

Long-term effects of zinc oxide nanoparticles on the autumn phytoplankton of the Black Sea

Original Article

LIMNOLOGY
FRESHWATER
BIOLOGY

Shoman N.Yu.*, Solomonova E.S., Akimov A.I.

A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Federal Research Center, Sevastopol, Russia

ABSTRACT. The widespread use of zinc oxide nanoparticles (ZnO NPs) in human economic activity makes the issue of assessing their impact on the environment relevant. In the presented work, the effects of ZnO NPs (10-60 µg/L) on Black Sea phytoplankton during long-term cultivation (17 days) under experimental microcosm conditions were studied. A dose-dependent effect of nanoparticle impact on the growth and functional state of phytoplankton of the Black Sea was established. The addition of ZnO NPs led to inhibition of growth, photosynthetic activity, and a decrease in the species diversity of phytoplankton. At 10 and 20 µg/L ZnO NPs, the community abundance maintained a positive trend. However, suppression of the growth rate and a decrease in the final algal abundance to 60 and 21% of control values were noted. At the same time, a decrease in the abundance of mass planktonic species, an increase in the contribution of benthic-planktonic forms, and a change in the size structure of the algocenosis toward the predominance of small-celled species were observed. At 30 and 60 µg/L ZnO NPs, at the initial stage of the experiment, the development of acute toxic stress, suppression of photosynthetic activity and cell division, and a decrease in community abundance were noted. However, further cultivation of the microcosms under these conditions led to the recovery of community growth due to the restructuring of the species structure with subsequent dominance of a small number of tolerant species (mainly benthic-planktonic forms of diatoms, coccolithophores *Emiliania huxleyi*) capable of withstanding a high level of toxic load. Thus, the phytoplankton community is capable of restoring its abundance and photosynthetic activity after acute toxic stress. However, the ability of the community to survive under conditions of chronic contamination is achieved at the cost of simplification of its structure, which leads to a loss of stability and self-regulation and, in the long term, reduces the production potential of the ecosystem.

Keywords: phytoplankton, Black Sea, pollutants, zinc oxide nanoparticles, adaptation

For citation: Shoman N.Yu., Solomonova E.S., Akimov A.I. Long-term effects of zinc oxide nanoparticles on the autumn phytoplankton of the Black Sea // Limnology and Freshwater Biology. 2026. - № 4. - P. 537-553. DOI: 10.31951/2658-3518-2026-A-4-537

1. Introduction

Modern ecology faces the challenge of an unprecedented decline in biodiversity caused by a complex of anthropogenic factors (Hald-Mortensen, 2023). Declining population sizes and species extinction lead to the degradation of ecosystem functions, threatening the stability of natural communities. However, in some cases, biological systems demonstrate the ability to maintain viability even under conditions of significant external stress (Ebenman et al., 2004). A community can avoid complete extinction in an environment initially unsuitable for its existence due to phenotypic

plasticity or genetic changes that increase tolerance to the stressor. A key indicator of such adaptation is the transition from population decline to sustainable growth under continuing adverse environmental conditions (Ipatova et al., 2015; Morrissey et al., 2015; Yang et al., 2021; Ipatova and Lazareva, 2022).

The mechanisms of adaptation to adverse growth conditions at the single-species level are quite well studied (Low-Décarie et al., 2015; Wang et al., 2025). In contrast, the mechanisms that ensure the survival of multi-species communities remain poorly understood. According to the literature, the key factors increasing the likelihood of adaptation to stressful conditions are

*Corresponding author. E-mail address: n-zaichencko@yandex.ru (N.Yu. Shoman)

Received: June 02, 2026;

Accepted after revised: August 07, 2026;

Available online: August 28, 2026

© Author(s) 2026. This work is distributed under the Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License.



a high initial population size (Low-Décarie et al., 2015; Cherabier and Ferriere, 2022) and prior adaptation to sublethal concentrations of a pollutant (Shoman et al., 2024; 2025). The first factor reduces the risk of stochastic extinction during the critical period of population decline, the second promotes the accumulation of resistant genotypes and phenotypes, preparing the population for adverse impacts in the future.

In the context of current environmental threats, zinc oxide nanoparticles (ZnO NPs), widely used in industry and consumer products, attract particular attention (Hou et al., 2018b; Ghaffari et al., 2019). When released into aquatic environments, these particles exert toxic effects both through the release of zinc ions and through direct contact with algal cells, inducing oxidative stress and membrane damage (Manzo et al., 2013; Suman et al., 2015; Shoman et al., 2024). The Black Sea basin is subject to significant anthropogenic pressure, and the Black Sea phytoplankton communities, characterized by high species diversity, serve as sensitive indicators of such pollution.

It is important to note that standard short-term ecotoxicological tests (72–96 hours) only record acute toxicity and the immediate response of a species/community to stress. They do not allow assessment of long-term adaptation processes, shifts in dominant species, or evolutionary changes, which require time. Assessment of the adaptive potential of a community is only possible under prolonged experimental conditions, since processes of structural reorganization of species composition in favor of tolerant forms, fixation of beneficial mutations, and activation of protective physiological mechanisms require time (Ingrisch and Bahn, 2018). Considering the time factor brings laboratory models closer to real-world chronic pollution scenarios, where adaptation processes play a key role.

In this regard, the aim of this work was to assess the long-term adaptive response of Black Sea phytoplankton to the impact of different concentrations of zinc oxide nanoparticles. A long-term experiment will allow us to characterize changes in abundance, photosynthetic activity, and species structure of the community depending on the level of toxic load and to determine the range of conditions under which community resilience to this impact is maintained.

2. Materials and Methods

2.1. Sampling and primary processing

Seawater samples were collected from the surface layer at a station located on the Sevastopol coastline between Karantinnaya and Sevastopolskaya bays (Sevastopol, Black Sea, 44°38' N, 33°33' E) in October 2025. Sampling was carried out into a 10-liter polycarbonate tank. The phytoplankton community in October is characterized by high species diversity, which makes this period the most suitable for conducting model toxicological experiments. The water temperature at the time of sampling was 18°C. The intensity of photosynthetically active radiation (PAR) reaching the sea surface was $31 \pm 2 \text{ E m}^{-2} \text{ day}^{-1}$. PAR values were obtained from satellite observations taken from [\[data.sci.gsfc.nasa.gov\]\(https://ocean-data.sci.gsfc.nasa.gov\). Inorganic nitrogen and phosphorus concentrations in the water were \$2.4 \pm 0.29 \text{ } \mu\text{mol/L}\$ and \$0.42 \pm 0.03 \text{ } \mu\text{mol/L}\$, respectively. The content of inorganic nitrogen compounds \(\$\text{NO}_3^{2-} + \text{NH}_4^+\$ \) and phosphorus \(\$\text{PO}_4^{2-}\$ \) was determined according to methods described in detail in \(Grasshoff et al., 1976\) \(The data presented herein are intended solely to describe the background hydrochemical conditions at the sampling location and do not constitute a subject of detailed analysis in the present study\). Immediately after collection, seawater samples were transported to the laboratory, where they were filtered through a nylon filter \(300 \$\mu\text{m}\$ \) to remove mesozooplankton. Thereafter, primary analysis of the samples was performed: determination of cell abundance, functional state of the photosynthetic apparatus using the PAM fluorimetry method, and phytoplankton species composition.](https://ocean-</p>
</div>
<div data-bbox=)

2.2. Toxicological test

Zinc oxide nanoparticles (ZnO NPs) purchased from Sigma-Aldrich (purity $\geq 99.8\%$, USA) were used as the toxicant. Working solutions were prepared by dispersing the nanoparticles in deionized water. Immediately before use, the solutions were sonicated for one hour in a Sapphire (China) ultrasonic bath to achieve a homogeneous dispersion. The nanoparticles were spherical, with an average size of 84 nm (range 54–117 nm). A detailed description of the ZnO NP characteristics, including electron microscopy and EDS analysis data, as well as the procedure for preparing stock solutions, was published previously (Shoman et al., 2024).

The toxicological test was conducted by creating artificial model microcosms of the algocenosis. For this purpose, the studied filtered seawater was transferred into 250 mL glass flasks, and toxicant solutions were added at concentrations of 10, 20, 30, and 60 $\mu\text{g/L}$. The nominal concentrations of the toxicants were chosen based on the results of our own preliminary studies on their toxic effects on phytoplankton (Shoman et al., 2025). Samples without toxicant addition were used as controls. After the addition of the toxicants, the experimental microcosms were cultivated in batch mode for 17 days, which allowed the assessment of the long-term effects of NP exposure on the phytoplankton community. The microcosms were incubated in a refrigerated chamber equipped with an LED light source. During the experiment, the chamber maintained a temperature of 18°C, an illumination of $31 \text{ E m}^{-2} \text{ day}^{-1}$, and a light:dark cycle of 11:13 h. No nutrient medium supplements were added. The specified abiotic conditions were similar to those recorded at the time of water sampling. Each experimental variant was replicated in triplicate. Samples for cytometric and PAM-fluorimetric analysis were taken throughout the experiment daily, except weekends. The identification of dominant microalgal species was performed on days 3 and 14 after toxicant addition. The first temporal point (72 h) represents a standard duration in ecotoxicological research and is recommended for evaluating acute toxicity of contaminants. The second point (14 days) was selected on

the basis of a preliminary analysis of growth dynamics: it is at this time point that the population recovery phase is observed in the experimental treatments amended with the toxicant (see the Results section for further details), thereby enabling the characterization of long-term effects and the resilience of the Black Sea phytoplankton.

2.3. Analytical methods

Phytoplankton abundance was determined using a MACS Quant Analyzer flow cytometer (Miltenyi Biotec, Germany) located at the Collective Use Center "Spectrometry and Chromatography" of IBSS. The phytoplankton community was distinguished by gating on two-dimensional cytograms constructed in dimensionless logarithmic scales based on forward scatter (FS) and chlorophyll autofluorescence in the red spectral region (FL4 channel, 675 nm). FSC Express 7 Research Edition software was used for data processing.

To identify the dominant microalgal species in the initial phytoplankton sample (immediately after collection), the water was concentrated by back-filtration through Whatman GF/C filters with a pore diameter of 1.2 µm. During the experiment (on days 3 and 14), an aliquot was taken from thoroughly mixed experimental samples, and the cells were pelleted by centrifugation at 1000 rpm. The resulting pellet was microscopically examined. Dominant species were identified using a Mikmed-6 microscope (LOMO, Russia) at $\times 1000$ magnification, equipped with a digital camera MS-8.3C (LOMO, Russia) and MCVeiv software (LOMO-Microsystems, Russia). Species were identified using taxonomic keys (Identifying..., 1996) and the AlgaeBase online database (Guiry and Guiry, 2025).

Measurements of the fluorescence of the algal pigment complex were performed using a Mega-25m fluorimeter with pulsed modulation of the excitation light at a wavelength of 455 nm (Genetic and Cellular Therapy LLC, Russia) (Pogosyan et al., 2009). All fluorescence parameters were determined in the red spectral region at a wavelength of 680 nm. Prior to measurement, samples were kept in the dark for 15 minutes. After the dark adaptation period, the parameters F_o and F_m were measured, where F_o is the chlorophyll a fluorescence level with open reaction centers, measured 2.5 µs after the start of irradiation with an intensity of 5000 µmol photons/(m²·s) (pulse frequency 16 Hz); F_m is the maximum chlorophyll a fluorescence with closed reaction centers, measured 1 s after the start of irradiation with an intensity of 5000 µmol photons/(m²·s) (pulse frequency 80 Hz).

The relative variable fluorescence (F_v/F_m), characterizing the maximum quantum efficiency of light energy utilization, was calculated using the formula:

$$\frac{F_v}{F_m} = \frac{F_m - F_o}{F_m},$$

The $rETR$ value at a given constant light intensity I was calculated using the formula:

$$rETR = \frac{F_m' - F_o'}{F_m'} \cdot I \cdot 0.002,$$

where F_m' is the maximum chlorophyll a fluorescence yield under constant illumination F_o' is the minimum chlorophyll a fluorescence yield under constant illumination; 0.002 is the instrumental coefficient of the Mega-25m fluorometer.

Statistical data processing was performed using standard software packages "Microsoft Excel 7.0" (Microsoft Office), "Grapher-16" (Golden Software). The values presented in the graphs and table represent the arithmetic mean of three measurements. Error bars indicate standard deviations of the reported values. The significance of differences between samples was assessed using the Tukey HSD test at a significance level of $p < 0.05$.

3. Results

3.1. Influence of ZnO NPs on the dynamics of abundance and photosynthetic activity of phytoplankton

The dynamics of the phytoplankton community abundance during long-term cultivation depending on the concentration of ZnO NPs (10, 20, 30 and 60 µg/L) were analyzed. The obtained data demonstrate a pronounced dose-dependent effect of nanoparticles on the growth and development of microalgae. In samples without ZnO NPs, a typical growth curve of microalgae from the logarithmic to the stationary phase was observed, with a regular increase in abundance from 1.53 to 24.68×10^3 cells/mL (Fig. 1). The obtained growth curve indicates the absence of additional limiting factors under cultivation conditions, which allows it to be used as a control.

The addition of ZnO NPs led to a slowdown in phytoplankton growth, while the severity of the toxic effect increased with increasing concentration of the pollutant. At 10 and 20 µg/L ZnO NPs, the community abundance maintained a positive trend throughout the experiment (Fig. 1a). However, suppression of the growth rate and a decrease in the final algal abundance were noted, which by day 17 amounted to 60 and 21% of the control values. At high concentrations of ZnO NPs of 30 and 60 µg/L, up to the 10th day of the experiment, the development of acute toxic stress, critical inhibition of cell division, and a decrease in community abundance to 0.9 and 0.48×10^3 cells/mL, respectively, were observed. However, further cultivation of the microcosms under these conditions led to the recovery of community growth. At 30 µg/L, an increase in cell number was recorded from the 11th day of the experiment, and by the 17th day the final community abundance reached 2.1×10^3 cells/mL (Fig. 1b). At 60 µg/L, the growth recovery phase began on the 14th day of cultivation; by the end of the experiment, the cell abundance was 0.84×10^3 cells/mL (Fig. 1c).

Analysis of the variability of the fluorescence parameters F_v/F_m and $rETR$ allowed obtaining a comprehensive understanding of the functioning of the photosynthetic apparatus of phytoplankton under conditions of chronic contamination with ZnO NPs. The results are presented in Fig. 2 and 3. The F_v/F_m parameter reflects the maximum quantum efficiency of pho-

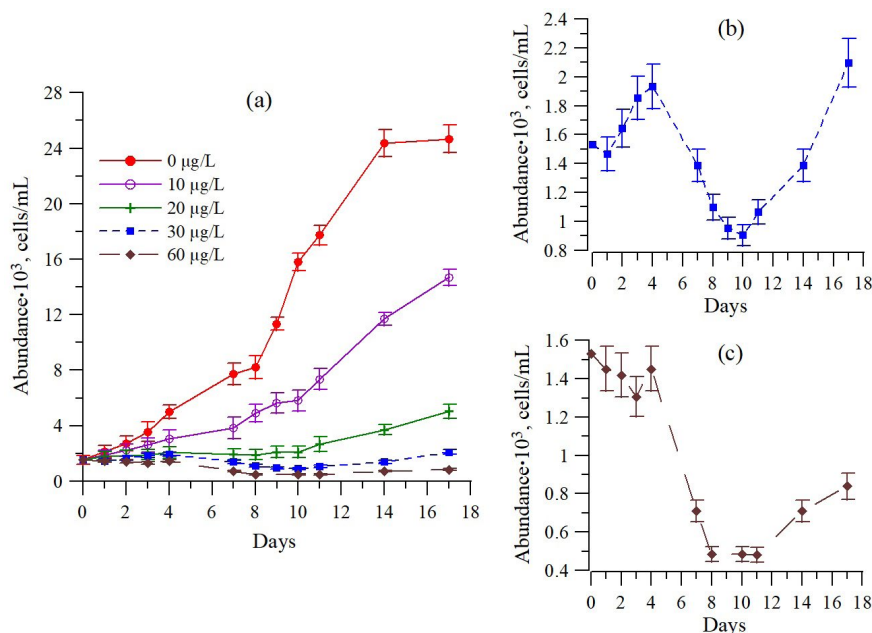


Fig.1. Influence of ZnO NPs on the abundance of phytoplankton in experimental microcosms during long-term cultivation (a). Dynamics of community abundance recovery at 30 (b) and 60 (c) µg/L ZnO NPs.

tosystem II, characterizes the potential capabilities of the light-harvesting complex and reaction centers. In turn, the relative electron transport rate (rETR) demonstrates the real functional activity of the electron transport chain and the coupling of the two photosystems (Suggett et al., 2010; Murchie and Lawson, 2013). In the control sample, both parameters maintained stably high values throughout almost the entire experiment ($F_v/F_m = 0.60\text{--}0.64$; $rETR = 0.17\text{--}0.20$), which indicates a balanced and efficient functioning of the photosynthetic apparatus of the algae. A decrease in the parameter values on the 15–17th days indicates the depletion of mineral nutrition in the medium and the transition to the stationary growth phase.

The addition of ZnO NPs caused a dose-dependent inhibition of the photosynthetic activity of algae. At the same time, both studied parameters demonstrated a coordinated downward trend. The most pro-

nounced inhibition of photosynthetic activity of cells was observed at 30 and 60 µg/L ZnO NPs. On the 7–8th days of the experiment, F_v/F_m values decreased to 0.44–0.45 and 0.40, and rETR to 0.11–0.12 and 0.10, respectively, which indicates damage to the reaction centers of photosystem II and disruption of electron transport. However, during further cultivation of the microcosms under these conditions, the photosynthetic activity of phytoplankton recovered. At 30 µg/L, a significant increase in F_v/F_m and rETR values was observed from the 9th day of the experiment. By the 14th day, the parameter values reached 0.60 and 0.15, respectively, which indicates an almost complete functional recovery of the photosynthetic apparatus (Fig. 2b, 3b). At 60 µg/L ZnO NPs, recovery of both parameters was recorded from the 14th day. By the end of the experiment, the quantum efficiency of photosynthesis increased to 0.52, and rETR to 0.13, demon-

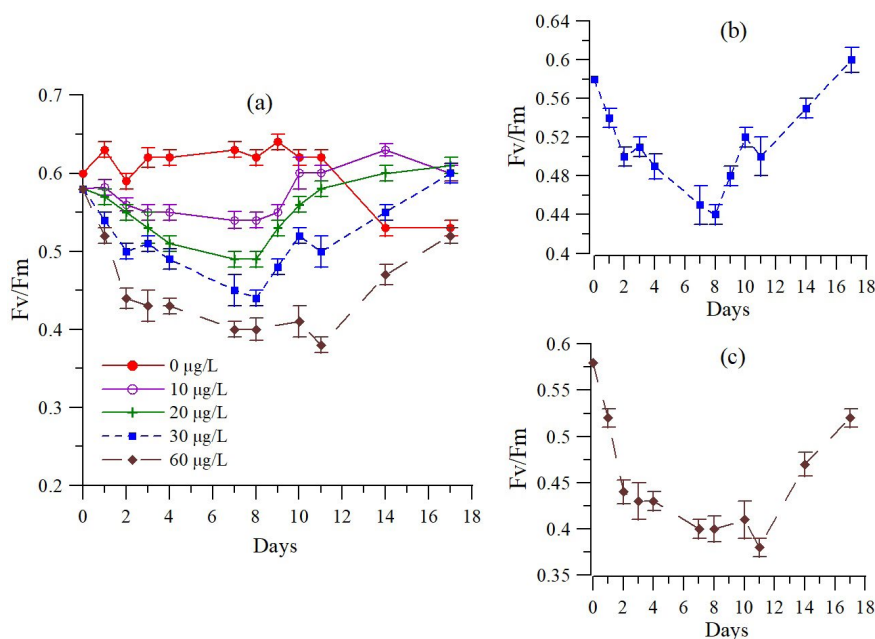


Fig.2. Influence of ZnO NPs on the maximum quantum efficiency of photosynthesis (F_v/F_m) of phytoplankton in experimental microcosms during long-term cultivation (a). Dynamics of F_v/F_m recovery at 30 (b) and 60 (c) µg/L ZnO NPs.

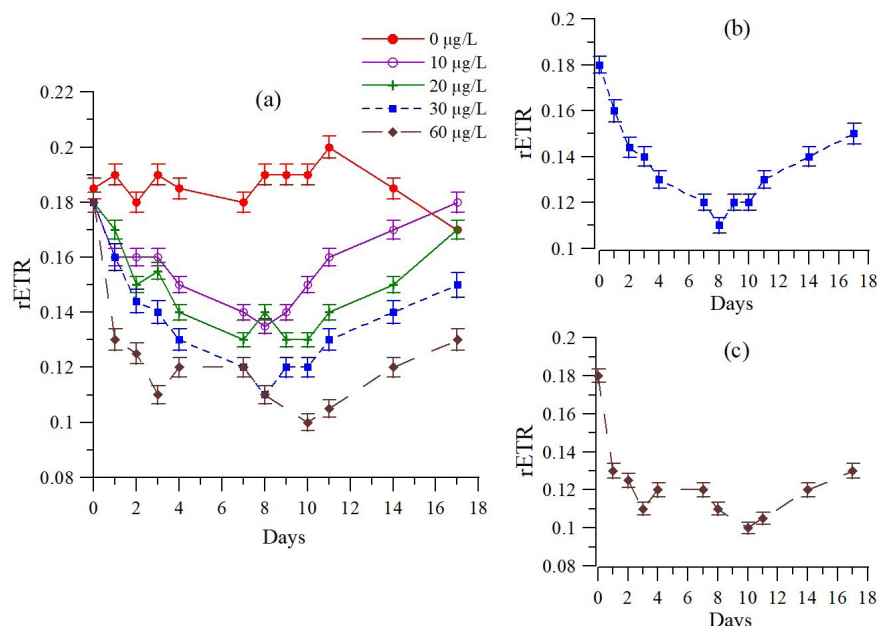


Fig.3. Influence of ZnO NPs on the relative electron transport rate (rETR) of phytoplankton in experimental microcosms during long-term cultivation (a). Dynamics of rETR recovery at 30 (b) and 60 (c) µg/L ZnO NPs.

strating a positive trend in photosynthetic activity, although it did not reach control values (Fig. 2c, 3c). The synchronous recovery of Fv/Fm and rETR indicates that the adaptation processes affect both the structural integrity of photosystem II and the functional activity of the electron transport chain. Thus, during long-term cultivation in a medium with a high content of ZnO NPs, the photosynthetic activity of phytoplankton goes through two successive stages. The first is the phase of acute toxic stress, which is accompanied by inhibition of primary photochemical processes and electron transport. The second is the phase of adaptive recovery, characterized by gradual reactivation of photosystem II and resumption of the functional activity of the electron transport chain. Together, these processes ensure the survival of the population under conditions of chronic contamination.

3.2. Influence of ZnO NPs on the species composition of the phytoplankton community

The original sample exhibited significant phytoplankton species diversity, with a predominance of diatoms (69%), dinoflagellates (20%), and the coccolithophore *Emiliania huxleyi* (Lohmann) W.W. Hay & H. Mohler 1967 (9%). Among the diatoms, large-celled species such as *Pseudosolenia calcar-avis* (Schultze) B.G. Sundström 1986 and *Proboscia alata* (Brightwell) Sundström 1986 were recorded in large numbers, along with representatives of the genera *Chaetoceros* Ehrenberg, 1844, *Thalassiosionema* Proshkina-Lavrenko 1955, *Thalassiosira* Proshkina-Lavrenko 1955, *Cyclotella* Grunow 1878, *Cerataulina* (Cleve) Hendey 1937, *Nitzschia*, and *Coscinodiscus* A. Grunow, 1883. In addition, mass development of benthoplanktonic species was observed, including *Cylindrotheca closterium* (Ehrenberg) Reimann & J.C.Lewin, 1964, *Nitzschia longissima* (Brébisson ex Kützing) Grunow 1862, *Nitzschia*

tenuirostris Manguin 1952, and representatives of the genera *Licmophora* C. Agardh, 1827, *Navicula* Bory, 1822, *Tabillaria*, and *Striatella* C.Agardh, 1832. The dinoflagellates also demonstrated considerable taxonomic diversity. The most numerous were representatives of the genera *Prorocentrum* (predominantly *P. cordatum* (Ostenfeld) J.D.Dodge 1976), *Ceratium* F.Schrank, 1793 (predominantly *C. furca* (Ehrenberg) Vanhoeffen 1897, *C. fusus* (Ehrenberg) Dujardin 1841, and *C. tripos* (O.F.Müller) Nitzsch 1817), *Gymnodinium* F.Stein, 1878 (predominantly *G. simplex* (Lohmann) Kofoid & Swezy, 1921 and *G. wulfii* J.Schiller 1932), *Glenodinium*, *Gyrodinium* (predominantly *G. fusiforme* Kofoid & Swezy 1921), *Protoperidinium*, as well as the species *Scrippsiella trochoidea* (F.Stein) A.R.Loeblich 1976: 25. Among the coccolithophores, absolute dominance belonged to *Emiliania huxleyi*. Cryptophytes and small flagellated microalgae were also recorded in small numbers in the sample. After 3 days of incubation in the experimental microcosms of the control sample, the species composition of phytoplankton changed only slightly. A decrease in the contribution of large-celled diatoms *P. calcar-avis*, *P. alata*, and *Coscinodiscus*, as well as dinoflagellates of the genera *Ceratium* and *Protoperidinium*, was noted. By day 14, these species had completely disappeared, which is likely associated with a decline in the availability of mineral nutrients for the algae.

The addition of ZnO NPs led to a change in the species composition of the algalocenosis with a restructuring of the structure of the dominant complexes. At the same time, the intensity of the observed effects increased with increasing concentration of ZnO NPs in the medium. At 10 and 20 µg/L ZnO NPs, the community abundance maintained a positive trend throughout the experiment. At the same time, a decrease in the abundance of mass planktonic species, an increase in the contribution of benthoplanktonic forms, and a change in the size structure of the algalocenosis toward the predominance of small-celled species were

observed. At high concentrations of ZnO NPs of 30 and 60 µg/L, on 3^d days of the experiment, a pronounced decrease in species diversity was noted. An almost complete disappearance of dinoflagellates and planktonic chain-forming diatoms was noted. By the 14th day, the species composition of phytoplankton was represented by only a few species. Absolute dominance in the microcosms belonged to benthoplanktonic forms of diatoms of the genera *Licmophora*, *Navicula* and *Nitzschia*. In small numbers, the planktonic species *Pseudo-nitzschia delicatissima* (Cleve) Heiden 1928 and the coccolithophore *E. huxleyi* were recorded. Based on the obtained results, it can be concluded that the observed recovery of community growth at high concentrations of ZnO NPs occurs due to the growth of a limited number of tolerant species capable of withstanding a high level of toxic load.

4. Discussion

The data obtained in this work indicate that the acute toxic response of the phytoplankton community to high concentrations of ZnO nanoparticles is not irreversible. By the 8th day of the experiment, a recovery of the total abundance and photosynthetic activity of the algocenosis was observed, indicating the activation of adaptive mechanisms at both the population and community levels. The recovery can be explained by two groups of factors. Firstly, over time, aggregation, sedimentation, and transformation of the nanoparticles themselves occur in the culture medium, which reduces their toxic effect (Peng et al., 2011). Secondly, and this appears to be more significant, a directed restructuring of the species structure of the community takes place: sensitive forms are replaced by tolerant ones capable of withstanding high levels of toxic stress.

An analysis of the species composition of the experimental microcosms showed that the greatest resistance was exhibited by benthoplanktonic species, small-celled planktonic diatoms, and the coccolithophore *Emiliania huxleyi*. The revealed tolerance of these groups has a complex physiological and biochemical basis. The key defense mechanisms include: activation of the enzymatic antioxidant system that neutralizes reactive oxygen species induced by nanoparticles (Fazelian et al., 2019; Rezayian et al., 2019); production of extracellular polymeric substances that create a physical barrier and bind toxicants on the cell surface (Naveed et al., 2019; Chen et al., 2019); as well as structural features of the cell wall that determine its permeability to pollutants (Sendra et al., 2017). For benthoplanktonic forms, an additional protective factor is the abundant secretion of extracellular polysaccharides necessary for colonial existence (Moreno-Garrido et al., 2003). In *E. huxleyi*, calcium coccoliths appear to serve as a barrier, which is consistent with their previously described protective function under exposure to heavy metal ions (Solomonova et al., 2022).

Thus, the adaptive potential of the algocenosis is realized through a shift in dominants in favor of ecologically more plastic, but generally small-celled, forms. However, it is precisely this restructuring, which

ensures the survival of the community under conditions of chronic pollution, that has profound ecological consequences, since it affects not only the taxonomic structure but also the functional organization of the entire pelagic community.

The key consequence of such restructuring is a reduction in the contribution of large-celled microalgae (e.g., *Coscinodiscus*, *Thalassiosira*) to the total phytoplankton biomass. This change is fundamentally important because large diatoms perform unique ecosystem functions that cannot be compensated by small-celled species. Firstly, large cells serve as preferred food for copepods—the main filter-feeders of zooplankton (Gosnell et al., 2021)—whereas small pico- and nanophytoplankton are inaccessible to them and are consumed primarily by microzooplankton, redirecting the energy flow into the microbial loop. In this case, a significant portion of organic carbon is lost through respiration, failing to reach higher trophic levels (Pomeroy and Wiebe, 1988; Wichard et al., 2007; Bulion, 2019). Secondly, large diatoms are the primary producers of long-chain polyunsaturated fatty acids, in particular eicosapentaenoic acid (EPA), which is critically important for the growth, development, and reproduction of zooplankton and juvenile fish (Taipale et al., 2020; Fenyova et al., 2022). A reduction in the biomass of large diatoms leads to a deficiency of these essential lipids in the ecosystem, which negatively affects the survival of higher-order consumers. Thus, the replacement of large-celled species by small forms triggers a trophic cascade, leading to the impoverishment of the food web and a decline in its productivity.

The recovery in total cell abundance observed in the experiment is not equivalent to the restoration of ecosystem structure and functions. As shown previously (Baert et al., 2016; Stockenreiter, 2025), a reduction in species diversity decreases the community's resistance to additional stressors and undermines its capacity for self-regulation. In our case, the simplification of species structure in favor of small-celled tolerant forms means that the community retains quantitative indicators but loses qualitative ones—the ability to maintain efficient energy transfer and essential lipid supply to higher trophic levels.

In summary, it can be concluded that the phytoplankton community demonstrates the ability for compensatory recovery of abundance after acute toxic stress caused by ZnO nanoparticles. However, this compensation is achieved at the cost of simplification of species structure, replacement of large forms by small ones, and depletion of functional diversity. The obtained results are consistent with a fundamental ecological principle: the resilience of dominant species does not guarantee the stability of the ecosystem, and quantitative recovery of biomass does not compensate for the qualitative degradation of the community. In the long term, such restructuring leads to a decrease in the buffer capacity of the ecosystem and its production potential, which must be taken into account when assessing the risks of chronic pollution of marine waters by metal nanoparticles.

5. Conclusion

The results demonstrate the complex nature of the phytoplankton community response to ZnO NPs contamination. Concentrations of 10 and 20 µg/L exert a moderate inhibitory effect on the phytoplankton community. Suppression of growth rate and photosynthetic activity, a decrease in the final algal abundance, and simplification of the species structure are noted. At the same time, the community abundance maintains a positive trend. ZnO NPs at concentrations of 30 and 60 µg/L exert an acute toxic effect on phytoplankton. However, the ability of the community for adaptive recovery due to restructuring of the species structure with the dominance of a small number of tolerant species capable of withstanding a high level of toxic load has been revealed. The ability of the community to survive under conditions of chronic contamination is achieved at the cost of simplification of its structure, which leads to a loss of stability and self-regulation and, in the long term, reduces the production potential of the ecosystem.

Acknowledgements

This work was carried out within the framework of IBSS state research assignment “Transformation of the structure and functions of marine pelagic ecosystems under the anthropogenic load and climate change” (No. 124030400057-4).

Conflict of Interest

The authors declare no conflict of interest.

Ethics Approval

This study does not require ethics committee approval because the organism under study is a microalga.

References

- Baert J.M., De Laender F., Sabbe K. et al. 2016. Biodiversity increases functional and compositional resistance, but decreases resilience in phytoplankton communities. *Ecology* 97(12): 3433-3440. DOI: [10.1002/ecy.1601](https://doi.org/10.1002/ecy.1601)
- Bulion V.V. 2019. Modeling of biotic energy flow in a lake-type ecosystem plankton community with the participation of microbial organisms. *Biology of Inland Waters* 3: 3-10. DOI: [10.1134/S032096521904003X](https://doi.org/10.1134/S032096521904003X)
- Chen F., Xiao Z., Yue L. et al. 2019. Algae response to engineered nanoparticles: current understanding, mechanisms and implications. *Environmental Science: Nano* 6(4): 1026-1042. DOI: [10.1039/C8EN01368C](https://doi.org/10.1039/C8EN01368C)
- Cherabier P., Ferriere R. 2022. Eco-evolutionary responses of the microbial loop to surface ocean warming and consequences for primary production. *ISME Journal* 16(4): 1130-1139. DOI: [10.1038/s41396-021-01166-8](https://doi.org/10.1038/s41396-021-01166-8)
- Ebenman B.O., Law R., Borrvall C. et al. 2004. Community viability analysis: the response of ecological communities to species loss. *Ecology* 85(9): 2591-2600.
- Fazelian N., Movafeghi A., Yousefzadi M. et al. 2019. Cytotoxic impacts of CuO nanoparticles on the marine microalga *Nannochloropsis oculata*. *Environmental Science*

and Pollution Research 26(17): 17499-17511. DOI: [10.1007/s11356-019-05130-0](https://doi.org/10.1007/s11356-019-05130-0)

Fenyova I., Sakharova E., Krylov A. et al. 2022. Transfer of physiologically valuable substances from phytoplankton to zooplankton in freshwater bodies (review). *Siberian Ecological Journal* 4: 375-389.

Ghaffari M., Moztaarzadeh F., Safavi M. et al. 2019. A comparative study on the shape-dependent biological activity of nanostructured zinc oxide. *Ceramics International* 45(1): 1179-1188. DOI: [10.1016/j.ceramint.2018.09.302](https://doi.org/10.1016/j.ceramint.2018.09.302)

Gosnell K.J., Dam H.G., Mason R.P. et al. 2021. Mercury and methylmercury uptake and trophic transfer from marine diatoms to copepods and field collected zooplankton. *Marine Environmental Research* 170: 105446. DOI: [10.1016/j.marenvres.2021.105446](https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2021.105446)

Grasshoff K., Kremling K., Ehrhardt M. et al. 1976. *Methods of Seawater Analysis*. Verlag Chemie, Weinheim, Germany.

Guiry M., Guiry G. 2025. *AlgaeBase*. World wide electronic publication. National University of Ireland Galway. URL: <https://www.algaebase.org> (Посещено: 10.06.2025).

Hald-Mortensen C. 2023. The main drivers of biodiversity loss: a brief overview. *Journal of Ecology and Natural Resources* 7(3): 000346.

Hou J., Wu Y., Li X. et al. 2018. Toxic effects of different types of zinc oxide nanoparticles on algae, plants, invertebrates, vertebrates and microorganisms. *Chemosphere* 193: 852-860. DOI: [10.1016/j.chemosphere.2017.11.077](https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2017.11.077)

Identifying marine diatoms and dinoflagellate. 1996. In: Tomas C. R. (Ed.). San-Diego: Academic Press. DOI: [10.1016/B978-0-12-693015-3.X5000-1](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-693015-3.X5000-1)

Ingrisch J., Bahn M. 2018. Towards a comparable quantification of resilience. *Trends in Ecology & Evolution* 33(4): 251-259.

Ipatova V.I., Lazareva A.M. 2022. Concentration or dose of a toxicant in biotesting using microalgae. *Bulletin of the Moscow Society of Naturalists. Biological Series* 127(5): 54-65.

Ipatova V.I., Spirkina N.E., Dmitrieva A.G. et al. 2015. Resistance of microalgae to colloidal nanosilver. *Russian Journal of Plant Physiology* 62(2): 273-273.

Low-Décarie E., Kolber M., Homme P. et al. 2015. Community rescue in experimental metacommunities. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112(46): 14307-14312. DOI: [10.1073/pnas.1513125112](https://doi.org/10.1073/pnas.1513125112)

Manzo S., Miglietta M.L., Rametta G. et al. 2013. Toxic effects of ZnO nanoparticles towards marine algae *Dunaliella tertiolecta*. *Science of the Total Environment* 445: 371-376. DOI: [10.1016/j.scitotenv.2012.12.051](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2012.12.051)

Moreno-Garrido I., Hampel M., Lubián L.M. et al. 2003. Sediment toxicity tests using benthic marine microalgae *Cylindrotheca closterium* (Ehremberg) Lewin and Reimann (Bacillariophyceae). *Ecotoxicology and Environmental Safety* 54(3): 290-295. DOI: [10.1016/S0147-6513\(02\)00077-5](https://doi.org/10.1016/S0147-6513(02)00077-5)

Morrissey C.A., Mineau P., Devries J.H. et al. 2015. Neonicotinoid contamination of global surface waters and associated risk to aquatic invertebrates: a review. *Environment International* 74: 291-303. DOI: [10.1016/j.envint.2014.10.024](https://doi.org/10.1016/j.envint.2014.10.024)

Murchie E.H., Lawson T. 2013. Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications. *Journal of Experimental Botany* 64(13): 3983-3998. DOI: [10.1093/jxb/ert208](https://doi.org/10.1093/jxb/ert208)

Naveed S., Li C., Lu X. et al. 2019. Microalgal extracellular polymeric substances and their interactions with metal(loid)s: A review. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology* 49(19): 1769-1802. DOI: [10.1080/10643389.2019.1583052](https://doi.org/10.1080/10643389.2019.1583052)

Peng X., Palma S., Fisher N.S. et al. 2011. Effect of morphology of ZnO nanostructures on their toxicity to marine

algae. *Aquatic Toxicology* 102(3-4): 186-196. DOI: [10.1016/j.aquatox.2011.01.014](https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2011.01.014)

Pogosyan S.I., Gal'chuk S.V., Kazimirko Y.V. et al. 2009. The use of the fluorimeter "MEGA-25" to determine the amount of phytoplankton and assess the state of its photosynthetic apparatus. *Water Chemistry and Ecology* 6: 34-40.

Pomeroy L.R., Wiebe W.J. 1988. Energetics of microbial food webs. *Hydrobiologia* 159(1): 7-18. DOI: [10.1007/BF00007363](https://doi.org/10.1007/BF00007363)

Rezayian M., Niknam V., Ebrahimzadeh H. et al. 2019. Stress response in cyanobacteria. *Iranian Journal of Plant Physiology* 9(3): 2773-2787.

Sendra M., Yeste P.M., Moreno-Garrido I. et al. 2017. CeO₂ NPs, toxic or protective to phytoplankton? Charge of nanoparticles and cell wall as factors which cause changes in cell complexity. *Science of Total Environment* 590: 304-315. DOI: [10.1016/j.scitotenv.2017.03.007](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.03.007)

Shoman N., Solomonova E., Akimov A. et al. 2024. Activation of stress reactions in the dinophyte microalga *Prorocentrum cordatum* as a consequence of the toxic effect of ZnO nanoparticles and zinc sulfate. *Aquatic Toxicology* 272: 106964. DOI: [10.1016/j.aquatox.2024.106964](https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2024.106964)

Shoman N., Solomonova E., Akimov A. 2025. ZnO, CuO and TiO₂ nanoparticles impacts on natural phytoplankton community (in vitro). *Environmental Science and Pollution Research* 32: 21450-21462. DOI: [10.1007/s11356-025-36926-y](https://doi.org/10.1007/s11356-025-36926-y)

Solomonova E., Shoman N., Akimov A. et al. 2022. Differential responses of *Pleurochrysis* sp. (Haptophyta) to the effect of copper and light intensity. *Functional Plant Biology* 49(12): 1085-1094. DOI: [10.1071/FP22101](https://doi.org/10.1071/FP22101)

Stockenreiter M. 2025. Stay Connected to Be Diverse! *Global Change Biology* 31(1): e70046.

Suggett D.J., Moore C.M., Geider R.J. 2010. Estimating aquatic productivity from active fluorescence measurements. In: *Chlorophyll a fluorescence in aquatic sciences: methods and applications* (pp. 103-127) Dordrecht: Springer Netherlands. DOI: [10.1007/978-90-481-9268-7_6](https://doi.org/10.1007/978-90-481-9268-7_6)

Suman T.Y., Rajasree S.R.R., Kirubakaran R. et al. 2015. Evaluation of zinc oxide nanoparticles toxicity on marine algae *Chlorella vulgaris* through flow cytometric, cytotoxicity and oxidative stress analysis. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 113: 23-30. DOI: [10.1016/j.ecoenv.2014.11.015](https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2014.11.015)

Taipale S., Peltomaa E., Salmi P. et al. 2020. Variation in ω -3 and ω -6 polyunsaturated fatty acids produced by different phytoplankton taxa at early and late growth phase. *Biomolecules* 10(4): 559. DOI: [10.3390/biom10040559](https://doi.org/10.3390/biom10040559)

Wang Y., Zhao Z., Song X. et al. 2025. Responses of coastal phytoplankton communities to herbicide exposure: enhanced resistance coupled with reduced resilience. *Environmental Research* 279: 121734. DOI: [10.1016/j.envres.2025.121734](https://doi.org/10.1016/j.envres.2025.121734)

Wichard T., Gerech A., Boersma M. et al. 2007. Lipid and fatty acid composition of diatoms revisited: rapid wound-activated change of food quality parameters influences herbivorous copepod reproductive success. *ChemBioChem* 8(10): 1146-1153. DOI: [10.1002/cbic.200700053](https://doi.org/10.1002/cbic.200700053)

Yang L., Mou S., Li H. et al. 2021. Terrestrial input of herbicides has significant impacts on phytoplankton and bacterioplankton communities in coastal waters. *Limnology and Oceanography* 66(11): 4028-4045.

Долгосрочные эффекты воздействия наночастиц оксида цинка на осенний фитопланктон Черного моря

Оригинальная статья

LIMNOLOGY
FRESHWATER
BIOLOGY

Шоман Н.Ю.*, Соломонова Е. С., Акимов А.И.

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный исследовательский центр "Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского Российской академии наук", Севастополь, Россия

АННОТАЦИЯ. Широкое применение наночастиц оксида цинка (ZnO НЧ) в хозяйственной деятельности человека делает актуальным вопрос оценки их влияния на окружающую среду. В представленной работе исследовалось влияние ZnO НЧ (10-60 мкг/л) на черноморский фитопланктон при длительном культивировании (17 суток) в условиях экспериментальных микрокосмов. Установлен дозозависимый эффект воздействия наночастиц на рост и функциональное состояние фитопланктона Черного моря в осенний период. Внесение ZnO НЧ приводило к ингибированию роста, фотосинтетической активности и снижению видового разнообразия фитопланктона. При 10 и 20 мкг/л ZnO НЧ численность сообщества сохраняла положительную динамику. Однако отмечено подавление скорости роста и снижение конечной численности водорослей до 60 и 21% от контрольных значений. При этом наблюдалось снижение численности массовых планктонных видов, увеличение вклада бенто-планктонных форм, изменение размерной структуры альгоценоза в сторону преобладания мелкоклеточных видов. При 30 и 60 мкг/л ZnO НЧ на начальном этапе эксперимента отмечалось развитие острого токсического стресса, угнетение фотосинтетической активности и деления клеток, снижение численности сообщества. Однако дальнейшее культивирование микрокосмов в этих условиях приводило к восстановлению роста сообщества за счет перестройки видовой структуры с последующим доминированием небольшого числа толерантных видов (преимущественно бенто-планктонные формы диатомовых водорослей, кокколитофориды *Emiliania huxleyi*), способных выдерживать высокий уровень токсической нагрузки. Таким образом, фитопланктонное сообщество способно восстанавливать свою численность и фотосинтетическую активность после острого токсического стресса. Однако способность сообщества выживать в условиях хронического загрязнения достигается ценой упрощения его структуры, что ведет к потере стабильности, саморегуляции и в перспективе снижает продукционный потенциал экосистемы.

Ключевые слова: фитопланктон, Черное море, поллютанты, наночастицы оксида цинка, адаптация

Для цитирования: Шоман Н.Ю., Соломонова Е. С., Акимов А.И. Долгосрочные эффекты воздействия наночастиц оксида цинка на осенний фитопланктон Черного моря // Limnology and Freshwater Biology. 2026. - № 4. - С. 537-553. DOI: 10.31951/2658-3518-2026-A-4-537

1. Введение

Современная экология сталкивается с вызовом беспрецедентного сокращения биоразнообразия, вызванного комплексом антропогенных факторов (Hald-Mortensen, 2023). Снижение численности популяций и исчезновение видов ведут к деградации экосистемных функций, что ставит под угрозу стабильность природных сообществ. Однако в некоторых случаях биологические системы демонстри-

руют способность к сохранению жизнеспособности даже в условиях значительного внешнего воздействия (Ebenman et al., 2004). Сообщество способно избежать полного исчезновения в среде, изначально непригодной для ее существования, благодаря фенотипической пластичности или генетическим изменениям, повышающим толерантность к стрессору. Ключевым признаком такой адаптации служит переход от сокращения численности к устойчивому росту при сохранении неблагоприятных

*Автор для переписки. Адрес e-mail: n-zaichenko@yandex.ru (Н.Ю. Шоман)

Поступила: 02 июня 2026;

Принята после доработки: 07 августа 2026;

Опубликована online: 28 августа 2026

© Автор(ы) 2026. Эта работа распространяется под международной лицензией Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0.



условий среды (Ипатова и др., 2015; Morrissey et al., 2015; Yang et al., 2021; Ипатова и Лазарева, 2022).

Механизмы адаптации к неблагоприятным условиям роста на уровне отдельных видов достаточно хорошо изучены (Low-Décarie et al., 2015; Wang et al., 2025). В то время как механизмы, обеспечивающие выживание многовидовых сообществ, исследованы слабо. Согласно литературным данным, ключевыми факторами, повышающими вероятность адаптации к стрессовым условиям, служат высокая исходная численность популяции (Low-Décarie et al., 2015; Cherabier and Ferriere, 2022) и предшествующая адаптация к сублетальным концентрациям загрязнителя (Shoman et al., 2024; 2025). Первый фактор снижает риск стохастической гибели в критический период снижения численности, второй — способствует накоплению устойчивых генотипов и фенотипов, подготавливая популяцию к неблагоприятному воздействию в будущем.

В контексте современных экологических угроз особое внимание привлекают наночастицы оксида цинка (ZnO НЧ), широко используемые в промышленности и потребительских товарах (Hou et al., 2018b; Ghaffari et al., 2019). Попадая в водную среду, эти частицы оказывают токсическое действие как за счет выделения ионов цинка, так и вследствие прямого контакта с клетками водорослей, вызывая окислительный стресс и повреждение мембран (Manzo et al., 2013; Suman et al., 2015; Shoman et al., 2024). Черноморский бассейн подвержен значительной антропогенной нагрузке, и фитопланктонные сообщества Черного моря, отличающиеся высоким видовым разнообразием, являются чувствительным индикатором подобных загрязнений.

Важно отметить, что стандартные краткосрочные экотоксикологические тесты (72–96 часов) фиксируют лишь острую токсичность и немедленную реакцию вида/сообщества на стресс. Они не позволяют оценить долгосрочные процессы адаптации, смены доминирующих видов или эволюционные изменения, которые требуют времени. Оценка адаптивного потенциала сообщества возможна лишь в условиях длительного эксперимента, поскольку процессы перестройки видовой структуры в пользу толерантных форм, закрепления полезных мутаций и активации защитных физиологических механизмов требуют времени (Ingrisch and Bahn, 2018). Учет временного фактора приближает лабораторные модели к реальным сценариям хронического загрязнения, где процессы адаптации играют ключевую роль.

В связи с этим целью настоящей работы являлась оценка долгосрочного адаптационного отклика черноморского фитопланктона на воздействие наночастиц оксида цинка разной концентрации. Длительный эксперимент позволит охарактеризовать изменения численности, фотосинтетической активности и видовой структуры сообщества в зависимости от уровня токсической нагрузки и определить диапазон условий, в котором сохраняется устойчивость сообщества к данному воздействию.

2. Материалы и методика исследований

2.1. Отбор и первичная обработка проб

Пробы морской воды отбирали из поверхностного слоя на станции, расположенной на Севастопольском взморье между бухтами Карантинная и Севастопольская (Севастополь, Черное море, 44°38' с.ш., 33°33' в.д.) в октябре 2025 года. Отбор проб проводили в 10-литровый поликарбонатный бак. Фитопланктонное сообщество в октябре характеризуется большим видовым разнообразием, что обуславливает выбор данного периода в качестве наиболее благоприятного для постановки модельных токсикологических экспериментов. Температура воды в момент отбора проб составляла 18°C. Интенсивность фотосинтетически активной радиации (ФАР), достигающей поверхности моря, составляла $31 \pm 2 \text{ Э м}^{-2} \text{ день}^{-1}$. Значения ФАР получены из спутниковых наблюдений, взятых из <https://oceandata.sci.gsfc.nasa.gov>. Концентрации неорганического азота и фосфора в воде составляли $2.4 \pm 0.29 \text{ мкмоль/л}$ и $0.42 \pm 0.03 \text{ мкмоль/л}$ соответственно. Содержание неорганических соединений азота ($\text{NO}_3^{2-} + \text{NH}_4^{+}$) и фосфора (PO_4^{2-}) определяли по методикам, подробно описанным в (Grasshoff et al., 1976) (приведённые данные представлены исключительно для характеристики исходных гидрохимических условий в месте отбора проб и не являются предметом углублённого анализа в настоящей работе). Сразу после отбора образцы морской воды доставляли в лабораторию, где фильтровали через нейлоновый фильтр (300 мкм) для удаления мезозoopланктона. После этого проводили первичный анализ проб: определение численности клеток, функционального состояния фотосинтетического аппарата, методом РАМ флуориметрии и видового состава фитопланктона.

2.2. Токсикологический тест

В качестве токсиканта ZnO НЧ (Sigma-Aldrich; чистота $\geq 99.8\%$, США). Рабочие растворы готовили диспергированием наночастиц в деионизированной воде. Непосредственно перед использованием для достижения гомогенной дисперсии растворы обрабатывали ультразвуком в течение одного часа в ультразвуковой ванне «Sapphire» (Китай). Наночастицы имели сферическую форму, средний размер составлял 84 нм (диапазон – 54–117 нм). Детальное описание характеристик ZnO НЧ, включая данные электронной микроскопии и ЭДС-анализа, а также процедуру приготовления исходных растворов, было опубликовано ранее (Shoman et al., 2024).

Токсикологический тест проводился путем создания искусственных модельных микрокосмов альгоценоза. Для этого исследуемую отфильтрованную морскую воду переносили в стеклянные колбы объемом 250 мл и добавляли растворы токсикантов в концентрации 10, 20, 30 и 60 мкг/л. Номинальные концентрации токсикантов были выбраны на основании результатов собственных предварительных

исследований об их токсическом влиянии на фитопланктон (Shoman et al., 2025). Образцы без добавления токсикантов были использованы в качестве контроля. После добавления токсикантов экспериментальные микроекосмы культивировали в накопительном режиме в течение 17 суток, что позволило оценить долгосрочные эффекты воздействия НЧ на сообщество фитопланктона. Инкубацию микроекосмов проводили внутри холодильной витрины, оборудованной светодиодным источником света. В ходе эксперимента в камере поддерживалась температура 18°C, освещенность 31 Э м² сут⁻¹, свето-темновой режим 11:13 ч. Добавки питательной среды не вносились. Заданные абиотические условия были аналогичны зафиксированным на момент отбора проб воды. Каждый вариант эксперимента дублировался в 3 повторностях. Пробы для цитометрического и РАМ-флуориметрического анализа отбирались на протяжении всего эксперимента ежесуточно, за исключением выходных дней. Определение доминирующих видов микроводорослей проводили на 3 и 14 сутки после внесения токсикантов. Первая временная точка (72 ч) является стандартной для экотоксикологических исследований и рекомендована для оценки острой токсичности поллютантов. Вторая точка (14 сут) выбрана на основании предварительного анализа динамики роста: именно к данному сроку в экспериментальных вариантах с добавлением токсиканта фиксируется фаза восстановления популяционной численности (подробно см. раздел «Результаты»), что позволяет охарактеризовать долгосрочные последствия воздействия и резистентность черноморского фитопланктона.

2.3. Аналитические методы.

Численность фитопланктона определяли с помощью проточного цитометра MACS Quant Analyzer flow cytometer (Miltenyi Biotec, Germany), расположенного в Центре коллективного пользования «Спектрометрия и хроматография» ФИЦ ИнБЮМ. Сообщество фитопланктона выделяли методом гейтинга на двумерных цитограммах, построенных в безразмерных логарифмических шкалах, по прямому светорассеянию (FS) и автофлуоресценции хлорофилла в красной области спектра (канал FL4, 675 нм). Для обработки данных использовали программное обеспечение FSC Express 7 Research Edition.

Для определения доминирующих видов микроводорослей в исходной пробе фитопланктона (сразу после отбора) воду сгущали методом обратной фильтрации через фильтры Whatman GF/C с диаметром пор 1.2 мкм. В ходе эксперимента (на 3-и и 14-е сутки) из тщательно перемешанных экспериментальных образцов отбирали аликвоту и осаждали клетки центрифугированием при 1000 об./мин. Полученный осадок микроскопировали. Доминирующие виды идентифицировали с использованием микроскопа Mikmed-6 (ЛОМО, Россия) с увеличением ×1000, оснащенного цифровой каме-

рой MS-8.3C (ЛОМО, Россия) и программным обеспечением MCVeiw (ЛОМО-Microsystems, Россия). Идентификацию видов проводили с использованием определителей (Identifying..., 1996) и интернет-ресурса AlgaeBase (Guiry and Guiry, 2025).

Измерение флуоресценции пигментного комплекса водорослей проводили на флуориметре «Мега-25м» с импульсной модуляцией возбуждающего света на длине волны 455 нм (ООО «Генная и клеточная терапия», Россия) (Pogosyan et al., 2009). Определение всех флуоресцентных параметров проводили в красной области спектра на длине волны 680 нм. Перед измерением пробы выдерживали 15 минут в темноте. После периода темновой адаптации измеряли параметры F_o и F_m , где F_o – величина флуоресценции хлорофилла *a* при открытых реакционных центрах, измеренная через 2,5 мкс от начала облучения с интенсивностью 5000 мкмоль фотон/(м² с) (частота импульсов 16 Гц); F_m – максимальная флуоресценция хлорофилла *a* при закрытых реакционных центрах, измеренная через 1 с от начала облучения с интенсивностью 5000 мкмоль фотон/(м² с) (частота импульсов 80 Гц).

Относительную вариабельную флуоресценцию (F_v/F_m), характеризующую максимальную квантовую эффективность использования световой энергии, рассчитывали по формуле:

$$\frac{F_v}{F_m} = \frac{F_m - F_o}{F_m},$$

Величину $rETR$ при определенной интенсивности постоянного света I рассчитывали по формуле:

$$rETR = \frac{F_m' - F_o'}{F_m'} \cdot I \cdot 0.002,$$

где F_m' – максимальный выход флуоресценции хлорофилла *a* в условиях постоянного освещения; F_o' – минимальный выход флуоресценции хлорофилла *a* в условиях постоянного освещения; 0.002 – инструментальный коэффициент флуорометра Mega-25m.

Статистическая обработка данных выполнялась с использованием стандартных программных пакетов «Microsoft Excel 7.0» (Microsoft Office), «Grapher-16» (Golden Software). Значения, представленные на графиках и в таблице, представляют собой среднее арифметическое трех измерений. Планки погрешностей обозначают стандартные отклонения описанных значений. Достоверность различий между выборками оценивали с помощью критерия Тьюки (Tukey HSD test) при уровне значимости $p < 0.05$.

3. Результаты

3.1. Влияние ZnO НЧ на динамику численности и фотосинтетическую активность фитопланктона

Проанализирована динамика численности фитопланктонного сообщества при длительном культивировании в зависимости от концентрации наночастиц оксида цинка. Полученные дан-

ные демонстрируют выраженный дозозависимый эффект воздействия наночастиц на рост и развитие микроводорослей. В пробах без ZnO НЧ наблюдалась типичная кривая роста микроводорослей от логарифмической до стационарной фазы с закономерным увеличением численности от 1.53 до 24.68 тыс. клеток/мл (Рис. 1). Полученная кривая роста свидетельствует об отсутствии дополнительных лимитирующих факторов в условиях культивирования, что позволяет использовать ее в качестве контроля.

Внесение ZnO НЧ приводило к замедлению роста фитопланктона, при этом выраженность токсического эффекта усиливалась при увеличении концентрации поллютанта. При 10 и 20 мкг/л ZnO НЧ численность сообщества сохраняла положительную динамику на протяжении всего эксперимента (Рис. 1а). Однако отмечено подавление скорости роста и снижение конечной численности водорослей, которая к 17 суткам составляла 60 и 21% от контрольных значений. При высоких концентрациях ZnO НЧ 30 и 60 мкг/л до 10 суток эксперимента отмечалось развитие острого токсического стресса, критическое угнетение деления клеток и снижение численности сообщества до 0.9 и 0.48 тыс. кл./мл соответственно. Однако дальнейшее культивирование микрокосмов в этих условиях приводило к восстановлению роста сообщества. При 30 мкг/л рост числа клеток зарегистрирован с 11 суток эксперимента, а к 17 суткам конечная численность сообщества достигла 2.1 тыс. клеток/мл (Рис. 1б). При 60 мкг/л фаза восстановления роста наступила на 14 сутки культивирования, к концу эксперимента численность клеток составила 0.84 тыс. кл./мл (Рис. 1в).

Анализ изменчивости флуоресцентных параметров Fv/Fm и rETR позволил получить комплексное представление о функционировании фотосинтетического аппарата фитопланктона в условиях хронического загрязнения ZnO НЧ. Результаты

представлены на Рис. 2 и 3. Показатель Fv/Fm отражает максимальную квантовую эффективность фотосистемы II, характеризует потенциальные возможности светособирающего комплекса и реакционных центров. В свою очередь относительная скорость транспорта электронов (rETR) демонстрирует реальную функциональную активность электрон-транспортной цепи и сопряженность работы двух фотосистем (Suggett et al., 2010; Murchie and Lawson, 2013). В контрольном образце оба параметра сохраняли стабильно высокие значения на протяжении практически всего эксперимента (Fv/Fm = 0.60–0.64; rETR = 0.17–0.20 отн. ед.), что свидетельствует о сбалансированной и эффективной работе фотосинтетического аппарата водорослей. Снижение значений показателей на 15–17 сутки указывает на истощение минерального питания в среде и переход в стационарную фазу роста.

Внесение ZnO НЧ вызывало дозозависимое ингибирование фотосинтетической активности водорослей. При этом оба исследуемых параметра демонстрировали согласованную динамику снижения. Наиболее выраженное ингибирование фотосинтетической активности клеток наблюдалось при 30 и 60 мкг/л ZnO НЧ. На 7–8 сутки эксперимента значения Fv/Fm снижались до 0.44–0.45 и 0.40, а rETR до 0.11–0.12 и 0.10 соответственно, что указывает на повреждение реакционных центров фотосистемы II и нарушение транспорта электронов. Однако при дальнейшем культивировании микрокосмов в этих условиях фотосинтетическая активность фитопланктона восстанавливалась. При 30 мкг/л достоверное повышение значений Fv/Fm и rETR отмечено с 9 суток эксперимента. К 14 суткам значения параметров достигали 0.60 и 0.15 соответственно, что свидетельствует о практически полном функциональном восстановлении фотосинтетического аппарата (Рис. 2б, 3б). При 60 мкг/л ZnO НЧ восстановление обоих параметров зафиксировано с 14 суток. К концу эксперимента показатель кван-

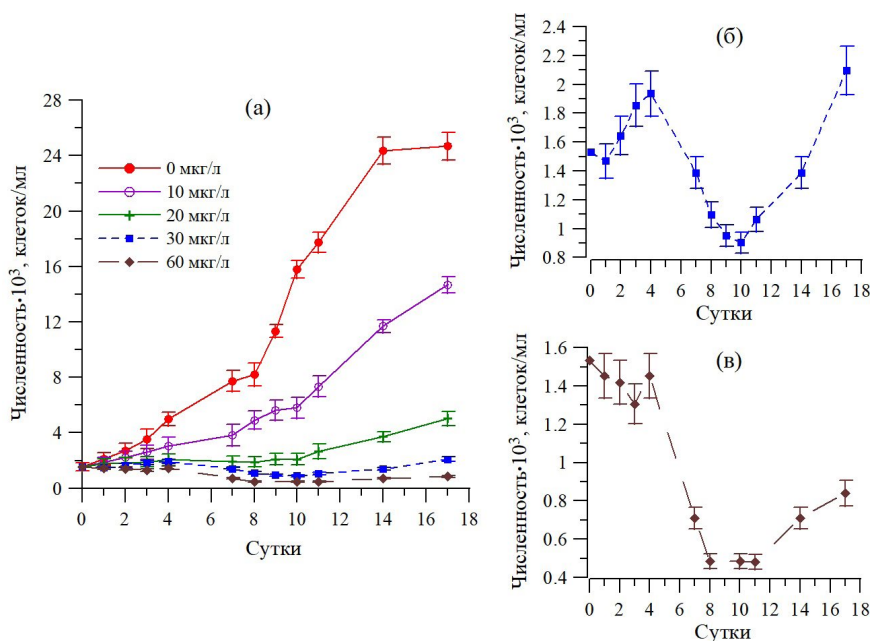


Рис.1. Влияние ZnO НЧ на численность фитопланктона в экспериментальных микрокосмах при длительном культивировании (а). Динамика восстановления численности сообщества при 30 (б) и 60 (в) мкг/л ZnO НЧ.

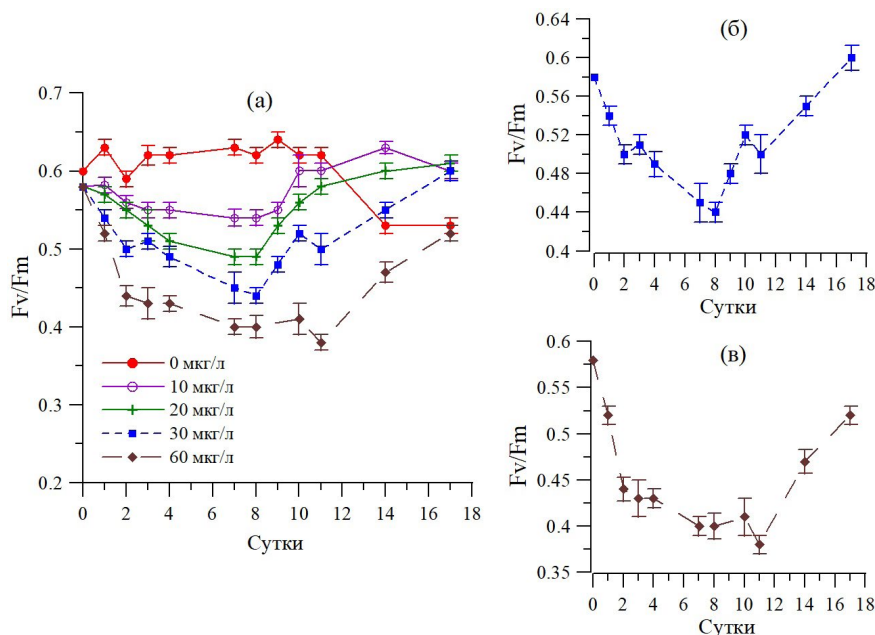


Рис.2. Влияние ZnO НЧ на максимальную квантовую эффективность фотосинтеза (F_v/F_m) фитопланктона в экспериментальных микрокосмах при длительном культивировании (а). Динамика восстановления F_v/F_m при 30 (б) и 60 (в) мкг/л ZnO НЧ.

товой эффективности фотосинтеза повысился до 0.52, а $rETR$ до 0.13, демонстрируя положительную динамику фотосинтетической активности, хотя и не достигшую контрольных значений (Рис. 2с, 3с). Синхронное восстановление F_v/F_m и $rETR$ указывает на то, что адаптационные процессы затрагивают как структурную целостность фотосистемы II, так и функциональную активность электрон-транспортной цепи. Таким образом, при длительном культивировании в среде с высоким содержанием ZnO НЧ фотосинтетическая активность фитопланктона проходит две последовательные стадии. Первая – фаза острого токсического стресса, которая сопровождается ингибированием первичных фотохимических процессов и транспорта электронов. Вторая – фаза адаптационного восстановления, характеризующаяся

постепенной реактивацией фотосистемы II и возобновлением функциональной активности электрон-транспортной цепи. В совокупности эти процессы обеспечивают выживание популяции в условиях хронического загрязнения.

3.2. Влияние ZnO НЧ на видовой состав сообщества фитопланктона

В исходной пробе отмечено значительное видовое разнообразие фитопланктона с преобладанием диатомовых (69%), динофитовых водорослей (20%) и кокколитофориды *Emiliania huxleyi* (Lohmann) W.W. Hay & H. Mohler 1967 (9%). Среди диатомовых в большом количестве регистрирова-

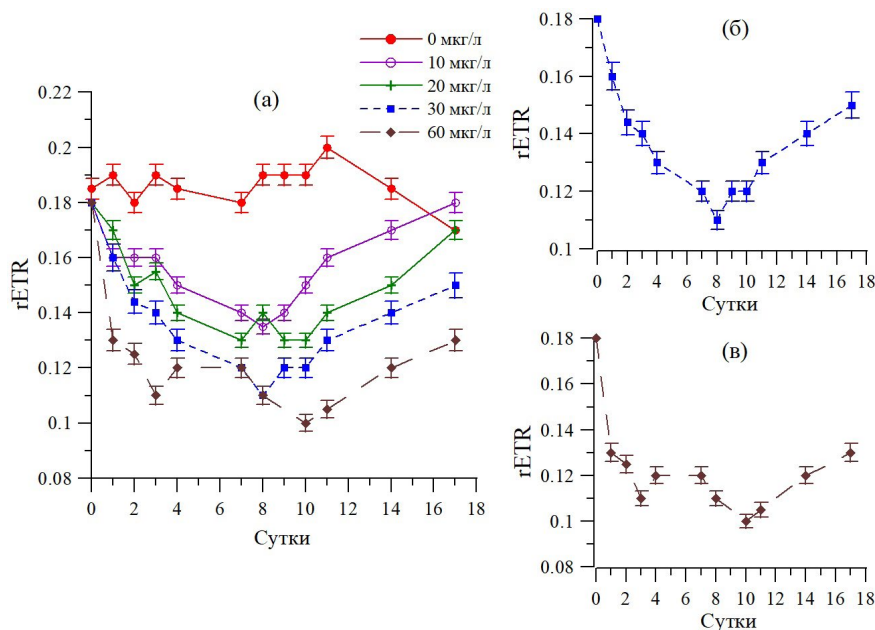


Рис.3. Влияние ZnO НЧ на относительную скорость электронного транспорта ($rETR$) фитопланктона в экспериментальных микрокосмах при длительном культивировании (а). Динамика восстановления $rETR$ при 30 (б) и 60 (в) мкг/л ZnO НЧ.

лись крупноклеточные виды *Pseudosolenia calcaravis* (Schultze) B.G. Sundström 1986 и *Proboscia alata* (Brightwell) Sundström 1986, а также представители родов *Chaetoceros* Ehrenberg, 1844, *Thalassiosionema* Proshkina-Lavrenko 1955, *Thalassiosira* Proshkina-Lavrenko 1955, *Cyclotella* Grunow 1878, *Cerataulina* (Cleve) Hendey 1937, *Nitzschia*, *Coscinodiscus* A. Grunow, 1883. Кроме того отмечено массовое развитие бенто-планктонных видов *Cylindrotheca closterium* (Ehrenberg) Reimann & J.C.Lewin, 1964, *Nitzschia longissima* (Brébisson ex Kützing) Grunow 1862, *Nitzschia tenuirostris* Manguin 1952 и представителей родов *Licmophora* C. Agardh, 1827, *Navicula* Bory, 1822, *Tabillaria*, *Striatella* C. Agardh, 1832. Динофитовые водоросли также демонстрировали значительное таксономическое разнообразие. Наиболее многочисленными были представители родов *Prorocentrum* (преимущественно *P. cordatum* (Ostenfeld) J.D.Dodge 1976), *Ceratium* F.Schrank, 1793 (преимущественно *C. furca* (Ehrenberg) Vanhoeffen 1897, *C. fusus* (Ehrenberg) Dujardin 1841, *C. tripos* (O.F.Müller) Nitzsch 1817), *Gymnodinium* F.Stein, 1878 (преимущественно *G. Simplex* (Lohmann) Kofoed и Swezy, 1921, *G. wulffii* J.Schiller 1932), *Glenodinium*, *Gyrodinium* (преимущественно *G. Fusiforme* Kofoed и Swezy 1921), *Protoperidinium*, а также вид *Scrippsiella trochoidea* (F.Stein) A.R.Loeblich 1976: 25. Среди кокколитофорид абсолютное доминирование принадлежало виду *Emiliania huxleyi*. Также в небольшом количестве в пробе регистрировались криптофитовые и мелкие жгутиковые микроводоросли. Через 3 суток инкубации в экспериментальных микрокосмах контрольного образца видовой состав фитопланктона менялся незначительно. Отмечено снижение вклада крупноклеточных диатомовых *P. calcaravis*, *P. alata* и *Coscinodiscus* и динофитовых родов *Ceratium* и *Protoperidinium*. На 14 сутки данные виды полностью исчезали, что, вероятно, связано со снижением обеспеченности водорослей минеральным питанием.

Добавление ZnO НЧ приводило к изменению видового состава альгоценоза с перестройкой структуры доминирующих комплексов. При этом интенсивность наблюдаемых эффектов усиливалась при повышении концентрации ZnO НЧ в среде. При 10 и 20 мкг/л ZnO НЧ численность сообщества сохраняла положительную динамику на протяжении всего эксперимента. При этом наблюдалось снижение численности массовых планктонных видов, увеличение вклада бенто-планктонных форм, изменение размерной структуры альгоценоза в сторону преобладания мелкоклеточных видов. При высоких концентрациях ZnO НЧ 30 и 60 мкг/л на 3 сутки эксперимента отмечено выраженное снижение видового разнообразия. Отмечено практически полное исчезновение динофитовых водорослей и планктонных цепочечных диатомей. К 14 суткам видовой состав фитопланктона был представлен всего несколькими видами. Абсолютное доминирование в микрокосмах принадлежало бенто-планктонным формам диатомовых водорослей родов *Licmophora*, *Navicula* и *Nitzschia*. В небольшом количестве регистрирова-

лись планктонные виды *Pseudo-nitzschia delicatissima* (Cleve) Heiden 1928 и кокколитофорида *E. huxleyi*. На основании полученных результатов можно сделать вывод, что наблюдаемое восстановление роста сообщества при высоких концентрациях ZnO НЧ происходит за счет роста ограниченного числа толерантных видов, способных выдерживать высокий уровень токсической нагрузки.

4. Обсуждение

Полученные в работе данные свидетельствуют о том, что острая токсическая реакция фитопланктонного сообщества на высокие концентрации ZnO наночастиц не является необратимой. К 8-м суткам эксперимента наблюдалось восстановление общей численности и фотосинтетической активности альгоценоза, что указывает на запуск адаптационных механизмов как на популяционном, так и на общественном уровне.

Восстановление может быть объяснено двумя группами факторов. Во-первых, с течением времени происходит агрегация, осаждение и трансформация самих наночастиц в культуральной среде, что снижает их токсический эффект (Peng et al., 2011). Во-вторых, и это представляется более значимым, происходит направленная перестройка видовой структуры сообщества: чувствительные формы замещаются толерантными, способными выдерживать высокий уровень токсической нагрузки.

Анализ видового состава экспериментальных микрокосмов показал, что наибольшей устойчивостью обладали бенто-планктонные виды, мелкоклеточные планктонные диатомеи и кокколитофорида *Emiliania huxleyi*. Выявленная толерантность данных групп имеет комплексную физиолого-биохимическую основу. К ключевым механизмам защиты относятся: активация ферментативной антиоксидантной системы, нейтрализующей активные формы кислорода, индуцируемые наночастицами (Fazelian et al., 2019; Rezayian et al., 2019); продукция внеклеточных полимерных веществ, создающих физический барьер и связывающих токсиканты на поверхности клетки (Naveed et al., 2019; Chen et al., 2019); а также структурные особенности клеточной оболочки, определяющие её проницаемость для поллютантов (Sendra et al., 2017). Для бенто-планктонных форм дополнительным фактором защиты служит обильное выделение внеклеточных полисахаридов, необходимых для колониального существования (Moreno-Garrido et al., 2003). У *E. huxleyi* роль барьера, по-видимому, выполняют кальциевые кокколиты, что согласуется с ранее описанной их защитной функцией при воздействии ионов тяжёлых металлов (Solomonova et al., 2022).

Таким образом, адаптационный потенциал альгоценоза реализуется через смену доминантов в пользу экологически более пластичных, но, как правило, мелкоклеточных форм. Однако именно эта перестройка, обеспечивающая выживание сообщества в условиях хронического загрязнения, имеет глубокие экологические последствия, поскольку

затрагивает не только таксономическую структуру, но и функциональную организацию всего пелагического сообщества.

Ключевое последствие такой перестройки — снижение вклада крупноклеточных микроводорослей (например, *Coscinodiscus*, *Thalassiosira*) в общую биомассу фитопланктона. Это изменение принципиально важно, поскольку крупные диатомеи выполняют уникальные экосистемные функции, которые не могут быть компенсированы мелкоклеточными видами. Во-первых, крупные клетки служат предпочтительной пищей для копепод — основных фильтраторов зоопланктона (Gosnell et al., 2021), тогда как мелкий пико- и нанофитопланктон недоступен для них и потребляется преимущественно микрозоопланктоном, переключая поток энергии в микробную петлю. В этом случае значительная часть органического углерода теряется на дыхание, не достигая высших трофических уровней (Pomeroy and Wiebe, 1988; Wichard et al., 2007; Бульон, 2019). Во-вторых, крупные диатомеи являются основными продуцентами длинноцепочечных полиненасыщенных жирных кислот, в частности эйкозапентаеновой кислоты (ЕРА), которая критически важна для роста, развития и репродукции зоопланктона и молоди рыб (Taipale et al., 2020; Фенёва и др., 2022). Снижение биомассы крупных диатомей ведёт к дефициту этих эссенциальных липидов в экосистеме, что негативно сказывается на выживаемости консументов высших порядков. Таким образом, замещение крупноклеточных видов мелкими формами запускает трофический каскад, приводящий к обеднению пищевой сети и снижению её продуктивности.

Восстановление общей численности клеток, наблюдаемое в эксперименте, не эквивалентно восстановлению структуры и функций экосистемы. Как показано ранее (Baert et al., 2016; Stockenreiter, 2025), сокращение видового разнообразия снижает устойчивость сообщества к дополнительным стрессорам и подрывает его способность к саморегуляции. В нашем случае упрощение видовой структуры в пользу мелкоклеточных толерантных форм означает, что сообщество сохраняет количественные показатели, но утрачивает качественные — способность поддерживать эффективный перенос энергии и эссенциальных липидов на высшие трофические уровни.

Резюмируя, можно заключить, что фитопланктонное сообщество демонстрирует способность к компенсаторному восстановлению численности после острого токсического стресса, вызванного ZnO наночастицами. Однако эта компенсация достигается ценой упрощения видовой структуры, замещения крупных форм мелкими и обеднения функционального разнообразия. Полученные результаты согласуются с фундаментальным экологическим принципом: устойчивость доминирующих видов не гарантирует стабильности экосистемы, а количественное восстановление биомассы не компенсирует качественной деградации сообщества. В долгосрочной перспективе такая перестройка ведёт

к снижению буферной ёмкости экосистемы и её продукционного потенциала, что необходимо учитывать при оценке рисков хронического загрязнения морских вод наночастицами металлов.

5. Заключение

Полученные результаты демонстрируют сложный характер ответа фитопланктонного сообщества на загрязнение ZnO НЧ. Концентрации 10 и 20 мкг/л оказывают умеренное ингибирующее действие на фитопланктонное сообщество. Отмечено подавление скорости роста и фотосинтетической активности, снижение конечной численности водорослей, упрощение видовой структуры. При этом численность сообщества сохраняет положительную динамику. ZnO НЧ в концентрации 30 и 60 мкг/л оказывают острое токсическое действие на фитопланктон. Однако выявлена способность сообщества к адаптационному восстановлению за счет перестройки видовой структуры с доминированием небольшого числа толерантных видов, способных выдерживать высокий уровень токсической нагрузки. Способность сообщества выживать в условиях хронического загрязнения достигается ценой упрощения его структуры, что ведет к потере стабильности, саморегуляции и в перспективе снижает продукционный потенциал экосистемы.

Благодарности

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Трансформация структуры и функций экосистем морской пелагиали в условиях антропогенного воздействия и изменения климата» (№ гос. регистрации 124030400057-4).

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических норм

Настоящее исследование не требует одобрения этического комитета, поскольку изучаемыми организмами являются микроводоросли.

Список литературы

- Бульон В.В. 2019. Моделирование биотического потока энергии в планктонном сообществе экосистемы озерного типа при участии микробиальных организмов. Биология внутренних вод 3: 3-10. DOI: [10.1134/S032096521904003X](https://doi.org/10.1134/S032096521904003X)
- Ипатова В.И., Лазарева А.М. 2022. Концентрация или доза токсиканта в биотестировании с использованием микроводорослей. Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический 127(5): 54-65.
- Ипатова В.И., Спиркина Н.Е., Дмитриева А.Г. и др. 2015. Устойчивость микроводорослей к коллоидному наносеребру. Физиология растений 62(2): 273-273.

Фенёва И., Сахарова Е., Крылов А. и др. 2022. Передача физиологически ценных веществ от фитопланктона к зоопланктону в пресноводных водоемах (обзор). Сибирский экологический журнал 4: 375-389.

Baert J.M., De Laender F., Sabbe K. et al. 2016. Biodiversity increases functional and compositional resistance, but decreases resilience in phytoplankton communities. *Ecology* 97(12): 3433-3440. DOI: [10.1002/ecy.1601](https://doi.org/10.1002/ecy.1601)

Chen F., Xiao Z., Yue L. et al. 2019. Algae response to engineered nanoparticles: current understanding, mechanisms and implications. *Environmental Science: Nano* 6(4): 1026-1042. DOI: [10.1039/C8EN01368C](https://doi.org/10.1039/C8EN01368C)

Cherabier P., Ferriere R. 2022. Eco-evolutionary responses of the microbial loop to surface ocean warming and consequences for primary production. *ISME Journal* 16(4): 1130-1139. DOI: [10.1038/s41396-021-01166-8](https://doi.org/10.1038/s41396-021-01166-8)

Ebenman B.O., Law R., Borrvall C. et al. 2004. Community viability analysis: the response of ecological communities to species loss. *Ecology* 85(9): 2591-2600.

Fazelian N., Movafeghi A., Yousefzadi M. et al. 2019. Cytotoxic impacts of CuO nanoparticles on the marine microalga *Nannochloropsis oculata*. *Environmental Science and Pollution Research* 26(17): 17499-17511. DOI: [10.1007/s11356-019-05130-0](https://doi.org/10.1007/s11356-019-05130-0)

Ghaffari M., Moztarzadeh F., Safavi M. et al. 2019. A comparative study on the shape-dependent biological activity of nanostructured zinc oxide. *Ceramics International* 45(1): 1179-1188. DOI: [10.1016/j.ceramint.2018.09.302](https://doi.org/10.1016/j.ceramint.2018.09.302)

Gosnell K.J., Dam H.G., Mason R.P. et al. 2021. Mercury and methylmercury uptake and trophic transfer from marine diatoms to copepods and field collected zooplankton. *Marine Environmental Research* 170: 105446. DOI: [10.1016/j.marenvres.2021.105446](https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2021.105446)

Grasshoff K., Kremling K., Ehrhardt M. et al. 1976. *Methods of Seawater Analysis*. Verlag Chemie, Weinheim, Germany.

Guiry M., Guiry G. 2025. *AlgaeBase*. World wide electronic publication. National University of Ireland Galway. URL: <https://www.algaebase.org> (Посещено: 10.06.2025).

Hald-Mortensen C. 2023. The main drivers of biodiversity loss: a brief overview. *Journal of Ecology and Natural Resources* 7(3): 000346.

Hou J., Wu Y., Li X. et al. 2018. Toxic effects of different types of zinc oxide nanoparticles on algae, plants, invertebrates, vertebrates and microorganisms. *Chemosphere* 193: 852-860. DOI: [10.1016/j.chemosphere.2017.11.077](https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2017.11.077)

Identifying marine diatoms and dinoflagellate. 1996. In: Tomas C. R. (Ed.). San-Diego: Academic Press. DOI: [10.1016/B978-0-12-693015-3.X5000-1](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-693015-3.X5000-1)

Ingrisch J., Bahn M. 2018. Towards a comparable quantification of resilience. *Trends in Ecology & Evolution* 33(4): 251-259.

Low-Décarie E., Kolber M., Homme P. et al. 2015. Community rescue in experimental metacommunities. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112(46): 14307-14312. DOI: [10.1073/pnas.1513125112](https://doi.org/10.1073/pnas.1513125112)

Manzo S., Miglietta M.L., Rametta G. et al. 2013. Toxic effects of ZnO nanoparticles towards marine algae *Dunaliella tertiolecta*. *Science of the Total Environment* 445: 371-376. DOI: [10.1016/j.scitotenv.2012.12.051](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2012.12.051)

Moreno-Garrido I., Hampel M., Lubián L.M. et al. 2003. Sediment toxicity tests using benthic marine microalgae *Cylindrotheca closterium* (Ehremberg) Lewin and Reimann (Bacillariophyceae). *Ecotoxicology and Environmental Safety* 54(3): 290-295. DOI: [10.1016/S0147-6513\(02\)00077-5](https://doi.org/10.1016/S0147-6513(02)00077-5)

Morrissey C.A., Mineau P., Devries J.H. et al. 2015. Neonicotinoid contamination of global surface waters and associated risk to aquatic invertebrates: a review. *Environment International* 74: 291-303. DOI: [10.1016/j.](https://doi.org/10.1016/j.envint.2014.10.024)

[envint.2014.10.024](https://doi.org/10.1016/j.envint.2014.10.024)

Murchie E.H., Lawson T. 2013. Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications. *Journal of Experimental Botany* 64(13): 3983-3998. DOI: [10.1093/jxb/ert208](https://doi.org/10.1093/jxb/ert208)

Naveed S., Li C., Lu X. et al. 2019. Microalgal extracellular polymeric substances and their interactions with metal(loid)s: A review. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology* 49(19): 1769-1802. DOI: [10.1080/10643389.2019.1583052](https://doi.org/10.1080/10643389.2019.1583052)

Peng X., Palma S., Fisher N.S. et al. 2011. Effect of morphology of ZnO nanostructures on their toxicity to marine algae. *Aquatic Toxicology* 102(3-4): 186-196. DOI: [10.1016/j.aquatox.2011.01.014](https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2011.01.014)

Pogosyan S.I., Gal'chuk S.V., Kazimirko Y.V. et al. 2009. The use of the fluorimeter "MEGA-25" to determine the amount of phytoplankton and assess the state of its photosynthetic apparatus. *Water Chemistry and Ecology* 6: 34-40.

Pomeroy L.R., Wiebe W.J. 1988. Energetics of microbial food webs. *Hydrobiologia* 159(1): 7-18. DOI: [10.1007/BF00007363](https://doi.org/10.1007/BF00007363)

Rezayian M., Niknam V., Ebrahimzadeh H. et al. 2019. Stress response in cyanobacteria. *Iranian Journal of Plant Physiology* 9(3): 2773-2787.

Sendra M., Yeste P.M., Moreno-Garrido I. et al. 2017. CeO₂ HCl, toxic or protective to phytoplankton? Charge of nanoparticles and cell wall as factors which cause changes in cell complexity. *Science of Total Environment* 590: 304-315. DOI: [10.1016/j.scitotenv.2017.03.007](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.03.007)

Shoman N., Solomonova E., Akimov A. et al. 2024. Activation of stress reactions in the dinophyte microalga *Prorocentrum cordatum* as a consequence of the toxic effect of ZnO nanoparticles and zinc sulfate. *Aquatic Toxicology* 272: 106964. DOI: [10.1016/j.aquatox.2024.106964](https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2024.106964)

Shoman N., Solomonova E., Akimov A. 2025. ZnO, CuO and TiO₂ nanoparticles impacts on natural phytoplankton community (in vitro) *Environmental Science and Pollution Research* 32: 21450-21462. DOI: [10.1007/s11356-025-36926-y](https://doi.org/10.1007/s11356-025-36926-y)

Solomonova E., Shoman N., Akimov A. et al. 2022. Differential responses of *Pleurochrysis* sp. (Haptophyta) to the effect of copper and light intensity. *Functional Plant Biology* 49(12): 1085-1094. DOI: [10.1071/FP22101](https://doi.org/10.1071/FP22101)

Stockenreiter M. 2025. Stay Connected to Be Diverse! *Global Change Biology* 31(1): e70046.

Suggett D.J., Moore C.M., Geider R.J. 2010. Estimating aquatic productivity from active fluorescence measurements. In: *Chlorophyll a fluorescence in aquatic sciences: methods and applications*, pp. 103-127. Dordrecht: Springer Netherlands. DOI: [10.1007/978-90-481-9268-7_6](https://doi.org/10.1007/978-90-481-9268-7_6)

Suman T.Y., Rajasree S.R.R., Kirubakaran R. et al. 2015. Evaluation of zinc oxide nanoparticles toxicity on marine algae *Chlorella vulgaris* through flow cytometric, cytotoxicity and oxidative stress analysis. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 113: 23-30. DOI: [10.1016/j.ecoenv.2014.11.015](https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2014.11.015)

Taipale S., Peltomaa E., Salmi P. et al. 2020. Variation in ω-3 and ω-6 polyunsaturated fatty acids produced by different phytoplankton taxa at early and late growth phase. *Biomolecules* 10(4): 559. DOI: [10.3390/biom10040559](https://doi.org/10.3390/biom10040559)

Wang Y., Zhao Z., Song X. et al. 2025. Responses of coastal phytoplankton communities to herbicide exposure: enhanced resistance coupled with reduced resilience. *Environmental Research* 279: 121734. DOI: [10.1016/j.envres.2025.121734](https://doi.org/10.1016/j.envres.2025.121734)

Wichard T., Gerecht A., Boersma M. et al. 2007. Lipid and fatty acid composition of diatoms revisited: rapid wound-activated change of food quality parameters influences herbivorous copepod reproductive success. *ChemBioChem* 8(10): 1146-1153. DOI: [10.1002/cbic.200700053](https://doi.org/10.1002/cbic.200700053)

Yang L., Mou S., Li H. et al. 2021. Terrestrial input of herbicides has significant impacts on phytoplankton and bacterioplankton communities in coastal waters. *Limnology and Oceanography* 66(11): 4028-4045.