.* 2009. Vol. 326. P. 539.
- Litchman E., Edwards K.F., Klausmeier C.A., Thomas M.K.* Phytoplankton niches, traits and eco-evolutionary responses to global environmental change // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2012. Vol. 470. P. 235–248.
- Litchman E., Klausmeier C.A., Schofield O.M., Falkowski P.G.* The role of functional traits and trade-offs in structuring phytoplankton communities: scaling from cellular to ecosystem level // *Ecol. Lett.* 2007. Vol. 10. P. 1170–1181.
- Matantseva O., Skarlato S., Vogts A.* et al. Superposition of individual activities: urea-mediated suppression of nitrate uptake in the dinoflagellate *Prorocentrum minimum* revealed at the population and single-cell levels // *Front. Microbiol.* 2016. Vol. 7. Article 1310. Doi:10.3389/fmicb.2016.01310
- May R.M.* The dynamics and diversity of insect faunas // *Diversity of insect faunas.* Oxford: Blackwell Scientific Publ. 1978. P. 188–204.
- McClain C.R.* Connecting species richness, abundance and body size in deep-sea gastropods // *Global Ecol. Biogeogr.* 2004. Vol. 13, no. 4. P. 327–334.
- McLusky D.S., Elliott M.* The estuarine ecosystem: ecology, threats and management. 3rd ed. Oxford: Oxford Univ. Press. 2004. 224 p.
- Mironova E., Telesh I., Skarlato S.* Diversity and seasonality in structure of ciliate communities in the Neva Estuary (Baltic Sea) // *J. Plankton Res.* 2012. Vol. 34. P. 208–220.
- Mironova E., Telesh I., Skarlato S.* Planktonic ciliates of the Neva Estuary (Baltic Sea): community structure and spatial distribution // *Acta Protozool.* 2013. Vol. 52. P. 13–23.
- Mironova E., Telesh I., Skarlato S.* Ciliates in plankton of the Baltic Sea // *Protistology.* 2014. Vol. 8, no. 3. P. 81–124.

- Moran X.A.G., Lopez-Urrutia A., Calvo-Diaz A., Li W.K.W. Increasing importance of small phytoplankton in a warmer ocean // *Global Change Biol.* 2010. Vol. 16, no. 3. P. 1137–1144.
- Muylaert K., Sabbe K., Vyverman W. Changes in phytoplankton diversity and community composition along the salinity gradient of the Schelde estuary (Belgium/The Netherlands) // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2009. Vol. 82. P. 335–340.
- Ojaveer H., Jaanus A., MacKenzie B.R. et al. Status of biodiversity in the Baltic Sea // *PLoS One.* 2010. Vol. 5, no. 9: e12467. doi:10.1371/journal.pone.0012467
- Olenina I., Vaičiukynas E., Šulčius S. et al. The dinoflagellate *Prorocentrum cordatum* at the edge of the salinity tolerance: The growth is slower but cells are larger // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2016. Vol. 168. P. 71–79.
- Olli K., Klais R., Tamminen T. et al. Long term changes in the Baltic Sea phytoplankton community // *Boreal Environ. Res.* 2011. Vol. 16 (Suppl. A). P. 3–14.
- Orlova T.Y., Konovalova G.V., Stonik I.V. et al. Harmful algal blooms on the eastern coast of Russia // *PICES Sci. Rep.* 2014. Vol. 47. P. 41–58.
- Paavola M., Olenin S., Leppäkoski E. Are invasive species most successful in habitats of low native species richness across European brackish water seas? // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2005. Vol. 64. P. 738–750.
- Perus J., Bonsdorff E. Long-term changes in macrozoobenthos in the Åland archipelago, northern Baltic Sea // *J. Sea Res.* 2004. Vol. 52. P. 45–56.
- Pinto R., de Jonge V.N., Marques J.C. Linking biodiversity indicators, ecosystem functioning, provision of services and human well-being in estuarine systems: Application of a conceptual framework // *Ecol. Indic.* 2014. Vol. 36. P. 644–655.
- Piscart C., Moreteau J.C., Beisel J.N. Biodiversity and structure of macroinvertebrate communities along a small permanent salinity gradient (Meurthe River, France) // *Hydrobiologia.* 2005. Vol. 551. P. 227–236.
- Postel L. Mesozooplankton diversity, reproduction modes, and potential invasibility in the Baltic Sea // *Cah. Biol. Mar.* 2012. Vol. 53, no. 3. P. 327–336.
- Powilleit M., Kube J., Maslowski J., Warzocha J. Distribution of microbenthic invertebrates in the Pomeranian Bay (southern Baltic) in 1993/94 // *Bull. Sea Fish. Inst.* 1995. Vol. 136. P. 75–87.
- Ptacnik R., Olli K., Lehtinen S. et al. Does plankton diversity peak at intermediate salinities? Comment on Telesh et al. (2011) // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2011. Vol. 432. P. 291–292.
- Rajasilta M., Hänninen J., Vuorinen I. Decreasing salinity improves the feeding conditions of the Baltic herring (*Clupea harengus membras*) during spring in the Bothnian Sea, northern Baltic // *ICES J. Mar. Sci.* 2014. Vol. 71, no. 5. P. 1148–1152.
- Remane A. Die Brackwasserfauna // *Zool. Anz.* 1934. Vol. 7 (Suppl). S. 34–74.
- Remane A. Ökologie des Brackwassers // *Die Biologie des Brackwassers. Binnengewässer.* 1958. Bd. 22. S. 1–216.
- Remane A., Schlieper C. Biology of brackish water: 2nd revised ed. New York: John Wiley and Sons, Inc. 1971. 372 p.
- Rossi A., Boscaro V., Carducci D. et al. Ciliate communities and hidden biodiversity in freshwater biotopes of the Pistoia province (Tuscany, Italy) // *Eur. J. Protistol.* 2016. Vol. 53. P. 11–19.
- Rüger T., Sommer U. Warming does not always benefit the small – results from a plankton experiment // *Aquat. Bot.* 2012. Vol. 97. P. 64–68.
- Sagert S., Rieling T., Eggert A., Schubert H. Development of a phytoplankton indicator system for the ecological assessment of brackish coastal waters (German Baltic Sea coast) // *Hydrobiologia.* 2008. Vol. 611. P. 91–103.
- Schiewer U. Ecology of Baltic coastal waters. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag. 2008. 430 p.
- Schubert H., Feuerpfeil P., Marquardt R. et al. Macroalgal diversity along the Baltic Sea salinity gradient challenges Remane's species-minimum concept // *Mar. Pollut. Bull.* 2011. Vol. 62, no. 9. P. 1948–1956.
- Telesh I.V. Plankton of the Baltic estuarine ecosystems with emphasis on Neva Estuary: a review of present knowledge and research perspectives // *Mar. Pollut. Bull.* 2004. Vol. 49. P. 206–219.
- Telesh I.V., Golubkov S.M., Alimov A.F. The Neva Estuary ecosystem // *Ecology of Baltic coastal waters: Ecological Studies.* No. 197. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag. 2008a. P. 259–284.
- Telesh I., Heerkloss R. Atlas of estuarine zooplankton of the southern and eastern Baltic Sea. Part I: Rotifera. Hamburg: Verlag Dr Kovač. 2002. 90 p.
- Telesh I., Heerkloss R. Atlas of estuarine zooplankton of the southern and eastern Baltic Sea. Part II: Crustacea. Hamburg: Verlag Dr Kovač. 2004. 118 p.
- Telesh I.V., Khlebovich V.V. Principal processes within the estuarine salinity gradient: A review // *Mar. Pollut. Bull.* 2010. Vol. 61. P. 149–155.
- Telesh I., Postel L., Heerkloss R. et al. Zooplankton of the open Baltic Sea: Atlas // *BMB Publ. No. 20. Meereswiss. Ber. Warnemünde.* 2008b. Vol. 73. P. 1–251.
- Telesh I., Postel L., Heerkloss R. et al. Zooplankton of the open Baltic Sea: Extended atlas // *BMB Publ. No. 21. Meereswiss. Ber. Warnemünde.* 2009. Vol. 76. P. 1–290.
- Telesh I.V., Schubert H., Skarlato S.O. Revisiting Remane's concept: evidence for high plankton diversity and a protistan species maximum in the horohaliniacum of the Baltic Sea // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2011a. Vol. 421. P. 1–11.
- Telesh I.V., Schubert H., Skarlato S.O. Protistan diversity does peak in the horohaliniacum of the Baltic Sea: Reply to Ptacnik et al. (2011) // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2011b. Vol. 432. P. 293–297.
- Telesh I., Schubert H., Skarlato S. Life in the salinity gradient: Discovering mechanisms behind a new biodiversity pattern // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2013. Vol. 135. P. 317–327.
- Telesh I.V., Schubert H., Skarlato S.O. Size, seasonality, or salinity: What drives the protistan species maximum in the horohaliniacum? // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2015. Vol. 161. P. 102–111.
- Telesh I.V., Schubert H., Skarlato S.O. Ecological niche partitioning of the invasive dinoflagellate *Prorocentrum minimum* and its native congeners in the Baltic Sea // *Harmful Algae.* 2016. Vol. 59. P. 100–111.
- Tikhonenkov D.V., Mazei Yu.A. Distribution of benthic heterotrophic flagellates along salinity gradient: Correlation between active and cryptic species diversity in the White Sea estuary // *Biol. Bull. Rev.* 2013. Vol. 133, no. 2. P. 178–190.
- Tilman D. Resource competition and community structure. Princeton, N.J.: Princeton Univ. Press. 1982. 296 p.
- van Nes E.H., Scheffer M. Implications of spatial heterogeneity for catastrophic regime shifts in ecosystems // *Ecology.* 2005. Vol. 86, no. 7. P. 1797–1807.

- Venice System. The final resolution of the symposium on the classification of brackish waters // Arch. Oceanogr. Limnol. 1959. Vol. 11 (Suppl.). P. 243–248.
- Vuorinen I., Hänninen J., Rajasilta M.* et al. Scenario simulations of future salinity and ecological consequences in the Baltic Sea and adjacent North Sea areas – implications for environmental monitoring // Ecol. Indic. 2015. Vol. 50. P. 196–205.
- Wang J., Yang D., Zhang Y.* et al. Do patterns of bacterial diversity along salinity gradient differ from those observed for macroorganisms? // PLoS One. 2011. Vol. 6, no. 11: e27597. doi:10.1371/journal.pone.0027597
- Ward B.A., Dutkiewicz S., Jahn O., Follows M.J.* A size-structured food-web model for global ocean // Limnol. Oceanogr. 2012. Vol. 57. P. 1877–1891.
- Wasmund N., Göbel J., Bodungen B.V.* 100-years-changes in the phytoplankton community of Kiel Bight (Baltic Sea) // J. Mar. Syst. 2008. Vol. 73. P. 300–322.
- Whitfield A.K., Elliott M., Basset A.* et al. Paradigms in estuarine ecology – a review of the Remane diagram with a suggested revised model for estuaries // Estuar. Coast. Shelf Sci. 2012. Vol. 97. P. 78–90.
- Wiltshire K.H., Kraberg A., Bartsch I.* et al. Helgoland Roads, North Sea: 45 years of change // Estuar. Coasts. 2010. Vol. 33. P. 295–310.
- Winder M., Sommer U.* Phytoplankton response to a changing climate // Hydrobiologia. 2012. Vol. 698. P. 5–16.
- Wolff W.J.* Estuarine benthos // Ecosystems of the world 26: estuaries and enclosed seas. Amsterdam: Elsevier. 1983. P. 151–183.
- Zenkewitch L.A.* The classification of brackish-water basins as exemplified by the seas of the U.S.S.R. // Arch. Oceanogr. Limnol. 1959. Vol. 11. P. 53–61.
- Zettler M.L., Karlsson A., Kontula T.* et al. Biodiversity gradient in the Baltic Sea: a comprehensive inventory of macrozoobenthos data // Helgol. Mar. Res. 2014. Vol. 68. P. 49–57.
- Zingone A., Phlips E.J., Harrison P.J.* Multiscale variability of twenty-two coastal phytoplankton time series: a global scale comparison // Estuar. Coasts. 2010. Vol. 33. P. 224–229.