

ЗАМЕТКИ

УДК 582.261.1-114.328(262.5)“324”

**КОНКУРЕНТНЫЕ ПРЕИМУЩЕСТВА ДИАТОМОВОЙ ВОДОРОСЛИ
SKELETONEMA COSTATUM CLEVE, 1873
В ЧЁРНОМ МОРЕ В ЗИМНЕ-ВЕСЕННИЙ ПЕРИОД**

© 2022 г. **Н. Ю. Шоман, А. И. Акимов**

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
Севастополь, Российская Федерация
E-mail: n-zaichencko@yandex.ru

Поступила в редакцию 02.04.2021; после доработки 13.05.2021;
принята к публикации 19.08.2022; опубликована онлайн 13.09.2022.

Описаны индивидуальные физиологические особенности вегетации морской диатомовой микроводоросли *Skeletonema costatum* в условиях низкой освещённости и низкой температуры, позволяющие ей занимать доминирующую позицию в фитопланктоне Чёрного моря в зимний и ранневесенний период. Показано, что для *S. costatum* характерна высокая эффективность роста в условиях светового лимитирования ($0,13 \text{ сут}^{-1} \cdot (\text{мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1})^{-1}$), отражающая увеличение удельной скорости роста водорослей при повышении интенсивности света на $1 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$, а также низкие значения насыщающей рост интенсивности света ($12 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ при температуре $+5^\circ\text{C}$ и $18 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ при $+10^\circ\text{C}$). При $+5 \dots +10^\circ\text{C}$ скорость роста *S. costatum* примерно в 2 раза выше, чем у других представителей фитопланктона Чёрного моря в зимне-весенний период. Для *S. costatum* характерна повышенная чувствительность к свету высокой интенсивности: при $+10^\circ\text{C}$ фотоингибирование роста микроводоросли отмечено при интенсивности света выше $120 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$.

Ключевые слова: диатомовые водоросли, *Skeletonema costatum*, интенсивность света, температура

Диатомовая водоросль *Skeletonema costatum* Cleve, 1873 является одним из доминирующих представителей фитопланктона Чёрного моря в зимне-весенний период, когда, по данным натурных наблюдений, в прибрежных районах происходит её цветение. Исследование видового разнообразия микроводорослей в прибрежных водах Крыма, проведённое М. И. Сеничевой в 1983–2006 гг., показало, что в годы с холодными зимами (температура ниже $+8^\circ\text{C}$) при интенсивном конвекционном перемешивании вод вклад *S. costatum* в общую биомассу фитопланктона может достигать 95–98 %. Пик развития вида приходится на раннюю весну (февраль — март); в этот период отмечены температурный минимум ($+6 \dots +8^\circ\text{C}$) и максимальная концентрация минеральных солей. В годы с более тёплой зимой ($+8 \dots +12^\circ\text{C}$) и менее интенсивным конвективным перемешиванием вод видовое разнообразие водорослей значительно увеличивается, но *S. costatum* остаётся одним из доминирующих видов (Сеничева, 2008). По данным Ю. В. Брянцевой (2008), в январе — феврале 2004–2006 гг. вклад *S. costatum* в суммарную численность фитопланктона Севастопольской бухты составил от 89 до 94 %.

Вероятно, преобладание *S. costatum* в условиях низкой освещённости и температуры обусловлено определёнными конкурентными преимуществами диатомеи перед другими представителями фитопланктона, позволяющими ей занимать доминирующую позицию в море в зимний и ранневесенний период. Результаты комплекса собственных экспериментальных исследований [их методические аспекты отражены в (Акимов и Соломонова, 2019 ; Шоман и Акимов, 2012 ; Shoman & Akimov, 2015)] позволили выявить ряд индивидуальных физиологических особенностей вида при культивировании в условиях низкой освещённости и температуры:

1. Для *S. costatum* характерна высокая эффективность роста (α) при световом лимитировании — $0,13 \text{ сут}^{-1} \cdot (\text{мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1})^{-1}$, не зависящая от температуры в диапазоне $+8 \dots +20 \text{ }^\circ\text{C}$. Описываемая величина отражает увеличение удельной скорости роста водорослей в условиях светового лимитирования при повышении интенсивности света на $1 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$. Согласно результатам одного из недавних обзорных исследований (Edwards et al., 2015), эффективность роста разных представителей фитопланктона при световом лимитировании варьирует от $0,001$ до $0,1 \text{ сут}^{-1} \cdot (\text{мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1})^{-1}$; при этом преобладающая доля значений α у диатомовых водорослей находится в диапазоне $0,015\text{--}0,03 \text{ сут}^{-1} \cdot (\text{мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1})^{-1}$. Ввиду этого значение эффективности роста *S. costatum* сопоставимо с максимальными значениями, зарегистрированными в целом у микроводорослей.
2. У *S. costatum* зафиксированы более низкие значения насыщающей рост интенсивности света (I_k), чем у других видов диатомей. Так, при температуре $+5 \text{ }^\circ\text{C}$ значение I_k у *S. costatum* составило $12 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$, а при $+10 \text{ }^\circ\text{C}$ — $18 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$. При $+15 \text{ }^\circ\text{C}$ выход световой зависимости скорости роста на плато наблюдался при освещённости $24 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$. Для сравнения: у *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin, 1897 и *Nitzschia* sp. No. 3 величина I_k в сходных условиях роста при $+10 \text{ }^\circ\text{C}$ составляла 40 и $33 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ соответственно (Шоман и Акимов, 2012). По литературным данным, насыщение скорости роста диатомовых водорослей при оптимальной температуре ($+18 \dots +22 \text{ }^\circ\text{C}$) отмечено в среднем при $84 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ (Richardson et al., 1983). Имея данные примерно о двукратном снижении величины I_k при $+10 \text{ }^\circ\text{C}$, можно заключить, что она уменьшается до $40 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$. Минимальные значения фотосинтетически активной радиации, падающей на поверхность моря, в январе — феврале составляют $4\text{--}5 \text{ Э} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$. Ввиду большой протяжённости верхнего квазиоднородного слоя в этот сезон (около 30 м) средняя интенсивность света в нём не превышает $2 \text{ Э} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ ($\approx 25 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$) (Финенко и др., 2018). Таким образом, в январе — феврале фитопланктон существует в условиях температурного минимума, низкой интенсивности света и протяжённого верхнего квазиоднородного слоя.
3. Для *S. costatum* характерна высокая скорость роста при низкой температуре. Так, при $+5 \dots +10 \text{ }^\circ\text{C}$ скорость роста описываемого вида примерно вдвое выше, чем у других представителей диатомового комплекса зимне-весенней сукцессии фитопланктона Чёрного моря. В частности, в экспериментах установлено, что в указанном температурном диапазоне (при прочих одинаковых условиях роста) удельная скорость роста *S. costatum* составляет $0,9\text{--}1,5 \text{ сут}^{-1}$, в то время как у *Chaetoceros curvisetus* Cleve, 1889, *Cylindrotheca closterium* (Ehrenberg) Reimann & J. C. Lewin, 1964, *Thalassiosira parva* Proschkina-Lavrenko, 1955 и *Ditylum brightwellii* (T. West) Grunow, 1885 эта величина равна $0,3\text{--}0,8 \text{ сут}^{-1}$ (Акимов и Соломонова, 2019).
4. *S. costatum* характеризуется повышенной чувствительностью к свету высокой интенсивности. В условиях лабораторного эксперимента при температуре $+15 \text{ }^\circ\text{C}$ световое ингибирование роста водорослей начинает проявляться при интенсивности света выше $140 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$, а при $+10 \text{ }^\circ\text{C}$ — выше $120 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$. Как известно, пик развития *S. costatum* приходится на ранневесенний период (Брянцева, 2008). В апреле изменение

условий роста (увеличение фотосинтетически активной радиации, повышение температуры, начало формирования температурной стратификации вод) приводит к смене видового состава фитопланктонного сообщества и к значительному увеличению его разнообразия. В ходе зимне-весенней сукцессии черноморского фитопланктона в годы с тёплой весной в апреле — мае холодолюбивые мелкоклеточные диатомовые виды сменяются более теплолюбивыми: *Chaetoceros curvisetus*, *Chaetoceros affinis* Lauder, 1864, *Pseudo-nitzschia delicatissima* (Cleve) Heiden, 1928, *Proboscia alata* (Brightwell) Sundström, 1986 и *Dactyliosolen fragilissimus* (Bergon) Hasle, 1996. В то же время в годы с холодной весной *S. costatum* может доминировать в планктоне вплоть до конца мая (Сеничева, 2008). Таким образом, сочетание световых и температурных условий, наблюдаемых в Чёрном море в апреле, является неблагоприятным для *S. costatum*, поскольку приводит к значительному снижению скорости роста водорослей и, вероятно, является одной из причин вытеснения *S. costatum* другими видами водорослей в середине весеннего периода.

Заключение. Основными конкурентными преимуществами *Skeletonema costatum* при вегетации в условиях низкой освещённости и температуры являются высокая эффективность роста ($0,13 \text{ сут}^{-1} \cdot (\text{мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1})^{-1}$), низкие значения насыщающей рост интенсивности света ($12 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ при $+5^\circ\text{C}$ и $18 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ при $+10^\circ\text{C}$) и высокая удельная скорость роста при низкой температуре ($0,9\text{--}1,5 \text{ сут}^{-1}$ при $+5\text{--}+10^\circ\text{C}$). Это в совокупности с низкой конкуренцией создаёт максимально благоприятные условия для развития *S. costatum* в Чёрном море в зимний и ранневесенний период.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом» (№ гос. регистрации 121041400077-1).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Акимов А. И., Соломонова Е. С. Характеристики роста и флуоресценции некоторых видов водорослей при акклимации к различным температурам в условиях культур // *Океанология*. 2019. Т. 59, № 3. С. 347–359. [Akimov A. I., Solomonova E. S. Characteristics of growth and fluorescence of certain types of algae under acclimation to different temperatures under conditions of cultures. *Okeanologiya*, 2019, vol. 59, no. 3, pp. 347–359. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.31857/S0030-1574593347-359>
2. Брянцева Ю. В. Особенности сезонной сукцессии фитоценозов Севастопольской бухты в 2004–2006 гг. // *Микроводоросли Чёрного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования* / под ред. Ю. Н. Токарева, З. З. Финенко, Н. В. Шадрин. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008. С. 18–23. [Bryantseva Yu. V. Features of seasonal succession of phytocenoses of the Sevastopol Bay in 2004–2006. In: *Mikrovodorosli Chernogo morya: problemy sokhraneniya bioraznoobraziya i biotekhnologicheskogo ispol'zovaniya* / Yu. N. Tokarev, Z. Z. Finenko, N. V. Shadrin (Eds). Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2008, pp. 18–23. (in Russ.)]
3. Сеничева М. И. Видовое разнообразие, сезонная и межгодовая изменчивость микроводорослей в планктоне у берегов Крыма // *Микроводоросли Чёрного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования* / под ред. Ю. Н. Токарева, З. З. Финенко, Н. В. Шадрин. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008. С. 5–17. [Senicheva M. I. Species diversity, seasonal and interannual variability of microalgae in plankton near the coast of Crimea. In: *Mikrovodorosli Chernogo morya: problemy sokhraneniya bioraznoobraziya i biotekhnologicheskogo ispol'zovaniya* / Yu. N. Tokarev, Z. Z. Finenko, N. V. Shadrin (Eds). Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2008, pp. 5–17. (in Russ.)]
4. Финенко З. З., Ковалева И. В., Суслин В. В. Новый подход к оценке биомассы фитопланктона

- и её вариабельности в поверхностном слое Чёрного моря по спутниковым данным // *Успехи современной биологии*. 2018. Т. 138, № 3. С. 294–307. [Finenko Z. Z., Kovaleva I. V., Suslin V. V. A new approach to estimate phytoplankton biomass and its variability in the Black Sea surface water layer based on satellite data. *Uspekhi sovremennoi biologii*, 2018, vol. 138, no. 3, pp. 294–307. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.7868/S0042132418030079>
5. Шоман Н. Ю., Акимов А. И. Совместное действие света и температуры на удельную скорость роста диатомовой водоросли *Skeletonema costatum* // *Сучасні проблеми біології, екології та хімії* : зб. матеріалів III Міжнар. конф., Запоріжжя, 29 березня – 1 квітня 2012 р. Запоріжжя, 2012. С. 61–62. [Shoman N. Yu., Akimov A. I. Combined effect of light and temperature on specific growth rate of diatom *Skeletonema costatum*. In: *Suchasni problemy biologii, ekologii ta khimii* : zb. materialiv III Mizhnar. konf., Zaporizhzhia, 29 March – 1 April, 2012. Zaporizhzhia, 2012, pp. 61–62. (in Russ.)]
 6. Edwards K. F., Thomas M. K., Klausmeier C. A., Litchman E. Light and growth in marine phytoplankton: Allometric, taxonomic, and environmental variation. *Limnology and Oceanography*, 2015, vol. 60, iss. 2, pp. 540–552. <https://doi.org/10.1002/lno.10033>
 7. Richardson K., Beardall J., Raven J. A. Adaptation of unicellular algae to irradiance: An analysis of strategies. *New Phytologist*, 1983, vol. 93, iss. 2, pp. 157–191. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1983.tb03422.x>
 8. Shoman N. Yu., Akimov A. I. The combined influence of light intensity and temperature on organic carbon to chlorophyll α ratio in three species of marine Bacillariophyta. *International Journal on Algae*, 2015, vol. 17, iss. 1, pp. 82–93. <https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v17.i1.70>

COMPETITIVE ADVANTAGES OF THE DIATOM *SKELETONEMA COSTATUM* CLEVE, 1873 IN THE BLACK SEA IN THE WINTER–SPRING PERIOD

N. Yu. Shoman and A. I. Akimov

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation

E-mail: n-zaichencko@yandex.ru

Individual physiological features of the *Skeletonema costatum* vegetation under low light intensity and low temperature are described; these peculiarities allow the species to prevail in the Black Sea phytoplankton in winter and early spring. This marine diatom is characterized by high growth efficiency under light-limiting conditions ($0.13 \text{ day}^{-1} \cdot (\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})^{-1}$) which indicates an increase in the specific growth rate of the alga with a rise in light intensity by $1 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Moreover, the species is characterized by low values of the light intensity saturating the growth – $12 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ at $+5^\circ\text{C}$ and $18 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ at $+10^\circ\text{C}$. At $+5 \dots +10^\circ\text{C}$, *S. costatum* growth rate is about 2 times higher than that of other representatives of the Black Sea phytoplankton in the winter–spring period. This diatom shows increased sensitivity to high light intensity: at $+10^\circ\text{C}$, photoinhibition of microalgae growth is observed under light intensity above $120 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.

Keywords: diatoms, *Skeletonema costatum*, light intensity, temperature