

Смена экологических стратегий в фитопланктонном сообществе северо-восточной части Черного моря в течение годового цикла

Change of ecological strategies in the phytoplankton community of the north-eastern part of the Black Sea during the annual cycle

Лифанчук А.В., Федоров А.В.
Anna V. Lifanchuk, Aleksey V. Fedorov

Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Южное отделение (Геленджик, Россия)

Выявлены экологические стратегии доминирующих видов фитопланктона северо-восточной части Черного моря в течение годового цикла. В весенний период преобладают мелкоклеточные диатомеи, когда концентрация элементов питания высока, а световые потоки далеки от максимумов (R-стратегии). В конце весны – начале лета основную роль играют кокколитофорида, которые толерантны к лимитированию элементами минерального питания в среде (S-стратегии). Летом доминируют крупноклеточные диатомовые в условиях высокой инсоляции и периодических ветро-волновых перемешиваний верхнего слоя воды (C'-стратегии).

Ключевые слова: фитопланктон; диатомовые водоросли; кокколитофорида; экологические стратегии; Черное море.

Введение

Концепция экологической ниши наиболее часто используется для оценки экологического статуса вида фитопланктона. Экологическая ниша определяется как пространство оптимальных для устойчивого роста значений факторов среды (Brun et al., 2015). Существует несколько экологических моделей для различных групп водорослей. Самой каноничной является «Мандала Маргалефа», в которой рассматривается влияние питательных веществ и турбулентности (перемешивания) на две группы водорослей (Margalef, 1978). По ней диатомей, развивающихся в условиях высоких концентраций элементов минерального питания и турбулентности, относят к быстрорастущим r-стратегам, а динофлагеллят, которые растут при стратификации водной толщи и низких концентрациях биогенов, – к K-стратегам. На сегодняшний день создаются преобразованные модели «Мандалы Маргалефа», которые включают новые параметры (температура, размер клетки, скорость роста и прочее) и группы микро- и пикопланктона (Glibert, 2016). Кокколитофорида находятся в этой схеме между диатомеями и динофлагеллятами (Valch, 2004).

На смену r и K – стратегиям пришла классификация Рейнольдса (Reynolds, 1988), аналог классификации стратегии Раменского-Грайма для наземных растений

(Раменский, 1935; Grimm, 1977). По ней виды фитопланктонного сообщества можно было разделить на три экологические группы стратегов:

1) С-виды (от англ. *competitor* – конкурент) – конкурентные, инвазийные, мелкоклеточные виды. Клетки характеризуются высоким отношением площади поверхности к объему;

2) S-виды (от англ. *stress tolerant* – устойчивый к стрессу) – стрессоустойчивые, крупные одноклеточные организмы или колонии мелких клеток, чья подвижность позволяет им получать доступ к питательным веществам по всей водной толще. Данные стратеги усиленно развиваются в условиях ограничения элементов минерального питания, но при высокой интенсивности света;

3) R-виды (от лат. *ruderis* – сорный) продолжают расти при низкой освещенности. Они толерантны к сильным перемешиваниям и слабоосвещенным средам. R-виды считают предварительно приспособленными для максимального использования возможностей роста при временном отсутствии света или значениях низкой освещенности. Они отдают предпочтение низкоэнергетическим условиям с большим количеством ресурсов.

Данная классификация была успешно опробована на пресноводном (Reynolds, 1988) и морском фитопланктоне (Smayda, Reynolds, 2001; Brun et al., 2015; Alves-de-Souza et al., 2008).

Целью нашего исследования являлось определение экологических стратегий доминирующих видов фитопланктона северо-восточной части Черного моря.

Материалы и методы

В период с 2009 по 2014 гг. в рейсах МНИС «Ашамба» отбирались пробы для экспериментальных исследований со станции (44°32'N, 37°57'E) на срединном шельфе (глубина 50 м) северо-восточной части Черного моря. Эти пробы служили источником информации о начальной структуре сообщества. Отбор проб производился при помощи зонда-батометра «Rozett» и 5-литрового батометра Нискина. В качестве фиксатора использован нейтрализованный бурой (Na_2BO_3) 40%-ный формалин, конечная концентрации в пробе составляла 1%. Концентрирование проб проводилось методом отстаивания. Идентификация видов и подсчет числа клеток проводились на световом микроскопе «в счетных камерах Ножотта объемом 0,05 мл для нанопланктона и Наумана объемом 1,0 мл для микропланктона. При расчете биомассы применен метод «истинного объема» (Киселев, 1969), биомасса выражена в единицах сырой биомассы (мг/м^3). Идентификация видов проводилась с помощью *Identifying Marine Phytoplankton* (1997) и электронных ресурсов www.algaebase.org и www.marinespecies.org

Результаты и обсуждение

Виды-доминанты в фитопланктоне северо-восточной части Черного моря

Виды-доминанты определяют численность или биомассу сообщества. В данном исследовании критерием отбора доминирующего вида была выбрана биомасса, поскольку этот параметр определяет основные потоки вещества и энергии. Как правило, доминирующим становится один вид по численности или биомассе. Второй по значимости (субдоминант) вид имеет количественные показатели, уступающие виду-доминанту.

Чтобы выбрать виды-доминанты, нужно знать динамику структуры сообщества в течение годового цикла. Однако следует констатировать, что фитопланктон северо-восточной части Черного моря является мало изученным. Анализ литературных источников показывает, что исследования, проведенные в этом районе, не были систематическими и скорее носили эпизодический характер. Есть примеры годовых

относительно недавних съемок по исследованию структуры фитопланктона в районе Новороссийска (Кузьмина, 1991) и Геленджика (Зернова, 1980; Зернова, 1981; Зернова, Незлин, 1983) и в прибрежном мелководье у Анапы (Вершинин и др., 2004). Эти прибрежные исследования показали, что в данном районе в течение года наблюдаются 2–3 пика численности и биомассы фитопланктона. Первый – весенний, отмечается в феврале–марте и определяется интенсивным развитием диатомовых. Второй – осенний, менее мощный, также связан с развитием диатомей (Ясакова, 2014).

Весеннее цветение имеет очень короткий временной промежуток (Макаревич, 2007). Цветение диатомовых на куполах обеих халистаз в феврале–марте открыто и описано сотрудниками Института океанологии РАН (Микаэлян и др., 1992; Шушкина и др., 1992).

Все эти литературные источники, а также данные о начальной структуре сообщества в период проведения экспериментов (Лифанчук, 2013; Силкин и др., 2015) включены в качестве исходного материала для выявления доминант и субдоминант.

В табл. 1 представлены доминанты и субдоминанты фитопланктонного сообщества северо-восточной части Черного моря за прошедшие 11 лет. Данные собирались в основном в прибрежных водах. В этой таблице показаны виды, определяющие структуру сообщества в различные биологические сезоны. Биологические сезоны могут не совпадать с календарными. Основными критериями, по которым эти сезоны были выделены, являлись сроки появления в фитопланктонном сообществе тех или иных видов, достижение ими наибольшей биомассы. Дополнительно к этому выделен один сезон, а именно период конца весны – начала лета (вторая половина мая и первая половина июня), который характеризуется резким изменением структуры фитопланктонного сообщества из-за смены доминирующих видов. На смену диатомовым водорослям приходят кокколитофориды.

Таблица 1. Доминанты и субдоминанты фитопланктонного сообщества северо-восточной части Черного моря, выделенные на основе анализа различных источников (Паутова и др., 2011; Селифонова, Ясакова, 2012; Ясакова, 2014; Mикаэлян et al., 2005; Mикаэлян et al., 2015; Pautova et al., 2007; Pautova et al., 2011; Pautova et al., 2013; Silkin et al., 2014).

Диатомовые	Кокколитофориды	Динофлагелляты
<i>Chaetoceros curvisetus</i> P.T. Cleve, 1889	<i>Emiliania huxleyi</i> (Lohmann) Hay & Mohler, 1967	<i>Scrippsiella trochoidea</i> (Stein) Loeblich III 1976
<i>Chaetoceros minimus</i> (Levander) D. Marino, G. Giuffrè, M. Montresor & A. Zingone 1991		<i>Prorocentrum cordatum</i> (Ostenfeld) J.D. Dodge 1975
<i>Chaetoceros thronsenii</i> (Marino, Montresor, & Zingone) Marino, Montresor & Zingone 1991		<i>Gyrodinium fusiforme</i> Kofoid & Swezy 1921
<i>Cerataulina pelagica</i> (Cleve) Hendeby 1937		
<i>Dactyliosolen fragilissimus</i> (Bergon) G. R. Hasle, 1997		
<i>Leptocylindrus danicus</i> P.T. Cleve, 1889		
<i>Proboscia alata</i> (Brightwell) Sundström, 1986		
<i>Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima</i> (Hasle) Hasle, 1993		
<i>Pseudosolenia calcar-avis</i> (Schultze) Sundström, 1986		
<i>Skeletonema costatum</i> (Greville) P.T. Cleve, 1878		
<i>Thalassionema nitzschioides</i> (Grunow, 1862) Van Heurck, 1896		

Диатомеи *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima*, *Skeletonema costatum*, *Thalassionema nitzschioides* и *Chaetoceros curvisetus* были основными доминантами

весной. Кокколитофориды становились доминантами с середины мая до середины июня. В летне-осеннем сезоне (с конца июня по октябрь) доминировали в основном крупноклеточные формы диатомовых водорослей *Proboscia alata* и *Pseudosolenia calcar-avis*. Диатомеи *Dactyliosolen fragilissimus* и *Cerataulina pelagica* присутствуют в фитопланктоне как доминанты (очень редко) или как субдоминанты на единичных станциях во второй половине июня.

Кроме того, в фитопланктоне регистрировались новые для Черного моря виды, которые становились субдоминантами повсеместно на акватории северо-восточной части Черного моря (*Chaetoceros trondsenii*) (Паутова и др., 2012) или только на отдельных станциях (*Chaetoceros minimus*) (Pautova et al., 2013).

Из динофлагеллят сложно выделить какой-либо один доминирующий вид. Исключение составляет интенсивное развитие *Scrippsiella trochoidea* в конце марта 2008 г. (Паутова и др., 2011; Ясакова, Бердников, 2008). В данном исследовании основное внимание было уделено двум основным доминирующим группам водорослей: кокколитофоридам и диатомовым.

Таким образом, анализ различных источников показывает, что доминирующими формами в северо-восточных водах Черного моря является относительно небольшое количество видов, а именно диатомеи *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima*, *Skeletonema costatum*, *Thalassionema nitzschioides*, *Chaetoceros curvisetus*, *Proboscia alata* и *Pseudosolenia calcar-avis*, а также кокколитофориды *Emiliania huxleyi*. Роль микроводорослей других системных групп была незначительной.

Размерные характеристики доминирующих и субдоминирующих видов фитопланктонного сообщества

В зависимости от биологического сезона происходит доминирование видов с различными объемами клеток фитопланктона и отношениями площади поверхности к объему. Кроме того, присутствуют виды, имеющие высокие значения биомасс в экспериментах с накопительной культурой, но не являющиеся доминантами в природе (Лифанчук, 2013; Силкин и др., 2015). Эти виды были включены в список доминант с соответствующими им размерными показателями (табл. 2).

В северо-восточной части Черного моря диатомеи представлены видами с клетками в основном цилиндрической формы. Форму 2/3 цилиндра имеет диатомея *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima*. Клетки шаровидной формы только у одного доминирующего вида — кокколитофориды *Emiliania huxleyi*.

Из табл. 2 следует, что диаметр диатомей изменяется в широких пределах от 2 (*Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima*) до 30 мкм (*Dactyliosolen fragilissimus*). Значителен разброс и по длине – от 5 (*Skeletonema costatum*, *Chaetoceros minimus*) до 1300 мкм (*Proboscia alata*). Минимальный объем клетки (около 70 мкм³) зарегистрирован у *S. costatum* и *Leptocylindrus danicus*. Максимальным зафиксированным объемом клетки среди доминант обладает *Pseudosolenia calcar-avis* (389000 мкм³). Таким образом, разброс в объеме клеток составляет почти 4 порядка.

Отношение поверхности к объему клеток доминирующих и субдоминирующих видов изменяется в пределах от 0,2 (*Chaetoceros curvisetus*, *Dactyliosolen fragilissimus*, *Pseudosolenia calcar-avis*, *Cerataulina pelagica*) до 3,0 мкм⁻¹ (*Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima*).

Морфофизиологические свойства доминант фитопланктона

Из табл. 2 следует, что клетки видов с минимальными объемами от 126 до 377 мкм³ относятся к периоду конца весны – начала лета (*Emiliania huxleyi*, *Chaetoceros minimus*, *Chaetoceros thronsenii*, *Leptocylindrus danicus*). Клетки доминирующих видов весеннего периода имеют объемы до 1900 мкм³ (*Skeletonema costatum*, *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima*, *Thalassionema nitzschioides*, *Chaetoceros curvisetus*). Далее

объемный ряд занимают клетки переходного типа, они становятся доминантами на границах сезонов или присутствуют как субдоминанты. Верхняя граница объемов близка к 15000 мкм³. И, наконец, ряд замыкают виды летнего и осеннего сезонов. Средний объем этих клеток, по всей видимости, не должен быть меньше 30000 мкм³. Таким образом, получен континуум объемов клеток, приуроченных к определенному сезону.

Таблица 2. Форма, объемы и соотношение площади к объему у доминантов и субдоминантов фитопланктона

Сезон	Вид	Длина, мкм	Ширина, мкм	V, Объем мкм ³	S/V, мкм ⁻¹
Весна	<i>Skeletonema costatum</i>	5–16 (8)	3–12 (5)	70–1700 (157)	0,75–2,0 (1,5)
	<i>Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima</i>	40–100 (80)	2–6 (3)	160–1000 (377)	1,3–3,0 (2,0)
	<i>Thalassionema nitzschioides</i>	15–90 (65)	4–8 (4)	126–3018 (545)	0,5–1,1 (1,0)
	<i>Chaetoceros curvisetus</i>	11–20 (15)	6–30 (15)	300–14000 (1900)	0,2–0,6 (0,27)
Конец весны – начало лета	<i>Chaetoceros minimus</i>	5–10 (10)	4–5 (4)	98–196 (126)	1–1,2 (1,2)
	<i>Emiliana huxleyi</i>	–	–	65–180 (180)	0,9–1,2 (0,9)
	<i>Chaetoceros thronsenii</i>	6–20 (10)	5–15 (5)	118–3535 (196)	0,4–1,1 (1,0)
	<i>Leptocylindrus danicus</i>	10–50 (30)	3–5 (4)	71–982 (377)	0,8–1,5 (1,1)
Переходные виды	<i>Dactyliosolen fragilissimus</i>	15–120 (30)	7–20 (20)	754–39275 (7070)	0,2–0,6 (0,2)
	<i>Cerataulina pelagica</i>	24–100 (70)	6–20 (10)	1400–113000 (5500)	0,2–0,66 (0,4)
Лето, осень	<i>Proboscia alata</i>	250–1300 (300)	4–12 (7)	1900–147000 (35200)	0,3–1,0 (0,5)
	<i>Pseudosolenia calcaravis</i>	60–1000 (350)	4–30 (15)	1300–389000 (63600)	0,2–1,0 (0,27)

Примечание: в скобках указаны средние значения

Что касается отношения площади поверхности к объему, то здесь получается более пестрая картина (табл. 3). В весенний сезон и в период конца весны – начала лета развиваются виды, у которых удельная поверхность клеток имеет самые высокие показатели. Исключение составляет диатомея *Chaetoceros curvisetus*, которая находится вне этого блока видов. В первый комплекс входят виды со средним отношением поверхности к объему выше 0,86 мкм⁻¹. Второй комплекс составляют виды летне-осеннего сезона и виды переходного типа. Среднее отношение площади поверхности к объему клеток видов этого комплекса ниже 0,5 мкм⁻¹.

Таким образом, свойство клеток накапливать элементы минерального питания определяет критерий выбора комплекса. В весенний период это свойство не принципиально, и отбираются мелкоклеточные формы диатомей. С конца весны и до начала лета доминантами становятся кокколитофориды. В летний и осенний периоды способность накапливать становится принципиальной, и крупноклеточные формы диатомей занимают экологическую нишу. В пространственно-временном континууме, особенно на границе сезонов, появляются места, где виды переходного типа могут временно стать доминантами (Silkin et al., 2011; Silkin et al., 2013).

Физиологические свойства клеток водорослей (рост, дыхание, оседание и т.д.) определяют динамику фитопланктонных сообществ. Все эти свойства являются функцией размера или веса клетки. Обычно скорость физиологических процессов выражается аллометрическим соотношением типа:

$$\text{Скорость} = a (\text{размер}=\text{вес клетки})^{(b)},$$

где a и b – коэффициенты.

Таблица 3. Отношение площади к объему клеток доминирующих видов фитопланктона

Сезон	Вид	S/V, мкм ⁻¹
Весна	<i>Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima</i>	1,5–1,8
	<i>Skeletonema costatum</i>	1–1,5
	<i>Thalassionema nitzschioides</i>	1,0
Конец весны, начало лета	<i>Leptocylindrus danicus</i>	1,0–1,1
	<i>Chaetoceros thronsdensei</i>	1,0–1,5
	<i>Chaetoceros minimus</i>	1,0–1,2
	<i>Emiliana huxleyi</i>	0,86
Лето	<i>Proboscia alata</i>	0,4–0,5
Переходные виды	<i>Cerataulina pelagica</i>	0,4
Весна	<i>Chaetoceros curvisetus</i>	0,27
Лето, осень	<i>Pseudosolenia calcar-avis</i>	0,27
Переходные виды	<i>Dactyliosolen fragilissimus</i>	0,2

В простейшем случае, когда коэффициент $b=1$, скорость процесса прямо пропорциональна биомассе. При отрицательных значениях этого коэффициента скорость процесса снижается с увеличением массы клетки, при положительных – увеличивается. Б.Л. Гутельмахер определил, что этот коэффициент равен -0,5 для зависимости суточной интенсивности фотосинтеза (P/V-коэффициент) от объема клетки (Гутельмахер, 1986). Для диатомовых оценка константы b составляет -0,13, а константа a оценивается как 0,48 (Barton et al., 2010; Brown, Yoder, 1994), для низкотемпературных видов оценка константы b снижается до -0,08 (Sommer et al., 1986).

Таблица 4. Морфофункциональные параметры доминирующих видов фитопланктона – объем (V), удельная скорость роста (μ), а также натуральные логарифмы этих параметров (lnV, ln μ)

Вид	V, мкм ³	μ , сут ⁻¹	lnV	ln μ
<i>Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima</i>	380	2,64	5,94	0,97
<i>Skeletonema costatum</i>	160	2,20	5,08	0,79
<i>Chaetoceros curvisetus</i>	1900	1,69	7,55	0,53
<i>Emiliana huxleyi</i>	180	1,43	5,19	0,36
<i>Pseudosolenia calcar-avis</i>	63600	1,30	11,06	0,26

Используя результаты экспериментов с добавками элементов минерального питания (Лифанчук, 2013; Силкин и др., 2015), были рассчитаны максимальные удельные скорости роста для доминирующих видов фитопланктона (табл. 4). По значениям максимальной удельной скорости роста можно выделить также три функциональные группы:

1. Максимальная удельная скорость роста мелкоклеточных диатомей находится в пределах 2,20–2,64 сут⁻¹. Исключение составляет диатомея *Chaetoceros curvisetus*, максимальная удельная скорость роста которой ниже и близка к водорослям переходного комплекса;

2. Кокколитофорида *Emiliana huxleyi* представляет вторую функциональную группу со значениями максимальной удельной скорости роста 1,43 сут⁻¹;

3. Крупноклеточная диатомея *Pseudosolenia calcar-avis* с еще более низким значением максимальной удельной скорости роста (менее 1,30 сут⁻¹) является представителем третьей функциональной группы.

Используя данные табл. 5 была просчитана зависимость скорости роста от объема клетки доминирующих видов фитопланктона (рис. 1). И также вычислены константы логарифмического уравнения, где $a=1,40$, а $b=-0,10$.

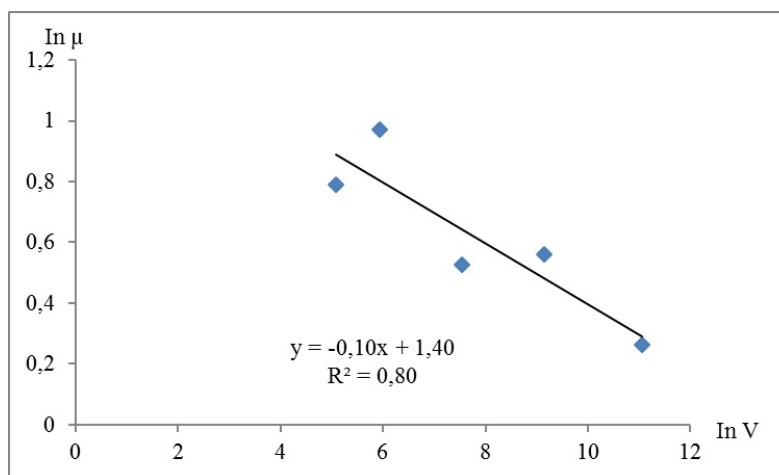


Рис. 1. Зависимость максимальной удельной скорости роста от объема клетки доминирующих видов фитопланктона в северо-восточной части Черного моря

В действительности, из-за изменчивости объема клеток в различных условиях возможно перекрывание областей. Тем не менее тренд уменьшения продукционных характеристик от начала весны до летнего сезона прослеживается, и это означает, что в этот период идут два разнонаправленных процесса – увеличение веса клеток и уменьшение скорости роста (Locke et al., 1993).

В статье Силкина В.А. и соавторов (2015) показано разделение доминирующих видов фитопланктона на физиологические стратегии. Мелкоклеточные диатомеи имеют стратегию максимальной скорости роста (strategy of maximal growth rate), которая помогает им доминировать весной, когда в среде много элементов минерального питания и наименьший пресс зоопланктона. Кокколитофориды имеют стратегию низкой константы полунасыщения по азоту (affinity strategy). Эти микроводоросли становятся доминантами с конца мая до середины июня, когда происходит стратификация водной толщи, и элементов минерального питания в верхнем перемешанном слое становится недостаточно для роста диатомей. Крупноклеточные диатомеи преобладают в фитопланктонном сообществе с середины июня по сентябрь, когда относительно штилевая погода нарушается периодическим усилением ветра. Стратегия накопления элементов минерального питания (storage strategy) характерна для этих водорослей. Крупноклеточные формы способны расти при периодическом пополнении внутриклеточных запасов, происходящее при поступлении элементов питания за счет кратковременных штормов.

Экологические стратегии фитопланктонных сообществ

С помощью полевых наблюдений и лабораторных экспериментов оценить экологическую нишу очень трудно, поскольку это требует больших временных затрат, поэтому для экологической классификации используется C, S, R – модель Рейнольдса (Reynolds, 1988). В таком случае все виды относят к трем экологическим типам или трем экологическим стратегиям. Все виды рассматриваются в пространстве двух координат, а именно доступности биогенных элементов и света. К C-группе относят быстро растущие виды, которые имеют небольшой размер и в основном это виды наннопланктона. Эти виды растут в прибрежной зоне, где концентрация биогенных элементов высока. Напротив, виды S-типа толерантны к концентрации биогенных элементов и растут в открытом океане. Они имеют дополнительные механизмы привлечения мало доступных ресурсов, таких как азот. К S-стратегам относят цианобактерии, способные поглощать азот из атмосферы, а также виды, использующие миксотрофный тип питания (Brun et al., 2015). И, наконец, R-стратеги представляют быстрорастущие виды с относительно крупными размерами клетки, адаптированные к

максимальному поглощению света. К этому типу относятся многие виды диатомовых, а также водоросли токсичных цветений.

Согласно статье Брюна и соавторов, доминирующие виды северо-восточной части Черного моря можно разделить на C-, S-, R – типы (табл. 5). К C-типам отнесена только диатомовая водоросль *Cerataulina pelagica*. Кокколитофорида *Emiliana huxleyi* и диатомея *Pseudosolenia calcar-avis* причислены к S-типам. Представители рода *Chaetoceros*, *Leptocylindrus danicus* и *Skeletonema costatum* были отнесены к R-стратегам. Многие виды авторы не смогли отнести к какому-либо типу стратегий.

Таблица 5. Классификация Рейнольдса доминирующих видов северо-восточной части Черного моря из статьи Брюна и соавторов (Brun et al. 2015)

R-стратеги	S-стратеги	C-стратеги	Неклассифицированные виды
Кокколитофорида			
	<i>Emiliana huxleyi</i>		
Диатомовые водоросли			
<i>Chaetoceros affinis</i> , <i>Chaetoceros compressus</i> , <i>Chaetoceros curvisetus</i> , <i>Leptocylindrus danicus</i> , <i>Skeletonema costatum</i>	<i>Pseudosolenia calcar-avis</i>	<i>Cerataulina pelagica</i>	<i>Dactyliosolen fragilissimus</i> , <i>Proboscia alata</i> , <i>Pseudonitzschia pseudodelicatissima</i> , <i>Thalassionema nitzschioides</i>

Анализ данной таблицы показывает несовершенство классификации Рейнольдса. К примеру, два вида: кокколитофорида *Emiliana huxleyi* и крупноклеточная диатомея *Pseudosolenia calcar-avis* – отнесены к S-стратегам. Это связано с двумя существенными недостатками выбранных критериев. Первый — элементы минерального питания рассматриваются интегрально, т.е. концентрация азота и фосфора представляют одну координату, что далеко от реальных ситуаций. Так, кокколитофорида имеет низкую константу полунасыщения по азоту и может быть отнесена к S-стратегам, а константа полунасыщения по фосфору при этом очень велика. Второй – в качестве критерия рассматривается стабильная ниша, подразумевающая постоянство во времени факторов среды. А в действительности в летний период крупноклеточные диатомеи доминируют в условиях нестабильности факторов среды, когда происходят периодические возмущения в виде штормовых перемешиваний верхнего слоя воды. Это дает основание включить в качестве нового критерия способность клеток успешно развиваться в условиях переменной экологической ниши. Если отнести это свойство к C-стратегам, то получим новую измененную стратегию C'.

С помощью несколько модифицированной классификации Рейнольдса были распределены доминирующие и субдоминирующие виды фитопланктона северо-восточной части Черного моря по типам (табл. 6). Список R-стратегов из табл. 6 дополнен быстрорастущими мелкоклеточными диатомеями *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima* и *Thalassionema nitzschioides*. У Брюна и соавторов эти виды не были отнесены к какому-либо типу. В северо-восточной части Черного моря R-стратеги преобладают весной, так как имеют высокие скорости роста и небольшие размеры по сравнению с другими типами.

К S-стратегам относят кокколитофорида *Emiliana huxleyi* (Brun et al., 2015). Она толерантна к низким концентрациям азота в среде и имеет малую константу полунасыщения для процесса поглощения этого элемента. Данные показатели позволяют доминировать *E. huxleyi* в конце весны – начале лета, когда происходит стратификация водной толщи и снижение концентраций элементов минерального питания в верхних слоях.

К С'-стратегам отнесены крупноклеточные диатомеи *Pseudosolenia calcar-avis* и *Proboscia alata*, доминирующие в фитопланктонном сообществе северо-восточной части Черного моря летом и осенью при периодически изменяющихся концентрациях элементов минерального питания.

Также виды *Dactyliosolen fragilissimus* и *Cerataulina pelagica* не были отнесены к какому-либо типу стратегов. Эти диатомеи присутствуют в фитопланктонном сообществе во время смены сезонов весна – начало лета и лето. Имеют невысокие скорости роста и средние объемы. Данная группа видов представляет собой переходные формы между S- и С'-стратегами.

Таблица 6. Классификация экологических типов фитопланктона северо-восточной части Черного моря

R-стратеги	S-стратеги	С'-стратеги	Переходные виды
Кокколитофориды			
	<i>Emiliana huxleyi</i>		
Диатомовые водоросли			
<i>Chaetoceros affinis</i> , <i>Chaetoceros compressus</i> , <i>Chaetoceros curvisetus</i> , <i>Leptocylindrus danicus</i> , <i>Skeletonema costatum</i> , <i>Pseudonitzschia pseudodelicatissima</i> , <i>Thalassionema nitzschioides</i>		<i>Pseudosolenia calcar-avis</i> , <i>Proboscia alata</i>	<i>Dactyliosolen fragilissimus</i> , <i>Cerataulina pelagica</i>

Таким образом, можно показать смену экологических стратегий фитопланктона северо-восточной части Черного моря в течение года по схеме (рис. 2):

R-стратеги (весна) → S-стратеги (конец весны – начало лета) → С'-стратеги (лето, осень)

Эта схема не является абсолютной, в ней могут происходить временные сдвиги, вызванные различными факторами.

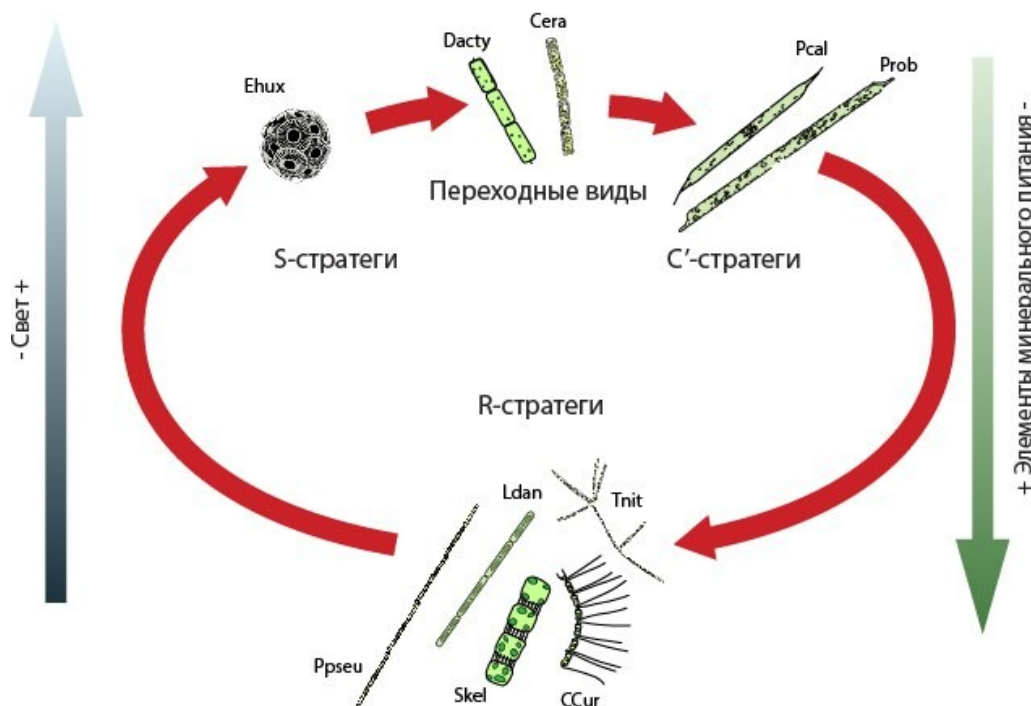


Рис. 2. Экологические стратегии фитопланктона (*Chaetoceros curvisetus* – CCur; *Cerataulina pelagica* – Cera; *Dactyliosolen fragilissimus* – Dacty; *Leptocylindrus danicus* – Ldan; *Proboscia alata* – Prob; *Pseudonitzschia pseudodelicatissima* – Ppseu; *Pseudosolenia calcar-avis* – Pcal; *Skeletonema costatum* – Skel; *Thalassionema nitzschioides* – Tnit; *Emiliana huxleyi* – Ehux)

Выводы

Динамика фитопланктона может быть выражена в виде смены экологических стратегий: *R-стратегии* (мелкоклеточные диатомеи) → *S-стратегии* (кокколитофориды *Emiliana huxleyi*) → *C'-стратегии* (крупноклеточные диатомеи). Также выделены виды переходного типа, которые занимают промежуточное положение между *S-* и *C'-стратегиями*. Классификация Рейнольдса не является абсолютной для пластичных видов фитопланктонного сообщества северо-восточной части Черного моря. Один и тот же вид может иметь различные стратегии. Например, диатомовая водоросль *Proboscia alata* была отнесена к *S-*типу. Однако, ее диаметр варьируется, и морфологическая форма диатомеи с диаметром 4 мкм доминировала в фитопланктонном сообществе в начале весны 2015 г. И в этом случае *P. alata* можно отнести к *R-стратегиям*. Необходимо дополнить классификацию морфофизиологическими характеристиками для лучшего понимания процессов, происходящих в фитопланктонном сообществе северо-восточной части Черного моря.

Работа выполнена в рамках госзадания по теме № 0149-2018-0013

Список литературы

1. Вершинин О.А., Моручков А.А., Суханова И.Н., Камнев А.И., Паньков С.Л., Мортон С.Л., Рамсделл Дж.С. Сезонные изменения фитопланктона в районе мыса Большой Утриш Северо-Кавказского берега Черного моря в 2001–2002 гг. // *Океанология*. 2004. Т.44, №3. С. 399–405.
2. Гутельмахер Б.Л. Метаболизм планктона как единого целого: трофометаболические взаимодействия зоо- и фитопланктона. – Л.: Наука, 1986. – 155 с.
3. Зернова В.В. Изменение количества фитопланктона в течение года в прибрежных водах северо-восточной части Черного моря // *Экосистемы пелагиали Черного моря*. – М.: Наука, 1980. – С. 96–105.
4. Зернова В.В. Сезонные изменения видовой структуры фитоцена в северо-восточной части Черного моря // *Экология морского фитопланктона*. – М.: АН СССР, 1981. – С. 43–76.
5. Зернова В.В., Незлин Н.П. Сезонные изменения фитоцена северо-восточной части Черного моря в 1978 г. // *Сезонные изменения черноморского планктона*. – М.: Наука, 1983. – С. 12–34.
6. Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоемов. – Л.: Наука, 1969. – Т. 1. – 657 с.
7. Кузьмина И.А. Сезонные изменения фитопланктона Новороссийской бухты Черного моря // *Рыбохоз. исслед. Планктона. Ч. 1. Океан. Краевые моря*. – М.: ВНИРО, 1991. – С. 80–87.
8. Лифанчук А.В. Выращивание доминирующих видов микроводорослей в северо-восточной части Черного моря // *Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета (Научный журнал КубГАУ) [Электронный ресурс]*. 2013. Т.93, №9. URL: <http://ej.kubagro.ru/2013/09/35/> (дата обращения – 17.03.2018).
9. Макаревич П.Р. Планктонные альгоценозы эстуарных экосистем: Баренцево, Карское и Азовское моря. – М.: Наука, 2007. – 223 с.
10. Микаэлян А.С., Нестерова Д.А., Георгиева Л.В. Зимнее «цветение» *Nitzschia delicatula* в открытых водах Черного моря // *Зимнее состояние экосистемы Черного моря: Материалы 21 рейса НИС «Витязь»* (9 февр. – 8 апр. 1991). – М.: Наука, 1992. – С. 58–72.
11. Паутова Л.А., Силкин В.А., Абакумов А.И., Лифанчук А.В. Структурно-функциональная организация фитопланктонного сообщества северо-восточной части Черного моря // *Состояние экосистемы шельфовой зоны Черного и Азовского морей в условиях антропогенного воздействия*. – Краснодар: Кубанский гос. ун-т, 2011. – С. 118–130.
12. Паутова Л.А., Силкин В.А., Микаэлян А.С., Лукашева Т.А. *Chaetoceros thronsdensii* (Bacillariophyta) – новый для Черного моря вид: рост в природных и экспериментальных условиях // *Альгология*. 2012. Т.22, №2. С. 139–151.
13. Раменский Л.Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной биологии земель, геоботаники и экологии // *Сов. ботаника*. 1935. №4. С. 25–42.
14. Селифонова Ж.П., Ясакова О.Н. Фитопланктон акваторий портовых городов северо-восточного шельфа Черного моря // *Морск. екол. журн*. 2012. Т.11, №4. С. 67–77.
15. Силкин В.А., Абакумов А.И., Паутова Л.А., Микаэлян А.С., Часовников В.К., Лукашева Т.А. Существование черноморских и чужеродных видов в фитопланктоне северо-восточной части Черного моря. Анализ гипотез вселения // *Российский Журнал Биологических Инвазий*. 2011. №3. С. 24–35.

16. Силкин В.А., Паутова Л.А., Лифанчук А.В. Физиологические механизмы регуляции структуры морских фитопланктонных сообществ // Физиология растений. 2013. Т.60, №4. С. 574–581.
17. Силкин В.А., Паутова Л.А., Лифанчук А.В., Федоров А.В. Морфофизиологические стратегии фитопланктонных сообществ // Вопросы современной альгологии. 2015. № 1 (8). URL: <http://algology.ru/651>. (дата обращения – 15.03.2018).
18. Шушкина Э.А., Виноградов М.Е., Николаева Г.Г., Мусаева Э.И. Распределение мезозoopлankтона и структурно-функциональный анализ пелагических сообществ открытых районов Черного моря зимой 1991 г. // Зимнее состояние экосистемы Чёрного моря: Материалы 21 рейса НИС «Витязь» (9 февр. – 8 апр. 1991). – М.: Наука, 1992. – С. 119–130.
19. Ясакова О.Н. Современное состояние фитопланктона в бухтах городов Анапы и Геленджика, Чёрное море // Вестник Южного научного центра. 2014. Т.10, №1. С. 35–48.
20. Ясакова О.Н., Бердников В.С. Необычное цветение воды в результате развития динофитовой водоросли *Scrippsiella trochoidea* (Stein) Balech в акватории Новороссийской бухты Черного моря в марте 2008 г. // Морск. екол. журн. 2008. Т.7, №4. С. 98.
21. Alves-de-Souza C., González M.T., Iriarte J.L. Functional groups in marine phytoplankton assemblages dominated by diatoms in fjords of southern Chile // J. Plankton Res. 2008. V.30, №11. P. 1233–1243. DOI: 10.1093/plankt/fbn079.
22. Balch W.M. Re-evaluation of the physiological ecology of coccolithophores // Coccolithophores – from molecular processes to Global Impact. Heidelberg: Springer, 2004. pp. 165–190. DOI: 10.1007/978-3-662-06278-4_7.
23. Barton A.D., Dutkiewicz S., Flierl G., Bragg J., Follows M.J. Patterns of diversity in marine phytoplankton // Science. 2010. V.327, №5972. P. 1509–1511. DOI: 10.1126/science.1184961.
24. Brown C.W., Yoder J.A. Coccolithophorid blooms in the global ocean // J. Geo. Res. 1994. V.99. P. 7467–7482. DOI: 10.1029/93JC02156.
25. Brun P., Vogt M., Payne M.R., Gruber N., O'Brien C.J., Buitenhuis E.T., Quere C.Le, Leblanc K., Luo Y.-W. Ecological niches of open ocean phytoplankton taxa // Limnol. Oceanogr. 2015. V.60, №3. P. 1020–1038. DOI: 10.1002/lno.10074.
26. Glibert P.M. Margalef revisited: A new phytoplankton mandala incorporating twelve dimensions, including nutritional physiology // Harmful Algae. 2016. V.55. P. 25–30. DOI: 10.1016/j.hal.2016.01.008.
27. Grimm J.P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory // Am.Nat. 1977. V.111. P. 1169–1194.
28. Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. 2014. URL: <http://www.algaebase.org> (дата обращения –12.05.2014).
29. Identifying Marine Phytoplankton / Tomas C.R. (Ed.) – San-Diego: Academic Press, 1997. – 858 pp.
30. Locke A., Reid D.M., van Leeuwen H.C., Sprules W.G., Carlton J.T. Ballast water exchange as a means of controlling dispersal of freshwater organisms by ships // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1993. V.50, №10. P. 2086–2093. DOI: 10.1139/f93-232.
31. Margalef R. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. // Oceanol. Acta. 1978. V.1, №4. P. 493–509.
32. Mikaelyan A.S., Pautova L.A., Chasovnikov V.K., Mosharov, S.A., Silkin V.A. Alternation of diatoms and coccolithophores in the north-eastern Black sea: a response to nutrient changes // Hydrobiologia. 2015. V.755, №1. P. 89–105. DOI: 10.1007/s10750-015-2219-z.
33. Mikaelyan A.S., Pautova L.A., Sukhanova I.N., Pogosyan S.I. Summer bloom of coccolithophorids in the northeastern Black sea // Oceanology. 2005. V.45. P. 127–138.
34. Pautova L.A., Mikaelyan A.S., Silkin V.A. Structure of plankton phytoenoses in the shelf waters of the northeastern Black Sea during the *Emiliania huxleyi* bloom in 2002–2005 // Oceanology. 2007. V.47, №3. P. 377–385. DOI: 10.1134/S0001437007030101.
35. Pautova L.A., Silkin V.A., Lifanchuk A.V. New for the Black sea species *Chaetoceros minimus* (Bacillariophyta): field observations and experimental studies // International Journal on Algae. 2013. V.15, №1. P. 121–134. DOI: 10.1615/InterJAlgae.v15.i2.20.
36. Pautova L.A., Silkin V.A., Mikaelyan A.S., Lukashova T.A. The growth of new species in the Black Sea: *Chaetoceros thronsenii* (Marino, Montresor & Zingone) Marino, Montresor & Zingone in natural and experimental conditions // International Journal on Algae. 2011. V.13, №3. P. 277–288. DOI: 10.1615/InterJAlgae.v13.i3.60.
37. Reynolds C.S. Functional morphology and the adaptive strategies of freshwater phytoplankton // Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton. – Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press., 1988. – P. 388–433.
38. Silkin V.A., Pautova L.A., Pakhomova S.V., Lifanchuk A.V., Yakushev E.V., Chasovnikov V.K. Environmental control on phytoplankton community structure in the NE Black Sea // J. Exp. Mar Biol. Ecol. 2014. №461. P. 267–274. DOI: 10.1016/j.jembe.2014.08.009.
39. Smayda T.J., Reynolds C.S. Community assembly in marine phytoplankton: application of recent models to harmful dinoflagellate blooms // J. Plankton Res. 2001. V.23. P. 447–461.

40. Sommer U., Gliwicz Z.M., Lampert W., Duncan A. The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters // Archiv für Hydrobiologie. 1986. V.106, №4. P. 433–471.

41. World Register of Marine Species // World Register of Marine Species / Flanders Marine Institute, 2012. URL: <http://www.marinespecies.org>. (дата обращения – 12.05.2014).

Статья поступила в редакцию 25.05.2018

Сведения об авторе

Лифанчук Анна Викторовна – к.б.н., м.н.с. ФГБУН «Институт океанологии им.П.П.Ширшова РАН», Южное отделение, Геленджик, Россия (Shirshov Institute of Oceanology RAS, Southern Branch, Russia, Gelendzhik); lifanchuk.anna@mail.ru

Фёдоров Алексей Владимирович – инженер-исследователь, ФГБУН «Институт океанологии им.П.П.Ширшова РАН», Южное отделение, Геленджик, Россия (Shirshov Institute of Oceanology RAS, Southern Branch, Russia, Gelendzhik); aleksey_fedorov_199001@mail.ru

Корреспондентский адрес: Россия, 353470, Краснодарский край, г. Геленджик, ул. Просторная, д. 1-г. Телефон/факс 8-861-41-280-89.

Change of ecological strategies in the phytoplankton community of the north-eastern part of the Black Sea during the annual cycle

Anna V. Lifanchuk, Aleksey V. Fedorov

Shirshov Institute of Oceanology RAS, Southern Branch (Gelendzhik, Russia)

The main ecological strategies of phytoplankton community structure of the north-eastern part of the Black Sea were revealed. In the spring period, small cell size of diatoms predominate, when the concentrations of elements of mineral nutrition are high, and the light fluxes are far below the maxima (R-strategists). At the end of the spring-early summer the main role is played by coccolithophores, which are tolerant to tolerant to limited content of mineral nutrition elements in the environment (S-strategists). In summer prevail large cell species of diatom under high insolation conditions and periodic wind-wave mixing of the upper water layer (C'-strategists).

Key words: phytoplankton; diatoms; coccolithophores; ecological strategies; Black Sea.

ССЫЛКА НА СТАТЬЮ:

Лифанчук А.В., Федоров А.В. Смена экологических стратегий в фитопланктонном сообществе северо-восточной части Черного моря в течение годового цикла // Экология гидросферы. 2018. №1 (2). URL: <http://hydrosphere-ecology.ru/99>