



ЗАМЕТКИ

УДК 582.261.1-114.328(262.5)“324”

DOI: 10.21072/mbj.2022.07.3.09

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 $+5 \text{ }^\circ\text{C}$ и $18 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ при $+10 \text{ }^\circ\text{C}$). При $+5 \dots +10 \text{ }^\circ\text{C}$ 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 $+10 \text{ }^\circ\text{C}$ 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 $+8 \text{ }^\circ\text{C}$) 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 ($+6 \dots +8 \text{ }^\circ\text{C}$) и максимальная концентрация минеральных солей. В годы с более тёплой зимой ($+8 \dots +12 \text{ }^\circ\text{C}$) 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 $+5 \text{ }^\circ\text{C}$ и $18 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ при $+10 \text{ }^\circ\text{C}$) и высокая удельная скорость роста при низкой температуре ($0,9\text{--}1,5 \text{ сут}^{-1}$ при $+5 \dots +10 \text{ }^\circ\text{C}$). 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. Шадрина. 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. Шадрина. 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* : zб. 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